

基于毒性表型与微卫星标记的云南省条锈病菌群体遗传分析

姜舒畅¹ 姚 强^{1,2} 赵 杰¹ 黄丽丽¹ 康振生^{1*} 詹刚明^{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: 为明确云南省条锈菌群体结构和遗传多样性水平, 利用 19 个中国鉴别寄主和 11 对微卫星 (simple sequence repeat, SSR) 标记引物对采自云南省大理、曲靖、文山、昭通 4 个市的 88 个菌系进行了毒性表型分析和分子基因型分析。毒性表型分析结果表明, 云南省条锈菌群体 Nei's 基因多样性指数为 0.17, Kosman 指数为 0.22, 云南省条锈菌群体毒性结构复杂; 菌系以 Hybrid 46 类群 (77.3%) 和贵农 22 类群 (17.0%) 为主, 并且均不能侵染鉴别寄主中四和 *Triticum spelta album*。分子基因型分析结果表明, 云南省条锈菌整体上香农信息指数为 0.63, 分子遗传多样性比较丰富; 大理市菌系香农信息指数为 0.64, 分子遗传多样性最丰富; 文山市菌系香农信息指数为 0.35, 分子遗传多样性最低。聚类分析结果表明, 云南省西部大理市菌系明显不同于云南省东部曲靖市、昭通市、文山市的菌系, 昭通市菌系和曲靖市菌系毒性结构和基因型结构基本相同, 表明云南省东、西部条锈菌群体遗传分化程度较高, 是 2 个相对独立的流行区域。

关键词: 条锈菌; 群体结构; 遗传分化

Genetic analysis of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Yunnan Province based on virulence phenotypes and simple sequence repeats

Jiang Shuchang¹ Yao Qiang^{1,2} Zhao Jie¹ Huang Lili¹ Kang Zhensheng^{1*} Zhan Gangming^{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 investigate population structure and genetic diversity of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Yunnan Province, 88 single-pustule isolates collected from Yunnan Province (Dali City, Qujing City, Wenshan City and Zhaotong City) were tested against 19 Chinese differentials and genotyped at 11 simple-sequence repeat loci. Virulence phenotype analysis showed that Nei's gene diversity index and Kosman index of Yunnan stripe rust were 0.17 and 0.22, respectively. The population structure of stripe rust in Yunnan Province was complex. The dominant isolates belonged to Hybrid 46 pathogenic group (77.3%) and Guinong 22 pathogenic group (17.0%), and none of them could infect Zhong 4 and *Triticum spelta album*. Molecular genotype analysis showed that the overall Shannon information index of stripe rust in Yunnan Province was 0.63, suggesting that the genetic diversity level of stripe rust in Yunnan Province was relatively high. The molecular genetic diversity of stripe rust in Dali City was the most abundant, with a Shannon information index of 0.64. The molecular genetic diversity of stripe rust

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0201700), 国家自然科学基金(31371882), 中央高校基本科研业务费专项(Z109021707)

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

收稿日期: 2017-08-07

in Wenshan City was the lowest, with a Shannon information index of 0.35. Cluster analysis showed that stripe rust in Dali City of western Yunnan Province was significantly different from those in Qujing City, Zhaotong City and Wenshan City in eastern Yunnan Province. The virulence and genotypic structure of stripe rust in Zhaotong City and Qujing City was almost the same. The degree of genetic differentiation of the pathogen between eastern and western Yunnan Province was high, indicating that they were two relatively independent regions in Yunnan epidemic zone.

