

恶臭白色真菌在植物病虫害生物防治中的研究进展

路 杨¹, 佟雨航^{1,2}, 隋 丽¹, 张佳诗¹,
徐文静¹, 张正坤^{1*}, 李启云^{1*}

(1. 吉林省农业科学院植物保护研究所/农业部东北作物有害生物综合治理重点实验室/
吉林省农业微生物重点实验室, 吉林 公主岭 136100; 2. 吉林农业大学, 长春 130118)

摘 要: 恶臭白色真菌是近年来发现的一种能够产生多种具有生物活性的挥发性有机化合物的新型植物内生真菌。恶臭白色真菌释放的活性物质对多种植物病原菌和植物寄生虫均具有较强的抑制作用, 因而在生物防治植物病虫害方面有着广阔的应用前景。本文从恶臭白色真菌的鉴定、挥发性物质性质及其在生物防治植物病虫害中的应用等方面进行了综述, 并展望了恶臭白色真菌在植物保护中的应用前景。

关键词: 恶臭白色真菌; 挥发性有机化合物; 生物防治; 植物病虫害

中图分类号: S476

文献标识码: A

Progress of Research on *Muscodor albus* in Biological Control of Plant Diseases and Pests

LU Yang¹, TONG Yu-hang^{1,2}, SUI Li¹, ZHANG Jia-shi¹,
XU Wen-jing¹, ZHANG Zheng-kun^{1*}, LI Qi-yun^{1*}

(1. Institute of Plant Protection, Jilin Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Northeastern China, Ministry of Agriculture / Jilin Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Gongzhuling 136100; 2. Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

Abstract: *Muscodor albus* is a novel endophytic fungal genus that produces bioactive volatile organic compounds (VOCs). This fungus produces a mixture of VOCs that are lethal to a wide variety of plant pathogenic fungi. It also is effective against nematodes and certain insects. This fungus, as well as its VOCs, has enormous potential for uses in biological control of plant pathogens and insects. The progress of identification, characteristics of the VOCs and its application in the biological control of agricultural pests and diseases were reviewed in this paper. Prospect of its applications in plant protection were also discussed.

Key words: *Muscodor albus*; Volatile organic compounds (VOCs); Biological control; Plant diseases and pests

植物内生菌 (Endophyte) 是生态意义的称谓。1884 年德国科学家 De Bary, 为了将生活在植物组织内部的微生物与那些生长在植物表面的

表生菌 (Epiphyte) 相区别, 首先提出了植物内生菌这一概念^[1]。随着研究的深入, 目前植物内生菌泛指那些在其生活史的一定阶段或全部阶段生活于健康植物的各种组织和器官内部, 又不引起植物明显病害的微生物^[2-3]。植物内生菌长期生活于植物体内的特殊环境并与植物协同进化, 建立了一种互利共生关系, 一方面内生菌从寄主植物中获得养分和稳定的生长环境; 另一方面, 寄主植物可以利用内生菌产生的次级代谢产物促进自身的生长及防止外部环境和病虫害的破坏等^[4]。研究表明, 植物内生菌能产生许多全新的活性物质, 作为新的生物防治资源和医药来源, 在农业、

收稿日期: 2014-05-12

基金项目: 吉林省科技厅青年基金(20130522064JH); 吉林省人力资源与社会保障厅博士后基金(0010406); 吉林省农业科学院博士启动基金(c4207010305)

