

专论与综述

Reviews

农作物病原卵菌基因组数据库资源概述

高亚梅^{1,2}, 王相晶¹, 向文胜^{1*}

(1. 东北农业大学生命科学学院, 哈尔滨 150030; 2. 黑龙江八一农垦大学生命科学技术学院, 大庆 163319)

摘要 卵菌包含许多严重危害农作物的病原菌, 目前已经积累了一些重要病原卵菌的基因组数据, 这些数据资源对于卵菌的功能基因组研究具有重要意义。本文对农作物病原卵菌基因组数据库资源及数据库检索方法做一概述, 以期促进卵菌基因组数据资源的利用, 加快其功能基因组学研究。

关键词 卵菌; 功能基因组学; 数据库资源; 检索

中图分类号: Q 75 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3969/j.issn.0529-1542.2013.06.001

Review of genome database resources of oomycete

Gao Yamei^{1,2}, Wang Xiangjing¹, Xiang Wensheng¹

(1. Northeast Agricultural University, School of Life Sciences, Harbin 150030, China;

2. Heilongjiang Bayi Agricultural University, College of Life Science and Technology, Daqing 163319, China)

Abstract Oomycete includes many destructive pathogens of plants. Several genome databases of important oomycete species had been constructed, which are significant for genomics research. In this paper, the current progresses of these resources were reviewed and the data mining methods were introduced, to facilitate the utility of oomycete genome data resources and accelerate the research of functional genomics.

Key words oomycete; functional genomics; database resource; query

卵菌(Oomycetes)属于色藻界(Chromista), 包括腐生菌及植物、动物和许多微生物的病原菌。病原卵菌导致许多作物、花卉等发生灾难性病害, 例如引起大豆疫霉根腐病的大豆疫霉(*Phytophthora sojae* Kaufmann et Gerdemann); 引起的马铃薯晚疫病的致病疫霉 [*P. infestans* (Montagne) de Barry]^[1-2]。在进化地位上, 卵菌与褐藻和硅藻有较近的亲缘关系, 形成一个独特的二倍体微生物类群^[3], 其分子遗传学的研究相对落后。随着分子生物学技术的发展, 卵菌基因组学及功能基因组学的研究逐渐受到研究者的重视, 迅速积累了大量基因组数据资源, 这些资源又成为卵菌功能基因组学研究的基础之一, 同时也是基因组数据挖掘的重要来源, 加快了卵菌分子生物学的各项研究。本文对农作物病原卵菌基因组数据库资源及其检索方法做一概述。

1 卵菌结构基因组学数据库资源及检索方法

随着测序技术的不断发展, 高通量测序使得测序成本不断降低, 越来越多的基因组计划启动, 甚至可以用宏基因组学(metagenomics)技术测定一个生物群体的序列。因此, 在各类数据库中积累了海量的生物序列信息, 供研究者检索、下载和分析。基因组序列及结构、基因功能和调控元件的相关注释可为深入研究病原菌毒力、致病性、寄主特异性调控、病原菌生化与生理机制、生态位适应性等提供大量有用信息。目前, 共有 7 个卵菌物种 [大豆疫霉 *P. sojae*、分枝疫霉 *P. ramorum* Werres, De Cock et Man、致病疫霉 *P. infestans*、辣椒疫霉 *P. capsici* Leonian、终极腐霉 *Pythium ultimum* Trow、*Hyaloperonospora parasitica* (Gäum.) Göker, Riethm., Voglmayr, Weiss & Oberw. 和

收稿日期: 2012-12-19 修订日期: 2013-03-03

基金项目: 国家杰出青年基金(31225024); 国家自然科学基金青年基金(31301708); 黑龙江省青年基金(QC2013C027)

* 通信作者 Tel: 0451-55190413; E-mail: xiangwensheng@yahoo.com.cn

古巴假霜霉 *Pseudoperonospora cubensis* (Berkeley et Curtis) Rostovzev] 的全基因组序列正式对外公布(详见表 1)^[4-9]; 另外 2 个卵菌物种(*Peronospora parasitica* Tul. 及 *Saprolegnia parasitica* Coker) 的基因组测序工作正在进行中。通过对这些基因组序列和结构的分析揭示了卵菌基因组在大小、致病相关基因、专性活体寄生等方面存在多

样性^[10], 并为病原菌遗传与致病机理、宿主-病原菌相互作用的特征(宿主的特异性, 毒性策略等)以及宿主-病原菌相互作用的进化等各方面研究提供了大量的信息。基因组分析揭示的卵菌基因组进化特征包括重复序列在基因组内的扩增、缺失、基因融合和基因垂直转移等^[11-13]。这些无疑都加深了我们对卵菌基因组结构及进化的认识。

