

辣椒果色相关研究进展

宋 钊^{1,2,3}, 夏碧波⁴, 李 颖¹, 张白鸽^{1,3}, 徐小万¹, 程蛟文², 曹 健¹, 胡开林²

(¹广东省农业科学院蔬菜研究所, 广州 510640; ²华南农业大学, 广州 510642;

³广东省蔬菜新技术研究重点实验室, 广州 510640; ⁴仲凯农业工程学院, 广州 510225)

摘要:辣椒是全球广泛种植的高经济价值茄科作物之一。在辣椒的各个经济性状中果色是最直观的重要性状之一。由于辣椒果色丰富多彩, 目前已经成为研究果色遗传的一种模式植物。辣椒青熟果色与老熟果色存在差异且遗传、分子调控机制不同, 本文将就辣椒这两个时期果色的遗传及分子调控机制研究做一个综述。

关键词:辣椒; 果色; 遗传; 基因定位

Advances on Inheritance of Fruit Color in *Capsicum*

SONG Zhao^{1,2,3}, XIA Bi-bo⁴, LI Ying¹, ZHANG Bai-ge^{1,3}, XU Xiao-wan¹, CHENG Jiao-wen², CAO Jian¹, HU Kai-lin²

(¹Vegetable Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640; ²South China Agricultural University,

Guangzhou 510640; ³Guangdong Key Lab for New Technology Research of Vegetables, Guangzhou 510640;

⁴Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225)

Abstract: Pepper is a high-economic global crop of Solanaceae widely cultivated worldwide. Among the economic traits of pepper, fruit color is one of the most intuitive important traits. Pepper has become a model plant for research on fruit color inheritance because its fruit color is rich. The fruit color of pepper was divided into pre-mature fruit color and ripe fruit color. This paper will review the genetic and molecular mechanism of fruit color in these two periods.

Key words: *Capsicum* spp.; fruit color; inheritance; genes mapping

辣椒属于茄科(Solanaceae)辣椒属(*Capsicum*)的一年生或多年生植物^[1], 是世界上仅次于番茄的第二大茄科作物^[2]。辣椒用途广泛, 具有较高的经济价值, 可以鲜食、烹饪或者干用, 也可以用于装饰色素、医药成分或者观赏植物, 在全球各地广泛栽培^[2]。据联合国粮农组织统计^[3], 2014 年全球辣椒播种面积近 200 万 hm², 鲜椒产量 3200 万 t, 其中中国达到 1600 万 t, 占到世界鲜椒产量的一半。而据农业部大宗蔬菜体系的统计, 近年来我国辣椒年播种面积占全国蔬菜总播种面积的 8% ~ 10%, 居蔬菜首位^[4]。果色是鲜椒最直观的经济性状之一, 直接影响购买者的

选择。辣椒果色是由辣椒果实中的叶绿素类、花青素类、类胡萝卜素类和类黄酮类等色素物质的相对含量所决定^[5-6], 其中辣椒果实中的叶绿素、花青素和类胡萝卜素具有一定的抗氧化作用, 能降低癌症和心血管疾病发生的风险^[7-8]; 辣椒红素作为清除自由基的一种重要抗氧化物质^[9], 在国内外的需求越来越大^[10]。辣椒的果实颜色丰富多彩, 目前已经成为果色相关研究的一种模式植物^[11-12]。迄今为止, 辣椒已经有近 300 个基因被报道, 主要是有关形态特征、生理特征、育性、抗病、抗根结线虫及耐除草剂等基因, 其中约 30 个为果实、叶片、花药和花柱等器官颜色的控制基

收稿日期: 2017-04-19 修回日期: 2017-05-12 网络出版日期: 2017-12-26

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20171226.1503.012.html>

基金项目: 2015 年广东省农业科学院院长基金项目(201508); 广东省科技厅科技计划项目(2017A020225019); 广东省蔬菜新技术研究重点实验室(2017B030314111)

第一作者研究方向为辣椒生物技术与耐逆性研究。E-mail: songzhao@gdaas.cn

通信作者: 胡开林, 研究方向为蔬菜遗传育种与生物技术。E-mail: hukailin@scau.edu.cn

曹健, 研究方向为蔬菜栽培技术。E-mail: cogin@163.com

因^[13-15]。按照辣椒种质资源描述标准^[16],当对椒商品成熟期,在正常一致的光照条件下,发育正常、达到商品成熟度的果实果面颜色即为青熟果色;而在对椒果实红熟期达到生理成熟度的果实果面颜色即为老熟果色。辣椒果实从青熟期到老熟期颜色变化多样,最为常见的类型为青熟期绿色,老熟期红色,其他还有黄色^[17]、橙色^[18-19]、橄榄绿和棕色^[20-22]等;也有青熟期为白色到老熟期仍然为白色^[17]或转为红色或者橙黄色^[23]、青熟期为紫色到老熟期转为红色^[24]、青熟期为黄色到老熟期转为红色^[25]或黄色^[23]和青熟期为黑色到老熟期转为红色^[26-27]或橙色^[28]的。本文将就辣椒青熟期果色与老熟期果色的遗传及分子调控机制研究做一个综述。

1 辣椒青熟期果实颜色的遗传与分子调控机制

1.1 辣椒青熟期果实颜色的多样性及其主要色素成分

辣椒种类繁多,其青熟期果实颜色较为丰富,常见的为深绿、浅绿和黄绿,另外还有黑色^[26-28]、紫色^[24]、淡黄色^[27]、桃红色、乳白色和米白色等。利用高效液相色谱仪进行分析的结果表明,辣椒紫色和黑色果实中主要色素成分为花青素和叶绿素,以及少量的 β -胡萝卜素、叶黄素、紫黄素等类胡萝卜素,其中黑色果实中的色素含量明显高于紫色果实中的含量^[29]。飞燕草素是辣椒中目前发现的唯一花青素物质^[30]。辣椒绿色果实中主要色素为叶绿素,另外含有少量叶黄素、 β -胡萝卜素和紫黄素等类胡萝卜素物质^[11]。甜椒白色果实中叶绿素和类胡萝卜素含量均极低^[5],但 H. Matsufuji 等^[31]则在白色辣椒果实中没有检测到这两种物质。与辣椒的绿色和白色果实相比,淡黄色果实中叶绿素和花青素含量均较低,但类胡萝卜素含量较高,约为白色的 5 倍^[32]。

