

辣椒响应热胁迫机制的研究进展

张蓓 任福森 赵洋 郭志伟 孙强 刘贺娟 甄俊琦 王童童 程相杰

(新乡市农业科学院, 新乡 453000)

摘要: 辣椒是重要的蔬菜作物和调味品,含有丰富的营养物质。然而,高温制约了辣椒的生长发育,严重影响其产量和品质。因此,研究热胁迫响应机制从而培育具有较强耐热能力的辣椒品种具有重要意义。本文从生理生化机制、分子机制、组学机制的角度详细阐述了辣椒热胁迫响应机制的研究进展,并对其中存在的问题及今后的研究方向进行了探讨,旨在推动解析辣椒的耐热机制和耐热品种选育进程。

关键词: 辣椒; 热胁迫; 生理生化机制; 分子机制; 组学机制

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0132

Advances in the Mechanism of Pepper in the Response to Heat Stress

ZHANG Bei REN Fu-sen ZHAO Yang GUO Zhi-wei SUN Qiang LIU He-juan ZHEN Jun-qi

WANG Tong-tong CHENG Xiang-jie

(Academy of Agricultural Sciences of Xinxiang City, Xinxiang 453000)

Abstract: Pepper is an important vegetable crop and condiment, rich in nutrients. However, high temperature restricts the growth and development of pepper, seriously affects its yield and quality. Therefore, it is of great significance to study the response mechanism of heat stress to cultivate pepper varieties with strong heat resistance. Based on the physiological and biochemical, molecular, and omics mechanism, this review summarizes the recent advances in heat-response regulation mechanisms in pepper. Furthermore, the existing problems in current researches are pointed out and the key points in future studies are also proposed, aiming to promote the analysis of pepper heat-resistant mechanism and heat-resistant variety breeding process.

Key words: pepper; heat stress; physiological and biochemical mechanism; molecular mechanism; omics mechanism

辣椒 (*Capsicum* spp.) 隶属茄科 (Solanaceae) 辣椒属 (*Capsicum*), 是世界第二大食用蔬菜, 含有许多人类必需营养物质, 尤其是维生素 C、 β -胡萝卜素和钙。其中, 维生素 C 含量可达 125 mg/100 g 鲜辣椒, 在所有蔬菜中含量最高^[1]。同时, 辣椒是一种重要的调味品, 还具有重要的药用价值和工业用途^[2]。我国是世界上辣椒种植面积最大的国家^[3], 辣椒每年产生的经济效益居蔬菜之首。随着全球气温不断升高, 热胁迫已经成为世界范围内重要的农业问题。持续的高温会引起细胞损伤, 包括蛋白质

的错误折叠和聚集、细胞膜损伤、微管组织的破坏和活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 的积累, 最终导致植物的生长发育受阻^[4-5]。众所周知, 辣椒在温暖的地方生长良好, 但对高温敏感。近些年, 辣椒设施栽培面积不断增加, 然而, 夏季设施内温度高, 当环境温度超过 32℃^[6] 时, 辣椒就会遭受热胁迫, 严重影响授粉和产量。

近些年, 随着生物技术和生物信息学的不断发展, 植物响应热胁迫机制的研究有了很大的进展。目前, 虽然辣椒在响应热胁迫方面的研究与拟南芥

收稿日期: 2023-02-15

基金项目: 河南省科技攻关项目 (212102110135)

作者简介: 张蓓, 女, 硕士研究生, 研究实习员, 研究方向: 蔬菜种质资源与遗传育种; E-mail: 1141209419@qq.com

通讯作者: 任福森, 男, 副研究员, 研究方向: 蔬菜育种; E-mail: renfusen@126.com

等模式植物相比还有很大差距,但一些相对前沿的生物技术已经被用于辣椒应答热胁迫机制的研究中。如 Wang 等^[7]基于转录组学和代谢组学对辣椒在热胁迫条件下的反应进行联合分析发现,谷胱甘肽代谢途径在辣椒对 HS 的反应中起着关键作用。本文从生理生化机制、分子机制、组学机制的角度阐述了辣椒响应热胁迫机制的研究现状,旨在推动解析辣椒的耐热机制和耐热品种选育进程。

1 响应热胁迫的生理生化机制

1.1 植物激素对热胁迫的响应

植物激素与热胁迫信号转导有关^[8-9]。外源喷施适宜浓度的水杨酸(SA)可以通过激活抗氧化防御系统、协调渗透调节和保持光合作用效率,来有效提高观赏辣椒种子和幼苗的耐热性,并显著改善热胁迫效应^[10]。喷施 SA 和 2,4-表油菜素内酯(2,4-epibrassinolide, EBR)溶液可以通过提高生长参数、光合效率、膜热稳定性、花粉活力和高温下的坐果率来缓解热胁迫,提高甜椒对高温的耐受性^[11]。高温下,生长素(indoleacetic acid, IAA)处理能减少脂质过氧化、降低花梗中的纤维素酶活性,从而增加辣椒植株的花粉活力和坐果率,减轻植株受热害的程度^[12]。MeJA 参与关键的植物发育过程,并与赋予园艺植物耐热性有关^[13]。有研究表明,MeJA 对辣椒热胁迫的改善作用明显受到品种的影响^[14]。热胁迫条件下,向叶面喷施适宜浓度的 6-BA,能够提高抗氧化酶的活性并有利于光能的捕获与转换,从而有效缓解热胁迫伤害,维持甜椒幼苗的正常生长^[15]。可见,植物激素主要通过激活抗氧化防御系统、保持光合作用效率以及稳定渗透调节来改善辣椒热激效应。然而,目前用植物激素缓解辣椒热胁迫的研究仅停留在生理应答方面,并没有发现基因对植物激素应答的报道,因此,后续可以进一步研究某个基因对植物激素的应答机理。

1.2 抗氧化系统对热胁迫的响应

常温条件下,植物体内 ROS 的产生和清除处于动态平衡。植物遭遇热胁迫后,会造成细胞内 ROS 和超氧化物自由基的积累,引起细胞结构物质氧化损伤。热胁迫下,超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和

过氧化氢酶(catalase, CAT)的活性会改变以降低膜脂过度氧化程度,从而减轻高温的伤害^[5, 16]。为了抵御热胁迫,与热敏型辣椒相比,耐热型积累了更多的蛋白质和脯氨酸,表现出更高的 SOD 和 POD 等抗氧化酶活性^[17-18]。酶类和非酶类抗氧化物质的积累有助于缓解热胁迫导致的过氧化损伤,耐热辣椒材料 17CL30 中抗氧化物质的含量明显高于热敏材料 05S180^[19]。热胁迫对辣椒的酶保护系统、渗透系统、细胞膜系统等均有不同程度的损伤,可见,清除热胁迫下辣椒体内过量的 ROS 涉及一个复杂的网络调控,其机制有待进一步研究。

