

郭广君, 刘金兵, 潘宝贵, 等. 辣椒抗炭疽病研究进展[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(2): 407-419.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2026.02.020

辣椒抗炭疽病研究进展

郭广君, 刘金兵, 潘宝贵, 王述彬, 龚成胜, 高长洲, 刁卫平
(江苏省农业科学院蔬菜研究所/江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室, 江苏 南京 210014)

摘要: 辣椒作为全球重要的经济作物,其炭疽病的防治是实现产业可持续发展的关键。本文从三个方面综述了辣椒抗炭疽病研究进展:病原菌致病过程与防治技术、抗病性鉴定方法与种质资源挖掘、抗病分子机制与代谢调控网络。目前,该领域仍面临抗病种质资源遗传背景狭窄、评价体系标准化不足、QTL定位精度有限以及抗病性机制解析滞后等问题。未来研究需聚焦于抗病种质资源创新、多组学技术整合与抗性机制深度解析,并加快分子育种技术的应用,构建以“抗病品种+生物防治制剂+精准施药”为核心的综合防治体系,从而推动辣椒产业的高质量发展。

关键词: 辣椒; 炭疽病; 种质资源; 抗病机制; 防治策略

中图分类号: S436.418.1⁺1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)02-0407-13

Research progress on pepper resistance to anthracnose

GUO Guangjun, LIU Jinbing, PAN Baogui, WANG Shubin, GONG Chengsheng, GAO Changzhou, DIAO Weiping

(*Institute of Vegetable Crops/Jiangsu Key Laboratory for Horticultural Crop Genetic Improvement, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China*)

Abstract: As an important global cash crop, pepper requires effective anthracnose control for the sustainable development of its industry. This paper reviews the research progress on pepper resistance to anthracnose from three aspects: the pathogenic process and control technologies of pathogenic fungi, methods for identifying disease resistance and exploration of germplasm resources, and molecular mechanisms of disease resistance and metabolic regulatory networks. At present, this field still faces problems such as the narrow genetic background of disease-resistant germplasm resources, insufficient standardization of evaluation systems, limited precision in QTL mapping, and lagging analysis of disease resistance mechanisms. Future research should focus on the innovation of disease-resistant germplasm resources, the integration of multi-omics technologies, and in-depth analysis of resistance mechanisms. It should also accelerate the application of molecular breeding technologies and establish a comprehensive management system centered on “disease-resistant varieties + biological control agents + precise pesticide application”, thereby promoting the high-quality development of the pepper industry.

Key words: pepper; anthracnose; germplasm resources; resistance mechanism; control strategies

收稿日期: 2025-04-02

基金项目: 国家重点研发计划项目(2023YFD1200100); 省种业振兴“揭榜挂帅”项目[JBG(2021)065]

作者简介: 郭广君(1986-), 女, 山东聊城人, 博士, 研究员, 主要从事辣椒遗传育种及分子生物学研究。(E-mail) ggj-198@163.com

通讯作者: 刁卫平, (E-mail) diaowp_2000@163.com

辣椒(*Capsicum* spp.)为具有重要经济价值的作物,其产业形态丰富多元,覆盖了鲜食、调味品以及天然色素等多个领域。2015年以来,中国辣椒种植面积超过2 133 300 hm²,成为中国种植规模最大的蔬菜作物。2023年,辣椒产业总产值达到4.7×10¹¹元,构建了一条集品种选育、标准化种植、初加工及

精深加工的完整产业链条,辣椒产业成为推动农业增效与农民增收的重要支柱产业^[1]。

在品种研发方面,科研人员致力于培育适应不同气候条件、具备多样化风味及满足多元市场需求的辣椒品种^[2]。在整个生长周期中辣椒受到多种病原威胁,其中辣椒炭疽菌(*Colletotrichum* spp.)、辣椒疫霉(*Phytophthora capsici*)及烟草花叶病毒(TMV)、黄瓜花叶病毒(CMV)、辣椒轻斑驳病毒(PMMoV)为辣椒生产上的主要病原^[3-5]。辣椒炭疽病作为一种对辣椒产量和品质影响极为严重的病害,在日均温25~30℃且相对湿度≥85%的条件下极易暴发成灾,可造成辣椒30%~80%的产量损失^[5]。

长期以来,辣椒炭疽病一直是植物病理学及遗传育种研究的重点。该病害由炭疽菌属的多个种群引起,其病原菌遗传背景复杂,致病类型多样^[3-4]。由于抗病种质资源匮乏,且抗病基因的克隆与功能研究进展相对缓慢,辣椒对炭疽病的抗病机制尚未被系统解析^[5]。本文从病原菌致病过程与防治技术、抗病性鉴定方法与种质资源挖掘、抗病分子机制与代谢调控网络三个方面综述辣椒抗炭疽病研究进展,以期对辣椒抗病遗传改良与分子设计育种提供依据。

1 辣椒炭疽菌致病机理及炭疽病防治

1.1 辣椒炭疽菌

在植物病理学领域,炭疽菌属(*Colletotrichum*)细菌作为子囊菌门(Ascomycota)的重要病原菌,可侵染全球3 000余种草本及木本植物^[4]。该属的分类学研究始于1790年,其模式种最初被归入刺盘孢属(*Vermicularia*),直到1831年Hyde将其命名为炭疽菌属(*Colletotrichum*)^[3]。传统分类学主要依据分生孢子与附着胞形态、刚毛与菌核的有无、有性阶段特征以及菌丝培养特性,然而,由于种内表型变异丰富,加之有性态罕见,导致炭疽菌属的分类较为混乱^[6]。随着分子生物学技术的发展,该属的分类体系得以革新。1992年,基于*ITS rDNA*序列差异的炭疽菌属分子鉴定方法建立^[7-8]。当前国际通行的多相分类体系^[9]整合了多基因系统发育分析与形态学特征,其中核心基因标记包括*ITS rDNA*、*GAPDH*、*CHS1*、*ACT*、*HIS3*、*TUB2*、*GS*、*CAL*、*SOD2*及交配型基因*Mat1-2*等^[3,10]。目前,通过分子技术已明确界定了200余个炭疽菌种^[11],这一分类框架的完善为作

物抗病育种与病害防治奠定了重要基础。

辣椒炭疽病的关键致病菌种的分类也经历了修订。早期研究基于形态学特征,主要病原菌被鉴定为辣椒丛刺盘孢菌(*C. capsici*)、胶孢炭疽菌(*C. gloeosporioides*)和尖孢炭疽菌(*C. acutatum*)^[12-14]。随着分子系统学的发展,*C. capsici*被归入平头刺盘孢(*C. truncatum*)复合种^[15-16],而*C. gloeosporioides*和*C. acutatum*分别被修订为暹罗刺盘孢菌(*C. siamense*)和斯科维尔炭疽菌(*C. scovillei*)^[17-18]。全球病原菌生态调查结果表明,这3个优势种群分布广泛^[19-22],主要分布在澳大利亚^[18]、巴西^[23]、中国^[24]、印度^[25]、印度尼西亚^[26]、韩国^[27]、马来西亚^[28]、斯里兰卡^[16]、泰国^[11]和美国^[29]的辣椒种植区域。

辣椒炭疽病表现出明显的器官特异性侵染特性,不同炭疽菌种群引发的病害特征各异^[30]。其中,*C. siamense*可引发黑色炭疽病与红色炭疽病两种典型症状,前者在叶片和果实上形成具轮纹状分生孢子盘的深褐色凹陷病斑,后者则在果实表面产生橙红色分生孢子团,伴随水渍状病斑。*C. truncatum*引发的黑点炭疽病与*C. siamense*引发的黑色炭疽病在果实病斑特征上相似,但*C. truncatum*分生孢子盘更大、颜色更深,在潮湿条件下可溢出橘红色黏物质^[31-33]。除果实外,病原菌也可侵染果梗,形成开裂性褐色病斑,并在叶片上形成具轮纹特征的圆形褐斑^[31,34]。

1.2 辣椒炭疽菌侵染过程

辣椒炭疽菌的菌丝体生长温度为12~38℃,产孢温度为15~32℃,菌丝体最适生长及最适产孢温度均为26~28℃^[35]。其分生孢子形成于果实病斑处的分生孢子盘,主要借助雨水飞溅传播、气流传播及昆虫媒介传播,从而附着于寄主植物的叶片与果实表面^[36]。病原菌的侵染过程呈现明显的时序特征,分生孢子附着于寄主表面后,于24h内萌发并形成梨形附着胞,随后通过附着胞基部产生的侵入钉穿透植物表皮^[37]。在侵染初期,*C. truncatum*分泌的角质酶降解植物表皮角质层,辅助病原菌的入侵^[6,38]。成功入侵后,菌丝首先定殖于细胞间隙,继而通过形成吸器深入寄主细胞内部。病原菌通过胞间扩展与胞内增殖两种模式蔓延,侵染后期可观察到菌丝体密集分布于维管束系统^[6]。随着菌丝体快速增值,寄主细胞发生坏死,最终导致表皮组织破裂并形成二次分生孢子盘,该结构标志着辣椒炭疽菌1个侵染循环的完成^[6,37]。

