辽宁省稻曲病菌遗传多样性和致病力分析

李昕洋[1] 魏松红[1*] 桑海旭[2] 王井士[2] 张照茹[1] 王应玲[1]

（1. 沈阳农业大学植物保护学院，沈阳 110161；2. 辽宁省农业科学院盐碱地利用研究所，盘锦 124010）

摘要：为有效防治辽宁省稻曲病菌 *Ustilaginoidea virens*，利用重复序列 PCR（repetitive element-based PCR，rep-PCR）分子指纹技术，对2017年自辽宁省8个市8个主产稻区采集的51株稻曲病菌菌株进行遗传多样性和致病力分析。结果显示，在3对引物中，以BOX1/BOX2和ERIC1/ERIC2为引物扩增的DNA指纹图谱的遗传多样性值分别为0.764、0.707，均大于0.7，故选择这2种引物扩增的DNA指纹图谱进行遗传多样性分析；当DNA指纹相似系数为0.78时，以BOX1/BOX2为引物和以ERIC1/ERIC2为引物扩增的DNA指纹图谱分别将供试菌株划分为12个和10个遗传类群；供试菌株致病力可划分为弱致病型、中等致病型和强致病型3个致病型，所占比例分别为33.33%、58.82%和7.85%，强致病型菌株仅在沈阳市、鞍山市和大连市出现；所有优势类群均包含3种致病型菌株。表明辽宁省稻曲病菌遗传结构复杂，不同地理来源的稻曲病菌菌株致病力存在一定差异，相同致病型的稻曲病菌菌株分属于不同的遗传类群，同一遗传类群中包含不同的致病型菌株。

关键词：稻曲病菌；重复序列PCR；遗传多样性；致病力；聚类分析

Analysis of genetic diversity and pathogenicity of rice false smut pathogen *Ustilaginoidea virens* in Liaoning Province

LI Xinyang[1] WEI Songhong[1*] SANG Haixu[2] WANG Jingshi[2] ZHANG Zhaoru[1] WANG Yingling[1]

（1. College of Plant Protection, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, Liaoning Province, China;
2. Saline-alkali Land Utilization and Research Institute, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Panjin 124010, Liaoning Province, China）

Abstract: In order to effectively control rice false smut pathogen *Ustilaginoidea virens* in Liaoning Province, a total of 51 strains of *U. virens* collected from eight main rice-producing areas in eight cities of Liaoning Province in 2017 were analyzed for their genetic diversity and pathogenicity by using the repetitive element-based PCR (rep-PCR) molecular fingerprinting techniques. The results showed that the genetic diversities of DNA fingerprints amplified with BOX1/BOX2 and ERIC1/ERIC2 primers were 0.764 and 0.707, respectively, which were greater than 0.7. The DNA fingerprints amplified by these two primers were thus selected for genetic diversity analysis. When the similarity coefficient of DNA fingerprints was 0.78, the amplified fingerprints using BOX1/BOX2 and ERIC1/ERIC2 as the primers divided the tested strains into 12 and ten genetic groups, respectively. The tested strains were divided into three pathogenicity types, among which weak pathogenicity type, moderate pathogenicity type and strong pathogenicity type accounted for 33.33%, 58.82% and 7.85%, respectively. The strong pathogenicity type only appeared in Shenyang, Anshan and Dalian cities. All dominant groups contained three pathogenicity types. The results indicated that the genetic structure of *U. virens* was complicated in Liaoning Province. There were some differences in pathogenicity of the strains of *U. virens*

基金项目：现代农业产业技术体系建设专项资金（CARS-01-34），辽宁省“百千万人才工程”人选资助项目

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：songhongw125@163.com

收稿日期：2019-04-12

from different geographical sources. The same pathogenicity type of *U. virens* belonged to different genetic groups and the same genetic group contained different pathogenic types.

Key words: *Ustilaginoidea virens*; repetitive element-based PCR; genetic diversity; pathogenicity; cluster analysis

稻曲病是一种水稻穗部真菌性病害，广泛分布于世界各个水稻产区，该病害在扬花期至乳熟期发生，后期形成稻曲球（张俊喜等，2016）。稻曲病不仅影响病粒本身，还影响邻近稻粒的营养输送。单穗曲果每增加1粒，结实率平均递减2.66%，千粒重下降0.06 g，单穗实粒重下降0.183 g，损失率平均递增3.87%（唐春生等，2000）。稻曲病菌 *Ustilaginoidea virens* 产生的毒素能抑制细胞分裂，对食用稻谷的人畜及农田环境存在安全隐患（Li et al.，1995；Li et al.，2008）。自20世纪80年代以来，稻曲病在我国多个省份普遍发生，成为我国水稻高产和稳产的主要显著因素（黄世文和余柳青，2002；伏荣桃等，2016）。辽宁省是我国重要的粳稻生产区，也是我国稻曲病发生最严重的地区之一。该省主要水稻种植区域为中部辽河平原区、东南部沿海平原区、东部山地丘陵区和西部山地丘陵区，不同区域内主栽水稻品种、积温及降雨量差异较大，这可能导致不同地区间病原菌群体遗传结构和致病力存在差异。

