

辣椒抗疫病遗传与育种研究进展(综述)

任华中 沈火林

(中国农业大学园艺系,北京 100094)

摘要: 本文对辣椒疫病病原、辣椒对疫病的抗性、抗性鉴定方法、抗性遗传和抗源材料的筛选、抗病品种的选育方法及工作成就等进行综述,对该领域研究中所存在的主要问题及解决途径进行了分析和探讨。

关键词: 辣椒; 疫病; 抗性; 遗传; 育种

中图分类号: S603.2; S641.3; S436.413.19

辣椒疫病是世界上许多国家辣椒生产上的主要病害之一。辣椒疫病传播途径较多,除可通过雨水或灌溉在土壤中传播并引起大面积死秧外,又可通过气流传播危害茎、叶、花和果实等。利用化学药剂对植株地上部进行喷施防治不仅污染产品和环境,而且防治效果较差。采用土壤消毒防治效果较好,但大面积生产栽培则难以实施,而抗疫病品种的应用是防止或减轻辣椒疫病危害的有效途径^[1]。目前世界上许多辣椒主要生产国家均已把选育抗疫病品种作为辣椒育种工作的主要目标之一。我国于50年代在江苏发现辣椒疫病^[2]。迄今,在青海^[2]、新疆^[3]、上海^[4]、浙江^[5]、北京^[6]、云南^[7]、甘肃^[8]、辽宁^[9]等地均有辣椒疫病大面积发生的报道,并有逐年加重趋势,造成了严重经济损失。为此,国家科委也必将选育抗疫病辣椒品种列入蔬菜新品种选育“八五”攻关研究内容。

1 病原及其株系分化

辣椒疫病病原最早由美国学者 Leonian 分离,并定名为 *Phytophthora capsici* Leon。属鞭毛菌亚门卵菌纲霜霉目疫霉属真菌^[10]。菌丝无隔膜,生于寄主细胞间或细胞内,宽 3.75~6.25 μm ;孢子囊梗无色,丝状;孢子囊顶生,单胞,卵圆形,大小 28.0~59.0 μm ×24.8~43.5 μm ;厚垣孢子球形,单胞,黄色,壁厚平滑;卵孢子球形,直径约 30 μm ,雄器约 17 μm ×15 μm ,但有时见不到^[11,12]。我国各地辣椒疫病也均为 *P. capsici* 所致^[2,4,6,7,9]。

不同的 *P. capsici* 株系或分离物其致病力也不同。Kim 等对引自法国、荷兰、保加利亚、意大利、美国和韩国等地的 14 份分离物进行鉴定表明,其致病力存在着明显的差异,且致病力强弱与其地理分布无关^[13]。Polach 等对 23 个不同 *P. capsici* 分离物进行鉴定,根据其致病力的不同可以将它们分为 14 个不同的株系^[14]。

2 辣椒对 *P. capsici* 的抗性

1960年, Kimble 等最早利用苗期人工接种方法,从 613 份材料中筛选出 5 份抗疫病材料^[15]。后来对 1 041 份材料进行鉴定表明,97%以上的材料为感病,高抗材料不到 1%,中抗材料占 1%左右^[16]。Gilortega 等报道,不同材料其抗性水平存在差异是由于材料间基因型

不同所致^[17]。另外,具有抗性的材料其抗性表达的稳定性也存在差异,有的材料其抗性表达较稳定,而有的材料其抗性表达却不稳定^[18]。

辣椒对 *P. capsici* 的抗性兼具垂直抗性和水平抗性。Polach 等利用 6 份辣椒材料对 23 个不同的 *P. capsici* 分离物的抗性进行研究表明,感病品种 Yolo Wonder 和 Anaheim Chili 均对病原物中的 6 个株系抗病,表明这两份材料的抗性主要为垂直抗性,而抗病品系 493-2、493-4-1-2、235-1-1 和 C62PM7-2-1 则只是分别对病原物中的 1 个、1 个、4 个和 3 个病原株系感病,表明这四份材料尽管也存在着一定的垂直抗性,但其水平抗性却是主要的^[14]。Bartual 等^[19]和 Clerjeau 等^[20]也有类似报道。

