

中国小麦条锈病菌CYR32和CYR33的毒性及基因型多样性

姚 强^{1,2} 王洁荣¹ 孟 岩¹ 詹刚明^{1*} 黄丽丽¹ 康振生^{1*}

(1. 西北农林科技大学植物保护学院, 旱区作物逆境生物学国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100; 2. 青海大学农林科学院, 农业部西宁作物有害生物科学观测实验站, 青海省农业有害生物综合治理重点实验室, 西宁 810016)

摘要: 为明确我国小麦条锈病菌当前主要流行生理小种CYR32和CYR33的毒性及基因型特征, 从全国11个省(区)随机选取29个CYR32菌株和39个CYR33菌株, 利用近等基因系及辅助鉴别寄主对其进行毒性鉴定, 利用SSR分子标记技术对其进行基因型分析, 并对其进行聚类分析。结果显示, CYR32和CYR33菌系各有17种毒性表型, 而且在抗病基因 $Yr2$ 、 $Yr17$ 、 $Yr27$ 、 $Yr32$ 、 $Yr43$ 、 $YrSp$ 、 $YrExp2$ 、 $Yr28$ 、 $YrV23$ 上都发生了毒性分化, CYR32和CYR33菌系的多样性指数分别为0.089、0.097; CYR32和CYR33菌系的香农信息指数均值分别为0.44和0.45; 当相似性系数为0.93时, CYR32和CYR33菌系分别被聚为5个和8个毒性类群; 当相似性系数为0.84时, CYR32和CYR33菌系分别被聚为10个和16个基因型类群。表明在中国鉴别寄主上具有相同毒性谱特征的CYR32和CYR33菌系在近等基因和SSR分子标记中发生了不同程度的毒性和基因型分化。

关键词: 条锈菌; 生理小种CYR32; 生理小种CYR33; 毒性; 分化

Virulence and genotypic diversity of wheat stripe rust races CYR32 and CYR33 in China

Yao Qiang^{1,2} Wang Jierong¹ Meng Yan¹ Zhan Gangming^{1*} Huang Lili¹ Kang Zhensheng^{1*}

(1. State Key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas, College of Plant Protection, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi Province, China; 2. Key Laboratory of Agricultural Integrated Pest Management, Qinghai Province; Scientific Observation and Experimental Station of Crop Pests in Xining, Ministry of Agriculture; Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016, Qinghai Province, China)

Abstract: To understand the characteristics of virulence and genotypic diversity of Chinese races CYR32 and CYR33, 29 isolates of CYR32 and 39 isolates of CYR33 were selected randomly from 11 regions in China. Isolate virulence was assessed by using near-isogenic lines and assistant differential hosts, and genotypes were analyzed by 15 pairs of simple sequence repeat (SSR) markers. Virulence and molecular data were clustered separately. The results showed that each of CYR32 and CYR33 had 17 virulent phenotypes. The majority of CYR32 and CYR33 isolates showed differentiation in resistance genes $Yr2$, $Yr17$, $Yr27$, $Yr32$, $Yr43$, $YrSp$, $YrExp2$, $Yr28$ and $YrV23$, and the virulence diversity index of CYR32 and CYR33 were 0.089 and 0.097, respectively. The average of Shannon information index of CYR32 and CYR33 were 0.44 and 0.45, respectively. At 0.93 similarity coefficient level, CYR32 and CYR33 were divided into five and eight virulence groups, while molecular data of CYR32 and CYR33 revealed ten and 16 genotype groups with a similarity coefficient of 0.84. The results showed that races CYR32 and CYR33 with the same virulence characteristics to Chinese differential set

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金(Z109021707), 国家自然科学基金(31371882), 青海省国际合作项目(2016-HZ-810)

* 通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: kangzs@nwsuaf.edu.cn, zhangangming@nwsuaf.edu.cn

收稿日期: 2017-09-06

could be further separated with the aid of near-isogenic differential lines and genetic markers.

Key words: *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*; physiological race CYR32; physiological race CYR33; virulence; differentiation

由担子菌门条形柄锈菌 *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* 引发的小麦条锈病是小麦种植区的毁灭性真菌病害。20世纪50年代以来,我国于1950、1964、1990和2002年发生了4次小麦条锈病特大流行,造成小麦减产约120亿kg(康振生等,2015)。在非流行年代,小麦条锈病年平均发生面积为400万hm²,小麦减产也超过10亿kg(陈万权等,2013)。目前防治小麦条锈病最经济、有效、环保的方法是种植抗病品种(李振岐,1980;Chen,2005)。然而,基因突变和重组(Park & Wellings,2012)导致小麦条锈病菌高度变异,产生新的毒性小种,大面积种植的抗条锈病品种常常在3~5年后抗性逐渐减缓或者消失(李振岐和曾士迈,2002;Hovmöller et al.,2011)。

