

## 辣椒炭疽菌侵染对采后辣椒活性氧代谢的影响

宋茜<sup>1</sup>, 帅良<sup>2</sup>, 沙金兰<sup>1</sup>, 宋慕波<sup>1</sup>, 刘雅欣<sup>1</sup>, 刘云芬<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>贺州学院食品与生物工程学院 广西康养食品科学与技术重点实验室 广西贺州 542899

<sup>2</sup>南昌师范学院化学与食品科学学院 南昌 330023)

**摘要** 辣椒炭疽菌是采后辣椒主要的致病真菌之一,严重破坏辣椒的品质并缩短其贮藏期。以青圆椒为试验材料,以划伤接种辣椒炭疽菌为处理组,划伤接无菌水为对照组,探究在(28±1)℃,(90±5)%相对湿度下,贮藏时间对辣椒活性氧(ROS)代谢的影响。结果表明,与对照组相比,接种辣椒炭疽菌显著提高了辣椒病情指数,9 d 时病情指数高达 3.97( $P<0.05$ )。辣椒经炭疽菌侵染后,细胞膜透性、MDA 含量、总酚和类黄酮的积累量分别为对照组的 1.44,5,1.26,1.24 倍。在贮藏早期发生“氧化爆发”—— $H_2O_2$  含量和  $O_2^-$  产生速率增加,同时炭疽菌侵染促进了辣椒 PPO、POD、SOD、APX 活性增加,至贮藏 9 d 时,PPO、SOD 和 APX 活性分别为对照组的 22,1.09,1.67 倍。CAT 和 PAL 活性呈先增后降的变化趋势,其中 PAL 于 5 d 达到峰值,为对照的 1.506 倍。相关性分析表明, $O_2^-$  产生速率、PPO、POD、SOD 和 APX 活性与病情指数呈极显著正相关( $P<0.01$ )。结合主成分分析可知,病原菌侵染激活了辣椒的防御系统,打破了辣椒氧化还原动态平衡,导致贮藏后期 ROS 积累量增大,进而使辣椒组织受损严重,衰老、腐败加剧,其中相较于划伤处理,辣椒炭疽菌侵染使辣椒氧化损伤更为严重。本研究阐明辣椒炭疽菌与辣椒活性氧代谢之间的关系,为进一步研究辣椒炭疽病致病机理及其防控措施提供理论依据。

**关键词** 辣椒; 辣椒炭疽菌; 活性氧代谢

文章编号 1009-7848(2025)01-0281-12 DOI: 10.16429/j.1009-7848.2025.01.027

辣椒起源于南美洲和中美洲的热带地区,在我国已有 400 多年的栽培历史<sup>[1]</sup>。其具有丰富的营养价值和抗氧化性,被称为蔬菜中的维生素 C 之王。目前辣椒已成为我国栽培面积第 2、经济效益第 1 的蔬菜作物,也是我国蔬菜的核心产业之一<sup>[2]</sup>。由于辣椒脆嫩,以及中空的果实结构,导致辣椒在运输和采后处理过程中,极易受到因冲击、碰撞和挤压而造成的机械损伤,对果实外观和内部组织结构造成不可逆的损害。此外,伤口也增加了病原菌侵染的几率,导致辣椒在贮藏过程中极易发生病害,使其品质产量严重下降。病原菌侵染是辣椒生产的主要威胁之一,其中由半知菌亚门炭疽菌属(*Colletotrichum cord*)引起的炭疽病是一种全球性真菌病害,无论是在采前还是采后都对辣椒的产量和品质造成极严重的威胁<sup>[3]</sup>。据统计,我国炭疽病引起的辣椒减产一般为 13%~18%,严重时可达 50%<sup>[4]</sup>。辣椒炭疽病发病时,先产生水浸状

黄褐色斑,扩大后呈圆形或不规则形斑,稍凹陷,具有稍隆起的同心环状斑,斑上生黑色小点,潮湿时溢出淡红色黏质物(病菌的分生孢子盘和分生孢子)。干燥时,病斑常干缩似羊皮纸,易破裂<sup>[5]</sup>。

在病原菌侵染植物的过程中,植物为抵抗病原菌的入侵会在侵染部位周围迅速积累大量的活性氧(ROS),然而其产生量并不足以杀死这些病原菌,使其仅能作为植物防御反应的信号分子来调节宿主的防御反应<sup>[6-7]</sup>。此外,过量的 ROS 会破坏宿主植物的细胞质膜,诱导细胞膜损伤和脂质过氧化,最终导致植物细胞衰老死亡<sup>[8]</sup>。此外,衰老的果蔬对病原菌的入侵有较高的易感性,同样受病原菌感染的果蔬会加速衰老和腐烂<sup>[9]</sup>。研究表明,病原菌侵染会破坏圣女果<sup>[10]</sup>、梨<sup>[11]</sup>和猕猴桃<sup>[12]</sup>等果蔬的品质,打破 ROS 平衡,缩短贮藏期。在蓝莓上接种灰霉菌(*Botrytis cinere*, *B. cinerea*),会加重果实软化,刺激果实的防御反应,显著提高抗氧化酶的活性(PAL、SOD、POD)<sup>[13]</sup>。接种可可毛色二孢菌(*Lasiodiplodia theobromae*, *L. theobromae*)的龙眼表现出更高的褐变指数和病情指数,以及更高的  $O_2^-$  产生速率和 MDA 含量。此外,可可毛色二孢菌侵染还会导致 SOD 活性上升,CAT 和 APX

收稿日期: 2024-01-20

基金项目: 广西自然科学基金项目(2023GXNSFBA026112);  
大学生创新创业训练计划项目(S202311838084)

第一作者: 宋茜,女,硕士生

通信作者: 刘云芬 E-mail: yunfenliu05@hzxy.edu.cn

活性在贮藏中、后期下降以及降低 AsA 和 GSH 含量, DPPH 自由基清除能力和还原力也降低, 进而导致龙眼果皮褐变和病害发生<sup>[14]</sup>。

本研究采用划伤接种辣椒炭疽菌 (*Colletotrichum capsici*, *C. capsici*), 探究辣椒炭疽菌对辣椒的致病性, 以及从活性氧代谢途径分析辣椒抵御病原菌侵染的作用机制, 以期为辣椒采后病害的防治提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与试剂

青圆椒, 广西贺州市八步区农产品批发市场。选取无机械伤、无病斑、大小颜色均一的辣椒。

辣椒炭疽菌 (*Colletotrichum capsici*, *C. capsici*), 北京百欧博伟生物技术有限公司。

试剂: 次氯酸钠, 天津市致远化学试剂有限公司; PDA 培养基, 广东环凯微生物科技有限公司; 所有试剂均为国产分析纯级。

### 1.2 主要仪器与设备

Olympus-BX53 光学显微镜, 上海普赫光电科技有限公司; FA2004B 电子天平, 上海精科天美科学仪器有限公司; UV-1780 紫外-可见分光光度计, 岛津仪器有限公司; DDS-11A 电导仪, 上海一恒科学仪器有限公司; DL-CJ-2N 超净工作台, 北京东联哈尔仪器制造有限公司; BPC-150F 恒温真菌培养箱, 上海一恒科学仪器有限公司; SQ510C 立式压力蒸汽灭菌锅, 重庆雅玛拓科技有限公司; BIC-300 人工气候箱, 上海博迅实业有限公司; Centrifuge 5804R 高速冷冻离心机, 长沙湘锐离心机有限公司。

### 1.3 试验方法

1.3.1 样品处理 孢子悬浮液的制备: 将辣椒炭疽菌接种于 PDA 培养基, 于 (28±1)℃ 下培养 7~8 d 后, 用无菌水将孢子洗脱, 经 8 层无菌纱布过滤后, 用血球计数板计数调整至 1×10<sup>7</sup> 个/mL, 现用现制。