辣椒对 *P. capsici* 的抗性还具有阶段抗性的特点。随着株龄的增加,植株的抗性也增强,但抗性增强的幅度却因品种不同而异。品种的抗性越强,其阶段抗性越明显^[16,20,21]。

3 辣椒疫病抗性鉴定方法研究

辣椒对 *P. capsici* 的抗性是在人工接种后进行评价的,因此,抗性鉴定的结果常受以下因素的影响:

(1)病原及其接种量:不同的 *P. capsici* 分离物或菌株致病力不同,有的分离物或菌株即使对某些感病材料致病力也很弱^[13]。因此,接种用的病原分离物必须有一定的代表性或较强的致病力。另外,由于在某些材料中垂直抗性与水平抗性共存,因此应尽可能选择多个不同的分离物或菌株进行接种鉴定,以便对材料的抗病性作出正确的评价。接种菌量过少,即使是感病品种,其发病率也很低,不能如实反应抗、感病材料之间的抗性差异。但接种菌量过多,又会使某些抗病材料的抗性消失^[21,22],同样会影响抗性鉴定的结果。目前,许多学者采用土壤灌根接种进行抗性鉴定,单株接种量一般为 50 000~200 000 个游动孢子,差异很大。接种量以每克土壤中所含游动孢子数作标准可能更合理,但却未见有关研究报道。

(2)接种苗龄:辣椒对 *P. capsici* 的抗性具有阶段抗性的特点,接种苗龄过小,其抗病性状不能充分表达,抗、感病材料之间抗性差异变小或消失^[23]。但接种苗龄过大,即使是感病材料其抗性也相对提高,也会对鉴定结果带来不利影响。因此,抗性鉴定过程中必须选择适宜的接种苗龄。据研究,6 叶期至第一花开放期接种进行抗性的鉴定是比较适宜的^[20]。

(3)接种部位:接种部位通常为叶片、茎部或根部。辣椒材料的根部和胚轴抗 *P. capsici* 侵染的能力较强,而叶片和茎部的抗性较弱^[24]。采用叶面喷雾接种,即使当接种菌量较高时,抗、感病材料间抗性差异也很小,而接种浓度较低时则根本没有差异。因此认为叶面喷雾接种不宜用作抗病材料的鉴定,而采用土壤灌根接种则比茎部伤口接种更可靠^[21]。

(4)环境条件:土壤和空气的相对湿度和温度较高时,病原菌萌发和侵染的速度加快,致病力也相对增强^[1,12]。而光照条件的改善则有利于寄主的生长发育和抗性的表达^[25]。长日照(16 h)和高温(30℃)条件,可以使得抗、感病材料之间的抗性差异更明显^[26]。因此,抗性鉴定过程中必须保持环境条件的适宜和一致。

虽然许多国家已开展辣椒疫病抗性研究,但有关抗性鉴定方法目前尚未有统一的标准。

4 辣椒对 *P. capsici* 的抗性遗传

为了在育种工作中利用辣椒抗疫病性状,有很多对其抗性遗传规律的研究,如:

(1)单基因遗传: Saini 等^[22]、Kim 等^[27]分别报道,WaxyGlobe 和 PI201234 的抗性遗传由一个显性基因所控制。Baksdale 等研究表明,Fyuco 和 P51(均为 PI201234 自交系)的抗性为一个显性主基因和少数修饰基因所控制^[28]。在 *C. frutescens* 种中,品系 28-201 的抗性也是为单显性基因控制,但在另一个球状果型品系中,抗性则受一个隐性基因控制^[27]。

(2)寡基因遗传: Guerrero-Moreno 等研究表明, SCM334 的抗性遗传受两个非连锁隐性基因控制^[29]。Reifschneider 等推论, CNPH148(SCM334 自交系)的抗性受一个显性基因和一个隐性上位基因控制^[30]。Cristinzio 报道, PAR21(SCM334 自交系)的抗性遗传由两个独立的显性基因所控制^[31]。Gilortega 的研究表明, SCM334 中存在着 3 个等位抗性基因位点, 只有当这些基因位点同时具有 3 个抗性基因, 或在任何位点上至少具有 4 个抗性基因, 抗性才能表达, 抗源材料 Line29 的抗性遗传也是如此^[17]。

