

DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2024.0347

辣椒响应低温胁迫机制及御寒措施研究进展

练冬梅, 张少平, 姚运法, 林碧珍, 李洲, 洪建基, 吴松海

(福建省农业科学院亚热带农业研究所 福建漳州 363005)

摘要:辣椒是一种国内外种植面积最大的蔬菜,含有丰富的营养物质。极端寒冷气候限制了辣椒的生长发育,严重影响其经济价值。因此,研究低温耐受性对指导辣椒的生产和育种至关重要。随着多组学联合分析技术的发展,辣椒耐寒性的研究一直在不断推进。从辣椒的生长发育、生理代谢、光合作用、耐寒评价体系和分子机制等方面阐述了辣椒低温胁迫响应机制的研究进展,针对相关机制总结了辣椒寒害防御技术,并对研究中存在的问题及今后的研究方向进行了探讨,旨在为辣椒抗寒深入研究和应用提供理论与技术依据。

关键词:辣椒;低温胁迫;胁迫机制;御寒措施

中图分类号:S641.3

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2025)01-001-09

Research progress on the mechanism of pepper response to low temperature stress and cold protection measure

LIAN Dongmei, ZHANG Shaoping, YAO Yunfa, LIN Bizhen, LI Zhou, HONG Jianji, WU Songhai

(Institute of Subtropical Agriculture, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Zhangzhou 363005, Fujian, China)

Abstract: Pepper is a vegetable with the largest planting area at home and abroad, and it is rich in nutrients. The extreme cold climate restricts the growth and development of pepper, which seriously affects the economic value of pepper. Therefore, the study of low temperature tolerance is essential to guide the production and breeding of pepper. With the development of multi-omics combined analysis technology, the research on cold tolerance of pepper has been continuously promoted. In this paper, the research progress of the response mechanism of low-temperature stress in pepper was expounded from the aspects of growth and development changes, physiological and metabolic changes, photosynthetic effects, cold tolerance evaluation system and molecular mechanism. In this paper, the cold damage prevention technology of pepper was summarized according to the relevant mechanism, and the existing problems and future research directions were discussed, aiming to provide a theoretical and technical basis for the in-depth research and application of cold resistance of pepper.

Key words: Pepper; Low temperature stress; Stress mechanism; Cold protection measure

辣椒(*Capsicum annuum* L.)为一年或有限多年生草本植物,按栽培季节可分为秋冬大棚栽培和春夏露地栽培。辣椒常被用作蔬菜、观赏植物和药用植物,在世界范围内广泛种植,具有重要的经济价值,也是我国蔬菜的核心产业之一^[1]。辣椒原产于热带和亚热带地区,在生长发育的各个阶段都需要较温暖的气候,最佳生长温度范围为21~28℃,在生长期对低温非常敏感^[2],15℃以下生长极慢,不能坐果,10℃以下生长停止,5℃以下,植株受到不同程度的寒害,不仅会造成辣椒生长点与嫩叶受伤,引起茎、叶组织的松弛、枯萎和坏死,也降低对

病原体 and 病害的抗性,加剧由腐霉引起的辣椒冬枯病^[3];低温还会影响辣椒花芽分化、花粉活力和萌发能力,影响生长发育,限制其产量和品质^[4-5]。辣椒具有内在的生理生化与分子机制以适应低温环境,积累活性物质和上调耐寒基因的表达来提高耐寒性^[6]。

近年来,极端低温天气频繁袭来,日益成为新常态。迄今为止,对各种植物的耐寒性已有很多研究报道,植物耐寒性被认为是一种复杂的数量性状,拟南芥、水稻和烟草等模式生物对低温胁迫的响应机制研究已取得了较大进展。辣椒低温胁迫

收稿日期:2024-05-24;修回日期:2024-10-28

基金项目:福建省公益类科研院所专项(2022R1030002,2023R1028004);福建省自然科学基金(2023J01373)

作者简介:练冬梅,女,助理研究员,主要从事特色蔬菜研究。E-mail:woshildm1987@163.com

通信作者:吴松海,男,副研究员,主要从事特色蔬菜研究。E-mail:77894467@qq.com

的研究主要集中在生长发育、生理生化、耐寒评价体系建立、抗寒分子机制以及低温胁迫防御措施研究等方面。笔者从上述方面对辣椒低温胁迫进行全面综述,旨在为进一步研究辣椒抗寒机制和培育辣椒抗寒新品种奠定基础,为椒农提供综合的御寒措施,以期减少因低温带来的经济损失。

1 低温对辣椒生长的影响

1.1 生长发育变化

低温对辣椒种子的发芽、营养和生殖生长等均具有显著影响。随着处理温度的降低,辣椒种子的发芽率、发芽势和发芽指数均显著降低^[7],根系总长度呈下降趋势,根系直径呈先增大后减小趋势^[8]。低温处理对辣椒株高、茎粗、叶面积、叶片数、总干质量都有抑制作用,降低单株产量、单株坐果数和667 m²产量,但能提高单果质量^[9]。夜间温度为12℃,辣椒开花延迟,子房直径增大,花柱长度减小,果实坐果减少,果实形态发生改变;0℃持续12 d,果面出现大片无光泽的凹陷斑,似开水烫过^[10]。将辣椒低温(15℃/8℃,昼/夜)处理1周,辣椒开花数明显减少,而落花落率达到52.5%左右^[11]。

耐低温和冷敏感辣椒品种响应低温胁迫的内部生长结构不同,在正常生长条件下耐低温品种幼苗的栅栏组织与海绵组织的比值较高,低温处理下各组织排列较耐低温敏感品种紧密,具有更强的保水能力^[12]。在10℃条件下,耐低温品种华美105萼片原基较凸出,花柄原基粗而附着点紧致,心皮空腔大而胎座原基呈近锥形,表面附着胚珠原细胞数量较少,而不耐低温品种乐都长辣椒花柄原基细,导致低温落花^[13]。

