

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2022)06-0559-06
DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2022.06.010

马铃薯耐热性研究进展

王 旭, 石 瑛, 唐鑫华*

(东北农业大学农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘 要: 马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是茄科草本植物, 世界上重要的粮食产物之一, 性喜温凉, 不耐高温。随着温室效应不断加剧, 全球气候变暖带来的农业灾害不断增加。高温胁迫是限制马铃薯栽培的主要非生物胁迫之一, 对马铃薯生长发育以及产量建成都有较大影响。因此, 马铃薯耐热性研究是未来需要面临的一大重要课题。文章综述了马铃薯在高温胁迫下生长发育和生理代谢的变化, 马铃薯耐热性评价指标和马铃薯耐热机制, 以期在全球气候变暖与极端天气频发的大背景下减少高温对马铃薯的损害, 确保马铃薯的产量和品质, 进一步保障国家粮食安全。

关键词: 马铃薯; 高温胁迫; 评价指标; 耐热机制; 耐热品种

Research Progress in Heat Tolerance of Potato

WANG Xu, SHI Ying, TANG Xinhua*

(College of Agronomy, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang 150030, China)

Abstract: Potato (*Solanum tuberosum* L.) is a member of the Solanaceae (nightshade) family, and one of the important food products in the world. It adapts to cool temperatures and is not tolerant to high temperature. With the increase of greenhouse effect, agricultural disasters caused by global warming are also increasing. High temperature stress is one of the main abiotic stresses limiting potato cultivation, which has a obvious impact on potato growth and yield. Therefore, potato heat tolerance is an important topic in the future. This review summarized the changes of growth, development and physiological metabolism of potato under high temperature stress, the evaluation indexes of potato heat tolerance, and the mechanism of potato heat tolerance, with a view to reducing the damage of high temperature to potato under global warming and frequent extreme weather, ensuring the yield and quality of potatoes, and further ensuring national food security.

Key Words: potato; high temperature stress; evaluation index; heat resistant mechanism; heat tolerant cultivar

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是茄科草本植物, 世界上重要的粮食产物之一, 性喜温凉, 不耐高温。随着温室效应不断加剧, 全球气候变暖带来

的农业灾害不断增加^[1]。高温胁迫是限制马铃薯栽培的主要非生物胁迫之一, 对马铃薯生长发育以及产量建成都有较大影响^[2,3]。因此, 马铃薯耐热性研

收稿日期: 2022-12-02

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-09); 东北农业大学大学生SIPT项目。

作者简介: 王旭(2001-), 男, 本科生, 研究方向为马铃薯分子育种和栽培生理。

*通信作者(Corresponding author): 唐鑫华, 博士, 高级实验师, 研究方向为马铃薯分子育种和栽培生理, E-mail: tangxinhua821@sina.com。

究是未来需要面临的一大重要课题。

在此背景下, 本文综述了马铃薯在高温胁迫下生长发育和生理代谢的变化, 马铃薯耐热性评价指标和马铃薯耐热机制, 以期在全球气候变暖与极端天气频发的大背景下减少高温对马铃薯的损害、进一步保证马铃薯主粮化发展。

1 高温对马铃薯的影响

1.1 高温对马铃薯生长发育的影响

马铃薯喜温凉, 高温对马铃薯的主要生育时期都有影响。Zhang等^[4]研究发现提高环境温度即导致热激发芽, 高温胁迫明显地缩短了马铃薯块茎休眠时间, 并揭示了这可能是由于赤霉素的富集引起的。Murigi等^[5]研究也证明了高温下马铃薯块茎发芽的抑制作用明显低于低温状态。戴鸣凯等^[6]发现在35和39℃时, 马铃薯在苗期生长缓慢且叶片短小卷曲。在块茎形成期高温胁迫会抑制马铃薯的正常生长发育, 并且使马铃薯块茎中总淀粉含量、支链淀粉以及直链淀粉含量下降^[7]。班文慧等^[8]提出施氮量150 kg/hm²可以缓解块茎形成期高温胁迫下马铃薯总淀粉含量、支链淀粉以及直链淀粉含量的下降幅度。Chen和Setter^[9]也发现高温会抑制马铃薯块茎生长期和膨大期的干物质积累速率。有学者认为适量的高温可以降低块茎数而增加单个块茎的重量^[10], 但近来研究都认为高温胁迫在降低块茎数的同时也降低单个块茎的重量^[8,11,12], 并导致产量大幅下降^[7,8,12]。

