

辣椒抗炭疽病遗传与育种研究进展

孙春英, 毛胜利, 张正海, 王立浩, 张宝玺*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘 要: 辣椒炭疽病是由刺盘孢属 (*Colletotrichum*) 真菌引起的, 已成为辣椒生产的主要障碍之一。常用栽培种一年生辣椒 (*Capsicum annuum*) 缺乏对该病的抗性, 抗源主要来自于辣椒的另外两个种下垂辣椒 (*C. baccatum*) 和中国辣椒 (*C. chinense*)。本文就辣椒对炭疽病的抗性鉴定方法、抗性机制、抗性遗传以及抗病育种等方面的国内外研究现状进行了总结, 并讨论了今后的研究重点。

关键词: 辣椒; 炭疽病; 抗性; 研究进展

中图分类号: S 641.3

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 03-0579-12

Progress on Genetics and Breeding of Resistance to Anthracnose (*Colletotrichum* spp.) in Pepper

SUN Chun-ying, MAO Sheng-li, ZHANG Zheng-hai, WANG Li-hao, and ZHANG Bao-xi*

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

Abstract: Pepper anthracnose, caused by various species of the fungal genus *Colletotrichum* spp., is one of the main restrains to worldwide pepper production. Anthracnose-resistance varieties are scarce in cultivated *Capsicum annuum*, while are known in *C. baccatum* and *C. chinense*. This paper depicts methods to screen pepper sources resistant to anthracnose, mechanisms and inheritance mode of resistance, and progress in anthracnose resistance breeding. The research direction in the future is put forward.

Key words: pepper; anthracnose; resistance; research advances

辣椒 (*Capsicum* spp.) 炭疽病是由半知菌亚门刺盘孢属 (*Colletotrichum* spp.) 内的几个种引起的全球性的真菌病害, 该菌种类复杂, 寄主范围广, 能够为害谷类、豆类、草莓、茄子、番茄等作物 (Than et al., 2008a), 也是危害辣椒、甜椒的主要病害之一 (陆家云, 2001; 林清 等, 2005; 汪爱娥 等, 2005)。在高温高湿的气候条件下, 特别是在热带、亚热带等辣椒主产区, 该病发生较为普遍, 危害时间长, 经济损失大。由于辣椒炭疽病多发生在果实采收前后, 造成果实腐烂, 会严重降低辣椒的品质和市场价值。在中国、印度、印度尼西亚、韩国等地区常导致辣椒减产 30% ~ 40% (Hartman & Wang, 1992a; Voorrips et al., 2004; 林清 等, 2005; Kim et al., 2008a; Than et al., 2008a, 2008b; Xia et al., 2011), 泰国减产最严重年份高达 80% (Poonpolgul & Kumphai, 2007), 韩国和印度的年度损失分别达 1 亿美元 (Park, 2007) 和 133 万美元 (Ramachandran et al., 2007)。

收稿日期: 2012-11-19; **修回日期:** 2013-02-25

基金项目: 国家“863”计划项目 (2012AA100103002); 现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-25)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: zhangbx@mail.caas.net.cn)

目前生产上对于炭疽病的防治主要依靠化学杀菌剂,既浪费人力物力,又污染环境。推广和采用抗炭疽病的辣椒栽培品种,可减少使用化学杀菌剂,减少环境污染,降低辣椒的农药残留,是最经济、最有效的防治途径之一。而目前生产上抗炭疽病的品种极度缺乏,而且不同辣椒品种抗性不同,亟需开展抗炭疽病辣椒资源的筛选、培育研究。

1 病原菌及其病害症状

炭疽病菌感染辣椒最早在印度发现 (Sydow, 1913),引起辣椒炭疽病的真菌主要有 4 种:尖孢炭疽菌 *Colletotrichum acutatum* (Simmonds)、黑点炭疽菌 *C. capsici* (Syd.) Butler and Bisby、红色炭疽菌 *C. gloeosporioides* (Penz.) Penz. and Sacc. 和黑色炭疽菌 *C. coccodes* (Wallr.) S. Hughes (Simmonds, 1965; Johnston & Jones, 1997; Kim et al., 1999; Voorrips et al., 2004; Pakdeevraporn et al., 2005; Sharma et al., 2005; Than et al., 2008b)。这 4 种炭疽菌在中国 (Black & Wang, 2007; Liao et al., 2007; Zhang et al., 2007; Xia et al., 2011), 印度 (Ramachandran et al., 2007), 越南 (Le et al., 2007), 巴西 (Henz et al., 2007), 泰国 (Than et al., 2008b) 和韩国 (Park, 2007) 等国家的辣椒生产中均有发生,其中红色炭疽菌和黑点炭疽菌侵染发生普遍,黑色炭疽病仅部分地区发生,而最近几年尖孢炭疽菌的危害逐年加重。

最早 Kim 等 (1986) 把红色炭疽菌划分为 G 株系 (既侵染青果也侵染红果) 和 R 株系 (只侵染红果,不侵染青果),后又发现了一个只侵染青果,不侵染红果的新菌株 N 株系 (Kim et al., 1997; Oh et al., 1998)。黑点炭疽菌主要侵染红果,而尖孢炭疽菌 (Kang et al., 2005) 即可侵染青果又可侵染红果。辣椒炭疽病为害叶片时,一般表现为褐色水浸状的圆形斑,病斑上轮生小黑点;发生在果实上时,表现为褐色水浸状的圆形斑,发展到一定程度后病斑逐渐凸起,形成小粒点 (黑色、灰褐色或橙红色),呈同心轮纹斑排列,高湿时病部为黏质物 (即分生孢子),颜色为淡红色,或橙红色,或灰黑色,干燥时病部干缩变薄,易破裂 (韦刚, 1994; 张锡明 等, 2003; 周传波 等, 2008; 杨青和易图永, 2009; Xia et al., 2011)。

2 辣椒对炭疽病抗性的鉴定方法

抗病性鉴定是抗性遗传规律研究、抗性资源筛选及抗病品种选育的基础。抗病性鉴定的关键是准确地反映材料抗性水平,对辣椒炭疽病的抗性鉴定在接种方法、接种时期、接种浓度及调查时期有很大的差异 (Yoon et al., 2001; 林世雯, 2005; 汪爱娥 等, 2005; Kang et al., 2009)。常用的接种鉴定方法有 3 种:喷雾法、悬滴法、针刺法。

喷雾法 (Spraying inoculation): 苗期喷雾接种和离体果实的喷雾接种 (卢鉴植 等, 1992; 林世雯, 2005)。苗期喷雾接种,即配制孢子浓度为 $1 \times 10^6 \cdot \text{mL}^{-1}$ 悬浮液,均匀喷洒在幼苗的叶片上,保湿,依病害的严重度调查分级 (卢鉴植 等, 1992)。亚蔬中心林世雯 (2005) 采用离体果实的喷雾接种,即配制 $3 \times 10^6 \cdot \text{mL}^{-1}$ 孢子悬浮液,均匀喷洒在果实表面,密封保湿,调查每个果实表面的病斑数。

悬滴法 (dot-marking inoculation): Kim 等 (1999) 将配置好的孢子悬浮液直接滴在洗净的辣椒果实表面,密闭保湿后,调查病斑直径,显微观察孢子产生数量、附着胞的形成、侵入钉的形成、侵入钉的长度等。

针刺法 (Pin-pricking inoculation): 采用亚洲蔬菜研究发展中心的接种方法 (AVRDC, 1999) 略作修改 (Yoon & Park, 2005),即采收果实洗净晾干,用微量注射器刺破果皮并注入 $1 \mu\text{L}$ 浓度为

