DOI: 10. 13718/j. cnki. zwys. 2021. 06. 003

# 川渝地区稻曲病菌的生物学特性研究®

聂雨希, 秦玉宝, 张瑞璇, 方安菲

西南大学 植物保护学院, 重庆 400715

摘 要:本文探讨了川渝7个地区76个稻曲病菌 Ustilaginoidea virens 菌株的生物学特性,包括从四川南充分离获得的12个菌株、宣汉分离获得的16个菌株、双流分离获得的14个菌株、重庆涪陵分离获得的9个菌株、水川分离获得的12个菌株、壁山分离获得的5个菌株、万盛分离获得的8个菌株。采用生物学方法对菌株的色泽、产孢能力和生长速率进行测定,并对这些菌株的生物学特性进行显著性和相关性分析.结果发现,76个菌株包含白色、黄色、黄绿色和深绿色4种色泽,其中黄色为菌株主要色泽,占52.63%;不同地区稻曲病菌在生长速率和产孢能力上存在显著性差异,不同色泽的菌株在生长速率上存在显著性差异;此外,菌株的产孢能力和生长速率之间呈负相关.研究结果为川渝地区防治稻曲病提供科学依据.

关键词:稻曲病菌;色泽;产孢能力;生长速率;相关性分析

中图分类号: S432.4+4 文献标志码: A

文章编号: 1007-1067(2021)06-0011-08

# Study on Biological Characteristics of Rice False Smut (Ustilaginoidea virens) in Sichuan-Chongqing Region

NIE Yuxi, QIN Yubao, ZHANG Ruixuan, FANG Anfei

School ofPlantProtection, SouthwestUniversity, Chongqing400715, China

Abstract: In a study reported in this paper, the biological characteristics of 76 Ustilaginoidea virens strains from Sichuan-Chongqing region were investigated. Of these strains, 12, 16, 14, 9, 12, 5 and 8 were isolated from Nanchong, Xuanhan, Shuangliu, Fuling, Yongchuan, Bishan and Wansheng, respectively. The biological method was used to analyze the color, sporulation ability and growth rate of the isolates. Significance and correlation analyses of these biological characteristics were performed. Four kinds of color (white, yellow, yellow green and dark green) were detected in these isolates, of which yellow was the dominant pigment, accounting for 52.63% of the total. Isolates originating from different areas had significant difference in growth rate and sporulation; and isolates of different colors were significantly different in growth rate. In addition, sporulation of the isolates was negatively correlated with their growth rate.

**Key words:** rice false smut (*Ustilaginoidea virens*); color; ability of sporulation; growth rate; correlation analysis

① 收稿日期: 2021-08-13

基金项目:西南大学博士启动基金(SWU118069);国家自然科学基金青年基金(32001975).

作者简介: 聂雨希, 本科, 主要从事稻曲病菌的生物学特性研究. E-mail: 2532754998@qq. com

通信作者:方安菲,博士,讲师,主要从事稻曲病菌的致病机制和群体遗传学研究.E-mail:765847303@qq.com

稻绿核菌  $Ustilaginoidea\ virens$  (Cooke) Takah(telemorph  $Villosiclava\ virens$ ) 引起的稻曲病是目前水稻生产上的主要真菌病害之一,在我国各稻区均有发生且有逐年加重之势,危害严重时可造成高达 40%的 减产 [1-4]. 该病害不仅会导致稻谷瘪粒增加、产量下降、品质降低,还会产生抑制人和动物细胞有丝分裂的毒素,严重影响着我国的粮食产量和粮食安全 [5].

目前,有关稻曲病菌的生物学特性的研究已有报道<sup>[6-9]</sup>. 李燕等<sup>[10]</sup>分析了江苏省 100 个稻曲病菌株的色泽、生长速率、产孢能力和致病力之间相关性,发现色泽和产孢能力与致病力呈正相关,生长速率与致病力呈负相关. 王文斌等<sup>[11]</sup>也分析了中国主要稻区稻曲病菌产孢能力、生长速率和致病力之间的相关性,发现产孢能力和致病力呈正相关,但生长速率与致病力之间相关性不具有统计学意义. 川渝(四川省和重庆市)不同地区的气候条件和生态环境差异较大,川渝各地区稻曲病菌生物学特性之间的相关性及其所在的地理位置的关系至今鲜有报道. 本文通过观察和测定了川渝 7 个地区 76 个稻曲病菌株的色泽、生长速率和产孢能力,旨在探究川渝地区不同地理位置与稻曲病菌生物学特性之间的关系.

