

辣（甜）椒果实相关性状遗传研究进展

黄亚杰 李素文 肖瑜 张斌*

（天津科润蔬菜研究所，天津 300384）

摘要：果实是辣椒最主要的经济产出品，因此在长期的栽培选育过程中，较注重对辣椒果实大小、形状、颜色、辛辣味等重要经济性状的选择。通过对有益等位基因及有益突变的利用，可以创新辣椒种质资源，获得综合性状优良的辣椒新品种。本文综述了近年来国内外在辣（甜）椒果实质量、形状、颜色、硬度、辛辣性的基因定位及分子生物学方面的研究成果及进展，并对辣椒果实性状基础研究方向进行了展望。

关键词：辣椒；果实质量；果实形状；果实颜色；果实硬度；辛辣性；遗传；综述

中图分类号：S641.3 **文献标识码：**A **文章编号：**1000-6346（2012）12-0009-07

Research Progress on Related Fruit Genetic Traits of Pepper (*Capsicum annuum* L.)

HUANG Ya-jie, LI Su-wen, XIAO Yu, ZHANG Bin*

(Tianjin Kernal Vegetable Research Institute, Tianjin 300384, China)

Abstract: Fruit is the main economic products of pepper (*Capsicum annuum* L.). Therefore fruit size, shape, color and mordancy taste, etc. important economic characters are paid more attention during the long period of cultivation and selective breeding. New pepper genetic resources can be innovated and new varieties with comprehensive superior characters can be obtained through utilization of profitable allele and mutation. Recent research progress on gene location and molecular biology of related fruit traits in pepper was reviewed, including pepper fruit quality, shape, color, firmness and pungency. Meanwhile, the development trend for basic research about pepper fruit traits was prospected.

Key words: Pepper (*Capsicum annuum* L.); Fruit quality; Fruit shape; Fruit color; Fruit firmness; Pungency; Genetic; Review

辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 是茄科辣椒属蔬菜作物，原产于中美洲和南美洲，在世界各地均有栽培，品种资源极其丰富。辣椒属有 25 ~ 30 个种，其中栽培种 5 个，包括 *Capsicum annuum*、*Capsicum chinense*、*Capsicum frutescens*、*Capsicum baccatum* 和 *Capsicum pubescens*。C. *annuum* 在全世界栽培最广泛，其祖先为野生朝天椒 (bird pepper)，最早在墨西哥被栽培驯化 (Paran & van der Knaap, 2007)。

由于果实是辣椒最主要的经济产出品，因此在长期的栽培选育过程中，较注重对果实大小、形状、颜色、辛辣味等重要经济性状的选择。对育种者来讲，控制上述性状的基因具有很高价值。

收稿日期：2011-12-29；接受日期：2012-03-01

基金项目：国家大宗蔬菜产业技术体系专项 (CARS-25-G-02)

作者简介：黄亚杰，研究实习生，主要从事蔬菜育种方面的研究，E-mail: huanghongli@163.com

* 通讯作者 (Corresponding author): 张斌，研究员，主要从事蔬菜育种方面的研究，E-mail: zhangbin65@126.com

值,因为它们决定了辣椒果实的性状表现。通过对有益等位基因及有益突变的利用,可以创新辣椒种质资源,获得综合性状优良的新品种。本文对国内外辣(甜)椒果实经济性状基因定位现状进行了综述,以期对辣椒分子育种研究提供参考。