1.3 生物膜系统对热胁迫的响应

高温可以通过涉及脂质组成变化和脂质与特定膜蛋白之间相互作用的整体效应,直接有效地改变细胞膜的流动性和渗透性。丙二醛(malondialdehyde, MDA)的积累对细胞具有毒害作用,常用其含量来衡量植物细胞膜脂过氧化作用^[20-21]。遭遇热胁迫后辣椒耐热品系和热敏品系细胞内 MDA 的含量也都增加,但其含量与辣椒植株的耐热性呈负相关,常被作为筛选耐热性植物的重要指标^[18, 22]。可见,与其他植物一样,随着辣椒遭受热胁迫时间的延长,细胞膜系统被破坏,进而细胞膜通透性增加,膜脂过度氧化,MDA 含量升高。

1.4 其他物质和代谢产物对热胁迫的响应

可溶性糖、脯氨酸(Pro)、钙离子、可溶性蛋白、可溶性酚类等渗透调节物质,可以通过调节细胞渗透势,使植物细胞维持一定的膨压,从而抵抗高温的影响^[23-24]。在正常条件下,植物体内 Pro 的含量很低,热胁迫后其含量大幅度增加以提高植物的耐热性,且辣椒耐热品系 Pro 增幅大于热敏品系,抵抗热胁迫的能力更强^[18, 25]。高温下稳定的光合速率和较高的 Pro 含量可以使耐热辣椒植株更快地从热害中恢复,从而获得稳定的坐果率和坐果数,继而获得高产^[26]。对辣椒的研究表明,外源 Ca^{2+} 处理可以使幼苗叶片 ROS 清除酶活性和渗透调节物质含量得到提高,并减轻热胁迫对细胞膜的伤害和对叶片中谷胱甘肽(glutathione, GSH)和抗坏血酸(ascorbic acid, ASA)的破坏^[27-28]。除上述渗透调节物质外,1-甲基环丙烯^[29]、硒^[30]、沼液肥^[31]等也

能减轻高温对辣椒的伤害。另外,柠檬酸作为三羧酸循环的关键,是许多相互关联的代谢网络的核心,其与辣椒耐热性的关系尚不明确,需要进一步研究。

2 响应热胁迫的分子机制

2.1 热胁迫转录因子

2.1.1 热激转录因子 热激转录因子(heat shock factors, HSFs)作为转录调控网络中的重要调控因子,通过调控热激蛋白(heat shock proteins, HSPs)等胁迫响应基因的表达,在植物响应多种非生物胁迫中发挥重要作用^[32]。从辣椒 CM334 基因组中共鉴定 25 个辣椒 CaHSF 基因,在耐热品系 R9 叶片中,22 个基因表达上调,2 个基因表达下调,1 个基因没有明显变化;而在热敏品系 B6 叶片中,只有 13 个基因表达上调,10 个基因表达稳定。*CaHSFA2* 受热胁迫诱导,能增强转基因植株的基础耐热性和获得耐热性,其中, N-端片段(*CaHSFA2ΔN*)也能增强转基因植株耐热性,但弱于 *CaHSFA2*。此外, *CaHSFA2* 与 *CaHSP70-2* 和 *CaHSP24.2* 之间存在相互调节关系^[6, 33-34]。*CaHSFA1d* 是辣椒耐热性的正调节因子,且在耐热辣椒品系 R9 中的表达比在热敏感辣椒品系 B6 中更敏感。*CaHSFA1d* 维持了热胁迫下 H_2O_2 的动态平衡,提高了转基因株系中 HSFs、HSPs 和抗氧化基因 *AtGSTU5* 的表达。这表明 *CaHSFA1d* 通过调节胁迫和抗氧化相关基因的表达来提高植物的耐热性^[35]。*CaHSFB2a* 通过 *CaWRKY6* 和 *CaWRKY40* 参与的转录级联和正反馈环路正调控植物对 RSI 的免疫和对高温高湿(HTHH)的耐受^[36]。*CaHSFA5* 沉默植株对热胁迫更加敏感,且 *CaHSFA5* 的沉默阻断了 HTS 对 *CaHSP24* 和 *CaHSP70* 表达的诱导;HTS 显著增强了 *CaNAC2c* 与 *CaHSFA5* 启动子片段的结合,当 *CaNAC2c* 在 HTS 攻击的辣椒植株中沉默时, *CaHSFA5* 表达水平降低,并能被 *CaNAC2c* 的瞬时过表达上调。表明 *CaHSFA5* 在耐热性中发挥正调控作用,并且 *CaHSFA5* 在热胁迫时由 *CaNAC2c* 直接和正向调控^[37]。可见,与拟南芥、水稻、番茄等植物相比,目前辣椒 HSFs 的研究还很薄弱,尤其是 B 类 HSFs,并且有报道 B 类 HSFs 具有共激活和抑制两种功能,在不同植物中的表达特性不同,因此,要弄清辣椒 HSFs 应答热胁迫的调控

网络需进一步深入研究。

2.1.2 其他类转录因子 除热激转录因子外,植物体内还有一些转录因子家族也部分参与热胁迫应答,如 WRKY 转录因子、NAC 转录因子和碱性亮氨酸拉链 bZIP(basic leucine zipper)等,这些转录因子的异位表达或抑制可能激活多种耐热机制^[38]。

