

张 蓓,刘贺娟,赵 洋,等. 辣椒响应低温胁迫的研究进展[J]. 江苏农业科学,2025,53(4):8-16.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.04.002

# 辣椒响应低温胁迫的研究进展

张 蓓,刘贺娟,赵 洋,郭志伟,孙 强,甄俊琦,王童童,程相杰,任福森

(新乡市农业科学院,河南新乡 453000)

**摘要:**辣椒是一种十分重要的蔬菜作物和调味品,因其具有独特的辛辣味和丰富的营养物质而深受人们的喜爱,具有巨大的经济价值。近年来随着消费需求的增加,辣椒的种植面积也在不断扩增,但是辣椒的产量常常受到外界环境的影响。辣椒是喜温性蔬菜作物,低温胁迫严重限制其生长和发育,制约了辣椒产业的发展。辣椒遭受低温胁迫时,通过多个信号转导途径调节耐冷相关基因的表达,提高植株的耐冷性。因此,提高辣椒的耐低温性,挖掘辣椒低温胁迫响应基因,剖析辣椒低温胁迫响应基因的作用机制,对培育耐低温胁迫辣椒品种具有十分重要的现实意义和应用价值。从辣椒响应低温胁迫的组学机制、关键基因以及提高辣椒的抗冷性措施等方面进行综述,初步阐述了辣椒低温胁迫响应基因及其作用机制,探讨了该领域研究中存在的问题和今后研究的重点,以期为进一步揭示辣椒响应低温胁迫的分子调控机制及耐寒品种的选育提供参考依据。

**关键词:**辣椒;低温胁迫;组学机制;响应基因;进展

**中图分类号:**S641.301 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)04-0008-08

温度是限制植物生长的主要环境因素之一,极端温度条件对植物的生长和发育产生持续的负面影响,导致代谢紊乱,降低植物的产量和品质<sup>[1]</sup>。辣椒是一种富含营养物质的蔬菜作物,除鲜食外还可作为调味品和观赏植物<sup>[2]</sup>。辣椒原产于美洲热带地区,极易受寒冷温度的影响,属于冷敏性植物。辣椒植株在 21~27℃ 生长良好,在 12℃ 以下生长减缓,持续低于 12℃ 时可能受害,低于 5℃ 植株易遭冷害死亡,因此在北方设施生产中对温度的控制较为严格。低温胁迫是辣椒最严重的非生物胁迫之一,是全球辣椒产业的主要制约因素,威胁着作物生产和粮食安全<sup>[3-4]</sup>。低温胁迫通过直接抑制代谢反应和间接产生渗透胁迫和氧化胁迫,降低光合作用,抑制根、茎、叶的新陈代谢,从而影响植物的生长发育。辣椒对低温胁迫的响应是一个多因素的机制,涉及不同的生理、基因组和代谢调控网络。目前,国内外学者们已对辣椒的低温抗性及耐冷性表现开展了很多研究。早期的研究主要着重于低温环境下辣椒的生理生化响应,随后进行了辣椒低

温抗性的基因表达、分子育种以及组学研究。

鉴于此,笔者通过对近年来国内外在辣椒响应低温胁迫方面取得的研究成果进行梳理总结,并对现阶段研究中的不足及重点提出相关展望,以期缓解低温对辣椒的危害提供一定的科学依据。

## 1 组学机制研究

随着辣椒基因组测序的完成,已有不少学者利用高通量测序手段从组学水平挖掘出新的低温响应基因、蛋白质和代谢物,为深入了解辣椒低温响应机制以及培育耐冷性品种提供理论支撑。

### 1.1 蛋白质组

为了解油菜素内酯(BR)缓解辣椒冷胁迫的分子机制,利用 iTRAQ 技术,在低温(Chill)和 Chill+2,4-表油菜素内酯(EBR)处理中鉴定出 346 个差异表达蛋白(DEP),包括 217 个上调蛋白和 129 个下调蛋白。进一步分析发现,EBR 可通过增加能量供应、增强活性氧的清除能力、减少细胞损伤、加速低温胁迫下辣椒幼苗的新陈代谢,从而提高辣椒幼苗的耐冷性<sup>[5]</sup>。低温贮藏能有效延长采后果实寿命,但也容易使果实发生冷害。对照组和冷藏果实的蛋白质组学比较分析表明,冷害(CI)诱导的甜椒果实主要变化与氧化还原稳态和碳水化合物代谢有关。此外,烯醇化酶和 GAPDH 可能是在冷害发生中起关键作用的蛋白<sup>[6]</sup>。新的研究表明,利用某

收稿日期:2024-03-22

基金项目:河南省科技攻关项目(编号:232102110260)。

作者简介:张 蓓(1994—),女,河南郑州人,硕士,研究实习员,主要从事蔬菜种质资源与遗传育种研究。E-mail:1141209419@qq.com。

通信作者:任福森,研究员,主要从事蔬菜育种研究。E-mail:renfusen@126.com。

茉莉酸甲酯(MeJA)处理,能够通过抑制 MYC2-JA 信号通路,增强抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-GSH)循环,减轻膜脂损伤,抑制细胞壁解聚,激活 CMAT-CBF-ICE 途径,从而减轻甜椒果实冷害<sup>[7]</sup>。此结果说明,植物激素能够缓解辣椒的冷害程度,增强其对冷胁迫的耐受性。

有学者利用蛋白质组学和乙酰化组学对 2 种不同抗寒水平的辣椒品种进行分析,发现 PS II 光系中 PsbO 和 PsbR 蛋白以及 PS I 光系中 PsaN 蛋白的乙酰化可以调控辣椒叶片对冷胁迫的响应,碳同化关键酶(如核酮糖二磷酸羧化酶)的乙酰化水平降低,导致碳同化能力和光合效率降低,降低了辣椒叶片的耐冷性<sup>[8]</sup>。随后,又有学者对不同抗寒水平的青椒果实进行蛋白质组学和代谢组学分析,发现甘油二酯激酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶、抗坏血酸过氧化物酶、谷胱甘肽 S-转移酶和关键代谢产物硬脂四烯酸、植物鞘氨醇、海藻糖、四氢叶酸等的丰度差异对青椒的耐寒性起关键作用。另外,耐冷甜椒品种 cv. 130 表现出的冷藏耐受性与其他代谢物对膜脂质稳态的调节有关,包括可溶性糖、抗氧化剂和多酚的水平<sup>[9]</sup>。

