

植物病原菌真菌病毒的研究与生物防治应用进展

代亚锋, 段振诚, 杨光, 张艺美*

(信阳师范大学 生命科学学院, 河南 信阳 464000)

摘要: 真菌病毒在各类真菌中广泛分布。近年来,随着核酸测序技术的发展,真菌病毒的研究大幅增加,尤其以真菌病毒作为生防制剂,防控真菌病害的潜在应用备受关注。综述了真菌病毒生物学特性及其与寄主互作分子机制等领域的研究进展,并对真菌病毒研究面临的主要问题和潜在的应用前景进行了思考与展望,为植物真菌病害生物防治提供思路。

关键词: 真菌病毒; 弱毒真菌病毒; 病毒与寄主互作; 生物防治

中图分类号: S432.1

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Advances in mycoviruses and biocontrol application against phytopathogenic fungi

DAI Yafeng, DUAN Zhencheng, YANG Guang, ZHANG Yimei*

(College of Life Sciences, Xinyang Normal University, Xinyang 464000, China)

Abstract: Fungal viruses (mycoviruses) were widely distributed across diverse fungal species. In recent years, studies on fungal viruses had been significantly increased with the advancement of high-throughput sequencing techniques, particularly regarding their potential applications as biocontrol agents. The current advances in understanding the fundamental characteristics of fungal viruses and the molecular mechanisms underlying virus-host interactions were systematically summarized. Furthermore, key scientific challenges impeding mycovirus research were critically examined, and the potential applications in plant fungal disease management were explored. These comprehensive analyses were aimed at informing the development of innovative biocontrol strategies against phytopathogenic fungi.

Key words: mycovirus; hypovirulence; virus-host interaction; biological control

0 引言

植物病害是威胁全球农业生产的主要因素。其中,由真菌、卵菌、细菌、病毒和线虫引起的植物病害在全球作物中流行,降低了世界各地农产品的产量和质量,造成的作物产量损失约占全球作物产量损失的40%,每年给全球经济造成2200亿美元损失^[1]。在农业生产中,70%以上的病害是由

真菌引起的,并且随着气候变化和生态系统恶化,加剧了这一问题。传统化学防治真菌病害虽然有效,但长期使用易导致病原菌抗药性、环境污染和食品安全等问题,因此找到一种高效且环境友好的病害防治方法对农业可持续发展至关重要^[2-4]。目前,利用微生物替代农药进行生物防治取得了不同程度的成效,如芽孢杆菌^[5]、木霉菌^[6]和假单胞菌^[7]等。

收稿日期:2025-03-20;修回日期:2025-07-04;*.通信联系人,E-mail:xynuym5@163.com

基金项目:国家自然科学基金项目(32402336);河南省科技攻关项目(252102111095);河南省教育厅高等学校重点科研项目(24A210025);河南省自然科学基金项目(232300420211);信阳师范大学青年基金项目(2023-QN-050)

作者简介:代亚锋(1988—),男,河南驻马店人,实验师,硕士,主要从事植物病原真菌基因功能学研究;张艺美(1988—),女,河南漯河人,讲师,博士,主要从事真菌致病机制研究。

引用格式:代亚锋,段振诚,杨光,等.植物病原菌真菌病毒的研究与生物防治应用进展[J].信阳师范大学学报(自然科学版),2026,39(1):157-163.

DAI Yafeng, DUAN Zhencheng, YANG Guang, et al. Advances in mycoviruses and biocontrol application against phytopathogenic fungi[J]. Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition), 2026, 39(1):157-163.

真菌病毒(Mycovirus)寄生于真菌,并能在寄主体内进行复制和繁殖。与动植物病毒相比,真菌病毒的研究相对较少,近年来,随着技术发展,尤其是高通量测序技术的发展,促使真菌病毒的研究迅速增长^[8]。基于真菌病毒的生物防治策略因其环保性和可持续性备受关注。其中部分真菌病毒可导致寄主真菌生长发育异常、致病力减弱,成为“以毒攻毒”的新型生物防治工具,此类真菌病毒被称为弱毒真菌病毒(hypovirus)^[9]。在植物病原真菌的防治中,弱毒真菌病毒相比农药具有安全、特异性强和污染少等优点,是一种发展潜力巨大的生物防治资源。为促进植物真菌病毒的研究发展,发掘更多的生物资源,本文系统综述真菌病毒在植物病害防治中的研究进展,涵盖其特性、与寄主的互作关系、研究方法及未来方向与挑战等,为深入探究真菌病毒与寄主的互作机制及其在生物防治中的应用提供理论依据。

