

辣椒抗黄瓜花叶病毒病研究进展

于海龙, 张正海, 曹亚从, 张宝玺*, 王立浩*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 近年来, 辣椒生产中黄瓜花叶病毒 (*Cucumber mosaic virus*, CMV) 病危害日趋严重, 本综述对黄瓜花叶病毒的基因组结构、株系类型、传播媒介、防治方法、辣椒中 CMV 抗源筛选、抗性基因定位和连锁分子标记开发等方面进行了总结, 以期为今后辣椒 CMV 抗病育种和解析 CMV 抗性分子机制提供借鉴和参考。

关键词: 辣椒; 黄瓜花叶病毒; 抗病育种

中图分类号: S 641.3

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2019) 09-1813-12

Progress of Resistance to *Cucumber mosaic virus* in Pepper

YU Hailong, ZHANG Zhenghai, CAO Yacong, ZHANG Baoxi*, and WANG Lihao*

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

Abstract: In recent years, *Cucumber mosaic virus* (CMV) has become more and more serious in pepper production. For this reason, we summarize the CMV genome structure, strains, vectors, control methods of CMV, CMV-resistant resource, CMV-resistant gene mapping and CMV-resistant linkage markers in pepper, which will accelerate CMV-resistant breeding of pepper and lay a foundation for analyses on the molecular mechanism of CMV-resistance.

Keywords: *Capsicum*; *Cucumber mosaic virus*; resistance breeding

近 3 年来, 中国辣椒年种植面积持续稳定在 213.3 万 hm^2 (王立浩 等, 2019) 以上, 年平均产量超 2 500 万 t, 年产值超 700 亿元, 中国已成为世界上辣椒栽培面积和产量最大的国家 (<http://www.FAO.org>), 辣椒已成为中国最大的蔬菜产业 (郑井元 等, 2018)。

黄瓜花叶病毒 (*Cucumber mosaic virus*, CMV) 一直是危害中国辣椒生产的主要病毒之一, 且近年来该病害日趋严重 (赵尊练 等, 2004; 郭思瑶 等, 2015; 王少立 等, 2017)。刘勇等 (2019) 对侵染中国主要蔬菜作物的病毒种类和分布进行调查, 发现 CMV 发生最为普遍, 在侵染辣椒的 33 种病毒中, CMV 的检出比例最高 (20.29%)。辣椒感染 CMV 后, 出现叶片黄化、扭曲变形、花叶、蕨叶、环斑、条斑、植株严重矮化或系统坏死等现象, 导致辣椒减产 20%~30%, 严重时个别灾区甚至绝收 (王得元 等, 1996; 郭广君 等, 2014)。

抗 CMV 育种一直是中国辣椒育种的主攻目标之一。但 CMV 病毒株系间重组频繁, 变异丰富,

收稿日期: 2019-06-28; **修回日期:** 2019-09-05

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31902010); 国家重点研发计划项目 (2016YFD0100200); 农业农村部基本科研业务费专项 (2060302); 中国农业科学院科技创新工程项目 (CAAS-ASTIP-IVFCAAS)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: wanglihao@caas.cn; zhangbaoxi@caas.cn)

类型众多, 寄主范围广, 传播媒介多, 高抗 CMV 辣椒资源稀缺, 抗性遗传复杂, 转育过程中抗性容易丢失, 目前推广的辣椒品种不能满足生产中抗 CMV 的需求(王兴兴 等, 2015; 付楠 等, 2018)。本文中对 CMV 结构和传播特点, 辣椒中 CMV 抗病资源及相关 CMV 抗性基因进行综述, 以期为解决抗 CMV 机理以及培育辣椒抗 CMV 品种提供借鉴和参考。

1 CMV 的基因组结构和功能

CMV 为雀麦花叶病毒科 (*Bromoviridae*) 黄瓜花叶病毒属 (*Cucumovirus*), 是典型的三分体单链正义 RNA 病毒, 由 3 个等轴对称的 20 面体球形粒子构成, 直径约 29 nm, 由 180 个 CP (capsid protein, 外壳蛋白) 亚基构成, 含有约 18% 的 RNA。CMV 基因组由 3 条基因组 RNA (RNA1、RNA2、RNA3) 和 2 条位于 RNA2 和 RNA3 的 3' 端的亚基因组 RNA (RNA4A 和 RNA4) 组成, 共编码 5 个蛋白, 与 CMV 病毒复制、传播和寄主性状表现密切相关 (Palukaitis & García-Arenal, 2003; Jacquemond, 2012)。RNA1 编码蛋白质 1a, 与 CMV 病毒的复制有关, 该蛋白序列高度保守, 其 N 端具有甲基转移酶活性, C 端具有解旋酶活性; RNA2 编码蛋白质 2a 和 2b, 2a 蛋白具有 RNA 依赖的 RNA 聚合酶 (RdRp) 活性, 同 1a 蛋白共同参与病毒复制过程, 两种蛋白均被定位在液泡膜上 (Cillo et al., 2002)。2b 蛋白由位于 RNA2 的 3' 亚基因组 RNA4A 产生, 在不同 CMV 株系基因组中该蛋白序列差异最大。该蛋白是多功能蛋白, 可通过对转录后基因的沉默来抵抗宿主细胞的防御机制, 此外 2b 蛋白是 CMV 病毒的毒力因子, 与病毒毒力大小、胞间移动有关 (Lewsey et al., 2007, 2009)。RNA3 编码蛋白质 3a 和外壳蛋白 CP, 3a 与病毒在寄主中的胞间运动和长距离运输有关, 因此也称为运动蛋白 (movement protein, MP), 该蛋白通过与 F-肌动蛋白相互作用来增加胞间连丝的分子量上限, 促进 CMV 病毒移动 (Su et al., 2010)。CP 蛋白由 RNA4 产生, 是 1 个多功能蛋白, 其主要功能是能够结合并保护 RNA, 将其包装成病毒粒子外, 此外该蛋白还是 CMV 病毒的关键致病因子, 参与复制、翻译、运动、蚜传等多个过程 (Callaway et al., 2001)。研究发现, CP 蛋白的某些氨基酸位点具有重要的功能, 如第 129 个氨基酸, 其突变后将影响寄主症状表现和病毒的蚜传效率 (Mochizuki & Ohki, 2005, 2011; Ng et al., 2005)。

2 CMV 株系的划分方法

黄瓜花叶病毒 (CMV) 危害严重, 难以防治, 主要原因之一是其拷贝数量高, 变异丰富, 株系类型众多。CMV 病毒株系划分方法复杂、混乱, 至今仍没有统一标准 (Palukaitis & García-Arenal, 2003)。自 1916 年 Doolittle 和 Jagger (1916) 首先在黄瓜上发现 CMV 后, 各国学者在多种植物中均分离到了 CMV 病毒株系, CMV 在世界范围内除南极洲外均有发现, 是寄主数量最多, 分布范围最广的植物病毒之一。NCBI 已收录提交的 CMV 全基因组序列共有 249 个, 报道的 CMV 病毒株系有 40 余个 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/search/all/?term=cmv>)。

