

梨黑星病研究进展

刘 成¹, 李俊才¹, 许雪峰², 王 忆², 李天忠², 韩振海²

(1. 辽宁省果树科学研究所, 辽宁 熊岳 115009; 2. 中国农业大学园艺植物研究所, 北京 100094)

摘 要: 从梨黑星病(*Venturia nashicola*)病原菌、发病条件、抗病机制、抗性遗传等方面对梨黑星病的研究进展进行了系统综述。梨黑星病的病原菌有 2 种, 侵染中国梨的为纳雪黑星菌(*Venturia nashicola* Tanak et Yamamoto), 侵染西洋梨的为梨黑星菌(*Venturia pirina* Aderh); 梨对黑星病的抗性呈显性遗传, 抗病性对感病性为显性; 目前, 梨树对梨黑星病的抗性机理尚不清楚; 通过分子标记标记出的抗梨黑星病基因 *Vnk*, 和 *Vf* 一样均在第 1 连锁群; 通过多种育种手段已培育出一些抗梨黑星病品种并在生产中得以推广应用。

关键词: 梨; 黑星病; 抗病性

中图分类号: S 436.612.1⁺3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2009)06-0119-06

梨在世界上所有温带地区都有栽培, 也是我国广泛种植的主要果树树种之一, 资源丰富, 栽培历史悠久。据联合国粮农组织(FAO)统计数据, 2006 年世界水果收获面积为 5 142.1 万 hm^2 , 产量为 52 649.6 万 t, 其中, 梨收获面积约为 167.0 万 hm^2 , 产量为 1 954.0 万 t, 分别占世界各类水果收获面积的 3.2% 和产量的 3.7%。2006 年中国梨收获面积为 118.84 万 hm^2 , 产量 1 198.8 万 t, 分别占世界梨收获面积和产量的 71.2% 和 61.4%。

梨病害一直是限制梨产业发展的主要因子之一。黑星病(又称疮痂病、雾病)是世界范围内的一种梨重要病害, 在北美发生程度严重, 而在危害我国梨树的 80 多种病害中, 普遍发生而又较为严重的同样首推梨树黑星病^[1]。梨树黑星病在我国南北梨产区均有发生, 尤以辽宁、河北、山东、陕西、河南、山西等梨产区危害严重。发病严重时, 不但引起早期大量落叶, 而且危害果实, 导致幼果畸形, 不能正常膨大; 同时病树第 2 年结果减少, 严重影响梨果的产量和质量, 造成重大经济损失。病害流行年份, 病叶率达 90%, 病果率达 50%~70%, 严重影响梨的优质高产^[2]。目前国内外学者在梨黑星病病原菌、生理小种、梨品种抗病性及抗病遗传规律等方面进行了较为深入的研究。现对梨黑星病研究的现状进行了概述。

1 梨黑星病研究现状

1.1 病原菌

第一作者简介: 刘成(1966-), 男, 农业推广硕士, 副研究员, 现从事梨育种及栽培方向研究工作。E-mail: stevedliu@hotmail.com。
通讯作者: 韩振海(1963-), 男, 博士, 教授, 现从事果树生理与分子生物学研究工作。E-mail: rschan@cau.edu.cn。
基金项目: 国家林业局专题资助项目(2006BAD01A1704-6)。
收稿日期: 2009-01-27

梨黑星病病菌与苹果黑星病 *Venturia inaequalis* 病菌 *Venturia pirina* Aderh 相似^[4]。日本的田中彰一和本省二^[1]研究认为, 危害梨的黑星病菌有 2 个种: 梨黑星菌(*Venturia pirina* Aderh)和纳雪黑星菌(*Venturia nashicola* Tanak et Yamamoto), 二者在形态和致病性方面都存在差异, 后者的分生孢子及子囊孢子均显著小于前者; 梨黑星菌只侵害西洋梨(*Pyrus communis* L.), 而纳雪黑星菌则侵害中国秋子梨(*P. ussuriensis* Maxim.)和日本梨(*P. pyrifolia* Nakai var. *culta* Nakai); 西洋梨并不感染纳雪黑星菌, Ishii 等^[5]和 Ishii 和 Yanase^[6]也证实了这一点。1988 年罗文华^[2]对我国梨黑星病病原及生物学特性进行了研究, 结果表明, 我国的梨黑星病菌无论是其有性、无性世代的形态特征, 还是其致病性均与 *V. nashicola* 相同, 而与 *V. pirina* 有显著差异, 因此将我国的梨黑星病菌归属于 *Venturia nashicola* Tanaka et Yamamoto。

