

辣椒脉斑驳病毒病研究进展

龚明霞^{1,2}, 王 萌¹, 赵 虎¹, 吴 星¹, 赵曾菁¹, 何 志¹, 黄金梅^{1,2},
王日升^{1,2,*}

(¹广西农业科学院蔬菜研究所, 南宁 530007; ²广西蔬菜育种与新技术研究重点实验室, 南宁 530007)

摘 要: 辣椒脉斑驳病毒 (chilli veinal mottle virus, ChiVMV) 于 1979 年在马来半岛的辣椒上被首次报道, 现已蔓延至世界各地。在中国, ChiVMV 自 2003 年在陕西出现以来, 已在四川、湖南、贵州等辣椒主产区大面积发生, 成为严重危害辣椒生产的主要病害之一。本文中重点对 ChiVMV 危害症状、传播以及株系分化、基因组结构及功能、辣椒抗性鉴定、遗传以及分子标记定位等方面研究进行综述, 以期抗病育种工作提供理论参考。

关键词: 辣椒; 辣椒脉斑驳病毒; 抗病育种

中图分类号: S 641.3

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2020) 09-1741-11

Research Progress on Chilli Veinal Mottle Virus Disease

GONG Mingxia^{1,2}, WANG Meng¹, ZHAO Hu¹, WU Xing¹, ZHAO Zengjing¹, HE Zhi¹, HUANG Jinmei^{1,2}, and WANG Risheng^{1,2,*}

(¹Vegetable Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China; ²Guangxi Key Laboratory of Vegetable Breeding and New Technology Development, Nanning 530007, China)

Abstract: Chilli veinal mottle virus (ChiVMV) was discovered in 1979 in peninsular Malaysia, and was subsequently found to spread all over the world. In China, the occurrence of ChiVMV was first reported in Shaanxi in 2003. Since then, incidences of ChiVMV have been noted in many other main pepper producing areas, such as Sichuan, Hunan, and Guizhou. ChiVMV has become one of the main viruses seriously jeopardizing pepper production. In this paper, we have emphatically summarized the disease symptoms induced by ChiVMV, viral transmission and strain differentiation, viral genome structure and function, the identification of pepper resistance to ChiVMV, resistance inheritance, and localization of molecular markers associated with resistance, with an attempt to provide theoretical references for further studies on breeding resistant varieties.

Keywords: pepper; chilli veinal mottle virus; resistant breeding

近年来, 辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 病毒病在世界范围广泛发生, 在中国亦日趋严重, 严重影响辣椒的产量和品质 (Moury et al., 2005; 汪沛 等, 2015)。目前已知侵染辣椒的病毒不少于 60

收稿日期: 2020-04-10; **修回日期:** 2020-06-25

基金项目: 广西科技重大专项项目 (桂科 AA17204026); 广西自然科学基金项目 (2019 GXNSFAA 185039); 广西农科院基本科研业务专项 (桂农科 2019M30); 广西农科院科技发展基金项目 (桂农科 2017JM48)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: shengriwang@126.com)

种 (Kenyon et al., 2014), 其中黄瓜花叶病毒 (cucumber mosaic virus, CMV)、烟草花叶病毒 (tobacco mosaic virus, TMV)、马铃薯 Y 病毒 (potato virus Y, PVY) 是中国辣椒生产中为害的主要病毒 (王达新 等, 2007; 汪沛 等, 2015; 于海龙 等, 2019), 而辣椒脉斑驳病毒 (chilli veinal mottle virus, ChiVMV) 被认为是造成泰国、韩国、马来西亚等国和中国台湾等热带或亚热带地区辣椒减产的最主要原因之一 (Chiemsombat et al., 1998; Tsai et al., 2008; Shah et al., 2009)。世界蔬菜中心 (前称为“亚洲蔬菜研究发展中心”, AVRDC) 曾对亚洲 16 个国家或地区做调查, 结果显示有 30% 的辣椒受到 ChiVMV 的侵害 (Hwang et al., 2009; Shah et al., 2009)。

ChiVMV 于 1979 年在马来半岛的辣椒上首次被发现 (Ong et al., 1979), 随后在亚洲许多国家如泰国、韩国、印度、巴勒斯坦、越南、孟加拉、菲律宾、坦桑尼亚以及非洲等地的茄科作物上陆续被报道 (Chiemsombat et al., 1998; Nono-Womdim et al., 2001; Taufik et al., 2005; Ha et al., 2008; Tsai et al., 2008; Shah et al., 2009; Banerjee et al., 2014; Ahmad & Ashfaq, 2017)。2003 年, 中国陕西省首次报道了 ChiVMV 在辣椒上的危害 (谭根堂 等, 2003), 此后 10 余年以来先后在海南 (Wang et al., 2006)、广西 (张竹青, 2009)、四川 (贾树丹 等, 2010)、云南 (Ding et al., 2011)、重庆 (郭思瑶 等, 2015)、湖南 (刘健 等, 2016)、广东 (裴凡, 2016; 汤亚飞 等, 2018)、福建 (刘健 等, 2016)、山东 (王少立 等, 2017)、贵州 (王莉爽 等, 2017) 等辣椒主产区均发现 ChiVMV 的存在, 表明 ChiVMV 在中国迅速蔓延, 已经成为影响中国辣椒生产的主要病毒之一。因此, 应高度认识 ChiVMV 的经济危害及其防治的重要性。

ChiVMV 为马铃薯 Y 病毒科 (*Potyviridae*) 马铃薯 Y 病毒属 (*Potyvirus*) 的确定种。马铃薯 Y 病毒属病毒种类繁多, 辣椒上常见的除 ChiVMV 外, 还有 PVY、甜椒叶脉斑驳病毒 (pepper veinal mottle virus, PVMV)、辣椒斑驳病毒 (pepper mottle virus, PepMoV)、辣椒环斑病毒 (chilli ringspot virus, ChiRsV)、辣椒重型花叶病毒 (pepper severe mosaic virus, PepSMV)、辣椒黄花叶病毒 (pepper yellow mosaic virus, PepYMV)、烟草蚀纹病毒 (tobacco etch virus, TEV) 等。电镜下, ChiVMV 病毒为弯曲线状, 病毒粒子大约为 $12 \sim 16 \text{ nm} \times 700 \sim 800 \text{ nm}$, 病变叶肉细胞切片中存在大量风轮状内含体 (Wang et al., 2006; 贾树丹 等, 2010)。以前, 该病毒的命名较为混乱。马来西亚、中国台湾等地将其命名为辣椒脉斑驳病毒, 通常简写为 ChiVMV, 也有的简写成 CVMV (Ong et al., 1979; Green & Kim, 1994)。泰国 Siriwong 等 (1995) 依据病毒危害症状、生物学、细胞病理学以及理化性质, 将其命名为辣椒脉结斑驳病毒 (chilli vein-banding mottlevirus, CVbMV)。印度则采用辣椒脉结病毒 (pepper veinbanding virus, PVBV) 这一命名 (Anindya et al., 2004)。目前, 国际病毒分类委员会 (International Committee Taxonomy Viruses, ICTV) 认可的名称为 ChiVMV, 分类号为 00.057.0.01.016 (王达新 等, 2007)。

