

引文格式: 李恩琛, 郗征, 朱娜, 等. 核盘菌引起的菌核病生物防治研究进展[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2023, 38(4): 714-724. DOI: 10.12101/j.issn.1004-390X(n).202211047

核盘菌引起的菌核病生物防治研究进展*

李恩琛, 郗征, 朱娜, 刘佳, 徐秉良**, 张树武**

(甘肃农业大学植物保护学院, 甘肃省农作物病虫害生物防治工程实验室, 甘肃兰州 730070)

摘要: 菌核病是由核盘菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) 侵染引起的广谱性植物病害, 在世界范围内造成巨大经济损失。随着生防技术的日益提高, 生物防治成为植物病害综合治理的重要措施。本研究综述了目前菌核病的防治现状, 重点围绕菌核病生物防治的研究进展, 对不同拮抗真菌、细菌、真菌病毒、植物源杀菌剂和有机土壤改良剂在菌核病防治中的作用机制和防治效果进行系统阐述; 讨论了生物防治研究与应用过程存在的问题, 对生防微生物和天然植物资源未来的发展方向以及应用前景进行展望, 以期为菌核病的安全、高效防治提供参考。

关键词: 核盘菌; 菌核病; 生物防治; 拮抗微生物

中图分类号: S476.1 文献标志码: A 文章编号: 1004-390X (2023) 04-0714-11

Research Advances on Biocontrol of Sclerotinia Rot caused by *Sclerotinia sclerotiorum*

LI Enchen, XI Zheng, ZHU Na, LIU Jia, XU Bingliang, ZHANG Shuwu

(College of Plant Protection, Gansu Agricultural University, Biocontrol Engineering Laboratory of Crop Diseases and Pests of Gansu Province, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Sclerotinia rot, caused by the fungus *Sclerotinia sclerotiorum*, is a broad spectrum plant disease that causes enormous economic losses worldwide. Biocontrol has become an important strategy for integrated management of plant diseases, as the development of biocontrol technology. This review provides an overview of the current status of sclerotinia rot management, focusing on the research progress of biocontrol of sclerotinia rot, and presents a systematic elucidation of the mechanisms and effectiveness of different antagonistic fungi, bacteria, mycovirus, botanical fungicides and organic soil amendments in the control of sclerotinia rot. The problems in biocontrol research and application processes are discussed, and foreground for the future development direction and application of biocontrol microorganisms and natural plant resources are prospected, in order to provide references for the safe and effective control measures against sclerotinia rot in the future.

Keywords: *Sclerotinia sclerotiorum*; sclerotinia rot; biocontrol; antagonistic microorganisms

收稿日期: 2022-11-22 修回日期: 2023-08-25 网络首发日期: 2023-09-08

*基金项目: 甘肃农业大学“伏羲杰出人才培养计划”项目 (Gaufx-03J03); 甘肃农业大学人才专项经费 (2017RCZX-07)。

作者简介: 李恩琛 (1994—), 男, 甘肃临洮人, 在读博士研究生, 主要从事植物病害生物防治研究。

E-mail: liec188@163.com

**通信作者 Corresponding authors: 徐秉良 (1962—), 女, 浙江桐乡人, 博士, 教授, 主要从事植物病害生物防治研究。E-mail: xubl@gsau.edu.cn; 张树武 (1984—), 男, 甘肃庆阳人, 博士, 副教授, 主要从事作物病害及综合治理研究。E-mail: zhangsw704@126.com

网络首发地址: <https://link.cnki.net/urlid/53.1044.s.20230908.0811.001>



核盘菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) 是一种具有毁灭性的植物病原真菌, 寄主范围广泛, 可侵染至少 75 科 278 属 600 多种植物, 其中包括十字花科、茄科、菊科和豆科等多种重要经济作物^[1]。核盘菌引起的植物菌核病在全世界范围内均有分布, 且从作物苗期到开花期均有发生。近 10 年来, 中国仅油菜菌核病发生面积每年高达 310 万 hm^2 , 年均实际产量损失超 17 万 t, 占中国油菜生产最重要的 10 种病虫害总损失的 55.60%^[2]。在美国, 每年由核盘菌引起的作物病害造成的直接经济损失超过 2 亿美元^[3]。目前, 对于核盘菌引起的作物病害控制主要依赖化学杀菌剂。化学杀菌剂虽能有效控制核盘菌的菌丝体生长, 但对土壤中菌核的生存影响甚微, 且长期使用给生态环境造成了巨大压力^[4-5]。在倡导绿色生态文明的时代背景下, 生物防治在菌核病的防治过程中扮演着越来越重要的角色, 也符合国家推广“双减”种植模式的战略要求。相对于传统化学防治, 生物防治方法选择性强、不产生抗药性、对环境友好, 是保护生态环境和保障农产品质量安全的有效措施, 但是, 关于核盘菌引起的菌核病生物防治研究现状报道较少。因此, 本研究主要对菌核病的生物防治研究进展进行综述, 并对生物防治在现代农业生产中的优势、局限性和发展趋势进行探讨, 以期对菌核病的绿色、高效防控提供参考。

1 菌核病防治现状及存在问题

1.1 防治现状

目前, 防治由核盘菌引起的菌核病途径主要包括合理农业栽培及管理、药剂防治、选育抗病品种及基于有益微生物和真菌病毒等的生物防治。实际防治过程中, 通常是使用化学杀菌剂或是以减少菌核数量为目的的农业栽培措施, 后者是对环境危害最小的方法。农业栽培措施中控制土壤菌核数量常用的方法是轮作, 将对核盘菌易感作物与非寄主作物轮作, 可以打乱核盘菌的生命周期, 从而减少每年进入土壤的菌核数量^[6]。适时播种、合理施肥等农业措施对菌核病也具有一定的控制效果。

化学杀菌剂的应用在防治菌核病方面具有重要的作用。在世界范围内, 多种不同杀菌剂已被证明可有效控制核盘菌, 包括二甲酰胺类、苯醌

外部抑制剂 (quinone outsidein hibitors, QoIs)、琥珀酸脱氢酶抑制剂 (succinate dehydrogenase inhibitors, SDHIs)、苯胺基嘧啶类、苯并咪唑类、脱甲基抑制剂 (demethylation inhibitors, DMIs) 和苯吡咯类^[6]。使用不同作用机理的杀菌剂, 核盘菌不易产生抗药性, 在上述杀菌剂中, 核盘菌仅对苯并咪唑和二甲酰胺产生了抗药性, 且是在引入这 2 类杀菌剂约 10 年后才出现耐药性菌株^[7]。为降低抗药性的产生和提高药效, 通常采用不同杀菌剂交替或混配施用的措施。

选育抗(耐)病品种是防治菌核病最经济的方式, 可以减少农药使用和田间管理成本, 从而提高作物的经济收益。按照传统杂交育种手段获得的杂交种油菜籽产量明显提高, 且对核盘菌具有一定抗性^[8]。随着分子生物学的发展, 转基因技术成为选育抗病品种的有效途径, 通过基因工程技术手段, 找到抗核盘菌相关基因转入目标作物, 可以提高作物对核盘菌的抗性水平, 如将草酸降解酶和真菌细胞壁降解酶类等抗病基因导入到作物中, 获得的转基因株系对核盘菌的抗性水平明显增加^[9-11]。

1.2 存在的问题

农业防治、化学防治和抗病育种在现代农业发展中都存在一定局限性。农业防治(轮作)只有在核盘菌的生命周期中断时才有效, 但核盘菌寄主广泛, 菌核在土壤中可以存活 7 年之久, 具有超强的生存能力。已有研究表明: 从连续 3 年播种大麦的油菜田中分离出的菌核仍然存活, 并可以萌发生成菌丝和子囊盘^[12]。因此, 通过轮作防治菌核病收效甚微, 尤其在高度区域专业化的农场则更显劣势。频繁使用化学药剂, 无论风险多小, 抗药性依然存在。在中国, 已在不同地区相继发现了对多菌灵、菌核净和氟啶胺等杀菌剂产生抗性的核盘菌菌株^[13-14]。长期使用化学药剂所造成的选择性压力还可能引起其他病原菌产生抗性, 如芸苔生链格孢菌 (*Alternaria brassicola*) 引起的油菜黑斑病已对核盘菌防效较好的苯吡咯和二羧酰亚胺类杀菌剂产生了抗药性^[15]。截至目前, 关于菌核病的化学防治还缺乏科学的预测方法来适时正确使用杀菌剂。核盘菌致病力强, 作物对菌核病的抗性主要受具有加性效应的数量性状基因控制^[16], 目前主要是通过单一基因的研究获得抗病品种, 但这些抗性资源在实际生产中不

