

木霉属分类研究进展*

章初龙¹ 徐同²

(1 中国科学院真菌地衣系统学开放实验室,北京 100080)
(2 浙江大学农业与生物技术学院植物保护系,杭州 310029)

摘要: 概述了木霉属分类研究的概况、进展及对木霉属分类研究的展望。

关键词: 木霉属;分类;进展

中图分类号: Q 949.331.09 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-390X(2000)02-0269-06

木霉是一类普遍存在的真菌,常见于土壤中,是土壤微生物的重要群落,从植物根围、叶围、种子及球茎表面,植物残体及腐朽木材上都可以分离到。某些木霉具有活性很强的纤维素酶、几丁质酶等水解酶类,可用于生产纤维素酶和微生物源的糖蛋白以及用于植病生防。此外,少数木霉种能引起蘑菇的病害。鉴于木霉在工农业生产中具有很大的应用潜力,世界各国从事木霉研究的学者及发表的专著甚巨。但是,尽管对木霉的研究和应用很是活跃,木霉的分类仍存在很大的分歧。本文概述了该属的研究概况以及分类学研究现状及进展。

1 木霉的研究概况

木霉的研究最早可追溯到 200 多年前, Persoon 于 1794 年建立了木霉属 (*Trichoderma* Pers.)。现已证明 Persoon 当时所研究的 4 个真菌只有 *Trichoderma viride* Pers. 属于木霉,而其余 3 个真菌分别是 *Sporotrichum aureum* Pers. ex Fr., *Xylohypha nigrescens* (Pers. ex Fr.) Mason, *Trichothecium roseum* (Pers.) Link ex S. F. Gray. Persoon 当时并没有认识到木霉的有性型。直到半个多世纪以后, *Trichoderma viride* 和其有性型 *Hypocrea rufa* 的关系才由 Tulasne (1860) 阐明,到了 1902 年,木霉与其有性型的关系才被完全接受。

1871 年, Harz 提出了第一个精确的木霉属的定界,强调微观特征,特别是瓶梗(phialide)在木霉

属定界上的重要性。1902 年, Koning 首先从土壤中分离得到木霉。1939 年, Bisby 研究了木霉的变异性,认为这些形态变异的木霉菌株都可描述为一个种,即 *T. viride*。总的来说,在 Persoon 之后的约一个半世纪里,木霉只是一些真菌分类学者偶尔涉及的问题,并没有引起人们的特别关注。这种状况一直持续到第二次世界大战。从二战到本世纪 60 年代后期的 20 多年间,由于认识到木霉菌具有非凡的纤维素分解本领,美国以及欧洲和亚洲的许多国家的实验室开始对木霉进行深入的研究。这是木霉研究的第一个黄金时期。

也是在 60 年代, Rifai 和 Webster 开始了木霉菌的分类研究,发表了一系列的研究论文^[1,2,3,4,5],并集其大成于“*A revision of the genus Trichoderma*”,提出了第一个木霉属的分类系统。Rifai 将木霉属分为 9 个集合种 (species aggregates)。集合种概念的提出受到了许多研究者的欢迎,使人们第一次可以比较准确地认识木霉“种”。这许许多多的研究者感兴趣的并不是分类本身,也不是纤维素的降解,而是有些木霉种,多数是 *T. harzianum* 和 *T. viride* 所具有的拮抗植物病原真菌生长的本领。至今,将木霉的这种拮抗作用应用于生防实践仍然是各国科学家孜孜不倦所研究的重要课题之一。这是木霉研究的第二个黄金时期。

除了 Rifai 和 Webster 以外, Dingley^[6] (1957) 通过子囊孢子培养的方法研究了木霉及其有性型

* 收稿日期: 2000-04-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(39970002),中国科学院微生物所真菌地衣系统学开放实验室项目。

