

辣椒热胁迫及耐热性研究进展

逯明辉, 巩振辉, 陈儒钢, 黄 炜, 李大伟

(西北农林科技大学 园艺学院 陕西 杨凌 712100)

摘 要: 热胁迫已经成为辣椒生产中不可忽视的环境因子。从热胁迫对辣椒生长发育的影响、辣椒耐热性的鉴定及提高辣椒耐热性的措施等方面, 对近年来国内外有关辣椒耐热性研究的进展进行了综述, 为进一步揭示辣椒耐热机制和提高辣椒耐热性的研究提供思路和参考。热胁迫下辣椒叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(C_s)和蒸腾速率持续下降, 花粉和花药正常发育受阻, 抗氧化系统受到破坏, 胞内 Ca^{2+} 分布异常, 激素比例改变, 但使用耐热品种可减轻热胁迫的影响。辣椒耐热性的鉴定指标主要包括胁迫类、保护类、光合作用类和生殖类指标等。由于涉及的代谢过程较多, 辣椒耐热性需从多方面进行综合评价。提高辣椒耐热性的主要措施有热锻炼、外源化学物质处理、培育耐热品种等, 其中培育耐热品种是最经济有效, 同时也是对生态环境最友好的方法。

关键词: 辣椒; 热胁迫; 耐热机制; 耐热性调控

中图分类号: S 641.303.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2009)09-0099-04

随着人类工业化的快速发展, CO_2 、甲烷等温室气体的大量排放导致全球气候变暖的趋势不可避免, 辣椒生产, 尤其是越夏生产面临着热胁迫(Heat stress)的严峻挑战。辣椒(*Capsicum annuum* L.)是我国重要的蔬菜作物之一, 全国各地均有栽培。据统计, 2005年我国辣椒种植面积已经达到 160 万 hm^2 , 占蔬菜种植总面积近 10%^[1]。但辣椒具有喜温不耐热的特性, 其开花期的生长适温为 20~25℃, 超过 30℃就会发生热胁迫, 引起严重的授粉受精不良和落花落果, 使坐果率降至 10%~20%, 产量锐减, 品质下降^[2]。因此, 有关辣椒耐热性的研究受到了越来越多的重视。国内外研究者已经从多个角度对热胁迫下的辣椒生长发育进行了分析, 并探讨了提高辣椒耐热性的措施。现拟对近年来辣椒耐热性生理生化机理、耐热性鉴定方法与其调控的研究进展进行分析、归纳与总结, 以期为进一步揭示辣椒耐热机制和提高辣椒耐热性的研究提供思路和参考。

第一作者简介: 逯明辉(1977-), 男, 博士, 讲师, 研究方向为蔬菜育种与生物技术。E-mail: lmhdick@163.com.

通讯作者: 巩振辉(1957-), 男, 博士, 教授, 博士生导师, 研究方向为蔬菜种质资源与育种及生物技术。E-mail: gzhh168@yahoo.com.cn.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30771467);“十一·五”国家科技支撑计划资助项目(2006BAD01A7);陕西省“13115”科技创新工程重大科技专项资助项目(2008ZDKG-03);西北农林科技大学博士科研启动基金资助项目(01140502)。

收稿日期: 2009-03-20

1 热胁迫对辣椒生长发育的影响

热胁迫会对辣椒光合作用、生殖生长、抗氧化系统、 Ca^{2+} 分布、激素水平等方面产生干扰, 从而影响辣椒的生长发育。

1.1 热胁迫对叶片光合作用的影响

光合作用是植物生长的基础, 因而, 热胁迫对辣椒叶片光合作用的影响显得非常重要。研究表明, 热胁迫能引起辣椒叶片的净光合速率(P_n)持续下降, 其原因根据胁迫强度和胁迫持续时间的不同分为气孔因素和非气孔因素。

