

蔬菜作物耐热性遗传研究进展

王敏, 江彪, 何晓明, 刘文睿, 彭庆务, 梁肇均, 林毓娥*

(广东省农业科学院蔬菜研究所, 广东省蔬菜新技术研究重点实验室, 广东广州 510640)

摘要 综述了高温对蔬菜作物的影响、耐热性的鉴定方法、耐热性分子遗传、耐热性相关基因方面的研究, 分析了目前研究中存在的问题, 并对今后蔬菜作物的高温胁迫研究方向进行了展望。

关键词 蔬菜作物; 耐热性; 分子遗传

中图分类号 S63 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2018)13-0023-04

Inheritance Research Progress of Vegetables Heat Resistance

WANG Min, JIANG Biao, HE Xiao-ming et al (Vegetable Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Guangdong Vegetable New Technology Research, Guangzhou, Guangdong 510640)

Abstract Influences of heat on vegetable, determination of heat resistance, heat-resistant molecular genetics, heat-resistant genes were reviewed. In addition, problems existing in current studies were discussed, and related future research orientation was prospected.

Key words Vegetables; Heat resistance; Molecular inheritance

全球变暖引起的气温升高对植株的生长和发育, 尤其对农作物的产量和品质造成了不良影响^[1-2]。因植物固有的生活方式, 其必须适应因昼夜交替、气候变化和四季更替而产生的较大温差^[3]。在长期进化过程中, 植株本身会产生一系列生理生化变化以适应温度的改变。但持续高温会对植株产生不良影响, 阻碍了植株的生长, 因此对植物耐热性的遗传研究, 对于作物的种质资源改良、耐热性的良种繁育和提高产量具有重要作用。

蔬菜作物往往会遇到高温天气, 严重影响了果实的品质和产量^[4], 已成为目前限制蔬菜特别是瓜类蔬菜生产的关键因子之一。探究高温热害与蔬菜作物耐热性的分子遗传机理, 对其耐热性辅助育种具有指导意义。笔者介绍了高温胁迫对蔬菜作物的生长发育影响和耐热性的鉴定方法, 并重点阐述了耐热性的分子遗传研究, 提出了目前研究中存在的问题, 并对该领域今后的研究方向进行了展望。

1 高温胁迫下生理生化变化

高温胁迫会造成胚根伸长受到抑制^[5-6], 叶片萎蔫干枯, 花粉活力下降^[7]。对黄瓜而言, 其品质受到影响, 畸形瓜率增加, 果皮变硬, 果实变苦, 以及维生素含量下降^[4,8]。高温逆境下植株的生理和细胞变化主要可以分为以下三大类。

1.1 高温胁迫下光合作用、呼吸作用和蒸腾作用的变化 当蔬菜作物遇到高温时, 其叶绿体结构受到损伤, 光合色素降解, 光合作用下降, 影响植株的生长^[9]。因高温使光合系统 II 的电子传递被抑制, 产生大量的活性自由基, 损害植株的光合系统^[10]。研究表明, 黄瓜苗期遇到高温时, 其净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)等指标均显著下降^[11]。大葱的PSII受体侧电子传递体耐热性与植株的耐热性呈正相关关

系^[12]。一般耐热的蔬菜作物, 其呼吸作用在高温胁迫时表现先上升后下降的趋势, 而热敏品种则一直表现为下降趋势, 如黄瓜^[13]。高温胁迫下, 蔬菜作物的蒸腾速率大于吸收速率, 组织内的含水量减少但其束缚水含量相对增加, 束缚水含量增加有助于增强蔬菜对高温的抗性^[14]。研究表明, 萝卜在高温胁迫下的死株数与自由水/束缚水极显著正相关^[15]。耐热大白菜品种的相对含水量较高^[16]。

1.2 高温胁迫下相关生理生化指标的变化 高温胁迫下, 蔬菜作物的蛋白质含量、抗氧化系统、酶活性、内源激素含量以及其他指标均会受到影响。植物在遇到高温热害时, 热激蛋白会短时间内合成, 从而增强植株的耐热性, 维持细胞正常的生命活力^[17-18]。研究表明, 番茄花粉对高温的抵抗力下降, 主要是因其缺乏热激蛋白^[19]。植株在高温时, 为抵抗高温, 相关的抗氧化酶系统如过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)等以及可溶性糖和脯氨酸等渗透调节物质在活性氧的清除、维护细胞膜的稳定性方面起重要作用^[20-22]。高温胁迫下, 裸仁南瓜幼苗中的POD活性提高, CAT活性下降, 脯氨酸含量增加^[23]。研究表明, 36℃高温胁迫下, 萝卜耐热品种幼苗的过氧化物酶活性表现为上升趋势^[24]。高温胁迫下的西瓜根系活力、光合速率、丙二醛含量显著升高, 抗氧化酶活性显著升高^[25], 且西瓜幼苗的生长受到抑制, 相对电导率显著上升^[26]。黄瓜遇到高温胁迫时, 其脯氨酸含量增加, 细胞膜的稳定性下降, 电导率升高^[6-7,27]。高温胁迫下, 甜瓜耐热品种的可溶性蛋白含量显著增加, 而热敏品种则下降^[28]。

