

叶晓青, 曾嘉楠, 邹勇, 周诚, 李俊业, 李淮源, 邓世媛, 陈建军, 王媛媛. 温度胁迫对烤烟生理机制的影响及相关调控研究进展 [J]. 广东农业科学, 2023, 50 (8): 105–117.

## 温度胁迫对烤烟生理机制的影响及相关调控研究进展

叶晓青<sup>1</sup>, 曾嘉楠<sup>2</sup>, 邹勇<sup>1</sup>, 周诚<sup>1</sup>, 李俊业<sup>1</sup>, 李淮源<sup>2</sup>, 邓世媛<sup>2</sup>, 陈建军<sup>2</sup>, 王媛媛<sup>2</sup>

(1. 深圳烟草工业有限责任公司, 广东 深圳 518109; 2. 华南农业大学农学院, 广东 广州 510642)

**摘要:** 温度影响烤烟生长发育, 随着当前极端高温和低温灾害的频发, 温度胁迫成为制约烤烟正常生长发育和生理功能的重要因素之一。低温胁迫和高温胁迫是目前烤烟苗期和成熟期中最常见的灾害, 对烤烟品质和产量造成严重影响。综述了温度胁迫对烤烟生长发育、光合功能、碳氮代谢、抗氧化系统等生理过程的影响, 介绍了植物蛋白和分子机制在温度胁迫方面的相关研究进展, 系统总结了目前针对田间温度胁迫的抗逆调控措施, 包括田间管理和喷施外源物质。目前针对温度胁迫管理的大多农艺干预措施尚不完善, 需要深入了解不同品种的遗传、生化和生理过程, 以鉴定和选择性状, 并增强其耐高温机制, 培育耐高温胁迫的烤烟品种。对今后研究进行展望, 包括挖掘地方种质资源, 培育耐热品种, 利用多组学或交叉组学等手段深度挖掘烤烟温度胁迫响应机制, 开展对烤烟温度胁迫的预测研究, 有针对性制定抗逆栽培管理措施等, 以期对烤烟防御气候灾害和农业减灾增效提供科学支持。

**关键词:** 烤烟; 高温胁迫; 低温胁迫; 碳氮代谢; 抗氧化系统; 外源物质

**中图分类号:** S572

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1004–874X (2023) 08–0105–13

## Research Progress on the Physiological Mechanism and Related Regulation of Temperature Stress on Flue-cured Tobacco

YE Xiaqing<sup>1</sup>, ZENG Jianan<sup>2</sup>, ZOU Yong<sup>1</sup>, ZHOU Cheng<sup>1</sup>, LI Junye<sup>1</sup>,

LI Huaiyuan<sup>2</sup>, DENG Shiyuan<sup>2</sup>, CHEN Jianjun<sup>2</sup>, WANG Yuanyuan<sup>2</sup>

(1. Shenzhen Tobacco Industrial Co., Ltd., Shenzhen 518109, China;

2. College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** Temperature affects the growth and development of tobacco. With the frequent occurrence of extreme high and low temperature disasters, temperature stress has become one of the important factors restricting the normal growth and physiological functions of flue-cured tobacco. Low temperature stress and high temperature stress are currently the most common disasters in the seedling and maturity stages of flue-cured tobacco, which have a serious impact on the quality and yield of flue-cured tobacco. This article reviews the effects of temperature stress on physiological mechanisms such as growth and development, photosynthetic function, carbon and nitrogen metabolism, and antioxidant system of flue-cured tobacco. It introduced the research progress of related plant proteins and molecular mechanisms in temperature stress, and systematically summarizes the current stress resistance control measures for field temperature stress, including field

收稿日期: 2023-06-06

基金项目: 深圳烟草工业有限责任公司科技项目 (2023440300340006); 深圳烟草工业有限责任公司科技项目 (2020440300340004); 湖南省烟草公司永州市公司科技项目 (2021431100240116)

作者简介: 叶晓青 (1968—), 男, 硕士, 工程师, 研究方向为烟叶生产管理和烟叶质量评价, E-mail: szyexiaoqing@163.com

通信作者: 王媛媛 (1993—), 女, 博士, 副教授, 研究方向为烟草栽培生理及品质调控, E-mail: wangyuanyuan@scau.edu.cn

management and spraying exogenous substances. At present, most agronomic interventions for temperature stress management may not be complete. It is necessary to understand the genetic, biochemical and physiological processes of different varieties in order to identify and select traits, enhance their high-temperature resistance mechanism, and cultivate high-temperature resistant flue-cured tobacco varieties. Looking forward to future research on temperature stress in flue-cured tobacco, including exploring local germplasm resources, cultivating heat-resistant varieties, utilizing methods such as multi omics or cross omics to deeply explore the response mechanism of temperature stress in flue-cured tobacco, developing predictive research on temperature stress in flue-cured tobacco, and developing targeted management measures for stress resistance cultivation, in order to provide scientific support for the prevention of climate disasters and the enhancement of agricultural disaster reduction efficiency for flue-cured tobacco.

**Key words:** flue-cured tobacco; high temperature; low temperature; carbon and nitrogen metabolism; antioxidant system; allogenic material

温室效应导致极端天气事件频繁发生, 严重制约作物生产。烟草 (*Nicotiana tabacum*) 是重要的经济作物和模式作物, 为一年生或有限多年生温度敏感型草本植物<sup>[1]</sup>, 极易受到环境因素影响。烟草生育前期若遭遇低温胁迫, 将导致烟株发育加速, 叶片未积累足够物质, 提前由营养生长转为生殖生长, 即“早花现象”。生育后期若遭受高温胁迫, 将缩短正常大田生育期以及诱发各类病害, 导致烟叶减产, 工业可用性降低, 严重制约优质烤烟生产。

在烤烟田间生产中, 温度胁迫作为环境胁迫的表现形式之一, 给国内各烟区带来不同程度影响<sup>[2]</sup>。在我国广东韶关、梅州烤烟种植区<sup>[3]</sup>, 每年2—3月北方冷空气南下, 常造成种植区气温急剧下降, 最低温度低于8℃, 使烟株生长前期气温偏低, 难以稳定在正常生长所需的13℃, 进而导致早花现象。数据显示, 1998年广东烟区低温导致2万hm<sup>2</sup>烤烟中50%出现早花。此外, 处于亚热带季风气候的广东烟区, 烤烟生长后期往往面临高温高湿天气, 不仅使大田生育期被迫缩短至100~105d, 造成上部烟叶非正常成熟, 还会诱发烟株染上青枯病等根茎类病害。我国广西靖西县烤烟种植区也发生因温度胁迫导致的病害爆发情况, 该地区5月中下旬常处于30℃以上的高温天气, 极端高温气候引起高温高湿型病害爆发, 如烟草黑胫病、青枯病, 进而导致烟叶减产、工业可用性降低<sup>[4]</sup>。处于中亚热带东部湿润气候区的湖南烟区<sup>[5]</sup>, 同样也受极端气温灾害影响: 春季湘中烟区常处于低温寡照, 导致烟株出现“早花”现象; 夏季湘南烟区高温频发, 引起烟田出现“高温逼熟”现象, 造成烟叶优质与高产矛盾

比较突出。鄂西南烟区春季常处于低温阴雨天气, 使烟株生长环境温度过低, 烟株前期出现早花现象; 夏季湖北西部烟区由于海拔高度较低, 使烤烟生长后期常遭遇高温热害, 严重影响烟叶风格特色形成, 易造成烟叶产质量大幅下降<sup>[6]</sup>。温度胁迫对西南产区的烟叶品质也产生显著影响, 在平均海拔最高的云南烟区, 中后期常多雨寡照、气温较低, 导致烟株生理代谢减弱, 造成致香型物质种类和含量不同, 蛋白质和总氮含量下降, 影响烟叶产质量<sup>[7-8]</sup>; 位于中海拔的重庆烟区, 移栽期时段的平均温度为11~18℃, 导致烟株生长缓慢, 进而影响后期烟叶生长发育以及品质形成<sup>[9]</sup>。

综上所述, 生育温度胁迫严重影响国内烟草生长、制约优质烟叶生产。如何增强烟草自身应对温度胁迫的抗逆性, 改善烟草抗逆栽培措施已成为国内烟草行业稳定发展、国家烟草种植可持续发展的重点研究课题。本文重点回顾了近年来温度胁迫对烤烟生长的影响, 针对高温热害及低温冷害对国内烤烟产质量的影响及其影响机制进行综述, 为筛选抗(耐)温度胁迫的烤烟品种、改善栽培措施等提供理论参考。

## 1 温度胁迫对烟株形态及生理的影响

### 1.1 温度胁迫对烤烟生长发育的影响

烤烟的生长发育阶段主要分为苗期(播种期、萌发期、苗床期)、移栽期、还苗期、伸根期、团棵期、旺长期、现蕾期、打顶期、成熟期, 且不同生育期的适宜温度及对温度胁迫的响应不同(表1)。

#### 1.1.1 低温胁迫 烤烟在苗期常遭遇冷害<sup>[10]</sup>,

表 1 各生育期烟株在温度胁迫下的响应  
Table 1 Effects of temperature stresses at different stages on Flue-cured Tobacco

时期 Stage	温度 Temperature	烟株响应 Tobacco plant response	参考文献 Reference
萌发期 Germination stage	最适温度: 25~28℃	正常萌发	[ 11,13 ]
	临界低温: 8~10℃	低于 8℃发芽过程停止 / 不出芽	
	临界高温: 30~35℃	高于 30℃发芽减缓, 高于 35℃逐渐失去种子生命力	
苗床期 Seedbed stage	最适温度: 25~28℃	正常生长	[ 12~16 ]
	临界低温: 1~2℃	苗株矮小, 长势不均匀, 低于 2℃时造成幼苗死亡	
	临界高温: 28~30℃	叶片褶皱且暗黄, 高于 30℃可造成烧苗	
成熟期 Maturation stage	最适温度: 25~28℃	正常生长	[ 12-13, 16 ]
	临界低温: 13~17℃	低于 13℃影响烟叶发育, 烟叶狭小且薄	
	临界高温: 35~38℃	高于 38℃干物质消耗增大, 烟叶快速落黄甚至发白、烟株矮小	

