

文章编号: 1674-7054(2021)03-0385-08



稻瘟病菌真菌病毒的研究进展

何桢锐, 黄晓彤, 舒灿伟, 周而勋

(华南农业大学 植物保护学院/广东省微生物信号与作物病害防控重点实验室, 广州 510642)

摘要: 稻瘟病是由稻巨座壳菌 (*Magnaporthe oryzae*, 俗称稻瘟病菌) 引起的一种世界性的重要水稻病害, 也是影响水稻产量和品质的重要因素。真菌病毒是指侵染真菌或卵菌并能够在其体内进行增殖的病毒, 广泛存在于真菌和卵菌的主要类群中, 某些低毒真菌病毒可作为植物真菌病害生物防治的资源。笔者描述了稻瘟病菌中已报道的真菌病毒的形态、基因组结构及其对寄主真菌的影响, 并对稻瘟病菌真菌病毒的研究进行了展望, 旨在对稻瘟病菌真菌病毒有一个较全面的了解和认识, 为稻瘟病菌真菌病毒的利用和深入研究提供参考。

关键词: 水稻; 稻巨座壳菌; 真菌病毒; 植物真菌病害; 生物防治

中图分类号: S 435.111.4⁺¹ **文献标志码:** A

引用格式: 何桢锐, 黄晓彤, 舒灿伟, 等. 稻瘟病菌真菌病毒的研究进展 [J]. 热带生物学报, 2021, 12(3): 385-392. DOI: [10.15886/j.cnki.rds wxb.2021.03.017](https://doi.org/10.15886/j.cnki.rds wxb.2021.03.017)

稻瘟病又称稻热病、火烧瘟等, 是水稻生产中一种常见的重要真菌病害^[1]。目前, 稻瘟病在全世界主要稻区均有发生, 其中发病较严重的稻区主要集中在亚洲和非洲^[2-3]。在水稻各生育期和各个部位均可发生稻瘟病, 其中最严重的是叶瘟和穗颈瘟^[4]。在病害流行地区或发病田块, 每年造成大约 10%~30% 的水稻减产, 甚至绝产^[5]。稻瘟病病原菌的有性态为稻巨座壳菌 (*Magnaporthe oryzae*), 属于子囊菌门巨座壳属真菌, 无性态为稻梨孢 (*Pyricularia oryzae*), 属无性态类梨孢属真菌^[6-7]。真菌病毒 (Mycovirus) 是侵染真菌和卵菌并能够在其体内进行增殖的病毒的统称, 广泛存在于主要真菌和卵菌类群中^[8]。据报道, 真菌病毒在丝状真菌、卵菌和酵母菌中均有分布^[9]。根据病毒的基因组核酸类型, 真菌病毒可分为单链 RNA (single stranded RNA, ssRNA) 病毒、单链 DNA (single stranded DNA, ssDNA) 病毒和双链 RNA (double stranded RNA, dsRNA) 病毒, 其中 dsRNA 类型的真菌病毒种类最多^[10]。目前, 稻瘟病菌中报道的真菌病毒主要隶属于产黄青霉病毒科 (Chrysoviridae) 的 *Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1-A (MoCV1-A)、*Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1-B (MoCV1-B)、*Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1-C (MoCV1-C) 和 *Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1-D (MoCV1-D)^[11-14], 单分体病毒科 (Totiviridae) 的 *Magnaporthe oryzae virus* 1 (MoV1)、*Magnaporthe oryzae virus* 2 (MoV2) 和 *Magnaporthe oryzae virus* 3 (MoV3)^[13, 15-16], 双分体病毒科 (Partitiviridae) 的 *Magnaporthe oryzae partitivirus* 1 (MoPV1) 和 *Magnaporthe oryzae partitivirus* 2 (MoPV2)^[17-18], 裸露 RNA 病毒科 (Narnaviridae) 的 *Magnaporthe oryzae narnavirus* 1 (MoNV1)^[19], 番茄矮丛病毒科 (Tombusviridae) 的 *Magnaporthe oryzae virus* A (MoVA)^[20] 及葡萄孢欧尔密病毒科 (Botourmiaviridae) 的 *Magnaporthe oryzae ourmia-like virus* 1 (MOLV1)、*Magnaporthe oryzae ourmia-like virus* 4 (MOLV4)、*Pyricularia oryzae ourmia-like virus* 1 to 3 (PoOLV1-3)^[21-23] (表 1)。其中, 研究最多的病毒是 MoCV1-A, 其他病毒的研究相对较少。相对于已发现的真菌病毒, 稻瘟病菌中的真菌病

收稿日期: 2021-01-28 修回日期: 2021-03-12

基金项目: 国家自然科学基金 (32072363)

