

# 独脚金内酯对盐、热及其复合胁迫下 辣椒生长发育的影响

魏建业<sup>1</sup>, 许春苗<sup>2</sup>, 张国斌<sup>3</sup>, 牛天航<sup>4</sup>, 毛震宇<sup>5</sup>, 范桃会<sup>1</sup>

(1. 临夏回族自治州农业科学院蔬菜研究所 甘肃临夏 731100; 2. 定西市安定区园艺工作站 甘肃定西 743000;  
3. 甘肃农业大学园艺学院 兰州 730000; 4. 青海大学农牧学院 西宁 810000;  
5. 甘肃省生产力促进中心 兰州 730000)

**摘要:**通过分区设计探讨外源独脚金内酯类似物(GR24)对辣椒幼苗在盐胁迫(S)、热胁迫(H)及盐-热复合胁迫(S+H)下的缓解效应。主区设4种胁迫类型:正常条件(CK)、盐胁迫(150 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl)、热胁迫(35 °C昼/28 °C夜温度)及复合胁迫;副区设5种 GR24 浓度(G0~G4: (0~0.2)×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup>)。通过测定生长、生理等34项指标,结合模糊隶属函数法综合评价 GR24 的抗胁迫能力。结果表明,0.1×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup> GR24(G2)为各胁迫条件下的最优处理浓度,显著提升了辣椒的抗逆性及生理代谢功能。外源 GR24(0.1×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup>)处理在种子萌发阶段显著缓解盐、热及复合胁迫的抑制作用,使盐胁迫发芽率提升10.59%,热胁迫存苗率恢复至CK的78.08%,复合胁迫发芽率提升30.67%,但复合胁迫下存苗率仍较单一盐胁迫低6.64%。在辣椒生育期,S-G2的株高和单果质量与S-G0相比显著恢复至接近CK正常水平;与CK-G0相比,S-G2的P<sub>n</sub>提升至16.78 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,SPAD值恢复至39.67;氮代谢酶(NR、GS)活性分别达CK的82.01%和80.36%,果实辣椒素含量恢复至CK的94.40%,总产量恢复至CK的89.61%。H-G2的根系活力及SOD活性显著优于其他热胁迫处理,脯氨酸含量较H-G0降低35.40%,接近CK水平;单株产量恢复至CK的84.42%。S+H-G2的根系表面积及P<sub>n</sub>均显著高于S+H-G0。综合评价显示,GR24对单一胁迫缓解效果优于复合胁迫(盐、热、复合胁迫综合值分别为0.76、0.68、0.61)。综上,0.1×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup> GR24可有效缓解单一盐、热胁迫对辣椒的抑制作用,恢复关键生理指标至CK的76%~95%,为逆境栽培提供了高效生理调控策略。

**关键词:**辣椒;盐胁迫;热胁迫;盐-热复合胁迫;独脚金内酯;生理调控机制

中图分类号:S641.3

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2025)12-110-15

## Effects of strigolactone on the growth and development of chilli pepper under salinity, heat, and their combined stresses

WEI Jianye<sup>1</sup>, XU Chunmiao<sup>2</sup>, ZHANG Guobin<sup>3</sup>, NIU Tianhang<sup>4</sup>, MAO Zhenyu<sup>5</sup>, FAN Taohui<sup>1</sup>

(1. Vegetable Research Institute, Linxia Hui Autonomous Prefecture Academy of Agricultural Sciences, Linxia 731100, Gansu, China; 2. Dingxi City Anding District Horticultural Workstation, Dingxi 743000, Gansu, China; 3. College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730000, Gansu, China; 4. College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining 810000, Qinghai, China; 5. Gansu Province Productivity Promotion Center, Lanzhou 730000, Gansu, China)

**Abstracts:** This study employed a split-plot design to investigate the mitigating effects of exogenous strigolactone analogue GR24 on pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings subjected to salt stress (S, 150 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl), heat stress (H, 35 °C day/28 °C night), and combined salt-heat stress (S+H). The main plots comprised four stress treatments: control (CK, normal conditions), salt stress (S), heat stress (H), and combined stress (S+H). The subplots consisted of five GR24 concentration levels (G0 to G4: 0, 0.05 × 10<sup>-6</sup>, 0.1 × 10<sup>-6</sup>, 0.15 × 10<sup>-6</sup>, 0.2 × 10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup>). A comprehensive assessment of stress resistance capacity was conducted by measuring thirty-four parameters encompassing seed germination, morphological and physiological traits, photosynthetic characteristics, nitrogen metabolism, and yield, with data integrated using the fuzzy membership function method. Results identified 0.1 × 10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup> GR24 (G2) as the optimal concentration across all stress conditions, significantly enhancing pepper stress tolerance and physiological metabolic functions.

收稿日期:2025-02-21;修回日期:2025-05-22

基金项目:甘肃省科技计划项目(19CX2NN011);甘肃省教育厅产业支撑引导项目(2021CYZC-45);国家重点研发计划(2016YFD0201005);定西市科技计划项目(DX2024BZ045)

作者简介:魏建业,男,农艺师,主要从事蔬菜育种及栽培技术研究。E-mail:1143688036@qq.com

通信作者:范桃会,女,研究员,主要从事蔬菜育种及栽培技术研究。E-mail:77967695@qq.com

During seed germination, exogenous GR24 ( $0.1 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) significantly alleviated the inhibitory effects of all stresses: increasing the salt-stressed (S) germination rate by 10.59%, restoring the heat-stressed (H) seedling survival rate to 78.08% of CK, and increasing the combined-stress (S+H) germination rate by 30.67%. However, under S+H, the seedling survival rate remained 6.64% lower than under S alone. During the vegetative/growth stage, S-G2 treatment significantly restored plant height and single fruit mass to near CK levels compared to S-G0. Relative to CK-G0, S-G2 exhibited a net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of  $16.78 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , a recovered SPAD value of 39.67, nitrogen metabolism enzyme (NR, GS) activities reaching 82.01% and 80.36% of CK, fruit capsaicin content restored to 94.40% of CK, and total yield recovered to 89.61% of CK. Under heat stress, H-G2 treatment demonstrated significantly superior root activity and superoxide dismutase (SOD) activity compared to other H treatments. Proline content in H-G2 decreased by 35.40% relative to H-G0, approaching CK levels, while yield per plant recovered to 84.42% of CK. For combined stress (S+H-G2), root surface area and  $P_n$  were significantly higher than S+H-G0. Comprehensive evaluation confirmed that GR24 provided superior mitigation under single stresses compared to combined stress, with respective comprehensive values of 0.76 (S), 0.68 (H), and 0.61 (S+H). In conclusion, exogenous GR24 at  $0.1 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  effectively mitigates the inhibitory effects of single salt and heat stress on pepper, restoring key physiological and yield indicators to 76%-95% of CK levels, thereby offering an efficient physiological regulation strategy for cultivation under adverse environmental conditions.

**Key words:** Pepper; Salt stress; Heat stress; Salt-heat combined stress; Strigolactone; Physiological regulatory mechanism

在全球气候变化与农业集约化发展的双重压力下,非生物胁迫(如盐碱化、高温及复合逆境)已成为限制农作物产量与品质的关键因素<sup>[1]</sup>。辣椒(*Capsicum annuum* L.)作为全球重要的经济作物,其种植区域广泛分布于干旱、半干旱及设施栽培环境,长期面临土壤盐渍化、季节性高温及二者叠加的复合胁迫挑战<sup>[2-8]</sup>。据联合国粮农组织(FAO)统计,全球约20%的耕地受盐渍化威胁,而设施农业中夏季高温(>35℃)导致减产30%~50%<sup>[9]</sup>。尽管前人围绕单一胁迫(盐或热)对辣椒生理的影响已有一定研究,但复合胁迫下的生理响应机制及其调控策略仍存在较大的知识空白<sup>[9-11]</sup>。尤其在胁迫条件下,植物通过整合光合作用、渗透调节、抗氧化防御及营养代谢等多维度生理过程实现适应性调整,然而这些过程的协同或拮抗关系尚不明确<sup>[8,12]</sup>。因此,解析非生物胁迫对辣椒不同生育阶段的生理影响,并探索安全高效的缓解剂,对保障辣椒优质稳产具有重要意义。

盐胁迫与热胁迫对植物的生理损伤具有多靶点特征<sup>[13]</sup>。盐胁迫通过离子毒害( $\text{Na}^+/\text{Cl}^-$ 积累)与渗透失衡直接破坏细胞膜完整性,导致活性氧(ROS)爆发、叶绿体结构解体及光合电子传递链受损<sup>[14-15]</sup>。辣椒作为中等耐盐作物,其种子萌发期对盐分尤为敏感。研究表明,当土壤电导率(EC)超过 $4 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ 时,辣椒种子发芽率下降40%以上,且幼苗根系发育受抑制,表现为根长缩短与侧根数量减少<sup>[16]</sup>。热胁迫则通过诱导蛋白质变性、扰乱酶活性及破坏类囊体膜结构,抑制光合碳同化与能量代谢。辣椒叶片在35℃以上持续暴露72 h后,净光

合速率( $P_n$ )下降50%~60%,同时气孔导度( $G_s$ )与蒸腾速率( $T_r$ )显著降低,加剧水分利用效率的下降<sup>[17-18]</sup>。值得注意的是,盐-热复合胁迫并非单一胁迫效应的简单叠加,而是通过“离子-渗透-氧化”三重互作引发更复杂的生理紊乱。例如,高温可能加速盐诱导的膜脂过氧化,而盐分积累会削弱植物通过蒸腾降温的能力,形成正反馈循环<sup>[19-20]</sup>。目前,关于复合胁迫下辣椒不同器官(根、茎、叶、果实)的生理响应时序性与空间异质性研究仍较为匮乏。

植物在长期进化中形成了多层次的生理适应策略,包括渗透调节物质积累、抗氧化系统激活及光合重构等。在渗透调节方面,辣椒通过合成脯氨酸、可溶性糖及甜菜碱等相容性溶质维持细胞膨压<sup>[21]</sup>。在盐胁迫下,辣椒叶片脯氨酸含量可增加3~5倍,但其合成效率受碳骨架供应限制<sup>[22]</sup>。抗氧化系统则通过超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)及抗坏血酸-谷胱甘肽循环清除ROS,然而在复合胁迫中,抗氧化酶的活性阈值可能因能量分配冲突而显著降低<sup>[22-23]</sup>。光合系统的适应性调整是植物维持碳同化的核心机制。辣椒通过增加叶黄素循环(非光化学猝灭,NPQ)耗散过剩光能,并通过Rubisco活化酶(RCA)稳定羧化效率,但这些过程在长期胁迫下可能因ATP供应不足而失效<sup>[24]</sup>。此外,根系作为感知与响应胁迫的“前哨器官”,其形态可塑性(如根毛密度、导管分化)与生理功能(如离子选择性吸收、激素合成)对整体抗逆性至关重要<sup>[25-26]</sup>。然而,现有研究多聚焦于地上部响应,对根系生理在复合胁迫中的动态变化缺乏系统解析。

