

辣椒适应非生物胁迫的研究进展

胡华冉 杜磊 张芮豪 钟秋月 刘发万 桂敏

(云南省农业科学院园艺作物研究所, 昆明 650205)

摘要: 非生物胁迫是危害当今全球农业区域的主要因素之一, 对蔬菜作物的生长和产量有显著影响, 如何提高蔬菜的抗逆性成为当前的研究热点。辣椒作为国内种植面积跃居第一位的大宗蔬菜, 具有较高的营养价值和经济价值, 培育具有较强抗逆能力的辣椒品种具有重大的社会效益。基于此, 本文重点综述了辣椒响应温度胁迫、盐碱胁迫、水分胁迫及重金属胁迫在形态、生理生化及分子层面的研究近况, 整合了各胁迫下的改良措施, 并提出今后的研究方向, 为辣椒资源的开发利用和抗逆品种培育提供理论参考。

关键词: 辣椒; 温度胁迫; 盐碱胁迫; 水分胁迫; 重金属胁迫

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2022-0368

Research Progress in the Adaptation of Hot Pepper (*Capsicum annuum* L.) to Abiotic Stress

HU Hua-ran DU Lei ZHANG Rui-hao ZHONG Qiu-yue LIU Fa-wan GUI Min

(Horticultural Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Science, Kunming 650205)

Abstract: Abiotic stress is one of the main factors affecting the growth and yield of vegetable crops worldwide. Therefore, how to improve the stress resistance of vegetables has become a research hotspot. As the largest vegetable planted in China, hot pepper (*Capsicum annuum* L.) has high nutritional value and economic value. Therefore, it is of great social benefit to cultivate hot pepper varieties with strong resistances. Based on this, this study focuses on the responses of hot pepper to temperature stress, saline-alkali stress, water stress and heavy metals stress that caused changes in plant morphological status, physiological, biochemical and molecular level. The improvement measures were firstly integrated, and the pepper to future research direction was analyzed, which would provide references for the development and utilization of resources and resistant variety breeding.

Key words: hot pepper (*Capsicum annuum* L.); temperature stress; saline-alkali stress; water stress; heavy metal stress

辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 因其丰富的营养价值和良好的风味深受消费者喜爱。除鲜食外, 还可干制、酱制和泡制等, 加工成辣椒粉、辣椒圈和辣椒酥等调味品, 也可深加工提取辣椒素和辣椒红色素等产品, 用于食品、饮料、饲料、保健药品、化妆品、医学及军事等领域^[1-2]。根据国家特色蔬菜

产业技术体系统计数据, 我国辣椒播种面积在蔬菜作物中位居第一, 成为我国蔬菜产业中第一大产业^[3]。伴随着辣椒用途的不断开发和加工型产业的快速发展, 辣椒成为我国乡村振兴和精准脱贫的重要抓手。

我国作为辣椒种植大国, 对辣椒的研究及开发

收稿日期: 2022-03-28

基金项目: 现代农业产业技术体系 (CARS-24-G-25), 云南种子种业联合实验室项目 (202205AR070001), 技术创新人才培养对象项目桂敏 (202205AD160029)

作者简介: 胡华冉, 女, 博士, 助理研究员, 研究方向: 辣椒基础研究; E-mail: 1062666717@qq.com

通讯作者: 桂敏, 女, 硕士, 研究员, 研究方向: 辣椒育种及栽培; E-mail: mingui6799@126.com

高度重视。目前,对辣椒的研究主要集中在辣椒种植与栽培、病虫害防治、辣椒性状基因定位、辣椒的药理及风味物质等几个方面。然而,辣椒在生长发育过程中不仅受到生物胁迫,还受到非生物因子的影响,导致辣椒的品质破坏、产量降低,所以对其抗性方面的研究很有必要。因此,本研究主要总结了近几年内辣椒在萌发期和苗期响应非生物胁迫的研究进展,分别在形态、生理生化、分子层面以及缓解措施等方面对其研究近况进行综述,有助于较全面了解辣椒在非生物胁迫条件下的最新研究进展,分析其存在的问题与未来的研究方向,以期对辣椒抗逆品种的培育及开发利用提供参考。

1 温度胁迫

1.1 辣椒耐高低温材料的筛选

温度胁迫包括高温胁迫和低温胁迫,危害作物的生长发育,造成作物减产,筛选耐高低温的品种具有重要的生产意义,相关研究主要集中于以萌发期指标、苗期形态指标和生理生化指标为依据进行筛选。王静等^[4]对20份辣椒材料的生理指标进行分析,筛选高度耐热、中度耐热、不耐热和极不耐热4个等级品种。张慧静等^[5]发现不同制干辣椒品种在胁迫条件下发芽势、发芽率、发芽指数的差异性显著,并利用这些指标鉴定品种间的耐冷性。胡能兵等^[6]通过生理指标的隶属度分析法和叶绿素荧光参数降幅的排名获得可用于抗(耐)高温的辣椒品种。而通过辣椒资源种子萌发期、幼苗及坐果期的相关形态指标和生理生化特性综合分析,筛选耐高温材料的研究也有报道^[7]。此外,苟秉调等^[8]在低温弱光胁迫下获得可用于鉴定和预测辣椒杂种优势的光合指标,为预测低温胁迫下的辣椒杂种优势提供了理论依据。

1.2 生理指标响应

温度胁迫对辣椒生理生化的影响主要表现在渗透调节物质、保护酶系统、膜脂过氧化和光合作用上。张子学等^[9]研究发现,经高、低温胁迫辣椒叶片中的可溶性糖(soluble sugars, SS)、脯氨酸(proline, Pro)和丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量品种之间均存在极显著差异,其中,SS、Pro含量大幅度提高、MDA含量明显下降的品种,其耐热

或抗寒能力强。潘宝贵^[10]研究发现随着高温胁迫温度的升高和胁迫时间的延长,净光合速率迅速下降,气孔导度先降后升,超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性急剧下降,过氧化氢酶(catalase, CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)活性也随之下降,而过氧化物酶(peroxidase, POD)活性持续上升且增加幅度较大,耐热品种叶片中的酶活性(SOD、POD、APX、CAT) > 耐热性中等的品种 > 热敏品种。该结果同何铁光等^[11]、马宝鹏等^[12]结果相似,说明高温胁迫下,氧化酶活性以及MDA、Pro含量的变化在不同辣椒品种中有较大的差异,可作为辣椒耐热鉴定的辅助生理指标。

1.3 抗冷耐热基因的研究

在形态生理研究的基础上,学者开始在分子水平上对辣椒进行深入研究,目前已克隆得到多个与温度胁迫相关的基因。例如,WRKY家族基因*CaWRKY13*、*CaWRKY27*和*CaWRKY41*, HSP家族基因*CaHSP18*、*CaHSP24*、*CaHSP26*和*HSP90*,以及*CaERF18*、*CaERF109*、*CaSYT5*、*KCS*、*NAT*、*CaVIN02*和*CaCWIN03*,通过生物信息学与表达量分析发现,这些基因对低温和高温具有较强的响应^[13-21]。有学者对这些基因的机理进行了初步的探索,姬俏华^[22]利用农杆菌介导的遗传转化方法获得了*CaWRKY20*的过表达烟草植株,发现过表达*CaWRKY20*可显著提高烟草对高温的耐受性。颜坤^[23]研究发现高温胁迫下转正义*CaGPAT*烟草的光合能力强于野生型。而郭尚敬^[24]从甜椒叶片中分离到小分子量热激蛋白基因*CaHSP26*和*CaHSP18*,低温条件下过量表达对烟草、大肠杆菌均有保护作用。此外,也有学者探讨DNA甲基化在辣椒高温多湿胁迫反应中的作用^[25],以及在转录水平和转录后水平上阐明*CaWRKY40*介导的辣椒应答RSI和HTHH信号通路相互作用分子机制^[26]。Li等^[27]通过比较转录组分析揭示了热胁迫下敏感辣椒和耐热辣椒的转录差异。上述基因在提高植物的温度胁迫耐受性方面有一定的作用,可用于辣椒抗逆基因工程改良研究。辣椒温度胁迫相关研究见表1。

