

台灣馬鈴薯與番茄晚疫病之發生現況與探討

蔡志濃¹、劉瑞芬^{2*}、安寶貞^{1*}、林筑蘋¹、蔡惠玲¹

¹ 行政院農業委員會農業試驗所植物病理組 台灣 台中市

² 國立臺灣大學植物病理與微生物學系 台灣 台北市

* 聯絡作者：rflou@ntu.edu.tw; pjann@tari.gov.tw

摘 要

蔡志濃、劉瑞芬、安寶貞、林筑蘋、蔡惠玲。2019。台灣馬鈴薯與番茄晚疫病之發生現況與探討。植物醫學61(4): 1-10。

晚疫病是國際間馬鈴薯及番茄的重要病害，由 *Phytophthora infestans* 引起，經常造成重大的經濟損失。台灣自1908年即有晚疫病之記載，但病害在早年一直不嚴重，僅發生於夏秋季高山地區與冬春季濕冷之東北部，當時的菌系為基因型US-1（舊菌系，A¹配對型）。1997年12月在台中后里地區爆發嚴重之馬鈴薯與番茄晚疫病後，兩個月內病害遍及全台，並導致馬鈴薯主產區由台中后里南移至雲林斗南地區，目前已經證實病害發生係因強毒性US-11基因型新菌系入侵之結果，該菌系為A¹配對型、致病性強（新菌系對馬鈴薯與番茄均具強毒性；舊菌系分為馬鈴薯菌系與番茄菌系，致病力相對新菌系較弱，馬鈴薯菌系雖可危害番茄，但番茄菌系不危害馬鈴薯）、耐高溫（新菌系之最高生長溫度為28-29℃；舊菌系為24-25℃）、生長快速、及抗化學農藥滅達樂。其中滅達樂對新菌系菌絲生長抑制濃度（EC50）平均約為200-400 mg/L、舊菌系為0.001-0.005 mg/L，抗藥性提高4-40萬倍。自1997年底至2015年本研究分離的晚疫病菌共有1,766株，均為A¹配對型、強抗滅達樂，且目前已分析RG57基因型者均屬於US-11，顯示目前台灣尚未出現A²配對型及其他基因型之晚疫病菌株。

關鍵詞：晚疫病、基因型、配對型、抗藥性、馬鈴薯、番茄。

國際間晚疫病之發生現況

1876年植物病理學之父Heinrich Anton de Bary⁽¹⁰⁾ 將引起十八世紀歐洲馬鈴薯晚疫病之病原菌更名為 *Phytophthora*

infestans (Montagne) de Bary [最初被命名為*Botrytis infestans* Montagne (1845)，接著被更改為*Peronospora infestans* (Montagne) Caspary (1854)⁽¹²⁾]，並建立了疫病菌屬 (*Phytophthora*)。由於該病害的重要性與廣泛性，備受歐美各先進國家病理學者的重視，無論是病原菌或病害方面均有非常詳盡之研究^(11, 12, 13)。

晚疫病菌 (*P. infestans*) 是非常重要的植物病原菌^(11, 12)，其主要寄主包括馬鈴薯 (*Solanum tuberosum*) 與番茄 (*Solanum lycopersicum*)。馬鈴薯晚疫病菌第一次被記載是在1842年，當時出現在美國的東北角；三年之後，1845-1846年在歐洲地區誘發嚴重的馬鈴薯晚疫病，造成百萬人之飢餓死亡與百萬人遷徙美洲^(37, 40)。馬鈴薯晚疫病菌屬異絲型，有性生殖需要A¹與A²兩種配對型都存在的情況下才能進行。在1980年代之前，全世界僅墨西哥中部地區能同時找到A¹及A²兩種配對型^(15, 16)，因此這一個地區被大部分的植病學者認為是晚疫病菌的發源地；近來的研究也認為在愛爾蘭引發嚴重晚疫病的菌系很可能源自墨西哥⁽²⁰⁾。依據1800s年代在歐美地區收集到之晚疫病菌標本的分析結果，推測這些菌株屬於基因型 (genotype) HERB-1⁽⁴²⁾。而在1900至1980年代，晚疫病主要發生地區的菌株屬於基因型 US-1，已取代了HERB-1，成為晚疫病菌的主流菌系。US-1的特性為：A¹配對型，對滅達樂敏感 (metalaxyl sensitive)；等位基因酶圖譜 (allozyme patterns) 為 peptidase (Pep): 92/100、glucose-6-phosphate isomerase (Gpi): 86/100；RG57 DNA 指紋圖譜為 US-1型；粒線體 DNA 限制片段長度多型性為 Ib⁽¹⁷⁾。大部分植物病理學家也認為1980年以前世界大部份地區的馬鈴薯晚疫病菌均為A¹配對型⁽³⁹⁾，它們均係由墨西哥經北美傳入歐洲（包括HERB-1與US-1菌系），再蔓延至全世界⁽¹⁷⁾。然而 Ko⁽³⁰⁾ 在回顧前人研究時，發現日本早在1937年即已出現兩種不同配對型的晚疫病菌⁽²⁵⁾，認為東方的日本亦可能為馬鈴薯晚疫病病原

的發源地之一，只是較少被世人注目。

十八世紀歐洲晚疫病大發生後，由於病理學家的努力，晚疫病一直在妥善的控制下，在1980年代之前未再釀成重大災情。不過到了1984年，Hohl & Iselin⁽²⁴⁾ 卻發現瑞士地區的晚疫病菌同時包括A¹及A²兩種配對型；之後，歐洲其它地區也陸續出現A²配對型⁽³⁴⁾，繼而美加地區^(8, 14)、亞洲地區^(31, 35)也紛紛報告A²菌系或是A¹A²菌系(同絲型)的存在。出現A²菌系的亞洲國家包括日本、韓國、印度、巴基斯坦、中國、印尼、泰國、尼泊爾、越南等。同時這些A²或A¹A²配對型菌系對經常使用的晚疫病防治藥劑滅達樂(metalaxyl)出現強烈的抗藥性^(7, 38)。

