

中国马铃薯晚疫病菌交配型研究进展

王 腾*, 孙继英, 汝甲荣, 王立春

(黑龙江省农业科学院克山分院/农业部马铃薯生物学与遗传育种重点实验室, 黑龙江 齐齐哈尔 161005)

摘 要: 交配型是马铃薯晚疫病菌重要的群体结构特征之一。中国在内蒙古、云南、河北、四川、重庆、甘肃、黑龙江、福建和宁夏等省份先后发现A2交配型, 且在A2交配型出现后几年内发生A2交配型频率急剧下降甚至消失的状况, 之后A2交配型的频率则鲜有升高, 而自育型与A1A2型菌株则开始出现。最后, 对交配型变化的规律与今后的研究方向提出了一些建议, 以期对晚疫病菌交配型研究和晚疫病防治提供参考。

关键词: 马铃薯; 致病疫霉; 交配型; 研究进展

Research Progress in Mating Type of *Phytophthora infestans* of China

WANG Teng*, SUN Jiying, RU Jiarong, WANG Lichun

(Keshan Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Potato Biology and Genetics Key Laboratory of Ministry of Agriculture of the People's Republic of China, Qiqihar, Heilongjiang 161005, China)

Abstract: Mating type is one of the important population structures of *Phytophthora infestans*. A2 mating type was found in Inner Mongolia, Yunnan, Hebei, Sichuan, Chongqing, Gansu, Heilongjiang, Fujian and Ningxia Provinces (Municipality). And in a few years after A2 mating type was found, the frequency of A2 mating type dropped or even disappeared. Afterward, A2 frequency of mating type rarely increased, but self-fertility and A1A2 types began to appear. Finally, patterns of changes in mating type and the future research priority were suggested in order to provide reference for the mating type research of *Phytophthora infestans* and prevention of late blight.

Key Words: potato; *Phytophthora infestans*; mating type; research progress

由致病疫霉(*Phytophthora infestans*)引起的晚疫病(Late blight)是马铃薯生产中的毁灭性病害。由晚疫病造成的损失一般年份减产20%左右, 严重时减产50%以上, 甚至绝产。20世纪80年代之前, 由于杀菌剂及抗晚疫病品种的应用, 晚疫病的危害程度曾一度下降。然而, 随着80年代之后晚疫病A2交配型在全球各个地区被发现, 晚疫病菌进入无性世代和有性世代繁殖并存的局面, 使晚疫病菌群体结构发生重大变化, 晚疫病再次引起了人们的注意。

交配型(Mating type)是马铃薯晚疫病菌重要的

群体结构特征之一。致病疫霉存在A1和A2两种交配型, 二者可通过异宗或同宗配合的生殖方式产生卵孢子。卵孢子具有厚壁, 对环境的适应性及抗逆性更强, 并能在土壤中越冬, 成为次年的初侵染源, 更重要的是在有性生殖的过程中会发生基因重组, 导致生理小种变异加快, 从而产生毒力更强的生理小种类型, 生理小种组成也会日趋复杂。

随着中国马铃薯主粮化战略的实施, 马铃薯将成为中国继水稻、小麦、玉米外又一主粮, 对晚疫病交配型的研究也日益重要。

收稿日期: 2016-12-07

基金项目: 黑龙江省农业科技创新工程(2014QN003); 农业部“948”项目(2015-Z52); 国家科技支撑计划(2012BAD02B05); 黑龙江省应用技术与开发(GA15B102-03); 齐齐哈尔市农业公关项目(NYGG-201504)。