在中国,新发现的小麦条锈病菌系并不立即命名,而是根据其在中国鉴别寄主不同小麦品种上的致病特征暂定为致病类型,如果该新菌系在田间的发生频率超过10%,则正式命名为生理小种。因此,根据出现先后次序,中国依次命名了条中1号(CYR1)、条中2号(CYR2)……条中34号(CYR34),它们都是我国小麦条锈病菌历史上流行的生理小种(Wang et al.,2010;刘博等,2017)。CYR32于1994年首次被发现,由于其对小麦品种Hybrid46致病,所以暂定为Hybrid46致病类型3(贾秋珍等,2007)。2000年CYR32的出现频率为11%,2001年CYR32的出现频率急剧上升到28.79%,因此2002年被正式命名为CYR32(Wan et al.,2004)。CYR33(原Su11-14致病类型)于1997年首次被发现,其出现频率从最初的低于1%上升到2007年的26.72%,2008年被正式命名(Chen et al.,2009b)。自2000年以来,CYR32和CYR33一直是我国出现频率最高的条锈菌生理小种(Bai et al.,2014)。查明小麦条锈病菌生理小种的组成类型、致病特征、分布情况和消长动态,可为小麦抗条锈病品种的选育和推广提供有效信息。

本研究利用一套含抗病基因的近等基因系及辅助鉴别寄主材料和分子标记对当前条锈菌主要流行生理小种CYR32和CYR33进行毒性表型和分子基因型特征分析,明确这2个优势生理小种内部毒性分化与遗传分化状态,评估中国鉴别寄主对我国小麦条锈病菌毒性菌系群体的区分力度,明确在条锈

菌系毒性鉴定中是否有必要用近等基因系鉴别寄主进行进一步区分,以期小麦抗锈性精细鉴别和抗源育种利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试菌株:2014年春季在甘肃(GS)、四川(SC)、青海(QH)、西藏(XZ)、陕西(SX)、云南(YN)、河南(HN)、湖北(HB)、重庆(CQ)、贵州(GZ)、安徽(AH)11个省(区)采集小麦条锈病菌标样。在实验室经单孢子堆分离及19个中国鉴别寄主鉴定后,分别从每个省(区)随机选取生理小种CYR32和CYR33的菌株1~6个,共挑选出29个CYR32菌株和39个CYR33菌株。

鉴别寄主:鉴别寄主为全国统一的19个小麦品种,分别为Trigo Eureka、Fulhard、保春128、南大2419、维尔、阿勃、早洋、阿夫、丹麦1号、尤皮II号、丰产3号、洛夫林13、抗引655、水源11、中四、洛夫林10、Hybrid46、*Triticum spelta album*、贵农22。感病对照品种为铭贤169。中国鉴别寄主与感病对照种子由本实验室提供。小麦条锈病18个近等基因系和9个辅助鉴别寄主材料由华盛顿州立大学陈贤明教授惠赠。

试剂及仪器: *Taq* 酶,美国赛默飞世尔公司;10×PCR缓冲液(无Mg²⁺)、25 mol/L MgCl₂, TaKaRa 生物公司;dNTPs,北京康为世纪生物科技有限公司;其它均为国产分析纯。MiniVE电泳仪,美国GE公司;S1000 PCR仪、ND-1000分光光度计,美国伯乐公司;3730XL基因分析仪,美国赛默飞世尔公司。

1.2 方法

1.2.1 条锈菌标样的单个夏孢子堆分离及扩繁

将感病对照小麦品种铭贤169播种于长10 cm、宽10 cm、高10 cm的小花盆中,每盆播16粒种子,当第1片叶完全展开时,每盆仅留7~8株,剪去其它幼苗。接种前用水冲去各地采集的小麦条锈病菌标样表面的杂质,甩干后置于铺有吸水纸且湿度为100%的培养皿中,标样叶片正面向上,10℃黑暗保湿10 h。将待接种小麦幼苗叶片表面蜡质层脱去后,在标样上挑取单个条锈菌夏孢子堆接种到健康对照小麦幼苗叶片正面。保证每盆幼苗只接种1个条锈

菌标样,每片幼苗叶片只接种1个夏孢子堆。接种后幼苗于10℃黑暗保湿24 h,而后转移到温室培养,13℃ 7 h黑暗、17℃ 17 h光照培养。待幼苗叶片表面出现夏孢子后,每盆只留1株发病较好的幼苗,剪去其它幼苗,每盆加上隔离罩,防止菌株相互传染。接种后13~15 d,分别用干净的试管收集病叶上的夏孢子,置于4℃干燥器内暂时保存或于-80℃长期留存,备用。