作者简介: 章初龙(1971-),男,浙江上虞人,在读博士,从事木霉、镰刀菌的分类及木霉拮抗机制和生物防治等研究。

的联系。而在各个方面,以日本学者 Doi 的研究最具特色,他研究了木霉及其有性型,发表了一系列的研究论文^[7~18]。Samuel 和其同事^[19,20]进一步研究了有性型的分类。除了 *Hypocrea* 以外,木霉的有性型还与 *Podostroma* P. Karst^[9]有关。80 年代中后期到 90 年代初 Bissett 提出了一个新的分类系统^[21,22,23,24,25]。在其分类系统中引进了组的概念,他将木霉属分成了 5 个组,组下设若干个种。Gams 和 Bissett^[26](1999)接受了 4 个组,取消了 *Saturnisporum* 组。Rifai(1969), Bissett(1984, 1991, a-c, 1992)、Gams 和 Bissett(1999)的分类系统比较见附表。

2 木霉分类研究现状及进展

Rifai(1969)的集合种是以分生孢子梗、孢子形态为主要依据确定的,这个系统至今仍然在木霉鉴定中使用,尽管现在已经认识到集合种不能容纳所有的形态变异。Bissett 的分类系统是在 Rifai(1969)的集合种基础上发展起来的,也是以分生孢子梗分枝方式及结构为主要特征建立的,这个系统还将 *Hyporea* 的所有无性型都归到木霉属内,从而使木霉属分生孢子梗分枝结构更加复杂多变。Rifai、Bissett 的分类系统都是以无性型形态性状为依据建立起来的,而形态性状易受环境影响而产生同塑性进而导致趋同进化,从而可能错误地确定性状的同源性,因而该分类系统不能真正反映木霉属各群间的亲缘关系和演化系统。以生物大分子为主要研究内容的分子系统学研究表明,不同分类水平的遗传变异可以被描述并用作木霉属级、种级的定界。

现根据最新的木霉分类系统,将木霉属下的 4 个组分别介绍如下:

2.1 Longibrachiatum 组

Longibrachiatum 组是 Bissett^[21]于 1984 年建立的,包括 *T. longibrachiatum* Rifai, *T. pseudokoningii* Rifai, *T. citrinoviride* Bissett, *T. atroviride* Bissett。因为 *T. atroviride* Bissett 与 *T. atroviride* Karsten 同名而不合法,1991 年 Bissett^[24]将 *T. atroviride* Bissett 更名为 *T. parceramosum* Bissett, 并将 *Trichoderma anam.* *H. schweinitzii* (Fr.: Fr.) Sacc. 也置于 Longibrachiatum 组中。

T. reesei E. G. Simmons 是 1977 年 Simmons 为纪念这个菌的主要研究者 Elwyn T. Reese 而建

立的,在形态和酶学特征上可与 *T. viride* Pers.: Fr 和 *T. longibrachiatum* Rifai 区别。rDNA ITS 序列^[27]研究证明 *T. reesei* 和 *T. longibrachiatum* 是相互独立的 2 个种,都属于 Longibrachiatum 组,另外 Kuhls et al.^[27,28]还证明 *T. reesei* 是 *H. jecorina* 的无性型。

Longibrachiatum 组的另外 2 个成员是 *T. saturnisporum* Hammill 和 *T. ghanense* Doi。这 2 个种最初归属于 *Saturnisporum* 组,是由 Doi 与其合作者于 1987 年建立的,这个组被 Bissett^[23]所接受。但是 Kuhls et al.^[27]的 rDNA ITS 序列研究表明 *T. saturnisporum* 和 *T. ghanense* 与 Longibrachiatum 组最初的 4 个种构成一个单系群,而且 *T. ghanense* 与 *T. parceramosum* 的 ITS 序列相同,因而取消了 *Saturnisporum* 组,而将这 2 个种归并入 Longibrachiatum 组。Muthumeenakshi 发现 *T. longibrachiatum* 可进一步分为 2 个亚群。Gams 和 Bissett^[26]在以上研究的基础上将这 8 个种置于 Longibrachiatum 组。

