

张 敏, 顾 勇, 张永辉, 等. 烟叶多酚含量与相关基因表达间的关系分析[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(17): 65–68.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.17.016

# 烟叶多酚含量与相关基因表达间的关系分析

张 敏<sup>1</sup>, 顾 勇<sup>2</sup>, 张永辉<sup>2</sup>, 赵锦超<sup>2</sup>, 彭 勇<sup>2</sup>, 徐传涛<sup>2</sup>, 谢 强<sup>2</sup>, 夏建华<sup>2</sup>, 张军杰<sup>1</sup>, 鲁黎明<sup>1</sup>

(1. 四川农业大学农学院, 四川成都 611130; 2. 四川省烟草公司泸州市公司, 四川泸州 646000)

**摘要:**为研究烟草多酚含量与编码苯丙氨酸解氨酶(PAL)及肉桂酸-4-羟化酶(C4H)基因表达量之间的关系, 分析烤烟旺长期、现蕾期及成熟期烟叶中的多酚含量, 测定 PAL、C4H 基因的表达式, 并分析两者之间的相关关系。结果表明, 在生长过程中, 烟叶中的多酚含量逐渐增加, 到成熟期达到最高, 烤后烟叶中的多酚含量与 PAL 及 C4H 的表达式密切相关, 其中与 C4H 的表达式呈极显著正相关。

**关键词:**烟草; 多酚; 苯丙氨酸解氨酶; 肉桂酸-4-羟化酶; 基因表达量; 相关性

**中图分类号:** S572.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)17-0065-03

多酚类物质是植物重要的次生代谢物质之一, 主要由苯丙氨酸代谢途径合成。苯丙氨酸代谢主要包括苯丙烷代谢和类黄酮合成 2 个途径, 其中, 苯丙氨酸解氨酶(L-phenylalanine ammonia-lyase, PAL)在苯丙烷类化合物代谢中具有中心酶的作用, 可以催化 L-苯丙氨酸分子脱氨生成反式肉桂酸反应<sup>[1]</sup>。烟草的 PAL 由 2~4 个独立基因编码<sup>[2]</sup>, 其基因的表达受外界环境的影响较大。在正常生长情况下, 烟草 PAL 基因表达较弱; 而当遭受外界环境胁迫时, PAL 基因会增强表达<sup>[3]</sup>。研究表明, 在感染烟草病毒时, 烟株中的 PAL 基因的表达量显著增高<sup>[4]</sup>。用茉莉酸甲酯(MJ)处理烟草时, 烟草幼苗的 PAL 活性明显提高, 其抗病性明显增强<sup>[5]</sup>。

肉桂酸-4-羟化酶(cinnamate-4-hydroxylase, C4H)是细胞色素 P450 单加氧酶中的一种, 在苯丙烷类代谢途径中同样具有关键作用, 是该途径中的第 2 个关键酶<sup>[6]</sup>。C4H 是植物中分布最广的主要 P450 之一, 在植物各部位都有很高活性。该酶活性的高低, 也影响着植物多酚类物质的合成。杨慧芹等研究表明, 干旱和低温胁迫下, 烟草中 C4H 的活性和基因表达量与总酚和木质素含量的变化趋势一致<sup>[3]</sup>。而在烟草 C4H 的表达受干扰时, 烟草木质素的含量就会降低<sup>[7]</sup>。

烟草中的多酚物质种类和数量较多, 一般来说, 以绿原酸和芸香苷居主要地位。这些多酚类物质, 除了在烟草的防御反应中发挥重要作用外, 亦是香气物质的重要成分之一<sup>[8]</sup>。植物多酚类化合物降解所生成的物质, 能赋予烟草制品典雅的香气, 并增强其香气品质, 极大地影响着烤烟的感官质量<sup>[9-11]</sup>。

尽管多酚类物质对烤烟的生长发育及品质影响巨大, 然而, 目前的研究主要集中在酚类物质含量的区域差异分析方面, 缺少从基因表达的角度对苯丙烷代谢关键基因的表达与酚类物质含量之间关系进行探寻的研究<sup>[12]</sup>。因此, 本研究以

