植物遗传资源学报 2025，26（6）：1215-1228
Journal of Plant Genetic Resources
DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20241030002

马铃薯晚疫病数量抗性相关基因的SNP位点检测与抗病育种值分析

张朝辉[1,2]，李永杰[1,2]，白成娇[1,2]，卢丽丽[1]，包丽仙[1]，赵志坚[1]，白建明[1]，杨 静[2]，潘哲超[1]
（[1]云南省农业科学院经济作物研究所，昆明 650205；[2]云南农业大学植物保护学院，昆明 650000）

摘要：马铃薯晚疫病数量抗性受微效多基因控制，通过表型评价选择效率低下。为创制马铃薯数量抗性种质资源，本研究选用8个亲本材料杂交构建了9个杂交群体，在基于离体叶片抗性鉴定评价晚疫病抗性的基础上，结合SNP位点检测进行分子辅助选择。基于数量抗性基因PCR产物测序，检测了60个抗、感杂交后代材料8个数量抗性基因的19个单核苷酸多态性（SNP）位点，结果表明*StAOS2*-SNP691、*StAOS2*-SNP692、*StGP28*-SNP794、*PLOX1*-SNP8344有利等位基因与抗性存在正向关联，杂交后代群体中抗病材料的有利等位基因纯合基因型占比为9.56%，高于后代群体中的感病材料（5.65%），同时高于亲本材料（7.89%），联合8个基因19个SNP标记的系统发育分析可将60份材料聚类为3个抗病分支和3个感病分支。结合表型、育种系谱和数量抗性基因分子标记计算与抗晚疫病相关的育种值，筛选出育种值高且具有有利等位基因纯合基因型的PC2312-3、PC2312-15、PC2313-19等优异单株，为马铃薯数量抗性群体遗传改良提供了材料。

关键词：马铃薯；晚疫病；数量抗性；SNP位点；育种值

SNP Detection and Breeding Values Analysis of Quantitative Resistance Related Genes to Potato Late Blight

ZHANG Chaohui[1,2]，LI Yongjie[1,2]，BAI Chengjiao[1,2]，LU Lili[1]，BAO Lixian[1]，
ZHAO Zhijian[1]，BAI Jianming[1]，YANG Jing[2]，PAN Zhechao[1]
（[1]*Industrial Crops Research Institute*，*Yunnan Academy of Agricultural Sciences*，*Kunming 650205*；
[2]*College of Plant Protection*，*Yunnan Agricultural University*，*Kunming 650000*）

Abstract：The quantitative resistance to potato late blight is controlled by multiple genes each with limited effectiveness as determined through phenotype evaluation. In order to develop novel potato germplasm with enhanced quantitative resistance，this study deployed eight parental lines to construct nine hybrid populations. Using detached leaf assays for late blight resistance evaluation coupled with molecular marker-assisted selection，we analyzed 60 resistant and susceptible hybrid offspring through PCR sequencing of quantitative resistance genes，identifying 19 single nucleotide polymorphism（SNP）sites across eight resistance genes. These results demonstrated that specific favorable allele（*StAOS2*-SNP691，*StAOS2*-SNP692，*StGP28*-SNP794，*PLOX1*-SNP8344）showed positive correlations with late blight resistance. The proportion of favorable homozygous allele in resistance offspring（9.56%）significantly exceeded that in susceptible offspring（5.65%）and parental materials（7.89%）. Phylogenetic analysis based 19 SNP markers from eight genes clustered the 60 materials into three resistant and three susceptible branches. By integrating phenotypic data，breeding pedigree and resistance

收稿日期：2024-10-30　　**网络出版日期：**2025-03-04
URL：https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20241030002
第一作者研究方向为资源利用与植物保护，E-mail：1368140800@qq.com；李永杰为共同第一作者
通信作者：潘哲超，研究方向为马铃薯分子育种，E-mail：pzc@yaas.org.cn
基金项目：云南省农业联合专项重点基金（202101BD070001-022）；国家自然科学基金（32260505）；云南省后备人才项目（202305AC160032）；云南种子种业联合试验室项目（202205AR070001）；国家马铃薯产业技术体系（CARS-09-P03）
Foundation projects：Yunnan Agricultural Joint Program Key Fund（202101BD070001-022）；National Natural Science Foundation of China（32260505）；Yunnan Reserve Talent Project（202305AC160032）；Yunnan Seed Industry Joint laboratory Program（202205AR070001）；China Agriculture Research System-Grant（CARS-09-P03）

genes markers, we calculated breeding values for late blight resistance and identified superior genotypes (PC2312-3, PC2312-15, and PC2313-19) exhibiting both high breeding values and favorable SNP homozygous allele, therefore providing valuable genetic materials for improving potato resistance.

Key words: potato; late blight; quantitative resistance; SNP loci; breeding value

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)属于双子叶、茄科(*Solanaceae*)茄属(*Solanum*)一年生草本植物,起源于南美洲安第斯山脉地区[1]。发展至今,马铃薯已经成为继水稻、小麦之后的世界第三大粮食作物,中国第四大粮食作物[2]。中国作为传统的马铃薯种植大国,其种植面积和总产量均居世界第一[3]。2015年1月中国开启马铃薯主粮化发展战略。由致病疫霉(*Phytophthora infestans*)引起的晚疫病是马铃薯生产中危害最为严重的病害,在全球范围内造成了重大的经济损失[4]。目前防治马铃薯晚疫病广泛使用的措施是喷施化学药剂、采取生物防治、栽培管理以及选用抗病品种。在众多的防控措施中,种植广谱抗病品种是实现马铃薯产量稳定和经济效益最高的途径之一[5]。

20世纪50年代,育种家将野生种*Solanum demissum*中的晚疫病抗病*R*基因(*R1~R11*)转入到马铃薯栽培种中。但大部分的*R*基因很快失效,含这些抗病基因的品种抗性往往丧失较快[6]。20世纪90年代国际马铃薯中心开始应用数量抗性育种策略[7]。马铃薯对晚疫病的数量抗性也被称作水平抗性、田间抗性,由数量抗性位点(QTL,quantitative trait loci)提供,受一个到多个基因控制,或者由多个基因相互作用而产生。相对于*R*基因的垂直抗性,数量抗性由微效多基因控制,对晚疫病菌的选择压小,可延缓晚疫病菌的进化[8]。拥有数量抗性的品种对多种晚疫病菌生理小种具有抗性,减少了病原菌的选择压力,具有广谱和稳定的特点,对晚疫病的抗性更加持久。数量抗性机制复杂,且与成熟期性状连锁,德国马克斯·普朗克研究所开展了成熟期校正抗性的研究[9]。其中在2009年,Pajerowska-Mukhtar等[10]通过对184份四倍体马铃薯群体进行关联分析,鉴定了*StAOS2*基因SNP标记*StAOS2*-SNP691和*StAOS2*-SNP692,分别解释了39%和43%的马铃薯田间抗晚疫病的遗传变异。后在2015年,Muktar等[11]基于SuperSAGE分析、关联分析和连锁遗传等,鉴定了*BCCP*等多个基因与数量抗性也表现出关联。2016年Mosquera等[12]综合茉莉酸途径、RNA-Seq、GWAS三个途径来源的9000个SNP进行分析,结果表明,*StAOS2*、*BCCP*、*HMGCR*、*STGP28*、*PLOX1*、*CYP71D11*、*Rpi-vnt1*、*TEF1*、*C3HL-TF*和*RBP50*共10个基因的SNP与数量抗性显示出显著关联。本研究利用引自德国马克斯·普朗克研究所的数量抗性材料作为亲本,通过构建杂交群体,并结合晚疫病抗性鉴定与数量抗性基因SNP位点的检测分析,以期获得更准确和可靠的遗传值预测,为创制新的马铃薯晚疫病数量抗性材料提供基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料与杂交组合

供试材料YA39、YA346、YB128引自德国马克斯·普朗克研究所,为德国经田间抗性评价为抗病的马铃薯数量抗性研究材料,YE11、BA10和SM4为课题组从德国马克斯·普朗克研究所引进的实生种子组合中筛选的晚疫病抗性较好的单株;YS802为云南省农业科学院经济作物研究所马铃薯中心所选育的马铃薯品种;LBR11-11由华中农业大学的田振东教授提供。综合考虑亲本材料的有利等位基因位点和适应性,选用在本地适应性较好的材料做母本,德国引进材料做父本配制形成9个组合。进一步对9个组合中的子代群体进行晚疫病抗性评价,筛选出33份抗病材料和27份感病材料进行后续SNP检测与分析,杂交组合见表1。