WRKY 基因家族是高等植物中最大的转录因子家族之一,通过调节植物激素信号转导途径,在植物响应各种胁迫中具有重要的生物学功能和作用机制。有研究表明, *CaWRKY17*、*CaWRKY6* 和 *CaWRKY40* 都是 RSI 抗性和 HTHH 耐受性的正调控因子,但其调控方式不同。*CaWRKY40* 的表达受 SA、JA 和 ET 调控,进而调控下游防御和耐热性相关基因的表达,参与青枯菌侵染和高温响应调控途径。*CaWRKY6* 调控 RSI 抗性和 HTHH 耐受性,部分是通过激活 *CaWRKY40* 来实现的,而 *CaWRKY17* 与 *CaWRKY40* 在细胞核互作并在辣椒 HTHH 耐受性以及 RSI 抗性中起协同作用^[39-41]。*CaWRKY27* 过表达降低了烟草和拟南芥的基础耐热性,同时伴随着多个耐热性相关基因的表达降低。沉默 *CaWRKY27* 提高了辣椒植株的基础耐热性,降低了辣椒叶片中 H_2O_2 的积累。热胁迫条件下, *CaWRKY27* 沉默的辣椒植株中编码 ROS 清除酶的多个基因,如 *CaCAT1*、*CaAPX1*、*CaAPX2*、*CaCSD2* 和 *CaSOD1* 的表达量显著升高。因此,辣椒 *CaWRKY27* 通过 H_2O_2 信号负调控基础耐热性^[42]。*CaWRKY27b* 被 CaCDPK29 磷酸化,并在辣椒响应 RSI 和 HTHH 的过程中充当 *CaWRKY40* 的转录激活因子^[43]。*CaWRKY20* 正调控 RSI 抗性和高温耐受性,瞬时过表达 *CaWRKY20* 能够显著引起细胞死亡和 H_2O_2 的积累,并诱导免疫相关标记基因 *CaNPR1*、*CaDEF1* 和 *CaACO* 及耐热性相关标记基因 *CaHSFA2* 和 *CaHSP24* 的表达上调^[44]。此外, RT-qPCR 表明 *CaWRKY8*^[45] 和 *CaWRKY14*^[46] 在热胁迫下表达量均有所改变,表明其可能参与了辣椒对热胁迫的耐受性调节过程。

NAM、ATAF 和 CUC 组成 NAC 转录因子,是植物特有的基因家族,参与调控组织发育以响应生物和非生物胁迫。在辣椒中共鉴定出 104 个 CaNAC 基因, RT-PCR 分析 22 个 CaNAC 基因响应高温的表达模式,其中, *CaNAC13*、*CaNAC20*、*CaNAC29* 和

CaNAC53 的表达量显著上调, *CaNAC27*、*CaNAC35*、*CaNAC37*、*CaNAC61*、*CaNAC72* 和 *CaNAC102* 的表达量也上调^[47]。据报道, *CaNAC2c* 在耐热性和抗青枯菌的免疫力方面起积极作用, 辣椒生长和防御反应之间的权衡由 *CaNAC2c* 转录和 *CaNAC2c* 蛋白通过与 *CaHSP70* 相互作用决定, 而耐热性-免疫权衡则分别由 *CaHSP70* 和 *CaNAC029* 与 *CaNAC2c* 互作依赖的方式调节^[37]。另外, *CaNAC55* 的表达受热激的强烈诱导^[48], 而 *CaNAC083* 在热胁迫中可能起负调控作用^[49]。

在非生物胁迫下, *bZIP* 转录因子通过调控抗逆相关基因、调节渗透压和清除活性氧等方式增强植物的抗胁迫能力。有研究发现, *CabZIP53* 和 *CabZIP63* 正调控植物对 RSI 的免疫和对 HTHH 的耐受。*CabZIP53* 受 *CaWRKY40* 直接调控, 受 *CaWRKY6* 间接调控, 而 *CabZIP63* 直接或间接地在转录和转录后水平上调节 *CaWRKY40* 的表达。此外, *CabZIP53* 和 *CabZIP63* 均可在辣椒响应 RSI 或 HTHH 过程中与 *CaWRKY40* 形成正反馈回路^[50-51]。

同时, *CaZNF830* 通过直接或间接转录调控防御相关基因 (*CaHIR1*、*CaNPR1*、*CaPRI*、*CaABR1* 和 *CaHSP24*), 激活辣椒对 RSI 的免疫或对 HTHH 的耐受^[52], 而 *CaBES1* 通过负调控 *CaHSA2* 表达而降低辣椒的耐热性^[53]。此外, 辣椒 *bHLH*^[54]、*LBD*^[55] 和 *Dof*^[56] 转录因子也能响应热胁迫, 但其作用机制还有待进一步研究。目前辣椒热胁迫转录因子的研究还集中在表达量水平, 然而, 各转录因子之间存在较为复杂的联系, 为理清辣椒热胁迫转录因子调控网络, 今后还需利用新技术挖掘更多的转录因子, 如 MYB 类、DREB 类、MBF1c 类等。

2.2 热激蛋白

热激蛋白 HSPs 作为分子伴侣参与维持蛋白质折叠的稳态, 防止或修复 HS 引起的蛋白质错误折叠和降解, 进而赋予植物耐热性^[57]。HSPs 根据分子量和序列同源性可分为 HSP100s、HSP90s、HSP70s、HSP60s 和 sHSPs (HSP40s、HSP20s、HSP10s)。从辣椒基因组中鉴定和分析了 35 个 *CaHSP20* 基因, 并比较了 HS 处理下热敏系 B6 和耐热系 R9 叶片

中各 *CaHSP20* 的转录模式。几乎所有的 *CaHSP20* 基因都是由 HS 处理诱导的, 符合 B6 和 R9, 表明 *CaHSP20* 的积累通过结合变性蛋白并防止它们不可逆聚集, 来有效减少 HS 的损害并增强辣椒的耐热性^[58]。*CaHSP16.4* 和 *CaHSP25.9* 通过减少活性氧的积累, 增强抗氧化酶的活性, 调节胁迫相关基因的表达, 赋予植物耐热和耐旱性^[59-60]。*CaHSP22.0* 沉默和过表达均提高了植株对热和盐胁迫的敏感性。然而, *CaHSP22.0* 沉默的可能机制为质膜的损伤, 而过表达的调控模式可能与 *CaHSP22.0* 与其底物结合水平不当导致的 ROS 破坏有关^[61]。从辣椒基因组数据库中鉴定到 21 个 *CaHSP70* 基因, 启动子和转录本表达分析表明 *CaHSP70s* 参与辣椒生长发育和热胁迫响应。HS 可能通过 Ca^{2+} 参与的调控途径诱导了许多 *CaHSP70* 基因。此外, 胞质基因 *CaHSP70-2* (正调节因子) 的异位表达调控了胁迫相关基因的表达, 提高了转基因拟南芥植株的耐热性^[62]。同时, *CaHSP70-1* 可能通过含有 Ca^{2+} 、 H_2O_2 和 Put 的信号转导途径参与 HS 防御反应^[63]。*CaBiPI* 可能通过减少 ROS 积累, 提高保水能力, 增强 UPR 途径和胁迫相关基因的表达, 从而提高辣椒对非生物胁迫 (包括热、盐、渗透和干旱) 的耐受性^[64]。有研究者鉴定了辣椒基因组中的 16 个 *HSP60* 基因, 分析它们在热敏 B6 和耐热 R9 系中响应 HS 的动态表达谱发现, 在 R9 系中, 有 15 个基因表达上调, 只有 1 个基因下调, 在 B6 系中, 有 14 个基因上调, 2 个基因下调, 表明 *HSP60s* 可能在热胁迫方面发挥积极的调节作用。此外, *CaHSP60-6* 的敲除增加了对热胁迫的敏感性, 表明 *CaHSP60-6* 在防御辣椒免受热胁迫方面起正调节作用^[65]。据报道, 辣椒基因组中含有 7 个 *CaHSP90* 家族基因, 所有 *HSP90* 都响应热胁迫, 且大部分在胁迫初期就积极响应。分析发现, 7 个 *CaHSP90* 在热胁迫下有两种表达模式, 一种为先上调后下调再上调; 另一种为先下调后上调, 这可能与响应胁迫过程中的分工相关^[66]。每类植物热激蛋白有其特定的功能, 但彼此之间又有密切合作, 目前辣椒上涉及各类热激蛋白之间相互作用关系的研究较少, 因此还没有形成不同的 HSPs 调控网络。

