

龚成胜,刘金兵,潘宝贵,等. 辣椒重要农艺性状 QTL/基因定位研究进展[J]. 江苏农业科学,2026,54(3):27-33.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.03.004

辣椒重要农艺性状 QTL/基因定位研究进展

龚成胜,刘金兵,潘宝贵,王述彬,郭广君,高长洲,华艳花,刁卫平

(江苏省农业科学院蔬菜研究所/江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室,江苏南京 210014)

摘要:辣椒作为全球重要的蔬菜和经济作物,其重要农艺性状的遗传解析对品种改良具有重要意义。随着高通量测序技术和分子标记技术的发展,辣椒数量性状位点(QTL)定位与基因克隆研究取得了显著进展。本文系统总结不同定位群体类型(如 F₂ 群体、重组自交系、自然群体)及定位方法(如 GWAS、BSA-Seq、SLAF-Seq)的应用及其优缺点,重点综述辣椒重要农艺性状(包括产量、品质、抗逆性等)的 QTL/基因定位研究进展;探讨候选基因挖掘的成果及其在分子标记辅助育种与基因编辑中的应用,并分析当前研究在标记密度、定位精度、功能验证等方面存在的技术瓶颈;展望多组学整合及人工智能等新技术在辣椒遗传研究与精准育种中的潜在应用,旨在为辣椒重要性状的遗传解析与分子设计育种提供理论参考和技术支撑。

关键词:辣椒;农艺性状;QTL 定位;基因克隆;分子育种

中图分类号:S188+.1;S641.303 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)03-0027-07

辣椒(*Capsicum* spp.)是茄科(Solanaceae)重要的经济作物,在全球 150 多个国家广泛栽培,据联合国粮食及农业组织(FAO)统计,2022 年全球产量超 4 000 万 t,且已成为我国种植面积最大的蔬菜作物^[1]。辣椒的起源中心位于中南美洲,经长期驯化,已形成 5 个栽培种(*C. annuum*、*C. frutescens*、*C. chinense*、*C. baccatum*、*C. pubescens*)及超过 30 个野生近缘种,展现出丰富的性状遗传多样性^[2-3]。辣椒果实营养丰富,富含维生素 C、类胡萝卜素、酚类化合物等多种对人体有益的物质^[4],且辣椒素等物质在医药、食品、生物防治等领域得到重要应用^[5]。随着全球气候变迁与市场需求升级,辣椒产业面临稳定产量、改良营养品质、增强抗生物/非生物胁迫能力等多重挑战。

深入研究辣椒重要农艺性状的遗传基础,对提高辣椒产量、改善品质、增强抗逆性以及推动辣椒产业可持续发展具有重要指导意义^[6-7]。近年来,

辣椒基因组学研究取得突破性进展,推进了辣椒重要农艺性状的遗传解析^[3,8-9]。基于此,全基因组关联分析(GWAS)、集群分离分析(BSA)以及利用遗传图谱进行 QTL 定位的基因定位技术成为解析复杂性状遗传架构的核心手段。相关遗传解析研究不仅阐明了性状形成的分子基础,更为分子标记辅助选择(MAS)、基因组编辑育种、智能化育种等提供靶点^[10-11]。本文系统综述辣椒重要农艺性状 QTL/基因定位的研究进展,以期为辣椒的精准育种与种质创新提供理论依据。

1 定位群体与定位方法

1.1 定位群体类型

常见的辣椒定位群体包括分离群体和自然群体。其中,分离群体如 F₂ 群体、回交群体(BC)、重组自交系群体(RIL)、近等基因系群体(NIL)等,是通过双亲杂交构建目标群体,可用于构建遗传图谱与定位目标基因。例如,在研究辣椒果实颜色相关基因时,选用具有明显颜色差异的亲本进行杂交,配制 F₂ 群体用于定位群体^[12]。其次,自然群体由多个具有不同遗传背景的品种或材料构成,是自然变异产生的材料,无需人工杂交;利用这类自然存在的遗传变异开展研究时,通常采用全基因组关联分析方法^[13]。不同定位群体的特点及应用场景存在差异,分离群体遗传背景相对简单,适合分析单个基因的遗传效应;自然群体遗传多样性丰富,可

收稿日期:2025-04-10

基金项目:江苏省自然科学基金(编号:BK20230751);现代农业产业技术体系建设专项资金项目(编号:CARS-23-G42);江苏省科技计划(资金)项目(编号:BE2021377);江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室项目(编号:ZD2022003)。

