

辣椒疫病抗性遗传与抗病基因研究进展

吴智明¹, 吴丽君²

(1. 仲恺农业工程学院 农业与园林学院 广东 广州 510225; 2. 中南林业科技大学 资源与环境学院, 湖南 长沙 410004)

摘要: 辣椒疫病是世界范围内流行的危害辣椒栽培生产最严重的病害之一。为了更好地控制病害, 为辣椒抗疫病分子育种提供一些有用的信息, 文章对近年来国内外关于辣椒疫病病原菌、疫病抗性遗传规律及疫病抗性基因的分子标记与 QTL 定位等方面的研究进展进行了综述, 并提出了展望。

关键词: 辣椒; 疫病; 抗性遗传; 抗病基因

中图分类号: S 436.418.1⁺9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2010)05-0213-03

辣椒疫病是由辣椒疫霉菌 (*Phytophthora capsici* Leonian) 引起的一种毁灭性病害, 在世界各辣椒种植区均普遍发生, 经土壤、雨水、气流等多种途径传播, 易导致植株茎秆坏死, 叶部枯萎, 根和果实腐烂甚至全株萎蔫死亡。据不完全统计, 全球每年因辣椒疫病引起的辣椒生产损失 1 亿美元以上, 并呈现逐年加重趋势, 严重危害了辣椒生产。国内外研究者通过采取改善栽培条件和种植结构, 以及将化学防治和生物防治相结合的方法, 都未达到良好的防治效果。因此, 选育在遗传上抗疫病的辣椒新品种被认为是最紧迫的、最有效的和最环保的出路^[1]。近年来, 国内外在辣椒疫病病原、抗性遗传规律、疫病抗性基因的分子标记与 QTL 定位等方面取得了较大的进展, 为辣椒抗疫病育种研究奠定了基础。现就上述几方面的研究进展进行总结。

1 病原菌

P. capsici 是属于鞭毛菌亚门卵菌纲霜霉目疫霉属的一种病原真菌, 最早由美国学者 Leonian 于 1922 年从辣椒中分离^[2]。该菌的菌丝为白色、棉絮状、无隔膜, 菌丝体发达, 多分枝。*P. capsici* 属于两栖真菌, 其无性繁殖借助游动孢子囊进行, 产生厚垣孢子; 有性繁殖产生卵孢子。该菌的寄主范围相当广泛, 除茄科和瓜类蔬菜外, 在胡萝卜、芜菁、菜豆、豌豆等蔬菜及苹果、梨等果树上也发生^[3]。

P. capsici 不同菌株不仅有明显的致病性差异, 而且存在生理小种的分化。Polch 等^[4]对 23 份 *P. capsici*

不同分离物进行了鉴定, 根据其致病力强弱将它们分为 14 个不同的株系; 王得元等^[5]对来源于广州市的 3 个 *P. capsici* 分离物进行了鉴定, 表明菌株间致病力差异明显; Oelke 等^[6]用来自新墨西哥州、新泽西州、意大利、韩国和土耳其的 10 个辣椒茎基部分离株和 4 个叶部分离株对 18 个不同的辣椒品种进行接种, 将 10 个茎基部分离株分为 9 个不同的生理小种, 而 4 个叶部分离株分为 4 个不同的生理小种; Glosier 等^[7]利用来自加州、新墨西哥州、北卡罗莱纳州和土耳其的 34 份分离株对 11 个不同基因型的辣椒进行接种, 根据致病力的强弱将它们分为 14 个不同的生理小种, 并认为病原菌致病力的强弱与地理位置分布无关; 李智军等^[8]利用一套鉴别寄主, 将来自广州、惠州、珠海、连州、英德 5 个辣椒产区的 5 份病原菌分离物进行致病力鉴定和生理小种鉴别, 除了分离物 ZL0575 是生理小种 1 外, 其它 4 个都是生理小种 3, 并推定生理小种 3 为广东辣椒疫病病原菌的优势小种。

2 辣椒疫病的抗性遗传

辣椒对疫病的抗性表现为垂直抗性与水平抗性共存, 且存在阶段性的特点, 即随着株龄的增加, 抗性也逐步增强。抗性遗传规律则呈现多样化的特点, 概况起来主要有 3 种不同的观点: (1) 单基因模型: Saini 等^[9]研究认为, ‘PI201234’ 的抗性遗传受单一显性基因控制; Baksdale 等^[10]研究则认为, ‘Fyuco’ 和 ‘P51’ (均为 PI201234 自交系) 的抗性受一个显性主效基因和少数修饰基因共同控制。在 *C. frutescens* 种的一个球状果品系中, 抗性受单一隐性基因控制^[11], 陈晓莹^[12]的研究取得了相同的结果。(2) 寡基因模型: Guerrero 和 Laborde^[13]研究表明 ‘CM334’ 的抗性遗传受 2 个非连锁隐性基因控制。Reifschneider 等^[14]研究认为, ‘CNPH148’ (CM334 自交系) 的抗性受一个显性基因和一个隐性上位基因控制。Cristinzio^[15]报道 ‘PAR21’ (CM334 自交

