

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2025.02.002

青海和甘肃两省小麦条锈菌越夏菌源 群体毒性多样性分析

周小妹¹, 严浩浩², 高威正¹, 闫佳会¹,
侯璐¹, 康振生², 姚强¹

1. 青海大学 农林科学院, 青海省农业有害生物综合治理重点实验室, 西宁 810016;

2. 西北农林科技大学 植物保护学院, 作物逆境与高效生产全国重点实验室, 陕西 杨凌 712100

摘要: 青海和甘肃两省是我国小麦条锈菌西北越夏流行区的重要组成部分。为探明两省小麦条锈菌越夏流行群体间毒性多样性, 对2020年采自两省晚熟春小麦越夏流行期与冬小麦秋苗初期148份小麦条锈菌样品进行生理小种鉴定及群体毒性分析。结果表明, 两省麦区共鉴定到13个已知生理小种或致病类型和17个未知类型, 主要优势小种为CYR34, 其流行频率为24.32%, 依次为CYR32(16.89%)、CYR33(12.84%)。晚熟春小麦菌源群体毒性多样性较冬小麦秋苗菌源群体更丰富, 两个菌源群体均克服抗条锈基因YrA、YrJul、YrJu2、YrJu3、YrJu4和Yr1, 对Yr10、Yr24、Yr26和Yr5毒性频率较低或为0。本研究明确了青海省和甘肃省小麦条锈菌越夏菌源群体毒性结构, 对两省小麦条锈病流行防控与抗病品种的合理布局具有重要意义。

关键词: 小麦条锈菌; 越夏流行;

生理小种; 群体毒性多样性

中图分类号: 432.4

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 2097-1354(2025)02-0012-11

Virulence Diversity of the Over-summering Population of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Qinghai and Gansu Provinces

ZHOU Xiaomei¹, YAN Haohao², GAO Weizheng¹,
YAN Jiahui¹, HOU Lu¹, KANG Zhensheng², YAO Qiang¹

收稿日期: 2024-11-06

基金项目: 国家自然科学基金(32360655; 31960516)。

作者简介: 周小妹, 硕士研究生, 研究方向为植物病害流行与控制。

通信作者: 姚强, 博士, 研究员。

1. Qinghai Provincial Key Laboratory of Integrated Management of Agricultural Pests, Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016, China;
2. State Key Laboratory of Crop Stress Resistance and High-Efficiency Production, College of Plant Protection, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

Abstract: Qinghai and Gansu provinces are important parts of the northwest over-summering epidemic area of wheat stripe rust in China. To investigate the virulence diversity of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (*Pst*) over-summering epidemic population in Qinghai and Gansu provinces, physiological race identification and population virulence analysis were conducted on 148 samples of wheat stripe rust collected from late-maturing spring wheat during the over-summering epidemic period, and winter wheat in initial autumn seedling stage in Qinghai and Gansu provinces in 2020. The results showed that 13 known races or pathogenic types and 17 unknown types were identified. The main dominant race prevalent in the wheat-growing regions of the two provinces was CYR34, with an epidemic frequency of 24.32%, followed by CYR32 (16.89%) and CYR33 (12.84%). The virulence diversity of the *Pst* population from late-maturing spring wheat was richer than that of from the autumn seedlings of winter wheat. Both wheat stripe rust pathogens populations have completely overcome the resistance genes of *YrA*, *YrJu1*, *YrJu2*, *YrJu3*, *YrJu4* and *Yr1*. The virulence frequency against *Yr10*, *Yr24*, *Yr26* and *Yr5* was low or zero. This study has clarified the population virulence structure of the over-summering wheat stripe rust pathogens in Qinghai and Gansu provinces, which holds significant importance for the prevention and control of wheat stripe rust epidemics and the rational deployment of resistant wheat varieties in these two provinces.

Key words: *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*; over-summering epidemic; races; population virulence diversity

由小麦条锈菌(*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, *Pst*)引起的小麦条锈病是全球小麦种植区普遍发生的一种毁灭性的真菌病害,该病害流行对小麦造成不同程度的产量损失,一般流行年份会使小麦产量下降 10%~20%,大流行年份产量下降 40%~60%,严重时甚至绝收,严重危害小麦的安全生产并对全球粮食供应构成威胁^[1-2]。小麦条锈菌通过有性生殖、异核现象和突变^[3-7]等方式不断产生新的毒力小种,导致部分小麦抗病基因及抗病品种不断被克服,最终完全丧失抗性^[8],因此小麦抗病品种的筛选和选育工作面临严峻的挑战^[9-10]。1944 年,我国最先利用 8 个不同的小麦品种对小麦条锈菌进行生理小种的鉴定,至今更新为由 19 个小麦品种(Chinese Differentials, CD1—CD19)组成的一套鉴别寄主,为中国小麦条锈菌生理小种的研究提供了主要依据^[11-12]。目前利用中国鉴别寄主已鉴定、命名 34 个生理小种(CYR1—CYR34)和超过 35 个致病类群^[13]。持续监测小麦条锈菌生理小种的变化动态,对条锈病流行区以持久抗病为目标的抗病品种的选育和布局具有重要意义。

小麦条锈病是一种喜低温、高湿环境的病害,青海省的高原地形、夏季冷凉湿润的气候使其成为我国小麦条锈菌西北越冬区的重要组成部分^[14-15]。近年来随着全球气候变暖,适宜小麦种植区的海拔不断上升,青海省小麦种植面积呈逐年扩大趋势,形成春小麦与冬小麦在垂直生态位上的交替种植布局^[16],在同一时期不同海拔的小麦生育期差异较大,为小麦条锈菌的持续侵染和病害循环提供了良好的寄生条件。同时现有部分栽培品种抗性失效,为小麦条锈病的爆发积累了大量菌源,造成小麦条锈病的持续流行,加剧了该病害的防治难度,导致青海省每年春小麦产量损失高达 15%^[17]。研究表明,小麦条锈菌在青海省部分冬小麦种植区可完成周年