1.2 高温对马铃薯生理代谢的影响

1.2.1 高温对马铃薯光合作用的影响

研究认为植物光合作用是高温胁迫下最先受到影响的生理进程之一^[13]。高温对光合作用的影响主要表现在两个方面: 一是通过影响气孔来限制CO₂浓度间接影响光合作用; 二是直接降低植物叶肉细胞的光合活性。路涛^[14]通过对同为茄科的番茄研究发现, 短期的轻度高温胁迫会增加番茄气孔开放程度与气孔密度, 但在长期的高温胁迫下, 番茄会对高温产生适应机制, 气孔开放程度与气孔密度将会降低。冯朋博等^[15]通过对马铃薯块茎形成期进行高温胁迫并研究其叶绿素荧光参数, 表明高温降低了

马铃薯叶片 F_v/F_m 以及 F_v/F_m , 即降低了PS II中心活性和PS II最大光化学效率。王星强^[16]通过对马铃薯花后高温胁迫也得到相同荧光参数变化。研究表明, 除了对PS II有影响外, 高温也会降低PS I的活性, 导致电子供体P700降低^[17]。研究发现高温会导致马铃薯叶绿素总含量、叶绿素a含量、叶绿素b含量以及类胡萝卜素含量显著下降^[7,16]。

1.2.2 高温对马铃薯抗氧化能力的影响

植物在逆境胁迫下会因为活性氧代谢失调, 积累大量的活性氧(Reactive oxygen species, ROS), 会严重影响细胞正常生理功能。在植物体内有活性氧清除系统, 其中一类是超氧化歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)等酶类清除系统^[18]。丙二醛(Malonic dialdehyde, MDA)含量也是衡量植物过氧化程度的一个重要指标, MDA含量越高说明植物受到胁迫的伤害越严重^[19]。脯氨酸(Proline, Pro)被认为具有分子伴侣, 清除活性氧, 调控细胞稳态的作用, 其含量也是逆害胁迫的重要指标^[20]。研究表明, 高温会大幅度增加马铃薯叶片MDA含量, 说明高温会引起马铃薯发生膜脂过氧化作用; 且在高温胁迫下, Pro含量也会大量积累, 用于增强对高温胁迫的抵抗能力^[6,7,15]。但在不同研究中, 高温胁迫下SOD活性、POD活性和CAT活性变化却并不完全一致。慕宇^[7]和冯朋博等^[15]研究表明这3种酶活性在较长生育期内呈现先升高后降低的趋势, 揭示高温会引起这3种酶活性的升高, 但对马铃薯长时间温度胁迫严重影响马铃薯的生理代谢, 影响这3种酶活性。但在戴鸣凯等^[6]的短期研究中SOD活性变化与慕宇^[7]、冯朋博等^[15]研究相同, 呈现先升高后降低的趋势; POD活性在35℃时, 7 d内呈现先升高后降低再升高的趋势, 在39℃时, 7 d内呈现先降低后升高的趋势; CAT活性在35和39℃7 d内都呈现先下降后升高的趋势, 且39℃时活性上升和下降趋势更加显著。

1.3 高温对马铃薯病害发生的影响

马铃薯常见病害分为真菌性病害, 细菌性病害, 病毒性病害。张晶晶^[21]研究发现高温高湿有利于马铃薯晚疫病的蔓延, 高温干旱会加重马铃薯疮

痂病的病害, 高温高湿对马铃薯青枯病发展有利。高温也有利于蚜虫的繁殖。蚜虫作为马铃薯病毒病的重要传播介体, 可以传播马铃薯Y病毒(Potato virus Y, PVY)、马铃薯A病毒(Potato virus A, PVA)、马铃薯M病毒(Potato virus M, PVM)和马铃薯卷叶病毒(Potato leafroll virus, PLRV)等^[22]。

