

## 甜菜碱在提高烟草抗逆性中的作用

刘丹, 李爱华, 刘岱松, 周波, 吴自友, 黄凯 (湖北省烟草公司十堰市公司, 湖北十堰 442000)

**摘要** 甜菜碱(GB)是植物在胁迫下积累的一种渗透保护剂。介绍了甜菜碱在植物中的作用机理,以及高盐度、干旱、高温、低温和重金属逆境下添加外源甜菜碱或转甜菜碱基因对烟草内部相关变化的研究进展,旨在为甜菜碱增强烟草抗逆性和提高品质、产量提供参考。

**关键词** 甜菜碱;烟草;逆境;甜菜碱醛脱氢酶

**中图分类号** S572 **文献标识码** A

**文章编号** 0517-6611(2020)07-0011-03

**doi:**10.3969/j.issn.0517-6611.2020.07.004

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



### The Role of Glycine Betaine in Improving Tobacco Stress Resistance

LIU Dan, LI Ai-hua, LIU Dai-song et al (Hubei Tobacco Company Shiyan City Company, Shiyan, Hubei 442000)

**Abstract** Glycine betaine(GB) is an osmoprotectant accumulated in plants under stress. The mechanism of glycine betaine in plants and the related changes under high salinity, drought, high temperature, low temperature and heavy metal stress with the addition of exogenous betaine or transbetaine genes were introduced in tobacco in this paper. This article would provide a reference for glycine betaine to enhance stress resistance and quality yield of tobacco.

**Key words** Glycine betaine; Tobacco; Stress; Betaine-aldehyde dehydrogenase

烟草不仅是模式植物也是重要的经济作物,对鄂西山区产业扶贫开发、农民增产增收具有重要作用。烟草在生育期内受到生物和非生物胁迫影响较大,高温、持续干旱或排水不畅会引起烟苗生长缓慢,生长势减弱,诱导花叶病、黑胫病、青枯病等根茎类病害发生。

甜菜碱包括甘氨酸甜菜碱(glycine betaine)、丙氨酸甜菜碱(balanine betaine)、脯氨酸甜菜碱(proline betaine)和羟脯氨酸甜菜碱(hydroxyproline betaine)。目前研究和应用最多的是甘氨酸甜菜碱(GB)。甘氨酸甜菜碱简称甜菜碱,是一种重要的渗透保护剂,存在于包括细菌和高等植物在内的许多生物体中。在逆境条件下,甜菜碱可以通过降低植物细胞渗透压,维持和稳定生物体内大分子结构的完整性来提高植物的抗性<sup>[1-3]</sup>。

研究表明,甜菜碱在植物抵御外界环境胁迫中起着重要作用,能够提高植物的耐盐性<sup>[4]</sup>、耐冷性<sup>[5]</sup>、抗冻性<sup>[3]</sup>、耐光抑制<sup>[6]</sup>和耐热性<sup>[7-8]</sup>。外源甜菜碱同样提高了玉米<sup>[9]</sup>和烟草<sup>[10-11]</sup>对非生物胁迫的耐受性。甜菜碱虽然存在于众多生物中,但烟草没有与甜菜碱合成相关的酶,其自身不能合成甜菜碱<sup>[12]</sup>。笔者对甜菜碱在提高烟草抗逆性中的作用进行阐述,为烟草的耐盐性、抗高温干旱、抗寒性及抗金属性等抗逆性研究提供实践依据。

#### 1 作用机理

GB是一种典型的相容溶质,通常在叶片中积累,以应对植物缺水、盐胁迫以及抗寒等过程。目前证明,GB是由2种不同的底物(胆碱和甘氨酸),分别通过2种不同的途径合成<sup>[13]</sup>。在许多生物中,胆碱转化为GB的过程已经被研究过,其途径涉及1~2种酶,这取决于胆碱的氧化方式。这2种酶途径普遍存在于广泛的植物、动物和微生物中,其中GB是通过有毒的甜菜碱醛2步氧化胆碱而形成的。在高等植

物中,由胆碱(CHO)经甜菜碱醛(BA)合成了GB。GB生物合成的第一步和第二步酶分别是胆碱单加氧酶(CMO)和甜菜碱醛脱氢酶(BADH)<sup>[14]</sup>。在调查的许多植物物种中,编码2步酶过程的基因已经被发现,但积累GB的能力有很大不同。与藜科植物相比,菠菜和甜菜通常在缺水或盐胁迫下积累大量的GB<sup>[15-16]</sup>,而同样条件下,单子叶植物玉米、小麦、高粱和大麦只积累较少的GB(0~20 μmol/g)<sup>[17-21]</sup>。此外,研究证明,无论是外源施用GB或BA还是转基因植物导入CMO或BADH基因,植物中都可以积累大量的GB,并对盐胁迫和温度胁迫有较强的耐受性<sup>[22-24]</sup>。这说明甜菜碱在植物抗逆性中的作用至关重要。

