

加拿大豌豆品种(系)抗白粉病表型和基因型鉴定

付海宁^{1,2}, 孙素丽², 朱振东², 段灿星², 杨晓明^{1,3}

(¹甘肃农业大学生命科学技术学院, 兰州 730070; ²中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081; ³甘肃农业科学院作物所, 兰州 730070)

摘要:对 36 个引自加拿大的豌豆品种(系)进行抗白粉病表型和标记基因型鉴定, 明确了豌豆品种 Cooper 和 Tara 白粉病抗性位点基因。苗期接种了 2 个不同地理来源的豌豆白粉病菌分离物, 32 个品种(系)对 2 个分离物均表现为免疫; 品系 MP1818-2 对云南白粉菌分离物 EPYN 免疫, 但对北京分离物 EPBJ 感病; 其余 3 个品种对 2 个分离物均感病。4 个与豌豆抗白粉病基因 *er1* 连锁的 SCAR 标记将 36 个豌豆品种(系)区分为 5 个标记基因型。与野生型 *PsMLO1* 基因序列比较发现, 豌豆品种 Cooper 和 Tara 的 *PsMLO1* 候选基因均在 680 bp 处发生 C 变 G 的单核苷酸突变。

关键词:豌豆; 白粉病; 抗病性; 标记基因型; *er1*

Phenotypic and Genotypic Identification of Powdery Mildew Resistance in Pea Cultivars or Lines from Canada

FU Hai-ning^{1,2}, SUN Su-li², ZHU Zhen-dong², DUAN Can-xing², YANG Xiao-ming^{1,3}

(¹College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070;

²Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/The National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081; ³Crop Institute, Gansu Academy of Agriculture Sciences, Lanzhou 730070)

Abstract: The phenotype and genotype of 36 pea cultivars or lines introduced from Canada were identified for their resistance to powdery mildew. The allele of powdery mildew resistance gene *er1* locus in cultivars Cooper and Tara were investigated. All tested cultivars or lines were inoculated by two powdery mildew isolates from different geographical origins in seedling stage, respectively. Thirty-two cultivars or lines were immune to the two isolates, line MP1818-2 was immune to isolate EPYN and susceptible to isolate EPBJ, whereas 3 cultivars were susceptible to the two isolates. Five marker-genotypes were identified in the 36 cultivars or lines by 4 SCAR markers linked to *er1*. Sequence analysis revealed that the candidate gene *PsMLO1* both in Cooper and Tara contained a single nucleotide mutation which G replaced C in *PsMLO1* gene at 680 bp site.

Key words: *Pisum sativum*; powdery mildew; resistance; marker genotype; *er1*

豌豆是世界上重要的食用作物, 而且还可以用作饲料或绿肥。在食用豆类作物中, 全球干豌豆产量位居第二。我国是世界第一大菜用豌豆生产国, 同时也是第三大干豌豆生产国 (FAOSTAT 数据,

2011)。豌豆生产受多种生物和非生物因素的制约, 其中豌豆白粉病是严重影响豌豆生产的重要病害之一。豌豆白粉病是由专性寄生真菌豌豆白粉菌 (*Erysiphe pisi*) 引起的世界性气传性病害, 在适宜气

收稿日期: 2014-01-05 修回日期: 2014-03-02 网络出版日期: 2014-08-07

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20140807.1021.014.html>

基金项目:国家现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-09); 作物种质资源保护子项目 (NB2010-2130135-25-14); 国家自然科学基金 (31160304); 中国农业科学院科技创新工程项目

第一作者主要从事豌豆资源鉴定评价研究。E-mail: a27145074@163.com

通信作者: 朱振东, 主要从事豆类病害及抗病性研究。E-mail: zhuzhendong@caas.cn

杨晓明, 主要从事蚕豆、豌豆遗传育种研究。E-mail: yangxm04@hotmail.com

候条件下流行速度很快,常常导致豌豆产量损失和商品性及品质降低^[1]。白粉菌的侵染导致豌豆单株荚数、荚粒数、株高、主茎节数减少,同时种子变为褐色,一般可造成 25%~50% 的产量损失,严重发病的感病品种损失可达 80% 以上^[2-3]。