## 1.2 转录组

转录组分析能快速、高通量检测参与逆境胁迫应答的差异基因,是植物逆境生物学研究的重要手段。适当施用植物激素能提高辣椒的耐冷性,对低温冷藏并用 50  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 作为乙烯反应抑制剂处理的辣椒进行转录组分析。MeJA 处理上调了辣椒中与胁迫响应相关的过氧化物酶和过氧化氢酶基因,以及乙烯信号因子中的乙烯响应因子(ERF)家族和 MAP 激酶。此外,MeJA 还上调了辣椒长期冷藏过程中 ERF 和 JA 生物合成基因的表达。总之,MeJA 能够使辣椒响应冷胁迫和乙烯信号,有助于防止冷害<sup>[10]</sup>。对低温冷藏的辣椒进行 EBR 处理,分析未处理和处理的辣椒在低温冷藏下转录组的变化,发现有 656 个差异表达基因为 EBR 诱导的冷响应基因,功能富集分析发现 BR 在转录水平上通过转录活性、信号转导和代谢稳态的组合来诱导辣椒对冷胁迫的耐受性<sup>[11]</sup>。

对不同低温贮藏条件下的甜椒果实进行转录组分析发现,甜椒果实冷害过程中编码 41 个家族转录因子的 250 个转录因子(TF),主要集中在生物膜稳定性、脱水和渗透调节以及植物激素信号转导过程,主要包括 AP2/ERF、MYB、NAC、C2H2、WRKY、

HB-HD-ZIP 和 bHLH 转录因子,其中 90 个上调和 160 个下调<sup>[12]</sup>。对甜椒幼苗的茎秆在冷胁迫下的转录组分析发现,差异表达基因(DEG)参与催化活性、对温度刺激的反应、氧化还原酶活性、应激反应、磷酸盐离子转运和对脱落酸的反应。KEGG 通路分析发现,上调表达的 DEG 与类黄酮生物合成、生物碱生物合成和植物昼夜节律途径有关;而下调的 DEG 与丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)信号和植物激素信号转导途径有关<sup>[13]</sup>。以耐冷(CT)和冷敏(CS)辣椒为材料,在冷-复温处理下进行生理指标和转录组分析,在冷处理期间,CT 和 CS 分别观察到 7 333、5 953 个 DEG,这些 DEG 显著富集在与光合作用、植物激素信号转导和 DNA 损伤修复相关的通路中,主要有 ERF、bHLH、MYB、NAC 等转录因子,其中 ERF 是最大的转录因子家族<sup>[14]</sup>。这些研究结果为进一步揭示辣椒耐冷性提供了丰富的基因资源。

## 1.3 代谢组

利用转录组和代谢组分析了冷敏(XS)和耐冷(GZ)辣椒品种对冷胁迫的响应,分析表明 DEG 主要参与氨基酸生物合成、植物激素信号转导和 MAPK 信号通路,DEG 主要为游离多胺(PAs)、植物激素和渗透调节物质。此外,辣椒响应低温胁迫的主要途径是由 ICE-CBF-COR(冷调节)途径、 $\text{Ca}^{2+}$ 信号、MAPK 信号和活性氧(ROS)信号的调节介导的<sup>[15]</sup>。采用转录组和代谢组分析来评估耐冷和冷敏辣椒品种的冷应激反应,富集分析表明,DEG 主要与 MAPK 信号通路、激素信号通路以及初级和次级代谢相关。此外,在冷胁迫 6 h 后,鉴定出 21 种显著差异积累的代谢物。综合分析显示,54 个与代谢物相关的基因富集在 5 个不同的通路中。在寒冷胁迫下,参与碳水化合物代谢、TCA 循环和类黄酮生物合成途径的大多数基因和代谢物在耐冷辣椒中上调表达<sup>[4]</sup>。将耐冷和冷敏品种的辣椒果实进行冷处理后,对其种子进行转录组-代谢组整合分析,发现 3 140 个 DEG,主要与茉莉酸合成和信号传导相关,其中, *CaERF1/3\_1/5/10* 是对耐冷辣椒基因型耐冷性有积极贡献的关键基因,而 *CaDREB3* 和 *CaERF11* 是负调控冷敏感辣椒基因型耐冷性的关键基因。因此,茉莉酸合成和信号的调控网络以及 ERF 家族基因的调控可能有助于辣椒果实的冷响应<sup>[16]</sup>。这些研究为进一步开发耐冷型辣椒品种提供了信息,为提高辣椒采后果实品质提供了依据。

## 2 响应低温胁迫的关键基因

### 2.1 转录因子

转录因子在植物低温响应信号通路中起着核心作用,在此过程中它们可以直接或间接调控下游一系列相关基因的表达,使植物适应低温逆境。目前,已经在拟南芥、番茄等模式植物中鉴定了许多参与低温应答网络调控的转录因子。而在现有的研究中,参与辣椒低温胁迫的主要转录因子有 AP2/ERF、MYB、NAC、bHLH、WRKY 等。

**2.1.1 AP2/ERF 转录因子** AP2/ERF 转录因子家族是与冷胁迫相关的最重要的转录因子家族之一,与其他转录因子家族,如 MYB、NAC、bHLH 和 bZIP 相互关联,以增强冷胁迫耐受性<sup>[17]</sup>。AP2/ERF 是一个庞大的家族,分为 AP2、ERF、RAV 和 DREB 等 4 个亚家族,与植物低温胁迫关系密切的是 ERF 和 DREB 这 2 个亚家族。

ERF 转录因子主要参与植物应对非生物胁迫的多条信号途径,如 ABA(脱落酸)、乙烯、茉莉酸等。辣椒 *CaERF109* 基因的表达受低温诱导,可能参与辣椒低温胁迫应答<sup>[18]</sup>。在辣椒中沉默 *CaERF043* 后,植物体内丙二醛(MDA)含量增加,叶绿素含量及低温防御相关基因的表达量下降,降低了植株对低温抗性<sup>[19]</sup>。*CaPF1* 是一个新的 ERF 蛋白,其过表达通过激活涉及 PR 和 COR 基因表达的信号通路,从而提高转基因拟南芥植株的耐冻性<sup>[20]</sup>。进一步研究表明,*CaPF1* 受乙烯、茉莉酸甲酯等激素以及盐、低温、甘露醇等胁迫的诱导表达,异源表达 *CaPF1* 能够增强拟南芥对病原菌(*P. syringae* pv. tomato DC3000)以及冻害(-6℃)的抗性。同时,马铃薯中异源表达 *CaPF1* 基因显著提高了其对低温、高温、重金属等非生物逆境因子的抗性<sup>[21]</sup>。