第一作者简介: 吴智明(1981-), 男, 博士, 讲师, 现主要从事蔬菜生物技术与遗传育种研究工作。E-mail: zhiming_wu521@hotmail.com.

基金项目: 仲恺农业工程学院引进优秀人才科研启动基金资助项目 (G2360292)。

收稿日期: 2009-11-25

系)的抗性遗传由 2 个独立的显性基因所控制。Giloteged^[16] 研究认为, ‘CM334’ 中存在 3 个等位抗性基因位点, 而且只有当这些基因位点同时具有 3 个抗性基因, 抗性才能表达。李智军等^[17] 研究认为, 一个印度野生种 ‘P038’ 对菌株 ZLT0566 的抗性遗传符合 2 对显性互补基因控制模式。(3)多基因模型: Lefebvre 和 Palloix^[18] 研究认为, 抗病辣椒 ‘Perennial’ 对疫霉菌的抗性遗传受多基因控制, 并存在加性效应和上位性效应。到目前为止, 更多的学者趋向于认同第 3 种观点^[19-21]。

辣椒抗疫病遗传的多样化, 究其原因首先是由不同辣椒品种(材料)的遗传本质所决定的; 其次, 不同的 *P. capsici* 分离物其致病力不同, 因此利用不同的 *P. capsici* 分离物或菌株进行接种鉴定, 其抗性遗传方式也会不同; 最后, 由于目前尚没有统一的辣椒疫病抗性鉴定方法和标准, 因此采用不同的接种方法、不同的接种浓度, 对不同苗龄的植株进行抗病性鉴定, 其抗性遗传方式研究结果也会出现差异。抗性遗传规律的多样化, 一方面说明在辣椒基因组中存在着丰富多样的抗病基因, 另一方面也表明辣椒疫病抗性的遗传具有非常复杂的机制, 这些都给辣椒疫病抗性基因的分离克隆增加了难度。

3 抗疫病基因的分子标记与 QTL 定位

辣椒疫病抗性基因的分离克隆与应用是辣椒疫病分子生物学研究的热点和目标。围绕这一课题, 国内外研究者首先从辣椒疫病抗性基因的分子标记入手, 对部分抗病基因进行了 QTL 定位。

1996 年, Lefebvre 和 Palloix^[17] 以 ‘Perennial’ (抗病) × ‘Yolo Wonder’ (感病) 2 个辣椒自交系杂交获得的 DH 群体为材料, 获得了 13 个与辣椒抗疫病基因相关的 QTL 位点, 主要 QTL 位点可解释表型变异的 41%~55%, 具有加性或上位性效应的中间型 QTL 位点可以解释表型变异的 17%~28%。Thabuis 等^[18] 通过对 3 张辣椒分子遗传图谱的 QTL 分析, 检测到了 1 个一致性的抗疫病主效 QTL: *Phyto. 5. 1*; 而在对其由 ‘Yolo Wonder’ × ‘CM334’ (抗病)(YCM) 获得的 F₂ 群体的检测中又发现了 5 个普通的抗病 QTL 位点: *Phyto. 4. 1*、*Phyto. 5. 2*、*Phyto. 6. 1*、*Phyto. 11. 1* 和 *Phyto. 12. 1*, 并将这 5 个位点分别位于第 4、5、6、11 和 12 染色体上。易图永^[21] 以我国种质资源抗病品种 93-100-17-1-0 和感病品种茄门杂交获得的 F₂ 群体为材料, 获得了多个与辣椒抗疫病性状相关的 QTL 位点, 并将它们定位在第 1、2、5、7、8 连锁群上, 这些位点能解释表型变异率达 64% 以上。Quirin 等^[22] 从抗病性不同的辣椒种质中筛选到了 1 个与抗疫病基因紧密连锁的 RAPD 标记, 克隆测序后将其成功转换成了 SCAR 标记, 该标记与 Thabuis 等^[18] 发现的辣椒第 5 染色体上的 QTL 位点 *Phyto. 5. 2* 紧密连锁, 推测该 QTL 位点可能普遍存在于辣椒的高抗品系