在生产中,常常采用杀菌剂进行豌豆白粉病的防治^[1,3-4]。但是,农药的大量使用,导致豌豆生产成本增加、环境污染和病原菌产生抗药性,并影响食品安全^[1,5]。因此,种植抗性品种是最经济、环保、有效的豌豆白粉病防治措施^[1]。目前,国外已鉴定了 3 个豌豆白粉病抗性基因,即 *er1*、*er2* 和 *Er3*^[6-8]。*er1* 基因位于豌豆遗传连锁图谱第 VI 连锁群上^[9-10],对白粉病的抗性由与大麦白粉病感病基因 *MLO* 同源的豌豆 *PsMLO1* 基因功能丧失而产生,因此具有持久抗性^[11-13]。*er1* 表现完全抗性,已被广泛应用于欧洲、北美洲、澳大利亚及印度的豌豆育种^[14-16]。自从 1948 年 *er1* 被秘鲁育种家发现以来^[6],该基因在自然条件下很少有抗性丧失的报道,只是最近在意大利局部地区发现 *er1* 抗性被白粉病菌克服^[17]。*er2* 被定位在豌豆遗传连锁图谱第 III 连锁群上^[18],其抗性不稳定,易受地域、温度、叶龄的影响,并且只有叶片表现抗性而茎蔓仍然感病^[19],该基因只在豌豆种质 JI2480 报道,没有应用到育种中^[14]。*Er3* 是最近在豌豆野生种(*Pisum fulvum*)中发现的一个显性抗性基因。目前该基因经有性杂交已成功转育到栽培豌豆中^[8],并开发了 SCARs 标记^[20],但是该基因在豌豆遗传连锁图谱上的位置迄今还未有报道。

加拿大是世界上最大的豌豆生产国,豌豆抗白粉病一直是最主要的育种目标,现已育成大量抗白粉病品种,并在生产中应用^[21]。近年来我国从加拿大引进了一些豌豆品种(系)。本研究目的是鉴定从加拿大引进的豌豆品种(系)对我国不同生态区豌豆白粉菌的抗性表现,用与 *er1* 紧密连锁的分子标记鉴定这些品种(系)的标记基因型,并鉴定 2 个加拿大主要栽培品种 Cooper 和 Tara 的 *er1* 座位等位基因,以期对这些品种(系)在我国快速、有效利用奠定基础。

1 材料与方法

1.1 豌豆资源及豌豆白粉菌

36 个引自加拿大的豌豆品种(系)由甘肃省农业科学院作物所和中国农业科学院作物科学研究所提供,其中 Tara 和 Cooper 为已知含有 *er1* 基因品

种。感病对照品种坝豌豆 6 号由张家口市农业科学院徐东旭副研究员提供。豌豆白粉病菌分离物 EPBJ 和 EPYN 分别从北京市和云南省采集,隔离条件下分别用坝豌豆 6 号植株活体保存在光照培养箱中,培养温度为 10 ℃,每天辅以 14 h 的弱光照。用于抗性鉴定的接种体在坝豌豆 6 号幼苗上繁殖,接种后置于 18~22 ℃ 温室培养 10~12 d。

1.2 抗性鉴定

将 36 个豌豆品种(系)及感病对照品种坝豌豆 6 号种植在装有蛭石的 250 mL 纸杯中,每杯播种 5 粒,每品种(系)重复 3 次。播种后,置于 18~20 ℃ 的温室培养,当豌豆植株第 4 节叶片平展时,用手拂法将接种体分生孢子均匀抖落到豌豆幼苗上,然后置于 18~22 ℃ 温室培养。接种后 10 d,当感病品种坝豌豆 6 号充分发病后进行病情调查。病情分级采用 0~4 级分级标准,0 级:无病害;1 级:绿色叶面有少量的白色病斑;2 级:病斑面积小于叶面面积的 1/2;3 级:病菌侵染大部分叶面只能看到少部分透绿叶面;4 级:病菌几乎布满整个叶面。抗性评价标准为:0 级为免疫;1 级和 2 级为抗病;3 级和 4 级为感病^[22]。表现为免疫和抗病的品种(系)进行重复鉴定。