作者简介:龚成胜(1994—),男,河南信阳人,博士,助理研究员,主要从事辣椒遗传育种研究。E-mail:15738391652@163.com。

通信作者:刁卫平,博士,研究员,主要从事辣椒遗传育种研究。E-mail:diaowp_2000@163.com。

挖掘更多潜在的遗传变异,分析时需考虑复杂的群体结构等更多因素。为增加基因定位的可靠性,往往需要结合 2 种或多种定位群体进行定位研究^[14]。

传统的形态标记和生化标记多态性低、数量有限,难以满足精准定位的需求。随着分子生物学技术的发展,基于 DNA 多态性的分子标记技术已成为遗传分析的重要手段,常见类型包括限制性片段长度多态性(RFLP)、简单序列重复(SSR)、随机扩增多态性 DNA(RAPD)等^[15]。例如,Bartoszewski 等运用 RAPD-BSA 技术,成功定位了甜椒雄性不育基因 *ms8*^[16]。这类技术操作相对简便,即便在基因组序列未知的情况下,也能快速筛选出多态性标记。然而,扩增片段长度多态性(AFLP)技术操作流程繁杂,涉及基因组 DNA 酶切、接头连接、预扩增、选择性扩增等多个环节,且成本较高;RAPD 技术则稳定性欠佳,此外,二者皆为显性标记,无法有效区分杂合子与纯合子,严重制约了基因定位的精确程度。SSR 标记数量丰富、分布广泛,能够提供大量遗传信息;单核苷酸多态性(SNP)标记在基因组中数量极为庞大,稳定性极高,特别适合大规模基因分型工作。不过,SSR 标记开发需要筛选基因组文库。

随着测序技术的快速发展,简化基因组测序(GBS)、混池分离分析测序(BSA-Seq)、全基因组关联分析等基因定位方法得到快速发展。例如,Lozada 等利用 GBS-SNP 标记构建遗传图谱,成功定位辣椒抗疫病相关 QTL^[17]。该技术成本效益高、适用范围广、灵活性强、可重复性好、数据信息丰富,但也存在信息不完整、依赖参考基因组、实验技术要求高、数据分析复杂、存在潜在偏差等缺点。通过 BSA-Seq 开展基因定位,并结合 RNA-Seq 分析揭示辣椒对疫霉根腐病的抗性相关基因与途径,能够在全基因组范围内全面扫描变异位点,定位精度极高,且不受已知标记的限制,具备挖掘新基因位点的潜力^[18]。但全基因组重测序成本高昂,对数据处理和分析能力要求极为严苛,需要专业的生物信息学知识及高性能计算设备作为支撑。Li 等借助螺丝 45K 辣椒 GBTS 液相基因芯片开展 GWAS,对大量自然群体样本进行基因分型,成功鉴定出 12 个与果实重量、形状相关的 QTL^[19]。该方法同样具有在全基因组范围内全面扫描变异位点、定位精度极高且不受已知标记限制的优势,具备挖掘新基因位点的潜力。综上,传统连锁分析奠定了 QTL 定位的基础,关联分析则拓展了自然变异挖掘

的广度,而基于测序的高通量方法实现了单碱基水平的有效定位。这些方法的协同应用,将加速辣椒重要性状遗传机制的解析,为分子设计育种提供理论支撑和技术保障。

2 重要农艺性状候选基因挖掘的研究进展

2.1 产量与生长性状

辣椒生长发育相关基因的定位研究在遗传学领域备受关注,近年来,在果实发育、开花、种子发育等相关基因定位方面取得诸多重要进展(表 1)。果实大小、形状及心室数是辣椒产量和品质的决定性因素。早期研究通过种间杂交(*C. chinense* PI 152225 × *C. annuum* 100/63)构建 F₂ 群体,利用 RFLP 标记在 2 号染色体(Chr2)上定位到 1 个主效 QTL fw2.1,该位点可解释 62% 的果实重量变异,且与番茄中的 *ovate* 基因共定位^[20]。近期基于高密度 SNP 标记(RNA-Seq BSA),在 F₂ 群体(1901 × 5226)中定位到控制果实伸长的 QTL *fs10*,候选基因 *CaOFP20*(Ovate 家族蛋白)通过抑制细胞扩张调控果实形状^[21]。

开花相关基因定位研究中,Tan 等利用 InDel/SSR 标记在 F₂ 群体(BA3 × YNXML)中定位到主效 QTL *Nle2.2*,候选基因涉及 AP2 转录因子家族^[22]。Borovsky 等通过 EMS 突变体 E-62 与野生型杂交构建 F₂ 群体,经图位克隆发现,*CaAP2*(编码 AP2 转录因子)编码区 SNP 可导致植株早花^[23]。Mohan 等从 EMS 诱变群体中筛选出晚花突变体 E-2698,经遗传分析和基因定位发现,*CaVILI* 通过调控开花相关基因表达(如激活 *CaFLOWERING LOCUS T*、抑制 *CaAPETALA2*、调控 *FLC-LIKE* 基因家族),在辣椒开花过程中起促进作用,且与其他开花调控因子存在复杂的相互作用^[24]。另外,果实无籽性状中,Maki 等通过 F₂ 群体构建遗传图谱,利用标记分析与测序定位到 12 号染色体 313 kb 区域,对应候选基因为 *CA12g21620*(*CaCKII*)^[25]。突变体中,*CaCKII* 基因第 6 外显子的 3 bp 插入导致蛋白接收域插入赖氨酸残基,影响磷酸化信号传递,破坏雌配子体正常发育,致使果实无籽。此外,辣椒果实心室数^[26]、果实取向^[27]、落叶^[28]等与生长发育相关农艺性状的研究均取得重要进展,进一步加深对辣椒重要农艺性状遗传机制的理解。

