

马铃薯抗晚疫病基因 *R3a*、*R1* 和 *RB* 在番茄中的表达

贾芝琪, 崔艳红, 李颖, 杨宇红, 黄三文*, 杜永臣

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 晚疫病由疫霉菌 (*Phytophthora infestans*) 引起, 主要侵染番茄和马铃薯等茄科作物, 造成巨大的经济损失。马铃薯已有 5 个抗晚疫病基因被克隆。为了研究已克隆的马铃薯抗晚疫病基因是否在番茄中起作用, 将马铃薯的抗晚疫病基因 *R3a*、*R1* 和 *RB* 通过农杆菌介导法分别导入番茄品种 MoneyMaker 中。筛选得到的再生植株经 PCR 检测结果表明, 目的基因已整合入番茄基因组; 转基因番茄离体叶片接种验证结果表明, 接种马铃薯晚疫病菌株 89148-9 (即小种 0), 转基因番茄产生了抗病的过敏反应 (HR 反应)。为了验证转基因番茄是否对番茄晚疫病菌株产生抗性, 用番茄晚疫病的主流小种和强致病力菌株共 5 个菌株接种转基因番茄植株, 结果表明转 *R3a* 和 *R1* 基因的番茄对部分番茄晚疫病菌株能够产生抗性, *RB* 转基因植株叶片对 5 个番茄晚疫病菌株均产生抗性。该研究为番茄抗晚疫病的基因工程育种开辟了新的途径。

关键词: 番茄; 马铃薯; 转基因; 晚疫病; *R3a*; *R1*; *RB*

中图分类号: S 641.2; Q 786 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2009) 08-1153-08

Expression the Potato Late Blight Resistant Gene *R3a*, *R1* and *RB* in Tomato

JIA Zhi-qi, CUI Yan-hong, LI Ying, YANG Yu-hong, HUANG San-wen*, and DU Yong-chen

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Late blight, caused by the oomycete *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, is a devastating disease of the two Solanaceous crops, tomato and potato, and caused serious economic loss. Potato late blight resistant genes *R3a*, *R1* and *RB* were cloned recently. In order to determine whether these resistance genes have function in tomato plants, *R3a*, *R1* and *RB* were transferred separately into tomato plants by *Agrobacterium* mediated transformation method. The transformants showed hypersensitive response (HR) to 89148-9, the potato late blight isolate race 0. Transgenic tomato plants were also inoculated with 5 tomato late blight isolates, and the results demonstrated that *R3a* and *R1* showed resistance to some tomato late blight isolates, while *RB* showed resistance to all 5 isolates. These results suggested that it be possible to use potato late blight resistance genes *RB* to protect tomato from late blight.

Key words: tomato; potato; transformation; late blight; *R3a*; *R1*; *RB*

晚疫病是由疫霉菌 [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] 引起的。疫霉菌属于卵菌纲疫霉属, 是一种世界广泛分布的病原菌 (Fry & Goodwin, 1997; Kamoun & Smart, 2005), 主要危害番茄、马铃薯等茄科作物, 每年都造成巨大的经济损失。

马铃薯抗晚疫病的研究开展较早, 目前的研究进展也领先于番茄等其它茄科作物, 来源于 *Solanum demissum* 的 11 个 R 基因 (*R1-R11*) 已经被定位, 有 5 个抗晚疫病基因: *R1*、*RB*、*R3a*、

收稿日期: 2009-04-01; 修回日期: 2009-06-22

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30671319); 科技部国际科技合作项目 (2007DFB30080)

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: huangsanwen@mac.com)

*Rpi-blb2*和 *Rpi-blb3*被克隆 (Ballvora et al, 2002; Song et al, 2003; Huang et al, 2005; van der Vossen et al, 2005; Lokossou et al, 2007; 崔艳红 等, 2009), *R1*和 *R3a*克隆自马铃薯野生种 *S. danissum*, *RB*、*Rpi-blb2*和 *Rpi-blb3*克隆自 *S. bulbocastanum*。由于晚疫病菌的进化潜力高, 很多抗病基因在田间很快被克服, *RB*、*Rpi-blb2*和 *Rpi-blb3*被公认为具有广谱抗性的抗晚疫病基因, 在未来的马铃薯抗病育种中将发挥主要作用。

