

李 佳,刘 涛,马菊莲,等.烟草响应干旱胁迫与抗旱遗传育种研究进展[J].江苏农业科学,2023,51(8):34-43.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.08.005

烟草响应干旱胁迫与抗旱遗传育种研究进展

李 佳^{1,2,3}, 刘 涛^{1,2,3}, 马菊莲⁴, 吴加香^{1,2,3}, 陶怡帆^{1,2,3}, 陈碧环^{1,2,3}, 字淑慧^{1,2,3}

(1. 云南农业大学农学与生物技术学院,云南昆明 650201;2. 云南农业大学西南中药材种质创新与利用国家地方联合工程研究中心,云南昆明 650201;3. 云南农业大学云南省药用植物生物学重点实验室,云南昆明 650201;4. 云南省曲靖市麒麟区南宁街道经济管理服务中心,云南曲靖 655000)

摘要:烟草是我国重要的经济作物之一,在烟草生长发育过程中,干旱胁迫是导致其产量减少和品质降低的主要非生物胁迫。为了提高干旱胁迫下烟草的产量和品质,本研究将烟草对干旱胁迫的响应,包括烟草外部形态特征(叶片、株高、根系)、生理生化特性(体内水分代谢、主要酶活性、内源激素、无机离子、蛋白表达与调控、光合作用);干旱胁迫对烟草产量和品质的影响;烟草抗旱性的遗传研究(烟草抗旱性遗传研究现状、抗旱相关基因在烟草中的应用研究、烟草抗旱基因的克隆);烟草抗干旱胁迫种质资源研究(烟草种质资源的收集和保存、烟草抗旱性种质资源、烟草抗旱性种质资源品种选育);烟草抗干旱胁迫的育种研究(烟草抗干旱胁迫遗传育种策略、分子生物技术烟草抗旱遗传改良中的运用、烟草抗干旱胁迫品种选育的研究)等方面进行综述,以期今后在干旱胁迫下培育优质、高产烟草提供理论依据。

关键词:烟草;干旱胁迫;产量;品质;影响;抗旱育种;种质资源

中图分类号:S572.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)08-0034-09

近年来,全球变暖已经成为人们热议的话题,而由全球变暖引起的季节性干旱已经影响到各种农作物的产量和品质,其中烟叶受到的影响最为显著,人工灌溉成本较高,大部分烟区由于地形、水资源等原因无法实施人工灌溉,我国许多地区经常发生季节性干旱,影响烟草生长发育,导致其品质和产量下降,这严重制约了烟草行业的发展,因此提高烟草抗旱性研究已受到各界日益重视^[1-2]。

烟草(*Nicotiana tabacum* L.)是以叶片为主要收获对象的重要经济作物,叶片厚而肥大,因此是烟草植株含水量最高的部位,一旦土壤含水量减少大约7%,叶片就会发生萎蔫^[3]。水分是植物体内重要的缓冲剂,在烟草生长发育和生理生化代谢过程中都起着极其重要的作用,适宜的水分是保证烟草优良品质和较高产量的重要因素^[4]。干旱胁迫不仅会影响烟草生长发育过程中的各个阶段,包括种

子萌发、营养生长和生殖生长、开花结实,而且也会影响生理生化代谢过程,如呼吸作用、光合作用、各种酶的活性和有机物质的转化、运输、积累以及水分和营养元素的吸收运转等,因此烟草抗干旱胁迫的研究对于烟草的生长发育和生理生化代谢过程都至关重要^[5]。

目前,为得到产量高、品质好的烟叶,国内外很多研究者针对干旱胁迫对于烟草产量减少和品质降低的影响进行了深入的研究,并取得相应的成果^[6]。本研究将干旱胁迫对烟草形态特征、生长发育、生理生化、抗旱品种选育等多个方面产生的影响进行综述,以期缓解干旱对烟草的不利影响,提高干旱条件下烟草的产量和品质,选育抗旱品种提供理论依据。

