



## 研究报告

## 担孢子介导传播对香菇双分体病毒 LePV1 群体形成的影响

刘铭杰<sup>Δ1</sup> 施靖<sup>Δ1</sup> 王锦杰<sup>1</sup> 郭孟配<sup>1</sup> 申桂煜<sup>1</sup> 边银丙<sup>1,2</sup> 徐章逸<sup>\*1,2</sup>

1 华中农业大学应用真菌研究所 湖北 武汉 430070

2 农业农村部农业微生物资源利用重点实验室 湖北 武汉 430070

**摘要:**【背景】LePV1 为中国香菇种质资源中携带的主要病毒之一。在前期研究中,根据分子序列特征将 LePV1 带毒菌株群体分为两个分子类群(亚型 I 和亚型 II),亚型 I 包含大部分带毒香菇菌株,而亚型 II 仅包含少数几个供试带毒香菇菌株,在地理上相距遥远的不同遗传背景香菇菌株中发现了同一 LePV1 分子类型。【目的】探究担孢子介导传播对香菇双分体病毒 LePV1 群体形成的影响。【方法】比较不同亚型菌株的有性担孢子后代带毒率差异,并采用单单杂交和单双杂交方式分析杂交对 LePV1 群体形成的影响等。【结果】亚型 I 中栽培菌株 ZP51 和野生菌株 YS94 的担孢子带毒率分别为 70% 和 100%,亚型 II 中栽培菌株 ZP28 和野生菌株 YS5 的担孢子带毒率分别为 45% 和 55%,暗示亚型 I 菌株担孢子传毒效率高于亚型 II;当杂配对任一亲本携带 LePV1 时,无论是单单杂交还是单双杂交,获得的杂交子带毒率为 100%。【结论】不同亚型担孢子病毒携带率的不同和杂交在香菇双分体病毒 LePV1 群体形成中可能发挥着重要作用;此外,LePV1 不能在杂交不亲和的单核体之间传播,也不能在不亲和的单双杂交配中进行传播;在杂交可亲和的单双杂交配中,杂交成功的杂交子在与亲本双核体菌丝接触一段时间后,可以将病毒 LePV1 通过胞质传播传给亲本双核体菌丝体。该研究为明确香菇双分体病毒 LePV1 传播规律及 LePV1 群体形成机制提供了线索。

**关键词:** 香菇, LePV1 病毒, 病毒传播, 单单杂交, 单双杂交, 病毒检测

## Effect of virus-transmission via basidiospore on the population of *lentinula edodes partitivirus 1*

LIU Ming-Jie<sup>Δ1</sup> SHI Jing<sup>Δ1</sup> WANG Jin-Jie<sup>1</sup> GUO Meng-Pei<sup>1</sup> SHEN Gui-Yu<sup>1</sup>  
BIAN Yin-Bing<sup>1,2</sup> XU Zhang-Yi<sup>\*1,2</sup>

1 Institute of Applied Mycology, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China

2 Key Laboratory of Agro-Microbial Resource and Development (Ministry of Agriculture), Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China

**Abstract:** [Background] *Lentinula edodes partitivirus 1* (LePV1) is a major mycovirus identified in *L.*

**Foundation item:** Modern Agro-industry Technology Research System on Edible Fungus of China (CARS-20)

<sup>Δ</sup>These authors equally contributed to this work

\*Corresponding author: E-mail: zyxy2016@hotmail.com

Received: 13-11-2019; Accepted: 02-01-2020; Published online: 09-01-2020

基金项目: 国家现代农业产业技术体系岗位科学家专项(CARS-20)

<sup>Δ</sup>对本文贡献相同

\*通信作者: E-mail: zyxy2016@hotmail.com

收稿日期: 2019-11-13; 接受日期: 2020-01-02; 网络首发日期: 2020-01-09

*edodes* germplasm. Previous to this study, LePV1 isolates from the Chinese genetically-diverse *L. edodes* core collection were grouped into two distinct clades (subtype I and subtype II), with the majority in subtype I; The same LePV1 molecular isolate was found in *L. edodes* strains that were genetic-diverse and geographically far away. **[Objective]** To identify the effect of virus-transmission via basidiospore on the population of *Lentinula edodes* partitivirus 1. **[Methods]** We compared the virus-carrying rate of basidiospores between subtype I and subtype II, and analyzed the effect of hybridization (Mon-Mon and Di-Mon) on the population of LePV1. **[Results]** The virus-carrying rates of basidiospores was 70% in ZP51 and 100% in YS94 in subtype I, while it was 45% in ZP28 and 55% in YS5 in subtype II. Virus-transmission efficiency of basidiospore from strains in subtype I was higher than that of basidiospores from strains in subtype II. If one of the parental basidiospores carries LePV1, the obtained hybrid will carry LePV1 either in Mon-Mon crossing test or Di-Mon crossing test. **[Conclusion]** The different virus-transmission efficiency of basidiospore from strains in different subtypes, and plasmogamy duringly bridization maybe play an important role in the formation of the population of LePV1. In addition, LePV1 was not spread from spores that carried virus to its incompatible monokaryons or dikaryons in Mon-Mon crossing test or Di-Mon crossing test. Additionally, the obtained hybrids could transmit LePV1 to the paring heterokaryons in the successful Di-Mon crossing test. This research presented here firstly provide experimental evidence and clues for us understanding the transmission characteristics and population formation of LePV1.