2.3 其他重要蛋白基因

蛋白激酶和蛋白酶是植物信号传导的关键参与者,在细胞感知环境刺激后,将细胞外信号转化为细胞内反应,通过介导各种细胞信号网络途径来调节相关的基因表达、植物激素的产生和蛋白质功能,从而激活植物在逆境中的抗性^[67-68]。辣椒基因组中存在31个CDPK基因和5个CDPK相关蛋白激酶(CRK)基因,胁迫表达谱(热、盐和青枯菌)显示,13个CDPK基因和2个CRK基因在响应高温过程中表达谱发生了改变,表明辣椒对高温的响应可能包括由不同CDPK基因和CRK基因介导的多个过程的重编程^[69]。*CaDPK17*和*CaCDPK29*分别是抗青枯病的负调节基因和正调节基因,但在抗HTHH过程中均起正调节作用。此外,*CaCDPK17*和*CaCDPK29*可分别与*CaWRKY17*在细胞膜互作并调节*CaWRKY17*介导的辣椒HTHH耐受性及青枯病抗性,其中,与*CaDPK17*互作,减弱了*CaWRKY17*抵御青枯病的能力,增强了耐HTHH的能力,而与*CaDPK29*互作,*CaWRKY17*在辣椒抵御青枯病以及耐HTHH的能力均得到了提高^[70]。*CaFtsH06*是一种新型丝状热敏蛋白酶基因,通过减少活性氧的积累、诱导胁迫相关酶的活性和调节防御相关基因的转录等机制干扰辣椒的生理指标,从而提高辣椒的非生物胁迫(热、盐、干旱)耐受性^[71]。编码HAESA-LIKE(HSL)类受体蛋白激酶(RLK)的*CaHSL1*在辣椒响应HTHH过程中受HTHH或脱落酸诱导且表达显著上调。*CaHSL1*沉默显著降低了对HTHH的耐受性并下调相关基因*CaHSP24*的转录水平,而瞬时过表达*CaHSL1*提高了*CaHSP24*的转录丰度,增强了对HTHH的耐受性。*CaHSL1*在转录水平上受*CaWRKY40*直接调控,在辣椒响应HTHH过程中发挥正调控作用^[72]。辣椒中与细胞壁相关的RLK-like(WAKL)基因*CaWAKL20*的转录水平受热胁迫下调,而受ABA处理上调。*CaWAKL20*沉默增强了辣椒的耐热性,而过表达降低了拟南芥株系对热胁迫的耐受性和对ABA的敏感性,同时降低了ABA响应基因的热诱导表达。因此,*CaWAKL20*通过抑制ABA响应基因的表达负调控植物的耐热性^[73]。

非生物胁迫通过诱导蛋白质变性负向影响植物的生长发育,而自噬会降解受损的蛋白质以缓解其毒性。从辣椒全基因组中鉴定到15个核心ATG成员,包含29个具有ATG结构域的蛋白,涉及自噬的所有过程。热胁迫后,8个基因显著上调,1个基因下调。冷胁迫下,14个基因上调,4个基因略有下调。在热胁迫条件下,耐热品系R9中上调表达的*CaATG*基因的数量和点状区域的增量明显高于热敏感品系B6,表明细胞自噬与辣椒耐热性有关^[74]。*CaATG16*对辣椒的耐热性具有正调控作用^[75],而*CaATG8c*基因的沉默和过表达均降低了植株对热和盐胁迫的耐受性^[76]。几丁质结合蛋白(chitin-binding proteins, CBP)是发病机制相关基因家族,在植物的防御反应和生长发育中起关键作用。从辣椒基因组数据库中检索到16个假定的几丁质基因(*CaChi*),HS处理下,14个基因上调,2个基因下调。*CaChiV12*在辣椒耐热和干旱胁迫中起着重要的作用,并通过减少活性氧(ROS)的积累和调节防御相关基因的表达来抵抗辣椒疫霉^[77-78]。除此之外,*CaMLO6*^[79]、*CaSWC4*^[80]、*CaSYT5*^[81]和*CaZhp2*^[82]在辣椒对HTHH的反应中也均起正调节作用。这些高温响应基因的发现,为揭示辣椒响应热胁迫的分子机制提供了切入点。

3 响应热胁迫的组学机制

得益于生物信息学的长足发展,组学分析已经成为解析植物在环境胁迫下复杂响应机制的重要研究途径^[83]。目前,已有研究者从转录组学、蛋白质组学或代谢组学水平挖掘出新的辣椒高温响应基因、蛋白质及关键代谢物,以深入了解辣椒适应热胁迫的调控网络,为培育优质耐热辣椒材料奠定基础。

3.1 转录组

通过转录组分析揭示了热胁迫下热敏感型辣椒‘S590’和耐热型辣椒‘R597’的转录差异,GO和KEGG富集分析确定鉴定的DEGs涉及热激蛋白、热激转录因子、激素以及钙和激酶信号。此外,发现35个参与胁迫响应的基因,大部分热激蛋白在2个基因型中均上调表达,且在‘S590’中的表达量高于‘R597’;转录因子和激素信号基因在‘R597’