2.2 品质与商品性状

辣椒果实颜色、辛辣度及营养品质的遗传调控

表 1 与果实产量和生长发育相关性状的基因定位研究进展

性状	染色体	QTL/基因	候选基因	定位群体	定位方法	参考文献
果实重量	Chr2, Chr4	<i>fw2.1 fw4.1</i>	与番茄 <i>Ovate</i> 共定位	F ₂	RFLP 遗传图谱	[20]
果实伸长	Chr10	<i>fs10</i>	<i>CaOFP8</i> (Ovate 家族蛋白)	F ₂ , F ₃ , F ₄ , F ₅	BSA - Seq	[21]
心室数	Chr1	<i>lcn1.1</i>	<i>CaBRX</i> (BREVIS RADIX)	F ₂	SSR/InDel 标记, ICIM InDel/SSR 标记	[26]
开花时间	Chr2	<i>Nle2.2</i>	<i>Capana02g003062</i> (AP2 同源基因)	F ₂	ICIM/CIM	[22]
	Chr2	<i>CaAP2</i>	<i>CaAP2</i> (AP2 转录因子)	F ₂	COSII 标记, 区间映射	[23]
	Chr5	<i>CaVILL1</i>	<i>CaVILL1</i> (VIN3 - like 基因)	F ₂	COSII 标记, 区间映射 SNP	[24]
果实取向	Chr12	<i>CapUp</i>	<i>MYB1, DRG2</i> (细胞发育调控)	F ₂	(GBS), GWAS + HRM	[27]
无籽性状	Chr12	<i>tn - 1</i>	<i>CaCKII</i> (Cyclin - dependent kinase inhibitor)	F ₂	SNP/InDel 标记, 图位克隆	[25]
落叶性状	Chr10	<i>CaSAG12</i>	<i>CaSAG12</i> (衰老相关基因)	自然群体	GWAS (SNP 标记)	[28]

研究,通过分子标记和基因组学技术取得显著进展。在叶绿体发育与叶绿素代谢方面, Borovsky 等利用 BSA - Seq 和 CRISPR/Cas9 技术发现, *CeLOLI* 位于 1 号染色体, 该基因编码的锌指转录因子通过调控叶绿体大小和数量, 控制未成熟果实的颜色; 突变体分析显示, *CeLOLI* 的功能缺失导致未成熟果实颜色变浅, 且该调控机制在番茄中具有保守性^[29]。另一关键调控因子 *CaGLK2* (定位于 10 号染色体) 作为 GARP 家族转录因子, 可通过调节叶绿体发育影响叶绿素分布; Brand 等利用 BC₄F₄ 近等基因系 (NILs) 分析发现, *CaGLK2* 的功能缺失导致叶绿体体积缩小 50%, 从而造成果实颜色差异^[30]。Lee 等利用 GBS - BSA 测序技术, 在 *C. chinense* 中定位 *PRR2* 基因 41 bp 缺失, 使未成熟果色由橙色 (HO) 突变为桃色 (HP), 叶绿素和类胡萝卜素含量分别降低 95.6%、95.0%, 叶绿体类囊体结构异常会导致光系统 II 功能障碍^[31]; Song 等通过 BSA 关联分析发现, *C. annuum* 的 *APRR2* 基因存在 G→A 无义突变, 使未成熟果色由橙转浅黄, 类胡萝卜素降低 95.2% (从 13.06 μg/g 降至 0.63 μg/g), 而叶绿素含量未变, 揭示其对类胡萝卜素代谢的特异性调控^[32]。Yang 等结合精细定位与 VIGS 技术证实, *CaLY1* (编码 PsbX 蛋白) 缺失导致高光条件下叶片泛黄, 突变体中叶绿素含量为野生型的 52%, 且光保护机制 (NPQ) 异常, 进而引发光氧化损伤^[33]。

在花青素合成调控方面, Byun 等利用 RNA - seq 与 BSA - Seq 定位到 *CaAN3* 基因, 该基因编码 R2R3 MYB 转录因子, 可通过启动子变异调控果实特异性花青素积累, VIGS 实验证实其沉默导致紫色性状消失^[34]。此外, 研究发现 11 号染色体上的 *Ca11g18550* 基因编码类黄酮 3,5' - 羟化酶, 该基因

催化二氢杨梅素合成, 其突变会导致花药和茎的颜色由紫色转绿色, 这一发现为苗期形态标记辅助育种提供了靶点^[35]。在辛辣性状遗传定位研究中, Blum 等通过 RFLP 标记将控制辣椒素合成的关键基因定位于 2 号染色体, 并开发出 CAPS 标记, 实现辣椒辛辣性状的早期筛选^[36]。Kim 等通过重测序等方式, 研究鉴定出 *Pun1*、*punv* 等调控辣味的关键基因^[9]。另外, 在代谢物相关研究中通过 GWAS 揭示了多个 QTL, 涉及 UGT 家族基因调控类黄酮和类胡萝卜素的合成^[37]。相关研究为高品质辣椒的遗传改良奠定了坚实基础。