$5 \times 10^5 \cdot \text{mL}^{-1}$ 的孢子悬浮液, 保湿 7 d 后, 测量病斑直径、调查发病率。

悬滴法接种比针刺法接种的发病速度慢, 保湿时间长, 而且果实表面的蜡质会影响病斑的扩展, 造成抗病性鉴定结果不稳定 (Kim et al., 1999); 针刺法接种鉴定保湿时间短, 保湿过程中果实不易转色, 病斑扩展稳定, 适合做遗传研究。毛爱军等 (2004)、徐香瑞等 (2005)、林清等 (2006) 通过比较苗期喷雾接种和离体果实针刺接种两种抗性鉴定方法的效果, 发现离体果实针刺接种时, 抗、感品种之间的发病程度差异显著, 且与田间鉴定结果吻合性高。因此, 应根据具体目的、材料来选择合适的抗病性鉴定方法。

3 辣椒对炭疽病的抗性机制

辣椒对病原菌的抗性分为固有抗性和诱导抗性。固有抗性因子主要有角质层和外果皮厚度、角质和蜡质含量及抗病毒素等。辣椒果实成熟的过程中, 其角质层和外果皮厚度会发生变化: 红熟果的角质层和外果皮厚度小于绿熟果, 角质和蜡质含量高于绿熟果 (Lownds et al., 1993; Manandhar et al., 1995; Oh et al., 1999b)。多个研究表明, 同一辣椒材料的绿熟果和红熟果接种相同的炭疽菌时, 病原菌在果皮细胞组织中的变化以及发病症状不尽相同 (Manandhar et al., 1995; Oh et al., 1998, 1999a; Kim et al., 1999; Mongkolporn & Montri, 2010)。Manandhar 等 (1995) 将 8 个辣椒自交系接种红色炭疽菌 (G 株系) 后发现, 红熟果的发病率高于青熟果, 且角质层或外果皮厚度与炭疽病菌孢子产生率和病斑扩散速度之间呈显著负相关, 用氯仿浸洗除去果实表面蜡质比用水浸洗的发病率高, 说明角质层和外果皮的厚度以及角质和蜡质的含量是寄主的固有抗病因子。Oh 等 (1998) 和 Kim 等 (1999) 的研究结果显示, 不刺破果皮悬滴接种 12 ~ 24 h 内, 新发现的红色炭疽菌 (N 株系, 只侵染青熟果) 在青熟果和红熟果上均能形成附着胞和侵染钉, 且青熟果中附着胞和侵染钉数量较多, 接种 5 d 后只在青熟果上产生典型的凹陷坏死; 用氯仿除去果实表面的蜡质后悬滴接种, 红熟果上形成的病斑比青熟果小, 并且产生的孢子较少, 但是刺破果皮接种时, 青熟果和红熟果均能产生凹陷坏死斑, 病斑直径和产孢量没有差异, 该结果表明角质层和蜡质对炭疽菌的侵染有防御功能。Kim 等 (1999) 的研究还表明, 相同浓度的青熟果和红熟果表皮蜡质提取物对孢子萌发和附着胞的影响相同, 也说明角质层、表皮蜡质的含量能够影响病原菌的侵染。Azad (1991) 和 Tenaya 等 (2001) 研究发现, 抗炭疽病辣椒品种中辣椒素含量高, 感病品种中含量低; Kraikruan 等 (2008) 研究了辣椒素对黑点炭疽菌孢子萌发的影响, 发现在培养基中添加 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 辣椒素能够完全抑制菌丝生长和孢子萌发, 且果实的胎座处菌丝产生量最少, 抑菌效果最强, 与 Azad (1991) 和 Tenaya 等 (2001) 的研究结果相同。上述研究表明, 辣椒果实自身的果皮、角质层、表皮蜡质、辣椒素等对于炭疽菌的侵染表现出固有抗性。

病原菌侵染植物体后, 诱导产生的抗病性物质主要有木质素、羟脯氨酸、酚类物质和各种酶类等, 从而对病原菌的侵染作出防御反应。多酚氧化酶 (PPO)、过氧化物酶 (POD) 和苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 参与植物体内酚类物质的代谢, 植物感病后, 病原菌诱导这 3 种酶大量表达, 产生各种酚类物质, 以抵抗病原菌的侵染 (陈晓梅和郭顺星, 1999)。张欣等 (2000) 研究了苗期辣椒感染黑点炭疽菌后叶片中这 3 种酶活性的变化, 结果显示, 3 个辣椒品种感染黑点炭疽菌后, 3 种酶的活性均不同程度上升, 同工酶带也有不同程度增多。通过研究辣椒果实与红色炭疽菌互作, Oh 等 (2003) 在抗病红熟果中分离到 6 个与青熟果差异表达的防卫相关基因, 这些基因编码的蛋白质与醛脱氢酶、P23 蛋白、NP24 蛋白、细胞色素 P450 蛋白、酯酶、MADS-box 蛋白高度同源。接种红色炭疽菌后, *pepCYP* 基因 (编码细胞色素 P450 蛋白) 转录的 mRNA 会在红熟果表皮细胞积累, *pepEST* 基因 (一种辣椒酯酶基因) 转录的 mRNA 会在红熟果的表皮细胞和皮层细胞积累, 但在青熟果中则不会出现

这两者的积累 (Oh et al., 1999a; Ko et al., 2005)。在青熟果接种红色炭疽菌时, 补加一定量的 GST 标记的重组 *pepEST* 蛋白, 同样可以抑制发病, 这是由于重组 *pepEST* 蛋白可抑制炭疽菌附着胞的形成 (Kim et al., 2001)。病程相关蛋白是植物感病初期诱导基因表达的产物。Soh 等 (2012) 在转录水平和转录后水平上比较了病程相关蛋白基因 *PR10* 在抗炭疽病品种 PBC80 (*C. baccatum*, *bacPR10*) 和感炭疽病品种 Yeoju (*C. annuum*, *annPR10*) 中的表达量, 表明接种红色炭疽菌后的 3 d 时间里, *PR10* 转录 mRNA 的量在 PBC80 中显著高于 Yeoju, 且在 PBC80 中含量不出现下降, *PR10* 翻译产生的病程相关蛋白也表现出相同规律, 即 PBC80 通过在果皮中产生并积累大量病程相关蛋白实现其抗性。Park 等 (2012) 用高效液相—串联—质谱法 (HPLC-MS-MS) 研究了红色炭疽菌侵染前后辣椒果实中多酚含量的变化, 表明果实感病后会诱导合成并积累植保素类物质 N-咖啡酰腐胺 (N-caffeoyl putrescine) 和咖啡酰基-O-己糖苷 (caffeoyl O-hexoside); 辣椒固有的抗菌物质阿魏酰基-O-葡萄糖苷 (feruloyl O-glucoside)、四羟基黄酮-O-戊糖基二己糖苷 (kaempferol O-pentosyl dihexoside) 和二羟黄酮-O-己糖苷 (dihydroxyflavone O-hexoside), 在红色炭疽菌开始侵染时会消耗使其含量降低, 然后诱导合成使其含量升高。由此可见, 辣椒果实感染炭疽菌后, 会诱导一系列抗病相关基因的表达, 产生并在果皮组织中积累大量抗病性物质, 从而表现出抗病性。

