

文章编号: 1003- 8701(2008)02- 0048- 05

生物技术在果树上应用研究现状及发展方向

芦宁超¹, 张冰冰^{2*}

(1. 吉林农业大学园艺学院, 长春 130118; 2. 吉林省农业科学院果树所, 吉林 公主岭 136100)

摘 要: 果树是世界上重要的经济作物之一, 种类繁多, 分布地域广。近一个世纪以来, 果树生理研究成果颇丰, 进展很快。许多国家都很重视果树生产, 并对果树科研大力扶持, 制定相关优惠政策, 使全球果树业在最近几十年取得了长足的发展。但不可否认的是, 由于果树树体大、多年生、深根性、及树体储藏营养丰富且对其生长发育影响较大, 果树多为无性嫁接繁殖等自身特性, 使得果树研究中遇到了很多问题, 很多疑问有待解答。现代科学技术, 尤其是生物技术的出现, 对果树的生产和科研产生了巨大的影响, 使果树生产的产量, 质量和效益都取得了全方位的提高。本文从各个角度综述我国生物技术在果树上的应用成果。

关键词: 生物技术; 应用; 果树

中图分类号: S66

文献标识码: A

1 生物技术的分类及应用

生物技术在果树学上的研究主要体现在细胞工程、基因工程和分子标记 3 大类。

1.1 细胞工程在果树上的应用

所谓细胞工程也就是一般说的组织培养, 是指在细胞水平上对生物进行遗传操作, 达到改良生物的遗传性, 以达到满足人类新的需要的目的。而在离体繁殖或微繁殖技术上, 国内外都取得了较大的成功。离体繁殖技术, 即以植物的器官、组织、细胞或原生质体为外植体, 在离体培养条件下进行植株再生的技术^[1]。

1976 年 Jones 在离体苹果培养上取得了非常大的成功, 促进了果树微繁殖的兴起^[2]。李云等人通过对枣树的离体培养解决了植原体脱毒难题^[3]。离体繁殖技术还可用于克服高度杂合物种因有性繁殖而引起的后代严重分离, 也可用于名优树种或濒危树种的快速繁殖, 如番木瓜^[4]、凤梨^[5]和草莓^[6]等。

快速离体繁殖的生物技术的建立, 使离体无性繁殖技术可以在 1 年内百万倍的再生无性系植株, 这样可以克服育成 1 个果树新品种的时间很长, 更换 1 个品种的周期也相当长的问题, 让现有的优良品种早日在生产上充分发挥作用。此外, 离

体技术由于处理严格, 可以用于脱除果树的一些病毒, 排除了病毒的危害及培养无效果的情况。

1.1.1 花药、花粉培养单倍体育种

单倍体育种最主要的优点是节省时间, 用花药和花粉培养能在 1 年之内产生纯合的植株和等位基因系, 而常规育种法可能要花 4~6 年。我国花药、花粉培养单倍体育种的研究起始于 70 年代, 首次报道培养出柑橘、葡萄、枸杞、甘蔗、草莓、楸子(小苹果)、苹果、荔枝、龙眼等果树的单倍体, 率先成功地将单倍体或双倍体应用于育种。另外, 我国在对东方草莓(四倍体)的单核期花粉进行培养中, 成功地诱导出单倍体植株^[7]。1980 年, 费开韦、薛光荣在元帅苹果花药培养上获得植株, 是国内首次获得大苹果单倍体植株^[8]。1981 年, 吴绛云在小苹果黄太平品种上获得单倍体植株^[9]。1981 年和 1986 年, 邹昌杰与曹孜义也分别报道了用花粉培养获得再生植株^[10, 11]。

1.1.2 胚培养

胚培养是果树组织培养中开展最早、应用最广泛的一项技术。最早将胚胎技术应用于育种研究的是 Black, 随后国内外学者相继开展了各个树种和品种胚培技术研究, 已在杏、桃、樱桃、葡萄、苹果、柿等树种上获得成功^[12-14]。澳大利亚国际农业技术研究中心对番木瓜和其野生种的杂交胚进行了研究, 得到了杂交后代, 野生种的抗性、高含糖量等优良性状得到了遗传^[15]。姚强等^[16]对桃、油桃和蟠桃花后 60 d 的未成熟胚进行了培养, 获得

