

# 甜椒育种材料 N1345 的疫病抗性遗传分析

张晓芬, 韩华丽, 陈斌, 耿三省, 耿利华

(北京市农林科学院蔬菜研究中心, 北京 100097)

**摘要:**阐明了以甜椒 N1345 为抗原的疫病抗性遗传机制, 为甜辣椒抗疫病新品种选育提供依据。通过稳定高抗疫病甜椒育种材料 N1345, 与高感疫病辣椒材料 N1308 构建的  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$ 、 $F_2$  六个世代, 应用植物数量性状主基因 + 多基因联合分离分析方法, 进行了疫病抗性遗传分析。结果显示, 以甜椒 N1345 为抗原的疫病抗性由 2 对加性 - 显性 - 上位性主基因控制 ( $B - 1 - 1$ ), 两主基因加性效应、显性效应均相等, 主基因遗传率在  $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  世代分别为 63.43%、82.32% 和 83.46%。

**关键词:** 甜椒育种材料 N1345; 疫病; 主基因 + 多基因遗传

## Inheritance of Resistance to Phytophthora Blight in Sweet Pepper Line N1345

ZHANG Xiao-fen, HAN Hua-li, CHEN Bin, GENG San-sheng, GENG Li-hua

(Beijing Vegetable Research Center, Beijing Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Beijing 100097)

**Abstract:** The inheritance of resistance to phytophthora blight of N1345 is important for pepper breeding resistant to phytophthora blight. Using the model of major gene plus polygene of quantitative traits, a joint analysis of six-generations from a sweet pepper line N1345 highly resistant to phytophthora blight and a highly susceptible hot pepper line N1308 was performed. The resistance to phytophthora of N1345 was shown to be controlled by two major genes ( $B - 1 - 1$ ) with equal additive and dominant effects, and the major genes heritabilities of  $B_1$ ,  $B_2$  and  $F_2$  were 63.43%, 82.32% and 83.46%, respectively.

**Key words:** Sweet pepper line N1345; Phytophthora blight; Major gene plus polygene; Inheritance

疫病 (Phytophthora blight) 是世界范围内严重危害甜辣椒生产的一种毁灭性病害。疫病的药剂防治和栽培措施防治效果不理想, 选育抗病品种成为甜辣椒疫病防治措施中最重要、最有效的一项工作。

甜辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 疫病抗性遗传规律相当复杂, 不同的抗原材料抗病遗传模式不同。据报道, PI201234 的抗性由一个显性基因控制<sup>[1]</sup>, CM334 抗性由两个非连锁隐性基因控制<sup>[2]</sup>, 而 PM217 的抗性则为多基因遗传<sup>[3]</sup>。以往研究认为, 大多数材料的疫病抗性由多基因控制, 但不同材料间少有共有信息。尽管辣椒疫病的遗传研究已取得一定进展, 并找到了与主效 QTLs 紧密连锁的标

记<sup>[4-5]</sup>, 但由于疫病不同抗原间抗性遗传规律的复杂性, 其标记、图谱信息难以被利用。

甜辣椒疫病抗性种质资源缺乏, 特别是甜椒抗疫病材料<sup>[6-7]</sup>。刘建华等<sup>[7]</sup>对 1079 份辣椒种质资源进行疫霉的抗病性鉴定与评价, 发现其中抗病材料仅占 5.56%。本研究以高抗疫病甜椒育种材料 N1345 与高感疫病辣椒材料 N1308 为双亲, 采用六世代联合分析法, 结合疫病灌根人工接种抗病性鉴定技术, 应用植物数量性状主基因 + 多基因联合分离分析方法对 N1345 疫病抗性进行遗传分析, 以为以 N1345 为抗原的抗疫病新品种选育提供依据。