应用抗病资源、选育抗病品种是克服 ChiVMV 对辣椒危害最为经济有效的方法。因此, 本文中主要聚焦 ChiVMV 抗性鉴定以及抗性遗传与分子标记定位等研究进行系统地梳理与总结, 同时对 ChiVMV 危害症状、寄主以及传播、基因组结构及功能、株系分化等内容进行综述, 以期抗病育种工作及其防治工作提供参考。

1 ChiVMV 危害症状、传播以及株系分化

1.1 症状与传播

ChiVMV 危害症状受很多因素 (如寄主类型、品种、病毒株系、侵染时间及环境条件等) 的影

响, 从而导致症状表现时间不稳定、症状也存在差异。ChiVMV 侵染辣椒的典型症状是叶脉呈现暗绿条纹、叶片皱缩、小叶以及畸形叶, 且在新叶上比老叶明显, 落叶、果实变小或减少, 导致减产 50% 以上; 接种后诱导寄主产生系统性的深绿斑点、坏死性环斑 (Tsai et al., 2008; Hwang et al., 2009; Cheng et al., 2011)。感染早期辣椒植株生长会受到抑制, 植株矮小, 大多数病株会严重落花, 只剩下少量的杂色畸形果 (王达新 等, 2007)。

茄科作物辣椒、番茄等是 ChiVMV 的自然寄主。此外, ChiVMV 还可以侵染多种植物, 如茄子、烟草、曼陀罗、醉鱼草、藜属植物等 (Mehra et al., 2006; Wang et al., 2006; Tsai et al., 2008; 杨华兵 等, 2014; Zhao et al., 2014; Gao et al., 2016)。

ChiVMV 主要依靠多种蚜虫以非持久方式传播, 也可以通过病株汁液和机械接触等方式传播, 但不能通过种子传播 (Ng & Falk, 2006; Shah et al., 2009)。蚜虫主要积聚在幼嫩叶片和花器官上进行取食, 将携带的病毒以刺吸式口器刺入植物组织的细胞内, 随后病毒外壳蛋白 (Coat protein, CP) 开始破裂, 释放出病毒的 RNA; 蚜虫携带的病毒在 17 h 内都具有传染性, 因此其传播病毒的危害性远大于其取食造成的危害 (李宁 等, 2018)。蚜虫传播病毒依赖于两种病毒编码蛋白: 一种是 CP, 它与病毒的快速迁移有关, 其含有 1 个与蚜传相关的位点 Asp-Ala-Gly (DAG, 2 808 ~ 2 810 aa), 它的突变将会导致病毒蚜传功能的丧失; 另一种是辅助成分——蛋白酶 (Helper component-proteinase, HC-Pro), 在蚜虫传毒过程中起“桥梁作用”, 它分别与蚜虫上额刺针上的受体和病毒粒子的 CP 结合 (Blanc et al., 1998)。HC-Pro 中含有 RITC (351 ~ 354 aa)、CCC (591 ~ 593 aa) 和 PTK (609 ~ 611 aa) 3 个与病毒蚜传相关的位点 (Yu et al., 2007; Revers & García, 2015)。

1.2 ChiVMV 株系分化

株系 (strain) 是病毒种的变种。不同株系变异可能使基因重组产生不同的功能, 而这些基因功能是与宿主植物互作的基础, 因此, 病毒株系和遗传分化研究是病毒寄主范围、症状类型、蚜传效率、致病性等研究的前提。国内外对马铃薯 Y 病毒属病毒的许多成员株系分化和遗传变异做了较深入的研究。

至今全世界已经报道了多个 ChiVMV 株系或分离物, 根据血清学性质可划分为许多不同株系, 这些株系与已制备的 ChiVMV 多克隆抗血清都能发生反应, 但株系间基因组序列却存在着一定的差异。随着各地 ChiVMV 基因组序列陆续公布, 以病毒核苷酸序列差异为依据的 ChiVMV 株系划分法逐渐取代传统的血清学划分方法。在亚洲区域内, ChiVMV 系统发育树共分成 3 个分支, 即韩国株系分支、印度株系分支和中国株系分支, 具有很强的地域性, 中国和韩国株系的亲缘关系较近, 与印度株系的亲缘关系较远, 而且中国株系也存在一定的遗传进化趋势 (刘健 等, 2016; 王莉爽 等, 2017)。中国福建和湖南等地的 ChiVMV 株系 CP 基因与来源于韩国辣椒的 ChiVMV 序列同源性最高, 为 97% 以上 (刘健 等, 2016)。ChiVMV 海南文昌分离物 (ChiVMV-WC) 与 3 个 ChiVMV 印度分离物在核苷酸水平上的同源性仅为 85.3% ~ 85.9%, 在氨基酸水平上的同源性也仅为 89.3% ~ 90.1%, 能够确定 ChiVMV-WC 与 ChiVMV 印度分离物为不同株系 (Giolitti et al., 2010; 龚殿 等, 2011)。ChiVMV 广东分离物 (ChiVMV-GD) 与中国海南分离物亲缘关系最近, 而与云南和四川分离物亲缘关系较远 (汤亚飞 等, 2018)。贵州 ChiVMV 株系的部分 CP 基因和 3'-UTR 序列与来源于四川辣椒上 Chi VMV 株系的同源性最高, 为 99%, 进化分析表明贵州株系与四川和云南株系的亲缘关系最近 (王莉爽 等, 2017)。在株系分化研究的基础之上, ChiVMV 不同株系之间在寄主范围、症状类型、蚜传效率、致病性方面存在何种差异, 其变异机制是什么, 这些都有待进一步研究和探索。

2 ChiVMV 基因组结构及功能

2004 年, Anindya 等 (2004) 首次报道了 ChiVMV 基因组全序列。ChiVMV 具有马铃薯 Y 病毒属基因组结构的典型特征, 是一种+ssRNA 病毒, 基因组全长约 9.7 kb, 其中 5'-非编码区 (Untranslated Region, 5'-UTR) 和 3'-非编码区 (3'-UTR) 分别包含 163 和 281 个碱基, 5'末端结合 1 个基因组连接蛋白 (viral genome-linked protein, VPg), 3'末端具有 Poly(A)尾 (Anindya et al., 2004; Moury et al., 2005; 龚殿 等, 2011)。ChiVMV RNA 基因组包含 1 个较长的单一开放阅读框 (ORF), 编码 1 个多聚蛋白前体。与所有马铃薯 Y 病毒属病毒一样, 该多聚蛋白有 9 个已被公认的保守分裂位点, 在 3 个具有蛋白酶活性的蛋白, 即第 1 蛋白 (The first protein, P1)、HC-Pro 和核内含体蛋白 a 蛋白酶 (Nuclear Inclusion body "a" proteinase, NIa-Pro) 协调作用下裂解生成 10 种功能不同的蛋白产物 (图 1), 从 N 端到 C 端依次为 P1、HC-Pro、第 3 蛋白 (The third protein, P3)、第 1 个 6K 蛋白 (6K1)、圆柱状内含体蛋白 (Cylindrical protein, CI)、第 2 个 6K 蛋白 (6K2)、核内含体蛋白 a (Nuclear Inclusion body "a" protein, NIa, 一般把 NIa 看作是 NIa-VPg、NIa-Pro 两个蛋白)、核内含体蛋白 b (Nuclear Inclusion body "b" protein, NIb) 以及 CP (Anindya et al., 2004; 李向东 等, 2006; 龚殿 等, 2011)。P1、HC-Pro 分别催化 P1/HC-Pro 和 HC-Pro/P3 间的裂解, 其他蛋白的裂解均由 NIa-Pro 催化 (Anindya et al., 2004; 王达新 等, 2007)。

