

## 尖孢镰刀菌致病机理和化感作用研究进展

高晓敏<sup>1</sup> 王琚钢<sup>2</sup> 马立国<sup>1</sup> 云兴福<sup>1\*</sup>

(1. 内蒙古农业大学 农学院 内蒙古 呼和浩特 010019)

(2. 内蒙古农业大学 林学院 内蒙古 呼和浩特 010019)

**摘要：**尖孢镰刀菌引起的枯萎病在生产中的防控相当困难。通过总结国内外相关文献，综述近年来有关尖孢镰刀菌致病机理和化感作用的研究进展。尖孢镰刀菌通过分泌毒素和细胞壁降解酶共同致病，谱系特异性区域的存在是其致病性强和宿主范围广的主要原因；在尖孢镰刀菌各专化型中已分离出大量致病相关基因；其他植物和拮抗微生物(木霉菌、丛枝菌根真菌、非致病性尖孢镰刀菌以及植物生长促生菌)可以分泌化感物质，作用于宿主植物和尖孢镰刀菌，直接抑制尖孢镰刀菌的生长或激活宿主植物的防御反应。未来有关尖孢镰刀菌致病机理研究应该在基因组测序基础上构建精细的遗传图谱；对化感作用的研究应当深入探讨分子机理，利用高通量测序技术在转录组或蛋白组水平上明确宿主植物抗枯萎病相关基因，同时利用分子标记辅助育种来筛选新的抗枯萎病品种。

**关键词：**尖孢镰刀菌，枯萎病，致病机理，化感作用

## Research advances on the mechanism of pathogenesis and allelopathy of *Fusarium oxysporum*

GAO Xiao-Min<sup>1</sup> WANG Ju-Gang<sup>2</sup> MA Li-Guo<sup>1</sup> YUN Xing-Fu<sup>1\*</sup>

(1. College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010019, China)

(2. College of Forestry, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010019, China)

**Abstract:** Plant wilt is one of disease difficult control caused by *Fusarium oxysporum* in crop and vegetables production field. Here is a review about domestic and overseas studies on pathogenesis by *F. oxysporum* and the application of allelopathic. Co-pathogenesis caused by *F. oxysporum* secretion of toxins and cell wall degrading enzymes in host plants. The lineage-specific region is the reason of *F. oxysporum* with strongly virulent and widely host. Different genes associated with its disease mechanisms have been isolated respectively in specialized *F. oxysporum* strains. However, some plants and microorganism (*Trichoderma* spp., arbuscular mycorrhizal fungi, non-pathogenic *F. oxysporum*, and plant growth promoting rhizobacteria) release allelochemicals which directly inhibit the growth of *F. oxysporum* or active defense reaction of host plants. For the furthermore in future, genome sequencing will be essential for building accurate genetic maps of different pathotypes of *F. oxysporum*. And gene-gene relationships between *F. oxysporum* and the resistance host plant should

基金项目：国家自然科学基金项目(No. 31160100)；内蒙古自治区应用技术与开发项目(No. 20110711)

\*通讯作者：✉: yxf5807@sohu.com

收稿日期：2014-05-15；接受日期：2014-07-09；优先数字出版日期(www.cnki.net)：2014-07-31

be exploded. High-throughput technologies will be necessary at the level of transcriptome as well as at the proteome level. Screening new plant varieties for resistance blight will also be developed by molecular marker assisted breeding.

**Keywords:** *Fusarium oxysporium*, *Fusarium* wilt, Pathogenesis, Allelopathy

在农业生产中,枯萎病是大多数作物易遭受的一种严重土传病害,它通常是由细菌或者真菌引起的<sup>[1]</sup>。在这些病原菌中,尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporium*)最为常见,主要危害葫芦科(Cucurbitaceae)植物、香蕉(*Musa nana*)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)和棉花(*Gossypium* spp.)等高经济价值作物。尖孢镰刀菌的防控十分困难,主要是因为它除了在宿主植物中存活外,在土壤及空气中存活10年以上仍表现出很强的致病性<sup>[2]</sup>。

随着人们对该病的重视,有关尖孢镰刀菌型枯萎病的研究不断增多。加之近年来技术的不断进步,特别是分子生物学技术的快速发展,关于该病致病机理及相关化感作用的研究取得了很大进展。本文中,我们通过总结相关文献,结合本研究组的一些实际工作,从尖孢镰刀菌的致病机理和化感作用两个方面来介绍尖孢镰刀菌相关研究进展,并对未来研究进行了展望。