辣椒炭疽菌属的多数种群呈典型的半活体营养型(Hemibiotrophic)特征^[16,18,30]。在侵染辣椒果实过程中,病原菌的双相生活史表现为:接种初期(0~24 h),即活体营养阶段,菌丝在寄主薄壁组织细胞间隙定殖,并通过分泌效应蛋白抑制寄主防御反应;接种24 h后进入死体营养阶段,病原菌开始分泌细胞壁降解酶(如多聚半乳糖醛酸酶),导致寄主细胞程序性死亡,并在死亡组织中大量增殖^[39]。该策略使得病原菌既能利用活体营养进行早期定殖,又能通过降解死体组织获取营养物质,从而进行持续性侵染。

1.3 辣椒炭疽病的防治

辣椒炭疽病是制约辣椒产业发展的3大病害之一,其流行成灾是多重致灾因子协同作用的结果。在栽培层面,长期连作制度导致土壤中病原菌孢子逐年累积,导致灾害的周年循环。若种子未进行药剂处理、苗床土壤未充分消毒,将进一步增加侵染源。此外,田间栽培过密、排水不畅以及蓟马、蚜虫等刺吸式害虫防治不及时,均会加速病原菌的传播与扩散。在品种层面,主栽品种抗病性缺失及抗病基因单一化,也是导致病害高发的重要原因^[40-41]。

针对上述流行机制,当前防治体系构建遵循“源头控制-过程阻断-应急处置”的综合技术路线,具体防治措施包括化学防治、生物防治及农业防治。在高抗品种商业化应用滞后的背景下,化学防治仍是辣椒炭疽病防治的核心手段。现有药剂体系包括传统保护性杀菌剂与现代治疗性杀菌剂。其中,代森锰锌、百菌清等传统药剂因长期单一使用,防治效果已逐年下降;而氟啶胺、二氰葱醌等新型保护剂则表现出优异的辣椒炭疽病预防作用^[42]。研究表明,咪鲜胺、吡唑醚菌酯、咯菌腈等治疗性药剂对*C. scovillei*的菌丝生长和孢子萌发具有高效抑制活性^[43-45]。不同药剂的作用特点存在差异,吡唑醚菌酯对菌丝生长的抑制效果突出,而苯并烯氟菌唑则对孢子萌发的抑制活性更强^[46-47]。然而,药剂的长期单一使用已导致病原菌抗药性不断增强。

在辣椒炭疽病生物防治领域,研究主要集中于生防菌的拮抗机制,包括其次生代谢产物的抑菌活性及其诱导植物产生的系统抗病性。如木霉属(*Trichoderma*)菌株通过分泌脂肽类抗生素和细胞壁降解酶等方式直接抑制病原菌,其中*T. atroviride* ATR697和*T. longibrachiatum* LON701对辣椒炭疽病菌*C. scovillei*的抑制效果显著^[48],其非挥发性代

谢产物对胶孢炭疽菌的抑制率可达92%^[49]。芽孢杆菌属(*Bacillus spp.*)细菌兼具直接抑菌活性和辣椒抗病性诱导功能,枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)处理可使辣椒叶片和果实病斑严重程度分别降低86%~100%和49%~74%^[50],贝莱斯芽孢杆菌诱变菌株B118和LY7对炭疽病菌抑制率分别为59.90%和69.73%^[51-52]。随着农业绿色发展理念的推进,生物防治技术以其环境友好与可持续的特征,在辣椒炭疽病防治中具有广阔应用前景。

农业防治作为辣椒炭疽病综合防治的基础,其技术体系围绕病原菌基数控制、微生态环境优化和植株抗病性提升3个核心维度构建^[31,40]。在品种选择与种子处理方面,不同辣椒品种对炭疽病的抗病性存在显著差异,应优先选择抗病性较强的品种,播种前可采用温汤浸种或药剂拌种处理,包衣种子可直接使用。在田间管理优化方面,将辣椒与非寄主植物(如葱、姜、蒜等)进行合理轮作和间作。辣椒收获后深耕(30 cm以上)并曝晒15~20 d,利用紫外线杀灭表层病原菌。及时清除田间病果、病叶。控制氮肥施用量,增施钾肥,增强植株细胞壁抗侵染能力。采用滴灌替代漫灌,减少水分传播与孢子萌发机会。覆盖银黑双色地膜可反射紫外线、阻隔孢子传播从而降低病害发生风险。在栽培模式改进方面,合理密植以改善通风透光条件,降低田间湿度。

2 辣椒抗炭疽病鉴定方法与抗病种质资源筛选

利用抗病品种是防治辣椒炭疽病最为经济、高效且环境友好的策略^[31,53]。深入解析辣椒的抗病机理、精准定位关键抗病基因已成为抗病育种的核心工作。本文将从抗病性鉴定方法、抗病种质资源筛选及抗病分子机制3个维度系统梳理辣椒抗炭疽病的研究进展,以为后续研究提供参考。

2.1 辣椒抗炭疽病鉴定方法

精准的抗病性鉴定是开展抗源筛选、解析抗病基因遗传规律及培育抗病品种的基础。接种方法、接种时期和接种浓度等环节的标准化程度直接影响鉴定结果的可信度与可重复性。目前,辣椒抗炭疽病鉴定主要采用苗期喷雾接种法和离体果实接种法。

卢鉴植等^[54]首次建立了室内苗期喷雾接种法:于辣椒4~5叶期,使用10%辣椒叶煎汁配制每1 mL含 1×10^6 个分生孢子的悬浮液,并采用全株喷雾法

接种,直至叶面均匀湿润并刚出现液滴下坠,接种后将植株置于 28 ℃、相对湿度 $\geq 95\%$ 环境中保湿 24 h,7 d 后补充喷水,整个周期维持日均温 26~28 ℃。并于接种 14 d 后进行病情调查。

苗期喷雾接种法的病情分级标准如下:0 级,无可见病斑;1 级,病斑直径 ≤ 1 mm 且 1~2 片真叶发病;2 级,病斑直径 > 1 mm 且 2 片真叶发病;3 级,出现多枚大病斑并产生分生孢子或 2 片以上真叶发病,植株畸形、矮化;4 级,全株大量叶片出现病斑并产生大量孢子,病株濒临枯死或已枯死。该方法已被广泛用于病原菌致病力分化研究与辣椒种质抗病性鉴定^[35,55]。值得注意的是,与离体果实接种法相比,苗期喷雾接种法的抗感材料区分度较低,可能与苗期抗病基因表达不完全有关^[56-57]。

通过系统优化接种时期、方式及环境参数,国内外已形成成熟的离体果实接种技术体系^[13-14,57],主要包括悬滴法与针刺法。悬滴法为选取青熟或红熟期果实,表面清洁后,将每 1 mL 含 1×10^6 个分生孢子的悬浮液滴在果实表面。针刺法为将辣椒果实清洁后,使用 1 mL 无菌注射器将 1 μ L 每 1 mL 含 5×10^5 个分生孢子的悬浮液注射入果皮 2~3 mm 深度。接种后,将果实置于(26 \pm 2) ℃、相对湿度 $\geq 95\%$ 的保湿箱中暗培养,接种 7 d 后调查发病情况^[58-60]。

离体果实接种法的病情分级标准如下:0 级,无可见病斑;1 级,病斑直径 ≤ 0.5 cm;2 级,0.5 cm $<$ 病斑直径 ≤ 1.0 cm;3 级,1.0 cm $<$ 病斑直径 ≤ 2.0 cm;4 级,

2.0 cm $<$ 病斑直径 ≤ 3.0 cm;5 级,病斑直径 > 3.0 cm^[35,57-58,61]。而国际上主要采用 Montri 等^[13]建立的标准:0 级,无病斑;1 级,1% $<$ 病斑面积/果实表面积 $\leq 2\%$;3 级,2% $<$ 病斑面积/果实表面积 $\leq 5\%$;5 级,5% $<$ 病斑面积/果实表面积 $\leq 15\%$;7 级,15% $<$ 病斑面积/果实表面积 $\leq 25\%$;9 级,病斑面积/果实表面积 $> 25\%$ 。国外研究人员主要采用这一标准用于辣椒抗炭疽病抗源材料筛选及抗炭疽病育种研究^[13-14,62-63]。

2.2 辣椒抗炭疽病种质资源筛选

种质资源是遗传研究与育种工作的物质基础。近 30 年研究结果表明,辣椒栽培种中抗炭疽病基因资源分布极不均衡:一年生辣椒(*C. annuum*)中抗病种质资源十分匮乏,优良抗病种质资源主要集中于中国辣椒(*C. chinense*)与下垂辣椒(*C. baccatum*)。由于抗病种质资源的稀缺与抗病分子机制尚不明确,导致抗炭疽病商业品种的选育进展迟缓。