1 果实质量

辣椒果实质量是受多基因控制的数量性状,有研究报道利用大果型和小果型辣椒杂交群体定位到控制辣椒果实质量的 QTLs 位点。Ben Chaim (2002) 对 2 个辣椒群体和 2 个番茄群体定位到的 QTLs 进行了基因组比对,发现 4 个群体中控制果实质量的 QTLs 均存在于第 2、3、4 染色体上。在辣椒第 2 染色体上,存在影响果实质量的主效 QTL *fw2.1* 及微效 QTL *fw2.2*,其中 *fw2.1* 与番茄第 2 染色体上控制果实质量的 QTL 位于染色体的相同区域 (Ben Chaim et al., 2006a)。控制果实质量的其他几个 QTLs 位点 *fw1.1*、*fw3.1*、*fw8.1*、*fw11.1* 和 *fw11.2* 也可能与番茄中控制果实质量的相应位点同源,但具体结果仍待验证 (Ben Chaim et al., 2006a)。Zygier 等 (2005) 同样将控制辣椒果实质量的 QTLs 定位在第 2、4 染色体上,其中主效 QTL *fw2.1* 位于第 2 染色体上,该位点与番茄中控制果形的 *ovate* 基因相近,另外两个微效 QTL *fw4.1* 和 *fw4.2* 均位于第 4 染色体上,*fw2.1* 和 *fw4.2* 在 3 个辣椒品种之间保守存在。辣椒中控制果实质量的 *fw4.2* 与番茄上定位到的 *fw4.2b* 位于染色体的相同区域 (Monforte et al., 2001)。综上所述,目前已有的结果表明,控制辣椒果实质量的 QTL 位点主要存在于第 2、4 染色体上,第 2 染色体上存在影响果实质量的主效 QTL 位点,该位点可能与控制番茄果形的 *ovate* 基因及果实质量的 *fw2.1* 基因同源,第 4 染色体上也可能存在与番茄同源的控制果实质量的 QTL 位点。此外,第 3、8、11 染色体上存在控制辣椒果实质量的微效基因。

2 果实形状

果实形状和大小是栽培驯化选择过程中最主要的选择性状之一。辣椒野生种果实小而圆,栽培种果实较大且形状多样。辣椒果形指数(长宽比)受少数几个基因控制,稳定遗传且遗传力较高(王得元,2001)。目前,定位到的控制辣椒果形的主效 QTLs 位点为 *fs3.1* 和 *fs10.1*,贡献率分别为 67% 和 44% (Ben Chaim et al., 2001a, 2003; Rao et al., 2003a)。*fs3.1* 在辣椒不同品种中保守存在,该位点的等位基因对辣椒果实大小的影响受遗传背景的影响,可能通过增加授粉 14 d 后果实纵轴的纵向伸长来控制果形,也可能通过改变果实横向伸长来影响果形 (Ben Chaim et al., 2003)。Ben Chaim 等 (2001a, 2006a)、Rao 等 (2003a) 和 Zygier 等 (2005) 的研究具有高度一致性,均指出控制辣椒果实大小、直径、长度和果形的 QTLs 常存在一因多效现象,聚在第 2、3、4、10 染色体上。Barchi 等 (2009) 利用灯笼椒和红辣椒为亲本构成的 297 株重组自交系群体,定位了与产量相关的 13 个园艺性状的 QTLs 位点,其中与果实性状相关的 QTLs 位点集中于第 2、3、4、10、11、12 染色体上,控制果实长度的主效 QTL 位于第 4 染色体,控制果形、果实直径和果皮厚度的主效 QTL 位于第 3 染色体。综上所述,第 2、3、4、10 染色体上存在影响辣椒果形的 QTLs 位点,*fs3.1* 和 *fs10.1* 可能为主效位点。Tsaballa 等 (2011) 对辣椒果形变异机理进行了研究,从圆果辣椒及长果辣椒中克隆得到了 *CaOvate* 基因的 cDNA 全长,该基因与番茄 *OVATE* 蛋白具有 63% 的同源性。两个栽培种中克隆得到的 *CaOvate* 基因没有显著结构差异,但基因表达量存在差异,在圆果辣椒中表达量更高。将圆果辣椒进行 *CaOvate* 基因沉默,导致果形发生显著改变。由此推测,通过病毒诱导基因沉默 (VIGS) 途径, *CaOvate* 基因下调,反向影响目的基因 *CaGA20ox1* 的表达,造成赤霉素的合成途径改变,进而果实由圆形变为椭圆形。

