

辣椒遗传育种研究进展

王立浩*, 张宝玺, 张正海, 曹亚从, 于海龙, 冯锡刚

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 对近年来辣椒遗传育种研究进展, 从种质资源、基因组、遗传机制、育种方法、育成品种等几个方面进行了综述, 并根据目前产业现状和国际研究热点对今后发展进行了展望。

关键词: 辣椒; 遗传; 育种

中图分类号: S 641.3

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2020) 09-1727-14

Research Progress in Genetics and Breeding of *Capsicum*

WANG Lihao*, ZHANG Baoxi, ZHANG Zhenghai, CAO Yacong, YU Hailong, and FENG Xigang

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: In this paper, the development of genetics and breeding of *Capsicum* spp. in China and abroad in recent years was reviewed. The research progress of pepper resources, genome, genetic mechanism, breeding methods, varieties development, etc were discussed. The future development of pepper genetics and breeding was prospected according to the present production status and international research hotspot.

Keywords: *Capsicum* spp.; genetics; breeding

辣椒 (*Capsicum* spp.) 在中国的播种面积“十三五”以来稳中有升, 据农业农村部大宗蔬菜体系统计, 目前年播种面积超过 200 万 hm^2 , 占全国蔬菜总播种面积的 8%~10%。从辣椒产业布局看: 区域化明显, 全国保护地面积有所增加, 南方保护地栽培得到发展, 南菜北运相应减少, 不同栽培模式和消费类型的辣椒增多, 优质类型辣椒的面积有所增加, 一些地方特色品种得到挖掘和利用, 高山栽培发展稳定 (王立浩 等, 2016a, 2019a)。

中国辣椒遗传育种研究从时间上可以划分为几个阶段: 建国初期到 20 世纪 70 年代的初级引种和产业化阶段 (现代辣椒遗传育种萌芽阶段)——以‘上海圆椒’和‘茄门’的引进及推广, ‘早丰 1 号’的选育为代表; 20 世纪 70 年代至 90 年代杂种优势利用阶段 (现代辣椒遗传育种建立)——中国农业科学院成立辣椒遗传育种课题组, 以及“六五”至“八五”期间全国广泛资源挖掘和利用为代表; 20 世纪 90 年代至 21 世纪初蓬勃发展期——现代辣椒遗传育种科技发展, 杂交育种飞速发展, 育成杂交品种占市场 80% 以上, 商业育种发展很快; 目前迎来深入发展期——基因的定位和利用增多, 分子育种技术得到广泛开发和应用, 品种类型繁多、成熟、国际化。‘十三五’期间是我国辣椒遗传育种研究的快速发展时期, 在国家科技部重点研发项目、自然科学基金、其他省部级项目

收稿日期: 2020-06-30; 修回日期: 2020-08-07

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2016YFD0101700, 2017YF0101901, 2016YFD100204-10)

* E-mail: wanglihao@caas.cn

大力支持下, 辣椒遗传育种研究蓬勃发展, 取得了巨大成就。本文中回顾了近年辣椒遗传育种研究进展, 并对未来发展进行展望。

1 种质资源研究

1.1 核心种质的建立及资源遗传关系研究

通过广泛分析种质资源遗传多样性和遗传结构, 构建核心种质, 辣椒资源的遗传关系进一步明晰 (Wang et al., 2018)。李宁等 (2017) 采用 SSR 标记分析了 311 份辣椒材料的遗传多样性, 将其划分为 3 个种群, 种群之间的果形有明显差异。引进资源丰富了中国辣椒资源的遗传背景。徐小万等 (2019) 利用 ISSR 标记对从国外引进的 30 份辣椒种质进行遗传多样性以及聚类分析, 为引进资源的分类利用提供了分子依据。Guzman 等 (2019) 利用 21 对 SSR 标记对 11 个辣椒种的 42 份资源进行了遗传多样性和结构分析, 一定程度上解析了不同种材料之间的亲缘关系。韩国学者利用 3 821 份种质资源基于 48 个 SNP 构建了 240 份材料的核心种质 (Lee et al., 2016a)。笔者团队利用 29 个 SSR 标记对中国种质资源中期库中的 1 904 份辣椒资源进行了遗传多样性分析, 构建了包含 248 份辣椒材料的核心种质 (Zhang et al., 2016a; Gu et al., 2019), 并对其进行了园艺性状评价鉴定, 筛选出一批优良资源 (赵红 等, 2018)。

1.2 不同种辣椒资源的鉴定与挖掘

除了近些年的引种材料包括了辣椒的 5 个栽培种和 7 个野生种以外, 中国传统的品种绝大多数是一年生辣椒 (*C. annuum* L.), 少数为中国辣椒 (*C. chinense* Jacq), 如海南 ‘灯笼椒’、云南 ‘涮辣’、广西百色 ‘小黄灯笼辣椒’ 等, 还有灌木辣椒 (*C. frutescens* L.), 如云南 ‘小米辣’、‘大米辣’、贵州 ‘贞丰白辣椒’、广东花县 ‘指天椒’、江西 ‘朝天椒’、福建永安 ‘小指椒’ (赵红 等, 2018)。

近年来对于不同种的辣椒资源的鉴定和分析增多。顾晓振等 (2016) 利用 SSR 标记对辣椒资源进行聚类分析, 确定了云南地方辣椒品种 ‘涮辣’ 和 ‘雀辣’ 的植物学分类, ‘涮辣’ 属于中国辣椒 (*C. chinense* Jacq), ‘雀辣’ 和 ‘小米辣’ 属于灌木辣椒 (*C. frutescens* L.)。刘发万等 (2019) 对云南省 86 份 ‘小米辣’ 资源的主要农艺性状进行评价鉴定, 发现种质资源间变异较大, 具有丰富的多样性, 分为 6 个类群。桂敏等 (2019) 对引进的 23 份下垂辣椒 (*C. baccatum* L.) 种质资源的主要农艺性状进行评价鉴定, 发现 8 个性状的遗传变异系数较大, 其中单果质量的变异系数达到 70.58%。这些研究结果为辣椒种间优良性状的利用奠定了基础。

1.3 抗性和品质资源研究

众多研究者对辣椒资源进行了耐盐、耐低温弱光、抗旱、耐热等抗逆性状和抗黄瓜花叶病毒 (cucumber mosaic virus, CMV)、烟草花叶病毒 (tobacco mosaic virus, TMV)、疫病、根腐病等抗性进行了鉴定, 筛选出抗性材料 (表 1)。在品质性状方面, 蓬桂华等 (2017) 对 93 份贵州地方辣椒资源的粗纤维含量、粗脂肪含量、蛋白质含量、辣椒素含量进行了测定并进行了聚类分析, 将其分为 4 大类: 高品质型、中品质型、一般品质型和特殊品质型。进一步对 48 份贵州地方干椒材料的籽皮比值进行了测定和聚类分析 (蓬桂华 等, 2018), 将其分为种子型、轻度种子型、轻度果肉型和果肉型 (表 1)。

表 1 辣椒抗性和品质资源筛选
Table 1 Quality and resistant germplasm in pepper

特性 Character	资源数量 Number	筛选结果 Main result	参考文献 Reference
耐盐性 Salt tolerance	60	耐盐性极强材料 10 份 10 materials with strong salt tolerance	高晶霞 等, 2018
抗旱 Drought resistance	111	苗期和成株期抗旱性均较强材料 3 个 Three accessions with strong drought resistance at the seedling stage and the adult stage	梁郸娜 等, 2017
耐热性 Heat tolerance		‘小米辣’ 最好 ‘Xiaomi’ pepper has the best heat tolerance	赵东风 等, 2019
抗黄瓜花叶病毒 CMV resistance	283	抗性材料 1 份, 中抗材料 28 份 1 resistant and 28 medium resistant accessions	李宁 等, 2018
抗烟草花叶病毒 TMV resistance	51	筛选到 14 份 (田间) 和 15 份 (人工接种) 抗性材料 14 and 15 resistant accessions	秦蕾 等, 2017
抗疫病 <i>Phytophthora capsici</i> resistance	208	高抗材料 18 份, 抗性材料 23 份 18 high resistant and 23 resistant accessions	何烈干 等, 2017
抗根腐病 Root rot resistance	21	部分抗性品种 Partial resistant varieties to different races	刘丹, 2016
粗纤维、粗脂肪、蛋白 质、辣椒素 Crude fiber, crude fat, protein, capsaicin	93	高、中、一般和特殊品质 High, medium, general and special-quality types	蓬桂华 等, 2017
干椒籽皮比 Seed-pericarp ratio	48	种子型, 轻度种子型, 轻度果肉型和果肉型 Seed-type, light-seed-type, light-flesh-type and flesh-type dried peppers	蓬桂华 等, 2018

