

王楠艺,付文婷,吴 迪,等. 辣椒品质研究进展[J]. 江苏农业科学,2022,50(16):21-27.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.16.004

辣椒品质研究进展

王楠艺,付文婷,吴 迪,涂祥敏,杨万荣,何建文

[贵州省农业科学院蚕业(辣椒)研究所,贵州贵阳 550006]

摘要:辣椒(*Capsicum* spp.)起源于南美洲的秘鲁至中美洲墨西哥地区,约在 16 世纪后期传入中国,在中国经过了 400 多年的发展后,具有较高的商业价值及经济效益,目前是我国农业中最重要的经济作物之一,而其品质的优劣可直接影响辣椒的经济价值和种植推广。辣椒品质由多种性状组成,其果实中含有的多种代谢物质,可直接决定辣椒果实颜色、营养及风味等品质性状。本文重点阐述辣椒营养品质中辣椒素类、类胡萝卜素、维生素及酚类化合物等主要类型及其功能,同时对辣椒品质育种现状、形成的生理机制、品质性状的分子生物学研究及栽培措施对辣椒品质影响的研究进展,以及对富含辣椒素类、辣椒素酯类及类胡萝卜素的辣椒种质资源进行了整理,旨在为辣椒营养品质的进一步改良提供参考,并对目前辣椒研究中基因组关联重要品质性状、利用基因编辑技术改良辣椒品质进行了展望。

关键词:辣椒;营养品质;生理机制;分子生物学;栽培措施

中图分类号: S641.301 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2022)16-0021-06

辣椒原产于南美洲,经中美洲和欧洲,再到非洲和亚洲,现在全球范围内栽培种植,中国是鲜辣椒产量最高的国家,世界上干辣椒产量最高的是印度。早在 1 万年前辣椒被人类熟知并作为食物,既可鲜食也可干食,辣椒富含多种重要的营养成分,如辣椒素类、辣椒素酯类、维生素、类胡萝卜素、酚类化合物、各种微量元素等。其中,辣椒所特有的辣椒素类物质具有降糖、抗肿瘤、抗疲劳、肝损伤保护等多种作用。辣椒维生素 C 含量是柑橘类水果的 2 倍。干红辣椒富含维生素 A,并且是 β -胡萝卜素的重要来源^[1]。它们有助于人体健康,如减少肥胖和糖尿病^[2]。辣椒具有抗菌特性,含有生物类黄酮等最常见的抗氧化剂。辣椒还可以通过门冬酰胺酶有效预防癌症。这些营养成分对人体健康非常重要,决定着辣椒的营养品质。优良的营养品质有助于提升商品价值,相应地有利于种植推广,因而国内外都十分注重辣椒的营养品质研究,并取得了长足的进展。本文对辣椒营养品质的国内外研究进展进行概述,旨在为深入研究和进一步提

高辣椒营养品质提供参考。

1 辣椒营养品质类型及功能

1.1 辣椒素类和辣椒素酯类

辣椒素类物质是一类生物碱化合物,为辣椒属植物所特有,是 7 个同源的支链烷基香草酰胺的混合物。Thresh 于 1876 年首次分离出结晶形式的化合物,并将其命名为“辣椒素类”。辣椒素类物质包括 5 种:辣椒素(CAP)、二氢辣椒素(DHCAP)、降二氢辣椒素、高二氢辣椒素和高辣椒素,辣椒素是最重要的一种^[3]。辣椒素和二氢辣椒素含量最丰富,占总辣椒素的近 90%,二者的差别在于支链脂肪酸的碳 9 处的不饱和双键。辣椒素决定辣椒辣味的强弱,国际上习惯用史高维尔热量单位(Scoville Heat Unit,简称 SHU)表示辣度,SHU 数值与辣椒辣度呈正相关。辣椒素酯类物质是在一种甜椒品种中被首次发现,其结构与辣椒素相似,存在于大部分辣椒种质资源中。基于脂肪酸部分的结构,辣椒素酯类物质包括辣椒素酯和二氢辣椒素酯 3 种。辣椒素和辣椒素酯类物质表现出相似的生理活性,包括增加耗氧量、提高体温以及抑制脂肪积累。辣椒素酯之所以无刺激性,是因为它是由香草醇和支链脂肪酸缩合而成的,具有高亲脂性或水不稳定性,这使得感觉神经元难以接触到它。

1.2 类胡萝卜素

类胡萝卜素属于四萜类化学物质,它们的显色

收稿日期:2022-05-18

基金项目:贵州省科技支撑重点项目(编号:黔科支撑合【2022】重点 016 号)。

作者简介:王楠艺(1997—),男,贵州毕节人,硕士,研究实习员,主要从事辣椒种质资源遗传改良与创新研究。E-mail:wangnanyi0202@163.com。