同一品种在不同国家、不同地区抗病性产生变化, 除不同地区气候和栽培条件因素外, 最主要原因是病原菌存在不同生理小种分化; 品种抗病性与寄主本身的遗传性、形态结构及生理生化特性有关^[3]。Brown^[7]通过对栽植在不同地区同一组合的梨杂交实生苗感染梨黑星病情况调查发现, 同一品系的实生苗在不同地区感染黑星病的情况迥异, 据此他提出, 梨的黑星病菌存在不同的生理小种。Shabi 等^[8,9]在西洋梨栽培品种上发现 4 个梨黑星病(*Venturia pirina*)的生理小种, 在野生梨 *P. syriaca* 上发现 1 个生理小种。范燕萍和冷怀琼^[10]在不同地区的 5 个梨品种上采集了 6 个黑星菌, 单孢分离进行了研究, 认为我国的梨黑星菌存在生理分化。沈言章等^[11]从我国梨产区河北、江苏、浙江、台湾和四川等地不同梨品种上分离到的 12 个梨黑星菌(*Venturia nashi-*

cola)的单孢菌株,对田间抗病性不同的品种接种、致病力测定,结果表明,寄生在我国栽培梨上的黑星菌存在生理分化,供试的12个单孢菌株,初步划分为5个不同的致病类型。汤浩茹等^[12]用生物间遗传学的原理和方法对8个梨黑星菌单孢分离物与鸭梨、菊水梨等10个梨品种相互作用进行了分析,根据分离物与梨品种相互作用的抗感表现,可把8个梨黑星菌划分为5~6个不同类型。

1.2 发病条件

多数学者认为梨黑星病的发生与气候条件、梨类群和品种的抗病性有关^[3, 13-17]。

气候条件在梨树生长季节里,温湿条件可满足病菌侵染和病害发生的要求,降雨情况是影响病害发展的重要条件。梨黑星病菌的分生孢子和子囊孢子主要靠风雨传播^[18],降雨能促进黑星病斑产孢,5~7月多雨容易导致黑星病大流行。李知行^[19]的研究表明:连续降雨后梨黑星病分生孢子的数量很大,且其能通过气流传播。赵宗方等^[20]研究梨黑星病在长江中下游梨区危害情况后,认为梨黑星病5月中旬前期的为害程度与上年7月的降雨量呈极显著的正相关,与8月的降雨量呈显著相关。Li等^[17]对梨黑星病菌的研究表明,梨黑星病菌分生孢子最适生长温度为21℃、最适相对湿度为97%。

栽培条件对病害的发生、流行有明显影响。地势低洼、密度过大、主枝过多、通风不良以及负载过量树势衰弱、果园卫生状况较差发病较重。

梨不同品种之间抗病性有显著差异^[2, 15-16, 21-25]。Vondracek^[26]认为亚洲梨对梨黑星菌(*Venturia pirina* Aderh)免疫,而Bell^[27]则认为亚洲梨有不同的感病程度;相反,西洋梨对纳雪黑星菌(*Venturia nashicola* Tanak et Yamamota)被认为是非寄主^[5, 28-31]。Postman等^[32]用31个亚洲梨、119个西洋梨、8个杂交品种、45个杂交品系进行了抗梨黑星病(*Venturia pirina* Aderh)试验,也认为亚洲梨抗病,94.1%的西洋梨不同程度感病,8个杂交品种的感病程度介于亚洲梨和西洋梨之间,有14个杂交品系果实上没有黑星病发生。

国内的研究认为,一般以中国梨最感病(*Venturia nashicola* Tanak et Yamamota),日本梨次之,西洋梨较抗病。在中国梨中,白梨系统感病重,其次为秋子梨系统,而砂梨、褐梨、夏梨较抗病^[3];发病重的品种有京白梨、鸭梨、秋白梨、花盖梨、安梨等,其次为砀山酥梨、莱阳茌梨、红梨、严州雪梨、八云、长十郎等,抗病的有玻梨、蜜梨、香水梨^[16]。徐凌飞等^[3]认为锦丰、早酥等是抗病品种,曹玉芬等^[22]通过对“国家果树种质兴城梨圃”收集保存的梨属植物的研究,认为库尔勒香梨、居里、尖把梨和金花四号抗黑星病,锦香梨高抗梨黑星病。而Abe^[33]认为日本梨最感病,他们利用梨黑星病菌(*Venturia nashicola*)

的分生孢子悬浮液(2×10^5 个分生孢子/mL)在西洋梨、日本梨和中国梨上进行喷布接种,结果表明,不同种之间对黑星病的抗性存在着差异,所有的西洋梨(*P. communis* L.)品种均为高抗类型;大多数日本梨(*P. pyrifolia*)品种为高感或感病类型,但Kinchaku和晚三吉为高抗和抗病类型。而来源于中国的秋子梨(*P. ussuriensis*)和砂梨(*P. pyrifolia*)品种均为高抗或抗病类型,而同样来自于中国的白梨(*P. bretschneideri*)品种则为高抗到高感类型。北岛博^[24]报道在梨属植物中,日本梨和秋子梨也受梨黑星病的侵染。在日本梨品种中,感病的有晚三吉、长十郎、石井早生、君塚早生、幸水、八幸、鸭梨等;中度感病的有二十世纪、新水、早生赤等;发病少的有今村秋、菊水、八云等。