作者简介: 路 杨(1983-), 男, 助理研究员, 博士, 从事微生物农药研究。

通讯作者: 张正坤, 男, 博士, 副研究员, E-mail: zhangzhengkun1980@126.com

李启云, 男, 博士, 研究员, E-mail: qyli@cjaas.com

医药卫生领域有着巨大的应用潜力。因此,植物内生菌作为一种新型微生物资源已受到了国内外科科研人员的广泛关注。

恶臭白色真菌(*Muscodor albus*)是美国蒙大拿州立大学植物科学系 Gray Strobel 教授 20 世纪 90 年代在南美洲洪都拉斯加勒比海岸附近的热带雨林中发现的一种植物内生真菌^[5]。该真菌能够产生多种挥发性有机化合物(volatile organic compound,以下简称 VOC),这些化合物对多种植物病原菌和植物寄生害虫均具有较强的抑制作用,因而在生物防治方面有着广阔的应用前景^[6-8]。2001 年,Strobel 教授关于恶臭真菌的研究工作被《Science》杂志编辑选为该年度微生物领域最重要进展之一^[9]。本文将在介绍 *M. albus* 分类及其挥发性物质抗菌杀虫作用的基础上对 *M. albus* 在植物病虫害中的应用进行简要综述,意在促进 *M. albus* 在我国开发与应用。

1 *M. albus* 简介

第一株 *M. albus* 是 Strobel 教授在肉桂树中发现的,起初命名为分离种 620。分离种 620 是一种能散发出恶臭气味的白色不育、具有粘稠状卷曲菌丝和直角分支的真菌。经 5.8S rDNA 间隔区域

分类鉴定,发现该菌与几株子囊菌类核菌纲炭角菌属(*Xylariaceous*)真菌在序列上有着 82%~92% 的相似性。因此,Strobel 教授结合以上信息,根据拉丁语含义将这种真菌命名为 *Muscodor*(恶臭的)*albus*(白色的)^[5]。

气象色谱质谱联用(GC/MS)分析 *M. albus* 620 产生的 VOC 成分,共发现 28 种不同的化合物,详见表 1。这些 VOC 大致可以归为 5 个种类,分别是脂类、酯类、醇类、酮类和酸类^[5]。在这些 VOC 中,超过 80% 的单体化合物对致病菌都具有很强的抑菌活性。五类化合物中酯类物质抑菌活性最强,其中毒性最强的化合物为 3-甲基丁醇乙酸酯。然而,在所有 28 种 VOC 中没有一种单体化合物或一类化合物能有效抑制所有受试的致病菌,这些致病菌包括常见的植物病原真菌、人类病原真菌、革兰氏阳性细菌和革兰氏阴性细菌(表 2)。这表明 *M. albus* 产生的 VOC 的抗生作用与气相中化合物间的协同作用紧密相关。其中,萘、3-甲基-1-丁醇和丙酸这三种化合物的最小组合有着与 *M. albus* 620 产生的 VOC 几乎相同的抑菌效果,因而可以推断出并不是该菌产生的所有 VOC 都是抑菌活性所必须的^[5]。

表 1 *M. albus* 产生的挥发性化合物 GC/MS 分析结果^[7]

化合物名称	分子量	化合物名称	分子量
正辛烷	114	2-壬酮	142
丙酮	58	-芹子烯	204
乙酸甲酯	74	-愈创木烯	204
乙酸乙酯	88	4-(1,5-二甲基-1,4-己二烯基)-1-甲基环己烯	204
2-甲基丙酸甲酯	102	雪松烯	204
乙醇	46	2-甲基丙酸	88
2-甲基丙酸乙酯	116	石竹烯	204
2-甲基丙基-2-甲基丙酸酯	144	-衣兰油烯	204
2-甲基-1-丙醇	74	花柏烯	204
3-甲基丁醇乙酸酯	130	布藜烯	204
2-甲基丙酸-3-甲基丁酯	158	朱栾倍半萜	204
3-甲基-1-丁醇	88	2-苯基乙酸乙酯	164
2-戊基咪喃	138	1-苯乙醇	122
4-壬酮	142	未知化合物	204

后续研究发现,*M. albus* 对其近缘真菌表现出弱毒性或无毒性。Strobel 等人根据 *M. albus* 这一性质开发了一种高效的 *M. albus* 菌筛选方法,即

将从植物中分离的内生真菌与 *M. albus* 620 在平板上进行对峙培养,从而快速地获得新的 *M. albus* 菌。利用这种筛选方法 Strobel 等人随后又从泰