通信作者:何建文,研究员,主要从事从事辣椒种质资源遗传改良与创新研究。E-mail:hejianwen1022@126.com。

特性使生物体呈现出橙色、黄色和红色^[4]。类胡萝卜素对营养和健康至关重要。它们具有抗氧化和抗癌特性,并且是维生素 A 和视黄酸等其他关键物质的前体^[5]。依据化学结构的不同,类胡萝卜素可以分为胡萝卜素和叶黄素 2 类;基于显色特性可以分为黄色和红色 2 个色系。辣椒果实具有绿色、黄色、橙色和红色多种鲜艳的颜色,都是源自类胡萝卜素色素,存在于果实成熟过程中形成的有色体的类囊体膜中。其中,叶绿体 a 和叶绿体 b 呈现绿色; β -胡萝卜素、 β -隐黄质、玉米黄质、花药黄质、紫黄质和叶黄素呈现黄橙色;辣椒红素、辣椒玉红素和隐辣椒素呈现红色,并且是辣椒果实中所特有的。辣椒果实呈现红色正是由于高含量的辣椒红素和辣椒玉红素所致,而呈现橙黄色果实的辣椒是因为含有 β -胡萝卜素和紫黄质。类胡萝卜素中辣椒红素占 6 成。辣椒红素和辣椒玉红素的积累速率随着成熟的后期呈指数增加。

1.3 维生素

辣椒富含维生素 A、维生素 C、维生素 E 和叶酸,有利于减少人体患多种癌症和心脏病的风险。辣椒被证明是维生素 C 的丰富来源^[6]。从绿色阶段到红色肉质阶段,辣椒果实可以提供足够的维生素 C 以满足成人 60 mg/d 的建议摄取量。辣椒富含维生素 E(生育酚),不同品种含量差异显著,变幅从 3.7 ~ 236 mg/100 g 不等,红辣椒粉的 α -生育酚水平与菠菜和芦笋相当,其含量是西红柿的 4 倍^[7]。100 克红色辣椒将超过普通成年人的营养素供给量(RDA)(8 ~ 10 mg)。包括 β -胡萝卜素和 β -隐黄质在内的类胡萝卜素在细胞内代谢为视黄醇和视黄酸,这是维生素 A 的活性形式,与年龄相关性黄斑变性(AMD)和肺癌的风险降低有关^[8]。

1.4 酚类化合物

酚类化合物是广泛存在于植物中的次生代谢物。它们作为一种防御机制,有助于通过苯丙烷途径在胁迫期间维持植物的生理过程^[9]。酚酸衍生物和黄酮类化合物是辣椒果实中主要的酚类化合物,它们作为抗氧化剂具有促进健康的功能。几项流行病学研究表明,食用类黄酮和酚酸与降低患神经退行性疾病和冠状动脉疾病、骨质疏松症、癌症和糖尿病的风险之间存在潜在联系。除了黄酮醇苷外,辣椒果实的果皮还含有一些芹菜素、杨梅素、木樨草素和山柰酚衍生物的苷和苷元。黄酮醇与抗真菌、抗菌、抗氧化和抗癌特性有关,因为在特定

位置存在羟基和在 C2 ~ C3 位置存在双键,如在辣椒中含有槲皮素 3-O- α -L-鼠李糖苷^[10]。青椒的未成熟果实比成熟果实含有更高的黄酮醇(高达 4.5 倍)。红色和紫色的辣椒含有花青素,成熟的黄色果实和成熟的红色果实中的总花青素水平在 0.5 ~ 28 mg/100 g 不等。飞燕草素-3-反式-香豆酰芸香苷-5-葡萄糖苷是在辣椒果实中发现的最丰富的花青素。

1.5 辣椒营养品质的检测

对于辣椒素成分的分离,一般采用薄层色谱法、超临界流体色谱法、气相色谱法和液相色谱法(LC)^[11]。在这些方法中,LC 因其快速、可靠、准确和精确的特性而被广泛使用。用于辣椒素测定的最新技术可以采用 LC 与质谱联用或者超高效 LC,因为它分析速度快,并且在流动相下溶剂消耗量减少了 5 ~ 10 倍。Douventzidis 等利用 Weber - Fechner 定律来说明更复杂的辣椒量表,以替代传统使用的史高维尔热量单位,新的评级量表简单有效^[12]。由美国香料贸易协会(ASTA)制定的使用分光光度法对辣椒的可提取颜色值进行量化。ASTA 参考值也可以通过美国官方分析化学师协会制定的方法^[13]评估。

2 辣椒营养品质育种现状

辣椒最早起源于美洲热带地区,有 30 多个种,其中只有 4 个栽培种,包括辣椒(*Capsicum annuum* L.)、黄灯笼辣椒(*C. chinense* Jacq.)、风铃辣椒(*C. baccatum* L.)和绒毛辣椒(*C. pubescens* L.)。虽然驯化品种来源于热带品种,但大多在温带国家进行辣椒育种,研究人员最关注的是辣椒(*C. annuum* L.)。辣椒属的第 1 批育种者是美洲的土著人,他们通过选择驯化辣椒品种。考虑到对营养品质的多样化需求,各国在世界范围内进行了种质资源探索和评估,以确定富含辣椒素类和类胡萝卜素的种质、育种系或地方品种。世界各地的辣椒育种者都试图评估和鉴定更有辛辣感的辣椒,这促使了对辛辣辣椒种质资源的收集。世界各国先后培育出很多不同辣度的辣椒品种,在不同地区推广种植(表 1)。印度东北部辣椒以辛辣度高而闻名,印度东北部的 Bhoot Jolokia,来源于 *C. annuum* 和 *C. chinense* 之间的自然杂交,因其超过百万 SHU,注册了吉尼斯世界记录^[14]。然而,在几年之后,由澳大利亚的 Butch Taylor 培育的 Trinidad Butch T Scorpion 和由

