

芒果采后炭疽病生防菌研究进展

赵佳, 童凯, 李东, 邓孟胜, 雷雨*

(四川轻化工大学生物工程学院, 四川 宜宾 644000)

摘要:综述了芒果采后炭疽病病原菌的种类, 主要的生防菌类别及其拮抗病原菌的机制, 以及如何增强生防菌的防治效果, 以期为我国芒果采后炭疽病生防菌的制备及抗病资源的选育提供有价值的参考。

关键词:芒果采后炭疽病; 炭疽菌; 生防菌; 防治机理

Advances in Biocontrol of Postharvest Anthracnose of Mango

ZHAO Jia, TONG Kai, LI Dong, DENG Meng-sheng, LEI Yu*

(College of Bioengineering, Sichuan University of Science & Engineering, Yibin 644000, China)

Abstract: This article reviewed the species of pathogens of postharvest mango anthracnose, including the main category of antagonistic microorganisms and their mechanisms, and how to enhance the control effect of antagonistic microorganisms, aiming at providing valuable references for the preparation of antagonistic microorganisms of postharvest mango anthracnose and breeding of disease resistant resources in China.

Key words: mango postharvest anthracnose; *Colletotrichum*; antagonistic microorganisms; prevention and control mechanism

中图分类号: S667.7; S476 文献标识码: A DOI: 10.3969/j.issn.1009-6221.2022.08.014

素有“热带果王”美誉的芒果(*Mangifera indica* L.)因其风味独特、口感嫩滑、营养价值较高而深受消费者的喜爱。我国芒果种植主要分布在海南、广西、云南、四川、贵州等省区。据统计, 2018 年我国芒果总产量 226.81 万 t, 年产值超过 100 亿元^[1]。

芒果炭疽病是由炭疽菌属(*Colletotrichum*)真菌引起的, 是芒果生产中发生面积最广、危害最严重的病害之一。研究发现, 采后芒果果实的蒂部、中部和端部均可能潜伏一定数量的炭疽菌, 炭疽菌多数在芒果果实发育期间侵入, 随着采后果实抗性的降低和可利用营养物质的增加, 病菌由潜伏状态转变为致病状态, 引起果实出现圆形或近圆形、褐色或黑色凹陷的

病斑, 病斑轻则呈点状分布, 重则连片发病, 导致果实腐烂变质, 丧失商品价值^[2]。每年我国芒果采后损失高达 20%~30%, 而发达国家也达到 15% 左右^[3]。

芒果采后炭疽病的防治以化学防治为主, 生产者主要依赖甲基硫菌灵、多菌灵、苯醚甲环唑等合成杀菌剂控制芒果炭疽病。然而, 合成杀菌剂处理过的芒果有农药残留且不易降解, 易引发食品安全和环境问题, 其中一些已被芒果国际贸易条约禁止^[4]。生物防治因具有残留低、毒性小、无公害等优点, 逐渐得到广泛应用^[5]。生防菌是生物防治的有效手段之一, 目前已经从植物和土壤中分离出许多具有拮抗作用的细菌、丝状真菌和酵母菌, 这些微生物对芒果采后炭疽

基金项目: 四川轻化工大学人才引进项目(2019RC32)

作者简介: 赵佳(1995—), 女, 汉族, 硕士研究生, 研究方向: 食品贮藏与保鲜。

*通信作者: 雷雨, 博士, 讲师, 研究方向: 果蔬贮藏病害防控。

菌具有明显的抑制作用。本文对芒果采后炭疽病病原菌种类,主要生防菌的类别,病原菌的拮抗机制,以及如何增强生防菌的防治效果进行综述,以期为我国芒果采后炭疽病新型农药的制备与抗病资源的选育提供有价值的参考。

1 芒果炭疽病病原菌种类

20世纪90年代前,炭疽菌属真菌的分类主要依赖于形态学方法^[6-9]。形态学鉴定是Sutton在von Arx分类研究的基础上总结的一种传统分类方式,以纯培养条件下病原菌的菌落特征(颜色、质地和生长速率),分生孢子和附着孢的形态、大小,刚毛、菌核、厚垣孢子、有性型的有无及寄主范围等方面进行分类。通过形态学分类方法,芒果采后炭疽病病原菌多被鉴定为胶孢炭疽菌(*Colletotrichum gloeosporioides*)和尖孢炭疽菌(*C. acutatum*)^[10-11]。由于炭疽菌属真菌可用于分类的形态指标较少,且其菌落特征、孢子和附着孢的大小、形态仍存在不稳定性,不能很好地区分炭疽菌的种和亚种,表现出极大的局限性。而对基因型分型的分子生物学分类则有力避免了上述问题^[12-13]。

1994年,Sherriff等^[14]将核糖体转录间隔区(Internal transcribed spacer, ITS)序列分析引入了炭疽菌属。截至2020年7月,NCBI中已经登录了近23000条*Colletotrichum*的ITS序列,其中芒果上发现的炭疽菌ITS序列有1200余条。随着该研究方法应用的深入,前人发现ITS在种类较多、种间形态学差异较小的炭疽菌属的研究中存在明显局限性。2000年,Taylor等^[15]提出使用基于多基因谱系识别生物物种和系统学种概念。Crouch等^[13]将ITS与邻近DNA裂解酶基因*Apn2*、交配型基因*Mat1*、氧化物歧化酶基因*Sod2*位点进行联合分析,对复合群*C. graminicola*进行了有效区分,并在该属中发现6个新种。基于多基因分析方法,前人发现前述引起芒果炭疽病的两大病原菌——*C. gloeosporioides*和*C. acutatum*,均为复合群,*C. gloeosporioides*可细分为31个种1个亚种^[16-23],而*C. acutatum*也包含了29个种^[24]。Lima等^[18]联合肌动蛋白基因*ACT*、钙调蛋白基因*CAL*、3-磷酸甘油醛脱氢酶基因*GAPDH*、 β -微管蛋白基因*TUB2*和ITS序列对巴西东北部芒果炭疽病病原菌进行分析,发现了*C. asianum*、*C. fructicola*、*C. tropicale*、*C. karstii*,以及一个新种*C. dianesei*。2018年以前,国内报道的芒果炭疽病病原菌主要为*C. gloeosporioides*,采用的鉴定手段主要是基于传统形态学及ITS序列。近两年来,通过在传统形态学的基础上引入多基因位点分