国、澳大利亚、秘鲁、委内瑞拉和印尼等地区的热带雨林中发现了数株新的 *M. albus*, 它们都与分离种 620 具有很高的序列同源性, 但与分离种 620 的 VOC 成分仍然存在一定差别^[6-8, 10-11]。另外, Worapong 和 Daisy 分别在澳大利亚和秘鲁的雨林中发现了两个独特的 *Muscodor* 种, 命名为 *M. roseus* 和 *M. vitigenus*。虽然 *M. roseus* 与分离种 620 有着相同的生物学活性, 但该菌的菌丝体却是红色的^[12]。*M. vitigenus* 只产生一种 VOC-萘, 以帮助其寄主植物趋避害虫^[13]。

表2 *M. albus* 产生的挥发性有机化合物对微生物的抑菌效果^[7]

受试菌株名称	受试菌与 <i>M. albus</i> 对峙生长 2 d 后相对对照生长情况	受试菌与 <i>M. albus</i> 对峙生长 3 d 后菌落形态特征
终极腐霉	0	死亡
肉桂疫霉	0	死亡
纹枯病菌	0	死亡
大麦坚黑粉菌	0	死亡
小麦叶斑病菌	0	死亡
油菜菌核病菌	0	死亡
烟曲霉	0	死亡
茄病镰刀菌	19.4±0.28	存活
大丽轮枝菌	0	死亡
甜菜褐斑病	17.5±3.5	存活
炭角菌	25±0	存活
恶臭白色真菌	100±0	存活
白色念珠菌	0	死亡
肠埃希氏菌	0	死亡
金黄色葡萄球菌	0	死亡
藤黄微球菌	0	死亡
枯草芽孢杆菌	0	存活

2 *M. albus* 在植物病害生物防治上的应用

M. albus 产生的挥发性物质不仅能有效地抑制多种植物病原微生物, 还能够促进植物生长。在土壤或温室中加入 *M. albus* 培养物或其产生的 VOC 便可以有效地控制相关植物病害的发生。Mercier 和 Manker^[14] 发现, 向每升无土栽培液体基质中加入至少 15g 的 *M. albus* 黑麦培养物研磨颗粒可完全根除由纹枯病菌 (*Rhizoctonia solani*) 造成的花椰菜苗倒伏, 并可以使倒伏的花椰菜苗恢

复到与正常菜苗一样的生长水平, 其最适防治温度是 4 ~ 22℃。*M. albus* 还可以完全抑制由辣椒疫霉 (*Phytophthora capsici*) 引起的甜椒根腐病。另外还发现, *M. albus* 能够显著促进甜椒和大波斯菊的生长^[14]。

Stinson 等人发现, *M. albus* 能够显著降低由纹枯病菌 (*R. solani*)、终极腐霉 (*Pythium ultimum*) 和黑腐丝囊霉 (*Aphanomyces cochlioides*) 造成的甜菜疫病。通过施用 *M. albus* 菌剂能够使茄子幼苗在移植到混有大丽轮枝菌 (*Verticillium dahliae*) 的土壤后感染黄萎病的几率显著降低^[15]。

Worapong 和 Strobel 从泰国的热带雨林中发现了一个新的 *M. albus* 亚种, 即 *M. albus* MCF2^[16]。体外实验表明, MCF2 的 PDA 培养物能够使导致甘蓝根腐病的终极疫霉 (*P. ultimum*) 完全死亡。将三块生长 10d 的分离种 MCF2 的 PDA 培养物与 500g 接种终极腐霉的土壤混合后, 能够使发病的甘蓝恢复到与未发病甘蓝同样的生长状态。除此之外, 无论土壤中是否含有终极疫霉, 分离种 MCF2 都能够促进甘蓝生长, 提高干物质含量。