2 基因组学研究

在辣椒基因组序列公布 (Kim et al., 2014; Qin et al., 2014) 之后, 基于重测序的 BSA (Bulk segregate analysis, 混合分组分析), GBS (Genotyping-by-sequencing, 基因组测序), GWAS (Genome-wide association study, 全基因组关联分析), 及部分重测序的 SLAF-seq, 目标重测序 (Target sequencing) 等定位技术促进了辣椒分子标记开发和遗传图谱构建 (Li et al., 2015; Cheng et al., 2016; Zhang et al., 2016b; Guo et al., 2019; Wu et al., 2019), 以及抗性基因定位。Taranto 等 (2016) 以 ‘CM334’ 为参考基因组, 利用 GBS 分析获得了 108 591 个 SNP 标记, 用 32 950 个高质量的 SNP 分析了 222 份一年生辣椒种质资源, 分成 3 个群, 其中 1 个群的种质资源主要来自意大利北部和东欧。Ahn 等 (2016) 通过对 ‘Saengryeg 211’、‘82PR66’ 重测序, 挖掘出 5 514 563 个 SNP, 42 236 个 HRM 标记, 用于构建连锁图谱。Han 等 (2016) 构建了第 1 个超级高密度整合图谱用于主要园艺性状的 QTL 定位, 图谱总长 1 372 cM, 标记平均间距 0.53 cM, 发现了控制 17 个园艺性状的 86 个 QTL, 其中控制 13 个性状的 32 个 QTL 为主效位点。Zhang 等 (2016b) 基于 RIL 群体的全基因组的 SSR 和 InDel 标记构建了高密度连锁图谱。

Ou 等 (2018) 对由 355 份一年生辣椒 (*C. annuum* L.)、4 份下垂辣椒 (*C. baccatum* L.)、11 份中国辣椒 (*C. chinense* Jacq.) 和 13 份灌木辣椒 (*C. frutescens* L.) 组成的 383 个品种进行了重测序和泛基因组研究, 比较了不同种间的高质量基因差异, 其中有 55.7%是共享的核心基因。Magdy 等 (2019) 研究了不同种辣椒细胞质泛基因组, 揭示了辣椒的种群分类。Macel 等 (2019) 通过辣椒代谢组研究发现: 单体和二聚体无环二萜苷 (辣椒苷) 与抗蓟马有关, 蔗糖和丙二酰化黄酮苷与感蓟马有关。

3 重要性状的相关基因定位

3.1 农艺性状和品质性状

辣椒始花节位 (Zhang et al., 2018, 2019)、开花时间和花数 (Zhu et al., 2019a)、簇生花序 (Lü et al., 2019)、果形 (Du et al., 2019a) 等植物学性状, 果实营养品质 (Wang et al., 2018, 张正海 等, 2019) 和抗性性状等相关基因获得遗传定位 (表 2)。此外, Tian 等 (2015) 研究了辣椒红素合成途径上的 4 个基因与果实颜色形成的关系。

表 2 辣椒抗病虫性状、农艺性状和园艺、品质、辣味性状的遗传定位
Table 2 Genetic mapping of important pepper resistant traits and horticultural, quality and spicy traits

材料 Material	性状 Trait	QTL	候选基因/标记 Candidate genes/markers	参考文献 Reference
PBC688 (<i>C. frutescens</i>) BJ0747 (<i>C. annuum</i>)	抗 CMV	<i>qCmr2.1</i> ; <i>qCmr11.1</i> <i>qcmv11.1</i> ; <i>qcmv11.2</i> , <i>qcmv12.1</i>	<i>CA02g19570</i>	Guo et al., 2017 Li et al., 2018
PI201234 (<i>C. annuum</i>) CM334 <i>Capsicum annuum</i> Ve	抗疫病 <i>Phytophthora capsici</i> resistance 抗黄萎病 <i>Verticillium dahliae</i> resistance	<i>CaPhyto</i> <i>PhR10</i> <i>Caps-cave1</i>	<i>Capana05g000764</i> ; <i>Capana05g000769</i> CAPS	Wang et al., 2016 Xu et al., 2016 Barchenger et al., 2017
BVRC 1 (<i>C. annuum</i>)	抗青枯病 Bacterial wilt resistance	<i>qRRs-10.1</i>		Du et al., 2019 b
Bangchang, PBC932, PBC80, CA1316	抗炭疽病 Anthracnose resistance	RA932g; RA932r; RA80rP2; RA80rP3.1; RA80rP3.2; RA80rHP1; RA80rHP2	CAP_T39318_0_1_1042; BACSNP-4-63; BACSNP-4-60; BACSNP-12-61; BACSNP-12-58; BACSNP-3-84; BACSNP-3-87	Mahasuk et al., 2016
PBC932 (<i>C. chinense</i>) VK515R	抗炭疽病 Anthracnose resistance 抗白粉病 Powdery mildew resistance	<i>AnR_{GO5}</i> <i>PMR1</i>		刘议蔚 等, 2016 赵园园 等, 2019 Jo et al., 2017
H3 (<i>C. annuum</i>)	抗白粉病 Powdery mildew resistance	<i>PMR6.1</i> ; <i>PMR9.1</i> ; <i>PMR11.1</i> ; <i>PMR11.2</i> ; <i>PMR5.1</i>		白锐琴 等, 2019
DH330 (<i>C. annuum</i>)	抗线虫 Nematode resistance	<i>Me1</i>		Wang et al., 2018
<i>C. chinense</i> ‘7400’ CA1 (<i>C. annuum</i>) F ₂ (Z4 × Z5) F ₁₀ RIL (PM702 × FS871) CL74 (<i>C. annuum</i>)	开花时间 Flowering time 始花节位 First flower node 簇生花序 Cluster inflorescence		<i>Capana02g000700</i> <i>FFN</i> (First flower node) <i>Capanan11g001832</i>	Zhu et al., 2019a Zhang et al., 2018, 2019 Lü et al., 2019
740 (<i>C. chinense</i>) 40134-78236; 299931-IPMS 167381-1335057; 43829-1343668	辣椒素类含量 Capsaicinoid content	Capsaicinoid 1, Cap1 Capsaicin content	<i>MYB31</i> qcacp3.1; qcacp6.1	Zhu et al., 2019b Lee et al., 2016b
		Dihydrocapsaicin content	qdhc2.1; qdhc2.2	

辣椒素合成有关的遗传定位取得系列进展 (雷建军 等, 2018; 张婧 等, 2019)。Han 等 (2019) 定位到控制辣味有无的 *Pun3*, 为 MYB31 转录因子基因, 位于 7 号染色体。利用高辣椒素材料 ‘Bhut Jolokia’, Lee 等 (2016b) 定位了辣椒素和二氢辣椒素含量的遗传位点, 分别位于 P3、P6 和 P2 染色体。Park 等 (2018) 利用 QTL-seq 和 RNA-seq 方法确定了 15 个位于 3、6、11 染色体与辣椒素含量有关的 QTL, 并确定了位于 6 号染色体短臂的主效 QTL 的候选基因。王宁等 (2016) 利用一年生辣椒栽培品种构建的种内遗传图谱, 定位到 16 个辣椒素和二氢辣椒素含量的 QTL 位点, 分

布在第 2、4、12 号染色体。用高辣材料 ‘740’ (*C. chinense* Jacq.), 采用基因组测序和克隆基因序列比较等方法, 发现转录因子基因 *MYB31* 的表达决定了辣椒素含量的高与低; 而自然界中 *MYB31* 上游启动子序列差异决定了 *MYB31* 在茄科不同作物中是否表达, 以及在辣椒不同品种中的表达差异是辣味决定的重要因素 (Zhu et al., 2019b)。

3.2 抗病和抗虫性状

辣椒抗 CMV (Guo et al., 2017; Li et al., 2018; 于海龙 等, 2019)、疫病 (Wang et al., 2016; Xu et al., 2016)、青枯病 (Du et al., 2019b)、炭疽病 (刘议蔚 等, 2016; 赵园园 等, 2019)、白粉病 (白锐琴 等, 2019) 和线虫 (Wang et al., 2018) 基因的遗传定位都取得进展 (表 2)。在白粉病和炭疽病抗性材料鉴定和抗性遗传研究方面, 白锐琴等 (2019) 利用抗、感材料构建 RIL 群体, 用 KASP 标记定位了 5 个抗白粉病抗性 QTL 位点。赵园园等 (2019) 研究发现, 辣椒抗炭疽病性状遗传为显性遗传, 由两对主效基因控制, 位于 5 号染色体上。