3 果实颜色

3.1 类胡萝卜素合成途径

辣椒果实成熟时的不同颜色是由果实中积累的类胡萝卜素类型和主要类胡萝卜素的相对含量差异所造成的, 生长发育过程中类胡萝卜素生物合成途径中酶的变异致使辣椒果实颜色产生变异。辣椒成熟果实中的类胡萝卜素主要包括辣椒红素、辣椒玉红素、玉米黄素、隐黄质等, 红色果实含有的最主要的类胡萝卜素是辣椒红素和辣椒玉红素, 二者约占整个类胡萝卜素含量的 47%, 橙色果实中以玉米黄素和紫黄素为主, 黄色果实中以紫黄素、叶黄质以及玉米黄素等为主(张芳芳等, 2010)。辣椒绿色未熟果实中还可能含有叶绿素、叶黄素、 β -胡萝卜素、紫黄素等(Paran & van der Knaap, 2007), 含量相对较多的类胡萝卜素组分是叶黄素和 β -胡萝卜素(Russo & Howard, 2002)。果实逐渐成熟时, 不同色素的积累使得成熟果实变色。在彩色甜椒果实转色期, 不同果色的甜椒叶绿素含量均逐步减少, 成熟果为白色、绿色的品种类胡萝卜素含量逐步增加, 成熟果为淡黄色的品种类胡萝卜素含量逐渐减少(吴雪霞等, 2005)。

早期研究结果表明, 辣椒果实黄色对红色为隐性, 受 y 基因位点控制(Smith, 1950)。随后 Hurtado-Hernandez 和 Smith (1985) 研究发现, 白色和红色辣椒杂交的 F_2 分离群体中有 8 种表现型, 3 个独立的基因 y 、 $c1$ 和 $c2$ 相互作用造成辣椒果实表现不同颜色, 当这 3 个显性基因同时存在时果实呈现红色, 当 3 个均为隐性基因时果实为白色。辣椒红素和辣椒玉红素是红色果实中含有的类胡萝卜素的主要组分, 由辣椒红素/辣椒玉红素合成酶(CCS)调控, 连锁分析表明 y 基因与辣椒红素/辣椒玉红素合成酶基因(CCS)共分离(Lefebvre et al., 1998)。对辣椒橙色果实的研究表明, 橙色可能源于 β -胡萝卜素和玉米黄素等类胡萝卜素的积累, 果实橙色性状受多个基因位点调控, 主效基因为 $c2$ 基因, 与番茄中控制果实黄色性状的 $PSY1$ 序列同源, $c2$ 参与红色色素的隐性遗传表达过程, $c2$ 出现时, 红色色素含量降低导致辣椒呈现橙色(Thorup et al., 2000)。对辣椒红色 \times 橙色杂交群体研究发现, 八氢番茄红素合成酶基因(PSY)可能与 $c2$ 基因有关, CCS 位于第 4 连锁群, $c2$ 及 PSY 位于第 7 连锁群, 决定辣椒果实红色/橙色性状的基因不是与 y 位点相关的 CCS 基因, 而是与 $c2$ 位点相关的 PSY 基因(Huh et al., 2001)。但是, Lang 等(2004)研究指出辣椒橙色果实的形成是由于 CCS 基因的缺失引起的。为证实 PSY 及 CCS 基因对辣椒红色/橙色性状的调控作用, 仍需要进一步进行相关品种的遗传分析。迄今为止, 与 $c1$ 位点对应的基因仍未被检测到。

基因突变除了通过影响类胡萝卜素合成途径来改变果实颜色之外, 还可以通过改变其他途径来改变果实颜色, 例如正常条件下果实成熟期叶绿素会自然分解, 但是 gf 和 cl 位点基因突变抑制了叶绿素的正常分解, 造成红色类胡萝卜素和绿色叶绿素累积, 果实表现棕色(Smith, 1950)。