Key words: *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*; population structure; genetic differentiation

由条形柄锈菌 *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* 引起的小麦条锈病是小麦产区最重要的真菌病害, 常年造成严重产量损失。中国小麦条锈病曾经于 1950、1964、1990 和 2002 年有 4 次大发生, 小麦减产达 1 200 万 t (李振岐和曾士迈, 2002; 康振生等, 2015)。而云南省在经历 1963、1973、1979—1981、1998、2002—2003 年 5 个流行阶段后 (李明菊, 2004), 近年来小麦条锈病有连续流行、范围变大、程度加重的趋势, 对小麦生产造成了严重威胁。

云南省生态地理复杂多样, 是条锈病传播流行比较复杂的地区 (李明菊, 2004), 条锈菌可在当地完成周年循环, 导致云南省条锈病呈现易发常发的态势 (李明菊, 2013)。云南省早期被认为是条锈病的独立流行区, 其菌源只对本地起作用而未受到足够重视 (李振岐和曾士迈, 2002)。近年来的研究发现, 云南省是我国条锈菌能顺利越冬越夏面积最大的省份 (马占鸿等, 2005; 石守定等, 2005)。学者对云南省小麦条锈菌群体多样性的认识并不一致, Liu et al. (2011) 通过扩增片段长度多态性 (amplified fragment length polymorphism, AFLP) 分子标记对云南省小麦条锈菌群的遗传多样性进行研究, 结果表明云南省小麦条锈菌群体遗传多样性水平较低; 李明菊 (2013) 通过毒性鉴定及单核苷酸多态性 (single nucleotide polymorphisms, SNP) 分子标记对云南省条锈菌群体多样性进行研究, 结果表明云南省条锈菌群体多样性丰富。因此, 系统认识云南省条锈菌的群体结构对云南省小麦的抗病育种及抗病基因的合理布局具有指导意义, 并且有助于明确云南省小麦条锈菌与其它流行区的关系。

本研究拟采用中国鉴别寄主毒性表型鉴定及微卫星 (simple sequence repeat, SSR) 分子标记相结合的方法研究云南省西部 (大理市) 和东部 (曲靖市、昭通市、文山市) 4 个市小麦条锈菌群体毒性结构组成及群体遗传多样性水平, 旨在阐明云南省小麦条锈菌毒性特征及该省小麦条锈病常发区之间的群体遗传关系, 明确云南省内小麦条锈菌的传播流行关系,

进而为该省小麦条锈病的有效治理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

小麦条锈菌标样: 2016 年 12 月—2017 年 3 月, 在云南省大理 (DL)、曲靖 (QJ)、昭通 (ZT)、文山 (WS) 4 个市采集发病初期、病斑条状分布的小麦条锈菌标样共 120 份, 繁殖成活 88 份, 其中大理市 21 个, 曲靖市 24 个, 文山市 21 个, 昭通市 22 个。

供试小麦品种: 19 个中国鉴别寄主依次为 Tri-go 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、Hybrid 46、*Triticum spelta album* 和贵农 22, 本实验室提供; 全感小麦对照品种铭贤 169, 本实验室提供。

试剂及仪器: $2\times$ Taq MasterMix, 北京康为世纪生物科技有限公司。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 标样的分离与扩繁

挑取粒大饱满的全感小麦品种铭贤 169 播种于 $10\text{ cm}\times 10\text{ cm}\times 10\text{ cm}$ (长 $\times$ 宽 $\times$ 高) 的花盆中, 每盆播种 12 粒种子, 当小麦的第 1 片叶完全展开时接种。接种前将标样叶片表面的杂质用水冲洗干净, 甩干后平铺于带有 100% 湿度吸水纸的培养皿中, 叶片正面朝上, 10°C 黑暗保湿过夜 10 h。用浸湿的手指轻轻除去待接种幼苗叶片表面的蜡质层, 挑取标样上的单个夏孢子堆均匀涂抹在叶片正面, 接种后 10°C 黑暗保湿 24 h, 再转移到温室培养, 培养条件为 17°C 17 h 光照, 13°C 7 h 黑暗。保证每个叶片只接种 1 个夏孢子堆, 每盆幼苗只接 1 个标样。待接种叶片出现明显褪绿斑时, 每盆只留 1 株幼苗并加上隔离罩, 防止不同菌系之间的相互侵染。接种后 13~15 d, 用干净试管分别收集病叶上的夏孢子, 置于 4°C 干燥器内保存备用。