收稿日期: 2010-10-21 修回日期: 2011-01-18

基金项目: 国家科技支撑计划(2009BADB8B01); 北京市科技计划(D08070500690803); 北京市常规育种财政专项

作者简介: 张晓芬, 硕士, 助理研究员, 主要从事甜辣椒遗传育种工作。E-mail: zhangxiaofen@nercvs.org

通讯作者: 耿三省, 硕士, 研究员, 主要从事甜辣椒遗传育种工作。E-mail: gengsansheng@nercvs.org

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

N1345 为本课题组利用本组种质资源经四亲杂交、多代自交选育出的综合性状优良的甜椒自交系, 经过连续 2 年 4 个季节的人工接种疫病抗性鉴定, 病情指数(DI)稳定在 4.0~8.0, 对疫病表现为高抗。N1308 为本课题组选育出的长羊角型辣椒自交系, 经过连续 2 年 4 个季节的人工接种疫病抗性鉴定, 其 DI 值介于 75.0~90.0, 对疫病抗性表现为高感。以 N1345 与 N1308 为亲本, 构建  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  六联合世代。疫霉病原菌(*Phytophthora capsici* L.)由中国农科院蔬菜花卉研究所植物保护研究室提供。

### 1.2 试验方法

2009 年春季, 于北京市农林科学院蔬菜研究中心农场将 N1345 与 N1308 杂交, 得到  $F_1$  种子, 2009 年冬季, 于本中心海南三亚农场,  $F_1$  自交, 并分别与 N1345 和 N1308 回交, 分别获得  $F_2$ 、 $B_1$  和  $B_2$  种子。2010 年春季, 六个世代的种子经消毒后, 播种于无菌培养土, 温室内育苗。 $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  六个世代的样本容量分别为 27、24、29、131、129 和 251。试验分别设 PM217 和 FS871 为抗、感对照。待辣椒幼苗 6 片真叶展平时, 以每株 3000 个游动疫霉孢子的浓度进行根部灌根接种。接种至发病期保持土壤高湿度, 保持温室温度为  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 。调查于接种后第 3 天、第 7 天和第 14 天进行。

辣椒幼苗疫病抗性调查分级标准为: 0 级: 无病; 1 级: 幼苗根颈部稍有变黑, 叶片不萎蔫或可恢复性萎蔫; 2 级: 幼苗根颈部变黑达 1~2cm, 叶片不可恢复性萎蔫, 下部叶片偶有脱落; 3 级: 幼苗根颈部变黑超过 2cm, 叶片明显萎蔫或落叶明显; 4 级: 幼苗基部变黑缢缩, 除生长点外全部叶脱落或整株萎蔫; 5 级: 植株枯死。病情指数(DI)计算公式为:

$$\text{病情指数} = \frac{\sum (\text{各病级数值} \times \text{该病级株数})}{(\text{最高病级数值} \times \text{调查总株数})} \times 100$$

植株疫病抗病性分级标准: 高抗(HR):  $\text{DI} \leq 10$ ; 抗病(R):  $10 < \text{DI} \leq 30$ ; 中抗(MR):  $30 < \text{DI} \leq 50$ ; 感病(S):  $\text{DI} > 50$ 。

### 1.3 数据分析

采用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型进行多世代联合分析<sup>[8-9]</sup>。通过极大似然函数法和 IECM 算法对混合分布中的有关成分分布参数做出估计, 然后通过对 AIC 值的判别和适合性测验, 选

出最优遗传模型, 并估计主基因和多基因效应值和方差等遗传参数。

## 2 结果与分析

### 2.1 主基因+多基因遗传模型的确定

应用  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  六世代联合分析法, 对疫病抗性进行分离分析。共获得 A 类(1 对主基因)与 B 类(2 对主基因)10 种遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值(表 1)。依据期望熵最大为最优假设原则, 即 AIC 值最小原则, 选择 B-1-1 为最佳可能模型, A-1 和 A-3 为备选模型。经适合性检验(表 2), A-1 模型中有 23 个统计量达到显著差异, 即模型与分离群体的分布是不一致的, A-3 模型与 B-1-1 模型中分别有 25、20 个统计量达到显著差异。表明 B-1-1 模型为最优遗传模型, 即甜椒疫病抗性受 2 对加性-显性-上位性主基因控制。

表 1 各种遗传模型的对数极大似然函数值和 AIC 值

Table 1 AIC values and Max likelihood values of different genetic models of *Phatophthora capsici* resistance in pepper

