

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2024)03-0245-15

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2024.03.008

马铃薯孢囊线虫抗性育种研究进展

蒋 伟¹, 明 会^{1,2}, 杨 妍¹, 李 周³, 李怀龙³, 胡 祚³, 张红骥², 于德才^{2*}, 李先平^{1*}

(1. 云南省农业科学院经济作物研究所, 云南 昆明 650205; 2. 云南农业大学植物保护学院, 云南 昆明 650201;

3. 昭通市农业科学院, 云南 昭通 657000)

摘 要: 马铃薯孢囊线虫(Potato cyst nematode, PCN)主要指马铃薯金线虫(*Globodera rostochiensis*)和马铃薯白线虫(*G. pallida*), 是马铃薯中最重要的植物寄生线虫, 具有早期症状不明显、易传播、潜伏期长、根治困难等特点。因其严重危害性和经济影响性, 该类线虫被多个国家列为检疫性有害生物。利用马铃薯孢囊线虫抗性基因选育并种植抗性品种, 是降低马铃薯孢囊线虫危害的经济、有效、可持续发展策略。综述简述马铃薯孢囊线虫的分类关系与致病型分型法, 以及对马铃薯孢囊线虫耐受性和抗性定义及其评价方法; 详细介绍目前常用马铃薯孢囊线虫抗性基因及分子标记, 以及马铃薯孢囊线虫抗性育种研究进展并进行展望。

关键词: 马铃薯; 马铃薯孢囊线虫; 抗性基因; 分子标记; 抗性育种

Progress in Potato Resistance Breeding to Potato Cyst Nematodes

JIANG Wei¹, MING Hui^{1,2}, YANG Yan¹, LI Zhou³, LI Huailong³, HU Zuo³, ZHANG Hongji², YU Decai^{2*}, LI Xianping^{1*}

(1. Industrial Crops Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming, Yunnan 650205, China;

2. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan 650201, China;

3. Zhaotong Academy of Agricultural Sciences, Zhaotong, Yunnan 657000, China)

Abstract: The potato cyst nematodes (PCN) referring to golden potato cyst nematode (*Globodera rostochiensis*) and the pale cyst nematode (*G. pallida*) are the most important plant parasitic nematode in potatoes. They are characterized by early inconspicuous symptoms, ease of spread, long latency periods, and difficulty in eradication. Due to their severe harmfulness and economic impact, PCN are listed as a quarantine pest in many countries around the world. Utilizing resistant genes to breed resistant potato varieties and planting these resistant varieties is an economical, effective, and sustainable strategy to reduce the damage caused by potato cyst nematodes. In this review, the classification relationships and pathogenic framework of potato cyst nematodes, as well as the definition and evaluation methods of tolerance and resistance to potato cyst nematodes were briefly described, and the known resistant genes and molecular markers against potato cyst nematodes and the development of potato cyst nematode resistance

收稿日期: 2024-05-28

基金项目: 云南省科技人才与平台计划项目(202305AP350012); 国家留学基金委西部地区人才培养特别项目(留金项[2021]15号); 云南省“万人计划”产业技术领军人才项目(YNWR-CYJS-018-025); 云南省科技计划项目(202304BI090026)。

作者简介: 蒋伟(1983-), 女, 博士, 副研究员, 主要从事马铃薯种质资源创制研究。

***通信作者(Corresponding author):** 于德才, 博士, 副研究员, 主要从事植物病理研究, E-mail: 459025316@qq.com; 李先平, 博士, 研究员, 主要从事马铃薯种质资源创制研究, E-mail: lixping@hotmail.com。

breeding were introduced in detailed. Additionally, the prospects are made.

Key Words: potato; potato cyst nematode (PCN); resistant gene; molecular marker; resistant breeding

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是仅次于水稻、小麦和玉米的第四大粮食作物,作为重要碳水化合物化合物来源,比其他谷物类作物提供更多蛋白质和矿质元素^[1]。随着世界人口增长和城市化进程加剧,粮食安全成为世界各国不可忽视的问题。全球约13亿人以马铃薯为主食^[2],其产量高于水稻、小麦和玉米,且仍具较高增产潜力^[3]。因此,马铃薯是保障粮食安全的重要作物。此外,马铃薯也是重要经济作物,特别是冬马铃薯被视为中国西南省份反季种植区的“钱袋子”。考虑到马铃薯在保障粮食安全上发挥重要作用和其经济价值,优化病虫害管理对马铃薯可持续种植越来越重要^[4]。马铃薯胞囊线虫是对马铃薯危害最大的检疫性有害生物,该类病害造成的损失约占世界作物损失的9%^[5]。随着全球贸易往来频繁,自2018年起陆续在中国西南省份马铃薯生产区发现马铃薯胞囊线虫^[6,7]。马铃薯胞囊线虫防控措施包括轮作、化学药剂、生物防治、种植诱捕植物和拮抗植物、种植抗性品种等,其中种植抗性品种是降低种植成本、对环境友好且最有效的防治措施。本文从马铃薯胞囊线虫分类与致病型、马铃薯胞囊线虫耐受性和抗性评价、马铃薯胞囊线虫抗性基因及分子标记、马铃薯胞囊线虫抗性育种等方面展开阐述,以期为中国马铃薯胞囊线虫抗性育种提供参考。

1 马铃薯胞囊线虫分类与致病型

马铃薯胞囊线虫(Potato cyst nematode, PCN)主要指以马铃薯为宿主的球胞囊线虫(*Globodera* Skarbilovich, 1959),包括马铃薯金线虫(*G. rostochiensis*)、马铃薯白线虫(*G. pallida*)、*G. ellingtonae*和*G. vulgaris*^[8-10]。其中,马铃薯金线虫和马铃薯白线虫被多个国家列为检疫性有害生物,而*G. ellingtonae*和*G. vulgaris*对马铃薯的致病性存在争论^[9,11]。马铃薯胞囊线虫隶属于胞囊线虫科(Het-

eroderidae)、球胞囊线虫属(*Globodera*),除马铃薯胞囊线虫外,该属还包括10个种。根据Subbotin等^[12]研究,球胞囊线虫属主要有两个分支:一个分支主要包括寄生于菊科植物的欧亚种,如*G. achilleae*和*G. artemisiae*;另一个分支则是寄生于茄科植物的南美洲种,如*G. rostochiensis*、*G. pallida*、*G. tabacum*、*G. mexicana*^[13]。马铃薯金线虫和马铃薯白线虫主要寄生于茄属结薯植物,以马铃薯为主。烟草胞囊线虫(*G. tabacum*)和马铃薯潜根线虫(*G. mexicana*)以茄属非结薯植物及烟草属植物为食。作为马铃薯中的检疫性有害生物,马铃薯金线虫和马铃薯白线虫受到广泛关注,本文所讨论的马铃薯胞囊线虫仅限于马铃薯金线虫和马铃薯白线虫。

“基因对基因假说”是植物能够对某种病原菌产生特异性抗性的基本模型^[14],该假说同样适用于研究马铃薯与马铃薯胞囊线虫的相互作用。例如,马铃薯抗性基因*Gpa2*与马铃薯白线虫无毒基因*RBP-1*相互作用触发马铃薯对该线虫的过敏反应,从而产生抗虫性^[15]。为鉴定不同抗性来源的马铃薯对马铃薯胞囊线虫群体的抗病程度,研究者提出马铃薯胞囊线虫致病型分型法(表1)。英国发现3种马铃薯胞囊线虫群体,提出A、B和E 3类致病型分型方案[英国分型法(British scheme)]^[16]。荷兰发现6种马铃薯胞囊线虫群体,将他们划分为6类致病型,即A、B、C、D、E、F[荷兰分型法(Dutch scheme)]^[17]。英国分型法中A和E分别对应荷兰分型法中A和E。在欧洲及其他地区,这两个分型方案曾被广泛使用,为减少混淆,Kort等^[18]整合了英国和荷兰分型法,提出1个新的国际通用分型法(International scheme)。在该分型方案中,马铃薯金线虫被划分为5个致病型,即Ro1、Ro2、Ro3、Ro4、Ro5,马铃薯白线虫包括3个致病型,即Pa1、Pa2、Pa3。Ro1对应英国和荷兰分型法中A, Ro2和Ro3分别对应荷兰分型法中B和

