

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2017)01-0045-09

综 述

中国马铃薯晚疫病菌生理小种研究进展

王 腾*, 马 爽, 孙继英, 汝甲荣

(黑龙江省农业科学院克山分院, 黑龙江 克山 161606)

摘 要: 由致病疫霉(*Phytophthora infestans*)引起的晚疫病是马铃薯生产中最具毁灭性的病害, 生理小种是晚疫病菌重要的表现型之一, 其组成与变异直接关系到马铃薯晚疫病的发生与流行。对马铃薯晚疫病菌生理小种的研究进展进行了综述, 分析了我国晚疫病菌生理小种的多样性及生理小种毒力基因的复杂性, 并指出了目前我国晚疫病菌生理小种研究存在的问题, 为今后马铃薯晚疫病菌生理小种的研究提供思路。

关键词: 马铃薯; 致病疫霉; 生理小种

Research Progress in Physiological Race of *Phytophthora infestans* in China

WANG Teng*, MA Shuang, SUN Jiying, RU Jiarong

(Keshan Branch, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Keshan, Heilongjiang 161606, China)

Abstract: Late blight caused by *Phytophthora infestans* is the most devastating disease in potato production. Physiological race of *P. infestans* is one of the important phenotypes, and its composition and variation are directly related to the incidence and prevalence of potato late blight. Research progress in physiological race of *P. infestans* was reviewed. The diversity of physiological race of *P. infestans* and complexity of the physiological race virulence genes were analyzed, and problems relative to *P. infestans* physiological races were pointed out, which might help future researches on *P. infestans* physiological races in China.

Key Words: potato; *Phytophthora infestans*; physiological race

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是世界第四大粮食作物, 中国马铃薯生产面积与总产均居世界首位, 是世界马铃薯第一生产大国。中国已于2015年启动马铃薯主粮化战略, 马铃薯将成为中国继水稻、小麦、玉米后又一主粮。预计2020年50%以上的马铃薯将作为主粮消费^[1]。由致病疫霉(*Phytophthora infestans*)引起的晚疫病(Late blight)是对世界马铃薯生产危害最为严重的病害。由晚疫病造成的损失一般年份减产也在20%左右, 严重

时减产50%以上, 甚至绝产。

生理小种也被称为致病型(Pathotype), 是晚疫病菌重要的表现型之一, 其组成与变异直接关系到马铃薯晚疫病的发生与流行^[2,3]。马铃薯晚疫病菌生理小种类型的确定, 是利用一套分别具有*r*及*R1~R11*单基因的12个晚疫病鉴别寄主进行活体接种鉴定, 然后根据晚疫病菌在鉴别寄主上的发病情况确定病原菌的生理小种类型。中国自20世纪60年代开始对马铃薯晚疫病菌生理小种的研究,

收稿日期: 2016-06-30

基金项目: 齐齐哈尔市攻关项目(NYGG-201411)。

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

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

近年来,随着各地A2交配型的发现以及地区间的频繁调种,晚疫病菌生理小种复杂程度日益增大,但各地区间、年际间生理小种复杂性的比较多停留于直观感受上,缺少指数性的分析。

1 国外马铃薯晚疫病菌生理小种研究概述

马铃薯晚疫病菌的生理分化现象首次发现于1919年,随后世界各地发现了一些生理小种。Black等^[4]在1953年提出了马铃薯晚疫病菌生理小种的命名方案,利用含有*r*、*R1*、*R2*、*R3*和*R4*基因的16个鉴别寄主进行生理小种的鉴定。随后,世界普遍使用Black系统进行生理小种的鉴定^[5-11]。随着研究的深入,又陆续发现更多的*R*基因^[12-15],并逐步建立起了利用11种单抗性基因鉴别寄主鉴定晚疫病生理小种的方法,并沿用至今。对马铃薯晚疫病菌的生理分化现象的称呼也几经变迁,自马铃薯晚疫病菌的生理分化现象发现以来,对这种现象一直存在生理小种与致病型2种称呼,经过长期深入研究,目前国际上多称之为致病型。

1984年Gurtler^[16]分析了丹麦晚疫病菌的生理小种组成情况,从来自丹麦16个不同地区分离的25个菌株中鉴定出11个不同的生理小种类型,存在7个毒力基因分别为1、3、4、5、7、10和11,优势小种为1.3.4.10。1989年Tooley和Therrien^[17]鉴定了秘鲁的生理小种,发现秘鲁最为常见的晚疫病菌生理小种类型为0、1和1.5,其频率分别为33%、39%和15%。1994年Andrison^[18]在1991~1993年自法国采集的116个晚疫病菌株中共发现19个生理小种类型,1991年优势小种为1.3.4.7.11、1.3.4.7.8.11和1.3.4.7.10.11,1992和1993年则分别以小种1.3.4.7和2.3.4.7.10.11为主。1998年Peters和Platt^[19]从采集自加拿大的80株晚疫病菌株中鉴定出28个生理小种和11种毒力基因,且发现1994~1996年加拿大的晚疫病菌生理小种所含毒力基因的数量呈现增加趋势,病菌的致病力也表现为逐年提高,致使许多抗病品种丧失抗病性。1996年Sujkowski等^[20]鉴定了1985~1991年采集自波兰的95个晚疫病菌株,共鉴定出22个生理小种类型,优势小种为1.2.3.4.7.10.11。Ghimire等^[21]对1999~2000年采自尼