中的表达量高于‘S590’^[84]。基于 RNA-seq 分析了耐热品种‘17CL30’和热敏感品种‘05S180’在苗期响应热胁迫的转录组应答, HS 下, 有 2 455 个基因仅在‘17CL30’中特异表达, 这些基因和某些共有基因的差异表达可能与‘17CL30’更耐热相关。对 DEGs 进行 GO 和 KEGG 分析表明, 与‘05S180’相比,‘17CL30’具有更强的信号转导、糖代谢、ROS 清除能力, 因而具有更强的耐热性^[7]。对热激和常温下辣椒 (*C. annuum* (Line, 6421)) 的叶和根进行了转录组分析, 在根中鉴定到的 DEGs 多于叶中, 6 个 *CaHSFs* (*CaHSF3/8/10/24* 在叶中; *CaHSF11/18* 在叶和根中) 的表达受热诱导。此外, 分析了 5 个响应热胁迫的 HSFs 在‘17CL30’和‘05S180’中的作用, 其既能被热激活 (*CaHSF4/9/22*), 也能被热抑制 (*CaHSF3/11*), *CaHSF3/11* 的调控差异与品种的遗传背景差异有关^[85]。中国辣椒和柔毛辣椒比较转录组分析表明, HSF 中有部分基因在两个品种中的表达不同, 这可能与中国辣椒和柔毛辣椒的耐温性差异相关。差异表达基因的 KEGG 富集分析表明, 热胁迫下, 玉米素生物合成、苯丙素生物合成、脂肪酸延长作用和植物激素信号转导等通路被显著富集^[86]。这些研究为解析辣椒耐热性分子机制提供了基因资源。

3.2 代谢组

基于 LC-MS/MS 分析了耐热品种‘17CL30’和热敏感品种‘05S180’在苗期响应热胁迫的代谢组应答,‘17CL30’中有 94 种 DAMs (42 种上调、52 种下调);‘05S180’中有 108 种 DAMs (57 种上调、51 种下调)。分析 DAMs 的组成可知, 可溶性糖、氨基酸、氨基酸衍生物、黄酮类物质和有机酸类物质与辣椒的耐热性密切相关。其中, 氨基酸类衍生物 GSH 可能在辣椒的热胁迫响应过程中起关键作用^[7]。热胁迫下, 对中国辣椒和柔毛辣椒中的植物激素信号转导通路分析表明, 柔毛辣椒中的茉莉酸上调表达, 且仅与 JAZ 相关的 DEGs 有显著性差异表达, 其中, 中国辣椒中的 JAZ 略有下调但无显著性差异, 而柔毛辣椒以上调表达为主, 且部分基因存在显著性差异, 显示了其对高温更加强烈的响应^[86]。

3.3 蛋白质组

采用 iTRAQ 定量蛋白质组学分析方法, 通过分析热胁迫下‘17CL30’和‘05S180’幼苗可能的热响应蛋白质组学发现, 1 591 种蛋白质参与了热应激反应过程。与‘05S180’相比,‘17CL30’的耐热性可能与更高的 ROS 清除、光合作用、信号转导、碳水化合物代谢和应激防御有关^[87]。对 HS 处理的辣椒果实进行了转录组、蛋白质组和代谢组的整合分析发现, HS 改变了光合作用、刺激响应、碳水化合物代谢过程和蛋白质折叠过程相关基因的表达和蛋白质的丰度。HS 显著降低了属于脂肪酸的代谢物含量, 而诱导了属于有机含氧化合物和有机酸的代谢物。尤其是 HS 降低了辣椒素和 AsA 的含量。此外, 发现了 3 个转录因子在热激条件下调控 CBGs 的表达^[88]。

4 问题与展望

全球气候变暖导致极端高温事件频发, 热胁迫已经成为影响粮食安全的重要问题, 是限制植物生长和产量形成的主要非生物胁迫之一。近年来, 在拟南芥、水稻和番茄等模式植物中, 植物响应热胁迫的分子机制研究已经取得了很大的进展, 然而, 有关辣椒响应热胁迫的分子机制研究仍需进一步努力。第一, 热胁迫下多组学联合分析方面的研究较少。虽然目前已有热胁迫下辣椒组学方面的研究报道, 但大部分都是单一组学或两两联合组学的研究, 不能系统阐明辣椒应答热胁迫的分子机理。转录组学、蛋白质组学和代谢组学整合了基因表达的分子见解, 将遗传信号翻译成具有特定功能的蛋白质, 控制着细胞内不同初级和次级代谢产物的合成。因此, 多组学联合分析能够将从不同层面上获取的信息联系起来, 从而全面解析辣椒响应热胁迫的复杂机制。第二, 辣椒响应热胁迫的调控网络尚不完整, 还不能用来指导生产实践。虽然目前已经用反向遗传学方法或者用转录组学方法鉴定出一些响应热胁迫的基因, 但由于辣椒的遗传体系尚未完全建立, 部分基因的功能还没有得到确切的验证, 加上当前大部分研究只局限于零散的单个基因在热胁迫响应方面的功能研究, 因此, 当前无法整合出辣椒完整的调控网络。

得益于现代分子生物学技术的长足发展,未来可将现代生物技术与产业实际相结合,在以下几个方面开展进一步的研究。第一,传统育种耗时久,育种效率低,应该加快开发与辣椒耐热性紧密连锁的分子标记,通过分子标记辅助选择,提高辣椒育种效率。第二,目前市场上优良的辣椒耐热品种较少,下一步应利用前沿生物技术,对辣椒耐热性进行基因改良,创制性状优良的辣椒耐热新品种。第三,辣椒对热胁迫的响应是一个多基因控制的复杂的反应机制,接下来应该利用新技术挖掘更多响应辣椒热胁迫的基因,探索出完整的辣椒热胁迫调控网络。目前对辣椒响应热胁迫机制的研究主要集中在通过热激蛋白、活性氧清除以及未折叠蛋白清除参与的植物耐热调控途径方面,随着研究的不断深入,今后可以考虑将G蛋白调控、钙信号传导及解码、蜡质代谢通路联系起来,阐明一条从上游信号产生到下游生理生化响应的调控通路。第四,对于不同的生育期,辣椒响应热胁迫的程度和机理也可能不同,目前对辣椒耐热性的研究大部分都集中在苗期,对成株期和果实成熟期的研究较少,下一步应加强这方面的研究。