植物激素如脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)、乙烯(ETH)和细胞分裂素(CTK)等在植株耐热性方面起重要作用。高温时, 辣椒叶片内的ABA含量上升^[29], 活性氧增加^[30]。ABA在植株抵抗高温胁迫时发挥了一定作用^[19,31]。研究表明, 内源ABA含量的增加, 可以提高葡萄和黄瓜的耐热性^[32-33]。SA含量在黄瓜遇到高温时发生上调^[34]。外源施加SA可以提高芥末幼苗的耐热性, 同时植株体内的过氧化氢含量增加^[35]。耐热玉米中的细胞分裂素(CTK)含量高于热敏材

基金项目 农业部公益性行业(农业)科研专项(201503110-07); 广东省科技计划项目(2016B020201008, 2015B020231004)。

作者简介 王敏(1989—), 女, 山东德州人, 助理研究员, 博士, 从事瓜类遗传育种研究; 江彪(1983—), 男, 安徽阜阳人, 副研究员, 博士, 从事冬瓜遗传育种及相关应用基础研究。王敏和江彪为共同第一作者。*通讯作者, 研究员, 从事黄瓜育种研究。

收稿日期 2018-02-06

料^[36]。菜豆在高温胁迫下,乙烯的释放量显著上升^[37]。萝卜在高温胁迫时,体内的可溶性糖和脯氨酸含量均表现出逐渐上升趋势^[38]。耐热甜瓜在高温下会表现出叶片电导率增加、叶绿素含量及花粉活力下降的缺陷表型^[39]。热胁迫下辣椒花器官中的乙烯合成升高^[40]。

1.3 高温胁迫下细胞结构的变化 植株在高温下生长,不仅其生理生化指标发生变化,也会影响植株的细胞结构。研究表明,甘蓝叶片表面蜡粉晶粒的结构和数量可能会影响其耐热能力^[41]。耐热甘蓝的叶肉细胞结构、亚细胞结构能保持正常状态和完整性,而热敏品种微观细胞出现紊乱^[42-43]。耐热萝卜品种的叶表皮气孔密度大,体积小,叶片厚,叶肉细胞排列紧密^[44]。

2 耐热性的鉴定方法

耐热性的鉴定方法包括直接鉴定法和间接鉴定法,其中直接鉴定法是在自然高温条件下,通过观察植株的表型特征来评价作物品种的耐热性,表型特征一般包括植株的长势、抗逆性等。有学者通过田间观察萝卜的叶片外部形态来评价植株的耐热性^[44]。大白菜叶片皱缩反卷程度可以作为鉴定植株耐热性的指标^[45]。南瓜的高温坐果率和产量可以作为观赏南瓜耐热性鉴定指标^[46]。

间接鉴定法一般是通过生理指标的测定和植株细胞结构的观察来鉴定植株的耐热能力。其中生理指标包括电导率和SOD酶活性等。研究表明,植株的细胞结构观察,一般是对叶绿体的结构、气孔的数目和结构进行观察,分析耐热和热敏品种之间的细胞学结构变化^[47]。细胞膜的热稳定性即高温胁迫下细胞的电导率直接反映植物的耐热程度^[6,48]。西瓜在开花期时,40℃时花粉萌发率可以作为耐热鉴定指标^[26]。节瓜的叶片萎蔫指数、苗期相对电导率、发芽率以及胚根生长速度以及45℃处理存活率可以综合评价节瓜的耐热性^[49]。利用电导法测定幼苗叶片细胞质膜热稳定性,可以基本反映番茄植株的耐热性^[50]。

3 耐热性分子遗传研究

3.1 耐热性遗传规律 蔬菜作物的耐热性受环境影响较大,遗传规律较为复杂。研究表明,番茄的耐热性符合加性-显性遗传模型,以加性效应为主,也有显性效应^[51]。甘蓝、大白菜和茄子的耐热性遗传均为不完全显性,受2对以上基因控制,以加性效应为主^[52-54]。黄瓜耐热性属于多基因控制的数量性状,由主效基因控制,以加性效应为主,显性效应较小^[53,55]。还有研究发现黄瓜耐热性的显性方差与环境方差的差异达极显著水平,说明耐热性的遗传效应可以通过杂交优势育种加以利用^[55]。

3.2 耐热性分子标记 研究者利用大白菜重组近交系群体,共检测到9个与耐热性紧密连锁的分子标记,且其分布于大白菜的5个连锁群上^[56]。对番茄种质进行分析,筛选到与耐热性相关SSR标记和RAPD标记各1个,准确率达90%以上^[57]。通过构建大白菜AFLP和RAPD图谱,研究者获得了5个与耐热性QTLs紧密连锁的侧连分子标记,它们与QTL间的距离为0.1~2.4 cM^[58]。在黄瓜耐热性分子标记

