

潘宝贵, 钱恒彦, 戈 伟, 等. 辣椒应答冷信号转导机制研究进展[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(3): 743-748.  
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2019.03.034

## 辣椒应答冷信号转导机制研究进展

潘宝贵<sup>1</sup>, 钱恒彦<sup>1,2</sup>, 戈 伟<sup>1</sup>, 刘金兵<sup>1</sup>, 郭广君<sup>1</sup>, 刁卫平<sup>1</sup>, 王述彬<sup>1</sup>

(1.江苏省农业科学院蔬菜研究所, 江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室, 江苏 南京 210014; 2.扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏 扬州 225009)

**摘要:** 辣椒原产中南美洲热带地区, 为喜温性蔬菜作物。冷害是辣椒生产中的主要逆境因子, 严重影响辣椒的生长发育。遭受冷胁迫时, 包括辣椒在内的众多植物通过多个信号转导途径调节耐冷相关基因的表达, 提高植物的耐冷性。本文从冷信号感知、冷信号转导途径中关键转录因子、耐冷基因表达等方面, 综述了辣椒应答冷信号的研究进展, 从而为辣椒耐冷分子机制研究提供参考。

**关键词:** 辣椒; 冷害; 信号转导; 转录因子; 耐冷基因

**中图分类号:** S641.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2019)03-0743-06

## Research progress of cold signal transduction mechanisms in pepper

PAN Bao-gui<sup>1</sup>, QIAN Heng-yan<sup>1,2</sup>, GE Wei<sup>1</sup>, LIU Jin-bing<sup>1</sup>, GUO Guang-jun<sup>1</sup>, DIAO Wei-ping<sup>1</sup>, WANG Shu-bin<sup>1</sup>

(1. Institute of Vegetable Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Jiangsu Key Laboratory for Horticultural Crop Genetic Improvement, Nanjing 210014, China; 2. College of Horticulture and Plant protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

**Abstract:** Pepper (*Capsicum* spp.), which originates from tropical region of Central and South America, is a thermophilic vegetable crop. Cold stress is one of the main environmental limitations in pepper production, which seriously affects plant growth and development. Under chilling stress, many plants, including pepper, regulate the expression of genes related to cold tolerance various signal transduction pathways to improve cold tolerance. In this paper, the research progress of response to cold stress in pepper was reviewed from the aspects of cold signal sensing, the key transcription factors and expression of coldtolerance genes in cold-related signal transduction pathways. This paper provides reference for the study of molecular mechanism of cold tolerance in pepper.

**Key words:** pepper; cold stress; signal transduction; transcription factors; coldtolerance gene

辣椒(*Capsicum* spp.)原产中南美洲热带地区, 属于喜温性蔬菜作物, 冷害胁迫对辣椒生长发育会造成

不利的影响。低于 15 ℃ 低温条件下, 辣椒种子萌发时间延长, 发芽率下降, 幼苗叶片萎蔫, 株高、茎粗、叶长、叶宽等生长指标逐渐减小, 花器发育不良, 产量下降, 直至植株倒伏、死亡<sup>[1-5]</sup>。中国辣椒种植面积  $1.5 \times 10^6 \sim 2.0 \times 10^6$  hm<sup>2</sup>, 主要分布于北方保护地种植区、北方露地种植区、南菜北运基地、高山种植区、夏菜基地和华中露地种植区等 6 个区域<sup>[6-7]</sup>。近年来, 冬春季气候变化异常, 雨雪、倒春寒频发等冷害天气严重影响了辣椒生产的效益。选用耐冷品种是缓减冷害的经济有效措施。辣椒育种研究者常将耐冷育种作为

收稿日期: 2018-08-20

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFD0101704); 现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-23-G42); 江苏省农业重大新品种创制项目(PZCZ201714)

作者简介: 潘宝贵(1974-), 男, 江苏盐都人, 硕士, 副研究员, 主要从事辣椒遗传育种研究。(Tel) 025-84390805; (E-mail) pantix@163.com

通讯作者: 王述彬, (Tel) 025-84390265; (E-mail) wangsbpep@163.com

抗逆育种的主攻目标,已经选育出一批耐低温辣椒品种,例如苏椒 1614 适合长江流域冬春季保护地栽培,胜寒 740 适合北方保护地早春茬种植<sup>[8]</sup>,中椒 106 号适合高山种植区栽培<sup>[6]</sup>。