四川各个烤烟产区烤烟为研究对象, 分析烟叶的多酚含量与 PAL 及 C4H 基因的相对表达量之间的关系, 以期对烤烟酚类物质代谢的研究提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与地点

本研究试验材料为烤烟品种云烟 87 和红花大金元(以下简称红大)。试验于 2015 年在四川省 6 个具有代表性的烤烟生产县进行, 试验点具体位于攀西地区的冕宁县回龙乡新堡子村、西昌市黄水镇双龙村、会理县南阁乡南山村、仁和区平地镇大村、米易县普威镇街村、川南地区的古蔺县观文镇小屯村。

### 1.2 主要仪器和试剂

主要仪器包括上海佑科公司的 UV755B 紫外分光光度计、CT15RT 台式高速冷冻离心机、BIO-BAD S1000 PCR 仪、BIO-BAD 电泳仪、BIO-BAD 成像仪、Agilent 公司 1100 高效液相色谱仪、SPD-10AVP 紫外检测器、烘箱等。

主要试剂: 硼酸、盐酸、巯基乙醇、EDTA、抗坏血酸钠等均为国产分析纯; RNA 提取用 Trizol 试剂盒等均购买于宝生物工程(大连)有限公司; 反转录用 Fermentas 公司的 RevertAid™ First Strand cDNA Synthesis 试剂盒。

### 1.3 方法

**1.3.1 鲜烟叶及烤后烟叶的采集** 试验选取土地平整、灌排方便的地块。试验地面积为 667 m<sup>2</sup>, 平均分为 2 块, 分别种植云烟 87 与红大。试验地烟叶的栽培管理按当地的优质烟叶栽培规程进行。试验所选取的烟样分为鲜样和干样, 其中鲜样在烤烟旺长期、打顶期和成熟期进行采集, 干样为烤后烟叶样品, 在烟叶调制后采集。

**鲜样采集:**在烤烟各生育期时期, 于晴朗天气上午按“S”形取样方法, 选取 30 株长势基本一致无病虫害正常烟株, 采集中部烟叶(从下往上数第 10 张烟叶)。将采集后的烟叶迅速沿主脉分开, 一半在液氮中速冻, 带回实验室后冻存于 -80 ℃ 冰箱, 用于基因表达水平测定; 另一半先于 105 ℃ 杀青 30 min, 然后于 60 ℃ 烘箱中烘干, 粉碎后过 40 目筛, 用于多酚类物质的测定。

收稿日期: 2017-04-05

基金项目: 四川省烟草公司科技项目(编号: 201302006); 四川省泸州市烟草公司科技项目(编号: LY-FG-2015-87)。

作者简介: 张 敏(1988—), 男, 四川眉山人, 硕士, 主要从事烟叶品质研究。E-mail: 573021618@qq.com。

通信作者: 鲁黎明, 博士, 副教授, 主要从事烟叶品质研究。E-mail: luliming@sicau.edu.cn。

干样采集:在各试验点采集烤后烟叶中的 C3F 等级烟叶各 1 kg,于 40 ℃烘箱中烘干,粉碎后过 40 目筛备用。

1.3.2 多酚类物质的测定 采用福林法测定待测烟叶样品中的酚类物质,具体参照王瑞新等的方法<sup>[13]</sup>进行。

1.3.3 *PAL* 及 *C4H* 基因表达量的检测 采用实时荧光定量核酸扩增检测系统 (real - time quantitative PCR detecting system,简称 qPCR)的方法检测各待测样品中的 *PAL* 及 *C4H*

基因相对表达量。样品总 RNA 的提取通过 Trizol 法进行,具体参见鲁黎明等的方法<sup>[14]</sup>进行。cDNA 第 1 条链的合成,按照 Fermentas 公司的 RevertAid™ First Strand cDNA Synthesis 试剂盒的操作说明进行。引物设计及 PCR 扩增:引物的设计,参考美国国立生物技术信息中心 (NCBI) GeneBank 数据库中苯丙氨酸解氨酶 (*PAL*)、肉桂酸 - 4 - 羟化酶 (*C4H*) 的基因 CDS 序列进行。所设计的引物序列见表 1。