泊尔的251个晚疫病菌株鉴定生理小种,共发现30个生理小种类型,优势小种为4.11,生理小种多样性指数Gleason指数与Shannon指数分别为5.24、2.59,生理小种毒力基因复杂性指数 $C_i = 2.37$, $C_p = 3.30$ 。2002年Knapova和Gisi^[22]分析了法国和瑞典的晚疫病菌生理小种类型,以小种1.3.4.7.10.11、1.3.4.6.7.10.11、1.3.4.7.8.10.11和1.3.4.6.7.8.10.11为主,上述4个生理小种的频率之和达到91%。2002年Cohen^[23]对1983~2000年以色列晚疫病菌生理小种组成情况进行了分析,在1983~1991年采集的80个晚疫病菌株中鉴定出5个生理小种类型,其中,优势小种1.3.4.7.8.10的频率为76%;在1993~1998年采集的173个晚疫病菌株中鉴定出19个生理小种,优势小种为1.3.4.7.8.10.11,其频率为63%;在1999~2000年采集的71个晚疫病菌株中鉴定出42个生理小种类型,其中就有34个为新出现的小种类型。2009年Runno-Paurson等^[24]对2002~2003年采集自爱沙尼亚的101个晚疫病菌株进行生理小种鉴定,优势小种为1.3.4.7.8.10.11和1.3.4.7.10.11。Runno-Paurson等^[25]从2004~2005年采集自爱沙尼亚的196个晚疫病菌株中鉴定出38个生理小种类型,优势小种为1.3.4.7.10.11,并发现3株“超级毒力小种”。Runno-Paurson等^[26]从2001~2007年采集自爱沙尼亚东部的180个晚疫病菌株中鉴定出70个生理小种类型,优势小种为1.2.3.4.7.8.10.11和1.2.3.4.6.7.10.11,但频率较低(18%),于2005年发现3株“超级毒力小种”,Shannon多样性指数最高的年份为2003年(1.0)。Runno-Paurson等^[27]对2011~2012年采集自立陶宛的70株晚疫病菌株进行了致病型鉴定,在2011年的40个菌株中鉴定出29种致病型,优势小种为1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.11,并发现4株“超级毒力小种”,在2012年的30个菌株中鉴定出15种致病型,优势小种为1.2.3.4.6.7.10.11,并发现3株“超级毒力小种”。Aav等^[28]在2010~2012年采自拉脱维亚的156个晚疫病菌株中鉴定出69个生理小种类型,优势小种为1.2.3.4.7.10.11与1.2.3.4.6.7.10.11,Shannon多样性指数为0.73。Michalska等^[29]对2005~2007年从波兰马铃薯与番茄上采集的176个晚疫病菌株进行生理

小种鉴定, 共鉴定出44个生理小种类型, 其中12个生理小种为马铃薯与番茄共有的, 从马铃薯上鉴定出14个生理小种类型, 优势小种为1.2.3.4.5.6.7.8.10.11与1.2.3.4.5.6.7.10.11, 并发现7株“超级毒力小种”, 生理小种毒力基因的复杂性表明2006年复杂程度最高。

上述研究结果表明, 自20世纪80年代以来, 世界各国的生理小种组成均趋于复杂化, 生理小种类型由单基因小种向多基因小种发展, 优势小种的毒力基因组成日趋复杂。

2 中国马铃薯晚疫病菌生理小种研究进展

中国的晚疫病生理小种研究开始于20世纪60年代, 张明厚^[30]综合国外对马铃薯晚疫病菌生理小种的研究进展, 对生理小种的分类与命名、世界各地生理小种的分布、生理小种的形成与变异以及生理小种的鉴定方法做出介绍。1981年黄河等^[31]首次报道了中国马铃薯晚疫病菌生理小种的组成, 但受限于当时试验条件和研究条件的限制, 最初所采用的鉴别寄主较少, 较单一, 仅能鉴别出部分毒力基因。其后随着研究的深入, 马铃薯晚疫病菌生理小种的研究才逐步成熟。根据中国晚疫病菌生理小种的研究历史, 可将中国研究马铃薯晚疫病菌生理小种的历史分为3个阶段。

第一阶段, 研究的初始阶段。中国马铃薯晚疫病菌生理小种的研究始于20世纪60年代, 黄河等^[31]对1962~1967年从张家口、黑龙江、甘肃、山西、内蒙、青海和北京等地收集的晚疫病菌进行了生理小种鉴定, 鉴定出7个生理小种类型, 并发现生理小种出现由简单变复杂又趋于简单的情况。随后, 李克来^[32]对1969~1981年采集自呼和浩特的马铃薯晚疫病菌株进行了生理小种鉴定, 共鉴定出6个生理小种类型, 小种1为优势小种。之后, 又再次鉴定了1969~1985年采集的晚疫病菌株^[33], 发现在晚疫病严重发生的年份生理小种出现的种类增多, 多毒力基因小种容易出现, 在晚疫病少发病的干旱年份生理小种出现的种类较少。刘晓鹏等^[34]采用了不含R10与R11的10个单基因鉴别寄主及多基因鉴别寄主对湖北恩施地区进行了生理小种鉴定, 但其生