由於近30年來晚疫病菌又再次在全球各地造成嚴重病害，該菌在全世界各地之族群分佈及族群變異情形，即成為學者專家十分關心的課題。為了進行晚疫病菌族群分佈相關研究，陸續有多種分子標記被開發出來，包括等位基因酶圖譜(Gpi, Pep及malic enzyme-Me)⁽⁴¹⁾、粒線體DNA 限制片段長度多型性(mitochondrial restriction fragment length polymorphism)⁽²¹⁾、及DNA指紋分析(DNA fingerprint analysis)⁽¹⁸⁾等。DNA指紋分析所使用之核酸探針RG57為自晚疫病菌基因庫篩選出來的一段DNA，能夠辨識至少25個基因座(genetic loci)，根據RG57 DNA指紋之呈現情形，可將收集自國際各地的晚疫病菌菌株區分為許多個基因型，有助於瞭解不同晚疫病菌系在田間的存在情形和追蹤病原菌移動的方向^(18, 19)。此外，近年來新開發的簡單重複性序列(simple sequence repeats; SSR)標記也常被應用於監測田間晚疫病菌族群之變化^(27, 32, 33)。

早年晚疫病在台灣的发生情形

日人Kawakami & Suzuki⁽²⁹⁾最早於1908年記載台灣馬鈴薯與番茄發生晚疫病，1919年Sawada⁽³⁶⁾添增耳鈎草(*Solanum biflorum*)、龍珠(*Tubocapsicum anomalum*)兩種晚疫病菌之寄主植物(晚疫病菌危害上述兩種寄主作物僅在報告中有記載，均尚無完成柯霍氏法則或接種試驗)。而後七、八十年來有關該病害與該菌之研究一直很少，且無正式報告⁽²³⁾。究其原因，一方面因晚疫病菌菌絲之最高生長溫度為24-25℃，台灣位於亞熱帶，過高之溫度不適合病害發生。往年番茄晚疫病僅零星於夏秋季發生於高冷地區，病害輕微；冬春季則出現於氣候溼冷的東北部地區，防治較容易，未曾釀成疫情^(2, 22)。而馬鈴薯方面，為嚴防病毒肆虐，種薯均源自組織培養之健康苗後代，不帶疫病菌。因而有很長一段時間栽培田幾乎未曾發生嚴重之晚疫病。另一方面，據作者十數年來之經驗，台灣晚疫病菌之分離、培養及保存均十分困難，較接近絕對寄生菌，病菌在一般培養基上均無法正常生長，因此缺乏該病菌早年之室內研究報告。

直至1995年，Hartman & Huang⁽²²⁾首次正式報告台灣埔里高冷地區夏季番茄晚疫病之研究情形，包括晚疫病菌生理小種

為T1、病害發生情形(氣象因子)及藥劑防治。而安等⁽²⁾則報告1987-1997年來調查台灣之馬鈴薯與番茄晚疫病病菌之分布情形，並比較馬鈴薯與番茄菌株之形態、生理、病原性之異同，發現馬鈴薯菌株可危害兩者，但番茄菌株僅危害番茄本身。此外，台灣之晚疫病病菌均為A¹配對型，至此尚無A²配對型存在^(2, 22)。

晚疫病菌在台灣之崛起與現況

在1997年冬季之前，台灣馬鈴薯的主產地在台中后里、潭子一帶，少部份在雲林斗南地區。在此之前，台灣平地所栽種之馬鈴薯幾乎不曾罹患嚴重之晚疫病⁽²⁾。但自1997年12月起，台中后里馬鈴薯田開始發生晚疫病，並迅速向外蔓延至全台之馬鈴薯與番茄田，造成十分重大之經濟損失^(1, 28)。該年冬季初期，氣溫反常較往年為高，當時之環境因子並不利於晚疫病，但病害卻已嚴重發生(農民告知約12月中下旬開始發病)；后里冬季裡作之馬鈴薯田則爆發了大規模晚疫病，薯田無一倖免，農田如火燒過一般(圖一)，疫情迅速向外擴展。而後春節期間連日降雨，氣候濕冷陰霾，病害更是猖獗，雲林斗南地區馬鈴薯田亦傳出災情，導致該年之馬鈴薯產量約減少一半。同時，各地番茄田亦傳出嚴重災情(圖二)，在翌年初春就蔓延至東部地區的番茄田，直到清明過後，天氣回暖，病害才逐漸減弱消失。從此以後，平地馬鈴薯與番茄在冬春季便經常發生晚疫病，只要一遇到連續數日降雨或起霧，病菌就會出來肆虐一番，未及時防治的田區便嚴重發病。而1997年的事件也導致后里地區大部分薯農放棄在冬季種植馬鈴薯，造成我國馬鈴薯產區的南移，目前冬季馬鈴薯主產區已南移至雲林斗南一帶。由於中南部氣候較高溫，相較之下，疫情較中部后里地區為輕緩，病害大部分發生於春節前後的濕冷日子裡^(3, 4, 5)。

