科学通报 2026 年 第 71 卷 第 20 期: 4735 ~ 4752
生物与信息技术赋能现代农业绿色发展专辑 评 述
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

辣椒分子育种与产业发展

邹学校[1,2*], 李国琛[1], 刘峰[1,2], 杨莎[1,2], 远方[1]

1. 湖南农业大学, 园艺作物种质创新与新品种选育教育部工程研究中心, 长沙 410128
2. 岳麓山实验室, 长沙 410128
* 联系人, E-mail: zouxuexiao428@163.com

2026-02-13 收稿, 2026-04-05 修回, 2026-05-25 接受, 2026-05-26 网络版发表
国家自然科学基金(32130097)资助

摘要 辣椒属(*Capsicum*)原产新大陆中南美洲, 有6000多年的栽培历史, 传到旧大陆虽然只有500多年, 但已成为世界第三、中国第一大蔬菜作物, 全球流通的重要农产品. 育种工作者对辣椒育种非常重视, 选育了许多适合当地种植的辣椒新品种, 育种技术也取得重大进展, 特别是近年来分子育种技术快速发展. 本文从7个方面重点介绍了辣椒分子育种研究进展. 分析了全球辣椒产业现状, 辣椒生产在全球的分布和主产国的辣椒生产情况. 阐明了中国辣椒早期传播、利用、产业形成过程, 特别是近40年快速发展的辉煌历程和原因.

关键词 辣椒, 栽培种, 基因组, 分子育种, 产业发展

辣椒属(*Capsicum*)起源于中南美洲地区[1]. 考古学家估计, 早在公元前7000年的时候辣椒就在南美生长, 公元前5000年美索亚美利加人(玛雅人)就开始食用辣椒, 有6000多年的栽培历史, 但长期局限在中南美洲. 辣椒是人类种植的最古老的农作物之一[2], 1493年西班牙人哥伦布把辣椒从南美洲带到了欧洲, 葡萄牙人再传到亚洲、非洲和大洋洲[3].

世界各国对辣椒育种非常重视. 辣椒栽培种一年生辣椒(*Capsicum annuum* L.)除起源地墨西哥培育了大量的辣椒品种外, 在世界各地包括欧洲、亚洲、非洲、南美洲、北美洲都有大规模培育和种植[4]. 灌木辣椒(*Capsicum frutescens* L.)和中国辣椒(*Capsicum chinense* Jacq.)只在非洲、印度南部、东南亚等热带地区种植, 也培育了许多受当地人喜欢的品种. 中国辣椒在印度热带地区种植面积大, 并培育了许多高辣度中国辣椒品种. 下垂辣椒(*Capsicum baccatum* L.)种植范围仅在起源地及其周边地区, 主要是起源地南美洲培育的品种, 数量不多[5]. 绒毛辣椒(*Capsicum pubescens* Ruiz & Pav.)主要在南美洲安第斯地区种植, 20世纪才引入中美洲高地种植, 其他地区栽培较少[6,7], 种植面积有限, 育成品种很少[8]. 中国是辣椒育种大国, 育成常规品种2000多个, 杂交品种10000多个, 绝大多数是一年生辣椒, 只有极少量的灌木辣椒和中国辣椒品种[9].

辣椒作为调味品, 在7000多年的消费历史中, 主要依赖自给自足, 商品化生产很少, 喜欢辣椒的人一般在屋前屋后的空地里零星栽培数株, 所以生产不计成本, 只凭个人喜好. 由于每一颗果实都要手工采摘, 辣椒在生长过程中产生的每一个受人喜爱的变异都能保存下来, 所以辣椒是遗传多样性最丰富的植物之一, 特别是果实性状, 外观特征和颜色极为丰富.

辣椒育种取得良好成效. 选择育种培育了一批适合不同气候条件、不同栽培方式的地方品种; 杂交育种不仅丰富品种类型, 同时还培育了一批高产抗病品种; 杂种优势育种技术的应用使辣椒育种飞速发展, 育成品种快速增加, 辣椒种业快速发展, 育成了一大批高产抗病品种, 保障了辣椒的高产、稳产, 显著提高了辣

引用格式: 邹学校, 李国琛, 刘峰, 等. 辣椒分子育种与产业发展. 科学通报, 2026, 71: 4735–4752
Zou X, Li G, Liu F, et al. Molecular breeding and industrial development of chili pepper (in Chinese). Chin Sci Bull, 2026, 71: 4735–4752, doi: 10.1360/CSB-2026-0220

© 2026《中国科学》杂志社

椒的种植面积和辣椒消费量. 中国辣椒杂种优势育种走在世界前列.

近二十年, 辣椒分子育种研究在深度与广度上均取得了实质性突破. 随着基因组测序的完成和关键基因功能的陆续解析, 辣椒育种工作已逐步从田间表型的经验观察, 转向对分子机制的理性认识. 分子标记选择育种和设计育种的飞速发展, 推动辣椒育种从传统的"经验筛选"模式, 迈入可预测、可设计的全新阶段. 辣椒因基因组比较大, 消费主要在不发达国家, 研究经费相对较少, 分子育种技术落后于番茄、黄瓜等蔬菜, 但仍取得了实实在在的进展.

1 辣椒分子育种

我国辣椒育种已开始呈现从"经验驱动"向"理论设计"过渡的趋势. 一些研究团队通过整合多组学数据与表型信息, 初步实现了对抗病性、风味物质代谢等性状的定向改良, 随着调控网络的进一步阐明和育种技术的迭代升级, 未来辣椒品种的培育将更加精准、高效.

1.1 辣椒种群演化及基因多组学研究

辣椒种群遵循着"单一起源、平行分化、性状交织"的演化趋势, 所有栽培辣椒均起源于中南美洲某一共同祖先类群, 并在此基础上完成早期驯化[10,11]. 重测序分析发现, 基因组分化区域与开花时间、风味物质合成及抗逆性等农艺性状密切相关. 比较驯化研究表明, 不同栽培种间存在趋同驯化但选择区域差异, 并伴随基因渗入现象[12], 为辣椒的遗传育种提供了丰富的种质资源与复杂的遗传背景.

自2013年首个辣椒基因组草图发布后, 基因多组学研究开始快速发展[13]. 随着长读长与Hi-C(high-throughput chromosome conformation capture)等三代技术的应用, 基因组组装提升至染色体. 2024~2025年端粒到端粒(telomere-to-telomere, T2T)无缺口基因组在多个材料中成功获得, 标志着辣椒基因组学迈入"完成图"时代[14,15]. 目前已建立Pepper Genomics Database、Genome database of pepper species、PepperHub、Pepper Full-Length Transcriptome Variation Database、PepperBase等多个公开的辣椒专业数据库, 为全球研究提供数据支持[12,14,16~18].

1.2 辣椒产量性状研究

1.2.1 果实大小与形态的遗传调控与关键基因

果实大小是决定单果重与产量的直接因素, 其遗传调控网络复杂. 数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)定位是解析该性状的基础手段. 研究表明, 在多个杂交群体中, 控制果实大小的主效QTL稳定聚集于第3和第10号染色体特定区域[19], 显示了遗传控制的保守性. 最新的研究发现, 位于第7号染色体的主效QTL *qFS7*通过增加中果皮细胞层数促进果实增大, 且与番茄中已克隆的果实大小基因无同源性, 代表一种新的调控机制[20]; 在第6号染色体鉴定出同时影响果实长度、宽度和辣椒素含量的重叠QTL区域, 揭示了果实大小与品质性状之间的多效性关联[21]. 全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)进一步拓展了候选基因库, 鉴定出包括*CLAVATA1*(*CLV1*)、*WD-40* (*tryptophan-aspartic acid repeat domain*)及生长素受体家族基因在内的20余个与果实形态发育相关的位点[22]. 比较基因组学研究揭示了驯化过程中对物种特异基因组区域的选择是栽培种果实性状改良的基础, 其中*Han3.1*、*Fwd3.1*等关键QTL以及三个OVATE家族蛋白编码基因的作用尤为突出[12]. 在分子机制层面, 调控网络日益清晰. 例如, CaOFP20(OVATE family protein 20)作为负调控因子抑制果实纵向伸长, 其功能发挥依赖于与CaIQD1(IQ67-domain 1)、CaTRM-like(TONNEAU1 Recruiting Motif-like)等蛋白的互作[23,24]. 此外, CaOFP20还能与转录因子HECATE1(CaHEC1)形成复合物, 共同调控下游生长素响应基因(如*CaPIN1*、*CaPIN3*、*CaIAA9*)的表达, 从而精细调控果实"肩部"等局部形态发育[25]. 这些研究证实, 辣椒果实大小的最终表现是多基因变异、转录调控及蛋白质互作网络协同整合的复杂结果.

1.2.2 株型相关性状的遗传调控与关键基因

株型是决定辣椒群体结构、光能利用效率及机械化适应性的综合农艺性状, 其遗传调控机制已逐步被揭示. 在株高调控方面, 研究证实其多受主效基因控制. 例如, 株型突变体*pm5.1*同时影响株高与分枝, 其候选基因被确定为*CaADA2b*(*Transcriptional adapter ADA2b*)[26]. 在易倒伏材料中鉴定到的MYB家族转录因子*CaSLR1*(*stem lodging resistance 1*), 与*CaNAC6*共同构成一个调控模块, 介导了辣椒茎秆强度的分子通路[27]. 在分枝数目与角度方面, 利用GWAS在220份种质中鉴定出25个与第一分枝角度显著关联的SNP位点[28]. 此外, 通过连锁作图在F_2群体中定位到17个调控分枝角度的QTL, 为分子标记辅助选择提供了位点基础[29]. 果实朝向(直立/下垂)是影响采收效率的关键性

状. 遗传定位将主效位点*up*锁定在第12号染色体约169.51 kb区间[30], 群体基因组学进一步鉴定出关键基因*Up*, 其编码一个与生长素运输相关的BIG GRAIN蛋白. 功能研究表明, 其启动子区一段579 bp的结构变异缺失, 导致该基因在果梗中异常高表达, 从而引发果实下垂[31].

1.3 辣椒果实品质性状研究

1.3.1 辣椒红素(类胡萝卜素)合成与遗传调控

辣椒红素是辣椒果实呈色的关键色素, 除了影响果实的商品外观和营养品质, 更是一种被广泛应用的天然食用色素[32]. 辣椒红素的合成以番茄红素为前体(其合成始于牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸(geranylgeranyl diphosphate, GGPP), 经八氢番茄红素合成酶(phytoene synthase, PSY)、八氢番茄红素脱氢酶(phytoene desaturase, PDS)等酶催化生成番茄红素), 其积累的关键在于由辣椒红素-辣椒玉红素合成酶(capsanthin-capsorubin synthase, CCS)催化的分支途径, 而非生成其他类胡萝卜素的β-环化酶(lycopene beta-cyclase, LCYb)途径[33]. 通过QTL定位, 已鉴定出多个调控类胡萝卜素含量与组成的关键位点. 例如, 首次报道的辣椒红素调控QTL *Cst13.1*与*Cst15.1*[34]; 位于第10号染色体的*LA_BG-CST10*调控辣椒红素合成效率与果色深浅, 而同一染色体上的*LA_BG-ASTA10*则影响类胡萝卜素总含量及各组分比例; 第8号染色体上的*FC15-TCAR8*及*FC17-ASTA8.1/8.2*与色素积累总量及ASTA值显著关联; 第1号染色体的*LA_BG-ACAR1*特异调控α-胡萝卜素的合成[35]. 此外, 在种间杂交群体中还检测到位于第2号染色体的*c.2.1*与第5号染色体的*c.5.1*两个辣椒红素相关QTL[36]. 这些位点的发掘为分子标记辅助选择改良果实色泽提供了重要靶点.

