

植物精油对病原真菌抑制作用的研究进展

苏亚蕊^{1,2}, 范慧霞^{2,3}, 马跃然^{2,3}, 梁利慧^{2,3}, 康文艺^{2,4}, 郜晓峰^{2,4,*}

(1.河南大学生命科学学院, 河南 开封 475004; 2.国家食用菌加工技术研发专业中心, 河南 开封 475004;
3.河南大学药学院, 河南 开封 475004; 4.河南大学农学院, 河南 开封 475004)

摘要: 食品、农副产品和药用植物经常受到病原真菌和真菌毒素的污染, 病原真菌不仅会导致食品变质, 还会危害人们的健康。目前常用清除真菌毒素的方法有物理法、化学法、生物法等。大量研究表明, 天然产物植物精油可以抑制病原真菌生长和真菌毒素积累, 且具有良好的生物降解性。因此, 植物精油可以作为真菌生长抑制剂和真菌毒素积累抑制剂, 成为传统合成杀菌剂的环保替代品, 具有良好的应用前景。本文介绍常见病原真菌及真菌毒素的分类和危害、植物精油的抗真菌活性成分和抑菌机制, 综述植物精油防治病原真菌和抑制真菌毒素积累的研究进展, 可为植物精油的开发和应用提供一定的理论参考。

关键词: 植物精油; 病原真菌; 真菌毒素; 抗真菌活性成分; 抑菌机制

Advances in the Antifungal Effects of Plant Essential Oils

SU Yaru^{1,2}, FAN Huixia^{2,3}, MA Yueran^{2,3}, LIANG Lihui^{2,3}, KANG Wenyi^{2,4}, GAO Xiaofeng^{2,4,*}

(1. School of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, China; 2. National R & D Center for Edible Fungus Processing Technology, Kaifeng 475004, China; 3. School of Pharmacy, Henan University, Kaifeng 475004, China;
4. College of Agriculture, Henan University, Kaifeng 475004, China)

Abstract: Foods, agricultural by-products and medicinal plants are often contaminated by pathogenic fungi and mycotoxins. Pathogenic fungi not only lead to food deterioration, but also harm people's health. The commonly used methods for detoxification include physical, chemical and biological methods. A large number of studies have shown that natural plant essential oils inhibit the growth of pathogenic fungi and the accumulation of mycotoxins and have good biodegradability, making them a promising environmental-friendly alternative to traditional synthetic fungicides. In this review, the classification and harm of common pathogenic fungi and mycotoxins, as well as the antifungal components and mechanisms of plant essential oils are introduced, and recent progress on plant essential oils in the control of pathogenic fungi and mycotoxins is summarized. This review provides a theoretical basis for the development and application of plant essential oils.

Keywords: plant essential oils; pathogenic fungi; mycotoxins; antifungal ingredients; antifungal mechanism

DOI:10.7506/spkx1002-6630-20230306-051

中图分类号: Q946.8

文献标志码: A

文章编号: 1002-6630(2023)13-0281-08

引文格式:

苏亚蕊, 范慧霞, 马跃然, 等. 植物精油对病原真菌抑制作用的研究进展[J]. 食品科学, 2023, 44(13): 281-288.

DOI:10.7506/spkx1002-6630-20230306-051. <http://www.spkx.net.cn>

SU Yaru, FAN Huixia, MA Yueran, et al. Advances in the antifungal effects of plant essential oils[J]. Food Science, 2023, 44(13): 281-288. (in Chinese with English abstract) DOI:10.7506/spkx1002-6630-20230306-051. <http://www.spkx.net.cn>

食品和农副产品在贮存过程中会受到环境因素的影响和滋生病原真菌和形成真菌毒素, 导致农副产品的变质

和腐烂, 造成严重的经济损失。病原真菌耐高温、无抗原、难以消除, 严重威胁人们的健康和安全^[1]。目前常用的

收稿日期: 2023-03-06

基金项目: “十三五”国家重点研发计划重点专项(2017YFC1601400);

河南省科技攻关项目(232102110158); 开封市科技发展计划项目(2202005; 2202009)

第一作者简介: 苏亚蕊(1981—)(ORCID: 0000-0003-0251-5203), 女, 副教授, 博士, 主要从事分子生物学研究。

E-mail: susuya1981@163.com

*通信作者简介: 郜晓峰(1982—)(ORCID: 0000-0002-8945-9752), 男, 副教授, 博士, 主要从事微生物学研究。

E-mail: xiaofenggao1981@163.com

解毒方法主要分为物理法（辐照法、吸附法、过滤法、高温灭菌法等）^[2]、化学法（次氯酸钠法、氨熏蒸法、合成杀菌剂法等）^[3]和生物法（微生物拮抗剂和酶降解法）^[4]。这些方法虽然具有一定的解毒效果，但各存在一定的局限性。物理灭菌法在灭菌时可能会对食品质量产生一定影响，如高温灭菌会改变食物的化学成分和营养价值^[5]。化学杀菌剂虽然有效，但大量使用会引起病原真菌和真菌毒素的耐药性、造成臭氧层的退化和土壤污染以及毒害微生物群落等问题。Pérez-Pizá等研究发现，在使用化学杀菌剂时，宿主可以将杀菌剂转化为毒副产物^[6]。在生物解毒方法中，通常使用微生物拮抗剂来控制真菌。如木霉等植物内生菌具有生物防治的能力，在植物生长过程中可以拮抗病原真菌，控制真菌毒素的产生^[7]。但生物脱毒方法的适用前提是所使用的微生物及其降解产物必须是无毒的，且其抑制效果有限、使用成本高，不适合大规模应用^[8]。因此，寻找绿色安全、高效低毒的解毒方法是目前亟需解决的问题。

植物精油是从植物中提取出来的具有芳香气味的次生代谢产物^[9]，其来源广泛、种类丰富，具有抗菌、抗炎、抗氧化等多种生物活性^[10]。近年来，国内外大量研究表明植物精油对多种病原真菌具有良好的抑菌活性，可抑制病原真菌的繁殖和真菌毒素的产生，是天然抗菌剂的重要原料^[11-12]。此外，植物精油具有较高的挥发性、高效广谱抑菌性、良好的生物降解性和食品安全性特点，已成为现有杀菌剂的优良替代品^[13]。与传统的化学杀菌剂相比，植物精油用量较少、杀菌效果好，可以用作天然的真菌生长抑制剂、杀菌剂^[14]。然而，植物精油种类繁多、成分复杂，抑菌机理也不相同，因此，研究植物精油的抗病原真菌活性成分以及阐明植物精油的抑菌机理对于天然抗菌剂的研发具有重要意义。本文介绍病原真菌和真菌毒素的分类和危害，综述植物精油抗真菌活性成分的来源和分类、植物精油对病原真菌抑菌效果的评价方法、植物精油在病原真菌和真菌毒素方面的应用以及植物精油防治病原真菌和真菌毒素的机制，以期防治病原真菌和真菌毒素提供新的思路，并为植物精油的开发和应用提供一定的理论依据。

