

番椒炭疽病菌及抗病基因之研究進展

龔美玲¹⁾、張惠如¹⁾

¹⁾ 行政院農業委員會種苗改良繁殖場 助理研究員(通訊作者)、副研究員

地址：426 臺中市新社區大南里興中街 6 號

電話：04-25825535

傳真：04-25814687

電子信箱：melinda@tss.gov.tw

摘要：番椒炭疽病(Anthracnose)是由多種的炭疽病菌(*Colletotrichum* spp.)所引起，主要危害番椒(*Capsicum* spp.)的果實，嚴重時會降低果實品質與市場價值，在臺灣主要普遍流行的病原菌為 *Colletotrichum actatum*。*C. actatum* 病菌會在番椒角質層中，形成特化的多分枝厚壁之構造入侵果實表皮細胞，該構造之形成受光照時間影響，而 laccase 的活性可能與該病原菌的致病毒力高低相關。目前番椒炭疽病之抗病基因研究及抗病育種使用之種原，主要以 *C. chinense* 的 PBC932 品系及 *C. baccatum* 的 PBC80 與 PBC81 品系為主，前人研究發現番椒的綠果與紅果之抗病性係由不同的抗病基因座所調控。PBC932 品系之綠果存在單一隱性或兩個互補顯性抗病基因，在紅果則另有 1~2 個隱性基因控制抗病表現。此外，抗病種原 PBC80 品系主要以一個隱性基因負責綠果期抗病性，紅果期則為一個顯性抗病基因所調控。透過種間雜交，以傳統或分子育種已成功將 PBC932 或 PBC80 品系之抗病基因導入至園藝性狀較佳之 *C. annuum* 品種。

關鍵詞：番椒(*Capsicum* spp.)、炭疽病原菌(*Colletotrichum* spp.)、抗炭疽病基因、分子標誌

前 言

番椒泛指辣椒及甜椒，是全球重要的茄科(Solanaceae)作物之一，番椒屬(*Capsicum*)包含 5 個馴化種(*C. annuum*、*C. frutescens*、*C. chinense*、*C. baccatum* 與 *C. pubescens*)及其他數個野生種，其中以 *C. annuum* 最廣為栽培(Pickersgill, 2012)。2018 年全球番椒栽培面積約 376 萬公頃，主要國家為中國、墨西哥、土耳其、印尼、印度、泰國、衣索比亞等國(FAO, 2020)。紅辣椒富含豐富的維生素

接受日期：108 年 6 月

A、C 和胡蘿蔔素，以及鉀、磷、鎂等微量元素，在烹調上具有去腥與刺激食慾的調味效果(衛生福利部食品藥物管理署, 2017)，而甜椒主要做為蔬菜食用。根據 2018 年農業統計年報，國內的番椒全年栽培面積為 2,556 公頃，總產量約 2.9 萬公噸，每公頃平均產量約為 1.1 公噸，主要產區為南投、嘉義、屏東及雲林等地。種植用番椒種子也是我國重要的進出口貿易品項，占臺灣蔬菜種子出口第五位，在茄科作物中僅次於番茄(丁等, 2016)，年出口產值達新台幣 1 千 4 百萬元以上(財政部關務署統計資料庫查詢系統, 2018)。

番椒炭疽病(Anthracnose)為真菌性病害，嚴重危害番椒果實，常造成果實損失可高達 75%(Hadden and Black, 1989; 沈等, 2011)。該病菌 *Colletotrichum* spp. 喜高溫多濕的環境，除了以種子帶菌及植物殘體作為傳染源外，病原菌之孢子還可藉由雨水噴濺，感染各發育時期之番椒果實，病徵初期為褐色小斑點，逐漸擴大成同心輪紋狀黑褐色病斑，後期病斑向下凹陷，高濕度下分生孢子堆呈粉紅色至橙紅色(圖一)(楊與余, 2012)；因此，炭疽病是影響臺灣番椒生產的主要限制因子之一。雖然目前仍以施用化學藥劑作為本病害的防治策略，但近年來國內外研究番椒抗病種原篩選與抗病自交系選育，已使得栽培抗病品種應是最根本、最有效且最便宜的防治策略。本文綜述該病菌致病過程中的侵入行為與 laccase 扮演之角色，和番椒抗性鑑定方法、抗病機制、抗病基因定位及分子標誌的應用等國內外研究現況，期能提供國內種苗產業番椒育種的參考，進而提升國內種苗產業界在國際上的競爭力。

