

不同遗传变异下稻曲病菌的生物学特性 及对杀菌剂的敏感性分析

方安菲¹ 杨雯钰¹ 张世芸¹ 王林栋¹ 张瑞璇¹ 杨军^{2*}

(1. 西南大学植物保护学院, 重庆 400715; 2. 山东省农业科学院湿地农业与生态研究所, 济南 250100)

摘要: 为明确稻曲病菌 *Ustilaginoidea virens* 在不同遗传变异下的生物学特性及对不同杀菌剂的敏感性, 对收集的 27 株不同单倍型稻曲病菌菌株进行遗传进化关系分析和生长速率及产孢能力测定, 并分析其对不同类型杀菌剂的敏感性及相关性。结果显示: 27 株稻曲病菌菌株被划分为 2 个遗传亚群 I 和 II, 其生长速率介于 1.905~2.845 mm/d 之间, 产孢量介于 6.667×10^4 ~ 563.333×10^4 个/mL 之间。甲氧基丙烯酸酯 (quinone outside inhibitor, QoI) 类杀菌剂吡唑醚菌酯和啞菌酯对稻曲病菌的 EC_{50} 分别介于 0.023~0.804 $\mu\text{g/mL}$ 和 0.032~0.254 $\mu\text{g/mL}$ 之间, 甾醇脱甲基抑制剂 (demethylation inhibitor, DMI) 类杀菌剂咪鲜胺和戊唑醇对稻曲病菌的 EC_{50} 分别介于 0.022~1.145 $\mu\text{g/mL}$ 和 0.009~0.016 $\mu\text{g/mL}$ 之间, 琥珀酸脱氢酶抑制剂 (succinate dehydrogenase inhibitor, SDHI) 类杀菌剂啶酰菌胺和噁唑酰胺对稻曲病菌的 EC_{50} 分别介于 29.239~85.779 $\mu\text{g/mL}$ 和 118.804~286.860 $\mu\text{g/mL}$ 之间, 表明不同单倍型菌株之间的生物学特性差异明显, 且对 QoI 和 DMI 类杀菌剂的敏感性较对 SDHI 类杀菌剂更高。亚群 I 和 II 对啶酰菌胺和噁唑酰胺的敏感性存在显著差异, 表明不同的遗传进化方向可能影响稻曲病菌对 SDHI 类杀菌剂的敏感性。供试菌株的生长速率与其对戊唑醇的敏感性呈显著负相关; 产孢能力与其对咪鲜胺的敏感性呈显著负相关; 致病性与其对吡唑醚菌酯以及咪鲜胺的敏感性呈显著正相关, 而与其对啞菌酯的敏感性呈显著负相关。建议选择 QoI 和 DMI 类杀菌剂对田间出现的强致病性稻曲病菌群体进行防治, 可提高对稻曲病的防治效果。

关键词: 稻曲病菌; 生长速率; 产孢; 杀菌剂敏感性; 相关性

Biological characteristics of the rice false smut pathogen *Ustilaginoidea virens* with different genetic variations and their sensitivities to fungicides

Fang Anfei¹ Yang Wenyu¹ Zhang Shiyun¹ Wang Lindong¹ Zhang Ruixuan¹ Yang Jun^{2*}

(1. College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715, China; 2. Institute of Wetland Agriculture and Ecology, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, Shandong Province, China)

Abstract: To clarify the biological characteristics of 27 different haplotype *Ustilaginoidea virens* isolates with different genetic variations and their sensitivities to fungicides, their genetic evolution relationship was constructed, and their growth rates, sporulation and sensitivities to different types of fungicides were determined, and their correlation tests were performed. The phylogeny tree showed that 27 haplotype *U. virens* isolates were divided into two genetic subgroups, I and II. The growth rates of the 27 haplotype isolates ranged from 1.905 to 2.845 mm/d, and the sporulation ranged from 6.667×10^4 to

基金项目: 重庆市自然科学基金面上项目 (CSTB2022NSCQ-MSX0411), 西南大学大学生创新创业训练计划项目 (S202310635154), 西南大学中央高校基本科研业务费专项资金 (SWU-XDJH202318), 山东省农业科学院农业科技创新工程 (CXGC2023A04), 山东省重点研发计划 (软科学项目) (2023RKY06006)

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

收稿日期: 2024-02-08

563.333×10^4 spores per milliliter. The EC_{50} values of 27 isolates tested to quinone outside inhibitors (QoIs), pyraclostrobin and azoxystrobin, ranged from 0.023 to 0.804 $\mu\text{g}/\text{mL}$ and 0.032 to 0.254 $\mu\text{g}/\text{mL}$, respectively, and the EC_{50} values for demethylation inhibitors (DMIs), prochloraz and tebuconazole, ranged from 0.022 to 1.145 $\mu\text{g}/\text{mL}$ and 0.009 to 0.016 $\mu\text{g}/\text{mL}$, respectively. The EC_{50} values for succinate dehydrogenase inhibitors (SDHIs), boscalid and thifluzamide, ranged from 29.239 to 85.779 $\mu\text{g}/\text{mL}$ and 118.804 to 286.860 $\mu\text{g}/\text{mL}$, respectively. These results suggested that the biological characteristics of different haplotype isolates were different, and they were more sensitive to QoIs and DMIs than SDHIs. Furthermore, significant sensitivity differences for boscalid and thifluzamide were detected between subgroups I and II, indicating that different genetic evolution directions may affect the sensitivity of *U. virens* to SDHIs. The growth rate of the tested isolates was negatively correlated with the sensitivity of isolates to tebuconazole. Sporulation was negatively correlated with the sensitivity of *U. virens* to prochloraz. The pathogenicity was positively correlated with the sensitivities of *U. virens* to pyraclostrobin and prochloraz but negatively correlated with the sensitivity to azoxystrobin. Taken together, the QoIs and DMIs are recommended to be used for improving the efficacy of control of the *U. virens* populations with strong virulence in the field.

Key words: *Ustilaginoidea virens*; growth rate; sporulation; sensitivity to fungicide; correlation

稻曲病是由活体营养型病菌 *Ustilaginoidea virens* (有性态 *Villosiclava virens*) 引起的一种危害水稻穗部的真菌性病害 (Tanaka et al., 2008; Tang et al., 2013)。该病害在世界各地水稻产区均有发生, 近年来在我国水稻主产区有逐年加重之势, 目前已经从水稻生产中的次要病害上升为主要病害 (陆明红等, 2018)。该病害的发生不仅导致稻谷瘪粒数增加、产量下降、品质降低, 还产生可以抑制人、畜、禽有丝分裂的毒素而造成直接或间接的损伤 (Ludueña et al., 1994; Nakamura et al., 1994; Zhou et al., 2012)。稻曲病的暴发对我国粮食产量和安全造成了巨大的威胁。目前, 关于稻曲病菌的研究较多, 在揭示稻曲病菌效应蛋白致病机制和水稻抗稻曲病信号通路方面已取得重要进展 (刘月冉等, 2022; Yang et al., 2022; Zheng et al., 2022), 但对稻曲病菌的遗传变异及生物学特性与其对杀菌剂敏感性之间的相关性研究相对较少。不同遗传变异下稻曲病菌的生物学特性以及对不同类型杀菌剂的敏感性如何, 两者之间是否有相关性, 又是否受菌株遗传多样性的影响等这些问题对田间稻曲病的综合防治技术制订至关重要。

影响稻曲病菌发生遗传变异的三大重要因素是地理环境、水稻品种和有性生殖。Bag et al. (2021) 研究发现印度不同地理环境对稻曲病菌的遗传变异有重要影响; 而来源于我国不同省份的稻曲病菌群体之间的遗传多样性也很丰富 (Sun et al., 2013); 且来源于同一省份不同地区的稻曲病菌群体之间也

存在丰富的遗传变异 (张敏等, 2009; Wang et al., 2014; Fang et al., 2022); Fang et al. (2022) 进一步研究发现即使在同一地区的稻曲病菌群体内同样有较丰富的遗传多样性。Bai et al. (2023) 证实水稻品种对稻曲病菌的遗传多样性也有重要影响。来源于同一品种不同稻穗以及来源于同一稻穗不同稻曲球的稻曲病菌之间具有一定的遗传多样性 (俞咪娜等, 2013; Tan et al., 2022); 而来源于同一稻曲球的不同稻曲病菌之间也存在遗传变异, 且在少数稻曲病菌中存在基因重组现象 (Tan et al., 2022)。在我国多个水稻种植区发现了稻曲病菌有性阶段所形成的菌核 (Yong et al., 2018), 推测稻曲病菌中的遗传重组现象是在有性生殖过程中产生的, 因此认为该病原菌的有性生殖在其遗传变异中同样也发挥着非常重要的作用。