1.3.2 辣椒素生物合成及其复杂调控网络

辣椒素是由苯丙烷类途径与支链脂肪酸代谢途径交汇产生的酰胺类生物碱, 属于辣椒属植物特有的苯丙烷类-支链脂肪酸衍生物次生代谢产物, 其合成受多层次网络精密调控. 核心基因(如*MYB31*、*Pun1*(亦称*AT3*)、*pAMT*等)的功能丧失是甜椒无辣味的主因. 其中, *MYB31*作为核心转录因子, 其启动子区的自然变异可通过增强与WRKY9蛋白的结合, 从而上调自身表达, 进而正向激活辣椒素合成通路[37]. *CaMYB48*、*CaMYB108*、*CaMYB37*和*CcMYB330*可通过靶向辣椒素合成途径关键基因(*capsaicinoid biosynthetic genes*, *CBGs*)的启动子区域, 正向促进辣椒素积累[38~41]; 而MYB24、CcMYB4-2和CcMYB4-12则被证实起负向调控作用[18,42,43]. 沉默*CaERF102*和*CaERF111*后辣椒素的含量均显著降低, 二者可能协同CaMYC2调控辣椒素生物合成[44]. *AT3*和*pAMT*基因则存在多种结构变异导致功能缺失[45,46]. 最新研究发现, 利用ddRAD测序在F_2群体中定位到12个与辣椒素含量相关的QTL, 鉴定出与辣味相关的关键SNP(SNP 1_41308232、SNP 12_104377148)[21]. 此外, *CaKR1*和*DEMF06G16460*等基因的突变也会影响辣味形成[47,48]. 其他因子如Ca-COMT36(caffeic acid o-methyltransferase 36)参与前体供应[49], ABCG14(ABC transporter G family member 14)负责转运[50], CaERF92等则可能介导温度等环境信号对合成的调控[51]. 这些组分共同构成了辣椒素合成的复杂调控网络.

1.4 雄性不育性状研究

利用雄性不育系制种, 可以节约人工去雄的成本越来越受到重视. 细胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility, CMS)的性状由细胞质不育基因与对应的细胞核恢复基因共同决定. 目前, 已成功克隆多个恢复基因, 为不育系的选育与三系配套提供了分子基础, 主要包括: *CaPPR6*(*pentatricopeptide repeat protein 6*)[52]、*Rf*(*restorer-of-fertility*)[53]、*CaRf032*[54]、*CaRf*[55]、*Rfu*(*unstable restorer-of-fertility*)[56]、*CaRfHZ*[57]以及*CaRf2*[58]. 细胞核雄性不育(genic male sterility, GMS)通常受隐性单基因控制, 遵循孟德尔遗传规律. 目前已报道的四个隐性核不育基因: *ms1*编码一个PHD型转录因子CaMS1(male sterility 1), 其外显子发生单碱基(T)缺失, 导致翻译提前终止[59]. *msc-1*编码bHLH转录因子CaDYT1(DYSFUNCTIONAL TAPETUM 1), 外显子存在7 bp的缺失[60]. *msc-2*同样编码PHD型转录因子CaMS1, 外显子发生单碱基(T)缺失[61]. *msc-3*编码MYB转录因子CaMYB80/CaMS188, 其外显子被一段163 bp的LTR转座子插入, 导致功能异常[62]. *msc-4*编码细胞色素P450蛋白CaCYP703A2(cytochrome P450 703A2), 外显子发生G→A的碱基替换[63]. 针对*ms1*和*msc-3*基因, 已分别开发出实用的分子标记(32187928-HRM标记和Ind198标记), 可用于不育系的分子标记辅助选择.

上述基因功能与果实产量、品质及育性等性状的关联信息汇总于表1.

表 1 辣椒发育相关基因[a)]

Table 1 Genes related to pepper development[a)]

性状	基因	基因号	突变形式	编码产物	基因效应	文献
果实	*WD-40*	*CC.CCv1.2.scaffold101.142*	G → T(S1_54564028)	WD-40重复家族蛋白	与心室数相关	[22]
	CLAVATA1	*CC.CCv1.2.scaffold734.33*	T → C(S2_160192996)	CLAVATA1相关受体激酶样蛋白	与心室数相关	[22]
	生长素受体家族基因	*CC.CCv1.2.scaffold1184.23*	C → T(S6_249219584)G → A(S6_249219600)	介导生长素调节转录的生长素受体	与心室数相关	[22]
	OVATE	*Caz06g07310* *Caz09g04240*	/	OVATE转录抑制因子	与果实形状相关	[12]
	CaOFP20	*Capana10g001230*	上游42 bp缺失(–38381 bp)及编码区非同义突变K131E	钙调素结合蛋白	负调控果实伸长	[24]
	CaIQD1	*Capana10g000455*	第4外显子1个非同义突变; 第5外显子1个同义突变和2个非同义突变	OVATE转录抑制因子	正调控果实伸长	[23]
株型	*CaADA2b*	*Ca5g23810*	/	ADA2b转录因子	植株矮化、紧凑、多分枝	[26]
	CaSLR1	*CaZ8g15240*	Indel Chr08: 153762245~153867356, 约105 kb	R2R3-MYB转录因子	正向调控茎秆抗倒伏	[27]
	CaNAC6	*Capana10g001138*	/	NAC转录因子	正向调控茎秆抗倒伏	[27]
	CaUp	*Capana12g000954*	Indel 5′上游启动子区域579 bp	BIG GRAIN 1-like (BGL)蛋白	控制果实朝向	[30]
辣椒红素	*CaCCS*(候选基因)	*X77289*	Cst13.1	辣椒红素/辣椒玉红素合酶	催化从花药黄质或紫黄质转化为辣椒红素和辣椒玉红素的反应	[34]
	CaLCYE(候选基因)	/	Cst15.1	番茄红素ε-环化酶	该酶催化番茄红素转化为δ-胡萝卜素	[34]
	CaMCT2	/	FC15-TCAR8 FC17-ASTA8.1/8.2	胞苷酰转移酶2	参与甲基赤藓醇磷酸(MEP)途径, 该途径为叶绿素和类胡萝卜素提供共同前体(如GGPP)	[35]
辣椒素	*MYB31*	*Caz07g15260*	/	MYB转录因子	基因沉默辣椒素含量降低	[37]
	WRKY9	*Capana08g001961*	/	WRKY转录因子	正向调控辣椒素成	[37]
	CaMYB48	*CA11g12490*	/	MYB转录因子	基因沉默辣椒素含量降低	[38]
	CaMYB108	*CA05g15480*	/	MYB转录因子	基因沉默辣椒素含量降低	[39]
	CaMYB37	*Capana05g000644*	/	MYB转录因子	基因沉默辣椒素含量降低	[40]
	CcMYB330	/	/	MYB转录因子	基因沉默辣椒素含量降低	[41]
	MYB24	*PHU01939.1*	/	MYB转录因子	基因沉默辣椒素含量上升	[42]
	CcMYB4-12	*CA11g14620*	/	MYB转录因子	基因沉默辣椒素含量上升	[43]
	CaERF102	*CA.PGAv.1.6.scaffold1152.16*	/	ERF转录因子	基因沉默辣椒素含量降低	[44]
	CaERF111	*CA.PGAv.1.6.scaffold986.47*	/	ERF转录因子	基因沉默辣椒素含量降低	[44]
	CaKR1	*CA10g18840*	第1个外显子插入4.5 kb转座子	假定的酮酰基-ACP还原酶	功能缺失辣椒素含量降低	[47]
	DEMF06G16460	*DEMF06G16460*	编码3-酮酰基-CoA合酶的DEMF06G16460发生突变导致	3-酮酰基-CoA合酶	功能缺失辣椒素含量降低	[48]
	CaCOMT36	*CA06g28400*	/	编码O-甲基转移酶	基因沉默辣椒素含量降低	[49]
	CaABCG14	/	/	ABC转运蛋白	基因沉默辣椒素含量降低	[50]

(续表1)

性状	基因	基因号	突变形式	编码产物	基因效应	文献
育性	*CaPPR6*	/	C → T^{256}	P亚家族PPR蛋白	恢复辣椒细胞质雄性不育(CMS)的育性	[52]
	Rf	*Capana06g002967-Capana06g002969*		P亚家族PPR蛋白	恢复辣椒细胞质雄性不育(CMS)的育性	[53]
	CaRf032	*CA00g82510*		P亚家族PPR蛋白	恢复辣椒细胞质雄性不育(CMS)的育性	[54]
	CaRf	*Capana06g003028*	G → T^{1425} G → A^{1426} T → C^{1440}	P亚家族PPR蛋白	恢复辣椒细胞质雄性不育(CMS)的育性	[55]
	Rfu	*CA00g30080*	/	P亚家族PPR蛋白	携带*Rfu*的植株仅产生少量可育花粉, 且花粉量受环境(温度等)影响, 表现为部分恢复/不稳定恢复	[56]
	CaRfHZ	*Capana06g002968*	/	Tetratricopeptide repeat (TPR)蛋白	较低的表达水平可能参与HZ1A的育性恢复	[57]
	CaRf2	*Capana06g000193*	/	P亚家族PPR蛋白	植株只有在*Rf1*和*Rf2*均为隐性纯合(*rf1rf1 rf2rf2*)时才表现雄性不育 只要*Rf1*为显性(无论*Rf2*是否显性), 植株即可恢复可育	[58]
	CaMS1	*CA05g06780*	Del 1 bp^{207}	PHD转录因子	突变导致绒毡层发育异常、花粉外壁形成障碍	[59,61]
	CaDYT1	*Capana02g002096*	Del 7 $bp^{484\sim490}$	bHLH转录因子	突变导致绒毡层发育异常、影响花粉形成	[60]
	CaMS188	*Capana10g000198*	Ins 163 bp^{527}	MYB转录因子	突变导致绒毡层降解延迟和胼胝质壁不降解, 四分体无法释放	[62]
	CaCYP703A2	*Capana10g000622*	G → A^{429}	细胞色素P450单加氧酶	突变导致花粉外壁发育异常	[63]

a) Del:缺失; Indel: 插入-缺失突变/标记; Ins: 插入

1.5 辣椒抗生物胁迫研究

1.5.1 真菌病害抗性

炭疽病和疫病是主要真菌病害. 炭疽病是危害采后果实的重要病害, 抗性遗传复杂, 针对不同炭疽生理小种(*C. scovillei*和*C. truncatum*)已鉴定出多个主效QTLs与抗性基因[64]. 抗*C. scovillei*方面, 定位到*CaR12.2* QTL[65,66]; 利用抗源PBC932构建的群体, 首次将控制绿熟期与红熟期抗性的主效QTL *AnReo5*定位在第5号染色体, 候选基因预测为编码“R1C-3-like”蛋白的基因*Ca05g17730*[67]. 抗*C. truncatum*方面, 鉴定出分别控制幼苗期、绿果期和红果期抗性的三个隐性基因*co1*、*co2*和*co3*[68,69]. 防卫反应机制上, 侵染可诱导上调*pepCYP*(*pepper cytochrome P450*)、*pepEST*(*pepper ESTerase*)及病程相关基因*PR10*(*pathogenesis-related protein 10*)的表达. 其中, pepEST蛋白可抑制病原菌附着胞形成, PR10可能在抗病品种中直接发挥抗菌功能[70].