作者简介: 王腾(1989-), 男, 硕士, 研究实习员, 从事马铃薯抗病育种研究。

*通信作者(Corresponding author): 王腾, E-mail: wteng1129@126.com。

1 国外马铃薯晚疫病病菌交配型研究概述

20世纪50年代,在墨西哥首次发现了A2交配型晚疫病病菌^[1,2],此后,人们一直认为只有墨西哥同时存在2种交配型,除墨西哥以外的世界其他地区的晚疫病病菌均靠无性繁殖的方式来完成其生活史^[3,4]。直到1984年,Hohl和Iselin^[5]报道在1981年采自瑞士的晚疫病菌株中发现A2交配型才改变了人们的看法,随后许多国家都陆续报道发现了A2交配型的存在。1986年Tantius等^[6]报道在英国发现A2交配型;1987年Frinking等^[7]报道荷兰存在A2交配型;1989年Grinberger等^[8]报道在1983年采自以色列的菌株中发现A2交配型;1991年Deahl等^[9]首次在美国和加拿大发现A2交配型;1991年Mosa等^[10]报道日本发现A2交配型;1993年Dagget等^[11]报道在1980年自东德采集的晚疫病菌株中首次发现A2交配型;1994年Ludwik等^[12]报道首次在1988年自波兰采集的晚疫病菌株中发现A2交配型,次年A2交配型的发生频率达到44%,但到1991年又降低为12%,A2交配型的频率出现先升高后降低的现象;1997年Brony和Ersek^[13]报道了匈牙利发现A2交配型;1998年Hrestha^[14]报道在尼泊尔首次发现A2交配型;2000年Sedegui等^[15]在1996~1998年采集自摩洛哥的149个晚疫病病菌中鉴定出4种不同的基因型类型,其中110株为A2交配型菌株;Abdelhadi等^[16]对1997~2000年采集自摩洛哥的108株晚疫病菌株进行交配型测定,共鉴定出65株A2交配型,占供试菌株的60%;Ivanovic等^[17]对2000年采集自塞尔维亚的37株晚疫病菌株进行了交配型鉴定,共鉴定出28株A2交配型菌株,8株A1交配型菌株,1株自育型菌株。Möller等^[18]在1995年采集自德国南部的57株晚疫病菌株中仅鉴定出1株A2交配型;Runno-Paurson等^[19]在2002~2003年采自爱沙尼亚的50株晚疫病菌株中鉴定出20株A2交配型;Deahl等^[20]报道2004~2006年采自泽西岛的马铃薯晚疫病菌株均为A1交配型;Runno-Paurson等^[21]研究了2001~2007年爱沙尼亚东部晚疫病菌株交配型频率的变化,发现2001~2007年A2交配型的频率依次为52%、0%、44%、61%、41%、3%和71%,2006年出现自育型菌株,频率为10%,2007年降为5%;Petchaboon等^[22]报道2000~2002年采自泰国北部的80株马铃薯

晚疫病菌株均为A1交配型;Runno-Paurson等^[23]在2010~2012年采自立陶宛的93株晚疫病菌株中鉴定出46株A1交配型菌株,42株A2交配型菌株,5株自育型菌株。由以上研究可见,A2交配型菌株在世界各马铃薯产区均已普遍存在,自育型菌株也在近年来出现。

2 中国马铃薯晚疫病病菌交配型研究进展

中国首次报道发现A2交配型是在1996年,张志铭和王军^[24]对1995年采集于北京、内蒙古、山西和云南省的10株晚疫病菌株进行交配型鉴定,在山西和内蒙古采集的菌株中共发现3株A2交配型菌株。随后各省市也陆续报道发现A2交配型,并进行了长期研究。

内蒙古交配型组成:朱杰华等^[25]在1996年采集的5株菌株中发现3株A2交配型菌株。张志铭等^[26]在1995~1998年采集的9株菌株中发现3株A2交配型菌株。王英华等^[27]在1997~2001年采集的143株菌株中未检测到A2交配型菌株,但发现3株来自呼和浩特郊区的自育型菌株。郭军等^[28]对1997~1999年和2002~2003年采集的38株晚疫病菌株鉴定交配型,结果全部为A1交配型。杨继峰等^[29]在2008年从内蒙古西部采集的94株晚疫病菌株中鉴定出A2交配型8株,A1A2交配型4株,自育型菌株13株。沙海天等^[30]在2013年采集的31株晚疫病菌株中鉴定出3株A2交配型菌株,2株A1A2型菌株,在2014年采集的23株晚疫病菌株中鉴定出3株A2交配型菌株。