辣椒抗炭疽病种质资源的系统鉴定始于 20 世纪 80 年代,印度科学家率先利用地方品种开展抗病基因研究^[64]。科研人员通过炭疽菌多菌株接种筛选得到 3 份抗病种质资源:*C. baccatum* 的 PBC81 品种和 PBC80 品种对 *C. scovillei*、*C. siamense* 和 *C. truncatum* 表现出广谱抗病性,*C. chinense* cv. 的 PBC932 品种则对 *C. siamense* 和 *C. truncatum* 具有特异性抗病性^[14,65]。这些抗病种质资源的发现为后续抗病基因定位及分子标记开发奠定了遗传基础。已被发掘的抗病种质资源如表 1 所示。

表 1 辣椒抗炭疽病种质资源

Table 1 Germplasm resources of pepper resistant to anthracnose

炭疽菌	抗病种质资源	抗病鉴定时期及方法	参考文献
<i>C. siamense</i>	<i>C. chinense</i> : PRI95030	红熟期, 针刺法	[26]
	<i>C. baccatum</i> : PBC80、PBC81、PBC1422; <i>C. chinense</i> : PBC932	青熟期 and 红熟期, 针刺法	[14]
	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i> : UENF1718、UENF1797	青熟期 and 红熟期, 针刺法	[32]
	<i>C. annuum</i> : Punjab Lal	青熟期 and 红熟期, 针刺法	[66]
	<i>C. chinense</i> : GBUEL06、GBUEL28、GBUEL73、GBUEL87; <i>C. annuum</i> : GBUEL104; <i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i> : GBUEL106	青熟期 and 红熟期, 针刺法	[67]
	<i>C. frutescens</i> : UNEMAT17、UNEMAT52、UNEMAT51	青熟期 and 红熟期, 针刺法	[68]
	<i>C. chinense</i> : PI 594137	青熟期 and 红熟期, 针刺法	[69]
	<i>C. annuum</i> : no.1009、no.1018	红熟期, 针刺法	[70]
<i>C. truncatum</i>	<i>C. chinense</i> : PRI95030	红熟期, 针刺法	[26]
	<i>C. chinense</i> : PBC932	青熟期, 针刺法; 苗期, 悬滴法; 青熟期 and 红熟期, 针刺法	[71]
	<i>C. baccatum</i> : PBC80	青熟期 and 红熟期, 针刺法	[72]

续表1 Continued1

炭疽菌	抗病种质资源	抗病鉴定时期及方法	参考文献
	<i>C. annuum</i> ; Daepoong-cho、AR	青熟期, 针刺法	[73]
	<i>C. baccatum</i> ; PBC81	青熟期和红熟期, 针刺法	[74]
	<i>C. baccatum</i> ; PBC80、PBC81、PBC1422; <i>C. chinense</i> ; PBC932	青熟期和红熟期, 针刺法	[14]
	<i>C. chinense</i> × <i>C. annuum</i> : Bhut Jolokia; <i>C. annuum</i> : PBC-380; <i>C. frutescens</i> ; IC-383072	青熟期, 针刺法	[75]
	<i>C. annuum</i> : BS-35、BS-20、BS-28、Punjab Lal、Bhut Jolokia、Taiwan-2、IC-383072、Pant C-1、Lankamura	青熟期和红熟期, 针刺法	[75]
	<i>C. annuum</i> ; Punjab Lal	红熟期, 针刺法	[76]
	<i>C. chinense</i> : CC0164、CC0165、CC0191、CC0192、CC0202、CC0206、CC0209、CC0218	红熟期, 针刺法	[77]
	Comilla-2	青熟期和红熟期, 针刺法	[78]
	<i>C. annuum</i> ; no.1009、no.1018	红熟期, 针刺法	[70]
	<i>C. annuum</i> ; Bidhan Chilli 4、Pant C 1、Chinese Bona、Chilli 38-Ragi	红熟期, 针刺法	[79]
<i>C. scovillei</i>	<i>C. baccatum</i> ; PI594137	青熟期, 针刺法	[80]
	<i>C. baccatum</i> ; PBC80	青熟期和红熟期, 针刺法	[72]
	<i>C. baccatum</i> ; PBC81	青熟期和红熟期, 针刺法	[74]
	<i>C. baccatum</i> ; UENF1628	青熟期和红熟期, 针刺法	[81]
	<i>C. annuum</i> ; CN404、HNCS	青熟期和红熟期, 针刺法	[82]
	<i>C. chinense</i> : 158502、229200、270479、305437、305455、158769; <i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i> : 218958; <i>C. baccatum</i> var. <i>baccatum</i> : 229147; <i>C. baccatum</i> : 240869、258953、305478; <i>C. frutescens</i> : 276470	青熟期和红熟期, 针刺法	[83]
	<i>C. chinense</i> : IT229207、IT236717、IT261436、IT261448、IT284059、IT305437、PI 594137	青熟期和红熟期, 针刺法	[69]
	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i> ; UENF 1628	青熟期和红熟期, 针刺法	[81]

中国科研人员围绕辣椒抗炭疽病种质资源的挖掘开展了广泛研究。刘建华等^[84]采用苗期喷雾接种法,以江苏、湖南、陕西分离的 *C. truncatum*、*C. siamense* 和 *C. scovillei* 为接种菌源,对1 015份地方种质资源进行鉴定,共筛选出 81 份抗病种质资源,占比 7.98%。黄任中等^[85]以重庆优势炭疽菌 *C. siamense* 为接种菌源,利用成熟果实针刺法从 146 份加工型辣椒种质资源中获得 5 份抗病种质资源。吴庆丽等^[86]以从成都分离的 *C. siamense* 为接种菌源,通过青熟果与红熟果针刺接种,从 23 份辣椒种质资源中筛选出 9 份抗病种质资源。张国芝等^[87]以 *C. scovillei* 为接种菌源,对 60 份辣椒种质资源进行抗病性鉴定,获得 4 份抗病种质资源。张世才等^[88]从 256 份加工型辣椒种质资源中筛选出 3 份高抗种质资源和 8 份抗病种质资源。彭泽等^[89]利用果实离体喷雾法从 38 份辣椒种质资源中筛选出 3 份抗 *C. siamense* 的种质资源。张丽娜等^[61]对 128 份耐盐辣椒

种质资源接种 *C. scovillei*,筛选出 7 份高抗种质资源和 21 份抗病种质资源。而于海龙等^[90]从 98 份内蒙古地区的辣椒种质资源中未筛选出抗 *C. scovillei* 的种质资源。Wang 等^[91]从 17 份辣椒种质资源中筛选出 1 份抗 *C. truncatum* 的种质资源。戴丽等^[92]利用离体果实接种法,筛选获得 3 份抗 *C. fruticola* 的种质资源,进一步通过苗期活体接种验证了 RX22-1016 种质资源的抗病性。张红肖等^[93]利用辣椒抗炭疽病 QTL 紧密连锁标记 UN,从 318 份自交系中鉴定出 10 份携带 UN 基因的抗病种质资源。

国内外在辣椒抗炭疽病种质资源筛选方面均面临抗病遗传背景狭窄的挑战。国外研究所用的抗病种质资源主要集中于辣椒属的栽培种 *C. baccatum* 和 *C. chinense*,而从生产上广泛种植的栽培种 *C. annuum* 中筛选获得的抗病种质资源不足 5%。此外,现有抗源多表现出明显的病原专化性,对多种炭疽菌缺乏稳定的广谱抗病性。在国内,辣椒抗炭疽病种质资源的

研究呈现出明显的地域不平衡性,目前筛选出的抗病种质资源主要分布在西南产区(重庆、成都),而其他辣椒主产区的抗病种质资源则相对匮乏。同时,国内多利用病原菌 *C.siamense* 进行种质资源抗病性鉴定,难以全面评估种质资源的抗病能力。此外,关于抗辣椒炭疽病的分子遗传机制研究仍较为滞后。

3 辣椒抗炭疽病分子机制

3.1 辣椒对炭疽病的抗病性遗传规律

研究结果表明,辣椒对炭疽病的抗病性受辣椒种间遗传背景、病原菌小种专化性以及果实发育阶段的影响。不同辣椒种质资源的抗病性遗传机制存在显著差异。*C.chinense* cv. PBC932 对 *C.truncatum* 的抗病性呈现典型的阶段性遗传特征,果实青熟期抗病性由隐性单基因 *col1* 调控,红熟期抗病性则由隐性单基因 *col2* 调控^[62,71]。*C.baccatum* cv. PBC80 的抗病性呈现出显隐性交替遗传模式,青熟期抗病性由隐性单基因 *co4* 调控,红熟期抗病性则由显性单基因 *Co5* 调控^[72]。韩国辣椒品种 *C.annuum* cv. Daepoong-cho 对炭疽病的抗病性遗传规律表现为隐性单基因遗传^[73],而 *C.baccatum* cv. PBC81 对 *C.truncatum* 的抗病性则由多基因调控^[74]。红熟期,*C.chinense* cv. PR195030 对 *C.siamense* 的抗病性由多基因调控^[26],而 *C.annuum* cv. Punjab La1 对 *C.siamense* 的抗病性受显性单基因 *RCt1* 调控,该基因编码富含亮氨酸重复序列(LRR)的抗病蛋白^[76]。有研究者认为,青熟期,*C.baccatum* cv. PI594137