Bell^[27]认为西洋梨中Bartlett(巴梨)和Doyenne comice(考密斯)为中抗梨黑星病(*Venturia pirina*),Beurre d'Anjou(安久梨)为中抗或感病,而Conference(康弗伦斯)为抗病。Westwood^[34]的研究表明*P. caucasia*的无性系或实生群体和*P. communis*(西洋梨)为感病,而日本砂梨(*P. pyrifolia*)和*P. nivalis*则变化不定,所有其他种均为抗病。Kemp和Dieren^[35]研究认为在新西兰Gieser Wildeman表现出极强的抗病性,一些捷克品种也表现出感病,如Diana、Erika和Delta。Kovalev^[36]研究认为*P. pyrifolia*和*P. ovoidae*(*P. ussuriensis* Var. *ovoidae* Rehder)一般均抗病,而*P. ussuriensis*则为感病。沈言章等^[37]通过接种试验和田间自然发病调查研究,结果表明,不同梨品种对梨黑星病的抗病性存在明显差异。在我国,西洋梨表现为免疫,日本梨较中国梨抗病,表现为中抗或高抗,中国梨较感病,以中感型居多,尤其是白梨中的鸭梨感病最严重。

1.3 抗病机制

目前,梨树对梨黑星病的抗性机理尚不清楚^[3],但有不少学者对此进行了多方面的研究。Faize等^[38]通过对感病的日本品种幸水、抗病品种Kinchaku和非寄主西洋梨品种日面红接种梨黑星病菌,发现Kinchaku和日面红梨的多聚半乳糖醛酸酶抑制蛋白[polygalacturonase-inhibiting protein (PGIP)]基因及其编码蛋白活性迅速升高;另外,从这些抗性品种中提取的PGIP能部分的抑制多聚半乳糖醛酸酶的活性,因此他们认为PGIP可限制这些品种中黑星病菌的生长。Faize等^[39]对盆栽幸水梨树进行ASM(Acibenzolar-S-Methyl, ASM)处理,结果表明,这些梨树的黑星病症状明显减轻,苯丙氨酸解氨酶(PAL)的活性在接种仅7d后增强,促进了PGIP的活性,增加了抗性。罗文华等^[25]指出,免疫或抗病品种均不同程度地抑制其叶片上分生孢子的萌发和附着胞的形成;幼叶感病后当达到成熟叶龄时,即使人工接种也不发病;接种后3d,免疫或抗病品种叶内游离酚含量显

著增加,而感病品种无明显变化。宋轶等^[4]通过对中国梨(鸭梨和金花梨)和日本砂梨(新世纪、明月)叶片接种梨黑星病菌(*Venturia nashicola*)分生孢子后,分期测定各品种的总酚发现,总酚特别是 OD 酚与抗梨黑星病相关,品种的抗性与其体内固有含酚量无关,而与病菌侵入体内后总酚含量的增加,尤其是 OD 酚含量的增加明显相关。

Siebs^[41]发现抗病品种叶片表皮细胞较小,对苯二酚的含量也比感病品种高,而对苯二酚对梨的黑星病具有毒性作用。李保华和赵美琦^[42]通过离体叶片接种试验结果表明:梨黑星病菌分生孢子在鸭梨、雪梨、巴梨 3 个抗病性不同品种的离体叶片上都能完成侵入过程,并在角质层与表皮细胞间形成营养菌丝,在抗病品种的叶片上,营养菌丝的生长和扩展明显受到抑制。这表明梨叶对黑星病菌的抗病作用,主要表现为孢子侵入后对营养菌丝生长和扩展的抑制。

Park 等^[3]通过光学和电子显微镜观察梨对黑星病的抗病机制认为,黑星病在侵染所有品种(包括感病品种幸水抗病品种 Kinchaku 和非寄主品种 Flemish Beauty)的初期阶段是一样的,都是侵染梨叶片的表皮细胞并形成菌丝,菌丝只停留在叶片的胶质层(pectin layer)而不深入到表皮细胞的细胞质中,果胶酶的释放是抗病与否的关键,侵染抗病品种的菌丝在胶质层在果胶酶的作用下被超微结构化,同时伴随着真菌细胞死亡,而达到抗病目的,反之,菌丝完整的出现在感病品种中。