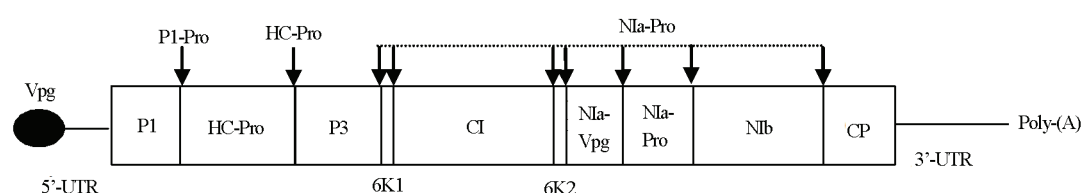


图 1 辣椒脉斑驳病毒基因组结构 (Anindya et al., 2004; 龚殿 等, 2011)

图中横线表示意 5'和 3'非翻译区, 方框表示开放阅读框, 垂直箭头所指为多聚蛋白的 9 个分裂位点,
P1-Pro, HC-Pro 和 NIa-Pro 是病毒蛋白酶。

Fig. 1 Genomic structure of CHiVMV (Anindya et al., 2004; Gong et al., 2011)

In the figure, the horizontal lines are 5' and 3' untranslated regions; the boxes are open reading frames (ORFs); the vertical arrows point to the nine cleavage sites of the polyprotein; P1-Pro, HC-Pro and NIa-Pro are viral proteases.

目前认为 CP 基因和 3'-UTR 序列的相似性是马铃薯 Y 病毒属病毒最重要的分类标准, CP 基因的 N 端序列和长度在种间存在明显差异, 而同种病毒的不同株系间 CP 基因核苷酸序列同源性在 90% 以上或氨基酸序列同源性在 80% 以上, 且病毒基因组 RNA 全长序列同源性在 85% 以上 (Ward et al., 1992; Joseph & Savithri, 1999; Fauquet & Fargette, 2005)。根据此标准, ICTV 重新分类并确定泰国的 CVbMV、CVbMV-CM1 以及印度的 PVBV 为 CHiVMV 的不同株系 (Anindya et al., 2004; Fauquet & Fargette, 2005)。ChiVMV 与 PVMV (pepper veinal mottle virus) 都是马铃薯 Y 病毒属病毒, 两者的亲源关系非常密切, 采用传统的血清学方法难以区别, 两者之间的 CP 基因存在一个共同保守的区域, 但它们之间也存在差别, 因此认为它们不是同一种病毒 (Moury et al., 2005; 王达新 等, 2007; Tsai et al., 2008)。

CP 基因编码包含 287 个氨基酸的外壳蛋白, 该蛋白是唯一的 1 个结构蛋白, CP 包括 3 个结构

域, 即 N 端结构域、C 端结构域及核心结构域。核心结构域作为分子互作结构域对病毒粒体的组装和胞间连丝 (plasmodesmata, PD) 移动非常重要, N 端 (29 个残基) 和 C 端 (18 个残基) 对病毒的长距离移动非常重要, 另外, N 端免疫优势结构域形成病毒专化性表位, 是蚜虫传播所需要的 (Dolja et al., 1994)。CP 最主要的功能是将病毒基因组核苷酸包装成病毒粒子而起保护作用。病毒粒体的组装依赖于热激蛋白 70 (heat shock protein 70, HSP70) 的参与, 且这个过程受到 DNA J-结构域蛋白 (CPIP) 的调控 (Hafren et al., 2010)。Hofius 等 (2007) 利用酵母双杂技术从烟草 (*Nicotiana tabacum*) 中分离到 1 个可与 PVY CP 蛋白互作的 *Nt* CPIP, 如果诱变 *Nt* CPIP 的 J-结构域可使寄主对病毒的抗性明显增强, 由此可推知马铃薯 Y 病毒属病毒的致病性可能需要 HSP70 及其相关分子伴侣的参与, 且依赖于 CP 的介导作用。

HC-Pro 具有蛋白酶活性, 由于它可以发生自身互作以及与寄主蛋白的互作而具有多种功能, 如调节病毒在宿主体内的转移、病毒复制、宿主症状表达及增强异源病毒复制等 (吴兴泉 等, 2015)。现已证明 HC-Pro 可与寄主翻译起始因子 (eukaryotic initiation factor 4E, eIF4E) 及其异构体 eIF (iso) 4E、钙调素及相关蛋白、环指蛋白、20S 蛋白酶体、叶绿体分裂相关因子 *Nt* MinD、叶绿体前体铁氧还蛋白-5、钙网蛋白等发生相互作用 (Shen et al., 2010; Dielen et al., 2011; Poikela et al., 2011; Kenyon et al., 2014)。

马铃薯 Y 病毒属病毒基因组 RNA 没有帽结构, 却有 VPg 通过磷酸二酯键共价结合于 RNA 的 5'末端, 发挥着与帽结构相似的功能。VPg 可与寄主的多种 RNA 结合蛋白互作, 如 RNA 解螺旋酶蛋白、翻译延长因子 (eukaryotic translation elongation factor 1A, eEF1A)、多聚腺苷酸 A 结合蛋白 [poly(A)-binding protein, PABP]、核仁纤维蛋白 (Fibrillarin)、eIF4E 和热激蛋白等 (Jiang & Lalibert, 2011; 吴兴泉 等, 2015)。蛋白质互作试验表明 CHiVMV 的 VPg 可同时与 eIF4E 和 eIF (iso) 4E 蛋白发生互作, 而且这种互作是病毒侵染的必需条件, 它可在早期抑制寄主蛋白合成, 从而影响病毒的运动和侵染 (Miyoshi et al., 2008; Hwang et al., 2009; Mazier et al., 2011)。张东东 (2012) 的研究证明, 番木瓜中 eIF4E 蛋白有 6 个位点可能参与 eIF4E 与番木瓜环斑病毒 (papaya ringspot virus, PRSV) VPg 的互作, 如果将这 6 个位点突变均可干扰 eIF4E 与 VPg 的互作。

