

白菜耐热性研究进展

李亭亭¹, 徐文玲², 张友民¹, 王翠花²

(1. 吉林农业大学 园艺学院, 吉林 长春 130118; 2. 山东省农业科学院 蔬菜研究所, 山东 济南 250100)

摘要:从生态学、形态学、品种选育、评价及栽培技术、遗传学、分子生物学和耐热性鉴定等方面对白菜的耐热性研究进行归纳总结。

关键词:大白菜; 耐热性; 研究进展

中图分类号:S 634.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2011)01-0208-04

白菜原产中国,喜冷凉气候,是我国栽培面积最大的蔬菜作物之一,在我国蔬菜生产中占有举足轻重的地位。白菜在夏季高温下生长势弱,病害严重,极大地影响了产量。近几十年来,国内外的科研人员从不同方面对白菜的耐热性进行了研究。

1 白菜耐热性生态学和形态学研究

植物的结构决定着功能,而结构又受环境的影响。研究人员从白菜与外界环境的关系对其耐热性进行了研究,又从叶片的显微结构再深入至超微结构进行了多方面的研究。

陈广等^[1]研究认为大白菜因品种类型及地理分布不同而表现出耐热性的差异,这种差异是由于它们长期处于不同生态环境而形成的;大白菜的耐热性除温度外还与空气湿度及光照强度有关;大白菜的叶片上茸毛的有无与耐热性无关。

张玉明^[2]认为不结球白菜气孔密度与热害指数的相关性不显著。苗琛等^[3]却认为耐热品种比感热品种气孔频度高,气孔体积小且气孔开张度小;耐热品种部分气孔呈关闭状态,而感热品种气孔通常呈开放状态;耐热品种叶脉中的维管束较为发达,木质部的导管明显粗且数目多;叶片中的栅栏组织和海绵组织排列较为紧密。感热品种则相反且在接近下表皮的部分海绵组织细胞呈质壁分离现象。苗琛^[4]还通过透射电镜法研究了不结球白菜的耐热品种和感热品种在自然高温胁迫下(38~39℃)叶片细胞超微结构的差异,认为耐热品种叶肉细胞结构受高温胁迫后变化较小,细胞结构基本保

持完好;感热品种受热伤害程度较为严重,细胞中的膜结构受到不同程度的损伤。

2 白菜耐热性品种选育、评价及栽培技术方面的研究

2.1 品种选育

20世纪80年代以来,我国的白菜育种工作者选育的耐热品种有:“伏宝”、“夏丰”、“热抗白45天”、“热优2号”、“青研1号”、“中白50”、“亚蔬一号”、“伏强”、“早生1号”、“早生2号”、“夏绿55”、“郑早60”、“早杂5号”、“暑优1号”、“夏翠”、“矮抗6号”、“夏白50”^[5-19]等。黄剑华等^[20]建立了不结球白菜耐热变异体诱导及筛选技术程序,王亦菲等^[21]通过此技术获得了耐热性提高的变异体材料。宋敏霞等^[22]通过对较耐热的大白菜早熟品种在自然高温下的结球性、抗病性等的观察分析,研究了大白菜早熟品种的生长特性和耐热表现。

2.2 品种耐热性评价

研究人员对各种耐热品种进行耐热性评价,或从耐热性、抗病性和产量等方面进行综合评价,从而为以后的白菜育种工作更好的服务。

曾小玲等^[23]综合评价了大白菜的耐热性强弱,认为“夏季-1”、“夏福2号”和“夏优-1”为耐热类型。张淑霞等^[24]对12份耐热大白菜品种进行的品种比较试验,认为“早熟8号”、“耐热5号”和“早熟9号”生育期短,净菜产量高,抗病耐热,适合当地夏季种植。

陈宝芳等^[25]对5个夏大白菜品种进行耐热性比较,认为“夏翠”品种耐热性、叶球商品产量、商品性均好于其它供试品种,“青研1号”次之。赵大芹等^[26]以16个大白菜品种(组合)为试材,比较其耐热性及主要性状,得出“952 X 661”、“贵蔬夏秋王”和“955 X 665”耐热性较强,叶球商品产量较高,商品性好,是参试品种中较好的耐热品种。

刘维信等^[27]在自然高温下栽培了22个不同类型的“佛山乌叶”、“矮抗3号”和“矮杂1号”