能有效抑制菌核病发生, 其田间稳定性还需进一步验证。抗性品种研究取得的成果有限, 依旧缺乏菌核病高抗的种质资源, 也没有可以规模化推广应用的高抗品种。

2 生防微生物在防治菌核病方面的研究及应用现状

2.1 生物防治剂的研究应用现状

在过去的几十年里, 由于化学药剂未能达到

防治菌核病的预期效果及其对生态环境造成的影响, 研究者一直致力于寻找菌核病的生物防治剂 (biocontrol agents, BCAs)。尽管 BCAs 的发现率很高, 但目前只有小部分已经商业化 (表 1)。生物防治剂的类别主要有真菌类、细菌类、真菌病毒类、植物提取物质及有机改良剂等, 对菌核病进行生物防治的主要策略为抑制菌丝生长和菌核萌发, 减少菌核形成, 降低核盘菌致病力以及诱导寄主植物抗病能力。

表 1 菌核病商品化微生物生防制剂

Tab. 1 Commercialization of biocontrol agents for sclerotinia rot

商品名 commercial product	种名 species	菌株编号 strain number	生产商 manufacturers
Contans®WG 盾壳霉 ZS-1SB 可湿性粉剂 wetable powder of <i>Coniothyrium minitans</i> ZS-1SB	盾壳霉 <i>Coniothyrium minitans</i>	CON/M/91-08	SipCamAdvan LLC, Roswell, GA 湖北信风作物保护有限公司 Hubei Xinfeng Crop Protection Co., Ltd.
PlantShield®HC	哈茨木霉 <i>Trichoderma harzianum</i>	T-22	Bioworks, Victor, NY
SoilGard®	绿色粘帚霉 <i>Gliocladium virens</i>	GL-21	Certis, Columbia, MD
Actinogrow®AG	利迪链霉菌 <i>Streptomyces lydicus</i>	WYEC 108	Natural Industries, Houston, TX
Serenade®MAX	枯草芽孢杆菌 <i>Bacillus subtilis</i>	QST 713	AgraQuest, Davis, CA

2.2 生防真菌的研究与应用

目前应用于菌核病防治的生防真菌主要有木霉 (*Trichoderma* spp.)、盾壳霉 (*Coniothyrium minitans*)、曲霉 (*Aspergillus* spp.)、青霉 (*Penicillium* spp.) 和黏帚霉 (*Gliocladium* spp.) 等 (表 2), 其中以木霉和盾壳霉的研究较多。

2.2.1 盾壳霉

在核盘菌生防真菌的研究中, 盾壳霉的研究与应用最为广泛, 国内外已有商品化制剂^[37]。盾壳霉既能寄生于核盘菌菌丝, 也能破坏其菌核。ZHAO 等^[38]通过盾壳霉与核盘菌互作转录组数据发现: 盾壳霉在寄生过程中有 17 个真菌细胞壁降解酶差异表达基因显著上调。此外, 盾壳霉抵御不良环境的能力强, 可在土壤中稳定定殖, 能适应中国大部分地区的土壤湿度和温度条件。通过处理土壤、直接喷施等方式应用于作物后, 盾壳霉对不同作物菌核病表现出了较好的防治效果。田间试验条件下, 盾壳霉能有效减少菌核产生子囊盘的数量, 减轻油菜菌核病的发生, 其孢子悬浮液与复合肥同时施用相容性好, 增效显著^[39]。草酸 (oxalic acid, OA) 是核盘菌重要的致病因子, 对植物和盾壳霉都会产生毒性。起初的研究发现盾壳霉可在高浓度 OA 条件下生长, 但

后续研究表明: 盾壳霉对核盘菌的寄生过程也伴随着对 OA 的降解, OA 降解后环境 pH 升高, 中性或弱碱性环境条件有利于盾壳霉重寄生相关胞外酶的活性, 而酸性环境则会抑制酶活性^[40], 进而影响盾壳霉的重寄生能力。对盾壳霉草酸脱羧酶缺陷突变株 (*Cmoxdc1* 突变体) 的研究发现: 该突变体与核盘菌共培养时, 与野生菌株相比, *Cmoxdc1* 突变体中调控几丁质酶基因 (*Cmch1*) 和 β -1,3-葡聚糖酶基因 (*Cmg1*) 的表达水平下降, 其重寄生核盘菌菌丝的能力显著降低^[41]。最初普遍认为盾壳霉对核盘菌的作用机制主要为重寄生, 直到 MCQUILKEN 等^[42]发现盾壳霉在察氏 (Czappek-Dox) 液体培养基中能稳定分泌抑制核盘菌生长的抗真菌物质 (antifungal substances, AFS), 才明确了盾壳霉的抗生作用。盾壳霉突变株 ZS-1TN-1812 的发酵滤液喷洒在油菜叶片上时, 核盘菌的侵染被显著抑制, 表明该菌株产生的 AFS 可作为油菜菌核病防治的潜在生物农药^[43]。通常认为 BCAs 是传统化学农药的最佳环保替代品, 但其田间稳定性和有效浓度一直饱受质疑, 在现有针对菌核病的生物制剂产品中, Contans®WG 被认为是相对便宜且控制核盘菌效果最佳的生物防治选择。

表2 应用于菌核病防治的生防真菌种类及生防机制

Tab. 2 Biocontrol fungal species and mechanisms for the management of sclerotinia rot

菌株 strains	主要生防机制 main biocontrol mechanisms	文献 references
棘孢木霉 <i>Trichoderma asperellum</i>	重寄生、抗生 mycoparasitism, antibiosis	[17]
钩状木霉 <i>T. hamatum</i>	重寄生、抗生、促生、诱导抗性 mycoparasitism, antibiosis, growth promotion, induced resistance	[18]
哈茨木霉 <i>T. harzianum</i>	重寄生、抗生、促生、诱导抗性 mycoparasitism, antibiosis, growth promotion, induced resistance	[19]
深绿木霉 <i>T. atroviride</i>	重寄生、抗生 mycoparasitism, antibiosis	[20]
康宁木霉 <i>T. koningi</i>	重寄生、抗生、促生 mycoparasitism, antibiosis, growth promotion	[21]
绿木霉 <i>T. virens</i>	重寄生、抗生 mycoparasitism, antibiosis	[22]
绿色木霉 <i>T. viride</i>	重寄生、抗生、促生、诱导抗性 mycoparasitism, antibiosis, growth promotion, induced resistance	[23]
盾壳霉 <i>Coniothrium minitans</i>	重寄生、抗生 mycoparasitism, antibiosis	[24]
黑曲霉 <i>Aspergillus niger</i>	重寄生、抗生 mycoparasitism, antibiosis	[25]
日本曲霉 <i>A. japonicus</i>	重寄生、抗生 mycoparasitism, antibiosis	[25]
杂色曲霉 <i>A. versicolor</i>	抗生 antibiosis	[26]
橘青霉 <i>Penicillium citrinum</i>	抗生 antibiosis	[27]
绳状青霉 <i>P. funiculosum</i>	抗生 antibiosis	[28]
苍白青霉菌 <i>P. pallidum</i>	抗生 antibiosis	[29]
尖孢镰孢菌 <i>F. oxysporum</i>	抗生 antibiosis	[30]
绿色粘帚霉菌 <i>Gliocladium virens</i>	抗生 antibiosis	[31]
粉红粘帚霉菌 <i>G. roseum</i>	重寄生、抗生 mycoparasitism, antibiosis	[32]
粉红螺旋聚孢霉 <i>Clonostachys rosea</i>	重寄生、抗生 mycoparasitism, antibiosis	[33]
细顶棍孢霉 <i>Sporidesmium sclerotivorum</i>	重寄生 mycoparasitism	[34]
黄蓝状菌 <i>Talaromyces flavus</i>	重寄生、促生、诱导抗性 mycoparasitism, antibiosis, induced resistance	[35]
黑细基格孢 <i>Ulocladium atrum</i>	抗生 antibiosis	[36]