冷害一方面抑制幼苗生长, 另一方面诱导早花, 导致优质烟叶减产。在种子萌发期, 适宜的室温 (25~28℃) 是烤烟种子正常萌发的必要条件。研究发现, 将种子进行短期低温前处理有助于打破种子休眠、促进种子萌发、提高种子萌发率, 若萌发温度长期低于 8℃则会抑制种子发芽, 且种子发芽持续时间随温度降低而延长<sup>[11]</sup>。在烤烟苗期, 最适生长温度为 25~28℃, 此时期遭遇 1~2℃的低温易造成幼苗死亡, 10~13℃低温会使烟草生长停滞, 而 16~17℃以下的低温会导致成熟烟叶的品质低劣<sup>[12-13]</sup>。在广东韶关、梅州、连州烟区<sup>[3]</sup>, 烤烟移栽时正值早春时节, 此时土地还未回温, 较低的土壤温度不利于烟苗发育, 易造成烟株生长缓慢, 老根颜色变褐、变黑且无新根长出, 茎秆木质化, 蹲苗期延长, 烟株进入还苗期和伸根期时间延后, 进而影响烟草的团棵期和旺长期。若此时再遭遇寡照、地表结霜等灾害, 会造成烟苗晚发、生长近乎停滞等现象。在云南烤烟育苗期, 遇到“倒春寒”天气, 导致烟苗心叶叶片出现黄斑、叶片变薄、叶片边缘内卷或舌状伸展等现象, 而遭遇严重冷害的烟苗则会出现畸形、矮化, 甚至造成生长停止<sup>[14]</sup>。相关研究显示, 云南、贵州、四川等高海拔烟区, 在烤烟成熟期常遭遇低温胁迫, 造成烤烟生理代谢强度减弱, 抑制烟碱以及干物质形成, 影响烟叶品质<sup>[7-9]</sup>。

低温诱导“早花现象”, 使采收时期的烟株留叶数降低、产能下降: 烟株在 6~12 片叶期, 若气温低于 13~18℃且持续 10~20 d, 会引起早花株率显著增加, 且留叶数减少。正常烟株留叶数为 18~22 片, 而“早花”烟株仅有 13~15 片或

更少<sup>[13]</sup>。

**1.1.2 高温胁迫** 温度高于 30℃, 烤烟种子萌发速度减缓; 高于 35℃, 已萌动种子活力降低。苗床期时, 温度高于 30℃容易发生烧苗, 叶片暗黄褶皱<sup>[13]</sup>。在团棵期至旺长期, 多数烟区 (湘南、广西靖西、湖北西部)<sup>[4-6]</sup>持续干旱高温, 烟株长期遭受高温胁迫, 导致上部叶叶尖萎蔫下垂、枯焦, 主脉一侧叶肉组织萎蔫、黄化、扭曲、畸形或呈枯斑, 严重时导致数片新生叶干枯、歪头, 整株萎蔫甚至死亡。烤烟在生育后期也常遭受高温胁迫<sup>[15]</sup>, 即烟田温度 $\geq 35$ ℃持续 3 d 及以上时, 烟株生长速度变缓, 此时干物质消耗量大于积累量, 干物质积累减少; 而烟叶落黄速度加快, 各部位烟叶落黄层次减弱, 甚至出现白化, 即“高温逼熟”现象<sup>[16]</sup>。此现象的发生使烟叶品质严重下降, 降低工业可用性以及烤烟生产经济效益。“高温逼熟”现象在水稻、小麦作物中也常出现, 导致叶片发白、千粒重降低、产量及籽粒品质降低等<sup>[17-18]</sup>。

## 1.2 温度胁迫对烟株光合呼吸的影响

**1.2.1 低温胁迫** 烟株在冬季育苗过程中常遭遇低温冷害, 导致许多生理过程发生紊乱, 其中对光合作用的抑制效果明显。低温直接影响叶绿素的合成和光合器官的活性<sup>[19-20]</sup>, 首先是叶绿体形态发生改变, 膜系统被破坏, 进一步影响光合作用的主要环节 (水气交换通道、光合电子传递及碳同化等), 严重限制光合产物的形成和能量的产生。随着低温胁迫时间的延长, 叶片内叶绿素含量呈下降趋势, 且叶绿素 a/叶绿素 b 增大<sup>[21]</sup>。低温胁迫下叶片气孔导度和蒸腾速率显著降低, 说明低温中烟叶内正常气体交换受到限制, 阻碍

CO<sub>2</sub> 供应, 造成胞间 CO<sub>2</sub> 浓度降低, 进而影响叶片的光合速率; 叶片净光合速率随温度降低而下降, 且在 8、3 °C 条件下发生低温光抑制现象<sup>[19]</sup>。

烟株对低温环境的耐受性在很大程度上取决于植株对于活性氧 (Reactive Oxygen Species, ROS) 的清除或防护能力。交替呼吸途径在降低植物细胞 ROS 中发挥重要作用, 但低温环境会抑制植物线粒体内交替呼吸途径, 从而加速 ROS 的积累, 损伤光合机构, 降低烟株光合利用能力, 光反应系统电子传递受阻, 降低碳同化能力和同化力 (ATP 和 NADPH) 的积累<sup>[22-23]</sup>。

**1.2.2 高温胁迫** 在植物响应高温胁迫的研究中, 普遍认为光合作用是植物对高温响应最敏感的生理过程<sup>[24-26]</sup>。烤烟叶片内光合作用在高温热害下遭受明显限制, 在同等光照强度下, 高温处理的云烟 87 上部叶蒸腾速率、气孔导度和光合强度大幅下降, 参与叶黄素循环的两个关键酶 (紫黄质脱环氧化酶、玉米黄质环氧化酶) 活性均呈下降趋势; 可见, 高温对植株光合作用的破坏程度, 取决于高温对叶片光合相关酶活性的钝化程度。在中度高温胁迫后植物光合碳同化过程首先被抑制, 主要原因是高温导致核酮糖二磷酸缩化酶 (Rubisco) 的活性降低, 但光系统 II (Photosystem II Complex, PS II) 的功能受到影响较小。当温度升高到一定程度, 光系统 II 会遭受不可逆伤害, 类囊体膜结构破损, 电子传递发生紊乱。研究发现, 30~45 °C 高温处理 15 min 后叶片叶绿素荧光参数显著降低, 光系统 II 反应中心活性受到抑制<sup>[27]</sup>。而长期处于高热环境将造成细胞、叶片乃至植物的死亡<sup>[28]</sup>。

高温胁迫直接影响呼吸酶活力, 从而降低呼吸强度。研究发现, 在高温处理条件下, 烤烟品种云烟 87 的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度随处理时间延长呈先下降后上升再下降的趋势, 说明长时间的高温胁迫导致烟叶呼吸作用变弱<sup>[29]</sup>。在其他作物上的研究证实, 不同品种对高温胁迫的耐热型与叶片呼吸强度有关, 耐热性越弱, 叶片呼吸速率的降低幅度越大。另外, 呼吸作用可以清除一些由于高温产生的有害物质, 减轻高温逆境危害。例如, 耐热性较强的黄瓜品种在高温胁迫下降低呼吸作用, 减少对有机物的消耗, 维持代谢平衡<sup>[30-31]</sup>。

### 1.3 温度胁迫对烟株碳氮代谢的影响

烟株内的碳、氮代谢过程互为基础、相互促

进, 前期旺盛的氮代谢和营养生长是保证后期旺盛的碳代谢和营养物质积累的基础, 而适宜的生长温度是决定碳氮代谢平衡的关键因子之一。

当烟株生长过程遭遇低温胁迫时, 会加大气孔对 CO<sub>2</sub> 的扩散阻力, 减慢光合产物的输送速度, 进而抑制叶片的光合作用, 打乱碳代谢的平衡<sup>[32]</sup>; 烟株体内细胞环境发生变化, 细胞趋于氧化态势, 提高蔗糖转运蛋白装卸能力, 加快叶片顶端分生组织输送蔗糖, 启动成花诱导<sup>[33]</sup>, 造成“早花现象”。在氮代谢方面, 低温胁迫降低叶片中大部分参与氮代谢的关键酶活性, 影响根系对氮素的吸收, 进而减少叶片中的氮代谢物质的积累, 影响氮代谢的系列反应<sup>[34]</sup>。当然, 植株本身对逆境适应的生理机制也会对低温胁迫作出反应。研究表明, 低温促使植物可溶性蛋白积累加快, 而可溶性蛋白含量的增加可以束缚更多水分, 降低原生质因结冰而损伤致死的可能。在低温胁迫下, 植株内游离氨基酸迅速积累, 提高了细胞液浓度, 对细胞起保护作用<sup>[35]</sup>。此外, 由于具有强亲和性, 游离氨基酸一定程度上提高了原生质的保水能力和胶体稳定性<sup>[36]</sup>。

高温胁迫主要通过钝化烟叶内的碳氮代谢相关酶活性, 从而影响烟株正常生理活动。高温常伴随强光的发生, 叶片硝酸还原酶 (Nitrate Reductase, NR) 活性降低, 烤烟对硝态氮的利用率降低, 说明高温强光一定程度上导致烤烟氮代谢出现不协调现象<sup>[37]</sup>。但当烟株处于高温逆境时, 烟株通过产生更多的可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱等渗透调节物质, 用以维持烤烟的正常生长<sup>[38]</sup>。

