

大麦抗蠕孢叶斑病遗传资源鉴定 及主要抗病类型分析

苟金玉^{1,2}, 孙丹³, 尚佳薇³, 童朝阳², 徐晓伟², 王凤涛², 冯晶², 侯璐^{1*}, 蔺瑞明^{2*}

(¹青海大学农林科学院, 西宁 810016; ²中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

³黑龙江省农业科学院作物资源研究所, 哈尔滨 150086)

摘要:大麦蠕孢叶斑病是由兼性寄生麦根腐平脐蠕孢菌(*Bipolaris sorokiniana*)引起的重要叶部病害,在世界大麦种植区域均有发生,尤其在气候温暖湿润地区最具破坏性,能造成严重的产量损失,也是我国东北春麦区目前首要真菌流行病害。蠕孢叶斑病主要在大麦生育中后期流行,种植抗病品种是防治该病害最经济有效的措施。本研究利用2个来自东北麦区强致病力优势菌株Z12028和Z15525对350份大麦种质资源进行苗期和成株期接种鉴定,仅1份材料2013F₆1903苗期高抗Z12028菌株,未发现对叶斑病免疫的材料。针对2个强致病力菌株,从中获得9份全生育期抗病材料,即ZDM00009、ZDM00013、ZDM00094、ZDM08888、ZDM01414、ND14049、NDB112、Newdale和垦啤麦9号;ZDM00074、Bowman、Stander等14份材料(4.3%)仅在苗期抗病,成株期却感病;72份材料(28.3%)属于成株抗病类型。对Z12028和Z15525菌株具有成株抗性的品种所占比例分别为28.1%和29.5%。因此,抗蠕孢叶斑病的大麦种质资源中保留成株抗性的材料明显多于全生育期抗性类型。本研究结果能为发掘大麦抗叶斑病新基因提供重要抗源材料。

关键词:大麦;叶斑病;生育期;苗期抗性;成株抗性;全生育期抗性

Identification of resistant barley genetic resources to *Bipolaris sorokiniana* and analyses on main resistance types

GOU Jinyu^{1,2}, SUN Dan³, SHANG Jiawei³, TONG Zhaoyang², XU Xiaowei², WANG Fengtao², FENG Jing², HOU Lu^{1*}, LIN Ruiming^{2*} (¹Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016, China; ²State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; ³Crop Resources Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China)

Abstract: Barley spot blotch, caused by the facultative *B. sorokiniana*, is an important foliar disease on barley, being widely prevalent in most barley-growing regions in the world. It is most destructive especially in the regions with warm and moist climates, consequently bringing about serious yield losses. Presently, spot blotch is the first important fungal epidemic disease in the spring barley-growing regions in northeastern China. The disease usually occurs in mid- and late-growth stages of barley. Growing resistant varieties is, therefore, the most cost-effective measure for the disease control. In this study, two highly virulent dominant *B. sorokiniana* isolates Z12028 and Z15525 derived from northeastern China were selected to identify spot blotch resistance in barley germplasm accessions at the seedling and adult plant stages. Only one accession 2013F₆1903 was found to be highly resistant to Z12028 at the seedling stage, and no immune one accession to *B. sorokiniana* was detected. Nine accessions, such as ZDM00009, ZDM00013, ZDM00094, ZDM08888, ZDM01414, ND14049, ND B112,

收稿日期: 2022-12-25; 修回日期: 2023-03-16 网络首发时间: 2023-07-21

网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/11.2184.Q.20230720.2034.002.html>

基金项目: 国家现代农业大麦青稞产业技术体系建设专项(CARS-05); 黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(项目编号: CZKYF2023-1-C017)

通信作者: 侯璐, 博士, 副研究员, 主要从事植物保护研究; E-mail: mantou428@163.com;

蔺瑞明, 博士, 副研究员, 主要从事麦类作物抗病遗传与病原菌致病力变异研究; E-mail: linruiming@caas.cn

第一作者: 苟金玉, 硕士研究生, 研究方向分子植物病理学; E-mail: jinyu961112@163.com。

Newdale, and kenpimai 9 among the tested germplasm accessions, were found to be of allstage resistance to the both highly virulent isolates; fourteen accessions (4.3%) like ZDM00074, Bowman and Stander were resistant only at the seedling stage but susceptible at the adult plant stage, and another 72 accessions (28.3%) of adult plant resistance to spot blotch. Barley accessions of adult plant resistance accounted for 28.1% and 29.5% to Z12028 and Z15525, respectively. As a result, the percentage of adult plant resistant accessions to spot blotch was significantly higher than that of those with all stage resistance. The results of this study provided valuable resistant resources for exploiting new spot blotch resistance genes.