2 盐碱胁迫

种子萌发期和苗期是植物对盐分最敏感的时期,

表 1 辣椒温度胁迫研究进展

胁迫类型	温度处理	研究内容	参考文献
Stress type	Treatment/℃	Research content	Reference
高温胁迫 High temperature stress	30–45	苗期生理指标，耐热性评价 Physiological index during seedling stage, and evaluation on heat-resistance	[4]
		热害指标 \ 叶绿素荧光参数，抗性评定 Heat damage index, chlorophyll fluorescence parameter, and resistance evaluation	[6]
		膜脂氧化产物，抗氧化系统，光合作用，抗性评价 Membrane lipid oxidation products, antioxidant system, photosynthesis, and resistance evaluation	[9–12]
		<i>CaWRKY27</i> 、 <i>CaHSP18</i> 、 <i>CaHSP24</i> 、 <i>CaHSP26</i> 、 <i>HSP90</i> 基因克隆、表达，生物信息学分析 Cloning and expression of <i>CaWRKY27</i> , <i>CaHSP18</i> , <i>CaHSP24</i> , <i>CaHSP26</i> , <i>HSP90</i> , and bioinformatics analysis	[17, 19, 21]
		<i>CaWRKY20</i> 、 <i>CabZIP63</i> 、 <i>CaGPA</i> 基因功能验证 Function verification of <i>CaWRKY20</i> , <i>CabZIP63</i> , and <i>CaGPAT</i> genes	[22–24]
		全基因组分析 Genome-wide analysis	[14]
		DNA 甲基化分析 DNA methylation analysis	[25]
低温胁迫 Low temperature stress	0–18	转录组测序分析 Transcriptome sequencing analysis	[26–27]
		种子发芽指标，耐冷性评价 Seed germination index, evaluation on cold tolerance	[5]
		苗期光合指标筛选 Screening of photosynthetic indexes at seedling stage	[8]
		<i>CaERF109</i> 、 <i>KCS</i> 表达和生物信息学分析 Expression and bioinformatics analysis of <i>CaERF109</i> and <i>KCS</i> genes	[15, 20]
低、高温胁迫 Low and high temperature stress	0–42	萌发期、幼苗及坐果期的相关形态指标和生理生化特性，耐热耐寒材料筛选 Relevant morphological indexes, physiological and biochemical characteristics at germination stage, seedling and fruit setting stage, and screening of heat and cold resistant materials	[7]
		<i>CaERF18</i> 、 <i>CaWRKY41 NAT</i> 、 <i>CaVIN02</i> 、 <i>CaCWIN03</i> 基因克隆、表达分析 Cloning and expression of <i>CaWRKY13</i> , <i>CaWRKY41 NAT</i> , <i>CaVIN02</i> , and <i>CaCWIN03</i> genes	[13, 16, 18]

因而辣椒耐盐性研究主要集中在这两个时期。研究表明，盐、碱胁迫使辣椒的发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数及相对盐害率等指标降低，抑制胚芽及胚根的生长，主根长、侧根长与侧根分级数以及子叶展开百分比与盐碱胁迫呈明显负相关^[28–29]，幼苗株高、干重和根长显著下降^[30]，导致盐碱胁迫降低了辣椒的产量，影响辣椒果实品质，且碱性盐的抑制效应大于中性盐，强碱（Na₂CO₃）比弱碱（NaHCO₃）的抑制作用更强^[31–32]。此外，低浓度的中性盐、碱性盐对辣椒种子发芽势均有促进作用。还有学者发现土壤盐分影响辣椒果实的辣椒素含量^[33]。

2.1 辣椒耐盐性评价研究

植物的耐盐性有不同程度的表现，且不同辣椒品种在不同指标上表现各有优劣^[34–35]，目前，大多研究以形态生理指标鉴定品种间或不同地区辣椒材

料间的耐盐性为主^[36]。逯明辉等^[37]发现，相对发芽势、相对发芽率和相对发芽指数等 3 个指标均能区分不同辣椒品种的耐盐性，耐盐性由强到弱依次为尖椒类型 > 朝天椒类型和线椒类型 > 甜椒类型。郭春蕊等^[38]研究发现，相对发芽指数和相对盐害率也宜作辣椒发芽耐盐筛选指标，而株高、地上部鲜重和干重，叶绿素、MDA、相对电导率、酶活性（CAT、SOD、POD）、渗透调节物质 SS、Pro、可溶性蛋白（soluble protein, SP）等指标可用来筛选辣椒幼苗的耐盐性^[39–41]。

2.2 生理指标响应

在生理水平上，盐碱胁迫使渗透调节物质（Pro、甜菜碱、有机酸）含量增加，抗氧化物质抗坏血酸（ascorbic acid, ASA）、还原型谷胱甘肽（reduced glutathione, GSH）、维他命 E（vitamin E, VE）增加，保护酶活性（POD、SOD、CAT）增加，K⁺、Na⁺ 含

量的变化与膜透性（MDA）的变化一致增加^[42]。张弢^[43]、吉雪花等^[44]研究结果与以上研究基本一致。而郑佳秋等^[45]发现在盐胁迫下所有供试辣椒品种在幼苗期的SS和SP含量总体呈现下降趋势，不同品种SOD表现也不同。光合性能指数（如实际光化学效率、表观光合电子传递速率、最大光化学效率和光化学猝灭系数等）均能反应盐胁迫对辣椒叶片光合性能的影响^[46-47]。李汉钊等^[48]、刘会芳等^[49]发现较高的盐浓度对辣椒的光合作用及荧光参数有明显的抑制作用。

此外，辣椒对盐、碱胁迫的生理响应机制有所不同。有研究发现Pro对中性盐胁迫下的辣椒幼苗渗透调节具有重要作用，而SS更倾向于调节碱性盐胁迫；SOD、CAT活性对中性盐胁迫表现出更迅速的响应，对碱性盐胁迫的响应主要发生在胁迫后期；盐胁迫还会影响果实品质，碱及混合胁迫能够显著降低辣椒红素含量，但提高了维生素C（vitamin C，VC）含量和有机酸含量^[33, 42]。其他盐，如KNO₃、K₂SO₄及其混盐胁迫对辣椒幼苗叶片的影响也有所研究^[50-52]。

2.3 辣椒应对盐碱胁迫的分子机制探讨

目前，有学者对辣椒疑似耐盐基因*CaCBF1A*、*CabZIP1*、*CaNAC61*、*CaCBF1A*进行克隆与分析，推测其在辣椒抗逆机制中起着重要的作用^[53-55]。

冯冬林^[56]、尹延旭^[57]通过转基因分别获得*CaERF14*、*CaPIP1-1*的转基因株系，其对盐胁迫的耐受力均显著提高。也有学者通过转录组学探索了线辣椒的有关耐盐机理^[58]。由于土壤盐化和碱化经常同时发生，因此，也有学者从生理和转录水平阐明辣椒幼苗对中性盐、碱性盐、混合盐胁迫的差异响应机理。李慧姬^[59]对盐、碱胁迫不同时间点的辣椒幼苗叶片进行转录组测序发现，盐碱差异基因主要富集在光合作用、渗透调节物质合成、氧化还原过程、氮代谢及有机酸代谢等过程。辣椒盐胁迫相关研究如表2所示。

3 水分胁迫

3.1 干旱胁迫

干旱影响辣椒各阶段的生长发育和生理代谢过程，进而影响辣椒的产量和质量^[60]。近年来，有关辣椒抗旱胁迫的研究较少，主要集中在辣椒响应干旱胁迫的生理生化特性的研究。有学者研究发现当辣椒植株缺水时，细胞膨压降低导致细胞伸长生长受到抑制，因而叶片较小，辣椒茎叶形态、根系、根冠比均会受到影响^[61-63]。随着胁迫程度的增加，水势明显降低，且细胞内脱落酸含量增高，使净光合率随之下降^[64]。刘颖等^[65]进一步研究发现辣椒地下部分对干旱胁迫的敏感度高于地上部分。朱冉冉^[66]研究结果表明辣椒通过提升叶片抗氧化

表 2 辣椒盐碱胁迫研究进展

Table 2 Recent studies of saline-alkali stress to hot pepper

胁迫类型	处理	研究内容	参考文献
Stress type	Treatment	Research content	Reference
单盐 Single salt	NaCl、Na ₂ CO ₃ 、NaHCO ₃ 、 K ₂ SO ₄	种子萌发和幼苗生长 Seed germination and seedling growth	[28-33]
		萌发指标和苗期形态、生理指标的耐盐性评价 Evaluation of salt tolerance of germination indexes and morphological and physiological indexes at seedling stage	[36-41]
		幼苗期的渗透调节物质、膜透性、抗氧化指标、光合性能指数 Osmotic adjustment substances, membrane permeability, antioxidant index and photosynthetic performance index at seedling stage	[42-49]
		转录组测序分析 Transcriptome sequencing analysis	[58-59]
		<i>CaCBF1A</i> 、 <i>CabZIP1</i> 、 <i>CaNAC61</i> 、 <i>CaCBF1A</i> 克隆与表达分析 Cloning and expression analysis of <i>CaCBF1A</i> , <i>CabZIP1</i> , <i>CaNAC61</i> , and <i>CaCBF1A</i> genes	[53-55]
		<i>CaERF14</i> 、 <i>CaPIP1-1</i> 基因功能验证 Function verification of <i>CaERF14</i> and <i>CaPIP1-1</i> genes	[56-57]
混合盐 Mixed salt	KNO ₃ 与 K ₂ SO ₄	种子萌发、幼苗生长及光化学特性 Seed germination, seedling growth and photochemical characteristics	[50-52]
	NaNO ₃ 与 Na ₂ SO ₄		
	NaCl、Na ₂ CO ₃ 、NaHCO ₃	辣椒生长与果实品质 Growth of hot pepper and fruit quality	[33-42]

酶活性、Pro 含量、氧化还原酶活性、SP 含量使辣椒抗旱性得到进一步增强，此结果与娄喜艳等^[67]、Okunlola 等^[68]研究结果一致。总体上抗旱性强的品种组织相对含水量、叶绿素含量和Pro 含量相对较高，而质膜透性和MDA 含量相对较低。此外，干旱影响辣椒的果实品质，不仅降低辣椒的果长、果粗、茎粗、株高、单果重以及干物质含量，而且其代谢物质如粗脂肪、粗纤维含量及辣椒素含量较CK 处理显著下降^[69]，Ricardez-Miranda 等^[70]在水分胁迫对辣椒生长、次生代谢产物和果实产量的研究中也得到类似的结果，但适度干旱可促进光合以及使 α -胡萝卜素、 β -胡萝卜素等上游物质含量显著增加^[66]。