1.2.2 菌系的毒性鉴定

将19个中国鉴别寄主和全感品种铭贤169小麦种子依次播种于10 cm×10 cm×10 cm(长×宽×高)的花盆中,每盆的4个角落分别种植4个品种,并插上标签,待幼苗第1片叶完全展开时脱蜡。将分离得到的菌系与滑石粉按照1:20的比例混合均匀后,抖落在中国鉴别寄主和全感品种铭贤169的幼苗叶片上。10℃黑暗保湿24 h后转至温室培养,培养条件为17℃ 17 h光照,13℃ 7 h黑暗。接种17~19 d后待鉴别寄主充分显症,按照9级分级标准记载各菌系在中国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(Chen et al., 2002)。根据菌系对各鉴别寄主的反应型,确定其致病类群。抗病型数据转化为0,感病型数据转化为1,用Excel统计条锈菌群体对各鉴别寄主的毒性频率。

1.2.3 菌系毒性多样性分析

Nei's 基因多样性指数是植物病理学研究中衡量毒性多样性的常用指标,Kosman 指数兼顾了表型频率和不同表型的相似性程度(Kosman, 1996)。本研究利用VAT软件(Kosman & Leonard, 2007)计算Nei's 基因多样性指数、Kosman 指数、辛普森指数、标准化香农指数、Stoddart 指数、香农指数、均匀度和格里森指数共8类遗传多样性指数。

1.2.4 菌系夏孢子DNA的提取及SSR扩增标记

条锈菌夏孢子DNA的提取参照Aljanabi & Martinez (1997)的CTAB法并稍加改进。用分光光度计检测DNA的浓度和纯度,并将其稀释至标准液50 ng/μL备用。

利用11对SSR多态性引物对分离得到的88个菌系进行DNA扩增标记。其中,引物scaffold176_11303、scaffold510_69777、scaffold512_54559、scaffold938_65966、scaffold962_172974和scaffold495_45067,由Luo et al. (2015)开发;引物SUNIPst05-47、SUNIPst15-30和SUNIPst16-42,由Bailey et al. (2013)开发;引物RJ4,由Enjalbert et al. (2002)开发;引物PstP03,由Cheng et al. (2012)开发。所有SSR引物均由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。

20 μL PCR体系: 50 ng/μL DNA 1 μL、2×Taq MasterMix 10 μL、正反向引物各1 μL、ddH₂O 7 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。在基因分析仪对扩增产物进行分析。

1.2.5 菌系的分子遗传多样性分析

基于简单匹配的相似矩阵,利用Popgene 1.32软件计算SSR分子标记中的观察等位基因数 N_o 、有效等位基因数 N_e 、香农信息指数 I 、多态性位点数 N_p 、多态性位点百分比 P ,其中香农信息指数是衡量群体遗传多样性水平的重要指标。

1.3 数据分析

分别利用VAT软件和Popgene 1.32软件计算云南省4个市条锈菌群体毒性表型数据和分子基因型数据的Nei's 遗传距离;利用NTSYSpc-2.11F软件中非加权组平均(unweighted pair group method with arithmetic mean, UPGMA)法对毒性表型和分子基因型的Nei's 遗传距离进行相似性系数分析,并在Tree plot模块中生成聚类图。利用Powermarker 3.25软件中UPGMA对云南省88个菌系进行分子聚类分析,并通过Mega 5.05生成聚类图。

2 结果与分析

2.1 供试菌系的毒性鉴定结果

根据供试菌系在19个中国鉴别寄主上的反应,将云南省的88个菌系分为3类,即Hybrid 46类群、贵农22类群和水源11类群,其中Hybrid 46类群出现频率最高,为77.3%;贵农22类群居中,出现频率为17.0%;水源11类群频率只有5.7%。在云南省的4个市均检测到Hybrid 46类群,但不同市致病性类群存在差异。只在云南省西部(大理市)群体中检测到水源11类群,未发现贵农22类群;云南省东部(曲靖市、昭通市、文山市)群体中均检测到贵农22类群,未发现水源11类群(表1)。表明云南省东、西部菌系之间存在着一定程度的分化。

