

黄淮和长江中下游地区大豆花叶病毒株系鉴定与分布^{*}

王修强 盖钧镒^{**} 濮祖芹

(南京农业大学大豆研究所, 国家大豆改良中心作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095)

摘要 通过生物学测定和血清学方法检测了从黄淮和长江中下游地区采集的 135 个病样, 其中 81 个表现为 SMV 阳性反应。证明大豆花叶病毒仍为该地区的优势病毒, 根据这 81 个 SMV 分离物在 25 个鉴别寄主上的反应, 结合分离物来源进行分析, 结果表明: (1) 黄淮和长江中下游地区大豆花叶病毒可划为 SC-1~SC-8 八个株系群; (2) 从多组鉴别寄主体系中挑选出的南农 1138-2、齐黄 10 号、8101、铁丰 25、Davis、Buffalo、早熟 18、Kwanggyo、齐黄 1 号九个大豆品种可以作为一套综合的 SMV 株系鉴别寄主; (3) 弱毒株系群 SC-1 和 SC-3 在黄淮和长江中下游地区分布较广, 强毒株系群 SC-8 仅在江苏南京发现。

关键词 大豆花叶病毒; 株系鉴定; 鉴别寄主; 株系分布

中图分类号 S 565.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2003)02-0102-06

大豆花叶病毒病是我国大豆产区分布广、危害重的一个全国性病害。胡蕴珠、付玉清^[1,2]等曾分别对大豆花叶病毒(SMV)的株系鉴定、抗源筛选、抗性遗传和选育发表综述。目前全世界尚未建立统一的株系鉴别体系。Cho 与 Goodman^[3]在美国将 SMV 划为 G₁~G₇ 七个株系。许志刚等扩展了 G₈~G₁₀ 三个株系。高桥等在日本鉴定 A~E 五个株系。我国濮祖芹^[4]等将江苏的 4 个毒株名为 Sa、Sb、Sc 和 Se, 将东北的两个毒株名为 Sd 和 Sf; 进而陈永萱^[5]等在江苏又发现了两个新株系 Sg 和 Sh。吕文清等将东北的毒株归为 N₁、N₂、N₃ 三个株系群; 张明厚^[6]等在此基础上又将东北毒株划分为 S1~1M~S3~3N 十三个株系。余子林^[7]等将湖北的两个病毒分离物名为 S₁ 和 S₂。罗瑞悟^[8]等将在山东鉴定的六个株系名为 sd1~sd6; 在此基础上尚佑芬^[9]等将黄淮区的 SMV 划分为 y1~y7 七个株系。由于各研究者所用鉴别寄主体系不同, 株系划分结果不同, 难以一一相通, 不利于研究信息的交流和抗性资源的共享。况且, 在病原与寄主的相互作用中, 病毒株系也会发生突变, 再加上引种等其他原因导

致田间病毒群体的多变性。本研究从黄淮和长江中下游地区抗大豆花叶病毒病育种的实际出发, 广泛采集大豆病毒标样, 扩繁鉴别寄主, 旨在通过对这些病样的分离和鉴定, 明确该地区目前 SMV 株系的组成、分布和流行情况, 为制订合理的育种方案、有目的地筛选抗源材料和加速抗病品种在生产上的实际应用提供理论依据与遗传基础。

1 材料与方法

1.1 样本来源及鉴定

1998—1999 年春夏大豆发病盛期, 在江苏、安徽、河南、山东、湖北 5 省 22 个县市采集典型花叶症状病样 231 个。从中分层抽样检测了 135 个。鉴定程序如下: 首先将病样接种在感病寄主(大豆 1138-2)上初步繁殖。接种成功的分离物用生物学和血清学方法鉴定。菜豆品种 Top Crop 离体叶检测: Top Crop 植株经黑暗处理后, 在第一对真叶上接种, 取接种叶置保湿培养皿中, 在 25—28℃、有 60 瓦白炽灯的温箱中培养 24—48 小时后, 观察结果。