选取无病虫害、无机械伤害, 大小、颜色均一的辣椒, 用 0.5% 的次氯酸钠浸泡 5 min 进行表面杀菌处理, 再用清水清洗 3 遍, 随后捞出晾干。将辣椒随机分成 2 组进行如下处理。

对照处理 (CK): 晾干后的辣椒使用无菌手术

刀在辣椒赤道表面均匀的划伤 4 个伤口 (长度 1 cm, 宽度 1 cm, 深度 1 mm 的十字伤口), 并在伤口中心处加入 15 μL 无菌水。

接菌处理 (T1): 辣椒炭疽菌接种处理参考 Wu 等<sup>[15]</sup>的方法, 略作修改, 吸取 15 μL 辣椒炭疽菌孢子悬浮液于辣椒伤口中心处。

样品晾干后放入筐中, 套好聚乙烯塑料袋 (每筐 10 个辣椒, 每个处理设置 3 个重复), 置于温度 (28±1)℃, 湿度 (90±5)% 的人工气候箱中。于贮藏 0, 3, 5, 7, 9 d 观察取样。对照组以十字伤口为中心取宽为 2 mm 伤口处果肉; 辣椒炭疽菌处理组取自辣椒果实的病健交接处。样品经液氮速冻后立即放入 -80℃ 冰箱中保存备用。

1.3.2 病情指数测定 病情指数的测定参考 Ding 等<sup>[16]</sup>的方法。根据辣椒发病情况, 采用 0~4 级标准评估病情指数: 0 为无腐烂; 1 为 0~25% 腐烂; 2 为 25%~50% 腐烂; 3 为 50%~75% 腐烂; 4 为 75%~100% 腐烂。病情指数计算公式如下:

$$\text{病情指数} = \frac{\sum (\text{腐烂程度} \times \text{该程度辣椒个数})}{4 \times \text{辣椒总数}} \quad (1)$$

1.3.3 细胞膜透性测定 参考王敏等<sup>[17]</sup>的方法, 略作修改。用直径为 8 mm 的打孔器, 于辣椒病健交界处取辣椒圆片。称取 2 g 辣椒圆片, 置于 50 mL 离心管中, 加入 30 mL 蒸馏水, 置于温度 25℃, 转速 150 r/min 的摇床中 1 h, 用电导仪测定初始电导率 A<sub>1</sub>; 然后将其煮沸 20 min, 降至室温后, 再用电导仪测定煮沸后的电导率 A<sub>2</sub> 细胞膜透性计算公式如下:

$$\text{细胞膜透性} (\%) = \frac{A_1}{A_2} \times 100 \quad (2)$$

1.3.4 丙二醛 (MDA) 含量测定 参考刘云芬等<sup>[18]</sup>的硫代巴比妥酸法, 略作修改。称取 1 g 辣椒果肉粉末, 加入 8 mL 10% 的三氯乙酸预冷溶液, 冰浴静提 10 min, 4℃ 下 12 000 r/min 离心 20 min。取 1 mL 上清液, 加入 3 mL 的 TBA 溶液置于沸水浴中加热 30 min, 取出后迅速降温。5 000 r/min 离心后, 取上清液, 测定其在波长 532, 600, 450 nm 处的吸光度, 重复 3 次。MDA 含量 (mmol/g) 按公式 (3) 计算:

$$\text{丙二醛含量} = \frac{6.45 \times (\text{OD}_{532\text{nm}} - \text{OD}_{600\text{nm}}) - 0.56 \times \text{OD}_{450\text{nm}} \times V}{V_s \times m} \quad (3)$$

式中: $V$ 为样品提取液总体积,mL; $V_s$ 为测定时所取样品提取液体积,mL; $m$ 为样品质量,g。

1.3.5 总酚和类黄酮含量测定 总酚含量测定参考 Aghdam 等<sup>[19]</sup>的方法,类黄酮含量测定参考薛鹏宇等<sup>[20]</sup>的方法,略作修改。称取 1 g 辣椒果肉粉末,加入 6 mL 乙醇,超声提取 1.5 h,4 ℃下 12 000 r/min 离心 20 min。取 0.5 mL 上清液,加入 0.1 mL 福林酚,0.2 mL  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  溶液,4.2 mL 去离子水,用于测定总酚含量;0.5 mL 上清液加入 0.5 mL 5%  $\text{AlCl}_3$  和 4 mL 乙酸乙酸钠缓冲溶液,用于测定类黄酮含量。分别于波长 756,400 nm 处测定吸光度。总酚含量以没食子酸标准曲线计算,类黄酮含量根据芦丁标准曲线计算。

1.3.6  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量和  $\text{O}_2$ -产生速率测定  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量测定参考 Zhu 等<sup>[21]</sup>的方法,略作改动。取 1 g 辣椒样品,加入 8 mL 预冷丙酮,冰浴静提 10 min 后,于 4 ℃,12 000 r/min 离心 20 min。取 1 mL 上清液,加入 100  $\mu\text{L}$  10%硫酸钛和 200  $\mu\text{L}$  浓氨水,混匀静置反应 5 min 后,于 10 000 r/min 离心 10 min,弃去上清液。用预冷丙酮清洗沉淀数次,直至沉淀无杂质。待管中丙酮挥发完后,向沉淀中加入 3 mL 2 mol/L  $\text{H}_2\text{SO}_4$ ,使其充分溶解,离心后上清

液于波长 410 nm 处测定其吸光度。按同样的方法绘制  $\text{H}_2\text{O}_2$  标准曲线,从而根据标准曲线计算出样品中  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量,单位为  $\mu\text{mol/g}$ 。

$\text{O}_2$ -产生速率测定参考 Zhu 等<sup>[22]</sup>的方法。

1.3.7 PPO 和 POD 活性测定 POD 活性测定参考 Li 等<sup>[23]</sup>的方法,PPO 活性测定参考 Pan 等<sup>[24]</sup>的方法。

1.3.8 SOD、CAT、APX 和 PAL 活性测定 SOD、CAT、APX 和 PAL 活性测定参考 Yan 等<sup>[25]</sup>的方法。

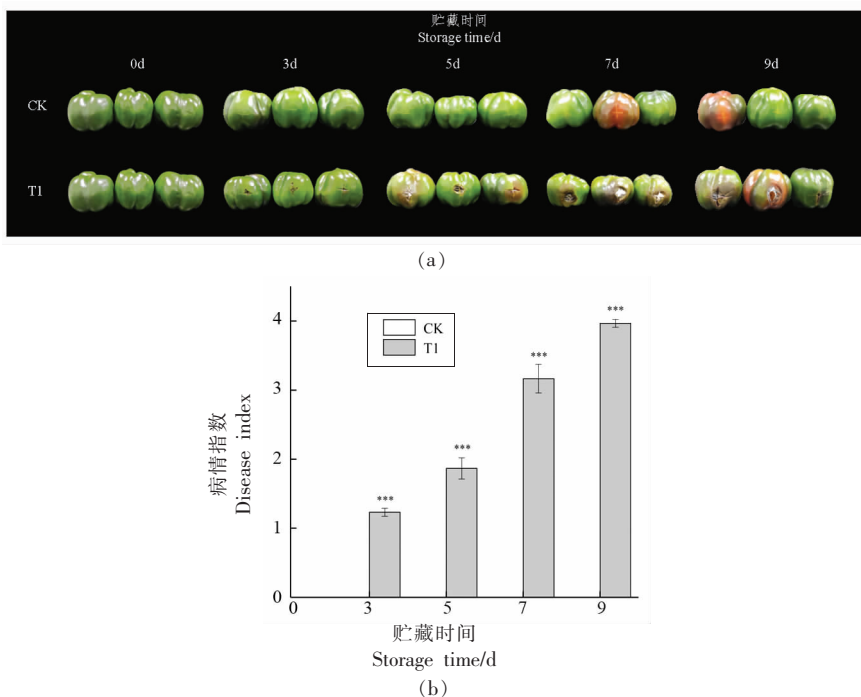
## 1.4 数据处理与分析

使用 Excel 2019 和 SPSS 19.0 软件对数据进行统计分析和方差分析,采用  $t$  检验进行差异显著性分析, $P < 0.05$  表示差异显著。使用 Origin 2021 和 Adobe Illustrator 2022 绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 辣椒炭疽菌侵染对辣椒外观品质和病情指数的影响