表 1 qRT - PCR 扩增所用引物序列

基因名称	正向引物序列	反向引物序列
<i>PAL</i>	5' - GCATTGGAATGTGGCAACCC - 3'	5' - GAGGAGCACCATTCCAGCTC - 3'
<i>C4H</i>	5' - GCACGTTGAGGCCAATGGCA - 3'	5' - CACAATGCTGGAATGCTTCA - 3'
<i>18S</i>	5' - TTACGCCTTCCTATGCAATT - 3'	5' - GGCGCCACCACCTTGATCTTC - 3'

qPCR 扩增:以反转录合成的 cDNA 为模板,加入表 1 中的相应引物及其他反应试剂进行 qPCR 扩增。反应体系:2 × SYBR Premix Ex *Taq* II 5 μL、上下游引物 (10 μmol/L) 各 0.5 μL、cDNA 2 μL、ddH<sub>2</sub>O 2 μL,总体积 10 μL。反应条件:95 ℃预变性 5 min;95 ℃变性 30 s、50 ℃退火 30 s、72 ℃延伸 1 min,35 个循环;72 ℃延伸 10 min。

2 结果与分析

2.1 不同产区烟叶多酚含量的比较

酚类物质是烟草中重要的次生代谢产物,同时,烟叶中酚类物质的含量对烤后烟叶的外观质量和香吃味均有着良好的影响。本研究对烤烟不同生长阶段及烤后烟叶的多酚含量进行了分析,结果见表 2。由表 2 可知,对同一烤烟品种而言,其烟叶中多酚的含量随着生育进程的递进而增加。在成熟后期,烟叶中的多酚物质积累较快,烤后烟叶中多酚的含量达到最高。同一地区不同烤烟品种的多酚含量不同,其基本趋势为红大高于云烟 87。这种趋势在各个生育时期均表现相同,尤其在烤后烟叶中,红大的多酚含量远高于云烟 87。一般认为,红大的香气质与香气量均好于云烟 87,从本研究结果来看,红大的多酚含量较高,可能是其中的原因之一。无论在旺长期、现蕾期、成熟期还是在烤后烟叶中,同一品种烤烟在不同地区中多酚总量存在显著性差异。对于烤后烟草而言,云烟 87 烟叶多酚含量最高的地区为冕宁,最低的为古蔺;而红大烟叶中多酚含量最高的地区为米易,最低的为会理。

表 2 四川烤烟不同品种不同生育期烟叶多酚含量比较

地区	不同生育期多酚含量 (mg/g)							
	旺长期		现蕾期		成熟期		烤后烟叶	
	云烟 87	红大	云烟 87	红大	云烟 87	红大	云烟 87	红大
古蔺	11.94d	15.68d	13.15d	15.21e	15.79b	18.71cd	16.98e	30.75c
冕宁	13.53c	19.24a	14.89a	16.62d	19.37a	20.12b	26.70a	30.76c
西昌	13.74c	16.87bc	12.09e	19.69a	15.97b	20.77b	20.17d	32.01ab
会理	11.83d	17.13b	13.81c	19.05b	15.98b	22.88a	22.09b	25.56e
米易	14.83a	19.18a	14.50ab	17.44c	14.45c	18.10d	17.41e	32.48a
仁和	13.51c	14.48e	14.42b	16.79d	11.38d	18.92c	22.72c	27.80d

注:同列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。表 3、表 4 同。

2.2 不同产区不同生育期烟叶 *PAL*、*C4H* 基因的相对表达量

烤烟苯丙氨酸解氨酶 (*PAL*) 与肉桂酸 - 4 - 羟化酶

(*C4H*)是多酚类物质合成的 2 个关键酶。因此,分析它们在不同品种及不同生育期的基因表达情况,对于理解烟叶中多酚类物质的含量差异至关重要。由表 3、表 4 可知,*PAL*、*C4H* 基因的相对表达量在各个生长期都存在明显不同。对 *PAL* 基因而言,同一品种烤烟其相对表达量总体随着生育进程的增加呈现下降趋势,到成熟期达到最低。同一品种不同地区间,*PAL* 基因的相对表达量差异显著,但地区间表现的规律性并不强。红大成熟期 *PAL* 基因表达较高的地区为古蔺、会理及米易,与这些地区烟叶中的多酚含量较高 (表 2) 相呼应。此外,就红大与云烟 87 品种来看,在成熟期,古蔺、西昌、会理红大的 *PAL* 基因表达量相对较高。

