植物保护学报 Journal of Plant Protection，2019，46(5)：1073-1085 DOI：10.13802/j.cnki.zwbhxb.2019.2018177

大麦抗条纹病与SSR标记的关联分析

司二静[1,2] 孟亚雄[1,2] 李葆春[1,3] 马小乐[1,2] 张 宇[4] 王化俊[1,2*]

（1. 甘肃农业大学，甘肃省干旱生境作物学重点实验室，甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室，兰州 730070；2. 甘肃农业大学农学院，兰州 730070；3. 甘肃农业大学生命科学技术学院，兰州 730070；4. 甘肃省种子管理局，兰州 730020）

摘要：为了解不同来源大麦的遗传多样性，并筛选与抗条纹病性状相关联的SSR标记，采用三明治法通过人工接种大麦条纹病菌 *Pyrenophora graminea* 对180份大麦材料进行抗性鉴定，通过119对多态性SSR引物对180份大麦材料进行SSR标记分析，并用一般线性模型（general lineal model，GLM）和混合线性模型（mixed lineal model，MLM）进行大麦抗条纹病与SSR标记的关联分析。结果表明，人工接种大麦条纹病菌后共鉴定出10份免疫、9份高抗、25份抗病、70份感病和66份高感大麦材料；119对多态性SSR引物从180份大麦材料中共检测出559个等位变异位点，平均为4.70个，变幅为2~14个，基因多样性和多态性信息含量变幅分别为0.05~0.88和0.05~0.86；群体结构分析表明供试大麦材料可分为2个亚群。基于GLM和MLM分别检测到14个和10个与大麦条纹病抗性相关联的SSR标记，对表型变异的解释率变幅分别为4.46%~9.76%和3.25%~7.87%，其中Scssr08238和BMS64标记均与大麦条纹病抗性呈极显著相关，二者在GLM中解释率分别为9.76%和8.00%，在MLM中解释率分别为7.87%和5.61%。本研究所鉴定的大麦抗性种质可作为抗源用于抗病育种，与抗性相关联的SSR标记可用于大麦抗条纹病的分子标记辅助选择育种。

关键词：大麦条纹病；抗性鉴定；遗传多样性；群体结构；关联分析

Association analysis between barley resistance to *Pyrenophora graminea* and SSR markers

Si Erjing[1,2] Meng Yaxiong[1,2] Li Baochun[1,3] Ma Xiaole[1,2] Zhang Yu[4] Wang Huajun[1,2*]

（1. Gansu Provincial Key Laboratory of Aridland and Crop Science, Gansu Key Laboratory of Crop Important & Germplasm Enhancement, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu Province, China; 2. College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu Province, China; 3. College of Life Science and Technology, Lanzhou 730070, Gansu Province, China; 4. Gansu Plant Seed Administrative Station, Lanzhou 730020, Gansu Province, China）

Abstract: To understand the genetic diversity of barley materials and identify SSR markers associated with barley resistance to *Pyrenophora graminea*, the resistance identification was tested by using the method of Sandwich, SSR genotyping was analyzed with 119 pairs of polymorphic SSR markers, association analysis was performed with resistance identification and SSR genotyping via general lineal model (GLM) and mixed lineal (MLM) models. The results showed that there were ten immunes, nine high resistant, 25 resistant, 70 susceptible and 66 high susceptible materials were detected from a total of 559 alleles and the average alleles per locus was 4.70, which ranged from 2 to 14, gene diversity var-

基金项目：甘肃农业大学科技创新基金-盛彤笙创新基金（GSAU-STS-1735），甘肃农业大学科技创新基金-公招博士科研启动基金（GSAU-RCZX201706），国家自然科学基金（30771331）

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：whuajun@yahoo.com

收稿日期：2018-10-24

ied from 0.05 to 0.88, the polymorphism information content (PIC) value ranged from 0.05 to 0.86. Barley materials were divided into two subgroups by population structure analysis; 14 SSR markers and ten SSR markers were found to be associated with resistance to barley leaf stripe based on GLM and MLM, respectively, with the rate of phenotypic variation explained ranged from 4.46% to 9.76% and from 3.25% to 7.87%. Scssr08238 and BMS64 were significantly associated with resistance to barley leaf stripe between GLM and MLM, the two markers' rate of phenotypic variation explained were 9.76% and 8.00% in GLM, and 7.87% and 5.61% in MLM, respectively. Resistance germplasm identified in this study might be as resistant resource for barley resistance breeding, and SSR markers associated with barley leaf stripe resistance could be used for marker-assisted selection breeding of barley resistance to *P. graminea*.

Key words: barley leaf stripe; resistance identification; genetic diversity; population structure; association analysis

大麦 *Hordeum vulgare* L. 是全球第4大禾谷类作物，因具有抗旱、耐瘠和耐盐性等特点，在世界各地均有种植。近年来随着啤酒工业的迅速发展，我国大麦贸易一直处于净进口状态。目前，国内先后育成了甘啤、浙皮、扬啤、垦啤等系列品种，极大地缓解了我国啤酒大麦的市场供求矛盾。但是，由大麦条纹病菌 *Pyrenophora graminea* S. Ito & Kurib. 引起的大麦条纹病给大麦生产仍造成了严重危害（Porta-Puglia et al.，1986；杨瑞等，2010）。该病害主要发生于长江流域的江苏省、浙江省、四川省以及甘肃省河西走廊等地区，近年来已成为北方春大麦区和青藏高原裸大麦种植区的主要病害（吴宽然等，2013）。Porta-Puglia et al.（1986）研究结果表明，大麦条纹病发病率每升高1%则导致大麦减产0.9%~1.0%，若该病害一旦流行必将引起大麦大幅度减产，因此大麦条纹病的防治迫在眉睫。

大麦条纹病防治措施主要包括药剂防治和抗病品种选育，由于药剂防治会造成环境污染，因此抗病品种选育是大麦条纹病防治的经济而有效的途径。抗性鉴定是抗病育种的基础。Tekauz（1983）运用种子接种方法对57份大麦品种进行抗性鉴定，共鉴定到9份抗病和10份感病品种；Mueller et al.（2003）通过自然感病对620份大麦材料进行抗性评价，超过30%的品种表现抗病，发现很多抗性资源，并通过人工接种大麦条纹病菌菌株I2和I5进行抗性鉴定，仅品种BGRC 5592、HOR 333、HOR 11475和OU J362在所有试验中表现为抗病。抗性基因研究是抗病育种效率的关键。抗性基因的标记定位一般通过遗传群体或自然群体进行，目前国内外关于抗性基因和抗性数量性状位点（quantitative trait locus，QTL）的研究主要是基于遗传群体进行定位。已报道的抗性基因包括位于大麦染色体2H上的 *Rdg1a*（Thomsen et al.，1997；Biselli et al.，2010）和7H上的 *Rdg2a*（Tacconi et al.，2001）及 *Rdg3*（司二静等，2019）。Pecchioni et al.（1996）在大麦染色体1H和2H上检测的抗性QTL的变异解释率分别为58.5%和29.3%；Arru et al.（2002）在L94×Vada大麦群体中检测到一个主效QTL（2H）和一个微效QTL（7H），对表型变异的解释率分别为29.2%和9.2%，在L94×C123群体中，检测到的2个抗性QTL分别位于染色体2H和7H上，变异解释率分别为11.7%和15.7%；Arru et al.（2003）在大麦染色体2H长臂上检测到的抗性QTL对大麦条纹病菌菌株Dg2和Dg5均表现抗性，变异解释率分别为18.3%和30.9%。而关于运用自然群体通过关联分析检测抗性基因的报道较少，仅司二静等（2015）运用简单序列重复（simple sequence repeats，SSR）标记与大麦抗条纹病进行关联分析，基于一般线性模型（general lineal model，GLM）和混合线性模型（mixed linear model，MLM）分别检测到5个和3个与抗性相关联的SSR标记。