理小种的命名是不对的。姚裕琪和梁德霖^[35]利用7份含单基因及8份含多基因的鉴别寄主从采集自内蒙古的晚疫病菌中共鉴定出1、3、4、1.3、2.3和3.4共6个生理小种, 但鉴别寄主所含基因不明确。杨艳丽等^[36]对采自云南的41株晚疫病菌株进行生理小种鉴定, 共鉴定出0、3、4及3.4共4个生理小种。Ryu等^[37]在2000年采自云南的菌株中鉴定出0、3、4和3.4共4个生理小种类型。陈茜^[38]从2006~2007年采集自四川省的131个晚疫病菌株中鉴定出8个生理小种类型, 优势小种为3.4。刘波微等^[39]从2003~2007年采集自四川的241个晚疫病菌株中共鉴定出11个生理小种类型, 优势小种为3.4。以上研究在生理小种鉴定上存在2个不足: (1)采用的鉴别寄主不完全, 鉴别寄主不论是含单基因还是复合基因, 其结果均只能鉴别出毒力基因R1、R2、R3与R4; (2)部分学者的研究对生理小种的命名存在错误。

第二阶段, 研究的发展阶段。随着国际合作的加深及对晚疫病菌生理小种研究的深入, 中国学者逐步从国际马铃薯中心引进了能鉴别所有11个毒力基因的全部鉴别寄主。但在研究中应用的鉴别寄主仍不完全(表1), 尤其缺少能够鉴定毒力基因类型的单基因鉴别寄主, 因此不能准确说明生理小种所具有的毒力基因。这种生理小种鉴定结果缺乏严格性, 应用中有其局限性。

第三阶段, 研究的成熟阶段。随着研究的继续深入及科研条件的改善, 中国马铃薯晚疫病菌生理小种的研究逐步成熟, 中国学者对马铃薯晚疫病菌生理小种进行了大量研究。杨素祥^[47]在2002~2005年采自云南的155株晚疫病菌株中鉴定出55个生理小种类型, 优势小种为1.2.3.4.5.6.7.8.9.10, 频率为32.89%, 且发现生理小种的分布没有明显区域性; 杨艳丽等^[48]对2003~2005年自云南采集的117个晚疫病菌株进行生理小种类型的鉴定, 共鉴定出26个生理小种类型, 占主导的小种为3.4.6.8.10.11, 其频率为28.69%。郭军等^[49]从1997~1999年和2002~2003年自内蒙古采集的38个晚疫病菌株中鉴定出18个生理小种类型, 小种3a.3b.4.7.10频率最高, 占所测菌株的21.05%, 小种

表1 中国马铃薯晚疫病病菌生理小种的鉴定
Table 1 Race of *Phytophthora infestans* identified on potato in China

作者 Author	报道时间 Year reported	鉴别寄主份数(No.) Host	缺少的基因 Host absent	鉴别菌株数(No.) Isolate	鉴别出的小种数(No.) Race	采集地点 Site collected
彭学文 ^[40]	2003	8	R5、R7、R11	43	19	河北
金光辉等 ^[41]	2003	17	R8	未知	14	黑龙江
朱杰华等 ^[42]	2003	22	R2、R5、R8	90	21	云南、四川、重庆、河北、内蒙古
张国宝等 ^[43]	2004	7	R5、R7、R9、R11	43	19	河北
朱杰华 ^[44]	2004	17	R2、R5、R8	135	28	云南、四川、河北、黑龙江
范娟 ^[45]	2005	11	R10	30	7	黑龙江
金光辉等 ^[46]	2006	11	R10	51	21	黑龙江

1.2.3a.3b.4.5.6.7.8.9.10.11 占 13.16%，小种 3a.3b.4.6.7.10 占 10.53%。赵志坚等^[50]对 2000~2003 年自云南省采集的 136 个晚疫病菌株鉴定生理小种类型，共鉴定出 28 个生理小种类型，主要小种类型为 1.3.4.7.9.10.11、1.2.3.4.6.7.9.10.11、1.3.4.6.7.9.10.11 以及 3.4.6.9.10.11，且发现 1 株含有已知 11 个毒力基因的“超级毒力小种”。2008 年叶广继^[51]，叶广继等^[52]以及孙海宏和王舰^[53]分别对 2006~2007 年采集自青海的晚疫病菌株进行生理小种鉴定，其结果均显示青海省马铃薯晚疫病优势小种为 3.4.10。金光辉等^[54]对 2008 年采自黑龙江的 83 个马铃薯晚疫病菌株进行了生理小种鉴定，共鉴定出 18 个生理小种类型，优势小种为 3.4.7.11，小种 3.4.5.6.7.8.9.10.11 含有的毒力基因数目最多。李洪浩等^[55]从 2008~2009 年采自四川的 103 个晚疫病菌株中鉴定出 42 个生理小种类型，优势小种为 1.2.3.4.5.6.7.8.10.11，并发现 5 株“超级毒力小种”。桂春爽^[56]从 2008~2009 年采集自河北、黑龙江、辽宁和吉林的 150 个晚疫病菌株中鉴定出 20 个生理小种类型，其中河北采集的 59 个菌株中鉴定出 11 个生理小种类型，76 个采自黑龙江的菌株中鉴定出 15 个生理小种类型，两省的优势小种均为“超级毒力小种”。韩彦卿等^[57]在 2006~2008 年采自河北、黑龙江、福建、四川、云南和内蒙古 6 个省份的 57 个晚疫病菌株中，共鉴定出 30 个生理小种类型，并发现 3 株超级毒力小种。刘狄^[58]对 2009 年采自湖北的 55 个晚疫病菌株进行生理小种鉴定，共鉴定出 29 个生理小种类型，并发现 5 株“超级毒力小种”。成兰芳等^[59]以及成兰芳和