研究方面,以631-1(耐热)和602(热敏)构建的F₂群体,获得3个QTL位点,贡献率分别为6.18%、10.36%和10.56%^[59]。研究者以耐高温自交系863-7和不耐高温自交系863-6构建F₂群体,获得了与黄瓜耐高温性状连锁的1个SSR标记和9个SRAP标记,表型贡献率为6%~17%^[60]。另有研究检测出1个位于黄瓜第5号染色体上的耐热性QTL,介于标记SSR02459和SSR20434,该位点能够解释11.0%的表型变异率^[61]。

4 耐热性相关基因研究

4.1 拟南芥和水稻耐热相关基因 高温胁迫下,植株会做出热激反应,积累热激蛋白(HSPs)是由热激蛋白转录因子(HSFs)所调控。研究表明,热激蛋白的保护作用、未饱和的膜脂质以及活性氧的清除对于植株抵抗高温具有重要作用^[62-68]。如拟南芥HSFA1a和HSFA1b在调节初期的热激反应上非常重要,但它们的功能是冗余的^[69]。HSFA2是最易受热激诱导的转录因子^[70]。研究表明,番茄内质网小热激分子蛋白LeHSP21.3和拟南芥AtHSP22.0在高温下的表达量显著升高,从而对高温产生一定的抵御作用^[71-72]。烟草中过表达甜椒细胞质小分子热激蛋白基因CaHSP26可以显著提高转基因植株的耐热能力^[73]。叶绿体小分子热激蛋白(CpHSP)在植物遇到热胁迫时,对光合作用机构有保护作用^[74],可以减轻光系统II(PSII)的光抑制^[75]。同种植物的不同基因型中,耐热性的强弱与该基因的表达水平有关^[76]。另外,钙调蛋白(CaM)也参与热激信号的转导,拟南芥AtCaM3突变体对热害的耐受性下降,过表达该基因则能增强该基因的耐热性^[77]。水稻E3泛素连接酶基因OsHTAS能够通过过氧化氢诱导的气孔关闭来提高植株的耐热能力^[78]。核仁DEAD-Box RNA解旋酶TOGR1能够作前体rRNA分子伴侣来调节水稻的耐热生长^[79]。

4.2 蔬菜作物耐热相关基因 热激蛋白(HSPs)在蔬菜作物抵抗高温耐热性方面具有重要作用。线粒体和叶绿体中的sHsps在植株耐热性方面发挥重要作用,其可以保护光合系统II蛋白质复合物不受损伤,保证细胞正常的电子传递、ATP合成,使得植物在高温胁迫下保持正常生长^[80]。研究表明,番茄线粒体HSP22蛋白的积累可以提高其细胞的抗氧化胁迫能力和适应性^[81]。LeHsp110 ClpB在番茄叶片中呈热诱导型表达,该蛋白定位于叶绿体基质,表达量降低时,植株对温度更加敏感^[82]。研究者将辣椒的小热激蛋白基因CaHSP24进行分子克隆和逆境表达分析,发现该基因在非生物胁迫下的表达量明显上升,说明该基因参与了植株的逆境响应^[83]。另外,将辣椒的CaHSP26基因在拟南芥中异位过表达,可以增强转基因植株耐热能力^[84]。叶用莴苣热激蛋白基因LsHsp70-2711在耐热品种中表达量高于热敏品种,定位于细胞质中^[85]。蚕豆小热激蛋白(sHSP)和热激蛋白70(Hsp70)在热胁迫下均呈上调表达^[86]。不结球白菜的热激蛋白基因能在热胁迫下被显著诱导^[87]。

此外,有研究者从番茄叶片中分离到叶绿体 ω -3脂肪酸去饱和酶基因(*LeFAD7*),该基因表达受低温、水分、盐胁迫

迫诱导,但受高温胁迫抑制;抑制该基因表达可提高番茄植株的耐热性^[88]。当植物叶绿体和细胞质的胆碱氧化酶基因 *codA* 在番茄体内过表达时,甜菜碱含量升高的同时,转基因

番茄的耐热性也提高^[89]。菠菜 *BADH* 基因在烟草中异位表达时,转基因烟草中的甜菜碱含量升高,且其耐热性也增强^[90](表 1)。

表 1 蔬菜作物耐热性相关基因

Table 1 Genes related to heat resistance of vegetable crops

蔬菜作物 Crop	基因 Gene	功能 Function	文献 Literature
番茄 Tomato	<i>HSP22</i>	热激蛋白	[81]
番茄 Tomato	<i>LeHsp110 ClpB</i>	热激蛋白	[82]
番茄 Tomato	<i>LeFAD7</i>	脂肪酸去饱和酶	[88]
番茄 Tomato	<i>codA</i>	胆碱氧化酶	[89]
辣椒 Pepper	<i>CaHSP24</i>	热激蛋白	[83]
辣椒 Pepper	<i>CaHSP26</i>	热激蛋白	[84]
莴苣 Lettuce	<i>LsHsp70 - 2711</i>	热激蛋白	[85]
蚕豆 Broad beans	<i>sHSP, HSP70</i>	热激蛋白	[86]
白菜 Chinese cabbage	<i>HSP</i>	热激蛋白	[87]
甜菜 Sugar beet	<i>BADH</i>	参与甜菜碱合成	[90]

