# 广东省水稻纹枯病菌群体遗传结构

易润华1,梁承邺2,朱西儒2,周而勋3

(1 湛江海洋大学 农学院,广东 湛江 524088; 2 中国科学院 华南植物研究所,广东 广州 510650; 3 华南农业大学 资源环境学院,广东 广州 510642)

摘要:运用 RAPD 分子标记技术分析了广东省水稻纹枯病菌的群体遗传结构. 研究结果表明,水稻纹枯病菌存在遗传分化现象(C=0.165~8). 分子方差分析表明群体遗传多样性在广东省地区间、地区内以及县市内 3 个水平分布,群体遗传分化在地区间的水平非常低( $\Phi_{ST}=0.038$ ),地区内的遗传分化程度较高( $\Phi_{ST}=0.240$ ),遗传分化主要来源县市内菌株的遗传变异( $\Phi_{ST}=0.269$ ),占总群体遗传多样性的 73.07%. Mantel 分析表明地理距离和遗传距离间缺少相关性,群体分化不符合地理距离隔离模式.

关键词:水稻纹枯病菌; 群体结构; 遗传分化; 分子方差分析

中图分类号:S435

文献标识码:A

文章编号:1001-411X(2004)03-0043-05

## Genetic structure of rice sheath blight fungi population in Guangdong Province

YI Run-hua<sup>1</sup>, LIANG Cheng-ye<sup>2</sup>, ZHU Xi-ru<sup>2</sup>, ZHOU Er-xun<sup>3</sup>

(1 Agricultural College, Zhanjiang Ocean University, Zhanjiang 524088, China;

- 2 South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;
- 3 College of Resources and Environment, South China Agric. Univ., Guangzhou 510642, China)

Abstract: The population genetic structure of rice sheath blight fungi (*Rhizoctonia solani* Ag-1 IA) was analyzed by using Randomly Amplified Polymorphic DNA (RAPD) in Guangdong Province, China. The results showed that the population genetic differentiation was presented within populations (G = 0.165 8). A hierachical analysis of genetic structure analyzed by molecular variance (AMOVA) revealed that genetic diversity was distributed to populations among regions, within the regions and counties, genetic differentiation among populations in region was in a low level ( $\Phi_{ST} = 0.038$ ). A high level of genetic differentiation occurred in populations within regions( $\Phi_{ST} = 0.240$ ) and within counties( $\Phi_{ST} = 0.269$ ), and total genetic diversity was mostly attributable to diversity within populations in counties. The hypothesis of isolation-by-distance in populations of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA in Guangdong was rejected by computing Mantel correlation coefficient between genetic and geographic distance matrices.

**Key words:** rice sheath blight fungi (*Rhizoctonia solani* AG-1 IA); population structure; genetic differentiation; analyses of molecular variance

立枯丝核菌 Rhizoctonia solani Kühn,有性型:瓜 亡革菌 Thanatephorous cucumeris (Frank) Donk 是一个 广分布的、由多个生活史不同的融合群组成的种复 合体.目前至少已经发现 14 个融合群<sup>[1]</sup>,各个融合 群之间的遗传差异比较明显,各融合群个体具有一 定的遗传差异<sup>[2-5]</sup>,根据形态特征、致病性和分子特性,已经将一些融合群进一步分为不同的融合亚群.

水稻纹枯病是一个世界分布的病害,所有的稻作区都遭受不同程度的危害.水稻纹枯病菌 Rhizoctonia solani AG-1 IA 是立枯丝核菌 R. solani 的一个

**收稿日期:**2003-11-04 作者简介:易润华(1973-),男,讲师,博士.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39870438);广东省自然科学基金资助项目(33985)

融合亚群,位于融合群树状图的顶端<sup>[6]</sup>,严重危害水稻的产量.到目前为止,人们对水稻纹枯病菌田间群体的了解知之甚少,仅 Ogoshi等<sup>[7]</sup>、Banniza等<sup>[8]</sup>、Inagaki<sup>[9,10]</sup>和 Savary等<sup>[11]</sup>做过该方面的研究.要深入了解植物病害流行规律和寄主-病原菌的相互作用关系,在很大程度上是依据病原菌在田间的遗传结构变化,因此,有必要对 R. solani AG-1 IA 的田间群体结构进行深入的调查研究.本研究利用 RAPD 分子标记探讨水稻纹枯病菌群体遗传结构的变化,拟为水稻纹枯病害的防治、病害流行规律的研究提供一些群体遗传信息.