析的方法,在芒果主产区陆续发现多种芒果炭疽病致病菌。在广西,发现*C. asianum*、*C. siamense*、*C. fructicola*、*C. scovillei*均能引起芒果炭疽病的发生,且前3种病原菌为优势种群^[25];在海南,对台农芒果采后炭疽病的病原鉴定,发现其致病菌同广西基本一致,只是未发现致病菌*C. scovillei*^[26];Li等^[27]对我国海南、云南、四川、贵州、广东、福建等主要产区的芒果炭疽病进行分离,通过形态学观察并联合*ACT*、几丁质合成酶I基因*CHS-I*、*GAPDH*、*TUB2*,以及ITS序列进行分析,在获得的200余份致病菌中共鉴定出13种炭疽菌,除上述在我国发现的4种炭疽菌外,其他9种炭疽菌均是我国芒果炭疽病原的首次报道。目前,国内外已报道的芒果炭疽病的病原菌有28种,其中国内已报道的有14种(表1)。

2 芒果采后炭疽病生防菌种类

生防菌是对寄主无害而对病原菌有明显抑制作用的微生物。用于果蔬采后病害的生防菌主要有细菌、酵母菌及丝状真菌。生防细菌是目前商业化生防制剂中应用最广泛的类别,与真核生防菌相比,其来源广泛,繁殖迅速,但易受杀菌剂影响,且在果蔬加工过程中容易失活^[45]。生防酵母菌一般通过营养、空间竞争发挥拮抗作用,易于定殖,防效谱广且稳定,近年来已逐渐成为采后病害生物防治的研究热点^[46]。由于生防丝状真菌在果蔬上较难定殖,因此丝状真菌往往是通过人工培养后,利用其发酵液进行生物防治^[47]。前人通过从不同植物的枝叶及生存的土壤中进行分离筛选,现已获得了部分对芒果采后炭疽病具有一定生防作用的菌株。表2为目前在芒果采后炭疽病防治中已发现的生防菌及其作用机制。

2.1 生防细菌

细菌种类繁多,繁殖速度快,在植物和环境中的广泛存在,可人工培养,这些特性对细菌占领空间和生存竞争十分有利。因此,有关采后生防细菌的报道很多,而芒果炭疽病生防细菌主要为芽孢杆菌*Bacillus* spp.。Balderas-Ruiz等^[54]报道了从墨西哥芒果树上分离得到的贝莱斯芽孢杆菌83能有效控制芒果炭疽病。汪远等^[48]从红树植物秋茄体内分离得到解淀粉芽孢杆菌,该菌株对芒果采后主要病害病原菌*C. gloeosporioides*具有较强抑制作用,对采后芒果炭疽病防效达到60%以上。谢颖等^[55]从海南大羽蘼叶片中分离的绿芽孢杆菌对芒果炭疽病最大抑菌率达83%。此外,杨苑等^[57]对抗生素溶杆菌进行拮抗试验,抑制率达53.7%。赵超等^[58]从芒果叶片与果实中分离筛选出

表 1 国内外已报道的芒果炭疽菌种类、地理来源及其鉴定所选用的基因
Table 1 Species, geographical sources and selected genes of mango anthracnose reported in domestic and abroad

种类	系统鉴定所选用基因	地理来源	参考文献
<i>C. alienum</i>	<i>Apn2/MAT、ACT、CHS-I、GAPDH</i>	墨西哥、中国北京	[28–29]
<i>C. asianum</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2、CAL、GS、Apn2/MAT、IGS、ApMat、CMD、HIS3</i>	中国南部、巴西东北部、哥伦比亚、墨西哥、澳大利亚北部、斯里兰卡、印度尼西亚、巴拿马、马来西亚、中国台湾、菲律宾	[18,20,25,27,29–40]
<i>C. cliviae</i>	<i>ACT、TUB2、CAL、CHS-I、GAPDH、Apn2/MAT、IGS</i>	巴西东北部	[20]
<i>C. clivicola</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2</i>	中国南部	[27]
<i>C. cordylinicola</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2</i>	中国南部	[27]
<i>C. chrysophilum</i>	<i>ACT、CHS-I、TUB2、ApMat、GS</i>	墨西哥	[41]
<i>C. dianesei</i>	<i>ACT、TUB2、CAL、GAPDH、GS、CHS-I、Apn2/MAT、IGS</i>	巴西东北部	[18,20,38]
<i>C. endomangiferae</i>	<i>ACT、TUB2、CAL、CHS-I、GAPDH、Apn2/MAT、IGS</i>	巴西东北部	[20]
<i>C. endophytica</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2</i>	中国南部	[27]
<i>C. fiorinia</i>		澳大利亚	[41]
<i>C. fruticola</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2、CAL、GS、Apn2/MAT、IGS</i>	中国南部、巴西东北部、墨西哥、印度、中国台湾	[18,20–21,25,27,29–30,38]
<i>C. fragariae sensu stricto</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2、ApMat、CAL</i>	印度	[21]
<i>C. gigasporum</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2</i>	中国南部	[27]
<i>C. gloeosporioides</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2、HIS3、ApMat、CAL</i>	中国南部、意大利、哥伦比亚、巴拿马、斯里兰卡	[27,30–31,39,42]
<i>C. grossum</i>		古巴	[43]
<i>C. jasmini-sambac</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2、ApMat、CAL</i>	印度	[21]
<i>C. kahawae</i>	<i>TUB2、HIS3</i>	意大利	[42]
<i>C. karstii</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2、CAL、GS、Apn2/MAT、IGS、HIS3</i>	中国南部、巴西东北部、意大利	[18,20,27,38,42]
<i>C. liaoningense</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2</i>	中国南部	[27]
<i>C. musae</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2</i>	中国南部	[27]
<i>C. melanocaulon</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2、ApMat、CAL</i>	印度	[21]
<i>C. plurivorum</i>			[41]
<i>C. queenslandicum</i>	<i>ACT、CHS-I、TUB2、ApMat、GS</i>	墨西哥	[41]
<i>C. scovillei</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2</i>	中国南部、中国台湾	[27,30,44]
<i>C. siamense</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2、ApMat、CMD、GS</i>	中国南部、哥伦比亚、中国台湾、澳大利亚北部、墨西哥	[25,27,29–30,35,39–40]
<i>C. simmondsii</i>		澳大利亚	[41]
<i>C. theobromicola</i>	<i>GAPDH、CHS-I、ACT、ApMat</i>	哥伦比亚	[39]
<i>C. tropicale</i>	<i>ACT、CHS-I、GAPDH、TUB2、CAL、GS、Apn2/MAT、IGS</i>	中国南部、巴西东北部、墨西哥、中国台湾	[18,20,27,29–30,38]