20 世纪 90 年代之前, 国内外学者主要根据寄主科属关系及侵染后发病症状来对 CMV 病毒株系划分。最具代表的是日本学者小室康雄, 其根据 CMV 对不同科 (属) 植物的寄生性, 将 CMV 病毒划分为豆科、葫芦科、十字花科、茄科、藜科等 5 个株系群 (李树德, 1995); “七五” 期间, 中国辣 (甜) 椒专题组从 373 份甜 (辣) 椒种质资源中选出 5 个抗病性差异显著的品种, 组成一套适于辣椒抗黄瓜花叶病毒育种的 CMV 鉴别寄主谱。利用这套鉴别寄主谱, 将当时在中国流行的 CMV

病毒划分为 6 个株系, 分别为轻症系 (PmM)、环斑系 (PRi)、斑驳系 (PoM)、蕨叶系 (PF)、坏死系 (PN) 和黄斑系 (PyM), 该划分方法较好反映了病毒的致病力和品种抗病基因间的对应关系, 为后期培育辣椒 CMV 抗病品种奠定了基础 (田如燕 等, 1989; 李树德, 1995), 该 CMV 株系划分标准多基于寄主范围和发病性状, 难以形成统一标准, 不利于国内外交流借鉴。21 世纪, 分子生物学的发展以及核酸测序技术的大规模应用, 为从基因组水平进行划分 CMV 株系奠定了基础。

基于血清学、生物学和核酸序列分析, CMV 病毒可明确的分为两个亚组 I 和 II (Palukaitis et al., 1992), 亚组内序列相似性较高, 亚组间核酸序列相似性在 70% ~ 75% 之间。两者相比, 亚组 I 较亚组 II 耐高温性强, 一般亚组 II 发病症状较轻, 且会导致烟草典型蚀刻症状。根据 RNA3 的 5' 端非编码区 (nontranslated region, NTR) 核酸序列差异, 亚组 I 进一步分为 I A 和 I B, 亚组 I B 主要分布在亚洲地区 (Roossinck et al., 1999; Jacquemond, 2012)。目前国内外学者对 CMV 病毒株型的划分多根据 CP 基因序列, 利用 RT-PCR 方法对 CP 基因序列进行扩增比对, 该方法是目前世界范围内比较认可的分类方法 (Roossinck, 2002; Yu et al., 2005; 陈伟 等, 2006; Lee et al., 2006; 张璇 等, 2018)。通过对中国作物中流行的黄瓜花叶病毒 CP 序列克隆并比对, 发现 CMV 病毒株系多属于亚组 I, 且以 I B 类型居多 (孙秀东 等, 2008; 郭思瑶 等, 2015; 陈玉珍 等, 2016)。同一种抗性材料对 CMV 不同株系的抗性差异明显, 明确 CMV 的株系类型, 是筛选抗 CMV 资源的前提。Zhang 等 (2011) 利用 28 种 CMV 株系 (主要分布于亚洲) 对辣椒抗 CMV 材料 VC246 进行抗性接种鉴定, 结果表明, 该材料对 23 种病毒株系表现抗性, 无发病症状出现, 其余 5 种表现感病。

3 CMV 的传播途径及防治方法

CMV 传播途径很多, 蚜虫是其主要传播媒介, 超过 80 种蚜虫都可以非持续性的方式传播 CMV, 其中桃蚜和棉蚜是蔬菜中传播 CMV 最主要的介体。蚜虫非持续传毒的主要特点是蚜虫获取和排出 (接种) CMV 时间极短, 一般在几秒到几分钟之间, 病毒不留存于蚜虫体内。蚜虫在短时间内具有毒力, 但其以植物为食后, 即丧失了传播病毒的能力。Mauck 等 (2010) 研究发现, CMV 感病株和蚜虫之间存在“互惠互利”的相互作用, 寄主植物被 CMV 感染后会提高对蚜虫的吸引力, 加速 CMV 扩散, 提高病毒的传播效率。此外, 部分寄主植物种子也可传播 CMV (Arogundade et al., 2019), 包括豆类 (Makkouk & Attar, 2003)、菠菜、番茄 (Park & Cha, 2002)、辣椒等 (Ali & Kobayashi, 2010), CMV 还可通过土壤、花粉、汁液摩擦、嫁接等多种方式传播 (周雪平 等, 1994; 陈集双 等, 2000)。广泛的寄主范围, 多种传毒方式和作物品种更替频率小, 使得 CMV 周年存活, 很难防治。

目前在生产上 CMV 的防治方法主要有以下几种: (1) 农业栽培管理: 清除杂草是防治 CMV 的关键措施。CMV 可侵染 101 个科 1 241 种植物 (Edwardson & Christie, 1991)。许多杂草都是 CMV 的寄主, 是栽培作物主要 CMV 外部感染源, 同时它们又受到栽培作物的 CMV 污染, 并进一步成为作物间病毒的连续季节性存活宿主, 甚至有些植物还能通过种子传播病毒。杂草也是蚜虫的储藏库 (Lecoq & Pitrat, 1983; Jones, 2004)。(2) 物理防治和化学防治: 这两种防治手段都是针对蚜虫, 阻断 CMV 传播媒介。(3) 生物防治: 利用 CMV 中卫星 RNA 来合成生防制剂, 可以干扰 CMV 的复制, 减轻 CMV 症状 (田波 等, 1990; 李爱民 等, 2004)。最新研究发现, 叶面喷施壳聚糖, 可以提高番茄对 CMV 的抗性, 减轻病状 (Rendina et al., 2019)。(4) 抗性育种: 利用植物本身的抗病基因来培育抗病品种是防治 CMV 最为经济、有效的途径。

4 辣椒中抗 CMV 种质资源和品种

抗源筛选及抗性评价是抗病育种的重要前提，目前国内外学者分别在一年生辣椒 (*C. annuum*)、灌木状辣椒 (*C. frutescens*)、下垂辣椒 (*C. baccatum*) 等 3 个辣椒种中鉴定出辣椒抗 CMV 资源 10 余份 (表 1)。国外辣椒抗 CMV 资源筛选工作开展较早，已鉴定出多个对 CMV 表现抗病的材料。其中，一年生辣椒栽培种 ‘Perennial’ 被众多国外研究者广泛用于辣椒抗 CMV 研究，普遍认为该品种对 CMV 具有较好的抗性 (Caranta & Palloix, 1996; Lapidot et al., 1997; Grube et al., 2000a)。Suzuki 等 (2003) 对多份辣椒资源的病毒病抗性进行了鉴定，在 *C. annuum*、*C. frutescens*、*C. baccatum* 中均鉴定出对 CMV 表现抗病的材料。近几年，发现 Bukang、Lam3、*C. annuum* ‘17339’、PI439381-1-3 等材料也抗 CMV (表 1)。中国辣椒种质资源丰富，栽培历史悠久。自上世纪 80 年代以来，中国学者针对中国辣椒资源及引进资源进行了抗 CMV 筛选鉴定。国内育种单位对中国 3 000 余份辣椒种质资源进行了搜集、筛选和鉴定，筛选出一批优异的辣椒抗病种质资源，其中中抗 CMV 材料 317 份 (杨永林 等, 1992)。随后，王述彬等 (2001)、毛爱军等 (2004)、孙秀东等 (2008)、张晓敏等 (2015)、李宁等 (2016、2018) 先后对中国现有及引进的辣椒种质资源的 CMV 抗性进行了筛选鉴定，获得了一批耐 CMV 和抗性资源。国际和国内研究学者在辣椒 CMV 抗源筛选上虽已取得一定成效，但获得的抗病材料中高抗，特别是免疫种质资源稀缺；此外，抗源材料多为一年生辣椒的近缘种和野生资源，存在遗传背景狭窄、经济性状差、转育难、缺乏对 CMV 病毒株系广谱抗性的抗源材料等问题，因此，多数抗源均未有继续利用的报道。