4 辣椒对炭疽病抗性的遗传

辣椒抗炭疽病的遗传研究始于 1984 年 Cheema 等 (1984) 的研究, 随后不断有学者致力于此方面的研究。Park 等 (1990a, 1990b) 以 6 个一年生辣椒 (*C. annuum*) 材料配制双列杂交组合, 研究辣椒抗炭疽病的遗传, 发现材料 ‘Chungryong’ 对黑点炭疽菌的抗性为不完全显性的。Lin 等 (2002) 研究发现, 辣椒 (*C. annuum*) 材料 ‘83-163’ 在绿熟果期对黑点炭疽菌 (菌株 158ci) 的抗性由一对显性基因控制。Cheema 等 (1984) 发现辣椒对黑点炭疽菌抗性为隐性遗传, 并具有显著的上位性效应。韩国地方栽培品种 ‘Daepoong-cho’ (*C. annuum*) (Kim et al., 2008a) 绿熟果期对黑点炭疽菌 (菌株 ThSCc-1) 的抗性由一对隐性基因控制, 等位性测验表明该基因与由辣椒品种 ‘PBC932’ (*C. chinense*) 育得的抗病自交系 ‘AR’ 中抗性基因相同。对于黑点炭疽菌 (菌株 158ci), ‘PBC932’ 绿熟果期抗性 (Pakdeevaporn et al., 2005; Mahasuk et al., 2009a)、红熟果期抗性 (Mahasuk et al., 2009a)、苗期抗性 (Mahasuk et al., 2009a) 分别由 *co1*、*co2*、*co3* 等 3 对隐性基因决定, 并且 *co1* 和 *co2* 是连锁的, 距离为 25 cM, *co3* 与 *co1*、*co2* 无连锁关系 (Mahasuk et al., 2009a)。如不考虑菌株的差异, Pakdeevaporn 等 (2005)、Kim 等 (2008a)、Mahasuk 等 (2009a) 的研究都认为辣椒品种 ‘PBC932’ 在绿熟果期对黑点炭疽菌的抗性由一对隐性基因决定。辣椒品种 ‘Perennial’ (*C. annuum*) 对黑点炭疽菌的抗病性是由具有显著加性效应的多基因决定的 (Ahmed et al., 1991)。

目前关于对红色炭疽菌的抗性遗传的研究报道不多, 研究结果也不同。Park 等 (1990a) 以 6 个辣椒 (*C. annuum*) 材料配制双列杂交组合, 研究对红色炭疽菌 (有性世代, *Glomerella cingulata*) 和黑点炭疽菌的抗性遗传规律, 发现 F_1 群体中对红色炭疽菌的抗性表现为不完全显性或超显性。Fernandes 和 Ribeiro (1998) 用 3 个抗病的栽培种分别与同一个感病品种杂交, 研究对红色炭疽菌抗性的遗传, 苗期接种鉴定结果表明, 其中一个品种的抗病性是通过一对隐性基因遗传的, 另两个品种的抗病性则是由一对显性基因决定的。

近年来, 尖孢炭疽菌对辣椒的危害呈逐年加重之势, 对其抗性的遗传因菌株的不同表现出不同。Lin 等 (2007) 研究了 ‘0038-9155’ 品种 (由 PBC932 育得) 对尖孢炭疽菌 (菌株 Coll-153) 的抗性遗传, 结果显示, ‘0038-9155’ 在绿熟果期的抗性由两个互补的显性基因共同控制, 在红熟果期的抗性由两个重叠的隐性基因控制, 并且这两个时期的抗性基因是相互独立的。绿熟果期, 抗病自

交系 ‘AR’ (*C. annuum*, 由 PBC932 育得) 对尖孢炭疽菌 (菌株 KSCa-1) 的抗性由一对隐性基因决定 (Kim et al., 2007), 而 ‘PI594137’ (*C. baccatum*) 对该菌株的抗性则是通过一对显性基因遗传的 (Kim et al., 2008b)。*‘PBC80’* (*C. baccatum*) (Mahasuk et al., 2009b) 在绿熟果期对尖孢炭疽菌 (菌株 MJ5) 抗性由一对隐性基因 *co4* 控制, 而红熟果期的抗性则由一对显性基因 *Co5* 控制, *co4* 和 *Co5* 无连锁关系。Yoon 等 (2009) 用 ‘Matikas’ (*C. annuum*) 与 ‘PBC81’ (*C. baccatum*) 进行种间杂交, 鉴定 ‘PBC81’ 对尖孢炭疽菌 ‘KSCa-1’ 菌株的抗性, 发现其抗性是显性遗传, 通过计算广义遗传力, 得出其抗性是由 3 个以上的基因控制, 并且受环境影响。Pereira 等 (2011) 鉴定了包含一年生辣椒 (*C. annuum*)、中国辣椒 (*C. chinense*)、下垂辣椒 (*C. baccatum*)、灌木状辣椒 (*C. frutescens*) 等 4 个种在内的 129 份辣椒材料对 5 个尖孢炭疽菌菌株的抗性, 其中有 1 份一年生辣椒, 1 份下垂辣椒和 2 份中国辣椒材料抗性水平最高, 并且苗期抗性与结果期抗性没有显著相关性。

另外, 值得关注的是, ‘PBC932’ 对黑点炭疽菌 ‘158ci’ 菌株在苗期、绿熟果期、红熟果期都表现出免疫抗性 (Pakdeevaporn et al., 2005; Mahasuk et al., 2009a), 而对其余的黑点炭疽菌菌株和不同的尖孢炭疽菌则表现为不同程度的抗病或感病 (Mahasuk et al., 2009b); ‘Daepoong-cho’ 绿熟果期对黑点炭疽菌 ‘ThSCc-1’ 菌株表现出隐性单基因抗性 (Kim et al., 2008a), 而对尖孢炭疽菌 ‘KSCa-1’ 菌株则表现为感病 (Kim et al., 2007)。

由此可见, 辣椒对炭疽病的抗性遗传呈现出多样化的特点: 不同的抗源材料对炭疽菌, 甚至同一抗源材料不同时期对同种炭疽菌相同或不同菌株, 其抗性的遗传规律也不相同。辣椒抗炭疽病遗传的多样化, 首先是由不同辣椒品种 (材料) 的遗传本质所决定的, 其次是由不同炭疽菌、同种炭疽菌不同菌株的致病力强弱及其致病力遗传机制决定, 同时还受到诸多环境因素的影响。

5 辣椒抗炭疽病的分子标记和 QTL 定位

有些研究者认为辣椒对炭疽病的抗性是由多基因控制的, 并进行了抗性相关 QTL 的定位。Voorrips 等 (2004) 于 2004 年最先以辣椒抗病亲本 ‘PRI95030’ (*C. chinense*, 高抗红色炭疽菌和黑点炭疽菌)、感病亲本印度尼西亚栽培品种 ‘Jatilaba’ (*C. annuum*) 为试验材料, 由 F₂ 群体构建了第一张辣椒抗炭疽病分子遗传图谱, 并进行了 QTL 定位, 在 B 连锁群上定位到与抗红色炭疽菌 *C. gloeosporioides* 相关的 1 个主效 QTL B₁、3 个微效 QTLs B₂、H₁ 和 D₁, 与抗黑色炭疽菌 *C. capsici* 相关的 1 个主效 QTL B₁, 1 个微效 QTL G₁。值得注意的是, 该研究结果中与主效 QTL B₁ 紧密连锁的 QTL B₂ 来自感病亲本, 即抗病亲本在该位点含有感病等位基因。Kim 等 (2010) 用由抗病材料 ‘Pendulum’ (*C. baccatum*) 和感病材料 ‘Golden-aji’ (*C. baccatum*) 为亲本得到的 F₂ 群体, 构建了抗炭疽病的分子遗传图谱, 结合田间和室内离体接种尖孢炭疽菌 (菌株 C3) 鉴定结果, 定位到 2 个主效 QTLs 和 16 个微效 QTLs。其中, 主效 QTLs 位点 An8.1 和 An9.1 对室内接种鉴定炭疽病的抗性贡献率达 16.4%, 5 个微效 QTLs 位点 An 7.3、An 7.4、An4.1、An3.1 和 An3.2 对田间接种鉴定炭疽病的抗性贡献率合计达 60.73%。开发与不同接种条件鉴定的 QTLs 紧密连锁的分子标记, 能够更有效用于分子标记辅助选择抗炭疽病的辣椒品种。Lee 等 (2010) 以 ‘PBC81’ (*C. baccatum*) 为抗病亲本, ‘SP26’ (*C. annuum*) 为感病亲本, 获得种间杂交群体 BC₁F₂, 构建了分子遗传图谱并进行 QTL 定位, 用黑点炭疽菌 (菌株 ThSCc-1) 和尖孢炭疽菌 (菌株 KSCa-1) 接种鉴定, 定位到 1 个抗尖孢炭疽菌的主效 QTL CaR12.2、1 个抗黑点炭疽菌的主效 QTL CcR9, 还有 2 个微效 QTL。Lee 等 (2010) 的研究中抗红色炭疽菌与抗尖孢炭疽菌的主效 QTL 位点的位置不同。而 Voorrips 等 (2004) 研究中抗黑点炭疽菌和红色炭疽菌的主效 QTL 位点相同。为了更好地将这两个主效 QTL 运用于分子标记辅助育种, Lee 等 (2011) 又运用 AFLP 和分离群体分组分析的方法将主效 QTL 区