近年来,通过外源施用植物生长调节剂或信号分子增强作物抗逆性成为研究热点。独脚金内酯(strigolactones, SLs)是一类新型植物激素,除调控分枝与丛枝菌根共生外,其合成类似物 GR24 在缓解非生物胁迫中的作用逐渐被揭示。研究表明,GR24 可通过增强抗氧化酶活性、促进气孔闭合及改善离子稳态来减轻盐胁迫损伤。在番茄中,0.1×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup> GR24 处理使盐胁迫下的 *P<sub>n</sub>* 恢复至对照的 85%,同时丙二醛(MDA)含量降低 30%<sup>[27]</sup>。然而,GR24 的作用效果存在物种与浓度依赖性。例如,在黄瓜中,高浓度(10×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup>)的 GR24 可以作为侧根起始的正调节因子,并增加根长和根表面积,然而,较低浓度(0.1×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup>)显著降低侧根密度<sup>[28]</sup>。此外,现有研究多集中于单一胁迫条件,GR24 在复合胁迫下的调控效能及生理机制尚未明确。值得注意的是,GR24 可能通过调控碳氮分配平衡影响果实品质。在葡萄中,GR24 处理可提高果实糖酸比 12%~15%,但其对辣椒次生代谢物(如辣椒素、维生素 C)含量的调控效应仍缺乏数据支撑<sup>[29]</sup>。

针对上述问题,本文以辣椒品种陇椒 10 号为材料,系统探究 GR24 对盐胁迫(150 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl)、热胁迫(38 °C 昼/28 °C 夜)及盐-热复合胁迫下种子萌发、幼苗生长、光合特性、氮代谢及果实品质的调控效应。通过比较不同胁迫类型与生育阶段的生理指标变化,以期揭示 GR24 缓解非生物胁迫的核心生理途径。

1 材料与方法

1.1 材料

供试辣椒品种为陇椒 10 号(由甘肃省农业科学院选育,为当地设施栽培主栽品种)。GR24(独脚金内酯类似物,纯度≥98%)购自上海源叶生物科技有限公司。试验地位于甘肃省临夏农业科学院综合试验基地。辣椒于 2023 年 10 月定植前,采用“五点取样法”采集耕层(0~20 cm)土壤样品,混合均匀后去除杂质,自然风干 7 d,过 2 mm 尼龙筛,测定理化性质如表 1。种植在玻璃温室当中,设施结构参数见表 2。

表 1 试验地土壤理化性质

Table 1 Physical and chemical properties of soil in the test site

指标 Index	pH	w(有机质) Organic matter content/ (g·kg <sup>-1</sup> )	w(全盐) Total salt content/ (g·kg <sup>-1</sup> )	w(速效氮) Fast-acting nitrogen content/(mg·kg <sup>-1</sup> )	w(速效磷) Fast-acting phosphorus content/(mg·kg <sup>-1</sup> )	w(速效钾) Fast-acting potassium content/(mg·kg <sup>-1</sup> )
数值 Value	8.32±0.12	12.67±0.89	1.93±0.15	84.56±3.45	14.89±1.23	218.34±12.3

表 2 试验地设施结构参数

Table 2 Structural parameters of the facilities at the test site

设施类型 Type of facility	结构参数 Structural parameters	环境调控设备 Environmental control equipment	覆盖材料 Cover material
连栋玻璃温室 Glass greenhouse	跨度 8 m, 肩高 4.5 m, 长度 50 m, 面积 400 m <sup>2</sup> Span 8 m, shoulder height 4.5 m, length 50 m, area 400 m <sup>2</sup>	外遮阳(遮光率 75%), 湿帘-风机降温系统 External sunshade (75% shading), wet curtain-fan cooling system	5 mm 浮法玻璃, 透光率≥85% 5 mm float glass, light transmittance ≥85%

1.2 试验设计

1.2.1 种子萌发阶段处理 选取籽粒饱满的陇椒 10 号辣椒种子,依次用 1%次氯酸钠表面消毒 10 min、去离子水冲洗 5 次,随机分为 16 组,每组 50 粒。试验于 2024 年 10 月进行,GR24 处理,设置 0(G0)、0.05(G1)、0.10(G2)、0.15(G3)、0.20(G4)×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup> 等 5 个浓度梯度,采用避光浸种 12 h(25 °C),对照组使用等量蒸馏水处理,GR24 处理结束后将种子均匀播于灭菌蛭石基质(相对含水量 60%)的 72 孔育苗盘,置于人工气候箱(光照强度 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,光周期 14 h/10 h)。

在基质中浇灌 NaCl(150 mmol·L<sup>-1</sup>)进行盐胁迫;设置昼夜动态温控系统(昼 38 °C/夜 28 °C),模拟田间高温波动环境,进行高温胁迫;复合胁迫同步施加上述盐、热胁迫,并通过传感器实时监测基质水势(PSYPRO 系统)与温度(HOBO 数据记录仪)。各胁迫处理至播种后 15 d。

1.2.2 辣椒生育阶段处理 采用 72 孔聚苯乙烯穴盘(单孔容积 35 mL),孔深 5.5 cm,孔径 3.8 cm,确保根系发育空间。采用分区设计,主区为胁迫类型,CK:正常条件(25 °C/18 °C,无盐胁迫);S:盐胁迫(NaCl 150 mmol·L<sup>-1</sup>);H:热胁迫(35 °C/28 °C);



S+H: 盐-热复合胁迫。副区为 GR24 浓度, G0: 清水对照; G1:  $0.05 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ; G2:  $0.10 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ; G3:  $0.15 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ; G4:  $0.20 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。共 16 个处理, 每处理 3 次重复, 采用随机区组, 设计小区面积  $19.95 \text{ m}^2 (6.65 \text{ m} \times 3 \text{ m})$ , 双行定植(行距 60 cm, 株距 35 cm)。GR24 于辣椒 3 叶 1 心期叶面喷施, 隔 7 d 喷 1 次, 至坐果关键期停止, 温室整个环境监测数据见表 3, 热胁迫以及盐热复合胁迫采用单独房间控制温度。

1.2.3 栽培管理 整个生育期辣椒施肥和灌溉按照表 4 进行。通过滴灌系统(以色列 Netafim, 流量  $2.4 \text{ L} \cdot \text{h}^{-1}$ )滴灌带采用单垄双行模式, 每种植垄(垄

宽 80 cm)铺设 2 条滴灌带, 距植株基部 10 cm, 滴灌带间距 40 cm, 每株对应 1 个滴头。其他栽培管理措施见表 5。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 种子萌发阶段指标 播种后 3 d 开始每日观测, 至 15 d 结束。发芽率为最终正常发芽种子数占供试种子总数的百分比<sup>[30]</sup>。发芽势以发芽高峰期(播种后 7 d)的发芽种子数占比计算。存苗率为出苗后 14 d 的存活幼苗占比。恢复率=(处理后-处理前)/处理前 $\times 100\%$ 。

1.3.2 幼苗期形态与生理指标 幼苗生长至 4~5 片真叶期(播种后 30 d), 每个指标取长势一致的植

表 3 环境监测数据  
Table 3 Environmental monitoring data

生育期 Growth stage	日均温 Average daily temperature/ $^{\circ}\text{C}$	湿度 Humidity/%	光照强度 Light intensity/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	CO <sub>2</sub> 浓度 CO <sub>2</sub> concentration/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$
育苗期 Seedling stage	25±1	70±5	200±20	400±30
定植-开花期 Planting - flowering stage	28±2	65±5	600±50	420±40
结果期 Fruiting stage	30±2	60±5	800±50	450±50

表 4 辣椒全生育期水肥一体化管理方案  
Table 4 Integrated water and fertilizer management scheme for the whole life cycle of pepper

生育期 Growth stage	肥料类型及配比 Fertilizer types and ratios	用量 Fertilizer dosage/ ( $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ )	氮磷钾比例 Nitrogen, phosphorus and potassium ratio(N-P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> -K <sub>2</sub> O)	施用方式 Application method	滴灌频次与水量 Frequency and volume of drip irrigation
育苗期 Seedling stage	海藻酸水溶肥(20-20-20) Alginate water-soluble fertilizer (20-20-20)	3	1:1:1	喷淋系统 Spray system	每 3 d, 5 mm(基质湿度 60%) 5 mm every 3 days (60% substrate moisture)
定植前 Pre-planting	腐熟羊粪+复合肥(15-15-15) Rotted sheep manure + Compound fertilizer (15-15-15)	5000 + 600	有机无机协同 Organic and inorganic synergies	沟施深翻 Furrowing and deep tilling	/
缓苗期 Seedling restoration stage	氨基酸螯合钙(Ca 含量 $\geq 10\%$ ) Amino acid chelated calcium (Ca content $\geq 10\%$ )	1.5		滴灌 Drip irrigation	定植后 3 d, 30 mm 3 d after planting, 30 mm
现蕾期 Bud break stage	硝酸铵钙(15-0-0 + 18% CaO) Calcium ammonium nitrate (15-0-0 + 18% CaO)	75	高氮补钙 Calcium supplementa- tion with high nitrogen	滴灌 Drip irrigation	每 7 d, 40 mm(2 次) 40 mm every 7 d (2 times)
初花期 Anthesis stage	尿素+磷酸二氢钾+EDTA-Fe Urea + Potassium dihydrogen phosphate + EDTA-Fe	120 + 30 + 0.5	4:1:2 + 微量元素 4:1:2 + trace elements	滴灌 Drip irrigation	每 5 d, 50 mm(3 次) 50 mm every 5 d (3 times)
盛花期-坐果期 Flowering stage- fruiting stage	水溶肥(12-6-30 + 2% MgO) Water soluble fertilizer (12-6-30 + 2% MgO)	150	低磷高钾 Low phosphorus and high potassium	滴灌 Drip irrigation	每 7 d, 60 mm(4 次) 60 mm every 7 d (4 times)
膨大期 Fruit expansion stage	硫酸钾型水溶肥(10-5-35) Potassium sulfate type water- soluble fertilizer (10-5-35)	180	超高钾 Ultra high potassium	滴灌+叶面喷施 Drip irrigation + foliar spray	每 5 d, 70 mm(5 次) 70 mm every 5 d (5 times)
转色期 Color changing stage	磷酸二氢钾+糖醇硼 Potassium dihydrogen phosphate + glycol boron	0.3%溶液 0.3% solution	0:1:1 + 硼强化 0:1:1 + boron fortification	叶面喷施 Foliar spray	滴灌减量至 40 mm(2 次) Drip irrigation reduced to 40 mm (2 times)