循环^[18]，周年循环区内小麦条锈菌毒性变异频繁，产生新的毒力小种，条中32号(CYR32)是在青海省湟中区首次发现，因此青海省很可能成为小麦条锈菌新的毒性异变区和新小种的策源地^[19]。已有研究表明甘肃陇南地区是我国小麦条锈菌新小种的策源地^[20-22]，但由于“一喷三防”以及对甘肃省小麦条锈病重灾区种植的作物进行调整，甘肃省小麦条锈菌得到了很好的抑制，近些年在对青海省和甘肃省越夏菌源调查中发现，甘肃省越夏菌源的病田率和普遍率都较往年低^[23-24]。甘肃陇中南地区的天水、武都、定西、临夏等冬小麦种植区，是我国小麦条锈病的重要越夏区之一，其越夏菌源不仅可以侵染当地冬小麦秋苗而造成条锈病的流行，而且条锈菌在秋苗上繁殖后可向我国东部广大冬小麦种植区传播，为我国小麦条锈病的发生提供大量秋季菌源^[25]。

近年来，研究者们对青海和甘肃地区小麦条锈菌越夏菌源和越冬菌源流行作用及群体遗传多样性进行了大量研究。张学飞^[14]和姚强^[18]的研究中，通过生理小种鉴定及毒性结构分析，发现青海省夏季初始菌源群体的遗传多样性高于越冬菌源，且两菌源群体间基因交流频繁。贾秋珍等^[26]2019—2020年对甘肃省内小麦条锈菌生理小种检测发现，贵农22为优势致病类群。陈万权等^[25]对秋苗条锈病发生规律进行研究，发现甘肃、青海和陕西等地冬小麦播种较早，造成秋苗条锈病发生早、发病重，极大影响了我国东部平原地区小麦条锈病的发生。青海由于近年来冬小麦的种植扩大，小麦条锈菌在越夏的最关键时期为8—10月，青海同时具有大面积的晚熟春小麦，感病植株可以持续生长至10月上旬，冬小麦和早熟春小麦收获后产生了大量的自生麦苗，受条锈菌侵染后可持续发病至11月^[18]。冬小麦在9月上中旬开始播种，9月下旬出苗，晚熟春小麦和自生麦苗产生的大量条锈菌可为冬小麦的秋苗发病提供菌源^[26]。目前对青海和甘肃地区小麦条锈病越夏流行期晚熟春小麦和冬小麦秋苗初期小麦条锈菌群体生理小种及群体毒性结构研究较少，本研究通过对青海省和甘肃省小麦条锈菌越夏菌源进行毒性结构分析，明确小麦条锈菌群体毒性结构以及动态变化规律，可为小麦条锈病的综合防控与抗病育种等工作提供重要理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试菌系

2020年8月至11月，在青海省和甘肃省小麦主要种植区采集具有单条病斑且夏孢子堆新鲜饱满的样品，每个采样点调查、采集3~5块田，每块田采集1~2片小麦病叶，将样品叶片平整地装入硫酸纸采样袋中，并标注采集编号、时间、地点、经纬度、海拔等信息。其中，8—9月份，在晚熟春小麦上采集条锈菌样品，甘肃同期没有发现病害，在青海共采集样品86份；11月中旬，在冬小麦秋苗发病初期，采集条锈菌样品，在青海共采集样品44份，甘肃采集样品18份。具体采集样品详细信息见表1。采集的样品于阴凉通风处自然晾干后置于干燥皿中，存放在4℃冰箱中保存备用。