第一作者: 何桢锐 (1996-), 男, 华南农业大学植物保护学院 2020 级硕士研究生. E-mail: zhenruihe@163.com

通信作者: 周而勋 (1963-), 男, 教授, 博士生导师, 博士. 研究方向: 植物病理学与真菌学. E-mail: exzhou@scau.edu.cn

表 1 稻瘟病菌中的真菌病毒一览表

Tab. 1 The list of mycoviruses in *Magnaportheorizae*

病毒名称 Viral name	分类 Taxonomy	核酸类型 Nucleic acid type
<i>Magnaporthe oryzae chrysovirus</i> 1-A	产黄青霉病毒科(Chrysoviridae)、产黄青霉病毒属(<i>Chrysovirus</i>)	dsRNA
<i>Magnaporthe oryzae chrysovirus</i> 1-B	产黄青霉病毒科(Chrysoviridae)、产黄青霉病毒属(<i>Chrysovirus</i>)	dsRNA
<i>Magnaporthe oryzae chrysovirus</i> 1-C	产黄青霉病毒科(Chrysoviridae)	dsRNA
<i>Magnaporthe oryzae chrysovirus</i> 1-D	产黄青霉病毒科(Chrysoviridae)	dsRNA
<i>Magnaporthe oryzae virus</i> 1	单分体病毒科(Totiviridae)、单分体病毒属(<i>Totivirus</i>)	dsRNA
<i>Magnaporthe oryzae virus</i> 2	单分体病毒科(Totiviridae)、维多利亚病毒属(<i>Victorivirus</i>)	dsRNA
<i>Magnaporthe oryzae virus</i> 3	单分体病毒科(Totiviridae)科、维多利亚病毒属(<i>Victorivirus</i>)	dsRNA
<i>Magnaporthe oryzae partitivirus</i> 1	双分体病毒科(Parititviridae)、 γ 双分体病毒属(<i>Gammapartitivirus</i>)	dsRNA
<i>Magnaporthe oryzae partitivirus</i> 2	双分体病毒科(Parititviridae)、 γ 双分体病毒属(<i>Gammapartitivirus</i>)	dsRNA
<i>Magnaporthe oryzae virus</i> A	番茄丛矮病毒科(Tombusviridae)	+ssRNA
<i>Magnaporthe oryzae ourmia-like virus</i> 1	葡萄孢欧尔密病毒科(Botourmiaviridae)、稻瘟泛欧尔密病毒属(<i>Magoulivirus</i>)	+ssRNA
<i>Magnaporthe oryzae ourmia-like virus</i> 4	葡萄孢欧尔密病毒科(Botourmiaviridae)、欧尔密病毒病毒属(<i>Ourmiavirus</i>)	+ssRNA
<i>Pyricularia oryzae ourmia-like virus</i> 1 to 3	葡萄孢欧尔密病毒科(Botourmiaviridae)、欧尔密病毒病毒属(<i>Ourmiavirus</i>)	+ssRNA
<i>Magnaporthe oryzae narnavirus</i> 1	裸露RNA病毒科(Narnaviridae)、裸露RNA病毒属(<i>Narnavirus</i>)	+ssRNA

毒不仅在数量和种属的分布较少^[24],而且在与寄主真菌的互作、生物防治应用等方面的研究也较浅,稻瘟病菌中的真菌病毒还有很大的研究空间。笔者对已报道的侵染稻瘟病菌的真菌病毒的形态、基因组结构及其对寄主真菌的影响进行归纳和总结,并对稻瘟病菌真菌病毒的下一步研究与利用进行展望,旨在对稻瘟病菌真菌病毒有一个较全面的了解和认识,为稻瘟病菌真菌病毒的利用和深入研究提供参考。

1 稻瘟菌中的真菌病毒

1.1 *Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1-A (MoCV1-A) 根据国际病毒分类委员会的最新报告,MoCV1-A 属于产黄青霉病毒科(Chrysoviridae)、产黄青霉病毒属(*Chrysovirus*),首次发现 MoCV1-A 是在稻瘟菌株 S-0412- II 1a 中^[11],病毒粒子直径约为 35 nm,属于 dsRNA 病毒。MoCV1-A 含有 4 个大小不同的 dsRNA 基因组片段,基因组长度分别为 3554、3250、3074、3043 bp。每个 dsRNA 片段都含有 1 个大的开放阅读框(open reading frame, ORF),且末端序列比对的结果表明这 4 个 dsRNA 的 5'-和 3'-末端序列相对保守,它很可能与病毒的复制周期、基因表达或病毒粒子包装有关。在 dsRNA3 和 dsRNA4 的 3'-末端的非翻译区(untranslated region, UTR)中各含有 1 个腺嘌呤富集区,dsRNA3 的 3'-末端的 UTR 区中富含腺嘌呤和尿嘧啶,而 dsRNA4 的 3'-末端的 UTR 区中富含腺嘌呤和胞嘧啶^[11]。这个腺嘌呤富集区的序列与双分体病毒科(Parititviridae)中的一些成员所具有的中断的 polyA 尾巴非常相似^[25]。

虽然大多数真菌病毒对寄主真菌的侵染并不会导致寄主真菌形成显著的症状,但 MoCV1-A 侵染会造成稻瘟病菌丝生长形态异常、细胞形态异常、黑色素减少等异常状态。因此,MoCV1-A 是防治稻瘟病的一种潜在的生防菌资源^[26]。

1.2 *Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1-B (MoCV1-B) MoCV1-B 属于产黄青霉病毒科(Chrysoviridae)、产黄青霉病毒属(*Chrysovirus*),于 2014 年在越南的稻瘟菌株 S-0412- II 2a 中首次发现^[12]。MoCV1-B 病毒粒子呈球形,属于 dsRNA 病毒。含有 5 个大小不同的 dsRNA 基因组片段,基因组长度在 2.8 ~ 3.5 kb