表 1 已报道的辣椒 CMV 抗性资源
Table 1 Germplasm sources of CMV-resistance in the pepper

辣椒种属 <i>Capsicum</i> species	抗源 Resistance source	参考文献 Reference
一年生辣椒 <i>C. annuum</i>	Perennial	Caranta & Palloix, 1996; Lapidot et al., 1997; Grube et al., 2000a
	Vania	Caranta et al., 2002
	Sapporo-oonaga; Nanbu-oonaga	Suzuki et al., 2003
	K9、K27、K8、K19	孙秀东 等, 2008
	Bukang	Kang et al., 2010
	P15、P170	张晓敏 等, 2015
	BJ0747-1-3-1-1	Yao et al., 2013
	Lam3	Choi et al., 2018
	P0747	李宁 等, 2018
	<i>C. annuum</i> ‘17339’	Min et al. 2014
灌木状辣椒 <i>C. frutescens</i>	BG2814-6	Grube et al., 2000b
	LS1839-2-4	Suzuki et al. 2003
	PBC688	Guo et al., 2017
下垂辣椒 <i>C. baccatum</i>	PI439381-1-3	Suzuki et al., 2003

在抗病品种培育方面，中国开展甜辣椒抗 CMV 育种工作较早。早在“六五”期间，就将抗 CMV 作为甜辣椒抗病育种的主要目标之一。后来经过国家多家科技攻关单位的共同努力，完善了辣椒 CMV 苗期鉴定方法，筛选出一批抗病材料，并育成一批耐病和中抗的辣椒新品种，如中椒系列、湘研系列、苏椒系列、津椒系列，这些品种在当时对缓解 CMV 在辣椒上的危害性起到了关键性作用 (田如燕 等, 1989; 李树德, 1995)。中国农业科学院蔬菜花卉研究所甜椒课题组曾在郭家珍先生的带领下，将 ‘二斧头’、‘什邡椒’ 等抗性转育到大果甜椒中，育成自交系 98-42，随后将 CMV 抗性转育到多个辣椒品种中，育成 ‘中椒 4 号’、‘中椒 6 号’、‘中椒 7 号’ 等耐病品种。在国

外, 只有韩国学者将抗 CMV 材料 ‘Bukang’ 的抗性进行了转育, 获得了一系列辣椒品种, 并进行了商业化利用 (Kang et al., 2010)。尽管如此, 随着 CMV 病毒株系的进化, 部分辣椒产区的 CMV 病害仍十分严重, 已育成的抗 CMV 辣椒品种的抗性仅表现出一定的耐病性或仅达到中抗水平, 抗病水平仍无法满足产业需求, 特别是高抗 CMV 品种十分罕见 (王少立 等, 2017; 张艳超 等, 2017; 刘勇 等, 2019)。

5 辣椒 CMV 抗源的遗传规律分析

由于国内外辣椒抗 CMV 研究所用的抗性材料、CMV 病毒株系、接种条件和方法均存在差异, 导致辣椒抗 CMV 遗传规律观点差异较大。主要有: 隐性单基因控制 (Barrios et al., 1971)、显性单基因控制 (Kang et al., 2010), 部分显性和多基因控制几种观点 (Pochard, 1982; Nono-Womdim et al., 1991; Dogimont et al., 1994; 阎淑珍 等, 1996; Caranta et al., 1997; Lapidot et al., 1997; 姚明华, 2013)。目前国内外学者多认为辣椒 CMV 抗性为受多基因控制的数量遗传, 存在加性效应。以一年生辣椒 ‘Perennial’ 为例, Caranta 等 (1997)、Chaim (2001)、赵娟 (2011) 和王兴兴 (2016) 均对其抗 CMV 性状的遗传规律进行了分析, 结果均表明其抗性为数量遗传, 但遗传位点数量及定位的连锁群存在差异。Caranta 等 (2002) 研究发现 *C. annuum* ‘Vania’ 的抗性受 1 个主效 QTL 和多个微效 QTL 控制; Yao 等 (2013) 的研究表明 *C. annuum* ‘BJ0747-1-3-1-1’ 抗性由 2 个主效 QTL 和多个微效 QTL 控制; Guo 等 (2017) 对抗 CMV 材料灌木状辣椒 ‘PBC688’ 的分析表明, 其对 CMV 的抗性为数量遗传, 表现出不完全显性遗传效应。Kang 等 (2010) 对辣椒材料 ‘Bukang’ 抗性遗传分析表明, 其抗性受 1 个显性单基因控制, 这是辣椒抗 CMV 性状受单显性基因控制的唯一报道; Choi 等 (2018) 研究发现辣椒材料 ‘Lam32’ 的 CMV 抗病性受一对隐性基因控制, 该材料对 CMV-Korean、CMV-Fny 和 CMV-P1 多个病毒株系均表现出抗性。

6 辣椒 CMV 抗性基因定位及抗性连锁标记开发

抗性基因的精细定位和克隆 (包括功能验证) 是解析植物抗性机理的分子基础。目前, 在栽培作物及相关野生种上中已克隆的 CMV 抗性基因较少, 仅在拟南芥 (*RCY1*、*cum1*、*cum2*)、菜豆 (*RT4-4*)、甜瓜 (*cmv1*) 等作物上克隆获得了几个抗 CMV 基因 (Takahashi et al., 2002; Yoshii et al., 2004; Seo et al., 2006; Giner et al., 2017), 目前, 在辣椒上抗 CMV 研究仍多集中在 QTL 定位阶段。

截止目前, 在辣椒上已定位到 30 余个与抗 CMV 相关的 QTL (表 2)。2014 年以前, 辣椒参考基因组还未公布, 抗 CMV 相关 QTL 多定位在连锁图谱上, 此外不同研究者定位所采用的标记不同, 多数 QTL 间很难对应。多数研究学者均在辣椒 11 号染色体定位到抗 CMV 相关的 QTL 位点 (Chaim et al., 2001; Caranta et al., 2002; Yao et al. 2013; Guo et al., 2017; Li et al., 2018), 但由于所用标记类型不同, 其物理位置无法对应。Chaim 等 (2001) 和 Caranta 等 (2002) 研究认为该抗病位点位于 11 号染色体抗病基因群上, 可能与抗 TMV 基因 *L* 位点连锁。Guo 等 (2017) 对抗 CMV 材料 ‘PBC688’ 进行了 QTL 定位, 定位到 2 个与辣椒抗性相关的主效 QTL (*qCmr2.1* 和 *qCmr11.1*), 分别位于 2 号和 11 号染色体, 并确定 *CA02g19570* 为 2 号染色体 QTL 区域的候选基因, 该基因与马铃薯、番茄和烟草中预测的抗 TMV 的 N 基因高度同源, 具有典型的 TIR-NBS-ARC-LRR 抗病基