关联分析通过对供试群体候选基因的检测或者分子标记扫描可以获得丰富的基因位点及其等位基因信息，从而能够在大量种质资源中鉴定到对其目标性状有正向贡献的优异等位基因（魏添梅等，2010）。有关大麦抗病关联分析已有报道，如Kraakman et al.（2006）运用扩增片段长度多态性（amplified fragment length polymorphism，AFLP）标记和SSR标记与148份春大麦材料的部分性状进行关联分析，找到了与农艺相关性状、抗性和形态特征相关的标记；Roy et al.（2010）对318份野生大麦材料在苗期进行斑点病抗性评价，运用多样性微阵列技术（diversity arrays technology，DArT）和单核苷酸多态

性（single nucleotide polymorphism，SNP）标记对大麦斑点病抗性进行关联分析，找到13个大麦斑点病抗性QTL，解释率幅度为2.3%~3.9%；Amezrou et al.（2018）对336份大麦材料进行苗期和成株期抗网斑病鉴定，并结合SNP标记进行关联分析，共检测到31个QTL，其中苗期和成株期各检测到8个和21个QTL，仅有2个QTL在苗期和成株期均被检测到。本研究拟运用SSR标记分析供试大麦材料的遗传多样性，并通过分子标记与目标性状的关联分析探讨与大麦抗条纹病相关联的SSR分子标记，以期为大麦条纹病抗病品种的分子标记辅助育种提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试大麦材料及菌株：180份大麦材料由甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室/甘肃省干旱生境作物学重点实验室麦类种质创新课题组提供，其中来自国内的大麦材料共87份，包括29份西藏野生大麦，来源于国外的大麦材料共93份。大麦条纹病菌强致病力菌株QWC由甘肃省干旱生境作物学重点实验室麦类种质创新课题组提供，该菌株于2009年采集，分离纯化后经形态观察、致病性和分子鉴定确定为强致病力菌株（司二静等，2017）。

培养基：马铃薯葡萄糖琼脂（potato dextrose agar，PDA）培养基：马铃薯200 g、葡萄糖10 g、琼脂17 g，蒸馏水定容至1 L，灭菌后备用。

试剂及仪器：2×MasterMix，中科瑞泰（北京）生物科技有限公司；Marker I，天根生化科技（北京）有限公司；其余试剂均为国产或进口分析纯。070-951 PCR仪，德国Analytik Jena公司；SPX-260型智能生化培养箱，浙江托普仪器有限公司；P100/P100+超微量分光光度计，美国Pultton科技有限公司。

1.2 方法

1.2.1 供试大麦材料对条纹病的抗性鉴定

抗性鉴定方法采用三明治法（Pecchioni et al.，1996）。将菌株QWC接种于PDA平板上，于22℃恒温暗培养7 d后，在菌落边缘打取直径为5 mm的菌饼，置于新PDA平板上并于22℃下暗培养7 d后用于接种不同大麦材料。无菌条件下，每份大麦材料取90粒种子用70%乙醇处理30 s，5%次氯酸钠处理5 min后，再用无菌水冲洗3次，用无菌滤纸将大麦种子表面的水分吸干，在通风条件下将种子晾干后等分为3份，即3次生物学重复，分别置于带有生长7 d菌落的2层PDA平板中间，于6℃黑暗条件下恒温放置20 d后，再转移至直径12 cm的花盆中，置于12℃/黑暗12 h和20℃/光照12 h的人工气候室，培养45 d后调查供试大麦材料的发病情况，并计算不同大麦材料的发病率，以发病率作为表型进行统计。发病率=发病株数/总种植株数×100%。大麦材料抗性评价参考Pecchioni et al.（1999）和Bayraktar & Akan（2012）标准，共分5个等级：无感病植株为免疫，0<发病率≤5%为高抗，5%<发病率≤15%为中抗，15%<发病率≤40%为感病，发病率高于40%为高感。

1.2.2 供试大麦材料的遗传多样性分析

将180份供试大麦材料种植于甘肃农业大学黄羊镇育种基地，于分蘖期采集不同大麦材料的嫩叶，采用CTAB法（Paterson et al.，1993；Porebski et al.，1997）从嫩叶中提取每份大麦材料基因组DNA，以超微量分光光度计检测所提取基因组DNA的质量和浓度，−20℃保存备用。参考GrainGenes 2.0网站及von Korff et al.（2004）构建的遗传图谱，选取均匀分布于大麦1H~7H染色体上的119个SSR标记对供试大麦材料进行遗传多样性分析。PCR反应体系：模板DNA 1 μL、2×MasterMix 5 μL、上下游SSR引物各0.5 μL，超纯水补至10 μL；扩增程序：95℃预变性3 min；94℃变性50 s，64~55℃退火50 s，72℃延伸50 s，10个循环；94℃变性50 s，55℃退火50 s，72℃延伸50 s，30个循环；72℃延伸10 min，4℃保存。PCR扩增产物在8%聚丙烯酰胺凝胶上电泳，银染显色。将不同大麦材料间表现多态性的SSR引物扩增的每一条带记为1个位点，条带清晰可辨者记为1，无带者记为0，基因型记录以大写字母A、B、C等表示。运用PowerMarker 3.25软件（Liu & Muse，2005）计算不同SSR标记的等位基因数、基因多样性和多态信息含量（polymorphism information content，PIC）。

1.2.3 供试大麦材料的聚类分析

为明确不同来源供试大麦的遗传差异，基于SSR标记获得的不同供试大麦材料的基因型数据，运用PowerMarker 3.25软件（Liu & Muse，2005）采用邻接法对180份供试大麦材料进行聚类分析。

1.2.4 供试大麦材料的群体结构分析

为明确供试大麦的群体结构，并避免群体结构对关联分析的影响，基于供试大麦材料的基因型数据，以Structure 2.2软件（Pritchard et al.，2000）进行供试大麦材料的群体结构分析，估计最佳群体数K。

K取值范围为2~12，将参数iterations设为10 000，burn-in period设为100 000，每个K值重复运行6次，依据似然值最大原则确定合适的K值作为亚群数目（Breseghello & Sorrell，2006），若后验概率$\ln P(D)$随K值持续增大，则参照Evanno et al.（2005）方法继续计算ΔK以确定K值。同时计算Q参数，以Q值0.70为标准（Tyagi et al.，2014）将供试大麦材料划分至不同亚群中，并将Q值作为协变量用于关联分析。

1.2.5 SSR标记与大麦抗条纹病的关联分析

运用Tassel 2.1软件（http://www.maizegenetics.net/）以GLM和MLM进行SSR标记与大麦抗条纹病的关联分析，其中GLM是将Q值考虑在内，并结合基因型数据及抗性表型数据进行关联分析，而MLM是将Q值和K矩阵均考虑在内，并结合基因型数据及抗性表型数据进行关联分析。

2 结果与分析

2.1 供试大麦材料的抗性鉴定

接种强致病力菌株QWC后，不同大麦材料对条纹病的抗性表现差异较大，发病率为0~94.44%，共鉴定到免疫材料10份、高抗材料9份、抗性材料25份、感病材料70份、高感材料66份（表1）。

表1 供试180份大麦材料人工接种大麦条纹病菌强致病力菌株QWC的抗性评价

Table 1 Resistance evaluation of barley accessions to *Pyrenophora graminea* strong pathogenicity isolate QWC by artificial inoculation