1.2 生理代谢变化

低温影响辣椒的生理生化过程,表现为植株中活性成分含量、系列酶活性及内源激素含量等变化。低温降低了辣椒植物组织的吸水性和相对含水量^[14],在8℃下暴露24 h后,茎和叶显示出明显的萎蔫症状,并伴随着活性氮和活性氧代谢的显著变化,促进了蛋白质酪氨酸硝化和脂质过氧化作用^[2]。此外,低温促进了辣椒叶片中脱落酸的合成,抑制了赤霉素和生长素的合成,且低温导致辣椒落花产生的关键因素是叶片中脱落酸浓度的升高^[13]。花青素在紫椒果实成熟初期开始积累,低温胁迫有助于提高果实的花青素含量^[15]。

耐低温和冷敏感辣椒品种响应低温胁迫的生理代谢也不同,冷敏感保椒F₁辣椒品种在8和

15℃低温胁迫下,与25℃的正常生长条件相比,叶绿素含量逐渐降低,可溶性糖和脯氨酸含量逐渐升高,过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性逐渐升高^[6],且在同一低温胁迫下耐冷辣椒品系的抗氧化酶活性均高于冷敏感品系^[17]。

1.3 光合作用影响

光合过程中的碳反应是由各种酶所催化的化学反应,而温度直接影响酶的活性,且植物干质量的90%来自光合作用。研究表明,低温胁迫降低了辣椒的叶绿素含量,最终导致光合能力下降^[4]。当植物吸收的光能低于利用的光能,光合效率下降,其中最明显表现为光系统II(PSII)光化学效率降低,低温限制了卡尔文循环酶的活性,从而降低了通过吸收光能来同化二氧化碳的能力。在PSII中的D1蛋白是叶绿体的重要组成部分,低温会抑制D1蛋白的表达,导致净光合效率降低,低温还抑制了辣椒核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶、3-磷酸甘油醛脱氢酶、果糖-1,6-二磷酸醛缩酶和果糖-1,6-二磷酸酯酶这4种卡尔文循环关键酶的活性^[18]。然而,在低温及相对较弱的光照下,光系统I(PSI)也受到抑制,PSI受损却不会恢复,PSI与PSII相比较,PSI对低温更敏感^[19]。

2 辣椒耐寒性评价及其分子机制研究

2.1 耐寒评价体系建立

植物耐寒性是由多基因控制的复杂数量性状,耐寒性机制十分复杂,因此辣椒耐寒性评价必须是多方面综合的结果,主要包括形态、生理、产量和生态等多种评价指标,选择不同品种^[20]、不同生育期^[21]以及不同低温^[22]条件进行综合评价。研究表明,脯氨酸、可溶性糖、抗坏血酸和丙二醛含量及叶片含水量、过氧化氢酶活性、冷害指数、叶绿素稳定性指数均可作为不同辣椒品种幼苗耐冷评价体系建立的主要指标^[12,20,23]。种子内源性褪黑素含量与低温胁迫耐受性之间呈正相关^[24],也可作为耐冷评价体系建立的指标。

通过直接和间接鉴定方法建立耐寒评价体系,可将辣椒分为耐寒、中等耐寒和冷敏感3种类型。种子的低温萌发能力是一种遗传性状,由种子自身的基因型所控制,不同耐寒性辣椒种子发芽生长均有其适宜的温度范围。形态指标能够直观准确地反映辣椒在低温条件下的受害情况,可根据寒害程度进行分级,统计冷害指数。光合作用参数、抗氧

化系统、电导率、水分状况、根系活力、渗透调节等生理生化指标能够间接反应植物耐寒性,也具有简单易操作的特点。

2.2 辣椒抗寒分子机制

植物遭受低温胁迫时,生理代谢活动发生一系列变化,同时诱导耐低温相关基因表达,增强植物低温耐受性^[25]。近年来,从分子层面探究辣椒植株抗寒调控机制的报道越来越多,目前挖掘到的基因主要有转录因子调控基因和关键酶功能基因(表1),通过调控下游基因的表达和参与生理生化过程来响应辣椒低温应答。

转录因子调控基因 *CBF*(C-repeat binding factor)、*NAC*(NAM, ATAF1/2 and CUC2)、*bHLH*(Basic helix-loop-helix)等在辣椒应对低温胁迫和提高耐寒性中发挥着重要作用。叶正等^[26]从中国辣椒基因组中共鉴定出8个*CBF*基因家族转录因子,其中*BC332_08131*和*BC332_20403*基因表达量较高,具有激活下游基因的表达,促进脯氨酸和可溶性糖积累的作用。辣椒*CaNAC064*在691~1071 bp的关键区域具有转录激活活性,过表达*CaNAC064*,拟南芥的丙二醛含量、冷害指数均下降,提高了其抗寒性^[29]。关键酶功能基因如抗坏血酸生物合成酶基