3.3 雄性不育性状

辣椒细胞核雄性不育基因有多个。近年来研究者定位了 2 个辣椒细胞核雄性不育基因 *msc-1* (Cheng et al., 2018) 和 *msc-2* (Cheng et al., 2020b), 其中 *msc-2* 为 *ms1* (Jeong et al., 2018) 的等位基因。核质互作雄性不育的恢复基因有多个, 细胞质不育基因也得到定位。分离了 2 个辣椒细胞质不育候选基因 *orf300a* 和 *orf314a* (Wang et al., 2019); 细胞质雄性不育恢复基因在新建遗传图谱 (Wei et al., 2017; 叶青静 等, 2017; Wu et al., 2019; Cheng et al., 2020a; Zhang et al., 2020) 基础上, 获得 4 个候选基因 *CaRf* (Cheng et al., 2020)、*CaRf032* (Zhang et al., 2020)、*Capana06g002967* 和 *Capana06g002968* (Wu et al., 2019); 另外辣椒细胞核雄性不育及其恢复基因相关分子标记得得到开发 (王飞 等, 2016; 冯文鹏 等, 2019; 孟雅宁 等, 2019)。

4 分子标记辅助育种技术的应用

4.1 杂种优势预测和优势群研究

从分子水平研究杂种优势对于挖掘自交系材料的一般配合力和特殊配合力, 发掘优势组合具有重要意义。笔者团队利用全基因组的分子标记分析亲本遗传距离, 对其杂种优势进行了比较分析, 并对预测杂种优势的可能性进行了探讨 (王昆 等, 2020)。在构建遗传关系群组的分子基础上, 通过 422 个组合的配合力测定, 初步比较了不同群组间和群组内的杂种优势, 发现群间存在不同的杂种优势 (王昆, 2020)。

4.2 分子标记辅助育种技术实用化取得进展

近年来科研工作者针对辣椒重要农艺性状开发了大量的分子标记。随着越来越多的基因得到定位和克隆, 分子标记开发技术的完善和标记类型的增多, 分子标记辅助选择 (Marker Assisted Selection, MAS) 在辣椒育种中的应用愈发广泛。分子标记在辣椒纯度鉴定、DUS 测试方面也得到广泛应用 (王飞 等, 2017; 李淑红 等, 2018; 管俊娇 等, 2019)。笔者团队利用种间杂交和分子标记辅助选择成功育成辣椒抗番茄斑萎病毒基因的育种材料 ‘0516Tsw’, 育成中国首个抗 TSWV 的甜椒品种 ‘中椒 115 号’ (王立浩 等, 2016b, 2019b), 开发的多个性状的分子育种技术形成手册、并实现成果转化。目前, 辣椒分子育种技术日益成熟, 基因编辑技术已应用于育种, 利用分子标记

可以将抗病、抗逆以及多个性状聚合育种材料中,大大提高了辣椒育种效率。但仍存在一定问题,部分分子标记受基因型影响,适用材料有时候不够广泛,辣椒品质相关性状的分子标记较为缺乏。

5 品种选育

5.1 育成品种数量

至 2020 年 7 月,中国国内发表椒类品种选育文章已有 163 篇(‘十二五’期间 116 篇),其中‘中椒 115 号’为抗番茄斑点萎蔫病毒甜椒新品种,‘新科 8 号’、‘新科 30 号’、‘星秀’、‘圆珠 1 号’等品种是利用雄性不育系育成;另外报道了 6 份不育系材料‘46A’、‘GL8719A’、‘TC111A’、‘金椒 1A’和‘金椒 2A’、‘903A’(冯锡刚和徐振峰,2020)。(‘十三五’期间,已有 79 个辣椒品种获得新品种权保护授权(‘十二五’期间 32 个)。共有 2 801 个辣椒(甜椒)品种通过了非主要农作物新品种登记,由于 2017 年起启动的非主要农作物品种登记,涵盖了 2017 年之前已经育成并应用的品种,这 2 801 个辣椒(甜椒)品种基本反映了中国相关科研院所和种子企业目前可供应用的成熟品种情况。全国各地科研单位和育种企业选育了类型多样的甜辣椒品种,其中既有适宜鲜食的甜椒、羊角椒、牛角椒、线椒、螺丝椒等类型,也有适宜加工干制辣椒、脱水椒、制酱辣椒、提炼辣椒素及红色素的辣椒专用品种。

5.2 抗病品种

抗新型流行病害的育种取得进展。以辣椒轻斑驳病毒(Pepper mild mottle virus, PMMoV)和番茄斑点萎蔫病毒(tomato spotted wilt orthospovirus, TSWV)为代表的新型病毒病在中国多地均有发现,检出比例不断增高(高苇等,2016; Li et al, 2016; 李廷芳等,2017; 刘湘宁等,2017; 孙淼等,2017; 张蔚等,2017; 竹怀婷等,2017; 汤亚飞等,2018; 严丹侃等,2018; 刘勇等,2019; 王昆等,2019; 王少立等,2019; 申冕等,2020)。2018 和 2019 年,笔者团队对全国辣椒产区收集的辣椒病毒病病样进行检测,发现 PMMoV 在北京、山东、河北等多地区均成为主要病毒种类;利用抗源鉴定、回交转育结合分子标记辅助选择,创制了含有 L^3 抗性基因的辣(甜)椒品种‘中椒 105’、‘中椒 106’、‘中椒 107’、‘中椒 108’、‘中椒 1615 号’等,抗辣椒轻斑驳病毒[PMMoV (P_{12})致病型];并将 L^4 基因转育到多份自交系材料中。在辣椒 TSWV 抗病资源鉴定和抗病品种培育方面,目前报道并利用了抗 TSWV 位点仅有 Tsw ,该抗病基因来自中国辣椒种(*C. chinense*)材料‘PI152225’、‘PI159234’、‘PI159236’,为显性单基因(Kim et al., 2016),在中国应用较少。笔者团队首次将 Tsw 转育到大果甜椒自交系中,并育成含有 Tsw 的品种‘中椒 115 号’(王立浩等,2016b, 2019b)。聚合多抗性基因,辣椒抗病品种可以抗 5 种以上的病害。目前中国抗病辣椒种质材料仍相对缺乏,研究多集中在辣椒病害地理分布和防治手段上,在基础性的病原分类、抗病机制解析等方面仍缺乏系统研究。

5.3 设施专用品种

近几年,通过引进、消化、吸收欧洲类型的种质资源,结合栽培条件和消费习惯,培育出了不少生长势强,连续坐果能力突出,适宜保护地栽培的专用品种,‘十三五’期间已育成保护地类型品种 41 个(‘十二五’期间 17 个);保护地和露地兼用品种 56 个(‘十二五’期间 51 个)。保护地品种数量增加了 141%。保护地专用甜椒品种‘中椒 1615’、‘中椒 252’在抗病性、商品性方面的表

现优于国外同类品种, 保护地专用羊角椒‘胜寒 740’、螺丝椒‘华美 105’在耐低温弱光、连续坐果能力方面达到了国外同类品种水平, 中椒‘黄钻 1 号’、‘红钻 1 号’等彩椒品种在商品性上已逐步达到国外同类品种水平(冯锡刚和徐振峰, 2020)。

6 展望

6.1 进一步加强资源的搜集、引进、鉴定和基因挖掘

资源是育种工作的重中之重。辣椒生产上应用的很多抗病基因依赖于抗性资源的发现, 例如抗 TMV 的 L 基因, 其中 L^1 、 L^2 是在一年生辣椒中发现的, 而 L^3 基因是在中国辣椒‘PI159236’(*C. chinense*) 中发现的, L^4 基因来自于野生辣椒(*C. chacoense*)‘PI1260429’(Boukema, 1982)。辣椒抗炭疽病基因存在于 *C. chinense* 和 *C. baccutum* 中。‘十三五’期间, L^3 基因得到应用, 这些基因的发现和利用过程是人们对于资源的认识不断深入的过程。辣椒遗传育种工作的源头是加强对资源的认识, 挖掘新的基因, 随着育种家对于栽培种辣椒资源和基因的深入挖掘, 基因挖掘的范围将扩大到近缘野生种(刘旭和杨庆文, 2012)。

6.2 整合多种组学信息的数字化育种是育种技术发展的趋势

随着基因组学不断深化, 多组学进一步发展, 第二代、第三代测序技术的发展, 促进了全基因组选择育种的发展。在获得大量序列的基础上, 大量 SNP 标记的开发使得利用全基因组 SNP 进行基因分型很普遍。泛基因组学揭示了广泛种内基因信息, 挖掘野生资源的遗传多样性信息。代谢组学有助于研究代谢物、品质、风味的关联。目前中国国内遗传育种研究除了对资源的了解和深入研究之外, 从方法和技术的层面构建新的生物技术平台、植保和病理学平台是十分必要的, 对于深入发现和利用基因有重要的意义。技术革新带来发展机遇, 集中力量建立高水平、高通量的技术平台, 进行高效的基因型和表型筛查, 无疑将大大促进辣椒遗传育种的发展。分子设计育种、全基因组选择以及整合多重数据的数字化育种是下一步育种技术发展的重要方向。