1 病原真菌和真菌毒素的分类

1.1 常见病原真菌的分类

病原真菌在自然界中广泛分布，形成多种小孢子，容易污染食物，因此对农副产品和人类危害极大^[15]。生活中常见的病原真菌主要分为青霉菌属、镰刀菌属和曲霉菌属（表1）。

表1 病原真菌和真菌毒素分类

真菌分类	真菌名称	真菌毒素	参考文献
青霉菌属 (<i>Penicillium</i>)	桔青霉 (<i>Penicillium citrinum</i>)	桔青霉素	[16]
	圆弧青霉 (<i>Penicillium cyclopium</i>)	青霉酸	[17]
	纯绿青霉 (<i>Penicillium viridicatum</i>)	黄麦格霉素	[18]
	禾谷镰刀菌 (<i>Fusarium equiseti graminearum</i>)	呕吐毒素	[19]
镰刀菌属 (<i>Fusarium</i>)	三线镰刀菌 (<i>Fusarium tricinctum</i>)		
	梨孢镰刀菌 (<i>Fusarium poae</i>)	丁烯酸内酯	[20]
	尖孢镰刀菌 (<i>Fusarium oxysporum</i>)	镰刀菌酸	[21]
	串珠镰刀菌 (<i>Fusarium moniliforme</i>)	串珠镰刀菌素	[22]
	木贼镰刀菌 (<i>Fusarium equiseti</i>)		
	黄曲霉 (<i>Aspergillus flavus</i>)	黄曲霉毒素	[23]
曲霉菌属 (<i>Aspergillus</i>)	寄生曲霉 (<i>Aspergillus parasiticus</i>)		
	赭曲霉 (<i>Aspergillus ochraceus</i>)	赭曲霉毒素	[24]
	黑曲霉 (<i>Aspergillus niger</i>)		
	棒曲霉 (<i>Aspergillus clavatus</i>)	棒曲霉毒素	[25]

青霉菌是一种广泛存在于空气中的优势真菌^[26]，其耐热性强、繁殖温度低，可感染多种农副产品，少数种类的青霉菌可使人或动物患病^[16-18]。镰刀菌是一种重要的植物病原体，部分菌株可以在冬季谷物上产生毒素，易感染多种谷物和经济作物，引起根腐病、茎腐病等病害，导致作物产量下降，严重损害作物生产^[19-22]。曲霉菌的最低生长温度为6~8℃，最高生长温度为44~46℃。在32℃下，黄曲霉毒素B₁ (aflatoxin B₁, AFB₁) 含量最高，对玉米的污染较严重，如果人和动物食用了发霉的玉米，可能导致腹泻或危及生命^[23-25]。

1.2 真菌毒素的分类

真菌毒素是由病原真菌产生的次级代谢产物，主要包括桔青霉素^[16]、青霉酸^[17]、黄麦格霉素^[18]、呕吐毒素^[19]、丁烯酸内酯^[20]、镰刀菌酸^[21]、串珠镰刀菌素^[22]、黄曲霉毒素^[23]、赭曲霉毒素^[24]、棒曲霉毒素^[25]。

1.2.1 青霉菌毒素

青霉菌产生的真菌毒素主要包括桔青霉素、青霉酸、黄麦格霉素。桔青霉素是一种有毒的次级代谢产物，经常污染农作物和动物饲料，损害人和动物的健康^[27]。林珍等研究发现采用冷藏、辐照等方法可以间接

抑制桔青霉素的产生^[28]。Panda等的研究表明,薄荷提取物可以有效抑制桔青霉素的合成^[29]。青霉菌也是真菌的一种有毒次级代谢物,是对人类危害最大的真菌毒素之一,能够严重污染谷物和饲料^[30]。黄麦格霉素是一种由纯绿青霉产生的真菌毒素,能够严重损伤小鼠肝脏^[18]。

1.2.2 镰刀菌毒素

镰刀菌毒素是一类危险的食品污染物,包括呕吐毒素、丁烯酸内酯、镰刀菌酸、串珠镰刀菌素等。它可以在各种谷物中累积。Rojas等^[31]的研究表明,镰刀菌枯萎病通过积累镰刀菌毒素,如呕吐毒素和玉米赤霉烯酮,降低了粮食品质并威胁到粮食安全。但Wan Jing等^[32]发现丁香油纳米乳对镰刀菌毒素有良好的抑制作用。

1.2.3 曲霉毒素

曲霉毒素主要包括黄曲霉毒素、赭曲霉毒素和棒曲霉素,能够严重污染食品、中草药和饲料等。Winter等^[1]发现曲霉毒素无味、耐热、耐受极端pH值,难以降解。在生鲜食品或加工食品和饲料贮藏过程中,曲霉菌进一步分散,导致毒素浓度显著增加。研究表明,各种黄曲霉毒素都可导致人类罹患癌症^[33]。Kong Weijun等^[34]使用高效液相色谱法测定了4种功能食品和3种香料的真菌毒素污染水平,结果发现曲霉和青霉菌为主要真菌,其发病率分别为66.1%和15.3%。

2 植物精油的活性成分及其抗菌作用

一旦发现食物被病原真菌及真菌毒素污染,清除毒素无疑是重要的手段。常用解毒方法包括物理法、化学法和生物法。然而有些解毒方法成本高且副作用多,因此受污染的食物往往被丢弃或用作肥料和发酵酒精。例如,当花生、小麦和玉米的污染不严重时,一些有毒的谷物颗粒可以通过浮选或目测筛选等物理方法去除,但该手段效率较低,浪费时间和人力成本。在化学方法清除毒素中,氨是处理黄曲霉毒素污染玉米、花生和棉籽的有效试剂。虽然该方法处理的玉米没有营养价值的损失,且黄曲霉毒素几乎被破坏,但是氨属于有毒气体,如果残留的氨被人体吸入,可能会对人体造成极大的危害^[35]。Zhang Hongyin等^[36]发现,生物防治剂可以控制和降解产生赭曲霉毒素A的真菌,拮抗酵母在其中起主导作用,但该方法具有较高的技术要求。因此,选择一种高效、无毒的解毒方法就显得十分迫切。大量研究表明,植物精油可作为绿色防腐剂控制和降解真菌毒素,其无毒、无残留,不会污染环境,具有良好的发展前景。

2.1 植物精油的来源及分类

植物精油是一种从植物中萃取出来的具有芳香气味的挥发性油状液体^[37-38],它们主要分布在药用植物器官的表面,特别是花、叶、茎、根或果实,通过蒸汽蒸馏、

挤压、冷浸或溶剂提取的方法进行提取。含精油丰富的药用植物主要分布在木犀科、樟科、唇形科、伞形科和桃金娘科等(表2)。

表2 植物精油的活性成分
Table 2 Antifungal ingredients of plant essential oils

植物分类	植物名称	植物精油	活性物质	参考文献
木犀科	丁香	丁香精油	丁香酚	[39]
樟科	樟脑	樟脑精油	龙脑	[40]
	肉桂	肉桂精油	肉桂醛	[12]
	山苍子	山苍子精油	柠檬醛	[41]
唇形科	紫苏	紫苏精油	紫苏醛	[42]
	薄荷	薄荷精油	薄荷酮	[43]
	藿香	广藿香精油	广藿香醇	[44]
伞形科	茴香	茴香精油	茴香烯酸	[45]
桃金娘科	桉树	桉树精油	桉树脑	[45]