1 真菌病毒的基本特性

1.1 真菌病毒的定义与分类

真菌病毒是一类专性寄生于真菌的病毒,根

据核酸类型可分为 RNA 真菌病毒(占 90% 以上)和 DNA 真菌病毒^[10-11]。其中, RNA 真菌病毒以双链 RNA(dsRNA)或单链 RNA(ssRNA)形式存在,具有较高的遗传多样性。DNA 真菌病毒种类较少,目前研究发现的 DNA 真菌病毒遗传物质为单链环状 DNA,属于 ssDNA 病毒,具有基因组精简、依赖宿主核内复制和潜伏感染的特点,其发现拓展了真菌病毒的多样性认知。

国际病毒分类委员会(International Committee on Taxonomy of Viruses)(<https://ictv.global/taxonomy>)根据真菌病毒基因组结构、病毒粒子形态等特征将真菌病毒分为 26 个类群(表 1),但许多新发现的真菌病毒尚未纳入科或属的分类^[12-13]。据估计真菌病毒可感染 30%~80% 的真菌物种^[14],但每种真菌病毒的自然寄主范围限于相同或密切相关的营养体亲和性群体(Vegetative compatibility groups)^[15]。目前,关于真菌病毒的起源没有确切的结论,VILLAN LARIOS 等^[16]推测真菌病毒起源有两种:一是它们来自一个古老的起源并与宿主共同进化;二是它们从植物细胞转移到真菌宿主。

表 1 真菌病毒类群列表^[12]

Tab. 1 List of mycovirus groups^[12]

类型	类群
正单链 RNA 病毒(+ssRNA)	α -线性病毒科(Alphaflexiviridae)、 δ -线性病毒科(Deltaflexiviridae)、 γ -线性病毒科(Gammafexiviridae)、杆状核糖核酸病毒科(Barnaviridae)、减毒病毒科(Hypoviridae)、内源 RNA 病毒(Endomaviridae)、裸露核糖核酸病毒科(Narnaviridae)、镰刀形病毒科(Fusagraviridae)、葡萄孢欧尔密病毒科(Botourmiaviridae)和线粒体病毒科(Mitoviridae)
负单链 RNA 病毒(-ssRNA)	单股负链 RNA 病毒科(Myomaviridae)、布尼亚病毒目(Bunyavirales)、弹状病毒科(Rhabdoviridae)和副黏液病毒科(Paramyxoviridae)
双链 RNA 病毒(dsRNA)	混合病毒科(Amalgaviridae)、四分体病毒科(Quadriviridae)、产黄青霉病毒科(Chrysoviriidae)、单分体病毒科(Totiviridae)、巨大双分核糖核酸病毒科(Megabimaviridae)、多真菌病毒科(Polymycoviridae)、呼肠孤病毒科(Reoviridae)、双分体病毒科(Parititiviridae)和葡萄双 RNA 病毒属(<i>Botybirnavirus</i>)
DNA 病毒(ssDNA)	双生病毒科(Genomoviridae)
逆转录 RNA 病毒(Retrovirus)	变位病毒科(Metaviridae)和假病毒科(Pseudoviridae)

1.2 真菌病毒的传播

植物病毒可通过机械摩擦、昆虫介体、种子及嫁接等方式传播。相比于植物病毒,真菌病毒的传播方式较为有限,主要依靠细胞分裂形成有性或无性孢子的垂直传播和菌丝间融合的水平传播^[17]。水平传播效率受寄主菌株的营养体不亲和性(Vegetative incompatibility, VIC)限制,即不同

菌株间因遗传差异阻碍病毒传播^[18]。起初,研究认为真菌病毒作为游离颗粒不具有传染性,并且在其生命周期中缺乏细胞外阶段,这限制了低毒力相关的真菌病毒的应用。YU 等^[19-20]从弱毒核盘菌中分离纯化出真菌 ssDNA 病毒 SsHADV-1,当将其喷洒到培养基上生长的核盘菌菌丝或拟南芥和甘蓝型油菜的叶片上时,SsHADV-1 可以直接