表1 辣椒抗寒相关基因及其机制

Table 1 Cold resistance-related genes and their molecular mechanisms in pepper

基因类型 Genotype	基因名称 Gene name	基因简称 Gene abbreviation	抗寒机制 Mechanism of cold resistance	参考文献 Reference	
转录因子 Transcription factor	CBF 转录因子 C-repeat binding factor	<i>CaCBF</i>	激活下游基因的表达,促进脯氨酸、可溶性糖的积累 Activate the expression of downstream genes and enhance the accumulation of proline and soluble sugar	[26-27]	
	NAC 转录因子 Nam, Ataf1/2 and Cuc1/2	<i>CaNAC035</i> <i>CaNAC064</i>	降低丙二醛含量、冷害指数 Decrease malondialdehyde content and cold damage index	[28-29]	
	基本螺旋-环-螺旋因子 Basic helix-loop-helix factor	<i>CabHLH035</i> <i>CabHLH079</i>	正向调控 <i>CaNAC035</i> , 调节光依赖性生长 Regulate the <i>CaNAC035</i> positively, regulate light-dependent growth	[30-32]	
	光敏色素相互作用因子 Photochrome interaction factor	<i>CaPIF8</i>			
	BES1 转录因子 Bri1 Ems Subpressor1	<i>CaBES1</i>	提高内源生长素的含量 Increase the content of endogenous auxin	[33]	
	APETALA2/乙烯反应元件结合因子 APETALA2/ethylene reaction element binding factor	<i>CaERF109</i>	转导激素信号和调节代谢产物 Transduce hormone signals and regulate metabolites	[34-35]	
	乙烯反应转录因子 Ethylene reaction transcription factor	<i>CaJERF1</i>			
	生长调节因子 Growth-regulating factor	<i>CaGRF</i>	促进细胞分裂和伸长 Promote cell division and elongation	[36]	
	酶基因 Enzyme gene	CBL 相互作用蛋白激酶基因 CBL interacting protein kinase gene	<i>CaCIPK13</i>	提高活性氧清除能力 Improve active oxygen scavenging ability	[37]
		海藻糖-6-磷酸合酶基因 Trehalose 6-phosphate synthase gene	<i>CaTPS1</i> <i>CaTPS8</i> <i>CaTPS9</i>	防止细胞脱水和渗透保护功能 Prevent cell dehydration and osmotic protection	[38-41]
		交替氧化酶基因 Alternate oxidase gene	<i>CaAOX2b19</i> <i>CaAOX1c11</i> <i>CaAOX2a22</i>	防止线粒体内活性氧产生 Prevent the production of reactive oxygen species in mitochondria	[42]
		长链脂酰辅酶A合成酶基因 Long chain fatty acyl-CoA synthetase gene	<i>CaLACS</i>	稳定膜脂 Stable film lipid	[43]
抗坏血酸生物合成酶基因 Ascorbate biosynthetase gene		<i>CaGME1</i> <i>CaGME2</i>	增强抗氧化作用 Enhance the antioxidant effect	[44-46]	
抗坏血酸过氧化物酶基因 Ascorbate peroxidase gene		<i>CaAPXs</i>			
单脱氢抗坏血酸还原酶基因 Monodehydroascorbate reductase gene		<i>CaMDAR1</i>			

表 1 (续)
Table 1 (Continued)

基因类型 Genotype	基因名称 Gene name	基因简称 Gene abbreviation	抗寒机制 Mechanism of cold resistance	参考文献 Reference
	4-香豆酸辅酶 A 连接酶基因 4-coumaric acid coA ligase gene	<i>Ca4CL</i>	合成苯丙烷类衍生物 Synthesis of phenylpropane derivatives	[47]
	磷脂酰肌醇-4-磷酸-5-激酶基因 Phosphoinositol-4-phospho5-kinase gene	<i>CaPIP5K</i>	催化磷脂酰肌醇-2-磷酸的合成 Catalyze the synthesis of phosphatidylinositol-2-phosphate	[48]
	酸性蔗糖转化酶基因 Acid sucrose invertase gene	<i>CaVIN02</i> <i>CaWIN03</i>	调节糖的积累和液泡中蔗糖利用 Regulate sugar accumulation and sucrose utilization in vacuoles	[49]
	β -酮脂酰辅酶 A 合酶基因 β -ketoacyl-coa synthase gene	<i>CaKCS</i>	合成表皮细胞中超长链脂肪酸 Synthesis of ultra-long chain fatty acids in epidermal cells	[50]
	3-磷酸甘油醛脱氢酶 β 亚基基因 Glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase β subunit gene	<i>CaGAPB</i>	增强光合作用 Enhance photosynthesis	[51-52]
	类胡萝卜素裂解加氧酶基因 Carotenoid lytic oxygenase gene	<i>CaCCOs</i>		
	亚精胺合酶基因 Spermidine synthase gene	<i>CaSPDS</i>	提高抗氧化酶活性、亚精胺含量和冷响应基因的表达量 Increase the activity of antioxidant enzyme, spermidine content and expression of cold response gene	[53]
	谷胱甘肽 S-转移酶基因 Glutathione S-transferase gene	<i>CaGST</i>	清除活性氧,保护细胞膜结构和蛋白质活性 Remove reactive oxygen species, protect cell membrane structure and protein activity	[54]
	多胺氧化酶基因 Polyamine oxidase gene	<i>CaPAO2</i> <i>CaPAO4</i>	增强抗氧化酶活性,降低丙二醛和 H ₂ O ₂ 含量,上调冷反应基因 Increase the activity of antioxidant enzymes, decrease the content of malondialdehyde and H ₂ O ₂ , and up-regulate the cold response gene	[55]
	U-box E3 Ub 连接酶基因 U-box E3 Ub ligase gene	<i>CaPUB1</i>	清除活性氧,增加总叶绿素含量 Remove reactive oxygen species and increase total chlorophyll content	[56]
	苯丙氨酸氨解酶基因 Phenylalanine amylase gene	<i>CaPAL</i>	促进花青素生物合成和光合作用 Improve anthocyanin biosynthesis and photosynthesis	[57]
	果胶甲基酯酶基因 Pectin methylesterase gene	<i>CaPME</i>	促进花粉发育和花粉管的生长 Promote pollen development and pollen tube growth	[58]
	氨基酮戊酸脱水酶基因 Amino-ketoveralate dehydrase gene	<i>CaALAD</i>	清除活性氧,增加原叶绿素酸和叶绿素含量 Remove reactive oxygen species and increase the content of protochlorophyllin acid and chlorophyll	[59]
其他抗寒基因 Other cold resistance gene	水通道蛋白基因 Aquaporin gene	<i>CaAQP</i>	减少水分流失,维持水分平衡 Reduce water loss and maintain water balance	[60]
	钙通透性阳离子通道蛋白基因 Hyperosmolaritygate calcium-permeable channels gene	<i>CaOSCA</i>	诱导 Ca ²⁺ 浓度增加,调节渗透势 Induce Ca ²⁺ concentration to increase and regulate osmotic potential	[61]
	应激相关蛋白基因 Stress-related protein gene	<i>CaSAP</i>	减弱蒸腾作用,调节激素水平 Reduce transpiration and regulate hormone levels	[62-63]
	CCCH 锌指家族基因 CCCH zinc finger family gene	<i>CaCCCH</i>		
	脱水素基因 Dehydrin gene	<i>CaDHN4</i>	防止细胞脱水,稳定细胞膜 Prevent cell dehydration and stabilizes cell membranes	[64]
	自噬相关基因 Autophagy-related gene	<i>CaATG</i>	降解受损蛋白质 Degrade damaged proteins	[65]
	硝酸盐转运蛋白基因 Nitrate transporter gene	<i>CaNRT2</i>	提高氮素利用效率 Improve nitrogen use efficiency	[66]

