



卢晶晶,赵津,申童,等.作物菌核病病原菌致病机制及菌核病防治研究进展[J].黑龙江农业科学,2022(8):128-133.

# 作物菌核病病原菌致病机制及菌核病防治研究进展

卢晶晶,赵津,申童,杨洪岩

(东北林业大学 生命科学学院,黑龙江 哈尔滨 150040)

**摘要:**菌核病作为一种全球性植物病害,可大范围侵害多种经济作物,造成严重损失。近年来,关于菌核病的致病机制及防治尤其是生物防治方面已取得了一些进展。综合已有文献,本文主要从3个方面综述了作物菌核病的研究进展,(1)导致菌核病的病原种类及侵染症状,主要包括核盘菌属与座盘菌属;(2)病原菌的致病机制,包括侵染方式、侵染机制以及与植物的互作机制,从致病机制角度寻找植物抗菌核病关键基因或调控因子,开发和利用植物自身的抗病相关基因,为选育广谱持久抗病的植物品种提供技术方案;(3)菌核病的生物防治研究进展方面,着重从生物防治角度出发,综述目前对菌核病病原菌具有显著抑制作用的细菌、真菌和放线菌。并对今后有益微生物资源及功能的研究进行展望。

**关键词:**菌核病;核盘菌;座盘菌;致病机制;生物防治

菌核病是一种危害性极大的坏死性土传疾病,其分布覆盖了95个国家和几乎每个大陆,由于在世界范围内广泛传播,已给许多作物生产带来严重经济损失<sup>[1-2]</sup>。可发生该病的植物包括茄科、十字花科、伞形科、复合科、藜科和豆科等75个科的500多种植物,感染作物类型包括重要的蔬菜、水果、观赏植物、树木、灌木及众多草本植物,感染植物部位包括叶、花、果实和茎。在我国,菌核病危害的经济作物包括油菜、豆类、胡萝卜、豌豆、生菜、桑葚、扁豆和向日葵等<sup>[3]</sup>,以及药用植物人参<sup>[4]</sup>和贝母<sup>[5]</sup>等,发病严重区域作物减产近50%<sup>[6]</sup>,每年造成10亿~30亿元的经济损失。以我国长江沿岸的油菜主产区为例,每年有近4万~700万hm<sup>2</sup>油菜被菌核病感染,产量损失达5%~25%<sup>[7]</sup>;在美国北部,菌核病对大豆产量造成的损失从2012年的0.991亿kg逐渐增加到2014年的9.474亿kg,除了产量损失外,菌核病还可能通过降低含油量和发芽率影响种子质量<sup>[8]</sup>;我国药用植物贝母的统计结果显示,患菌核病贝母的被害损失率在20%~30%,严重时可达50%以上<sup>[9]</sup>。菌核病危害性强、传播性广、难以有效控制,故而引发国内外科研工作者的广泛关注。本文对菌核病的病原体、致病机制以及防治措施等方面的最新研究进展进行了综述,首先明确菌

核病的病原微生物组成及特性,然后从侵染方式、作用机制等方面分述其致病机制,以此为基础,在综述防治方法的同时,着重从生物防治角度出发总结具有生防潜力的拮抗微生物,对相关研究方向进行了展望,以期对菌核病的有效防控提供技术参考,为未来菌核病的绿色防治寻找解决方案。

## 1 菌核病

### 1.1 菌核病的病原微生物

菌核病病原主要为核盘菌科真菌,大部分经济作物菌核病的病原菌为核盘菌[*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary],属于囊菌亚门、盘菌纲、柔膜菌目、核盘菌科、核盘菌属。核盘菌一般以菌核的形式存在,以子囊孢子和菌丝体形式存在的时间较短<sup>[10]</sup>。条件适宜时,菌核萌发生成子囊盘或菌丝,子囊盘成熟后喷发子囊孢子,子囊孢子落到合适的寄主上萌发菌丝侵染植物。

文献报道的贝母类药用植物菌核病的病原菌为座盘菌(*Stromatinia raporum* Boud),属于囊菌亚门、盘菌纲、柔膜菌目、核盘菌科、座盘菌属。子座壳状,小菌核产生于子座表面菌丝上,不同于核盘菌,子囊盘从子座上而不是从小菌核上产生<sup>[11]</sup>。