3.2 花青素合成途径

花青素是一种黄酮类化合物, 与果实、花、茎、叶等植物器官的颜色有关。花青素的积累使植株不同组织呈现紫色, 有些基因型植株果实、花、茎、叶均呈现紫色, 有些基因型植株仅个别花器官(如花药的花丝)呈现紫色。紫色果实的辣椒花青素含量较高, 花青素的表达受不完全显性基因 A 的调控(Daskalov & Poulos, 1994), A 基因与矮牵牛花的花青素合成途径中控制基因表达的转录因子 $ANTHOCYANIN2$ 同源(Borovsky et al., 2004)。不同基因型植株花青素含量存在差异, 一些基因型果实呈现浅紫色, 一些基因型果实呈现深紫色。推测存在第 2 个位点 MoA 对 A 起到修饰调节作用, 在 A 存在的前提下 MoA 可以增强紫色颜色深度(Daskalov & Poulos, 1994)。 MoA 位点被定位在第 11 染色体上, 与抗 TMV 的 L 位点相连锁(Lefebvre et al.,

1997; Ben Chaim et al., 2001b)。随后, Ben Chaim 等(2003)利用 F_2 群体将 A 基因定位在辣椒第 10 染色体上, 与番茄和马铃薯控制花青素表达的区域相同, 表明这些作物中花青素组织特异表达变异受一个同源基因(s)的调控。此后, Ben Chaim 等(2003)又利用另一个 F_2 群体定位到了控制紫色花药的位点 Fc , Fc 与 A 为等位基因位点, 这两个位点与利用辣椒果形指数(长宽比)定位到的主效 QTL $fs10.1$ 相关联, 在群体中呈共分离。这一发现证实了 1959 年 Peterson 的观点, 即辣椒圆形果和长形果的杂交后代中控制果实颜色和果实形状的基因相连锁, 这与马铃薯中花青素和块茎形状相连锁很相似, 因此推测不同器官的形状(如辣椒果形与马铃薯块茎形状)可能受到相似基因(s)的调控。

由于紫色辣椒抗逆性和抗病性等综合抗性较强, 紫色性状也可作为早期指示性状鉴定杂种纯度, 因此近年来我国学者也在对紫色辣椒的遗传特征进行研究。隋益虎等(2009)通过对盛果期辣椒叶片花青素含量的研究发现, 辣椒叶片花青素含量遗传模式符合 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因模型(E-0 模型), 提出对辣椒紫叶性状的遗传选择可在分离早期世代进行。徐小万等(2011)指出辣椒子叶绿色与紫色受 2 对核基因控制, 绿色对紫色为显性, 且存在互补效应。

4 果实硬度

辣椒果实成熟需要经历一系列生化过程, 包括类胡萝卜素、芳香化合物、糖类等物质的合成以及果实的软化等等。在对辣椒野生种的长期驯化选择过程中, 植株落叶情况及果实硬度是两个重要的选择性状, 受 S 基因位点控制, 该位点与番茄中编码细胞壁修饰酶的内聚半乳糖醛苷(PG)位点相近, 可以在果实成熟期控制番茄果实硬度(Rao & Paran, 2003b)。软果和落叶两个表型性状在辣椒分离群体中呈共分离, 表明控制内聚半乳糖醛苷的基因同时调控上述两个性状(Paran & van der Knaap, 2007)。刘军等(2011a)指出辣椒果实硬度性状受 1 对加性主基因+加性-显性多基因控制, 表现为不完全显性遗传, 以基因的加性效应为主, 环境对果实硬度的遗传影响较大。同时, 刘军等(2011b)检测到 3 个控制果实硬度的 QTLs 位点: $fi1.1$ 、 $fi1.2$ 和 $fi5.1$, 其中 $fi5.1$ 通过染色体关联被定位在第 4 染色体上, 与前人研究发现的控制辣椒果实质量和果长等性状的主要 QTL 位点(Ben Chaim et al., 2006a)位于相同的染色体上。