#### 2 甜菜碱对烟草的抗逆性

**2.1 甜菜碱提高烟草的耐盐性** 世界上约20%的耕地和几乎50%的灌溉土地受到高盐度的影响<sup>[25]</sup>。暴露在高盐度下会导致生物体内离子失衡和高渗透压。植物利用各种特定的抗盐机制来调节其内部渗透状态,其中之一是能够积累低分子量的有机相容溶质,如糖、某些氨基酸和季铵盐化合物。甘氨酸甜菜碱(GB)是一种重要的渗透压物质,能有效地稳定对植物生理功能起关键作用的酶<sup>[13]</sup>。Wu等<sup>[26]</sup>将海蓬子提取的胆碱单加氧酶(CMO)基因转入烟草获得转基因烟草。结果表明,转基因烟草的GB浓度比野生型烟草提高了9倍左右,当向转基因烟草提供5 mmol/L胆碱时,其GB含量增加了约30倍。在盐胁迫下,GB能有效地防止转基因植株的膜损伤,转基因烟草在含250~300 mmol/L NaCl的培养基上生长良好,对提高转基因植株的耐盐性是有效的。Luo等<sup>[27]</sup>等从水稻中分离到一个OsCOM基因并导入烟草获得转基因烟草植株。Northern blot结果表明,盐胁迫促进了信号蛋白的转录,转基因烟草植株表达过高导致GB含量增加,对盐胁迫的耐受性也有所提高。免疫印迹分析表明,转基因烟草中存在一种OsCOM功能性蛋白,但在野生型水稻植株中很少积累此蛋白,水稻幼苗中仅产生大量来自OsCMO的截短蛋白。这说明盐胁迫下野生型水稻缺乏OsCOM功能性蛋白,可能

**作者简介** 刘丹(1986—),女,四川仁寿人,农艺师,硕士,从事烟草栽培研究。

**收稿日期** 2019-05-07; **修回日期** 2019-10-23

导致野生型水稻植株中无 GB 的积累,盐胁迫下耐盐性比转基因植物差。

**2.2 甜菜碱提高烟草的抗高温干旱能力** 烟草起源于热带地区,喜温暖湿润的气候,对高温干旱、少雨环境非常敏感,自身缺乏耐旱调节,整个生育期对水分要求较高<sup>[28-30]</sup>,干旱会严重影响烟草的产量。卢军等<sup>[12]</sup>认为,在高温干旱共胁迫下,烟草叶面喷施 GB 可以显著提高叶绿素含量、SOD 和 POD 活性,维持较高的脯氨酸含量及较低的丙二醛(MDA)含量和质膜相对透性,能显著提高烟草的生物量,对有效减少高温干旱双重胁迫对烟草的伤害作用。

烟草叶片喷施适量甜菜碱能显著提高烟草叶片的保水和耐脱水能力<sup>[31-32]</sup>。梁太波等<sup>[33]</sup>研究发现,干旱胁迫处理 12 d,喷施 20 mmol/L 外源甜菜碱溶液,烟叶叶绿素含量和可溶性蛋白质含量比干旱胁迫对照分别高 10.43% 和 27.01%。烤烟的 SOD 和 CAT 抗氧化酶活性有较大幅度增加,且单独喷施甜菜碱溶液比喷施 10 mmol/L 脯氨酸溶液或喷施 20 mmol/L 甜菜碱溶液+10 mmol/L 脯氨酸溶液耐旱胁迫能力都强,说明甜菜碱溶液对烟草叶片的保绿、营养和抗氧化作用方面更为显著。

转 BADH 烟草积累甜菜碱,而野生型烟草不积累甜菜碱。45 °C 高温胁迫 2 h,转 BADH 烟草和野生型烟草较 30 °C 处理下,净光合速率(Pn)和 AQY 分别降低了 30.8% 和 38.4%,野生型烟草降低更多,说明转 BADH 烟草高温胁迫时可以维持叶片中较高的 Pn 和 AQY,具有更好的耐高温性。43 °C 高温下,野生型烟草 MDA 含量、相对电导率明显高于转基因烟草。同时,甜菜碱可以提高烟草体内 Ca<sup>2+</sup> 浓度,Ca<sup>2+</sup> 参与植物对环境胁迫的响应并能提高许多植物的耐热性。1 mmol/L GB 处理过的烟草在 43 °C 处理 2 h 后钙调蛋白(CaM)和热激蛋白(HSP70)的相对表达量激增。研究表明,Ca<sup>2+</sup> 参与的高温胁迫,提高或维持了烟草叶片中 SOD、CAT、APX 及 GR 等抗氧化酶活性,O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的积累显著降低,这说明 Ca<sup>2+</sup> 增强了烟草叶片高温胁迫下 ROS 的清除能力<sup>[34]</sup>。