### 1.2 菌核病症状

由于菌核病的病原菌尤其是核盘菌属的病原真菌宿主范围很广,在各类作物上导致的病症可能不同,但仍呈现一些普遍性特征。核盘菌侵染大部分植物的茎蔓、叶片和果实,造成其腐烂坏死。以油菜为例,菌核病能为害油菜各生育期各部位。发病部位初为淡褐色长椭圆形大斑,稍凹

收稿日期:2022-05-30

基金项目:中央高校基本科研业务费专项基金(2572020DR08)。

第一作者:卢晶晶(1997—),女,硕士研究生,从事微生物生态学。E-mail:2362659169@qq.com。

通信作者:杨洪岩(1979—),女,博士,副教授,从事微生物生态学。E-mail:yanghy@nefu.edu.cn。

陷,水浸状。后变为灰白色,边缘深褐色。组织腐烂,髓部消解,维管束外露呈纤维状,病部长有白色菌丝,称“白秆”,后期转变为黑色菌核<sup>[12]</sup>。

座盘菌侵害贝母类植物的茎基部和鳞茎。当植株的地上部分发生病变时,叶片首先自边缘开始直至整个叶片都变黄或变紫,叶缘卷曲,失水萎蔫,不断蔓延至全株逐渐萎黄枯死。当鳞茎被感染后,首先产生黑色病斑,病斑不断蔓延,最终整个鳞茎变黑,内部组织被病原菌分解腐败,茎基和鳞茎的表皮内外产生许多极小的黑色病原菌菌核<sup>[13]</sup>。菌核病是危害平贝母鳞茎最重的病害,菌核病田间发病率达到 50% 以上,可直接造成田间大面积缺苗,甚至全田绝产。

## 2 菌核病病原菌致病机制

对于菌核病病原菌致病机制研究目前主要集中于核盘菌属,对于座盘菌属的致病机制研究较少。目前对于核盘菌属的侵染方式、侵染机制以及植物互作方面的研究已取得如下进展。

### 2.1 侵染方式

核盘菌属的侵染方式主要有两种:菌丝侵入以及子囊孢子侵入<sup>[1]</sup>。当条件适宜时,菌丝侵入为病原真菌侵入寄主的主要方式,菌丝首先在植物表面形成附着器以及复合侵染钉,通过菌体释放的酶类以及附着器产生的机械力穿透植物表面角质层和表皮细胞壁等保护结构,侵入细胞内部。菌丝通过这种方式可直接由寄主表皮侵入,也可沿叶片保卫细胞内侧通过气孔间接侵入<sup>[14]</sup>。另一种方式是子囊孢子侵入,坏死或衰老的组织(例如花朵)通常作为营养源来启动子囊孢子萌发并侵染寄主,孢子一般在衰老或受伤的组织上萌发,形成附着胞,附着胞通过水压和胞内囊泡分泌的多种水解酶软化瓦解细胞壁,进而侵入细胞内部<sup>[15]</sup>。

### 2.2 侵染机制

通常对于许多宿主广泛的坏死性病原微生物来讲,其侵染机制的研究主要集中于是否产水解酶和某些可作为毒素的代谢产物上<sup>[16]</sup>。因此,对于菌核病病原真菌的侵染机制研究,可进行菌核真菌渗出液蛋白组学研究,推测其致病的组学因素并进行相应改造<sup>[17]</sup>。另外在研究核盘菌属的基因组时发现许多基因编码效应蛋白,一些效应蛋白也参与核盘菌属的侵染<sup>[18]</sup>。现有研究表明,菌核病的主要致病因子包括以下 3 个方面。

2.2.1 分泌细胞壁降解酶 对于油菜的研究表明,病原菌分泌果胶酶、纤维素酶等降解细胞壁的

主要组成成分,帮助病原菌穿透细胞壁,侵入宿主细胞,同时这些酶的降解产物还为病原菌生长提供碳源<sup>[19]</sup>。对于向日葵菌核病病原菌的致病机制研究表明,其分泌的蛋白水解酶可通过破坏向日葵植物细胞壁的结构性纤维糖蛋白来促进病原体的局部渗透<sup>[20]</sup>,多聚半乳糖醛酸酶(PGs)参与了向日葵植物细胞果胶、细胞壁中的结构多糖的降解<sup>[21]</sup>,多糖解聚酶和葡萄糖苷酶降解重要的细胞壁结构多糖,即纤维素、果胶和半纤维素<sup>[22]</sup>。