第一作者简介:李亭亭(1982-),女,在读硕士,研究方向为植物学。

通讯作者:张友民(1963-),男,博士,教授,硕士生导师,研究方向为植物学与湿地植物生态学。E-mail: zhangymf@yahoo.com.cn

基金项目:农业部863计划资助项目(201-00169)。

收稿日期:2010-10-20

是3个较好的材料,具备产量高,抗病且综合性状优良的特点。

2.3 栽培方式

刘维信等^[28]对不结球白菜进行了抗高温栽培试验,结果表明,高温栽培期移栽处理使根系伤害加重。在相对较低温度下,移栽与直播处理间耐热性差异减小;耐热品种对移栽处理的反应相对不敏感。这与 Yoshizawa^[29]在结球白菜抗高温栽培试验中得到的结果较一致。

高丽红^[30]认为在晴热型夏季,浮面覆盖黑网提高大白菜出苗率的效果非常明显,且黑网覆盖的增产效果也较好。在冷夏型夏季,灰网覆盖的增产效果较好。朱玉英等^[31]也认为夏季高温环境中,覆盖遮阳网对提高大白菜的出苗率,培育壮苗具有重要作用,并能促进幼苗根系的生长,利于结球,获得高产。

Guttormsen I G 等^[32,33]认为,白菜生长期的日平均温度在18℃以上可防止白菜热敏品种过早抽薹。移栽之后覆盖塑料薄膜能降低白菜过早抽薹的风险。对白菜的12℃冷处理延长1~3周会促进白菜热敏品种的抽薹。

3 白菜耐热性遗传效应的研究

Opena 等^[34]认为,大白菜耐热性遗传是由1个隐性单基因控制的质量性状。之后吴国胜等^[35]研究认为大白菜耐热性的遗传是由多对基因控制的,呈数量遗传的特点。耐热性符合加性—显性—上位性模型,以加性遗传效应为主,兼有上位性效应,显性效应不显著。于栓仓等^[36]证实了吴国胜的研究结果。

4 白菜耐热性生理生化方面的研究

目前为止,对高温胁迫下各种保护酶活性的研究比较多^[37-40]。高温胁迫下内源激素和多胺含量的变化研究的较少。四倍体白菜与二倍体白菜生理生化指标的差异研究人员也进行了探讨。

叶陈亮等^[41-42]研究认为大白菜耐热品种比不耐热品种的叶细胞具有更高的含水量和束缚水,较大的气孔密度和蒸腾速率,较低的蛋白质降解速率和较高的酶性和非酶性活性氧清除能力。

叶凡等^[37]认为高温胁迫下不结球白菜耐热品种的SOD和CAT活性的变化始终保持在一个较稳定的范围,这与吴国胜在大白菜上得到的结果基本一致^[39]。但叶凡等研究的POD活性的变化与吴国胜在大白菜上得到的结果不一致^[37,39]。陈以博等^[37,40]认为热激处理后,不结球白菜耐热品种叶片中SOD、POD和CAT活性的增幅大于不耐热品种;不耐热品种叶片中丙二醛(MDA)含量的增幅大于耐热品种,这与吴国胜、叶凡和苏小俊等的研究结果基本一致。

高丽红^[30]认为白菜在高温胁迫下,耐热性强的品种

不论是多胺总量,还是腐胺、精胺、亚精胺含量均高于热敏品种。

沈火林等^[43]认为,在32℃/22℃高温胁迫下,不结球白菜ABA、GA₃、IAA的绝对含量均与品系的耐高温胁迫有显著或极显著的相关性,说明32℃/22℃高温胁迫更有利于从内源激素水平上体现出不同品系的耐热性差异;36℃/28℃处理条件下,Z+ZR的相对含量与不结球白菜的耐热能力存在显著的负相关。邓云等^[45]认为在高温胁迫中,四倍体耐热白菜的MDA含量与二倍体耐热白菜的变化趋势基本一致,只是在胁迫最后1d明显低于二倍体;四倍体的SOD和硝酸还原酶含量均高于二倍体;四倍体游离脯氨酸含量略低于二倍体;高温胁迫后四倍体总叶绿素含量减少量低于二倍体^[44]。这与吉振勇等^[45]的研究结果一致。

5 白菜耐热性分子生物学方面的研究

20世纪90年代以来,白菜耐热性分子生物学方面的研究成果显著,对大白菜耐热性性状基因进行了定位;克隆得到了与不结球白菜叶片耐热性相关的热激蛋白基因;成功将外源耐热基因整合到了不结球白菜基因组中并得到了表达等。