## 1 尖孢镰刀菌致病机理

### 1.1 生理水平上致病机理

**1.1.1 导管阻塞:**植物细胞壁是尖孢镰刀菌感染植物的第一个障碍。植物细胞壁的主要成分是纤维素和果胶,其中纤维素是由 $\beta$ -1,4-糖苷键或 $\beta$ -1,3-糖苷键构成的大分子多糖。尖孢镰刀菌可以分泌果胶酶、纤维素酶以及 $\beta$ -葡萄糖苷酶等3种细胞壁降解酶来降解植物的细胞壁,植物细胞壁被降解后,果胶阻塞宿主植物的导管,阻碍宿主植物吸收水分,导致植物萎蔫致死<sup>[3]</sup>。

Lee等<sup>[4]</sup>用植保素从尖孢镰刀菌中鉴定出了控制植物细胞壁性质的3个基因:*FOR1*、*FOR2*和*FOR3*,其中*FOR3*编码 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶,降解植物细胞壁中纤维素;Kikot等研究认为果胶酶与大多数致病真菌的致病力有关,在植物感染病原真菌

的过程中,真菌分泌果胶酶活性的大小决定着植物的发病程度<sup>[5]</sup>;同样地,纤维素酶活性也影响尖孢镰刀菌的致病力,这在西瓜枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *niveum*, Fon)和黄瓜枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *cucumerinum*, Foc)的研究中已得到证实。

除了这3种细胞壁降解酶外,尖孢镰刀菌中还有编码内切多聚半乳糖醛酸酶、外切半乳糖醛酸酶、果胶酸内裂解酶以及木聚糖酶基因存在,Jonkers等<sup>[6]</sup>发现,利用基因敲除技术敲除其中任何一个编码此类蛋白的基因,都会导致尖孢镰刀菌对宿主致病性全部或部分丧失。

**1.1.2 致病毒素:**5-丁基-2-吡啶甲酸,又名镰刀菌酸,是镰刀菌属(*Fusarium*)真菌分泌的非专化型毒素。镰刀菌酸损伤宿主植物根系细胞膜,增强根系细胞的通透性,同时降低线粒体活性氧的含量、阻止ATP合成,从而导致植物根系水分吸收受阻及生长受到抑制<sup>[7]</sup>。Michilese等证实,如果阻断尖孢镰刀菌的 $\beta$ -酮己二酸途径,尖孢镰刀菌就不再具有致病性,而 $\beta$ -酮己二酸正是镰刀菌酸合成的前体。目前关于镰刀菌酸在尖孢镰刀菌致病性上也有一些负面的证据。比如:非致病性镰刀菌属真菌也能分泌镰刀菌酸,少量的镰刀菌酸反而可以诱导植物合成植保素<sup>[8]</sup>。

除了镰刀菌酸外,脱氢镰刀菌酸、伏马菌素、恩镰孢毒素、串珠镰刀菌素、白僵菌素、卡毒素、麦角固醇以及玉米赤霉酮也被认为是尖孢镰刀菌产生的毒素<sup>[9]</sup>。这些致病毒素不仅损伤植物根系,同样影响宿主植物的种子萌发和形态结构。蒋荷等用含有镰刀菌酸的粗毒素处理黄瓜(*Cucumis sativus*)种子,种子萌发率显著降低<sup>[10]</sup>。李赤等发现,粗毒素和单纯的镰刀菌酸处理香蕉叶片后,均发生质壁分离;叶绿体数量及其内部淀粉颗粒数量

显著减少,出现大量的嗜饿颗粒,叶绿体片层膨胀扭曲并分解;线粒体变形,脊数量减少,最终膜局部破裂,内含物外流<sup>[11]</sup>。

关于导管阻塞与致病毒素,目前倾向于两者共同致病。镰刀菌酸这些毒素被认为是尖孢镰刀菌早期侵染宿主植物的信号物质,毒素与植物根系细胞膜特定蛋白质结合<sup>[12]</sup>,损伤宿主植物的根系细胞膜,促使宿主植物发生形态变化,为病菌的定殖打下基础,然后尖孢镰刀菌分泌各种细胞壁降解酶,导致宿主植物导管运输阻塞,植株萎蔫致死。