2.2.2 分泌草酸 草酸可通过减低 pH 有效增强细胞壁降解酶的活性,同时抑制抗病相关酶活,延缓或阻止了植物产生系统抗性,加速了整个侵染过程<sup>[23]</sup>;草酸可通过螯合细胞壁的  $\text{Ca}^{2+}$ ,阻碍  $\text{Ca}^{2+}$  依赖的植物信号传导和防御反应,结合成的草酸钙盐晶体,堵塞导管和维管束,阻碍水分运输,间接导致了植株萎蔫<sup>[24]</sup>;草酸可通过刺激保卫细胞中的  $\text{K}^{+}$  吸收和淀粉水解的积累导致气孔开放,利于核盘菌属侵入<sup>[25]</sup>;草酸在侵入初期抑制植物产生活性氧,抑制氧爆反应,阻止植物的防御反应。进一步侵染过程中,则诱导氧爆反应,为病原菌生长提供营养<sup>[26]</sup>。

2.2.3 产生效应蛋白 核盘菌 Cu/Zn 超氧化物歧化酶 Ss SOD1 在宿主与病原体相互作用期间在活性氧的解毒中起着关键作用,是菌核菌的重要毒力因子<sup>[27]</sup>;核盘菌中存在的类似整联蛋白(Ss-Integrin-like, SSITL)的效应蛋白除了通过抑制宿主防御来促进病原菌侵染外,还参与菌丝生长和菌核发育<sup>[28]</sup>;菌核菌中富含半胱氨酸的小分泌蛋白 Ss SSVP1 可以操纵植物的能量代谢来促进菌核菌的感染<sup>[29]</sup>。

### 2.3 病原菌与植物互作机制

植物激素水杨酸(Salicylic Acid, SA)是介导植物防御的重要信号分子,对受菌核病病原菌感染的油菜和向日葵分析表明,植物对核盘菌的抗性依赖于 SA 信号传导<sup>[30]</sup>;脱落酸(Abscicic Acid, ABA)诱导的气孔关闭可防止因感染菌核病植株萎蔫而导致更多水分流失和死亡<sup>[31]</sup>。

研究表明,甘蓝型油菜的聚半乳糖醛酸酶抑制蛋白(PGIP)通过抑制真菌细胞壁果胶降解酶——聚半乳糖醛酸酶(PG)的活性防御病原真菌侵袭<sup>[32]</sup>;在真菌-宿主相互作用的早期,草酸氧化酶(Oxalate Oxidase, OxO)可以将草酸(Oxalic Acid, OA)代谢为  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}_2$ ,干扰真菌的侵染。此外还发现大麦草酸氧化酶(Barley Oxalate

Oxidase, BOxO) 基因可以赋予芥菜型油菜稳定的抗菌核病的能力<sup>[33]</sup>。

综合已有对于菌核病与植物的互作机制研究,发现其研究主要集中于核盘菌属病原菌与植物的互作上,继续深入解析核盘菌属病原菌与植物互作机制,寻找植物抗菌核病关键基因或调控因子,开发和利用植物自身的抗病相关基因,获得广谱持久抗病的植物品种,可以为有效防治核盘菌属引起的菌核病提供绿色防控新策略。相对核盘菌属所致菌核病的研究,对贝母类植物菌核病病原真菌座盘菌与植物的互作研究基础相当薄弱,这方面研究亟待加强。

### 3 菌核病防治研究进展

#### 3.1 农业防治

可通过一些栽培策略,包括避免病害、排除病原菌和控制环境等最大限度地减少菌核病的发生。在种植前对地块土壤进行消毒,引种时做好检疫工作,避免从病区引种,对于新引进的种栽要仔细筛查,排除病种<sup>[34]</sup>。也可通过有性繁殖,建立无病种子田,为种植提供无病种栽<sup>[35]</sup>。由菌核病发病规律可知,低洼积水是作物患菌核病的主要原因之一,所以种植要以地势略高排水良好的地块为主。若地下水位高、地势低,也可采用高畦种植方法避免积水<sup>[36]</sup>。适当轮作可以减少土壤中菌核的数量,至少在 2~3 年内与非寄主农作物进行轮作,例如玉米或小颗粒作物(小麦、大麦或燕麦)<sup>[37]</sup>。配合减少耕作、以最低播种量种植、合理施肥、灌溉及选用抗病品种等措施。通过抗病品种的选用结合避免菌核病发展条件的综合管理措施可以减少菌核病的发生<sup>[38-39]</sup>。

