

# 辣椒株型调控研究进展

欧阳素影, 王志权, 李青, 许晴, 何欢, 张宏冠, 邹学校, 胡博文

(湖南农业大学园艺学院/园艺作物种质创新与新品种选育教育部工程研究中心/蔬菜生物学湖南省重点实验室, 长沙 410128)

**摘要:** 辣椒(*Capsicum annuum* L.)作物经济价值高、种植广泛,我国大多数辣椒栽培品种株型较高、分枝多、易倒伏,不利于机械化生产,人工生产成本不断上涨。随着农业生产技术水平的提高,劳动力日益紧缺,传统农业向现代机械化农业的转变迫在眉睫。作物理想株型的提出让植物株型调控成为遗传育种中的热点,可为辣椒株型调控机制的解析提供借鉴。本文围绕近年来国内外学者对植物株型调控遗传因素、分子机制、植物激素与株型的生物学关联方面和环境对株型的影响取得的研究成果进行综述,并提出了辣椒理想株型的设想。良好的辣椒株型能提高植株生产能力,便于管理,缓解劳动力紧缺,加速机械化生产进程。目前,关于辣椒株型调控机制的研究报道很少,因此探讨植物株型调控育种机制和遗传基础,有利于为良好株型种质资源的创制和加快新品种选育提供理论支持,为遗传育种奠定基础。

**关键词:** 辣椒;株型;产量;激素;遗传分析

## Research Progress on the Regulation of Chili Plant Morphology

OUYANG Suying, WANG Zhiquan, LI Qing, XU Qing, HE Huan,

ZHANG Hongguan, ZOU Xuexiao, HU Bowen

(College of Horticulture, Hunan Agricultural University/Engineering Research Center for Horticultural Crop Germplasm Creation and New Variety Breeding, Ministry of Education/Key Laboratory for Vegetable Biology of Hunan Province, Changsha 410128)

**Abstract:** Chili (*Capsicum annuum* L.) crops have high economic value and extensive planting, and most of the chili cultivars in China have high plant type, many branches, easy lodging, not conducive to mechanized production, and the cost of artificial production is rising. With the improvement of agricultural production technology and the increasing shortage of labor, the transformation of traditional agriculture to modern mechanized agriculture is imminent. The proposal of ideal plant type makes plant type regulation a hot spot in genetic breeding, which can provide reference for the analysis of the regulation mechanism of chili plant type. This paper reviews the research results of recent domestic and foreign scholars on the genetic factors and molecular mechanisms of plant type regulation, the biological relationship between plant hormones and plant type, and the influence of the environment on plant type, and puts forward the idea of ideal plant type of chili. Good chili plant type can improve plant production capacity, facilitate management, alleviate labor shortage, and accelerate the process of mechanized production. At present, there are few research reports on the regulation mechanism of chili plant type, so exploring the breeding mechanism and genetic basis of plant type regulation is conducive to providing theoretical support for the creation of good plant type germplasm resources and accelerating the selection and breeding of new varieties, and laying the foundation for the genetic breeding.

**Key words:** chili; plant type; yield; hormone; genetic analysis

收稿日期: 2023-02-20 修回日期: 2023-04-06 网络出版日期: 2023-05-11

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230220002>

第一作者研究方向为辣椒株型相关基因研究, E-mail: shuzi414@163.com

通信作者: 胡博文, 研究方向为辣椒分子植物育种, E-mail: hubowen.cap@aliyun.com

基金项目: 湖南省研究生科研创新项目(CX20200655)

Foundation project: Hunan Provincial Innovation Foundation for Postgraduate(CX20200655)

植物株型是重要的性状,在植物的生长发育过程中担任“中枢”功能,根据植物生理器官空间位置的不同分布及特点,株型主要包括株高、分枝数量、分枝角度、始花节位等<sup>[1-2]</sup>,良好的株型能够提高植物的光合效率、提升产量。植物的根系扎根于土壤,其获取养分的主要途径是吸收土壤中的营养以及叶片的光合作用,地上部分良好的株型能够增强植物的生长条件,改善生长环境<sup>[3]</sup>。过度开展型和极度紧凑型的株型均不利于植株的生长发育,过度开展的植株需更大的占地面积,叶片相互遮挡不利于光合作用,极度紧凑型植株被叶片和枝条包裹,其内部通风不当,增加了患病的风险,导致减产<sup>[4]</sup>。植物良好的株型能提升其叶片的光合效率,有利于合理密植,提高作物抗病性,增质提产,传统的精耕细作模式正向机械化生产转型,良好的株型有利于统一的机械化采收,降低生产成本<sup>[5-6]</sup>。

辣椒(*Capsicum annuum* L.)是一年或多年生的草本茄科作物,其株型可以归纳为3种类型,直立型、半直立型、开展型。直立型的辣椒株型较为紧凑,分枝角度小,植株挺拔、株高较高,适合密植;开展型植株叶片大而开散,具有更大的占地面积,受光面积广,但植株下层较为隐蔽不利于通风<sup>[4]</sup>。辣椒株高与其抗倒伏能力息息相关,植物主茎生长达到其生理高度时停止生长,生长素在顶端茎尖合成,花序分生组织替代顶端分生组织的功能,植株从营养生长转化为生殖生长<sup>[7-8]</sup>。植物分枝数量影响植株的整体形态,分枝较多的植株被叶片和枝条包裹,其内部通风不当,叶片遮挡不利于光合作用<sup>[4]</sup>。植株的分枝角度与其株高、株幅、抗倒伏能力密切相关,在辣椒中分枝角度越小,株高越高,辣椒分枝角度过小(小于30°)或过大(大于100°)都会导致植株抗倒伏能力弱,田间种植需要有辅助杆支撑<sup>[9-10]</sup>。始花节位是植株在开花期的第一朵花着生节位,辣椒开花是植株由营养生长期到生殖生长期标志性转折点,与辣椒的采收时间和早期产量有显著相关性<sup>[9]</sup>。株型对植物具有重要影响,辣椒株型调控能提高叶片光合效率和产量,提升机械化生产的效率,便于管理、减少人工成本,对辣椒产业的发展具有重大意义。