5 果实辛辣性

辣椒属作物常具辛辣性气味, 辣味来源于果实胎座中含有的辣椒素生物碱类物质, 这些物质中辣椒素占 69%, 是辣味的主要决定因子(成善汉 等, 2008)。不同品种的辣椒辛辣程度不同, 辣椒素含量差异也较大。国内研究表明辣椒辣度与干物质含量、单株结果数呈极显著正相关, 与果长、果宽呈极显著负相关(戴雄泽 等, 2008)。辣椒素和干物质含量的遗传符合加性-显性模型, 加性方差显著大于显性方差, 因此双亲辣椒素或干物质含量都较高, 才更有利于选育到高辣椒素或高干物质含量的组合(蒋健箴 等, 1987; 巩振辉, 1989; 邹学校 等, 2007)。果实中辣椒素含量的积累受环境和遗传因子的共同影响。高温、干旱、光照条件促进辣椒素含量增多, 高氮肥促进辣椒素含量降低(吕长山 等, 2005; 王金玲 等, 2005)。

早期遗传学研究证实, 在纯合隐性条件下单一显性基因 C ($Pun1$) 导致辣椒缺乏辣味。Ben Chaim (2001b) 认为 C 基因位于第 2 染色体上, 距其最近的分子标记在 10 cM 以上。Blum 等(2002)同样确定了 C 基因位于第 2 染色体, 并得到与之紧密连锁的 3 个 AFLP 标记和 1 个 SCAP 标记。随后, 又将负责不同环境辣椒 34%~38%辣味变化的主效 QTL cap 定位在第 7 染色体上(Blum et al., 2003), 该位点与 C 基因位于不同染色体上, 可能是辣椒素生物合成路径的调节

因子。Ben Chaim 等(2006b)利用低辣大果型与高辣小果型辣椒杂交,分析发现存在6个不同的主效 QTLs 影响辣椒素类物质含量,分别位于第3、4和7染色体上,其中位于第7染色体上的 QTL 位点 *cap7.2* 很可能是 Blum 等(2003)证实的对辣椒素类物质有显著影响的 QTL *cap*。为找出辣椒素含量的关键调控基因,Stewart 等(2005)克隆了 *C* 基因,将之命名为 *AT3*,该基因编码暂时性的乙酰基转移酶,乙酰基转移酶基因启动子和第1外显子 2.5 kb 片段缺失导致辣椒无辣味。病毒诱导基因沉默表明,辣味辣椒中 *AT3* 基因沉默会造成辣椒素类物质含量水平的下降,说明 *AT3* 可能是辣椒素生物合成途径中的关键基因。Paran 和 van der Knaap(2007)推测 *AT3* 可能是一种辣椒素合成酶,位于辣椒素生物合成途径的末端,本质为酰基转移酶。但是,乙酰基转移酶具有多样性,一些植物如草莓能产生乙酰基转移酶却不能产生辣味,这也对 *AT3* 基因的功能提出了质疑。另有研究指出 *CSYI* 基因也是辣椒素合成酶的候选基因,但是 *CSYI* 基因与酰基转移酶缺乏同源性(Prasad et al., 2006),因此 *AT3* 基因是否为辣椒素生物合成途径的关键基因仍待证实。

6 主要性状遗传关系

国内对辣椒果实性状的遗传研究侧重于对主要性状遗传关系的探讨,其中因子分析方法被广泛采用。乔延妮等(2006)将辣椒果实数量性状简化为受4个主因子控制的性状群,分别为: F_1 果实质量因子、 F_2 长度发育因子、 F_3 营养因子、 F_4 产量因子。陈学军等(2009a)将辣椒主要表型性状划分为5个主因子: F_1 果实质量因子、 F_2 株型因子、 F_3 果形因子、 F_4 熟性因子、 F_5 辣味因子。同时,发现一年生辣椒花器性状与果实性状之间存在着紧密遗传关系,花器和果实性状可集约于3个主因子: F_1 横径/质量因子、 F_2 纵径因子、 F_3 形态指数因子(陈学军等,2009b)。上述研究均指出,以 F_1 主因子为单位的集团选择很重要,在育种实践中应根据育种方向加强选择适合的主因子。此外,配合力分析表明辣椒果实性状(如单株结果数、果肉厚、果长、果宽、单果质量)遗传以加性效应为主,不同果实性状显性效应存在差异(邹学校等,2007)。控制果形指数、果实纵径各自的基因间无互作关系,遗传力高且稳定遗传,由少数几个基因控制,可在育种的早期进行严格选择(张树根等,2008)。