表 2 芒果采后炭疽病生防菌种类及作用机制
Table 2 Antagonistic species and mechanisms of mango postharvest anthracnose

	生防菌	作用方式	参考文献
细菌	解淀粉芽孢杆菌 <i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	2	[48-49]
	地衣芽孢杆菌 <i>Bacillus licheniformis</i>	2	[49-50]
	巨大芽孢杆菌 <i>Bacillus megaterium</i>	2	[51-52]
	贝莱斯芽孢杆菌 <i>Bacillus velezensis</i>	1、2	[53-54]
	绿芽胞杆菌 <i>Viridibacillus</i>	1、2	[55]
	蜡状芽孢杆菌 <i>Bacillus cereus</i>	2	[56]
	抗生素溶杆菌 <i>Lysobacter antibioticus</i>	2	[57]
	荧光假单胞菌 <i>Pseudomonas fluoresceas</i>	2、4	[58]
	缺陷短波单胞菌 <i>Brevundimonas diminuta</i>	—	[59]
	嗜根寡养单胞菌 <i>Stenotrophomonas rhizophila</i>	1	[60]
酵母菌	季也蒙毕赤酵母 <i>Meyerozyma guilliermondii</i>	1、2、3	[61]
	美极梅奇酵母 <i>Metschnikowia pulcherrima</i>	1、2、3、4	[62]
	膜醭假丝酵母 <i>Candida membranifaciens</i>	—	[59]
	汉逊德巴利酵母 <i>Debaryomyces hansenii</i>	1	[60]
	东方伊萨酵母 <i>Issatchenkia orientalis</i>	2、3	[63]
	罗伦隐球酵母 <i>Cryptococcus laurentii</i>	1、2、4	[64]
	尼泊尔德巴利酵母 <i>Debaryomyces nepalensis</i>	1	[65]
	卡利比克蒙酵母 <i>Meyerozyma caribbica</i>	1、2	[45]
	棘孢木霉 <i>Trichoderma asperellum</i>	2	[66]
	绿色木霉 <i>Trichoderma viride</i>	2	[67-68]
丝状真菌	瓦克青霉 <i>Penicillium waksmanii</i> Zaleski	2	[69]
	链霉菌 <i>Streptomyces</i> sp.	2、4	[70]

注:1.营养竞争与空间竞争;2.产生抑菌物质;3.重寄生;4.诱导寄主产生抗病性;—表示文献中无相关说明。

C. gloeosporioides 的生防菌,发现荧光假单胞菌对芒果采后炭疽病防效为 80.05%,防效明显。Hernandez Montiel 等^[60]发现感染海洋细菌嗜根寡养单胞菌 KM02 的芒果的炭疽病发病率降低了 89%,病斑直径减小了 92%。

2.2 生防酵母菌

在生防菌中,酵母是控制采后病害的潜力拮抗菌,具有拮抗效果好、抗逆性强、繁殖快速、不产生抗生素、安全性高等优点。许春青^[61]发现,季也蒙毕赤酵母与炭疽菌对峙培养时抑菌带明显,该菌产生的挥发性物质对芒果炭疽菌的生长及其分生孢子的萌发有抑制作用,对采后芒果离体叶片的防效达 75%。Tian 等^[62]研究了美极梅奇酵母对台农芒果炭疽病的防治效果,发现在芒果伤口处接种酵母菌和病原菌,于 25℃贮藏条件下培养 12 d,抑制率达 78.82%。Konsue 等^[71]研究发现,*Papiliotrema aspenensis* DMKU-SP67 可以控制胶孢炭疽菌生长,将炭疽病的发病率降低了 94.1%,与使用苯菌灵效果相当。此外,膜醭假丝酵母、汉逊德巴利酵母、东方伊萨酵母等酵母菌也被证明对芒果炭疽菌有拮抗作用^[59-60,63]。

2.3 生防丝状真菌

除细菌和酵母菌外,用于采后芒果炭疽病生物防治的生防菌还有丝状真菌。丝状真菌来源丰富,能够代谢产生多种具有抗性的物质,利用其发酵液防治芒果病害的研究很多,在芒果炭疽病防治中起重要作用。张诒仙^[69]报道了青霉属(*Penicillium*)的瓦克青霉(T-141 株)、特异青霉(*Penicillium notatum*)和产黄青霉(*Peniciuium chrysogenus*)能通过产生青霉素而起到防治芒果炭疽病的作用。黄雪莲等^[67]发现,绿色木霉菌挥发性代谢产物及非挥发性代谢产物均有抑菌作用,对芒果炭疽菌的抑菌率达 70%以上。De Los Santos-Villalobos 等^[66]报道了棘孢木霉 T8a 在体内外均能抑制胶孢炭疽菌,且该菌产生的纤维素酶比几丁质酶和葡聚糖酶更具有生物防治作用。