参考文献

- [1] Gao CL, Mumtaz MA, 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]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23 (12): 6683.
- [2] Venier NA, Colquhoun AJ, Sasaki H, et al. Capsaicin: a novel radio-sensitizing agent for prostate cancer [J]. *Prostate*, 2015, 75 (2): 113-125.
- [3] 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.
Wang LH, Zhang BX, Zhang ZH, et al. Status in breeding and production of *Capsicum* spp. in China during ‘the thirteenth five-year plan’ Period and future prospect [J]. *China Veg*, 2021 (2): 21-29.
- [4] Gao LL, Ma YZ, Wang P, et al. Transcriptome profiling of *Clematis apiifolia*: insights into heat-stress responses [J]. *DNA Cell Biol*, 2017, 36 (11): 938-946.
- [5] Mayer MP. The unfolding story of a redox chaperone [J]. *Cell*, 2012, 148 (5): 843-844.
- [6] Guo M, Yin YX, Ji JJ, et al. Cloning and expression analysis of heat-shock transcription factor gene *CaHsfA2* from pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Genet Mol Res*, 2014, 13 (1): 1865-1875.
- [7] Wang J, Lv JH, Liu ZB, et al. Integration of transcriptomics and metabolomics for pepper (*Capsicum annuum* L.) in response to heat stress [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20 (20): 5042.
- [8] Shi HT, Tan DX, Reiter RJ, et al. Melatonin induces class A1 heat-shock factors (HSFA1s) and their possible involvement of thermotolerance in *Arabidopsis* [J]. *J Pineal Res*, 2015, 58 (3): 335-342.
- [9] Tian XJ, Wang F, Zhao Y, et al. Heat shock transcription factor A1b regulates heat tolerance in wheat and *Arabidopsis* through OPR3 and jasmonate signalling pathway [J]. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18 (5): 1109-1111.
- [10] Zhang ZZ, Lan MF, Han XY, et al. Response of ornamental pepper to high-temperature stress and role of exogenous salicylic acid in mitigating high temperature [J]. *J Plant Growth Regul*, 2020, 39 (1): 133-146.
- [11] Tejinder P, Navita G, Jindal SK. Ameliorating thermo-tolerance in bell pepper (*Capsicum annuum* L. var. *grossum*) with plant growth regulators [J]. *Vegetable Science*, 2021, 47 (2): 213-218.
- [12] Kaur S, Ghai N, Jindal SK. Improvement of growth characteristics and fruit set in bell pepper (*Capsicum annuum* L.) through IAA application [J]. *Indian J Plant Physiol*, 2017, 22 (2): 213-220.
- [13] Kazan K. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance [J]. *Trends Plant Sci*, 2015, 20 (4): 219-229.
- [14] Otálora G, Piñero MC, Collado-González J, et al. Heat-shock and methyl-jasmonate: the cultivar-specific responses of pepper plants [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 1014230.
- [15] 刘凯歌, 朱月林, 郝婷, 等. 叶面喷施 6-BA 对高温胁迫下甜椒幼苗生长和叶片生理生化指标的影响 [J]. *西北植物学报*, 2014, 34 (12): 2508-2514.
Liu KG, Zhu YL, Hao T, et al. Effect of foliar-spraying 6-BA on the growth and physiological and biochemical indexes of sweet pepper seedlings under high temperature stress [J]. *Acta Bot Boreali Occidentalia Sin*, 2014, 34 (12): 2508-2514.
- [16] Choudhury FK, Rivero RM, Blumwald E, et al. Reactive oxygen

- species, abiotic stress and stress combination [J]. *Plant J*, 2017, 90 (5): 856-867.
- [17] Srivastava A, Singh K, Khar A, et al. Morphological, biochemical and molecular insights on responses to heat stress in chilli [J]. *Indian J Hort*, 2022, 79 (1): 15-22.
- [18] 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*, 2013, 41 (10): 112-118.
- [19] 王静. 辣椒种质资源耐热性评价及其对高温胁迫响应机制的研究[D]. 长沙: 湖南大学, 2021.
- Wang J. Evaluation of heat resistance of pepper resources and its response mechanism to heat stress [D]. Changsha: Hunan University, 2021.
- [20] Niu Y, Xiang Y. An overview of biomembrane functions in plant responses to high-temperature stress [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 915.
- [21] Sadura I, Janeczko A. Brassinosteroids and the tolerance of cereals to low and high temperature stress: photosynthesis and the physicochemical properties of cell membranes [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 23 (1): 342.
- [22] 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]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- Jia ZY. Physiological and biochemical characteristics of pepperin heat resistance and the effects of glutathione on pepper [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2010.
- [23] Lv WT, Lin B, Zhang M, et al. Proline accumulation is inhibitory to *Arabidopsis* seedlings during heat stress [J]. *Plant Physiol*, 2011, 156 (4): 1921-1933.
- [24] Kavi Kishor PB, Sreenivasulu N. Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue? [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37 (2): 300-311.
- [25] 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.
- [26] Rajametov SN, Yang EY, Cho MC, et al. Heat-tolerant hot pepper exhibits constant photosynthesis via increased transpiration rate, high proline content and fast recovery in heat stress condition [J]. *Sci Rep*, 2021, 11 (1): 14328.
- [27] 张宗申, 利容千, 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, 262.
- Zhang ZS, Li RQ, Wang JB. Effects of Ca^{2+} pretreatment on plasmalemma permeability, GSH and AsA contents, and calcium distribution in pepper mesophyll cells under heat stress [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2001, 25 (2): 230-234, 262.
- [28] 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.
- [29] 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, Lv LJ, et al. Mechanisms of foliar-spraying 1-MCP to alleviate injury of pepper seedlings caused by high temperature [J]. *Acta Hort*, 2019, 46 (5): 891-900.
- [30] Haghighi M, Ramezani MR, Rajaii N. Improving oxidative damage, photosynthesis traits, growth and flower dropping of pepper under high temperature stress by selenium [J]. *Mol Biol Rep*, 2019, 46 (1): 497-503.
- [31] 孟清波, 张谨薇, 马万成, 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, Zhang JW, Ma WC, 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.
- [32] Guo M, Liu JH, Ma X, et al. The plant heat stress transcription factors (HSFs): structure, regulation, and function in response to abiotic stresses [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 114.
- [33] Guo M, Lu JP, Zhai YF, et al. Genome-wide analysis, expression profile of heat shock factor gene family (CaHsfs) and characterisation of CaHsfA2 in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J].