**Keywords:** *Lentinula edodes*, *Lentinula edodes* partitivirus 1, Virus transmission, Mon-Mon crossing, Di-Mon crossing, Virus detection

真菌病毒广泛存在于自然界,最早在双孢蘑菇 (*Agaricus bisporus*) 生产中被发现,造成巨大经济损失,从而引起人们广泛关注<sup>[1-2]</sup>。截至目前,在至少 15 种以上的食用菌中均发现了真菌病毒,而且某些真菌病毒与食用菌质量和产量相关<sup>[3-8]</sup>。香菇病毒最早报道于 20 世纪 70 年代初,日本学者从不正常的香菇菌丝中分离出多种不同直径的球状病毒颗粒<sup>[9-10]</sup>; 20 世纪 80-90 年代,在上海郊区及其他部分产区暴发了不同面积的疑似香菇病毒病,我国学者以多篇论文报道了从病样中分离的不同病毒粒体的特征<sup>[11-12]</sup>和症状特点<sup>[13]</sup>,剖析了该病毒病可能发生的原因<sup>[14]</sup>等。近年来,随着香菇代料栽培规模的日益扩大,生产中出现疑似病毒病症状的现象越来越普遍,症状表现为菌丝体生长异常或转色困难、难以形成子实体或子实体畸形、香菇质量和产量下降等,并从一些表现异常或正常菌株中均分离到杆状或球状病毒颗粒<sup>[15-20]</sup>。其中,王锦杰等报道香菇病毒 *Lentinula edodes* mycovirus HKB (LeV-HKB) 和香菇双分体病毒 *Lentinula edodes* partitivirus 1 (LePV1) 为中国香菇种质资源中普遍

携带的两种最主要的真菌病毒<sup>[20]</sup>。

本课题组前期对香菇种质资源中 LePV1 的遗传变异和群体结构进行了分析,根据病毒基因组分子序列特征可以将 LePV1 带毒菌株分为两个分子类群(亚型 I 和亚型 II),亚型 I 包含的分离物远远多于亚型 II 包含的分离物;此外,地理上相距遥远的不同遗传背景野生香菇菌株中发现同一 LePV1 分子类型的存在<sup>[21]</sup>。真菌双分体病毒缺乏细胞外生活阶段,目前尚未发现存在体外传播介体,真菌病毒传播主要依靠带毒孢子和菌丝结合方式传播,而且后者容易受菌丝营养体不亲和的限制<sup>[22]</sup>。因此,LePV1 的传播途径以及在地理上相距遥远的香菇野生菌株中发现同一 LePV1 分子类型的原因,有必要进一步研究。本研究比较两种不同亚型带毒香菇菌株担孢子后代带毒率的差异,并采用单杂和双杂方式评价杂交对 LePV1 病毒传播的影响等,以期揭示香菇担孢子介导的病毒传播对 LePV1 种群形成的影响,为深入研究香菇双分体病毒 LePV1 群体形成机制奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

供试菌株:用于本试验的6个香菇供试菌株分别是 ZP49 (森源-10)、YS11 (ACCC50786)、ZP51 (森源-2)、YS94 (LMLH116)、ZP28 (沪农-1)和 YS5 (EFISAAS0350),其中 ZP49 和 YS11 为不带毒香菇菌株;其他4个菌株为 LePV1 带毒菌株,ZP51 (栽培菌株)和 YS94 (野生菌株)属于分子亚型 I, ZP28 (栽培菌株)和 YS5 (野生菌株)属于分子亚型 II<sup>[21]</sup>。供试菌株均保藏于华中农业大学应用真菌研究所。

MYG 固体培养基(g/L):葡萄糖 20.0、麦芽浸膏 20.0、蛋白胨 2.0、酵母浸粉 1.0、琼脂 20.0。木屑培养基(g/kg):木屑 780.0,麸皮 200.0,石膏 20.0,含水量 60%左右。

2×*Taq* MasterMix、反转录试剂盒, Vazyme 公司。Thermal Cycler PCR 仪, Bio-Rad 公司;凝胶成像系统,天能公司;冷冻及普通离心机, Eppendorf 公司。