3 生防菌防治机理

由于生防菌、病原菌和寄主三者均为活的有机体,因此三者相互接触后,会发生复杂的的拮抗、诱抗作用。生防菌对病原菌抑制作用可分为两种形式:一是直接作用;二是间接作用。具体防治机理如图 1 所示。

3.1 直接作用

直接作用是生防菌通过自身或胞外分泌物抑制病原菌,包括营养或空间竞争、分泌拮抗物质、重寄生

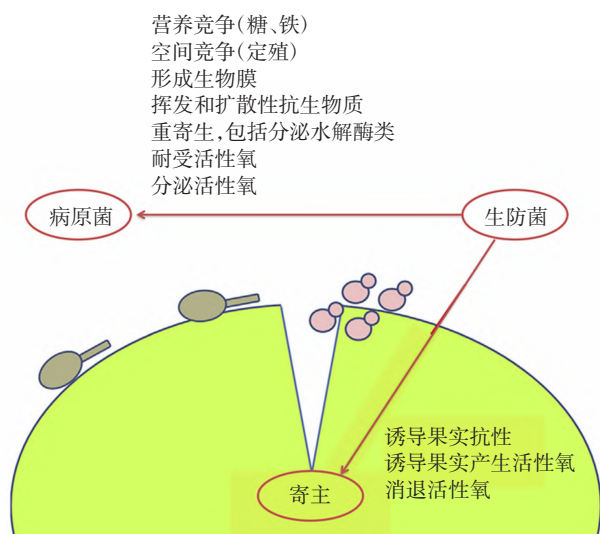


图1 三角系统:与病原菌及寄主互动时生防菌的防控模式^[72]

Fig.1 Triangular system: a control model of biocontrol bacteria when interacting with pathogens and hosts^[72]

等。研究表明,生防菌在作用于芒果最初的24 h内可迅速生长,这个时间段主要的作用方式是营养竞争和空间排斥。而生防菌分泌抑制或杀死芒果炭疽菌的代谢物是最常见的防治方式。拮抗物质主要包括抗生素、拮抗蛋白或细胞壁降解酶类。芽孢杆菌是最普遍的生防菌之一,该菌产生的拮抗物质包括脂肽类抗生素^[53]、细菌素^[49]、细胞壁降解酶及一些未鉴定的拮抗蛋白^[48,73],可以造成芒果炭疽病菌菌丝扭曲、膨大、畸形,从而抑制芒果炭疽病菌的生长。海洋放线菌发酵产物分离的化合物会破坏芒果炭疽病菌细胞膜的结构。巨大芽孢杆菌的抑菌机制是通过诱导炭疽菌孢子体内活性氧(Reactive oxygen species, ROS)水平及菌丝体内丙二醛(Malonic dialdehyde, MDA)含量,破坏其线粒体和细胞膜而达到抑菌效果^[51]。低毒分枝病毒可能会下调与真菌致病力相关的基因表达(如铜胺氧化酶和Fe/S蛋白)来减弱病原菌的致病性,并抑制其生长。此外,许春青^[61]发现,季也蒙毕赤酵母能够吸附到芒果炭疽菌菌丝上,可能存在重寄生作用。

3.2 间接作用

间接作用主要是生防菌通过自身或分泌代谢产物诱导植物产生抵御病原的酶或其他活性物质。美极梅奇酵母、枯草芽孢杆菌除了与胶孢炭疽菌争夺碳源和生存空间、产生抑菌物质,还能促进植物相关防御酶的活性,如 β -1,3-葡聚糖酶(β -1,3-glucanase, GLU)和几丁质酶(Chitinase, CHT),它们能破坏芒果炭疽菌的细胞壁而达到防治作用^[62,74]。任建国等^[70]报道了链霉菌与芽孢杆菌能通过诱导芒果植株苯丙氨酸解氨酶(Phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、多酚氧化酶

(Polyphenol oxidase, PPO)和过氧化物酶(Peroxidase, POD)的活性来提高芒果对炭疽菌的抗性。此外,荧光假单胞菌也能通过诱导芒果的抗性来阻止病原真菌的入侵^[57]。

随着高效生防菌的不断挖掘及拮抗机理研究的深入,近年来已报道多种实现商业化的菌株。在南非,由枯草芽孢杆菌开发的生防制剂 Avogreen 被用于鳄梨炭疽病的防治^[75]。美国开发的生防制剂 Blight Ban A506,以荧光假单胞菌作为拮抗菌,对苹果、梨和草莓等水果的多种病害具有防治效力^[76]。在荷兰与德国,以梅奇酵母为主要成分的生防制剂 Shemer 被广泛应用于果蔬灰霉病和青霉病的防治^[77]。

4 增强生防菌生防效力的途径

生防菌在芒果采后炭疽病的控制中虽已表现出良好的防效,但活体拮抗菌是生防制剂主要成分,拮抗菌活性及其代谢的酶类易受温度、pH和湿度等环境因素的影响,导致其防治芒果采后炭疽病的效果不如化学农药稳定。此外,与化学农药相比,生防菌研发成本较高,生效慢,使用期限较短,不如化学农药方便。因此,通过各种方式提高生防菌的生防效力和稳定性,将有助于提高生防制剂的商业化。研究表明,生防菌配合化学药物,生防菌与热处理结合,以及通过基因工程改造措施均能有效提高生防菌防治效力。

生防菌与外源化合物配合使用进一步提高生防效力,是目前芒果采后炭疽病防治的研究热点。这些化合物主要包括低浓度杀菌剂、有机活性物质和无机盐等。Govender等^[50]对咪鲜胺与生防菌联合处理、生防菌单独处理在芒果包装线上防治芒果炭疽病的效果进行评价,发现联合处理生防效力明显高于单独处理。此外,前人发现水杨酸、氯化钙与生防菌配合使用效力提升显著。低浓度水杨酸(SA)对拮抗菌和病原菌的生长影响不大,但对PPO、PAL、GLU等相关防御酶活性有一定诱导作用,可以通过诱导植物的防御能力,增强生防效力^[78]。冯卫华等^[79]使用1.0 mmol/L水杨酸与绿色木霉菌联用,发现该组合对芒果炭疽病的防效明显增强。氯化钙是通过抑制病原菌的生长,并在一定程度上促进生防菌的增殖和芒果的自身防御力来提高生防效力。陈敏等^[80]发现,40 g/L CaCl_2 可有效提升季也蒙毕赤酵母对芒果采后炭疽病的生防效果,其中40 g/L CaCl_2 与 1×10^8 CFU/mL季也蒙毕赤酵母悬浮液的复合处理比单一处理更能有效抑制芒果果实采后炭疽病的发生。此外,水杨酸溶液、 CaCl_2 溶液和美极梅奇酵母悬浮液的组合也具有协同作用,能