对 *C.scovillei* 的抗病性由显性单基因调控^[80],也有研究者认为 *C.baccatum* cv. PI594137 对 *C.scovillei* 的抗病性为多基因调控的数量性状^[69]。

综上所述,辣椒与炭疽菌互作体系表现出三重遗传特异性;不同辣椒种质资源的抗病性遗传模式存在差异;同一辣椒种质资源对不同病原菌小种的抗性反应具有特异性;同一辣椒种质资源在不同发育阶段的抗性调控机制亦不相同。因此在抗病育种中需针对目标病原菌生理小种及果实发育阶段进行精准筛选。

3.2 辣椒抗炭疽病基因定位

当前辣椒抗炭疽病基因定位研究主要依托 *C.chinense* cv. PBC932、*C.baccatum* cv. PBC80 及 *C.baccatum* cv. PBC81 三大抗病种质资源及其衍生群体,其中 *C.baccatum* cv. PBC80 和 *C.baccatum* cv. PBC81 对 *C.siamense*、*C.truncatum* 和 *C.scovillei* 等多种病原菌小种表现出稳定的广谱抗性。

辣椒抗炭疽病基因定位研究仍面临众多挑战。首先,不同研究采用的炭疽菌生理小种、果实接种时期(青熟期、转色期、红熟期)及抗性评价标准(基于病斑直径、病情指数、侵染率)缺乏统一性,导致定位结果重复性较低。其次,温度、湿度等环境因素进一步增加了表型的变异程度。并且受限于辣椒基因组解析与分子标记开发进度,已报道的 QTL 定位区间较为宽泛,迄今尚未克隆出具有育种价值的主效抗性基因。辣椒抗炭疽病相关基因和 QTL 位点如表 2 所示。

表 2 辣椒抗炭疽病相关基因和 QTL 位点

Table 2 Anthracnose resistance-related genes and QTL loci in pepper

炭疽菌	炭疽菌菌株	抗源材料	抗性鉴定指标	染色体	基因/QTL	连锁标记	参考文献
<i>C.siamense</i>	/	<i>C.chinense</i> PR195030	红熟期病斑总直径	B 组、H 组、D 组	<i>B1</i> 、 <i>B2</i> 、 <i>HI</i> 、 <i>D1</i>	<i>B1</i> 、 <i>B2</i> 、 <i>HI</i> 、 <i>D1</i>	[26]
			红熟期侵染率	B 组、H 组	<i>B1</i> 、 <i>B2</i> 、 <i>HI</i>	<i>B1</i> 、 <i>B2</i> 、 <i>HI</i>	
			红熟期果实病斑直径	B 组、H 组、D 组	<i>B1</i> 、 <i>B2</i> 、 <i>HI</i> 、 <i>D1</i>	<i>B1</i> 、 <i>B2</i> 、 <i>HI</i> 、 <i>D1</i>	
<i>C.truncatum</i>	/		红熟期果实病斑直径	B 组、G 组	<i>B1</i> 、 <i>G1</i>	<i>B1</i> 、 <i>G1</i>	
<i>C.scovillei</i>	KSCa-1	<i>C.baccatum</i> PBC81	红熟期真实病斑直径	12	<i>CaRI2.1</i> 、 <i>CaRI2.2</i>	<i>EtagMcag11</i> ~ <i>EtecMcga05</i> 、 <i>EtagMcgc04d</i> ~ <i>EataMcgc01</i>	[74]
			青熟期真实病斑直径	12	<i>CaRI2.2</i>	<i>EtagMcgc04d</i> ~ <i>EataMcgc01</i>	
			红熟期发病率	C	<i>CcRC</i>	<i>EaacMcgc02</i> ~ <i>EaatMcgc07</i>	
			青熟期发病率	9	<i>CcR9</i>	<i>HpmsE143</i> ~ <i>EigtMcgt03</i>	
<i>C.truncatum</i>	ThSCc-1		红熟期真实病斑直径	9	<i>CcR9</i>	<i>HpmsE143</i> ~ <i>EigtMcgt03</i>	
			红熟期病斑总直径	9	<i>CcR9</i>	<i>EigtMcgt03</i> ~ <i>EtagMcgc10</i>	
<i>C.scovillei</i>	KSCa-1	<i>C.baccatum</i> PBC81	青熟期和红熟期病斑总直径	12	<i>CaRI2.2</i>	<i>CaRI2.2MI-CAPS</i>	[94]
<i>C.truncatum</i>	ThSCc-1			9	<i>CcR9</i>	<i>CcR9MI-SCAR</i>	

续表2 Continued2

炭疽菌	炭疽菌菌株	抗源材料	抗性鉴定指标	染色体	基因/QTL	连锁标记	参考文献
			青熟期病斑总直径	P3、P5、P7、P10、P12	<i>AnRGO3</i> 、 <i>AnRGO5</i> 、 <i>AnRGO7</i> 、 <i>AnRGO10</i> 、 <i>AnRGO12</i>	<i>ES382~HpmsE126</i> 、 <i>InDel-HpmsE116</i> 、 <i>HpmsE057~Gpms161</i> 、 <i>Gp20068~C2At4g03400</i>	
<i>C.scovillei</i>	Ca	<i>C.chinense</i> PBC932	青熟期真实病斑直径	P5	<i>AnRGT5</i>	<i>InDel-HpmsE116</i>	[95]
			青熟期发病率	P5、P10、P12	<i>AnRGD5</i> 、 <i>AnRGD10</i> 、 <i>AnRGD12</i>	<i>InDel-HpmsE116</i> 、 <i>Gp20068~C2At4g03400</i> 、 <i>ES118~ES181</i>	
			红熟期病斑总直径	P5	<i>AnRRO5</i>	<i>InDel-HpmsE116</i>	
			红熟期真实病斑直径	P5	<i>AnRRT5</i>	<i>InDel-HpmsE116</i>	
			红熟期发病率	P5	<i>AnRRD5</i>	<i>InDel-HpmsE116</i>	
<i>C.truncatum</i>	158ci	<i>C.chinense</i> PBC932	青熟期病情等级	2	<i>RA932g</i>	<i>CAP_T39318_0_1_1042~CAP_T22290_0_1_429</i>	[96]
			红熟期病情等级	2	<i>RA932r</i>	<i>CAP_T39318_0_1_1042~CAP_T22290_0_1_429</i>	
	PCa2(Ca313)		红熟期病情等级	4	<i>RA80rP2</i>	<i>BACSNP-4-63~BACSNP-4-60</i>	
<i>C.scovillei</i>	PCa3 (CaMJ5)	<i>C.baccatum</i> PBC80	红熟期病情等级	4	<i>RA80rP3.1</i>	<i>BACSNP-4-63~BACSNP-4-60</i>	
				12	<i>RA80rP3.2</i>	<i>BACSNP-12-61~BACSNP-12-58</i>	
	PCa3 (CaMJ5)		高压喷洒下红熟期病情等级	4	<i>RA80rHP1</i>	<i>BACSNP-4-63~BACSNP-4-60</i>	
				9	<i>RA80rHP2</i>	<i>BACSNP-3-84~BACSNP-3-87</i>	
<i>C.scovillei</i>	Ca153	<i>C.annuum</i> P _{R1} (PBC932 衍生系)	青熟期平均病斑直径	2	<i>co1</i>	<i>SCAR-Indel(100 bp)</i>	[63]
		<i>C.annuum</i> P _{R2} (PBC80 衍生系)	青熟期平均病斑直径		未明确	<i>SSR-HpmsE032(231 bp)</i>	
<i>C.scovillei</i>	Coll-153	<i>C.chinense</i> PBC932	青熟期平均病斑直径	5	<i>AnRGO5</i>	<i>P5L-P-81~P5L-P-137</i>	[97]
<i>C.truncatum</i>	MTCC-3414	<i>C.annuum</i> Punjab Lal	红熟期病情等级		<i>Rc1</i>	<i>CtR-431~CtR-594</i>	[98]
<i>C.scovillei</i>	Ca	<i>C.chinense</i> PBC932	青熟期真实病斑直径	5	<i>AnRGO5</i>	<i>P5in-2266-404~P5in-2268-978</i>	[99]
<i>C.scovillei</i>	MJ5	<i>C.baccatum</i> PBC80	红熟期病斑面积占比率(%)	4	<i>RA80f6_r1</i>	<i>SNP305~SNP331</i>	[100]
				4	<i>RA80rP3.1</i>	<i>BACSNP-4-63/BACSNP-4-60</i>	
			青熟期病斑面积占比率(%)	8	<i>RA80f6_g1</i>	<i>SNP541/SNP571</i>	
				3	<i>RA80f6_g2</i>	<i>SNP228/SNP218</i>	
<i>C.scovillei</i>	/	<i>C.baccatum</i> PBC81	青熟期病情指数占比	4	<i>ARG_4a</i>	<i>chr4_161.7</i>	[101]
				4	<i>ARG_4b</i>	<i>chr4_207.43~chr4_196.86</i>	
			红熟期病情指数占比	12	<i>ARG_12</i>	<i>chr12_39.89、chr12_36.95、chr12_219.56</i>	
				11	<i>ARR_11</i>	<i>chr11_234.14~chr11_232.44</i>	
<i>C.scovillei</i>	coll-153	<i>C.chinense</i> PBC932	红熟期实际病斑直径	1	<i>AnT1.1</i>	<i>S01_269452010~S01_269452873</i>	[102]
				4	<i>AnT4.1</i>	<i>S04_181119266~S04_182900037</i>	
				5	<i>AnT5.1</i>	<i>S05_23094798~S05_23095680</i>	
				6	<i>AnT6.1</i>	<i>S06_183956953~S06_201925771</i>	
				10	<i>AnT10.1</i>	<i>S10_63817504~S10_63852540</i>	
				11	<i>AnT11.1</i>	<i>S11_175566252~S11_175569641</i>	
			红熟期病斑总直径	4	<i>AnO4.1</i>	<i>S04_181119266~S04_182900037</i>	
				5	<i>AnO5.1</i>	<i>S05_22557109~S05_23095680</i>	
				6	<i>AnO6.1</i>	<i>S06_183956953~S06_201925771</i>	
				8	<i>AnO8.1</i>	<i>S08_79854152~S08_79854177</i>	
				10	<i>AnO10.1</i>	<i>S10_63817504~S10_63852540</i>	
<i>C.scovillei</i>	SXBJ23	<i>C.annuum</i> cv. R24	红熟期病斑总直径	1	<i>qAR1.1</i>	<i>01g282~01g256</i>	[59]
				1	<i>qAR1.2</i>	<i>01g134~01g063</i>	
				2	<i>qAR2.1</i>	<i>02g028~02g007</i>	
				9	<i>qAR9.1</i>	<i>09g025~09g070</i>	
<i>C.scovillei</i>	UEL8.1U	<i>C.annuum</i> cv. UENF 1381	青熟期病情指数占比	1	<i>QTL1</i>	<i>AFLP_45</i>	[103]
				2	<i>QTL2</i>	<i>AFLP_17</i>	