1.4 抗性遗传

许多学者研究认为梨对黑星病的抗性呈显性遗传,抗病性对感病性为显性^[3]。蒲富慎^[43]通过蜜梨品种及其杂种后代的遗传行为,认为蜜梨对我国梨黑星病的抗性很可能是受显性单基因所控制。但 Crane 等^[21]、Abe 等^[44]认为梨对黑星病的抗性受多基因支配。Stanton^[45]观察到梨品种杂交后代对黑星病的抗感分离有多种情况,但未指出控制抗性的基因数目;Stanton^[46]同时发现某些西洋梨品种对梨黑星病的抗性是受控于单个主效基因。汤浩茹等^[15]通过分析鸭梨、早酥等 8 个品种 15 个杂交组合的 F₁ 群体对梨黑星病的抗病性,指出 F₁ 群体对黑星病的抗性表现为质量性状的遗传,80%以上的组合 F₁ 对黑星病的抗感分离比可用 4 对基因控制的抗病性来解释,认为梨品种的抗病性呈显性遗传。但 Brown^[7]则认为梨抗黑星病是数量性状的遗传。Abe 和 Kotobuki^[44]通过分析日本梨和中国梨 F₁ 代抗病性,指出早酥、圆把梨、象牙梨等后代接种后出现的坏死反应型是由多基因控制的,这些基因的遗传力也有差异,父母本对后代抗性分离有重要影响。Abe 等^[47]同时于 1998 年通过分析红梨、蜜梨等后代杂交分离后指出, F₁ 后代表现出的高抗反应型是由单个决定基因控制的。

汤浩茹等^[12]用生物间遗传学原理和方法推导 10 个梨品种抗黑星病基因,确定鸭梨不含抗病基因,菊花梨含 1 个抗病基因,其余品种金川梨、金花梨、苍溪梨、新世纪梨、南宮荏梨、长十郎、伏茄和考密斯等可能含有 1~6 个抗病基因。徐凌飞等^[3]认为通过品种间杂交可获得抗黑星病的类型,杂交后代对黑星病的抗性受亲本品种的影响,以西洋梨作杂交亲本,后代中绝大多数不感染黑星病。Crane 和 Lewis^[21]在伏茄梨×康弗伦斯后代中发现 20%的抗病品系,在其他的无这 2 个品种为亲本的组合中没有抗病品系出现。Kemp and Dieren^[35]研究认为 Beurre Hardy、Doyenne du Comice 及其后代均表现为感病,这些都说明西洋梨品种中对梨黑星病的抗病性也存在差异。

通过品种间或种间杂交可获得抗黑星病的类型^[3,39]。梨杂交后代对黑星病的抗性受亲本品种的影响,以西洋梨作杂交亲本,后代中绝大多数不感染黑星病。抗病品种之间是有差异的,佳白、五九香后代中抗病植株的百分率比早酥、身不知、苍溪等高得多。

1.5 分子标记

Iketani 等^[48]利用 RAPD 标记,采用双假侧交的方法,在日本品种 Kinchaku 和幸水及 82 株 F₁ 个体上建立了与梨黑星病相关的第一份基因连锁图谱,梨黑星病抗病等位基因和梨黑斑病感病等位基因定位于不同的连锁基因组上,他们根据苹果基因图谱的报道,推断这个基因图谱至少覆盖了梨整个基因组的一半,但没有鉴定出梨黑星病抗性基因 *Vnk* 位于哪条染色体上。Yamamoto^[49]应用 AFLPs 和 SSRs 建立了西洋梨品种巴梨和日本梨品种丰水梨的详细基因连锁图谱,并且将这 2 个梨品种的图谱成功的用 SSR marker 与苹果图谱联系在一起,所有的梨连锁基因组都能锚定在同源的苹果基因组,梨和苹果 SSR 基因座的位置和连锁都是相当保守的^[50]。如果梨和苹果黑星病抗性的功能性同线性果真存在的话,则这种同线性能够极大的加速梨黑星病基因的鉴定。从不同的资源中鉴定出梨黑星病抗性基因的位置和连锁基因组,以便于确定梨黑星病抗性和苹果黑星病同线性是非常重要的,同样鉴定出适宜于建立金字塔形抗性基因的分子标记,用于抗黑星病育种也是非常重要的。

Terakami^[51]等(2006)在日本固有品种 Kinchaku 中通过 SSR、AFLP 等标记发现一个抗梨黑星病基因 *Vnk*,并且认为 *Vnk* 和 *Vf* 一样均在第 1 连锁群,遗传距离 2.4~12.4 cM。在 Terakami 的试验中发现 Kinchaku 对梨黑星病的抗性、亚洲梨对梨黑星病的抗性、以及欧洲梨对梨黑星病的抗性由不同的基因座控制,这个信息表明,梨黑星病抗性基因分布于基因组的不同区域。

2 梨抗黑星病育种及发展趋势

2.1 重要性

在梨树生产中为防治梨的黑星病常大量使用化学药剂,这不仅大幅度地提高了生产成本,而且由于过量使用农药带来残毒危害和环境污染等严重问题。因此通过遗传改良、抗病育种,增强梨树对梨黑星病的抗性就自然地成为梨树育种的重要目标。梨树是多年生果树,世代周期长且高度杂合,利用常规方法对其杂种后代进行形态鉴定至少要经过5~10 a的时间,如进行抗病鉴定可能需要的时间会更长,因此迫切要求果树育种学家通过各种途径进行早期选择,以提高育种效率^[54]。新技术如分子标记辅助选择的使用,可以进行早期选择,把不具备抗黑星病基因的个体尽早淘汰掉,这样既可以节省育种成本,又可加快育种进度。