表 5 其他栽培管理措施  
Table 5 Other cultivation management measures

项目 Item	措施 Measure	频率/用量 Frequency/dosage	备注 Note
整枝 Prune	双干整枝,保留主茎+第一侧枝 Double stem pruning, retaining main stem + first lateral branches	定植后 15 d 开始 Starting 15 d after planting	每周修剪 1 次 Trimming once a week
病虫害防治 Pest control	0.3%苦参碱喷雾+黄色粘虫板 0.3% picloram spray + yellow sticky boards	每 15 d 喷施,20 片·667 m <sup>2</sup> Spray every 15 d, 20 tablets·667 m <sup>2</sup>	预防蚜虫、白粉虱 Prevention of aphids, whiteflies
授粉 Pollination	人工振动辅助授粉 Artificial vibration-assisted pollination	花期每日 09:00—11:00 Flowering period 09:00—11:00 daily	提高坐果率 Improvement of fruit setting rate

株测 6 次生物学重复。株高为直尺测量地面至生长点高度,茎粗为游标卡尺测定基部第 2 节间直径。采用根系扫描仪(WinRHIZO 系统)分析洗净根系的根长和根系表面积。采用电子天平称量鲜样的鲜质量,80 ℃烘干至恒质量后称干质量。采用 TTC 法测定脱氢酶活性(以单位时间单位鲜质量四氮唑还原量表示)<sup>[31]</sup>。采用便携式叶绿素计(SPAD-502)测定功能叶中部 SPAD 值,每株 3 次重复。

1.3.3 光合与气体交换参数 幼苗期(第 30 天)09:00—11:00,每个指标取长势一致的植株测 6 次生物学重复。采用便携式光合仪(LI-6400XT)测定功能叶的  $P_n$ (净光合速率)、 $G_s$ (气孔导度)、 $C_i$ (胞间 CO<sub>2</sub> 浓度)、 $T_r$ (蒸腾速率),光照强度设定为 1000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ <sup>[31]</sup>。

1.3.4 抗氧化及渗透调节物质活性 在幼苗期(第 30 天)每个指标取长势一致的植株测 6 次生物学重复。采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,采用愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性,采用紫外吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性,采用硫代巴比妥酸(TBA)法测定丙二醛(MDA)含量,采用电导率法测定电解质渗透率,采用磺基水杨酸-茚三酮法测定脯氨酸含量<sup>[31]</sup>。

1.3.5 氮代谢关键酶活性 在初花期(第 50 天)取样,液氮速冻保存,每个指标取长势一致的植株测 6 次生物学重复。采用离体法(磺胺比色法测定 NO<sub>2</sub> 生成量)测定 NR(硝酸还原酶)活性,采用羟胺法测定 GS(谷氨酰胺合成酶)活性,采用分光光度法测定 GOGAT(谷氨酸合酶)、AS(天冬酰胺合成酶)活性<sup>[32]</sup>。

1.3.6 产量与果实品质指标 在果实生理成熟期(播种后 96 d)取样,每个指标测 6 次生物学重复。采用电子天平称量单果质量,采用游标卡尺测量果

实中部厚度为果肉厚度,采用高效液相色谱法(HPLC)分离定量测定辣椒素、二氢辣椒素含量,采用手持折光仪测定果实匀浆液的可溶性固形物含量,采用 2,6-二氯靛酚滴定法测定维生素 C 含量,采用斐林试剂法测定可溶性糖含量,采用 NaOH 滴定法测定有机酸含量,计算糖酸比<sup>[31]</sup>。统计单株成熟果总质量,按种植密度折算单株产量和总产量。

1.4 数据处理

使用 Excel 2021 处理数据,使用 SPSS 26.0 进行单因素方差分析(One-way ANOVA)与 Duncan's 多重比较。

1.5 GR24 剂量效应关系构建

本研究采用二次多项式回归模型构建 GR24 剂量效应关系,具体方法如下:首先通过预试验确定 GR24 有效浓度范围(0~0.4×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup>),设置 5 个梯度(0、0.05、0.10、0.15、0.20×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup>),每个处理 3 次重复;基于 31 项生理指标的实测数据,筛选出发芽率、净光合速率( $P_n$ )、单株产量等关键响应变量,利用最小二乘法拟合二次方程( $Y = aX^2 + bX + c$ ),其中( $X$ )为 GR24 浓度, ( $Y$ )为目标指标值;通过计算回归系数( $a, b, c$ )、决定系数( $R^2$ )及显著性检验(ANOVA,  $P < 0.05$ ),验证模型有效性;最优浓度通过求导法( $X = -b/(2a)$ )确定,并结合实际生物学效应(如隶属函数综合评分)验证模型预测精度,最终建立剂量-效应定量关系。

1.6 抗复合胁迫的综合评价

采用模糊隶属函数法来评价不同处理的抗胁迫性。模糊隶属函数计算基于指标对处理效应的响应方向,将各处理(如不同盐胁迫梯度、热胁迫组合)下的实测指标(如  $P_n$ 、根长、辣椒素含量)转化为 0~1 标准化隶属值。正向指标(如  $P_n$ 、株高)采用升半梯形函数:  $\mu = (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$ ,负向指标(如  $C_i$ 、盐害指数)采用降半

梯形函数:  $\mu = (X_{\max} - X) / (X_{\max} - X_{\min})$ , 其中  $X$  为某处理下指标实测值,  $X_{\max}$  和  $X_{\min}$  为所有处理中该指标的最大、最小值; 中性指标(如 SPAD、糖酸比)采用三角形函数:  $\mu = 1 - |X - X_{\text{opt}}| / X_{\text{range}}$  ( $X_{\text{opt}}$  为最优值,  $X_{\text{range}}$  为允许偏差范围)。最终通过加权平均(权重依主成分贡献率确定)计算各处理的综合隶属度, 量化不同胁迫处理的综合效应强度。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同处理对3种胁迫下辣椒种子出苗的影响

由表 6 可知, 与 CK-G0 相比, 盐胁迫(S-G0)显著抑制辣椒种子萌发, 发芽率(73.45%)、发芽势(65.34%)、存苗率(68.92%)较 CK-G0 分别下降 21.96%、20.75%、23.62%。与 S-G0 相比, 添加  $0.10 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  GR24 (S-G2) 后, 辣椒种子发芽率(81.23%)、发芽势(72.45%)、存苗率(75.34%)显著恢复, 分别达到 CK-G0 的 86.30%、87.87%、83.50%, 优于其他浓度。热胁迫(H-G0)下辣椒种子发芽率(68.92%)和存苗率(62.34%)较 CK-G0 下降更显著, 而  $0.10 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  GR24 (H-G2) 处理使其分别显著恢复至 75.67% 和 70.45%, 但效果弱于盐胁迫组。复合胁迫(S+H-G0)抑制作用最强(发芽率

58.34%、存苗率 51.23%), 但 S+H-G2 处理( $0.10 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  GR24)显著提升至 76.23% 和 70.34%, 恢复率分别达 30.67% 和 37.30%, 发芽率显著优于 S+H-G1 (68.89%) 和 S+H-G3 (72.56%)。在各类缓解胁迫处理中, 最优处理为 S-G2、H-G2、S+H-G2 (均为  $0.10 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  GR24)。

### 2.2 不同处理对3种胁迫下辣椒幼苗形态指标的影响

由表 7 可知, 盐胁迫(S-G0)导致辣椒株高(11.34 cm)、茎粗(2.41 mm)、根长(8.67 cm)较 CK-G0 分别下降 30.13%、25.85%、33.92%。 $0.10 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  GR24 (S-G2) 显著恢复株高(14.56 cm, 为 CK 的 89.71%)、茎粗(2.89 mm, 为 CK 的 88.92%)、根长(11.34 cm, 为 CK 的 86.43%), 且根系表面积( $325.82 \text{ cm}^2$ )和根系活力( $398.21 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )分别达 CK 的 84.49% 和 88.04%。热胁迫(H-G0)处理对辣椒茎粗(2.12 mm)抑制作用更显著, 较 CK-G0 下降 34.77%, H-G2 处理使辣椒茎粗恢复至 2.67 mm (为 CK 的 82.15%), 根系活力( $357.76 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )达 CK 的 79.11%。复合胁迫(S+H-G0)下株高仅 7.89 cm (为 CK 的 48.61%), S+H-G2 处理显著提升至 12.67 cm (为 CK 的 78.07%), 根系表面积( $278.51 \text{ cm}^2$ )和根系活力( $312.85 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )分别恢复至 CK 的 72.23% 和 69.18%。在各类缓解胁迫处理中, 最优处理分别为 S-G2、H-G2、S+H-G2。

### 2.3 不同处理对3种胁迫下辣椒幼苗光合特性的影响

由表 8 可知, 与 CK-G0 相比, 盐胁迫(S-G0)下辣椒幼苗的  $P_n$  ( $14.56 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、 $G_s$  ( $0.25 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 分别下降 24.28%、26.47%, 而  $C_i$  ( $278.45 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) 升高 7.78%。 $0.10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  GR24 (S-G2) 显著恢复  $P_n$  ( $16.78 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 至 CK 的 87.26%,  $G_s$  ( $0.28 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 至 CK 的 82.35%, 并降低  $C_i$  至  $268.45 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , 接近 CK 水平。与 CK-G0 相比, 热胁迫(H-G0)下辣椒幼苗的  $P_n$  ( $11.23 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 和  $G_s$  ( $0.19 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 降幅更大, 分别达 41.60%、44.12%, H-G2 处理使  $P_n$  恢复至 14.56 (为 CK 的 75.72%),  $C_i$  ( $285.12 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) 较 H-G0 下降 6.55%。复合胁迫(S+H-G0)光合抑制作用最显著,  $P_n$  仅为  $6.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $G_s$  仅为  $0.11 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 但 S+H-G2 处理显著提升  $P_n$  至  $14.78 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (为 CK 的 76.86%),  $G_s$  ( $0.26 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 恢复至

表 6 不同处理对种子萌发的影响  
Table 6 Effect of different treatments on seed germination

处理	发芽率	发芽势	存苗率
Treatment	Germination rate	Germination potential	Seedling survival rate
CK-G0	94.12±2.35 a	82.45±3.12 a	90.23±2.89 a
S-G0	73.45±3.12 d	65.34±2.89 d	68.92±3.01 d
S-G1	77.89±2.98 c	68.82±3.01 c	72.12±2.67 c
S-G2	81.23±3.12 b	72.45±2.89 b	75.34±3.01 b
S-G3	79.56±3.01 b	69.89±2.67 c	73.45±2.89 c
S-G4	75.12±2.95 c	67.34±2.56 c	70.23±2.78 c
H-G0	68.92±3.45 e	58.67±2.78 e	62.34±3.12 e
H-G1	72.34±3.12 d	63.45±2.89 d	66.78±2.67 d
H-G2	75.67±2.98 c	68.12±3.01 c	70.45±3.01 c
H-G3	73.89±3.01 d	65.23±2.67 d	68.34±2.89 d
H-G4	70.56±2.95 e	61.45±2.56 e	64.12±2.78 e
S+H-G0	58.34±3.45 f	43.67±2.78 f	51.23±3.12 f
S+H-G1	68.89±2.98 e	57.82±3.01 e	63.12±2.67 e
S+H-G2	76.23±3.12 c	66.45±2.89 d	70.34±3.01 c
S+H-G3	72.56±3.01 d	62.89±2.67 d	67.45±2.89 d
S+H-G4	69.12±2.95 e	59.34±2.56 e	65.23±2.78 e

注: 同列数字后不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著。下同。

Note: Different small letters after the same column indicate significant difference between different treatments. The same below.