编号 No.	大麦材料 Barley material	来源 Source	发病率 Disease incidence（%）	反应类型 Reaction type	编号 No.	大麦材料 Barley material	来源 Source	发病率 Disease incidence（%）	反应类型 Reaction type
1	80544	美国 America	0.00	免疫 I	91	西-2915 Xi-2915	中国西藏 Tibet，China	36.31	中感 MS
2	BARI174	美国 America	32.64	中感 MS	92	西-93-529 Xi-93-529	中国西藏 Tibet，China	11.11	中抗 MR
3	BARI193	美国 America	0.00	免疫 I	93	西–野大麦 Xi-Yedamai	中国西藏 Tibet，China	45.93	高感 HS
4	BARI274	美国 America	58.48	高感 HS	94	ZDM5458	中国西藏 Tibet，China	15.97	中感 MS
5	G033T008U	美国 America	83.33	高感 HS	95	ZDM547	中国西藏 Tibet，China	19.73	中感 MS
6	G033T034U	美国 America	54.55	高感 HS	96	ZYM0950	中国西藏 Tibet，China	26.04	中感 MS
7	G039N056N	美国 America	40.00	中感 MS	97	ZYM742	中国西藏 Tibet，China	38.13	中感 MS
8	G041T068U	美国 America	21.93	中感 MS	98	ZYM0001	中国西藏 Tibet，China	33.33	中感 MS
9	G0615119T	美国 America	93.75	高感 HS	99	ZYM0031	中国西藏 Tibet，China	2.38	高抗 HR
10	GERTRUD	美国 America	46.67	高感 HS	100	ZYM0207	中国西藏 Tibet，China	16.67	中感 MS
11	HD08733144	美国 America	64.76	高感 HS	101	ZYM0217	中国西藏 Tibet，China	53.42	高感 HS
12	莫特44 Moi Te 44	美国 America	66.67	高感 HS	102	ZYM0305	中国西藏 Tibet，China	64.28	高感 HS
13	莫尼斯 Monex	美国 America	94.44	高感 HS	103	ZYM0339	中国西藏 Tibet，China	68.42	高感 HS
14	斯库那 Sikuna	美国 America	5.00	高抗 HR	104	ZYM0379	中国西藏 Tibet，China	45.00	高感 HS
15	Z010J016J	美国 America	50.59	高感 HS	105	ZYM0433	中国西藏 Tibet，China	33.33	中感 MS
16	Z035P056Q	美国 America	75.00	高感 HS	106	ZYM0461	中国西藏 Tibet，China	83.33	高感 HS
17	Z036Q029R	美国 America	78.06	高感 HS	107	ZYM0466	中国西藏 Tibet，China	26.57	中感 MS
18	Z043P020Q	美国 America	39.04	中感 MS	108	ZYM0482	中国西藏 Tibet，China	10.00	中抗 MR
19	Z045R0335	美国 America	6.67	中抗 MR	109	ZYM0506	中国西藏 Tibet，China	90.91	高感 HS
20	Z07190489	美国 America	59.14	高感 HS	110	ZYM0876	中国西藏 Tibet，China	22.73	中感 MS
21	Z120V016W	美国 America	8.09	中抗 MR	111	ZYM0890	中国西藏 Tibet，China	43.74	高感 HS
22	Z122V010W	美国 America	12.07	中抗 MR	112	ZYM2009	中国西藏 Tibet，China	4.55	高抗 HR
23	Z122V027W	美国 America	31.09	中感 MS	113	ZYM2184	中国西藏 Tibet，China	0.00	免疫 I
24	Z133V069W	美国 America	11.90	中抗 MR	114	ZYM2193	中国西藏 Tibet，China	4.17	高抗 HR
25	Z140V015W	美国 America	33.33	中感 MS	115	ZYM2213	中国西藏 Tibet，China	13.46	中抗 MR
26	Z141V055W	美国 America	12.50	中抗 MR	116	ZYM2236	中国西藏 Tibet，China	22.81	中感 MS
27	Z146V011W	美国 America	16.67	中感 MS	117	ZYM3394	中国西藏 Tibet，China	42.07	高感 HS
28	Z159U007V	美国 America	34.78	中感 MS	118	ZYM6953	中国西藏 Tibet，China	26.57	中感 MS
29	Z164U036V	美国 America	56.14	高感 HS	119	9919	中国新疆 Xinjiang，China	2.78	高抗 HR
30	Z172U022V	美国 America	65.63	高感 HS	120	云啤4 Yunpi 4	中国云南 Yunnan，China	0.00	免疫 I
31	Z192U057W	美国 America	21.43	中感 MS	121	矮旱3 Aihan 3	中国浙江 Zhejiang，China	50.42	高感 HS

续表1 Continued

编号 No.	大麦材料 Barley material	来源 Source	发病率 Disease incidence (%)	反应类型 Reaction type	编号 No.	大麦材料 Barley material	来源 Source	发病率 Disease incidence (%)	反应类型 Reaction type
32	Z192V042W	美国 America	48.28	高感 HS	122	科品3 Kepin 3	中国浙江 Zhejiang, China	58.33	高感 HS
33	Z203U004V	美国 America	9.89	中抗 MR	123	秀79-2 Xiu 79-2	中国浙江 Zhejiang, China	5.88	中抗 MR
34	Z220V015W	美国 America	20.01	中感 MS	124	秀80-17 Xiu 80-17	中国浙江 Zhejiang, China	41.67	高感 HS
35	Baudin	澳大利亚 Australia	35.42	中感 MS	125	浙农大2 Zhenongda 2	中国浙江 Zhejiang, China	90.12	高感 HS
36	Gardner	澳大利亚 Australia	55.00	高感 HS	126	舟麦1 Zhoumai 1	中国浙江 Zhejiang, China	33.33	中感 MS
37	芄村 Wancun	澳大利亚 Australia	82.58	高感 HS	127	舟麦2 Zhoumai 2	中国浙江 Zhejiang, China	55.00	高感 HS
38	弗格斯 Fergus	加拿大 Canada	71.43	高感 HS	128	安特13 Ante 13	丹麦 Denmark	39.65	中感 MS
39	麦特卡夫 Metcalfe	加拿大 Canada	74.44	高感 HS	129	Chariot	丹麦 Denmark	83.33	高感 HS
40	SD426	加拿大 Canada	75.00	高感 HS	130	Krona	丹麦 Denmark	47.01	高感 HS
41	G231M004M	中国 China	38.67	中感 MS	131	Lina	丹麦 Denmark	88.89	高感 HS
42	永4897 Yong 4897	中国 China	40.00	中感 MS	132	FNKF-2	法国 France	32.98	中感 MS
43	永55 Yong 55	中国 China	20.00	中感 MS	133	Podie	法国 France	50.00	高感 HS
44	08京211 08 Jing 211	中国北京 Beijing, China	20.00	中感 MS	134	Scalett	法国 France	15.65	中感 MS
45	08京307 08 Jing 307	中国北京 Beijing, China	56.62	高感 HS	135	TABORA	法国 France	36.55	中感 MS
46	08京309 08 Jing 309	中国北京 Beijing, China	5.71	中抗 MR	136	Tremois	法国 France	50.00	高感 HS
47	0京321 0 Jing 321	中国北京 Beijing, China	15.50	中感 MS	137	VODKA	法国 France	85.28	高感 HS
48	08京345 08 Jing 345	中国北京 Beijing, China	2.90	高抗 HR	138	94德-10 94De-10	德国 Germany	53.57	高感 HS
49	08京358 08 Jing 358	中国北京 Beijing, China	7.57	中抗 MR	139	99德11 99De11	德国 Germany	21.20	中感 MS
50	08京v349 08 Jing v349	中国北京 Beijing, China	7.61	中抗 MR	140	99德2 99De2	德国 Germany	11.11	中抗 MR
51	08京v362-1 08 Jing v362-1	中国北京 Beijing, China	26.11	中感 MS	141	99德6 99De6	德国 Germany	4.55	高抗 HR
52	蒲麦1 Pumai 1	中国福建 Fujian, China	73.08	高感 HS	142	99德7 99De7	德国 Germany	56.52	高感 HS
53	蒲麦4 Pumai 4	中国福建 Fujian, China	26.52	中感 MS	143	99德9 99De9	德国 Germany	0.00	免疫 I
54	蒲满4 Puman 4	中国福建 Fujian, China	23.81	中感 MS	144	99德余-2 99Deyu-2	德国 Germany	57.59	高感 HS
55	0010-13	中国甘肃 Gansu, China	18.75	中感 MS	145	Alexis	德国 Germany	88.24	高感 HS
56	0010-18	中国甘肃 Gansu, China	5.56	中抗 MR	146	Barke	德国 Germany	38.39	中感 MS
57	0017-3	中国甘肃 Gansu, China	18.78	中感 MS	147	Beatrix	德国 Germany	7.81	中抗 MR
58	0020-4	中国甘肃 Gansu, China	0.00	免疫 I	148	Belana	德国 Germany	45.00	高感 HS
59	8810-3-1-3	中国甘肃 Gansu, China	37.50	中感 MS	149	Class	德国 Germany	11.59	中抗 MR
60	9821-137	中国甘肃 Gansu, China	8.33	中抗 MR	150	Cristina	德国 Germany	55.56	高感 HS
61	9910-49	中国甘肃 Gansu, China	5.56	中抗 MR	151	德13 De13	德国 Germany	48.56	高感 HS
62	BY-1	中国甘肃 Gansu, China	33.33	中感 MS	152	Empress	德国 Germany	15.15	中感 MS
63	甘啤1 Ganpi 1	中国甘肃 Gansu, China	12.04	中抗 MR	153	Harrvytow	德国 Germany	71.59	高感 HS
64	甘啤2 Ganpi 2	中国甘肃 Gansu, China	0.00	免疫 I	154	Isotta	德国 Germany	73.53	高感 HS
65	甘啤3 Ganpi 3	中国甘肃 Gansu, China	30.26	中感 MS	155	Marrnie	德国 Germany	15.22	中感 MS
66	甘啤4 Ganpi 4	中国甘肃 Gansu, China	1.36	高抗 HR	156	Mavritra	德国 Germany	40.00	中感 MS
67	甘啤5 Ganpi 5	中国甘肃 Gansu, China	24.84	中感 MS	157	MERIT-2	德国 Germany	29.41	中感 MS