续表2 Continued2

炭疽菌	炭疽菌株	抗源材料	抗性鉴定指标	染色体	基因/QTL	连锁标记	参考文献
				3	<i>QTL3</i>	<i>AFLP 108</i>	
				5	<i>QTL4</i>	<i>AFLP 106</i>	
				9	<i>QTL5</i>	<i>AFLP 111</i>	
				11	<i>QTL6</i>	<i>ISSR 1</i>	
<i>C.truncatum</i>	/	<i>C.annuum</i> PPTC26-3-1-1-1-1-1	果实转色期发病率	10	<i>CaRI0.1</i>	<i>T482</i>	[104]

辣椒果实在青熟期、转色期、红熟期表现出迥异的抗病性遗传机制,表明不同时期存在不同的抗病基因与病原菌互作^[62, 67]。关于果实发育与抗病性的研究发现,在辣椒青熟期,其果实角质层结构更为完整,不易被病原菌穿透,因而炭疽病感染率低于红熟期^[76];在 *C.siamense* 侵染早期,辣椒 *PepCYP* 基因表达量升高可有效抑制病原菌侵入^[105]。也有研究表明,红熟期辣椒对炭疽病的抗病性更强,这是因为在该阶段酯酶基因 *PepEST* 表达量较高,能够通过抑制真菌附着胞的形成增强辣椒抗病性^[62, 106]。

在分子机制层面,反向遗传学研究逐步揭示了辣椒抗炭疽病的调控网络。全基因组表达谱分析结果表明, *C.truncatum* 侵染后, *CaZF* 家族的 18 个成员基因表达量差异显著^[107]。利用 CRISPR/Cas9 技术敲除 *CaERF28* 基因,可显著增强辣椒对 *C.truncatum* 的抗性^[108]。转录组研究表明,水杨酸、茉莉酸和乙烯信号通路、苯丙素代谢途径及相关转录因子 (*ARR-B*、*AP2-EREBP*、*bHLH*、*WRKY*、*NAC*) 在辣椒对 *C.truncatum* 响应中形成级联调控网络,其中 *WRKY* 和 *NAC* 家族成员通过正向调控增强辣椒抗病能力^[83]。在 *C.scovillei* 侵染过程中,通过比较高抗种质资源 R24 与易感种质资源 R25,筛选出 7 个表达量存在差异的 *CaWRKY* 基因,其中 *CaWRKY20* 和 *CaWRKY50* 通过抑制活性氧暴发负调控辣椒抗病能力^[59]。

3.3 辣椒抗炭疽病相关代谢物与酶活性调控

代谢组学研究结果揭示了辣椒响应炭疽病侵染的复杂生化调控网络。研究结果表明,炭疽病菌侵染后,红熟期辣椒果实中辣椒素类物质、特定酚类化合物等植物抗毒素积累,其生物合成受萜类代谢途径调控^[109-110]。 *C.siamense* 能够诱导辣椒 5-马兜铃烯合酶 (*EAS*) 基因的表达,从而促进辣椒

素的生物合成^[110]。然而,也有研究者指出,辣椒素含量与辣椒对炭疽菌抗性无显著相关性,而丁二醇、果糖及酚类物质等在果实成熟过程中特异性积累的代谢物与病程发展密切相关^[111]。酶活性分析结果表明,多酚氧化酶 (*PPO*) 和过氧化物酶 (*POD*) 活性升高是甜椒应对炭疽菌侵染的重要防御反应^[112]。抗病与感病辣椒种质在接种后呈现阶段特异性的酶活响应模式,抗病辣椒种质在青熟期通过显著增强超氧化物歧化酶 (*SOD*) 和过氧化物酶 (*POD*) 活性构建防御屏障,而感病辣椒种质仅在红熟期出现微弱的响应。炭疽菌侵染后,抗感辣椒种质中抗坏血酸过氧化物酶 (*APX*) 活性显著升高,但过氧化氢酶 (*CAT*) 活性未受到影响^[111]。

非生物诱导处理能够激活苯丙烷代谢通路,显著提高酚类物质含量及苯丙氨酸解氨酶 (*PAL*)、过氧化物酶 (*POX*) 活性,从而增强植物的系统抗病性^[113]。靶向代谢组学分析结果表明, *C.siamense* 侵染后,辣椒抗病种质中咖啡酸和绿原酸特异性积累,其中 *N*-咖啡酰腐胺和咖啡酰-*O*-己糖苷为关键抗病代谢物^[67, 114]。此外,辣椒果实中丁烷-2,3-二醇含量与抗病性显著相关,且红熟期辣椒丁烷-2,3-二醇含量显著高于青熟期^[115]。微生物诱导剂可通过激活辣椒系统性防御反应增强抗病能力。根瘤芽孢杆菌 (*Bacillus rhizobium*) 处理可协同提高辣椒苯丙氨酸解氨酶 (*PAL*)、过氧化物酶 (*POD*)、多酚氧化酶 (*PPO*)、脂氧合酶 (*LOX*) 及几丁质酶 (*CHI*) 活性,从而降低炭疽病发病率^[116]。利用木霉属真菌对种子进行预处理,可通过促进酚类化合物的生物合成,增强防御酶 (*PAL*、*POD*、*PPO*) 和抗氧化酶 (*SOD*、*APX*) 活性,抑制病斑扩展并减少活性氧 (*ROS*) 积累^[64]。

综上所述,代谢物差异与酶活性的精准调控

是辣椒应对炭疽菌侵染的重要生化策略,且非生物诱导和微生物诱导可通过激活多条防御通路协同增强辣椒的抗病能力。

4 辣椒抗炭疽病研究展望

辣椒抗炭疽病研究仍面临多重技术瓶颈:抗病种质资源遗传背景狭窄,衍生群体遗传多样性低,种间抗性遗传机制解析不够深入,尤其是对 *C. annuum* 栽培种中抗性基因的挖掘较为滞后;不同研究所采用的炭疽菌生理小种,果实接种时期及抗性评价体系缺乏统一标准,导致试验结果重复性较低;受限于辣椒基因组解析水平和分子标记开发滞后,辣椒抗炭疽病相关数量性状基因座(QTL)的定位精度有限,且缺乏多组学的联合解析,导致抗性基因克隆、功能验证与相关代谢通路研究之间尚未形成有效衔接。

抗炭疽病研究的滞后性直接制约了辣椒抗炭疽病育种的技术突破,主要体现在以下方面:现有抗病品种多依赖单基因抗性,难以应对病原菌群体遗传多样性及致病性分化,且多基因聚合育种存在标记筛选效率低、遗传累赘难以清除等技术瓶颈;高抗材料普遍存在坐果率低、果实小、品质差等农艺性状缺陷,抗病性与农艺性状的协同改良处于起步阶段,高抗炭疽病材料无法直接用于辣椒抗病育种;病原菌群体遗传结构的动态监测体系尚未健全,对部分次要病原菌的小种分化特征缺乏系统研究,导致生产中对病害发生难以做出及时有效的应对。