Bosland 等鉴定的 *Trinidad Moruga scorpion*, 辣度超过了 *Bhoot Jolokia*。2013 年,该纪录再次被 *Carolina Reaper* 打破,该品种具有 220 万 SHU 的辣度。2017 年,一种名为 *Pepper X* 的新辣椒培育成功,其斯科维尔评分为 318 万 SHU。目前已经确定了许多富含类胡萝卜素的种质资源(表 1),例如基因型 ICB_D-10、EC-18 和 ICB_D-8 含有大量类胡萝卜素和较低的辣度(>200ASTA 颜色值)。Kt-Pl-19、PBC171、SSP-1999 和 ICB_D-8/10 也具有较高的 ASTA 颜色值^[15]。Bydagi Dabbi 以其深红色(150~200 ASTA 颜色值)和低辣度而享誉国际,于 2010 年 9 月获得地理标志证书^[16]。

表 1 富含辣椒素类、辣椒素酯类及类胡萝卜素的种质资源

辣椒素类						
基因型	辣椒素 含量 (mg/g)	二氢 辣椒素 含量 (mg/g)	降二氢 辣椒素 含量 (mg/g)	高二氢 辣椒素 含量 (mg/g)	辣感 (SHU)	参考 文献
PI152225	90.72	17.70			105 236.0	[17]
Bhut Jolokia	92.83	27.55		120.38	1 938 089.0	[18]
Carolina reaper	100.00	28.00		128.00	2 056 026.0	[19]
Habanero red type 2	38.87	14.13	1.10		867 189.0	[20]
De'arbol	5.22	6.25	1.07	13.96	194 591.9	[21]
辣椒素酯类						
基因型	总辣椒素酯类 含量(μg/g,DW)				参考文献	
SNU11-001	6 855.98				[22]	
CH-19 Sweet	5 632.00				[23]	
Zavory Hot	1 812.00				[24]	
SR211	842.00				[25]	
S3212	607.60				[26]	
类胡萝卜素						
基因型	ASTA 单位				参考文献	
LCA 445 等	151.11 ~ 178.71				[16]	
Er-Fu-Tou	217.00				[17]	
California wonder	129.70				[27]	
EC-399533 等	>200.00				[28]	
Byadgi Kaddi,LCA 206	>200.00				[29]	
EC-43	201.65 ~ 360				[15]	

我国的辣椒种植面积为 78 万 hm²,新鲜辣椒产量 1 900 万 t,均位居世界第一。我国辣椒物种资源相对匮乏,然而在种内发生了部分独特的演化和分化现象。蓬桂华等通过测定贵州地方辣椒品质情况(辣椒素、粗脂肪、粗纤维和蛋白质含量),将贵州地区辣椒种质资源按照品质类型划分为 4 种:高、

中、一般和特殊,为当地辣椒品质划分的依据和标准提供参考^[30]。张军等分别对来源于四川的辣椒种质 83 份和贵州的辣椒种质 30 份进行辣椒素含量的测定,分析辣椒种质资源的辣度情况,为培育不同辣度品质的辣椒品种提供种质资源^[31-32]。仅在 2017—2019 年期间,农业农村部非主要农作物品种登记就通过了多达 2 801 个辣椒新品种,其中包括高辣度、香辣、高维生素 C 含量等营养品质方面的品种。如高辣度辣椒品种金辣 1 号,辣椒素含量 1.6%,辣味强,可为专用提取辣椒素的品种,现已在浙江一带推广应用。

3 营养品质形成的生理机制

辣椒素类物质是在开花后大约 20 d 开始在果实中积累,其生物合成发生在胎座表皮细胞中,然后分泌到外细胞壁并在胎座表面的“小泡”中积累^[33]。种子不含辣椒素,但由于它们靠近胎座,所以会表现出一定的刺激性。辣椒素类物质是由香草胺分子缩合后产生的,香草胺分子是苯丙氨酸的衍生物,后者是一种由缬氨酸或亮氨酸合成的含有 9~11 个碳原子的支链脂肪酸(图 1)。由于在氨基转移酶基因(*pAMT*)中插入 1 个 T 碱基导致产生 1 个终止密码子,使其功能丧失,从而合成了辣椒素酯类物质^[34]。正是由于氨基转移酶不能催化香草醛合成香草胺,所以辣椒素酯类物质分子产生积累。辣椒素酯类物质的积累可能受到控制辣椒素积累的相同遗传机制的影响^[22]。辣椒红素在红辣椒果实成熟果皮的色素体的类囊体膜中积累,是类胡萝卜素生物合成途径的延伸产物,始于在辣椒果实发育和成熟期间通过八氢番茄红素合酶合成八氢番茄红素。几个去饱和反应将八氢番茄红素转化为橙色的β-胡萝卜素,后者被氧化形成叶黄素。在辣椒中,辣椒红素/辣椒玉红素合酶(*Ccs*)合成辣椒红素和辣椒玉红素 2 种红色素^[35]。