1 烟草对干旱胁迫的响应

1.1 干旱胁迫对烟草外部形态特征的影响

干旱胁迫对烟草生长、发育、生理和生化特性都会产生负面影响,程度严重时还会降低烤烟产量和品质。烟草对于人们而言,具有经济价值的部位主要是叶片,然而在干旱胁迫后茎叶中干物质的量在各个生育期都会显著减少,从而导致株高逐渐矮化,烟叶质量也随之降低。

收稿日期:2022-05-18

基金项目:云南省科技厅重大科技专项(编号:2018BB015、2018ZF011、202102AA310045)。

作者简介:李 佳(1996—),女,四川什邡人,硕士研究生,从事烟草抗病机理方面的研究。E-mail:1247698693@qq.com。

通信作者:字淑慧,博士,副教授,从事作物栽培与生理生化的研究。
E-mail:zsh7525@163.com。

1.1.1 干旱胁迫对烟草叶形态、面积的影响 烟草植株在干旱胁迫下最直观的表现是叶片状态的改变,不同程度的干旱胁迫施加在植株上,首先表现出的叶片状态也不相同。干旱胁迫在烟草生长过程中表现出的最关键的生理效应是抑制叶片生长,烟草等植物体内存在潜在的干旱适应机制,主要是当感受到干旱胁迫的来临时,植物会通过调节气孔的开放以及改善叶片大小来适应,从而达到保护自身免受伤害的目的。气候、阳光、水分、土壤、温度等植物基本生长因子都会影响烟草等植物的生长特性,其中水分是影响其产量和质量的最重要的生长因子。王娅玲等研究得出,土壤和空气的干燥会使植物缺乏营养,发育缓慢,最明显的问题是叶片的生长速度减缓^[7]。刁朝强等的研究表明,在干旱胁迫下,烟草不同部位叶片干质量的受影响程度表现为中叶>上叶>下叶,不同部位叶片鲜质量的受影响程度表现为中叶>下叶>上叶。在绝大多数情况下,上部叶片逐渐狭长、叶肉较薄主要是因为干旱胁迫引起的,烟草的叶面积取决于叶片的长度和宽度,如果叶片的长度和宽度生长受到明显抑制,其叶面积相同也会受到抑制,干旱胁迫导致的细胞失水会抑制叶片细胞的生长,叶片面积的延展也会因此受到抑制^[3]。不同烟草品种对于干旱胁迫的表现也不尽相同,同一干旱程度下,不同品种受到的抑制程度不同,水分利用效率较高的品种其叶片长、宽以及叶面积的生长受到的影响较小,抗旱性较强;而水分利用效率低的品种受到干旱胁迫的抑制影响较大,抗旱性较差^[3]。因此,烟草叶片的形态结构会受到干旱胁迫的抑制,当干旱来临时,为了减少蒸腾作用引起的水分散失,采用了提高持水能力和水分利用效率的方法。主要结构变化为叶肉增多、组织增厚,更为发达的角质层、蜡质和皮毛形成,气孔密度降低,孔径增大,体积和表面积比相对减小,栅栏组织增多,海绵组织减少,叶片致密度增加,可以帮助烟草植株适应干旱^[3]。

1.1.2 干旱胁迫对烟草株高的影响 刁朝强等在研究干旱胁迫对烟草茎的影响中发现,株高受到的影响比茎粗受到的影响表现得更明显^[3]。可能是因为烟草生长发育过程中,植株顶端优势会让水分和营养元素优先供应给生长点,所以当出现水分缺失时,烟草体内的水分供应不足,而植株生长点消耗的水分依然与干旱前相同,因此对于水分供不应求,植株的株高就会受到抑制,严重时还会使烟