表 1 2020 年青海、甘肃不同流行区条锈菌样品采集地理信息及样品数量

序号	采集时期	采集地点	经度/°E	纬度/°N	海拔/m	样品数/份
1	晚熟春小麦菌源	青海省西宁市城北区甘十里铺镇莫家庄村	101.753 193	36.724 452	2 310	2
2		青海省西宁市大通回族土族自治县宝库乡巴彦村	101.568 124	37.111 945	2 347	2
3		青海省西宁市大通回族土族自治县塔尔镇王庄村	101.657 550	37.045 031	2 924	4
4		青海省西宁市大通回族土族自治县斜沟乡业坝台村	101.610 948	36.997 605	2 547	2
5		青海省西宁市大通回族土族自治县逊让乡麻什藏村	101.495 421	37.039 081	2 496	4
6		青海省西宁市大通回族土族自治县多林镇下宽村	101.361 351	37.063 920	2 520	2
7		青海省西宁市大通回族土族自治县逊让乡逊布村	101.453 590	36.996 191	2 580	2
8		青海省西宁市湟中区上新庄镇七家庄村	101.620 176	36.487 169	2 722	4
9		青海省西宁市湟源县大华镇巴汉村	101.092 242	36.661 936	2 930	4
10		青海省西宁市湟源县波航乡甘沟村	101.194 524	36.725 634	2 671	6
11		青海省海东市互助土族自治县塘川镇上山城村	101.533 350	36.423 747	2 330	2
12		青海省海东市互助土族自治县五峰镇支高村	101.535 209	36.522 369	2 650	2
13		青海省海东市互助土族自治县林川乡巴扎村	102.022 906	36.535 927	2 720	2
14		青海省海东市互助土族自治县塘川镇三其村	102.062 411	37.000 711	3 070	4
15		青海省海东市循化撒拉族自治县查汗都斯乡苏志村	102.093 653	36.187 372	2 783	4
16		青海省海东市化隆回族自治县昂思多镇公布昂村	102.120 617	36.185 483	2 842	4
17		青海省海东市化隆回族自治县二塘乡杂什加村	102.243 108	36.175 577	2 840	2
18		青海省海东市化隆回族自治县扎巴镇拉曲滩二村	102.031 137	36.205 419	2 819	4
19		青海省海东市化隆回族自治县扎巴镇拉曲滩一村	101.975 469	36.230 646	2 772	4
20		青海省海东市化隆回族自治县巴燕镇上加合村	101.990 654	36.315 234	2 752	2
21		青海省海东市平安区平安街道沈家村	101.924 728	36.378 351	2 644	4
22		青海省海东市平安区沙沟回族乡大寨子村	101.898 141	36.357 108	2 660	2
23		青海省海东市乐都区马营乡龙床村	102.640 788	36.502 473	2 667	6
24		青海省海东市乐都区芦花乡三条沟村	102.692 017	36.567 974	2 787	4
25		青海省海南藏族自治州贵德县杂让乡扎力毛村	101.550 524	36.272 407	2 888	6
26		青海省海北藏族自治州海晏县青海湖乡达玉日秀村	100.882 345	36.988 396	3 107	2
27	冬小麦秋苗菌源	青海省西宁市湟源县波航乡麻尼台村	101.101 727	36.412 028	2 778	2
28		青海省海东市循化撒拉族自治县查汗都斯乡新村	102.305 271	35.854 131	1 890	6
29		青海省海东市循化撒拉族自治县查汗都斯乡河滩村	102.373 415	36.872 206	1 842	2
30		青海省海东市乐都区马营乡墩湾村	102.640 769	36.502 449	2 636	4
31		青海省海东市乐都区马厂乡孟家湾村	102.433 442	36.294 311	2 502	4
32		青海省海东市民和回族土族自治县李二堡镇乐园村	102.390 010	36.143 134	2 280	6
33		青海省海东市化隆回族自治县二塘乡二塘村	101.225 964	36.025 321	2 317	6
34		青海省海南藏族自治州贵德县河西镇团结村	101.244 674	36.012 337	2 310	4
35		青海省黄南藏族自治州尖扎县坎布拉镇直岗拉卡村	101.880 216	36.093 924	2 026	4
36		青海省黄南藏族自治州尖扎县措周乡石乃亥村	101.639 303	36.054 824	2 019	4
37		青海省黄南藏族自治州尖扎县坎布拉镇上李家村	101.880 431	36.093 817	2 010	2
38		甘肃省临夏回族自治州积石山县居集镇强滩村	102.791 127	35.794 891	1 974	6
39		甘肃省临夏回族自治州临夏市城郊镇堡子村	103.374 970	35.485 104	2 118	7
40		甘肃省临夏回族自治州康乐县八松乡烈洼村	103.436 361	35.272 652	2 363	2
41		甘肃省定西市临洮县上营乡邓昌村	104.695 339	35.353 738	2 039	3
合计		—				148

1.1.2 供试鉴别寄主

使用 19 个中国鉴别寄主材料对供试菌系进行生理小种的鉴定(表 2),以感病品种“铭贤 169”作对照,铭贤 169 对目前发现的小麦条锈病生理小种均感病^[27]。

表2 中国鉴别寄主及其所含抗条锈基因信息

鉴别寄主编号	小麦品种	含抗条锈基因
CD1	Tirgo-Eureka	Yr6
CD2	Fulhard	Yr+
CD3	保春 128	Yr+
CD4	南大 2419	Yr+
CD5	维尔	YrVir1, YrVir2, YrVir13, YrVir4
CD6	阿勃	Yr+
CD7	早洋	Yr+
CD8	阿夫	YrA
CD9	丹麦 1 号	Yr3
CD10	尤皮 2 号	YrJu1, YrJu2, YrJu3, YrJu4
CD11	丰产 3 号	Yr1
CD12	洛夫林 13	Yr9
CD13	抗引 655	Yr1, YrKy1, YrKy2, YrKy3, YrKy4
CD14	水源 11	YrSu
CD15	中四	Yr+
CD16	洛夫林 10	Yr9
CD17	Hybrid 46	Yr3b, Yr4b
CD18	<i>Triticum spelta</i> Album	Yr5
CD19	贵农 22	Yr10, Yr24, Yr26
CD20	铭贤 169	—

1.2 方法

1.2.1 小麦条锈菌的分离

挑选健康饱满的铭贤 169 种子点播于装有营养基质(由内蒙古蒙肥生物科技有限公司提供)的花盆(7 cm × 7 cm × 8 cm)中,每盆约 15 粒种子,覆土后移至育苗室,在设定好的光周期(16 °C 条件 16 h 光照,光照强度 8 000~10 000 lux; 13 °C 条件 8 h 黑暗)下培养,直至一叶完全展开。接种前 8~12 h,选取干净且具有典型症状的小麦条锈病叶片,经清洗表面杂质后置于湿润滤纸的培养皿中,在叶片表面喷一层水雾促使孢子堆萌发,于 4 °C 黑暗保湿 12 h。将待接种麦苗叶片进行喷水脱蜡后,用大头针挑取单个夏孢子堆涂抹于叶片正面中间部位,每盆铭贤 169 幼苗只接种 1 只样品叶片,每只叶片只接种 1 个条锈菌孢子堆,接种后套上透明塑料罩。在叶片表面喷上一层均匀细密的水雾后放入底部有适量水的保湿箱中,于 10 °C 黑暗条件下保湿 24 h。之后,将接种苗置于与育苗室相同条件的可控变温培养室中,待鉴别寄主出现密集褪绿斑后剪去心叶,约 14 d 后收集夏孢子。收集时,将产孢叶片置于贴有标签的玻璃试管内,用玻璃棒敲击试管壁致使孢子落入试管底部,干燥后置于 4 °C 冰箱短期保存,或于 -80 °C 冰箱进行长期保存。