在番茄抗晚疫病的研究中, 虽然已有 4 个抗晚疫病的主效基因 *Ph1*、*Ph2*、*Ph3*和 *Ph4*以及一些 QTL 被定位 (Chunwongse et al, 1998; Moreau et al, 1998; Brouwer et al, 2004; Kole et al, 2006), 但已发现能克服所有主效基因的番茄晚疫病菌株, 而在已有的番茄野生资源中没有更好的抗源。由于目前种植方式的改变, 北方冬季的日光温室和南方贵州、广西地区冬茬露地高湿低温的环境成为晚疫病发生的有利条件, 番茄晚疫病正在由一个次要病害上升为主要病害。番茄的抗晚疫病研究有待人们利用基因工程的方法探索新的途径。

研究者将番茄和马铃薯来源的菌株进行分类比较和接种分析后发现, 虽然大部分的菌株能够进行交叉感染, 但它们都是在各自的寄主上侵染力较强, 还有部分马铃薯来源的菌株不能侵染番茄, 有的菌株能够侵染所有番茄的鉴别寄主却不能侵染马铃薯的鉴别寄主, 说明一些菌株对两种寄主已经发生致病性的分化 (Oyarzun et al, 1998; Lebreton et al, 1999)。在此前的研究中, 马铃薯的抗晚疫病基因 *Rpi-blb2*已转入番茄中表达, 获得了抗马铃薯晚疫病菌株的番茄植株 (van der Vossen et al, 2005), 但由于未进行番茄晚疫病菌株的接种, 因此转基因番茄对番茄晚疫病的抗病效果不得而知。

本研究中通过农杆菌介导的方法将马铃薯 3 个抗晚疫病基因 *R1*、*RB*和 *R3a*分别导入番茄, 证明马铃薯的抗晚疫病基因在番茄中不仅对马铃薯的晚疫病菌株, 而且对番茄的晚疫病菌株均具有一定的抗病功能, 为番茄的抗晚疫病基因工程育种提供了新的途径。

1 材料与方法

1.1 材料

本试验于 2006—2008 年在中国农业科学院蔬菜花卉研究所功能基因课题组实验室进行。

菌株和质粒: 连接马铃薯抗晚疫病基因 *R3a*的双元表达载体 pB NPLUS, 已连接 *R1*基因的表达载体 pCLD04541和已经链接 *RB*基因的表达载体 pCLD04541, 及转化用农杆菌菌株 AgL0均由功能基因课题组保存。

植物材料: 感病番茄品种 ‘Money maker’的种子由中国农业科学院蔬菜花卉研究所王孝宣博士提供。

晚疫病菌株: 马铃薯晚疫病菌株 89148-9 (小种 0) 由荷兰 Wageningen University 的 Francine Govers 博士提供, 番茄晚疫病菌株由蔬菜花卉所杨宇红副研究员提供。番茄晚疫病菌株 FJ01-5-1 (T1, 2, 3)、FJ00-2-1 (T1, 2, 4)、BJ-3-3 (T1, 2)、BJ-1-2 (T1) 和 CQ-6-1 (T1, 4)的小种鉴定是通过番茄的 5 个鉴别寄主: Ts19 (感病对照)、Ts33 (*Ph1*)、WVa700 (*Ph2*)、LA1033 (*Ph3*) 和 L3708 (*Ph4*) 鉴定完成的 (冯兰香 等, 2004)。菌株编号说明: GZ、BJ、HB、SD、SX、GX、FJ、CQ、WH 分别说明其来源为贵州、北京、河北、山东、山西、广西、福建、重庆、武汉的菌株。

1.2 培养基

1.2.1 植物培养基

1/2MS: MS基本培养基 $2.2 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$, 蔗糖 $30 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$, 琼脂粉 $8 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$, pH 5.8;

M0: MS基本培养基 $4.4 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$, 蔗糖 $30 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$, 琼脂粉 $8 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$, pH 5.8;

M1: M0 + ZT $2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ + Kan $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ + Timentin $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$;

M2: M0 + ZT 1 mg · L⁻¹ + Kan 50 mg · L⁻¹ + Timentin 200 mg · L⁻¹;
M3: M0 + BA 0.5 mg · L⁻¹ + Kan 30 mg · L⁻¹ + Timentin 100 mg · L⁻¹。

培养基中所加的植物生长调节剂和抗生素经过滤灭菌，待培养基冷却至 60 ℃ 时加入。

1.2.2 LB培养基

Trypton 10 g · L⁻¹, Yeast extract 5 g · L⁻¹, NaCl 10 g · L⁻¹, pH 7.0; 固体 LB培养基每升另加入 15 g琼脂粉。