(3)多基因遗传: Pochard 等报道, PM217 的抗性为多基因遗传^[11]。Bartual 等认为, 在某些材料中由于垂直抗性与水平抗性共存, 表明辣椒对 *P. capsici* 的抗性为多基因遗传。通过对抗性基因在一般配合力、特殊配合力和 加性×加性效应中的作用进行分析表明, 基因的上位效应是遗传方差中的主要因素, 它和 *P. capsici* 的致病力有关。致病力越强, 抗性表达所需要的主基因数越多, 基因间的上位效应也增加^[19]。

综上所述可以看出: ①品种或品系不同, 甚至是株系不同, 其抗性遗传方式也不同。Smith 等研究表明, 株系 235-1-1(PI123469 自交系)和株系 493-1、493-4-1(均为 PI201232 自交系)的抗性由一个显性基因控制, 而株系 235-2 和 493-2 则由相互独立的两个显性基因控制^[32]。②由于在某些辣椒材料中, 水平抗性与垂直抗性共存, 而不同的 *P. capsici* 分离物其致病力也不同, 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^[14, 33]。③由于目前尚未有统一的辣椒疫病抗性鉴定方法和标准, 因此采用不同方法进行抗性鉴定, 其抗性遗传方式研究结果也会有所不同。Pochard 等利用从 PM217×Yolo Wonder 组合中获得的一系列品系进行研究发现, 采用茎部伤口接种, 抗性的表达附合单基因遗传模式, 而采用土壤灌根接种时, 则附合多基因遗传模式^[11]。

辣椒对 *P. capsici* 抗性遗传方式的多样化也可用“基因对基因”学说进行解释。Polach 等研究表明, *P. capsici* 对辣椒的致病性至少受两个基因所控制。因此, 辣椒疫病抗性的表达应至少具有两个抗性基因^[14]。但由于他们所研究的 *P. capsici* 分离物仅有 23 个, 不一定能包括不同国家和地区的所有 *P. capsici* 菌株, 因而不能排除 *P. capsici* 对辣椒的致病性是由一个基因所控制的遗传方式的情况存在。

5 抗疫病材料的筛选

根据现有资料统计, 国外所筛选的辣椒抗疫病主要材料见表 1。这些材料大都具有抗性强且稳定的特点, 已经被许多学者应用于辣椒抗疫病育种工作中。

近几年, 我国也开展了辣椒抗疫病材料的筛选工作。1994 年 11 月, 经国家蔬菜新品种选育“八五”攻关课题组鉴定验收, 目前已筛选出 9 份抗源材料(表 2)。

6 抗疫病品种的选育

辣椒抗疫病性状的转育同其他性状的转育方法基本

表 1 国外筛选的辣椒抗疫病主要材料

Table 1 The main material resistance to phytophthora blight of capsicum screened by foreign countries

种 名 Species	抗 病 材 料 Resistant material
<i>C. annum</i>	PI187331 ^[15] Smith5 ^[18] PM702 ^[16]
	PI188476 ^[15] Mirasol ^[19] PM217 ^[11, 16]
	PI123469 ^[15, 17] Pant ^[35] Phyto636 ^[17]
	PI201232 ^[15, 17] Serrano ^[19] P51 ^[28, 29]
	PI201234 ^[15, 17] Jingpun ^[21] Fyuco ^[28]
	SCM334 ^[17, 30] Kingkun ^[21] CNPH148 ^[30]
	Waxy Globe ^[33, 43] Line29 ^[17] PAR21 ^[31]
<i>C. Chinese</i>	PI224445 ^[35] PI281423 ^[35]
<i>C. frutescens</i>	Line28-201 ^[36] White Khandari ^[34]