如图 1a 和 1b 所示,T1 组在贮藏 3 d 时观察到炭疽病病症出现,且随着贮藏时间的延长,接种辣椒炭疽菌的辣椒病害指数呈不断增长的趋势,病灶处的病症越来越严重且逐渐向外蔓延,直至



注:\*\*\*. 表示处理组与对照组之间差异极显著( $P < 0.001$ ),下同。

图 1 辣椒炭疽菌侵染对辣椒外观品质(a)和病情指数(b)的影响

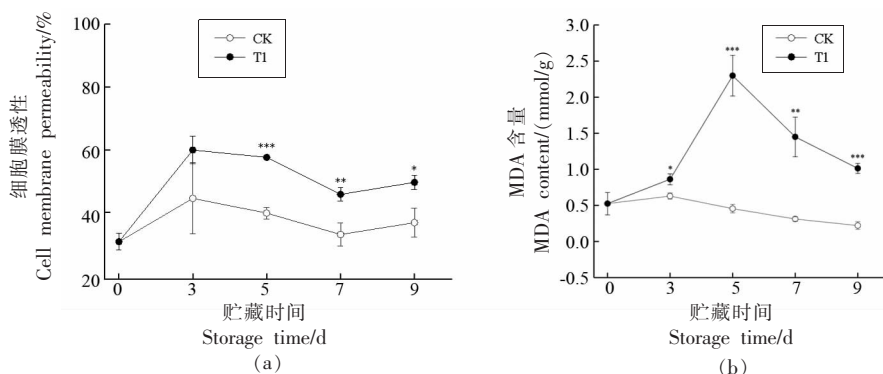
Fig.1 Effects of *C. capsici* infection on appearance quality (a) and disease index (b) of pepper



贮藏 9 d, 接菌后的辣椒病情指数高达 3.97, 而未接菌的辣椒在整个贮藏期间均未观察到炭疽病症出现。以上结果表明辣椒炭疽菌菌株可引发辣椒典型的炭疽病病症, 对辣椒有较强的致病性, 严重影响采后辣椒品质。

## 2.2 辣椒炭疽菌侵染对辣椒细胞膜透性和 MDA 含量的影响

细胞膜透性和 MDA 含量可以衡量辣椒细胞膜的完整性, 反映辣椒炭疽菌对辣椒的损伤程度。如图 2a 所示, 细胞膜透性随贮藏时间的延长整体呈上升趋势, 接种辣椒炭疽菌的辣椒果实细胞膜透性始终高于对照组, 且在贮藏 5 d 后差异显著



注: \* 表示处理组与对照组之间差异显著 ( $P < 0.05$ ); \*\* 表示处理组与对照组之间差异极显著 ( $P < 0.01$ ), 下同。

图 2 辣椒炭疽菌侵染对辣椒细胞膜透性(a)和 MDA 含量(b)的影响

Fig.2 Effect of *C. capsici* infection on cell membrane permeability (a) and MDA content (b) in pepper

## 2.3 辣椒炭疽菌侵染对辣椒总酚和类黄酮含量的影响

当植物受到生物胁迫时, 酚类化合物会积累在植物表皮组织中, 参与木质素合成以增加植物细胞机械强度, 进而形成屏障阻止病原菌在植物中的传播<sup>[26]</sup>。如图 3a 所示, 在整个贮藏期间 T1 组的总酚含量始终高于对照组, 贮藏 3 d 时其总酚含量达到峰值为 9.67 mg/g, 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。表明在辣椒炭疽菌侵染前期, 辣椒病灶周围积累了较多的酚类化合物以抵抗辣椒炭疽菌入侵。

黄酮类化合物是植物体内具有较强抗氧化和清除自由基作用的重要次生代谢产物<sup>[27]</sup>。由图 3b 可知, 类黄酮含量在贮藏期有所下降, 其中在贮藏 3 d 和 5 d 时 T1 组的类黄酮含量显著高于对照组 ( $P < 0.05$ ), 表明侵染前期辣椒对辣椒炭疽菌的防

御反应更为强烈。

2.4 辣椒炭疽菌侵染对辣椒  $H_2O_2$  含量和  $O_2^-$  产生速率的影响

由图 2b 可知, MDA 含量随着辣椒贮藏时间的延长呈先上升后下降的趋势, 且 T1 组始终显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。接种辣椒炭疽菌第 5 天时, MDA 达到峰值 2.3 mmol/g, 为对照组的 3 倍 ( $P < 0.05$ )。这些结果表明病灶周围发生膜脂过氧化, 且随着贮藏时间的延长氧化越严重。以上结果表明辣椒炭疽菌侵染严重损害了辣椒细胞膜完整性, 对辣椒造成了不可逆的损害。

御反应更为强烈。

## 2.4 辣椒炭疽菌侵染对辣椒 $H_2O_2$ 含量和 $O_2^-$ 产生速率的影响

$H_2O_2$  和  $O_2^-$  可以作为信号物质, 响应植物的各种胁迫, 当其积累量过多时, 会对植物细胞产生毒害作用, 诱导植物细胞膜脂过氧化, 加速植物衰老, 破坏植物的防御系统<sup>[28]</sup>。如图 4a 所示,  $H_2O_2$  含量在对照组与 T1 组中均呈先上升后下降的变化趋势, 且在贮藏 5 d 后差异显著 ( $P < 0.05$ )。其中对照组于贮藏 7 d 达到峰值为 5.54  $\mu\text{mol/g}$ , T1 组则在 3 d 达到峰值为 4.77  $\mu\text{mol/g}$ 。表明辣椒炭疽菌侵染辣椒后, 能够迅速激活辣椒的氧化防御反应。由图 4b 可知, 超氧阴离子产生速率于贮藏 3 d 后差异显著。对照组呈先升后降的变化趋势且在贮藏 5 d 时达到峰值, 为 10.34  $\mu\text{mol/min} \cdot \text{g}$ ; 辣椒炭疽菌处理的变化趋势较大, 在贮藏 7 d 时急剧增

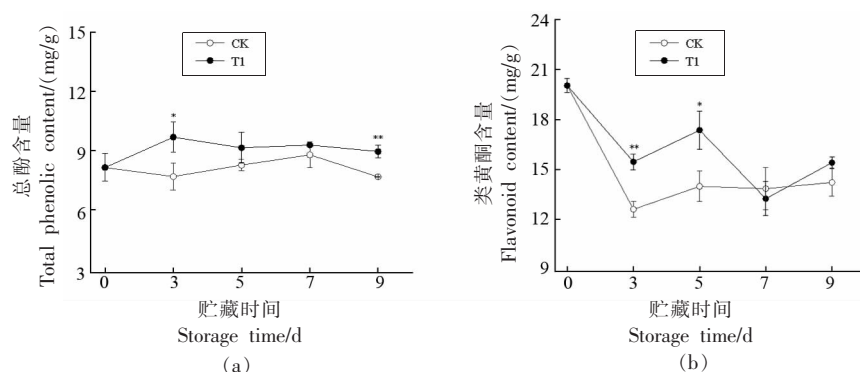
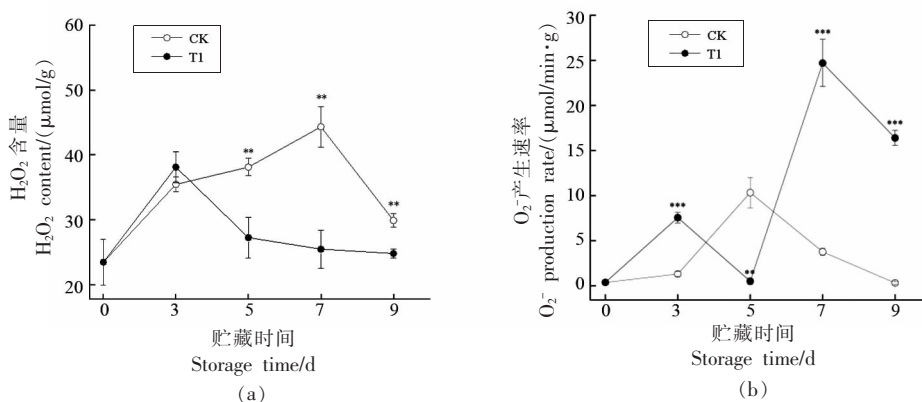


