

255 份马铃薯种质晚疫病广谱 *Rpi* 基因标记检测及抗性田间验证

李锐¹, 郭华春^{1,2}

(¹ 云南农业大学薯类研究所, 昆明 650201; ² 云南省薯类生物育种与良种繁育工程研究中心, 昆明 650201)

摘要: 马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是云南省的第三大粮食作物, 晚疫病严重威胁马铃薯的生产, 防治晚疫病最好的策略是种植抗性品种。本研究对 255 份马铃薯种质检测已报道的 6 个广谱 *Rpi* 基因分子标记, 并鉴定田间晚疫病抗性。结果表明, 含 *R8*、*RB*、*Rpi-blb2*、*Rpi-sto1*、*Rpi-sto1*、*Rpi-vnt1.1* 分子标记的材料分别有 69、53、51、12、23、76 份; 81 份材料聚合了多个广谱 *Rpi* 基因分子标记, 其中 77 份来源于国际马铃薯中心(CIP)。田间抗性鉴定结果表明: 255 份材料中, 高抗、中抗、中感和高感材料分别有 68、35、68、84 份, 高抗与中抗材料分别有 60 份和 33 份源于 CIP。国内种质与 CIP 种质材料相比, 抗病与聚合多个广谱 *Rpi* 基因分子标记的种质缺乏。结果还表明, *R8* 分子标记在晚疫病田间抗性中起主要贡献, 与田间抗性符合程度较高, 并在聚合其它广谱 *Rpi* 基因分子标记时, 符合程度与抗性会随之提高。本研究检测了 255 份材料的 6 个广谱 *Rpi* 基因分子标记组成, 筛选出一批抗性材料, 证明了 *R8* 分子标记具有较高的晚疫病田间抗性符合程度, 可用于分子标记辅助选择, 为抗病育种与分子标记辅助选择育种提供了科学依据。

关键词: 马铃薯; 晚疫病; 田间抗性; 广谱抗性基因; 分子标记

Detection of Late blight Broad-spectrum *Rpi* Gene Markers and Field Verification of Resistance in 255 Potato Germplasm

LI Kun¹, GUO Hua-chun^{1,2}

(¹ Tuber and Root Crop Research Institute, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201; Yunnan Engineering Research Center of Tuber and Root Crop Bio-breeding and Healthy Seed Propagation, Kunming 650201)

Abstract: Potato (*Solanum tuberosum* L.) is the third most important food crop in Yunnan Province, China. Late blight has always been a devastating disease in potato production. Use of resistant varieties is the most fundamental and effective way to control the disease. In this study, screening of broad-spectrum *Rpi* genes using molecular markers and evaluation of late blight resistance upon field inoculation were conducted in 255 potato genotypes. The results showed that 69, 53, 51, 12, 23 and 76 varieties (lines) were detected with resistance genes *R8*, *RB*, *Rpi-blb2*, *Rpi-sto1*, *Rpi-sto1* and *Rpi-vnt1.1*, respectively. Eighty-one of the varieties (lines) were found stacking multiple *Rpi* genes, and 77 of them were collected from CIP. Gained from field resistance tests, 68, 35, 68 and 84 varieties (lines) were observed with high resistance, medium resistance, medium sensitivity and high sensitivity, respectively. Thirty-three and 60 genotypes that showed moderately resistance and highly resistance, respectively, were collected from CIP. The domestic germplasm was found with lower resistance and rare cases on stacking multiple *Rpi* genes. The gene *R8* largely contributed to the field resistance against late blight. *R8* via stacking with other *Rpi* genes can improve the degree of resistance compliance and field resistance. This study demonstrated that *R8* has a high degree of compatibility with field resistance to late blight and could be

收稿日期: 修回日期: 网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为马铃薯遗传育种, E-mail: 2976568099@qq.com

通信作者: 郭华春, 研究方向为薯类作物学研究, E-mail: ynghe@126.com

基金项目: 云南省科技计划项目重大科技专项(202102AE090018); 国家产业技术体系(CARS-09-15P)

Foundation projects: Major science and technology project of Yunnan Province (202102AE090018); National industrial technology system of China (CARS-09-15P)

used for marker assisted selection, which has implication for the future popularization and application of new varieties (lines) and resistance breeding in Yunnan Province.

Key words: Potato; Late blight; Field Resistance; Broad-spectrum Resistant Gene; Molecular Marker

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是重要的非谷类粮食作物，已在世界各国广泛种植；我国已成为全球第一马铃薯生产大国，种植面积和产量均稳居世界第一。马铃薯在我国各个生态区域均有种植，尤其是在贫困地区的种植面积较大，在保障粮食安全和脱贫攻坚战中发挥了重要作用^[1]。晚疫病是马铃薯生产中的毁灭性病害，潜在产量损失在 20%-30%，严重年份高达 50%以上，部分地区甚至绝收，已成为马铃薯产业发展的重要限制因素之一^[2]。

目前，晚疫病防治仍以化学药剂防治为主，不仅增加生产成本，还威胁人体健康和污染环境^[3]。防治晚疫病最优策略是种植抗性品种，育种家们最初使用来自墨西哥六倍体野生种 *S.demissum* 的抗性 (*Rpi*, Resistance *Phytophthora infestans*) 基因 *R1-R11* 作为抗性来源，并开发了 *R1*、*R2*、*R3a*、*R3b*、*R8*、*R10* 的分子标记用于晚疫病分子标记辅助选择育种 (MAS, Marker-assisted selection) ^[4-7]。*R1-R11* 中除 *R8* 为广谱 *Rpi* 基因外，其余均为主效 *Rpi* 基因，随着病原小种快速变化，主效 *Rpi* 基因均已被克服^[6,8]。为此，育种家们开始聚焦于广谱 *Rpi* 基因，并从 *S.bulbocastanum* 克隆了第一个广谱 *Rpi* 基因 *RB/Rpi-blb1*，随后陆续从 *S.bulbocastanum* 克隆了广谱 *Rpi* 基因 *Rpi-blb2*、*Rpi-blb3*，从 *S.stoloniferum* 克隆了 *Rpi-sto1*，从 *S.venturii* 克隆 *Rpi-vnt1.1*，它们均为广谱 *Rpi* 基因^[8-13]。随后便开发了它们的分子标记，并用于 MAS，极大提高了晚疫病抗性育种效率^[14-15]。

马铃薯为云南省第三大粮食作物，云南独特的气候条件使得马铃薯周年均可种植，但晚疫病发病情况严重，同时病原群体变异快、致病性强，大部分主栽品种已经丧失晚疫病抗性^[16-17]。因此，选育和推广新的抗性品种对云南省马铃薯产业发展至关重要。此前，我们已对 140 份省内外品种（品系）及地方品种进行了 *R1*、*R2*、*R3b* 基因的分子标记筛选，并选出多抗亲本用于育种^[18]。此后，又从国际马铃薯中心（CIP, International Potato Centre）引进了一批新种质，也选出一批新品种（品系），极大丰富了种质资源。据报道 *R8* 基因具有较强田间抗性，能够显著延迟晚疫病发病时间，国内外大部分抗性材料均含 *R8* 基因；*RB* 能够延缓晚疫病的病斑发展，对多种病原小种具有抗性，且对国内材料贡献了较高晚疫病抗性；*Rpi-blb2* 具有较强田间抗性，特别是与 *RB* 基因结合时；*Rpi-blb3*、*Rpi-sto1* 和 *Rpi-vnt1.1* 的 *Desiree* 转基因植株对我国大部分晚疫病病原小种具有抗性；*R8*、*RB*、*Rpi-blb2*、*Rpi-vnt1.1* 对我国的两个“超级小种”（HB1501 与 HN1602）具有抗性^[12,19-22]。本研究选择这 6 个广谱 *Rpi* 基因已报道的分子标记，分析它们在 255 份材料中的组成分布，结合田间晚疫病抗性鉴定，明确这些分子标记的抗性符合程度并筛选出抗病种质，可为后期新品种的推广、布局，及抗性育种提供理论依据，此外还可为挖掘新的抗病相关基因提供新的研究材料。

1 材料与方法

1.1 试验材料及取样

供试材料为云南农业大学薯类研究所收集引进的 255 份马铃薯种质（表 1），来源包括 CIP、地方品种、云南省主栽品种及自育品系。试验种薯为供试材料组培苗于 2021 年繁殖，2022 年 4 月种植于云南农业大学后山试验地，每份材料种植 5 株，以大西洋为感病对照。供试材料组培苗用于 DNA 提取。

表 1 255 份供试材料

Table1 255 potato materials used in the study

序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源
No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin
1	300055.32	国际马铃薯中心	4	300135.14	国际马铃薯中心	7	301623.15	国际马铃薯中心
2	300063.9	国际马铃薯中心	5	300135.3	国际马铃薯中心	8	301624.95	国际马铃薯中心
3	300065.4	国际马铃薯中心	6	300137.31	国际马铃薯中心	9	301026.23	国际马铃薯中心
表 1（续）								
序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源