Keywords: *Hordeum vulgare* L.; spot blotch; growth stage; seedling resistance; adult plant resistance; all stage resistance

中图分类号: S432.1

文献标识码: A

文章编号: 0412-0914(2024)01-0137-10

0 引言

大麦(*Hordeum vulgare* L.)的全球种植面积和产量仅次于水稻、玉米和小麦^[1]。它具有较强的适应性,广泛分布于温带地区,主要用于饲料和酿造业,少部分作为粮食。我国大麦种植区域极为分散,春大麦种植区域分布在东北、华北、西北和西南地区,冬大麦种植区集中在华中和华东地区^[2]。在青藏高原,无稃型裸大麦(*H. vulgare* var. *nudum*)被称作“青稞”,具有生育期短、抗寒耐旱和耐盐碱的优良特性,是该地区唯一广泛的主粮作物^[3-4]。

全球大麦由主要流行病害导致的减产约为15.0%~38.5%^[5]。其中,兼性寄生麦根腐平脐蠕孢菌 *Bipolaris sorokiniana* Shoemaker,引起的叶斑病(Spot blotch)在气候温暖湿润地区极具破坏性,造成感病大麦品种减产10%~30%,生育中后期降雨偏多的年份减产幅度更大^[6]。大麦蠕孢叶斑病在北美洲、南美洲、欧洲、亚洲和非洲均有发生,造成加拿大大麦减产11%~30%,美国大麦减产约36%^[7-8]。印度北部是蠕孢叶斑病主要流行区,病害流行年份大麦平均减产42.5%,高感病品种减产79.6%^[9]。由于气候和栽培方式变化以及抗病主栽品种缺乏,近30年来,蠕孢叶斑病已经上升为我国东北大麦产区的首要病害,2012—2013年内蒙古呼伦贝尔市发生蠕孢叶斑病大规模流行,大麦减产约为20%~30%^[9]。

病原菌 *B. sorokiniana* 群体中存在丰富的致病力变异和优势致病类型经常更替,是导致主栽品种大面积应用几年后抗病性降低或完全被克服的主要原因。VALJAVEC-GATIAN 等^[10](1997)首次利用3个鉴别品种 ND 5883、Bowman 和 ND B112

从美国北达科他州(North Dakota)菌株中鉴定出3个致病类型,未发现对持久高抗蠕孢叶斑病品系 ND B112 具有高致病力菌株。然而 GHAZVINI 等^[11](2007)从加拿大马尼托巴省(Manitoba)菌株、GYAWALI^[12](2010)从北达科他州菌株中相继鉴定出对上述3个鉴别品种均具有高致病力的菌株,如 WRS1983、WRS1986、ND4008 等。另外,从澳大利亚和波兰的菌株中也鉴定出多个 *B. sorokiniana* 致病类型^[13-14]。GUO 等^[8](2019)将我国北方春麦区71个 *B. sorokiniana* 菌株划分为19个致病类型。

培育并广泛应用抗病品种是防控流行病害最经济有效的措施。北美地区大麦蠕孢叶斑病核心抗源品系 ND B112 已在育种中使用了50多年,对持续稳定控制病害流行起到了关键性作用,如该地区的主栽品种 Bowman、Morex、Hazen 等抗病性均来自该品系^[15-17]。在北美地区对持久抗源 ND B112 高致病力菌株的出现,使得筛选新抗源尤为紧迫^[11-12]。LENG 等^[18](2016)从2 062份大麦种质材料中获得24份苗期高抗高致病力菌株 ND 4008、成株期属于中抗至高抗类型的抗源材料,其中3份材料(PI235186、PI 592275 和 PI643242)对该菌株的抗病性受一个主效抗基因控制。我国东北春大麦区是蠕孢叶斑病的重要流行区域,700份黑龙江省大麦资源中仅有1份中抗类型材料,无高抗品种^[19];从我国地方品种、育成品种和国外引进抗源中也获得了不同抗病类型材料^[20-21]。已经发现大麦品种不同生育期对蠕孢叶斑病抗性水平差异较大,苗期和成株期抗病遗传组成差异明显^[20-23]。

B. sorokiniana 优势致病类型轮替常导致主栽

品种“丧失”抗病性,缩短了主栽品种有效使用年限并造成严重的经济损失。因此,针对蠕孢叶斑病重要流行区病原菌的高致病力优势致病类型发掘新抗源具有重要意义。本研究利用 2 个来源于东北麦区强致病力菌株 Z 12028 和 Z 15525,对 350 份大麦种质资源进行苗期和成株期抗性鉴定,比较大麦苗期与成株期抗病性差异,为发掘大麦抗蠕孢菌叶斑病新基因和抗病育种提供抗源材料。

1 材料与方法

1.1 实验材料

强致病力菌株 Z 12028 和 Z 15525 分别于 2012 和 2015 年分离自内蒙古呼伦贝尔市大麦主产区。在 12 个鉴别品种上,菌株 Z 12028 毒性谱编码是 7.1.7.1,致病类型 18;菌株 Z 15525 毒性谱编码是 7.5.7.2,致病类型 19^[8]。350 份大麦种质资源材料均来自国家作物种质资源库。

1.2 实验方法

1.2.1 病原菌培养与产孢 将-20℃冰箱内长期保存的供试菌株接种到酵母玉米粉琼脂培养基(1.0 g KH_2PO_4 , 0.5 g $\text{MgSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, 4.0 g 酵母粉, 15.0 g 玉米粉, 20.0 g 琼脂粉, 1 L 去离子水)平板上活化。室内自然光照条件下 23~25℃培养 5 d,刮取白色菌丝并置于 1.5 mL 离心管中,加入 0.5 mL 无菌去离子水研磨,均匀涂布于培养基平板上,吹干后密封,在室温条件下继续培养 2~3 d,待培养基表面长满白色绒毛状菌丝后用塑料研磨棒轻轻刮去表面菌丝,自来水冲洗干净并用吸水纸除去多余水分,晾干后覆盖双层纱布,室温散射光照条件下继续培养 2~3 d 待其产孢。收集分生孢子,用含有 0.05% Tween-20 水溶液配制浓度为 1×10^4 个孢子 $\cdot\text{mL}^{-1}$ 的分生孢子悬浮液用于喷雾接种。