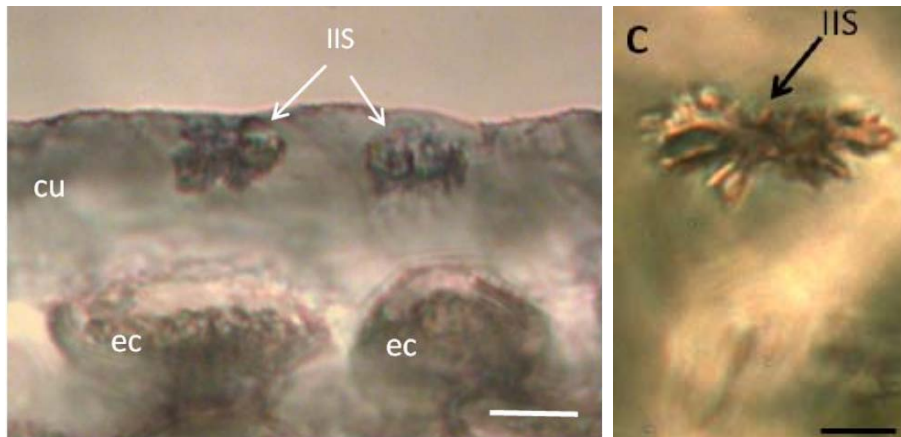
番椒炭疽病菌的侵入行為與 laccase 所扮演之角色

番椒炭疽病菌 *C. actatum* 入侵番椒果實的過程，與 *C. indemuthianum* 感染菜豆胚軸的方式類似(林, 2005)；*C. actatum* 在孢子發芽時會產生發芽管、分泌胞外物質幫助該病原菌附著於番椒果實，並在形成附著器(appressorium)後，不同於其他炭疽病菌以侵入釘(penetration peg)穿透果實角質層感染寄主之模式，*C. actatum* 會在番椒角質層中形成特化的多分枝厚壁之構造(highly branched penetration structure, HBPS)侵入至表皮細胞(陳, 2012)，此構造亦稱為內生型侵入構造(internal infection structure, IIS)(圖二)，但對於同為寄主的番茄，*C. actatum* 卻沒有產生此構造，學者推測其形成可能受番椒的角質成分及結構所誘導(廖, 2010)。



圖一、炭疽病危害番椒果實情形，上為甜椒，下為辣椒(楊與余，2012)。

Fig. 1. Anthracnose symptoms on pepper fruits. Up: sweet pepper. Down: hot pepper.



圖二、*Colletotrichum actatum* 菌株於接種 48 小時後，於番椒綠果角質層形成內生型侵入構造(IIS，或稱 HBPS)。cu=角質層(cuticle layer)；ec=表皮細胞(epidermal cell)；左圖比例尺=10 μm ；右圖比例尺=5 μm (廖，2010)。

Fig. 2. At 48 hours after inoculation, *Colletotrichum actatum* forms internal infection structure (IIS, or called highly branched penetration structure, HBPS) in cuticle layer of pepper green mature fruit. cu=cuticle layer; ec=epidermal cell; left scale=10 μm ; right scale=5 μm .

陳氏(2012)為探討炭疽病菌如何被誘導與調控 HBPS 的生成，以有機溶劑萃取出四層辣椒角質層(PC1、PC2、PC3 與 PC4)，發現 *C. actatum* 可在 PC1 與 PC2 中形成高比例的 HBPS，但無法在 PC3 與 PC4 中形成；當光照時間愈長時，HBPS 形成比例愈低，而溫度處理並不影響 HBPS 的形成；此外，HBPS 的形成亦受到細胞內的鈣離子濃度所調控。

廖氏(2010)研究 *C. actatum* 高、中、低致病毒力菌株(Coll-524、Coll-153 及 Coll-365)對番椒果實的影響，發現低致病毒力菌株 Coll-365 的附著器膨壓較低，但角質分解酶(cutinase)的活性較高。將上述三種菌株孢子懸浮液，以無傷口接種至番椒感病品種之綠果，結果顯示三種菌株的發病時間，以及在分解植物細胞壁之纖維素與果膠的能力上並沒有顯著差異。然而，三種菌株在病徵的發展過程卻有不同，高致病毒力菌株引起的病斑擴展速度較快，而低致病毒力菌株發展至一定程度即停止且沒有產孢，但對蛋白質的分解能力卻比高致病毒力菌株高。在 laccase 活性測試中，高致病毒力菌株能分解多酚化合物的能力為中低致病毒力的 3~6 倍，因此 laccase 被推測可能為 *C. actatum* 感染番椒過程中的致病毒力相關因子。炭疽病菌的附著器細胞壁必須產生不透水的黑色素層來累積膨壓及產生機械力，以穿透植物細胞壁入侵組織，而 laccase 參與了黑色素(melanin)的生合成(曾與陳，2013)，此可與廖氏(2010)的推測相呼應。

番椒對炭疽病抗性鑑定方法

番椒炭疽病病原主要來自 *Colletotrichum* 屬，在台灣普遍流行的病原菌為 *C. actatum* (Ca)，*C. gloeosporioides* (Cg)其次，*C. truncatum*(Ct) (*syn. C. capsici* (Cc))則較少(AVRDC, 2004)，病原種類可藉由聚合酶連鎖反應(polymerase chain reaction, PCR)進行鑑定(表一) (AVRDC, 2002; Widodo and Hidayat, 2018)。病原菌的接種方法及調查方式會影響後續病徵的表現與分析的結果(Kim *et al.*, 1999; Mahasuk *et al.*, 2013, 2016; Suwor *et al.*, 2016)，一般對採收下來的番椒果實進行炭疽病原菌接種的方式有三種，即一、噴霧法(spraying inoculation) (AVRDC, 1999)：由亞蔬-世界蔬菜中心(World Vegetable Center, 前身為 Asian Vegetable Research and Development Center, AVRDC)所開發，以濃度 3×10^6 conidial/ml 的孢子液均勻噴霧在果實表面，並置於 28°C 密封環境下，2~3 週後調查病斑數量；二、滴菌法(dot-marking inoculation)