2.2 Trichoderma 组和 Pachybasium 组

Trichoderma 组和 Pachybasium 组都是 Bissett^[22]建立的。Trichoderma 组最初包括 5 个种: *T. koningii* Oud, *T. viride* Pers, *T. aureoviride* Rifai; *T. atroviride* Karsten 和 *Trichoderma anam.* *H. vinosa* Cooke。Pachybasium 组最初包括 20 个种: *T. hamatum* (Bon.) Bain., *T. harzianum* Rifai, *T. piluliferum* Webster & Rifai, *T. polysporum* (Link: Fr.) Rifai 等。Gams 和 Bissett^[26]将 Pachybasium 组的 *T. harzianum* Rifai 置于 Trichoderma 组,而在 Pachybasium 组中增加了 *T. inhamatum* Veerkamp & W. Gams。分子系统学研究^[27,29]表明 Trichoderma 组和 Pachybasium 组的种的异质性,并相互重叠。根据分子的、形态的证据对这 2 个组进行重新分类是必要的,而问题的关键是这 2 个组的 *T. harzianum*, *T. viride*, *T. hamatum* 等几个种的系统发育关系的研究。

2.2.1 *Trichoderma harzianum* Rifai

T. harzianum 是木霉属内最常见的一种,它广泛分布于土壤中,用作植病生防的木霉菌株很多属于这个种。Rifai^[5]以孢子纹饰的有无将它于 *T. viride* 分开,同时也提到 *T. aureoviride* 和 *T. harzianum* 之间的相似性。Bissett^[22]将 *T. harzianum* 归入 Pachybasium 组,并将 *T. in-*

hamatum 作为 *T. harzianum* 的异名处理^[23],但它同时指出 *T. harzianum* 与 *Pachybasium* 组的其它种间很少有明显的形态相似性,并且一些菌株可能被误认为 *Trichoderma* 组的 *T. koningii* 和 *T. aureoviride*,在菌落特征和分生孢子形态上 *Trichoderma* 组的 *T. atroviride* 与 *T. harzianum* 也很相似。所有这些都表示 *T. harzianum* 与 *Trichoderma* 组和 *Pachybasium* 组都有一定的联系和区别。因而 Gams 和 Bissett^[26]又将 *T. harzianum* 置于 *Trichoderma* 组。分子系统学研究^[29,30,31]证明 *T. harzianum* 是个复合种,根据 RFLP 和 RAPD。rDNA 序列可将它们分成 4 个独立的群,第 1, 2, 4 群亲缘关系较近,而第 3 群则与 *T. koningii* 和 *T. viride* 较近。而关于第 1 群与 *T. inhamatum* 的关系上且产生很大的分歧,Gams 和 Meyer 研究认为这是 2 个独立的种,而 Kuhls et al^[27]等支持 Bissett^[23])的观点,认为这不是 2 个独立的种。

2.2.2 *T. hamatum* (Bon.) Bain

T. hamatum (Bon.) Bain. 最早是由 Bonorden (1851) 作为 *Verticillium hamatum* Bon. 描述的,Bainier (1906) 将它修订为 *T. hamatum* (Bon.) Bain. Rifai^[5]根据分生孢子梗顶端部分不育和形成典型成簇的矮胖的产孢瓶体将它作为集合种描述。Rifai 的 *T. hamatum* 集合种还包括一些不形成这种不育的延长丝(elongation)的菌株,这些菌株类似于 *T. koningii*,尽管它们在瓶梗形态上可以加以区分。有些 *T. hamatum* 菌株也能产生类似于 *T. viride* 产生的可可气味。Bissett^[22]重新定义了 *T. hamatum* 并将其归于 *Pachybasium* 组。同工酶分析证明 *T. hamatum* 的一些菌株与 *T. virens* 相近。此外,rDNA 序列表明 *T. hamatum* 可区分为 2 个群,其中 1 个群与 *Trichoderma* 组的 *T. koningii*, *T. viride*, *T. atroviride* 相近,而另外 1 个群则与 *pachybasium* 组的 *T. virens* 相近。

2.2.3 *T. viride* Pers.