**2.3 甜菜碱提高烟草的抗寒性** 低温会严重制约大多数温带植物的生长发育。低温胁迫抑制植物吸收营养和水分,扰乱细胞代谢,导致植物功能障碍。植物通过包括信号感知、转导和内部响应等复杂的机制适应低温胁迫<sup>[35-37]</sup>。Holmström 等<sup>[38]</sup>以甜菜碱积累植物叶片为材料开展相关试验,结果表明,在低温条件下,甘氨酸甜菜碱积累植物叶片的光抑制恢复能力增强,耐光抑制能力也增强。在转甜菜碱基因的烟草中,甜菜碱的积累与低温下烟草增加的耐受力有关,说明低温环境下,甜菜碱提高了对烟草叶片光合器官的保护。

谢会雅等<sup>[39]</sup>以烟草 K326 为试验材料,分别用与低温逆境抗性关系密切的水杨酸(SA)、甜菜碱(GB)、聚乙二醇(PEG 6000)和 5-氨基乙酰丙酸(5-ALA)4 种生理活性物质对模拟倒春寒低温下的(6~7 °C,1 000 lx,光照 12 h)烟草叶片进行处理,发现处理叶片细胞渗出液电导率增长幅度降低,可溶性糖、游离脯氨酸含量大幅度增加,过氧化氢酶

(CAT)活性下降,MDA 含量随低温处理时间的延长而增加。特别是低温 7 d 时,GB 对叶绿素含量的保护相对于 PEG6000 (0.90 mg/g,72.00%) 和 5-ALA(0.99 mg/g,78.57%) 处理下影响不大,叶绿素鲜重含量和百分含量分别达 0.93 mg/g 和 73.81%,说明 GB 对叶绿素具有很好的保护作用。

王宏伟<sup>[40]</sup>用 K326 的转甜菜碱醛脱氢酶(BADH)基因的烟草和野生型烟草通过低温处理研究发现,转基因烟草和野生型烟草在低温 5 °C 时叶片开始变黄,野生型烟草症状更明显,叶片萎蔫的程度比转基因烟草严重;转 BADH 烟草比野生型烟草电解质渗漏率低 20%。低温处理 5 d 后,转 BADH 烟草与野生型烟草叶片 MDA 含量相比增加较慢,低于对照的 29%。转基因烟草叶绿素含量(a、b、a+b)、类胡萝卜素、表观量子效率(AQY)和实际光化学效率(φPSII)比野生型烟草高,对叶片保绿和抗氧化具有更好的保护作用。脯氨酸和可溶性糖是植物体内重要的有机渗透调节物质<sup>[41]</sup>。低温下转基因烟草叶片中脯氨酸和可溶性糖比野生型烟草叶片中的含量高。叶片提供光合作用,蔗糖是主要光合作用的产物,低温时光合作用效率降低,光合产物运输受阻,光合产物累积变少,从而会对光合作用反制,降低光合作用。试验表明,低温处理下,转基因烟草叶片内蔗糖含量也高于野生型烟草。

**2.4 甜菜碱提高烟草的抗重金属能力** 重金属镉作为植物体内非必需的元素,多以硫化物的形式存在于土壤中。研究表明,镉通过金属转运体蛋白定殖于植物根系细胞膜或者液泡膜,再进入植物体内,被植物吸收、累积,造成植株矮小,发芽缓慢,叶片发黄皱缩,严重时叶片出现坏死斑,甚至引起植物死亡<sup>[42]</sup>。镉也可以通过食物链进入人体,危害人体健康。封鹏雯<sup>[43]</sup>利用 0.2 mmol/L 镉处理转 BADH 基因烟草和野生型烟草,转 BADH 烟草比野生型烟草根系的生长发育、叶片颜色、种子萌发均有显著提高。0.5 mmol/L 镉胁迫下,转基因烟草植株叶绿素含量显著高于野生型,说明转 BADH 烟草中转录表达的甜菜碱发挥保护叶片中光合色素和维持较高的光合速率,减缓镉给烟草叶片带来的影响。通常情况下,活性氧(ROS)在植物中积累和清除速率基本相等,镉能造成烟草叶片中(ROS)积累速度远大于清除速度,ROS 积累过量就会引起烟草基本组织结构和生物大分子紊乱,损害叶片正常功能。对染色叶片中的 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量检测发现,转基因烟草比野生型烟草中 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 均低,而抗氧化酶 SOD、CAT、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、POD 较高,说明转 BADH 烟草积累的甜菜碱比野生型烟草更加能够降低镉胁迫引起的 ROS。对烟草镁元素、铁元素、铜元素、锌元素和钙元素地上部和地下部含量测定发现,转基因植株中吸收和累积的离子和营养元素比野生型植株更多,能够保持植株中的离子平衡,减少植株营养不良。