2.3 抗逆与抗病性状

辣椒抗逆与抗病研究聚焦于细菌、病毒、线虫及真菌性病害的抗性基因定位与机制解析。针对黄单胞菌引起的细菌性斑点病, *Bs3* 基因通过 AFLP、BSA、YAC/BAC 文库技术, 被定位于 2 号染色体的 2.1 cM 遗传区间及 330 kb 物理区域; 其候选基因属 NBS - LRR 家族, 与番茄同源区域存在共线性, 可通过识别病原菌 AvrBs3 蛋白触发过敏反应^[38-39]。病毒病中, 黄瓜花叶病毒 (CMV) 的抗性基因 *Cmr1* (显性)、*Cmr2* (隐性) 分别定位于 2、8 号染色体, 前者抑制病毒系统性移动, 后者通过隐性等位基因介导广谱抗性^[40-41]; SLAF - Seq 技术鉴定出主效 QTL *qCmr2.1* (解释 51.6% 表型变异), 其关联基因 *CA02g19570* 参与病毒复制调控^[42]。辣椒卷曲叶病毒 (ChiLCVD) 抗性基因通过 SSR 标记定位于 6 号染色体的 6.8、8.9 cM 位点, 为标记辅助选择提供工具^[43]。根结线虫抗性基因 *Me7* 定位于 9 号染色体的 394.7 kb 区间, 含 25 个 NBS - LRR 类基因, 相关候选基因通过抑制线虫取食位点的形成而发挥作用^[44]。真菌性病害方面, 疫病、白粉病抗性

QTL 分别定位至 5、9 号等染色体,涉及 NBS-LRR、LRR-RLK 等基因家族,这些基因参与细胞壁修饰、氧化还原反应及病原识别过程^[45-46]。此外,通过关联分析开展蚜虫与青枯病抗性研究,在 4、8、6、11 号染色体鉴定到相关 QTL,涉及表皮毛密度调控基因(如蜡质合成基因)及水杨酸信号通路关键因子 PAL2,为多抗性品种培育提供了新靶点^[47-48]。上述研究综合运用 AFLP、SSR、SLAF-Seq 等分子标记技术,揭示 NBS-LRR、LRR-RLK 等基因家族在病原识别与防御信号传导中的核心作用,为辣椒抗病基因的克隆及定向育种奠定了分子基础。

2.4 其他农艺性状

目前,辣椒雄性不育、育性恢复基因等农艺性状的基因定位研究也取得重要进展。在雄性不育基因定位研究中,以甜椒雄性不育系 320 与雄性可育品种 Elf 杂交所得的 F₂ 群体为材料,运用 RAPD-BSA 技术筛选 550 个随机引物,获得 7 个与 *ms8* 基因连锁的标记^[16]。Aulakh 等利用辣椒核雄性不育系 MS-12 与雄性可育系 VR-16 构建的 F₂ 群体,通过 BSA 法筛选 558 对 SSR 引物,并在 1 号染色体上获得定位区间^[49]。在育性恢复基因定位研究中,Zhang 等以辣椒细胞质雄性不育系 77013A 与恢复系 0601 M 杂交的 F₂ 及回交群体为定位群体,借助 KASP 标记技术与 SNP 基因分型手段,结合重组筛选,将 *CaRfm* 基因初步定位于 1.2 cM 区间,后精细定位到 128.96 Kb 区间,最终确定 *CaPPR6* 为该基因最可能的候选基因^[50]。Nie 等构建辣椒 CMS 系 HZ1A 与恢复系 HZ1C 的 F₂ 群体,运用 BSA 法结合 SSR、InDel 标记技术进行分析,将 *CaRfHZ* 基因定位于 6 号染色体上的 P06gInDel-66 与 P06gInDel-89 2 个标记之间,物理距离为 533.81 kb,其中 *Capana06g002968* 被认为是最有可能的候选基因^[51]。Kang 等将不稳定育性恢复位点 Rfu 定位于 6 号染色体上的 398 kb 区域,该区域包含 1 个 PPR 基因在内的 11 个基因,且与番茄含 *RFL* 基因的区域存在共线性^[52]。Zhang 等以辣椒细胞质雄性不育系 77013A 与恢复系 G164 杂交的 F₂ 及相关回交群体为定位群体,通过 BSA 法、重组分析结合 KASP 标记技术,将 *Rf2* 基因定位于 6 号染色体上 179.3 kb 的区间内,最终 *Capana06g000193* 被确定为候选基因^[53]。另外,在辣椒下胚轴中花青素的积累、小孢子胚胎发生等重要农艺性状的定位研究均取得一定进展^[54-56],进一步推进了辣椒重要农艺性