#### 3.2 化学防治

防治菌核病的杀菌剂有多种作用机制,例如苯并咪唑氨基甲酸甲酯(MBC)杀菌剂抑制真菌细胞分裂<sup>[40]</sup>;琥珀酸脱氢酶抑制剂(SDHI)、醌体外抑制剂(QOI)干扰电子传递链,抑制细胞呼吸和能量产生<sup>[41]</sup>;脱甲基化抑制剂(DMI)主要抑制甾醇的生物合成,从而导致真菌细胞壁的异常发育<sup>[42]</sup>。抑制能量产生的杀菌剂会有效地抑制孢子萌发,而那些针对细胞结构或生长的杀菌剂只会减缓真菌的生长。

采用化学药剂防治菌核病是目前该病治疗的主要手段,但随着药剂的常年使用,菌核病菌产生明显的抗药性,随之带来的是药剂的防治效果下降。要想获得同样的治疗效果必须加大药量或者

研发新药,投入的不断加大和对环境产生的深远影响促使人们不断开发新的防治手段及策略。

#### 3.3 生物防治

在过去的几十年里,化学药剂的大量施用对环境的负面影响及病原微生物抗药性的产生越来越受到人们的重视,为更好地防治病原微生物并保护环境,人们对菌核病的生物防治展开研究。通过从根际、叶圈、患病部位和其他生境中获得大量的微生物,检测其拮抗作用,筛选出合适的潜在生防剂。如小盾壳霉(*Coniothyrium minitans*)、木霉(*Trichoderma* spp.)、芽孢杆菌(*Bacillus*)、链霉菌属(*Streptomyces*)等菌种已用于生物防治研究。

3.3.1 小盾壳霉 小盾壳霉(*Coniothyrium minitans*)可寄生真菌<sup>[43]</sup>、降解草酸<sup>[44]</sup>和增强抗真菌活性<sup>[45]</sup>,是防治菌核病应用最广泛的生防菌。研究表明,小盾壳菌可分别减少 81.2% 和 50% 核盘菌的子囊盘数量和菌核数量<sup>[46]</sup>。

3.3.2 木霉 木霉属(*Trichoderma* spp.)的各种菌株已被发现具有寄生核盘菌的能力<sup>[47]</sup>。研究表明 120 株木霉菌中,22 株对核盘菌菌核萌发的抑制率为 100%。其中拟康宁木霉(*T. koningiopsis*)、类棘孢木霉(*T. asperelloides*)、深绿木霉(*T. atroviride*)、粘绿木霉(*T. virens*)抑菌效果以及促生长作用最显著<sup>[48]</sup>。孙海峰等<sup>[49]</sup>采用室内筛选、育苗钵及田间应用试验方法对 15 种化学药剂和生物菌剂进行药效试验,结果表明生物防治菌剂中哈茨木霉菌(*T. harzianum*)防效最好,防治率达到 79.27%。宋小双等<sup>[50]</sup>发现绿色木霉(*T. viride*)T43 及其发酵提取物对座盘菌菌丝生长具有明显抑制作用。在田间试验中,绿色木霉和土壤改良剂重茬净对菌核病的防治效果达到 69.94%,且能避免单一生防菌应用导致的病原微生物抗性的产生。

3.3.3 芽孢杆菌 沙福芽孢杆菌(*B. safensis*)和短小芽孢杆菌(*B. pumilus*)能产生各种次生抗菌代谢产物,具有很强的生防潜力<sup>[51]</sup>。解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*)具有产生不同类型的环状脂肽的能力,高浓度脂肽会诱导真菌细胞膜上形成孔洞,导致真菌死亡<sup>[52]</sup>。芽孢杆菌对于座盘菌属真菌也有良好的抑制效果,如从平贝母根际筛选的多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*)和枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)对座盘菌菌丝生长抑制率分别为 65.13% 和 61.35%<sup>[53]</sup>。