Islam 等<sup>[44]</sup>研究了外源性脯氨酸和甜菜碱对镉胁迫下烤烟亮黄-2(BY-2)细胞生长、脯氨酸和甜菜碱积累、脂质过氧化和抗氧化酶活性的保护作用。用镉元素(100 μm CD)处理发现,镉对 BY-2 细胞的生长有明显的抑制作用,脯氨酸和甜菜碱均能明显减轻这种抑制作用。虽然外源性脯氨酸

可以降低镉胁迫下的脂质过氧化,增加 SOD 和 CAT 活性,但不降低 Cd 含量,而施用甜菜碱可降低脂质过氧化,增加 CAT 活性,减少 Cd 积累。此外,研究还发现,外源性脯氨酸和甜菜碱分别增强了 BY-2 细胞对脯氨酸和甜菜碱的积累,这些说明脯氨酸和甜菜碱通过不同的机制使烟草细胞对镉胁迫产生耐受性。

### 3 展望

甜菜碱的主要作用是通过生物体内部合成来启动并保护植物光合系统、酶活、生物膜及基因启动表达,这些表达的基因与胁迫响应、基因调控、信号转导、跨膜运输、细胞代谢和植物生长发育等密切相关<sup>[34]</sup>。

李楠等<sup>[45]</sup>用六棱大麦 HVA1 基因转化烟草发现,转基因烟草叶片保水力比对照高 1 倍左右。外源施用脯氨酸<sup>[33]</sup>和 CaCl<sub>2</sub><sup>[12]</sup>也证明对烟草的抗氧化和渗透调节具有重要作用。近年来,在烟草 23 中还报道了 Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> 反转运体基因 (SeNHX 1) 与 BADH 基因的共转化。结果表明,双基因转基因植株比单基因转基因植株和未转化野生型对照积累了更多的 GB 和更高的生物量<sup>[46]</sup>。这些研究说明烟草在抗逆过程中存在着多种不同的协同方式。与 GB 生物合成途径基因的共同表达有可能使烟草的抗逆性提高许多倍,这就需要加大努力将涉及多个基因的不同策略结合起来。

虽然甜菜碱是通过何种途径来调控基因的表达还不是很清楚,但研究证实,外源施加甜菜碱或者通过遗传工程手段在植物体内合成甜菜碱均影响烟草基因的表达,增强烟草对外部的抗逆性是毋庸置疑的。当前,关于烟草的抗逆性都是将烟草作为双子叶的模式植物之一来研究,而对改良烟草品质的实际应用研究较少且尚未有效地服务于生产实践。因此,今后集中研究烟草在提高、增强和持久抵御多种非生物胁迫耐受性的同时着重服务于生产实践,积极探索通过外部手段增加烟草产量和改良品质。