1.2.3 试剂

MS基本培养基和 Zeatin购自 Sigma公司，Timentin购自 Duchefa公司，卡那霉素购自 Amresco，*Taq* DNA聚合酶购自天根生化科技有限公司，其它试剂为国产分析纯。

1.3 方法

1.3.1 菌液准备

将 -80 ℃ 储存的含有 *R3a*、*RB* 和 *R1* 的农杆菌在相应抗生素 (50 mg · L⁻¹ Rif, 50 mg · L⁻¹ Kan) 的 LB固体培养基上划线培养 48 h, 挑取单克隆在液体 LB培养基中震荡培养 (28 ℃, 250 r · min⁻¹) 36 h, OD值 0.6 ~ 0.8时为合适的侵染浓度。

取 10 mL菌液 6 000 r · min⁻¹离心 10 min, 收集菌体用液体 MS培养基重新悬浮，并加入乙酰丁香酮至终浓度 200 μmol · L⁻¹，用于子叶侵染。

1.3.2 番茄子叶的转化及再生

番茄转基因体系参考 Sun等 (2006) 的方法。将番茄种子用 75%酒精浸泡 30 s, 然后用 20%次氯酸钠浸泡 10 min, 用灭菌蒸馏水冲洗 3 ~ 5次，播种于 1/2MS培养基。7 ~ 8 d后在真叶出现之前，将子叶切成 3 ~ 4段，在 M0培养基上预培养 2 d。农杆菌侵染 10 min后将子叶片段放回 M0培养基，黑暗条件下共培养 2 d。然后将子叶片段放在 M1分化培养基上，每 10 d继代 1次，待有再生芽出现将外植体转移至 M2培养基，再生芽生长至 2 cm时将其切下移至 M3生根培养基，根系健壮后移至温室灭菌土中。

1.3.3 转基因植株的 PCR检测

用 CTAB法提取转基因和未转基因番茄叶片的基因组 DNA。扩增使用的 *R3a*、*R1* 和 *RB* 基因的特异引物如表 1 中所示。

*R3a*扩增使用的 PCR程序为：94 ℃ 5 min; 94 ℃ 30 s, 65 ℃ 45 s, 72 ℃ 1 min, 30个循环；最后 72 ℃ 延伸 10 min。*R1*扩增使用的 PCR程序为：94 ℃ 5 min; 94 ℃ 30 s, 61 ℃ 45 s, 72 ℃ 90 s, 30个循环；72 ℃ 延伸 10 min。*RB*扩增使用的程序：94 ℃ 5 min; 94 ℃ 30 s, 55 ℃ 30 s, 72 ℃ 30 s, 30个循环；最后 72 ℃ 延伸 10 min。

扩增产物用 1.0%琼脂糖凝胶电泳检测。

表 1 目的基因 PCR扩增引物
Table 1 Specific PCR primers

基因 Gene	引物序列 Sequence of specific primers	产物长度 /bp Length of products	参考文献 Reference
<i>R3a</i>	F: 5'-ATCGTTGTCATGCTATGAGATTGTT-3' R: 5'-CTTCAAGGTAGTGGCAGTATGCTT-3'	982	Huang et al, 2005
<i>R1</i>	F: 5'-CACTCGTGACATA TCCTCACTA-3' R: 5'-CAACCCTGGCATGCCACG-3'	1 400	Ballhora et al, 2001
<i>RB</i>	F: 5'-CACGAGTGCCCTTTTCTGAC-3' R: 5'-ACAATTGAATTTTGAAGCTT-3'	213	Colton et al, 2006

1.3.4 马铃薯晚疫病菌株活化和游动孢子诱导

将保存在液氮中的马铃薯晚疫病菌株和番茄晚疫病菌株放入黑麦培养基中, 16 °C 黑暗培养 2 周。将铺满菌丝的培养皿中加入灭菌蒸馏水, 在 4 °C 下放置 3 h 诱导游动孢子。

1.3.5 转基因植株的接种鉴定

使用离体叶片接种法 (El-Kharbotly et al., 1994), 剪取转基因和未转基因对照植株完全展开的叶片, 插在充分吸水的花泥上, 叶背面向上。将诱导的游动孢子液浓度稀释至 5×10^4 个 $\cdot \text{mL}^{-1}$, 每叶片 5 个菌滴, 每滴 20 μL 。

将叶片放入光照培养箱, 保持相对湿度在 90% 以上, 光照时间 16 h $\cdot \text{d}^{-1}$, 温度 16 °C 左右培养 6 d 后, 统计接种结果。