7 问题与展望

辣椒和番茄的栽培驯化历史和栽培区域相似,番茄中已经定位到了很多控制果实性状的基因,随着茄科作物比较基因组工作的广泛开展,番茄与辣椒同类性状的相似位点逐渐受到科研工作者的关注。迄今为止,已经开展了大量与辣椒果实性状相关的研究,如:果实形状、颜色、质地、味道、产量等,并定位到了相关基因。在果实质量和果形方面,已有研究者将辣椒和番茄中定位到的相关基因进行了分析比对,发现了同源基因的存在。在果色方面,已经发现并克隆了一些与类胡萝卜素、花青素合成途径相关的基因,但是由于缺少适当的突变体及辣椒遗传转化技术的落后,这些基因之间的关系和基因表达情况仍未确定。在辣椒素方面,对其生物合成途径及相关基因定位与表达的研究也取得了重要进展。但是,目前的研究还没有明确相关基因的调控机制,控制辣椒果实质量、形状、颜色、硬度和辣味的关键基因在定位、克隆和作用机理方面的研究仍需深入,辣椒素生物合成路径也需进一步明确。因此,通过生物化学、分子生物学、基因渗入及图位克隆等手段,获得与本文中提到的 QTL 位点相关的基因并进行功能验证,继续研究这些基因的功能,将是今后辣椒果实相关性状遗传研究的重点。

参考文献

陈学军,方荣,缪南生,熊德桃,卢德文. 2009a. 辣椒属栽培种主要表型性状的因子分析. 中国蔬菜, (2): 21-25.