### 参考文献

- [1] HANSON A D, MAY A M, GRUMET R, et al. Betaine synthesis in chenopods; Localization in chloroplasts [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1985, 82: 3678-3682.
- [2] ROBINSON S P, JONES G P. Accumulation of glycinebetaine in chloroplast provides osmotic adjustment during salt stress [J]. Aust J Plant Physiol, 1986, 13: 659-668.
- [3] SAKAMOTO A, MURATA N. Genetic engineering of glycinebetaine synthesis in plants; Current status and implications for enhancement of stress tolerance [J]. J Exp Bot, 2000, 51: 81-88.
- [4] HAYASHI H, ALIA, MUSTARDY L, et al. Transformation of *Arabidopsis thaliana* with the *codA* gene for choline oxidase; accumulation of glycinebetaine and enhanced tolerance to salt and cold stress [J]. Plant J, 1997, 12 (1): 133-142.
- [5] PARK E J, JEKNIĆ Z, SAKAMOTO A, et al. Genetic engineering of glycinebetaine synthesis in tomato protects seeds, plants, and flowers from chilling damage [J]. Plant J, 2004, 40(4): 474-487.
- [6] ALIA, KONDO Y, SAKAMOTO A, et al. Enhanced tolerance to light stress of transgenic *Arabidopsis* plants that express the *codA* gene for a bacterial choline oxidase [J]. Plant Mol Biol, 1999, 40: 279-288.
- [7] YANG X H, LU C M. Photosynthesis is improved by exogenous glycinebetaine in salt-stressed maize plants [J]. Physiol Plantarum, 2005, 124(3): 343-352.
- [8] YANG X H, WEN X G, GONG H M, et al. Genetic engineering of the biosynthesis of glycinebetaine enhances thermotolerance of photosystem II in tobacco plants [J]. Planta, 2007, 225: 719-733.
- [9] YANG X H, LU C M. Effects of exogenous glycinebetaine on growth, CO<sub>2</sub> assimilation, and photosystem II photochemistry of maize plants [J]. Physiol Plantarum, 2006, 127: 593-602.
- [10] PARK E J, JEKNIĆ Z, PINO M T, et al. Glycinebetaine accumulation is more effective in chloroplasts than in the cytosol for protecting transgenic tomato plants against abiotic stress [J]. Plant Cell Environ, 2007, 30(8): 994-1005.
- [11] PARK E J, JEKNIĆ Z, SAKAMOTO A, et al. Genetic engineering of glycinebetaine synthesis in tomato protects seeds, plants, and flowers from chilling damage [J]. Plant J, 2004, 40(4): 474-487.
- [12] 卢军, 邢小军, 朱利泉, 等. 高温干旱共胁迫下外源甜菜碱和 CaCl<sub>2</sub> 对烟草生理响应的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(6): 1437-1443.
- [13] RHODES D, HANSON A D. Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants [J]. Annu Rev Plant Biol, 1993, 44: 357-384.
- [14] SAKAMOTO A, MURATA N. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress; Clues from transgenic plants [J]. Plant Cell Environ, 2002, 25: 163-171.
- [15] PAN S M, MOREAU R A, YU C, et al. Betaine accumulation and betaine-aldehyde dehydrogenase in spinach leaves [J]. Plant Physiol, 1981, 67: 1105-1108.
- [16] HANSON A D, WYSE R. Biosynthesis, translocation, and accumulation of betaine in sugar beet and its progenitors in relation to salinity [J]. Plant Physiol, 1982, 70: 1191-1198.
- [17] HANSON A D, SCOTT N A. Betaine synthesis from radioactive precursors in attached, water-stressed barley leaves [J]. Plant Physiol, 1980, 66: 342-348.
- [18] LAMARK T, KAASEN I, ESHOO M W, et al. DNA sequence and analysis of the bet genes encoding the osmoregulatory choline-glycine betaine pathway of *Escherichia coli* [J]. Mol Microbiol, 1991, 5: 1049-1064.
- [19] ISHITANI M, ARAKAWA K, MIZUNO K, et al. Betaine aldehyde dehydrogenase in the Gramineae; Levels in leaves of both betaine-accumulating and nonaccumulating cereal plants [J]. Plant Cell Physiol, 1993, 34: 493-495.
- [20] JAGENDORF A T, TAKABE T. Inducers of glycinebetaine synthesis in barley [J]. Plant Physiol, 2001, 127: 1827-1835.
- [21] YANG W J, RICH P J, AXTELL J D, et al. Genotypic variation for glycinebetaine in sorghum [J]. Crop Sci, 2003, 43: 162-169.
- [22] NAKAMURA T, YOKOTA S, MURAMOTO Y, et al. Expression of a betaine aldehyde dehydrogenase gene in rice, a glycinebetaine nonaccumulating, and possible localization of its protein in peroxisomes [J]. Plant J, 1997, 11: 1115-1120.
- [23] SHIRASAWA K, TAKABE T, TAKABE T, et al. Accumulation of glycinebetaine in rice plants that overexpress choline monoxygenase from spinach and evaluation of their tolerance to abiotic stress [J]. Ann Bot, 2006, 98: 565-571.
- [24] 金伊楠, 许自成, 张环玮, 等. 烟草盐胁迫与耐盐相关基因的研究进展 [J]. 中国烟草学报, 2018, 24(6): 112-118.
- [25] FLOWERS T J, YEO A R. Breeding for salinity resistance in crop plants: Where next? [J]. Aust J Plant Physiol, 1995, 22(6): 875-884.
- [26] WU S, SU Q, AN L J. Isolation of choline monoxygenase (CMO) gene from *Salicornia europaea* and enhanced salt tolerance of transgenic tobacco with CMO genes [J]. Indian J Biochem Biophys, 2010, 47(5): 298-305.
- [27] LUO D, NIU X L, YU J D, et al. Rice choline monoxygenase (OscMO) protein functions in enhancing glycine betaine biosynthesis in transgenic tobacco but does not accumulate in rice (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*) [J]. Plant Cell Rep, 2012, 31(9): 1625-1635.
- [28] 陈洁宇, 周冀衡, 邓小刚, 等. 干旱胁迫对不同育苗方式烤烟生长和生理生化特性的影响 [J]. 烟草科技, 2011(8): 84-88.
- [29] 董顺德, 张延春, 孙德梅, 等. 干旱胁迫下烤烟矿质养分含量与烟叶产、质量的关系 [J]. 烟草科技, 2005(2): 30-34.
- [30] 尚晓颖, 刘化冰, 张小全, 等. 干旱胁迫对不同烤烟品种根系生长和生理特性的影响 [J]. 西北植物学报, 2010, 30(2): 357-361.
- [31] 邱念伟, 杜斐, 郝爽, 等. 叶面喷施甜菜碱在烟草叶片保水和耐脱水中的作用 [J]. 中国农业科学, 2008, 41(10): 3363-3370.
- [32] 罗音, 王玉军, 谢胜利, 等. 等渗水分与盐分胁迫对烟草种子萌发的影响及外源甜菜碱的保护作用 [J]. 作物学报, 2005, 31(8): 1029-1034.