续表1 Continued

编号 No.	大麦材料 Barley material	来源 Source	发病率 Disease incidence (%)	反应类型 Reaction type	编号 No.	大麦材料 Barley material	来源 Source	发病率 Disease incidence (%)	反应类型 Reaction type
68	甘啤6 Ganpi 6	中国甘肃Gansu, China	15.41	中感 MS	158	MNH	德国Germany	73.75	高感 HS
69	甘啤7 Ganpi 7	中国甘肃Gansu, China	23.24	中感 MS	159	Prestge	德国Germany	7.01	中抗 MR
70	GP-3	中国甘肃Gansu, China	0.00	免疫 I	160	Xanadu	德国Germany	20.68	中感 MS
71	黑引瑞 HeiYen Ruei	中国甘肃Gansu, China	28.57	中感 MS	161	Faerfeite	匈牙利Hungary	33.33	中感 MS
72	舟曲扁二楞 Zhouqubian-erleng	中国甘肃Gansu, China	78.57	高感 HS	162	Jaxana	匈牙利Hungary	36.38	中感 MS
73	邯90-4058 Han 90-4058	中国河北 Hebei, China	26.87	中感 MS	163	Jubelete	匈牙利Hungary	11.11	中抗 MR
74	Long09026	中国黑龙江 Heilongjiang, China	16.89	中感 MS	164	Jubilant	匈牙利Hungary	25.17	中感 MS
75	垦麦2 Kenmai 2	中国黑龙江 Heilongjiang, China	25.00	中感 MS	165	KH.DAMA	匈牙利Hungary	15.71	中感 MS
76	驻送二棱 Zhusongerleng	中国河南 Henan, China	2.08	高抗 HR	166	M-22	匈牙利Hungary	16.67	中感 MS
77	华中啤 Huazhongpi	中国湖北 Hubei, China	85.69	高感 HS	167	Pasadena	匈牙利Hungary	31.91	中感 MS
78	内08PJ-36 Nei 08PJ-36	中国内蒙古 Inner Mongolia, China	0.00	免疫 I	168	Pusadena	匈牙利Hungary	31.03	中感 MS
79	农牧27 Nongmu 27	中国内蒙古 Inner Mongolia, China	71.43	高感 HS	169	Raxana	匈牙利Hungary	12.50	中抗 MR
80	农牧36 Nongmu 36	中国内蒙古 Inner Mongolia, China	15.22	中感 MS	170	阿知玛黄金 Azhimahuangjin	日本 Japan	68.75	高感 HS
81	奥比黑 Aobihei	中国江苏 Jiangsu, China	0.00	免疫 I	171	Fuji Nigo	日本Japan	50.00	高感 HS
82	苏盐005 Suyan 005	中国江苏 Jiangsu, China	46.67	高感 HS	172	甘木二条 Ganmuertiao	日本Japan	40.64	高感 HS
83	杨农1174 Yangnong 1174	中国江苏 Jiangsu, China	25.65	中感 MS	173	关东黄金瓜 Guandong-huangjingua	日本Japan	6.52	中抗 MR
84	吉53 Ji 53	中国吉林 Jilin, China	89.11	高感 HS	174	韭崎12 Jiuqi 12	日本Japan	10.20	中抗 MR
85	青啤18 Qingpi 18	中国山东 Shandong, China	52.18	高感 HS	175	新黄金 New gold	日本Japan	42.86	高感 HS
86	青啤21 Qingpi 21	中国山东 Shandong, China	40.74	高感 HS	176	牛古特 Niugute	日本Japan	29.17	中感 MS
87	潼麦1 Tongmai 1	中国陕西 Shaanxi, China	64.31	高感 HS	177	麒麟直1 Qilinzhi 1	日本Japan	50.00	高感 HS
88	西安91-2 Xi'an 91-2	中国陕西 Shaanxi, China	38.08	中感 MS	178	Polon	波兰 Poland	58.15	高感 HS
89	乐啤4 Lepi 4	中国四川 Sichuan, China	23.08	中感 MS	179	S-1	叙利亚 Syria	29.45	中感 MS
90	西-2755 Xi-2755	中国西藏 Tibet, China	33.33	中感 MS	180	S-3	叙利亚Syria	36.51	中感 MS

I: Immune; HR: highly resistant; MR: moderately resistant; MS: moderately susceptible; HS: highly susceptible.

2.2 供试大麦材料的遗传多样性分析

119对SSR引物在180份大麦材料中共检测到559个等位变异位点，119对SSR引物平均等位变异位点为4.70个，等位变异位点变化范围为2~14个。等位变异位点最多的SSR标记为Bmag0714B；基因多样性变幅为0.05~0.88，平均为0.58；PIC变幅为0.05~0.86，平均为0.53，PIC最高的SSR标记是Bmac40，PIC最低的SSR标记为GBM1389和GBM1140（表2）。