综上所述, 烤烟在遭遇外界极端温度时, 烟株体内参与碳氮代谢的淀粉酶、蔗糖转化酶、硝酸还原酶等关键酶活性受到抑制, 蛋白质合成受阻, 影响正常的碳氮代谢过程, 造成烟叶产质量发生不同程度下降; 在一定范围内的温度胁迫下, 植株本身会对胁迫作出响应, 以适应环境。

### 1.4 温度胁迫对烤烟抗氧化系统的影响

无论是高温胁迫还是低温胁迫, 均会影响植株内的抗氧化酶活性, 细胞内 ROS 产生和清除的动态平衡被打破, 造成 ROS 的过量积累<sup>[39-41]</sup>, 引起膜脂过氧化, 致使膜脂和膜蛋白受损, 膜透性增大, 膜结构完整性破坏, 最终导致蛋白质和核酸变性, 使植株发生代谢紊乱<sup>[42]</sup>。即使短

暂的热刺激也能促使 ROS 含量升高。其中  $O_2^-$ 、 $H_2O_2$  是 ROS 的重要组成部分, 在高温强光胁迫下烟叶  $H_2O_2$  含量显著升高, 叶片内膜脂过氧化产物丙二醛 (MDA) 含量增多, 且超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 活性升高, 过高的 POD 活性促使  $POD-H_2O_2$  分解系统参与叶绿素降解, 从而降低叶绿素含量 [37,43]。但不同烤烟品种的抗氧化系统对温度胁迫的响应不同, 其耐寒性和耐热性也有所差异。研究表明, 耐寒烤烟品种 K326 的存活率显著高于敏感型烤烟品种云烟 203, SOD、POD、CAT 活性均高于云烟 203 [44]; 抗寒性较差的品种其保护性酶活性呈先升高后降低的趋势。

综上所述, 烟株在应对不同温度胁迫对生理形态、碳氮代谢、光合作用以及抗氧化系统的生理机制响应方面存在异同性 (图 1)。

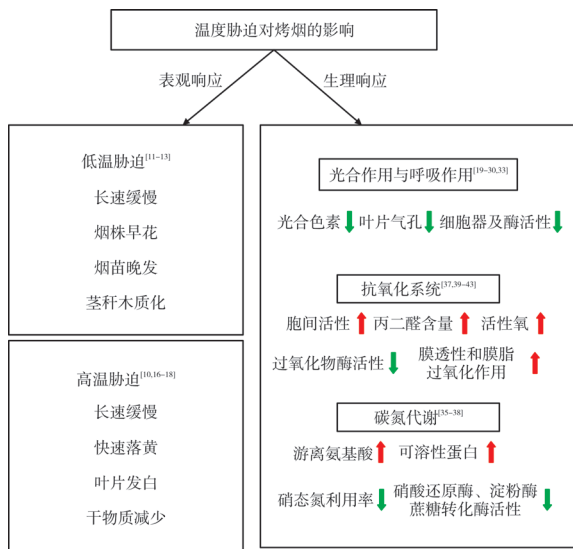


图 1 温度胁迫对烤烟生长的影响及其影响机制

Fig. 1 Effects and mechanisms of temperature stresses on growth of Flue-cured Tobacco

### 1.5 温度胁迫对烟株植物蛋白和基因表达的影响

温度胁迫会扰乱植物细胞内的蛋白质稳态。当烟株受到热胁迫时, 细胞壁的结构和性质会发生改变, 此时改变了膜的流动性和通透性, 促进外胞体  $Ca^{2+}$  的释放。ROS 和 NO 作为第二信使, 迅速激活下游调控网络。高温胁迫将导致细胞质内  $Ca^{2+}$ 、ROS 和 NO 增加以及错误折叠或未折叠蛋白质的过度积累, 对植物细胞产生毒性 [45]。

面对失衡的细胞体系, 植物已经进化出应对温度胁迫的各种反应, 以尽量减少细胞损伤,

包括快速合成热休克蛋白 (Heat Shock Proteins, HSPs), 即通过稳定和帮助重新折叠热失活蛋白来保护细胞免受热损伤的分子伴侣。热应激诱导细胞质热应激反应 (Heat Shock Response, HSR), 其中热休克转录因子 (Heat Shock Transcription Factor, HSF) 激活一系列编码热休克蛋白的基因。研究表明, 在高温胁迫下超表达热休克蛋白基因家族的 ZmHSP16.9 [46]、RcHSP17.8 [47]、BcHSP70 [48]、LeHSP21 等 [49] 通过增加烟草种子发芽率、叶绿素含量和抗氧化特性, 维持光合作用水平, 降低 MDA 含量和电导率, 均表现出显著的热胁迫抗性。此外, *MsDJLP* 基因在抗寒性和耐热性中均发挥正向作用 [50]。

伴侣蛋白编码基因占热激响应基因的比例较低, 更多的 HSR 基因编码参与信号传导、转录调节、各级代谢过程 [51]。超表达脱氢蛋白基因 *cardhn* [52]、非特异性脂质转移蛋白基因 *NiLTPI.38* [53]、调控因子 ClpB 蛋白基因 [54] 和扩张蛋白基因 *PpEXPI* [55] 均通过减轻烟草的光合损伤、改善渗透调节和增强抗氧化能力调节烟草的光合能力和抗氧化能力, 正向调节烟草的耐热性。此外, 超表达转录激活因子转 CAP2 基因 [56]、植物发芽延迟家族基因 *NiDOGIL-T* [57] 和热休克转录因子 (HSF) 基因 *BcHsfA1* [56] 的烟草幼苗的启动子活性在热胁迫下被显著激活, 热休克蛋白和热休克因子基因的表达水平也相应提高。N-乙酰谷氨酸激酶 ZmNAGK 通过激活抗氧化相关防御信号, 如抗坏血酸过氧化物酶 2 (Ascorbate Peroxidase 2, APX2) 和超氧化物歧化酶 C (Superoxide Dismutase C, SODC) 以及热休克网络基因来增强植株耐热性 [58]。

## 2 温度胁迫下烤烟抗逆调控措施

### 2.1 水肥调控

水肥管理调控对烟叶产量结构有重要影响。高温条件下进行合理灌溉, 在降低地温的同时能促进烟叶对氮磷钾养分的吸收 [59], 提高烟叶碳氮代谢关键酶活性, 从而缓解高温对烟株的损伤 [60-64]。

硅、钾元素是一种调节性元素, 能够调节植物的生长发育, 提高抗逆胁迫能力 [65-67]。研究发现, 增施钾肥可保持原生质膜的稳定性, 降低

膜渗透率, 叶片萎焉率大幅下降<sup>[68]</sup>, 有效增强烟株的抗性。此外, 在低温胁迫下增施锌肥也能显著提高作物根系活力, 减轻低温对细胞膜结构的破坏, 同时促进氮与干物质积累, 有效缓解营养生长期低温对作物的伤害<sup>[69]</sup>。因此, 在温度胁迫时适当增施部分功能抗逆性肥, 有助于提高烟株抗逆性、维持烟株正常生命活动、降低经济损失。与增施单一的功能性肥料相比, 复配硅钾肥的施用展现出更好的抗寒性效果<sup>[70]</sup>, 也可以综合考虑作物所处的非生物胁迫因素作出施肥调

控措施, 以达到稳产优质生产目的<sup>[71]</sup>。

## 2.2 外源物质调控

与培育耐胁迫品种、基因编辑技术等分子调控手段相比, 通过喷施外源物质来缓解温度胁迫效应具有操作成本低、见效快的特点, 应用前景更广。目前, 多种外源物质处理被证实能通过维持抗氧化系统和光合作用水平, 恢复细胞组织结构, 从而有效缓解或恢复温度胁迫对烟株的损伤。外源物质因对温度胁迫下烟株的作用机理存在差异, 其产生调控效果有所差异(表2)<sup>[72-95]</sup>。

表2 不同外源物质对温度胁迫下烤烟的缓解作用  
Table 2 Alleviating effects of exogenous substances on Flue-cured Tobacco under temperature stresses

编号 No.	温度胁迫 Temperature stress	外源物质 Exogenous substances	应用方式 Application method	最适浓度 Optimal concentration	缓解机制 Mitigation mechanism	参考文献 Reference
1	低温 4 °C	油菜素内酯	七叶期叶面喷施	0.01 mg/L	提高生物量增加脯氨酸含量	[72]
2	低温 4 °C	过氧化氢	七叶期叶面喷施	340 mg/L	渗透调节物质增加生物量增加	[72]
3	低温 8 °C	茉莉酸甲酯	六叶期叶面喷施	10~100 μmol/L	增加内源激素含量降低 ROS 和 MDA 积累量	[73-74]
4	低温 5 °C	水杨酸	还苗期叶面喷施	1.0 mmol/L	增强抗膜脂过氧化能力增加渗透调节物质含量	[76-79]
5	低温 7~9 °C	褪黑素	五叶期水培	100.0 μmol/L	降低膜脂过氧化水平提升渗透调节物质含量提高抗氧化酶活性	[81-82]
6	低温 -4 °C	β-氨基丁酸	五叶期灌根 / 喷施	5 mmol/L 10 mmol/L	增强抗氧化能力提高抗渗透胁迫能力	[83]
7	低温 16 °C	七水硫酸镁	四叶期水培	397 μmol/L	调节光合作用改善烟株形态指标	[81]
8	低温 5 °C	氯化钙	浸种	20.0 mmol/L	维护细胞结构减缓细胞膜损害	[85-86]
9	低温 5 °C	聚乙二醇	浸种	20.0%	提高膜系统稳定性提高抗冷性物质含量	[87]
10	低温 4 °C	甜菜碱	九叶期灌根	0.10 mol/L 0.15 mol/L	提高抗氧化酶活性抑制 MDA 和 O <sub>2</sub> <sup>-</sup> 产生抑制电解质渗透	[88]
11	高温 43 °C	氯化钙	七叶期叶面喷施	20 mmol/L	调节光合作用	[89]
12	高温 33 °C	镁	七叶期水培	48.0 mg/L	增强抗氧化酶活性	[92]
13	高温强光	葡萄糖	旺长期叶面喷施	0.5 mmol/L	调节光合作用促进碳氮代谢平衡	[93]
14	高温 42 °C	β-氨基丁酸	四叶期水培	0.2 mmol/L	调节渗透平衡降低膜结构和功能损伤	[95]