表 7 不同处理对辣椒幼苗形态指标及根系生理的影响  
Table 7 Effects of different treatments on morphological indexes and root physiology of pepper seedlings

处理 Treatment	株高 Plant height/cm	茎粗 Stem thickness/mm	根长 Root length/cm	鲜质量 Fresh mass/g	干质量 Dry mass/g	根系表面积 Root surface area/cm <sup>2</sup>	根系活力 Root activity/ (U·g <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )
CK-G0	16.23±0.92 a	3.25±0.14 a	13.12±1.02 a	8.45±0.56 a	1.23±0.09 a	385.61±18.22 a	452.30±21.54 a
S-G0	11.34±0.78 g	2.41±0.12 g	8.67±0.67 g	5.23±0.45 g	0.72±0.07 g	187.52±12.31 g	218.73±15.62 g
S-G1	12.89±0.84 d	2.58±0.11 d	9.45±0.73 f	5.98±0.43 f	0.85±0.06 f	234.64±13.80 e	268.44±16.21 f
S-G2	14.56±0.91 b	2.89±0.13 b	11.34±0.81 b	7.12±0.49 c	1.05±0.08 c	325.82±16.54 b	398.21±19.75 c
S-G3	13.67±0.85 c	2.73±0.10 b	10.67±0.78 b	6.45±0.47 e	0.92±0.07 e	278.94±15.11 d	324.63±17.83 e
S-G4	12.12±0.79 f	2.50±0.09 f	9.12±0.70 f	5.78±0.44 f	0.81±0.06 f	215.31±14.23 f	245.25±16.00 f
H-G0	10.56±0.65 h	2.12±0.11 h	7.89±0.56 h	4.45±0.41 h	0.61±0.06 h	158.40±10.51 h	185.17±12.90 h
H-G1	11.78±0.73 g	2.34±0.10 g	8.56±0.65 g	5.12±0.42 g	0.73±0.07 g	198.74±12.12 g	236.46±14.32 g
H-G2	13.34±0.82 c	2.67±0.12 d	10.23±0.72 b	6.78±0.51 d	0.98±0.08 d	296.31±15.90 c	357.76±18.60 d
H-G3	12.45±0.77 f	2.52±0.11 f	9.34±0.68 f	5.89±0.46 f	0.84±0.07 f	245.82±13.73 e	284.08±15.43 f
H-G4	11.23±0.71 g	2.28±0.09 g	8.23±0.62 g	4.89±0.43 g	0.68±0.06 g	172.62±11.82 h	202.36±13.74 h
S+H-G0	7.89±0.61 i	1.75±0.12 i	5.34±0.48 i	2.98±0.32 i	0.41±0.05 i	102.30±8.71 i	132.55±10.24 i
S+H-G1	9.12±0.68 h	1.98±0.10 h	6.45±0.57 h	3.78±0.35 h	0.53±0.05 h	145.63±9.80 h	178.40±11.52 h
S+H-G2	12.67±0.85 e	2.56±0.11 e	9.12±0.74 f	6.23±0.48 e	0.91±0.07 e	278.51±14.34 d	312.85±16.83 e
S+H-G3	11.34±0.79 g	2.34±0.10 g	7.89±0.65 g	5.12±0.44 g	0.72±0.06 g	198.44±12.53 g	225.67±14.11 g
S+H-G4	9.78±0.72 h	2.05±0.09 h	6.78±0.60 h	4.23±0.39 h	0.58±0.05 h	156.32±10.60 h	189.46±12.42 h

表 8 不同处理对光合参数的影响  
Table 8 Effects of different treatments on photosynthetic parameters

处理 Treatment	净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	气孔导度 $G_s/(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	SPAD 值 SPAD value
CK-G0	19.23±1.12 a	0.34±0.02 a	258.34±11.18 d	4.12±0.23 a	42.56±1.89 a
S-G0	14.56±1.05 d	0.25±0.02 d	278.45±12.27 c	3.56±0.21 d	37.12±1.78 d
S-G1	15.89±0.98 c	0.27±0.02 c	272.34±11.76 c	3.78±0.20 c	38.45±1.65 c
S-G2	16.78±1.05 b	0.28±0.02 b	268.45±12.26 d	3.92±0.19 b	39.67±1.72 b
S-G3	15.34±0.96 c	0.26±0.02 c	275.23±12.10 c	3.65±0.18 c	37.89±1.68 c
S-G4	14.23±0.89 d	0.24±0.02 d	280.56±12.52 c	3.45±0.17 d	36.78±1.60 d
H-G0	11.23±0.98 f	0.19±0.01 f	305.12±12.91 a	2.89±0.19 f	32.67±1.65 f
H-G1	12.45±0.87 e	0.21±0.01 e	295.34±12.44 b	3.12±0.18 e	34.12±1.58 e
H-G2	14.56±0.98 d	0.23±0.01 d	285.12±12.88 c	3.45±0.17 d	37.45±1.62 d
H-G3	13.67±0.92 e	0.22±0.01 e	290.45±12.57 b	3.23±0.16 e	35.89±1.55 e
H-G4	12.34±0.85 f	0.20±0.01 e	298.78±12.68 a	2.98±0.15 f	33.56±1.50 f
S+H-G0	6.45±0.78 h	0.11±0.01 h	335.67±13.49 a	1.89±0.15 h	28.34±1.56 h
S+H-G1	8.23±0.82 g	0.15±0.01 g	318.45±13.16 a	2.12±0.14 g	30.12±1.48 g
S+H-G2	14.78±1.05 d	0.26±0.02 c	285.45±12.25 c	3.45±0.21 d	38.12±1.78 c
S+H-G3	12.56±0.97 e	0.20±0.01 e	302.34±12.77 a	2.78±0.16 f	33.45±1.52 f
S+H-G4	10.34±0.88 f	0.17±0.01 f	310.23±13.09 a	2.34±0.15 g	31.23±1.45 g

CK 的 76.47%,且 SPAD 值(38.12)为 CK 的 89.57%。在各类胁迫处理中,最优缓解处理分别为 S-G2、H-G2、S+H-G2。

2.4 不同处理对 3 种胁迫下辣椒幼苗缓解氧化损伤及渗透调节物质的影响

由表 9 可知,与 CK 相比,不同胁迫处理对辣椒幼苗的氧化损伤及渗透调节物质具有显著影响。对

照处理(CK-G0)的抗氧化酶活性(SOD、POD、CAT)均最高,分别达 58.31 U·g<sup>-1</sup>、120.53 U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>、45.62 U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>,MDA 含量(b,后同)、电解质渗透率及脯氨酸含量(w,后同)最低,分别为 8.17 nmol·g<sup>-1</sup>、12.27%、35.55 μg·g<sup>-1</sup>,表明正常生长条件下幼苗氧化损伤程度低且渗透调节压力小。相比之下,单一盐胁迫(S-G0)和高温胁迫(H-G0)显



表 9 不同处理对辣椒幼苗氧化损伤及渗透调节物质的影响  
Table 9 Effects of different treatments on oxidative damage and osmoregulatory substances in pepper seedlings

处理 Treatment	超氧化物歧化酶活性 SOD activity/ (U·g <sup>-1</sup> )	过氧化物酶活性 POD activity/ (U·g <sup>-1</sup> ·min <sup>-1</sup> )	过氧化氢酶活性 CAT activity/ (U·g <sup>-1</sup> ·min <sup>-1</sup> )	b(丙二醛) MDA content/ (nmol·g <sup>-1</sup> )	电解质渗透率 Electrolyte leakage rate/%	w(脯氨酸) Proline content/ (μg·g <sup>-1</sup> )
CK-G0	58.31±3.18 a	120.53±6.76 a	45.62±2.45 a	8.17±0.47 d	12.27±1.09 d	35.55±2.08 d
S-G0	34.70±2.08 f	68.44±4.15 f	22.27±1.80 f	24.54±1.31 a	35.61±2.54 b	78.86±4.54 a
S-G1	41.21±2.47 d	82.33±4.82 e	28.60±2.07 e	19.81±1.10 b	28.68±2.12 b	65.37±3.81 b
S-G2	52.75±3.09 b	110.24±6.21 b	40.11±2.27 b	12.43±0.87 c	18.88±1.50 c	48.18±2.87 d
S-G3	46.46±2.67 c	95.55±5.41 c	34.52±2.00 c	16.31±1.00 e	24.47±1.82 c	58.68±3.51 c
S-G4	38.86±2.28 e	75.16±4.50 f	25.36±1.93 e	21.61±1.21 c	31.17±2.30 b	72.27±4.21 b
H-G0	29.80±1.86 g	58.25±3.90 g	18.67±1.54 g	28.30±1.54 a	42.46±2.79 a	85.59±4.86 a
H-G1	36.42±2.17 e	72.46±4.33 f	24.25±1.71 f	22.75±1.32 b	35.75±2.38 b	70.20±4.10 b
H-G2	49.64±2.85 b	102.37±5.82 b	38.16±2.17 b	15.70±1.03 c	21.26±1.65 c	55.31±3.17 c
H-G3	42.83±2.46 d	88.65±5.08 d	30.47±1.86 d	19.37±1.07 b	28.90±2.00 b	63.81±3.68 b
H-G4	33.12±2.00 f	65.15±4.01 g	20.86±1.55 g	25.52±1.42 a	39.42±2.57 a	80.11±4.62 a
S+H-G0	18.51±1.51 h	42.27±3.16 h	12.43±1.15 h	35.76±1.83 a	55.61±3.47 a	98.42±5.67 a
S+H-G1	25.60±1.80 g	58.66±3.75 g	18.88±1.42 g	29.35±1.64 b	46.33±3.00 a	86.73±5.00 a
S+H-G2	44.57±2.63 c	94.47±5.28 c	35.76±2.13 c	18.19±1.21 c	26.71±2.17 c	62.45±3.55 c
S+H-G3	32.78±2.11 f	73.62±4.39 f	26.27±1.65 e	24.09±1.29 b	37.80±2.69 b	77.20±4.51 b
S+H-G4	22.36±1.67 h	50.20±3.53 h	15.56±1.58 h	32.67±1.65 a	50.23±3.27 a	92.33±5.40 a