当前对 CHiVMV 全基因组进行克隆分析的报道不多, 对其基因功能的研究也大都是与同属其他成员进行比对后推导得出。CP、HC-Pro、VPg 这 3 种病毒蛋白在病毒粒体的组装、蚜传以及病毒侵染过程中与寄主的互作中都发挥着重要作用, 它们与寄主的互作是当前马铃薯 Y 病毒属病毒致病机理研究中的热点, 特别是与 eIF4E 及 eIF (iso) 4E 蛋白的互作, 又是研究植物对马铃薯 Y 病毒属病毒抗性分子机制的焦点。今后, 要分离和鉴定更多的 CHiVMV 分离物, 对其基因组的结构和功能以及致病性等方面进行深入的研究, 才可能找到控制该病毒侵染和传播的有效手段。

3 辣椒抗性鉴定、遗传与分子标记定位

3.1 辣椒抗性鉴定

抗病性鉴定是抗病材料筛选、抗性遗传规律研究和抗病品种选育的基础, 其关键在于能够准确反映材料的抗性水平。关于辣椒对 CHiVMV 的抗性, 前人根据病情分级 (裴凡, 2016) 和病情指数 (Reddy et al., 2001) 进行抗性等级划分。Tsai 等 (2008) 和 Naresh 等 (2016) 大多采用人工接种方法的鉴定, 报道辣椒苗期人工摩擦接种 CHiVMV, 高感材料接种后 5 ~ 6 d 就表现出症状, 如叶脉呈现暗绿条纹、叶片扭曲、系统花叶和 (或) 坏死环斑等症状。由于不同区域同一病毒分离物可

能属于不同的病毒株系,同一辣椒品种对不同病毒株系的反应不同,可能会导致抗性鉴定出现偏差或不一致。如 Shah 等(2011)报道辣椒品种‘Rawala’对巴勒斯坦 CHiVMV-Sindh 分离物具有抗性,而对印度 CHiVMV-Punjab 分离物是感病的。

目前,公开报道的抗 CHiVMV 病的辣椒资源很少,有一年生辣椒(*Capsicum annuum*)的几个品种‘Serrano Huasteco’、‘Cili Padi 6’、‘HDA832’、‘Perennial’、‘IHR2451’和‘NW4’等,其中印度小果型辣椒品种‘Perennial’对 CHiVMV 病是免疫的(Moury et al., 2005; Lee et al., 2013; Naresh et al., 2016)。但是目前中国国内没有 CHiVMV 抗性辣椒种质鉴定的报道,因此,要加快 CHiVMV 抗性辣椒种质资源鉴定的步伐。

3.2 抗性遗传

在辣椒上已经报道过几个马铃薯 Y 病毒属病毒抗性基因(*pvr*),且大部分抗性基因(如 *pvr1*、*pvr2*、*pvr3*、*pvr5*、*pvr6* 和 *pvr8*)呈隐性遗传表型(Kyle & Palloix, 1997; Lee et al., 2017)。多数研究表明:辣椒上大部分 CHiVMV 抗性基因也呈隐性遗传特性(Green & Kim, 1994; Hwang et al., 2009; Lee et al., 2013)。Naresh 等(2016)报道,通过对辣椒抗 CHiVMV 品系 IHR2451 和感 CHiVMV 品系 IHR4503 的 F₁、F₂ 以及回交后代的遗传分析表明, IHR2451 的抗性由 1 个隐性基因遗传。在辣椒上与 CHiVMV 抗性相关的基因有 *pvr1*、*pvr2* 和 *pvr6*,其中 *pvr1* 位于 3 号染色体, *pvr2* 源于 *eIF4E* 的突变, *pvr2* 被证实等同于 *pvr1*,因此,这 2 个等位基因被定义为 *pvr1*¹ 和 *pvr1*²; *pvr6* 源于 *eIF(iso)4E* 的突变,位于 9 号染色体(Parrella et al., 2002; Yeam et al., 2005)。Moury 等(2005)报道,辣椒双单倍体系 801 含有基因 *pvr2*,由于活性 *pvr6* 的存在,其对 CHiVMV 具有抗性。辣椒品种‘Dempsey’含 *pvr1*²,易感 CHiVMV 病,‘Perennial’含 *pvr6*,抗 CHiVMV 病,两者杂交的 F₁ 具有 CHiVMV 抗性,并通过分析 F₂、F₃ 代证实,所有含纯合 *pvr1*² 和 *pvr6* 基因的植株都具有 CHiVMV 抗性,这说明 *eIF4E* 和 *eIF(iso)4E* 同时突变导致了一种能够隐性遗传的 CHiVMV 抗性; *eIF4E*、*eIF(iso)4E* 沉默后,植株中 CHiVMV 积累也减少了,证实了 *eIF4E*、*eIF(iso)4E* 同时突变能够抑制 CHiVMV 侵染(Hwang et al., 2009)。然而,也有少数报道 CHiVMV 抗性为显性遗传。‘Perennial’含有 CHiVMV 抗性基因,且是多个数量遗传的抗性位点,其中至少有 1 个是显性的(Caranta & Palloix, 1996),然而后续没有见到对‘Perennial’所含有的显性抗性基因作进一步研究的报道。Lee 等(2013)报道了 1 个抗 CHiVMV 的新抗源——印度辣椒地方品种‘NW4’(*C. annuum*),其抗性是由单显性基因遗传的。不同的研究所得出的辣椒对 CHiVMV 抗性的遗传规律存在差异,可能由于所用辣椒抗源材料及 CHiVMV 株系不同,也可能与抗病鉴定方法和分级标准等不同有关,亦不排除主基因外的调节基因或微效基因的影响。

辣椒对马铃薯 Y 病毒属病毒的大部分隐性抗病基因是 *eIF4E* 家族的等位基因。*eIF4E* 是 1 个多基因家族,在植物中 *eIF4E* 家族成员包括 *eIF4E* 及其异构体 *eIF(iso)4E*。由于 *eIF4E* 少数关键位点变异,其编码蛋白的功能丧失或者以病毒不能识别的方式存在,病毒 VPg 无法识别并与其相互作用,导致病毒不能复制,从而对病毒产生免疫力(Kang et al., 2005; Yeam et al., 2007; 张秀春 等, 2017)。越来越多的研究证明: *eIF4E* 及 *eIF(iso)4E* 在诱导植物产生对马铃薯 Y 病毒属病毒抗性的过程中发挥关键作用(Hwang et al., 2009; Truniger & Aranda, 2009)。可以此为切入点,采用现代分子生物学手段揭示辣椒 CHiVMV 抗性分子机制。

3.3 抗性分子标记定位

目前在 CHiVMV 抗病基因连锁分子标记定位方面的研究报道不多。Lee 等(2013)发现辣椒上

2 个与显性抗 CHiVMV 性状连锁的 AFLP 标记, 已经将其转成了高分辨率融解曲线 (HRM) 分子标记 CVMV1 和 CVMV2, 并定位在 6 号染色体上, 它们距抗性位点分别 7 cM 和 4 cM; 另外通过比较作图还获得了 1 个离抗 CHiVMV 位点比较近的酶切扩增多态性序列 (CAPS) 标记, 其距抗性位点 3 cM。