2.2 植物精油活性成分的分类

植物精油所含化合物较多,其中具有抗真菌作用的成分可分为萜烯类、醇类、醛类、酚类和酮类。

2.2.1 萜烯类

许多植物精油中都含有萜烯类成分。贾雷^[46]采用气相色谱-质谱(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)法从椴柑精油分析并鉴定出50种萜烯类化合物,其中柠檬烯含量最高,约占总含量的一半。吴生海等^[47]采用GC-MS分析天女木兰叶精油的主要化学成分,发现萜烯类化合物含量最多,占体系总质量的29.66%。

2.2.2 醇类

童周^[48]发现玫瑰精油主要由橙花醇和香茅醇组成,其中橙花醇的抑菌和杀菌能力较强,对青霉菌的最小抑菌浓度(minimum inhibitory concentration, MIC)和最小杀菌浓度(minimum bactericidal concentration, MBC)分别为2.5 $\mu\text{L}/\text{mL}$ 和5 $\mu\text{L}/\text{mL}$ 。麻妙锋等^[49]采用菌丝生长速率法测定香紫苏醇类衍生物对植物病原菌的抑制作用,发现氟原子取代的衍生物2a、2b、2c均对小麦赤霉病菌具有较好的抑菌活性,半最大效应浓度(concentration for 50% of maximal effect, EC_{50})分别为3.79、3.35 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 和4.66 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。赖开平等^[50]研究发现左旋松油醇能有效抑制植物病原真菌的生长,对玉米大斑病菌作用效果最好, EC_{50} 为0.105 3 mg/mL 。

2.2.3 醛类

吴红影^[51]利用GC-MS法研究发现肉桂精油中肉桂醛的相对含量高达88.86%,能有效抑制黑曲霉HY2的生长, MIC低至0.006 25 $\mu\text{L}/\text{mL}$ 。张晶晶等^[52]研究发现,山苍子精油的主要成分柠檬醛能够作为抗菌剂有效抑制青霉菌、曲霉菌和木霉菌等常见真菌的生长。

2.2.4 酚类

崔醒^[53]研究发现丁香酚、香芹酚和百里香酚对禾谷镰刀菌

均有抑菌活性,其中百里香酚的抑制效果最好,对禾谷镰刀菌菌丝生长和孢子萌发的 EC_{50} 分别为0.978 mg/g和14.349 mg/g。王新伟等^[54]研究了牛至油、香芹酚、柠檬醛和肉桂醛对黑曲霉的抑制效果,结果表明香芹酚的抑制效果最好,5 μ L的香芹酚对黑曲霉的抑菌圈直径可达53 mm。

2.2.5 酮类

陈传娇^[55]采用GC-MS法分析薄荷挥发油的主成分及含量,结果发现干燥和新鲜薄荷挥发油的主成分均为左旋香芹酮,相对含量分别高达29.71%和37.87%,薄荷挥发油浓度越高,对尖孢镰刀菌的抑制效果越好。张林会等^[56]研究发现姜黄精油的主要抑菌成分为芳姜黄酮和姜黄酮,能有效抑制黑曲霉和根霉的生长。

2.3 植物精油对病原真菌抑菌效果的评价方法

目前常采用肉汤稀释法、纸片扩散法、菌丝生长速率法、孢子萌发法、直接接触法(喷洒和涂抹)、熏蒸法、培养基加药法,通过测定MIC、MBC、抑菌圈直径、菌丝生长速率、孢子萌发抑制率以及 EC_{50} 来评价植物精油对真菌的抑菌效果。Gacem等^[57]采用肉汤稀释法评价药用植物精油对5种真菌(黄曲霉、寄生曲霉、禾谷镰刀菌、赭曲霉和展开青霉)的抑制作用。结果表明,药用植物精油粗提取物中富含生物活性物质,对所测真菌的抑菌活性最高,抑菌率在8%以上。唐欢等^[58]利用纸片扩散法,通过测量抑菌圈直径来评价植物精油对青霉的抑制活性,结果发现不同剂量的香茅油对青霉均有较强的抑菌活性,香茅油剂量为20 μ L时,抑菌圈直径可达到32.59 mm。刘凡等^[59]采用菌丝生长速率法以及体外直接接触法分析薄荷精油对病原真菌的抑菌效果,结果发现2 μ L/mL的薄荷精油对红枣黑斑病菌具有较强的抑制作用。郑静格^[60]采用熏蒸法和直接接触法评价18种植物精油对稻曲病菌菌丝生长和孢子萌发的抑制效果,结果显示桂皮油和肉桂油的抑菌效果较好,熏蒸法分析结果表明对菌丝生长和孢子萌发的 EC_{50} 低于0.5 μ L/L;接触法分析结果显示,桂皮油和肉桂油对菌丝生长的 EC_{50} 分别为4.28 μ g/mL和4.47 μ g/mL,对孢子的 EC_{50} 分别为33.1 μ g/mL和30.9 μ g/mL。缪应林^[61]采用熏蒸法和培养基加药法评价多种植物精油对意大利青霉的作用效果,培养基加药法分析结果表明丁香叶油的毒力最好, EC_{50} 为149.24 μ L/L,熏蒸法分析结果表明百里香油毒力最好, EC_{50} 为25.69 μ L/L。

此外,植物精油对真菌生长和真菌毒素产生的抑制程度取决于所用精油的浓度。Aly等^[62]的研究表明,八角精油具有较高的抗真菌和抗真菌毒素活性,其对真菌毒素的抑制作用因真菌而异。其中八角精油对 AFB_1 的抑制率为62%,对寄生菌的抑制率为53%。此外,随着八角精油剂量从50 mg/kg增加到200 mg/kg,对 AFB_1 的抑制率

从43%提高到100%。Mishra等^[63]研究了14种精油成分对丁香中黄曲霉毒素生长的抑制作用,结果表明,丁香酚、薄荷醇及其联合使用能够影响真菌的生长并抑制 AFB_1 的分泌,醋酸丁酯和芳樟醇均为中度抗真菌药物,其MIC在1.0~5.0 μ L/mL之间。