关于稻曲病菌生物学特征的研究也有较多报道, 李燕等 (2012) 测定了来源于江苏省 5 个水稻生态区的 100 株稻曲病菌的色泽、生长速率、产孢能力以及致病力, 发现色泽和产孢能力与致病性呈正相关, 生长速率与致病性呈负相关; 王文斌等 (2014) 分析了来自我国 10 个省的 111 株稻曲病菌菌株的产孢能力、生长速率与其致病力之间的相关性, 发现产孢能力与致病性呈正相关, 生长速率与致病性之间没有相关性, 而基因类群与地理区域之间存在一定的相关性, 但与生物学特性之间没有相关性。

甾醇脱甲基抑制剂 (demethylation inhibitor, DMI)、甲氧基丙烯酸酯 (quinone outside inhibitor,

QoI)和琥珀酸脱氢酶抑制剂(succinate dehydrogenase inhibitor, SDHI)类杀菌剂在水稻生产过程中被广泛用于稻瘟病、纹枯病和稻曲病等真菌病害的防治;DMI类杀菌剂有戊唑醇、咪鲜胺和丙环唑等(Chen et al., 2013; Zhou et al., 2019; Ashizawa, 2019), QoI类杀菌剂有吡唑醚菌酯、啞菌酯等(Song et al., 2022a), SDHI类杀菌剂有啞酰菌胺、噁唑酰肼等(李树平, 2023)。而目前稻曲病菌对不同类型杀菌剂的敏感性报道较少。例如, Zhou et al. (2019)发现DMI类杀菌剂丙环唑对来源于江苏省的112株稻曲病菌菌株的 EC_{50} 均值为 $(0.05 \pm 0.02) \mu\text{g/mL}$, 表明该菌对丙环唑较敏感。此外, Song et al. (2022b)发现苯并咪唑(methyl benzimidazole carbamate, MBC)类杀菌剂多菌灵对江苏省稻曲病菌菌株的 EC_{50} 介于 $0.108 \sim 1.378 \mu\text{g/mL}$ 之间。

本课题组前期采用单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)技术对132株稻曲病菌菌株进行遗传多样性分析, 从中鉴定到27个具有不同遗传变异位点的单倍型菌株(Bai et al., 2023)。本研究以这27株单倍型稻曲病菌菌株为材料, 基于3段稻曲病菌基因组DNA片段SNP1、SNP2和SNP3(Fang et al., 2022)构建遗传发育树并划分基因类群, 分析其生长速率、产孢能力及对不同类型杀菌剂的敏感性, 探明不同单倍型菌株的生物学特性及与对杀菌剂敏感性之间的相关性, 以及遗传变异与生物学特性之间的相关性, 以期对稻曲病绿色防治中杀菌剂的选择应用提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试菌株: 西南大学植物保护学院作物真菌病害成灾机制与可持续控制团队委托浙江省嘉兴市农业科学研究院曹奎荣老师于2020年8月20日在嘉兴市农业科学研究院水稻种植基地的10个水稻品种上采集稻曲球样品, 而后本团队从这些稻曲球上分离纯化到132株稻曲病菌菌株, 从中共鉴定到27种单倍型, 本研究从中选择不同遗传变异下的27株单倍型菌株供试, 包括来源于常规粳稻嘉花1号的JH1H-3-1、JH1H-8-1、JH1H-16-1和JH1H-16-2菌株, 来源于常规粳稻嘉禾239的JH239-3-1菌株, 来源于常规粳稻绍粳18的SG18-4-2和SG18-11菌株, 来源于常规粳稻秀水14的XS14-2-1和XS14-4-2菌株, 来源于常规粳稻秀水63的XS63-9-1、XS63-11-1、XS63-11-2和XS63-19-1菌株, 来源于常规粳稻秀水

128的XS128-1-1、XS128-1-2、XS128-11-1、XS128-13-1、XS128-20-1和XS128-20-2菌株, 来源于常规粳稻秀水414的XS414-3-4和XS414-10-1菌株, 来源于粳型糯稻祥湖301的XH301-1-1和XH301-8-2菌株, 来源于常规粳稻长香的CX-2-1、CX-6-4和CX-7-1菌株, 来源于三系粳粳杂交水稻嘉丰优2号的JFH2H-9-1菌株。

供试培养基: 马铃薯蔗糖液体(potato sucrose broth, PSB)培养基配方为马铃薯200 g(煮沸30 min后所得滤液)、蔗糖20 g, 加蒸馏水至1 L; 马铃薯蔗糖琼脂(potato sucrose agar, PSA)固体培养基配方为100 mL PSB培养基中加入1.5 g琼脂。

药剂: 96%啞菌酯(azoxystrobin)原药、97%吡唑醚菌酯(pyraclostrobin)原药、97%咪鲜胺(prochloraz)原药、97%戊唑醇(tebuconazole)原药、98%啞酰菌胺(boscalid)原药、97%噁唑酰肼(thifluzamide)原药, 湖北康宝泰精细化工有限公司。

试剂和仪器: 本研究所用试剂均为国产分析纯。HP250G-C型智能人工气候箱, 武汉瑞华仪器设备有限公司; Nikon Eclipse E200正置生物显微镜, 日本尼康公司; XB-K-25血球计数板, 上海求精生化试剂仪器有限公司。

1.2 方法

1.2.1 供试菌株的遗传进化分析

为探究供试27株单倍型稻曲病菌菌株的生物学特性及其与遗传变异的相关性, 基于本实验室前期对27株单倍型菌株DNA进行PCR扩增和SNP测序所得数据(Bai et al., 2023), 将每株菌株富含SNP位点的SNP1、SNP2和SNP3(Fang et al., 2022)3段DNA片段拼接在一起后, 使用MEGA 7软件采用最大似然法进行系统进化树构建(Kumar et al., 2016), bootstrap测试重复100次。依据系统进化树将供试菌株划分为不同的遗传亚群, 分析来自不同遗传亚群的菌株之间以及同一遗传亚群内菌株之间的遗传多样性。

1.2.2 供试菌株的菌丝生长速率测定

将27株单倍型菌株分别接种在PSA固体平板上, 于28℃黑暗倒置培养14 d, 在生长良好的菌落边缘打取直径为6 mm的菌饼。分别取各菌株的菌饼接至PSA固体平板中央, 每个平板接入1个菌饼, 每株菌株3个重复, 于28℃黑暗倒置培养14 d, 采用十字交叉法测量各处理菌落直径, 并计算生长速率, 生长速率=(菌落直径-菌饼直径)/培养天数。将菌丝生长速率分为3个等级, 即生长慢(速率小于

2.0 mm/d)、生长中等(速率介于2.0~2.5 mm/d之间)、生长快(速率大于2.5 mm/d)。

1.2.3 供试菌株的产孢能力测定

分别取27株单倍型菌株直径为6 mm的菌饼3个,接入装有70 mL PSB培养基的150 mL三角瓶中,每株菌株3个重复,于28 ℃、150 r/min条件下振荡培养7 d,将摇培好的菌液摇匀后,用移液枪取10 μL置于血球计数板计数区,统计产生的分生孢子数量。将产孢能力分为3个等级,即产孢能力弱(产孢量小于 100×10^4 个/mL)、产孢能力中等(产孢量介于 $100 \times 10^4 \sim 300 \times 10^4$ 个/mL之间)、产孢能力强(产孢量大于 300×10^4 个/mL)。

