



大豆灰斑病菌基因组学的研究进展

顾鑫^{1,2}, 刘伟¹, 朱志国¹, 徐礼英¹, 孟雪¹, 童婷婷¹, 姜淑华¹, 丁俊杰²

(1. 芜湖职业技术学院, 安徽 芜湖 241003; 2. 黑龙江省农业科学院 佳木斯分院, 黑龙江 佳木斯 154007)

摘要:由 *Cercospora sojina* K. Hara 引起的大豆灰斑病菌具有生理小种多、爆发性强等特点。近些年随着抗病品种选择压力的增大, 大豆灰斑病菌也随之变异, 导致了生产上品种抗性丧失, 化学防治效果差等诸多问题。前期国内外科学家主要把研究焦点集中在大豆灰斑病菌的抗病亲本筛选、生理小种鉴定及病害发生规律等传统研究手段上, 目前随着分子生物学技术的快速发展, 越来越多的新技术、新手段应用到大豆灰斑病菌的研究中, 但相较于其它作物的病原菌, 其研究不仅少而且不够深入。本文综述了近几年国内外大豆灰斑病菌基因组、比较基因组学及转录组学等最新研究成果, 以期对大豆灰斑病菌的进化、侵染机制及与寄主互作机制的进一步研究提供参考。

关键词: 大豆灰斑病菌; 全基因组测序; 比较基因组学; 毒力差异基因

Review on the Genomics of Soybean Frogeye Leaf Spot Pathogen (*Cercospora sojina*)

GU Xin^{1,2}, LIU Wei¹, ZHU Zhiguo¹, XU Liying¹, MENG Xue¹, TONG Tingting¹, JIANG Shuhua¹, DING Junjie²

(1. Wuhu Institute of Technology, Wuhu 241003, China; 2. Jiamusi Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi 154007, China)

Abstract: The soybean Frogeye Leaf Spot (FLS) disease caused by the fungus *Cercospora sojina* Hara (*C. sojina*) has many and strong infectivity and physiological race differentiation. In recent years, with the increase of selection pressure, the new race has emerged in Heilongjiang province, it not only exhibited an increasing frequency of isolation from the field but also showed high virulence. Its emergence had led to the loss of resistance in some soybean varieties. Previous studies focused on the traditional research methods such as screening resistant parents, identification of physiological races and occurrence rules of diseases. However, in recent years, with the rapid development of molecular biology technology and bioinformatics analysis based on the research of *C. sojina*. However, compared with other crop diseases, the genomic research of *C. sojina* is not only less but also not deep enough. This paper reviewed the latest research results of genome, comparative genomics and transcriptomics of *C. sojina* in recent years, in order to provide reference for further research on the evolution, infection mechanism and host interaction mechanism of *C. sojina*.

Keywords: *Cercospora sojina*; genome sequencing; comparative genomics; virulence differential gene

由 *Cercospora sojina* Hara (*C. sojina*) 引起的大豆灰斑病是一种世界性病害^[1], 该病在世界上所有大豆产区均有发生。随着气候的变化及种植结构的改变, 大豆灰斑病逐渐由南向北蔓延, 而冬季温度升高、感病品种的大面积种植及保护性耕作推广 (土壤表面残留含有病原体的植物残骸), 均是导致该病发生率增加的因素^[2]。目前, 防治大豆灰斑病的主要途径为种植抗病品种和化学防治^[3], 但这两种防控措施都有弊端, 美国在全球范围内最先开展了抗病基因的定位与应用, 迄今为止, 遗传宿主抗性已被确定为单个显性基因 (*Rcs1*、*Rcs2* 和 *Rcs3*)。然而, *Rcs1* 和 *Rcs2* 的寿命分别为 10 年和 16 年^[4]。*Rcs3* 基因座在美国的大豆抗病育种中已经使用了 20 多年^[4]。目前, 随着大豆灰斑病菌生理小种的高度变异, 使抗病品种的抗病性很快丧失, 而化学防