感染无病毒的菌丝并抑制病变的发展,证明了纯化的低毒力相关病毒 SsHADV-1 在细胞外对寄主核盘菌也具有传染性。在田间条件下, SsHADV-1 还能显著降低病害发生程度,提高油菜籽产量。进一步研究发现,厉眼蕈蚊 (*Lycoriella ingenua*) 在取食感染 SsHADV-1 的核盘菌时, SsHADV-1 可以进入厉眼蕈蚊体内复制积累,不仅能利用厉眼蕈蚊作为病毒传播介体传播到无病毒的核盘菌菌株上,还能提高厉眼蕈蚊的产卵能力,二者呈现互惠关系^[21]。该研究丰富了真菌病毒的传播方式,但还未见 RNA 真菌病毒具有体外侵染能力的报道。另外,植物也可能是真菌病毒的传播途径,有研究表明自然界中的真菌病毒和植物病毒具有协同作用,植物病毒可以帮助真菌病毒从真菌转移到植物中,当其他真菌侵染植物后再感染其他的真菌。相反,植物病毒也可以在真菌病毒的协助下大量存在于真菌中,通过真菌侵染其他植物时再转移到植物中。有研究证实真菌是植物病毒除昆虫外的另一个生物传播介体,而植物也是真菌病毒的一个传播途径^[22]。

2 真菌病毒与寄主的互作关系

2.1 真菌病毒对寄主的影响

真菌病毒分布广泛,一种真菌可以被多个真菌病毒侵染,如核盘菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) 可被至少 17 个病毒家族的病毒靶向侵染,甚至存在多种真菌病毒感染同一寄主的情况,其他真菌属如异担子菌 (*Heterobasidium*) 和青霉菌 (*Penicillium*) 可被 9 种病毒侵染^[16]。真菌病毒侵染寄主后,寄主真菌的营养生长、发育和生理特性受到真菌病毒的有害、有益或中性(很少或没有)作用的影响^[23],且大多数寄主通常表现为无明显症状。如江银辉^[24]从我国 7 个省份共分离得到 198 株稻曲菌,其中 188 株携带 dsRNA 病毒,对部分菌株进行生物学测定,结果显示真菌病毒对稻曲菌的生长、孢子产量和致病性等特性没有影响。此外,在核盘菌、油菜黑胫病菌和禾谷镰刀菌等真菌中均存在无症状感染的真菌病毒^[25-27]。

真菌病毒可以增加其寄主的毒力,使宿主在特定环境中具有适应性优势,对寄主产生有益影响。如油菜黑胫病菌 (*Leptosphaeria biglobosa*) 中的真菌病毒 LbLV1,通过诱导寄主 *Lbhsp12* 基因上调表达,增强寄主耐受高温的能力,提高宿主的

越冬存活能力^[12]。哈茨木霉菌 (*Trichoderma harzianum*) 是抑制土传病害的高效生防菌,哈茨木霉菌真菌病毒 ThPV1 不影响其寄主的生长形态,但能提高寄主 β -1,3-葡聚糖酶活性,增强哈茨木霉菌的抑菌能力^[28]。白僵菌 (*Beauveria bassiana*) 真菌病毒 BbVV-1 和 BbPmV-1 可增强白僵菌感染地中海实蝇后的毒性,提高白僵菌侵染寄主昆虫的致病力^[29]。

但一部分真菌病毒对真菌的生长和致病力产生明显的影响,从而减轻真菌对寄主植物的伤害,这种病毒被称为弱毒真菌病毒^[9]。弱毒真菌病毒通过干扰宿主代谢或致病相关基因表达,导致真菌毒力衰退,是生物防治的核心资源。最经典的案例是板栗疫病的生物防治,板栗疫菌 (*Cryphonectria parasitica*) 是板栗疫病的病原菌,该病曾导致欧洲栗树几近灭绝,利用弱毒真菌病毒 CHV1 (*Cryphonectria hypovirus 1*) 感染板栗疫菌后,可减少真菌在寄主树木中的生长,有效防治该病害^[18]。由镰刀菌 (*Fusarium*) 引起的赤霉病是小麦、大麦和其他一些谷类作物上重要的真菌病害之一,不仅造成严重的产量损失,而且还产生真菌毒素,如脱氧雪腐镰刀菌醇 (DON) 和雪腐镰刀菌醇 (NIV),对人类和动物健康构成威胁^[30]。镰刀菌基因组注释完整且易于培养、遗传转化和基因编辑,是理想的真菌病毒学研究对象。禾谷镰刀菌三组分类双生病毒 (*Fusarium graminearum gemytripvirus 1*, FgGMTV1) 有两种存在形式: AB (DNA-A、DNA-B) 和 ABC (DNA-A、DNA-B、DNA-C)。ABC 病毒对寄主生长没有影响,而 AB 病毒可以抑制寄主的生长速率、分生孢子产量和致病性,表明 DNA-C 是病毒无症状感染的关键因素。DNA-C 可编码一种功能未知的蛋白 p26,利用 p26 编码基因的系列缺失,构建插入 75~150 bp 外源基因片段的 FgGMTV1 诱导的基因沉默载体 p26-D4,可靶向沉默禾谷镰刀菌致病或毒素合成的相关基因。将靶向沉默的禾谷镰刀菌弱毒菌株预喷到小麦穗后,通过真菌病毒的水平传播可进一步靶向沉默强毒菌株的关键致病基因,从而提高小麦赤霉病的防效^[31]。亚洲镰刀菌 (*Fusarium asiaticum*) 病毒 FaVV1 和 FaVV2 不仅能抑制寄主的致病性,还能影响寄主的有性繁殖。将病毒的包被蛋白 (coat protein) 重组到野生型镰刀菌后,野生型镰刀菌表现出与病毒感染相似的症状,表明