5 存在问题与展望

目前,耐热品种的选育已成为提高蔬菜作物产量的重要途径之一,但国内外大多仍采用传统的育种方法进行耐热品种的选育,费时费力,且很难实现品质、产量与耐热的高度聚合。在蔬菜耐热性的分子研究方面,虽然有些作物已经初步检测到与耐热性相关的 QTL 位点,但尚未分离出优质的耐热基因,且蔬菜作物在耐热分子机理方面的研究仍为空白。

在今后蔬菜作物耐热性遗传研究方面,应着力开展以下研究:①蔬菜作物耐热资源的筛选。在收集资源的基础上,采用苗期电导率方法进行耐热资源的初步筛选,结合其他耐热指标,获得优良的耐热资源;②构建优良的遗传群体,对控制蔬菜作物耐热性的基因进行遗传分析;③在遗传分析的基础上,获得与耐热性紧密连锁的分子标记,为耐热性分子辅助育种提供参考;④挖掘蔬菜作物耐热的相关基因,探索耐热性的分子机制,最终为提高蔬菜作物的耐热性奠定基础。

参考文献

[1] CHALLINOR A J, WATSON J, LOBELL D B, et al. A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation [J]. *Nat Clim Chang*, 2014, 4 (4): 287 - 291.

[2] RAY D K, GERBER J S, MACDONALD G K, et al. Climate variation explains a third of global crop yield variability [J]. *Nat Commun*, 2015, 6: 5989.

[3] WAHID A, GELANI S, ASHRAF M, et al. Heat tolerance in plants: An overview [J]. *Environ Exp Bot*, 2007, 61 (3): 199 - 223.

[4] 孟令波, 秦智伟, 李淑敏, 等. 高温胁迫对黄瓜产量及品质的影响 [J]. *中国蔬菜*, 2004 (5): 4 - 6.

[5] 孟焕文, 张彦峰, 程智慧, 等. 黄瓜幼苗对热胁迫的生理反应及耐热鉴定指标筛选 [J]. *西北农业学报*, 2000, 9 (1): 96 - 99.

[6] 何晓明, 林毓娥, 陈清华, 等. 高温对黄瓜幼苗生长、脯氨酸含量及 SOD 酶活性的影响 [J]. *上海交通大学学报 (农业科学版)*, 2002, 20 (1): 30 - 33.

[7] 廖晓珉, 曹晓生. 黄瓜花药和花粉高温伤害与多胺和脯氨酸含量的关系 [J]. *园艺学报*, 2002, 29 (3): 233 - 237.

[8] 廖晓珉, 李式军. 黄瓜雄花与雌花发育过程中高温敏感期的初步研究 [J]. *园艺学报*, 2001, 24 (1): 120 - 122.

[9] 朱长志, 张志仙, 檀国印, 等. 蔬菜作物高温胁迫研究进展 [J]. *江西农业学报*, 2017, 29 (2): 53 - 57.

[10] ALLAKHVERDIEV S I, KRESLAVSKI V D, KLIMOV V V, et al. Heat stress: An overview of molecular responses in photosynthesis [J]. *Photosynthesis research*, 2008, 98 (1): 541 - 550.

[11] 李建建, 郁继华, 常雅君, 等. 高温胁迫对黄瓜幼苗叶片质膜透性及保护酶活性的影响 [J]. *长江蔬菜*, 2007 (9): 59 - 61.

[12] 梁雪, 颜坤, 梁燕, 等. 高温对耐热大葱品种 PSII 和抗氧化酶活性的影响 [J]. *园艺学报*, 2012, 39 (1): 175 - 181.

[13] 马德华, 庞金龙, 霍振荣, 等. 黄瓜对不同温度逆境的抗性研究 [J]. *中国农业科学*, 1999, 32 (5): 28 - 35.

[14] 范爱丽, 黄如葵, 张鲁刚, 等. 十字花科蔬菜耐热研究进展 [J]. *热带作物学报*, 2012, 33 (1): 194 - 198.

[15] 陈火英, 汪隆植, 张建华. 萝卜耐热性鉴定技术 [J]. *上海蔬菜*, 1992 (3): 15 - 16.

[16] KUO C G, SHEN B J, CHEN H M, et al. Associations between heat tolerance, water consumption, and morphological characters in Chinese cabbage [J]. *Euphytica*, 1988, 39 (1): 65 - 73.

[17] MILLER G, MITTLER R. Could heat shock transcription factors function as hydrogen peroxide sensors in plants? [J]. *Ann Bot*, 2006, 98 (2): 279 - 288.

[18] KREGEL K C. Heat shock proteins: Modifying factors in physiological stress responses and acquired thermotolerance [J]. *J Appl Physiol*, 2002, 92 (5): 2177 - 2186.