6.3 继续加强新型流行病害抗性育种研究

抗病育种的目标是主流病害和新型流行病害。目前辣椒生产上疫病和病毒病依然严峻; 一些病害过去有发生但不严重, 而近些年发生严重, 如白粉病、细菌性叶斑病、炭疽病; 还有一些病害是近些年在中国发生流行的, 如辣椒轻斑驳病毒病、番茄斑点萎蔫病毒病等。中国辣椒生产上主要病虫害的发病情况和变化、病原种类的划分, 成为抗病遗传育种研究深入发展的瓶颈。其中疫病、疮痂病、炭疽病和一些病毒病如 TMV、马铃薯 Y 病毒(potato virus Y, PVY)等重要病害的病原分离、鉴定, 国内鲜有报道。根据基因对基因的假说, 要深入研究不同基因的抗病表现, 必须要有不同的病原小种相对应。因此, 前瞻性地确定育种目标, 不断挖掘抗病基因, 对于培育抗主流病害和新型流行病害的新品种选育具有重要意义。挖掘抗病新基因, 特别是不容易被克服的抗病基因意义深远。

6.4 继续加强优质辣椒品种选育

优质多样的品种消费受到欢迎。如辣椒‘二金条’、‘螺丝椒’、‘薄皮椒’等。‘樟树港’、‘猪大肠’、‘二金条’等口感型辣椒的市场价格居高。预计消费者对于优质、多样的辣椒品种, 如薄皮、口感优良、功能营养型的品种需求将会继续增加。辣椒是维生素 C 含量最高的蔬菜(Isabelle et al., 2010), 在正常消费情况下其维生素 C 含量甚至可超过推荐每日摄入量(Howard et al., 2000;

Wahyuni et al., 2013)。辣椒素类物质不但使辣椒具有了独特辛辣味,而且还具有抗癌、镇痛和减肥作用。因此,阐明品质差异的原因、基因功能以及利用等是一项重要的任务。

6.5 继续加强保护地品种选育

中国辣椒生产中特别是北方长季节保护地生产中,国外品种占据了80%以上的面积。在设施条件下产量高、产值高的甜辣椒品种主要由利马格兰、瑞克斯旺、海泽拉、安莎等国际公司所垄断。国外品种对中国民族辣椒种业带来了挑战和机遇,要突破保护地育种,需要在理论上突破研究辣椒发育与环境的关系,需要进一步创新保护地育种材料,需要建立高效育种体系,从而高效、自主育成适合保护地栽培的专用品种。

References

- Ahn Y K, Karna S, Jun T H, Yang E Y, Lee H E, Kim J H, Kim J H. 2016. Complete genome sequencing and analysis of *Capsicum annuum* varieties. *Mol Breeding*, 36: 140.
- Bai Rui-qin, Zhang Zheng-hai, Cao Ya-cong, Yu Hai-long, Zhu Yan-shu, Liu Jing, Zhang Nan-nan, Wang Li-hao, Zhang Bao-xi. 2019. QTL mapping analysis of powdery mildew resistance in pepper. *China vegetables*, (11): 23 - 29. (in Chinese)
- 白锐琴, 张正海, 曹亚从, 于海龙, 朱砚姝, 刘婧, 张南南, 王立浩, 张宝玺. 2019. 辣椒白粉病抗性 QTL 定位分析. *中国蔬菜*, (11): 23 - 29. (in Chinese)
- Barchenger D W, Rodriguez K, Jiang L, Hanson S F, Bosland P W. 2017. Allele-specific CAPS marker in a Ve1 homolog of *Capsicum annuum* for improved selection of *Verticillium dahlia* resistance. *Mol Breeding*, 37: 134.
- Boukema I W. 1982. Resistance to TMV in *Capsicum chacoense* is governed by an allele of the L-locus. *Capsicum Newsletter*, (3): 47 - 48.
- Cheng J, Chen Y, Hu Y, Zhou Z, Hu F, Dong J, Chen W, Cui J, Wu Z, Hu K. 2020a. Fine mapping of restorer-of-fertility gene based on high-density genetic mapping and collinearity analysis in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Theor Appl Genet*, 133: 889 - 902.
- Cheng J, Qin C, Tang X, Zhou H, Hu Y, Zhao Z, Cui J, Li B, Wu Z, Yu J, Hu K. 2016. Development of a SNP array and its application to genetic mapping and diversity assessment in pepper (*Capsicum* spp.). *Sci Rep*, 6: 33293.
- Cheng Q, Li T, Ai Y, Lu Q, Wang Y, Wu L, Liu J, Sun L, Shen H. 2020b. Phenotypic, genetic, and molecular function of msc-2, a genic male sterile mutant in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Theor Appl Genet*, 133: 843 - 855.
- Cheng Q, Wang P, Liu J, Wu L, Zhang Z, Li T, Gao W, Yang W, Sun L, Shen H. 2018. Identification of candidate genes underlying genic male-sterile msc-1 locus via genome resequencing in *Capsicum annuum* L. *Theor Appl Genet*, 131: 1861 - 1872.
- Du H, Yang J, Chen B, Zhang X, Zhang J, Yang K, Geng S, Wen C. 2019a. Target sequencing reveals genetic diversity, population structure, core-SNP markers, and fruit shape-associated loci in pepper varieties. *BMC Plant Biology*, 19 (1): 1 - 16.
- Du H S, Wen C L, Zhang X F, Xu X L, Yang J J, Chen B, Geng S S. 2019b. Identification of a major QTL (qRRs-10.1) that confers resistance to *Ralstonia solanacearum* in pepper (*Capsicum annuum*) using SLAF-BSA and QTL mapping. *Int J Mol Sci*, 20: 5887.
- Feng Wenpeng, Zhou Shudong, Yang Bozhi, Yi Ting, Xie Lingling, Liu Feng, Ma Yanqing. 2019. Sterility characteristics and the genetic law of a reverse thermo- sensitive genic male sterile mutant E6421S in peppers. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (6): 1112 - 1122. (in Chinese)
- 冯文鹏, 周书栋, 杨博智, 易婷, 谢玲玲, 刘峰, 马艳青. 2019. 辣椒反向温敏雄性核不育突变体 E6421S 不育特征及遗传规律研究. *园艺学报*, 46 (6): 1112 - 1122.
- Gao Jing-xia, Yan Xiu-juan, Wu Xue-mei, Xie Hua, Wang Xue-mei. 2018. Evaluation of salt resistance of different germplasm resources of pepper at different germination stages. *Journal of Northern Agriculture*, 46 (6): 102 - 109. (in Chinese)
- 高晶霞, 颜秀娟, 吴雪梅, 谢华, 王学梅. 2018. 辣椒不同种质资源种子萌发期耐盐性评价. *北方农业学报*, 46 (6): 102 - 109.
- Gao Wei, Wang Yong, Zhang Chun-xiang, Zhang An-sheng, Zhu Xiao-ping. 2016. Investigation and pathogen preliminary identification of pepper virus disease in Tianjin. *Shandong Agricultural Sciences*, 48 (3): 91 - 94. (in Chinese)
- 高伟, 王勇, 张春祥, 张安盛, 竺晓平. 2016. 天津地区辣椒病毒病调查及毒源种类初步鉴定. *山东农业科学*, 48 (3): 91 - 94.