云南交配型组成:赵志坚等^[31]首次报道在1998年采集的晚疫病菌株中发现A2交配型菌株,47株菌株中发现10株A2交配型菌株。随后,朱杰华等^[25]报道在1996年采集的81株菌株中发现11株A2交配型。张志铭等^[26]在1995~1998年采集的61株菌株中发现11株A2交配型菌株。赵志坚等^[32]在1998~1999年采集的253株晚疫病菌株中鉴定出41株A2交配型菌株,8株自育型菌株。国立耘等^[33]在1998~2000年采集的157株晚疫病菌株中未发现A2交配型及自育型菌株。Ryu等^[34]在1999~2000年采集的134株晚疫病菌株中发现3株A2交配型菌株。杨素祥^[35]对2002~2005年采集的155株晚疫病菌株进行交配型鉴定,结果全部为A1交配型菌株。赵志坚等^[36]在2000~2003年自云南采集的823

株晚疫病菌株中鉴定出28株A2交配型菌株, 36株自育型菌株, 并指出, 2002年以后, 云南省晚疫病菌株群体出现A1交配型的频率持续增加, 而自育型和A2交配型频率持续下降的现象。杨芮等^[37]鉴定发现2010年云南会泽的97株晚疫病菌株与2012年昆明的90株晚疫病菌株全部为自育型菌株。缪云琴^[38]利用对峙培养法在2012~2013年采集的168株晚疫病菌株中鉴定出91株A2交配型菌株, 77株A1A2型菌株。

河北交配型组成: 朱杰华等^[25,39]在1996~1997年采集的28株晚疫病菌株中发现10株A2交配型菌株。随后, 张志铭等^[26]在1995~1998年采集的29株菌株中发现11株A2交配型菌株。王文桥等^[40]在1997~1999年采自围场、崇礼的73株菌株中发现6株A2交配型。但随后, 彭学文^[41]、姚国胜^[42]、姚国胜等^[43]、何佳昱等^[44]均报道未发现除A1交配型之外的其他类型菌株。

四川交配型组成: 2000年, 朱杰华等^[25]首次报道发现A2交配型, 在1996年采集的15株菌株中发现2株A2交配型。张志铭等^[26]在1995~1998年四川采集的20株菌株中发现1株A2交配型。朱小琼等^[45]在2000~2002年采集的30株菌株中发现1株可自育的A1交配型, 其余均为典型的A1交配型。陈茜^[46]对2006~2007年采集的158株菌株进行交配型鉴定, 未发现A2交配型。李洪浩^[47]在2008~2010年采集的188株菌株中发现A1交配型53株, A2交配型87株, 自育型41株, A1A2交配型6株, 未知交配型1株。李洪浩等^[48]在2008~2011年采集的288株菌株中鉴定出A1交配型54株, A2交配型180株, 自育型53株, 未知交配型1株。赵青等^[49]在2010~2013年采集自四川与重庆的43株菌株中鉴定出A1交配型2株, A2交配型29株, 自育型菌株12株。

重庆交配型组成: 张志铭等^[26]在1995~1998年采集的15株菌株中发现1株A2交配型。随后, 毕朝位^[50]、朱小琼等^[45]、毕朝位等^[51]均报道未发现A1交配型以外的其他类型菌株。直到2013年, 方治国^[52]在2010年采集的35株菌株中鉴定出34株自育型菌株与1株A1交配型菌株。

甘肃交配型组成: 2003年王英华等^[27]对1997~2001年采集的41株菌株进行交配型鉴定, 未检测到A2交配型菌株, 但发现1株可自育的A1交配型

菌株。孙银银^[53]在2007~2008年采集的81株菌株中鉴定出A2交配型15株。惠娜娜等^[54]在2007~2009年采集的79株菌株中发现4株A2交配型和6株自育型菌株。王生荣等^[55]在2008~2009年采集的72株菌株中鉴定出A2交配型9株, 4株未能确定交配类型。杨海萍^[56]在2008年采集的70株菌株中鉴定出18株A2交配型, 在2009年采集的111株菌株中鉴定出44株A2交配型。方治国^[52]在2011年采集的182株菌株中鉴定出170株自育型菌株, 未发现A2交配型。李继平^[57]在2007~2012年采集的147株菌株中发现30株A2交配型, 3株A1A2交配型, 24株自育型。李会平^[58]对天水市一个抗病鉴定圃鉴定交配型, 在2012年的291株菌株中鉴定出123株A2交配型, 160株自育型, 在2013年采集的341株菌株中鉴定出227株A2交配型, 93株自育型。