[19] DUCK N B, FOLK W R. Hsp70 heat shock protein cognate is expressed and stored in developing tomato pollen [J]. *Plant molecular biology*, 1994, 26 (4): 1031 - 1039.

[20] LIDON F C, TEIXEIRA M G. Oxy radicals production and control in the chloroplast of Mn- treated rice [J]. *Plant science*, 2000, 152 (1): 7 - 15.

[21] 鞠冠华, 崔丽洁, 张书, 等. 植物耐热性的分子机制研究进展 [J]. *长江蔬菜*, 2012 (24): 5 - 11.

[22] LAVANIA D, SIDDIQUI M H, AL-WHAIBI M H, et al. Genetic approaches for breeding heat stress tolerance in faba bean (*Vicia faba* L.) [J]. *Acta physiologicae plantarum*, 2015, 37 (1): 1 - 9.

[23] 马宁, 杨建平, 李凯, 等. 高温胁迫对裸仁南瓜幼苗抗热性生化指标的影响 [J]. *山东农业科学*, 2008 (9): 19 - 21.

[24] 陈火英, 张建华, 汪隆植. 萝卜幼苗耐热性与过氧化物酶和超氧化物歧化酶关系的研究 [J]. *上海交通大学学报 (农业科学版)*, 1990 (4): 265 - 269.

[25] 郝晓杰. 砒对高温胁迫下西瓜幼苗生理特性的影响 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2012.

[26] 张力. 西瓜耐热性指标鉴定及材料筛选研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2014.

[27] 罗少波, 周微波, 罗剑宁, 等. 黄瓜品种耐热性强度鉴定方法比较 [J]. *广东农业科学*, 1997 (6): 23 - 24.

[28] 杨少军, 张永平, 陈幼源. 高温胁迫对不同甜瓜品种的种子萌发及幼苗生长和抗氧化酶活性的影响 [J]. *种子*, 2012, 31 (7): 86 - 88.

[29] 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.

[30] ZHAO X H, NISHIMURA Y, FUKUMOTO Y, et al. Effect of high temperature on active oxygen species, senescence and photosynthetic properties in cucumber leaves [J]. *Environmental & experimental botany*, 2011, 70