2 马铃薯耐热性评价

2.1 马铃薯耐热性评价方法

2.1.1 田间鉴定法

田间直接鉴定法在实际试验中较为少见, 其过于依赖当年气候温度和当地地理位置, 且无法进行重复性试验。常见在作物品种比较和区域试验中, 用于确认某一品种的抗热性。

田间间接鉴定法在田间试验中较为常见, 即在田间建设温棚等建筑提高田间温度进行高温胁迫。班文慧等^[8]通过田间搭建高温棚构建高温环境用于研究施氮量对于马铃薯高温胁迫后的影响。冯朋博等^[15]通过田间建设遮阴网降低温度, 建设温棚提高温度。

2.1.2 人工模拟鉴定法

人工模拟鉴定法在试验中较为常见, 其具体为通过人工调节温度模拟高温胁迫, 用于栽培盆栽植株或试管苗, 易于控制和恒定试验的胁迫温度, 试验时间较短, 但无法完全模拟大田环境且试验规模较易受限。郭新宇等^[23]通过人工气候箱对不同马铃薯品种苗期的耐热性进行鉴定与评价。杨芳等^[24]通过培养箱处理马铃薯组培苗来模拟高温环境。Singh等^[25]通过对不同耐热性的马铃薯试管薯研究来评估种质资源。

2.2 马铃薯耐热性评价指标

高温胁迫对马铃薯的影响从表型指标到生理生化指标都有体现, 但从单一指标并无法准确评价一个品种的耐热性, 需要综合指标来进行评价。

2.2.1 产量品质指标

产量指标主要体现在单株产量、单株结薯数、单位面积产量、单位面积商品薯产量等, 淀粉含量、干物质含量、蛋白质含量、维生素C含量等是马铃薯重要的品质指标。唐鑫华等^[26]通过测定

干物质含量、淀粉含量与单株淀粉含量来探究表油菜素内酯对NaCl胁迫下马铃薯品质的影响。罗文彬等^[27]通过测定块茎中蛋白质、维生素C和钾含量来鉴定马铃薯不同品系的品质。

2.2.2 生长形态指标

生长形态指标主要表现在生长过程马铃薯植株的叶面积、茎粗、株高、分枝数、节间距等。吴玺等^[28]通过测定马铃薯的株高与茎粗来研究干旱处理对马铃薯生长特性的影响。

2.2.3 生理生化指标

叶片叶绿素含量、光合生理参数、荧光参数等与马铃薯的光能利用率和光能转化率具有显著相关性; MDA和Pro含量以及SOD、CAT、POD活性等主要反映马铃薯抗氧化能力, 生理生化指标中测定这两组指标较为常见。冯朋博等^[15]的研究中选取具有代表性的功能叶片分别测定了净光合速率、叶绿素荧光、MDA和Pro含量以及SOD、POD活性等来探究高温对马铃薯光合速率与抗氧化能力的影响。

2.2.4 综合评价

隶属函数法是综合评价马铃薯耐热性指标的常用方法, 郭新宇等^[23]通过隶属函数综合排序用于评价马铃薯苗期的耐热性, 陈中钊等^[29]通过隶属函数和聚类分析并通过回归分析建立了苦瓜耐热性评价回归方程。

3 马铃薯耐热性分子机制

3.1 高温影响马铃薯块茎形成的分子机制

高温影响马铃薯块茎的形成和产量, Lehetz等^[30]研究中, FT的同源基因SP6A的表达可以促进马铃薯块茎的形成, 但他们发现高温时SP6A的特异小RNA积累, 该小RNA被命名为SES, SES可以抑制SP6A的表达从而抑制马铃薯块茎的形成, 在通过过表达STTM抑制SES后, 可以提高马铃薯在高温胁迫时块茎品质。Park等^[31]通过表达SP6A转基因植株发现在高温处理第35 d其表达量与正常温度的表达量呈现显著性差异, 但在56 d时SP6A过表达植株完全恢复高温所降低的SP6A的表达量, 并结合转录组分析, 得出包括SP6A在内的