收稿日期: 2007- 10- 31

作者简介: 芦宁超(1981-), 男, 在读硕士, 研究方向果树资源及生物技术。

通讯作者: 张冰冰, 研究员, zbb4005@163.com

了再生植株。

1.1.3 原生质体培养和体细胞杂交

20世纪60年代开始, 国外学者已经用酶法成功分离出原生质体, 之后发展迅速, 1986年3个苹果基因型的叶肉原生质体经过培养获得了新植株, 如今, 已经有12种苹果基因型再生植株。而葡萄、桃等果树品种也相继通过原生质体培养出了愈伤组织或胚状体^[17-21], 原生质体技术不仅是细胞工程的重要组成部分, 也是基因工程研究的重要基础。

我国开展原生质体培养也取得了较大成功, 肖尊安等^[22]对猕猴桃愈伤组织的生理差异与原生质体生长和分化的关系进行了研究。邓秀新等^[23]分离得到了柑橘的原生质体, 并且获得了再生植株。丁爱萍等利用新红星等苹果胚珠诱导愈伤组织, 并建立悬浮细胞系进行原生质体培养, 获得了原生质再生植株^[24]。

通过原生质体的融合, 可以克服远缘杂交障碍, 实现体细胞杂交, 从而产生杂交后代。在原生质体培养过程中, 往往产生大量的变异, 可从中选择优良突变体。原生质体可以摄取外源细胞器、病毒、DNA等各种大分子遗传物质, 是进行遗传转化的理想工具。

1982年以来, 我国利用原生质体进行体细胞杂交也取得了长足的进步。根据许智宏和陈正华的统计, 我国研究者取得的体细胞杂种有: 中华猕猴桃 + 美味猕猴桃; 中华猕猴桃 + *A.kolomkta*; 以及柑橘属几个组合的种间体细胞杂种。

组织培养在果树工厂化育苗和脱毒苗培育方面已是一项成熟的技术。既为果树性状的遗传学特性研究提供良好的试材, 也为进一步培育新品种准备了很好的原始材料。

1.2 基因工程在果树上的应用

基因工程(genetic engineering)是在分子水平上对基因进行操作的复杂技术, 是将外源基因通过体外重组后导入受体细胞内, 使这个基因能在受体细胞内复制、转录、翻译表达的操作。它是用人为的方法将所需要的某一供体生物的遗传物质——DNA大分子提取出来, 在离体条件下用适当的工具酶进行切割后, 把它与作为载体的DNA分子连接起来, 然后与载体一起导入某一更易生长、繁殖的受体细胞中, 以让外源物质在其中“安家落户”, 进行正常的复制和表达, 从而获得新物种的一种崭新技术。通过转基因技术, 打破了物种之间的杂交障碍, 实现了果树遗传性状的定向改

良, 扩展了育种范围, 为果树育种开辟了一条新途径。

基因工程可以定向的改变目标作物, 使育种周期缩短, 提高育种效率, 对以无性繁殖为主的果树作物具有重大意义。Martin发现番茄对水分利用的有效性, 能够通过3个RFLP位点来预测; Paterson等将6个与果实品质有关的PTL进行定位^[25]。苏云金杆菌的Bt蛋白基因成为果树抗虫转基因的目的基因。已获得的转Bt基因果树种类有苹果、梨、甜橙、柑梅、葡萄、越橘悬钩子、番木瓜、花楸果等。此外, 也有应用番木瓜环斑病毒(PRV)外壳蛋白基因提高杏对PPV的抗性的报道^[26]。既可促进树体矮化和分枝, 还可促进生根的*rdA*、*rdB*或*rdC*基因已经导入果树, 这种策略已经在苹果、枳、梨和猕猴桃上获得成功^[27]。