表1 9个杂交群体信息

Table 1 Information of nine cross populations

组合 Cross	母本 Female parent	父本 Male parent	抗病材料份数 Number of resistant materials	感病材料份数 Number of susceptible materials
PC234	YA39	YB128	1	1
PC235	YA39	YA346	5	5
PC236	YA39	YE11	3	3

表1（续）

组合 Cross	母本 Female parent	父本 Male parent	抗病材料份数 Number of resistant materials	感病材料份数 Number of susceptible materials
PC237	YA39	BA10	1	1
PC2310	LBR11-11	YA346	4	2
PC2311	LBR11-11	YE11	2	1
PC2312	YS802	SM4	8	5
PC2313	YS802	BA10	4	4
PC2316	YB128	YA346	5	5

1.2　马铃薯离体叶片晚疫病抗性鉴定

试验用晚疫病菌株由云南省农业科学院经济作物研究所马铃薯疫病实验室提供，采用超级生理小种202003408（S小种：1、2、3a、3b、4、5、6、7、8、9、10、11）、优势生理小种202002511（小种：1、2、3a、3b、4、5、6、7、9、10、11）与20200213A（小种：1、2、3a、3b、4、6、7、8、9、10、11）进行等量混合接种，可以克服*R1~R11*晚疫病抗性基因，屏蔽垂直抗性基因对数量抗性的影响。菌株经黑麦培养基培养14 d后进行孢子悬浮液的制备，3个生理小种的孢子囊等量混合，并调节孢子囊浓度为$5×10^5$个/mL后进行接种[13]。每个材料接种3片来自同一植株不同复叶的单叶，每个叶片接种10 μL孢子液，置18 ℃、16 h光/8 h暗培养箱培育。5~7 d后，参考马铃薯离体叶片晚疫病抗性鉴定标准[13-14]评估发病情况并统计分析。采用十字交叉法进行病斑和叶片的测量，并计算病斑面积占叶片面积占比。病斑面积占比小于30%或无病斑形成评价为抗病，病斑面积占比大于30%评价为感病。

1.3　试验材料DNA提取

对亲本材料（YA39、YA346、YB128、YE11、SM4、BA10、YS802、LBR11-11）和60份群体材料（33份抗病材料和27份感病材料），使用离心柱形高效植物基因组DNA提取试剂盒（北京天根生化科技有限公司）进行DNA提取。得到的DNA经过检测后需要在OD_{260}处有显著吸收峰，OD_{260}值为1.0，OD_{260}/OD_{280}比值为1.7~1.9左右，浓度不低于100 μg/μL。

1.4　抗病基因SNP检测

采用*R1*（R1-1205、BA47f2、CosA、R1-76-2SF/R）、*R3*（R3-1380）、*R3a*（R3a-SHa-F/R）、*R3b*（R3b-F4/F5）、*R8*（R8-F/R、R8-Fd/Rd、R8-UTR-F/R）、*RB*（RB-629/638、RB-1223F/R、RB-CT88、RB-cf1/cr1、RB1-5/3-5）引物检测亲本及子代垂直抗病基因标记[15-17]。并采用2× M5 HiPer plus Taq HiFi PCR mix试剂盒（北京聚合美生物科技有限公司）进行抗性基因目标SNP区域PCR扩增，8个数量抗性基因目标SNP区域扩增引物序列信息如下（表2）。PCR产物在1%的琼脂糖凝胶上进行恒压电泳（U=120 V、I=100 mA），统计检测结果，送至北京擎科生物科技股份有限公司进行测序。依据测序峰图进行四倍体SNP识别。在杂峰的位置根据两个碱基的峰值比进行判断。

表2　扩增SNP区域的特异性引物序列

Table 2　Primer sequences specific for amplifying the SNP region

数量抗性基因 Quantitative resistance gene	引物名称 Primer name	引物序列（5′-3′） Primer sequence（5′-3′）	退火温度（℃） Tm	参考文献 Reference
BCCP	*BCCP*-F	TGGGACGATCTGTTGCCTTC	59	[11]
	BCCP-R	AAAGTCATGAAATAGAGGTCTCGT		
CYP71D11	*CYP71D11*-F	TTCTTCTCACTGTCACACCAA	57	[12]
	CYP71D11-R	GGTCTTAGGTCAAAATTGGAG		
Rpi-vnt1	*Rpi-vnt1*-F	GCCTACATGATCATATCGAGAAGT	65	[12]
	Rpi-vnt1-R	CCAAGACAAATTGCTTGTTCAAGATT		

表 2（续）

数量抗性基因 Quantitative resistance gene	引物名称 Primer name	引物序列(5′-3′) Primer sequence(5′-3′)	退火温度(℃) Tm	参考文献 Reference
STGP28	*STGP28*-F	CAGAGACAATTTCAAACAAGTG	55	[12]
	STGP28-R	GTACTTCGTTGCTCAATTTAAT		
PLOX1	*PLOX1*-F	CCCCTGAGCATGTAAACAAA	57	[12]
	PLOX1-R	TTCCTAATCGCGAAGAAACC		
HMGCR	*HMGCR*-F	CCTCTCACCGGAATCACCAT	57	[12]
	HMGCR-R	GTTGAAAACCACGGCTAAGGTAT		
StAOS2	*StAOS2*-F	TTGATGTTCTTCCTTCTTTCTTC	57	[10]
	StAOS2-R	GCGGATTTTACTTCCGATCGGAT		
StPK2	*StPK2*-F	TGAATGTTGTATACCACTTCCTATTG	58	本研究开发
	StPK2-R	CCTTTTTCGCAATCTGACACTTA		

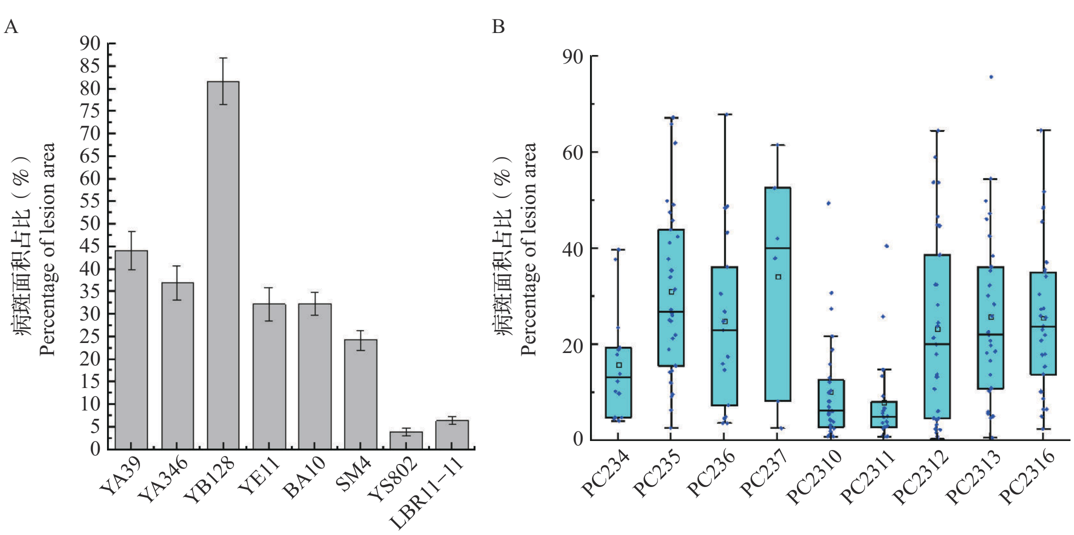
1.5 抗病基因聚类与育种值分析

使用Microsoft Excel 2017软件进行数据统计及整理，SPSS（版本 23）进行表型数据分析，Origin 2021进行图表绘制；使用MEGA 11进行数量抗性相关基因的序列聚类分析，联合建树时，将SNP位点转换为标记进行聚类分析。使用Nbs软件，基于分子标记、系谱、表型数据建立最优线性无偏预测（BLUP，best linear unbiased prediction）模型，计算育种值，计算公式为Y=Xb+Zu+e，其中Y为表型观测值，Xb为固定效应，Zu为随机遗传效应（育种值），e为残差[18]。