(Kim *et al.*, 1999)：將 20 μ l (1×10^6 conidial/ml)孢子懸浮液滴在果實中央，置於相對濕度 100%、28°C 的黑暗環境下，接種後第 9 天調查病斑直徑等病癥；三、針刺法(pin-pricking inoculation)(Hanson *et al.*, 2001)：此方法類似微注射法(microinjection inoculation)，以 0.75 mm 的細針在果實中央刺孔，並注入 1 μ l (5×10^5 conidial/ml)孢子懸浮液，維持黑暗、25 \pm 1°C、相對溼度 100%環境下 24 小時後，相對溼度調為 95~98%，並於接種 5 天後調查每一接種病斑之直徑大小。另外，需留意滴菌法及噴霧法可能會因果實表面蠟質而影響病斑擴展，造成抗感病表現的不穩定(Kim *et al.*, 1999)。

表一、以 PCR 技術檢測 *Colletotrichum* spp. 病原菌之專一性引子(AVRDC, 2002; Widodo and Hidayat, 2018)

Table 1. The specific primers for identification of *Colletotrichum* spp. (AVRDC, 2002; Widodo and Hidayat, 2018)

Primer name	Sequence	Product size	Target pathogen
ITS4 (F)	5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'	Ta=46°C	
CaInt2 (R)	5'-GGCGCCGCCCCGTCACGGGGG-3'	490 bp	<i>C. acutatum</i>
CcInt2(R)	5'-TCTCCCCGTCGCGGGTGG-3'	450 bp	<i>C. capsici</i>
CgInt (R)	5'-GGCCTCCCGCCTCCGGGCGG-3'	460 bp	<i>C. gloeosporioides</i>

番椒對炭疽病的抗病機制

許多學者先後利用室內接種或田間表現篩選出不同的番椒果實抗炭疽病之種原品系後，指出抗病品系在綠果(成熟但尚未轉色之果實)與紅果(成熟且轉色之果實)時期可能有不同的抗病機制(Kim *et al.*, 2002; Lin *et al.*, 2007; Mahasuk *et al.*, 2009a, 2013, 2016)，例如韓國的抗病品系 *C. annuum* cv 'Nokkwang' 之紅果比綠果抗 *C. gloeosporioides* (Oh *et al.*, 1998)；PBC81 品系在 *C. baccatum* 野生種中的抗病性最高(Yoon, 2003)。亞蔬-世界蔬菜中心(1999)認為 *C. chinense* 的 AVRDC 之 PBC932 及 *C. baccatum* 的 PBC81 兩品系在綠果期具有最佳的抗炭疽病效果，可惜其園藝性狀並不受農民青睞(圖三)，但兩個品系常被用於番椒炭疽病的研究。

Mahasuk *et al.*(2009b)以不同病原分類(Pathotype)之泰國分離菌株進行接種試驗，指出 PBC80 對 *C. actatum* 及 *C. capsici* 兩病原具有較廣泛的抗病性，並以微注射接種果實後會產生免疫性過敏反應(hypersensitive reaction, HR)，而 PBC932 品系

除了在紅果期抗 *C. capsici* 菌株‘158ci’之外，無論綠果或紅果皆會被 *C. actatum* 及 *C. capsici* 兩病原所感染。廖氏(2010)以 *C. actatum* 病原接種抗病品系 PBC81 之綠果試驗中，觀察到病原菌雖然有形成內生型侵入構造(IIS，或稱 HBPS)，但沒有進一步在果實表皮細胞生長菌絲，13 天後該構造發生部分褐化。有研究報導過番椒果實角質層的厚度與產孢及病癥擴展呈負相關，以氯仿(Chloroform)浸置 3 秒處理去除果實蠟質後接種的實驗顯示，當抗病品種的角質層被破壞時，其抗病性即被打破而使病斑擴展(Manandhar *et al.*, 1995; Kim *et al.*, 1999; 林，2005)，因此抗病品系果實角質層的物化性質可能會影響炭疽病菌的發展。



圖三、番椒果實以針刺接種 5 天後的病徵表現，由左至右依序為抗病種原 PBC932、PBC80、抗病品系 0038-9155(自 PBC932 導入抗病基因)及感病品系 9955-15(林，2005)。

Fig. 3. Anthracnose symptoms on pepper fruits at 5 days after pin-pricking inoculation. From left to right: PBC932(resistant line), PBC80(resistant line), 0038-9155(resistant line derived from PBC932), and 9955-15 (susceptible line).