状的遗传解析工作。

3 QTL/基因定位的实际应用

3.1 加速优异种质资源创新

连锁分子标记开发为分子标记辅助育种提供了高效工具,候选基因的挖掘则为性状定向改造提供了“基因资源”。基于基因定位结果开发的分子标记,可用于辅助选择育种^[57]。例如,*ms8* 雄性不育相关标记的开发,有效解决了杂交育种中人工去雄的难题,通过苗期基因型检测可高效保留雄性不育株系^[16]。在花原基起始 QTL 研究中,筛选出的 InDel 与 SSR 标记,可用于早期开花品种分子标记辅助选择,大幅缩短育种周期^[22]。另外,高通量基因型数据的获取进一步加速了优异种质资源的利用,Hulse 等开发的 PepperSNP16K 阵列,可同时 16 405 个 SNP 位点进行基因分型,能有效评估辣椒种质资源的遗传多样性,助力育种材料筛选。此外,结合染色体步移与转录组分析技术^[58],已成功定位育性恢复^[51]、抗病性^[17]及果实发育等重要性状的候选基因。为基因的克隆、基因编辑育种等研究提供了有效支撑。

3.3 推进智能化育种进程

近年来,机器学习等人工智能技术的不断发展,持续推动了基因组预测(GP)在作物育种中的应用。基因组预测利用数学模型与机器学习算法,能够直接基于基因型信息预测表型值。Kondo 等利用 GBLUP-GAUSS 模型,基于亲本基因信息模拟辣椒 F₁ 代果实相关性状,实现了对 F₁ 代的精准选择,提高了育种效率^[59]。Li 等利用 35K SNP 芯片(如螺丝 45K 芯片)开展全基因组关联研究(GWAS),成功鉴定出 12 个与果实重量、形状相关的 QTL,为高产优质品种的早期设计提供了指导^[19]。在挖掘获得关键 QTL 及关键基因的基础上,进一步优化基因组预测模型,可有效提升性状预测精度;同时,通过多性状协同选择策略,能够预测获得最佳性状组合^[60-62]。

4 问题与展望

辣椒作为重要的蔬菜与经济作物,其重要性状的遗传解析对品种改良具有重要意义。目前,研究在基因定位方面已取得显著进展,但仍面临若干关键科学问题与技术瓶颈(图 1)。

在技术层面,现有研究主要受限于标记密度不

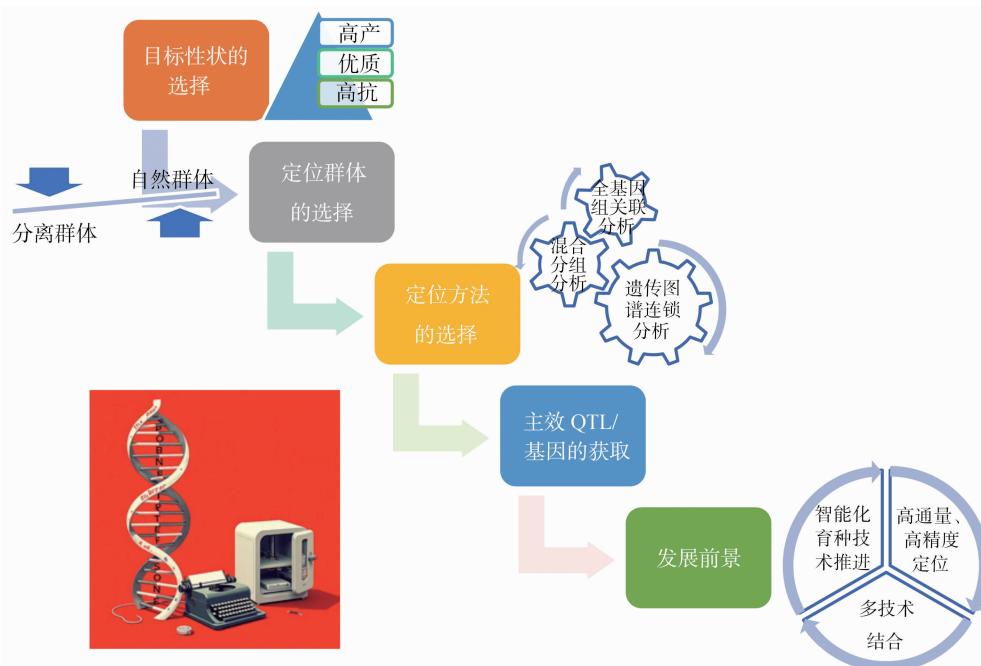


图1 辣椒基因定位研究路线

足、定位精度有限等问题。传统分子标记技术难以满足复杂性状的精细定位需求,特别是在基因组重复区域和重组抑制区。同时,表型可塑性导致的 QTL 稳定性问题也制约着研究结果的可靠性。功能验证体系的不足与多组学数据整合的欠缺,导致从性状定位到分子功能机制解析的研究链条存在明显断层。此外,遗传群体规模、结构的局限性,以及实用分子标记的开发滞后,限制了研究成果向育种实践的转化。

