

# 辣椒白粉病及其抗病遗传与 育种研究进展

王萱 李宝聚 王立浩 张宝玺

**摘要** 对近年来有关辣椒白粉病的病原菌、抗病性鉴定、抗病遗传及抗病性育种进行了综述,并对其今后的研究进行了展望。

**关键词** 辣椒白粉病 抗病性 遗传 育种

辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 是一种重要的蔬菜作物,我国辣椒栽培面积约 130 万  $\text{hm}^2$ <sup>[1]</sup>。辣椒白粉病 (*Leveillula taurica*) 是一种世界性病害。该病自 1971 年在美国出现后<sup>[2]</sup>,到 20 世纪 80 年代末还只是零星发生<sup>[3]</sup>,90 年代初为害逐渐严重,遍及巴西<sup>[4]</sup>、加拿大、美国<sup>[2,5-6]</sup>、法国<sup>[7]</sup>、英国<sup>[2]</sup>、亚洲、非洲<sup>[8]</sup>等国家和地区。目前该病几乎在所有辣椒种植地区都有发生<sup>[4]</sup>。1998 年墨西哥发生了辣椒白粉病,造成 Ancho 型辣椒减产 35%~80%,Mirasol 型辣椒减产 50%<sup>[5]</sup>。1999 年加拿大首次报道了辣椒白粉病的发生,造成 10%~15% 的损失<sup>[9]</sup>。2003 年 2 月辣椒白粉病给英国的辣椒生产带来每平方米减产 2~4 kg 的损失<sup>[2]</sup>。1919 年我国台湾地区对辣椒白粉病有过报道,大陆 1941 年前后也有过关于该病的记载<sup>[10]</sup>。自 20 世纪末,该病相继在宁夏、北京<sup>[10]</sup>、甘肃<sup>[11]</sup>、新疆<sup>[12]</sup>、广东、湖南、湖北、云南等地发生为害,且有逐年加重的趋势,2000 年兰州市秋季病田率高达 100%<sup>[11]</sup>。对辣椒白粉病可以采用物理、化学和生物防治等方法进行综合防治,但选用抗病品种是一种高效而经济的防治方法,对辣椒白粉病病原菌、发病规律和抗病性鉴定进行研究是开展抗白粉病育种的基础。本文就辣椒白粉病病原菌、抗病性鉴定及辣椒抗病性育种研究进行了综述。

王萱,女,硕士研究生,助理研究员,中国农业科学院蔬菜花卉研究所,北京市海淀区中关村南大街 12 号,100081;天津市农业高新技术示范园区管理中心,300384

李宝聚,王立浩,张宝玺(通讯作者),E-mail: zhangbx@mail.caas.net.cn,中国农业科学院蔬菜花卉研究所,北京市海淀区中关村南大街 12 号,100081

收稿日期:2007-05-21;修回日期:2007-08-13

基金项目:国家科技支撑计划(2006BAD01A07),农业部蔬菜遗传与生理重点开放实验室资助项目

## 1 辣椒白粉病的病原菌及其为害症状

### 1.1 病原菌

辣椒白粉病病原菌的有性世代为 *Leveillula taurica* (Lev.) Am., 属于子囊菌亚门内丝白粉菌属鞞鞞内丝白粉菌<sup>[13-18]</sup>,无性世代为 *Oidiopsis taurica* (Lev.) SaIm., 属半知菌类辣椒拟粉孢霉真菌<sup>[16-18]</sup>。目前多以有性世代的病原菌命名辣椒白粉病,而李明远<sup>[10]</sup>则认为,鉴于目前在田间并没有发现辣椒白粉病菌的有性世代,因而使用无性世代的病原菌命名更合适。该菌菌丝体内外兼生,菌丝上有吸器,伸入寄主细胞内吸取营养。分生孢子梗由气孔伸出,形成无性繁殖体,分生孢子梗一般较细,散生,无色,有分隔,大小为  $(112 \sim 240) \mu\text{m} \times (3.2 \sim 6.4) \mu\text{m}$ 。分生孢子无色,单个生于孢子梗的顶端,一般有两种类型:初生分生孢子为烛焰状,顶端尖,基部缢缩,表面很粗糙,有疣状或长条状突起;次生分生孢子多为圆柱形或长椭圆形,大小为  $(44.8 \sim 72.0) \mu\text{m} \times (9.6 \sim 17.6) \mu\text{m}$ <sup>[10,19]</sup>。