黑龙江交配型组成: 首次报道发现A2交配型是在2004年, 朱杰华^[59]在45株菌株中发现1株A2交配型, 但之后的研究均未发现A2交配型^[45,60-68]。直到2015年王腾^[69]与郭梅等^[70]分别报道在2011年发现A2交配型, 王腾^[69]还发现2011~2013年的A2交配型频率表现为先升高后降低的现象。张铨哲等^[71]报道在2013年采集的91株菌株中发现10株A2交配型, 26株自育型; 在2014年采集的40株菌株中发现5株A2交配型, 7株自育型。沙海天等^[30]在2013年的菌株中A2与A1A2交配型分别占25.0%与9.4%, 2014年的菌株中A2交配型占23%, 未发现A1A2交配型。

福建交配型组成: 陈庆河等^[72]首次报道发现A2交配型, 在1999~2002年采集的89株菌株中发现16株A2交配型。吕新^[73]对2001~2006年采集的108株菌株进行交配型鉴定, 仅在2002年发现1株A2交配型。李本金等^[74]对2001~2007年采集的187株菌株进行交配型鉴定, 在2002年发现1株A2交配型, 在2006年发现1株A1A2交配型与1株自育型菌株。傅海静^[75]在长乐市的24株菌株中鉴定出2株A2交配型, 在漳州市的33株菌株中鉴定出1株A2交配型, 福州市的36株菌株则均为A1交配型。方治国^[52]在2012年采集的218株菌株均为自育型菌株。

宁夏交配型组成: 孙银银^[53]首次报道在2007~2008年于固原市采集的50株晚疫病菌株中发现2株A2交配型。马丽杰^[76]在2009年采集的116株菌株中分别鉴定出A1、A2和自育型菌株28、67和21株。张芳^[77]在2009年于固原市采集的127株晚

疫病菌中鉴定出 75 株 A2 交配型与 25 株自育型菌株。宋俊丽等^[78]和宋俊丽^[79]在 2010 年于固原采集的 94 株晚疫病菌株中发现 86 株 A2 交配型与 7 株自育型菌株, 仅发现 1 株 A1 交配型。方治国^[32]在 2011 年采集的 100 株菌株经鉴定全部为自育型菌株。

其他地区中的交配型组成: 吉林^[45,63,64,66,68]、北京^[26,45]、辽宁^[30]等省市在国内均报道进行了交配型鉴定工作, 但尚未发现除 A1 交配型之外的其他类型。

从已发现 A2 交配型的省份看, 在中国发现的马铃薯晚疫病菌的交配型类型主要有 A1、A2、自育型, A1A2 型也有发现。在发现 A2 交配型之后, 在几年内会出现 A2 交配型频率急剧下降甚至消失的状况, 之后 A2 交配型的频率则鲜有升高, 而自育型菌株则开始出现, 部分省份还出现了 A1A2 型菌株。早期的研究认为, A1 交配型在自交后代遗传较稳定, A2 交配型在自交后代变异性大, 但近年来的研究发现, 无论 A1 交配型还是 A2 交配型在自交后代的遗传与变异均较复杂^[80]。因此, 交配型出现频率变化的原因仍需进一步深入研究。