针对上述挑战,辣椒基因分子育种领域正在形成系统性解决方案。高密度 SNP 标记结合新型测序技术的应用,显著提升了定位的精细程度,为精准挖掘核心基因提供了技术支撑。三维基因组学等新技术的引入,为复杂基因组区域的功能解析提供了新思路。多环境表型采集体系的建立与新型统计模型的应用,有效提高了 QTL 定位的稳定性与可靠性。基因编辑技术的突破为功能验证提供了有力工具,而多组学整合分析则为性状形成机制的阐明开辟了新途径。大规模群体的构建与实用型分子标记开发方面的进展,正在弥合基础研究与育种应用之间的鸿沟。

展望未来,辣椒基因定位的发展将呈现 3 个重要趋势:首先,定位技术将向更高通量、更高精度的方向发展;其次,研究范式将从单一基因定位向系统生物学研究转变;最后,人工智能等新技术的融合将推动研究方法的革新。特别值得关注的是,机

器学习在标记开发、表型预测、数据分析等方面的应用,将为解决复杂性状遗传解析的难题提供新的技术路径。这些发展将共同推动辣椒遗传研究进入精准化、智能化的新阶段,为分子设计育种奠定坚实基础。

参考文献:

- [1] 邹学校, 马艳青, 戴雄泽, 等. 辣椒在中国的传播与产业发展[J]. 园艺学报, 2020, 47(9): 1715–1726.
- [2] García C C, Barfuss M H J, Sehr E M, et al. Phylogenetic relationships, diversification and expansion of chili peppers (*Capsicum*, Solanaceae)[J]. Annals of Botany, 2016, 118(1): 35–51.
- [3] Qin C, Yu C S, Shen Y O, et al. Whole – genome sequencing of cultivated and wild peppers provides insights into *Capsicum* domestication and specialization[J]. PNAS, 2014, 111(14): 5135–5140.
- [4] Martínez – Ispizua E, Martínez – Cuenca M R, Marsal J I, et al. Bioactive compounds and antioxidant capacity of valencian pepper landraces[J]. Molecules, 2021, 26(4): 1031.
- [5] Wahyuni Y, Ballester A R, Sudarmonowati E, et al. Secondary metabolites of *Capsicum* species and their importance in the human diet[J]. Journal of Natural Products, 2013, 76(4): 783–793.
- [6] 程蛟文, 赖泽培, 董骥驰, 等. 辣椒基因组学研究进展[J]. 广东农业科学, 2024, 51(7): 1–12.
- [7] Khokhar E S, Lozada D N, Ali M, et al. Marker – trait association analysis for easy fruit destemming and mechanical harvestability traits in New Mexican Chile pepper (*Capsicum annum* L.)[J]. Frontiers in Horticulture, 2024, 3: 1448159.
- [8] Zhang K, Wang X, Chen S M, et al. The gap – free assembly of