表 1 已公布的测序卵菌基因组信息资源

Table 1 Oomycete sequenced genome database resources

物种 Species	基因组大小/Mb Genome size	基因数 Estimated number of genes	资源 Resources
<i>Phytophthora sojae</i>	95	19 027	JGI, http://genome.jgi-psf.org/Physo1_1/Physo1_1.home.html
<i>P. ramorum</i>	65	15 743	JGI, http://genome.jgi-psf.org/Phyra1_1/Phyra1_1.home.html
<i>P. infestans</i>	240	22 658	Broad, http://www.broad.mit.edu/annotation/genome/phytophthora_infestans/Home.html
<i>P. capsici</i>	64	19 805	http://genome.jgi-psf.org/Phyca11/Phyca11.home.html
<i>Hyaloperonospora parasitica</i>	83.6	14 726	Washington University, http://genome.wustl.edu/pub/organism/Fungi/Hyaloperonospora_parasitica/
<i>Pythium ultimum</i>	42.79	15 290	JVCI/Michigan State University, http://pythium.plantbiology.msu.edu/
<i>Pseudoperonospora cubensis</i>	64.4	23 522	www.ncbi.nlm.nih.gov

联合基因组研究所 JGI 网站(DOE Joint Genome Institute)提供细菌、古细菌、真核生物和宏基因组等众多物种的基因组序列信息和分析服务, 在其主页的搜索工具栏选择相应的物种即可进入相应物种的数据库, 其中卵菌物种包括 *P. sojae*、*P. ramorum* 和 *P. cinnamomi*^[14]。基因组序列信息可

通过该数据库 SEARCH 功能进行关键词检索, 利用 BLAST 进行序列相似性搜索, 利用 DOWNLOAD 下载, 利用 BROWSE 以图形化方式浏览(见图 1)。另外 GO、KEGG、KOG、CLUSTER、SYNTENY 提供基因功能、代谢图谱、共线性、簇等注释信息的查询检索。

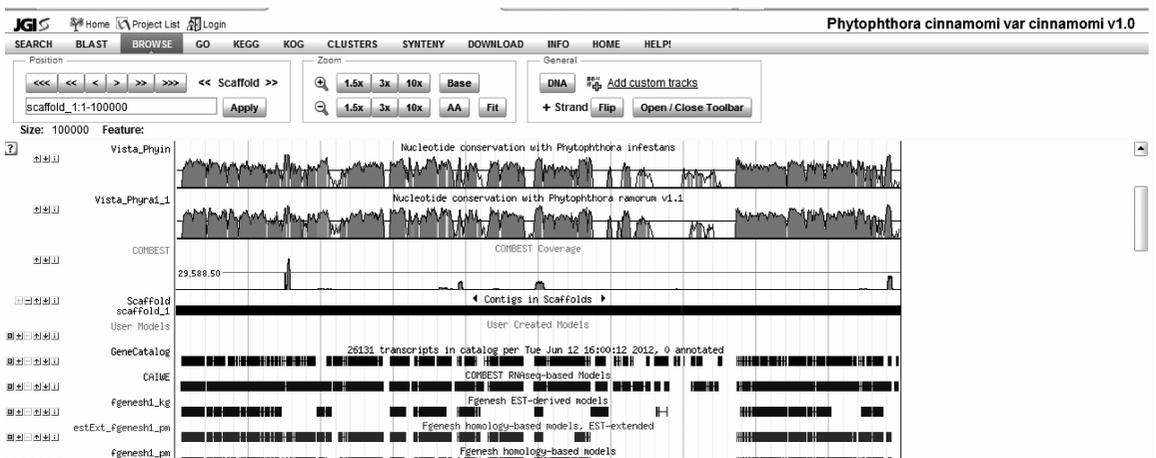


图 1 JGI 网站 *P. cinnamomi* var. *cinnamomi* 基因组浏览界面

Fig. 1 The genome browse interface of *P. cinnamomi* var. *cinnamomi* in JGI

VMD 数据库(VBI Microbial Database)^[15]是另一重要的卵菌基因组数据库, 包括 *Pythium ultimum* (V1.0), *Phytophthora infestans* (V4.0), *P. capsici* (V11.0), *P. sojae* (V1.0, V4.0, V5.0), *P. ramorum*

(V1.0), *H. arabidopsidis* (V3.0, V6.0, V8.3) 基因组及注释信息。每个数据库均提供图形化的浏览方式, 显示每个基因的位置、模式和相关基因组的 BLAST 信息等。VMD 数据库还提供检索、下载、注