C, Ro4对应荷兰分型法中F, Pa1对应英国分型法中B, Pa2对应荷兰分型法中D, Pa3对应英国和荷兰分型法中E。针对南美洲马铃薯孢囊线虫种群, Saenz和De Scurrah^[19]提出1个与前面3个划分框架不同的分类框架[安第斯分型法(Andean scheme)], 即马铃薯金线虫分为R₁A、R₁B、R₂A和R₃A, 分别对应Ro1、Ro4、Ro2和Ro3; 马铃薯

白线虫分为P₁A、P₁B、P₂A、P₃A、P₄A和P₅A, 其中P₁A对应Pa1, P₄A和P₅A分别对应Pa2和Pa3。随着马铃薯孢囊线虫种群演化, 例如在欧洲, 田间普遍存在由Pa2和Pa3致病型混合组成的马铃薯白线虫种群, 这些混合种群被称为Pa2/3型致病型, 这些分类框架都存在一定局限性, 有待进一步修订^[20]。

表1 马铃薯孢囊线虫致病型分类框架
Table 1 Taxonomic framework of potato cyst nematode

英国分型法 British scheme ^[16]	致病型 Pathotype									
鉴别寄主 Differential host	A	B	E							
<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	+	+	+							
<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> CPC 1673 hybr.	–	+	+							
<i>S. multidissectum</i> hybr. P55/7	+	–	+							
荷兰分型法 Dutch scheme ^[17]	致病型 Pathotype									
鉴别寄主 Differential host	A	B	C	D	E	F				
<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	+	+	+	+	+	+				
<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> CPC 1673 hybr.	–	+	+	+	+	–				
<i>S. kurtzianum</i> KTT 60.21.19	–	–	+	+	+	+				
<i>S. vernei</i> GLKS 58.1642.4	–	–	–	+	+	+				
<i>S. vernei</i> (VT ^o) 58.1642.5	–	–	–	–	+	–				
国际通用分型法 International scheme ^[18]	致病型 Pathotype									
鉴别寄主 Differential host	Ro1	Ro2	Ro3	Ro4	Ro5	Pa1	Pa2	Pa3		
<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> CPC 1673 hybr.	–	+	+	–	+	+	+	+		
<i>S. kurtzianum</i> hybr. 60.21.19	–	–	+	+	+	+	+	+		
<i>S. vernei</i> hybr. 58.1642/4	–	–	–	+	+	+	+	+		
<i>S. vernei</i> hybr. 62.33.3	–	–	–	–	+	–	–	+		
<i>S. vernei</i> hybr. 65.346/19	–	–	–	–	–	+	+	+		
<i>S. multidissectum</i> hybr. P 55/7	+	+	+	+	+	–	+	+		
<i>S. vernei</i> hybr. 69.1377/94	–	–	–	–	–	–	–	–		
安第斯分型法 Andean scheme ^[19]	致病型 Pathotype									
鉴别寄主 Differential host	R ₁ A	R ₁ B	R ₂ A	R ₃ A	P ₁ A	P ₁ B	P ₂ A	P ₃ A	P ₄ A	P ₅ A
<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> (H1)	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. kurtzianum</i> KTT/60.21.19	–	+	–	+	+	+	–	+	+	+
<i>S. vernei</i> GLKS 58.1642.4	–	+	–	–	+	+	+	–	+	+
<i>S. vernei</i> (VT ^{no}) ² 62.33.3	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+
<i>S. multidissectum</i> (H2)	+	+	+	+	–	–	+	+	+	+

注: “+”表示感病; “-”表示抗病。

Note: “+” denotes susceptible; “-” denotes resistant.

2 马铃薯孢囊线虫耐受性和抗性及其评价

植物对病虫害表现出耐受性(Tolerance)和自然抗性(Natural resistance), 是其抵御病虫害威胁的两种不同策略^[21]。在马铃薯与马铃薯孢囊线虫的互作中, 耐受性是指品种具有抵御马铃薯孢囊线虫为害的能力, 即尽管宿主植物不能抑制线虫侵染及繁殖, 但宿主植物的生长和产量未受明显影响^[22]。自然抗性则表现为, 抗性品种能够抑制或降低马铃薯孢囊线虫的繁殖, 而对其生长和产量影响较小。

马铃薯品种对马铃薯孢囊线虫耐受性和抗性主要表现出以下几种情况: 有些品种既没有抗性又没有耐受性, 如‘Desiree’; 仅有抗性没有耐受性的品种, 如‘Innovator’(抗马铃薯白线虫); 仅有耐受性而没有抗性的品种, 如‘Cara’(不抗马铃薯白线虫); 既有耐受性又有抗性的品种, 如‘Performer’(抗马铃薯白线虫), ‘Royal’(抗马铃薯金线虫)。在马铃薯生产上, 种植仅具有耐受性的马铃薯品种, 会导致土壤中马铃薯孢囊线虫种群大量积累; 种植不耐受的抗性品种, 会影响马铃薯产量。因此, 马铃薯品种应兼具马铃薯孢囊线虫耐受性和抗性, 方可最大程度降低马铃薯孢囊线虫危害, 也是抗性育种的理想情况。

2.1 马铃薯孢囊线虫耐受性评价

目前, 对马铃薯品种的马铃薯孢囊线虫耐受性评价存在困难, 且耐受性产生的遗传机理未能解析。马铃薯孢囊线虫侵染马铃薯根部, 影响根系对水分和营养物质的吸收, 同时耐受性的产生与冠层结构、根系发育增强和水分利用效率提高相关^[23,24], 而其他环境胁迫如干旱, 也可能使抗旱品种产生类似表型, 增加了品种耐受性评价难度。研究者通常采用田间评价和盆栽试验评价马铃薯孢囊线虫的耐受性。田间评价为将马铃薯试验材料分别种植在受马铃薯孢囊线虫侵染和未受侵染的地块, 通过比较试验材料的生长状况与产量, 评估他们对马铃薯孢囊线虫的耐受性^[25,26]。盆栽试验是将试验材料种植在马铃薯孢囊线虫不同

虫口密度的花盆中, 通过计算虫口密度与试验材料产量的相关性, 评价其耐受性^[27,28], 研究发现田间评价和盆栽试验结果相关性较高^[29]。除产量指标外, 马铃薯主茎生长类型、氮素利用效率等指标也被用来评估品种的耐受性^[30]。可靠马铃薯孢囊线虫耐受性表型分析是筛选耐受品种和对其进行遗传机理解析的基础。

2.2 马铃薯孢囊线虫抗性评价

马铃薯孢囊线虫抗性资源筛选是抗性育种最早关注的问题。20世纪50年代初, 为筛选马铃薯孢囊线虫抗性资源, 英国马铃薯育种家Ellenby C从英国马铃薯种质资源库(Commonwealth Potato Collection, CPC)保存的1 200多份收集自南美洲安第斯山区的资源中, 筛选出5份马铃薯金线虫抗性种质资源, 除1份资源是三倍体不育马铃薯材料外, 其余4份资源都属于马铃薯种安第斯亚种(*Solanum tuberosum* ssp. *andigena*), 该亚种与栽培马铃薯(*S. tuberosum* ssp. *tuberosum* L.)亲缘关系密切, 易与马铃薯栽培品种杂交, 因此常用于杂交创制抗性种质资源^[31]。马铃薯野生种和地方品种是重要的遗传资源, 也是筛选马铃薯孢囊线虫抗性资源的理想材料^[32-34]。除安第斯亚种外, 马铃薯野生种*S. vernei*和*S. spegazzini*中的抗性也导入到栽培马铃薯品种中。目前, 已经鉴定50多个马铃薯野生种至少对一种马铃薯孢囊线虫的某种致病型表现出抗性^[4,33,35,36]。

马铃薯孢囊线虫抗性评价体系成熟。欧洲和地中海植物保护组织(European and Mediterranean Plant Protection Organization, EPPO)制定的PM 3/68(2)标准^[37]在马铃薯资源或新品种对马铃薯孢囊线虫抗性评估中广泛应用^[38]。该方法以感病品种‘Désirée’为标准易感对照, 测试材料接种马铃薯孢囊线虫种群后, 其抗感程度按“相对感病性(Relative susceptibility, RS)=(Pf被测试品种/Pf标准易感对照品种)×100%”计算, 其中Pf表示最终马铃薯孢囊线虫种群大小。比较测试品种中马铃薯孢囊线虫繁殖率与对照品种繁殖率并进行评估, 将抗感性分为9个等级, 其中1~3级为易感(RS > 25%), 4~6级为部分抗性(5% < RS ≤