表 3 四川烤烟品种与地区间 *PAL* 基因相对表达量差异

地区	<i>PAL</i> 基因相对表达量					
	旺长期		现蕾期		成熟期	
	云烟 87	红大	云烟 87	红大	云烟 87	红大
古蔺	2.28c	1.81a	1.41b	1.12a	0.49a	1.49bc
冕宁	2.49cd	1.94ab	1.40b	1.43b	1.42c	0.61a
西昌	1.80b	2.49c	1.28ab	1.48b	0.52ab	0.59a
会理	1.69ab	2.61cd	1.31ab	1.39ab	1.28b	1.30b
米易	1.69ab	2.45c	1.47bc	1.13a	1.21b	1.21b
仁和	1.52a	1.85a	1.09a	1.30ab	0.61ab	0.52a

表 4 四川烤烟品种与地区间 *C4H* 基因相对表达量差异

地区	<i>C4H</i> 基因相对表达量					
	旺长期		现蕾期		成熟期	
	云烟 87	红大	云烟 87	红大	云烟 87	红大
古蔺	1.15a	0.88a	0.79a	0.88a	0.51a	1.19b
冕宁	1.17a	1.45c	0.79ab	1.19ab	1.48d	1.18b
西昌	1.13a	1.17b	0.80b	1.04ab	1.07b	1.17b
会理	1.08a	0.98ab	0.83b	1.20b	1.28c	0.61a
米易	1.09a	0.91ab	0.71ab	0.92a	0.61a	1.43c
仁和	1.18a	0.83a	0.58a	1.17ab	0.94b	0.64a

肉桂酸 - 4 - 羟化酶 (*C4H*)是多酚代谢中第 2 个关键酶, *C4H* 基因在不同地区、不同品种及不同生育期的相对表达量见表 4。总体来看,*C4H* 在不同品种、不同地区的各时期表达量都存在很大差异,趋势表现没有明显的规律性。同一地区不同品种间,成熟期烟叶中的 *C4H* 基因表达量有较大的差异。就红大而言,古蔺、冕宁、西昌、米易 4 地烟叶中 *C4H* 基因的表达量相对较高,与这 4 地中烤后烟叶的多酚含量较高

较为吻合。对云烟 87 来说, *C4H* 基因在古蔺和米易 2 个地区相对表达量比较低,而在冕宁和会理 2 个地区相对表达量较高。从多酚含量分析的结果来看(表 2),冕宁和会理 2 个地区烟叶的多酚类物质含量高,而古蔺与米易 2 个地区烟叶的多酚类物质含量就相对较低。这说明 *C4H* 基因的相对表达量也与烤后烟叶中多酚类物质的含量密切相关。

基因相对表达量分析结果表明,基因表达的不同可能会影响到相应酶变化,并最终将使得该代谢途径代谢产物的变化,从而导致烟叶中多酚含量的不同。

### 2.3 *PAL* 及 *C4H* 基因表达量与烟叶中多酚含量的相关性分析

采用 qRT-PCR 的方法,测定烤烟旺长期、现蕾期及成熟期的 *PAL* 及 *C4H* 的基因表达量,并将其与烤后烟叶的多酚含量进行相关性分析。由表 5 可知,总体来看,烤后烟叶中多酚的含量与 *PAL* 及 *C4H* 基因在成熟期的表达量密切相关。对 *PAL* 基因而言,云烟 87 相关性在成熟期达显著水平;红大在各个时期的相关性均不显著,甚至呈负相关。*C4H* 的相关性表现明显,成熟期 2 个品种的相关性均达极显著水平;旺长期云烟 87 的表达量与多酚含量呈显著正相关,现蕾期红大则呈显著负相关。由此说明,烟叶成熟期 *PAL*、*C4H* 基因的表达量与烤后烟叶的多酚含量有着十分紧密的联系,可能是决定烟叶多酚含量的关键时期。