### 1.2 带毒菌株担孢子获得与单孢稀释分离

采用常规培养料配方(上述木屑培养基),拌料装袋,栽培袋为 15×30 cm 的聚乙烯袋,每袋装料湿重约为 1 kg, 103.4 kPa 蒸汽灭菌。保持室温 22–27 °C 避光培养菌丝,袋内自然转色后搬入菇棚进行出菇试验。待子实体达到生物学成熟后,摘取子实体在无菌环境下弹射并收集担孢子,在超净工作台上挑取少量孢子印进行依次梯度稀释,选取 10<sup>6</sup> 个/mL 浓度梯度的孢子悬浮液(100 μL)涂布均匀至装有 MYG 固体培养基的培养皿上,于 25 °C 光照培养箱中黑暗倒置培养 4–6 d 后,将依次出现的星芒状白点菌落转移到新的 MYG 斜面试管中继续培养,对长出的菌丝通过镜检锁状联合的有无判定是否为单核担孢子分离物。将无锁状联合的单核单孢菌株建立单核担孢子群体,进行进一步病毒检测。

### 1.3 单核担孢子后代 LePV1 病毒 RT-PCR 检测

以上述获得的单核担孢子菌株为材料,采用 STE 法提取菌丝体总 RNA,详细步骤参考孙艺嘉等报道的方法<sup>[23]</sup>。cDNAs 合成按照反转录试剂盒说明书进行。PCR 扩增所用引物为:LePV1-F (5'-GGACTCAAACCCATTCTAAAT-3')和 LePV1-R (5'-TTCGAGCCCATACATAATACA-3')用于检测 LePV1;β-actin-F (5'-GGAGAAGATTTGGCATCAC ACA-3')和 β-actin-R (5'-GAAGAGCGAAACCCTC GTAGA-3')用于验证反转录的可靠性。PCR 反应体系(20 μL):cDNA (500 ng/μL) 1 μL, 2×*Taq* MasterMix 10 μL,正、反向引物(10 mmol/μL)各 0.5 μL, ddH<sub>2</sub>O 8 μL。PCR 反应条件:95 °C 5 min; 95 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 45 s, 30 个循环;72 °C 10 min。PCR 产物经 1% 的琼脂糖凝胶电泳,溴化乙锭染色。

### 1.4 单单杂交及病毒检测

根据上述单核担孢子病毒检测结果,随机挑选带毒单核体和不带毒单核体进行单单杂交。单单杂交配对选择在装有固体 MYG 培养基的培养皿中进行,带毒单核体和不带毒单核体之间相距约 1 cm,待菌丝交接后挑取中间菌丝至新鲜 MYG 培养皿,并距接种块一定距离斜插一块无菌的盖玻片,待菌丝长至盖玻片后,取下盖玻片在显微镜下镜检有无锁状联合,确定是否杂交成功。一方面,对杂交成功的杂交子菌株进行至少 3 次的菌丝尖端分离并再次通过镜检确认是双核菌丝体后,进行病毒 RT-PCR 检测;另一方面,对杂交不成功的杂交配对组合,先将不带毒单核分离物接种在培养皿中,待生长 3–5 d 后在菌落外围接种带毒单核分离物,并分别在交接后的 12 h、1–3 d 分别取先接种的不带毒单核体外侧远离交接处一侧的菌丝体进行病毒 RT-PCR 检测,每一种处理各取 3 块。

### 1.5 单双杂交及病毒检测

根据上述单核担孢子病毒检测结果,随机挑选带毒单核体为材料,分别与不带毒香菇菌株 ZP49

和 YS11 进行单双杂交配对。单双杂交配对同样选择在装有固体 MYG 培养基的培养皿中进行, 先将带毒单核体接种在培养基上让其生长 2-3 d, 然后在距离单核分离物外围约 1 cm 处接种不带毒的双核体菌株, 一方面待菌丝交接 12 h 后(图 1A), 在带毒单核菌丝块的最外端取样转接, 以及插片镜检有无锁状联合判断是否杂交成功, 对杂交成功的杂交子菌株在显微镜下进行至少 3 次的菌丝尖端分离及镜检为双核菌丝后, 再进行病毒 RT-PCR 检测; 另一方面, 分别在菌丝交接 0.5、1、3、5 和 7 d 时, 挑取双核菌丝最外端远离交接处的菌丝进行病毒检测(图 1B、C、D、E 和 F), 每一种处理各取 3 块。