番椒抗病基因之定位

番椒抗炭疽病基因之研究普遍使用 PBC932、PBC80 及 PBC81 品系作為抗病植株材料，並以微注射或針刺法為主要採行之接種方式，相關研究彙整如表二。以抗病品系 PBC932 或其衍生之品種為材料的遺傳研究，根據後代分離比推測番椒

的綠果期存在一個隱性基因 *co1*(Pakdeevraporn *et al.*, 2005; Kim *et al.*, 2007, 2008a; Mahasuk *et al.*, 2009a, 2016)或兩個互補顯性基因(Lin *et al.*, 2007; 劉等, 2016), 而利用 QTL 定位抗 *C. truncatum* (syn *C. capsici*)基因(*co1*/RA932g)位於遺傳圖譜的第 2 個連鎖群(LG2)上(Mahasuk *et al.*, 2016), 另一個抗 *C. actatum* 的主效基因被定位在 LG5(Sun *et al.*, 2015; 劉等, 2016), 同時有 4 個微效基因分別位在 LG3、7、10 及 12(Sun *et al.*, 2015)。紅果期對 *C. truncatum* 的抗病性可能由一個位在 LG2 的隱性基因 *co2*(RA932r) (Mahasuk *et al.*, 2009a, 2016)所調控, 另有兩個隱性基因負責抗 *C. actatum* (Lin *et al.*, 2007), 並根據 QTL 定位結果可能位在 LG5 上(Sun *et al.*, 2015)。另外, 根據 Mahasuk *et al.* (2009a, 2016)的分析, 綠果與紅果之抗病基因具有連鎖關係(互換率=0.25)。

對抗病品系 PBC80 分別偵測到綠果期存在單一隱性抗病基因(*co4*), 紅果期為單一顯性基因(*Co5*)並位於 LG4, 以及 2 個位於 LG9 及 12 的微效基因(Mahasuk *et al.*, 2013, 2016); 在抗病品系 PBC81 中找到 1 個位在 LG12 的抗 *C. actatum* 主效 QTL 與另外 3 個微效 QTLs, 以及抗 *C. capsici* 的 1 個主效 QTL 位在 LG9 和 2 個微效 QTLs, 且主效跟微效 QTLs 間具有連鎖關係(Lee *et al.*, 2010, 2011)。

番椒抗炭疽病之育種及分子標誌之應用

由於抗炭疽病的植物種原多來自 *C. chinense* 及 *C. baccatum*, 因此需要透過種間雜交將抗病基因導入園藝性狀較佳的 *C. annuum*, 但種間雜交的一代雜交種(F_1)常有種子無法發芽, 或有雄不稔或花粉稔性低而無法產生果實等問題, 常見對策為利用胚培養方式使雜交胚生長, 再與栽培品系回交多代, 以增進後代稔實率(Yoon *et al.*, 2006)。

林氏(2005)利用譜系法及人工針刺法接種方式, 進行番椒抗炭疽病的單株選拔, 將 PBC932 品系所衍生之抗病品系 0038-9155 與辣椒及甜椒之感病品系雜交, 在 F_6 世代的辣椒綠果抗病率可高達 98.8%, 而在紅果抗病率則可達 58.8%; 所選育出來的辣椒抗病品系 F_7 世代在田間使其自然發病下, 抗病率在 47.2~78.3%之間; 然而以相同方法在甜椒的抗病選拔率極低, BC_1F_4 僅有 6.3%, BC_3F_1 更只有 1.1%。

Suwor *et al.*(2015)利用分子標誌 HpmsE032、HpmsE143(Lee *et al.*, 2011)及 SCAR-InDel(王, 2011)進行輔助選種, 分別導入 PBC80 及 PBC932 兩品系之抗病

基因，結果選出 PBC80 品系衍生之抗病品系在綠果期可抗 *C. capsici* 菌株‘Cap26’，另外也發現 PBC932 品系並不抗 *C. actatum* 菌株‘MUJ5’及 *C. capsici* 菌株‘Cap26’，但在其他研究中確認 PBC932 品系可以抗 *C. actatum* 菌株‘Coll-153’(Lin *et al.*, 2007; 王, 2011; 劉等, 2016; Suwor *et al.*, 2016)。Suwor *et al.* (2017)以 PBC80 及 PBC932 兩品系所衍生之抗病品系分別與相同的感病品系雜交，其兩個 F₁ 再雜交形成分離族群，除以 *C. actatum* 菌株‘Coll-153’進行接種外，並同時使用分子標誌 HpmsE032 及 SCAR-InDel 時，可提升抗病選拔效率達 77%。劉等人(2016)使用與辣椒綠果期炭疽病抗性基因 *AnR_{GO5}* 距離 2 cM 的 Kompetitive allele specific PCR (KASP)標誌 (UN27353-1781)，追蹤從 PBC932 品系導入之抗病基因，對 BC₄ 世代的 124 個單株的選拔正確率達 92.9%。上述研究皆顯示分子標誌可有效應用於番椒抗炭疽病育種。