疫病由*Phytophthora capsici*引起. 抗性遗传研究以QTL定位为核心, 多个独立研究均发现主效QTL(如*Phyto5.1*、*Pc-5.1*、*MetaPc5.1*等)集中分布于第5号染色体, 其中*MetaPc5.1*贡献率最高[71]. 还有研究表明抑制丝氨酸苏氨酸蛋白激酶*Capana05g000764*的表达, 会导致抗疫病材料感病性增加[72]. 硫氧还蛋白过氧化物酶(thioredoxin peroxidase 1, CaTPX1)作为免疫正调节因子, 其酶活关键位点(Cys-51)对功能不可或缺[73]. 此外, 通过同源克隆鉴定出*CaPR1*(*pathogenesis-related Protein 1*)、*CaPR4*、*CaChi3*(*chitinase 3*)等多个抗疫病相关基因[74].

1.5.2 细菌病害抗性

青枯病是一种毁灭性土传细菌病害. 其抗性由主效QTL与多个微效QTLs共同控制. 研究表明, 第10号染色体是抗性位点的富集区域, 其中主效QTL *qRRS-10.1*的表型贡献率达19.01%, 其区间内包含5个典型的抗病

(*R*)基因和3个防御相关候选基因[75]. 此外, 在第1、3、6号染色体上也分布有若干贡献率较小的QTL[76]. 目前虽已开发出与主效QTL紧密连锁的分子标记用于辅助选择, 但明确的抗性基因尚未成功克隆, 候选基因的功能验证是当前研究重点.

1.5.3 病毒病抗性

病毒病可导致植株严重畸形与产量锐减. 抗性遗传机制因病毒种类而异. 在抗病遗传研究中, 抗黄瓜花叶病毒(cucumber mosaic virus, CMV)已定位到30余个相关QTLs, 其中第11号染色体为热点区域, *qcmv11.1*和*qcmv11.2*贡献突出[77]. 2号染色体存在显性基因*qCmr2.1*, 候选基因*Ca02g19570*含TIR-NBS-ARC-LRR结构; 8号染色体鉴定出单隐性抗病基因*cmr2*[78]. 抗烟草花叶病毒(tobacco mosaic virus, TMV)由L基因座控制, 该位点包含多个复等位基因(如L_1~L_4), 呈不完全显性遗传, 且部分为温度敏感型[79]. 抗马铃薯Y病毒属病毒主要依赖*pvr*基因家族(多隐性遗传, 多属eIF4E家族)[80~87]. 抗辣椒脉斑驳病毒(chilli veinal mottle virus, ChiVMV)还有*cvr4*基因, 候选基因为*DEM.v1.00021323*, 沉默后可增强抗性[88]. 抗番茄斑萎病毒(tomato spotted wilt virus, TSWV)由显性*Tsw*基因控制, 其连锁标记已用于育种[89].

1.5.4 根结线虫抗性

根结线虫侵染导致根系形成根结, 影响水分和养分吸收, 致使植株出现萎蔫、黄化、生长停滞等系统性衰退症状. 其抗性多由稳定显性基因控制. 目前已报道的抗性基因包括*Mech1*、*Mech2*、*N*、*Me1*-*Me5*以及*Me7*-*Me8*等[90,91]. 基因定位显示, 多个抗性基因集中分布于特定染色体区域: *Me3*定位于9号染色体56.3 cM区域, 与标记CT135、HM1(R)-58等紧密连锁, 候选基因为*Capana09g000163*[92]; *Mech1*、*Mech2*、*Me1*-*Me4*、*Me7*被缩小至28 cM区间, 基因间存在不同程度连锁; *Me1*与SSR标记ZY6-13相距0.73 cM, 候选基因为CA09g16830[91]. *N*基因与AFLP标记E39/M41-339连锁, 是*Me7*的等位基因[93], *Me7*基因座位于CM334 P9染色体上的两个标记G21U3和G43U3之间, 覆盖了约394.7 kb的物理间隔[94]; *Me8*定位于9号染色体, 与COSⅡ标记COS_710仅相距0.1 cM[95].

1.6 辣椒抗非生物胁迫研究

1.6.1 温度胁迫响应机制

辣椒的最适生长温度为25~30℃. 高温(>35℃)与低温(<15℃)均会影响辣椒开花结果, 导致减产[96]. 高温响应主要依赖于热激转录因子(heat shock factors, HSFs)-热激蛋白(heat shock proteins, HSPs)核心通路[97]. 辣椒中的*CaHsfA1d*、*CaHsp25.9*等基因被证实可通过维持活性氧(reactive oxygen species, ROS)稳态来增强耐热性[98~100]. *CaHsp70*家族成员广泛参与高温响应, 其异源表达能提升拟南芥的耐热能力[101]. 此外, 转录因子CaNAC2c通过与CaHSP70等蛋白互作, 协同调控耐热反应[102]. 近期研究通过GWAS和QTL分析一致鉴定出位于第6号染色体的主效QTL qFS6(约1.8 Mb区间), 该位点与高温条件下辣椒坐果率显著相关, 该位点的鉴定为提升辣椒耐高温育种项目提供了宝贵见解[103]. 低温响应涉及一个多基因协同的网络. 脱水蛋白基因(*dehydrin 4*, *CaDHN4*)的表达有助于减轻细胞膜损伤与氧化胁迫[104]. *CaALAD*(*Aminolevulinic acid dehydratase*)与*CaPAO2*/*4*(*polyamine oxidase 2*/*4*)通过增强抗氧化系统与上调冷响应基因提升抗寒性[105,106]. 在信号调控层面, *CaPIF8*(*phytochrome-interacting factor 8*)通过激活*CBF1*及脱落酸(abscisic acid, ABA)合成相关基因, 启动耐寒应答[107]; 而*CabHLH79*可直接激活*CaNAC035*的启动子活性, 形成调控级联, 共同强化辣椒对低温环境的适应能力[108].

1.6.2 干旱胁迫响应机制

干旱会引发气孔关闭、光合抑制及氧化损伤. 其抗性主要受ABA信号网络调控. 激酶信号: 受体样激酶CaDIMK1(drought-induced MAPKinase 1)和CaAIMK1 (ABA-induced MAP kinase 1)受ABA诱导, 通过促进气孔关闭提高抗旱性[109,110]; CaCIPK3(CBL-interacting protein kinase 3)与CaCBL2(calcineurin B-like protein 2)协同增强抗氧化与茉莉酸信号, 其表达受*CaWRKY1*/*41*正向调控[111]. 泛素化修饰: E3泛素连接酶CaASRF1 (ABA and salt response F-box protein 1)和CaAIRE1 (ABA-induced RING E3 ligase 1)通过降解ABA信号抑制因子或稳定信号组分正向调控耐旱[112,113]; CaDILZ1 (drought-induced leucine zipper 1)受干旱诱导发挥积极作用, 但其功能被CaDSR1(drought suppressor regulator 1)负向调节[114]. 转录调控: 转录因子*CaAIEF1*受ABA与干旱强烈诱导, 正向调控耐旱[115]; CaDIL1及CaDIF1-CaDIS1复合体也在ABA依赖的防御中起积极作用[116,117].

1.6.3 盐碱胁迫响应机制

辣椒对盐分敏感, 其耐盐碱性在种子萌发与幼苗

期尤为关键. 以报道辣椒中核心调控因子bZIP家族转录因子(如CabZIP1和CaAIBZ1)受干旱和盐胁迫显著诱导[118,119], 在整合胁迫信号与启动适应性反应中发挥核心作用, 对辣椒抗逆及生长发育调控具有重要意义.

上述基因功能与生物胁迫和非生物胁迫等性状的关联信息汇总于表2.

1.7 转基因与基因编辑技术研究

辣椒遗传转化效率低下, 制约了其基因功能研究的深入与分子育种技术的应用. 近年来, 该领域在传统转化体系优化与病毒介导的新型递送系统开发两方面取得关键进展. 在传统转化方法方面, 通过优化外植体、培养基与培养条件, 转化与编辑效率显著提高. 例如, 利用基因枪辅助递送CRISPR/Cas9系统靶向编辑*CaPDS*基因, 获得62.5%的编辑效率[120]; 国内建立了稳定的CRISPR/Cas9编辑体系[121]; 通过引入*RUBY*报告基因与内源因子*CaREF1*, 构建了便于筛选且减少外源激素依赖的新型转化系统[122]. 在病毒介导系统方面, 基于改造的番茄TSWV载体递送编辑组件, 实现了高达77.9%的可遗传突变[123]; 利用TMV载体开发出无需组织培养、无需传统转化的可遗传编辑技术, 成功获得无外源DNA的纯合突变体[124].

这些技术突破加快了辣椒基因功能研究与精准育种的进程, 也为其他难转化、效率低的园艺作物提供了技术参考.

2 辣椒产业的发展

辣椒作为全球流通的农产品, 据FAO统计, 2022年有147个国家和地区出口辣椒, 175个国家和地区进口辣椒, 约有20%的世界人口每天都离不开辣椒. 辣椒改变了世界的饮食和文化, 对世界经济、社会发展产生深刻影响[125].

2.1 世界辣椒产业现状

据FAO数据和中国有关农业部门、行业协会、科研组织的数据, 综合分析, 确定中国2024年辣椒种植面积后的数据(表3), 2024年全球辣椒种植面积6033.6千公顷, 其中干辣椒种植面积3140.7千公顷, 总产量1154.2万吨; 鲜辣椒种植面积2892.9千公顷, 总产量4653万吨. 全球辣椒种植面积主要分布在亚洲, 种植面积达4633.1千公顷, 占70.76%; 其次是非洲, 种植面积1006.6千公顷, 占15.37%; 再次是北美洲, 种植面积231.7千公顷, 占3.84%; 其他洲的种植面积很少, 欧洲种植面积100.9千公顷, 占1.67%; 作为辣椒的起源地, 有上万年食用历史的南美洲, 种植面积并不大, 只有57.1千公顷, 占0.95%, 大洋洲4.2千公顷, 占0.07%.

2.1.1 全球辣椒生产分布

干辣椒的生产主要分布在亚洲, 种植面积2727.8千公顷, 占86.85%, 总产量1043.9万吨, 占90.44%; 其次是非洲, 种植面积366.0千公顷, 占11.46%, 产量94.4万吨, 占8.18%; 其他洲的种植面积加起来种植面积只有47.2千公, 占1.5%, 产量不到15.9万吨, 占1.4%. 干辣椒单位面积产量欧洲最高, 每千公顷达0.6万吨, 其次是南美洲, 每千公顷达0.48万吨, 再次是非洲和北美洲, 每千公顷达0.25万吨左右, 亚洲最低, 每千公顷只有0.18万吨(表3).