表 5 烤后烟叶多酚含量与 *PAL*、*C4H* 基因表达量的相关性

基因	旺长期		现蕾期		成熟期	
	云烟 87	红大	云烟 87	红大	云烟 87	红大
<i>PAL</i>	0.256 3	-0.070 7	-0.332 3	-0.238 2	0.481 2 *	-0.094 2
<i>C4H</i>	0.428 5 *	0.272 9	-0.021 4	-0.675 4 *	0.912 2 **	0.949 0 **

注:“\*”“\*\*”分别表示基因表达量与烤后烟叶中多酚含量显著相关、极显著相关。

## 3 讨论与结论

本研究分析了烤后烟叶中多酚含量与 *PAL*、*C4H* 基因表达量的关系,结果表明,这 2 个基因在烟叶成熟期的表达量与多酚含量密切相关。

多酚类物质是植物的一种重要的次生代谢物质,在植物的生长发育及抵御逆境方面发挥着十分重要的作用<sup>[9~10]</sup>。对于烟草而言,多酚类化合物与烟叶品质有密切关系,也是烟草品质高低的衡量指标之一<sup>[11]</sup>。烟草中的多酚类物质主要通过酶促反应、棕色化反应等影响烟气生理强度、烟叶色泽和香味<sup>[15]</sup>。烟草多酚主要包括芸香苷与绿原酸,其中,绿原酸是一种二羧酯,本身具有弱的清香味<sup>[16~17]</sup>,经过酶促反应可以生成吡咯、吡啶、吡嗪类物质,这些物质对烟叶的色泽和香味均有重要的作用<sup>[11]</sup>。同时,烤烟调制过程中所发生的棕色化反应直接影响了烟叶的颜色<sup>[9]</sup>。此外,烟草燃烧时,多酸类化合物发生酸性反应可以中和碱类,使得烟草吸味醇和<sup>[15]</sup>。

多酚类物质由苯丙烷代谢途径产生,*PAL*、*C4H*、*4CL* 是该合成代谢途径中的关键酶<sup>[13]</sup>。烟草的 *PAL* 由 2~4 个独立基因编码<sup>[2]</sup>。肉桂酸羟化酶是植物中分布最广的主要 P450 之一,*C4H* 的显著特点是在植物各部位都有很高活性。肉桂酸羟化酶是第 1 个被鉴定的植物 P450 单加氧酶<sup>[18]</sup>,也是第 1 个既被克隆又确定了功能的植物 P450。迄今,许多植物的

*C4H* 基因已被分离<sup>[19]</sup>。如骆萍等研究参与棉酚合成的 P450 单加氧酶时,就分离得到 2 个 *C4H* 同源 cDNA 克隆 CYP73A25、CYP73A26<sup>[20]</sup>。

研究表明,*PAL*、*C4H*、*4CL* 等基因表达量的高低,除了与烟草的生长发育有关外,还与烤烟抵御不良环境密切相关<sup>[4~5,7,12,21]</sup>。本研究中,烟草的多酚随着生育进程而逐渐积累,到成熟期达到最高。同时,*PAL*、*C4H* 的表达量在不同生育期也不同。相关性分析的结果表明,烟草多酚的含量与成熟期 *PAL*、*C4H* 的表达量有着十分紧密的联系。Williamson 等研究表明,*PAL*、*C4H*、*4CL* 等基因表达量高的品种,其当代及后代的多酚含量也高<sup>[21]</sup>。本研究的结果既印证了 Williamson 等的结果,又做了进一步的补充,即成熟期 *PAL*、*C4H* 的表达量才是决定烟叶中的多酚含量高低的关键因素。

此外,本研究的结果还说明,不同烤烟品种的 *PAL*、*C4H* 的表达模式并不相同。如 *PAL* 的表达量与烤后烟叶的烟碱含量呈负相关,而 *C4H* 的表达量与烟碱含量则呈正相关。其中的原因是否与 *PAL*、*C4H* 在苯丙烷代谢途径中的作用有关,尚有待于研究。