1.2.2 大麦材料培养与接种 苗期抗病性鉴定于温室中进行,具体方法参考 GUO 等的方法^[8]。将自然土、营养土和蛭石按 3:1:1 体积比例混匀,分装于 35 cm × 24 cm × 10 cm 长方形塑料盒中。每个盒中按相同方向播种 30 个品种,每个品种播种 8~10 粒种子,在第一个品种的位置插上标签并注明播种序号及日期。昼夜培养温度分别为(21±1)℃和(19±1)℃,光照强度 5 000~6 000 Lux,光照时间 14~16 h。在温室中培养约 15 d 左右,待第

二片叶完全展开后用于接种。采用喷雾接种方法,将每个致病类型的孢子悬浮液均匀喷雾到叶表面,形成一层均匀细密的小水滴,然后将接种的幼苗置于接种桶内,用塑料薄膜密封后在(18±1)℃接种室黑暗保湿 24 h,转移至温室中继续培养。苗期抗病性鉴定试验重复 2 次。分别于 2020 和 2021 年在哈尔滨蠕孢叶斑病鉴定圃中按照国家农业行业标准《大麦品种抗病性鉴定技术规程》(NY/T 3060.5-2016)进行成株期抗病性鉴定试验。病圃小区行长 3 m,采用等距穴播方式,5 个品种/行,每个品种播种 10~15 粒种子。抽穗初期,选择在无风凉爽(18~21℃)的傍晚进行喷雾接菌,提前对病圃小区浇水。将相同浓度的 Z 12028 和 Z 15525 菌株的孢子悬浮液等体积混合,最终孢子悬浮液浓度调整为 5×10^3 个孢子 $\cdot\text{mL}^{-1}$,接菌后覆盖塑料薄膜保湿过夜。

1.2.3 侵染型调查及抗病性评价 苗期接种 10~12 d 后调查第二片叶的侵染型,间隔 2~3 d 进行第二次调查。成株期接种 2~3 wk 后,当感病对照品种严重度>60%进行侵染型调查,间隔 7 d 进行第二次调查,主要调查倒二叶和旗叶。苗期侵染型分级和抗病性评价标准参考 FETCH 等的方法^[6,24],成株期侵染型分级和抗病性评价标准参考农业行业标准(NY/T 3060.5-2016)。苗期侵染型按 0~9 级划分,其中 0 为免疫型(Immune, I),1~3 为高度抗病型(Highly resistant, HR),4~5 为中度抗病型(Moderately resistant, MR),6~7 为中度感病型(Moderately susceptible, MS),8~9 为高度感病型(Highly susceptible, HS)。成株期侵染型按 0~4 级划分,0 为免疫型(I),1 为高度抗病型(HR),2 为中度抗病型(MR),3 为中度感病型(MS),4 为高度感病型(HS)。

1.2.4 数据统计分析 苗期和成株期的侵染型连续二次调查结果中,应以较高侵染型作为抗病性评价依据,并利用 SPSS 软件对连续 2 年成株期抗病表型的鉴定结果进行方差测验($P>0.05$),比较 2 年数据的差异性。利用 Microsoft Office 软件中的 Excel 2010 软件计算侵染型的平均值,对抗病和感病所占的比例绘制柱形图;根据苗期 2 个菌株 Z 12028 和 Z 15525 接种鉴定侵染型数据和 2 年成株期侵染型数据,进行苗期和成株期抗蠕孢叶斑病遗传的独立性检验分析。

2 结果与分析

2.1 苗期抗性分析

在苗期抗蠕孢叶斑病鉴定试验中,没有对高致病力菌株 Z 12028 或 Z 15525 免疫的材料,仅有 1 份材料 2013F₆1903 高抗 Z 12028 菌株,其他 38 份材料 (12.0%) 中抗 Z 12028 菌株,49 份材料 (15.0%) 中抗 Z 15525 菌株,其中 ZDM00009、藏青 8 号、Newdale 等 23 份材料 (7.3%) 对 2 个菌株均为中抗水平 (表 1)。因此,苗期仅有 7.3%~15.0%

种质资源对本研究中 1 个或 2 个高致病力菌株表现为抗病反应。对 Z 12028 和 Z 15525 菌株感病的品种分别占 88.0%和 85.0%,对二者均为感病的品种占 80.1% (图 1)。其中,35 个品种对 2 个菌株的抗性反应类型差异较大,如 Conquest 对 Z 12028 菌株表现为高感病,而对 Z 15525 菌株中度抗病; ZDM00067、ZDM01211、ZDM08796 等对 Z 15525 菌株表现为中度感病,但对 Z 12028 菌株中度抗病,表明病原菌的毒性谱菌株间存在较大差异 (表 2)。

Table 1 The resistant barley accessions to both isolates Z 12028 and Z 15525 of *Bipolaris sorokiniana* at the seedling stage with their infection responses to the mixed isolates at the adult plant stage