3.3.4 链霉菌属 据报道链霉菌属产生的挥发性有机化合物会导致核盘菌的生长异常。利迪链霉菌(*S. lydicus*)能减少子囊盘数量。小白链霉菌(*S. albulus*) NJZJSA2 产生的挥发性有机化合物 VOCs 不仅抑制核盘菌菌丝体的生长抑制率达 100%,而且还显著抑制了菌核的萌发<sup>[54]</sup>。

3.3.5 其他拮抗菌属 除上述报道的主要拮抗菌属外,还发现其他具有良好生防潜力的微生物。有研究显示曲霉(*Aspergillus*)可以寄生于核盘菌上,可由菌核的浅表侵入,从而阻止菌核萌发<sup>[55]</sup>。通过对日本曲霉(*A. japonicus*)和黑曲霉(*A. niger*)的研究发现,其可以分泌草酸不利于菌核形成<sup>[56]</sup>。剂棘孢曲霉(*A. aculeatus*) Asp-4 可以定殖并降解核盘菌科的菌核,使菌核萌发减少 60%<sup>[57]</sup>。对大豆的研究表明,阿氏芽孢杆菌(*Xenorhabdus szentirmai*)的无细胞上清液对菌核病菌的菌丝体和菌核的抑制率达 98%,而该菌培养产生的挥发物对菌丝和菌核的生长的抑制率均为 100%<sup>[58]</sup>。

由于田间应用条件复杂,单个生防菌株在应用时往往生防效果不理想,人们尝试将不同生防效果的菌株进行联合。小盾壳霉和小球壳孢能够共同定殖同一宿主真菌,且菌核降解作用是累加的<sup>[59]</sup>;铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*),枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)和哈茨木霉来(*T. harzianum*)复合处理的豌豆植物菌核病发病率比单个或两种微生物复合的处理低<sup>[60]</sup>。

## 4 展望

本文从植物菌核病病原微生物种类、症状、致病机制(侵染方式、侵染机制、与植物的互作机制)、防治方法等方面入手,对菌核病研究的进展进行了综述。菌核病作为一种危害性极强的土传疾病在农业生产中对作物产量造成极大威胁。目前的防治方法以化学防治为主。从短期效果上看,化学防治具有见效快、效果显著、使用方便、不受地区和季节限制等优点,但其农药残留和污染环境的缺点也显而易见,长期使用会引起抗药性,且其防治没有选择性,会杀伤有益生物等。生物防治以环保和可持续性等特点广受关注,明确病原菌的致病机制是进行有效生物防治的关键。尽管目前在植物病原真菌的菌核形态与结构、萌发与形成以及病原菌侵染机制等研究领域取得了一定进展,但是在菌核病生物防治,尤其是对座盘菌导致的菌核病的生物防治方面仍有待深入研究。

此外,持续加强益生微生物资源的收集及开发工作,不断筛选可用于生物防治的高效菌株是进行菌核病生物防治的物质基础,发掘有应用潜力的微生物资源仍是今后的重点工作;深入解析土壤根际微环境中生物和非生物因素的互作关系是对土传病害进行有效生物防治的理论基础;系统理解生防菌在环境中与病原真菌的相互作用及对植物与土壤微生物的影响是实现生防菌生防作用、提升生防功能的关键。围绕益生微生物资源及功能的持续深入解析,必将大幅度推动菌核病的生物防治及农业的可持续发展。