因、亚精胺合酶基因、多胺氧化酶基因等直接参与活性氧清除、防止细胞脱水、提高叶绿素含量等生理生化过程,增强辣椒的抗寒性^[37-59]。

随着多组学研究的发展,通过转录组和代谢组技术挖掘辣椒耐寒性的关键基因和揭示其代谢途径已有相关报道。在低温胁迫下,耐寒辣椒品种碳水化合物代谢、TCA 循环、类黄酮生物合成、生物碱生物合成途径和植物昼夜节律通路相关基因和代谢物表达上调^[67-69],提高了腐胺、精胺、亚精胺、脱落酸、茉莉酸、棉子糖和脯氨酸等游离多胺、植物激素和渗透物的含量^[70],并促进了 13 个 NAC 转录因子、锌指蛋白、热休克 70 kDa 蛋白和细胞色素 P450 家族的表达^[71]。但相较于拟南芥、水稻、番茄等作物,目前辣椒分子机制的研究还不完善,完整的低温胁迫调控网络还需进一步深入研究。

3 辣椒御寒措施

日光温室反季节栽培,春提早、秋延晚塑料大棚栽培,露地春茬种植,均可发生低温冷害和冻害。目前,提高辣椒抗寒性的有效措施主要包括使用耐低温品种、嫁接技术、低温驯化、施用外源调节物质、加热处理和田间管理等。

3.1 使用耐低温品种

低温胁迫危害作物的生长发育,造成作物减产,筛选耐低温品种具有重要的生产意义。生产实践表明,使用耐寒辣椒品种可有效抵御寒害。低温胁迫下对耐低温辣椒品种的株高、地上部干质量、根最大长度、根投影面积和根干质量影响较小,增强了根系的氮素分配能力,提高低温胁迫相关代谢物的含量,包括 γ -氨基丁酸、脯氨酸、半乳糖醇和棉子糖^[72]。耐低温品种的选育周期较长,通过育种科研工作者的努力,已选育出一批耐低温品种,蓉丰源 9 号、陕早红、蓉丰源红冠三道筋 3 个耐寒性品种是从 22 个制干辣椒品种中筛选而来的^[73]。王雪等^[74]利用空间诱变技术选育出耐低温辣椒新品种字椒 7 号。

3.2 嫁接技术

由于耐寒新品种的培育是个缓慢且低效的过程,目前,嫁接技术一直被认为是可以替代进度缓慢的育种而旨在克服连作障碍、提高植株抗性的有效措施。辣椒嫁接苗与自根苗相比,具有更强的光合性能,以辣椒材料 P205 和野力姆为砧木进行嫁接,均能较好地适应低温胁迫^[75]。利用耐低温能力较强的野生茄子 S2 作为辣椒嫁接耐低温的砧木^[76],采用劈接法将 3 叶 1 心的辣椒接穗嫁接到 2 叶 1

心砧木上,也能提高辣椒植株的耐低温能力。

3.3 低温驯化

低温驯化是低温(高于植物致伤温度)诱导植物抗寒性增强的过程,是作物耐寒性改良较为有效且容易实施的方法之一。经过 12 °C/10 °C(昼/夜)低温驯化处理的辣椒幼苗的株高、茎粗增长量、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、 F_v/F_m 和 $\Phi PSII$ 高于未经低温驯化的辣椒幼苗^[77]。

3.4 外源物质处理

目前,提高辣椒抗寒性最简单、最方便、最有效的方法是使用单一或复合外源调节物质。根据所起作用的成分性质可将辣椒外源抗寒调节物质分为无机盐类、有机化合物类、植物激素类和复合型抗寒调节物质四大类(表 2)。无机盐类调节物质主要参与辣椒的营养生长、代谢调节和膜结构的稳定,有机化合物类和植物激素类调节物质具有提高抗氧化、渗透调节、光合作用能力,复合型抗寒调节物质将最优配比物质组合在一起发挥协同诱导效应,提高辣椒抗寒性。使用外源调节物质处理时,应注意使用浓度,浓度过高会引起植株灼伤,只有最适浓度才能收到最佳抗寒效果。同一种外源调节物质(如褪黑素)对提高辣椒抗寒性的配施浓度存在差异,可能与辣椒品种、苗龄及喷施方式不同等有关。

3.5 加热处理

在低温胁迫环境下,通过根区加热系统处理后,发现根区温度 20 °C 时辣椒叶片干质量、茎粗和叶片数量均最大,25 °C 时辣椒根干质量和茎干质量最大,20 和 25 °C 处理的植株叶片叶绿素含量显著高于不加热对照,冬季通过加热植物根区至 25 °C,辣椒植物可以成功地在不加热的温室中生长,该方法可以减少能源消耗,降低生产成本^[100-101]。石墨烯远红外电暖因具备热转换效率高且绿色环保的优点而在农业生产中应用较多,石墨烯远红外电暖加热处理明显促进了辣椒幼苗根系和植株的生长^[102]。