马德华等^[3]发现热胁迫下辣椒叶片 P_n 下降的同时, 气孔导度(C_s)持续下降, 而胞间 CO_2 浓度(C_i)则表现先下降后上升。因此, 认为热胁迫初期, P_n 的下降主要由 C_s 下降造成的, 叶片同化 CO_2 的能力并未受到影响; 随着胁迫时间延长, 非气孔因素成为 P_n 下降的主要原因, 叶片同化 CO_2 的能力受到破坏。吴韩英等^[4]发现, 中度热胁迫并没有引起光系统 II 的光化学效率(F_v/F_m)发生明显变化, 而在重度热胁迫下, F_v/F_m 大幅度下降。因此, 认为气孔因素对 P_n 的抑制在中度热胁迫中占主导地位, 而非气孔因素在重度热胁迫的 P_n 抑制中起主要作用。

以上研究结果表明, 在热胁迫初期或中度热胁迫条件下, 辣椒叶片的光合机构并未受到伤害, 此时 P_n 下降的原因以气孔因素为主; 而随着胁迫时间延长或重度热胁迫条件下, 辣椒叶片的光合机构开始受到破坏, 此时 P_n 的下降主要由非气孔因素引起。

1.2 热胁迫对蒸腾作用的影响

蒸腾作用对于降低植物叶片温度、缓解热胁迫伤害具有重要作用,但热胁迫下辣椒叶片蒸腾速率急剧下降,而叶表温度则表现持续上升,说明叶片调节叶表温度的能力下降,从而使辣椒受到热胁迫伤害^[3]。潘宝贵等^[9]则认为热胁迫下辣椒植株通过降低蒸腾速率来避免水分蒸发过多导致植株萎蔫,而耐热品种的这种保护能力更强。

徐剑锋^[9]却观察到热胁迫能引起辣椒植株蒸腾加剧,但耐热品种的叶细胞则含有更多的束缚水和更高的蒸腾速率。曹振木等^[7]认为辣椒耐热品系通过保持较高的蒸腾速率而使叶片具有更高的相对湿度,从而保持较高的净光合速率。

有关热胁迫对辣椒蒸腾作用影响的不同研究结果可能是由于处理时土壤水分状况的差异造成的,土壤供水充足,辣椒植株则可能通过加强蒸腾来降低体温;土壤供水不足,辣椒植株只能通过降低蒸腾速率来避免水分蒸发,具体情况还需进一步研究。

1.3 热胁迫对生殖生长的影响

热胁迫能造成辣椒花药和花粉发育异常,具体表现为:小孢子减数分裂过程中,染色体分离严重滞后;形成左右对称型和直线型等异常四分体;成熟花粉严重皱缩,且不能形成外壁结构,导致花药开裂率降低,花粉生活力和萌发率下降。热胁迫还会造成花粉管伸长减慢,并产生不均匀加粗,而且扭曲变形、末端膨大,导致雄配子错过雌配子的最佳受精时间而导致落花落果^[8-9]。但热胁迫下耐热品种花药和花粉发育的异常程度低于热敏品种,而且雌蕊比雄蕊更能忍受热胁迫^[8]。

辣椒花粉发育和萌发的异常与碳水化合物代谢异常有关。Aloni等^[10]研究发现,热胁迫条件下辣椒花粉中的酸性转化酶活性降低,导致从叶片等源器官运来的蔗糖无法水解;Karni等^[11]也发现,热胁迫降低了辣椒花粉中果糖激酶的活性,从而不能为花粉的发育和萌发提供能量与原料物质,最终导致花粉生活力和萌发率降低。

辣椒开花后遇到热胁迫会加快果实的成熟,使成熟期提前 10~15 d,但果实变小、重量变轻,而且单果种子数减少、异常种子比率增加,种子发芽能力与种子活力也相应降低^[12]。

1.4 热胁迫对辣椒抗氧化系统的影响

在遇到热胁迫时,辣椒叶片中超氧阴离子(O_2^-)、过氧化氢(H_2O_2)等活性氧(Reactive oxygen species, ROS)的含量明显升高。这些过量的 ROS 攻击细胞膜时,会引起膜脂过氧化,使细胞膜的完整性受到破坏,胞内电解质渗漏率增加,细胞功能丧失^[6,13]。