1.2.2 生理小种鉴定

进行小麦条锈病生理小种鉴定时,首先将 19 个鉴别寄主材料依次播种在花盆角落,每个花盆角落种植一个鉴别寄主品种,每个品种播种 5~8 粒并插好标签以便记录,同时单独播种一盆铭贤 169 作为感病对照。接种采用抖粉法,将新鲜小麦条锈菌夏孢子与滑石粉按 1:100 比例充分混匀装入 50 mL 离心管,管口用皮筋将双层纱布扎牢。接种前,在叶片表面喷一层 1% 浓度的吐温溶液,然后手持菌粉管,用敲棒轻轻敲击管壁使菌粉均匀抖落在叶片正面。接种完成后,将麦苗放入保湿箱,喷一层水雾增加湿度,在 10 °C 黑暗条件下保湿 24 h。待感病对照铭贤 169 充分发病后,调查并记录各菌系在鉴别寄主上的反应型,按 0~9 级分级标准^[28]记录,其中 0~6 级视为抗病,7~9 级为感病^[29]。最后,根据中华人民共和国农业行业标准(NY/1443.1—2007)《小麦抗病虫性评价技术规范:第一部分小麦抗条锈病评价技术规范》进行生理

小种或致病类型鉴定^[25]。

1.3 数据分析

小麦条锈菌在鉴别寄主上的反应型数据遗传多样性使用 VAT 软件分析^[30],将记录的反应型数据转换成由“0”和“1”组成的数据集,0~6 级替换成“0”,7~9 级替换为“1”,数据转换完成后,利用 VAT 软件计算毒性多样性指数和毒性频率。毒性多样性指数包括 Nei’s 多样性指数(*Hs*)、辛普森指数(*Si*)、标准化 Shannon 指数(*Sh*)、Kosman 指数(*K*)、Stoddart 指数(*St*)、Shannon 指数(*SH*)、丰富度(*E*)和 Gleason 指数(*G*)。

2 结果与分析

2.1 鉴定结果

使用 19 个鉴别寄主从 148 个菌株中鉴定出 30 个生理小种或致病类型,包括 13 个已报道的小种或致病类型和 17 个未知的致病类型(表 3)。2020 年青海和甘肃省小麦条锈菌生理小种鉴定结果显示,贵农 22 类群的 CYR34 小种流行频率较高为 24.32%,其在各市/州分布范围广,流行频率较高,是青、甘两省主要的优势小种;其次为洛夫林 10 类群的 CYR32 小种(16.89%);另外水源 11 类群的 CYR33 小种流行频率也较高,占 12.84%。Hybrid 46 类群中的 HY-4、HY-8、HY-29 和 HY-184 小种,水源 11 类群中的 Su11-17、Su11-24 和 Su11-86 小种,贵农 22 类群中的 G22-13 和 G22-108 小种,以及中四类群中的 ZS -1 共 10 个小种流行频率(0.68%~7.43%)较低。同时,鉴定结果发现,不同地区的生理小种或致病类型存在差异,其中,海东市的生理小种(74 份)最为丰富,其次为西宁市(34 份)和临夏州(15 份),而海北州(2 份)最少,定西市(3 份)次之。不同生理小种或致病类型在不同地区的流行频率也存在差异,CYR34 小种在不同地区的流行频率在 13.33%~66.67%之间,CYR33 小种在 10.00%~17.65%之间,CYR32 小种在 6.67%~20.27%之间,其他小种流行频率处于 1.35%~33.33%之间。除已知的 13 个生理小种,未明确的致病类型有 25 种,在各地地区占据较高比例。由此可见,青海省和甘肃省小麦条锈菌群体毒性结构比较复杂并存在一定的多样性。

表 3 2020 年小麦条锈菌生理小种监测数量及流行频率								单位:份(%)	
致病类群	小种类型	西宁市	海东市	海北州	海南州	黄南州	临夏州	定西市	合计
洛夫林 10 类群	CYR32	6(17.65)	15(20.27)		2(20.00)	1(10.00)	1(6.67)		25(16.89)
Hybrid 46 类群	HY-4		2(2.70)					1(33.33)	3(2.03)
	HY-8		3(4.05)						3(2.03)
	HY-29		3(4.05)			1(10.00)	1(6.67)		5(3.38)
	HY-184	1(2.94)	3(4.05)				2(13.33)		6(4.05)
水源 11 类群	Su11-17						1(6.67)		1(0.68)
	Su11-24	4(11.76)	7(9.46)						11(7.43)
	Su11-86	2(5.88)	1(1.35)				1(6.67)		4(2.70)
	CYR33	6(17.65)	9(12.16)		1(10.00)	1(10.00)	2(13.33)		19(12.84)
贵农 22 类群	CYR34	9(26.47)	17(22.97)	1(50.00)	3(30.00)	2(20.00)	2(13.33)	2(66.67)	36(24.32)
	G22-13		1(1.35)			1(10.00)			2(1.35)
	G22-108		3(4.05)			1(10.00)	1(6.67)		5(3.38)
	ZS -1	1(2.94)	2(2.70)						3(2.03)
未明确类群	未知类型	5(15.71)	8(10.84)	1(50.00)	4(40.00)	3(30.00)	4(26.67)		25(16.89)
合计		34(100)	74(100)	2(100)	10(100)	10(100)	15(100)	3(100)	148(100)

注:括号前的数据是数量,括号里面的数据是流行频率。

2.2 毒性多样性分析

小麦条锈菌群体基于毒性表型遗传多样性分析表明,2020 年青海省和甘肃省小麦条锈菌

晚熟春小麦菌源与冬小麦秋苗菌源群体毒性多样性存在差异(图1)。晚熟春小麦菌源群体除标准化 Shannon 指数(Sh)与丰富度(E)略低于冬小麦秋苗菌源群体外,其余6个毒性多样性指数均高于冬小麦秋苗菌源,其中,晚熟春小麦菌源群体 Nei's 多样性指数(H_s)是冬小麦秋苗菌源群体2倍,Stoddart 指数(St)是冬小麦秋苗菌源群体的3倍多。不同流行时期小麦条锈菌群体毒性多样性指数结果表明,晚熟春小麦菌源群体毒性多样性高于冬小麦秋苗菌源群体。