**2.2.1 缓解低温胁迫** 许金亮等<sup>[72]</sup>研究发现, 喷施油菜素内酯(0.01 mg/L Brassinolide, EBR)能显著恢复烤烟幼苗在冷害中的生长生理进程。前人通过外源施加茉莉酸甲酯(Methyl Jasmonate, MeJA)提高烟草幼苗光合色素的含量, 提高抗氧化酶活性, 加速抗坏血酸-谷胱甘肽循环(ASA-GSH), 降低 ROS 和 MDA 的积累量, 增加可溶性糖和蛋白质的积累, 提高内源激素脱落酸(Abscisic Acid, ABA)和生长素(Auxin, IAA)含量, 增强烟草抗寒性<sup>[73-74]</sup>, 但施加 MeJA 过量则会导致烟草叶形指数增大、叶片狭长、降低烟叶的商品价值<sup>[75]</sup>。

水杨酸(Salicylic Acid, SA)是一种植物内源生长调节剂和信号分子, 主要从诱导抗氧化防御系统、调控激素稳态和代谢物质等方面缓解非生物胁迫<sup>[76-79]</sup>。当烤烟遭受低温危害(5 °C)时, 通过喷施不同浓度的 SA 可提高叶片中抗膜脂过氧化能力, 从而抵御低温危害<sup>[80-81]</sup>。研究表明低温胁迫下施用适宜浓度的外源褪黑素, 可抑制烟草幼苗叶片中 ROS 和 MDA 的积累, 烟叶内脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量增加, 膜脂过氧化水平降低, 从而提高烟草幼苗抵御低温胁迫的能力<sup>[81-82]</sup>。此外, 外源 β-氨基丁酸和镁处理均可有效缓解烤烟低温胁迫的损害<sup>[83-84]</sup>。

除通过维持光合作用、提高渗透调节物质和抗氧化能力来抵御温度胁迫的伤害外, 还可通过稳定细胞膜结构、调控渗透平衡, 达到提高抗性的效果。研究表明,  $\text{CaCl}_2$  浸种后烤烟幼苗中结合钙含量明显提高, 细胞膜结构稳固性得到提高, 烤烟幼苗在低温下损伤有所缓解<sup>[85-86]</sup>; 聚乙二醇 (PEG) 分子能改变各类细胞的生物膜结构, 在低温胁迫 (5℃) 下 20% 聚乙二醇 (PEG) 浸种可通过保持烟草幼苗膜系统稳定性提高烟苗抗冷能力<sup>[87]</sup>。甜菜碱 (GB) 是一种次生代谢物, 在调节渗透平衡中发挥重要作用。顾开元等<sup>[88]</sup>发现, 4℃低温胁迫下, 将红花大金元根施 0.15 mol/L GB、K326 根施 0.1 mol/L GB 能显著缓解低温损伤, 提高烤烟耐寒性。此外, 将烤烟幼苗喷施外源过氧化氢 (340 mg/L  $\text{H}_2\text{O}_2$ ) 也能显著提高烟株渗透调节物质含量和增加生物量, 从而有效缓解冷害中幼苗的损伤<sup>[72]</sup>。

**2.2.2 缓解高温胁迫** 钙对细胞膜、细胞壁的结构功能具有重要维护作用, 且作为第二信使的  $\text{Ca}^{2+}$  参与植物对外界的反应与适应, 调节植物细胞对逆境胁迫信号转导过程<sup>[89]</sup>。研究发现, 外源钙和氯化钙均对高温逆境下的烤烟光合作用有重要调控作用<sup>[90]</sup>。高温 43℃胁迫处理 2 h, 外源氯化钙可改善烟叶气孔导度、提高出氧复合体的热稳定性, 活性氧积累因此减少, 从而达到缓解效果<sup>[84]</sup>。适当施镁 (48.0 mg/L) 可通过增加 CAT、POD、SOD 等抗氧化酶活性, 提高烟株的干物质质量和叶片叶绿素合成量, 缓解高温强光胁迫下烟叶的日灼斑症状<sup>[91]</sup>。

叶面喷施氨基酸<sup>[92]</sup>、葡萄糖<sup>[93]</sup>后, 作物在高温胁迫下光合速率仍保持在较高水平, 维持碳氮代谢平衡, 促进烟株在温度胁迫下的生长。此外, 张清莉等<sup>[94]</sup>发现, 外源施加 0.2 mmol/L  $\beta$ -氨基丁酸, 通过诱导热激蛋白基因 NtHSP101 的表达提高烟草抗高温胁迫能力。

### 3 展望

目前, 我国大部分烟区存在烤烟春季生长环境温度过低, 容易引起烤烟出苗质量下降以及早花问题, 而夏季环境温度过高, 造成烤烟出现高温逼熟、早衰等现象, 仍严重制约烤烟的高效生产和发展。

现阶段, 温度胁迫对烤烟的影响机制研究较

为薄弱, 前人研究多集中于烟株表观和生理响应, 以及代谢组学、蛋白组学、转录组学等方面, 但也存在一些问题, 如未深度挖掘温度胁迫对烤烟各代谢过程的影响; 烟株生长环境受温度、水分、光强等综合因素影响, 目前研究仅停留于单一胁迫对烟株生理的影响; 尚未在烤烟遭受温度胁迫前作出预测响应; 针对温度胁迫对烟株的内源激素含量及其体内的动态变化极具研究价值, 但目前相关研究仍十分有限, 且对于各内源物质是否存在互作进而调控温度胁迫下烟株体内的生理体系仍有待探索。

针对目前与其他农作物 (玉米、水稻) 的研究<sup>[95-97]</sup>比较, 基于提高烤烟在温度胁迫下抗逆性的角度, 未来研究可注重以下方面: 挖掘地方种质资源, 结合多组学技术鉴定耐热基因; 温度胁迫与其他胁迫如干旱胁迫、盐胁迫的交叉研究; 植烟土壤微生物、植株根系微生物和内生微生物也可能为提高作物耐高温能力提供新思路; 随着高通量测序技术的快速发展, 可进一步利用多组学或交叉组学等手段对烤烟温度胁迫响应机制进行深度挖掘; 发展对烤烟温度胁迫的预测研究。通过量化田间温度与烤烟性状的相关关系, 采用模型模拟、近红外光谱等技术建立烟-田监测预警系统, 并形成便携式仪器等产品加以推广应用, 以最大程度做出抗逆响应; 根据烤烟品种特性, 结合当地气象因素和田间水肥状况, 制定抗逆栽培管理措施, 以有效缓解实际生产中温度胁迫对烤烟生长发育的影响, 对于应对气候变化下烤烟稳产优质发展具有重要意义。

#### 参考文献 (References):

- [1] 杨利云, 段胜智, 李军营, 逢涛, 杨双龙, 王莎莎, 龚明. 不同温度对烟草生长发育及光合作用的影响[J]. 西北植物学报, 2017,37(2):330-338. DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.2017.02.0330. YANG L Y, DUAN S Z, LI J Y, PANG T, YANG S L, WANG S S, GONG M. Effects of different temperature on growth, development and photosynthesis of tobacco [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017,37(2):9330-3338. DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.2017.02.0330.
- [2] 张连波, 陈明, 张连巧, 周正林, 杨勤勇. 浅析气候条件对烟草生长的影响[J]. 新农村, 2018(35):27-30. DOI:10.3969/j.issn.1674-8409.2018.35.168. ZHANG L B, CHEN M, ZHANG L Q, ZHOU Z L, YANG Q Y. Analysis on the influence of climatic conditions on tobacco growth [J]. *New Countryside*, 2018(35):27-30. DOI:10.3969/j.issn.1674-8409.2018.35.168.