王生荣^[60]从 2009 年甘肃省采集的 63 个晚疫病菌株中鉴定出 16 个生理小种类型，占主导的小种 4.6.7.11 的频率达到 28.57%。王鹤^[61]从 2009 年自黑龙江、吉林、云南和内蒙古四省(区)采集的 118 个晚疫病菌株中鉴定出 42 个生理小种类型，在黑龙江 34 个菌株中鉴定出 25 个生理小种类型，在被测 49 个吉林菌株中鉴定出 19 个生理小种类型，在云南采集的 24 个菌株中鉴定出 10 个生理小种类型，在内蒙古采集的 11 个菌株中鉴定出 6 个生理小种类型，另外，还发现了 35 株“超级毒力小种”，且在各省均有发现。王晨^[62]从 2008~2011 年采集自黑龙江的 41 个晚疫病菌株中鉴定出 15 个生理小种类型，优势小种为 1.2.3.4.5.6.7.9.10.11，并发现 5 株“超级毒力小种”。郭梅^[63]对 2010 年采自黑龙江的 95 个晚疫病菌株进行生理小种鉴定，共鉴定出 24 个生理小种类型，优势小种为 1.3.4.7.8.10.11。Wang 等^[64]对 2004~2008 年采集自黑龙江的 72 个晚疫病菌株进行生理小种鉴定，共鉴定出 39 个生理小种类型，优势小种为 1.3.4.7.10.11。高云飞等^[65]从 2010 年自哈尔滨市采集的 62 个晚疫病菌株中鉴定出 14 个生理小种类型，优势小种 1.3.4.7.8.10.11 出现频率为 33.87%。马云芳等^[66]在 2009 年自宁夏从 1 个种质资源圃采集的 43 个晚疫病菌株中鉴定出 2 个小种类型 1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.11 和 3.4.10，频率分别为 95.3%、4.7%，但因取样范围过小，代表性不好。李洪浩等^[67]从 2008~2011 年自四川采集的 192 个晚疫病菌株中共鉴定出 55 个生理小种类型，优势小种为“超级毒力小种”，仅发现 1 株单毒力基因小

表2 中国马铃薯晚疫病病菌生理小种多样性及生理小种毒力基因复杂性

Table 2 Race diversity and virulence complexity of *Phytophthora infestans* on potato in China