Naresh 等 (2016) 采用 108 个 RGAP 引物分析辣椒抗 ChiVMV 的亲本 (IHR 2451) 和感病亲本 (IHR 3476) 的多态性, 通过混合分离分析筛选到其中的 3 个 RGAP 引物 K5-HD6、K7-HD6 和 K8-HD6, 在 F₂ 和 B₁ 分离群体中发现引物 K5-HD6 与 ChiVMV 抗性共分离, 能够区分纯合抗性植株与感病植株, 可以用作辣椒 ChiVMV 抗性育种过程中的分子辅助选择标记。

Lee 等 (2017) 报道辣椒 CV3 和 CV8 都含有单显性抗 ChiVMV 基因 *Cvr1*, 采用 SNP 标记技术将其定位在了 6 号染色体短臂上, 辣椒品种 CV9 含有单隐性抗 ChiVMV 基因 *cvr4*, 采用基于高通量测序的基因分型技术 (genotyping-by-sequencing, GBS) 结合改良的滑窗法定位了辣椒品种 CV4 中 2 个寡基因抗性位点 *Cvr2-1* 和 *Cvr2-2*, 分别位于 6 号和 10 号染色体上。*Cvr1* 与 PepMoV 抗性基因 *Pvr9* 定位在 6 号染色体短臂相似的位置上, 但是 *Cvr1* 与 *Pvr9* 不是同一个基因, 因为 CV3 和 CV8 对 PepMoV 是易感的, 而对 ChiVMV 具有抗性 (Tran et al., 2015; Lee et al., 2017)。在辣椒基因组中, 一些抗病基因被定位在 NLR 簇区域, 如 *Cvr1* 被定位在 6 号染色体 NLR 簇区域, *Bs2*、*Me7* 被定位在 9 号染色体的 NLR 簇区域, *L* 基因在 10 号染色体的 NLR 簇区域, 表明单显性抗性基因常含有 NLR 框, 且位于含有高度重复序列的区域 (Tai et al., 1999; Djian-Caporalino et al., 2007)。

分子标记作为继形态学标记、细胞学标记、生化标记等之后的新型标记技术, 克服了基因互作、环境影响以及信息量小的缺点 (孙振久 等, 2006)。RFLP、RAPD、SSR 和 AFLP 标记在遗传图谱分子作图中发挥了重要作用, 但它们通常离目标基因有一定距离且通用性尚未检验, 因此这些标记在育种方面的应用受到一定限制。新一代的 SNP 标记能够准确地辨别一个位点差异的等位基因, 基于功能性 SNP 位点开发与抗病基因相关的分子标记, 可以有效发掘调控抗病的重要基因。今后要加快辣椒 ChiVMV 抗性分子标记, 特别是功能性 SNP 标记开发方面的研究, 逐渐建立起高通量和高效率的辣椒抗 ChiVMV 病的分子育种技术。

4 问题与展望

国际上对辣椒 ChiVMV 的研究取得了一定的进展, 在中国随着辣椒生产中 ChiVMV 病害发生率的上升, 相关基础研究工作需引起足够的重视。ChiVMV 研究中存在的主要问题和需要开展的工作有如下几个方面: (1) 辣椒对 ChiVMV 病抗性遗传规律还存在争议, 大多数研究者认为其受隐性基因控制, 少数研究报道其受显性基因控制, 因此需要更加广泛地开展抗性遗传规律研究; (2) 具有 ChiVMV 抗性的辣椒种质十分稀缺, 且开发出的抗性分子标记屈指可数, 因此抗性种质的鉴定和改良创新仍是当前辣椒抗 ChiVMV 病育种工作的重点, 例如利用野生种质资源、采用种间杂交等技术创建种间杂种以拓宽辣椒遗传背景, 是获得高抗 ChiVMV 种质的有效方法, 同时要加快 ChiVMV 抗性分子标记的开发研究; (3) 辣椒生产中病毒病是以 2 种或多种病毒复合侵染类型为主, 多抗育种是未来的必然趋势, 因此通过多基因聚合技术获得多抗育种材料是一个长期任务; (4) ChiVMV 致病的分子机理和植物抗 ChiVMV 病的分子机理等基础研究较少涉及, 可以借鉴马铃薯 Y 病毒属其他病毒相关研究的进展, 从 ChiVMV 与寄主互作影响寄主信号分子通路、基因转录组及 miRNA 功能等方面开展研究 (吴兴泉 等, 2015)。