2 结果与分析

2.1 亲本与群体抗性鉴定评价

亲本材料中，抗病材料有3份，分别是LBR11-11、YS802和SM4；感病材料有5份，为YA39、YA346、YE11、BA10和YB128（图1 A）。尽管德国引进的数量抗性研究材料是在当地经过田间抗性筛选出的材料，但材料的筛选过程经过了成熟期参数对原始抗性数据的标准化处理，这些材料并不是田间抗性最强的材料，加之云南晚疫病菌致病力较强，采用离体叶片抗性鉴定时，材料表现中抗或感病。总的来说，这些材料是利用与成熟期无关联的



A：亲本材料抗性鉴定；B：群体材料抗性鉴定

A：Resistance identification of parent material；B：Resistance identification of population material

图1 亲本材料和群体材料的抗性鉴定结果

Fig. 1 Results of resistance identification of parental material and population material

微效数量抗性位点进行遗传改良，仍具有一定程度的数量抗性，且为早熟材料。在群体材料中，PC234、PC235、PC236、PC237、PC2310、PC2311、PC2312、PC2313、PC2316的平均病斑面积为15.90%、31.06%、24.89%、34.20%、10.15%、8.01%、23.34%、25.89%、25.58%。其中PC2310（LBR11-11×YA346）、PC2311（LBR11-11×YE11）两个群体的平均病斑面积占比较低（图1 B）。后代抗病材料主要来自于有抗病杂交亲本的组合，双方为感病材料时，杂交产生少数抗病材料，这可能是因为有利等位基因频率的提高及不同数量抗性位点的组合，使得抗性增强。

对亲本DNA进行垂直抗病基因的检测，YA346（感病）和YE11（感病）不含有所检测的垂直抗病基因标记，其他6个亲本都含有*R3a*基因标记，另YA39（感病）含有*R1*、*R3*和*R3b*基因标记，SM4（抗病）含有*R3*以及*R3b*基因标记，YS802（抗病）含有*R1*以及*R8*基因标记，LBR11-11（抗病）含有*RB*基因标记。为剔除垂直抗病基因对分析的影响，根据亲本DNA垂直抗病基因的检测结果，检测9个群体的后代，排除含有*R3b*和*R8*基因标记的材料。在最终入选的60份材料中，有9份材料含有*R1*基因，有14份材料含有*R3*基因标记，有59份材料含有*R3a*基因标记。

2.2　亲本与群体数量抗性SNP位点检测

基于水平抗病基因PCR产物测序，在亲本和群体材料中检测了8个数量抗性基因的19个SNP位点，并识别与成熟期校正抗性关联的有利等位基因[12]，在所有检测材料中，*StAOS2*-SNP691共有42份材料（5份亲本材料和37份群体材料）检测出有利等位基因纯合基因型；*StAOS2*-SNP692共有43份材料（5份亲本材料和38份群体材料）检测出有利等位基因纯合基因型；*BCCP*-SNP1121和*BCCP*-SNP1381均共有6份材料（1份亲本材料和5份群体材料）检测出有利等位基因纯合基因型，分别为YA39、PC235-2、PC235-18、PC235-27、PC236-1和PC236-4；*CYP71D11*-SNP752有1份材料检测出有利等位基因纯合基因型，为群体材料PC236-2；*StPK2*-SNP1577有1份材料检测出有利等位基因纯合基因型，为亲本材料YS802（表3）。

所有材料中共有48份材料（6份亲本材料和42份群体材料）检测到抗病有利等位基因纯合位点，虽然亲本YA39、YA346、YB128、YE11和BA10的离体叶片抗性鉴定结果表现出感病，但其都存在两个有利等位基因纯合位点。群体材料PC235-27和PC236-1中检测到*StAOS2*-SNP691、*StAOS2*-SNP692、*BCCP*-SNP1121和*BCCP*-SNP1381这4个抗病有利等位基因的纯合基因型位点，对晚疫病的抗病类型都为抗病；群体材料PC236-2检测到*StAOS2*-SNP691、*StAOS2*-SNP692和*CYP71D11*-SNP752这3个位点均为有利等位基因纯合基因型位点，且以上材料对晚疫病的抗病类型为抗病（表3）。

检测的19个SNP位点中，8个亲本材料有利等位基因纯合基因型在所有位点中出现的平均比例为7.89%，经过杂交之后，抗病材料的有利等位基因纯合基因型增多，平均比例为9.56%，感病材料的有利等位基因纯合基因型减少，平均出现比例为5.65%。如抗病材料PC235-27、PC236-1和PC236-2分别出现了4个、4个、3个有利等位基因纯合基因型，有利等位基因纯合基因型数量均大于亲本，且离体叶片抗性鉴定均表现为抗病。经过鉴定的抗病材料含有的有利等位基因纯合基因型数多于感病材料，最为明显的是PC2313群体，PC2313-8、PC2313-9、PC2313-15、PC2313-28抗性鉴定表现为感病，无任何有利等位基因纯合基因型位点，PC2313-3、PC2313-4、PC2313-11、PC2313-19抗性鉴定表现为抗病，都含有2个有利等位基因纯合基因型（表3）。

对子代抗病池材料和感病池材料进行有利等位基因频率分析发现，抗病池有利等位基因出现在*StAOS2*-SNP691A、*StAOS2*-SNP692C、*StGP28*-SNP794A、*PLOX1*-SNP8344G、*HMGCR*-SNP636T、*Rpi-vnt1*-SNP544T、*StPK2*-SNP1577A基因位点的频率高于感病池。其中*StAOS2*-SNP691A、*StAOS2*-SNP692C、*StGP28*-SNP794A、*PLOX1*-SNP8344G位点在抗病池有利等位基因出现频率比感病池平均高11.36%、9.09%、13.48%、6.14%，这些有利等位基因与抗性存在正向关联。

2.3　数量抗性基因的系统发育分析

由于在检测的基因序列中存在较多的SNP，进一步对68份材料（8份亲本材料和60份群体材料）进行8个数量抗性基因全长序列的系统发育聚类分析，通过基因序列与表型的一致性分析，以识别核心SNP区域。依据基因序列聚类，将表型为抗病的材料占多数的聚类分支定义为抗病分支，将表型为感病的材料占多数的聚类分支定义为感病分支，研究发现基于单个数量抗性基因序列的系统发育聚类与68份材料离体叶片的抗性具有部分一致性，分别形成了多个抗病和感病分支（图2）。

