

# 辣椒雄性核不育基因的遗传研究及其在杂交育种中的应用

邵元健<sup>1,2\*</sup>, 吴雯雯<sup>1</sup>, 沈素香<sup>1,2</sup>, 赵闪闪<sup>1</sup>

(1. 南通农业职业技术学院, 江苏 南通 226007; 2. 南通市农业生物技术重点实验室, 江苏 南通 226007)

**摘要:** 辣椒(*Capsicum annuum* L.)雄性核不育和核-质互作型不育类型已在杂交种的选配中得到应用。核不育类型由细胞核内的基因控制,而核-质互作型雄性不育则由细胞核和细胞质内的基因共同控制。综述了辣椒雄性不育的遗传及其杂交育种的研究进展,包括辣椒连锁遗传图谱的构建、核基因的定位、连锁分子标记的发展,为深入研究辣椒雄性不育的遗传机理及基因克隆提供参考。

**关键词:** 辣椒; 核雄性不育; 质-核互作型雄性不育; 分子标记; 遗传连锁图谱

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.01.014

## Genetic Study on Genic Male Sterility of Pepper and Its Application in Hybrid Breeding

SHAO Yuan-jian<sup>1,2\*</sup>, WU Wen-wen<sup>1</sup>, SHEN Su-xiang<sup>1,2</sup>, ZHAO Shan-shan<sup>1</sup>

(1. Nantong Agricultural College, Nantong 226007, China; 2. Nantong Key Laboratory of Agricultural Biotechnology, Nantong 226007, China)

**Abstract:** Genic male sterile (GMS) and cytoplasmic male sterile (CMS) have widely used in pepper breeding. GMS is controlled by nuclear genes, while CMS is regulated by both nuclear genes and cytoplasmic genes. The advanced studies on genetics and application of pepper male sterile in hybrid breeding, the construction of genetic linkage map, gene mapping, and the development of molecular markers were reviewed, which will benefit the further researches of genetic mechanism and gene cloning in pepper.

**Key words:** Pepper; Genic male sterile (GMS); Cytoplasmic male sterile (CMS); Molecular marker; Genetic linkage map

辣椒(*Capsicum* spp.)是我国第二大蔬菜作物,产值和效益高于白菜居于蔬菜作物之首。据不完全统计,1994年我国辣椒种植面积仅约 $4.1 \times 10^5$  hm<sup>2</sup>,总产量 $9.10 \times 10^6$  t;2000年辣椒种植面积在 $1.25 \times 10^6 \sim 1.30 \times 10^6$  hm<sup>2</sup>,总产量达到 $3.5 \times 10^7$  t,约占世界总产量的46%,总产值近700亿元;2011年,种植面积达到 $1.53 \times 10^6$  hm<sup>2</sup>,成为世界上辣椒第一生产国和主要消费国。目前,全国有20多个省、市、自治区都有辣椒栽培,年种植面积超过 $6.67 \times 10^4$  hm<sup>2</sup>

的有四川、河南、江西、贵州、湖南等省。

自20世纪80年代以来,我国已选育出各种不同类型的辣椒新品种,辣椒产区的主栽品种已更新3~4次,对提高我国辣椒单产和改进品质起到了重要作用。其中,杂交种的利用是单产大幅提升的关键。辣椒杂交种与常规品种相比,产量一般能增加50%~70%<sup>[1]</sup>。由于辣椒是异花授粉植物,花器较小且雌雄同花,需要采用人工去雄的方法制种,造成制种成本增加,而且种子的纯度也难以保证,