相同。采用回交法通常是较为有效的,但也应根据抗源材料的抗性遗传特点适当采用单株选择法、系谱选择法、回交-系谱选择法或轮回选择法等^[25]。Saini 等利用 Waxy Globe (抗病) 与 California Wonder(感病)杂交后,又与之进行三次回交,从中

选育出一个具有抗疫病、果大、辣椒素含量低等优良性状的新品系^[22]。Milkova 等利用株系 151-1 与 P51 杂交后再经回交,最终选育出对 *P. capsici* 具有水平抗性的中、晚熟新品种 Phytostop,其果实商品性状良好^[23]。

当抗性遗传为多基因控制时,仅仅采用回交法对于抗性转育是难以奏效的,此时较为可行的方法是轮回选择法^[19]。Palliox 等采用轮回选择法,经过两轮选择,具有超亲抗性的类型即得以稳定。即使在 *P. capsici* 接种菌量很高和 32℃ 的高温下,其抗性的表达仍很稳定。目前,该研究小组正在将这些多基因控制的抗性超亲品系的农艺性状加以改良^[33]。

杂种优势的利用也是选育抗疫病品种的途径之一。Gilortega 利用 Line29、PI201232、PI201234 和 SCM334 作抗源,分别与感病品种 Morron INTA224 杂交,所获得的 F₁ 抗病性均比抗源亲本强。因此认为,只要筛选出具有相当抗性水平的亲本,就有可能通过杂交配组获得具有较强抗性的 F₁ 杂种^[17]。此外,也有利用辐射诱变选育抗病品种的报道^[37]。

多抗性品种的选育是今后辣椒抗病育种的方向。某些多抗性材料(包括野生材料)的应用,可以为选育多抗性品种提供便利的条件。Galmarini 等利用 493-4-1-2 作抗源,以 Perfection and calatauco INTA(果实心形、抗 TMV)作轮回亲本,最后选育出一个兼抗疫病和 TMV 的新品种 Calafyuco INTA,并已在生产上推广应用^[38]。Choi 等利用抗 *P. capsici* 材料与兼抗 TMV 和 CMV 的生产用品种杂交,经过连续 6 代的选择,育成了兼抗 *P. capsici*、TMV 和 CMV 的新品种 Wonkyo306^[39]。采用多系杂交也是选育多抗性品种的有效方法

表 2 我国筛选的辣椒(*C. annuum*)抗疫病材料

Table 2 The material resistance to phytophthora blight of pepper (*C. annuum*) screened in China

材料名称 Resistant material	筛选单位 Unit of screening	材料名称 Resistant material	筛选单位 Unit of screening
9119	北京农业大学蔬菜科学系	牛角椒	黑龙江省哈尔滨市农科所
JSPC-1	江苏省农科院蔬菜研究所	79 号	辽宁省农科院园艺研究所
941001	天津市农科院蔬菜研究所	5904	湖南省农科院蔬菜研究所
93-100	中国农科院蔬菜花卉研究所	N520	北京市蔬菜研究中心
关中线椒	西北农业大学园艺系		

表 3 我国育成的辣椒(*C. annuum*)抗疫病品种(品系或组合)

Table 3 The variety resistance to phytophthora blight of pepper (*C. annuum*) bred in China

品种(品系或组合)名称 Variety	抗病水平 Level of resistance	选育单位 Unit of breeding	品种(品系或组合)名称 Variety	抗病水平 Level of resistance	选育单位 Unit of breeding
85-01	抗病	北京农业大学蔬菜科学系	湘研 5 号	抗病	湖南省农科院蔬菜研究所
苏椒 2 号	抗病	江苏省农科院蔬菜研究所	湘研 2 号	抗病	湖南省农科院蔬菜研究所
8A×LS7	抗病	江苏省农科院蔬菜研究所	西杂 1 号	抗病	西北农业大学园艺系
甜杂 6 号	抗病	北京市蔬菜研究中心	西杂 7 号	抗病	西北农业大学园艺系
941011	抗病	天津市农科院蔬菜研究所	9185	中抗	北京市蔬菜研究中心
6 号	抗病	辽宁省农科院园艺研究所	湘研 3 号	中抗	湖南省农科院蔬菜研究所
14 号组合	抗病	辽宁省农科院园艺研究所	哈椒杂 1 号	中抗	黑龙江省哈尔滨市农科所
55-3	抗病	吉林省农科院蔬菜研究所	牛角椒	中抗	黑龙江省哈尔滨市农科所