因结构。Li (2018) 利用 SLAF 标签混池重测序结合遗传图谱构建, 获得了 3 个与抗 CMV 相关的 QTL (*qcmv11.1*、*qcmv11.2* 和 *qcmv12.1*), 贡献率分别为 10.2%, 19.2%和 7.3%。在抗 CMV 单基因定位方面, Kang 等 (2010) 将辣椒抗 CMV 材料 ‘Bukang’ 的单显性基因 *Cmr1* 定位于 02 号染色体的着丝粒附近, 认为该基因与番茄中抗番茄花叶病毒 (ToMV) 的基因 *Tm-1* 同源; Choi 等 (2018) 将辣椒抗 CMV 材料 ‘Lam32’ 的单隐性抗性基因 *cmr2* 定位在一个未组装的 scaffolds 上, 该基因可能位于 01 号或 08 号染色体上。

表 2 辣椒抗 CMV 相关 QTL 定位
Table 2 QTLs associated with resistance to CMV in pepper

所用标记 Markers type	QTL 数 The number of QTLs	定位结果 The result of Mapping		效应值 Effect of QTLs	参考文献 Reference
		连锁群 Linkage group	染色体 Chromosome		
RAPD + RFLP	3	Noir, Pourpre, LG3		57.0%	Caranta et al., 1997
RFLP + AFLP	4	4, 6, 11, 13		7.0% ~ 33.0%	Chaim et al., 2001
AFLP + RFLP + RAPD	8	P12, P11, P5, P12-P1, P5-P1b		4.0% ~ 63.6%	Caranta et al., 2002
SRAP + SSR	3	1, 4, 7		12.7%、38.8%、11.0%	赵娟 等, 2011
SSR + ISSR	6	4, 7, 8 (P11), 16		2.8% ~ 43.5%	Yao et al., 2013
KASPar	4		12	4.9% ~ 18.1%	王兴兴, 2016
SNP + InDel	2		02, 11	51.6%、11.2 %	Guo et al., 2017
SNP	2		05, 10	17.81%、22.78%.	Eun et al., 2016
SNP	3	11, 12		7.3% ~ 19.2%	Li et al., 2018

分子标记辅助选择 (MAS) 已成为抗病育种的重要手段, 利用 CMV 连锁标记可以加快抗病材料的筛选, 加速抗病品种转育进程。目前在辣椒 CMV 抗病育种上报道的分子标记较少, 且多为连锁标记, 与抗性位点间遗传距离较远, 还未得到广泛应用 (Caranta et al., 2002; 王述彬 等, 2009; 杨学玲, 2009; Yao et al., 2013)。Kang 等 (2010) 利用同源序列比对结合 BAC 库筛选获得了 3 个与抗性位点 *Cmr1* 连锁的 SNP 标记, 标记 CaTm-int3HRM 的遗传距离为 2 cM, 该标记与后代表型完全连锁。随着辣椒全基因组测序完成和标记类型的多样化, 抗 CMV 连锁标记的开发变得更加容易。Guo 等 (2017) 获得了主效 QTL (*qCmr2.1*) 两侧最近标记, Indel-2-134 和 Indel-2-151, 遗传距离为 0.3 cM; Choi 等 (2018) 开发了一个与抗 CMV 基因 *cmr2* 紧密连锁 SNP 标记 Affy4, 遗传距离为 2.3 cM, 经鉴定该标记分离情况与 F₂ 代表型一致。

7 问题与展望

辣椒抗黄瓜花叶病毒的研究虽已取得了一定进展, 但仍存在一些关键性问题尚未解决。如目前中国辣椒上主要流行 CMV 株系的类型仍不清楚; CMV 株系划分方法并不统一; CMV 辣椒抗源不够丰富, 且缺乏高抗和广谱性抗病资源; 抗 CMV 育种虽然取得了巨大成就, 但 CMV 仍是危害辣椒生产最严重的病害之一, 国内市场上缺乏抗性持久、高抗的辣椒品种; 定位和克隆的抗 CMV 基因较少, 缺乏可用于抗 CMV 分子标记辅助育种的标记, 抗 CMV 的分子机理研究尚不深入。

针对辣椒 CMV 的危害严重和难以防治的问题, 辣椒抗 CMV 资源的挖掘仍是解决该难题的基础, 特别是要注重辣椒地方种和农家种的挖掘。本课题组对中国辣椒核心种质资源, 包含地方种、野生种及本课题组积累的自交系, 进行 2 年重复抗病鉴定 (2017、2018), 筛选到 2 份高抗 CMV 的辣椒资源, 均为一年生辣椒 (*C. annuum* L.), 分别来源于中国地方农家品种和国外引种材料, 该材料在辣椒抗 CMV 育种中有重要的应用价值。扩大抗 CMV 资源挖掘范围, 筛选高抗 CMV 辣椒资源,

并对其抗性进行转育, 将多个抗 CMV 基因进行聚合, 育成具有广谱性和持久性的高抗 CMV 辣椒品种是未来辣椒抗病育种的工作方向。

辣椒抗 CMV 基因的克隆及抗性机理解析并有助于提高抗性基因应用的效率, 仍是今后辣椒抗 CMV 育种工作的重点。辣椒基因组的公布和生物信息学的发展为挖掘 CMV 抗性基因和解析 CMV 抗性机理的提供了契机 (Kim et al., 2014; Qin et al., 2014)。此外, 随着高通量测序技术的发展和测序成本的降低, 基于高通量测序技术 (如 X-QTL、Mut-Map、QTL-Seq、GWAS) 和高密度分子标记 (InDel、KASP) 组合分析可以快速、精准实现复杂性状的定位 (Takagi et al., 2013)。目前在茄科作物中, 高通量测序技术已在番茄果实质量、心室数、花序分枝数、始花时间以及辣椒辣椒素合成等数量性状定位上成功应用 (Illa-Berenguer et al., 2015; Zheng & Kawabata, 2017; Park et al., 2019)。近几年来, 高通量测序技术与传统遗传连锁组合分析策略已成功应用于辣椒抗 CMV 的 QTL 定位及抗性基因挖掘中 (Guo et al., 2017; Li et al., 2018), 该技术将极大地提高抗 CMV 基因的定位效率, 具有广阔的应用前景。