参与块茎发育的基因在高温胁迫时早期和晚期表现出不同的表达模式。

3.2 生物钟相关基因协调环境温度和植物生长发育的分子机制

高温下, 马铃薯会发生徒长、株高显著增加^[32]。Li等^[32]揭示了在高温下转录抑制因子RVE5通过与转录抑制因子CCA1竞争来调控*ELF4*的表达, 从而控制*ELF4*的表达水平, 并抑制下游生长相关基因, 从而抑制植物在高温下的植株徒长。

3.3 油菜素内酯提高植物耐热性的分子机制

油菜素内酯(Brassinolide, BR)可以调节植物发育的各个方面, 也与植物对热胁迫的反应有关, 外源BR可以提高拟南芥的耐热性。Chen等^[33]研究发现, 过量表达*ERF49*使植物耐热性降低, 而油菜素内酯可以通过调节*BZR1*的表达, 抑制*ERF49*增强植株的耐热性。张瑞平等^[34]研究发现油菜素内酯能够诱导植物交替呼吸途径来响应高温逆境, 由油菜素内酯所诱导的交替呼吸途径一方面能够减少高温胁迫对光系统的损害, 另一方面激活抗氧化系统来缓解植物的氧化损伤。

3.4 马铃薯热激转录因子和热激蛋白响应热胁迫的分子机制

热激转录因子在植物热胁迫中可以识别并结合热激元件, 进一步调控热激蛋白的转录翻译^[35]。唐锐敏等^[36]通过从马铃薯品种‘Désirée’中克隆到*StHsfA3*基因, 并通过过表达该基因获得转基因马铃薯株系, 推测*StHsfA3*可能协同*StHsp26-CP*和*StHsp70*增强过表达转基因株系的耐热性。姚紫薇^[37]也揭示了拟南芥通过高温诱导HSFB2b的表达来抑制下游热激蛋白的表达, 负调控热形态建成。在该研究中, 还揭示了HSFB2b可能通过抑制*ST2A*的表达维持茉莉酸含量, 负调控热形态建成。杨芳等^[24]通过对马铃薯热激蛋白HSP90的研究, 发现HSP90-伙伴蛋白复合体在高温胁迫下发挥调控作用进而提高马铃薯耐热性。

4 提高马铃薯抗热性途径

4.1 栽培方式

氮肥的施用对于马铃薯栽培尤为关键^[38]。

Bhattacharya等^[39]和班文慧等^[8]通过改变施氮水平缓解了马铃薯高温胁迫损害。Xi等^[40]通过施用外源亚磷酸盐显著缓解高温胁迫对马铃薯的不利影响。研究发现, 外源施用油菜素内酯也可提高植株的耐热性^[33]。研究表明高温会加重马铃薯的病虫害^[21,22], 通过及时防治马铃薯病虫害, 可降低病虫害对马铃薯产生的影响。

4.2 常规育种

中国马铃薯野生资源较少, 对现有优质种质的挖掘和创新, 是选育新品种的重要条件^[41]。Tang等^[42]对55个品种鉴定发现, 高温胁迫下植株叶片叶绿素含量和株高增加幅度较大的品种的块茎质量下降程度较小。Zhang等^[11]通过对50个马铃薯品种耐热性鉴定发现早熟品种耐热性好于晚熟品种。Ufuk等^[43]评价17个马铃薯基因型对高温胁迫的响应, 确定茎干重(Haulm dry weight, HDW)、叶面积指数(Leaf area index, LAI)、光合速率(Photosynthetic rate, Pn)、气孔导度(Stomatal conductance, Gs)、蒸腾速率(Transpiration rate, Tr)、冠层温度(Canopy temperature, CT)和SPAD值可能为筛选耐热基因型的有用性状。

4.3 分子育种

马铃薯分子育种在抗逆性育种中起到举足轻重的作用, 分子育种与常规育种相结合为新品种的选育提供了新途径^[44-46]。Zhu等^[47]从二倍体马铃薯野生种中分离出*SpHsfA4c*基因, 通过构建过表达转基因株系, 提高了高温胁迫下马铃薯细胞膜稳定性、抗氧化能力和渗透调节能力。Gangadhar等^[48]在转基因马铃薯植株中过表达*StGLP*基因, 通过触发ROS清除信号通路控制植株抗氧化和热应激基因的响应。研究表明, 拟南芥芽和马铃薯叶片的热诱导基因表达重叠, 马铃薯的热胁迫响应基因与干旱胁迫相关基因重叠^[49]。