1.2.4 供试菌株对杀菌剂的敏感性测定

将吡唑醚菌酯、啞菌酯、戊唑醇、咪鲜胺、啶酰菌胺和噁唑酰胺分别用二甲基亚砜溶解并配制成 1.0×10^4 μg/mL的母液后,进一步用二甲基亚砜进行梯度稀释,使吡唑醚菌酯浓度为0、0.007 5、0.015、0.030、0.060和0.120 μg/mL,啞菌酯浓度为0、0.025、0.05、0.10、0.20和0.40 μg/mL,咪鲜胺和戊唑醇的浓度均为0、0.01、0.02、0.04、0.08和0.16 μg/mL;啶酰菌胺浓度为0、12.5、25、50、100和200 μg/mL,噁唑酰胺浓度为0、64、128、256、512和1 024 μg/mL。各浓度杀菌剂分别与融化的PSA培养基混匀制成含药平板供试。采用菌丝生长速率法测定稻曲病菌27株单倍型菌株对这6种常用药剂的 EC_{50} 。分别取27株菌株直径为6 mm的菌饼接至含不同浓度杀菌剂的PSA固体平板中央,每个平板接入1个菌饼,每个浓度处理3个重复,于28 ℃黑暗培养14 d后,使用十字交叉法测量菌落直径。计算不同杀菌剂对供试稻曲病菌菌株的抑制率,并利用SPSS 19.0软件计算不同杀菌剂对稻曲病菌各菌株的 EC_{50} 。抑制率=(对照平均菌落直径-处理平均菌落直径)/(对照平均菌落直径-菌饼直径)×100%。

1.2.5 菌株生物学特性与对杀菌剂敏感性的相关性分析

基于1.2.2~1.2.4得到的27株单倍型菌株的生长速率、产孢量和对不同杀菌剂的敏感性数据以及本实验室在前期研究中所获得的稻曲病菌致病性数据(Bai et al., 2023),利用SPSS 19.0软件计算两两之间的相关系数和显著性。根据相关系数 R 分析相关程度: $R > 0$ 时正相关; $R < 0$ 时负相关; $R = 0$ 时无线性相关; $0.95 \leq |R| \leq 1.0$,极度相关; $0.8 \leq |R| < 0.95$,高度相关; $0.5 \leq |R| < 0.8$,中度相关; $0.3 \leq |R| < 0.5$,低度相关; $|R| < 0.3$,关系极弱,认为不相关。概率值 $P < 0.05$ 表明具有显著相关性(王文斌等,2014)。

1.3 数据分析

使用SPSS 19.0软件对不同稻曲病菌菌株的生长速率和产孢量进行单因素方差分析,应用Duncan氏新复极差法进行差异显著性检验;采用 t 测验法检2个遗传亚群间生长速率和产孢量的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 稻曲病菌27株单倍型菌株的遗传进化关系

系统发育树显示,稻曲病菌27株单倍型菌株被明显划分为2个遗传亚群I和II,其中亚群I包含16株菌株,来源于9个水稻品种;而亚群II包含11株菌株,来源于8个水稻品种(图1)。此外,10个水稻品种中有7个品种来源的菌株在亚群I和II中均有分布(图1),表明即使是来源于同一地方同一水稻品种的菌株之间也具有丰富的遗传多样性。

2.2 稻曲病菌27株单倍型菌株的生长速率

观察27株单倍型菌株的菌落形态,发现不同菌株在菌落大小、菌丝疏密程度、菌落色泽等方面有较大差异(图2-A),其菌株生长速率介于1.905~2.845 mm/d之间,表明不同菌株之间的生长速率差异明显(图2-B)。生长速率在2.0 mm/d以下的菌株有4株,占总供试菌株数的14.81%,亚群I和II各分布有2株;生长速率在2.0~2.5 mm之间的菌株有14株,占总供试菌株数的51.85%,亚群I和II各分布有7株;生长速率在2.5 mm/d以上的菌株有9株,占总供试菌株数的33.33%,其中有7株分布在亚群I,其余2株分布在亚群II(图2-B);表明大部分菌株的生长速率处于中等和较快水平,且生长速率较快的菌株主要集中在亚群I中。

2.3 稻曲病菌27株单倍型菌株的产孢能力

27株单倍型菌株的产孢量介于 $6.667 \times 10^4 \sim 653.333 \times 10^4$ 个/mL之间(图3),表明不同菌株的产孢能力存在较大差异,且产孢量最少和最多的菌株均分布在亚群II中。产孢能力弱的菌株有6株,占总供试菌株数的22.22%,亚群I和II中各分布有3株;产孢能力中等的菌株有13株,占总供试菌株数的48.15%,其中有9株分布于亚群I中,其余4株分布于亚群II中;产孢能力强的菌株有8株,占总供试菌株数的29.63%,亚群I和II中各分布有4株(图3);表明近一半菌株的产孢能力处于中等水平,且主要集中在亚群I中。

2.4 稻曲病菌单倍型菌株对QoI类杀菌剂的敏感性

QoI类杀菌剂吡唑醚菌酯和啞菌酯对27株单倍型菌株的 EC_{50} 分别介于0.023~0.804 μg/mL和0.032~

0.254 $\mu\text{g/mL}$ 之间(图4),表明稻曲病菌对这2种QoI类杀菌剂均有较高的敏感性,但不同单倍型菌株对QoI类杀菌剂的敏感性存在较大差异。

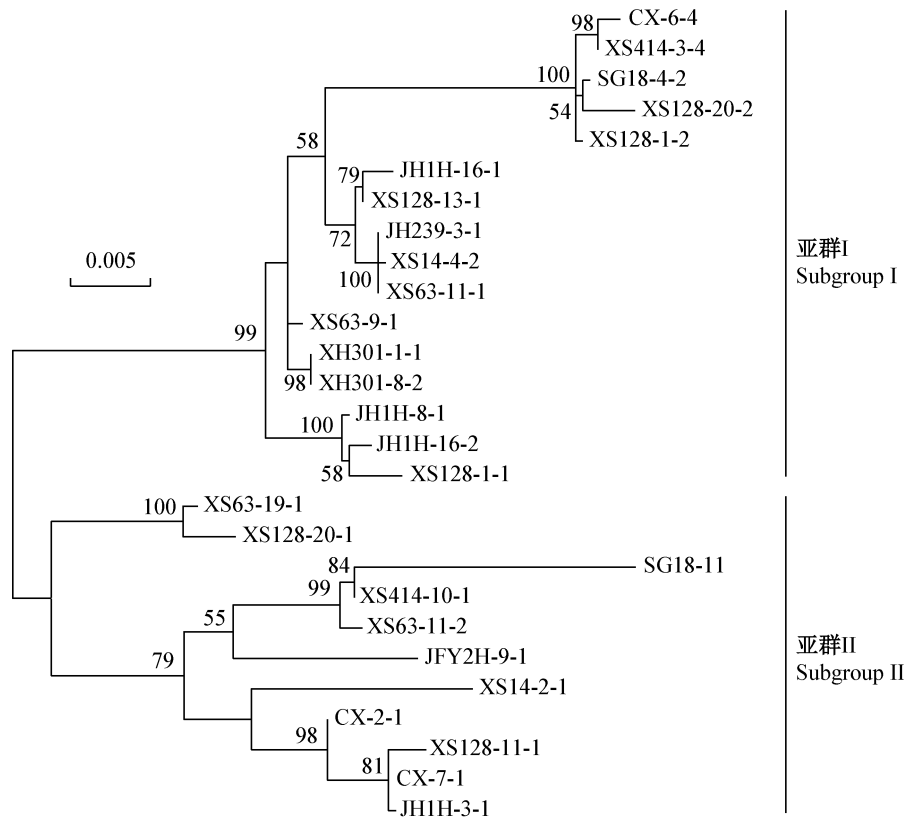


图1 基于SNP1、SNP2和SNP3的DNA融合序列采用最大似然法构建的稻曲病菌27株单倍型菌株的系统发育树

Fig. 1 Phylogeny tree of 27 haplotype *Ustilago virens* isolates based on the combined DNA sequence of SNP1, SNP2, and SNP3

对吡唑醚菌酯最不敏感和最敏感菌株分别分布在亚群I和II中; EC_{50} 小于0.050 $\mu\text{g/mL}$ 的菌株有15株,占总供试菌株数的55.56%,其中有9株分布在亚群II中,其余6株分布在亚群I中; EC_{50} 介于0.050~0.100 $\mu\text{g/mL}$ 之间的菌株有11株,占总供试菌株数的40.74%,其中有9株分布于亚群I中,其余2株分布在亚群II中; EC_{50} 在0.100 $\mu\text{g/mL}$ 以上的菌株只有1株,分布在亚群I中(图4-A),表明亚群II对吡唑醚菌酯的敏感性较亚群I更高。而对啞菌酯最不敏感和最敏感菌株均分布在亚群I中; EC_{50} 小于0.050 $\mu\text{g/mL}$ 的菌株有7株,其中有5株分布在亚群I中,其余2株分布在亚群II中; EC_{50} 在0.050~0.100 $\mu\text{g/mL}$ 之间的菌株有13株,其中有6株分布在亚群I中,其余7株分布在亚群II中; EC_{50} 在0.100 $\mu\text{g/mL}$ 以上的菌株只有7株,其中有5株分布于亚群I中,其余2株分布在亚群II中(图4-B);表明亚群I的不同菌株之间对啞菌酯的敏感性差异较亚群II的菌株更大。