No.	Accession	Seedling stage		AP stage	No.	Accession	Seedling stage		AP stage
		Z 12028	Z 15525				Z 12028	Z 15525	
				Mixed isolates					Mixed isolates
1	ZDM00009	MR	MR	MR	13	ZDM01704	MR	MR	MS
2	ZDM00013	MR	MR	MR	14	Zangqing 8	MR	MR	MS
3	ZDM00074	MR	MR	MS	15	Kenpimai11	MR	MR	MS
4	ZDM00094	MR	MR	MR	16	ND14049	MR	MR	MR
5	ZDM00098	MR	MR	MS	17	2013F ₆ 1883	MR	MR	MS
6	ZDM08888	MR	MR	MR	18	2013F ₆ 1903	HR	MR	MS
7	ZDM00023	MR	MR	MS	19	Stander	MR	MR	MS
8	ZDM00049	MR	MR	MS	20	Bowman	MR	MR	MS
9	ZDM00053	MR	MR	MS	21	ND B112	MR	MR	MR
10	ZDM01414	MR	MR	MR	22	Newdale	MR	MR	MR
11	ZDM03643	MR	MR	MS	23	Kenpimai9	MR	MR	MR
12	ZDM08978	MR	MR	MS					

Note: HR: Highly resistant; MR: Moderately resistant; MS: Moderately susceptible; AP: Adult plant.

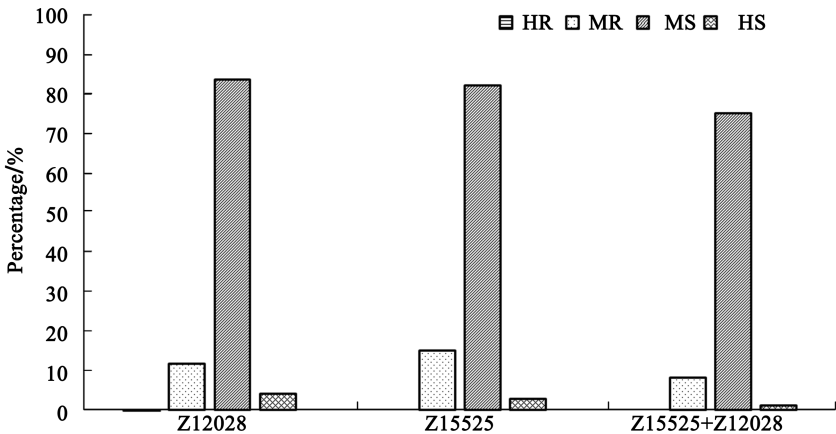


Fig. 1 Percentage of barley accessions with different infection responses to isolates Z 12028, Z 15525 of *Bipolaris sorokiniana* at the seedling stage

HR: Highly resistant; MR: Moderately resistant; MS: Moderately susceptible; HS: Highly susceptible.

Table 2 The barley accessions with quite different infection responses to isolates Z 12028 and Z 15525 of *Bipolaris sorokiniana* at the seedling stage

No.	Accession	Infection response		No.	Accession	Infection response	
		Z 12028	Z 15525			Z 12028	Z 15525
1	ZDM00067	MR	MS	19	ZDM05235	MS	MR
2	ZDM01211	MR	MS	20	ZDM09624	MS	MR
3	ZDM08796	MR	MS	21	ZDM00034	MS	MR
4	ZDM00200	MR	MS	22	ZDM04047	MS	MR
5	ZDM00424	MR	MS	23	ZDM01090	MS	MR
6	ZDM01070	MR	MS	24	Qinghaihuang	MS	MR
7	ZDM05779	MR	MS	25	Jinzhuanbendi	MS	MR
8	Jiuzhouertiao 9	MR	MS	26	Kenpimai 5	MS	MR
9	Ziguangmangluo	MR	MS	27	X9	MS	MR
10	Huangchangguang	MR	MS	28	Xinyin	MS	MR
11	Pinzhongfang 37337	MR	MS	29	ZDM01175	MS	MR
12	Gorgon 4	MR	MS	30	Longkemail	MS	MR
13	Conlon	MR	MS	31	Longkemail3	MS	MR
14	ZDM00076	MS	MR	32	Emir	MS	MR
15	ZDM00104	MS	MR	33	Qinghesiyuehuang	MS	MR
16	ZDM01296	MS	MR	34	Damai	MS	MR
17	ZDM01358	MS	MR	35	Conquest	HS	MR
18	ZDM03607	MS	MR				

Note: MR: Moderately resistant; MS: Moderately susceptible; HS: Highly susceptible.

2.2 成株期抗性分析

在抗病鉴定圃依据连续两年接种 Z 12028 和 Z 15525 混合菌株进行成株期抗叶斑病鉴定,发现两年的抗病性鉴定结果差异不显著($\chi^2 = 1.70$, 小于理论值 $\chi^2_{0.05,1} = 3.84$)。在成株期未发现免疫类型和高抗类型的材料,其中 110 份材料(31.6%)为中抗类型,中感和高感病类型分别为 231 份和 7 份,占 68.4%(图 2)。结合严重度的调查结果,43 份中抗类型材料的严重度小于 10%。

2.3 不同生育期抗病类型的比较

依据苗期和成株期接种鉴定结果,发现 23 份材料在苗期对 2 个菌株 Z 12028 和 Z 15525 均具有抗病性,但其中仅有 9 份(ZDM00009、ZDM00013、ZDM00094、ZDM08888、ZDM01414、ND14049、ND B112、Newdale 和垦啤麦 9 号)在成