5 展 望

全球气候变暖形势加剧, 粮食作物面临不同程度的减产问题^[50]。马铃薯以独特的优势和地位在稳定国家粮食安全, 提高农民收入上起到重要作用^[51]。目前关于高温胁迫对于马铃薯的各种影响已

较为明晰,但对于其分子机制的探讨仍然需要进一步的加强。优化栽培条件来减弱高温胁迫的损害仍需进一步探究;并深入探究马铃薯耐热性调控因子、构建互作网络、开发基因编辑技术,培育出耐热性更强的优质马铃薯品种。

通过分子育种和基因编辑^[52],培育创新耐热马铃薯种质资源,提高马铃薯单产和品质;在面对极端天气或气候变暖所带来的高温胁迫等不利环境时保障中国粮食安全。2015年中国提出马铃薯主粮化,马铃薯为脱贫攻坚战取得全面胜利做出了巨大贡献,在全面建设社会主义现代化国家新征程中应充分挖掘马铃薯作为主粮作物的生产潜力,通过分子育种和基因编辑技术丰富种质资源,结合常规育种方法和优化栽培技术培育抗逆性品种,提高品质、增加单产,确保中国人的饭碗牢牢端在自己手中。

[参 考 文 献]

- [1] Teper-Bammler P, Dudai N, Fischer R, *et al.* Mint essential oil can induce or inhibit potato sprouting by differential alteration of apical meristem [J]. *Planta*, 2010, 232(1): 179–186.
- [2] Levy D, Veilleux R E. Adaptation of potato to high temperatures and salinity—a review [J]. *American Journal of Potato Research*, 2007, 84(6): 487–506.
- [3] Belanger G, Walsh J R, Richards J E, *et al.* Tuber growth and biomass partitioning of two potato cultivars grown under different N fertilization rates with and without irrigation [J]. *American Journal of Potato Research*, 2001, 78(2): 109–117.
- [4] Zhang G, Tang R, Niu S, *et al.* Heat-stress-induced sprouting and differential gene expression in growing potato tubers: comparative transcriptomics with that induced by postharvest sprouting [J]. *Horticulture Research*, 2021, 8(1): 3089–3106.
- [5] Murigi W W, Nyankanga R O, Shibairo S I. Effect of storage temperature and postharvest tuber treatment with chemical and biorational inhibitors on suppression of sprouts during potato storage [J]. *Journal of Horticultural Research*, 2021, 29(1): 83–94.
- [6] 戴鸣凯, 张志忠, 刘爽, 等. 高温胁迫对马铃薯幼苗生长和部分生理指标的影响 [J]. *农学学报*, 2018, 8(9): 9–14.
- [7] 慕宇. 高温对马铃薯块茎淀粉和产量形成的影响机理研究 [D]. 银川: 宁夏大学, 2017.
- [8] 班文慧, 王星强, 柳强娟, 等. 施氮对块茎形成期高温胁迫后马铃薯块茎产量、淀粉含量和相关酶代谢活性的影响 [J]. *核农学报*, 2022, 36(2): 422–434.
- [9] Chen C T, Setter T L. Role of tuber developmental processes in response of potato to high temperature and elevated CO₂ [J]. *Plants (Basel)*, 2021, 10(5): 871.
- [10] Gregory L E. Some factors for tuberization in the potato plant [J]. *American Journal of Botany*, 1956, 43(4): 281–288.
- [11] Zhang G, Tang R, Niu S, *et al.* Effects of earliness on heat stress tolerance in fifty potato cultivars [J]. *American Journal of Potato Research*, 2020, 97(1): 23–32.
- [12] Kim Y U, Seo B S, Choi D H, *et al.* Impact of high temperatures on the marketable tuber yield and related traits of potato [J]. *European Journal of Agronomy*, 2017, 89: 46–52.
- [13] Sun X, Du Z, Jin R, *et al.* Association of SSR markers with functional traits from heat stress in diverse tall fescue accessions [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1): 116–128.
- [14] 路涛. 亚高温强光胁迫下番茄幼苗光抑制及光保护机制研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016.
- [15] 冯朋博, 慕宇, 孙建波, 等. 高温对马铃薯块茎形成期光合及抗氧化特性的影响 [J]. *生态学杂志*, 2019, 38(9): 2719–2726.
- [16] 王星强. 花后高温胁迫对旱区马铃薯早衰的响应机理研究 [D]. 银川: 宁夏大学, 2022.
- [17] Ivanov A G, Velitchkova M, Allakhverdiev S I, *et al.* Heat stress-induced effects of photosystem I: an overview of structural and functional responses [J]. *Photosynthesis Research*, 2017, 133(1–3): 17–30.
- [18] 魏婧, 徐畅, 李可欣, 等. 超氧化物歧化酶的研究进展与植物抗逆性 [J]. *植物生理学报*, 2020, 56(12): 2571–2584.
- [19] 赵凤斌, 王丽卿, 季高华, 等. 盐胁迫对3种沉水植物生物学指标及叶片中丙二醛含量的影响 [J]. *环境污染与防治*, 2012, 34(10): 40–44.
- [20] 赵小强, 钟源, 周文期, 等. 外源脯氨酸诱导提高玉米对低温胁迫的生理响应 [J/OL]. *分子植物育种*: 1–15. [2022–12–18]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210820.1341.015.html>.
- [21] 张晶晶. 马铃薯主要病害及防治措施 [J]. *世界热带农业信息*, 2022(1): 51–52.
- [22] 张抒, 白艳菊, 范国权, 等. 马铃薯病毒病传播介体蚜虫的危害及