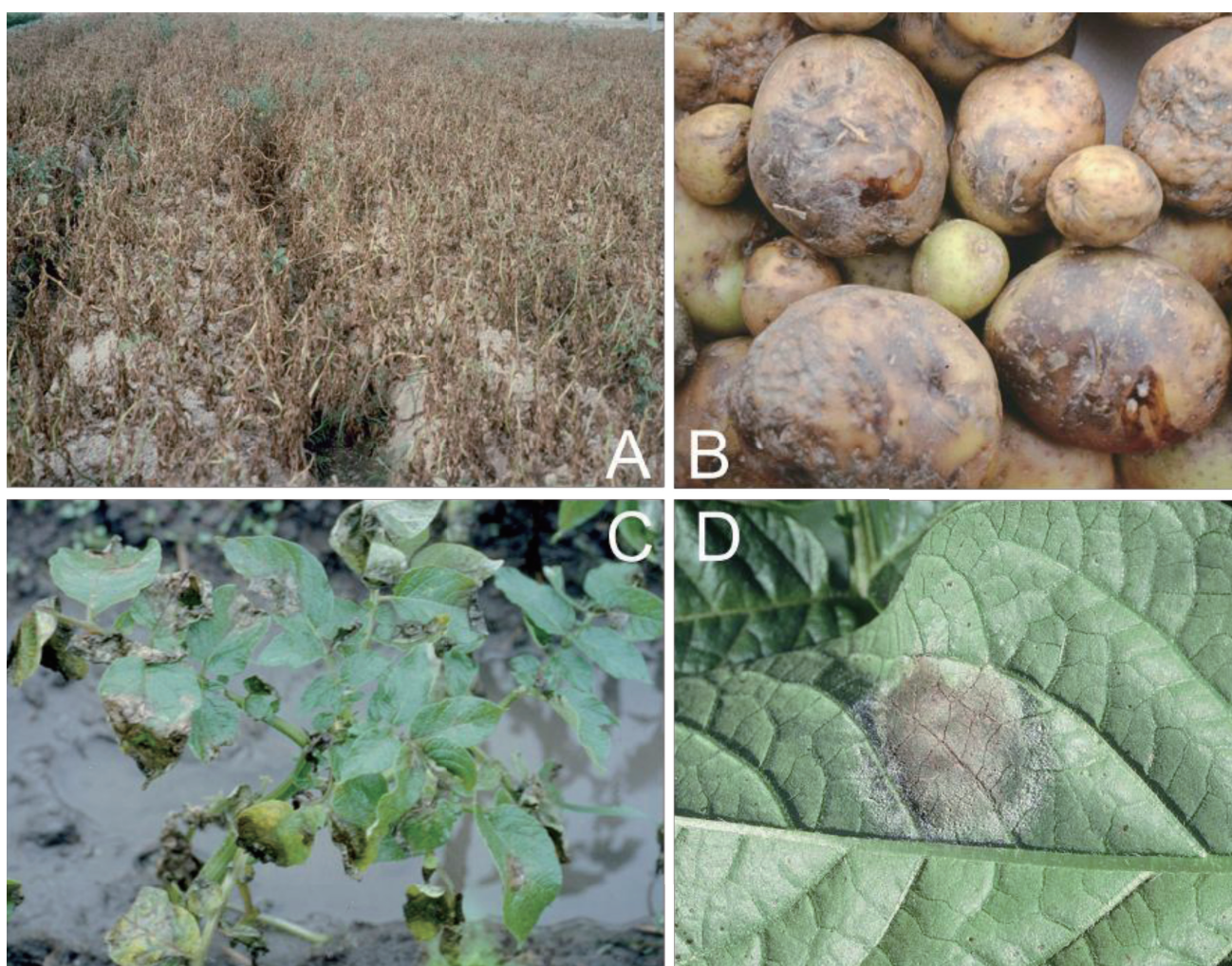
為探討台灣晚疫病大發生之原因，自1997年12月下旬至2015年7月止，本研究自全台112處馬鈴薯田(分布於苗栗、台中、雲林、嘉義)與294處番茄田(分布於桃園、新竹、苗栗、台中、彰化、南投、雲林、嘉義、台南、台東、花蓮、宜蘭)之罹病馬鈴薯與番茄組織上共分得1,766菌株(其中450菌株分離自馬鈴薯，1,316株分離自番茄)。將上述不同年代、不同地點分離之菌株60株(新菌系，1997年12月與之後分離之菌株)與往年夏季自高山地區分離保存之晚疫病菌株8株(舊菌系，1997年12月之前分離之菌株)作比較的結果顯示(表一)^(3, 4, 5)：新舊菌系均為A¹配對型，而且孢囊大小與形態大致相似，但兩者之病原性、菌絲生長速率、生長溫度、抗藥性及等位基因酶圖譜均有顯著之不同^(3, 4, 5)。新菌系可耐高溫達28-29℃，舊菌系最高生長溫度僅有24-25℃。於晚疫病菌最適生長溫度20℃時，舊菌系每日直線生長速率平均為0.19 cm，新菌系平均為0.45 cm，約為舊菌系之2.4倍(圖三)。舊菌系對滅達樂、依得利、達滅芬、亞拖敏、鋅錳歐殺斯、4-4式波爾多液均無

抗藥性；新菌系對後四種藥劑尚無抗藥性，但對滅達樂具強烈之抗藥性（圖四、五）。滅達樂濃度100 ppm時，孢囊發芽率為49.8%（對照組為26.5%），菌絲生長速率為對照處理組之71.4-145%；新菌系對依得利亦有稍許抗藥性，濃度10 ppm時，孢囊發芽率為56.3%，菌絲生長速率為對照處理組之43.8-53%。新菌系對馬鈴薯、番茄均具強致病性，舊菌系之番茄菌株（統稱tomato strain）僅對番茄具病原性，馬鈴薯菌株（統稱potato strain）則略對兩者具病原性⁽²⁾。等位基因酶圖譜分析結果顯示：舊菌系為Pep: 92/100; Gpi: 86/100；新菌系為Pep: 100/100; Gpi: 100/100/111。此外，所收集之1,766株菌株均為A¹配對型，尚無A²菌株出現^(5,6)；而且所有新菌系菌株均對滅達樂具強烈抗藥性，在添加100 ppm藥劑的培養基之生長速率均為對照組未添加藥劑者之50-120%左右。由以上結果顯示，1997年冬季以後出現在台灣平地之晚疫病新菌系與先前存在本島高山地區