1.3 豌豆资源 *er1* 标记基因型鉴定

每个豌豆品种(系)分别取等量 5 株幼叶,利用 CTAB 法提取基因组 DNA^[23],用与豌豆白粉病抗病基因 *er1* 连锁的 SCAR 标记 ScOPD10-650 和 ScOPE16-1600,以及与 *er1* 相引相(coupling phase)连锁的 SCAR 标记 ScOPX04-880 和 ScOP18-1200 进行 PCR 扩增^[9,24-25]。ScOPD10-650、ScOPE16-1600、ScOPX04-880 和 ScOP18-1200 扩增的目标片段分别为 650 bp、1600 bp、880 bp 和 1200 bp,标记详细信息见表 1。PCR 反应体系为 25 μL,其中含有模板基因组 DNA 100 ng、5 μmol/L 的上下游引物各 2.5 μL、2.5 mmol/L dNTPs 2 μL、5 × PrimeSTAR Buffer(含 Mg²⁺ 2 mmol/L)5 μL、2.5 U Taq 聚合酶 0.25~0.5 μL。PCR 扩增程序为 94 ℃ 预变性 4 min;94 ℃ 变性 30 s,54~71 ℃ 退火 30 s,72 ℃ 延伸 2 min,40 次循环;72 ℃ 延伸 10 min。用 150 V 恒压 1.5% 琼脂糖凝胶电泳检测 PCR 产物。根据 PCR 产物结果统计标记基因型,利用 NTSYS-cp ver. 2.11 软件对标记基因型数据进行聚类分析。

1.4 Cooper 和 Tara 的 *PsMLO1* 候选基因序列分析

用 RNAPrep 植物总 RNA 提取试剂盒(离心柱型,天根生化)提取 Cooper 和 Tara 的总 RNA。用

BioRT 逆转录扩增试剂盒(两步法)合成 Cooper 和 Tara 的 mRNA 第一条链 cDNA,用 *PsMLO1* 特异性引物进行 PCR 扩增^[11-12],*PsMLO1* 特异性引物信息详见表 1。PCR 产物送华大基因公司测序,获得序列利用 ClustalX2 软件与野生型豌豆 *PsMLO1* 序列(FJ463618)进行比对分析。

表 1 用于 *erl* 检测的分子标记和 cDNA 扩增的 *PsMLO* 特异性引物

Table 1 Molecular markers detecting *erl* and *PsMLO* specific primers amplifying *erl* cDNA

引物 Primer	引物序列 Primer sequence	退火温度(℃) T _m	遗传距离(cM) Genetic distance	参考文献 Reference
ScOPD10-650 ^a	F-GGTCTACACCTAAACAGTGTCCGT R-GGTCTACACCTCATATCTTGATGA	65	2.1	[9][24]
ScOPE16-1600 ^a	F-GGTGACTGTGGAATGACAAA R-GGTGACTGTGACAATTCCAG	67	4 ± 2	[24]
ScOP018-1200 ^a	F-CCCTCTCGCTATCCAATCC R-CCTCTCGCTATCCGGTGTG	66	0	[24]
ScOPX04-880 ^a	F-CCGCTACCGATGTTATGTTTG R-CCGCTACCGAACTGGTTGGA	65.5	0.6	[25]
PsMLO-GW ^b	F-GGGGACAAGTTTGTACAAAAAAGCAG GCTACATAATGGCTGAAGAGGGAGTT R-GGGGACCACTTTGTACAAGAAAGCTG GGTCATTGCTCCCTAAGTGCGC	71		[11]
PsMLO1 ^b	F-AAAATGGCTGAAGAGGGAGTT R-TCCACAAATCAAGCTGCTACC	54		[12]

^a:用于 *erl* 检测的标记;^b:用于 *erl* cDNA 扩增的 *PsMLO* 特异性引物
^a:Molecular markers for detection of *erl* ,^b:*PsMLO* specific primers amplifying *erl* cDNA

2 结果与分析

2.1 抗性表型鉴定

用豌豆白粉菌北京分离物 EPBJ 和云南分离物 EPYN 分别接种 36 个豌豆品种(系)和感病对照品种坝豌 6 号。10 d 后,坝豌 6 号叶面和茎秆布满菌丝体和分生孢子,发病程度达到 4 级,表现为感病。在鉴定的 36 个品种(系)中,已知含有 *erl* 座位等位基因品种 Cooper 和 Tara 对 2 个分离物均表现为免疫反应,地上部分无白粉菌菌丝体和分生孢子产生,

无过敏性坏死斑,病级为 0,表明这 2 个品种所含有 *erl* 等位基因能够有效抵抗我国白粉病菌侵染。其余 34 个品种(系)中,有 30 个品种(系)对 2 个分离物也均表现为免疫,接种后地上部分无任何病斑和枯死斑产生,病级为 0,表现为完全抗性。品系 MP1818-2 对分离物 EPJB 和 EPYN 的抗性反应不一致,接种分离物 EPJB,病级为 4,表现为感病;接种分离物 EPYN,无任何症状反应,表现为免疫。3 个品种 Carlera、Nitouehe-2 和 Senker 对 2 个分离物的病级为 4,均表现为感病(表 2)。