病毒的包被蛋白是引起镰刀菌弱毒症状的关键因素^[32]。

2.2 寄主对真菌病毒的防御

营养不亲和机制通过诱导携带不同营养不亲和基因的菌丝细胞死亡,在丝状真菌中构成了限制真菌病毒水平传播的一道屏障,而寄主细胞内的主要抗病毒防御则依赖于RNA干扰(RNAi)通路介导的病毒RNA降解。RNAi是一种在真核生物中保守的基因沉默机制,通过双链RNA(dsRNA)分子相互作用降解信使RNA(mRNA)来调节基因表达。在真菌对抗病毒的侵染中, RNAi介导的基因沉默成为主要的抗病毒防御机制。粗糙脉孢菌感染病毒NcFV1后,会诱导RNA编辑酶OLD-1/2表达,后者介导锌指转录因子ZAO-1/2的A-to-I编辑,参与抗病毒调控。在RNAi关键因子QDE-2缺失的背景下, NcFV1感染导致全长ZAO-2的异常高表达,引发严重的生长缺陷和细胞死亡,从而起到限制病毒扩散的作用^[33]。该研究揭示丝状真菌抗病毒反应时存在一种新的交叉调控方式,增进了人们对真菌和病毒复杂互作的认识。真菌病毒也能够抑制寄主的RNAi沉默机制,从而使病毒得以在真菌内复制增殖。真菌病毒的病毒抑制因子(VSR)可靶向作用于DCL和AGO基因,也可能抑制RdRp、siRNA转运及其他RNAi活性组分^[34]。

利用RNA干扰这一机制来防控植物病原体有两种策略:宿主诱导的基因沉默(Host-induced gene silencing, HIGS)和喷雾诱导的基因沉默

(Spray-induced gene silencing, SIGS), HIGS是基于植物中特异性干扰RNA的转基因表达来赋予植物对目标病原体的抗性。SIGS应用特定的dsRNA或小分子RNA喷洒在植物表面,降解植物病原体中的靶基因。鉴于HIGS的某些方面,特别是转基因生物有关的问题,研究者们对非转基因的外源性方法(如SIGS)更感兴趣。基于SIGS技术的核酸农药被称为“农药史上第三次革命”,具有高效、绿色的特点,为病害绿色防治提供了新途径^[35]。鉴于真菌病毒抑制寄主的RNAi沉默机制,在利用HIGS和SIGS来设计靶点防控病原真菌时,需考虑真菌病毒及其编码的VSRs是否会协助寄主抵抗干扰而产生抑制作用。

3 多组学技术在真菌病毒研究中的应用

真菌病毒的检测和鉴定研究虽已超过50年,但真菌病毒的发现要比感染植物、动物和细菌的病毒晚得多,主要原因在于真菌病毒的隐蔽性,对真菌表型的影响较弱^[36],并且部分真菌病毒滴度超出凝胶电泳的分辨率而检测不到;另一方面利用电子显微镜只能检测真菌病毒的表面特征,无法检测无衣壳的病毒或病毒遗传序列信息^[37],因此,利用常规的病毒检测方式阻碍了真菌病毒的鉴定。近几年随着技术发展,利用高通量测序技术结合基因组学、转录组学等生物信息学分析,发现新型真菌病毒的数量急剧增加,仅2021年就报道了50多种新的真菌病毒,已鉴定的真菌病毒种类数量增加了25%(图1)^[16]。