提高对芒果果实病害的控制和贮藏效果^[81]。

生防菌与热处理结合能提高生防效力,该方法操作简单、成本低,是芒果采后炭疽病防治最常用的方式之一。前人发现,在半商业条件下,咪鲜胺、芽孢杆菌与热水联合处理防治芒果炭疽病比化学制剂的效果更好^[50]。Jomduang等^[63]报道了东方伊萨酵母与热处理结合可以增强对芒果炭疽病的防效。此外,对生防菌进行遗传改造是一个新的发展方向。Jones等^[82]将抗菌肽A的编码基因转入酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisia*),转化酵母有效地抑制了刺盘孢的孢子萌发,并显著减轻了由该菌引起的番茄炭疽病。然而,目前利用转基因技术防治芒果采后炭疽病的研究较少,对芒果的防治效果有待进一步研究,且改造的菌株应用到实际生产中,必须经过后续的安全验证。

5 总结与展望

近年来,人们已经从多种途径中分离出芒果炭疽病生防菌,且其易培养,繁殖快,防效显著,因此其作为生防制剂的研究价值日益受到关注。目前,生防菌抑菌效果易受环境影响,且控病机制还未完全揭示,因此生防菌的实际生产应用仍存在较大困难。生防菌与外源化合物联用、生防菌配合物理保鲜方式以及生防菌进行遗传改造是其应用到实际生产的重要途径,这不仅可以加强拮抗菌的生防效力和稳定性,还可产生保鲜防腐的栅栏效应。虽然目前我国农业生产仍是化学制剂占主导地位,但随着国际贸易条约的限制以及国家和人民对环境污染和食品安全的愈加重视,以拮抗菌为主的生防制剂必将迎来更快更深入的发展。

参考文献:

- [1] 王紫. 中国芒果产业绿色发展联盟宣布成立[J]. 中国食品, 2020(10):154. DOI: 10.3969/j.issn.1000-1085.2020.10.090.
- [2] 杨建波, 欧阳秋飞, 黄战威. 芒果采后主要真菌病害及其抗病机理研究进展[J]. 热带农业科学, 2019, 39(10):106-110. DOI:10.12008/j.issn.1009-2196.2019.10.018.
- [3] 胡美姣, 李敏, 高兆银, 等. 云南芒果果实潜伏侵染真菌的研究[J]. 热带作物学报, 2011, 32(5):941-946. DOI:10.3969/j.issn.1000-2561.2011.05.031.
- [4] ARAUZ L F. Mango anthracnose: Economic impact and current options for integrated management[J]. Plant Disease, 2000, 84(6): 600-611. DOI: 10.1094/PDIS.2000.84.6.600.
- [5] 杨子轩, 张京峰. 生物农药在果树病虫害防治中的应用[J]. 世界热带农业信息, 2020(12):34-35. DOI:10.3969/j.issn.1009-1726.2020.12.017.
- [6] VON ARX J A. Die arten der gattung *Colletotrichum* Cda[J].

Phytopathologische Zeitschrift, 1957, 29(4):413-468.

- [7] VON ARX J A. A revision of the fungi classified as *Gloeosporium*[M]. New York: Cramer J, S-H Service Agency, 1970: 185-186.
- [8] 戴芳澜. 中国真菌总汇[M]. 北京:科学出版社, 1979.
- [9] UECKER F A, BAILEY J A, JEGOR M J. *Colletotrichum*: Biology, pathology and control[J]. Mycologia, 1993, 85(5): 879. DOI: 10.2307/3760628.
- [10] 胡美姣, 李敏, 杨凤珍, 等. 两种芒果炭疽病菌生物学特性的比较[J]. 西南农业学报, 2005, 18(3):306-310. DOI:10.3969/j.issn.1001-4829.2005.03.018.
- [11] FREEMAN S, KATAN T, SHABI E. Characterization of *Colletotrichum* species responsible for anthracnose diseases of various fruits[J]. Plant Disease, 1998, 82(6): 596-605. DOI: 10.1094/PDIS.1998.82.6.596.
- [12] MORIWAKI J, SATO T, TSUKIBOSHI T. Morphological and molecular characterization of *Colletotrichum boninense* sp. nov. from Japan[J]. Mycoscience, 2003, 44(1): 47-53. DOI: 10.1007/S10267-002-0079-7.
- [13] CROUCH J A, CLARKE B B, WHITE J F, et al. Systematic analysis of the falcate-spored graminicolous *Colletotrichum* and a description of six new species from warm-season grasses[J]. Mycologia, 2009, 101(5): 717-732. DOI: 10.3852/08-230.
- [14] SHERRIFF C, WHELAN M J, ARNOLD G M, et al. Ribosomal DNA sequence analysis reveals new species groupings in the genus *Colletotrichum*[J]. Experimental Mycology, 1994, 18(2): 121-138. DOI: 10.1006/emyc.1994.1014.
- [15] TAYLOR J W, JACOBSON D J, KROKEN S, et al. Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi[J]. Fungal Genetics and Biology, 2000, 31(1): 21-32. DOI:10.1006/fgbi.2000.1228.
- [16] WEIR B S, JOHNSTON P R, DAMM U. The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex[J]. Studies in Mycology, 2012, 73: 115-180. DOI: 10.3114/sim0011.
- [17] UDAYANGA D, MANAMGODA D S, LIU X Z, et al. What are the common anthracnose pathogens of tropical fruits? [J]. Fungal Diversity, 2013, 61: 165-179. DOI: 10.1007/s13225-013-0257-2.
- [18] LIMA N B, DE A BATISTA M V, DE MORAIS M A, et al. Five *Colletotrichum* species are responsible for mango anthracnose in northeastern Brazil[J]. Fungal Diversity, 2013, 61: 75-88. DOI: 10.1007/s13225-013-0237-6.
- [19] MANAMGODA D S, UDAYANGA D, CAI L, et al. Endophytic *Colletotrichum* from tropical grasses with a new species *C. endophytica*[J]. Fungal Diversity, 2013, 61: 107-115. DOI: 10.1007/s13225-013-0256-3.
- [20] VIEIRA W A S, MICHEREFF S J, DE MORAIS M A, et al. Endophytic species of *Colletotrichum* associated with mango