之一。Choi 等利用抗 *P. capsici* 品种与生产用品种杂交后,再与抗 TMV 品种杂交,从其后代中选育出兼抗 TMV 和 *P. capsici* 的新品种 Jangsuchu^[40]。

我国虽然开展辣椒抗疫病育种工作较晚,但进展较快。至今已育成辣椒抗或中抗疫病品种(品系或组合)共计 16 份(表 3),大都为一代杂种。其中,甜杂 6 号、941011、6 号、湘研 2 号、西杂 1 号、哈椒杂 1 号等兼抗 TMV; 85-01、苏椒 2 号、8A×LS7、14 号组合、55-3、湘研 5 号、湘研 3 号、西杂 7 号、9185、牛角椒等兼抗 TMV 和 CMV。

参 考 文 献

- 1 Ardenf S, Alana M. Vegetable Disease and Their Control. John & Sons. 1986,509~511
- 2 周启明等. 辣椒疫病的调查研究. 中国蔬菜, 1981,(1):40~43
- 3 王志田等. 哈密地区辣椒疫霉菌的鉴定及部分生物学测定. 新疆农业科学, 1990,(2):69~71
- 4 王燕华, 杨顺宝. 上海地区甜椒疫病病菌的鉴定. 上海农业科技, 1992,(1):20~21
- 5 李志强. 杭州市郊辣椒疫病的初步研究. 长江蔬菜, 1991,(3):20
- 6 程纭等. 青椒疫菌为北京地区青椒死秧的主要原因. 植物病理学报, 1988, 18(1):7~11
- 7 马辉刚. 云南辣椒疫病菌种的鉴定. 云南农业大学学报, 1988, 3(2):127~130
- 8 段道怀. 辣椒疫病趋于严重的原因及防治对策. 农业科技通讯, 1985,(5):21~23
- 9 魏成贵等. 青椒疫病防治研究初报. 辽宁农业科学, 1989,(1):35~399
- 10 Leonian L H. Stem and fruit blight of pepper caused by *Phytophthora capsici* sp. Nov. Phytopathology, 1922, 12:401~408
- 11 Pochard E et al. Recherches sur le piment, in Rapport de activete. Station de Amelioration des Plantes Maraicheres, 1985~1986. Montfavet, France, 1987, 49~66
- 12 吕佩珂等. 中国蔬菜病虫原色图谱. 北京:农业出版社,1992,79~80
- 13 Kim E S et al. Virulence to Korea pepper cultivars of isolates of *Phytophthora capsici* from different geographic areas. Plant Disease, 1992, (76):486~489
- 14 Polach F J et al. Identification of strains and inheritance of pathogenicity in *Phytophthora capsici*. Phytopathology, 1972, 62:20~26
- 15 Kimble K A et al. Resistance to *Phytophthora* root rot in pepper. Plant Disease Reporter, 1960,(44):872~873
- 16 Hartman G L et al. *Phytophthora* blight of pepper; screening for disease resistance. Tropical Pest Management, 1992, (38):319~322
- 17 Gilortega R et al. Genetic relationship among four pepper genotypes resistance to *Phytophthora capsici*. Plant Breeding, 1992,(108):118~125
- 18 Fernandez M C. Evaluation of sweet chilli and pepper (*Capsicum annuum*) genotypes for resistance to *Phytophthora capsici* Leonion. Agricultura Tecnica, 1988, (48):359~362
- 19 Bartual R et al. Gene action in the resistance of peppers (*Capsicum annuum*) to *Phytophthora* stem blight (*Phytophthora capsici* L.). Euphytica, 1991, (54):195~200
- 20 Clerjeau M et al. Current trend in breeding disease-resistant varieties of vegetable crops. Agronomy, 1981, 1:41~48
- 21 Kim Y J et al. Expression of age-related resistance in pepper plant infected with *Phytophthora capsici*. Plant Disease, 1989, (73):745~747
- 22 Saini S S et al. Inheritance of resistance to fruit rot (*Phytophthora capsici* Leon.) and induction of resistance in bell pepper. Euphytica, 1978, (27):721~723
- 23 Milkova L et al. Phytostop—a new cultivar resistance to *Phytophthora capsici*. Capsicum Newsletter, 1988, (7):62