# 1 材料与方法

#### 1.1 试验材料

#### 1.1.1 菌株来源

稻曲病病样于 2018 年和 2019 年分别从四川双流、宣汉和南充以及重庆璧山、万盛、涪陵和永川采集而来.

#### 1.1.2 培养基

YT 培养基: 酵母粉 1 g、蛋白胨 1g、葡萄糖 10 g, 加水至 1 L; PSA 培养基: 马铃薯 200 g、蔗糖 20 g、琼脂 15 g, 加水至 1 L; PS 培养基: 马铃薯 200 g、蔗糖 20 g, 加水至 1 L.

#### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 菌株的分离和纯化

将从四川双流、南充、宣汉和重庆壁山、涪陵、永川、万盛采集到的稻曲病病粒在 75%的酒精中浸泡 30 s 灼烧至表面干燥,用无菌的手术刀将病粒剖开,取中间的白色菌丝于 PSA 培养基中培养 5~7 d,待新菌丝长出后,挑取到新的 PSA 平板上培养 7 d,获得分离的菌株. 切取菌丝块到液体 PS 中培养,收集孢子,用无菌纱布过滤后,采用血球计数板将孢子浓度调至  $1\times10^5$  个/mL,吸取 30  $\mu$ L 孢子悬浮液至 PSA 平板中培养 3 d,挑取单菌落至 PSA 平板培养,获得纯化的菌株. 最后使用稻曲病菌的特异性引物 ITS1(5'-CAATGCATGTCTGAGTGGATTTTTG -3')和 ITS2 (5'-CCAACACCAAGCGCAAGACAGA-3')对其鉴定 [12].

#### 1.2.2 菌丝生长速率

将菌株活化培养 7 d 后,用直径为 3.5 mm 的打孔器在菌落边缘打孔,获取直径为 3.5 mm 的菌饼,放置于 6 cm 含有 PSA 培养基的平板的中心,设置 3 个重复,28 ℃培养 14 d 后采用十字交叉法测量菌落的直径.

#### 1.2.3 菌株培养基色泽

观察用来测量直径的菌落背面培养基的色泽,拍照记录.

#### 1.2.4 产孢能力

使用 3.5 mm 打孔器在测完直径后的菌落边缘处打孔,挑取 3 个菌饼放入含有 60 mL YT 液体培养基的 150 mL 锥形瓶中,置于  $28 \text{ $\mathbb{C}$}$ , 120 rpm/min 的条件下振荡培养 7 d, 充分摇匀后取  $10 \text{ $\mu$}$ L 培养液放置于血球计数板的计数区进行计数,计算每毫升培养液中的孢子量.每测完一个,在清水中将血球计数板冲洗干净,用卫生纸吸干表面水分. 试验设置 3 个重复.

#### 1.3 数据处理

使用 SPSS 19.0 软件的单因素方差分析不同地区菌株之间生长速率和产孢量的差异显著性,以及不同

色泽菌株之间生长速率和产孢量的差异显著性;使用该软件的双变量相关拟合生长速率和产孢量之间的二维散点图,获得相应的相关系数,并根据相关系数(R)大小分析其相关程度,R<0 负相关,R=0 无线性相关,|R|>0.95 显著性相关,|R|>0.8 高度相关,|R|<0.8 中度相关,|R|<0.5 低度相关,|R|<0.7 低度相关,|R|<0.8 大系极弱.|R|<0.9 为差异有统计学意义.