模型 Model	对数极大似然值 MLV	AIC	模型 Model	对数极大似然值 MLV	AIC
A-1	-705.352	1418.703	B-1-2	-704.485	1420.969
A-2	-942.477	1890.953	B-1-3	-961.174	1930.348
A-3	-705.527	1417.055	B-1-4	-1088.374	2182.749
A-4	-1140.794	2287.588	B-1-5	-912.354	1832.709
B-1-1	-697.102	1414.204	B-1-6	-1071.360	2148.719

### 2.2 遗传参数的估计

由表 3 可见, 控制疫病抗性的 2 对主基因的加性效应、显性效应和显性度均为 -1.08、0.92 和 -0.85, 说明 2 对主基因对疫病抗性具有相等的加性效应和显性效应。 $0 < |h_a/d_a| = |h_b/d_b| < 1$ , 表明 2 对主基因对疫病抗性的控制均以加性效应为主。由表 3 可推知,  $F = \sum hd < 0$ , 鉴于  $P_1$  为小值亲本,  $P_2$  为大值亲本, 所以  $P_1$  对  $P_2$  表现为显性优势, 即疫病抗性对感病表现为显性。 $i = 1.28 > 0$ , 表明 2 对主基因间存在明显的加性×加性互作效应。 $j_{ab} = j_{ba}$ , 表明 2 对主基因对增强疫病抗性的贡献相等。在上位性效应中, 2 对主基因的加性×加性互作效应较大。 $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  世代的主基因遗传率分别为 63.43%、82.32% 和 83.46%。由于 B 类模型中, 群

体平均数  $m$  未含有基因效应, 故  $B - 1 - 1$  模型中, 多基因方差不予考虑。上述结果表明, 甜椒材料

N1345 的疫病抗性由 2 对等效主基因控制, 受环境影响较小。

表 2 模型适合性检验

Table 2 Test for goodness-of-fit about genetic model of *phytophthora capsici* resistance

模型 Model	世代 Generation	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$\chi^2$	$D_n$
A - 1	P <sub>1</sub>	0.001(0.979)	0.595(0.440)	10.144(0.001)	1.404 *	0.430 *
	F <sub>1</sub>	3.292(0.069)	3.776(0.052)	0.556(0.455)	1.126 *	0.387 *
	P <sub>2</sub>	9.270(0.002)	5.661(0.017)	5.175(0.022)	2.316 *	0.635 *
	B <sub>1</sub>	1.342(0.246)	7.700(0.005)	43.731(0)	5.424 **	0.485 *
	B <sub>2</sub>	52.315(0)	45.553(0)	1.031(0.309)	7.102 **	0.433 *
	F <sub>2</sub>	122.081(0)	168.289(0)	82.769(0)	31.090 **	0.701 *
A - 3	P <sub>1</sub>	0.096(0.756)	1.093(0.295)	8.896(0.002)	1.420 *	0.452 *
	F <sub>1</sub>	3.905(0.048)	4.277(0.038)	0.383(0.536)	1.160 *	0.399 *
	P <sub>2</sub>	9.277(0.002)	5.667(0.017)	5.173(0.022)	2.317 *	0.635 *
	B <sub>1</sub>	1.639(0.200)	8.249(0.004)	42.640(0)	5.453 *	0.489 *
	B <sub>2</sub>	52.733(0)	45.735(0)	1.152(0.283)	7.132 *	0.433 *
	F <sub>2</sub>	120.581(0)	167.266(0)	84.707(0)	30.965 **	0.700 **
B - 1 - 1	P <sub>1</sub>	3.139(0.076)	4.335(0.037)	2.150(0.142)	1.736 *	0.545 *
	F <sub>1</sub>	1.440(0.230)	2.274(0.131)	1.917(0.166)	1.057 *	0.337 *
	P <sub>2</sub>	2.749(0.097)	0.430(0.511)	14.426(0)	1.774 *	0.553 *
	B <sub>1</sub>	1.399(0.236)	7.809(0.005)	43.522(0)	5.429 **	0.486 *
	B <sub>2</sub>	6.889(0.008)	3.686(0.054)	6.178(0.012)	2.280 *	0.283 *
	F <sub>2</sub>	136.672(0)	177.861(0)	65.094(0)	32.306 **	0.713 *

\* : 在 0.05 水平差异显著; \*\* : 在 0.01 水平差异显著

\* : Significant difference at 0.05 level; \*\* : Significant difference at 0.01 level