病原菌群体结构和变化直接影响着植物病害的发生、流行及其防治（Abang et al.，2006；Sommerhalder et al.，2006）。对病原菌群体进行遗传分析，可以了解不同地区和不同年份病原菌的群体结构变化、遗传多样性、起源中心、传播途径和遗传迁移等（祝雯和詹家绥，2012；张优等，2017；李六英等，2018）。病原菌群体的遗传多样性反映病原菌对环境的适应力，高遗传多样性的病原菌能更快适应新导入的寄主抗性基因和化学农药等病害控制手段（祝雯和詹家绥，2012），因此了解病原菌种群遗传结构及致病力对于抗病品种的培育以及病害的防控具有重要意义（黄立飞等，2018；康彦平等，2019）。俞咪娜等（2013）采用重复序列PCR（repetitive element-based PCR，rep-PCR）分子指纹技术对稻曲病菌进行遗传多样性与致病力分析，结果表明同稻穗上不同稻曲球的稻曲病菌和同稻曲球不同部位的稻曲病菌都可能被划分到同类群中，也可能被划分到不同类群中，且不同稻曲病菌的致病力存在较大差异。王文斌等（2014）利用rep-PCR分子指纹技术对自我国10个省份采集的111株稻曲病菌的遗传多样性与致病力进行研究，结果显示安徽、四川、广西、湖北和云南5个省区稻曲病菌菌株遗传物质有较高的同源性，基因结构相似性大；江苏、浙江、黑龙江和辽宁省稻曲病菌菌株遗传物质差异较大，具有相对独立的基因结构，所有供试菌株的致病力差异明显。

为明确辽宁省稻曲病菌遗传多样性和致病力差异，采用rep-PCR分子指纹技术，利用BOX1/BOX2、ERIC1/ERIC2和REP1/REP2三对特异性引物对2017年自辽宁省8个市8个主产稻区采集的51株稻曲病菌菌株进行指纹图谱分析，采用非加权算术平均组对法对菌株遗传多样性进行聚类分析；通过田间接种试验测定51株稻曲病菌菌株的致病力；分析不同地理来源和不同遗传类群中稻曲病菌菌株的致病型，以期为辽宁省稻曲病的综合防治和抗病育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试菌株和植物：于2017年9月自辽宁省8个市8个主产稻区的水稻穗部采集稻曲球，稻曲球经组织分离法和单孢纯化后共获得51株稻曲病菌菌株，其中沈阳市沈河区沈阳农业大学水稻试验田采集6株、苏家屯区辽宁省农业科学院水稻所试验田采集3株和辽中区沈阳农业大学卡力玛水稻试验站试验田采集2株，辽阳市太子河区辽阳市农林科学院试验田采集6株，盘锦市大洼区辽宁省农业科学院盐碱地利用研究所试验田采集7株，铁岭市开原市八宝镇开原市农业科学研究所水稻试验田采集3株，丹东市凤城市草河区丹东市农业科学院水稻试验田采集3株和东港市前阳镇丹东市农业科学院水稻试验田采集3株，抚顺市清原满族自治县清源农业科学研究所采集2株，鞍山市海城市西四镇生产田采集4株，大连市庄河市青堆镇庄河市农业中心水稻试验田采集12株，将供试菌株分别转到马铃薯蔗糖琼脂（potato sugar agar，PSA）培养基斜面上，于4℃恒温保存备用。供试水稻品种为辽宁省主栽品种盐丰47，种子由辽宁省农业科学院盐碱地利用研究所提供。

培养基：PSA培养基：马铃薯200 g、蔗糖20 g、琼脂15 g，去离子水定容至1 L；马铃薯蔗糖（potato

sugar，PS）液体培养基：马铃薯200 g、蔗糖20 g，去离子水定容至1 L。

试剂及仪器：D3390-01真菌基因组DNA提取试剂盒，美国OMEGA公司；DL5000 DNA Marker、*Taq*™、琼脂糖、10×Loading Buffer（10 mmol/L Tris-HCl、pH=8.3、50 mmol/L KCl），日本TaKaRa公司；Synergel胶，美国Diversified Biotech公司；Dured核酸染料，生工生物工程（上海）股份有限公司；其它试剂均为国产分析纯。Sorvall Legend Micro17R型微量离心机，美国Thermo公司；MQL-61R型立式振荡培养箱，上海旻泉仪器有限公司；MK200-2型干式恒温器，杭州奥盛仪器有限公司；DHS TL2010S型中通量组织研磨破碎仪，北京鼎昊源科技有限公司；T100型PCR仪、ChemiDoc-XRS型化学发光凝胶成像仪器，美国Bio-Rad公司；DYY-7C型电泳仪，北京六一生物科技有限公司。