对冷信号感知、冷信号转导、下游基因表达等的研究结果表明,植物通过复杂的冷信号转导途径提高耐冷性。其中研究得较为清晰的为 ICE-CBF-COR 途径:植物通过细胞膜感知低温信号,细胞内  $\text{Ca}^{2+}$  浓度发生改变, bHLH 型转录因子 ICE1 (Inducer of CBF Expression 1) 激活,通过顺式作用元件调控 CBF (C-repeat binding factor) 表达,与冷调节 (Cold-regulated, COR) 基因启动子 CRT/DRE 元件特异结合,启动 COR 基因的表达,植物的耐冷性提高<sup>[9-12]</sup>。在辣椒耐冷机制研究方面,钙离子 ( $\text{Ca}^{2+}$ )、脱落酸 (ABA)、活性氧清除物质、渗透调节物质等在辣椒冷信号转导途径中的作用越来越明晰,特别是 2014 年辣椒全基因组数据的公布,辣椒耐冷相关转录因子 CBF、WRKY、NAC、MYB 及冷响应基因的分子机制研究受到普遍关注。本文据此综述辣椒冷信号感知、信号转导途径中的关键转录因子、冷调节基因等方面的研究进展,为辣椒耐冷分子机制研究及耐冷新种质创制提供参考。

## 1 辣椒对冷信号的感知

### 1.1 通过 $\text{Ca}^{2+}$ 感知冷信号

植物通过多个温度感受器感知温度信号,尽管相关分子机制尚不明确,但  $\text{Ca}^{2+}$  在维持细胞膜结构稳定,延缓膜损伤中起重要作用<sup>[13]</sup>。最新研究结果表明,植物可能通过跨膜结构蛋白 COLD1 (chilling-tolerance divergence 1) 感知冷信号。水稻质膜上跨膜结构蛋白 COLD1,通过三基 G 蛋白来调节细胞内第二信使  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的变化<sup>[14]</sup>,细胞内  $\text{Ca}^{2+}$  浓度升高,激活钙调蛋白 (CaM),形成钙信号 ( $\text{Ca}^{2+}$ /CaM) 系统,调节冷调节基因的表达<sup>[15]</sup>。在辣椒研究上,用 10 mmol  $\text{Ca}^{2+}$  浸种或直接处理辣椒幼苗叶片,在 5 °C 低温胁迫下,辣椒幼苗叶片中超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 等保护酶活性提高,可溶性蛋白质、可溶性糖等保护性物质含量增加,电解质渗透率和丙二醛 (MDA) 含量降低,辣椒耐冷性提高<sup>[16-17]</sup>。采用 CaM 抑制剂 W7 [N-(6-氨基己基)-5-氯-1-萘磺胺] 浸种处理后,低温胁迫下辣椒幼苗叶片中可溶性蛋白质、可溶性糖、脯氨酸 (Pro) 含量下降<sup>[18]</sup>。

### 1.2 通过脱落酸感知冷信号

越来越多的研究结果证实,脱落酸 (ABA)、茉莉酸、水杨酸、赤霉素、油菜素内酯、细胞分裂素等植物激素参与了植物冷信号转导,其中 ABA 的作用尤为重要。植物遭受低温胁迫后,体内 ABA 大量积累,与 ABA 受体蛋白 PYR/PYL/RCAR 结合形成蛋白复合体,结合蛋白磷酸酶 2C (Type 2C protein phosphatase, PP2C), 蛋白激酶 OST1 (Open stomata 1) 活性被激活,OST1 通过与 CBF 上游的转录因子 ICE1 互作并磷酸化 ICE1,从而增加 ICE1 在低温条件下的稳定性和转录活性,最终导致植物抗冻能力增强<sup>[19-20]</sup>。辣椒低温胁迫处理研究结果表明:低温促进了辣椒叶片中 ABA 的合成<sup>[21]</sup>;低温处理中施用外源 ABA 后,辣椒幼苗中 MDA 含量、相对电导率降低,超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 等抗氧化酶活性增加,脯氨酸 (Pro)、可溶性蛋白质、可溶性糖含量提高,辣椒幼苗耐冷性提高<sup>[22-24]</sup>。

## 2 冷信号转导途径中的关键转录因子

### 2.1 AP2/ERF 转录因子

AP2/ERF 转录因子是植物特有的一大类转录因子,通过与下游基因启动子区域的 CRT/DRE (C-repeat/drought-responsive element, A/GCCGAC) 或 GCC-box (AGCCGCC) 等顺式作用元件结合调节下游基因的表达。AP2/ERF 转录因子分为 AP2、DREB (DRE-binding protein)、RAV (Related to ABI3/VP1) 和 ERF 等 4 个亚家族,DREB 亚家族又分为 6 个亚组 (A-1 至 A-6),其中 A-1 亚组 (C-repeat binding factor/DRE binding factor 1, CBF/DREB1) 转录因子在植物冷信号应答过程中起着关键调控作用。