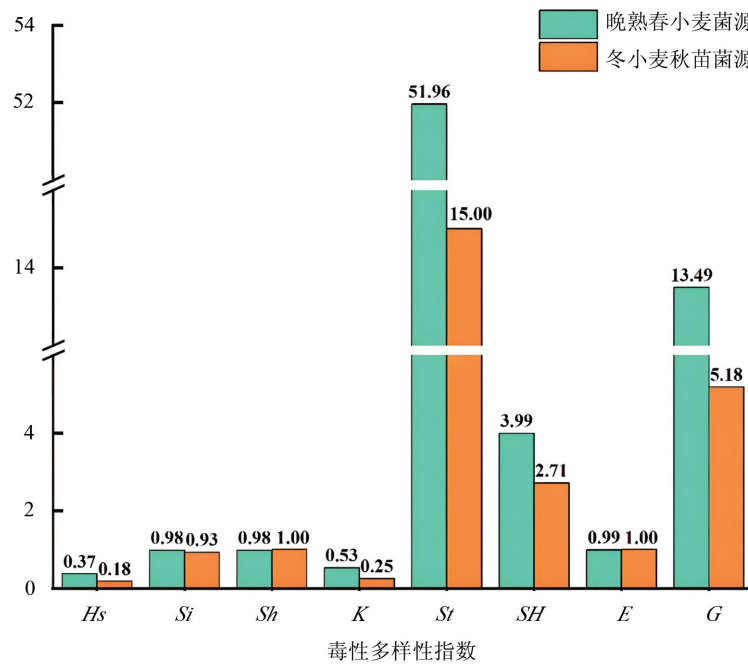


图1 不同流行期小麦条锈菌群体毒性多样性指数

2.3 基于中国鉴别寄主的毒性分布和频率

根据148个菌株在中国鉴别寄主上的反应型,利用VAT软件分析小麦条锈菌对19个鉴别寄主材料和感病对照铭贤169的毒性频率分布(图2)。结果表明,两个不同流行期群体在CD3(保春128)、CD4(南大2419)、CD6(阿勃)、CD7(早洋)、CD8(阿夫)、CD10(尤皮2号)、CD11(丰产3号)和CD20(感病对照材料铭贤169)8个鉴别寄主材料上的毒性频率最高,均

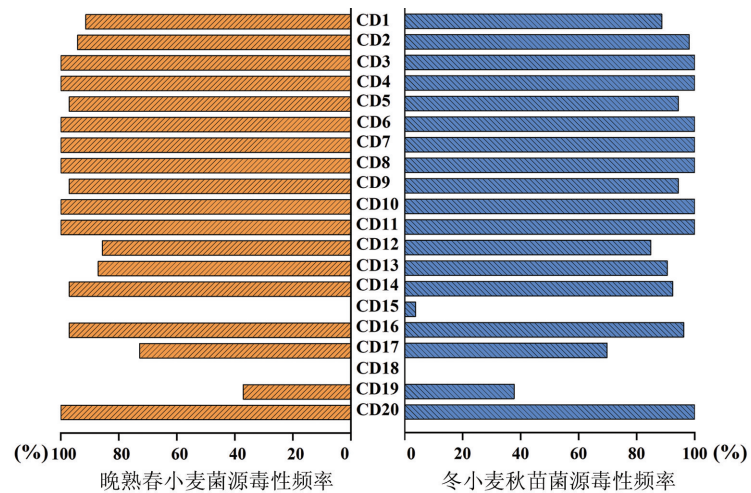


图2 不同流行期小麦条锈菌群体在中国鉴别寄主上的毒性频率(%)

为100%。在CD18(*Triticum spelta* Album)材料上的毒性频率最低,两个流行期的频率均为0,说明青海和甘肃的小麦条锈菌对*Triticum spelta* Album材料没有任何的毒力。晚熟春小麦菌源群体在CD1(Tirgo-Eureka)、CD5(维尔)、CD9(丹麦1号)、CD12(洛夫林13)、CD14

(水源 11)、CD16(洛夫林 10)和 CD17(Hybrid 46)7 个小麦品种上的频率高于冬小麦秋苗菌源群体,仅在 CD2(Fulhard)、CD13(抗引 655)、CD15(中四)和 CD19(贵农 22)低于冬小麦秋苗菌源群体的频率。

根据不同流行期小麦条锈菌在中国鉴别寄主携带 *Yr* 基因上的毒性频率,晚熟春小麦菌源和冬小麦秋苗菌源小麦条锈菌越冬群体在携带抗条锈基因 *YrA*、*YrJu1*、*YrJu2*、*YrJu3*、*YrJu4* 和 *Yr1* 的 3 个鉴别寄主品种载体上的毒性频率达 100.00%,说明这些抗性基因在两个小麦条锈菌群体中完全丧失抗性;而在携带抗条锈基因 *YrVir1*、*YrVir2*、*YrVir3*、*YrVir4*、*Yr3*、*YrSu*、*Yr9*、*Yr6*、*Yr1*、*YrKy1*、*YrKy2*、*YrKy3*、*YrKy4*、*Yr3b* 和 *Yr4b* 的 7 个鉴别寄主品种载体上的毒性频率在 69.00%~98.00%之间,表明这些抗性基因基本失效,其中 *Yr1* 基因抗性完全失效;在携带抗条锈基因 *Yr10*、*Yr24*、*Yr26* 的鉴别寄主品种载体上的毒性较弱,频率均在 37.00%左右;两个群体对 *Yr5* 基因均无毒。结果对比发现,两个流行期的小麦条锈菌群体毒性频率存在一定的差异,晚熟春小麦菌源群体在携带抗条锈菌基因 *Yr1*、*YrKy1*、*YrKy2*、*YrKy3* 和 *YrKy4* 的鉴别寄主品种载体上的毒性频率低于冬小麦秋苗菌源群体,而在 *Yr3*、*Yr6*、*Yr9* 等多个 *Yr* 基因上的毒性频率均高于冬小麦秋苗菌源群体。鉴别寄主与 *Yr* 毒性频率结果表明,青、甘两省小麦条锈菌携带的毒性基因类型多样且丰富,且晚熟春小麦菌源群体整体毒性要高于冬小麦秋苗菌源群体。