郑晓鹰等^[46]研究了大白菜种苗中磷酸变位酶(PGM)同工酶表现形式与耐热性的关系,发现PGM-2位点带型的表现形式与耐热性相关,PGM-2位点可以作为大白菜的一个耐热标记位点。崔洪昌等^[47]在此研究的基础上对磷酸变位酶(PGM)同工酶进行了分离和纯化。

郑晓鹰等^[48]用同工酶及RAPD和AFLP分子标记技术鉴定了与大白菜耐热性相关的遗传标记,获得了9个与耐热性QTL紧密连锁的分子标记。于栓仓等应用352个标记位点的大白菜AFLP和RAPD图谱,采用复合区间作图法对控制大白菜耐热性的数量性状基因位点(QTL)进行定位。用苗期热害指数进行耐热性表型鉴定,共检测到5个耐热性QTL位点^[39]。这为大白菜耐热性分子标记辅助选择提供了理论基础。

郑佳秋等^[49]从不结球白菜‘暑绿’中克隆到一个受热激诱导的小分子量热激蛋白(sHSP)基因,命名为BcHSP。它可能与植物叶片的耐热性关系密切。陈以博等^[42]对不结球白菜幼苗进行热激处理,检测了叶片中BcHSP1和BcHSP2耐热基因的表达变化,认为相对于不耐热品种,耐热品种热激蛋白基因具有明显稳定的热激诱导表达特性。

黄苏梦^[50]将外源耐热基因HSF成功地整合到了不结球白菜基因组中,并得到了表达,获得了转耐热基因HSF的不结球白菜植株。

赵东旭等^[51]利用免疫组织化学技术初步研究了永

久型热休克蛋白 HSC70 在白菜花各组织中的分布与其功能的关系。Kyung A Y 等的研究认为,对大白菜进行热处理,热休克蛋白会大量的积累,且细胞壁修饰基因也会增加,进而细胞壁厚度增加。高温胁迫下激活相关的细胞壁修饰基因是大白菜一个重要的耐热获得反应^[53]。

6 白菜耐热鉴定方面的研究

Opena 等^[1, 34, 53-54]认为田间高温条件下大白菜能否正常结球是评价大白菜耐热性最直接也是最可靠的依据。

罗少波等^[56]认为,电导法和人工模拟气候鉴定法是鉴定大白菜品种耐热性的较可靠的方法,这与吴国胜的研究基本一致^[55]。罗少波等^[56]还认为叶绿素测定法不能鉴定大白菜品种的耐热性,这与陈广、杨丽薇等的研究结果一致^[1, 57],与陈文等的研究结果不同^[58]。杨丽薇等^[57]还通过热杀伤时间测定法和电导率测定法对早熟大白菜进行耐热性鉴定,认为这 2 种方法可以作为鉴定大白菜耐热性的较可靠地方法。

苏小俊等^[59]认为播期是田间鉴定大白菜耐热性的关键因素,大白菜出苗后 45~50 d 调查其结球率是比较合适的时期。育苗方式、覆盖遮阳网或防虫网与否对鉴定效果基本无影响。张玉明^[2]认为 40℃下发芽的胚根长度可以作为不结球白菜耐热鉴定的一个筛选指标,耐热品种的胚根较长或相对长度较大。

7 展望

国内外的研究人员从各个方面对白菜耐热性进行了研究,取得了很多可喜得研究成果。今后在生理生化方面应加强保护酶活性以外的其它生理生化指标的研究。在分子生物学方面可以运用除 RAPD 和 AFLP 之外的分子标记方法再进行标记,以丰富白菜耐热性的分子标记种类。生理生化研究和分子生物学研究相结合,从不同层面揭示白菜耐热性机理。