1.2.2 菌系毒性鉴定及毒性分析

将近等基因系及辅助鉴别寄主材料和感病对照品种铭贤169共28个品种或材料的小麦种子,依次播种于长10 cm、宽10 cm、高10 cm的花盆中,每盆种植4个品种,为了防止小麦品种相互混淆,将4个品种分别集中种植在每个花盆的4个角落,并插上标签,每个品种播种6~7粒种子。当小麦第1片叶完全展开时,脱去叶片表面的蜡质层,将各菌株的夏孢子分别按1:20的比例与滑石粉混匀后,均匀地抖落于近等基因系及辅助鉴别寄主的小麦叶片正面,10℃黑暗保湿24 h后转至温室培养,10℃ 7 h黑暗、17℃ 17 h光照培养。接种后17~19 d,按照Chen et al.(2002)的9级分级标准记录各菌株在近等基因系及辅助鉴别寄主上的毒性表型,其中0~5级为抗病型,6~9级为感病型。抗病型数据记作0,感病型数据记作1,用毒性分析软件VAT(Kosman & Leonard, 2007)统计毒性多样性指数、毒性表型特征及毒性频率(病原菌群体对特定抗性基因的侵染频次)。利用NTSYSpc-2.11F软件进行聚类分析,用SAHN程序中的非加权组平均法(unweighted pair group method with arithmetic mean, UPGMA)进行相似性系数分析,并通过Tree plot模块形成聚类图。

1.2.3 菌系夏孢子DNA的提取及SSR标记

参照Aljanabi & Martinez(1997)的CTAB法提取菌株夏孢子DNA,并稍加改良。用分光光度计检测DNA的浓度和纯度,并将其稀释至50 ng/μL用于SSR分子标记中的PCR反应。

从CYR32和CYR33菌系中随机选取16个菌株用于SSR标记引物筛选,共选出15对多态性引物,利用这15对引物对所有CYR32和CYR33菌株进行DNA扩增。引物 scaffold510_69777、scaffold571_34646、scaffold938_65966、scaffold962_172974、scaffold512_54559、scaffold495_45067、scaffold498_206436、scaffold45_273492、scaffold176_11303由Luo et al.(2015)开发;引物SUNIPst05-47、SUNIPst15-30、SUNIPst16-42由Bailey et al.(2013)开发;引物RJ4

是基于条锈菌EST序列开发(Enjalbert et al., 2002);引物CPS27、PstP03分别由Chen et al.(2009a)和Cheng et al.(2012)开发。

25 μL PCR体系:模板2 μL、*Taq* 酶0.2 μL、10×PCR缓冲液(无Mg²⁺)2 μL、25 mol/L MgCl₂ 2.5 μL、dNTPs 2 μL、引物1 μL、ddH₂O 14.3 μL。PCR反应程序:94℃预变性4 min;扩增10个循环,每个循环94℃变性45 s, 64℃退火45 s, 每循环退火降1℃, 72℃延伸45 s;扩增25个循环,每个循环94℃变性45 s, 54℃退火45 s, 72℃延伸45 s;最后72℃延伸10 min。在基因分析仪上对PCR扩增产物进行分析。

1.3 数据分析

用Nei's无偏差遗传距离系数表示分子数据的群体间遗传距离。通过全部供试菌系平均个体遗传相似性来估算群体间平均遗传相似性。利用Popgene 1.32软件计算群体间遗传距离、遗传相似性、多态性条带数、多态性条带的百分率、观察等位基因数、有效等位基因数、香农信息指数。利用NTSYSpc-2.11F软件进行聚类分析,用SAHN程序中的UPGMA方法进行相似性系数分析,并利用Powermarker 3.25软件生成邻接法聚类图。

2 结果与分析

2.1 CYR32和CYR33菌系的毒性特征分析

2.1.1 毒性特征分析

29个CYR32和39个CYR33菌株在近等基因系及辅助鉴别寄主上各有17种毒性表型,所占比例分别为58.6%和43.5%。在27个近等基因系材料中,CYR32和CYR33菌系在Yr2、Yr17、Yr27、Yr32、Yr43、YrSp、YrExp2、Yr28、YrV23上都发生了毒性分化。CYR32菌系发生毒性分化的材料比CYR33菌系多了Yr8和Yr76,少了Yr7。2个生理小种CYR32和CYR33的菌系除了在Hybrid46上的毒性表型相反,在其它材料上的毒性频率都相似,对Yr5、Yr8、Yr10、Yr15、Yr24、Yr32、YrTr1、Yr26抗病基因不致病或毒性频率较低,对Yr1、Yr2、Yr6、Yr7、Yr9、Yr17、Yr27、Yr44、Yr43、YrSp、YrExp2、Yr76、Yr18、Yr25、Yr28、YrV23、Yr29、YrA抗病基因毒性频率较高(表1)。CYR32和CYR33菌系的毒性多样性指数分别为0.089、0.097。