表3 SNP位点判读结果

Table 3 SNP site interpretation results

名称 Name	抗性 Resistance	有利等位基因频率（%） Freuqency of favorable alleles	有利等位基因纯合基因型频率（%） Freuqency of favorable alleles with homozygous genotype	SNP 基因型 SNP genotypes																		
				StAOS2-SNP691	*StAOS2*-SNP692	*BCCP*-SNP1121	*BCCP*-SNP1381	*CYP71D11*-SNP346	*CYP71D11*-SNP706	*CYP71D11*-SNP752	*HMGCR*-SNP567	*HMGCR*-SNP636	*PLOX1*-SNP8089	*PLOX1*-SNP8344	*StGP28*-SNP794	*StGP28*-SNP811	*StGP28*-SNP957	*Rpi-vnt1*-SNP440	*Rpi-vnt1*-SNP465	*Rpi-vnt1*-SNP539	*Rpi-vnt1*-SNP544	*StPK2*-SNP1577
YA39	感病	40.78	10.53	AAGG	CCGG	CCCC	CCCC	CCTT	AAGG	CCTT	CCGG	CCCC	AAAA	AAGG	AAGG	GTTT	GGTT	CTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCA
YA346	感病	19.73	10.53	AAAA	CCCC	NA	NA	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCT	AAAA	AAAA	AGGG	GTTT	GGGG	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
YB128	感病	22.36	10.53	AAAA	CCCC	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCT	AAAA	AAAA	GGGG	GTTT	GGGT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
YE11	感病	30.26	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CCTT	CCTT	AAGG	CCTT	CCCC	CCCT	AAAA	AAGG	GGGG	GTTT	GGGG	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
SM4	抗病	17.11	0	AAGG	CCCG	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CGGG	CCCT	AAAA	AAGG	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAAA	CCCC	CCCC
BA10	感病	14.78	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCTT	AAAA	AAAA	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAAG	CCCC	CCCC
YS802	抗病	21.05	0	AAGG	CCGG	CCTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAAA	AAGG	TTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAG	CCCT	AAAA
LBR11-11	抗病	18.56	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCTT	AAAA	AAAA	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAAG	CCCT	CCCC
PC234-9	感病	30.26	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAGG	GGGG	GGTT	GGTT	CTTT	GGGG	AGGG	CCCT	CCCA
PC234-12	抗病	27.63	10.53	AAAA	CCCC	CCCT	CCCT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCT	AAAA	AAAG	NA	NA	NA	CTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCA
PC235-2	抗病	34.21	10.53	AAGG	CCCG	CCCC	CCCC	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CTTT	AAAA	AAGG	NA	NA	NA	CTTT	GGGG	AGGG	CCCT	CCCA
PC235-3	感病	19.74	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAAG	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
PC235-8	感病	35.53	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CCTT	CCCT	AAAG	CTTT	CCCG	CCCC	AAAA	AAGG	AAGG	GTTT	GGTT	CTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC235-9	抗病	30.26	0	AAGG	CCCG	CCCT	CCCT	CCCT	AAAG	CTTT	CCCG	CCTT	AAAA	AAGG	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC235-18	感病	40.78	10.53	AAGG	CCGG	CCCC	CCCC	CCTT	AAGG	CTTT	CCGG	CTTT	AAAA	AAGG	AGGG	TTTT	GTTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
PC235-20	抗病	36.84	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CCTT	CCTT	AAAG	CTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAGG	AAGG	TTTT	GGTT	CTTT	GGGG	AGGG	CCCC	CCCA
PC235-22	感病	28.95	0	AAGG	CCGG	CCCT	CCCT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCTT	AAAA	AAAG	AAGG	GTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC235-27	抗病	43.42	26.32	AAAA	CCCC	CCCC	CCCC	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCT	AAAA	AAGG	AAGG	GTTT	TTTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCTT	CCCC
PC235-29	感病	39.47	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CCTT	CCTT	AAGG	CTTT	CCGG	CCTT	AAAA	AAGG	AAGG	GGTT	GGGT	TTTT	GGGG	AAAG	CCCC	CCCC
PC235-30	抗病	19.73	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AGGG	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
PC236-1	抗病	46.05	21.05	AAAA	CCCC	CCCC	CCCC	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CTTT	AAAA	AGGG	AAGG	GTTT	GGGT	CTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCA
PC236-2	抗病	39.47	15.79	AAAA	CCCC	CTTT	CTTT	CCCC	AGGG	CCCC	CCCG	CTTT	AAAA	AGGG	NA	NA	NA	CTTT	GGGG	AAGG	CCCT	NA
PC236-3	感病	32.89	5.26	AAAG	CCCG	CCTT	CCTT	CCCC	AGGG	CCTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAGG	AGGG	GTTT	GGGT	TTTT	GGGG	AAAG	CCCT	CCCC

表3（续）

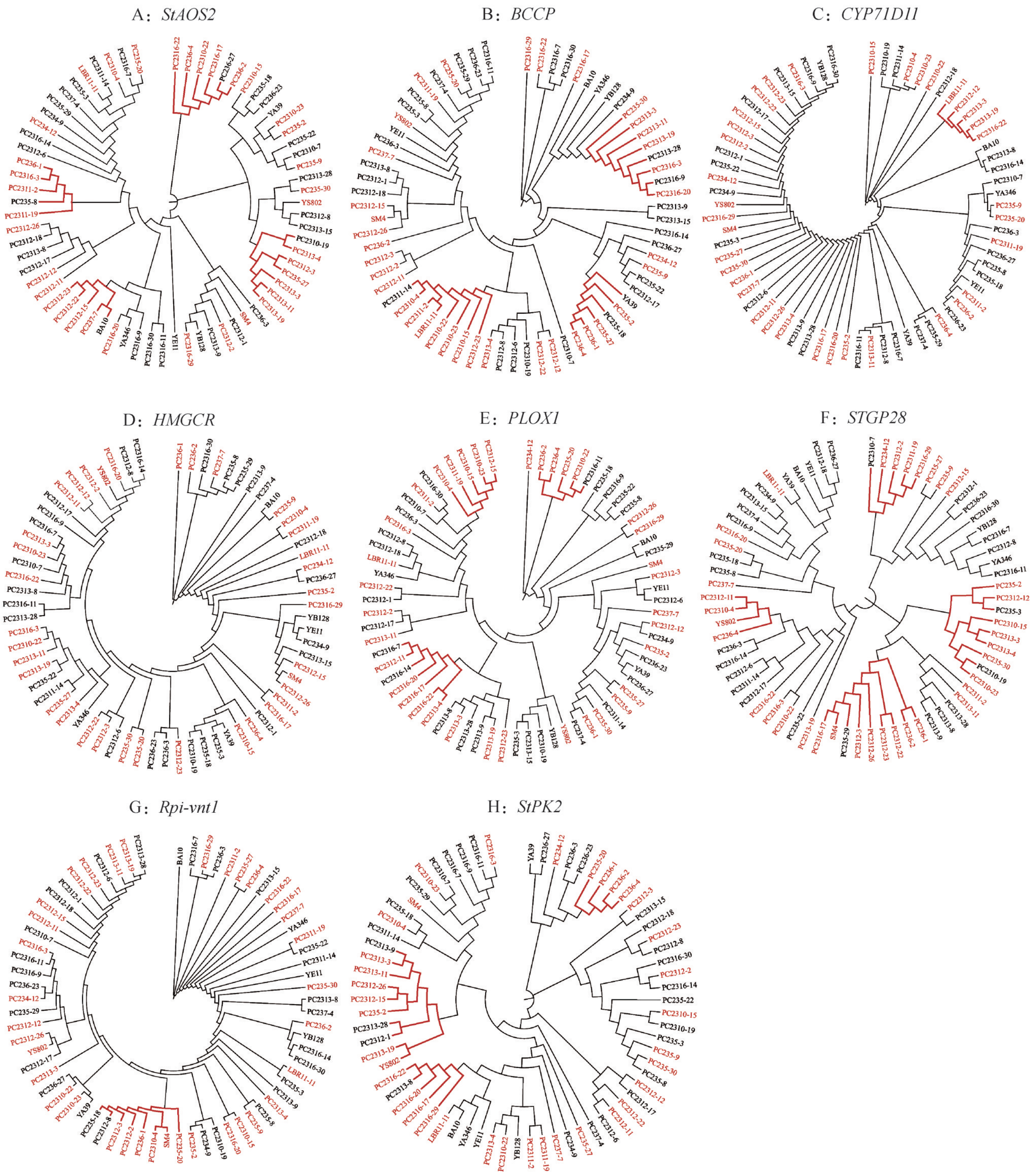
名称 Name	抗性 Resistance	有利等位基因频率（%） Freuqency of favorable alleles	有利等位基因纯合基因型频率（%） Freuqency of favorable alleles with homozygous genotype	SNP 基因型 SNP genotypes																		
				StAOS2-SNP691	*StAOS2*-SNP692	*BCCP*-SNP1121	*BCCP*-SNP1381	*CYP71D11*-SNP346	*CYP71D11*-SNP706	*CYP71D11*-SNP752	*HMGCR*-SNP567	*HMGCR*-SNP636	*PLOX1*-SNP8089	*PLOX1*-SNP8344	*StGP28*-SNP794	*StGP28*-SNP811	*StGP28*-SNP957	*Rpi-vnt1*-SNP440	*Rpi-vnt1*-SNP465	*Rpi-vnt1*-SNP539	*Rpi-vnt1*-SNP544	*StPK2*-SNP1577
PC236-4	抗病	35.53	10.53	AAGG	CCCG	CCCC	CCCC	CCTT	AAGG	CTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AGGG	AGGG	TTTT	GGGT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC236-23	感病	34.21	0	AAGG	CCCG	CCTT	CCTT	CTTT	AGGG	CCTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAGG	NA	GTTT	GGGT	CTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC236-27	感病	43.42	10.53	AAAA	CCCC	CCCT	CCCT	CCTT	AAAG	CTTT	CCGG	CTTT	AAAA	AGGG	GGGG	GTTT	GGGG	CTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC237-4	感病	34.21	0	AAGG	CCCG	CCTT	CCTT	CCTT	AAAG	CTTT	CCCG	CCCT	AAAA	AAGG	GGGG	GGTT	GGGT	CTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCA
PC237-7	抗病	25.00	0	AAGG	CCCG	CCTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAGG	AAGG	GTTT	GGGG	TTTT	GGGG	AGGG	CCCT	CCCC
PC2310-4	抗病	22.37	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCTT	AAAA	AAAA	AGGG	TTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAG	CCCT	CCCC
PC2310-7	感病	11.84	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAAA	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAAA	CCCT	CCCC
PC2310-15	抗病	19.74	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAAA	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC2310-19	感病	14.47	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAAA	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC2310-22	抗病	22.37	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCT	AAAA	AAAA	AGGG	GTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAG	CCCT	CCCC
PC2310-23	抗病	15.78	15.79	AAAA	CCCC	TTTT	CTTT	NA	AAAA	NA	CCCC	CCCC	AAAA	AAAA	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAAA	CCCT	CCCC
PC2311-2	抗病	36.84	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	CCTT	CCTT	AAAG	CCTT	CCGG	CCCC	AAAA	AAGG	AAGG	GGTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC2311-14	感病	30.26	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCTT	AAAA	AAGG	AGGG	GTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC2311-19	抗病	28.95	10.53	AAAA	CCCC	CTTT	CCTT	CCTT	AAAG	CTTT	CCCC	CCTT	AAAA	AAAA	AGGG	TTTT	GGGG	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC2312-1	感病	21.05	0	AAGG	CCCG	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCCT	AAAA	AAAA	GGGG	TTTT	GTTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCC	CCAA
PC2312-2	抗病	18.42	0	AAGG	CCCG	CTTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCCC	AAAA	AAAA	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAAG	CCCT	CCAA
PC2312-3	抗病	34.21	10.53	AAAA	CCCC	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCCC	AAAA	AAGG	AAGG	GGTT	GTTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCAA
PC2312-6	感病	23.68	0	AAGG	CCCG	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCCC	AAAA	AAAG	AGGG	GTTT	GTTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCT	CCAA
PC2312-8	感病	19.73	0	AAGG	CCCG	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCC	AAAA	AAAA	GGGG	GGTT	GTTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCAA
PC2312-11	抗病	21.05	5.26	AAGG	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCT	AAAA	AAGG	AGGG	GTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCT	CCAA
PC2312-12	抗病	18.42	0	AAGG	CCCG	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCCT	AAAA	AAGG	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAAA	CCCC	CCAA
PC2312-15	抗病	27.63	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCCT	AAAA	AAAA	GGGG	GTTT	GTTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCC	CCAA
PC2312-17	感病	19.73	0	AAGG	CCGG	CCTT	CCCT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCC	AAAA	AAAA	AGGG	TTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCC	CCAA
PC2312-18	感病	23.68	0	AAGG	CCGG	CCTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCT	AAAA	AAAA	GGGG	GTTT	GGGT	TTTT	GGGG	AAAG	CCCC	CCAA