3 中国马铃薯晚疫病菌交配型研究存在的问题及展望

A2 交配型的发现意味着晚疫病菌可进行有性生殖, 从而产生卵孢子。卵孢子不止有更强的环境适应能力与抗逆性, 更重要的是经过有性生殖后, 晚疫病菌的变异速度会大大加快, 出现致病力更强、生理小种更加复杂的菌株。赵志坚等^[36]研究发现, 云南在发现 A2 交配型后, 2000~2003 年交配型的组成发生了明显变化, mtDNA 的研究则表明晚疫病菌群体已完成“新”、“旧”群体交替。王腾^[69]的研究结果也表明生理小种毒力基因的复杂性及遗传多样性与 A2 交配型的出现存在一定相关性, 马铃薯晚疫病菌的群体结构处于日益复杂的态势下。随着晚疫病菌变异速度的加快, 抗药菌株更易出现, 这将导致晚疫病的防治更加困难。

在今后的工作中, 未发现 A2 交配型的地区应加强种薯跨区域调运的管理, 有组织地进行种薯调运, 尽量从未发现 A2 交配型的地区调运种薯。已发现 A2 交配型的地区应做好以下工作:

(1) 做好晚疫病菌群体结构的监测, 及时掌握晚疫病的发展动态, 制定针对性的防治措施。

(2) 加快抗病新品种的培育, 尤其要加强具有

水平抗性的品种研究。

(3) 晚疫病的防治应遵循“预防为主, 防治结合”的策略, 建立晚疫病预测预报系统, 加强晚疫病的预防工作; 药剂的使用上, 要注意不同类型的农药交替使用, 减轻病菌群体的选择压力, 延缓抗药菌株的出现。

[参 考 文 献]

- [1] Niederhauser J S. The blight, the blighter, and the blighted [J]. Transactions of the New York Academy of Sciences, 1956, 19(1): 55-63.
- [2] Smoot J J, Gough F J, Lamey H A, *et al.* Production and germination of oospores of *Phytophthora infestans* [J]. Phytopathology, 1958, 48(3): 165-171.
- [3] Gallegly M E, Galindo J. Mating type and oospores of *Phytophthora infestans* in nature in Mexico [J]. Phytopathology, 1958, 48(4): 274-277.
- [4] Spellman L J, Drenth A, Davidse L C. A second world-wide migration and population displacement of *Phytophthora infestans* [J]. Plant Pathology, 1991, 40: 422-430.
- [5] Hohl H R, Iselin K. Strains of *Phytophthora infestans* from Switzerland with A2 mating type behaviour [J]. Transactions of the British Mycological Society, 1984, 83(3): 529-530.
- [6] Tantius P M, Fyfe A M, Shaw D S. Occurrence of the A2 mating type and self-fertile isolates of *Phytophthora infestans* in England and Wales [J]. Plant Pathology, 1986, 35: 578-581.
- [7] Frinking H D, Davidse L C, Limburg H. Oospore formation by *Phytophthora infestans* in host tissue after inoculation with isolates of opposite mating type found in the Netherlands [J]. Netherlands Journal of Plant Pathology, 1987, 93: 147-149.
- [8] Grinberger M, Kadish D, Cohen Y. Occurrence of the A2 mating type and oospores of *Phytophthora infestans* in potato crops in Israel [J]. Phytoparasitica, 1989, 17(3): 197-204.
- [9] Deahl K L, Goth R W, Young R. Occurrence of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* in potato fields in the United States and Canada [J]. American Potato Journal, 1991, 68: 717-725.
- [10] Mosa A A, Kobayashi K, Ogoshi A. Formation of oospores by *Phytophthora infestans* in potato tissues [J]. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 1991, 57: 384-388.
- [11] Dagget S S, Gotz E, Therrien C D. Phenotypic change in populations of *Phytophthora infestans* from eastern Germany [J]. Phytopathology, 1993, 83: 319-323.