2.2.2 木霉

木霉可以重寄生于核盘菌菌丝和菌核, 它可以分泌几丁质酶、葡聚糖酶、蛋白酶和纤维素酶等细胞壁降解酶, 能够协同破坏植物病原真菌的细胞壁结构^[44]。相较于盾壳霉, 木霉对 OA 也有一定的降解能力, 这可能与木霉菌分泌的草酸脱羧酶 (oxalate decarboxylase, OXDC) 和草酸氧化酶 (oxalata oxidase, OXO) 有关。吴晓青等^[45]通过实时荧光定量 PCR 验证了哈茨木霉 OXDC 基因的表达水平在 OA 处理时有所上调, 绿色木霉 S7 提取物表现出了明显的 OXO 活性, 对 OA 的降解率达 23%^[46]。木霉产生的一些次级代谢物可激活植物的防御系统, 主要包括诱导系统抗性、过敏反应和系统获得抗性, 从而提高植物自身对核盘菌的防御能力^[47]。木霉菌株产生的大量植物生长调节因子, 如植物激素可调节植物的生长和发育, 施用木霉除有效降低豌豆白霉病的严重程度外, 还可显著促进豌豆植株生长和增加豆荚产量^[48]。尽管木霉属真菌生长迅速, 产孢量丰富,

与其他土壤微生物相比具有更强的竞争力, 在防治不同植物病原菌方面成绩显著, 但关于木霉对菌核病的田间防治效果还需进一步验证。ZENG 等^[49]报道哈茨木霉商品化制剂在盆栽试验中能减少 80.5% 的子囊盘和 31.7% 的菌核, 但 SUMIDA 等^[50]研究发现: 哈茨木霉商品化制剂在田间试验中对核盘菌的作用效果不显著, 并不能减轻菌核病对大豆的损害; 哈茨木霉 T-77 虽能有效减少菌核的产生, 但并不能缓解向日葵菌核病的发展速度^[51]。

2.3 生防细菌的研究与应用

目前, 已确定多种细菌如假单胞菌 (*Pseudomonas* spp.) 和芽孢杆菌 (*Bacillus* spp.) 等为菌核病潜在的生防细菌 (表 3), 其主要通过产生抗生物质或直接寄生在核盘菌子囊孢子抑制子囊孢子萌发。

2.3.1 假单胞菌

假单胞杆菌在自然界中广泛分布, 被认为是一种重要的生防菌和植物根际促生菌 (plant growth promotion rhizobacteria, PGPR)。绿针假单

表 3 应用于菌核病防治的生防细菌种类及生防机制

Tab. 3 Biocontrol bacterial species and mechanisms for the management of sclerotinia rot

菌株 strains	主要生防机制 main biocontrol mechanisms	文献 references
枯草芽孢杆菌 <i>Bacillus subtilis</i>	重寄生、抗生、促生、诱导抗性 mycoparasitism, antibiosis, growth promotion, induced resistance	[52-53]
解淀粉芽孢杆菌 <i>B. amyloliquefaciens</i>	重寄生、抗生、诱导抗性 mycoparasitism, antibiosis, induced resistance	[54]
巨大芽孢杆菌 <i>B. megatherium</i>	抗生、促生 antibiosis, growth promotion	[55]
蜡样芽孢杆菌 <i>B. cereus</i>	抗生 antibiosis	[56]
贝莱斯芽孢杆菌 <i>B. velezensis</i>	抗生、促生 antibiosis, growth promotion	[57]
沙福芽孢杆菌 <i>B. safensis</i>	抗生、促生 antibiosis, growth promotion	[58]
短小芽孢杆菌 <i>B. pumilus</i>	抗生、促生 antibiosis, growth promotion	[58]
绿针假单胞菌 <i>Pseudomonas chlororaphis</i>	抗生 antibiosis	[59]
荧光假单胞菌 <i>P. fluorescens</i>	抗生、促生、诱导抗性 antibiosis, growth promotion, induced resistance	[60]
恶臭假单胞菌 <i>P. putida</i>	抗生 antibiosis	[61]
洋葱假单胞菌 <i>P. cepacia</i>	抗生 antibiosis	[61]
油菜假单胞菌 <i>P. brassicacearum</i>	抗生 antibiosis	[62]
普利茅斯沙雷氏菌 <i>Serratia plymuthica</i>	抗生、促生 antibiosis, growth promotion	[63]
草生欧文氏菌 <i>Erwinia herbicola</i>	抗生 antibiosis	[64]

胞菌 PA23 分离自大豆根系，是防治菌核病的潜在生防细菌，在营养条件受限的情况下可合成积累聚羟基脂肪酸酯 (polyhydroxyalkanoates, PHA) 作为碳和储能化合物^[59]，使假单胞菌在恶劣环境中具有更强的适应性。绿针假单胞菌能产生多种抑制核盘菌的抗生素 (如吩嗪和吡咯尼汀等) 以及多种挥发性有机化合物 (volatile organic compounds, VOC) (如苯并噻唑、环己醇等)，这些物质在体外和土壤中都能有效抑制菌丝生长以及菌核和子囊孢子的萌发。BERRY 等^[62]研究指出群体感应效应和生物膜的形成对假单胞菌产生抗真菌化合物有着重要的影响，并验证了假单胞菌 DF41 在温室和田间条件下对核盘菌具有较好的抑制效果，其产生的脂肽在抑制核盘菌生长过程中起到了关键作用。此外，假单胞杆菌也能通过与植物直接相互作用诱导寄主植物对病原菌的抗性，如荧光假单胞菌 PS1 可以显著增加油菜种子的萌发率，提高产量并降低油菜菌核病的发生^[60]。

2.3.2 芽孢杆菌

芽孢杆菌在土壤中普遍存在、极易分离培养、耐热抗逆性强，是一类控制土传病害应用价值较高的生防细菌。内生芽孢杆菌表现的生物防治活性通常是由于产生复杂的 VOC，这些化合物可以直接保护植物免受病原体侵害，或通过诱导植物抗性间接保护植物。MASSAWE 等^[65]从内生芽孢杆菌中检测出 16 种 VOC，其中 8 种能显著

抑制核盘菌菌丝生长和菌核形成，并能有效减少 OA 积累。在实际防效方面，多种芽孢杆菌对菌核病的控制效果与化学杀菌剂无明显差异^[52-53]。

2.4 生防放线菌的研究与应用

放线菌中，主要利用链霉菌 (*Streptomyces* spp.) 防治菌核病 (表 4)。链霉菌可以完全抑制菌核萌发，溶解核盘菌菌丝，并且能够促进植株生长。链霉菌可引起核盘菌菌丝畸形、溶解，这与

表 4 应用于菌核病防治的放线菌及生防机制

Tab. 4 Actinomycetes species and mechanisms for the management of sclerotinia rot

菌株 strains	主要生防机制 main biocontrol mechanisms	文献 references
普拉特链霉菌 <i>Streptomyces platensis</i>	抗生、促生 antibiosis, growth promotion	[66]
利迪链霉菌 <i>S. lydicus</i>	抗生 antibiosis	[49]
脱叶链霉菌 <i>S. exfoliatus</i>	抗生 antibiosis	[67]
深蓝链霉菌 <i>S. cyaneus</i>	抗生 antibiosis	[67]
苦胆链霉菌 <i>S. felleus</i>	抗生 antibiosis	[68]
小白链霉菌 <i>S. albulus</i>	抗生 antibiosis	[69]
灰色链霉菌 <i>S. griseus</i>	抗生 antibiosis	[70]
娄彻氏链霉菌 <i>S. rochei</i>	抗生 antibiosis	[70]
桑氏链霉菌 <i>S. sampsonii</i>	抗生 antibiosis	[70]