参考文献

- [1] 陈广,段建雄.部分大白菜品种耐热性鉴定[J].中国蔬菜,1993(1):33-35.
- [2] 张玉明.不结球白菜耐热性鉴定的研究[D].南京:南京农业大学,2000:21-42.
- [3] 苗琛,利容千,王建波.热胁迫下不结球白菜和甘蓝叶片组织结构的变化[J].武汉植物学研究,1994,12(3):207-214.
- [4] 苗琛,尚富德.热胁迫下不结球白菜耐热感热品种超微结构的差异[J].河南科学,1996,14(增刊):9-13.
- [5] 费广震.耐热夏大白菜新品种——“伏宝”和“夏丰”[J].蔬菜,1990(2):24.
- [6] 王飞马.极早熟大白菜新品种——热抗白 45 天[J].上海蔬菜,1996(2):16.
- [7] 李吉奎,栾兆水,王德森,等.耐热极早熟大白菜新品种青研 1 号[J].中国蔬菜,1999(1):35-36.
- [8] 苏学军,张焕家,杨街美.抗病、耐热、极早熟夏结球白菜新品种——夏翠[J].北京农业,1999(1):12.
- [9] 侯喜林,曹寿椿,管晓春,等.抗热白菜新品种‘矮抗 6 号’[J].园艺学报,2003,30(6):762.
- [10] 刘佳.两个优质耐热夏秋白菜新品种[J].农村百事通,2000(7):22.
- [11] 潘奇.耐热白菜新品种——伏强[J].中国农技推广,2001(4):31.
- [12] 林荔仙,张克平.耐热结球白菜‘早生 1 号’、“早生 2 号”选育研究初报[J].福建农业科技,1995(3):19.
- [13] 孙日飞,张淑江,李菲,等.耐热结球白菜新组合——中白 50[J].长江蔬菜,2000(4):24.
- [14] 蔡晓,何颖悦,刘廷志,等.耐热早白菜夏绿 55[J].上海蔬菜,2008(3):21-22.
- [15] 刘卫红,路翠玲,曾维银,等.耐热早熟白菜新品种郑早 60[J].长江蔬菜,2004(6):15.
- [16] 方淑桂,陈文辉,曾小玲,等.耐热早熟半结球白菜新品种早杂 5 号的选育[J].长江蔬菜,2007(10):49-50.
- [17] 刘惠吉,张蜀宁,王华,青梗,优质、抗热同源四倍体白菜杂交新品种暑优 1 号的选育[J].南京农业大学学报,2002,25(3):22-26.
- [18] 刘惠吉,王华,肖守华,等.四倍体白菜热优 2 号的选育[J].南京农业大学学报,1992,15(4):39-44.
- [19] 王立华,李化银,杨街美,等.早熟耐热结球白菜新组合夏白 50[J].山东农业科学,2001(2):34.
- [20] 黄剑华,陆瑞菊,孙月芳,等.不结球白菜耐热变异体的离体诱导及筛选[J].上海农业科技,1999(2):9-10.
- [21] 王亦菲,陆瑞菊,周润梅,等.以不结球白菜无菌苗茎尖诱导筛选耐热变异体[J].上海农业学报,2002,18(2):6-9.
- [22] 宋敏霞,韦顺恋,胡齐赞.大白菜早熟品种的生长特性和耐热表现[J].浙江农业科学,1997(5):239-242.
- [23] 曾小玲,方淑桂,陈文辉,等.不同大白菜品种苗期耐热性的综合评价[J].福建农业学报,2010,25(2):183-186.
- [24] 张淑霞,孙兆法,宋朝玉.早熟耐热大白菜品种比较试验[J].山东农业科学,2009(1):34-35.
- [25] 陈宝芳,郑建利,孙竹波,等.夏大白菜耐热性比较及主要性状相关性研究[J].山东农业科学,2000(3):20-21.
- [26] 赵大芹,陶蓬,潘建春.耐热大白菜品种(组合)初步评价[J].贵州农业科学,2004,32(6):41-42.
- [27] 刘维信,曹寿椿.夏季自然高温条件下不结球白菜品种评价及相关性状的研究[J].山东农业大学学报,1993,24(2):176-182.
- [28] 刘维信,曹寿椿.栽培方式对不结球白菜耐热性的影响[J].山东农业大学学报,1990,21(3):47-51.
- [29] Yoshizawa T, Ma C H, Roan Y C. Management of summer Chinese cabbage in Taiwan. In: Chinese Cabbage Proceeding of the First International Symposium[M]. AVRDC, 1981:55-60.
- [30] 高丽红.白菜、生菜高温伤害机理及其越夏栽培技术研究[D].南京:南京农业大学,1994:18-27.
- [31] 朱玉英,龚静,吴晓光,等.大棚耐热结球白菜新品种筛选及综合栽培技术初报[J].上海农业学报,2001,17(4):49-52.
- [32] Guttomsen G, Moe R. Effect of day and night temperature at different stages of growth on bolting in Chinese cabbage[J]. Scientia Horticulturae, 1985, 25(3):225-233.
- [33] Guttomsen G, Moe R. Effect of plant age and temperature on bolting in Chinese cabbage[J]. Scientia Horticulturae, 1985, 25(3):217-224.
- [34] Opena R T, Lo S H. Genetics of heat tolerance in heading Chinese cabbage[J]. HortScience, 1979, 14(1):33-34.