作者 Author	报道时间 Year reported	地点 Site	采集年份 Year collected	优势小种 Dominant race	N_i	N_p	H_c	H_{GR}	H_s	H_{SR}	C_i	C_p
赵志坚等 ^[50]	2007	云南	2000~2003	1.3.4.7.9.10.11	136	28	5.50	0.20	2.37	0.48	7.26	8.79
杨素祥 ^[47]	2006	云南	2002~2005	1.2.3.4.5.6.7.8.9.10	152	55	10.75	0.36	2.81	0.56	8.38	5.76
杨艳丽等 ^[48]	2007	云南	2005	3.4.6.8.10.11	121	26	5.21	0.21	2.59	0.54	5.06	5.96
覃雁瑜 ^[71]	2014	云南	2012	超级毒力小种	292	99	17.26	0.34	2.93	0.52	8.99	6.15
			2013	超级毒力小种	205	27	4.88	0.13	1.00	0.19	10.57	8.07
李洪浩等 ^[55]	2010	四川	2008~2009	1.2.3.4.5.6.7.8.10.11	103	42	8.85	0.40	3.25	0.70	8.53	7.57
李洪浩等 ^[67]	2013	四川	2008~2011	超级毒力小种	192	55	10.27	0.28	3.23	0.61	9.14	8.11
郭军等 ^[49]	2007	内蒙古	1997~1999、2002~2003	3a.3b.4.7.10	38	18	4.67	0.46	2.60	0.71	5.58	5.06
韩森等 ^[70]	2014	内蒙古	2007~2008	不明显	26	24	7.06	0.92	3.15	0.97	5.04	4.88
		甘肃	2007~2008	0	65	29	6.71	0.44	2.83	0.68	3.08	4.07
成兰芳等 ^[59] , 成 兰芳和王生荣 ^[60]	2011	甘肃	2009	4.6.7.11	63	16	3.62	0.24	2.36	0.57	4.44	4.63
李继平 ^[69]	2013	甘肃	2007~2012	超级毒力小种	77	45	10.13	0.58	3.39	0.78	7.17	6.07
王立等 ^[68]	2013	甘肃	2011~2012	超级毒力小种	75	45	10.19	0.59	3.38	0.78	7.20	6.07
桂春爽 ^[56]	2010	河北	2008~2009	超级毒力小种	59	11	2.45	0.17	1.64	0.40	8.97	5.46
		黑龙江	2008~2009	超级毒力小种	76	15	3.23	0.19	2.36	0.54	7.20	5.87
金光辉等 ^[46]	2006	黑龙江	2004	3.4.6.7.8.9.11	51	21	5.09	0.40	2.71	0.69	5.39	5.29
金光辉等 ^[54]	2009	黑龙江	2008	3.4.7.11	83	18	3.85	0.21	2.30	0.52	4.22	4.39
王晨 ^[62]	2012	黑龙江	2008~2011	1.2.3.4.5.6.7.9.10.11	41	15	3.77	0.35	2.46	0.66	8.49	8.07
郭梅 ^[63]	2012	黑龙江	2010	1.3.4.7.8.10.11	95	24	5.05	0.24	2.56	0.56	6.59	6.96
高云飞等 ^[65]	2013	哈尔滨	2010	1.3.4.7.8.10.11	62	14	3.15	0.21	2.12	0.51	5.95	5.93
王腾 ^[73]	2015	黑龙江	2010	1.3.4.7.8.10.11	84	26	5.64	0.30	2.65	0.60	6.71	6.77
			2011	1.3.4.7.10.11	55	19	4.49	0.33	2.39	0.60	6.56	6.65
			2012	不明显	40	34	8.95	0.85	3.47	0.94	7.40	7.35
			2013	1.3.4.7.10.11	29	22	6.24	0.75	2.88	0.86	6.90	7.00
叶广继 ^[51] , 叶广 继等 ^[52]	2008	青海	2006~2007	3.4.10	54	16	3.76	0.28	2.29	0.57	3.06	3.56
				1.3.4.7.10.11、 1.3.4.7.8.10.11、 超级毒力小种	55	29	6.99	0.52	3.15	0.79	6.58	6.10
刘狄 ^[58]	2011	湖北	2009	1.3.4.7.8.10.11、 超级毒力小种	55	29	6.99	0.52	3.15	0.79	6.58	6.10
杨胜先等 ^[74]	2015	贵州	2013	2.5.6.8.9.11	260	15	2.52	0.05	2.13	-	3.57	2.93
			2014	2.5.6.8.9.11		16			2.11	-	3.66	3.25
王鹤 ^[61]	2011	黑龙江	2009	3.4.5.6.7.8.9.10.11	34	25	6.81	0.73	3.09	0.88	7.44	6.92
		吉林	2009	超级毒力小种	49	19	4.63	0.38	2.40	0.62	9.06	7.95
		云南	2009	超级毒力小种	24	10	2.83	0.39	1.58	0.50	10.04	8.80
		内蒙古	2009	3.4.5.6.7.9.10.11、 超级毒力小种	11	6	2.09	0.50	1.67	0.70	8.46	8.00
陈晓梅 ^[72]	2014	甘肃	2010	未知	20	19	6.01	0.95	2.93	0.98	7.90	6.05
		宁夏	2010	未知	20	18	5.67	0.89	2.86	0.95	8.00	7.78
		云南	2010	未知	20	19	5.34	0.95	2.79	0.93	6.15	7.18
		福建	2010	未知	20	16	6.01	0.79	2.93	0.98	2.80	6.21
		霞浦	2011	未知	20	18	5.34	0.89	2.76	0.92	4.30	4.71
		贵州	2011	未知	20	17	5.01	0.84	2.72	0.91	7.60	2.88
		南宁	2011	未知	20	17	5.67	0.84	2.86	0.95	3.65	4.67

注: N_i = 鉴定菌株数, N_p = 小种数, H_c = Gleason 多样性指数, H_s = Shannon 指数^[75], H_{GR} = 相对 Gleason 指数, H_{SR} = 相对 Shannon 指数, Gleason 多样性指数与 Shannon 指数均代表生理小种的多样性; C_i = 每个菌株毒力基因的平均值, C_p = 每个小种毒力基因的平均值^[76]。

Note: N_i = number of isolates, N_p = number of races, H_c = Gleason index, H_s = Shannon index^[75], H_{GR} = relative index for H_c , H_{SR} = relative index for H_s , C_i = mean number of virulence per isolate, C_p = mean number of virulence per race^[76].

种。王立等^[68]在自甘肃省采集的75个菌株中鉴定出45个生理小种类型, 其中小种1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.11为优势小种, 频率为22.67%。李继平^[69]在2007~2012年采自甘肃的77个晚疫病菌株中共鉴定出45个生理小种类型, 优势小种为“超级毒力小种”。韩森等^[70]对2007~2008年采自甘肃和内蒙古地区的晚疫病菌株鉴定生理小种, 在来自甘肃的65个菌株中鉴定出28个小种类型, 有3株“超级毒力小种”; 在来自内蒙古的26个菌株中, 共鉴定出24个小种类型, 有2株“超级毒力小种”。覃雁瑜^[71]对2012~2013年采集自云南的晚疫病菌株进行生理小种鉴定, 从2012年采集的292个菌株中鉴定出99个生理小种类型, 从2013年采集的205个菌株中鉴定出27个生理小种类型, 2年的优势小种均为“超级毒力小种”。陈晓梅^[72]对2010~2011年采集自甘肃、宁夏、云南、福建、霞浦、贵州、南宁等地的菌株中每地选取20个菌株进行生理小种鉴定, 各地均发现17个以上的生理小种类型, 发现6株“超级毒力小种”, 并进行了生理小种多样性及生理小种毒力基因复杂性分析。王腾^[73]对2010~2013年采集自黑龙江的208个晚疫病菌株进行生理小种鉴定, 共鉴定出75个生理小种类型, 在2012与2013年分别发现2株与1株“超级毒力小种”, 进行了生理小种多样性及生理小种毒力基因复杂性分析, 发现2012年生理小种复杂性及生理小种毒力基因复杂性均最高。杨胜先等^[74]对2013~2014年采集自贵州的260个晚疫病菌株进行生理小种鉴定, 其中2013年鉴定出15个生理小种类型, 2014年鉴定出16个生理小种类型, 2年优势小种均为2.5.6.8.9.11, 未发现“超级毒力小种”。