释和工具箱等服务。检索可以通过 ([a href="#">不同方式](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast)进行,包括 Gene ID、GO ID、Scaffold Number、protein domains/motifs/functions、primary annotation、affymetrixID 等。检索结果页面提供基因的序列、基因组位置、功能注释及软件预测结果等信息。BLAST 工具提供多个可选数据库,包括已测序卵菌基因组、表达数据库、大豆和拟南芥数据库等,进行有针对性的序列相似性比对分析。*P. infestans* T30-4 基因组序列可以在 *Phytophthora infestans* Database 数据库下载,该数据库同样提供各类分析工具和可视化的浏览页面。

Pythium Genome Database 是专门存储 *Pythium ultimum* 序列信息的数据库,包括其代表性菌株 *Pythium ultimum* DAOM BR144 的基因组序列和不同营养条件下的菌丝体的 EST 序列。在 *Pythium* Genome Database 可以下载 Genome Assembly、Transcripts、Proteins 和 Gene Model GFF3 的信息。通过 Genome Browser 可视化浏览基因组,可以使用序列名、基因名、遗传位点或区域标记进行检索。BLAST 工具可以选择卵菌基因组、表达数据等 12 个数据库进行序列比对。该数据库还将储存 *Pythium ultimum* 另一菌株高通量测序结果,开展对两菌株及它们与其他已测序卵菌的基因组比较研究。

卵菌基因组测序多采用第二代测序技术,随着测序成本的下降,将会有更多的卵菌基因组数据产生,包括致病菌和非致病菌,为功能基因组学和比较基因组学研究提供更多的数据。

2 卵菌功能基因组学数据库资源及检索方法

目前,在各种数据库中均存储了大量的各种类型、代表不同信息的数据,如何对这些数据进行分析,获得蕴含其中的生物学意义是当前生物信息学的重要研究领域。利用生物信息学方法对卵菌基因组内大量未知功能基因的分析比较是基因功能研究和数据注释的重要手段。以下介绍的一些常用的卵菌 EST 数据库、综合性功能基因组资源平台和专门数据库是开展卵菌功能基因组学研究的重要资源。

2.1 卵菌 EST 数据库资源

卵菌表达序列标签 EST 序列 (Expressed Sequence Tags, ESTs) 的大量公布为进行全面的基因结构和功能研究提供了重要的数据,必将促进对卵菌致病分子机制的认识,从而为防治卵菌病害设计合理有效的策略。目前数据库中的 EST 序列集中在已正式

公布的基因组序列的卵菌物种中,例如已有大豆疫霉 (*P. sojae*) 的 EST 约 33 350 条,而致病疫霉 (*P. infestans*) 有 99 320 条 (<http://phytophthora.vbi.vt.edu/EST>),还包括一些正在或已完成测序的卵菌物种 *P. capsici*、*Phytophthora brassicae* De Cock et al、*Albugo candida* (Pers.) Roussel 等^[16]。这些 EST 序列大部分为病原卵菌侵染寄主植物过程中的转录组,代表疫霉侵染与致病过程中表达的基因,还包括卵菌不同发育阶段及不同环境条件下的 EST。卵菌 EST 存放于多个数据库中,如基因组的数据库、NCBI、转录组数据库 OTD 等,提供多种途径可以获取和检索。

OTD 卵菌转录组学数据库 (Oomycetes Transcriptomics Database, V4. 0, <http://vmd.vbi.vt.edu/transcripts/>) 是一个整合的转录组和 EST 数据库资源的数据库^[17],储存卵菌侵染寄主和不同生长条件下的转录组数据,包括 EST 序列、NGS (next generation sequencing) 转录组序列、数字基因表达谱序列 (Digital Gene Expression Profile, DGE) 等。OTD 浏览器以可视化方式显示转录本的组装,转录本在基因组上的定位、表达谱及转录本在基因组特定位置覆盖度等信息。该数据库提供多种检索方式,可利用 EST 序列和重叠群 ID 号、关键词、表达量等进行检索。来自 *H. arabidopsidis* 的 37 492 ESTs 通过聚类形成 Unigenes,并利用 BLAST、InterProScan、TMHMM、TargetP 和 SignalP 进行了注释。EST 序列可从该数据库下载。OTD 提供与 VMD、PTD 数据库的链接界面。疫霉转录组学数据库 (Phytophthora transcriptomics database, PTD <http://phy.njau.edu.cn/ptd>) 提供大豆疫霉的数字基因表达谱信息^[18],可通过基因 ID、关键词进行检索,利用序列比对 BLAST 搜索同源基因,可查看不同发育阶段的差异表达基因。基于转录信息的基因研究是功能基因组学研究的重要策略,例如 EST 数据不仅为基因的功能研究提供有价值的表达信息,而且基于 EST 的电子基因克隆技术也可用来发现新基因。近年来,二代测序技术产生的转录组序列为基因功能研究提供了更为有利的工具,例如 RNA-Seq 产生的转录本信息可以更为有效地发现未知转录本和稀有转录本,提供转录本的结构和表达水平信息,用于精确地识别可变剪切位点以及 cSNP (编码序列单核苷酸多态性)^[19]。