T. viride Pers. 是木霉属内最早建立的一个种,而在 Bisby(1939)之后的相当长的一段时间内,所有木霉菌株都被描述为 *T. viride*,其中包括工业上广泛应用的 *T. reesei*。Rifai^[5]将它作为一个集合种处理,其依据之一就是这个种能产生类似可可的芳香气味,现已证明这种芳香气味源于它产生的吡喃酮这种物质。但是, *Hypocrea rufa*, *T.*

harzianum 和 *T. hamatum* 的部分菌株也能产生这种物质。因此将能否产生这种芳香气味作为分类标准之一还有待于商榷。其依据之二就是这个种的分生孢子具有明显的纹饰。现已发现, *T. viride* 菌株具有 2 种不同的孢子纹饰。mtDNA^[32] 和 rDNA 序列^[27]研究发现了与孢子纹饰相对应的 2 个不同的群。因此, *T. viride* 的分类地位需要重新定义。

2.3 Hypocreanum 组

Bissett^[22]将子座平展的、分生孢子梗分枝少或无,分生孢子无色的 *Hypocrea* 的无性型都归于 *Hypocreanum* 组。这些无性型很少独立地观察到,多数是 *Hypocrea* 子囊孢子培养的结果,很多菌株最后都有丧失了产生孢子的能力。多数菌株在有性型上都属于 *Homalocrea* 组。Bissett 指出将这些无性型归于 *Hypocreanum* 组并不表示它们间的亲缘关系。事实也证明, *Hypocreanum* 组明显是多余的。

3 木霉属分类研究展望

随着木霉在工农业生产上越来越广泛的应用,木霉分类学研究的任务也越来越紧迫。分类的基本任务就是认识物种,正确地界定物种。分类所依据的相似性和关系是由有机体的分类性状决定或推演来的。这种分类性状包括形态、生化等结构性状和生理、生态等非结构性状。基因及其基因产物包含着生物的本质属性。因此,利用核酸或蛋白质数据可以解释生物的进化历程,从而建立系统发育关系。近几年来,有关这方面的研究很多,生物高级类群之间的演化关系已基本解决。这种基于核酸或蛋白质以及它们的多样性的研究方法已经在木霉的分类和系统发育关系研究上得到应用。例如, Leuchtmann et al.^[29]用同工酶研究了 *Longibrachiatum* 组。Mayer^[32]用 mtDNA 和质粒研究了 *T. viride* 的多态性。Muthumeenakshi et al.^[29]用 rDNA 和 mtDNA 研究了 *T. harzianum* 的种间多态性。Kuhls^[28], Fujimori 和 Okuda^[31], Meyer^[34]用 PCR 指纹图谱来鉴定木霉。Kuhls^[27,28]结合了 PCR 指纹和 rDNA 序列证明 *T. reesei* 是 *H. jecorina* 的无性型。Muthumeenakshi et al.^[29]发现 rDNA ITS 的不同类群与 RFLP 和 RAPD 的研究结果相符,都可以把 *T. harzianum* 分成 4 个独立的群。Kuhls et al.^[27]的 rDNA ITS 序列研究支持

Bissett 建立的 Longibrachiatum 组以及组内各种。所有这一切都有力地推动了木霉分类的进步。在这些分子数据方面, mtDNA 和 rDNA 的序列数据以及 RAPD 或 PCR 指纹最有价值。尽管对木霉的分类研究已取得了很大的进步,但是对木霉的组、种的亲缘和演化关系还没有最终解决,木霉与其有性型的关系还未最终确定,木霉属的界定仍有疑问,一些重要的种,如 *T. viride*, *T. hamatum*, *T. harzianum* 还需要重新定义。要最终建立木霉的自然分类需要综合形态的、生理生化的、分子的以及生态的研究成果建立其系统发育关系。