DREB 又称 CBF,在植物冷响应调控网络中起着“分子开关”的作用。辣椒 *CaCBF1A* 和 *CaCBF1B* 是受低温胁迫诱导产生的,当植株恢复到 25℃ 时,其转录水平在 40 min 内显著下降,长期暴露于低温时 *CaCBF1A* 和 *CaCBF1B* 则持续表达<sup>[22-23]</sup>。异源过表达甜椒 *CfCBF3* 导致脂肪酸不饱和度增加,减轻了低温胁迫对转基因烟草植株的伤害<sup>[24]</sup>。而且,*CaCBF1A*、*CaCBF1B* 和 *CfCBF3* 均通过非 ABA 依赖途径参与辣椒的冷响应。有报道称,在中国辣椒基因组中鉴定获得 8 个 CBF 基因家族转录因子,并且 8 个 CBF 基因对低温胁迫均有不同程度的响应<sup>[25]</sup>。

**2.1.2 MYB 转录因子** MYB 转录因子作为植物中数量最多的转录因子家族之一,是控制植物发育、代谢和响应生物、非生物胁迫的调控网络中的关键因子<sup>[26]</sup>。有报道称,从辣椒基因组中筛选到 172 个 MYB 转录因子,根据 MYB 结构域重复数,将辣椒 MYB 分为 1R、2R(R2R3)、3R、6R 等不同类型,其中,R2R3 型居多,6R 亚组为辣椒所特有<sup>[27]</sup>。有研究发现辣椒 *CaMYB* 为 R2R3-MYB 类型,其转录水平被 NaCl、甘露醇、低温胁迫和 ABA 明显上调,早期还受 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 诱导<sup>[28]</sup>。*CaMYB306* 过表达植株对冷胁迫更敏感,抗氧化能力更低。*CaMYB306* 通过抑制抗氧化防御系统和抑制抗寒性正调控因子 *CaCIPK13* 的转录活性,在低温响应中发挥负调控作用<sup>[29]</sup>。同样,*CaMYB340* 在辣椒果实耐冷性中也充当负调节因子,其负调控 FA(脂肪酸)去饱和度和 *CaCBF3* 的表达,受低温(4℃)诱导。在低温条件下,瞬时过表达 *CaMYB340* 降低了不饱和脂肪酸含量和膜流动性,导致冷诱导的辣椒果皮质地变差。瞬时沉默 *CaMYB340* 增加了 FA 去饱和度并降低了电解质渗漏,增强了果实的耐冷性<sup>[30]</sup>。

**2.1.3 NAC 转录因子** NAM、ATAF1/2 和 CUC2(NAC)蛋白是植物特有的转录因子,在调控植物逆境响应相关的转录重编程中发挥重要作用<sup>[31]</sup>。有研究对辣椒中的 *CaNAC* 基因家族进行了综合分析,共鉴定出 104 个 *CaNAC* 基因<sup>[32]</sup>。据报道,*CaNAC064* 和 *CaNAC035* 都正调控辣椒的耐冷性。在拟南芥中过表达 *CaNAC064* 增强了植物的耐冷性,而在辣椒中沉默 *CaNAC064* 的表达则降低了植物的耐冷性。此外,*CaNAC064* 在植物细胞中与低温诱导的单倍体蛋白酶蛋白相互作用<sup>[33]</sup>。而 *CaNAC035* 的表达不仅可以由低温诱导,还受高温、渗透胁迫、盐、赤霉素(GA)、MeJA、水杨酸(SA)和 ABA 诱导。沉默 *CaNAC035* 基因的辣椒植株在低温、NaCl 和甘露醇处理后,受到的伤害均大于对照辣椒植株。低温处理后,相对应的电解质渗漏增加,MDA、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和超氧自由基水平较高<sup>[34]</sup>。有研究表明,低温(4℃)诱导了 *CaPLDα4* 和 *CaNAC1* 转录本的强烈积累,并且 *CaNAC1* 直接正向调控 *CaPLDα4* 的转录,从而参与低温胁迫下膜脂的降解<sup>[35]</sup>。另外,*CaNAC2* 基因受低温、高盐、ABA 诱导,表明该基因通过 ABA 信号参与对冷、盐胁迫的响应。与对照植株相比,*CaNAC2* 基因沉默增强了植株对冷胁迫的敏感性,但延缓了盐胁迫下叶绿素的降解<sup>[36]</sup>。

2.1.4 bHLH 转录因子 近年来,一些研究表明 bHLH 转录因子参与冷胁迫响应过程,并发挥重要作用<sup>[37]</sup>。有学者在辣椒基因组中鉴定了 122 个 *CabHLH* 基因,选取 8 个响应非生物胁迫的基因进行表达分析,冷胁迫处理后,*CabHLH30*、*CabHLH37*、*CabHLH42*、*CabHLH71* 和 *CabHLH111* 的表达水平上调,*CabHLH11* 下调,*CabHLH28* 先上调后下调,*CabHLH41* 不变。这些上调表达的 *CabHLHs* 可能调控下游 bHLH 相关基因,从而增强辣椒的抗逆性<sup>[38]</sup>。据报道,*CabHLH79* 基因是辣椒抗寒耐盐通路中的一个关键调控因子,并且 *CabHLH79* ~ *CaNAC035* 可能形成了一个特异的调控模块在辣椒抗寒耐盐通路中发挥重要调控作用<sup>[39]</sup>。研究发现,辣椒 *CabHLH035* 的表达受冷处理诱导,*CabHLH035* 在拟南芥中的过表达通过保护质膜完整性来改善冷胁迫耐受性。在低温胁迫下,*CabHLH035* 与 *CaCBF1A* 和 *CaAPX* 的上游区域结合,从而调节其 mRNA 表达水平。因此,*CabHLH035* 可能通过不依赖 CBF 和 ROS 的途径促进辣椒的耐寒性<sup>[40]</sup>。光敏色素互作因子 PIFs 作为 bHLH 转录因子的一个亚家族,参与调控植物的光依赖型生长发育。有研究鉴定了 6 个辣椒 PIF 基因,表达分析表明,*CaPIF8* 可以正向调控辣椒对冷、盐胁迫的耐受性,并且可能通过诱导 CBF 基因增强冷胁迫耐受性,通过激活 ABA 生物合成基因介导盐胁迫耐受性<sup>[41]</sup>。