总的来说梨的常规育种工作取得了较显著的成绩,一些新品种因抗寒力较强而向北部寒冷地区扩大栽培;有了早结果和丰产、稳产特性而且增加了收益;有了特早、特晚成熟的特性和特强的贮藏性而延长了采收期和市场供应期;有了优质的果实品质而提高了商品价值^[53]。

2.2 育种手段及进展

通过传统育种方法如实生选种、芽变选种、杂交育种、诱变育种等培育梨抗黑星病品种的报道很少,通过生物技术培育出的抗黑星病新品种目前尚未见报道。

欧洲梨的育种者在优质、大果、外观美丽等育种上取得一些成效,但以法国为最佳。北美的育种者在优质方面并未获得新品种,他们不得不把育种重点放在抗病和抗寒育种上,抗病主要以火疫病为主,而亚洲育种者把果实品质和果实大小作为基本目标。近年来,抗梨黑星病和黑斑病也成为亚洲育种者新的育种目标。

意大利在1968年开始了梨的抗黑星病育种,已有5个优系叶片低感黑星病^[54]。德国的梨育种是从1961年开始的,1971年Fischer推出最后的选系,1991年,德国统一后梨育种材料保存在Dresden-Pillnitz的Gene Bank,1980年在德国和捷克开始进行了一些有希望的无性系的田间试验,1990年以后在比利时、法国、匈牙利、荷兰和瑞士进行。梨育种的目标是优质、果形端正、外观漂亮、早产丰产、抗黑星病和火疫病。其它目标是选育贮存期长的优质早熟品种。1988年开始就有一些品种应用于商业繁殖。这些品种有:早熟的‘Hermann’,‘Tristan’,‘Isolda’;中熟的‘Gräfin Gepa’;中晚熟的‘Armid’,‘Manon’,‘Gerburg’,‘Graf Dietrich’,‘Hortensia’,‘Thimo’;晚熟的‘David’,‘Eckehard’,‘Graf Wilhelm’,‘Uta’。这些品种都不感黑星病,且均具有良好的果实品质^[55]。

我国在抗黑星病育种上开展较晚,但选育抗黑星病的梨优良品种(表1)已成为我国梨育种的一大目标。

表 1 我国育成的抗梨黑星病品种				
品种名称	亲本	主要性状	发表时间	培育单位
早梨 18 ^[56]	77-29×杭青	早熟、抗寒、抗病力均强	1994 年	吉林果树所
金瓜梨 ^[57]	农家品种	高抗梨黑星病	1996 年	辽宁丹东农科所
黄冠梨 ^[58]	雪花×新世纪	抗黑星病能力强	1997 年	石家庄果树所
金玉梨 ^[59]	鸭梨实生	对黑星病免疫	1997 年	河北衡水市林业局
红香酥 ^[60]	库尔勒香梨×郑州鸭梨	优质、晚熟、红皮、高抗黑星病	1999 年	郑州果树所
华酥梨 ^[61]	早酥×八云	早熟优质、高抗黑星病	2000 年	中国农科院果树所
秋水晶 ^[62]	砀山酥×栖霞大香水	中晚熟抗黑星病	2000 年	陕西果树研究所
冀蜜 ^[63]	雪花×黄花	抗黑星病	2002 年	石家庄果树所
早魁 ^[64]	雪花×黄花	抗黑星病	2003 年	石家庄果树所
云红梨 1 号 ^[65]	云南地方品种	结果早、丰产、红色、抗黑星病	2003 年	云南农科院
新苹果梨 ^[66]	苹果梨实生	优质、晚熟、耐贮、抗黑星病	2004 年	辽宁省果树所

2.3 未来展望

生物技术育种弥补传统育种的不足,带动了农业科学全方位的技术革命,也给果树育种开辟了全新的道路,突破了长期得不到解决的技术难点,即可通过生物技术可以得知一些预选性状,展示了广阔的发展前景。在生物技术抗病育种中,基因工程育种发展的最为迅速与广泛^[67]。自20世纪80年代末起,人们已开始探索新的转基因的途径,即通过细胞工程和基因工程手段,将理想的基因转到优良的栽培品种中去,以达到定向改良品种或砧木的目的,这一技术为果树育种提供了新的途径^[68]也成为果树抗病育种的主要手段。

到目前为止,已有多多个果树树种和品种得到成功转

化,并表现了良好的抗病性。Reyniord等^[69]和Mourgues等^[70]分别向梨中导入 *attacin E* 基因以及抗菌肽 *cecropins* 基因,均增强了梨对火疫病的抗性。几年来Pulerka等^[71]在梨中导入抗菌肽 *D5C1* 基因,不仅提高了植株抗火疫病的能力,还能显著降低梨木虱、幼虫和成虫在梨树上的为害,但在梨黑星病方面尚未见报道。