References

- Ali A, Kobayashi M. 2010. Seed transmission of *Cucumber mosaic virus* in pepper. *J Virol Methods*, 163: 234 - 237.
- Arogundade O, Balogun O S, Kumar P L. 2019. Seed transmissibility of *Cucumber mosaic virus* in *Capsicum* species. *International Journal of Vegetable Science*, 25 (2): 146 - 153.
- Barrios E P, Mosokar H I, Black L L. 1971. Inheritance of resistance to tobacco etch and *Cucumber mosaic viruses* in *Capsicum frutescens*. *Phytopathology*, 61: 1318.
- Callaway A, Giesman-Cookmeyer D, Gillock E T, Sit T, Lommel S A. 2001. The multifunctional capsid proteins of plant RNA viruses. *Annual Review of Phytopathology*, 39 (1): 419 - 460.
- Caranta C, Palloix A, Lefebvre V, Daubeze A. 1997. QTLs for a component of partial resistance to *Cucumber mosaic virus* in pepper: restriction of virus installation in host-cells. *Theoretical and Applied Genetics*, 94: 431 - 438.
- 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.
- Caranta C, Pflieger S, Lefebvre V, Daubeze A, Thabuis A, Palloix A. 2002. QTLs involved in the restriction of *Cucumber mosaic virus* (CMV) long-distance movement in pepper. *Theoretical and Applied Genetics*, 104: 586 - 591.
- Chaim A B, Grube R, Lapidot M, Jahn M, Paran I. 2001. Identification of quantitative trait loci associated with resistance to *Cucumber mosaic virus* in *Capsicum annuum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 102: 1213 - 1220.
- Chen Ji-shuang, Chai Li-hong, Li Quan-sheng, Feng Ming-guang. 2000. Relationship between the rampancy of *Cucumber mosaic virus* and climate warming and counter-measures. *Eco-agriculture Research*, 8 (4): 23 - 26. (in Chinese)
- 陈集双, 柴立红, 李全胜, 冯明光. 2000. 黄瓜花叶病毒猖獗与气候变暖关系及其对策. *生态农业研究*, 8 (4): 23 - 26.
- Chen Wei, Luo Jing, Zhuang Mu, Li Yan-hong, Feng Lan-xiang, Wang Xiao-wu, Fang Zhi-yuan. 2006. Cloning and sequence analysis of coat protein genes of *Cucumber mosaic virus* isolated from several vegetable. *Acta Horticulturae Sinica*, 33 (5): 1011 - 1014. (in Chinese)
- 陈伟, 罗静, 庄木, 李艳红, 冯兰香, 王晓武, 方智远. 2006. 部分蔬菜 CMV 分离物 CP 基因的克隆及序列分析. *园艺学报*, 33 (5): 1011 - 1014.
- Chen Yu-zhen, Tan Xin-qiu, Zhu Chun-hui, Sun Shu-e, Liu Yong, Zhang De-yong. 2016. Sequence diversity analysis of *Cucumber mosaic virus* isolates from common crops in China. *Journal of Plant Protection*, 43 (3): 427 - 433. (in Chinese)
- 陈玉珍, 谭新球, 朱春晖, 孙书娥, 刘勇, 张德咏. 2016. 中国部分地区常见农作物上黄瓜花叶病毒分离物核酸多样性分析. *植物保护学报*, 43 (3): 427 - 433.
- Choi S, Lee J H, Kang W H, Kim J, Huy H N, Park S W, Son E H, Kwon J K, Kang B C. 2018. Identification of *Cucumber mosaic resistance 2* (*cmr2*) that confers resistance to a new *Cucumber mosaic virus* isolate P1 (CMV-P1) in pepper (*Capsicum* spp.). *Frontiers in Plant Science*, 9.

- Cillo F, Roberts I M, Palukaitis P. 2002. In situ localization and tissue distribution of the replication-associated proteins of *Cucumber mosaic virus* in tobacco and cucumber. *Journal of Virology*, 76: 10654 – 10664.
- Dogimont C, Daubeze A M, Palloix A. 1994. Expression of resistance to CMV migration in pepper seedlings. *Journal of Phytopathology*, 141: 209 – 216.
- Edwardson J R, Christie R G. 1991. *Cucumoviruses*. CRC handbook of viruses infecting Legumes. Boca Raton, FL: CRC Press: 293 – 319.
- Eun M H, Han J H, Yoon J B, Lee J. 2016. QTL mapping of resistance to the *Cucumber mosaic virus* P1 strain in pepper using a genotyping-by-sequencing analysis. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 57 (6): 589 – 597.
- Fu Nan, Zhang Ping-yong, Wei Meng-han, Xie Hui-fang, Liu Jin-rong. 2018. Research progress of resistance to *Cucumber mosaic virus* in pepper. *China Cucurbits and Vegetables*, 7: 1 – 6. (in Chinese)
- 付楠, 王平勇, 魏萌涵, 解慧芳, 刘金荣. 2018. 辣椒抗黄瓜花叶病毒育种研究进展. *中国瓜菜*, 7: 1 – 6.
- Giner A, Pascual L, Bourgeois M, Gyetvai G, Rios P, Pico B, Troadec C, Bendahmane A, Garcia-Mas J, Martín-Hernández A M. 2017. A mutation in the melon vacuolar protein sorting 41 prevents systemic infection of *Cucumber mosaic virus*. *Scientific Reports*, 7: 10471.
- Grube R C, Radwansky E R, Jahn M. 2000a. Comparative genetics of disease resistance within the Solanaceae. *Genetics*, 155: 873 – 887.
- Grube R C, Zhang Y, Murphy J F, Loaiza-Figueroa F, Lackney V K, Provvidenti R, Jahn M K. 2000b. New source of resistance to *Cucumber mosaic virus* in *Capsicum frutescens*. *Plant Disease*, 84: 885 – 891.
- Guo G, Wang S, Liu J, Pan B, Diao W, Ge W, Gao C, Snyder J. 2017. Rapid identification of QTLs underlying resistance to *Cucumber mosaic virus* in pepper (*Capsicum frutescens*). *Theoretical and Applied Genetics*, 130: 41 – 52.
- Guo Guang-jun, Diao Wei-ping, Liu Jin-bing, Pan Bao-gui, Ge Wei, Wang Shu-bin. 2014. Research process of resistance to *Cucumber mosaic virus* in pepper. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 29 (S1): 77 – 84. (in Chinese)
- 郭广君, 刁卫平, 刘金兵, 潘宝贵, 戈伟, 王述彬. 2014. 辣椒抗黄瓜花叶病毒病研究进展. *华北农学报*, 29 (S1): 77 – 84.
- 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.
- Illa-Berenguer E, Houten J, Huang Z, Knaap E. 2015. Rapid and reliable identification of tomato fruit weight and locule number loci by QTL-seq. *Theoretical and Applied Genetics*, 128: 1329 – 1342.
- Jacquemond M. 2012. *Cucumber mosaic virus*. *Advances in Virus Research*, 84 (1): 439 – 504.
- Jones R A C. 2004. Using epidemiological information to develop effective integrated virus disease management strategies. *Virus Res*, 100: 5 – 30.
- Kang W H, Hoang N H, Yang H B, Kwon J K, Jo S H, Seo J K, Kim K H, Choi D, Kang B C. 2010. Molecular mapping and characterization of a single dominant gene controlling CMV resistance in peppers (*Capsicum annuum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 120: 1587 – 1596.
- Kim S, Park M, Yeom S I, Kim Y M, Lee J M, Lee H A, Seo E, Choi J, Cheong K, Kim K T, Jung K, Lee G W, Oh S K, Bae C, Kim S B, Lee H Y, Kim S Y, Kim M S, Kang B C, Jo Y D, Yang H B, Jeong H J, Kang W H, Kwon J K, Shin C, Lim J Y, Park J H, Huh J H, Kim J S, Kim B D, Cohen O, Paran I, Suh M C, Lee S B, Kim Y K, Shin Y, Noh S J, Park J, Seo Y S, Kwon S Y, Kim H A, Park J M, Kim H J, Choi S B, Bosland P W, Reeves G, Jo S H, Lee B W, Cho H T, Choi H S, Lee M S, Yu Y, Do Choi Y, Park B S, Van Deynze A, Ashrafi H, Hill T, Kim W T, Pai H S, Ahn H K, Yeam I, Giovannoni J J, Rose J K, Sørensen I, Lee S J, Kim R W, Choi I Y, Choi B S, Lim J S, Lee Y H, Choi D. 2014. Genome sequence of the hot pepper provides insights into the evolution of pungency in *Capsicum* species. *Nature Genetics*, 46: 270 – 278.
- Lapidot M, Paran I, Ben-Joseph R, Ben Harush S, Pilowsky M, Cohen S, Shiffriss C. 1997. Tolerance to *Cucumber mosaic virus* (CMV) in pepper: development of advanced breeding lines and evaluation of virus level. *Plant Disease*, 81: 185 – 188.
- Lecoq H, Pitrat M. 1983. Field experiments on the integrated control of aphid-borne viruses in muskmelon//Plant virus epidemiology. The spread and control of insect-borne viruses. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications: 169 – 176.
- Lee M Y, Lee J H, Ahn H I, Kim M J, Her N H, Choi J K, Harn C H, Ryu K H. 2006. Identification and sequence analysis of RNA3 of a resistance-breaking isolate of *Cucumber mosaic virus* from *Capsicum annuum*. *Plant Pathol J*, 22: 265 – 270.
- Lewsey M, Robertson F C, Canto T, Palukaitis P, Carr J P. 2007. Selective targeting of miRNA-regulated plant development by a viral