其分泌的葡聚糖酶、纤维素酶和一些次级活性代谢产物有关^[69]; 可促进植物生长, 与其分泌的吲哚-3-乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA)、1-氨基环丙烷-1-羧酸 (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC) 和嗜铁素等植物生长调节剂有关^[71]。目前, 已在有效抑制核盘菌的链霉菌菌株中鉴定出与氨同化、磷酸盐溶解、IAA 合成相关的基因以及编码 ACC 脱氨酶、 α -淀粉酶、葡聚糖酶的基因, 通过生物合成基因簇的预测, 确定了多个生物合成的基因簇, 包括脱铁草酰胺、肠杆菌素、利迪霉素、吩嗪和多元醇大环内酯^[66]。从小白链霉菌中提取的次级代谢产物——武夷菌素除能抑制菌丝生长及菌核萌发外, 还能显著降低核盘菌的 OA 含量和果胶酶活性^[69]; 灰色链霉菌、娄彻氏链霉菌和桑氏链霉菌产生的挥发性化合物对核盘菌菌丝的生长抑制率能达到 54.50%~72.54%^[70]。关于链霉菌田间防效的报道较少, 今后仍需通过田间试验确定链霉菌的有效性、稳定性、安全性和成本效益。

2.5 真菌病毒研究与应用

真菌病毒是一类寄生于真菌中、依赖寄主进行自我复制的病毒, 最早在双孢蘑菇 (*Agaricus bisporus*) 中发现病毒可感染真菌^[72]。大多数被病毒感染的真菌不会产生直观表型变化, 少部分真菌病毒能够削弱宿主的致病力, 具有高效的传播能力, 利用这些特性防治真菌病害是一种新型有效的策略。

在核盘菌中已发现多种病毒。1992 年, BOLAND^[73]发现在核盘菌内含有 dsRNA 因子, 首次证明核盘菌中含有病毒; XIE 等^[74]在核盘菌菌株 Ep-1PN 中发现了 (+) ssRNA 病毒 SsDRV (debilitation-associated RNA virus), 该病毒可通过菌丝融合进行传播, 引起核盘菌菌丝生长速度减慢, 菌株致病力衰弱; 从核盘菌中鉴定出的 (-) ssRNA 真菌病毒 SsNSRV-1 (negative-stranded virus 1) 也会减弱宿主核盘菌的毒力^[75]。核盘菌能被 2 种或 2 种以上真菌病毒复合侵染, 如在核盘菌株 KL-1 中发现了 2 种线粒体病毒 (SsMV-1 和 SsMV-2)^[76]; 菌株 16235 也同时携带了 3 种线粒体病毒^[77]。菌株间的营养体不亲和性是限制真菌病毒水平传播的最大阻碍, 近年来已在核盘菌中发现可以克服菌株间营养不亲和性的屏障, 即抑制宿主非自我识别机制的真菌病毒, 如 SsPV1 (partitivirus 1)^[78]、

SsMYRV4 (mycoreovirus 4)^[79] 和 SsDFV2 (deltafl-exivims 2)^[80]等病毒都能有效消除不同核盘菌菌株间的营养不亲和性, 促进宿主个体之间异源病毒的有效传播, 但上述核盘菌病毒克服菌株间营养不亲和屏障的具体作用机制还未阐明, 尚需进一步深入研究。

核盘菌病毒 SsHADV-1 (hypovirulence-associated DNA virus 1) 是世界上首例被报道的真菌 DNA 病毒, 具有预防宿主引起真菌病害的潜力^[81]。YU 等^[82]研究表明: 分离自核盘菌的 SsHADV-1 弱毒株可直接感染核盘菌菌丝, 抑制其生长, 导致产菌核能力下降, 应用于油菜叶片时可以抑制病斑扩展, 能有效减轻油菜菌核病的严重程度并显著提高油菜产量。SsHADV-1 的病毒粒子除直接接触侵染核盘菌菌丝外, 也可通过菌食性昆虫厉眼蕈蚊 (*Lycoriella ingenua*) 进行介体传播。厉眼蕈蚊可被 SsHADV-1 侵染, 其幼虫在取食带毒核盘菌菌丝后, 病毒在昆虫体内增殖, 其后代中仍能检测到病毒的存在, 利用带毒厉眼蕈蚊幼虫将病毒传播至健康核盘菌菌株中^[83]。近年来又有研究发现: SsHADV-1 可以将核盘菌从死体营养型病原菌转化为有益的内生真菌, 被 SsHADV-1 感染的核盘菌株能促进植物生长, 提高植物抗病性, 可使油菜菌核病害减轻 67.7%, 增产 14.9%, 这项研究揭示了真菌病毒可能影响植物有益内生菌的起源, 且具有塑造内生菌的能力^[84], 为植物真菌性病害的防控提供了新思路。尽管真菌病毒作为一种新型 BCAs 的成本效益还有待确定, 但它们为未来控制作物菌核病提供了一种新型环保策略。随着高通量测序技术的成熟, 病毒的发现变得相对容易, 越来越多的新型核盘菌病毒将被发现并应用于菌核病的防治。

3 植物源杀菌剂及有机改良剂的应用

3.1 植物源杀菌剂

植物源杀菌剂是指从植物组织某些部位提取的具有杀菌、抑菌活性的有效成分, 或利用其次生代谢产物分离纯化后加工制成防治植物病害的生物药剂^[85]。植物源杀菌剂作为生物制剂的一部分, 具有低毒、低残留、易降解、生物活性高、对非靶标生物安全和不易引起病原菌抗药性等优势。从豆科植物多花木蓝 (*Indigofera amblyantha*) 籽中提取的活性物质 (Balansenate I、II) 对核盘

菌及多种植物病原菌都有较好的抑制作用^[86]；从孜然芹 (*Cuminum cyminum*) 种子中提取的枯茗酸不仅能抑制核盘菌菌丝生长，降低 OA 含量，还能在离体叶片和盆栽试验中表现出良好的菌核病防治效果^[87]。可见，植物提取物作为化学农药的天然替代物具有巨大的潜力。但是，从植物体提取的杀菌物质多是多种化合物的混合物，很难明确发挥关键作用的具体物质，难以人工合成，大面积应用时提取成本高，与化学农药相比价格相差较大。核盘菌致病机制复杂，加上植物源杀菌剂本身存在见效慢、持效期短和部分活性成分对光热不稳定等缺陷，目前关于植物源药剂防治菌核病的研究报道较少，登记注册应用于田间防治菌核病的植物源杀菌剂更少。随着科学技术的进步、国家政策的引导和农民思想的进步，将有更多抑菌、杀菌植物资源得以开发研究和推广应用。

3.2 有机改良剂

有机改良剂可以改善土壤理化性质、酶活性、养分及微生物群落结构，提高土壤肥力，增加产量，提高微生物丰富度和多样性。有机质在分解过程中产生的可挥发或不可挥发物质可以有效杀灭土壤中的病残体。HUANG 等^[88]评估了 87 种有机土壤改良剂对核盘菌菌核产生和萌发的控制作用，结果显示：其中 74 种可在一定程度上抑制核盘菌萌发，其作用机制可能与有机物分解过程中氨的释放密切相关。此外，向已经受病原菌侵染的土壤中施用有机改良剂，有机物质分解过程中除增加土壤中拮抗微生物数量和活性外，也可能增加病原菌数量和活性，有机质含量丰富的土壤会刺激核盘菌菌核萌发^[89]，这为有效控制核盘菌带来不利影响。为避免已经受感染土壤中的核盘菌利用有机物质增殖传播，有效解决措施之一就是有机土壤改良剂与有益微生物混合发酵制成微生物菌肥施用。据统计，中国每年产生秸秆 9 亿 t，未利用 2 亿 t，畜禽粪污 38 亿 t，综合利用率低于 60%^[90]。将农业废弃物资源化利用作为有益微生物发酵基质，可以有效解决农业废弃物的污染处理和其可持续发展问题。将一些农业废弃物（小麦秸秆、苹果渣、马铃薯渣、洋葱皮、菜籽粕和咖啡残渣等）作为培养真菌（木霉）的底物进行堆肥，施用于土壤后能显著抑制核盘菌生长，改良土壤活性并促进木霉在植物根部土壤的定殖^[91]。