草植株枯萎死亡。

1.1.3 干旱胁迫对烟草根形态特征的影响 烟草等植物主要靠根系来吸收水分,根系也参与了土壤-植物-大气水循环,并且是该循环过程中的关键环节^[8]。因为根系会首先从地下汲取水分再传递给植株地上部分,当烟草等植物受到干旱胁迫时,根系首先接收到干旱相关的信号传导,随后会将信号传递给地上部分的其他器官^[9]。当烟草根系突破土壤时,根毛是根毛区表皮层细胞向外的突伸物,可以增加根系与土壤的接触面积,一方面可以更好地固定土壤,另一方面也能帮助烟草生长^[10]。同时,在根系伸长期,土壤含水量过高会导致烟草根系发育不良,在旺长期,即使土壤轻度干旱,根系生长也会受到严重影响。成熟期根系变化趋势与旺盛期相同,在伸根期适度干旱可以锻炼烟草根系,使其发育良好,旺长期充足的土壤水分能够促进根系的生长,这种影响可以持续到烟草圆顶期。成熟期,随着土壤含水量的增加,烟株根系的日生长量增加。如果土壤水分供应不足,根系发育将进一步受到影响,严重时会使烟草死亡。

1.2 干旱胁迫对烟草生理生化特性的影响

将干旱胁迫施加在烟草等植株后,持续干旱会改变植物自身的一系列生理生化特性,例如膜脂质过氧化产物、渗透调节物质、光合作用以及不同抗氧化酶的含量都会发生改变,这些改变是植物受到干旱胁迫不同程度影响的具体反应和表现,最后使外部形态特征发生萎蔫、倒伏等一系列的变化。

1.2.1 干旱胁迫对烟草体内水分代谢的影响 烟草等植物都会通过体内各个机制来适应干旱胁迫,其中渗透调节是最主要的机制,其中大多数渗透调节能力较强的都来自抗旱能力较强的品种^[11]。干旱胁迫会破坏烟草等植物体内的水分平衡,降低细胞膨压和水势,严重时会使叶片和顶端优势端萎蔫下垂,直至植株萎蔫,如果持续时间过长,细胞就会严重失水难以恢复,致使植株死亡,此时,烟草可以通过表型可塑性来适应干旱等多种非生物的胁迫,从而达到保护自身植株的目的^[12-13]。还有某些间歇性干旱发生的地区,烟叶产量的形成主要由植株在胁迫停止后的恢复能力所决定的,“三北”地区是我国典型的间歇性干旱区。尽管间歇性干旱对烟草植株生理和代谢过程的影响经常被提及,但对烟草植株复水反应的研究还很有限^[14-15]。

烟叶较高的含水量和水势是维持光合作用正

常进行的基础^[16]。干旱胁迫会降低烟叶水分代谢的速度,降低的重要生理指标为水势、蒸腾强度、叶片相对含水量、气孔导度等^[17]。汪耀富等对烟草体内含水量的测定结果表明,在烟草植株幼苗生长期时,干旱程度越深,叶片游离水含量和相对含水量会降低,水势降低,束缚水含量增加,补充充足的水分后,叶片游离水含量和相对含水量会增加,水势升高,束缚水含量降低^[18]。干旱胁迫发生时,土壤含水量较低,植株的气孔导度也随之降低,反之当水分充足时,植株气孔导度会随着土壤含水量的增加而增加;土壤中的含水量与植株的蒸腾速率和气孔导度呈极显著正相关关系,同时,加深干旱胁迫的程度,会增加烟草叶片的细胞间 CO_2 浓度,导致 CO_2 补偿点升高,水分利用率降低^[19-20]。在干旱条件相同的情况下,抗旱性强的品种比敏感性品种具有较高的水势和渗透势,不同抗旱性使结合水和游离水不同程度的增加。王亚虹等在对烟草干旱胁迫的研究中提到,随着干旱胁迫强度的增强,烟草叶片蒸腾强度和气孔导度都会逐渐降低,会减少由于蒸腾作用导致的水分散失^[21]。烟草等其他植物的内部系统对不良环境引起的胁迫具有一系列的自我调节能力,轻度胁迫下,可以通过调节自身的生理代谢来缓解不利影响,而重度胁迫下,水分供应不足,各个途径参与酶活性降低或失活,则会使植株生理代谢途径发生紊乱,内在平衡失调,最终导致植株枯萎死亡。