鲜辣椒的生产虽然没有干辣椒在亚洲的集中度高, 但在亚洲的分布仍然很高, 种植面积1905.5千公顷, 占65.87%, 产量290.5万吨, 占70.73%; 其次是非洲, 种植面积640.6千公顷, 占22.14%, 产量490.3万吨, 占10.54%; 再次是北美洲, 种植面积199.6千公顷, 占6.90%, 产量414.6万吨, 占8.91%; 欧洲种植面积较少, 只有95.4千公顷, 占3.30%, 产量372.3万吨, 占8.00%; 其他洲的种植面积加起来不到49.7千公顷, 占2%, 产量85.1万吨, 占2%左右. 鲜辣椒单位面积产量欧洲最高, 每千公顷达3.90万吨, 其次是大洋洲和北美洲, 每千公顷弱超过2万吨, 再次是亚洲和南美洲, 每千公顷弱超过1.5万吨, 非洲最低, 每千公顷只有0.77万吨(表3).

2.1.2 全球辣椒主产国的情况

2024年全球干辣椒种植面积前十位国家由高到低依次为中国、印度、埃塞俄比亚、缅甸、孟加拉国、泰国、越南、巴基斯坦、尼日利亚、墨西哥, 前十个国家干辣椒种植面积2928千公顷, 占全球干辣椒种植面积的93.23%, 其中种植面积最大的国家是中国和印度, 种植面积分别是1306千公顷、966千公顷, 分别占全球干辣椒种植面积的41.60%、30.75%; 2024年全球鲜辣椒总产量前十位国家由高到低依次为中国、印度、印度尼西亚、埃塞俄比亚、墨西哥、尼日利亚、几内亚、土耳其、埃及、贝宁, 前十个国家鲜辣椒种植面积2386.63千公顷, 占全球鲜辣椒种植面积的82.50%, 其中种植面积最大的国家是中国和印度, 种植面积分别是85293千公顷、479.68千公顷, 分别占全球鲜辣椒种植面积的29.48%、16.58%(表4).

2024年全球干辣椒总产量前十位国家由高到低依

表 2 辣椒胁迫响应相关基因[a)]

Table 2 Genes related to pepper stress response[a)]

性状	基因	基因号	突变形式	编码产物	基因效应	文献
炭疽病	CaR12.2	/	/	/	控制对炭疽病抗性	[65]
	AnRGO5(主效QTL)	*CA05g17730*	感病材料7701 3′在外显子区多处缺失: del 19 bp 177~195、del 8 bp 204~211、del 15 bp 472~486、del 42 bp 704~745、del 3 bp 3644~3646; 导致提前终止翻译	NBS-LRR类抗病蛋白	正向调控绿熟果炭疽病抗性	[67]
	co1、*co2*、*co3*	/	/	/	正向调控辣椒绿熟果抗*C. acutatum*	[68,69]
	PepEST1	*LOC107867571*	/	羧酸酯酶	受真菌侵染诱导表达; 通过抑制病原菌附着胞形成来抑制真菌生长	[70]
疫病	*CaPhyto*(候选基因)	*Capana05g000764*	/	类BRI1丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶2	正向调控辣椒疫霉病	[72]
	CaTPX1	*CA01g23340*	Cys51(第51位半胱氨酸, 突变为丝氨酸即CaTPX1C51S)	硫醇过氧化物酶	正调控辣椒对辣椒疫霉的抗性	[73]
CMV	*qcmv11.1*	19.403~24.467 Mb	/	/	QTL区解释10.2%抗性变异	[77]
	qcmv11.2	255.854~256.408 Mb	/	/	QTL区解释19.2%抗性变异	[77]
	qCmr2.1	*Ca02g19570*	/	NLR类抗病蛋白	单显性抗CMV	[78]
	cmr2	Chrom 8	/	/	单隐性抗CMV	[78]
TMV	*L*基因座	Chrom 11	/	/	呈不完全显性遗传, $L^4>L^3>L^2>L^1$, 温敏型基因	[79]
PVY	*pvr*家族	*Pvr1-3*、*5*、*6* *Pvr4*、*9*	/	单隐性抗PVY 单显性抗PVY	/	[80,81,84~87] [82,83]
ChiVMV	*cvr4*	*DEM.v1.00021323*	可变剪接异构体的丰度存在差异	核糖体生物合成相关蛋白	沉默该基因会限制ChiVMV的扩散	[88]
TSWV	*Tsw*	/	/	/	显性基因	[89]
青枯病	*CA.PGAv.1.6.scaffold388.14*	*CA.PGAv.1.6.scaffold388.14*	Indel 1 bp	ATP依赖性DNA解旋酶2亚基KU80	参与DNA修复与先天免疫响应	[75]
	CA.PGAv.1.6.scaffold14.17	*CA.PGAv.1.6.scaffold14.17*	Indel 1 bp	乙烯响应转录因子RAP2-3-like	调控乙烯信号通路	[75]
	CA.PGAv.1.6.scaffold986.37	*CA.PGAv.1.6.scaffold986.37*	/	茉莉酸-氨基合成酶JAR1-like同工型X1	激活茉莉酸抗病信号	[75]
	CA.PGAv.1.6.scaffold1045.18	*CA.PGAv.1.6.scaffold1045.18*	Indel 4 bp	E3泛素连接酶KEG	调控蛋白降解与免疫通路	[75]
	CA.PGAv.1.6.scaffold729.2	*CA.PGAv.1.6.scaffold729.2*	Indel 9 bp	DEAD-box型ATP依赖性RNA解旋酶38	参与RNA代谢	[75]
	CA.PGAv.1.6.scaffold1288.1	*CA.PGAv.1.6.scaffold1288.1*	/	推定晚疫病抗性蛋白同源物R1B-16	识别病原菌并启动免疫	[75]
	CA.PGAv.1.6.scaffold1288.2	*CA.PGAv.1.6.scaffold1288.2*	/	NBS-LRR类抗病蛋白, 识别病原菌并启动免疫	核心NBS-LRR抗病(R)基因, 主效青枯病抗性	[75]
	CA.PGAv.1.6.scaffold1288.3	*CA.PGAv.1.6.scaffold1288.3*	/	推定晚疫病抗性蛋白同源物R1B-16	核心NBS-LRR抗病(R)基因, 主效青枯病抗性	[75]
根节线虫	*CaMe1*	*CA09g16830*	/	R1A-3 like蛋白	对根结线虫广谱高抗	[91]
	CaMe3	*Capana09g000163*	Indel157 bp	NBS-LRR类抗病蛋白	对南方根结线虫广谱、热稳定、高抗性	[92]
	N	*U15605*	/	N蛋白	对烟草花叶病毒抗性	[93]
	CaMe7	/	/	CC–NBS–LRR型抗病(R)蛋白	广谱抗根结线虫	[94]

(续表2)

性状	基因	基因号	突变形式	编码产物	基因效应	文献
高温	CaHsp25.9	/	/	热激蛋白	正向调控耐热、耐旱	[99]
	CaHsfA1d	*XP_016554315.1*	/	热激转录因子基因	正向调控耐热性	[100]
	CaHsp70	*CA03g30260*	/	热激蛋白	维持热胁迫下蛋白折叠稳态	[101]
	CaNAC2c	*XP_016575179.1*	/	NAC转录因子	正调控耐热与抗病, 负调控生长	[102]
低温	CaDHN4	*CA02g22060*	/	脱水素基因	正向调控耐寒	[104]
	CaALAD	/	/	5-氨基乙酰丙酸脱水酶	正调控耐冷性	[105]
	CaPAO2/4	*XP_016560216.1*/ *XP_016580438.1*	/	多胺氧化酶(PAO)	正调控耐冷性	[106]
	CaPIF8	*XM_016689836.1*	/	bHLH转录因子	正调控耐冷	[107]
	CabHLH79	*Capana03g001053*	/	bHLH转录因子	正调控耐冷性	[108]
	CaNAC035	*Capana05g000569*	/	NAC转录因子	正调控耐冷性	[108]
干旱	*CaDIMK1*	*CA07g11520*	/	MAP3K/MEKK激酶	正调控抗旱和ABA信号	[109]
	CaAIMK1	/	/	MAP3K/MEKK激酶	正调控抗旱和ABA信号	[110]
	CaCIPK3	/	/	CBL互作蛋白激酶	正调控抗旱和MeJA信号	[111]
	CaASRF1	*KU557245*	/	RING型E3泛素连接酶	正调控抗旱和ABA信号	[112]
	CaAIRE1	*CA5g17640*	/	RING型E3泛素连接酶	正调控抗旱和ABA信号	[113]
	CaDILZ1	/	/	bZIP转录因子	正调控抗旱和ABA信号	[114]
	CaDSR1	/	/	RING型E3泛素连接酶	负调控抗旱和ABA信号	[114]
	CaAIEF1	*KY652734*	/	乙烯应答转录因子	正调控抗旱性和ABA信号转导	[115]
	CaDIL1	/	/	第3组晚期胚胎发生丰富蛋白	正调控抗旱性和ABA信号转导	[116]
	CaDIS1	/	/	E3泛素连接酶复合体的亚基	正调控抗旱性和ABA信号转导	[117]
	CaDIF1	/	/	E3泛素连接酶复合体的亚基	正调控抗旱性和ABA信号转导	[117]
盐胁迫	*CabZIP1*	*Caz04g00290*	/	碱性亮氨酸拉链蛋白	基因过表达增强对盐胁迫和干旱胁迫的耐受性	[118]
	CaAIBZ1	/	/	ASRF1相互作用的bZIP转录因子1	基因过沉默增强对盐胁迫和干旱胁迫的耐受性	[120]

a) Indel: 插入-缺失突变/标记

次为中国、印度、泰国、孟加拉国、埃塞俄比亚、缅甸、科特迪瓦、巴基斯坦、加纳、越南, 前十个国家干辣椒总产量1030.34万吨, 占全球干辣椒总产量的89.27%, 其中总产量最大的国家是中国和印度, 总产量分别是585.82万吨、290.98万吨, 分别占全球干辣椒总产量的59.76%、25.21%; 2024年全球鲜辣椒总产量前十位国家由高到低依次为中国、印度、土耳其、墨西哥、印度尼西亚、西班牙、埃及、尼日利亚、阿尔及利亚、美利坚合众国, 前十个国家鲜辣椒总产量3870.07万吨, 占全球鲜辣椒总产量的83.18%, 其中总产量最大的国家是中国和印度, 总产量分别是585.82万吨、290.98万吨, 分别占全球鲜辣椒总产量的59.76%、25.21%, 分别占全球鲜辣椒种植面积的41.10%、11.43%(表5).