3.2 耐涝胁迫

在淹水条件下，植株有氧呼吸受到抑制，水分难以吸收，蒸腾作用降低，细胞缺水失去膨压，最终萎焉。目前，集中于辣椒耐涝胁迫的研究甚少，有学者对耐涝胁迫下辣椒的生理响应进行了研究。

Martínez-Acosta 等^[71]研究发现淹水处理对植株的气孔导度、光合和蒸腾速率均产生一定的抑制作用，导致植株的生物量显著下降。付秋实等^[72]研究了水分胁迫对辣椒光合作用及相关生理特性的影响，结果表明，在水分胁迫下辣椒植株总干物质含量、叶片水势、叶片相对含水量、叶绿素以及类胡萝卜素含量显著下降。植物在淹水条件下，保护酶系统会被破坏，自由基就会大量产生，造成膜脂过氧化，MDA 含量大幅增加。刘佳等^[73]研究结果表明，随着处理时间的延长，辣椒叶片中MDA 的含量呈上升趋势，SOD 和POD 均呈现先升高后降低的趋势。

有关建立辣椒耐涝性评价体系的研究也有所报道，宋钊等^[74]从辣椒受到涝渍胁迫后的植株死亡率、叶片颜色、茎基部淹水处的颜色与形态4 个方面建立辣椒耐涝性鉴定评价体系，并通过筛选高耐涝品种和涝渍敏感品种，证实了这个评价体系有效、可行。辣椒水分胁迫相关研究如表3 所示。

表 3 辣椒水分胁迫研究进展
Table 3 Recent studies of water stress in hot pepper

胁迫类型	处理	研究内容	参考文献
Stress type	Treatment	Research content	Reference
干旱胁迫	断水处理 Water cut-off treatment	幼苗形态指标 Seedling morphological index	[61-63, 65]
Drought stress	盆栽控水法 Potted water control method	苗期相关生理指标的变化 Changes of relevant physiological indexes at seedling stage	[64, 66-70]
耐涝胁迫	淹水处理 Flooding treatment	苗期生理特性 Physiological characteristics at seedling stage	[71-73]
Waterlogging tolerance		耐涝性鉴定评价体系 Identification and evaluation system of waterlogging resistance	[74]

4 重金属胁迫

4.1 重金属对辣椒种子萌发和幼苗生长的影响

目前，由于环境污染，植物受到重金属毒害的现象极为普遍，国内外学者就植物耐受重金属胁迫方面进行了大量研究，但对辣椒重金属耐受性的研究较少，目前的研究主要集中在重金属镉（Cd）、铅（Pb）、铬（Cr）离子对辣椒种子萌发和幼苗生长的影响。高浓度Cd²⁺（≥ 20 mg/L）不仅会降低辣椒种子发芽率，抑制辣椒胚根、胚轴生长，还会造成辣椒幼苗植株矮小，抑制植株生长和根系长度，苗鲜重减少^[75]；同时Cd²⁺毒害使辣椒幼苗叶片MDA 含

量增加，SOD、CAT 活性下降^[76]。有学者还发现辣椒的其他指标，如株高、茎粗、展叶数、叶面积、辣椒叶片的光合指标也会在重金属处理下降低^[77]。此外，低浓度Cd²⁺、Pb 可促进辣椒植株的生长^[78-79]。

4.2 辣椒对重金属的富集作用

辣椒具有较强的吸收和富集重金属的能力，因此，有学者研究辣椒不同品种、不同部位、以及不同部位中亚细胞对重金属的吸收富集作用，多数学者发现辣椒对重金属（Cd、Pb、As）的富集表现为根部最强^[79-81]。杨晓磊等^[82]通过植株中Cd 的富集系数研究发现，重金属的迁移是通过根部吸收后

由茎叶转运，分布浓度依次为根系>茎叶>果实，苏园^[83]研究结果与此一致。此外,品种和土壤不同，辣椒重金属转移、富集能力均有所改变。有学者发现辣椒各部位镉的分布在黄壤上表现为根>茎、叶>果实，石灰（岩）土中为根、叶>果实>茎；不同辣椒类型的镉含量也存在差异，根部为线椒>朝天椒、杂交椒,叶和果实为朝天椒>线椒、杂交椒^[84]。谈敏等^[85]通过对镉在辣椒品种间以及辣椒不同器官的富集差异、镉对辣椒理化性状的影响、外源物质对辣椒吸收富集镉的调控4个方面进行了探讨和概述。

4.3 重金属胁迫相关基因的研究

目前，有关辣椒重金属胁迫在分子方面的报

道较少。刘海波等^[86]从辣椒中分离到一个能够响应热胁迫的金属伴侣蛋白基因 *CaHPP7*，其表达受 Cu²⁺、Cd²⁺ 等重金属的诱导；利用基因沉默技术发现辣椒对铜胁迫的抗性都降低；而基因过表达后，铜胁迫下表现为种子发芽率高于对照，幼苗生长的受抑制程度和叶圆片叶绿素含量下降程度均低于对照。故推测 *CaHPP7* 在植物应对铜胁迫的过程中起正调控作用。此外，李桃^[87]不仅探究了3个品种辣椒营养器官和果实的生长及生理效应、Cd 吸收、迁移富集及积累情况，也进一步研究了耐性相关基因表达量的变化，初步探明了辣椒低积累 Cd 的分子机理，并获得 Cd 积累 / 耐性过程的关键基因。辣椒重金属胁迫研究进展如表 4 所示。

表 4 辣椒重金属胁迫研究进展
Table 4 Recent studies of heavy-metal stress in hot pepper

胁迫类型 Stress type	处理 Treatment	研究内容 Research content	参考文献 Reference
重金属胁迫 Heavy metal stress	镉、铅、铬、砷 Cadmium, lead, chromium and arsenic	种子萌发和幼苗生长 Seed germination and seedling growth	[75-79]
		重金属转移、富集能力 Transfer and enrichment of heavy metals	[79-85]
		<i>CaHPP7</i> 耐性基因功能验证 Functional verification of <i>CaHPP7</i> gene	[86]
		低积累 Cd 的分子机理 Molecular mechanism of low accumulation of Cd	[87]

5 改良措施

多年来，我国学者不仅在生理和分子水平上对辣椒各种胁迫（温度、盐碱、水分、干旱、重金属）指标进行了系统研究，同时也对如何缓解这些逆境进行了探索。其中，浸种、叶面喷施是常用的方式。

5.1 降低温度胁迫的改良方法

通过叶面喷施不同浓度的 5- 氨基乙酰丙酸 (ALA)、亚精胺 (Spd)、氯化钙 (CaCl₂)、壳聚糖 (CS)、聚乙二醇 (PEG)、蔗糖及 2, 4- 表油菜素内酯 (2, 4-epibrassinolide, EBR)，均可以降低辣椒低温胁迫^[88-91]。叶面喷施沼液肥 20 倍液可以显著降低热害指数^[92]。还有学者发现，外源施钙以及喷施适宜浓度的 1- 甲基环丙烯或者经过 6-BA 处理均可以减少高温胁迫对辣椒作物带来的伤害^[93-95]。此外，通过嫁接的方式也可以使嫁接苗分别对高温和低温胁迫具有较好的适应性^[96]。

5.2 降低盐碱胁迫的改良方法

为缓解盐胁迫对辣椒的损害，许多学者通过施

加外源物质如水杨酸、硝普钠、油菜素内酯以及通过赤霉素浸种来降低盐害。有研究发现水杨酸不仅能够缓解盐胁迫对辣椒幼苗的生长抑制，促进叶片叶绿素的合成，保护其光合作用，维持植物的正常生长^[97-98]，还可以增加辣椒幼苗渗透物质的含量和抗氧化酶活性，从而提高其抗盐能力^[99-100]。但超过一定浓度则会抑制辣椒种子的萌发，使种子浸出液电导率和 MDA 含量升高^[101]。一定浓度赤霉素浸种和硝普钠处理可以缓解辣椒种子盐胁迫，提高种子的发芽率、发芽势和发芽指数，低浓度时有促进作用，高浓度时抑制^[102-103]。此外，采用腐植酸和硝酸钙、生物炭基 Rs-198 菌剂也可以减轻盐胁迫对辣椒造成的危害^[104]。

5.3 降低旱涝胁迫的改良方法

已有研究发现通过添加化学试剂水杨酸、一氧化氮、5- 氨基乙酰丙酸、茉莉酸甲酯等，均可以提高辣椒抗旱能力^[105-107]。而 Matmarurat 等^[108]通过对辣椒种子进行 200 Gy 的 γ 射线辐照，以提高辣

椒的耐旱性。Neto 等^[109]通过使用牛生物肥料、沟槽侧覆聚聚乙烯薄膜、直接土壤覆盖的方式，来缓解干旱地区的水分蒸发问题。结果表明，在甜椒栽培中，使用沟槽侧覆可以提高产量，提高生产率；但牛生物肥料 × 侧覆 × 土壤覆盖的相互作用会抑制植物中叶绿素的产生。另外，通过外源 Ca^{2+} 浸种处理，调节辣椒幼苗根系内呼吸代谢可以缓解淹水胁迫对植株的伤害，改善根系（根系总长度、总表面积、体积、根尖数）的生长状况，提高根系活力^[110-111]。