## 2.2 其他重要蛋白基因

脱水蛋白(dehydrins, DHN)基因是 CBF 的下游基因,在提高植物对非生物胁迫的抗性方面具有重要作用。有研究者在辣椒基因组中发现了 7 个 *CaDHN* 基因,在冷胁迫下,*CaDHN1/2/3/4/7* 的表达水平均上调,尤其是 *CaDHN4* 在冷胁迫 24 h 时上调了 260 倍,而 *CaDHN5/6* 无明显变化。对 *CaDHN3* 进一步分析发现,*CaDHN3* 沉默的辣椒植株对冷胁迫的抵抗力明显低于对照植株<sup>[42]</sup>。新的研究表明,*CaDHN1* 和 *CaDHN4* 均可能作为耐寒胁迫性的正调节因子,但其参与低温胁迫的调控方式有所不同。*CaDHN1* 的沉默导致辣椒植株对冷、盐和渗透胁迫的耐受性降低,而且对 ABA 没有反应,但由 SA 强烈诱导,表明 *CaDHN1* 可能通过 ABA 非依赖性但 SA 依赖性信号通路发挥作用<sup>[43]</sup>,而 *CaDHN4* 在 ABA 依赖的信号转导途径中具有诱导拟南芥耐冷和盐胁迫的作用<sup>[44]</sup>。

水通道蛋白(aquaporin protein, AQP)是一种高

度保守的膜蛋白,在植物响应寒冷、盐等胁迫反应中发挥作用。辣椒 *CaAQP* 过表达通过增加气孔开度,增加恢复阶段的膜损伤率,降低转基因烟草植株的低温胁迫<sup>[45]</sup>。PAO 基因家族广泛参与植物响应生物胁迫和非生物胁迫,辣椒中有 6 个 PAO 基因家族成员,其中 *CaPAO2* 和 *CaPAO4* 受冷胁迫显著上调。进一步将 *CaPAO2* 和 *CaPAO4* 在拟南芥中过表达,能提高抗氧化酶活性,降低丙二醛、 $H_2O_2$  和超氧化物的积累,显著增强拟南芥的抗冻性<sup>[46]</sup>。辣椒 *CaALAD* 通过参与调控耐冷基因的相对转录水平、增强抗氧化系统和叶绿素合成来提高耐冷性。此外,*CaALAD* 还可能通过参与硫化氢介导的信号通路来响应低温胁迫<sup>[47]</sup>。MADS-box 转录因子家族的一些基因也参与胁迫反应,辣椒 *CaMADS* 过表达拟南芥植株对低温胁迫的耐受性比野生型强,在冷处理后表现出显著较高的存活率、较低的  $H_2O_2$  和超氧自由基含量。表明 *CaMADS* 在低温胁迫信号通路中作为正调控的逆境响应转录因子发挥作用<sup>[48]</sup>。辣椒 LTSF1 和 LTSF2 F-box 蛋白是 SCF 复合物的功能成分,可能通过激活抗氧化酶活性来正向调节低温胁迫耐受性<sup>[49]</sup>。辣椒 HD-ZIPI 亚基因家族成员的关键调控因子 *CaATHB-12* 通过清除 ROS 参与冷胁迫耐受性<sup>[50]</sup>。CBL-CIPK 模块有助于离子稳态、生物和非生物胁迫耐受性,CBL-CIPK 途径的功能在模式植物拟南芥中已被广泛研究。*CaCIPK13* 的沉默降低了对冷胁迫的耐受性,辣椒叶片中冷和花青素相关基因的转录水平显著降低。相反,番茄中 *CaCIPK13* 的过表达通过增加花青素含量和活性氧清除酶的活性,提高了植株的耐寒性。此外,*CaCIPK13* 与质膜中的 *CaCBL1/6/7/8* 相互作用具有  $Ca^{2+}$  依赖性,表明 *CaCIPK13* 通过 CBL-CIPK 信号正向调控冷胁迫耐受性<sup>[51]</sup>。另外,沉默 *CaSPDS* 和 *CaTPS1* 均提高了辣椒对低温胁迫的敏感性<sup>[52-53]</sup>。这些冷响应基因的挖掘,为解析辣椒响应低温胁迫的分子机制提供了切入点。

## 3 提高辣椒抗冷性的措施

### 3.1 辣椒抗冷育种

抗冷育种是提高植物抗冷能力,抵御冷害的根本途径,植物抗冷育种已成为植物育种的重要研究领域,其主要途径包括杂交育种、诱变育种、基因工程育种。目前,学者们利用杂交手段培育抗冷品种的研究较多。衢椒 3 号是以自交系 L11 为母本,以

自交系 L19 为父本育成的一代杂种,参照《辣椒耐低温性鉴定技术标准》对其耐低温性进行分级,青椒 3 号属于耐低温材料<sup>[54]</sup>。诱变育种不仅可以加速育种进程,还能获得许多变异的资源。通过空间诱变与常规育种技术相结合的方法,育成辣椒新品种宇椒 7 号,该品种突出特点为品质佳,丰产性好,抗逆性强、耐低温等<sup>[55]</sup>。基因工程技术是主要依靠导入相关抗冷基因来提高植物抗冷性的一种途径。将拟南芥抗寒基因 *CBF4* 导入辣椒,获得具有一定抗寒性的转基因辣椒,经冷诱导后,转基因植株的 SOD 和 POD 活性都明显高于对照,且转基因植株表现出叶色浓绿、叶片肥厚、叶面积大等抗寒特征<sup>[56]</sup>。

### 3.2 化学调控技术提高辣椒抗冷性

3.2.1 植物激素提高辣椒抗冷性 植物内源激素在调控植物抗冷机制中起重要作用,适量施加植物生长调节剂可以有效提高植物抗冷性<sup>[57]</sup>。目前 ABA、SA、6-苄基腺嘌呤(6-BA)、BR 等广泛应用于植物抗冷调节中。研究表明,外源施加 ABA 主要通过增强超氧化物歧化酶和愈创木酚过氧化物酶活性及 *Mn-SOD*、*POD*、*DHAR1* 和 *DHAR2* 等相关基因表达,以提高辣椒对低温诱导的氧化损伤的耐受性<sup>[58]</sup>。叶面喷施 EBR 通过改善光抑制、优化吸收能和激发能的分配以及增强抗氧化防御系统来提高辣椒幼苗对低温胁迫的耐受性<sup>[59]</sup>。相关研究表明,4℃冷胁迫 25 d 条件下,用磷酸三钠(TSP) + SA 处理甜椒果实,能够通过提高脂肪酸脱饱和效率和保水性缓解甜椒的冷害<sup>[60]</sup>。有研究表明,MeJA 可能是通过降低磷脂酶 D(*PLD*)基因的表达和活性来提高青椒果实抗冷性的。膜脂降解延迟,脯氨酸含量增加,能维持细胞膜稳定性<sup>[61]</sup>。喷施独脚金内酯可改善光合和抗氧化能力,提高辣椒植株对低温的抗性<sup>[62]</sup>。