1.2 方法

1.2.1 辽宁省稻曲病菌遗传多样性分析

将4℃恒温保存的供试菌株转接至PSA平板中，28℃恒温培养15 d后，在菌落边缘打取5个直径为5 mm的菌碟，将其接种到100 mL PS液体培养基上，于28℃、130 r/min条件下培养7 d后过滤获得菌丝并烘干。按照真菌基因组DNA提取试剂盒说明书提取供试菌株DNA。利用ERIC1（5′-ATGTAAGCTCCTGGGGATTCAC-3′）/ERIC2（5′-AAGTAAGTGACTGGGGTGAGCG-3′）、BOX1（5′-CTACGGCAAGGCGACGCTGACG-3′）/ BOX2（5′-CTACGGCAAGGCGACGCTGACG-3′）、REP1（5′-IIIICGICGICATCIGGC-3'）/REP2（5′-ICGICTTATCIGGCCTAC-3′）三对特异性引物对供试菌株进行PCR扩增。25 μL PCR扩增体系：10×Loading Buffer 2.5 μL、2.5 mmol/L $MgCl_2$ 1 μL、1.25 mmol/L dNTP 2 μL、10 μmol/L上下游引物各1 μL、2 U/μL *Taq*™ 0.5 μL、50 ng/μL模板DNA 2 μL、ddH_2O 15 μL。以ERIC1/ERIC2为引物的PCR扩增条件：95℃预变性7 min；90℃变性30 s，52℃退火1 min，65℃复性8 min，循环35次；65℃延伸10 min。以REP1/REP2为引物的PCR扩增条件：94℃预变性5 min；94℃变性1 min，42℃退火1 min，65℃复性4 min，循环40次；72℃延伸10 min。以BOX1/BOX2为引物的PCR扩增条件：95℃预变性5 min；94℃变性1 min，40℃退火30 s，65℃复性1 min，循环10次；90℃变性1 min，48℃退火30 s，72℃复性1 min，循环30次；72℃延伸10 min（Redondo et al.，2009）。分别取每对引物的扩增产物8 μL与6×Loading Buffer 4 μL混匀，在75 V稳定电压下，用2%琼脂糖和0.5% Synergel胶在1×TAE缓冲液中电泳240 min，凝胶成像系统拍照保存。根据电泳图中谱型出现频率和菌株数，计算遗传多样性值H，$H=n/(n-1)(1-\sum X_i^2)$，X_i为群体中第i个样品的谱型出现频率，n为测定的菌株数。以遗传多样值≥0.7为标准，确定用于构建51株辽宁省稻曲病菌菌株指纹图谱的扩增引物。将51株供试菌株的电泳图谱中清晰且可重复条带记为1，无条带记为0，利用NTSYS-pc 2.10软件，采用非加权算术平均组对法对51株辽宁省稻曲病菌菌株的遗传类群进行聚类分析。

1.2.2 辽宁省稻曲病菌致病力分析

2018年8月分别在辽宁省农业科学院盐碱地利用研究所试验田和沈阳农业大学试验田参照张君成等（2004）方法进行稻曲病菌接种试验。将51株供试菌株活化后接种到100 mL PS液体培养基中，于28℃、130 r/min条件下培养7 d，用无菌纱布过滤分离菌丝和含孢子液体培养基，使用灭菌研钵将菌丝研磨至糊状，与含孢子液体培养基混匀，制备成孢子和菌丝的混合液，用无菌水将混合液孢子浓度稀释至1×10^6个/mL备用；待水稻破口期前7 d，即水稻剑叶与倒2叶叶枕相平时，每株菌株随机选择3穴水稻，每穴水稻随机选择3穗健壮稻穗进行接种，使用注射器将2 mL上述混合液接种到水稻穗苞中，接种后做好标记，于接种35 d后选取稻曲球数量最多的3株病穗调查其每穗病粒数，计算平均每穗病粒数。根据平均每穗病粒数将供试菌株分成弱致病型（平均每穗病粒数<1粒）、中等致病型（1≤平均每穗病粒数<5）和强致病型（5≤平均每穗病粒数）三种类型（马波，2017）。为明确不同水稻种植区与遗传类群的稻曲病菌菌株致病型的差异，分析不同地理来源与遗传类群中不同致病型菌株个数及所占比例。