收稿日期: 2012-04-23 接受日期: 2012-07-13

基金项目: 江苏省科技支撑计划项目(BE2011380)资助

作者简介: 邵元健(1969~),博士,副教授,主要从事作物分子育种与作物分子生物学研究。

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shao690102@163.com

这使得辣椒杂交种的利用受到一定的限制。而辣椒雄性不育材料的发现及其遗传研究为辣椒杂交种的利用提供了很好的遗传资源和技术理论基础。

## 1 辣椒雄性不育基因的发现

目前,辣椒中已报道近 20 个核不育基因(表 1)。

表 1 辣椒雄性核不育基因

Table 1 Genic genes of male sterility in pepper

基因 Gene	特征 Character	参考文献 Reference
<i>fems</i>	雌雄均不育,隐性核不育基因;花药皱缩,花粉粒中无淀粉;突变体来自品系‘4526’。Recessive gene, genic female and male sterility, pollen shrunken, no starch in pollen, mutant from ‘4526’.	[3]
<i>ms1</i>	隐性,雄性核不育基因;花药小且皱缩,无花粉;突变体来自‘All Big’。Recessive gene, genic male sterility, small and shrunken anthers, no pollen, mutant from ‘All Big’.	[4]
<i>ms2</i>	隐性,核不育基因;花药皱缩,花粉退化;突变体来自‘California Wonder’。Recessive gene, genic male sterility, shrunken anthers, aborted pollen; mutant from ‘California Wonder’.	[5]
<i>ms3</i>	隐性,核不育基因;花药皱缩,偶尔有少量不育和可育花粉;辐射突变体,来自‘Pasardjishka Kapia 794’。Recessive gene, genic male sterility, shrunken anthers with a few of fertile and sterile pollen occasionally; irradiation mutant from ‘Pasardjishka Kapia 794’.	[6]
<i>ms4</i>	隐性,核不育基因;花药退化不严重,有少量不育和可育花粉;辐射突变体,来自‘Pasardjishka Kapia 794’。Recessive gene, genic male sterility, anthers reduced slightly with a few of fertile and sterile pollen; irradiation mutant from ‘Pasardjishka Kapia 794’.	[7]
<i>ms6</i> , <i>ms7</i> , <i>ms8</i>	隐性,核不育基因;花药皱缩而小;有时有极少的可育花粉;与 <i>ms1</i> ~ <i>ms8</i> 不等位;辐射突变体,来自‘Zlaten Medal’。Recessive gene, genic male sterility, shrunken and small anthers with few of fertile pollen, nonallelic from <i>ms1</i> to <i>ms8</i> , irradiation mutant from ‘Zlaten Medal’.	[8]
<i>ms9</i>	隐性,核雄性不育基因;γ射线照射突变体。Recessive gene, genic male sterility, γ-irradiation mutant.	[9]
<i>ms10</i>	隐性,核不育基因;EMS 诱变突变体;与 <i>msk</i> 等位。Recessive gene, genic male sterility, ethyl-methansulphonate (EMS)-induced mutant, allelic to <i>msk</i> .	[9]
<i>ms11</i> ( <i>mc705</i> )	隐性,核不育基因,EMS 诱变突变体。Recessive gene, genic male sterility, EMS-induced mutant.	[9]
<i>ms12</i>	隐性,核不育基因;花药小而皱缩,无花粉;减数分裂后小孢子发育不正常导致不育;与 <i>ms1</i> 和 <i>ms2</i> 不等位;突变体来自‘Gambo’。Recessive gene, genic male sterility, small and shrunken anthers without pollen due to microspores abnormal develop after meiotic, nonallelic to <i>ms1</i> and <i>ms2</i> ; mutant from ‘Zlaten Medal’.	[10]
<i>ms13</i> ( <i>ms</i> )	隐性,雄性核不育基因;花粉完全不育;减数分裂后小孢子发育异常导致不育;突变体来自‘CA452-1’。Recessive gene, genic male sterility, complete pollen sterility due to microspores abnormal develop after meiotic, mutant from ‘CA452-1’.	[11]
<i>ms14</i>	隐性,雄性核不育基因;雄蕊转变为类似花瓣结构;突变体来自‘Kalyanpur’。Recessive gene, genic male sterility, androecium transformed into petaloid structure, mutant from ‘Kalyanpur’.	[12]
<i>ms15</i> ( <i>ms</i> )	隐性,雄性核不育基因;雄蕊深蓝色,比正常的小 50%;属于减数分裂后小孢子发育异常导致的不育;突变体来自‘CA-960’。Recessive gene, genic male sterility; dark blue anther is smaller than normal anther for 50%, sterility caused by microspores abnormal develop after meiotic, mutant from ‘CA-960’.	[13]
<i>msk</i>	隐性,雄性核不育基因;来自韩国的自然突变体。Recessive gene, genic male sterility, natural mutant from Korea.	[4]
<i>Dms</i>	显性,核雄性不育基因;突变体来自 <i>ms5</i> 。Dominant gene, genetic male sterility, mutant from <i>ms5</i> .	[9]
<i>msc1</i>	隐性,雄性核不育基因;与 <i>ms1</i> ~ <i>ms15</i> 中的一个等位;中国的自然突变体。Recessive gene, genic male sterility, allelic to one of <i>ms1</i> to <i>ms15</i> , natural mutant from China.	[14–15]
<i>msc2</i>	隐性,雄性核不育基因;与 <i>ms1</i> ~ <i>ms15</i> 中的某个等位;自然突变体来自中国的‘Ying Ge Bai Er’。Recessive gene, genic male sterility, allelic to one of <i>ms1</i> to <i>ms15</i> , natural mutant from ‘Ying Ge Bai Er’ in China.	[16]
<i>fms</i>	隐性,雄性核不育基因;花冠退化、雄蕊皱缩、花药、柱头发育不全、花萼长且包住花药。突变体来自‘伏地尖’。Recessive gene, genic male sterility, degenerated corolla, shriveling stament, anther and stigma incompletely develop, anther closed by long calyx; mutant from ‘Fudijian’.	[17]
<i>S</i> ( <i>msms</i> )	细胞质-核互作型雄性不育,由一个质不育基因( <i>S</i> )和一对非恢复基因( <i>msms</i> )共同控制;不育性受到修饰基因和温度的影响,高温下不育度高。Cytoplasmic-genic male sterile, controlled by a cytoplasm sterile gene ( <i>S</i> ) and a pair of non-restorer gene ( <i>msms</i> ), the sterility is affected by modifier gene and temperature, and high sterility under high temperatures.	[13]
( <i>S</i> ) <i>rf1rf1</i> , ( <i>S</i> ) <i>rf2rf2</i>	细胞质雄性不育,由一个细胞质不育基因与两个核不育基因互作;雄性不育不稳定,与环境存在互作,正常夏季温度下,不育性好,但在冬季的温室中,花药中有 20% ~ 30% 可育花粉。Cytoplasmic male sterility originally controlled by a cytoplasm sterile gene ( <i>S</i> ) and a pair of nuclear sterile gene ( <i>msms</i> ), male sterile is not stable and interacted between environment and genotype, sterility expressed in summer, whereas, anthers contain 20%–30% fertile pollen in winter greenhouse.	[13]