治除了对环境有影响外, 在很多地区也发现病原菌对甲氧基丙烯酸酯类、醌外抑制剂 (Qo I) 类杀菌剂产生抗药性^[5]。同时有研究表明, 能够普遍提高作物抗性的 Si 元素, 在大豆灰斑病上的应用效果也不佳^[6]。在中国东北春大豆主产区, 大豆灰斑病菌受气候环境变化、抗病品种的广泛应用和化学药剂防治等多重选择压力的影响, 生理小种经历了快速进化和正向选择, 目前已报道了 15 个生理小种。科学家采用 EST-SSRs (简单序列重复) 以确定这些小种的基因型结构, 发现新小种 Race15 与 Race1 在遗传上接近, 此外它们还具有相似的致病反应类型^[7]。在这些小种中, 新小种 Race15 被认为是优势小种, 出现频率为 36%, 高于之前的优势小种 Race1^[7-8]。以往的研究表明, 大豆灰斑病菌可以灵活地适应环境和宿主的变化^[9-10], 正是由于这种变化进而导致

收稿日期: 2023-06-13

基金项目: 安徽高校自然科学研究项目 (2022AH040297); 安徽高校质量工程技能大师工作室 (2022jnds064); 黑龙江省自然科学基金 (LH2021C091); 安徽省科技创新平台培育项目 (Kjcxpt202007); 芜湖职业技术学院创新团队项目 (wzykytd202201)。

第一作者: 顾鑫 (1980—), 男, 博士, 副教授, 主要从事大豆病害研究。E-mail: guxin1111@163.com。

通讯作者: 丁俊杰 (1974—), 男, 博士, 研究员, 主要从事大豆病害研究。E-mail: me999@126.com。

了大豆灰斑病的防治效果不佳。

近些年随着分子技术的迅猛发展,测序成本逐渐降低,科学家们在大豆灰斑病全基因组测序、比较基因组学、转录组学及全基因组关联分析等领域开展了广泛的研究,但与其它主要作物真菌病害相比,研究仍有所欠缺。鉴于以上原因,本文对国内外大豆灰斑病菌的基因组学研究进展进行了归纳、分析和总结,并对研究趋势进行了展望,以期为大豆灰斑病菌的后续研究提供一定的参考。

1 大豆灰斑病菌全基因组测序研究进展

1.1 大豆灰斑病菌基因组遗传信息及特征

随着分子技术的发展,许多作物病害遗传信息均已相继被解开,灰斑病的侵染机制和遗传信息已相继开展。大豆灰斑病是一种由尾孢菌属侵染引起的病害,大多数尾孢菌属真菌可以产生一种非特异性的有色真菌毒素-尾孢菌素,这种毒素对与尾孢菌属真菌侵染寄主起着至关重要的作用^[11],但采用传统的尾孢菌素测定方法却没有发现大豆灰斑病菌分泌尾孢菌素^[12],这就需要根据其基因组遗传信息明确其是否含有尾孢菌素生物合成基因。近些年,国内外科学家开展了大豆灰斑病的全基因组测序工作。Luo 等^[13]于 2019 年对中国的大豆灰斑病菌 Race1 进行了全基因组测序,在灰斑病基因组中鉴定到了 1 个包含 8 个尾孢菌素生物合成基因的基因簇。这 8 个基因与烟草黑胫病菌 (*C. nicotianae*) 尾孢菌素生物合成基因具有高度的氨基酸序列相似性,且具有相同的串联顺序,在侵染过程的转录组测序中,这 8 个基因显著上调,表明灰斑病菌在侵染过程中可能产生尾孢菌素,只是用传统的尾孢菌毒素分离方法没有发现。并通过 DNA 甲基化研究首次发现灰斑病菌 Race1 基因组含有 4-甲基胞嘧啶 (m4C) 和 6-甲基腺嘌呤 (m6A)。Gu 等^[14]对大豆灰斑病菌 Race15 菌株进行了 *denovo* 测序, Race15 是黑龙江省新出现的小种,其毒力强于 Race1 菌株,前人推断是由 Race1 进化而来^[7],其测序组装的基因组序列为 40.12 Mb,与仅有的测序菌株相比显著大于 FLS21^[15] (美国菌株) 和 S9^[16] (美国菌株) 的基因组测序结果,与 Race1 (中国菌株)^[13] 的基因组大小相近,这可能是由于中国菌株的测序时测序技术的进步有关,但也无法排除生态环境、选择压力不同而导致的基因组差异。