1.2 辣椒青熟期果实紫色、黑色的遗传及其调控机制

辣椒果实青熟期为黑色或紫色主要是由于花青素的积累,受不完全显性 *A* (*Anthocyanin*) 基因控制^[33],同时受到 *MoA* (*Modifier of A*) 基因调控^[34]。在不考虑紫色深浅而仅考虑紫色有无时,可以认为 *A* 基因是单显性基因,黑色^[35]和紫色^[25]对绿色为显性;但也有报道认为,紫色对绿色和白色均为不完全显性^[36]。由于紫色果实中叶绿素含量较低,黑色果实中叶绿素含量是紫色果实中的 14 倍, G. J. Lightbourn 等^[29]认为,辣椒果实青熟期的黑色和紫色受 *sw₁* (*Sul-*

fury white immature fruit color)、*A* 和 *MoA* 等 3 个基因共同控制,其中紫色果实的基因型为 *sw₁A MoA*,黑色果实的基因型为 *sw₁⁺A MoA*, *sw₁* 基因抑制叶绿素的合成, *sw₁⁺* 基因会促进黑色果实中叶绿素的大量合成。

早期 E. Pochard^[37]使用三体分析法对辣椒 12 条染色体进行了识别并利用 12 个法语颜色单词来命名, V. Lefebvre 等^[38]首先将 *A* 基因定位于 Rouge 染色体,其后被证实为 10 号染色体,距离 RFLP 标记 TG63 5cM^[33],它与其他基因一起控制辣椒青熟期果实及其他器官的紫色,只有在 *al⁺* (*Anthocyanin-less*) 基因为显性时, *A* 基因才能有效表达^[13]。*A* 基因与控制辣椒花药花丝紫色的完全显性 *fc* 基因为等位基因,与辣椒果实形状 QTL fs10.1 连锁^[33]。*A* 基因是通过编码一个 Myb 转录因子 (*Myb_A*) 来调控花青素合成^[39]。*MoA* 基因是 *A* 基因的调控基因,位于 Brun 染色体^[38],即 11 号染色体,与辣椒抗烟草花叶病毒基因 *L* (*Localization of P₀ strain of TMV*) 连锁^[33,40]。在 *A* 基因存在条件下, *MoA* 基因通过调控花青素的浓度来控制果实紫色的深浅^[34]。目前,还没有发现辣椒花青素合成途径中的功能基因^[35]。另外, A. B. Chaim 等^[33]对辣椒果实紫色进行了 QTL 定位,但是由于父母本颜色差异较小,并没有检测到控制辣椒果实紫色浓度的主效 QTL。

调控辣椒果实或组织紫色的相关基因还有 *As* (*Anthocyanin on style*) 基因和 *Asf* (*Anthocyanin on style and filament*) 基因,其中 *Asf* 基因调控辣椒雌蕊花柱和雄蕊花丝的花青素合成,在 *A* 基因缺失的情况下显示紫色; *As* 基因调控辣椒花柱中花青素合成,在 *A* 基因或者 *Asf* 基因缺失的情况下显示紫色; *al* 基因阻止辣椒茎秆和青熟期果实中紫色的形成,使青熟期果实中不形成紫色斑点, *al* 基因对 *A* 基因、*As* 基因和 *Asf* 基因表现为显性^[13]。

1.3 辣椒青熟期果实绿色、黄色和白色的遗传及其调控机制

辣椒果实青熟期为绿色,主要由叶绿素决定^[11]。青熟期果实深绿色、黄绿色和象牙白色由一系列 *sw* 基因调控,其中乳白色或硫磺白色由 *sw₁* 基因调控;生菜绿色或黄绿色由 *sw₂* 基因调控;深绿色或雪松绿色由 *sw₃* 基因调控; *sw₃* 基因相对于 *sw₂*、*sw₁* 基因为显性, *sw₂* 相对 *sw₁* 基因为显性^[41]。*sw* 基因与 *A* 基因连锁,相距 20.64cM^[25],同位于辣椒 10 号染色体^[33]。在甜椒中,果实青熟期绿色对淡黄色是由 1 对完全显性基因调控;淡黄色对白色是由 2 对具

有重叠作用的显性基因调控;绿色对白色有 3 对基因差异,绿色基因有显性上位作用,只要存在有 1 个绿色基因,即可抑制淡黄色与白色性状的表达^[42]。而辣椒果实青熟期为紫杉绿和橄榄黄绿的遗传受多基因控制,不符合单基因控制的遗传模型^[43]。

辣椒青熟期果实绿色的有无是一个质量性状,但是绿色的深浅是一个数量性状,被一系列 QTL 所控制。在甜椒绿色×淡黄色的 F₂和回交后代群体中,果实青熟期至少存在浅绿色、绿色和深绿色 3 种颜色,表现出数量性状的遗传特点,可能是由于显性主效基因的数量、纯合或杂合的原因造成的^[6]。A. Brand 等^[44]构建遗传图谱发现辣椒果实青熟期深绿色或浅绿色是由 QTL pc8.1 和 QTL pc10.1 所调控。QTL pc8.1 为主效 QTL,能解释 54% 的表型变异,位于 8 号染色体,与标记 T1341 紧密连锁,它通过调整叶绿体隔间大小调控果实颜色,并通过构建多个 NIL 群体证实 QTL pc8.1 对青熟期辣椒果实绿色深浅起主要的控制作用。后来 Y. Pan 等^[45]发现 *APRR2-Like* 基因与 QTL pc8.1 在遗传图谱上处于辣椒 8 号染色体同一相近区域,与 QTL pc8.1 功能相似,也是通过增加叶绿素的合成从而影响辣椒果实的颜色,因而认为 QTL pc8.1 可能包含 *APRR2-Like* 转录因子。QTL pc10.1 能解释 15% 的表型变异,位于 10 号染色体,与标记 T0650 紧密连锁,进一步研究^[46]表明, *CaGLK2* 转录因子控制 QTL pc10.1 调节叶绿体间隔大小来影响辣椒果实颜色。另外, A. B. Chaim 等^[40]在连锁群 10 检测到一个控制果实绿色的 QTL gr10.1,与 AFLP 标记 P14/M60-166 连锁,解释了 33% 的表型变异。K. Han 等^[47]构建超高密度 bin map 在 10、11 和 12 号染色体检测到 6 个控制青熟期果实颜色 QTL,位于 10 号染色体 75.7~81.8 cM 处的 QTL IFC-10.2 的 LOD 值达到了 14.3,远高于其他几个 QTL。