未来应重点在以下方向寻求突破:整合转录组、代谢组及全基因组重测序数据,挖掘调控广谱抗炭疽病的关键基因,构建基于 SNP 的高密度遗传图谱,建立高效的多基因聚合育种技术体系;建立覆盖主要辣椒产区的病原菌种群动态监测网络,利用效应蛋白组学解析抗性基因与无毒基因间的互作机制,开发基于 KASP 标记的毒性小种快速鉴定技术;利用 CRISPR/Cas9 技术定向编辑抗炭疽病关键位点,同步改良单果重、果实数量、果实品质等农艺性状;创新“多基因抗病品种+生物防治菌剂+精准施药”协同防治模式,结合组学手段系统解析诱导辣椒抗炭疽病的分子机制,优化微生物-化学药剂协同增效方案,减少化学农药使用量。

上述关键技术的突破,将为辣椒抗炭疽病育种

与绿色防治提供系统性技术支撑,有力推动辣椒产业的可持续发展。

参考文献:

- [1] 邹学校,朱凡. 辣椒的起源、进化与栽培历史[J]. 园艺学报, 2022, 49(6): 1371-1381.
- [2] 王立浩,张宝玺,张正海,等. “十三五”我国辣椒育种研究进展、产业现状及展望[J]. 中国蔬菜, 2021(2): 21-29.
- [3] HYDE K D, CAI L, MCKENZIE E H C, et al. *Colletotrichum*: a catalogue of confusion[J]. Fungal Diversity, 2009, 39(1): 1-17.
- [4] O'CONNELL R J, THON M R, HACQUARD S, et al. Lifestyle transitions in plant pathogenic *Colletotrichum* fungi deciphered by genome and transcriptome analyses[J]. Nature Genetics, 2012, 44(9): 1060-1065.
- [5] 周黛媛,张正海,曹亚从,等. 辣椒抗炭疽病遗传育种研究进展[J]. 中国蔬菜, 2022(2): 17-24.
- [6] MONGKOLPORN O, TAYLOR P W J. Chili anthracnose; *Colletotrichum* taxonomy and pathogenicity[J]. Plant Pathology, 2018, 67(6): 1255-1263.
- [7] SREENIVASAPRASAD S, BROWN A E, MILLS P R. DNA sequence variation and interrelationships among *Colletotrichum* species causing strawberry anthracnose[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 1992, 41(4): 265-281.
- [8] MILLS P R, HODSON A, BROWN A E. Molecular differentiation of *Colletotrichum gloeosporioides* isolates infecting tropical fruits[J]. Brazilian Archives of Biology and Technology, 1992, 54(6): 1099-1108.
- [9] CAI L, HYDE K D, TAYLOR P W J, et al. A polyphasic approach for studying *Colletotrichum*[J]. Fungal Diversity, 2009, 39(1): 183-204.
- [10] CANNON P F, DAMM U, JOHNSTON P R, et al. *Colletotrichum*: current status and future directions[J]. Studies in Mycology, 2012, 73(1): 181-213.
- [11] MARIN-FELIX Y, GROENEWALD J Z, CAI L, et al. Genera of phytopathogenic fungi: GOPHY1[J]. Studies in Mycology, 2017, 86: 99-216.
- [12] THAN P P, JEEWON R, HYDE K D, et al. Characterization and pathogenicity of *Colletotrichum* species associated with anthracnose on chilli (*Capsicum* spp.) in Thailand[J]. Plant Pathology, 2008, 57(3): 562-572.
- [13] MONTRI P, TAYLOR P W J, MONGKOLPORN O. Pathotypes of *Colletotrichum capsici*, the causal agent of chili anthracnose, in Thailand[J]. Plant Disease, 2009, 93(1): 17-20.
- [14] MONGKOLPORN O, MONTRI P, SUPAKAEW T, et al. Differential reactions on mature green and ripe chili fruit infected by three *Colletotrichum* spp. [J]. Plant Disease, 2010, 94(3): 306-310.
- [15] DAMM U, WOUDEBERG J H C, CANNON P F, et al. *Colletotrichum* species with curved conidia from herbaceous hosts[J].

- Fungal Diversity, 2009, 39: 45-87.
- [16] RANATHUNGE N P, MONGKOLPORN O, FORD R, et al. *Colletotrichum truncatum* pathosystem on *Capsicum* spp.: infection, colonization and defence mechanisms[J]. Australasian Plant Pathology, 2012, 41: 463-473.
- [17] DAMM U, CANNON P F, CROUS P W. *Colletotrichum*: complex species or species complexes? [M]. Utrecht: CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 2012.
- [18] DE SILVA D D, ADES P K, CROUS P W, et al. *Colletotrichum* species associated with chili anthracnose in Australia[J]. Plant Pathology, 2017, 66(2): 254-267.
- [19] DE ARAUJO M S B, SUDRÉ C P, DA SILVA ALENCAR A A, et al. The state-of-the-art in the genetics of resistance to the *Colletotrichum* species complex in *Capsicum*[J]. Revisao Anual de Patologia de Plantas, 2023, 29: 7-34.
- [20] NISA A U N, WANI A H, MALIK W S, et al. A new report of *Colletotrichum jasmiginum*, an anthracnose rot causing pathogen to *Capsicum annuum* in Kashmir valley, India[J]. Journal of Mycopathological Research, 2023, 61(4): 587-591.
- [21] SHARMA G, MAYMON M, ELAZAR M, et al. First report of *Colletotrichum aenigma* and *C. perseae* causing anthracnose disease on *Capsicum annuum* in Israel[J]. Crop Protection, 2022, 152: 105853.
- [22] ZHANG Y Y, ZHU Z S, XU Y T, et al. First report of *Colletotrichum jiangxiense* causing anthracnose on chili in Yunnan Province, China[J]. Plant Disease, 2023, 107(2): 568.
- [23] DE OLIVEIRA C V S, MATOS K S, ALBUQUERQUE D M C, et al. Identification of *Colletotrichum* isolates from *Capsicum chinense* in Amazon[J]. Genetics and Molecular Research, 2017, 16(2): 16029601.
- [24] DIAO Y Z, ZHANG C, LIU F, et al. *Colletotrichum* species causing anthracnose disease of chili in China[J]. Persoonia-Molecular Phylogeny Evolution of Fungi, 2017, 38(1): 20-37.
- [25] SHARMA G, PINNAKA A K, SHENOY B D, et al. Infra-specific diversity of *Colletotrichum truncatum* associated with chilli anthracnose in India based on microsatellite marker analysis[J]. Archives of Phytopathology Plant Protection, 2014, 47(20): 2509-2523.
- [26] VOORRIPS R E, FINKERS R, SANJAYA L, et al. QTL mapping of anthracnose (*Colletotrichum* spp.) resistance in a cross between *Capsicum annuum* and *C. chinense*[J]. Theoretical Applied Genetics, 2004, 109: 1275-1282.
- [27] KIM K D, OH B J, YANG J M. Differential interactions of a *Colletotrichum gloeosporioides* isolate with green and red pepper fruits[J]. Phytoparasitica, 1999, 27: 97-106.
- [28] NOOR N M, ZAKARIA L. Identification and characterization of *Colletotrichum* spp. associated with chili anthracnose in peninsular Malaysia[J]. European Journal of Plant Pathology, 2018, 151: 961-973.
- [29] HARP T L, PERNEZNY K, IVEY M L L, et al. The etiology of recent pepper anthracnose outbreaks in Florida[J]. Crop Protection, 2008, 27(10): 1380-1384.
- [30] KIM K H, YOON J B, PARK H G, et al. Structural modifications and programmed cell death of chili pepper fruit related to resistance responses to *Colletotrichum gloeosporioides* infection[J]. Phytopathology, 2004, 94(12): 1295-1304.
- [31] THAN P P, PRIHASTUTI H, PHOULIVONG S, et al. Chilli anthracnose disease caused by *Colletotrichum* species[J]. Journal of Zhejiang University Science B, 2008, 9: 764-778.
- [32] SILVA S A M, RODRIGUES R, GONCALVES L S A, et al. Resistance in *Capsicum* spp. to anthracnose affected by different stages of fruit development during pre-and post-harvest[J]. Tropical Plant Pathology, 2014, 39: 335-341.
- [33] ALMEIDA L B, MATOS K S, ASSIS L A G, et al. First report of anthracnose of *Capsicum chinense* in Brazil caused by *Colletotrichum brevisporum*[J]. Plant Disease, 2017, 101(6): 1035.
- [34] RIDZUAN R, RAFII M Y, ISMAIL S I, et al. Breeding for anthracnose disease resistance in chili: progress and prospects[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(10): 3122.
- [35] 易 兰. 辣椒炭疽病原菌的分离鉴定和辣椒抗炭疽病材料的筛选[D]. 成都: 四川农业大学, 2019.
- [36] DE SILVA D D, CROUS P W, ADES P K, et al. Life styles of *Colletotrichum* species and implications for plant biosecurity[J]. Fungal Biology Reviews, 2017, 31(3): 155-168.
- [37] GOMES S, BACELAR E, MARTINS-LOPES P, et al. Infection process of olive fruits by *Colletotrichum acutatum* and the protective role of the cuticle and epidermis[J]. Journal of Agricultural Science, 2012, 4(2): 101-110.
- [38] AUYONG A S M, FORD R, TAYLOR P W J, et al. The role of cutinase and its impact on the pathogenicity of *Colletotrichum truncatum*[J]. Plant Pathology & Microbiology, 2015, 6(3): 1000259.
- [39] AUYONG A S M, FORD R, TAYLOR P W J. Genetic transformation of *Colletotrichum truncatum* associated with anthracnose disease of chili by random insertional mutagenesis[J]. Journal of Basic Microbiology, 2012, 52(4): 372-382.
- [40] 毛晓瑞, 吴 飞, 刘亚琴. 辣椒炭疽病的发病原因及综合防治对策[J]. 河南农业, 2020(19): 43-44.
- [41] 姚攸世, 汤春忠. 江苏金湖县辣椒炭疽病发病原因及综合防治措施[J]. 农业工程技术, 2021, 41(29): 42-44.
- [42] 陈凌敏, 孙新纹. 16%吡唑醚菌酯·二氰蒽醌悬浮剂防治辣椒炭疽病田间药效试验[J]. 农业科技与信息, 2018(5): 10-11.
- [43] 高杨杨, 禾丽菲, 李北兴, 等. 山东省辣椒炭疽病原菌的鉴定及高效防治药剂的筛选[J]. 中国农业科学, 2017, 50(8): 1452-1464.
- [44] 王 妮, 尹显慧, 彭丽娟, 等. 辣椒炭疽病原鉴定及其杀菌剂毒力测定[J]. 植物保护, 2019, 45(4): 216-223.
- [45] 张河庆, 宋占峰, 韩 帅, 等. 四川辣椒炭疽病原菌鉴定及防治药剂筛选研究[J]. 中国蔬菜, 2024(4): 93-99.
- [46] 王培先, 李正男, 张 磊, 等. 辣椒种质抗炭疽病水平鉴定及炭疽病菌药剂敏感性分析[J]. 北方园艺, 2022(21): 1-8.
- [47] 王爱萍, 席淑文, 张国福, 等. 苯并烯氟菌唑对尖孢炭疽菌的毒