### 1.2 病症和发病规律

辣椒白粉病病菌主要侵染辣椒叶片,严重时嫩茎和果实也能受害。与其他白粉病不同的是,辣椒白粉病发病初期叶背首先出现白色粉状物,只有对白粉病非常敏感的品种,病原菌才会在叶面出现<sup>[20]</sup>。早晚、阴雨天或空气相对湿度大时,霉层明显,晴天中午光照充足,相对湿度小时霉层不明显或消失;以后随病情发展,霉斑逐渐扩大并增多,呈黄绿色或淡黄色不规则形,病斑边缘界限不明显,病斑多时能融合成片,致使全叶变黄、早落,发病严重时植株仅剩顶端数片嫩叶。病菌以闭囊壳随病叶在地表越冬。分生孢子子在 15~25℃ 条件下经 3 个月仍具有很高的萌发率,孢子萌发后从寄主叶背气孔侵入。辣椒白粉病病菌在田间主要靠气流传播蔓延。分生孢子形成和萌发适温为 15~30℃,侵入和发病适温为 15~18℃。一般 25~28℃、稍干燥条件下该病易流行<sup>[16]</sup>。

## 2 辣椒白粉病病菌对茄果类其他作物的致病性

番茄白粉病主要是由番茄粉孢 (*Oidium lycopersici*) 引起的,茄子白粉病是由茄白粉菌 (*Oidium* sp.) 引起的,主要根据无性世代的不同来区分<sup>[10]</sup>。侵染辣椒的白粉病病菌可以侵染番茄或茄子,但侵染番茄和茄子的白粉病病菌一般不侵染辣椒或只产生轻微的致病性。1989年 Ayesuoffei<sup>[21]</sup>发现,在加纳从辣椒上分离的白粉病病菌人工接种时很容易侵染茄子和其他辣椒,而从茄子上分离的白粉病病菌只侵染茄子,基本上不侵染辣椒。同样,2000年 Huang等<sup>[22]</sup>研究发现,将从荷兰感染白粉病的番茄植株上分离的番茄粉孢菌接种到一年生辣椒上,辣椒并不发病。2003年日本研究人员分离出另一种番茄白粉病致病菌 (*Oidium nelycopersici*),它可以在红辣椒叶片上产生微弱的菌丝和坏死<sup>[23]</sup>。

## 3 辣椒白粉病的抗病性鉴定方法

研究抗病性鉴定的有效方法,科学、准确地鉴定辣椒种质资源对白粉病的抗性是抗病性育种的关键环节。国内外对辣椒白粉病抗病性鉴定方法的系统研究鲜见报道。在我国,对植物白粉病的抗性鉴定以自然发病鉴定为多,该种鉴定方法受多种外界因素的干扰,影响了试验结果的准确性。国外的报道多是作为操作方法对接种进行描述。因此,作为抗病性育种的基础工作,抗病性鉴定方法的研究还需进一步深入。

### 3.1 接种方式

2003年 Souza等<sup>[4]</sup>对辣椒进行抗病性试验时,以10~12片叶的植株为材料,叶面喷施孢子浓度为 $5 \times 10^4$ 个 $\cdot$ mL<sup>-1</sup>的悬浮液。2003年 Lefebvre等的试验中使用的接种方法如下:在植株4片真叶时摘心,同时,在第1、2片叶的下表面喷施孢子浓度为 $10^5$ 个 $\cdot$ mL<sup>-1</sup>的悬浮液,每株喷1 mL,喷完后植株保存在16℃的黑暗环境中24 h,然后放在22℃光照14 h和16℃黑暗10 h的交替环境中,接种前后2 d相对湿度保持在100%,以后相对湿度保持在光照时60%,黑暗时100%<sup>[7]</sup>。2004年 Milton等<sup>[24]</sup>在试验中使用的是孢子浓度为 $10^4$ 个 $\cdot$ mL<sup>-1</sup>的悬浮液。1981年 Ullasa等<sup>[25]</sup>在试验中使用的材料为40 d的植株,接种方法是直接在植株上掉落菌源。