4 营养品质性状的分子生物学研究

关于辣椒遗传图谱的开发有多个报道,包括 RAPD、RFLP、AFLP 和 SSR 标记。不同类型的标记用于构建连锁图谱,以便可以使用传统的双亲作图群体识别控制特定数量性状的染色体区域。单核苷酸多态性(SNP)标记的引入为密集连锁图谱开辟了更多新机会,可用于绘制 QTL 和识别重要数量性状的候选基因。转录组序列、测序基因分型和全基因

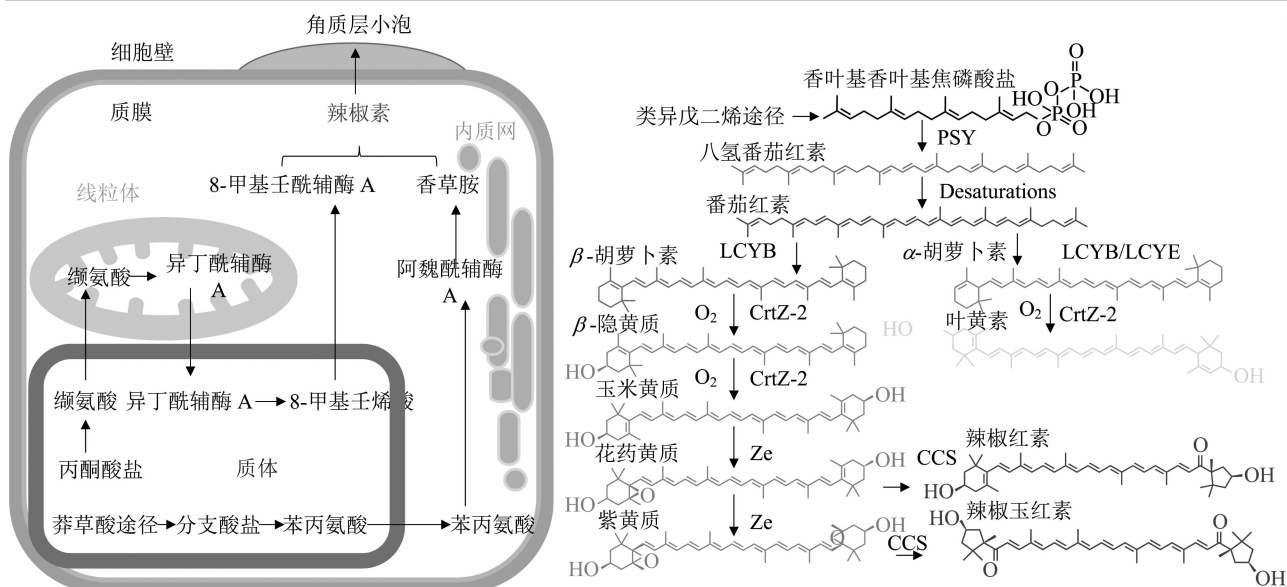


图1 辣椒素类和类胡萝卜素生物合成途径[36]

组测序方法加速了大量基于 DNA 的 SNP 标记的可用性^[37]。Li 等开发了 145 对基于 NGS 重测序的高分辨率溶解 (HRM) 标记的引物对^[38]。在 2 个辣椒自交系中发现了 indels (1 ~ 5 bp), 并验证并绘制了 252 个 InDel 标记。这些研究共同表明, 标记辅助选择策略可以应用于辣椒育种计划, 以便于利用遗传变异。刘周斌在通过对转录组和蛋白质组的整合分析中发现在辣椒中, 辣椒素的合成主要受牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸合成酶 GGPS1 (Capana04g000412) 和辣椒红素 - 辣椒玉红素合成酶 CCS1 (Capana06g000615) 的调控^[39]。全基因组关联作图是使用双亲作图群体的另一种新方法, 用于识别复杂性状的 QTL。Nimmakayala 等首次在辣椒使用 GWAS, 发现编码锚蛋白样蛋白、IK13 家族蛋白、ABC 转运蛋白 G 家族和五肽重复蛋白的基因中的 SNP 是辣椒素的主要标志物^[40]。2014 年, 实现了第一个栽培和野生辣椒的全基因组测序^[41]。辣椒的基因组比其他茄科作物的基因组要大得多: 它的基因组大小为 3 480 Mb, 比马铃薯 (840 Mb)、番茄 (950 Mb) 和茄子 (1 127 Mb) 大几倍。已确定 76% ~ 81% 的辣椒基因组由转座因子组成。尽管基因组异染色质区域大量扩增的功能意义尚不清楚, 但辣椒基因组是研究该现象的理想模型。虽然在拟南芥、番茄和马铃薯中发现了可能参与辣椒素类生物合成的基因同源物, 但辣椒在 13 个基因家族中具有特定的重复, 表明基因重复和新功能化。对编码已知控制辣椒素合成的酰基转移酶的基因分析