与其他植物一样,辣椒清除体内的过量 ROS 主要

依赖抗氧化物质如还原型谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸(AsA)等和抗氧化酶如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等。热胁迫能造成辣椒叶片中 GSH 和 AsA 的含量下降, SOD 活性降低而 POD 活性增加,说明热胁迫在一定程度上破坏了辣椒的抗氧化系统^[14]。但徐剑锋等^[9]却观察到热胁迫下辣椒叶片 SOD 和 POD 的活性均表现为先上升后下降,并且耐热品种较热敏品种增幅大而减幅小;而 CAT 活性持续上升,并且耐热品种的上升幅度大于热敏品种,这些结果说明,在热胁迫初期辣椒会启动抗氧化系统的保护机制,但随着胁迫时间延长,抗氧化系统被破坏,从而表现出一系列热害症状,而 CAT 的热稳定性高于 SOD 和 POD。

与以上结果不同的是,Anderson等^[15]认为 CAT 与辣椒的耐热性无关,理由是酶的底物 H_2O_2 对辣椒叶片的热伤害并无直接作用,而且耐热性强的幼苗的 CAT 活性反而较低。因此,热胁迫下辣椒体内过量 ROS 的清除涉及一个复杂的网络体系,其机制的完全阐明还有大量工作有待开展。

1.5 热胁迫对 Ca^{2+} 分布的影响

正常温度下,辣椒叶肉细胞的 Ca^{2+} 主要分布于细胞间隙和细胞壁中,叶绿体中也有出现。热胁迫条件下, Ca^{2+} 大量进入细胞质,叶绿体结构受到破坏时, Ca^{2+} 也释放出来进入细胞质,胞内 Ca^{2+} 浓度迅速升高。王建波等^[16]认为细胞质中 Ca^{2+} 水平过度增加后, Ca^{2+} 会与细胞质中的磷酸根结合,形成磷酸钙沉淀,从而扰乱以无机磷为基础的能量代谢,最终对辣椒叶肉细胞造成损伤。

热胁迫使处于分裂期的辣椒小孢子母细胞和四分体小孢子的细胞质、细胞核、质膜内侧和液泡膜上 Ca^{2+} 明显增多,从而对花粉的发育造成干扰,但热胁迫对成熟花粉中的 Ca^{2+} 分布并无明显影响^[17]。尽管辣椒雌蕊对热胁迫忍受能力较强,但热胁迫下花柱引导组织细胞质和细胞核中 Ca^{2+} 浓度升高,而细胞间隙仍有大量 Ca^{2+} ,导致细胞内外的 Ca^{2+} 浓度梯度减小甚至消失,无法引导花粉管定向生长,受精过程无法完成^[18]。

1.6 热胁迫对辣椒激素水平的影响

辣椒在热胁迫下发生的器官脱落与植物激素水平的变化有关。热胁迫下,辣椒叶片和根冠细胞中脱落酸浓度增加明显,加速了叶片的脱落和根系的衰老^[19]。Huberman等^[20]则发现,热胁迫下辣椒花器官中的乙烯合成有一定程度的增加,但在引起器官脱落最严重的高温下,乙烯反而减少。他们还观察到热胁迫下辣椒花器官内生长素水平下降较少,但其运输活性却明显降低。因此推测,内源生长素水平的降低可能导致了脱落区对乙烯敏感性的增加,从而在乙烯合成没有增加甚至减少

的情况下都会引起辣椒花器官脱落。

2 辣椒耐热性的鉴定

准确鉴定辣椒的耐热性是研究辣椒热胁迫和提高辣椒耐热性的重要基础。目前,常用的鉴定指标有以下几类:胁迫类指标,如叶片丙二醛含量、电解质渗漏率、热致死时间等^[13 21-22];保护类指标,如抗氧化酶活性、抗氧化物质含量、脯氨酸含量等^[13 14];光合作用类指标,如净光合速率、叶绿素含量等^[3 5];生殖类指标,如花粉生活力、花粉萌发率、花粉管生长速度、单果种子数等^[8, 12, 23]。