3.2.2 其他化学物质提高辣椒抗冷性 甜菜碱(GB)改善甜椒冷害与降低细胞渗漏、MDA 含量和脂质过氧化有关,通过诱导 POD、CAT、APX 和 GR 等抗氧化基因表达和酶活性来提高辣椒果实的耐冷性<sup>[63]</sup>。外源性褪黑激素(MT)通过促进辣椒根系生长,改善抗氧化防御系统,抗坏血酸-谷胱甘肽循环和渗透调节,增强辣椒幼苗对低温和低光照的耐受性<sup>[64]</sup>。玉米黄质(Z)预处理通过增强抗氧化酶活性和 AsA-GSH 循环组分的积累以及上调 AsA-GSH 循环中的关键基因,显著降低低温弱光(LL)胁迫下辣椒幼苗 ROS 的积累<sup>[65]</sup>。外源玉米黄

质预处理通过改善光系统过程、增加抗氧化性和诱导内源性玉米黄质代谢的改变,增强辣椒植株对冷却的耐受性<sup>[66]</sup>。外源谷胱甘肽(GSH)处理可通过触发 AsA-GSH 循环和提高抗氧化能力来缓解冷藏期间辣椒果实冷害<sup>[67]</sup>。

### 3.3 物理方法提高辣椒抗冷性

有研究表明,45℃热水处理 15 min 能缓解甜椒果实冷藏期间冷害,这可能是由于相关酶活性的提高增强了抗坏血酸-谷胱甘肽循环,从而减轻了甜椒果实冷害<sup>[68]</sup>。据报道,间歇升温(IW)能有效降低 CI 指数,保持辣椒硬度。适宜的 IW 周期有效延缓了不饱和脂肪酸含量的下降,维持了较高的不饱和脂肪酸指数(IUFA),有助于保持辣椒细胞膜的完整性<sup>[69]</sup>。有报道称,热水处理结合薄膜包装可通过增加多胺水平的机制来延缓甜椒果实的冷害和腐烂<sup>[70]</sup>。

### 3.4 水肥耦合及抗冷锻炼

合理施肥对植物的生长发育非常重要,适当施用有机肥可以提高植物的抗逆性,对其产量和品质也有提升。有研究者发现,适当施用有机肥可以有效增强辣椒的抗寒性<sup>[71-72]</sup>。植物对低温胁迫的抗性有一个适应过程,在植株将要受到冷害之前,逐步降低温度,让植物预先经历适当的低温锻炼,可以有效增强植物的耐冷性。低温胁迫下,经过低温驯化处理的辣椒幼苗株高、茎粗增长量高于未经低温驯化的辣椒幼苗,而  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、 $F_v/F_m$  和  $\Phi_{PSII}$  下降幅度以及  $C_i$  值升高幅度均小于未经过低温驯化的,因此低温驯化有助于提高辣椒的抗寒性<sup>[73]</sup>。辣椒果实预先经历低温处理,也能增强其对低温的耐受度。将辣椒置于冰水混合物中进行预冷处理,有利于保持辣椒的采后品质,缓解整个贮藏期间硬度的损失,从而延长货架期<sup>[74-75]</sup>。低温预处理(LTC)结合 MeJA 处理能显著延缓甜椒果实冷害的发生,并能显著抑制冷害指数的上升,可以抑制 MDA 含量的增加,抑制叶绿素和维生素 C 含量的下降,增强 POD、CAT、APX 酶活性及其相关基因的表达。总之,LTC 结合 MeJA 处理可作为提高甜椒果实采后冷害抗性的有效技术<sup>[76]</sup>。冷激、草酸及其复合处理通过提高抗氧化酶活性和脯氨酸积累缓解青椒果实冷害。其中,冷激+草酸处理是减轻冷害最有效的方法<sup>[77]</sup>。

## 4 展望

辣椒属于冷敏感植物,低温对辣椒的发展具有显著的制约作用,研究辣椒响应低温胁迫的分子调

控机制对于抗寒育种具有重要的理论和实际应用价值。近些年,辣椒响应低温胁迫和抗寒性的研究取得了一定的进展,但与拟南芥、水稻等模式植物相比,仍处于起步阶段,主要体现在以下几个方面。第一,辣椒响应低温胁迫的调控网络尚不明确,以目前对寒冷调控机制的认知去培育具有强耐寒性的优质辣椒还有一定难度。辣椒抵御低温是一个复杂且精密的过程,辣椒耐冷性受多种特异的抗冷基因控制,不同基因之间存在着复杂的交叉调控作用。虽然目前通过转录组学或反向遗传学方法鉴定了一些冷响应基因,但大多数仅停留在表达分析层面,很少有基因经过功能鉴定。此外,由于辣椒遗传转化体系一直未能突破,导致大多数基因在辣椒耐冷方面的确切功能还不清楚,因此无法揭示辣椒应答低温胁迫调控网络。第二,辣椒耐寒基因的挖掘和鉴定是零星的,而不是系统性的,而且目前已有的研究大多集中在单基因水平的基因功能鉴定,对交叉逆境胁迫的研究较少。然而在实际生产过程中,辣椒还会遭受高温、干旱、高盐等各种非生物胁迫,应加强关于辣椒对复合胁迫响应机制的研究。第三,目前常规育种仍然是耐寒性育种的主要途径,分子育种几乎没有,那么如何在反复回交过程中保留所需的冷相关基因也是一个棘手的问题。其次,耐冷性相关的分子标记开发太少,以及遗传转化体系还没完全建立都是导致辣椒耐冷性分子育种发展缓慢的重要因素。

基于辣椒基因组测序的完成以及组学和现代生物信息学的不断发展,未来可在以下几个方面展开研究。第一,加强对辣椒耐冷相关基因的验证,解析由重要调控因子及其上下游同源基因组成的关键分子模块在耐冷反应中的功能。这将阐明低温信号从感知到传递的整个传递链条,全面解析辣椒低温信号传导途径。为了丰富对低温响应机制的复杂调控网络的认识,应该评估低温信号与其他信号途径如干旱、盐和植物激素途径之间的串扰。第二,未来整合更多方法的研究,如表型组学、蛋白质组学、代谢组学、转录组学、基因组学和生物信息学方法,可能会大大提高识别冷调控基因的准确性,并提供更好的候选基因,可以进一步用于分子育种。第三,辣椒遗传转化体系一直未能突破,并且受基因型影响较大,需要进一步优化。应结合基因组选择育种,将耐冷基因及其信号模块导入到好的辣椒品种中,从而加速耐冷基因的利用,助力辣