- Gu Xiao-zhen, Zheng Yu-feng, Zhang Zheng-hai, Cao Ya-cong, Zhang Bao-xi, Li Xi-xiang, Wang Li-hao. 2016. The botanical classification of local pepper varieties ‘Shuanla’ and ‘Quela’ in Yunnan. *Journal of Plant genetic Resources*, (5): 809 – 814. (in Chinese)
- 顾晓振, 郑宇峰, 张正海, 曹亚从, 张宝玺, 李锡香, 王立浩. 2016. 云南地方辣椒品种涮辣和雀辣的植物学分类. *植物遗传资源学报*, (5): 809 – 814.
- Gu X Z, Cao Y C, Zhang Z H, Zhang B X, Zhang X M, Wang H P, Li X X, Wang L H. 2019. Genetic diversity and population structure analysis of *Capsicum* germplasm accessions. *Journal of Integrative Agriculture*, 18 (6): 1312 – 1320.
- Guan Jun-jiao, Yu Zhi-hui, Yang Xiao-hong, Wang Jiang-min, Zhang Peng, Huang Qing-mei, Zhang Jian-hua. 2019. Study on the application of SSR marker in pepper (*Capsicum annuum* L.) DUS testing. *Journal of Plant genetic Resources*, 20 (2): 396 – 405. (in Chinese)
- 管俊娇, 余志慧, 杨晓洪, 王江民, 张 鹏, 黄清梅, 张建华. 2019. SSR 标记在辣椒 DUS 测试中的应用研究. *植物遗传资源学报*, 20 (2): 396 – 405.
- Gui Min, Du Lei, Zhang Rui-hao, Zhong Qiu-yue, Zhu Yan, Luo Hong, Long Hong-jin. 2019. Evaluation and identification of main agronomic traits of introduced pepper germplasm resources. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 47 (6): 941 – 944. (in Chinese)
- 桂 敏, 杜 磊, 张芮豪, 钟秋月, 朱 焰, 罗 红, 龙洪进. 2019. 引进辣椒种质资源主要农艺性状的评价鉴定. *山西农业科学*, 47 (6): 941 – 944.
- Guo G, Wang S, Liu J, Pan B, Diao W, Ge W, Gao G, Synder J C. 2017. Rapid identification of QTLs underlying resistance to *Cucumber mosaic virus* in pepper (*Capsicum frutescens*). *Theor Appl Genet*, 130: 41 – 52.
- Guo G J, Zhang G L, Pan B G, Diao W P, Liu J B, Ge W, Gao C Z, Zhang Y, Jiang C, Wang SB. 2019. Development and application of InDel markers for *Capsicum* spp. based on whole-genome re-sequencing. *Sci Rep*, 9: 3691.
- Guzman F A, Moore S, Carmen de Vicente M, Jahn M M. 2019. Microsatellites to enhance characterization, conservation and breeding value of *Capsicum* germplasm. *Genet Resour Crop Evol*, <https://doi.org/10.1007/s10722-019-00801-w>.
- Han K, Jang S, Lee J H, Lee D G, Kwon J K, Kang B C. 2019. A MYB transcription factor is a candidate to control pungency in *Capsicum annuum*. *Theor Appl Genet*, 132: 1235 – 1246.
- Han K, Jeong H J, Yang H B, Kang S M, Kwon J K, Kim S, Choi D, Kang B C. 2016. An ultra-high-density bin map facilitates high-throughput QTL mapping of horticultural traits in pepper (*Capsicum annuum*). *DNA Research*, 23 (2): 81 – 91.
- He Lie-gan, Zhou Yin-sheng, Chen Xue-jun, Fang Rong, Ma Hui-gang. 2017. An analysis on resistance of pepper germplasm to phytophthora blight and disease rate. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 39 (4): 691 – 698. (in Chinese)
- 何烈干, 周银生, 陈学军, 方 荣, 马辉刚. 2017. 辣椒种质资源疫病抗性分析及发病速度分析. *江西农业大学学报*, 39 (4): 691 – 698.
- Howard L R, Talcott S T, Brenes C H, Villalon B. 2000. Changes in phytochemical and antioxidant activity of selected pepper cultivars (*Capsicum* species) as influenced by maturity. *J Agric Food Chem*, 48 (5): 1713 – 1720.
- Isabelle M, Lee B L, Lim M T, Koh W P, Huang D J, Ong C N. 2010. Antioxidant activity and profiles of common vegetables in Singapore. *Food Chemistry*, 120: 993 – 1003.
- Jeong K, Choi D, Lee J. 2018. Fine mapping of the genic male-sterile ms1 gene in *Capsicum annuum* L. *Theor Appl Genet*, 131: 183 – 191.
- Jo J, Venkatesh J, Han K, Lee H Y, Choi J G, Lee H J, Choi D, Kang B C. 2017. Molecular mapping of PMR1, a novel locus conferring resistance to powdery mildew in pepper (*Capsicum annuum*). *Frontiers in plant Science*, (8): 1 – 11.
- Kim S, Park M, Yeom S I, Kim Y M, Lee J M, Lee H A, Seo E, Choi J, Cheong K, Kim K T, Jung K, Lee G W, Oh S K, Bae C, Kim S B, Lee H Y, Kim S Y, Kim M S, Kang B C, Jo Y D, Yang H B, Jeong H J, Kang W H, Kwon J K, Shin C, Lim J Y, Park J H, Huh J H, Kim J S, Kim B D, Cohen O, Paran I, Suh M C, Lee S B, Kim Y K, Shin Y, Noh S J, Park J, Seo Y S, Kwon S Y, Kim H A, Park J M, Kim H J, Choi S B, Bosland P W, Reeves G, Jo S H, Lee B W, Cho H T, Choi H S, Lee M S, Yu Y, Choi Y D, Park B S, van Deynze A, Ashrafi H, Hill T, Kim W T, Pai H S, Ahn H K, Yeom I, Giovannoni J J, Rose J K, Sørensen I, Lee S J, Kim R W, Choi I Y, Choi B S, Lim J S, Lee Y H, Choi D. 2014. Genome sequence of the hot pepper provides insights into the evolution of pungency in *Capsicum* species. *Nat Genet*, 46: 270 – 278.
- Kim S B, Kang W H, Huy H N, Yeom S I, An J T, Kim S, Kang M Y, Kim H J, Jo Y D, Ha Y, Choi D, Kang B C. 2016. Divergent evolution of multiple virus-resistance genes from progenitor in *Capsicum* spp. *New Phytologist*, 213 (2): 886 – 899.

- Lee H Y, Ro N Y, Jeong H J, Kwon J K, Jo J, Ha Y, Jung A, Han J W, Venkatesh J, Kang B C. 2016a. Genetic diversity and population structure analysis to construct a core collection from a large *Capsicum* germplasm. *BMC Genetics*, 17: 142.
- Lee J, Park S J, Hong S C, Han J H, Choi D, Yoon J B. 2016b. QTL mapping for capsaicin and dihydrocapsaicin content in a population of *Capsicum annuum* 'NB1' 3 *Capsicum chinense* 'Bhut Jolokia'. *Plant Breeding*, 135: 376 - 383.
- Lei Jianjun, Zhu Zhangsheng, Sun Bingmei, Chen Guoju, Chen Changming, Cao Bihao. 2018. Progress in biosynthesis of capsaicinoids and its molecular mechanism. *Acta Horticulturae Sinica*, 45 (9): 1739 - 1749. (in Chinese)
- 雷建军, 朱张生, 孙彬妹, 陈国菊, 陈长明, 曹必好. 2018. 辣椒素类物质生物合成及其分子生物学机理研究进展. *园艺学报*, 45 (9): 1739 - 1749.
- Li Ning, Wang Fei, Yin Yan-xu, Yao Min-ghua, Jiao Chun-hai, Zou Xiong, Zhao Rong qiu, Gao Sheng hua. 2017. Assessment of genetic diversity of capsicum germplasms by SSR marker. *Journal of China Capsicum*, (4): 1 - 8, 13. (in Chinese)
- 李 宁, 王 飞, 尹延旭, 姚明华, 焦春海, 邹 雄, 赵荣秋, 高升华. 2017. 辣椒种质遗传多样性分析. *辣椒杂志*, (4): 1 - 8, 13.
- Li N, Yin Y, Wang F, Yao M. 2018. Construction of a high-density genetic map and identification of QTLs for cucumber mosaic virus resistance in pepper (*Capsicum annuum* L.) using specific length amplified fragment sequencing (SLAF-seq). *Breed Sci*, 68: 233 - 241.
- Li Ning, Yin Yan-xu, Wang Fei, Yao Ming-hua, Zhao Rong-qiu, Li Xue-qiao. 2018. Screening and SRAP analysis of germplasm resources for resistant to CMV on pepper. *Northern Horticulture*, (3): 1 - 6. (in Chinese)
- 李 宁, 尹延旭, 王 飞, 姚明华, 赵荣秋, 李雪娇. 2018. 辣椒抗 CMV 种质资源筛选及 SRAP 分析. *北方园艺*, (3): 1 - 6.
- Li Shu-hong, Lai Li-li, Li Shu-qin, Li Shi-cong, Zhu Hua-guo, Pang Fang-qin. 2018. Purity identification of three pepper hybrids using SSR marker. *Journal of China Capsicum*, 16 (1): 17 - 21. (in Chinese)
- 李淑红, 赖黎丽, 李淑琴, 李世聪, 朱华国, 庞芳芹. 2018. 利用 SSR 标记鉴定 3 个辣椒杂交种品种的纯度. *辣椒杂志*, 16 (1): 17 - 21.
- Li Ting-fang, Wu Shu-hua, Zhao Wen-hao, Ji Ying-hua, Zhou Yi-jun, Guo Qing-yun. 2017. Molecular detection of mild mottle virus isolated from pepper in Haidong, Qinghai province. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 33 (4): 958 - 960. (in Chinese)
- 李廷芳, 吴淑华, 赵文浩, 季英华, 周益军, 郭青云. 2017. 青海海东设施辣椒轻斑驳病毒的分子检测. *江苏农业学报*, 33 (4): 958 - 960.
- Li W, Cheng J, Wu Z, Qin C, Tan S, Tang X, Cui J, Zhang L, Hu K. 2015. An InDel-based linkage map of hot pepper (*Capsicum annuum*). *Mol Breed*, 35: 32.
- Li X D, An M N, Wu Y H. 2016. First report of pepper mild mottle virus in Northeast China. *Plant Disease*, 100 (2): 541 - 541.
- Liang Dan-na, Fan Gao-ling, Zhan Yong-fa, Hu Ming-wen. 2017. Identification and evaluation of drought resistance of pepper (*Capsicum* L.) germplasm resources. *China Cucurbits and Vegetables*, 30 (5): 15 - 18. (in Chinese)
- 梁娜娜, 范高领, 詹永发, 胡明文. 2017. 辣椒种质资源抗旱性鉴定与筛选. *中国瓜菜*, 30 (5): 15 - 18.
- Liu Dan. 2016. Study on pathogens and resistance to fusarium root rot on greenhouse pepper in Gansu, China [M. D. Dissertation]. Lanzhou: Gansu Agricultural University. (in Chinese)
- 刘 丹. 2016. 甘肃省设施辣椒镰刀菌根腐病原鉴定及抗病种质资源筛选 [硕士论文]. 兰州: 甘肃农业大学.
- Liu Fa-wan, Luo Shao-kang, Long Rong-hua, Qin Rong, Li Wei-fen, Li Fan, Zhang Li-qin, Yang Dong, Xiao Feng-mei, Gu Wei-sheng. 2019. Resource evaluation and genetic diversity analysis of millet spicy in Yunnan Province. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 32 (5): 959 - 966. (in Chinese)
- 刘发万, 罗绍康, 龙荣华, 秦 荣, 李卫芬, 李 帆, 张丽琴, 杨 东, 肖凤梅, 顾维圣. 2019. 云南地方小米辣资源评价及遗传多样性分析. *西南农业学报*, 32 (5): 959 - 966.
- Liu Xiang-ning, Dai Liang-ying, Li Wei, Dong Zheng, Tang Qian-jun. 2017. Whole-genome sequence and structure analysis of pepper mild mottle virus isolate HN1. *Plant Protection*, 43(2): 88 - 94. (in Chinese)
- 刘湘宁, 戴良英, 李 魏, 董 铮, 唐前君. 2017. 辣椒轻斑驳病毒湖南分离物的全基因序列测定及结构分析. *植物保护*, 43 (2): 88 - 94.
- Liu Xu, Yang Qing-wen. 2012. Catalogue of Chinese crops and their wild relatives. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)