結 語

番椒抗炭疽病基因的研究相當複雜，因所採用的抗病種原、種間或種內雜交之分離族群、病原菌種類、接種及抗感病之評估方式、果實年齡等不同，而難以得到一致的結論；但目前透過遺傳研究可推論番椒綠果期和紅果期的抗病性分別來自不同的基因(Lin *et al.*, 2007; Mahasuk *et al.*, 2009a, 2013, 2016)。已有研究成功利用從 *C. chinense* 及 *C. baccatum* 種原導入抗病基因至園藝性狀較佳的 *C. annuum* 栽培種，但在選擇抗病親本前，宜先釐清其可抗的炭疽病菌系；此外，由於大多數的研究係以微注射法進行接種後找尋抗病基因，但由於微注射法是以穿刺果實、製造出傷口後注入菌液，侵入性大，與噴霧法及田間病原菌的感染方式有所落差，因此可能誘導不同的抗病基因，而使得所選育出的品系在實際田間的抗病表現不如預期。根據 Mahasuk *et al.* (2013, 2016)的結果顯示微注射法與高壓噴霧法接種處理所偵測到的抗病基因具有連鎖關係，Suwor *et al.* (2016)亦有相似的結論。番椒抗炭疽病基因的研究尚待更多投入與驗證，期待未來能有更佳的分分子標誌可應用於抗病育種，以加速抗炭疽病番椒品系的育成，嘉惠種苗產業與農民。

表二、番椒炭疽病基因研究一覽表

Table 2. The list of studies on pepper anthracnose resistant genes

Resistant germplasm	Reference	Population	Pathogen	Inoculation method; fruit stage; evolution method ^a	Conclusion of genetic study or QTL mapping
PBC932	Pakdeevara porm <i>et al.</i> , 2005	intercross F ₂ and BC ₁ of <i>C. annuum</i> 'Bangchang' x 'PBC932'	Ct (syn. Cc) (isolate '158ci')	MI; G; LFA@7 DAI	G: one recessive gene (<i>col1</i>)
	Mahasuk <i>et al.</i> , 2009a			MI; G/R; S@7 DAI	G: one recessive gene (<i>col1</i>) R: one recessive gene (<i>col2</i>) * <i>col1</i> and <i>col2</i> are linked. (recombination frequency =0.25)
	Mahasuk <i>et al.</i> , 2016			MI; G/R; S@9 DAI	G: 1 QTL (RA932g)@LG2 R: 1 QTL (RA932r)@LG2 [13.7 cM, CAP_T39318 0 1_1042 ~CAP_T22290 0 1_429y] ^z
<i>C. annuum</i> 'AR' (BC ₃ F ₆ derived from BC932)	Kim <i>et al.</i> , 2007, 2008b	intracross F ₂ and BC ₁ Pop.1: 'HN11' x 'AR' Pop.2: 'Daepoong-cho' x 'AR'	Ca (isolate 'KSCa-1')	MI; G; D	G: one recessive gene
<i>C. annuum</i> '0038-9155' (BC ₃ F ₄ derived from IR x PBC932)	Lin <i>et al.</i> , 2007	intracross F ₂ and BC ₁ of '9955-15' x '0038-9155'	Ca (isolate 'Coll-153')	MI; G/R; T@5 DAI	G: two complementary dominant genes (fit a 9R:7S model in F ₂) R: duplicate recessive genes (fit a 7R:9S ratio in F ₂)
	Ξ, 2011				G: A518(AFLP) converted to SCAR-InDel (10 bp) and associated with anthracnose resistance (recombination frequency =0.234)

Resistant germplasm	Reference	Population	Pathogen	Inoculation method; fruit stage; evolution method ^x	Conclusion of genetic study or QTL mapping
<i>C. annuum</i> 'AVPP0207' (BC ₃ F ₄ derived from IR x PBC 932)	Suwor <i>et al.</i> , 2016	intracross F ₂ and BC ₁ of 'AVPP0207' x 'KKU-P31118'	Ca (isolate 'Coll-153')	MI/SP;G;S+MI @5 DAI/S+SP@7 DAI	G+MI: one recessive gene G+SP: one dominant gene *Two genes are linked. (recombination frequency =0.4745)
	Sun <i>et al.</i> , 2015 劉等, 2016	intercross BC _{s1} , BC _{s3} F ₁ , BC _{s4} F ₁ of <i>C. annuum</i> '77013' x 'PBC932'	Ca (isolate 'Ca') Ca (isolate 'Coll-153')	MI;G/R;D/O/T MI;G;O	G/R:one major QTL@Chr:5 [9.6 cM; InDel~HpmsE116] G:4 minor QTLs@Chr. 3, 7, 10, 12 G: two complementary dominant genes One major QTL (<i>AnR_{Co5}</i>)@LG5 [2 cM, UN27353_1781 ^y ; 6.8 cM, UN32931_776 ^y]
PBC80	Mahasuk <i>et al.</i> , 2009b	intracross F ₂ and BC ₁ of 'PBC80' x 'PBC1422'	7 Cc isolates (PCc1) and 6 Ca isolates	MI;G/R; S@12 DAI	G: one recessive gene (<i>co4</i>) R: one dominant gene (<i>Co5</i>)
	Mahasuk <i>et al.</i> , 2013 Mahasuk <i>et al.</i> , 2016	intracross F ₂ and BC ₁ of 'PBC80' x 'CA1316'	Ca(isolate '313' (PCa2); 'MJ5' (PCa3))	MI/HP; R; S@9 DAI	R+PCa2+MI and R+PCa3+MI: one dominant gene R+PCa3+HP: one dominant gene *The genetic distance between the two genes is 16.7 cM. major QTLs of R: PCa2/MI (<i>Co5</i> /RA80rP2), PCa3/MI(<i>Co5</i> /RA80rP3.1) and PCa3/HP(RA80rHP1) @LG4[17.4 cM, BACSNP-4-63~BACSNP-4-60 ^y] minor QTLs of R: PCa3/MI(RA80rP3.2)@LG12 and PCa3/HP(RA80rHP2)@LG9