References

- Ahmad A, Ashfaq M. 2017. First report of *chilli veinal mottle virus* in tomato in Pakistan. *Journal of Plant Pathology*, 99 (1): 287 – 304.
- Anindya R, Joseph J, Gowri T D S, Savithri H S. 2004. Complete genomic sequence of *Pepper vein banding virus* (PVBV): a distinct member of the genus *Potyvirus*. *Archives of Virology*, 149: 625 – 632.
- Banerjee A, Dutta R, Roy S, Ngachan S V. 2014. First report of *Chilli veinal mottle virus* (ChiVMV) in Naga chilli (*Capsicum chinense*) in Meghalaya, India. *Virus Disease*, 25 (1): 142 – 143.
- Blanc S, Ammar E D, Garcia-Lampasona S, Dolja V V, Llave C, Baker J, Pirone T P. 1998. Mutations in the potyvirus helper component protein: effects on interactions with virions and aphid stylets. *Journal of General Virology*, 79: 3119 – 3122.
- Caranta C, Palloix A. 1996. Both common and specific genetic factors are involved in polygenic resistance of pepper to several potyviruses. *Theoretical and Applied Genetics*, 92: 15 – 20.
- Cheng Y H, Deng T C, Chen C C, Liao J Y, Chang C A, Chiang C H. 2011. First report of *pepper mottle virus* in bell pepper in Taiwan. *Plant Disease*, 95 (5): 617 – 617.
- Chiemsoombat P, Sac - Ung N, Attathom S, Patarapuwadol S, Siriwong P. 1998. Molecular taxonomy of a new potyvirus isolated from chilli pepper in Thailand. *Archive of Virology*, 143 (10): 1855 – 1863.
- Dielen A S, Sasaki F T, Walter J, Michon T, Ménard G, Pagny G, Krause-sakate R, Maia I D G, Badaoui S, Gall O L, Candresse T, German-retana S. 2011. The 20S proteasome $\alpha 5$ subunit of *Arabidopsis thaliana* carries an RNase activity and interacts in planta with the *lettuce mosaic potyvirus* HC-Pro protein. *Molecular Plant Pathology*, 12: 137 – 150.
- Ding M, Yang C, Zhang L, Jiang Z L, Fang Q, Qin X Y, Zhang Z K. 2011. Occurrence of *Chilli veinal mottle virus* in *Nicotiana tabacum* in Yunnan, China. *Plant Disease*, 95 (3): 357.
- Djian-Caporalino C, Fazari A, Arguel M J, Vernie T, Vande C C, Faure I, Brunoud G, Pijarowski L, Palloix A, Lefebvre V, Abad P. 2007. Root-knot nematode (*Meloidogyne* spp.) *Me* resistance genes in pepper (*Capsicum annuum* L.) are clustered on the P9 chromosome. *Theoretical and Applied Genetics*, 114: 473 – 486.
- Dolja V V, Haldeman R, Robertson N L, Dougherty W G, Carrington J C. 1994. Distinct function of capsid protein in assembly and movement of *tobacco etlch potyvirus* in plants. *The EMBO Journal*, 13: 1482 – 1491.
- Fauquet C M, Fargette D. 2005. International committee on taxonomy of viruses and the 3142 unassigned species. *Virology Journal*, 2 (1): 64.
- Gao F, Jing J, Wen C Z, Fu R L, Jian G S. 2016. Geographically driven adaptation of *chilli veinal mottle virus* revealed by genetic diversity analysis of the coat protein gene. *Archives of Virology*, 161: 1329 – 1333.
- Giolitti F J, Bejerman N E, Breuil S, Lenardon S L. 2010. Identification and characterization of a new strain of *Sunflower chlorotic mottle virus*, a potyvirus infecting asteraceae in Argentina. *Journal of Phytopathology*, 158 (7 – 8): 536 – 541.
- Gong Dian, Wang Jian-hua, Wu Yu-peng, Zhang Yu-liang, Wang Hong-xing, Sun Yu-juan, Liu Zhi-xin. 2011. The sequencing and analysis of the genome of ChiVMV Wenchang isolate (ChiVMV-WC). *Genomics and Applied Biology*, 30 (5): 583 – 589. (in Chinese)
- 龚 殿, 王健华, 吴育鹏, 张雨良, 王洪星, 孙玉娟, 刘志昕. 2011. 辣椒脉斑斑驳病毒文昌分离物基因组测序及分析. *基因组学与应用生物学*, 30 (5): 583 – 589.
- Green S K, Kim J S. 1994. Sources of resistance to viruses of pepper (*Capsicum* spp.): a catalog Asian vegetable research and development center. *Technology Bulletin*, 20: 72.
- Guo Si-yao, Tong Yan, Huang Ya, Luo Xin-fu, Qing Ling. 2015. Preliminary identification and analyses of viruses causing pepper virus disease in Chongqing, China. *Acta Horticulturae Sinica*, 42 (2): 263 – 270. (in Chinese)
- 郭思瑶, 童 艳, 黄 娅, 罗信福, 青 玲. 2015. 重庆辣椒病毒病原初步鉴定和分析. *园艺学报*, 42 (2): 263 – 270.
- Ha C, Revill P, Harding R M, Vu M, Dale J L. 2008. Identification and sequence analysis of potyviruses infecting crops in Vietnam. *Archives of Virology*, 153 (1): 45 – 60.
- Hafrén A, Hofius D, Rönnholm G, Sonnewald U, Mäkinen K. 2010. HSP70 and its cochaperone CPIP promote Potyvirus infection in *Nicotiana benthamiana* by regulating viral coat protein functions. *Plant Cell*, 22 (2): 523 – 535.
- Hofius D, Maier A T, Dietrich C, Jungkunz I, Börnke F, Maiss E, Sonnewald U. 2007. Capsid protein-mediated recruitment of host DnaJ-like

- proteins is required for *Potato virus Y* infection in tobacco plants. *Journal of Virology*, 21: 11870 – 11880.
- Hwang J, Li J, Liu W Y, An S J, Cho H, Her N H, Yeom I, Kim D, Kang B C. 2009. Double mutations in *eIF4E* and *eIFiso4E* confer recessive resistance to *Chilli veinal mottle virus* in pepper. *Molecules and Cells*, 27 (3): 329 – 336.
- Jia Shu-dan, Wang Shao-dong, Zhu Feng, Wang Jian-hui, Xi De-hui, Lin Hong-hui. 2010. Isolation and identification of *Chilli veinal mottle virus* and sequence analysis of its coat protein//Pressthe Monograph of Academic Annual Conference of Chinese Society for Plant Pathology. Beijing: China Agriculture Science and Technology. (in Chinese)
- 贾树丹, 王绍东, 朱 峰, 王建辉, 席德慧, 林宏辉. 2010. 辣椒脉斑驳病毒 (*Chilli veinal mottle virus*, ChiVMV) 的分离鉴定和外壳蛋白基因序列分析//中国植物病理学会学术年会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社,
- Jiang J, Lalibert J F. 2011. The genome-linked protein VPg of plant viruses: a protein with many partners. *Current Opinion in Virology*, 1: 347 – 154.
- Joseph J, Savithri H S. 1999. Determination of 3'-terminal nucleotide sequence of pepper inverted question mark break vein banding virus RNA and expression of its coat protein in *Escherichia coli*. *Archive of Virology*, 144 (9): 1679 – 1687.
- Kang B C, Yeom I, Frantz J D, Murphy J F, Jahn M M. 2005. The *pvr1* locus in *Capsicum* encodes a translation initiation factor eIF4E that interacts with *Tobacco etch virus* VPg. *Plant Journal*, 42: 392 – 405.
- Kenyon L, Kumar S, Tsai W S, Hughes J. 2014. Virus diseases of peppers (*Capsicum* spp.) and their control. *Adv Virus Res*, 90: 297 – 354.
- Kyle M M, Palloix A. 1997. Proposed revision of nomenclature for potyvirus resistance genes in *Capsicum*. *Euphytica*, 97: 183 – 188.
- Lee H R, An H J, You Y G, Lee J, Kim H J, Kang B C, Harn C H. 2013. Development of a novel codominant molecular marker for *Chilli veinal mottle virus* resistance in *Capsicum annuum* L. *Euphytica*, 193: 197 – 205.
- Lee J H, An J T, Siddique M I, Han K, Choi S, Kwon J K, Kang B C. 2017. Identification and molecular genetic mapping of *Chilli veinal mottle virus* (ChiVMV) resistance genes in pepper (*Capsicum annuum*). *Molecular Breeding*, 37: 121.
- Li Ning, Yao Ming-hua, Wang Fei, Yin Yan-xu. 2018. Review of potato virus Y (PVY) on pepper (*Capsicum annuum* L.). *Molecular Plant Breeding*, 16 (3): 813 – 820. (in Chinese)
- 李 宁, 姚明华, 王 飞, 尹延旭. 2018. 辣椒抗马铃薯 Y 病毒 (PVY) 研究进展. *分子植物育种*, 16 (3): 813 – 820.
- Li Xiang-dong, Yu Xiao-qing, Gu Qin-sheng, Liu Jin-liang, Zhu Xiao-ping, Guo Xing-qi. 2006. Advances on functional genomics of potyviruses. *Shandong Science*, (3): 1 – 6. (in Chinese)
- 李向东, 于晓庆, 古勤生, 刘金亮, 竺晓平, 郭兴启. 2006. 马铃薯 Y 病毒属病毒基因功能研究进展. *山东科学*, (3): 1 – 6.
- Liu Jian, Zhang De-yong, Zhang Song-bai, Liu Yong. 2016. Detection and phylogenetic analysis of *Chilli veinal mottle virus* on pepper in Hunan and Fujian. *Jiangsu Agricultural Science*, 44 (5): 184 – 185. (in Chinese)
- 刘 健, 张德咏, 张松柏, 刘 勇. 2016. 湖南和福建辣椒上辣椒脉斑驳病毒的检测及系统发育分析. *江苏农业科学*, 44 (5): 184 – 185.
- Mazier M, Flamain F, Nicolaï M, Sarnette V, Caranta C. 2011. Knock down of both *eIF4E1* and *eIF4E2* genes confers broad spectrum resistance against Potyviruses in tomato. *PLoS ONE*, 6 (12): 1 – 10.
- Mehra A, Hallan V, Lal B, Zaidi A A. 2006. Occurrence of *Chilli veinal mottle virus* in malayan butterfly bush (*Buddleja crispa*). *Plant Pathology*, 55: 284.
- Miyoshi H, Okade H, Muto S, Suehiro N, Nakashima H, Tomoo K, Natsuaki T. 2008. *Turnip mosaic virus* VPg interacts with *Arabidopsis thaliana* eIF(iso)4E and inhibits *in vitro* translation. *Biochimie*, 90 (10): 1427 – 1434.
- Moury B, Palloix A, Caranta C, Gognalons P. 2005. Serological, molecular, and athotype diversity of *Pepper veinal mottle virus* and *Chilli veinal mottle virus*. *Hypopathology*, 95: 227 – 232.
- Nareesh P, Reddy M K, Reddy P H C, Reddy K M. 2016. Genetic inheritance and identification of a resistance gene analogue polymorphic (RGAP) marker linked to *Chilli veinal mottle virus* resistance in chilli (*Capsicum annuum* L.). *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 146: 285 – 291.
- Ng J C, Falk B W. 2006. Virus-vector interactions mediating nonpersistent and semipersistent transmission of plant viruses. *Annual Review of Phytopathology*, 44: 183 – 212.
- Nono-Womdim R, Swai I S, Chadha M L, Gebre-Selassie K, Marchoux G. 2001. Occurrence of *Chilli veinal mottle virus* in *Solanum aethiopicum* in Tanzania. *Plant Disease*, 85 (7): 801 – 801.