## 参考文献:

- [1] 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): 3-11.
- [2] SMOLINSKA U, KOWALSKA B. Biological control of the soil-borne fungal pathogen *Sclerotinia sclerotiorum*: A review[J]. *Journal of Plant Pathology*, 2018, 100(1): 1-12.
- [3] DEL RÍO L E, BRADLEY C A, HENSON R A, et al. Impact of *Sclerotinia* stem rot on yield of canola[J]. *Plant Disease*, 2007, 91(2): 191-194.
- [4] 韩月玲. 人参核盘菌侵染特性及致病机制研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- [5] 日孜旺古丽·苏皮, 李克梅, 沙度哈西, 等. 新疆伊贝母菌核病的初步研究[J]. *天津农业科学*, 2012, 18(3): 147-148.
- [6] 牛伯庆, 汪文静, 谢响明. 菌核病防治研究进展[J]. *生命科学研究*, 2011, 15(6): 537-541.
- [7] NI Y, GUO Y J, WANG J, et al. Responses of physiological indexes and leaf epicuticular waxes of brassica napus to *Sclerotinia sclerotiorum* infection [J]. *Plant Pathology*, 2014, 63(1): 174-184.
- [8] MOELLERS T C, SINGH A, ZHANG J, et al. Main and epistatic loci studies in soybean for *Sclerotinia sclerotiorum* resistance reveal multiple modes of resistance in multi-environments[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 3554.
- [9] 谭学超. 湖北贝母的常见病害及其综合防治措施研究[J]. *南方农业*, 2018, 12(32): 7-8.
- [10] BOLTON M D, THOMMA B, NELSON B D. *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary: Biology and molecular traits of a cosmopolitan pathogen[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2006, 7(1): 1-16.
- [11] 庄文颖. 中国核盘菌科分类研究概况[J]. *真菌学报*, 1994(1): 13-23.
- [12] ORDÓÑEZ-VALENCIA C, FERRERA-CERRATO R, QUINTANAR-ZÚÑIGA R E, et al. Morphological development of sclerotia by *Sclerotinia sclerotiorum*: A view from light and scanning electron microscopy[J]. *Annals of Microbiology*, 2015, 65(2): 765-770.
- [13] 王秀, 苏玉彤. 平贝母病虫害防治措施[J]. *特种经济动植物*, 2016, 19(2): 53-54.
- [14] MELO B S, VOLTAN A R, ARRUDA W, et al. Morphological