2.4 植物精油在病原真菌和真菌毒素防治中的应用

植物精油具有易于获取、绿色、安全的优点,对真菌生长和真菌毒素的积累具有抑制作用。Batish等^[45]的研究表明,植物精油的提取方法简单快速、可生物降解、对人类和动物具有低毒性或无毒性,在保护植物免受害虫侵害方面发挥着重要作用。因此,植物精油可作为保鲜剂、防腐剂和杀菌剂用于食品、饲料等农产品的贮存和运输^[64]。Taghavi等^[65]发现(E)-己二烯醛和己醛是百里香精油中的抗菌活性成分,可在水果贮存期间防止真菌病害的发生,延长新鲜水果和蔬菜的保质期,取代商业杀菌剂。Sivakumar等^[66]研究发现精油可作为食用商品涂层,以控制果实采后真菌的生长,在果实贮藏过程中保持果实品质。Li Yanjun等^[67]的研究表明,八角精油可作为天然熏蒸剂保护莲子免受真菌污染。Prakash等^[68]研究发现,紫丁香精油可以作为一种无毒的肉毒杆菌防腐剂,防止香料中的黄曲霉毒素污染。出于安全方面的考虑,Luesuwan等^[69]开发了一种载有精油的抗真菌包装,以缓解葡萄的真菌腐烂。结果表明,在13 $^{\circ}$ C和75%的相对湿度条件下,活性聚乙烯醇薄膜延缓了食用葡萄中的真菌生长,延长了葡萄的保质期。

此外,一些研究表明,可以用先进的纳米技术来密封植物精油。Singha等^[70]研究发现,纳米级皂化精油的封装可以延长饲料的保质期,并通过绿色转基因方法开发了抗黄曲霉毒素和甲基乙醛的药用植物精油。Wan Jing等^[32]研究发现1.5 mg/g丁香水油纳米乳在大麦萌发过程中可以抑制灰镰刀菌的生长和呕吐毒素的产生。Kujur等^[71]使用低分子量壳聚糖对天竺葵精油(nano-encapsulation of geranium essential oil, NE-PGEO)进行纳米封装,研究结果表明,NE-PGEO有效地保存了玉米的颜色、味道、气味和质地以及营养特性,Ne-PGEO可以作为一种植物源性食品防腐剂,以延长食品的保质期。Yadav等^[72]发现,纳米壳聚糖包覆的黑孜然精油可以抑制黄曲霉和 AFB_1 的污染,从而延长保质期。

3 植物精油防治病原真菌和真菌毒素的机制

不同植物精油抑制病原真菌机制具有多样性,且具有多点协同作用。其机制研究主要集中在以下3个方面,一是紊乱病原真菌生物大分子合成和能量代谢,抑制病原真菌的菌丝生长和孢子形成^[73];二是破坏细胞壁,

改变细胞膜通透性,抑制麦角甾醇的合成并破坏菌丝发育^[74-75];三是调控真菌产毒素相关基因的表达,影响真菌毒素的产生^[76-77]。

3.1 抑制病原真菌的菌丝生长和孢子形成

真菌主要通过菌丝吸收营养物质从而产生孢子和子实体。植物精油可以通过抑制菌丝的生长和孢子的形成进而杀死真菌。研究发现,经过山苍子精油处理后,真菌菌丝和分生孢子的结构发生了变化,熏蒸后的菌丝生长异常,菌丝变薄、变小,随着山苍子精油浓度的增加,真菌的生长减弱,抑菌圈直径随着培养时间的延长而增加,结果表明山苍子精油可以通过减少或抑制菌丝生长作为一种潜在的天然熏蒸剂^[67]。Soares等^[73]的研究表明,植物精油通过抑制真菌菌丝体来延缓真菌的生长,可作为杀菌剂的良好替代品。Pawar等^[78]研究了75种不同精油对黑曲霉菌丝生长和孢子形成的抑制作用,结果表明,肉桂皮精油能有效抑制黑曲霉菌丝生长和孢子形成。Li Yanjun等^[67]分析了八角茴香精油(*Illicium verum* essential oil, IV-EO)对黄曲霉毒株的抗真菌特性,结果表明,IV-EO对黄曲霉的菌丝生长和孢子产生较强的抑制作用,显著降低了干菌丝质量,抑制了AFB₁的生物合成;利用扫描电子显微镜进行形态学研究,结果表明IV-EO处理后菌丝和分生孢子的结构发生了变化。

3.2 破坏真菌的细胞壁和细胞膜

细胞壁和细胞膜是真菌细胞的重要组成部分,它们的代谢与真菌的代谢和生长密切相关。植物精油中含有的酚类物质可以进入真菌的细胞壁或细胞膜,影响细胞膜的功能,释放细胞内容物。Chee等^[79]的研究表明,丁香精油中的丁香酚可以使细胞膜中的蛋白质变性,与细胞膜中的磷脂发生反应,从而破坏细胞膜的通透性,抑制真菌的生长。An Peipei等^[74]发现茶树油是一种绿色、安全的植物精油,其主要成分4-萜烯醇和 α -松油醇对黑曲霉具有良好的抗真菌活性,能有效抑制菌丝生长和孢子萌发,破坏细胞膜通透性,干扰菌丝和孢子的微观形态和黑曲霉的代谢途径。周晓红等^[80]研究发现紫苏精油可明显改变热带假丝酵母和克鲁维毕赤酵母细胞的形态,破坏细胞膜的完整性,使膜电位与细胞内蛋白质浓度显著降低,导致胞内蛋白质泄漏,引起细胞代谢紊乱。Yu Hao等^[81]发现右旋柠檬烯能够使热带假丝酵母细胞膜电位降低,ATP合成受阻,细胞膜完整性受损,胞内的大分子物质渗漏至胞外。Velluti等^[82]的研究表明,肉桂精油可以通过破坏黄曲霉的细胞质膜进入细胞,引起细胞中紫外线敏感大分子(如蛋白质、核酸等)的空间结构变化,导致其失去生物活性,破坏正常的物质吸收、运输和代谢途径,从而抑制黄曲霉的生长。Ouyang Qiuli等^[83]用肉桂醛处理曲霉菌,发现胞外碱性磷酸酶活性增加,总脂质含量大量积累,几丁质含量降低,细胞壁相关

基因显著变化,说明干扰细胞壁的形成是肉桂醛的主要抗真菌机制。

麦角甾醇是真菌细胞膜的重要组成部分,也是真菌的一种特异性脂质,在维持真菌细胞膜的正常生理功能中发挥重要作用。Bączek等^[84]的研究表明,所有浓度的洋甘菊精油对真菌都有部分影响。其主要原因是洋甘菊精油中的 α -没药醇会影响真菌麦角甾醇的合成,从而发挥对真菌的抑制作用。Li Xuezi等^[85]发现,在MIC为0.25 mL/L的条件下,橙花精油中活性物质单萜藜芦醇对甘薯长喙壳菌的菌丝生长和孢子萌发有依赖性抑制作用。其具体机制是,单萜藜芦醇通过下调麦角甾醇合成基因表达,破坏细胞膜完整性,降低麦角甾醇含量,显著降低甘薯黑腐病的发生率和病变直径,并调节苯丙氨酸解氨酶的防御相关酶活性。Kumar等^[86]发现,负载 α -松油醇的壳聚糖纳米乳液(α -terpineol loaded chitosan nanoemulsion, α -TCsNe)在0.4 μ L/mL时对黄曲霉和其他12种食源性真菌具有较强的抗真菌活性,在0.3 μ L/mL时对AFB₁有较强的抑制作用。此外, α -TCsNe可以抑制麦角甾醇的合成和降低甲基乙二醛(黄曲霉毒素增强剂)的含量,并促进细胞内容物的释放。Wang Liuqing等^[76]发现0.25 μ L/mL柠檬醛能够完全抑制链格孢菌菌丝生长,进一步研究表明柠檬醛能够抑制链格孢菌麦角甾醇生物合成。