其中,只有不育基因 *Dms* 是显性基因,其余均为隐性核基因,表现为无花粉和花粉败育两种类型<sup>[2]</sup>。

国外对辣椒雄性不育的研究比较早, Martin 等<sup>[3]</sup>首次报道隐性单基因控制的辣椒核不育材料。此后,在辣椒雄性不育材料中不断发现新的基因。Shifriss 等<sup>[4-5,10]</sup>在 2 个天然雄性不育株中发现 3 个隐性核基因 *ms1*、*ms2* 和 *ms12*,其中, *ms1* 和 *ms12* 属于无花粉型, *ms2* 属于花粉败育型。Daskalov<sup>[6-9]</sup>利用 X 射线处理干种子得到辣椒雄性不育材料,报道了 6 个雄性不育基因,其中, *ms5* 为细胞质不育基因,其余 5 个为隐性核不育基因,分别为 *ms3*<sup>[6]</sup>、*ms4*<sup>[7]</sup>、*ms6*<sup>[8]</sup>、*ms7*<sup>[8]</sup>、*ms8*<sup>[8]</sup>。研究表明,花粉不育特性不稳定,在低温下会产生正常花粉。Pochar<sup>[9]</sup>利用  $\gamma$  射线和 EMS 化学诱变剂处理,得到 3 个雄性不育突变体,受 3 个不育基因(*mr9*、*mc705* 和 *mc509*)控制,后统一命名为 *ms9*、*ms10*、*ms11*。Meshram<sup>[11,13]</sup>从辣椒品系 CA452-1、CA-960 中分别找到单隐性不育基因 *ms13*、*ms15*,表现为完全不育。另外, Pathak 等<sup>[12]</sup>从 Kalyanpur 中发现一个雄蕊转变为类似花瓣结构的雄性不育突变体,受隐性核基因 *ms14* 调控; Shifriss 等<sup>[5]</sup>在从韩国引进的辣椒植株自然突变雄性不育体中发现了单隐性核不育基因 *msk*,且 *msk* 与 *ms11* 是等位基因。

我国第一个报道辣椒雄性不育材料的是杨世周<sup>[14]</sup>,至今已发现 3 个隐性核不育基因。在克山尖椒 AB14-12、克山大辣椒 AB154、东塔矮秧 AB、克州羊角椒、AB 究 1691 等材料中发现的天然雄性不育突变体受单基因隐性 *msc1* 控制<sup>[15]</sup>;而范妍芹等<sup>[16]</sup>从甜椒中发现的天然不育株 AB91 则由隐性核不育基因 *msc2* 控制;袁俊水<sup>[17]</sup>等在湖南农家品种“伏地尖”自交系 235 后代中发现 1 个功能性雄性不育株 235A,受一对隐性核基因(*fms*)控制,表现为花冠退化、大部分雄蕊萎缩、没有花丝、花药发育不完整、花萼畸长紧闭、不能开花等功能性缺陷。

## 2 雄性不育相关基因的定位及其连锁分子标记的开发

### 2.1 辣椒核不育基因的定位及其连锁分子标记的开发

2012 年, Grzegorz 等<sup>[19]</sup>将核隐性雄性不育基因 *ms8* 定位在染色体 P4 的长臂上,该基因位于 SCAR-P2 (4.6 cM) 和 C2-At5g-25900 (34.5 cM) 标记之间,这是第一次报道辣椒核不育基因定位

的连锁群与染色体编号一致。另外, Lee 等<sup>[20]</sup>在彩色甜椒中利用 PmsM1-CAPS 标记将核不育基因 *ms* 定位在较短的遗传区间内(2 ~ 3 cM),利用共显性 SCAR 标记定位了 *ms1* 基因,利用 3 个标记 (Eagg/Mccc<sub>276</sub>, Eagc/Mctt<sub>178</sub> 和 Ecag/Mtgc<sub>204</sub>)定位了 *ms3* 基因,并开发 1 个与 CAPS 标记连锁的 GMS3-CAPS 标记。

### 2.2 恢复基因的定位及其连锁分子标记的开发

辣椒的雄性不育恢复性主要由一个主恢复基因 *Rf* 控制,同时还受到修饰基因和环境的作用<sup>[21]</sup>。目前,有多个与 *Rf* 连锁的标记被开发出来。Kim 等<sup>[22]</sup>利用 2 个 RAPD 标记 [OP<sub>131400</sub> (0.37 cM)、OW<sub>18800</sub> (8.12 cM)] 和 1 个 CAPS 标记 [AFRF8 CAPS (1.8 cM)] 对 *Rf* 基因进行了定位。Lee 等<sup>[23]</sup>和 Gulyas 等<sup>[24]</sup>利用 1 个与 *Rf* 连锁(与 *Rf* 相距 5 cM) 的 RAPD 标记 OPT-02/570 开发出 1 个 STS 标记 (CRFSCAR)。另外, Lee 等<sup>[25]</sup>报道了雄性部分恢复现象(partial restoration), *Pr/Pr* 基因型的花粉表现为全可育, *pr/pr* 基因型的花粉表现部分可育,研究表明该基因与 *Rf* 连锁,并开发了 1 个与 *pr* 紧密连锁(相距 1.8 cM) 的 CAPS 标记 PR-CAPS 和与 3 个 *Rf* 连锁的标记(OPP13-CAPS, AFRF8-CAPS 和 CRF-SCAR);杨娟等<sup>[26]</sup>首次用 SSR 标记将 *Rf* 基因定位于辣椒第 6 条染色体上,由于 AF208834 引物与 *Rf* 基因的遗传距离为 20.8 cM,相距比较远,还不能直接用于分子标记辅助育种中。