在拟南芥中,有 3 个 CBF 成员参与冷响应,分别为 CBF1、CBF2 和 CBF3<sup>[25-27]</sup>,在植物冷信号应答中发挥着重要作用;CBF1、CBF3 基因的超量表达也能够提高作物对干旱、高温的耐受性<sup>[28-29]</sup>;拟南芥 CBF4 基因不受低温诱导<sup>[30]</sup>,但将拟南芥 CBF4 基因转入辣椒后,经过 15 °C 低温处理的转基因植株表现为株型紧凑、叶片肥厚平直、叶色浓绿、叶面积增大、SOD 和 POD 活性提高<sup>[31]</sup>。

辣椒中已经鉴定出 3 个参与冷响应的 CBF 成员,分别为 CaCBF1a (AY368482)、CaCBF1b (AY368483) 和 CfCBF3 (HM748942)。辣椒

CaCbf1a、CaCbf1b 和 CfCBF3 受低温胁迫诱导产生,且在长期低温胁迫条件下持续表达,但当恢复到 25 °C 时,CaCbf1a 和 CaCbf1b 的转录水平在 40 min 内显著下降<sup>[32-33]</sup>。在烟草中过表达 CfCBF3,可导致转基因植株中总不饱和脂肪酸的增加,从而减轻低温胁迫对植株的损伤<sup>[33]</sup>。研究结果表明,CaCbf1a、CaCbf1b 和 CfCBF3 均通过非 ABA 依赖途径参与辣椒的冷响应<sup>[32-33]</sup>。辣椒 Ca-DREBLP1 受干旱和盐害诱导,但不受冷胁迫诱导<sup>[34]</sup>,其蛋白质序列与 CaCBF1B 的相似度为 99.53%,仅在第 145 位上有 1 个氨基酸残基的差异,其与 CaCBF1B 对冷信号应答的差异需要深入研究。

## 2.2 WRKY 转录因子

WRKY 转录因子至少含有一个与 DNA 结合的 WRKY 结构域,该结构域由 60 个氨基酸组成,其 N 端含有高度保守的 WRKYGQK 氨基酸序列。WRKY 蛋白通过与启动子区域的 W-box (TTGACT/C) 结合来调节靶标基因的表达。拟南芥 WRKY 家族包含 74 个成员<sup>[35]</sup>,WRKY34 受低温诱导后在成熟花粉粒中特异表达,wrky34 突变体的花粉粒存活率及 CBF 的表达量都高于野生型,表明存在 WRKY34 负调控 CBF 介导的低温应答途径<sup>[36]</sup>。

辣椒 WRKY 家族包含 71 个成员,根据 WRKY 结构域的数量及锌指结构特征分为 Group I、Group II 和 Group III 三类<sup>[37]</sup>。辣椒 CaWRKY1 定位于细胞核中,其表达水平在低温胁迫(4 °C)下持续增加,同时还受 ABA (100 μmol/L)、盐害(150 mmol/L NaCl)、干旱(150 mmol/L 甘露醇)诱导;在马铃薯中异源表达 CaWRKY1,使转基因植株抗旱性增强,同时诱导转基因植株叶片中 CBF3、锌指蛋白 ZAT10、海藻糖-6-磷酸合成酶(TPS)和晚期胚胎发生丰富蛋白(LEA)的表达<sup>[38]</sup>。冷害胁迫下,CaWRKY1A 在短期内(3 h)即可被强烈诱导,在 24 h 达到峰值,同时受盐胁迫和 ABA 胁迫上调,CaWRKY1A 转基因烟草植株的耐冷性显著提高<sup>[39]</sup>。

## 2.3 NAC 转录因子

NAC(NAM、ATAF1/2 和 CUC2)转录因子是植物特有的一类转录因子,N 端具有一个保守的约 150 个氨基酸组成的 NAC 结构域,含有 A、B、C、D 和 E 五个亚结构域,C 端为转录激活区,具有高度的多样性。拟南芥和水稻 NAC 家族分别包含 105 个和 75 个成员,根据预测蛋白质序列的相似性分为 I 和 II 两个大