图 3 辣椒炭疽菌侵染对辣椒总酚(a)和类黄酮含量(b)的影响

Fig.3 Effects of *C. capsici* infection on the contents of total phenols (a) and flavonoids (b) in pepper图 4 辣椒炭疽菌侵染对辣椒 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量(a)和 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率(b)的影响Fig.4 Effects of *C. capsici* infection on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content (a) and O<sub>2</sub><sup>-</sup> production rate (b) in pepper

加达到峰值 24.71  $\mu\text{mol}/\text{min}\cdot\text{g}$ , 为对照组峰值的 2.39 倍。以上结果表明, 接种辣椒炭疽菌能诱导 ROS 的产生和积累, 且 ROS 水平高于机械伤害。

## 2.5 辣椒炭疽菌侵染对辣椒 PPO、POD 活性的影响

当果蔬受到病原菌侵染时, PPO 和 POD 能迅速做出反应, 并参与调节伤口愈合和病原体防御<sup>[26,29]</sup>。

如图 5a 所示, 辣椒炭疽菌处理的辣椒果实在贮藏期间与对照相比具有更高的 PPO 活性 ( $P < 0.05$ )。其中, T1 组于贮藏 7 d 达到峰值为 108 U/g, 比对照组高 10.13 倍, 表明辣椒炭疽菌侵染使辣椒产生更高的 PPO 活性以抵抗病原菌。由图 5b 可知, 在辣椒贮藏 3 d 时, 对照与 T1 组的 POD 活性均增加, 且处理组的 POD 活性显著高于对照组 ( $P < 0.05$ ), 为对照组的 1.33 倍。同时, 在侵染早期, 处理组的 POD 活性高于对照组, 而在感染后期低

于对照组。这可能与侵染后期辣椒组织损伤严重, 对辣椒炭疽菌的防御能力减弱有关。

## 2.6 辣椒炭疽菌侵染对辣椒 SOD、CAT 和 APX 活性的影响

SOD、CAT 和 APX 是植物中重要的抗氧化酶和关键的活性氧清除剂, 在维持植物 ROS 动态平衡中发挥重要作用。SOD 是植物抵抗氧化应激的第一道防线, 能催化 O<sub>2</sub><sup>-</sup>歧化为 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub><sup>[30]</sup>。H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 可进一步被 CAT 和 APX 分解为 H<sub>2</sub>O, 从而缓解植物组织的氧化损伤。值得注意的是, CAT 和 APX 清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的方式不同, 其中 APX 通过抗坏血酸作为电子供体还原 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 进而达到清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的作用, 而 CAT 则是直接将 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 降解为 H<sub>2</sub>O 和 O<sub>2</sub><sup>[22,27]</sup>。

如图 6a 所示, 在贮藏期间处理组的 SOD 活性呈不断上升趋势, 而对照组呈先下降后上升的变化趋势。贮藏 3 d 后处理组与对照组差异显著 ( $P < 0.05$ ), 9 d 时处理组达到最大值为 5.59 U/g,

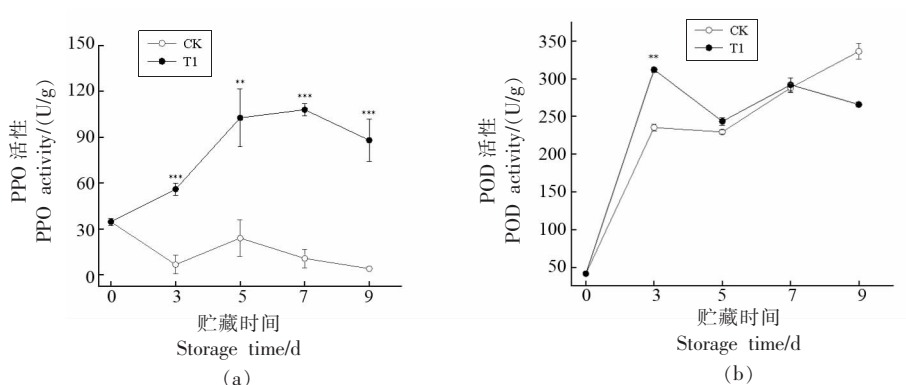


图5 辣椒炭疽菌侵染对辣椒 PPO(a)和 POD(b)活性的影响

Fig.5 Effects of *C. capsici* infection on PPO (a) and POD (b) activities in pepper

为对照的 1.1 倍。

由图 6b 可知, 处理组与对照组的 CAT 变化趋势基本一致, 均在贮藏前期增加, 且随着贮藏时间的延长而降低。对照组在贮藏 5 d 后的 CAT 活性显著高于处理组 ( $P < 0.05$ ), 且在贮藏前 5 d 逐渐增加。处理组在贮藏 3 d 时达到最大值为 170.6 U/g, 对照组则在 5 d 时达到峰值为 224.1 U/g, 这一变化趋势与  $H_2O_2$  含量的变化趋势相一致。表明在辣椒炭疽菌侵染前期更能刺激辣椒产生应激

反应。

如图 6c 所示, APX 活性呈先上升后下降的变化趋势, 其中与对照相比接种辣椒炭疽菌显著提高了辣椒 APX 活性 ( $P < 0.05$ )。且处理组与对照组均在贮藏 7 d 时达到峰值, 分别为 274, 216 U/g。

综上所述, 辣椒炭疽菌的侵染可以刺激辣椒激活抗氧化防御系统, 引起 SOD 和 APX 活性的提高, 提高辣椒的抗氧化能力, 从而激活辣椒的抗病性。

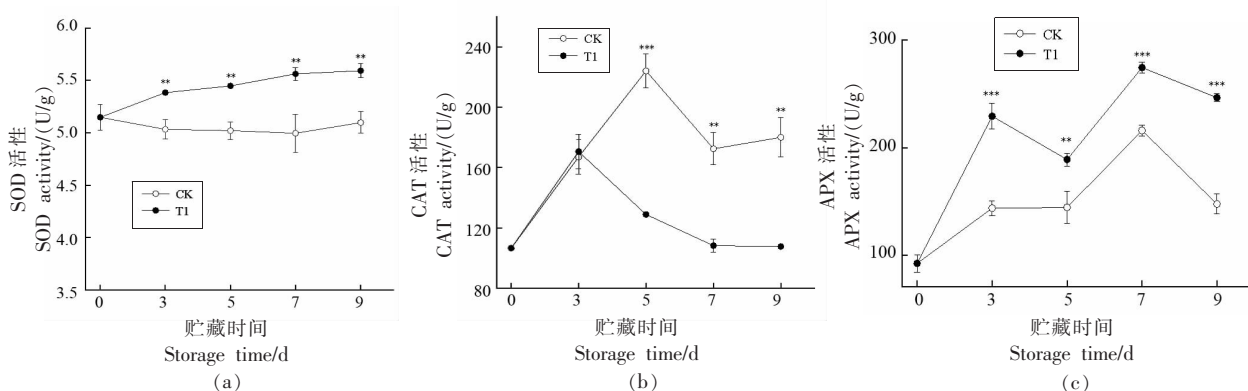


图6 辣椒炭疽菌侵染对辣椒 SOD(a)、CAT(b)和 APX(c)活性的影响

Fig.6 Effects of *C. capsici* infection on the activities of SOD (a), CAT (b) and APX (c) in pepper