2 结果与分析

2.1 转基因植株的获得

番茄子叶外植体经过预培养、共培养、筛选培养和生根培养后, 共得到转 *R3a* 基因的生根苗 9 株, 转 *R1* 基因的生根苗 15 株, 转 *RB* 基因的生根苗 17 株。用 *R3a*、*R1*、*RB* 的特异引物, 以生根苗的基因组 DNA 为模版进行 PCR 扩增, 扩增出与 *R3a* 对照质粒同样大小 (982 bp) 片段的有 6 株植株 (图 1, A), 扩增出与 *R1* 对照质粒同样大小 (1 400 bp) 片段的有 5 株植株 (图 1, B), 扩增出与 *RB* 对照质粒同样大小 (213 bp) 片段的有 6 株植株 (图 1, C), 而未转基因对照无特异条带扩增。

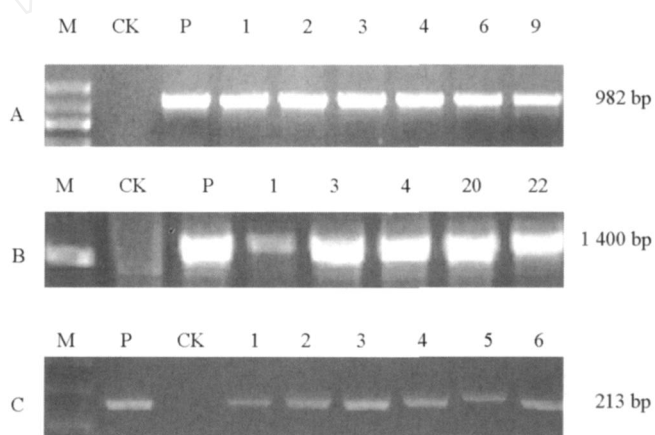


图 1 *R3a*、*R1*、*RB* 基因在转基因植株中的 PCR 鉴定

A: *R3a* 在转基因植株 1、2、3、4、6 和 9 中扩增; B: *R1* 在转基因植株 1、3、4、20 和 22 中扩增;

C: *RB* 在转基因植株 1、2、3、4、5 和 6 中扩增;

P: 阳性对照; CK: 未转化番茄植株;

M: 分子量标准。

Fig. 1 PCR amplified *R3a*, *R1*, *RB* genes in transgenic plants

A: *R3a* amplified in transgenic plants: 1, 2, 3, 4, 6 and 9;

B: *R1* amplified in transgenic plants: 1, 3, 4, 20 and 22;

C: *RB* amplified in transgenic plants: 1, 2, 3, 4, 5 and 6;

P: Positive control; CK: Non-transgenic plant;

M: DNA marker

2.2 转基因植株接种马铃薯晚疫病菌鉴定

用离体叶片接种的方法，将未转基因番茄和转基因番茄植株接种马铃薯晚疫病菌株 89148-9，即小种 0，该菌株对未转基因对照植株产生致病反应（图 2），*R3a*转基因番茄有 5株出现了抗病的过敏反应，1株为感病；*R1*转基因番茄有 3株出现了过敏反应，有 2株为感病；*RB*转基因番茄有 5株出现了过敏反应，有 1株为感病（表 2）。

表 2 转基因株系接种马铃薯晚疫病菌株 89148-9的结果

Table 2 Response of transgenic tomato plants after inoculation of the potato late blight isolate 89148-9								
基因 Gene	转基因株系编号 Code of transgenic plants	接种鉴定结果 Result of innoculation	基因 Gene	转基因株系编号 Code of transgenic plants	接种鉴定结果 Result of innoculation	基因 Gene	转基因株系编号 Code of transgenic plants	接种鉴定结果 Result of innoculation
<i>R3a</i>	1	R	<i>R1</i>	1	S	<i>RB</i>	1	R
	2	R		3	R		2	S
	3	R		4	R		3	R
	4	R		20	S		4	R
	6	S		22	R		5	R
	9	R					6	R