## 1.2 尖孢镰刀菌致病相关基因

在尖孢镰刀菌中,番茄专化型(*F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*, Fol)基因组测序已经完成,该菌共有 15 条染色体,基因组大小 61 Mb,目前已发现 17 817 个功能基因;通过其基因组分析发现:整个基因组的 1/4 为谱系特异性(Lineage-specific)区域,该区域富含转座子及与致病相关的基因<sup>[13]</sup>,由于该区域的存在,尖孢镰刀菌经常发生基因组水平转移,易出现寄主专化型和生理小种,这是尖孢镰刀菌致病力强和宿主范围广的主要原因<sup>[14]</sup>。

一般来说,尖孢镰刀菌致病要经历菌丝生长、信号识别、定殖以及蔓延 4 个阶段。(1) 在菌丝生长阶段:目前已从 Fol 中分离出基因 *fmk1*,该基因编码促分裂源活化蛋白激酶激酶(Mitogen activated protein kinase kinase, MKPK),促使孢子萌发与菌丝伸长。(2) 菌丝伸长后,要与宿主植物发生信号识别,尖孢镰刀菌的 G 蛋白与宿主植物细胞膜上受体及效应物发生相互作用<sup>[15]</sup>;在信号识别的过程中,编码香蕉枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *cubense*, Focu) G 蛋白  $\alpha$  亚基的基因 *fga1*, Foc G 蛋白  $\alpha$  亚基的基因 *fga1*、*fga2* 以及  $\beta$  亚基基因 *fgb* 已经被分离出来,而尖孢镰刀菌的  $\gamma$  亚基基因分离尚未见诸报道;除此之外, van der Does 等从 Fol 中分离出来效应器因子 *six1*,该基因在活体细胞中大量表达,参与尖孢镰刀菌从腐生到寄生的转化。(3) 在尖孢镰刀菌定殖阶段, Jonkers 等<sup>[6]</sup>从 Fol 分离出编码泛素连接蛋白酶复合体的基因

*frp1*, Kim 等从尖孢镰刀菌 O-685 中分离出编码环腺苷酸磷酸-蛋白激酶 A 的基因,相关的突变体实验证实这两个基因对尖孢镰刀菌的定殖必不可少;另外,在甜瓜枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *melonis*, Fom)中发现的锌指蛋白转录因子和线粒体载体蛋白也和尖孢镰刀菌在宿主植物中的定殖密切相关<sup>[16]</sup>。(4) 病菌蔓延阶段, Fol 中发现一个转录因子 *sge1*,编码形态分化相关的蛋白,参与尖孢镰刀菌在宿主植物中生长;Focu 和 Fol 中分离出了编码 ABC 转运蛋白的基因 *foABC1*,ABC 转运蛋白负责毒素在宿主植物细胞中的转运。

可以预见的是,随着尖孢镰刀菌基因组的破译逐渐进行,越来越多的尖孢镰刀菌致病相关基因会被发现,其致病机理也会更加明了。

## 2 尖孢镰刀菌相关化感作用

化感作用因没有向土壤中引入难降解的化学物质,不会带来诸如农药残留等环境问题,符合现代生态农业的发展思路,利用化感作用来防控尖孢镰刀菌引起的枯萎病已成为近年来的研究热点。对尖孢镰刀菌化感作用研究较多的是利用植物间作和拮抗微生物防治枯萎病。

### 2.1 植物间作对尖孢镰刀菌的化感作用

利用植物间作防控枯萎病代表性例子有:旱稻(*Oryza sativa* L.)和西瓜(*Citrullus lanatus*)间作防控西瓜枯萎病,韭菜(*Allium tuberosum*)和香蕉间作防控香蕉枯萎病以及西芹(*Apium graveolens*)与黄瓜间作防控黄瓜枯萎病。

Hao 等研究表明,大田状态下,旱稻和西瓜间作或轮作后,旱稻可以向西瓜根际分泌阿魏酸、水杨酸以及一些酚类物质来抑制 Fon 的生长,而且外源施加这些化感物质,不论是在体外培养,还是接种在西瓜上,均能抑制 Fon 的生长,利用旱稻和西瓜间作或轮作,可以显著改善西瓜重茬时遭受的枯萎病害<sup>[17]</sup>。