4 总结与展望

现阶段对于核盘菌的防治主要依赖农业栽培措施和化学杀菌剂，但这 2 种方法都有一定的不足，尤其是化学杀菌剂的长期滥用，使得核盘菌对一些常用杀菌剂出现抗药性，导致农业生产成本增加，同时也产生污染环境、影响人畜健康和杀死有益微生物等一系列问题。“十三五”以来，国家提出“药肥双减”计划，以保障粮食安全和推进农业绿色可持续发展，减少化学农药的使用，高效、绿色、低毒的生物制剂与化学农药混用或替代化学农药已成为现代农业的发展趋势。生物防治的优势已受到认可，生物农药逐步被用于菌核病的防治，它将在菌核病综合治理过程中发挥重要作用，但一方面，种植者往往考虑成本问题而不会选择生物类杀菌剂；另一方面，其稳定性、成本收益和货架期等问题未从根本上得到解决。

生物防治的有效性在一定程度上不足以控制核盘菌的传播侵染，只有当病原体数量控制在一定范围内才能够有效抑制病害发展。未来关于生物防治的研究应关注以下 6 个方面：(1) 以农业有机废弃物为载体添加拮抗菌株发酵制成微生物菌肥，这样既可以增加活菌数量及生存时间，提高微生物活性，改善土壤结构和肥力，也有助于农业生产中有机废弃物的回收利用；(2) 通过基因工程技术改造培育优良生防菌株，并在此技术上开发出安全、高效、稳定、应用范围广的生物制剂；(3) 针对菌株单一造成微生物制剂效能不稳定、实际田间使用防效低等问题，可以构建亲和性良好的多功能组合菌群，以丰富土壤微生物种群，实现优势互补；(4) 加强对植物有益内生菌的研究，开发既能对植物有促生和诱抗作用，又能抑制核盘菌的植物内生菌资源；(5) 筛选更多具有生防潜力及应用基础的生防真菌病毒；(6) 合理利用天然植物资源，建立植物源农药资源数据库，积极研究开发植物源农药，除直接利用植物活性成分外，还需以植物源活性物质为先导结构进行相关化合物的合成和修饰（自动化和高通量筛选技术）。综合而言，生物防治方法应用于核盘菌引起的植物病害中还有诸多问题要解决，未来防治过程中应结合化学、生物和农业多种防治措施综合防控，最大程度减少核盘菌带来的经济损失，以促进现代农业健康可持续发展，减少化学农药危害，确保食品安全。

[参考文献]

- [1] BOLTON M D, THOMMA B P, NELSON B D. *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary: biology and molecular traits of a cosmopolitan pathogen[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2006, 7(1): 1. DOI: [10.1111/j.1364-3703.2005.00316.x](https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2005.00316.x).
- [2] 杨清坡, 刘万才, 黄冲. 近10年油菜主要病虫害发生危害情况的统计和分析[J]. *植物保护*, 2018, 44(3): 24. DOI: [10.16688/j.zwbh.2017340](https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2017340).
- [3] 刘玲. GATA转录因子在核盘菌生长发育和致病过程的功能研究[D]. 长春: 吉林大学, 2019.
- [4] SHARMA P, MEENA P D, VERMA P R, et al. *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib) de Bary causing sclerotinia rot in oilseed Brassicas: a review[J]. *Journal of Oilseed Brassica*, 2015, 6(S): 1.
- [5] WILLBUR J, MCCAGHEY M, KABBAGE M, et al. An overview of the *Sclerotinia sclerotiorum* pathosystem in soybean: impact, fungal biology, and current management strategies[J]. *Tropical Plant Pathology*, 2019, 44(1): 3. DOI: [10.1007/s40858-018-0250-0](https://doi.org/10.1007/s40858-018-0250-0).
- [6] DERBYSHIRE M C, DENTON GILES M. The control of sclerotinia stem rot on oilseed rape (*Brassica napus*): current practices and future opportunities[J]. *Plant Pathology*, 2016, 65(6): 859. DOI: [10.1111/ppa.12517](https://doi.org/10.1111/ppa.12517).
- [7] MOLAEI H, ABRINBANA M, GHOSTA Y. Baseline sensitivities to azoxystrobin and tebuconazole in *Sclerotinia sclerotiorum* isolates from sunflower in Iran related to sensitivities to carbendazim and iprodione[J]. *Journal of Phytopathology*, 2020, 168(6): 353. DOI: [10.1111/jph.12899](https://doi.org/10.1111/jph.12899).
- [8] WEI W H, LI Y C, WANG L J, et al. Development of a novel *Sinapis arvensis* disomic addition line in *Brassica napus* containing the restorer gene for *Nsa* CMS and improved resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* and pod shattering[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 120(6): 1089. DOI: [10.1007/s00122-009-1236-6](https://doi.org/10.1007/s00122-009-1236-6).
- [9] ZHANG Y H, WANG X S, CHANG X C, et al. Overexpression of germin-like protein *GmGLP10* enhances resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in transgenic tobacco[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2018, 497(1): 160. DOI: [10.1016/j.bbrc.2018.02.046](https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2018.02.046).
- [10] WANG Z, FANG H D, CHEN Y, et al. Overexpression of *BnWRKY33* in oilseed rape enhances resistance to *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2014, 15(7): 677. DOI: [10.1111/mpp.12123](https://doi.org/10.1111/mpp.12123).
- [11] KUMAR V, CHATTOPADHYAY A, GHOSH S, et al. Improving nutritional quality and fungal tolerance in soya bean and grass pea by expressing an oxalate decarboxylase[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(6): 1394. DOI: [10.1111/pbi.12503](https://doi.org/10.1111/pbi.12503).
- [12] WILLIAMS J R, STELFOX D. Influence of farming practices in Alberta on germination and apothecium production of sclerotia of *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1980, 2(3): 169. DOI: [10.1080/07060668009501435](https://doi.org/10.1080/07060668009501435).
- [13] HU J, ZHOU Y X, GAO T, et al. Resistance risk assessment for fludioxonil in *Sclerotinia homoeocarpa* in China[J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2019, 156: 123. DOI: [10.1016/j.pestbp.2019.02.011](https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2019.02.011).
- [14] LIU S M, ZHANG Y, JIANG J, et al. Carbendazim resistance and dimethachlone sensitivity of field isolates of *Sclerotinia sclerotiorum* from oilseed rape in Henan Province, China[J]. *Journal of Phytopathology*, 2018, 166(10): 701. DOI: [10.1111/jph.12751](https://doi.org/10.1111/jph.12751).
- [15] MEENA P D, MEHTA N, SAHARAN G S. *Alternaria-Brassica* associations: research progress and prospects[J]. *Agricultural Research Journal*, 2019, 56(4): 600. DOI: [10.5958/2395-146X.2019.00095.4](https://doi.org/10.5958/2395-146X.2019.00095.4).
- [16] WU J, CAI G Q, TU J Y, et al. Identification of QTLs for resistance to sclerotinia stem rot and *BnaC.IGMT5. a* as a candidate gene of the major resistant QTL *SRC6* in *Brassica napus*[J]. *PLoS One*, 2013, 8(7): e67740. DOI: [10.1371/journal.pone.0067740](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067740).
- [17] SUMIDA C H, DANIEL J F, ARAUJOD A P C, et al. *Trichoderma asperelloides* antagonism to nine *Sclerotinia sclerotiorum* strains and biological control of white mold disease in soybean plants[J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2018, 28(2): 142. DOI: [10.1080/09583157.2018.1430743](https://doi.org/10.1080/09583157.2018.1430743).
- [18] YU D, LI C C, HUANG Y, et al. Joint action of *Trichoderma hamatum* and difenoconazole on growth of a phytopathogen *Sclerotinia sclerotiorum* under laboratory conditions[J]. *Pakistan Journal of Zoology*, 2018, 50(6): 2249. DOI: [10.17582/journal.pjz/2018.50.6.2249.2259](https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2018.50.6.2249.2259).
- [19] GUILGER-CASAGRANDE M, GERMANO-COSTA T, PASQUOTO-STIGLIANI T, et al. Biosynthesis of silver nanoparticles employing *Trichoderma harzianum* with enzymatic stimulation for the control of *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 1. DOI: [10.1038/s41598-019-50871-0](https://doi.org/10.1038/s41598-019-50871-0).
- [20] CRUZ-MAGALHÃES V, NIETO-JACOBO M F, VAN ZIJLL DE JONG E, et al. The NADPH oxidases Nox1 and Nox2 differentially regulate volatile organic compounds, fungistatic activity, plant growth promotion and nutrient assimilation in *Trichoderma atroviride*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 9: 3271. DOI: [10.3389/fmicb.2018.03271](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.03271).
- [21] KAMEL S M, FARAG F M, ARAFA R A, et al. Biocontrol potentials of *Trichoderma* spp. against *Sclerotium rolfsii* the causative of root and crown rot in tomato, common bean and cabbage[J]. *Egyptian Journal of Phytopathology*, 2020, 48(1): 122. DOI: [10.21608/ejp.2020.54217.1018](https://doi.org/10.21608/ejp.2020.54217.1018).
- [22] TOMAH A A, ALAMER I S A, LI B, et al. Mycosynthesis of silver nanoparticles using screened *Trichoderma* isolates and their antifungal activity against *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. *Nanomaterials*, 2020, 10(10): 1955. DOI: [10.3390/nano10101955](https://doi.org/10.3390/nano10101955).
- [23] KUMAR S, SHUKLA V, DUBEY M K, et al. Activa-