组<sup>[40]</sup>。拟南芥花粉受低温胁迫(4 °C,48 h)处理后,萌发率下降到 39.2%,其中 5 个 NAC 基因表达上调,6 个 NAC 基因表达下调<sup>[41]</sup>。过量表达 SINAC1 的转基因番茄植株保持较高水平的 PSII 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和放氧活性,比野生型植株具有更好的耐冷性<sup>[42]</sup>。在烟草中过量表达番茄 SINAM1,转基因植株内 NtDREB1、NtP5CS 和 NtERD10s 等与胁迫相关的基因表达上调,植株的低温耐受性增加<sup>[43]</sup>。

辣椒 NAC 基因家族包括 104 个成员,其中 CaNAC72 和 CaNAC27 分别与参与多个胁迫响应的拟南芥 ANAC055 和马铃薯 StNAC30 同源,可被盐害(300 mmol/L NaCl)、干旱(400 mmol/L 甘露醇)等诱导,同时可被 ABA 和茉莉酸甲酯(MeJA)诱导<sup>[44]</sup>。辣椒 CaNAC2 定位于细胞核并具有转录激活活性,辣椒 P70 幼苗叶片中 CaNAC2 在低温胁迫(4 °C,48 h)下表达水平持续增加,TRV2-CaNAC2 病毒诱导的基因沉默(VIGS)幼苗植株的冷敏感性增加,CaNAC2 同时受盐害和 ABA 强烈诱导<sup>[45]</sup>。

## 2.4 MYB 转录因子

MYB(V-myb avian myeloblastosis viral oncogene homolog)转录因子在植物中普遍存在,根据不完全序列重复(R)结构数量,分为 1R-MYB/MYB-related、R2R3-MYB、3R-MYB 和 4R-MYB 四个亚类<sup>[46]</sup>。植物 MYB 基因的数量较多,拟南芥中已经发现 196 个 MYB 基因,水稻中有 185 个<sup>[47]</sup>。拟南芥 MYB15 属于 R2R3-Myb 家族,在冷胁迫下表达上调,MYB15 与 ICE1 相互作用,与 CBF 基因启动子中的 Myb 识别序列结合;研究结果表明 MYB15 是一个负调节因子,MYB15 的过度表达导致 CBF 基因的表达减少,植物的耐低温能力下降<sup>[48]</sup>。辣椒 CaMYB 同样为 R2R3-MYB 类型,CaMYB 的表达受盐害、干旱、冷害和 ABA 的诱导,早期还受 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 诱导<sup>[49]</sup>。

# 3 冷信号下游基因的表达

## 3.1 冷调节基因的表达

COR 基因是一类在低温下快速表达的植物抗寒基因,在启动子区域含有顺式作用元件 DRE/CRT,CBF 通过 DRE/CRT 启动 COR 基因的表达,在植物应答冷信号中有着重要作用。拟南中 COR 基因包括 COR6.6、COR15a、COR78、COR47(LEA II)、HVA1(LEA III)等多个家族<sup>[50]</sup>。拟南芥 COR15a 编码的成熟肽作用于叶绿体的基粒,能降低由结冰造成的脱水

作用对膜的伤害<sup>[51]</sup>。过量表达 *COR15a* 可以提高未经低温驯化的拟南芥叶绿体的耐冻性<sup>[52]</sup>。

DHN 属于胚胎发育晚期丰富蛋白 (Late embryogenesis-abundant proteins, LEA) 第 2 组。已经鉴定出 7 个辣椒 *CaDHN* 基因, 根据保守结构域分为 Yn-SKn 和 SKn 两种类型, 具有 DHN 家族特有的保守性 K 结构域和 S 结构域, 受冷害胁迫诱导表达。利用 VIGS 方法研究发现 *CaDHN1* 和 *CaDHN3* 功能缺失植株对冷害耐受性降低, *CaDHN1* 不能被 ABA 诱导, *CaDHN3* 可被 ABA 诱导表达<sup>[53-54]</sup>, 说明 *CaDHN1* 和 *CaDHN3* 尽管为同一基因家族, 但通过不同途径应答低温信号。

### 3.2 活性氧清除系统基因的表达

在低温胁迫环境下, 植物通过抗氧化酶和抗氧化物清除细胞内的过量活性氧 (ROS), 从而避免对植物细胞生物分子产生有害影响。抗氧化酶主要有 *SOD*、*CAT*、*APX* 等, 抗氧化物主要有 Pro、谷胱甘肽 (GSH)、抗坏血酸 ( $V_c$ ) 等<sup>[55]</sup>。低温条件下, 辣椒体内  $V_c$  和 GSH 含量上升且维持较高的水平, *CAT*、*APX*、单脱氢抗坏血酸还原酶 (*MDAR*) 和谷胱甘肽还原酶 (*GR*) 活性上升, *SOD* (*Mn-SOD*、*FeSOD*、*CuZnSOD*) 基因的表达水平未发生明显变化<sup>[56]</sup>。