- in northeastern Brazil[J]. Fungal Diversity, 2014, 67: 181–202. DOI: 10.1007/s13225-014-0293-6.
- [21] SHARMA G, KUMAR N, WEIR B S, et al. The *ApMat* marker can resolve *Colletotrichum* species: A case study with *Mangifera indica*[J]. Fungal Diversity, 2013, 61: 117–138. DOI: 10.1007/s13225-013-0247-4.
- [22] DOYLE V P, OUDEMANS P V, REHNER S A, et al. Habitat and host indicate lineage Identity in *Colletotrichum gloeosporioides* s.l. from wild and agricultural landscapes in north America[J]. PLoS ONE, 2013, 8(5). DOI: 10.1371/journal.pone.0062394.
- [23] LIU F, DAMM U, CAI L, et al. Species of the *Colletotrichum gloeosporioides* complex associated with anthracnose diseases of *Proteaceae*[J]. Fungal Diversity, 2013, 61: 89–105. DOI: 10.1007/s13225-013-0249-2.
- [24] DAMM U, CANNON P F, WOUTENBERG J H C, et al. The *Colletotrichum acutatum* species complex[J]. Studies in Mycology, 2012, 73: 37–113. DOI: 10.3114/sim0010.
- [25] MO J Y, ZHAO G, LI Q L, et al. Identification and characterization of *Colletotrichum* species associated with mango anthracnose in Guangxi, China[J]. Plant Disease, 2018, 102(7): 1283–1289. DOI: 10.1094/PDIS-09-17-1516-RE.
- [26] 陈亭好,李聪,周国英,等.海南台农芒采后果实炭疽病病原鉴定[J].热带作物学报,2018,39(7):1396–1401. DOI:10.3969/j.issn.1000-2561.2018.07.020.
- [27] LI Q L, BU J Y, SHU J, et al. *Colletotrichum* species associated with mango in southern China[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1). DOI:10.1038/s41598-019-54809-4.
- [28] AHMAD T, WANG J J, ZHENG Y Q, et al. First record of *Colletotrichum alienum* causing postharvest anthracnose disease of mango fruit in China[J]. Plant Disease, 2021, 105(6). DOI: 10.1094/PDIS-09-20-2074-PDN.
- [29] TOVAR-PEDRAZA J M, MORA-AGUILERA J A, NAVA-DÍAZ C, et al. Distribution and pathogenicity of *Colletotrichum* species associated with mango anthracnose in Mexico [J]. Plant Disease, 2020, 104(1): 137–146. DOI: 10.1094/pdis-01-19-0178-re.
- [30] WU C J, CHEN H K, NI H F. Identification and characterization of *Colletotrichum* species associated with mango anthracnose in Taiwan[J]. European Journal of Plant Pathology, 2020, 157(1): 1–15. DOI: 10.1007/s10658-020-01964-4.
- [31] KRISHNAPILLAI N, WIJERATNAM R S W. First report of *Colletotrichum asianum* causing anthracnose on Willard mangoes in Sri Lanka[J]. New Disease Reports, 2014, 29(1). DOI: 10.5197/j.2044-0588.2014.029.001.
- [32] BENATAR G V, WIBOWO A, SURYANTI. First report of *Colletotrichum asianum* associated with mango fruit anthracnose in Indonesia[J]. Crop Protection, 2021, 141. DOI: 10.1016/j.cropro.2020.105432.
- [33] VITALE A, ALFENAS A C, DE SIQUEIRA D L, et al. Cultivar resistance against *Colletotrichum asianum* in the world collection of mango germplasm in southeastern Brazil[J]. Plants (Basel), 2020, 9(2). DOI: 10.3390/plants9020182.
- [34] ALVAREZ L V, HATTORI Y, DEOCARIS C C, et al. *Colletotrichum asianum* causes anthracnose in Philippine mango cv. Carabao[J]. Australasian Plant Disease Notes, 2020, 15. DOI: 10.1007/s13314-020-00384-x.
- [35] QIN L P, HUANG S L, LIN S H, et al. First report of anthracnose of *Mangifera indica* caused by *Colletotrichum siamense* in Sanya City in China[J]. Plant Disease, 2017, 101(6). DOI: 10.1094/PDIS-09-16-1244-PDN.
- [36] ZAKARIA L. Diversity of *Colletotrichum* species associated with anthracnose disease in tropical fruit crops[J]. Agriculture, 2021, 11(4). DOI: 10.3390/agriculture11040297.
- [37] ROJAS E I, REHNER S A, SAMUELS G J, et al. *Colletotrichum gloeosporioides* s.l. associated with *Theobroma cacao* and other plants in Panamá: multilocus phylogenies distinguish host-associated pathogens from asymptomatic endophytes[J]. Mycologia, 2010, 102(6): 1318–1338. DOI: 10.3852/09-244.
- [38] LIMA N B, LIMA W G, TOVAR-PEDRAZA J M, et al. Comparative epidemiology of *Colletotrichum* species from mango in northeastern Brazil[J]. European Journal of Plant Pathology, 2014, 141: 679–688. DOI: 10.1007/s10658-014-0570-y.
- [39] PARDO-DE LA HOZ C J, CALDERÓN C, RINCÓN A M, et al. Species from the *Colletotrichum acutatum*, *Colletotrichum boninense* and *Colletotrichum gloeosporioides* species complexes associated with tree tomato and mango crops in Colombia[J]. Plant Pathology, 2016, 65(2): 227–237. DOI: 10.1111/ppa.12410.
- [40] GIBLIN F R, TAN Y P, MITCHELL R, et al. *Colletotrichum* species associated with pre- and post-harvest diseases of avocado and mango in eastern Australia[J]. Australasian Plant Pathology, 2018, 47: 269–276. DOI: 10.1007/s13313-018-0553-0.
- [41] FUENTES-ARAGÓN D, GUARNACCIA V, REBOLLAR-ALVITER A, et al. Multilocus identification and thiophanate-methyl sensitivity of *Colletotrichum gloeosporioides* species complex associated with fruit with symptoms and symptomless leaves of mango[J]. Plant Pathology, 2020, 69(6):1125–1138. DOI: 10.1111/ppa.13195.
- [42] ISMAIL A M, CIRVILLERI G, YASEEN T, et al. Characterisation of *Colletotrichum* species causing anthracnose disease of mango in Italy[J]. Journal of Plant Pathology, 2015, 97(1): 167–171. DOI: 10.4454/JPP.V97I1.011.
- [43] MANZANO LEÓN A M, SERRA HERNÁNDEZ W, GARCÍA PÉREZ L, et al. First report of leaf anthracnose caused by