- tion of defense response in common bean against stem rot disease triggered by *Trichoderma erinaceum* and *Trichoderma viride*[J]. Journal of Basic Microbiology, 2021, 61(10): 910. DOI: [10.1002/jobm.202000749](https://doi.org/10.1002/jobm.202000749).
- [24] XU Y P, WANG Y C, ZHAO H Z, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the bZIP transcription factors in the mycoparasite *Coniothyrium minitans*[J]. Microorganisms, 2020, 8(7): 1045. DOI: [10.3390/microorganisms8071045](https://doi.org/10.3390/microorganisms8071045).
- [25] ATALLAH O, YASSIN S. *Aspergillus* spp. eliminate *Sclerotinia sclerotiorum* by imbalancing the ambient oxalic acid concentration and parasitizing its sclerotia[J]. Environmental Microbiology, 2020, 22(12): 5265. DOI: [10.1111/1462-2920.15213](https://doi.org/10.1111/1462-2920.15213).
- [26] ELGORBAN A M, AREF S M, SEHAM S M, et al. Extracellular synthesis of silver nanoparticles using *Aspergillus versicolor* and evaluation of their activity on plant pathogenic fungi[J]. Mycosphere, 2016, 7(6): 844. DOI: [10.5943/mycosphere/7/6/15](https://doi.org/10.5943/mycosphere/7/6/15).
- [27] SHARMA H, RAI A K, CHETTRI R, et al. Bioactivities of *Penicillium citrinum* isolated from a medicinal plant *Swertia chirayita*[J]. Archives of Microbiology, 2021, 203(8): 5173. DOI: [10.1007/s00203-021-02498-x](https://doi.org/10.1007/s00203-021-02498-x).
- [28] KALA C, GODARA S L. Eco-friendly management of sclerotinia stem rot in Indian mustard[J]. Plant Disease Research, 2018, 33(1): 32.
- [29] RAI J N, SAXENA V C. Sclerotial mycoflora and its role in natural biological control of ‘white-rot’ disease[J]. Plant and Soil, 1975, 43(1): 509. DOI: [10.1007/BF01928513](https://doi.org/10.1007/BF01928513).
- [30] RODRIGUEZ M A, CABRERA G, GODEAS A. Cyclosporine A from a nonpathogenic *Fusarium oxysporum* suppressing *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2006, 100(3): 575. DOI: [10.1111/j.1365-2672.2005.02824.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2005.02824.x).
- [31] KAMAL M, SAVOCCHIA S, LINDBECK K D, et al. Biology and biocontrol of *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary in oilseed Brassicas[J]. Australasian Plant Pathology, 2016, 45(1): 1. DOI: [10.1007/s13313-015-0391-2](https://doi.org/10.1007/s13313-015-0391-2).
- [32] CELAR F, VALIC N. Effects of *Trichoderma* spp. and *Gliocladium roseum* culture filtrates on seed germination of vegetables and maize[J]. Journal of Plant Diseases and Protection, 2005, 112(4): 343. DOI: [10.18006/2017.5\(4\).506.514](https://doi.org/10.18006/2017.5(4).506.514).
- [33] SUN Z B, LI S D, REN Q, et al. Biology and applications of *Clonostachys rosea*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2020, 129(3): 486. DOI: [10.1111/jam.14625](https://doi.org/10.1111/jam.14625).
- [34] DEL RIO L E, MARTINSON C A, YANG X B. Biological control of sclerotinia stem rot of soybean with *Sporidesmium sclerotivorum*[J]. Plant Disease, 2002, 86(9): 999. DOI: [10.1094/PDIS.2002.86.9.999](https://doi.org/10.1094/PDIS.2002.86.9.999).
- [35] ABBAS A, FU Y P, QU Z, et al. Isolation and evaluation of the biocontrol potential of *Talaromyces* spp. against rice sheath blight guided by soil microbiome[J]. Environmental Microbiology, 2021, 23(10): 5946. DOI: [10.1111/1462-2920.15596](https://doi.org/10.1111/1462-2920.15596).
- [36] FIGUEIRÊDO G S D, FIGUEIRÊDO L C D, CAVALCANTI F C N, et al. Biological and chemical control of *Sclerotinia sclerotiorum* using *Trichoderma* spp. and *Ulocladium atrum* and pathogenicity to bean plants[J]. Brazilian Archives of Biology and Technology, 2010, 53(1): 1. DOI: [10.1590/S1516-89132010000100001](https://doi.org/10.1590/S1516-89132010000100001).
- [37] 刘刚. 首个盾壳霉产品获批临时登记[J]. 农化市场十日讯, 2015(32): 43.
- [38] ZHAO H Z, ZHOU T, XIE J T, et al. Mycoparasitism illuminated by genome and transcriptome sequencing of *Coniothyrium minitans*, an important biocontrol fungus of the plant pathogen *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Microbial Genomics, 2020, 6(3): 1. DOI: [10.1099/mgen.0.000345](https://doi.org/10.1099/mgen.0.000345).
- [39] YANG L, LI G Q, ZHANG J, et al. Compatibility of *Coniothyrium minitans* with compound fertilizer in suppression of *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Biological Control, 2011, 59(2): 221. DOI: [10.1016/j.biocontrol.2010.06.010](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.06.010).
- [40] LOU Y, HAN Y C, YANG L, et al. CmpacC regulates mycoparasitism, oxalate degradation and antifungal activity in the mycoparasitic fungus *Coniothyrium minitans*[J]. Environmental Microbiology, 2015, 17(11): 4711. DOI: [10.1111/1462-2920.13018](https://doi.org/10.1111/1462-2920.13018).
- [41] ZENG L M, ZHANG J, HAN Y C, et al. Degradation of oxalic acid by the mycoparasite *Coniothyrium minitans* plays an important role in interacting with *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Environmental Microbiology, 2014, 16(8): 2591. DOI: [10.1111/1462-2920.12409](https://doi.org/10.1111/1462-2920.12409).
- [42] MCQUILKEN M P, GEMMELL J, HILL R A, et al. Production of macrospheptide A by the mycoparasite *Coniothyrium minitans*[J]. FEMS Microbiology Letters, 2003, 219(1): 27. DOI: [10.1016/S0378-1097\(02\)01180-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1097(02)01180-1).
- [43] SUN X P, ZHAO Y, JIA J C, et al. Uninterrupted expression of *CmSIT1* in a sclerotial parasite *Coniothyrium minitans* leads to reduced growth and enhanced antifungal ability[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 2208. DOI: [10.3389/fmicb.2017.02208](https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02208).
- [44] VINALE F, SIVASITHAMPARAM K, GHISALBERTI E L, et al. *Trichoderma*-plant-pathogen interactions[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(1): 1. DOI: [10.1016/j.soilbio.2007.07.002](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.07.002).
- [45] 吴晓青, 吕玉平, 任何, 等. 木霉对草酸耐受和消除作用的初步分析[J]. 微生物学通报, 2016, 43(9): 1988. DOI: [10.13344/j.microbiol.china.150692](https://doi.org/10.13344/j.microbiol.china.150692).
- [46] YADAV S, SRIVASTAVA A K, SINGH D P, et al. Isolation of oxalic acid tolerating fungi and decipherization of its potential to control *Sclerotinia sclerotiorum* through oxalate oxidase like protein[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2012, 28(11): 3197. DOI: [10.1007/s11274-012-1130-2](https://doi.org/10.1007/s11274-012-1130-2).
- [47] SOOD M, KAPOOR D, KUMAR V, et al. *Trichoderma*: the “secrets” of a multitasking biocontrol agent[J]. Plants, 2020, 9(6): 762. DOI: [10.3390/plants9060762](https://doi.org/10.3390/plants9060762).
- [48] KHAN M R, SHAH M H, AHAMAD F. Relative effectiveness of eight *Trichoderma* species against white