2.2 卵菌综合性功能基因组资源

综合性疫霉病原菌基因组学资源(Comprehensive Phytopathogen Genomics Resource, CPGR)包括4个数据库:基因组仓库、注释数据库、转录物组装和 rDNA 数据库^[20]。基因组仓库储存包括植物病原菌基因组及 EST 测序计划信息,每年至少更新2次。注释数据库包含基因组注释信息,包括物种名、所属类群、引起的疾病、NCBI 序列登录号、基因组大小、测序计划状态及机构、特征、相关注释以及文献信息等。数据库页面包含依据分类单元和测序状态的过滤器功能。转录物组装数据来自 NCBI 数据库的 EST 和 mRNA,去除低重复和污染序列后,经拼接注释而成。CPGR 的转录物组装和来自 GenBank 的序列可在其 FTP 下载。rDNA 数据库包括植物病原菌的名称和分类单元标识符,另外该数据库在病原菌和植物病害之间做了超链接。CPGR 的搜索工具允许用户使用序列和功能注释搜索该数据库。卵菌注释可以通过位点标识符、功能、Pfam 功能域、Interpro 功能域搜索。对于已测序的卵菌,用户可在 CPGR 网站利用其提供的一系列界面实现对基因组信息(序列和注释信息)的浏览、下载和检索。目前只有 *P. infestans* T30-4 和 *Pythium ultimum* DAOM BR144 可利用 CPGR 的 genome browser 进行可视化浏览,包括等位基因、基因模式(gene models)、rRNA 和 tRNA 基因、推测的简单重复序列 SSRs(putative simple sequence repeats)、GC 含量(GC content)和六框翻译(six-frame translation)。位点信息和基因模式与其他内容形成超链接。基因组浏览器还包括基因列表(gene list)、RNA 基因列表(RNA gene list)、Pfam 功能域列表、Interpro 功能域列表、推测 SSRs,缩放工具允许用户在各个分辨率水平浏览基因组。主页的 resource 项下包含的简单重复序列标记搜索工具(SSR Candidate Marker Search Tool)可以用于对提交的序列进行 SSR 搜索,并利用 PRIMER3 搜索合适的扩增引物。用户可自行设定 SSR 类型和重复数目。SSRs 广泛存在于各类生物基因组中,是应用较为广泛的遗传标记^[21-22]。在基因组序列水平上对 SSR 的系统分析是 SSR 分子标记的基础性工作^[23-24]。我们利用 CPGR 数据库的 SSR 数据对 *P. infestans* 与 *Pythium ultimum* 基因组内的 SSR 进行了比较分析。*P. infestans* 包含 1 958 个 SSR,

平均每 122.5 kb 有一个 SSR, *Pythium ultimum* 包含 1 911 个 SSR,平均每 22.39 kb 有一个 SSR,两基因组内均以二、三、六碱基重复为最丰富,在基序的重复次数上也具有一定的相似性。在二、三、六碱基重复中,每种都存在优势基序,详见表 2。在 *P. infestans* 基因组中,二、三、六碱基重复分别占总 SSR 的 26.3%, 21.81% 和 35.44%,在 *Pythium ultimum* 中它们所占的百分比分别为 27.68%, 26.84% 和 27.42%,其他碱基重复所占的比例很少。在两基因组二、三碱基重复的优势基序中,大部分是相同的优势基序类型,但是六碱基重复的优势基序相同的比较少,而且,六碱基重复的基序类型分布也比较分散。但是两基因组的重复序列的长度都在 20 bp 左右,长序列较少。而且有些基序类型没有出现。由以上分析可以看出,两个卵菌基因组内的 SSR 数目相差不多,但由于基因组大小差异导致 SSR 在基因组内的密度存在差异。优势碱基重复单元集中在二、三、六,说明其遗传变异速度中等。SSR 长度比较集中。基因组水平上的 SSR 分析为在以后的研究中应用 SSR 标记提供了有用的信息。由于 SSR 标记在已测序卵菌基因组内的位置及侧翼序列是已知的,所以可以快速、准确地找到连锁的基因位点,从而完成候选基因的筛查、鉴定、基因注释及功能研究,SSR 标记将在卵菌功能基因组研究中发挥重要作用。