25%), 7~9级为抗性($RS \leq 5\%$), 9级表示抗性最强(表2), 此划分不仅可准确鉴定测试材料的抗

性水平, 而且可与国际公认的品种抗性水平进行比较。

表2 抗性等级评价
Table 2 Standard scoring notation

相对感病性 Relative susceptibility (RS)	等级 Grade	抗性 Resistance
$RS \leq 1\%$	9	极抗
$1\% < RS \leq 3\%$	8	高抗/极抗
$3\% < RS \leq 5\%$	7	高抗
$5\% < RS \leq 10\%$	6	中抗/极抗
$10\% < RS \leq 15\%$	5	中抗
$15\% < RS \leq 25\%$	4	中抗/易感
$25\% < RS \leq 50\%$	3	易感
$50\% < RS \leq 100\%$	2	易感/极易感
$>100\%$	1	极易感

3 马铃薯孢囊线虫抗性基因及分子标记

3.1 马铃薯孢囊线虫抗性基因

随着20世纪90年代初分子生物学兴起, 研究者开始利用分子标记定位或克隆马铃薯孢囊线虫抗性基因^[39]。经过四十多年研究, 已发现多个不同抗性来源的马铃薯孢囊线虫抗性基因或QTLs(表3), 但仅3个基因被克隆。最早被克隆的马铃薯孢囊线虫抗性基因是马铃薯白线虫抗性基因 *Gpa2*, 该基因位于马铃薯基因组12号染色体上, 是与马铃薯X病毒(Potato virus X, PVX)抗性基因 *Rx1* 紧密连锁且高度同源的NBS-LRR抗性基因, 他们编码的氨基酸序列一致性超过88%^[59]。 *Gpa2* 基因最早发现于马铃薯金线虫抗性资源 *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* CPC 1673, 该基因仅对马铃薯白线虫小部分种群产生抗性, 未被作为抗性育种选择的目标性状, 可能因 *Gpa2* 基因与 *Rx1* 基因紧密连锁且该基因对PVX具有极端抗性, 所以在育种计划中选择对PVX的抗性时被分离并引入到许多商业品种中^[60]。第2个被克隆的基因来自醋栗番茄(*S. pimpinellifolium*)的广谱NBS-LRR抗性基因 *Hero*, 该基因位于4号染色体上118 kb区域内, 该区域包含14个 *Hero* 基因的同源基因。番茄转基因互补试验证明这个基因簇中仅 *Hero* 基因对

马铃薯金线虫致病型 Ro1、Ro3、Ro5 与白线虫致病型 Pa2/3 表现出极强的抗性。 *Hero* 基因编码NBS-LRR蛋白, 在LRR结构域内包含一个30个氨基酸形成的酸性螺旋结构域, 且仅出现在 *Hero* 基因编码的蛋白中。因此, 推断该结构可能使 *Hero* 基因产生马铃薯孢囊线虫广谱抗性^[52]。 *Gro1-4* 基因是第1个被克隆的 *Gro1* 基因家族中的植物线虫抗性基因, 也是马铃薯中克隆的第1个马铃薯金线虫抗性基因。该基因是NBS-LRR类抗性基因, 位于7号染色体上, 编码1个长度为1 136个氨基酸的蛋白质, 该蛋白质具有TIR-NBS-LRR结构域。与 *Gro1* 基因家族中不具抗性的成员相比, *Gro1-4* 基因在第1个内含子中存在类逆转座子元件插入, 并且编码的蛋白有29个氨基酸差异。这些变异可能导致 *Gro1-4* 基因赋予马铃薯具有马铃薯金线虫 Ro1 致病型抗性^[72]。

除上述3个基因外, 还有多个未被克隆却在马铃薯孢囊线虫抗性育种中发挥重要作用的基因。 *H1* 基因是最早发现却未被克隆的马铃薯金线虫抗性基因, 因其对马铃薯金线虫 Ro1 和 Ro4 致病型具有持久极端抗性, *H1* 基因被广泛应用到马铃薯孢囊线虫抗性育种中^[40-42,73]。 *H1* 基因同样在 *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* CPC 1673 中发现。通过对CPC 1673自交后代进行遗传分析, 证实CPC 1673对马铃薯金线虫的抗性受单个显性基因

调控并命名为 *H1* 基因^[74,75]。*H1* 位点被定位在马铃薯第5染色体长臂的远端, 与 RFLP 标记 CP113 和 CD78 紧密连锁^[40,76], 与 AFLP 标记 EM1 和 CM1 紧密连锁(分别为 0.2 cM 和 0 cM)^[41]。Finkers-Tomczak 等^[42]利用分子标记构建了抗病单倍型 SH0 和感病单倍型 RH0 和 RH1 的物理图谱。对这 3 个单倍型

同源基因组序列的分析发现, *H1* 基因位于单倍型之间高度变异区域, 该区域包含大量的 *R* 基因, 富含重复序列且不易发生重组。上述研究表明, 基于图谱的克隆策略难以克隆 *H1* 基因。因此尽管该基因在马铃薯金线虫抗性育种中发挥着重要作用, 但自 1952 年发现以来却仍未被克隆。

表3 茄属植物中马铃薯孢囊线虫抗性基因或 QTLs 及分子标记

Table 3 Potato cyst nematodes resistance (R) genes or QTLs identified in *Solanum* species

抗性基因或 QTLs	抗致病型	物种	染色体	分子标记(分子标记类型)	参考文献
Resistance gene or QTLs	Resistance to pathotype	Species	Chromosome	Molecular marker (Molecular type)	Reference
<i>H1</i>	Ro1, 4	安第斯亚种	5	CP113(SCAR)、CT51(CAPS/Alu1)、239E4left (CAPS/Alu1)、TG689(SCAR)、57R(SCAR)、110L(SCAR)、N146(SCAR)、N195(SCAR)	[39,40–45]
<i>Gro1</i>	Ro1	<i>S. spegazzinii</i>	7		[39]
<i>Gro1.2</i>	Ro1	<i>S. spegazzinii</i>	10	Ssp75(RFLP)	[46]
<i>Gro1.3</i>	Ro1	<i>S. spegazzinii</i>	11	TG36(RFLP)	[46]
<i>Gro1.4</i>	Ro1	<i>S. spegazzinii</i>	3		[47]
<i>Gro1-4</i>	Ro1	<i>S. spegazzinii</i>	7	Gro1-4(SCAR)、Gro1-4-1(SCAR)	[48,49]
<i>GroV1</i>	Ro1	<i>S. vernei</i>	5	TG69(RFLP)、OpT08(RAPD)、U14(SCAR)、X02(SCAR)	[50]
<i>Ro2-A</i>	Ro2	安第斯亚种和(或者) <i>S. vernei</i> 、 <i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> 和(或者) <i>S. vernei</i>	5		[51]
<i>Ro2-B</i>	Ro2	安第斯亚种和(或者) <i>S. vernei</i> 、 <i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> 和(或者) <i>S. vernei</i> 、	5		[51]
<i>Hero</i>	Ro1–Ro5、 Pa1、Pa2/3	醋栗番茄	4		[52]
<i>Grp1</i>	Ro5、Pa2、Pa3	安第斯亚种和3个马铃薯野生种 <i>S. oplocense</i> 、 <i>S. vernei</i> 、 <i>S. spegazzinii</i>	5	GP21(CAPS)、GP179(CAPS)、TG432(CAPS)	[53–56]
<i>H2</i>	Pa1、Pa2/3	<i>S. multidissectum</i>	5		[57]
<i>Gpa</i>	Pa2,3	<i>S. spegazzinii</i>	5		[58]
<i>Gpa2</i>	Pa2/3	安第斯亚种	12	77R(CAPS)、GP34(CAPS)、Gpa2-2(SCAR)	[49, 59–62]
<i>Gpa4</i> (<i>GpaIV^h_{mdg}</i>)	Pa2/3	安第斯亚种	4	STM3016(SSR)、Contig237(CAPS)、C237-1(SCAR)	[63–65]
<i>Gpa5</i>	Pa2/3	<i>S. vernei</i>	5	HC(SCAR)、SPUD1636(SCAR)、GP21(CAPS)、GP179(CAPS)	[56, 66–68]
<i>Gpa6</i>	Pa2,3	<i>S. vernei</i>	9	CT220(CAPS)	[66]