域的分子标记进一步加密,从而把与主效 QTLs CaR12.2 和 CcR9 连锁的 AFLP 标记 EtagMcgt04、EtagMccg13 分别转换为了基于 PCR 的简单分子标记 CaR12.2M1-CAPS、CcR9M1-SCAR,这两个标记的选择效率分别为 72%和 82.5%,但是这两个标记的序列并未公布。上述研究表明,通过定位与抗病性紧密连锁的 QTL,进而开发可用于分子标记辅助选择的实用分子标记,能够大大缩短抗炭疽病育种的时间,并且为进一步精细定位和最终克隆抗性基因奠定了基础。

6 辣椒抗炭疽病资源现状及抗病育种

尽管抗性育种被认为是控制病害的最有效、最经济、最环保的方法,但由于缺少可用的抗病材料,到目前为止世界上育成抗炭疽病的商业化辣椒品种还是极少的。研究者在寻找鉴定抗炭疽病辣椒资源方面已做了大量工作,并鉴定出了一些抗炭疽病的辣椒材料(表 1)。

另外,黄任中等(2005)、刘建萍等(2006)、马荣群等(2008)分别对 146 份、50 份、73 份不同的辣椒材料进行了离体果实针刺接种鉴定,表明现有资源中缺乏对炭疽病免疫和高抗的材料,大多数材料表现感病或高感,并且少数抗病或耐病材料的经济性状差,无法直接用于育种中。“七五”期间,刘建华等(1991)对 1 015 份辣椒种质资源进行苗期喷雾接种鉴定,也表明国内辣椒种质资源感病、高感居多,抗病资源少且经济性状差。

表 1 已鉴定的辣椒炭疽病抗性资源
Table 1 Sources of resistant germplasm against pepper anthracnose

炭疽菌 Pathogen	抗源 Resistance source	参考文献 Reference
尖孢炭疽菌 <i>C. acutatum</i>	PI594137 (<i>C. baccatum</i>) Jacq. PBC932 (<i>C. chinense</i>), AR (<i>C. annuum</i>) TC6903 (<i>C. annuum</i>), TC6941 (<i>C. annuum</i>), TC6842 (<i>C. baccatum</i>) 0038-9155-5-1, 0038-9250-4, 0238-8507-bk (<i>C. annuum</i>) pendulum (<i>C. baccatum</i>) PBC80 (<i>C. baccatum</i>) PBC81 (<i>C. baccatum</i>)	Kim et al., 2008b Kim et al., 2007 AVRDC, 2004 Kim et al., 2010 Mahasuk et al., 2009b; Lee et al., 2010
黑点炭疽菌 <i>C. capsici</i>	IIHR 275-13-5, IIHR 345-6, IIHR 332-109, CC4, Ujwala, CA 87-4, S-20-1, Lorai, BG1 PBC932 (<i>C. chinense</i>) LCA-301, LCA-324, K-1, Byadige Kaddi CA87-4 Sel.4, Sel.25, A126, Achar CA87-4, CNPH 2686, AVRDC 17 PI201234 Longi, Lorai, Surjamani BG-1 Chungyong (<i>C. annuum</i>) 83-163 (<i>C. annuum</i>) Perennial (<i>C. annuum</i>) Daepoong-cho (<i>C. annuum</i>) PRI95030 (<i>C. chinense</i>)	Chandra Nayaka et al., 2009 AVRDC, 2000, Pakdeevaporn et al., 2005 Hegde & Anahosur, 2001 Jeyalakshmi & Seetharaman, 1998 Peter & Indira, 1998; Sarath et al., 2011 Henz et al., 1993 Hartman & Wang, 1992b Singh & Kaur, 1990 Park et al., 1990a Lin et al., 2002 Ahmed et al., 1991 Kim et al., 2008a Voorrips et al., 2004
红色炭疽菌 <i>C. gloeosporioides</i>	C00632, C00708, C00918, C01172, C01676, C01768, C01777, C01826, C02220 PRI95030 (<i>C. chinense</i>) PBC81 (<i>C. baccatum</i>)	AVRDC, 1999 Voorrips et al., 2004
黑色炭疽菌 <i>C. coccodes</i>	Cheongryong, Kwangju, PI224433	Kim et al., 1989

一年生辣椒 (*C. annuum*) 是世界上种植最广泛的辣椒种, 这个种中极度缺乏抗炭疽病的材料 (Yoon et al., 2004; Park, 2007), 而 AVRDC (2000, 2004) 和韩国 (Kim et al., 2008b) 鉴定表明中国辣椒 (*C. chinense*) 和下垂辣椒 (*C. baccatum*) 中存在高抗炭疽病的基因, 如中国辣椒中的 ‘PBC932’、‘PRI95030’, 下垂辣椒 (*C. baccatum*) 中的 ‘PBC80’、‘PBC81’、‘PI594137’、‘TC6842’ 等 (Voorrips et al., 2004; Pakdeevaporn et al., 2005; Yoon & Park, 2005; Kim et al., 2007, 2008b; Mahasuk et al., 2009a; Montri et al., 2009)。AVRDC (1999, 2000, 2004)、韩国 (Park et al., 1990a, 1990b; Yoon & Park, 2005; Yoon et al., 2006)、泰国 (Lin et al., 2002; Pakdeevaporn et al., 2005) 等地已经开展了将炭疽病抗性转入商业栽培种中的育种项目, 并且他们互相交换和共享现有的抗病种质资源。实际育种过程中, 因中国辣椒比下垂辣椒与一年生辣椒的亲合力强, 故通常用中国辣椒和一年生辣椒种间杂交获得抗病自交系。亚洲蔬菜研究发展中心 AVRDC 通过多代回交, 成功地把 PBC932 (*C. chinense*) 的抗炭疽病基因转入了感病自交系 IR (*C. annuum*), 在 BC₃F₆ 群体中选育得到了抗病自交系 ‘AR’ (*C. annuum*)。下垂辣椒与一年生辣椒种间杂交存在胚败育和雄不育的中间不亲和障碍, 需要通过一些特殊的技术来克服。Yoon 和 Park (2005) 用 Trispecies Bridge Crosses 方法, 即以中国辣椒 ‘PI159236’ 为桥梁亲本, 进行 [‘Jeju-jaerae’ (*C. annuum*) × ‘PI159236’ (*C. chinense*)] × ‘PBC80’ (*C. baccatum*) 杂交转育, 从而得以把 ‘PBC80’ 对炭疽病的抗性转入 ‘Jeju-jaerae’ 品种中。Yoon 等 (2006) 通过胚挽救、多代回交等来克服这两重障碍, 并获得了下垂辣椒与一年生辣椒种间杂交群体 BC₁F₁, 并成功地把 ‘PBC81’ 对炭疽病的抗性转入自交系 ‘Matikas’ (*C. annuum*) 中 (Yoon et al., 2006; Lee et al., 2010)。