Zhang 等研究了韭菜和香蕉间作防控香蕉枯萎病机理:韭菜的水浸提液和挥发物均对 Focu 表

现出较强的抑菌作用<sup>[18]</sup>；但是浓缩的水浸提液的抑菌效果低于原浸提液；在韭菜叶和根的挥发物中发现了 2-甲基-2-戊烯醛和 4 种有机硫化物(二甲基三硫醚、二甲基二硫醚、二丙基二硫醚和丙基三硫醚)，这些物质在封闭系统中均能抑制 *Focu* 孢子萌发和菌丝生长。

本课题组的研究也表明：秋茬种植过西芹的畦子，第 2 年春茬种植黄瓜很少发或不发黄瓜枯萎病，而未种植过西芹的畦子则黄瓜枯萎病发生严重。室内和田间实验也证实，西芹种子和根物质(鲜根、腐根以及根际土)中化感物质均能够抑制 *Foc* 的生长；西芹和 *Foc* 之间还存在气体化感作用，西芹离体挥发物在密封系统中也能显著抑制 *Foc* 的生长<sup>[19]</sup>。此外，周宝利研究小组的工作显示大蒜(*Allium sativum*)和洋葱(*Allium cepa*)也可以成为利用间作防控黄瓜枯萎病的材料。

除了上述研究，Friberg 等发现芥菜(*Brassica juncea*)可以通过改变土壤中微生物群落结构来降低由立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)和尖孢镰刀菌引起的胡萝卜猝倒病发病率<sup>[20]</sup>，这是因为芥菜可以向土壤中分泌除硫氰酸酯、异硫氰酸酯、腈以及 Oxazolidinethiones 等 4 种物质。Rauf 和 Javid 也证实藜(*Chenopodium album*)提取物可以防控由尖孢镰刀菌引起洋葱根腐病<sup>[21]</sup>。这些也可以作为利用植物间作防控枯萎病的材料。

## 2.2 拮抗微生物对尖孢镰刀菌的化感作用

对感染枯萎病植株来说，其根际不仅有尖孢镰刀菌，还有其他微生物的存在。在这些数量庞大的根际微生物中，一些微生物可以对尖孢镰刀菌形成拮抗作用，这主要包括一些真菌和细菌<sup>[22]</sup>。

**2.2.1 拮抗真菌：**目前防治枯萎病应用最多的真菌是木霉菌(*Trichoderma* spp.)、丛枝菌根真菌和非致病性尖孢镰刀菌。

Chen 等<sup>[23]</sup>发现，用生产醋的尾料(41%)、稻草(20%)、牛粪(3.9%)和含有哈茨木霉(*T. harzianum*)接种物(7.6%)在 25.9 °C 发酵 36.7 d 而成的生物肥料可显著防治黄瓜枯萎病；Zhang 等<sup>[24]</sup>的进一步研

究发现，外源施加哈茨木霉后，每克土壤中 *Foc* 的内源转录间隔区(Internally transcribed spacer, ITS)拷贝数从  $10^3$  降低到  $10^2$ ，而土壤中酚酸含量显著升高；木霉菌抑制枯萎病发生的原因是诱导植物防御反应的发生以及产生降解病菌细胞壁相关酶<sup>[25]</sup>。

除了木霉菌外，丛枝菌根真菌同样可以用来防治枯萎病；王倡宪和郝志鹏发现，接种丛枝菌根真菌后，可以显著降低黄瓜枯萎病的发病率<sup>[26]</sup>；丛枝菌根共生体提高植物营养和水分的吸收，增加植物的生长，一定程度上减轻了病害；另外，它还可以和病原菌竞争侵染位点和营养，从而提高植物对枯萎病的抗性<sup>[27]</sup>。

最后一种在枯萎病防治中运用较多的真菌是非致病性尖孢镰刀菌，即尖孢镰刀菌的弱毒菌株；人工单独接种非致病性尖孢镰刀菌或与致病性菌株混合接种<sup>[28]</sup>，均能降低黄瓜枯萎病的发生；钱程等用西芹的种子和根物质浸提液连续处理 *Foc* 5–6 代后可获得致病力为 0 的弱毒菌株，后续的田间试验也证实了这些弱毒菌株可以诱导黄瓜幼苗产生枯萎病抗性<sup>[29]</sup>；非致病性尖孢镰刀菌诱导作物产生枯萎病抗性的作用机理是和致病性菌株竞争侵染位点和营养，增加宿主植物中几丁质酶的积累等。

