

马铃薯专性寄生真菌内生集壶菌的研究进展

清源¹, 李佩华¹, 方志荣¹, 曲继鹏¹, 颜朗¹, 张义正^{1,2*}

(1.西昌学院马铃薯重点实验室,四川西昌 615000;2.四川大学生命科学学院,四川成都 610000)

摘要:内生集壶菌是引起马铃薯癌肿病的一种低等专性寄生真菌。本文首先对国内外马铃薯癌肿病原菌的分布及危害、生物学特征、致病型及检测、分子生物学研究现状、病害防控等方面的研究进行了综述。针对该病菌是专性寄生真菌,至今仍未见全基因组序列的报道,提出加紧研究不同发生地病原菌的基因组序列,了解基因组序列差异及其与抗病马铃薯品种间的关系的展望,这将有利于推动马铃薯癌肿病抗性基因研究及相关育种工作的开展,为马铃薯癌肿病的发生防患于未然。

关键词:马铃薯;内生集壶菌;寄生真菌;癌肿病

中图分类号:S435.32 **文献标志码:**A **文章编号:**1673-1891(2019)04-0016-04

Research Progress of Obligate Parasitic Fungus *Synchytrium Endobioticum* of Potato

QING Yuan¹, LI Peihua¹, FANG Zhirong¹, QU Jipeng¹, YAN Lang¹, ZHANG Yizheng^{1,2*}

(1. Sichuan Key Laboratory of Potatoes, Xichang University, Xichang, Sichuan 615000, China;

2. School of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu, Sichuan 610000, China)

Abstract: *Synchytrium endobioticum* is a lower obligate parasitic fungus causing potato wart. In this paper, the distribution, harm, biological traits, pathogenicity and determination, current molecular biological studies, disease prevention and control of potato wart in China and abroad are reviewed. Because of no reports so far about the progress of the whole genome sequencing of the potato obligate parasitic fungus, we raise the prospect for stepping up researches on the genome sequencing of the pathogens originated in different places and understanding genome sequence differences and their relationships to disease-resistant potato varieties, which could contribute to the disease-resistant genetic researches on potato wart and to the potato breeding work.

Keywords: potato; *Synchytrium endobioticum*; parasitic fungus; potato wart

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是中国乃至全球的第四大重要粮食作物。因具有营养全面、分布广泛、生育期短、适应性强、产量高、耐贮藏,可作粮用、菜用、饲用等优点,2015年国家农业部将马铃薯主粮化工作列入重要议程。随着国内主粮化发展,马铃薯引种和栽培面积不断扩大,各种病害问题也将日益严重和突出。其中,癌肿病是世界上众多国家马铃薯生产中的毁灭性病害之一,各国均开展有针对性的研究工作,如致病菌的分型、感染模式、发病机理、地理分布、化学防治和遗传育种等,并制定严格的检验检疫措施,严防该病害的传入。

引起马铃薯癌肿病的是一种专性寄生真菌,即内生集壶菌 [*Synchytrium endobioticum* (schilb.) percival]。该菌隶属于壶菌门(Chytridiomycota)、壶菌纲(Chytridiomycetes)、壶菌目(Chytridiales)、集壶菌科(Synchytriaceae)、集壶菌属(*Synchytrium*),

无菌丝,尚不能进行纯培养^[1-2]。目前,欧洲及地中海植物保护组织(European and Mediterranean Plant Protection Organization, EPPO)已将该病列为A2类检疫性有害生物^[3]。我国也在公布的《中华人民共和国进境植物检疫危险病、虫、杂草名录》将其列为危险性病害,国家农业部也专门出台了内生集壶菌的检疫技术规程^[4]。

本文从癌肿病的分布、危害、生物学特性、分子生物学研究现状、防控手段等几个方面对国内外相关研究进行了综述,希望为今后该病害的研究提供参考,并提出通过进一步开展国内马铃薯癌肿病原菌基因组序列研究,推动癌肿病抗性基因筛选及相关育种工作,为我国马铃薯癌肿病的发生防患于未然。