Mercier 和 Jiménez^[17] 开展了利用 *M. albus* 防治采摘后水果病害研究。体外实验结果表明, *M. albus* 挥发物对多种贮藏病原菌都具有很好的抑制作用, 这些病原菌包括灰霉病菌 (*Botrytis*)、炭疽病菌 (*Colletotrichum*)、白地霉菌 (*Geotrichum*)、褐腐病菌 (*Monilinia*)、青霉菌 (*Penicillium*) 和根霉 (*Rhizopus*) 等。实验中利用 *M. albus* 产生的 VOC 对通过伤口接种扩展青霉 (*P. expansum*) 和灰霉 (*B. cinerea*) 产生的发病苹果进行为期 7d 的熏蒸。结果表明熏蒸处理能够完全抑制以上两种病菌生长, 甚至仅进行 24 h 的熏蒸处理依然能够达到完全抑制效果。*M. albus* 熏蒸通过伤口接种褐腐病菌的桃子 24 ~ 72 h 后, 完全控制了该病菌的侵染。采用气相色谱外接火焰离子检测器 (GC-FID) 检测发现, 经 *M. albus* 培养物熏蒸的盒子顶部的主要气体成分是 2-甲基-1-丁醇和 2-甲基丙酸^[17]。此外, 这两位研究人员还进行了利用 *M. albus* 产生的挥发性物质对造成柠檬绿霉和酸腐病的指状青霉 (*P. digitatum*) 和酸腐病菌 (*Geotrichum citriaurantii*) 这两种病原菌的抑菌实验^[18]。结果发现, 当熏蒸处理进行到 72 h 时 *M. albus* 释放的 VOC 就能够将这两种病原菌杀死。利用 *M. albus* 产生的 VOC 对伤口接种指状青霉的柠檬进行熏蒸, 发现熏蒸 24 ~ 72 h 后可显著消除绿霉病, 熏蒸 48 h 后可将绿霉感染程度从 89.8% 减至 26.2% ,

处理 24h 也能达到很好的效果,且处理效果与 *M. albus* 培养物的施用量有明显关系。研究还发现,*M. albus* 产生的 VOC 对柠檬的后熟没有任何影响。

Riga 等人发现,*M. albus* 培养物对取食方式不同的 4 种植物寄生根结线虫都有很好的灭生作用,是一种很好的蔬菜线虫趋避剂或杀线虫剂^[19]。在密闭的 24℃ 温室内预先 7d 将奇特伍德根结线虫 (*Meloidogyne chitwoodi*)、北方根结线虫 (*Meloidogyne hapla*)、葱属拟毛刺线虫 (*Paratrichodorus allius*) 和根腐穿透线虫 (*Pratylenchus penetrans*) 这 4 种线虫接种于土壤中,然后种植蔬菜。*M. albus* 黑麦培养物的研磨颗粒对温室土壤持续熏蒸 72 h。经熏蒸处理的温室中线虫死亡率分别为:葱属拟毛刺线虫 82.7%、根腐穿透线虫 82.1% 和奇特伍德根结线虫 95%,对照组中这 3 种线虫的死亡率分别是 5.8%、7.0% 和 3.9%。虽然处理组北方根结线虫幼虫中仅有 21.6% 死亡,而对照组中死亡率为 8.9%,但 69.5% 经过熏蒸处理的北方根结线虫幼虫与正常幼虫相比表现出行动迟缓和对如针刺等物理刺激反应迟缓等症状。实验还发现,*M. albus* 能够显著降低寄主根系和根系土壤中这 4 种线虫的数量。与对照相比,掺入 1.0% (w/w) *M. albus* 黑麦培养物研磨颗粒的土壤中葱属拟毛刺线虫死亡率为 100%;大豆根系和土壤中根腐穿透线虫死亡率为 100%;土豆根系中奇特伍德根结线虫死亡率为 95%,土壤中该线虫的死亡率为 100%;辣椒根系和根系土壤中北方根结线虫死亡率为 100%。蒙大拿州立大学植物科学与植物病理学院的 Grimme 等人对比了人工模拟 *M. albus* 产生的 VOC 和 *M. albus* 大麦培养物研磨颗粒对土豆根结线虫 (*M. incognita*) 的杀虫效果,发现人工模拟气体对土豆根结线虫抑制效果最好^[20]。体外实验表明,每毫升水中掺入 5 mL 人工模拟气体处理土豆根结线虫 24 h,即可将其全部杀死。