1.4 调控辣椒果实青熟期或老熟期其他颜色的相关基因

调控辣椒青熟期或老熟期果实颜色的还有其他基因,如果实青熟期早期为浅绿色,在发育过程中逐渐变为黄色或橙色,果实老熟后变为红色的隐性 *tra* 基因^[48];果实青熟期为绿色与白色相间的 *m-4* 基因;果实青熟期为金黄色的 *yc* 基因以及果实老熟期出现紫色的 *im* 基因^[15]等。

1.5 控制辣椒不同部位颜色的基因集聚分布并与果实形状基因连锁

早在 1959 年 P. A. Peterson^[25]就发现控制辣椒

果实青熟期紫色的 *A* 基因与控制绿色的 *sw* 基因连锁,同时发现 *A* 基因、*sw* 基因都与辣椒果实显性扁圆形状 *O* 基因连锁,分别相距 6.5 cM 和 18.8 cM。之后, A. B. Chaim 等^[33]通过对辣椒果实性状进行 QTL 定位发现辣椒果实形状 QTL fs10.1 与 RFLP 标记 TG63 紧密连锁,并将 TG63 定位到控制辣椒花药花丝紫色 *Fc* 基因的 3 cM 处。同时,通过另外一个群体将 TG63 定位到 *A* 基因的 5 cM 处,从而认为 *Fc* 基因与 *A* 基因是等位基因,并且与辣椒果实形状基因紧密连锁。另外番茄和马铃薯中控制果实颜色的基因也定位到与 *A* 基因相似的位置^[33],因而茄科作物中不同部位花青素的积累可能是由同一位点的一系列基因所控制。

2 辣椒老熟期果实颜色的遗传与分子调控机制

2.1 辣椒老熟期果实颜色的多样性及其主要色素成分

辣椒果实老熟期的颜色同样丰富,常见的为红色和黄色,另外还有橙色^[18,28]、橄榄色^[22]、棕色^[49]和橙黄色^[50]、白色和绿色^[17,20]等。但是,迄今还没有发现老熟期果实为紫色的辣椒资源^[51]。大部分辣椒果实老熟期的颜色由类胡萝卜素物质起主导作用^[51-52],各种各样的颜色是由累积到有色体中类胡萝卜素的类型和相对含量决定的^[53],其余少部分辣椒果实老熟期为棕色和橄榄绿是由于叶绿素没有降解^[21]。

在辣椒老熟期为红色的果实中,类胡萝卜素含量最高的是辣椒红素和辣椒玉红素等酮类叶黄素,约占类胡萝卜素总含量的 46%^[31];其次为玉米黄素、新黄质和紫黄素等叶黄素;其余是含量较少的环氧叶黄素和番茄红素等烃类物质^[54]。辣椒红素和辣椒玉红素是由辣椒红素-辣椒玉红素合成酶(*Ccs*)分别催化以番茄红素为共同底物的花药黄素(即环氧玉米黄素)和紫黄素而来,当辣椒果实进入老熟期后, *Ccs* 基因开始表达并逐渐增强,叶黄素逐渐减少,辣椒红素和辣椒玉红素随之形成并积累^[55],最终使老熟期果实的辣椒红素等类胡萝卜素总量比青熟期绿色果实增加近 90 倍^[54],而叶绿素含量则降低到零^[54]。

在辣椒老熟期为黄色的果实中,没有辣椒红素和辣椒玉红素,类胡萝卜素物质主要是叶黄素类物质,如紫黄素和黄体素,其次为玉米黄素、环氧玉米黄素、 β -胡萝卜素和 α -胡萝卜素等^[50,56]。在辣椒老熟期为橙色的果实中,类胡萝卜素主要成分是 β -胡

萝卜素^[57-58], 其余还有玉米黄素、紫黄素和环氧玉米黄素等^[31]。在辣椒老熟期为橄榄绿色的果实中, 主要色素成分是黄色类胡萝卜素物质和叶绿素^[51, 59]。在辣椒老熟期为棕色的果实中, 主要色素成分是红色类胡萝卜素和叶绿素 B, 这些类胡萝卜素主要为黄体素、 β -胡萝卜素、隐黄质、玉米黄素、花药黄素、辣椒红素、紫黄素和新黄质等^[50], 进一步研究表明辣椒棕色果实中柚皮苷查耳酮和黄烷酮、槲皮素等黄酮苷类物质保持较高水平^[60]。

2.2 辣椒果实老熟期颜色的遗传规律

辣椒老熟果实颜色早期遗传学研究^[61]认为红色对黄色为显性, 是由单基因 y (Yellow mature fruit color) 调控, 其中 y^+ 表示红色, 为显性, y 表示黄色, 为隐性。最近有研究表明辣椒果实老熟期红色对橙黄色为显性^[62]; 红色对橙黄色也为显性^[42], 受 2 对具有重叠作用的显性基因调控, 只有当 2 对隐性基因纯合时才表现为橙黄色。

1950 年, P. G. Smith^[21] 发现在辣椒老熟期为棕色和橄榄绿色的果实中仍然有叶绿素, 他们认为在这些果实中存在 cl (Chlorophyll retainer) 保绿基因, 当 cl 基因与 y 基因均为显性的时候表现为红色 ($y^+ cl^+$), 均为隐性的时候表现为橄榄绿色 ($y cl$), 当只有 y 基因显性的时候为棕色 ($y^+ cl$), 当只有 cl 基因显性的时候为黄色 ($y cl^+$)。1960 年, J. Kormos 等^[63] 提出辣椒不同老熟果实颜色是由 3 个独立基因 y 、 $c-1$ 、 $c-2$ 相互作用的结果。 $c-1$ 和 $c-2$ 基因是类胡萝卜素类合成抑制基因, 在红色老熟果实中, $c-1$ 和 $c-2$ 基因通过抑制类胡萝卜素的合成降低果实色素含量, $c-1$ 基因降低约 10% 的色素含量, $c-2$ 基因降低更多^[63], 但他们并没有证实基于 3 基因模型所期望的 8 种表现型。1985 年, H. Hurtado-Hernandez 等^[17] 通过对老熟期为乳白色和红色的甜椒杂交, 在 F_2 群体出现所期望的 8 种表现型, 表现型之间呈现 3:1 分离比例, 符合孟德尔质量性状遗传规律, 从而提出辣椒老熟果实颜色 3 基因 8 种表现型模型。