3.3 调控真菌产毒素相关基因与抑制真菌毒素合成

植物精油能够抑制一些真菌毒素合成基因的表达,从而减少真菌毒素积累。Passone等^[87]发现丁香精油和香茅精油能够下调赭曲霉毒素合成通路关键基因的表达,抑制赭曲霉毒素合成。Hu Yichen等^[88]的研究表明姜黄精油明显下调了黄曲霉毒素生物合成途径相关基因的表达。Lü Cong等^[89]发现丁香酚下调了黄曲霉毒素生物合成途径中20个基因,进一步研究表明丁香酚通过抑制*veA*表达、上调*brlA*的表达来影响真菌发育,并通过抑制*veA*表达来抑制黄曲霉毒素的产生。霍焕燃^[90]、邱夕兰^[91]、李燕妮^[92]基于转录组分别分析植物精油对禾谷镰刀菌、桃果果生链核盘菌、棘孢曲霉的抑菌机制,基因本体(gene ontology, GO)功能富集分析结果显示差异基因主要分布在催化活性、代谢过程、膜结构等多种功能中;京都基因与基因组百科全书(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes, KEGG)富集分析结果表明,差异基因主要参与代谢途径、次生代谢物的生物合成、碳代谢和核糖体等途径,因此,植物精油对真菌的抑制作用可能是一个多基因参与的协同调控过程。

4 结 语

病原真菌和真菌毒素不仅损害食物的营养价值和经济价值,而且对人们的健康也造成不利影响。

目前,病原真菌和真菌毒素对食品和农产品的污染越来越严重,现有的物理和化学解毒方法会产生一些副作用。Grande-Tovar等^[93]研究了真菌的预防和解毒方法,结果表明,物理解毒方法需要受到设备等条件的影响;化学解毒方法可能会产生对环境有害的毒副产物,并导致真菌病原体的耐药性;虽然生物解毒方法安全有效,但由于成本和技术要求高,难以广泛应用。植物精油含有多种活性化合物,如萜烯类、醇类、醛类、酚类和酮类等,它们可以靶向病原真菌的细胞壁、细胞膜、菌丝、孢子等,以抑制病原真菌生长和真菌毒素积累,并对病原真菌和真菌毒素具有良好的体外抑制作用。植物精油的研究和开发对抑制病原真菌和真菌毒素具有重要意义。此外,植物精油不会影响食物的品质,具有安全、有效、可生物降解、无副作用、成本低的优点。它们可以大幅减少真菌和真菌毒素对食物的污染,也可以保护人们免受真菌和真菌毒素的伤害,是环境友好型的天然杀菌剂,是未来新型杀菌剂的重要原料。

目前的研究表明,植物精油可以应用于食品包装材料,或通过熏蒸应用在食品运输和贮存过程,作为统合成杀菌剂的环保替代品。然而,植物精油容易降解、作用时间短、容易受到环境中光照和温度等因素的影响而发生变质,因此应优化精油提取技术,强化对精油活性成分和安全性的分析研究,深入开展对植物精油包装材料和保存方式的探讨,以延长植物精油的作用时间,充分发挥植物精油的抑菌和杀菌作用。

参考文献:

- [1] WINTER G, PEREG L. A review on the relation between soil and mycotoxins: effect of aflatoxin on field, food and finance[J]. *European Journal of Soil Science*, 2019, 70: 12813. DOI:10.1111/ejss.12813.
- [2] SHEN M H, SINGH R K. Effect of rotating peanuts on aflatoxin detoxification by ultraviolet C light and irradiation uniformity evaluated by AgCl-based dosimeter[J]. *Food Control*, 2021, 120: 107533. DOI:10.1016/j.foodcont.2020.107533.
- [3] CAI M, QIAN Y, CHEN N, et al. Detoxification of aflatoxin B₁ by *Stenotrophomonas* sp. CW117 and characterization the thermophilic degradation process[J]. *Environmental Pollution*, 2020, 261: 114178. DOI:10.1016/j.envpol.2020.114178.
- [4] WAMBACQ E, VANHOUTTE I, AUDENAERT K, et al. Occurrence, prevention and remediation of toxigenic fungi and mycotoxins in silage: a review[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2016, 96(7): 2284-2302. DOI:10.1002/jsfa.7565.
- [5] KOTSANOPOULOS K V, ARVANITTOYANNIS I S. Membrane processing technology in the food industry: food processing, wastewater treatment, and effects on physical, microbiological, organoleptic, and nutritional properties of foods[J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2015, 55(9): 1147-1175. DOI:10.1080/10408398.2012.685992.
- [6] PÉREZ-PIZÁ M C, GRIJALBA P E, CEJAS E, et al. Effects of non-thermal plasma technology on *Diaporthe longicolla* cultures and mechanisms involved[J]. *Pest Management Science*, 2020, 77(4): 2068-2077. DOI:10.1002/ps.6234.
- [7] SEGARAN G, SATHIAVELU M. Fungal endophytes: a potent biocontrol agent and a bioactive metabolites reservoir[J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2019, 21: 101284. DOI:10.1016/j.bcab.2019.101284.
- [8] ZHENG X. Prevention and detoxification of patulin in apple and its products: a review[J]. *Food Research International*, 2021, 140: 110034. DOI:10.1016/j.foodres.2020.110034.
- [9] 张莉睿, 毕洁. 植物精油对储藏物害虫防治作用的研究进展[J]. *中国粮油学报*, 2023, 38(3): 20-27. DOI:10.3969/j.issn.1003-0174.2023.03.004.
- [10] 赵琛, 丁健, 李艳玲. 植物精油的生物活性及其在畜禽免疫上的应用[J]. *动物营养学报*, 2020, 32(9): 4070-4077. DOI:10.3969/j.issn.1006-267x.2020.09.014.
- [11] 何敏. 48种精油单组分的抗真菌作用规律及其对猕猴桃采后病害的控制效果[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022: 4-9. DOI:10.27158/d.cnki.gzhnu.2022.000934.
- [12] LI Y, KONG W, LI M, et al. *Litsea cubeba* essential oil as the potential natural fumigant: inhibition of *Aspergillus flavus* and AFB₁ production in licorice[J]. *Industrial Crops and Products*, 2016, 80: 186-193. DOI:10.1016/j.indcrop.2015.11.008.
- [13] WANG H, YANG Z, YING G, et al. Antifungal evaluation of plant essential oils and their major components against toxigenic fungi[J]. *Industrial Crops and Products*, 2018, 120: 180-186. DOI:10.1016/j.indcrop.2018.04.053.
- [14] KHAN H A A. Toxicity, repellent and oviposition deterrent effects of select essential oils against the house fly *Musca domestica*[J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2021, 24(1): 15-20. DOI:10.1016/j.aspen.2020.10.002.
- [15] 沈瑞清. 宁夏植物病原真菌区系研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2007: 1-18.
- [16] DE OLIVEIRA FILHO J W G, ANDRADE T, DE LIMA R M T, et al. Citrinin against breast cancer: a cytogenotoxicological study[J]. *Phytotherapy Research*, 2021, 35(1): 504-516. DOI:10.1002/ptr.6830.
- [17] 雷红宇, 袁慧, 郭静, 等. 圆弧青霉菌毒素—青霉酸对小鼠脾脏组织细胞凋亡和Bcl-2、Bax及Fas/FasL基因mRNA表达的影响[J]. *中国兽医学报*, 2011, 31(1): 81-84. DOI:10.16303/j.cnki.1005-4545.2011.01.017.
- [18] 蒋婉似. 纯绿青霉菌的代谢产物黄麦格毒素和紫黄素引起小鼠肝脏的改变[J]. *国外医学参考资料(卫生学分册)*, 1979(1): 53.
- [19] 李凯琳, 余佃贞, 刘娜, 等. 呕吐毒素生物脱毒研究进展[J]. *中国食品卫生杂志*, 2023, 35(4): 630-638. DOI:10.13590/j.cjfh.2023.04.023.
- [20] 王慧姣. 丁烯酸内酯的毒理机制及抗氧化剂的保护作用[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2004: 1-4.
- [21] 王瑞瑞, 王敏, 曾吉兴, 等. 镰刀菌酸在尖孢镰刀菌侵染过程中的产生规律及运输过程探究[J]. *植物病理学报*, 2022, 52(3): 465-475. DOI:10.13926/j.cnki.apps.000756.
- [22] 高思, 雷明彦, 齐德生, 等. 串珠镰刀菌素的理化性质、毒作用机理及中毒动物概况[J]. *饲料工业*, 2012, 33(8): 53-57. DOI:10.3969/j.issn.1001-991X.2012.08.015.
- [23] GUAN Y, CHEN J, NEPOVIMOVA E, et al. Aflatoxin Detoxification using microorganisms and enzymes[J]. *Toxins*, 2021, 13(1): 46. DOI:10.3390/toxins13010046.
- [24] LIANG Z L, HUANG K L, LUO Y B. Ochratoxin A and ochratoxin-producing fungi on cereal grain in China: a review[J]. *Food Additives and Contaminants*, 2015, 32(4): 461-470. DOI:10.1080/19440049.2014.996787.
- [25] ZUTZ C, GACEK A, SULYOK M, et al. Small chemical chromatin effectors alter secondary metabolite production in *Aspergillus clavatus*[J]. *Toxins*, 2013, 5(10): 1723-1741. DOI:10.3390/toxins5101723.