另外,有研究表明辣椒雄性不育的恢复性也受到数量性状基因(QTL)的控制。Wang 等<sup>[27]</sup>在染色体 P4 上定位到 1 个主效恢复 QTL,能解释 20% ~ 69% 的表型方差,同时还有 4 个效应较小的 QTLs,分别位于染色体 P2、P5、连锁群 PY1 和 PY3 上。张宝玺等<sup>[28]</sup>用 AFLP 分子标记技术首次将控制辣椒胞质雄性不育恢复性的 QTL 初步定位到第 1、3、6、8 个连锁群上。

### 2.3 三系的特异差别片段及其连锁分子标记的开发

在对辣椒雄性不育的遗传研究中,通过比较不育系、保持系、恢复系的 DNA 扩增产物的差异,开发出与雄性不育相关基因连锁的分子标记。常彩涛等<sup>[29]</sup>用群体分离法和 RAPD 标记筛选出恢复系中特有的差异片段 S4181515,长度为 1515 bp,并且成功转化为 PCR 标记。王得元<sup>[30]</sup>等利用 RAPD

标记,报道两个标记 OPK<sub>17500</sub>、OPK<sub>171500</sub> 与细胞质雄性不育基因相连锁,另一个标记 OPH<sub>112000</sub> 与保持系中的保持基因相连锁。刘光照等<sup>[31]</sup>利用 cDNA-AFLP 技术对质-核互作型雄性不育材料进行分析,在线粒体中得到差异片段并进行 SNP 分析。魏兵强等<sup>[32]</sup>用 RAPD 标记技术,以辣椒胞质雄性不育系 8A 及其同型保持系 8B 为材料,筛选出与辣椒胞质雄性不育基因连锁的 RAPD 标记 BH19-S900,并转化为 SCAR 标记 SS730。李国琴等<sup>[33]</sup>采用 cDNA-AFLP 方法,从辣椒雄性不育两用系 HW58 的可育株花蕾与不育株花蕾中获得阳性差异 TDF (transcription derived fragment, 转录衍生片段),通过电子克隆获得 865 bp 的 cDNA 序列,其与烟草 CP<sub>26</sub> 基因序列的同源性高达 90%,命名为 CaCP<sub>26</sub> (GenBank 登录号为 GQ999612)。

### 3 辣椒分子标记的开发和连锁遗传图谱构建

在辣椒基因的定位和遗传研究中,多种分子标记都得到成功地运用,包括 RFLP、RAPD、AFLP、SSR、SNP、SCAR、CAPS、dCAPS (derived cleaved amplified polymorphic sequences)等<sup>[34]</sup>。Wu 等<sup>[35]</sup>开发了 2869 个基于 PCR 技术的茄科基因组同源基因分子标记 COSII (single-copy orthologous genes marker),它们在茄科基因组研究上得到广泛应用,包括辣椒、番茄等。2009 年, Wu 等<sup>[36]</sup>构建了包含 271 个 COSII 标记的辣椒连锁图。另外,根据辣椒基因组已测序列开发的 SSR 标记有 6241 个,其中 190 个已定位在连锁图上(<http://solgenomics.net>)。随着辣椒基因组测序工作的开展将为辣椒连锁遗传图谱的构建、基因的定位和克隆提供丰富的标记来源。

分子标记饱和的连锁图是对基因进行精细定位和克隆的基础。目前,较为完整的辣椒连锁遗传图谱有 5 个: (1) Pepper-COSII 连锁图: 是第 1 个完整的辣椒连锁遗传图,利用 NuMex-Rnaky × BG 2814-6 杂交组合的 F<sub>2</sub> 群体构建,由 94 个个体组成<sup>[36]</sup>。整个连锁图包含 12 个完整的连锁群,覆盖辣椒的 12 条染色体。连锁图全长 1613 cM,由 381 个标记组成,其中, 271 个直向同源基因标记 (COSII), 25 个以番茄或辣椒 PCR 为基础的标记 (CAPS/dCAPS, 扩增片段大小有差异), 22 个来自番茄的 RFLP 标记, 63 个来自辣椒的 SSR 标记。 (2)

SNU2 连锁图: 是 Lee 等<sup>[23]</sup>从 TF68 × C. Habanero 杂交组合的 F<sub>2</sub> 群体构建,由 107 个个体组成。连锁图有 15 个连锁群,含 333 个分子标记,遗传距离为 1761.5 cM。其中, SSR 标记 46 个, RFLP 标记 287 个,标记间的平均距离为 5.3 cM。 (3) Pepper-AC99 连锁图: 利用 NuMex-RNaky × PI159234 的杂交 F<sub>2</sub> 群体构建,由 100 个个体组成。连锁图共有 424 个分子标记,其中 66 个 RFLP 标记,其他类型标记 358 个,总遗传距离为 1304.8 cM。 (4) Pepper-FAO3 连锁图: 利用 NuMex-RNaky × BG 2814-6 杂交的 F<sub>2</sub> 群体构建,由 100 个个体组成。连锁图由 720 个分子标记构成,含 139 个 SSR 标记、195 个 AFLP 标记、26 个 RFLP 标记和 360 个其它特殊的 PCR 标记,总遗传距离为 1358.7 cM。