CFGP (Comparative Fungal Genomics Platform) 是一个综合性的真菌比较基因组学平台,包含 283 个真菌基因组的数据信息(6 个卵菌)、专门数据库的超链接和各类比较基因组分析工具,包括 BLAST、ClustalW、InterProScan、SignalP 等^[25]。平台采用数据驱动的用户界面(Data-driven User Interface DUI),用户可实现数据浏览,选择和分析的连续进行,节省收集数据、转化数据格式、提交数据、不同数据库间浏览查询的时间,极大地方便了大量数据的分析。该平台的数据查询主要是通过页面的 SEQUENCE 菜单实现,有 10 种查询方式:Taxonomy、Contig、Genome reference、MyGene、SWIS-Sprot、MSIPI、NR、PDB、PDBchain、SequenceSet browser。数据通过 SNUGB (Seoul National University Genome Browser) 以可视化方式显示,并可以选择显示不同的数据库信息。查询到的序列通过勾选进入到 Favorites 功能框架。Favorites 作为生物信息分析的工作界面,包括 Edit、Function、Anal-

ysis 和 Download 4 项功能, 每个功能分若干项 (见图 2)。其中的 Function 包括 BLAST、BLASTmatrix 等 27 种分析工具, 是主要的分析界面, 可用于序列比对分析、功能结构域分析查询、系统进化分析、分泌蛋白分析、亚细胞定位、跨膜螺旋预测、RNA 二级结构预测、翻译后修饰和保守结构域搜索。选择一种工具后, CFGP 即通过 PERL 模块实现与相应程序的链接, 设定参数即可运行获得结果。分析结果保存在 History 中。除了查看自己的分析

结果, 在 History 中也可查看其他人在 CFGP 分析的结果。在分析工具中, 值得一提的是 BLASTMatrix 工具, 它用于在多个不同真菌物种中搜索潜在的同源基因。BLASTMatrix 结果提供提交序列在每个物种最佳命中序列的列表, 该列表以每个物种的分类地位组织在一起, 同时会提供在不同分类群组内同源基因的分布模式图。输出结果还包括 InterPro 或 GO 术语, 可以帮助用户预测可能的基因功能, 进一步分析确定其直系同源关系。

表 2 *P. infestans* 与 *Pythium ultimum* 基因组内 SSR 二、三、六碱基重复优势基序

Table 2 Major motifs of di-, tri- and hexa-nucleotide repeats in genome of *P. infestans* and *Pythium ultimum*

SSR 类型 SSR type	二碱基重复 Di-nucleotide repeats	三碱基重复 Tri-nucleotide repeats	六碱基重复 Hexa-nucleotide repeats
<i>Phytophthora infestans</i>	AT/TA (49.7%)	AAG/TTC(12.18%) ACG/TGC(9.84%)	AAGTCA/TTCAGT(13.03%) ACAAGG/TGTTCC(6.40%)
	AG/TC(15%)	AGA/TCT(6.09%)	CCAGCA/GGTGCT(7.11%)
	CT/GA(12%)	CAT/GTA(9.84%)	GTCCTT/CAGGAA(5.69%)
	CA/GT (13.4%)	CTG/GAC(5.39%) CTT/GAA(6.32%)	GTGCTG/CACGAC(7.35%) TGAGTT/ACTCAA(8.77%)
	<i>Pythium ultimum</i>	AG/TC (30.8%)	AAG/TTC(4.87%)
AC/TG (21.2%)		ACG/TGC(8.58%)	CCAACG/GGTTGC(0.95%)
CT/GA (16.8%)		AGC/TCG(11.89%)	CCCAGT/GGGTCA(1.15%)
CA/GT (23.4%)		CAA/GTT(4.29%)	CGAGCG/GCTCGC(1.91%)
		CAG/GTC(10.92%)	CGCTCG/GCGAGC(1.72%)
		CGA/GCT(10.33%)	GAAGTC/CTTCAG(2.29%)
		CGT/GCA(6.82%)	GACGAG/CTGCTC(1.15%)
		CTG/GAC(8.97%)	TGCTGT/ACGACA(0.95%) TTGAAC/AACTTG(0.95%) TTTTTG/AAAAAC(1.53%)