2.5 稻曲病菌单倍型菌株对DMI类杀菌剂的敏感性
DMI杀菌剂咪鲜胺和戊唑醇对稻曲病菌27株

单倍型菌株的 EC_{50} 分别介于0.022~1.145 $\mu\text{g/mL}$ 和0.009~0.016 $\mu\text{g/mL}$ 之间(图5),表明稻曲病菌对这2种DMI杀菌剂均有较高的敏感性,但不同菌株之间对咪鲜胺的敏感性差异较对戊唑醇的更高。

对咪鲜胺最不敏感和最敏感菌株分别分布在亚群II和I中; EC_{50} 小于0.050 $\mu\text{g/mL}$ 的菌株只有1株,分布在亚群I中; EC_{50} 介于0.050~0.100 $\mu\text{g/mL}$ 之间的菌株有12株,占总供试菌株数的44.44%,亚群I和I中各分布有6株; EC_{50} 在0.100 $\mu\text{g/mL}$ 以上的菌株有14株,占总供试菌株的51.85%,其中有9株分布在亚群I中,其余5株分布在亚群II中;表明亚群I和II对咪鲜胺的敏感性比较相似(图5-A)。而对戊唑醇最敏感菌株在亚群I和II中各分布有1株, EC_{50} 均为0.009 $\mu\text{g/mL}$; EC_{50} 在0.010~0.015 $\mu\text{g/mL}$ 之间的菌株有23株,占总供试菌株的85.19%,其中有14株分布在亚群I中,其余9株分布在亚群II中; EC_{50} 在0.015 $\mu\text{g/mL}$ 以上的菌株有2株,在亚群I和II中各分布有1株;表明亚群I和II中不同菌株之间对戊唑醇的敏感性差异都较小(图5-B)。

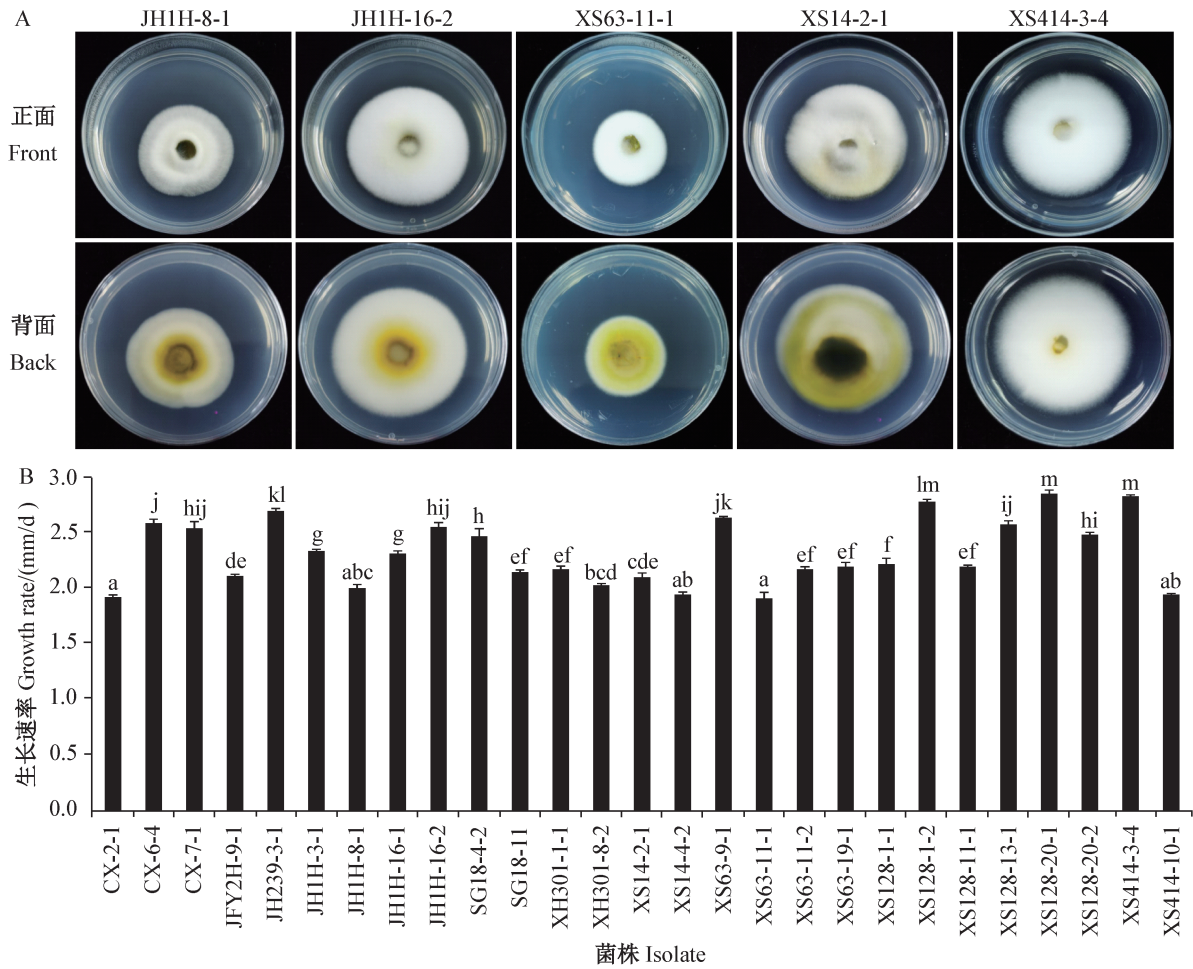


图2 稻曲病菌27株单倍型菌株的菌丝生长速率

Fig. 2 Growth rate of 27 haplotype *Ustilaginoidea virens* isolates

图中数据为平均数±标准误。不同小写字母表示经Duncan氏新复极差法检验差异显著($P<0.05$)。Data are mean±SE. Different lowercase letters on the bars indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P<0.05$).

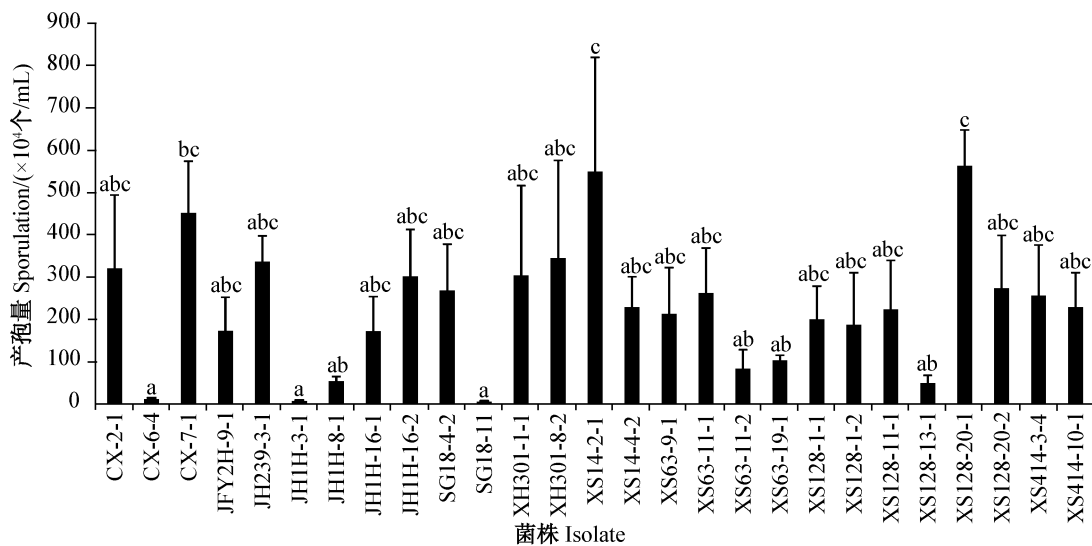


图3 稻曲病菌27株单倍型菌株的产孢量

Fig. 3 Sporulation of 27 haplotype *Ustilaginoidea virens* isolates

图中数据为平均数±标准误。不同小写字母表示经Duncan氏新复极差法检验差异显著($P<0.05$)。Data are mean±SE. Different lowercase letters on the bars indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P<0.05$).