- [3] 郑荣豪. 气温对广东烤烟产量和质量的影响[J]. 广东农业科学, 2001(1):13-14. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2001.01.006.  
ZHENG R H. Effects of air temperature on yield and quality of flue-cured tobacco in Guangdong [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2001(1):13-14. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2001.01.006.
- [4] 韦学平, 周文亮, 杨小梅, 黄春艳, 林北森. 广西靖西县气象条件对烟草病虫害发生的影响与防御措施[C]. 广西烟草学会学术年会, 2012.  
WEI X P, ZHOU W L, YANG X M, HUANG C Y, LIN B S. Effects of meteorological conditions on the occurrence of tobacco pests and diseases and prevention measures in Jingxi County, Guangxi [C]. *Guangxi Tobacco Society Annual Meeting*, 2012.
- [5] 肖汉乾, 陆魁东, 张超, 黄晚华. 基于 GIS 的湖南烟草可种植区域精细化研究[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2007,33(4):427-430. DOI:10.3969/j.cn. 1007-1032.2007.04.010.  
XIAO H Q, LU K D, ZHANG C, HUANG W H. Research on fine cultivation area of tobacco in Hunan based on GIS [J]. *Journal of Hunan Agricultural University: Natural Science Edition*, 2007,33(4):427-430. DOI:10.3969/j.cn. 1007-1032.2007.04.010.
- [6] 孟丹, 陈正洪, 李建平, 阳威, 何飞, 陈振国. 基于 GIS 的湖北西部烟草种植气象灾害危险性分析[J]. 中国农业气象, 2015,36(5):625-630. DOI:10.3969/j.issn.1000-6362. 2015.05.013  
MENG D, CHEN Z H, LI J P, YANG W, HE F, CHEN Z G. Meteorological hazard analysis of tobacco planting in western Hubei based on GIS [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2015,36(5):625-630. DOI:10.3969/j.issn.1000-6362.2015.05.013.
- [7] 梁兵. 红河烟叶品质特征、影响因子及其提升技术研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.  
LIANG B. Study on quality characteristics, influencing factors and improving technology of Honghe tobacco [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2018.
- [8] 张世浩, 杨超, 委亚庆, 李泽慧, 陈益银, 秦平伟, 李云平, 向籽仝, 习向银, 陈少鹏. 不同井窖封口措施对高海拔烤烟生长和产质量的影响[J]. 农业与技术, 2023,43(7):1-5. DOI:10.19754/j.nyyjs.20230415001.  
ZHANG S H, YANG C, WEI Y Q, LI Z H, CHEN Y Y, QIN P W, LI Y P, XIANG Z Q, XI X Y, CHEN S P. The effect of different well cellar sealing measures on the growth and yield quality of high altitude flue-cured tobacco [J]. *Agriculture and Technology*, 2023,43(7):1-5. DOI:10.19754/j.nyyjs.20230415001.
- [9] 杨超. 重庆烟区主要生态因子特征及其对烤烟产质量的影响[D]. 成都: 西南大学, 2015.  
YANG C. Characteristics of main ecological factors and their effects on flue-cured tobacco production and quality in Chongqing tobacco area [D]. Chengdu: Southwest University, 2015.
- [10] 黄璇. 夜间低温和短时高温对不同烤烟品种生长影响的研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2014.  
HUANG X. Study on the effects of low temperature at night and short time high temperature on the growth of different flue-cured tobacco varieties [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2014.
- [11] 王树会, 黄成江. 低温对烟草种子萌发的影响[J]. 中国种业, 2008(5):48-52. DOI:10.19462/j.cnki.1671-895x.2008.05.026.  
WANG S H, HUANG C J. Effects of low temperature on seed germination of tobacco [J]. *China Seed Industry*, 2008(5):48-52. DOI:10.19462/j.cnki.1671-895x.2008.05.026.
- [12] 周冀衡, 朱小平, 王彦亭, 刘国顺, 张明农. 烟草生理与生物化学[M]. 北京: 中国科学技术大学出版社, 1996.  
ZHOU J H, ZHU X P, WANG Y T, LIU G S, ZHANG M N. *Physiology and biochemistry of tobacco* [M]. Beijing: University of Science and Technology of China Press, 1996.
- [13] 韩锦峰. 烟草栽培生理[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.  
HAN J F. *Tobacco cultivation physiology* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2003.
- [14] 张加云, 吉文娟, 刘蒗今. 2011年3月云南倒春寒过程及其对烤烟影响评估[J]. 云南地理环境研究, 2012,24(1):25-29. DOI:10.3969/j.issn.1001-7852.2012.01.005.  
ZHANG J Y, JI W J, LIU L J. Evaluation of the reverse spring cold process in Yunnan in March 2011 and its impact on flue-cured tobacco [J]. *Research of Yunnan Geographical Environment*, 2012,24(1):25-29. DOI:10.3969/j.issn.1001-7852.2012.01.005.
- [15] 刘萍, 郭文善, 浦汉春, 封超年, 朱新开, 彭永欣. 花后短暂高温对小麦籽粒蛋白质含量的影响及其生理机制[J]. 作物学报, 2007,33(9):1516-1522. DOI:10.3321/j.issn:0496-3490.2007.09.019.  
LIU P, GUO W S, PU H C, FENG C N, ZHU X K, PENG Y X. Effects of transient post-anthesis high temperature on grain protein content and its physiological mechanism [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007,33(9):1516-1522. DOI:10.3321/j.issn:0496-3490.2007.09.019.
- [16] 赵东杰, 赵喆, 毛亚博, 赵铭钦, 秦言敏, 万应发, 周国旺, 张蕊. 抚州地区高温逼熟烟叶化学成分与致香成分的相关性[J]. 山西农业科学, 2017,45(9):1420-1425. DOI:10.3969/j.issn.1002-2481.2017.09.07.  
ZHAO D J, ZHAO Z, MAO Y B, ZHAO M Q, QIN Y M, WAN Y F, ZHOU G W, ZHANG R. Correlation between chemical components and aroma components of high-temperature forced mature tobacco leaves in Fuzhou [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2017,45(9):1420-1425. DOI:10.3969/j.issn.1002-2481.2017.09.07.
- [17] 孔萍, 殷剑敏, 谢佳杏. 高温逼熟对江西省双季早稻产量的影响[J]. 中国农业大学学报, 2015,20(4):57-65. DOI:10.3969/j.cn.1009-508X.2015.04.20.  
KONG P, YIN J M, XIE J X. Effect of high temperature ripening on double season early rice yield in Jiangxi Province [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2015,20(4):57-65. DOI:10.3969/j.cn.1009-508X.2015.04.20.
- [18] 傅晓艺, 史占良, 曹巧, 单子龙, 高振贤, 韩然, 付艺伟, 何明琦. 返青至拔节期高温对小麦农艺性状和产量的影响[J]. 河北农业科学, 2020,24(2):30-34. DOI:10.12148/hbnykx.20200049.  
FU X Y, SHI Z L, CAO Q, SHAN Z L, GAO Z X, HAN R, FU Y W, HE M Q. Effects of high temperature on agronomic traits and yield of wheat from replanting to planting stage [J]. *Journal Hebei Agricultural Sciences*, 2020,24(2):30-34. DOI:10.12148/hbnykx.20200049.
- [19] 易建华, 孙在军. 烟草光合作用对低温的响应[J]. 作物学报, 2004,30(6):582-588.  
YI J H, SUN Z J. Photosynthetic response of tobacco to low temperature [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004,30(6):582-588.
- [20] 李琦瑶, 王树声, 周培禄, 刘光亮, 曾文龙, 周道金, 郑璇, 陈爱国. 低温胁迫对烟苗叶形及生理特性的影响[J]. 中国烟草科学, 2018,39(1):7. DOI:10.13496/j.issn.1007-5119.2018.01.003.

- LI Q Y, WANG S S, ZHOU P L, LIU G L, ZENG W L, ZHOU D J, ZHENG X, CHEN A G. Effects of low temperature stress on leaf shape and physiological characteristics of tobacco seedlings [J]. *Chinese Tobacco Science*, 2018,39(1):7. DOI:10.13496/j.issn.1007-5119.2018.01.003.
- [21] 陈卫国. 不同烤烟品种抗寒性及相关生理生化指标的研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2007.
- CHEN W G. Study on cold resistance and related physiological and biochemical indexes of different flue-cured tobacco varieties [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2007.
- [22] MAXWELL, DENIS. The alternative oxidase lowers mitochondrial reactive oxygen production in plant cells [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999,96(14):8271. DOI:10.1073/pnas.96.14.8271.
- [23] WANG L, YAO L N, HAO X Y, LI N N, WANG Y C, DING C Q, LEI L, QIAN W J, ZENG J M, YANG Y J, WANG X C. Transcriptional and physiological analyses reveal the association of ROS metabolism with cold tolerance in tea plant [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019,160:45-58.
- [24] 宋金艳, 刘东焕, 赵世伟, 张佐双, 姜闯道, 刘玉军. 高温伤害光合机构原初位点的研究进展[J]. *生命科学*, 2008,20(2):263-267. DOI:10.3969/j.issn.1004-0374.2008.02.020.
- SONG J Y, LIU D H, ZHAO S W, ZHANG Z S, JIANG C D, LIU Y J. Research progress on primary sites of photosynthetic apparatus damaged by high temperature [J]. *Chinese Bulletin Life Science*, 2008,20(2):263-267. DOI:10.3969/j.issn.1004-0374.2008.02.020.
- [25] 刘东焕, 赵世伟, 高荣孚, 张佐双, 姜闯道, 刘玉军. 植物光合作用对高温的响应[J]. *植物研究*, 2002,22(2):205-212. DOI:10.3969/j.issn.1673-5102.2002.02.017.
- LIU D H, ZHAO S W, GAO R F, ZHANG Z S, JIANG C D, LIU Y J. Responses of plant photosynthesis to high temperature [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2002,22(2):205-212. DOI:10.3969/j.issn.1673-5102.2002.02.017.
- [26] 苏秀红. 不同紫茎泽兰种群耐旱与耐热性的评价及耐热性生理生化特性的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2005.
- SU X H. Evaluation of drought tolerance and heat tolerance of different populations of Purplecotherm and study on physiological and biochemical characteristics of heat tolerance [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2005.
- [27] 叶梁, 高辉远, 邹琦. 光温交叉胁迫对菜豆幼苗叶黄素循环启动的影响[J]. *植物生理学报*, 1998,34(2):88-93.
- YE L, GAO H Y, ZOU Q. Effects of cross stress of light and temperature on initiation of lutein cycle in bean seedlings [J]. *Plant Physiology Journal*, 1998,34(2):88-93.
- [28] 云建英, 杨甲定, 赵哈林. 干旱和高温对植物光合作用的影响机制研究进展[J]. *西北植物学报*, 2006,26(3):641-648. DOI:10.3321/j.issn:1000-4025.2006.03.036.
- YUN J Y, YANG J D, ZHAO H L. Research progress on mechanisms of drought and high temperature on plant photosynthesis [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006,26(3):641-648. DOI:10.3321/j.issn:1000-4025.2006.03.036.
- [29] 王子腾. 湘南烤烟“高温逼熟”指标监测及光温对烤烟光合生理的影响[D]. 郑州: 郑州大学, 2017.
- WANG Z T. Monitoring of “high temperature ripening” index of Xiangnan flue-cured tobacco and influence of light and temperature on photosynthetic physiology of flue-cured tobacco [D]. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2017.
- [30] 司家钢, 孙日飞, 吴飞燕, 钮心恪. 高温胁迫对大白菜耐热性相关生理指标的影响[J]. *中国蔬菜*, 1995(4):14-17. DOI:10.19928/j.cnki.1000-6346.1995.04.002.
- SI J G, SUN R F, WU F Y, NIU X K. Effects of high temperature stress on physiological indexes related to heat resistance of Chinese cabbage [J]. *Chinese Vegetables*, 1995(4):14-17. DOI:10.19928/j.cnki.1000-6346.1995.04.002.
- [31] 周莉娟, 叶陈亮. 高温胁迫对黄瓜幼苗N素及C素代谢的影响[J]. *福建农业大学学报*, 1999,28(3):289-293. DOI:10.3321/j.issn:1671-5470.1999.03.007.
- ZHOU L J, YE C L. Effects of high temperature stress on N and C metabolism of cucumber seedlings [J]. *Journal of Fujian Agricultural University*, 1999,28(3):289-293. DOI:10.3321/j.issn:1671-5470.1999.03.007.
- [32] DOLHI J M, MAXWELL, MORGAN K. Review: the antarctic chlamydomonas raudensis: an emerging model for cold adaptation of photosynthesis [J]. *Extremophiles*, 2013(17):711-722. DOI:10.1007/s00792-013-0571-3.
- [33] 石永春, 刘卫群, 王小彦. 低温对烟草叶片中蔗糖向顶端分生组织转运的影响[J]. *中国农业科学*, 2009,42(12):4390-4395. DOI:10.3864/j.issn.0578-1752.2009.12.034.
- SHI Y C, LIU W Q, WANG X Y. Effects of low temperature on sucrose transport from tobacco leaves to apical meristem [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009,42(12):4390-4395. DOI:10.3864/j.issn.0578-1752.2009.12.034.
- [34] LIU Z, LI Y, HOU H, ZHU X, RAI V, HE X, TIAN C. Differences in the arbuscular mycorrhizal fungi-improved rice resistance to low temperature at two N levels: Aspects of N and C metabolism on the plant side [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013,71:87-95.
- [35] 曾乃燕, 何军贤, 赵文, 梁厚果. 低温胁迫期间水稻光合膜色素与蛋白水平的变化[J]. *西北植物学报*, 2000,20(1):8-14. DOI:10.3969/j.cn.1000-4025.2000.01.20.
- ZENG N Y, HE J X, ZHAO W, LIANG H G. Changes of photosynthetic membrane pigment and protein levels in rice during low temperature stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2000,20(1):8-14. DOI:10.3969/j.cn.1000-4025.2000.01.20.
- [36] 江福英, 李延, 翁伯琦. 植物低温胁迫及其抗性生理[J]. *福建农业学报*, 2002,17(3):190-195. DOI:10.19303/j.issn.1008-0384.2002.03.016.
- JIANG F Y, LI Y, WENG B Q. Plant low temperature stress and resistance physiology [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2002,17(3):190-195. DOI:10.19303/j.issn.1008-0384.2002.03.016.
- [37] 皇甫晓琼. 不同基因型烤烟对光温环境的生理生化响应研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2012.
- HUANGFU X Q. Study on physiological and biochemical response of flue-cured tobacco of different genotypes to light and temperature environment [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2012.
- [38] 王月敏, 柯玉琴, 李文卿, 李春英, 钟月仙, 郑朝元, 魏晓玲. 不同光温条件对翠碧一号烤烟碳氮代谢的影响[J]. *江西农业学报*, 2021,33(12):63-70. DOI:10.19386/j.cnki.jxnyxb.2021.12.010.