之间,且末端序列比对的结果表明这5个 dsRNA 的 5'-和 3'-末端序列相对保守。MoCV1-B 的每个 dsRNA 都包含一个 ORF, BLAST 比对结果表明 dsRNA1 编码的 ORF1 蛋白与 MoCV1-A 编码的依赖 RNA 的 RNA 聚合酶(RNA dependent RNA polymerase, RdRp)具有高度的相似性。通过比对 MoCV1-A 与 MoCV1-B 的 5 个 dsRNA 序列,发现两者具有高度的相似性,尤其 dsRNA5 相似度达到 96.2%,这也表明 dsRNA5 可能是 MoCV1-A 和 MoCV1-B 之间可携带的遗传因子。URAYAMA 等^[12]的研究表明, dsRNA5 在该病毒的复制中不是必要的,缺失 dsRNA5 的病毒也会造成寄主明显的表型改变,且不会影响该病毒的复制。

与 MoCV1-A 一样,被 MoCV1-B 侵染的菌株出现许多异常表型。病毒侵染后,菌丝出现明显异常状态,生长速率降低,出现较大的液泡,分枝明显增加及极性缺失。也出现产孢减少、气生菌丝形成受阻和黑色素减少等异常状态。与 MoCV1-A 相比,MoCV1-B 对寄主的影响更严重^[12]。

1.3 *Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1-D (MoCV1-D) MoCV1-D 隶属于产黄青霉病毒科(Chrysoviridae)。2019 年在日本的稻瘟病菌菌株 APU10-199A 中首次报道^[14]。MoCV1-D 病毒粒子直径约为 35 nm,属于 dsRNA 病毒,含有 5 个大小不同的 dsRNA 基因组片段,基因组长度在 2.6~3.6 kb 之间,且每个片段都包含 1 个 ORF。与 MoCV1-A、MoCV1-B 一样,MoCV1-D 基因组序列 5'-末端包含 1 个高度保守的模体(motif)(5'-GCAAAAAGAAUAAAGC-3')。基因组序列比对表明,MoCV1-D 与 MoCV1-A、MoCV1-B 具有高度的相似性,但是相对于其他片段,dsRNA5 更短、其同源性较低。dsRNA5 对于 MoCV1-D 的复制似乎是不必要的,因为在缺乏 dsRNA5 的菌株在继代培养中可以自然复制,在 MoCV1-B 中也是这样的,但与 MoCV1-A 有所不同^[14]。

MoCV1-D 侵染也会抑制寄主真菌的生长,造成色素积淀异常、菌落白化、气生菌丝减少等症状。Higashiura 等^[14]还发现这些异常症状很可能与黑色素合成的中间体 scytalone 缺乏积累有关,这表明 MoCV1-D 也是防治稻瘟病的潜在生防资源之一。

1.4 *Magnaporthe oryzae virus* 1 (MoV1) MoV1 隶属于单分体病毒科(Totiviridae)中的单分体病毒属(*Totivirus*)。MoV1 具二十面体状的病毒粒子结构,首次从稻瘟病菌菌株 TH65-105 中分离获得^[15]。MoV1 属于 dsRNA 病毒,全长为 5359 bp,包含 2 个 ORF(ORF1 和 ORF2),编码 2 个分子量为 77 kDa 和 91 kDa 的蛋白质,序列比对结果表明,其分别与单分体病毒科的外壳蛋白(coat protein, CP)和 RdRp 具有高度相似性。MoV1 的 ORF1 和 ORF2 是完全分开的,这也是与单分体病毒属(*Totivirus*)其他病毒所不同的特征,单分体病毒属(*Totivirus*)其他病毒的 ORF 之间都有小部分的重叠。MoV1 的 RdRp 系统发育树结果表明,MoV1 与隶属于单分体病毒属(*Totivirus*)的病毒聚为一支^[15]。

YAMASHITA 等^[27]通过观察带毒菌株和无毒菌株在培养基上的生长情况,明确了 MoV1 对寄主真菌的形态没有明显的影响。

1.5 *Magnaporthe oryzae virus* 2 (MoV2) MoV2 属于单分体病毒科(Totiviridae)中的维多利亚病毒属(*Victorivirus*),在稻瘟病菌菌株 Ken 60-19 中首次发现^[16]。该病毒具有球状的病毒粒子结构,直径约为 37 nm,包含 1 个长度为 5193 bp 的 dsRNA 基因组。基因组包含 2 个重叠的 ORF,重叠的四核苷酸为 AUGA,包含 ORF1 的终止密码子(UGA)和 ORF2 的起始密码子(AUG)。5'-UTR 和 3'-UTR 两侧长度分别为 274 bp 和 63 bp。ORF1 编码了 788 个氨基酸的假定蛋白,分子量约为 82 kDa; ORF2 编码了 830 个氨基酸的假定蛋白,分子量约为 91 kDa,序列比对表明,其与单分体病毒科的病毒、尤其是 *Gremmeniella abietina* RNA virus L1 (GaRV-L1) 具有高度的相似性。有报道称,在稻瘟病菌中发现有来源于 MoV2 的小干扰 RNA^[28]。为了分析 MoV2 与其他 dsRNA 真菌病毒的亲缘关系,使用 MoV2 的 RdRp 和 CP 序列与单分体病毒科(Totiviridae)的不同成员一起,采用邻接法(neighbor-joining, NJ)分别构建系统发育树,结果表明,两种序列构建的系统发育树结果相似,MoV2 与 GaRV-L1, *Gremmeniella abietina* RNA virus L2(GaRV-L2), *Sphaeropsis sapinea* RNA virus 2(SsRV2), *Coniothyrium minitans* mycovirus(CmRV)以及 *Epichloe festucae* virus 1(EfV1)聚为一支,与 MoV1 在不同的分支上。以上结果进一步证实 MoV2 是隶