- pepper genome reveals transposable – element – driven expansion and rapid evolution of pericentromeres[J]. *Plant Communications*,2025, 6(2):101177.
- [9] Kim S, Park M, Yeom S I, et al. Genome sequence of the hot pepper provides insights into the evolution of pungency in *Capsicum* species [J]. *Nature Genetics*,2014,46(3):270–278.
- [10] Hong J P, Ro N, Lee H Y, et al. Genomic selection for prediction of fruit – related traits in pepper (*Capsicum* spp.) [J]. *Frontiers in Plant Science*,2020,11:570871.
- [11] Ridzuan R, Rafii M Y, Ismail S I, et al. Breeding for anthracnose disease resistance in chili: progress and prospects [J]. *International Journal of Molecular Sciences*,2018,19(10):3122.
- [12] Feng S, Zhou L, Sharif R, et al. Mapping and cloning of pepper fruit color – related genes based on BSA – seq technology [J]. *Frontiers in Plant Science*,2024,15:1447805.
- [13] 袁娟伟, 贾利, 方凌, 等. 全基因组关联分析及其在辣椒育种中的应用研究进展 [J]. *中国蔬菜*,2023(10):17–25.
- [14] Zhu G T, Wang S C, Huang Z J, et al. Rewiring of the fruit metabolome in tomato breeding [J]. *Cell*,2018,172(1/2):249–261. e12.
- [15] Lefebvre V, Pflieger S, Thabuis A, et al. Towards the saturation of the pepper linkage map by alignment of three intraspecific maps including known – function genes [J]. *Genome*, 2002, 45(5):839–854.
- [16] 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.
- [17] Lozada D N, Nunez G, Lujan P, et al. Genomic regions and candidate genes linked with *Phytophthora capsici* root rot resistance in Chile pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2021,21(1):601.
- [18] Xu X M, Chao J, Cheng X L, et al. 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 [J]. *PLoS One*, 2016,11(3):e0151401.
- [19] Li Z X, Jia Z Q, Li J S, et al. Development of a 45K pepper GBTS liquid – phase gene chip and its application in genome – wide association studies [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15:1405190.
- [20] Zygier S, Chaim A B, Efrati A, et al. QTLs mapping for fruit size and shape in chromosomes 2 and 4 in pepper and a comparison of the pepper QTL map with that of tomato [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2005,111(3):437–445.
- [21] Borovsky Y, Raz A, Doron – Faigenboim A, et al. Pepper fruit elongation is controlled by *Capsicum annuum* ovate family protein 20 [J]. *Frontiers in Plant Science*,2022,12:815589.
- [22] Tan S, Cheng J W, Zhang L, et al. Construction of an interspecific genetic map based on InDel and SSR for mapping the QTLs affecting the initiation of flower primordia in pepper (*Capsicum* spp.) [J]. *PLoS One*,2015,10(3):e0119389.
- [23] Borovsky Y, Sharma V K, Verbakel H, et al. *CaAP2* transcription factor is a candidate gene for a flowering repressor and a candidate for controlling natural variation of flowering time in *Capsicum annuum* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2015,128(6):1073–1082.
- [24] Mohan V, Borovsky Y, Kamara I, et al. *CaVILLI*, a plant homeodomain gene that promotes flowering in pepper [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2018,131(12):2639–2649.
- [25] Maki T, Kusaka H, Matsumoto Y, et al. The mutation of *CaCKII* causes seedless fruits in chili pepper (*Capsicum annuum*) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2023,136(4):85.
- [26] Ma X, Qiao Y M, Li Y, et al. Identification of fruit traits related QTLs and a candidate gene, *CaBRX*, controlling locule number in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Horticulturae*, 2022, 8(2):146.
- [27] Solomon A M, Kim T G, Han K, et al. Fine mapping and candidate gene identification for the CapUp locus controlling fruit orientation in pepper (*Capsicum* spp.) [J]. *Frontiers in Plant Science*,2021, 12:675474.
- [28] Hu F, Dong J C, Zhang S B, et al. Fine mapping and gene silencing pinpoint *Capana10g002229* as a strong candidate gene regulating the deciduous character of ripe pepper fruit (*Capsicum* spp.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2023,136(5):107.
- [29] Borovsky Y, Monsonogo N, Mohan V, et al. The zinc – finger transcription factor *CcLLOL1* controls chloroplast development and immature pepper fruit color in *Capsicum chinense* and its function is conserved in tomato [J]. *The Plant Journal*,2019,99(1):41–55.
- [30] Brand A, Borovsky Y, Hill T, et al. *CaGLK2* regulates natural variation of chlorophyll content and fruit color in pepper fruit [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2014,127(10):2139–2148.
- [31] Lee S B, Kim J E, Kim H T, et al. Genetic mapping of the *cl* locus by GBS – based BSA – Seq revealed Pseudo – Response Regulator 2 as a candidate gene controlling pepper fruit color [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2020,133(6):1897–1910.
- [32] Song Z, Zhong J, Dong J C, et al. Mapping immature fruit colour – related genes via bulked segregant analysis combined with whole – genome re – sequencing in pepper (*Capsicum annuum*) [J]. *Plant Breeding*,2022,141(2):277–285.
- [33] Yang S, Zhang Z Q, Chen W C, et al. Fine – mapping and transcriptome analysis of the photosensitive leaf – yellowing gene *CaLYI* in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Horticultural Plant Journal*,2023,9(1):122–132.
- [34] Byun J, Kim T G, Lee J H, et al. Identification of *CaAN3* as a fruit – specific regulator of anthocyanin biosynthesis in pepper (*Capsicum annuum*) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2022,135(7):2197–2211.
- [35] Wang Y X, Wang Z, Du H S, et al. Fine mapping of the flavonoid 3',5' – hydroxylase gene controlling anthocyanin biosynthesis in pepper anthers and stems [J]. *Frontiers in Plant Science*,2023,14:1232755.