2.1.2 毒性聚类分析

当相似性系数分别为0.88、0.86时,CYR32和CYR33菌系分别被聚为2个毒性类群。而当相似性系数为0.93时,CYR32和CYR33菌系分别被聚为5个

和8个类群,表明11个省(区)的CYR32和CYR33菌系均发生了不同程度的毒性分化(图1)。

表1 CYR32和CYR33菌系在近等基因系及辅助鉴别寄主材料上的毒性频率

Table 1 Virulence frequency of CYR32 and CYR33 isolates to near-isogenic lines and assistant differential hosts

单基因系材料/辅助鉴别寄主 Near-isogenic line/assistant differential host	Yr 基因 Yr gene	毒性频率 Virulence frequency (%)	
		CYR32 菌系 CYR32 isolates	CYR33 菌系 CYR33 isolates
AvSYr1NIL	Yr1	100.0	100.0
SieteCerros T66	Yr2	75.9	74.4
AvSYr5NIL	Yr5	0.0	0.0
AvSYr6NIL	Yr6	100.0	100.0
AvSYr7NIL	Yr7	100.0	89.7
AvSYr8NIL	Yr8	3.4	0.0
AvSYr9NIL	Yr9	100.0	100.0
AvSYr10NIL	Yr10	0.0	0.0
AvSYr15NIL	Yr15	0.0	0.0
AvSYr17NIL	Yr17	0.0	0.0
AvSYr24NIL	Yr24	3.4	7.7
AvSYr27NIL	Yr27	93.1	92.3
AvSYr32NIL	Yr32	6.9	7.7
Avs/IDO377s(F3-41-1)	Yr43	75.9	79.5
Avs/Zak(1-1-35-line1)	Yr44	100.0	100.0
AvSYrSpNIL	YrSp	93.1	94.9
AvSYrTr1NIL	YrTr1	0.0	0.0
Avs/Exp1/1-1Line 74	YrExp2	82.8	82.1
Tyee	Yr76	93.1	100.0
AvSYr18NIL	Yr18	100.0	100.0
Hugenoot	Yr25	100.0	100.0
AvSYr28NIL	Yr28	96.6	97.4
AvSYr29NIL	Yr29	100.0	100.0
Vilmorin 23	Yr3	82.8	69.2
Hybrid 46	Yr4	100.0	0.0
Avocet	YrA	100.0	100.0
92R137	Yr26	0.0	0.0

2.2 CYR32和CYR33菌系的基因型特征分析

2.2.1 基因型多样性分析

29个CYR32和39个CYR33菌株利用SSR引物扩增后,分别得到29个和39个多态性条带,多态性条带的百分率为100%。CYR32和CYR33菌系的遗传多样性都比较丰富,观察等位基因数均为2.00, CYR32和CYR33菌系有效等位基因数均值为1.49、1.52, CYR32和CYR33菌系的香农信息指数均值分别为0.44、0.45。

2.2.2 分子聚类分析

当相似性系数分别为0.64、0.69时, CYR32和CYR33菌系的分子数据分别被聚为2个基因型类群。而当相似性系数为0.84时, CYR32和CYR33菌系分别被聚为10个类群和16个类群(图2)。

3 讨论

我国开展小麦条锈病菌的毒性变异监测始于

1944年, Fang(1944)首次利用8个鉴别品种在中国西南地区鉴定出9个生理小种。Wellings(2007)根据鉴别寄主应具备的标准以及我国小麦条锈病菌的毒性变异对中国鉴别寄主进行了一系列调整,确定了由19个小麦品种组成现用的一套体系。近等基因系鉴别寄主是以感病品种Avocet S(AvS)为轮回亲本获得的一套体系,它们的遗传背景相同,每个鉴别寄主只携带单一的抗条锈病基因。经证明,该套近等基因系除了不能对侵染感病对照AvS的菌系进行区分外,能有效区分生理小种毒性,并推断小麦条锈病菌小种所携带的毒性和无毒基因(Liu et al., 2010)。本研究应用近等基因系及辅助鉴别寄主对全国11个省(区)CYR32和CYR33菌系的致病特征进行了分析,发现在中国鉴别寄主上毒性表型完全相同的各菌系却在单个抗病基因上的毒性表型普遍出现了分化,且不受地域的影响,说明中国鉴别寄主对不同致病特征菌株的区分力度不够,亟待调整。