利用转基因工程还可以提高果实品质, 改变果实风味等。澳大利亚研究者分别把酸性转化酶基因和黄烷酮醇还原酶基因转入葡萄中, 前者果实风味得到改善利于鲜食, 后者褐色素积累减少, 提高葡萄酒的品质^[28]。尽管果树上还暂时没有获得有价值的转基因植株, 但有效的转化系统已经建立, 标记基因已转移到果树体内并实现表达。

就基因育种工程而言, 由于目前利用的大多数有价值的基因多来自细菌、病毒, 这就极大地限制了植物基因工程的应用前景, 今后首先应加强从丰富的植物基因库中发掘定位和分离有价值的基因; 其次, 应进一步完善基因转化体系, 寻找更高效的载体系统, 果树基因转化技术虽已具备一定的基础, 但存在转化频率低、转化基因植株再生率低等问题; 最后应更有效地控制外源基因在器官中组织的特定发育阶段表达, 只有导入基因在寄主植物内准确有效地表达, 才有更高的利用价值。

1.3 分子标记在果树上的应用

上世纪80年代和90年代发展起来的RFLP、RAPD、SSR等分子标记方法大大方便了基因水平的操作和分析。不仅可用于基因分离、克隆和核酸序列分析, 还可用于突变体和重组体的构建以及基因表达调控的研究、基因变态性分析、杂种优势鉴定、种子纯度鉴定、突变体鉴定、遗传分析和基因图谱制订等方面。

1.3.1 品种鉴定

Marilyn等调查了美国不同地区桃品种的遗传差异, 对136个品种用94个RAPD标记估计遗传距离, 结果表明, 在树状图的12个聚群中, 90个

美国品种、自交系和欧洲、拉美的品种、自交系形成了3个聚群,来自印、巴、俄、中的13个品种属于其余聚群。从而判断出美国品种的种质变异十分有限,而亚洲桃的种质资源十分丰富^[29]。Dirlewanger^[30]、Lu^[31]、Rajapakse等^[32]采用RAPD技术对桃的亲缘关系进行了探讨,提出了桃种间的遗传顺序。吴少华^[33]在柰、李、桃亲缘关系,张俊卫等^[34]对梅、桃、李、杏、樱桃的亲缘关系都进行了类似的研究。

1.3.2 构建图谱,果树分类和种质遗传基础研究

应用分子标记进行系谱分析,能够提高果树育种中亲本选配的准确度以及果树种质资源的有效利用率。在果树上,这类研究首先与1991年由Nybom^[35]在树莓和黑莓上应用。沈向等对43个杏品种进行了RAPD扩增,发现品种间表现出较强的地理分布集中性;Takehiko Shimada利用RAPD分析樱桃的遗传多样性。

Weedn等^[36]用RAPD、RFLP及同工酶分析方法构建了苹果遗传连锁图谱,苹果品种White Arngle的图谱由253个标记组成,分属24个连锁群;Rome Beauty的图谱有156个标记,分属21个连锁群。King^[37]构建的欧洲苹果遗传图谱包括控制生长、控制果实性状、抗病性、抗寒性等基因的标记。Gardiner等^[38]也对新西兰的苹果进行了遗传图谱的构建。

1.3.3 基因定位

应用分子标记还可确定一些重要的数量性状位点(QTL)。Foolad和Chen在8个遗传区域内确定了13个RAPD标记,这些标记与西红柿在萌发期间的抗盐性有关。王跃进、王西平等运用RAPD技术对葡萄抗黑痘病基因连锁进行分子标记的研究,获得了与抗病基因相连锁的RAPD标记^[39]。Tartarini^[40]在多花海棠821中找到了与苹果抗黑星病基因(Vf)连锁5个RAPD标记,其中有2个与Vf基因连锁极为紧密。王跃进等^[41-43]采用BSA方法研究分析了B72-216、B54-187及61个杂交后代,结果表明普通的无核性状是由多基因控制的。