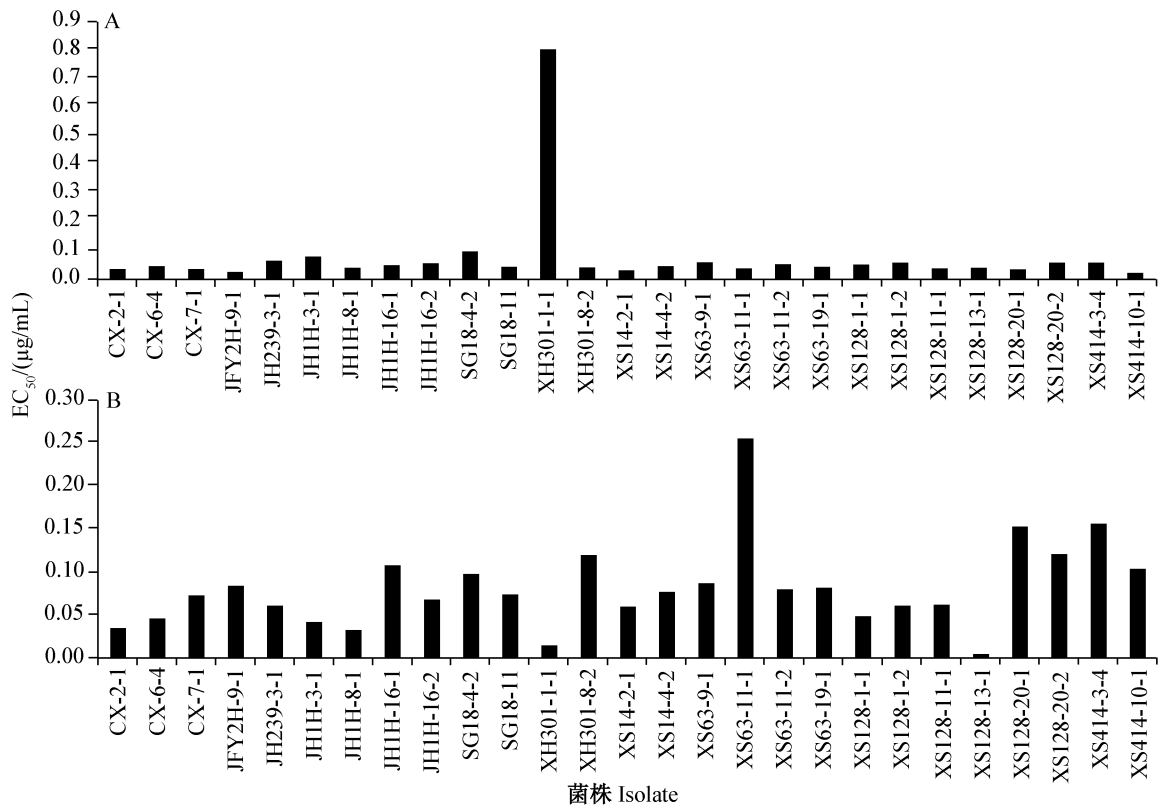


图4 稻曲病菌27株单倍型菌株对吡唑醚菌酯(A)和啮菌酯(B)的敏感性

Fig. 4 Sensitivities of 27 haplotype *Ustilaginoidea virens* isolates to pyraclostrobin (A) and azoxystrobin (B)

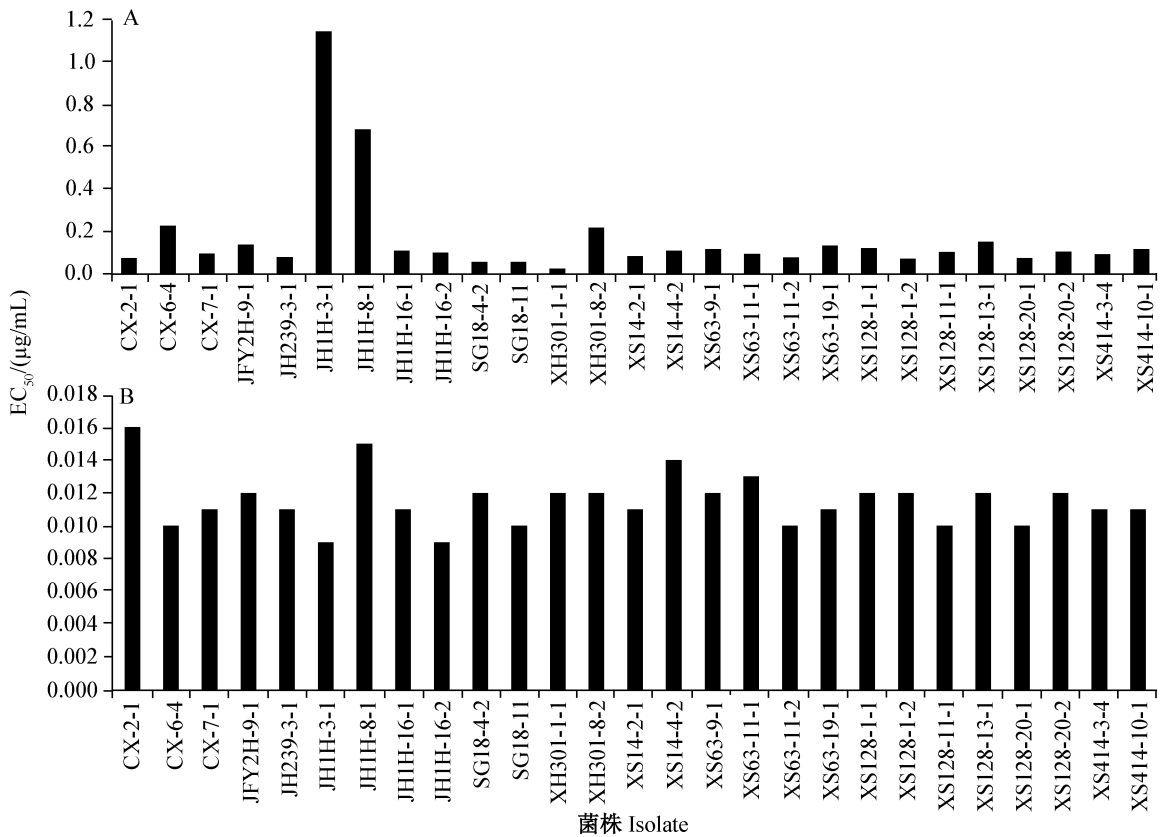


图5 稻曲病菌27株单倍型菌株对咪鲜胺(A)和戊唑醇(B)的敏感性

Fig. 5 Sensitivities of 27 haplotype *Ustilaginoidea virens* isolates to prochloraz (A) and tebuconazole (B)

2.6 稻曲病菌单倍型菌株对SDHI类杀菌剂的敏感性

SDHI类杀菌剂啉酰菌胺和噻呋酰胺对27株单倍型菌株的 EC_{50} 分别介于29.239~85.779 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 和118.804~286.860 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 之间,表明稻曲病菌对这2种SDHI类杀菌剂具有一定的敏感性,但明显低于对QoI和DMI类杀菌剂的敏感性,且对噻呋酰胺的敏感性比对啉酰菌胺的敏感性更低(图6)。

对啉酰菌胺最不敏感和最敏感菌株分别分布在亚群I和II中; EC_{50} 小于30 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的菌株有3株,占总供试菌株的11.11%,均分布在亚群II中; EC_{50} 介于30~40 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 之间的菌株有12株,占总供试菌株的44.44%,亚群I和II中各分布有6株; EC_{50} 在40 $\mu\text{g}/\text{mL}$

以上的菌株有12株,占总供试菌株的44.44%,其中有10株分布在亚群I中;表明亚群I对啉酰菌胺的敏感性比亚群II更低(图6-A)。而对噻呋酰胺最不敏感和最敏感菌株也分别分布在亚群I和II中; EC_{50} 小于150 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的菌株有4株,占总供试菌株的14.81%,其中有3株分布于亚群II中,1株分布于亚群I中; EC_{50} 介于150~200 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 之间的菌株有13株,占总供试菌株的48.15%,其中有7株分布于亚群I中,其余6株分布在亚群II中; EC_{50} 在200 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 以上的菌株有10株,占总供试菌株的37.04%,其中有8株分布在亚群I中,有2株分布在亚群II中(图6-B);表明亚群I对噻呋酰胺的敏感性比亚群II更低。