## 4 展望

### 4.1 研究方向

加快开发与雄性不育基因、恢复基因连锁的分子标记,推进辣椒雄性不育分子标记辅助育种技术的应用。目前研究报道了近 20 个辣椒雄性不育核基因,但到目前为止尚未有基因被克隆,远落后于番茄 (*Solanum lycopersicum*)、水稻 (*Oryza sativa*) 等其他作物,且仅有 1 个核不育主基因 (*ms8*) 被定位到 P4 染色体上,一个主恢复基因 (*Rf*) 被定位到 P6 染色体上,但与 SSR 标记相距 20 cM。有些连锁标记与不育基因或恢复基因的遗传距离虽近,但这些标记基因型的检测手段比较复杂。所以,这些标记在育种实践中还不能或不易被用来作为辅助选择的手段,使得新不育系的转育和新恢复系的筛选只能依靠传统的育种选择手段进行,限制了辣椒杂交种的发展。因而,需要加快对辣椒核不育基因、恢复基因的精细定位,开发基于 PCR 技术的连锁分子标记,促进辣椒分子标记辅助选择育种技术的进步。

构建完整的辣椒连锁遗传图谱,推进辣椒雄性不育相关基因的定位和克隆。要对辣椒雄性不育基因、恢复基因,或控制其它各优良性状的基因进行深入的遗传研究,了解其等位性和基因之间的互作,需要一张完整的连锁遗传图。目前,已有一张包含辣椒完整基因组 12 条染色体的连锁图,为构建新的遗传连锁图奠定了基础<sup>[37]</sup>;另外,辣椒上已发展出较多的分子标记,特别是基于 PCR 技术的 SSR 标记及部分 COSII 标记,为建立不同群体的完

表2 我国选育的辣椒不育系及杂交种

Table 2 Male sterile lines and hybrid varieties of pepper in China

类型 Type	育种单位 Breeding Unit	不育系 Sterile line	杂交种 Hybrid	文献 Reference	
核不育 Genic male sterility	沈阳市农业科学院 Shenyang Academy of Agricultural Sciences	AB832、AB8021	沈椒 1 号 Shenjiao 1	[14 – 15]	
		AB154	沈椒 3 号 Shenjiao 3		
		AB 东 03	沈椒 4 号 Shenjiao 4		
		AB092	沈椒 5 号 Shenjiao 5	[40]	
		AB92	沈椒 6 号 Shenjiao 6		
		AB23	沈研 12 号 Shenyang 12		
		AB09			
		AB91	冀研 4~6 号 Jiyan 4~6	[16,40 – 42]	
		AB91-S909-3-2	冀研 12 号 Jiyan 12		
		胞质不育 Cytoplasmic male sterility	河北省农业科学院 Hebei Academy of Agricultural Sciences	21A	苏椒 3 号 Sujiao 3
8A	江蔬 5 号 Jiangshu 5			[44]	
湖南省农业科学院 Hunan Academy of Agricultural Sciences	17A				
	9704A		湘研 14 号 Xiangyan 14	[45 – 46]	
	8214A		湘研 16 号 Xiangyan 16		
	5901		湘研 20 号 Xiangyan20		
	T01-55A		湘辣 1 号 Xiangla 1		
	9202A		湘辣 2 号 Xiangla 2		
			湘辣 4 号 Xiangla 4		
广州市蔬菜研究所 Guangzhou Vegetable Research Institute	33A		辣优 2 号 Layou 2	[47]	
北京市蔬菜中心 Beijing Vegetable Center	18A		京辣 2 号 Jinla2	[48]	
中国农业大学 China Agricultural University	S200234A		农大 082 Nongda 082	[49]	
安徽农业大学 Anhui Agricultural University	97-22A		安辣 6 号 Anla 6	[50]	
四川省川椒种业科技有限责任公司 Sichuan Pepper Seed Co.	Y68A		川椒香辣妃 Chuanjiaoxianglafei	[51]	
湖南长沙蔬菜科学研究所 Changsha Vegetable Institute, Hunan	903A		长辣 7 号 Changla 7	[52]	
沈阳市农业科学院 Shenyang Academy of Agricultural Sciences	A9911	沈研 13 号 Shenyang13	[53 – 54]		
	A2013	沈研 14 号 Shenyang14			
		沈研 16 号 Shenyang16	[55]		
	A074-3	沈研 18 号 Shenyang18	[56]		

部分数据引自刘玲等<sup>[39]</sup>。

Some data were cited from Liu Z L, et al<sup>[39]</sup>.

整连锁图提供了丰富的分子标记资源。这将有助于对辣椒雄性不育基因、恢复基因的精细定位与克隆研究。

#### 4.2 辣椒雄性不育系的选育及杂交种的应用

辣椒雄性不育系因自身不能产生花粉或花粉败育,作为母本无需人工去雄,降低了生产成本,保证了杂交种的种子纯度。因此,辣椒雄性不育系的挖掘及其配套系(恢复系和保持系)的选育一直是辣椒育种家研究的热点。1981年,杨世周在“克山尖椒”中发现第一棵不育株,并选育出多个核不育系,开创了我国辣椒雄性不育系杂交育种的先河<sup>[14]</sup>。目前,我国辣椒雄性不育系及杂交品种的选育已取

得重大进展,先后选育出一批雄性不育系(表2),已有几十个利用雄性不育系选育的辣椒新组合在生产上推广<sup>[38]</sup>。

可见,辣椒雄性不育系的选育及其杂交种的选配在生产中已得到一定程度的应用,其产量优势已得到证实。随着对辣椒雄性不育基因、恢复基因的遗传机理的进一步研究,以及分子标记辅助选择技术在辣椒雄性不育系的转育、恢复系筛选中的应用,将会有更多的高产、优质的辣椒杂交组合走向市场,满足人们饮食和加工的需求。

#### 参考文献

- [1] Tian S F. Heterosis and genetic performance of main economic traits in pepper [J]. J Jilin Agri Sci, 1984(1): 88–92.