由这些研究看, 近年来, “超级毒力小种”在各省的出现越来越普遍, 部分省份甚至“超级毒力小种”已成为优势小种。从马铃薯晚疫病生理小种的多样性(H_C 、 H_{CR} 、 H_S 、 H_{SR})看, 各省并没有明显的普遍规律; 从生理小种毒力基因的复杂性(C_i 、 C_p)看, 各省总体上均表现出升高的趋势(表2)。这说明各省的晚疫病菌株每个菌株及每个生理小种所含毒力基因数目较以前更多, 这必将导致马铃薯品种对晚疫病抗性的降低。马铃薯晚疫病生理小种的

这些变化使马铃薯晚疫病的防治难度变大, 对马铃薯抗晚疫病育种及防治晚疫病提出了更加严峻的挑战。

3 中国生理小种研究存在的问题及展望

中国对马铃薯晚疫病菌株生理小种的研究已进行了大量工作, 研究方法也日渐成熟, 但仍存在一些问题需要改进。

研究连续性不强。在晚疫病生理小种的研究中, 部分省份缺乏连续性, 如云南省2005~2010年中断4年, 内蒙古2003~2007年中断3年, 2008年至今未见报道, 四川2011年至今未见报道。另外, 部分省份病样采集地点在年际间存在差异, 有的年份采集地点过少。而这必将造成无法明确生理小种随时间变化的规律, 以及无法确定生理小种出现变化的原因。

对生理小种多样性及毒力基因复杂性缺少客观的指数性分析。至今中国对晚疫病菌株生理小种的指数性分析仅有陈晓梅^[72]及王腾^[73]报道过, 但均未应用相对指数 H_{CR} 及 H_{SR} , 因此对生理小种多样性的比较存在局限性。

虽然目前中国对马铃薯晚疫病菌株生理小种的研究存在一定的问题和局限性, 但随着研究人员对晚疫病菌株生理小种的认识及国际合作的加强, 相信中国马铃薯晚疫病菌株生理小种的研究会更加成熟。

[参 考 文 献]

- [1] 付承堃. 中国将启动马铃薯主粮化战略土豆或成第四主粮 [N]. 国际在线, 2015-01-06.
- [2] Koh Y J, Goodwin S B, Dyer A T, et al. Migrations and displacements of *Phytophthora infestans* populations in East Asian countries [J]. *Phytopathology*, 1994, 84(9): 922-927.
- [3] 朱杰华, 杨志辉, 张凤国, 等. 马铃薯晚疫病菌株群体遗传结构研究进展 [J]. *中国农业科学*, 2007, 40(9): 1936-1942.
- [4] Black W, Mastenbroek C, Mills W R, et al. A proposal for an international nomenclature of races of *Phytophthora infestans* and of genes controlling immunity in *Solanum demissum* derivatives [J]. *Euphytica*, 1953, 2(3): 173-179.