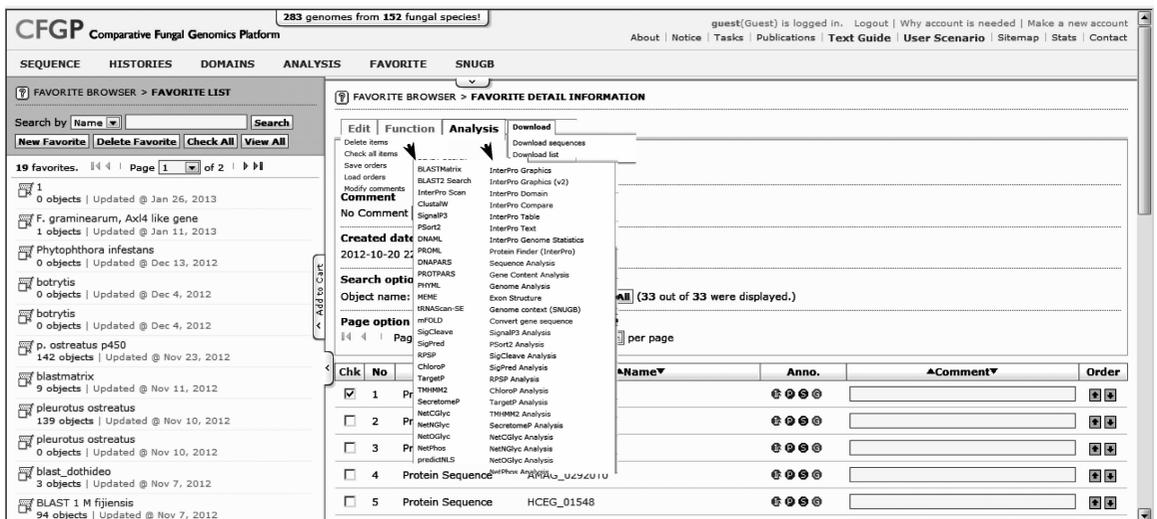


图 2 CFGP 网站的 Favorites 工作界面

Fig. 2 The favorites interface in CFGP

FungiDB 真菌功能基因组学资源, 包括 33 种真菌和 6 种卵菌的基因组信息 (V 2.1), 整合了基因组序列和注释信息, 可开展比较基因组学研究、基因表

达分析、生物信息学分析和数据挖掘等^[26]。FungiDB 提供利用多种策略在选定的单个或多个物种中进行基因、ESTs、ORF、基因组序列等的快速检

索,可实现多步检索策略的交叉、合并和删除,创建用户自己的检索策略进行数据分析。同时提供包括BLAST、序列检索(Sequence Retrieval)、文献检索(PubMed and Entrez)等分析工具。

2.3 卵菌专门数据库资源

除了综合性资源外,一些专门数据库也是卵菌功能基因组学研究的重要资源。专门数据库是针对特定目标由一级数据库衍生而来,对生物学知识和信息进一步整理形成的二级数据库,例如真菌分泌体数据库 FSD,专门存储那些含有信号肽、在高尔基体或内质网进行加工能够分泌到细胞外的蛋白,这些蛋白通过在全基因组水平进行生物信息学分析确定,该数据库中可查询到 6 种已测序卵菌的所有预测获得的分泌体蛋白^[27]。另外,真菌的转录因子数据库 FT-FD^[28]、真菌细胞色素 P450 数据库 FCPD^[29]等均存储有卵菌的相应蛋白的信息。这些专门数据库可用于对于特定基因或领域的研究。

3 总结

基因组学极大地提高了我们对于植物病原菌的理解,例如卵菌病原菌的大量测序揭示了调控宿主与寄生物相互作用的效应物分子类型^[4, 30-31]。通过在全基因组水平上对数据信息的挖掘,尤其是比较基因组学研究,将对揭示卵菌的特异性、病原菌群体结构、卵菌与病害关系、发现病原菌诊断标记起到重要作用^[32]。随着测序方法的发展,数据产生规模的提高,对数据的处理和挖掘已经成为研究者的新挑战。