No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin
10	301037.85	国际马铃薯中心	51	391046.14	国际马铃薯中心	93	394898.13	国际马铃薯中心
11	301041.26	国际马铃薯中心	52	391065.81	国际马铃薯中心	94	394899.5	国际马铃薯中心
12	301044.36	国际马铃薯中心	53	391580.30	国际马铃薯中心	95	394900.1	国际马铃薯中心
13	301045.74	国际马铃薯中心	54	391585.179	国际马铃薯中心	96	395011.2	国际马铃薯中心
14	301055.53	国际马铃薯中心	55	291585.5	国际马铃薯中心	97	395015.6	国际马铃薯中心
15	301056.54	国际马铃薯中心	56	391691.96	国际马铃薯中心	98	395017.14	国际马铃薯中心
16	302498.70	国际马铃薯中心	57	392025.7	国际马铃薯中心	99	395017.227	国际马铃薯中心
17	303381.106	国际马铃薯中心	58	392285.72	国际马铃薯中心	100	395017.229	国际马铃薯中心
18	303381.30	国际马铃薯中心	59	392633.64	国际马铃薯中心	101	395017.242	国际马铃薯中心
19	304347.6	国际马铃薯中心	60	392634.49	国际马铃薯中心	102	395037.107	国际马铃薯中心
20	304349.8	国际马铃薯中心	61	392637.10	国际马铃薯中心	103	395077.12	国际马铃薯中心
21	304350.18	国际马铃薯中心	62	392639.34	国际马铃薯中心	104	395084.9	国际马铃薯中心
22	304350.78	国际马铃薯中心	63	392657.8	国际马铃薯中心	105	395096.2	国际马铃薯中心
23	304351.109	国际马铃薯中心	64	392821.1	国际马铃薯中心	106	395109.29	国际马铃薯中心
24	304351.31	国际马铃薯中心	65	393075.54	国际马铃薯中心	108	395111.13	国际马铃薯中心
25	304366.46	国际马铃薯中心	67	393077.54	国际马铃薯中心	109	395112.19	国际马铃薯中心
26	304368.22	国际马铃薯中心	68	393079.24	国际马铃薯中心	110	395112.32	国际马铃薯中心
27	304371.20	国际马铃薯中心	69	393079.4	国际马铃薯中心	111	395112.36	国际马铃薯中心
28	304371.58	国际马铃薯中心	70	393083.2	国际马铃薯中心	112	395112.6	国际马铃薯中心
29	304387.17	国际马铃薯中心	71	393084.31	国际马铃薯中心	113	395123.6	国际马铃薯中心
30	304387.92	国际马铃薯中心	72	393220.54	国际马铃薯中心	114	395169.17	国际马铃薯中心
31	304394.56	国际马铃薯中心	73	393242.50	国际马铃薯中心	115	395445.16	国际马铃薯中心
32	304399.15	国际马铃薯中心	74	393248.55	国际马铃薯中心	116	395446.1	国际马铃薯中心
33	304399.5	国际马铃薯中心	75	393280.57	国际马铃薯中心	117	395448.1	国际马铃薯中心
34	304405.42	国际马铃薯中心	76	393280.82	国际马铃薯中心	118	396004.225	国际马铃薯中心
35	304406.31	国际马铃薯中心	77	393284.39	国际马铃薯中心	119	396004.263	国际马铃薯中心
36	374080.5	国际马铃薯中心	78	393339.242	国际马铃薯中心	120	396004.337	国际马铃薯中心
37	377744.1	国际马铃薯中心	79	393349.68	国际马铃薯中心	121	396008.104	国际马铃薯中心
38	380011.12	国际马铃薯中心	80	393371.157	国际马铃薯中心	122	396009.240	国际马铃薯中心
39	380496.6	国际马铃薯中心	81	800923	国际马铃薯中心	123	396009.258	国际马铃薯中心
40	381178.14	国际马铃薯中心	82	393371.58	国际马铃薯中心	124	396012.266	国际马铃薯中心
41	381379.12	国际马铃薯中心	83	393382.44	国际马铃薯中心	125	396018.241	国际马铃薯中心
42	381381.9	国际马铃薯中心	84	393385.39	国际马铃薯中心	126	396023.109	国际马铃薯中心
43	381403.16	国际马铃薯中心	85	393385.47	国际马铃薯中心	127	396026.101	国际马铃薯中心
44	384321.3	国际马铃薯中心	86	393399.7	国际马铃薯中心	128	396026.103	国际马铃薯中心
45	384866.5	国际马铃薯中心	87	393536.13	国际马铃薯中心	129	396027.205	国际马铃薯中心
46	385558.2	国际马铃薯中心	88	393617.1	国际马铃薯中心	130	396031.108	国际马铃薯中心
47	387164.4	国际马铃薯中心	89	394223.19	国际马铃薯中心	131	396031.119	国际马铃薯中心
48	389746.2	国际马铃薯中心	90	394223.9	国际马铃薯中心	132	396033.102	国际马铃薯中心
49	391002.6	国际马铃薯中心	91	394638.3	国际马铃薯中心	133	396034.103	国际马铃薯中心
50	391011.17	国际马铃薯中心	92	394895.7	国际马铃薯中心	134	396034.268	国际马铃薯中心

表 1（续）

序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源
----	------	----	----	------	----	----	------	----

No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin
135	396036.201	国际马铃薯中心	176	398190.605	国际马铃薯中心	217	黑美人	地方品种
136	396037.215	国际马铃薯中心	177	398190.615	国际马铃薯中心	218	老鼠洋芋	地方品种
137	396038.101	国际马铃薯中心	178	398190.735	国际马铃薯中心	219	格杂红	地方品种
138	396038.105	国际马铃薯中心	179	398192.41	国际马铃薯中心	220	红玫瑰	地方品种
139	396038.107	国际马铃薯中心	180	398192.553	国际马铃薯中心	221	宣秀	地方品种
140	396043.226	国际马铃薯中心	181	398192.592	国际马铃薯中心	222	丽薯 6 号	云南省主栽品种
141	396046.105	国际马铃薯中心	182	398193.158	国际马铃薯中心	223	合作 88	云南省主栽品种
142	396063.1	国际马铃薯中心	183	398193.650	国际马铃薯中心	224	青薯 9 号	云南省主栽品种
143	396063.16	国际马铃薯中心	184	398201.510	国际马铃薯中心	225	大西洋	云南省主栽品种
144	396180.22	国际马铃薯中心	185	398208.29	国际马铃薯中心	226	滇薯 1418	自育品系
145	396240.2	国际马铃薯中心	186	398208.505	国际马铃薯中心	227	滇薯 1208	自育品系
146	396240.23	国际马铃薯中心	187	398208.620	国际马铃薯中心	228	滇薯 1428	自育品系
147	396241.4	国际马铃薯中心	188	398208.670	国际马铃薯中心	229	101-2	自育品系
148	396244.12	国际马铃薯中心	189	399001.44	国际马铃薯中心	230	1131	自育品系
149	396268.1	国际马铃薯中心	190	399004.19	国际马铃薯中心	231	1153	自育品系
150	396268.9	国际马铃薯中心	191	399048.24	国际马铃薯中心	232	1214	自育品系
151	396269.14	国际马铃薯中心	192	399049.14	国际马铃薯中心	233	14-12T19	自育品系
152	396269.16	国际马铃薯中心	193	399049.16	国际马铃薯中心	234	14-18A	自育品系
153	396272.12	国际马铃薯中心	194	399049.22	国际马铃薯中心	235	14-6T8	自育品系
154	396272.18	国际马铃薯中心	195	399053.11	国际马铃薯中心	236	162-2	自育品系
155	396272.2	国际马铃薯中心	196	399053.15	国际马铃薯中心	237	17-2	自育品系
156	396272.21	国际马铃薯中心	197	399062.118	国际马铃薯中心	238	19(2)-5D1	自育品系
157	396272.37	国际马铃薯中心	198	399067.14	国际马铃薯中心	239	2012-20-5D1	自育品系
158	396273.48	国际马铃薯中心	199	399067.22	国际马铃薯中心	240	21-1	自育品系
159	396285.1	国际马铃薯中心	200	399072.11	国际马铃薯中心	241	21-3	自育品系
160	397006.18	国际马铃薯中心	201	399072.28	国际马铃薯中心	242	27-1	自育品系
161	397012.20	国际马铃薯中心	202	399073.23	国际马铃薯中心	243	30-1	自育品系
162	397039.53	国际马铃薯中心	203	399075.32	国际马铃薯中心	244	34-2	自育品系
163	397054.3	国际马铃薯中心	204	399075.7	国际马铃薯中心	245	3S-133-01	自育品系
164	397060.19	国际马铃薯中心	205	399078.11	国际马铃薯中心	246	1520	自育品系
165	398098.205	国际马铃薯中心	206	399079.22	国际马铃薯中心	247	55-4A	自育品系
166	398098.231	国际马铃薯中心	207	399083.4	国际马铃薯中心	248	6-1	自育品系
167	398098.570	国际马铃薯中心	208	399085.17	国际马铃薯中心	249	DL3	自育品系
168	398098.65	国际马铃薯中心	209	399085.23	国际马铃薯中心	250	1002-1	自育品系
169	398180.144	国际马铃薯中心	210	399085.30	国际马铃薯中心	251	14013-28	自育品系
170	398190.112	国际马铃薯中心	211	694474.16	国际马铃薯中心	252	14013-35	自育品系
171	398190.200	国际马铃薯中心	212	694474.33	国际马铃薯中心	253	14013-66	自育品系
172	398190.404	国际马铃薯中心	213	720072	国际马铃薯中心	254	14013-6-L1	自育品系
173	398190.523	国际马铃薯中心	214	800048	国际马铃薯中心	255	14013-127	自育品系
174	398190.530	国际马铃薯中心	215	I-1039	国际马铃薯中心			
175	398190.571	国际马铃薯中心	216	I-1085	国际马铃薯中心			
序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源
No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin

1	D1	国际马铃薯中心	9	D9	国际马铃薯中心	17	D17	国际马铃薯中心
2	D2	国际马铃薯中心	10	D10	国际马铃薯中心	18	D18	国际马铃薯中心
3	D3	国际马铃薯中心	11	D11	国际马铃薯中心	19	D19	国际马铃薯中心
4	D4	国际马铃薯中心	12	D12	国际马铃薯中心	20	D20	国际马铃薯中心
5	D5	国际马铃薯中心	13	D13	国际马铃薯中心	21	D21	国际马铃薯中心
6	D6	国际马铃薯中心	14	D14	国际马铃薯中心	22	D22	国际马铃薯中心
7	D7	国际马铃薯中心	15	D15	国际马铃薯中心	23	D23	国际马铃薯中心
8	D8	国际马铃薯中心	16	D16	国际马铃薯中心	24	D24	国际马铃薯中心