- Ong C A, Varghese G, Ting W P. 1979. Aetiological investigations on a *veinal mottle virus* of chill (*Capsicum annum* L.) newly recorded from peninsula Malaysia. Malaysian Agricultural Research and Development Institute Research Bulletin, 7: 78 - 88.
- Parrella G, Ruffel S, Moretti A, Morel C, Palloix A, Caranta C. 2002. Recessive resistance genes against potyviruses are localized in colinear genomic regions of the tomato (*Lycopersicon* spp.) and pepper (*Capsicum* spp.) genomes. Theoretical and Applied Genetics, 105 (6 - 7): 855 - 861.
- Pei Fan. 2016. Identification of viruses infecting pepper in Guangdong and evaluation of control effect of plant virus pesticides [M. D. Dissertation]. Guangzhou: South China Agricultural University. (in Chinese)
- 裴 凡. 2016. 侵染广东辣椒的病毒种类鉴定及病毒病药剂防控效果评价[硕士论文]. 广州: 华南农业大学.
- Poikela M A, Goytia E, Haikonen T, Rajamäki M L, Valkonen J P T. 2011. Helper component proteinase of the genus *Potyvirus* is an interaction partner of translation initiation factors eIF (iso) 4E and e IF4E and contains a 4E binding motif. Journal of Virology, 85 (13): 6784 - 6794.
- Reddy M K, Sadhashiva A T, Reddy K M, Chalam C, Deshpande A A. 2001. Integrated disease and pest management: leaf curl and other viruses of tomato and peppers. Proceedings of the Final Workshop, Bangkok, Thailand: 3 - 8.
- Revers F, García J A. 2015. Chapter three-molecular biology of potyviruses. Advances in Virus Research, 92: 101 - 199.
- Shah H, Yasmin T, Fahim M, Hameed S, Haque I U, Munir M, Khanzada K A. 2011. Reaction of exotic and indigenous *Capsicum* genotypes against Pakistani isolates of *Chilli veinal mottle virus*. Pakistan Journal of Botany, 43 (3): 1707 - 1711.
- Shah H, Yasmin T, Fahim M, Hameed S, Haque M I. 2009. Prevalence, occurrence and distribution of *Chilli veinal mottle virus* in Pakistan. Pakistan Journal of Botany, 41 (2): 955 - 965.
- Shen W, Yan P, GAO L, Pan X Y, Wu J Y, Zhou P. 2010. Helper component-proteinase (HC-Pro) protein of *Papaya ringspot virus* interacts with papaya calreticulin. Molecular Plant Pathology, 11: 335 - 346.
- Siriwong P, Kittipakorn K, Ikegami M. 1995. Characterization of *chilli vein-banding mottle virus* isolated from pepper in Thailand. Plant Pathology, 44: 718 - 727.
- Sun Zhen-jiu, Wang Ya-juan, Zhang Xian. 2006. Progress in molecular marker-assisted breeding of cucumber. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 26 (6): 1290 - 1294. (in Chinese)
- 孙振久, 王亚娟, 张 显. 2006. 黄瓜分子标记辅助育种研究进展. 西北植物学报, 26 (6): 1290 - 1294.
- Tai T H, Dahlbeck D, Clark E T, Gajiwala P, Pasion R, Whalen M C, Stall R E, Staskawicz B J. 1999. Expression of the *Bs2* pepper gene confers resistance to bacterial spot disease in tomato. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 96: 14153 - 14158.
- Tan Geng-tang, Shi Lian-lian, Shang Hui-lan, Gong Zheng-hui. 2003. Diagnosis of viruses in chilli pepper in Shanxi province. Journal of China Capicum, 4: 32 - 33. (in Chinese)
- 谭根堂, 史联联, 尚惠兰, 巩振辉. 2003. 陕西线辣椒病毒病原检测简报. 辣椒杂志, 4: 32 - 33.
- Tang Ya-fei, Pei Fan, Yu Lin, He Zi-fu, She Xiao-man, Lan Guo-bing, Deng Ming-guang. 2018. Molecular characterization of *Chilli veinal mottle virus* infecting pepper in Guangdong province. Acta Horticulturae Sinica, 45 (11): 2209 - 2216. (in Chinese)
- 汤亚飞, 裴 凡, 于 琳, 何自福, 余小漫, 蓝国兵, 邓铭光. 2018. 侵染广东辣椒的辣椒脉斑驳病毒的分子特征. 园艺学报, 45 (11): 2209 - 2216.
- Taufik M, Astuti A P, Hidayat S H. 2005. Survei infeksi *Cucumber mosaic virus* dan *Chilli veinal mottle virus* pada tanaman cabai dan seleksi ketahanan beberapa kultivar cabai. Jurnal Agrikultura, 16: 146 - 152. (in Indonesian)
- Tran P T, Choi H, Choi D, Kim K H. 2015. Molecular characterization of *Pvr9* that confers a hypersensitive response to *Pepper mottle virus* (a potyvirus) in *Nicotiana benthamiana*. Virology, 481: 113 - 123.
- Truniger V, Aranda M A. 2009. Recessive resistance to plant viruses. Advances in Virus Research, 75: 119 - 159.
- Tsai W S, Huang Y C, Zhang D Y, Reddy K, Hidayat S H, Srithongchai W, Jan F J. 2008. Molecular characterization of the CP gene and 3' UTR of *Chilli veinal mottle virus* from south and Southeast Asia. Plant Pathology, 57 (3): 408 - 416.
- Wang Da-xin, Wang Jian-hua, Zhao Huan-ge, Qiu Shi-ming, Liu Zhi-xin. 2007. Research progress in *Chilli veinal mottle virus* (CHiVMV). Journal of South China University of Tropical Agriculture, 13 (2): 32 - 36. (in Chinese)
- 王达新, 王健华, 赵焕阁, 邱世明, 刘志昕. 2007. 辣椒叶脉斑驳病毒研究进展. 华南热带农业大学学报, 13 (2): 32 - 36.