可见, 辣椒老熟果实中至少存在着 3 个参与类胡萝卜素合成基因和 1 个阻止叶绿素降解基因, 王恒明等^[23] 把 3 基因 8 种表现型与棕色和橄榄绿色 2 种表现型相结合, 总结提出了 10 种老熟辣椒果实颜色基因型。当 y 、 cl 、 $c-1$ 和 $c-2$ 基因都为显性时, 老熟果实为红色 ($y^+ cl^+ c-1^+ c-2^+$); 当 y 基因隐性时为橙黄色 ($y cl^+ c-1^+ c-2^+$); 4 个基因都为隐性时, 果实为绿色 ($y cl c-1 c-2$); 当 $c-2$ 基因隐性纯合时果实为橙色 ($y^+ cl^+ c-1^+ c-2$), 其他基因型还有浅

红色 ($y^+ cl^+ c-1 c-2^+$), 浅橙色 ($y^+ cl^+ c-1 c-2$), 棕色 ($y^+ cl c-1^+ c-2^+$), 浅橙黄色 ($y cl^+ c-1 c-2^+$), 乳白色 ($y cl^+ c-1 c-2$) 和柠檬黄色 ($y cl^+ c-1^+ c-2$)。

2.3 辣椒老熟期果实颜色的分子调控机制

y 基因控制辣椒老熟期果实红色或黄色。V. Lefebvre 等^[64] 研究发现辣椒红素-辣椒玉红素合成酶基因 (Ccs) 与 y 基因完全共分离, 位于染色体同一位置, Ccs 基因是 y 基因的候选基因, 但是 S. Popovskiy 等^[65] 认为仍然不能完全确定 Ccs 基因就是 y 基因, 因为两个基因可能位置相当近。 Ccs 基因是辣椒成熟果实中的单一拷贝基因, J. Deruere 等^[12] 研究也证实在辣椒植株叶片、青熟期绿色果实及老熟期黄色和绿色果实中均没有 Ccs 基因表达, 只在成熟红色果实中表达。辣椒 Ccs 基因首先被 F. Bouvier 等^[49] 在 1994 年发现并命名, 他们通过免疫筛选法得到一个长 1700 bp 的 cDNA 片段, 包含 Ccs 基因整个编码区。同年, J. Deruere 等^[12] 成功获得 Ccs 基因的基因组 DNA 序列克隆, 全长 2159 bp, 编码区序列与 Ccs cDNA 序列完全一致, 没有被任何内含子序列中断。2010 年, I. Guzman 等^[57] 利用此 Ccs 序列设计引物扩增到长为 1494 bp 的片段, 序列完整连续, 无内含子序列, 与 J. Deruere 等^[12] 结果一致, 编码 499 个氨基酸。 Ccs 基因最先被 E. Pochard^[66] 定位于 Indigo 染色体, 曾被 B. C. Kang 等^[67] 定位到连锁群 4, 后来 T. A. Thorup 等^[68] 将其定位于辣椒 6 号染色体, 离 RFLP 标记 CT109 6.1 cM。

V. Lefebvre 等^[64] 和 F. Bouvier 等^[49] 的研究认为老熟果实黄色是由于 Ccs 基因序列缺失造成的, S. L. Tian 等^[69] 通过 VIGS 基因沉默手段单独沉默 Ccs 基因果实由绿色变为黄色也证实了这一点。但是 H. Matsufuji 等^[31] 和张芳芳^[70] 发现在一些黄色果实中也能检测到微量辣椒红素的存在, 认为 Ccs 基因序列缺失并不是形成黄色果实的先决条件。S. Popovskiy 等^[65] 发现黄果辣椒材料中 Ccs 基因 3' 端序列没有被删除, 而是 5' 端部分序列被删除导致了黄色果实的形成。S. H. Ha 等^[53] 在两个黄果辣椒中检测到 Ccs 基因表达, 认为形成黄色辣椒果实可能原因是 Ccs 基因突变导致终止密码子提前出现或者发生移码突变而造成辣椒红素合成提前终止, 后来 Z. Li 等^[71] 的研究证实辣椒品种 CK7 的 Ccs 基因一个碱基对被删除发生移码突变使得终止密码子提前出现, 从而导致老熟期果实为黄色。可见, 辣椒黄色果实中 Ccs 基因的变异并不一致。

$c-1$ 和 $c-2$ 基因控制辣椒老熟果实红色或橙色,

是类胡萝卜素类合成抑制基因^[13]。在番茄和辣椒中各自至少存在 2 个 *Psy* 基因^[68],但是在辣椒中只有一个与橙色果实表型共分离,H. J. Huh 等^[62]认为此 *Psy* 基因可能就是 *c-2* 基因,后来 O. R. Kim 等^[19]发现 *Psy* 基因发生移码突变生成橙色果实,证实了 *c-2* 基因就是 *Psy* 基因。辣椒 *Psy* 基因 2000 年被 T. A. Thorup 等^[68]定位到 4 号染色体,后被 B. C. kang 等^[67]和 H. J. Huh 等^[62]定位到连锁群 7,2010 年被 I. Guzman 等^[57]成功克隆,全长 2844 bp,包含 5 个内含子,预测编码 420 个氨基酸。2014 年 S. L. Tian 等^[69]通过单独沉默 *Psy* 基因导致辣椒果实由绿色变为橙色,证实了 *Psy* 基因功能。*c-1* 基因主要影响类胡萝卜素累积的数量而不是成分^[68],没有与橙色共分离^[57],可能是与番茄同源的 *Psy2* 基因^[11]。

cl 基因阻止叶绿素降解,控制辣椒老熟果实棕色或橄榄绿色。Y. Borovsky 等发现^[59] *CaSGR* 基因与 *cl* 基因共分离,认为 *CaSGR* 基因即为 *cl* 基因。C. S. Barry 等^[72]也认为 *CaSGR* 基因就是 *cl* 基因,它与番茄控制鲜绿性状的 *SlSGR* 基因为同源基因。*CaSGR* 基因被 A. Efrati 等^[73]定位于辣椒 1 号染色体,已被成功克隆^[59],全长 1257 bp,编码区长 798 bp,编码 266 个氨基酸,对该基因野生型和突变型等位基因进行测序发现蛋白质序列 114 位的色氨酸被取代为精氨酸。

Carbcl 基因是一个光敏性基因,与辣椒叶绿体中的 *rbcL* 基因高度同源^[74]。该基因位于 12 号染色体,已被克隆^[75],全长 1364 bp,它与叶绿素及辣椒红素合成有关,光照刺激增加 *Carbcl* 基因的转录表达,进行遮光处理后将抑制该基因的表达。