属于单分体病毒科(Totiviridae)中的维多利亚病毒属(*Victorivirus*)的一个新病毒^[16]。

与大多数维多利亚病毒属病毒一样, MoV2 侵染寄主真菌不会引起任何明显的症状, 也没有显著改变真菌的致病性。然而, 水稻叶鞘接种实验结果表明, MoV2 侵染稻瘟病菌可以促进菌丝的生长, 这很可能是由于 MoV2 侵染稻瘟病菌导致稻瘟醇(pyriculol)大量增加导致, 具体机制目前尚不明确^[29]。

1.6 *Magnaporthe oryzae* virus 3 (MoV3) MoV3 属于单分体病毒科(Totiviridae)科中的维多利亚病毒属(*Victorivirus*), 于稻瘟病菌菌株 QSP5 中首次发现; 同时还在该菌株中发现有 *Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1-C (MoCV1-C) 共同侵染, 这也是首次报道的新型真菌病毒^[13]。通过 cDNA 克隆获得 MoV3-的全基因组序列, 长度为 5181 bp, 包含 2 个 ORF。靠近 5'-末端的 ORF1 编码 783 个氨基酸的 CP, 分子量约为 80.9 kDa, 靠近 3'-末端的 ORF2 编码 824 个氨基酸的 RdRp, 分子量约为 90.5 kDa。与 MoV2 一样, 2 个 ORF 之间有四核苷酸的重叠区域。5'-UTR 和 3'-UTR 两侧长度分别为 274 bp 和 63 bp。基于 RdRp 和 CP 序列系统进化发育分析表明, MoV3 与维多利亚病毒属(*Victorivirus*)的 GaRV-L1 病毒亲缘关系较近^[13]。

唐利华等^[30]通过观察, 比较正常稻瘟病菌菌株和只含有 MoV3 的稻瘟病菌菌株 QSP5-9 的生物学特性, 结果表明, MoV3 侵染稻瘟病菌并不会引起寄主显著的异常症状, 菌落呈白色, 菌丝、分生孢子和附着胞均正常。

1.7 *Magnaporthe oryzae* partitivirus 1 (MoPV1) MoPV1 属于双分体病毒科(Partitiviridae)中的 γ 双分体病毒属(*Gammapartitivirus*), 于 2016 年在稻瘟病菌菌株 NJ20 中首次发现^[17]。MoPV1 的基因组含有 2 个 dsRNA 片段, dsRNA1 和 dsRNA2, 其基因组长度分别为 1763 bp 和 1491 bp。生物信息学分析表明, 2 个 dsRNA 片段各包含 1 个 ORF, dsRNA1 编码 RdRp, dsRNA2 编码 CP。dsRNA1 片段 5'-UTR 和 3'-UTR 两侧长度分别为 99 bp 和 45 bp; dsRNA2 片段 5'-UTR 和 3'-UTR 两侧长度分别为 87 bp 和 142 bp。2 个 dsRNA 的 5'-端的前 3 个碱基对(bp)是保守的, 3'-端都有 poly(A)-poly(U) 尾巴^[17]。

病毒转染试验结果表明, MoPV1 侵染对寄主的菌落形态、菌丝尖端形态、生长速度、分生孢子形态和致病力均无明显影响, 但可以使分生孢子产生量明显降低。

1.8 *Magnaporthe oryzae* partitivirus 2 (MoPV2) MoPV2 属于双分体病毒科(Partitiviridae)中的 γ 双分体病毒属(*Gammapartitivirus*), 于 2017 年在中国湖北省宜昌市稻瘟菌菌株 YC13 中首次发现^[18]。MoPV2 的基因组含有 2 个 dsRNA 片段, dsRNA1 和 dsRNA2。dsRNA1 包含 1 个单独的 ORF, 编码了 539 个氨基酸的 RdRp, 分子量约为 62 kDa; dsRNA2 也包含 1 个单独的 ORF, 编码 420 个氨基酸的 CP, 分子量约为 47.3 kDa。采用 MoPV2 的 RdRp 序列与其他相关病毒构建系统发育树, 结果表明, MoPV2 与 γ 双分体病毒属(*Gammapartitivirus*)的病毒聚为一支, 因此, 判断 MoPV2 是 γ 双分体病毒属(*Gammapartitivirus*)的一个新型病毒。