3.6 田间管理

冬春季辣椒育苗过程中常出现低温、阴雨天气,幼苗频繁遭受冷害胁迫,不利于幼苗的生长,采取营养钵上扣小拱棚外加大棚共三层薄膜覆盖越冬培育技术,可确保辣椒大苗在 12 月至翌年 1 月安全越冬^[103]。由于低温胁迫下补充 6% 远红光(FR)后辣椒叶片 PSII 最大光化学效率较对照光谱组显著升高,相对电导率显著降低,补充 6%FR 可缓解低温下 PSII 光抑制和叶片细胞的损伤,提高辣椒幼

表2 外源物质对辣椒抗寒性影响的研究实例
Table 2 Study of exogenous substances on cold resistance of pepper

分类 Classify	成分名称 Component name	处理方式 Process mode	处理水平 Treatment level	参考文献 Reference
无机盐类 Inorganic salts	亚硝酸钠 Sodium nitroprusside	叶面喷施 Foliage spray	0.2 mmol·L ⁻¹	[78]
	磷酸二氢钾 Potassium dihydrogen phosphate	叶面喷施 Foliage spray	0.3%~0.5%	[79]
有机化合物类 Organic compounds	硫化氢 Hydrogen sulfide	叶面喷施 Foliage spray	0.5 mmol·L ⁻¹	[80]
	壳聚糖 Chitosan	种子浸泡 Seed soaking	0.1%	[81]
	海藻糖 Trehalose	叶面喷施 Foliage spray	5~10 mmol·L ⁻¹	[82]
	亚精胺 Spermidine	叶面喷施 Foliage spray	0.5 mmol·L ⁻¹	[83]
	维生素 B ₆ Vitamin B ₆	种子浸泡 Seed soaking	100 mg·L ⁻¹	[84]
	甜菜碱 Glycine betaine	叶面喷施 Foliage spray	10 mmol·L ⁻¹	[85]
植物激素类 Plant hormones	5-氨基乙酰丙酸 5-Aminolevulinic acid	种子浸泡、叶面喷雾 Seed soaking, foliage spray	25 mg·L ⁻¹	[86]
	2,4-表油菜素内酯 2,4-Table brassinolide	叶面喷施 Foliage spray	0.1 μmol·L ⁻¹	[87-88]
	水杨酸 Salicylic acid	叶面喷施 Foliage spray	0.01 mmol·L ⁻¹	[89]
	褪黑素 Melatonin	叶面喷施、土壤浇灌 Foliage spray, soil drench	5 μmol·L ⁻¹	[90-91]
		叶面喷施 Foliage spray	200 μmol·L ⁻¹	[92-93]
		叶面喷施 Foliage spray	50 μmol·L ⁻¹	[94]
复合型物质 Compound substances	硫化氢+5-氨基乙酰丙酸 Hydrogen sulfide + 5-Aminolevulinic acid	叶面喷施 Foliage spray	1 mmol·L ⁻¹ +25 mg·L ⁻¹	[95-96]
其他外源物质 Other foreign substances	二氧化碳 Carbon dioxide	气体 Gases	1200 mg·L ⁻¹	[97]
	硒酵母 Se-yeast	种子浸泡 Seed soaking	0.12 mg·L ⁻¹	[98]
	臭氧水 Ozone water	种子浸泡、叶面喷施 Seed soaking, foliage spray	30~40 mg·L ⁻¹	[99]

苗的耐寒性^[104]。高垄畦(20~25 cm)栽培和覆盖高保温地膜可使土温增高,且土壤保持30%的含水量更有利于辣椒的生长发育^[79]。根据气象设备监测,若大棚夜间温度低于5℃,可在棚内用百菌清等烟雾剂熏棚、棚头燃稻谷壳等,提高棚周围小环境温度,减少寒害的发生^[79]。一旦发生冻害,注意上午早放风,下午晚放风,尽量加大放风量,并剪掉受冻部分,提高地温,通过加强田间管理使其速生侧枝。总之,椒农们在面对寒害时应冷静,采取综合措施提高辣椒的抗寒性。

4 展望

低温胁迫是限制植物生长和产量的主要非生物胁迫之一,由于全球极端气候事件频发,低温胁迫已成为影响作物安全的重要问题。虽然国内外关于辣椒对低温胁迫的适应性机制及御寒措施等做了较多研究,但有些问题仍有待继续探究。例如,辣椒响应低温胁迫的完整调控网络、培育抗寒新品种、不同生育期抗寒机制及御寒措施、通过综合御寒措施提高辣椒低温胁迫适应性等。由于现代生物学技术的快速发展,未来可在以下几方面进

行深入研究:

(1)辣椒对低温胁迫的响应是一个由多基因控制的复杂数量性状,虽然目前已经鉴定出了很多响应低温胁迫的基因,大多为单个基因方面的功能研究,其他部分抗寒基因的功能还没有得到确切的验证。目前对辣椒耐寒性的生理和分子机制研究大都集中于叶片,对植株根、花、果实等其他组织部分的研究较少,他们又是冬季田间实际遭受胁迫的组织,可能具备与叶片不同的物质积累和胁迫应答机制,因此,下一步应更全面地研究辣椒响应低温胁迫的机制,探索完整的辣椒低温胁迫调控网络。

(2)目前市场上优良的耐寒辣椒品种较少,且传统育种周期长,育种效率低,下一步应利用前沿生物技术,例如分子标记辅助选择,培育出具有优良特性的耐寒新品种。

(3)不同生育阶段的辣椒对低温胁迫的响应程度和机制可能不同。目前,辣椒响应低温胁迫机制及御寒措施的研究多集中在苗期,对开花期和果实成熟期的研究较少,而寒害主要发生在开花期和果实成熟期,下一步应加强这些方面的研究,对揭示辣椒抗寒性机制及制定御寒措施更具有现实意义。