# 2 结果与分析

### 2.1 稻曲病菌生物学特性的鉴定

本次试验对四川的双流、南充、永川以及重庆的壁山、万盛、涪陵、宣汉总共 7 个地方 76 个菌株进行生物学特性分析,包括菌株颜色、产孢能力和生长速率,具体检测结果如表 1 所示. 结果显示,菌株可以划分为 4 种色泽类型,分别是白色、黄色、黄绿色和深绿色;3 个生长类型: 生长速率慢(小于 1.8 mm/d)、生长速率中(1.8~2.5 mm/d)、生长速率快(大于 2.5 mm/d),分别占总数的 11.84%,57.90%,30.26%,其中,生长速率最慢的是 SL15,只有(1.00±0.01) mm/d,而生长速率最快的是 NC20,达到(3.00±0.06) mm/d(图 1);4 个产孢类型: 不产孢、产孢量少[(1~10)×10<sup>4</sup> 个/mL]、产孢量中等[(10~200)×10<sup>4</sup> 个/mL]、产孢量多(大于200×10<sup>4</sup> 个/mL),分别占总数的 1.32%,26.32%,52.62%,19.74%.

采集地	菌株编号	色泽	生长速率/(mm·d <sup>-1</sup> )	产孢量/(10 <sup>4</sup> 个·mL <sup>-1</sup> )
南充	NC1	黄色	$2.47 \pm 0.02$	$25.07 \pm 3.80$
	NC12	白色	$2.65 \pm 0.02$	$153.07 \pm 66.84$
	NC14	黄色	$1.90 \pm 0.02$	$130.17 \pm 47.38$
	NC17	黄色	$2.39 \pm 0.02$	$960.00 \pm 61.58$
	NC18	白色	$2.76\pm0.02$	$8.80 \pm 0.90$
	NC20	白色	$3.00 \pm 0.06$	$51.20 \pm 14.04$
	NC23	白色	$2.70 \pm 0.01$	$0.53 \pm 0.34$
	NC25	黄绿色	$1.80 \pm 0.02$	$74.13 \pm 33.33$
	NC26	黄色	$2.58 \pm 0.04$	$10.99 \pm 2.27$
	NC28	黄绿色	$2.50 \pm 0.01$	$627.78 \pm 130.35$
	NC34	白色	$1.42 \pm 0.05$	$489.56 \pm 183.47$
	NC35	黄色	$2.29 \pm 0.03$	$28.26 \pm 4.86$
	SL2	黄色	$2.75 \pm 0.02$	$29.20 \pm 14.18$
	SL3	黄绿色	$1.76 \pm 0.02$	$13.50 \pm 2.19$
	SL5	黄色	$2.45 \pm 0.10$	$8.00 \pm 1.53$
	SL7	黄色	$1.90 \pm 0.02$	$33.50 \pm 14.73$
	SL8	黄色	$2.05 \pm 0.03$	$20.33 \pm 4.98$
an > <del>}</del> *	SL9	黄色	$2.21 \pm 0.04$	$0.00 \pm 0.00$
	SL11	黄绿色	$1.98 \pm 0.05$	$31.33 \pm 8.08$
双流	SL12	黄色	$2.05 \pm 0.03$	$70.83 \pm 8.41$
	SL15	黄色	$1.00 \pm 0.01$	$41.00 \pm 18.73$
	SL18	黄色	$1.64 \pm 0.02$	$14.25 \pm 4.38$
	SL19	黄绿色	$1.88 \pm 0.02$	$0.67 \pm 0.33$
	SL20	黄色	$1.55 \pm 0.03$	$7.00 \pm 3.92$
	SL21	白色	$2.43 \pm 0.02$	$1.83 \pm 0.70$
	SL23	黄绿色	$1.90 \pm 0.03$	$7.33 \pm 2.04$