这些指标均从不同的角度反映了热胁迫对辣椒生长的影响,但由于辣椒耐热性涉及的代谢过程较多,有时用单一指标很难全面反应辣椒材料的耐热性,需从多方面进行综合评价。如 Reddy 等^[23]评价辣椒花粉的耐热性时,建议用累积温度响应指数(CTRI)确定辣椒的耐热性,该指数为8个胁迫响应参数相对值的总和,即花粉最高萌发率、花粉管最大长度、花粉萌发的最低、最适、最高温度、花粉管生长的最低、最适、最高温度。

3 提高辣椒耐热性的措施

3.1 热锻炼

用高于适宜生长温度5~10℃的亚致死高温进行短时处理(即热激)可提高植物的耐热性,这个现象称热锻炼(Heat acclimation)。热锻炼是提高植物耐热性的一个重要途径,它可改变基因表达模式,诱导合成热激蛋白(Heat shock protein, HSP),保护植物细胞免受热胁迫伤害^[24]。

周人纲等^[22]发现辣椒在40℃下锻炼24h可获得最佳的锻炼效果,其50℃热致死时间明显延长。张宗申等^[19]检测到辣椒叶片的小分子量热激蛋白(Small HSP, sHSP)在热激条件下大量诱导表达。将辣椒叶片叶绿体sHSP基因CaHSP18和细胞质sHSP基因CaHSP26分别转入大肠杆菌,可以明显提高后者在高温下的细胞活力^[25 26]。

3.2 外源化学物质处理

喷施某些外源化学物质可以减少热胁迫对辣椒细胞功能的影响,从而提高辣椒的耐热性。研究表明,外源Ca²⁺预处理能增强热胁迫下辣椒各种具膜细胞器超微结构的稳定性^[27],保持膜结合Ca²⁺-ATP酶的活性,维持胞内Ca²⁺浓度的动态平衡^[28],抑制热胁迫对GSH和AsA的破坏^[29]。外源草酸处理则可在辣椒细胞间隙形成草酸钙沉淀,使胞内Ca²⁺外流,从而减轻热胁迫下胞内高浓度Ca²⁺的毒害作用^[30],同时还能减缓热胁迫下叶片GSH和AsA的下降趋势^[31]。

适当地增晒可以提高辣椒叶片叶绿素b含量,从而降低叶绿素a/b的比值,提高净光合速率;同时,提高GPX和POD活性,降低MDA,从而提高辣椒植株的耐

热性。但增晒对光合速率作用的大小及其正效作用范围的宽窄,与辣椒的基因型有很大的关系^[32 33]。

3.3 培育耐热品种

使用耐热品种是辣椒生产中应对热胁迫最经济有效,同时也是对生态环境最友好的方法。目前,经过辣椒育种者的努力,已有一些综合性状优良的辣椒耐热品种培育出来,如‘湘辣2号’^[34]、‘鄂椒1号’^[35]等,该研究所在课题组培育的‘农城椒3号’^[36]也表现出很强的耐热能力。但目前存在的问题是,辣椒耐热性的遗传机制仍不完全清楚,这在一定程度上限制了辣椒耐热优良品种的选育进程。

4 展望

热胁迫已经成为辣椒生产中不可忽视的环境因子,而耐热性的提高有赖于耐热机制的最终阐明和耐热品种的选育。前人已经在这些方面做了大量工作,取得了许多重要研究进展。随着现代生物技术在植物研究中的广泛应用,辣椒耐热性研究也迎来了新一轮发展契机,借此机遇,主要应做好以下几方面的工作:深入研究辣椒耐热性的遗传规律,指导耐热新品种的选育;筛选与辣椒耐热性紧密连锁的分子标记或进行QTL定位,进行分子标记辅助选择,加快育种进程;克隆辣椒耐热相关基因,探讨辣椒耐热性形成的分子机制;根据辣椒耐热性形成的机制,改良栽培技术,保护辣椒免受热胁迫的伤害。