- [64] 陈曦, 李国林, 陈梦玉, 等.  $^{60}\text{Co}$ - $\gamma$  动态辐照对“园蓝”蓝莓品质的影响[J]. 食品研究与开发, 2016, 37(24): 171-175.
- [65] 陶焯, 王琛, 高雅, 等. 不同剂量 $^{60}\text{Co}$ 辐照对蓝莓果实贮藏品质的影响[J]. 食品安全质量检测学报, 2017, 8(7): 2779-2786.
- [66] 康芬芬, 彭扬思, 高健会, 等.  $\gamma$ 射线辐照处理对香蕉品质的影响[J]. 植物检疫, 2010, 24(4): 35-38.
- [67] 马艳萍, 马惠玲, 刘兴华, 等.  $^{60}\text{Co}$ 射线辐照对鲜食核桃采后膜脂过氧化作用的影响[J]. 农业机械学报, 2011, 42(12): 171-176.
- [68] 邹立强, 周磊, 刘伟, 等. 辐照处理对脐橙汁杀菌效果及理化性质的影响[J]. 食品与机械, 2014, 30(5): 180-183.
- [69] 赵军轻. 电子束处理对小麦储藏性能及加工品质的影响[D]. 无锡: 江南大学, 2017.
- [70] 郭东权, 王争艳, 鲁玉杰, 等. 电子束辐照防治扁甲科害虫及对小麦品质影响[J]. 中国粮油学报, 2016, 31(2): 98-102.
- [71] 胡碧君, 温其标. 电子束辐照对小麦粉加工特性及馒头食用品质影响的研究[J]. 粮食与饲料工业, 2010(2): 6-9.
- [72] 王欢. 电子束辐照大米食用安全性评价[D]. 长春: 吉林农业大学, 2017.
- [73] 杨丹, 罗小虎, 齐丽君, 等. 电子束辐照对稻米储藏特性及品质的影响[J]. 食品与机械, 2017, 33(2): 106-110.
- [74] 陈银基, 陈霞, 蒋伟鑫, 等.  $^{60}\text{Co}$ - $\gamma$ 辐照处理对低温储藏糙米品质及微结构的影响[J]. 中国农业科学, 2014, 47(11): 2214-2223.
- [75] 陈霞.  $^{60}\text{Co}$ - $\gamma$ 辐照处理对低温储藏糙米品质的影响[D]. 南京: 南京财经大学, 2015.
- [76] 郑秀艳, 孟繁博, 林茂, 等.  $^{60}\text{Co}$ - $\gamma$ 辐照对花生杀菌效果及其品质的影响[J]. 现代食品科技, 2018, 34(1): 91-96.
- [77] 黄文娟, 张进杰, 李晓晖, 等. 电子束辐照对真空包装章鱼生物胺的抑制作用研究[J]. 核农学报, 2017, 31(9): 1737-1745.
- [78] 王晶晶, 张成金, 汪海燕, 等. 电子束和 $\gamma$ 射线辐照对象拔蚌品质影响的异性研究[J]. 核农学报, 2017, 31(1): 73-79.
- [79] 翟建青, 韩燕, 肖欢, 等. 电子束辐照对冷鲜鸡相关品质的影响研究[J]. 食品工业科技, 2018, 39(7): 280-285.
- [80] 赖宏刚, 蒋云升, 张元, 等. 辐照处理对冷鲜鸡肉的品质的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(19): 206-211.
- [81] 程志霞, 王宁, 王晓拓, 等. 电子束和 $\gamma$ 射线辐照对冷鲜猪肉保鲜效果的研究[J]. 核农学报, 2016, 30(5): 897-903.
- [82] 程志霞, 刘伟, 冯晓琳, 等. 电子束辐照对冷鲜猪肉里脊肉品质及蛋白特性的影响[J]. 食品与发酵工业, 2017, 43(3): 151-156.
- [83] 刘春泉, 冯敏, 李澧, 等. 辐照处理对冷冻羊肉品质的影响[J]. 核农学报, 2014, 28(6): 1018-1023.
- [84] 于海, 曹宏, 李想, 等. 辐照对发酵香肠品质特性的影响[J]. 核农学报, 2010, 24(6): 1214-1218.
- [85] 贾倩, 李淑荣, 高美须, 等. 电子束辐照对素鸡杀菌效果及品质特性影响的研究[J]. 核农学报, 2012, 26(2): 295-299.
- [86] 沈月, 刘超超, 高美须, 等. 辐照对鲜切彩椒品质的影响[J]. 现代食品科技, 2014, 30(8): 212-218.
- [87] 陈谦, 傅舒, 杨敏, 等.  $^{60}\text{Co}$ - $\gamma$ 辐照对美味牛肝菌挥发性成分的影响[J]. 食品工业科技, 2018, 39(21): 212-217.
- [88] 斯琴图雅, 王强, 张玉宝, 等. 电子束辐照对香菇保鲜效果的影响[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(27): 166-168.