参 考 文 献

- 1 Webster J. Culture studies on *Hypocrea* and *Trichoderma*. I. Comparison of the perfect states of *H. gelatinosa*, *H. rufa* and *H.* sp. [J]. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1964, 47: 75–96
- 2 Rifai M A, J Webster. Culture studies on *Hypocrea* and *Trichoderma* II. *H. aureo-viridis* and *H. rufa* f. *sterilis* f. nov. [J]. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1966, 49: 289–296
- 3 Rifai M A, J Webster. Culture studies on *Hypocrea* and *Trichoderma*. III. *H. lactea* (= *H. citrina*) and *H. pulvinata* [J]. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1966, 49: 297–310
- 4 Webster J, M A Rifai. Culture studies on *Hypocrea* and *Trichoderma* IV. *H. pilulifera* sp. nov [J]. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1966, 49: 289–296
- 5 Rifai M, A.J Webster. A revision of the genus *Trichoderma* [J]. *Mycol. Pap.*, 1969, 116. 1–56
- 6 Dingley J M. Life history studies in the genus *Hypocrea* Fr. [J]. *Trans. R. Soc. N. Z.*, 1957, 84: 689–693
- 7 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. I. Some Japanese species of *Hypocrea* and *Podostroma* [J]. *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 1966, 9: 345–357
- 8 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. II. *Hypocrea dichromospora*, sp. nov. and its *Trichoderma* state [J]. *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 1968, 11: 185–189
- 9 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. III. Three species of the genus *Podostroma* with *Trichoderma* or *Trichoderma*-like conidial states, *Trans. Mycol. Soc. Japan*, 1967, 8(2): 54–60
- 10 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. IV. The genus *Hypocrea* and its allies in Japan. (1) General part [J], *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 1969, 12: 693–724
- 11 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. IV. The genus *Hypocrea* and its allies in Japan. (2) Enumeration of the species [J], *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 1972, 15: 649–751
- 12 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. V. *Podostroma giganteum* Imai, P Cornu-damae (Pat.) Boedijn and *Hypocrea pseudogelatinosa* sp. nov. [J]. *Rept. Tottori Mycol. Inst. Japan*, 1973, 10: 421–427
- 13 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. VI. Enumeration of the species of *Hypocrea* and *Nectria* collected in the Ryukyu islands [J], *Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 1973, (6): 65–75
- 14 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. VII. The genus *Hypocrea* and its allied genera in South America (1) [J], *Bull. Natn. Sci. Mus.*, Set B (Bot.), 1975, 1(1): 1–33
- 15 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. VIII. *Hypocreapelatata* (Jungh.) Berk. and its allies [J], *Bull. Natn. Sci. Mus.*, Ser. B (Bot.), 1975, 1(4): 121–134
- 16 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. IX. The genus *Hypocrea* and its allied genera in South America (2) [J], *Bull. Natn. Sci. Mus.*, Ser. B (Bot.), 1976, 2(4): 131–191
- 17 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. XI. Additional notes on *Hypocrea* and its allies in Japan. (1) [J]. *Bull. Natn. Sci. Mus.*, Ser. B (Bot.), 1978, 4(1): 19–26
- 18 Doi Y. Revision of the Hypocreales with cultural observations. Additional notes on *Hypocrea pelatata* (Jungh.) Berk. and its allied species [J], *Bull. Natn. Sci. Mus.*, Ser. B (Bot.), 1979, 5(2): 37–49
- 19 Samuels G J. *Trichoderma*: a review of biology and systematics of the genus [J]. *Mycol. Res.*, 1996, 100: 923–935
- 20 Samuels G J, Petrini O, Manguin S. Morphological and macromolecular characterization of *Hypocrea schweinitzii* and its *Trichoderma* anamorph [J]. *Mycologia*, 1994, 86: 421–435
- 21 Bissett J. A revision of the genus *Trichoderma*: I. Section *Longibrachiatum*. new section [J]. *Can. J. Bot.*, 1984, 62: 924–931
- 22 Bissett J. A revision of the genus *Trichoderma*. II. Infrageneric classification [J]. *Can. J. Bot.*, 1991, 69: 2357–2372
- 23 Bissett J. A revision of the genus *Trichoderma*. III. Sec-