此外, 病毒粒子转染试验结果表明, MoPV2 侵染会造成寄主真菌分生孢子显著减少, 且对大麦植株的致病性也有所降低, 但其他生物学特征均无明显影响^[18]。

1.9 *Magnaporthe oryzae* virus A (MoVA) MoVA 属于番茄丛矮病毒科(Tombusviridae), 是 2016 年在中国湖南的稻瘟病菌菌株 HN-018 中发现的新型真菌病毒, 是稻瘟病菌中首个报道的+ssRNA 病毒^[20]。MoVA 的全基因组序列长度为 3246 nt, 包含 2 个 ORF。ORF1 编码 265 个氨基酸, 编码的蛋白质与 *Diaporthe ambigua* RNA virus 1(DaRV1)的 ORF1 具有较高的同源性, 分子量为 29.2 kDa; ORF2 编码 494 个氨基酸, 编码的蛋白与 2 个未分类的+ssRNA 病毒 DaRV1 和 *Sclerotinia sclerotiorum* umbra-like virus 1 (Ssu-LV1) 具有较高的同源性。序列 5'-UTR 和 3'-UTR 两侧长度分别为 386 nt 与 448 nt。采用邻接法(NJ), 以 MoVA 的 RdRp 序列与番茄丛矮病毒科(Tombusviridae)、减毒病毒科(Hypoviridae)、裸露 RNA 病毒科(Narnaviridae)的部分成员以及 Ssu-LV1 和 *Diaporthe ambigua* RNA virus 1(DaRV1)等病毒一起构建系统发育树。系统进化分析结果表明, MoVA 与 DaRV1 和 Ssu-LV1 处在同一个分支, 在进化上与番茄丛矮病毒科(*Tombusviridae*)的植物病毒具有亲缘关系, 但是在基因结构上有着明显的不同, 所以

推断 MoVA 是一个新型的真菌病毒^[20]。

1.10 *Magnaporthe oryzae* ourmia-like virus 1 (MOLV1) MOLV1 属于葡萄孢欧文密病毒科(Botourmiaviridae)中的稻瘟泛欧文密病毒属(*Magoulivirus*), 于 2016 年在稻瘟病菌菌株 Guy11 中分离得到, 是稻瘟病菌中被报道的第二个+ssRNA 病毒^[22]。MOLV1 包含 1 个 818 nt 的 ORF, 编码 605 个氨基酸, 分子量为 67.12 kDa, 与植物病毒欧文密病毒属(*Ourmiavirus*)和真菌病毒类欧文密病毒(*Ourmia-like*)具有较高的同源性, 但是具有 polyA 尾巴、5'-UTR 的 3 个胞嘧啶残基和 3'-UTR 的 3 个鸟嘌呤残基不具有保守性等许多新特性, 进一步证实了 MOLV1 是一个新的真菌病毒^[22]。

1.11 *Magnaporthe oryzae* ourmia-like virus 4 (MOLV4) MOLV4 属于葡萄孢欧文密病毒科(Botourmiaviridae)中的欧文密病毒属(*Ourmiavirus*), 是 2019 年在中国湖南省稻瘟病菌 HNDW-6 菌株中发现的+ssRNA 病毒^[23]。MOLV4 基因组长度为 2497 bp, 包含 1 个编码 RdRp 的 ORF, 序列 5'-UTR 和 3'-UTR 两侧长度分别为 413 bp 和 29 bp, 5'-UTR 的前 24 个碱基形成茎环结构, 3'-UTR 也具有 1 个茎环结构。病毒基因组结构和系统发育分析结果表明, MOLV4 与植物病毒欧文密病毒属(*Ourmiavirus*)和真菌病毒类欧文密病毒(*Ourmia-like*)具有较高的相似性。生物信息学分析发现, 许多数据库中也存在该病毒相关的序列, 如转录组鸟枪库(TSA)和表达序列标签数据库(ESTdb)等, 这表明该病毒在自然界广泛存在。

比较携带 MOLV4 菌株、脱毒菌株及对照菌株的生物学特性, 结果表明, MOLV4 对稻瘟病菌株的形态及菌丝生长速率无显著影响^[23]。

1.12 *Pyricularia oryzae* ourmia-like virus 1 to 3 (PoOLV1-3) PoOLV1-3 是 2019 年在侵染小麦的稻梨孢(稻瘟病菌)中被发现的^[21], 在 PoOLV1 的 5'-末端和 PoOLV3 的 3'-末端分别有 1 个连接紧密的类卫星 RNA, 命名为 PoOLV1-and PoOLV3-associated RNAs(以下称为 ARNA1 和 ARNA3)。测序结果表明, PoOLV1-3 的基因组序列全长分别为 2528、1671、2557 nt。ARNA1 和 ARNA3 长度为 639 nt 和 514 nt。PoOLV1-3 均具有 1 个编码 RdRp 的 ORF, ARNA1 和 ARNA3 的正义链上也分别有 1 个小的 ORF, 但该蛋白与数据库中的蛋白序列没有显著的相似性。为了研究 PoOLV 与已知相关病毒的亲缘关系, 采用邻接法(NJ)构建系统发育树。分析结果表明, PoOLV 与植物病毒欧文密病毒属(*Ourmiavirus*)聚为一支, 欧文密病毒属(*Ourmiavirus*)分为两个亚支, 分别以 SsOLV1 和 SsOLV2 为代表, PoOLV1 与 SsOLV2 聚为一支, PoOLV2 和 PoOLV3 与 SsOLV1 聚为一支^[21]。