注：R表示抗病；S表示感病。
Note: R stands for resistant; S stands for suscep tible

图 2中显示转基因植株中抗病植株叶片的接种结果。

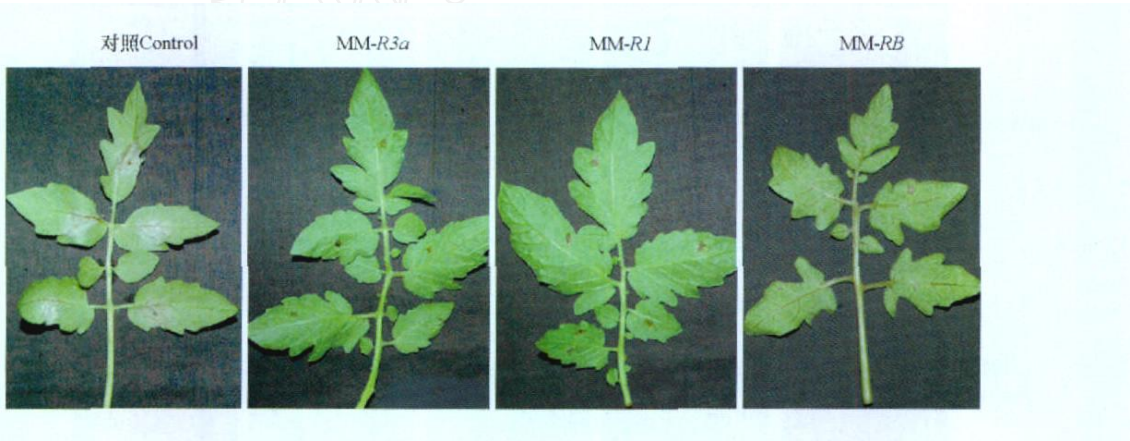


图 2 转基因植株离体叶片接种马铃薯晚疫病菌株 89148-9的结果

对照：未转基因植株；MM-*R3a*： *R3a*转基因植株的叶片；
MM-*R1*： *R1*转基因植株的叶片；
MM-*RB*： *RB*转基因植株的叶片。

Fig 2 Detached leaf inoculation of transgenic plants with potato late blight isolate 89148-9

Control: Non-transgenic plant; MM-*R3a*: *R3a* transgenic plant;
MM-*R1*: *R1* transgenic plant;
MM-*RB*: *RB* transgenic plant

2.3 番茄晚疫病菌株接种鉴定

随机取 *R3a*、*R1*、*RB*的转基因抗马铃薯晚疫病植株接种番茄晚疫病菌株 FJ01-5-1、FJ00-2-1、BJ-3-3、BJ-1-2、CQ-6-1，结果如图 3、表 3所示。

福建和重庆来源的菌株 FJ01-5-1、FJ00-2-1、CQ-6-1能够克服 *R1*，北京和福建来源的菌株 FJ01-5-1、FJ00-2-1、BJ-3-3、BJ-1-2能够克服 *R3a*，转 *R1*基因番茄对主流小种 T1和 T1,2菌株有抗性，*RB*

转基因植株能够对 5 个菌株均产生抗性。

值得一提的是，强致病力菌株 T1, 2, 3 和 T1, 2, 4 能够克服番茄的抗病基因 *Ph1*、*Ph2*、*Ph3*、*Ph4*，而转 *RB* 基因的番茄能够对这两个菌株产生抗性说明马铃薯抗晚疫病基因 *RB* 优于番茄现有的抗病基因。