中。Ogundiwin 等^[19] 利用 ‘Joe E. Parker’ (感病) × ‘CM334’ (抗病) 构建的 F₂ 群体找到了 5 个与抗疫病基因相关的 QTL 位点: *Phyto-Q*、*Phyto-R*、*Phyto-S*、*Phyto-T* 和 *Phyto-U*, 可解释表型变异的 89.6%。Minamiyama 等^[23] 利用 Manganji’ (感病) × ‘CM334’ (抗病) 构成的 DH 群体发掘了 2 个抗病 QTL 位点。Bonnet 等^[24] 在 ‘Yolo Wonder’ × ‘CM334’ (F5YC) 构建的重组自交系群体中找到了 8 个抗病 QTL 位点, 并分别定位于第 1、4、5、6 和 11 染色体上。安静等^[25] 以 ‘Perennial’ (抗病) × ‘83-60’ (感病) 构建的 F₂ 群体为试验材料, 检测到 2 个辣椒抗疫病 QTL, 并都定位于第 4 连锁群, 它们分别可解释 9.5% 和 16.4% 的表型变异。Kim 等^[20] 以 ‘CM334’ (抗病) × ‘Chilsungcho’ (感病) 组成的 F₂ 群体为材料, 在第 5 和第 9 染色体上分别找到了 2 个与抗病 RFLP 标记紧密连锁的 QTL 位点, 以这 2 个 RFLP 标记为探针筛选辣椒抗病材料 ‘CM334’ 的 BAC 文库, 找到了 9 个阳性的 BAC 克隆。该实验室陈晓莹^[12] 以 ‘B072’ 和 ‘B088’ 2 个辣椒抗感病自交系杂交获得的 F₂ 群体为材料, 筛选到了 2 个与抗病基因连锁的 SSR 标记, 并将它们初步定位于辣椒的第 5 连锁群。这些工作的完成, 为进一步进行分子标记辅助选择育种和抗病基因的分离克隆奠定了坚实的基础。

4 展望

综上所述, 辣椒疫病这一世界性的重要病害已成为各国科学家关注的焦点。围绕培育生产上抗疫病的辣椒新品种, 研究者就有关辣椒疫霉菌的生物学特性、抗性鉴定方法、抗病遗传规律、致病机制、抗病基因的分子标记等基础研究方面展开了深入探讨。到目前为止, 已经培育出许多对辣椒疫病具有较好抗性的品种。然而, 在实际生产中推广的辣椒品种对辣椒疫病的抗性水平仍然相对较低, 难以满足生产上对抗病品种的要求, 因此辣椒抗疫病遗传与育种研究和利用仍然任重而道远。现代生物技术的飞速发展和基因工程手段的不断进步, 为更深入开展辣椒抗疫病分子标记的筛选与应用, 以及分离克隆疫病抗性基因创造了有利条件。利用这些成果可大大缩短常规选育种过程, 加快培育出抗疫病的辣椒商业品种。

参考文献

- [1] Cook R J. Advances in plant health management in the twentieth century [J]. Annual Review of Phytopathology, 2000, 38: 95-116.
- [2] Leonian L H. Stem and fruit blight of peppers caused by *Phytophthora capsici* sp. nov. [J]. Phytopathology, 1922, 12: 401-408.
- [3] 易图永. 辣椒抗疫病相关基因的分析及 QTL 定位 [D]. 长沙: 湖南农业大学博士学位论文, 2003.
- [4] Polak F J, Webster R K. Identification of strains and inheritance of pathogenicity in *Phytophthora capsici* [J]. Phytopathology, 1972, 62: 20-26.
- [5] 王得元, 安康, 王汝贤. 广州辣椒疫病病原鉴定 [J]. 广东农业科学

2001(2): 37-39.

[6] Oelke L M, Bosland P W, Steiner R. Differentiation of race specific resistance to Phytophthora root rot and foliar blight in Capsicum annum [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science 2003, 128: 213-218.

[7] Glosier B R, Ogundiwin E A, Sidhu G S et al A differential series of pepper (Capsicum annum) lines delineates fourteen physiological races of Phytophthora Capsici; Physiological races of P. capsici in pepper [J]. Euphytica 2008, 162: 23-30.

[8] 李智军, 龙卫平, 郑锦荣 等. 广东辣椒疫霉菌分离鉴定及其致病力和生理小种分化初探 [J]. 华南农业大学学报, 2007, 27(1): 50-54.