表 4 不同流行期小麦条锈菌对中国鉴别寄主 *Yr* 基因的毒性频率 单位: %

鉴别寄主编号	小麦品种	抗条锈基因	晚熟春小麦菌源	冬小麦秋苗菌源
CD1	Tirgo-Eureka	<i>Yr6</i>	91.43	88.68
CD2	Fulhard	<i>Yr+</i>	94.29	98.11
CD3	保春 128	<i>Yr+</i>	100.00	100.00
CD4	南大 2419	<i>Yr+</i>	100.00	100.00
CD5	维尔	<i>YrVir1</i> 、 <i>YrVir2</i> 、 <i>YrVir3</i> 、 <i>YrVir4</i>	97.14	94.34
CD6	阿勃	<i>Yr+</i>	100.00	100.00
CD7	早洋	<i>Yr+</i>	100.00	100.00
CD8	阿夫	<i>YrA</i>	100.00	100.00
CD9	丹麦 1 号	<i>Yr3</i>	97.14	94.34
CD10	尤皮 2 号	<i>YrJu1</i> 、 <i>YrJu2</i> 、 <i>YrJu3</i> 、 <i>YrJu4</i>	100.00	100.00
CD11	丰产 3 号	<i>Yr1</i>	100.00	100.00
CD12	洛夫林 13	<i>Yr9</i>	85.71	84.91
CD13	抗引 655	<i>Yr1</i> 、 <i>YrKy1</i> 、 <i>YrKy2</i> 、 <i>YrKy3</i> 、 <i>YrKy4</i>	87.14	90.57
CD14	水源 11	<i>YrSu</i>	97.14	92.45
CD15	中四	<i>Yr+</i>	0.00	3.77
CD16	洛夫林 10	<i>Yr9</i>	97.14	96.23
CD17	Hybrid 46	<i>Yr3b</i> 、 <i>Yr4b</i>	72.86	69.81
CD18	<i>Triticum spelta</i> Album	<i>Yr5</i>	0.00	0.00
CD19	贵农 22	<i>Yr10</i> 、 <i>Yr24</i> 、 <i>Yr26</i>	37.14	37.74
CD20	铭贤 169	—	100.00	100.00

3 讨论与结论

小麦条锈病是一种全球性的生物灾害,为小麦生产带来严峻的挑战^[31-32]。小麦品种抗性丧失的主要原因是小麦条锈菌的毒力变异^[13, 33],自 20 世纪 50 年代以来,由于新毒性小种的频繁出现,中国已先后进行了 8 次全国性的 wheat 品种替换^[34]。因此,了解品种组成和监测品种动态是预测 *Pst* 发生、流行及指导抗病育种的重要前提,可以为有效预防和控制病害提供科学依据^[35-36]。青、甘两省是我国小麦条锈菌越冬突变区的重要组成部分,在我国控制小麦条锈病大流行体系中占据着重要地位,加强对越冬流行群体和冬小麦秋苗菌源群体小麦条锈菌生理小种的持续监测尤为重要。

在本研究中,使用19个中国鉴别寄主从148个菌株中鉴定出13个已知的生理小种或致病类型和17个未知的致病类型。其中,流行频率较高的小种是CYR34、CYR32和CYR33,其次为Su11-24、HY-184、HY-29和G22-108。青海省小麦条锈菌流行区的生理小种或致病类型比较丰富。流行的优势小种是贵农22类群的CYR34,这个小种是近年来引起小麦产量严重损失的主要病原体小种^[37-38]。小麦条锈菌优势生理小种在同一个地区的不同时间段呈现动态变化,2011—2012年间,青海省小麦条锈菌优势小种为CYR33,流行频率是27.60%^[39]。刘博等^[40]在2015年对青海省小麦条锈菌生理小种检测发现,CYR34在青海省已跃升为第一大流行小种,流行频率是15%左右,如今在青、甘两省的流行频率已达到24.32%,主要原因是该生理小种具有毒性强、毒力谱广等特点,能够迅速在青海省和甘肃省麦区广泛传播。因此,加强对青、甘两省小麦条锈菌生理小种的持续监测,可及时掌握流行的主要优势小种,适时调整小麦品种布局以减少产量损失,同时对新毒力小种可能成为优势小种的潜在风险进行评估。青海省采集样品的5个市(州)监测到的小麦条锈菌生理小种或致病类型存在差异,可能与鉴定样品的数量、海拔及不同海拔小麦种植区的小气候有关。例如,在样品数量多的海东市鉴定到12个已知的生理小种或致病类型和8个未知的致病类型,但在定西市3个样品中只检测到2个已知致病类型,在海北州的2个样品中只鉴定到1个已知的致病类型和1个未知的致病类型。在未来对青海省及周边麦区进行小麦条锈菌生理小种持续监测时,应考虑到采集样品的代表性和合理性。不同生理小种或致病类型在不同地区流行频率也存在一定差异,可能与不同地理区域小麦的栽培管理、耕作制度以及不同的环境条件有关。