- WANG Y M, KE Y Q, LI W Q, LI C Y, ZHONG Y X, ZHENG C Y, WEI X L. Different light temperature conditions on a triple a number to the influence of carbon and nitrogen metabolism of flue-cured tobacco [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2021,33(12):63–70. DOI:10.19386/j.carol carroll nki jxnyxb.2021.12.010.
- [39] 马丹颖, 季东超, 徐勇, 陈彤, 田世平. 活性氧调控植物细胞自噬的研究进展 [J]. *植物学报*, 2019(1):81–92. DOI:10.11983/CBB18012.
- MA D Y, JI D C, XU Y, CHEN T, TIAN S P. Research progress of reactive oxygen species regulating autophagy in plant cells [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2019(1):81–92. DOI:10.11983/CBB18012.
- [40] 赵天宏, 孙加伟, 付宇. 逆境胁迫下植物活性氧代谢及外源调控机理的研究进展 [J]. *作物杂志*, 2008(3):10–13. DOI:10.3969/j.j.issn.1001–7283.2008.03.003.
- ZHAO T H, SUN J W, FU Y. Research progress of plant active oxygen metabolism and exogenous regulatory mechanisms under stress [J]. *Crops*, 2008(3):10–13. DOI:10.3969/j.j.issn.1001–7283.2008.03.003.
- [41] 代宇佳, 罗晓峰, 周文冠, 陈锋, 帅海威, 杨文钰, 舒凯. 生物和非生物逆境胁迫下的植物系统信号 [J]. *植物学报*, 2019(2):255–264. DOI:10.11983/CBB18152.
- DAI Y J, LUO X F, ZHOU W G, CHEN F, SHUAI H W, YANG W Y, SHU K. Plant system signaling under biotic and abiotic stress [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2019(2):255–264. DOI:10.11983/CBB18152.
- [42] BHATTACHARJEE S. Reactive oxygen species and oxidative burst: roles in stress, senescence and signal transduction in plants [J]. *Current Science*, 2005(7):1113–1121. DOI: <http://www.jstor.org/stable/24110963>.
- [43] 储婷, 鲍大鹏, 张建, 李福后, 唐利华. 香菇菌丝后熟转色形成的活性氧作用与自噬特征 [J]. *菌物学报*, 2022(41):88–97. DOI:10.13346/j.mycosystema.210174.
- CHU T, BAO D P, ZHANG J, LI F H, TANG L H. Xianggu mushroom mycelium after cooked turn color features of autophagy and the function of reactive oxygen species [J]. *Journal of Fungus*, 2022(41):88–97. DOI:10.13346/j.mycosystema.210174.
- [44] 王莎莎, 盛业龙, 马文广, 郝大海, 张建波, 龚明. 抗氧化系统参与不同抗性烟草品种幼苗对干旱和低温综合抗性的形成 [J]. *生物技术通报*, 2014(1):132–142. DOI:10.3969/i.cn.2014.01.025.
- WANG S S, SHENG Y L, MA W G, HAO D H, ZHANG J B, GONG M. Antioxidant system involved in the formation of comprehensive resistance to drought and low temperature in seedlings of different resistant tobacco varieties [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2014(1):132–142. DOI:10.3969/i.cn.2014.01.025.
- [45] 王坤, 杨淑华, 丁杨林. 植物应答高温胁迫的机制研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2023,59(4):759–772. DOI:10.13592/j.cnki.ppj.400007.
- WANG K, YANG S H, DING Y L. Research progress on mechanisms of plant response to high temperature stress [J]. *Plant Physiology Journal*, 2023,59(4):759–772. DOI:10.13592/j.cnki.ppj.400007.
- [46] SUN L P, LIU Y, KONG X P, ZHANG D, PAN J W, ZHOU Y, WANG L, LI D Q, YANG X H. ZmHSP16.9, a cytosolic class I small heat shock protein in maize (*Zea mays*), confers heat tolerance in transgenic tobacco [J]. *Plant Cell Reports*, 2012,31(8):1473–1484. DOI:10.1007/s00299-012-1262-8.
- [47] JIANG C H, BI Y K, LI M, ZHANG R Y, FENG S C, MING F A. small heat shock protein gene (RcHSP17.8) from Chinese rose confers resistance to various abiotic stresses in transgenic tobacco [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2020,141(2):407–415.
- [48] LI Z G, LONG W B, YANG S Z, WANG Y C, TANG J H, CHEN T. Involvement of sulfhydryl compounds and antioxidant enzymes in H<sub>2</sub>S-induced heat tolerance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) suspension-cultured cells [J]. *In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant*, 2015,51(4):428–437. DOI:10.1007/s11627-015-9705-x.
- [49] CHEN J H, CHEN S T, HE N Y, HE N Y, WANG Q L, ZHAO Y, GAO W, GUO F Q. Nuclear-encoded synthesis of the D1 subunit of photosystem II increases photosynthetic efficiency and crop yield [J]. *Nat Plants*, 2020,6(5):570–580. DOI:10.1038/s41477-020-0629-z.
- [50] LI K W, RAHMAN M, ATIKUR, KIM K Y. Overexpression of the alfalfa DnaJ-like protein (MsDJLP) gene enhance tolerance to chilling and heat stresses in transgenic tobacco plants [J]. *Turkish Journal of Biology*, 2018,42:12–22. DOI:10.3906/biy-1705-30.
- [51] XU Y F, CHU C C, YAO S G. The impact of high-temperature stress on rice: Challenges and solutions [J]. *The Crop Journal*, 2021,9(5):963–976. DOI:10.1016/j.cj.2021.02.011.
- [52] WILLIAM H, JIN X L, ZHANG X H. Expression of an arctic chickweed dehydrin, CarDHN, enhances tolerance to abiotic stress in tobacco plants [J]. *Plant Growth Regulation*, 2016, 80(3):1–12. DOI:10.1007/s10725-016-0169-8.
- [53] SONG H, YAO P P, ZHANG S T, JIA H F, YANG Y X, LIU L P. A non-specific lipid transfer protein, NtLTP1.38, positively mediates heat tolerance by regulating photosynthetic ability and antioxidant capacity in tobacco [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023,200:107791. DOI:10.1016/j.plaphy.2023.107791.
- [54] KISHOR P P, HARINDER V, JASDEEP C P. Heat stress inducible cytoplasmic isoform of ClpB1 from *Z. nummularia* exhibits enhanced thermotolerance in transgenic tobacco [J]. *Molecular Biology Reports*, 2020,47(5):3821–3831. DOI:10.1007/s11033-020-05472-w.
- [55] QIAN X, XIAO X, YANG S, XU J C, HUANG B R. Transgenic tobacco plants overexpressing a grass ppxp1 gene exhibit enhanced tolerance to heat stress [J]. *PloS ONE*, 2014,9(7): e100792. DOI:10.1371/journal.pone.0100792.
- [56] SHUKLA R K, TRIPATHI V, JAIN D, YADAV R K, CHATTOPADHYAY D. CAP2 enhances germination of transgenic tobacco seeds at high temperature and promotes heat stress tolerance in yeast [J]. *Febs Journal*, 2010,276(18):5252–5262. DOI:10.1111/j.1742-4658.2009.07219.x.
- [57] DAI X Y, WANG Y F, CHEN Y C, LI H C, XU S X, YANG T Z, ZHANG X Q, SU X L, XIA Z L. Overexpression of NtDOG1L-T improves heat stress tolerance by modulation of antioxidant capability and defense-, heat-, and aba-related gene expression in tobacco [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020,11:568489 DOI:10.3389/fpls.2020.568489.
- [58] LIU W J, ZANG Y, ZHANG B L, ZOU H W. Expression of ZmNAGK in tobacco enhances heat stress tolerance via activation of antioxidant-associated defense [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023,199:107719. DOI:10.1016/j.plaphy.2023.107719.
- [59] 张翔, 索炎炎, 毛家伟, 李亮, 范艺宽, 司贤宗. 钾用量与灌溉方式互作对土壤-烤烟系统钾素及烟叶品质的影响 [J]. *土壤通报*, 2017,48(3):669–675. DOI:10.19336/j.cnki.trtb.2017.03.23.