^{*} 收稿日期: 2002-12-05

基金项目: 国家 973 项目(G1998010206)和国家 863 项目(101-02-02-03)。

^{**} 联系作者

致谢: 本研究得到农业部植物检疫实验所在血清检测中的大力支持谨致谢忱。

作者简介: 王修强(1973—), 男, 硕士, 中国科学院南京地质古生物所博士生。

同时也在网室中的 Top Crop 植株上接种。DAS—ELISA 检测按常规方法进行。SMV 的酶标记抗血清、酶作用底物、对照病毒——包括菜豆普通花叶病毒(BCMV)和菜豆黄花叶病毒(BYMV), 均由农业部植检所提供, 已知的 SMV 对照标样为本单位保存的 Sa、N₁、N₃ 株系, 该试验在农业部植检所完成。SMV 各分离物的生物纯化: 用 Top Crop 或其他大豆品种(如南农 133—3)叶片上的枯斑作单枯斑分离, 接种在感病的大豆品种上繁殖。病毒粒子形态及尺寸的观察均按电镜常规方法进行。

1.2 鉴别寄主

文献^[3~9]各研究者共采用 58 个大豆鉴别寄主。本研究尽可能收集其原种后裔, 有些已失传, 有些不可靠, 最后共选用南农 493—1、南农 133—3、猴子毛、齐黄 1 号、徐豆 1 号、科系 8 号、大白麻、Kwang-gyo、Ogden、Rampage、Davis、Buffalo、南农 1138—2、文丰 5 号、齐黄 10 号、诱变 30、齐黄 22、合丰 25、吉林 25、铁丰 26、早熟 18、鲁豆 10 号、8101、徐豆 5 号、跃进 4 号等 25 个大豆品种为株系鉴别寄主。以上品种均由农业部国家大豆改良中心种质库提供。

1.3 接种方法

将所用 25 个大豆品种分别盆播种植在防虫网室中。出苗后淘汰种传毒苗, 每盆留苗 8~10 株。取症状典型的病叶在研钵中加少量 0.01M pH7.0

的磷酸缓冲液和 600 目金刚砂研碎, 用手指蘸取汁液均匀摩擦接种于第一对充分展开的真叶上, 接种后用清水冲洗。每一品种接种 15~20 株。接种后 30 天内连续观察记载症状发展情况。整个接种期间均在防虫网室内进行, 毒源的繁殖和保持期间, 定期打药杀灭蚜虫, 以保证试验所用毒源的纯度。记载接种叶和上位叶症状, 花叶记为“M”, 叶脉坏死或枯斑记为“N”, 无病症“0”。对可疑的无症状植株进行多次重复接种做进一步验证。

2 试验结果

2.1 黄淮和长江中下游地区 SMV 分离物的初步鉴定

病样先在 1138—2 等大豆品种上进行繁毒, 共接种 135 个病样, 其中 107 个病样繁毒成功。在 Top Crop 离体叶上产生典型的坏死斑, 并在 DAS—ELISA 检测中呈阳性反应的共 81 个样本, 随机选择其中一些分离物, 包括 99081、99076、99064 及 Sa 株系等, 采用病株汁液浸出法制备铜网, 做电镜观测, 病毒粒子呈线形, 尺度为 13×720~760nm。试验结果证明, 这 81 个样本均为大豆花叶病毒的分离物, 占接种成功的 107 个病样的 75.7%^[10~13]。大豆花叶病毒仍然为该地区的优势病毒。

表 1 SMV 株系在黄淮和长江中下游地区的分布
Table 1 Distribution of SMV strain groups in Middle and Lower Huang-Huai and Changjiang Valleys

征集地 Source	SC—1	SC—2	SC—3	SC—4	SC—5	SC—6	SC—7	SC—8	合计 Total
江苏南京 Nanjing	9	/	11	1	/	/	3	2	26
江苏南通 Nantong	1	/	2	/	4	4	/	/	11
江苏镇江 Zhenjiang	3	2	/	/	/	/	/	/	5
江苏淮阴 Huaiyin	1	/	/	/	/	/	/		1
江苏连云港 Lianyungang	/	/	2	/	/	/	/	/	2
江苏徐州 Xuzhou	3	/	8	/	/	/	/	/	11
江苏省 Jiangsu Sum	17 30.4%	2 3.6%	23 41.1%	1 1.8%	4 7.1%	4 7.1%	3 5.4%	2 3.6%	56 100%
安徽滁州 Chuzhou		5							5
山东鄄城 Yincheng	2		7						9
河南开封 Kaifeng	1		1						2
河南郑州 Zhengzhou			1				2		3
湖北武汉 Wuhan			1		1	1			3
湖北黄陂 Huangpi			1		1	1			3
合计 Total	20	7	34	1	6	6	5	2	81