云南省菌系均不能侵染鉴别寄主中四和T. *spelta album*,表明它们所含的抗性基因对云南省菌系有良好的抗性;文山市和曲靖市均能够检测到侵染鉴别寄主贵农22的菌系,表明含有Yr26抗性基因的品种抗性在这2个市逐渐丧失。大理市的条锈菌群体在鉴别寄主Trigo Eureka、保春128、维尔、丹麦1号、尤皮II号、抗引655上的毒性频率明显低于其它3个市,表明大理市菌系和其它3个市有明显的分化(图1)。

2.2 供试菌系的毒性多样性分析

云南省条锈菌群体整体Nei's 基因多样性指数为0.17, Kosman 指数为0.22,表明云南省条锈菌毒性多样性比较丰富。4个城市中,文山市条锈菌群体的8类毒性多样性指数均最低,而大理市条锈菌

群体的8类多样性指数均最高,曲靖市和昭通市条锈菌群体的8类毒性多样性指数居中(表2)。

表1 云南省4个市小麦条锈菌致病类群鉴定结果

Table 1 Pathotypes of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in four cities of Yunnan Province

致病类群 Pathotype	采样地点 Location				总计 Total	频率 Percentage (%)
	大理市 Dali City	曲靖市 Qujing City	文山市 Wenshan City	昭通市 Zhaotong City		
Hybrid 46类群 Hybrid 46 pathotype	16	15	15	22	68	77.3
贵农22类群 Guinong 22 pathotype	0	9	6	6	15	17.0
水源11类群 Shuiyuan 11 pathotype	5	0	0	0	5	5.7
总计 Total	21	24	21	22	88	100.0

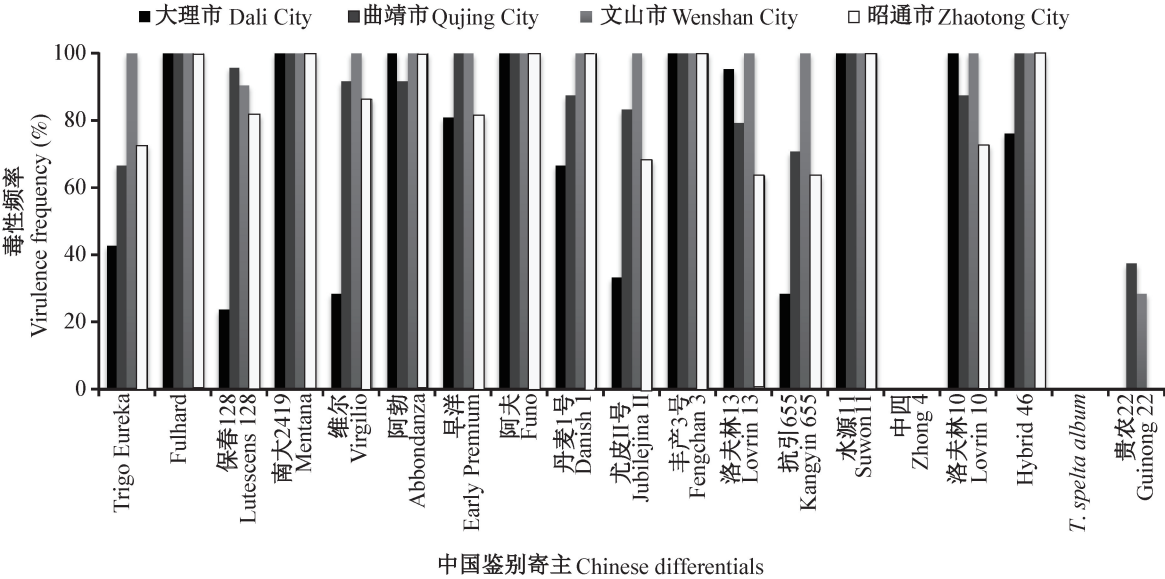


图1 云南省4个市小麦条锈菌的毒性频率

Fig. 1 Virulence frequencies of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in four cities of Yunnan Province