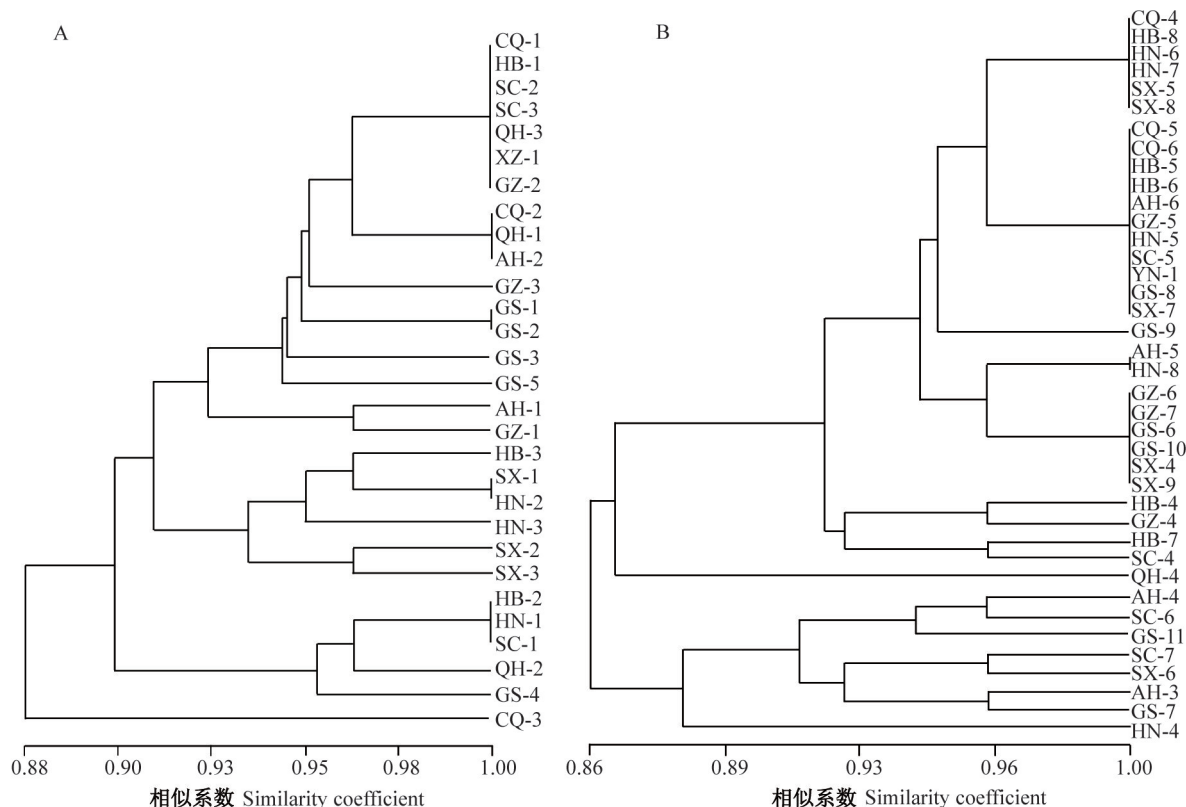


图1 基于毒性鉴定的29个CYR32菌株(A)和39个CYR33菌株(B)聚类分析

Fig. 1 UPGMA dendrogram of 29 isolates of race CYR32 (A) and 39 isolates of race CYR33 (B) based on virulence identification

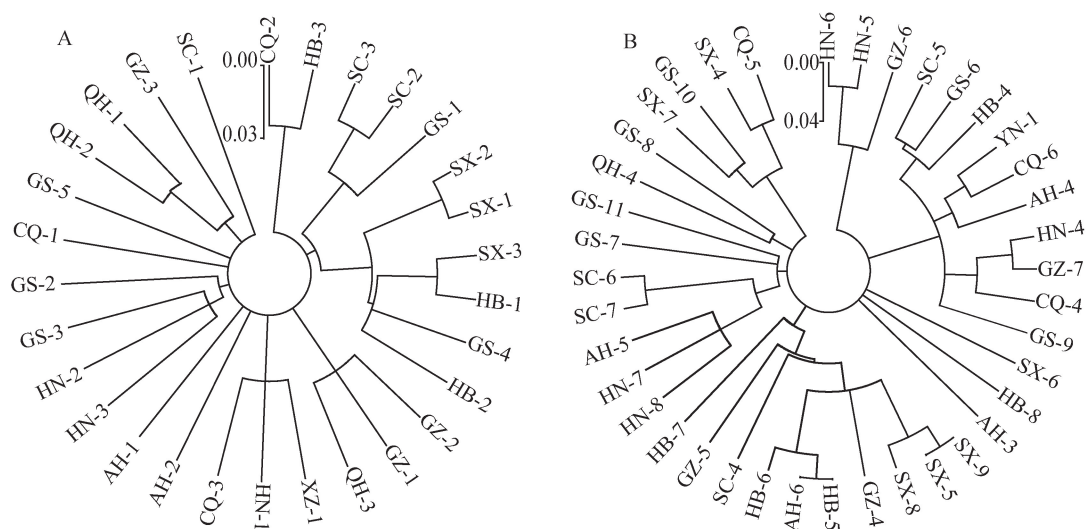


图2 基于SSR分子标记的29个CYR32菌株(A)和39个CYR33菌株(B)的聚类图

Fig. 2 Neighbor-joining dendrogram of 29 isolates of race CYR32 (A) and 39 isolates of race CYR33 (B) based on SSR markers