## 1 材料与方法

#### 1.1 样品采集与分离

按棋盘式从广东省 19 个不同的农田生态系统 共采集具纹枯病典型症状的水稻病株样品 259 份, 将病鞘或(和)病叶剪成 10~12 cm 长,装入信封内, 注明水稻品种名称、采集地点. 菌株的分离按周而勋 等[12]的快速分离法分离,共分离水稻纹枯病菌菌株 199 个. 其中从珠江三角洲地区的广州市和中山市 分别采集到 42 和 37 个菌株;从粤北地区的乐昌、乳 源、南雄、曲江和阳山 5 个县市分别采集到 5、7、9、6 和 8 个菌株;从粤东地区的东源、揭西、梅县和河源 4 个县市分别采集到 10、9、5 和 7 个菌株;从粤西地区 的高州、怀集、开平、罗定、雷州、茂名、阳东和湛江 8 县市分别采集到 9、6、6、7、5、6、5 和 10 个菌株. 菌株 在 4 ℃的冰箱中保存,每 3 个月继代活化 1 次.

#### 1.2 RAPD 扩增

DNA 提取按文献[13]进行. 从 100 个 10 bp 的寡聚核苷酸随机引物(SanGon 公司购买)中筛选出了扩增带数多且清晰的引物用于 RAPD 扩增,PCR 反应体系总体积 20  $\mu$ L,工作液含 50 mmol/L KCl,10 mmol/L Tri\(\frac{1}{2}\)HCl,1 g/L Triton X-100,3.0 mmol/L MgCl<sub>2</sub>, Taq DNA 聚合酶 1.0 U(华美生物工程公司),1 pmol/L 的随机引物,6 ng/ $\mu$ L左右 DNA 模板. PCR 扩增经 94℃ 预变性 2.5 min 后进人循环,94℃变性 1 min,36℃复性 1 min,72℃延伸 3 min,38 个循环后 72℃延伸 15 min. PCR 产物在 1×TBE(89 mmol/L Tris,89 mmol/L 硼酸,2 mmol/L 乙二胺四乙酸,pH 8.0)缓冲液下经15 g/L琼脂糖凝胶电泳和溴化乙锭染色后,用凝胶成像系统拍照,打印.

#### 1.3 数据分析

按 RAPD 扩增谱带的阳性和阴性构成 0/1 表征 距阵,基因型多样性用 RAPD 扩增产物的谱带总数 和多态条带数,多态性条带(多态性位点)比率和单位引物多态条带数,谱带表型的 Shannon 多样性指数来反映.

分析居群分化的程度时,按照地理区划将所有菌株分为珠江三角洲、粤东、粤西、粤北4个地区群体,每个地区的不同县市的菌株作为一个亚群.珠江三角洲地区群体分别由广州市、中山市2个县市的菌株组成,粤北地区群体由乐昌、乳源、南雄、曲江和阳山5个县市的菌株组成.粤东地区群体由东源、揭西、梅县和河源4个县市的菌株组成.粤西地区群体由高州、怀集、开平、罗定、雷州、茂名、阳东和湛江8个县市的菌株组成.

根据所有等位基因频率得到各群体间的遗传相似性距阵,采用 NTSYS-PC 中的 SHAN 程序,利用 UP-GMA 法进行聚类,分析各地区内(间)群体的遗传分化. 群体遗传分化程度用遗传分化系数( $G_{ST}$ )来衡量. 利用 POPGENE 32 软件计算总居群基因多样度( $H_T$ )、各居群遗传分化系数( $G_{ST}$ ),居群间的 Nei 无偏遗传距离. 利用 NTSYS-PC 软件中 UPGMA 法进行聚类分析,形成系统树形图.