**2.2.2 植物生长促生菌：**植物生长促生菌(Plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)是一类对植物生存非常有益的细菌微生物统称<sup>[30]</sup>，常被用来防控枯萎病。这类微生物对尖孢镰刀菌的化感作用机理主要有：(1) 加速土壤中有有机质矿化，增加植物对磷和氮的吸收，促进植物的生长，从而减弱枯萎病的危害。(2) 改变植物体内激素平衡：PGPR 自身可以产生植物激素<sup>[31]</sup>，改善植物的生长状况；此外，它还能影响植物自身的激素合成，Martinuz 等报道根际固氮菌可诱导激活番茄的乙烯和茉莉酸合成途径<sup>[32]</sup>，这些激素增加了植物抵御尖孢镰刀菌入侵的能力。(3) 产生引起土传病原真菌细胞壁变形或者降解的几丁质酶、 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶和蛋

白酶<sup>[33]</sup>。(4) 产生铁细胞螯合土壤中铁和其它金属离子, 与尖孢镰刀菌竞争铁元素和碳源<sup>[34]</sup>, 此类 PGPR 主要是芽孢杆菌(*Bacillus* spp.)和假单胞菌(*Pseudomonas* spp.), 目前已经开发成熟的抗枯萎病芽孢杆菌菌株有 W19 和 NJN-6。(5) 产生抗生素: Castillo 等从蛇藤(*Kennedia nigriscans*)中分离出内生细菌链霉菌(*Streptomyces*)-30562 可以产生一种广谱抗生素 Munumbicins, Munumbicins 在体外能够抑制尖孢镰刀菌的生长<sup>[35]</sup>。

### 3 结语与展望

尖孢镰刀菌通过分泌毒素与细胞壁降解酶导致宿主植物发病, 尖孢镰刀菌番茄专化型的全基因组测序已经完成, 谱系特异性区域的存在是其宿主范围广和致病性强的主要原因; 在尖孢镰刀菌各种专化型中已经分离出了许多与致病密切相关的基因; 目前对尖孢镰刀菌化感作用的研究集中在利用植物间作和拮抗微生物防控枯萎病方面, 其他植物和拮抗微生物(木霉菌、丛枝菌根真菌、非致病性尖孢镰刀菌以及植物生长促生菌)可以分泌化感物质作用于宿主植物或者尖孢镰刀菌, 直接抑制尖孢镰刀菌的生长或激活宿主植物的防御反应, 一定程度上可以代替化学农药来防控尖孢镰刀菌型枯萎病。

有关尖孢镰刀菌致病机理的研究应继续拓展, 可以在现有的基因组数据基础上, 利用 RNA 干扰和基因敲除等新技术去发现尖孢镰刀菌中新的致病相关基因<sup>[36]</sup>, 同时构建各专化型精细遗传图谱, 这不仅有助于进一步明确尖孢镰刀菌的致病机制, 同时也能为防治枯萎病提供新的思路。

尖孢镰刀菌化感作用的研究已深入到探讨分子机理的阶段<sup>[37]</sup>。高通量测序技术的出现, 可以使研究者们从转录组或者蛋白组水平去深入探讨一些有益于化感作用的分子机理, 确定宿主植物抗枯萎病相关的基因<sup>[38]</sup>, 有助于寻找更好的防控措施。

此外, 番茄<sup>[39]</sup>、黄瓜<sup>[40]</sup>、西瓜<sup>[41]</sup>等易感枯萎病作物的基因组测序已经完成, 未来研究中可以利

用单核苷酸多态性 (Single nucleotide polymorphisms, SNP) 等分子标记技术构建高密度基因连锁图谱, 精确定位那些控制优良农艺性状和抗枯萎病相关的基因在基因组上的位置, 从而快速又准确地培育抗枯萎病新品种。