之舊菌系有非常大的差異，而且新菌系目前已完全取代了舊有菌系^(3,4,5)。

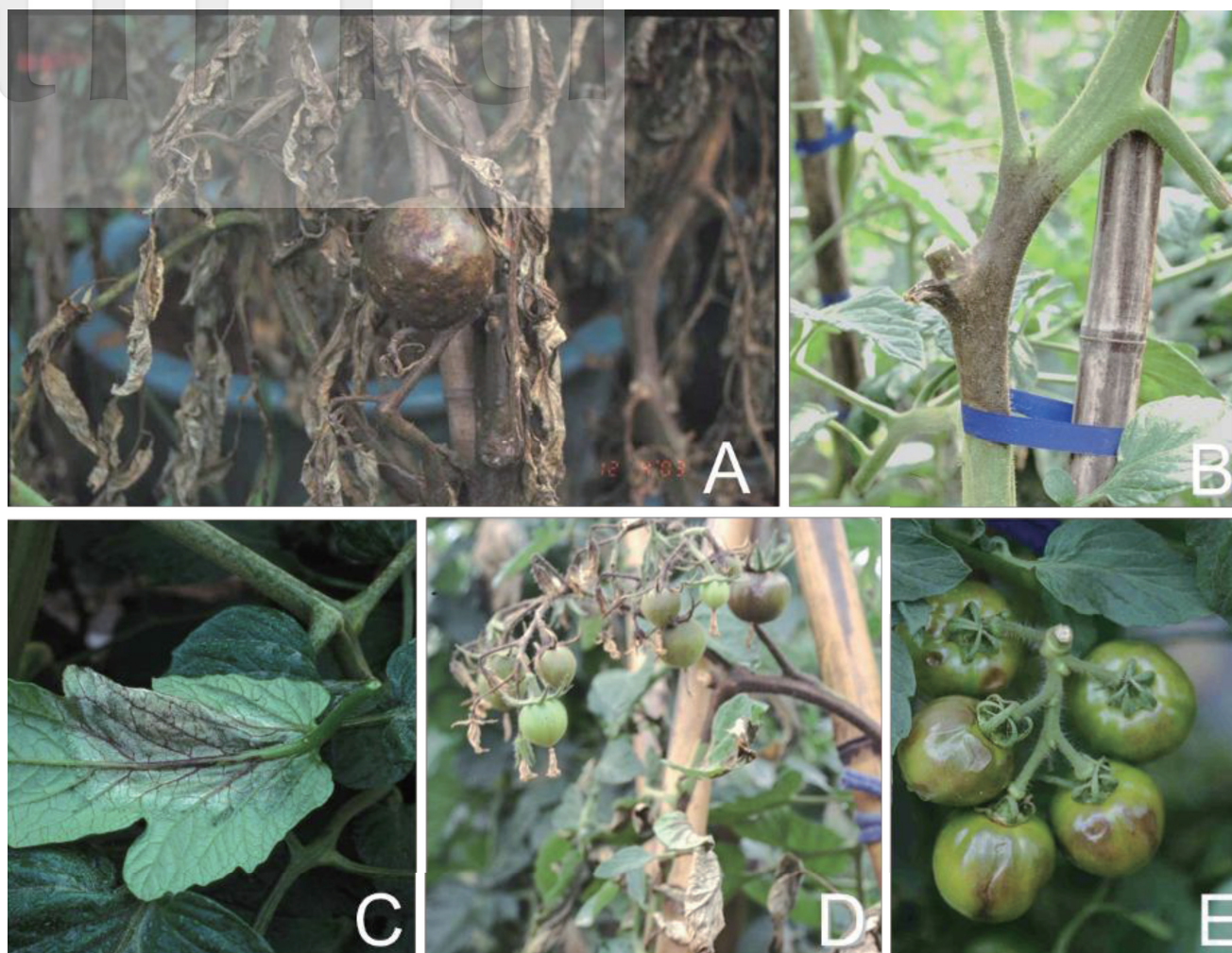
國內外晚疫病菌之基因型現況

Jyan *et al.*⁽²⁸⁾ 之研究發現，自台灣各地區所分離之晚疫病菌菌株，若為1997年冬季晚疫病嚴重危害之前所分離的菌株，主要均屬於US-1菌系，其特性包括：粒線體基因型為Ib，RG57指紋為US-1型或US-1.4。相對的，自1997年冬季晚疫病嚴重危害以來所收集之菌株均為US-11菌系，特性包括：粒線體基因型為IIb，RG57指紋為US-11型或帶些微變異。因此，US-11菌系是近年來在台灣造成嚴重晚疫病的主要菌系，其非常可能是隨著進口馬鈴薯自國外地區入侵台灣，且在環境條件合宜的情況下，立足於我國境內，成為我國目前晚疫病菌的主要菌系。



圖一、1997年12月中下旬，后里馬鈴薯田爆發大規模晚疫病。A: 病田；B: 薯塊病徵；C & D: 葉部病徵。

Fig. 1. A severe outbreak of potato late blight occurred in Houli, Taichung, in December 1997. A: a diseased field; B: diseased potato tubers; C & D: The symptoms on diseased leaves.



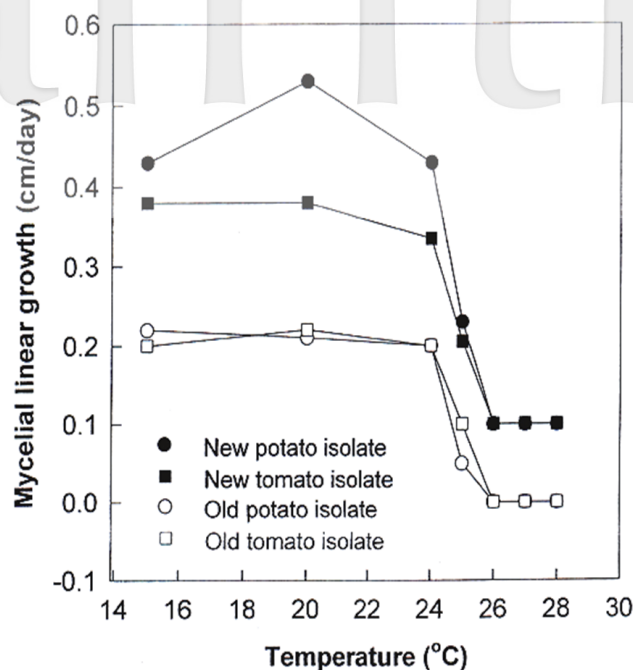
圖二、1997年12月中下旬，后里番茄田爆發大規模晚疫病。A: 嚴重罹病番茄；B: 莖部病徵；C: 葉片病徵；D&E: 果實病徵。

Fig. 2. A severe outbreak of tomato late blight occurred in Houli, Taichung, in December 1997. A: severe disease symptoms on tomato plants; B: symptoms on a stem; C: symptoms on a leaf; D & E: symptoms on fruits.