1.3 数据分析

使用SPSS 18.0软件对数据进行统计分析，应用Duncan氏新复极差法进行差异显著性检验。

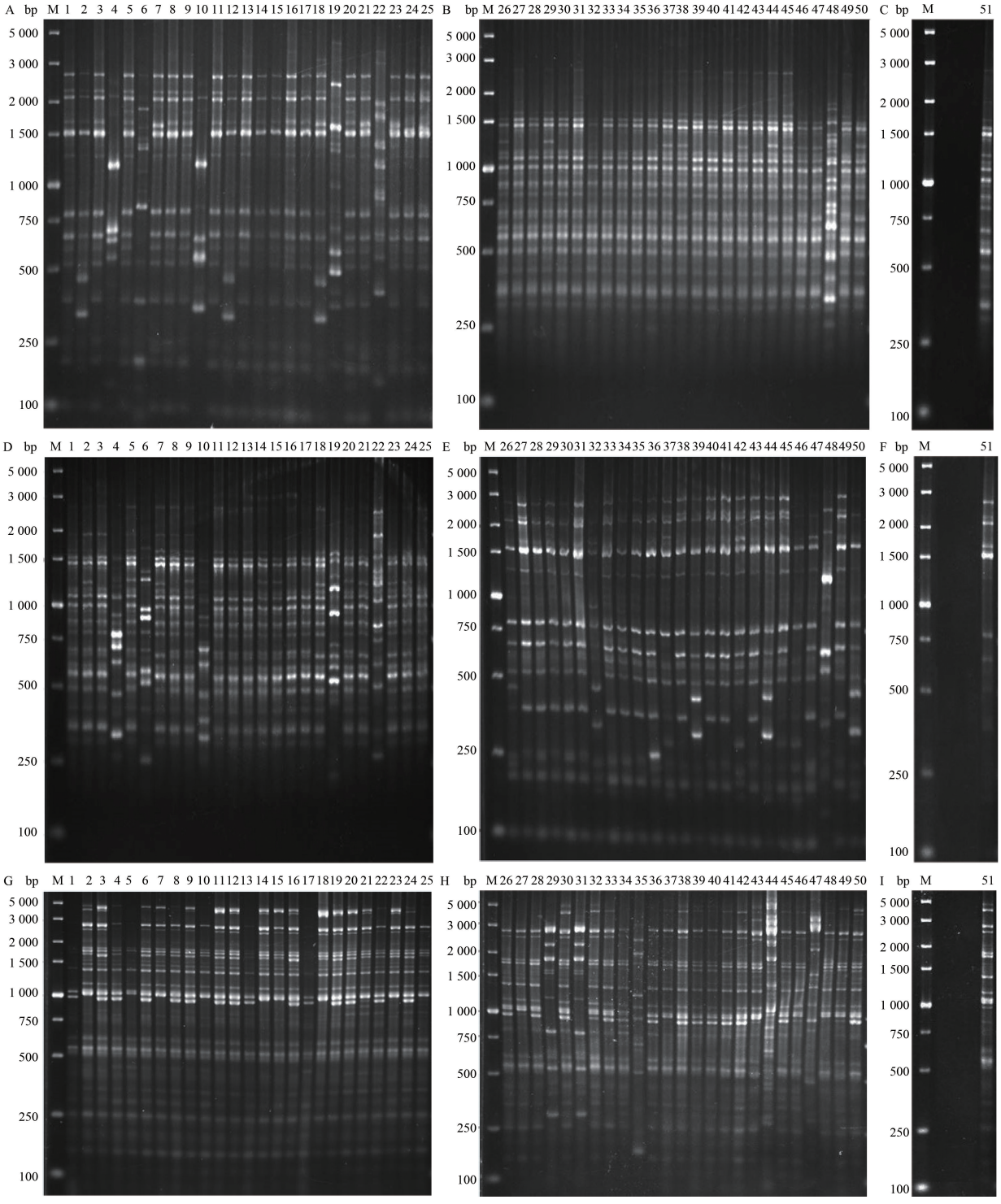
2 结果与分析

2.1 辽宁省稻曲病菌遗传多样性分析

2.1.1 辽宁省稻曲病菌DNA指纹图谱分析

以BOX1/BOX2、ERIC1/ERIC2和REP1/REP2为引物扩增的DNA指纹图谱条带分别为15~21、11~21和11~16条，片段大小分别为250~5 000、100~5 000和250~5 000 bp（图1），遗传多样性值分别为

0.764、0.707和0.596，其中以BOX1/BOX2和ERIC1/ERIC2为引物扩增的DNA指纹图谱的遗传多样性值大于0.7，故选择这2种引物扩增的DNA指纹图谱进行遗传多样性分析。



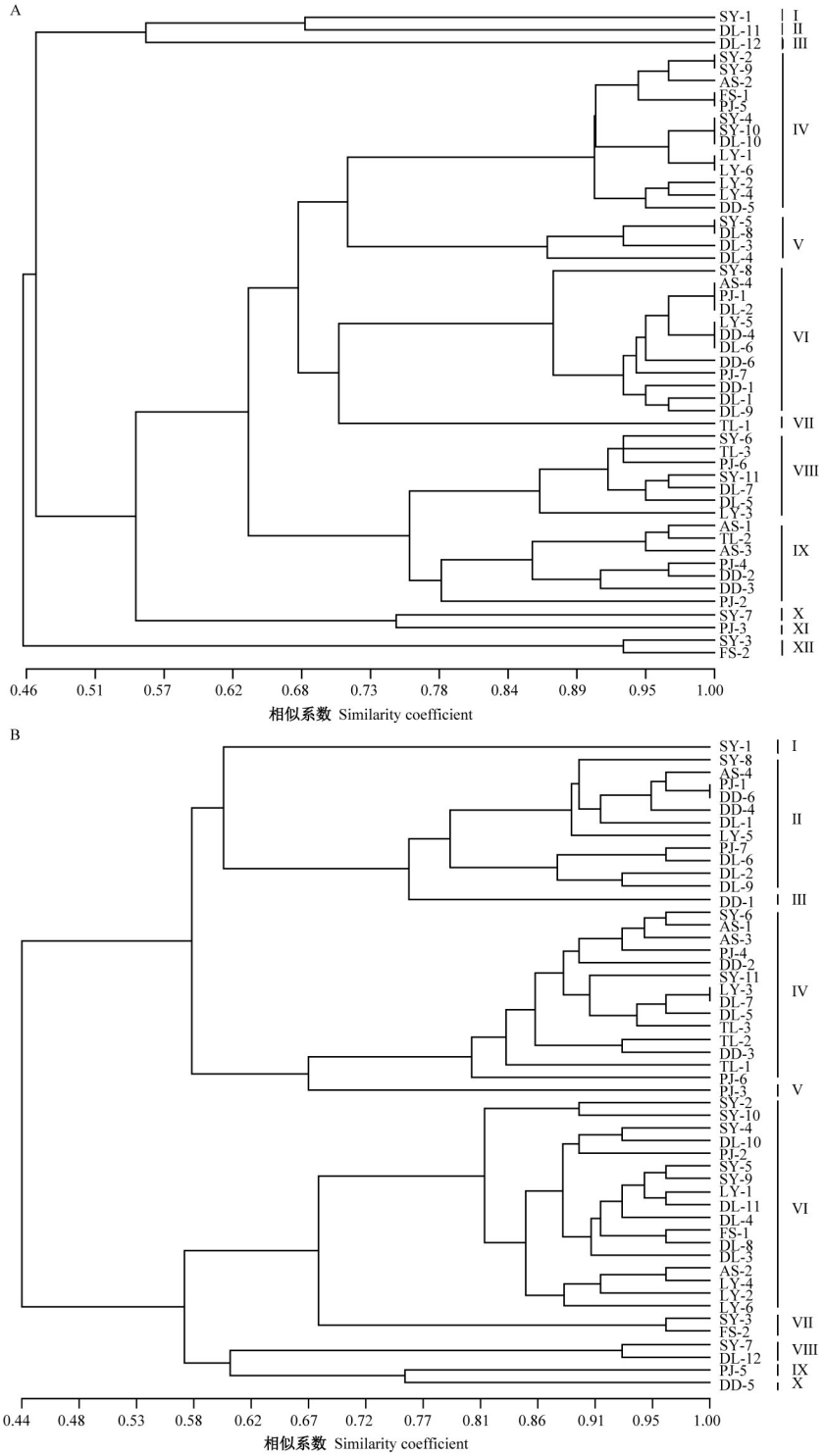
A、B、C：以BOX1/BOX2为引物扩增；D、E、F：以ERIC1/ERIC2为引物扩增；G、H、I：以REP1/REP2为引物扩增。M：DL5000 DNA marker。A，B，C：Amplification with BOX1/BOX2 primer；D，E，F：amplification with ERIC1/ERIC2 primer；G、H、I：amplification with REP1/REP2 primer；M：DL5000 DNA marker。