生物技术育种在果树方面的应用已具有相当广泛性和雄厚的基础,其发展前景十分乐观。随着细胞和组织培养以及遗传操作的迅速发展与逐步的深入和完善,将有了能大大提高育种效率,加快品种的改良步伐^[72-73]。优质、抗病仍将成为今后梨树育种的主要目标。通过生物技术来弥补传统育种的不足,也是新的发

展动态^[53],以常规育种为基础,靠生物技术不断改进、提高和更新,做到优势互补、密切结合。近年来,国外已经开始了梨的转基因研究,并作了公开的报道。目前已有美国农业试验站(ARS)和 Exelixis、Agritope 等 3 家研究单位的 5 个项目(次)的转基因梨在美国农业部(USDA)进行田间风险释放试验,主要的经济性状是抗火疫病和延缓果实成熟^[53]。

参考文献

- [1] 田中彰一,山本省二.日本梨黑星病研究(第2报)-日本梨黑星病菌分类[J].日本植物病理学会报,1964,29(3):128-136.
- [2] 罗文华.梨黑星病病原及生物学特性的研究[J].四川农业大学学报,1988,6(1):59-64.
- [3] 徐凌飞,马锋旺,黄文江,等.梨黑星病研究进展[J].中国农学通报,2000,16(4):32-34.
- [4] Anderson H W. Diseases of fruit crops [M]. New York: McGraw Hill, 1956.
- [5] Ishii H, Udagawa H, Nishimoto S, et al. Scab resistance in pear species and cultivars [J]. Acta Phytopathol. Entomol. Hung. 1992, 27: 293-298.
- [6] Ishii H, Yanase H. Venturia nashicola, the scab fungus of Japanese and Chinese pears; a species distinct from V. pirina [J]. Mycol. Res. 2000, 104(6): 755-759.
- [7] Brown A G. Scab resistance in progenies of varieties of the cultivated pear [J]. Euphytica 1960, 9: 247-253.
- [8] Shabi E, Rotem J, Loebenstein. Physiological races of Venturia pirina on pear [J]. Phytopathology 1973, 63: 41-43.
- [9] Shabi E. Pear scab: Epidemiology, control and resistance of Venturia pirina to fungicides [J]. Acta Hort. 1989, 256: 168.
- [10] 范燕萍,冷怀琼.梨黑星菌(*Venturia nashicola*)生理分化的初步研究[J].云南农业大学学报,1989,4(3):231-236.
- [11] 沈言章,张颀.中国梨黑星菌(*Venturia nashicola*)致病性分化的研究[J].四川农业大学学报,1993,11(3):282-286.
- [12] 汤浩茹,王永清,邓群仙.生物间遗传学在梨品种与梨黑星菌相互作用中的应用研究[J].果树科学,1998,15(3):223-227.
- [13] 张旭东.我国梨的抗病性评述[J].西南园艺,1999,27(2):17-18.
- [14] 李保华,赵美琦.我国梨黑星病的研究现状及存在问题[C]//植物保护21世纪展望暨第三届全国青年植物保护科技工作者学术研讨会论文集.北京:中国科学技术出版社,1998:183-186.
- [15] 汤浩茹,冷怀琼.梨黑星病的遗传育种研究[J].四川农业大学学报,1993,11(2):266-272.
- [16] 曹若彬.果树病理学[M].3版.北京:中国农业出版社,1997:100-103.
- [17] Li B, Zhao H, Li B. Effects of temperature, relative humidity and duration of wetness period on germination and infection by conidia of the pear scab pathogen (*Venturia nashicola*) [J]. Plant Pathology, 2003, 52: 546-552.
- [18] 吴印青,吴研然,陈龙瑛.日本梨黑星病的防治研究[J].上海农业科技,1982(3):28-30.
- [19] 李知行.梨黑星病的发病与防治研究[J].植物病理学报,1959,5(2):65-78.
- [20] 赵宗方,吴桂法,许福政.长江中下游梨黑星病前期发病程度预测及防治[J].植物保护学报,1997,24(3):249-253.
- [21] Crane M B, Lewis D. Genetical studies in pears V. Vegetative and fruit characters [J]. Heredity, 1949(3): 85-97.