表一、台灣晚疫病菌新舊菌系特性之比較

TABLE 1. Comparison of the characteristics of new and old strains of *Phytophthora infestans* from Taiwan

Characteristic	Old strain (collected during 1990-1997)	New strain (collected after the 1997 outbreak)
Disease occurrence	Summer & autumn: high land areas Winter & spring: northeastern Taiwan	Summer & autumn: high land areas Winter & spring: all over Taiwan
Cultivation on rye seed medium	Hard to culture on medium; with slower growth rate	Easy to culture on medium; with faster growth rate
Maximal temperature for growth	24-25°C	28-29°C
Mating type	A ¹ type	A ¹ type
Response to metalaxyl	Sensitive: EC50 0.001-0.005 mg/L	Resistant: EC50 200-400 mg/L
Pathotype	Potato strain pathogenic to both potato and tomato, but tomato strain only to tomato	All strains from potato and tomato highly virulent and pathogenic to both potato and tomato
RG57 Genotype	US-1	US-11



圖三、1997年12月前與後分離之晚疫病菌新舊菌系在裸麥子培養基上的生長速率比較。

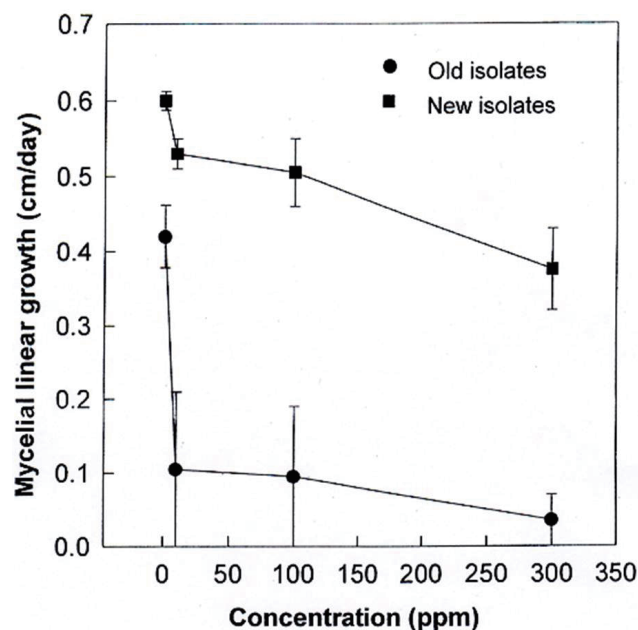
Fig. 3. Comparison of the mycelial growth rate of *Phytophthora infestans* isolates collected before (as old isolates) and after (new isolates) December 1997 late blight outbreak. The isolates were grown on rye seed medium at different temperatures for 7 days and the mycelium linear growth rate was measured.

其後至2015年間所進行的RG57基因型分析結果也顯示US-11仍為目前肆虐於田間的主要菌系⁽²⁷⁾；相對地，1990年代中期在美國感染番茄的晚疫病菌系主要為US-6、US-7、US-11及US-17，感染馬鈴薯的菌系主要為US-8⁽¹⁹⁾，但隨著新菌系的出現，近年來US-22和US-23已成為感染番茄的主要菌系⁽²⁶⁾。

台灣出現晚疫病菌A²配對型之爭議

在1997年晚疫病大發生後，防檢局與試驗單位緊急篩選防治藥劑，出版防治摺頁與大力宣導，將此病害妥善地控制，未再釀成重大疫情。同時，臺灣大學與農試所一直追蹤台灣晚疫病菌的菌系族群變異，多年來均無多大變化。然而Deahl *et al.*⁽⁹⁾ 指出A²菌株曾在2004年與2006年出現於台灣花蓮壽豐(2004)與南投信義神木村(2006)的番茄田，聲稱自兩地各分離到一株A²菌株。

為進一步了解A²菌系是否真的存在台灣，以及台灣田間晚疫病菌族群之組成動態，掌握主要菌系之特性，作者等向世界亞洲蔬菜中心取得原被認為是A²菌株的Pi566與Pi214及相鄰番茄田分離的A¹菌株Pi564與Pi215，所有4株菌株在單獨培養時均無法產生卵孢子，因此並非同株型。經與晚疫病菌A¹菌



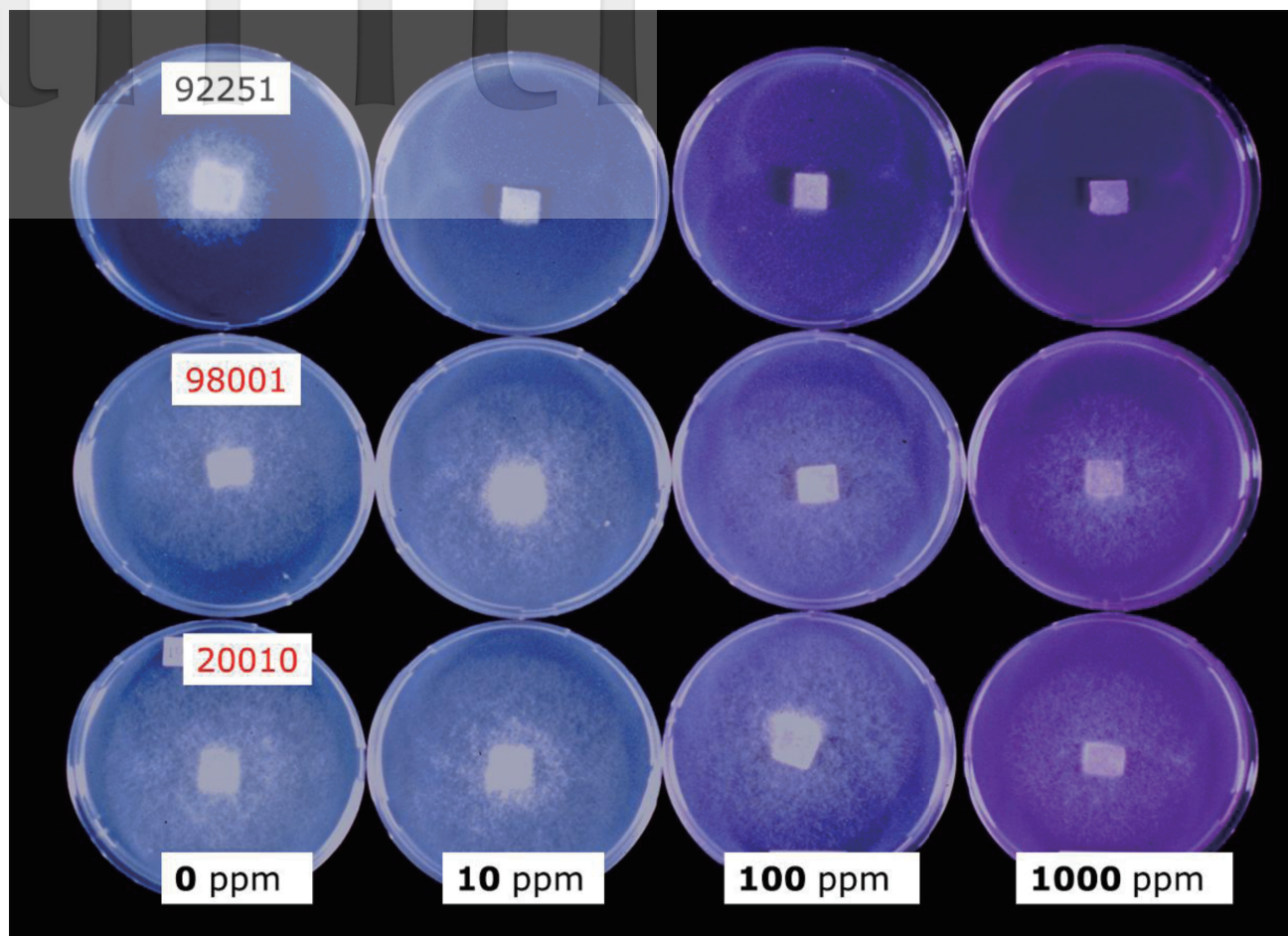
圖四、不同濃度的滅達樂對1997年12月前與後分離之晚疫病菌新舊菌系生長速率的影響。