1.2 大豆灰斑病致病相关基因的功能注释

研究发现大豆灰斑病菌 Race1 和 Race15^[13] 基因组均缺少碳水化合物结合结构域 (CBM), CBMs 含量显著低于其他植物病原真菌^[14]。CBMs 广泛存在于真菌与卵菌中,它们在酶降解不溶性多糖 (如植物细胞壁的组分) 中起着核心作用, CBMs 能够通过将酶的催化区域锚定在不溶性纤维素上来提高酶的效率^[17], 因此推断缺少 CBMs 使灰斑病菌分解植物细胞壁的效率降低,可能是导致侵染过程缓慢的原因之一。与 Race1 菌株富含最多的羟基糖苷 GH109 家族酶 (glycoside hydroxylase GH109 family) 相比, Gu 等^[14]发现 Race15 菌株基因组中富含最多的是糖水解酶 3 (GH3) 家族酶, 编码最多的为 β -葡萄糖苷酶 (β -glucosidase), 该酶在病斑处具有显著活性, 并且与真菌致病性显著相关, 这种酶被证实能够分解寄主细胞壁的纤维素, 从而有助于真菌的侵染^[18]。植物细胞壁是植物防止病原菌入侵的重要屏障, 而侵染过程中病原菌产生的细胞壁降解酶是决定入侵是否成功的重要因子, 细胞壁降解酶不仅是病原菌主要致病因子, 而且也是寄主抗病反应的主要诱导因子, 其活性与病原菌的致病性、植物的抗病性有一定关系。所以推测这可能是 Race15 毒性强于 Race1 的原因之一。

大豆灰斑病菌基因组编码了大量的非核糖体肽合成酶 (NRPS)、聚酮化合物酶 (PKS) 和萜烯 (terpene), 与 Race1 相比 Race15 含有 I 型聚酮化合物-非核糖体肽杂合酶 (t I pks-nrps)。Tokuoka 等^[19]验证了 PKS-NRPS 基因是参与产生环匹阿尼酸 (CPA, 一种由青霉菌和曲霉菌产生的真菌毒素) 所必需的因子。稻瘟病菌 PKS-NRPS 编码基因 *ace1* 只能在侵染水稻植株叶片时表达, 并且 PKS-NRPs 蛋白不被宿主植物识别, 从而使寄主植物的抗性失效^[20]。Zeng 等^[21]采用 Illumina GA IIx 测序技术对美国乔治亚洲的大豆灰斑病菌株 S9 进行了基因组粗略测序, 发现其基因组含有参与菌丝体生长发育, 生长素生物合成及 ABC 转运蛋白 (ATP-binding cassette transporters), 其中 ABC 转运蛋白是灰斑病基因组中最大的一组分子功能类别, ABC 转运蛋白被证实与真菌的耐药性显著相关, 其耐药机制是通过增加主动外排系统来降低药物在真菌内的胞内浓度。该机制在多种植物和动物病原体中发挥作用, 并归因于 ABC 转运蛋白活性的增加^[22]。

2 比较基因组学揭示灰斑病菌株进化关系

2.1 大豆灰斑病菌在真菌进化中的地位

大豆灰斑病有性阶段为球腔菌属, Zeng 等^[15]将灰斑病的基因组序列与球腔菌属植物病原真菌小麦壳针孢叶枯病菌 (*Mycosphaerella graminicola*)、香蕉黑条叶斑病菌 (*Mycosphaerella fijiensis*)、松针红斑病菌 (*Mycosphaerella pini*)、杨壳针孢溃疡菌 (*Mycosphaerella populorum*) 进行比较基因组分析,发现与其他 4 种真菌基因组相比,在灰斑病基因组中鉴定到了高度丰富的参与细胞分裂和氧化还原的基因,在 *Mycosphaerella graminicola*、*Mycosphaerella fijiensis* 的基因组中发现了更多的双组分反应调节因子,表明这两种真菌可能比灰斑病进化得更高级。