3 *M. albus* 在植物虫害生物防治上的应用

马铃薯块茎蛾 (*Phthorimaea operculella*) 是一种在热带和亚热带国家广泛传播的马铃薯贮藏害虫,严重危害着马铃薯的存贮。Lacey 和 Neven 发现 *M. albus* 产生的 VOCs 能够有效控制存贮过程中马铃薯块茎蛾对土豆的伤害^[21]。马铃薯块茎蛾成虫在含有 0、15、和 30 g *M. albus* 黑麦培养研磨颗粒的盒子中死亡率分别为 0.9%、84.6% 和

90.6%。处于化蛹阶段的马铃薯块茎蛾在含有 15 g 和 30 g *M. albus* 黑麦培养研磨颗粒的盒子中校正死亡率分别为 61.8% 和 72.8%。

苹果蠹蛾 (*Cydia pomonella*) 是一种重要的梨果类水果害虫,在运输的过程中感染水果,严重影响着苹果等梨果类水果的贮藏与销售。Lacey 等人的研究结果表明,*M. albus* 产生的 VOCs 能够有效杀灭寄生在苹果中的苹果蠹蛾成虫、初孵幼虫、幼虫和滞育茧^[22]。实验采用 *M. albus* 产生的 VOC 对苹果蠹蛾成虫进行为期 3 d 的熏蒸处理,能够使后者的校正死亡率达到 81%。将熏蒸时间延长至 4 或 5 d 可使苹果蠹蛾校正死亡率上升到 84% 和 100%。对初孵幼虫熏蒸 3 d 再置于新鲜空气中培养 7 d 后,苹果蠹蛾校正死亡率为 86%。苹果接种苹果蠹蛾幼虫 5 d 后,*M. albus* 培养物熏蒸 3 d,苹果蠹蛾幼虫的校正死亡率为 71%。对处于滞育茧时期的苹果蠹蛾熏蒸处理 14 d 可使其全部杀死。

西部樱桃果蝇 (*Rhagoletis indifferens*) 是为害美国太平洋西北部地区甜樱桃的重要害虫。美国农业部 YEE 等研究人员开展了利用 *M. albus* 培养物防治樱桃果蝇实验,发现 *M. albus* 产生的 VOC 能够有效控制寄生在甜樱桃中的樱桃果蝇蛹对甜樱桃的为害,并可以通过增加 *M. albus* 熏蒸时间和提高 VOC 浓度进一步提高樱桃果蝇蛹的死亡率,延缓成虫发生时间^[23]。利用 *M. albus* 产生的 VOC 对樱桃果蝇蛹进行为期 14 d 的熏蒸便可以使死亡 61%,且熏蒸 7、10 和 14 d 能够将果蝇发生率分别降低 44.2%、70.0% 和 86.3%。混有 5% (w/w) *M. albus* 黑麦培养研磨颗粒的土壤,能够使樱桃果蝇蛹死亡率达到 27.4%,果蝇发生率降低 30.1%。

4 *M. albus* 生防菌剂的开发

植物病原菌和植物寄生线虫、昆虫对农作物生长、农产品贮藏和运输都造成了严重危害,为了降低这些损失,通常采用化学药剂对土壤、采摘后的农产品进行熏蒸。但目前应用于土壤和农产品的熏蒸药剂危险性高,尤其是广泛用于土壤杀菌和农产品保鲜的溴甲烷。溴甲烷是一种无色无味的液体,具有强烈的熏蒸作用,能高效、广谱地杀灭各种有害生物,熏蒸土壤后可以迅速挥发,是目前最受农民欢迎的一种熏蒸剂,但同时也是一种强烈的神经毒剂,可对人的皮肤、肺、肾脏和肝脏造成直接的损伤。溴甲烷还是一种消耗臭氧层的物质,根据《蒙特利尔议定书哥本哈根修正案》,发达国家应于