椒耐冷新种质的选育。另外,对早期发现的冷胁迫调节因子进行基因组编辑也将成为提高辣椒耐寒性和创制辣椒耐冷材料的重要手段。

#### 参考文献:

- [1] Zhou M Q, Chen H, Wei D H, et al. *Arabidopsis CBF3* and *DELLAs* positively regulate each other in response to low temperature [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 39819.
- [2] Hernández - Pérez T, del Rocío Gómez - García M, Valverde M E, et al. *Capsicum annuum* (hot pepper): an ancient Latin - American crop with outstanding bioactive compounds and nutraceutical potential. A review [J]. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 2020, 19 (6): 2972 - 2993.
- [3] Guo M, Yin Y X, Ji J J, et al. Cloning and expression analysis of heat - shock transcription factor gene *CaHsfA2* from pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2014, 13 (1): 1865 - 1875.
- [4] Gao C L, Muntaz M A, Zhou Y, et al. Integrated transcriptomic and metabolomic analyses of cold - tolerant and cold - sensitive pepper species reveal key genes and essential metabolic pathways involved in response to cold stress [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23 (12): 6683.
- [5] Li J, Sohail H, Nawaz M A, et al. Physiological and proteomic analyses reveals that brassinosteroids application improves the chilling stress tolerance of pepper seedlings [J]. *Plant Growth Regulation*, 2022, 96 (2): 315 - 329.
- [6] Sánchez - Bel P, Egea I, Sánchez - Ballesta M T, et al. Understanding the mechanisms of chilling injury in bell pepper fruits using the proteomic approach [J]. *Journal of Proteomics*, 2012, 75 (17): 5463 - 5478.
- [7] Fu A Z, Zheng Y Y, Lv Y H, et al. Multi - omics analysis reveals specific modifications associated with reduced chilling injury in bell pepper fruit by methyl jamonate [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2022, 185: 111799.
- [8] Liu Z B, Song J S, Miao W, et al. Comprehensive proteome and lysine acetylome analysis reveals the widespread involvement of acetylation in cold resistance of pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 730489.
- [9] Xu D Y, Yuan S Z, Chen B, et al. A comparative proteomic and metabolomic analysis of the low - temperature response of a chilling - injury sensitive and a chilling - injury tolerant cultivar of green bell pepper [J]. *Scientia Horticulturae*, 2023, 318: 112092.
- [10] Shin S Y, Park M H, Choi J W, et al. Gene network underlying the response of harvested pepper to chilling stress [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2017, 219: 112 - 122.
- [11] Li J, Yang P, Kang J G, et al. Transcriptome analysis of pepper (*Capsicum annuum*) revealed a role of 24 - epibrassinolide in response to chilling [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1281.
- [12] Kong X M, Zhou Q, Luo F, et al. Transcriptome analysis of harvested bell peppers (*Capsicum annuum* L.) in response to cold

- stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 139: 314–324.
- [13] Grimaldi – Olivas J C, Morales – Merida B E, Cruz – Mendivil A, et al. Transcriptomic analysis of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) revealing key mechanisms in response to low temperature stress[J]. *Molecular Biology Reports*, 2023, 50(10): 8431–8444.
- [14] Miao W, Song J S, Huang Y W, et al. Comparative transcriptomics for pepper (*Capsicum annuum* L.) under cold stress and after rewarming[J]. *Applied Sciences*, 2021, 11(21): 10204.
- [15] Zhang J W, Liang L, Xie Y D, et al. Transcriptome and metabolome analyses reveal molecular responses of two pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivars to cold stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 819630.
- [16] Lee J G, Yi G, Seo J, et al. Jasmonic acid and ERF family genes are involved in chilling sensitivity and seed browning of pepper fruit after harvest[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 17949.
- [17] Ritonga F N, Ngatia J N, Wang Y R, et al. AP2/ERF, an important cold stress – related transcription factor family in plants: a review [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2021, 27(9): 1953–1968.
- [18] 高升华, 李 宁, 王 飞, 等. 辣椒 AP2/ERF 家族转录因子 *CaERF109* 的克隆和表达分析[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(19): 6256–6262.
- [19] 马 潇. 辣椒 *CaCIPKs* 对干旱和低温胁迫的响应及其调控机理研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022: 6–9.
- [20] Yi S Y, Kim J H, Joung Y H, et al. The pepper transcription factor *CaPFI* confers pathogen and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2004, 136(1): 2862–2874.
- [21] Youm J W, Jeon J H, Choi D, et al. Ectopic expression of pepper *CaPFI* in potato enhances multiple stresses tolerance and delays initiation of *in vitro* tuberization[J]. *Planta*, 2008, 228(4): 701–708.
- [22] Kim S, An C S, Hong Y N, et al. Cold – inducible transcription factor, *CaCBF*, is associated with a homeodomain leucine zipper protein in hot pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Molecules and Cells*, 2004, 18(3): 300–308.
- [23] 魏小春, 李 艳, 姚秋菊, 等. 辣椒 *CaCBF1A* 基因的克隆及非生物胁迫下表达分析[J]. *河南农业科学*, 2016, 45(12): 110–115.
- [24] Yang S, Tang X F, Ma N N, et al. Heterology expression of the sweet pepper *CBF3* gene confers elevated tolerance to chilling stress in transgenic tobacco [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(15): 1804–1812.
- [25] 叶 正, 高崇伦, Zakaria Gagoshidze, 等. 中国辣椒低温响应转录因子 CBF 全基因组鉴定与分析[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(15): 4903–4910.
- [26] Dubos C, Stracke R, Grotewold E, et al. MYB transcription factors in *Arabidopsis* [J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(10): 573–581.
- [27] 居利香, 雷 欣, 赵成志, 等. 辣椒 MYB 基因家族的鉴定及与辣味关系分析[J]. *园艺学报*, 2020, 47(5): 875–892.
- [28] Seong E S, Guo J, Wang M H. The chilli pepper (*Capsicum annuum*) MYB transcription factor (*CaMYB*) is induced by abiotic stresses [J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2008, 17(2): 193–196.
- [29] Ma X, Yu Y N, Jia J H, et al. The pepper MYB transcription factor *CaMYB306* accelerates fruit coloration and negatively regulates cold resistance [J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 295: 110892.
- [30] Ge W Y, Luo M L, Sun H J, et al. The *CaMYB340* transcription factor induces chilling injury in post – harvest bell pepper by inhibiting fatty acid desaturation [J]. *The Plant Journal*, 2022, 111(3): 800–818.
- [31] Diao P F, Chen C, Zhang Y Z, et al. The role of NAC transcription factor in plant cold response [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2020, 15(9): 1785668.
- [32] Diao W P, Snyder J C, Wang S B, et al. Genome – wide analyses of the NAC transcription factor gene family in pepper (*Capsicum annuum* L.): chromosome location, phylogeny, structure, expression patterns, cis – elements in the promoter, and interaction network [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(4): 1028.
- [33] Hou X M, Zhang H F, Liu S Y, et al. The NAC transcription factor *CaNAC064* is a regulator of cold stress tolerance in peppers [J]. *Plant Science*, 2020, 291: 110346.
- [34] Zhang H F, Ma F, Wang X K, et al. Molecular and functional characterization of *CaNAC035*, an NAC transcription factor from Pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 14.
- [35] Kong X M, Zhou Q, Zhou X, et al. Transcription factor *CaNAC1* regulates low – temperature – induced phospholipid degradation in green bell pepper [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(3): 1078–1091.
- [36] Guo W L, Wang S B, Chen R G, et al. Characterization and expression profile of *CaNAC2* pepper gene [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 755.
- [37] Qian Y C, Zhang T Y, Yu Y, et al. Regulatory mechanisms of bHLH transcription factors in plant adaptive responses to various abiotic stresses [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 677611.
- [38] Zhang Z S, Chen J, Liang C L, et al. Genome – wide identification and characterization of the bHLH transcription factor family in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2020, 11: 570156.
- [39] Wang Z Y, Zhang Y M, Hu H F, et al. *CaBHLH79* acts upstream of *CaNAC035* to regulate cold stress in pepper [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(5): 2537.
- [40] Zhang H F, Guo J B, Chen X Q, et al. Transcription factor *CaBHLH035* promotes cold resistance and homeostasis of reactive oxygen species in pepper [J]. *Horticultural Plant Journal*, 2024, 10(3): 823–836.
- [41] Yang Y X, Guang Y L, Wang F, et al. Characterization of phytochrome – interacting factor genes in pepper and functional analysis of *CaPIF8* in cold and salt stress [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 746517.
- [42] Jing H, Li C, Ma F, et al. Genome – wide identification, expression diversification of dehydrin gene family and characterization of *CaDHN3* in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *PLoS One*, 2016,