## 1 理想株型的设想

作物理想株型模型是1968年由澳大利亚科学家Donald首次提出,他将作物中竞争个体强度最小而果实同化率最大的株型称为理想株型。

Donald<sup>[11]</sup>认为小麦的理想株型为植株低矮、分蘖少、株型挺直、叶片小。在作物驯化过程中,株型朝着适应农业耕作方式的方向改变。早在20世纪60年代日本学者松岛省三提出生产中的高产水稻模型应具备矮秆、叶短、穗多且短的特点<sup>[12]</sup>。高度分枝的大刍草被选为粮食作物后,株型被不断选择,形成了今天顶端优势明显的商业玉米<sup>[13-14]</sup>。番茄等模式植物中与株型调控有关的遗传和分子基础取得的进展,可以为辣椒株型调控机制的解析提供借鉴<sup>[15]</sup>。作物的理想株型能展现良好的植株形态、提高植株生产潜力,而植株形态建成是植物发育特征的重要组成部分,影响农作物的产量。目前对水稻、玉米、番茄等作物的理想模型研究较为深入,而对辣椒的株型研究较少。

辣椒为假二杈分枝株型,具株幅开散且第一分杈离地较远易倒伏、坐果分散且成熟度不一致、不便采集等特点,需要耗费大量人工进行侧枝摘除,且后期果实采收不利于机械化,耗时费力,生产成本高。随着农业生产技术水平的提高,劳动力日益紧缺,传统农业向现代机械化农业的转变迫在眉睫。现阶段辣椒理想株型应向适于机械化和田间密植等方向进行选育,有限分枝能力、分枝夹角尤其第一分枝角度、侧枝数量、果实朝向<sup>[16]</sup>、坐果的集中度、成熟一致性等性状及其调控基因应作为辣椒理想株型分子聚合育种的研究重点。

## 2 环境调控对辣椒株型的影响

温度、光照、水分、营养等因素对植物株型具有重大影响。在高温蒸腾作用下良好的植物株型能让植株经济地利用水分,不会因水分的大量丧失而枯萎,例如在玉米中,直立型叶片的蒸腾速率显著低于平展型叶片,紧凑型植株比平展型植株更适合高温抗旱栽培<sup>[17-18]</sup>。叶片光合作用的同化器官能够将植株的光合效率反应在叶片的生长发育中,良好的光照条件能促进植物的分枝和生长<sup>[19]</sup>。植物分枝减少的主要因素是光信号对植株的影响,例如拟南芥光敏色素B(PHYB, phytochrome B)随红光与远红光比值变化而变化,当红光与远红光比值降低时,抑制植物体内光敏色素的合成从而抑制了植株腋芽的生长<sup>[20]</sup>。当水分供应不足时,干旱胁迫对植物株型产生较大影响,植株抗倒伏能力、株高、分枝数量、分枝高度、开花率等均表现出劣势<sup>[21]</sup>。土壤中的含水量对株型也有一定的影响,当土壤中的含水量过高时,植株株高降低、分枝数量减少、茎秆不

粗壮、落花落果<sup>[22-24]</sup>。植株地下部分在土壤中的结构分布直接影响地上部分植株形态建成和营养分布<sup>[25]</sup>。

辣椒生产中良好的株型受多方面环境条件的影响。幼苗期需要良好的光照条件,如花期遇阴雨天,光照减弱,植株茎秆支撑力弱,开花数减少,影响产量。辣椒喜氮肥,在营养生长期氮肥的合理利用能显著提高植株的体内养分、增加分枝数量,还能提高坐花坐果率<sup>[26]</sup>。研究表明辣椒在无肥条件下株高、株幅、茎粗以及叶片叶绿素含量值(SPAD, soil-plant analysis and development)均表现不理想,当对辣椒植株给予养分时,氮肥对株高、叶片SPAD值的影响最大,其次是氮肥和钾肥<sup>[27-28]</sup>。辣椒种植密度过大易导致植株荫蔽、不通风,易感病,落花落果,需进行人工摘除侧枝,提高植株的透气性、采光性,减少植株病虫害的发生,同时还能集中养分的供应,提高坐果率,提升果实品质。辣椒良好的株型能优化田间管理,减少劳动力,降低生产成本,促进高质优产。

### 3 激素调控对辣椒株型的影响

激素对植物株型具有重要影响,其中生长素(Auxin)、赤霉素(GAs, gibberellin)、油菜素内酯(BR, brassinolide)、独角金内酯(SL, strigolactone)影响较为广泛。在独角金内酯的突变体中,植物株高的降低可能是由于分枝数量增加导致的,植物的茎产生过多分枝会影响植物营养的重新分配从而影响茎的伸长<sup>[29]</sup>。在拟南芥中过量表达*AtCXE15*基因导致植株体内独角金内酯缺乏从而显著增加分枝数目<sup>[30]</sup>。生长素、油菜素内酯和赤霉素能诱导细胞的扩增。生长素在植株茎秆顶端合成,作为体内激素长距离运输信号抑制分枝,因此将茎秆顶端切除可以促进分枝消除植株的顶端优势<sup>[7,31]</sup>。生长素在燕麦的胚芽鞘中能诱导其伸长和向光性弯曲,促进向性反应<sup>[32]</sup>。生长素能调控植物赤霉素和油菜素内酯的生物合成,但其促进植物细胞扩增和伸长生长的机制还尚未得知<sup>[33-34]</sup>。油菜素内酯属于甾醇激素的一种,是植株生长发育必须的激素之一,油菜素内酯影响细胞的伸长、分裂和分化,对植株的株高有较大影响<sup>[35-36]</sup>。油菜素内酯对植株的影响分为两种模式,油菜素内酯敏感型和油菜素内酯合成缺陷型<sup>[37-38]</sup>,油菜素内酯敏感型主要由BR合成途径中相关基因的突变引起<sup>[39]</sup>,油菜素内酯合成缺陷型的植株表现为植株矮小、叶片卷曲深绿、器官发