- 田淑芳. 青椒杂种一代优势及主要经济性状遗传表现 [J]. 吉林农业科学, 1984(1): 88–92.
- [2] Daskalov S, Poulos J M. Updated *Capsicum* gene list [J]. Caps Eggp Newsl, 1994, 13(1): 16–26.
- [3] Martin J A, Crawford J H. Several types of sterility in *Capsicum frutescens* [J]. Proc Amer Soc Hort Sci, 1951, 57: 335–338.
- [4] Shifriss C, Frankel R. A new male sterility gene in *C. annuum* L. [J]. J Amer Soc Hort Sci, 1969, 94(4): 385–387.
- [5] Shifriss C, Rylski I. A male sterile (*ms-2*) gene in California wonder pepper [J]. Hort Sci, 1972, 7(1): 36.
- [6] Daskalov S. A male sterile (*Capsicum annuum* L.) mutant [J]. Theor Appl Genet, 1968, 38(8): 370–372.
- [7] Daskalov S. Two new male sterile mutants by pepper (*C. annuum*) [J]. CR Acad Sci Agri Bulg, 1971, 4(3): 291–294.
- [8] Daskalov S. Investigation of induced mutants in *Capsicum annuum* L.: III. Mutants in the variety Zlaten Medal [J]. Genet Plant Breed, 1973, 6(4): 419–429.
- [9] Pochard E. Induction of three male sterility mutations in red pepper (*C. annuum* L.) by mutagenic treatment of monoploid material [C]// La Sterilite Male Chez les Plantes Hort. Budapest: EUCARPIA, 1970: 93–95.
- [10] Shifriss C. Additional spontaneous male-sterile mutant in *Capsicum annuum* L. [J]. Euphytica, 1973, 22(3): 527–529.
- [11] Meshram L D, Narkhede M N. Natural male sterile mutant in hot chilli (*Capsicum annuum* L.) [J]. Euphytica, 1982, 31(3): 1003–1005.
- [12] Pathak C S, Singh D P, Deshpande A A. Male and female sterility in chilli pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Capsicum Nswl, 1983, 2(1): 95–96.
- [13] Meshram L D, Choudhari R V, Kukade B Y, et al. Functionnal male sterility in hot chilli (*Capsicum annuum* L.) [C]// Proc 8<sup>th</sup> Eucarpia Meeting on Genetics and Breeding on *Capsicum* and Eggplant. Rome: Capsicum Newsletter, 1992: 61–65.
- [14] Yang S Z. Selecting male sterile AB line in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Acta Hort Sin, 1981, 8(3): 49–53.  
杨世周. 辣椒雄性不育两用系的选育 [J]. 园艺学报, 1981, 8(3): 49–53.
- [15] Yang F M, Yang S Z, Jiang E G, et al. Breeding and application of male sterile line “AB92” in bell pepper [J]. Liaoning Agri Sci, 1994(6): 15–18.  
杨凤梅, 杨世周, 姜恩国, 等. 辣椒AB92雄性不育两用系选育及利用 [J]. 辽宁农业科学, 1994(6): 15–18.
- [16] Fan Y Q, Guo J Y. Primary study on breeding of male sterile lines in *Capsicum annuum* L. [J]. Acta Agri Boreal Sin, 1994, 9(S1): 145.  
范妍芹, 郭景印. 甜椒雄性不育系选育初报 [J]. 华北农学报, 1994, 9(S1): 145.
- [17] Yuan J S, Li S P. Study of floral organ morphology and inheritance of a new functional male sterile pepper line [J]. Hereditas, 2000, 22(1): 28–30.  
袁俊水, 李锁平. 一个辣椒功能性雄性不育系的花器形态及遗传研究 [J]. 遗传, 2000, 22(1): 28–30.
- [18] Daskalov S. Investigations on induced mutants in sweet pepper (*Capsicum annuum*) [C]// Genetics and Breeding of *Capsicum*. Budapest: EUCARPIA, 1974: 81–90.
- [19] Bartoszewski G, Waszczak C, Gawroński P, et al. Mapping of the *ms8* male sterility gene in sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) on the chromosome P4 using PCR-based markers useful for breeding programmes [J]. Euphytica, 2012, 186(2): 453–461.
- [20] Lee J, Han J H, An C G, et al. A CAPS marker linked to a genic male-sterile gene in the colored sweet pepper, ‘Paprika’ (*Capsicum annuum* L.) [J]. Breed Sci, 2010, 60(1): 93–98.
- [21] Peterson P A. Cytoplasmically inherited male sterility in *Capsicum* [J]. Amer Nat, 1958, 92(863): 111–119.
- [22] Kim D H, Kim B D. The organization of mitochondrial *atp6* gene region in male fertile and CMS lines of pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Curr Genet, 2006, 49(1): 59–67.
- [23] Lee J M, Nahm S H, Kim Y M, et al. Characterization and molecular genetic mapping of microsatellite loci in pepper [J]. Theor Appl Genet, 2004, 108(4): 619–627.
- [24] Gulyas G, Pakozdi K, Lee J S, et al. Analysis of fertility restoration by using cytoplasmic male-sterile red pepper (*Capsicum annuum* L.) lines [J]. Breed Sci, 2006, 56(3): 331–334.
- [25] Lee J, Yoon J B, Park H G. A CAPS marker associated with the partial restoration of cytoplasmic male sterility in chili pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Mol Breed, 2008, 21(1): 95–104.
- [26] Yang J, Wang W, Shen H L. SSR marker mapping and marker-assisted selection of *Rf* gene in pepper [J]. China Cucurb Veget, 2010, 23(5): 1–5.  
杨娟, 王雯, 沈火林. 辣椒恢复基因SSR标记定位及分子标记辅助选择育种 [J]. 中国瓜菜, 2010, 23(5): 1–5.
- [27] Wang L H, Zhang B X, Lefebvre V, et al. QTL analysis of fertility restoration in cytoplasmic male sterile pepper [J]. Theor Appl Genet, 2004, 109(5): 1058–1063.
- [28] Zhang B X, Wang L H, Huang S W, et al. Construction of a molecular linkage map and QTL analysis of fertility restorer of *Capsicum annuum* L. [J]. Sci Agri Sin, 2003, 36(7): 818–822.  
张宝玺, 王立浩, 黄三文, 等. 辣椒分子遗传图谱的构建和胞质雄性不育恢复性的QTL分析 [J]. 中国农业科学, 2003, 36(7): 818–822.
- [29] Chang C T, Wang C G, Chen C B, et al. Identification of molecular markers linked to the fertility restoring gene for the CMS *Capsicum annuum* L. [J]. Acta Biol Exp Sin, 2005, 38(3): 227–232.  
常彩涛, 王春国, 陈成彬, 等. 胞质雄性不育辣椒育性恢复基因特异分子标记的筛选 [J]. 实验生物学报, 2005, 38(3): 227–232.
- [30] Wang D Y, Wang M, Zhen X Q. RAPD analysis associated with cytoplasm male sterility in hot pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Acta Agri Nucl Sin, 2005, 19(2): 99–101.  
王得元, 王鸣, 郑学勤. 用RAPD分析辣椒细胞质雄性不育基因 [J]. 核农学报, 2005, 19(2): 99–101.
- [31] Liu G Z, Gong Z H, Huang W, et al. Acquisition of different gene of pepper cytoplasmic male sterile and maintainer line and single nucleotide polymorphism analysis [J]. J China Agri Univ, 2010, 15(5): 19–24.  
刘光照, 巩振辉, 黄炜, 等. 辣椒不育系和保持系线粒体差异基因获得及SNP分析 [J]. 中国农业大学学报, 2010, 15(5): 19–24.
- [32] Wei B Q, Wang L L, Chen L Z. RAPD and SCAR markers linked to cytoplasmic male sterility gene in *Capsicum annuum* L.