## 2.7 辣椒炭疽菌侵染对辣椒 PAL 活性的影响

PAL 为苯丙烷代谢的关键酶之一, 与植物的抗病、抗逆性密切相关, 在植物抵御病原菌侵害过程中起着重要作用<sup>[31]</sup>。如图 7 所示, 在整个贮藏期间 PAL 活性呈先增后降的变化趋势。贮藏 5 d 时, T1 组的 PAL 活性达到峰值为 150 U/g, 为对照组的 1.506 倍 ( $P < 0.05$ )。贮藏后期 T1 组的 PAL 活性

急剧下降, 于 9 d 达到最低值为 43.33 U/g, 显著低于对照组 ( $P < 0.05$ )。表明贮藏前中期辣椒炭疽菌侵染增强了辣椒 PAL 活性, 激活了辣椒自身的抗病能力。

## 2.8 相关性分析

相关性热图分析表明, 细胞膜透性、MDA 含量、总酚含量、 $O_2^-$ 产生速率、PPO、POD、SOD 和

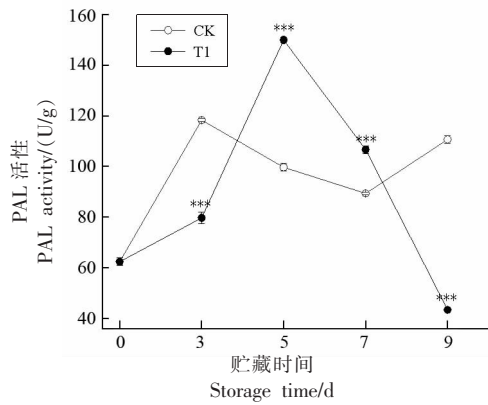


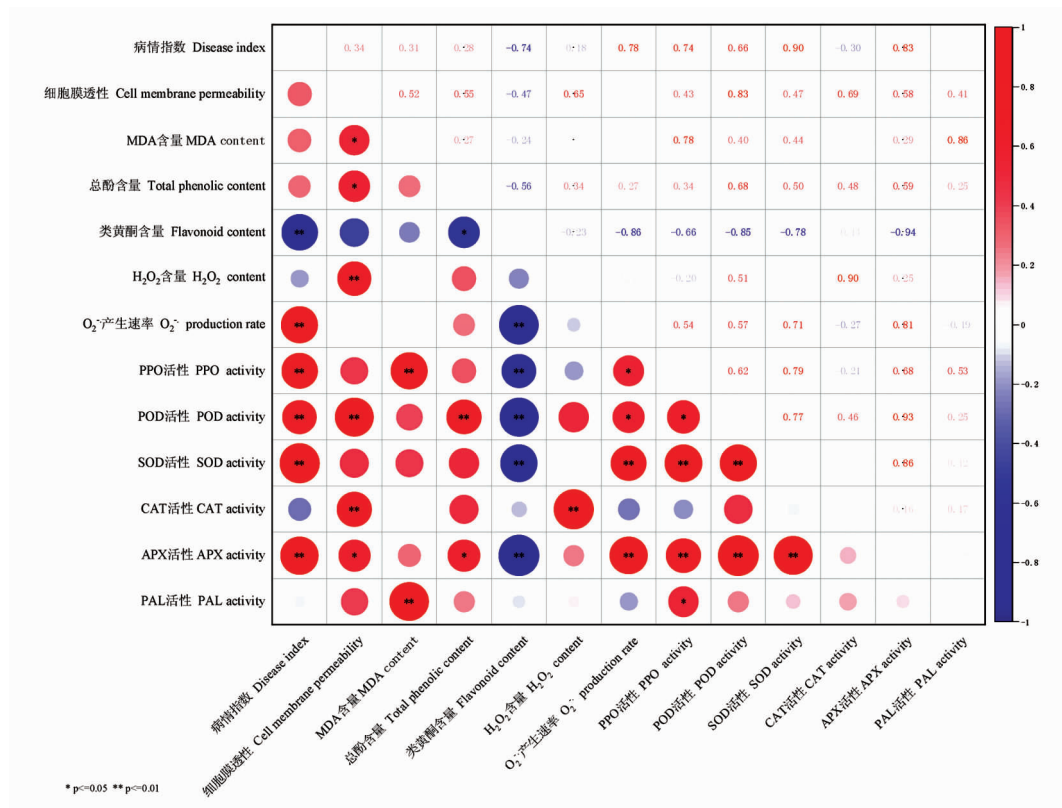
图 7 辣椒炭疽菌侵染对辣椒 PAL 活性的影响  
Fig.7 Effects of *C. capsici* infection on PAL activity in pepper

APX 活性与病情指数呈正相关。其中 O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率、PPO、POD、SOD 和 APX 活性与病情指数呈极显著正相关 ( $P \leq 0.01$ ), 相关性系数分别为 0.78, 0.74, 0.66, 0.9, 0.83。这与随着果实病情加剧, 果实氧化损伤加剧和抗氧化能力加强相一致。

值得注意的是, PPO、POD、SOD 和 APX 与病情指数、细胞膜透性、MDA 含量和 O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率呈正相关, 表明 PPO、POD、SOD 和 APX 通过响应 ROS 胁迫, 间接参与辣椒抗病性。

### 2.9 主成分分析

对划伤接种辣椒炭疽菌的辣椒贮藏过程中活性氧代谢指标标准化后进行主成分分析, 第 1、2 主成分特征值分别为 6.205 和 3.581, 贡献率分别为 47.728%, 27.544%, 且累积贡献率达到 75.273%, 因此前 2 个主成分可以说明辣椒炭疽菌处理在辣椒贮藏期间, 活性氧代谢等相关指标的变化趋势符合主成分分析要求。取前 2 个主成分 FAC1 和 FAC2 进行分析, 得出式(4)~式(5), 其中 FAC1、FAC2 分别代表第 1 和第 2 主成分得分; Z<sub>1</sub>~Z<sub>13</sub> 为标准化变量, 依次代表病情指数、细胞膜透性、MDA 含量、总酚含量、类黄酮含量、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量、O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率、PPO、POD、SOD、CAT、APX 和 PAL 活性。



注: 红色和紫色分别表示各参数之间正相关和负相关; \* 代表在  $P < 0.05$  水平上显著相关, \*\* 代表在  $P < 0.01$  水平上极显著相关。

图 8 辣椒炭疽菌侵染对辣椒贮藏过程中各指标相关性热图分析

Fig.8 *C. capsici* infection on the correlation heat map analysis of each index during pepper storage

$$\begin{aligned} \text{FAC1} = & 0.152 \text{ Z1} + 0.121 \text{ Z2} + 0.126 \text{ Z3} + 0.132 \\ & \text{Z4} - 0.028 \text{ Z5} - 0.044 \text{ Z6} + 0.116 \text{ Z7} + 0.151 \text{ Z8} + 0.068 \\ & \text{Z9} + 0.154 \text{ Z10} - 0.068 \text{ Z11} + 0.135 \text{ Z12} + 0.13 \text{ Z13} \quad (4) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{FAC2} = & -0.033 \text{ Z1} + 0.085 \text{ Z2} - 0.042 \text{ Z3} + 0.028 \\ & \text{Z4} - 0.247 \text{ Z5} + 0.237 \text{ Z6} + 0.04 \text{ Z7} - 0.08 \text{ Z8} + 0.233 \text{ Z9} - \\ & 0.07 \text{ Z10} + 0.23 \text{ Z11} + 0.12 \text{ Z12} + 0.131 \text{ Z13} \quad (5) \end{aligned}$$