- 刘 旭, 杨庆文. 2012. 中国作物及其野生近缘植物——名录卷. 北京: 中国农业出版社.
- Liu Yi-wei, Zhang Zheng-hai, Cao Ya-cong, Zhao Hong, Wang Li-hao, Zhang Bao-xi. 2016. Mapping of major QTLs resistant to anthracnose (*Colletotrichum acutatum*) in pepper (*Capsicum* spp.) and marker development, *China Vegetables*, (11): 20 – 24. (in Chinese)
- 刘议蔚, 张正海, 曹亚从, 赵 红, 王立浩, 张宝玺. 2016. 辣椒抗炭疽病主效基因的定位及标记开发. *中国蔬菜*, (11): 20 – 24.
- Liu Yong, Li Fan, Li Yue-yue, Zhang Song-bai, Gao Xi-wu, Xie Yan, Yan Fei, Zhang An-sheng, Dai Liang-ying, Cheng Zhao-bang, Ding Ming, Niu Yan-bing, Wang Sheng-ji, Che Hai-yan, Jiang Tong, Shi Xiao-bin, He Zi-fu, Wu Yun-feng, Zhang De-yong, Qing Ling, Yan Wan-rong, Yang Xue-hui, Tang Ya-fei, Zheng Hong-ying, Tang Qian-jun, Zhang Song-bai, Zhang Dongfang, Cai Li, Tao Xiao-rong. 2019. Identification, distribution and occurrence of viruses in the main vegetables of China. *Scientia Agricultura Sinica*, 52 (2): 239 – 261. (in Chinese)
- 刘 勇, 李 凡, 李月月, 张松柏, 高希武, 谢 艳, 燕 飞, 张安盛, 戴良英, 程兆榜, 丁 铭, 牛颜冰, 王升吉, 车海彦, 江 彤, 史晓斌, 何自福, 吴云锋, 张德咏, 青 玲, 严婉荣, 杨学辉, 汤亚飞, 郑红英, 唐前君, 章松柏, 章东方, 蔡 丽, 陶小荣. 2019. 侵染我国主要蔬菜作物的病毒种类、分布与发生趋势. *中国农业科学*, 52 (2): 239 – 261.
- Macel M, Visschers I G S, Peters J L, Kappers I F, de Vos R C H, Dam N M. 2019. Metabolomics of thrips resistance in pepper (*Capsicum* spp.) reveals monomer and dimer acyclic diterpene glycosides as potential chemical defenses. *Journal of Chemical Ecology*, 45: 490 – 501.
- Magdy M, Ou L, Yu H, Chen R, Zhou Y, Hassan H, Feng B, Taitano N, Knaap E, Zou X, Li F, Ouyang B. 2019. Pan-plastome approach empowers the assessment of genetic variation in cultivated *Capsicum* species. *Horticulture Research*, 6: 108 – 122.
- Mahasuk P, Struss D, Mongkolporn O. 2016. QTLs for resistance to anthracnose identified in two *Capsicum* sources. *Mol Breeding*, 36: 10.
- Meng Ya-ning, Yan Li-bin, Tian Yu, Fan Yan-qin. 2019. Development of recessive genic male sterile molecular markers in sweet pepper using resequencing InDel sites. *Molecular Plant Breeding*, (18): 22. (in Chinese)
- 孟雅宁, 严立斌, 田 玉, 范妍芹. 2019. 利用重测序 InDel 位点开发甜椒隐性核不育分子标记. *分子植物育种*, (18): 22.
- Ou L, Li D, Lv J, Chen W, Zhang Z, Li X, Yang B, Zhou S, Yang S, Li W, Gao H, Zeng Q, Yu H, Ouyang B, Li F, Liu F, Zheng J, Liu Y, Wang J, Wang B, Dai X, Ma Y, Zou X, Ou L. 2018. Pan-genome of cultivated pepper (*Capsicum*) and its use in gene presence-absence variation analyses. *New Phytol*, 220 (2): 360 – 363.
- Park M, Lee J H, Han K, Jang S, Han J, Lim J H, Jung J W, Kang B C. 2018. A major QTL and candidate genes for capsaicinoid biosynthesis in the pericarp of *Capsicum chinense* revealed using QTL-seq and RNA-seq. *Theor and Appl Gene*, <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3238-8>.
- Peng Gui-hua, Li Wen-xin, Zhang Ai-min, Hu Ming-wen, Geng Guang-dong. 2018. Variation and classification of the mass ratio of seed and peel for local dry pepper resources in Guizhou. *China Cucurbits and Vegetables*, 31 (10): 23 – 26. (in Chinese)
- 蓬桂华, 李文馨, 张爱民, 胡明文, 耿广东. 2018. 贵州地方干椒资源籽皮比的变化及分类. *中国瓜菜*, 31 (10): 23 – 26.
- Peng Gui-hua, Zhang Ai-min, Su Dan, Li Xing-long, Geng Guang-dong. 2017. Analysis on quality characters of 93 Guizhou local pepper germplasm resources. *Journal of Plant Genetic Resources*, 18 (3): 429 – 435. (in Chinese)
- 蓬桂华, 张爱民, 苏 丹, 李兴龙, 耿广东. 2017. 93 份贵州地方辣椒资源品质性状分析. *植物遗传资源学报*, 18 (3): 429 – 435.
- Qin C, Yu C, Shen Y, Fang X, Chen L, Min J, Cheng J, Zhao S, Xu M, Luo Y, Yang Y, Wu Z, Mao L, Wu H, Ling-Hu C, Zhou H, Lin H, González-Morales S, Trejo-Saavedra D L, Tian H, Tang X, Zhao M, Huang Z, Zhou A, Yao X, Cui J, Li W, Chen Z, Feng Y, Niu Y, Bi S, Yang X, Li W, Cai H, Luo X, Montes-Hernández S, Leyva-González M A, Xiong Z, He X, Bai L, Tan S, Tang X, Liu D, Liu J, Zhang S, Chen M, Zhang L, Zhang L, Zhang Y, Liao W, Zhang Y, Wang M, Lv X, Wen B, Liu H, Luan H, Zhang Y, Yang S, Wang X, Xu J, Li X, Li S, Wang J, Palloix A, Bosland P W, Li Y, Krogh A, Rivera-Bustamante R F, Herrera-Estrella L, Yin Y, Yu J, Hu K, Zhang Z. 2014. Whole-genome sequencing of cultivated and wild peppers provides insights into *Capsicum* domestication and specialization. *Proc Natl Acad Sci*, 111: 5135 – 5140.
- Qin Lei, Liang Yan, Mo Ning, Zhang Yang, Zhao Gui-ye. 2017. Identification and evaluation of resistance to TMV in pepper (*Capsicum annuum* L.) germplasm resources. *China Vegetables*, (10): 44 – 50. (in Chinese)
- 秦 蕾, 梁 燕, 默 宁, 张 洋, 赵贵叶. 2017. 辣椒种质资源 TMV 抗性的鉴定与评价. *中国蔬菜*, (10): 44 – 50.
- Shen Mian, Cui Bai-ming, Liu Zhen, Bu Fang-di, Zheng Yin-ying. 2020. Identification and analysis of BPEV and PCV2 from pepper in Xinjiang. *Acta Phytopathologica Sinica*, 50 (1): 20 – 27. (in Chinese)