续表

抗性基因或 QTLs Resistance gene or QTLs	抗致病型 Resistance to pathotype	物种 Species	染色体 Chromosome	分子标记(分子标记类型) Molecular marker (Molecular type)	参考文献 Reference
<i>GpaM1</i>	Pa2/3	<i>S. spegazzinii</i>	5	GP021(RFLP)、TG569(RFLP)	[69]
<i>GpaM2</i>	Pa2/3	<i>S. spegazzinii</i>	6	TG365(RFLP)、TG581(RFLP)	[69]
<i>GpaM3</i>	Pa2/3	<i>S. spegazzinii</i>	12	CT019-A(AFLP)、CT080-B(AFLP)	[69]
<i>GpaVsspl</i>	Pa2/3	<i>S. sparsipilum</i>	5	GP179(CAPS)、GP21(SCAR)、TG432(CAPS)	[55,56,70]
<i>GpaXIsspl</i>	Pa2/3	<i>S. sparsipilum</i>	11		[70]
<i>GpaXlltar</i>	Pa3	<i>S. tarijense</i>	11	GP163(CAPS)、FEN427(SCAR)	[71]
<i>Pa2/3-A</i>	Pa2/3	安第斯亚种和(或) <i>S. vernei</i> 、 <i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> 和(或) <i>S. vernei</i>	5		[51]
<i>Pa2/3-B</i>	Pa2/3	安第斯亚种和(或) <i>S. vernei</i> 、 <i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> 和 (或) <i>S. vernei</i>	10		[51]

Grp1 基因是对马铃薯金线虫 Ro5 和白线虫 Pa2 和 Pa3 产生抗性的广谱抗性基因。Roupe van der Voort 等^[53]从栽培马铃薯和几个马铃薯野生种(包括 *S. vernei*、*S. oplocense* 和安第斯亚种)的杂交后代 AM78-3778 发现该基因, *Grp1* 基因被定位在 5 号染色体短臂 RFLP 分子标记 GP21 和 GP179 之间区域。Finkers-Tomczak 等^[54]以携带 *Grp1* 位点的二倍体马铃薯 3778-16(AM)为母本与 RH89-039-16(RH)杂交, 形成包含 1 536 个基因型的二倍体马铃薯杂交群体。通过对该群体进行分子标记筛选和马铃薯白线虫 Pa2、马铃薯金线虫 Ro5 抗性鉴定的结果联合分析, 发现对两种马铃薯孢囊线虫的抗性不能被分离, 且定位在标记 SPUD838 和 TG432 之间的同一位置。因此, 他们推断 *Grp1* 位点的产生抗性是由一个或多个可能属于 NBS-LRR 类的紧密连锁 *R* 基因介导的数量抗性。

马铃薯品种仅含有 *H1* 基因即可对马铃薯金线虫主要致病型产生持久、极端抗性, 而对马铃薯白线虫的持久抗性则需要多个抗性基因聚合。Roupe Van der Voort 等^[66]研究发现, 马铃薯品种中存在 *Gpa5* 和 *Gpa6* 位点可使其对马铃薯白线虫产生广谱抗性。定位于 5 号染色体上的 *Gpa5* 位点至少解释了 61% 的表型变异。该位点所在区域包含对病毒(*Nb*、*Rx2*)、真菌(*R1*)和马铃薯孢囊线虫

(*Gpa*、*Grp1*) 的抗性因子。*Gpa6* 位点对抗性贡献较小, 为 24%, 并且与 *Gpa5* 位点具有加性效应。*Gpa6* 位点定位于 9 号染色体上, 该区域包含马铃薯 X 病毒的抗性基因簇。*Gpa5* 基因从马铃薯野生种 *S. vernei* 导入到马铃薯品种中, 是马铃薯白线虫最有效的抗性基因。Sattarzadeh 等^[67]开发了一个分子标记 HC, 利用该标记分别检测对马铃薯白线虫致病型 Pa2 和(或) Pa3 具有抗性的 34 个马铃薯品种和 22 个易感品种, 发现 HC 可特异性地检测与高抗马铃薯白线虫致病型 Pa2/Pa3 相关的 SNP 单倍型 C。Wang 等^[77]以携带 *Gpa5* 基因具有高抗马铃薯白线虫的四倍体马铃薯品种 ‘Innovator’ 作为参考, 通过 SMRT-AgRenSeq 技术, 鉴定与 *Gpa5* 基因相关且与 HC 标记紧密连锁的 NLR 候选基因, 发现 9 个定位于 5 号染色体上的 *Rpi-R1* 位点的 *Gpa5* 候选基因。经过表型关联分析确定 *Rpi-R1* 与马铃薯白线虫抗性无关, *Rpi-R1* 和 *Gpa5* 候选基因是独立重组的等位基因。*Gpa4*(*GpaIV^{adg}*)是另一个对马铃薯白线虫 Pa2/3 种群产生数量抗性的 QTL 位点, 其来源于 *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* CPC 2802, 并且在多个马铃薯品种和高代品系中发现该抗性位点^[63,78]。Moloney 等^[64]通过携带 *Gpa4*(*GpaIV^{adg}*)基因的育种材料 C1992/31 与对马铃薯白线虫敏感品种 ‘Record’ 杂交, 构建 F₁ 群体的遗传

图谱。通过设计引物扩增 *Gpa4*(*GpaIV^{adg}*)所在 QTL 区域, 获得 2 个可有效鉴定该 QTL 位点的分子标记 STM3016 和 C237。Dalton 等^[79]利用分子标记 C237 和 HC 将 *Gpa4*(*GpaIV^{adg}*)和 *Gpa5* 聚合到马铃薯育种材料中, 获得了对马铃薯白线虫 Pa2/3 种群具有高度抗性的马铃薯种质资源。

3.2 马铃薯孢囊线虫抗性基因分子标记的应用

近年来, 多个与马铃薯孢囊线虫抗性基因紧密连锁的分子标记被用于马铃薯孢囊线虫抗性资源筛选及抗性育种研究(表 3)^[4,44,48]。*H1* 基因是应用最广泛的马铃薯孢囊线虫抗性基因, 自 1952 年发现该基因以来, 已被导入多个商业品种中, 如英国主栽品种之一‘Maris Piper’。尽管美国仅有 0.1% 马铃薯种植区感染马铃薯金线虫, 但超过 7% 产区种植携带 *H1* 基因的马铃薯品种^[4,80]。最早, Gebhardt 等^[40]利用限制性片段长度多态性(Restriction fragment length polymorphism, RFLP)技术将 *H1* 基因定位到 5 号染色体, 分子标记 CP113 与其不发生重组, 可作为筛选含有 *H1* 基因的马铃薯基因型标记。但 RFLP 具有操作繁琐等缺点, 而基于聚合酶链式反应(Polymerase chain reaction, PCR)技术可直接扩增获得目的片段, 因此判断 PCR 产物条带大小的分子标记成为主流筛选标记。与 *H1* 基因紧密连锁的 SCAR 分子标记 57R、TG689、N146 和 N195 被开发用于筛选马铃薯金线虫抗性资源。

TG689 和 57R 是最常用的筛选 *H1* 基因的分子标记, 二者与马铃薯金线虫抗感性表型鉴定结果一致性较高。Schultz 等^[81]将 TG689 和 57R 检测的澳大利亚育种项目中 38 份马铃薯基因型与他们的马铃薯金线虫表型鉴定结果进行比较, 发现 TG689 检测的基因型与表型结果一致性为 82%, 而 57R 一致性为 97%, 表现出更高的准确性, 认为 TG689 具有谱系特异性, 即有些品种中与 *H1* 基因关联的等位基因丢失, 导致 TG689 无法准确鉴定这些基因型。Milczarek 等^[82]利用 TG689 和 57R 对波兰马铃薯金线虫抗性育种项目中 3 个杂交组合 347 个后代进行 *H1* 基因检测, 并通过人工接种 Ro1 检测所有后代抗感性, 结果表明 316 个(91%)

和 325(94%) 个后代抗感性鉴定表型分别与 TG689 和 57R 标记的检测结果一致。57R 相较于 TG689 减少了假阳性比例, 有利于降低后期选择的投入成本。Park 等^[83]评估 57R 和 TG689 在检测 38 个主栽品种和纽约育种项目中 350 个株系马铃薯金线虫抗性方面的准确性。结果发现, 57R 和 TG689 预测 38 个主栽品种准确性的比例分别为 100% 和 90%; 预测 350 个株系的准确性比例分别为 89% 和 88%。黄立强等^[84]对 15 个马铃薯主栽品种进行 *H1* 基因抗性分子标记 57R 和 TG689 检测、室内接种鉴定和田间抗性评价, 结果表明 57R 和 TG689 鉴定结果一致, 5 个主栽品种检测到这 2 个分子标记。室内接种鉴定 5 个主栽品种抗性等级为 9 级(高抗), 其中 4 个品种含有 *H1* 基因分子标记; 田间抗性鉴定为高抗的品种, 均为携带 *H1* 基因的品种。综上, 检测全球不同地区的马铃薯材料, 57R 表现出更强的预测性。在筛选马铃薯金线虫抗性材料育种计划中, 57R 更适合作为筛选 *H1* 的分子标记。另外, N146 和 N195 也被用于筛选 *H1* 基因型, 但是, 这些研究缺少马铃薯金线虫抗性的表型鉴定^[49,85,86], 无法判断这两个分子标记与 57R 相比, 是否为筛选 *H1* 基因的更佳选择。