- [5] Mastenbroek C, Bruin T D. Het voorkomen van physio 4 van *Phytophthora infestans* in Netherlands [J]. European Journal of Plant Pathology, 1955, 61(1): 88–92.
- [6] Howatt J L, Grainger P N. Some new findings concerning *Phytophthora infestans* (Mont.) De By [J]. American Journal of Potato Research, 1955, 32(5): 180–188.
- [7] Graham K M. Distribution of physiological races of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in Canada [J]. American Journal of Potato Research, 1955, 32(8): 277–282.
- [8] Pristou R, Gallegly M E. Differential reaction of potato hosts to foreign and domestic potato physiologic races of *Phytophthora infestans* [J]. American Potato Journal, 1956, 33(10): 287–295.
- [9] Gallegly M E, Eichenmuller J J. The spontaneous appearance of the potato race 4 character in cultures of *Phytophthora infestans* [J]. American Potato Journal, 1959, 36(2): 45–51.
- [10] Graham K M, Niederhauser J S, Romero S. Observations on races of *Phytophthora infestans* in Mexico during 1956–1957 [J]. American Journal of Potato Research, 1959, 36(6): 196–203.
- [11] Mastenbroek C. Some major points from 22 years of experience in breeding potatoes for resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) [J]. American Potato Journal, 1966, 43(8): 261–277.
- [12] Schick R, Schick E, Haussdorfer M. Ein Beitrag zur physiologischen spezialisierung von *Phytophthora infestans* [J]. Phytopath Z, 1958, 31: 225–236.
- [13] Eide C J, Bonde R, Gallegly M E, et al. Report of the late blight investigations committee [J]. American Potato Journal, 1960, 37(11): 399–400.
- [14] Mckee R K. Identification of *R*-genes in *Solanum stoloniferum* [J]. Euphytica, 1962, 11(1): 42–46.
- [15] Malcolmson J F, Black W. New *R* genes in *Solanum demissum* Lindl. and their complementary races of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary [J]. Euphytica, 1966, 15(2): 199–203.
- [16] Gurtler H. Physiological races of *Phytophthora infestans* in Denmark and low temperature storage of isolates [J]. Potato Research, 1984, 27(1): 25–31.
- [17] Tooley P M, Therrien D L. Mating type, race composition, nuclear DNA content, and isozyme analysis of Peruvian isolates of *Phytophthora infestans* [J]. Phytopathology, 1989, 79(4): 478–481.
- [18] Andrivon D. Races of *Phytophthora infestans* in France, 1991–1993 [J]. Potato Research, 1994, 37(3): 279–286.
- [19] Peters R D, Platt H W. Changes in race structure of Canadian populations of *Phytophthora infestans* based on specific virulence to selected potato clones [J]. Potato Research, 1998, 41(4): 366–370.
- [20] Sujkowski L S, Goodwin S B, Fry W E. Changes in specific virulence in Polish populations of *Phytophthora infestans*: 1985–1991 [J]. European Journal of Plant Pathology, 1996, 102(6): 555–561.
- [21] Ghimire S R, Hyde K D, Hodgkiss I J, et al. Race diversity and virulence complexity of *Phytophthora infestans* in Nepal [J]. Potato Research, 2001, 44(3): 253–263.
- [22] Knapova G, Gisi U. Phenotypic and genotypic structure of *Phytophthora infestans* populations on potato and tomato in France and Switzerland [J]. Plant Pathology, 2002, 51(5): 641–653.
- [23] Cohen Y. Populations of *Phytophthora infestans* in Israel underwent three major genetic changes during 1983 to 2000 [J]. Phytopathology, 2002, 92(3): 300–307.
- [24] 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.
- [25] Runno-Paurson E, Rimmel T, Ojarand A, et al. The structure of *Phytophthora infestans* populations from organic and conventional crops [J]. European Journal of Plant Pathology, 2010, 128(3): 373–383.
- [26] Runno-Paurson E, Hannukkala A, Trdan S, et al. The structure of mating type, virulence, metalaxyl resistance of *Phytophthora infestans* in a long-term phenotypic study in distinct location in Eastern Estonia [J]. Journal of Plant Diseases and Protection, 2012, 119(2): 45–52.
- [27] 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.
- [28] Aav A, Skrabule I, Bimšteine G, et al. The structure of mating type, metalaxyl resistance and virulence of *Phytophthora infestans* isolates collected from Latvia [J]. Zemdirbyste-agriculture, 2015, 102(3): 335–342.
- [29] Michalska A M, Sobkowiak S, Flis B, et al. Virulence and aggressiveness of *Phytophthora infestans* isolates collected in

- Poland from potato and tomato plants identified no strong specificity [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2015, 144(2): 325-336.
- [30] 张明厚. 马铃薯晚疫病病菌(*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) 生理分化现象的研究概况 [J]. *东北农学院学报*, 1964(1): 33-46.
- [31] 黄河, 程汉清, 徐天宇, 等. 我国北部马铃薯晚疫病病菌生理小种的发生和变化 [J]. *植物病理学报*, 1981, 11(1): 47-51.
- [32] 李克来. *Phytophthora infestans* 在番茄上的特异性及马铃薯致病性的关系 [J]. *云南师范大学学报: 自然科学版*, 1987(2): 44-51.
- [33] 李克来. 呼和浩特马铃薯晚疫病病菌生理小种组成及块茎生理小种毒性与植株感染关系 [J]. *内蒙古大学学报: 自然科学版*, 1988(1): 182-187.
- [34] 刘晓鹏, 谢从华, 宋伯符. 湖北恩施地区马铃薯晚疫病病菌生理小种的组成及分布 [J]. *马铃薯杂志*, 1995, 9(2): 81-83.
- [35] 姚裕琪, 梁德霖. 内蒙古马铃薯晚疫病病菌生理小种的组成及分布 [J]. *内蒙古农业科技*, 1996(1): 17-18.
- [36] 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 [J]. *植物保护*, 2001, 27(4): 3-5.
- [37] 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.
- [38] 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.
- [39] 刘波微, 彭华贤, 席亚东, 等. 四川马铃薯晚疫病生理小种鉴定及品种抗病评价 [J]. *西南农业学报*, 2010, 23(3): 747-751.
- [40] 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.
- [41] 金光辉, 文景芝, 董传民, 等. 黑龙江省马铃薯晚疫病生理小种的类型与分布状况研究 [J]. *中国马铃薯*, 2003, 17(4): 213-215.
- [42] 朱杰华, 杨志辉, 邵铁梅, 等. 中国部分地区马铃薯晚疫病病菌生理小种的组成及分布 [J]. *中国农业科学*, 2003, 36(2): 169-172.
- [43] 张国宝, 朱杰华, 彭学文. 河北省部分地区马铃薯晚疫病病菌生理小种鉴定 [J]. *河北农业大学学报*, 2004, 27(1): 77-79.
- [44] 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.
- [45] 范娟. 马铃薯抗晚疫病资源筛选的研究 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2005.
- [46] 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.
- [47] 杨素祥. 云南马铃薯晚疫病菌群的遗传多样性研究 [D]. 昆明: 云南师范大学, 2006.
- [48] 杨艳丽, 胡先奇, 鲁绍凤, 等. 云南省马铃薯晚疫病病菌生理小种的组成与分布 [J]. *华中农业大学学报*, 2007, 26(3): 297-301.
- [49] 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.
- [50] 赵志坚, 李灿辉, 曹继芬, 等. 云南省马铃薯致病疫霉毒性基因组及毒力结构研究 [J]. *中国农业科学*, 2007, 40(3): 505-511.
- [51] 叶广继. 青海马铃薯晚疫病病菌群体遗传多样性研究 [D]. 西宁: 青海大学, 2008.
- [52] 叶广继, 孙海宏, 周云, 等. 青海海东地区马铃薯晚疫病病菌生理小种的组成及分布 [J]. *植物病理学报*, 2008, 38(5): 107-110.
- [53] 孙海宏, 王舰. 青海致病疫霉生理小种组成及分布研究 [J]. *现代农业科技*, 2008(11): 112-113.
- [54] 金光辉, 吕文河, 白雅梅, 等. 黑龙江省马铃薯晚疫病病菌生理小种的鉴定 [J]. *东北农业大学学报*, 2009, 40(10): 19-23.
- [55] 李洪浩, 张敏, 雷高, 等. 四川省马铃薯晚疫病病菌生理小种组成及分布 [C]//中国植物保护学会. 公共植保与绿色防控, 2010: 77-78.
- [56] 桂春爽. 北方四省致病疫霉致病型及拮抗菌复合发酵抑菌作用的研究 [D]. 保定: 河北大学, 2010.
- [57] 韩彦卿, 秦宇轩, 朱杰华, 等. 2006—2008年中国部分地区马铃薯晚疫病病菌生理小种的分布 [J]. *中国农业科学*, 2010, 43(17): 3684-3690.
- [58] 刘狄. 湖北西南地区马铃薯晚疫病生理小种组成分布与抗药性分析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [59] 成兰芳, 张文解, 李惠霞, 等. 甘肃省马铃薯晚疫病病菌生理小种鉴定 [J]. *甘肃农业大学学报*, 2011, 46(3): 65-69.
- [60] 成兰芳, 王生荣. 甘肃马铃薯晚疫病病毒力类型及分布初探 [J]. *西北农业学报*, 2011, 20(11): 183-186.
- [61] 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.
- [62] 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.
- [63] 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.
- [64] Wang X, Guo M, Min F, *et al.* Virulence complexity and high