在灰斑病中没有发现具有转录抑制因子和枯草杆菌蛋白酶功能的基因,但在其他真菌基因组中却被发现,枯草杆菌蛋白酶与真菌的营养吸收及与寄主的互作有关,还与真菌本身生长发育的生理过程有关^[23]。对侵染过程的转录组测序表明这 8 个基因显著上调,说明灰斑病菌在侵染过程中可能产生尾孢菌素,只是用传统的尾孢菌毒素分离方法没有发现。Luo 等^[13]对大豆灰斑病菌 Race1 进行了进化分析与同线性分析,发现大豆灰斑病菌与玉米灰斑病菌 (*Cercospora zea-maydis*) 的进化关系最近,与其同源性达到了 79.9%。同时发现大豆灰斑病菌与非植物病原真菌构巢曲霉菌和粗糙链孢菌的遗传距离虽然很远,但是还是分别有 47.18% 和 43.07% 的同源基因。由于灰斑病在进化上与非植物病原真菌相距甚远,推测灰斑病基因组中可能发生了基因家族扩张,这是植物病原真菌进化过程中的共同事件,最终使灰斑病成为植物病原真菌^[24]。

2.2 大豆灰斑病菌不同菌株毒力差异基因

Gu 等^[14]对大豆灰斑病强毒力菌株 Race15 和弱菌株 Race1 菌株进行了比较基因组分析,通过共线性分析发现虽然 Race15 和 Race1 基因组相互的覆盖度较好,但也存在着大量的移位、倒置和移位兼倒置的现象,通过共线性分析表明,推测这两个菌株可能在进化过程中在选择压力下经历了基因组结构变异,导致一些编码基因功能改变,甚至可能导致一些功能蛋白改变,最终导致两者毒力出现差异。随后通过 Core-pan 基因分析,着重对 Race15 的特有基因功能进行分析,将 Race15 特有基因在毒

力相关的 4 个数据库 PHI、CAZymes、分泌蛋白及次生代谢物质数据库中进行注释及预测,41 个毒力相关基因主要与毒力减弱、自然致病力、NRPS、Tlpks、 α -l-fucosidase、 β -1, 3-glucanase、 β -xylanase 等类别有关。

3 GWAS 技术在大豆灰斑病菌中的应用

3.1 大豆灰斑病菌重测序鉴定及进化树的构建

全基因组关联分析 (Genome-Wide Association Studies, GWAS) 是近些年基因组学研究的热点,但直到 2013 年 Dalman 等^[25]才首次把 GWAS 技术应用到植物病原菌研究领域, GWAS 技术能够将自然群体的复杂性状,如:药剂敏感性、致病性、次级代谢物产生、逆境的应答机制、抗病性等和基因型之间建立稳固的关联,通过分析全基因组多态位点找出性状差异原因。目前只有 Gu 等^[14]对不同大豆灰斑病菌毒力差异菌株开展了 GWAS 分析,其以 Race15 作参考基因组,对不同毒力的 30 个菌株进行了重测序检验,用测得的 SNPs 位点构建进化树,发现从偏北地区 (黑龙江省北部) 采集的 JS、SB、JY 和 Race15 等菌株,其毒力较高,导致以前的无病区发展成了重病区。同时,在东北春大豆产区南部 (吉林省) 采集到的 WQ、JH 和 DH 菌株毒力值较低,推测是因为大豆种植带由南向北转移。随着抗性品种和环境的变化,导致了大豆灰斑病菌的遗传和毒力变异,产生了新的生理菌株^[26]。

3.2 通过 GWAS 筛选出的毒力相关基因功能注释

GWAS 在真菌全基因组水平上广泛地发掘多个与毒力差异显著相关的等位基因,但是往往需要采集大量的真菌群体样本,才能筛选出毒力差异基因和 SNP 标记,以往采用单一的筛选方法,容易造成筛选出的基因可信度低、范围大、可用性差等问题,针对以上问题 Gu 等^[14]采用 3 种方法 (应用 plink 获得的至少 1 个 SNP 与毒力表型相关联相关基因;发生非同义 SNP > 50 的毒力相关基因;在强弱毒力组之间具有显著差异的非同义 SNP 基因) 对筛选出的基因取交集,缩小了关键基因的选择范围,其共获得了 5 个重要的候选基因。属于 GH78 家族的 α -L-鼠李糖苷酶。能够结合糖基水解酶,帮助真菌降解木质纤维素,以提高其入侵几率^[27]。它对真菌侵染过程中克服皂苷介导的植物防御系统起着至关重要的作用^[28]。植物皂苷是可以抑制真菌生长的糖基化合物,某些植物病原菌可以通过水解去除皂苷的糖基部分来解除其对真菌的毒性作用,从而避