- [12] Ludwik S S, Stephen B, Goodwin S B. Increased genotypic diversity via migration and possible occurrence of sexual reproduction of *Phytophthora infestans* in Poland [J]. *Phytopathology*, 1994, 84: 201–207.
- [13] Brony J, Ersek T. First report of A2 mating type of *Phytophthora infestans* on potato in Hungary [J]. *Plant Disease*, 1997, 81: 1094.
- [14] Hrestha S K. First report of A2 mating type of *Phytophthora infestans* on potato and tomato in Nepal [J]. *Plant Disease*, 1998, 82 (9): 1064.
- [15] Sedegui M, Carroll R B, Morehart A L. Genetic structure of the *Phytophthora infestans* population in Morocco [J]. *Plant Disease*, 2000, 84(2): 173–176.
- [16] Abdelhadi H, Amina B, Ahmed E I, *et al.* Production and germination of oospores of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in Morocco [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2001, 107: 553–556.
- [17] Ivanovic M, Niepold F, Ivanovic M. Survey of *Phytophthora infestans* populations in Serbia: mating type, metalaxyl resistance and virulence properties [J]. *Potato Research*, 2003, 46(4): 39–45.
- [18] Möller K, Dilger M, Habermeyer J, *et al.* Population studies on *Phytophthora infestans* on potatoes and tomatoes in southern Germany [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2009, 124(4): 659–672.
- [19] Runno-Paurson E, Fry W E, Myers K L, *et al.* Characterisation of *Phytophthora infestans* isolates collected from potato in Estonia during 2002–2003 [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2009, 124(4): 565–575.
- [20] Deahl K L, Perez F M, Thompson J M, *et al.* Characterization of *Phytophthora infestans* isolates from Jersey, Channel Islands [J]. *Potato Research*, 2009, 52: 341–354.
- [21] Runno-Paurson E, Hannukkala A, Williams I, *et al.* The structure of mating type, virulence, metalaxyl resistance of *Phytophthora infestans* in a long-term phenotypic study in distinct location in Eastern Estonian [J]. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2012, 119(2): 45–52.
- [22] Petchaboon K, Srisawad N, Pongam P, *et al.* Phenotypic and genotypic structure of *Phytophthora infestans* populations on tomato and potato in the North of Thailand in 2000–2002 [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2014, 140(3): 441–454.
- [23] Runno-Paurson E, Ronis A, Hansen M, *et al.* Lithuanian populations of *Phytophthora infestans* revealed a high phenotypic diversity [J]. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2015, 122(2): 57–65.
- [24] 张志铭, 王军. 中国发生马铃薯晚疫病(*Phytophthora infestans*) A2交配型 [J]. *河北农业大学学报*, 1996, 19(4): 62–65.
- [25] 朱杰华, 张志铭, 李玉琴. 马铃薯晚疫病病菌(*Phytophthora infestans*) A2交配型的分布 [J]. *植物病理学报*, 2000, 30(4): 375.
- [26] 张志铭, 朱杰华, 宋伯符, 等. 中国马铃薯晚疫病病菌 A2交配型的进一步研究(英文) [J]. *河北农业大学学报*, 2001, 24(2): 32–37.
- [27] 王英华, 国立耘, 梁德霖, 等. 马铃薯晚疫病病菌在内蒙古和甘肃的交配型分布及对几种杀菌剂的敏感性 [J]. *中国农业大学学报*, 2003, 8(1): 78–82.
- [28] 郭军, 屈冬玉, 巩秀峰, 等. 内蒙古马铃薯晚疫病病菌交配型和生理小种研究 [J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2007, 35 (11): 120–124.
- [29] 杨继峰, 朱小琼, 国立耘, 等. 内蒙古西部地区马铃薯晚疫病病菌的交配型分布及对3种杀菌剂的敏感性 [J]. *华北农学报*, 2011, 26(5): 16–20.
- [30] 沙海天, 王安琪, 赵恩, 等. 2013–2014年北方5省(区)致病疫霉抗药性监测及交配型分析 [J]. *中国植保导刊*, 2016, 36(1): 63–67.
- [31] 赵志坚, 何云昆, 李成云, 等. 云南省发现马铃薯晚疫病病菌(*Phytophthora infestans*) A2交配型 [J]. *西南农业学报*, 1999, 12 (3): 1–3.
- [32] 赵志坚, 王淑芬, 李成云, 等. 云南省马铃薯晚疫病病菌交配型分布及发生频率 [J]. *西南农业学报*, 2001, 14(4): 55–57.
- [33] 国立耘, 杨艳丽, 罗文富. 云南省马铃薯晚疫病病菌交配型及生物学特性研究(英文) [J]. *植物病理学报*, 2002, 32(1): 49–54.
- [34] Ryu K Y, Luo W F, Yang Y L, *et al.* Mating type, fungicide sensitivity and physiological race of *Phytophthora infestans* collected from Yunnan Province [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2003, 33(2): 126–131.
- [35] 杨素祥. 云南马铃薯晚疫病菌群体的遗传多样性研究 [D]. 昆明: 云南师范大学, 2006.
- [36] 赵志坚, 曹继芬, 李灿辉, 等. 云南致病疫霉交配型、甲霜灵敏感性、mtDNA 单倍型及其群体演替研究 [J]. *中国农业科学*, 2007, 40(4): 727–734.
- [37] 杨芮, 方治国, 詹家绥, 等. 马铃薯晚疫病病菌在贵州和云南的交配型分布与卵孢子生物学特性分析 [J]. *江苏农业科学*, 2014, 42(7): 122–124.
- [38] 缪云琴. 云南省马铃薯晚疫病菌群体遗传结构及其有性生殖特点 [D]. 昆明: 云南师范大学, 2014.
- [39] 朱杰华, 张志铭, 李玉琴, 等. 河北省马铃薯晚疫病病菌(*Phytophthora infestans*) A2交配型的分布 [J]. *河北农业大学学报*, 2000, 23(3): 73–75.
- [40] 王文桥, 马志强, 张小风, 等. 致病疫霉抗药性、交配型和适合度 [J]. *植物病理学报*, 2002, 32(3): 278–283.