- 11(8):e0161073.
- [43] Chen R G, Jing H, Guo W L, et al. Silencing of dehydrin *CaDHN1* diminishes tolerance to multiple abiotic stresses in *Capsicum annuum* L.[J]. Plant Cell Reports, 2015, 34(12): 2189–2200.
- [44] Zhang H F, Liu S Y, Ma J H, et al. *CaDHN4*, a salt and cold stress – responsive dehydrin gene from pepper decreases abscisic acid sensitivity in *Arabidopsis* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 21(1): 26.
- [45] Yin Y X, Guo W L, Zhang Y L, et al. Cloning and characterisation of a pepper aquaporin, *CaAQP*, which reduces chilling stress in transgenic tobacco plants [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2014, 118(3): 431–444.
- [46] Zhang J W, Liang L, Xiao J C, 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.) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(17): 9999.
- [47] Wang H P, Liu Z C, Xie J M, et al. The *CaALAD* gene from pepper (*Capsicum annuum* L.) confers chilling stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 884990.
- [48] Chen R G, Ma J H, Luo D, et al. *CaMADS*, a MADS – box transcription factor from pepper, plays an important role in the response to cold, salt, and osmotic stress [J]. Plant Science, 2019, 280: 164–174.
- [49] Venkatesh J, Kang M Y, Liu L, et al. F – box family genes, *LTSF1* and *LTSF2*, regulate low – temperature stress tolerance in pepper (*Capsicum chinense*) [J]. Plants, 2020, 9(9): 1186.
- [50] Zhang R X, Zhu W C, Cheng G X, et al. A novel gene, *CaATHB – 12*, negatively regulates fruit carotenoid content under cold stress in *Capsicum annuum* [J]. Food & Nutrition Research, 2020, 64: 64.
- [51] Ma X, Gai W X, Li Y, et al. The CBL – interacting protein kinase CaCIPK13 positively regulates defence mechanisms against cold stress in pepper [J]. Journal of Experimental Botany, 2022, 73(5): 1655–1667.
- [52] Zhang J W, Xie M H, Yu G F, et al. *CaSPDS*, a spermidine synthase gene from pepper (*Capsicum annuum* L.), plays an important role in response to cold stress [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(5): 5013.
- [53] Gou B D, Duan P P, Wei M, et al. Silencing *CaTPSI* increases the sensitivity to low temperature and salt stresses in pepper [J]. Agronomy, 2023, 13(2): 319.
- [54] 刘慧琴, 李朝森, 郭勤卫, 等. 鲜辣型辣椒新品种衢椒 3 号的选育 [J]. 浙江农业科学, 2022, 63(9): 2021–2023, 2041.
- [55] 王 雪, 陈立新, 刘录祥, 等. 利用空间诱变技术选育辣椒新品种“宇椒 7 号” [J]. 北方园艺, 2017(11): 162–165.
- [56] 王兴娥, 巩振辉, 李大伟, 等. 冷诱导基因 C – 重复基序结合因子 4 (*CBF4*) 在辣椒中的遗传转化及抗寒性分析 [J]. 农业生物技术学报, 2009, 17(5): 830–835.
- [57] Anwar A, Bai L Q, Miao L, et al. 24 – epibrassinolide ameliorates endogenous hormone levels to enhance low – temperature stress tolerance in cucumber seedlings [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(9): 2497.
- [58] Guo W L, Chen R G, Gong Z H, et al. Exogenous abscisic acid increases antioxidant enzymes and related gene expression in pepper (*Capsicum annuum*) leaves subjected to chilling stress [J]. Genetics and Molecular Research, 2012, 11(4): 4063–4080.
- [59] Li J, Yang P, Gan Y T, et al. Brassinosteroid alleviates chilling – induced oxidative stress in pepper by enhancing antioxidation systems and maintenance of photosystem II [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2015, 37(11): 222.
- [60] Ge W Y, Zhao Y B, Kong X M, et al. Combining salicylic acid and trisodium phosphate alleviates chilling injury in bell pepper (*Capsicum annuum* L.) through enhancing fatty – acid desaturation efficiency and water retention [J]. Food Chemistry, 2020, 327: 127057.
- [61] Ma M J, Zhu Z Q, Cheng S C, et al. Methyl jasmonate alleviates chilling injury by regulating membrane lipid composition in green bell pepper [J]. Scientia Horticulturae, 2020, 266: 109308.
- [62] 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 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2021: 33–69.
- [63] Wang Q, Ding T, Zuo J H, et al. Amelioration of postharvest chilling injury in sweet pepper by *Glycine betaine* [J]. Postharvest Biology and Technology, 2016, 112: 114–120.
- [64] Li J, Xie J M, Yu J H, et al. Melatonin enhanced low – temperature combined with low – light tolerance of pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings by regulating root growth, antioxidant defense system, and osmotic adjustment [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 998293.
- [65] Ding D X, Li J, Xie J M, et al. Exogenous zeaxanthin alleviates low temperature combined with low light induced photosynthesis inhibition and oxidative stress in pepper (*Capsicum annuum* L.) plants [J]. Current Issues in Molecular Biology, 2022, 44(6): 2453–2471.
- [66] Tang C N, Xie J M, Lv J, et al. Alleviating damage of photosystem and oxidative stress from chilling stress with exogenous zeaxanthin in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 162: 395–409.
- [67] Yao M M, Ge W Y, Zhou Q, et al. Exogenous glutathione alleviates chilling injury in postharvest bell pepper by modulating the ascorbate – glutathione (AsA – GSH) cycle [J]. Food Chemistry, 2021, 352: 129458.
- [68] Endo H, Miyazaki K, Ose K, et al. Hot water treatment to alleviate chilling injury and enhance ascorbate – glutathione cycle in sweet pepper fruit during postharvest cold storage [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 257: 108715.
- [69] Liu L, Wei Y N, Shi F, et al. Intermittent warming improves postharvest quality of bell peppers and reduces chilling injury [J]. Postharvest Biology and Technology, 2015, 101: 18–25.
- [70] González – Aguilar G A, Gayosso L, Cruz R, et al. Polyamines induced by hot water treatments reduce chilling injury and decay in pepper fruit [J]. Postharvest Biology and Technology, 2000, 18(1): 19–26.