Fig. 4. Effect of metalaxyl on the mycelial growth of *Phytophthora infestans* isolates collected before (as old isolates) and after (new isolates) December 1997 late blight outbreak. The isolates were grown on rye seed medium amended with different concentrations of metalaxyl for 7 days at 20°C and the mycelium linear growth rate was measured.

株P95039配對後，於20°C無光照經過14天後檢查，也均無卵孢子產生，但與晚疫病菌A²菌株DN103配對後，在相同的處理條件下則形成大量的卵孢子，顯示原來被認為A²菌株的Pi566與Pi214實際上均為A¹配對型。因此，台灣並無A²配對型存在⁽⁶⁾。此外，2008年6月與8月分別於原先發現A²菌株的南投縣信義鄉神木村採集田(調查當時栽培生薑)隔壁的兩處番茄田採集罹病組織，各分離20株菌株，經檢定所有40株菌株均為A¹配對型，尚無A²菌株出現。2009年4月再於花蓮壽豐的原始番茄田採集罹病組織，共分離40株菌株，經檢定所有菌株均為A¹配對型，迄今尚無A²菌株出現⁽⁶⁾。

討論與結論

引起馬鈴薯晚疫病之*P. infestans*是非常重要的植物病原菌，於1845-1846年在歐洲地區引發嚴重的馬鈴薯晚疫病，造成百萬人之死亡與百萬人遷徙⁽³²⁾。在1980年代之前，全世界大部分地區之晚疫病菌都屬於A¹配對型。不過到了1980年代之後，伴隨晚疫病的再度大發生，發現各馬鈴薯與番茄主產區的晚疫病菌出現A²配對型，或同時出現A¹A²配對型，分布於歐洲、美洲及亞洲各地^(8, 14, 24, 31, 34, 35)；並且伴隨出現抗滅達樂菌系



圖五、新舊菌系晚疫病菌株在添加不同滅達樂濃度的裸麥子培養基於20℃生長7天的情形。92251: 1992年分離的番茄舊菌株; 98001與20010:分別於1998年與2000年自馬鈴薯與番茄分離的新菌株。

Fig. 5. Growth of "old" and "new" strains of *Phytophthora infestans* after cultivation at 20°C for 7 days on rye seed medium amended with different concentrations of metalaxyl. 92251: an "old" strain collected from tomato in 1992; 98001 and 20010: "new" strains collected from potato in 1998 and from tomato in 2000, respectively.

(7, 38)。由於晚疫病菌再次在全球各地造成嚴重病害，其在世界各地之族群分佈及族群變異情形甚受重視，等位基因圖譜、粒線體 DNA 限制片段長度多型性、簡單重複性序列及DNA指紋等分子標記都曾被應用於探究晚疫病菌的族群分佈與移動情形(13, 17)。

晚疫病在台灣最早的紀錄為1908年⁽²⁹⁾，然而因位於亞熱帶與熱帶地區，氣候炎熱，近數十年來台灣平地所栽種之馬鈴薯與番茄僅零星出現輕微的晚疫病，但自1997年12月起，台中后里馬鈴薯田開始發生晚疫病，並迅速向外蔓延至全台灣之馬鈴薯與番茄田，造成十分重大之經濟損失^(1, 28)。研究結果顯示1997年冬季之前所分離之菌株，主要均屬於US-1菌系：配對型均為A¹、對滅達樂具敏感性、不耐25℃以上高溫、粒線體基因型為Ib，而RG57指紋為US-1。相對地，自1997年冬季晚疫病嚴重危害以來所收集之菌株雖然配對型為A¹、但對滅達樂具抗藥性、又耐28-29℃溫度、粒線體基因型為IIb，且RG57指紋

為US-11，完全取代了舊菌系US-1^(5, 27, 28)。這些年來，晚疫病在妥善控制下，未再釀成重大疫情。而且，本研究自1997年起至2015年底，每年均監測晚疫病菌的配對型族群變異，18年間共檢定自453處罹病田所分離的1,766支菌株，均為A¹配對型，始終未發現A²菌株⁽⁵⁾。就晚疫病菌的生態而言，該病菌與一般疫病菌不同，屬於空氣傳播性病害，傳播器官孢囊會隨空氣與氣流散布。因此，如果台灣一旦出現晚疫病菌A²菌系，將很快四散蔓延開來，不會經年侷限於單一園區，不被偵測到，顯見台灣尚未出現A²配對型晚疫病菌；為密切掌握菌系特性，目前仍持續自田間收集晚疫病菌菌株及檢定其配對型。