- counter-silencing protein. *Plant J*, 50: 240 – 252.
- Lewsey M, Surette M, Robertson F C, Ziebell H, Choi S H, Ryu K H, Canto T, Palukaitis P, Payne T, Walsh J A, Carr J P. 2009. The role of the *Cucumber mosaic virus* 2b protein in viral movement and symptom induction. *Mol Plant Microbe Interact*, 6: 642 – 654.
- Li Ai-min, Xue Lin-bao, Zhang Yong-tai, Hui Fei-hu. 2004. Research progress of tactics for *Cucumber mosaic virus* control. *Journal of Changjiang Vegetables*, (3): 38 – 42. (in Chinese)
- 李爱民, 薛林宝, 张永泰, 惠飞虎. 2004. 黄瓜花叶病毒病防治策略研究进展. *长江蔬菜*, (3): 38 – 42.
- Li N, Yin Y, Wang F, Yao M. 2018. Construction of a high-density genetic map and identification of QTLs for *Cucumber mosaic virus* resistance in pepper (*Capsicum annuum* L.) using specific length amplified fragment sequencing (SLAF-seq). *Breeding Science*, 68: 233 – 241.
- Li Ning, Wang Fei, Yin Yan-xu, Yao Ming-hua. 2016. Evaluation of main agronomic characters and resistance in foreign hot pepper germplasm. *Journal of China Capsicum*, (14): 22 – 26. (in Chinese)
- 李 宁, 王 飞, 尹延旭, 姚明华. 2016. 国外引进辣椒种质的农艺性状及抗性评价. *辣椒杂志*, (14): 22 – 26.
- Li Ning, Yin Yan-xu, Wang Fei, Yao Ming-hua, Zhao Rong-qiu, Li Xue-qiao. 2018. Screening and SRAP analysis of germplasm for resistance to CMV on pepper. *Northern Horticulture*, (3): 1 – 6. (in Chinese)
- 李 宁, 尹延旭, 王 飞, 姚明华, 赵荣秋, 李雪峤. 2018. 辣椒抗 CMV 种质资源筛选及 SRAP 分析. *北方园艺*, (3): 1 – 6.
- Li Shu-de. 1995. Advances in main vegetable crops breeding for diseases resistance in China. Beijing: Science Press: 514 – 518. (in Chinese)
- 李树德. 1995. 中国主要蔬菜抗病育种进展. 北京: 科学出版社: 514 – 518.
- Liu Yong, Li Fan, Li Yue-yue, Zhang Song-bai, Gao Xi-wu, Xie Yan, Yan Fei, Zhang An-sheng, Dai Liang-ying, Cheng Zhao-bang, Ding Ming, Niu Yan-bing, Wang Sheng-ji, Che Hai-yan, Jiang Tong, Shi Xiao-bin, He Zi-fu, Wu Yun-feng, Zhang De-yong, Qing Ling, Yan Wan-rong, Yang Xue-hui, Tang Ya-fei, Zheng Hong-ying, Tang Qian-jun, Zhang Song-bai, Zhang Dong-fang, Cai Li, Tao Xiao-rong. 2019. Identification, distribution and occurrence of viruses in the main vegetables of China. *Scientia Agricultura Sinica*, 52 (2): 239 – 261. (in Chinese)
- 刘 勇, 李 凡, 李月月, 张松柏, 高希武, 谢 艳, 燕 飞, 张安盛, 戴良英, 程兆榜, 丁 铭, 牛颜冰, 王升吉, 车海彦, 江 彤, 史晓斌, 何自福, 吴云锋, 张德咏, 青 玲, 严婉荣, 杨学辉, 汤亚飞, 郑红英, 唐前君, 章松柏, 章东方, 蔡 丽, 陶小荣. 2019. 侵染中国主要蔬菜作物的病毒种类、分布与发生趋势. *中国农业科学*, 52 (2): 239 – 261.
- Makkouk K M, Attar N. 2003. Seed transmission of *Cucumber mosaic virus* and *Alfalfa mosaic virus* in lentil seeds. *Arab J Plant Prot*, 21: 49 – 52.
- Mao Ai-jun, Geng San-xing, Yan Xin-yue, Chen Bin. 2004. Identification of materials resistant to TMV, CMV and phytophysiology blight in pepper. *Journal of Changjiang Vegetables*, (2): 48 – 50. (in Chinese)
- 毛爱军, 耿三省, 闫新跃, 陈 彬. 2004. 辣(甜)椒 TMV、CMV 及疫病抗性材料的鉴定. *长江蔬菜*, (2): 48 – 50.
- Mauck K E, De-Moraes C M, Mescher M C. 2010. Deceptive chemical signals induced by a plant virus attract insect vectors to inferior hosts. *Proc Natl Acad Sci*, 107: 3600 – 3605.
- Min W K, Ryu J H, Ahn S H. 2014 Developmental changes of recessive genes-mediated *Cucumber mosaic virus* (CMV) resistance in peppers (*Capsicum annuum* L.). *Kor J Hort Sci Technol*, 32: 235 – 240.
- Mochizuki T, Ohki S T. 2005. Amino acid 129 in the coat protein of *Cucumber mosaic virus* primarily determines invasion of the shoot apical meristem of tobacco plants. *Journal of General Plant Pathology*, 71: 326 – 332.
- Mochizuki T, Ohki S T. 2011. Single amino acid substitutions at residue 129 in the coat protein of *Cucumber mosaic virus* affect symptom expression and thylakoid structure. *Archives of Virology*, 156: 881 – 886.
- Ng J C K, Josefsson C, Clark A J, Franz A W E, Perry K L. 2005. Virion stability and aphid vector transmissibility of *Cucumber mosaic virus* mutants. *Virology*, 33: 2397 – 2405.
- Nono-Womdim R, Marchoux G, Pochard E, Palloix A, Gebre-Selassie K. 1991. Resistance of pepper lines to the movement of *Cucumber mosaic virus*. *Journal of Phytopathology*, 132: 21 – 32.
- Palukaitis P, García-Arenal F. 2003. *Cucumoviruses*. *Advances in Virus Research*, 62: 241 – 323.
- Palukaitis P, Roossinck M J, Dietzgen R G, Francki R I. 1992. *Cucumber mosaic virus*. *Adv Virus Res*, 41: 281 – 348.
- Park K H, Cha B J. 2002. Detection of TMV, ToMV and CMV from tomato seeds and plants. *Res Plant Dis*, 8: 101 – 106.
- Park M, Lee J H, Han K, Jang S, Han J, Lim J, Jung J, Kang B. 2019. A major QTL and candidate genes for capsaicinoid biosynthesis in the pericarp