## 2 结果与分析

### 2.1 香菇 LePV1 不同分子类型菌株单核担孢子分离物病毒携带情况

4 个带毒香菇菌株每个分别随机挑选了 20 个单核担孢子分离物进行了病毒 RT-PCR 检测, 研

究结果表明, 处于分子亚型 I 的栽培菌株 ZP51 担孢子带毒率为 70%, 野生菌株 YS94 担孢子带毒率为 100%; 处于分子亚型 II 的栽培菌株 ZP28 担孢子带毒率为 45%, 野生菌株 YS5 的担孢子带毒率为 55% (表 1)。该研究结果说明, LePV1 带毒菌株可以通过有性担孢子进行垂直传播。此外, 分子亚型 I 的带毒香菇菌株有性担孢子带毒率比分子亚型 II 的要高。

### 2.2 单单杂交 LePV1 传播的影响

根据上述担孢子病毒检测结果, 选取 4 个带毒香菇菌株的 8 个带毒单核体和 3 个不带毒单核体为材料进行两两配对, 共 14 个配对组合(表 2)。通过插片镜检表明, 其中有 6 个配对组合成功获得杂交子(表 2)。对这 6 个杂交子菌株进行至少 3 次菌丝尖端分离, 并进行病毒 RT-PCR 检测, 结果表明, 从这 6 个杂交子菌株中均能扩增出目标条带(图 2)。此外, 从单单杂交不成功的杂交配对组合中, 挑选 YS94-20×YS5-17、ZP28-13×

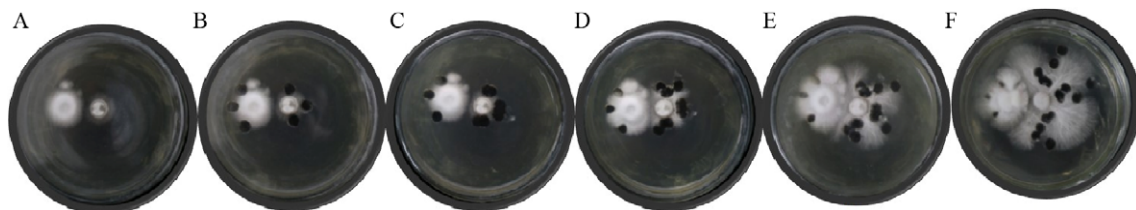


图 1 单双杂交中用于香菇病毒检测的样品处理示意图

Figure 1 Schematic diagram of sample collection for *Lentinus edodes* virus detection in Di-Mon crossing test

注: A: 单双杂交交接处菌丝刚刚接触; B: 单双杂交交接处菌丝接触 12 h 后在单核菌丝体和双核菌丝体外侧取样; C、D、E 和 F: 单双杂交交接处菌丝接触 1、3、5 和 7 d 后分别在双核菌丝体外侧取样。

Note: A: The hyphae are just contact each other at the junction; B: The samples collected from the outermost part of the parental colonies at 12 hours after contact; C, D, E and F: The samples collected from the outermost part of the colony of the parental heterokaryon at 1, 3, 5 and 7 days after contact.

表 1 香菇 LePV1 不同分子类型菌株单核担孢子分离物病毒携带情况

Table 1 The virus-carrying rates of basidiospores isolated from different subgroups

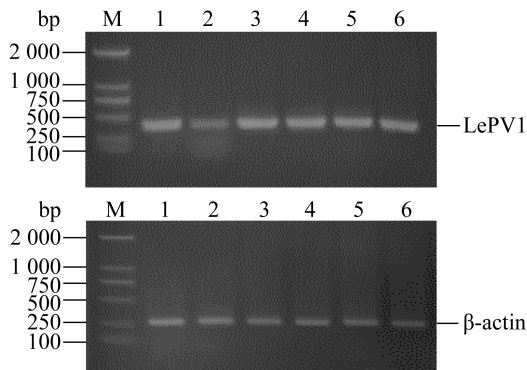
菌株类别	菌株编号	携带数量	单核菌丝总数	带毒率
Strain category	Strain No.	Number of carriers	Number of monokaryons	Incidence rate (%)
亚型 I	ZP51	14	20	70.0
Group I	YS94	20	20	100.0
亚型 II	ZP28	9	20	45.0
Group II	YS5	11	20	55.0

**表 2 香菇单双杂交配对组合及杂交结果**  
**Table 2 The mating results of different crossing combinations in the Mon-Mon crossing test**

Strain No. <sup>a</sup>	ZP51-13 <sup>b</sup>	YS5-16 <sup>b</sup>	YS5-17 <sup>b</sup>
ZP51-4	*	-	+
ZP51-10	*	-	+
YS94-4	-	+	+
YS94-20	+	-	-
ZP28-13	-	*	*
ZP28-15	-	*	*
YS5-4	-	*	*
YS5-9	+	*	*

注: \*: 未配对组合; +: 杂交成功的配对组合; -: 杂交未成功的配对组合. <sup>a</sup>: 带毒菌株; <sup>b</sup>: 不带毒菌株.