表 1（续）

序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源
No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin
25	D25	国际马铃薯中心	66	D66	国际马铃薯中心	107	D107	国际马铃薯中心
26	D26	国际马铃薯中心	67	D67	国际马铃薯中心	108	D108	国际马铃薯中心
27	D27	国际马铃薯中心	68	D68	国际马铃薯中心	109	D109	国际马铃薯中心
28	D28	国际马铃薯中心	69	D69	国际马铃薯中心	110	D110	国际马铃薯中心
29	D29	国际马铃薯中心	70	D70	国际马铃薯中心	111	D111	国际马铃薯中心
30	D30	国际马铃薯中心	71	D71	国际马铃薯中心	112	D112	国际马铃薯中心
31	D31	国际马铃薯中心	72	D72	国际马铃薯中心	113	D113	国际马铃薯中心
32	D32	国际马铃薯中心	73	D73	国际马铃薯中心	114	D114	国际马铃薯中心
33	D33	国际马铃薯中心	74	D74	国际马铃薯中心	115	D115	国际马铃薯中心
34	D34	国际马铃薯中心	75	D75	国际马铃薯中心	116	D116	国际马铃薯中心
35	D35	国际马铃薯中心	76	D76	国际马铃薯中心	117	D117	国际马铃薯中心
36	D36	国际马铃薯中心	77	D77	国际马铃薯中心	118	D118	国际马铃薯中心
37	D37	国际马铃薯中心	78	D78	国际马铃薯中心	119	D119	国际马铃薯中心
38	D38	国际马铃薯中心	79	D79	国际马铃薯中心	120	D120	国际马铃薯中心
39	D39	国际马铃薯中心	80	D80	国际马铃薯中心	121	D121	国际马铃薯中心
40	D40	国际马铃薯中心	81	D81	国际马铃薯中心	122	D122	国际马铃薯中心
41	D41	国际马铃薯中心	82	D82	国际马铃薯中心	123	D123	国际马铃薯中心
42	D42	国际马铃薯中心	83	D83	国际马铃薯中心	124	D124	国际马铃薯中心
43	D43	国际马铃薯中心	84	D84	国际马铃薯中心	125	D125	国际马铃薯中心
44	D44	国际马铃薯中心	85	D85	国际马铃薯中心	126	D126	国际马铃薯中心
45	D45	国际马铃薯中心	86	D86	国际马铃薯中心	127	D127	国际马铃薯中心
46	D46	国际马铃薯中心	87	D87	国际马铃薯中心	128	D128	国际马铃薯中心
47	D47	国际马铃薯中心	88	D88	国际马铃薯中心	129	D129	国际马铃薯中心
48	D48	国际马铃薯中心	89	D89	国际马铃薯中心	130	D130	国际马铃薯中心
49	D49	国际马铃薯中心	90	D90	国际马铃薯中心	131	D131	国际马铃薯中心
50	D50	国际马铃薯中心	91	D91	国际马铃薯中心	132	D132	国际马铃薯中心
51	D51	国际马铃薯中心	92	D92	国际马铃薯中心	133	D133	国际马铃薯中心
52	D52	国际马铃薯中心	93	D93	国际马铃薯中心	134	D134	国际马铃薯中心
53	D53	国际马铃薯中心	94	D94	国际马铃薯中心	135	D135	国际马铃薯中心
54	D54	国际马铃薯中心	95	D95	国际马铃薯中心	136	D136	国际马铃薯中心
55	D55	国际马铃薯中心	96	D96	国际马铃薯中心	137	D137	国际马铃薯中心
56	D56	国际马铃薯中心	97	D97	国际马铃薯中心	138	D138	国际马铃薯中心
57	D57	国际马铃薯中心	98	D98	国际马铃薯中心	139	D139	国际马铃薯中心

58	D58	国际马铃薯中心	99	D99	国际马铃薯中心	140	D140	国际马铃薯中心
59	D59	国际马铃薯中心	100	D100	国际马铃薯中心	141	D141	国际马铃薯中心
60	D60	国际马铃薯中心	101	D101	国际马铃薯中心	142	D142	国际马铃薯中心
61	D61	国际马铃薯中心	102	D102	国际马铃薯中心	143	D143	国际马铃薯中心
62	D62	国际马铃薯中心	103	D103	国际马铃薯中心	144	D144	国际马铃薯中心
63	D63	国际马铃薯中心	104	D104	国际马铃薯中心	145	D145	国际马铃薯中心
64	D64	国际马铃薯中心	105	D105	国际马铃薯中心	146	D146	国际马铃薯中心
65	D65	国际马铃薯中心	106	D106	国际马铃薯中心	147	D147	国际马铃薯中心

表 1（续）

序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源	序号	材料名称	来源
No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin	No.	Accession	Origin
148	D148	国际马铃薯中心	184	D184	国际马铃薯中心	220	红玫瑰	地方品种
149	D149	国际马铃薯中心	185	D185	国际马铃薯中心	221	宣秀	地方品种
150	D150	国际马铃薯中心	186	D186	国际马铃薯中心	222	丽薯 6 号	云南省主栽品种
151	D151	国际马铃薯中心	187	D187	国际马铃薯中心	223	合作 88	云南省主栽品种
152	D152	国际马铃薯中心	188	D188	国际马铃薯中心	224	青薯 9 号	云南省主栽品种
153	D153	国际马铃薯中心	189	D189	国际马铃薯中心	225	大西洋	云南省主栽品种
154	D154	国际马铃薯中心	190	D190	国际马铃薯中心	226	滇薯 1418	自育品系
155	D155	国际马铃薯中心	191	D191	国际马铃薯中心	227	滇薯 1208	自育品系
156	D156	国际马铃薯中心	192	D192	国际马铃薯中心	228	滇薯 1428	自育品系
157	D157	国际马铃薯中心	193	D193	国际马铃薯中心	229	101-2	自育品系
158	D158	国际马铃薯中心	194	D194	国际马铃薯中心	230	1131	自育品系
159	D159	国际马铃薯中心	195	D195	国际马铃薯中心	231	1153	自育品系
160	D160	国际马铃薯中心	196	D196	国际马铃薯中心	232	1214	自育品系
161	D161	国际马铃薯中心	197	D197	国际马铃薯中心	233	14-12T19	自育品系
162	D162	国际马铃薯中心	198	D198	国际马铃薯中心	234	14-18A	自育品系
163	D163	国际马铃薯中心	199	D199	国际马铃薯中心	235	14-6T8	自育品系
164	D164	国际马铃薯中心	200	D200	国际马铃薯中心	236	162-2	自育品系
165	D165	国际马铃薯中心	201	D201	国际马铃薯中心	237	17-2	自育品系
166	D166	国际马铃薯中心	202	D202	国际马铃薯中心	238	19(2)-5D1	自育品系
167	D167	国际马铃薯中心	203	D203	国际马铃薯中心	239	2012-20-5D1	自育品系
168	D168	国际马铃薯中心	204	D204	国际马铃薯中心	240	21-1	自育品系
169	D169	国际马铃薯中心	205	D205	国际马铃薯中心	241	21-3	自育品系
170	D170	国际马铃薯中心	206	D206	国际马铃薯中心	242	27-1	自育品系
171	D171	国际马铃薯中心	207	D207	国际马铃薯中心	243	30-1	自育品系
172	D172	国际马铃薯中心	208	D208	国际马铃薯中心	244	34-2	自育品系
173	D173	国际马铃薯中心	209	D209	国际马铃薯中心	245	3S-133-01	自育品系
174	D174	国际马铃薯中心	210	D210	国际马铃薯中心	246	1520	自育品系
175	D175	国际马铃薯中心	211	D211	国际马铃薯中心	247	55-4A	自育品系
176	D176	国际马铃薯中心	212	D212	国际马铃薯中心	248	6-1	自育品系
177	D177	国际马铃薯中心	213	D213	国际马铃薯中心	249	DL3	自育品系
178	D178	国际马铃薯中心	214	D214	国际马铃薯中心	250	1002-1	自育品系
179	D179	国际马铃薯中心	215	I-1039	国际马铃薯中心	251	14013-28	自育品系
180	D180	国际马铃薯中心	216	I-1085	国际马铃薯中心	252	14013-35	自育品系

181	D181	国际马铃薯中心	217	黑美人	地方品种	253	14013-66	自育品系
182	D182	国际马铃薯中心	218	老鼠洋芋	地方品种	254	14013-6-L1	自育品系
183	D183	国际马铃薯中心	219	格杂红	地方品种	255	14013-127	自育品系

1.2 基因组 DNA 提取及广谱 *Rpi* 基因分子标记检测

组培苗 30 天苗龄时取顶部茎叶，采用 CTAB 法^[23]提取基因组 DNA。基因组 DNA 质量用 1%琼脂糖凝胶电泳检测，基因组 DNA 样品保存于-20℃冰箱。

6 个广谱 *Rpi* 基因分子标记信息见表 2，由上海捷瑞生物工程有限公司合成。PCR 反应体系 10μL：5μL 2×Hieff® PCR Master Mix，0.4μL 10μmol·L⁻¹ 引物，1μL DNA 模板，ddH₂O 补足 10μL。PCR 扩增程序：94℃ 预变形 5min，（94℃ 变性 30s，59-65℃ 退火 30s，72℃ 延伸 20-54s）30 个循环，72℃ 延伸 10min。PCR 产物 4℃ 保存，取 5μL 产物与 2μL 5×Loading Buffer 混匀，通过 1.0%琼脂糖凝胶电泳检测，在紫外灯下观察并记录结果。