- BMC Plant Biol, 2015, 15: 151.
- [34] 郭猛. 辣椒热胁迫相关基因表达分析及功能研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- Guo M. Expression analysis and functional study of heat stress related genes in pepper [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2016.
- [35] Gai WX, Ma X, Li Y, et al. *CaHsfA1d* improves plant thermotolerance via regulating the expression of stress- and antioxidant-related genes [J]. Int J Mol Sci, 2020, 21 (21) : 8374.
- [36] Ashraf MF, Yang S, Wu RJ, et al. *Capsicum annuum HsfB2a* positively regulates the response to *Ralstonia solanacearum* infection or high temperature and high humidity forming transcriptional cascade with *CaWRKY6* and *CaWRKY40* [J]. Plant Cell Physiol, 2018, 59 (12) : 2608-2623.
- [37] Cai WW, Yang S, Wu RJ, et al. Pepper NAC-type transcription factor *NAC2c* balances the trade-off between growth and defense responses [J]. Plant Physiol, 2021, 186 (4) : 2169-2189.
- [38] 江海燕, 杜菊花, 毛恋, 等. 植物响应高温胁迫转录因子研究进展 [J]. 分子植物育种, 2020, 18 (10) : 3251-3258.
- Jiang HY, Du JH, Mao L, et al. Summary of transcription factors in response to high temperature stress in plants [J]. Mol Plant Breed, 2020, 18 (10) : 3251-3258.
- [39] Cai HY, Yang S, Yan Y, et al. *CaWRKY6* transcriptionally activates *CaWRKY40*, regulates *Ralstonia solanacearum* resistance, and confers high-temperature and high-humidity tolerance in pepper [J]. J Exp Bot, 2015, 66 (11) : 3163-3174.
- [40] Dang FF, Wang YN, Yu L, et al. *CaWRKY40*, a WRKY protein of pepper, plays an important role in the regulation of tolerance to heat stress and resistance to *Ralstonia solanacearum* infection [J]. Plant Cell Environ, 2013, 36 (4) : 757-774.
- [41] 刘彩玲. *CaWRKY17* 及其与 *CaWRKY40* 互作在辣椒应答高温高湿或青枯菌侵染中的作用 [D]. 福州: 福建农林大学, 2017.
- Liu CL. The role of *CaWRKY17* and its interaction with *CaWRKY40* in peppers' response to high-temperature-high-humidity or *Ralstonia solanacearum* inoculation [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2017.
- [42] Dang FF, Lin JH, Xue BP, et al. *CaWRKY27* negatively regulates H_2O_2 -mediated thermotolerance in pepper (*Capsicum annuum*) [J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 1633.
- [43] Yang S, Cai WW, Shen L, et al. A *CaCDPK29-CaWRKY27b* module promotes *CaWRKY40*-mediated thermotolerance and immunity to *Ralstonia solanacearum* in pepper [J]. New Phytol, 2022, 233(4) : 1843-1863.
- [44] 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.
- [45] 刁玄章. 辣椒 *CaWRKY8* 基因克隆及表达分析的研究 [D]. 凤阳县: 安徽科技学院, 2019.
- Diao XZ. Cloning and expression analysis of *CaWRKY8* gene in pepper [D]. Fengyang: Anhui Science and Technology University, 2019.
- [46] 王倩倩, 刁卫平, 潘宝贵, 等. 辣椒 *CaWRKY14* 转录因子的生物学特性研究 [J]. 西北植物学报, 2020, 40 (9) : 1498-1504.
- Wang QQ, Diao WP, Pan BG, et al. Biological characteristics of *CaWRKY14* transcription factor in pepper [J]. Acta Bot Boreali Occidentalia Sin, 2020, 40 (9) : 1498-1504.
- [47] Diao WP, Snyder JC, Wang SB, et al. Genome-wide analyses of the NAC transcription factor gene family in pepper (*Capsicum annuum* L.): chromosome location, phylogeny, structure, expression patterns, *Cis*-elements in the promoter, and interaction network [J]. Int J Mol Sci, 2018, 19 (4) : 1028.
- [48] 吴荡, 刁卫平, 王述彬, 等. 辣椒 *CaNAC55* 基因克隆与表达分析 [J]. 西北植物学报, 2021, 41 (7) : 1120-1126.
- Wu D, Diao WP, Wang SB, et al. Cloning and expression analysis of *CaNAC55* gene in pepper [J]. Acta Bot Boreali Occidentalia Sin, 2021, 41 (7) : 1120-1126.
- [49] 胡慧芳, 王子雨, 潘潇潇, 等. 辣椒转录因子 *CaNAC083* 对高温胁迫的响应 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2023, 51 (3) : 121-131.
- Hu HF, Wang ZY, Pan XX, et al. Response of pepper transcription factor *CaNAC083* to high temperature stress [J]. J Northwest A F Univ, 2023, 51 (3) : 121-131.
- [50] Shen L, Liu ZQ, Yang S, et al. Pepper *CabZIP63* acts as a positive regulator during *Ralstonia solanacearum* or high temperature-high humidity challenge in a positive feedback loop with

- CaWRKY40 [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67 (8): 2439-2451.
- [51] Noman A, Hussain A, Ashraf MF, et al. *CabZIP53* is targeted by *CaWRKY40* and act as positive regulator in pepper defense against *Ralstonia solanacearum* and thermotolerance [J]. *Environ Exp Bot*, 2019, 159: 138-148.
- [52] Noman A, Liu ZQ, Yang S, et al. Expression and functional evaluation of CaZNF830 during pepper response to *Ralstonia solanacearum* or high temperature and humidity [J]. *Microb Pathog*, 2018, 118: 336-346.
- [53] 刘瑞瑶, 黄国弘, 李海艳, 等. 辣椒 CaHsfA2 上游转录因子的筛选及耐热功能分析 [J]. *中国农业科学*, 2022, 55 (16): 3200-3209.
- Liu RY, Huang GH, Li HY, et al. Screening and functional analysis in heat-tolerance of the upstream transcription factors of pepper CaHsfA2 [J]. *Sci Agric Sin*, 2022, 55 (16): 3200-3209.
- [54] Zhang ZS, Chen J, Liang CL, et al. Genome-wide identification and characterization of the bHLH transcription factor family in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Front Genet*, 2020, 11: 570156.
- [55] 郑忠凡, 张亚利, 胡灿, 等. 辣椒全基因组中 LBD 转录因子的鉴定与表达分析 [J]. *园艺学报*, 2016, 43 (4): 683-694.
- Zheng ZF, Zhang YL, Hu C, et al. Genome-wide identification and expressing analysis of LBD transcription factors in pepper [J]. *Acta Horti Sin*, 2016, 43 (4): 683-694.
- [56] Wu ZM, Cheng JW, Cui JJ, et al. Genome-wide identification and expression profile of dof transcription factor gene family in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 574.
- [57] Haq SU, Khan A, Ali M, et al. Heat shock proteins: dynamic biomolecules to counter plant biotic and abiotic stresses [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20 (21): 5321.
- [58] Guo M, Liu JH, Lu JP, et al. Genome-wide analysis of the *CaHsp20* gene family in pepper: comprehensive sequence and expression profile analysis under heat stress [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 806.
- [59] Feng XH, Zhang HX, Ali M, et al. A small heat shock protein CaHsp25.9 positively regulates heat, salt, and drought stress tolerance in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2019, 142: 151-162.
- [60] Huang LJ, Cheng GX, Khan A, et al. *CaHSP16.4*, a small heat shock protein gene in pepper, is involved in heat and drought tolerance [J]. *Protoplasma*, 2019, 256 (1): 39-51.
- [61] Sun JT, Cheng GX, Huang LJ, et al. Modified expression of a heat shock protein gene, *CaHSP22.0*, results in high sensitivity to heat and salt stress in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Sci Horti*, 2019, 249: 364-373.
- [62] Guo M, Liu JH, Ma X, et al. Genome-wide analysis of the Hsp70 family genes in pepper (*Capsicum annuum* L.) and functional identification of CaHsp70-2 involvement in heat stress [J]. *Plant Sci*, 2016, 252: 246-256.
- [63] Guo M, Zhai YF, Lu JP, et al. Characterization of *CaHsp70-1*, a pepper heat-shock protein gene in response to heat stress and some regulation exogenous substances in *Capsicum annuum* L. [J]. *Int J Mol Sci*, 2014, 15 (11): 19741-19759.
- [64] Wang H, Niu HH, Zhai YF, et al. Characterization of BiP genes from pepper (*Capsicum annuum* L.) and the role of *CaBiP1* in response to endoplasmic reticulum and multiple abiotic stresses [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1122.
- [65] Haq SU, Khan A, Ali M, et al. Knockdown of *CaHSP60-6* confers enhanced sensitivity to heat stress in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Planta*, 2019, 250 (6): 2127-2145.
- [66] 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.
- [67] Lin L, Wu J, Jiang MY, et al. Plant mitogen-activated protein kinase cascades in environmental stresses [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22 (4): 1543.
- [68] Yip Delormel T, Boudsocq M. Properties and functions of calcium-dependent protein kinases and their relatives in *Arabidopsis thaliana* [J]. *New Phytol*, 2019, 224 (2): 585-604.
- [69] Cai HY, Cheng JB, Yan Y, et al. Genome-wide identification and expression analysis of calcium-dependent protein kinase and its closely related kinase genes in *Capsicum annuum* [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 737.
- [70] 胡炯. CaWRKY17 与 CaCDPK17/29 互作及其在辣椒应答高温高湿和青枯菌侵染中的作用 [D]. 福州: 福建农林大学, 2017.
- Hu J. The function of CaWRKY17 that interact with CaCDPK17/29 in response to high-temperature-high-humidity and *Ralstonia solanacearum* inoculation [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and