株期对混合菌株具有中度抗病性,其他 14 份仅具有苗期抗性(Seedling resistance, SR)(表 1)。此外,39 份苗期抗 Z 12028 菌株的材料中,13 份材料具有全生育期抗性(All stage resistance, ASR);而苗期对 Z 12028 菌株表现感病的 278 份材料中,82 份具有成株抗性(Adult plant resistance, APR)。苗期抗 Z 15525 菌株的 49 份材料中,21 份在成株期仍具有抗病性;而 278 份苗期对 Z 15525 菌株感病的材料中,78 份具有 APR。苗期对 Z 12028 和 Z 15525 均表现感病的 254 份材料中,72 份具有 APR(表 3)。说明仅有 4.3%接种鉴定的种质资源材料具有 SR,2.9%材料具有 ASR,而 28.1%~29.5%鉴定材料仅保留了对叶斑病 APR 类型的抗性(图 3)。根据苗期和成株期抗病性鉴定试验的独立性检测结果($P > 0.05$),其卡方值 $\chi^2 = 2.225$ 小于理论值 $\chi^2_{0.05,1} = 3.84$,二者差异不显著。因此本

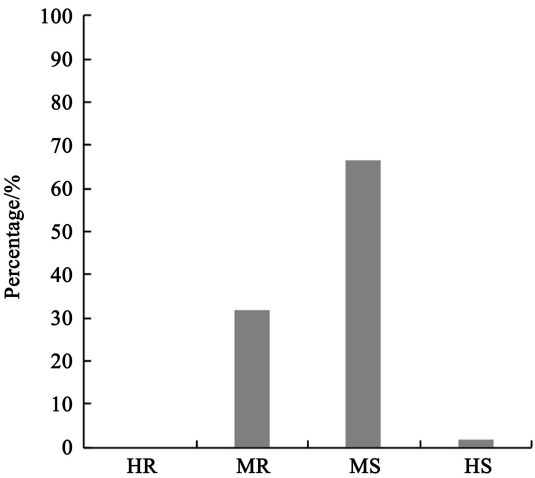


Fig. 2 Percentage of barley accessions with different infection responses to mixed-isolates of Z 12028 and Z 15525 of *Bipolaris sorokiniana* at the adult plant stage

HR: High resistant; MR: Moderately resistant; MS: Moderately susceptible; HS: Highly susceptible.

研究中所用大麦种质资源材料苗期和成株期对蠕孢叶斑病的抗性无显著相关性,可能主要由不同抗病基因控制。

3 结论与讨论

兼性寄生病原菌 *B. sorokiniana* 在侵染前期和后期分别属于活体营养和死体营养阶段^[25],它对大麦的致病力具有多样性和复杂性。目前尚缺乏证据表明大麦品种对该病原菌引起的叶斑病、根腐病和黑胚病的抗性存在遗传连锁关系^[26],因而加大了对该病原菌的防控难度。我国及国外的大麦主栽品种对蠕孢叶斑的抗性水平总体较低^[8, 25]。另外,不同基因型大麦品种在苗期和成株期对蠕孢叶斑病的抗性水平存在较大差异。有研究结果认为,*B. sorokiniana* 的部分菌株致病力变异水平较高,不适合利用鉴别品种的传统方法划分所属致病类型,这类菌株与大麦组成的互作体系可能不适合“基因对基因”理论^[27]。

Table 3 Adult plant resistant barley accessions to *Bipolaris sorokiniana*

No.	Accession	Seedling stage		Adult plant stage	No.	Accession	Seedling stage		Adult plant stage
		Z 12028	Z 15525	Mixed			Z 12028	Z 15525	Mixed
1	ZDM00005	MS	MS	MR	37	ZDM08912	MS	MS	MR
2	ZDM00064	MS	MS	MR	38	ZDM02509	MS	MS	MR
3	ZDM00075	MS	MS	MR	39	ZDM02600	MS	MS	MR
4	ZDM00138	HS	S	MR	40	ZDM02631	MS	MS	MR
5	ZDM00139	HS	MS	MR	41	ZDM03999	MS	MS	MR
6	ZDM00144	MS	MS	MR	42	ZDM08679	MS	MS	MR
7	ZDM00151	MS	MS	MR	43	ZDM00190	MS	MS	MR
8	ZDM00180	MS	MS	MR	44	ZDM00891	MS	MS	MR
9	ZDM00184	MS	MS	MR	45	ZDM01005	MS	MS	MR
10	ZDM00192	MS	MS	MR	46	ZDM03598	HS	MS	MR
11	ZDM00201	MS	MS	MR	47	ZDM04517	MS	MS	MR
12	ZDM00228	MS	MS	MR	48	ZDM09002	MS	MS	MR
13	ZDM00935	MS	MS	MR	49	Dongqing 16	MS	MS	MR
14	ZDM01007	MS	MS	MR	50	Kangqing 1	MS	MS	MR
15	ZDM01215	MS	MS	MR	51	ZDM00155	MS	MS	MR
16	ZDM01257	MS	MS	MR	52	ZDM01190	MS	MS	MR
17	ZDM01286	MS	MS	MR	53	ZDM01223	MS	MS	MR
18	ZDM01363	MS	MS	MR	54	ZDM01380	MS	MS	MR
19	ZDM01428	MS	MS	MR	55	ZDM01412	MS	MS	MR
20	ZDM01441	MS	MS	MR	56	ZDM01418	MS	MS	MR
21	ZDM01466	MS	MS	MR	57	Longpimai 5	MS	MS	MR