根据 RAPD 图谱得到 0/1 距阵,利用 AMOVA-pre 软件进行分析,选择简单匹配相似性系数距阵比较群体内、群体间的变异情况,分析群体变异在群体中的分布.采用分子方差分析(analyses of molecular variance, AMOVA)软件 AMOVA 1.55 计算 4 个地区群体间、地区群体内以及 19 个县市群体配对  $\phi_{ST}$ (一个衡量遗传亚分化的指标,类似于  $F_{ST}$ )和重复抽样 9999次检验  $\phi_{ST}$ 的显著性.

用 MXCOMP 程序计算配对  $\phi_{ST}$ 值距阵和地理距离(km)距阵的相关性系数,遗传距离和地理距离的相关性系数. 采用 Mantel 显著性检验分析群体亚分化模式是否符合地理距离隔离模式(isolation-by-distance)<sup>[14]</sup>.

## 2 结果与分析

#### 2.1 基因型多样性

从 100 条随机引物中筛选出 11 条重复性、多态性好的引物用于 PCR 扩增,总共扩增出 109 条 RAPD 带谱,其中多态性位点 105 个,多态性位点的基因频率范围为 0.101~0.989,多态率为 96.33%,所有供试菌株都有独特的 DNA 指纹图谱. 11 条引物检测到的 RAPD 基因位点数目范围为 8~13 个,平均每条引物扩增出 9.5 条多态位点,每个县市群体多态性位点的数目不同(表 1). 菌株所共有的 4 个单一位点

为 S177 - 320、S179 - 600、S189 - 600、S190 - 780.

从表 1 中可以看出,群体平均基因多样性指数 为 0.181 3,变化范围为 0.068 ~ 0.310; Shannon 指数

表 1 19 个县市水稻纹枯病菌群体基因型多样性1)

Tab. 1 Geneotype diversity of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA populations from 19 counties

群体 population	N S	$N_{\rm p}$	P/%
湛江 Zhanjiang	0.309 6 0.433	5 94	82.24
中山 Zhongshan	0.194 8 0.283	7 52	47.71
阳山 Yangshan	0.146 0 0.217	4 44	40.39
阳东 Yangdong	0.160 6 0.238	4 47	43.12
乳源 Ruyuan	0.079 8 0.116	5 21	19.27
曲江 Qujiang	0.245 0 0.369	4 82	75.23
南雄 Nanxiong	0.182 6 0.270	7 54	49.54
梅县 Meixian	0.166 9 0.243	8 46	42.20
茂名 Maoming	0.138 7 0.207	4 43	39.45
罗定 Luoding	0.102 2 0.151	2 29	26.61
雷州 Leizhou	0.175 8 0.260	1 51	46.79
乐昌 Lechang	0.150 3 0.227	3 48	44.04
开平 Kaiping	0.085 3 0.128	7 26	23.85
揭西 Jiexi	0.266 8 0.390	5 74	67.89
怀集 Huaiji	0.068 8 0.102	5 20	18.35
河源 Heyuan	0.176 2 0.264	5 55	50.46
广州 Guangzhou	0.288 8 0.434	85	77.98
高州 Gaozhou	0.279 9 0.417	7 85	77.98
东源 Dongyuan	0.226 5 0.331	3 63	57.80
平均值 average	0.181 3 0.267	3 56	48.99
广东省 Guangdong	0.317 0 0.476	3 105	96.33

1) N 为 Nei 多样性指数, S 为 Shannon 指数,  $N_p$  为多态性位点数, P 为多态位点百分率, P=( 多态性位点数/总位点数)  $\times$  100%

变化范围为 0.103~0.435, 平均值为 0.268, 多态性位点数和多态性位点百分率的变化范围均比较大, 说明纹枯病菌群体存在丰富的基因多样性, 其中在湛江的基因多样性指数、Shannon 指数、多态性位点百分率比其他县市的大, 说明其群体内的遗传多样性最丰富、群体内变异程度都比较大.