图1　51株辽宁省稻曲病菌菌株的DNA指纹图谱

Fig. 1　DNA fingerprint of 51 strains of *Ustilaginoidea virens* in Liaoning Province

2.1.2 基于聚类分析的辽宁省稻曲病菌类群划分

以BOX1/BOX2为引物扩增指纹图谱的聚类分析结果显示，51株稻曲病菌菌株相似系数介于0.46~1.00之间，当相似系数为0.78时，51株稻曲病菌菌株被划分为12个类群，其中IV类群和VI类群为优势类群，分别包括13株和12株菌株（图2-A），所占比例分别为25.49%和23.53%，V、VIII、IX和XII类群分别包含4、7、7和2株菌株（图2-A），所占比例分别为7.84%、13.73%、13.73%和3.92%，其它类群均只包含1株菌株。



A：以BOX1/BOX2为引物；B：以ERIC1/ERIC2为引物。A：BOX1/BOX2 primer；B：ERIC1/ERIC2 primer.

图2 基于聚类分析的51株辽宁省稻曲病菌菌株类群划分

Fig. 2 Classification of 51 strains of *Ustilaginoidea virens* based on cluster analysis in Liaoning Province

以ERIC1/ERIC2为引物扩增指纹图谱的聚类分析结果显示，51株稻曲病菌菌株相似系数介于0.44~1.00之间，当相似系数为0.78时，51株稻曲病菌菌株被划分为10个类群，其中II、IV和VI类群为优势类群，分别包括11、14和17株菌株（图2-B），所占比例分别为21.57%、27.45%和33.33%，表明辽宁省稻曲病菌群体结构多样且复杂。

2.2　辽宁省稻曲病菌致病力分析

2.2.1　不同地理来源辽宁省稻曲病菌的致病型

沈阳市和鞍山市水稻植株每穗病粒数最多，分别为2.49个和2.33个，其次为铁岭市、大连市、丹东市、盘锦市和辽阳市，每穗病粒数分别为1.78、1.67、1.39、1.19和1.17个，抚顺市水稻植株每穗病粒数最少，为0.33个；51株稻曲病菌菌株被划分为3个致病型，其中强致病型、中等致病型和弱致病型菌株分别为4、30和17株，所占比例分别为7.85%、58.82%和33.33%，强致病型仅在沈阳市、鞍山市和大连市出现（表1），表明不同地理来源的供试菌株致病力存在一定差异。

表1　51株辽宁省稻曲病菌菌株致病型划分

Table 1　Classification of pathogenicity types of 51 strains of *Ustilaginoidea virens* in Liaoning Province

采集地 Origin	菌株数 No. of strains	每穗病粒数 No. of diseased grain	弱致病型 Weak pathogenicity type		中等致病型 Medium pathogenicity type		强致病型 Strong pathogenicity type	
			菌株数 No. of strain	百分比 Percentage /%	菌株数 No. of strain	百分比 Percentage /%	菌株数 No. of strain	百分比 Percentage /%
沈阳市 Shenyang City	11	2.49±2.99 a	3	27.27	6	54.55	2	18.18
鞍山市 Anshan City	4	2.33±0.95 a	0	0.00	3	75.00	1	25.00
辽阳市 Liaoyang City	6	1.17±0.42 ab	2	33.33	4	66.67	0	0.00
铁岭市 Tieling City	3	1.78±0.36 ab	0	0.00	3	100.00	0	0.00
抚顺市 Fushun City	2	0.33±0.00 b	2	100.00	0	0.00	0	0.00
盘锦市 Panjin City	7	1.19±0.75 ab	2	28.57	5	71.43	0	0.00
丹东市 Dandong City	6	1.39±0.76 ab	2	33.33	4	66.67	0	0.00
大连市 Dalian City	12	1.67±2.35 ab	6	50.00	5	41.67	1	8.33
总计 Total	51	1.54±0.40	17	33.33	30	58.82	4	7.85

表中数据为平均数±标准差。同列不同字母表示经Duncan氏新复极差法检验在$P<0.05$水平差异显著。Data are mean± SD. Different letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level by Duncan's new multiple range test.