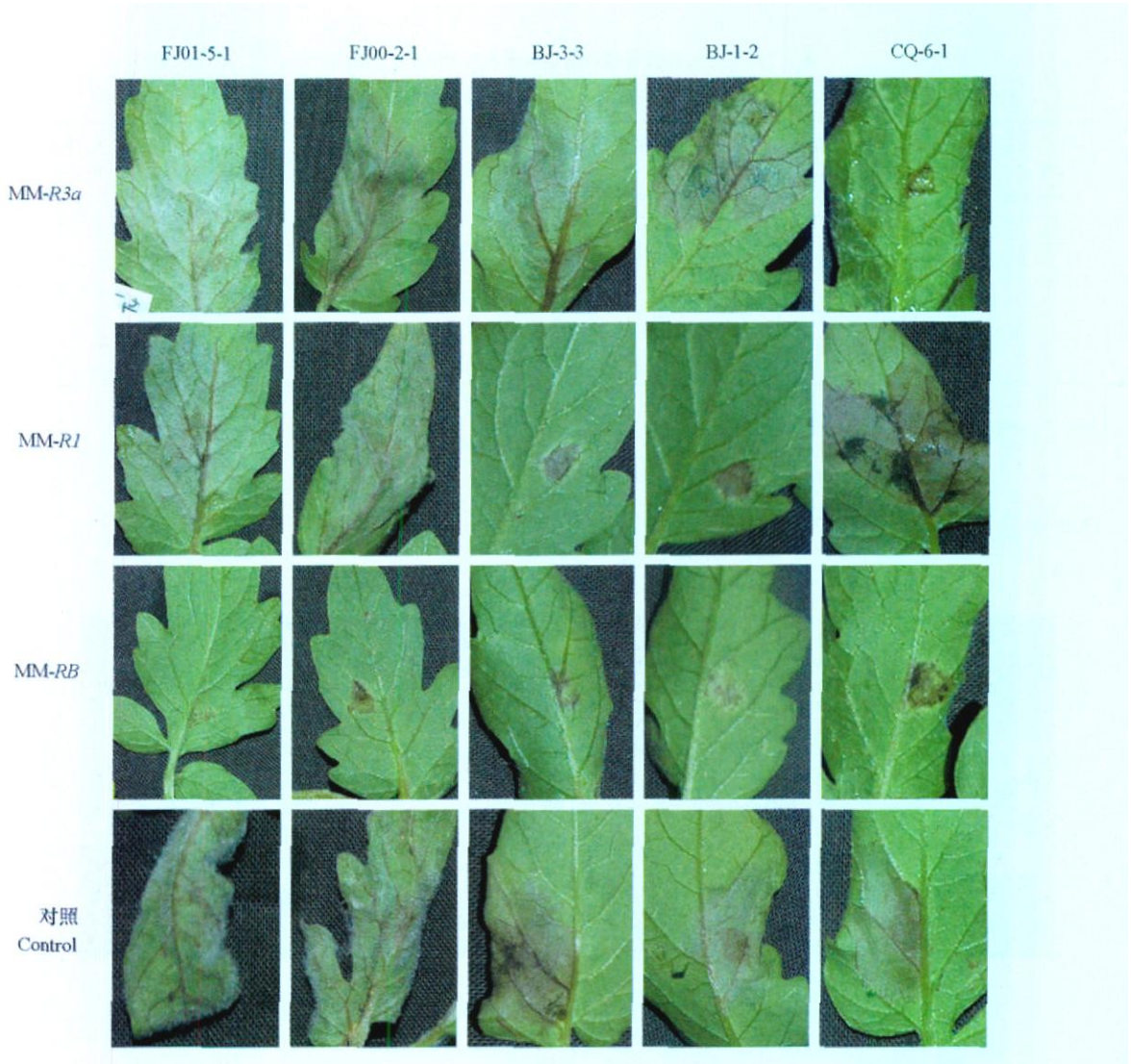


图 3 R3a、R1 和 RB 转基因植株接种番茄晚疫病菌株

对照：未转基因番茄接种 5 个番茄晚疫病菌株均为感病；

MM-R3a：R3a 转基因植株对 CQ-6-1 为抗病，其余为感病；

MM-R1：R1 转基因植株对 BJ-3-3 和 BJ-1-2 为抗病，其余为感病；

MM-RB：RB 转基因植株对 5 个菌株均为抗病。

Fig 3 Transgenic tomatoes of R3a, R1 and RB inoculated with toam to late blight isolates

Control: Non-transgenic plant showed susceptible to 5 isolates;

MM-R3a: R3a transgenic plants showing HR to CQ-6-1,
but susceptible to other isolates;

MM-R1: R1 transgenic plants showing HR to BJ-3-3 and BJ-1-2,
but susceptible to other isolates;

MM-RB: RB transgenic plants showing HR to 5 isolates

表 3 *R3a*、*R1* 和 *RB* 转基因植株接种番茄晚疫病菌株Table 3 Transgenic tomatoes of *R3a*、*R1* and *RB* inoculated with toam to late blight isolates

转基因系 Transgenic line	菌株 Isolate				
	FJ01-5-1 (T1, 2, 3)	FJ00-2-1 (T1, 2, 4)	BJ-3-3T(1, 2)	BJ-1-2T1	CQ-6-1T(1, 4)
<i>R3a</i> -2	S	S	S	S	R
<i>R3a</i> -4	S	S	S	S	R
<i>R3a</i> -9	S	S	S	S	R
<i>R1</i> -3	S	S	R	R	S
<i>R1</i> -22	S	S	R	R	S
<i>RB</i> -5	R	R	R	R	R
对照 Control	S	S	S	S	S

注：R 表示抗病；S 表示感病。

Note: R stands for resistant; S stands for susceptible.