2.2 中国辣椒产业的发展

2.2.1 中国辣椒产业发展的历史回顾

辣椒在明末传入中国, 根据明高濂(1591)《遵生八笺》中《燕闲清赏笺-四时花纪》记载, 辣椒在1591年以前引入我国, 主要是用于观赏. 根据明王象晋(1621)

表 3 2024年全球不同洲辣椒种植面积及产量

Table 3 Global chili pepper cultivation area and yield by continent in 2024

洲名	干辣椒种植面积		干辣椒生产量		千公顷产量	鲜辣椒种植面积		鲜辣椒生产量		千公顷产量	辣椒种植面积	
	千公顷	%	万吨	%	万吨	千公顷	%	万吨	%	万吨	千公顷	%
亚洲	2727.6	86.85	1043.9	90.44	0.18	1905.5	65.87	3290.7	70.73	1.73	4633.1	76.76
欧洲	5.5	0.18	3.3	0.29	0.60	95.4	3.30	372.3	8.00	3.90	100.9	1.67
非洲	366,0	11.46	94.4	8.18	0.26	640.6	22.14	490.3	10.54	0.77	1006.6	15.37
北美洲	32.1	1.02	8.0	0.69	0.25	199.6	6.90	414.6	8.91	2.08	231.7	3.84
南美洲	9.6	0.31	4.6	0.40	0.48	47.5	1.64	75.3	1.62	1.59	57.1	0.95
大洋洲	0.0	0.00	0.0	0	0.00	4.2	0.15	9.6	0.21	2.29	4.2	0.07
总量	3140.7	100.00	1154.2	100	0.19	2892.9	100.00	4652.8	100.00	1.61	6033.6	100.00

表 4 2024年全球主产国干辣椒和鲜食辣椒种植面积(单位: 千公顷)

Table 4 Cultivated area of dried chilies and fresh-eating chilies by major global producers in 2024 (unit: thousand hectares)

国家	干辣椒面积	干辣椒百分比	国家	鲜椒面积	鲜椒百分比
中国	1306	41.60%	中国	852.93	29.48%
印度	966	30.75%	印度	479.68	16.58%
埃塞俄比亚	178	5.67%	印度尼西亚	330.22	11.41%
缅甸	106	3.39%	埃塞俄比亚	187.92	6.50%
孟加拉国	99	3.15%	墨西哥	156.73	5.42%
泰国	85	2.72%	尼日利亚	105.49	3.65%
越南	70	2.22%	几内亚	94.67	3.27%
巴基斯坦	50	1.58%	土耳其	85.51	2.96%
尼日利亚	37	1.18%	埃及	58.49	2.02%
墨西哥	31	0.98%	贝宁	35.00	1.21%
总量	2928	93.23%	总量	2386.63	82.50

表 5 2024年全球主产国干辣椒和鲜食辣椒总产量(单位: 万吨)

Table 5 Total production of dried and fresh chili peppers by major global producers in 2024 (unit: thousand tons)

国家	干椒总产量	干椒百分比	国家	鲜椒总产量	鲜椒百分比
中国	585.82	50.76%	中国	1912.29	41.10%
印度	290.98	25.21%	印度	531.80	11.43%
泰国	32.40	2.81%	土耳其	342.80	7.37%
孟加拉国	30.13	2.61%	墨西哥	322.04	6.92%
埃塞俄比亚	29.81	2.58%	印度尼西亚	303.81	6.53%
缅甸	14.85	1.29%	西班牙	151.86	3.26%
科特迪瓦	13.16	1.14%	埃及	108.37	2.33%
巴基斯坦	12.06	1.05%	尼日利亚	77.72	1.67%
加纳	11.08	0.96%	阿尔及利亚	64.34	1.38%
越南	10.05	0.87%	美国	55.04	1.18%
总量	1030.34	89.27%	总量	3870.07	83.18%

《群芳谱-蔬谱》记载, 辣椒在1621年以前开始作为蔬菜, 主要用作调味品. 传入200年后即嘉庆年间开始辣椒加工, 湖南、四川已开始广泛食用辣椒. 清朝末年辣椒进入川菜菜谱, 成为川菜中主要调料之一. 湘菜因辣椒而兴起, 辣椒在全国全面普及, 成为我国的重要蔬菜[126]. 辣椒传入中国300年后, 中国在饮食口味上形成

了三大层次辛辣区: 首先是长江中上游的辛辣区, 包括湖南、湖北、江西、贵州、四川、重庆、陕西南部等地; 其次是东至朝鲜半岛, 包括北京、山东、山西、陕北及关中地区、甘肃大部、宁夏、青海、新疆等地的微辣区; 最后是东南沿海江苏、上海、浙江、福建、广东等淡味区[127].

2.2.2 中国辣椒产业快速发展40年

据邹学校等人[126]估计20世纪30年代我国辣椒种植面积在30~40万亩左右, 60年代我国辣椒种植面积120万亩左右, 80年代达到400万亩. 国家农业部统计, 2000年辣椒种植面积超过2000万亩, 2015年国家大宗蔬菜产业技术体系统计, 辣椒种植面积达3220多万亩, 成为我国种植面积最大的蔬菜, 总产量达6400万吨, 面积占世界面积的35%, 产量占世界产量的46%. 2017年我国辣椒种植面积3400多万亩, 占全国蔬菜总面积10%; 总产量6700多万吨, 占全国蔬菜总产量8.2%, 农业产值2640亿元, 占全国蔬菜总产值12.0%.

2.2.3 中国辣椒产区优化过程

近40年来, 我国辣椒产业得到快速发展, 现已经成为全国普遍种植的蔬菜作物. 但是在这一过程中, 辣椒主产区经历了明显的调整, 先后出现了六次产区转移[128]. 20世纪80年代为了保障冬春辣椒供应, 华南地区的冬种辣椒快速发展, 辣椒生产第一次向华南地区转移; 90年代华中与西南地区作为传统辣椒消费区, 因气候不适应辣椒生长和交通条件逐步改善, 辣椒生产逐渐向华北优势产区转移, 辣椒粗加工产业大发展, 企业为了降低成本加速了辣椒生产向华北地区的转移, 这是我国辣椒产区第二次转移; 随着对鲜食辣椒鲜食度要求提高, 辣椒生产向设施栽培发达的华东和渤海湾地区进行第三次转移; 为了解决7~9月高温季节辣椒结果难的问题, 辣椒生产向高山、高原优势产区进行第四次转移. 通过设施栽培和品种改良, 高品质螺丝椒由西北地区向华北和华东地区进行第五次转移. 近年来, 随着降雨北移和人工成本的逐年上涨等影响, 华北地区加工型辣椒生产向新疆、内蒙古等地转移, 这是当前辣椒产业正面临的第六次转移[129].

2.2.4 中国辣椒产业发展的原因

近40年辣椒产业大发展的原因: 一是2000年以前辣椒均衡生产技术的发展, 使鲜辣椒实现了周年生产均衡供应, 极大地增加辣椒的消费需求. 华南冬种辣椒生产, 使华南以北中国绝大多数地区夏秋季有鲜辣椒供应, 增加了冬春季市场供应, 实现鲜辣椒周年供应; 高山、高原辣椒生产解决了7~9月南方受高温影响辣椒生长和台风灾害天气的影响; 春提早、秋延后辣椒生产的发展, 延长了鲜辣椒的供应时间, 减少鲜辣椒的运输时间和距离, 提高了鲜辣椒的新鲜度; 日光温室辣椒生产, 更加保障鲜辣椒周年均衡供应和新鲜度. 二是低辣度品种的大规模推广, 使辣椒由调味品变成一种蔬菜, 使辣椒由少数人消费变成一种人人都喜欢消费大宗蔬菜. 20世纪80年代只有鲜辣椒实现大规模南椒北运, 北方地区极度缺少冬春季生产的新鲜蔬菜, 为了使更多人把辣椒作为一种新鲜蔬菜接受, 当时育种工作者选育了一批微辣型品种, 得到了市场的广泛欢迎, 特别是辣椒与甜椒亚种间杂种一代泡椒新类型品种的培育, 深受市场欢迎. 这类品种产量高, 抗病抗逆性比灯笼型甜椒强, 微辣, 满足了吃辣人群随着生活水平的提高, 消费向微辣转变, 不吃辣人群也想吃微辣蔬菜的需求. 这类品种的推广, 不仅使农民的钱包鼓起来, 也使老百姓的餐桌更加丰盛, 消费高峰期占市场新鲜的60%. 21世纪初随着人们生活水平的提高, 又相继推出嫩果尖椒、嫩果泡椒、微辣螺丝椒新品种, 也得到市场的高度认可. 三是20世纪末到21世纪初务工人员全国大流动, 使辣椒由华中、西南地区局部人消费变为全国人民全体消费. 四是加工辣椒大规模发展. 2000年后, 以家庭为主的辣椒加工产品如辣椒酱、剁辣椒、油辣椒等, 在政府的支持下, 实现工厂化生产, 辣椒产品品质大幅度提高, 加工产品十分丰富, 产品加工实现机械化, 保障了产品质量, 方便了消费, 既增加了吃辣群体的消费量, 又增加了吃辣群体, 大幅度增加辣椒的市场需求. 辣椒红素是口红的重要原料, 用途广泛的食品添加剂. 辣椒素有广泛的军事用途, 辣椒素不仅是催泪弹、刺激性手雷的重要原料, 还能添加到海船、电缆等防护涂料中, 起到减少航行阻力、降低燃料消耗、防止动物咀切和维护成本的作用; 此外, 辣椒素还具有杀菌、镇痛、促进代谢、调节心血管功能和减肥、降低血糖等作用, 可以开发多种医药产品和减肥产品. 以辣椒素和辣椒红素的提取为代表的辣椒精加工产业的发展, 带动工业辣椒产业的发展, 以新疆为核心的辣椒红素提取产业发展迅速, 2024年辣椒红素提取椒的种植面积超过200万亩; 以云南为核心的辣椒素提取产业也快速发展, 2024年达到100万亩.

3 结论与展望

辣椒重要性状遗传机制和辣椒逆境胁迫响应机理

的研究不断取得进展, 使辣椒精准选择、基因编辑、设计育种成为可能, 辣椒育种效率大幅度提高, 人们需要的各种辣椒品种都将育成. 近40年中国辣椒产业迅猛发展, 由年种植面积400万亩发展到年种植3200万亩, 辣椒由普通调味品发展成为国民第一蔬菜. 由于辣椒果实不论成熟度如何、不管是什么形状, 都有市场需求; 辣椒加工方法众多, 所有辣椒果实都可以通过加工保存一段时间, 缓解市场积压矛盾, 是产业风险较小的蔬菜; 因此, 会继续受到政府、企业的重视, 产业规模会进一步扩大, 市场产品会进一步细化, 生产布局会进一步优化. 为了加强科技对产业的支撑作用, 辣椒产业技术会得到更加重视, 特别是分子育种技术取得飞速发展. 应用分子育种技术培育一批高品质、抗病抗逆性强, 能够满足人们美好需求的高端新品种. 辣椒产区进一步西移, 机械化、规模化水平世界领先, 用辣椒提取物生产的医药产品、保健品、日常用品、美容产品等更加丰富多彩, 辣椒为我们共同美好明天增添正能量.