表 1 川渝 7 个地区的稻曲病菌的生物学特性

续表 1

采集地	菌株编号	色泽	生长速率/(mm·d <sup>-1</sup> )	产孢量/(10 <sup>4</sup> 个・mL <sup>-1</sup> )
	XH75	黄色	$2.25 \pm 0.01$	$0.53 \pm 0.53$
宣汉	XH86	白色	$2.40 \pm 0.07$	$99.47 \pm 25.32$
	XH88	黄色	$2.07 \pm 0.01$	$220.53 \pm 49.99$
	XH92	黄色	$2.09 \pm 0.05$	$205.33 \pm 123.32$
	XH94	黄绿色	$2.04 \pm 0.02$	$325.00 \pm 167.61$
	XH96	黄色	$2.18 \pm 0.02$	$6.13 \pm 0.96$
	XH100	白色	$2.54 \pm 0.01$	$166.93 \pm 38.75$
	XH102	深绿色	$2.11 \pm 0.04$	$116.27 \pm 14.56$
	XH106	黄色	$2.42 \pm 0.03$	$21.33 \pm 5.38$
	XH110	白色	$2.70 \pm 0.02$	$1.28 \pm 0.23$
	XH115	黄色	$1.74 \pm 0.01$	$1\ 120.00 \pm 90.30$
	XH119	黄绿色	$2.42 \pm 0.03$	$20.58 \pm 2.44$
	XH1262	深绿色	$2.83 \pm 0.03$	$52.27 \pm 0.67$
	XH127①	深绿色	$2.53 \pm 0.03$	$0.17 \pm 0.17$
	XH128①	黄色	$2.20 \pm 0.03$	$901.33 \pm 325.88$
	XH133	黄绿色	$2.61 \pm 0.02$	$178.99 \pm 52.08$
	YC1	黄色	$2.30 \pm 0.04$	$17.50 \pm 5.28$
	YC3	黄色	$2.32 \pm 0.01$	$0.83 \pm 0.83$
	YC4	黄色	$2.38 \pm 0.02$	$20.42 \pm 9.78$
	YC5	黄色	$2.22 \pm 0.03$	$1.67 \pm 0.83$
	YC8	黄色	$1.78 \pm 0.02$	$7.42 \pm 3.12$
	YC9	黄色	$1.92 \pm 0.01$	$6.92 \pm 2.29$
永川	YC10	黄色	$1.46 \pm 0.11$	$123.67 \pm 76.64$
	YC12	深绿色	$2.13 \pm 0.02$	$1.67 \pm 0.83$
	YC20	白色	$2.56 \pm 0.01$	$101.20 \pm 62.21$
	YC21	黄色	$1.91 \pm 0.04$	$20.00 \pm 0.91$
	YC22	黄绿色	$2.64 \pm 0.10$	$110.42 \pm 7.51$
	YC23	深绿色	$2.53 \pm 0.02$	$35.83 \pm 3.33$
	BS1	深绿色	$2.23 \pm 0.02$	$183.33 \pm 38.01$
	BS3	黄色	$2.46 \pm 0.04$	$837.50 \pm 434.20$
璧山	BS4	黄色	$2.00 \pm 0.02$	$801.67 \pm 320.46$
玉山	BS5	黄色	$2.08 \pm 0.04$	$133.33 \pm 50.28$
	BS8	黄绿色	2.83±0.04	$316.67 \pm 63.46$
	FL1	深绿色	$2.61 \pm 0.01$	$302.17 \pm 45.15$
	FL2	深绿色	$2.43 \pm 0.01$	$141.67 \pm 28.07$
	FL3	深绿色	$2.47 \pm 0.02$	$570.83 \pm 112.81$
	FL4	深绿色	$2.58 \pm 0.01$	$145.42 \pm 39.83$
涪陵	FL14	黄绿色	$2.53 \pm 0.01$	$119.50 \pm 33.81$
III ISC	FL15	黄色	$2.55 \pm 0.04$	$51.88 \pm 11.96$
	FL16	黄色	$2.81 \pm 0.02$	$114.67 \pm 29.46$
	FL26	黄绿色	$2.40 \pm 0.03$	$35.83 \pm 4.50$
	FL27	黄绿色	$2.63 \pm 0.03$	$1.97 \pm 0.45$
	WS1	黄色	$2.97 \pm 0.01$	$1.97 \pm 0.45$ $53.33 \pm 22.15$
万盛	WS2	黄色	$1.90 \pm 0.02$	$0.38 \pm 0.38$
	WS4	黄色	$2.42 \pm 0.03$	$3.83 \pm 1.41$
	WS5	黄色	$2.21 \pm 0.02$	$1.92 \pm 0.92$
/- IIII.	WS6	白色	$2.82 \pm 0.05$	$18.26 \pm 0.71$
	WS7	黄色	$1.44 \pm 0.06$	$2\ 866.67 \pm 190.90$ $1.53 \pm 1.53$
	WS8 WS9	黄色 白色	$2.37 \pm 0.03$ $1.87 \pm 0.01$	$1.53 \pm 1.53$ $312.50 \pm 71.81$