免了皂苷的抗真菌特性^[29]。A00784 基因在 CAZy 数据库中被注释为纤维二糖脱氢酶,纤维二糖脱氢酶被证实参与对植物细胞壁的纤维素降解^[30],剩余 3 个基因均被预测为 NRPS,NRPS 被证明参与毒素的合成^[31-32]。例如,玉米小斑病菌 (*Cochliobolus carbonum*) 产生的 HC-毒素、苹果斑点落叶病菌 (*Alternaria alternata*) 产生的 AM-毒素。将 NRPS 基因敲除,将会阻碍毒素的合成从而导致这些菌株的毒力丧失^[33-34]。同时还发现突变菌株在 PDA 培养基上菌落出现了白化现象,说明其还影响了真菌黑色素合成^[35]。

4 大豆灰斑病菌转录组学的研究进展

转录组学可以为比较组学、全基因组学、全基因组关联分析等提供佐证和补充。大豆灰斑病菌侵染大豆的过程非常缓慢,很难收集到足够测序的样本。Liu 等^[36]采取稻瘟病研究中常用的氮饥饿培养基模拟灰斑病菌的侵染过程。Luo^[13]利用氮元素限制培养 24 和 48 h 的菌丝体,通过 RNA 测序进行转录组分析发现参与色素生物合成的关键基因显著上调。并且在进一步的环状单磷酸腺苷培养得到证实,这些数据进一步支持了大豆灰斑病菌产生的色素参与其毒性的假设。Gu 等^[37]对两个毒力不同的灰斑病菌株 Race1 (弱) 和 Race15 (强) 进行差异基因表达分析,Race1-LN *vs.* Race1-CK 中共有 672 个基因表达差异显著,其中上调基因 378 个,下调基因 294 个。Race15-LN *vs.* Race15-CK 中共有 344 个基因表达差异显著,其中上调基因 124 个,下调基因 220 个。从以上数据可以看出 Race1 在氮饥饿胁迫下产生的差异基因约是 Race15 的 2 倍,由此可见 Race1 对于氮饥饿处理的敏感度高于 Race15,表明持续的逆境压力使得 Race1 的基因表达发生更加剧烈的变化,甚至可能影响该菌株的生理状态。

Gu 等^[37]采取比较转录组学的方法对 Race15 菌株和 Race1 菌株进行分析,强毒力菌株和弱毒力菌株在氮饥饿处理之前其中的上调差异表达基因小柱孢酮脱水酶(SCD)和 1,3,8-三羟基萜还原酶基因(THR)在 PHI 数据库中均被注释为毒力升高,还有一些 PKS,它们均参与黑色素的合成^[29],黑色素被证实多个真菌中与紫外线抗性^[38]、毒力^[39]、附着枝的渗透压^[40]有着密切的关系。在氮饥饿处理之后,Race15 与 Race1 菌株相比有 31 个差异表达基因与毒力相关。其中比较重要的上调差异表达基因为 Vtc4,它在 PHI 数据库中被注释为增加毒

力,同时它是 Race15 的特有基因,并且在毒力相关的绿色模块中也发现了 Vtc4。敲除 Vtc4 会干扰黑色素的形成并减弱毒力^[27]。随后其通过加权基因共表达网络分析毒力相关基因调控模式,发现毒力相关模块共有 36 个毒力相关基因,主要注释为 β -1,3-葡聚糖酶、NRPS、 α -甘露糖基转移酶和 β -1,4-木聚糖等,这些基因主要参与真菌色素的生物合成、植物细胞壁纤维素和木质素水解以及真菌的形态构建等^[29]。