- [36] Blum E, Liu K D, Mazourek M, et al. Molecular mapping of the C locus for presence of pungency in *Capsicum*[J]. *Genome*,2002,45(4):702–705.
- [37] von Steimker J, Tripodi P, Wendenburg R, et al. The genetic architecture of the pepper metabolome and the biosynthesis of its signature capsinoside metabolites [J]. *Current Biology*,2024,34(18):4209–4223.
- [38] Pierre M, Noël L, Lahaye T, et al. High-resolution genetic mapping of the pepper resistance locus Bs3 governing recognition of the *Xanthomonas campestris* pv *vesicatora* AvrBs3 protein [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2000,101(1):255–263.
- [39] Jordan T, Römer P, Meyer A, et al. Physical delimitation of the pepper *Bs3* resistance gene specifying recognition of the AvrBs3 protein from *Xanthomonas campestris* pv *vesicatoria*[J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2006,113(5):895–905.
- [40] Choi S, Lee J H, Kang W H, et al. Identification of cucumber mosaic resistance 2 (cmr2) that confers resistance to a new cucumber mosaic virus isolate PI (CMV-PI) in pepper (*Capsicum* spp.) [J]. *Frontiers in Plant Science*,2018,9:1106.
- [41] Kang W H, Hoang N H, Yang H B, et al. Molecular mapping and characterization of a single dominant gene controlling CMV resistance in peppers (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2010,120(8):1587–1596.
- [42] Guo G J, Wang S B, Liu J B, et al. Rapid identification of QTLs underlying resistance to cucumber mosaic virus in pepper (*Capsicum frutescens*) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2017,130(1):41–52.
- [43] Thakur H, Jindal S K, Sharma A, et al. Molecular mapping of dominant gene responsible for leaf curl virus resistance in chilli pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *3 Biotech*,2020,10(4):182.
- [44] Changkwian A, Venkatesh J, Lee J H, et al. Physical localization of the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) resistance locus *Me7* in pepper (*Capsicum annuum*) [J]. *Frontiers in Plant Science*,2019,10:886.
- [45] Li Y F, Zhang S C, Yang X M, et al. Generation of a high-density genetic map of pepper (*Capsicum annuum* L.) by SLAF-Seq and QTL analysis of phytophthora capsici resistance [J]. *Horticulturae*,2021,7(5):92.
- [46] Zhang T, Bosland P W, Ma Y, et al. Mapping of resistance genes to powdery mildew based on DNA re-sequencing and bulk segregant analysis in *Capsicum*[J]. *Protoplasma*,2025,262(3):489–500.
- [47] Sun M J, Voorrips R E, van't Westende W, et al. Aphid resistance in *Capsicum* maps to a locus containing LRR-RLK gene analogues [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2020,133(1):227–237.
- [48] Lee J H, Siddique M I, Jang S, et al. Identification of QTLs associated with resistance to bacterial wilt in pepper (*Capsicum annuum* L.) through bi-parental QTL mapping and genome-wide association analysis [J]. *Scientia Horticulturae*,2024,329:112987.
- [49] Aulakh P S, Dhaliwal M S, Jindal S K, et al. Mapping of male sterility gene *ms10* in chilli pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Plant Breeding*,2016,135(4):531–535.
- [50] Zhang Z H, An D L, Cao Y C, et al. Development and application of KASP markers associated with Restorer-of-fertility gene in *Capsicum annuum* L. [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*,2021,27(12):2757–2765.
- [51] Nie Z X, Song Y P, Wang H, et al. Fine mapping and gene analysis of restorer-of-fertility gene *CaRfHZ* in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*,2022,23(14):7633.
- [52] Kang M C, Kang H J, Jung S Y, et al. The Unstable Restorer-of-fertility locus in pepper (*Capsicum annuum* L.) is delimited to a genomic region containing PPR genes [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2022,135(6):1923–1937.
- [53] Zhang Z H, An D L, Yu H L, et al. Fine mapping of *Rf2*, a minor Restorer-of-fertility (Rf) gene for cytoplasmic male sterility in chili pepper G164 (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2022,135(8):2699–2709.
- [54] Chen R, Yang C, Gao H, et al. Induced mutation in *ELONGATED HYPOCOTYL5* abolishes anthocyanin accumulation in the hypocotyl of pepper [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2022,135(10):3455–3468.
- [55] Wang J, Dai Y, Pan L Z, et al. Fine mapping and identification of *CaTTGI*, a candidate gene that regulates the hypocotyl anthocyanin accumulation in *Capsicum annuum* [J]. *Horticultural Plant Journal*,2025,11(1):264–274.
- [56] Bai J Y, Chen B, Qi M X, et al. QTL mapping and candidate gene analysis of microspore embryogenesis in *Capsicum* [J]. *Euphytica*,2022,219(1):3.
- [57] 李怡斐, 段敏杰, 黄任中, 等. 基于 SLAF-Seq 技术的辣椒抗炭疽病 QTL 定位分析及 SSR 分子标记开发 [J]. *南方农业学报*,2025,56(2):633–642.
- [58] Hulse-Kemp A M, Ashrafi H, Plieske J, et al. A HapMap leads to a *Capsicum annuum* SNP infinium array: a new tool for pepper breeding [J]. *Horticulture Research*,2016,3:16036.
- [59] Kondo F, Kumanomido Y, D'Andrea M, et al. Phenotypic simulation for fruit-related traits in F₁ progenies of chili peppers (*Capsicum annuum*) using genomic prediction based solely on parental information [J]. *Molecular Genetics and Genomics*,2025,300(1):15.
- [60] Cui Y R, Li R D, Li G W, et al. Hybrid breeding of rice via genomic selection [J]. *Plant Biotechnology Journal*,2020,18(1):57–67.
- [61] Yan J, Wang X F. Machine learning bridges omics sciences and plant breeding [J]. *Trends in Plant Science*,2023,28(2):199–210.
- [62] Luo P, Wang H W, Ni Z Y, et al. Genomic prediction of yield performance among single-cross maize hybrids using a partial diallel cross design [J]. *The Crop Journal*,2023,11(6):1884–1892.