1.2.2 干旱胁迫对烟草体内主要酶活性的影响

干旱胁迫会通过减少烟草根系吸收水分,来破坏植株体内水分平衡,从而以氧化分解为主,水解酶等氧化酶活性增强,还原酶类活性降低。农梦玲等在对研究中发现,通常情况下,烟草植株产生的活性氧,由于植物具有自我调节的抗氧化系统,还不足以对植物体造成损害^[22]。汪耀富等指出,土壤水分不足时,烟叶中积累的活性氧和脂氧合酶活性在清除活性氧、超氧化物歧化酶和抗坏血酸过氧化氢酶等抗氧化酶系统中增加,可以完全将 $\text{O}_2^- \cdot$ 分解为 O_2 和 H_2O ,从而减轻 $\text{O}_2^- \cdot$ 诱导的氧化应激^[18,23]。然而,当干旱胁迫程度加剧时,活性氧会随着胁迫的加深而增加,抑制各种还原酶的活性,导致抗氧化系统与活性氧之间的失衡,破坏各生物膜的结构,最终使细胞因氧化胁迫死亡。

超氧化物歧化酶(SOD)是生物体内存在最广泛的抗氧化剂,主要分布在细胞质和叶绿体中。它

最重要的功能是清除活性氧,保护细胞免受伤害。主要从歧化催化超氧阴离子自由基、清除超氧阴离子自由基、维持活性氧代谢平衡等方面,通过保护各种生物膜的结构保护植株免受过度氧化的伤害^[24]。

姜丽娜等在植物氮肥调控中提到在氮代谢途径中扮演关键酶角色的硝酸还原酶(NR),代谢速率较快,作为催化剂参与硝酸盐同化途径的第一步反应^[25]。邓世媛等在研究氮素对烤烟生长特性中发现,硝酸还原酶对水分变化反应敏感,烟叶中硝酸还原酶的活性会随着相对含水量的降低而降低。即使在轻度干旱胁迫下,硝酸还原酶也比其他酶受到更明显的抑制^[26]。以往对烟草抗旱性的研究表明,干旱胁迫首先暂时延缓了硝酸还原酶的表达,然后加速了硝酸还原酶蛋白的代谢,最后促进硝酸还原酶 mRNA 的代谢^[27]。

1.2.3 干旱胁迫对烟草体内内源激素的影响 激素是大多数高等植物的不同部位合成,它可以从生产位点转移到作用位点发挥其特定的作用,是植物体内正常的代谢物。当某些激素浓度较低时,可以促进植物的生长发育;而浓度高于一定程度时,就会抑制植物的生长发育。它们可以与植株各个部分进行通信,实现细胞间的通信,在烟草的整个生长过程中,各个激素的含量和种类都影响着烟草的生长发育、生理生化代谢、植物细胞分裂和分化中的形态建成等活动。水分是自然界用途最为广泛的介质,影响着激素的合成和转运,缺乏水分会使植物内源激素的生理代谢发生紊乱。

脱落酸(ABA)是干旱胁迫的根系信号。洪丽芳等研究人员发现,干旱发生时烟草根系中存在脱落酸,其根系富含脱落酸相关酶和前体物质,这些酶和前体物质对水分含量的变化十分敏感,脱落酸通过韧皮部筛管和木质部导管输送到植物的其他功能位点,并通过降低气孔导度和蒸腾速率以及减少水分散失,来提高烟草的抗旱性^[28]。生长素(IAA)是一种促进植物生长的激素,能促进细胞伸长,延缓叶片脱落,使植物形成顶端优势。随着干旱胁迫程度的加深,生长素含量逐渐降低,烟株生长速度减慢,通过调节生长速度,烟草植株可以获得更多的水分或减少耗水量^[29]。

干旱胁迫开始时,烟草植株感知到信号后,体内生长素含量先降低,随着持续时间的延长和干旱程度加深,生长素含量逐渐上升,达到一定值后降低,报道表明自然干旱条件下水稻根系中 IAA 的含