表 2 广谱 *Rpi* 基因分子标记

Table 2 Molecular markers of broad-spectrum *Rpi* gene

基因	标记名称	引物序列 (5'→3')	退火温度/℃	产物大小/bp	参考文献
Gene	Marker name	Primer sequence	Annealing temperature	Product size	References
<i>R8</i>	R8-Fd	CTGGCGCTGGTTTTGCTATGC	59	682	[7]
	R8-Fd	TCTCTTCGACTTCTTCTTACGAGGTCTA			
<i>RB</i>	RB-629 F	GAATCAAATTATCCACCCCAACTTTTAAAT	55	629	[13]
	RB-629 R	CAAGTATTGGGAGGACTGAAAGGT			
<i>Rpi-blb2</i>	BLB2F	GGACTGGGTAACGACAATCC	58	774	[11]
	BLB2R	GCATTAGGGGAACCTCGTGCT			
<i>Rpi-blb3</i>	Rpi-blb3 F	AGCTTTTTGAGTGTGTAATTGG	63.5	305	[12]
	Rpi-blb3 R	GTAACACTACGGACTCGAGGG			
<i>Rpi-vnt1.1</i>	Rpi-vnt1.1 F	CCTTCCTCATCCTCACATTTAG	60	302	[12]
	Rpi-vnt1.1 R	CTCATCTAATAGATCCTCCAC			
<i>Rpi-sto1</i>	Rpi-sto1 F	ACCAAGGCCACAAGATTCTC	65	890	[12]
	Rpi-sto1 R	CCTGCGGTTTCGGTTAATACA			

1.3 晚疫病田间抗性鉴定

采用田间病圃自然发病，病圃四周种植大西洋作为侵染源。所有植株进入花期后，每天观察晚疫病发病情况，采用病情指数法来计算病情指数^[24]。病情指数计算公式为：病情指数=Σ（各级病株数×相对病级数值）/（调查总株数×9）×100，分级标准为：0 级，无病斑；1 级，病斑面积占整个叶面积 5%以下；3 级，病斑面积占整个叶面积 6%~10%；5 级，病斑面积占整个叶面积 11%~20%；7 级，病斑面积占整个叶面积 21%~50%；9 级，病斑面积占整个叶面积 50%以上。当大西洋全部植株的病级达 9 级时开始调查，此后每隔 6 天调查一次，共记 5 次，病情指数以 5 次调查平均值计算。抗病性级别标准参照刘勋^[25]等的方法，病情指数低于 30 为高抗（HR，Highly resistance），病情指数 31~50 为中抗（MR，Moderately resistance），病情指数 51~70 为中感（MS，Moderately susceptible），病情指数 70 以上为高感（HS，Highly susceptible）。

1.4 数据分析

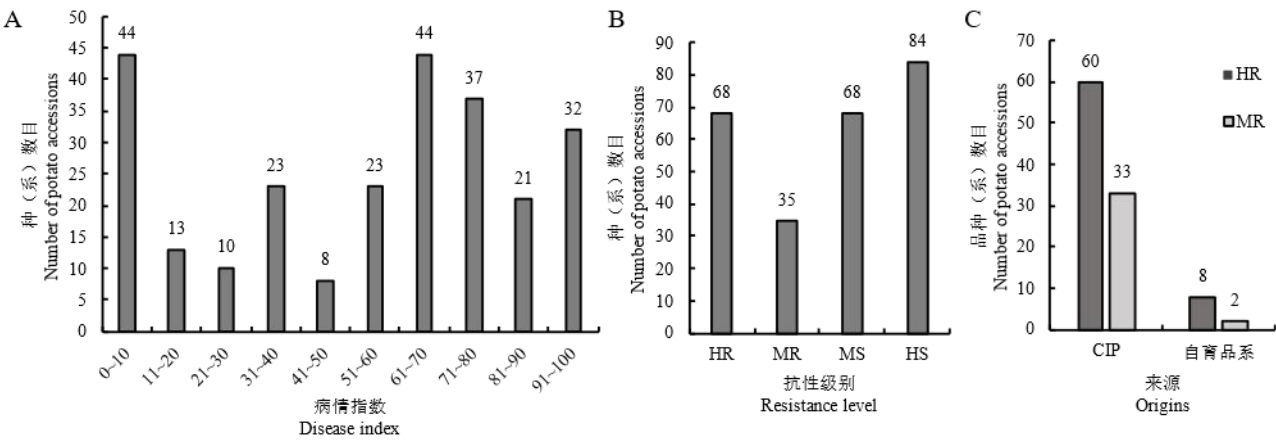
采用 Excel 2019 统计、分析数据。

2 结果与分析

2.1 田间晚疫病抗性鉴定结果

255 份材料间平均病情指数差异显著（图 1A）。平均病情指数 0~10 与 61~70 间材料份数最多，均为 44 份；其后为 71~80 与 91~100 间，分别有 37 与 32 份；31~40 与 51~60 间材料均为 23 份，81~90 间材料数目有 21 份；11~20、21~30 与 41~50 间材料份数较少，分别有 13、10 和 8 份。抗性分级结果图 1B 所示，高感、中感、中抗及高抗材料分别有 84（32.9%）、68（26.7%）、35（13.7%）和 68 份（26.7%）。

分析抗性材料来源（图 1C），发现 68 份高抗材料中 60 份来源于 CIP，8 份为自育品系；35 份中抗材料中 33 份来源于 CIP，2 份为自育品系；地方品种和云南主栽品种中均无抗性品种。表明国内晚疫病抗性种质缺乏，需引进国外高抗种质用于抗病育种。



A: 病情指数分布; B: 田间抗性分级; C: 抗病材料来源

A: Disease index distribution; B: Field resistance classification; C: Source of disease-resistant germplasms

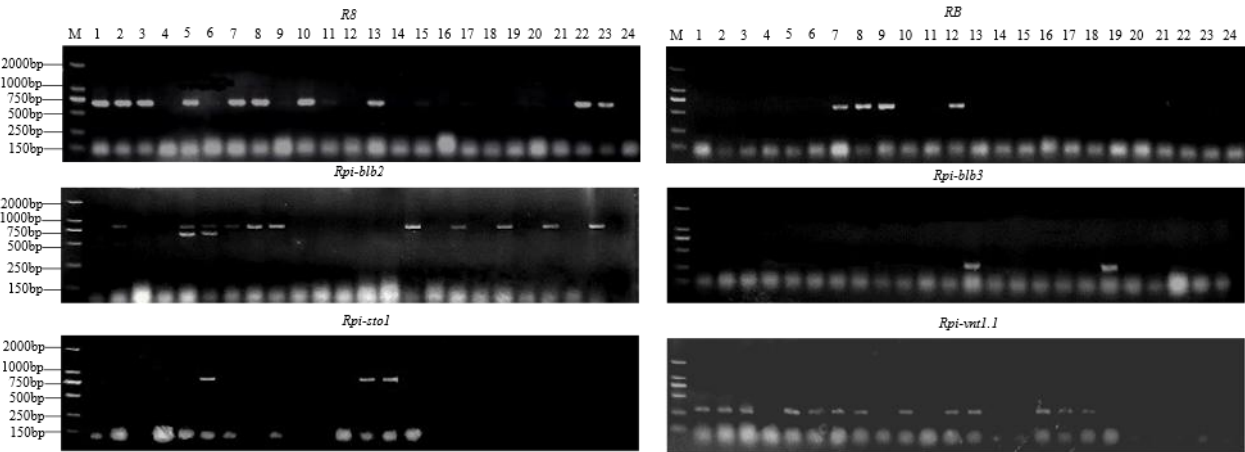
图 1 晚疫病田间抗性鉴定结果

Fig. 1 Evaluation results of field resistance to late blight

2.2 广谱 *Rpi* 基因 *R8*、*RB*、*Rpi-blb2*、*Rpi-blb3*、*Rpi-vnt1.1*、*Rpi-sto1* 分子标记检测

用表 2 中的 6 对引物分别检测 255 份材料的 *R8*、*RB*、*Rpi-blb2*、*Rpi-blb3*、*Rpi-vnt1.1*、*Rpi-sto1* 分子标记，结果如图 2 所示。含 *R8* 分子标记材料可扩增出 682bp 大小特异片段，含 *RB* 分子标记材料可扩增出 629bp 大小特异片段，含 *Rpi-blb3* 分子标记材料可扩增出 305bp 大小特异片段，含 *Rpi-sto1* 分子标记材料可扩增出 890bp 大小特异片段，含 *Rpi-vnt1.1* 分子标记材料可扩增出 302bp 大小特异片段。含 *Rpi-blb2* 分子标记材料可扩增出二个片段，上部条带为 774bp 大小目标条带，下部条带为该材料中 *Rpi-blb2* 的同源基因。

从 6 个广谱 *Rpi* 基因分子标记检测结果来看（图 3A），255 份材料中，含 *Rpi-vnt1.1* 分子标记材料最多，有 75 份；其后依次是含 *R8* 分子标记、*RB* 分子标记、*Rpi-blb2* 分子标记和 *Rpi-sto1* 分子标记，分别有 69 份、53 份、51 份和 23 份；含 *Rpi-blb3* 分子标记材料最少，仅 12 份。从含广谱 *Rpi* 基因分子标记数量来看（图 3B），含单个或不含广谱 *Rpi* 基因分子标记材料最多，分别有 91 份和 83 份，占比 35.7%和 32.5%；其次是含 2 个与 3 个广谱 *Rpi* 基因分子标记材料，分别有 56 份和 19 份，占比 22.0%和 7.4%；含 4 个广谱 *Rpi* 基因分子标记的材料最少，仅 6 份，占 2.4%。