### 3.2 分级及评价方法

1981年 Ullasa等<sup>[25]</sup>使用的分级方法:抗病(R),无病症出现;中抗(MR),少于10%的叶片感病;中感(MS),11%~20%的叶片感病;感病(S),21%~50%的叶片感病;高感(HS),超过50%的叶片感病,接种4~6 d后发病。1995年 Daubeze等<sup>[26]</sup>进行抗病性评价时使用的是两个指数综合而成的一个病情指数,即一个是感病叶片上菌落密度(Sp),分6个级别:0级,无可见菌落;1级,叶片少量失绿但未见菌落;2级,菌落面积小于被侵染叶片面积的

25%;3级,菌落面积小于被侵染叶片面积的50%;4级,菌落面积小于被侵染叶片面积的75%;5级,叶片布满菌丝。另一个指数为感病叶片占全株叶片数的比例(Pr),同样分为6级:0级,无叶片感病;1级,小于20%叶片感病;2级,20%~40%叶片感病;3级,40%~60%叶片感病;4级,60%~80%叶片感病(只剩嫩叶);5级,所有叶片感病(包括顶叶)。最后合成一个指数,即 $DI = Sp + Pr$ ,综合级别为0~10级。2003年 Lefebvre等<sup>[7]</sup>和2004年 Milton等<sup>[24]</sup>的试验也使用了这一方法作为辣椒抗白粉病评价标准。

## 4 辣椒对白粉病的抗病性

辣椒种质资源中存在着对白粉病表现高抗甚至免疫的材料,但是这些材料主要集中于 *Capsicum baccatum*、*C. frutescens*和 *C. chinense* 3个栽培种中,而分化最多、栽培最广泛的 *C. annuum* 中抗白粉病材料较少。除此之外,在 *C. pubescens*、*C. microcarpum*、*C. pendulum*、*C. longistilicum* 中也存在白粉病的抗性材料<sup>[25]</sup>。这可能是由于 *C. annuum* 栽培种的起源地区没有白粉病菌,因此不能产生选择压力而产生抗性,而 *C. baccatum* 和 *C. frutescens* 两个种的辣椒之所以具有稳定的抗性,可能与这两个种的起源与白粉病菌的起源相同有关,自然选择使抗性基因得以固定<sup>[27]</sup>。表1列出了目前已发表的抗白粉病的辣椒种质资源。

辣椒对白粉病的抗病性在植株不同的生长阶段表现也不同。2003年 Souza等<sup>[4]</sup>在营养生长早期(3~4片真叶)、营养生长中期(10~12片真叶)、开花期、结果期4个不同生长阶段对植株进行接种试验发现,随着植株成熟,尽管生长后期对白粉病的反应不同,然而,所有栽培种在营养生长早期均对辣椒白粉病表现免疫;11个辣椒商品种的白粉病平均潜伏期在营养生长中期为14.3 d,而到结果期减至8.6 d。

## 5 辣椒对白粉病的抗性类型

辣椒对白粉病的抗病性既存在垂直抗性,也存在水平抗性。1992年 Chen等<sup>[20]</sup>认为除造成严重感染白粉病的叶片脱落外,病菌还可导致激素失衡,从而引起没有出现病症的叶片脱落。他们认为辣椒材料 HV-12 显然存在两种抗性机理,一种是抗侵染、传播;另一种是引起激素失调,导致叶片脱落,并且后者可以遗传到 F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>和回交一代中。但是,2005年 Blat等<sup>[29]</sup>通过研究3个抗病亲本 HV-12、#124和 Chilli的抗病性表达,认为三者的抗病性是由截然不同的基因系统决定的,而不是等位基因之间的作用。他们认为 HV-12的抗病性符合垂直抗性的要求,而#124和 Chilli的抗病性机理:通过小的坏死损伤,使病原菌的数量和繁殖受到限制,这是水平抗性的表现。