参考文献

1 Zou X X, Zhu F. Origin, evolution and cultivation history of the pepper (in Chinese). Acta Horticult Sin, 2022, 49: 1371–1381 [邹学校, 朱凡. 辣椒的起源、进化与栽培历史. 园艺学报, 2022, 49: 1371–1381]

2 Zou X X, Ma Y Q, Dai X Z, et al. Spread and industry development of pepper in China (in Chinese). Acta Horticult Sin, 2020, 47: 1715–1726 [邹学校, 马艳青, 戴雄泽, 等. 辣椒在中国的传播与产业发展. 园艺学报, 2020, 47: 1715–1726]

3 Li G C, Xu H, Liu Z B, et al. The global dissemination of *Capsicum* (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2023, 44: 1307–1316 [李国琛, 徐昊, 刘周斌, 等. 辣椒在世界的传播. 热带作物学报, 2023, 44: 1307–1316]

4 Perry L, Dickau R, Zarrillo S, et al. Starch fossils and the domestication and dispersal of chili peppers (*Capsicum* spp. L.) in the Americas. Science, 2007, 315: 986–988

5 Foster N, Cordell L S. Chilies to Chocolate: Food the Americas Gave the World. Arizona: University of Arizona Press, 1992

6 McLeod M J, Guttman S I, Eshbaugh W H. Early evolution of chili peppers (*Capsicum*). Econ Bot, 1982, 36: 361–368

7 Basu S K, De A K. *Capsicum*: Historical and Botanical Perspectives. New York: CRC Press, 2003

8 Bosland P W, Votava E J. Peppers: Vegetable and Spice *Capsicums*. Oxon, UK: CABI, 2000. 14–39

9 Zou X X, Hu B W, Xiong C, et al. Review and prospects of pepper breeding for the past 60 years in China (in Chinese). Acta Horticult Sin, 2022, 49: 2099–2118 [邹学校, 胡博文, 熊程, 等. 中国辣椒育种60年回顾与展望. 园艺学报, 2022, 49: 2099–2118]

10 Chiou K L, Lira-Noriega A, Gallaga E, et al. Interdisciplinary insights into the cultural and chronological context of chili pepper (*Capsicum annuum* var. *annuum* L.) domestication in Mexico. Proc Natl Acad Sci USA, 2024, 121: e2413764121

11 Kraft K H, Brown C H, Nabhan G P, et al. Multiple lines of evidence for the origin of domesticated chili pepper, *Capsicum annuum*, in Mexico. Proc Natl Acad Sci USA, 2014, 111: 6165–6170

12 Liu F, Zhao J, Sun H, et al. Genomes of cultivated and wild *Capsicum* species provide insights into pepper domestication and population differentiation. Nat Commun, 2023, 14: 5487

13 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. Nat Genet, 2014, 46: 270–278

14 Chen W, Wang X, Sun J, et al. Two telomere-to-telomere gapless genomes reveal insights into *Capsicum* evolution and capsaicinoid biosynthesis. Nat Commun, 2024, 15: 4295

15 Zhang K, Wang X, Chen S, et al. The gap-free assembly of pepper genome reveals transposable-element-driven expansion and rapid evolution of pericentromeres. Plant Commun, 2025, 6: 101177

16 Liu F, Yu H, Deng Y, et al. PepperHub, an informatics hub for the chili pepper research community. Mol Plant, 2017, 10: 1129–1132

17 Liu Z, Yang B, Zhang T, et al. Full-length transcriptome sequencing of pepper fruit during development and construction of a transcript variation database. Horticulture Res, 2024, 11: uhae198

18 Zhang M, Han S, Wang Z, et al. An MYB transcription factor regulates capsaicinoid biosynthesis during pepper fruit ripening. BMC Plant Biol, 2025, 26: 31

19 Ortega F, Hill T, Van Deynze A, et al. Identification of QTLs involved in destemming and fruit quality for mechanical harvesting of New Mexico pod-type green chile. Front Plant Sci, 2024, 15: 1357986

20 Takahiro M, Kazusa N, Sho O, et al. Identification and characterization of QTL for fruit size in seedless chili pepper (*Capsicum annuum*). Horticult J, 2026, doi: 10.2503/hortjSZD-096

21 Naseem M, Brennan A C, Rana R M, et al. Rapid identification of candidate SNPs and QTLs for *Capsicum annuum* chili fruit size and capsaicin

content using ddRAD-sequencing and bulk segregant analysis. Curr Issues Mol Biol, 2026, 48: 141
22 Nimmakayala P, Lopez-Ortiz C, Shahi B, et al. Exploration into natural variation for genes associated with fruit shape and size among *Capsicum Chinese* collections. Genomics, 2021, 113: 3002–3014
23 Mao L, Shen Y, Cui Q, et al. The IQ67-domain protein IQD1 regulates fruit shape through complex multiprotein interactions in pepper (*Capsicum annuum* L.). Plant Biotechnol J, 2025, 23: 2651–2666
24 Borovsky Y, Raz A, Doron-Faigenboim A, et al. Pepper fruit elongation is controlled by *Capsicum annuum* ovate family protein 20. Front Plant Sci, 2022, 12: 815589
25 Wang Z Q, Shan Q Y, Xu Q, et al. OVATE family protein 20 regulates fruit shoulder width by modulating auxin distribution in pepper. Plant Physiol, 2025, 199: 404
26 Ou yang S Y. The gene *PM5.1* of plant morphology genetic localization in pepper (*Capsicum annuum* L.) (in Chinese). Master Thesis. Changsha: Hunan Agricultural University, 2023 [欧阳素影. 辣椒株型调控基因pm5. 1遗传定位. 硕士学位论文. 长沙: 湖南农业大学, 2023]
27 Li Q, Fu C, Yang B, et al. *Stem lodging Resistance-1* controls stem strength by positively regulating the biosynthesis of cell wall components in *Capsicum annuum* L. Horticulture Res, 2024, 11: uhae169
28 Yuan X, Chen X, Zhou K, et al. Genetic, hormonal, and transcriptomic analyses highlight the crucial role of phytohormones in first branch angle regulation in pepper. BMC Plant Biol, 2025, 25: 1492
29 Jiang J L. Construction of genetic map and QTL mapping of plant type and fruit related traits in pepper (in Chinese). Master Thesis. Jingzhou: Yangtze University, 2022 [姜金玲. 辣椒遗传图谱的构建和株型、果实相关性状QTL定位. 硕士学位论文. 荆州: 长江大学, 2022]
30 Hu F, Cheng J, Dong J, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of the up locus determining fruit orientation in pepper (*Capsicum* spp.). Theor Appl Genet, 2021, 134: 2901–2911
31 Cao Y, Zhang K, Yu H, et al. Pepper variome reveals the history and key loci associated with fruit domestication and diversification. Mol Plant, 2022, 15: 1744–1758
32 Yu Q Q. Carotenoid composition and non-targeted metabolomics analysis of discoloration pepper and red pepper (in Chinese). Master Thesis. Chongqing: Southwest University, 2020 [余清清. 花壳干辣椒和正常红辣椒的类胡萝卜素组成及其非靶向代谢组学分析研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学, 2020]
33 Liu Y, Zhao R, Lu Z F, et al. Research progress in the biological metabolic pathway and functions of plant carotenoids (in Chinese). Biotechnol Bull, 2025, 41: 23–31 [刘源, 赵冉, 卢振芳, 等. 植物类胡萝卜素生物代谢途径及其功能研究进展. 生物技术通报, 2025, 41: 23–31]
34 Konishi A, Furutani N, Minamiyama Y, et al. Detection of quantitative trait loci for capsanthin content in pepper (*Capsicum annuum* L.) at different fruit ripening stages. Breed Sci, 2019, 69: 30–39
35 Jang S, Kim G W, Han K, et al. Investigation of genetic factors regulating chlorophyll and carotenoid biosynthesis in red pepper fruit. Front Plant Sci, 2022, 13: 922963
36 Yuan L. Screening of extreme materials and mapping of QTLs for pigment-related traits in pepper fruit (in Chinese). Master Thesis. Shihezi: Shihezi University, 2023 [袁雷. 辣椒果实色素极端材料的筛选及色素相关QTL初定位. 硕士学位论文. 石河子大学, 2023]
37 Zhu Z, Sun B, Cai W, et al. Natural variations in the MYB transcription factor *MYB31* determine the evolution of extremely pungent peppers. New Phytol, 2019, 223: 922–938
38 Sun B, Zhou X, Chen C, et al. Coexpression network analysis reveals an MYB transcriptional activator involved in capsaicinoid biosynthesis in hot peppers. Hortic Res, 2020, 7: 162
39 Sun B, Zhu Z, Chen C, et al. Jasmonate-inducible R2R3-MYB transcription factor regulates capsaicinoid biosynthesis and stamen development in *Capsicum*. J Agric Food Chem, 2019, 67: 10891–10903
40 Liu Y, Zhang Z, Fang K, et al. Genome-wide analysis of the MYB-related transcription factor family in pepper and functional studies of *CaMYB37* involvement in capsaicin biosynthesis. Int J Mol Sci, 2022, 23: 11667
41 Cheng H, Zhang M, Fang G, et al. The transcription factor *CcMYB330* regulates capsaicinoid biosynthesis in pepper fruits. Int J Mol Sci, 2025, 26: 1438
42 Yu S, Zhang W, Zhang L, et al. MYB24 negatively regulates the biosynthesis of lignin and capsaicin by affecting the expression of key genes in the phenylpropanoid metabolism pathway in *Capsicum chinense*. Molecules, 2023, 28: 2644
43 Yu S, Zhang W, Zhang L, et al. Negative regulation of *CcPAL2* gene expression by the repressor transcription factor *CcMYB4-12* modulates lignin and capsaicin biosynthesis in *Capsicum chinense* fruits. Int J Biol Macromol, 2024, 280: 135592
44 Song J, Liu R, Chen G, et al. Two APETALA2/ETHYLENE RESPONSE FACTORS coordinately with *CaMYC2* positively regulate capsaicinoid biosynthesis in pepper (*Capsicum annuum*). Horticultural Plant J, 2025, 11: 275–289
45 Wen X, Zhang Z H, Yu H L, et al. Research progress on biosynthesis of *Capsaicinoids* (in Chinese). Acta Horticult Sin, 2025, 52: 3103–3120 [温馨, 张正海, 于海龙, 等. 辣椒素类物质生物合成研究进展. 园艺学报, 2025, 11: 3103–3120]
46 Tanaka Y. Recent understanding of the biosynthesis of *Capsaicinoids* and low-pungent analogs towards quality improvement of chili pepper. Hort