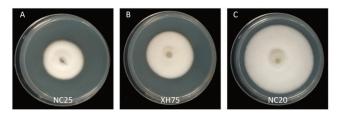
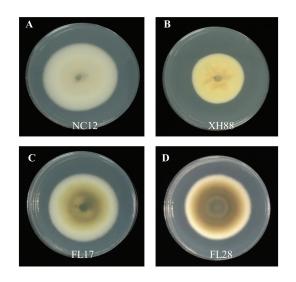


图 1 3 种代表性稻曲病菌株的菌丝生长速率

#### 2.2 不同地区稻曲病菌株的色泽分析

本试验观察 76 个菌株分别在 PSA 平板上培养 14 d 后培养基的色泽,将其划分为 4 种类型,分别为白色、黄色、黄绿色和深绿色 4 种,占总株的 15.79%, 52.63%, 18.42%, 13.16%, 该结果表明黄色是所有菌株中最主要的色泽类型(图 2). 同一地区的菌株呈现  $2\sim4$  种色泽,除了涪陵菌株以深绿色为主要类型外,其他 6 个地区菌株以黄色为主要类型(图 3).



A为白色, B为黄色, C为黄绿色, D为深绿色. 图 2 稻曲病菌在 PSA 平板上的菌株色泽

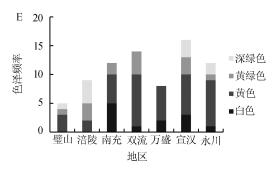


图 3 不同地区稻曲病菌株不同色泽菌株数量统计

# 2.3 不同地区稻曲病菌株生长速率和产孢能力的差异性分析

试验对璧山、涪陵、万盛、武胜、南充、宣汉、永川、双流7个地区稻曲病菌株的生长速率和产孢能力进行多重比较分析.结果表明,在菌株生长速率方面,南充、宣汉、璧山、涪陵、万盛之间差异无统计学意义,双流和永川之间差异也没有统计学意义,但是双流和永川分别和南充、宣汉、涪陵之间差异有统计学

意义,万盛和任何一个地区差异都没有统计学意义;在产孢能力方面,双流、永川、涪陵之间差异无统计学意义,但分别与璧山之间差异有统计学意义,而南充、宣汉、万盛与其他任何一个地区之间差异都没有统计学意义(表 2). 以上研究结果表明,不同的地理位置对稻曲病菌株的生长速率和产孢能力有一定的影响.

地区来源	菌株数/个	生长速率/mm·d <sup>-1</sup>	产孢量/10 <sup>4</sup> 个・mL <sup>-1</sup>
南充	12	2.37±0.13ab	213.30±89.59ab
双流	14	$2.04 \pm 0.09 c$	$19.91 \pm 5.28 \mathrm{b}$
宣汉	16	$2.32\pm0.07\mathrm{ab}$	$214.76 \pm 81.96 \mathrm{ab}$
永川	12	$2.01 \pm 0.01c$	$37.29 \pm 13.36 \mathrm{b}$
璧山	5	$2.12 \pm 0.10 \text{bc}$	$454.50 \pm 152.13$ a
涪陵	9	$2.56 \pm 0.04a$	$164.88 \pm 58.35 \mathrm{b}$
万盛	8	$2.25\pm0.17\mathrm{abc}$	$407.44 \pm 353.31 \mathrm{ab}$

表 2 不同地区稻曲病菌株的生长速率和产孢量差异分析

注:同列不同小写字母间表示差异有统计学意义(p<0.05). 表 3 同.

#### 2.4 不同色泽稻曲病菌株生长速率和产孢能力的差异性分析

通过对不同色泽的稻曲病菌株的生长速率和产孢能力方面进行了多重比较分析. 研究结果表明,在菌株生长速率方面,白色与黄色、黄绿色菌株之间存在显著性差异,黄色和黄绿色菌株之间没有显著性差异,而深绿色与任何一类都没有显著性差异(表 3). 以上研究结果表明,不同色泽群体的菌株的生长速率有一定的差异,但产孢能力没有差异.