1 病原菌的分布与危害

马铃薯癌肿病又称肿瘤、溃疡、菜花病、疣病、

收稿日期:2019-06-25

基金项目:四川省科技厅项目(编号:2019YJ0546);四川省教育厅项目(17ZB0398);西昌学院博士研究生启动项目(2017BS012)。

作者简介:清源(1983—),女,河北张家口人,副教授,博士,研究方向:微生物。*为通信作者。

黑瘤病、黑痂病等^[5]。通过实验感染证实大量的茄属(*Solanum*)、烟草属(*Nicotiana*)等植物均可感染该病^[2],而马铃薯仍是其主要自然宿主。该病原菌于1896年首次在匈牙利被发现,随马铃薯种植规模和范围的不断扩大,逐渐扩展蔓延到欧洲中、北部许多国家。1912年传入北美洲,并相继发生在南美、印度、新西兰等地,如今已遍及世界五大洲约50个国家。我国于1975年首次在云南省昭通地区永善县发现,1979年四川省和云南省首次报道了该病,1987年贵州省等也相继报道了该病的发生^[6-8]。中国境内虽有14个省市先后发病,但是据胡秋龄调查显示,该病主要发生在四川省、云南省、贵州省冷凉潮湿的山区。其中,四川省主要分布在凉山州、甘孜州、雅安地区,云南主要分布在昭通地区,贵州主要分布在毕节地区、六盘水市,垂直海拔1 680~3 470m的区域内,尤以2 500m以上发病面积最大,约占总发病面积的63.2%^[9]。

马铃薯癌肿病发生地区,发病率高,蔓延速度快,一般地块减产可达20%~30%,严重地块减产高达80%,甚至绝收^[10-11]。感染病害的马铃薯,地下块茎会畸变成疣状体,类似花椰菜,颜色首先呈白色或绿色,而后变成棕色,最后变成黑色,直至病薯植株的芽及块茎腐烂,失去食用价值。但是,该病原菌的自然传播能力十分有限,主要通过休眠孢子囊萌发侵染马铃薯。而休眠孢子囊存在于癌肿薯块及其腐烂组织中,会对土壤造成污染。据Arora等研究发现,休眠孢子囊可以在土壤中存活30a或更长时间^[12]。在条件适宜的情况下,单个孢子在43a后仍然可能导致马铃薯癌肿病复发^[13]。由于厚厚的孢子囊壁耐受性强,常见的化学防治、轮作等措施均没有效果,马铃薯感染了癌肿病的地区,将难于根治^[14]。加之该病症状通常只在地下出现,偶尔在地上的茎、叶及花上可见,所以直至马铃薯采挖时才会被发现,危害巨大。

2 病原菌的生物学特性

内生集壶菌专性寄生于马铃薯的组织内部,没有菌丝体,生殖时期整个菌体形成孢子堆或休眠孢子囊。春季带有鞭毛的直径约3 μm的游动孢子从休眠孢子囊中释放出来,短时间内感染幼嫩的寄主组织成为单核有壁的菌体^[15]。在较高海拔地区的夏天,当平均气温在18℃及以下和年降雨量不低于700 mm时,是该菌生长的有利条件^[3],游动孢子进入宿主细胞并不断扩散进一步形成原孢子堆。原孢子堆内含物可以挤出形成夏孢子囊堆,并分割成

4~9个夏孢子,夏孢子成熟后散出游动孢子^[5]。但是条件不适宜时,孢子间以配子结合形成双鞭毛的合子,虽较大,却仍能在水中游动,也可进行初侵染感和再侵染,并侵入寄主发育成球形或长圆形、锈褐色、厚壁的休眠孢子囊,大小40.3~77×31.4~64.6 μm,壁具脊突^[9]。由于休眠孢子囊抗逆性很强,在土壤中可长期存活达40年以上。

3 病原菌的致病型及检测

内生集壶菌存在众多生理小种,它们有特定的致病力。目前,国外已报道至少有35种以上马铃薯癌肿病菌的致病型,其中致病型1(D1)、2(G1)、6(O1)、8(F1)和18(T1)在欧洲国家广泛传播^[16-18]。按照Spieckermann法和Glynn-Lemmerzahl法接种病原菌于不同欧洲马铃薯栽培品种,如Belita、Sorka·Combi、Desiree/Delcora、Tomensa等,是当前鉴定内生集壶菌致病型的有效方法,欧洲及地中海植物保护组织(EPPPO)已制定专门的诊断技术标准^[3]。但是,接种马铃薯检测病原菌的手段十分耗费时间,又不能有效的区分种内差异,也不能很好地区别国家之间的病原菌差异^[19]。