- tion *Pachybasium* [J]. Can. J. Bot., 1991, 69:2373 – 2417
- 24 Bissett J. A revision of the genus *Trichoderma*. IV. Additional notes on section *Longibrachiatum* [J]. Can. J. Bot., 1991 , 69:2418 – 2420
- 25 Bissett J. *Trichoderma atroviride* [J]. Can. J. Bot., 1992 , 70:639 – 641
- 26 Gams W , J Bissett. *Trichoderma* and *Gliocladium* [J]. 1999
- 27 Kuhls K. Revision of *Trichoderma* sect. *Longibrachiatum* including related teleomorphs based on analysis of ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences [J], Mycologia, 1997, 89 442 – 460
- 28 Kuhls K. Molecular evidence that the asexual industrial fungus *Trichoderma reesei* is a clonal derivative of the ascomycete *Hypocrea jecorina* [J]. Proc. Nat. Acad. Sci. , 1996, 93 :7755 – 7760
- 29 Muthumeenakshi S. Intraspecific molecular variation among *Trichoderma harzianum* isolates colonizing mushroom compost in the British Isles [J]. Microbiology,
- 1994, 140:769 – 777
- 30 Kuhls K, Lieckfeldt E, Börner T. PCR – fingerprinting used for comparison of ex type strains of *Trichoderma* species deposited in different culture collections [J]. Microbiol. Res. , 1995, 150 363 – 371
- 31 Fujimori F, Okuda T. Application of the random amplified polymorphic DNA using the polymerase chain reaction for efficient elimination of duplicate strains in microbial screening [J]. I. Fungi, J. Antibiot. , 1994, 47:173 – 182
- 32 Meyer R J. Mitochondrial DNAs and plasmids as taxonomic characteristics in *Trichoderma viride* [J]. Appl. Environ. Microbiol. , 1991 , 57:2 269 – 2 276
- 33 Leuchtmann A, Petrini O, Samuels G J. Isozyme subgroups in *Trichoderma* section *Longibrachiatum* [J]. Mycologia, 1996, 88:384 – 394
- 34 Meyer R J . The use of DNA – fingerprint analysis in the classification of some species of the *Trichoderma* aggregate [J]. Curr. Genet. , 1992, 21:27 – 30

Development of the Research of Classification of *Trichoderma* Pers.

Zhang Chulong¹ Xu Tong²

(1 The Opening Laboratory of the Fungi and Lichen Systemn of China Science Institute, Beijing 100080)
 (2 Faculty of Agriculture and Biological Techology, Zhejiang University, Hangzhou 310029)

Abstract This paper reviewes general situation, the development and the expectation in the research of classification of *Trichoderma* Pers.