表明,该基因的 3 个拷贝在高辣度种质中串联复制,而在该基因的启动子区域中存在缺失。Ou 等比较了 368 个 *C. annuum*、4 个 *C. baccatum* 和 11 个 *C. chinense* 品种的测序 (NGS) 数据,并分析了基因变异^[42]。由此产生的辣椒泛基因组信息将成为辣椒重要的遗传资源。与茄科的其他成员(例如烟草和番茄)相比,从辣椒的培养组织进行植物的组织培养再生有些困难。小孢子胚胎发生是一种可在育种中产生双单倍体的方法,并已得到优化^[43]。使用直接基因转移方法或农杆菌介导的基因转移方法在转基因辣椒植物中表达外源基因存在成功案例,使用 CRISPR/Cas9 系统在特定靶基因中引入突变的基因组编辑尚未在辣椒中实现。随着通过基因组工具在不同物种中鉴定出更多与园艺相关性状的候选基因,可以预期,未来以育种改良品种为目的的基因转移和基因组编辑的使用将会增加。

涉及植物组织培养和重组 DNA 技术的生物技术是强大的工具,可以弥补传统育种技术的不足,加快辣椒营养品质的改良。孙国胜等创建了一套适用于辣椒的遗传转化体系,该体系的优点是易操作、无选择性、周期短。以纳米磁性颗粒为载体,与质粒 DNA 等比例混匀,再与培养基中的辣椒花粉利用磁场的作用混合,经过人工授粉(花粉携带载体 DNA),转化效率可达 63.70%^[44]。利用该技术体系,结合最新的基因编辑技术,有望为辣椒营养品质的育种工作在效率和精准度方面提升一个新的台阶。

病毒诱导的基因沉默 (virus - induced gene

silencing, 简称 VIGS) 技术, 可应用于辣椒基因功能研究。通过 VIGS 体系抑制茉莉酸代谢信号途径中的 *CaMYB108* 基因的表达, 使 *CBGs* 基因(辣椒素生物合成相关)表达量下降, 也降低了辣椒素的含量。利用 VIGS 技术, 沉默氨基酸转移酶基因(*pAMT*), 使辣椒素类和辣椒素酯类物质含量减少。采用相同的技术研究辣椒中的 *AMT*、*ComtI*、*Pun* 和 *Kas* 基因, 都参与到辣椒素生物合成途径中, 其表达量与辣椒素含量呈正相关^[45]。因此, 利用 VIGS 体系调控辣椒营养品质相关成分, 可获得优质的辣椒品种。

辣椒果实中营养成分的积累取决于基因型、果实发育阶段和环境因素, 如光照、温度、水、CO₂、海拔、伤害和营养等。基因组学、转录组学、蛋白质组学和代谢组学是研究这些营养成分生物合成途径的有效方法。

5 栽培措施对辣椒品质影响的相关研究

辣椒品质与水、肥和介质等环境因素密切相关^[46]。中等灌溉量和中等施肥量耦合处理可在节水省肥的基础上使辣椒高产并且显著提高辣椒果实营养品质^[47], 高子星等研究发现灌水量和营养液的浓度显著影响辣椒的果实品质, 游离氨基酸、可溶性还原糖以及维生素 C 含量等部分果实品质随营养液浓度的增加达到饱和^[48]。马国礼等的研究表明, 水氮耦合对辣椒品质及产量影响显著, 增加施氮量提高了辣椒各品质的含量, 且施氮对辣椒品质的影响大于基质含水率, 同时发现水肥最优处理的组合为中水高肥(W2F1)处理, 即灌水量为田间持水量的 60%^[49]。

相较单作栽培模式, 间作模式呈现出明显的产量优势。辣椒、玉米、芋头间套作栽培模式研究表明此栽培模式不仅可以大幅降低辣椒病毒病的发病率, 同时还能提高单位面积的综合产值, 结果表明, 3 年间套种单位面积产值与单种相比, 其涨幅分别达到 59.71%、52.37% 和 56.15%^[50]。同时曾国璠在研究间作栽培措施对辣椒主要品质指标的影响中发现玉米种植密度 28 500 株/hm²、辣椒种植密度 39 000 墩/hm²、不剪枝剪叶、喷施 0.2% 硫酸锌溶液的玉米辣椒间作栽培措施组合可有效提高辣椒维生素 C、辣椒素以及干物质含量, 研究结果可为研发提高辣椒品质的栽培模式提供支撑^[51]。