表 2 8 个株系群在 25 个鉴别寄主上的反应

Table 2 Inoculation reactions of eight SMV strain groups on 25 differential hosts

鉴别寄主 Differential host	SC-1	SC-2	SC-3	SC-4	SC-5	SC-6	SC-7	SC-8
南农 1138-2 号 Nannong 1138-2	+	+	+	+	+	+	+	+
南农 493-1 Nannong 493-1	+	+	+	+	+	+	+	+
南农 133-3 Nannong 133-3	+	+	+	+	+	+	+	+
猴子毛 Houzhimao	+	+	+	+	+	+	+	+
科系 8 号 Kexi 8	+	+	-	+	+	+	+	+
齐黄 1 号 Qihuang 1 号	-	-	-	-	-	-	-	-
徐豆 1 号 Xudou 1	-	-	-	-	-	-	-	+
大白麻 Dabaima	-	-	-	-	-	-	-	-
Kwanggyo 号	-	-	-	-	-	-	-	+
文丰 5 号 Wenfenf 5	+	-	+	+	-	-	+	+
齐黄 10 号 号 Qihuang 10	-	+	+	+	+	+	+	+
诱变 30 Yubian 30	-	+	+	+	+	+	+	+
齐黄 22 Qihuang 22	-	-	-	-	-	-	-	-
合丰 25 Hefeng 25	+	+	+	+	+	+	+	+
吉林 26 Jilin 26	-	-	-	-	-	-	+	+
铁丰 25 Tiefeng 25 号	-	-	-	+	+	+	+	+
早熟 18 Zaoshu 18 号	-	-	-	-	-	-	+	+
鲁豆 10 号 Ludou 10	-	-	-	-	-	-	-	+
8101 号	-	-	+	+	+	+	+	+
徐豆 5 号 Xudou 5	-	+	-	-	+	-	-	+
跃进 4 号 Yuejin 4	-	+	-	-	+	-	+	+
Ogden	+	+	+	+	+	+	+	+
Rampage	-	+	+	+	-	-	+	+
Davis 号	-	-	-	-	+	+	+	+
Buffalo 号	-	-	-	-	-	+	+	+

注:“+”表示感病(上位叶花叶或枯斑),“-”表示抗病(上位叶无症),“#”表示从中选定的一套鉴别寄主。
Note:“+”denotes susceptible(mosaic or necrosis on an inoculated upper leaves);“-”denotes resistant (symptomless);“#”denotes the selected differential hosts.

2. 2 黄淮和长江中下游地区 SMV 病样在鉴别品种上的反应

根据 81 个病样在 25 个大豆品种上的反应,可将它们分成八组,各组包含数目不等、来源各异多个病样,但同一组的病样在 25 个鉴别寄主上的反应基本一致,本文称它们为 SC-1、SC-2、SC-3、SC-4、SC-5、SC-6、SC-7、SC-8 株系群(见表 1、2)。归类的唯一依据只是它们在所采用的 25 个鉴别寄主上具有相对一致的反应,如果再增加鉴别寄主,同一组的多个病样有可能会被进一步细分。所以还不能绝对地将每一组的所有病样都视为同一株系。所谓株系是指病毒自然发生突变,或经过诱发

产生与原来性状有一定稳定差别,而且容易鉴别的突变株。株系与株系群的划分是相对的,过粗不能反映其特异性,过细则忽略了其主要的共性。本研究将八组病样称为 SC-1~SC-8 株系群是依据已报道的主要鉴别寄主接种反应归纳出来的,比较适中。