- mould of pea caused by *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Indian Phytopathology, 2022, 75(1): 127. DOI: [10.1007/s42360-021-00424-1](https://doi.org/10.1007/s42360-021-00424-1).
- [49] ZENG W T, WANG D C, KIRK W, et al. Use of *Coniothyrium minutans* and other microorganisms for reducing *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Biological Control, 2012, 60(2): 225. DOI: [10.1016/j.biocontrol.2011.10.009](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.10.009).
- [50] SUMIDA C H, CANTERI M G, PEITL D C, et al. Chemical and biological control of sclerotinia stem rot in the soybean crop[J]. Ciência Rural, 2015, 45(5): 760. DOI: [10.1590/0103-8478cr20140198](https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20140198).
- [51] MATHEWS J R, SIVPARSAD B J, LAING M D. Greenhouse evaluation of *Trichoderma harzianum* for the control of sclerotinia wilt (*sclerotinia sclerotiorum*) of sunflower[J]. South African Journal of Plant and Soil, 2019, 36(1): 69. DOI: [10.1080/02571862.2018.1484189](https://doi.org/10.1080/02571862.2018.1484189).
- [52] VILLARREAL-DELGADO M F, PARRA-COTA F I, CIRA-CHÁVEZ L A, et al. *Bacillus* sp. FSQ1: a promising biological control agent against *Sclerotinia sclerotiorum*, the causal agent of white mold in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.)[J]. Biology Bulletin, 2021, 48(6): 729. DOI: [10.1134/S1062359021060182](https://doi.org/10.1134/S1062359021060182).
- [53] LI Y S, QIN L, ROBERTS D P, et al. Biological fertilizer containing *Bacillus subtilis* BY-2 for control of *Sclerotinia sclerotiorum* on oilseed rape[J]. Crop Protection, 2020, 138: 105340. DOI: [10.1016/j.cropro.2020.105340](https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105340).
- [54] FARZAND A, MOOSA A, ZUBAIR M, et al. Transcriptional profiling of diffusible lipopeptides and fungal virulence genes during *Bacillus amyloliquefaciens* EZ1509-mediated suppression of *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Phytopathology, 2020, 110(2): 317. DOI: [10.1094/PHYTO-05-19-0156-R](https://doi.org/10.1094/PHYTO-05-19-0156-R).
- [55] HU X J, ROBERTS D P, XIE L H, et al. *Bacillus megaterium* A6 suppresses *Sclerotinia sclerotiorum* on oilseed rape in the field and promotes oilseed rape growth[J]. Crop Protection, 2013, 52: 151. DOI: [10.1016/j.cropro.2013.05.018](https://doi.org/10.1016/j.cropro.2013.05.018).
- [56] KAMAL M M, LINDBECK K D, SAVOCCHIA S, et al. Biological control of sclerotinia stem rot of canola using antagonistic bacteria[J]. Plant Pathology, 2015, 64(6): 1375. DOI: [10.1111/ppa.12369](https://doi.org/10.1111/ppa.12369).
- [57] TEIXEIRA G M, MOSELA M, NICOLETTO M L A, et al. Genomic insights into the antifungal activity and plant growth-promotion ability in *Bacillus velezensis* CMRP 4490[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 11: 618415. DOI: [10.3389/fmicb.2020.618415](https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.618415).
- [58] RIBEIRO I D A, BACH E, DA SILVA MOREIRA F, et al. Antifungal potential against *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary and plant growth promotion abilities of *Bacillus* isolates from canola (*Brassica napus* L.) roots[J]. Microbiological Research, 2021, 248: 126754. DOI: [10.1016/j.micres.2021.126754](https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126754).
- [59] GHERGAB A, MOHANAN N, SALIGA G, et al. The effect of polyhydroxyalkanoates in *Pseudomonas chlororaphis* PA23 biofilm formation, stress endurance, and interaction with the protozoan predator *Acanthamoeba castellanii*[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2021, 67(6): 476. DOI: [10.1139/cjm-2020-0497](https://doi.org/10.1139/cjm-2020-0497).
- [60] AERON A, DUBEY R C, MAHESHWARI D K, et al. Multifarious activity of bioformulated *Pseudomonas fluorescens* PS1 and biocontrol of *Sclerotinia sclerotiorum* in Indian rapeseed (*Brassica campestris* L.)[J]. European Journal of Plant Pathology, 2011, 131(1): 81. DOI: [10.1007/s10658-011-9789-z](https://doi.org/10.1007/s10658-011-9789-z).
- [61] ONARAN A, YANAR Y. Screening bacterial species for antagonistic activities against the *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary causal agent of cucumber white mold disease[J]. African Journal of Biotechnology, 2011, 10(12): 2223. DOI: [10.5897/AJB10.1992](https://doi.org/10.5897/AJB10.1992).
- [62] BERRY C L, NANDI M, MANUEL J, et al. Characterization of the *Pseudomonas* sp. DF41 quorum sensing locus and its role in fungal antagonism[J]. Biological Control, 2014, 69: 82. DOI: [10.1016/j.biocontrol.2013.11.005](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.11.005).
- [63] ADAME, MÜLLER H, ERLACHER A, et al. Complete genome sequences of the *Serratia plymuthica* strains 3Rp8 and 3Re4-18, two rhizosphere bacteria with antagonistic activity towards fungal phytopathogens and plant growth promotion abilities[J]. Standards in Genomic Sciences, 2016, 11(1): 1. DOI: [10.1186/s40793-016-0185-3](https://doi.org/10.1186/s40793-016-0185-3).
- [64] KARA M, SOYLU S, KURT Ş, et al. Determination of antagonistic traits of bacterial isolates obtained from apricot against green fruit rot disease agent *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Acta Horticulturae, 2020(1290): 25. DOI: [10.17660/ActaHortic.2020.1290.25](https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2020.1290.25).
- [65] MASSAWE V C, HANIF A, FARZAND A, et al. Volatile compounds of endophytic *Bacillus* spp. have biocontrol activity against *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Phytopathology, 2018, 108(12): 1373. DOI: [10.1094/PHYTO-04-18-0118](https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-18-0118).
- [66] LIU D L, YAN R, FU Y S, et al. Antifungal, plant growth-promotion, and genomic properties of an endophytic actinobacterium *Streptomyces* sp. NEAU-S7G-S2[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 2077. DOI: [10.3389/fmicb.2019.02077](https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02077).
- [67] CHEN X Y L, PIZZATTI C, BONALDI M, et al. Biological control of lettuce drop and host plant colonization by rhizospheric and endophytic streptomycetes[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 714. DOI: [10.3389/fmicb.2016.0071](https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.0071).
- [68] CHENG G L, HUANG Y, YANG H, et al. *Streptomyces felleus* YJ1: potential biocontrol agents against the sclerotinia stem rot (*Sclerotinia sclerotiorum*) of oilseed rape[J]. Journal of Agricultural Science, 2014, 6(4): 91. DOI: [10.5539/jas.v6n4p91](https://doi.org/10.5539/jas.v6n4p91).
- [69] YANG M L, ZHANG W, LYU Z Y, et al. Evaluation of the inhibitory effects of wuyiencin, a secondary metabolite of *Streptomyces albulus* CK-15, against *Sclerotinia sclerotiorum* *in vitro*[J]. Plant Disease, 2022, 106(1): 156. DOI: [10.1094/PDIS-05-21-0987-RE](https://doi.org/10.1094/PDIS-05-21-0987-RE).