5.4 降低重金属胁迫的改良方法

目前，土壤重金属污染的治理包括工程法、植物修复法和农艺调控法等。部分学者提出施加组配改良剂来改善辣椒对重金属的吸收。例如，施加不同添加量的组配改良剂海泡石 + 石灰石后，与对照相比，辣椒可食部位和根部重金属 Pb、Cd、Cu、Zn 含量明显降低^[112]。叶面喷施不同浓度的 Si、P、Zn，会缓解镉对辣椒的毒害，促进其生长^[113]。此外，在镉或铝环境下，施用一定浓度的有机肥、双

氰胺和石灰、外源钙，可以缓解辣椒植株的金属胁迫，并提高辣椒的果实品质^[114-115]。

通过以上文献分析发现，缓解辣椒非生物胁迫的措施存在一个共同点，在非生物胁迫下，外源物质处理的辣椒幼苗抗逆性与叶绿素含量、保护酶活性和渗透调节物质的含量均有密切关系，可以通过测定生长指标（苗高、茎粗、根鲜重、根干重、地上部鲜重、地上部干重等）和生理指标（SS、SP、Pro、MDA、SOD 和 POD 等）来鉴定外源物质对提高辣椒幼苗抗逆的作用效果，获得其生理改良机制。辣椒非生物胁迫的改良方法如表 5 所示。

6 展望

我国是世界第一大辣椒（含甜椒）生产国与消费国，近年来全球气候变化对辣椒生产带来的影响不容忽视，因此，加强辣椒抗逆性方面的研究具有重要的意义。截至目前，关于辣椒非生物胁迫的研究虽然已经取得了一定的进展，但与其他重要的农作物相比，仍然差距较大，今后可从以下几个方面开展研究工作。

表 5 辣椒非生物胁迫的改良方法

胁迫类型	改良方法	参考文献
Stress type	Improving method	Reference
低温胁迫	叶面喷施 5-氨基乙酰胺、亚精胺、 CaCl_2 、壳聚糖、聚乙二醇、蔗糖及 24-表油菜素内酯 Foliar spraying of 5-aminolevulinic acid, spermidine, CaCl_2 , chitosan, polyethylene glycol, sucrose and 24-epibrassinolide	[88-91]
Low temperature stress		
高温胁迫	外源施钙、喷施沼液肥、适宜浓度的 1-甲基环丙烯、6-BA 处理 Exogenous calcium application, spraying biogas slurry fertilizer, appropriate concentration of 1-methylcyclopropene and 6-BA treatment	[93-95]
High temperature stress		
高 / 低温胁迫	嫁接 Grafting	[96]
High/low temperature stress		
盐碱胁迫	施加外源物质如水杨酸、油菜素内酯 Apply exogenous substances such as salicylic acid and brassinolide	[97-101]
Saline-alkali stress	赤霉素、硝普钠溶液处理辣椒种子 Treatment of pepper seeds with gibberellin and sodium nitroprusside solution	[102-103]
	腐植酸和硝酸钙、生物炭基 Rs-198 菌剂 Humic acid, calcium nitrate and biochar based RS-198 bacterial agent	[104]
干旱胁迫	添加水杨酸、一氧化氮、5-氨基乙酰胺、茉莉酸甲酯 Salicylic acid, nitric oxide, 5-aminolevulinic acid and methyl jasmonate were added	[105-107]
Drought stress	γ 射线辐照种子 γ Ray irradiated seeds	[108]
淹水胁迫	外源 Ca^{2+} 浸种 Seed soaking with exogenous Ca^{2+}	[110]
Waterlogging stress		
重金属胁迫	施加不同添加量的组配改良剂海泡石 + 石灰石 Adding different amount of modifier sepiolite + limestone	[112]
Heavy metal stress	叶面喷施不同浓度的 Si、P、Zn Different concentrations of Si, P and Zn were sprayed on the leaves	[113]
	有机肥、双氰胺和石灰、外源钙 Organic fertilizer, dicyandiamide and lime, and exogenous calcium	[114-115]

在提高辣椒对逆境的耐受能力方面,我国研究相对薄弱,尤其是通过探索植物的抗逆机理并利用现代生物技术,改变其遗传基础来提高耐受性方面仍处于初级阶段。目前,已经利用现代分子生物技术等手段,从辣椒中发掘到一些抗逆相关基因,下一步则需着重阐明其在植物体内行使的功能并对此基因进行克隆并导入其他高产辣椒,从而使辣椒间的优良基因结合,最终培育出品质好、产量高、抗性强的辣椒新品种。但受品种遗传性、环境因素、激素配比、操作方法等因素的影响,辣椒组培体系并未十分成熟,难以建立完善的转化体系,因此,抗逆基因的导入任务有一定困难,需要加强辣椒抗性基因的挖掘与利用。

辣椒的生长受多因素的影响,其响应变化是相互协同或者相对独立仍需进一步思考。有报道称,辣椒属于干旱敏感、适度耐盐的蔬菜作物,其生长发育容易受到干旱以及由过度施肥造成的盐分胁迫影响。有关盐碱、温度及水分胁迫两两互作或三者互作对辣椒生长发育在生理水平的影响已有相关研究,但在分子层面上对其进行深入研究的报道并不多,对辣椒抗逆性机理的研究可以作为后续的一个研究方向。同时在机理研究的基础上,筛选与辣椒抗逆性有关的分子标记或基因,从而加快辣椒抗逆性品种的选育。

不同生育期的辣椒对非生物胁迫的响应程度不同,目前大部分的研究都集中在对苗期的影响上,而对成株期影响的研究较少,特别是对采收期辣椒果实产量、品质如何响应非生物胁迫缺少全面的认识,所以还需要进一步的研究。

通过前面综述可知,关于辣椒逆境胁迫条件下激素水平变化规律及其对耐涝、重金属胁迫的响应的研究不仅数量少,而且多数停留在生理水平。因此,需要进行调控机理的深入研究,进一步为辣椒抗性育种的亲本选择提供理论依据。

参考文献

- [1] 桂敏,杜磊,张芮豪,等.云南省加工型辣椒产业发展概况[J]. 农业工程, 2019, 9 (6): 70-73.
Gui M, Du L, Zhang RH, et al. Development of processing pepper industry in Yunnan Province [J]. Agric Eng, 2019, 9 (6): 70-73.
- [2] 赵赫龙,郑大威.辣椒素的皮肤美容作用及其应用的研究[J]. 生物技术通报, 2009 (S1): 405-409.
Zhao HL, Zheng DW. Research on application and foreground of capsaicin in the field of skin cosmesis [J]. Biotechnol Bull, 2009 (S1): 405-409.
- [3] 王立浩,马艳青,张宝玺.我国辣椒品种市场需求与育种趋势[J]. 中国蔬菜, 2019 (8): 1-4.
Wang LH, Ma YQ, Zhang BX. Market demand and breeding trend of pepper varieties in China [J]. China Veg, 2019 (8): 1-4.
- [4] 王静,梁成亮,张西露,等.辣椒种质资源的耐热性评价与鉴定[J]. 湖南农业大学学报:自然科学版, 2020, 46 (5): 551-557.
Wang J, Liang CL, Zhang XL, et al. Evaluation and identification of resistance to heat stress in germplasm resources of pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. J Hunan Agric Univ Nat Sci, 2020, 46 (5): 551-557.
- [5] 张慧静,庞胜群,吉雪花,等.不同制干辣椒品种种子萌发期抗逆性评价[J]. 北方园艺, 2019 (22): 1-7.
Zhang HJ, Pang SQ, Ji XH, et al. Evaluation of stress resistance of different dried pepper varieties at seed germination stage [J]. North Hortic, 2019 (22): 1-7.
- [6] 胡能兵,隋益虎,舒英杰,等.高温干旱胁迫对辣椒热害指标及叶绿素荧光参数 Fv/Fm 的影响[J]. 基因组学与应用生物学, 2018, 37 (12): 5421-5428.
Hu NB, Sui YH, Shu YJ, et al. Effects of heat and drought stresses on heat damage indexes and chlorophyll fluorescence parameter Fv/Fm of pepper [J]. Genom Appl Biol, 2018, 37 (12): 5421-5428.
- [7] 余楚英,尹延旭,王飞,王飞,等.辣椒种质资源耐热性与耐寒性评价[C]//中国园艺学会 2019 年学术年会暨成立 90 周年紀念大会论文摘要集. 郑州, 2019: 170. DOI: 10.26914/c.cnkihy.2019.000801.
Yu CY, Yin YX, Wang F, et al. Heat and cold tolerance evaluation of pepper germplasm resources [C]// Abstract collection of papers presented at the 2019 Annual Conference and 90th Anniversary of the Founding of Chinese Society for Horticultural Science. Zhengzhou, 2019: 170. DOI: 10.26914/c.cnkihy.2019.000801.
- [8] 苟秉调,段盼盼,杨楠,等.低温弱光胁迫下辣椒苗期光合相关指标的杂种优势[J]. 浙江农业学报, 2021, 33 (3): 429-436.