3 讨论

研究表明，烟草的 *N* 基因导入番茄，使番茄产生对 TMV 的抗性 (Whitham et al., 1996)；番茄的抗病基因 *Pto* 导入烟草 (Thimony et al., 1995)，以及马铃薯的抗晚疫病基因 *Rpi-blb2* 导入番茄 (van der Vossen et al., 2005)，均得到了抗病植株，说明包括番茄、马铃薯和烟草在内的茄科作物的抗病信号途径非常保守，都具备抗病基因下游的抗病信号途径的成分，这为抗病基因在不同茄科作物中的利用提供了理论基础。本试验中将马铃薯抗晚疫病基因 *R3a*、*R1* 和 *RB* 转入 ‘MoneyMaker’ 番茄，获得了抗马铃薯晚疫病菌株小种 0 的番茄转基因植株。

本试验中对转基因植株进行番茄晚疫病菌株的接种结果发现，马铃薯抗晚疫病基因 *R1* 和 *R3a* 均能够被不同的番茄晚疫病菌株克服，而 *RB* 能够对所接种的 5 个菌株均产生抗性，这与马铃薯中的研究结果相似，*RB* 对马铃薯晚疫病菌株也有较广的抗谱 (Song et al., 2003)。*RB* 能够对致病力较强的番茄晚疫病菌株 T1, 2, 3 和 T1, 2, 4 小种产生抗性，说明马铃薯抗晚疫病基因 *RB* 优于番茄现有的抗病基因，为利用基因工程的方法解决番茄抗晚疫病问题提供了新的途径。下一步将对转 *RB* 基因的番茄材料进行田间的接种试验，验证其在田间的抗病效果，并进一步探索利用无标记载体转化的方法将 *RB* 导入番茄优良自交系，为番茄的抗晚疫病基因工程育种提供新的材料。

References

- Ballvora A, Ercolano M R, Weiss J, Meksem K, Bommann C A, Oberhagemann P, Salamini F, Gebhardt C. 2002. The *R1* gene for potato resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) belongs to the leucine zipper/NBS/LRR class of plant resistance genes. *Plant Journal*, 30 (3): 361 - 371.
- Brouwer D J, Jones E S, Clair D A S. 2004. QTL analysis of quantitative resistance to *Phytophthora infestans* (late blight) in tomato and comparisons with potato. *Genome*, 47 (3): 475 - 492.
- Chunwongse J, Chunwongse C, Black L, Hanson P. 1998. Mapping of the Ph-3 gene for late blight from *L. pimpinellifolium* L3708. *Rep Tomato Genet Coop*, 48: 963 - 971.
- Colton L M, Groza H I, Wielgus S M, Jiang J M. 2006. Marker-assisted selection for the broad-spectrum potato late blight resistance conferred by gene *RB* derived from a wild potato species. *Crop Sci*, 46 (3): 589 - 594.
- Cui Yan-hong, Jia Zhi-qi, Li Ying, and Huang San-wen. 2009. Studies on signal pathways of the potato late blight resistance gene *R3a*, *RB* using VIGS. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (7): 997 - 1004. (in Chinese).
- 崔艳红, 贾芝琪, 李颖, 黄三文. 2009. 利用 VIGS 技术研究马铃薯抗晚疫病基因 *R3a* 和 *RB* 的信号传导. *园艺学报*, 36 (7): 997 - 1004.
- El-Kharbotly A, Leonards-Schippers C, Huigen D J, Jacobsen E, Pereira A, Stiekema W J, Salamini F, Gebhardt C. 1994. Segregation analysis and RFLP mapping of the *R1* and *R3* alleles conferring race-specific resistance to *Phytophthora infestans* in progeny of dihaploid potato parents. *Mol Gen Genet*, 242 (6): 749 - 754.