除 *H1* 基因外, *Gro1-4*、*Grp1*、*Gpa2*、*Gpa4*(*GpaIV^{adg}*)、*Gpa5* 和 *Gpa6* 基因也是马铃薯孢囊线虫抗性育种关注的抗性基因或 QTL 位点, 并开发了相应的分子标记筛选抗性资源。分子标记 *Gro1-4-1* 常被用来筛选含有 *Gro1-4* 基因的马铃薯抗性资源^[47,84,87-92]。与 *H1* 基因不同, *Gro1-4* 基因较少被用于马铃薯抗性育种中。在已报道的筛选 *Gro1-4* 基因抗性资源研究中, 明会等^[85]从 875 份马铃薯材料中筛选到 7 份材料含有 *Gro1-4-1* 分子标记。Tiwari 等^[91]评价 94 份马铃薯材料, 获得 1 份携带 *Gro1-4* 基因的资源。Gerieva 等^[90]从 44 个杂交后代中, 发现 11 个后代含有 *Gro1-4* 分子标记。除此之外, Asano 等^[49]、Sharma 等^[92]、Sudha 等^[87]、Sudha 等^[88]和 Rogozina 等^[89]的研究中分别评价了 812 份、126 份、58 份、66 份和 90 份马铃薯种质资源, 未筛选到含有 *Gro1-4-1* 分子标记的材料。目前, *Gro1-4* 基因未能广泛运用到现代马铃薯品种

中,可能与该基因能抵御的马铃薯致病型 Ro1 与 *H1* 基因重叠有关。*H1* 基因对该致病型具有极端、持久抗性,且广泛应用到商业品种中,因此,对运用 *Gro1-4* 基因进行抗性育种的重视程度不高。另外 1 个马铃薯金线虫抗性基因 *Grp1*,与 *H1* 基因和 *Gro1-4* 基因不同,该基因对马铃薯白线虫也具有抗性,可通过裂解扩增多态性序列(Cleaved amplified polymorphic sequence, CAPS)标记 TG432 检测^[54]。Roupe van der Voort 等^[53]在马铃薯四倍体无性系‘AM78-3778’中发现 *Grp1* 位点对马铃薯金线虫 Ro5 和 Pa2 致病型具有抗性,对 Pa3 致病型具有部分抗性。*Grp1* 基因抗性也被欧洲的育种者用于培育‘Iledher’‘Seresta’和‘Aveka’等品种。但有些马铃薯白线虫种群已经能够克服这种抗性^[93]。

由于马铃薯白线虫种群的复杂性,以及目前还没有发现具有极端持久抗性的马铃薯白线虫抗性基因,因此,多个马铃薯白线虫抗性基因和 QTL 位点被用于马铃薯白线虫抗性育种。*Gpa2-2* 是筛选马铃薯白线虫抗性基因 *Gpa2* 常用的分子标记^[49,85,89,94]。与 *Gro1-4-1* 不同,*Gpa2-2* 在多个马铃薯资源中被检测到,可能是由于 *Gpa2* 基因抗性来源于安第斯亚种,该亚种较易与马铃薯品种杂交,所以 *Gpa2* 基因随之导入到较多的商业品种中。尽管检测 *Gpa2-2* 较其他分子标记如 77R 和 GP34 操作简便,但该分子标记并未得到大量表型鉴定数据检验^[95]。Contig237 是 *Gpa4*(*GpaIV^{adg}*)位点常用分子标记^[64,96]。Asano 等^[65]改进了 Contig237 标记并将新的分子标记命名为 C237-I,他们利用该分子标记结合抗性表型鉴定,筛选了几个对日本马铃薯白线虫种群具有抗性的种质资源。*Gpa5* 和 *Gpa6* 基因被认为能够对特定马铃薯白线虫种群产生广谱抗性。HC 和 SPUD1636 是筛选 *Gpa5* 基因常用的分子标记^[67,82,87,95,97]。

4 马铃薯孢囊线虫抗性育种历史

自 20 世纪中叶以来,马铃薯育种学家一直努力选育马铃薯孢囊线虫抗性品种。1952 年,从英国马铃薯种质资源库中保存的来自墨西哥、阿根廷、玻利维亚、秘鲁等地收集的 1 200 多份马铃薯

种质资源中,英国育种家 Ellenby 筛选了 5 份马铃薯金线虫抗性资源,其中 4 份资源是马铃薯栽培种安第斯亚种,通过自交,与马铃薯品种杂交以及回交,发现这种抗性可以简单遗传^[31,74,75]。结合其他商品性和抗性等特征,英国剑桥大学植物育种研究所和苏格兰作物研究所分别于 1966 年和 1967 年选育了马铃薯品种‘Maris Piper’和‘Pentland Javelin’。‘Maris Piper’至今仍是英国主要商业品种之一。当时,英国和荷兰马铃薯育种家将 *S. tuberosum* ssp. *andigena* CPC1673 自交后代的种子寄到美国,美国马铃薯育种家开始选育马铃薯金线虫抗性品种,培育出‘Peconic’和‘Wauseon’两个抗性品种;利用这些抗性品种又培育出很多其他品种,但均为 CPC 1673 后代。根据 Ross^[98]研究,CPC 1673 抗性来自主效基因 *H1*。在马铃薯金线虫抗性育种中,*H1* 基因得到广泛应用,目前是欧洲和北美马铃薯金线虫抗性品种最常用的抗性来源。

除马铃薯孢囊线虫起源地南美洲外,其他国家和地区的马铃薯白线虫比马铃薯金线虫表现出更高的遗传变异和种群多样性^[99,100]。*H1* 基因对南美洲之外地区的马铃薯金线虫 Ro1 和 Ro4 种群表现出极端、持久抗性。由于广泛种植携带 *H1* 基因的品种,马铃薯金线虫已大量减少,而马铃薯白线虫则逐渐成为马铃薯种植中更严重的危害^[78]。目前尚未发现可表现出持久抗性的马铃薯白线虫抗性基因。因此,选育马铃薯白线虫持久抗性品种较为困难。英国、荷兰和法国等欧洲国家马铃薯育种家主要利用马铃薯二倍体野生种 *S. vernei* 中携带的马铃薯白线虫 Pa1 和 Pa2 和 Pa3 (Pa2/3) 致病型的数量抗性基因(*Gpa5*、*Grp1*)。通过对 *S. vernei* 进行染色体加倍,获得的四倍体材料与马铃薯品种杂交和回交,筛选对马铃薯白线虫 Pa2/3 种群具有高抗水平的品种,培育出‘Innovator’‘Arsenal’‘Eurostar’‘Iledher’‘Ambassador’‘Divaa’‘Elland’‘Mistay’‘Panther’‘Performer’等抗性品种^[4,101,102]。安第斯亚种也是培育马铃薯白线虫抗性品种的重要抗性来源,如 *Gpa4*(*GpaIV^{adg}*)基因,以该抗性位点为主,选育的马铃薯白线虫部分抗性品种‘Eden’和高代品系 12601ab1,后者比‘Eden’

对Pa2/3病理型具有更高的抗性水平, 且具有更优良的加工特性, 因此在英国育种计划中被广泛使用。‘Vales’ ‘Everest’ ‘Midas’ ‘Olympus’ 和 ‘Rocket’ 是携带 *Gpa4*(*GpaIV^{adg}*) 抗性位点并对Pa2/3具有中等水平的抗性品种。