- Gou BD, Duan PP, Yang N, et al. Heterosis analysis of photosynthetic parameters of pepper seedling responding to low temperature and low light stress [J]. *Acta Agric Zhejiangensis*, 2021, 33 (3): 429-436.
- [9] 张子学, 张蕊, 隋益虎, 等. 温度胁迫对辣椒部分生理特性的影响 [J]. *安徽科技学院学报*, 2007, 21 (3): 1-6.
- Zhang ZX, Zhang R, Sui YH, et al. The effect of temperature stress on partial physiological characteristics in *Capsicum* [J]. *J Anhui Sci Technol Univ*, 2007, 21 (3): 1-6.
- [10] 潘宝贵. 高温胁迫对辣椒苗期光合作用和抗氧化系统的影响 [D]. 扬州: 扬州大学, 2005.
- Pan BG. Effect of heat stress on photosynthesis and antioxidant system of pepper (*Capsicum annuum* L.) seedling [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2005.
- [11] 何铁光, 董文斌, 王爱勤, 等. 高温胁迫下辣椒生理生化响应机理初步探讨 [J]. *西南农业学报*, 2013, 26 (2): 541-544.
- He TG, Dong WB, Wang AQ, et al. Studies on physiological and biochemical response mechanism to high temperature stress in pepper seedlings with different heat tolerance [J]. *Southwest China J Agric Sci*, 2013, 26 (2): 541-544.
- [12] 马宝鹏, 逯明辉, 巩振辉. 辣椒幼苗对高温胁迫的生长生理响应 [J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2013, 41 (10): 112-118.
- Ma BP, Lu MH, Gong ZH. Responses of growth and physiology of pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings to high temperature stress [J]. *J Northwest A F Univ Nat Sci Ed*, 2013, 41 (10): 112-118.
- [13] 郑井元, 刘峰, 朱春晖. 辣椒乙烯转录因子 CaERF18 的分离与诱导表达 [J]. *生物技术通报*, 2016, 32 (3): 87-92.
- Zheng JY, Liu F, Zhu CH. Isolation and induced expression of ethylene transcription factor gene CaERF18 from capsicum annuum [J]. *Biotechnol Bull*, 2016, 32 (3): 87-92.
- [14] Guo M, Lu JP, Zhai YF, et al. Genome-wide analysis, expression profile of heat shock factor gene family (*CaHsf*s) and characterisation of *CaHsfA2* in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *BMC Plant Biol*, 2015, 15: 151.
- [15] 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.
- Gao SH, Li N, Wang F, et al. Cloning and expression analysis of AP2/ERF transcription factor gene *CaERF109* in pepper [J]. *Mol Plant Breed*, 2019, 17 (19): 6256-6262.
- [16] 魏华伟, 柴琳琳, 胡克玲, 等. 辣椒酸性蔗糖转化酶基因家族鉴定及表达 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17 (15): 4900-4907.
- Wei HW, Chai SL, Hu KL, et al. Genome identification and expression of acid invertase gene in pepper [J]. *Mol Plant Breed*, 2019, 17 (15): 4900-4907.
- [17] 黄雪盈. 辣椒 CaWRKY27 应答逆境顺式作用元件分析及其互作 WRKY 蛋白的鉴定 [D]. 福州: 福建农林大学, 2015.
- Huang XY. Analysis of stress responsive *Cis*-elements in the promoter of CaWRKY27 and identification of its possible interacting protein [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2015.
- [18] 黄志楠, 段伟科, 白雪滢, 等. 辣椒碱基-抗坏血酸转运蛋白 (NAT) 家族基因的鉴定和表达分析 [J]. *园艺学报*, 2020, 47 (11): 2132-2144.
- Huang ZN, Duan WK, Bai XY, et al. Identification, phylogenetic evolution and expression analysis of NAT gene family in pepper [J]. *Acta Horti Sin*, 2020, 47 (11): 2132-2144.
- [19] 王榕璋. CaSYT5 在辣椒应答青枯病和高温高湿过程中的功能分析 [D]. 福州: 福建农林大学, 2017.
- Wang RZ. The functional analysis of CaSYT5 in pepper's response to *Ralstonia solanacearum* or high-temperature-high-humidity challenge [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2017.
- [20] 易婷, 张志硕, 汤冰倩, 等. 辣椒 β -酮脂酰辅酶 A 合酶基因家族的鉴定与表达分析 [J]. *园艺学报*, 2020, 47 (2): 370-380.
- Yi T, Zhang ZS, Tang BQ, et al. Identification and expression analysis of the KCS gene family in pepper [J]. *Acta Horti Sin*, 2020, 47 (2): 370-380.
- [21] 王静, 谭放军, 梁成亮, 等. 辣椒热激蛋白 HSP90 家族基因鉴定及分析 [J]. *园艺学报*, 2020, 47 (4): 665-674.
- Wang J, Tan FJ, Liang CL, et al. Genome-wide identification and analysis of HSP90 gene family in pepper [J]. *Acta Horti Sin*, 2020, 47 (4): 665-674.
- [22] 姬俏华. CaWRKY20 在辣椒应答青枯菌侵染和高温胁迫中的作用 [D]. 延安: 延安大学, 2020.
- Ji QH. Role of CaWRKY20 in response to *Ralstonia solanacearum* infection and high temperature stress in pepper [D]. Yan'an:

- Yan'an University, 2020.
- [23] 颜坤. 高温胁迫下转正义甜椒甘油-3-磷酸酰基转移酶基因烟草缓解PS II光抑制[D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.
- Yan K. Tobacco transformed with sense CaGPAT gene alleviates PS II photoinhibition under high temperature stress [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2007.
- [24] 郭尚敬. 甜椒小分子量热激蛋白基因的克隆及其在温度逆境下的功能分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2005.
- Guo SJ. Isolation and functional analysis of sHSP genes in sweet pepper under temperature stress [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2005.
- [25] 徐小万, 雷建军, 张长远, 等. 高温多湿胁迫下辣椒DNA甲基化分析[J]. 核农学报, 2014, 28 (7): 1175-1180.
- Xu XW, Lei JJ, Zhang CY, et al. Methylation-sensitive amplified polymorphism analysis of DNA methylation in hot pepper under high temperature and air humidity stress [J]. J Nucl Agric Sci, 2014, 28 (7): 1175-1180.
- [26] 申磊. CabZIP63通过调节CaWRKY40在辣椒抗青枯病和耐高温中起重要作用[D]. 福州: 福建农林大学, 2016.
- Shen L. CabZIP63 play an important role in pepper's resistance to *Ralstonia solanacearum* and tolerance to heat stress by directly modulating CaWRKY40 [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2016.
- [27] Li T, Xu XW, Li Y, et al. Comparative transcriptome analysis reveals differential transcription in heat-susceptible and heat-tolerant pepper (*Capsicum annum* L.) cultivars under heat stress [J]. J Plant Biol, 2015, 58 (6): 411-424.
- [28] 郭春蕊. 盐胁迫下辣椒种子萌发和幼苗生理生化特性的研究[D]. 新乡: 河南科技学院, 2010.
- Guo CR. Study on the germination and seedling physiological, biochemical characteristics of pepper under salt tolerance [D]. Xinxiang: Henan Institute of Science and Technology, 2010.
- [29] 刘微, 李佳薇, 徐若瑄, 等. NaCl胁迫对辣椒种子萌发及幼苗生长的影响[J/OL]. 分子植物育种, 2021. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20211029.1404.004.html>.
- Liu W, Li JW, Xu RX, et al. Effect of NaCl stress on seed germination and seedling growth of pepper [J/OL]. Mol Plant Breed, 2021.
- [30] 秦娟, 罗光香, 李亭, 等. 2种线椒的种子萌发和幼苗生长对NaCl的耐受性分析[J]. 种子, 2016, 35 (9): 24-28, 31.
- Qin J, Luo GX, Li T, et al. Analysis of the resistance to NaCl stress during seed germination and seedling growth of 2 line peppers [J]. Seed, 2016, 35 (9): 24-28, 31.
- [31] 徐珊珊, 叶景学, 张广臣. 盐碱胁迫对辣椒种子萌发的影响[J]. 种子, 2011, 30 (3): 85-87, 90.
- Xu SS, Ye JX, Zhang GC. Effect of saline-alkali stress on seed germination of hot pepper [J]. Seed, 2011, 30 (3): 85-87, 90.
- [32] 张海英, 吉雪花, 李慧姬, 等. 中性盐胁迫和碱性盐胁迫对制干辣椒 (*Capsicum annuum*) 种子萌发的影响[J]. 分子植物育种, 2020, 18 (2): 544-552.
- Zhang HY, Ji XH, Li HJ, et al. Effects of neutral salt and alkaline salt stresses on chili peppers (*Capsicum annuum*) germination [J]. Mol Plant Breed, 2020, 18 (2): 544-552.
- [33] 张海英. 盐胁迫和碱胁迫对制干辣椒生长发育及果实品质的影响[D]. 石河子: 石河子大学, 2019.
- Zhang HY. Effects of salt stress and alkali salt stress on the growth and fruit quality of the industry pepper [D]. Shihezi: Shihezi University, 2019.
- [34] 靳卓帅, 汪小利, 张银霞, 等. 不同辣椒品种盆栽适应性研究[J]. 天津农业科学, 2017, 23 (12): 56-59.
- Jin ZS, Wang XL, Zhang YX, et al. Study on selection of varieties of potted pepper [J]. Tianjin Agric Sci, 2017, 23 (12): 56-59.
- [35] 隋益虎, 吴雪艳, 胡能兵, 等. NaCl胁迫下4种辣椒POD同工酶谱及活性分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2018, 37 (12): 5414-5420.
- Sui YH, Wu XY, Hu NB, et al. Activity analysis and POD isoenzyme patterns in four cultivars of *Capsicum* under NaCl stress [J]. Genom Appl Biol, 2018, 37 (12): 5414-5420.
- [36] 武文珺. 盐胁迫下不同朝天椒品种间生理生化特性差异研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2012.
- Wu WJ. Research on difference on physiological and biochemical characteristics among different *Capsicum frutescens* cultivars under salt stress [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2012.
- [37] 逯明辉, 孙彪, 巩振辉. 不同辣椒品种种子发芽期耐盐性差异分析[J]. 北方园艺, 2011 (2): 1-3.
- Lu MH, Sun B, Gong ZH. Analysis on the salt tolerance of different peppers cultivars during seed germination [J]. North Hortic, 2011 (2): 1-3.
- [38] 郭春蕊, 王广印, 原让花. NaCl胁迫对辣椒种子发芽特性的影响[J]. 河南农业科学, 2010, 39 (3): 86-89.