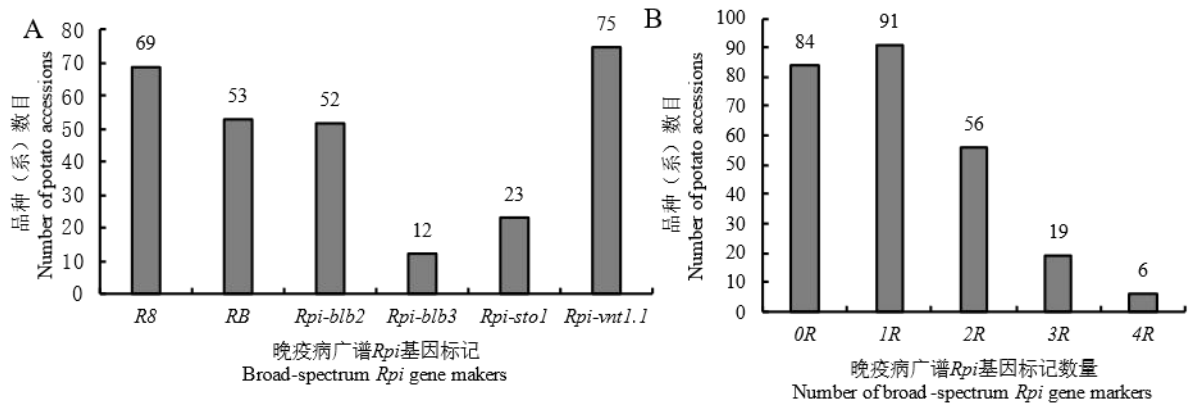


M: BM 2000+ DNA Marker; 1-23: 检测的部分材料; 24: 阴性对照

M: BM 2000+ DNA Marker; lane 1-23: Parts of genotypes; lane 24: negative control

图 2 马铃薯种质资源中 6 个广谱 *Rpi* 基因的标记检测

Fig. 2 Detection of broad-spectrum *Rpi* gene marker in potato germplasms



A: 单个广谱 *Rpi* 基因分子标记分布; B: 广谱 *Rpi* 基因分子标记个数分布

A: Distribution of broad-spectrum *Rpi* gene markers; B: Distribution of broad-spectrum *Rpi* gene marker numbers

图 3 马铃薯广谱 *Rpi* 基因分子标记检测

Fig.3 Molecular marker screening of broad-spectrum *Rpi* genes in potatoes

2.3 晚疫病田间抗性与广谱 *Rpi* 基因分子标记组成的关系

根据分子标记与田间抗性鉴定结果（表 3），发现 6 个广谱 *Rpi* 基因分子标记在抗性（高抗+中抗）和感材料（高感+中感）中均有分布。其中 *R8* 分子标记抗性符合程度最高为 91.3%，*RB*、*Rpi-blb2*、*Rpi-blb3*、*Rpi-sto1*、*Rpi-vnt1.1* 分子标记依次为 39.6%、40.4%、25.0%、43.5%、34.7%。除 *R8* 分子标记，其余分子标记的抗性符合程度均未达到 50%，说明 *R8* 分子标记可用于 MAS，而其余分子标记吻合程度较差，可进一步设计这些广谱 *Rpi* 基因的分子标记。

进一步分析含 *R8* 分子标记的材料，发现仅 *R8* 分子标记的含 31 份材料中有 2 份高感与 2 份中感材料，含 *R8* 分子标记和其它 1 个分子标记的 22 材料中有 2 份中感材料，而含 *R8* 分子标记和其它 2 个以上分子标记的 16 份材料除 1 份中抗外，其余均为高抗材料。同时 14013-28、14013-35、14013-66、14013-6-L1、14013-127 源于 1002-1 与日本引进品系 J2 的杂交，可发现高抗 1002-1 含 *R8* 分子标记，其后代含 *R8* 分子标记的 14013-28、14013-66、14013-127 均高抗晚疫病；而 14013-35 与 14013-6-L1 不含 *R8* 分子标记则易感晚疫病。说明 *R8* 分子标记有无与田间晚疫病抗性符合程度较高，尤其是在与其它 *Rpi* 基因分子标记相结合时，*R8* 遗传给后代也能保持较高抗性，可将该 *R8* 分子标记用于 MAS。

同时从供试材料广谱 *Rpi* 基因分子标记组成来看（表 3），含 4 个广谱 *Rpi* 基因分子标记材料有 6 份，均来于 CIP；含 3 个广谱 *Rpi* 基因分子标记材料有 19 份，17 份源于 CIP，2 份源于自育品系；含 2 个广谱 *Rpi* 基因分子标记材料有 56 份，54 份源于 CIP，2 份源于自育品系；含单个广谱 *Rpi* 基因分子标记材料有 91 份；84 份材料未检测到任何广谱 *Rpi* 基因分子标记。地方品种和云南主栽品种除合作 88 检测到 *RB* 分子标记外，其余材料均未检测到任何广谱 *Rpi* 基因分子标记。说明国内大部分材料缺乏广谱 *Rpi* 基因，而含多个广谱 *Rpi* 基因材料大部分来源于 CIP。

表 3 广谱 *Rpi* 基因分子标记与田间抗性鉴定结果

Table 3 Identification results of broad-spectrum *Rpi* gene marker and field resistance

类别	份数	比例 (%)	品种 (品系) 名称
Classification	Number	Percentage (%)	Name of variety (line)

无广谱 <i>Rpi</i> 基因分子标记	84	32.94	高抗: 396009.240, 396046.105, 512 中抗: 381379.12, 393083.2, 381381.9, 391691.96, 398208.505, 399001.44, 399048.24, 399072.11, 399075.32, 399075.7, 1153, 21-3 中感: 300137.31, 304347.6, 380011.12, 389746.2, 393242.50, 395448.1, 396031.119, 396038.101, 396063.16, 396244.12, 398190.605, 398192.592, 399085.17, 399085.23, 老鼠洋芋, 格杂红, 宣秀, 丽薯 6 号, 14-6T8, 2012-20-5D1, 21-1, 27-1, 30-1 高感: 304350.18, 304368.22, 304394.56, 304399.15, 381178.14, 800923, 393536.13, 394223.19, 394900.1, 395445.16, 395446.1, 396036.201, 396180.22, 396268.1, 396268.9, 396269.14, 396269.16, 396272.12, 396272.18, 396272.2, 396272.21, 396285.1, 397006.18, 397012.20, 397039.53, 398192.41, 398192.553, 398208.29, 694474.16, 694474.33, 720072, 800048, 黑美人, 红玫瑰, 青薯 9 号, 大西洋, 滇薯 1208, 1131, 1214, 162-2, 34-2, 3S-133-01, 55-4A, 6-1, DL3, 14013-6-L1
仅含 <i>R8</i> 分子标记	31	12.15	高抗: 391585.179, 392634.49, 392821.1, 393385.39, 393399.7, 395017.14, 395017.229, 395017.242, 395112.19, 395112.32, 395112.36, 395112.6, 395169.17, 396012.266, 396240.2, 396272.37, 398208.620, 398208.670, 滇薯 1418, 14-12T19, 14-18A, 1002-1, 14013-66 中抗: 394898.13, 398098.231, 395109.34, 398098.5 中感: 398098.65, 398190.112

表 3 (续)

类别	份数	比例 (%)	品种 (品系) 名称
Classification	Number	Percentage (%)	Name of variety (line)
仅含 <i>RB</i> 分子标记	11	4.31	高感: 396273.48, 398190.735 高抗: 398098.205, 398190.530, 398190.615 中感: 301026.23, 396018.241, 396031.108, 396038.105, 397060.19, 17-2 高感: 397054.3, 合作 88
仅含 <i>Rpi-blb2</i> 分子标记	20	7.84	高抗: 392025.7, 399062.118 中抗: 304351.109, 385558.2, 301055.53, 391065.81 中感: 304399.5, 391580.30, 393075.54, 393084.31, 393371.157 高感: 300135.14, 301041.26, 304349.8, 304387.92, 380496.6, 391046.14, 392639.34, 393339.242, 394899.5
仅含 <i>Rpi-blb3</i> 分子标记	4	1.57	中感: 399004.19, 399083.4, 399085.30, 1-1085
仅含 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	4	1.57	高抗: 1-1039 中感: 19(2)-5D1 高感: 304366.46, 滇薯 1428
仅含 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	20	7.84	高抗: 398180.144, 398190.200 中抗: 399079.22, 399072.28, 399078.11 中感: 301037.85, 395084.9, 396038.107, 399067.22 高感: 302498.70, 304371.20, 304371.58, 393077.54, 394638.3,

			396004.263, 396004.337, 398193.158, 398193.650, 398201.510, 399067.14
含 <i>R8</i> 和 <i>RB</i> 分子标记	7	2.74	高抗: 392657.8, 393385.47, 396063.1, 396240.23, 398190.404 中抗: 396026.103 中感: 398190.523
含 <i>R8</i> 和 <i>Rpi-blb2</i> 分子标记	6	2.35	高抗: 391585.5, 393248.55, 387164.4, 392285.72, 393371.58, 395011.2
含 <i>R8</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	1	0.39	高抗: 384321.3
含 <i>R8</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	8	3.14	高抗: 301624.95, 395015.6, 395109.29, 395123.6, 396043.226 中抗: 393079.4, 395111.13 中感: 398190.571
含 <i>RB</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	1	0.39	中感: 14013-35
含 <i>RB</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	15	5.88	中抗: 396026.101 中感: 303381.106, 396009.258, 396004.225, 396027.205, 396033.102, 396034.103, 396034.268, 396037.215, 101-2 高感: 304405.42, 395017.227, 395037.107, 395096.2, 396241.4
含 <i>Rpi-blb2</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	10	3.92	高抗: 301044.36 中感: 300055.32, 300063.9, 301623.15, 384866.5 高感: 304387.17, 391002.6, 392633.64, 393077.159, 394223.9
含 <i>Rpi-blb3</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	1	0.39	中抗: 381403.16
含 <i>Rpi-blb3</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	6	2.35	中抗: 399049.16, 399073.23 中感: 399053.11 高感: 399049.14, 399049.22, 399053.15
含 <i>Rpi-sto1</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	1	0.39	高感: 374080.5

表 3 (续)