- (2/3):212-216.
- [31] BARON K N, SCHROEDER D F, STASOLLA C. Transcriptional response of abscisic acid (ABA) metabolism and transport to cold and heat stress applied at the reproductive stage of development in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant science*, 2012, 188/189: 48-59.
- [32] ABASS M, RAJASHEKAR C B. Abscisic acid accumulation in leaves and cultured cells during heat acclimation in grapes [J]. *Hortscience*, 1993, 28(1): 50-52.
- [33] ODA M. Changes in Thermotolerance of photosynthetic apparatus in cucumber leaves in response to water stress and exogenous ABA treatments [J]. *Engel gakkai zasshi*, 2008, 65(3): 587-594.
- [34] 孙艳, 王鹏. 水杨酸对黄瓜幼苗抗高温胁迫能力的影响 [J]. *西北植物学报*, 2003, 23(11): 2011-2013.
- [35] DAT J F, LOPEZ-DELGADO H, FOYER C H, et al. Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings [J]. *Plant physiology*, 1998, 116(4): 1351-1357.
- [36] UDOMPRASET N, LI P H, DAVIS D W, et al. Root cytokinin level in relation to heat tolerance of *Phaseolus acutifolius* and *Phaseolus vulgaris* [J]. *Crop science*, 1995, 35(2): 486-490.
- [37] SAUTER K J, DAVIS D W, LI P H, et al. Leaf ethylene evolution level following high-temperature stress in common bean [J]. *Hortscience*, 1990, 25(10): 1282-1284.
- [38] 初斌, 庄志群, 王秀峰, 等. 不同耐热性萝卜幼苗对高温胁迫的生理响应 [J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2014(3): 334-339.
- [39] 杨秋珍, 李军, 王金霞, 等. 高温胁迫下甜瓜生理生态特性研究 [J]. *中国生态农业学报*, 2003, 11(1): 20-22.
- [40] HUANG B, LIU X, RY J D. Shoot physiological responses of two bent grass cultivars to high temperature and poor soil aeration [J]. *Crop science*, 1998, 8: 1219-1224.
- [41] WELKER O A, FURUYA S. Surface structure of leaves in heat tolerant plants [J]. *Journal of agronomy & crop science*, 2010, 173(3/4): 279-288.
- [42] 苗琛, 利容干, 王建波. 甘蓝热胁迫叶片细胞的超微结构研究 [J]. *植物生态学报*, 英文版, 1994(9): 730-732.
- [43] 向珣, 宋洪元, 李成琼. 热胁迫下甘蓝细胞膜叶绿体线粒体超微结构研究 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2001, 23(6): 542-543.
- [44] 韩笑冰, 利容干. 热胁迫下萝卜不同耐热性品种细胞组织结构比较 [J]. *武汉植物学研究*, 1997, 15(2): 173-178.
- [45] 吴国胜, 王永健. 大白菜热害发生规律及耐热性筛选方法的研究 [J]. *华北农学报*, 1995, 10(1): 111-115.
- [46] 饶贵珍, 肖波, 吴广宇. 不同品种观赏南瓜的耐热性鉴定比较 [J]. *现代农学报*, 2007(1): 9-10.
- [47] 韩笑冰, 利容干. 热胁迫下萝卜不同耐热性品种细胞组织结构比较 [J]. *植物科学学报*, 1997, 15(2): 173-178.
- [48] 谢大森, 彭庆务, 范吉昌, 等. 节瓜品种耐热性鉴定指标的研究 [J]. *广东农业科学*, 2005(2): 32-34.
- [49] 林锦英, 乔燕春, 谢伟平, 等. 节瓜耐热性指标的筛选与资源耐热性评价 [J]. *热带作物学报*, 2017, 38(1): 64-69.
- [50] 潘光辉, 王文强, 尹贤贵, 等. 电导法鉴定番茄耐热性与田间结果的比较 [J]. *西南园艺*, 2001, 29(2): 26-27.
- [51] 安风霞, 李景富, 王傲雪, 等. 番茄耐热性遗传分析 [J]. *中国蔬菜*, 2007(9): 15-17.
- [52] 吴国胜, 王永健, 姜亦巍, 等. 大白菜耐热性遗传效应研究 [J]. *园艺学报*, 1997, 24(2): 141-144.
- [53] 易金鑫, 侯喜林. 茄子耐热性遗传表现 [J]. *园艺学报*, 2002, 29(6): 529-532.
- [54] 康俊根, 翟依仁. 甘蓝耐热性遗传效应分析 [J]. *华北农学报*, 2003, 18(3): 93-95.
- [55] 张鹏, 秦智伟. 黄瓜耐热遗传分析 [J]. *东北农业大学学报*, 2007, 38(4): 486-490.
- [56] 郑晓鹰, 王永建, 宋顺华, 等. 大白菜耐热性分子标记的研究 [J]. *中国农业科学*, 2002, 35(3): 309-313.
- [57] 许向阳, 王冬梅, 康立功, 等. 番茄耐热性相关的 SSR 和 RAPD 标记筛选 [J]. *园艺学报*, 2008, 35(1): 47-52.
- [58] 于拴仓, 王永健, 郑晓鹰. 大白菜耐热性 QTL 定位与分析 [J]. *园艺学报*, 2003, 30(4): 417-420.
- [59] 杨迪菲. 黄瓜耐热性 QTL 定位的研究 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2006.
- [60] 陈飞雪, 张桂华, 钱文成, 等. 与黄瓜耐高温 QTL 连锁的分子标记分析 [J]. *南开大学学报(自然科学版)*, 2008, 41(4): 49-54.
- [61] 庄影. 黄瓜耐热性遗传及 QTL 初步定位 [D]. 扬州: 扬州大学, 2014.
- [62] WUNDERLICH M, WERR W, SCHOFFL F. Generation of dominant - negative effects on the heat shock response in *Arabidopsis thaliana* by transgenic expression of a chimaeric HSF1 protein fusion construct [J]. *Plant J*, 2003, 35(4): 442-451.
- [63] SANMIYA K, SUZUKI K, EGAWA Y, et al. Mitochondrial small heat - shock protein enhances thermotolerance in tobacco plants [J]. *FEBS Letters*, 2004, 557(1): 265-268.
- [64] CHARNG Y Y, LIU H C, LIU N Y, et al. A heat-inducible transcription factor, HsfA2, is required for extension of acquired thermotolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2007, 143(1): 251-262.
- [65] NISHIZAWA A, YABUTA Y, YOSHIDA E, et al. *Arabidopsis* heat shock transcription factor A2 as a key regulator in response to several types of environmental stress [J]. *Plant J*, 2006, 48(4): 535-547.
- [66] MCCLUNG C R, DAVIS S J. Ambient thermometers in plants: From physiological outputs towards mechanisms of thermal sensing [J]. *Curr Biol*, 2010, 20(24): 1086-1092.
- [67] BITA C E, GERATS T. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: Scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops [J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 273.
- [68] MITTLER R, FINKA A, GOLOUBINOFF P. How do plants feel the heat? [J]. *Trends Biochem Sci*, 2012, 37(3): 118-125.
- [69] LOHMANN C, EGGERS-SCHUMACHER G, WUNDERLICH M, et al. Two different heat shock transcription factors regulate immediate early expression of stress genes in *Arabidopsis* [J]. *Molecular genetics and genomics*, 2004, 271(1): 11-21.
- [70] BUSCH W, WUNDERLICH M, SCHÖFFL F. Identification of novel heat shock factor-dependent genes and biochemical pathways in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The plant journal*, 2005, 41(1): 1-14.
- [71] 刘箭, 庄野真理子. 番茄线粒体和内质网小分子热激蛋白基因的分子克隆 [J]. *植物学报*, 2001, 43(2): 138-145.
- [72] HELM K W, SCHMEITS J, VIERLING E. An endomembrane-localized small heat-shock protein from *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant physiology*, 1995, 107(1): 287-288.
- [73] 郭鹏. 甜椒细胞质小分子量热激蛋白基因的表达及其在温度逆境下的功能分析 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.
- [74] HECKATHORN S A, RYAN S L, BAYLIS J A, et al. *In vivo* evidence from an *Agrostis stolonifera* selection genotype that chloroplast small heat - shock proteins can protect photosystem II during heat stress [J]. *Functional plant biology*, 2002, 29(8): 933-944.
- [75] SCHUSTER G, EVEN D, KLOPPSTECH K, et al. Evidence for protection by heat-shock proteins against photoinhibition during heat-shock [J]. *The EMBO Journal*, 1988, 7(1): 1-6.
- [76] PRECZEWSKI P, HECKATHORN S A, DOWNS C A, et al. Photosynthetic thermotolerance is positively and quantitatively correlated with production of specific heat-shock proteins among nine genotypes of *Lycopersicon* (tomato) [J]. *Photosynthetica*, 2000, 38(1): 127-134.
- [77] ZHANG W, ZHOU R G, GAO Y J, et al. Molecular and genetic evidence for the key role of AtCaM3 in heat-shock signal transduction in *Arabidopsis* [J]. *Plant physiology*, 2009, 149(4): 1773-1784.
- [78] LIU J P, ZHANG C C, WEI C C, et al. The RING finger ubiquitin E3 ligase OsHTAS enhances heat tolerance by promoting H₂O₂-induced stomatal closure in rice [J]. *Plant physiology*, 2016, 170(1): 429-443.
- [79] WANG D, QIN B X, LI X, et al. Nucleolar DEAD-Box RNA helicase TOGR1 regulates thermotolerant growth as a pre-rRNA chaperone in rice [J]. *PLoS Genetics*, 2016, 12(2): 1-23.
- [80] SANMIYA K, SUZUKI K, EGAWA Y, et al. Mitochondrial small heat-shock protein enhances thermotolerance in tobacco plants [J]. *FEBS Lett*, 2004, 557(3): 265-268.
- [81] BANZET N, RICHAUD C, DEVEAUX Y, et al. Accumulation of small heat shock proteins, including mitochondrial HSP22, induced by oxidative stress and adaptive response in tomato cells [J]. *Plant journal for cell & molecular biology*, 1998, 13(4): 519-527.
- [82] 杨金莹, 孙颖, 孙爱清, 等. 番茄 *LeHsp110/ClpB* 基因的分子克隆及其对植物耐热性的影响 [J]. *生物工程学报*, 2006, 22(1): 52-57.
- [83] ZHU W, LU M H, GONG Z H, et al. Cloning and expression of a small heat shock protein gene CaHSP24 from pepper under abiotic stress [J]. *African journal of biotechnology*, 2011, 10(25): 4968-4976.
- [84] 贺立龙, 高娜娜, 单忠英, 等. 甜椒叶绿体小分子量热激蛋白 CaHSP26 增强拟南芥响应高温胁迫 [J]. *北方园艺*, 2011(6): 140-143.