- Guo CR, Wang GY, Yuan RH. Effects of NaCl stress on seed germination of pepper [J]. *J Henan Agric Sci*, 2010, 39 (3): 86-89.
- [39] 郑佳秋, 郭军, 梅燚, 等. 辣椒种子萌发和幼苗生理特性对盐胁迫的响应 [J]. *江苏农业科学*, 2016, 44 (11): 182-186.
- Zheng JQ, Guo J, Mei Y, et al. Response of pepper seed germination and seedling physiological characteristics to salt stress [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2016, 44 (11): 182-186.
- [40] 张涛, 刘勇鹏, 韩娅楠, 等. 120 份辣椒种质资源苗期耐盐性研究 [J]. *河南农业大学学报*, 2020, 54 (5): 793-802.
- Zhang T, Liu YP, Han YN, et al. Study on salt tolerance screening of 120 *Capsicum annuum* L. germplasm resources at seedling stage [J]. *J Henan Agric Univ*, 2020, 54 (5): 793-802.
- [41] 郭茜茜, 吴鹏, 等. 钠盐胁迫对不同辣度辣椒的耐受性影响研究初探 [J]. *东北农业科学*, 2021, 46 (4): 69-74, 87.
- Guo QQ, Wu P, et al. Preliminary study on the effect of sodium salt stress on the tolerance of pepper with different pungency degree [J]. *J Northeast Agric Sci*, 2021, 46 (4): 69-74, 87.
- [42] 徐珊珊. 辣椒对盐碱胁迫的生理反应及适应性机理研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2007.
- Xu SS. Study on the physiological response and adaptation mechanism of hot pepper under salinity stress [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2007.
- [43] 张弢. NaCl 胁迫对辣椒幼苗生理生化的影响 [J]. *江苏农业科学*, 2012, 40 (8): 142-143.
- Zhang T. Effects of NaCl stress on physiology and biochemistry of pepper seedlings [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2012, 40 (8): 142-143.
- [44] 吉雪花, 郑群, 等. 持续盐胁迫对制干辣椒生长的影响 [J]. *干旱地区农业研究*, 2016, 34 (5): 40-46.
- Ji XH, Zheng Q, et al. Effects of the continuous salt stress on the growth of *Capsicum* [J]. *Agric Res Arid Areas*, 2016, 34 (5): 40-46.
- [45] 郑佳秋, 等. 辣椒品种对盐胁迫的响应 [J]. *浙江农业学报*, 2014, 26 (4): 908-914.
- Zheng JQ, et al. Response of pepper varieties to salinity stress [J]. *Acta Agric Zhejiangensis*, 2014, 26 (4): 908-914.
- [46] 牛彩霞. NaCl 胁迫对辣椒幼苗光合特性的影响 [J]. *北方园艺*, 2010 (1): 36-37.
- Niu CX. Effects of NaCl stress on photosynthetic characteristic of *Capsicum* [J]. *North Hortic*, 2010 (1): 36-37.
- [47] 张玲, 王华, 周静, 等. NaCl 胁迫对两个辣椒品种幼苗叶绿素荧光参数等生理特性的影响 [J]. *浙江农业学报*, 2017, 29 (4): 597-604.
- Zhang L, Wang H, Zhou J, et al. Effects of NaCl stress on chlorophyll fluorescence characteristics and physiological characteristics in seedlings of two pepper cultivars [J]. *Acta Agric Zhejiangensis*, 2017, 29 (4): 597-604.
- [48] 李汉钊, 吉雪花, 郭鹏博, 等. 持续盐胁迫对制干辣椒光合作用的影响 [J]. *北方园艺*, 2016 (9): 1-5.
- Li HZ, Ji XH, Guo PB, et al. Effect of sustainable salt stress on photosynthesis of dry pepper [J]. *North Hortic*, 2016 (9): 1-5.
- [49] 刘会芳, 王强, 韩豪, 等. NaCl 胁迫对不同辣椒品种幼苗光合作用及生长的影响 [J]. *长江蔬菜*, 2020 (24): 16-18.
- Liu HF, Wang Q, Han H, et al. Effects of NaCl stress on photosynthesis and growth of different cultivars of pepper seedlings [J]. *J Chang Veg*, 2020 (24): 16-18.
- [50] 姜伟. 温室土壤次生盐渍化及其主要盐分对辣椒幼苗胁迫的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.
- Jiang W. Studies on secondary salinization of the greenhouse soil and effects of soil salt on pepper seedling [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2010.
- [51] 姜伟, 等. KNO_3 、 K_2SO_4 及其混盐胁迫对辣椒幼苗叶片 N、P、K 含量的影响 [J]. *华北农学报*, 2012, 27 (5): 218-223.
- Jiang W, et al. Effects of KNO_3 , K_2SO_4 and their mixed salt stress on N, P, K content in leaf of pepper seedling [J]. *Acta Agric Boreali Sin*, 2012, 27 (5): 218-223.
- [52] 张天翔, 林宗铨, 林艺华. 盐胁迫对甜椒种子萌发、幼苗生长及 PS II 光化学特性的影响 [J]. *热带作物学报*, 2016, 37 (9): 1766-1773.
- Zhang TX, Lin ZK, Lin YH. Effects of salt stress on seed germination, seedling growth and photosynthetic system II photochemical characteristics of *Capsicum annuum* L. var. *grossum* [J]. *Chin J Trop Crops*, 2016, 37 (9): 1766-1773.
- [53] 邱敏. 辣椒 CabZIP1 转录因子的功能分析 [D]. 福州: 福建农林大学, 2011.
- Qiu M. Functional identification of CabZIP1, a bZIP transcription factor of *Capsicum annuum* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2011.
- [54] 魏小春, 李艳, 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.
- Wei XC, Li Y, et al. Cloning and expression analysis of *CaCBF1A* gene from *Capsicum annuum* L. under abiotic stress [J]. J Henan Agric Sci, 2016, 45 (12): 110-115.
- [55] 王莹, 林多, 杨延杰, 等. 辣椒 *CaNAC61* 基因的克隆与表达分析 [J]. 西南农业学报, 2019, 32 (11): 2502-2508.
- Wang Y, Lin D, Yang YJ, et al. Cloning and expression analysis of *CaNAC61* gene in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Southwest China J Agric Sci, 2019, 32 (11): 2502-2508.
- [56] 冯冬林. 辣椒防御反应相关基因的全长 cDNA 分离及 CaERF14 和 CaDREB3 功能分析 [D]. 福州: 福建农林大学, 2012.
- Feng DL. Full length cDNA isolation of defence reaction associated genes from *Capsicum annuum* L. and CaERF14, CaDREB3 functional identification by overexpression in tobacco [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2012.
- [57] 尹延旭. 辣椒水通道蛋白基因家族分析及 CaTIP1-1 和 CaPIP1-1 功能研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- Yin YX. Genome-wide analysis of aquaporins in pepper and functional characterization of CaTIP1-1 and CaPIP1-1 genes [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2014.
- [58] 洪茵恬. 线辣椒耐盐性及其对盐胁迫的生理生化响应 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- Hong YT. Salt tolerance and physiological biochemical correspondence to salt stress in xianlajiao chili pepper [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2019.
- [59] 李慧姬. 辣椒对盐、碱胁迫差异响应的生理及转录组分析 [D]. 石河子: 石河子大学, 2020.
- Li HJ. Differential responses of physiological and transcriptome analysis to salt stress and alkali stress in *Capsicum* [D]. Shihezi: Shihezi University, 2020.
- [60] 廖芳芳, 付文婷, 王永平, 等. 辣椒抗旱性生理机制研究进展 [J]. 蔬菜, 2015 (10): 27-31.
- Liao FF, Fu WT, Wang YP, et al. Research progress on physiological mechanism of drought resistance in pepper [J]. Vegetables, 2015 (10): 27-31.
- [61] Malika LY, Deshabandu KSHT, et al. Physiological traits determining tolerance to intermittent drought in the *Capsicum annuum* complex [J]. Sci Hortic, 2019, 246: 21-33.
- [62] Rajeswari V, Vijayalakshmi D, et al. Dissection of physiological traits for drought and heat stress tolerance in chilli (*Capsicum annuum* L.) [J]. Int J Ecol Environ Sci, 2020, 2 (3): 307-316.
- [63] 欧立军, 陈波, 邹学校. 干旱对辣椒光合作用及相关生理特性的影响 [J]. 生态学报, 2012, 32 (8): 2612-2619.
- Ou LJ, Chen B, Zou XX. Effects of drought stress on photosynthesis and associated physiological characters of pepper [J]. Acta Ecol Sin, 2012, 32 (8): 2612-2619.
- [64] 刘国花. 干旱胁迫对辣椒生理机制的影响 [J]. 湖北农业科学, 2007, 46 (1): 88-90.
- Liu GH. Effects of drought stress on physiological mechanism of hot pepper [J]. Hubei Agric Sci, 2007, 46 (1): 88-90.
- [65] 刘颖, 白春雷, 魏春光, 等. PEG 干旱胁迫对内蒙古自治区辣椒苗期生理指标影响 [J/OL]. 分子植物育种, 2021. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210609.1731.037.html>.
- Liu Y, Bai CL, Wei CG, et al. Effects of PEG drought stress on physiological indexes of pepper seedlings in inner Mongolia [J/OL]. Mol Plant Breed, 2021. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210609.1731.037.html>.
- [66] 朱冉冉. 制干辣椒对干旱、盐及其双重胁迫的响应差异 [D]. 石河子: 石河子大学, 2020.
- Zhu RR. Differences in response of dry pepper to drought, salt and double stress [D]. Shihezi: Shihezi University, 2020.
- [67] 娄喜艳, 等. 干旱胁迫对辣椒幼苗生理指标的影响 [J]. 北方园艺, 2017 (6): 43-46.
- Lou XY, et al. Effects of drought stress on physiological indexes of pepper seedling [J]. North Hortic, 2017 (6): 43-46.
- [68] Okunlola GO, Olatunji OA, Akinwale RO, et al. Physiological response of the three most cultivated pepper species (*Capsicum* spp.) in Africa to drought stress imposed at three stages of growth and development [J]. Sci Hortic, 2017, 224: 198-205.
- [69] 陈芳, 谷晓平, 于飞, 等. 贵州辣椒光合生理特性对干旱胁迫的响应 [J]. 作物杂志, 2021 (5): 160-165.
- Chen F, Gu XP, Yu F, et al. Response of photosynthetic physiological characteristics of pepper in Guizhou under drought stress [J]. Crops, 2021 (5): 160-165.
- [70] Ricardez-Miranda LE, Lagunes-Espinoza LC, et al. Water restriction during the vegetative and reproductive stages of *Capsicum annuum* var. glabriusculum, and its effect on growth, secondary metabolites and fruit yield [J]. Sci Hortic, 2021, 285: 110129.
- [71] Martínez-Acosta E, Lagunes-Espinoza LC, Castelán-Estrada M,