(Continued Table 3)

No.	Accession	Seedling stage		Adult plant stage	No.	Accession	Seedling stage		Adult plant stage
		Z 12028	Z 15525	Mixed			Z 12028	Z 15525	Mixed
22	ZDM02615	MS	MS	MR	58	Hong 15-797	MS	MS	MR
23	ZDM02895	MS	MS	MR	59	Hong 13-404	MS	MS	MR
24	ZDM03531	MS	MS	MR	60	Hong 13-449	MS	MS	MR
25	ZDM03616	MS	MS	MR	61	Tong 83-43	MS	MS	MR
26	ZDM03670	MS	MS	MR	62	Tong 83-6-5	MS	MS	MR
27	ZDM03699	MS	MS	MR	63	USDA 2474	MS	MS	MR
28	ZDM03907	MS	MS	MR	64	Taishun	MS	MS	MR
29	ZDM03941	MS	MS	MR	65	Sanyuehuang	MS	HS	MR
30	ZDM05225	MS	MS	MR	66	ND14048	MS	MS	MR
31	ZDM07887	MS	MS	MR	67	Zhe 86-166	MS	HS	MR
32	ZDM07934	MS	MS	MR	68	M66-151	MS	MS	MR
33	ZDM08034	MS	MS	MR	69	Kenpimai 2	MS	MS	MR
34	ZDM08422	HS	MS	MR	70	Morex	MS	MS	MR
35	ZDM08814	MS	MS	MR	71	Tradition	MS	MS	MR
36	ZDM08819	MS	MS	MR	72	349	MS	MS	MR

Note; MR; Moderately resistant; MS; Moderately susceptible; HS; Highly Susceptible; Mixed; Spore suspension mixture of both isolates Z 12028 and Z 15525 used for inoculation.

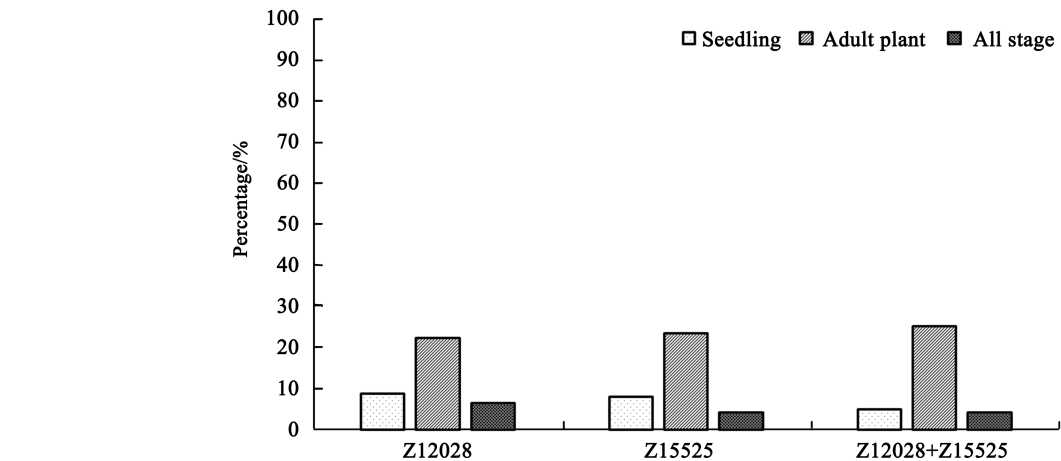


Fig. 3 Statistical distribution of barley accessions with seedling, adult plant, and all stage resistance to a single or both isolates Z 12028 and Z 15525 of *Bipolaris sorokiniana*

通常在苗期鉴定麦类作物的全生育期抗病性,因而也常被称作苗期抗病性^[28]。例如,小麦对条锈病 ASR 通常受单基因或寡基因控制,属于质量遗传性状,仅对条锈菌 (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) 部分生理小种具有抗性^[29-30],完全符合“基因对基因”理论^[31],因而常把 SR 等同于 ASR。在本研究中,仅有 ND B112、Newdale、ZDM00009 等

9 个材料对 Z 12028 和 Z 15525 菌株均具有 ASR,而其他 16 份材料如藏青 8 号、垦啤麦 11 号、ZDM00067 等仅具有 SR,在成株期属于感病类型(表 1)。啤酒大麦品种 Morex 抗病性来源于持久抗源 ND B112,含有 1 个苗期抗叶斑病 QTL 和 2 个成株期抗病 QTL^[32]。因此,大麦苗期和成株期对蠕孢叶斑病抗性表型和遗传组份差异较大。在

本研究中,独立性检测结果也表明大麦种质资源苗期和成株期对蠕孢叶斑病的抗性无明显的相关性 ($P > 0.05$),在两个发育阶段的抗病性可能受不同基因控制。但也有相反的结果,如小麦苗期和成株期对麦褐斑核腔菌 [*Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler] 引起的褐斑病 (Tan spot) 抗性高度正相关^[33]。已有的遗传分析结果表明,大麦抗蠕孢叶斑病的性状主要受多位点数量遗传性状控制,但也发现大麦品系 ND 5883 苗期对 ND90Pr 菌株的抗病性和 PI235186、PI 592275、PI643242 对强致病力菌株 ND4008 的 ASR 是受单个基因控制^[18, 34]。因此,从现有抗源中发掘受单个主效基因控制的抗叶斑病遗传位点,有利于加快抗病基因转育利用的进程。