### 2.2 群体结构

从表 2 中可以看出,广东省水稻纹枯病菌群体存在着遗传分化的现象( $G_{ST}=0.165~8$ ),4 个地区群体的遗传分化系数比较大,群体间的配对遗传分化系数比较小(表 2),表明广东省群体遗传分化发生在地区群体. 在遗传相似性为 0.9 时,聚类分析将 19 个县市的纹枯病菌群体分为遗传背景不同的 2 个亚群(图 1).

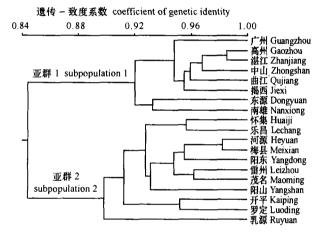


图 1 19 个县市水稻纹枯病菌群体遗传关系聚类图

Fig. 1 Phenogram of genetic relationship among R. solani AG-1 IA populations from 19 counties of Guangdong Province

#### 表 2 广东省四地区的水稻纹枯病菌群体遗传多样性和基因分化及遗传分化系数的配对比较1)

Tab. 2 Genetic diversity, gene differentiation its pairwise comparisons of four populations of Rhizoctonia solani AG-1 IA from Guangdong Province

群体	群体大小	D (0)		77		配对遗传分化系数 pairwise of $G_{ST}$			
population	population size	P/%	$H_{\mathrm{T}}$	$H_{\mathrm{S}}$	$G_{ m ST}$	粤东 east	粤西 west	粤北 north	
珠江三角洲 Zhujiang Delta	79	88.99	0.270 1	0.227 2	0.158 8	0.075 9	0.108 7	0.082 7	
粤东地区 East Guangdong	31	85.32	0.2960	0.209 1	0.293 7			0.0242	
粤西地区 West Guangdong	54	92.66	0.237 2	0.1624	0.315 5				
粤北地区 North Guangdong	35	88.07	0.265 1	0.1607	0.393 6		0.025 7	0.027 6	
广东省 total	199	96.33	0.311 7	0.260 1	0.165 8				

1)P:多态性位点百分数, $H_T:$ 总群体的遗传多样性指数, $H_S:$ 各亚群内遗传多样性指数, $G_{ST}:$ 遗传分化系数

#### 2.3 梯级分析

广东省水稻纹枯病菌群体遗传分化主要分布在3个层次,即地区间、地区内和县市内的群体.通过AMOVA分析109个位点得到的简单匹配相似性系数距阵,结果表明地区间群体分化程度占3.83%,地区

内群体占 23.11%,县市内群体占 73.07%(表 3). 在低水平的统计检验差异不显著的情况下,群体在地区间存在轻微的遗传分化( $\phi_{ST}=0.038$ , P=0.234),在地区内有较高的遗传分化,主要由县市内不同菌株的遗传差异引起的( $\phi_{ST}=0.269$ , P<0.002).

表 3 分子方差分析

Tab. 3 Analysis of molecular variance (AMO	VA)
--	-----

				方差组分	φ <sub>ST</sub> 统计	方差组分百分率	
变异来源 source of variation	$\boldsymbol{v}$	SS	MS	variance	$oldsymbol{\phi}_{ ext{ST}}$	percentage of variance	$P^{1)}$
				component	statistics	component/%	
地区群体间 among populations from the same area	3	281.514	93.838	0.665	0.038	3.83	0.234
地区群体内 within population in same area	15	607.546	40.503	4.014	0.240	23.11	< 0.002
县市群体内 within population in same counties	140	1 776.915	12.692	12.692	0.269	73.07	< 0.002