(4)目前辣椒御寒应采用综合防御措施,结合耐寒品种、栽培措施和寒害前后防御等措施,将试验结果和生产实践相结合,才能更有效地指导椒农抵御寒害。

参考文献

- [1] 王立浩,张宝玺,张正海,等. “十三五”我国辣椒育种研究进展、产业现状及展望[J]. 中国蔬菜, 2021(2):21-29.
- [2] AIRAKI M, LETERRIER M, MATEOS R M, et al. Metabolism of reactive oxygen species and reactive nitrogen species in pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under low temperature stress[J]. Plant Cell and Environment, 2012, 35(2):281-295.
- [3] PIVONIA S, DE COCK A W A M, LEVITA R, et al. Low temperatures enhance winter wilt of pepper plants caused by *Pythium* sp.[J]. Phytoparasitica, 2012, 40(5):525-531.
- [4] GUO W L, CHEN R G, GONG Z H, et al. Suppression subtractive hybridization analysis of genes regulated by application of exogenous abscisic acid in pepper plant (*Capsicum annuum* L.) leaves under chilling stress[J]. Plos One, 2013, 8(6):e66667.
- [5] 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, 13:975330.
- [6] MANGAL M, SRIVASTAVA A, SINGH K, et al. Biochemical and molecular responses of hot pepper (*Capsicum annuum*) to cold stress[J]. Indian Journal of Agricultural Sciences, 2022, 92(7):871-875.
- [7] 刘伟,黄勇,胡展育,等. 低温对辣椒种子萌发的影响及其抗寒性分析[J]. 江西农业学报, 2020, 32(10):68-71.
- [8] 任旭琴,缪旻珉,陈晓明,等. 低温逆境下辣椒根系生长及生理特性的响应[J]. 中国蔬菜, 2007(3):12-14.
- [9] 姜俊,王勇,赵红星,等. 低温处理对鲜食辣椒生长发育及产量的影响[J]. 中国瓜菜, 2017, 30(11):33-36.
- [10] CRUZ- HUERTA N, WILLIAMSON J G, DARNELL R L. Low night temperature increases ovary size in sweet pepper cultivars[J]. HortScience, 2011, 46(3):396-401.
- [11] 别之龙,刘佩瑛,李家标,等. 温度和光强对辣椒生殖器官脱落的影响[J]. 西南农业大学学报, 1995(3):228-231.
- [12] 宋静爽,王静,刘周斌,等. 辣椒苗期对低温胁迫的响应及耐冷评价体系的建立[J]. 分子植物育种, 2020, 18(22):7537-7546.
- [13] 张彦君. 低温胁迫对辣椒落花生理生化响应及相关基因表达研究[D]. 西宁:青海大学, 2022.
- [14] SANCHEZ G E, HEUVELINK E, STANGHELLINI C. Physiological processes affected by low night temperatures in sweet pepper plants[J]. Agriculture and Climate Change- Adapting Crops to Increased Uncertainty, 2015, 29:253-254.
- [15] ZHANG R X, CHENG G X, LIU G T, et al. Assessing the functional role of color-related *CaMYB* gene under cold stress using virus-induced gene silencing in the fruit of pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Scientia Horticulturae, 2020, 272:109504.
- [16] 王慧,周小梅. 低温胁迫对辣椒相关生理生化指标的影响[J]. 山西农业科学, 2015, 43(2):152-154.
- [17] 裴红霞,高晶霞,颜秀娟,等. 开花期低温胁迫对辣椒生长和生理特性的影响[J]. 安徽农业科学, 2020, 48(17):59-62.
- [18] 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.
- [19] ZHANG S, VIBE S. Photoinhibition of photosystem I at chilling temperature and subsequent recovery in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant & Cell Physiology, 2004, 45(11):1595-1602.
- [20] 张婷,郭勤卫,刘慧琴,等. 基于隶属函数法的辣椒苗期耐冷性综合评价[J]. 江西农业学报, 2020, 32(4):49-55.
- [21] 丁梦佳,潘宝贵,王述彬,等. 辣椒苗期与成株期耐冷性的鉴定评价[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(2):118-120.
- [22] 柴文臣,马蓉丽,焦彦生,等. 低温胁迫对不同辣椒品种生长及生理指标的影响[J]. 华北农学报, 2010, 25(2):168-171.
- [23] NANDAGOPAL J G T, SHANMUGAM G. Screening and differential oxidative stress responses of hot pepper (*Capsicum annuum* L.) genotypes under cold stress[J]. South African Journal of Botany, 2022, 151(B):591-599.
- [24] KORKMAZ A, DUVER E, SZAFRANSKA K, et al. Feasibility of using melatonin content in pepper (*Capsicum annuum*) seeds as a physiological marker of chilling stress tolerance[J]. Functional Plant Biology, 2022, 49(9):832-843.
- [25] ASLAM M, FAKHER B, ASHRAF M A, et al. Plant low-temperature stress: Signaling and response[J]. Agronomy, 2022, 12(3):702.
- [26] 叶正,高崇伦, ZAKARIA G, 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.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] 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.
- [30] 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.
- [31] 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.
- [32] 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.
- [33] 孟纯阳,魏小春,赵艳艳,等. 辣椒 *BESI* 基因家族鉴定及表达分析[J]. 核农学报, 2019, 33(8):1467-1473.
- [34] 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.
- [35] 张秋平,杨宇红,茆振川,等. 辣椒乙烯反应转录因子基因 *CaJERF1* 的克隆及诱导表达[J]. 园艺学报, 2012, 39(4):705-712.
- [36] 赵慧霞,李凤霞,郭瑞,等. 辣椒属 *GRF* 基因家族全基因组鉴定和表达分析[J]. 园艺学报, 2020, 47(11):2145-2160.