## 6 辣椒对白粉病的抗性遗传

1992年 Chen等<sup>[20]</sup>对 *C. annuum* 进行抗白粉病遗传研



究发现,抗白粉病基因是由 3 对基因控制,并且认为 HV - 12 这一优良抗病性材料其抗性可以转移到地中海地区的辣椒栽培种中。1995 年法国研究人员发现,辣椒白粉病由寡基因控制,并且这种抗性在起源于地中海区域的辣椒中稳定存在。通过对由非洲系材料 H3 和感病材料杂交后的 F<sub>1</sub> 获得的双单倍体体系的遗传力进行评价和分析,认为辣椒白粉病由寡基因控制,但是参与抗性的基因数量依据感染条件而不同,在感染初期或弱感染条件下 2~3 个基因的加性和部分显性作用即可产生抗性,但在白粉病严重发生情况下,需要 5 个基因共同参与抗性的形成,增加的基因对于减缓病情进展以及二次侵染是必需的。因此在抗病育种中,需要利用人工接种方法来控制发病程度,以保证能纯合较多的抗白粉病基因<sup>[27]</sup>。

2005 年 Blat 等<sup>[13]</sup> 利用 HV - 12、#124 和 Chilli 3 个纯合抗病亲本和 3 个纯合感病亲本,进行 7 个杂交组合试验,认为白粉病抗性至少由 4 对基因控制,并且发现感病基因具有一定程度的显性作用,而抗病基因具有一定程度的隐性作用,这个结果与 1992 年 Chen 等和 1995 年 Daubeze 等的结论相吻合。因此,要培育抗白粉病的辣椒杂交种,亲本必须都是抗病材料。白粉病在甜椒上潜伏期不同,表明多基因抗性的不同水平<sup>[4]</sup>。

## 7 辣椒抗白粉病基因的 QTL 定位

2003 年 Lefebvre 等<sup>[7]</sup> 通过高抗白粉病的 H3 和感病 Vania 的双单倍体后代在田间和人工接种两种条件下的抗病性鉴定试验,对辣椒抗白粉病基因进行了遗传分析和 QTL 检测,共在 6 条染色体 (P2、P6、P9、P5、P10、P12) 上检测到 7 个包括加性 QTL 和上位作用的基因区域,这些区域解释了大部分基因之间的差异。其中 5 个是与白粉病数量抗性相关的基因区域,而这 5 个中有 2 个 QTL 在人工和田间接种条件下都可检测到,而其他 QTL 是在不同环境下才能检测出来。同时用两种方差分析方法还检测出 P5 和 P10 染色体之间,以及 P2 染色体和一段不可转移的连锁群 HV1 之间有显著的上位作用。检测到的部分抗白粉病 QTL 和抗病毒基因、果色基因之间具有紧密连锁关系。

## 8 展望

辣椒抗白粉病的研究主要集中在病原菌的分离、不同辣椒材料对白粉病的抗性表现以及抗白粉病材料的筛选等方面,对辣椒抗白粉病育种等方面的研究还很欠缺,尤其是国内对辣椒白粉病的研究还较少。随着辣椒白粉病的为害日益严重,单纯的物理防治或化学防治会带来很多问题,一种有效的解决方法就是进行辣椒抗白粉病育种,因此辣椒抗白粉病的遗传与育种的研究与利用已势在必行。因此笔者认为,今后可从以下四个方面进行进一步深入研究:第一,进一步明确辣椒白粉病的发病机理,为白粉病防治打下基础;第二,建立国内辣椒白粉病的抗病性鉴定体系,为育

种工作打下基础;第三,明确主要抗病材料的抗性遗传规律,开发可用于辅助选择的分子标记;第四,开展辣椒抗病育种工作,在明确白粉病抗性机制的基础上将白粉病抗性转入育种材料,培育抗病的辣椒商业品种。