表 3 疫病抗性的遗传参数估计

Table 3 Estimates of parameters of *phytophthora capsici* resistance

一阶参数 1 <sup>st</sup> order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2 <sup>nd</sup> order parameter			估价值 Estimate	
		B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	F <sub>2</sub>		
m	1.28	$\sigma^2 p$	1.723	3.563	3.810	
$d_a$	-1.08	$\sigma_{mg}^2$	1.093	2.933	3.180	
$d_b$	-1.08	$\sigma^2$	0.63	0.63	0.63	
$h_a$	0.92	$h_{mg}^2 (\%)$	63.43	82.32	83.46	
$h_b$	0.92					
$h_a/d_a$	-0.85					
$h_b/d_b$	-0.85					
$j_{ab}$	-1.09					
$j_{ba}$	-1.09					
i	1.28					
l	-2.79					

辣椒抗疫病材料中, 有的材料疫病抗性为单基因遗传, 如 Saini 等<sup>[10]</sup>、Kim 等<sup>[1]</sup>分别认为 Waxy Globe、P1201234 和品系 28 - 20 的抗性由 1 个显性基因控制, 一球型果品系的抗性则受 1 个隐性基因控制。有的材料疫病抗性受寡基因控制, 如 Guerrero-Moreno 等<sup>[2]</sup>研究表明, CM334 的抗性受 2 个非连锁隐性基因控制, Reifsneider 等<sup>[11]</sup>认为, CM334 的一个自交系 CNPH148 的抗性受 1 个显性基因和 1 个隐性上位基因控制, Cristinzio 等<sup>[12]</sup>则报道, 另一自交系 PAR21 的抗性由 2 个独立的显性基因控制。李智军等<sup>[13]</sup>报道 Bangchang 对广东辣椒疫霉菌株 ZLT0566 的抗性受 1 对不完全显性基因控制, 而 P038 的抗性遗传符合 2 对相互独立的不完全显性互补基因控制模式。有的材料为多基因遗传, Pochard<sup>[3]</sup>认为 PM217 对疫病抗性为多基因遗传, Bartral 等<sup>[14]</sup>也认为辣椒对 *P. capsici* 的抗性为多基因遗传。Thabuis 等<sup>[4]</sup>对 3 个不同抗疫病甜辣椒材料构建的 F<sub>2</sub> 群体, 分别采用根部灌根法与茎部伤口接种法, 应用相同分子标记进行疫病抗性 QTL 定位分析, 结果显示, 3 个群体绝大多数 QTLs 位点都两两

### 3 讨论

甜辣椒疫病抗性遗传规律复杂。在已报道的甜万方数据

不同。这说明除受接种病原菌、接种方法等因素影响外,不同的甜辣椒材料其疫病抗性遗传模式不同。对于疫病抗性的田间育种,应针对育种材料进行准确遗传分析,以确定抗疫病品种的选育路线。

以往甜辣椒的疫病抗性遗传分析,大都采用经典数量遗传学方法,而经典数量遗传学方法并不能区分主基因及多基因的存在,也无法区分不同基因在效应上的差异,只能估测基因的总体效应。近年来发展起来的植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型分析方法,得到了较成功的广泛应用<sup>[15-17]</sup>,在甜辣椒上已对株高、始花结位等数量性状进行准确数量遗传分析<sup>[18-19]</sup>,本研究首次利用该方法对具疫病高抗性的甜椒育种材料,应用P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>、B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>六个联合世代,进行了准确的疫病抗性遗传分析,结果显示,以甜椒育种材料N1345为抗原的疫病抗性由2对加性-显性-上位性主基因控制,2对主基因效应相等,无微效基因作用,且抗病对感病表现为显性。

疫病为世界范围内危害甜辣椒的一种毁灭性病害,抗疫病育种为甜辣椒作物的一项重要任务。而甜辣椒的抗疫病资源缺乏,尤其是甜椒。甜椒自交系N1345对疫病抗性表现为高抗,抗性稳定,其抗病遗传规律的阐明,对甜辣椒的抗疫病育种具有重要意义。