7 研究展望

辣椒炭疽病作为世界性的病害, 是辣椒生产的重要障碍之一, 已经受到各国的重视。目前, 国内关于炭疽病抗性遗传规律的研究鲜见报道, 而对炭疽病的药剂控制和抗病性鉴定方法研究较多。国内外学者已对病原菌的生物学特性、寄主范围、寄主的抗性机制、苗期和果期的抗病性鉴定方法、抗病遗传规律等进行了研究, 并取得了重要的进展, 但仍有许多方面亟待进一步深入研究。(1) 继续寻找、鉴定抗炭疽病的辣椒品种资源。目前已鉴定出的高抗炭疽病的材料中, 多为中国辣椒、下垂辣椒, 与商业品种组配时或存在种间杂交障碍, 或经济性状差难以直接运用与育种中 (黄任中 等, 2005; 刘建萍 等, 2006; 马荣群 等, 2008; Kim et al., 2008b); 抗病资源材料还不丰富, 遗传背景狭窄, 亟待发现新的抗病资源和抗病基因。(2) 深入研究中国各地辣椒炭疽菌的生理分化, 明确各地的优势小种或菌株。不同地区的优势炭疽菌不同, 不同地区同一种炭疽病菌的致病力也有差异。研究辣椒炭疽菌在中国地区间差异并进行准确的划分, 对炭疽病的抗性鉴定、抗性资源的筛选、抗性遗传方式的研究意义重大。(3) 通过多种途径的深入研究, 揭示辣椒炭疽菌致病分子机制及抗病机制。目前, 辣椒抗炭疽病的作用机理尚不明确。研究炭疽菌侵染辣椒过程中的物质代谢和信号转导途径, 以揭示抗病相关基因诱导表达的触发方式及在抗病反应中的生理生化过程。运用分子生物学、基因工程技术分离、克隆不同的辣椒炭疽病抗病基因、无毒基因, 研究抗病基因与无毒基因的互作效应, 阐明辣椒与炭疽菌互作关系的遗传模式。(4) 利用分子标记辅助育种技术, 加快抗病材料的筛选和育种。构建高密度的分子遗传连锁图谱进行抗炭疽病 QTL 的定位, 并进行抗病基因的精细定位, 预测炭疽病抗病基因, 进一步开发与之紧密连锁的实用分子标记。由于结果期鉴定抗病性周期长, 工作量大, 不适用于大量材料的鉴定, 分子标记辅助育种与常规育种的结合, 可大大缩短抗病材料的筛选和育种周期, 加快现有抗性资源向商业品种中的转化速度。

References

- Ahmed N, Dey S K, Hundal J S. 1991. Inheritance of resistance to anthracnose in chilli. *Indian Phytopathology*, 44 (3): 402 – 403.
- AVRDC. 1999. Off-season tomato, pepper and eggplant // Stares J. AVRDC Report 1998. Taiwan: Asian Vegetable Research and Development Center.
- AVRDC. 2000. Off-season tomato, pepper and eggplant // Koizumi M, Abbass D, Stares J. AVRDC Report 1999. Taiwan: Asian Vegetable Research and Development Center.
- AVRDC. 2004. New sources of resistance to anthracnose and Phytophthora blight in *Capsicum* // Kalb T. AVRDC Report 2003. Taiwan: AVRDC-The WorldVegetable Center.
- Azad P. 1991. Fate and role of chemical constituents of chilli fruits during infection with *Colletotrichum capsici*. *Indian Phytopath*, 44: 129 – 131.
- Black L L, Wang T C. 2007. Chili Anthracnose Research at AVRDC 1993—2002 // Oh D G, Kim K T. Abstracts of the first international symposium on chili anthracnose. Korea: Horticultural Technology Press.
- Chandra Nayaka S, Udayashankar A C, Niranjana S R, Prakash H S, Mortensen C N. 2009. Anthracnose Disease of Chilli Pepper. Technical Bulletin. Asian Seed Health Centre and Danish Seed Health Centre for Developing Countries, 15.
- Cheema D S, Singh D P, Rawal R D, Deshpande A A. 1984. Inheritance of resistance to anthracnose disease in chillies. *Capsicum Eggplant News*1, 3: 44.
- Chen Xiao-mei, Guo Sun-xing. 1999. Research advances in plant disease resistive material. *Chinese Bulletin of Botany*, 16 (6): 658 – 664. (in Chinese)
- 陈晓梅, 郭顺星. 1999. 植物抗病性物质研究进展. *植物学通报*, 16 (6): 658 – 664.
- Fernandes M C, Ribeiro R. 1998. Mode of inheritance of resistance in *Capsicum annum* accessions to *Colletotrichum gloeosporioides*. Xth EUCARPIA Meeting on Genetics and Breeding of Capsicum and Eggplant. France: Avignon: 170 – 174.
- Hartman G L, Wang T C. 1992a. Anthracnose of pepper: A review and report of a training course. Asian Vegetable Research and Development Center. Working Paper 5, 31.
- Hartman G L, Wang T C. 1992b. Phytophthora blight of pepper: Screening for disease resistance. *Trop Pest Manage*, 38: 319 – 322.
- Hegde G M, Anahosur K H. 2001. Evaluation of fungi toxicants against fruit rot of chilli and their effect on biochemical constituents. *Karnataka J Agric Sci*, 14: 836 – 838.
- Henz G P, Boiteux L S, Lima Mirtes F. 1993. Reaction of *Capsicum* spp. fruits to *Colletotrichum gloeosporioides*. *Capsicum Eggplant Newsletters*, 12: 79 – 80.
- Henz G P, Reis A, Café Filho A C, Boiteux L S. 2007. Present Situation of the anthracnose disease in sweet and hot pepper in brazil and search for sources of resistance // Oh D G, Kim K T. Abstracts of the first international symposium on chili anthracnose. Korea: Horticultural Technology Press.
- Huang Ren-zhong, Lü Zhong-hua, Lin Qing, Huang Qi-zhong, Shi Si-ru. 2005. A preliminary study on screening of anthracnose resistance sources on pepper for processing. *Southwest Horticulture*, 33 (5): 66 – 67. (in Chinese)
- 黄任中, 吕中华, 林 清, 黄启中, 史思茹. 2005. 加工辣椒抗炭疽病材料筛选. *西南园艺*, 33 (5): 66 – 67.
- Jeyalakshmi C, Seetharaman K. 1998. Biological control of fruit rot and die-back of chilli with plant products and antagonistic microorganisms. *Plant Dis Res*, 13: 46 – 48.
- Johnston P R, Jones D. 1997. Relationships among *Colletotrichum* isolates from fruit-rots assessed using rDNA sequences. *Mycologia*, 89 (3): 420 – 430.
- Kang B K, Kim J, Lee K H, Lim S C, Ji J J, Lee J W, Kim H T. 2009. Effects of temperature and moisture on the survival of *Colletotrichum acutatum*, the causal agent of pepper anthracnose in soil and pepper fruit debris. *Plant Pathology Journal*, 25 (2): 128 – 135.
- Kang B K, Min J Y, Kim Y S, Park S W, Bach N V, Kim H T. 2005. Semi-selective medium for monitoring *Colletotrichum acutatum* causing pepper anthracnose in the field. *Res Plant Dis*, 11: 21 – 27.
- Kim B S, Park H K, Lee W S. 1989. Resistance to anthracnose (*Colletotrichum* spp.) in pepper // Green S K. Proc. International symposium on integrated management practices: Tomato and pepper production in the tropics. Taiwan: AVRDC.
- Kim K D, Oh B J, Yang J. 1999. Differential interactions of a *Colletotrichum gloeosporioides* isolate with green and red pepper fruits.