### 3.3 渗透调节物质基因的表达

海藻糖 (Trehalose) 是一种重要的渗透调节物质。植物体内海藻糖主要经 TPS/TPP 途径合成, 其中 *TPS* (海藻糖-6-磷酸合成酶)、*TPP* (海藻糖-6-磷酸磷酸酶) 是合成途径中的关键酶。低温处理后, 辣椒 *CaTPS1* 基因在叶片中大量表达<sup>[57]</sup>。利用外源 0.5 mmol/L 海藻糖浸种, 可以提高辣椒种子低温 (15 °C) 条件下的发芽势和发芽率<sup>[58]</sup>。研究结果表明, 海藻糖通过降低细胞膜透性和 MDA 含量提高辣椒抗寒性, 通过提高抗氧化酶活性和减少超微结构损伤而提高辣椒采后果实的耐冷性<sup>[59]</sup>。对水稻的研究结果表明, MAPK3 磷酸化并维持 ICE1 的稳定, 促进了 TPP1 转录, 诱导大量海藻糖产生, 从而增强水稻的抗冷能力<sup>[60]</sup>。这进一步说明植物可以通过多种机制或网络应答低温信号。

## 4 研究展望

现有辣椒耐冷机制研究中, 缺少普遍认可的耐冷材料, 研究人员多采用杂交一代品种作为试验材料, 由于遗传背景复杂, 限制了耐冷基因的发掘和耐冷机

制的深入研究。后续研究需要广泛搜集辣椒种质资源, 特别是不同生态地区的辣椒材料, 鉴定筛选出苗期与成株期耐冷性一致的辣椒材料, 用于辣椒耐冷材料的创制及耐冷机制的深入研究。这方面的探索研究已有报道, 例如起源于土耳其的辣椒材料 20805 在低温弱光下表现出更好的弱光利用能力和更高的光化学效率<sup>[61]</sup>, 利用耐冷野生甜椒 CA157 和栽培甜椒 CA52 创制出耐冷渐渗系 CL122<sup>[62]</sup>。

植物耐冷性由多基因控制, 且受 AP2/ERF、MYB、WRKY 等多个转录因子调控。在辣椒耐冷性相关转录因子研究方面, 只有 CBF、WRKY、NAC、MYB 等部分转录因子的表达与功能研究, 对其在辣椒冷胁迫响应分子机制的研究还十分有限。未来应通过深入研究 *CaCBF1*、*CaWRKY1*、*CaNAC2*、*CaMYB* 等转录因子的分子机制, 筛选冷信号转导网络中的关键因子, 从而进一步完善辣椒应答冷信号转导途径。

在水稻中, 已经获得 256 个耐冷性相关的 QTL, 其中发芽期 70 个, 芽期 29 个, 苗期 98 个, 生殖生长期 59 个<sup>[63]</sup>。这也说明植物耐冷性是受多个基因控制的复杂性状, 可能在同一个发育时期耐冷性受多个耐冷 QTL 控制, 在不同发育时期则分别受不同耐冷 QTL 控制。在辣椒温度敏感相关 QTL 定位研究中, 以温度敏感突变体 *C. chinense* cv. sy-2 (低于 20 °C 即表现为皱叶) 为材料, 在 1 号染色体定位到 1 个 QTL, 获得 2 个候选基因 *ORF10* 和 *ORF20*, 预测编码 F-box 蛋白<sup>[64]</sup>。在辣椒实际生产中, 冷害对辣椒成株期产量形成的影响要大于对苗期的影响, 辣椒发芽期、苗期、特别是成株期耐冷性相关 QTL 定位及相关基因的发掘需要深入研究。

辣椒有 5 个栽培种和 22 个野生种<sup>[65]</sup>。生产用商业品种育种材料主要来源于一年生种 (*C. annuum*), 遗传背景狭窄, 因此应加大辣椒种间杂交、胚拯救等技术的研究, 发掘利用其他栽培种和野生种中的耐冷基因。辣椒属于组织培养顽拗型植物, 目前仍缺乏高效的遗传转化体系, 且遗传转化效率严重依赖于基因型, 研究者应加大非组织培养遗传转化方法的研究力度, 以用于冷信号转导中关键基因的功能验证。CRISPR/Cas9 介导的基因组编辑技术正在快速发展, 已经在拟南芥、烟草、大豆、番茄、马铃薯、水稻、小麦、玉米等作物中得到应用。在辣椒研究中应用基因组编辑技术, 将对辣椒耐冷材料创制和冷信号应答机制研究十分有利, 对辣椒育种