- [22] 曹玉芬,李淑玲,黄礼森,等.我国梨种质资源研究概况及优良种质的综合评价[J].中国果树,2000(4):42-44.
- [23] 李梦雁,冯美琦,张茂君.梨主要品种(系)抗黑星病能力调查初报[J].吉林农业科学,1992(3):48-49.
- [24] 北岛博.梨黑星病[M].沈衡.《世界农业》丛刊.果树译丛.北京:农业出版社,1980:113-117.
- [25] 罗文华,冷怀琼.梨品种对黑星病的抗病性研究[J].四川农业大学学报,1990,8(2):141-146.
- [26] Vondracek, J. Pear cultivars resistant to scab [M] // T. van der Zwet & N. F. Childers (eds). The Pear. Horticultural Publ., Gainesville FL, US. 1982:420-424.
- [27] Bell RL. Pears (*Pyrus*) [J] // Moore J N and Ballington J R. Genetics resources of temperate fruit and nut crops. Acta Hort. Wageningen: Int. Soc. Hort. Sci. 1991, 290: 657-697.
- [28] Tanaka S, Yamamoto S. Studies on the pear scab. II. Taxonomy of the causal fungus of Japanese pear scab [J]. Annals of the Phytopathol. Soc. of Japan, 1964, 29(3):128-136.
- [29] Ishii H, Suzuki H. Isozyme variation and inheritance of *Venturia* species causing scab on pears [J]. Norwegian Journal of Agricultural Sciences 1994, 17: 113-122.
- [30] Fang C, Pu F, Jia J, et al. The effects of interspecific hybridization in pear breeding [J]. Acta Hort. 1995, 403: 90-95.
- [31] Park P, Ishii H, Adachi Y, et al. Infection Behavior of *Venturia nashicola*, the Cause of Scab on Asian Pears [J]. Phyto patholog, 2000, 90(11): 1209-1216.
- [32] Postman J D, Spotts R A, Calabro J. Scab Resistance in *Pyrus* Germplasm [J]. Acta Hort, 2005, 671: 601-608.
- [33] Abe K, Kunihara A. Species and varietal differences in scab resistance of pear [J]. J. Japan. Soc. Hort. Sci., 1993, 61(4): 789-794.
- [34] Westwood M N. Pear germplasm of the new national clonal repository: its evaluation and use [J]. Acta Hort, 1982, 124: 57-65.
- [35] Kemp H, Dieren M C A. Screening of pear cultivars for resistance to fungal diseases [J]. Acta Hort, 2000, 538: 95-101.
- [36] Kovalev N V. Leaf blight of pears (in Russian) Zash. Rast. Vred. Bolez [J]. 1963, 8(11):58.
- [37] 沈言章,马良,毛咏兰.梨品种对黑星病的抗性研究[J].云南农业大学学报,1993,8(3):229-231.
- [38] Faize M, Sugiyama T, Faize L, et al. Polygalacturonase-inhibiting protein (PGIP) from Japanese pear: possible involvement in resistance against scab [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2003, 63: 319-327.
- [39] Faize M, Faize L, Koike N, et al. Aibenzolar-S-Methyl-Induced Resistance to Japanese Pear Scab Is Associated with potentiation of multiple defense responses [J]. Phytopathology, 2004, 94(6): 604-612.
- [40] 宋轶,冷怀琼,余师珍.梨酚类代谢与抗黑星病关系的研究 I. 总酚及 OD 酚与抗黑星病的关系 [J]. 四川农业大学学报, 1991, 9(2): 285-290.
- [41] Siebs E. Investigations on scab resistance in pears 3: an indication of the chemical basis for resistance to leaf scab (in German) [J]. Phytopathol. Z. 1955, 23: 37-48.
- [42] 李保华,赵美琦.梨叶抗黑星病作用机制研究[J].莱阳农学院学报,2003,20(3):187-188.
- [43] 蒲富慎.梨的一些性状的遗传[J].遗传,1979(1):25-28.
- [44] Abe K, Kobuchi K. Inheritance of High Resistance to *Venturia nashicola* Tanaka et Yamamoto in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) and Chinese Pear (*P. ussuriensis* Maxim.) [J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science 1998, 67(5): 677-680.