- [J]. *Acta Agri Boreal-Occid Sin*, 2010, 19(10): 166–168,173.  
魏兵强, 王兰兰, 陈灵芝. 辣椒胞质雄性不育基因的分子标记 [J]. *西北农业学报*, 2010, 19(10): 166–168,173.
- [33] Li G Q, Ji J J, Gong Z H, et al. Cloning and analysis of *CaCP<sub>26</sub>* gene cDNA of pepper [J]. *Acta Agri Boreal-Occid Sin*, 2011, 20(11): 111–116.  
李国琴, 吉姣姣, 巩振辉, 等. 辣椒 $CaCP_{26}$ 基因的cDNA克隆和分析 [J]. *西北农业学报*, 2011, 20(11): 111–116.
- [34] Lefebvre V. Molecular markers for genetics and breeding: Development and use in pepper (*Capsicum* spp.) [J]. *Biotechn Agri For*, 2004, 55(2): 189–214.
- [35] Wu F N, Mueller L A, Crouzillat D, et al. Combining bioinformatics and phylogenetics to identify large sets of single-copy orthologous genes (*COSII*) for comparative, evolutionary and systematic studies: A test case in the euasterid plant clade [J]. *Genetics*, 2006, 174(3): 1407–1420.
- [36] Wu F N, Eannetta N T, Xu Y M, et al. A *COSII* genetic map of the pepper genome provides a detailed picture of synteny with tomato and new insights into recent chromosome evolution in the genus *Capsicum* [J]. *Theor Appl Genet*, 2009, 118(7): 1279–1293.
- [37] Paran I, Voort J R, Lefebvre V, et al. An integrated genetic linkage map of pepper (*Capsicum* spp.) [J]. *Mol Breed*, 2004, 13(3): 251–261.
- [38] Wang H M, Wang D Y, Li Y, et al. The advance in the application of three-line heterosis associated with cytoplasmic-nuclear interaction male sterility (CMS) [J]. *Guangdong Agri Sci*, 2003(5): 16–18.  
王恒明, 王得元, 李颖, 等. 辣椒核质互作雄性不育三系杂种优势利用研究进展 [J]. *广东农业科学*, 2003(5): 16–18.
- [39] Liu L, Li X R, Wang G H, et al. Breeding and molecular biology progress of male sterile pepper in China [J]. *Prog Biotechn*, 2011, 1(4): 254–259.  
刘玲, 李显日, 王广华, 等. 国内辣椒雄性不育育种及分子生物学研究进展 [J]. *生物技术进展*, 2011, 1(4): 254–259.
- [40] Xue Q H, Yang F M. A hot pepper  $F_1$  hybrid: Shenyang 12 [J]. *J China Capsi*, 2007(1): 3–4.  
薛庆华, 杨凤梅. 辣椒新品种沈研12号的选育 [J]. *辣椒杂志*, 2007(1): 3–4.
- [41] Fan Y Q, Liu Y. ‘Jiyan 6’: A sweet pepper hybrid produced by male sterile lines [J]. *Acta Hort Sin*, 2002, 29(3): 295.  
范妍芹, 刘云. 甜椒雄性不育两用系一代杂种‘冀研6号’ [J]. *园艺学报*, 2002, 29(3): 295.
- [42] Fan Y Q, Liu Y, Yan L B, et al. A large fruit sweet pepper cultivar produced by male sterile lines ‘Jiyan 12’ [J]. *Acta Hort Sin*, 2009, 36(12): 1845–1846.  
范妍芹, 刘云, 严立斌, 等. 利用雄性不育系育成大大果型甜椒新品种‘冀研12号’ [J]. *园艺学报*, 2009, 36(12): 1845–1846.
- [43] Liu J B, Sun J B, Wang S B, et al. Breeding of  $F_1$  hybrid hot pepper Jiangshu 3 [J]. *J China Capsi*, 2001(2): 25–26.  
刘金兵, 孙洁波, 王述彬, 等. 中熟辣椒新品种江蔬3号的选育 [J]. *辣椒杂志*, 2001(2): 25–26.