### 参考文献

- [1] 中华人民共和国农业部. 中国农业统计资料 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 318.
- [2] Felix M. Management of powdery mildew, *Leveillula taurica*, in greenhouse peppers [EB]. Crop Protection Factsheet, 2004: 3.
- [3] Correll J C, Gordon T R, Elliot V J. Host range, specificity, and biometrical measurements of *Leveillula taurica* in California [J]. Plant Disease, 1987, 71: 248 - 251.
- [4] de Souza V L, Café A C. Resistance to *Leveillula taurica* in the genus *Capsicum* [J]. Plant Pathology, 2003, 52: 613 - 619.
- [5] Velázquez-Valle R, Valle-García P. First report of powdery mildew of pepper in North-Central Mexico [J]. Plant Disease, 1999, 83: 302.
- [6] Damicone J P, Sutherland A J. First report of pepper powdery mildew caused by *Leveillula taurica* in Oklahoma [J]. Plant Disease, 1999, 83: 1072.
- [7] Lefebvre V, Daubeze A M, van der Voort J R, Peleman J, Bardin M, Palloix A. QTLs for resistance to powdery mildew in pepper under natural and artificial infections [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 107: 661 - 666.
- [8] Palti J. The *Leveillula* mildews [J]. The Botanical Review, 1988, 54 (4): 423 - 535.
- [9] Cerkauskas R F, Brown J, Ferguson G, Khosal S. First report of powdery mildew of greenhouse pepper caused by *Leveillula taurica* in Canada [J]. Plant Disease, 1999, 83: 781.
- [10] 李明远. 茄科蔬菜白粉病的发生与防治 [J]. 中国蔬菜, 2004 (6): 57 - 58.
- [11] 白滨, 胡冠芳. 甘肃省辣椒病害新纪录——辣椒白粉病 [J]. 甘肃农业科技, 2002 (7): 46.
- [12] 方德立, 贾菊生, 张丽, 方勇, 阎秀玲. 新疆辣椒病害一新纪录——辣椒白粉病 [J]. 新疆农业科学, 2002, 39 (1): 25 - 26.
- [13] Blat S F, Costa C P, Vencovsky R, Sala F C. Inheritance of reaction to *Leveillula taurica* (Lev.) Am. in *Capsicum annuum* L. [J]. Sci Agric (Piracicaba, Braz), 2005, 62 (1): 40 - 44.
- [14] Olsen M W, Oehler J, Rorabaugh P. Evaluation of fungicides for control of powdery mildew of greenhouse pepper [G]//Byrne D N, Baciewicz P. 2001 Vegetable Report College of Agriculture & Life Sciences, The University of Arizona, 2001.
- [15] Malathrakis N E, Fanourakis M N. Studies on the biology of the fungus *Leveillula taurica* Lev. [R]. Phytopathologia Mediterranea, 2001, 40 (2): 186.
- [16] 郑建秋. 现代蔬菜病虫害鉴别与防治手册 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2004: 366 - 367.
- [17] 吕佩珂. 中国蔬菜病原原色图谱 [M]. 修订本. 北京: 中国农业出版社, 1998: 95.
- [18] 方中达. 中国农业植物病害 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1996: 495 - 496.

# 试探大白菜源流

安志信 孙德岭 赵宗武 孟庆良

**摘要** 对古、近代有关大白菜的文献试行勘校和补充。首次利用 AFLP 技术,通过聚类分析初步查明白菜类和芜菁亲缘关系不在同一类群;北方现有的几个大白菜品种和南方的黄芽白、黄秋白虽在同一类群但不属于同一亚群。在中青麻叶大白菜、四月慢小白菜的试验中  $F_2$  发生了严重的分离现象,不仅出现了“白苗”,还表现出多种亲本不具备的性状;自交  $F_3$  部分株系出现球叶顶部抱合的变异。

**关键词** 大白菜 演化 亲缘关系

大白菜栽培历史悠久,类型丰富,不仅是我国原产的特有蔬菜,而且早已传播到邻近国家,目前在欧美也有栽培。关于大白菜的起源、演变和发展在 20 世纪中国、日本两国学者都做了许多探讨,但个别之处尚有失偏颇。本文试从历史文献和近期有关方面的研究对其中有关问题进行探讨。