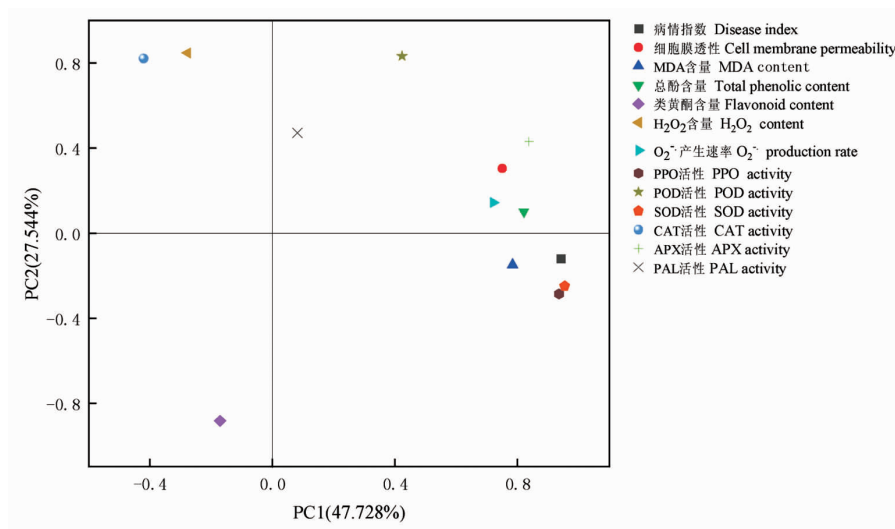


图 9 辣椒炭疽菌感染对辣椒贮藏过程中各指标主成分分析因子载荷图

Fig.9 *C. capsici* infection on pepper during storage of each index principal component analysis factor load diagram

由因子载荷图可知,病情指数、细胞膜透性、MDA 含量、总酚含量、 $\text{O}_2^-$  产生速率、PPO、SOD 和 APX 聚集在 PC1 (47.728%) 正轴上,且距离 Y 轴较远,即病情指数、细胞膜透性、MDA 含量、总酚含量、 $\text{O}_2^-$  产生速率、PPO、SOD 和 APX 对第 1 主成分贡献大,也表明 PC1 (47.728%) 越大 ROS 积累和膜脂过氧化程度越高;类黄酮含量聚集在 PC2 (27.544%) 负轴上; $\text{H}_2\text{O}_2$  含量、POD、CAT 和 PAL 聚集在 PC2 (27.544%) 正轴上,表明 PC2 (27.544%) 越高,抗病性和抗氧化能力越强。

由因子得分图 10 可知,各处理的得分沿 PC1 (47.728%) 从负轴到正轴,表明随着贮藏时间的延长,辣椒炭疽菌处理加剧了辣椒 ROS 积累和膜脂过氧化程度,打破了细胞原本的氧化还原动态,加剧了辣椒腐败。结合因子载荷图和因子得分图可知,在贮藏 7 d,相较于对照组和处理组其它贮藏时间,辣椒炭疽菌处理 7 d 时氧化损伤最为严重。

### 3 讨论

因辣椒中空的特殊结构导致在采摘和运输过程中,极易受到因挤压、碰撞而引起的机械伤害,这不仅破坏了辣椒的感官品质,还给病原菌的侵

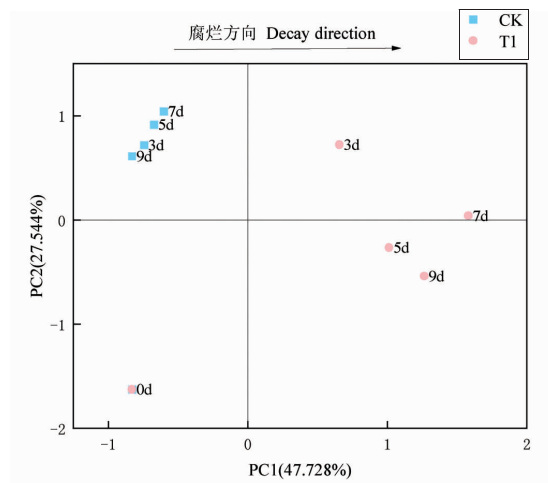


图 10 辣椒炭疽菌感染对辣椒贮藏过程中各指标主成分分析因子得分图

Fig.10 The factor score plot of principal component analysis of each index during the storage of pepper by *C. capsici* infection

染制造了条件,给辣椒的贮运带来巨大损失。本研究通过划伤接种辣椒炭疽菌,促进了贮藏期间辣椒炭疽病的发生。

当植物受到逆境胁迫时,其体内的电子流处于高能状态,会与氧粒子结合形成大量的 ROS,它们易被氧化,导致蛋白质、膜脂和细胞损伤。其



中  $\text{H}_2\text{O}_2$  和  $\text{O}_2^-$  产生速率在早期的增加被认为是“氧化爆发”,是植物发生氧化胁迫的重要标志<sup>[30]</sup>。在本试验中,同样也观察到了“氧化爆发”现象。相较于对照组,T1 组在贮藏前期提高了  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量和  $\text{O}_2^-$  产生速率。在早酥梨的病害研究中也发现了同样的现象<sup>[32]</sup>。这可能与病原菌诱导植物机体产生防御反应有关。MDA 是脂质过氧化的最终产物,可用作病原体定植植物引起植物细胞膜破坏的重要指标<sup>[33]</sup>。本研究中,辣椒炭疽菌处理的辣椒 MDA 含量显著高于对照,说明辣椒炭疽菌处理加剧了辣椒果实氧化损伤。细胞膜透性的增加也证实了细胞膜的损伤加重。

APX、SOD 和 CAT 参与 ROS 代谢,在保护植物细胞免受病原体入侵引起的氧化应激方面发挥重要作用。经辣椒炭疽菌侵染的辣椒在整个贮藏期间的 SOD 和 APX 活性显著高于对照组,CAT 活性则是在贮藏前期高于对照组,在贮藏中后期显著低于对照组。同样,接种拟茎点霉的龙眼果实贮藏前期 SOD、CAT 和 APX 活性高于对照龙眼,而在贮藏中后期的 SOD、CAT 和 APX 活性低于对照龙眼<sup>[34]</sup>。早期 CAT、SOD 和 APX 活性增强可能是因为辣椒炭疽菌侵染导致辣椒体内需清除过量的 ROS 所致。CAT 活性随着贮藏时间的延长而降低,导致  $\text{O}_2^-$  产生速率增加,膜脂过氧化和炭疽病害加剧。

研究表明 PPO 可通过催化酚类物质氧化促进抗菌醌类物质的生成,进而对病原菌起到直接杀死或抑制作用。POD 是木质素合成的关键酶,能催化单体木质素聚合成木质素,有助于巩固细胞结构<sup>[35]</sup>。PAL 作为苯丙烷代谢的关键酶之一,为合成酚类物质、黄酮类物质和木质素等代谢产物提供前体物质,与植物的抗病性密切相关。此外总酚和类黄酮作为苯丙烷代谢的次级代谢产物,能有效抑制病原菌的生长繁殖<sup>[29,36]</sup>。本研究中,辣椒经辣椒炭疽菌处理后 PPO、POD 和 PAL 活性显著增强,其中 PAL 活性于贮藏后期急剧下降,表明随着病原菌入侵时间的延长,辣椒自身的抗病性降低。随着贮藏时间的延长,总酚含量也不断增加,而类黄酮含量却有所减少,这可能与辣椒炭疽菌侵染导致辣椒组织损伤严重,导致合成类黄酮的中间产物减少有关。这些结果表明,接种辣椒炭疽