参考文献

- [1] Erwin D C, Ribiero O K. *Phytophthora* diseases worldwide [M]. St Paul: APS Press, 1996:200 - 562.
- [2] 郑小波. 疫霉菌及其研究技术[M]. 北京:中国农业出版社, 1997:1 - 29.
- [3] Baldauf S L, Roger A J, Wenk-Siefert I, et al. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data[J]. *Science*, 2000, 290(5493):972 - 977.
- [4] Tyler B M, Tripathy S, Zhang X, et al. *Phytophthora* genome sequences uncover evolutionary origins and mechanisms of pathogenesis[J]. *Science*, 2006, 313(5791):1261 - 1266.
- [5] Haas B J, Kamoun S, Zody M C, et al. Genome sequence and analysis of the Irish potato famine pathogen *Phytophthora infestans*[J]. *Nature*, 2009, 461(7262):393 - 398.
- [6] Lamour K H, Mudge J, Gobena D, et al. Genome sequencing and mapping reveal loss of heterozygosity as a mechanism for rapid adaptation in the vegetable pathogen *Phytophthora capsici* [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2012, 25(10):1350 - 1360.
- [7] Lévesque C A, Brouwer H, Cano L, et al. Genome sequence of the necrotrophic plant pathogen *Pythium ultimum* reveals original pathogenicity mechanisms and effector repertoire[J]. *Genome Biology*, 2010, 11(7):R73 - R94.
- [8] Baxter L, Tripathy S, Ishaque N, et al. Signatures of adaptation to obligate biotrophy in the *Hyaloperonospora arabidopsidis* genome[J]. *Science*, 2010, 330(6010):1549 - 1551.
- [9] Tian M, Win J, Savory E, et al. 454 genome sequencing of *Pseudoperonospora cubensis* reveals effector proteins with a putative QXLR translocation motif[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2011, 24(5):543 - 553.
- [10] Lamour K H, Kamoun S. Oomycete genetics and genomics: Diversity, interactions and research tools [M]. Hoboken, USA: Wiley-Blackwell Press, 2009:540 - 582.
- [11] Richards T A, Dacks J B, Jenkinson J M, et al. Evolution of filamentous plant pathogens: Gene exchange across eukaryotic kingdoms[J]. *Current Biology*, 2006, 16(18):1857 - 1864.
- [12] Kemen E, Gardiner A, Schultz-Larsen T, et al. Gene gain and loss during evolution of obligate parasitism in the white rust pathogen of *Arabidopsis thaliana* [J]. *PLoS Biology*, 2011, 9(7):e1001094.
- [13] Judelson H S. Dynamics and innovations within Oomycete genomes: Insights into biology, pathology, and evolution[J]. *Eukaryot Cell*, 2012, 11(11):1304 - 1312.
- [14] Grigoriev I V, Nordberg H, Shabalov I, et al. The genome portal of the department of Energy Joint Genome Institute[J]. *Nucleic Acids Research*, 2012, 40(Database issue):D26 - D32.
- [15] Tripathy S, Pandey V N, Fang B, et al. VMD: A community annotation database for oomycetes and microbial genomes[J]. *Nucleic Acids Research*, 2006, 34(Database issue):D379 - D381.
- [16] Links M G, Holub E, Jiang R H, et al. De novo sequence assembly of *Albugo candida* reveals a small genome relative to other biotrophic oomycetes[J]. *BMC Genomics*, 2011, 12:503 - 514.
- [17] Tripathy S, Deo T, Tyler B M. Oomycete transcriptomics database: A resource for oomycete transcriptomes[J]. *BMC Genomics*, 2012, 13(1):303 - 316.
- [18] Ye W, Wang X, Tao K, et al. Digital gene expression profiling of the *Phytophthora sojae* transcriptome [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2011, 24(12):1530 - 1539.
- [19] 祁云霞,刘永斌,荣威恒. 转录组研究新技术:RNA-Seq 及其应用[J]. *遗传*, 2011, 33(11):1191 - 1202.
- [20] Hamilton J P, Neeno-Eckwall E C, Adhikari B N, et al. The comprehensive phytopathogen genomics resource: A web-based resource for data-mining plant pathogen genomes[J]. *Database: The Journal of Biological Databases and Curation*, 2011:bar53 - 65.