蠕孢菌叶斑病主要在大麦生育中后期流行有害,尤其是孕穗期至抽穗开花期遇到连续阴雨或温暖潮湿的天气条件,病害的严重度和普遍率几天内迅速加重,尤其对大麦旗叶和倒二叶造成较为明显的为害症状^[35]。因此,早期人们对地方品种和育成品种的选择过程中,更多关注成株期的主要农艺性状和抗病表型,尽量保留生育后期具有更好抗病性的高产品种,而成株期高感病品种逐步被淘汰。本研究中,属于 SR 和 ASR 类型材料仅占 4.3% 和 2.9%,接近 1/3 材料 (28.1% ~ 29.5%) 的鉴定品种属于 APR 类型 (表 4)。因此,APR 类型的叶斑病抗源材料所占比例显著高于其他类型。

病原菌 *B. sorokiniana* 群体内存在非常丰富的致病力变异,已经在世界主要流行区鉴定出多个主要致病类型^[8]。由于为数不多的核心抗源材料在全世界范围内广泛交流并用于抗病育种,导致不同区域的 *B. sorokiniana* 优势致病类型、毒性谱及分布范围越来越趋于相似。在北美麦区发现了对核心持久抗源 ND B112 具有高致病力菌株^[11-12],给世界其他地区发出了积极发掘新抗源的信号。麦类作物 APR 抗性类型不仅针对特定病原菌,有的还对多种病原物具有抗性,因而育种专家更倾向于使用抗病谱更宽、抗性更持久的 APR 类型抗源^[36]。蠕孢叶斑病主要在大麦生育中后期流行爆发,因此在抗病育种中更应重视 APR 的合理利用。在大麦种质资源中,具有中抗水平以上的 ASR 类型材料稀少,已有的研究报道及本研究结果都发现了 APR 类型抗叶斑病材料较容易获得。叶斑病的

发生和流行严重度极易受到环境温湿度条件影响,高温和干旱严重抑制病害发生,降低严重度和普遍率^[37]。因此,建议采用高致病力的优势致病类型在病害常发流行区进行人工接种鉴定,筛选出优良抗源;注重发掘和利用 APR 类型抗病基因,采用主效单基因或多基因聚合途径培育抗病性持久稳定的新品种。

参考文献

- [1] LANGRIDGE P. Economic and academic importance of barley [A]. Stein N, Muehlbauer G J. The barley genome. [M]. Cham: Springer International Publishing AG, 2018:1-10.
- [2] LU L S. Barley sciences in China (in Chinese) [M]. Beijing: China Agriculture Press (北京:中国农业出版社), 1996:143-149.
- [3] LI J. Identification of drought tolerance of 150 hulless barley germplasm resources at adult stage (in Chinese) [J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica (西北农业学报), 2022, 31(2):164-174.
- [4] ZENG X, LONG H, WANG Z, *et al.* The draft genome of Tibetan hulless barley reveals adaptive patterns to the high stressful Tibetan Plateau [J]. PNAS, 2015, 112(4):1095-1100.
- [5] PAULITZ T C, STEFFENSON B J. Biotic stress in barley: Disease problems and solutions [A]. Ullrich S E. Barley Production, Improvement, and Uses [M]. Ames, IA: Wiley-Blackwell Publishing, 2011: 307-355.
- [6] FETCH T G, STEFFENSON B J. Identification of *Cochliobolus sativus* isolates expressing differential virulence on two-row barley genotypes from North Dakota [J]. Plant Pathology, 1994, 16:202-206.
- [7] CLARK R V. Yield losses in barley cultivars caused by spot blotch [J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 2009, 1(2): 113-117.
- [8] GUO H Q, YAO Q J, CHEN L, *et al.* Virulence and molecular diversity in the *Cochliobolus sativus* population causing barley spot blotch in China [J]. Plant Disease, 2019, 103(9): 2252-2262.
- [9] SINGH R N, SINGH A K, SINGH S P. Prevalence and management of spot blotch (*Cochliobolus sativus*)