多个研究者构建遗传图谱对辣椒老熟果实颜色进行了 QTL 定位。A. B. Chaim 等^[40]从 HSI 颜色模型角度分析了老熟果实颜色,在连锁群 3、4 和 8 检测到 4 个相关 QTL,发现位于连锁群 3 控制红色亮度 QTL r13.1 和控制红色饱和度 QTL rc3.1 的皮尔森相关性系数达到了 0.81,两个性状高度相关。Y. Wahyuni 等^[76]发现辣椒老熟果实棕色和类黄酮类代谢物呈现明显的共分离,他们在辣椒果实半极性代谢物遗传作图中检测到 279 个代谢数量性状 QTL,并认为位于辣椒 1 号和 6 号染色体上的 *Ca-MYB12* 转录因子和类黄酮酶 *FS-2* 基因分别控制辣椒果实中柚皮苷查耳酮和类黄酮 C-苷的合成。H. J. Huh 等^[62]在利用辣椒老熟期果实为黄色和橙色的材料对辣椒类胡萝卜素合成路径上的 6 个基因 (*Fps*、*Gps*、*Pds*、*Lcyb*、*Ccs*、*Psy*) 进行了 QTL 定位,分

析结果显示只有 *Psy* 基因的 LOD 值大于 3,认为老熟果实颜色不是被 QTL 所控制。另外,张芳芳^[70]在辣椒 2、10 和 12 号染色体检测到 3 个与辣椒红素含量相关的 QTL 位点,10 号染色体上的 QTL 为一个控制辣椒红素的新位点。

2.4 *Ccs* 基因编码区及启动子区域序列存在丰富的多样性

辣椒 *Ccs* 基因序列存在丰富的多态性。辣椒 *Ccs* 基因的基因组序列首先被 J. Deruere 等^[12]测序并提交到 GenBank(编号:X77289),由于此 *Ccs* 序列来源于辣椒品种 Yolo Wonder,被命名为 *CcsWT*。与之相比较目前至少存在 4 种编码区碱基突变。通过多重序列比对首先在 2 个黄色果实中发现 2 个 *Ccs* 基因突变体,在 5'端 1431 bp 位置插入了 8 bp,从而发生移码偏移导致转录提前终止,命名为 *Ccs-1*;而在 5'端 599 bp 的单碱基 C 突变为 A,直接导致终止密码子提前出现,命名为 *Ccs-2* (GenBank 编号:X76165)^[53]。在橙色辣椒 Fogo 果实中发现 *Ccs* 基因突变体,在 5'端的 1283 bp 处一个碱基被删除导致移码突变,命名为 *Ccs-3* (GenBank 编号:GU122933)^[57]。黄色果实材料 CK7 中存在另一个 *Ccs* 基因突变体,它同时发生了单碱基突变和删除,在启动子下游的 1095 bp 处发生了碱基 C 到 G 的突变导致终止密码子提前出现,在 1265 bp 处一个碱基被删除导致移码突变,命名为 *Ccs-4*^[71]。

辣椒 *Ccs* 基因的启动子区域序列也存在多种类型。F. Bouvier 等^[77]最先对氧化胁迫下辣椒 *Ccs* 基因的启动子作用进行了研究并将启动子序列提交到 GenBank(编号:Y14165)。与 Y14165 序列相比较目前至少存在 3 种启动子类型。F. Bouvier 提交给 GenBank 的启动子类型为第 1 类启动子类型,命名为 920/922 bp;第 2 种类型在 3'端-659 和-633 处分别存在 11 个碱基的删除和 88 个碱基的插入,命名为 998/999 bp;第 3 种类型除了存在第 2 种类型的突变外还在 3'端-274 处存在 176 bp 的插入,命名为 1175 bp^[53]。Z. Li 等^[71]在研究中确认了上述启动子区域存在 11 个碱基被删除和 176 bp 碱基插入的情况,同时发现这段 176 bp 插入序列还存在串联重复现象,从转录位点上游 165 bp 开始,以插入的 176 bp 为单元,在多个品种中发现 3 或 4 个这种结构的连续重复排列现象。

辣椒 *Ccs* 基因不仅编码区序列存在多种结构变异,启动子序列也存在丰富的多态性,不仅在红色^[64]辣椒果实中表达,它也在部分黄色^[10,31,53,65,71]

和橙色^[57-58]果实中表达,控制着辣椒老熟期多种果实颜色的形成。

2.5 *Psy* 基因不是决定辣椒老熟期橙色果实颜色的唯一关键基因

c-2 基因是决定辣椒老熟果实红色或橙色的基因,但是与黄色果实颜色机理相比^[71],橙色控制机理较为复杂,同时受到多个因素的控制,一个非结构基因也可能控制果实颜色的形成^[78]。辣椒红素和辣椒玉红素是通过八氢番茄红素进行去饱和、环化、羟基化和环氧化等步骤而产生^[57]。橙色果实中类胡萝卜素含量只有红色果实的 1/6,所以橙色果实的形成可能并不是因为红色色素成分的减少,而是因为八氢番茄红素合成酶活性的降低导致合成红色所需底物的减少^[62],并且八氢番茄红素合成酶基因(*Psy*)与橙色共分离,因而 H. J. Huh 等^[62]和 O. R. Kim 等^[19]认为 *Psy* 基因是 *c-2* 基因的候选基因,是控制辣椒老熟期果实红色或橙色的关键基因。

但是 Y. O. Lang 等^[58]在 F_2 群体的橙色和红色果中均检测到 *Psy* 基因,没有与橙色共分离,而从果色、PCR 结果和类胡萝卜素成分三方面来看 *Ccs* 基因均是与橙色完全共分离,可能因为 *Ccs* 基因上游一段基因被删除使之没有转录表达,从而通过改变类胡萝卜素成分来控制橙色辣椒果实的形成。I. Guzman 等^[57]的研究发现由于 *Ccs* 基因一个碱基被删除发生移码突变导致终止密码子提前出现而形成橙色果实。因而 Y. Q. Lang 等^[58]和 I. Guzman 等^[57]认为 *Ccs* 基因才是决定辣椒老熟期果实红色或橙色的关键基因。另外, Y. Borovsky 等^[79]在 EMS 诱变的橙色果实突变体中发现 β -胡萝卜素羟化酶基因(*Chy-2*)发生了突变,认为 *Chy-2* 基因控制了辣椒橙色果实的形成。总之,辣椒老熟期橙色果实颜色受 *Psy* 基因控制外,可能还受 *Ccs* 基因、*Chy-2* 基因单独或者共同转录调控^[71]。