6 展望

随着辣椒全基因组序列的公布, 破解了辣椒丰

富的遗传密码, 这些基因组信息为研究者提供了大量潜在的靶标基因, 有助于对辣椒营养品质进行精准高效改良。值得关注的是, 这种巨大遗传多样性与观察到的表型变异性之间相关性研究还有待深入开展, 尤其是基因组资源与辣椒中重要营养品质相关性状之间的关联是一个重要的研究领域。辣椒转基因技术体系的开发也很缓慢, 在辣椒的遗传转化和组织培养再生过程中的效率不高。随着基因编辑技术的出现和不断升级, 可以探索最新的基因组编辑技术及其在辣椒营养品质遗传改良中的潜在应用。新育种技术将成为辣椒营养品质育种必不可少的工具, 有机融合传统的遗传育种选择和生物育种技术, 将大大提高辣椒营养品质改良效率, 满足人们对不同营养品质辣椒品种的需求, 在增加食欲的同时, 增进人类的健康水平。

参考文献:

- [1] Shetty A A. Vegetables as sources of antioxidants[J]. *Journal of Food & Nutritional Disorders*, 2013, 2(1): 1–5.
- [2] Kwon Y I, Apostolidis E, Shetty K. Evaluation of pepper (*Capsicum annuum*) for management of diabetes and hypertension[J]. *Journal of Food Biochemistry*, 2007, 31(3): 370–385.
- [3] Mueller-Seitz E, Hiepler C, Petz M. Chili pepper fruits: content and pattern of capsaicinoids in single fruits of different ages[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2008, 56(24): 12114–12121.
- [4] Sun T H, Yuan H, Cao H B, et al. Carotenoid metabolism in plants: the role of plastids[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(1): 58–74.
- [5] Huang J J, Lin S L, Xu W W, et al. Occurrence and biosynthesis of carotenoids in phytoplankton[J]. *Biotechnology Advances*, 2017, 35(5): 597–618.
- [6] 孟纯阳, 魏小春, 姚秋菊, 等. 辣椒维生素 C 生物合成及代谢研究进展[J]. *基因组学与应用生物学*, 2018, 37(6): 2558–2565.
- [7] Olatunji T L, Afolayan A J. The suitability of chili pepper (*Capsicum annuum* L.) for alleviating human micronutrient dietary deficiencies: a review[J]. *Food Science & Nutrition*, 2018, 6(8): 2239–2251.
- [8] Eggersdorfer M, Wyss A. Carotenoids in human nutrition and health[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2018, 652: 18–26.
- [9] Sharma A, Shahzad B, Rehman A, et al. Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress[J]. *Molecules*, 2019, 24(13): 2452.
- [10] Panche A N, Diwan A D, Chandra S R. Flavonoids: an overview[J]. *Journal of Nutritional Science*, 2016, 5: e47.
- [11] Nadi M, Fikri F, Purnama M T E. Determination of capsaicin levels in *Capsicum annuum* Linn ethanolic extract using thin layer chromatography analysis[J]. *Systematic Reviews in Pharmacy*, 2020, 11(6): 2020.
- [12] Douvrentzidis A, Landquist E. Logarithms are hot stuff: a new rating scale for chili peppers[J]. *Problems, Resources, and Issues in*