表2 云南省4个市小麦条锈菌毒性多样性指数

Table 2 Virulence diversity parameters of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in four cities of Yunnan Province

指数 Index	大理市 Dali City	曲靖市 Qujing City	文山市 Wenshan City	昭通市 Zhaotong City	整体 Overall
Nei's多样性指数 Nei's diversity index	0.18	0.15	0.03	0.16	0.17
标准化香农指数 Normalized Shannon index	0.87	0.64	0.29	0.42	0.56
辛普森指数 Simpson index	0.93	0.83	0.53	0.57	0.80
Kosman指数 Kosman index	0.25	0.19	0.04	0.22	0.22
Stoddart指数 Stoddart index	13.36	5.88	2.11	2.33	5.10
香农指数 Shannon index	2.65	2.04	0.88	1.29	2.52
丰富度 Evenness	0.98	0.89	0.80	0.66	0.74
格里森指数 Gleason index	4.60	2.83	0.66	1.94	6.70

2.3 供试菌系的分子遗传多样性分析

11对SSR引物在88个云南省菌系中均能扩增出多态性条带,其中引物SUNIPst16-42扩增条带数最多,为4条;引物scaffold495_45067,scaffold512-54559、scaffold938-65966、scaffold962_172974、SUNIPst15-

30均扩增出3条;其它引物scaffold176-11303、scaffold510_69777、SUNIPst05-47、RJ4、PstP03只能扩增出2条。11对引物在曲靖市菌系中均能扩增出多态性条带,但只有7对引物在文山市菌系中能扩增出多态性条带(表3),表明曲靖市菌系基因多样性相对

丰富,文山市菌系基因多样性最低。

SSR 标记显示,云南省菌系整体上,观察等位基因数为 2.64,有效等位基因数为 1.76,香农信息指数为 0.63,表明云南省菌系分子遗传多样性水平较

高。云南省 4 个市中,大理市菌系香农信息指数高达 0.64,文山市菌系最低为 0.35,曲靖市和昭通市菌系居中,分别为 0.61 和 0.52(表 3)。表明不同地理来源的菌系遗传多样性水平存在差异。

表 3 基于 SSR 标记的云南省 4 个市小麦条锈菌遗传多样性指数

Table 3 Genetic diversity parameters based on SSR markers of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in four cities of Yunnan Province

群体 Population	N_a	N_e	I	N_p	P (%)
大理市 Dali City	2.18	1.94	0.64	10	90.91
曲靖市 Qujing City	2.45	1.75	0.61	11	100.00
文山市 Wenshan City	1.91	1.42	0.35	7	63.64
昭通市 Zhaotong City	2.00	1.64	0.52	9	81.82
整体 Overall	2.64	1.76	0.63	11	100.00

N_a : 观察等位基因数; N_e : 有效等位基因数; I : 香农信息指数; N_p : 多态性位点数; P : 多态性位点百分比。 N_a : Observed number of alleles; N_e : effective number of alleles; I : Shannon's information index; N_p : the number of polymorphic loci; P : percentage of polymorphic loci.