表3（续）

名称 Name	抗性 Resistance	有利等位基因频率（%） Freuqency of favorable alleles	有利等位基因纯合基因型频率（%） Freuqency of favorable alleles with homozygous genotype	SNP 基因型 SNP genotypes																		
				StAOS2-SNP691	*StAOS2*-SNP692	*BCCP*-SNP1121	*BCCP*-SNP1381	*CYP71D11*-SNP346	*CYP71D11*-SNP706	*CYP71D11*-SNP752	*HMGCR*-SNP567	*HMGCR*-SNP636	*PLOX1*-SNP8089	*PLOX1*-SNP8344	*StGP28*-SNP794	*StGP28*-SNP811	*StGP28*-SNP957	*Rpi-vnt1*-SNP440	*Rpi-vnt1*-SNP465	*Rpi-vnt1*-SNP539	*Rpi-vnt1*-SNP544	*StPK2*-SNP1577
PC2312-22	抗病	22.36	0	AAGG	CCCG	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCCC	AAAA	AAAA	AAGG	GGTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCC	CCAA
PC2312-23	抗病	28.94	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCCT	AAAA	AAGG	AAGG	GGTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCT	CCAA
PC2312-26	抗病	21.05	0	AAGG	CGGG	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCCC	AAAA	AAGG	AAGG	GGTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCC	CCAA
PC2313-3	抗病	15.79	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCC	AAAA	AAAA	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAAG	CCCC	CCAA
PC2313-4	抗病	26.31	10.53	AAAA	CCCC	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCTT	AAAA	AAAA	NA	NA	NA	TTTT	GGGG	AAAG	CCCT	CCAA
PC2313-8	感病	25.00	0	AAGG	CCCG	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCC	AAAA	AAAA	AAGG	GGTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCAA
PC2313-9	感病	25.00	0	AAGG	CCCG	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCTT	AAAA	AAAA	AAGG	GGTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAG	CCCT	CCAA
PC2313-11	抗病	26.31`	10.53	AAAA	CCCC	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCT	AAAA	AAAA	AAGG	GGTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCT	CCAA
PC2313-15	感病	26.31`	0	AAGG	CCCG	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCTT	AAAA	AAAA	AGGG	GGTT	GTTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCAA
PC2313-19	抗病	23.68	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCTT	AAAA	AAAA	AGGG	GGTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCC	CCAA
PC2313-28	感病	19.74	0	AAGG	CCCG	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCC	AAAA	AAAA	AAGG	GGTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAG	CCCC	CCAA
PC2316-3	抗病	17.11	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCT	AAAA	AAAA	AGGG	GTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCC	CCCC
PC2316-7	感病	19.74	10.53	AAAA	CCCC	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAAA	GGGG	TTTT	GTTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
PC2316-9	感病	25.00	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCT	AAAA	AAAA	AGGG	GGGT	GTTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
PC2316-11	感病	22.37	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCT	AAAA	AAAA	GGGG	GTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAAA	CCCC	CCCC
PC2316-14	感病	23.68	10.53	AAAA	CCCC	CTTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCC	AAAA	AAAA	AGGG	GTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC2316-17	抗病	30.26	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCGG	CCCC	AAAA	AAAA	AGGG	GGGT	GTTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC
PC2316-20	抗病	22.37	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCC	AAAA	AAAA	GGGG	TTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
PC2316-22	抗病	21.05	10.53	AAAA	CCCC	TTTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCC	CCCC	AAAA	AAAA	AGGG	GTTT	GGTT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
PC2316-29	抗病	19.74	10.53	AAAA	CCCC	CTTT	TTTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCTT	AAAA	AAAA	AGGG	TTTT	GGGG	TTTT	GGGG	AAGG	CCCC	CCCC
PC2316-30	感病	22.37	10.53	AAAA	CCCC	CCTT	CCTT	CCCC	AAAA	TTTT	CCCG	CCCC	AAAA	AAAA	GGGG	TTTT	GGGT	TTTT	GGGG	AAGG	CCCT	CCCC

灰色背景标记为对晚疫病抗性有利的等位基因型碱基；NA代表数据缺失

Favorable SNP allele was marked with gray background；NA represents missing data



图中红色标签代表抗病材料及抗病分支，黑色标签代表感病材料及感病分支(含无明显规律分支)；下同

The red label represents disease resistant materials and disease resistant branches, and the black label represents disease susceptible materials and disease susceptible branches (including branches without obvious rules); The same as below

图 2　基于数量抗性基因序列的系统发育分析

Fig. 2　Phylogenetic analysis based on quantitative resistance genes sequence

*StAOS2*基因、*STGP28*基因聚类的抗、感分支明显，各鉴定出了4个抗病分支，其中*StAOS2*基因的聚类分析结果显示，材料PC2310-19、PC2313-4、PC2312-3、PC235-27、PC2313-3、PC2313-11和PC2313-19组成一个抗病分支；材料PC2316-22、PC236-4、PC2310-22、PC2316-17、PC236-27和PC236-2组成另一个抗病分支(图 2A)。*STGP28*基因的聚类分析结果显示，材料PC2316-17、SM4、PC235-29、PC2312-3、PC2312-26、 PC2312-23、PC2312-22、PC236-2和PC236-1组成一个抗病分支；材料PC235-2、PC2312-12、PC235-3、PC2310-15、PC2313-3、PC2313-4、PC235-30、PC2310-19和PC2310-23组成另一个抗病分支（图2F）。*BCCP*基因、*PLOX1*基因、*StPK2*基因聚类分支明显，各鉴定出了3个抗病分支，但只在部分分支上与表型有一致性，*BCCP*基因的聚类分析结果显示，材料PC2311-14、PC2310-4、PC2311-2、LBR11-11、PC2310-22、PC2310-23、PC2310-15和PC2312-23组成一个抗病分支（图2B）；*PLOX1*基因的聚类分析结果显示，材料PC2316-7、PC2312-11、PC2316-14、PC2316-20、PC2316-17、PC2316-22和PC2313-4组成了一个抗病分支（图2E）；*StPK2*基因的聚类分析结果显示，材料PC2313-9、PC2313-3、PC2313-11、PC2312-26、PC2312-15和PC235-2、PC2313-28、PC2312-1、PC2313-19和YS802组成一个抗病分支（图2H）。*CYP71D11*、*Rpi-vnt1*基因的聚类分析各只鉴定出一个抗病分支（图2C、G），而*HMGCR*基因聚类分析结果与表型没有明显的一致性（图2D）。