2.2.2　辽宁省稻曲病菌不同遗传类群的致病型

以BOX1/BOX2为引物扩增的DNA指纹图谱划分的遗传类群中，优势类群IV和VI中含有弱致病型、中等致病型和强致病型3种类型菌株，优势类群IV包含4株弱致病型菌株、8株中等致病型菌株和1株强致病型菌株；优势类群VI包含4株弱致病型菌株、7株中等致病型菌株和1株强致病型菌株；以ERIC1/ERIC2为引物扩增的DNA指纹图谱划分的遗传类群中，优势类群II、IV和VI中含有弱致病型、中等致病型和强致病型3种类型菌株，类群II包含3株弱致病型菌株、7株中等致病型菌株和1株强致病型菌株，类群IV包含3株弱致病型菌株、10株中等致病型菌株和1株强致病型菌株，类群VI包含6株弱致病型菌株、9株中等致病型菌株和2株强致病型菌株（表2），表明相同致病型的稻曲病菌菌株分属于不同的遗传类群，同一遗传类群中包含不同的致病型菌株。

3　讨论

辽宁省稻曲病菌遗传结构复杂，许多学者采用分子技术对稻曲病菌的遗传多样性进行分析，得出的结果与本研究一致，如张敏等（2009）以ERIC1/ERIC2为引物对自四川省6个籼稻自然生态区采集的60株稻曲病菌菌株进行了遗传多样性分析，除少数菌株的电泳指纹带型完全一致外，其余均存在一定差异，表明稻曲病菌DNA指纹图谱有丰富的多态性；杨秀娟等（2011）利用随机扩增多态性DNA（random amplified polymorphic DNA，RAPD）技术对福

建省不同水稻种植区的102株稻曲病菌菌株进行遗传多样性分析，结果表明供试菌株DNA多态性存有明显差别，很难依据地理区域或品种划分出明显的遗传聚类组。但有些研究结果与本研究不一致，如周永力等（2004）利用RAPD技术对不同年份自辽宁、云南、湖北和浙江等省水稻种植区采集的56株稻曲病菌菌株进行了群体遗传结构分析，结果表明稻曲病菌群体结构呈现不明显的区域特征，其中辽宁稻区供试菌株遗传多样性较差，究其原因所用引物未能反映该地区菌株间DNA的多态性，致使大部分菌株的DNA扩增图谱非常相近。

表2 辽宁省稻曲病菌不同遗传类群的致病型

Table 2 Pathogenicity types of different genetic groups of *Ustilaginoidea virens* in Liaoning Province

遗传类群类型 Type of genetic group	类群 Group	菌株数 No. of strains	致病型 Pathogenic type		
			弱 Weak	中等 Medium	强 Strong
以BOX1/BOX2为引物 BOX1/BOX2 primer	I	1	0	1	0
	II	1	1	0	0
	III	1	1	0	0
	IV	13	4	8	1
	V	4	1	2	1
	VI	12	4	7	1
	VII	1	0	1	0
	VIII	7	1	6	0
	IX	7	2	4	1
	X	1	1	0	0
	XI	1	1	0	0
	XII	2	1	1	0
以ERIC1/ERIC2为引物 ERIC1/ERIC2 primer	I	1	0	1	0
	II	11	3	7	1
	III	1	1	0	0
	IV	14	3	10	1
	V	1	1	0	0
	VI	17	6	9	2
	VII	2	1	1	0
	VIII	2	2	0	0
	IX	1	0	1	0
	X	1	0	1	0

研究结果表明，不同地理来源的稻曲病菌致病力存在一定差异，但没有明显的地理划分。李燕等（2012）通过接种水稻品种两优培九对自江苏省采集的48株稻曲病菌进行致病力测定，结果表明除徐州市外，其它采集地的不同致病型菌株数量大致相等，不同地理来源菌株无明显的致病力分化，与本研究结果一致。本研究结果发现，相同致病型和同一地理来源的稻曲病菌菌株分属于不同的遗传类群，同一遗传类群中包含不同的致病型及不同地理来源的菌株，与已有的研究结果一致，如谭小平等（2008）利用RAPD技术分析了湖南省53株稻曲病菌的群体遗传结构，结果表明大部分供试菌株之间的相似系数高达0.78以上，很难划分出明显的地理谱系，同一水稻品种分离的稻曲病菌菌株也可分属于不同的遗传类群；卢代华等（2013）采用扩增片段长度多态性（amplified fragment length polymorphism，AFLP）技

术分析了四川省14个水稻种植区的75株稻曲病菌菌株的遗传多样性，结果表明不同遗传群体稻曲病菌菌株的致病力存在很大差异，即使同一遗传群的不同亚群菌株或同一亚群的不同次亚群菌株的致病力也明显不同。