- [26] 陈小莹, 肖小亮, 黄胜琴. 培养和观察青霉菌的简便方法[J]. 生物学通报, 2021, 56(9): 44-45. DOI:10.3969/j.issn.0006-3193.2021.09.0.
- [27] 毛妍, 杨梦然, 梁曾恩妮, 等. 桔青霉素的研究现状[J]. 动物医学进展, 2021, 42(11): 121-124. DOI:10.16437/j.cnki.1007-5038.2021.11.023.
- [28] 林珍, 张红印, 赵利娜, 等. 食品中桔霉素控制方法的研究进展[J]. 微生物学通报, 2017, 44(6): 1451-1457. DOI:10.13344/j.microbiol.china.160918.
- [29] PANDA P, AIKO V, MEHTA A. Effect of aqueous extracts of *Mentha arvensis* (mint) and *Piper betle* (betel) on growth and citrinin production from toxigenic *Penicillium citrinum*[J]. Journal of Food Science and Technology, 2015, 52(6): 3466-3474. DOI:10.1007/s13197-014-1390-y.
- [30] 李晓雪, 董燕婕, 苑学霞, 等. 谷物及饲料中青霉素的污染和防控[J]. 中国粮油学报, 2018, 33(11): 140-146. DOI:10.3969/j.issn.1003-0174.2018.11.023.
- [31] ROJAS E C, JENSEN B, JØRGENSEN H J L, et al. Selection of fungal endophytes with biocontrol potential against *Fusarium* head blight in wheat[J]. Biological Control, 2020, 144: 104222. DOI:10.1016/j.biocontrol.2020.104222.
- [32] WAN Jing, JIN Zhao, ZHONG Shaobin, et al. Clove oil-in-water nanoemulsion: mitigates growth of *Fusarium graminearum* and trichothecene mycotoxin production during the malting of *Fusarium* infected barley[J]. Food Chemistry, 2020, 312: 126120. DOI:10.1016/j.foodchem.2019.126120.
- [33] BARTOLIC D, MAKSIMOVIC V, MAKSIMOVIC J D, et al. Variations in polyamine conjugates in maize (*Zea mays* L.) seeds contaminated with aflatoxin B₁: a dose-response relationship[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2020, 100(7): 2905-2910. DOI:10.1002/jsfa.10317.
- [34] KONG Weijun, WEI Riwei, LOGRIECO A F, et al. Occurrence of toxigenic fungi and determination of mycotoxins by HPLC-FLD in functional foods and spices in China markets[J]. Food Chemistry, 2014, 146: 320-326. DOI:10.1016/j.foodchem.2013.09.005.
- [35] 安平平, 黄文鹏. 室内空气氨污染现状[J]. 科技创新导报, 2010(6): 148-149. DOI:10.16660/j.cnki.1674-098x.2010.06.148.
- [36] ZHANG Hongyin, APALIYA M T, MAHUNU G K, et al. Control of ochratoxin A-producing fungi in grape berry by microbial antagonists: a review[J]. Trends in Food Science & Technology, 2016, 51: 88-97. DOI:10.1016/j.tifs.2016.03.012.
- [37] 高永生, 金斐, 朱丽云, 等. 植物精油及其活性成分的抗菌机理[J]. 中国食品学报, 2022, 22(1): 376-388. DOI:10.16429/j.1009-7848.2022.01.041.
- [38] 李文茹, 施庆珊, 谢小保, 等. 植物精油化学成分及其抗菌活性的研究进展[J]. 微生物学通报, 2016, 43(6): 1339-1344. DOI:10.13344/j.microbiol.china.150522.
- [39] MULLA M, AHMED J, AL-ATTAR H, et al. Antimicrobial efficacy of clove essential oil infused into chemically modified LLDPE film for chicken meat packaging[J]. Food Control, 2017, 73: 663-671. DOI:10.1016/j.foodcont.2016.09.018.
- [40] JU J, XIE Y, GUO Y, et al. The inhibitory effect of plant essential oils on foodborne pathogenic bacteria in food[J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2019, 59(20): 3281-3292. DOI:10.1080/10408398.2018.1488159.
- [41] YOU C X, WANG Y, ZHANG W J, et al. Chemical constituents and biological activities of the purple *Perilla* essential oil against *Lasioderma serricorne*[J]. Industrial Crops & Products, 2014, 61: 331-337. DOI:10.1016/j.indcrop.2014.07.021.