2.4　SNP标记矩阵聚类分析

基于8个数量抗性基因19个分子标记的矩阵聚类分析作图，发现SNP标记聚类结果与68份材料离体叶片的抗性一致性较强，组成3个抗病分支和3个感病分支，其中YA346、PC2316-29、LBR11-11、PC2313-19、PC2313-3、PC2316-9、BA10、PC2316-3、PC2310-22和PC2313-11组成第一个抗病分支；PC2312-15、PC2316-11、PC2313-4、PC2316-17、PC234-9、PC235-30、PC2312-3、PC2312-11、PC2312-23和PC2316-20组成第二个抗病分支；PC235-2、PC236-1、PC235-27和PC237-7组成第三个抗病分支（图3）。

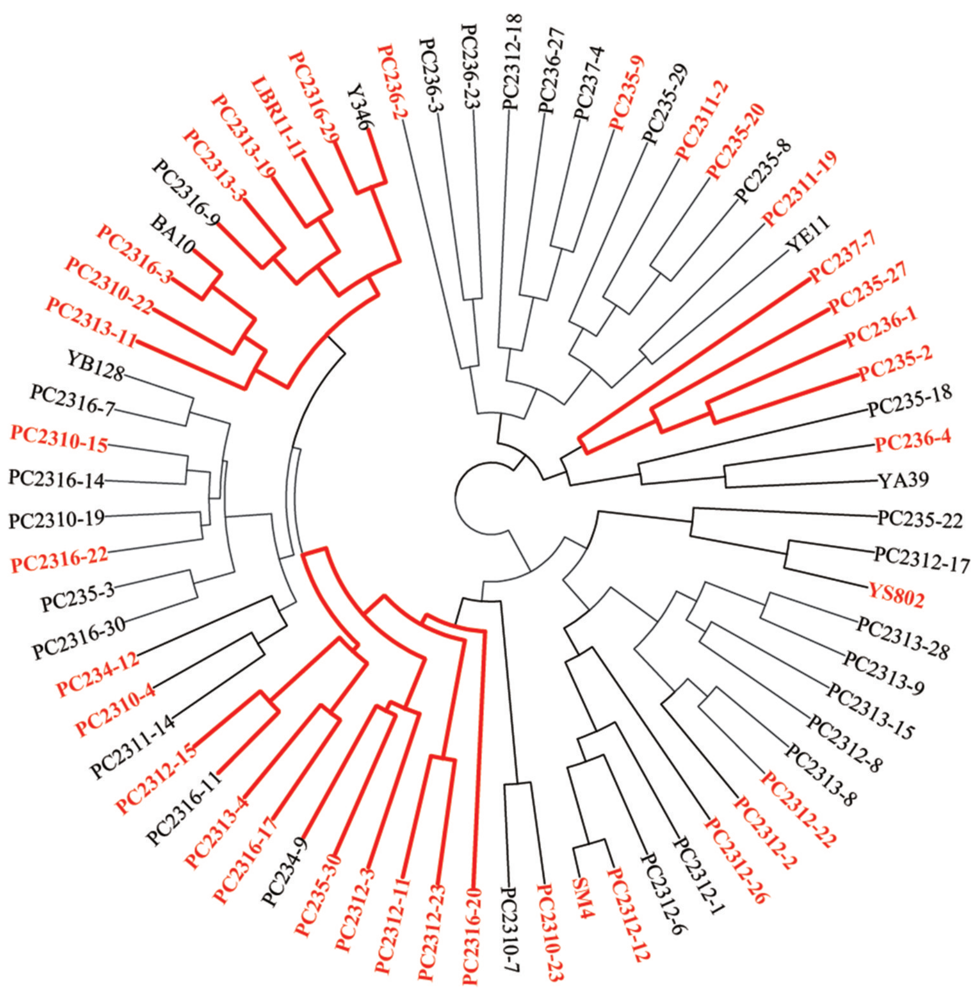


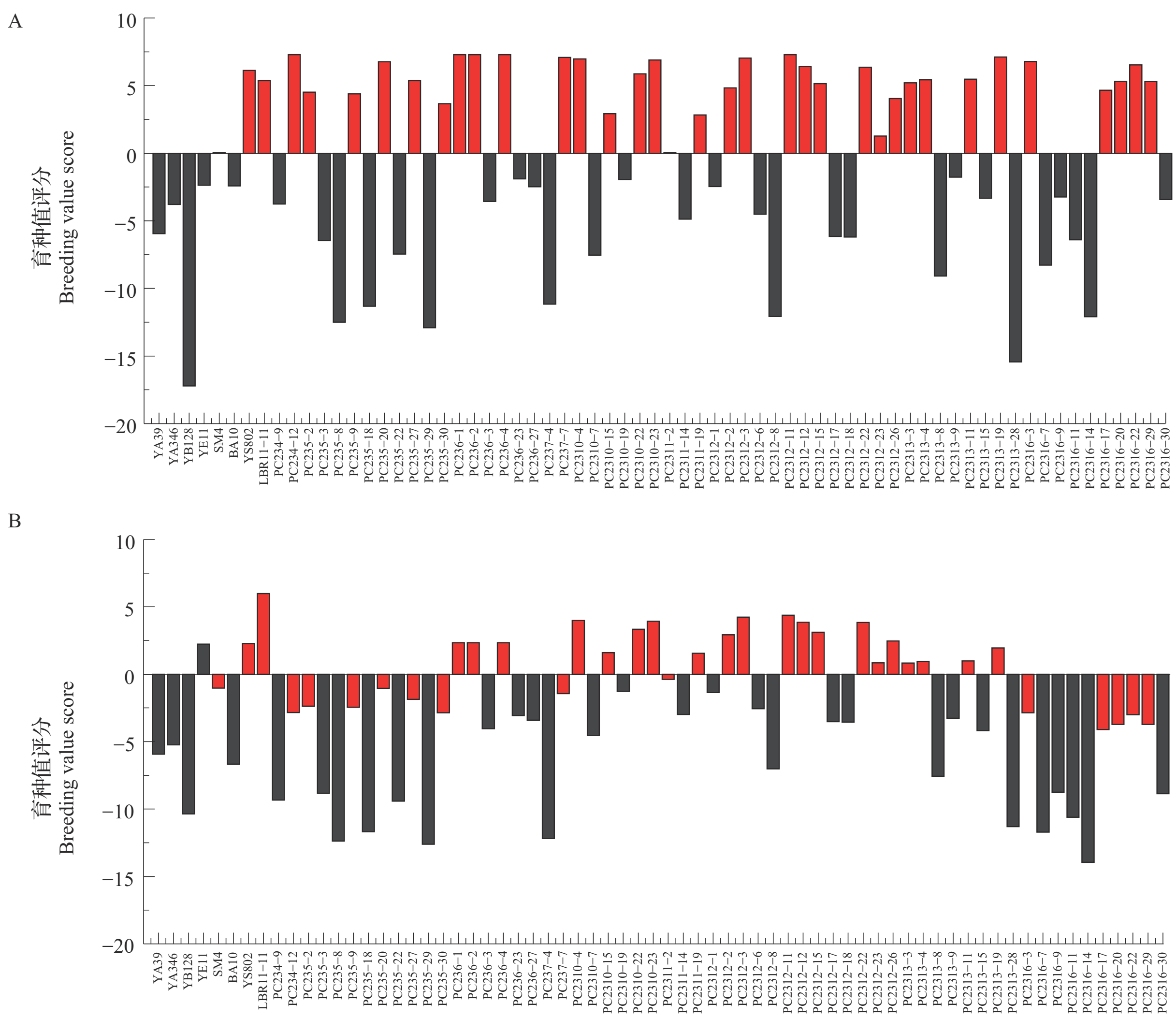
图3　联合8个数量抗性基因标记聚类分析

Fig. 3　Joint analysis by clustering based on 8 quantitative resistance gene markers