量随着干旱程度的加深呈现先下降后上升再降低的趋势^[30],说明烟草体内生长素对干旱胁迫的反应比水稻延迟。茉莉酸(JA)是在干旱发生的过程中含量会增加的一种重要的干旱信号物质,茉莉酸含量的增加可以缓解烟草植株遭受干旱胁迫时受到的伤害^[31]。细胞分裂素(CTK)可以促进烟草等植株生长、发育,植物感知到干旱胁迫的信号时,细胞分裂素含量会减少。牛俊义等对植物抗干旱胁迫的激素研究发现,细胞分裂素和脱落酸在植株感知干旱时,可以控制气孔的开闭,减少水分流失,提高烟草的抗旱性^[32]。游离脯氨酸(Pro)有较好的水和作用,能够有效提高原生质体胶体的稳定性^[33]。赤霉素(GAs)也是一类植物内源激素,可以显著促进烟草生长发育,促进的作用效果与生长素相似,随着干旱胁迫发生的时间,烟草等植株体内赤霉素的含量会降低随后不断增加,达到一定程度时,赤霉素含量又会逐渐减少。王亚虹等发现乙烯(ETH)是一种抑制烟草生长发育的激素,在干旱胁迫过程中,乙烯含量呈现先增加,后减少,再增加的趋势^[21]。

1.2.4 干旱胁迫对烟草体内无机离子的影响 农梦玲等研究了干旱胁迫对烟草生理生化特性的影响,认为干旱胁迫达到一定程度时会减少烟草植株中无机离子的含量,无机离子含量的减少会降低烟草自身的抗旱性^[22]。研究表明,钾是烟草等植株体内重要的品质元素,钾离子通道蛋白是烟草吸收土壤中钾离子的重要通道蛋白,对于提高烟草的品质和抗逆性来说至关重要。磷的主要性能是提高胶体的水合能力,胶体水合能力与蛋白质的合成呈正相关关系,相关抗性蛋白增多可以增强烟草等植株对不良环境的抗性,然而,磷的过度吸收会导致其他营养物质的不平衡吸收;此外, Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Cu^{2+} 、 B^{3+} 等离子均可以参与渗透调节,提高烟草抗逆性。

1.2.5 干旱胁迫对烟草体内蛋白表达与调控的影响 干旱引起的水分缺失能增强水解酶的活性,引起蛋白质降解,或者直接影响蛋白质的生物合成过程,从而影响蛋白质含量。前人利用微矩阵分析等分子技术,在水稻和拟南芥等多种植物中发现了许多响应非生物胁迫的基因。胁迫诱导基因主要通过产生重要的酶和代谢蛋白(功能蛋白)及调控应激反应中的信号转导和基因表达(调节蛋白)来保护细胞,使其免受非生物胁迫带来的伤害。在干旱胁迫下,原蛋白主要在叶片中积累,而在无干旱胁迫的叶片中,原蛋白的含量则较低,但有些蛋白质

是在植物体适应不良环境的过程中产生的,这些蛋白质在逆境中起着保护植物的作用。烟草晚胚发生丰富蛋白(LEA 蛋白)是一种保护生物大分子和膜结构的蛋白质,不良环境胁迫下可以缓解植株受到的伤害,胁迫加深时,这种保护作用效果更加明显。葡萄糖醛酸酶(GUS)在干旱胁迫导致的水分缺失时,LEA 蛋白的 DNA 5'端可以调控 GUS 基因在组织特异性再生组织和非组织特异性营养器官中的表达,诱导 ABA 的大量产生,增强转基因植物的抗旱性。水通道蛋白(AQP)是对汞(Hg)不敏感的蛋白质,它存在于所有生物体中,是维持渗透平衡的一类重要蛋白质,它通过一种渗透梯度跨膜转运促进水分吸收,其活性受基因表达和蛋白磷酸化的调控。然而,目前对烟草编码水通道蛋白的基因知之甚少,实际应用还有待考究。