Note: \*: Not do; +: The paring is compatible and could obtain a hybrid; -: The paring is incompatible and could not obtain a hybrid. <sup>a</sup>: LePV1 infected strain; <sup>b</sup>: Uninfected strain.



**图 2 香菇 6 个单双杂交子病毒 RT-PCR 检测结果**  
**Figure 2 The result of virus detection of 6 Mon-Mon hybrids by RT-PCR**

注: M: DL2000 DNA Marker; 1-6: 6 个单双杂交子菌株.  
Note: M: DL2000 DNA Marker; 1-6: 6 Mon-Mon hybrids.

ZP51-13、YS94-4×ZP51-13、ZP28-15×ZP51-13 这 4 个组合, 在配对菌丝接触 1、2、3 d 时分别在不带毒菌株外侧取样检测 LePV1 带毒情况, 结果表明, 所有样品中均未能检测到 LePV1 (图片未提供)。以上结果说明, LePV1 可以通过单双杂交方式进行传播, 但不能在杂交不成功的单核体之间传播。

### 2.3 单双杂交对 LePV1 传播的影响

根据上述担孢子病毒检测结果, 选取 4 个带

毒香菇菌株的 6 个带毒单核体和不带毒香菇菌株 YS11、ZP49 进行单双杂交配对, 共 12 个配对组合(表 3)。在带毒单核菌丝与不带毒双核菌丝接触 12 h 后, 对带毒单核菌丝块的最外侧菌丝进行镜检, 结果表明, 12 个配对组合中仅有 3 个配对组合成功获得杂交子, 分别是 ZP51-4×YS11、ZP51-10×YS11 和 YS94-20×YS11 配对组合(表 3); 进一步对获得的 3 个杂交子菌株进行至少 3 次菌丝尖端分离后的菌丝进行病毒 RT-PCR 检测, 结果表明, 从这 3 个杂交子菌株中均能扩增出目标条带(图 3)。此外, 选择单双杂交成功获得杂交子的 3 个配对组合, 以及从单双杂交不成功的 3 个杂交配对组合中挑选 YS94-4×YS11、ZP28-15×YS11 和 YS5-9×YS11 这 3 个组合, 对这 6 个杂交配对组合在配对菌丝接触 0.5、1、3、5 和 7 d 时, 分别在不带毒双核菌株外侧取样, 检测 LePV1 带毒情况, 结果表明, 这单双杂交成功获得杂交子的 3 个配对组合中, 均在接触后 7 d 的样品中检测到 LePV1; 而单双杂交未能获得杂交子的 3 个配对组合中, 所有样品中均未检测到 LePV1 (图 4)。以上结果说明, LePV1 可以通过单双杂交方式进行传播, 杂交后获得的带毒杂交子双核菌丝体可能通过菌丝接触将病毒传给亲本双核体菌丝体。

**表 3 香菇单双杂交配对组合及杂交结果**  
**Table 3 The mating results of different crossing combinations in the Di-Mon crossing test**

Strain No. <sup>a</sup>	YS11 <sup>b</sup>	ZP49 <sup>b</sup>
ZP51-4	+	-
ZP51-10	+	-
YS94-4	-	-
YS94-20	+	-
ZP28-15	-	-

注: +: 杂交成功的配对组合, -: 杂交未成功的配对组合. <sup>a</sup>: 带毒菌株; <sup>b</sup>: 不带毒菌株.

Note: +: The paring is compatible and could obtain a hybrid; -: The paring is incompatible and could not obtain a hybrid. <sup>a</sup>: LePV1 infected strain; <sup>b</sup>: Uninfected strain.



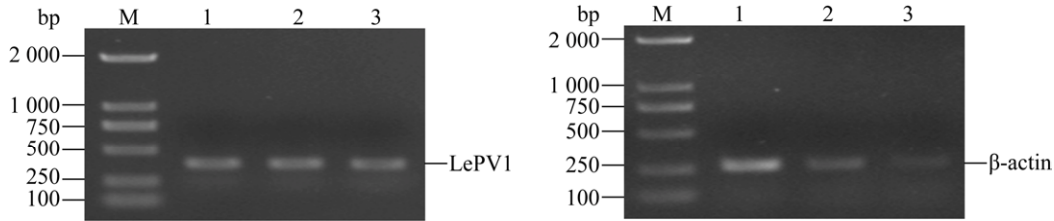


图3 香菇3个单双杂交子病毒RT-PCR检测结果

Figure 3 The result of virus detection of 3 Di-Mon hybrids by RT-PCR

注: M: DL2000 DNA Marker; 1-3: 3个单双杂交子菌株.

Note: M: DL2000 DNA Marker; 1-3: 3 strains of Di-Mon hybrids.