育和生长受损<sup>[40]</sup>。赤霉素能对植株的生长进行调节,促进细胞分裂和伸长、种子萌发、茎的伸长<sup>[41-42]</sup>。当缺少赤霉素时植株表现为显著矮化、叶片深绿、发育不良<sup>[43]</sup>。

赤霉素和油菜素内酯两种激素对辣椒株型的影响较大。辣椒中的油菜素内酯不敏感矮秆突变体E29,其基因的突变导致油菜素内酯合成中的核心基因*CaDWF4*和*CaROT3*不能正确转录,且*CaBR11*基因中由于碱基C突变成T,降低了催化酶的活性,表现出矮化表型<sup>[44]</sup>。外源喷施赤霉素有利于辣椒种子的萌发,促进成苗,在结果期给予激素有利于保花保果,提高产量<sup>[45]</sup>。辣椒果实的成熟需要在呼吸作用中不断消耗自身养分,外源赤霉素能给辣椒表面提供一层保护膜,减少表皮与外界氧气的接触,从而抑制其呼吸代谢,保持体内的营养成分和水分,有利于自身的营养生长和发育,提高果实品质<sup>[46]</sup>。赤霉素和油菜素内酯两种激素之间的生物合成信号和信息传递途径与植物的株型调控有着密不可分的关系,它们共同促进植物的生长<sup>[7,47]</sup>。辣椒中的独角金内酯能缓解低温对植株生长的抑制,提高耐受性,减少叶片组织和膜系统的损伤,还能缓解叶片净光合速率和光合色素的下降<sup>[48]</sup>。生长素通过调控*Aux/IAA*基因的编码水平进而诱导其信号网络中的一系列基因快速表达,*Aux/IAA*基因家族在番茄、黄瓜、甘蓝、高粱等作物中被挖掘并鉴定,但目前有关辣椒的详细研究却很少报道<sup>[49]</sup>,应加大对植物激素与辣椒株型调控机制的研究。

### 4 遗传调控对辣椒株型的影响

影响株型的遗传机制复杂,20世纪60年代“绿色革命”中小麦矮秆基因的利用,小麦的倒伏和不耐水肥问题得到解决,产量显著提高<sup>[50]</sup>,为全球粮食产量的大幅度增长带来契机<sup>[51]</sup>。*IPAI*是调控水稻理想株型的核心基因,分子标记辅助育种将*ipal-1D*等位基因导入籼稻和粳稻中,减少了水稻分蘖数,增加了单穗籽粒数,在生产中提高种植密度、提升产量,且更适于机械化栽培<sup>[52-53]</sup>。*ACI*基因可导致水稻的致密株型,已运用于高纬度地区的水稻密植生产中<sup>[54]</sup>。玉米*TBI*基因的高表达抑制了分枝<sup>[55-56]</sup>,*TBI*基因是*TPC*基因家族的转录因子,与水稻*OsTBI*同源,在番茄和拟南芥中被称为*BRC1*(*BRANCHED1*),它们都在腋芽中特异表达,调控植物的分枝<sup>[57-59]</sup>。分子育种是选育适宜机械化生产理想株型的必要手段,而关于辣椒株型调控机制的研



究报道较少,水稻、番茄等作物中的株型育种策略可以作为借鉴,对辣椒株型调控有重要意义。探究辣椒株型调控机制能够起到改良品种株型的作用<sup>[60-61]</sup>,为后代遗传育种奠定基础。

通过 VIGS (Virus induced gene silencing) 技术,辣椒 *CaBR11* 基因沉默后的植株株高降低、发育速度变缓<sup>[62]</sup>。辣椒 *CaJOINTLESS* (*CaJ*) 基因在番茄中与 *JOINTLESS* (*J*) 基因同源,都起到促进开花的作用,*CaJOINTLESS* (*CaJ*) 基因还能抑制辣椒茎分生组织营养生长,从而抑制茎的伸长降低株高<sup>[63]</sup>。辣椒 *CaBL* 基因已被报道在植株发育初期能调控腋生分生组织,促进其分枝<sup>[64-65]</sup>,与拟南芥 *RAX* 基因和番茄 *BLIND* 同源,都具有植物发育早期调控腋生分生组织的功能<sup>[65]</sup>。辣椒 *FALSIFLORA* (*FA*) 基因调控的突变体能使开花提前,缩短合轴单元的节间,辣椒的株型变得更加矮小紧凑<sup>[66]</sup>。

目前学者们对辣椒株型性状的研究还不全面,已有的研究主要聚焦株高、株幅等性状,其控制基因尚不明确,大部分停留在 QTL 定位水平。分枝角度、茎秆支撑力等辣椒株型核心性状的基础研究仍是空白,辣椒株型性状遗传规律的探究还需要研究者的努力<sup>[67-70]</sup>。Maor (*C. annuum*) 和 Perennial (*C. annuum*) 是早期用来对辣椒株型性状 QTL 进行研究的材料,利用其构建的 F<sub>3</sub> 群体 180 个单株进行作图,从中获得 55 个与辣椒株高性状相关的 QTL<sup>[71]</sup>。周坤华等<sup>[72]</sup>利用父本灌木辣椒 (*C. frutescens*) 和母本一年生辣椒 (*C. annuum*) 构建了 F<sub>2</sub> 180 株作图群体,并从中鉴定到两个调控株高性状的 QTL 和 3 个调控