由于不同生理小种的致病性和毒性存在差异,生理小种或不同致病类型在不同地区的流行会导致小麦产量出现不同程度的减产,这对当地抗病品种的选择提出了更高的要求。因此,在制定病害防控策略时,需要综合考虑当地实际情况与病害流行特点,以确保防控措施的有效性和针对性。晚熟春小麦越夏流行期和冬小麦秋苗初期小麦条锈菌群体的毒性多样性之间存在一定的差异,整体上看,晚熟春小麦群体的毒性多样性要高于冬小麦秋苗菌源群体,说明晚熟春小麦越夏菌源群体要比冬小麦秋苗菌源群体的毒性多样性更丰富。据此推测,青、甘两省冬小麦秋苗菌源来自晚熟春小麦越夏流行期,因为青、甘两省是中国小麦条锈菌越夏流行区的重要组成部分,当该区域内的冬小麦收获后,小麦条锈菌可以借助晚熟春小麦和自生麦苗循环侵染,保存大量的菌源顺利越夏,进而成功侵染秋播冬小麦。青、甘两省相邻,两者的越夏流行菌源是否会在晚熟春小麦越夏流行期传播至对方的麦区还需进一步的实验来证明。虽然晚熟春小麦菌源群体的毒性多样性指数多数高于冬小麦秋苗菌源群体,但标准化Shannon指数(Sh)和丰富度(E)却小于冬小麦秋苗侵染期。猜测冬小麦秋苗初期的菌源除了晚熟春小麦越夏流行的菌源外,可能有临近的小麦条锈病流行区菌源传播至青海省和甘肃省。根据不同流行期对中国鉴别寄主所携带的已知 Yr 基因的毒性频率结果,可知青、甘两省流行的小麦条锈菌早已克服 $Yr1$ 、 $YrJu1$ 、 $YrJu2$ 、 $YrJu3$ 、 $YrJu4$,同时也完全克服了未明确携带 Yr 基因的保春128、南大2419、阿勃、早洋4个小麦品种。值得注意的是,青海省由于缺乏优质的抗病品种,以及当地农民对小麦品种抗条锈能力的认知不全面,在青海省的部分麦区种植大面积的阿勃^[17]。除此之外,两省流行的小麦条锈菌对 $Yr3$ 、 $Yr6$ 、 $Yr9$ 等数十个 Yr 基因的毒性频率远高于80%,几乎对条锈菌没有任何的抵抗能力。青、甘两省的小麦条锈菌对 $Yr10$ 、 $Yr24$ 、 $Yr26$ 的毒性频率是37%左右,尚有抵抗小麦条锈病的能力,若没有其他优良的 Yr 基因与其聚合使用,相信在不久的将来, $Yr10$ 、 $Yr24$ 、 $Yr26$ 将会像 $Yr1$ 、 $Yr9$ 一样,彻底丧失其抗锈性。

为了有效降低青、甘两省小麦条锈病的危害,应加强对青、甘两省麦区的小麦条锈菌流行

小种或致病类型的监测,中国鉴别寄主结合单基因材料以评估小麦条锈菌的毒力谱和毒力频率,在应用抗病品种方面,要加强新抗源的鉴定和转育,同时结合分子标记和基因编辑等技术选择育种,加快育种进程,创制具有持久、广谱抗性的小麦品种^[41]。此外,为了延缓出现条锈菌毒性更强的新致病类型,不仅需要发掘和利用抗病新基因,还要将为数不多的有效抗病基因在时间和空间上合理布局,延长抗病品种的使用寿命。同时,利用抗病品种群体抗性多样化或异质性来控制条锈病菌群体组成的变化和优势小种的形成^[34, 42],避免单一抗病基因小麦品种的大面积种植,以减少菌源的积累,从而降低小麦条锈病防治的难度。最终实现种植抗病品种为主、药剂防治和栽培管理措施为辅的综合防治策略,才能有效地控制其危害,保障青、甘两省麦区的安全生产。

参考文献:

- [1] CHEN X M, KANG Z S. Introduction: History of Research, Symptoms, Taxonomy of the Pathogen, Host Range, Distribution, and Impact of Stripe Rust. In: CHEN X M, KANG Z S. (eds) Stripe Rust [M]. Dordrecht: Springer, 2017, 1-33.
- [2] CHEN X M, MOORE M, MILUS E A, et al. Wheat Stripe Rust Epidemics and Races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in the United States in 2000 [J]. Plant Disease, 2002, 86(1): 39-46.
- [3] CHEN X M. Pathogens which Threaten Food Security: *Puccinia striiformis*, the Wheat Stripe Rust Pathogen [J]. Food Security, 2020, 12(2): 239-251.
- [4] ELLIS J G, LAGUDAH E S, SPIELMEYER W, et al. The Past, Present and Future of Breeding Rust Resistant Wheat [J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 641.
- [5] FANG C T. Physiologic Specialization of *Puccinia glumarum* Erikss and Henn in China [J]. Phytopathology, 1944, 34(12): 1020-1024.
- [6] HERRERA-FOESSEL S A, SINGH R P, HUERTA-ESPINO J, et al. Effect of Leaf Rust on Grain Yield and Yield Traits of Durum Wheats with Race-Specific and Slow-Rusting Resistance to Leaf Rust [J]. Plant Disease, 2006, 90(8): 1065-1072.
- [7] KOSMAN E, LEONARD K J. Conceptual Analysis of Methods Applied to Assessment of Diversity within and Distance between Populations with Asexual or Mixed Mode of Reproduction [J]. New Phytologist, 2007, 174(3): 683-696.
- [8] LIU B F, MA M J, LIU X Y, et al. Inoculum Sources of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* for Stripe Rust Epidemics on the Eastern Coast of China [J]. Phytopathology, 2024, 114(1): 211-219.
- [9] LIU T L, WAN A M, LIU D C, et al. Changes of Races and Virulence Genes in *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, the Wheat Stripe Rust Pathogen, in the United States from 1968 to 2009 [J]. Plant Disease, 2017, 101(8): 1522-1532.
- [10] MBOUP M, LECONTE M, GAUTIER A, et al. Evidence of Genetic Recombination in Wheat Yellow Rust Populations of a Chinese Over-summering Area [J]. Fungal Genetics and Biology, 2009, 46(4): 299-307.
- [11] WAN A M, CHEN X M. Virulence Characterization of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* Using a New Set of Yr Single-Gene Line Differentials in the United States in 2010 [J]. Plant Disease, 2014, 98(11): 1534-1542.
- [12] WAN A M, ZHAO Z H, CHEN X M, et al. Wheat Stripe Rust Epidemic and Virulence of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China in 2002 [J]. Plant Disease, 2004, 88(8): 896-904.
- [13] WANG M N, CHEN X M. First Report of Oregon Grape (*Mahonia Aquifolium*) as an Alternate Host for the Wheat Stripe Rust Pathogen (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) under Artificial Inoculation [J]. Plant Disease, 2013, 97(6): 839.
- [14] WELLINGS C R. Global Status of Stripe Rust: A Review of Historical and Current Threats [J]. Euphytica, 2011, 179(1): 129-141.
- [15] YANG X G, LIU Z J, CHEN F. The Possible Effect of Climate Warming on Northern Limits of Cropping Sys-