- and molecular aspects of sclerotial development in the phytopathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. Microbiological Research, 2019, 229: 126326.
- [15] ERENTAL A, DICKMAN M B, YARDEN O. Sclerotial development in *Sclerotinia sclerotiorum*: Awakening molecular analysis of a "Dormant" structure[J]. Fungal Biology Reviews, 2008, 22(1): 6-16.
- [16] KARS I, VAN KAN J A L. Extracellular enzymes and metabolites involved in pathogenesis of botrytis [J]. Botrytis: Biology, Pathology and Control, 2007: 99-118.
- [17] LIANG Y, STRELKOV S E, KAV N N V. The proteome of liquid sclerotial exudates from *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. Journal of Proteome Research, 2010, 9 (6): 3290-3298.
- [18] DERBYSHIRE M, DENTON-GILES M, HEGEDUS D, et al. The complete genome sequence of the phytopathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum* reveals insights into the genome architecture of broad host range pathogens[J]. Genome Biology and Evolution, 2017, 9(3): 593-618.
- [19] SEIFBARGHI S, BORHAN M H, WEI Y, et al. Changes in the *Sclerotinia sclerotiorum* transcriptome during infection of *Brassica napus* [J]. BMC Genomics, 2017, 18 (1): 266.
- [20] POUSSEREAU N, CRETON S, BILLON-GRAND G, et al. Regulation of acp1, encoding a non-aspartyl acid protease expressed during pathogenesis of *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. Microbiology, 2001, 147(3): 717-726.
- [21] COTTON P, RASCLE C, FEVRE M. Characterization of PG2, an early endoPG produced by *Sclerotinia sclerotiorum*, expressed in yeast[J]. FEMS Microbiology Letters, 2002, 213(2): 239-244.
- [22] RIOU C, FREYSSINET G, FEVRE M. Production of cell wall-degrading enzymes by the phytopathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. Applied and Environmental Microbiology, 1991, 57(5): 1478.
- [23] XU L S, LI G Q, JIANG D H, et al. *Sclerotinia sclerotiorum*: An evaluation of virulence theories[J]. Annual Review of Phytopathology, 2018, 56: 311-338.
- [24] FAGUNDES-NACARATH I R F, DEBONA D, RODRIGUES F A. Oxalic acid-mediated biochemical and physiological changes in the common bean-*Sclerotinia sclerotiorum* interaction [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 129: 109-121.
- [25] GUIMARÃES R L, STOTZ H U. Oxalate production by *Sclerotinia sclerotiorum* deregulates guard cells during infection[J]. Plant Physiology, 2004, 136(3): 3703-3711.
- [26] WILLIAMS B, KABBAGE M, KIM H-J, et al. Tipping the balance: *Sclerotinia sclerotiorum* secreted oxalic acid suppresses host defenses by manipulating the host redox environment[J]. PLoS Pathogens, 2011, 7(6): e1002107.
- [27] XU L, CHEN W. Random T-DNA mutagenesis identifies a Cu/Zn superoxide dismutase gene as a virulence factor of *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2012, 26(4): 431-441.
- [28] ZHU W, WEI W, FU Y, et al. A Secretory protein of necrotrophic fungus *Sclerotinia sclerotiorum* that suppresses host resistance[J]. PLoS One, 2013, 8(1): e53901.
- [29] LYU X, SHEN C, FU Y, et al. A Small secreted virulence-related protein is essential for the necrotrophic interactions of *Sclerotinia sclerotiorum* with its host plants [J]. PLoS Pathogens, 2016, 12(2): e1005435.
- [30] WANG Z, TAN X, ZHANG Z, et al. Defense to *Sclerotinia sclerotiorum* in oilseed rape is associated with the sequential activations of salicylic acid signaling and jasmonic acid signaling[J]. Plant Science, 2012, 184: 75-82.
- [31] RAMEGOWDA V, SENTHIL-KUMAR M, ISHIGA Y, et al. Drought stress acclimation imparts tolerance to *Sclerotinia sclerotiorum* and *Pseudomonas syringae* in *Nicotiana benthamiana* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2013, 14(5): 9497-9513.
- [32] WANG Z, WAN L, ZHANG X, et al. Interaction between *Brassica napus* polygalacturonase inhibition proteins and *Sclerotinia sclerotiorum* polygalacturonase: Implications for rapeseed resistance to fungal infection [J]. Planta, 2021, 253(2): 34.
- [33] VERMA R, KAUR J. Expression of barley oxalate oxidase confers resistance against *Sclerotinia sclerotiorum* in transgenic *Brassica juncea* cv Varuna [J]. Transgenic Research, 2021, 30(2): 143-154.
- [34] 甘国菊, 余启高, 杨永康, 等. 湖北贝母主要病虫害的防治 [J]. 农技服务, 2009, 26(5): 82-84.
- [35] 韦传宝, 刘林帅, 郑鑫鑫. 药用贝母栽培中病虫害发生情况及防治措施[J]. 湖南农业科学, 2011(23): 101-104.
- [36] 刘娥. 平贝母病虫害的发生及防治措施[J]. 中国农业信息, 2015(5): 58.
- [37] ROUSSEAU G, RIOUX S, DOSTALER D. Effect of crop rotation and soil amendments on *Sclerotinia* stem rot on soybean in two soils [J]. Canadian Journal of Plant Science, 2007, 87(3): 605-614.
- [38] GARZA J A G, NEUMANN S, VYN T J, et al. Influence of crop rotation and tillage on production of apothecia by *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 2002, 24(2): 137-143.
- [39] LEE C D, RENNER K A, PENNER D, et al. Glyphosate-resistant soybean management system effect on *Sclerotinia* stem rot[J]. Weed Technology, 2005, 19(3): 580-588.
- [40] 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): 353-362.
- [41] HUANG X P, SONG Y F, LI B X, et al. Baseline sensitivity of isopyrazam against *Sclerotinia sclerotiorum* and its efficacy for the control of *Sclerotinia* stem rot in vegetables[J]. Crop Protection, 2019, 122: 42-48.
- [42] ZHANG R, XU Q, ZHANG Y, et al. Baseline sensitivity and toxic actions of prochloraz to *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. Plant Disease, 2018, 102(11): 2149-2157.
- [43] SUN X, ZHAO Y, JIA J, 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.
- [44] 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): 2591-2610.
- [45] YANG X, YANG J, LI H, et al. Overexpression of the chitinase gene CmCH1 from *Coniothyrium minitans* renders enhanced resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in soybean [J]. *Transgenic Research*, 2020, 29 (2): 187-198.
- [46] ZENG W, WANG D, KIRK W, et al. Use of *Coniothyrium minitans* and other microorganisms for reducing *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. *Biological Control*, 2012, 60 (2): 225-232.
- [47] OJAGHIAN S, WANG L, ZHANG L. Expression of lytic enzyme genes involved in antagonistic activity of *Trichoderma viridescens* during interaction with *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2020, 157 (1): 223-226.
- [48] HADDAD P E, LEITE L G, LUCON C M M, et al. Selection of *Trichoderma* spp. strains for the control of *Sclerotinia sclerotiorum* in soybean [J]. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 2017, 52: 1140-1148.
- [49] 孙海峰, 沈莹, 宁荣彬, 等. 防治平贝母菌核病的药剂筛选及田间应用 [J]. *农药*, 2019, 58 (2): 141-144.
- [50] 宋小双, 遇文婧, 周琦, 等. 木霉菌剂与重茬净复配防治平贝黑腐病及对平贝诱导抗性 [J]. *森林工程*, 2015, 31 (6): 24-28.
- [51] RIBEIRO I D A, BACH E, DA SILVA MOREIRA F, et al. Antifungal potential against *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary and plant growth promoting abilities of *Bacillus* isolates from canola (*Brassica napus* L.) roots [J]. *Microbiological Research*, 2021, 248: 126754.
- [52] YANG X, ZHANG L, XIANG Y, et al. Comparative transcriptome analysis of *Sclerotinia sclerotiorum* revealed its response mechanisms to the biological control agent, *Bacillus amyloliquefaciens* [J]. *Scientific Reports*, 2020, 10: 12576.
- [53] 宋小双, 遇文婧, 周琦, 等. 平贝根际拮抗细菌分离、鉴定及其对平贝黑腐病抑菌作用机制研究 [C] // 中国菌物学会. 中国菌物学会 2018 年学术年会论文汇编, 2018: 119.
- [54] GEBILY D A S, GHANEM G A M, 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): 33.
- [55] HU X, ROBERTS D P, XIE L, et al. Biological control of *Sclerotinia* disease by *Aspergillus* sp. on oilseed rape in the field [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2016, 26 (11): 1526-1537.
- [56] 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): 5265-5279.
- [57] HU X, QIN L, ROBERTS D P, et al. Characterization of mechanisms underlying degradation of sclerotia of *Sclerotinia sclerotiorum* by *Aspergillus aculeatus* Asp-4 using a combined qRT-PCR and proteomic approach [J]. *Bmc Genomics*, 2017, 18 (1): 674.
- [58] CHACÓN-OROZCO J G, BUENO C J, SHAPIRO-ILAN D I, et al. Antifungal activity of *Xenorhabdus* spp. and *Photorhabdus* spp. against the soybean pathogenic *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. *Scientific Reports*, 2020, 10 (1): 20649.
- [59] BITSADZE N, SIEBOLD M, KOOPMANN B, et al. Single and combined colonization of *Sclerotinia sclerotiorum* sclerotia by the fungal mycoparasites *Coniothyrium minitans* and *Microsphearopsis ochracea* [J]. *Plant Pathology*, 2015, 64 (3): 690-700.
- [60] JAIN A, SINGH A, SINGH S, et al. Biological management of *Sclerotinia sclerotiorum* in pea using plant growth promoting microbial consortium [J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2015, 55 (8): 961-972.