2.4 供试菌系的聚类分析

当相似性系数为 0.93 时,云南省 4 个市条锈菌群体聚为两大毒性类群;当相似性系数为 0.91 时,云南省 4 个市条锈菌群体聚为两大基因型类群。毒性聚类与分子聚类均表明,云南省西部的大理市菌系

单独聚为一个类群,云南省东部的昭通市、曲靖市、文山市菌系聚为另一个类群,其中昭通市菌系和曲靖市菌系的相似性系数最高,其毒性结构与基因型结构基本相同(图 2)。

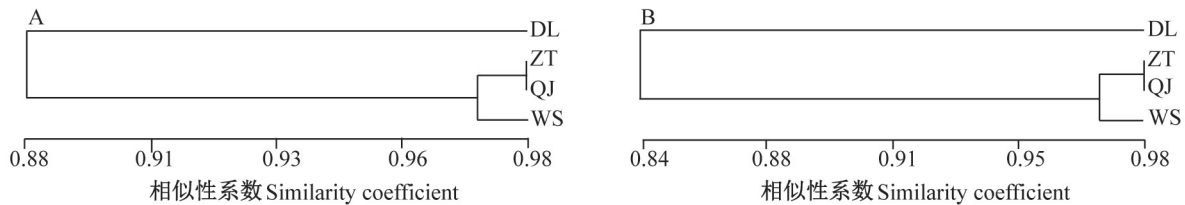


图 2 基于毒性表型(A)与分子基因型(B)的云南省 4 个市小麦条锈菌聚类分析

Fig. 2 Dendrogram of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in four cities of Yunnan Province based on virulence phenotype (A) and molecular genotype (B)

DL: 大理市菌系; ZT: 昭通市菌系; QJ: 曲靖市菌系; WS: 文山市菌系。 DL: Isolates of Dali City; ZT: isolates of Zhaotong City; QJ: isolates of Qujing City; WS: isolates of Wenshan City.

云南省 4 个市的菌系分为 2 个分子标记群体,其中一个群体有 33 个菌系,包含大部分大理市的菌系(19 个),8 个昭通市的菌系和 6 个曲靖市的菌系;另一个群体有 55 个菌系,包含 2 个大理市的菌系,全部文山市的菌系(21 个),8 个昭通市的菌系和 18 个曲靖市的菌系。表明大理市的菌系可能与昭通、曲靖市的菌系存在较低水平的基因交流,文山、昭通、曲靖市的菌系之间存在较高水平的基因交流(图 3)。

3 讨论

云南省是中国小麦条锈病流行体系中的关键地区之一,一直是中国小麦条锈菌重要的越冬区,并且条锈菌在云南省能完成周年循环。因此明确云南省条锈菌的毒性结构及遗传多样性水平对该地区小麦

条锈病的预测和防治具有重要作用。本研究发现 Hybrid 46 类群仍为云南省条锈菌的主要类群(邬琰等,2005;李明菊等,2009),表明 Hybrid 46 含有的抗性基因 *Yr3b*、*Yr4b* 的抗性正在丧失。Liu et al. (2010)首次在四川省仪陇县监测到贵农 22 致病类型 9(条中 34 号),2015 年全国 9 省出现频率高达 10.56%(刘博等,2017)。李明菊等(2009)在云南省条锈菌监测中只发现 1 个疑似贵农 22 类群的菌系,本研究中发现贵农 22 类群频率高达 17.0%,表明近年来云南省小麦条锈菌毒性结构变化基本与全国其它省份一致,云南省是中国小麦条锈菌流行体系中重要的一环。贵农 22 致病类型菌系能够侵染含有 *Yr26* 抗性基因的小麦品种,在抗病育种方面适当减少 *Yr26* 抗性基因的使用频率,能够有效降低贵农 22

致病类型的出现频率,避免小麦条锈病的大流行。



图3 基于SSR分子标记的云南省4个市88个小麦条锈菌菌系的聚类图

Fig. 3 UPGMA dendrogram of 88 isolates of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in four cities of Yunnan Province based on SSR markers

●: 大理市菌系; □: 昭通市菌系; ▲: 曲靖市菌系; △: 文山市菌系。●: Isolate of Dali City; □: isolate of Zhaotong City; ▲: isolate of Qujing City; △: isolate of Wenshan City.