- tem and Crop Yield in China [J]. Agricultural Sciences in China, 2011, 10(4): 585-594.
- [16] ZHAN G M, JI F, CHEN X M, et al. Populations of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Winter Spore Production Regions Spread from Southwestern Over-summering Areas in China [J]. Plant Disease, 2022, 106(11): 2856-2865.
- [17] ZHAO J, KANG Z S. Fighting Wheat Rusts in China: A Look back and into the Future [J]. Phytopathology Research, 2023, 5(1): 6.
- [18] ZHOU A H, WANG J, CHEN X M, et al. Virulence Characterization of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China Using the Chinese and Yr Single-Gene Differentials [J]. Plant Disease, 2024, 108(3): 671-683.
- [19] 陈建雄, 詹刚明, 郭青云, 等. 青海省 2014—2016 年小麦条锈菌越冬菌源群体毒性结构分析 [J]. 植物病理学报, 2024, 54(3): 561-570.
- [20] 陈万权, 康振生, 马占鸿, 等. 中国小麦条锈病综合治理理论与实践 [J]. 中国农业科学, 2013, 46(20): 4254-4262.
- [21] 陈万权, 刘太国. 我国小麦秋苗条锈病发生规律及其区间菌源传播关系 [J]. 植物保护, 2023, 49(5): 50-70.
- [22] 黄瑾. 甘肃省小麦条锈菌主要生理小种相关特性研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2009.
- [23] 贾秋珍, 曹世勤, 王小明, 等. 2019—2020 年甘肃省小麦条锈菌生理小种变异监测 [J]. 植物保护, 2022, 48(5): 327-332.
- [24] 康振生, 王晓杰, 赵杰, 等. 小麦条锈菌致病性及其变异研究进展 [J]. 中国农业科学, 2015, 48(17): 3439-3453.
- [25] 李振岐, 曾士迈. 中国小麦锈病 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- [26] 李振岐. 我国小麦品种抗条锈性丧失原因及其解决途径 [J]. 中国农业科学, 1980, 13(3): 72-77.
- [27] 刘博, 刘太国, 章振羽, 等. 中国小麦条锈菌条中 34 号的发现及其致病特性 [J]. 植物病理学报, 2017, 47(5): 681-687.
- [28] 刘万才, 李跃, 王保通, 等. 小麦条锈病跨区域全周期绿色防控技术体系的构建与应用 [J]. 植物保护, 2024, 50(3): 1-9, 36.
- [29] 刘万才, 王保通, 赵中华, 等. 我国小麦条锈病历次大流行的历史回顾与对策建议 [J]. 中国植保导刊, 2022, 42(6): 21-27, 41.
- [30] 马占鸿. 中国小麦条锈病研究与防控 [J]. 植物保护学报, 2018, 45(1): 1-6.
- [31] 全国小麦条锈菌生理小种监测协作组, 万安民, 吴立人. 1998 年我国小麦条锈病发生情况和生理小种监测结果 [J]. 植物保护, 1999, 25(5): 15-17.
- [32] 商鸿生, 井金学, 李振岐. 紫外线诱导小麦条锈菌毒性突变的研究 [J]. 植物病理学报, 1994, 24(4): 347-351.
- [33] 苏锋, 雷忠朝. 小麦条锈病的发生规律及防治对策 [J]. 现代农村科技, 2012(6): 32.
- [34] 万安民, 吴立人, 金社林, 等. 2000—2001 年我国小麦条锈病发生和生理小种监测结果 [J]. 植物保护, 2002, 28(3): 5-9.
- [35] 万安民, 吴立人, 金社林, 等. 中国小麦条锈菌条中 32 号的命名及其特性 [J]. 植物保护学报, 2003, 30(4): 347-352.
- [36] 王保通, 李佼佼, 胡小平, 等. 2010 年西藏小麦条锈菌生理小种群体结构与分析 [J]. 植物保护, 2012, 38(2): 139-142.
- [37] 薛明珍. 青海省小麦条锈菌群体毒性分析 [D]. 西宁: 青海大学, 2013.
- [38] 姚强. 青海省小麦条锈病流行规律研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- [39] 詹刚明, 王建锋, 王晓杰, 等. 中国小麦条锈菌生理小种演化及遗传重组 [J]. 中国农业科学, 2011, 44(9): 1815-1822.
- [40] 张建周, 王凤涛, 冯晶, 等. 以铭贤 169 为遗传背景的小麦抗条锈病基因 *YrJu4* 的单基因近等基因系构建 [J]. 植物病理学报, 2017, 47(2): 246-252.
- [41] 张学飞. 青海省小麦条锈菌越冬菌源流行作用研究及主栽品种抗病性评价 [D]. 西宁: 青海大学, 2022.
- [42] 赵杰, 张宏昌, 姚娟妮, 等. 中国小麦条锈菌转主寄主小檗的鉴定 [J]. 菌物学报, 2011, 30(6): 895-900.