- ZHANG X, SUO Y Y, MAO J W, LI L, FAN Y K, SI X Z. Effects of potassium content and irrigation method on potassium content and tobacco leaf quality in soil-flue-cured tobacco system [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2017,48 (3):669-675. DOI: 10.19336/j.cnki.trtb.2017.03.23.
- [60] 朱晓伟, 钱晓刚. 优质烤烟生产灌溉制度研究 [J]. 现代农业科技, 2010,19(1):56-58. DOI:10.3969/j.issn.1007-5739.2010.01.028.
- ZHU X W, QIAN X G. High quality flue-cured tobacco production irrigation system research [J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2010,19(1):56-58. DOI:10.3969/j.issn.1007-5739.2010.01.02.
- [61] 雷虎, 江晓东, 张建取. 高温高湿环境下调亏灌溉对番茄叶片光合和衰老特性的影响 [J]. 中国瓜菜, 2023,36(3):58-63. DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2023.0049.
- LEI H, JIANG X D, ZHANG J Q. Effects of reduced deficit irrigation on photosynthesis and senescence characteristics of tomato leaves under high temperature and high humidity environment [J]. *Chinese Cucurbits and Vegetables*, 2023,36(3):58-63. DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2023.0049.
- [62] 江晓东, 华梦飞, 胡凝, 杨沈斌, 郭建茂. 抽穗期灌溉缓解水稻高温热害的微气象学分析 [J]. 节水灌溉, 2019(6):1-5. DOI:10.3969/j.cnki.1007-4929.2019.06.001.
- JIANG X D, HUA M F, HU N, YANG S B, GUO J M. Micrometeorological analysis of irrigation mitigation of high temperature and heat damage of rice at heading stage [J]. *Water Saving Irrigation*, 2019(6):1-5. DOI:10.3969/j.cnki.1007-4929.2019.06.001.
- [63] 段骅, 俞正华, 徐云姬, 王志琴, 刘立军, 杨建昌. 灌溉方式对减轻水稻高温危害的作用 [J]. 作物学报, 2012,38(1):107-120. DOI:10.3724/SP.J.1006.2012.00107.
- DUAN H, YU Z H, XU Y J, WANG Z Q, LIU L J, YANG J C. Irrigation methods to reduce the effect of high temperature harm to rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012,38(1):107-120. DOI:10.3969/j.cnki.0496-3490.2012.01.107.
- [64] 张洁, 赵瑞, 刘鑫娜, 王谦, 文涛. 灌溉量对亚高温下番茄幼苗光合特性的影响 [J]. 节水灌溉, 2021(5):15-19. DOI:10.3969/j.issn.1007-4929.2021.05.003.
- ZHANG J, ZHAO R, LIU X N, WANG Q, WEN T. Effect of irrigation amount on photosynthetic characteristics of tomato seedlings under sub-high temperature [J]. *Water Saving Irrigation*, 2021(5):15-19. DOI:10.3969/j.issn.1007-4929.2021.05.003.
- [65] 方基建, 裴孝伯. 不同浓度的钾处理对丝瓜幼苗抗寒性的影响 [J]. 热带作物学报, 2010,31(4):561-566. DOI:10.3969/j.issn.1000-2561.2010.04.011.
- FANG J J, PEI X B. Effects of different concentrations of potassium on cold resistance of Luffa seedlings [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2010,31(4):561-566. DOI:10.3969/j.issn.1000-2561.2010.04.011.
- [66] 郑世英, 郑芳, 徐建, 潘恩敬, 耿建芬, 李东臣. 外源硅对NaCl胁迫下小麦幼苗生长及光合特性的影响 [J]. 麦类作物学报, 2015,35(1):111-115. DOI:10.7606/j.issn.1009-1041.2015.01.17.
- ZHENG S Y, ZHENG F, XU J, PAN E J, GENG J F, LI D C. Effects of exogenous silicon on growth and photosynthetic characteristics of wheat seedlings under NaCl stress [J]. *Journal of Triticum Crops*, 2015,35(1):111-115. DOI:10.7606/j.issn.1009-1041.2015.01.17.
- [67] 李阳, 贾然然, 姜美怡. 应对极端天气, 功能性肥料能为农作物保驾护航吗? [J]. 中国农资, 2016(48):11-13. DOI:10.3969/j.cnki.1005-9806.2016.48.010.
- LI Y, JIA R R, JIANG M Y. Can functional fertilizers protect crops against extreme weather [J]. *China Agri-Production News*, 2016(48):11-13. DOI:10.3969/j.cnki.1005-9806.2016.48.010.
- [68] 邹国元. 钾对玉米苗期抗冷性的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 1998,4(2):165-169. DOI:10.11674/zwyf.1998.0210.
- ZOU G Y. Effect of potassium on cold resistance of maize at seedling stage [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 1998,4(2):165-169. DOI:10.11674/zwyf.1998.0210.
- [69] 刘智蕾, 苏锦铠, 孟静柔, 李鹏飞, 宋佳媚, 张昊楠, 陈志豪, 于彩莲, 袁英才, 彭显龙. 低温胁迫下增施锌肥对水稻氮代谢与干物质积累的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2022,28(1):15-22. DOI:10.11674/zwyf.2021288.
- LIU Z L, SU J K, MENG J R, LI P F, SONG J M, ZHANG H N, CHEN Z H, YU C L, YUAN Y C, PENG X L. Effects of increased zinc fertilizer on nitrogen metabolism and dry matter accumulation in rice under low temperature stress [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022,28(1):15-22. DOI:10.11674/zwyf.2021288.
- [70] 姜彤, 黄启鹏, 张有利, 才红玉, 赵体跃, 黄兴发, 谢守峰, 史闯. 硅和钾对低温下大庆地区水蜜桃一年生枝条生理代谢的影响 [J]. 四川农业大学学报, 2016,34(2):173-177. DOI:10.16036/j.issn.1000-2650.2016.02.008.
- JIANG T, HUANG Q P, ZHANG Y L, CAI H Y, ZHAO T Y, HUANG X F, XIE S F, SHI C. Effects of silicon and potassium on physiological metabolism of annual branches of honey peach in Daqing area at low temperature [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2016,34(2):173-177. DOI:10.16036/j.issn.1000-2650.2016.02.008.
- [71] 李经洽. 配方施肥对库尔勒香梨果实品质及抗寒性的影响 [D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2015. DOI:10.7666/d.Y2886932.
- LI J Q. Effects of formula fertilization on fruit quality and cold resistance of Korla fragrant pear [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2015. DOI:10.7666/d.Y2886932.
- [72] 许金亮, 谢鹏飞, 向世鹏, 范敏, 陈治峰, 沈子奇, 张芸萍, 李强. 喷施外源 EBR 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 对低温胁迫烟苗恢复生长期生理特性的影响 [J]. 中国烟草学报, 2022,28(3):44-51. DOI:10.16472/j.chinatobacco.2021.T0131.
- XU J L, XIE P F, XIANG S P, FAN M, CHEN Z F, SHEN Z Q, ZHANG Y P, LI Q. Effects of exogenous EBR and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> on the physiological characteristics of tobacco seedlings under low temperature stress [J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 2022,28(3):44-51. DOI:10.16472/j.chinatobacco.2021.T0131.
- [73] 张海枫, 邢雪霞, 牛莉莉, 鲁宇童, 张林, 刘园. 外源茉莉酸甲酯对烟草幼苗耐冷性的影响 [J]. 贵州农业科学, 2020,48(12):8-21.
- ZHANG H Z, XING X X, NIU L L, LU Y T, ZHANG L, LIU Y. Effect of exogenous methyl jasmonate on cold tolerance of tobacco seedlings [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2020,48(12):8-21.
- [74] 李琦瑶. 低温调控烤烟幼苗叶片生长发育的生理机制研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
- LI Q Y. Study on physiological mechanism of low temperature regulation on leaf growth and development of flue-cured tobacco seedlings [D].

- Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2019.
- [75] SHIN H, MIN K W, ARORA R. Exogenous salicylic acid improves freezing tolerance of spinach (*Spinacia oleracea* L.) leaves [J]. *Cryobiology*, 2018,81:192–200. DOI:10.1016/j.cryobiol.2017.10.006.
- [76] DONG C J, LI L, SHANG Q M, LIU X Y, ZHANG Z G. Endogenous salicylic acid accumulation is required for chilling tolerance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings [J]. *Planta*, 2014,240(4):687–700. DOI:10.1007/s00425–014–2115–1.
- [77] FARHANGI A S, GHASSEM G K. How can salicylic acid and jasmonic acid mitigate salt toxicity in soybean plants [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018,147(3):1010–1016. DOI:10.1016/j.ecoenv.2017.09.070.
- [78] SHANKIROVA F M, ALLAGULOVA C R, MASLENNIKOVA D R, KLYCHNIKOVA E O, AVALBAEV A M, BEZRUKOVA M V. Salicylic acid-induced protection against cadmium toxicity in wheat plants [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2016,122:19–28. DOI:10.1016/j.envexpbot.2015.08.002.
- [79] 邓世媛, 陈建军, 罗福命, 王维, 凌寿军, 王俊. 外源水杨酸对低温胁迫下烟草抗氧化代谢的影响 [J]. 烟草科技, 2012(2):71–74. DOI:10.3969/j.issn.1002–0861.2012.02.017.
- DENG S Y, CHEN J J, LUO F M, WANG W, LING S J, WANG J. Effects of exogenous salicylic acid on antioxidant metabolism of flue-cured tobacco under low temperature stress [J]. *Tobacco Science & Technology*, 2012(2):71–74. DOI:10.3969/j.issn.1002–0861.2012.02.017.
- [80] 侯爽, 陈锦芬, 刘溶荣, 王瑞, 陈俊鸿, 邹聪明, 谢小玉. 外源水杨酸对烟草幼苗低温胁迫的缓解效应 [J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2020,46(1):14–20. DOI:10.13331/j.cnki.jhau.2020.01.003
- HOU S, CHEN J F, LIU R R, WANG R, CHEN J H, ZOU C M, XIE X Y. Alleviating effect of exogenous salicylic acid on low temperature stress of tobacco seedlings [J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2020,46(1):14–20.
- [81] 张嘉雯, 卢绍浩, 赵喆, 赵铭钦. 外源褪黑素对低温胁迫下烟草幼苗生理指标的影响 [J]. 中国农业科技导报, 2020,22(9):78–86. DOI:10.13304/j.nykjdb.2019.0578.
- ZHANG J W, LU S H, ZHAO Z, ZHAO M Q. Exogenous melatonin on tobacco seedling under low temperature stress physiology index [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2020,22(9):78–86. DOI:10.13304/j.ykjdb.2019.0578.
- [82] FAN X L, ZHAO J, SUN X S, ZHU Y, LI Q F, ZHANG L, ZHAO D S, HUANG L C, ZHANG C Q, LIU Q. Exogenous melatonin improves the quality performance of rice under high temperature during grain filling [J]. *Agronomy*, 2022,12(4):949.
- [83] 张丽娜, 董建江, 刘炎红, 邵伏文, 陈学平. 通过  $\beta$ -氨基丁酸激发效应增强烟草对干旱和低温胁迫的耐受能力 [J]. 安徽农业大学学报, 2018,45(1):171–174. DOI:10.13610/j.cnki.1672–352x.20180302.028.
- ZHANG L N, DONG J J, LIU Y H, SHAO F W, CHEN X P. Enhancing the resistance of tobacco to drought and low temperature stress by  $\beta$ -aminobutyric acid stimulation [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2018,45(1):171–174. DOI:10.13610/j.cnki.1672–352x.20180302.028.
- [84] LI J, MU M A, SUN A H, GUO Q Y, WANG Y M, HUANG Z R, LI W Q, ZHENG C Y. Corrigendum: Magnesium application improves the morphology, nutrients uptake, photosynthetic traits, and quality of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) under cold stress [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023,14. DOI:10.3389/fpls.2023.1172742.
- [85] 张燕, 方力, 李天飞, 姚照兵, 冯永新, 吴业池. 钙对低温胁迫的烟草幼苗某些酶活性的影响 [J]. 植物学报, 2002, 19(3):342–347. DOI:10.3969/j.issn.1674–3466.2002.03.013.
- ZHANG Y, FANG L, LI T F, YAO Z B, FENG Y X, WU Y C. Effects of calcium on some enzyme activities of tobacco seedlings under low temperature stress [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002,19(3):342–347. DOI:10.3969/j.issn.1674–3466.2002.03.013.
- [86] 李君可, 王静, 王利鹏. 预喷施  $\text{CaCl}_2$  溶液对低温胁迫下烤烟幼苗生理生态的影响 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2013,35(11):54–61. DOI:10.13718/j.cnki.xdzk.2013.11.025.
- LI J K, WANG J, WANG L J. Effects of pre-spraying  $\text{CaCl}_2$  solution on physiology and ecology of flue-cured tobacco seedlings under low temperature stress [J]. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 2013,35(11):54–61. DOI:10.13718/j.cnki.xdzk.2013.11.025.
- [87] 张燕, 方力, 姚照兵, 冯永新, 吴业池. PEG 和低温胁迫对烟草幼苗某些生理特性的影响 [J]. 吉林农业大学学报, 2002,24(6):14–19. DOI:10.3969/j.issn.1000–5684.2002.06.005.
- ZHANG Y, FANG L, YAO Z B, FENG Y X, WU Y C. Effects of PEG and low temperature stress on some physiological characteristics of tobacco seedlings [J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2002,24(6):14–19. DOI:10.3969/j.issn.1000–5684.2002.06.005.
- [88] 顾开元, 侯爽, 陈锦芬, 刘溶荣, 邹聪明, 徐照丽, 谢小玉. 外源甜菜碱对低温胁迫下烟草幼苗生理特性的影响 [J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2021,36(2):283–290. DOI:10.13304/j.nykjdb.2019.0578.
- GU K Y, HOU S, CHEN J F, LIU R R, ZOU C M, XU Z L, XIE X Y. Exogenous betaine affect tobacco seedling physiological characteristics under low temperature stress [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2021,36(2):283–290. DOI:10.13304/j.ykjdb.2019.0578.
- [89] 陈培琴, 郁松林, 詹妍妮, 康喜亮. 植物在高温胁迫下的生理研究进展 [J]. 中国农学通报, 2006,22(5):223–227. DOI:10.3969/j.issn.1000–6850.2006.05.060.
- CHEN P Q, YU S L, ZHAN Y N, KANG X L. Research progress of plant physiology under high temperature stress [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006,22(5):223–227. DOI:10.3969/j.issn.1000–6850.2006.05.060.
- [90] 谭伟, 李庆亮, 罗音, 王玮, 杨兴洪. 外源  $\text{CaCl}_2$  预处理对高温胁迫烟草叶片光合作用的影响 [J]. 中国农业科学, 2009,42(11):3871–3879.
- TAN W, LI Q L, LUO Y, WANG W, YANG X H. Effects of exogenous  $\text{CaCl}_2$  pretreatment on photosynthesis of tobacco leaves under high temperature stress [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009,42(11):3871–3879.
- [91] 魏晓玲, 冯常青, 黄云侠, 徐时长, 邱福祥, 吴题, 郑英洁, 李文卿, 何华勤. 镁缓解高温强光对烟草植株光合生理伤害的影响 [J]. 福建农业学报, 2022,37(1):33–41. DOI:10.19303/j.issn.1008–0384.2022.01.005.
- WEI X L, FENG C Q, HUANG Y X, XU S H, QIU F X, WU T,

- ZHENG Y J, LI W Q, HE H Q. Effects of magnesium on photosynthetic physiological injury of tobacco plants under high temperature and strong light [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2022,37(1):33–41. DOI:10.19303/j.issn.1008-0384.2022.01.005.
- [92] 张志辉. 氨基酸叶面肥处理对玉米开花期高温胁迫的调控效应研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- ZHANG Z H. Study on the regulatory effect of amino acid foliar fertilizer treatment on high temperature stress in maize flowering stage [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018.
- [93] 张艾改, 刘国顺, 云菲, 张林. 外源葡萄糖对高温强光下旺长期烤烟光合特性及碳氮代谢关键酶活性的影响 [J]. *烟草科技*, 2019,52(8):9–15. DOI:10.16135/j.issn1002-0861.2018.0425.
- ZHANG A G, LIU G S, YUN F, ZHANG L. Effects of exogenous glucose on photosynthetic characteristics and key enzyme activities of carbon and nitrogen metabolism of long-duration flue-cured tobacco under high temperature and strong light [J]. *Tobacco Science & Technology*, 2019,52(8):9–15. DOI:10.16135/j.issn1002-0861.2018.0425.
- [94] 张清莉.  $\beta$ -氨基丁酸提高烟草幼苗抵御高温和高盐胁迫的初步研究 [D]. 合肥: 中国科学技术大学, 2015.
- ZHANG Q L. Preliminary study on enhancing resistance of tobacco seedlings to high temperature and high salt stress by  $\beta$ -aminobutyric acid [D]. Hefei: University of Science and Technology of China, 2015.
- [95] CAITLIN E, MEACHAM H K, LEMONNIER P, SLATTERY R A, BENJAMIN C, BERNACCHI C J, LAWSON T, CAVANAGH A P. The effect of increasing temperature on crop photosynthesis: from enzymes to ecosystems [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021,72(8):2822–2844.
- [96] XU Y F, CHU C C, YAO S G. The impact of high-temperature stress on rice: Challenges and solutions [J]. *The Crop Journal*, 2021,9(5):963–976.
- [97] RENARD D, MAHAUT L, NOACK F. Crop diversity buffers the impact of droughts and high temperatures on food production [J]. *Environmental Research Letters*, 2023,18(4): 45002.

(责任编辑 白雪娜)