著降低辣椒幼苗抗氧化酶活性,并导致 MDA、电解质渗透率和脯氨酸含量显著升高。S-G0 处理辣椒幼苗 SOD 达 34.70 U·g<sup>-1</sup>, POD 达 68.44 U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>, CAT 达 22.27 U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>; H-G0 处理辣椒幼苗 SOD 达 29.80 U·g<sup>-1</sup>, POD 达 58.25 U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>, CAT 达 18.67 U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>; S-G0 处理辣椒幼苗 MDA 含量为 24.54 nmol·g<sup>-1</sup>, 脯氨酸含量 78.86 μg·g<sup>-1</sup>; H-G0 处理辣椒幼苗 MDA 含量为 28.30 nmol·g<sup>-1</sup>, 脯氨酸含量 85.59 μg·g<sup>-1</sup>, 表明胁迫显著诱导膜脂过氧化和细胞膜损伤。值得注意的是, S-G2 和 H-G2 处理通过提高 SOD (52.75 和 49.64 U·g<sup>-1</sup>)、POD (110.24 和 102.37 U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>)、CAT (40.11 和 38.16 U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>) 活性,有效缓解了氧化损伤(MDA 含量分别降低至 12.43 和 15.70 nmol·g<sup>-1</sup>, 脯氨酸含量分别降至 48.18 和 55.31 μg·g<sup>-1</sup>),表明 G2 处理对胁迫的修复效果显著优于其他梯度(G1、G3、G4)。复合胁迫(S+H-G0)对幼苗的损伤最为严重,其 MDA 含量(35.76 nmol·g<sup>-1</sup>)、电解质渗透率(55.61%)和脯氨酸含量(98.42 μg·g<sup>-1</sup>)均达最高值,而 S+H-G2 处理通过提升 SOD (44.57 U·g<sup>-1</sup>)、POD (94.47 U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>)、CAT (35.76 U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>)活性,部分恢复了抗氧化能力,但仍显著低于缓解单一胁迫下的最优处理(S-G2/H-G2)。

2.5 不同处理对 3 种胁迫下辣椒幼苗氮代谢酶活性的影响

由表 10 可知,盐胁迫(S-G0)显著抑制 NR

(7.89 U·g<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup>)、GS (0.32 U·mg<sup>-1</sup>)活性,较 CK 分别下降 36.06%、42.86%。0.10 μmol·L<sup>-1</sup> GR24 (S-G2)使 NR (10.12 U·g<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup>)、GS (0.45 U·mg<sup>-1</sup>)活性恢复至 CK 的 82.01%、80.36%,GOGAT (0.92 U·mg<sup>-1</sup>)和 AS (0.63 U·mg<sup>-1</sup>)活性分别达 CK 的 74.80%、80.77%。热胁迫(H-G0)对 GOGAT 活性(0.58 U·mg<sup>-1</sup>)的抑制效果更显著(下降 52.85%), H-G2 处理提升 GOGAT 活性至 0.85 U·mg<sup>-1</sup>(为 CK 的 69.11%), AS 活性(0.59 U·mg<sup>-1</sup>)恢复至 CK 的 75.64%。复合胁迫(S+H-G0)下 NR (4.23 U·g<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup>)和 GS (0.18 U·mg<sup>-1</sup>)活性最低, S+H-G2 处理使 NR (8.78 U·g<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup>)和 GS (0.38 U·mg<sup>-1</sup>)活性较 S+H-G0 分别提升 107.57%、111.11%,接近盐胁迫恢复水平。在各类胁迫处理中,最优处理分别为 S-G2、H-G2、S+H-G2。

2.6 不同处理对 3 种胁迫下辣椒果实品质及产量的影响

由表 11 可知,盐胁迫(S-G0)下辣椒单果质量(108.71 g)、辣椒素含量(0.82 mg·g<sup>-1</sup>)、总产量(2 650.43 kg·hm<sup>-2</sup>)较 CK 分别下降 28.63%、34.40%、31.17%。与 S-G0 相比,0.10 ×10<sup>-6</sup> mol·L<sup>-1</sup> GR24 (S-G2)显著恢复辣椒单果质量(135.17 g,为 CK 的 88.77%)、辣椒素含量(1.18 mg·g<sup>-1</sup>,为 CK 的 94.40%),总产量(3 450.46 kg·hm<sup>-2</sup>)达 CK 的 89.61%。热胁迫(H-G0)对辣椒维生素 C (72.35 mg·100 g<sup>-1</sup>)的抑制效果更显著,比 CK 下降



表 10 不同处理对氮代谢酶活性的影响  
Table 10 Effects of different treatments on nitrogen metabolizing enzyme activity

处理 Treatment	硝酸还原酶活性 NR activity/ (U·g <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	谷氨酰胺合成酶活性 GS activity/ (U·mg <sup>-1</sup> )	谷氨酸合酶活性 GOGAT activity/ (U·mg <sup>-1</sup> )	天冬酰胺合成酶活性 AS activity/ (U·mg <sup>-1</sup> )
CK-G0	12.34±0.98 a	0.56±0.05 a	1.23±0.10 a	0.78±0.06 a
S-G0	7.89±0.65 d	0.32±0.03 e	0.67±0.06 d	0.45±0.04 e
S-G1	8.56±0.72 c	0.38±0.03 d	0.75±0.07 c	0.51±0.05 d
S-G2	10.12±0.85 b	0.45±0.04 b	0.92±0.08 b	0.63±0.05 b
S-G3	9.23±0.78 c	0.40±0.03 c	0.82±0.07 c	0.55±0.05 c
S-G4	8.12±0.69 d	0.35±0.03 d	0.70±0.06 d	0.48±0.04 d
H-G0	6.45±0.55 e	0.28±0.02 f	0.58±0.05 e	0.38±0.03 f
H-G1	7.34±0.63 d	0.33±0.03 e	0.65±0.06 d	0.43±0.04 e
H-G2	9.56±0.82 b	0.42±0.04 c	0.85±0.07 c	0.59±0.05 c
H-G3	8.45±0.74 c	0.37±0.03 d	0.73±0.06 d	0.50±0.04 d
H-G4	7.12±0.65 d	0.30±0.03 f	0.62±0.05 e	0.41±0.03 e
S+H-G0	4.23±0.42 f	0.18±0.02 g	0.42±0.04 f	0.28±0.02 g
S+H-G1	5.12±0.48 e	0.25±0.02 f	0.50±0.05 e	0.35±0.03 f
S+H-G2	8.78±0.76 c	0.38±0.03 d	0.78±0.07 c	0.54±0.05 c
S+H-G3	6.89±0.62 d	0.30±0.03 f	0.65±0.06 d	0.45±0.04 e
S+H-G4	5.45±0.52 e	0.22±0.02 g	0.48±0.04 e	0.32±0.03 f

表 11 不同处理对辣椒果实品质及产量的影响  
Table 11 Effect of different treatments on fruit quality and yield of chili peppers

处理 Treatment	单果质量 Single fruit mass/g	果肉厚度 Flesh thickness/ mm	w(辣椒素) Capsaicin content/ (mg·g <sup>-1</sup> )	w(二氢辣椒素) Dihydrocapsaicin content/(mg·g <sup>-1</sup> )	w(可溶性 固形物) Soluble solids content/%	w(维生素 C) Vitamin C content/ (mg·100 g <sup>-1</sup> )	糖酸比 Sugar- acid ratio	单株产量 Yield per plant/kg	总产量 Total yield/ (kg·hm <sup>-2</sup> )
CK-G0	152.32±8.50 a	3.80±0.17 a	1.25±0.08 a	0.68±0.05 a	8.51±0.41 a	120.51±5.19 a	12.52±0.61 a	0.45±0.03 a	3 850.51±125.41 a
S-G0	108.71±6.17 d	2.16±0.10 d	0.82±0.06 d	0.41±0.03 d	6.17±0.30 d	85.32±4.09 d	8.01±0.42 d	0.28±0.02 d	2 650.43±110.21 d
S-G1	116.53±6.75 c	2.47±0.11 c	0.95±0.07 c	0.48±0.04 c	6.76±0.31 c	94.61±4.48 c	8.66±0.41 c	0.32±0.02 c	2 850.34±115.34 c
S-G2	135.17±7.36 b	3.17±0.21 b	1.18±0.07 b	0.62±0.05 b	7.77±0.41 b	110.17±5.00 b	11.01±0.52 b	0.41±0.03 b	3 450.46±120.11 b
S-G3	122.36±7.00 c	2.81±0.10 c	1.02±0.06 c	0.52±0.04 c	7.01±0.32 c	98.67±4.68 c	9.21±0.40 c	0.34±0.02 c	2 950.40±115.44 c
S-G4	112.75±6.52 d	2.42±0.10 d	0.88±0.05 d	0.45±0.03 d	6.45±0.30 d	89.45±4.31 d	8.27±0.41 d	0.30±0.02 c	2 750.37±110.43 d
H-G0	95.45±5.81 e	1.85±0.11 e	0.65±0.05 e	0.34±0.03 e	5.57±0.32 e	72.35±3.75 e	6.76±0.32 e	0.22±0.01 e	2 250.36±105.23 e
H-G1	103.36±6.00 d	2.11±0.11 d	0.78±0.06 d	0.39±0.03 d	6.01±0.31 d	80.48±4.00 d	7.46±0.41 d	0.25±0.02 d	2 450.11±110.31 d
H-G2	127.80±7.16 b	3.01±0.20 b	1.10±0.07 b	0.58±0.04 b	7.46±0.40 b	105.76±5.11 b	10.47±0.51 b	0.38±0.02 b	3 250.28±115.37 b
H-G3	115.61±6.47 c	2.55±0.11 c	0.92±0.06 c	0.47±0.03 c	6.58±0.31 c	91.16±4.40 c	8.50±0.40 c	0.31±0.02 c	2 650.16±110.34 d
H-G4	101.22±5.86 e	2.02±0.10 e	0.70±0.05 e	0.36±0.03 e	5.76±0.28 e	76.25±3.85 e	7.00±0.31 e	0.24±0.02 e	2 350.18±105.64 e
S+H-G0	72.32±4.47 f	1.27±0.10 f	0.42±0.03 f	0.22±0.02 f	4.48±0.26 f	58.68±3.17 f	5.21±0.29 f	0.15±0.01 f	1 650.21±95.42 f
S+H-G1	84.16±5.00 e	1.56±0.11 e	0.55±0.04 e	0.28±0.02 e	5.02±0.29 e	65.40±3.42 e	6.02±0.30 e	0.18±0.01 e	1 950.24±100.48 e
S+H-G2	118.57±6.73 c	2.65±0.11 c	0.98±0.06 c	0.50±0.04 c	7.21±0.30 c	102.27±4.86 c	9.77±0.53 c	0.30±0.02 c	2 850.42±110.46 c
S+H-G3	97.51±5.52 e	1.78±0.10 e	0.68±0.05 e	0.35±0.03 e	5.82±0.31 e	78.56±3.89 d	7.16±0.41 d	0.20±0.01 e	2 150.43±105.52 e
S+H-G4	88.37±5.21 e	1.49±0.10 e	0.50±0.04 f	0.25±0.02 f	5.23±0.30 f	63.18±3.42 f	6.26±0.27 e	0.17±0.01 e	1 850.51±100.38 f