工作同样具有重要意义。

## 参考文献:

- [1] 柴文臣,马蓉丽,焦彦生,等. 低温胁迫对不同辣椒品种生长及生理指标的影响[J]. 华北农学报, 2010, 25(2): 168-171.
- [2] 刘慧英,王祯丽,王玉华. 不同品种辣椒种子发芽和苗期耐冷性差异的研究[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2002, 6(1): 23-26.
- [3] 杨万基,蒋欣梅,高 欢,等. 28-高芸苔素内酯对低温弱光胁迫辣椒幼苗光合和荧光特性的影响[J]. 南方农业学报, 2018, 49(4): 741-747.
- [4] TARCHOUN N, M'HAMDI M, SILVA J A T D. Approaches to evaluate the abortion of hot pepper floral structures induced by low night temperature[J]. Europ J Hort Sci, 2012, 77(2): 78-83.
- [5] MERCADO J A, REID M S, VALPUESTA V, et al. Metabolic changes and susceptibility to chilling stress in *Capsicum annuum* plants grown at suboptimal temperature[J]. Aust J Plant Physiol, 1997, 24: 759-767.
- [6] 王立浩,张正海,曹亚从,等. “十二五”我国辣椒遗传育种研究进展及其展望[J]. 中国蔬菜, 2016(1): 1-7.
- [7] 耿三省,陈 斌,张晓芬,等. 我国辣椒品种市场需求变化趋势及育种对策[J]. 中国蔬菜, 2015(3): 1-5.
- [8] 陈 斌,张晓芬,杜和山,等. 辣椒新品种胜寒 740 的选育[J]. 中国蔬菜, 2018(8): 70-72.
- [9] THOMASHOW M F. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms [J]. Annu Rev Plant Biol, 1999, 50: 571-599.
- [10] STEPONKUS P L. Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimation[J]. Annu Rev Plant Physiol, 1984, 35: 543-584.
- [11] WANG D Z, JIN Y N, DING X H, et al. Gene regulation and signal transduction in the ICE-CBF-COR signaling pathway during cold stress in plants [J]. Biochemistry, 2017, 82(10): 1103-1117.
- [12] THOMASHOW M F. Molecular basis of plant cold acclimation: insights gained from studying the CBF cold response pathway[J]. Plant Physiol, 2010, 154: 571-577.
- [13] JANMOHAMMADI M, ZOLLA L, RINALDUCCI S. Low temperature tolerance in plants: changes at the protein level[J]. Phytochemistry, 2015, 117: 76-89.
- [14] MA Y, DAI X, XU Y, et al. *COLD1* confers chilling tolerance in rice[J]. Cell, 2015, 160: 1209-1221.
- [15] YANG T, POOVAIAH B W. Calcium/calmodulin-mediated signal network in plants[J]. Trends Plant Sci, 2003, 8(10): 505-512.
- [16] 张化生,郭晓冬,王 萍. 低温胁迫下硝酸钙处理对辣椒幼苗抗冷性的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2008, 43(2): 66-69.
- [17] 武丽丽,张国斌,郁继华.  $\text{CaCl}_2$  与 SA 对辣椒幼苗抗冷性的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2009, 44(6): 44-47.
- [18] 郭晓冬,邹志荣,张化生. 硝酸钙浸种对低温下辣椒幼苗渗透调节物质的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(5): 160-164.
- [19] DING Y, LI H, ZHANG X, et al. OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing ICE1 stability in *Arabidopsis*[J]. Dev Cell, 2015, 32: 278-289.
- [20] PARK S Y, FUNG P, NISHIMURA N, et al. Abscissic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins[J]. Science, 2009, 324: 1068-1071.