寄主品种对条锈菌具有强烈的选择作用(Goyeau et al., 2007),复杂多样的寄主品种会降低其对条锈菌群体的选择压力,导致条锈菌毒性多样性丰富(王付平等, 2014)。云南省菌系整体上群体毒性多样性与分子遗传多样性水平较高,该结果与李明菊(2013)研究结果一致,这可能与云南省生态地理复杂,小麦生长周期长,种植品种多样,以及当地农家品种广泛种植相关。此外,条锈菌可以在云南省越夏、越冬并且冬繁(马占鸿等, 2005; 石守定等, 2005),整个周年循环中保留了大量的菌源,并且田间调查发现云南省小檗分布广泛,多个小檗种被证明可作为小麦条锈菌的转主寄主(Zhao et al., 2013),推测自然条件下,小麦条锈菌在云南省可完成有性过程,而条锈菌经有性生殖后,子代菌系出现高度的遗传变异(Tian et al., 2016),进而可推导云南省条锈菌菌系丰富的多样性可能与其有性生殖相关。

云南省条锈菌群体之间存在着明显的遗传分化,与标样的生态地理来源紧密相关。群体之间的遗传变异可能来源于内部,研究结果与Liu et al. (2011)较为一致。毒性标记与分子标记群体聚类分

析结构均显示云南省菌系被聚为两大类群,云南省西部(大理市)菌系和东部(曲靖市、昭通市、文山市)菌系之间存在着较大的遗传距离和较高的遗传分化。云南省东部菌系曲靖市、昭通市、文山市之间遗传分化程度较低,存在着频繁的基因交流。进一步分析发现,云南省东部地区与西部地区之间有高山阻隔,高山峡谷相间,包括滇中高原的哀牢山等,这些天然屏障使得云南条锈菌分化为2个相对独立的群体。Wang et al. (2010)通过气象学数据发现,条锈菌夏孢子能够频繁在四川、云南和贵州3省之间交流,本研究也推测云南省东部菌系群体与贵州、四川等省生态地理比较相似区域的小麦条锈菌群体存在较为频繁的交流。Hu et al. (2017)通过SSR分子标记发现西藏自治区条锈菌明显不同于陕西、甘肃和四川省的菌系,西藏自治区是我国小麦条锈病的一个独立流行区,该研究未涉及云南省菌系,而云南省西部与西藏自治区紧密相连,本研究推测云南省西部菌系可能与西藏自治区菌系存在基因交流,需要进一步试验研究云南小麦条锈病的传播流行规律。

本研究的条锈菌标样只来源于云南省小麦种植区的4个市,并未覆盖云南省小麦种植的所有区域,具有一定的局限性。云南省是中国小麦条锈菌新毒性小种的策源地之一,生态地理复杂,小麦品种多样,同时条锈菌转主寄主在云南省广泛分布,因此下一步试验需要更广泛、系统地采样,以明确云南省小麦条锈菌的群体结构及遗传规律以及云南省小麦条锈菌群体与我国其它省份小麦条锈菌群体的传播流行关系。

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
- Bailey J, Karaoglu H, Wellings CR, Park R. 2013. Isolation and characterization of 25 genome-derived simple sequence repeat markers for *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Molecular Ecology Resources*, 13(4): 760-762
- 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 XM, Xu LS, See DR. 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
- Enjalbert J, Duan X, Giraud T, Vautrin D, de Vallavieille-Pope C, Solig-