引用文獻

1. Ann, P. J., and Chang, T. T. 2000. Why late blight of potato and tomato dramatically breaking out in Taiwan at the end of 1977. Pages 115-126 in: Proceeding of the Symposium on Pest Epidemics and Control Strategies in Taiwan. Taiwan Agric. Chem. and Toxic Sub. Res. Ins., COA, Taichung, Taiwan. 1999,12,18. (in Chinese with English abstract)
2. Ann, P. J., Chang, T. T., and Chern, L. L. 1998. Mating type distribution and pathogenicity of *Phytophthora infestans* in Taiwan. Bot. Bull. Acad. Sin. 39:33-37.
3. Ann, P. J., Liou, R. F. and Tsai, J. N. 2010. Studies on three important Phytophthora diseases in recent year in Taiwan. Pages 127-146 in: Proceedings of Symposium on the Occurrence of Major Crop Diseases in Taiwan in Recent Years and the Development of Its Diagnostic Monitoring and Prevention Technology. Taiwan Agric. Res. Ins, COA. Taichung, Taiwan. (In Chinese with English abstract)
4. Ann, P. J., Liou, R. F. and Tsai, J. N. 2011. Current status of potato and tomato late blight in Taiwan. Pages 91-107 in: Proceedings of Symposium on the Impact of Climate Change on Plant Health and Quarantine Measures. Bureau of Animal and Plant Health Inspection and Quarantine, COA. Taichung, Taiwan. (In Chinese)
5. Ann, P. J., and Tsai, J. N. 2014. Current status of *Phytophthora infestans* and disease control in Taiwan. Pages 63-83 in: Proceedings of Symposium on Special Issue of the Fungus Resources and Its Sustainable Use. Bureau of Animal and Plant Health Inspection and Quarantine, COA. Taipei, Taiwan. (In Chinese)
6. Ann, P. J., Tsai, J. N., Wang, T. C., Chen, C. H., Lin, M. J. and Ko, W. H. 2010. Reevaluation of the report of A² mating type of *Phytophthora infestans* on tomato in Taiwan. Bot. Stud. 51: 203-207.
7. Deahl, K. L., Cooke, L. R., Black, L. L., Wang, T. C., Perez, F. M., Moravec, B. C., Quinn, M. and Jones, R. W. 2002. Population changes in *Phytophthora infestans* in Taiwan associated with the appearance of resistance to metalaxyl. Pest Manag. Sci. 58:951-958.
8. Deahl, K. L., Goth, R. W., Young, R., Sinden, S. L., and Gallegly, M. E. 1991. Occurrence of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* in potato fields in the United States and Canada. Am. Potato J. 68:717-725.
9. Deahl, K. L., Jones, R. W., Black, L. L., Wang, T. C., Cooke, L. R. 2008. First report of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* on tomato crops in Taiwan, Republic of China. Plant Dis. 92:978.
10. de Bary, A. 1876. Researches into the nature of the potato fungus, *Phytophthora infestans*. J. Roy. Agric. Soc., Ser. 2, 12:239-269. (abstract)
11. Erwin, D. C., Bartnicki-Garcia, S., and Tsao, P. H. (Editors) 1983. *Phytophthora*, Its Biology, Taxonomy, Ecology, and Pathology. APS St. Paul, Minnesota. 392 pp.
12. Erwin, D. C., and Ribeiro, O. K. 1996. Phytophthora Diseases Worldwide. APS press, St. Paul. Minnesota, 562 pp.
13. Fry, W. E. 2016. *Phytophthora infestans*: New tools (and old ones) lead to new understanding and precision management. Annu. Rev. Phytopathol. 54:529-547.
14. Fry, W. E., and Goodwin, S. B. 1997. Re-emergence of potato and tomato late blight in the United States. Plant Dis. 81:1349-1357.
15. Galindo, A. J., and Gallegly, M. E. 1960. The nature of sexuality in *Phytophthora infestans*. Phytopathology 50:123-128.
16. Gallegly, M. E., and Galindo, A. J. 1958. Mating types and oospores of *Phytophthora infestans* in nature in Mexico. Phytopathology 48:274-277.
17. Goodwin, S. B., Cohen, B. A., and Fry, W. E. 1994. Panglobal distribution of a single clonal lineage of the Irish potato famine fungus. Proc. Natl. Acad. Sci. 91:11591-11595.
18. Goodwin, S. B., Drenth, A., and Fry, W. E. 1992. Cloning and genetic analyses of two highly polymorphic, moderately repetitive nuclear DNAs from *Phytophthora infestans*. Curr. Genet. 22:107-115.
19. Goodwin, S. B., Smart, C. D., Sandrock, R. W., Deahl, K. L., Punja, Z. K., and Fry, W. E. 1998. Genetic change within populations of *Phytophthora infestans* in the United States and Canada during 1994 to 1996: role of migration and recombination. Phytopathology 88:939-949.
20. Goss, E. M., Tabima, J. F., Cooke, D. E., Restrepo, S., Fry, W. E., Forbes, G. A., Fieland, V. J., Cardenas, M., and Grünwald, N. J. 2014. The Irish potato famine pathogen *Phytophthora infestans* originated in central Mexico rather than the Andes. Proc. Natl. Acad. Sci. 111:8791-8796.
21. Griffith, G. H., and Shaw, D. S. 1998. Polymorphisms in *Phytophthora infestans*: four mitochondrial haplotypes are detected after PCR amplification of DNA from pure cultures or from host lesions. Appl. Environ. Microbiol. 64:4007-4014.
22. Hartman, G. L., and Huang, Y. H. 1995. Characteristics of *Phytophthora infestans* isolates and development of late blight on tomato in Taiwan. Plant Dis. 79:849-852.