表2 119对SSR引物在180份大麦材料中的多态性检测

Table 2 Polymorphic detection of 119 SSR primers in 180 barely materials

标记 Marker	染色体 Chromosome	位置（cM） Position	等位变异位点数 Allele no.	基因多样性 Gene diversity	多态信息含量 Polymorphism information content
MGB402	1H	0.0	4	0.66	0.59
GMS21	1H	14.0	5	0.74	0.69
S53707	1H	20.0	5	0.25	0.23
Bmag0872	1H	37.0	9	0.78	0.76
MGB325	1H	52.0	5	0.64	0.58
Bmag345	1H	57.8	4	0.66	0.59
HVALAAT	1H	63.0	4	0.72	0.67
Bmac154	1H	68.8	2	0.17	0.16
Bmag149	1H	70.0	7	0.78	0.75
Bmag105	1H	75.0	4	0.73	0.68
Bmag382	1H	85.9	5	0.65	0.60
GBM1143	1H	96.3	2	0.49	0.37
Bmac32	1H	105.0	4	0.56	0.46
Bmag579	1H	127.0	3	0.31	0.27
HVABAIP	1H	130.0	2	0.44	0.35
GMS149	1H	134.8	6	0.51	0.46
Scssr08238	1H	141.7	5	0.57	0.50
Bmag0770	1H	150.8	6	0.76	0.72
HV2287	1H	185.2	3	0.26	0.24
HVGNIRE	2H	12.4	4	0.65	0.58
HVM36	2H	17.0	6	0.67	0.60
GBM1121	2H	27.1	4	0.17	0.16
GBM1214	2H	33.8	3	0.64	0.56
Bmag0692	2H	44.9	7	0.80	0.78
MGB391	2H	67.0	5	0.75	0.70
AWBMS56	2H	77.4	4	0.71	0.66
EBmac684	2H	80.0	4	0.63	0.55
GMS3	2H	86.0	3	0.22	0.20
EBmatc0039	2H	92.1	6	0.74	0.70
Bmac0134	2H	101.0	5	0.75	0.72
Bmag125	2H	122.0	7	0.77	0.74
HVM54	2H	143.0	2	0.28	0.24
MGB334	2H	159.0	2	0.43	0.34
GBM1450	3H	2.8	3	0.63	0.55
GBM1280	3H	9.6	4	0.53	0.44
HVLTPPB	3H	25.0	4	0.49	0.44
Hv49505	3H	36.2	3	0.65	0.58
HVITR1	3H	49.0	5	0.75	0.71
MGB410	3H	65.0	4	0.67	0.59
Bmag603	3H	70.0	8	0.77	0.73
Bmag0225	3H	86.8	10	0.82	0.80
HVM33	3H	94.0	6	0.76	0.73
GMS116	3H	100.0	4	0.49	0.40
HVM60	3H	110.0	4	0.54	0.49
GBM1226	3H	117.4	2	0.06	0.06
GBM1238	3H	138.0	6	0.75	0.72
HV13GEIII	3H	155.0	4	0.75	0.70
Bmac29	3H	190.0	4	0.47	0.42
GBM1221	4H	8.4	4	0.60	0.52
HVM40	4H	14.0	5	0.74	0.70
HVOLE	4H	21.0	3	0.58	0.49
HVKNOX3	4H	31.0	2	0.31	0.26
HVPAZXG	4H	44.0	4	0.66	0.60
GMS89	4H	57.0	6	0.72	0.68
Bmag0808	4H	66.3	5	0.66	0.60
HVM68	4H	76.2	5	0.34	0.31
EBmac775	4H	80.0	8	0.84	0.82
MGB396	4H	95.0	3	0.66	0.58
GBM1220	4H	105.1	3	0.66	0.59

续表 2 Continued

标记 Marker	染色体 Chromosome	位置（cM） Position	等位变异位点数 Allele No.	基因多样性 Gene diversity	多态信息含量 Polymorphism information content
Bmag0714B	4H	119.1	14	0.86	0.85
TACMD	4H	125.0	5	0.61	0.54
EBmac635	4H	131.0	8	0.73	0.69
GBM1388	4H	136.1	5	0.44	0.39
EBmac788	4H	150.0	5	0.65	0.58
HVM67	4H	180.0	4	0.65	0.57
HDAMYB	4H	190.0	6	0.77	0.74
MGB384	5H	0.0	2	0.30	0.26
BMS02	5H	12.0	3	0.48	0.43
Bmac0163	5H	24.0	2	0.49	0.37
GBM5028	5H	30.5	3	0.53	0.42
Bmag337	5H	43.0	5	0.74	0.70
Bmac0096	5H	54.1	11	0.86	0.85
Bmag0760	5H	61.2	4	0.68	0.62
Bmag0812	5H	76.4	8	0.84	0.82
MGB338	5H	85.0	4	0.66	0.60
GBM1438	5H	99.2	3	0.55	0.49
GBM1436	5H	120.1	5	0.53	0.48
GMS061	5H	126.0	4	0.72	0.67
AF04394A	5H	137.0	2	0.17	0.16
GBM1490	5H	141.7	4	0.55	0.45
Bmag0222	5H	162.0	4	0.59	0.50
MGB357	5H	165.0	3	0.64	0.56
AB009307	5H	173.7	4	0.47	0.43
Scssr09398	6H	4.6	7	0.63	0.57
84c21j33	6H	7.16	5	0.73	0.68
Bmag0500	6H	23.8	5	0.70	0.65
GBM1215	6H	36.7	3	0.17	0.16
Bmag173	6H	47.8	8	0.80	0.77
EBmac0602	6H	54.6	6	0.79	0.76
Bmac0047a	6H	62.4	5	0.72	0.67
GBM1389	6H	63.1	2	0.05	0.05
Bmag0867	6H	64.3	7	0.59	0.55
HVM31	6H	72.8	2	0.08	0.08
Scssr05599	6H	84.5	3	0.65	0.57
GBM1140	6H	97.3	2	0.05	0.05
HVM74	6H	103.0	4	0.58	0.52
EBmac624	6H	107.0	5	0.60	0.54
Bmag613	6H	112.0	7	0.79	0.76
GBM1275	6H	124.9	4	0.13	0.12
GBM1087	6H	127.7	3	0.46	0.37
GBM1404	6H	130.9	4	0.17	0.16
Bmac40	6H	155.0	10	0.88	0.86
GBM1126	7H	6.8	3	0.27	0.25
Bmag206	7H	19.0	6	0.81	0.78
Bmag7	7H	27.0	4	0.48	0.44
GBM5060	7H	31.2	6	0.66	0.60
EBmac603	7H	50.0	6	0.70	0.65
Bmag914	7H	55.7	8	0.56	0.53
HVSS1	7H	62.0	5	0.70	0.65
HVA22S	7H	75.0	4	0.63	0.55
Bmag516	7H	85.7	5	0.71	0.66
Bmag11	7H	93.0	5	0.46	0.43
Bmac321	7H	100.0	4	0.68	0.63
GMS46	7H	120.0	5	0.36	0.33
GBM1456	7H	136.8	2	0.11	0.11
BMS64	7H	146.0	4	0.69	0.63
MGB317	7H	155.0	3	0.67	0.59
EBmac755	7H	166.0	5	0.58	0.54
HVM49	7H	178.0	8	0.82	0.79
平均数 Average	–	–	4.70	0.58	0.53

2.3 供试大麦材料的聚类分析

利用在不同大麦材料间表现多态性的119对SSR引物扫描供试大麦材料后，运用PowerMarker 3.25软件进行聚类分析，结果表明，180份大麦材料聚成2个类群，I类群和II类群分别包含151份和29份材料（图1）。II类群包含的29份材料中有28份来自中国，1份来自美国，本研究中所选用的29份西藏野生大麦有24份被聚到II类群。