- [70] GEBILY D A, GHANEM G A, RAGAB M M, et al. Characterization and potential antifungal activities of three *Streptomyces* spp. as biocontrol agents against *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary infecting green bean[J]. Egyptian Journal of Biological Pest Control, 2021, 31(1): 1. DOI: [10.1186/S41938-021-00373-X](https://doi.org/10.1186/S41938-021-00373-X).
- [71] KHAMNA S, YOKOTA A, LUMYONG S. Actinomycetes isolated from medicinal plant rhizosphere soils: diversity and screening of antifungal compounds, indole-3-acetic acid and siderophore production[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2009, 25(4): 649. DOI: [10.1016/j.nima.2006.01.073](https://doi.org/10.1016/j.nima.2006.01.073).
- [72] HOLLINGS M. Viruses associated with a die-back disease of cultivated mushroom[J]. Nature, 1962, 196(4858): 962. DOI: [10.1038/196962a0](https://doi.org/10.1038/196962a0).
- [73] BOLAND G J. Hypovirulence and double-stranded RNA in *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 1992, 14(1): 10. DOI: [10.1080/07060669209500900](https://doi.org/10.1080/07060669209500900).
- [74] XIE J, WEI D M, JIANG D H, et al. Characterization of debilitation-associated mycovirus infecting the plant-pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Journal of General Virology, 2006, 87(1): 241. DOI: [10.1099/vir.0.81522-0](https://doi.org/10.1099/vir.0.81522-0).
- [75] GAO Z X, WU J Y, JIANG D H, et al. *ORF I* of mycovirus SsNSRV-1 is associated with debilitating symptoms of *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Viruses, 2020, 12(4): 456. DOI: [10.3390/v12040456](https://doi.org/10.3390/v12040456).
- [76] JIANG D H, FU Y P, LI G Q, et al. Viruses of the plant pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Advances in Virus Research, 2013, 86: 215. DOI: [10.1016/B978-0-12-394315-6.00008-8](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394315-6.00008-8).
- [77] KHALIFA M E, PEARSON M N. Molecular characterization of three mitoviruses co-infecting a hypovirulent isolate of *Sclerotinia sclerotiorum* fungus[J]. Virology, 2013, 441(1): 22. DOI: [10.1016/j.virol.2013.03.002](https://doi.org/10.1016/j.virol.2013.03.002).
- [78] XIAO X Q, CHENG J S, TANG J H, et al. A novel partiti-virus that confers hypovirulence on plant pathogenic fungi[J]. Journal of Virology, 2014, 88(17): 10120. DOI: [10.1128/JVI.01036-14](https://doi.org/10.1128/JVI.01036-14).
- [79] WU S S, CHENG J S, FU Y P, et al. Virus-mediated suppression of host non-self recognition facilitates horizontal transmission of heterologous viruses[J]. PLoS Pathogens, 2017, 13(3): e1006234. DOI: [10.1371/journal.ppat.1006234](https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006234).
- [80] HAMID M R, XIE J T, WU S S, et al. A novel deltaflexivirus that infects the plant fungal pathogen, *Sclerotinia sclerotiorum*, can be transmitted among host vegetative incompatible strains[J]. Viruses, 2018, 10(6): 295. DOI: [10.3390/v10060295](https://doi.org/10.3390/v10060295).
- [81] YU X, LI B, FU Y P, et al. A geminivirus-related DNA mycovirus that confers hypovirulence to a plant pathogenic fungus[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(18): 8387. DOI: [10.1073/pnas.0913535107](https://doi.org/10.1073/pnas.0913535107).
- [82] YU X, LI B, FU Y P, et al. Extracellular transmission of a DNA mycovirus and its use as a natural fungicide[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2013, 110(4): 1452. DOI: [10.1073/pnas.1213755110](https://doi.org/10.1073/pnas.1213755110).
- [83] LIU S, XIE J T, CHENG J S, et al. Fungal DNA virus infects a mycophagous insect and utilizes it as a transmission vector[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2016, 113(45): 12803. DOI: [10.1073/pnas.1608013113](https://doi.org/10.1073/pnas.1608013113).
- [84] ZHANG H X, XIE J T, FU Y P, et al. A 2-kb mycovirus converts a pathogenic fungus into a beneficial endophyte for brassica protection and yield enhancement[J]. Molecular Plant, 2020, 13(10): 1420. DOI: [10.1016/j.molp.2020.08.016](https://doi.org/10.1016/j.molp.2020.08.016).
- [85] 谭海军. 中国生物农药的概述与展望[J]. 世界农药, 2022, 44(4): 16. DOI: [10.16201/j.cnki.cn10-1660/tq.2022.04.03](https://doi.org/10.16201/j.cnki.cn10-1660/tq.2022.04.03).
- [86] 苏生, 张莉, 杜文林, 等. 豆科植物多花木蓝抑菌活性成分研究[J]. 植物保护, 2017, 43(1): 121. DOI: [10.3969/j.issn.05291542.2017.01.020](https://doi.org/10.3969/j.issn.05291542.2017.01.020).
- [87] SUN Y, WANG Y, XIE Z Y, et al. Activity and biochemical characteristics of plant extract cuminic acid against *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Crop Protection, 2017, 101: 76. DOI: [10.1016/j.cropro.2017.07.024](https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.07.024).
- [88] HUANG H C, ERICKSON R S, CHANG C, et al. Organic soil amendments for control of apothecial production of *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Plant Pathology Bulletin, 2002, 11: 207.
- [89] CHILOSI G, ALEANDRI M P, LUCCIOLI E, et al. Suppression of soil-borne plant pathogens in growing media amended with espresso spent coffee grounds as a carrier of *Trichoderma* spp.[J]. Scientia Horticulturae, 2020, 259: 108666. DOI: [10.1016/j.scienta.2019.108666](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108666).
- [90] 再协. 《关于推进农业废弃物资源化利用试点的方案》解读[J]. 中国资源综合利用, 2016, 34(10): 15. DOI: [10.3969/j.issn.1008-9500.2016.10.008](https://doi.org/10.3969/j.issn.1008-9500.2016.10.008).
- [91] SMOLINSKA U, KOWALSKA B, KOWALCZYK W, et al. Eradication of *Sclerotinia sclerotiorum* sclerotia from soil using organic waste materials as *Trichoderma* fungi carriers[J]. Journal of Horticultural Research, 2016, 24(1): 101. DOI: [10.1515/johr-2016-0012](https://doi.org/10.1515/johr-2016-0012).

责任编辑: 何馨成