- of *Capsicum chinense* revealed using QTL-seq and RNA-seq. *Theoretical and Applied Genetics*, 132: 515 – 529.
- Pochard E. 1982. A major gene with quantitative effect on two different viruses: CMV and TMV. *Capsicum and Eggplant Newsletter*, 1: 54 – 56.
- Qin C, Yu C, Shen Y, Fang X, Chen L, Min J, Cheng J, Zhao S, Xu M, Luo Y, Yang Y, Wu Z, Mao L, Wu H, Ling-Hu C, Zhou H, Lin H, González-Morales S, Trejo-Saavedra D, Tian H, Tang X, Zhao M, Huang Z, Zhou A, Yao X, Cui J, Li W, Chen Z, Feng Y, Niu Y, Bi S, Yang X, Li W, Cai H, Luo X, Montes-Hernández S, Leyva-González M, Xiong Z, He X, Bai L, Tan S, Tang X, Liu D, Liu J, Zhang S, Chen M, Zhang L, Zhang Li, Zhang Y, Liao W, Zhang Y, Wang M, Lv X, Wen B, Liu H, Luan H, Zhang Y, Yang S, Wang X, Xu J, Li X, Li S, Wang J, Palloix A, Bosland P, Li Y, Krogh A, Rivera-Bustamante R, Herrera-Estrella L, Yin Y, Yu J, Hu K, Zhang Z. 2014. Whole-genome sequencing of cultivated and wild peppers provides insights into *Capsicum* domestication and specialization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 5135 – 5140.
- Rendina N, Nuzzaci M, Scopa A, Cuyper A, Sofo A. 2019. Chitosan-elicited defense responses in *Cucumber mosaic virus* (CMV) – infected tomato plants. *Journal of Plant Physiology*, 234: 9 – 17.
- Roossinck M J, Zhang L, Hellwald K H. 1999. Rearrangements in the 50 nontranslated region and phylogenetic analyses of *Cucumber mosaic virus* RNA3 indicate radial evolution of three subgroups. *Journal of Virology*, 73: 6752 – 6758.
- Roossinck M J. 2002. Evolutionary history of *Cucumber mosaic virus* deduced by phylogenetic analyses. *Journal of Virology*, 76 (7): 3382 – 3387.
- Seo Y S, Rojas M R, Lee J Y, Lee S W, Jeon J S, Ronald P, Lucas W J, Gilbertson R L. 2006. A viral resistance gene from common bean functions across plant families and is up-regulated in a non-virus-specific manner. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103: 11856 – 11861.
- Su S, Liu Z, Chen C, Zhang Y, Wang X, Zhu L, Miao L, Wang X, Yuan M. 2010. *Cucumber mosaic virus* movement protein severs actin filaments to increase the plasmodesmal size exclusion limit in tobacco. *Plant Cell*, 22: 1373 – 1387.
- Sun Xiu-dong, Lei Jian-jun, Zhou Shu-mei, Chen Guo-ju, Cao Bi-hao, Liu Ai-yuan. 2008. Identification of CMV and Screening for CMV resistance of pepper in Guangzhou. *China Vegetables*, (3): 11 – 14. (in Chinese)
- 孙秀东, 雷建军, 周淑梅, 陈国菊, 曹必好, 刘爱媛. 2008. 辣椒 CMV 广州分离物的鉴定及辣椒材料抗病性筛选. *中国蔬菜*, (3): 11 – 14.
- Suzuki K, Kuroda T, Miura Y, Murai J. 2003. Screening and field trials of virus resistant sources in *Capsicum* spp. *Plant Disease*, 87: 779 – 783.
- Takagi H, Abe A, Yoshida K, Kosugi S, Natsume S, Mitsuoka C, Uemura A, Utsushi H, Tamiru M, Takuno S. 2013. QTL-seq: rapid mapping of quantitative trait loci in rice by whole genome re-sequencing of DNA from two bulked populations. *Plant J*, 74: 174 – 183.
- Takahashi H, Miller J, Nozaki Y, Hase S, Takeda M, Shah J, Hase S, Ikegami M, Ehara Y, Dinesh-Kumar S. 2002. RCY1, an *Arabidopsis thaliana* RPP8/HRT family resistance gene, conferring resistance to *Cucumber mosaic virus* requires salicylic acid, ethylene and a novel signal transduction mechanism. *The Plant Journal*, 32: 655 – 667.
- Tian Bo. 1990. Application of satellite RNA in plant virus and plant antiviral gene engineering. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, (2): 142 – 145. (in Chinese)
- 田 波. 1990. 植物病毒卫星核糖核酸的应用与植物抗病毒基因工程. *中国科学院院刊*, (2): 142 – 145.
- Tian Ru-yan, Feng Lan-xiang, Cai Shao-hua. 1989. Identification of the types of virus and strains of CMV in pepper at Beijing area. *Plant Protection*, (4): 9 – 11. (in Chinese)
- 田如燕, 冯兰香, 蔡少华. 1989. 北京地区辣椒病毒病毒原种类及黄瓜花叶病毒株系鉴定. *植物保护*, (4): 9 – 11.
- Wang De-yuan, Wang Ming, Wang Yong-fei, Yan You-hui. 1996. Research process of resistance to *Cucumber mosaic virus* in pepper. *China Vegetables*, (1): 51 – 55. (in Chinese)
- 王得元, 王 鸣, 王永飞, 闫友晖. 1996. 辣椒抗黄瓜花叶病毒 (CMV) 育种的进展. *中国蔬菜*, (1): 51 – 55.
- Wang Li-hao, Ma Yan-qing, Zhang Bao-xi. 2019. Market demand and breeding trend of pepper varieties in China. *China Vegetables*, (8): 1 – 4. (in Chinese)
- 王立浩, 马艳青, 张宝玺. 2019. 中国辣椒品种市场需求与育种趋势. *中国蔬菜*, (8): 1 – 4.
- 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.
- Wang Shu-bin, Wu Xiao-li, Liu Jin-bing, Pan Bao-gui. 2009. The ISSR markers linked to CMV resistant gene in hot pepper. *Molecular Plant Breeding*, (7): 569 - 572. (in Chinese)
- 王述彬, 吴小丽, 刘金兵, 潘宝贵. 2009. 辣椒抗黄瓜花叶病毒 (CMV) 基因的 ISSR 标记. *分子植物育种*, (7): 569 - 572.
- Wang Shu-bin, Yuan Xi-han, Zou Xue-xiao, Ma Yan-qing, Li Hai-tao, Yin Dong-sheng. 2001. Evaluation of Chinese excellent pepper germplasms. *Jiangsu Journal of Agricultural Science*, (17): 244 - 247. (in Chinese)
- 王述彬, 袁希汉, 邹学校, 马艳青, 李海涛, 印东生. 2001. 中国辣椒优异种质资源评价. *江苏农业学报*, (17): 244 - 247.
- Wang Xing-xing, Zhang Zheng-hai, Wang Li-hao, Zhang Bao-xi. 2015. Research process in resistance to *Cucumber mosaic virus* in hot pepper. *Journal of China Capsicum*, (3): 13 - 17. (in Chinese)
- 王兴兴, 张正海, 王立浩, 张宝玺. 2015. 辣椒抗黄瓜花叶病毒研究进展. *辣椒杂志*, (3): 13 - 17.
- Wang Xing-xing. 2016. QTL analysis of *Cucumber mosaic virus* resistance in pepper [M. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 王兴兴. 2016. 辣椒抗 CMV 相关 QTL 定位 [硕士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Yan Shu-zhen, Ju Li-rong, Xu Xiang-rui, Cui Yun-he. 1996. Genetic analysis on resistance of sweet (hot) pepper on CMV. *Acta Horticulturae Sinica*, 23 (1): 45 - 48. (in Chinese)
- 阎淑珍, 鞠丽荣, 徐香瑞, 崔云鹤. 1996. 甜 (辣) 椒对黄瓜花叶病毒 (CMV) 抗性遗传的初步分析. *园艺学报*, 23 (1): 45 - 48.
- Yang Xue-ling. 2009. Studies on the clone of pepper resistance gene analogues and molecular marked linked to *Cucumber mosaic virus* (CMV) [M. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 杨学玲. 2009. 辣椒抗 CMV 基因同源序列克隆与分子标记研究 [硕士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Yang Yong-lin, Yan Su-zhen, Wang Hui, Chen Zheng-hua. 1992. Screening and application of differential hosts to *Cucumber mosaic virus* strains on pepper. *Virologica Sinica*, (7): 317 - 327. (in Chinese)
- 杨永林, 阎素珍, 王 慧, 陈正华. 1992. 辣椒上 CMV 株系鉴别寄主的筛选与应用. *中国病毒学*, (7): 317 - 327.
- Yao M, Li N, Wang F, Ye Z. 2013. Genetic analysis and identification of QTLs for resistance to *Cucumber mosaic virus* in chili pepper (*Capsicum annuum* L.). *Euphytica*, 193: 135 - 145.
- Yao Ming-hua. 2013. Genetic analysis and identification of QTLs for resistance to *Cucumber mosaic virus* in pepper [Ph. D. Dissertation]. Wuhan: Huangzhong Agricultural University. (in Chinese)
- 姚明华. 2013. 辣椒抗 CMV 的遗传分析及相关 QTL 定位 [博士论文]. 武汉: 华中农业大学
- Yoshii M, Nishikiori M, Tomita K, Yoshioka N, Kozuka R, Naito S, Ishikawa M. 2004. The *Arabidopsis Cucumovirus* multiplication 1 and 2 loci encode translation initiation factors 4E and 4G. *Journal of Virology*, 78: 6102 - 6111.
- Yu C, Wu J, Zhou X. 2005. Detection and subgrouping of *Cucumber mosaic virus* isolates by TAS-ELISA and immunocapture RT-PCR. *Journal of Virological Methods*, 123 (2): 155 - 161.
- Zhang D, Tan X, Willingmann P, Adam G, Heinze C. 2011. Problems encountered with the selection of *Cucumber mosaic virus* (CMV) isolates for resistance breeding programs. *Journal of Phytopathology*, 159 (9): 621 - 629.
- Zhang Xiao-min, Zhang Zheng-hai, Mao Sheng-li, Wang Xue-ying, Li Xi-xiang, Wang Li-hao. 2015. *Cucumber mosaic virus* resistance in Chinese pepper germplasm resources and relevant analysis. *China Vegetables*, (1): 49. (in Chinese)
- 张晓敏, 张正海, 毛胜利, 王学瑛, 李锡香, 王立浩. 2015. 中国辣椒种质资源对黄瓜花叶病毒的抗性及相关分析. *中国蔬菜*, (1): 49.
- Zhang Xuan, Zhao Hui-qi, Wang De-fu, Guo Shang, Liu Yong, Niu Yan-bing. 2018. Sequence and subgroup analysis of two new isolates of *Cucumber mosaic virus* (CMV) in Shanxi. *Acta Phytopathologica Sinica*, 48 (1): 35 - 45. (in Chinese)
- 张 璇, 赵慧琪, 王德富, 郭 尚, 刘 勇, 牛颜冰. 2018. 黄瓜花叶病毒 (CMV) 2 个山西分离物 CP 序列测定及亚组分类分析. *植物病理学报*, 48 (1): 35 - 45.
- Zhang Yan-chao, Hou Ming-sheng, Cai Li. 2017. Detection of main viral species of vegetable virus disease in Hubei Province. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 36: 31 - 38. (in Chinese)
- 张艳超, 侯明生, 蔡 丽. 2017. 湖北省蔬菜病毒病主要毒原种类检测. *华中农业大学学报*, 36: 31 - 38.