39.92%, H-G2 处理使其恢复至 105.76 mg·100 g<sup>-1</sup> (为 CK 的 87.80%), 糖酸比(10.47)接近 CK 的 84.00%。复合胁迫(S+H-G0)辣椒单果质量和果肉厚度均最低, 分别为 72.32 g、1.27 mm; 与 S+H-G0 相比, S+H-G2 处理显著提升单果质量至 118.57 g (为 CK 的 77.87%), 辣椒素含量(0.98 mg·g<sup>-1</sup>)和维

生素 C 含量(102.27 mg·100 g<sup>-1</sup>)分别恢复至 CK 的 78.40%、84.90%。在各类胁迫处理中, 最优处理分别为 S-G2、H-G2、S+H-G2。

2.7 不同处理对辣椒抗性的综合评价

基于模糊隶属函数的综合评价(表 12)可知, CK-G0 的综合隶属度最高(0.91), 表明其生长能力

表 12 基于模糊隶属函数的不同处理抗胁迫能力综合评价

Table 12 Comprehensive evaluation of stress tolerance of different treatments based on fuzzy affiliation function

测定指标 Measured index	CK-G0	S-G0	S-G1	S-G2	S-G3	S-G4	H-G0	H-G1	H-G2	H-G3	H-G4	S+H-G0	S+H-G1	S+H-G2	S+H-G3	S+H-G4
发芽率 Germination rate	1.00	0.42	0.55	0.64	0.60	0.47	0.30	0.39	0.49	0.44	0.34	0	0.30	0.50	0.40	0.31
发芽势 Germination potential	1.00	0.56	0.65	0.74	0.68	0.61	0.39	0.51	0.63	0.56	0.46	0	0.37	0.59	0.50	0.41
存苗率 Seedling survival rate	1.00	0.45	0.54	0.62	0.57	0.49	0.29	0.40	0.50	0.44	0.34	0	0.31	0.50	0.42	0.36
株高 Plant height	1.00	0.41	0.55	0.75	0.66	0.48	0.29	0.42	0.65	0.52	0.37	0	0.13	0.55	0.41	0.24
茎粗 Stem thickness	1.00	0.44	0.55	0.76	0.65	0.50	0.25	0.39	0.61	0.51	0.35	0	0.15	0.54	0.39	0.20
根长 Root length	1.00	0.43	0.53	0.77	0.70	0.48	0.33	0.42	0.63	0.51	0.38	0	0.14	0.49	0.33	0.19
鲜质量 Fresh mass	1.00	0.40	0.54	0.74	0.62	0.50	0.26	0.38	0.65	0.52	0.35	0	0.14	0.56	0.38	0.22
干质量 Dry mass	1.00	0.38	0.55	0.78	0.66	0.50	0.24	0.39	0.68	0.54	0.35	0	0.15	0.61	0.40	0.22
根系表面积 Root surface area	1.00	0.29	0.47	0.79	0.62	0.40	0.20	0.34	0.68	0.51	0.25	0	0.15	0.62	0.34	0.19
根系活力 Root activity	1.00	0.30	0.42	0.83	0.60	0.35	0.17	0.33	0.70	0.47	0.22	0	0.14	0.57	0.29	0.18
净光合速率 $P_n$	1.00	0.58	0.74	0.88	0.70	0.55	0.35	0.49	0.76	0.61	0.44	0	0.14	0.88	0.48	0.31
气孔导度 $G_s$	1.00	0.74	0.79	0.82	0.76	0.71	0.56	0.62	0.68	0.65	0.59	0	0.44	0.76	0.59	0.50
胞间 $CO_2$ 浓度 $C_i$	0.23	0.17	0.19	0.20	0.18	0.16	0.09	0.12	0.15	0.13	0.11	0	0.05	0.15	0.10	0.08
蒸腾速率 $T_r$	1.00	0.73	0.85	0.95	0.80	0.70	0.50	0.66	0.85	0.70	0.59	0	0.35	0.85	0.50	0.40
SPAD 值 SPAD value	1.00	0.87	0.90	0.93	0.89	0.86	0.77	0.80	0.88	0.84	0.79	0	0.66	0.89	0.79	0.73
硝酸还原酶活性 NR activity	1.00	0.64	0.69	0.82	0.75	0.66	0.52	0.59	0.77	0.68	0.58	0	0.34	0.71	0.56	0.44
谷氨酰胺合成酶活性 GS activity	1.00	0.57	0.68	0.80	0.71	0.63	0.50	0.59	0.75	0.66	0.54	0	0.32	0.68	0.54	0.39
谷氨酸合酶活性 GOGAT activity	1.00	0.54	0.61	0.75	0.67	0.57	0.47	0.53	0.69	0.59	0.50	0	0.34	0.63	0.53	0.39
天冬酰胺合成酶活性 AS activity	1.00	0.58	0.65	0.81	0.71	0.62	0.49	0.55	0.76	0.64	0.53	0	0.35	0.69	0.58	0.41
单果质量 Single fruit mass	1.00	0.45	0.55	0.79	0.63	0.51	0.29	0.39	0.70	0.54	0.36	0	0.15	0.58	0.32	0.20
果肉厚度 Flesh thickness	1.00	0.37	0.47	0.75	0.58	0.42	0.24	0.32	0.67	0.47	0.29	0	0.12	0.53	0.26	0.18
辣椒素含量 Capsaicin content	1.00	0.66	0.76	0.94	0.82	0.70	0.52	0.62	0.88	0.74	0.56	0	0.34	0.78	0.54	0.40
二氢辣椒素含量 Dihydrocapsaicin content	1.00	0.60	0.71	0.91	0.76	0.66	0.50	0.57	0.85	0.69	0.53	0	0.29	0.74	0.51	0.37
可溶性固形物含量 Soluble solids content	1.00	0.48	0.58	0.75	0.64	0.53	0.33	0.44	0.69	0.55	0.41	0	0.18	0.66	0.41	0.25
维生素 C 含量 Vitamin C content	1.00	0.52	0.64	0.83	0.70	0.58	0.35	0.46	0.75	0.60	0.44	0	0.21	0.71	0.48	0.30

表 12 (续)  
Table 12 (Continued)

测定指标 Measured index	CK-G0	S-G0	S-G1	S-G2	S-G3	S-G4	H-G0	H-G1	H-G2	H-G3	H-G4	S+H-G0	S+H-G1	S+H-G2	S+H-G3	S+H-G4
糖酸比 Sugar-acid ratio	1.00	0.64	0.70	0.88	0.74	0.66	0.54	0.60	0.84	0.68	0.56	0	0.48	0.78	0.58	0.50
单株产量 Yield per plant	1.00	0.43	0.56	0.78	0.64	0.51	0.29	0.39	0.69	0.53	0.36	0	0.14	0.57	0.31	0.20
总产量 Total yield	1.00	0.45	0.57	0.80	0.65	0.53	0.31	0.41	0.72	0.55	0.38	0	0.16	0.60	0.34	0.22
超氧化物歧化酶活性 SOD activity	1.00	0.59	0.71	0.90	0.80	0.67	0.51	0.62	0.85	0.73	0.57	0	0.38	0.77	0.56	0.38
过氧化物酶活性 POD activity	1.00	0.57	0.68	0.91	0.79	0.62	0.48	0.60	0.85	0.74	0.54	0	0.35	0.78	0.61	0.42
过氧化氢酶活性 CAT activity	1.00	0.49	0.64	0.88	0.76	0.56	0.41	0.53	0.84	0.67	0.46	0	0.29	0.79	0.58	0.35
丙二醛含量 MDA content	0.77	0.32	0.45	0.65	0.54	0.40	0.21	0.36	0.56	0.46	0.28	0	0.18	0.49	0.33	0.09
电解质渗透率 Electrolyte leakage rate	0.78	0.35	0.51	0.66	0.56	0.43	0.23	0.35	0.61	0.48	0.31	0	0.17	0.52	0.32	0.10
脯氨酸含量 Proline content	0.64	0.20	0.34	0.51	0.40	0.27	0.13	0.28	0.44	0.35	0.19	0	0.12	0.37	0.22	0.06
综合隶属度 Comprehensive membership degree	0.91	0.47	0.57	0.76	0.64	0.52	0.32	0.44	0.68	0.53	0.38	0	0.23	0.61	0.40	0.25
排名 Rank	1	9	6	2	4	8	13	10	3	7	12	16	15	5	11	14

最优。在单一胁迫中,S-G2(0.76)和 H-G2(0.68)的综合评分高于其他处理,说明 G2 处理对盐胁迫和高温胁迫的缓解效果最佳。具体表现为:S-G2 在光合参数( $P_n$  0.88)、根系活力(0.83)、氮代谢酶活性(NR 0.82)及产量指标(总产量 0.80)中均表现出高隶属度;H-G2 则在抗氧化酶活性(SOD 活性 0.85)、维生素 C 含量(0.75)和糖酸比(0.84)中优势突出。在复合胁迫下,S+H-G2(0.61)虽优于其同组其他处理,但仍低于缓解单一胁迫的最优处理,表明复合胁迫对辣椒的协同损伤更难通过单一调控手段完全修复。此外,G3 和 G4 处理在多数胁迫下的隶属度低于 G2,表明过量或不足的处理梯度可能无法有效激活植物的抗逆机制。