叶长的 QTL,分别解释 6.41%~19.08% 和 6.21%~11.24% 的表型变异。Han 等<sup>[73]</sup>构建出总长 1372 cM 的高密度整合图谱,发现的 86 个 QTL 分别控制 17 个园艺性状,其中 32 个 QTL 为控制 13 个主要园艺性状的主效位点;对 383 份辣椒品种进行重测序和基因组研究,其中一年生辣椒 (*C. annuum* L.)、下垂辣椒 (*C. baccatum* L.)、中国辣椒 (*C. chinense* Jacq.) 和灌木辣椒 (*C. frutescens* L.) 不同种间的基因具有较大差异,共享的核心基因占比 55.7%。段蒙蒙等<sup>[74]</sup>运用两个不同品种的一年生辣椒构建了包含 128 个单株的重组自交系作图群体,鉴定到 3 个调控株高的 QTL、两个调控株幅的 QTL 及 3 个调控侧枝长度的 QTL,贡献率分别为 14.7%~22.2%、10.4%~15%、9%~14.1%。Yarnes 等<sup>[75]</sup>用辣椒品种 2814-6 (*Capsicum frutescens* acc.) 和 NuMexRNAKY (*C. annuum* var.) 杂交获得的 92 个重组自交系,共鉴定了 38 个性状的 96 个 QTL,其中有两个与辣椒株高有关的 QTL (P5、P11)。Mimura 等<sup>[76]</sup>通过钟型辣椒品种 California Wonder 和马来西亚小果品种 LS2341 杂交的双单倍体种群对辣椒生长性状相关位点进行定位,发现 6 个调控主茎高和侧枝数的 QTL,分别为 P3、LG8、P12、P2 b、P3、LG8。Barchi 等<sup>[77]</sup>通过大果甜椒品种 Yolo Wonder 和小果甜椒品种 Criollo de Morelos 334 杂交构建的 297 个重组自交系大种群发现 5 个调控主茎高的 QTL (Ax12.1、Ax16.1 IM、Ax19.1、Ax1LG24.1 IM、Ax1LG47.1) 和 3 个调控节间长度的 QTL (nl1.1、In12.1、In1LG28.1 IM)(表 1)。

表 1 辣椒株型调控相关 QTL

Table 1 QTLs related to plant type regulation in pepper

性状 Traits	QTL	贡献率 (%) Contribution	位置 (cM) Position	染色体 Chromosome	参考文献 References
株高 Stem length	ph2.1				[71]
	ph3.1				
	ph4.1				
	ph6.1				[72]
	ph8.1				
	PH6.1	9.42	62.7		
	PH13.1	8.72	68.6		[73]
	PH14.1	10.39	24.6		
	PH6.2	13.56	1		
	PH7.1	13.56	49.1		
	PH-2	9.2~10.0	92.7~100.9	2	
	PH-4	8.3~10.4	96.2~102.3	4	
PH-6	7.8~12.8	63.2~80.2	6		

表 1 ( 续 )

性状 Traits	QTL	贡献率(%) Contribution	位置(cM) Position	染色体 Chromosome	参考文献 References
株高 Stem length	sl2.1	14.7	41		[74]
	sl9.1	14.6	18		
	sl6.1	22.2	20		
	P5				[75]
	P11				
株幅 Plant elongation	PW-2	3.0~4.4	34.5~44.9	2	[73]
	PW-5	3.5~6.0	33.3~41.2	5	
	pe1.1	15	17		[74]
	pe6.1	10.4	29		
主茎高 Main stem length	PAL3.1	17.83	18.1		[72]
	PAL14.1	19.08	24.4		
	MSL-7	2.6~4.0	47.2~51.5	7	[73]
	MSL-8.1	3.3~4.5	84.2~94.9	8	
	MSL-8.2	2.6~3.0	111.1~133.2	8	
	MSL-10	5.9~7.5	58.4~62.6	10	
	MSL-11	2.8~3.0	76.9~82.7	11	
	MSL-12	2.6~3.0	57.8~63.0	12	
	P3		68.3		[76]
	LG8		90.8		
	P12		1.2		
	Axl2.1				[77]
	Axl6.1 IM				
	Axl9.1				
	AxlLG24.1 IM				
AxlLG47.1					
侧枝长度 Lateral bud	lb4.1	14.1	12		[74]
	lb11.1	14.1	37		
	lb11.2	9	47		
侧枝数 Lateral branch number	LBN-2.1	0.9~1.9	91.4~98.3		[73]
	LBN-2.2	0.7~1.4	99.7~104.5		
	P2 b		34.8		[76]
	P3		120.7		
	LG8		63.8		
节间长度 Internode length	INL-1	0.8~0.9	28.8~32.9	1	[73]
	INL-2	0.8~1.0	82.3~90.8	2	
	INL-6.1	0.7~0.8	0.0~4.9	6	
	INL-6.2	0.7~0.8	25.8~37.2	6	
	INL-10	0.7~0.8	0.6~22.5	10	
	nl1.1				[77]
	Inl2.1				
InlLG28.1 IM					

## 5 展望

辣椒的株型调控研究影响重大,在遗传育种中起到重要作用。根据国内外关于株型调控的研究现状,本研究认为可以在以下方面继续突破。

(1)辣椒生产从传统的精耕细作向机械化生产的转变迫在眉睫。辣椒的生产和管理需要大量劳动力,成本与产量不成正比,因此降低辣椒生产成本、提升种植效益,培育新一代适应机械化生产的理想株型辣椒具有重要意义。将辣椒的生产与最佳生产环境结合进行研究,因地制宜总结出适应不同辣椒品种的生产环境因素,促进具有统一机械化、规模化的生产工作。

(2)辣椒株型调控的分子领域研究是未来的机遇与挑战。根据前人的研究,许多调控辣椒株型农艺性状的QTL位点和基因已被报道,研究辣椒生长发育中的基因功能和调控机制是重要目标。在传统的育种工作中需要进行杂交育种,年限较长,运用分子标记辅助育种和CRISPR-Cas9基因编辑等技术,能将作物的特定性状运用到育种生产中,加速作物的育种进程、推动产业多样性的发展,为分子育种提供重大支撑。

(3)作物种质资源研究是育种中的重点。目前关于株型调控的育种研究主要集中在水稻、玉米等禾本科植物中,园艺植物的研究起步较晚。我国已成为世界第一大辣椒生产国与消费国,辣椒育种处于世界领先水平,保存了丰富的种质资源,因此加强辣椒品种资源的研究,对加速理想株型育种的进程具有重要意义。辣椒的有限分枝能力、分枝夹角尤其第一分枝角度、侧枝数量、果实朝向、茎秆粗壮等性状及其调控基因应作为辣椒理想株型分子聚合育种的研究重点。