1)500 次随机抽样处理获得大于或等于观察值的概率

#### 2.4 遗传分化与地理距离的关系

通过 MXCOMP 程序比较配对  $\phi_{ST}$ 值距阵和地理距离(km)距阵,得到二者关系图(图 2),从图中可以看出,数据点比较分散,没有明显的规律性,相关系数 r=-0.093. 19 个县市水稻纹枯病菌群体的绝大部分配对  $\phi_{ST}$ 值在 P<0.05 水平时均显著大于0(表4),这说明不同县市的群体间存在遗传变异. 经Mantel 显著性检验分析进一步说明群体间的地理距离和遗传距离间缺少相关性(P=0.151). 说明广东省水稻纹枯病菌群体的地理距离和遗传距离之间没有明显的相关性,群体分化不符合地理距离隔离模式。

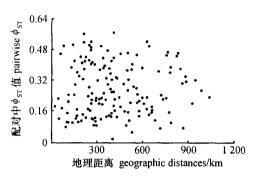


图 2 19 个县市的水稻纹枯病菌群体配对 ф<sub>st</sub>值与地理距离 的相关性

Fig. 2 Correlation between  $\phi_{ST}$  values and geographical distances among each pairs of R. solani AG-1 IA populations from 19 counties of Guangdong Province

表 4 19 个群体的配对  $\phi_{ST}$ (对角线以下)和地理距离(km,对角线以上) $^{1}$ 

Tab. 4 PairwiseфST (below diagonal) and geographical distances (in km, above diagonal) of 19 populations

PP	GZ	ZS	IС	RY	NX	QJ	YS	DY	JX	MX	НҮ	GaoZ	НJ	KP	ID	IZ	MM	YD	Z)
CZ		99.1	307.1	252.6	341.8	242.7	222.9	245.2	371.5	445.8	222.9	401.2	198.1	148.6	282.3	584.5	421.0	277.4	520.1
<b>ZS</b>	0.050		406.2	346.7	406.2	336.8	322.0	289.8	354.2	465.6	267.5	386.4	284.8	109.0	272.4	552.3	393.8	235.3	490.4
LC	0.435	0.400		59.4	138.7	76.8	252.6	260.1	435.9	401.2	257.6	614.2	252.6	492.9	455.7	817.3	648.9	549.8	750.5
RY	0.407	(-0.353)	(0.030)		163.5	49.5	109.0	262.5	416.1	401.2	252.6	564.7	203.1	386.4	401.2	762.8	596.9	492.9	700.9
NX	0.124	0.183	0.494	0.499		104.0	242.7	210.5	334.4	277.4	242.7	708.3	388.8	495.3	547.4	906.5	<b>738</b> .1	614.2	842.1
QJ	0.136	0.120	0.359	0.285	0.191		146.1	215.5	371.5	354.2	208.0	584.5	235.3	381.4	423.5	757.9	614.2	500.3	718.3
YS	0.419	0.419	0.123	0.199	0.471	0.354		331.9	487.9	490.4	317.0	470.6	109.0	307.1	312.1	646.4	507.7	396.3	609.36
DY	0.198	0.250	0.519	0.518	0.218	0.230	0.476		158.5	188.2	24.8	651.4	378,9	383.9	500.3	829.7	666.2	515.2	767.8
JX	0.106	0.108	0.359	0.325	0.084	0.140	0.339	0.175		128.8	173.4	762.8	530.0	485.4	626.6	926.3	770.3	861.9	866.9
MX	0.402	0.411	0.133	0.141	0.474	0.333	0.149	0.457	0.311		208.0	847.0	554.8	564.7	688.5	1016.0	852.0	693.5	965.9
HY	0.383	0.377	0.161	0.159	0.445	0.320	0.182	0.459	0.296	0.016		626.6	361.6	361.6	480.5	807.4	644.0	490.4	743.0
CanZ	0.129	0.111	0.225	0.187	0.150	0.098	0.226	0.163	0.107	0.197	0.191		366.6	279.9	163.5	250.2	44.6	173.4	136.2
HJ	0.456	0.439	0.071	0.246	0.561	0.384	0.212	0.566	0.365	0.259	0.231	0.272		255.1	205.6	564.7	401.2	326.9	520.1
KP	0.394	0.378	0.241	0.320	0.501	0.381	0.321	0.502	0.278	0.134	0.199	0.227	0.307		178.3	445.8	287.3	109.0	383.9
ID	0.422	0.416	0.228	0.237	0.517	0.382	0.274	0.496	0.328	0.119	0.152	0.230	0.329	0.073		361.6	193.2	153.6	297.2
IZ	0.401	0.373	(0.101)	0.195	0.458	0.338	0.099	0.449	0.295	0.152	0.116	0.166	0.173	0.168	0.197		168.4	317.0	91.6
MM	0.439	0.434	0.158	0.211	0.495	0.370	0.222	0.489	0.371	0.207	0.182	0.201	0.264	0.282	0.243	(0.065)		163.5	104.0
YD	0.401	0.387	0.098	0.047	0.448	0.311	0.130	0.464	0.317	(0.069)	0.077	(0.148)	0.265	0.301	0.220	0.119	0.118		260.1
ZJ	0.102	0.083	0.258	0.215	0.116	0.128	0.243	0.161	0.085	0.218	0.204	(0.014)	0.299	0.221	0.250	0.171	0.228	0.199	