1.13 *Magnaporthe oryzae narnavirus* 1 (MoNV1) MoNV1 属于裸露 RNA 病毒科(Narnaviridae)中的裸露 RNA 病毒属(*Narnavirus*), 于 2020 年在中国江苏省稻瘟病菌菌株 NJ16 中首次发现^[19]。MoNV1 是全长为 2452 nt 的+ssRNA 病毒, 包含 1 个含有 782 个氨基酸的 ORF, 分子量为 89.4 kDa, 编码了 1 个 RdRp 的保守结构域。保守功能域数据库(CDD)和多个氨基酸序列比对结果表明, 该 RdRp 结构域包含了 5 个保守的模体(motifs), 从 motif I 到 motif V, 这是+ssRNA 病毒 RdRp 的特征。此外, 末端序列分析结果表明, MoNV1 的 5'-和 3'-末端均具有茎环结构, 该结构很可能在病毒的复制和翻译中起重要作用^[31]。为了分析 MoNV1 与其他+ssRNA 病毒的亲缘关系, 使用 MoNV1 的 RdRp 序列与裸露 RNA 病毒科(Narnaviridae)、葡萄孢欧文密病毒科(Botourmiaviridae)和光滑噬菌体科(Leviviridae)的不同成员一起, 采用最大似然法(maximum likelihood, ML)构建系统发育树, 分析结果表明, MoNV1 属于裸露 RNA 病毒科(Narnaviridae)中的裸露 RNA 病毒属(*Narnavirus*)的一个新病毒^[19]。

2 展 望

稻瘟病是水稻生产上的重要病害之一, 世界上主要的稻区均有发生, 给水稻生产造成了重大的经济损失。目前, 防治稻瘟病的主要方法是化学防治, 但不当的用药量、施药方法等问题极易导致防效不佳, 且容易造成环境污染, 对人畜的健康带来威胁。培育和利用抗病品种是防治稻瘟病的一种经济、有效的措施, 但是稻瘟病菌的变异性强, 很多抗病品种种植几年后, 其抗性也逐渐丧失^[32]。

为了解决化学防治带来的问题,环境友好型的生物防治备受人们的青睐,人们认识到利用真菌病毒进行植物真菌病害生物防治有巨大潜力^[33-34];1978年 GREUTE 和 BERTHELAY-SAURET 将栗疫病菌 (*Cryphonectria parasitica*) 的低毒病毒 *Cryphonectria hypovirus* 1 (CHV1) 接种到患栗疫病的栗树病斑处后,成功将该病防治^[35-36]。2010年,姜道宏课题组从核盘菌中发现了首例 DNA 病毒,命名为 *Sclerotinia sclerotiorum* hypovirulence-associated DNA virus 1 (SsHADV-1)^[37],该病毒侵染会造成寄主真菌致病力下降,且不会引起油菜及田间其他易感寄主植物产生异常症状^[38];更重要的是,该病毒可以在田间传播并侵染其他真菌,极大地推进了将真菌病毒运用到生物防治中去的设想^[39]。将真菌病毒运用于生物防治的优势不仅在于对环境友好,更在于防治的持久性,携带低毒病毒的真菌菌株一旦进入田间系统内,便可以在田间持续传播侵染^[40]。

真菌病毒在真菌界分布十分广泛,低毒相关的真菌病毒在植物病害防控中发挥着重要的作用^[41],使真菌病毒成为了良好的生物防治资源^[42]。但是,要想将稻瘟病菌的真菌病毒运用到生物防治中去,还有很多困难需要克服。第一、目前已报道稻瘟病菌中的真菌病毒种类极少,其中低毒真菌病毒更是寥寥无几。稻瘟病菌的真菌病毒中报道的低毒病毒目前就只有 MoCV1-A、MoCV1-B 以及 MoPV2,但是也有研究报道称,这可能会促进稻瘟病菌新的致病小种的发展^[43]。近年来,准确、快速的高通量测序技术逐渐成熟且测序成本降低,人们快速地发现了大量的真菌病毒:2012年, FELDMAN 等^[44]利用深度测序技术在植物内生真菌中存在大量的真菌病毒。第二、营养不亲和性限制了真菌病毒在田间的传播,这也是目前限制真菌病毒应用最主要的因素^[45]。随着现代分子生物学的发展,这一问题也有望得到解决,2012年, CHOI 等^[46]就通过敲除栗疫病菌营养不亲和的相关基因后,发现其传播效率显著提高。第三、普遍缺乏体外传播途径。2010年, URAYAMA 等^[11]发现稻瘟菌真菌病毒 MoCV1 病毒粒子可以释放到发酵液中,并侵染不带病毒的菌株,尽管目前机制还不清楚,但给研究开拓了新的思路。

参考文献:

- [1] DEAN R, VAN KAN J A L, PRETORIUS Z A, et al. The Top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2012, 13(4): 414 - 430.
- [2] SKAMNIOTI P, GURR S J. Against the grain: safeguarding rice from rice blast disease [J]. *Trends in Biotechnology*, 2009, 27(3): 141 - 150.
- [3] TALBOT N J. On the trail of a cereal killer: Exploring the biology of *Magnaporthe grisea* [J]. *Annual Review of Microbiology*, 2003, 57(1): 177 - 202.
- [4] TALBOT N J. Having a blast: exploring the pathogenicity of *Magnaporthe grisea* [J]. *Trends in Microbiology*, 1995, 3(1): 9 - 16.
- [5] BAKER B, ZAMBRYSKI P, STASKAWICZ B. Signaling in plant-microbe interactions [J]. *Science*, 1997, 276(5313): 726 - 733.
- [6] 朱名海, 杨媚, 周而勋. 水稻 3 种重要病原真菌遗传多样性的研究进展 [J]. *仲恺农业工程学院学报*, 2015, 28(3): 1 - 6.
- [7] COUCH B C, KOHN L M. A multilocus gene genealogy concordant with host preference indicates segregation of a new species, *Magnaporthe oryzae*, from *M. grisea* [J]. *Mycologia*, 2002, 94(4): 683 - 693.
- [8] 刘忱, 皮磊, 舒灿伟, 等. 低毒真菌病毒在植物病害生物防治中的研究及应用进展 [J]. *分子植物育种*, 2018, 16(2): 552 - 559.
- [9] 刘忱, 张美玲, 舒灿伟, 等. 真菌病毒的研究进展 [J]. *中国植保导刊*, 2016, 36(9): 18 - 27.
- [10] GHABRIAL S A, CASTÓN J R, JIANG D H, et al. 50-plus years of fungal viruses [J]. *Virology*, 2015, 479-480: 356 - 368.
- [11] URAYAMA S, KATO S, SUZUKI Y, et al. Mycoviruses related to chrysovirus affect vegetative growth in the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* [J]. *Journal of General Virology*, 2010, 91(12): 3085 - 3094.
- [12] URAYAMA S, SAKODA H, TAKAI R, et al. A dsRNA mycovirus, *Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1-B, suppresses vegetative growth and development of the rice blast fungus [J]. *Virology*, 2014, 448: 265 - 273.
- [13] TANG L H, HU Y P, LIU L J, et al. Genomic organization of a novel victorivirus from the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* [J]. *Archives of Virology*, 2015, 160(11): 2907 - 2910.
- [14] HIGASHIURA T, KATO Y, Urayama S, et al. *Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1 strain D confers growth inhibition to the

- host fungus and exhibits multiform viral structural proteins [J]. *Virology*, 2019, 535: 241 – 254.
- [15] YOKOI T, YAMASHITA S, HIBI T. The nucleotide sequence and genome organization of *Magnaporthe oryzae* virus 1 [J]. *Archives of Virology*, 2007, 152(12): 2265 – 2269.
- [16] MAEJIMA K, HIMENO M, KOMATSU K, et al. Complete nucleotide sequence of a new double-stranded RNA virus from the rice blast fungus, *Magnaporthe oryzae* [J]. *Archives of Virology*, 2008, 153(2): 389 – 391.
- [17] Du Y N, He X, Zhou X, et al. Complete nucleotide sequence of *Magnaporthe oryzae* partitivirus 1 [J]. *Archives of Virology*, 2016, 161(11): 1 – 4.
- [18] 陈伟博, 梁克力, 李阳艺, 等. 稻瘟菌双分病毒 MoPV2 特性研究[J]. *植物病理学报*, 2017, 47(4): 448 – 457.
- [19] LIN Y, ZHOU J, ZHOU X, et al. A novel narnavirus from the plant-pathogenic fungus *Magnaporthe oryzae* [J]. *Archives of Virology*, 2020, 165(7): 1235 – 1240.
- [20] AI Y P, ZHONG J, CHEN C Y, et al. A novel single-stranded RNA virus isolated from the rice-pathogenic fungus *Magnaporthe oryzae* with similarity to members of the family Tombusviridae [J]. *Archives of Virology*, 2016, 161(3): 725 – 729.
- [21] OHKITA S, LEE Y, NGUYEN Q, et al. Three ourmia-like viruses and their associated RNAs in *Pyricularia oryzae* [J]. *Virology*, 2019, 534: 25 – 35.
- [22] ILLANA A, MARCONI M, RODRÍGUEZ-ROMERO J, et al. Molecular characterization of a novel ssRNA ourmia-like virus from the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* [J]. *Archives of Virology*, 2017, 162(3): 891 – 895.
- [23] LI C X, ZHU J Z, GAO B D, et al. Characterization of a novel ourmia-like mycovirus infecting *Magnaporthe oryzae* and implications for viral diversity and evolution [J]. *Viruses*, 2019, 11(3): 223 – 235.
- [24] 陈伟博. 稻瘟病菌中病毒的初步研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- [25] STRAUSS E E, LAKSHMAN D K, TAVANTZIS S M. Molecular characterization of the genome of a partitivirus from the basidiomycete *Rhizoctonia solani* [J]. *The Journal of General Virology*, 2000, 81(2): 549 – 555.
- [26] URAYAMA S I, FUKUHARA T, MORIYAMA H, et al. Heterologous expression of a gene of *Magnaporthe oryzae* chrysovirus 1 strain A disrupts growth of the human pathogenic fungus *Cryptococcus neoformans* [J]. *Microbiology and Immunology*, 2014, 58(5): 294 – 302.
- [27] YAMASHITA S, DOI Y, YORA K. A polyhedral virus found in rice blast fungus, *Pyricularia oryzae* Cavara [J]. *The Phytopathological Society of Japan*, 1971, 37(5): 356 – 359.
- [28] HIMENO M, MAEJIMA K, KOMATSU K, et al. Significantly low level of small RNA accumulation derived from an encapsidated mycovirus with dsRNA genome [J]. *Virology*, 2010, 396(1): 69 – 75.
- [29] OWASHI Y, AIHARA M, MORIYAMA H, et al. Population structure of double-stranded RNA mycoviruses that infect the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* in Japan [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 593784.
- [30] 唐利华, 谢甲涛, 程家森, 等. 稻瘟菌群体中 dsRNA 的多样性及稻瘟菌菌株 QSP5 中病毒对寄主生物学性状影响的研究[J]. *植物病理学报*, 2016, 46(2): 151 – 159.
- [31] HONG Y, DOVER S L, COLE T E, et al. Multiple mitochondrial viruses in an isolate of the Dutch elm disease fungus *Ophiostoma novo-ulmi* [J]. *Virology*, 1999, 258(1): 118 – 127.
- [32] 柏斌, 吴俊, 周波, 等. 稻瘟病抗性分子育种研究综述[J]. *杂交水稻*, 2012, 27(3): 5 – 9.
- [33] 邱德文. 我国植物病害生物防治的现状与发展策略[J]. *植物保护*, 2010, 36(4): 15 – 18.
- [34] HUANG S H, GHABRIAL S A. Organization and expression of the double-stranded RNA genome of *Helminthosporium victoriae* 190S virus, a totivirus infecting a plant pathogenic filamentous fungus [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93(22): 12541 – 12546.
- [35] GREENTE J, BERTHELAY-SAURET S. Biological control of chestnut blight in France [J]. *American Chestnut Proceedings*, 1978: 30 – 34.
- [36] NUSS D L. Hypovirulence: Mycoviruses at the fungal-plant interface [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2005, 3(8): 632 – 642.
- [37] YU X, LI B, FU Y P, et al. A geminivirus-related DNA mycovirus that confers hypovirulence to a plant pathogenic fungus [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(18): 8387 – 8392.
- [38] TIAN B N, XIE J T, FU Y P, et al. A cosmopolitan fungal pathogen of dicots adopts an endophytic lifestyle on cereal crops and protects them from major fungal diseases [J]. *The ISME Journal*, 2020, 14(12): 3120 – 3135.
- [39] YU X, LI B, FU Y P, et al. Extracellular transmission of a DNA mycovirus and its use as a natural fungicide [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(4): 1452 – 1457.
- [40] XIE J, JIANG D H. New insights into mycoviruses and exploration for the biological control of crop fungal diseases [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2014, 52(1): 45 – 68.
- [41] WEBBER J. A natural biological control of Dutch elm disease [J]. *Nature*, 1981, 292(5822): 449 – 451.
- [42] ZHANG D X, NUSS D L. Engineering super mycovirus donor strains of chestnut blight fungus by systematic disruption of