2005年将其淘汰,发展中国家也将于2015年禁止使用。Strobel将*M. albus*开发成世界上第一种用于替代溴甲烷的真菌熏蒸剂(Mycofumigation),将其研究成果转让给AgraQuest公司,该公司对*M. albus*在农业应用方面进行全方位的开发,陆续研发了三种产品,分别是:(1)Arabeque:主要用于收获后种子、果实和球茎病害及害虫的防治;(2)Pirouette:种子熏蒸剂,如对温室作物西红柿、辣椒和草莓等作物种子进行熏蒸;(3)Glissade:主要用于防治温室土壤中土传病害^[24]。美国农业部已于2003和2007年先后向Agra Quest公司给予共计37.1万美金的研究资助,用于*M. albus*制剂商业化开发。美国环境保护局通过实验证明*M. albus*产生的VOCs对人体及动物无明显的毒害作用,已允许*M. albus*暂时性应用于农业,这将极大促进*M. albus*挥发性物质在生物防治方面的应用^[24-25]。

5 展 望

进入21世纪,农产品质量安全越来越受到人们的关注。长期采用化学农药控制植物病虫害而产生的农产品农药残留问题已经引起人们的广泛重视。*M. albus*这种新型生物熏蒸防治技术,不仅对多种植物病虫害有着显著的抑制作用,而且产生物质极易挥发不会在农产品中残留,适用于温室土壤、农作物及农产品贮藏病虫害防治,是一种具有广阔应用前景的生物农药。但*M. albus*生防菌剂的开发仍存在两个问题:(1)现有*M. albus*菌已经被Agraquest公司注册专利并开发成产品,使他国在该生防菌剂开发和利用上受到一定限制;(2)虽然*M. albus*培养物或人工模拟的VOC可以在一定时间内对农作物或农产品贮藏起到很好保护作用,但随着*M. albus*培养物中营养成分的减少,*M. albus*菌体逐渐死亡或人工模拟的VOC消散到空气中,无法做到长期防治农作物病虫害。目前,在我国尚未见到有关*M. albus*研究和应用的成功报道,在进行该领域研究中不可避免地会遇到以上两种问题,为解决这一现状可以着重进行如下两方面研究。

(1)*M. albus*菌种资源的开发。由于目前发现的*M. albus*都是从热带雨林的植物中分离得到的,我国南方有着丰富的热带植物资源,可以尝试在云南南部、广东雷州半岛、海南和台湾南部等地区的热带季雨林中采集植物组织样本,分离植物内生真菌。采用Strobel等人开发的*M. albus*筛选方法,对分离得到的植物内生真菌进行筛

选。最终获得新的*M. albus*,为开发具有自主知识产权的*M. albus*生防菌剂提供适宜的菌种资源。

(2)*M. albus*施用方式的改良。多项研究表明,将具有抑制植物病原真菌或寄生害虫作用的植物内生真菌接种到作物种子或幼苗中,不仅能够有效控制植物病害或害虫的发生,还能改善作物生长状况,增加产量^[24-25]。因此,可以尝试在农作物育种或育苗过程中,将*M. albus*接种到作物种子或幼苗中,使*M. albus*菌一直伴随着作物生长,在遇到植物病原菌或寄生害虫时即时消灭,这样可以在农作物整个生长阶段甚至在农产品收获贮藏阶段都能够对其进行适时保护。

参考文献:

- [1] Stone J K, Bacon C W, White J F. An overview of endophytic microbes: endophytism defined. Microbic endophytes[M]. New York: Marcel Dekker Inc., 2000.
- [2] 程 功,张国才,张欣倩,等. 植物内生菌生物防治作用机制的探讨[J]. 中国林副特产, 2011, 11(2): 77-80.
- [3] 郝晓娟. 植物内生菌[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2010.
- [4] Strobel G, Daisy B, Castillo U, et al. Natural products from endophytic microorganism[J]. Journal of Natural Products, 2004, 67(2): 257-268.
- [5] Ezra D, Hess W M, Strobel G A. New endophytic isolates of *Muscodor albus*, a volatile-antibiotic-producing fungus[J]. Microbiology, 2004, 150(12): 4023-4031.
- [6] Strobel G A. Harnessing endophytes for industrial microbiology[J]. Current Opinion in Microbiology, 2006(9): 240-244.
- [7] Strobel G A. *Muscodor albus* and its biological promise[J]. Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology, 2006, 33(7): 514-522.
- [8] Strobel G A. *Muscodor* species-endophytes with biological promise[J]. Phytochemistry Reviews, 2011, 10(2): 165-172.
- [9] Ash C. A fumigating fungal fragrance[J]. Science, 2001, 294(5548): 1791.
- [10] Banerjee D, Pandey A, Jana M, et al. *Muscodor albus* MOW12 an endophyte of *Piper nigrum* L.(Piperaceae) collected from north east India produces volatile antimicrobials[J]. Indian journal of microbiology, 2014, 54(1): 27-32.
- [11] Saxena S, Meshram V, Kapoor N. *Muscodor tigerii* sp. nov.-Volatile antibiotic producing endophytic fungus from the Northeastern Himalayas[J]. Annals of Microbiology, 2014: 1-11.
- [12] Worapong J, Strobel G, Daisy B, et al. *Muscodor roseus* anam. sp. nov., an endophyte from *Grevillea pteridifolia*[J]. Mycotaxon, 2002(81): 463-475.
- [13] Daisy B H, Strobel G A, Castillo U, et al. Naphthalene, an insect repellent, is produced by *Muscodor vitigenus*, a novel endophytic fungus[J]. Microbiology, 2002, 148(11): 3737-3741.
- [14] Mercier J, Manker D C. Biocontrol of soil-borne diseases and plant growth enhancement in greenhouse soilless mix by the vol-

- atile-producing fungus *Muscodor albus*[J]. Crop Protection, 2005, 24(4): 355–362.
- [15] Stinson A M, Zidack N K, Strobel G A, et al. Mycofumigation with *Muscodor albus* and *Muscodor roseus* for control of seedling diseases of sugar beet and verticillium wilt of eggplant[J]. Plant Disease, 2003, 87(11): 1349–1354.
- [16] Worapong J, Strobel G A. Biocontrol of a root rot of kale by *Muscodor albus* strain MFC2[J]. BioControl, 2009, 54(2): 301–306.
- [17] Mercier J, Jiménez J I. Control of fungal decay of apples and peaches by the biofumigant fungus *Muscodor albus*[J]. Postharvest Biology and Technology, 2004, 31(1): 1–8.
- [18] Mercier J, Jiménez J I. Control of green mold and sour rot of stored lemon by biofumigation with *Muscodor albus*[J]. Biological Control, 2005, 32(3): 401–407.
- [19] Riga E, Lacey L A, Guerra N. *Muscodor albus*, a potential biocontrol agent against plant-parasitic nematodes of economically important vegetable crops in Washington State, USA[J]. Biological Control, 2008, 45(3): 380–385.
- [20] Grimme E, Zidack N K, Sikora R A, et al. Comparison of *Muscodor albus* volatiles with a biorational mixture for control of seedling diseases of sugar beet and root-knot nematode on tomato[J]. Plant Disease, 2007, 91(2): 220–225.
- [21] Lacey L A, Neven L G. The potential of the fungus, *Muscodor albus*, as a microbial control agent of potato tuber moth (Lepidoptera: Gelechiidae) in stored potatoes[J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2006, 91(3): 195–198.
- [22] Lacey L A, Horton D R, Jones D C, et al. Efficacy of the biofumigant fungus *Muscodor albus* (Ascomycota: Xylariales) for control of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in simulated storage conditions[J]. Journal of Economic Entomology, 2009, 102(1): 43–49.
- [23] Yee W L, Lacey L A, Bishop B J. Pupal mortality and adult emergence of western cherry fruit fly (Diptera: Tephritidae) exposed to the fungus *Muscodor albus* (Xylariales: Xylariaceae)[J]. Journal of Economic Entomology, 2009, 102(6): 2041–2047.
- [24] 邓金保. 美农业部继续给 AgraQuest 公司的创新项目拨款[J]. 新农药, 2005(6): 29.
- [25] 杨毅, 陈慧, 王健美. 生物技术入门[M]. 北京: 科学出版社, 2009: 174–175.