#### 参考文献

- [1] Kim B S, Hur J M. Inheritance of resistance to bacterial spot and Phytophthora blight in peppers [J]. J Korean Soc Horticul Sci, 1990, 31: 350-357.
- [2] Guerrero-Moreno A, Laborde J A. Current status of pepper breeding for resistance to Phytophthora capsici in Mexico [C]// Synopsis of the IVth Meeting of Capsicum Working Group of Eucarpia, Wageningen, 1980; 52-56.
- [3] Pochard E. Recherches sur le piment, in Rapport de activete. Station de l'amélioration des plantes maraîchères, 1985-1986 [C]// Station de l'amélioration des plantes maraîchères, Montfavet, 1987; 49-66.
- [4] Thabuis A, Palloix A, Palloix A, et al. Comparative mapping of Phytophthora resistance loci in pepper germplasm: evidence for conserved resistance loci across Solanaceae and for a large genetic diversity [J]. Theor Appl Genet, 2003, 106: 1473-1485.
- [5] Sugita T, Yanaguchi K, Kinoshita T, et al. QTL analysis for resistance to phytophthora blight (*Phytophthora capsici* Leon.) using an intraspecific doubled-haploid population of *Capsicum annuum* [J]. Breed Sci, 2006, 56: 137-145.
- [6] Kimble K A, Grogan K G. Resistance to Phytophthora root rot in peppers [J]. Plant Dis Rep, 1960, 44: 872-873.
- [7] 刘建华, 杨宇红, 卢鉴植, 等. 辣椒种质资源对疫霉的抗病性鉴定研究 [J]. 湖南农业科学, 1998(3): 30-31.
- [8] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系 [M]. 北京: 科学出版社, 2003: 224-260.
- [9] 盖钧镒. 试验统计方法 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 125-127.
- [10] Saini S S, Sharma P P. Inheritance of resistance to fruit rot (*Phytophthora capsici* Leon.) and induction of resistance in bell pepper [J]. Euphytica, 1978 (27): 721-723.
- [11] Reifschneider F J B, Boiteux L S, Vecchia P T, et al. Inheritance of adult-plant resistance to *Phytophthora capsici* in pepper [J]. Euphytica, 1992, 62: 45-49.
- [12] Cristinzio G, Zema V, Errico A, et al. Introduction of resistance genes to *Phytophthora capsici* into cultivar of *Capsicum annuum*-Friariello [J]. Capsic News, 1992(s): 189-193.
- [13] 李智军, 龙卫平, 郑锦荣, 等. 2个辣椒疫病抗性资源的抗性遗传分析 [J]. 华南农业大学学报, 2008, 29(2): 30-33.
- [14] Bartual R, Carbonell E A, Marsal J I, et al. Gene action in the resistance of peppers (*Capsicum annuum*) to *Phytophthora* stem blight (*Phytophthora capsici* L.) [J]. Euphytica, 1991, 54: 195-200.
- [15] 李红双, 李锡香, 沈镝, 等. 萝卜优异种质对芜菁花叶病毒抗性的遗传分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(2): 152-156.
- [16] 严慧玲, 方智远, 刘玉梅, 等. 甘蓝显性雄性不育材料DGMS79-399-3不育性的遗传效应分析 [J]. 园艺学报, 2007, 34(1): 93-98.
- [17] 张素勤, 顾兴芳, 张圣平, 等. 黄瓜白粉病抗性遗传机制的研究 [J]. 园艺学报, 2005, 32(5): 899-901.
- [18] 陈学军, 陈劲枫, 方荣, 等. 辣椒始花节位遗传研究 [J]. 园艺学报, 2006, 33(1): 152-154.
- [19] 陈学军, 陈劲枫. 辣椒株高遗传分析 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(7): 1342-1345.
- [20] (上接第815页) 成观察 [J]. 莱阳农学院学报, 1990, 7(2): 125-128.
- [21] Deo P C, Tyagi A P, Taylor M, et al. Improving taro (*Colocasia esculenta* var. *esculenta*) production using biotechnological approaches [J]. South Pacific J Nat Sci, 2009, 27: 6-13.
- [22] Quero-Garcia J, Ivancic A, Lebot V. Root and Tuber Crops [M], Handbook of Plant Breeding, 2010, 7: 149-172.
- [23] Isshiki S, Otsuka K, Tashiro Y, et al. A probable origin of triploids in taro [*Colocasia esculenta* (L.) Schott] [J]. J Jpn Soc Hort Sci, 1999, 68(4): 774-779.
- [24] 陆绍春, 李储学. 诱导芋头开花的初步研究 [J]. 莱阳农学院学报, 1988, 5(3): 66-69.
- [25] 辛红婵, 陆绍春, 王福春, 等. 芋大小孢子发生和雌雄配子体形
- [26] 龙春林, 程治英, 蔡秀珍. 大野芋种子形成丛芽的微繁殖 [J]. 云南植物研究, 2005, 27(3): 327-330.
- [27] Zhang D X, Zhang G M. Preliminary studies on evolution and classification of taro (*Colocasia* spp.) in China [C]. Ethnobotany and genetic diversity of Asian taro: focus on China (IPGRI), 1998, 30-45.
- [28] Ivancic A, Lebot V. Descriptors for Taro (*Colocasia esculenta* Schott) [M]. IPGRI, 1999.
- [29] 黄新芳, 柯卫东. 芋种质资源描述规范和数据标准 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2006.