烤烟是我国重要的经济作物。多酚类化合物及其分解产物与烟草的等级及香味有关,是烟草的一种重要品质标志物。因此,未来的研究应从分子生物学的角度,对编码苯丙烷代谢途径中关键酶的基因的功能进行深入的研究,明确其在苯丙烷代谢调控中的作用,以为进一步调控烟草多酚物质的合成以及提高烟草的品质奠定基础。

### 参考文献:

- [1] Kumar A, Ellis B E. The phenylalanine ammonia-lyase gene family in raspberry. Structure, expression, and evolution [J]. Plant Physiology, 2001, 127(1): 230-239.
- [2] Louis R, Dietrich A, Hahlbrock K, et al. A phenylalanine ammonia-lyase gene from parsley: structure, regulation and identification of elicitor and light responsive cis-acting elements [J]. EMBO Journal, 1989, 8(6): 1641-1648.
- [3] 杨慧芹, 王莎莎, 张建波, 等. 烟草多酚代谢对干旱和低温胁迫的响应差异及其比较 [J]. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(3): 645-654.
- [4] Pellegrini L, Rohfritsch O, Fritig B, et al. Phenylalanine ammonia-lyase in tobacco. Molecular cloning and gene expression during the hypersensitive reaction to tobacco mosaic virus and the response to a fungal elicitor [J]. Plant Physiology, 1994, 106(3): 877-886.
- [5] 宾金华, 姜胜, 黄胜琴, 等. 茉莉酸甲酯诱导烟草幼苗抗炭疽病与 *PAL* 活性及细胞壁物质的关系 [J]. 植物生理与分子生物学报, 2000, 26(1): 1-6.
- [6] Chen A H, Chai Y R, Li J N, et al. Molecular cloning of two genes encoding cinnamate 4-hydroxylase (*C4H*) from oilseed rape (*Brassica napus*) [J]. Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 2007, 40(2): 247-260.
- [7] Kumar S, Omer S, Chitransh S, et al. Cinnamate 4-hydroxylase down-regulation in transgenic tobacco alters transcript level of other phenylpropanoid pathway genes [J]. International Journal of Advanced Biotechnology and Research, 2012, 3(2): 545-557.
- [8] 肖协忠. 烟草化学 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1997: 225-226.

卢华雨,李延玲,罗峰,等.粒用高粱4个主要光合性状数量遗传分析[J].江苏农业科学,2018,46(17):68-72.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.17.017

# 粒用高粱4个主要光合性状数量遗传分析

卢华雨,李延玲,罗峰,王惠茹

(天津农学院农学与资源环学院,天津 300384)

**摘要:**高粱的光合性状的遗传分析对高粱育种的研究有着重要的指导意义,以由美国引进的高粱品系引-20与当地粒用高粱品种忻梁52杂交得到 $F_2$ 群体,采用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型的分析方法对高粱的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、细胞间 $CO_2$ 浓度4个性状进行分析。结果表明,4个光合性状都符合主基因+多基因的遗传模型,存在着控制光合性状的主效基因。其中净光合速率和蒸腾系数都受2对主基因控制,符合B-2模型,即加性-显性的混合遗传模型,主基因遗传率分别为55.58%和85.04%;气孔导度和细胞间 $CO_2$ 浓度都受2对主基因的控制,符合B-1模型,即加性-显性-上位性的混合遗传模型,主基因遗传率分别为79.94%和95.49%。并且蒸腾系数、气孔导度、细胞间 $CO_2$ 浓度作为高粱组成高粱光合能力的主要因子表现出了较高的遗传率,因此可作为高粱育种过程中重要的参考指标。

**关键词:**高粱;光合性状;主基因+多基因遗传分析;主基因遗传率

**中图分类号:**S514.032 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2018)17-0068-05

高粱,在我国又被称为“蜀黎”,属于禾本科高粱族高粱属,主要分布在亚洲、非洲、美洲等干旱和半干旱地区,在我国的北方地区也大量种植。在世界范围内来看,高粱是仅次于小麦、水稻、玉米、大麦之后第五大粮食作物,也是世界上最重要的禾本科作物之一<sup>[1]</sup>。高粱具有抗盐碱、耐高温、耐寒、耐贫瘠、抗旱、抗涝等诸多优良性状<sup>[2]</sup>。高粱作为C4植物,在高温、强光、干旱、低二氧化碳的情况下仍然具有很高的光合效率<sup>[3]</sup>。高粱在人类发展的进程中也起到过重要的作物,也被称为“救命谷”。我国是高粱的主产国之一,高粱为我国解