- 申 冕, 崔百明, 刘 贞, 卜方迪, 郑银英. 2020. 新疆辣椒中 BPEV 和 PCV2 的鉴定与分析. 植物病理学报, 50 (1): 20 - 27.
- Sun Miao, Jing Chen chen, Chu Cheng-ru, Wu Gen-tu, Sun Xian-chao, Xie Yan, Liu Yong, Qing Ling. 2017. Serological detection and molecular identification of tomato spot wilt virus on pepper in Chongqing. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (3): 487 - 494. (in Chinese)
- 孙 淼, 荆陈沉, 楚成茹, 吴根土, 孙现超, 谢 艳, 刘 勇, 青 玲. 2017. 重庆辣椒上番茄斑萎病毒的血清学检测及分子鉴. 园艺学报, 44 (3): 487 - 494.
- Taranto F, D'Agostino N, Greco B, Cardi T, and Tripodi P. 2016. Genome-wide SNP Discovery and population structure analysis in pepper (*Capsicum annuum*) using genotyping by sequencing. *BMC Genomics*, 17: 943.
- Tian S L, Li L, Shah S N M, Gong Z H. 2015. The relationship between red fruit colour formation and key genes of capsanthin biosynthesis pathway in *Capsicum annuum*. *Biologia Plantarum*, 59 (3): 507 - 513.
- Tang Yafei, Pei Fan, Yu Lin, He Zifu, She Xiaoman, Lan Guobing, Deng Mingguang. 2018. Molecular characterization of chilli veinal mottle virus infecting pepper in Guangdong Province. *Acta Horticulturae Sinica*, 45 (11): 2209 - 2216. (in Chinese)
- 汤亚飞, 裴 凡, 于 琳, 何自福, 余小漫, 蓝国兵, 邓铭光. 2018. 侵染广东辣椒的辣椒脉斑驳病毒的分子特征. 园艺学报, 45 (11): 2209 - 2216.
- Wahyuni Y, Ballester A R, Sudarmonowati E, Bino R J, Bovy A G. 2013. Secondary metabolites of *Capsicum* species and their importance in the human diet. *J Nat Prod*, 76: 783 - 793.
- Wang Fei, Yao Ming-hua, Yin Yan-xu, Li Ning. 2016. Screening of cytoplasmic male sterility restoration of sweet pepper by molecular marker. *Journal of China Capsicum*, (4): 18 - 21. (in Chinese)
- 王 飞, 姚明华, 尹延旭, 李 宁. 2016. 甜椒胞质雄性不育恢复基因相关标记的快速筛选. 辣椒杂志, (4): 18 - 21.
- Wang Fei, Yao Ming-hua, Yin Yan-xu, Li Ning. 2017. Selection of SSR polymorphic primers and purity identification of pepper varieties. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (S1): 126. (in Chinese)
- 王 飞, 姚明华, 尹延旭, 李 宁. 2017. 辣椒 SSR 多态性引物的筛选及品种纯度鉴定. 园艺学报, 44 (S1): 126.
- Wang G, Chen B, Du H, Zhang F, Zhang H, Wang Y, He H, Geng S, Zhang X. 2018a. Genetic mapping of anthocyanin accumulation-related genes in pepper fruits using a combination of SLAF-seq and BSA. *PLoS ONE*, 13: e0204690.
- Wang H P, Li X X, Song J P. 2018b. Vegetable Genetic Resources in China. *Horticultural Plant Journal*, 4 (2): 83 - 88.
- Wang Kun. 2020. Establishment of Heterotic Groups and Prediction of Heterosis in pepper (*Capsicum annuum* L.) [M. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 王 昆. 2020. 辣椒杂种优势群的建立与杂种优势预测[硕士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Wang Kun, Zhang Bao-xi, Zhang Zheng-hai, Cao Ya-cong, Yu Hai-long, Wang Li-hao. 2019. Research progress and prospect on pepper resistance to tomato spot wilt virus disease. *China Vegetables*, (12): 18 - 24. (in Chinese)
- 王 昆, 张宝玺, 张正海, 曹亚从, 于海龙, 王立浩. 2019. 辣椒抗番茄斑萎病毒病研究进展及展望. 中国蔬菜, (12): 18 - 24.
- Wang Kun, Zhang Bao-xi, Zhang Zheng-hai, Cao Ya-cong, Yu Hai-long, Wang Li-hao. 2020. Correlation analysis between heterosis of yield traits and genetic distance evaluated by genome-wide. *China Vegetables*, (4): 30 - 35. (in Chinese)
- 王 昆, 张宝玺, 张正海, 曹亚从, 于海龙, 王立浩. 2020. 基于全基因组 SNP 分析辣椒亲本间遗传距离与产量性状杂种优势的关系. 中国蔬菜, (4): 30 - 35.
- Wang Li-hao, Ma Yan-qing, Zhang Bao-xi. 2019a. Market demand and breeding trend of pepper varieties in China. *China Vegetables*, (8): 1 - 4. (in Chinese)
- 王立浩, 马艳青, 张宝玺. 2019a. 我国辣椒品种市场需求与育种趋势. 中国蔬菜, (8): 1 - 4.
- Wang Li-hao, Zhang Bao-xi, Zhang Zheng-hai, Cao Ya-cong. 2019b. A sweet pepper variety resistant to tomato spotted wilt virus— 'Zhongjiao No.115'. *China Vegetables*, (4): 80 - 81. (in Chinese)
- 王立浩, 张宝玺, 张正海, 曹亚从. 2019b. 抗番茄斑萎病毒甜椒新品种中椒 115 号的选育. 中国蔬菜, (4): 80 - 81.
- Wang Li-hao, Zhang Zheng-hai, Cao Ya-cong, Zhang Bao-xi. 2016a. Research progress and prospect of pepper genetics and breeding in China during the Twelfth five-year Plan. *China Vegetables*, (1): 1 - 7. (in Chinese)
- 王立浩, 张正海, 曹亚从, 张宝玺. 2016a. “十二五”我国辣椒遗传育种研究进展及其展望. 中国蔬菜, (1): 1 - 7.