表 2 36 个豌豆品种(系)对 2 个白粉菌分离物的反应

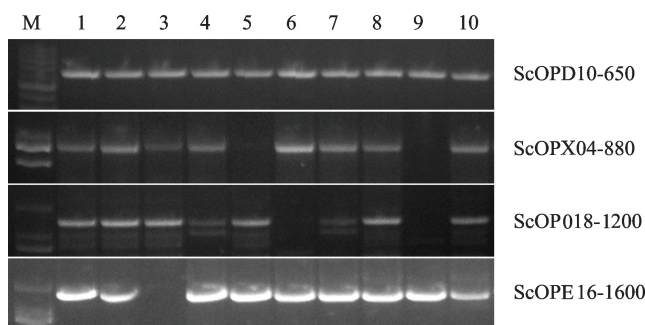
Table 2 Reactions of thirty-six pea cultivars or lines to *Erysiphe pisi* isolate EPBJ and EPYN

品种(系) Cultivar or lines	抗性反应 Resistance reaction	
	EPBJ	EPYN
MP1807、MP1808、MP1811、MP1814、MP1818-1、MP1820、MP1835、P9610041、P9612020、P9616062、P961609、P9623128、P9625024、P9625033、P9667023、P9674076、P9674076-1、P9900111-2、P9901717-1、P9901715-2、P9901717-2、P9902402、P9903004、P9903816、P9903819、P9904001-1、P9904001-2、P990831、P990831-2、Cooper、Hahdl、Tara	I	I
MP1818-2	S	I
Carlera、Nitouehe-2、Senker	S	S

I:免疫;S:感病
I:Immune,S:Susceptible

2.2 标记基因型鉴定

用与豌豆抗白粉病基因 *erl* 连锁的 4 个 SCAR 标记 ScOPD10-650、ScOPE16-1600、ScOPX04-880 和 ScOP018-1200 对 36 个品种(系)进行鉴定。图 1 为 4 个标记在部分豌豆品种(系)中的扩增结果。分别有 36 个和 35 个品种(系)含有 *erl* 互斥相连锁标记 ScOPD10-650 和 ScOPE16-1600, 相引相连锁标记 ScOPX04-880 和 ScOP018-1200 分别在 32 个和 28 个品种(系)中存在。4 个分子标记将 36 个品种(系)区分为 5 个标记基因型(图 2)。标记基因型 A 包括 MP1807、MP1811、MP1814、MP1818-1、P9610041、P9612020、P9616062、P961609、P9667023、P9674076、P9900111-2、P9901717-1、P9901715-2、P9901717-2、P9902402、P9903004、P9903816、P990831、P990831-2、Hahdl、Nitouche-2、Senker、P9625033 和 Tara 共 24 个品种(系), 4 个标记在这些品种(系)中均扩增出目标片段。标记基因型 B 包括 MP1808、MP1820、MP1835、P9625024、P9903819、P9904001-2 和 Carlera 共 7 个品种(系), 含有标记 ScOPD10-650、ScOPE16-1600 和 ScOPX04-880。标记基因型 C 只包括品系 MP1818-2, 标记 ScOPD10-650、ScOPX04-880 和 ScOP018-1200 有扩增。标记基因型 D 包括



M: DNA 分子量标记 100 bp DNA Ladder 用于标记 ScOPD10-650 检测, DL2000 用于标记 ScOPX04-880、ScOP018-1200 和 ScOPE16-1600 检测; 1~10: 豌豆品种(系) MP1811、P9610041、MP1818-2、P9667023、Cooper、Carlera、P9903004、Hahdl、P9674076-1 和 Senker
M: 100 bp DNA Ladder used to detect marker ScOPD10-650, DL2000 used to detect markers ScOPX04-880, ScOP018-1200, and ScOPE16-1600, Lane 1-10: Pea cultivars or lines MP1811, P9610041, MP1818-2, P9667023, Cooper, Carlera, P9903004, Hahdl, P9674076-1, and Senker

图 1 4 个与豌豆抗白粉病基因 *erl* 连锁的 SCAR 标记在部分豌豆品种中的扩增结果

Fig. 1 PCR results in partial pea cultivars or lines amplified by 4 SCAR markers linked to the powdery mildew resistant gene *erl*