Resistant germplasm	Reference	Population	Pathogen	Inoculation method; fruit stage; evolution method ^x	Conclusion of genetic study or QTL mapping
PBC81	Lee <i>et al.</i> , 2010, 2011	intercross BC ₁ of <i>C. annuum</i> 'SP26' x 'PBC81'	Ca 'KSCa-1' and Cc 'ThSCc-1'	MI;G/R;D/T/O	Ca: 4 QTLs; one major QTL (CaR12.2)@LG12[HpmsE032~EataMgcg01(AFLP)/CaR12.2MI-CAPS] Cc:3 QTLs; one major QTL (CcR9)@LG9[HpmsE143~EtgaMceg10(AFLP)/CcR9MI-SCAR]
<i>C. chinense</i> . 'PRI95030'	Voorrips <i>et al.</i> , 2004	intercross F ₂ of <i>C. annuum</i> 'Jatilaba' x 'PRI95030'	Cg and Ct (syn. Cc)	MI;R;T/O/F	R:one major QTL@LG B and 1~3 minor QTLs
<i>C. baccatum</i> 'PI594137'	Kim <i>et al.</i> , 2008b	intracross F ₂ and BC ₁ of 'Golden-aji' x 'PI594137'	Ca (isolate 'KSCa-1')	MI;G;D/O@7 DAI	G: one dominant gene
<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i> (Cbp)	Kim <i>et al.</i> , 2010	intracross F ₂ of Cbp x 'Golden-aji'	Ca (isolate 'C3')	MI@lab and filed; disease rate (DR)/ disease area (DA)	2 major QTLs (<i>An8.1</i> @LG4, <i>An9.1</i> @LG5) and 5 minor QTLs
<i>C. annuum</i> cultivar 'Punjab Lal'	Mishra <i>et al.</i> , 2019	intracross F ₂ and BC ₁ of 'Punjab Lal' x 'Arka Lohit'	Ct (syn. Cc) (isolate 'MTCC-3414')	MI;R; S@9 DAI	R: one dominant gene (<i>RC11</i>)

^x MI: Microinjection or pin-pricking inoculation; SP: spray inoculation; HP: High pressure spray inoculation; G: Detached mature green fruits; R: Detached ripe red fruit; D: Disease incidence at 7 days after inoculation (DAI); T: True lesion diameter (mm); O: Overall lesion diameter (mm); S: Disease scores (0-9); Montri *et al.*, 2009); LFA: Lesion fruit area; F: Infection frequency (the fraction of inoculations resulting in a lesion)

^y SNP (KASP) marker

^z QTL@chromosome or linkage group [distance (cM) of the linked marker or interval (cM) between linked markers]

引用文獻

- 丁川翊、郭大維。2016。臺灣蔬菜種子產業概況。農業科技產業情報站
http://atiip.atri.org.tw/Report/PubReportShow.aspx?rpt_guid=5d154206-3436-4f2b-a795-85722c99bc3d。
- 王媽薇。2011。番椒抗炭疽病特異序列擴增(SCAR)標誌之建立。國立嘉義大學碩士論文: 94 頁。
- 沈原民、張淑婷、趙佳鴻、劉興隆。2011。甜椒果腐病及炭疽病之發生與管理。臺中區農業改良場九十九年度科技計畫研究成果發表會論文集: 115-122。
- 林世雯。2005。番椒炭疽病之抗病機制及遺傳研究。國立嘉義大學碩士論文: 94 頁。
- 財政部關務署統計資料庫查詢系統。2018。進、出口貨物數量、價值查詢
<https://portal.sw.nat.gov.tw/APGA/GA01>。
- 陳美雅。2012。辣椒炭疽病菌高度分枝侵入構造(HBPS)的誘導與調控。國立中興大學碩士論文: 61 頁。
- 曾敏南、陳昱初。2013。炭疽病菌侵染過程的重要基因。高雄區農業改良繁殖場研究彙報 24(2): 24-38。
- 楊秀珠、余思葳。2012。甜椒、辣椒之病蟲害發生與管理。合理、安全及有效使用農藥輔導教材-蔬菜 9: 39 頁。行政院農業委員會動植物防疫檢疫局與農業藥物毒物試驗所編印。臺灣。
- 農業統計年報。2018。107 年農業統計年報 <http://agrstat.coa.gov.tw/sdweb/public/book/Book.aspx>。
- 廖建堯。2010。辣椒炭疽病菌(*Colletotrichum acutatum*)入侵過程及其可能毒力因子探討。國立中興大學碩士論文: 69 頁。
- 劉議蔚、張正海、曹亞從、趙紅、王立浩、張寶璽。2016。辣椒抗炭疽病主效基因的定位及標記開發。中國蔬菜 11: 20-24。
- 衛生福利部食品藥物管理署。2017。台灣食品成分資料庫
<https://consumer.fda.gov.tw/Food/TFND.aspx?nodeID=178#>。
- AVRDC. 1999. AVRDC report 1998. Asian Vegetable Research and Development Center, Shanhua, Tainan, Taiwan. 148pp.
- AVRDC. 2002. Protocol for assessing anthracnose (*Colletotrichum acutatum*, *C. capsici*,