1.3.4 核心种质构建

丰富的植物遗传资源为作物育种和遗传研究提供广阔的遗传基础,然而资源庞大的数量也给植物遗传资源的收集、保存、研究和利用带来了困难。Frankel首先提出并与Brown等人完善了核心种质(corecollection)的概念,即通过一定的方法从整个种质资源中选择一部分样本,以最小的资源数量和遗传重复,尽可能最大限度的代表整个资源的多样性。核心种质的提出,为遗传资源的研究和利用提供了崭新的解决途径。随着对种质资源

重要性的认识,种质资源保护的加强,种质资源基因库的规模变得越来越大,根据FAO(1996)的统计资料,世界范围内作物种质资源收集已达450万份。种质资源数量及资源库容量的不断增大给保存、评价、研究和利用带来了众多困难。Harlan提出可先对整个收集的某个子集进行重点研究以促进资源库的利用,这个子集最初被称为活动子集(Active working collection),Frankel将其称为核心库(Core Collection),是代表一个作物种的遗传多样性具有最小样品重复的物种子集,此后核心种质的概念得到进一步发展。Frankel和Brown认为核心库由来自一个已存在的种质库(Germplasm collection)中的部分样品所构成,用于代表整个资源群体的遗传多样性。在构建核心种质库时应该使子集保存的遗传多样性最大化,但在实践中为强调核心种质的利用往往将一些特异的材料直接选入核心库,从而使核心库的变异降低,因此van Hintum(1999)将核心库的概念定义为:能最优地代表特定遗传多样性的资源子集。构建核心种质的理论依据主要有3方面内容。首先,在统计取样方面,核心种质中包含了整个种质资源中等位基因的绝大多数,而仅有较少数的变异丢失,所以对整个遗传资源具有较高的代表性。其次,从种质资源的遗传结构上考虑,核心种质可以代表整个遗传资源。因为育种者在需要时,可以通过杂交选择或基因工程来恢复所需要的等位基因,所以,从理论上讲人们只需保存等位基因的一个拷贝就可以了。最后,大量的遗传资源给种质资源的保存、研究和利用带来了很大困难,核心种质的构建有助于对种质资源的有效管理与应用。

自Frankel提出核心种质概念以来,在短短的20多年时间中,世界各国对种质资源的保护、研究和利用日益受到重视,核心种质作为种质资源管理利用的有效途径和方法已成为遗传多样性保护的研究热点,它所涉及的多样性度量和评价、群体的遗传结构与进化、核心材料的抽样方法和策略、核心种质库的变异评价及应用研究日益增多。目前果树已在枣树、果梅、苹果、梨等树种开展了核心种质构建研究。

分子标记在果树学研究中还有其他方面的广泛应用,其潜力是无限的,随着该技术的不断完善和发展,分子标记辅助选择使果树育种通过分子标记早期选择、预测成为可能,同时某些不易区分的性状也可通过遗传标记的间接选择来实现。可加速果树育种的进程,提高育种的效率,以克服过

去制约果树育种周期长的问题。但从目前来看, 果树分子标记的研究仍较落后, 离实际应用尚有较大距离, 所以应同常规技术研究应用相结合, 以加快分子标记技术在果树上的应用进程。

2 存在问题及发展方向

尽管生物技术已经在大田作物以及蔬菜领域取得了重大成功, 但在果树上的研究还属落后, 转基因的优良果树品种还有待研究。而我们主要工作的重点应该放在果树的育种方面, 完善果树的快繁体系, 使优良品种得以快速稳定的推广。将花药培养研究与常规育种结合起来, 使花粉植株在育种实践中得以广泛利用, 以缩短常规育种年限, 提高常规育种的选择效率。细胞融合与外源基因的引入可以实现新的基因的引入和有利基因的重新组合。低温冷冻保存则为种质保存提出了诱人的前景。另外, 应进一步利用分子标记技术, 如 DNA 指纹技术和杂种优势的早期鉴定技术等, 加快育种步伐, 保证育种质量, 提高果树各个方面的适应能力。