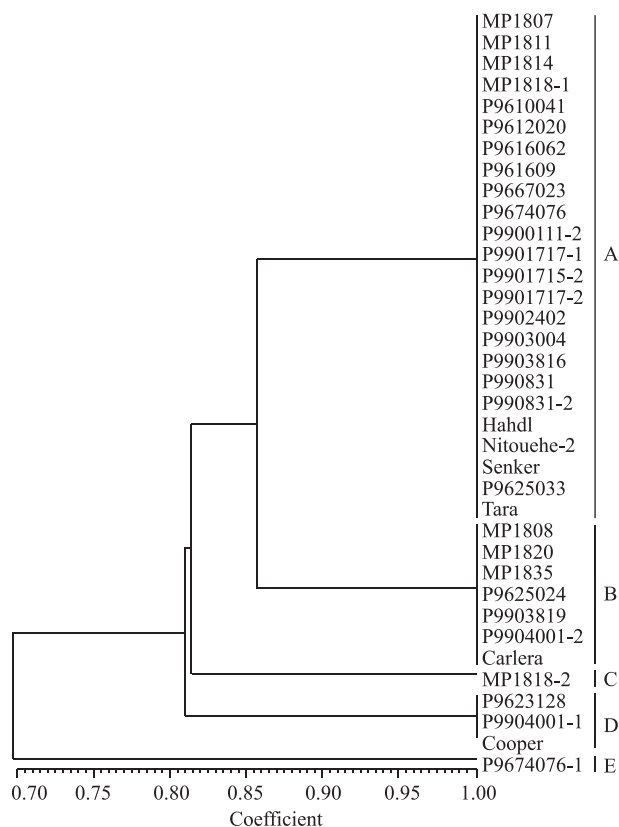


图 2 基于 4 个 *erl* 基因连锁标记的 36 个豌豆品种(系)的聚类分析

Fig. 2 Cluster analysis of 36 pea cultivars or lines based on 4 markers linked to *erl* locus

P9623128、P9904001-1 和 Cooper 共 3 个品种(系), 标记 ScOPD10-650、ScOPE16-1600 和 ScOP018-1200 能够扩增出目标片段。标记基因型 E 只包括品系 P9674076-1, 只有标记 ScOPD10-650 和 ScOPE16-1600 扩增。

2.3 Cooper 和 Tara *PsMLO1* 候选基因序列分析

通过 RT-PCR、*PsMLO1* 特异性扩增和序列测定, 分别获得 Cooper 和 Tara 的 *PsMLO1* 候选基因全长 cDNA 序列, 其长度与野生型 *PsMLO1* 基因 cDNA 序列(KC466597)相同, 均为 1725 bp。与野生型序列比对发现, Cooper 和 Tara 的 *PsMLO1* cDNA 同源序列均在 680 bp 处发生碱基颠换, 即野生型中的 C 在 Cooper 和 Tara 中被 G 置换(图 3)。Cooper 和 Tara 这一碱基的突变导致一个终止密码子(TGA)产生, 预测导致 *PsMLO1* 蛋白质翻译提前终止。该结果与已知抗白粉病豌豆资源 Mexique 4(JI 1559)一致, Mexique 4 抗白粉病 *erl* 座位等位基因被鉴定为 *erl-I*^[11]。


```

PsMLO1 AATTTTATAATGATCCTGAGAGGTTTAGGTTTGCAAGGGACACAACATTT 648
Tara AATTTTATAATGATCCTGAGAGGTTTAGGTTTGCAAGGGACACAACATTT 602
Cooper AATTTTATAATGATCCTGAGAGGTTTAGGTTTGCAAGGGACACAACATTT 638

PsMLO1 GGAAGAAGGCACCTTGAGCATGTGGGCTCAGTACCTATTTTGTATGGAT 698
Tara GGAAGAAGGCACCTTGAGCATGTGGGCTCAGTACCTATTTTGTATGGAT 652
Cooper GGAAGAAGGCACCTTGAGCATGTGGGCTCAGTACCTATTTTGTATGGAT 688

PsMLO1 TGTTAGCTTCTTCAGACAATTCCTTGGATCTATCAGTAGAGTTGATTATA 748
Tara TGTTAGCTTCTTCAGACAATTCCTTGGATCTATCAGTAGAGTTGATTATA 702
Cooper TGTTAGCTTCTTCAGACAATTCCTTGGATCTATCAGTAGAGTTGATTATA 738