- et al. Leaf gas exchange and growth of *Capsicum annuum* var. glabriusculum under conditions of flooding and water deficit [J]. *Photosynthetica*, 2020, 58 (3): 873-880.
- [72] 付秋实, 李红岭, 等. 水分胁迫对辣椒光合作用及相关生理特性的影响 [J]. *中国农业科学*, 2009, 42 (5): 1859-1866.
- Fu QS, Li HL, et al. Effects of water stress on photosynthesis and associated physiological characters of *Capsicum annuum* L [J]. *Sci Agric Sin*, 2009, 42 (5): 1859-1866.
- [73] 刘佳, 郁继华, 等. 干旱气候条件下水分胁迫对辣椒叶片生理特性的影响 [J]. *核农学报*, 2012, 26 (8): 1197-1203.
- Liu J, Yu JH, et al. Effects of water stress on the physiological characteristics of pepper leaves in arid climates [J]. *J Nucl Agric Sci*, 2012, 26 (8): 1197-1203.
- [74] 宋钊, 等. 辣椒形态学耐涝评价体系的建立与应用 [J]. *热带作物学报*, 2017, 38 (10): 1815-1822.
- Song Z, et al. Establishment morphological evaluation system of waterlogging tolerance and its application in *Capsicum annuum* [J]. *Chin J Trop Crops*, 2017, 38 (10): 1815-1822.
- [75] 陈世军, 韦美玉. 镉对辣椒幼苗生长与生理特性的影响 [J]. *江苏农业科学*, 2009, 37 (4): 180-182.
- Chen SJ, Wei MY. Effect of cadmium on seedling growth and physiological characteristics of *Capsicum frutescens* [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2009, 37 (4): 180-182.
- [76] 韩畅, 等. 镉胁迫对辣椒幼苗生长与生理特性的影响 [J]. *山东农业大学学报: 自然科学版*, 2020, 51 (5): 810-813.
- Han C, et al. Effects of cadmium stress on growth and physiological characteristics of pepper seedlings [J]. *J Shandong Agric Univ Nat Sci Ed*, 2020, 51 (5): 810-813.
- [77] 万晋麟, 侯永侠, 杨晶, 等. 镉胁迫下连作辣椒的生长与光合特性 [J]. *新农业*, 2016 (11): 34-36.
- Wan JL, Hou Yx, Yang J, et al. Growth and photosynthetic characteristics of continuous cropping pepper under Cadmium stress [J]. *Mod Agric*, 2016 (11): 34-36.
- [78] 陈红亮, 龙黔, 许华杰. 水培条件下不同浓度镉对辣椒的毒害效应 [J]. *贵州师范大学学报: 自然科学版*, 2012, 30 (6): 12-15.
- Chen HL, Long Q, Xu HJ. The contaminative effects of different cadmium concentration with chili under hydroponic conditions [J]. *J Guizhou Norm Univ Nat Sci*, 2012, 30 (6): 12-15.
- [79] 霍晓兰, 等. 4 种蔬菜幼苗对铅的敏感性研究 [J]. *山西农业科学*, 2016, 44 (6): 797-800.
- Huo XL, et al. Study on four kinds of vegetable seedling susceptibility to lead [J]. *J Shanxi Agric Sci*, 2016, 44 (6): 797-800.
- [80] 彭秋, 李桃, 徐卫红, 等. 不同品种辣椒镉亚细胞分布和化学形态特征差异 [J]. *环境科学*, 2019, 40 (7): 3347-3354.
- Peng Q, Li T, Xu WH, et al. Differences in the cadmium-enrichment capacity and subcellular distribution and chemical form of cadmium in different varieties of pepper [J]. *Environ Sci*, 2019, 40 (7): 3347-3354.
- [81] 赵首萍, 张棋, 肖文丹, 等. 辣椒不同品种间 Cd 富集的差异 [J]. *浙江农业科学*, 2020, 61 (10): 2026-2032.
- Zhao SP, Zhang Q, Xiao WD, et al. Differences of Cd enrichment among different pepper varieties [J]. *J Zhejiang Agric Sci*, 2020, 61 (10): 2026-2032.
- [82] 杨晓磊, 郑宪清, 等. 土壤-辣椒系统中重金属镉形态变化和有效性研究 [J]. *上海农业学报*, 2017, 33 (4): 58-62.
- Yang XL, Zheng XQ, et al. The Cd form change and effectiveness in a soil-hot pepper system [J]. *Acta Agric Shanghai*, 2017, 33 (4): 58-62.
- [83] 苏园. 不同类型土壤下镉在小麦和辣椒中的富集与转运 [D]. 杭州: 浙江大学, 2019.
- Su Y. Cd accumulation and transfer in wheat and pepper grown in typical soils in China [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2019.
- [84] 邵晓庆, 贺章咪, 徐卫红. 辣椒果实高中低镉积型对镉的富集、转运特性及在亚细胞分布特点比较 [J]. *环境科学*, 2021, 42 (2): 952-959.
- Shao XQ, He ZM, Xu WH. Comparison of enrichment and transport of cadmium in the fruit of high and low enrichment pepper varieties and its distribution in subcells [J]. *Environ Sci*, 2021, 42 (2): 952-959.
- [85] 谈敏, 高海军, 陈相波, 等. 辣椒吸收富集镉研究进展 [J]. *长江蔬菜*, 2020 (8): 45-48.
- Tan M, Gao HJ, Chen XB, et al. Research advance on cadmium absorption and enrichment in *Capsicum annuum* L [J]. *J Chang Veg*, 2020 (8): 45-48.
- [86] 刘海波, 鲁进萍, 陈涛, 等. 辣椒金属伴侣蛋白基因 *CaHPP7* 提高植物对铜和热胁迫的抗性 [J]. *分子植物育种*, 2021, 19 (3): 849-858.
- Liu HB, Lu JP, Chen T, et al. A metallochaperone gene *CaHPP7*