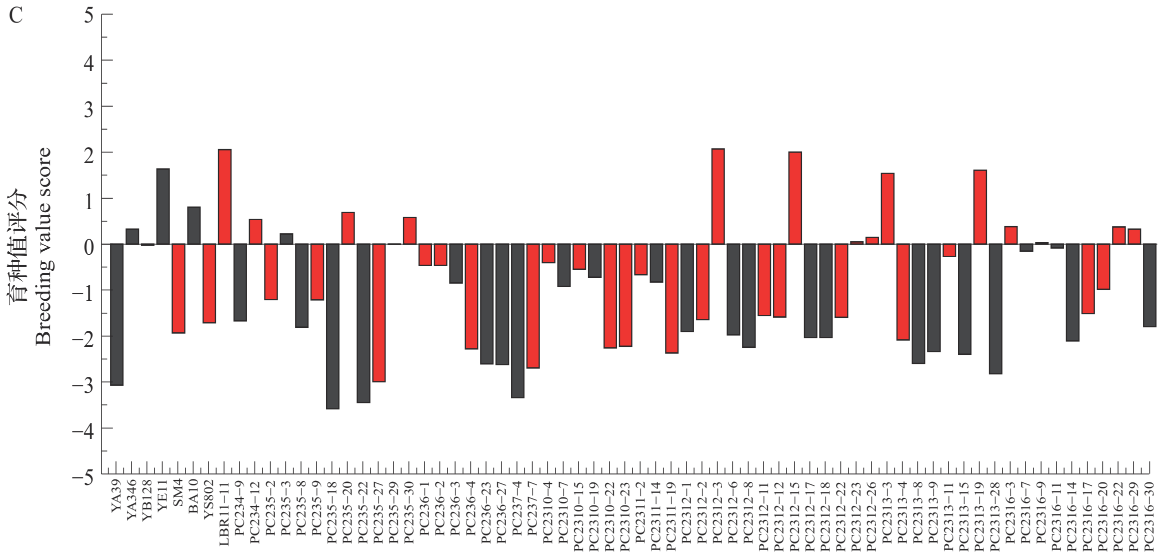
2.5　育种值分析

68份材料中离体叶片抗性鉴定的平均病斑面积占比大小值与育种值大小相关，材料的抗性越强育种值越大，相反则育种值越小。基于马铃薯材料的表型分析时，育种值为正值的有34份(2份亲本+32份群体子代材料)，抗病材料平均育种值为5.65(图4A)。基于马铃薯材料的表型和系谱分析时，育种值为正值的有23份(3份亲本+20份群体子代材料)，抗病材料平均育种值为0.73，若亲本材料中有抗病(YS802和LBR11-11)材料则群体材料中抗病材料的育种值较高(PC2310、PC2311、PC2312、PC2313)，相反若亲本材料都为感病则其形成的群体材料的育种值较低。其中亲本YE11虽然表现为感病，但其及后代材料PC236有较高的育种值，YE11的育种值由−2.37增加至2.23。以YA346作为父本的两个群体材料PC235和PC2316的育种值出现了明显的下降(图4B)。

基于马铃薯材料的表型、系谱和数量抗性分子标记计算育种值发现，抗病材料平均育种值为−0.61。在亲本材料和群体材料中只有4份亲本材料和14份群体材料YA346、YE11、BA10、LBR11-11、PC234-12、PC235-3、PC235-20、PC235-30、PC2312-3、PC2312-15、PC2312-23、PC2312-26、PC2313-3、PC2313-19、PC2316-3、PC2316-9、PC2316-22、PC2316-29表现出正值，分别为0.32、1.64、0.80、2.05、0.54、0.22、0.69、0.58、2.06、2.00、0.05、0.14、1.54、1.61、0.38、0.03、0.37、0.33。抗病亲本LBR11-11在亲本材料中表现出最高的育种值，而感病亲本YE11在8个亲本材料中也表现出较高的育种值(图4C)。群体材料中，具有高育种值的材料PC2312-3、PC2312-15、PC2313-3和PC2313-19均来源于亲本YS802的杂交组合。



（图4）



A：根据表型计算育种值；B：根据表型和系谱计算育种值；C：根据表型、系谱和数量抗性分子标记计算育种值；
红色条形为抗病材料，黑色条形为感病材料

A：Breeding values based on phenotype；B：Breeding values based on phenotype and pedigree；C：Breeding values based on phenotype，pedigree and quantitative resistance molecular markers；The red bars are the resistant material，and the black bars are the susceptible material

图 4　68 份材料育种值评分

Fig. 4　68 material breeding values scores

3　讨论

数量抗性基因存在多效性和微效性，在实际育种中较难验证与利用。马铃薯晚疫病抗性 QTL 位点在 12 条染色体上均有分布[19]，但仅位于 5 号染色体和 9 号染色体的 QTL 对环境表现较为稳定，位于 5 号染色体的 QTL 与成熟期性状连锁[20-21]。引进的德国数量抗性研究材料经成熟期校正抗性评价[9]，去除了这个位点效应，依靠其他微效数量抗性基因提供抗性贡献有限，仅表现为中抗或感病，但这些材料具有与成熟期无关联的微效数量抗性位点，仍具有一定程度的数量抗性，对于选育早熟抗病材料有重要意义。感病亲本杂交也可使子代有利等位基因纯合基因型比率增加，抗性得以提高，但是，感病亲本的晚熟等位位点也可能再次纯合，使受生育期影响的 QTL 发挥遗传效应。

位于 9 号染色体的 QTL 被认为由 *R8* 基因控制[21]，前期研究表明 *R3b*+*R8* 在抗性材料的组合占比较高[15-16]，因此本研究在群体检测中排除含有 *R3b* 和 *R8* 基因标记的材料，屏蔽该位点对数量抗性的影响，只检测与成熟期无关联的晚疫病田间抗性 SNP[9]，这些微效多基因受遗传背景影响较大，对数量抗性较难获得较为一致的结果，在 Pajerowska-Mukhtar 等[10]、Muktar 等[11]的研究中，SNP 位点与抗病存在关联，但在聂佳惠等[22]的研究中，发现部分马铃薯品种中可以检测到一些与田间抗性有关的 SNP 位点，但品种晚疫病抗性表现与 SNP 位点分布无明显关联，仅 *StGP28* 有利等位基因与抗性存在正向关联。本研究发现 *StAOS2*-SNP691A、*StAOS2*-SNP692C、*StGP28*-SNP794A、*PLOX1*-SNP8344G 等有利等位基因与抗性存在正向关联，同样确认了前期研究表明贡献较大的 SNP 位点，重点对这些位点进行关联选择有助于抗病育种效率提升。Pajerowska-Mukhtar 等[10]报道等位基因的剂量效应会影响晚疫病的抗性，处于纯合基因型时，位点效应最强，本研究也发现杂交后代群体中抗病材料的有利等位基因纯合基因型占比为 9.56%，高于后代群体中的感病材料（5.65%），同时高于亲本材料（7.89%）。

虽然其他数量抗性基因位点有利等位基因频率在抗感池不存在差异，但这些抗性基因序列存在较多的 SNP，基于数量抗性基因序列构建系统发育树，对 8 个亲本和 60 个后代进行聚类分析后，发现基于 *BCCP*、*PLOX1*、*StAOS2*、*STGP28* 和 *StPK2* 这 5 个数量抗性基因全长序列的系统发育聚类能将材料划分为 3~4 个分支，在部分分支上与晚疫病抗性鉴定结果一致。数量抗性受多基因控制，个别位点的功能有限，理论上聚合多个有利等位基因才能表现较好效果。本研究联合 8 个基因 19 个 SNP 标记的系统发育分析，将 68 份材料聚类为 3 个抗病分支

和3个感病分支。尽管抗病分支和感病分支里仍分别存在抗病或感病的材料，但采用多个数量抗性基因SNP联合分析则能获得与抗性表型较为一致的结果。通过抗性基因序列比对及联合多个SNP位点聚类分析的方法，进一步确证了微效数量抗性基因与抗性的关联，为微效SNP的利用及材料的分类筛选提供了参考。

马铃薯田间抗晚疫病种质资源拥有较丰富的单核苷酸多态性，但在其选育过程中存在近交现象[23]。本研究中发现数量抗性基因的有利等位基因碱基大部分是群体材料中的稀有碱基，今后需要进行有针对性的遗传改良工作。本研究利用德国马克斯·普朗克研究所的马铃薯材料和本实验室的材料杂交，获得主效数量抗性基因*StAOS2*-SNP692位点纯合单株38份，还有部分材料聚合了多个基因的纯合位点，但少数位点如*PLOX1*-SNP8089、*Rpi-vnt1*-SNP465为非有利等位基因的纯合位点，在后续研究中需要引入含有这几个有利等位基因的材料进行杂交，以期获得抗病增益材料。而杂合位点材料可以继续利用，进一步创制出有利等位基因的纯合基因型抗病材料。