- [21] 任旭琴. 低温解除后辣椒叶片中内源激素的动态变化研究[J]. 安徽农业大学学报, 2013, 40(5): 867-870.
- [22] 汤日圣,黄益洪,唐现洪,等. 微生物源脱落酸(ABA)对辣椒苗耐冷性的影响[J]. 江苏农业学报, 2008, 24(4): 467-470.
- [23] 罗立津,徐福乐,翁华钦,等. 脱落酸对甜椒幼苗抗寒性的诱导效应及其机理研究[J]. 西北植物学报, 2011, 31(1): 94-100.
- [24] 张国斌,郁继华,冯 致,等. NO 和 ABA 对辣椒幼苗自毒作用缓解的生理生化机制[J]. 园艺学报, 2013, 40(3): 458-466.
- [25] MEDINA J, BARGUES M, TEROL J, et al. The *Arabidopsis* CBF gene family is composed of three genes encoding AP2 domain-containing proteins whose expression is regulated by low temperature but not by abscisic acid or dehydration[J]. Plant Physiol, 1999, 119: 463-469.
- [26] GILMOUR S J, SEBOLT A M, SALAZAR M P, et al. Overexpression of the *Arabidopsis* CBF3 transcriptional activator mimics multiple biochemical changes associated with cold acclimation[J]. Plant Physiol, 2000, 124: 1854-1865.
- [27] STOCKINGER E J, GILMOUR S J, THOMASHOW M F. *Arabidopsis thaliana* CBF1 encodes an AP2 domain-containing transcriptional activator that binds to the C-repeat/DRE, a cis-acting DNA regulatory element that stimulates transcription in response to low temperature and water deficit[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1997, 94: 1035-1040.
- [28] HSIEH T H, LEE J T, CHARNG Y Y, et al. Tomato plants ectopically expressing *Arabidopsis* CBF1 show enhanced resistance to water deficit stress[J]. Plant Physiol, 2002, 130: 618-626.
- [29] DOU H, XU K, MENG Q, et al. Potato plants ectopically expressing *Arabidopsis thaliana* CBF3 exhibit enhanced tolerance to high-temperature stress[J]. Plant Cell Environ, 2014, 38: 61-72.
- [30] HAAKE V, COOK D, RIECHMANN J L, et al. Transcription factor CBF4 is a regulator of drought adaptation in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2002, 130: 639-648.
- [31] 王兴娥,巩振辉,李大伟,等. 冷诱导基因 C-重复基序结合因子 4(CBF4)在辣椒中的遗传转化及抗寒性分析[J]. 农业生物技术学报, 2009, 17(5): 830-835.
- [32] KIM S, AN C S, HONG Y N, et al. Cold-inducible transcription factor, CaCBF, is associated with a homeodomain leucine zipper protein in hot pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Mol Cells, 2004, 18(3): 300-308.
- [33] YANG S, TANG X F, MA N N, et al. Heterology expression of the sweet pepper CBF3 gene confers elevated tolerance to chilling stress in transgenic tobacco [J]. J Plant Physiol, 2011, 168: 1804-1812.
- [34] HONG J P, KIM W T. Isolation and functional characterization of the *Ca-DREBLP1* gene encoding a dehydration-responsive element