<sup>1)</sup> PP:群体 GZ:广州, ZS:中山, LC:乐昌, RY:乳源, NX:南雄, QJ:曲江, YS:阳山, DY:东源, JX:揭西, MX:梅县, HY:河源, GaoZ:高州, HJ:怀集, KP:开平, LD:罗定, LZ:雷州, MM:茂名, YD:阳东, ZJ:湛江. 除括号内数值外,所有  $\phi_{ST}$ 与 0 的差异显著(P<0.05)

## 3 讨论

日本学者 Kuninaga 等<sup>[15]</sup>通过比较 *R. solani* 的 DNA 序列,发现水稻纹枯病菌中的 G+C含量高于其他融合群,认为菌株间的遗传差异非常小,属于一个同质群. 但是,后来的研究却发现水稻纹枯病菌菌株间存在丰富的遗传差异<sup>[16,17]</sup>. 我们在研究广东省水稻纹枯病菌群体遗传多样性时,也发现菌株的遗传距离差异很大,平均遗传距离为0,429 2.

通过 RAPD 扩增片段差异的分析结果表明,广 东省水稻纹枯病菌群体发生了明显的地理分化(Gsr =0.165 8). 水稻纹枯病菌群体在广东省不同县市 存在明显的差异,群体间的基因交流可能受到了一 定程度的限制. 广东省水稻纹枯病菌群体遗传分化 模式不符合地理距离模式,可能是群体间的基因交 流程度足够克服选择作用的影响[18]. 但是地理距离 相隔很远的群体却有比较相近的遗传关系,这可能 是由于人为因素(频繁的种质资源交流)引起的. 广 东省水稻纹枯病菌群体内的大部分变异都存在于不 同县市群体内,说明纹枯病菌群体具有相当快的进 化潜能. 根据我们的数据表明,在较小的空间范围 内,水稻纹枯病菌由许多 RAPD 基因型不同的菌株 构成. 由此推断,水稻纹枯病菌群体是由多个无性系 组成,由于地理群体间频繁的基因流(基因迁移)使 每个无性系在空间分布上以镶嵌式出现,这与 Rosewich 等[19]的推断基本一致.