- 防治[J]. 黑龙江农业科学, 2017(3): 59–63.
- [23] 郭新宇, 张光海, 李凯峰, 等. 不同马铃薯品种(系)苗期耐热性评价[J]. 云南农业大学学报: 自然科学版, 2020, 35(2): 196–205.
- [24] 杨芳, 乔岩, 王永强, 等. 马铃薯 *HSP90* 基因家族的全基因组鉴定及高温干旱胁迫下的表达分析[J]. 西北农业学报, 2022, 31(6): 690–702.
- [25] Singh A, Kaushal N, Sharma R, *et al.* Effect of elevated temperature on *in vitro* microtuberization of potato genotypes with different thermotolerance levels [J]. International Journal of Plant Research, 2016, 29(3): 6–9.
- [26] 唐鑫华, 孟欣, 石忆, 等. 表油菜素内酯对 NaCl 胁迫下马铃薯生长和块茎品质的影响[J]. 中国农业大学学报, 2022(12): 127–137.
- [27] 罗文彬, 许国春, 李华伟, 等. 马铃薯营养品质变异特征及优异品系发掘 [J/OL]. 植物遗传资源学报: 1–10. [2022–12–18]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/detail.aspx?FileName=ZWYC20221115000&DbName=DKFX2022>.
- [28] 吴玺, 和秋兰, 王正维, 等. 基于转录组测序对 PEG 模拟干旱胁迫下马铃薯块茎中淀粉和蔗糖代谢途径相关基因差异表达分析 [J/OL]. 基因组学与应用生物学: 1–20. [2022–12–18]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1369.Q.20221114.1724.005.html>.
- [29] 陈中钊, 杜文丽, 许端祥, 等. 苦瓜苗期耐热性综合评价及其鉴定指标的筛选[J]. 江西农业学报, 2022, 34(3): 1–7.
- [30] Lehtret G G, Sonnewald S, Hornyik C, *et al.* Post-transcriptional regulation of FLOWERING LOCUS T modulates heat-dependent source-sink development in potato [J]. Current Biology, 2019, 29(10): 1614–1624.
- [31] Park J S, Park S J, Kwon S Y, *et al.* Temporally distinct regulatory pathways coordinate thermo-responsive storage organ formation in potato [J]. Cell Reports, 2022, 38(13): 110579.
- [32] Li W, Tian Y, Li J, *et al.* A competition-attenuation mechanism modulates thermoresponsive growth at warm temperatures in plants [J]. The New Phytologist, 2022, 237(1): 177–191.
- [33] Chen X, Xue H, Zhu L, *et al.* ERF49 mediates brassinosteroid regulation of heat stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. BMC Biology, 2022, 20(1): 254.
- [34] 张瑞平, 杨峰, 陈乐章, 等. 交替呼吸途径在油菜素内酯调控本氏烟响应高温胁迫中的作用研究[J]. 生物技术通报, 2020, 36(10): 8–14.
- [35] 邵坤仲, 吕昕培, 李佳吕, 等. 高等植物热激转录因子生物学特性及其在非生物胁迫适应中的作用[J]. 应用生态学报, 2022, 33(8): 2286–2296.