- C. gloeosporioides*) reaction of peppers. Proceedings of the Planning and Coordinating Meeting GTZ-Chili Project: Development of Locally-Adapted, Multiple Disease Resistant, High Yielding Chili Cultivars Targeted Countries in Asia. Asian Vegetable Research and Development Centre, Bangkok. p. 20-25.
- AVRDC. 2004. AVRDC report 2003. AVRDC Publication Number 04-599. AVRDC-The World Vegetable Center, Shanhua, Taiwan. 194pp.
- FAO. 2020. FAOSTAT. <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E>.
- Hadden, J.F., and L.L. Black. 1989. Anthracnose of pepper caused by *Colletotrichum* spp. Proceeding of the International Symposium on Integrated Management Practices: Tomato and Pepper Production in Tropics. Asian Vegetable Research and Development Centre, Taiwan. p. 189-199
- Hanson, P., 陳正次, S. Green, 施夙玲, 蔡文錫, 王金德, L. Black, 王添成, 謝雪琴. 2001. 耐熱、抗病番茄與甜椒的育種. 行政院農業委員會九十年度試驗研究計畫研究報告.90 農科-1.9.1-合 I4.
- Kim, S., K.T. Kim, D.H. Kim, E.Y. Yang, M. C. Cho, A. Jamal, Y. Chae, D. H. Pae, D. G. Oh, and J. K. Hwang. 2010. Identification of quantitative trait loci associated with anthracnose resistance in chili pepper (*Capsicum* spp.). Kor. J. Hort. Sci. Technol. 28(6): 1014-1024.
- Kim, K. D., B. J. Oh, and J. Yang. 1999. Differential Interactions of a *Colletotrichum gloeosporioides* isolate with green and red pepper fruits. Phytoparasitica 27(2): 97-106.
- Kim, Y. S., J. Y. Park, K. S. Kim, M. K. Ko, S. J. Cheong, and B. J. Oh. 2002. A thaumatin-like gene in nonclimacteric pepper fruits used as molecular marker in probing disease resistance, ripening, and sugar accumulation. Nt. Mol. Biol. 49: 25-135.
- Kim, S. H., J. B. Yoon, J. W. Do, and H. G. Park. 2007. Resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* in chili pepper (*Capsicum annuum* L.). J. Crop Sci. Biotechnol. 10(4): 277-280.
- Kim, S. H., J. B. Yoon, J. W. Do, and H. G. Park. 2008a. A major recessive gene associated with anthracnose resistance to *Colletotrichum capsici* in chili pepper

- (*Capsicum annuum* L.). *Breed. Sci.* 58(2): 137-141.
- Kim, S. H., J. B. Yoon, and H. G. Park. 2008b. Inheritance of anthracnose resistance in a new genetic resource *Capsicum baccatum* PI594137. *J Crop Sci. Biotechnol.* 11(1): 13-16.
- Lee, J., J. W. Do, and J. B. Yoon. 2011. Development of STS markers linked to the major QTLs for resistance to the pepper anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* and *C. capsici*. *Hortic. Environ. Biotechnol.* 52(6): 596-601.
- Lee, J., J. H. Hong, J. W. Do, and J. B. Yoon. 2010. Identification of QTLs for resistance to anthracnose to two *Colletotrichum* species in pepper. *J. Crop Sci. Biotechnol.* 13(4): 227-233.
- Lin, S. W., P. A. Gniffke, and T. C. Wang. 2007. Inheritance of resistance to pepper anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum*. *Acta Hort.* (760): 329-334.
- Mahasuk, P., J. Chinthaisong, and O. Mongkolporn. 2013. Differential resistances to anthracnose in *Capsicum baccatum* as responding to two *Colletotrichum* pathotypes and inoculation methods. *Breed. Sci.* 63(3): 333–338.
- Mahasuk, P., N. Khumpeng, S. Wasee, P. W. J. Taylor, and O. Mongkolporn. 2009a. Inheritance of resistance to anthracnose (*Colletotrichum capsici*) at seedling and fruiting stages in chili pepper (*Capsicum* spp.). *Plant Breed.* 128(6): 701-706.
- Mahasuk, P., D. Struss, and O. Mongkolporn. 2016. QTLs for resistance to anthracnose identified in two *Capsicum* sources. *Mol. Breed.* 36(1): 10.
- Mahasuk, P., P.W. J. Taylor, and O. Mongkolporn. 2009b. Identification of two new genes conferring resistance to *Colletotrichum acutatum* in *Capsicum baccatum*. *Phytopathology* 99(9): 1100-1104.
- Manandhar, J. B., G. L. Hartman, and T. C. Wang. 1995. Anthracnose development on pepper fruits inoculated with *Colletotrichum gloeosporioides*. *Plant Dis.* 79(4): 380-383.
- Mishra, R., E. Rout, J. N. Mohanty, and R. K. Joshi. 2019. Sequence-tagged site-based diagnostic markers linked to a novel anthracnose resistance gene *RCt1* in chili pepper (*Capsicum annuum* L.). *3 Biotech* 9(1): 9.
- Montri, P., P.W. J. Taylor, and O. Mongkolporn. 2009. Pathotypes of *Colletotrichum*