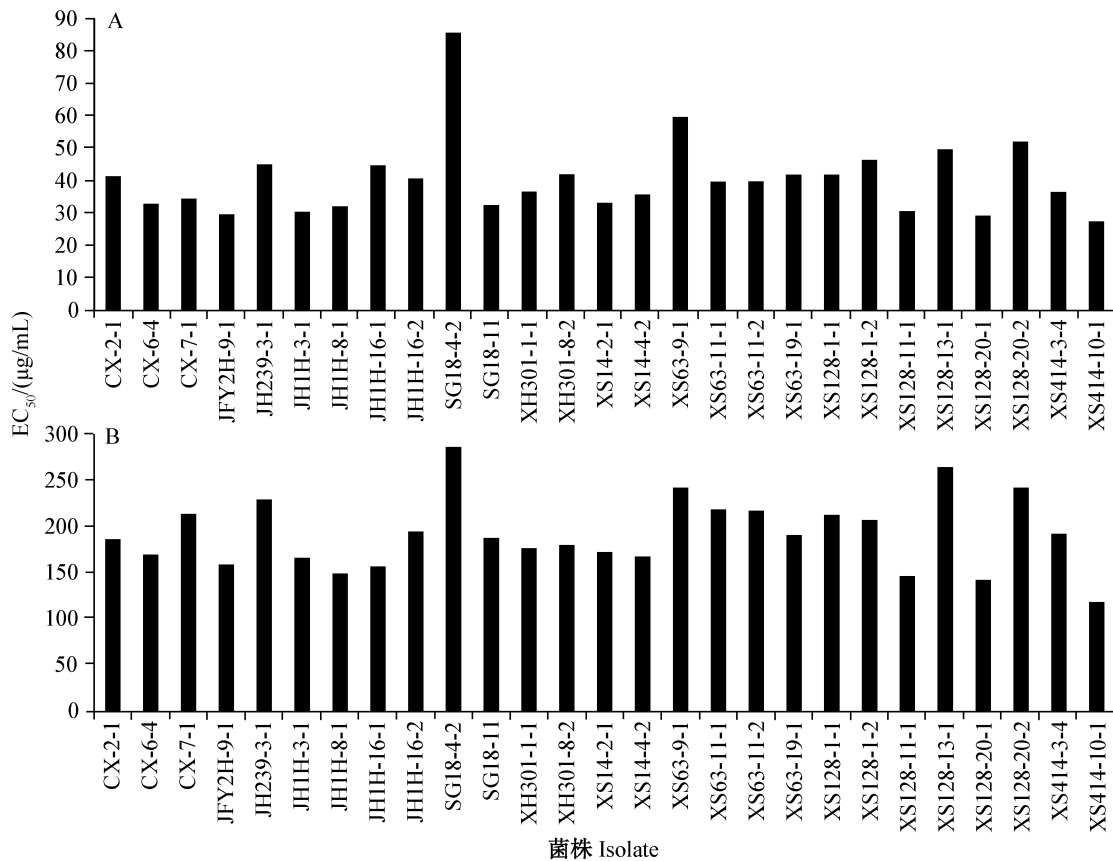


图6 稻曲病菌27株单倍型菌株对啉酰菌胺(A)和噻呋酰胺(B)的敏感性

Fig. 6 Sensitivities of 27 haplotype *Ustilaginoidea virens* isolates to boscalid (A) and thifluzamide (B)

2.7 稻曲病菌生物学特性与其对药剂敏感性的相关性

相关性分析结果表明,27株单倍型菌株的生长速率与其对戊唑醇的敏感性之间呈低度显著负相关($R=-0.440, P=0.022$);产孢能力与其对咪鲜胺的敏感性之间呈低度显著负相关($R=-0.428, P=0.026$);而27株单倍型菌株的致病性与其对吡唑醚菌酯的敏感性之间呈中度显著正相关($R=0.522, P=0.005$),与其对啞菌酯的敏感性之间呈低度显著负相关($R=-0.403, P=0.037$),与其对咪鲜胺的敏感性

之间呈低度显著正相关($R=0.420, P=0.029$);菌株对啉酰菌胺的敏感性与对噻呋酰胺的敏感性之间呈高度显著正相关($R=0.819, P=0.000$);而其他生物学特性之间不具有统计学意义($P>0.05$;表1)。

2.8 不同亚群的生物学特性和对药剂的敏感性差异

亚群I和II之间在生长速率和产孢量上并无显著差异,且对戊唑醇、咪鲜胺、吡唑醚菌酯和啞菌酯的敏感性也无显著差异;但对啉酰菌胺和噻呋酰胺的敏感性存在显著差异(表2),表明不同的遗传进

化方向在一定程度上影响了稻曲病菌对啉酰菌胺和 噻唑酰胺的敏感性。

表1 稻曲病菌27株不同单倍型菌株的生物学特性与其对杀菌剂敏感性的相关性分析
Table 1 Correlation analysis of biological characteristics and sensitivity analysis of 27 different haplotype isolates from *Ustilaginoidea virens*

| 指标 Index | 生长 速率 Growth rate | 产孢量 Sporula- tion | 致病性 Viru- lence | EC ₅₀ | | | | | |
|---------------------------------------|----------------------------|-------------------------|-----------------------|------------------------------|--------------------------|------------------------|--------------------------|------------------|---------------------------|
| | | | | 吡唑醚菌酯 Pyraclos- trobin | 啉菌酯 Azoxys- trobin | 咪鲜胺 Pro- chloraz | 戊唑醇 Tubucon- azole | 啉酰菌胺 Boscalid | 噻唑酰胺 Thifluz- amide |
| 生长速率 Growth rate | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 产孢量 Sporulation | 0.139 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 致病性 Virulence | -0.049 | -0.211 | — | — | — | — | — | — | — |
| EC ₅₀ 吡唑醚菌酯 Pyraclostrobin | -0.055 | 0.080 | 0.522** | — | — | — | — | — | — |
| 啉菌酯 Azoxystrobin | 0.000 | 0.300 | -0.403* | -0.269 | — | — | — | — | — |
| 咪鲜胺 Prochloraz | -0.103 | -0.428* | 0.420* | -0.095 | -0.233 | — | — | — | — |
| 戊唑醇 Tubuconazole | -0.440* | 0.054 | 0.029 | 0.039 | -0.043 | -0.074 | — | — | — |
| 啉酰菌胺 Boscalid | 0.281 | 0.010 | -0.230 | 0.012 | 0.047 | -0.240 | 0.183 | — | — |
| 噻唑酰胺 Thifluzamide | 0.364 | -0.036 | -0.251 | -0.016 | 0.017 | -0.247 | 0.098 | 0.819*** | — |

致病性数据来源于 Bai et al. (2023)。*、**和***分别表示在0.05、0.01和0.001水平显著相关。The pathogenicity data came from Bai et al. (2023). *, **, or *** indicates significant correlation at the 0.05, 0.01, or 0.001 level, respectively.

表2 稻曲病菌不同遗传亚群的生物学特性和对杀菌剂的敏感性差异分析
Table 2 Biological characteristics and sensitivity analysis of different genetic subpopulations of *Ustilaginoidea virens*

| 生物学特性 Biological characteristic | 范围 Range | 平均值 Average (N=27) | 亚群I平均值 Average of subgroup I (N=16) | 亚群II平均值 Average of subgroup II (N=11) |
|---|-----------------|--------------------------|---|---|
| 生长速率 Growth rate/(mm/d) | 1.905–2.845 | 2.318±0.080 | 2.382±0.076 a | 2.224±0.080 a |
| 产孢量 Sporulation/(×10 ⁴ 个/mL) | 6.667–563.333 | 228.568±28.498 | 216.417±25.466 a | 246.242±60.952 a |
| EC ₅₀ / (μg/mL) | | | | |
| 吡唑醚菌酯 Pyraclostrobin | 0.023–0.804 | 0.076±0.028 | 0.101±0.047 a | 0.041±0.005 a |
| 啉菌酯 Azoxystrobin | 0.032–0.254 | 0.081±0.010 | 0.084±0.015 a | 0.076±0.010 a |
| 咪鲜胺 Prochloraz | 0.022–1.145 | 0.163±0.044 | 0.145±0.038 a | 0.189±0.096 a |
| 戊唑醇 Tubuconazole | 0.009–0.016 | 0.012±0.000 | 0.012±0.000 a | 0.011±0.000 a |
| 啉酰菌胺 Boscalid | 29.239–85.779 | 40.467±2.285 | 45.120±3.263 a | 33.699±1.537 b |
| 噻唑酰胺 Thifluzamide | 118.804–286.860 | 192.757±7.535 | 206.152±9.913 a | 173.274±9.160 b |

表中数据为平均数±标准误。同行不同小写字母表示经t测验法检验差异显著(P<0.05)。Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same row indicate significant difference by t test (P<0.05).