陈银霞,王志泽,冯成蒿,等. 番茄抗根结线虫病 Mi 基因探索与 WRKY 转录因子参与抗病调控的研究进展[J]. 江苏农业科学,2025,53(4):16-22.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.04.003

# 番茄抗根结线虫病 Mi 基因探索与 WRKY 转录因子参与抗病调控的研究进展

陈银霞, 王志泽, 冯成蒿, 周闯闯, 聂蔚丹, 王超楠, 杜 崇  
(新疆农业大学园艺学院, 新疆乌鲁木齐 830052)

**摘要:**根结线虫病作为世界范围内危害植物最为广泛的土传病害之一,给农作物生产造成了巨大的经济损失。番茄作为新疆红色支柱产业,其设施生产饱受线虫病的侵害。目前,生产上对根结线虫病的防治多以化学防治为主,但药剂的频繁使用给生态环境带来了巨大压力。近年来,生物防治的绿色可持续优势逐渐扩大,但生防资源少、田间防治效果差异大等缺陷也掣肘了其应用。优质基因资源的挖掘与利用,仍是从根本上解决番茄抗病的最佳策略。本文首先介绍番茄 Mi 基因家族中已发掘的 10 个成员在分子层面的研究进展,阐释番茄抗根结线虫病的现有分子机理;Mi 基因可使用的抗原单一、抗病范围有限及土壤温度等条件的制衡,阻碍了优质番茄种质的抗性改良,更多非 R 基因的挖掘变得尤为重要。WRKY 转录因子在作物生物胁迫调控方面扮演重要角色,本文综述近年来 WRKY 在作物防卫根结线虫病方面的研究应用,以期后续番茄从不同层面并避免完全依赖 Mi 基因的抗病育种提供新思路。

**关键词:**番茄;Mi 基因;根结线虫;WRKY 转录因子

**中图分类号:**S436.412.1<sup>+</sup>9 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)04-0016-07

根结线虫(root-knot nematodes, RKN)是一种专性植物寄生线虫。1855 年,自 Berkeley 首次发现以来,世界各地有关根结线虫病报道逐年增多,其中危害严重、分布较广的有南方根结线虫(*Meloidogyne incognita*)、爪哇根结线虫(*M. javanica*)、花生根结线虫(*M. arenaria*)、北方根结线虫(*M. hapla*)。根结线虫体型小而透明,幼虫通常为细长的蠕虫形态,

成虫雌雄异体,雌虫呈梨形状,雄虫呈线状。雌虫卵囊表面粗糙不平,通常呈棕褐色<sup>[1]</sup>。

RKN 的寄主范围广泛,涉及 114 科 3 000 多种植物;研究发现,蔬菜中的茄科、葫芦科、十字花科等植物受害较为严重<sup>[2]</sup>。RKN 每年造成世界农作物平均减产 24.5%,经济损失超过 1 000 亿美元,给农业生产造成了不小的冲击<sup>[3]</sup>。番茄(*Solanum lycopersicum* L.)是对 RKN 最为敏感的作物之一,在我国新疆,特别是在伊犁哈萨克自治州、吐鲁番市、乌鲁木齐市、巴音郭楞蒙古自治州、阿克苏地区的设施番茄生产上,RKN 均普遍发生。番茄受侵染后,植株呈现矮小、发育不良的现象,果实品质大幅下降,一般造成减产 30%~50%,严重时可达 80%,

收稿日期:2024-04-08

基金项目:国家自然科学基金青年科学基金(编号:32302652);新疆维吾尔自治区自然科学基金青年科学基金(编号:2022D01B95)。

作者简介:陈银霞(1996—),女,河南淮阳人,硕士研究生,研究方向为番茄分子遗传育种。E-mail:cyx61222@163.com。

通信作者:杜 崇,博士,硕士生导师,主要从事番茄分子遗传育种研究。E-mail:godv2018@163.com。

[71]张 建,许锦鹏,蒋细旺. 养殖废弃物生物有机肥对辣椒抗寒性的影响[J]. 长江蔬菜,2015(6):48-53.

[72]高成萌,高王宇,朱 军,等. 马尾藻有机肥发酵工艺优化及其对辣椒抗寒性的影响[J]. 广东农业科学,2023,50(11):89-97.

[73]王瑞东. 低温驯化对辣椒幼苗生长生理的影响[D]. 兰州:甘肃农业大学,2016:15-19.

[74]Mi S, Li T, Shi Q Y, et al. Cold shock precooling improves the firmness of chili pepper during postharvest storage and the molecular mechanisms related to pectin[J]. Food Chemistry, 2023, 419: 136052.

[75]Mi S, Li T, Sang Y X, et al. Effect of cold shock precooling on the physicochemical, physiological properties and volatile profiles of chili peppers during postharvest storage[J]. LWT - Food Science and Technology, 2023, 187: 115300.

[76]Wang Y X, Gao L P, Wang Q, et al. Low temperature conditioning combined with methyl jasmonate can reduce chilling injury in bell pepper[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 243: 434-439.

[77]Wang F, Yang Q Z, Zhao Q F, et al. Cold shock treatment with oxalic acid could alleviate chilling injury in green bell pepper by enhancing antioxidant enzyme activity and regulating proline metabolism[J]. Scientia Horticulturae, 2022, 295: 110783.