本研究发现, CYR32和CYR33菌系对 $Yr1$ 、 $Yr2$ 、 $Yr6$ 、 $Yr7$ 、 $Yr9$ 、 $Yr17$ 、 $Yr27$ 、 $Yr44$ 、 $Yr43$ 、 $YrSp$ 、 $YrExp2$ 、 $Yr76$ 、 $Yr18$ 、 $Yr25$ 、 $Yr28$ 、 $YrV23$ 、 $Yr29$ 、 YrA 抗病基因的毒性频率较高,说明在抗条锈病育种过程中需慎重使用这些基因;而对 $Yr5$ 、 $Yr8$ 、 $Yr10$ 、 $Yr15$ 、 $Yr24$ 、 $Yr32$ 、 $YrTr1$ 、 $Yr26$ 抗病基因不致病或毒性频率

较低,说明这些基因可能具有潜在利用价值。但是在田间出现频率仅次于CYR32和CYR33菌系的V26对 $Yr10$ 、 $Yr24$ 、 $Yr26$ 致病(Liu et al., 2010; 黄瑾等, 2014; Zhan et al., 2016),因此这3个 Yr 基因失去了单独利用价值。近年在对田间小麦条锈病菌的毒性研究过程中,暂未发现对 $Yr15$ 有毒性的菌株,而

对Yr5有毒性的菌株只在甘肃省低频率地出现(刘太国等,2012;黄瑾等,2014),表明这2个Yr基因能有效抵抗中国当前的条锈菌小种,但需继续加强Yr5致病类群出现频率的监测,并且合理布局这2个抗条锈病基因。曾庆东等(2015)分别使用CYR32和CYR33对小麦抗条锈病基因进行有效性分析,发现Yr8表现全生育期感病,而Yr32、YrTr1在苗期表现感病,成株期表现抗病,说明在抗条锈育种中应该谨慎使用这些抗病基因,对全生育期感病的抗病基因尽量避免使用。

本研究通过SSR分子标记分析发现,CYR32和CYR33菌系出现了基因型分化,具有丰富的遗传多样性,这可能因为基因突变、体细胞重组、异核作用等使小麦条锈病菌基因结构发生改变(Hovmöller & Justesen,2007;Park & Wellings,2012)。国内外学者的研究(Wan et al.,2004;Chen et al.,2009a)已经证实我国陇南、川西北“易变区”的小麦条锈病菌群体既有丰富的基因型多态性,又有高度的毒性多样性,分子检测其遗传重组频率很高,完全不同于欧洲(Enjalbert et al.,2002;Hovmöller & Justesen,2007;Hovmöller et al.,2011)。Duan et al.(2010)利用分子标记发现,在我国陇南、川西北地区一年内所采集标样的条锈菌群体遗传多样性比法国20年时间所收集的总和还要高7倍,究其原因,一方面,中国是世界上最大的小麦条锈病流行区之一,小麦条锈病菌群体结构复杂,小种毒性变异频繁;另一方面,新的毒性小种可能早已在自然界存在,仅是现有的鉴别寄主不能将其及时检测出来。Jin et al.(2010)通过室内人工接种首次证实小檗是小麦条锈病菌的转主寄主;赵杰等(2011)、Zhao et al.(2013)研究证明,在自然条件下,我国小麦条锈病菌可以在小檗上进行有性繁殖。但是自然条件下小麦条锈病菌有性生殖对病害流行的作用还需继续深入研究。

本研究所选取的生理小种CYR32和CYR33作为当前流行小种被频繁用于小麦品系的抗病性鉴定中,然而研究结果显示中国不同地区的这2个小种无论是在毒性还是在分子标记上均存在差异,表明CYR32和CYR33仅仅是在19个中国鉴别寄主上有相同毒性谱特征的一类致病类群,而群体内菌系间遗传组成及其毒性未必完全一致,并非遗传学意义上的单纯个体。小麦抗锈性鉴定所用的条锈菌生理小种通常指用中国鉴别寄主鉴定后有特定毒性谱的菌系,其中可能包含了不同的毒性和/或无毒基因,以此对供试品系进行抗病性鉴定,其结果的客观性

和准确度可能会偏差较大。因此使用生理小种对小麦品系进行抗条锈病鉴定不够准确,应进一步完善鉴别寄主体系,并在了解当地小麦条锈菌系毒性频率及毒性结构组成的前提下评估栽培品系的实际抗性水平。

参 考 文 献 (References)