- Wang Li-hao, Zhang Zheng-hai, Mao Sheng-li, Cao Ya-cong, Duan Mei-zhen, Zhang Bao-xi. 2016b. Innovation of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) Germplasm resource with resistance to tomato spots wilt virus. *China Vegetables*, (2): 19 - 23. (in Chinese)
- 王立浩, 张正海, 毛胜利, 曹亚从, 堵玫珍, 张宝玺. 2016b. 甜椒抗番茄斑点萎蔫病毒的种质创新. *中国蔬菜*, (2): 19 - 23.
- Wang Ning, Zhang Zheng-hai, Wang Li-hao, Zhang Bao-xi. 2016. Analysis and QTLs identification of pepper fruit capsaicin content under different cultivation conditions. *China Vegetables*, (3): 19 - 25. (in Chinese)
- 王 宁, 张正海, 王立浩, 张宝玺. 2016. 不同栽培条件下辣椒果实辣椒素含量的分析与 QTL 定位. *中国蔬菜*, (3): 19 - 25.
- Wang P, Lu Q, Ai Y, Wang Y, Li T, Wu L, Liu J, Cheng Q, Sun L, Shen H. 2019. Candidate gene selection for cytoplasmic male sterility in pepper (*Capsicum annuum* L.) through whole mitochondrial genome sequencing. *Int J Mol Sci*, 20: 578.
- Wang PY, Wang LR, Guo JJ, Yang WC, Shen HL. 2016. Molecular mapping of a gene conferring resistance to *Phytophthora capsici* Leonian race 2 in pepper line PI201234 (*Capsicum annuum* L.). *Mol Breed*, 36: 66.
- Wang Shao-li, Tan Wei-ping, Yang Yuan-yuan, Dai Hui-jie, Sun Xiao-hui, Qiao Ning, Zhu Xiao-ping. 2017. Molecular detection and identification of main viruses on pepper in shandong province. *Scientia Agricultura Sinica*, 50 (14): 2728 - 2738. (in Chinese)
- 王少立, 谭玮萍, 杨园园, 代惠洁, 孙晓辉, 乔 宁, 竺晓平. 2017. 山东省辣椒主要病毒种类的分子检测与鉴定. *中国农业科学*, 50 (14): 2728 - 2738.
- Wang X, Fazari A, Cao Y, Zhang Z, Palloix A, Mao S, Zhang B, Djian-Caporalino C, Wang L. 2018c. Fine mapping of the root-knot nematode resistance gene Me1 in pepper (*Capsicum annuum* L.) and development of markers tightly linked to Me1. *Mol Breed*, 38: 39.
- Wei B, Wang L, Zhang R, Zhang J. 2017. Identification of two major quantitative trait loci restoring the fertility of cytoplasmic male sterility in *Capsicum annuum*. *J Agric Biotechnol*, 25: 43 - 49.
- Wu L, Wang P, Wang Y, Cheng Q, Lu Q, Liu J, Li T, Ai Y, Yang W, Sun L, Shen H. 2019. Genome-wide correlation of 36 agronomic traits in the 287 pepper (*Capsicum*) accessions obtained from the SLAF-seq-Based GWAS. *Int J Mol Sci*, 20: 5675.
- Xu X, Chao J, Cheng X, Wang R, Sun B, Wang H, Luo S, Xu X, Wu T, Li Y. 2016. Mapping of a novel race specific resistance gene to *Phytophthora* root rot of pepper (*Capsicum annuum*) using bulked segregant analysis combined with specific length amplified fragment sequencing strategy. *PLoS ONE*, 11: e151401.
- Xu Xiao-wan, Xia Bi-bo, Gong Chao, Wang Heng-ming, Li Ying, Wu Zhi-ming. 2019. Genetic diversity analysis on 30 foreign hot pepper germplasms with ISSR technique. *Journal of Agriculture*, 9 (11): 21 - 26. (in Chinese)
- 徐小万, 夏碧波, 宫 超, 王恒明, 李 颖, 吴智明. 2019. 国外引进辣椒遗传多样性的 ISSR 研究. *农学学报*, 9 (11): 21 - 26.
- Yan Dan-kan, Zheng Hong-ying, Zhang Hai-shan, Shen Yan, Gu Jiang-tao, Liu Yong, Zhang Dong-fang, Yan Fei. 2018. Identification of pepper mild mottle virus in Hexian, Anhui province. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 46 (32): 82 - 84. (in Chinese)
- 严丹侃, 郑红英, 张海珊, 沈 艳, 顾江涛, 刘 勇, 章东方, 燕 飞. 2018. 安徽和县地区辣椒病株辣椒轻斑驳病毒的鉴定. *安徽农业科学*, 46 (32): 82 - 84.
- Ye Qing-jing, Ruan Mei-ying, Wang Rong-qing, Yao Zhu-ping, Li Zhi-miao, Wan Hong-jian, Cheng Yuan, Yang Yue-jian, Zhou Guo-zhi. 2017. Genetic analysis and molecular mapping of the restorer gene for cytoplasmic male sterility in pepper. *Molecular Plant Breeding*, (12): 35. (in Chinese)
- 叶青静, 阮美颖, 王荣青, 姚祝平, 李志邈, 万红建, 程 远, 杨悦俭, 周国治. 2017. 辣椒 CMS 恢复基因的遗传分析及基因定位. *分子植物育种*, (12): 35.
- Yu Hailong, Zhang Zhenghai, Cao Yacong, Zhang Baoxi, Wang Lihao. 2019. Progress of resistance to cucumber mosaic virus in pepper. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (9): 1813 - 1824. (in Chinese)
- 于海龙, 张正海, 曹亚从, 张宝玺, 王立浩. 2019. 辣椒抗黄瓜花叶病毒病研究进展. *园艺学报*, 46 (9): 1813 - 1824.
- Zhang Jing, Xie Jianming, Yu Jihua, Feng Zhi, Li Jing. 2019. A review of research on capsaicinoids biosynthesis regulation and physiological function. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (9): 1797 - 1812. (in Chinese)
- 张 婧, 颀建明, 郁继华, 冯 致, 李 静. 2019. 辣椒素类物质的生物合成影响因素及其生理功能研究进展. *园艺学报*, 46 (9): 1797 - 1812.
- Zhang X M, Zhang Z H, Gu X Z, Mao S L, Li X X, Chadoeuf J, Palloix A, Wang L H, Zhang B X. 2016a. Genetic diversity of pepper (*Capsicum*

- spp.) germplasm resources in China reflects selection for cultivar types and spatial distribution. *Journal of Integrative Agriculture*, 15 (9): 1991 – 2001.
- Zhang X, Wang G, Chen B, Du H, Zhang F, Zhang H, Wang Q, Geng S. 2018. Candidate genes for first flower node identified in pepper using combined SLAF-seq and BSA. *PLoS ONE*, 13: e0194071.
- Zhang X, Sun H, Xu Y, Chen B, Yu S, Geng S, Wang Q. 2016b. Development of a large number of SSR and InDel markers and construction of a high-density genetic map based on a RIL population of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Mol Breeding*, 36: 92.
- Zhang X F, Wang G Y, Dong T T, Chen B, Du H S, Li C B, Zhang F L, Zhang H Y, Xu Y, Wang Q, Geng S S. 2019. High-density genetic map construction and QTL mapping of first flower node in pepper (*Capsicum annuum* L.). *BMC Plant Biology*, 19: 167.
- Zhang Wei, Zhang Zhi-xiang, Li Shi-fang. 2017. The survey of pepper mild mottle virus in pepper and processed products in China. *Plant Protection*, 43 (1): 158 – 160, 164. (in Chinese)
- 张 蔚, 张志想, 李世访. 2017. 我国部分地区鲜食辣椒及其加工品中辣椒轻斑驳病毒的调查. *植物保护*, 43 (1): 158 – 160, 164.
- Zhang Z, Zhu Y, Cao Y, Yu H, Bai R, Zhao H, Zhang B, Wang L. 2020. Fine mapping of the male fertility restoration gene CaRf032 in *Capsicum annuum* L. *Theor Appl Genet*, 133: 1177 – 1187.
- Zhang Zhenghai, Cao Yacong, Yu Hailong, Wang Lihao, Zhang Baoxi. 2019. Genetic control and metabolite composition of fruit quality in *Capsicum*. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (9): 1825 – 1841. (in Chinese)
- 张正海, 曹亚从, 于海龙, 王立浩, 张宝玺. 2019. 辣椒果实主要品质性状遗传和代谢物组成研究进展. *园艺学报*, 46 (9): 1825 – 1841.
- Zhao Dong-feng, Guo Qin-wei, Xiang Xiao-min, Li Chao-sen. 2019. Evaluation of heat resistance of ornamental pepper germplasm resources by membership function method. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 60 (1): 61 – 66. (in Chinese)
- 赵东风, 郭勤卫, 项小敏, 李朝森. 2019. 利用隶属函数法对观赏辣椒种质资源耐热性的评价. *浙江农业科学*, 60 (1): 61 – 66.
- Zhao Hong, Cao Ya-cong, Zhang Zheng-hai, Zhang Bao-xi, Bai Rui-qin, Zhao Yuan-yuan, Wang Li-hao. 2018. Analysis and evaluation of genetic diversity of pepper (*Capsicum* spp.) core germplasm resources in China. *China Vegetables*, (1): 25-34. (in Chinese)
- 赵 红, 曹亚从, 张正海, 张宝玺, 白锐琴, 赵园园, 王立浩. 2018. 我国辣椒核心种质资源园艺性状多样性的分析和评价. *中国蔬菜*, (1): 25 – 34.
- Zhao Yuan-yuan, Liu Yi-wei, Zhang Zheng-hai, Cao Ya-cong, Yu Hai-long, Zhang Bao-xi, Gao Jie, Wang Li-hao. 2019. Development of KASPar marker closely linked to the major gene resistant to *Colletotrichum acutatum* in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Xinjiang Agricultural Sciences*, 56 (06): 1104 – 1111. (in Chinese)
- 赵园园, 刘议蔚, 张正海, 曹亚从, 于海龙, 张宝玺, 高 杰, 王立浩. 2019. 辣椒炭疽病基因紧密连锁的 KASPar 标记的开发. *新疆农业科学*, 56 (6): 1104 – 1111.
- Zhu Huai-ting, Li Xiao-dong, Hou Hui-hui, Xu Qian-hui, An Meng-nan. 2017. Identification, whole-genome sequencing and phylogenetic analysis of Pepper mild mottle virus Fengcheng isolate. *Plant Protection*, 43 (2): 55 – 58, 81. (in Chinese)
- 竹怀婷, 李晓冬, 侯慧慧, 徐千惠, 安梦楠. 2017. 辣椒轻斑驳病毒凤城分离物的鉴定、全基因组测序及系统进化分析. *植物保护*, 43 (2): 55 – 58, 81.
- Zhu Z, Sun B, Cai W, Zhou X, Mao Y, Chen C, Chen G, Lei J. 2019b. Natural variations in the MYB transcription factor MYB31 determine the evolution of extremely pungent peppers. *New Phytologist*, 223: 922 – 938.
- Zhu Z D, Sun B M, Wei J L, Cai W, Huang Z B, Chen C M, Cao B H, Chen G J, Lei J J. 2019a. Construction of a high-density genetic map of an interspecific cross of *Capsicum chinense* and *Capsicum annuum* and QTL analysis of floral traits. *Sci Rep*, 9: 1054.