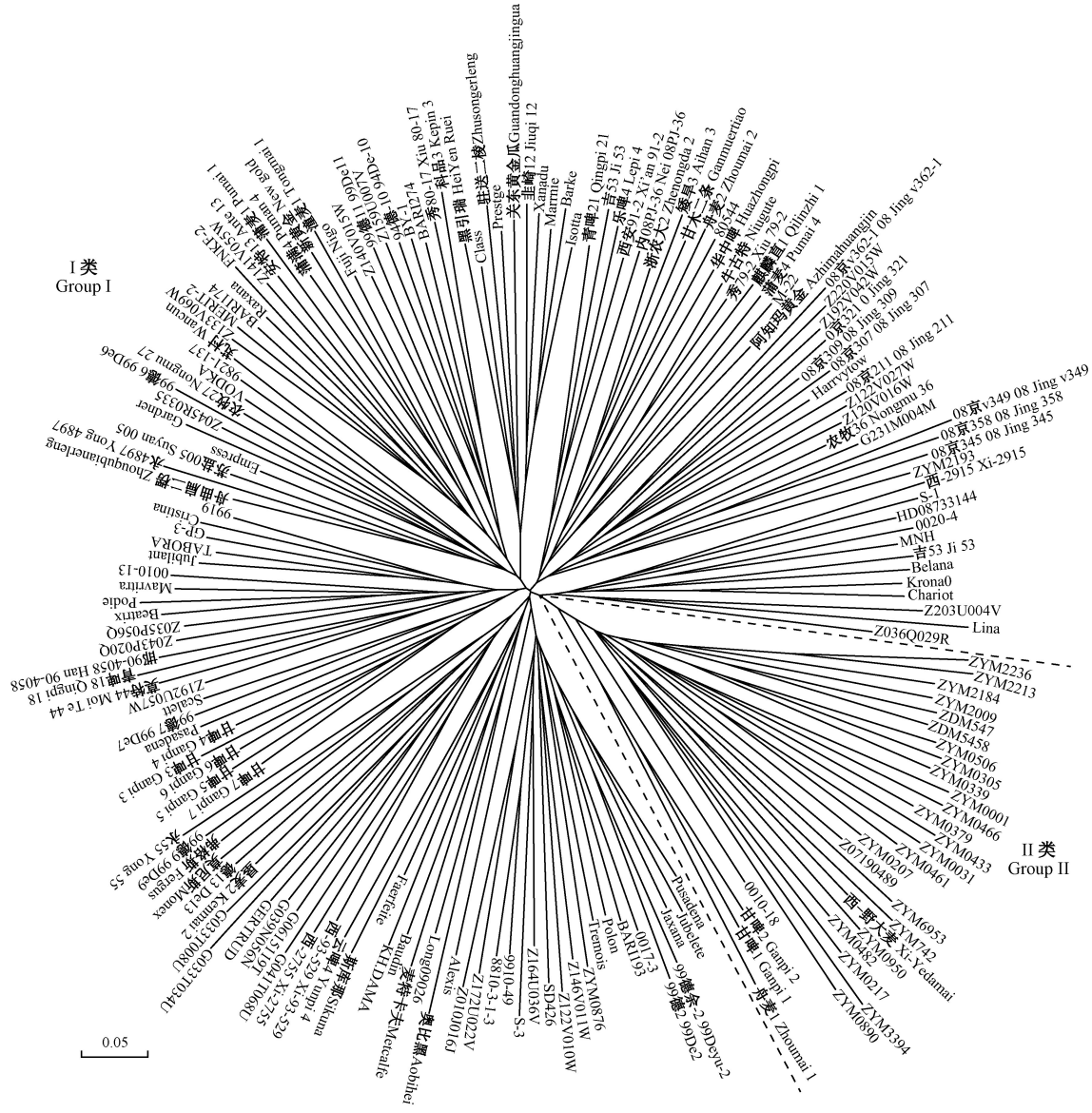

图1 基于SSR标记以邻接法构建供试大麦材料的聚类分析图

Fig. 1 Dendrogram of cluster analysis for barley materials by using neighbor joining method based on SSR markers

2.4 供试大麦材料的群体结构分析

根据表2中SSR标记的遗传距离（位置）及PIC值筛选多态性较好且遗传距离适中的81对SSR引物对180份供试大麦进行群体结构分析，后验概率$\ln P(D)$随着K值持续增大（图2-A），计算ΔK确定K值，当K值为2时出现峰值（图2-B），可将供试大麦材料划分为2个亚群，亚群1和亚群2分别包含142份和38份材料。以Q值0.70为标准可将供试大麦材料划分为3个亚群，亚群1、亚群2和混合亚群分别包含116、29和35份材料（图3），因此仅145份材料能划分到独立亚群，而35份材料有混合来源。

2.5 SSR标记与大麦抗条纹病的关联分析

基于GLM共检测到14个与大麦条纹病抗性相关联的SSR标记，表型变异的解释率幅度为4.46%~9.76%，其中SSR标记Scssr08238和BMS64均与大麦条纹病抗性极显著相关联（$P<0.01$），对表型变异的解释率分别为9.76%和8.00%；基于MLM共检测到10个与大麦条纹病抗性相关联的SSR标记，表型

变异的解释率幅度为3.25%~7.87%，其中SSR标记Scssr08238和BMS64均与大麦条纹病抗性极显著相关联（$P<0.01$），对表型变异的解释率分别为7.87%和5.61%（表3）。

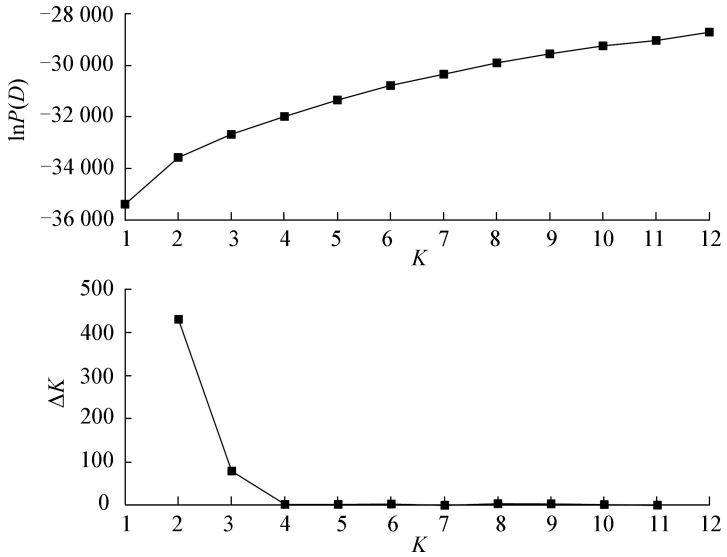

图2 基于SSR标记的供试180份大麦材料群体结构亚群数目分析

Fig. 2 Subgroup number analysis of 180 barley materials based on SSR markers

A：ln$P(D)$值随K值变化的折线图；B：ΔK值随K值变化的折线图。A：Line chart of $P(D)$ with change of K-values；B：line chart of ΔK with change of K-values.

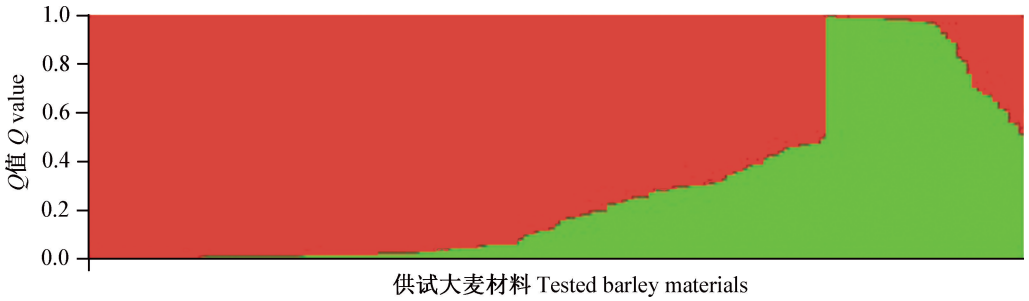

图3 基于SSR标记的180份大麦材料群体结构分析

Fig. 3 Population structure of 180 barley materials based on SSR markers

红色：亚群1；绿色：亚群2。Red：Subgroup 1；green：subgroup 2.