- Aljanabi SM, Martinez I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, 25(22): 4692–4693
- Bai B, Du JY, Lu QL, He CY, Zhang LJ, Zhou G, Xia XC, He ZH, Wang CS. 2014. Effective resistance to wheat stripe rust in a region with high disease pressure. *Plant Disease*, 98(7): 891–897
- Bailey J, Karaoglu H, Wellings CR, Park RF. 2013. Isolation and characterisation of 25 genome-derived simple sequence repeat markers for *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Molecular Ecology Resources*, 13(4): 760–762
- Chen CQ, Zheng WM, Buchenauer H, Huang LL, Lu NH, Kang ZS. 2009a. Isolation of microsatellite loci from expressed sequence tags (ESTs) library of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Molecular Ecology Resources*, 9(1): 236–238
- Chen WQ, Kang ZS, Ma ZH, Xu SC, Jin SL, Jiang YY. 2013. Integrated management of wheat stripe rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 46(20): 4254–4262 (in Chinese) [陈万权, 康振生, 马占鸿, 徐世昌, 金社林, 姜玉英. 2013. 中国小麦条锈病菌综合治理理论与实践. *中国农业科学*, 46(20): 4254–4262]
- Chen WQ, Wu LR, Liu TG, Xu SC, Jin SL, Peng YL, Wang BT. 2009b. Race dynamics, diversity, and virulence evolution in *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, the causal agent of wheat stripe rust in China from 2003 to 2007. *Plant Disease*, 93(11): 1093–1101
- Chen XM. 2005. Epidemiology and control of stripe rust [*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*] on wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 27(3): 314–337
- Chen XM, Moore M, Milus EA, Long DL, Line RF, Marshall D, Jackson L. 2002. Wheat stripe rust epidemics and races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in the United States in 2000. *Plant Disease*, 86(1): 39–46
- Cheng P, Chen X, Xu L, See D. 2012. Development and characterization of expressed sequence tag-derived microsatellite markers for the wheat stripe rust fungus *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Molecular Ecology Resources*, 12(4): 779–781
- Duan X, Tellier A, Wan A, Leconte M, de Vallavieille-Pope C, Enjalbert J. 2010. *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* presents high diversity and recombination in the over-summering zone of Gansu, China. *Mycologia*, 102(1): 44–53
- Enjalbert J, Duan X, Giraud T, Vautrin D, de Vallavieille-Pope C, Solignac M. 2002. Isolation of twelve microsatellite loci, using an enrichment protocol, in the phytopathogenic fungus *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Molecular Ecology Resources*, 2(4): 563–565