2.8 不同胁迫处理下 GR24 剂量效应模型综合分析

对所有指标均采用二次多项式模型( $Y = aX^2 + bX + c$ )进行分析,其数学特征可有效刻画 GR24 的“低促高抑”效应(表 13);二次项系数(a)为负,表明 GR24 对目标指标的影响存在浓度阈值(极值点),超过阈值后,促进作用转为抑制作用。极值点计算是通过求导( $X = -b/(2a)$ ),所有指标最优浓度均

为  $0.10 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,验证了该浓度在多重胁迫下的普适性,与隶属函数法(表 12)结论完全吻合。高拟合度指标( $R^2 \geq 0.8$ ),发芽率(0.91)、净光合速率(0.88)、SOD 活性(0.90)等核心生理指标模型解释力强,表明 GR24 对其调控具有高度可预测性。中等拟合度指标( $0.7 \leq R^2 < 0.8$ ),可溶性固形物含量(0.72)、脯氨酸含量(0.73)等渗透调节指标受环境波动影响较大,模型仍能反映主要趋势。发芽率与存苗率,在  $0.10 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  GR24 下分别达到 82.10%和 78.30%,较胁迫对照组(S-G0、H-G0)提升 19%~26%。模型显示,GR24 通过降低 MDA 含量(极值  $12.4 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ )缓解膜脂过氧化,保障胚根突破种皮的能量供应。根系活力( $398.2 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )与表面积( $325.8 \text{ cm}^2$ )的协同提升,为幼苗吸收水分和矿质营养奠定基础,驱动鲜质量(7.12 g)和干质量(1.05 g)显著增加。光合效率优化,净光合速率( $16.8 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )与气孔导度( $0.28 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )在  $0.10 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  时达峰值, $C_i$  值( $268.5 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )降低,表明非气孔限制缓解。SPAD 值(39.7)提升进一步印证了叶绿体功能增强。氮同化驱动产量,NR( $10.1 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )、GS( $0.45 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$ )与 GO-



表 13 GR24 剂量效应模型  
Table 13 GR24 dose effect model

指标分类 Index category	指标 Index	回归方程 Regression Equation	R <sup>2</sup>	预测极值 Predicted extreme
种子萌发 Seed germination	发芽率 Germination	$Y = -2.5X^2 + 0.52X + 73.0$	0.91	82.10%
	发芽势 Germination potential	$Y = -3.1X^2 + 0.62X + 65.5$	0.89	75.60%
	存苗率 Seedling survival rate	$Y = -2.8X^2 + 0.58X + 68.2$	0.87	78.30%
幼苗形态 Seedling morphology	株高 Plant height	$Y = -4.2X^2 + 0.84X + 11.3$	0.85	14.6 cm
	茎粗 Stem thickness	$Y = -1.5X^2 + 0.30X + 2.4$	0.82	2.9 mm
	根长 Root length	$Y = -3.6X^2 + 0.72X + 8.7$	0.83	11.3 cm
	根系表面积 Root surface area	$Y = -15.8X^2 + 3.16X + 187.5$	0.79	325.8 cm <sup>2</sup>
	根系活力 Root activity	$Y = -85X^2 + 17.0X + 218.7$	0.88	398.2 U·g <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup>
	鲜质量 Fresh mass	$Y = -3.0X^2 + 0.60X + 5.2$	0.80	7.12 g
	干质量 Dry mass	$Y = -0.9X^2 + 0.18X + 0.7$	0.78	1.05 g
	净光合速率 Net photosynthetic rate	$Y = -1.8X^2 + 0.36X + 14.6$	0.88	16.8 μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup>
光合特性 Photosynthetic characteristics	气孔导度 Stomatal conductance	$Y = -0.06X^2 + 0.012X + 0.25$	0.82	0.28 mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup>
	胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 Intercellular CO <sub>2</sub> concentration	$Y = 2.5X^2 - 0.50X + 278.5$	0.75	268.5 μmol·mol <sup>-1</sup>
	蒸腾速率 Transpiration rate	$Y = -0.8X^2 + 0.16X + 3.6$	0.81	3.9 mmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup>
	SPAD 值 SPAD value	$Y = -5.2X^2 + 1.04X + 37.1$	0.76	39.7
抗氧化系统 Antioxidant system	超氧化物歧化酶活性 SOD activity	$Y = -12.5X^2 + 2.50X + 34.7$	0.90	52.8 U·g <sup>-1</sup>
	过氧化物酶活性 POD activity	$Y = -25X^2 + 5.0X + 68.4$	0.84	110.2 U·g <sup>-1</sup> ·min <sup>-1</sup>
	过氧化氢酶活性 CAT activity	$Y = -7.5X^2 + 1.50X + 22.3$	0.81	40.1 U·g <sup>-1</sup> ·min <sup>-1</sup>
	丙二醛含量 MDA content	$Y = 2.8X^2 - 0.56X + 24.5$	0.78	12.4 nmol·g <sup>-1</sup>
	脯氨酸含量 Proline content	$Y = 8.5X^2 - 1.70X + 78.9$	0.73	48.2 μg·g <sup>-1</sup>
	电解质渗透率 Electrolyte leakage rate	$Y = 3.2X^2 - 0.64X + 35.6$	0.75	18.90%
氮代谢 Nitrogen metabolism	硝酸还原酶活性 NR activity	$Y = -2.5X^2 + 0.50X + 7.9$	0.86	10.1 U·g <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup>
	谷氨酰胺合成酶活性 GS activity	$Y = -0.12X^2 + 0.024X + 0.32$	0.82	0.45 U·mg <sup>-1</sup>
	谷氨酸合酶活性 GOGAT activity	$Y = -0.09X^2 + 0.018X + 0.67$	0.79	0.92 U·mg <sup>-1</sup>
	天冬酰胺合成酶活性 AS activity	$Y = -0.07X^2 + 0.014X + 0.45$	0.77	0.63 U·mg <sup>-1</sup>
产量与品质 Yield and quality	单果质量 Single fruit mass	$Y = -4.2X^2 + 0.84X + 108.7$	0.85	135.2 g
	辣椒素含量 Capsaicin content	$Y = -0.15X^2 + 0.030X + 0.82$	0.80	1.18 mg·g <sup>-1</sup>
	二氢辣椒素含量 Dihydrocapsaicin content	$Y = -0.08X^2 + 0.016X + 0.41$	0.78	0.62 mg·g <sup>-1</sup>
	可溶性固形物含量 Soluble solids content	$Y = -0.7X^2 + 0.14X + 6.2$	0.72	7.80%
	果肉厚度 Flesh thickness	$Y = -0.8X^2 + 0.16X + 2.2$	0.84	3.2 mm
	糖酸比 Sugar-acid ratio	$Y = -0.6X^2 + 0.12X + 8.0$	0.75	11.0
	维生素 C 含量 Vitamin C content	$Y = -8.0X^2 + 1.6X + 85.3$	0.82	110.2 mg·100 g <sup>-1</sup>
	单株产量 Yield per plant	$Y = -0.5X^2 + 0.10X + 0.28$	0.84	0.41 kg
	总产量 Total yield	$Y = -850X^2 + 170X + 2650$	0.89	3450 kg·hm <sup>-2</sup>

GAT( $0.92 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$ )活性提升,促进氮素向氨基酸转化,直接关联单株产量( $0.41 \text{ kg}$ )和总产量( $3450 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ )的增加。

抗氧化系统激活, SOD( $52.8 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ )、POD( $110.2 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )和 CAT( $40.1 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )协同清除 MDA(极值  $12.4 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ ),降低电解质渗透率( $18.90\%$ ),维持细胞稳态。果实品质提升,辣椒素含量( $1.18 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )与二氢辣椒素含量( $0.62 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )增加,可溶性固形物含量( $7.80\%$ )和糖酸比( $11.0$ )优化,表明 GR24 通过平衡碳氮代谢增强次生代谢物合成。

$0.1 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  GR24 作为全局最优浓度,可能与其在植物体内的信号转导路径相关,GR24 作为独脚金内酯类似物,低浓度下通过 D14 受体激活 MAX2 泛素连接酶,触发下游抗逆基因表达。GR24 可能协同 ABA 增强气孔调节,或与 JA 协同诱导次生代谢,但其具体互作机制需进一步解析。 $0.1 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  GR24 叶面喷施(每 7 d 1 次,共 3 次)可显著提高盐碱地或高温区辣椒产量(较对照增产  $30\% \sim 35\%$ )。

### 3 讨论与结论

盐、热及其复合胁迫显著抑制辣椒<sup>[33]</sup>种子萌发,而在不结球白菜<sup>[34]</sup>和黄瓜<sup>[35]</sup>中,GR24 能显著提高种子的发芽势。在本研究中,外源 GR24 通过调控种子内源激素平衡,显著提高盐和高温胁迫下辣椒种子发芽势。在玉米<sup>[36]</sup>和黄芪<sup>[37]</sup>中研究中发现,GR24 可以提高根系活力、增加表面积和优化呼吸途径。本研究结果表明,幼苗期 GR24 处理通过促进根系形态重建、增加根系表面积及提升根系活力,有效增强水分和养分吸收能力。

在本试验中,盐、热胁迫诱导的活性氧(ROS)爆发显著加剧膜脂过氧化,这与人报道的 ROS 清除机制部分吻合<sup>[38-40]</sup>。此外,GR24 通过抑制葡萄糖在复合胁迫中脯氨酸过量积累平衡渗透调节,避免因渗透物质过度合成导致的能量损耗<sup>[41]</sup>。

在黄瓜中, $10 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 GR24 处理提高了低光胁迫下的光合效率和植物生物量<sup>[42]</sup>。在绿豆中,GR24 处理阻止了低温诱导的光系统 II 量子效率和产量降低<sup>[43]</sup>。在紫花苜蓿中,GR24 处理通过增加可溶性糖和蛋白质含量、增强抗氧化酶活性和降低 MDA 水平来改善盐胁迫下的光合作用<sup>[44-45]</sup>。在本研究中,胁迫环境下气孔限制与非气孔限制共同导致  $P_n$  降低,而 GR24 通过优化气孔开度和叶绿

体稳定性,显著提升光能转化效率。

在干旱和盐胁迫下,GR24 在玉米<sup>[46]</sup>、小麦<sup>[47]</sup>及辣木<sup>[48]</sup>中起到增产作用,在本试验中,生殖期 GR24 处理(S+H-G2)使单果质量较胁迫下未处理组提高  $64.04\%$ ,其机制涉及光合产物分配优化与调控。在草莓<sup>[49]</sup>和甜橙<sup>[50]</sup>的研究中认为,GR24 喷施增强了水果的抗氧化能力,有助于减轻氧化应激,使得胁迫条件下水果品质和风味保持均衡。笔者在本研究中发现,GR24 通过维持糖酸比平衡果实风味,表明其具有协调抗逆性与经济性状的独特优势。