- Feng Lan-xiang, Yang Yu-hong, Xie Bing-yan, Feng Dong-xin, Yang Cui-rong. 2004. Identification of physiological races of *Phytophthora infestans* on tomato in eighteen provinces of China. *Acta Horticulturae Sinica*, 31 (6): 758 - 761. (in Chinese)
- 冯兰香, 杨宇红, 谢丙炎, 冯东昕, 杨翠荣. 2004. 中国 18 省市番茄晚疫病菌生理小种的鉴定. *园艺学报*, 31 (6): 758 - 761.
- Fry W E, Goodwin S B. 1997. Re-emergence of potato and tomato late blight in the United States. *Plant Disease*, 81 (12): 1349 - 1357.
- Huang S, van der Vossen A G, Kuang H, Vivianne G A A V, Zhang N, Bom T J A, van Eck H J, Baker B, Jacobsen E, Visser R G F. 2005. Comparative genomics enabled the isolation of the *R3a* late blight resistance gene in potato. *Plant Journal*, 42 (2): 261 - 271.
- Kamoun S, Smart C D. 2005. Late blight of potato and tomato in the genomics era. *Plant Disease*, 89 (7): 692 - 699.
- Kole C, Ashrafi H, Lin G, Foolad M. 2006. Identification and molecular mapping of a new *R* gene, *Ph-4*, conferring resistance to late blight in tomato. *Solanaceae Conf*, Univ of Wisconsin, Madison, Abstr 449.
- Lebreton L, Lucas J M, Andrivon D. 1999. Aggressiveness and competitive fitness of *Phytophthora infestans* isolates collected from potato and tomato in France. *Phytopathology*, 89 (8): 679 - 686.
- Lokossou A, van Arkel G, Tani A, Park T, Hutten R, van Eck H, Visser R G F, Jacobsen E, van der Vossen E A G. 2007. Cloning of *Rpi-blb3* and other functional alleles from a major late blight resistance locus on chromosome of potato PS-3-260. MPM I meeting, Sorrento, Italy.
- Moreau P, Thoquet P, Oliver J, Latierot H, Grimsley N. 1998. Genetic mapping of *Ph-2*, a single locus controlling partial resistance to *Phytophthora infestans* in tomato. *Mol Plant-Microbe Interact*, 11 (4): 259 - 269.
- Oyarzun P J, Pozo A, Ordonez M E, Doucett K, Forbes G A. 1998. Host specificity of *Phytophthora infestans* on tomato and potato in Ecuador. *Phytopathology*, 88 (3): 265 - 271.
- Song J, Bradeen J M, Naess S K, Raasch J A, Wielgus S M, Haberlach G T, Liu J, Kuang H, Austin-Phillips S, Buell C R, Helgeson J P, Jiang J. 2003. Gene *RB* cloned from *Solanum bulbocastanum* confers broad spectrum resistance to potato late blight. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (16): 9128 - 9133.
- Sun H J, Uchii S, Watanabe S, Ezura H. 2006. A highly efficient transformation protocol for Micro-tom, a model cultivar for tomato functional genomics. *Plant Cell Physiol*, 47 (3): 426 - 431.
- Thilmony R, Chen Z, Bressan R, Martin G. 1995. Expression of the tomato *ptg* gene in tobacco enhances resistance to *Pseudomonas syringae* pv *tabaci* expressing *avrPta*. *Plant Cell*, 7 (10): 1529 - 1536.
- van der Vossen E A G, Gros J, Sikkema A, Muskens M, Wouters D, Wolters P, Pereira A, Allefs S. 2005. The *Rpi-blb2* gene from *Solanum bulbocastanum* is an *Mi-1* gene homolog conferring broad-spectrum late blight resistance in potato. *Plant Journal*, 44 (2): 208 - 222.
- Whitham S, McCormick S, Baker B. 1996. The *N* gene of tobacco confers resistance to *Tobacco mosaic virus* in transgenic tomato. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93 (16): 8776 - 8781.

期刊征订

欢迎订阅 《分子植物育种》

《分子植物育种》是一份为转基因育种、分子标记辅助育种及常规育种服务的科学杂志,于 2003 年创刊,创刊伊始即被美国化学文摘 (CA), 中国科学引文数据库, 中国科技期刊全文数据库, 中国引文数据库, 中国科技期刊数据库, 中文科技期刊数据库, 中国核心期刊 (遴选) 数据库, 中国生物学文摘和中国生物学数据库等多家中外文献数据库收录。2008 年中国 CNK 影响因子达到 1.23, 中国自然科学核心期刊影响因子达到 1.229。已建立了全英文的期刊网站, 定期发布学术动态、出版信息及期刊近期目录等, 实现作者、编者、读者同步分享。栏目包括专题评述、研究论文、研究报告、专题介绍、学位论文简报、新基因新种质新品种、新思路新技术新方法和信息索引等。主要围绕水稻、小麦、玉米、油菜、大豆、棉麻、薯类、果树、蔬菜、花卉、茶叶、林草等方面。

单月 28 日出版, 国内定价: 40.00/期, 240.00/年; 国际定价: \$20.00/期, \$120.00/年。国内统一刊号: CN46-1068/S, 国际标准刊号: ISSN 1672-416X, 邮发代号: 84 - 23。订户可到当地邮局订阅或直接汇款至编辑部, 免收邮费。

地址: 海南省海口市海秀大道 128 号双岛公寓 13B 室, 邮编: 570206

联系电话: 0898-68966415 传真: 0898-68958180

E-mail: mpb@hibio.org, mpb@molplantbreed.org 网址: www.molplantbreed.org