- of barley (*Hordeum vulgare* L.) in eastern India [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences India. Section B, Biological Science, 2009, 79(1):65-69.
- [10] VALJAVEC-GRATIAN M, STEFFENSON B J. Pathotypes of *Cochliobolus sativus* on barley in North Dakota [J]. Plant Disease, 1997, 81(11):1275-1278.
- [11] GHAZVINI H, TEKAUZ A. Virulence diversity in the population of *Bipolaris sorokiniana* [J]. Plant Disease, 2007, 91(7):814-821.
- [12] GYAWALI S. Association mapping of resistance to common root rot and spot blotch in barley, and population genetics of *Cochliobolus sativus* [D]. Fargo: North Dakota State University, 2010.
- [13] MELDRUM S I, OGLE H J, PLATZ G J. Pathotypes of *Cochliobolus sativus* on barley in Australia [J]. Plant Pathology, 2004, 33:109-114.
- [14] CEGIELKO M, WIT M, KIECANA I, *et al.* Structure of polish isolates of *Bipolaris sorokiniana* and effect of different pathotypes on spot blotch severity of selected spring barley cultivars [J]. Cereal Research Communications, 2019, 47(2):314-323.
- [15] RASMUSSEN D C, WILCOXSON R. Registration of morex barley [J]. Crop Science, 1979, 19(2):293.
- [16] FOSTER A E, FRANCKOWIAK J D, Pederson V D, *et al.* Registration of hazen barley [J]. Crop Science, 1984, 24(6):1210.
- [17] WILCOXSON R D, RASMUSSEN, D C, MILES M R. Development of barley resistant to spot blotch and genetics of resistance [J]. Plant Disease, 1990, 74(3):207-210.
- [18] LENG Y, WANG R, ALI S, *et al.* Sources and genetics of spot blotch resistance to a new pathotype of *Cochliobolus sativus* in a USDA barley core collection [J]. Plant Disease, 2016, 100(10):1988-1993.
- [19] LI L F, ZHOU Y F, WEI S H. Research report on identification of barley germplasms resistance against common root rot (in Chinese) [J]. Barley Science (大麦科学), 1992(4):28-29.
- [20] YAO Q J, GUO H Q, CHEN L, *et al.* Investigation and evaluation of barley germplasm accessions resistance to spot blotch (in Chinese) [J]. Acta Phytopathologica Sinica (植物病理学报), 2019, 49(1):77-84.
- [21] PANG Y X, CHEN L, GUO H Q, *et al.* Evaluation of resistance in 61 barley germplasm accessions to spot blotch caused by *Bipolaris sorokiniana* (in Chinese) [J]. Acta Phytopathologica Sinica (植物病理学报), 2020, 50(5):602-609.
- [22] WANG Y Y, WANG F T, LANG X W, *et al.* Evaluation of Adult-plant resistance of barley accessions to the natural inocula of *Blumeria graminis* f. sp. *Hordei* in Tibet and assessment of the virulence spectra of eight strains of it [J]. Barley and Cereal Science (大麦与谷类科学), 2020, 37(3):1-14.
- [23] SANJAYA G, SHIAOMAN C, SHYAM S V, *et al.* Genome wide association studies (GWAS) of spot blotch resistance at the seedling and the adult plant stages in a collection of spring barley [J]. Molecular Breeding, 2018, 38(5):62.
- [24] FETCH T G, STEFFENSON B J. Rating scales for assessing infection responses of barley infected with *Cochliobolus sativus* [J]. Plant Disease, 1999, 83(3):213-217.
- [25] KUMAR J, SCHAFER P, HUCKELHOVEN R, *et al.* *Bipolaris sorokiniana*, a cereal pathogen of global concern: cytological and molecular approaches towards better control [J]. Molecular Plant Pathology, 2002, 3(4):185-195.
- [26] MATHRE D E. Compendium of barley disease (2nd Edition) [M]. St. Paul, MN: American Phytopathological Society, 1997.
- [27] GHAZVINI H, TEKAUZ A. Host-pathogen interactions among barley genotypes and *Bipolaris sorokiniana* isolates [J]. Plant Disease, 2008, 92(2):225-233.
- [28] ROLLAR S, GEYER M, HARTL L, *et al.* Quantitative trait loci mapping of adult plant and seedling resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis* Westend.) in a multiparent advanced generation intercross wheat population [J]. Frontier in Plant Science, 2021, 12:684671.
- [29] HU C Y, WANG F T, LANG X W, *et al.* Resistance analyses on wheat stripe rust resistance genes to the predominant races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in

- China[J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2022, 55(3):491-502.
- [30] FENG J, WANG M, SEE D R, *et al.* Characterization of novel gene *Yr79* and four additional quantitative trait loci for all-stage and high-temperature adult-plant resistance to stripe rust in spring wheat PI 182103 [J]. *Phytopathology*, 2018, 108:737-747.
- [31] FLOR H H. Current status of the gene-for-gene concept [J]. *Phytopathology*, 1971, 9: 275-296.
- [32] STEFFENSON B J, HAYES P M, KLEINHOF S A. Genetics of seedling and adult plant resistance to net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) and spot blotch (*Cochliobolus sativus*) in barley [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92:552-558.
- [33] TADESSE W, REENTS H J, HSAM S L K, *et al.* Relationship of seedling and adult plant resistance and evaluation of wheat germplasm against tan spot (*Pyrenophora tritici-repentis*) [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2011, 58:339-346.
- [34] VALJAVEC-GRATIAN M, STEFFENSON B J. Genetics of virulence in *Cochliobolus sativus* and resistance in barley [J]. *Phytopathology*, 1997, 87:1140-1143.
- [35] MEHTA Y R. Constraints on the integrated management of spot blotch of wheat [A]. Duveiller E, Dubin H J, Reeves J, *et al.* *Helminthosporium* blights of wheat: spot blotch and tan spot[M]. Mexico: CIMMYT, 1998:18-27.
- [36] DINGLASAN E, PERIYANNAN S, HICKEY L T. Harnessing adult-plant resistance genes to deploy durable disease resistance in crops [J]. *Essays in Biochemistry*, 2022, 66(5):571-580.
- [37] GUPTA P K, CHAND R, VASISTHA N K, *et al.* Spot blotch disease of wheat: the current status of research on genetics and breeding [J]. *Plant Pathology*, 2018, 67(3):508-531.

责任编辑:曾晓葳