### 参考文献

- [1] 陈温福,徐正进,张步龙.水稻理想株型的研究.沈阳农业大学学报,1989(4):417-420  
Chen W F, Xu Z J, Zhang B L. Study of ideal plant type of rice. Journal of Shenyang Agricultural University, 1989(4):417-420
- [2] 刘夏冬.辣椒株型相关性状的遗传分析与QTL定位.广州:华南农业大学,2018  
Liu X D. Genetic analysis and QTL mapping of plant type related characters in pepper (*Capsicum annuum* L.). Guangzhou: South China Agricultural University, 2018
- [3] 梁彦,王永红.水稻株型功能基因及其在育种上的应用.生命科学,2016,28(10):1156-1167  
Liang Y, Wang Y H. The genes controlling rice architecture and its application in breeding. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2016, 28(10): 1156-1167
- [4] 王永成,王丽萍,邹春蕾.不同株型辣椒性状和生理特性的比较.辽宁农业科学,2011(2):31-34  
Wang Y C, Wang L P, Zou C L. The compare of geometric characters and physiological properties in different plant type fresh pepper. Liaoning Agricultural Sciences, 2011(2): 31-34
- [5] 邹学校,马艳青,戴雄泽,李雪峰,杨莎.辣椒在中国的传播与产业发展.园艺学报,2020,47(9):1715-1726  
Zou X X, Ma Y Q, Dai X Z, Li X F, Yang S. Spread and industry development of pepper in China. Acta Horticulturae Sinica, 2020, 47(9): 1715-1726
- [6] 王立浩,张宝玺,张正海,曹亚从,于海龙,冯锡刚.辣椒遗传育种研究进展.园艺学报,2020,47(9):1727-1740  
Wang L H, Zhang B X, Zhang Z H, Cao Y C, Yu H L, Feng X G. Research progress in genetics and breeding of *Capsicum*. Acta Horticulturae Sinica, 2020, 47(9): 1727-1740
- [7] Thimann K V, Skoog F. Studies on the growth hormone of plants: III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1933, 19(7): 714-716
- [8] Shen J J, Zhang Y Q, Ge D F, Wang Z Y, Song W Y, Gu R, Che G, Cheng Z H, Liu R, Zhang X L. CsBRC1 inhibits axillary bud outgrowth by directly repressing the auxin efflux carrier CsPIN3 in cucumber. PNAS Latest Articles, 2019, 116(34): 17105-17114
- [9] 姜金玲.辣椒遗传图谱的构建和株型、果实相关性状QTL定位.荆州:长江大学,2022  
Jiang J L. Construction of genetic map and QTL mapping of plant type and fruit related traits in pepper. Jingzhou: Yangtze University, 2022
- [10] 彭泽,胡明文,白立伟,朱文超,廖芳芳.不同辣椒品种的农艺性状与品质指标综合评价.北方园艺,2023(1):1-10  
Peng Z, Hu M W, Bai L W, Zhu W C, Liao F F. Comprehensive evaluation of agronomic characters and quality indexes of different pepper varieties. Northern Horticulture, 2023(1): 1-10
- [11] Donald C M. The breeding of crop ideotypes. Euphytica, 1968, 17(3): 385-403
- [12] 徐正进,陈温福,张龙步,杨守仁.水稻直立穗性状评价与利用研究进展.沈阳农业大学学报,1995(4):335-341  
Xu Z J, Chen W F, Zhang B L, Yang S R. Advanced in estimation and utilization of rice erect panicle. Journal of Shenyang Agricultural University, 1995(4): 335-341
- [13] Yang N, Xu X W, Wang R R, Peng W L. Contributions of *Zea mays* subspecies *mexicana* haplotypes to modern maize. Nature Communications, 2017, 8(1): 1874
- [14] Wang B B, Lin Z C, Li X, Zhao Y P, Zhao B B, Wu G X, Ma X J, Wang H, Xie Y R, Li Q Q, Song G S, Kong D X, Zheng Z J, Wei H B, Shen R G, Wu H, Chen C X, Meng Z D, Wang T Y, Li Y, Li X H, Chen Y H, Lai G S, Hufford M B, Ross-Ibarra J, He H, Wang H Y. Genome-wide selection and genetic improvement during modern maize breeding. Nature Genetics,