决国民的温饱问题作出了突出的贡献。我国的高粱总产量仅次于美国位于世界第二。在我国,高粱在粮食作物栽培中,很早就已经实现了“三系配套”,充分利用了高粱的杂种优势以及高光合效率,使高粱的单产大幅度的提高。但是我们也要注意,随着世界人口的急剧增加以及可耕种土地的不断减少,粮食危机很有可能再次出现<sup>[4]</sup>。目前已知高粱的最高产量是 $21\text{ t/hm}^2$ ,但这也仅仅是理论产量的56%,所以高粱的增产潜力是非常大的<sup>[5]</sup>。目前对于高粱的高光效遗传育种方面的研究比较少见,主要集中在改变高粱冠层密度对于光合的影响<sup>[6]</sup>、种植密度对于高粱群体光合能力以及产量的影响<sup>[7]</sup>和高粱的株型性状对于光合能力的影响<sup>[8]</sup>,但对于高光效基因的遗传育种研究较少。在其他主要作物上对于高光效育种研究比较深入,如在水稻方面有利用超级稻的生长优势的光合特征来提高水稻的光合性能<sup>[9]</sup>、水稻高光效育种<sup>[10]</sup>以及将高光效的基因导入水稻从而提高光合效率<sup>[11]</sup>等几个方

收稿日期:2018-01-10

基金项目:天津市科技支撑计划(编号:16YFZCNC00630)。

作者简介:卢华雨(1993—),男,内蒙古赤峰人,硕士,研究方向为饲用作物遗传改良。E-mail:552401610@qq.com。

通信作者:孙守钧,博士,教授,主要从事饲用作物遗传改良研究。  
E-mail:sunshoujun@tjau.edu.cn。

[9]于存峰,张峻松,闰洪洋,等.烟草中多酚类化合物研究进展[J].河南农业科学,2008,37(4):10-14.

[10]朱小茜,徐晓燕,黄义德,等.多酚类物质对烟草品质的影响[J].安徽农业科学,2005,33(10):1910-1911.

[11]周恒,许自成,赵会纳,等.烟草多酚类物质的研究进展[J].浙江农业科学,2009(5):949-953,955.

[12]于利.烤烟苯丙烷代谢关键酶基因分离及表达模式分析[D].北京:中国农业科学院,2014.

[13]王瑞新,闫克玉,韩锦峰,等.烟草化学[M].北京:中国农业出版社,2003.

[14]鲁黎明,杨铁钊.烟草钾转运体基因*NiHAK1*的克隆及表达模式分析[J].核农学报,2011,25(3):469-476.

[15]徐晓燕,孙五三,王能如.烟草多酚类化合物的合成与烟叶品质的关系[J].中国烟草科学,2003(1):3-5.

[16]周冀衡,王勇,邵岩,等.产烟国部分烟区烤烟质体色素及主要挥发性香气物质含量的比较[J].湖南农业大学学报(自然

科学版),2005,31(2):128-132.

[17]闫克玉.烟草化学[M].郑州:郑州大学出版社,2002:273-274.

[18]Fahrendorf T, Dixon R A. Stress responses in alfalfa (*Medicago sativa* L.). XVIII: Molecular cloning and expression of the elicitor-inducible cinnamic acid 4-hydroxylase cytochrome P450 [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1993, 305(2):509-515.

[19]Mizutani M, Ward E, Dimaio J, et al. Molecular cloning and sequencing of a cDNA encoding mung bean cytochrome P450 (P450C4H) possessing cinnamate-4-hydroxylase activity [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 1993, 190(3):875-880.

[20]骆萍,王国栋,陈晓亚.亚洲棉C4H同源cDNA的分离和表达特征分析[J].植物学报(英文版),2001,43(1):77-81.

[21]Williamson R E, Gwynn G R. Variation of polyphenols in flue-cured tobacco cultivars attributed to location, stalk position, and year [J]. Crop Science, 1982, 22(1):144-146.