总糖、还原糖、总氮、烟叶钾、总氯的含量均明显升高。其中 T_2 处理烟碱下降至 3.33% ,总糖、还原糖的含量分别提高至

表 5 不同处理对烟叶主要化学指标影响

Table 5 Effects of treatment on main chemical indexes of tobacco leaves

处理编号 Treatment code	烟碱 Nicotine %	总糖 Total sugar %	还原糖 Reducing sugar %	总氮 Total nitrogen %	总钾 Total potassium %	总氯 Total chlorine %	两糖比 Two sugar ratio	糖碱比 Sugar- alkali ratio	钾氯比 Potassium- chloride ratio
CK	3.67	23.75	22.88	2.60	2.06	0.41	0.96	6.23	5.09
T_1	3.96	26.88	24.79	2.50	2.41	0.36	0.92	6.26	6.79
T_2	3.33	26.83	25.40	2.32	2.16	0.24	0.95	7.64	9.19
T_3	4.15	22.26	21.56	2.17	1.99	0.20	0.97	5.20	9.95

2.3 不同生石灰施用量处理对烟叶评吸质量的影响 从表 6 可以看出, T_1 、 T_2 、 T_3 处理较 CK 处理烟叶评吸质量略有提升,综合得分以 T_2 (施用生石灰 1 500 kg/hm²)处理最高,为

76.63 分,其次为 T_1 、 T_2 处理。从感官质量得分来看,施用生石灰 1 500 kg/hm² 能够有效提高彭水地区烤烟的评吸质量。

表 6 不同处理对烟叶评吸质量的影响

Table 6 Effects of different treatments on the smoking quality of tobacco leaves

处理编号 Treatment code	劲头 Vigour	浓度 Conce- ntration	香气质 Aroma quality	香气量 Aroma amount	余味 Aftertaste	杂气 Offensive odor	刺激性 Irritation	燃烧性 Flammability	灰分 Ash content	得分 Score
CK	适中+	中等+	10.75	15.88	18.88	11.75	8.50	3.00	3.00	71.75
T_1	适中	中等	11.50	16.13	20.00	12.88	9.13	3.00	3.00	75.63
T_2	适中	中等+	11.50	16.50	20.00	13.50	9.13	3.00	3.00	76.63
T_3	适中	中等+	11.38	16.38	19.38	12.75	8.88	3.00	3.00	74.75