- [89] 顾可飞, 刘海燕, 杨海峰, 等. 电子束辐照对羊肚菌营养成分影响分析[J]. 食品工业科技, 2018, 39(12): 55-62.
- [90] 张娟琴, 邢增涛, 白冰, 等. 电子束辐照对双孢菇采后品质的影响[J]. 核农学报, 2011, 25(1): 88-92.
- [91] 张晗, 吕鸣春, 梅卡琳, 等. 电子束辐照对鲈鱼肉杀菌保鲜效果及品质的影响[J]. 食品科学, 2018, 39(21): 66-71.
- [92] 钼晓艳, 李海蓝, 张金木, 等. 不同剂量电子束辐照对鲈鱼半成品灭菌及品质的影响[J]. 保鲜与加工, 2018, 18(5): 49-54.
- [93] 张立敏. 电子束辐照技术对鱼类过敏原活性及质构的影响[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.
- [94] 李飞, 陈绍军, 陈玲, 等. 辐照对烤鳗制品品质影响[J]. 食品科学技术学报, 2013, 31(5): 43-49.
- [95] 许建, 贾凯, 何梅, 等.  $^{60}\text{Co}$ 射线处理对大蒜辐照效应的影响[J]. 分子植物育种, 2018, 16(7): 2329-2334.
- [96] 陈召亮, 方强, 王海宏, 等. 电子束辐照对鲜切西洋芹的保鲜效应[J]. 上海农业学报, 2010, 26(2): 9-13.
- [97] 张莉会, 蔡芳, 何建军, 等. 辐照对榨菜品质及其贮存效果的影响[J]. 辐射研究与辐射工艺学报, 2017, 35(5): 53-59.
- [98] 吴海虹, 宋江峰, 李大婧, 等. 辐照杀菌对紫薯全粉主要营养成分的影响[J]. 江苏农业学报, 2011, 27(4): 918-920.
- [99] 程江华, 张继刚, 杨松, 等.  $^{60}\text{Co}$ 射线处理对山核桃贮藏品质及稳定性的影响[J]. 中国油脂, 2017, 42(9): 88-93.
- [100] 董慧, 鲁周民, 马艳萍, 等. 辐照对核桃果壳冷藏生理与品质的影响[J]. 食品科学, 2016, 37(20): 228-233.
- [101] 涂晓翼, 武小芬, 陈亮, 等.  $^{60}\text{Co}$ - $\gamma$ 辐照处理对安化红茶品质的影响[J]. 湖南农业科学, 2014(6): 58-60.
- [102] 罗志平, 孟兰贞, 徐远芳, 等.  $^{60}\text{Co}$ - $\gamma$ 辐照对茶花蜂花粉的杀菌效果及品质影响[J]. 食品与机械, 2015, 31(3): 150-153.
- [103] 陈雪, 高美须, 崔承弼, 等. 电子加速器辐照对弱酸性防腐剂抑菌性的影响[J]. 中国食品学报, 2018, 18(9): 210-216.
- [104] 伍玲, 何江, 黄敏, 等. 辐照对四川泡生姜的影响[J]. 中国酿造, 2014, 33(10): 72-75.
- [105] 李燕杰, 黄佳佳, 东方, 等. 电子束辐照对三种香辛料的杀菌效果及香气成分的影响[J]. 食品工业科技, 2017, 38(16): 19-23.
- [106] 董丹, 刘会平, 徐涛, 等. 辐照对花椒粉中微生物及抗氧化性的影响[J]. 中国调味品, 2013, 38(6): 35-40.
- [107] 刘颖, 魏敏, 杨平华, 等.  $^{60}\text{Co}$ - $\gamma$ 射线辐照对白酒的影响[J]. 食品研究与开发, 2016, 37(15): 37-39.
- [108] 张苗苗, 陆栋, 曹国珍, 等. 电子束辐照对白酒香气组分影响的研究[J]. 食品工业科技, 2013, 34(21): 103-106.
- [109] 詹国平, 高美须. 辐照技术在检疫处理中的应用与发展[J]. 植物检疫, 2013, 27(6): 1-12.
- [110] 邓文敏, 陈浩, 裴颖, 等. 高能电子加速器在食品辐照加工中的应用分析[J]. 核农学报, 2012, 26(6): 919-923.
- [111] 黄颀, 于晓松, 包大跃, 等. 食品辐照国内外法规标准现状分析及对策研究[J]. 中国公共卫生, 2006(7): 891-893.
- [112] 姜晓燕, 王晓英, 郭云昌, 等. 我国辐照食品卫生法规和标准修订现状[J]. 标准科学, 2013(10): 58-61.
- [113] FOLLETT P A. Generic radiation quarantine treatments: The next steps [J]. Journal of economic entomology, 2009, 102(4): 1399-1406.