国内目前鲜有针对致病菌生理小种的报道,尚无内生集壶菌致病型的鉴定标准。由于致病菌仅产生游动孢子感染马铃薯,无法纯培养,导致对它的分子生物学研究受到极大的限制。尽管如此,寻找精确度高、重现性好、可信度高的分子生物学技术鉴定和研究该菌仍然十分必要。

4 病原菌的分子生物学研究

Niebold和Stachewicz利用内转录间隔区(Internal Transcribed Spacer, ITS)序列通用引物4#和Kbr 1对1、2、6和18致病型进行PCR扩增,均可以扩增到543 bp长的DNA片段,经过序列的测定和比较分析,发现该方法可用于鉴别马铃薯栽培品种对该菌的弱抗和易感反应^[20]。Van den Boogert等人建立了以PCR技术为基础的精确检测和定量分析土壤中内生集壶菌的方法^[21]。Van Gent-Pelzer等在改进该方法之后,用于马铃薯不同植株部位以及土壤中该菌的定量分析^[22]。Abdullahi等证实了基因芯片技术在识别内生集壶菌致病型方面的潜力^[23]。最近,实时荧光定量PCR检测技术也被用于土壤中该病原菌的特异性检测以及致病型鉴定^[24-25]。这些分子生物学检测手段或基于18S或基于核糖体DNA的ITS序列。尽管这些区域表现出良好的种间差异,但未观察到非转录间隔区在内的任何核

rDNA 位点上的种内变异^[26]。2017 年, Busse 等首次报道了利用下一代转录组和基因组测序技术开展内生集壶菌的研究, 提供高质量的该菌基因组和转录组序列数据, 开发用于诊断的分子标记, 进行多态性和致病型分析^[15]。由于该研究小组是利用感病的马铃薯薯块进行转录组和基因组测序, 其中绝大部分序列来自马铃薯, 所以得到的病菌基因组序列约为 2 Mbp, 远远低于该菌真实的基因组长度。

国内对马铃薯癌肿病原菌的分子生物学研究几乎仍是空白。尽管王云月等曾于 2002 年开展过马铃薯癌肿病菌分离及 DNA 提取^[1], 但是其他的研究工作却主要集中于探讨癌肿病的适生性、病害的生物学特性、宏观与微观危害特征、发病因素和预测马铃薯癌肿病发生等方面^[27]。

5 病原菌的防控

早在 20 世纪初, 国外已通过开发抗性品种 Snowdrop 和 Flourball 有效的控制了最初发现的癌肿病第 1 致病型, 并发现抗该致病型的野生土豆品种 (*S. acaule*)。1923 年, Salaman 等人利用孟德尔遗传定律研究马铃薯癌肿病, 并通过易感亲本材料发现马铃薯抗性基因型^[28]。1999 年, Hehl 等人在马铃薯二倍体基因组图谱的基础上, 发现在 XI 染色体上的抗第 1 致病型的单显性基因 Sen1^[29]。Brugmans 等人也在二倍体马铃薯连锁图谱上定位了第 2 个显性抗第 1 致病型的基因 Sen1-4, 该基因则位于 IV 染色体^[30]。Groth 等人将马铃薯抗 1 型致病型品种 (Saturna) 与抗 1、2、6 和 18 型致病型品种 (Panda) 进行杂交, 利用杂交后代绘制出了抗 1、2、6、18 型癌肿病的 QTL 位点^[31]。此外, 通过对病原菌的生物学特性和检测方法、致病原因和规律、致病机制、病菌分离及其基因组 DNA 提取鉴定等的研究, 为马铃薯抗性育种工作奠定了基础^[32-33]。

国内也开展了不同马铃薯品种的引种和田间抗性比较研究, 并通过加强病情监测预警、建立无病种薯基地、轮作等方式进行综合防控, 取得了一定的效果^[34]。其中, 李丹等通过筛选马铃薯抗病品种用于防治内生集壶菌, 发现国内的津薯 8 号、昭绿 23、威芋 3 号具有高抗内生集壶菌的效果, 且丰产性好, 可以在生产上大面积繁殖应用^[35]。