5 建议与展望

大豆灰斑病作为全球大豆生产的主要病害,其基因组的信息对研究大豆的感染机制、进化机制、抗病基因的定位及未来的防治策略制定奠定了重要基础。大豆灰斑病菌生理小种众多,各国鉴定小种所采用的鉴别寄主互不相同^[41],导致各国的生理小种没有可比性,这也就导致了抗病亲本的相互交流不畅。下一步应对不同小种的毒力、基因组信息及进化进行分析,明确小种之间的毒力差异基因。通过对大豆灰斑病侵染机制的研究,根据“基因对基因假说”着重对大豆抗灰斑病基因进行精细定位,在生产中才更加具有研究意义。另外科学家们虽然筛选出了毒力差异基因,但范围较广,没有进行试验验证,距离应用仍然有很长的距离,这也是以后需要研究的方向之一。同时单一的基因组学研究已经不能满足研究需要,可以结合代谢组学、蛋白质组学等多组学开展研究,这几类研究存在着相互依赖的关系,它们分析和探索基因表达模式,研究蛋白质的结构和功能,以及代谢反应的动态调节机制,研究这些组学的关系有助于开发防治大豆灰斑病的新药剂,也能够更深入地理解基因的调控机制,从而解析侵染机制,为更好地防治大豆灰斑病提供新的路径。随着国内大豆面积的减少,大豆灰斑病的研究也有减少趋势,但大豆是我国重要的油料作物,希望国内科学家能够集中研究优势,将分子研究进一步与生产相结合,稳步推进大豆灰斑病研究。

参考文献

[1] BARRO J P, NEVES D L, DEL PONTE E M, et al. Frogeye leaf spot caused by *Cercospora sojina*: A review [J]. Tropical Plant Pathology, 2023, 48 (4): 363-374.

[2] SHARMA A, SINGH A, BADIYAL A, et al. Standardization of growth media and temperature for rapid growth of *Cercospora sojina*

causing frogeye leaf spot of soybean[J]. Indian Phytopathology, 2023, 76(2): 651-656.

[3] BARRO J P, DEL PONTE E M, ALLEN T W, et al. Efficacy and profitability of fungicides for managing frogeye leaf spot on soybean in the United States: A 10-year quantitative summary[J]. Plant Disease, 2023, 107(11): 3487-3496.

[4] MCDONALD S C, BUCK J W, LI Z. Pinpointing Rcs3 for frogeye leaf spot resistance and tracing its origin in soybean breeding[J]. Molecular Breeding, 2023, 43(6): 49.

[5] PIÑEROS-GUERRERO N, NEVES D L, BRADLEY C A, et al. Determining the distribution of QoI fungicide-resistant *Cercospora sojina* on soybean from Indiana[J]. Plant Disease, 2023, 107(4): 1012-1021.

[6] NASCIMENTO K J T, DEBONA D, REZENDE D, et al. Changes in leaf gas exchange and chlorophyll a fluorescence on soybean plants supplied with silicon and infected by *Cercospora sojina* [J]. Journal of Phytopathology, 2018, 166(11/12): 747-760.

[7] 丁俊杰, 顾鑫, 杨晓贺, 等. 黑龙江省大豆灰斑病菌生理小种及遗传关系分析[J]. 中国农业科学, 2012, 45(21): 4377-4387. (DING J J, GU X, YANG X H, et al. Analysis of race and genetic relationship of *Cercospora sojina* in Heilongjiang Province [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(21): 4377-4387.)

[8] SUN M, NA C, JING Y, et al. Genome-wide association analysis and gene mining of resistance to China race 1 of frogeye leaf spot in soybean[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 867713.

[9] DOGRA P, SINGH A, BANYAL D K. Survival of *Cercospora sojina* causing frogeye leaf spot of soybean and impact of weather factors on the disease development[J]. Plant Disease Research, 2020, 35(1): 14.

[10] HARRELSON B C, KEMERAIT R C, CULBREATH A K, et al. Assessment of quinone outside inhibitor sensitivity and frogeye leaf spot race of *Cercospora sojina* in Georgia soybean [J]. Plant Disease, 2021, 105(10): 2946-2954.

[11] ARANTES M R, DIAS L P, COSTA J H, et al. Gene expression during development and overexpression after *Cercospora kikuchii* and salicylic acid challenging indicate defensive roles of the soybean toxin[J]. Plant Cell Reports, 2020, 39(5): 669-682.