- [61] 林尤剑,胡翠凤,高日霞. 福建李、奈干腐病研究初报[J]. 福建农业大学学报(自然科学版), 1994, 23(1): 63-66.
- [62] 李红叶,曹若彬. 梅树流胶病原菌鉴定[J]. 植物病理学报, 1990, 20(3): 234.
- [63] Inderbitzin P, Michailides T J. High diversity of *Botryosphaeria* species from almond band and canopy cankers in California [J]. Phytopathology, 2008, 98: S71.
- [64] Baskarathevan J, Jaspers M V, Jones E E, et al. Incidence and distribution of botryosphaeriaceous species in New Zealand vineyards[J]. European Journal of Plant Pathology, 2012, 132: 549-560.
- [65] Masaru K, Toyozo S. Kiwifruit dieback caused by *Diaporthe* sp. and *Botryosphaeria dothidea*, kiwifruit soft rot fungi[J]. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 2003, 69: 373-383.
- [66] 王智立,谢鸿业. 由 *Botryosphaeria rhodina* 引起的番石榴茎溃疡病及其病原性测定[J]. 植物病理学会刊, 2006, 15(4): 219-230.
- [67] 高新明,李本金,兰成忠,等. 番石榴焦腐病菌的 ITS 分析及 PCR 检测[J]. 植物保护学报, 2011, 38(3): 227-232.
- [68] 赵晓军,周建波,赵子俊,等. 枣树干腐病原菌的鉴定[J]. 菌物学报, 2009, 28(3): 332-335.
- [69] de Oliveira Costa V S, Michereff S J, Martins R B, et al. Species of Botryosphaeriaceae associated on mango in Brazil[J]. European Journal of Plant Pathology, 2010, 127: 509-519.
- [70] Yamato H. *Botryosphaeria dothidea* associated with stem canker of Japanese persimmon[J]. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 1980, 46: 98.
- [71] 付娟妮,刘兴华,蔡福带,等. 石榴采后腐烂病原菌的分子鉴定[J]. 园艺学报, 2007, 34(4): 877-882.
- [72] 倪蕙芳,庄明富,许淑丽,等. 葡萄座腔菌属(*Botryosphaeria* spp.) 在台湾引起之酪梨采收后病害研究[J]. 台湾农业研究, 2011, 60(3): 2-11.
- [73] McDonald V T, Lynch S C, Eskalen A. Identification and pathogenicity of *Botryosphaeria* species associated with avocado branch dieback and trunk canker in California[J]. Phytopathology, 2009, 99: S81.
- [74] Lyrene P M, Sherman W B. The occurrence and severity of cane canker (*Botryosphaeria corticis*) on *Vaccinium* species native to Florida[J]. HortScience, 1980, 15(2): 150-151.
- [75] Espinoza J G, Briceno E X, Latorre B A. Identification of species of *Botryosphaeria*, *Pestalotiopsis* and *Phomopsis* in blueberry in Chile[J]. Phytopathology, 2008, 98: S51.
- [76] Rumbos I C. Twig and branch dieback of walnut trees induced by *Botryosphaeria ribis* [J]. Plant Pathology, 1987, 36 (4): 602-605.
- [77] Lee S, Kim K, Seo S, et al. Current status of chestnut plantations and major diseases/pests in Korea[J]. Phytopathology, 2009, 99: S70.
- [78] Adesemoye A O, Eskalen A. First report of *Spencermartinsia viticola*, *Neofusicoccum australe*, and *N. parvum* causing branch canker of citrus in California[J]. Plant Disease, 2011, 95 (6): 770.
- [79] Lazzizzera C, Frisullo S, Alves A, et al. Phylogeny and morphology of *Diplodia* species on olives in southern Italy and description of *Diplodia olivarum* sp. nov[J]. Fungal Diversity, 2008, 31: 63-71.
- [80] Lazzizzera C, Frisullo S, Alves A, et al. Morphology, phylogeny and pathogenicity of *Botryosphaeria* and *Neofusicoccum* species associated with drupe rot of olives in southern Italy[J]. Plant Pathology, 2008, 57: 948-956.
- [21] Brurberg M B, Elameen A, Le V H, et al. Genetic analysis of *Phytophthora infestans* populations in the Nordic European countries reveals high genetic variability[J]. Fungal Biology, 2011, 115(4-5): 335-342.
- [22] Vercauteren A, Larsen M, Goss E, et al. Identification of new polymorphic microsatellite markers in the NA1 and NA2 lineages of *Phytophthora ramorum*[J]. Mycologia, 2011, 103(6): 1245-1249.
- [23] Schena L, Cardle L, Cooke D E. Use of genome sequence data in the design and testing of SSR markers for *Phytophthora* species[J]. BMC Genomics, 2008, 9: 620-642.
- [24] Garnica D P, Pinzón A M, Quesada-Ocampo L M, et al. Survey and analysis of microsatellites from transcript sequences in *Phytophthora* species: Frequency, distribution, and potential as markers for the genus[J]. BMC Genomics, 2006, 7: 245-255.
- [25] Park J, Park B, Jung K, et al. CFGP: A web-based, comparative fungal genomics platform[J]. Nucleic Acids Research, 2008, 36(Database issue): D562-D571.
- [26] Stajich J E, Harris T, Brunk B P, et al. FungiDB: An integrated functional genomics database for fungi [J]. Nucleic Acids Research, 2012, 40(Database issue): D675-D681.
- [27] Choi J, Park J, Kim D, et al. Fungal Secretome Database: Integrated platform for annotation of fungal secretomes[J]. BMC Genomics, 2010, 11: 105-119.
- [28] Park J, Park J, Jang S, et al. FTFD: An informatics pipeline supporting phylogenomic analysis of fungal transcription factors[J]. Bioinformatics, 2008, 24(7): 1024-1025.
- [29] Park J, Lee S, Choi J, et al. Fungal cytochrome P450 database [J]. BMC Genomics, 2008, 9: 402-412.
- [30] Win J, Kamoun S. Adaptive evolution has targeted the C-terminal domain of the RXLR effectors of plant pathogenic oomycetes[J]. Plant Signal Behavior, 2008, 3(4): 251-253.
- [31] Savory E A, Zou C, Adhikari B N, et al. Alternative splicing of a multi-drug transporter from *Pseudoperonospora cubensis* generates an RXLR effector protein that elicits a rapid cell death[J]. PLoS One, 2012, 7(4): e34701-e34713.
- [32] Seidl M F, Van den Ackerveken G, Govers F, et al. A domain-centric analysis of oomycete plant pathogen genomes reveals unique protein organization[J]. Plant Physiology, 2011, 155(2): 628-644.

(上接 6 页)