- from pepper improves plants tolerance to both copper and heat stresses [J]. *Mol Plant Breed*, 2021, 19 (3): 849-858.
- [87] 李桃. 不同品种辣椒镉胁迫耐受机制研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2019.
- Li T. Tolerance mechanism of different hot pepper cultivars to cadmium stress [D]. Chongqing: Southwest University, 2019.
- [88] 张帆. 外源物质对辣椒幼苗抗冷性的影响 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2010.
- Zhang F. Effect of exogenous substances on chilling tolerance of pepper seedlings [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2010.
- [89] 刘涛, 等. 5-氨基乙酰胺丙酸对辣椒植株低温胁迫伤害的缓解效应 [J]. *西北植物学报*, 2010, 30 (10): 2047-2053.
- Liu T, et al. Mitigative effect of 5-aminolevulinic acid in pepper under low temperature stress [J]. *Acta Bot Boreali Occidentalia Sin*, 2010, 30 (10): 2047-2053.
- [90] 姜秀梅. 外源物质处理对低温胁迫下辣椒种子萌发及幼苗抗冷性的影响 [D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2014.
- Jiang XM. Effects of exogenous substances on seed germination and chilling resistance of pepper under low temperature stress [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2014.
- [91] 李杰. 油菜素内酯调控辣椒低温耐受性的作用机理 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- Li J. Mechanisms of brassinosteroids-regulated chilling stress tolerance in *Capsicum annuum* [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2016.
- [92] 孟清波, 等. 叶面喷施沼液肥对高温胁迫下辣椒幼苗生长及生理特性的影响 [J]. *中国瓜菜*, 2020, 33 (8): 32-36.
- Meng QB, et al. Effects of leaf spraying biogas slurry fertilizer on the growth and physiological characteristics of pepper seedlings under high temperature stress [J]. *China Cucurbits Veg*, 2020, 33 (8): 32-36.
- [93] 孙克香, 杨莎, 郭峰, 等. 高温强光胁迫下外源钙对甜椒 (*Capsicum frutescens* L.) 幼苗光合生理特性的影响 [J]. *植物生理学报*, 2015, 51 (3): 280-286.
- Sun KX, Yang S, Guo F, et al. Effects of exogenous calcium on photosynthetic characteristics of sweet pepper (*Capsicum frutescens* L.) seedlings [J]. *Plant Physiol J*, 2015, 51 (3): 280-286.
- [94] 邓娇燕, 黄斌, 吕立军, 等. 叶面喷施 1-MCP 缓解辣椒幼苗高温伤害的机理研究 [J]. *园艺学报*, 2019, 46 (5): 891-900.
- Deng JY, Huang B, Lü LJ, et al. Mechanisms of foliar-spraying 1-MCP to alleviate injury of pepper seedlings caused by high temperature [J]. *Acta Horti Sin*, 2019, 46 (5): 891-900.
- [95] 刘凯歌, 龚繁荣, 宋云鹏, 等. 外源 6-BA 对高温胁迫下甜椒幼苗叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的影响 [J]. *上海农业学报*, 2020, 36 (2): 19-25.
- Liu KG, Gong FR, Song YP, et al. Effects of exogenous 6-BA on chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activities of sweet pepper seedlings under high temperature stress [J]. *Acta Agric Shanghai*, 2020, 36 (2): 19-25.
- [96] 刘倩倩, 马寿宾, 冯希环, 等. 嫁接对高温和低温胁迫下辣椒幼苗快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响 [J]. *园艺学报*, 2016, 43 (5): 885-896.
- Liu QQ, Ma SB, Feng XH, et al. Effects of grafting on the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of pepper seedlings under temperature stress [J]. *Acta Horti Sin*, 2016, 43 (5): 885-896.
- [97] 芦燕, 高远, 徐冠锋, 等. 盐胁迫下不同浓度水杨酸对辣椒种子萌发及苗期生长的影响 [J]. *北京农业*, 2010 (36): 15-17.
- Lu Y, Gao Y, Xu GF, et al. Effect of salicylic acid on salt stress on *Capsicum annuum* L. seed germination and seedling growth [J]. *Beijing Agric*, 2010 (36): 15-17.
- [98] 王莹, 王龙, 马静, 等. 水杨酸对盐胁迫下辣椒种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. *北方园艺*, 2020 (8): 1-6.
- Wang Y, Wang L, Ma J, et al. Effects of salicylic acid on seed germination and seedling growth of pepper under salt stress [J]. *North Horti*, 2020 (8): 1-6.
- [99] 贾璐琦, 向春阳, 等. 水杨酸对盐胁迫下线型辣椒幼苗生理特性的影响 [J]. *天津农学院学报*, 2020, 27 (3): 39-42, 48.
- Jia LQ, Xiang CY, et al. Effects of salicylic acid on physiological characteristics of linear pepper seedlings under salt stress [J]. *J Tianjin Agric Univ*, 2020, 27 (3): 39-42, 48.
- [100] 赵恺, 辛文春, 何冰纾. 外源 BR 处理对碱性盐胁迫下辣椒生长的影响 [J]. *安徽农业科学*, 2020, 48 (14): 29-31.
- Zhao K, Xin WC, He BS. Effects of exogenous BR on pepper growth under alkaline salt stress [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2020, 48 (14): 29-31.
- [101] 段辉国, 谢玉华, 倪祥银, 等. 水杨酸浸种对 NaCl 胁迫下辣椒种子活力及抗盐性的影响 [J]. *内江师范学院学报*,

- 2011, 26 (10): 32-34, 41.
- Duan HG, Xie YH, Ni XY, et al. Effects of salicylic acid presoaking on vigor and salt resistance of *Capsicum frutescens* L. seed under NaCl stress [J]. J Neijiang Norm Univ, 2011, 26 (10): 32-34, 41.
- [102] 张菊平, 孟静静, 张焕丽, 等. 外源 NO 对辣椒种子萌发的影响 [J]. 北方园艺, 2010 (10): 43-45.
- Zhang JP, Meng JJ, Zhang HL, et al. Effects of exogenous nitric oxide on seed germination of pepper [J]. North Hortic, 2010 (10): 43-45.
- [103] 凌娜, 侯江涛. 赤霉素浸种处理对盐胁迫下辣椒种子萌发的影响 [J]. 商丘职业技术学院学报, 2017, 16 (2): 106-108.
- Ling N, Hou JT. Effects of gibberellin on seed germination of pepper seedling under salt stress [J]. J Shangqiu Vocat Tech Coll, 2017, 16 (2): 106-108.
- [104] 魏萌萌, 刘啸尘, 何艳慧, 等. 生物炭基 Rs-198 菌剂对辣椒的耐盐促生性能研究 [J]. 石河子大学学报: 自然科学版, 2020, 38 (4): 428-433.
- Wei MM, Liu XC, He YH, et al. Effects of biochar inoculated *Pseudomonas putida* Rs-198 on salt tolerance of pepper [J]. J Shihezi Univ Nat Sci, 2020, 38 (4): 428-433.
- [105] 鄢岩. 5-氨基乙酰胺丙酸 (ALA) 和叶面肥对荒漠区温室番茄和辣椒增产性能影响的研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- Yan Y. Study on yield improvement of exogenous 5-aminolevulinic acid and foliar fertilizer to tomato and pepper of greenhouse in the desert [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2016.
- [106] 康银荷. 水杨酸对于旱胁迫下辣椒幼苗生理的影响 [J]. 四川水泥, 2016 (10): 257-258.
- Kang Yh. Effects of salicylic acid on physiological characteristics of pepper seedlings under drought stress [J]. Sichuan Cem, 2016 (10): 257-258.
- [107] Ou LJ, Chao HZ, Zhou BL, et al. Mitigation of waterlogging-induced damages to pepper by exogenous MeJA [J]. Pak J Bot, 2017, 49 (3): 1127-1135.
- [108] Matmarurat G, Chutinantakun K, et al. Two distinct mechanisms of water and energy conservation confer drought tolerance in chili mutants [J]. Acta Physiol Plant, 2021, 44 (1): 1-14.
- [109] de Lima Neto AJ, Dantas TAG, Cavalcante LF, et al. Productivity and photosynthetic pigments in bell pepper plants grown in soil with biofertilizer and protected against water loss [J]. Rev Ceres, 2021, 68 (1): 39-46.
- [110] 张恩让, 等. 钙对淹水胁迫下辣椒幼苗根系生长和呼吸代谢的影响 [J]. 园艺学报, 2009, 36 (12): 1749-1754.
- Zhang ER, et al. Effects of calcium on growth and respiratory metabolism of hot pepper seedling roots under flood stress [J]. Acta Hortic Sin, 2009, 36 (12): 1749-1754.
- [111] Yang BZ, Liu ZB, Zhou SD, et al. Exogenous Ca^{2+} alleviates waterlogging-caused damages to pepper [J]. Photosynthetica, 2016, 54 (4): 620-629.
- [112] 刘丽, 等. 大田条件下施加组配改良剂对蔬菜吸收重金属的影响 [J]. 环境工程学报, 2015, 9 (3): 1489-1495.
- Liu L, et al. Effect of combined amendment on vegetable absorption of heavy metals under field conditions [J]. Chin J Environ Eng, 2015, 9 (3): 1489-1495.
- [113] 张海波. 不同辣椒品种镉积累差异及外源物质对镉富集的调控效应 [D]. 重庆: 西南大学, 2013.
- Zhang HB. Studies on the difference of Cd accumulation in different varieties of peppers (*Capsicum annum* L.) and the regulation effects of allogenic material [D]. Chongqing: Southwest University, 2013.
- [114] 李素霞, 等. 不同改良剂在镉与硝酸盐复合污染下对辣椒品质的影响 [J]. 西南农业学报, 2011, 24 (4): 1480-1483.
- Li SX, et al. Effects of several modifiers on quality of pepper in interactive of nitrogen nutrition and cadmium contamination soil [J]. Southwest China J Agric Sci, 2011, 24 (4): 1480-1483.
- [115] 杨列亮. 外源钙对铝胁迫下辣椒植株几个生理指标的影响 [J]. 安徽农业科学, 2014, 42 (25): 8481-8482, 8485.
- Yang LL. Influence of exogenous calcium on several physiological indices of pepper plant under aluminum stress [J]. J Anhui Agric Sci, 2014, 42 (25): 8481-8482, 8485.

(责任编辑 李楠)