- nae 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
- Goyeau H, Halkett F, Zapater MF, Carlier J, Lannou C. 2007. Clonality and host selection in the wheat pathogenic fungus *Puccinia triticina*. *Fungal Genetics and Biology*, 44(6): 474–483
- Hu XP, Ma LJ, Liu TG, Wang CH, Peng YL, Pu Q, Xu XM. 2017. Population genetic analysis of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* suggests two distinct populations in Tibet and the other regions of China. *Plant Disease*, 101(2): 288–296
- 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. 1996. Difference and diversity of plant pathogen populations: a new approach for measuring. *Phytopathology*, 86(11): 1152–1155
- 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(3): 683–696
- Li MJ. 2004. Current research situation on epidemic system of wheat stripe rust in Yunnan Province. *Plant Protection*, 30(3): 30–33 (in Chinese) [李明菊. 2004. 云南省小麦条锈病流行体系的研究现状. *植物保护*, 30(3): 30–33]
- Li MJ. 2013. Population genetic structure of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Yunnan Province. Ph. D Thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [李明菊. 2013. 云南省小麦条锈菌群体遗传结构研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- Li MJ, Gu ZL, Guo F, Xiao WX, Zhang YP, Li YQ, Ji Y. 2009. Monitoring of physiological races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Yunnan in 2008. *Southeast China Journal of Agricultural Sciences*, 22(1): 81–86 (in Chinese) [李明菊, 顾中量, 郭方, 肖文祥, 张玉萍, 李月秋, 吉勇. 2009. 2008年云南省小麦条锈菌生理小种变异检测监测. *西南农业学报*, 22(1): 81–86]
- Li ZQ, Zeng SM. 2002. Wheat rusts in China. Beijing: China Agriculture Press (in Chinese) [李振岐, 曾士迈. 2002. 中国小麦锈病. 北京: 中国农业出版社]
- 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 XF, Huang C, Sun ZY, Liang JM, Luo Y, Ma ZH. 2011. Analysis of population structure of *Puccinia striiformis* in Yunnan Province of China by using AFLP. *European Journal of Plant Pathology*, 129(1): 43–55
- 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
- Ma ZH, Shi SD, Wang HG, Zhang MR. 2005. Climate-based regional classification for overwintering and overwintering of *Puccinia striiformis* in China with GIS and geostatistics. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 33(S): 11–13 (in Chinese) [马占鸿, 石守定, 王海光, 张美荣. 2005. 我国小麦条锈病菌越冬又越夏地区的气候区划. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 33(S): 11–13]
- Shi SD, Ma ZH, Wang HG, Zhao ZH, Jiang YY. 2005. Climate-based regional classification for overwintering of *Puccinia striiformis* in China with GIS and geostatistics. *Journal of Plant Protection*, 32(1): 29–32 (in Chinese) [石守定, 马占鸿, 王海光, 赵中华, 姜玉英. 2005. 应用 GIS 和地统计学研究小麦条锈病菌越冬范围. *植物保护学报*, 32(1): 29–32]
- Tian Y, Zhan GM, Chen XM, Tungruentragoon A, Lu X, Zhao J, Huang LL, Kang ZS. 2016. Virulence and simple sequence repeat marker segregation in a *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* population produced by selfing a Chinese isolate on *Berberis shensiensis*. *Phytopathology*, 106(2): 185–191
- Wang FP, Zhan GM, Wei GR, Huang LL, Kang ZS, Han QM. 2014. Population virulence analysis of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* on two wheat cultivars in different zones in Longnan. 2014. *Journal of Triticeae Crops*, 34(8): 1146–1152 (in Chinese) [王付平, 詹刚明, 魏国荣, 黄丽丽, 康振生, 韩青梅. 2014. 陇南不同区域内两个小麦品种上条锈菌群体的毒性分析. *麦类作物学报*, 34(8): 1146–1152]
- Wang HG, Yang XB, Ma ZH. 2010. Long-distance spore transport of wheat stripe rust pathogen from Sichuan, Yunnan, and Guizhou in southwestern China. *Plant Disease*, 94(7): 873–880
- Wu Y, Li MJ, Fan JH, Zhu YY. 2005. Identifying of physiological races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in the middle area of Yunnan Province in 2003–2004. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 20(3): 335–338 (in Chinese) [郭琰, 李明菊, 范静华, 朱有勇. 2005. 2003–2004年云南省中部地区小麦条锈病生理小种鉴定结果. *云南农业大学学报*, 20(3): 335–338]
- 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

(责任编辑: 张俊芳)