参考文献

- [1] 耿三省,陈斌,张晓芬.我国甜辣椒品种市场需求的变化趋势[J].中国蔬菜,2006(10):35-36.
- [2] 邹学校.中国辣椒[M].北京:中国农业出版社,2002.
- [3] 马德华,庞金安,李淑菊.高温对辣椒幼苗叶片某些生理作用的影响[J].天津农业科学,1999,5(3):8-10.
- [4] 吴韩英,寿森炎,朱祝军,等.高温胁迫对甜椒光合作用和叶绿素荧光的影响[J].园艺学报,2001,28(6):517-521.
- [5] 潘宝贵,王述彬,刘金兵,等.高温胁迫对不同辣椒品种苗期光合作用的影响[J].江苏农业学报,2006,22(2):137-140.
- [6] 徐剑锋.甜椒耐热机理及热胁迫下生理、生化变化的研究[D].福州:福建农林大学硕士学位论文,2003.
- [7] 曹振木,詹园凤,刘维侠,等.营养生长期不同耐热辣椒叶片光合特性比较研究[J].中国农学通报,2006,22(11):436-439.
- [8] 韩笑冰,利容千,王建波,等.热胁迫对辣椒花粉发育及其生活力的影响[J].园艺学报,1996,23(4):359-364.
- [9] Erickson A N, Markhart A H. Flower developmental stage and organ sensitivity of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) to elevated temperature [J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25: 123-130.
- [10] Ioni B, Peet M, Pharr M, et al. The effect of high temperature and high atmospheric CO₂ on carbohydrate changes in bell pepper (*Capsicum annuum*) pollen in relation to its germination [J]. Physiologia Plantarum, 2001, 112: 505-512.
- [11] Kami L, Aloni B. Fructokinase and hexokinase from pollen grains of bell pepper (*Capsicum annuum* L.): Possible role in pollen germination under conditions of high temperature and CO₂ enrichment [J]. Annals of Bot-

ny, 2002 90: 607-612.

- [12] Pagamas B, Nawata E. Sensitive stages of fruit and seed development of chili pepper (*Capsicum annum* L. var. Shishito) exposed to high-temperature stress [J]. *Scientia Horticulturae*, 2008 117: 21-25.
- [13] 姚元干, 石雪晖, 杨建国, 等. 辣椒耐热性与叶片质膜透性及几种生化物质含量的关系 [J]. *湖南农业大学学报* 2000 26(2): 97-99.
- [14] 徐小万, 曹必好, 陈国菊, 等. 高温高湿对辣椒抗氧化系统的影响及不同品种抗氧化性差异研究 [J]. *华北农学报*, 2008, 23(1): 81-86.
- [15] Anderson J A. Catalase activity, hydrogen peroxide content and thermotolerance of pepper leaves [J]. *Scientia Horticulturae* 2002, 95: 277-284.
- [16] 王建波, 利容干. 热胁迫下辣椒叶肉细胞中 Ca^{2+} 分布的变化 [J]. *园艺学报* 1999 26(1): 57-58.
- [17] 阎春兰, 苗琛, 王建波. 热胁迫对辣椒花药发育过程中 Ca^{2+} 分布的影响 [J]. *武汉植物学研究* 2002 20(2): 100-104.
- [18] 阎春兰, 王建波. 热胁迫对辣椒花柱细胞中 Ca^{2+} 分布的影响 [J]. *园艺学报* 2003 30(1): 95-97.
- [19] 张宗申. 辣椒抗热机理的生理学和细胞化学研究 [D]. 武汉: 武汉大学博士学位论文, 2001.
- [20] Huberman M, Rivov J, Aloni B et al. Role of ethylene biosynthesis and auxin content and transport in high temperature-induced abscission of pepper reproductive organs [J]. *Journal of Plant Growth Regulation* 1997, 16: 129-135.
- [21] 胡志辉, 陈禅友, 赵新春. 辣椒新品种耐热性鉴定 [J]. *江汉大学学报 (自然科学版)*, 2002 19(3): 45-47.
- [22] 周人纲, 李晓芝, 樊志和, 等. 高温锻炼对不同耐热性辣椒细胞膜稳定性的影响 [J]. *河北农业科学* 1994(3): 14-15.
- [23] Reddy K R, Kakani V G. Screening *Capsicum* species of different origins for high temperature tolerance by in vitro pollen germination and pollen tube length [J]. *Scientia Horticulturae* 2007 112: 130-135.