- 24 Matruoka K et al. Sources of resistance to *Phytophthora capsici* in *Capsicum annuum*. Fitopatologia Brasileira, 1984, 9:193~201
- 25 Kallo. Vegetable Breeding, Vol. II. Florida: CRC Press, 1986, 56~66
- 26 Gilortega R et al. Response of pepper to inoculation with *Phytophthora capsici* at different day length and temperature. Capsicum Newsletter, 1987, (6):68~69
- 27 Kim B S et al. Inheritance of resistance to bacterial spot and Phytophthora blight in peppers. Journal of Korean Society for Horticultural Science, 1990, (31):350~357
- 28 Barksdale T H et al. Resistance to foliar blight and crown rot of pepper caused by *Phytophthora capsici*. Plant Disease, 1984, (68):506~509
- 29 Guerrero-Moreno A et al. Current status of pepper breeding for resistance to *Phytophthora capsici* in Mexico. Synopsis of the IVth Meeting of Capsicum Working Group of Eucarpia, Wageningen (The Netherlands), 1980, 52~56
- 30 Reifschneider F J B et al. Inheritance of adult-plant resistance to *Phytophthora capsici* in pepper. Euphytica, 1992, (62):45~49
- 31 Cristinzio G et al. Introduction of resistance genes to *Phytophthora capsici* into cultivar of *Capsicum annuum* 'Friariello'. Capsicum Newsletter, 1992, special issue: 189~193
- 32 Smith P G et al. Inheritance of resistance in pepper to Phytophthora root rot. Phytopathology, 1967, (57):377~379
- 33 Palloix A et al. Breeding transgressive lines of pepper for resistance to *Phytophthora capsici* in a recurrent selection system. Euphytica, 1990, (51):141~150
- 34 Peter K V et al. Indian hot peppers as new sources of resistance to bacterial wilt, Phytophthora root rot, and root knot nematode. Hortscience, 1984, (19):277~278
- 35 Kim B S. Resistance to Phytophthora root rot in introduced peppers (*Capsicum* spp.). Journal of the Korean Society for Horticultural Science, 1986, (27):11~14
- 36 Zema V et al. Characterization of resistance to *Phytophthora capsici* in *Capsicum frutescens* L. Capsicum Newsletter, 1992, Special Issue:184~188
- 37 郑贵彬. 应用辐射引变选育抗病(*Phytophthora capsici*)的甜椒类型. 中国蔬菜, 1988(4):61
- 38 Galmarini C et al. Breeding pepper (*Capsicum annuum*) for resistance to *Phytophthora capsici* in Argentina. Capsicum Newsletter, 1990, (10):61
- 39 Choi K S et al. A new hybrid 'Wonkyo 306' with the multi-resistance in *Capsicum annuum*. Capsicum Newsletter, 1985, (4):25~26
- 40 Choi K S et al. Studies on the breeding of disease resistance in red pepper (*Capsicum annuum*). Research Report of the Rural Development Administration. Horticulture, 1988, 30:1~8

The Advances in the Study of Inheritance and Breeding of Resistance to *Phytophthora capsici* Leon. in Capsicum

Ren Huazhong Shen Huolin

(Dept. of Horticulture, CAU, Beijing 100094)

Abstract: Phytophthora blight caused by *Phytophthora capsici* is one of the most economically destructive diseases in many pepper growing areas. Researches in the pathogen, resistance in capsicum, resistance assesment, inheritance of resistance and screening methods for resistant materials, and achievements of breeding for resistant varieties were reviewed. The discussion focused on the existing problems in the researches and their solving measures.

Key words: capsicum; phytophthora blight; resistance; inheritance; breeding