(上接第 27 页) 研究结果表明低氮条件下长白 9 号产量高于中、高氮处理, 这是因为盆栽条件下水稻群体较小, 群体内个体之间生长竞争没有大田条件下激烈, 盆土中养分供应能力较强, 而且肥料不会流失, 因此, 虽然盆栽最佳施氮量为 100 kg/hm², 但考虑到生产上氮素肥料会有一定的损失, 尤其是盐碱地较重时水稻对氮素的吸收利用会受到一定影响, 综合考虑, 在盐碱地大田生产条件下, 最佳施氮量应在中氮即 150 kg/hm² 左右。

朱兆良等^[8]对 199 个水稻品种的氮效率参数的研究表明, 随着施氮水平的增加, 氮利用效率有所下降, 童依平等^[12]在小麦上的研究结果也表明, 氮利用效率随供氮水平的增加而降低。本研究结果与上述研究结果相一致。已有研究结果指出, 氮利用效率与产量呈极显著正相关^[8], 本试验研究结果表明在低氮水平水稻产量最高, 也印证了这一观点。

参考文献:

- [1] 梁书民. 中国农业种植结构及演化的空间分布和原因分析[J]. 中国农业资源与区划, 2006, 27(2): 29–34.
- [2] 宫攀, 陈仲新, 唐华俊, 等. 土地覆盖分类系统研究进展[J]. 中国农业资源与区划, 2006, 27(2): 35–40.
- [3] Gomez J. Salinity and nitrogen fertilization affecting the macronutrient content and yield of sweet pepper plants[J]. Plant Nutr, 1996(19): 353–359.
- [4] Shen Z G, Shen Q R, Liang Y C, et al. Effect of nitrogen on the growth and photosynthetic activity of salt-stressed barley[J]. Plant Nutr, 1994(17): 787–799.
- [5] Khan M G, Silberbush M, Lips S H. Physiological studies of salinity and nitrogen interaction in alfalfa. I. Biomass production and root development[J]. Plant Nutr, 1994(17): 657–668.
- [6] Ali A. Effect of Salinity and mixed ammonium and nutrition on the growth and nitrogen utilization of barley J. Agron[J]. Crop Sci, 2001(186): 223–228.
- [7] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [8] 朱兆良, 张福锁. 主要农田生态系统氮素行为与氮肥高效利用的基础研究[M]. 北京: 科学技术出版社, 2010.
- [9] 霍星, 史海滨, 田德龙, 等. 盐分条件下水氮对向日葵影响及其产量模型研究[J]. 节水灌溉, 2012(6): 22–26.
- [10] 张耀鸿, 张亚丽, 黄启为, 等. 不同氮肥水平下水稻产量以及氮素吸收、利用的基因型差异比较[J]. 植物营养与肥料学报, 2006, 12(5): 616–621.
- [11] 鲁艳红, 廖育林, 汤海涛, 等. 不同施氮量对水稻产量、氮素吸收及利用效率的影响[J]. 农业现代化研究, 2010, 31(4): 479–483.
- [12] 童依平, 李继云, 李振声. 农作物氮素利用效率基因型差异及其机理[J]. 生态农业学报, 1999(2): 23–27.