Key words *Trichoderma* Pers; Taxonomy; Development

附表 3 个主要的木霉分类系统比较

Tab. Comparison of three main classification of *Trichoderma*

Rifai (1969)	Bissett(1984, 1991 a - c, 1992)	Gams 和 Bissett (1999)
<i>T. longibrachiatum</i> Rifai	Longibrachiatum 组 <i>T. citrinoviride</i> Bissett <i>T. longibrachiatum</i> Rifai	Longibrachiatum 组 <i>T. citrinoviride</i> Bissett <i>T. longibrachiatum</i> Rifai
<i>T. pseudokoningii</i> Rifai	<i>T. longibrachiatum</i> Rifai <i>T. parceramosum</i> Bissett <i>T. pseudokoningii</i> Rifai <i>Trichoderma anam.</i> <i>H. schweinitzii</i> (Fr.: Fr.) Sacc	<i>T. longibrachiatum</i> Rifai <i>T. parceramosum</i> Bissett <i>T. pseudokoningii</i> Rifai <i>T. reesei</i> E. G. Simmons <i>Trichoderma anam.</i> <i>H. schweinitzii</i> (Fr.: Fr.) Sacc
<i>T. aureoviride</i> Rifai	Saturnisporum 组 <i>T. ghanense</i> Doi <i>T. saturnisporum</i> Hammill	<i>T. ghanense</i> Doi <i>T. saturnisporum</i> Hammill
<i>T. koningii</i> Oud. <i>T. viride</i> Pers. & S. F. Gray	Trichoderma 组 <i>T. atroviride</i> Karsten <i>T. aureoviride</i> Rifai <i>T. koningii</i> Oud. <i>T. viride</i> Pers. <i>Trichoderma anam.</i> <i>H. Vinosa</i> Cooke	Trichoderma 组 <i>T. atroviride</i> Karsten <i>T. aureoviride</i> Rifai <i>T. harzianum</i> Rifai <i>T. koningii</i> Oud. <i>T. viride</i> Pers. <i>Trichoderma anam.</i> <i>H. Vinosa</i> Cooke
<i>T. hamatum</i> (Bon.) Bain <i>T. harzianum</i> Rifai	Pachybasium 组 <i>T. crassum</i> Bissett <i>T. croceum</i> Bissett <i>T. fasciculatum</i> Bissett <i>T. fertile</i> Bissett <i>T. flavofuscum</i> (J. Miller. Giddens & Foster) Bissett <i>Trichoderma anam.</i> <i>H. gelatinosa</i> (Tode: Fr.) Fr. <i>T. hamatum</i> (Bon.) Bain <i>T. harzianum</i> Rifai <i>T. longipile</i> Bissett <i>T. minutisporum</i> Bissett <i>T. piluliferum</i> Webster & Rifai <i>T. polysporum</i> (Link: Fr.) Rifai <i>T. pubescens</i> Bissett <i>Trichoderma anam.</i> <i>H. semiorbis</i> (Berk.) Berk. <i>T. spirale</i> Bissett <i>T. strictipile</i> Bissett <i>T. strigosum</i> Bissett <i>T. tomentosum</i> Bissett <i>T. virens</i> (J. Miller, Giddens & Foster) von Arx	Pachybasium 组 <i>T. crassum</i> Bissett <i>T. croceum</i> Bissett <i>T. fasciculatum</i> Bissett <i>T. fertile</i> Bissett <i>T. flavofuscum</i> (J. Miller. Giddens & Foster) Bissett <i>Trichoderma anam.</i> <i>H. gelatinosa</i> (Tode: Fr) Fr <i>T. hamatum</i> (Bon.) Bain <i>T. inhamatum</i> Veerkamp & W. Gams <i>T. longipile</i> Bissett <i>T. minutisporum</i> Bissett <i>T. piluliferum</i> Webster & Rifai <i>T. polysporum</i> (Link: Fr.) Rifai <i>T. pubescens</i> Bissett <i>Trichoderma anam.</i> <i>H. semiorbis</i> (Berk.) Berk. <i>T. spirale</i> Bissett <i>T. strictipile</i> Bissett <i>T. strigosum</i> Bissett <i>T. tomentosum</i> Bissett <i>T. virens</i> (J. Miller, Giddens & Foster) von Arx
<i>T. piluliferum</i> Webster & Fifai <i>T. polysporum</i> (Link: Pers) Rifai	Hypocreanum 组 <i>Trichoderma</i> anamorphs of <i>Hyporea</i> section <i>Honalocrea</i> (Sacc.) doi	Hypocreanum 组 <i>Trichoderma</i> anamorphs of <i>Hyporea</i> section <i>Honalocrea</i> (Sacc.) doi