J, 2025, 94: 117–128
47 Koeda S, Sato K, Saito H, et al. Mutation in the putative ketoacyl-ACP reductase CaKR1 induces loss of pungency in *Capsicum*. Theor Appl Genet, 2019, 132: 65–80
48 Back S, Kim J M, Choi H, et al. Genetic characterization of a locus responsible for low pungency using EMS-induced mutants in *Capsicum annuum* L. Theor Appl Genet, 2024, 137: 101
49 Li S, Cai Y, Ma H, et al. A comprehensive analysis of the O-methyltransferase gene family in the chili pepper (*Capsicum annuum*) identifies COMT36 involved in *Capsaicinoids* biosynthesis. Int J Biol Macromol, 2025, 312: 144247
50 Fei L, Liu J, Liao Y, et al. The *CaABCG14* transporter gene regulates the capsaicin accumulation in *Pepper septum*. Int J Biol Macromol, 2024, 280: 136122
51 Song J, Chen C, Zhang S, et al. Systematic analysis of the *Capsicum* ERF transcription factor family: identification of regulatory factors involved in the regulation of species-specific metabolites. BMC Genomics, 2020, 21: 573
52 Jo Y D, Ha Y, Lee J H, et al. Fine mapping of restorer-of-fertility in pepper (*Capsicum annuum* L.) identified a candidate gene encoding a pentatricopeptide repeat (PPR)-containing protein. Theor Appl Genet, 2016, 129: 2003–2017
53 Wu L, Wang P, Wang Y, et al. Genome-wide correlation of 36 agronomic traits in the 287 pepper (*Capsicum*) accessions obtained from the SLAF-seq-based GWAS. Int J Mol Sci, 2019, 20: 5675
54 Zhang Z, Zhu Y, Cao Y, et al. Fine mapping of the male fertility restoration gene *CaRf032* in *Capsicum annuum* L. Theor Appl Genet, 2020, 133: 1177–1187
55 Cheng J, Chen Y, Hu Y, et al. Fine mapping of restorer-of-fertility gene based on high-density genetic mapping and collinearity analysis in pepper (*Capsicum annuum* L.). Theor Appl Genet, 2020, 133: 889–902
56 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. Theor Appl Genet, 2022, 135: 1923–1937
57 Nie Z, Song Y, Wang H, et al. Fine mapping and gene analysis of restorer-of-fertility gene *CaRfHZ* in pepper (*Capsicum annuum* L.). Int J Mol Sci, 2022, 23: 7633
58 Zhang Z, An D, Yu H, et al. Fine mapping of *Rf2*, a minor restorer-of-fer tility (*Rf*) gene for cytoplasmic male sterility in chili pepper G164 (*Capsicum annuum* L.). Theor Appl Genet, 2022, 135: 2699–2709
59 Jeong K, Choi D, Lee J. Fine mapping of the genic male-sterile *ms1* gene in *Capsicum annuum* L. Theor Appl Genet, 2018, 131: 183–191
60 Cheng Q, Wang P, Liu J, et al. Identification of candidate genes underlying genic male-sterile *msc-1* locus via genome resequencing in *Capsicum annuum* L. Theor Appl Genet, 2018, 131: 1861–1872
61 Cheng Q, Li T, Ai Y, et al. Phenotypic, genetic, and molecular function of *msc-2*, a genic male sterile mutant in pepper (*Capsicum annuum* L.). Theor Appl Genet, 2020, 133: 843–855
62 Dong J, Hu F, Guan W, et al. A 163-bp insertion in the *Capana10g000198* encoding a MYB transcription factor causes male sterility in pepper (*Capsicum annuum* L.). Plant J, 2023, 113: 521–535
63 Du H, Zhang X, Li R, et al. The natural *Msc-4* allele confers genic male sterility via conserved and divergent gene regulatory mechanisms in pepper. Plant Physiol, 2025, 199: 474
64 Ren B Q. Prevention and control measures for main diseases during the growth of chili peppers (in Chinese). J Jilin Veget, 2019, (1): 34 [任宝强. 辣椒生长过程中主要病害的防治措施. 吉林蔬菜, 2019, (1): 34]
65 Yadav Y K, Sipayya V, Khanna G, et al. Filariasis in an infant with B-cell acute lymphoblastic leukemia: a rare enigma. J Parasit Dis, 2012, 36: 122–124
66 Kim T H, Böhmer M, Hu H, et al. Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO_2, and Ca^{2+} signaling. Annu Rev Plant Biol, 2010, 61: 561–591
67 Zhao Y, Liu Y, Zhang Z, et al. Fine mapping of the major anthracnose resistance QTL AnRGO5 in *Capsicum chinense* 'PBC932'. BMC Plant Biol, 2020, 20: 189
68 Pakdeevaraporn P, Wasee S, Taylor P W J, et al. Inheritance of resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum capsici* in *Capsicum*. Plant Breeding, 2005, 124: 206–208
69 Mahasuk P, Taylor P W J, Mongkolporn O. Identification of two new genes conferring resistance to *Colletotrichum acutatum* in *Capsicum baccatum*. Phytopathology®, 2009, 99: 1100–1104
70 Han Y J, Kang H Y, Kim Y S, et al. Functional divergence of two closely related carboxylesterases in pepper (*Capsicum annuum* L.). Plant Biotechnol Rep, 2023, 17: 499–507
71 Quirin E A, Ogundiwin E A, Prince J P, et al. Development of sequence characterized amplified region (SCAR) primers for the detection of Phyto.5.2, a major QTL for resistance to *Phytophthora capsici* Leon. in pepper. Theor Appl Genet, 2005, 110: 605–612
72 Wang P, Wang L, Guo J, et al. Molecular mapping of a gene conferring resistance to *Phytophthora capsici* Leonian race 2 in pepper line

PI201234 (*Capsicum annuum* L.). Mol Breeding, 2016, 36: 66
73 Qi R, Gao Y, Tian W, et al. Thiol peroxidase CaTPX1 of pepper enhances resistance against *Phytophthora capsici* by stabilizing CaCDC48. HORTIC ADV, 2025, 3: 32–43
74 Zhang X, Wang X X, Zou C L, et al. Preliminary mapping of phytophthora blight resistance genes in pepper (in Chinese). J Northeast Agricul Univ, 2021, 52: 20–25 [张曦, 王秀雪, 邹春蕾. 辣椒抗疫病基因初步定位. 东北农业大学学报, 2021, 52: 20–25]
75 Kwon J S, Lee J, Shilpha J, et al. The landscape of sequence variations between resistant and susceptible hot peppers to predict functional candidate genes against bacterial wilt disease. BMC Plant Biol, 2024, 24: 1036
76 Lee S, Chakma N, Joung S, et al. QTL mapping for resistance to bacterial wilt caused by two isolates of *Ralstonia solanacearum* in chili pepper (*Capsicum annuum* L.). Plants, 2022, 11: 1551
77 Li N, Yin Y, Wang F, et al. 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, 2018, 68: 233–241
78 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*). Theoret Appl Genetics, 2016, 130: 41–52
79 Yang H B, Liu W Y, Kang W H, et al. Development of SNP markers linked to the L locus in *Capsicum* spp. by a comparative genetic analysis. Mol Breeding, 2009, 24: 433–446
80 Ruffel S, Dussault M, Palloix A, et al. A natural recessive resistance gene against potato virus Y in pepper corresponds to the eukaryotic initiation factor 4E (eIF4E). Plant J, 2002, 32: 1067–1075
81 Kyle M M, Palloix A. Proposed revision of nomenclature for potyvirus resistance genes in Capsicum. Euphytica, 1997, 97: 183–188
82 Devran Z, Kahveci E, Özkaynak E, et al. Development of molecular markers tightly linked to *Pvr4* gene in pepper using next-generation sequencing. Mol Breeding, 2015, 35: 101–109
83 Tran P T, Choi H, Choi D, et al. Molecular characterization of *Pvr9* that confers a hypersensitive response to *Pepper mottle virus* (a potyvirus) in *Nicotiana benthamiana*. Virology, 2015, 481: 113–123
84 Zitter T A. Inheritance of tolerance to a pepper virus in Florida. Phytopathology, 1973, 63: 1211
85 Murphy J F, Blauth J R, Livingstone K D, et al. Genetic mapping of the *pvr1* locus in *Capsicum* spp. and evidence that distinct potyvirus resistance loci control responses that differ at the whole plant and cellular levels. Mol Plant Microbe Interact, 1998, 11: 943–951
86 Parrella G, Ruffel S, Moretti A, et al. Recessive resistance genes against potyviruses are localized in colinear genomic regions of the tomato (*Lycopersicon* spp.) and pepper (*Capsicum* spp.) genomes. Theor Appl Genet, 2002, 105: 855–861
87 Caranta C, Lefebvre V, Palloix A. Polygenic resistance of pepper to potyviruses consists of a combination of isolate-specific and broad-spectrum quantitative trait loci. Mol Plant Microbe Interact, 1997, 10: 872–878
88 Lee J H, Kim J M, Kwon J K, et al. Fine mapping of the *Chilli veinal mottle virus* resistance 4 (*cvr4*) gene in pepper (*Capsicum annuum* L.). Theor Appl Genet, 2025, 138: 19
89 Wu X, Zhang X, Wang H, et al. Structure-function analyses of coiled-coil immune receptors define a hydrophobic module for improving plant virus resistance. J Exp Bot, 2023, 74: 1372–1388
90 Djian-Caporalino C, Pijarowski L, Fazari A, et al. High-resolution genetic mapping of the pepper (*Capsicum annuum* L.) resistance loci *Me3* and *Me4* conferring heat-stable resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). Theor Appl Genet, 2001, 103: 592–600
91 Wang X, Fazari A, Cao Y, et al. Fine mapping of the root-knot nematode resistance gene *Me1* in pepper (*Capsicum annuum* L.) and development of markers tightly linked to *Me1*. Mol Breeding, 2018, 38: 39
92 Liu Y, Cao H, Ling J, et al. Molecular cloning and functional analysis of the pepper resistance gene *Me3* to root-knot nematode. Horticultural Plant J, 2023, 9: 133–144
93 Fazari A, Palloix A, Wang L, et al. The root-knot nematode resistance *N*-gene co-localizes in the *Me*-genes cluster on the pepper (*Capsicum annuum* L.) P9 chromosome. Plant Breeding, 2012, 131: 665–673
94 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*). Front Plant Sci, 2019, 10: 886
95 Zhang W, Fang Y, Shen H L. Mapping of a southern root-knot nematode resistance gene in pepper and marker-assisted selection (in Chinese). J China Agricult Univ, 2012, 17: 102–107 [张维, 方源, 沈火林. 辣椒抗南方根结线虫基因的定位及标记辅助选择. 中国农业大学学报, 2012, 17: 102–107]
96 Hu H R, Du L, Zhang R H, et al. Research progress in the adaptation of hot pepper (*Capsicum annuum* L.) to abiotic stress (in Chinese). Biotechnol Bull, 2022, 38: 58–72 [胡华冉, 杜磊, 张芮豪, 等. 辣椒适应非生物胁迫的研究进展. 生物技术通报, 2022, 38: 58–72]
97 Scharf K D, Berberich T, Ebersberger I, et al. The plant heat stress transcription factor (Hsf) family: structure, function and evolution. Biochim Biophys Acta (BBA)-Gene Regulatory Mech, 2012, 1819: 104–119
98 Huang L J, Cheng G X, Khan A, et al. *CaHSP16.4*, a small heat shock protein gene in pepper, is involved in heat and drought tolerance.