2.6 辣椒老熟期橙色果实存在多个基因型

根据辣椒果实颜色 3 基因 8 表现型模型,橙色基因型为 y^+c-1^+c-2 ,即 *y* 基因与 *c-1*⁺ 显性表达, *c-2* 基因隐性表达。目前已知形态学 *y* 基因为 *Ccs* 基因, *c-2* 基因为 *Psy* 基因, *Ccs* 基因显性表达结果是在橙色果实中有辣椒红素合成。2000 年, S. Popovskiy 等^[65]研究发现在一个源于红色与白色杂交的 BC_1 回交分离群体中,橙色果实植株基因为纯合体,含有 *Ccs* 突变型等位基因,在果实中没有检测到辣椒红素的成分,红色果实中检测到辣椒红素成分,那么在这个类群样本中橙色果实植株的 *Ccs* 基因隐性

表达,基因型为 *y*,红色基因型为 y^+ ,可能亲本杂合的遗传背景对果实颜色分离造成了影响,但为辣椒果实橙色基因存在多个基因型提供了证据。2001 年, H. J. Huh 等^[62]在一个橙色与红色杂交的 F_2 分离群体中发现 *Psy* 基因与颜色共分离,在橙色和红色果实中均检测到辣椒红素的合成,橙色基因型应当为 y^+c-1^+c-2 。2004 年, Y. Q. Lang 等^[58]在一个橙色与红色杂交的 F_2 分离群体中,在红色和橙色果实中均检测到 *Psy* 基因的 RT-PCR 产物,在橙色果实中没有检测到辣椒红素成分,基因型应当为 $y c-1^+c-2^+$ 或 $y c-1 c-2$ 。由此可见,辣椒橙色果实的形成至少存在 2 个基因型 $y c-2^+$ 和 y^+c-2 ^[58],由 *Psy* 基因和 *Ccs* 基因分别主导。

3 展望

随着人们生活水平的不断提高,对辣椒天然色素的需求越来越大,由于国内色素椒产品质量不高,一直难以打入国际市场,除了改进辣椒红素提取工艺以外,应当加大力度培育高含辣椒色素的专用新品种。目前云南省农科院和四川川椒公司已经选育出了高含辣椒红素的专用辣椒品种,但是仍然难以满足市场需求,开发高色素含量辣椒品种,满足生产需要已迫在眉睫,同时应加大对辣椒红素提取及合成方面的研究。

当前对辣椒果色的研究主要集中于对辣椒老熟期果实颜色的研究,部分功能基因已经被克隆和测序并验证功能,但是对辣椒青熟期果实颜色的遗传规律及分子调控机制研究较少。目前仍然没有找到控制辣椒青熟期果实深绿、黄绿和乳白色的相关功能基因;果实紫色和黄色性状的功能基因和调控基因还需进一步研究。对于育种者来说,在苗期对叶片测序就可以判断辣椒青熟期果实颜色,无疑是一个省时省力的福音,我们需要加快辣椒青熟期果实颜色的分子调控机制研究进程,继续开发与果实颜色相关的 DNA 分子标记,特别是能用于分子育种实践的特异性标记,如 CAPS 标记、SCAR 标记。

参考文献

- [1] 邹学校. 辣椒遗传育种学[M]. 北京: 科学出版社, 2009: 9-58
- [2] Lefebvre V. Molecular markers for genetics and breeding; development and use in pepper (*Capsicum* spp.). Molecular Marker Systems in Plant Breeding and Crop Improvement[M]. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2004: 189-214
- [3] Food and Agriculture Organization of the United Nations [EB/OL]. (2017-03-01) <http://www.fao.org/faostat/zh/>
- [4] 王立浩, 张正海, 曹亚从, 等. “十二五”我国辣椒遗传育种研究进展及其展望[J]. 中国蔬菜, 2016, 1(1): 1-7