- [42] KANG J, JIN W, WANG J, et al. Antibacterial and anti-biofilm activities of peppermint essential oil against *Staphylococcus aureus*[J]. LWT-Food Science and Technology, 2018, 101: 639-645. DOI:10.1016/j.lwt.2018.11.093.
- [43] SOH S H, JAIN A, LEE L Y, et al. Optimized extraction of patchouli essential oil from *Pogostemon cablin* Benth. with supercritical carbon dioxide[J]. Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants, 2020, 19: 100272. DOI:10.1016/j.jarmap.2020.100272.
- [44] SKALLI S, BENCHEIKH R S. Epileptic seizure induced by fennel essential oil[J]. Epileptic Disorders, 2011, 13(3): 345-347. DOI:10.1684/epd.2011.0451.
- [45] BATISH D R, SINGH H P, KOHLI R K, et al. *Eucalyptus* essential oil as a natural pesticide[J]. Forest Ecology and Management, 2008, 256(12): 2166-2174. DOI:10.1016/j.foreco.2008.08.008.
- [46] 贾雷. 桉柑精油及其抑菌组分对柑橘采后青、绿霉菌的作用[D]. 湘潭: 湘潭大学, 2013: 9-13.
- [47] 吴生海, 孙广仁, 王玉莹, 等. 天女木兰叶精油化学成分分析及抗氧化活性[J/OL]. 分子植物育种, (2023-04-03)[2023-05-30].
- [48] 童周. 浙江玫瑰精油成分、抑菌抗氧化能力及稳定性研究[D]. 杭州: 浙江工商大学, 2017: 17-23.
- [49] 麻妙锋, 白雪, 周遵军, 等. β -氨基醇类香紫苏醇衍生物的合成及抑菌活性[J/OL]. 农药学报, (2023-03-11)[2023-05-30]. DOI:10.16801/j.issn.1008-7303.2023.0017.
- [50] 赖开平, 叶一强, 韦志明, 等. 左旋松油醇对植物病原菌的抑菌活性研究[J]. 化工技术与开发, 2007(12): 5-7. DOI:10.3969/j.issn.1671-9905.2007.12.002.
- [51] 吴红影. 气态肉桂醛对黑曲霉HY2的抑菌机理及稻谷防霉效果研究[D]. 南京: 南京财经大学, 2021: 19-34.
- [52] 张晶晶, 彭锐, 杜春贵, 等. 柠檬醛抑制真菌作用的研究进展及其在食品防霉中的应用前景[J]. 中国调味品, 2020, 45(7): 186-190; 200. DOI:10.3969/j.issn.1000-9973.2020.07.042.
- [53] 崔醒. 苯酚类植物精油成分对禾谷镰刀菌的抑制机制研究[D]. 贵州: 贵州大学, 2022: 1-76. DOI:10.27047/d.cnki.ggudu.2022.001991.
- [54] 王新伟, 社会云, 宋玉函, 等. 牛至油、香芹酚、柠檬醛和肉桂醛抗真菌研究[J]. 食品科技, 2011, 36(2): 193-196; 202. DOI:10.13684/j.cnki.spkj.2011.02.045.
- [55] 陈传娇. 几种中药材挥发油对三七病害的防控作用及抑菌机制研究[D]. 昆明: 云南中医药大学, 2020: 1-82.
- [56] 张林会, 邓楠, 旷春桃. 七种植物精油的抗菌活性及其抑菌成分分析[J]. 中国调味品, 2023, 48(2): 31-34. DOI:10.3969/j.issn.1000-9973.2023.02.006.
- [57] GACEM M A, TELLI A, GACEM H, et al. Phytochemical screening, antifungal and antioxidant activities of three medicinal plants from Algerian steppe and Sahara (preliminary screening studies)[J]. SN Applied Sciences, 2019, 1(12): 1721. DOI:10.1007/s42452-019-1797-1.
- [58] 唐欢, 周理坤, 范文奇, 等. 7种植物精油对青霉抑菌活性的初步研究[C]//中国文物保护技术协会第八次学术年会, 宜昌: 中国文物保护技术协会, 2014.
- [59] 刘凡, 范钧星, 李克梅. 薄荷精油对几种果实病害抑菌保鲜作用研究[C]//中国植物病理学会第十一届全国会员代表大会暨2018年学术年会, 北京: 中国植物病理学会, 2018.
- [60] 郑静格. 抑制稻曲病菌生长的植物精油筛选及其作用机制研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2019: 1-35.
- [61] 缪应林. 90种植物精油对水果防腐保鲜活性的筛选[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010: 1-51.
- [62] ALY S E, SABRY B A, SHAHEEN M S, et al. Assessment of antimycotoxigenic and antioxidant activity of star anise (*Illicium verum*) *in vitro*[J]. Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences, 2016, 15(1): 20-27. DOI:10.1016/j.jssas.2014.05.003.
- [63] MISHRA P K, SINGH P, PRAKASH B, et al. Assessing essential oil components as plant-based preservatives against fungi that deteriorate herbal raw materials[J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2013, 80: 16-21. DOI:10.1016/j.ibiod.2012.12.017.
- [64] 翟秀超, 冯文旭, 吴殿辉, 等. 植物精油对真菌微生物抑制作用的研究进展[J]. 食品与发酵工业, 2021, 47(6): 259-266; 79. DOI:10.13995/j.cnki.11-1802/ts.024711.