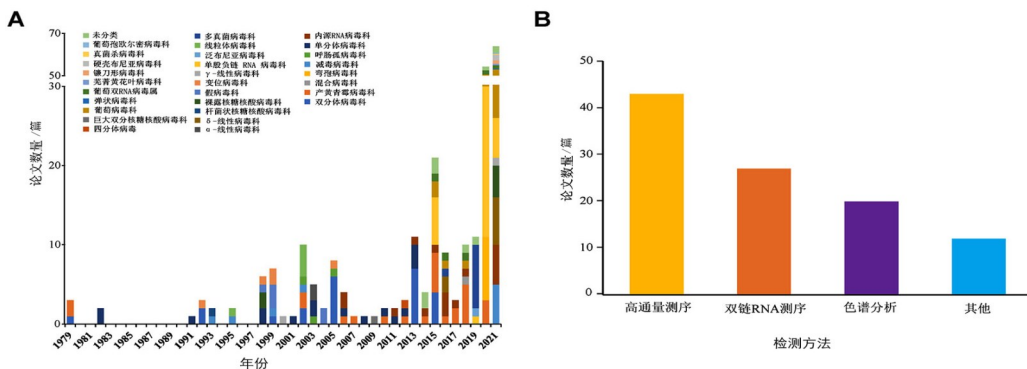


图1 真菌病毒鉴定概况^[16]

Fig. 1 Overview of mycoviruses identification^[16]

注 A. 每年鉴定的真菌病毒家族和丰度;B. 真菌病毒鉴定方式。

范煜等^[38]系统阐述了转录组学、蛋白组学和代谢组学在真菌病毒与寄主真菌互作研究中的原理、方法及现状,多组学技术的发展为研究真菌与

病毒间的复杂机制提供了可能。油菜黑胫病是油菜及其他十字花科作物上的真菌病害,利用转录组测序技术对不同地区的1103个油菜黑胫病菌株

进行宏病毒组测序分析,共鉴定到46种真菌病毒,丰富了真菌病毒群落的多样性,为进一步研究其分子特性和功能解析奠定基础^[8]。禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)病毒FgV-DK21感染禾谷镰刀菌后,扰乱寄主的产孢、形态和色素沉积等发育过程,并减弱寄主的毒力。利用双向电泳和质谱技术,检测禾谷镰刀菌被病毒感染前后蛋白表达变化,结果共鉴定出148个表达改变的位点和23个差异表达蛋白,对这些差异表达蛋白的进一步研究可为禾谷镰刀菌与真菌病毒互作分子机制提供支撑^[39]。LIU等^[2]通过RNA测序、BLAST搜索和透射电子显微镜观察等方法鉴定到番茄匍柄霉病毒(*Stemphylium lycopersici alternavirus 1*, SIAV1),利用HPLC/MS代谢分析、转录组测序、分子遗传实验等方式证实SIAV1通过开放阅读框3(ORF3)特异性干扰*S. lycopersici*真菌聚酮类植物毒素Altersolanol A的生物合成而导致菌落色素改变和低毒力表型出现。该研究首次解析了SIAV1导致寄主低毒力的分子机制,并证明了将病毒基因整合至真菌基因组后可作为保护剂提高植物抗性,为植物病害的防治提供了新的思路。但目前这项工作仅在实验室得到了验证,大田实践还需要进一步进行安全性评价实验。由以上研究可知,在真菌病毒研究中组学技术已被广泛应用,但仅基于一种组学技术不能全面评估病毒与真菌寄主间在遗传、生理和生态等方面相互作用,利用多组学联合分析是探究真菌病毒的起源及进化、与寄主的互作机制的研究趋势。

4 展望

随着测序技术的发展,关于真菌病毒的发现和研究呈指数增长,利用真菌病毒来防治植物病害,逐渐被科学界关注。然而,由于绝大多数真菌病毒在侵染寄主后并不表现出症状,这严重限制了真菌病毒的开发利用。因此,深入探究真菌病毒无症状感染的关键因素和分子机制,并利用这些机制来设计基于真菌病毒的生物防治剂,将成为真菌病毒研究领域的重点。FgGMTV1诱导的基因沉默载体p26-D4可定向沉默寄主真菌的靶点基因^[31],为其他真菌病毒的研究提供了新的策略和技术。另外,通过对FgGMTV1 DNA-C片段进行深入研究,发现除编码p26蛋白外,还编码小蛋白p18。小蛋白p18能促进病毒无症状感染分生孢