- Phytoparasitica, 27 (2): 97 - 106.
- Kim K D, Oh B J, Yang J. 1997. Compatible and incompatible interactions between *Colletotrichum gloeosporioides* and pepper fruits (Abstract). Phytopathology, 87, S55.
- Kim S H, Yoon J B, Do J W, Park H G. 2007. Resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* in chili pepper (*Capsicum annuum* L.), Journal of Crop Science and Biotechnology, 10 (4): 277 - 280.
- Kim S H, Yoon J B, Do J W, Park H G. 2008a. A major recessive gene associated with anthracnose resistance to *Colletotrichum capsici* in chili pepper (*Capsicum annuum* L.). Breeding Science, 58 (2): 137 - 141.
- Kim S H, Yoon J B, Park H G. 2008b. Inheritance of anthracnose resistance in a new genetic resource, *Capsicum baccatum* PI594137. Journal of Crop Science and Biotechnology, 11 (1): 13 - 16.
- Kim S, Kim K T, Kim D H, Yang E Y, Cho M C, Jamal A, Oh D G, Hwang J K. 2010. Identification of quantitative trait loci associated with anthracnose resistance in chili pepper (*Capsicum* spp.). Korean Journal of Horticultural Science & Technology, 28 (6): 1014 - 1024.
- Kim W G, Cho E K, Lee E J. 1986. Two strains of *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. causing anthracnose on pepper fruits. Korean J Plant Pathol, 2: 107 - 113.
- Kim Y S, Lee H H, Ko M K, Song C E, Bae C Y, Lee Y H, Oh B J. 2001. Inhibition of fungal appressorium formation by pepper (*Capsicum annuum*) esterase. Mol Plant Microbe Interact, 14 (1): 80 - 85.
- Ko M K, Jeon W B, Kim K S, Lee H H, Seo H H, Kim Y S, Oh B J. 2005. A *Colletotrichum gloeosporioides*-induced esterase gene of nonclimacteric pepper (*Capsicum annuum*) fruit during ripening plays a role in resistance against fungal infection. Plant Molecular Biology, 58 (4): 529 - 541.
- Kraikruan W, Sangchote S, Sukprakarn S. 2008. Effect of capsaicin on germination of *Colletotrichum capsici* conidia. Kasetsart Journal - Natural Science, 42 (3): 417 - 422.
- Le D D, Tran T V, Trinh T P V, Pham T M K. 2007. *Colletotrichum* spp. attacking on chili pepper growing in Vietnam // Oh D G, Kim K T. Abstracts of the first international symposium on chili anthracnose. Korea: Horticultural Technology Press.
- Lee J, Do J W, Yoon J B. 2011. Development of STS markers linked to the major QTLs for resistance to the pepper anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* and *C. capsici*. Horticulture Environment and Biotechnology, 52 (6): 596 - 601.
- Lee J, Hong J H, Do J W, Yoon J B. 2010. Identification of QTLs for resistance to anthracnose to two *Colletotrichum* species in pepper. Journal of Crop Science and Biotechnology, 13 (4): 227 - 233.
- Liao Y M, Wang Z W, Tang J M. 2007. Occurrence of pepper anthracnose and the morphological characterization of its pathogen *Colletotrichum* spp. in guangxi, China // Oh D G, Kim K T. Abstracts of the first international symposium on chili anthracnose. Korea: Horticultural Technology Press.
- Lin Q, Chutchamas K U, Thierry J, Orarat M K. 2002. Genetic analysis of resistance to pepper anthracnose caused by *Colletotrichum capsici*. Thai Journal of Agricultural Science, 35 (3): 259 - 264.
- Lin Qing, Lü Zhong-hua, Huang Ren-zhong, Huang Qi-zhong, Lei lei, Shi Si-ru. 2005. Screening pepper germplasm for resistance to TMV, CMV, phytophthora blight and anthracnose. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 18 (1): 108 - 110. (in Chinese)
- 林 清, 吕中华, 黄任中, 黄启中, 雷 蕾, 史思茹. 2005. 辣(甜)椒抗 TMV、CMV、疫病及炭疽病材料筛选, 西南农业学报, 18 (1): 108 - 110.
- Lin Qing, Lü Zhong-hua, Huang Ren-zhong, Huang Qi-zhong, Shi Si-ru, Lei lei. 2006. Study on screening method for resistance to pepper anthracnose. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 19 (6): 1071 - 1073. (in Chinese)
- 林 清, 吕中华, 黄任中, 黄启中, 史思茹, 雷 蕾. 2006. 辣椒炭疽病抗性鉴定方法研究. 西南农业学报, 19 (6): 1071 - 1073.
- Lin S W, Gniffke P A, Wang T C. 2007. Inheritance of resistance to pepper anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum*. Acta Hort (ISHS), 760: 329 - 334.
- Lin Shi-wen. 2005. Studies on the inheritance of resistance to pepper anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* [M. D. Dissertation]. Taiwan: Graduate Institute of Agriculture National Chiayi University. (in Chinese)
- 林世雯. 2005. 番椒炭疽病之抗性遗传研究[硕士论文]. 台湾: 国立嘉义大学农学研究所.
- Liu Jian-hua, Yang Yu-zhen, Zou Xue-xiao, Lu Jian-zhi, Yuan Cai-yao, Pu Ye-min, Gong Zhen-hui, Zhou Xin-min, Wang Ming. 1991. Identification of resistance to pepper anthracnose among hot and sweet pepper germplasm resources at seedling stage. Shanxi Journal of Agricultural