- [37] 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.
- [38] 赵淑芳, 苟秉调, 魏敏, 等. 辣椒 *CaTPS8* 基因克隆与表达分析[J]. 西北农业学报, 2022, 31(12): 1568-1578.
- [39] 魏兵强, 王兰兰, 张茹, 等. 辣椒 TPS 家族成员的鉴定与 *CaTPSI* 的表达分析[J]. 园艺学报, 2016, 43(8): 1504-1512.
- [40] 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.
- [41] 黄立娟, 魏敏, 苟秉调, 等. 辣椒海藻糖-6-磷酸合酶基因 *CaTPS9* 的克隆及表达分析[J]. 福建农业学报, 2023, 38(7): 800-808.
- [42] 宋茜, 帅良, 张赐楷, 等. 辣椒交替氧化酶全基因家族的鉴定及表达分析[J]. 核农学报, 2024, 38(3): 424-433.
- [43] 贾切, 刘亚博, 王飞, 等. 辣椒中 LACS 家族基因鉴定及其对非生物胁迫的响应[J]. 长江大学学报(自然科学版), 2022, 19(6): 117-126.
- [44] 罗建, 张国斌, 车旭升, 等. 辣椒抗坏血酸生物合成酶 *GME* 基因家族的鉴定和表达分析[J]. 华北农学报, 2020, 35(4): 71-78.
- [45] PANG X, CHEN J, XU Y, et al. Genome-wide characterization of ascorbate peroxidase gene family in pepper (*Capsicum annuum* L.) in response to multiple abiotic stresses[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1189020.
- [46] 段伟科, 牛佳斌, 孙小川, 等. 辣椒 *MDAR* 基因鉴定、系统进化及非生物胁迫响应[J/OL]. 分子植物育种, [2022-12-16]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/detail/46.1068.S.20221215.1741.018.html>.
- [47] 何磊, 严希, 袁圆, 等. 辣椒 *4CL* 基因家族成员的鉴定与生物信息学分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(8): 2478-2484.
- [48] WANG Y F, ZHAO S F, GOU B D, et al. Identification and specific expression analysis of *CaPIP5K* gene family in pepper (*Capsicum annuum*) [J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2022, 30(4): 641-655.
- [49] 魏华伟, 柴松琳, 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.
- [50] 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.
- [51] 李严曼, 欧阳孟真, 孙守如, 等. 辣椒 3-磷酸甘油醛脱氢酶基因 *CaGAPB* 的克隆及表达分析[J]. 分子植物育种, 2018, 16(5): 1382-1389.
- [52] YAO Y X, JIA L, CHENG Y, et al. Evolutionary origin of the carotenoid cleavage oxygenase family in plants and expression of pepper genes in response to abiotic stresses[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 12: 792832.
- [53] 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.
- [54] ISLAM S, DAS SAJIB S, JUI S Z, et al. Genome-wide identification of glutathione S-transferase gene family in pepper, its classification, and expression profiling under different anatomical and environmental conditions[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 9101.
- [55] 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.
- [56] MIN H J, JUNG Y J, KANG, B G, et al. CaPUB1, a hot pepper U-box E3 ubiquitin ligase, confers enhanced cold stress tolerance and decreased drought stress tolerance in transgenic rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Molecules and Cells, 2016, 39(3): 250-257.
- [57] CHENG G X, SUN J T, SHANG J P, et al. Virus-induced gene silencing for phenylalanine ammonia-lyase affects pepper adaption to low temperature[J]. Biologia Plantarum, 2019, 63: 601-609.
- [58] 匡小妍, 段盼盼, 魏敏, 等. 辣椒 *CaPME* 基因家族鉴定及表达分析[J]. 甘肃农业大学学报, 2024, 59(3): 69-80.
- [59] 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.
- [60] 陈儒钢, 朱文超, 巩振辉, 等. 辣椒水通道蛋白基因 *CaAQP* 的克隆与序列分析[J]. 中国农业科学, 2010, 43(20): 4323-4329.
- [61] 李嘉琪, 罗石磊, 张帅磊, 等. 辣椒 *OSCA* 基因家族的全基因组鉴定及不同胁迫条件下表达分析[J]. 植物科学学报, 2022, 40(2): 187-196.
- [62] BAE Y, LIM C W, LEE S C. Differential functions of pepper stress-associated proteins in response to abiotic stresses[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 12: 756068.
- [63] TANG W C, HAO Y P, MA X Y, et al. Genome-wide analysis and identification of stress-responsive genes of the CCCH zinc finger family in *Capsicum annuum* L. [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1189038.
- [64] 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, 2020, 21(1): 26.
- [65] ZHAI Y F, GUO M, WANG H, et al. Autophagy, a conserved mechanism for protein degradation, responds to heat, and other abiotic stresses in *Capsicum annuum* L. [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 131.
- [66] 吴媛, 苏世贤, 汪淘, 等. 辣椒 *NRT2* 基因家族鉴定及表达特征分析[J]. 农业生物技术学报, 2023, 31(11): 2239-2253.
- [67] GAO C L, MUMTAZ A M, 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.
- [68] JI L, LI P, SU Z, et al. Transcriptome analysis reveals candidate genes involved in low temperature stress in bell pepper[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2020, 67(6): 1116-1125.
- [69] 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.