3 讨论

基于本实验室前期从浙江省嘉兴市不同水稻品种上分离到的并利用SNP技术鉴定获得的27株单倍型菌株,本研究通过构建系统进化树发现其可以被划分成2个遗传亚群,且不同菌株在生长速率和产孢能力上具有明显差异。而本课题组前期研究还发现不同菌株的致病性也具有明显差异(Bai et al., 2023)。这与王舒婷等(2012)和王文斌等(2014)研究结果相似。本研究分析发现27株单倍型稻曲病菌菌株的生长速率、产孢能力和致病性三者之间并无显著相关性,且基因类群与生物学特性之间也无相关性;李昕洋等(2020)和徐晗等(2021)分别基于

重复序列PCR(repetitive sequence-based PCR, rep-PCR)和肠杆菌基因间保守重复序列PCR(enterobacterial repetitive intergenic consensus PCR, ERIC-PCR)指纹图谱多态性对辽宁省稻曲病菌的基因类群进行了划分,并发现基因类群与生长速率、产孢量和致病性之间均没有相关性,且生长速率和产孢能力之间也无相关性;王文斌等(2014)基于BOX插入因子PCR(Box element PCR, BOX-PCR)分子指纹图谱对我国稻曲病菌的基因类群进行了划分,也发现基因类群与生长速率、产孢量、致病力等生物学特性之间没有相关性,且致病性与生长速率之间无相关性;这些均与本研究结果一致。

为明确不同遗传变异下稻曲病菌对杀菌剂的敏

感性差异,本研究选择了QoI、DMI和SDHI这3类常用杀菌剂进行研究(傅宇航等,2021),发现不同单倍型菌株对供试6种杀菌剂的敏感性存在一定差异,尤其是对吡唑醚菌酯、啞菌酯和咪鲜胺的敏感性差异非常大。Fang et al.(2023)于2023年首次报道浙江省出现对咪鲜胺产生中等抗性的稻曲病菌菌株,由此推测本研究供试稻曲病菌群体里可能出现了抗药性菌株,但这还有待于后续研究验证。而稻曲病菌对戊唑醇最敏感,对吡唑醚菌酯、啞菌酯和咪鲜胺的敏感性次之,对啶酰菌胺不太敏感,对噻呋酰胺最不敏感。总体来说,源自我国不同省市的稻曲病菌对QoI和DMI类杀菌剂均有较高的敏感性,如来自贵州省的稻曲病菌对咪鲜胺的敏感性较高(胡贤锋等,2017),来自福建省的稻曲病菌对戊唑醇的敏感性较高(阮宏椿等,2017),来自江苏省的稻曲病菌则对丙环唑具有较高的敏感性(Zhou et al.,2017),来自川渝地区的稻曲病菌对咪鲜胺和啞菌酯具有较高的敏感性(Fang et al.,2023)。因此,在田间防治过程中,针对致病性较强的稻曲病菌或者稻曲病发生较严重的稻田,可以使用QoI和DMI类杀菌剂来提高防治效果。为避免长期单一使用杀菌剂导致稻曲病菌产生抗药性,建议QoI和DMI类杀菌剂交替使用。

目前,对稻曲病菌生长速率、产孢能力、致病性以及遗传变异相互之间的相关性研究较多(王文斌等,2014;李昕洋等,2020;徐晗等,2021),但未见稻曲病菌对不同杀菌剂的敏感性与生长速率、产孢能力、致病性以及基因类群之间的相关性分析报道。本研究相关性分析结果表明,稻曲病菌的生长速率与其对戊唑醇的敏感性之间呈低度显著负相关;产孢能力与其对咪鲜胺的敏感性之间呈低度显著负相关;致病性与其对吡唑醚菌酯的敏感性以及对咪鲜胺的敏感性之间呈显著正相关,而与其对啞菌酯的敏感性呈低度显著负相关;表明稻曲病菌对一些杀菌剂的敏感性与其生物学特性之间存在一定的相关性。此外,本研究还发现稻曲病菌不同遗传亚群在对啶酰菌胺以及噻呋酰胺的敏感性上存在显著差异,表明稻曲病菌的遗传多样性会影响其对SDHI类杀菌剂的敏感性。

参 考 文 献 (References)

- Ashizawa T. 2019. Application of calcined lime with simeconazole suppresses rice false smut disease. *Journal of General Plant Pathology*, 85(5): 401–403
- Bag MK, Ray A, Masurkar P, Devanna BN, Parameswaran C, Baite M, Rath PC, Nayak A. 2021. Genetic diversity and population structure analysis of isolates of the rice false smut pathogen *Ustilagoideae* in India. *Plant Pathology*, 70(5): 1085–1097
- Bai ZX, Qin YB, Cao KR, Du JH, Han YQ, Tan Z, Wu GT, Tian BN, Yang YH, Yu Y, et al. 2023. Genetic diversity and pathogenic variation of the rice false smut pathogen *Ustilagoideae virens* from different rice cultivars. *Phytopathology*, 113(3): 549–558
- Chen Y, Zhang Y, Yao J, Li YF, Yang X, Wang WX, Zhang AF, Gao TC. 2013. Frequency distribution of sensitivity of *Ustilagoideae virens* to four EBI fungicides, prochloraz, difenoconazole, propiconazole and tebuconazole, and their efficacy in controlling rice false smut in Anhui Province of China. *Phytoparasitica*, 41(3): 277–284
- Fang AF, Fu ZY, Wang ZX, Fu YH, Qin YB, Bai ZX, Tan Z, Cai JS, Yang YH, Yu Y, et al. 2022. Genetic diversity and population structure of the rice false smut pathogen *Ustilagoideae virens* in the Sichuan-Chongqing region. *Plant Disease*, 106(1): 93–100
- Fang AF, Zhang RX, Qiao W, Peng T, Qin YB, Wang J, Tian BN, Yu Y, Sun WX, Yang YH, et al. 2023. Sensitivity baselines, resistance monitoring, and molecular mechanisms of the rice false smut pathogen *Ustilagoideae virens* to prochloraz and azoxystrobin in four regions of southern China. *Journal of Fungi*, 9(8): 832
- Fu YH, Ma H, Cai JS, Peng FR, Bi CW. 2021. Screening and evaluation of fungicides for control of rice false smut caused by *Ustilagoideae virens*. *Journal of Agriculture*, 11(5): 18–21 (in Chinese) [傅宇航, 马慧, 蔡俊松, 彭复蓉, 毕朝位. 2021. 水稻稻曲病有效药剂筛选及药效评价. *农学报*, 11(5): 18–21]
- Hu XF, Li RY, Li M, Wang J, Yang F, Gao XB. 2017. Sensitive baseline of *Ustilagoideae virens* to prochloraz in Guizhou Province. *Agrochemicals*, 56(3): 219–221, 227 (in Chinese) [胡贤锋, 李荣玉, 李明, 王健, 杨帆, 高秀兵. 2017. 贵州省水稻稻曲病菌对咪鲜胺的敏感性基线. *农药*, 56(3): 219–221, 227]
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. 2016. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33(7): 1870–1874
- Li SP. 2023. Screening of fungicides for control of rice false smut on single-season medium rice. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 29(8): 123–126 (in Chinese) [李树平. 2023. 一季中稻稻曲病防治药剂筛选试验. *安徽农学通报*, 29(8): 123–126]
- Li XY, Wei SH, Sang HX, Wang JS, Zhang ZR, Wang YL. 2020. Analysis of genetic diversity and pathogenicity of rice false smut pathogen *Ustilagoideae virens* in Liaoning Province. *Journal of Plant Protection*, 47(1): 84–92 (in Chinese) [李昕洋, 魏松红, 桑海旭, 王井士, 张照茹, 王应玲. 2020. 辽宁省稻曲病菌遗传多样性和致病力分析. *植物保护学报*, 47(1): 84–92]
- Li Y, Yin XL, Liu YF, Yu JJ, Chen ZY. 2012. Relativity of biological characteristics and pathogenicity of *Ustilagoideae virens*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 42(4): 353–364 (in Chinese) [李燕, 尹小乐, 刘永锋, 于俊杰, 陈志道. 2012. 稻曲病菌生物学特性与致病力相关性研究. *植物病理学报*, 42(4): 353–364]
- Liu YR, Sun G, Qu JS, Wang YF, Yin WX, Luo CX. 2022. SIX effectors of rice false smut pathogen *Ustilagoideae virens* are involved in regulation of plant immunity. *Journal of Plant Protection*, 49(4): 1004–1012 (in Chinese) [刘月冉, 孙庚, 屈劲松, 王毓富, 阴伟晓, 罗朝喜. 2022. 稻曲病菌SIX效应蛋白参与调控植物免疫. *植物保护学报*, 49(4): 1004–1012]