美国马铃薯白线虫发生地爱达荷州种植的大部分马铃薯用于加工产业特别是薯条加工(长形、麻皮品种)。这种市场类型主要在美国西部占主导地位, 而爱达荷州发生马铃薯白线虫为害之前(2006年), 并未对薯条加工型马铃薯品种进行马铃薯孢囊线虫抗性强化育种。将马铃薯孢囊线虫抗性导入到薯条加工型马铃薯中, 主要依赖于来自其他市场类型的马铃薯孢囊线虫抗性品种, 如圆形、白皮的切片型抗性品种, 以及圆形、黄肉或白肉的鲜食型抗性品种。2015年开始, 美国马铃薯育种家通过筛选与马铃薯孢囊线虫抗性相关的分子标记, 并评估这些育种材料的田间适应性。近年来, 美国马铃薯育种家利用携带 *H1* 基因和 *Gpa4*(*GpaIV^{adg}*) 抗性位点、薯形呈椭圆形的马铃薯孢囊线虫抗性品种 ‘Eden’, 与麻皮薯条加工型、易感马铃薯孢囊线虫品种 ‘Western Russet’ 进行杂交, 从杂交后代中筛选符合薯条加工要求, 并对马铃薯孢囊线虫具有中高抗性的品系 A10915-71 和 A10915-41。

5 展 望

马铃薯孢囊线虫是重要的检疫性有害生物, 高度特化地、专一性地寄生于茄科植物中, 是马铃薯安全生产的巨大威胁。其虫卵包裹在球形孢囊内, 这种孢囊能够抵抗不利环境条件和杀线虫剂, 并可在土壤中存活20年以上, 随宿主生长形成新的世代。由于其独特的生存策略, 使马铃薯孢囊线虫的防控管理非常困难, 而种植马铃薯孢囊线虫抗性品种是缓解马铃薯孢囊线虫为害的有效手段。目前, 中国已有马铃薯金线虫为害报道, 但已发现的种群属于哪个致病型尚不明确, 需要中国线虫学家尽快对已发现的金线虫进行致病型鉴定, 为马铃薯孢囊线虫抗性基因的利用奠定基础。过去几十年中国马铃薯遗传育种

研究中, 育种家没有将马铃薯孢囊线虫抗性作为育种目标, 因此, 对已选育的马铃薯品种的马铃薯孢囊线虫抗性水平基本不清楚。根据马铃薯孢囊线虫的发病规律, 如果不加以控制, 未来15~20年马铃薯孢囊线虫将成为影响马铃薯生产的重要病害。建议尽快开展马铃薯孢囊线虫抗性育种的研究, 包括马铃薯孢囊线虫抗性评价鉴定专业技术人员的培养、马铃薯孢囊线虫抗性资源的引进、筛选和评价、耐受性和抗性评价完整体系的建立、马铃薯孢囊线虫抗性基因定位与挖掘、抗性基因和位点分子标记的开发与应用等。尽早选育出满足市场需求且具有马铃薯孢囊线虫抗性的马铃薯品种, 以应对日渐增加的马铃薯孢囊线虫引起的马铃薯安全生产风险。

[参 考 文 献]

- [1] Birch P R J, Bryan G, Fenton B, *et al.* Crops that feed the world 8: Potato: are the trends of increased global production sustainable? [J]. Food Security, 2012, 4(4): 477-508.
- [2] Stokstad E. The new potato [J]. Science, 2019, 363(6427): 574-577.
- [3] Haverkort A J, Struik P C. Yield levels of potato crops: Recent achievements and future prospects [J]. Field Crops Research, 2015, 182: 76-85.
- [4] Gartner U, Hein I, Brown L H, *et al.* Resisting potato cyst nematodes with resistance [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12 (483): 661194.
- [5] Turner S J, Subbotin S. Cyst nematodes [M]. 2nd ed. Perry R N, Moens M. Plant Nematology. Wallingford, UK: CAB International, 2013: 109-143.
- [6] Jiang R, Peng H, Li Y Q, *et al.* First record of the golden potato nematode *Globodera rostochiensis* in Yunnan and Sichuan provinces of China [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2022, 21(3): 898-899.
- [7] Peng D, Liu H, Peng H, *et al.* First detection of the potato cyst nematode (*Globodera rostochiensis*) in a major potato production region of China [J]. Plant Disease, 2022, 107(1): 233.
- [8] Subbotin S, Franco J, Knoetze R, *et al.* DNA barcoding, phylogeny

- and phylogeography of the cyst nematode species from the genus *Globodera* (Tylenchida: Heteroderidae) [J]. *Nematology*, 2020, 22 (3): 269–297.
- [9] Xu C, Yang S, Xie Y, *et al.* Morphological and molecular characterization, including parasitic and pathogenic studies of a new spherical cyst nematode species, *Globodera vulgaris* n. sp. (Nematoda: Heteroderidae), associated with potatoes in China [J]. *Phytopathology*, 2023, 113(8): 1560–1582.
- [10] Whitehead A G. The potential value of British wild *Solanum* spp. as trap crops for potato cyst–nematodes, *Globodera rostochiensis* and *G. pallida* [J]. *Plant Pathology*, 1985, 34(1): 105–107.
- [11] Zasada I A, Ingham R E, Baker H, *et al.* Impact of *Globodera ellingtonae* on yield of potato (*Solanum tuberosum*) [J]. *Journal of Nematology*, 2019, 51: e2019–73.
- [12] Subbotin S A, Vierstraete A, De Ley P, *et al.* Phylogenetic relationships within the cyst–forming nematodes (Nematoda, Heteroderidae) based on analysis of sequences from the ITS regions of ribosomal DNA [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2001, 21(1): 1–16.
- [13] Grenier E, Fournet S, Petit E, *et al.* A cyst nematode 'species factory' called the Andes [J]. *Nematology*, 2010, 12(2): 163–169.
- [14] Flor H H. Current status of the gene–for–gene concept [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1971, 9(1): 275–296.
- [15] Sacco M A, Koropacka K, Grenier E, *et al.* The cyst nematode SPRYSEC protein RBP–1 elicits Gpa2– and RanGAP2–dependent plant cell death [J]. *PLoS Pathogens*, 2009, 5(8): e1000564.
- [16] Cole C S, Howard H W. The effects on a population of potato–root eelworm (*Heterodera rostochiensis*) of growing potatoes resistant to pathotype B [J]. *Annals of Applied Biology*, 1966, 58(3): 487–495.
- [17] Kort J. Identification of pathotypes of the potato cyst nematode [J]. *EPPO Bulletin*, 1974, 4(4): 511–518.
- [18] Kort J, Ross H, Rumpenhurst H, *et al.* An international scheme for identifying and classifying pathotypes of potato cyst–nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida* [J]. *Nematologica*, 1977, 23 (3): 333–339.
- [19] Saenz M, De Scurrah M. Races of the potato cyst nematode in the Andean region and a new system of classification [J]. *Nematologica*, 1977, 23(3): 340–349.
- [20] Trudgill D L. Potato cyst nematodes: a critical review of the current pathotyping scheme [J]. *EPPO Bulletin*, 1985, 15(3): 273–279.
- [21] Trudgill D L. Resistance to and tolerance of plant parasitic nematodes in plants [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1991, 29(1): 167–192.
- [22] Evans K, Haydock P P J. A review of tolerance by potato plants of cyst nematode attack, with consideration of what factors may confer tolerance and methods of assaying and improving it in crops [J]. *Annals of Applied Biology*, 1990, 117(3): 703–740.
- [23] Evans K, Franco J. Tolerance to cyst–nematode attack in commercial potato cultivars and some possible mechanisms for its operation [J]. *Nematologica*, 1979, 25(2): 153–162.
- [24] Evans K. Water use, calcium uptake and tolerance of cyst–nematode attack in potatoes [J]. *Potato Research*, 1982, 25(1): 71–88.
- [25] Dale M F B, Phillips M S, Ayres R M, *et al.* The assessment of the tolerance of partially resistant potato clones to damage by the potato cyst nematode *Globodera pallida* at different sites and in different years [J]. *Annals of Applied Biology*, 1988, 113(1): 79–88.
- [26] Trudgill D L, Cotes L M. Differences in the tolerance of potato cultivars to potato cyst nematodes (*Globodera rostochiensis* and *G. pallida*) in field trials with and without nematicides [J]. *Annals of Applied Biology*, 1983, 102(2): 373–384.
- [27] Evans K, Russell M D. Field trials using single potato plants as whole plots, with and without nematicide treatment, to assess tolerance of attack by *Globodera rostochiensis* [J]. *Annals of Applied Biology*, 1990, 117(3): 595–610.
- [28] Arntzen F K, Visser J H M, Wouters T C A E, *et al.* Inheritance of tolerance of *Globodera pallida* and the relationship between tolerance and resistance to *G. pallida* in potatoes [J]. *Potato Research*, 1994, 37(1): 65–76.
- [29] Arntzen F K, Wouters T C A E. Assessing the tolerance to *Globodera pallida* of resistant potato genotypes by means of field and pot tests [J]. *Potato Research*, 1994, 37(1): 51–63.
- [30] Agriculture and Horticulture Development Board. Improving nitrogen recommendations for potatoes through estimation of determinacy of varieties [R/OL]. (2020–03–05) [2024–05–28]. <https://projectbluearchive.blob.core.windows.net/media/Default/>