- 2020, 52(6):565-571
- [15] Chen R, Deng Y, Ding Y, Guo J, Qiu J, Wang B, Wang C, Xie Y, Zhang Z, Chen J. Rice functional genomics: Decades' efforts and roads ahead. *Science China Life Sciences*, 2022, 65(1): 33-92
- [16] Cao Y C, Zhang K, Yu H L, Chen S M, Xu D H, Zhao H, Zhang Z H, Yang Y Q, Gu X Z, Liu X Y, Wang H P, Jing Y X, Mei Y J, Wang X, Lefebvre V, Zhang W L, Jin Y, An D L, Wang R S, Bosland P, Li X X, Paran I, Zhang B X, Giuliano G, Wang L H, Cheng F. Pepper variome reveals the history and key loci associated with fruit domestication and diversification. *Molecular Plant*, 2022, 15(11): 1744-1758
- [17] 徐庆章, 牛玉贞, 王庆成, 黄舜阶. 玉米株型在高产育种中的作用. *山东农业科学*, 1993, 3(2): 7-8  
Xu Q Z, Niu Y Z, Wang Q C, Huang S J. The role of maize plant type in high-yield breeding. *Shandong Agricultural Sciences*, 1993, 3(2): 7-8
- [18] 周希萌, 付春, 马长乐, 王兴军, 赵传志. 作物分枝的分子调控研究进展. *生物技术通报*, 2021, 37(3): 107-114  
Zhou X M, Fu C, Ma C L, Wang X J, Zhao C Z. Research progress of molecular regulation of branching of crops. *Biotechnology Bulletin*, 2021, 37(3): 107-114
- [19] 王锄非, 陈金湘. 光照强度对油菜器官建成及产量形成的影响. *湖南农学院学报*, 1987, 32(S1): 29-35  
Wang C F, Chen J X. The effect of light intensity on plant development and yields of rape. *Journal of Agricultural College*, 1987, 32(S1): 29-35
- [20] Xie C, Zhang G, An L, Chen X Y, Fang R X. Phytochrome-interacting factor-like protein OsPIL15 integrates light and gravitropism to regulate tiller angle in rice. *Planta*, 2019, 250(1): 105-114
- [21] 熊洁, 邹晓芬, 邹小云, 陈伦林, 李书宇, 丁戈, 宋来强. 耐旱性油菜品种的筛选及干旱胁迫对油菜生理特性的影响//中国作物学会. 2014年全国青年作物栽培与生理学术研讨会论文集. 扬州: 中国作物学会, 2014: 93  
Xiong J, Zou X F, Zou X Y, Chen L L, Li S Y, Ding G, Song L Q. Screening of drought-tolerant rapeseed cultivars and effects of drought stress on physiological characteristics of rapeseed// The Crop Science Society of China. Proceedings of the 2014 National Youth Symposium on Crop Cultivation and Physiology. Yangzhou: The Crop Science Society of China, 2014: 93
- [22] 陈洁. 甘蓝型油菜对湿害胁迫的适应机理研究. 重庆: 西南大学, 2007  
Chen J. Response mechanism of different waterlogging tolerance in rapeseed (*Brassica napus* L.). Chongqing: Southwest University, 2007
- [23] 罗京, 李盼, 张瑞茂, 李超. 油菜 (*Brassica napus* L.) 矮化研究进展. *分子植物育种*, 2021, 19(2): 597-603  
Luo J, Li P, Zhang R M, Li C. The research progress on dwarfing trait of *Brassica napus* L.. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(2): 597-603
- [24] 张伟欣, 吴茜, 孙传亮, 李红, 张玲玲, 岳延滨, 梁万杰, 宣守丽, 曹静, 张美娜, 尹迎军, 韩旭杰, 潘月, 吴菲, 丁昊迪, 葛道阔, 曹宏鑫, 张文宇. 油菜株型模拟研究进展. *江苏农业学报*, 2022, 38(2): 549-557  
Zhang W X, Wu Q, Sun C L, Li H, Zhang L L, Yue Y B, Liang W J, Xuan S L, Cao J, Zhang M N, Yin Y J, Han X J, Pan Y, Wu F, Ding H D, Ge D K, Cao H X, Zhang W Y. Research progress on plant types simulation of rapeseed. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2022, 38(2): 549-557
- [25] Kamh M, Wiesler F, Ula A, Horst W. Root growth and N-uptake activity of oilseed rape (*Brassica napus* L.) cultivars differing in nitrogen efficiency. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2005, 168(1): 130-137
- [26] 李海峰, 张春梅, 刘志刚, 郭红梅, 努尔孜叶古丽·马合木提, 胡西单·买买提. 氮肥用量对设施辣椒产量和经济效益及氮肥利用率的影响. *新疆农业科学*, 2019, 56(8): 1502-1509  
Li H F, Zhang C M, Liu Z G, Guo H M, Mahemuti N, Maimaiti H. Effects of nitrogen fertilizer application rate on yield, economic benefit and nitrogen use efficiency of greenhouse pepper (*Capsicum annuum* L.). *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2019, 56(8): 1502-1509
- [27] 聂金, 谭芷, 王军伟, 戴雄泽, 黄科. 氮磷钾配施对辣椒产量、品质的影响. *中国瓜菜*, 2021, 34(10): 80-87  
Nie J, Tan Z, Wang J W, Dai X Z, Huang K. Effects of combined application of N, P and K on yield and quality of pepper. *Chinese Melon Vegetables*, 2021, 34(10): 80-87
- [28] 黄科, 刘明月, 吴秋云, 温庆放. 氮磷钾施用量与辣椒产量的相关性研究. *江西农业大学学报*, 2002, 12(6): 772-776  
Huang K, Liu M Y, Wu Q Y, Wen Q F. A study on the correlation between combined application of N P K and the yield of hot pepper. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2002, 12(6): 772-776
- [29] Wang B, Smith S M, Li J Y. Genetic regulation of shoot architecture. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69(1): 437-468
- [30] Xu E, Chai L, Zhang S, Yu R, Zhang X, Xu C, Hu Y. Catabolism of strigolactones by a carboxylesterase. *Nature Plants*, 2021, 7(11): 1-10
- [31] Seale M, Bennett T, Leyser O. *BRC1* expression regulates bud activation potential but is not necessary or sufficient for bud growth inhibition in *Arabidopsis*. *Development*, 2017, 144(9): 1661-1673
- [32] Shen J J, Zhang Y Q, Ge D F, Wang Z Y, Song W Y, Gu R, Che G, Cheng Z H, Liu R, Zhang X L. CsBRC1 inhibits axillary bud outgrowth by directly repressing the auxin efflux carrier *CsPIN3* in cucumber. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2019, 116(34): 17105-17114
- [33] Darwin C. The power of movement in plants. London: John Murray, 1880
- [34] Schenck D, Christian M, Jones A, Luthen H. Rapid auxin-induced cell expansion and gene expression: A four-decade-old question revisited. *Plant Physiology*, 2010, 29(71): 379-402