- Mathematics Undergraduate Studies, 2021 (3) : 1 – 20.
- [13] Velázquez R, Hernández A, Martín A, et al. Quality assessment of commercial paprikas [J]. International Journal of Food Science & Technology, 2014, 49 (3) : 830 – 839.
- [14] Bosland P W, Baral J B. ‘ Bhut Jolokia ’ – the world’s hottest known Chile pepper is a putative naturally occurring interspecific hybrid [J]. HortScience, 2007, 42 (2) : 222 – 224.
- [15] Shiva K, Gobinath P, Zachariah J. Variability in quality attributes of paprika and paprika alike chillies (*Capsicum annuum* L.) [J]. Journal of Spices & Aromatic Crops, 2014, 23 (1) : 17 – 25.
- [16] Farwah S, Kashmir J &, Hussain I K, et al. Genetic variability, heritability and genetic advance studies in chilli (*Capsicum annuum* L.) genotypes [J]. International Journal of Chemical Studies, 2020, 8 (3) : 1328 – 1331.
- [17] Arpacı B B, Baktemur G, Keles D, et al. Determination of color and heat level of some resistance sources and improved pepper genotypes [J]. Crop Breeding, Genetics and Genomics, 2020, 2 (1) : e200006.
- [18] Muñoz – Ramírez L S, Peña – Yam L P, Avilés – Viñas S A, et al. Behavior of the hottest chili peppers in the world cultivated in yucatan, Mexico [J]. HortScience, 2018, 53 (12) : 1772 – 1775.
- [19] Duelund L, Mouritsen O G. Contents of capsaicinoids in chillies grown in Denmark [J]. Food Chemistry, 2017, 221 : 913 – 918.
- [20] Giuffrida D, Dugo P, Torre G, et al. Characterization of 12 *Capsicum* varieties by evaluation of their carotenoid profile and pungency determination [J]. Food Chemistry, 2013, 140 (4) : 794 – 802.
- [21] González – Zamora A, Sierra – Campos E, Luna – Ortega J G, et al. Characterization of different *Capsicum* varieties by evaluation of their capsaicinoids content by high performance liquid chromatography, determination of pungency and effect of high temperature [J]. Molecules, 2013, 18 (11) : 13471 – 13486.
- [22] Jang S, Han K, Jo Y D, et al. Substitution of a dysfunctional pAMT allele results in low – pungency but high levels of capsinoid in *Capsicum chinense* ‘ Habanero ’ [J]. Plant Breeding and Biotechnology, 2015, 3 (2) : 119 – 128.
- [23] Yazawa S, Suetom N, Okamoto K, et al. Content of capsaicinoids and capsaicinoid – like substances in fruit of pepper (*Capsicum annuum* L.) hybrids made with ‘ CH – 19 sweet ’ as a parent [J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 1989, 58 (3) : 601 – 607.
- [24] Tanaka Y, Hosokawa M, Miwa T, et al. Novel loss – of – function putative aminotransferase alleles cause biosynthesis of capsinoids, nonpungent capsaicinoid analogues, in mildly pungent chili peppers (*Capsicum chinense*) [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2010, 58 (22) : 11762 – 11767.
- [25] Han K, Jeong H J, Sung J, et al. Biosynthesis of capsinoid is controlled by the *Pun1* locus in pepper [J]. Molecular Breeding, 2013, 31 (3) : 537 – 548.
- [26] Park Y J, Nishikawa T, Minami M, et al. A low – pungency S3212 genotype of *Capsicum frutescens* caused by a mutation in *thputative aminotransferase* (*p – AMT*) gene [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2015, 290 (6) : 2217 – 2224.
- [27] Nahak S C, Nandi A, Sahu G S, et al. Assessment of genetic diversity in different chilli (*Capsicum annuum* L.) genotypes [J]. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 2018, 7 (9) : 634 – 639.
- [28] Srinivas J, Reddy K R, Saidaiah P, et al. Performance of chilli genotypes for yield and yield attributes of fruit quality in southern telangana [J]. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 2017, 6 (11) : 469 – 477.
- [29] Vijaya H M, Gowda A P M, Umesha K, et al. Evaluation and correlation studies in chilli (*Capsicum annuum* L.) genotypes for quality parameters [J]. Progressive Horticulture, 2015, 47 (2) : 341.
- [30] 蓬桂华, 张爱民, 苏丹, 等. 93 份贵州地方辣椒资源品质性状分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2017, 18 (3) : 429 – 435.
- [31] 张 军, 赵丽华, 张 洁, 等. 四川省辣椒种质资源的辣椒素含量评价 [J]. 中国农学通报, 2018, 34 (28) : 43 – 49.
- [32] 苏丹, 蓬桂华, 付文婷, 等. 贵州部分地方辣椒资源辣度特性分析 [J]. 种子, 2019, 38 (5) : 94 – 99.
- [33] Stewart C, Mazourek M, Stellari G M, et al. Genetic control of pungency in *C. chinense* via the *Pun1* locus [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58 (5) : 979 – 991.
- [34] Arce – Rodríguez M L, Ochoa – Alejo N. Biochemistry and molecular biology of capsaicinoid biosynthesis: recent advances and perspectives [J]. Plant Cell Reports, 2019, 38 (9) : 1017 – 1030.
- [35] Tian S L, Li L, Shah S N M, et al. The relationship between red fruit colour formation and key genes of capsanthin biosynthesis pathway in *Capsicum annuum* [J]. Biologia Plantarum, 2015, 59 (3) : 507 – 513.
- [36] Guzman I, Hamby S, Romero J, et al. Variability of carotenoid biosynthesis in orange colored *Capsicum* spp. [J]. Plant Science, 2010, 179 (1/2) : 49 – 59.
- [37] Hulse – Kemp A M, Maheshwari S, Stoffel K, et al. Reference quality assembly of the 3.5 – Gb genome of *Capsicum annuum* from a single linked – read library [J]. Horticulture Research, 2018, 5 : 4.
- [38] Li W P, Cheng J W, Wu Z M, et al. An InDel – based linkage map of hot pepper (*Capsicum annuum*) [J]. Molecular Breeding, 2015, 35 (1) : 32.
- [39] 刘周斌. 基于 microRNAs、转录组和蛋白质组学的辣椒果实发育与营养品质形成机制研究 [D]. 长沙: 湖南大学, 2020 : 2 – 11.
- [40] Nimmakayala P, Abburi V L, Saminathan T, et al. Genome – wide diversity and association mapping for capsaicinoids and fruit weight in *Capsicum annuum* L. [J]. Scientific Reports, 2016, 6 : 38081.
- [41] 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]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111 (14) : 5135 – 5140.
- [42] Ou L J, Li D, Lü J H, et al. Pan – genome of cultivated pepper (*Capsicum*) and its use in gene presence – absence variation analyses [J]. The New Phytologist, 2018, 220 (2) : 360 – 363.
- [43] Heidari – Zefreh A A, Shariatpanahi M E, Mousavi A, et al. Enhancement of microspore embryogenesis induction and plantlet

舒志万,韩睿,王智博,等. 盐碱土壤中嗜盐微生物促进植物生长与代谢调节研究进展[J]. 江苏农业科学,2022,50(16):27-36.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.16.005