- Zhao Juan, Wang Li-hao, Mao Sheng-li, Zhang Zheng-hai, Yun Xing-fu, Zhang Bao-xi. 2011. QTL analysis of *Cucumber mosaic virus* resistance in pepper (*Capsicum annuum* L.). *China Vegetables*, (1): 30 - 35. (in Chinese)
- 赵娟, 王立浩, 毛胜利, 张正海, 云兴福, 张宝玺. 2011. 辣椒抗黄瓜花叶病毒 QTL 分析. *中国蔬菜*, (1): 30 - 35.
- Zhao Zun-lian, Shi Lian-lian, Tan Gen-tang, Yan Xiao-liang. 2004. Study on pepper (*Capsicum annuum* L.) virus disease and its distribution in the Guanzhong area of Shaanxi Province. *Scientia Agricultura Sinica*, 37 (11): 1738 - 1742. (in Chinese)
- 赵尊练, 史联联, 谭根堂, 严小良. 2004. 陕西省辣椒主产区辣椒病毒病病原种类鉴定及其分布研究. *中国农业科学*, 37 (11): 1738 - 1742.
- Zheng H, Kawabata S. 2017. Identification and validation of new alleles of *FALSIFLORA* and *COMPOUND INFLORESCENCE* genes controlling the number of branches in tomato inflorescence. *International Journal of Molecular Sciences*, 18: 1572.
- Zheng Jing-yuan, Li Xue-feng, Zhou Shu-dong, Ma Yan-qing. 2018. The scientific research progress of pepper in 2017. *China Vegetables*, (5): 4. (in Chinese)
- 郑井元, 李雪峰, 周书栋, 马艳青. 2018. 2017 年度辣椒科学研究进展. *中国蔬菜*, (5): 4.
- Zhou Xue-ping, Pu Zu-qin, Fang Zhong-da. 1994. Non-vectored soil transmission of *Cucumber mosaic virus*. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 17 (2): 39 - 42. (in Chinese)
- 周雪平, 濮祖芹, 方中达. 1994. 黄瓜花叶病毒 (CMV) 土壤非介体传播研究. *南京农业大学学报*, 17 (2): 39 - 42.