色泽	菌株数/个	生长速率/mm·d <sup>-1</sup>	产孢量/10 <sup>4</sup> 个・mL <sup>-1</sup>
白色	12	2.49±0.13a	117.05 ± 43.29a
黄色	40	$2.17 \pm 0.06 \mathrm{b}$	$223.00 \pm 82.94$ a
黄绿色	14	$2.14 \pm 0.10 \mathrm{b}$	$133.12 \pm 47.97$ a
深绿色	10	$2.35 \pm 0.12ab$	$180.76 \pm 45.55$ a

表 3 不同色泽稻曲病菌株的生长速率和产孢量差异分析

## 2.5 稻曲病菌株生长速率和产孢能力之间的相关性分析

通过对 76 个稻曲病菌株的生长速率和产孢能力(使用均值)之间进行相关性分析,拟合出二维散点图.结果显示,产孢能力和生长速率之间的相关系数 R=-0.257(p=0.025),表明分析的数据具有统计学意义,且产孢能力和生长速率呈负相关,在一定范围内,菌丝生长越快的菌株产孢能力越弱,菌丝生长越慢的菌株产孢能力越强(图 4).

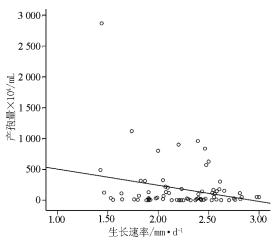


图 4 稻曲病菌株的产孢量与生长速率的拟合二维散点

# 3 结论与讨论

本研究从色泽方面分析,分离自川渝7个地区的76个稻曲病菌株被分为白色、黄色、黄绿色和深绿色4种色泽类型,其中黄色是最主要的色泽类型,占比52.63%.从生长速率上分析,76个稻曲病菌株被分为生长速率慢、生长速率中和生长速率快3个生长类型,分别占总数的11.84%,57.90%,30.26%,多数菌株的生长情况属于生长速率中.从产孢能力上分析,76个稻曲病菌株被分为不产孢、产孢量少、产孢量中等和产孢量多4个产孢类型,分别占总数的1.32%,26.32%,52.62%,19.74%,其中多数菌株的产孢能力属于产孢量中等.在生长速率方面,双流和永川分别和南充、宣汉、涪陵之间差异有统计学意义;在产孢能力方面,双流、永川、涪陵之间差异无统计学意义,但与壁山差异有统计学意义.以上分析表明不同的地理位置对稻曲病菌株的生长速率和产孢能力会有一定的影响.在生长速率方面,白色与黄色、黄绿色菌株之间差异有统计学意义,表明菌株的色泽可能对其生长有一定的影响.稻曲病菌的产孢能力与生长速率呈一定的负相关关系.

20 世纪 80 年代以来,随着杂交水稻的大面积种植、氮肥的过度使用以及全球气候的变化,稻曲病在世界各稻区(如中国、美国、埃及和印度等)均有发生,且有逐年加重之势,因此稻曲病从次要病害逐渐发展成为水稻上最主要的病害之一<sup>[4.13-16]</sup>. 川渝地区共处长江上游,位于我国东部季风区,湿润多雨,空气湿度大,地形起伏大,西南季风和东南季风受地形抬升,易形成降雨,给稻曲病的发生创造了良好的气候条件,因此川渝地区的稻曲病发生较为严重<sup>[17-18]</sup>. 前人关于稻曲病菌生物学特性的研究主要集中在其培养条件上,如碳源、氮源、pH 值范围、温度和光照等. 关于生长速率、产孢能力和致病力之间的相关性研究由于试验条件和群体的不同而略有差异,但是目前关于地理位置与稻曲病菌生物学特性的关系还鲜有研究.本文从重庆壁山、涪陵、万盛、永川以及四川南充、宣汉、双流总共7个地区采集了稻曲病病样,并分别分离纯化到5个、9个、8个、12个、12个、16个和14个共76个稻曲病菌株,对其色泽、生长速率和产孢能力进行测定. 研究发现不同地理位置的菌株的生长速率和产孢能力都有一定差异,很可能是受不同地理位置的气候条件和生态环境不同所影响.

本试验把菌株培养基的色泽划分为 4 种类型,但由于是肉眼观察,所以结果可能存在误差,但总体趋势一致,黄色是所有菌株中最主要的色泽类型.通过差异性分析发现不同色泽的菌株群体其生长速率有所不同,从白色、黄色到黄绿色,随着颜色的加深,菌株的生长速率逐渐变慢,表明色泽和生长速率之间有一定的相关性;然而深绿色类型的菌株与此规律并不相符,因此还需增加群体的样本量来进行观察.