# 甜椒育种材料N1345的疫病抗性遗传分析

作者: 张晓芬, 韩华丽, 陈斌, 耿三省, 耿利华, ZHANG Xiao-fen, HAN Hua-li, CHEN Bin, GENG San-sheng, GENG Li-hua  
作者单位: 北京市农林科学院蔬菜研究中心,北京,100097  
刊名: 植物遗传资源学报 [ISTIC PKU]  
英文刊名: Journal of Plant Genetic Resources  
年,卷(期): 2011(5)

## 参考文献(19条)

1. 陈学军;陈劲枫 辣椒株高遗传分析 2006(07)
2. 陈学军;陈劲枫;方荣 辣椒始花节位遗传研究 2006(01)
3. Reifschneider F J B;Boiteux L S;Vecchia P T Inheritance of adult-plant resistance to *Phytophthora capsici* in pepper[外文期刊] 1992
4. Saini S S;Sharma P P Inheritance of resistance to fruit rot (*Phytophthora capsici* Leon.) and induction of resistance in bell pepper 1978(27)
5. 张素勤;顾兴芳;张圣平 黄瓜白粉病抗性遗传机制的研究 2005(05)
6. 严慧玲;方智远;刘玉梅 甘蓝显性雄性不育材料DGMS79-399-3不育性的遗传效应分析 2007(01)
7. 李红双;李锡香;沈镝 萝卜优异种质对芜菁花叶病毒抗性的遗传分析 2010(02)
8. 盖钧镒;章元明;王建康 植物数量性状遗传体系 2003
9. 李智军;龙卫平;郑锦荣 2个辣椒疫病抗性资源的抗性遗传分析 2008(02)
10. Cristinzio G;Zema V;Errico A Introduction of resistance genes to *Phytophthora capsici* into cultivar of *Capsicum annuum*Friariello 1992(s)
11. 刘建华;杨宇红;卢鉴植 辣椒种质资源对疫霉的抗病性鉴定研究 1998(03)
12. Kimble K A;Grogan K G Resistance to *Phytophthora* root rot in peppers 1960
13. Sugita T;Yanaguchi K;Kinoshita T QTL analysis for resistance to phytophthora blight (*Phytophthora capsici* Leon.) using an intraspecific doubled-haploid population of *Capsicum annuum*[外文期刊] 2006
14. Thabuis A;Palloix A Comparative mapping of *Phytophthora* resistance loci in pepper germplasm:evidence for conserved resistance loci across Solanaceae and for a large genetic diversity 2003
15. Pochard E Recherches sur le piment, in Rapport de activete.Station de Amelioration des Plantes Maraicheres, 1985-1986 1987
16. Guerrero-Moreno A;Laborde J A Current status of pepper breeding for resistance to *Phytophthora capsici* in Mexico 1980
17. Kim B S;Hur J M Inheritance of resistance to bacterial spot and *Phytophthora* blight in peppers 1990
18. Bartual R;Carbonell E A;Marsal J I Gene action in the resistance of peppers (*Capsicum annuum*) to *Phytophthora* stem blight (*Phytophthora capsici* L.) 1991
19. 盖钧镒 试验统计方法 2000