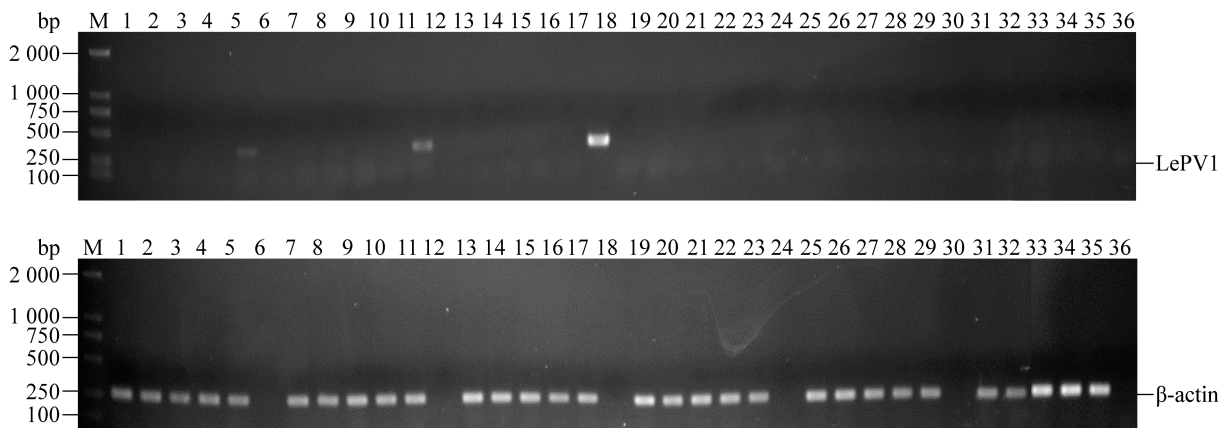


图4 香菇6个单双杂交配对组合病毒RT-PCR检测结果

Figure 4 The RT-PCR results of virus detection among the samples

注: M: DL2000 DNA Marker; 1-5: ZP51-10×YS11 配对组合; 7-11: ZP51-4×YS11 配对组合; 13-17: YS94-20×YS11 配对组合; 19-23: YS5-9×YS11 配对组合; 25-29: ZP28-15×YS11 配对组合; 31-35: ZP28-15×YS11 配对组合; 所有配对组合从左至右依次为 0.5、1、3、5 和 7 d 时样品中病毒检测情况; 6、12、18、24、30 和 36 为清水对照.

Note: M: DL2000 DNA Marker; 1-5: ZP51-10×YS11; 7-11: ZP51-4×YS11; 13-17: YS94-20×YS11; 19-23: YS5-9×YS11; 25-29: ZP28-15×YS11; 31-35: ZP28-15×YS11; In the order of 0.5, 1, 3, 5 and 7 d, respectively (from left to right); 6, 12, 18, 24, 30 and 36: Negative control.

### 3 讨论与结论

不同真菌病毒在孢子中传播效率不同<sup>[24]</sup>。据报道,双孢蘑菇“La France Disease”病原 dsRNA 病毒的担孢子病毒携带率平均达到 65%–75%<sup>[25]</sup>,而平菇(*Pleurotus ostreatus*)和柱状田头菇(*Agrocybe cylindracea*)的担孢子病毒检测率较低<sup>[26-27]</sup>,香菇感染 LeV-HKB 的菌株担孢子后代中 90% 以上携带有 LeV-HKB<sup>[28,17]</sup>。本研究中,不同分子亚群的带毒菌株担孢子后代检测结果表明,45%–100% 的担

孢子携带有 LePV1,而且处于优势分子亚群 I 的菌株担孢子后代病毒检测率显著高于亚群 II,该结果暗示担孢子传毒效率可能影响 LePV1 种群的结构,但还需要进一步试验验证。此外,这种 LePV1 并不是都可以保留在后代担孢子中的特性,也暗示该病毒存在于寄主的细胞质内。

单单杂交结果表明,若杂交配对的亲本之一携带有 LePV1,获得的杂交子带毒率为 100%。单双杂交结果也表明,只有在杂交成功的单双杂交子中

可以检测到 LePV1, 而且新的杂交子在与亲本双核体菌丝接触一段时间后, 也可以将病毒通过胞质传播传给亲本双核体菌丝。据报道, 多年异担子菌 (*Heterobasidion annosum*) 不亲和菌株间接触后可进行短暂的菌丝融合, 使双分体病毒异担子菌 RNA 病毒 3 (heterobasidion RNA virus 3, HetRV3) 在不亲和菌丝间传播<sup>[29]</sup>。本研究以来源于同一双亲的带毒单核体和不带毒单核体为材料, 对不亲和的 2 个配对单核菌丝之间病毒传染性进行研究, 发现 LePV1 不能在不亲和的单核体之间进行传播。单双杂交结果也表明, 在杂交不亲和的杂交配对中, 带毒单核菌丝也不能将病毒传给与之配对的双核菌丝。上述研究结果表明 LePV1 存在于寄主的细胞质内且可通过胞质结合进行传播。在单双杂交中, 异核体菌丝主要作为亲本单核体的细胞核供体, 带毒的双核体菌株是否将病毒传播给与其可亲和的单核体材料, 需要进行进一步试验进行分析。以上研究结果对了解 LePV1 传播规律以及 LePV1 群体形成机制提供了线索, 同时也丰富了对担子菌病毒传播途径的认识。