2. 3 鉴别寄主筛选

综合考虑各分离物在 25 个大豆品种上的反应结果,从中选出南农 1138-2、齐黄 10 号、8101、铁丰 25、Davis、Buffalo、早熟 18、Kwanggyo 和齐黄 1 号 9 个大豆品种作为一套综合的 SMV 株系鉴别寄主。表 3 列出了株系群 SC-1~SC-8 在上述 9 个品种

上的症状反应, 其中与南农 1138—2 可相互换用的品种有南农 133—3、南农 493—1、猴子包、合丰 25、Ogden 等; 与齐黄 10 号可相互换用的有诱变 30; 与早熟 18 相应的有吉林 26, 与 Kw anggyo 相应的有鲁豆 10 号、徐豆 1 号, 与齐黄 1 号相应的有大白麻、齐黄 22。

表 3 结果表明: SC—1 株系群相对较弱, 仅能系

表 3 SMV 株系在鉴别寄主上的反应

Table 3 Reactions of SMV strain groups on the differentials

鉴别寄主 Differential	1138—2	齐黄 10 号 Qihuang No. 10	8101	铁丰 25 Tiefeng 25	Davis	Buffalo	早熟 18 Zaoshu 18	Kw anggyo	齐黄 1 号 Qihuang No. 1
SC—1	0/ M	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0
SC—2	0/ M	0/ M	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0
SC—3	0/ M	0/ M	0/ M	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0
SC—4	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0
SC—5	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0
SC—6	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ 0	0/ 0	0/ 0
SC—7	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ 0	0/ 0
SC—8	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	0/ M	N/ M	0/ 0

注: 分子表示接种叶反应, 分母表示上位叶反应; 0 为无症状, M 为花叶, N 为坏死。

Note: 0=symptomless; M=mosaic; N= necrosis; reacton of inoculated leaves/ reaction of upper leaves.

表 4 鉴别寄主的来源

Table 4 Origin of the differentials

名称 Name	来源地 Source place	系谱 Pedigree	名称 Name	来源地 Source place	系谱 Pedigree
南农 1138—2 Nannong 1138—2	江苏 Jiangsu	奉贤穗稻黄选系	Buffalo	美国 US	津巴布韦地方品种
齐黄 10 Qihuang 10	山东 Shandong	齐黄 1 号×野起 1 号	早熟 18	北京 Beijing	7902× 7821
8101	北京 Beijing	[(诱变 30×野 2)×7902] × 40354	Kw anggyo	美国 US	引自南朝鲜
铁丰 25 Tiefeng25	辽宁 Liaoning	铁 7116—10—3×铁 7555—4—2	齐黄 1 号	山东 Shandong	寿张地方品种选系
Davis	美国 US	D49—2573×N45—1497			

2.4 SMV 株系地区分布

考查各病毒分离物的具体地域来源, 可以初步了解黄淮和长江中下游地区 SMV 八个株系在该地区的分布情况 (见表 1): 株系群 SC—1、SC—3 分布较广, 特别是 SC—3 在江苏、山东、河南、湖北各省份都有不同程度的分布, 而株系 SC—5 和 SC—8 只在江苏地区发现。从地理分布看江苏省的病毒 75.1% 为弱毒株系, 19.6% 为中等毒性株系, 9.0% 为强毒株系, 变化范围较广。由于除江苏省外, 其他省份检测的病样较少, 不能具体明确 SMV 株系群在各省份的分布情况, 从表 1 反映的在河南、山东采到的均为弱毒株系、湖北的为中毒株系。

统侵染感病品种南农 1138—2 等; SC—8 株系群致病力最强, 能系统侵染除齐黄 1 号外的其余八个品种。按株系致病力的相对大小划分, SC—1、SC—2 和 SC—3 为弱毒株系群, 占供试病样的 75.3%; SC—4、SC—5 和 SC—6 为中毒株系群, 占 16.0%; 强毒株系群包括 SC—7 和 SC—8, 占 8.7%。表 4 提供了上述 9 个鉴别寄主的来源, 供参考。

3 讨论

许多学者利用不同的鉴别寄主测定了不同地区 SMV 分离物的毒力, 划分了许多株系。但由于各研究者所用鉴别寄主和分离物各不相同, 相互间试验结果缺乏可比性。摸清 SMV 株系组成、分布和流行情况是筛选抗源材料、选育抗病品种和开展抗病育种工作的前提。因此, 规范株系鉴别寄主, 统一株系划分是十分必要的。