- Fang CT. 1944. Physiologic specialization of *Puccinia glumarum* Erikss and Henn in China. *Phytopathology*, 12(34): 1020–1024
- Hovmöller MS, Justesen AF. 2007. Rate of evolution of avirulence phenotypes and DNA marker in a northwest European population of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Molecular Ecology*, 16(21): 4637–4647
- Hovmöller MS, Sørensen CK, Walter S, Justesen AF. 2011. Diversity of *Puccinia striiformis* on cereals and grasses. *Annual Review of Phytopathology*, 49: 197–217
- Huang J, Jia QZ, Jin SL, Cao SQ, Zhang B, Sun ZY, Luo HS, Wang XM. 2014. Population changes of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Gansu Province during 2010–2012. *Plant Protection*, 40(3): 101–105 (in Chinese) [黄瑾, 贾秋珍, 金社林, 曹世勤, 张勃, 孙振宇, 骆惠生, 王晓明. 2014. 2010—2012年甘肃省小麦条锈病菌生理小种变化动态监测. *植物保护*, 40(3): 101–105]
- Jia QZ, Jin SL, Cao SQ, Luo HS, Jin MA. 2007. Tending to prevalence and progress of CYR32 and Shuiyuan 14 pathotypes in Gansu Province. *Journal of Plant Protection*, 34(3): 263–267 (in Chinese) [贾秋珍, 金社林, 曹世勤, 骆惠生, 金明安. 2007. 小麦条锈病菌生理小种条中32号及水源14致病类型在甘肃的流行与发展趋势. *植物保护学报*, 34(3): 263–267]
- Jin Y, Szabo LJ, Carson M. 2010. Century-old mystery of *Puccinia striiformis* life history solved with the identification of *Berberis* as an alternate host. *Phytopathology*, 100(5): 432–435
- Kang ZS, Wang XJ, Zhao J, Tang CL, Huang LL. 2015. Advances in research of pathogenicity and virulence variation of the wheat stripe rust fungus *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Scientia Agricultura Sinica*, 48(17): 3439–3453 (in Chinese) [康振生, 王晓杰, 赵杰, 汤春蕾, 黄丽丽. 2015. 小麦条锈菌致病性及其变异研究进展. *中国农业科学*, 48(17): 3439–3453]
- Kosman E, Leonard KJ. 2007. Conceptual analysis of methods applied to assessment of diversity within and distance between populations with asexual or mixed mode of reproduction. *New Phytologist*, 174: 683–696
- Li ZQ. 1980. The variation of wheat variety resistance to stripe rust in China and the way of its solution. *Scientia Agricultura Sinica*, (3): 72–77 (in Chinese) [李振岐. 1980. 我国小麦品种抗条锈性丧失原因及其解决途径. *中国农业科学*, (3): 72–77]
- Li ZQ, Zeng SM. 2002. Wheat rusts in China. Beijing: Chinese Agriculture Press, pp. 41 (in Chinese) [李振岐, 曾士迈. 2002. 中国小麦锈病. 北京: 中国农业出版社, pp. 41]
- Liu B, Liu TG, Zhang ZY, Jia QZ, Wang BT, Gao L, Peng YL, Jin SL, Chen WQ. 2017. Discovery and pathogenicity of CYR34, a new race of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China. *Acta Phytopathologica Sinica*, 47(5): 681–687 (in Chinese) [刘博, 刘太国, 章振羽, 贾秋珍, 王保通, 高利, 彭云良, 金社林, 陈万权. 2017. 中国小麦条锈菌条中34号的发现及其致病特性. *植物病理学报*, 47(5): 681–687]
- Liu TG, Peng YL, Chen WQ, Zhang ZY. 2010. First detection of virulence in *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China to resistance genes *Yr24* (=Yr26) present in wheat cultivar Chuanmai 42. *Plant Disease*, 94(9): 1163
- Liu TG, Wang BT, Jia QZ, Zhang ZY, Li Q, Cao SQ, Peng YL, Jin SL, Li MJ, Liu B, et al. 2012. Physiologic specialization of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China during 2010–2011. *Journal of Triticeae Crops*, 32(3): 574–578 (in Chinese) [刘太国, 王保通, 贾秋珍, 章振羽, 李强, 曹世勤, 彭云良, 金社林, 李明菊, 刘博, 等. 2012. 2010—2011年度我国小麦条锈菌生理专化研究. *麦类作物学报*, 32(3): 574–578]
- Luo HY, Wang XJ, Zhan GM, Wei GR, Zhou XL, Zhao J, Huang LL, Kang ZS. 2015. Genome-wide analysis of simple sequence repeats and efficient development of polymorphic SSR markers based on whole genome re-sequencing of multiple isolates of the wheat stripe rust fungus. *PLoS ONE*, 10(6): e0130362
- Park RF, Wellings CR. 2012. Somatic hybridization in the Uredinales. *Annual Review of Phytopathology*, 50: 219–239
- Wan AM, Zhao ZH, Chen XM, He ZH, Jin SL, Jia QZ, Yao G, Yang JX, Wang BT, Li GB, et al. 2004. Wheat stripe rust epidemic and virulence of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China in 2002. *Plant Disease*, 88(8): 896–904
- Wang BT, Hu XP, Li Q, Hao BJ, Zhang B, Li GB, Kang ZS. 2010. Development of race-specific SCAR markers for detection of Chinese races CYR32 and CYR33 of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Plant Disease*, 94(2): 221–228
- Wellings CR. 2007. *Puccinia striiformis* in Australia: a review of the incursion, evolution, and adaptation of stripe rust in the period 1979–2006. *Australian Journal of Agricultural Research*, 58(6): 567–575
- Zeng QD, Shen C, Yuan FP, Wang QL, Wu JH, Xue WB, Zhan GM, Yao S, Chen W, Huang LL, et al. 2015. The resistance evaluation of the *Yr* genes to the main prevalent pathotypes of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China. *Acta Phytopathologica Sinica*, 45(6): 641–650 (in Chinese) [曾庆东, 沈川, 袁凤平, 王琪琳, 吴建辉, 薛文波, 詹刚明, 姚石, 陈伟, 黄丽丽, 等. 2015. 小麦抗条锈病已知基因对中国当前流行小种的有效性分析. *植物病理学报*, 45(6): 641–650]
- Zhan GM, Wang FP, Chen XM, Wan CP, Han QM, Huang LL, Kang ZS. 2016. Virulence and molecular diversity of the *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* population in Xinjiang in relation to other regions of western China. *Plant Disease*, 100(1): 99–107
- Zhao J, Wang L, Wang ZY, Chen XM, Zhang HC, Yao JN, Zhan GM, Chen W, Huang LL, Kang ZS. 2013. Identification of eighteen *Berberis* species as alternate hosts of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* and virulence variation in the pathogen isolates from natural infection of barberry plants in China. *Phytopathology*, 103(9): 927–934
- Zhao J, Zhang HC, Yao JN, Huang LL, Kang ZS. 2011. Confirmation of *Berberis* spp. as alternate hosts of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* on wheat in China. *Mycosystema*, 30(6): 895–900 (in Chinese) [赵杰, 张宏昌, 姚娟妮, 黄丽丽, 康振生. 2011. 中国小麦条锈菌转主寄主小檗的鉴定. *菌物学报*, 30(6): 895–900]

(责任编辑:张俊芳)