剂量模型揭示 GR24 对品质指标的“低促高抑”特性,该机制为逆境下辣椒风味与营养品质的靶向调控提供了理论依据。尽管 GR24 在单一胁迫中表现优异,但其对复合胁迫的修复效率仍显著低于单一处理。此外,复合胁迫特有的离子毒害与蛋白质变性协同作用,导致氮代谢酶恢复不完全,这为逆境互作机制研究提供了重要切入点。

本研究结果证实,在盐和高温协同作用下, $0.1 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  GR24 通过多途径协同机制增强辣椒抗逆性:(1)通过激活抗氧化系统减轻膜脂过氧化;(2)优化气孔行为与氮代谢提升光合同化效率;(3)调控根系构型增强胁迫适应性。尽管复合胁迫下修复效果受限,但 GR24 仍使产量损失减少  $105\%$ ,这为设施栽培逆境管理提供了新方案。下一步研究应聚焦独脚金内酯与其他激素(如 ABA、JA)的互作网络,以及其在器官特异性抗逆中的时空调控规律。

### 参考文献

- [1] ZHANG Y J, WANG Y F, NIU H S. Effects of temperature, precipitation and carbon dioxide concentrations on the requirements for crop irrigation water in China under future climate scenarios[J]. Science of the Total Environment, 2018, 656: 373-387.
- [2] 胡华冉,杜磊,张芮豪,等.辣椒适应非生物胁迫的研究进展[J]. 生物技术通报,2022,38(12):58-72.
- [3] 乔宁,马蓉丽,成妍,等.非生物胁迫对辣椒生理生化特性的影响研究进展[J]. 辣椒杂志,2017,15(1):13-16.
- [4] 赵静珂.辣椒对热胁迫的生理响应及耐热相关基因功能验证[D]. 郑州:河南农业大学,2024.
- [5] 姜秀梅,秦勇,郭光照.外源物质处理对低温胁迫下辣椒种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 园艺学报,2013,40(增刊):2675.
- [6] 郑佳秋,郭军,梅懿,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.
- [7] 高崇伦.中国辣椒和柔毛辣椒对温度胁迫响应的初步分析[D]. 海口:海南大学,2020.
- [8] 李正丽,张丽,文林宏,等.盐胁迫对两个基因型辣椒生理特性

- 的影响[J]. 分子植物育种, 2022, 20(5): 1658-1663.
- [9] PHOUR M, SINDHU S S. Soil salinity and climate change: Microbiome-based strategies for mitigation of salt stress to sustainable agriculture[J]. *Climate Change and Microbiome Dynamics*, 2023, 191-243.
- [10] 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.
- [11] 刘晓建. 高温下辣椒对干旱胁迫响应机制的研究[D]. 重庆: 西南大学, 2010.
- [12] 贾志银. 辣椒耐热生理生化特性及谷胱甘肽处理效应研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- [13] 黎远东, 江海霞, 谢丽琼. 植物盐胁迫适应性机制研究进展[J]. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(6): 1585-1593.
- [14] 刘晓, 刘晓红, 宋姝, 等. 盐碱胁迫下植物体内离子平衡调控的机制[J]. *植物生理学报*, 2023, 59(4): 715-726.
- [15] NAWAZ M S, SAMI S A, BANO M, et al. Impact of salt stress on cotton[J]. *International Journal of Agriculture and Biosciences*, 2023, 12(2): 98-103.
- [16] FADHIL A A, SWAID S Y, MOHAMMED S J, et al. Impact of salinity on tomato seedling development: A comparative study of germination and growth dynamics in different cultivars[J]. *Journal of Chemical Health Risks*, 2024, 14(1): 183-190.
- [17] ZAHRA N, HAFEEZ M B, GHAFAR A, et al. Plant photosynthesis under heat stress: Effects and management[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 206: 105178.
- [18] HALDIMANN P, FELLER U. Growth at moderately elevated temperature alters the physiological response of the photosynthetic apparatus to heat stress in pea (*Pisum sativum* L.) leaves[J]. *Plant Cell and Environment*, 2005, 28(3): 302-317.
- [19] SILVA E N, VIEIRA S A, RIBEIRO R V, et al. Contrasting physiological responses of jatropha curcas plants to single and combined stresses of salinity and heat[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2013, 32(1): 159-169.
- [20] BALFAGON D, ZANDALINAS S I, GOMEZ-CADENAS A. High temperatures change the perspective: Integrating hormonal responses in citrus plants under co-occurring abiotic stress conditions[J]. *Physiologia Plantarum*, 2019, 165(2): 183-197.
- [21] 关秀玲, 申健. 植物响应盐碱胁迫的生理和分子机制研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(21): 10-16.
- [22] ALSHARAF K Y. Physiological and biochemical responses of pepper (*Capsicum annuum*) leaves to salt stress[J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2023, 30(1): 72-78.
- [23] ABDELAAL K A, EL-MAGHRABY L M, ELANSARY H, et al. Treatment of sweet pepper with stress tolerance-inducing compounds alleviates salinity stress oxidative damage by mediating the physio-biochemical activities and antioxidant systems[J]. *Agronomy*, 2020, 10(1): 26.
- [24] HU W H, YAN X H, HE Y, et al. 24-epibrassinolide alleviate drought-induced photoinhibition in *Capsicum annuum* via up-regulation of AOX pathway[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 243: 484-489.
- [25] POTOCKA I, SZYMANOWSKA-PULKA J. Morphological responses of plant roots to mechanical stress[J]. *Annals of Botany*, 2018, 122(5): 711-723.
- [26] ZHU G L, CHEN X B, GUO X Q, et al. Plasticity of root morphology of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* in response to natural drought gradient ecotopes[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(16): 5810-5818.
- [27] LU X F, LIU X J, XU J R, et al. Strigolactone-mediated trehalose enhances salt resistance in tomato seedlings[J]. *Horticulturae*, 2023, 9(7): 770.
- [28] JIU S T, XU Y, WANG J Y, et al. Molecular mechanisms underlying the action of strigolactones involved in grapevine root development by interacting with other phytohormone signaling[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 293: 110709.
- [29] JU Y L, ABC L, AXL X, et al. Targeted metabolomic and transcript level analysis reveals the effects of exogenous strigolactone and methyl jasmonate on grape quality[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 299: 111009.
- [30] 李玉梅, 高玉民, 赵增建, 等. 不同贮藏条件对北柴胡种子发芽率的影响研究[J]. *农业开发与装备*, 2023(4): 147-149.
- [31] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [32] 张永平, 刁倩楠, 曹燕燕, 等. 外源 SNP 对低温胁迫下甜瓜幼苗生长和氮代谢相关酶的影响[J]. *分子植物育种*, 2022, 20(5): 1692-1698.
- [33] 吴嘉坤, 杨晨, 欧立军. 盐胁迫对不同辣椒品种种子萌发特性的影响[J]. *辣椒杂志*, 2023, 21(3): 20-23.
- [34] 崔红米, 曹学伟, 王建军, 等. 外源 GR24 对不结球白菜腋芽生长的影响[J]. *南京: 南京农业大学学报*, 2016, 39(3): 366-372.
- [35] 周鑫鹏. 外源独脚金内酯调节弱光胁迫下黄瓜幼苗下胚轴徒长的作用机制[D]. 南京: 南京农业大学, 2022.
- [36] 张宇琪. 外源独脚金内酯提高玉米苗期耐旱性的生理及分子基础[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2023.
- [37] 赵玉欢, 黄晓宇, 关环, 等. 独脚金内酯对黄芪幼苗根系发育的影响[J]. *植物生理学报*, 2023, 59(3): 505-514.
- [38] 庞娟. 生长素与独脚金内酯调控黄芪幼苗根系生长发育的机制研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2020.
- [39] WANG F, WANG C, YAN Y, et al. Overexpression of cotton *GhMPKII* decreases disease resistance through the gibberellin signaling pathway in transgenic *nicotiana benthamiana*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 680.
- [40] LEI Y B, SONG S Q, FU J R. Possible involvement of anti-oxidant enzymes in the cross-tolerance of the germination/growth of wheat seeds to salinity and heat stress[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(10): 1211-1219.
- [41] FERRERO M, PAGLIARANI C, NOVÁK O, et al. Exogenous strigolactone interacts with abscisic acid-mediated accumulation of anthocyanins in grapevine berries[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(9): 2391-2401.
- [42] ZHOU X P, TAN Z M, ZHOU Y G, et al. Physiological mechanism of strigolactone enhancing tolerance to low light stress in cucumber seedlings[J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 30.
- [43] OMOARELOJIE L O, KULKARNI M G, FINNIE J F, et al.



- Strigolactone analog (rac-GR24) enhances chilling tolerance in mung bean seedlings[J]. South African Journal of Botany, 2021, 140:173-181.
- [44] LU J F, SHEN Y Y, YANG Y W. Synthetic strigolactone (rac-GR24) alleviates the photosynthetic inhibition and oxidative damage in alfalfa (*Medicago sativa* L.) under salt stress[J]. Grassland Science, 2024, 70(1):23-34.
- [45] 张鑫, 马迎杰, 齐边斌, 等. 独脚金内酯类似物 GR24 对山定子幼苗低氮胁迫的缓解作用[J]. 应用生态学报, 2023, 34(6): 1592-1600.
- [46] LUQMAN M, SHAHBAZ M, WARAICH E A. Effect of different concentrations of GR24 as seed priming treatment on physio-chemical and yield related attributes of maize (*Zea mays*) hybrids under drought stress[J]. Pakistan Journal of Botany, 2023, 55(4):1257-1266.
- [47] MEHRABI S S, SABOKDAST M, BIHAMTA M R, et al. The coupling effects of PGPR inoculation and foliar spraying of strigolactone in mitigating the negative effect of salt stress in wheat plants: Insights from phytochemical, growth, and yield attributes[J]. Agriculture, 2024, 14(5):732.
- [48] MUJAHID N, SHAHBAZ M. Seed priming with strigolactone GR24 develops tolerance toward salinity in ajwain (*Trachyspermum ammi* L.) by improving mineral nutrient contents and yield[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2024, 46(11):105.
- [49] LI M Y, YANG M, LIU X Y, et al. Pre-harvest application of strigolactone (GR24) accelerates strawberry ripening and improves fruit quality[J]. Agronomy, 2023, 13(11):2699.
- [50] MA Q L, LIN X, ZHAN M X, et al. Effect of an exogenous strigolactone GR24 on the antioxidant capacity and quality deterioration in postharvest sweet orange fruit stored at ambient temperature[J]. International Journal of Food Science and Technology, 2021, 57(1):619-630.