- Sciences, 4: 11 - 12. (in Chinese)
- 刘建华, 杨玉珍, 邹学校, 卢鉴植, 袁彩尧, 濮治民, 巩振辉, 周新民, 王 鸣. 1991. 辣(甜)椒种质资源苗期对炭疽病的抗性鉴定. 陕西农业科学, 4: 11 - 12.
- Liu Jian-ping, Jin Jing, Jiang Guo-yong, Chen Shu-hua, Xu Ming-zhen. 2006. Screening pepper varieties resistant to anthracnose. Northern Horticulture, 9: 186 - 187. (in Chinese)
- 刘建萍, 金 静, 姜国勇, 陈树华, 徐明振. 2006. 辣椒炭疽病抗性资源筛选. 北方园艺, 9: 186 - 187.
- Lownds N K, Banaras M, Bosland P W. 1993. Relationship between postharvest water loss and physical properties of pepper fruit (*Capsicum annuum* L.). Hortscience, 28 (12): 1182 - 1184.
- Lu Jia-yun. 2001. Plant pathogenic mycology. Beijing: China Agricultural Press. (in Chinese).
- 陆家云. 2001. 植物病原真菌学. 北京: 中国农业出版社.
- Mao Ai-jun, Hu Qia, Geng San-sheng. 2004. Studies on the inoculation technique for resistant varieties of pepper to anthracnose and the application. Acta Agriculture Boreali-Sinica, 19 (2): 87 - 91. (in Chinese)
- 毛爱军, 胡 洽, 耿三省. 2004. 辣椒炭疽病抗病性鉴定技术及利用. 华北农学报, 19 (2): 87 - 91.
- Mahasuk P, Khumpeng N, Wasee S, Taylor P W J, Mongkolporn O. 2009a. Inheritance of resistance to anthracnose (*Colletotrichum capsici*) at seedling and fruiting stages in chili pepper (*Capsicum* spp.). Plant Breeding, 128 (6): 701 - 706.
- Mahasuk P, Taylor P W J, Mongkolporn O. 2009b. Identification of two new genes conferring resistance to *Colletotrichum acutatum* in *Capsicum baccatum*. Phytopathology, 99 (9): 1100 - 1104.
- Manandhar J B, Hartman G L, Wang T C. 1995. Anthracnose development on pepper fruits inoculated with *C. gloeosporioides*. Plant Dis, 79: 380 - 383.
- Ma Rong-qun, Huang Yue, Song Zheng-xu, Li Mei, Yue Wen-hui. 2008. Screening of resistance for the varieties of dry pepper against anthracnose disease. Journal of Laiyang Agricultural College: Natural Science, 23 (4): 297 - 299. (in Chinese)
- 马荣群, 黄 粤, 宋正旭, 李 梅, 岳文辉. 2008. 抗炭疽病干制辣椒资源筛选. 莱阳农学院学报: 自然科学版, 23 (4): 297 - 299.
- Mongkolporn O, Montri P. 2010. Differential Reactions on Mature Green and Ripe Chili Fruit Infected by Three *Colletotrichum* spp. Plant Disease, 94 (3): 306 - 310.
- Montri P, Taylor P W J, Mongkolporn O. 2009. Pathotypes of *Colletotrichum capsici*, the causal agent of chili anthracnose, in Thailand. Plant Dis, 93: 17 - 20.
- Oh B J, Kim K D, Kim Y S. 1998. A microscopic characterization of the infection of green and red pepper fruits by an isolate of *Colletotrichum gloeosporioides*. J Phytopathol, 146: 301 - 303.
- Oh B J, Ko M K, Kim Y S, Kim K S, Kostenyuk I, Kee H K. 1999a. A cytochrome P450 gene is differentially expressed in compatible and incompatible interactions between pepper (*Capsicum annuum*) and the anthracnose fungus, *Colletotrichum gloeosporioides*. Molecular Plant-Microbe Interactions, 12 (12): 1044 - 1052.
- Oh B, Kim K D, Kim Y S. 1999b. Effect of cuticular wax layers of green and red pepper fruits on infection by *Colletotrichum gloeosporioides*. Journal of Phytopathology, 147 (9): 547 - 552.
- Oh B J, Ko M K, Kim K S, Kim Y S, Lee H H, Jeon W B, Im K H. 2003. Isolation of defense-related genes differentially expressed in the resistance interaction between pepper fruits and the anthracnose fungus *Colletotrichum gloeosporioides*. Mol Cells, 15 (3): 349 - 355.
- Pakdeevoraporn P, Wasee S, Taylor P W J, Mongkolporn O. 2005. Inheritance of resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum capsici* in *Capsicum*. Plant Breeding, 124 (2): 206 - 208.
- Park H G. 2007. Problems of Anthracnose in pepper and prospects for its management // Oh D G, Kim K T. Abstracts of the first international symposium on chili anthracnose. Korea: Horticultural Technology Press.
- Park H K, Kim B S, Lee W S. 1990a. Inheritance of resistance to anthracnose (*Colletotrichum* spp.) in pepper (*Capsicum annuum* L.). I. Genetic analysis of resistance to *Colletotrichum dematium*. J Kor Soc Hort Sci, 31: 207 - 212.
- Park H K, Kim B S, Lee W S. 1990b. Inheritance of resistance to anthracnose (*Colletotrichum* spp.) in pepper (*Capsicum annuum* L.). II. Genetic analysis of resistance to *Colletotrichum dematium*. J Kor Soc Hort Sci, 31: 207 - 212.
- Park S, Jeong W Y, Lee J H, Kim Y H, Jeong S W, Kim G S, Bae D W, Lim C S, Jin J S, Lee S J, Shin S C. 2012. Determination of polyphenol

- levels variation in *Capsicum annuum* L. cv. Chelsea (yellow bell pepper) infected by anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*) using liquid chromatography-tandem mass spectrometry. Food Chemistry, 130 (4): 981 - 985.
- Pereira M J Z, Massola J N S, Sussel A A B, Sala F C, Costa C P D, Boiteux L S. 2011. Reaction of *Capsicum* accessions and progenies from interspecific crosses to *Colletotrichum acutatum* isolates. Horticultura Brasileira, 29 (4): 569 - 576.
- Peter K V, Indira P, Mini C. 1998. Cultivation and processing of *Capsicum* in India // Krishna de A. *Capsicum: The genus Capsicum*. London: Taylor & Francis.
- Poonpolgul S, Kumphai S. 2007. Chili pepper anthracnose in Thailand // Oh D G, Kim K T. Abstracts of the first international symposium on chili anthracnose. Korea: Horticultural Technology Press.
- Ramachandran N, Madhavi R K, Rathnamma K. 2007. Current status of chili anthracnose in India // Oh D G, Kim K T. Abstracts of the first international symposium on chili anthracnose. Korea: Horticultural Technology Press.
- Sarath B, Pandravada S R, Prasada Rao R D V J, Anitha K, Chakrabarty S K, Varaprasad K S. 2011. Global sources of pepper genetic resources against arthropods, nematodes and pathogens. Crop Protection, 30 (4): 389 - 400.
- Sharma, P N, Kaur M, Sharma O P, Sharma P, Pathania A. 2005. Morphological, pathological and molecular variability in *Colletotrichum capsici*, the cause of fruit rot of chillies in the subtropical region of north-western India. Journal of Phytopathology, 153 (4): 232 - 237.
- Simmonds J H. 1965. A study of the species of *Colletotrichum* causing ripe fruit rots in Queensland. Queensland Journal Agriculture and Animal Science, 22: 437-459.
- Singh J, Kaur S. 1990. Development of multiple resistance in chilli pepper // Green S K, Kalloo G. Leaf curl and yellowing viruses of pepper and tomato: an overview. Taipei: Asian Vegetable Research and Development Center.
- Soh H C, Park A R, Park S, Back K, Yoon J B, Park H G, Kim Y S. 2012. Comparative analysis of pathogenesis-related protein 10 (PR10) genes between fungal resistant and susceptible peppers. European Journal of Plant Pathology, 132 (1): 37 - 48.
- Sydow H. 1913. Beitrage zur kenntnis der pilzHora des siidlichen ostindiens-I. Anv. Myc, XI, 329.
- Tenaya I M N, Setiamihardja R, Natasasmita S. 2001. Correlation of capsaicin content, fructose, and peroxidase activity with anthracnose disease in chili pepper x red pepper (Abstract) . Zuriat, 12 (2): 73 - 83.
- Than P P, Prihastuti H, Phoulivong S, Taylor P W J, Hyde K D. 2008a. Chilli anthracnose disease caused by *Colletotrichum* species. Journal of Zhejiang University Science B, 9 (10): 764 - 778.
- Than P P, Jeewon R, Hyde K D, Pongsupasamit S, Mongkolporn O, Taylor P W J. 2008b. Characterization and pathogenicity of *Colletotrichum* species associated with anthracnose on chilli (*Capsicum* spp.) in Thailand. Plant Pathology, 57: 562 - 572.
- Voorrips R E, Finkers R, Sanjaya L, Groenwold R. 2004. QTL mapping of anthracnose (*Colletotrichum* spp.) resistance in a cross between *Capsicum annuum* and *C. chinense*. Theoretical and Applied Genetics, 109 (6): 1275 - 1282.
- Wang Ai-e, Ding Ke-jian, Ma Ke. 2005. Research progress in pepper anthracnose. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 33 (3): 508 - 509. (in Chinese)
- 汪爱娥, 丁克坚, 马珂. 2005. 辣椒炭疽病的研究进展. 安徽农业科学, 33 (3): 508 - 509.
- Wei Gang. 1994. Investigation of pepper anthracnose and its control strategies in Guangxi. Guangxi Plant Protection, 3: 25 - 26. (in Chinese)
- 韦刚. 1994. 广西辣椒炭疽病的调查和防治. 广西植保, 3: 25 - 26.
- Xia H, Wang X L, Zhu H J, Gao B D. 2011. First report of anthracnose caused by *Glomerella acutata* on chili pepper in China. Plant Disease, 95 (2): 219 - 219.
- Xu Xiang-rui, Zhang Bo, Wang Xue-guo, Mao Fu-rong, Zhang Zhi-cai, Bu Xian-feng, Qi Jia-hui. 2005. Study on identification of sweet pepper varieties resistant to anthracnose and their screening method. Journal of Jilin Agricultural University, 27 (5): 507 - 510. (in Chinese)
- 徐香瑞, 张波, 王学国, 毛芙蓉, 张志财, 卜显峰, 齐嘉卉. 2005. 甜椒品种对炭疽病抗性鉴定及抗源筛选方法研究. 吉林农业大学学报, 27 (5): 507 - 510.
- Yang Qing, Yi Tu-yong. 2009. Research progress in chilli anthracnose and its control. Acta Agriculture Jiangxi, 21 (7): 107 - 109. (in Chinese)
- 杨青, 易图永. 2009. 辣椒炭疽病及其防治研究进展. 江西农业学报, 21 (7): 107 - 109.
- Yoon J B, Do J W, Kim S H, Park H G. 2009. Inheritance of anthracnose (*Colletotrichum acutatum*) resistance in *Capsicum* using interspecific hybridization. Korean Journal of Horticultural Science & Technology, 27 (1): 140 - 144.