- [44] Wang S B, Zhao H L, Liu J B, et al. Heterosis utilization of CMS lines in hot (sweet) peppers and techniques for its hybrid seed production [J]. *Jiangsu Agri Sci*, 2002(3): 143–146.  
王述彬, 赵华仑, 刘金兵, 等. 辣(甜)椒胞质雄性不育系杂种优势利用及其制种技术 [J]. *江苏农业学报*, 2002(3): 143–146
- [45] Zhou X X, Zhou Q C, Dai X Z, et al. Breeding of a new male sterile line 9704A [J]. *Hunan Agric Sci*, 2000(5): 39–40.  
邹学校, 周群初, 戴雄泽, 等. 辣椒雄性不育系9704A的选育 [J]. *湖南农业科学*, 2000(5): 39–40.
- [46] Zhou X X, Zhou Q C, Dai X Z, et al. A new hot pepper  $F_1$  hybrid ‘Xiangla 4’ [J]. *China Veget*, 2002(6): 30–31.  
邹学校, 周群初, 戴雄泽, 等. 湘辣4号辣椒的选育 [J]. *中国蔬菜*, 2002(6): 30–31.
- [47] Chang S D, Huang Z, Huang B H, et al. A new hot pepper  $F_1$  hybrid ‘Layout 2’ [J]. *China Veget*, 2002(1): 20–21.  
常绍东, 黄贞, 黄邦海, 等. 早熟辣椒新品种辣优2号的选育 [J]. *中国蔬菜*, 2002(1): 20–21.
- [48] Geng S S, Liang H J. Breeding of a new hot pepper variety ‘Jingla 2’ [J]. *Vegetables*, 2007(11): 11–12.  
耿三省, 梁红军. 优质出口型干鲜两用辣椒新品种: 京辣2号 [J]. *蔬菜*, 2007(11): 11–12.
- [49] Shen H L, Shi Z Q. A new hot pepper  $F_1$  hybrid ‘Nongda 082’ [J]. *China Veget*, 2005(10/11): 43–44.  
沈火林, 石正强. 利用雄性不育选育辣椒新品种农大082 [J]. *中国蔬菜*, 2005(10/11): 43–44.
- [50] Zhu M F, Liu T G, Dai Z Y, et al. A new pepper hybrid ‘Anla 6’ derived from three line male sterile system [J]. *China Cucur Veget*, 2009(1): 16–17.  
朱卯芬, 刘童光, 戴祖云, 等. 辣椒雄性不育三系品种安辣6号的选育 [J]. *中国瓜菜*, 2009(1): 16–17.
- [51] Yang C J, Chen B J, Liu J G, et al. New hot pepper  $F_1$  hybrid Chuanjiaoxianglafei [J]. *J China Capsi*, 2006(3): 17–19.  
杨朝进, 陈炳金, 刘建国, 等. 利用雄性不育选育辣椒新品种川椒香辣妃 [J]. *辣椒杂志*, 2006(3): 17–19.
- [52] Zhou Q H, Zhang H B, Wang A L, et al. A new hybrid hot pepper variety ‘Changla 7’ [J]. *China Veget*, 2011(16): 105–108.  
周清华, 张海斌, 王安乐, 等. 辣椒新品种长辣7号的选育 [J]. *中国蔬菜*, 2011(16): 105–108.
- [53] Yang F M, Xue Q H, Yang G Q, et al. Breeding of a three-line hybrid hot pepper variety ‘Shenyang 13’ [J]. *J China Capsi*, 2008(2): 7–8.  
杨凤梅, 薛庆华, 杨高强, 等. 辣椒三系杂交种沈研13号选育 [J]. *辣椒杂志*, 2008(2): 7–8.
- [54] Yang F M, Xue Q H, Yang G Q, et al. Breeding of a three-line hybrid hot pepper variety ‘Shenyang 14’ [J]. *J China Capsi*, 2008(3): 13–14.  
杨凤梅, 薛庆华, 杨高强, 等. 辣椒三系杂交种沈研14号选育 [J]. *辣椒杂志*, 2008(3): 13–14.
- [55] Xue Y M, Xue Q H, Yang G Q. Breeding of a three-line hybrid hot pepper variety ‘Shenyang 16’ [J]. *Jilin Veg*, 2011(2): 73–74.  
薛玉梅, 薛庆华, 杨高强. 早熟、优质干椒三系杂交种沈研16号的选育 [J]. *吉林蔬菜*, 2011(2): 73–74.
- [56] Xue Q H, Yang F M, Yang G Q, et al. Breeding of a new hot pepper variety ‘Shenyang 18’ [J]. *J China Capsi*, 2011(3): 15–16.  
薛庆华, 杨凤梅, 杨高强, 等. 三系辣椒新品种沈研18号的选育 [J]. *辣椒杂志*, 2011(3): 15–16.