菌激发了辣椒对辣椒炭疽菌的防御反应,在一定程度上提高了辣椒的抗病性。同样,在双孢蘑菇上接种托拉氏假单胞菌(*Pseudomonas tolaasii*, *P. tolaasii*)引发了典型的褐斑病,显著促进了总酚和类黄酮含量的积累,增强了 PPO、POD、SOD 和 CAT 的活性<sup>[37]</sup>。Lu 等<sup>[38]</sup>研究发现,红托竹荪感染康氏木霉(*Trichoderma koningii*, *T. koningii*)后,体内的关键防御酶系统被激活,PAL、SOD、PPO 等酶活性显著升高。同时,过量的 ROS 在红托竹荪体内积累,导致膜脂过氧化,破坏了细胞结构和功能。最后,细胞膜通透性增加和胞内溶质分子的大量外渗,阻断了红托竹荪的生理代谢,进而加重了红托竹荪腐烂病的发生。本研究中也发现在贮藏后期 ROS 的积累量增大,引起病斑扩大。

通过相关性分析发现, $\text{O}_2^-$  产生速率、PPO、POD、SOD 和 APX 活性与病情指数呈极显著正相关( $P \leq 0.01$ ),表明辣椒炭疽菌侵染使辣椒 ROS 积累量增加,同时激活辣椒自身防御系统。进一步对各指标进行主成分分析发现,病原菌侵染引起的氧化胁迫对采后辣椒造成严重的、不可逆的损伤。

## 4 结论

本研究通过在辣椒上划伤接种辣椒炭疽菌,发现辣椒炭疽菌能引发辣椒典型炭疽病病症,显著提高辣椒病情指数、细胞膜透性、MDA、总酚、类黄酮含量以及  $\text{O}_2^-$  产生速率等,加重辣椒果肉的氧化损伤程度。同时也增强了 PPO、POD、SOD、APX 等活性,打破了辣椒氧化还原动态平衡,进而促使炭疽病的发生发展;随着病原菌的入侵,PAL 活性先增后降,导致辣椒自身抗病能力减弱,炭疽病症不断加剧。结合相关性和主成分分析发现,辣椒炭疽菌侵染导致辣椒 ROS 积累量增加,抗氧化性和抗病性显著提高。这些结果表明,辣椒炭疽病的发展与 ROS 的代谢平衡失调密切相关。

## 参 考 文 献

- [1] 邹学校, 马艳青, 戴雄泽, 等. 辣椒在中国的传播与产业发展[J]. 园艺学报, 2020, 47(9): 1715–1726.  
ZOU X X, MA Y Q, DAI X Z, et al. Spread and

- industry development of pepper in China[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2020, 47(9): 1715–1726.
- [2] 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 L H, ZHANG B X, ZHANG Z H, et al. Status in breeding and production of *Capsicum spp.* in China during ‘The Thirteenth Five-year Plan’ period and future prospect [J]. *China Vegetables*, 2021(2): 21–29.
- [3] SUN C Y, MAO S L, ZHANG Z H, et al. Resistances to anthracnose (*Colletotrichum acutatum*) of *Capsicum* mature green and ripe fruit are controlled by a major dominant cluster of QTLs on chromosome P5[J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 181: 81–88.
- [4] 周黛媛, 张正海, 曹亚从, 等. 辣椒抗炭疽病遗传育种研究进展[J]. *中国蔬菜*, 2022(2): 17–24.
- ZHOU D Y, ZHANG Z H, CAO Y C, et al. Research progress on genetic breeding of papper resistant to anthracnose[J]. *China Vegetables*, 2022(2): 17–24.
- [5] 贺字典, 薛制国, 薛雨, 等. 辣椒炭疽病菌种类及主栽品种抗病性鉴定[J]. *河北科技师范学院学报*, 2020, 34(2): 5–9, 18.
- HE Z D, XUE Z G, XUE Y, et al. Identification of colletotrichum species causing pepper anthracnose and cultivated varieties resistance against *Colletotrichum*[J]. *Journal of Hebei Normal University of Science & Technology*, 2020, 34(2): 5–9, 18.
- [6] WANG Y, JI D C, CHEN T, et al. Production, signaling, and scavenging mechanisms of reactive oxygen species in fruit–pathogen interactions[J]. *International Journal of Molecular Sciences, Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2019, 20(12): 2994.
- [7] LIU Q L, ZHANG Q Q, XUE H L, et al. *TrPLD1* and *TrPLD2* modulate reactive oxygen species production and pathogenicity in *Trichothecium roseum* infected apple fruit[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2023, 199: 112222.
- [8] XUE H L, SUN Y X, LI L, et al. Acetylsalicylic acid (ASA) induced fusarium rot resistance and suppressed neosolaniol production by elevation of ROS metabolism in muskmelon fruit[J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 265: 109264.
- [9] TIAN S P, QIN G Z, LI B Q. Reactive oxygen species involved in regulating fruit senescence and fungal pathogenicity [J]. *Plant Molecular Biology*, 2013, 82(6): 593–602.
- [10] ZHANG X Y, ZHOU Y, LI J, et al. *Pichia caribbica* improves disease resistance of cherry tomatoes by regulating ROS metabolism[J]. *Biological Control*, 2022, 169: 104870.
- [11] HAN J J, ZHAO L N, ZHU H M, et al. Study on the effect of alginate oligosaccharide combined with *Meyerozyma guilliermondii* against *Penicillium expansum* in pears and the possible mechanisms involved [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2021, 115: 101654.
- [12] SUI Y, WANG Z S, ZHANG D F, et al. Oxidative stress adaptation of the antagonistic yeast, *Debaryomyces hansenii*, increases fitness in the microenvironment of kiwifruit wound and biocontrol efficacy against postharvest diseases [J]. *Biological Control*, 2021, 152: 104428.
- [13] JIANG B, LIU R L, FANG X J, et al. Botrytis cinerea infection affects wax composition, content and gene expression in blueberry fruit[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2022, 192: 112020.
- [14] SUN J Z, LIN H T, ZHANG S, et al. The roles of ROS production–scavenging system in *Lasiodiplodia theobromae* (Pat.) Griff. & Maubl.–induced pericarp browning and disease development of harvested longan fruit[J]. *Food Chemistry*, 2018, 247: 16–22.
- [15] WU Y L, DUAN X F, JING G X, et al. Cinnamaldehyde inhibits the mycelial growth of *Geotrichum citri-aurantii* and induces defense responses against sour rot in citrus fruit[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2017, 129: 23–28.
- [16] DING J, LIU C Y, HUANG P, et al. Effects of thymol concentration on postharvest diseases and quality of blueberry fruit[J]. *Food Chemistry*, 2023, 402: 134227.
- [17] 王敏, 殷菲彤, 梁园丽, 等. 不同机械伤处理对香蕉果皮活性氧代谢的影响[J]. *农业工程学报*, 2022, 38(16): 284–292.
- WANG M, YIN F L, LIANG Y L, et al. Effects of different mechanical injury treatments on the metabolism of reactive oxygen species in banana peel[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2022, 38(16): 284–292.