3 讨论

抗性鉴定是抗病育种的前提，鉴定方法主要包括田间自然感病和室内人工接种，由于大田环境难以控制，因此抗性鉴定结果随田间降雨量和温度的改变而存在不确定性，田间自然感病鉴定方法更适合在抗性鉴定的初次筛选阶段（闫佳会等，2018）。而室内人工接种鉴定可提高抗性鉴定的准确性。本研究采用三明治法对180份大麦材料进行抗条纹病鉴定，共鉴定到免疫材料10份、高抗材料9份、抗性材料25份、感病材料70份、高感材料66份。本研究鉴定到的抗性材料所占比例为24.44%（44/180），与Tekauz（1983）研究结果相比较低，此外大麦材料Fergus在本研究中表现为高感，而在Tekauz（1983）研究中表现为高抗，可能是供试接种菌株不同导致的，这与Bayraktar & Akan（2012）和司二静等（2017）报道的大麦条纹病菌存在明显的致病力分化结果相吻合。本研究中所鉴定的高感和免疫材料可用于杂交组合构建及抗性基因鉴定和定位。

遗传多样性分析能揭示不同大麦材料间亲缘关系的远近，为遗传育种提供理论依据。国内外已有研究表明，大麦均存在遗传基础狭窄的问题（刘志敏等，2011），因此通过对国内外不同来源大麦材料进行遗传多样性分析并明确其亲缘关系对大麦育种的亲本选配具有重要意义。本研究通过聚类分析将供试大麦材料划分为2个类群，I类群和II类群分别包

括151份和29份大麦材料，在类群I中，来源于甘肃省的甘啤3号、甘啤4号、甘啤5号、甘啤6号和甘啤7号聚在一起，此外类群II中来源于西藏野生大麦中的24份也聚在一起，表明大麦的类群划分与地理来源有一定的相关性。此外，在后期选配杂交组合过程中，可以考虑在类群I和类群II中分别选取不同来源大麦材料作为亲本进行杂交组合的选配。

表3 与大麦抗条纹病显著关联的SSR标记及其对表型变异的解释率

Table 3 SSR markers significantly associated with resistance to *Pyrenophora graminea* isolate QWC and their explained phenotypic variations

分析模型 Analysis model	标记 Marker	染色体 Chromosome	位置（cM） Position	抗病性 Resistant to *Pyrenophora graminea* isolate QWC	
				关联概率 Association probability *P*	表型变异解释率 Rate of phenotypic variation explain（%）
一般线性模型 General lineal model	MGB402	1HS	0.0	0.042	4.65
	Scssr08238	1HL	141.7	0.001	9.76
	HVGNIRE	2HS	12.4	0.014	7.13
	GBM1214	2HS	33.8	0.015	4.80
	EBmatc0039	2HL	92.1	0.015	8.29
	Hv49505	3HS	36.2	0.025	4.96
	MGB410	3HL	65.0	0.037	4.72
	HVOLE	4HS	21.0	0.045	4.46
	GBM1388	4HL	136.1	0.042	5.54
	MGB338	5HL	85.0	0.013	5.95
	Scssr09398	6HS	4.6	0.021	8.22
	84c21j33	6HS	7.16	0.003	7.75
	EBmac0602	6HL	54.6	0.048	6.22
	EBmac624	6HL	107.0	0.034	5.89
	BMS64	7HL	146.0	0.003	8.00
混合线性模型 Mixed lineal model	Scssr08238	1HL	141.7	0.001	7.87
	HVGNIRE	2HS	12.4	0.026	5.15
	GBM1214	2HS	33.8	0.043	3.25
	EBmatc0039	2HL	92.1	0.038	6.01
	Hv49505	3HS	36.2	0.036	3.80
	MGB410	3HL	65.0	0.048	3.52
	MGB338	5HL	85.0	0.026	4.92
	Scssr09398	6HS	4.6	0.021	6.54
	84c21j33	6HS	7.2	0.010	5.71
	BMS64	7HL	146.0	0.007	5.61

S：染色体短臂；L：染色体长臂。S：The short arm of chromosome；L：the long arm of chromosome.

群体结构通过增加染色体间的连锁不平衡使目的性状与不相关的位点间表现出关联，因此群体结构分析是关联分析的前提（Harris & Stokesbury，2010）。利用Structure软件进行群体结构分析能避免人为因素对亚群划分的影响，降低伪关联概率，进而提高关联分析结果的准确性（Gupta et al.，2005；魏世平等，2011）。因此，本研究利用Structure 2.2软件将供试大麦群体划分为2个亚群，分别包含148份和32份大麦材料，并将计算所得的*Q*值作为协变量纳入计算，在一定程度上降低了亚群混合造成的伪关联概率（文自翔等，2008）。

基于*Q*参数的GLM共鉴定到14个与大麦条纹病抗性相关联的SSR标记，在大麦1H~7H条染色体上均检测到关联标记；基于*Q*+*K*参数的MLM共鉴定到10个与大麦条纹病抗性相关联的SSR标记，除4H染色体外，其它染色体上均检测到关联标记，本研究所检测到的关联标记与司二静等（2015）研究结果相比较多，可能与本研究所选用供试大麦材料及SSR标记数量较多有关，虽然这2个研究中所用的供试菌株一样，且司二静等（2015）的SSR标记均包

含在本研究中，但二者未检测到相同抗性相关联标记，原因可能是大麦供试材料不同造成的。位于大麦2H染色体的SSR标记GBM1214在上述2种模型中均检测到，而标记E42M51-85是先前报道的抗性QTL的峰值标记（Aruu et al.，2002）。SSR标记GBM1214和E42M51-85在整合图谱上的位置分别为40.5 cM和41.2 cM（Aghnoum et al.，2010），表明大麦上该位置含有抗性QTL。基于关联作图检测到的关联标记GBM1214的解释率低于基于遗传分析检测到的峰值标记E42M51-85，与Roy et al.（2010）报道一致，因此利用遗传群体进行QTL定位可能高估QTL的效应，此外在任何一个品种内不止一个QTL中出现抗性等位基因也很可能影响QTL效应的评估。综上所述，在大麦上通过关联分析寻找与病害相关联的QTL已被证明是一种有效手段，下一步工作应进一步验证该标记的可靠性，将优异等位变异运用于大麦抗条纹病育种。

参 考 文 献（References）

Aghnoum R, Marcel TC, Johrde A, Pecchioni N, Schweizer P, Niks RE. 2010. Basal host resistance of barley to powdery mildew: connecting quantitative trait loci and candidate genes. Molecular Plant-Microbe Interactions, 23(1): 91−102

Amezrou R, Verma RPS, Chao S, Bruggeman RS, Belqadi L, Arbaoui M, Rehman S, Gyawali S. 2018. Genome-wide association studies of net form of net blotch resistance at seedling and adult plant stages in spring barley collection. Molecular Breeding, 38: 58

Arru L, Francia E, Pecchioni N. 2003. Isolate-specific QTLs of resistance to leaf stripe (*Pyrenophora graminea*) in the ‘Steptoe’×‘Morex’ spring barley cross. Theoretical and Applied Genetics, 106(4): 668−675

Arru L, Niks RE, Lindhout P, Valé G, Francia E, Pecchioni N. 2002. Genomic regions determining resistance to leaf stripe (*Pyrenophora graminea*) in barley. Genome, 45(3): 460−466

Bayraktar H, Akan K. 2012. Genetic characterization of *Pyrenophora graminea* isolates and the reactions of some barley cultivars to leaf stripe disease under greenhouse conditions. Turkish Journal Agriculture and Forestry, 36(3): 329−339

Biselli C, Urso S, Bernardo L, Tondelli A, Tacconi G, Martino V, Grando S, Valé G. 2010. Identification and mapping of the leaf stripe resistance gene *Rdg1a* in *Hordeum spontaneum*. Theoretical and Applied Genetics, 120(6): 1207−1218

Breseghello F, Sorrells ME. 2006. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. Genetics, 172(2): 1165−1177

Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Molecular Ecology, 14(8): 2611−2620

Gupta PK, Rustgi S, Kulwal PL. 2005. Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: present status and future prospects. Plant Molecular Biology, 57(4): 461−485

Harris BP, Stokesbury KDE. 2010. The spatial structure of local surficial sediment characteristics on Georges Bank, USA. Continental Shelf Research, 30(17): 1840−1853