盐碱土壤中嗜盐微生物促进植物生长与代谢调节研究进展

舒志万¹, 韩睿², 王智博¹, 邢江娃¹, 王嵘¹, 朱德锐¹

(1. 青海大学医学院基础医学研究中心,青海西宁 810016; 2. 青海大学农林科学院青海省蔬菜遗传与生理重点实验室,青海西宁 810016)

摘要:盐碱土壤是陆生生态环境的重要组成部分,其中存在多种具有特殊理化性质的微生物,参与土壤与植物根际之间的相互作用,影响植物吸收养分、种子萌发、根茎生长和功能代谢等过程。本文系统综述了嗜盐微生物胞内积聚或分泌的不同活性分子(吡啶-3-乙酸、细胞分裂素、嗜铁素、脱落酸等),发现它们具有促进植物生长、缓解盐胁迫、促进矿物元素的吸收以及强化溶磷固氮等调节作用。此外,多种次生代谢产物对植物病原菌黑曲霉、烟曲霉、辣椒疫霉菌和马铃薯干腐病菌等,具有一定的抑制作用,并参与土壤改良和环境修复等过程。本文为后续盐碱土壤改良和农作物增产等应用研究提供一定的理论参考依据。

关键词:盐碱土壤;嗜盐微生物;植物生长;代谢调节

中图分类号: S182 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2022)16-0027-10

盐碱土壤是指含有多种高浓度可溶性盐,限制或有害植物生长的一种土壤,主要存在于干旱和半干旱地区,以内蒙古、甘肃、宁夏、新疆和青海等省份为主,可分为氯化物盐土、硫酸盐盐土和碳酸盐盐土等^[1]。盐碱土壤的微孔大,微孔空间结构内多含可溶性盐,因水分的浸出和排水不足造成盐分沉

积,盐分多为氯化物、硫酸盐、碳酸盐和碳酸氢盐(Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 或 K^{+})等^[2]。通常,高浓度盐分可影响土壤的结构,如 Na^{+} 浓度的升高会导致土壤分散、黏土板块膨胀和聚集,堵塞土壤结构孔隙,降低土壤对水和空气的渗透,并发生土壤板结^[3]。其次,高浓度盐分在作物根部聚集时,可抑制植株根部的水分吸收。同时,土壤溶液的高渗透势(Na^{+} 与 Cl^{-})会降低土壤中其他必需元素的相对活性,导致植株减少必需矿物元素的吸收(Ca、P、Mg和K等),造成植株养分不足,生长受限^[4]。此外,高浓度盐分还会抑制植物的种子萌发、光和作用以及植物激素或其他生长刺激因子的生物合成等过程,导致植物细胞结构、形态成熟、根和茎生长、离子和有机溶质运输以及酶活性等发生改变^[5]。因此,土壤中的高浓度盐分是农业系统可持续性发展的严重威胁,给农

收稿日期:2021-09-10

基金项目:国家自然科学基金(编号:31860030,21967018);青海省重点研发与转化计划(编号:2019SF121);青海省基础应用研究计划(编号:2020ZJ767);高原特色盐湖生物资源的集成研发与转化团队计划(编号:2018KYT1)。

作者简介:舒志万(1997—),男,江西上饶人,硕士研究生,主要从事极端微生物与天然产物研究。E-mail:shuzhiwan1120@163.com。
通信作者:朱德锐,博士,硕士生导师,主要从事极端微生物与天然产物研究。E-mail:zhuderui2005@126.com。

regeneration of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) using putrescine and ascorbic acid[J]. Protoplasma,2019,256(1):13-24.

[44]孙国胜,杨宇,许可翠,等. 纳米磁性颗粒介导的辣椒遗传转化体系建立[J]. 核农学报,2021,35(6):1307-1312.

[45]Tian S L,Li L,Chai W G,et al. Effects of silencing key genes in the capsanthin biosynthetic pathway on fruit color of detached pepper fruits[J]. BMC Plant Biology,2014,14:314.

[46]胡田田,何琼,洪霞,等. 基于模糊 Borda 组合模型评价番茄产量及品质对水肥供应响应[J]. 农业工程学报,2019,35(19):142-151.

[47]胡晓辉,高子星,马永博,等. 基于产量品质及水肥利用率的袋培

辣椒水肥耦合方案[J]. 农业工程学报,2020,36(17):81-89.

[48]高子星,马雪强,王君正,等. 水肥耦合对越冬基质栽培辣椒产量、品质和水分利用效率的影响[J]. 中国农业大学学报,2022,27(1):96-108.

[49]马国礼,张国斌,强浩然,等. 水氮耦合对日光温室基质栽培辣椒生长发育、产量及品质的影响[J]. 甘肃农业大学学报,2018,53(1):58-64,70.

[50]刘发万,宋泽州,钟利,等. 辣椒、玉米、芋头间套作对辣椒主要病害的控制及增值效应[J]. 西南农业学报,2009,22(3):659-662.

[51]曹国璠,丁飞. 间作栽培措施对辣椒主要品质指标的影响[J]. 南方农业学报,2011,42(9):1112-1115.