- [5] 吴雪霞,薛林宝,陈建林,等. 彩色甜椒果实转色期色素的消长规律[J]. 长江蔬菜,2005(5):38-40
- [6] 吴雪霞. 彩色甜椒果色遗传规律和果实主要色素含量变化的研究[D]. 扬州:扬州大学,2004
- [7] Li L, Van Eck J. Metabolic engineering of carotenoid accumulation by creating a metabolic sink[J]. Transgenic Res, 2007, 16(5):581-585
- [8] Gómez-García M D R, Ochoa-Alejo N. Biochemistry and molecular biology of carotenoid biosynthesis in chili peppers (*Capsicum* spp.) [J]. Int J Mol Sci, 2013, 14(9):19025-19053
- [9] Matsufuji H, Nakamura H, Chino M, et al. Antioxidant activity of capsanthin and the fatty acid esters in paprika (*Capsicum annuum*) [J]. J Agric Food Chem, 1998, 46(9):3468-3472
- [10] 张芳芳,王立浩,胡鸿,等. 辣椒果色及相关色素国内外研究进展[J]. 辣椒杂志,2010(2):1-7
- [11] Paran I, van der Knaap E. Genetic and molecular regulation of fruit and plant domestication traits in tomato and pepper[J]. J Exp Bot, 2007, 58(14):3841-3852
- [12] Deruere J, Bouvier F, Steppuhn J, et al. Structure and expression of two plant genes encoding chromoplast-specific proteins; occurrence of partially spliced transcripts[J]. Biochem Biophys Res Commun, 1994, 199(3):1144-1150
- [13] Wang D, Bosland P W. The genes of *Capsicum* [J]. HortScience, 2006, 41(5):1169-1187
- [14] Lippert L, Bergh B, Smith P. Gene list for the pepper [J]. J Hered, 1965, 56(1):30-34
- [15] Daskalov S, Poulos J. Updated *Capsicum* gene list [J]. Capsicum Eggplant Newsl, 1994(13):15-26
- [16] 李锡香,张宝玺,沈镡. 辣椒种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京:中国农业出版社,2006:50-55
- [17] Hurtado-Hernandez H, Smith P G. Inheritance of mature fruit color in *Capsicum annuum* L [J]. J Hered, 1985, 76(3):211-213
- [18] Stommel J R, Griesbach R J. *Capsicum annuum* L. 'Tangerine Dream' [J]. HortScience, 2004, 39(2):448-449
- [19] Kim O R, Cho M C, Kim B D, et al. A splicing mutation in the gene encoding phytoene synthase causes orange coloration in Habanero pepper fruits [J]. Mol Cells, 2010, 30(6):569-574
- [20] Shiffriss C, Pilovsky M. Studies of the inheritance of mature fruit color in *Capsicum annuum* L. [J]. Euphytica, 1992, 60(2):123-126
- [21] Smith P G. Inheritance of brown and green mature fruit color in peppers [J]. J Hered, 1950, 41:138-140
- [22] Smith P G. Brown, mature-fruit color in pepper (*Capsicum frutescens*) [J]. Science, 1948, 107(2779):345-346
- [23] 王恒明,王得元,李颖,等. 国外彩色甜椒成熟果实颜色遗传研究进展[J]. 长江蔬菜,2004(10):35-38
- [24] Stommel J R, Griesbach R J. New ornamental *Capsicum* germplasm: lines 90C40, 90C44, and 90C53 [J]. HortScience, 1993, 28(8):858-859
- [25] Peterson P A. Linkage of fruit shape and color genes in *Capsicum* [J]. Genetics, 1959, 44(3):407-419
- [26] Stommel J R, Griesbach R J. *Capsicum annuum* L. 'Black Pearl' [J]. HortScience, 2005, 40(5):1571-1573
- [27] Stommel J R, Griesbach R J. *Capsicum annuum* L. Midnight CreeperTM and Solar EclipseTM [J]. HortScience, 2008, 43(3):939-942
- [28] Stommel J R, Griesbach R J. *Capsicum annuum* L. Lil'PumpkinTM and Pepper JackTM [J]. HortScience, 2008, 43(3):935-938
- [29] Lightbourn G J, Griesbach R J, Novotny J A, et al. Effects of anthocyanin and carotenoid combinations on foliage and immature fruit color of *Capsicum annuum* L [J]. J Hered, 2008, 99(2):105-111
- [30] Aza-González C, Núñez-Palenius H G, Ochoa-Alejo N. Molecular biology of chili pepper anthocyanin biosynthesis [J]. J Mexi Chemi Soci, 2012, 56(1):93-98
- [31] Matsufuji H, Ishikawa K, Nunomura O, et al. Anti-oxidant content of different coloured sweet peppers, white, green, yellow, orange and red (*Capsicum annuum* L.) [J]. Int J Food Sci Technol, 2007, 42(12):1482-1488
- [32] 吴雪霞,薛林宝,查丁石,等. 彩色甜椒果实生长发育过程中主要色素含量的变化[J]. 西南农业学报, 2008, 21(4):1040-1045
- [33] Chaim A B, Borovsky Y, De Jong W, et al. Linkage of the A locus for the presence of anthocyanin and *fs10.1*, a major fruit-shape QTL in pepper [J]. Theor Appl Genet, 2003, 106(5):889-894
- [34] Deshpande R. Studies in Indian Chillies. 3. The inheritance of some characters in *Capsicum annuum* L. [J]. Indian J Ag Sci, 1933, 3:219-300
- [35] Stommel J R, Griesbach R J. Inheritance of fruit, foliar, and plant habit attributes in *Capsicum* [J]. J Am Soc Hortic Sci, 2008, 133(3):396-407
- [36] 丁盼盼,江海坤,刘童光,等. 辣椒果皮颜色的遗传分析[J]. 中国蔬菜,2016(12):14-21
- [37] Pochard E. Description des trisomiques du piment (*Capsicum annuum* L.) obtenus dans la descendance d'une plante haploïde [J]. Ann Amélior Plantes, 1970(20):233-256
- [38] Lefebvre V, Caranta C, Pflieger S, et al. Updated intraspecific maps of pepper [J]. Capsicum Eggplant Newsl, 1997(16):36-41
- [39] Borovsky Y, Oren-Shamir M, Ovadia R, et al. The A locus that controls anthocyanin accumulation in pepper encodes a MYB transcription factor homologous to Anthocyanin2 of Petunia [J]. Theor Appl Genet, 2004, 109(1):23-29
- [40] Chaim A B, Paran I, Grube R C, et al. QTL mapping of fruit-related traits in pepper (*Capsicum annuum*) [J]. Theor Appl Genet, 2001, 102(6):1016-1028
- [41] Odland M, Porter A. Inheritance of the immature fruit color of peppers [J]. Proc Am Soc Hortic Sci, 1938, 36:647-657
- [42] 薛林宝,吴雪霞,陈建林. 甜椒果实颜色遗传研究[J]. 园艺学报, 2005, 32(3):513-515
- [43] 张宝玺,郭家珍. 辣椒绿熟期果色及主要色素含量的遗传[J]. 园艺学报, 1996, 23(1):94-96
- [44] Brand A, Borovsky Y, Meir S, et al. *pc8.1*, a major QTL for pigment content in pepper fruit, is associated with variation in plastid compartment size [J]. Planta, 2012, 235(3):579-588
- [45] Pan Y, Bradley G, Pyke K, et al. Network inference analysis identifies an *APRR2-like* gene linked to pigment accumulation in tomato and pepper fruits [J]. Plant Physiol, 2013, 161(3):1476-1485
- [46] Brand A, Borovsky Y, Hill T, et al. *CaGLK2* regulates natural variation of chlorophyll content and fruit color in pepper fruit [J]. Theor Appl Genet, 2014, 127(10):2139-2148
- [47] Han K, Jeong H J, Yang H B, et al. An ultra-high-density bin map facilitates high-throughput QTL mapping of horticultural traits in pepper (*Capsicum annuum*) [J]. DNA Res, 2016, 23(2):81-91
- [48] Votava E, Balok C, Coon D, et al. Brief communication. Inheritance of unique fruit and foliage color mutation in NuMex piñata [J]. J Hered, 2000, 91(1):60-61
- [49] Bouvier F, Huguency P, d'Harlingue A, et al. Xanthophyll biosynthesis in chromoplasts; isolation and molecular cloning of an enzyme catalyzing the conversion of 5,6-epoxycarotenoid into ketocarotenoid [J]. Plant J, 1994, 6(1):45-54
- [50] Wahyuni Y, Ballester A R, Sudarmonowati E, et al. Metabolite biodiversity in pepper (*Capsicum*) fruits of thirty-two diverse accessions: variation in health-related compounds and implications for breeding [J]. Phytochemistry, 2011, 72(11):1358-1370
- [51] 李大伟,郝万江,巩振辉. 辣椒果色遗传与分子生物学研究进展[J]. 辣椒杂志, 2014, 12(2):1-5
- [52] Lancaster J E, Lister C E, Reay P F, et al. Influence of pigment composition on skin color in a wide range of fruit and vegetables [J]. J Am Soc Hortic Sci, 1997, 122(4):594-598