- [36] 唐锐敏, 贾小云, 朱文娇, 等. 马铃薯热激转录因子 *HsfA3* 基因的克隆及其耐热性功能分析[J]. 作物学报, 2021, 47(4): 672–683.
- [37] 姚紫薇. 热激转录因子 HSF2b 负调控拟南芥热形态建成的分子机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2022.
- [38] 孙磊, 邵枫, 张亮, 等. 不同氮肥配施对马铃薯块茎形成及发育的影响[J]. 东北农业大学学报, 2018, 49(6): 32–39.
- [39] Bhattacharya U, Saha A, Saha A. Response of heat tolerant variety (Kufri Surya) of potato (*Solanum tuberosum*) under different levels of nitrogen [J]. Current Journal of Applied Science and Technology, 2019, 31(7): 1–7.
- [40] Xi Y, Han X, Zhang Z, *et al.* Exogenous phosphite application alleviates the adverse effects of heat stress and improves thermotolerance of potato (*Solanum tuberosum* L.) seedlings [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 190(C): 110048.
- [41] 何铭, 徐建飞, 金黎平. 2021 年马铃薯遗传育种研究进展 [C]// 金黎平, 吕文河. 马铃薯产业与种业创新. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2022.
- [42] Tang R, Niu S, Zhang G, *et al.* Physiological and growth responses of potato cultivars to heat stress [J]. Botany, 2018, 96(12): 897–912.
- [43] Ufuk D, Sevgi C, Caner Y, *et al.* Assessment of morphophysiological traits for selection of heat-tolerant potato genotypes [J]. Turkish Journal of Agriculture and Forestry, 2017, 41(3): 218–232.
- [44] 尹祥佳. 马铃薯分子育种技术应用研究[J]. 中国种业, 2021(9): 6–9.
- [45] 殷丽丽, 邢宝龙, 刘飞, 等. 马铃薯育种方法及研究进展[J]. 农学报, 2015(12): 9–13.
- [46] 卢翠华, 王石, 张丽莉, 等. 农杆菌介导 EPSPS 抗草甘膦基因转化马铃薯品种[J]. 东北农业大学学报, 2013, 44(10): 18–24.
- [47] Zhu W J, Li P P, Xue C M, *et al.* Potato plants overexpressing *SpHsfA4c* exhibit enhanced tolerance to high-temperature stress [J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2021, 68(6): 1–10.
- [48] Gangadhar B H, Mishra R K, Kappachery S, *et al.* Enhanced thermo-tolerance in transgenic potato (*Solanum tuberosum* L.) overexpressing hydrogen peroxide-producing germin-like protein (GLP) [J]. Genomics, 2021, 113(5): 3224–3234.