```

方框区为突变位点

Mutation site is boxed

图3 部分 *PsMLO1* 编码序列与豌豆品种 Tara 和 Cooper 中鉴定的 *PsMLO1* cDNA 同源区域的多重比对

Fig.3 Multiple nucleotide sequence alignment among partial *PsMLO1* coding sequence and homologous regions of the two *PsMLO1* cDNA sequences identified in the cultivars Tara and Cooper

3 讨论

加拿大、澳大利亚、印度和一些欧盟国家在豌豆种质资源的抗白粉病筛选、抗性基因的发掘、分子标记与遗传作图及抗病品种选育方面已取得重要进展,利用抗病品种防治豌豆白粉病在这些国家已取得极大成功^[14-16]。然而,我国豌豆白粉病抗性研究不多。1986-1989年彭化贤等^[26-27]在田间采用自然发病与人工接种相结合的方法鉴定了国内外1400多份豌豆资源对白粉病的抗性,没有发现抗病资源。刘爱媛^[28]通过离体叶片抗性鉴定结合田间筛选发现2个国外引进豌豆品系表现为高抗白粉病。林成辉等^[29]对12个豌豆品种进行田间抗白粉病筛选,发现几个抗病性较好的品种,但没有发现高抗品种。曾亮等^[30]于2009-2011年连续3年对国内外535份豌豆资源进行白粉病抗性田间自然鉴定,仅筛选出1个高抗品种和17个中抗资源。2012年王仲怡等^[22]在温室对396份国内外豌豆资源进行苗期抗白粉病接种鉴定,筛选出了66份免疫或抗病资源,但大部分抗性资源来源于美国、澳大利亚等国,只是在云南地方品种中发现了7份免疫资源。王仲怡等^[22]研究表明,国外引进豌豆抗白粉病资源可作为改良我国豌豆品种白粉病抗性的抗源。目前,云南省农业科学院利用国外抗白粉病资源作为抗源已选育出抗白粉病豌豆品种云豌8号和云豌21号。本研究对36个引自加拿大的豌豆品种(系)进行抗白粉病筛选,发现32个品种(系)对白粉病菌北京分离物和云南分离物免疫,印证了加拿大豌豆抗白粉病育种成就。

王仲怡等^[22]用4个与 *erl* 连锁的 SCAR 标记将

66份豌豆抗性资源鉴定为13个标记基因型,本研究用相同的标记将33个抗性品种(系)鉴定为5个标记基因型,而且3个感病品种的标记基因型分别与抗性品种(系)的相同。这表明利用这些连锁标记不能有效地鉴定 *erl* 基因。导致这种矛盾结果的原因是, *erl* 源于白粉病感病基因 *PsMLO1* 的突变, *PsMLO1* 基因不同位点的有义突变导致不同 *erl* 等位基因的产生^[11-13]。因此,由于 *erl* 基因作图研究材料的不同,获得的 *erl* 连锁标记及遗传距离不尽相同^[9-10,24-25,31-33],这些标记不是功能基因标记,不能有效地用于豌豆抗性资源的 *erl* 基因鉴定。这一结果已被研究者证明,如 K. R. Tiwari 等^[24]利用在豌豆品种 Slow 开发的 *erl* 连锁标记 ScOPD10-650 鉴定11个抗白粉病和4个感白粉病的加拿大豌豆品种时,发现该标记在14个品种中扩增出大小相似的片段,且抗、感品种扩增片段的序列没有差异。尽管用连锁标记不能有效鉴定豌豆资源 *erl* 基因,但标记基因型鉴定可以明确豌豆抗白粉病资源的遗传多样性,有利于多样化抗源的选择,以便在培育豌豆抗白粉病品种的同时拓宽豌豆品种的遗传基础。

豌豆品种 Tara 是1978年加拿大育成品种,该品种高产、抗白粉病和锈病^[34-35],对褐斑病具耐病性^[36]。K. R. Tiwari 等^[2]研究了 Tara 对白粉病的抗性遗传,发现其抗性由隐性单基因 *erl* 控制。Cooper 是荷兰育种家选育的高产、抗白粉病、抗倒伏半无叶豌豆品种,含有 *erl* 基因^[37],2005年获准在加拿大种植^[38]。在本研究中,发现这2个品种对我国2个豌豆白粉菌免疫,并通过 *erl* 座位基因序列分析明确其抗白粉病基因为 *erl-1* 等位基因,研究结果为这2个豌豆品种的有效利用奠定了基础。