子的垂直传播,确保病毒传播的持久性。当无义突变p18时,寄主会表现弱毒株症状且分生孢子不能垂直传播^[40]。该研究为深入研究真菌病毒进化、病毒与寄主相互作用和生态适应策略提供了借鉴,也为植物真菌病害的生物防治提供了新的思路。相信未来随着对真菌病毒无症状感染机制的揭示,将会开发出更多更有效的真菌病毒防治植物真菌病害的方法,为农业生产提供更加绿色、可持续的保障。

弱毒真菌病毒作为生物防治剂的潜力已在各种研究中得到证实,但病毒如何导致真菌的低毒力还知之甚少。将弱毒真菌直接释放到田间来防控植物病害,是有风险的,因为低毒力的弱毒真菌在长时间反复传代后会失去病毒,表型恢复转化为强毒株,进一步加重病害^[41]。利用多组学技术有助于探究病毒与宿主互作的关键靶点,揭示真菌病毒与寄主互作的原理,在多组学技术分析的基础上通过基因编辑技术优化病毒设计,如将病毒基因(SIAV1的ORF3)整合至番茄匍柄霉菌基因组后,真菌从致病菌转化为生防菌,并具有持久的低毒力,解决了弱毒力真菌可能因为失去病毒而转变为强毒株的问题,为开发稳定、安全的生防菌株开辟了新途径^[2]。另外,也可以尝试利用真菌病毒提高对植物有益的真菌研究(如哈茨木霉菌(*Trichoderma harzianum*)^[28]),来开发生物防治剂、生长促进剂和抗逆性诱导剂等。

寄主菌株的营养体不亲和性影响病毒的水平传播效率,突破真菌病毒的水平传播障碍是真菌病毒在实践应用中的关键科学挑战。HAI等^[42]研究发现核盘菌在侵染过程中会显著激活宿主植物的脯氨酸合成通路,提高脯氨酸含量。脯氨酸通过抑制病原菌非我识别系统关键基因的转录活性和活性氧产生,降低核盘菌个体间不亲和性,从而有效增强病毒在不亲和菌株中的扩散能力。在此基础上,提出利用“外源脯氨酸+含真菌病毒(HAVs)的毒力核盘菌Ep-1PN”的协同防控油菜菌核病方案。田间试验表明,该方案可显著提升病毒在核盘菌中的传播效率,使油菜菌核病发病率降低,油菜增产11%以上。该策略为真菌病毒如何突破寄主菌株营养体不亲和性,提高病毒的水平传播能力研究提供了技术突破。

总之,真菌病毒作为植物病害绿色防治的重要资源,已在基础研究与田间应用中取得显著进

展。然而,其大规模推广仍需克服传播效率低、寄主抗性差和安全性差等挑战。未来通过多学科交叉与技术革新,真菌病毒有望成为替代化学农药的核心生防工具,推动农业可持续发展。

参考文献:

- [1] SAVARY S, WILLOCQUET L, PETHYBRIDGE S J, et al. The global burden of pathogens and pests on major food crops[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(3): 430-439.
- [2] LIU Hong, WANG Hui, LIAO Xiaolan, et al. Mycoviral gene integration converts a plant pathogenic fungus into a biocontrol agent[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(50): e2214096119.
- [3] MOONJELY S, EBERT M, PATON-GLASSBROOK D, et al. Update on the state of research to manage *Fusarium* head blight[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2023, 169: 103829.
- [4] 张艺美, 代亚锋, 叶云英, 等. 禾谷炭疽菌中剪接因子 SR 蛋白的生物信息学分析及基因克隆[J]. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 2024, 37(1): 72-80.
ZHANG Yimei, DAI Yafeng, YE Yunying, et al. Bioinformatics analysis on splicing factor SR protein and gene cloning in *Colletotrichum graminicola*[J]. *Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition)*, 2024, 37(1): 72-80.
- [5] 代亚锋, 吴楠楠, 郜振, 等. 茶树炭疽病拮抗内生细菌贝莱斯芽胞杆菌的筛选与鉴定[J]. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 2021, 34(2): 201-207.
DAI Yafeng, WU Nannan, GAO Zhen, et al. Screening and identification of the endophytic bacteria *Bacillus velezensis* against tea anthracnose[J]. *Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition)*, 2021, 34(2): 201-207.
- [6] VALAN ARASU M, VIJAYARAGHAVAN P, AL-DHABI N A, et al. Biocontrol of *Trichoderma gamsii* induces soil suppressive and growth-promoting impacts and rot disease-protecting activities[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2023, 63(7): 801-813.
- [7] BALTHAZAR C, NOVINCAK A, CANTIN G, et al. Biocontrol activity of *Bacillus* spp. and *Pseudomonas* spp. against *Botrytis cinerea* and other cannabis fungal pathogens[J]. *Phytopathology*, 2022, 112(3): 549-560.
- [8] WANG Xianhong, KOTTA-LOIZOU I, COUTTS R H A, et al. A circular single-stranded DNA mycovirus infects plants and confers broad-spectrum fungal resistance[J]. *Molecular Plant*, 2024, 17(6): 955-971.
- [9] 从琪琪, 张静怡, 孟祥龙, 等. 我国苹果轮纹病弱毒菌株中病毒的鉴定及其携带情况的检测[J]. *中国农业科学*, 2025, 58(3): 478-492.
CONG Qiqi, ZHANG Jingyi, MENG Xianglong, et al. Identification of hypovirus in apple ring rot fungus *Botryosphaeria dothidea* and detection of virus-carrying status in China[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2025, 58(3): 478-492.
- [10] 刘忱, 皮磊, 舒灿伟, 等. 低毒真菌病毒在植物病害生物防治中的研究及应用进展[J]. *分子植物育种*, 2018, 16(2): 552-559.
LIU Chen, PI Lei, SHU Canwei, et al. The progress of research and application of hypoviruses in biological control of plant diseases[J]. *Molecular plant breeding*, 2018, 16(2): 552-559.
- [11] XIE Jiatao, JIANG Daohong. New insights into mycoviruses and exploration for the biological control of crop fungal diseases[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2014, 52: 45-68.
- [12] 周康. 油菜黑胫病菌中真菌病毒多样性及生物学特性研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
ZHOU Kang. Studies on diversity and biology of the mycoviruses infecting the blackleg pathogen *Leptosphaeria biglobosa* of oilseed rape[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2023.
- [13] XIE Jiatao, JIANG Daohong. Understanding the diversity, evolution, ecology, and applications of mycoviruses[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2024, 78(1): 595-620.
- [14] GHABRIAL S A, SUZUKI N. Viruses of plant pathogenic fungi[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2009, 47: 353-384.
- [15] GHABRIAL S A, CASTÓN J R, JIANG Daohong, et al. 50-Plus years of fungal viruses[J]. *Virology*, 2015, 479/480: 356-368.
- [16] VILLAN LARIOS D C, DIAZ REYES B M, PIROVANI C P, et al. Exploring the mycovirus universe: Identification, diversity, and biotechnological applications[J]. *Journal of Fungi*, 2023, 9(3): 361.
- [17] LI Pengfei, BHATTACHARJEE P, WANG Shuangchao, et al. Mycoviruses in fusarium species: An update[J]. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 2019, 9: 257.
- [18] NUSS D L. Hypovirulence: Mycoviruses at the fungal-plant interface[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2005, 3(8): 632-642.
- [19] YU Xiao, LI Bo, FU Yanping, et al. A geminivirus-related DNA mycovirus that confers hypovirulence to a plant pathogenic fungus[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107