3 结论

试验结果显示,施用生石灰能够显著增强彭水地区烟草的长势,不同处理间表现为生石灰施用量 1 500 kg/hm² 长势最好,生石灰施用量 1 875 kg/hm² 次之,生石灰施用量 1 125 kg/hm² 最差;在彭水地区施用生石灰能够降低烟烤后叶中烟碱的含量,增加总糖、还原糖总氮、烟叶钾、总氯的含量;从感官评吸综合得分来看,施用生石灰 1 500 kg/hm² 的烟叶评吸质量较佳。综上所述,在彭水地区适当施用生石灰能够有效提高烟叶质量,生产出优质烟叶。

参考文献

[1] 中国农业科学院烟草研究所. 中国烟草栽培学[M]. 上海:上海科学技术出版社, 2005.

[2] 张东, 扈强, 刘新民, 等. 渝东南土壤 pH 值与烟叶主要元素相关性分析[J]. 广东农业科学, 2014, 41(16):18-22.

[3] 陈厚才. 施用石灰改良酸性土壤提高烤烟产质[J]. 烟草科技, 1996(6):36-37.

[4] 丁玉梅, 李宏光, 何金祥, 等. 有机肥与复合肥配施对烟株根际土壤 pH 值的影响[J]. 西南农业学报, 2011, 24(2): 635-639.

[5] 丁希武. 生石灰在农业生产中的应用[J]. 黑龙江农业科学, 2006(6):77-79.

[6] 刘琼峰, 蒋平, 李志明, 等. 湖南省水稻主产区酸性土壤施用石灰的改良效果[J]. 湖南农业科学, 2014(13): 29-32.

[7] 邢世和, 熊德中, 周碧青, 等. 不同土壤改良剂对土壤生化性质与烤烟产量的影响[J]. 土壤通报, 2005, 36(1):72-75.

[8] 曾廷廷, 蔡泽江, 王小利, 等. 酸性土壤施用石灰提高作物产量的整合分析[J]. 中国农业科学, 2017, 50(13):2519-2527.

[9] 万川, 蒋珍芬, 赵秀兰, 等. 深耕和施用土壤改良剂对烟草青枯病发生的影响[J]. 烟草科技, 2015(2):11-26.

[10] 王丽丽, 石俊雄, 袁赛飞, 等. 微生物有机肥结合土壤改良剂防治烟草青枯病[J]. 土壤学报, 2013, 50(1):150-156.

[11] 唐明, 向金友, 袁茵, 等. 酸性土壤施石灰对土壤理化性质、微生物数量及烟叶产质量的影响[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(12):91-93.

[12] 张宗锦, 庞良玉, 官宇, 等. 攀枝花烟区生石灰施用量与土壤养分及烤烟质量的关系[J]. 农学学报, 2015, 5(7):61-64.

[13] 郭豪, 宋鹏飞, 黄嵩, 等. 土壤改良剂对酸性土壤改良效应和烤烟产量、质量的影响[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(6):95-98.

[14] 王定斌, 石健, 杨如松, 等. 不同土壤改良剂对烤烟产质量的影响[J]. 现代农业科技, 2013(22):202-203.

[15] 雷波, 赵会纳, 陈懿, 等. 不同土壤改良剂对烤烟生长及产质量的影响[J]. 贵州农业科学, 2011, 39(4):110-113.

(上接第 26 页)

[85] 李雅博, 李婷, 韩莹琰, 等. 叶用莴苣热激蛋白基因 *LsHsp70*-2711 的克隆及高温胁迫下的功能分析[J]. 中国农业科学, 2017, 50(8):1486-1494.

[86] AHSAN N, DONNART T, NOURI M Z, et al. Tissue-specific defense and thermo-adaptive mechanisms of soybean seedlings under heat stress revealed by proteomic approach[J]. Journal of proteome research, 2010, 9(8):4189-4204.

[87] 陈以博, 侯喜林, 陈晓峰. 不结球白菜幼苗耐热性机制初步研究[J].

南京农业大学学报, 2010, 33(1):27-31.

[88] 刘训言. 番茄叶绿体 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因 (*LeFAD7*) 的克隆及其在温度逆境下的功能分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2006.

[89] 李枝梅, 窦海鸥, 卫丹丹, 等. 转 *codA* 基因提高番茄植株的耐热性[J]. 作物学报, 2013, 39(11):2046-2054.

[90] YANG X H, LIANG Z, LU C M. Genetic engineering of the biosynthesis of glycinebetaine enhances photosynthesis against high temperature stress in transgenic tobacco plants [J]. Plant physiology, 2005, 138(2):2299-2309.