levels of fungicide resistance suggest population change of *Phytophthora infestans* in the Heilongjiang Province of China [J]. Potato Research, 2012, 55(3): 217-224.

[65] 高云飞, 郭梅, 王晓丹, 等. 哈尔滨市马铃薯晚疫病菌生理小种的类型 [J]. 中国马铃薯, 2013, 27(3): 168-171.

[66] 马云芳, 孙洁平, 马丽杰, 等. 一个马铃薯种质资源圃致病疫霉菌群体的分析 [J]. 菌物学报, 2013, 32(5): 802-811.

[67] 李洪浩, 彭化贤, 席亚东, 等. 四川马铃薯晚疫病菌交配型、生理小种、甲霜灵敏感性及mt DNA单倍型组成分析 [J]. 中国农业科学, 2013, 46(4): 728-736.

[68] 王立, 惠娜娜, 李建军, 等. 甘肃省马铃薯主产区晚疫病菌生理小种组成与分布 [J]. 中国蔬菜, 2013(22): 70-74.

[69] 李继平. 甘肃马铃薯晚疫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.

[70] 韩森, 汪晓雯, 黄琛, 等. 甘肃和内蒙古地区马铃薯晚疫病菌的致病型 [J]. 植物保护, 2014, 40(2): 146-150.

[71] 覃雁瑜. 品种多样性对马铃薯晚疫病菌群体遗传结构的影响 [D]. 福州: 福建农林大学, 2014.

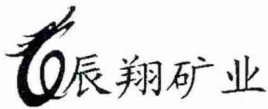
[72] 陈晓梅. 马铃薯致病疫霉菌生理小种多样性及其空间分布 [D]. 福州: 福建农林大学, 2014.

[73] 王腾. 黑龙江省马铃薯晚疫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.

[74] 杨胜先, 张绍荣, 龙国, 等. 贵州省马铃薯晚疫病菌生理小种的组成与分布 [J]. 南方农业学报, 2015, 46(4): 597-601.

[75] Groth J V, Roelfe A P. The concept and measurement of phenotypic diversity in *Puccinia graminis* on wheat [J]. Phytopathology, 1987, 77(10): 1395-1399.

[76] Andrivon D. Race structure and dynamics in populations of *Phytophthora infestans* [J]. Canadian Journal of Botany, 1994, 72(11): 1681-1687.



辰翔矿业有限公司

专业生产马铃薯育种——膨胀蛭石

河北灵寿县辰翔矿业有限公司位于河北省石家庄市灵寿县，是一家专业生产蛭石片、膨胀蛭石、珍珠岩的企业，已有30多年的发展历史。辰翔公司根据马铃薯育种特点，研发了育种专用膨胀蛭石。本公司生产的马铃薯专用膨胀蛭石性价比高，已在国内十几家马铃薯育种公司应用，并得到一致好评。本公司蛭石产品型号齐全，也可根据客户需求订制生产。

如果您对我们的产品感兴趣，欢迎致电联系，索要资料、样品。

联系人：薛 刚 15613123526、15833992815

地 址：河北省石家庄市灵寿县燕川工业区

电 话：0311-82616100(传真)