- Forestry University, 2017.
- [71] Xiao JJ, Zhang RX, Khan A, et al. *CaFtsH06*, a novel filamentous thermosensitive protease gene, is involved in heat, salt, and drought stress tolerance of pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22 (13) : 6953.
- [72] Guan DY, Yang F, Xia XQ, et al. CaHSL1 acts as a positive regulator of pepper thermotolerance under high humidity and is transcriptionally modulated by CaWRKY40 [J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 1802.
- [73] Wang H, Niu HH, Liang MM, et al. A wall-associated kinase gene *CaWAKL20* from pepper negatively modulates plant thermotolerance by reducing the expression of ABA-responsive genes [J]. Front Plant Sci, 2019, 10: 591.
- [74] Zhai YF, 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]. Front Plant Sci, 2016, 7: 131.
- [75] 高可, 杨巧敏, 陈涛, 等. 辣椒自噬相关基因 *CaATG16* 的表达特性及耐热功能分析 [J]. 植物生理学报, 2022, 58 (8) : 1454-1464.
- Gao K, Yang QM, Chen T, et al. Characterization of expression patterns and functional analysis of autophagy-related gene *CaATG16* under heat stress in pepper (*Capsicum annuum*) [J]. Plant Physiol J, 2022, 58 (8) : 1454-1464.
- [76] Zhai YF, Wang H, Liang MM, et al. Both silencing- and over-expression of pepper *CaATG8c* gene compromise plant tolerance to heat and salt stress [J]. Environ Exp Bot, 2017, 141: 10-18.
- [77] Ali M, Luo DX, Khan A, et al. Classification and genome-wide analysis of chitin-binding proteins gene family in pepper (*Capsicum annuum* L.) and transcriptional regulation to *Phytophthora capsici*, abiotic stresses and hormonal applications [J]. Int J Mol Sci, 2018, 19 (8) : 2216.
- [78] Ali M, Muhammad I, Haq SU, et al. The *CaChiVI2* gene of *Capsicum annuum* L. confers resistance against heat stress and infection of *Phytophthora capsici* [J]. Front Plant Sci, 2020, 11: 219.
- [79] Yang S, Shi YY, Zou LY, et al. Pepper CaMLO6 negatively regulates *Ralstonia solanacearum* resistance and positively regulates high temperature and high humidity responses [J]. Plant Cell Physiol, 2020, 61 (7) : 1223-1238.
- [80] Cai WW, Yang S, Wu RJ, et al. CaSWC4 regulates the immunity-thermotolerance tradeoff by recruiting CabZIP63/CaWRKY40 to target genes and activating chromatin in pepper [J]. PLoS Genet, 2022, 18 (2) : e1010023.
- [81] 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.
- [82] Ashraf MF. CaZhp2 和 CaHsfB2a 在辣椒耐高温高湿或抗青枯病中作用分析 [D]. 福州: 福建农林大学, 2018.
- Ashraf MF. Functional characterization of CaZhp2 and CaHsfB2a in pepper response to *Ralstonia solanacearum* infection or high temperature and high humidity exposure [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2018.
- [83] Großkinsky DK, Syaifullah SJ, Roitsch T. Integration of multi-omics techniques and physiological phenotyping within a holistic phenomics approach to study senescence in model and crop plants [J]. J Exp Bot, 2018, 69 (4) : 825-844.
- [84] Li T, Xu XW, Li Y, et al. Comparative transcriptome analysis reveals differential transcription in heat-susceptible and heat-tolerant pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivars under heat stress [J]. J Plant Biol, 2015, 58 (6) : 411-424.
- [85] Tang BQ, Li XM, Zhang XH, et al. Transcriptome data reveal gene clusters and key genes in pepper response to heat shock [J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 946475.
- [86] 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.
- Gao CL. Preliminary analysis of the response to temperature stress in *Capsicum chinense* and *Capsicum pubescens* [D]. Haikou: Hainan University, 2020.
- [87] Wang J, Liang CL, Yang S, et al. iTRAQ-based quantitative proteomic analysis of heat stress-induced mechanisms in pepper seedlings [J]. PeerJ, 2021, 9: e11509.
- [88] Liu CC, Luo SD, Zhao Y, et al. Multiomics analyses reveal high temperature-induced molecular regulation of ascorbic acid and capsaicin biosynthesis in pepper fruits [J]. Environ Exp Bot, 2022, 201: 104941.