- 陈学军, 方荣, 周坤华, 缪南生. 2009b. 辣椒花器性状与果实性状的遗传相关及因子分析. 江西农业大学学报, (6): 1006-1010.
- 成善汉, 吴艳阁, 贺申魁. 2008. 辣椒素生物合成路径及调控基因研究的最新进展. 分子植物育种, 6(2): 335-340.
- 戴雄泽, 陈文超, 张竹青, 熊科, 刘志敏. 2008. 不同辣度辣椒资源果实主要性状研究. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 34(4): 433-437.
- 巩振辉. 1989. 辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 主要品质性状配合力分析. 河北农业技术师范学院学报, 3(4): 26-32.
- 蒋健箴, 王德恒, 王志源, 韩雅珊. 1987. 辣椒果实中辣椒素含量遗传参数的研究. 中国农业科学, 20(6): 39-43.
- 刘军, 郭爽, 张维, 沈火林. 2011a. 辣椒果实硬度性状的主基因+多基因遗传分析. 西南农业学报, 24(4): 1464-1468.
- 刘军, 张维, 沈火林. 2011b. 辣椒遗传连锁图谱的构建及果实硬度的 QTL 分析. 中国蔬菜, (8): 17-21.
- 吕长山, 王金玲, 于广建. 2005. 氮肥对辣椒果实中辣椒素含量的影响. 长江蔬菜, (7): 46-47.
- 乔迺妮, 巩振辉, 樊红科, 李大伟, 黄炜, 张菊平. 2006. 辣椒果实数量性状的因子分析. 西北农业学报, 15(5): 177-181.
- 隋益虎, 陈劲枫, 杨学玲, 李晶晶, 史建磊. 2009. 辣椒叶片花青素含量的遗传分析. 南京农业大学学报, 32(3): 19-24.
- 王得元. 2001. 辣椒主要经济性状遗传研究进展. 中国辣椒, (3): 8-11.
- 王金玲, 吕长山, 于广建. 2005. 光对储存期辣椒果实辣椒素含量的影响. 中国农学通报, 21(9): 96-98.
- 吴雪霞, 薛林宝, 陈建林, 朱为民. 2005. 彩色甜椒果实转色期色素的消长规律. 长江蔬菜, (5): 38-40.
- 徐小万, 罗少波, 李颖, 王恒明, 田永红, 曾莉. 2011. 辣椒子叶颜色遗传规律的初步研究. 中国农学通报, 27(13): 281-283.
- 张芳芳, 王立浩, 胡鸿, 张宝玺. 2010. 辣椒果色及相关色素国内外研究进展. 辣椒杂志, (2): 1-7.
- 张树根, 蒋钟仁, 邢永萍, 李春玲. 2008. 一个辣椒杂交种的加倍单倍体 (DH) 群体果实性状的遗传分析. 园艺学报, 35(4): 515-520.
- 邹学校, 陈文超, 张竹青, 戴雄泽, 马艳青, 李雪峰. 2007. 辣椒产量和品质性状 Hayman 遗传分析. 园艺学报, 34(3): 623-628.
- Barchi L, Lefebvre V, Sage-Palloix A M, Lanteri S, Palloix A. 2009. QTL analysis of plant development and fruit traits in pepper and performance of selective phenotyping. Theor Appl Genet, 118: 1157-1171.
- Ben Chaim A, Paran I, Grube R, Jahn M, van Wijk R, Peleman J. 2001a. QTL mapping of fruit related traits in pepper (*Capsicum annuum*). Theor Appl Genet, 102: 1016-1028.
- Ben Chaim A, Grube R C, Lapidot M, Jahn M, Paran I. 2001b. Identification of quantitative trait loci associated with resistance to *cucumber mosaic virus* in *Capsicum annuum*. Theor Appl Genet, 102: 1213-1220.
- Ben Chaim A. 2002. Analysis of quantitative traits in pepper (*Capsicum* spp.) using molecular markers and comparative mapping with tomato. A PhD thesis submitted to the Hebrew University of Jerusalem.
- Ben Chaim A, Borovsky E, Rao G U, Tanyolac B, Paran I. 2003. *fs3.1*: a major fruit shape QTL conserved in *Capsicum*. Genome, 46: 1-9.
- Ben Chaim A, Borovsky Y, Rao G U, Gur A, Zamir D, Paran I. 2006a. Comparative QTL mapping of fruit size and shape in tomato and pepper. Israel Journal of Plant Sciences, 54: 191-203.
- Ben Chaim A, Borovsky Y, Falise M, Mazourek M, Kang B, Paran L, Jahn M. 2006b. QTL analysis for capsaicinoid content in *Capsicum*. Theor Appl Genet, 113(8): 1481-1490.
- Blum E, Liu K, Mazourek M, Yoo E Y, Jahn M, Paran I. 2002. Molecular mapping of the *C* locus for presence of pungency in *Capsicum*. Genome, 45: 702-705.
- Blum E, Mazourek M, O'Connell M, Curry J, Thorup T, Liu K, Jahn M, Paran I. 2003. Molecular mapping of capsaicinoid biosynthesis genes and quantitative trait loci analysis for capsaicinoid content in *Capsicum*. Theor Appl Genet, 108: 79-86.
- Borovsky Y, Oren-Shamir M, Ovadia R, de Jong W, Paran I. 2004. The *A* locus that controls anthocyanin accumulation in pepper encodes a *MYB* transcription factor homologous to *Anthocyanin2* of *Petunia*. Theor Appl Genet, 109: 23-29.
- Daskalov S, Poulos J M. 1994. Updated *Capsicum* gene list. Capsicum and Eggplant Newslett, 13: 15-26.
- Huh J H, Kang B C, Nahm S H, Kim S, Ha K S, Lee M H, Kim B D. 2001. A candidate gene approach identified phytoene synthase as the locus for mature fruit color in red pepper (*Capsicum* spp.). Theor Appl Genet, 102: 524-530.
- Hurtado-Hernandez H, Smith P G. 1985. Inheritance of mature fruit color in *Capsicum annuum* L. Journal of Heredity, 76: 211-213.
- Lang Y Q, Yanagawa S, Sasanuma T, Sasakuma T. 2004. Orange fruit color in *Capsicum* due to deletion of Capsanthin-capsorubin synthesis gene. Breeding Science, 54(1): 33-39.
- Lefebvre V, Caranta C, Pflieger S, Moury B, Daubeze A M, Blattes A, Ferriere C, Phaly T, Nemouchi G, Ruffinatto A, Palloix A. 1997. Updated intraspecific maps of pepper. Capsicum and Eggplant Newslett, 16: 35-41.
- Lefebvre V, Kuntz M, Camara B, Palloix A. 1998. The capsanthin-capsorubin synthase gene: a candidate gene for the *y* locus controlling the red fruit colour in pepper. Plant Molecular Biology, 36: 785-789.
- Monforte A J, Friedman E, Zamir D, Tanksley S D. 2001. Comparison of a set of allelic QTL-NILs for chromosome 4 of tomato: deductions