- multilocus *vic* genes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(8): 2062 – 2067.
- [43] AIHARA M, URAYAMA S I, Le M T, et al. Infection by *Magnaporthe oryzae chrysovirus* 1 strain A triggers reduced virulence and pathogenic race conversion of its host fungus, *Magnaporthe oryzae* [J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2018, 84(2): 92 – 103.
- [44] FELDMAN T S, MORSY M R, ROOSSINCK M J. Are communities of microbial symbionts more diverse than communities of macrobial hosts? [J]. *Fungal Biology*, 2012, 116(4): 465 – 477.
- [45] HUTCHISON E, BROWN S, TIAN C G, et al. Transcriptional profiling and functional analysis of heterokaryon incompatibility in *Neurospora crassa* reveals that reactive oxygen species, but not metacaspases, are associated with programmed cell death [J]. *Microbiology*, 2009, 155(12): 3957 – 3970.
- [46] CHOI G H, DAWE A L, CHURBANOV A, et al. Molecular characterization of vegetative incompatibility genes that restrict hypovirus transmission in the chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica* [J]. *Genetics*, 2012, 190(1): 113 – 127.

Research Progress on Mycoviruses of *Magnaporthe oryzae*

HE Zhenrui, HUANG Xiaotong, SHU Canwei, ZHOU Erxun
(Guangdong Key Laboratory of Microbial Signals and Disease Control/College of Plant Protection,
South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China)

Abstract: Rice blast is an important worldwide important rice disease caused by *Magnaporthe oryzae* (commonly known as rice blast fungus), and it is also an important factor affecting rice yield and quality. Mycovirus is a virus that infects fungi and oomycetes and can replicate in them, which is widespread in the major taxa of fungi and oomycetes. Some hypovirulent mycoviruses can be used as resources for the biological control of plant fungal diseases. The mycoviruses reported in *M. oryzae*, including their morphological, genome organization and their effects on host fungi, were reviewed, and the research on the mycoviruses of *M. oryzae* was prospected so as to have a more comprehensive understanding of mycoviruses in *M. oryzae*, and to provide reference for the utilization and study of mycoviruses in *M. oryzae* in the future.

Keywords: rice; *Magnaporthe oryzae*; mycovirus; plant fungal diseases; biological control

(责任编辑:庄振宏 责任编辑:钟云芳)