类别	份数	比例 (%)	品种 (品系) 名称
Classification	Number	Percentage (%)	Name of variety (line)
含 <i>R8</i> 、 <i>RB</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	4	1.57	高抗: 393349.68, 393280.82, 14013-28, 14013-127
含 <i>R8</i> 、 <i>RB</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	4	1.57	中抗: 395077.12 高抗: 303381.30, 396008.104, 396023.109
含 <i>R8</i> 、 <i>Rpi-blb2</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	5	1.96	高抗: 393079.24, 393617.1, 394895.7, 391011.17, 393284.39
含 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-blb2</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	4	1.57	中感: 304351.31 高感: 301056.54, 304350.78, 304406.31
含 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-blb2</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	1	0.39	中感: 301045.74
含 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-sto1</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	1	0.39	中感: 300065.4
含 <i>R8</i> 、 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-blb2</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	2	0.78	高抗: 392637.10, 393220.54
含 <i>R8</i> 、 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-sto1</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	1	0.39	高抗: 393280.57
含 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-blb2</i> 、 <i>Rpi-sto1</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	2	0.78	中感: 393382.44 高感: 300135.3
含 <i>Rpi-blb2</i> 、 <i>Rpi-blb3</i> 、 <i>Rpi-sto1</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	1	0.39	高感: 377744.1

类别	份数	比例 (%)	品种 (品系) 名称
Classification	Number	Percentage (%)	Name of variety (line)

无广谱 <i>Rpi</i> 基因分子标记	84	32.94	高感: D21, D26, D31, D32, D40, D81, D87, D89, D95, D144, D115, D116, D135, D149, D150, D151, D152, D153, D154, D155, D156, D159, D160, D161, D162,
-----------------------	----	-------	---

表 3 (续)

类别	份数	比例 (%)	品种 (品系) 名称
Classification	Number	Percentage (%)	Name of variety (line)
仅含 <i>R8</i> 分子标记	31	12.15	D179, D180, D185, D211, D212, D213, D214, 1131, 1214, 162-2, 34-2, 3S-133-01, 55-4A, 6-1, DL3, 14013-6-L1, 黑美人, 红玫瑰, 青薯 9 号, 滇薯 1208, 大西洋
			中感: D6, D19, D38, D48, D73, D117, D131, D137, D143, D148, D176, D181, D208, D209, 14-6T8, 2012-20-5D1, 21-1, 27-1, 30-1, 老鼠洋芋, 格杂 红, 宣秀, 丽薯 6 号
			中抗: D41, D42, D56, D70, D186, D189, D191, D200, D203, D204, 1153, 21-3
			高抗: D122, D141, 1520
			高感: D158, D178 中感: D168, D170 中抗: D93, D166, D107, D167
仅含 <i>RB</i> 分子标记	11	4.31	高抗: D54, D60, D64, D84, D86, D98, D100, D101, D109, D110, D111, D112, D114, D124, D145, D157, D187, D188, 滇薯 1418, 1002-1, 14-12T19, 14-18A, 14013-66
			高感: D163, 合作 88 中感: D9, D164, D125, D130, D138, 17-2 高抗: D165, D174, D177
			高感: D4, D20, D11, D30, D39, D51, D62, D78, D94 中感: D33, D53, D65, D71, D80 中抗: D23, D46, D14, D52 高抗: D57, D197
仅含 <i>Rpi-blb3</i> 分子标记	4	1.57	中感: D190, D207, D210, I-1085
仅含 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	4	1.57	高感: 滇薯 1428, D25 中感: 19(2)-5D1 高抗: I-1039
仅含 <i>Rpi-vmt1.1</i> 分子标记	20	7.84	高感: D27, D28, D16, D67, D91, D119, D120, D182, D183, D184, D198 中感: D139, D10, D104, D199 中抗: D206, D201, D205 高抗: D169, D171
含 <i>R8</i> 和 <i>RB</i> 分子标记	7	2.74	中感: D173

			中抗: D128
			高抗: D63, D85, D142, D146, D172
含 <i>R8</i> 和 <i>Rpi-blb2</i> 分子标记	6	2.35	高抗: D55, D74, D96, D47, D58, D82
含 <i>R8</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	1	0.39	高抗: D44
含 <i>R8</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	8	3.14	中感: D175

表 3 (续)

类别	份数	比例 (%)	品种 (品系) 名称
Classification	Number	Percentage (%)	Name of variety (line)
			中抗: D69, D108
			高抗: D8, D97, D106, D113, D140
含 <i>RB</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	1	0.39	中感: 14013-35
含 <i>RB</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	15	5.88	高感: D34, D99, D102, D105, D147
			中感: D17, D123, D118, D129, D132, D133, D134, D136, 101-2
			中抗: D127
含 <i>Rpi-blb2</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	10	3.92	高感: D29, D49, D59, D66, D90
			中感: D1, D2, D7, D45
			高抗: D12
含 <i>Rpi-blb3</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	1	0.39	中抗: D43
含 <i>Rpi-blb3</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	6	2.35	高感: D192, D194, D196
			中感: D195
			中抗: D193, D202
含 <i>Rpi-sto1</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	1	0.39	高感: D36
含 <i>R8</i> 、 <i>RB</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	4	1.57	高抗: D79, D76, 14013-28, 14013-127
含 <i>R8</i> 、 <i>RB</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	4	1.57	中抗: D103
			高抗: D18, D121, D126
含 <i>R8</i> 、 <i>Rpi-blb2</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	5	1.96	高抗: D68, D88, D92, D50, D77
含 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-blb2</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	4	1.57	高感: D15, D22, D35
			中感: D24
含 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-blb2</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	1	0.39	中感: D13
含 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-sto1</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	1	0.39	中感: D3
含 <i>R8</i> 、 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-blb2</i> 和 <i>Rpi-sto1</i> 分子标记	2	0.78	高抗: D61, D72
含 <i>R8</i> 、 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-sto1</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	1	0.39	高抗: D75
含 <i>RB</i> 、 <i>Rpi-blb2</i> 、 <i>Rpi-sto1</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	2	0.78	高感: D5
			中感: D83
含 <i>Rpi-blb2</i> 、 <i>Rpi-blb3</i> 、 <i>Rpi-sto1</i> 和 <i>Rpi-vnt1.1</i> 分子标记	1	0.39	高感: D37

3 讨论

马铃薯是重要的粮蔬兼用作物，而晚疫病严重威胁着马铃薯生产，目前最好预防措施是使用抗性品种。聚合多个 *Rpi* 基因，尤其是广谱 *Rpi* 基因，能够实现广谱抗性，如具有较强广谱抗性的材料 MaR8 含有 *R3a*、*R3b*、*R4*、*R8*，MaR9 含有 *R1*、*Rpi-abpt1*、*R3a*、*R3b*、*R4*、*R8*、*R9*、*R9a*，Sarpo Mira 含 *R3a*、*R3b*、*R4*、*Rpi-Smira1*、*Rpi-Smira2*/R8^[5,26]。目前已从马铃薯不同野生种中发现了超过 70 个 *Rpi* 基因，但大部分还未引

入到栽培种中去, 为此发掘和利用现有栽培种中的高抗种质对晚疫病抗性育种至关重要^[27]。同时育种周期长也是抗性品种选育的限制条件之一, 随着较多 *Rpi* 基因 (*R1*、*R2*、*R2family*、*R3a*、*R3b*、*R8*、*R10*、*RD*、*RB/Rpi-blb1*、*Rpi-blb2*、*Rpi-blb3*、*Rpi-sto1*、*Rpi-vnt1.1*、*Rpi-abpt*、*Rpi-phu1*、*Rpi-ber1*、*Rpi-bt1* 等) ^[6,28] 分子标记被开发, 可通过分子标记辅助选择可以极大缩短育种年限。

本研究对 255 份材料进行 6 个广谱 *Rpi* 基因分子标记检测, 发现含 *Rpi-vnt1.1* 分子标记的材料有 76 份, 含 *R8* 分子标记的材料有 69 份, 含 *RB* 分子标记的材料有 53 份, 含 *Rpi-blb2* 分子标记的材料有 51 份, 含 *Rpi-sto1* 分子标记的材料有 23 份, 含 *Rpi-blb3* 分子标记的材料有 12 份。大部分材料 (174 份) 不含或仅含 1 个广谱 *Rpi* 基因分子标记; 含 2 个广谱 *Rpi* 基因标记的材料有 56 份, 含 3 个或 4 个广谱 *Rpi* 基因分子标记的材料有 25 份。聚合多个广谱 *Rpi* 基因分子标记的材料较少, 且大部分来自 CIP。说明 *Rpi-vnt1.1* 和 *R8* 分子标记在供试材料中分布较多, 而 *Rpi-blb2* 和 *Rpi-sto1* 分子标记较少, 国内种质广谱 *Rpi* 基因缺乏。此外, 还检测了另一个广谱抗性基因 *Rpi-cha1*^[29] 的分子标记, 但未在任何材料中检测到。除这 6 个广谱 *Rpi* 基因分子标记, *R1*、*R2*、*R2family*、*R3a*、*R3b*、*R10*、*RD*、*Rpi-ber1*、*Rpi-abpt*、*Rpi-bt1* 等 *Rpi* 基因分子标记还未被检测, 但它们是否在晚疫病抗性中起作用还待进一步研究。同时利用无毒基因瞬时表达技术也可检测 *Rpi* 基因, 目前已超 15 个无毒基因及其对应的 *Rpi* 基因被证明^[26,30]。