- [65] TAGHAVI T, KIM C, RAHEMI A. Role of natural volatiles and essential oils in extending shelf life and controlling postharvest microorganisms of small fruits[J]. *Microorganisms*, 2018, 6(4): 104. DOI:10.3390/microorganisms6040104.
- [66] SIVAKUMAR D, BAUTISTA-BAÑOS S. A review on the use of essential oils for postharvest decay control and maintenance of fruit quality during storage[J]. *Crop Protection*, 2014, 64: 27-37. DOI:10.1016/j.cropro.2014.05.012.
- [67] LI Yanjun, WANG Yudan, KONG Weijun, et al. *Illicium verum* essential oil, a potential natural fumigant in preservation of lotus seeds from fungal contamination[J]. *Food and Chemical Toxicology*, 2020, 141: 111347. DOI:10.1016/j.fct.2020.111347.
- [68] PRAKASH B, SHUKLA R, SINGH P, et al. Efficacy of chemically characterized *Ocimum gratissimum* L. essential oil as an antioxidant and a safe plant based antimicrobial against fungal and aflatoxin B₁ contamination of spices[J]. *Food Research International*, 2011, 44(1): 385-390. DOI:10.1016/j.foodres.2010.10.002.
- [69] LUESUWAN S, NARADISORN M, SHIEKH K A, et al. Effect of active packaging material fortified with clove essential oil on fungal growth and post-harvest quality changes in table grape during cold storage[J]. *Polymers*, 2021, 13(19): 3445. DOI:10.3390/polym13193445.
- [70] SINGH V K, DAS S, DWIVEDY A K, et al. Assessment of chemically characterized nanoencapsulated *Ocimum sanctum* essential oil against aflatoxigenic fungi contaminating herbal raw materials and its novel mode of action as methyglyoxal inhibitor[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2019, 153: 87-95. DOI:10.1016/j.postharvbio.2019.03.022.
- [71] KUJUR A, KUMAR A, YADAV A, et al. Antifungal and aflatoxin B₁ inhibitory efficacy of nanoencapsulated *Pelargonium graveolens* L. essential oil and its mode of action[J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2020, 130: 109619. DOI:10.1016/j.lwt.2020.109619.
- [72] YADAV A, KUJUR A, KUMAR A, et al. Encapsulation of *Bunium persicum* essential oil using chitosan nanopolymer: preparation, characterization, antifungal assessment, and thermal stability[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, 142: 172-180. DOI:10.1016/j.ijbiomac.2019.09.089.
- [73] SOARES C, MORALES H, FARIA J, et al. Inhibitory effect of essential oils on growth and on aflatoxins production by *Aspergillus parasiticus*[J]. *World Mycotoxin Journal*, 2016, 9(4): 525-534. DOI:10.3920/WMJ2015.1987.
- [74] AN Peipei, YANG Xinbign, YU Jia, et al. α -Terpineol and terpene-4-ol, the critical components of tea tree oil, exert antifungal activities *in vitro* and *in vivo* against *Aspergillus niger* in grapes by inducing morphous damage and metabolic changes of fungus[J]. *Food Control*, 2019, 98: 42-53. DOI:10.1016/j.foodcont.2018.11.013.
- [75] REZENDE D, CARDOSO M D G, ALVES E, et al. Effect of the essential oils of *Satureja montana* L., *Myristica fragrans* H. and *Cymbopogon flexuosus* S. on mycotoxin-producing *Aspergillus flavus* and *Aspergillus ochraceus* antifungal properties of essential oils[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2021, 368(19): 137. DOI:10.1093/femsle/fnab137.
- [76] WANG Liuming, JIANG Nan, WANG Duo, et al. Effects of essential oil citral on the growth, mycotoxin biosynthesis and transcriptomic profile of *Alternaria alternata*[J]. *Toxins*, 2019, 11(10): 553. DOI:10.3390/toxins11100553.
- [77] 李燕君, 孔维军, 李梦华, 等. 植物精油抑制真菌及真菌毒素的研究进展[J]. *中草药*, 2016, 47(11): 2011-2018. DOI:10.7501/j.issn.0253-2670.2016.11.031.
- [78] PAWAR V C, THAKER V S. *In vitro* efficacy of 75 essential oils against *Aspergillus niger*[J]. *Mycoses*, 2006, 49(4): 316-323. DOI:10.1111/j.1439-0507.2006.01241.x.
- [79] CHEE H Y, LEE M H. Antifungal activity of clove essential oil and its volatile vapour against dermatophytic fungi[J]. *Mycobiology*, 2007, 35(4): 241-243. DOI:10.4489/MYCO.2007.35.4.241.
- [80] 周晓红, 蔡婷, 林籽汐, 等. 紫苏精油对热带假丝酵母和克鲁维毕赤酵母的抑制及机制研究[J/OL]. *食品工业科技*, (2023-01-11) [2023-03-06]. DOI:10.13386/j.issn1002-0306.2022100128.
- [81] YU Hao, LIN Zixin, XIANG Wenliang, et al. Antifungal activity and mechanism of *D*-limonene against foodborne opportunistic pathogen *Candida tropicalis*[J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2022, 159: 113144. DOI:10.1016/j.lwt.2022.113144.
- [82] VELLUTI A, SANCHIS V, RAMOS A J, et al. Inhibitory effect of cinnamon, clove, lemongrass, oregano and palmarose essential oils on growth and fumonisin B₁ production by *Fusarium proliferatum* in maize grain[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2003, 89(2): 145-154. DOI:10.1016/S0168-1605(03)00116-8.
- [83] OUYANG Qiuli, LI Lu, TAO Nengguo. Cinnamaldehyde exerts its antifungal activity by disrupting the cell wall integrity of *Geotrichum citri-aurantii*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 55. DOI:10.3389/fmicb.2019.00055.
- [84] BĄCZEK K B, WIŚNIEWSKA M, PRZYBYŁ J L, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi in chamomile (*Matricaria recutita* L.) organic cultivation[J]. *Industrial Crops & Products*, 2019, 140: 111562. DOI:10.1016/j.indcrop.2019.111562.
- [85] LI Xuezhi, LIU Man, HUANG Tinggong, et al. Antifungal effect of nerol via transcriptome analysis and cell growth repression in sweet potato spoilage fungi *Ceratocystis fimbriata*[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2021, 171: 111343. DOI:10.1016/j.postharvbio.2020.111343.
- [86] KUMAR C A, SINGH A, KUMAR S V, et al. Assessment of chitosan biopolymer encapsulated alpha-terpineol against fungal, aflatoxin B₁ (AFB₁) and free radicals mediated deterioration of stored maize and possible mode of action[J]. *Food Chemistry*, 2020, 311: 126010. DOI:10.1016/j.foodchem.2019.126010.
- [87] PASSONE M A, GIRARDI N S, ETCHEVERRY M. Evaluation of the control ability of five essential oils against *Aspergillus section Nigri* growth and ochratoxin A accumulation in peanut meal extract agar conditioned at different water activities levels[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2012, 159(3): 198-206. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2012.08.019.
- [88] HU Yichen, ZHANG Jiming, KONG Wenjun, et al. Mechanisms of antifungal and anti-aflatoxigenic properties of essential oil derived from turmeric (*Curcuma longa* L.) on *Aspergillus flavus*[J]. *Food Chemistry*, 2017, 220: 1-8. DOI:10.1016/j.foodchem.2016.09.179.
- [89] LÜ Cong, WANG Ping, MA Longxue, et al. Large-scale comparative analysis of eugenol-induced/repressed genes expression in *Aspergillus flavus* using RNA-seq[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1116. DOI:10.3389/fmicb.2018.01116.
- [90] 霍焕燃. 青蒿提取物对四种植物病原镰刀菌的抑菌活性研究[D]. 兰州: 西北师范大学, 2021: 1-72. DOI:10.27410/d.cnki.gxbfu.2021.000328.
- [91] 邱夕兰. 植物精油对桃果果链核盘菌的抑制机理及抑菌效果研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2021: 1-54. DOI:10.27429/d.cnki.gxjdu.2021.000177.
- [92] 李燕妮. 三种植物精油包合物对红毛丹果实采后病原菌棘孢曲霉的抑菌活性及机理研究[D]. 海口: 海南大学, 2021: 1-40. DOI:10.27073/d.cnki.ghadu.2021.000265.
- [93] GRANDE-TOVAR C D, CHAVES-LOPEZ C, SERIO A, et al. Chitosan coatings enriched with essential oils: effects on fungi involved in fruit decay and mechanisms of action[J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2018, 78: 61-71. DOI:10.1016/j.tifs.2018.05.019.