- [35] 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.
- [36] 于栓仓, 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.
- [37] 叶凡, 侯喜林, 袁建玉. 高温胁迫对不结球白菜幼苗抗氧化酶活性和膜脂过氧化作用的影响[J]. 江苏农业学报, 2007, 23(2): 154-156.
- [38] 苏小俊, 袁希汉, 徐海. 大白菜耐热性和过氧化物酶活性与热害指数的相关性[J]. 江苏农业学报, 2007, 23(5): 456-458.
- [39] 吴国胜, 曹婉虹, 王永健, 等. 细胞膜热稳定性及保护酶和大白菜耐热性的关系[J]. 园艺学报, 1995, 22(4): 353-358.
- [40] 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.
- [41] 叶陈亮, 柯玉琴, 陈伟. 大白菜耐热性的生理研究II. 叶片水分和蛋白质代谢与耐热性[J]. 福建农业大学学报, 1996, 25(4): 490-493.
- [42] 叶陈亮, 柯玉琴, 陈伟. 大白菜耐热性的生理研究III. 酶性和非酶性活性氧清除能力与耐热性[J]. 福建农业大学学报, 1997, 26(4): 498-501.
- [43] 沈火林, 刘燕燕, 余进安. 不结球白菜耐高温胁迫与内源激素含量的关系[J]. 江苏农业科学, 2006(6): 207-210.
- [44] 邓云, 张蜀宁, 孙敏红, 等. 高温胁迫对二、四倍体白菜生理生化指标的影响[J]. 江苏农业科学, 2009(3): 447-449.
- [45] 吉振勇, 张烨, 张正锋, 等. 高温胁迫对二、四倍体不结球白菜五个生理生化指标的影响[J]. 上海蔬菜, 2006(4): 29-31.
- [46] 郑晓鹰, 吴国胜, 王永健. 磷酸变位酶遗传表现与结球白菜耐热性的关系[J]. 园艺学报, 1998, 25(3): 252-257.
- [47] 崔洪昌, 李丽, 郑晓鹰. 与白菜耐热性相关的葡萄糖磷酸变位酶的分离和纯化[J]. 华北农学报, 1997, 13(4): 86-92.
- [48] 郑晓鹰, 王永健, 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.
- [49] 郑佳秋, 侯喜林, 陈晓峰. 不结球白菜热激蛋白基因克隆及表达[J]. 西北植物学报, 2008, 28(10): 1935-1940.
- [50] 黄苏梦. 热激转录因子基因转化不结球白菜的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2002: 38.
- [51] 赵东旭, 徐存栓, 杨新芳, 等. 永久型 70KD 热休克蛋白在白菜花发育过程中的免疫组织化学定位[J]. 西北植物学报, 1998, 18(3): 348-351.
- [52] Kyung A Y, Chan J L, Joon K H, et al. Identification of cell wall genes modified by a permissive high temperature in Chinese cabbage[J]. Plant Science, 2006, 171(1): 175-182.
- [53] Opena R T, Lo S H. Breeding for heat tolerance in heading Chinese cabbage[M]. Thiwan Shanhua, 1981: 489.
- [54] 张连宗. 结球白菜耐热性育种. 夏季蔬菜生产改进研究会专辑[C]. 台湾: 台湾省桃园区农业改良场, 1985: 35-53.
- [55] 吴国胜, 王永健, 曹婉虹, 等. 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.
- [56] 罗少波, 李智军, 周微波, 等. 大白菜品种耐热性的鉴定方法[J]. 中国蔬菜, 1996(2): 16-18.
- [57] 杨丽薇, 王景义, 梁惠芳, 等. 早熟大白菜耐热性鉴定技术[J]. 北方园艺, 1996(6): 5-6.
- [58] 陈文, 乔炳根, 陆世均, 等. 大白菜耐热性的简易测定方法[J]. 上海蔬菜, 1991(3): 30.
- [59] 苏小俊, 袁希汉, 徐海. 大白菜田间耐热性的鉴定方法[J]. 江苏农业学报, 2007, 23(1): 78-80.

Research Progress on Heat Resistance of Chinese Cabbage

LI Ting-ting¹, XU Wen-ling², ZHANG You-min¹, WANG Cui-hua²

(1. College of Horticulture, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118; 2. Institute of Vegetable Crops, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan, Shandong 250100)

Abstract: This paper sums up the researches on the heat resistance of Chinese cabbage from ecology, morphology, selection and evaluation of varieties, and cultivating techniques, heredity, physiology, molecular biology, heat resistance assessment.

Key words: Chinese cabbage; heat resistance; research