香菇担孢子数量众多, 基于以上研究结果可以推测, 自然界中带毒担孢子借助风力或人为干预的作用进行扩散, 当其可与亲和的另一个担孢子萌发的菌丝接触后, 通过杂交中胞质融合方式形成新的带毒异双核菌丝; 此外, 这个扩散开来的带毒担孢子萌发的菌丝也可能与另一个可亲和的异双核菌丝接触, 同样通过杂交的方式形成新的带毒异双核菌丝, 并且新形成的带毒异双核菌丝也能采用胞质融合的方式将病毒传递给亲本双核菌丝, 从而使得 LePV1 在香菇不同遗传背景的菌株中扩散开来, 而且不同 LePV1 分子株系担孢子传播效率也可能不同, 导致了目前的 LePV1 种群结构。

## REFERENCES

- [1] Hollings M. Viruses associated with a die-back disease of cultivated mushroom[J]. *Nature*, 1962, 196(4858): 962-965
- [2] Goodin MM, Schlagnhauser B, Romaine CP. Encapsidation of the la france disease-specific double-stranded RNAs in 36-nm isometric viruslike particles[J]. *Phytopathology*, 1992, 82(3): 285-290
- [3] Grogan HM, Adie BAT, Gaze RH, et al. Double-stranded RNA elements associated with the MVX disease of *Agaricus bisporus*[J]. *Mycological Research*, 2003, 107(2): 147-154
- [4] Yu HJ, Lim D, Lee HS. Characterization of a novel single-stranded RNA mycovirus in *Pleurotus ostreatus*[J]. *Virology*, 2003, 314(1): 9-15
- [5] Rao JR, Nelson DWA, McClean S. The enigma of double-stranded RNA (dsRNA) associated with mushroom virus X (MVX)[J]. *Current Issues in Molecular Biology*, 2007, 9(2): 103-121
- [6] Ro HS, Kang EJ, Yu JS, et al. Isolation and characterization of a novel mycovirus, PeSV, in *Pleurotus eryngii* and the development of a diagnostic system for it[J]. *Biotechnology Letters*, 2007, 29(1): 129-135
- [7] Magae Y, Sunagawa M. Characterization of a mycovirus associated with the brown discoloration of edible mushroom, *Flammulina velutipes*[J]. *Virology Journal*, 2010, 7: 342
- [8] Sahin E, Akata I. Viruses infecting macrofungi[J]. *VirusDisease*, 2018, 29(1): 1-18
- [9] Inouye T, Furuya K, Nisikado Y. Virus-like particles found in shiitake[J]. *Ann Phytopathol Soc Japan*, 1970, 36: 356
- [10] Ushiyama R, Nakai Y, Ikegami M. Evidence for double-stranded RNA from polyhedral virus-like particles in *Lentinus edodes* (Berk.) Sing[J]. *Virology*, 1977, 77(2): 880-883
- [11] Yu SQ, Wang MQ, Zhang RP, et al. Studies on *Lentinus edodes* virus diseases I. The occurrence of *Lentinus edodes* viruses in China[J]. *Acta Mycologica Sinica*, 1985, 4(2): 125-129 (in Chinese)  
于善谦, 王鸣岐, 张若平, 等. 香菇病毒的研究 I. 发生在我国的香菇病毒[J]. *真菌学报*, 1985, 4(2): 125-129
- [12] Shen XR, Shen JY, Chen ZY, et al. A single-stranded virus isolated from shiitake mushroom *Lentinus edodes* (Berk.) Sing.[J]. *Virologica Sinica*, 1992, 7(1): 99-105 (in Chinese)  
沈学仁, 沈菊英, 陈作义, 等. 一种含有单链 RNA 的香菇球状病毒[J]. *中国病毒学*, 1992, 7(1): 99-105
- [13] Pan YJ, Chen MJ, Wang ZY, et al. A newly discovered lenticular virus[J]. *Edible Fungi*, 1992(3): 39-40 (in Chinese)  
潘迎捷, 陈明杰, 汪昭月, 等. 一种新发现的香菇球状病毒[J]. *食用菌*, 1992(3): 39-40
- [14] Pan YJ, Chen MJ, Wang ZY, et al. Causes of *Lentinus edodes* virus disease[J]. *Edible Fungi*, 1990, (4): 32 (in Chinese)  
潘迎捷, 陈明杰, 汪昭月, 等. 香菇病毒病发生原因剖析[J]. *食用菌*, 1990, (4): 32
- [15] Yao L, Chen CL, Yang ZX, et al. The partial genome cDNA sequence of a novel dsRNA virus from *Lentinus edodes* and the virus detected by RT-PCR[J]. *Microbiology China*, 2010, 37(1): 61-70 (in Chinese)