[12] GOODWIN S B, DUNKLE L D, ZISMANN V L. Phylogenetic analysis of *Cercospora* and *Mycosphaerella* based on the internal transcribed spacer region of ribosomal DNA[J]. Phytopathology, 2001, 91(7): 648-658.

[13] LUO X, CAO J, HUANG J, et al. Genome sequencing and comparative genomics reveal the potential pathogenic mechanism of *Cercospora sojina* Hara on soybean[J]. DNA Research, 2018, 25(1): 25-37.

[14] GU X, DING J, LIU W, et al. Comparative genomics and association analysis identifies virulence genes of *Cercospora sojina* in soybean[J]. BMC Genomics, 2020, 21(1): 172.

[15] ZENG F, LIAN X, ZHANG G, et al. A comparative genome analysis of *Cercospora sojina* with other members of the pathogen genus *Mycosphaerella* on different plant hosts[J]. Genomics Data, 2017, 13: 54-63.

[16] GUPTA P K. Current status of Cercosporoid fungi in India, effective management strategies and future directions [J]. Indian Phytopathology, 2022, 75(2): 304-313.

[17] 魏晓凤, 范翰, 马俊, 等. 碳水化合物结合结构域的研究进展 [J]. 齐鲁工业大学学报, 2022, 36(2): 13-19. (WEI X F, FAN H, MA J, et al. Research progress of carbohydrate-binding modules[J]. Journal of Qilu University of Technology, 2022, 36(2): 13-19.)

[18] YIN Z, WANG N, DUAN W, et al. Phytophthora capsici CBM1-containing protein CBP3 is an apoplastic effector with plant immunity-inducing activity[J]. Molecular Plant Pathology, 2021, 22(11): 1358-1369.

[19] TOKUOKA M, SESHIME Y, FUJII I, et al. Identification of a novel polyketide synthase-nonribosomal peptide synthetase (PKS-NRPS) gene required for the biosynthesis of cyclopiazonic acid in *Aspergillus oryzae* [J]. Fungal Genetics and Biology, 2008, 45(12): 1608-1615.

[20] BOETTGER D, HERTWECK C. Molecular diversity sculpted by fungal PKS-NRPS hybrids [J]. Chembiochem: A European Journal of Chemical Biology, 2013, 14(1): 28-42.

[21] ZENG F, WANG C, ZHANG G, et al. Draft genome sequence of *Cercospora sojina* isolate S9, a fungus causing frogeye leaf spot (FLS) disease of soybean [J]. Genomics Data, 2017, 12: 79-80.

[22] ZWIERS L H, STERGIOPOULOS I, VAN NISTELROOY J G M, et al. ABC transporters and azole susceptibility in laboratory strains of the wheat pathogen *Mycosphaerella graminicola* [J]. Antimicrobial Agents and Chemotherapy, 2002, 46(12): 3900-3906.

[23] XU C M, XIAO D S, CHEN S, et al. Changes in the activities of key enzymes and the abundance of functional genes involved in nitrogen transformation in rice rhizosphere soil under different aerated conditions[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2023, 22(3): 923-934.

[24] BENSON J M, POLAND J A, BENSON B M, et al. Resistance to gray leaf spot of maize: Genetic architecture and mechanisms elucidated through nested association mapping and near-isogenic line analysis[J]. PLoS Genetics, 2015, 11(3): e1005045.

[25] DALMAN K, HIMMELSTRAND K, OLSON Å, et al. A genome-wide association study identifies genomic regions for virulence in the non-model organism *Heterobasidion annosum* s. s [J]. PLoS One, 2013, 8(1): e53525.

[26] 顾鑫. 利用比较基因组学及全基因组关联分析揭示大豆灰斑病菌侵染机制 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2020: 20-30. (GU X. Comparative genomics and association analysis identifies virulence genes of *Cercospora sojina* on soybean [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2020: 20-30.)

[27] NGHI D H, BITTNER B, KELLNER H, et al. The wood rot

ascomycete *Xylaria polymorpha* produces a novel GH78 glycoside hydrolase that exhibits α -L-rhamnosidase and feruloyl esterase activities and releases hydroxycinnamic acids from lignocelluloses [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(14): 4893-4901.