- [70] 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, 13:975330.
- [71] 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.
- [72] AIDOO M K, SHERMAN T, LAZAROVITCH N, et al. A bell pepper cultivar tolerant to chilling enhanced nitrogen allocation and stress-related metabolite accumulation in the roots in response to low root-zone temperature[J]. *Physiologia Plantarum*, 2017, 161(2):196-210.
- [73] 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.
- [74] 王雪, 陈立新, 刘录祥, 等. 利用空间诱变技术选育辣椒新品种字椒7号[J]. *北方园艺*, 2017(11):162-165.
- [75] 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.
- [76] 龙慧君, 李紫瑜, 欧立军, 等. 辣椒耐低温砧木筛选和嫁接体系优化[J]. *中国农学通报*, 2023, 39(22):47-51.
- [77] 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.
- [78] 刘希元, 吴春燕, 张广臣, 等. 喷施外源 NO 对缓解辣椒幼苗低温伤害的机理研究[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2020, 48(11):63-70.
- [79] 姚运法, 林一心, 赖正锋, 等. 诏安县设施青椒冻害调查及预防措施[J]. *福建热作科技*, 2021, 46(4):45-46.
- [80] SONG X P, ZHU L, WANG D, et al. Molecular regulatory mechanism of exogenous hydrogen sulfide in alleviating low temperature stress in pepper seedlings[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(22):16337.
- [81] SAMARAH N H, AL-QURAAAN N A, MASSAD R S, et al. Treatment of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) seeds with chitosan increases chitinase and glucanase activities and enhances emergence in a standard cold test[J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 269:109393.
- [82] 祖丽皮耶·托合提麦提, 古丽孜叶·哈力克, 艾力江·麦麦提. 外源海藻糖对低温胁迫下辣椒、茄子苗期光合作用及生理特性的影响[J]. *江苏农业科学*, 2022, 50(14):132-137.
- [83] 张帆, 颜建明, 唐大为, 等. 亚精胺对辣椒幼苗抗冷性的影响[J]. *甘肃农业大学学报*, 2011, 46(1):58-62.
- [84] 罗太敏, 向梅, 须文. 维生素 B₆ 浸种对低温胁迫下辣椒种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. *北方园艺*, 2023(18):9-17.
- [85] 姜秀梅, 秦勇, 努斯热提·库吐丁, 等. 外源物质处理下辣椒幼苗对低温胁迫的生理响应[J]. *新疆农业科学*, 2014, 51(10):1821-1829.
- [86] KORKMAZ A, KORKMAZ Y, DEMIRKIRAN R A R. Enhancing chilling stress tolerance of pepper seedlings by exogenous application of 5-aminolevulinic acid[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 67(3):495-501.
- [87] 李杰, 杨萍, 颜建明, 等. 2,4-表油菜素内酯对低温胁迫下辣椒幼苗根系生长及抗氧化酶系统的影响[J]. *核农学报*, 2015, 29(5):1001-1008.
- [88] 杨萍, 李杰. 2,4-表油菜素内酯对低温胁迫下辣椒幼苗抗氧化系统的影响[J]. *北方园艺*, 2017(21):7-12.
- [89] MOHAMMED AHMED A, M.ZEK I, FIKRET Y, et al. Morphological changes of salicylic acid application on pepper (*Capsicum annuum* L.) seedling under cold condition[J]. *International Journal of Secondary Metabolite*, 2020, 6(4):342-349.
- [90] ALTAF M A, HAO Y Y, SHU H Y, et al. Melatonin mitigates cold-induced damage to pepper seedlings by promoting redox homeostasis and regulating antioxidant profiling[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2024, 10(2):532-544.
- [91] KORKMAZ A, DEGER O, SZAFRANSKA K, et al. Melatonin effects in enhancing chilling stress tolerance of pepper[J]. *Scientia Horticulturae*, 2021, 289:110434.
- [92] 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.
- [93] ALTAF M A, SHU H Y, HAO Y Y, et al. Melatonin affects the photosynthetic performance of pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings under cold stress[J]. *Antioxidants*, 2022, 11(12):2414.
- [94] 练冬梅, 赖正锋, 李洲, 等. 外源褪黑素对青椒幼苗耐冷性影响[J]. *福建农业学报*, 2022, 37(10):1281-1287.
- [95] WANG H P, LIU Z C, LI J, et al. Hydrogen sulfide interacts with 5-aminolevulinic acid to enhance the antioxidant capacity of pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings under chilling stress[J]. *Agronomy*, 2022, 12(3):572.
- [96] WANG H P, LIU Z C, LUO S L, et al. 5-Aminolevulinic acid and hydrogen sulphide alleviate chilling stress in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings by enhancing chlorophyll synthesis pathway[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 167:567-576.
- [97] 刘月炎, 卢囿佐, 王健健. 低温下增施 CO₂ 对辣椒产量及品质的影响[J]. *北方园艺*, 2022(4):33-38.
- [98] 罗太敏, 王凯贤, 叶欣悦, 等. 硒酵母浸种对低温胁迫下辣椒种子萌发、幼苗生理特性的影响[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(10):137-142.
- [99] SHARAF E M A, ALSHALLASH K S, ALHARBI K R, et al. Influence of seed soaking and foliar application using ozonated water on two sweet pepper hybrids under cold stress[J]. *Sustainability*, 2022, 14(20):13453.
- [100] ODHIAMBO M O, WANG X C, ANTONIO J I P D E, et al. Effects of root-zone temperature on growth, chlorophyll fluorescence characteristics and chlorophyll content of greenhouse pepper plants grown under cold stress in southern China[J]. *Russian Agricultural Sciences*, 2018, 44(5):426-433.
- [101] AMEEN M, ZHANG Z, WANG X C, et al. An investigation of a root zone heating system and its effects on the morphology of winter-grown green peppers[J]. *Energies*, 2019, 12(5):933.
- [102] 李鹏, 谭旋, 唐格斯, 等. 石墨烯远红外电暖在辣椒育苗上的应用效果[J]. *江苏农业科学*, 2022, 50(11):149-153.
- [103] 袁祖华, 周小欧, 童辉, 等. 辣椒“三膜覆盖”大苗越冬培育技术[J]. *辣椒杂志*, 2022, 20(1):36-37.
- [104] 董桑婕, 姜小春, 王羚羽, 等. 远红光补光对辣椒幼苗生长和非生物胁迫抗性的影响[J]. *中国农业科学*, 2022, 55(6):1189-1198.