- 力及对其所致辣椒炭疽病的防效[J]. 植物保护学报, 2023, 50(3): 830-838.
- [48] KIM J D, JEON B J, HAN J W, et al. Evaluation of the endophytic nature of *Bacillus amyloliquefaciens* strain GYL4 and its efficacy in the control of anthracnose[J]. Pest Management Science, 2016, 72(8): 1529-1536.
- [49] 李叶彤. 辣椒胶孢炭疽菌生物学特性及其拮抗木霉菌筛选[D]. 长春: 吉林农业大学, 2023.
- [50] THANH T L, CONG V K, SANGPUEAK R, et al. Efficacy of *Bacillus subtilis* for controlling anthracnose in chilli[J]. Agriculture and Natural Resources, 2023, 57(2): 223-232.
- [51] 谢慧, 刘安, 陈亮, 等. 辐射诱变贝莱斯芽孢杆菌及其对辣椒炭疽病抑菌效果[J]. 辐射研究与辐射工艺学报, 2023, 41(3): 93-103.
- [52] 宁俊琪. 辣椒内生细菌 LY7 与咪鲜胺协同防治辣椒炭疽病研究[D]. 晋中: 山西农业大学, 2022.
- [53] PUTRA F, CARSONO N, WIDIANTINI F, et al. Breeding methods for anthracnose resistant chili pepper in the last decade: a review[J]. Agrosainstek Jurnal Ilmu Dan Teknologi Pertanian, 2024, 8(2): 76-90.
- [54] 卢鉴植, 刘建华, 巩振辉. 辣椒炭疽病苗期抗病性鉴定方法研究[J]. 江苏农业科学, 1992(5): 42-44.
- [55] 巩振辉, 王鸣, 周新民, 等. 辣椒炭疽病病原菌及致病力差异[J]. 北方园艺, 1992(1): 4-7.
- [56] 林清, 吕中华, 黄任中, 等. 辣椒炭疽病抗性鉴定方法研究[J]. 西南农业学报, 2006, 19(6): 1071-1073.
- [57] 毛爱军, 胡洽, 耿三省. 辣椒炭疽病抗病性鉴定技术及利用[J]. 华北农学报, 2004, 19(2): 87-91.
- [58] 郑婉婉, 赵建荣, 程春园, 等. 辣椒种质资源炭疽病抗性鉴定与遗传分析[J]. 中国蔬菜, 2024(5): 59-68.
- [59] 李洋. 辣椒 CaWRKY20 和 CaWRKY50 响应炭疽菌侵染的机理研究及抗炭疽病 QTLs 定位[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.
- [60] LI Y, MA X, GAI W X, et al. First report of *Colletotrichum gloeosporioides* causing anthracnose on pepper in Shaanxi province, China[J]. Plant Disease, 2021, 105(8): 2242.
- [61] 张丽娜, 梅燚, 王薇薇, 等. 苏北沿海保护地耐盐碱辣椒品系(种)对炭疽病的果期抗性评价[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(13): 121-127.
- [62] MAHASUK P, KHUMPENG N, WASEE S, et al. Inheritance of resistance to anthracnose (*Colletotrichum capsici*) at seedling and fruiting stages in chili pepper (*Capsicum* spp.)[J]. Plant Breeding, 2009, 128(6): 701-706.
- [63] SUWOR P, SANITCHON J, THUMMABENJAPONE P, et al. Inheritance analysis of anthracnose resistance and marker-assisted selection in introgression populations of chili (*Capsicum annuum* L.)[J]. Scientia Horticulturae, 2017, 220: 20-26.
- [64] CHEEMA D S, SINGH D P, RAWAL R D, et al. Inheritance of resistance to anthracnose disease in chilli[J]. Vegetable Science, 1986, 13(2): 223-229.
- [65] KIM B S, PARK K S, LEE W S. Search for resistance to two *Colletotrichum* species in pepper (*Capsicum* spp.)[J]. Journal of Korean Society and Horticultural Science, 1987, 28: 207-213.
- [66] MISHRA R, ROUT E, JOSHI R K. Identification of resistant sources against anthracnose disease caused by *Colletotrichum truncatum* and *Colletotrichum gloeosporioides* in *Capsicum annuum* L.[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2019, 89: 517-524.
- [67] BABA V Y, CONSTANTINO L V, IVAMOTO S T, et al. *Capsicum-Colletotrichum* interaction: identification of resistance sources and quantification of secondary metabolites in unripe and ripe fruits in response to anthracnose infection[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 246: 469-477.
- [68] MARACAHIPES Á C, VISCOVINI K K C G, DA SILVA ANNUNCIATTO E, et al. Genetic diversity of the germplasm active bank of *Capsicum* of UNEMAT based on components resistant to the fungus *Colletotrichum gloeosporioides*[J]. Australian Journal of Crop Science, 2016, 10(7): 940-948.
- [69] RO N, HAILE M, HUR O, et al. Genome-wide association study of resistance to anthracnose in pepper (*Capsicum chinense*) germplasm[J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 389.
- [70] PURIPUNYAVANICH V, NAN T N, SUWAN N, et al. Breeding for anthracnose disease resistance in chili pepper (*Capsicum annum* L.) using Gamma irradiation[J]. Trends in Sciences, 2024, 21(8): 7709-7709.
- [71] PAKDEEVARAPORN P, WASEE S, TAYLOR P W J, et al. Inheritance of resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum capsici* in *Capsicum*[J]. Plant Breeding, 2005, 124(2): 206-208.
- [72] MAHASUK P, TAYLOR P W J, MONGKOLPORN O. Identification of two new genes conferring resistance to *Colletotrichum acutatum* in *Capsicum baccatum*[J]. Phytopathology, 2009, 99(9): 1100-1104.
- [73] KIM S H, YOON J B, DO J W, et al. A major recessive gene associated with anthracnose resistance to *Colletotrichum capsici* in chili pepper (*Capsicum annum* L.)[J]. Breeding Science, 2008, 58(2): 137-141.
- [74] LEE J, HONG J H, DO J W, et al. Identification of QTLs for resistance to anthracnose to two *Colletotrichum* species in pepper[J]. Journal of Crop Science and Biotechnology, 2010, 13: 227-233.
- [75] GARG R, KUMAR S, KUMAR R, et al. Novel source of resistance and differential reactions on chilli fruit infected by *Colletotrichum capsici*[J]. Australasian Plant Pathology, 2013, 42: 227-233.
- [76] GIACOMIN R M, RUAS C F, MOREIRA A F P, et al. Inheritance of anthracnose resistance (*Colletotrichum scovillei*) in ripe and unripe *Capsicum annum* fruits[J]. Journal of Phytopathology, 2020, 168(3): 184-192.
- [77] DWIVEDI N, TIRKEY D S, KATOCH S, et al. Evaluation of resistance against anthracnose (*Colletotrichum capsici* and *C. gloeosporioides*) in chilli landraces collected from the northeastern region of India[J]. Plant Genetic Resources, 2021, 19(6): 538-544.