- [24] Wahid A, Gelani S, Ashraf M, et al. Heat tolerance in plants: An overview [J]. *Environmental and Experimental Botany* 2007, 61: 199-223.
- [25] 郭尚敬, 陈娜, 郭鹏, 等. 甜椒细胞质小分子量热激蛋白基因(*CaHSP18*)的 cDNA 克隆与表达 [J]. *植物生理与分子生物学报*, 2005 31(4): 409-416.
- [26] 郭尚敬, 郭鹏, 董新纯, 等. 甜椒 *CaHSP26* 的 cDNA 克隆与表达 [J]. *园艺学报*, 2006 33(6): 1247-1252.
- [27] 张宗申, 利容干, 王建波. 外源 Ca^{2+} 、 La^{3+} 和 EGTA 处理对热胁迫下辣椒叶片热激反应的影响 [J]. *武汉大学学报 (自然科学版)*, 2000 46(2): 253-256.
- [28] 张宗申, 利容干, 王建波. Ca^{2+} 预处理对热胁迫下辣椒叶肉细胞中 Ca^{2+} -ATP 酶活性的影响 [J]. *植物生理学报*, 2001, 27(6): 451-454.
- [29] 张宗申, 利容干, 王建波. 外源 Ca^{2+} 预处理对高温胁迫下辣椒叶片细胞膜透性和 GSH、AsA 含量及 Ca^{2+} 分布的影响 [J]. *植物生态学报* 2001, 25(2): 230-234.
- [30] 张宗申, 利容干, 王建波. 草酸处理对热胁迫下辣椒叶片膜透性和钙分布的影响 [J]. *植物生理学报* 2001, 27(2): 109-113.
- [31] 张宗申, 利容干, 王建波, 等. 草酸预处理对辣椒叶片抗热性的影响 [J]. *武汉大学学报 (理学版)*, 2001, 47(2): 238-242.
- [32] 尚庆茂, 陈淑芳, 张志刚. 硒对高温逆境下辣椒光合特性的影响 [Q//赵尊练. 园艺学进展(第六辑). 西安: 陕西科学技术出版社, 2004: 608-613.
- [33] 尚庆茂, 陈淑芳, 张志刚. 硒对高温胁迫下辣椒叶片抗氧化酶活性的调节作用 [J]. *园艺学报* 2005 32(1): 35-38.
- [34] 邹学校, 周群初, 戴雄泽, 等. 辣椒新品种湘辣 2 号的选育 [J]. *中国蔬菜*, 2001(5): 29-31.
- [35] 姚明华, 邱正明, 陆秀英, 等. 辣椒新品种鄂椒 1 号的选育 [J]. *中国蔬菜*, 2006(3): 26-27.
- [36] 巩振辉, 黄伟, 李大伟, 等. 辣椒新品种“农城椒 3 号” [J]. *园艺学报* 2008, 35(4): 621.

Research Advance of Heat Stress and Heat Tolerance in Pepper

LU Ming-hui, GONG Zhen-hui, CHEN Ru-gang, HUANG Wei, LI Da-wei

(College of Horticulture, Northwest Agricultural and Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Heat stress has already become the noticeably environmental factor for pepper production. The researches on the heat tolerance in pepper by domestic and foreign researchers in recent years were summarized, including the effects of heat stress on the growth and development of pepper, the evaluation and improvement of the heat tolerance of pepper, aiming to provide ideas and references for the further researches on the mechanisms and improvement of heat tolerance in pepper. Under heat stress, the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (C_s) and transpiration rate of leaves showed the tendency of continuous decrease, followed by the inhibition of the development of pollen and anther, the destruction of antioxidant system, the disturbance of intercellular Ca^{2+} distribution and the change of ratio of different hormone, while the adverse effects of heat stress were alleviated by using tolerant cultivars. Indexes of heat tolerance in pepper included stress indexes, protection indexes, photosynthetic indexes and reproductive indexes, while because involving in many metabolic action, the evaluation of the heat tolerance must be carried out synthetically. The heat tolerance in pepper could be enhanced by heat acclimation, exogenous chemical substance and tolerant cultivar, while planting tolerant cultivar was considered as the most effective and economical pathway, and was the friendliest means to environment.

Key words: Pepper; Heat stress; Heat tolerance mechanisms; Heat tolerance regulation