(下转第 572 页)

5.5 扩建贮藏设施, 提升资源节约

适度完善贮藏设施、扩大贮藏容量提高马铃薯保鲜能力是甘肃省马铃薯产业高质发展的关键。运用新设备、新技术控制贮藏空间的温度、湿度, 并进行有效通风, 能有效控制马铃薯入库前后在冷藏库的数据指标, 不但可提高马铃薯主食化产品的质量, 也可以激励、支持龙头企业、农户和专业合作社集约化贮藏的动力。甘肃省马铃薯产业高质量发展应节约资源和保护生态环境, 实现农业循环再生利用, 增强持续发展能力^[17]。首先, 解决马铃薯生产剩余资源, 在不破坏环境的基础上将剩余废物再循环利用, 秸秆、薯渣作饲料, 农用地膜二次使用后可回收利用, 加强资源再生管理思维, 制定农业剩余废物的回收处理制度。其次, 攻破马铃薯生产环节污染问题, 最为典型的是农药投入和马铃薯加工产生的废水处理, 用粪便、秸秆再生资源替代农药投入量, 废水进行多次净化用于农田灌溉, 健全资源节约以提升马铃薯产业高质量发展的步伐。

[参 考 文 献]

- [1] 许亚坤, 徐宁, 张洪亮, 等. 马铃薯主粮化在黑龙江垦区实施进展及存在问题[J]. 中国马铃薯, 2020, 34(2): 121-125.
- [2] 罗其友, 伦闰琪, 高明杰, 等. 2021—2025年我国马铃薯产业高质量发展战略路径[J]. 中国农业资源与区划, 2022, 43(3): 37-45.
- [3] 曹前满. 我国绿色农业发展的层次与结构体系的逻辑研究[J]. 当代经济管理, 2020, 42(9): 1-9.
- [4] 李掌, 张开乾, 马忠明, 等. 甘肃打造马铃薯种业强省对策与建议[J]. 甘肃农业科技, 2022, 53(6): 5-13.
- [5] 白贺兰, 乔德华. 甘肃省马铃薯产业发展现状及持续健康发展对策[J]. 中国马铃薯, 2018, 32(2): 118-123.
- [6] 达存莹, 岳云, 贾秀苹. 甘肃省马铃薯产业发展现状及主粮化发展分析[J]. 中国农业资源与区划, 2016, 37(3): 38-42.
- [7] 王秀, 周少燕. 中国扩大新消费需求的突出梗阻与“十四五”取向[J]. 西南金融, 2022(1): 88-100.
- [8] 卢肖平. 马铃薯主粮化战略的意义、瓶颈与政策建议[J]. 华中农业大学学报: 社会科学版, 2015(3): 1-7.
- [9] 仇菊, 朱宏, 朱大洲, 等. 不同加工用途马铃薯品质特性分析[J]. 中国马铃薯, 2019, 33(6): 372-378.
- [10] 魏进堂, 李旭华, 邹金秋. 甘肃定西马铃薯及其脱毒种薯产业发展现状、存在问题与思路建议[J]. 中国农业资源与区划, 2021, 42(6): 16-21.
- [11] 张艳红, 刘朝霞. 基于钻石模型的甘肃省定西市马铃薯产业竞争力分析[J]. 中国林业经济, 2021(3): 59-62.
- [12] 张颖城, 李中慧, 王秀丽. 中国马铃薯主要品种特征与产业布局分析[J]. 中国马铃薯, 2022, 36(1): 78-85.
- [13] 冷功业, 杨建利, 邢骄阳, 等. 我国农业高质量发展的机遇、问题及对策研究[J]. 中国农业资源与区划, 2021, 42(5): 1-11.
- [14] 邓晓君, 杨炳南, 尹学清, 等. 国内马铃薯全粉加工技术及应用研究进展[J]. 食品研究与开发, 2019, 40(11): 213-218.
- [15] 白丽, 陈曦, 孙洁, 等. 产业融合视角下中国马铃薯加工业发展问题研究[J]. 农业工程学报, 2019, 35(8): 316-323.
- [16] 王瑞峰. 乡村产业高质量发展的内涵特征、影响因素及实现路径——基于全国乡村产业高质量发展“十大典型”案例研究[J]. 经济体制改革, 2022(1): 73-81.
- [17] 张发明, 丁峰, 王坪. 中国粮食主产区农业高质量发展水平评价与时空演变[J]. 浙江农业学报, 2021, 33(1): 150-160.
- [49] Liu B, Kong L, Zhang Y, et al. Gene and metabolite integration analysis through transcriptome and metabolome brings new insight into heat stress tolerance in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Plants, 2021, 10(1): 103.
- [50] 苏芳, 刘钰, 汪三贵, 等. 气候变化对中国不同粮食产区粮食安全的影响[J]. 中国人口·资源与环境, 2022(8): 140-152.
- [51] 谢从华, 柳俊. 中国马铃薯从济荒作物到主粮之变迁[J]. 华中农业大学学报, 2021(4): 8-15.
- [52] Zhang C, Yang Z, Tang D, et al. Genome design of hybrid potato [J]. Cell, 2021, 184(15): 3873-3883.

(上接第564页)