- [35] Weijers D, Wagner D. Transcriptional responses to the auxin hormone. *Annual Review of Plant Biology*, 2016, 67 (1) : 539-574
- [36] Mitchell J W, Mandava N, Worley J F, Plimmer J R, Smith M V. Brassins—a new family of plant hormones from rape pollen. *Nature*, 1970, 225(5237) : 1065-1066
- [37] Divi U K, Krishna P. Brassinosteroid: A biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance. *New Biotechnology*, 2009, 26(3-4) : 131-136
- [38] 王东磊, 王志权, 李青, 欧阳素影, 杨博智, 张志硕, 刘峰, 胡博文, 邹学校. 油菜素类固醇相关基因调控植株矮化研究进展. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(4) : 921-929  
Wang D L, Wang Z Q, Li Q, Ouyang S Y, Yang B Z, Zhang Z S, Liu F, Hu B W, Zou X X. Research progress of brassinosteroid-related genes regulating plant dwarfing. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(4) : 921-929
- [39] Schröder F, Liso J, Obata T, Erban A, Maximova E, Giavalisco P, Kopka J, Fernie A R, Willmitzer L, Mussig C. Consequences of induced brassinosteroid deficiency in *Arabidopsis* leaves. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1) : 309
- [40] Ramamoorthy R, Jiang S Y, Ramachandran S. *Oryza sativa* cytochrome P450 family member OsCYP96B4 reduces plant height in a transcript dosage dependent manner. *Public Library of Science*, 2011, 6(11) : e28069
- [41] Li J, Nagpal P, Vitart V, McMorris T C, Chory J. A role for brassinosteroids in light-dependent development of *Arabidopsis*. *Science*, 1996, 272(5260) : 398-401
- [42] 李辉. 水稻油菜素内酯合成途径中的关键基因 *CYP90D2/D2* 的图位克隆及功能分析. 南京: 南京农业大学, 2011  
Li H. Map-Based cloning and functional analysis of *CYP90D2/D2*, a key gene in brassinosteroid biosynthetic pathway in rice (*Oryza sativa* L.). Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011
- [43] Sun T P. Gibberellin metabolism perception and signaling pathways in *Arabidopsis*. *American Society of Plant Biologists*, 2008, 6 : e0103
- [44] 杨博智, 周书栋, 杨莉颖, 马艳青, 邹学校. 辣椒矮秆突变体的表型及其对外源激素的响应. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 2017, 43(5) : 518-523  
Yang B Z, Zhou S D, Yang L Y, Ma Y Q, Zou X X. Phenotypic characteristic of a dwarf mutant in pepper and its response to exogenous hormones. *Journal of Hunan Agricultural University: Natural Sciences*, 2017, 43(5) : 518-523
- [45] 任邦来, 李学朋. 不同浓度赤霉素处理对辣椒保鲜效果的影响. *中国食物与营养*, 2013, 19(12) : 52-55  
Ren B L, Li X P. Effect of different concentrations of gibberellin on pepper preservation. *Food and Nutrition in China*, 2013, 19(12) : 52-55
- [46] 卢阳, 李娜, 王星, 于萍, 康艺凡, 陈雪平, 罗双霞, 申书兴. 茄科作物激素调控的矮化突变体研究进展. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(3) : 609-615  
Lu Y, Li N, Wang X, Yu P, Kang Y F, Chen X P, Luo S X, Shen S X. Advances of dwarf mutants caused by hormone-related genes in solanaceae. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(3) : 609-615
- [47] Tong H, Xiao Y, Liu D, Gao S, Liu L, Yin Y, Jin Y, Qian Q, Chu C. Brassinosteroid regulates cell elongation by modulating gibberellin metabolism in rice. *The Plant Cell*, 2014, 26 (11) : 4376-4393
- [48] 唐超男. 外源独脚金内酯调控辣椒幼苗低温耐受性的生理与分子机制. 兰州: 甘肃农业大学, 2021  
Tang C N. Physiological and molecular mechanism of strigolactones-regulated chilling stress tolerance in pepper. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2021
- [49] 张帆. 辣椒 Aux/IAA 基因家族的鉴定与表达分析. 长沙: 湖南大学, 2019  
Zhang F. Identification and expression analysis of Aux/IAA gene family in *Capsicum annuum* L.. Changsha: Hunan University, 2019
- [50] Peng J, Richards D E, Hartley N M, Murphy G P, Devos K M, Flintham J E, Beales J, Fish L J, Worland A J, Pelica F, Sudhakar D, Christou P, Snape J W, Gale M D, Harberd N P. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*, 1999, 400(6741) : 256-261
- [51] 盛承师. 小麦冠层形态结构与籽粒产量的关系(三)——理想株型的设计. *麦类作物学报*, 1987(1) : 35-38  
Sheng C S. Relationship between wheat canopy morphology and grain yield (3)——Design of ideal plant type. *Journal of Triticeae Crops*, 1987(1) : 35-38
- [52] Zhang L, Yu H, Ma B, Liu G, Wang J. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of *IPA1* and leads to superior yielding rice. *Nature Communications*, 2017, 8(1) : 14789
- [53] Duan E C, Wang Y H, Li X H, Lin Q B, Zhang T, Wang Y P, Zhou C L, Zhang H, Jiang L, Wang J L, Lei C L, Zhang X, Guo X P, Wang H Y, Wan J M. OsSH11 regulates plant architecture through modulating the transcriptional activity of *IPA1* in rice. *Plant Cell*, 2019, 31(5) : 1026-1042
- [54] Yu B, Lin Z, Li H, Li X, Li J. TAC1, a major quantitative trait locus controlling tiller angle in rice. *The Plant Journal*, 2007, 52 (5) : 891-898
- [55] Minakuchi K, Kameoka H, Yasuno N, Umehara M, Luo L. FINE CULM1 (FC1) works downstream of strigolactones to inhibit the outgrowth of axillary buds in rice. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(7) : 1127-1135
- [56] 李宗泽, 徐晓明, 孙强, 杨彩霞, 许加波, 吴鹏昊. 玉米穗轴长与穗轴粗的 QTL 定位及全基因组预测. *中国农业大学学报*, 2022, 27(4) : 44-52  
Li Z Z, Xu X M, Sun Q, Yang C X, Xu J B, Wu P H. QTL mapping and genomic selection of cob length and diameter in maize. *Journal of China Agricultural University*, 2022, 27(4) : 44-52
- [57] Takeda T, Suwa Y, Suzuki M, Kitano H, Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Matsuoka M, Ueguchi C. The OsTBI1 gene negatively regulates lateral branching in rice. *Plant Journal*,