参考文献

- [1] Fondevilla S, Rubiales D. Powdery mildew control in pea. A review[J]. Agron Sustain Dev, 2012, 32(2): 401-409
- [2] Tiwari K R, Penner G A, Warkentin T D. Inheritance of powdery mildew resistance in pea[J]. Can J Plant Sci, 1997, 77(3): 307-310
- [3] Warkentin T D, Rashid K Y, Xue A G. Fungicidal control of powdery mildew in field pea[J]. Can J Plant Sci, 1996, 76(4): 933-935
- [4] 王昶, 杨晓明, 陆建英, 等. 4种杀菌剂对豌豆白粉病的防效初探[J]. 中国植保导刊, 2011, 31(6): 45-46
- [5] 杨璐, 周益林, 段霞瑜, 等. 2011年我国主要麦区小麦白粉病菌群体对三唑酮和苯锈啉的敏感性[J]. 植物病理学报, 2013, 43(4): 430-434
- [6] Harland S C. Inheritance of immunity to mildew in Peruvian forms of *Pisum sativum*[J]. Heredity, 1948, 2(2): 263-269
- [7] Heringa R J, Norel A, Tazelaar M F. Resistance to powdery mildew (*Erysiphe polygoni* DC) in peas (*Pisum sativum* L.) [J]. Euphytica, 1969, 18(2): 163-169