为给云南省马铃薯新品种的推广、布局和抗性育种提供更优良的种质, 对这 255 份材料进行田间晚疫病抗性鉴定。其中有 68 份高抗材料、35 份中抗材料, 这些材料可作为晚疫病抗性育种的基础材料。分析抗病种质来源, 发现它们大部分来源于 CIP, 小部分源于自育品系, 云南主栽品种与地方品种已经丧失抗性。为此, 引进国外高抗种质用于云南省马铃薯晚疫病抗性育种是不可或缺的。分析 *Rpi* 基因分子标记组成与田间晚疫病抗性间的关系, 发现 *R8*、*RB*、*Rpi-blb2*、*Rpi-blb3*、*Rpi-sto1*、*Rpi-vnt1.1* 分子标记的抗性吻合度依次为 91.3%、39.6%、40.4%、25.0%、43.5%、34.7%。此前聂家惠^[7]等发现该 *R8* 分子标记抗性符合程度在 62.5%, 而娄树宝^[31]等发现为 93.0%, 同样说明该标记具有较高准确性。Elena V R^[14]等对多份马铃薯种间杂交后代检测了 *Rpi-blb2*、*Rpi-blb3*、*Rpi-sto1* 分子标记, 其田间抗性符合程度分别为 82.3%、64%、85.7%。而 *Rpi-vnt1.1* 分子标记与 Elena V R^[14]等的分子标记正向引物相同, 而方向引物不同, 但二者的准确率相差较大, Elena V R 等的 *Rpi-vnt1.1* 分子标记田间抗性符合程度有 83.3%, 而我们的仅 34.7%。Blossei J^[32]等对 52 份种间品系检测 *Rpi-blb3* 与 *Rpi-sto1* 分子标记, 10 份含 *Rpi-blb3* 分子标记与 4 份含 *Rpi-sto1* 分子标记的材料均在田间表现出了良好晚疫病抗性。除 *R8* 分子标记外, 其余标记的抗性符合程度均较低, 可能为大量抗性基因同源物 (RGA, Resistance gene analogues) 或其他机制干扰分子标记检测的准确性, 使其检测结果呈现假阳性^[20]。同时部分 CIP 材料抗性已有相关报道, 大部分材料抗性结果一致, 如 391585.179, 392634.49 均抗病, 720072 均感病; 同时发现部分材料鉴定结果不一致, 如 377744.1 和 393382.44 (含 4 个 *Rpi* 基因分子标记) 我们鉴定为感病, 但 377744.1 在 Lotta Kaila^[33]与王磊^[34]的报道中表现为抗病; 393382.44 在 Lotta Kaila^[33]报道中为抗病, 而王磊^[34]报道 393382.44 为感病, 这可能为不同环境导致结果不一致。

69 份含 *R8* 分子标记材料中有 63 份抗病, 当 *R8* 分子标记与其它 *Rpi* 基因分子标记聚合时, *R8* 分子标记的有无与抗性符合程度会更高, 高抗材料占比也随之增加。而 84 份高感材料中, 仅 2 份含 *R8* 分子标记, 说明 *R8* 分子标记在晚疫病田间抗性中起主要贡献。分析源于 14013 组合的 5 份高代品系及其亲本 1002-1, 说明 *R8* 基因能遗传给后代, 其后代也可获得较强晚疫病田间抗性。在此后的抗病育种中, 可选择聚合含 *R8* 分子标记的多抗材料作为亲本, 通过该 *R8* 分子标记进行 MAS, 可极大减少育种工作量。396009.240、396046.105、1520 同样高抗晚疫病, 但未检测到任何标记, 可能含有新的 *Rpi* 基因, 可为挖掘新的 *Rpi* 基因和解析晚疫病抗性机制提供材料基础。

了解病原群体结构及其变化, 有助于抗性品种选育与布局。杨艳丽^[35]等对云南 15 个县市的 41 个代表性菌株进行生理小种测定, 共发现 0、3、4、3.4 共四种类型生理小种, 以 3 号生理小种为优势小种。RYU K Y^[36]等发现 1999-2000 年从云南收集的 134 株菌株以 A1 交配型为主, 以 3.4 号生理小种为优势小种。杨艳丽^[37]等对 2003-2005 年从云南省收集 117 株菌株进行生理小种测定, 共检测出 26 个生理小种, 以 3.4.6.8.10.11 为优势菌株, 占全部菌株的 28.69%。杨艳丽^[38]等从 13 个品种上采集了 186 株菌株, 交配型仍以 A1 为主, 共检测出 100 个生理小种类型, 优势小种为 1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.11, 占 22.1%。梁静思^[39]等从云南省马铃薯主

产区分离出 19 株菌株, 有 A2 交配型 15 株, 为主要优势群体; A1 交配型和自育型较少, 同时检测出 1 株 A1A2 交配型。钱红洁^[40]对 2018-2020 年从云南省 11 县区收集的 118 份菌株进行生理小种鉴定, 发现 1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.11 出现比例依次为 26.7%、83.3%、87.3%。以上报道表明云南省晚疫病菌群体结构日益复杂, 交配型优势群体已由最初的 A1 转变为 A2, 并且病原群体交配型更加复杂; 生理小种类型更多, 毒力更强, 已有较多的能够克服 *R1-R11* 的“超级小种”出现。主效 *Rpi* 基因已不能满足晚疫病抗性需求, 选育含广谱 *Rpi* 基因的新品种已迫在眉睫。即便有克服 *R8* 基因的“超级小种”出现, *R8* 基因仍具有较强抗性, 娄树宝^[31]等的结果表明含 *R8* 分子标记的材料对 KS09-7 (1.2.3.4.5.6.7.8.10.11) 和 KS11-26 (3.4.6.7.8.11) 两个菌株具有抗性, 这可能与 *R8* 基因广谱抗性有关。后期可将 *R8* 分子标记通过 MAS 进行多个 *Rpi* 基因的聚合育种, 选育出抗病品种。

3 结论

晚疫病田间抗性鉴定结果表明 255 份材料有 103 份材料抗晚疫病, 152 份材料感晚疫病, 且大部分抗性材料源于 CIP。分析田间抗性与广谱 *Rpi* 基因分子标记组成的关系, 发现 *R8* 分子标记与抗性符合程度较高, 且含 *R8* 分子标记的杂交后代与亲本同样具有抗性, 证明 *R8* 分子标记可用于马铃薯抗晚疫病分子标记辅助选择育种。

参考文献

- [1] 卢肖平. 马铃薯主粮化战略的意义、瓶颈与政策建议. 华中农业大学学报: 社会科学版, 2015, 03: 1-7
Lu X P. Strategy of potato as staple food: significance, bottlenecks and policy suggestions. Journal of Huazhong Agricultural University: Social Sciences Edition, 2015, 03: 1-7
- [2] 周阳, 赵中华, 杨普云, 王强. 近年马铃薯晚疫病发生特点与防控对策. 中国植保导刊, 2014, 34(06): 63-66
Zhou Y, Zhao Z H, Yang P Y, Wang Q. Occurrence characteristics and control strategies of potato late blight in recent years. China Plant Protection, 2014, 34(06): 63-66
- [3] 徐进, 朱杰华, 杨艳丽, 汤浩, 吕和平, 樊明寿, 石瑛, 董道峰, 王贵江, 王万兴, 熊兴耀, 高玉林. 中国马铃薯病虫害发生情况与农药使用现状. 中国农业科学, 2019, 52(16): 2800-2808
Xu J, Zhu J H, Yang Y L, Tang H, Lü H P, Fan M S, Shi Y, Dong D F, Wang G J, Wang W X, Xiong X Y, Gao Y L. Status of major diseases and insect pests of potato and pesticide usage in China. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52(16): 2800-2808
- [4] Agim B, Maria R E, Julia W, Khalid M, Christina A B, Petra O, Francesco S, Christiane G. The *R1* gene for potato resistance to late blight (*Phytophthora Infestans*) belongs to the Leucine zipper/NBS/LRR class of plant resistance genes. Plant Journal, 2022, 30(3): 361-371
- [5] Hyoun J K, Heung R L, Kwang R J, Mahdi M, Dirk J H, Bert E, Geert K, Richard G F. Visser, Evert Jacobsen, Jack H. Vossen. Broad spectrum late blight resistance in potato differential set plants MaR8 and MaR9 is conferred by multiple stacked *R* genes. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(5): 923-935
- [6] 徐建飞, 金黎平. 马铃薯遗传育种研究: 现状与展望. 中国农业科学, 2017, 50(6): 990-1015
Xu J F, Jin L P. Advances and perspectives in research of potato genetics and breeding. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(6): 990-1015
- [7] 聂佳惠, 李红军, 宋威武, 吴承金, 宋波涛, 田振东. 华薯和鄂薯系列马铃薯品种晚疫病抗病基因及水平抗性相关基因 SNP 位点检测. 中国马铃薯, 2021, 35(01): 9-18
Nie J H, Li H J, Song W W, Wu C J, Song B T, Tian Z D. Detection of late blight resistance genes and SNPs of horizontal resistance related genes in Huashu and Eshu potato varieties. Chinese Potato Journal, 2021, 35(01): 9-18
- [8] Junqi S, James M B, Kristine S N, John A R, Susan M W, Geraldine T H, Jia L, Hanhui K, Sandra A P, Robin B, John P H, Jiming J. Gene *RB* cloned from *Solanum bulbocastanum* confers broad spectrum resistance to potato late blight. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 100(16): 9128-9133
- [9] Edwin A G V, Jack G, Anne S, Marielle M, Doret W, Petra W, Andy P, Sjeffe A. The *Rpi-blb2* gene from *Solanum bulbocastanum* is an *Mi-1* gene homolog conferring broad-spectrum late blight resistance in potato. The Plant Journal, 2005, 44(2): 208-222
- [10] Tae-Ho P, Jack G, Anne S, Vivianne G V, Marielle M, Sjeffe A, Evert J, Richard V, Edwin V. The late blight resistance locus *Rpi-blb3* from *Solanum bulbocastanum* belongs to a major late blight *R* gene cluster on Chromosome 4 of Potato. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2005, 18(7): 722-729