- 2003,33(3):513-520
- [58] Gonzalez-Grandio E, Poza-Carrion C, Sorzano C O, Cubas P. *BRANCHED1* promotes axillary bud dormancy in response to shade in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2013, 25(3):834-850
- [59] 杨宁. 'Heinz 1706' 番茄 EMS 诱变矮化突变体分析. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020  
Yang N. Analysis of "Heinz 1706" tomato EMS mutation dwarfing mutant. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020
- [60] 周希萌, 付春, 马长乐, 王兴军, 赵传志. 作物分枝的分子调控研究进展. *生物技术通报*, 2021, 37(3):107-114  
Zhou X M, Fu C, Ma C L, Wang X J, Zhao C Z. Research progress of molecular regulation of branching of crops. *Biotechnology Bulletin*, 2021, 37(3):107-114
- [61] 付正莉, 刘蕊, 王宁宁, 朱克明, 陈松, 张洁夫, 谭小力. 植物分枝发育调控的研究进展. *江苏农业科学*, 2018, 46(13):17-21  
Fu Z L, Liu R, Wang N N, Zhu K M, Chen S, Zhang J F, Tan X L. Research progress on development regulation of plant branches. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2018, 46(13):17-21
- [62] 杨博智, 郑元青, 肖佳林, 周书栋. 辣椒 *CaBR11* 基因克隆与功能分析. *分子植物育种*, 2023, 21(4):1077-1083  
Yang B Z, Zheng Y Q, Xiao J L, Zhou S D. Cloning and functional analysis of *CaBR11* in pepper. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(4):1077-1083
- [63] Cohen O, Borovsky Y, David-Schwartz R, Paran I. *CaJOINTLESS* is a MADS-box gene involved in suppression of vegetative growth in all shoot meristems in pepper. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(13):4947-4957
- [64] 袁欣捷, 方荣, 周坤华, 张鸿燕, 陈学军. 辣椒始花节位研究进展. *浙江农业学报*, 2018, 30(7):1259-1266  
Yuan X J, Fang R, Zhou K H, Zhang H Y, Chen X J. Research progress of first-flower-node trait in pepper (*Capsicum* spp.). *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2018, 30(7):1259-1266
- [65] Szymkowiak E J, Irish E E. *JOINTLESS* suppresses sympodial identity in inflorescence meristems of tomato. *Planta*, 2006, 223(4):646-658
- [66] Cohen O, Borovsky Y, David-Schwartz R, Paran I. *Capsicum annuum* *S* (*CaS*) promotes reproductive transition and is required for flower formation in pepper (*Capsicum annuum*). *New Phytologist*, 2014, 202(3):1014-1023
- [67] 魏家香, 俞佳虹, 程远, 叶青静, 王荣青, 阮美颖, 姚祝平, 周国治, 李志邈, 杨悦俭, 万红建. 辣椒遗传图谱的构建及主要农艺性状 QTL 定位的研究进展. *分子植物育种*, 2019, 17(13):4390-4397  
Wei J X, Yu J H, Cheng Y, Ye Q J, Wang R Q, Ruan M Y, Yao Z P, Zhou G Z, Li Z M, Yang Y J, Wan H J. Construction of genetic mapping and study progress of QTL localization for main agronomic traits on pepper. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(13):4390-4397
- [68] Solomon A M, Kim T G, Han K, Lee H Y, Patil A, Siddique M I, Ahn J, Kang B C. Fine mapping and candidate gene identification for the *CapUp* Locus controlling fruit orientation in pepper (*Capsicum* spp.). *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12(1):675474
- [69] He F, Long R C, Zhang T J, Zhang F, Wang Z, Yang X J, Jiang X Q, Yang C F, Zhi X X, Li M N, Yu L X, Kang J M, Yang Q C. Quantitative trait locus mapping of yield and plant height in autotetraploid alfalfa (*Medicago sativa* L.). *The Crop Journal*, 2020, 8(5):812-818
- [70] Wang Y F, Zhao S F, Gou B D, Duan P P, Wei M, Yang N, Zhang G Y, Wei B Q. Identification and expression analysis of phospholipase C family genes between different male fertility accessions in pepper. *Protoplasma*, 2022, 259(6):1541-1552
- [71] Ben Chaim A, Paran I, Grube R C, Jahn M, Van Wijk R, Peleman J. QTL mapping of fruit-related traits in pepper (*Capsicum annuum*). *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102(6-7):1016-1028
- [72] 周坤华, 雷刚, 方荣, 陈学军, 缪南生. 利用辣椒种间  $F_2$  和  $F_{2:3}$  两个群体进行其主要农艺性状 QTL 分析. *园艺学报*, 2015, 42(5):879-889  
Zhou K H, Lei G, Fang R, Chen X J, Miu N S. Detection of QTLs for main agronomic traits using  $F_2$  and  $F_{2:3}$  interspecific populations in pepper. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, 42(5):879-889
- [73] Han K, Jeong H J, Yang H B, Kang S M, Kwon J K, Kim S, Choi D, Kang B C. An ultra-high-density bin map facilitates high-throughput QTL mapping of horticultural traits in pepper (*Capsicum annuum*). *DNA Research*, 2016, 23(2):81-91
- [74] 段蒙蒙, 王宁, 毛胜利, 张正海, 王立浩, 张宝玺. 辣椒种内遗传图谱的构建及主要农艺性状的 QTL 分析. *园艺学报*, 2014, 41(12):2497-2506  
Duan M M, Wang N, Mao S L, Zhang Z H, Wang L H, Zhang B X. Construction of the intraspecific genetic linkage map and QTL analysis for main agronomic traits of *Capsicum annuum*. *Acta Horticulturae Sinica*, 2014, 41(12):2497-2506
- [75] Yarnes S C, Ashrafi H, Reyes-Chin-Wo S, Hill T A, Stoffel K M, Deynze A V. Identification of QTLs for capsaicinoids, fruit quality, and plant architecture-related traits in an interspecific *Capsicum* RIL population. *Genome*, 2013, 56(1):61-74
- [76] Mimura Y, Minamiyama Y, Sano H. Mapping for axillary shooting, flowering date, primary axis length, and number of leaves in pepper (*Capsicum annuum*). *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2010, 79(1):56-63
- [77] Barchi L, Lefebvre V, Sage-Palloix A M, Lanteri S, Palloix A. QTL analysis of plant development and fruit traits in pepper and performance of selective phenotyping. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 118(6):1157-1171