Protoplasma, 2019, 256: 39–51
99 Feng X H, Zhang H X, Ali M, et al. A small heat shock protein CaHsp25.9 positively regulates heat, salt, and drought stress tolerance in pepper (*Capsicum annuum* L.). Plant Physiol Biochem, 2019, 142: 151–162
100 Gai W X, Ma X, Li Y, et al. *CaHsfA1d* improves plant thermotolerance via regulating the expression of stress- and antioxidant-related genes. Int J Mol Sci, 2020, 21: 8374
101 Guo M, Liu J H, Ma X, et al. Genome-wide analysis of the Hsp70 family genes in pepper (*Capsicum annuum* L.) and functional identification of CaHsp70-2 involvement in heat stress. Plant Sci, 2016, 252: 246–256
102 Cai W, Yang S, Wu R, et al. Pepper NAC-type transcription factor NAC2c balances the trade-off between growth and defense responses. Plant Physiol, 2021, 186: 2169–2189
103 Yamazaki A, Kitade T, Takezawa A, et al. Identification of a novel quantitative trait locus improving fruit set in chili pepper (*Capsicum annuum*) under high-temperature greenhouse conditions. Sci Horticulturae, 2025, 353: 114471
104 Zhang H, Liu S, Ma J, et al. CaDHN4, a salt and cold stress-responsive dehydrin gene from pepper decreases abscisic acid sensitivity in *Arabidopsis*. Int J Mol Sci, 2019, 21: 26
105 Wang H, Liu Z, Xie J, et al. The *CaALAD* gene from pepper (*Capsicum annuum* L.) confers chilling stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants. Front Plant Sci, 2022, 13: 884990
106 Zhang J, Liang L, Xiao J, et al. Genome-wide identification of polyamine oxidase (PAO) family genes: roles of *CaPAO2* and *CaPAO4* in the cold tolerance of pepper (*Capsicum annuum* L.). Int J Mol Sci, 2022, 23: 9999
107 Yang Y, Guang Y, Wang F, et al. Characterization of *phytochrome-interacting factor* genes in pepper and functional analysis of *CaPIF8* in cold and salt stress. Front Plant Sci, 2021, 12: 746517
108 Wang Z, Zhang Y, Hu H, et al. CabHLH79 acts upstream of *CaNAC035* to regulate cold stress in pepper. Int J Mol Sci, 2022, 23: 2537
109 Kim M, Jeong S, Lim C W, et al. Mitogen-activated protein kinase CaDIMK1 functions as a positive regulator of drought stress response and abscisic acid signaling in *Capsicum annuum*. Front Plant Sci, 2021, 12: 646707
110 Jeong S, Lim C W, Lee S C. The pepper MAP kinase CaAIMK1 positively regulates ABA and drought stress responses. Front Plant Sci, 2020, 11: 720
111 Ma X, Li Y, Gai W X, et al. The *CaCIPK3* gene positively regulates drought tolerance in pepper. Hortic Res, 2021, 8: 216
112 Joo H, Lim C W, Lee S C. A pepper RING-type E3 ligase, CaASRF1, plays a positive role in drought tolerance via modulation of CaAIBZ1 stability. Plant J, 2019, 98: 5–18
113 Baek W, Lim C W, Lee S C, et al. Pepper E3 ligase CaAIRE1 promotes ABA sensitivity and drought tolerance by degradation of protein phosphatase CaAITP1. J Exp Bot, 2021, 72: 4520–4534
114 Lim C W, Baek W, Lee S C. Roles of pepper bZIP protein CaDILZ1 and its interacting partner RING-type E3 ligase CaDSR1 in modulation of drought tolerance. Plant J, 2018, 96: 452–467
115 Hong E, Lim C W, Han S W, et al. Functional analysis of the pepper ethylene-responsive transcription factor, CaAIEF1, in enhanced ABA sensitivity and drought tolerance. Front Plant Sci, 2017, 8: 1407
116 Lim J, Lim C W, Lee S C. The pepper late embryogenesis abundant protein, CaDIL1, positively regulates drought tolerance and ABA signaling. Front Plant Sci, 2018, 9: 1301
117 Lim J, Lim C W, Lee S C. Functional analysis of pepper F-box protein CaDIF1 and its interacting partner CaDIS1: modulation of ABA signaling and drought stress response. Front Plant Sci, 2019, 10: 1365
118 Lee S C, Choi H W, Hwang I S, et al. Functional roles of the pepper pathogen-induced bZIP transcription factor, CAbZIP1, in enhanced resistance to pathogen infection and environmental stresses. Planta, 2006, 224: 1209–1225
119 Lee S J, Lee M Y, Yi S Y, et al. PPI1: a novel pathogen-induced basic region-leucine zipper (bZIP) transcription factor from pepper. Mol Plant Microbe Interact, 2002, 15: 540–548
120 Bulle M, Venkatapuram A K, Abbagani S, et al. CRISPR/Cas9 based genome editing of phytoene desaturase (*PDS*) gene in Chilli pepper (*Capsicum annuum* L.). J Genet Eng Biotechnol, 2024, 22: 100380
121 Tang Y, Shen X, Deng X, et al. Establishment of an efficient *Agrobacterium*-mediated transformation system for Chilli pepper and its application in genome editing. Plant Biotechnol J, 2025, 23: 4752–4754
122 Wang Z Y, Liu Y, Hu B W, et al. Construction of a high-efficiency genetic transformation system in pepper leveraging RUBY and CaREF1 (in Chinese). Acta Horticult Sin, 2025, 52: 1093–1104 [王中一, 刘熠, 胡博文, 等. 基于RUBY及CaREF1的辣椒高效遗传转化体系构建. 园艺学报, 2025, 52: 1093–1104]
123 Zhao C, Lou H, Liu Q, et al. Efficient and transformation-free genome editing in pepper enabled by RNA virus-mediated delivery of CRISPR/Cas9. J Integr Plant Biol, 2024, 66: 2079–2082
124 Kang B, Lee S, Ko D, et al. Virus-induced systemic and heritable gene editing in pepper (*Capsicum annuum* L.). Plant J, 2025, 122: e70257

125 Zou X X, Yang S, Zhu F, et al. Progress and trends in development of pepper industry: high quality, good taste of fresh pepper (in Chinese). Acta Horticult Sin, 2024, 51: 27–38 [邹学校, 杨莎, 朱凡, 等. 中国高口感品质鲜食辣椒产业发展与未来趋势. 园艺学报, 2024, 51: 27–38]

126 Zou X X, Zhu F. The path of pepper introduction into China and its spreading route in China (in Chinese). J Hunan Agricult Univ (Natl Sci), 2020, 46: 629–640 [邹学校, 朱凡. 辣椒传入中国的途径与传播路径. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2020, 46: 629–640]

127 Lan Y. On the reasons and distribution of pungent flavour in Chinese food and drink (in Chinese). Human Geogr, 2001, (5): 84–88 [蓝勇. 中国饮食辛辣口味的地理分布及其成因研究. 人文地理, 2001, (5): 84–88]

128 Zou X X, Yang S, Dai X Z, et al. The rapid development of China's chili pepper industry over the past 40 years (in Chinese). Acta Horticult Sin, 2025, 52: 247–258 [邹学校, 杨莎, 戴雄泽, 等. 中国辣椒产业快速发展40年回顾与展望. 园艺学报, 2025, 52: 247–258]

129 Zou X X, Li G C, Tuo L, et al. Advantages and strategies for the high-quality development of the pepper industry in southern Xinjiang (in Chinese). Acta Horticult Sin, 2026, 53: 303–312 [邹学校, 李国琛, 庹炼, 等. 南疆辣椒产业高质量发展优势与对策. 园艺学报, 2026, 53: 303–312]

Summary for “辣椒分子育种与产业发展”

Molecular breeding and industrial development of chili pepper

Xuexiao Zou[1,2*], Guochen Li[1], Feng Liu[1,2], Sha Yang[1,2] & Fang Yuan[1]

[1] *Engineering Research Center of Education Ministry for Germplasm Innovation and Breeding New Varieties of Horticultural Crops, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China*
[2] *Yuelushan Laboratory, Changsha 410128, China*
* Corresponding author, E-mail: zouxuexiao428@163.com

Capsicum (pepper), native to Central and South America, has been cultivated for more than 6000 years and is now the third most important vegetable crop worldwide and the most widely grown vegetable in China. This review summarizes recent advances in pepper molecular breeding from seven key perspectives and provides an overview of the current status and future prospects of the pepper industry at both global and Chinese scales.

Substantial progress has been made in pepper molecular breeding, spanning population evolution, multi-omics analysis, and the genetic dissection of complex traits. Genomic resources have evolved from initial draft assemblies to complete, gap-free telomere-to-telomere (T2T) genomes, supported by specialized functional databases. In yield-related research, key quantitative trait loci (QTLs) and genes governing fruit morphology, plant architecture, and orientation—including *CaOFP20*, *CaIQD1*, *CaSLR1*, and *Up*—have been precisely mapped and functionally validated. Investigations into quality traits have further elucidated the biosynthetic pathways of capsanthin and capsaicin, identifying critical regulatory genes such as *CCS*, *MYB31*, *WRKY9*, *CaMYB48*, *CaERF102*, and *CaKR1* as primary determinants of fruit pigmentation and pungency. Furthermore, the cloning of multiple cytoplasmic and nuclear male sterility genes (e.g., *CaPPR6*, *Rf*, *CaMS1*, *CaDYT1*, *CaMS188*) has significantly streamlined hybrid breeding processes. In resistance breeding, major QTLs and candidate genes have been identified for resistance to anthracnose (*AnRGO5*), phytophthora blight (*CaTPX1*), bacterial wilt, viral diseases (*CMV*, *TMV*, *PVY*, *TSWV*), and root-knot nematodes (*Me1*, *Me3*, *Me7*). Key regulators involved in abiotic stress responses have also been characterized, including those for heat (*CaHsfA1d*, *qFS6*), cold (*CaDHN4*, *CabHLH79*), drought (*CaDIMK1*, *CaCIPK3*), and salinity (*CabZIP1*). In addition, breakthroughs in genetic transformation and CRISPR/Cas9 gene-editing technologies have enabled efficient and heritable genome editing in pepper.

From an industrial perspective, the global cultivation area of pepper reached 60.336 million hectares in 2024, with production predominantly concentrated in Asia. China and India rank among the top countries in dry and fresh pepper cultivation. Over the past four decades, China’s pepper industry has expanded rapidly, accompanied by continuous optimization of production distribution. Consumption patterns have shifted from primarily use as a condiment toward milder, vegetable-type peppers, while consumption regions have expanded from Central and Southwest China to nationwide markets. The cultivation area has expanded dramatically—from 4 million to over 32 million mu—making pepper the most widely grown vegetable crop in China and marking its transition from a traditional condiment to a major staple vegetable.

This rapid development can be attributed to the implementation of year-round balanced production systems, large-scale adoption of mildly pungent cultivars, extensive population mobility, and the rapid growth of the processing industry. Overall, molecular breeding is driving the transition of pepper genetic improvement from empirical selection to design-based breeding. Future efforts should focus on developing high-quality, stress-tolerant varieties suitable for mechanized production, while expanding the applications of pepper in emerging fields such as medicine and health.

chili pepper, cultivated species, genome, molecular breeding, industrial development

doi: 10.1360/CSB-2026-0220