- (18): 8387-8392.
- [20] YU Xiao, LI Bo, FU Yanping, et al. Extracellular transmission of a DNA mycovirus and its use as a natural fungicide [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(4): 1452-1457.
- [21] LIU Si, XIE Jiatao, CHENG Jiasen, et al. Fungal DNA virus infects a mycophagous insect and utilizes it as a transmission vector[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(45): 12803-12808.
- [22] BIAN Ruiling, ANDIKA I B, PANG Tianxing, et al. Facilitative and synergistic interactions between fungal and plant viruses[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(7): 3779-3788.
- [23] KONDO H, KANEMATSU S, SUZUKI N. Viruses of the white root rot fungus, *Rosellinia necatrix*[J]. Advances in Virus Research, 2013, 86: 177-214.
- [24] 江银辉. 稻曲病菌真菌病毒的多样性研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
JIANG Yin-hui. Diversity of mycoviruses infecting the plant pathogen *Ustilaginoidea virens* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014.
- [25] KNIGHT R, VRBANAC A, TAYLOR B C, et al. Best practices for analysing microbiomes[J]. Nature Reviews Microbiology, 2018, 16(7): 410-422.
- [26] 邓越. 我国油菜黑胥病的发生规律及真菌病毒LbBV1的生物学特性研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.
DENG Yue. Studies on epidemics of *leptosphaeria biglobosa* in China and biological characteristics of the mycovirus LbBV1[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2022.
- [27] LI Pengfei, LIN Yanhong, ZHANG Hailong, et al. Molecular characterization of a novel mycovirus of the family *Tymoviridae* isolated from the plant pathogenic fungus *Fusarium graminearum*[J]. Virology, 2016, 489: 86-94.
- [28] CHUN J, YANG H E, KIM D H. Identification of a novel partitivirus of *Trichoderma harzianum* NCF319 and evidence for the related antifungal activity[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1699.
- [29] FILIPPOU C, GARRIDO-JURADO I, MEYLING N V, et al. Mycoviral population dynamics in Spanish isolates of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*[J]. Viruses, 2018, 10(12): 665.
- [30] CHEN Yun, KISTLER H C, MA Zhonghua. *Fusarium graminearum* trichothecene mycotoxins: Biosynthesis, regulation, and management[J]. Annual Review of Phytopathology, 2019, 57: 15-39.
- [31] ZHANG Lihang, WANG Shuangchao, RUAN Shaojian, et al. A mycovirus VIGS vector confers hypovirulence to a plant pathogenic fungus to control wheat FHB[J]. Advanced Science, 2023, 10(29): e2302606.
- [32] CAO Shulin, YANG Xiaoyue, XIA Lele, et al. Coat proteins of the novel victoriviruses FaVV1 and FaVV2 suppress sexual reproduction and virulence in the pathogen of *Fusarium* head blight[J]. Viruses, 2024, 16(9): 1424.
- [33] DUAN Zeyu, LIU Xiao. Emerging antiviral defense systems in fungi [J]. Cell Host & Microbe, 2025, 33(4): 461-463.
- [34] RODRIGUEZ COY L, PLUMMER K M, KHALIFA M E, et al. Mycovirus-encoded suppressors of RNA silencing: Possible allies or enemies in the use of RNAi to control fungal disease in crops [J]. Frontiers in Fungal Biology, 2022, 3: 965781.
- [35] OUYANG Haibing, SUN Guangzheng, LI Kainan, et al. Profiling of phakopsora pachyrhizi transcriptome revealed co-expressed virulence effectors as prospective RNA interference targets for soybean rust management [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2024, 66(11): 2543-2560.
- [36] GILBERT K B, HOLCOMB E E, ALLSCHEID R L, et al. Hiding in plain sight: New virus genomes discovered via a systematic analysis of fungal public transcriptomes[J]. PLOS One, 2019, 14(7): e0219207.
- [37] HILLMAN B I, MILGROOM M G. The ecology and evolution of fungal viruses[M]//Studies in Viral Ecology. 2nd ed. Hoboken: Wiley, 2021: 139-182.
- [38] 范煜, 何桢锐, 黄晓彤, 等. 基于多组学的真菌病毒与寄主真菌互作的研究进展[J]. 热带生物学报, 2023, 14(4): 399-404, 440.
FAN Yu, HE Zhenrui, HUANG Xiaotong, et al. Advances in the interaction between mycoviruses and host fungi based on multi-omics[J]. Journal of Tropical Biology, 2023, 14(4): 399-404, 440.
- [39] KWON S J, CHO S Y, LEE K M, et al. Proteomic analysis of fungal host factors differentially expressed by *Fusarium graminearum* infected with *Fusarium graminearum* virus-DK21 [J]. Virus Research, 2009, 144(1/2): 96-106.
- [40] ZHANG Lihang, LI Pengfei, WANG Yanfei, et al. p18 encoded by FgGMTV1 is responsible for asymptomatic infection in *Fusarium graminearum*[J]. mBio, 2025, 16(1): e0306624.
- [41] MELZER M S, BOLAND G J. Transmissible hypovirulence in *Sclerotinia minor* [J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 1996, 18(1): 19-28.
- [42] HAI Du, LI Jincang, JIANG Daohong, et al. Plants interfere with non-self recognition of a phytopathogenic fungus via proline accumulation to facilitate mycovirus transmission[J]. Nature Communications, 2024, 15(1): 4748.

责任编辑:任长江