- Potatoes/11140044%20Determinacy%20FINAL.pdf.
- [31] Ellenby C. Resistance to the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber [J]. Nature, 1952, 170(4337): 1016.
- [32] Rousselle- Bourgeois F, Mugniery D. Screening tuber- bearing *Solanum* spp. for resistance to *Globodera rostochiensis* Ro1 Woll. and *G. pallida* Pa2/3 stone [J]. Potato Research, 1995, 38(3): 241–249.
- [33] Castelli L, Ramsay G, Bryan G, *et al.* New sources of resistance to the potato cyst nematodes *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* in the Commonwealth Potato Collection [J]. Euphytica, 2003, 129 (3): 377–386.
- [34] Silvestre R, Dandurand L M, Zasada I A, *et al.* An assessment of potato cyst nematode (*Globodera* spp.) research from the Andean region of South America Part 2: Search for resistance in potato [J]. Nematopica, 2021, 51: 106–130.
- [35] Bethke P C, Halterman D A, Jansky S. Are we getting better at using wild potato species in light of new tools? [J]. Crop Science, 2017, 57(3): 1241–1258.
- [36] Dalamu, Bhardwaj V, Umamaheshwari R, *et al.* Potato cyst nematode (PCN) resistance: Genes, genotypes and markers—An update [J]. Sabrao Journal of Breeding and Genetics, 2012, 44(2): 202–228.
- [37] EPPO. PM 3/68 (2) Testing of potato varieties to assess resistance to *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida* [J]. EPPO Bulletin, 2021, 51(3): 404–405.
- [38] Przetakiewicz A, Milczarek D. Evaluation of potato cultivars and breeding lines for resistance to *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida* [J]. Plant Breeding and Seed Science, 2017, 76: 3–8.
- [39] Barone A, Ritter E, Schachtschabel U, *et al.* Localization by restriction fragment length polymorphism mapping in potato of a major dominant gene conferring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* [J]. Molecular and General Genetics, 1990, 224(2): 177–182.
- [40] Gebhardt C, Mugniery D, Ritter E, *et al.* Identification of RFLP markers closely linked to the *HI* gene conferring resistance to *Globodera rostochiensis* in potato [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 85(5): 541–544.
- [41] Bakker E, Achenbach U, Bakker J, *et al.* A high-resolution map of the *HI* locus harbouring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(1): 146–152.
- [42] Finkers-Tomczak A, Bakker E, de Boer J, *et al.* Comparative sequence analysis of the potato cyst nematode resistance locus *HI* reveals a major lack of co-linearity between three haplotypes in potato (*Solanum tuberosum* ssp.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(3): 595–608.
- [43] Niewöhner J, Salamini F, Gebhardt C. Development of PCR assays diagnostic for RFLP marker alleles closely linked to alleles *GroI* and *HI*, conferring resistance to the root cyst nematode *Globodera rostochiensis* in potato [J]. Molecular Breeding, 1995, 1(1): 65–78.
- [44] Biryukova V A, Zhuravlev A A, Abrosimova S B, *et al.* Use of molecular markers of potato golden nematode resistance genes *HI* and *GroI* [J]. Russian Agricultural Sciences, 2008, 34(6): 365–368.
- [45] Mori K, Sakamoto Y, Mukojima N, *et al.* Development of a multiplex PCR method for simultaneous detection of diagnostic DNA markers of five disease and pest resistance genes in potato [J]. Euphytica, 2011, 180(3): 347–355.
- [46] Kreike C, De Koning J, Vinke J, *et al.* Mapping of loci involved in quantitatively inherited resistance to the potato cyst- nematode *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1 [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 87(4): 464–470.
- [47] Kreike C M, Kok-Westeneng A A, Vinke J H, *et al.* Mapping of QTLs involved in nematode resistance, tuber yield and root development in *Solanum* sp [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 92(3): 463–470.
- [48] Gebhardt C, Bellin D, Henselewski H, *et al.* Marker- assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112(8): 1458–1464.
- [49] Asano K, Kobayashi A, Tsuda S, *et al.* DNA marker- assisted evaluation of potato genotypes for potential resistance to potato cyst nematode pathotypes not yet invading into Japan [J]. Breeding Science, 2012, 62(2): 142–150.
- [50] Jacobs J M E, van Eck H J, Horsman K, *et al.* Mapping of resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* from the wild potato species *Solanum vernei* [J]. Molecular Breeding, 1996, 2(1): 51–60.

- [51] Park J, Hackett C A, Dandurand L-M, *et al.* QTL for resistance to *Globodera rostochiensis* pathotype Ro2 and *G. pallida* pathotype Pa2/3 in autotetraploid potato [J]. American Journal of Potato Research, 2019, 96(6): 552–563.
- [52] Ernst K, Kumar A, Kriseleit D, *et al.* The broad-spectrum potato cyst nematode resistance gene (*Hero*) from tomato is the only member of a large gene family of NBS-LRR genes with an unusual amino acid repeat in the LRR region [J]. The Plant Journal, 2002, 31(2): 127–136.
- [53] Rouppe van der Voort J N, Lindeman W, Folkertsma R, *et al.* A QTL for broad-spectrum resistance to cyst nematode species (*Globodera* spp.) maps to a resistance gene cluster in potato [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998, 96(5): 654–661.
- [54] Finkers-Tomeczak A, Danan S, van Dijk T, *et al.* A high-resolution map of the *Grp1* locus on chromosome V of potato harbouring broad-spectrum resistance to the cyst nematode species *Globodera pallida* and *Globodera rostochiensis* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119(1): 165–173.
- [55] De Jong W, Forsyth A, Leister D, *et al.* A potato hypersensitive resistance gene against potato virus X maps to a resistance gene cluster on chromosome 5 [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(1): 246–252.
- [56] Meksem K, Leister D, Peleman J, *et al.* A high-resolution map of the vicinity of the *RI* locus on chromosome V of potato based on RFLP and AFLP markers [J]. Molecular and General Genetics, 1995, 249(1): 74–81.
- [57] Strachan S M, Armstrong M R, Kaur A, *et al.* Mapping the *H2* resistance effective against *Globodera pallida* pathotype Pa1 in tetraploid potato [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(4): 1283–1294.
- [58] Kreike C M, de Koning J R A, Vinke J H, *et al.* Quantitatively-inherited resistance to *Globodera pallida* is dominated by one major locus in *Solanum spegazzinii* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1994, 88(6): 764–769.
- [59] Van Der Vossen E A G, Van Der Voort J N A M R, Kanyuka K, *et al.* Homologues of a single resistance-gene cluster in potato confer resistance to distinct pathogens: a virus and a nematode [J]. The Plant Journal, 2000, 23(5): 567–576.
- [60] Rouppe van der Voort J N, Wolters P, Folkertsma R, *et al.* Mapping of the cyst nematode resistance locus *Gpa2* in potato using a strategy based on comigrating AFLP markers [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(5): 874–880.
- [61] Bendahmane A, Kanyuka K, Baulcombe D C. High-resolution genetical and physical mapping of the *Rx* gene for extreme resistance to potato virus X in tetraploid potato [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(1): 153–162.
- [62] Rouppe Van der Voort J, Kanyuka K, van der Vossen E, *et al.* Tight physical linkage of the nematode resistance gene *Gpa2* and the virus resistance gene *Rx* on a single segment introgressed from the wild species *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* CPC 1673 into cultivated potato [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 1999, 12(3): 197–206.
- [63] Bradshaw J E, Hackett C A, Meyer R C, *et al.* Identification of AFLP and SSR markers associated with quantitative resistance to *Globodera pallida* (Stone) in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) with a view to marker-assisted selection [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998, 97(1): 202–210.
- [64] Moloney C, Griffin D, Jones P W, *et al.* Development of diagnostic markers for use in breeding potatoes resistant to *Globodera pallida* pathotype Pa2/3 using germplasm derived from *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* CPC 2802 [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(3): 679–689.
- [65] Asano K, Shimosaaka E, Yamashita Y, *et al.* Improvement of diagnostic markers for resistance to *Globodera pallida* and application for selection of resistant germplasms in potato breeding [J]. Breeding Science, 2021, 71(3): 354–364.
- [66] Rouppe Van der Voort J, Van der Vossen E, Bakker E, *et al.* Two additive QTLs conferring broad-spectrum resistance in potato to *Globodera pallida* are localized on resistance gene clusters [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 101(7): 1122–1130.
- [67] Sattarzadeh A, Achenbach U, Lübeck J, *et al.* Single nucleotide polymorphism (SNP) genotyping as basis for developing a PCR-based marker highly diagnostic for potato varieties with high resistance to *Globodera pallida* pathotype Pa2/3 [J]. Molecular Breeding, 2006, 18(4): 301–312.
- [68] Bryan G, McLean K, Bradshaw J, *et al.* Mapping QTLs for resistance to the cyst nematode *Globodera pallida* derived from the wild potato species *Solanum vernei* [J]. Theoretical and Applied