- [41] 彭学文. 河北省马铃薯病害调查及主要真菌病害研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2003.
- [42] 姚国胜. 中国部分地区马铃薯晚疫病病菌遗传多样性研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2006.
- [43] 姚国胜, 吕国朝, 杨志辉, 等. 马铃薯晚疫病病菌对甲霜灵敏感性及其交配型测定 [J]. 华北农学报, 2007, 22(s2): 260–262.
- [44] 何佳昱, 丁明亚, 杨志辉, 等. 2012年河北省围场县马铃薯晚疫病病菌表型及基因型分析 [J]. 江苏农业科学, 2015, 43(10): 179–182.
- [45] 朱小琼, 车兴璧, 国立耘, 等. 六省市致病疫霉交配型及其对几种杀菌剂的敏感性 [J]. 植物保护, 2004, 30(4): 20–23.
- [46] 陈茜. 四川省马铃薯晚疫病病菌生物学特性与遗传多样性研究 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2008.
- [47] 李洪浩. 四川马铃薯晚疫病病菌群体遗传多样性分析 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2011.
- [48] 李洪浩, 彭化贤, 席亚东, 等. 四川马铃薯晚疫病病菌交配型、生理小种、甲霜灵敏感性及其mtDNA单倍型组成分析 [J]. 中国农业科学, 2013, 46(4): 728–736.
- [49] 赵青, 郑峰, 李颖, 等. 四川省马铃薯晚疫病病菌群体表型和遗传变异的分析 [J]. 菌物学报, 2016, 35(1): 52–62.
- [50] 毕朝位. 重庆地区致病疫霉 [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary]生物学特性研究 [D]. 重庆: 西南农业大学, 2002.
- [51] 毕朝位, 王中康, 杨水英, 等. 重庆地区致病疫霉交配型测定 [J]. 中国农学通报, 2006, 22(1): 275–276.
- [52] 方治国. 中国马铃薯晚疫病病菌交配型与无毒基因多样性分析 [D]. 福州: 福建农林大学, 2013.
- [53] 孙银银. 西北部分地区致病疫霉菌的交配型分布和遗传多样性初步分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- [54] 惠娜娜, 李继平, 李青青, 等. 甘肃马铃薯晚疫病病菌交配型及对甲霜灵的敏感性 [J]. 甘肃农业科技, 2010(10): 8–10.
- [55] 王生荣, 吕伟, 李惠霞. 甘肃马铃薯晚疫病病菌交配型和对霜脲氰的敏感性测定 [A]. 2010年中国菌物学会学术年会论文摘要集 [C]. 长沙: 中国菌物学会, 2010: 89.
- [56] 杨海萍. 甘肃省马铃薯晚疫病病菌的群体遗传多样性分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [57] 李继平. 甘肃马铃薯晚疫病病菌群体结构及病害治理技术研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2013.
- [58] 李会平. 抗病性鉴定圃马铃薯晚疫病病菌群体遗传多样性分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- [59] 朱杰华. 中国马铃薯晚疫病病菌群体遗传结构研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2004.
- [60] 金光辉, 白雅梅, 孙秀梅, 等. 黑龙江省马铃薯晚疫病病菌 A2 交配型的测定 [J]. 中国马铃薯, 2006, 20(4): 212–214.