(上接第13页)

- [33] 梁太波, 张景玲, 田雷, 等. 干旱胁迫下外源甜菜碱和脯氨酸对烤烟抗氧化代谢的影响[J]. 烟草科技, 2013(2): 68-71.
- [34] 张永涛. 甜菜碱提高烟草耐热性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2013.
- [35] CHINUSAMY V, ZHU J H, ZHU J K. Cold stress regulation of gene expression in plants[J]. Trends Plant Sci, 2007, 12: 444-451.
- [36] KNIGHT M R, KNIGHT H. Low-temperature perception leading to gene expression and cold tolerance in higher plants[J]. New Phytol, 2012, 195: 737-751.
- [37] SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, SEKI M. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses[J]. Curr Opin Plant Biol, 2003, 6: 410-417.
- [38] HOLMSTRÖM K O, SOMERSALO S, MANDAL A, et al. Improved tolerance to salinity and low temperature in transgenic tobacco producing glycine betaine[J]. J Exp Bot, 2000, 51(343): 177-185.
- [39] 谢会雅, 史端甫, 张红兵, 等. 生理活性物质对遭遇低温逆境烟草抗性生理指标的影响[J]. 湖南农业科学, 2014(23): 18-21.
- [40] 王宏伟. 转甜菜碱醇脱氢酶基因烟草对低温胁迫的响应[D]. 泰安: 山东农业大学, 2010.
- [41] BAJJI M, LUTTS S, KINET J M. Water deficit effect on solution contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf) cultivars performing differently in arid conditions[J]. Plant Sci, 2001, 160: 669-681.
- [42] PENCE N S, LARSEN P B, EBBS S D, et al. The molecular physiology of heavy metal transport in the Zn/Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2000, 97: 4956-4960.
- [43] 封鹏雯. 甜菜碱提高烟草铜胁迫抗性机理的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- [44] ISLAM M M, HOQUE M A, OKUMA E, et al. Exogenous proline and glycinebetaine increase antioxidant enzyme activities and confer tolerance to cadmium stress in cultured tobacco cells[J]. J Plant Physiol, 2009, 15; 166(15): 1587-1597.
- [45] 李楠, 赵琦, 黄静, 赵玉锦, 等. 六棱大麦 HVA1 基因在烟草中遗传转化的研究[J]. 生物技术通报, 2007(3): 139-144.
- [46] ZHOU S F, CHEN X Y, ZHANG X G, et al. Improved salt tolerance in tobacco plants by co-transformation of a betaine synthesis gene *BADH* and a vacuolar  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter gene *SeNHX1*[J]. Biotechnol Lett, 2008, 30: 369-376.