- binding-factor-like protein 1 in hot pepper (*Capsicum annuum* L. cv. Pukang)[J]. *Planta*, 2005, 220: 875-888.
- [35] EULGEM T, RUSHTON P J, ROBATZEK S, et al. The WRKY superfamily of plant transcription factors[J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(5): 199-206.
- [36] ZOU C, JIANG W, YU D. Male gametophyte-specific WRKY34 transcription factor mediates cold sensitivity of mature pollen in *Arabidopsis*[J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(14): 3901-3914.
- [37] 刁卫平,王述彬,刘金兵,等. 辣椒全基因组 WRKY 转录因子的分析[J]. *园艺学报*, 2015, 42(11): 2183-2196.
- [38] MOON S J, HAN S Y, KIM D Y, et al. Ectopic expression of *CaWRKY1*, a pepper transcription factor, enhances drought tolerance in transgenic potato plants[J]. *J Plant Biol*, 2014, 57: 198-207.
- [39] YU B K, LEE J H, SHIN S J, et al. Molecular characterization of cold stress-related transcription factors, *CaEREBP-C1*, -C2, -C3, and *CaWRKY1A* from *Capsicum annuum* L.[J]. *J Plant Biol*, 2013, 56: 106-114.
- [40] OOKA H, SATOH K, DOI K, et al. Comprehensive analysis of NAC family genes in *Oryza sativa* and *Arabidopsis thaliana*[J]. *DNA Res*, 2003, 10(6): 239-247.
- [41] CHANGSONG Z, DIQIU Y. Analysis of the cold-responsive transcriptome in the mature pollen of *Arabidopsis*[J]. *J Plant Biol*, 2010, 53: 400-416.
- [42] MA N N, ZUO Y Q, LIANG X Q, et al. The multiple stress-responsive transcription factor *SINAC1* improves the chilling tolerance of tomato[J]. *Physiol Plantarum*, 2013, 149(4): 474-486.
- [43] LI X D, ZHUANG K Y, LIU Z M, et al. Overexpression of a novel NAC-type tomato transcription factor, *SINAMI*, enhances the chilling stress tolerance of transgenic tobacco[J]. *J Plant Physiol*, 2016, 204: 54-65.
- [44] DIAO W, SNYDER J C, WANG S, 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): 1048-1061.
- [45] GUO W L, WANG S B, CHEN R G, et al. Characterization and expression profile of *CaNAC2* pepper gene[J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 755.
- [46] JIN H, MARTIN C. Multifunctionality and diversity within the plant MYB-gene family[J]. *Plant Mol Biol*, 1999, 41: 577-585.
- [47] DUBOS C, STRACKE R, GROTEWOLD E, et al. MYB transcription factors in *Arabidopsis*[J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(10): 573-581.
- [48] AGARWAL M, HAO Y, KAPOOR A, et al. A R2R3 type MYB transcription factor is involved in the cold regulation of *CBF* genes and in acquired freezing tolerance[J]. *J Biol Chem*, 2006, 281(49): 37636-37645.
- [49] SEONG E S, GUO J, WANG M H. The chilli pepper (*Capsicum annuum*) MYB transcription factor (CaMYB) is induced by abiotic stresses[J]. *J Plant Biochem Biot*, 2008, 17(2): 193-196.
- [50] THOMASHOW M F. Role of cold-responsive genes in plant freezing tolerance[J]. *Plant Physiol*, 1998, 118: 1-7.
- [51] STEPONKUS P L, UEMURA M, JOSEPH R A, et al. Mode of action of the *COR15a* gene on the freezing tolerance of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 14570-14575.
- [52] ARTUS N N, UEMURA M, STEPONKUS P L, et al. Constitutive expression of the cold-regulated *Arabidopsis thaliana* *COR15a* gene affects both chloroplast and protoplast freezing tolerance[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 13404-13409.
- [53] CHEN R G, JING H, GUO W L, et al. Silencing of dehydrin *CaDHN1* diminishes tolerance to multiple abiotic stresses in *Capsicum annuum* L.[J]. *Plant Cell Rep*, 2015, 34(12): 2189-2200.
- [54] JING H, LI C, MA F, et al. Genome-wide identification, expression diversification of dehydrin gene family and characterization of *CaDHN3* in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11(8): e0161073.
- [55] RIO L A D. ROS and RNS in plant physiology: an overview[J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(10): 2827-2837.
- [56] AIRAKI M, LETERRIER M, MATEOS R M, et al. Metabolism of reactive oxygen species and reactive nitrogen species in pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under low temperature stress[J]. *Plant Cell Environ*, 2012, 35: 281-295.
- [57] 魏兵强,王兰兰,张茹,等. 辣椒 TPS 家族成员的鉴定与 *CaTPS1* 的表达分析[J]. *园艺学报*, 2016, 43(8): 1504-1512.
- [58] 姜秀梅,秦勇,郭光照. 外源物质对低温胁迫下辣椒种子萌发的影响研究[J]. *新疆农业大学学报*, 2013, 36(3): 229-233.
- [59] DING F, WANG R. Amelioration of postharvest chilling stress by trehalose in pepper[J]. *Sci Hortic*, 2018, 232: 52-56.
- [60] ZHANG Z, LI J, LI F, et al. OsMAPK3 phosphorylates Os-bHLH002/OsICE1 and inhibits its ubiquitination to activate *OsT-PP1* and enhances rice chilling tolerance[J]. *Dev Cell*, 2017, 43: 731-743.
- [61] 吕晓菡,柴伟国. 低温弱光下不同起源地辣椒幼苗光合特性的比较研究[J]. *浙江农业学报*, 2014, 26(1): 48-53.
- [62] 吴杨洋,郝莹超,苏振华,等. 甜椒耐寒种质耐低温 IL 系的筛选及低温胁迫下生理应答差异[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(4): 1249-1256.
- [63] 杨梯丰,张少红,赵均良,等. 水稻耐冷 QTL 定位的比较分析[J]. *分子植物育种*, 2015, 13(1): 1-15.
- [64] LIU L, VENKATESH J, JO Y D, et al. Fine mapping and identification of candidate genes for the *sy-2* locus in a temperature-sensitive chili pepper (*Capsicum chinense*) [J]. *Theor Appl Genet*, 2016, 129: 1541-1556.
- [65] COSTA F R D, PEREIRA T N S, VIT RIA A P, et al. Genetic diversity among *Capsicum* accessions using RAPD markers[J]. *Crop Breed Appl Biot*, 2006, 6: 18-23.

(责任编辑:张震林)