- [18] 刘云芬, 田天容, 殷菲胧, 等. 赤霉素对鲜切莴苣酶促褐变及活性氧代谢的影响[J]. 食品与发酵工业, 2021, 47(19): 215–220.  
LIU Y F, TIAN T R, YIN F L, et al. Effects of gibberellin on enzymatic browning and reactive oxygen metabolism of fresh-cut lettuce [J]. Food and Fermentation Industries, 2021, 47(19): 215–220.
- [19] AGHDAM M S, KAKAVAND F, RABIEI V, et al.  $\gamma$ -Aminobutyric acid and nitric oxide treatments preserve sensory and nutritional quality of cornelian cherry fruits during postharvest cold storage by delaying softening and enhancing phenols accumulation [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 246: 812–817.
- [20] 薛鹏宇, 殷菲胧, 刘云芬, 等. 茉莉酸甲酯处理对采后龙眼果皮褐变的影响[J]. 食品科学, 2023, 44(5): 169–178.  
XUE P Y, YIN F L, LIU Y F, et al. Effect of methyl jasmonate treatment on postharvest pericarp browning of longan fruit[J]. Food Science, 2023, 44(5): 169–178.
- [21] ZHU L J, HU W F, MURTAZA A, et al. Browning inhibition in fresh-cut Chinese water chestnut under high pressure CO<sub>2</sub> treatment: Regulation of reactive oxygen species and membrane lipid metabolism[J]. Food Chemistry, 2023, 427: 136586.
- [22] ZHU L J, HU W F, MURTAZA A, et al. Eugenol treatment delays the flesh browning of fresh-cut water chestnut (*Eleocharis tuberosa*) through regulating the metabolisms of phenolics and reactive oxygen species[J]. Food Chemistry: X, 2022, 14: 100307.
- [23] LI G L, MENG F B, WEI X P, et al. Postharvest dipping treatment with BABA induced resistance against rot caused by *Gilbertella persicaria* in red pitaya fruit [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 257: 108713.
- [24] PAN L Y, CHEN X R, XU W, et al. Methyl jasmonate induces postharvest disease resistance to decay caused by *Alternaria alternata* in sweet cherry fruit[J]. Scientia Horticulturae, 2022, 292: 110624.
- [25] YAN F, ZHANG D, WANG X, et al. Reduction of postharvest diseases of loquat fruit by serine protease and possible mechanisms involved[J]. Scientia Horticulturae, 2022, 304: 111246.
- [26] SRAN T S, JINDAL S K, SHARMA A, et al. Genetics of novel leaf curl virus disease resistant pepper genotypes and antioxidative profile analysis of their progenies[J]. Scientia Horticulturae, 2023, 308: 111563.
- [27] FAN S L, XIONG T T, LEI Q M, et al. Melatonin treatment improves postharvest preservation and resistance of guava fruit (*Psidium guajava* L.) [J]. Foods, Multidisciplinary Digital Publishing Institute, 2022, 11(3): 262.
- [28] YANG W T, LIU Y X, SANG Y Y, et al. Influences of ice-temperature storage on cell wall metabolism and reactive oxygen metabolism in Xinjiang (Diaogan) apricot[J]. Postharvest Biology and Technology, 2021, 180: 111614.
- [29] JIANG M X, PANG X Y, LIU H W, et al. Iturin A induces resistance and improves the quality and safety of harvested cherry tomato [J]. Molecules, Multidisciplinary Digital Publishing Institute, 2021, 26(22): 6905.
- [30] XU C, ZHANG X Y, LIANG J, et al. Cell wall and reactive oxygen metabolism responses of strawberry fruit during storage to low voltage electrostatic field treatment[J]. Postharvest Biology and Technology, 2022, 192: 112017.
- [31] CHANG L L, YU Y W, ZHANG L L, et al. Arginine induces the resistance of postharvest jujube fruit against *Alternaria* rot[J]. Food Quality and Safety, 2022, 6: fyac008.
- [32] LIU Y X, LI Y C, BI Y, et al. Induction of defense response against *Alternaria* rot in Zaosu pear fruit by exogenous L-lysine through regulating ROS metabolism and activating defense-related proteins[J]. Postharvest Biology and Technology, 2021, 179: 111567.
- [33] ZENG C Z, TAN P P, LIU Z X. Effect of exogenous ARA treatment for improving postharvest quality in cherry tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruits [J]. Scientia Horticulturae, 2020, 261: 108959.
- [34] WANG H, CHEN Y H, LIN H T, et al. Phomopsis longanae Chi-induced change in ROS metabolism and its relation to pericarp browning and disease development of harvested longan fruit[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 2466.
- [35] HU M J, ZHU Y Y, LIU G S, et al. Inhibition on anthracnose and induction of defense response by nitric oxide in pitaya fruit[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 245: 224–230.
- [36] 张昱, 石玲, 张亚琳, 等. 2,4-表油菜素内酯结合

- 氯化钙处理对采后杏果实黑斑病及苯丙烷代谢的影响[J]. 核农学报, 2022, 36(12): 2455–2461.
- ZHANG Y, SHI L, ZHANG Y L, et al. Effect of 2,4-epibrassinolide combined with calcium chloride treatment on postharvest apricot fruit black spot disease and phenylpropanoid pathway[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2022, 36(12): 2455–2461
- [37] YANG X M, YANG K X, WANG X H, et al. Transcriptomic analysis reveals the mechanism of bacterial disease resistance of postharvest button mushroom (*Agaricus bisporus*)[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2022, 122: 101903.
- [38] LU M L, WEN T C, GUO M, et al. Regulation of intracellular reactive oxygen species levels after the development of *Phallus rubrovolutus* rot disease due to *Trichoderma koningii* mycoparasitism[J]. Journal of Fungi, Multidisciplinary Digital Publishing Institute, 2023, 9(5): 525.

### Effect of *Colletotrichum capsici* Infection on Active Oxygen Metabolism of Postharvest Pepper

SONG Qian<sup>1</sup>, SHUAI Liang<sup>2</sup>, SHA Jinlan<sup>1</sup>, SONG Mubo<sup>1</sup>, LIU Yaxin<sup>1</sup>, LIU Yunfen<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>School of Food and Bioengineering, Guangxi Key Laboratory of Health Care Food Science and Technology, Hezhou University, Hezhou 542899, Guangxi

<sup>2</sup>School of Chemistry and Food Science, Nanchang Normal University, Nanchang 330023)

**Abstract** *Colletotrichum capsici* is one of the main pathomycete to the postharvest of pepper and destroying the quality shortens its storage period. The effects of storage at (28±1)°C and (90±5)% relative humidity on the metabolism of reactive oxygen species (ROS) in pepper were investigated by using green round pepper as the experimental material, scratching inoculated with *C. capsici* as the treatment group and scratching inoculated with sterile water as the control. The results showed that compared with the control group, the disease index of pepper inoculated with *Colletotrichum capsici* was significantly increased, and the disease index was as high as 3.97 ( $P<0.05$ ) at 9 d. The cell membrane permeability, MDA content, total phenol and flavonoid accumulation of pepper after infection with *C. capsici* were 1.44, 5, 1.26, 1.24 times of the control group, respectively. The 'oxidative burst'—H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content and O<sub>2</sub><sup>-</sup> production rate increased in the early stage of storage, and the infection of *C. capsici* promoted the activities of PPO, POD, SOD and APX in pepper, and by 9 d of storage, the activities of PPO, SOD and APX were 22, 1.09 and 1.67 times higher than those of the control group, respectively. The activities of CAT and PAL increased first and then decreased, and PAL reached the peak on the 5<sup>th</sup> day, which was 1.506 times that of the control. Correlation analysis showed that O<sub>2</sub><sup>-</sup> production rate, PPO, POD, SOD and APX activities were significantly positively correlated with disease index ( $P<0.01$ ). Combined with principal component analysis, it can be seen that pathogen infection activates the defense system of pepper, breaks the dynamic balance of redox in pepper, leads to the increase of ROS accumulation in the later stage of storage, which in turn causes serious damage to peppers' tissues, aging and rotting. Compared with scratch treatment, the infection of pepper anthracnose makes the oxidative damage of pepper more serious. This study elucidates the relationship between *C. capsici* and pepper active oxygen metabolism, and provides a theoretical basis for further research on the pathogenesis of pepper anthracnose and its prevention and control measures.

**Keywords** pepper; *Colletotrichum capsica*; active oxygen metabolism