- Colletotrichum grossum* on mango (*Mangifera indica*) in Cuba [J]. Journal of Plant Pathology, 2018, 100(2). DOI: 10.1007/s42161-018-0040-z.
- [44] QIN L P, YU G M, ZHANG Y, et al. First report of anthracnose of *Mangifera indica* caused by *Colletotrichum scovillei* in China[J]. Plant Disease, 2019, 103(5). DOI: 10.1094/pdis-11-18-1980-pdn.
- [45] TAÏBI A, MEILE J C, DIEUDONNÉ H, et al. New bacterial agents to limit *Colletotrichum gloeosporioides* development on mango[J]. Advances in Microbiology, 2020, 10(12): 691–712. DOI: 10.4236/aim.2020.1012050.
- [46] 彭景贤,胡方平. 酵母菌对果蔬采后病害的防治[C]//福建省科协第五届学术年会提高海峡西岸经济区农业综合生产能力分会场论文集.福州:福建省农学会,2005:167–174.
- [47] PUNJA Z K. Comparative efficacy of bacteria, fungi, and yeasts as biological control agents for diseases of vegetable crops[J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 1997, 19(3): 315–323. DOI:10.1080/07060669709500531.
- [48] 汪远,詹儒林,何红,等. 红树内生细菌菌株 Kc-38 的抗菌物质及对采后芒果炭疽病的防效[J]. 中国生物防治学报,2011, 27(1):82–87. DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2011.01.013.
- [49] 赵德庆. 芒果采后炭疽病拮抗菌的筛选、作用机制及抑菌代谢产物分析[D]. 海口:海南大学,2019.DOI: 10.27073/d.cnki.ghadu.2019.000594.
- [50] GOVENDER V, KORSTEN L, SIVAKUMAR D. Semi-commercial evaluation of *Bacillus licheniformis* to control mango postharvest diseases in south Africa[J]. Postharvest Biology and Technology, 2005, 38(1): 57–65. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2005.04.005.
- [51] 丁从文,冯群,李春焕. 巨大芽孢杆菌 LB01 对采后芒果炭疽病菌的抑制机制初探[J]. 食品工业科技,2020,41(10):131–137.DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2020.10.022.
- [52] 丁从文,冯群,李春焕. 特殊环境巨大芽孢杆菌 LB01 抗菌活性成分的分离鉴定及抗病机理[J]. 食品科学,2020,41(17): 75–82.DOI: 10.7506/spkx1002-6630-20190802-030.
- [53] 王雨,谭峥,韦丹丹,等. 贝莱斯芽孢杆菌 HN-2 的鉴定及对芒果炭疽菌的抑菌活性研究[J]. 中国生物防治学报,2020, 36(2):220–230.DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2020.02.007.
- [54] BALDERAS-RUÍZ K A, BUSTOS P, SANTAMARIA R I, et al. *Bacillus velezensis* 83 a bacterial strain from mango phyllosphere, useful for biological control and plant growth promotion[J]. AMB Express, 2020, 10(1). DOI: 10.1186/s13568-020-01101-8.
- [55] 谢颖,刘炜炜,刘安巧,等. 一株 *Thuidium cymbifolium* 内生细菌的鉴定及其抑制真菌活性研究[J]. 化学与生物工程, 2020,37(12):17–21.DOI: 10.3969/j.issn1672-5425.2020.12.004.
- [56] YENJIT P, INTANOO W, CHIRADEJ C, et al. Use of promising bacterial strains for controlling anthracnose on leaf and fruit of mango caused by *Colletotrichum gloeosporioides* [J]. Walailak Journal of Science and Technology, 2004, 1(2): 56–69. DOI: 10.2004/vol1iss2pp56-69.
- [57] 杨苑,郭永福,唐浩智,等. 云南芒果采后炭疽病原菌的鉴定及室内生防菌的筛选[J]. 生物技术进展,2020,10(4):371–377.DOI: 10.19586/j.2095-2341.2019.0090.
- [58] 赵超,胡美姣,李敏,等. 芒果采后病害拮抗菌的筛选、鉴定及其生防效果研究[J]. 西南农业学报,2016,29(2):385–389. DOI: 10.16213/j.cnki.acjas.2016.02.032.
- [59] KEFIALEW Y, AYALEW A. Postharvest biological control of anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*) on mango (*Mangifera indica*) [J]. Postharvest Biology and Technology, 2008, 50(1): 8–11. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2008.03.007.
- [60] HERNANDEZ MONTIEL L G, ZULUETA RODRIGUEZ R, ANGULO C, et al. Marine yeasts and bacteria as biological control agents against anthracnose on mango[J]. Journal of Phytopathology, 2017, 165(11–12): 833–840. DOI: 10.1111/jph.12623.
- [61] 许春青. 芒果炭疽病菌拮抗酵母的筛选、鉴定及其保护剂的评价[D]. 武汉:华中农业大学,2013.DOI: 10.7666/d.Y2394998.
- [62] TIAN Y Q, LI W, JIANG Z T, et al. The preservation effect of *Metschnikowia pulcherrima* yeast on anthracnose of postharvest mango fruits and the possible mechanism[J]. Food Science and Biotechnology, 2018, 27(1): 95–105. DOI: 10.1007/s10068-017-0213-0.
- [63] JOMDUANG J, SARSDUD V. Postharvest application of *Issatchenkia orientalis* for the control of anthracnose of mango[J]. KMUTT Research and Development Journal, 2012, 35(1): 55–64.
- [64] BAUTISTA-ROSALES P U, CALDERON-SANTOYO M, SERVÍN-VILLEGAS R, et al. Biocontrol action mechanisms of *Cryptococcus laurentii* on *Colletotrichum gloeosporioides* of mango[J]. Crop Protection, 2014, 65: 194–201. DOI: 10.1016/j.cropro.2014.07.019.
- [65] LUO S S, WAN B, FENG S H, et al. Biocontrol of postharvest anthracnose of mango fruit with *Debaryomyces nepalensis* and effects on storage quality and postharvest physiology[J]. Journal of Food Science, 2015, 80(11): 2555–2563. DOI: 10.1111/1750-3841.13087.
- [66] DE LOS SANTOS-VILLALOBOS S, GUZMÁN-ORTIZ D A, GÓMEZ-LIM M A, et al. Potential use of *Trichoderma asperellum* (Samuels, Liechfeldt et Nirenberg) T8a as a biological control agent against anthracnose in mango (*Mangifera indica* L.) [J]. Biological Control, 2013, 64(1): 37–44. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2012.10.006.
- [67] 黄雪莲,于新. 绿色木霉菌代谢产物抑菌活性研究[J]. 农业机械,2011(6):132–134.DOI: 10.16167/j.cnki.1000-9868.2011.08.030.