- Yoon J B, Park H G. 2005. Trispecies bridge crosses, (*Capsicum annuum* × *C. chinense*) × *C. baccatum*, as an alternative for introgression of anthracnose resistance from *C. baccatum* into *C. annuum*. J Korean Soc Hort Sci, 46: 5 - 9.
- Yoon J B, Yang D C, Do J W, Park H G, 2006. Overcoming two post-fertilization genetic barriers in interspecific hybridization between *Capsicum annuum* and *C. baccatum* for introgression of anthracnose resistance. Breed Sci, 56: 31 - 38.
- Yoon J B, Yang D C, Lee W P, Ahn S Y, Park H G. 2004. Genetic resources resistant to anthracnose in the genus *Capsicum*. J Korean Soc Hort Sci, 45: 318 - 323.
- Yoon J, Park H, Yoon J B, Park H G. 2001. Screening method for resistance to pepper fruit anthracnose: Pathogen sporulation, inoculation methods related to inoculum concentrations and post-inoculation environment. Journal of the Korean Society for Horticultural Science, 42 (4): 389 - 393.
- Zhang D, Zhu C, Liu Y. 2007. Chili anthracnose research in China: An Overview // Oh D G, Kim K T. Abstracts of the first international symposium on chili anthracnose. Korea: Horticultural Technology Press.
- Zhang Xi-ming, Qin Jiang-ming, Chen Jing-ping. 2003. The occurrence and control of anthracnose in sweet pepper. Modernizing Agriculture, 8: 6. (in Chinese)
- 张锡明, 秦江明, 陈敬平. 2003. 甜椒炭疽病的发生与防治. 现代化农业, 8: 6.
- Zhang Xin, Zheng Fu-cong, Cao Zhen-mu. 2000. The regulation of three enzyme in pepper affected by *Colletotrichum capsici*. Journal of South China Tropical Agriculture, 2: 4 - 8. (in Chinese)
- 张 欣, 郑服丛, 曹振木. 2000. 辣椒感染炭疽菌后三种酶的变化. 华南热带农业大学学报, 2: 4 - 8.
- Zhou Chuan-bo, Xie Sheng-hua, Ji Xun-cong, Xiao Min. 2008. Identification of *Colletotrichum* caused pepper anthracnose and its control in Hainan province. Modern Agricultural Science and Technology, 1: 63 - 64. (in Chinese)
- 周传波, 谢圣华, 吉训聪, 肖 敏. 2008. 海南省辣椒炭疽病病原菌鉴定与防治试验. 现代农业科技, 1: 63 - 64.

新书推荐

《中国蔬菜作物图鉴》

中国拥有的栽培蔬菜作物(含食用菌和西瓜、甜瓜),按照植物学分类法,至少有 298 种(包括亚种、变种),分属于 50 个科。然而面对众多形态各异的蔬菜作物,社会公众对其大部分种类的认知却很有限,甚至一些专业研究人员在鉴别蔬菜作物时,有时也会感到困惑。因此,编辑出版一本能够直观地表达各种蔬菜作物的形态特征及生态多样性的彩色图册,成为广大读者的迫切企望。

鉴于此,由中国农业科学院蔬菜花卉研究所方智远院士和台湾中兴大学园艺学系张武男教授担任主任委员,联合编著了《中国蔬菜作物图鉴》,于 2012 年由凤凰出版集团江苏科学技术出版社出版。

按照农业生物学分类法,本书收录的蔬菜作物包括:根菜类、白菜类、甘蓝类、芥菜类、茄果类、豆类、瓜类、葱蒜类、叶菜类、薯芋类、水生类、多年生及杂类、食用菌类、香草类、芽苗菜共 15 类 237 种(亚种、变种)蔬菜作物,1 900 余幅彩色照片,表现每一种蔬菜作物的幼苗、植株、花、果实、种子、栽培生长情况、生态和产品类型,同时配以简短的文字,介绍各种蔬菜作物的名称、别名、学名、英文名、染色体数、起源或分布、生育周期与授粉习性、类型、植株性状、栽培分布、栽培环境与方法、收获及采后处理、病虫害、营养及用途。依据传统中医学的观点,分别介绍各种蔬菜的气(寒、凉、温、热)、味(酸、辛、咸、甘、淡、苦)及其医疗保健作用。

本书所列蔬菜作物,大部分为生产和消费中常见的种类,也包括栽培地域性较强的名特蔬菜,从国外新引进并已少量栽培的蔬菜,近年驯化栽培成功的野生蔬菜以及少数虽主要作中药材、花卉或地被植物栽培,但民间常采作蔬菜食用,并具有一定菜用开发价值的植物。个别尚未人工栽培的常见野生蔬菜,则收录于附录之中。

编者力图用精美的彩色图片直观、多角度、科学地表达各种蔬菜作物的形态特征和生态多样性,尤其是通过各种蔬菜作物的种子(果实)、花器放大图像,试图为有效鉴别蔬菜种类提供方便。考虑到一些蔬菜作物具有某些特殊的生长发育特征,如大蒜的二次生长和面包蒜,受黑粉菌侵染的茭白变态肉质茎,搅瓜的丝状果肉,佛手瓜的发芽过程,区分南瓜、笋瓜和西葫芦的重要标志之一不同形状的果梗梗座,青花菜与花椰菜花枝分枝习性等,也尽可能予以表达。可供广大蔬菜科技工作者、生产者、经营者以及其他读者对各种蔬菜鉴别和认知之用,也是农业院校不可或缺的实用专业辅助教材。定价:400 元(含邮费)。

购书者请通过邮局汇款至北京中关村南大街 12 号中国农科院蔬菜花卉研究所《园艺学报》编辑部,邮编 100081。