## Research Progress on Pathogenic Mechanisms and Control of *Sclerotinia*-Derived Stem Rot Disease

LU Jing-jing, ZHAO Jin, SHEN Tong, YANG Hong-yan

(College of Life Science, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

**Abstract:** *Sclerotinia*-derived stem rot disease, a global plant disease, endangers a variety of cash crops and results in seriously economic losses. Recently, there are some advances in pathogenic mechanisms and control of *sclerotinia*-derived stem rot disease. Combined with the existing literatures, we reviewed the advances on crop *sclerotinia*-derived stem rot disease from three aspects, (1) Pathogens and symptoms, including *Sclerotinia* and *Stromatinia* which infect different plants respectively. (2) Pathogenic mechanisms, including finding the key genes or regulators of plant resistance to *sclerotinia*-derived stem rot disease, developing and utilizing resistance-related genes of plants to obtain broad-spectrum and long-lasting disease-resistant varieties. (3) Biocontrol of *sclerotinia*-derived stem rot disease, mainly focusing on a large number of microorganisms including bacteria, fungi and actinomycete with application potentials. The future on beneficial microbial resources and functions was prospected.

**Keywords:** *sclerotinia*-derived stem rot disease; *Sclerotinia*; *Stromatinia*; pathogenic mechanism; biological control