[9] Saini S S, Sharma P P. Inheritance of resistance to fruit rot (Phytophthora capsici Leon.) and induction of resistance in bell pepper (Capsicum annum L.) [J]. Euphytica, 1978 27: 721-723.

[10] Barksdale T H, Papavizas G C, Johnston S A. Resistance to foliar blight and crown rot of pepper caused by Phytophthora capsici [J]. Plant Disease, 1984, 68: 506-509.

[11] Kim B S, Hur J M. Inheritance of resistance to bacterial spot and Phytophthora blight in peppers [J]. Journal of Korea Society for Horticultural Science, 1990, 31(4): 350-357.

[12] 陈晓莹. 辣椒疫病抗性基因的 SSR 分子标记 [D]. 广州: 华南农业大学, 2009.

[13] Guerrero A, Laborde J. Current status of pepper breeding for resistance to Phytophthora capsici in Mexico [J]. Synopsis of the 4th Meeting of Capsicum Working Group Eucarpia, Wageningen, 1980: 52-56.

[14] Reifschneider F J B, Boiteux L S, Vecchia P T, et al. Inheritance of adult-plant resistance to Phtophthora capsici in pepper [J]. Euphytica, 1992, 62: 45-49.

[15] Cristinzio G, Zema V, Errico A, et al. Introduction of resistance genes to Phytophthora capsici into cultivar of Capsicum annum Friariello [J]. Genetic and Breeding on Capsicum and Eggplant, 1992: 189-193.

[16] Gilortega R. Response of pepper to inoculation with Phytophthora capsici at different day length and temperature [J]. Capsicum Newsketter 1987 (6): 68-69.

[17] 李智军, 龙卫平, 郑锦荣 等. 2 个辣椒疫病抗性资源的抗性遗传分析 [J]. 华南农业大学学报 2008 29(2): 30-33.

[18] Lefebvre V, Palloix A. Both epistatic and additive effects of QTL are involved in polygenic induced resistance to disease; a case study, the interaction pepper-Phytophthora capsici Leonian [J]. Theor Appl Genet, 1996, 93: 503-511.

[19] Thabuis A, Palloix A, Pxieger S, et al Comparative mapping of Phytophthora resistance loci in pepper gemplasm; evidence for conserved resistance loci across Solanaceae and for a large genetic diversity [J]. Theor Appl Genet, 2003, 106: 1473-1485.

[20] Ogundiwin E A, Berke T F, Massoudi M, et al Construction of 2 intraspecific linkage maps and identification of resistance QTL for Phytophthora capsici root-rot and foliar-blight diseases of pepper (Capsicum annum L.) [J]. Genome 2005 48: 698-711.

[21] Kim H J, Nahm S H, Lee H R, et al. BAC-derived markers converted from RFLP linked to Phytophthora capsici resistance in pepper (Capsicum annum L.) [J]. Theor Appl Genet, 2008, 118: 15-27.

[22] 易图永, 谢丙炎, 张宝玺 等. 辣椒抗疫病性状遗传及其相关 AFLP 标记分析 [J]. 农业生物技术学报, 2007, 15(5): 847-854.

[23] Quirin E A, Ogundiwin E A, Prince J P, et al Development of sequence characterized amplified region (SCAR) primers for the detection of Phyto. 5. 2, a major QTL for resistance to Phytophthora capsici Leon. in pepper [J]. Theor Appl Genet, 2005 110: 605-612.

[24] Miramiyama Y, Tsuru M, Kubo T, et al. QTL Analysis for resistance to Phytophthora capsici in pepper using a high density SSR-based map [J]. Breed Science, 2007 57: 129-134.

[25] 安静, 胡勇胜, 张宝玺 等. 辣椒分子连锁遗传图谱的构建及抗疫病 QTL 定位 [J]. 中国蔬菜, 2007(10): 9-12.

Research Advancement on Genetics and Genes of
Phytophthora capsici Resistance in Pepper

WU Zhi-ming¹, WU Li-jun²

(1. College of Agriculture and Landscape Architecture, Zhongkai University of Agricultural and Engineering, Guangzhou, Guangdong 510225;
2. Resource and Environment College Central South Forest Science and Technology University, Changsha, Hunan 410004)

Abstract: *Phytophthora* blight in pepper is one of the most destructive diseases all over the word. In order to control the disease and provide much useful information to disease-resistant molecular breeding, progress in pathogen, genetics of resistance, the molecular markers and mapping QTLs related to disease-resistance were reviewed in this paper.

Key words: pepper; *Phytophthora* blight; resistance genetics; resistance gene