23. Ho, H. H., Ann, P. J., and Chang, H. S. 1995. The Genus *Phytophthora* in Taiwan. Acad. Sin. Mo. Ser. 15. 86 pp.
24. Hohl, H. R., and Iselin, K. 1984. Strains of *Phytophthora infestans* from Switzerland with A² mating type behavior. Trans. Br. Mycol. Soc. 83:529-531.
25. Hori, M. 1938. Survey of potato late blight pathogen (*Phytophthora infestans*) at various locations in Japan. Ann. Phytopathol. Soc. Japan 8:66-67.
26. Hu, C. H., Perez, F. G., Donahoo, R., McLeod, A., Myers, K., Ivors, K., Secor, G., Roberts, P. D., Deahl, K. L., Fry, W. E., and Ristaino, J. B. 2012. Recent genotypes of *Phytophthora infestans* in the eastern United States reveal clonal populations and reappearance of mefenoxam sensitivity. Plant Dis. 96:1323-1330.
27. Huang, S. Y. 2017. Development of microsatellite markers and genetic assessment for population dynamics of *Phytophthora infestans* from Taiwan. Master thesis, National Taiwan University, Taipei, Taiwan.
28. Jyan, M. H., Ann, P. J., Tsai, J. N., Hsieh, S. D., Chang, T. T., and Liou, R. F. 2004. Recent occurrence of *Phytophthora infestans* US-11 as the cause of severe late blight on potato and tomato in Taiwan. Can. J. Plant Pathol. 26:188-192.
29. Kawakami, T., and Suzuki, R. 1908. List of fungi on cultivated plants of Formosa, Part I. Bull. Agric. Exp. Sta. Gov. Formosa. 1:1-64.
30. Ko, W. H. 1994. An alternative possible origin of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* outside Mexico. Phytopathology 84:1224-1227.
31. Koh, Y. J., Goodwin, S.B., Dyer, A. T., Cohen, B.A., Ogoshi, A., Sato, N., and Fry, W. E. 1995. Migrations and displacements of *Phytophthora infestans* population in east Asian countries. Phytopathology 84:922-927.
32. Lee, A. K., Wattier, R., Shaw, D. S., Sullivan, L., Williams, N. A., and Cooke, D. E. 2006. Novel microsatellite markers for the analysis of *Phytophthora infestans* populations. Plant Pathol. 55:311-319.
33. Li Y., Govers F., Mendes O., Testa A., Jacobsen E., Huang, S.W. and van der Lee, T.A.J. 2010. A new set of highly informative SSR markers for *Phytophthora infestans* population analysis assembled into an efficient multiplex. Mol. Ecol. Resour. 10:1098-1105.
34. Malcolmson, J. F. 1985. *Phytophthora infestans* A² compatibility type recorded in Great Britain. Trans. Br. Mycol. Soc. 85:531.
35. Nishimura, R., Sato, K., Lee, W. H., Singh, U. P., Chang, T. T., Suryaningsih, E., Suwonakene, S., Lumyong, P., Chamswang, C., Tang, W. H., Shrestha, S. K., Kato, M., Fujii, N., Akino, S., Kondo, N., Kobayashi, K., and Ogoshi, A. 1999. Distribution of *Phytophthora infestans* populations in seven Asian countries. Ann. Phytopathol. Soc. Japan 65:163-170. (PI-16)
36. Sawada, K. 1919. Descriptive Catalogue of the Formosa Fungi I. Bull. Agric. Exp. Sta. Gov. Formosa. 19:74-80. (in Japanese)
37. Semal, J. 1995. The epic of potato blight (1845-1995). Cah. (Cahiers) Agric. 4:287-298.
38. Shattock, R. C., Shaw, D. S., Fyfe, A. M., Dunn, J. R., Loney, K. H., and Shattock, J. A. 1990. Phenotypes of *Phytophthora infestans* collected in England and Wales from 1985 to 1988: Mating type, response to metalaxyl and isozyme analysis. Plant Pathol. 39:242-248.
39. Smoot, J. J., Gough, F. J., Lamey, H. A., Eichenmuller, J. J., and Gallegly, M. E. 1958. Production and germination of oospores of *Phytophthora infestans*. Phytopathology 48:165-171.
40. Stevens, N. E. 1933. The dark ages in plant pathology in America: 1830-1870. J. Washington Acad. Sci. 23:435-446.
41. Tooley, P. W., Fry, W. E., and Villarreal Gonzalez, M. J. 1985. Isozyme characterization of sexual and asexual *Phytophthora infestans* population. J. Hered. 76:431-435.
42. Yoshida, K., Schuenemann, V. J., Cano, L. M., Pais, M., Mishra B., Sharma, R., Lanz, C., Martin, F., Kamoun, S., Krause, J., Thines, M., Weigel, D., and Burbano, H. 2013. The rise and fall of the *Phytophthora infestans* lineage that triggered the Irish potato famine. DOI: 10.7554/eLife.00731

ABSTRACT

Tsai, J. N., Liou, R. F.^{*}, Ann, P. J.^{*}, Lin, J. P. and Tsai, H. L. 2019. Current status of potato and tomato late blight in Taiwan. J. Plant Med. 61(4): 1-10.

^{*}Corresponding author, E-mail: rfliou@ntu.edu.tw; pjann@tari.gov.tw

Late blight of potato and tomato caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary is one of the most devastating diseases worldwide. In Taiwan, it was first reported by Kawakami and Suzuki in 1908 and later by Sawada in 1919. Nevertheless, late blight had not been a major threat to the cultivation of potato and tomato ever since as it only occurred sporadically in the highland areas of Taiwan during the wet summer season as well as in the plain areas of northeastern Taiwan during the wet winter and spring seasons. The

situation changed abruptly in the 1997 winter, when a severe late blight outbreak occurred in the potato cultivation areas of Holi in the central Taiwan. It then spread to the tomato growth areas of Holi and later all over the entire island of Taiwan within 2 months, causing enormous economic loss in a short period of time. Characterization of the *P. infestans* isolates collected from the diseased fields indicated that all of them belong to the US-11 lineage (mitochondrial restriction fragment length polymorphism: I1b; allozyme patterns of Pep: 100/100 and Gpi: 100/100/111), different from those collected prior to the 1997 late blight outbreak, which belong to the US-1 lineage (mitochondrial restriction fragment length polymorphism: I1b; allozyme patterns of Pep: 92/100 and Gpi: 86/100). These two lineages of pathogens showed significant differences in several aspects. Especially, when compared to the old US-1 lineage, pathogens of the US-11 lineage displayed faster growth rate (0.45 cm/day vs. 0.19 cm/day at 20°C), better heat tolerance (28-29°C vs. 24-25°C), and higher metalaxyl resistance (with EC50 of 200-400 mg/L vs. 0.001-0.005 mg/L). Continuous surveys of late blight incidence and monitoring of the pathogen indicate that all the *P. infestans* isolates collected from 1997 to 2015, encompassing 450 isolates from potato and 1,316 isolates from tomato, belong solely to the A¹ mating type. Moreover, US-11 appears to be the only *P. infestans* lineage present in the fields of Taiwan.

Keywords: chemical resistance, genotype, late blight, mating type, *Phytophthora infestans*, US-1, US-11, potato, tomato.