目前尚无文献对产孢量和生长速率的相关性进行分析,本试验发现稻曲病菌株的产孢量和生长速率之间呈负相关,因此产孢能力和生长速率之间可能存在一定的竞争关系,李燕等[10]在研究稻曲病菌生物学特性之间的相关性时,发现产孢能力与致病力呈正相关,而生长速率与致病力呈负相关,侧面支持了这一说法.

#### 参考文献:

- [1] TANAKA E, ASHIZAWA T, SONODA R, et al. Villosiclava virens Gen Nov, Comb Nov, Teleomorph of Ustilaginoidea virens, the Causal Agent of Rice False Smut [J]. Mycotaxon -Ithaca Ny-, 2008, 106 (Oct-Dec): 491-501.
- [2] HAN Y, ZHANG K, YANG J, et al. Differential Expression Profiling of the Early Response to *Ustilaginoidea virens* between False Smut Resistant and Susceptible Rice Varieties [J]. BMC Genomics, 2015, 16: 955.
- [3] ZHANG Y, ZHANG K, FANG A F, et al. Specific Adaptation of *Ustilaginoidea virens* in Occupying Host Florets Revealed by Comparative and Functional Genomics [J]. Nature Communications, 2014, 5: 3849.
- [4] SUN W, FAN J, FANG A, et al. *Ustilaginoidea virens*: Insights into an Emerging Rice Pathogen [J]. Annual Review of Phytopathology, 2020, 58: 363-385.
- [5] QIU J H, MENG S, DENG Y Z, et al. Ustilaginoidea virens: a Fungus Infects Rice Flower and Threats World Rice

- Production [J]. Rice Science, 2019, 26(4): 199-206.
- [6] 张君成,张炳欣,陈志谊,等.稻曲病菌分生孢子的生物学研究[J].植物病理学报,2003,33(1):44-47.
- [7] 张 舒,喻大昭,陈其志.稻曲病病原菌生物学特性研究 [J]. 湖北农业科学,2009,48(12):3015-3017.
- [8] 金 菊,陈宏明,许 伟,等.稻曲病两个白化菌株的分离与生物学特性 [J]. 菌物学报,2012,31(4):567-573.
- [9] 王文斌, 陈志谊. 不同致病力稻曲病菌的生物学特性研究 [J]. 西南农业学报, 2013, 26(6): 2301-2306.
- [10] 李 燕, 尹小乐, 刘永锋, 等. 稻曲病菌生物学特性与致病力相关性研究 [J]. 植物病理学报, 2012, 42(4): 353-364.
- [11] 王文斌,张荣胜,罗楚平,等.中国主要稻区稻曲病菌的生物学特性及群体遗传多样性[J].中国农业科学,2014,47 (14):2762-2773.
- [12] ZHOU Y L, IZUMITSU K, SONODA R, et al. PCR-Based Specific Detection of *Ustilaginoidea virens* and *Ephelis japonica* [J]. Journal of Phytopathology, 2003, 151(9): 513-518.
- [13] RUSH M C, SHAHJAHAN A K M, JONES J P, et al. Outbreak of False Smut of Rice in Louisiana [J]. Plant Disease, 2000, 84(1): 100.[PubMed]
- [14] ATIA M MM. Rice False Smut (*Ustilaginoidea virens*) in Egypt.[J]. Journal of Plant Diseases and Protection, 2004, 111(1): 71-82.
- [15] LADHALAKSHMI D, LAHA G S, SINGH R, et al. Isolation and Characterization of *Ustilaginoidea virens* and Survey of False Smut Disease of Rice in India [J]. Phytoparasitica, 2012, 40(2): 171-176.
- [16] JECMEN A C, TEBEEST D O. First Report of the Occurrence of a White Smut Infecting Rice in Arkansas [J]. Journal of Phytopathology, 2015, 163(2): 138-143.
- [17] 陈 泉,裴 强,何锦辉.重庆市万州区水稻三种主要病害防治试验研究[J].南方农业,2017,11(19):23-27.
- [18] 焦全爱. 南部县水稻稻曲病严重发生的原因及防控对策 [J]. 四川农业科技, 2017(8): 56-58.