- [45] Stanton W R. Field variation *Venturia pirina* strains [J]. *Brit Mycol Soc*, 1953, 36: 90-103.
- [46] Stanton W R. Breeding Pears for Resistance to the Pear Scab Fungus, *Venturia Pirina* Aderh. II. The Study of Field resistance on Selected Pear Seedling and the Inheritance of Resistance in Seedling Pear Families under Controlled Conditions [J]. *The Annals of Applied Biology*, 1953, 40: 192-196.
- [47] Abe K, Kotobuki K. Polygenic Inheritance of Necrotic Reaction to Pear Scab (*Venturia nashicola* Tanaka et Yamamoto) in Japanese Pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) and Chinese Pear (*P. ussuriensis* Maxim.) [J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 1998, 67(6): 839-842.
- [48] Iketani H, Abe K, Yamamoto T, et al. Mapping of disease-related genes in Japanese pear using a molecular linkage map with RAPD markers [J]. *Breeding Science*, 2001, 51: 179-184.
- [49] Yamamoto T, Kimura T, Shoda M, et al. Genetic linkage maps constructed by using an interspecific cross between Japanese and European pears [J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 106: 9-18.
- [50] Yamamoto T, Kimura T, Saito T, et al. Genetic linkage maps of Japanese and European pears aligned to the apple consensus map [J]. *Acta Hort*, 2004, 663: 51-56.
- [51] Terakami S, Shoda M, Adachi Y, et al. Genetic mapping of the pear scab resistance gene *Vnk* of Japanese pear cultivar Kinchaku [J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 743-752.
- [52] Scorza R. Gene transfer for the genetic improvement of perennial fruit and nut crops [J]. *HortScience*, 1991, 26(8): 1033-1035.
- [53] 柴明良, 沈德绪. 中国梨育种的回顾和展望 [J]. *果树学报*, 2003, 20(5): 379-383.
- [54] Rivalta L, Bagnara G L, Cobiainchi D. Breeding program for pear genetic improvement for psylla, pear scab, fire blight resistance and dwarf trees by The Istituto Sperimentale Per La Frutticoltura [J]. *Acta Hort*, 1985: 159.
- [55] Fischer M, Fischer C. 75 Years of Tradition in Classical Pillnitz Fruit Breeding-Aims, Results [J]. *Acta Hort*, 2004, 663: 699-706.
- [56] 冯美琦, 李梦雁, 丁立华, 等. 早梨 18 选育报告 [J]. *吉林农业科学*, 1994(3): 79-85.
- [57] 李德章, 李成新, 邓贵义, 等. 抗病优质梨品种-金瓜梨 [J]. *中国果树*, 1996(3): 23-24.
- [58] 孙荫槐, 王迎涛, 李勇, 等. 中熟抗黑星病梨新品种-黄冠 [J]. *中国果树*, 1997(1): 6-7.
- [59] 高崇达, 张英琴, 吴相友. 梨黑星病免疫新品系-金玉梨 [J]. *河北果树*, 1997(1): 34.
- [60] 李秀根, 阎志红, 杨健. 优质抗病晚熟红皮梨新品种-红香酥 [J]. *园艺学报*, 1999, 26(5): 347.
- [61] 方成泉, 陈欣业, 林盛华, 等. 梨新品种-华酥 [J]. *园艺学报*, 2000, 27(3): 231.
- [62] 冯月秀, 王琨, 徐凌飞, 等. 中晚熟抗黑星病梨新品种-秋水晶 [J]. *园艺学报*, 2000, 27(5): 385.
- [63] 王迎涛, 李晓, 李勇, 等. 梨新品种 蜜蜜 [J]. *园艺学报*, 2002, 29(6): 590.
- [64] 王迎涛, 李勇, 李晓, 等. 早熟梨新品种 早魁 [J]. *园艺学报*, 2003, 30(3): 371.
- [65] 陶磅, 舒群, 张文炳. 晚熟、耐贮红梨新品种 云红梨 1 号 [J]. *园艺学报*, 2003, 30(4): 497.
- [66] 王家珍. 晚熟耐贮梨新品种-新苹果选育 [J]. *果树学报*, 2004, 21(4): 391-392.
- [67] 张丽丽, 师校欣, 杜国强, 等. 植物抗病机制及果树抗病育种研究进展 [J]. *华北农学报*, 2006, 21(增刊): 175-179.
- [68] 杨莉, 徐昌杰, 陈昆松. 果树转基因研究进展与产业化展望 [J]. *果树学报*, 2003, 20(5): 331-337.
- [69] Reynold J P, Mourgues F, Norelli J, et al. First evident for difference in fire blight resistance among transgenic pear clones expression atacin E gene from *Hyalophora cecropia* [J]. *Plant Sci*, 1999, 149: 23-31.
- [70] Mourgues F, Brisset M N, Cheveau E. Activity of different antibacterial peptides on *Eruina amylovora* growth, and evaluation of the phytoxicity and stability of cecropins [J]. *Plant Sci*, 1998, 139(1): 83-91.
- [71] Puterka G J, Bocchetti C, Dang P, et al. Pear transformed with a lytic peptide gene for disease control affects nontarget organism, pear psylla (Homoptera: Psyllidae) [J]. *J Entomol*, 2002, 95: 797-802.
- [72] 秦明波, 方月. 植物生物讲座 [J]. *生物学通报*, 1994(1-6): 22-26.
- [73] 郭文武, 邓秀新. 原生质体融合与果树遗传改良 [J]. *果树科学*, 1996, 13(1): 49-55.

The Progress on Pear Scab (*Venturia nashicola*)

LIU Cheng¹, LI Jun-cai¹, XU Xue-feng², WANG Yi², LI Tian-zhong², HAN Zhen-hai²

(1. Liaoning Institute of Pomology, Xiongyue, Liaoning 115009, China; 2. Institute of Horticultural Crops, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: The progress on the pathogen of pear scab (*Venturia nashicola*), the conditions of disease occurring, the mechanism of host resistance, and the inheritance of host resistance were summarized in the paper. There are two kinds of pathogens of pear scab, *Venturia nashicola* Tanaka et Yamamoto affects Japanese pears, however, *Venturia pirina* Aderh affects European pears. The resistance to pear scab was dominance to susceptibility. At present, the mechanism of host resistance was not very clear. The resistance gene *Vnk* is marked by molecular markers, it is in the LG 1 just like the apple scab resistance *Vf*. Some resistance pear varieties bred by multiple breeding methods are spreading for the commercial production.

Key words: Pear; Pear scab; Resistance