- 姚立, 陈春乐, 杨忠信, 等. 一种新香菇病毒基因组部分 cDNA 序列及病毒 RT-PCR 检测[J]. 微生物学通报, 2010, 37(1): 61-70
- [16] Magae Y. Molecular characterization of a novel mycovirus in the cultivated mushroom, *Lentinula edodes*[J]. Virology Journal, 2012, 9: 60
- [17] Won HK, Park SJ, Kim DK, et al. Isolation and characterization of a mycovirus in *Lentinula edodes*[J]. Journal of Microbiology, 2013, 51(1): 118-122
- [18] Kim JM, Jung JE, Park JA, et al. Biological function of a novel chrysovirus, CnV1-BS122, in the Korean *Cryphonectria nitschkei* BS122 strain[J]. Journal of Bioscience and Bioengineering, 2013, 115(1): 1-3
- [19] Guo MP, Bian YB, Wang JJ, et al. Biological and molecular characteristics of a novel Partitivirus infecting the edible fungus *Lentinula edodes*[J]. Plant Disease, 2017, 101(5): 726-733
- [20] Wang JJ, Guo MP, Sun YJ, et al. Detection of the occurrence of two major viruses *Lentinula edodes* mycovirus HKB and *L. edodes* Partitivirus 1 in Chinese *L. edodes* germplasm resources[J]. Mycosystema, 2018, 37(4): 522-547 (in Chinese)  
王锦杰, 郭孟配, 孙艺嘉, 等. 中国香菇种质资源中两种主要病毒的携带情况检测[J]. 菌物学报, 2018, 37(4): 522-537
- [21] Wang JJ, Guo MP, Sun YJ, et al. Genetic variation and phylogenetic analyses reveal transmission clues of *Lentinula edodes* Partitivirus 1 (LePV1) from the Chinese *L. edodes* core collection[J]. Virus Research, 2018, 255: 127-132
- [22] Ghabrial SA, Castón JR, Jiang DH, et al. 50-plus years of fungal viruses[J]. Virology, 2015, 479-480: 356-368
- [23] Sun YJ, Guo MP, Wang JJ, et al. Development of multiplex RT-PCR for the detection of two main mycoviruses infecting Chinese *Lentinula edodes* germplasm resource[J]. Microbiology China, 2019, 46(6): 1381-1389 (in Chinese)  
孙艺嘉, 郭孟配, 王锦杰, 等. 中国香菇种质资源中主要真菌病毒的多重 RT-PCR 检测技术[J]. 微生物学通报, 2019, 46(6): 1381-1389
- [24] Ghabrial SA. Origin, adaptation and evolutionary pathways of fungal viruses[J]. Virus Genes, 1998, 16(1): 119-131
- [25] Romaine CP, Ulhrich P, Schlagnhauser B. Transmission of the France isometric virus during basidiosporogenesis in *Agaricus bisporus*[J]. Mycologia, 1993, 85(2): 175-179
- [26] Barroso G, Labarère J. Evidence for viral and naked double-stranded RNAs in the basidiomycete *Agrocybe aegerita*[J]. Current Genetics, 1990, 18(3): 231-237
- [27] Qiu ZH, Xia W, Wu XP. Researches on transmission routes of dsRNA virus in *Pleurotus ostreatus*[J]. Journal of Fungal Research, 2013, 11(3): 190-195 (in Chinese)  
仇志恒, 夏伟, 吴小平. 平菇病毒 dsRNA 传播途径的探究[J]. 菌物研究, 2013, 11(3): 190-195
- [28] Guo J, Wu XP. Transmission of mycovirus LeV in *Lentinula edodes*[J]. Acta Edulis Fungi, 2013, 20(3): 38-42 (in Chinese)  
郭杰, 吴小平. 香菇真菌病毒 LeV 的传播途径[J]. 食用菌学报, 2013, 20(3): 38-42
- [29] Vainio EJ, Korhonen K, Tuomivirta TT, et al. A novel putative Partitivirus of the saprotrophic fungus *Heterobasidion ecrustosum* infects pathogenic species of the *Heterobasidion annosum* complex[J]. Fungal Biology, 2010, 114(11/12): 955-965