- capsici*, the causal agent of chili anthracnose, in Thailand. *Plant Dis.* 93(1): 17–20.
- Oh, B. J., K. D. Kim, and Y. S. Kim. 1998. A microscopic characterization of the infection of green and red pepper fruits by an isolate of *Colletotrichum gloeosporioides*. *J. Phytopathol.* 146(5-6): 301-303.
- Pakdeevaporn, P., S. Wasee, P. W. J. Taylor, and O. Mongkolporn. 2005. Inheritance of resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum capsici* in Capsicum. *Plant Breed.* 124(2): 206-208.
- Pickersgill, B. 2012. Cytogenetics and evolution of *Capsicum* L. *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution.* Elsevier. p. 139-160
- Sun, C., S. L. Mao, Z. H. Zhang, A. Palloix, L. H. Wang, and B. X. Zhang. 2015. Resistances to anthracnose (*Colletotrichum acutatum*) of Capsicum mature green and ripe fruit are controlled by a major dominant cluster of QTLs on chromosome P5. *Sci. Hortic.* 181: 81-88.
- Suwor, P., J. Sanitchon, P. Thummabenjapone, S. Kumar, and S. Techawongstien. 2017. Inheritance analysis of anthracnose resistance and marker-assisted selection in introgression populations of chili (*Capsicum annuum* L.). *Sci. Hortic.* 220: 20-26.
- Suwor, P., P. Thummabenjapone, J. Sanitchon, S. Kumar, and S. Techawongstien. 2015. Phenotypic and genotypic responses of chili (*Capsicum annuum* L.) progressive lines with different resistant genes against anthracnose pathogen (*Colletotrichum* spp.). *Eur. J. Plant Pathol.* 143(4): 725-736.
- Suwor, P., P. Thummabenjapone, J. Sanitchon, S. Kumar, and S. Techawongstien. 2016. Role of two inoculation methods in the expression of anthracnose resistance gene in chili (*Capsicum annuum* L.). *Acta Hortic.* (1144): 207–214.
- Voorrips, R. E., R. Finkers, L. Sanjaya, and R. Groenwold. 2004. QTL mapping of anthracnose (*Colletotrichum* spp.) resistance in a cross between *Capsicum annuum* and *C. chinense*. *Theor. Appl. Genet.* 109(6): 1275-1282.
- Widodo and S. H. Hidayat. 2018. Identification of *Colletotrichum* species associated with chili anthracnose in Indonesia by morphological characteristics and species-specific primers. *Asian J. Plant Pathol.* 12(1): 7-15.
- Yoon, J. B. 2003. Identification of genetic resources, interspecific hybridization and

inheritance analysis for breeding pepper (*Capsicum annuum*) resistant to anthracnose. Ph. D. Diss., Major in Horticultural Crops Breeding Department of Horticultural Science the Graduate School of Seoul National University.

Yoon, J. B., D. C. Yang, J. W. Do, and H. G. Park. 2006. Overcoming two post-fertilization genetic barriers in interspecific hybridization between *Capsicum annuum* and *C. baccatum* for introgression of anthracnose resistance. *Breed. Sci.* 56(1): 31-38.

Progress of Studies on Anthracnose Pathogens and Anthracnose-Resistant Genes in Pepper

Mei-Ling Kung¹⁾、Hui-Ju Chang¹⁾

¹⁾ Assistant Researcher (Corresponding Author) and Associate Researcher, Taiwan Seed Improvement and Propagation Station, Council of Agriculture, Executive Yuan, Taiwan, R.O.C.

TEL: 886-4-25825535

FAX: 886-4-25814687

E-mail: melinda@tss.gov.tw

Summary: Anthracnose (*Colletotrichum* spp.) could cause severe damage of yield and market value of pepper fruits. The dominant pathogen in Taiwan is *Colletotrichum actatum* identified by PCR technology. The pathogen forms a highly branched penetration structure in the cuticle layer of pepper to invade the epidermal cells, and its formation is affected by the length of time under light treatment. The activities of Laccase might be the virulence factor of *C. actatum*. At present, the anthracnose-resistant lines *Capsicum chinense* ‘PBC932’, *C. baccatum* ‘PBC80’ and ‘PBC81’ are commonly used for studying anthracnose resistance and breeding materials. Resistances to anthracnose in pepper green and red ripe fruits are controlled by different genes respectively. The progress of genetic study on anthracnose-resistant genes has revealed that PBC932 line possesses a single recessive or 2 complementary dominant genes in green fruit stage, and another 1 or 2 recessive genes in red fruit stage. Resistance in PBC80 line was reported to be controlled by a recessive gene in green fruits, but a dominant gene in red fruits. In addition, there are cases that successfully introduced the resistance genes from line PBC932 or PBC80 into var. *C. annuum* through interspecific hybridization with traditional breeding or marker-assisted selection.

Key words: Pepper (*Capsicum* spp.), Anthracnose (*Colletotrichum* spp.), resistant gene, molecular marker