6 展望

目前, 在壶菌门中只有 8 个种测定了基因组序列 (表 1)。从表中数据可知, 壶菌门真菌基因组数

据十分有限 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=Chytridiomycota>)。

表 1 壶菌门已测基因组序列物种一览表

菌种名 (Species Name)	测定长度/Mbp (Measuring length)	GC 含量/% (GC content)	编码蛋白质基因数 (Genes numbers for protein)
<i>Batrachochytrium dendrobatidis</i>	24.32	39.3	9 289
<i>Batrachochytrium salamandrivorans</i>	32.64	41.7	12 471
<i>Gonapodya prolifera</i>	48.79	52.4	13 831
<i>Homolaphyctis polyrhiza</i>	16.73	49.8	未提供
<i>Rhizoclostridium globosum</i>	57.02	44.9	16 987
<i>Rhizophyctis rosea</i>	46.85	48.8	未提供
<i>Spizellomyces punctatus</i>	24.13	47.6	9 422
<i>Synchytrium endobioticum</i>	2.08	47.1	未提供

而基因的多态性构成了现代遗传学的基础, 通过分析个体和群体间的基因组变异、多态性, 可以用于基因型的鉴定并将其与表型联系起来。从已测定的基因组序列中挖掘大量单核苷酸多态性 (SNPs), 可以作为基因型分型标记, 广泛用于连锁作图、数量性状位点分析、全基因组关联研究 (Genomewide association studies, GWAS)。其中, 利用高通量测序检测 SNP 的技术就是近年发展起来的基因型分型测序 (Genotyping-by-sequencing, GBS) 技术^[36-37]。该技术将会取代 SSR、RAPD、RFLP 等基因组分型技术。目前, GBS 技术除在动植物已有大量应用外, 在一些植物致病真菌的基因组分析中也有应用。Summers 等对两个植物专性寄生真菌古巴假霜霉菌 (*Pseudoperonospora cubensis*) 和蕈草假霜霉菌 (*P. humuli*) 所进行的 RNAseq 和 GBS 分析结果显示, 两种真菌虽在形态学与 ITS 序列上没有差别, 但确是不同种并且 GBS 给出两者之间更多的 SNP 位点差异^[38]。Hansen 等对植物致病菌致病疫霉 (*Phytophthora infestans*) 流行病学研究中, 利用 GBS 分析来自美国、加拿大等地 257 个隶属于 4 个家系的致病疫霉隔离群体, 结果显示该方法可为种内基因变异分析提供更充足的遗传标记^[39]。

不同来源的内生集壶菌具有不同的基因型, 会引起不同的马铃薯品种发生癌肿病, 它们之间的对应关系就取决于两者的基因型。目前, 马铃薯基因组序列和 SNP 检测研究已经取得较大进展^[40], 而内生集壶菌基因组研究却进展十分缓慢。因此, 通过马铃薯患癌肿病调查, 搜集相应的病原菌样品进行感病和 PCR 检测, 对确认样品中的内生集壶菌进行全基因组序列测定和 GBS 分析, 以了解马铃薯癌肿病不同发生地病原菌的基因组序列差异, 及其与感

病马铃薯品种间的关系,将有利于尽早发现我国马铃薯癌肿病原菌类型,推动马铃薯癌肿病抗性基因研究及相关育种工作的开展,为我国马铃薯癌肿病的发生防患于未然。

参考文献:

- [1] 王云月,马俊红,何霞红,等.马铃薯癌肿病菌分离及基因组DNA提取[J].云南农业大学学报,2002,17(4):432-433.
- [2] 李炳清,刘志文,曾华,等.基于 GARP 的马铃薯癌肿病在中国适生性分析[J].江西植保,2011(4):145-150.
- [3] MORRIS J. Diagnostic protocols for regulated pests protocols de diagnostic pour les organismes réglementés[J]. OEPP/EPPO Bulletin,2004,34(2): 271-279.
- [4] 中国人民共和国农业行业标准.内生集壶菌检疫技术规程:NY/T 1852-2010[S].北京:中华人民共和国农业部,2010.
- [5] 张虹霞.马铃薯癌肿病的防治[J].吉林农业,2015(4):105.
- [6] 朱锡义,胡继勇.马铃薯抗癌肿病品种比较鉴定[J].中国马铃薯,1993(3):150-155.
- [7] 李丹,刘红梅,张铃,等.毕节地区粘虫局部暴发原因浅析及防治对策[J].耕作与栽培,2004(5):61.
- [8] 代万安,张明兰,代安国,等.马铃薯癌肿病发生与防治[J].西藏农业科技,2012,34(2):27-29.
- [9] 胡秋舫.马铃薯癌肿病发生与监测治理技术研究[D].武汉:华中农业大学,2008.
- [10] 樊平.马铃薯检疫性病害的识别与综合防治[J].四川农业科技,2001(5):32-32.
- [11] 孔丽.马铃薯癌肿病的分布,危害与防治对策[J].云南农业科技,2008(3):53-54.
- [12] ARORA R K, KHURANA S M P. Major fungal and bacterial diseases of potato and their management[M]//Fruit and vegetable diseases. Springer Netherlands,2004:189-231.
- [13] PRZETAKIEWICZ J. The viability of winter sporangia of *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. from Poland[J]. American Journal of Potato Research,2015,92(6):704-708.
- [14] OBIDIEGWU J E, FLATH K, GEBHARDT C. Managing potato wart: a review of present research status and future perspective [J]. Theoretical and Applied Genetics,2014,127(4):763-780.
- [15] BUSSE F, BARTKIEWICZ A, TEREFE-AYANA D, et al. Genomic and transcriptomic resources for marker development in *Synchytrium endobioticum*, an elusive but severe potato pathogen[J]. Phytopathology,2017,107(3): 322-328.
- [16] BAAYEN R P, COCHIUS G, HENDRIKS H, et al. History of potato wart disease in European proposal for harmonisation in defining pathotypes[J]. European Journal of Plant Pathology,2006,116(1): 21-31.
- [17] ÇAKIR E, VAN LEEUWEN G C M, FLATH K, et al. Identification of pathotypes of *Synchytrium endobioticum* found in infested fields in Turkey[J]. EPPO bulletin,2009,39(2): 175-178.
- [18] FLATH K, PRZETAKIEWICZ J, RIJSWICK P C J, et al. Interlaboratory tests for resistance to *Synchytrium endobioticum* in potato by the Glynné-Lemmerzähl method[J]. EPPO Bulletin, 2014,44(3):510-517.
- [19] GAGNON M C, VAN DER LEE T A J, BONANTS P J M, et al. Development of polymorphic microsatellite loci for potato wart from next-generation sequence data[J]. Phytopathology,2016,106(6): 636-644.
- [20] NIEPOLD F, STACHEWICZ H. PCR-detection of *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) perc[J]. Plant Dis Prot,2004,111(4): 313-321.
- [21] VAN DEN BOOGERT P, VAN GENT-PELZER M P E, BONANTS P J M, et al. Development of PCR-based detection methods for the quarantine phytopathogen *Synchytrium endobioticum*, causal agent of potato wart disease[J]. European Journal of Plant Pathology,2005,113(1): 47-57.
- [22] VAN GENT-PELZER M P E, KRIJGER M, BONANTS P J M. Improved real-time PCR assay for detection of the quarantine potato pathogen, *Synchytrium endobioticum*, in zonal centrifuge extracts from soil and in plants[J]. European Journal of Plant Pathology,2010,126(1): 129.
- [23] ABDULLAHI I, KOERBLER M, STACHEWICZ H, et al. The 18S rDNA sequence of *Synchytrium endobioticum* and its utility in microarrays for the simultaneous detection of fungal and viral pathogens of potato[J]. Applied Microbiology and Biotechnology,2005,68(3):368-375.
- [24] SMITH D S, ROCHELEAU H, CHAPADOS J T, et al. Phylogeny of the genus *Synchytrium* and the development of TaqMan PCR assay for sensitive detection of *Synchytrium endobioticum* in soil[J]. Phytopathology,2014,104(4):422-432.
- [25] BONANTS P J M, VAN GENT-PELZER M P E, VAN LEEUWEN G C M, et al. A real-time Taq Man PCR assay to discriminate between pathotype 1(D1) and non-pathotype 1(D1) isolates of *Synchytrium endobioticum*[J]. Eur. J. Plant Pathol, 2015,143:495-506.
- [26] SMITH D S, ROCHELEAU H, CHAPADOS J T, et al. Phylogeny of the genus *Synchytrium* and the development of TaqMan PCR assay for sensitive detection of *Synchytrium endobioticum* in soil[J]. Phytopathology,2014,104(4):422-432.