### 参考文献

- [1] Zhou XG, Yu GB, Wu FZ. Responses of soil microbial communities in the rhizosphere of cucumber (*Cucumis sativus* L.) to exogenously applied *p*-hydroxybenzoic acid[J]. Journal of Chemical Ecology, 2012, 38(8): 975-983.
- [2] Wu HS, Zhou XD, Shi X, et al. *In vitro* responses of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* to phenolic acids in decaying watermelon tissues[J]. Phytochemistry Letters, 2013, 8: 171-178.
- [3] King BC, Waxman KD, Nenni NV, et al. Arsenal of plant cell wall degrading enzymes reflects host preference among plant pathogenic fungi[J]. Biotechnology for Biofuels, 2012, 4: 4.
- [4] Lee H, Damsz B, Woloshuk CP, et al. Use of the plant defense protein osmotin to identify *Fusarium oxysporum* genes that control cell wall properties[J]. Eukaryotic Cell, 2010, 9 (4): 558-568.
- [5] Kikot GE, Hours RA, Alconada TM. Contribution of cell wall degrading enzymes to pathogenesis of *Fusarium graminearum*: a review[J]. Journal of Basic Microbiology, 2009, 49(3): 231-240.
- [6] Jonkers W, Rodrigues CDA, Rep M. Impaired colonization and infection of tomato roots by the delta *frp1* mutant of *Fusarium oxysporum* correlates with reduced CWDE gene expression[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2009, 22(5): 507-518.
- [7] Bani M, Rispal N, Evidente A, et al. Identification of the main toxins isolated from *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* race 2 and their relation with isolates pathogenicity[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2014, 62(12): 2574-2580.
- [8] Waskiewicz A, Golinska P, Karolewskib Z. Formation of fumonisins and other secondary metabolites by *Fusarium oxysporum* and *F. proliferatum*: a comparative study[J]. Food Additives and Contaminants, 2010, 27(5): 608-615.
- [9] 孙勇, 曾会才, 彭明, 等. 香蕉枯萎病致病分子机理与防治研究进展[J]. 热带作物学报, 2012, 33(4): 759-766.
- [10] 蒋荷, 郑慧慧, 曹莎, 等. 黄瓜种传镰刀菌粗毒素检测及其致害作用[J]. 中国农业大学学报, 2013, 18(3): 101-107.
- [11] 李赤, 黎永坚, 于莉, 等. 香蕉枯萎病毒毒素对香蕉叶片超微结构的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2011, 33(2): 158-164.
- [12] Gupta S, Chakraborti D, Sengupta A, et al. Primary metabolism of chickpea is the initial target of wound inducing early sensed *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceri* race I[J]. PLoS One, 2010, 5(2): e9030.