- Lu MH, Liu WC, Zhu F. 2018. Epidemic law and control technique of rice false smut in recent years. *China Plant Protection*, 38(5): 44–47 (in Chinese) [陆明红, 刘万才, 朱凤. 2018. 稻曲病近年流行规律及治理对策探讨. *中国植保导刊*, 38(5): 44–47]
- Luduena RF, Roach MC, Prasad V, Banerjee M, Koiso Y, Li Y, Iwasaki S. 1994. Interaction of ustiloxin A with bovine brain tubulin. *Biochemical Pharmacology*, 47(9): 1593–1599
- Nakamura K, Izumiyama N, Ohtsubo K, Koiso Y, Iwasaki S, Sonoda R, Fujita Y, Yaegashi H, Sato Z. 1994. “Lupinosis”-like lesions in mice caused by ustiloxin, produced by *Ustilagoidea vires*: a morphological study. *Natural Toxins*, 2(1): 22–28
- Ruan HC, Shi NN, Gan L, Du YX, Yang XJ, Chen FR. 2017. Baseline sensitivity of *Ustilagoidea vires* against tebuconazole and biological characteristics of resistant mutants. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 45(6): 148–154 (in Chinese) [阮宏椿, 石姐姐, 甘林, 杜宜新, 杨秀娟, 陈福如. 2017. 稻曲病菌对戊唑醇的敏感基线及抗药突变体的生物学性状. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 45(6): 148–154]
- Song JH, Wang ZY, Wang Y, Zhang SJ, Lei TY, Liang Y, Dai QG, Huo ZY, Xu K, Chen SN. 2022b. Prevalence of carbendazim resistance in field populations of the rice false smut pathogen *Ustilagoidea vires* from Jiangsu, China, molecular mechanisms, and fitness stability. *Journal of Fungi*, 8(12): 1311
- Song JH, Zhang SJ, Wang Y, Chen YT, Luo JF, Liang Y, Zhang HC, Dai QG, Xu K, Huo ZY. 2022a. Baseline sensitivity and control efficacy of two quinone outside inhibitor fungicides, azoxystrobin and pyraclostrobin, against *Ustilagoidea vires*. *Plant Disease*, 106(11): 2967–2973
- Sun XY, Kang S, Zhang YJ, Tan XQ, Yu YF, He HY, Zhang XY, Liu YF, Wang S, Sun WX, et al. 2013. Genetic diversity and population structure of rice pathogen *Ustilagoidea vires* in China. *PLoS ONE*, 8(9): e76879
- Tan Z, Bai ZX, Qin YB, Du JH, Zhang RX, Tian BN, Yang YH, Yu Y, Bi CW, Sun WX, et al. 2022. Characterization of genetic diversity and variation in pathogenicity of the rice false smut pathogen *Ustilagoidea vires* from a single source. *Plant Disease*, 106(10): 2648–2655
- Tanaka E, Ashizawa T, Sonoda R, Tanaka C. 2008. *Villosiclava vires* gen. nov., comb. nov., the teleomorph of *Ustilagoidea vires*, the causal agent of rice false smut. *Mycotaxon*, 106(1): 491–501
- Tang YX, Jin J, Hu DW, Yong ML, Xu Y, He LP. 2013. Elucidation of the infection process of *Ustilagoidea vires* (teleomorph: *Villosiclava vires*) in rice spikelets. *Plant Pathology*, 62(1): 1–8
- Wang F, Zhang S, Liu MG, Lin XS, Liu HJ, Peng YL, Lin Y, Huang JB, Luo CX. 2014. Genetic diversity analysis reveals that geographical environment plays a more important role than rice cultivar in *Villosiclava vires* population selection. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(9): 2811–2820
- Wang ST, Lin TB, Gan L, Shi NN, Yang XJ, Chen FR. 2012. Analysis of cultural characteristics and genetic diversity of *Ustilagoidea vires* from some regions in China. *Journal of Plant Protection*, 39(3): 217–223 (in Chinese) [王舒婷, 林廷邦, 甘林, 石姐姐, 杨秀娟, 陈福如. 2012. 中国部分地区稻曲病菌培养特性及其遗传多样性分析. *植物保护学报*, 39(3): 217–223]
- Wang WB, Zhang RS, Luo CP, Yin XL, Liu YF, Lu F, Chen ZY. 2014. Biological characteristics and genetic diversity of *Ustilagoidea vires* 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]
- Xu H, Yan H, Chu J, Miao JK, Yang H, Bai YJ, Dong H. 2021. Biological characteristics and genetic diversity of *Ustilagoidea vires* from rice regions in Liaoning Province. *Plant Protection*, 47(3): 150–159, 169 (in Chinese) [徐哈, 闫哈, 褚晋, 缪建崑, 杨皓, 白元俊, 董海. 2021. 辽宁稻区稻曲病菌生物学特性及遗传多样性分析. *植物保护*, 47(3): 150–159, 169]
- Yang JY, Zhang N, Wang JY, Fang AF, Fan J, Li DY, Li YJ, Wang SZ, Cui FH, Yu JJ, et al. 2022. SnRK1A-mediated phosphorylation of a cytosolic ATPase positively regulates rice innate immunity and is inhibited by *Ustilagoidea vires* effector SCRE1. *New Phytologist*, 236(4): 1422–1440
- Yong ML, Deng QD, Fan LL, Miao JK, Lai CH, Chen HM, Yang XJ, Wang S, Chen FR, Jin L, et al. 2018. The role of *Ustilagoidea vires* sclerotia in increasing incidence of rice false smut disease in the subtropical zone in China. *European Journal of Plant Pathology*, 150(3): 669–677
- Yu MN, Chen ZY, Yu JJ, Hu JK, Yin XL, Nie YF, Liu YF. 2013. Genetic diversity and pathogenicity of *Ustilagoidea vires* 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 M, Li JS, Liu J, Song W, Dai HX. 2009. Preliminary analysis of genetic diversity of *Ustilagoidea vires* 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. 四川省水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]
- Zheng XH, Fang AF, Qiu SS, Zhao GS, Wang JY, Wang SZ, Wei JJ, Gao H, Yang JY, Mou BH, et al. 2022. *Ustilagoidea vires* secretes a family of phosphatases that stabilize the negative immune regulator OsMPK6 and suppress plant immunity. *The Plant Cell*, 34(8): 3088–3109
- Zhou LG, Lu SQ, Shan TJ, Wang P, Sun WX, Chen ZY, Wang S. 2012. Chemistry and biology of mycotoxins from rice false smut pathogen. // Melborn BJ, Greene JC. *Mycotoxins: properties, applications and hazard*. New York: Nova Science Publishers, Inc., pp. 109–130
- Zhou YX, Li HH, Yu JJ, Yu MN, Song TQ, Du Y, Qi ZQ, Zhang RS, Yin XL, Liu YF. 2017. First report of propiconazole resistance in field isolates of *Ustilagoidea vires* on rice in Jiangsu Province of East China. *Plant Disease*, 101(5): 840
- Zhou YX, Yu JJ, Pan XY, Yu MN, Du Y, Qi ZQ, Zhang RS, Song TQ, Yin XL, Liu YF. 2019. Characterization of propiconazole field-resistant isolates of *Ustilagoidea vires*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 153: 144–151