- [61] 金光辉, 袁善奎, 吕文河, 等. 黑龙江省马铃薯晚疫病病菌生理小种类型及交配型研究 [J]. 东北农业大学学报, 2006, 37(5): 610–614.
- [62] 徐生军, 郭蓉, 王晨, 等. 马铃薯晚疫病病菌对 3 种杀菌剂的抵抗性与交配型分化 [J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(2): 1–6.
- [63] 徐生军. 马铃薯晚疫病病菌的表现型与基因型的研究 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2010.
- [64] 闵凡祥, 王晓丹, 胡林双, 等. 黑龙江省马铃薯晚疫病病菌交配型的研究 [J]. 中国马铃薯, 2010, 24(1): 47–49.
- [65] 王鹤. 2009 年中国 4 省马铃薯晚疫病病菌群体特性分析及其交配型分子标记的开发 [D]. 保定: 河北农业大学, 2011.
- [66] 王晨. 马铃薯晚疫病病菌的表现型和 SSR 基因型分析 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012.
- [67] 王鹤, 朱杰华, 杨志辉, 等. 2009 年黑龙江和吉林省马铃薯晚疫病病菌表型结构研究 [J]. 植物保护, 2012, 38(1): 151–154.
- [68] 郭梅. 黑龙江省马铃薯晚疫病病菌表型特性研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2012.
- [69] 王腾. 黑龙江省马铃薯晚疫病病菌群体结构研究及块茎抗病性鉴定 [D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2015.
- [70] 郭梅, César Vincent, 闵凡祥, 等. 黑龙江省发现马铃薯晚疫病病菌 (*Phytophthora infestans*) A2 交配型 [J]. 中国马铃薯, 2015, 29(3): 171–174.
- [71] 张铨哲, 郝璐, 李微, 等. 黑龙江省马铃薯晚疫病病菌交配型、瑞毒霉敏感性及其mtDNA单倍型分析 [J]. 吉林农业科学, 2015, 40(5): 58–62.
- [72] 陈庆河, 翁启勇, 谢世勇, 等. 福建省致病疫霉交配型分布及对甲霜灵的抗药性 [J]. 植物保护学报, 2004, 31(2): 151–156.
- [73] 吕新. 福建省致病疫霉菌群体遗传结构研究 [D]. 石家庄: 河北师范大学, 2007.
- [74] 李本金, 吕新, 兰成忠, 等. 福建省致病疫霉交配型、甲霜灵敏感性及其生理小种组成分析 [J]. 植物保护学报, 2008, 35(5): 453–457.
- [75] 傅海静. 福建和云南马铃薯晚疫病病菌群体遗传结构的初步研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2011.
- [76] 马丽杰. 马铃薯种质资源圃晚疫病病菌的遗传多样性研究及种薯处理防控田间晚疫病试验 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [77] 张芳. 宁夏南部致病疫霉菌的群体遗传多样性分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [78] 宋俊丽, 朱杰华, 杨志辉, 等. 宁夏固原致病疫霉菌群体结构特征 [J]. 植物保护学报, 2012, 39(5): 418–424.
- [79] 宋俊丽. 2010 年宁夏致病疫霉菌群体特征的研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2012.
- [80] 马国胜, 高智谋, 吴向辉. 疫霉菌的交配型与性分化(综述) [J]. 安徽农业大学学报, 2003, 30(3): 250–254.