- about natural variation and implications for germplasm utilization. *Theor Appl Genet*, 102: 572–590.
- Paran I, van der Knaap E. 2007. Genetic and molecular regulation of fruit and plant domestication traits in tomato and pepper. *Journal of Experimental Botany*, 58 (14): 3841–3852.
- Prasad B C, Kumar V, Gururaj H B, Parimalan R, Giridhar P, Ravishankar G A. 2006. Characterization of capsaicin synthase and identification of its gene (*csy1*) for pungency factor capsaicin in pepper (*Capsicum* spp.). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103: 13315–13320.
- Rao G U, Ben Chaim A, Borovsky Y, Paran I. 2003a. Mapping of yield-related QTLs in pepper in an interspecific cross of *Capsicum annuum* and *C. frutescens*. *Theor Appl Genet*, 106: 1457–1466.
- Rao G U, Paran I. 2003b. Polygalacturonase: a candidate gene for the soft flesh and deciduous fruit mutation in *Capsicum*. *Plant Molecular Biology*, 51 (1): 135–141.
- Russo V M, Howard L R. 2002. Carotenoids in pungent and non-pungent peppers at various developmental stages grown in the field and glasshouse. *J Sci Food Agric*, 82: 615–624.
- Smith P G. 1950. Inheritance of brown and green mature fruit color in peppers. *Journal of Heredity*, 41: 138–140.
- Stewart C J, Kang B C, Liu K, Mazourek M, Moore S L, Yoo E Y, Kim B D, Paran I, Jahn M M. 2005. The *Pun1* gene for pungency in pepper encodes a putative acyltransferase. *The Plant Journal*, 42: 675–688.
- Thorup T A, Tanyolac B, Livingstone K D, Popovsky S, Paran I, Jahn M. 2000. Candidate gene analysis of organ pigmentation loci in the Solanaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 97: 11192–11197.
- Tsaballa A, Pasentsis K, Darzentas N, Tsaftaris A S. 2011. Multiple evidence for the role of an *Ovate*-like gene in determining fruit shape in pepper. *BMC Plant Biology*, 11: 46.
- Zygier S, Ben Chaim A, Efrati A, Kaluzky G, Borovsky Y, Paran I. 2005. QTLs mapping for fruit size and shape in chromosomes 2 and 4 in pepper and a comparison of the pepper QTL map with that of tomato. *Theor Appl Genet*, 111: 437–445.

· 封面说明 ·

育一流品种，创国际品牌

琴萌美秀

耐热耐湿、高温不易拔节。束腰好、株型整齐美观。叶柄基部肥厚，叶片、叶柄色泽鲜绿。品质柔嫩、纤维少。低温生长迅速、耐抽薹。商品性状优良，适应地区广。最适宜早春及夏秋栽培。

青岛国际种苗有限公司

地址：青岛市李沧区浮山路 166 号

电话：0532-87896704

网址：www.qdseed.com

邮编：266100

传真：0532-87610321