- [68] 叶伟娟,冯卫华,于新,等. 绿色木霉菌发酵液对芒果采后病害及品质的影响[J]. 食品科学,2012,33(18):265-269.
- [69] 张诒仙. 芒果炭疽病生物防治研究瓦克青霉(T-141 株)的防治效果[J]. 世界热带农业信息,2006(4):24-25.
- [70] 任建国,黄思良,晏卫红,等. 拮抗微生物防治芒果炭疽病研究[J]. 西南农业学报,2002,15(4):82-85.DOI: 10.3969/j.issn.1001-4829.2002.04.020.
- [71] KONSUE W, DETHOU P, LIMTONG S. Biological control of fruit rot and anthracnose of postharvest mango by antagonistic yeasts from economic crops leaves[J]. Microorganisms, 2020, 8(3). DOI: 10.3390/microorganisms8030317.
- [72] SPADARO D, DROBY S. Development of biocontrol products for postharvest diseases of fruit: The importance of elucidating the mechanisms of action of yeast antagonists[J]. Trends in Food Science & Technology, 2016, 47: 39-49. DOI: 10.1016/j.tifs.2015.11.003.
- [73] 潘朝勃,莫贱友,李其利,等. 拮抗细菌对芒果炭疽病生物防治研究进展[J]. 南方农业学报,2013,44(4):602-606.DOI: 10.3969/j.issn.2095-1191.2013.4.602.
- [74] JING M M, HUANG B Y, LI W, et al. Biocontrol of *Cladosporium cladosporioides* of mango fruit with *Bacillus atrophaeus* TE7 and effects on storage quality[J]. Current Microbiology, 2021, 78(2): 765-774. DOI: 10.1007/s00284-020-02343-2.
- [75] DEMOZ B T, KORSTEN L. *Bacillus subtilis* attachment, colonization, and survival on avocado flowers and its mode of action on stem-end rot pathogens[J]. Biological Control, 2006, 37(1): 68-74. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2005.11.010.
- [76] 毕阳. 果蔬采后病害:原理与控制[M]. 北京:科学出版社, 2016.
- [77] DROBY S, WISNIEWSKI M, MACARISIN D, et al. Twenty years of postharvest biocontrol research: Is it time for a new paradigm? [J]. Postharvest Biology and Technology, 2009, 52 (2): 137-145. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2008.11.009.
- [78] QIN G Z, TIAN S P, XU Y, et al. Enhancement of biocontrol efficacy of antagonistic yeasts by salicylic acid in sweet cherry fruit[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2003, 62(3): 147-154. DOI: 10.1016/S0885-5765(03)00046-8.
- [79] 冯卫华,伦家欣,蒋雨,等. 绿色木霉菌抑制芒果炭疽菌特性研究[J]. 中国食品学报,2012,12(1):99-104.DOI: 10.3969/j.issn.1009-7848.2012.01.015.
- [80] 陈敏,高云慨,宋海超,等. 氯化钙结合季也蒙毕赤酵母(*Meyerozyma guilliermondii*)对抑制芒果采后炭疽病效果的影响[J]. 食品科学,2016,37(2):204-209.DOI: 10.7506/spkx.1002-6630-201602036.
- [81] SHAO Y Z, ZENG J K, TANG H, et al. The chemical treatments combined with antagonistic yeast control anthracnose and maintain the quality of postharvest mango fruit[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2019, 18(5): 1159-1169. DOI: 10.1016/S2095-3119(18)62128-8.
- [82] JONES R W, PRUSKY D. Expression of an antifungal peptide in *Saccharomyces*: A new approach for biological control of the postharvest disease caused by *Colletotrichum coccodes*[J]. Phytopathology, 2002, 92(1): 33-37. DOI: 10.1094/PHYTO.2002.92.1.33.

收稿日期:2022-01-19