- Genetics, 2002, 105(1): 68–77.
- [69] Caromel B, Mugniéry D, Lefebvre V, *et al.* Mapping QTLs for resistance against *Globodera pallida* (Stone) Pa2/3 in a diploid potato progeny originating from *Solanum spegazzinii* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(8): 1517–1523.
- [70] Caromel B, Mugniéry D, Kerlan M C, *et al.* Resistance quantitative trait loci originating from *Solanum sparsipilum* act independently on the sex ratio of *Globodera pallida* and together for developing a necrotic reaction [J]. Molecular Plant–Microbe Interactions, 2005, 18(11): 1186–1194.
- [71] Adillah Tan M, Park T H, Alles R, *et al.* *GpaXf_{uv}* originating from *Solanum tarijense* is a major resistance locus to *Globodera pallida* and is localised on chromosome 11 of potato [J]. Theoretical and applied genetics, 2009, 119(8): 1477–1487.
- [72] Paal J, Henselewski H, Muth J, *et al.* Molecular cloning of the potato *GroI-4* gene conferring resistance to pathotype Ro1 of the root cyst nematode *Globodera rostochiensis*, based on a candidate gene approach [J]. The Plant Journal, 2004, 38(2): 285–297.
- [73] Meiyalaghan S, Paget M, Thompson S, *et al.* High resolution DNA melting markers for identification of *H1*-linked resistance to potato cyst nematode [J]. Molecular Breeding, 2018, 38(6): 79–91.
- [74] Toxopeus H J, Huijsman C A. Breeding for resistance to potato root eelworm [J]. Euphytica, 1953, 2(3): 180–186.
- [75] Huijsman C A. Breeding for resistance to the potato root eelworm [J]. Euphytica, 1955, 4(2): 133–140.
- [76] Pineda O, Bonierbale M W, Plaisted R L, *et al.* Identification of RFLP markers linked to the *H1* gene conferring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* [J]. Genome, 1993, 36(1): 152–156.
- [77] Wang Y, Brown L H, Adams T M, *et al.* SMRT–AgRenSeq–d in potato (*Solanum tuberosum*) as a method to identify candidates for the nematode resistance *Gpa5* [J]. Horticulture Research, 2023, 10(11): uhad211.
- [78] Bryan G J, McLean K, Pande B, *et al.* Genetical dissection of *H3*-mediated polygenic PCN resistance in a heterozygous autotetraploid potato population [J]. Molecular Breeding, 2004, 14(2): 105–116.
- [79] Dalton E, Griffin D, Gallagher T F, *et al.* The effect of pyramiding two potato cyst nematode resistance loci to *Globodera pallida* Pa2/3 in potato [J]. Molecular Breeding, 2013, 31(4): 921–930.
- [80] Dandurand L M, Zasada I A, Wang X, *et al.* Current status of potato cyst nematodes in North America [J]. Annual Review of Phytopathology, 2019, 57(1): 117–133.
- [81] Schultz L, Cogan N O I, McLean K, *et al.* Evaluation and implementation of a potential diagnostic molecular marker for *H1*-conferred potato cyst nematode resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Plant Breeding, 2012, 131(2): 315–321.
- [82] Milczarek D, Przetakiewicz A, Kamiński P, *et al.* Early selection of potato clones with the *H1* resistance gene—the relation of nematode resistance to quality characteristics [J]. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding, 2014, 55(4): 278–284.
- [83] Park J, Yang H, De Jong W S, *et al.* An evaluation of two *H1*-linked markers and their suitability for selecting *Globodera rostochiensis* resistant potatoes in the New York breeding program [J]. American Journal of Potato Research, 2018, 95(2): 170–177.
- [84] 黄立强, 江如, 朱波汁, 等. 马铃薯主栽品种抗马铃薯金线虫鉴定及抗性分子标记检测 [J]. 中国农业科学, 2024, 57(8): 1506–1516.
- [85] 明会, 蒋伟, 刘太红, 等. 利用分子标记筛选马铃薯抗孢囊线虫资源 [J]. 植物遗传资源学报, 2023, 24(4): 1194–1204.
- [86] 白磊, 郭华春. 马铃薯多抗亲本的分子标记辅助筛选 [J]. 分子植物育种, 2017, 15(1): 200–212.
- [87] Sudha R, Venkatasalam E P, Bairwa A, *et al.* Identification of potato cyst nematode resistant genotypes using molecular markers [J]. Scientia Horticulturae, 2016, 198: 21–26.
- [88] Sudha R, Mhatre P H, Lekshmanan D K, *et al.* Phenotypic and molecular characterization of potato germplasm for potato cyst nematode resistance [J]. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 2019, 79(02): 394–403.
- [89] Rogozina E, Terent'eva E, Potokina E, *et al.* Multiplex PCR-based identification of potato genotypes as donors in breeding for resistance to diseases and pests [J]. Agricultural Biology, 2019, 54(1): 19–30.
- [90] Gerieva F, Biryukova V, Gazdanova I. Comprehensive assessment of promising potato hybrids of breeding VSC RAS [J]. KnE Life Sciences, 2021: 826–836.
- [91] Tiwari J K, Bairwa A, Bhatia N, *et al.* Resistance evaluation for

- native potato accessions against late blight disease and potato cyst nematodes by molecular markers and phenotypic screening in India [J]. Life, 2023, 13(1): 33–45.
- [92] Sharma R, Bhardwaj V, Dalamu D, *et al.* Identification of elite potato genotypes possessing multiple disease resistance genes through molecular approaches [J]. Scientia Horticulturae, 2014, 179: 204–211.
- [93] Grenier E, Kiewnick S, Smant G, *et al.* Monitoring and tackling genetic selection in the potato cyst nematode *Globodera pallida* [J]. EFSA Supporting Publications, 2020, 17(6): 1874E.
- [94] Gavrilenko T, Klimenko N, Antonova O, *et al.* Molecular screening of potato varieties bred in the northwestern zone of the Russian Federation [J]. Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 2018, 22(1): 35–45.
- [95] Gavrilenko T A, Khiutti A V, Klimenko N S, *et al.* Phenotypic and DNA marker-assisted characterization of Russian potato cultivars for resistance to potato cyst nematodes [J]. Agronomy, 2021, 11(12): 2400.
- [96] Rigney B, Blok V, Griffin D, *et al.* Consistent action of two partially effective loci conferring resistance to *Globodera pallida* Pa2/3 across multiple nematode field populations [J]. Plant Pathology, 2017, 66(6): 1031–1040.
- [97] Ortega F, Lopez-Vizcon C. Application of molecular marker-assisted selection (MAS) for disease resistance in a practical potato breeding programme [J]. Potato Research, 2012, 55(1): 1–13.
- [98] Ross H. Potato breeding—problems and perspectives [M]. Berlin and Hamberg: Verlag Paul Parey, 1986.
- [99] Plantard O, Picard D, Valette S, *et al.* Origin and genetic diversity of Western European populations of the potato cyst nematode (*Globodera pallida*) inferred from mitochondrial sequences and microsatellite loci [J]. Molecular Ecology, 2008, 17(9): 2208–2218.
- [100] Price J A, Coyne D, Blok V C, *et al.* Potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida* [J]. Molecular Plant Pathology, 2021, 22(5): 495–507.
- [101] Varypatakis K, Jones J T, Blok V C. Susceptibility of potato varieties to populations of *Globodera pallida* selected for increased virulence [J]. Nematology, 2019, 21(9): 995–998.
- [102] Eoche-Bosy D, Gautier M, Esquibet M, *et al.* Genome scans on experimentally evolved populations reveal candidate regions for adaptation to plant resistance in the potato cyst nematode *Globodera pallida* [J]. Molecular Ecology, 2017, 26(18): 4700–4711.