- [13] Schmidt SM, Houterman PM, Schreiver I, et al. MITEs in the promoters of effector genes allow prediction of novel virulence genes in *Fusarium oxysporum*[J]. BMC Genomics, 2013, 14: 119.
- [14] Ma LJ, Geiser DM, Proctor RH, et al. *Fusarium* pathogenomics[J]. Annual Review of Microbiology, 2013, 67: 399-416.
- [15] Chikh-Rouhou H, Sta-Baba R, Ayed C, et al. Physiological races of *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* in Tunisia[J]. Phytoparasitica, 2013, 41(5): 593-596.
- [16] Ulloa M, Huttmacher RB, Roberts PA, et al. Inheritance and QTL mapping of *Fusarium* wilt race 4 resistance in cotton[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(5): 1405-1418.
- [17] Hao WY, Ren LX, Ran W, et al. Allelopathic effects of root exudates from watermelon and rice plants on *Fusarium oxysporum* f.sp. *niveum*[J]. Plant and Soil, 2010, 336(1/2): 485-497.
- [18] Zhang H, Mallik A, Zeng RS. Control of panama disease of banana by rotating and intercropping with Chinese chive (*Allium tuberosum* rotter): role of plant volatiles[J]. Journal of Chemical Ecology, 2013, 39(2): 243-252.
- [19] 陈磊, 李蕾, 项鹏宇, 等. 西芹挥发物对黄瓜枯萎病菌的化感作用[J]. 生态学杂志, 2012, 31(4): 871-881.
- [20] Friberg H, Edel-Hermann V, Faivre C, et al. Cause and duration of mustard incorporation effects on soil-borne plant pathogenic fungi[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2009, 41(10): 2075-2084.
- [21] Rauf S, Javaid A. Antifungal activity of different extracts of *Chenopodium album* against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cepae*, the cause of onion basal rot[J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2013, 15(2): 367-371.
- [22] Zhao S, Liu DY, Ling N, et al. Bio-organic fertilizer application significantly reduces the *Fusarium oxysporum* population and alters the composition of fungi communities of watermelon *Fusarium* wilt rhizosphere soil[J]. Biology and Fertility Soils, 2014, 50(5): 765-774.
- [23] Chen LH, Yang XM, Raza W, et al. Solid-state fermentation of agro-industrial wastes to produce bioorganic fertilizer for the biocontrol of *Fusarium* wilt of cucumber in continuously cropped soil[J]. Bioresource Technology, 2011, 102: 3900-3910.
- [24] Zhang FZ, Zhu Z, Yang XM, et al. *Trichoderma harzianum* T-E5 significantly affects cucumber root exudates and fungal community in the cucumber rhizosphere[J]. Applied Soil Ecology, 2011, 72: 41-48.
- [25] Blaya J, López-Mondéjar R, Lloret E, et al. Changes induced by *Trichoderma harzianum* in suppressive compost controlling *Fusarium* wilt[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2013, 107(1): 112-119.
- [26] 王倡宪, 郝志鹏. 丛枝菌根真菌对黄瓜枯萎病的影响[J]. 菌物学报, 2008, 27(3): 395-404.
- [27] Manila S, Nelson R. Biochemical changes induced in tomato as a result of arbuscular mycorrhizal fungal colonization and tomato wilt pathogen infection[J]. Asian Journal of Plant Science and Research, 2014, 4(1): 62-68.
- [28] Freeman S, Protasov A, Sharon M, et al. Obligate feed requirement of *Fusarium* sp. nov. an avocado wilting agent, by the ambrosia beetle *Euwallacea* aff. *forficata*[J]. Symbiosis, 2012, 58(1/3): 245-251.
- [29] 钱程, 高晓敏, 包妍妍, 等. 西芹种子浸提液处理后黄瓜枯萎病菌弱毒菌株的筛选[J]. 生态学杂志, 2013, 32(1): 82-90.
- [30] Pérez-Montaña F, Alias-Villegas C, Bellogín RA, et al. Plant growth promotion in cereal and leguminous agricultural important plants: from microorganism capacities to crop production[J]. Microbiological Research, 2014, 169(5/6): 325-336.
- [31] Abbasi MK, Sharif S, Kazmi M, et al. Isolation of plant growth promoting rhizobacteria from wheat rhizosphere and their effect on improving growth, yield and nutrient uptake of plants[J]. Plant Biosystems, 2011, 145(1): 159-68.
- [32] Martinuz A, Schouten A, Sikora RA. Systemically induced resistance and microbial competitive exclusion: implications on biological control[J]. Phytopathology, 2012, 102(3): 260-266.
- [33] Aeron A, Pandey P, Kumar S, et al. Emerging role of plant growth promoting rhizobacteria[A]//Maheshwari DK. Bacteria in Agrobiolgy: Crop Ecosystem[M]. Berlin: Springer Verlag Berlin Heidelberg, 2011: 1-26.
- [34] Tank N, Rajendran N, Patel B, et al. Evaluation and biochemical characterization of a distinctive pyoverdine from a *Pseudomonas* isolated from chickpea rhizosphere[J]. Brazilian Journal of Microbiology, 2012, 43(2): 639-648.
- [35] Castillo UF, Strobel GA, Ford EJ, et al. Munumbicins, wide-spectrum antibiotics produced by streptomycetes NRRL 30562 endophytic on *Kenedia nigriscans*[J]. Microbiology, 2002, 148(Pt9): 2675-2685.
- [36] Sabbavarapu MM, Sharma M, Chamarthi SK, et al. Molecular mapping of QTLs for resistance to *Fusarium* wilt (race 1) and *Ascochyta* blight in chickpea (*Cicer arietinum* L.)[J]. Euphytica, 2013, 193(1): 121-133.
- [37] Michielse CB, Reijnen L, Olivain C, et al. Degradation of aromatic compounds through the  $\beta$ -ketoadipate pathway is required for pathogenicity of the tomato wilt pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*[J]. Molecular Plant Pathology, 2012, 13(9): 1089-1100.
- [38] Ghag SB, Shekhawat UK, Ganapathi TR. Host-induced post-transcriptional hairpin RNA-mediated gene silencing of vital fungal genes confers efficient resistance against *Fusarium* wilt in banana[J]. Plant Biotechnology Journal, 2014, 12(5): 541-553.
- [39] Zounie M, Latche A, Rousseau C, et al. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution[J]. Nature, 2011, 485(7400): 635-641.
- [40] Guo L, Rasool A, Li C. Antifungal substrates of bacterial origin and plant disease management[A]//Maheshwari DK. Bacteria in Agrobiolgy: Disease Management[M]. Berlin: Springer Verlag Berlin Heidelberg, 2013: 473-485.
- [41] Huang SW, Li RQ, Zhang ZH, et al. The genome of the cucumber, *Cucumis sativus* L.[J]. Nature Genetics, 2009, 41: 1275-1282.