#### 参考文献:

- [1] CARLING D E. Grouping in *Rhizoctonia solani* by hyphal anastomosis reaction [A]. SNEH B, JABAJI-HARE S, NEATE S, et al. Rhizoctonia species: taxonomy, molecular biology, ecology, pathology, and disease control [C]. Boston: Kluwer Academic, Dordrecht, 1996.37 47.
- [2] KUNINAGA S, NATSUAKI T, TAKEUCHI T, et al. Sequence variation of the rDNA ITS regions within and between anastomosis groups in *Rhizoctonia solani* [J]. Current Genetic, 1997, 32: 237 243.
- [3] VILGALYS R, GONZALEZ D. Ribosomal DNA restriction fragment length polymorphism in *Rhizoctonia solani* [J]. Phytopathology, 1990,80:151-158.
- [4] YANG J, KHARBANDA P D, WANG H, et al. Characterization, virulence, and genetic variation of *Rhizoctonia solani* Ag-9 in Alberta[J]. Plant Disease, 1996,80:513 518.
- [5] ANDERSON N A. The genetics and pathology of *Rhizoctonia* solani[J]. Ann Rev Phytopathol, 1982, 20:329 – 347.
- [6] KUNINAGA S. DNA base sequence complementary analysis [A]. SNEH B, JABAJI-HARE S, NEATE S, et al. Rhizoctonia species: taxonomy, molecular biology, ecology, pathol-

- ogy and disease control[C]. Boston: Kluwer Academic, Dordrecht, 1996. 73 80.
- [7] OGOSHI A, UI T. Diversity of clones within an anastomosis group of *Rhizoctonia solani*. Kühn in a field [J]. Ann Phytopathol Soc Japan, 1983,49: 239 – 245.
- [8] BANNIZA S, SY A A, BRIDGE P D, et al. Characterizaction of populations of *Rhizoctonia solani* in paddy rice fields in Cête d'Ivoire[J]. Phytopathology, 1999,89:414 – 420.
- [9] INAGAKI K. Dispersal of rice sheath blight fungus, Rhizoctonia solani AG-1(IA), and subsequent disease development in paddy fields, from survey of vegetative compatibility groups [J]. Mycoscience, 1998, 39:391 – 397.
- [10] INAGAKI K. Outbreak of rice Sclerotium diseases in paddy fields and physiological and ecological characteristics of these causal fungi[J]. Scientific Reports of the Faculty of Agriculture, Meijo University, 2001, 37:57 - 66.
- [11] SAVARY S, CASTILLA N P, ELAZEGUI F A, et al. Direct and indirect effects of nitrogen supply and disease source structure on rice sheath blight spread [J]. Phytopathology, 1995,85(9): 959 - 965.
- [12] 周而勋,杨 媚.从植物病组织中分离立枯丝核菌的快速、简便技术[J].华南农业大学学报,1998,19(2):125-126.
- [13] 易润华,梁承邺,朱西儒,等.不同品种水稻纹枯病菌 遗传多样性及致病力[J]. 华南农业大学学报(自然科学版),2002,23(2):22-26.
- [14] ET-TOUIL K, BERNIER L, BEAULIEU J, et al. Genetic structure of *Cronartium ribicola* populations in eastern Canada [J]. Phytopathology, 1999,89:915 – 919.
- [15] KUNINAGA S. YOKOSAWA R. DNA base sequence homology in *Rhizoctonia species* Kühn. I: Genetic relatedness within anastomosis group 1 [J]. Ann Phytopathol Soc Japan, 1982,48:659 667.
- [16] LIU Z L, SINCLAIR J B. Differentiation of intraspecific groups within anastomosis group 1 of *Rhizoctonia solani* using ribosomal DNA internal transcribed spacer and iso-zyme comparisons[J]. Canadian Journal of Pant Pathology, 1993, 15; 272 – 80.
- [17] VILGALYS R, GONZALEZ D. Ribosomal DNA restriction fragment length polymorphism in *Rhizoctonia solani* [J]. Phytopathology, 1990,80:151 – 158.
- [18] ENDLER J A. Geographic variation, speciation and clines [M]. New Jersey: Princenton University Press, 1977.1 – 246.
- [19] ROSEWICH U L, PETTWAY R E, MCDONALD B A, et al. High levels of gene flow and heterozygote excess characterize *Rhizoctonia solani* AG-1 IA (*Thanatephorus cucumeris*) from Texas[J]. Fungal Genetic Biology, 1999, 28: 148 159.

【责任编辑 周志红】