[28] OSBOURN A. Saponins and plant defence-A soap story [J]. *Trends in Plant Science*, 1996, 1(1): 4-9.

[29] OSBOURN A E. Preformed antimicrobial compounds and plant defense against fungal attack [J]. *The Plant Cell*, 1996, 8(10): 1821-1831.

[30] WESTERMARK U, ERIKSSON K E, DAASVATN K, et al. Cellobiose; Quinone oxidoreductase, a new wood-degrading enzyme from white-rot fungi [J]. *Acta Chemica Scandinavica*, 1974, 28b: 209-214.

[31] WALTON J D. Host-selective toxins: Agents of compatibility [J]. *The Plant Cell*, 1996, 8(10): 1723-1733.

[32] SWEENEY M J, DOBSON A D W. Molecular biology of mycotoxin biosynthesis [J]. *FEMS Microbiology Letters*, 1999, 175(2): 149-163.

[33] PANACCIONE D G, SCOTT-CRAIG J S, POCARD J A, et al. A cyclic peptide synthetase gene required for pathogenicity of the fungus *Cochliobolus carbonum* on maize [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1992, 89(14): 6590-6594.

[34] JOHNSON R D, JOHNSON L, ITOH Y, et al. Cloning and characterization of a cyclic peptide synthetase gene from *Alternaria alternata* apple pathotype whose product is involved in AM-toxin synthesis and pathogenicity [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*; MPMI, 2000, 13(7): 742-753.

[35] CHEN L H, LIN C H, CHUNG K R. A nonribosomal peptide synthetase mediates siderophore production and virulence in the citrus fungal pathogen *Alternaria alternata* [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2013, 14(5): 497-505.

[36] LIU N, QI L, HUANG M, et al. Comparative secretome analysis of *Magnaporthe oryzae* identified proteins involved in virulence and cell wall integrity [J]. *Genomics, Proteomics & Bioinformatics*, 2022, 20(4): 728-746.

[37] GU X, YANG S, YANG X, et al. Comparative transcriptome analysis of two *Cercospora sojina* strains reveals differences in virulence under nitrogen starvation stress [J]. *BMC Microbiology*, 2020, 20(1): 166.

[38] KHEDER A A, AKAGI Y, AKAMATSU H, et al. Functional analysis of the melanin biosynthesis genes ALM1 and BRM2-1 in the tomato pathotype of *Alternaria alternata* [J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2012, 78(1): 30-38.

[39] ZHANG L, LI H, XIAO S, et al. Efficient *Agrobacterium tumefaciens*-mediated target gene disruption in the maize pathogen *Curvularia lunata* [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2016, 145(1): 155-165.

[40] TSENG M N, CHUNG P C, TZEAN S S. Enhancing the stress tolerance and virulence of an entomopathogen by metabolic engineering of dihydroxynaphthalene melanin biosynthesis genes [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(13): 4508-4519.

[41] KIM H, NEWELL A D, COTA-SIECKMEYER R G, et al. Mating-type distribution and genetic diversity of *Cercospora sojina* populations on soybean from Arkansas: Evidence for potential sexual reproduction [J]. *Phytopathology*, 2013, 103(10): 1045-1051.

欢迎订阅 2024 年《大豆科学》

《大豆科学》是由黑龙江省农业科学院主管、主办的大豆专业性学术期刊,被国内外多家重要数据库收录的核心期刊。主要刊登有关大豆遗传育种、品种资源、生理生态、耕作栽培、植物保护、营养肥料、生物技术、食品加工、药用功能及工业用途等方面的学术论文、科研报告、研究简报、国内外研究述评、学术活动简讯和新品种介绍等。

《大豆科学》为双月刊,16 开本,国内外公开发行。国内每期定价:40.00 元,全年 240.00 元,邮发代号:14-95。国外每期定价:40.00 美元(含邮资),全年 240.00 美元,国外邮发代号:Q5587。全国各地邮局均可订阅。

地 址: 哈尔滨市松北区创新三路 800 号
邮 编: 150023
电 话: 0451-51522862
网 址: <http://ddkx.haasep.cn>
E-mail: soybeanscience@vip.163.com