由于研究单位、人员、计划的变动, 一些株系和鉴别寄主已丢失, 无法征集。因而, 本研究不便将株系群 SC—1 ~ SC—8 与已有株系一起接种鉴定, 只能根据在 25 个品种上的反应将 SC—1 ~ SC—8 与文

献报道的美国 $G_1 \sim G_7$ ^[3]、江苏 $Sa \sim Sh$ ^[4]、湖北 $S_1 \sim S_2$ ^[7]、东北 $S1-1M \sim S3-3N$ ^[6] 以及山东 $y_1 \sim y_7$ ^[9] 作初步的比较。结果表明:只有 SC-1、SC-2 与 $S1-1M$ 、 $S2-1M$ 、 $S2-1N$, SC-3 与 Sf, SC-8 与 y_4 致病力相当,但是否为同一株系(群)无法验证。其余株系间品种反应明显不同,不存在对应关系。此外,从本研究的结果看,此次探索的江苏病样中未发现 20 年前鉴别出来的 $Sa \sim Sh$ 株系。这一方面可能由于病样采集面还不够广,另方面更可能是由于田间寄主群体的变迁导致江苏地区 SMV 病毒株系群体遗传构成的改变。如果这样,新株系出现这么快速是必须重视的。

有学者认为,从抗病育种的角度出发,有直接意义的株系鉴定应采用当地当前主栽品种作鉴别寄主。但我们认为当地当前主栽品种对测定的毒株不见得都有鉴别能力,而淘汰多年的品种并不是没有鉴别能力,况且从株系致病力动态变化角度而言,主栽品种和流行株系都只是相对的,会不断发生变化。因此选用一组抗病、感病明显,抗性差异稳定的品种作为株系鉴别寄主是必要的,也是可行的。但并不是采用的品种越多越好,因为有些品种抗性相当,同时使用没有必要。为此,我们从使用过的 25 个品种中选出 8 个能较好鉴别所测病样致病力的大豆品种作为综合多组体系的一套株系鉴别寄主。至于这些品种能否较好地鉴别其它地区的 SMV 株系还有待进一步研究。总之,要筛选出一套适宜的鉴别寄主来鉴别众多的 SMV 病样,这一工作将异常繁重。此外,实验中已经发现鉴别寄主在繁殖、引种过程中往往发生遗传漂变或漂移,病毒在保存过程中也常常发生遗传漂变和漂移,导致株系鉴别的错误。因而今后应由专门单位大批繁殖种子存入冷库中提供研究单位使用统一来源的种子。病毒株系也应有专门单位或发现者负责保存,以便于相互比较。

关于大豆花叶病毒株系的划分和命名,国内外一直非常混乱,没有形成统一的命名体系。Goodman & Cho (1979, 1982) 将美国的 SMV 株系命名为 $G_1 \sim G_7$, 并且已扩展到 $G_1 \sim G_{10}$ 。濮祖芹和陈永萱等(1982, 1986) 将在江苏鉴定的 SMV 株系称为 $Sa \sim Sh$, 但随着 SMV 研究的深入扩展,株系划分更细更多,用 26 个英文字母作下标毕竟有限。东北张明厚等(1998) 将鉴定的 SMV 株系在原来 $N1$ 、 $N2$ 、 $N3$

号株系群的基础上重新命名为 $S1-1M$ 、 $S2-1M$ 、 $S2-1N \dots S3-3M$ 、 $S3-3N$ 十三个株系,这种命名方式虽然能够比较清楚地看出株系间的亲缘关系和株系症状特征,但显得比较烦琐,且以毒株在品种上的症状花叶(M)和坏死(N)命名株系也不太妥当,因为症状是株系与寄主互作的反应,并不是株系单独的特征。余子林等(1985) 将湖北的两个株系定为 S_1 和 S_2 , 但并未见其进一步的研究报道。罗瑞悟等(1990) 将在山东鉴定的六个株系命名为 sd_1 、 sd_2 、 sd_3 、 sd_4 、 sd_5 和 sd_6 , 仅局限于山东的范围。尚佑芬等(1999) 将黄淮区的七个 SMV 株系定为 $y_1 \sim y_7$, 是否与黄河有关,不太清楚。鉴于上述原因,本研究建议用“Soybean Mosaic Virus in China”的简写“SC”并以阿拉伯数字标明其次序来命名 SMV 株系,如 SC-1, SC-8 等,以便将今后新发现的 SMV 株系都能纳入这一命名体系。