因此, 我们应该运用先进有效的分子生物学手段, 利用我国丰富的特有的遗传资源, 分离、克隆有自主知识产权、寻找重要经济价值的新基因, 以增加果树资源的优良特性。而生物技术育种在果树方面的应用已具有相当广泛性和雄厚的基础, 其发展前景是十分乐观的。

参考文献:

- [1] BEVERSDORF W D. Aicropagation in crop species[A]. NIJKAMP H J J, VAN DER PLAS L H W, VAN AARTRIJK J. Progress in plant Cellular and Molecular Biology [C]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1990, 3- 12.
- [2] 张树康. 中国生物技术的发展与研究[J]. 科学, 1993, 45(4): 26- 30.
- [3] 李云, 等. 枣树离体培养和脱除枣疯病原 MLO 技术研究进展[J]. 果树学报, 2001, 18(2), 115- 120.
- [4] DREW R A. Improved techniques for in vitro propagation and germplasm storage of papaya[J]. Hort Science, 1992, 27:1122- 1124.
- [5] DREW R A. Pineapple tissue culture unequalled for rapid multiplication [J]. Queensland Agricultural Journal, 1980, 106: 447- 451.
- [6] SMITH M K, DREW R A. Current applications of tissue culture in plant propagation and improvement[J]. Arstralian Journal of Plant Physiology, 1990 a, 17: 267- 289.
- [7] 薛光容, 费开伟, 胡军. 草莓花药离体培养获得单倍体植株[J]. 园艺学报, 1981, 8(1): 9- 12.
- [8] 费开伟, 薛光荣. 元帅苹果花药培养诱导单倍体植株[J]. 中国农业科学, 1981(4): 41.
- [9] 吴绛云. 苹果花药培养获得单倍体植株 [J]. 园艺学报, 1981, 8(4): 36.
- [10] 邹昌杰, 李佩芬. 葡萄(Vitis vinifora)花粉植株的诱导[J]. 植物学报, 1981, 23(1): 79.
- [11] 曹孜义. 葡萄组织培养研究进展. 甘肃农业大学学报[J]. 1986(1): 48.
- [12] 石荫坪, 王强生. 中国落叶果育种 50 年[J]. 落叶果树, 2000(3): 1- 5.
- [13] 陈正华. 木本植物组织培养及其应用[M]. 北京:北京高等教育出版社, 1986.290- 314.
- [14] Sugiura A, Qhkurma T, Production of nonaploid (2n=9x) Japanese persimmons (Diospyros kak i) by pollination with unreduced pollen and embryo rescue culture [J]. J Amer Soc Hort Sci, 2000, (5): 609- 914.
- [15] DREW R A, VOGLER J N, MAGDALITA P M, et al. Application of biotechnology to carica papaya and related species [A]. TERZI M, CELLA R, FALAVIGNA A. Current Issues in Plant Molecular and Cellular Biology [C]. [s.l.]: [s.n.], 1995.321- 326.
- [16] 姚强, 王德春, 吴钰良, 等. 桃、油桃和蟠桃幼胚愈伤组织诱导和植株再生[J]. 上海农业学报, 1990, 6(3):23- 29.
- [17] Patat EM, Ochatt SJ, Power JB. Plant regeneration from protoplasts of apple rootstocks and scion varieties (Malus domestica Borkh)[J]. Plant Physiol, 1998, 133:460- 465.
- [18] 潘增光, 邓秀新, 章文才. 苹果原生质体研究进展[J]. 园艺学报, 1997, 24(3): 239- 243.
- [19] Huanaruna- Perales E, Schibate O. Plant regeneration from protoplasts of apple [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 1993(34):71- 76.
- [20] Laurain D, Chenieux JC, Tremouillaux- Guiller J. Direct embryo genesis from female haploid protoplasts of Ginkgo biloba, a medicinal woody species [J]. Plant Cell Reports, 1993 (12): 656- 660.
- [21] Mills D, Hammerschlag FA. Isolation of cells and protoplasts from leaves of in vitro propagated peach (Prunus persica) plants[J]. Plant Cell Tissue and Organ Culture, 1994(36):99- 105.
- [22] 尊安, 沈德绪, 林伯年. 猕猴桃愈伤组织的生理差异与原生质体生长和分化的关系[J]. 植物生理学报, 1992, 18(4):369- 375.
- [23] 邓秀新, 章文才, 万蜀渊. 柑橘原生质体分离与再生成株研究[J]. 园艺学报, 1988, 15(2):99- 102.
- [24] 爱萍, 王洪范, 曹玉芬. 苹果原生质体培养及植株再生[J]. 植物学报, 1994, 36(4):271.
- [25] Paterson A H, et al. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. Nature, 1988, 335:721- 726.
- [26] Quemada H, L. Hostis B Gonsalves D, et al. The nucleotide sequence of the terminal regions of papaya ringspot virus strains W and P [J]. J Gen Viro, 1990, 71: 203- 210.
- [27] Hede for s A, Xue Z T, Welander M. Transformation of the apple root- stock M26 with rdlA gene and its influence on growth[J]. Plant Sci., 1998, 136: 69- 78.
- [28] 杨莉, 徐昌杰, 陈昆松. 果树转基因研究进展与产业化展望 [J]. 果树学报, 2003, 20(5): 331- 337.
- [29] Manilyn L, Warburton, Fredrick A, et al. Genetic diversity in peach revealed by randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) markers and compared to in breeding coefficients J Amer [J]. Soc Hort Sci,