本研究仅采集了辽宁省的51株稻曲病菌菌株，样本较少，下一步拟收集其它省的稻曲病菌并进行分析；本研究仅利用rep-PCR分子指纹技术分析了稻曲病菌的遗传结构，后续还需结合其它分子标记技术对稻曲病菌进行遗传多样性分析；本研究中稻曲病菌致病力较低，下一步拟优化稻曲病人工接种技术，筛选出适合稻曲病菌致病力研究的粳稻品种。

参 考 文 献（References）

ABANG MM, BAUM M, CECCARELLI S, GRANDO S, LINDE CC, YAHYAOUI A, ZHAN JS, MCDONALD BA. 2006. Differential selection on *Rhynchosporium secalis* during parasitic and saprophytic phases in the barley scald disease cycle. Phytopathology, 96(11): 1214−1222

FU RT, WANG J, LU DH, GONG XS, ZHANG H. 2016. Research progress of rice false smut (*Ustilaginoidea virens*) at home and abroad. Chinese Agricultural Science Bulletin, 32(12): 189−194 (in Chinese) [伏荣桃, 王剑, 卢代华, 龚学书, 张鸿. 2016. 国内外水稻稻曲病研究进展. 中国农学通报, 32(12): 189−194]

HUANG LF, CHEN JY, FANG BP, LUO ZX, ZHANG XJ, WANG ZY. 2018. Pathogenic differentiation and genetic diversity of *Dickeya dadantii* causing bacterial stem and root rot of sweetpotato. Journal of Plant Protection, 45(6): 1227−1234 (in Chinese) [黄立飞, 陈景益, 房伯平, 罗忠霞, 张雄坚, 王章英. 2018. 甘薯茎腐病菌的遗传多样性及致病力差异分析. 植物保护学报, 45(6): 1227−1234]

HUANG SW, YU LQ. 2002. Present situation of studies on rice false smut (*Ustilaginoidea virens*) in China. Acta Agriculturae Jiangxi, 14(2): 45−51 (in Chinese) [黄世文, 余柳青. 2002. 国内稻曲病的研究现状. 江西农业学报, 14(2): 45−51]

KANG YP, LEI Y, WAN LY, HUAI DX, YAN LY, LIAO BS. 2019. Study on genetic diversity of bacterium *Ralstonia solanacearum* in peanut in Yangtze River Valley and southern China. Journal of Plant Protection, 46(1): 291−297 (in Chinese) [康彦平, 雷永, 万丽云, 淮东欣, 晏立英, 廖伯寿. 2019. 我国长江流域和南方地区花生青枯菌遗传多样性分析. 植物保护学报, 46(1): 291−297]

LI LY, DOU YX, MA GH, CHEN Y, LIN FL, WANG QY. 2018. Genetic diversity analysis of tobacco brown spot pathogens in China by ISSR. Journal of Plant Protection, 45(4): 846−855 (in Chinese) [李六英, 窦彦霞, 马冠华, 陈娅, 林凡力, 王秋月. 2018. 我国烟草赤星病菌遗传多样性的ISSR分析. 植物保护学报, 45(4): 846−855]

LI P, EVANS CD, WU Y, CAO B, HAMEL E, JOULLIÉ MM. 2008. Evolution of the total syntheses of ustiloxin natural products and their analogues. Journal of the American Chemical Society, 130 (7): 2351−2364

LI Y, KOISO Y, KOBAYASHI H, HASHIMOTO Y, IWASAKI S. 1995. Ustiloxins, new antimitotic cyclic peptides: interaction with porcine brain tubulin. Biochemical Pharmacology, 49(10): 1367−1372

LI Y, LIU YF, ZHANG RS, YU MN, CHEN ZY. 2012. Genetic diversity of *Ustilaginoidea virens* from rice in Jiangsu Province. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 28(2): 296−301 (in Chinese) [李燕, 刘永锋, 张荣胜, 俞咪娜, 陈志谊. 2012. 江苏省稻曲病菌的群体遗传结构. 江苏农业学报, 28(2): 296−301]

LU DH, CHEN YP, WANG J, WANG P, YAO L, YE HL, HU RP, CHEN Y, MAO JH. 2013. Genetic diversity of *Ustilaginoidea virens* from rice in Sichuan Province. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 26(3): 994−1000 (in Chinese) [卢代华, 陈元平, 王剑, 王平, 姚琳, 叶慧丽, 胡容平, 陈宇, 毛建辉. 2013. 四川省稻曲病菌的群体遗传结构. 西南农业学报, 26(3): 994−1000]

MA B. 2017. Study on isolation and pathogenicity of *Ustilaginoidea virens* in Heilongjiang Province. Tianjin Agricultural Sciences, 23 (4): 79−81 (in Chinese) [马波. 2017. 黑龙江省稻曲病菌分离及致病力的研究. 天津农业科学, 23(4): 79−81]

REDONDO C, CUBERO J, MELGAREJO P. 2009. Characterization of *Penicillium* species by ribosomal DNA sequencing and BOX, ERIC, and REP-PCR analysis. Mycopathologia, 168(1): 11−22

SOMMERHALDER RJ, MCDONALD BA, ZHAN JS. 2006. The frequencies and spatial distribution of mating types in *Stagonospora nodorum* are consistent with recurring sexual reproduction. Phytopathology, 96(3): 234−239