参 考 文 献

- 1 胡蕴珠. 大豆花叶病毒病的抗性研究进展[J]. 大豆科学, 1992, 11(4): 343—350.
- 2 付玉清. 我国大豆花叶病毒病的研究进展[J]. 大豆科学, 1995, 14(1): 60—66.
- 3 Cho E K, R M Goodman. Strains of soybean mosaic virus classification based on virulence in resistant soybean cultivars [J]. Phytopathology, 1979, 69(5): 467—470.
- 4 濮祖芹, 曹琦, 房德纯. 大豆花叶病毒的株系鉴定[J]. 植物保护学报, 1982, 9(1): 31—36.
- 5 陈永萱, 薛宝娣, 胡蕴珠. 大豆花叶病毒(SMV)两个新株系的鉴定[J]. 植物保护学报, 1986, 13(4): 221—226.
- 6 张明厚, 魏培文, 张春泉. 我国东北部五省市 SMV 对大豆主栽品种的毒力测定[J]. 植物病理学报, 1998, 28(3): 237—242.
- 7 余子林. 湖北地区大豆花叶病毒的研究[R]. 全国大豆病害学术讨论会论文摘要汇编, 1986.
- 8 罗瑞悟, 杨崇良, 尚佑芬. 山东省大豆花叶病毒株系鉴定[J]. 山东农业科学, 1990, (5): 16—19.
- 9 尚佑芬, 赵玖华, 杨崇良. 黄淮区大豆花叶病毒株系组成与分布[J]. 植物病理学报, 1999, 29(2): 115—119.
- 10 陈永萱, 朱明德, 孙健. 大豆花叶病毒病的鉴定[J]. 植物病理学报, 1981, 11(1): 31—35.
- 11 张明厚. 大豆花叶病毒(SMV)一强株系的若干特性[J]. 东北农学院学报, 1984, (1): 29—37.
- 12 Glavez, G E. Host range, purification, and electron microscopy of soybean mosaic virus [J]. Phytopathology. 1963, 53: 388—393.
- 13 Conover, R A. Studies of two viruses causing mosaic disease of soybean [J]. Phytopathology. 1948, 58: 724—734.

CLASSIFICATION AND DISTRIBUTION OF STRAIN GROUPS OF SOYBEAN MOSAIC VIRUS IN MIDDLE AND LOWER HUANG—HUI AND CHANGJIANG VALLEYS

Wang Xiuqiang Gai Junyi Pu Zuqin

(*Soybean Research Institute of Nanjing Agricultural University, National Center for Soybean Improvement, National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement Nanjing 210095 China*)

Abstract The symptomatology and serology of 135 specimens of soybean virus collected from Middle and Lower Huang—Huai and Changjiang Valleys were studied. The reactions to SMV antiserum of the 81 out of 135 specimens were positive. The conclusions were obtained as follows: (1)The soybean mosaic virus in this area could be classified into eight strain groups designated as SC—1, SC—2, SC—3, SC—4, SC—5, SC—6, SC—7 and SC—8, respectively. (2)The soybean cultivars such as Nannong 133—3, Qihuang No. 10, 8101, Tiefeng No. 25, Davis, Zaoshu 18, Buffalo, Kwanggyo, and Qiuang No. 1 were chosen as the differential hosts to identify the SMV strain groups in the Middle and Lower Huang—Huai and Changjiang Valleys. (3)The distribution of the low virulence strain groups SC—1 and SC—3 were wide in and the Middle and Lower Huang—Huai and Changjiang Valleys, while the high virulence strain group SC—8 was only found in Nanjing, Jiangsu province.

Key words Soybean mosaic virus; Identification of strain groups; Differential host; Distribution of strain groups