- 1996, 12(6):1012- 1019 .
- [30]Dirlewanger E, Duha S, Viruel M A, et al. Identification of peach varieties using molecular markers [J].Acta Hort, 1998, 465:69- 77 .
- [31]Lu Z X, Reighard G L, Barid W V. Identification of peach rootstock cultivars by RAPD markers [J] . Hort Sci, 1996, 31 (1): 127- 129 .
- [32]Rajapakse S, Belthoff LE, He G, et al. Genetic linkage mapping in peach using morphological RFLP and RAPD markers [J].TAG, 1995, 90:503- 510 .
- [33]吴少华, 张大生, 潘东明, 等.应用 RAPD 技术对木奈、李、桃亲缘关系的探讨[J].园艺学报, 2002, 29(1):66- 68 .
- [34]张俊卫, 包满珠, 陈龙清.梅、桃、李、杏、樱的 RAPD 分析[J].北京林业大学学报, 1998, 20(2):12- 15 .
- [35]Nybom H, et al. Minisatellite DNA fingerprints can distinguish Rubus cultivars and estimate their degree of relatedness. Euphytica, 1991, 53:107- 114 .
- [36]Weedn N F, Hammat M, Lawson D M, et al . Development and application of molecular marker linkage maps in woody fruit Crops [J] . Euphytica , 1994 (77):71- 75 .
- [37]King G Y. Progress in mapping agronomic genes in apple (the european apple genome mapping project) [J].Euphytica, 1994, 77: 65- 67 .
- [38]Gardiner S E, Jallet G, Jone S, et al. The new zealand apple genome mapping project [J].Euphytica, 1994, 77:77- 79 .
- [39]王跃进, 等 . 中国野生葡萄抗黑痘病基因的 RAPD 标记[J].园艺学报, 2000, 27(5): 321- 325 .
- [40]Tartarini S. RAPD Markers linked to the Vf gene for scab resistance in apple [J].TAG, 1996, 92:803- 810 .
- [41]王跃进, Lamikanra O , 卢江. Identifying molecular genetic markers associated with seedless in grape using RAPD [J].西北农业大学学报, 1996, 24(5):1- 10 .
- [42]王跃进, Lamikanra O. Analysis of sequencing the RAPD marker linked to seedless genes in grapes [J]. 西北农业大学学报, 1997, 25(4):1- 5 .
- [43]王跃进 . 加速无核葡萄品种选育的新技术[J].西北农业学报, 1997, 6(5):81- 83 .