TAN XP, SONG JW, LIU EM, LIU NX, WANG JH, XIAO QM. 2008. Analysis of genetic diversity of *Ustilaginoidea virens* in Hunan. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 34 (6): 694−697 (in Chinese) [谭小平, 宋建伟, 刘二明, 刘年喜, 王金辉, 肖启明. 2008. 湖南稻曲病菌群体遗传多样性分析. 湖南农业大学学报(自然科学版), 34(6): 694−697]

TANG CS, GAO JZ, CAO GP, HUANG SX, LIU EM, LIU CL, XIE W, LUO XY, XIAO Q. 2000. Research and application of classification standard of rice false smut. Journal of Hunan Agricultural University, 26(2): 122−125 (in Chinese) [唐春生, 高家樟, 曹国平, 黄守行, 刘二明, 刘承龙, 谢伟, 罗学义, 肖青. 2000. 稻曲病病情分级标准的研究和应用. 湖南农业大学学报, 26(2): 122−125]

WANG WB, ZHANG RS, LUO CP, YIN XL, LIU YF, LU F, CHEN ZY. 2014. Biological characteristics and genetic diversity of *Ustilaginoidea virens* from rice regions in China. Scientia Agricultura Sinica, 47(14): 2762−2773 (in Chinese) [王文斌, 张荣胜, 罗楚平, 尹小乐, 刘永锋, 陆凡, 陈志谊. 2014. 中国主要稻区稻曲病菌的生物学特性及群体遗传多样性. 中国农业科学, 47(14): 2762−2773]

YANG XJ, WANG ST, YAO JA, DU YX, CHEN FR. 2011. Analysis of genetic diversity of *Ustilaginoidea virens* from Fujian Province based on RAPD markers. Journal of Agricultural Biotechnology, 19(6): 1110−1119 (in Chinese) [杨秀娟, 王舒婷, 姚锦爱, 杜宜新, 陈福如. 2011. 基于RAPD标记的福建省稻曲病菌遗传多样性分析. 农业生物技术学报, 19(6): 1110−1119]

YU MN, CHEN ZY, YU JJ, HU JK, YIN XL, NIE YF, LIU YF. 2013. Genetic diversity and pathogenicity of *Ustilaginoidea virens* isolated from different rice false smut balls of a diseased spike. Acta Phytopathologica Sinica, 43(6): 561−573 (in Chinese) [俞咪娜, 陈志谊, 于俊杰, 胡建坤, 尹小乐, 聂亚锋, 刘永锋. 2013. 来源于同一穗不同稻曲球的稻曲病菌的致病性及遗传多样性. 植物病理学报, 43(6): 561−573]

ZHANG JC, CHEN ZY, ZHANG BX, LIU YF, LU F. 2004. Inoculation techniques used for inducing rice false smut efficiently. Acta Phytopathologica Sinica, 34(5): 463−467 (in Chinese) [张君成, 陈志谊, 张炳欣, 刘永锋, 陆凡. 2004. 稻曲病的接种技术研究. 植物病理学报, 34(5): 463−467]

ZHANG JX, CHENG XS, SONG YM, WANG W, QIU CY, ZHOU JC, LI HY, GU HL, SUN XX. 2016. Research advances in rice false smut (*Ustilaginoidea virens*) in China. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 32(1): 234−240 (in Chinese) [张俊喜, 成晓松, 宋益民, 王伟, 仇彩云, 周加春, 李红阳, 顾慧玲, 孙星星. 2016. 中国水稻稻曲病研究进展. 江苏农业学报, 32(1): 234−240]

ZHANG M, LI JS, LIU J, SONG W, DAI HX. 2009. Preliminary analysis of genetic diversity of *Ustilaginoidea virens* strains of indica rice from Sichuan Province. Journal of Plant Protection, 36(2): 113−118 (in Chinese) [张敏, 李竞生, 刘坚, 宋伟, 代海霞. 2009. 四川省籼稻区水稻稻曲病菌遗传多样性分析. 植物保护学报, 36(2): 113−118]

ZHANG Y, WEI SH, WANG HN, LI S, LI SB, LUO WF. 2017. Genetic diversity and pathogenicity of *Rhizoctonia solani* isolates causing sheath blight disease of rice in northeast region. Journal of Shenyang Agricultural University, 48(1): 9−14 (in Chinese) [张优, 魏松红, 王海宁, 李帅, 李思博, 罗文芳. 2017. 东北地区水稻纹枯病菌遗传多样性和致病性分析. 沈阳农业大学学报, 48(1): 9−14]

ZHOU YL, FAN JJ, ZENG CZ, LIU XZ, WANG S, ZHAO KJ. 2004. Preliminary analysis of genetic diversity and population structure of *Ustilaginoidea virens*. Acta Phytopathologica Sinica, 34 (5): 442−448 (in Chinese) [周永力, 樊金娟, 曾超珍, 刘小舟, 王疏, 赵开军. 2004. 稻曲病菌遗传多样性与群体结构的初步分析. 植物病理学报, 34(5): 442−448]

ZHU W, ZHAN JS. 2012. Population genetics of plant pathogens. Hereditas, 34(2): 157−166 (in Chinese) [祝雯, 詹家绥. 2012. 植物病原物的群体遗传学. 遗传, 34(2): 157−166]

（责任编辑：张俊芳）