安志信,研究员,天津科润蔬菜研究所,300384, E-mail: zwmails@126.com

孙德岭,赵宗武,孟庆良,天津科润蔬菜研究所

收稿日期:2007-05-30;修回日期:2007-09-02

致谢:本文承中国农业大学张振贤教授及张平真先生审正,深表谢忱

## 1 对有关历史文献的探讨和补充

1.1 葑(藟)菘和菹的再释 李璠(1984年)、伊钦恒(1985年)和李家文(1962年)均认为葑是十字花科芸薹属蔬菜的总称,对此已基本形成共识,仅个别学者存有异议。葑最早见于《诗经》的《邶风》之《桑中》、《唐风》之《采芣》和《邶风》之《谷风》,距今大约 3 000 年。其中关于《谷风》的“采葑采菲,无以下体?德音莫违;及尔同死”有不同的解释。按《诗经译注》(袁梅著)的解释:这是一首弃妇诗,本诗以采葑者比喻丈夫,以葑、菲的地下肉质根(下体)比喻被弃妇人的内在品德。可以理解为人内在品德和葑菲的肉质根一样不是每都具有的,这是否可以把葑视为不同类型的混合体的佐证。

- [19] 中国科学院中国孢子植物志编辑委员会. 中国真菌志:第一卷 [M]. 北京:科学出版社,1987:161-163.
- [20] Chen S, Pilowsky M, Zacks J M. Resistance to *Leveillula taurica* mildew (= *Oidiopsis taurica*) in *Capsicum annuum* L. [J] Phytoparasitica, 1992, 20(4): 279-283.
- [21] Ayesuoffei E N. Formae speciales of *Leveillula taurica* infecting pepper and eggplant in Ghana [J] Tropical Agriculture, 1989, 66: 355-360.
- [22] Huang C C, Biesheuvel J, Lindhout P, Niks R E. Host range of *Oidium lycopersici* occurring in the Netherlands [J] European Journal of Plant Pathology, 2000, 106: 465-473.
- [23] Koichi K, Yoshinori M, Kazumi M, Takeshi S, Koji K, Tenuo N, Kiyotsugu O, Shin-ichi K, Kengo N, Susumu T, Hideyoshi T. Morphological and molecular characterization for a Japanese isolate of tomato powdery mildew *Oidium neolyopersici* and its host range [J] The Phytopathological Society of Japan, 2003, 69: 176-185.
- [24] Milton L, Lima P, Lopes C A, Caf   F A C. Estabilidade da resist  ncia de *Capsicum* spp. ao o  dio em telado e casa de vegeta  o (abstract) [J] Fitopatol Bras, 2004, 29(5): 519-525.
- [25] Ullasa B A, Rawal R D, Singh D P, Joshi M C. Reaction of sweet pepper genotypes to anthracnose, *Cercospora* leaf spot and powdery mildew [J] Plant Disease, 1981, 65: 600-601.
- [26] Daubeze A M, Hennart J W, Palloix A. Resistance to *Leveillula taurica* in pepper (*Capsicum annuum*) is oligogenically controlled and stable in Mediterranean regions [J] Plant Breeding, 1995, 114: 327-332.
- [27] Desphande A, Anand N, Pathak C S, Sridhar T S. New sources of powdery mildew resistance in *Capsicum* species [J] Capsicum Newsletter, 1985, 65: 75-76.
- [28] Daubeze A M, Pochard E, Palloix A. Inheritance of resistance to *Leveillula taurica* and relation to other phenotypic characters in the haploid progeny issued from an African pepper line [C] // V II Meeting on Genetics and Breeding on *Capsicum* and Eggplant, Kragujevac, Yugoslavia, 1989: 229-232.
- [29] B lat S F, Costa C P, Vencovsky R, Sala F C. Rea  o de acessos de piment  o e pimentas ao o  dio (*Oidiopsis taurica*) (abstract) [J] Horticultura Brasileira, 2005, 23(1): 72-75.