- [8] Fondevilla S, Torres A M, Moreno M T, et al. Identification of a new gene for resistance to powdery mildew in *Pisum fulvum*, a wild relative of pea[J]. *Breeding Sci*, 2007, 57(2):181-184
- [9] Timmerman G M, Frew T J, Weeden N F, et al. Linkage analysis of *er-1*, a recessive *Pisum sativum* gene for resistance to powdery mildew fungus (*Erysiphe pisi* DC) [J]. *Theor Appl Genet*, 1994, 88(8):1050-1055
- [10] Ek M, Eklund M, Von Post R, et al. Microsatellite markers for powdery mildew resistance in pea [J]. *Hereditas*, 2005, 142(2005):86-91
- [11] Humphry M, Reinstädler A, Ivanov S, et al. Durable broad-spectrum powdery mildew resistance in pea *er1* plants is conferred by natural loss of function mutations in *PsMLO1* [J]. *Mol Plant Pathol*, 2011, 12(9):866-878
- [12] Pavan S, Schiavulli A, Appiano M, et al. Pea powdery mildew *er1* resistance is associated to loss-of-function mutations at a *MLO* homologous locus [J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 123(8):1425-1431
- [13] Santo T, Rashkova M, Alabaca C, et al. The ENU-induced powdery mildew resistant mutant pea (*Pisum sativum* L.) lines S (*er1mut1*) and F (*er1mut2*) harbour early stop codons in the *PsMLO1* gene[J]. *Mol Breeding*, 2013, 32(3):723-727
- [14] Ghafoor A, McPhee K. Marker assisted selection (MAS) for developing powdery mildew resistant pea cultivars [J]. *Euphytica*, 2012, 186(3):593-607
- [15] Rubiales D, Fernandez-Aparicio M, Moral A, et al. Disease resistance in pea (*Pisum sativum* L.) types for autumn sowings in Mediterranean environments[J]. *Czech J Genet Plant*, 2009, 45(4):135-142
- [16] Liu S M, O'Brien L, Moore S G. A single recessive gene confers effective resistance to powdery mildew of field pea grown in northern New South Wales[J]. *Anim Prod Sci*, 2003, 43(4):373-378
- [17] Lahoz E, Carrieri R, Parisi B, et al. Overcoming of the resistance in resistant genotypes of dry pea (*Pisum sativum*) by an isolate of *Erysiphe pisi* in Italy[J]. *J Plant Pathol*, 2013, 95(1):171-176
- [18] Katoch V, Sharma S, Pathania S, et al. Molecular mapping of pea powdery mildew resistance gene *er2* to pea linkage group III[J]. *Mol Breeding*, 2010, 25(2):229-237
- [19] Fondevilla S, Carver T L W, Moreno M T, et al. Macroscopic and histological characterisation of genes *er1* and *er2* for powdery mildew resistance in pea[J]. *Eur J Plant Pathol*, 2006, 115(3):309-321
- [20] Fondevilla S, Rubiales D, Moreno M T, et al. Identification and validation of RAPD and SCAR markers linked to the gene *Er3* conferring resistance to *Erysiphe pisi* DC in pea[J]. *Mol Breeding*, 2008, 22(2):193-200
- [21] Ondřej M, Dostálová R, Hýbl M, et al. Utilization of afile types of pea (*Pisum sativum* L.) resistant to powdery mildew (*Erysiphe pisi* DC.) in the breeding programs[J]. *Plant Soil Environ*, 2003, 49(11):481-485
- [22] 王仲怡, 包世英, 段灿星, 等. 豌豆抗白粉病资源筛选及分子鉴定[J]. *作物学报*, 2013, 39(6):1030-1038
- [23] Porebski S, Bailey L G, Baum B R. Modification of a CTAB DNA extraction protocol for plants containing high polysaccharide and polyphenol components[J]. *Plant Mol Biol Rep*, 1997, 15(1):8-15
- [24] Tiwari K R, Penner G A, Warkentin T D. Identification of coupling and repulsion phase RAPD markers for powdery mildew resistance gene *er-1* in pea[J]. *Genome*, 1998, 41:440-444
- [25] Srivastava R K, Mishra S K, Singh K, et al. Development of a coupling-phase SCAR marker linked to the powdery mildew resistance gene *er1* in pea (*Pisum sativum* L.) [J]. *Euphytica*, 2012, 186(3):855-866
- [26] 彭化贤, 姚革, 贾瑞林, 等. 豌豆抗白粉病资源鉴定研究[J]. *西南农业大学学报*, 1991, 13(4):384-386
- [27] 彭化贤, 姚革, 贾瑞林, 等. 我国豌豆地方品种抗白粉病性的研究[J]. *植物病理学报*, 1993, 23(1):62
- [28] 刘爱媛. 豌豆离体叶片鉴定白粉病抗性方法[J]. *植物保护学报*, 2002, 29(2):119-123
- [29] 林成辉, 唐乐尘, 倪伟健, 等. 不同豌豆品种对白粉病的抗性特点与防治对策[J]. *中国蔬菜*, 2002(6):37-38
- [30] 曾亮, 李敏权, 杨晓明. 豌豆种质资源白粉病抗性鉴定[J]. *草原与草坪*, 2012, 32(4):35-38
- [31] Janila P, Sharma B. RAPD and SCAR markers for powdery mildew resistance gene *er1* in Pea [J]. *Plant Breeding*, 2004, 12(2):271-274
- [32] Pereira G, Marques C, Ribeiro R, et al. Identification of DNA markers linked to an induced mutated gene conferring resistance to powdery mildew in pea (*Pisum sativum* L.) [J]. *Euphytica*, 2010, 171(3):327-335
- [33] Nisar M, Ghafoor A. Linkage of a RAPD marker with powdery mildew resistance *er1* gene in *Pisum sativum* L. [J]. *Russ J Genet*, 2011, 47(3):300-304
- [34] Ali-Khan S T. Tara field peas[J]. *Can J Plant Sci*, 1978, 58(4):1123-1124
- [35] Xue A G, Warkentin T D. Reactions of field pea varieties to three isolates of *Uromyces fabae*[J]. *Can J Plant Sci*, 2002, 82(1):253-255
- [36] Zimmer R C, Sabourin D. Determining resistance reactions of field pea cultivars at the seedling stage to *Mycosphaerella pinodes*[J]. *Phytopathology*, 1986, 76(9):878-881
- [37] Ondřej M, Dostálová R, Odstrčilová L. Response of *Pisum sativum* germplasm resistant to *Erysiphe pisi* to inoculation with *Erysiphe bacumleri*, a new pathogen of peas[J]. *Plant Prot Sci*, 2005, 41(3):95-103
- [38] Warkentin T D, Vandenberg A, Tar'an B, et al. CDC Pluto small green field pea[J]. *Can J Plant Sci*, 2012, 92(1):215-216

欢迎订阅 2015 年《山西农业科学》

《山西农业科学》是山西省农业科学院主办的大农业学术性期刊(中国科技核心期刊),主要栏目有:宏观农业、调查研究、生物技术、遗传育种、耕作栽培、生理生化、资源与环境、植物保护、畜牧兽医、水产渔业、贮藏与加工、信息技术、文献综述等。主要读者对象为:农业研究机构科研人员、农业院校师生、涉农部门农业技术推广工作者。

月刊,大 16 开本,96 页。每期定价 8.00 元,全年 96.00 元。国内统一刊号 CN14-1113/S,邮发代号 22-24。

地址:(030006)太原市长风街 2 号

电话:0351-7089783

E-mail:sxnykx@126.com