- Wang J, Liu Z, Niu S, Niu S, Peng M, Wang D, Weng Z, Xiong Z. 2006. Natural occurrence of *Chilli veinal mottle virus* on *Capsicum chinense* in China. *Plant Disease*, 90 (3): 377.
- Wang Li-shuang, Chen Xiao-jun, He Hai-yong, Tan Qing-qun, Chen Wen, Huang Lu, Yang Xue-hui. 2017. Detection of *Chilli veinal mottle virus* from Guizhou and its strain differentiation. *Journal of Southern Agriculture*, 48 (7): 1220 – 1224. (in Chinese)
- 王莉爽, 陈小均, 何海水, 谭清群, 陈 文, 黄 露, 杨学辉. 2017. 贵州辣椒脉斑病毒的检测及株系分化研究. *南方农业学报*, 48 (7): 1220 – 1224.
- Wang Pei, Tang Lin-fei, Lei Yan, Xiong Xing-yao, Nie Xian-zhou, Hu Xin-xi. 2015. Research advances in hot pepper viral diseases. *Hunan Agricultural Sciences*, 7: 151 – 154. (in Chinese)
- 汪 沛, 汤琳菲, 雷 艳, 熊兴耀, 聂先舟, 胡新喜. 2015. 辣椒病毒病研究进展. *湖南农业科学*, 7: 151 – 154.
- Wang Shao-li, Tan Wei-ping, Yang Yuan-yuan, Dai Hui-jie, Sun Xiao-hui, Qiao Ning, Zhu Xiao-ping. 2017. Molecular detection and identification of main viruses on pepper in Shandong province. *Scientia Agricultura Sinica*, 50 (14): 2728 – 2738. (in Chinese)
- 王少立, 谭玮萍, 杨园园, 代惠洁, 孙晓辉, 乔 宁, 竺晓平. 2017. 山东省辣椒主要病毒种类的分子检测与鉴定. *中国农业科学*, 50 (14): 2728 – 2738.
- Ward C W, Mc Kern N M, Frenkel M J, Shukla D D. 1992. Sequence data as the major criterion for potyvirus classification. *Archives of Virology*, 5 (5): 283 – 297.
- Wu Xing-quan, Li Meng-meng, Chen Shi-hua. 2015. Review on the molecular mechanism of potyvirus – host interaction. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 30 (2): 317 – 323. (in Chinese)
- 吴兴泉, 李萌萌, 陈士华. 2015. 马铃薯 Y 病毒属病毒与寄主互作的分子机制研究进展. *云南农业大学学报 (自然科学)*, 30 (2): 317 – 323.
- Yang Hua-bing, Liu Yong, Li Wen-zheng, Yan Xiao-yu, Li Yong-ping. 2014. Symptoms on tobacco cultivars caused by *Chilli veinal mottle virus* and cultivars disease resistance identification. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 29 (1): 22 – 26. (in Chinese)
- 杨华兵, 刘 勇, 李文正, 宴孝雨, 李永平. 2014. 烟草品种辣椒叶脉斑病毒病的症状与抗病性鉴定. *云南农业大学学报 (自然科学版)*, 29 (1): 22 – 26.
- Yeom I, Cavatorta J R, Ripoll D R, Kang B C, Jahn M M. 2007. Functional dissection of naturally occurring amino acid substitutions in *eIF4E* that confers recessive potyvirus resistance in plants. *Plant Cell*, 19: 2913 – 2928.
- Yeom I, Kang B C, Lindeman W, Frantz J D, Faber N, Jahn M M. 2005. Allele-specific CAPS markers based on point mutations in resistance alleles at the *pvr1* locus encoding *eIF4E* in *Capsicum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 112: 178 – 186.
- Yu Hailong, Zhang Zhenghai, Cao Yacong, Zhang Baoxi, Wang Lihao. 2019. Progress of resistance to *Cucumber mosaic virus* in pepper. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (9): 1813 – 1824. (in Chinese)
- 于海龙, 张正海, 曹亚从, 张宝玺, 王立浩. 2019. 辣椒抗黄瓜花叶病毒病研究进展. *园艺学报*, 46 (9): 1813 – 1824.
- Yu X Q, Lan Y F, Wang H Y, Liu J L, Zhu X P, Valkonen J P, Li X D. 2007. The complete genomic sequence of *Tobacco vein banding mosaic virus* and its similarities with other potyviruses. *Virus Genes*, 35 (3): 801 – 806.
- Zhang Dong-dong. 2012. Construction of papaya *eIF4E* mutant genes and study of the interaction between papaya *eIF4E* and PRSV-VPg [M. D. Dissertation]. Haikou: Hainan University. (in Chinese)
- 张东东. 2012. 番木瓜 *eIF4E* 突变基因的构建及其与 PRSV-VPg 互作研究 [硕士论文]. 海口: 海南大学.
- Zhang Xiu-chun, Wu Ya-dan, Zhang Chun-wei, Wang Jian-hua, Yu Nai-tong, Liu Zhi-xin. 2017. Construction of RNAi vector targeting cassava *eIF4E7* and identification of its interfering efficiency. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 38 (11): 2082 – 2088. (in Chinese)
- 张秀春, 武亚丹, 张春微, 王健华, 余乃通, 刘志昕. 2017. 木薯 *eIF4E7* 基因 RNAi 载体构建及沉默效果分析. *热带作物学报*, 38 (11): 2082 – 2088.
- Zhang Zhu-qing. 2009. The research *Capsicum annuum* L. virus diseases [Ph. D. Dissertation]. Changsha: Hunan Agricultural University. (in Chinese)
- 张竹青. 2009. 辣椒病毒病研究 [博士论文]. 长沙: 湖南农业大学.
- Zhao F F, Xi D H, Liu J, Deng X G, Lin H H. 2014. First report of *Chilli veinal mottle virus* infecting tomato (*Solanum lycopersicum*) in China. *Plant Disease*, 98 (11): 1589.