- [53] Ha S H, Kim J B, Park J S, et al. A comparison of the carotenoid accumulation in *Capsicum* varieties that show different ripening colours; deletion of the capsanthin-capsorubin synthase gene is not a prerequisite for the formation of a yellow pepper [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58 (12) : 313531-313544
- [54] Deli J, Matus Z, Tóth G. Carotenoid composition in the fruits of *Capsicum annuum* Cv. Szentesi Kosszarvú during ripening [J]. *J Agric Food Chem*, 1996, 44 (3) : 711-716
- [55] 陶俊, 张上隆. 园艺植物类胡萝卜素的代谢及其调节 [J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2003, 29 (5) : 585-590
- [56] Matus Z, Deli J, Szabolcs J. Carotenoid composition of yellow pepper during ripening; isolation of beta. -cryptoxanthin 5, 6-epoxide [J]. *J Agric Food Chem*, 1991, 39 (11) : 1907-1914
- [57] Guzman I, Hamby S, Romero J, et al. Variability of carotenoid biosynthesis in orange colored *Capsicum* spp [J]. *Plant Sci*, 2010, 179 (1-2) : 49-59
- [58] Lang Y Q, Yanagawa S, Sasanuma T, et al. Orange fruit color in *Capsicum* due to deletion of Capsanthin-capsorubin synthesis gene [J]. *Breed Sci*, 2004, 54 (1) : 33-39
- [59] Borovsky Y, Paran I. Chlorophyll breakdown during pepper fruit ripening in the chlorophyll retainer mutation is impaired at the homolog of the senescence-inducible stay-green gene [J]. *Theor Appl Genet*, 2008, 117 (2) : 235-240
- [60] Wahyuni Y, Ballester A R, Tikunov Y, et al. Metabolomics and molecular marker analysis to explore pepper (*Capsicum* sp.) biodiversity [J]. *Metabolomics*, 2013, 9 (1) : 130-144
- [61] Atkins W R G, Sherrard G P. The pigments of fruits in relation to some genetic experiments of *Capsicum annuum* L. [J]. *Sci Proc R Dublin Soc*, 1915, 14 : 328-335
- [62] Huh H J, Kang C B, Nahm H S, et al. A candidate gene approach identified phytoene synthase as the locus for mature fruit color in red pepper (*Capsicum* spp.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 102 (4) : 524-530
- [63] Kormos J, Kormos K. The genetic types of the carotenoid system of the red-pepper fruit [J]. *Acta Bot Acad Sci Hung*, 1960, 6 : 305-319
- [64] Lefebvre V, Kuntz M, Camara B, et al. The capsanthin-capsorubin synthase gene; a candidate gene for the γ locus controlling the red fruit colour in pepper [J]. *Plant Mol Biol*, 1998, 36 (5) : 785-789
- [65] Popovsky S, Paran I. Molecular genetics of the γ locus in pepper; its relation to capsanthin-capsorubin synthase and to fruit color [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101 (1) : 86-89
- [66] Pochard E. Localization of genes in *Capsicum annuum* L. by trisomic analysis [J]. *Ann Ame lior Plantes*, 1977, 27 : 255-266
- [67] Kang B C, Nahm S H, Huh J H, et al. An interspecific (*Capsicum annuum* \times *C. chinese*) F2 linkage map in pepper using RFLP and AFLP markers [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 102 : 531-539
- [68] Thorup T A, Tanyolac B, Livingstone K D, et al. Candidate gene analysis of organ pigmentation loci in the Solanaceae [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2000, 97 (21) : 11192-11197
- [69] Tian S L, Li L, Chai W G, et al. Effects of silencing key genes in the capsanthin biosynthetic pathway on fruit color of detached pepper fruits [J]. *BMC Plant Biol*, 2014, 14 (1) : 314
- [70] 张芳芳. 辣椒果实主要色素动态变化及辣椒红素的 QTL 定位 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2010
- [71] Li Z, Wang S, Gui X L, et al. A further analysis of the relationship between yellow ripe-fruit color and the capsanthin-capsorubin synthase gene in pepper (*Capsicum* sp.) indicated a new mutant variant in *C. annuum* and a tandem repeat structure in promoter region [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (4) : e61996
- [72] Barry C S, McQuinn R P, Chung M Y, et al. Amino acid substitutions in homologs of the STAY-GREEN protein are responsible for the *green-flesh* and *chlorophyll retainer* mutations of tomato and pepper [J]. *Plant Physiol*, 2008, 147 (1) : 179-187
- [73] Efrati A, Eyal Y, Paran I. Molecular mapping of the chlorophyll retainer (cl) mutation in pepper (*Capsicum* spp.) and screening for candidate genes using tomato ESTs homologous to structural genes of the chlorophyll catabolism pathway [J]. *Genome*, 2005, 48 (2) : 347-351
- [74] 田士林. 辣椒果实中辣椒红素合成的分子机理及其调控研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014
- [75] Wang S B, Tian S L, Shah S N, et al. Cloning and characterization of the *CarbCL* gene related to chlorophyll in pepper (*Capsicum annuum* L.) under fruit shade stress [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6 : 850
- [76] Wahyuni Y, Stahl-Hermes V, Ballester A R, et al. Genetic mapping of semi-polar metabolites in pepper fruits (*Capsicum* sp.): towards unravelling the molecular regulation of flavonoid quantitative trait loci [J]. *Mol Breed*, 2014, 33 : 503-518
- [77] Bouvier F, Backhaus R A, Camara B. Induction and control of chromoplast-specific carotenoid genes by oxidative stress [J]. *J Biol Chem*, 1998, 273 (46) : 30651-30659
- [78] Rodriguez-Uribe L, Guzman I, Rajapakse W, et al. Carotenoid accumulation in orange-pigmented *Capsicum annuum* fruit, regulated at multiple levels [J]. *J Exp Bot*, 2012, 63 (1) : 517-526
- [79] Borovsky Y, Tadmor Y, Bar E, et al. Induced mutation in beta-CAROTENE HYDROXYLASE results in accumulation of beta-carotene and conversion of red to orange color in pepper fruit [J]. *Theor Appl Genet*, 2013, 126 (3) : 557-565