4 结论与展望

笔者提出的 PTable-MAX 算法只需要遍历一次事务数据库,并将数据信息采用投影数据库的方式存入磁盘,挖掘到某个事务项时只会提取相关

的数据信息,从而减少了内存的损耗,结合减挖策略和组合策略,最终达到减少空间消耗和加快挖掘效率的目的。下一步的工作是进一步优化系统空间的使用,采用更加科学的结构来存储数据信息。

参考文献:

[1] GRAHNE G,ZHU J F. High performance mining of maximal frequent itemsets[C]//Proceedings of the 6th SIAM International Workshop on High Performance,2003:135-144.

[2] 宋余庆,朱玉全,孙志挥,等.基于 FP-Tree 的最大频繁项目集挖掘及更新算法[J].软件学报,2003,14(9):1586-1592.

[3] BAYARDO R J.Efficiently mining long patterns from databases[C]//ACM SIGMOD Record,ACM,1998:85-93.

[4] BURDICK D,CALIMLIM M,GEHRKE J.Mafia:a maximal frequent itemset algorithm for transactional database[A].In:Stuart Feldman ed,Proceeding of the 17th International Conference on Data Engineering[C].Washington:IEEE Computer Society Press, 2001:443-452.

[5] HAN J,PEI J,YIN Y.Ming frequent patterns without candidate generation[C]//ACM SIGMOD Record,ACM,2000,29(2):1-12.

[6] 马达,王佳强.一种基于压缩 FP-树的最大频繁项集挖掘算法[J].长春理工大学学报(自然科学版),2009,32(3):457-461.

[7] 钱雪忠,惠亮.关联规则中基于降维的最大频繁模式挖掘算法[J].计算机应用,2011,31(5):1339-1343.

(责任编辑:蒋召雪)

(上接第 19 页)

[27] 李丹,李颖.毕节地区马铃薯癌肿病发生流行的生物学因子研究[J].新疆大学学报:自然科学版,2004:147-149.

[28] SALAMAN R N, LESLEY J W.Genetic studies in potatoes;the inheritance of immunity to wart disease[J].Journal of Genetics, 1923,13(2):177-186.

[29] HEHL R,FAURIE E,HESELBACH J,et al.TMV resistance gene N homologues are linked to Synchytrium endobioticum resistance in potato[J].Theoretical and Applied Genetics,1999,98(3-4):379-386.

[30] BRUGMANS B,HUTTEN R G B,ROOKMAKER A N O,et al.Exploitation of a marker dense linkage map of potato for positional cloning of a wart disease resistance gene[J].Theoretical and applied genetics,2006,112(2):269-277.

[31] GROTH J,SONG Y,KELLERMANN A,et al.Molecular characterisation of resistance against potato wart races 1,2,6 and 18 in a tetraploid population of potato (Solanum tuberosum subsp. tuberosum)[J].Journal of applied genetics,2013,54(2):169-178.

[32] PUTNAM M L,SINDERMANN A B.Eradication of potato wart disease from Maryland[J]. American Journal of Potato Research,1994,71(11):743-747.

[33] SALAVA J.Analysis of ribosomal DNA sequences of Synchytrium endobioticum (Schilberzsky) Percival[J].Acta fytotechnica et zootechnica (online), roč. 7, 2004, č. Mimoriadne č í slo, 2004.

[34] 李丹.毕节地区马铃薯癌肿病疫情监测及治理[J].植物检疫,2005,19(1): 31-33.

[35] 李丹,刘红梅,陆绍炎,等.筛选抗病品种防治内生集壶菌的研究[J].种子,2012,31(6): 112-114.

[36] HILARIO E.The restriction enzyme target approach to genotyping by sequencing (GBS)[J]. Plant Genotyping:Methods and Protocols,2015:271-279.

[37] ROWAN B A,SEYMOUR D K,CHAE E,et al.Methods for Genotyping-by-Sequencing[J]. Genotyping:Methods and Protocols,2017:221-242.

[38] SUMMERS C F,GULLIFORD C M,CARLSON C H,et al.Identification of genetic variation between obligate plant pathogens Pseudoperonospora cubensis and P.humuli using RNA sequencing and genotyping-by-sequencing[J].PloS one,2015,10(11): e0143665.

[39] HANSEN Z R,EVERTS K L,Fry W E,et al.Genetic Variation within Clonal Lineages of Phytophthora infestans Revealed through Genotyping-By-Sequencing, and Implications for Late Blight Epidemiology[J].PloS One,2016,11(11):e0165690.

[40] Potato Genome Sequencing Consortium. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato[J].Nature,2011,475(7355): 189-195.

(责任编辑:曲继鹏)