- [78] RAHMAN M S, AKANDA A M. A major recessive gene associated with anthracnose (*Colletotrichum capsici*) resistance in chilli pepper[J]. *Annals of Agricultural Sciences*, 2022, 7(4): 1121-1124.
- [79] BAL S, KARAK C, MANDAL A K, et al. Breeding chili pepper for simultaneous improvement in leaf curl virus and anthracnose disease tolerance and commercially important traits[J]. *International Journal of Vegetable Science*, 2024, 30(1): 91-109.
- [80] KIM S H, YOON J B, PARK H G. Inheritance of anthracnose resistance in a new genetic resource, *Capsicum baccatum* PI594137 [J]. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 2008, 11(1): 13-16.
- [81] DE ALMEIDA C L P, SANTOS BENTO C D, SUDRÉ C P, et al. Genotype-Ideotype distance index and multivariate analysis to select sources of anthracnose resistance in *Capsicum* spp.[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2020, 156(1): 223-236.
- [82] LY V A, TRUONG T P T, NGUYEN T H. Application of anthracnose resistance-associated molecular markers in the detection of resistant chili pepper cultivars in Vietnam[J]. *Science and Technology Development Journal*, 2020, 23(3): 581-589.
- [83] RO N Y, SEBASTIN R, HUR O S, et al. Evaluation of anthracnose resistance in pepper (*Capsicum* spp.) genetic resources[J]. *Horticulturae*, 2021, 7(11): 460-475.
- [84] 刘建华, 杨玉珍, 邹学校, 等. 辣(甜)椒种质资源苗期对炭疽病的抗性鉴定[J]. *陕西农业科学*, 1991(4): 11-13.
- [85] 黄任中, 吕中华, 林清, 等. 加工型辣椒抗炭疽病材料筛选初报[J]. *辣椒杂志*, 2005(1): 17-19.
- [86] 吴庆丽, 秦刚. 辣椒炭疽病抗性资源筛选[J]. *湖北农业科学*, 2013, 52(5): 1084-1089.
- [87] 张国芝, 赵霞, 杨海艳, 等. 四川辣椒炭疽病菌鉴定及育种材料抗性筛选[J]. *西南农业学报*, 2013, 26(3): 1026-1029.
- [88] 张世才, 李怡斐, 王春萍, 等. 加工型辣椒抗炭疽病材料的筛选[C]//中国园艺学会. 中国园艺学会 2018 年学术年会论文摘要集. 青岛: 中国园艺学会, 2018.
- [89] 彭泽, 胡明文, 廖芳芳, 等. 辣椒抗炭疽病品种(材料)筛选及鉴定[J]. *辣椒杂志*, 2022, 20(2): 1-5.
- [90] 于海龙, 靳远, 周黛媛, 等. 内蒙古地区辣椒种质资源抗病性鉴定与评价[J]. *中国蔬菜*, 2023(11): 69-79.
- [91] WANG Y X, CHEN B, CHENG C Y, et al. Comparative transcriptomics analysis reveals the differences in transcription between resistant and susceptible pepper (*Capsicum annuum* L.) varieties in response to anthracnose[J]. *Plants*, 2024, 13(4): 527.
- [92] 戴丽, 谢芳玲, 陈雅倩, 等. 辣椒抗炭疽病材料筛选及转录组分析[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2025, 51(1): 40-50.
- [93] 张红肖, 孟雅宁, 张哲, 等. 辣椒资源抗性基因分子标记检测[J]. *河北农业科学*, 2024, 28(6): 70-74.
- [94] LEE J, DO J W, YOON J B. Development of STS markers linked to the major QTLs for resistance to the pepper anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* and *C. capsici*[J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2011, 52: 596-601.
- [95] SUN C Y, MAO S L, ZHANG Z H, et al. Resistances to anthracnose (*Colletotrichum acutatum*) of *Capsicum* mature green and ripe fruit are controlled by a major dominant cluster of QTLs on chromosome P5[J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 181: 81-88.
- [96] MAHASUK P, STRUSS D, MONGKOLPORN O. QTLs for resistance to anthracnose identified in two *Capsicum* sources[J]. *Molecular Breeding*, 2016, 36: 1-10.
- [97] 刘议蔚. 辣椒抗炭疽病主效基因 AnRGO5 精细定位[D]. 北京: 中国农业科学院, 2017.
- [98] MISHRA R, ROUT E, MOHANTY J N, et al. Sequence-tagged site-based diagnostic markers linked to a novel anthracnose resistance gene RCt1 in chili pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *3 Biotech*, 2019, 9: 9-21.
- [99] ZHAO Y Y, LIU Y W, ZHANG Z H, et al. Fine mapping of the major anthracnose resistance QTL AnRGO₅ in *Capsicum chinense* 'PBC932' [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20: 189-196.
- [100] KETHOM W, MONGKOLPORN O. New QTLs for anthracnose resistance identified in *Capsicum baccatum* 'PBC80'-derived recombinant inbred lines[J]. *Euphytica*, 2021, 217: 128-139.
- [101] JO J, KIM G W, BACK S, et al. Exploring horticultural traits and disease resistance in *Capsicum baccatum* through segmental introgression lines[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(11): 233.
- [102] 周黛媛. 辣椒果实成熟期抗炭疽病主效 QTL AnT5.1 的定位[D]. 北京: 中国农业科学院, 2023.
- [103] DA COSTA GERONIMO I G, BIANCHI P A, DE ARAUJO M S B, et al. Resistance to anthracnose (*Colletotrichum scovillei*) in *Capsicum annuum*: inheritance, QTL identification and progenies selection to develop resistant cultivars[J]. *Functional Plant Breeding Journal*, 2024, 6: 1-20.
- [104] 李怡斐, 段敏杰, 黄任中, 等. 基于 SLAF-Seq 技术的辣椒抗炭疽病 QTL 定位分析及 SSR 分子标记开发[J]. *南方农业学报*, 2025, 56(2): 633-642.
- [105] OH B J, KO M K, KIM Y S, et al. A cytochrome P450 gene is differentially expressed in compatible and incompatible interactions between pepper (*Capsicum annuum*) and the anthracnose fungus, *Colletotrichum gloeosporioides* [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1999, 12(12): 1044-1052.
- [106] KIM Y S, LEE H H, KO M K, et al. Inhibition of fungal appressorium formation by pepper (*Capsicum annuum*) esterase[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2001, 14(1): 80-85.
- [107] SHARMA R, MAHANTY B, MISHRA R, et al. Genome wide identification and expression analysis of pepper C2H2 zinc finger transcription factors in response to anthracnose pathogen *Colletotrichum truncatum* [J]. *3 Biotech*, 2021, 11(3): 118-135.
- [108] MISHRA R, MOHANTY J N, MAHANTY B, et al. A single transcript CRISPR/Cas9 mediated mutagenesis of *CaERF28* confers anthracnose resistance in chilli pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Planta*, 2021, 254(1): 5-21.
- [109] LEE H A, KIM S, CHOI D, et al. Expansion of sesquiterpene bi-

- osynthetic gene clusters in pepper confers nonhost resistance to the Irish potato famine pathogen[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(3): 1132-1143.
- [110] PARK S, PARK A R, IM S, et al. Developmentally regulated sesquiterpene production confers resistance to *Colletotrichum gloeosporioides* in ripe pepper fruits [J]. *PLoS One*, 2014, 9(10): e109453.
- [111] PADILHA H K M, MADRUGA N A, ARANHA B C, et al. Defense responses of *Capsicum* spp. genotypes to post-harvest *Colletotrichum* sp. inoculation[J]. *Phytoparasitica*, 2019, 47: 557-573.
- [112] EDIRISINGHE M, ALI A, MAQBOOL M, et al. Chitosan controls postharvest anthracnose in bell pepper by activating defense-related enzymes[J]. *Journal of Food Science and Technology*, 2014, 51: 4078-4083.
- [113] ABHAYASHREE M S, MURALI M, AMRUTHESH K N. Abiotic elicitors mediated resistance and enhanced defense related enzymes in *Capsicum annuum* L. against anthracnose disease[J]. *Scientia Horticulturae*, 2016, 204: 172-178.
- [114] PARK S, JEONG W Y, LEE J H, et al. Determination of polyphenol levels variation in *Capsicum annuum* L. cv. Chelsea (yellow bell pepper) infected by anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*) using liquid chromatography-tandem mass spectrometry[J]. *Food Chemistry*, 2012, 130(4): 981-985.
- [115] EFFANTIN G, RIVASSEAU C, GROMOVA M, et al. Massive production of butanediol during plant infection by phytopathogenic bacteria of the genera *Dickeya* and *Pectobacterium* [J]. *Molecular Microbiology*, 2011, 82(4): 988-997.
- [116] JAYAPALA N, MALLIKARJUNAIAH N H, PUTTASWAMY H, et al. Rhizobacteria *Bacillus* spp. induce resistance against anthracnose disease in chili (*Capsicum annuum* L.) through activating host defense response[J]. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2019, 29(1): 1-9.

(责任编辑:成纾寒)