Kraakman ATW, Martínez F, Mussiraliev B, Eeuwijk FA, Niks RE. 2006. Linkage disequilibrium mapping of morphological, resistance, and other agronomically relevant traits in modern spring barley cultivars. Molecular Breeding, 17(1): 41−58

Liu K, Muse SV. 2005. POWERMARKER: integrated analysis environment for genetic marker data. Bioinformatics, 21(9): 2128−2129

Liu ZM, Jin N, Lü C, Huang ZL, Xu RG. 2011. Genetic diversity analysis of barley varieties by SSR. Journal of Triticeae Crops, 31(5): 839−846 (in Chinese) [刘志敏, 金能, 吕超, 黄祖六, 许如根. 2011. 大麦种质资源的SSR遗传多样性分析. 麦类作物学报, 31(5): 839−846]

Mueller KJ, Valé G, Enneking D. 2003. Selection of resistant spring barley accessions after natural infection with leaf stripe (*Pyrenophora graminea*) under organic farming conditions in Germany and by sandwich test. Journal of Plant Pathology, 85(1): 9−14

Paterson AH, Brubaker CL, Wendel JF. 2003. A rapid method for extraction of cotton (*Gossypium* spp.) genomic DNA suitable for RFLP or PCR analysis. Plant Molecular Biology Reporter, 11(2): 122−127

Pecchioni N, Faccioli P, Toubia-Rahme H, Valé G, Terzi V. 1996. Quantitative resistance to barley leaf stripe (*Pyrenophora graminea*) is dominated by one major locus. Theoretical and Applied Genetics, 93(1/2): 97−101

Pecchioni N, Valé G, Toubia-Rahme H, Faccioli P, Terzi V, Delogu G, Fischbeck G. 1999. Barley-*Pyrenophora graminea* interaction: QTL analysis and gene mapping. Plant Breeding, 118(1): 29−35

Porebski S, Bailey LG, Baum BR. 1997. Modification of a CTAB DNA extraction protocol for plants containing high polysaccharide and polyphenol components. Plant Molecular Biology Reporter, 15(1): 8−15

Porta-Puglia A, Delogu G, Vannacci G. 1986. *Pyrenophora graminea* on winter barley seed: effect on disease incidence and yield losses. Journal of Phytopathology, 117(1): 26−33

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics, 155(2): 945−959

Roy JK, Smith KP, Muehlbauer GJ, Chao S, Close TJ, Steffenson BJ. 2010. Association mapping of spot blotch resistance in wild barley. Molecular Breeding, 26(2): 243−256

Si EJ, Lai Y, Meng YX, Li BC, Ma XL, Shang XW, Wang HJ. 2015. Genetic diversity and association analysis of SSR markers with leaf stripe resistance in barley (*Hordeum vulagre*). Journal of Ag-

ricultural Biotechnology, 23(2): 193−202 (in Chinese) [司二静, 赖勇, 孟亚雄, 李葆春, 马小乐, 尚勋武, 王化俊. 2015. 大麦遗传多样性及SSR标记与大麦条纹病抗性关联分析. 农业生物技术学报, 23(2): 193−202]

Si EJ, Yang SL, Li BC, Ma XL, Wang SR, Wang HJ. 2017. Pathogenic analysis, rDNA-ITS and genetic diversity of *Pyrenophora garminea* in Gansu Province. Journal of Plant Protection, 44(1): 84−92 (in Chinese) [司二静, 杨淑莲, 李葆春, 马小乐, 王生荣, 王化俊. 2017. 甘肃省大麦条纹病病原菌致病力分化、rDNA-ITS及遗传多样性分析. 植物保护学报, 44(1): 84−92]

Si EJ, Zhang Y, Meng YX, Li BC, Ma XL, Wang HJ. 2010. Molecular mapping of a gene for resistance to barley leaf stripe. Journal of Plant Protection, 46(4): 723−729 (in Chinese) [司二静, 张宇, 孟亚雄, 李葆春, 马小乐, 王化俊. 2019. 大麦抗条纹病基因的定位分析. 植物保护学报, 46(4): 723−729]

Tacconi G, Cattivelli L, Faccini N, Pecchioni N, Stanca AM, Valé G. 2001. Identification and mapping of a new leaf stripe resistance gene in barley (*Hordeum vulgare* L.). Theoretical and Applied Genetics, 102(8): 1286−1291

Tekauz A. 1983. Reaction of Canadian barley cultivars to *Pyrenophora graminea*, the incitant of leaf stripe. Canadian Journal of Plant Pathology, 5(4): 294−301

Thomsen SB, Jensen HP, Jensen J, Skou JP, Jørgensen JH. 1997. Localization of a resistance gene and identification of sources of resistance to barley leaf stripe. Plant Breeding, 116(5): 455−459

Tyagi P, Gpre MA, Bowman DT, Campbell BT, Udall JA, Kuraparthy V. 2014. Genetic diversity and population structure in the US upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 127(2): 283−295

von Korff M, Wang H, Leon J, Pillen K. 2004. Development of candidate introgression lines using an exotic barley accession (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) as donor. Theoretical and Applied Genetics, 109(8): 1736−1745

Wei SP, Liu XF, Yang SX, Lü HY, Niu Y, Zhang YM. 2011. Comparison of various clustering methods for population structure in Chinese cultivated soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. Journal Nanjing Agricultural University, 34(2): 13−17 (in Chinese) [魏世平, 刘晓芬, 杨胜先, 吕海燕, 牛远, 章元明. 2011. 中国栽培大豆群体结构不同分类方法的比较. 南京农业大学学报, 34(2): 13−17]

Wei TM, Chang XP, Min DH, Jing RL. 2010. Analysis of genetic diversity and tapping elite alleles for plant height in drought-tolerant wheat varieties. Acta Agronomica Sinica, 36(6): 895−904 (in Chinese) [魏添梅, 昌小平, 闵东红, 景蕊莲. 2010. 小麦抗旱品种的遗传多样性分析及株高优异等位变异挖掘. 作物学报, 36(6): 895−904]

Wen ZX, Zhao TJ, Zheng YZ, Liu SH, Wang CE, Wang F, Ge JY. 2008. Association analysis of agronomic and quality traits with SSR markers in *Glycine max* and *Glycine soja* in China I: population structure and associated markers. Acta Agronomica Sinica, 34(7): 1169−1178 (in Chinese) [文自翔, 赵团结, 郑永战, 刘顺湖, 王春娥, 王芳, 盖钧镒. 2008. 中国栽培和野生大豆农艺品质性状与SSR标记的关联分析 I: 群体结构及关联标记. 作物学报, 34(7): 1169−1178]

Wu KR, Yang JM, Zhu JH, Jin T. 2013. Advances of research on control of barley leaf stripe disease. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 25(4): 903−907 (in Chinese) [吴宽然, 杨建明, 朱靖环, 金婷. 2013. 大麦条纹病抗性及防治研究进展. 浙江农业学报, 25(4): 903−907]

Yan JH, Hou L, Yao Q, Guo QY. 2018. Evaluation of the resistance of 231 wheat germplasm resources to *Barley yellow dwarf virus*. Journal of Plant Protection, 45(3): 416−422 (in Chinese) [闫佳会, 侯璐, 姚强, 郭青云. 2018. 231份麦类种质资源对大麦黄矮病毒的田间抗性鉴定. 植物保护学报, 45(3): 416−422]

Yang R, Zheng G, Wang SR. 2010. Biological characteristics of pathogenic fungus causing barley stripe. Guizhou Agricultural Sciences, 38(9): 106−109 (in Chinese) [杨瑞, 郑果, 王生荣. 2010. 大麦条纹病病原菌的生物学特性研究. 贵州农业科学, 38(9): 106−109]

（责任编辑：李美娟）