数量抗性由微效多基因控制，受遗传背景影响，较难进行育种选择。本研究通过构建杂交群体，并结合晚疫病抗性鉴定与数量抗性基因SNP位点的检测进行选择，依据抗性表型评价，在60份群体材料中筛选出材料32份；基于马铃薯材料的表型、系谱和数量抗性分子标记进行BLUP分析，进一步鉴定出14份材料，含有数量抗性基因的SNP纯合位点的材料具有更高的育种值，分子标记辅助选择与育种值分析的结合，有效避免了传统方法的主观性，显著提高了抗病资源的筛选效率，创制了抗病马铃薯新材料，为马铃薯晚疫病数量抗性育种工作提供了借鉴。

参考文献

[1] Hawkes J G. The potato：Evolution，biodiversity and genetic resources. London：Belhaven Press，1990

[2] 高明杰，罗其友，刘洋，朱聪，易晓峰，张晴. 中国马铃薯产业发展态势分析. 中国马铃薯，2013，27(4)：243-247
Gao M J，Luo Q Y，Liu Y，Zhu C，Yi X F，Zhang Q. Analysis of the development trend of Chinese potato industry. Chinese Potato Journal，2013，27(4)：243-247

[3] 卢肖平. 马铃薯主粮化战略的意义、瓶颈与政策建议. 华中农业大学学报：社会科学版，2015(3)：1-7
Lu X P. The significance，bottlenecks，and policy recommendations of the potato staple food strategy. Journal of Huazhong Agricultural University：Social Science Edition，2015(3)：1-7

[4] Yuen J. Pathogens which threaten food security：*Phytophthora infestans*，the potato late blight pathogen. Food Security，2021，13(2)：247-253

[5] 袁军海. 我国马铃薯晚疫病的发生与防治. 南京农专学报，2003(2)：46-50
Yuan J H. The occurrence and prevention of potato late blight in China. Journal of Nanjing Agricultural College，2003(2)：46-50

[6] Hein I，Birch P R J，Danan S，Lefebvre V，Odeny D A，Gebhardt C，Trognitz F，Bryan G J. Progress in mapping and cloning qualitative and quantitative resistance against *phytophthora infestans* in potato and its wild relatives. Potato Research，2009，52(3)：215-227

[7] Landeo J A. Late blight breeding strategy at CIP//The International Potato Center. Fungal diseases of the potato，Report of the planning conference，1987. Lima，Peru：The International Potato Center，1989：57-73

[8] Solomon-Blackburn R M，Stewart H E，Bradshaw J E. Distinguishing major-gene from field resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) of potato (*Solanum tuberosum*) and selecting for high levels of field resistance. Theoretical and Applied Genetics，2007，115(1)：141

[9] Christiane G. Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato. Trends in Genetics，2013，29(4)：248-256

[10] Pajerowska-Mukhtar K，Stich B，Achenbach U，Ballvora A，Lubeck J，Strahwald J，Tacke E，Hofferbert H R，Ilarionova E，Bellin D. Single nucleotide polymorphisms in the *Allene Oxide Synthase* 2 gene are associated with field resistance to late blight in populations of tetraploid potato cultivars. Genetics，2009，181(3)：1115-1127

[11] Muktar M S，Lübeck J，Josef S，Christiane G. Selection and validation of potato candidate genes for maturity corrected resistance to *Phytophthora infestans* based on differential expression combined with SNP association and linkage mapping. Frontiers in Genetics，2015，6：294

[12] Mosquera T，Alvarez M F，Jiménez-Gómez J M，Muktar M S，Paulo M J，Steinemann S，Li J，Draffehn A，Hofmann A，Lübeck J，Strahwald J. Targeted and untargeted approaches unravel novel candidate genes and diagnostic SNPs for quantitative resistance of the potato (*Solanum tuberosum* L.) to *Phytophthora infestans* causing the late blight disease. PLoS ONE，2016，11(6)：e0156254

[13] Zheng J Y，Duan S G，Armstrong M R，Duan Y F，Xu J F，Chen X W，Hein I G，Jin L P，Li G C. New findings on the resistance mechanism of an elite diploid wild potato species *JAM1-4* in response to a super race strain of *Phytophthora infestans*. Phytopathology，2020，110(8)：1375-1387

[14] Vleeshouwers V G A A，Dooijeweert W V，Keizer L C P，Sijpkes L，Govers F，Colon L T. A laboratory assay for

Phytophthora infestans resistance in various *Solanum* species reflects the field situation. European Journal of Plant Pathology，1999，105(3)：241-250

[15] 刘勋，郑克邪，张娇，徐茜，张蜀敏，赵勇，沈昱辰，谢德斌，唐道彬，吕长文，张凯，任茂智，王季春. 马铃薯晚疫病抗性基因分子标记检测及抗性评价. 植物遗传资源学报，2019，20(3)：538-549
Liu X，Zheng K X，Zhang J，Xu Q，Zhang S M，Zhao Y，Shen Y C，Xie D B，Tang D B，Lyu C W，Zhang K，Ren M Z，Wang J C. Molecular markers of resistance genes and resistance evaluation in potato late blight. Journal of Plant Genetic Resources，2019，20(3)：538-549

[16] 杨天丽，高永嘉，邵世豪，张朝辉，王颖，卢丽丽，蒋伟，黄斌全，隋启君，潘哲超. 马铃薯晚疫病抗性材料的评价筛选与抗性基因分子标记检测. 分子植物育种，2024，https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240514.1058.002
Yang T L，Gao Y J，Shao S H，Zhang C H，Wang Y，Lu L L，Jiang W，Huang B Q，Sui Q J，Pang Z C. Evaluation and screening of potato late blight resistant materials and molecular marker detection of resistance genes. Molecular Plant Breeding，2024，https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240514.1058.002

[17] Li G C，Huang S W，Guo X，Li Y，Yang Y，Guo Z，Kuang H H，Rietman H，Bergervoet M，Vleeshouwers V G. Cloning and characterization of *R3b*；Members of the *R3* superfamily of late blight resistance genes show sequence and functional divergence. Molecular Plant Microbe Interaction，2011，24(10)：1132-1142

[18] Fragomeni B O，Lourenco D A，Tsuruta S，Masuda Y，Aguilar I，Misztal I. Use of genomic recursions and algorithm for proven and young animals for single-step genomic BLUP analyses—a simulation study. Journal of Animal Breeding and Genetics，2015，132(5)：340-345

[19] Oberhagemann P，Chatot-Balandras C，Schafer-Pregl R，Wegener D，Palomino C，Salamini F，Bonnel E，Gebhardt C. A genetic analysis of quantitative resistance to late blight in potato：Towards marker-assisted selection. Molecular Breeding，1999，5(5)：399-415

[20] Collins A，Milbourne D，Ramsay L，Meyer R，Chatot-Balandras C，Oberhagemann P，Jong W D，Gebhardt C，Bonnel E，Waugh R. QTL for field resistance to late blight in potato are strongly correlated with maturity and vigour. Molecular Breeding，1999，5(5)：387-398

[21] Jiang R，Li J，Tian Z，Du J，Armstrong M，Baker K，Tze-Yin Lim J，Vossen J H，He H，Portal L，Zhou J，Bonierbale M，Hein I，Lindqvist-Kreuze H，Xie C. Potato late blight field resistance from QTL *dPI09c* is conferred by the NB-LRR gene *R8*. Journal of Experimental Botany，2018，69(7)：1545-1555

[22] 聂佳惠，李红军，宋威武，吴承金，宋波涛，田振东. 华薯和鄂薯系列马铃薯品种晚疫病抗病基因及水平抗性相关基因SNP位点检测. 中国马铃薯，2021，35(1)：9-18
Nie J H，Li H J，Song W W，Wu C J，Song B T，Tian Z D. SNP locus detection of late blight resistance genes and horizontal resistance related genes in Huashu and Eshu series potato varieties. Chinese Potato Journal，2021，35(1)：9-18

[23] 李晓川，王朝海，周平，马维，吴瑞，宋治豪，梅艳. 马铃薯品种(系)田间晚疫病抗性评价和全基因组遗传多样性分析. 中国农业科学，2022，55(18)：3484-3500
Li X C，Wang C H，Zhou P，Ma W，Wu R，Song Z H，Mei Y. Deciphering of the genetic diversity after field late blight resistance evaluation of potato breeds. Scientia Agricultura Sinica，2022，55(18)：3484-3500