- [11] Miqia W, Sjeffke A, Ronald G, Van D B, Vivianne G V, Edwin A. G. van der Vossen, Ben Vosman. Allele mining in *Solanum*: conserved homologues of *Rpi-blb1* are identified in *Solanum stoloniferum*. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 116(7): 933-943
- [12] Su X Z, Ying L, Jack H V, Richard G F V, Evert J. Functional stacking of three resistance genes against *Phytophthora infestans* in potato. Transgenic Research, 2012, 21(1): 89-90
- [13] 刘程, 王世尧, 史伟玲, 宋玉浩, 蒋锐, 赵勇, 莫世春, 吕典秋, 王季春, 刘勋. 马铃薯抗晚疫病基因 *R8*、*RB* 和抗病毒病基因 *Rx1*、*Ryadg* 的多重 PCR 检测. 园艺学报, 2020, 48 (02): 389-396
- Liu C, Wang S Y, Shi W L, Song Y H, Jiang R, Zhao Y, Mo S C, Lü D Q, Wang J H, Liu X. Multiplex PCR detection for late blight resistant genes *R8*, *RB* and virus resistant genes *Rx1*, *Ryadg* in Potato. Acta Horticulturae Sinica, 2020, 48 (02): 389-396
- [14] Elena V R, Mariya P B, Oksana A M, Mariya A K, Emil E K. Stacking resistance genes in multiparental interspecific potato hybrids to anticipate late blight outbreaks. Agronomy, 2021, 11(1): 115
- [15] Mariya P B, Nadezhda A C, Nadezhda M Z, Alena A G, Mariya A K, Miles A, Ingo H, Polina E D, Emil E K, Elena V R. Combination breeding and marker-assisted selection to develop late blight resistant potato cultivars. Agronomy, 2021, 11(11): 2192
- [16] 卢丽丽, 曹继芬, 潘哲超, 刘凌云, 赵志坚, 杨琼芬. 云南省马铃薯主要品种晚疫病抗性评价. 中国马铃薯, 2016, 30(06): 356-361
- Lu Li-li, Cao Ji-fen, Pan Zhe-chao, Liu Ling-yun, Zhao Zhi-jian, Yang Qiong-fen. Resistance evaluation of main potato varieties to late blight in Yunnan province. Chinese Potato Journal, 2016, 30(06): 356-361
- [17] 李亚红, 霍超, 曹继芬, 周媛春, 陈莹, 张君, 王德海, 赵志坚. 云南省不同季节马铃薯晚疫病发生流行及侵染规律研究. 西南农业学报, 2022, 1-13
- Li Y H, Huo C, Cao J F, Zhou A C, Chen Y, Zhang J, Wang D H, Zhao Z J. Epidemics and infection characteristics of potato late blight in different seasons in Yunnan province. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2022, 1-13
- [18] 白磊, 郭华春. 马铃薯多抗亲本的分子标记辅助筛选. 分子植物育种, 2017, 15(01): 200-212
- Bai L, Guo H C. The molecular markers assisted screening of multiple resistance potato parents. Molecular Plant Breeding, 2017, 15(01): 200-212
- [19] Jack H V, Gert V A, Marjan B, Kwang R J, Evert J, Richard G F V. The *Solanum demissum* *R8* late blight resistance gene is an Sw-5 homologue that has been deployed worldwide in late blight resistant varieties. Theoretical and Applied Genetics, 2016, 129(9): 1785-1796
- [20] Rui J, Jing C L, Zhen D T, Juan D, Miles A, Katie B, Joanne T L, Jack H V, Huan H, Leticia P, Jun Z, Merideth B, Ingo H, Hannele L K, Cong H X. Potato late blight field resistance from QTL *dPI09c* is conferred by the NB-LRR gene *R8*. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(7): 1545-1555
- [21] Marc G, Arinaitwe A B, Eric M, Anne N, Cristina R, María L M, José C T, Soledad G, Gregory A F, Jan F K, Alex B, Andrew K. Stacking three late blight resistance genes from wild species directly into African highland potato varieties confers complete field resistance to local blight races. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(6): 1119-1129
- [22] Fan Z, Han C, Xinjie Z, Chuyun G, Jie H, Li L, Danyu S, Luyao W, Chong H, Wenwu Y, Xiaobo Z, Yuanchao W, Jack H V, Suomeng D. Genome analysis of two newly emerged potato late blight isolates sheds light on pathogen adaptation and provides tools for disease management. Phytopathology, 2021, 111(1): 96-107.
- [23] Moisan T M, Marhadour S K M C, Dessenne N P M, Gokelaere T, Le H Y. Potato cultivar identification using simple sequence repeats markers(SSR). Potato Research, 2005, 48 (3): 191-200
- [24] 李文娟, FORBES G A, 谢开云. 铃薯晚疫病发病程度田间观察记录标准的探讨. 中国马铃薯, 2012, 26(04): 238-246
- Li W J, FORBES G A, Xie K Y. Observations on the standardization of field assessment of potato late blight severity. Chinese Potato Journal, 2012, 26(04): 238-246
- [25] 刘勋, 郑克邪, 张娇, 徐茜, 张蜀敏, 赵勇, 沈昱辰, 谢德斌, 唐道彬, 吕长文, 张凯, 任茂智, 王季春. 马铃薯晚疫病抗性基因分子标记检测及抗性评价. 植物遗传资源学报, 2019, 20(3): 538-549
- Liu X, Zheng K X, Zhang J, Xu Q, Zhang S M, Zhao Y, Shen Y C, Xie D B, Tang D B, Lv C W, Zhang K, Ren M Z, Wang J C. Molecular marker screening of resistant genes and evaluation of resistance to late blight from 218 potato genotypes. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20 (3): 538-549
- [26] Hendrik R, Gerard B, Liliana M C, Heung R L, Jack H V, Evert J, Richard G F V, Sophien K, Vivianne G A A V. Qualitative and quantitative late blight resistance in the potato cultivar Sarpo Mira is determined by the perception of five distinct RXLR effectors. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2012, 25(7): 910-919
- [27] Paulina P, Jadwiga Ś, Zhimin Y. Late blight resistance genes in potato breeding. Planta, 2022, 255(6): 127

- [28] Islam S, Raihan A, Nahiyen A, Nahiyen A S M, Siddique M A, Lutfur R. Field screening and marker assisted selection of late blight resistant potato lines. *International Journal of Plant & Soil Science*, 2018, 25(5): 1-12
- [29] Daniel M L, Maarten N, Linda K, Sophien K, Hamed S, Kyrylo S, Remco S, Anoma L, Ahmed A, Richard G F V, Jack H V. Allelic variants of the NLR protein Rpi-chc1 differentially recognize members of the *Phytophthora infestans* PexRD12/31 effector superfamily through the leucine-rich repeat domain. *The Plant Journal*, 2021, 107(1): 182-197
- [30] 周晶, 张子莹, 路远, 田振东, 谢从华. 利用晚疫病无毒基因瞬时表达技术鉴定马铃薯抗病基因. *中国马铃薯*, 2014, 28(04): 217-224
Zhou J, Zhang Z Y, Lu Y, Tian Z D, Xie C H. Identification of late blight resistance *R* genes of potato by transient expressing of *Phytophthora infestans* avirulence genes using agro-infiltration. *Chinese Potato Journal*, 2014, 28(04): 217-224
- [31] 娄树宝, 李凤云, 田国奎, 王海艳, 田振东, 王立春, 刘喜才, 王辉. 马铃薯种质资源晚疫病抗性评价及分子标记辅助筛选. *作物杂志*, 2021, 04: 196-201
Lou S B, Li F Y, Tian G K, Wang H Y, Tian Z D, Wang L C, Liu X C, Wang H. Evaluation of germplasms for resistance to potato late blight and molecular markers assisted screening. *Crops*, 2021, 04: 196-201
- [32] Blossei J, Uptmoor R, Thieme R, Nachtigall M, Hamann T. Insights into the genetic basis of the pre-breeding potato clones developed at the Julius Kühn Institute for high and durable late blight resistance. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 2021, 19: 461-464
- [33] Kaila L. 2015. Inheritance and stability of late blight resistance in potato population B3 of the international potato center. Master thesis, University of Helsinki.
- [34] 王磊. 198 份 CIP 马铃薯种质资源的表型性状和晚疫病抗性的遗传多样性研究. 甘肃农业大学, 2021
Wang L. Study on Phenotypic Traits and Late Blight Resistance of 198 CIP Potato Germplasm Resources. Gansu Agricultural University, 2021
- [35] 杨艳丽, 罗文富, 国立耘. 云南马铃薯晚疫病病菌生理小种的研究. *植物保护*, 2001, 04: 3-5
Yang Y L, Luo W F, Guo L Y. Research on race of *Phytophthora infestans* on potato in Yunnan province. *Plant Protection*, 2001, 04: 3-5
- [36] RYU K Y, 罗文富, 杨艳丽, 国立耘, 郭华春, 王毅, 陈海如. 云南省马铃薯晚疫病病菌的交配型、抗药性及生理小种分布的研究. *植物病理学报*, 2003, 02: 126-131
K. Y. RYU, Luo W F, Yang Y L, Guo L Y, Guo Hua-chun, Wang Yi, Chen H R. Mating type, fungicide sensitivity and physiological race of *Phytophthora infestans* collected from Yunnan province. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2003, 02: 126-131
- [37] 杨艳丽, 胡先奇, 鲁绍凤, 罗文富, RYU K Y, 肖浪涛. 云南省马铃薯晚疫病病菌生理小种的组成与分布. *华中农业大学学报*, 2007, 03: 297-301
Yang Y L, HU X Q, Lu S F, Luo W F, RYU K Y, Xiao L T. Composition and distribution of physiological race of *Phytophthora infestans* in Yunnan province. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2007, 03: 297-301
- [38] 杨艳丽, 王自然, 罗文富. 寄主对马铃薯晚疫病菌群体结构的影响研究. *植物保护*, 2008, 06: 43-49
Yang Y L, Wang Z R, Luo W F. Effects of the hosts on population structure of the potato late blight, *Phytophthora infestans*. *Plant Protection*, 2008, 06: 43-49
- [39] 梁静思, 王伟伟, 单慧, 杨洋, 李灿辉, 唐唯. 马铃薯晚疫病病菌有性生殖发生对无毒基因 *Avr-blb1* 多样性及菌株毒性的影响. *西南农业学报*, 2019, 32(01): 30-35
Liang J S, Wang W W, Shan H, Yang Y, Li C H, Tang W. Effects of sexual reproduction occurrence of *Phytophthora infestans* on diversity and pathogenicity characters of avirulent gene *Avr-Blb1*. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 32(01): 30-35
- [40] 钱红洁. 云南省马铃薯春作区晚疫病菌群体遗传多样性研究. 云南农业大学, 2021
Qian H J. Genetic diversity of late blight populations in potato spring cropping areas in Yunnan province. Yunnan Agricultural University, 2021