(上接第 31 页) 导度都略高于其他处理。无论正常供水还是干旱胁迫下对照的净光合速率都低于施氮处理, 这说明氮素对烟株的光合作用具有明显的影响。

2.3 干旱胁迫下氮素对烟株脯氨酸(Pro)含量的影响

Pro 是一种偶极含氮化合物, 逆境下 Pro 的积累可以增强植物自身的渗透调节, 抗御外界渗透胁迫, 并能提高原生质胶体的稳定性, 是稳定物质代谢的决定因素^[9]。图 5 表明, 烤烟在正常供水的情况下, Pro 的含量较低, 并且保持平稳趋势, 但在干旱胁迫下烟叶中 Pro 大量积累, 随着干旱天数的增加, Pro 含量逐渐增加, 表明 Pro 含量对干旱胁迫反应十分敏感, 并且各氮素水平已经有了明显差异, 施氮处理的 Pro 含量显著高于对照。这说明高的氮素用量能够抵御干旱。

3 结 论

在农艺性状上, 干旱胁迫下处理 E 的各项指标都优于其他处理, 正常供水条件下, 处理 D 表现最佳, 当氮用量增至 0.6 g/kg 土壤时会抑制烟株的生长。

5 个氮素水平处理在正常供水的情况下叶绿素含量、气孔导度、蒸腾速率和净光合速率比干旱处理高且比较平稳, 但在干旱胁迫下, D₁、E₁ 处理的叶绿素含量、气孔导度、蒸腾速率和净光合速率随着干旱的加剧而逐渐下降, 但 D₁、E₁ 处理的叶

绿素含量、气孔导度、蒸腾速率和净光合速率仍然高于其他处理, 这说明干旱胁迫对低氮烟株的影响更为严重, 较高的氮素营养有利于烤烟通过生理过程的调节来抵御干旱的侵袭, 减小干旱损失。

5 个氮素水平处理在正常供水时的 Pro 含量比干旱胁迫时低, 且变化趋势平稳, 随着干旱胁迫的加剧, 烟叶的 Pro 含量逐渐上升, 施氮处理的 Pro 含量显著高于对照, 这说明高的氮素营养能够增强烟叶自身的调节能力, 降低受害程度。

参考文献:

- [1] 李广敏, 关军锋 . 作物抗旱生理与节水技术研究[M] . 北京: 气象出版社, 2001 .
- [2] 汪邓民, 吴福如, 杨红娟, 等 . 干旱对不同烤烟品种的生理及其烟株生长势的影响[J] . 烟草科技, 2001(1) : 39-41 .
- [3] 汪耀富, 韩锦峰, 林学梧 . 烤烟生长前期对干旱胁迫的生理生化响应研究[J] . 作物学报, 1996, 22(1): 117-121 .
- [4] 张岁歧, 李秧秧 . 施肥促进作物水分利用机理及对产量的影响的研究[J] . 水分保持研究, 1996, 3(1): 185-191 .
- [5] 韩锦峰 . 干旱胁迫下烤烟光合特性和氮素代谢的研究 [J] . 华北农学报, 1994, 9(2): 39-45 .
- [6] 邹琦 . 植物生理学实验指导[M] . 北京: 中国农业出版社, 2000 .
- [7] 汪邓民, 吴福如, 杨红娟, 等 . 干旱对不同烤烟品种的生理及其烟株生长势的影响[J] . 烟草科技, 2001, (1) : 39-41 .
- [8] 覃 鹏, 杨志稳, 等 . 干旱对烟草旺长期光合作用的影响[J] . 亚热带植物科学, 2004, 33(2): 5-7 .
- [9] 昆 松 . 植物分子生理学进展[M] . 杭州: 浙江大学出版社, 2000, 207-215 .