1.2.6 干旱胁迫对烟草光合作用的影响 重度的干旱胁迫会直接影响植物的形态结构,受影响最严重的 2 个部位是根系和叶片^[34]。根系是吸收、运输水分的主要部位,而叶片是高等植物光合作用的活动中心,植物生长的基本代谢过程是叶片的光合作用,这一过程对外界自然环境(如水分、温度等)的变化非常敏感^[35-36]。叶片是用于合成淀粉等多种有机物的部位,是环境中暴露最多的植物器官,也是测定绿叶植物抗旱性的重要指标之一,干旱胁迫对绿色高等植物的光合作用抑制最为明显^[37-38]。干旱胁迫会损害光合作用器官和组织,改变叶片结构,关闭气孔,降低与光合作用有关的酶活性,降低光合作用活性和碳氮循环的代谢率^[38-41]。植物正常生长离不开水分,水资源与植物生产力密切相关,植物生产力离不开光合作用合成的干物质,干旱胁迫引起的水分缺乏会严重阻碍植物光合作用进程^[42-43]。

水分是生物界最为广泛的介质,干旱胁迫使植物细胞缺乏水分,一方面会导致气孔导度降低以及 CO_2 进入叶片受阻,从而引起光合作用降低,这是气孔限制;另一方面,干旱胁迫使植株体内温度升高,使光合器官中光合活性相关酶活性降低,这是非气孔限制。因此,气孔限制和非气孔限制两者共同作用使烟草的光合作用能力减弱^[44]。影响植物光合作用的因素也因干旱胁迫程度的不同而不同,在轻度和中度干旱条件下,影响光合作用的主要因素为气孔限制;在重度干旱的情况下,主要影响因素是非气孔限制^[45]。干旱胁迫会引起气孔开放程度缩小,导度降低,使进入叶片的 CO_2 量减少,而相对较

强的光合作用仍在持续消耗 CO_2 , 因此, 细胞间 CO_2 浓度呈下降趋势; 随着干旱胁迫的加剧, 光合作用的急剧下降降低了叶片对 CO_2 的吸收量, 气孔导度保持平衡, 进入叶片的 CO_2 流量相对增加, 最终导致细胞间 CO_2 浓度增加^[46-47]。植物叶片水分减少和水势降低, 邻近的表皮细胞和气孔保卫细胞向大气中流失水分, 从而导致气孔开放度降低, 阻碍 CO_2 进入叶片, 土壤含水率的降低和气孔的关闭导致叶片蒸腾速率降低, 所以水分的变化趋势与气孔导度变化相似^[18]。

2 干旱胁迫对烟草产量和品质的影响

2.1 干旱胁迫对烟叶产量的影响

在适宜的土壤水分条件下生长的烟草的总叶产量和每公顷产量远远高于在干旱胁迫下种植的烟草。对于干旱胁迫对烟草不同部位产量影响的大量研究表明, 正常供水条件下烟草植株各部位的叶质量显著大于干旱胁迫下的叶质量, 上下叶干质量比显著降低^[47]。还有研究人员指出, 不同生育期干旱胁迫对烟草产量的影响不同。一些研究表明, 干旱胁迫旺长期的烟草幼苗对烟草产量的影响比其他生育期更为显著^[48]。其中, 烟叶产量减少表现最为明显的是干旱胁迫移栽 20 d 的烟草幼苗^[49]。

2.2 干旱胁迫对烟叶品质的影响

干旱胁迫对烟叶品质的影响主要体现在烘烤后烟草叶片化学成分的变化和部分香气成分及含量的减少。研究表明, 一方面, 随着干旱胁迫的加深, 烟叶中还原糖含量逐渐降低, 另一方面会增加全氮含量。轻度干旱条件下, 尼古丁含量最高, 尼古丁含量随着干旱程度的加深逐渐下降, 但仍超过足够水分中的尼古丁含量。水分缺乏会直接影响烟草碳氮代谢途径, 导致尼古丁和总氮等含氮物质含量增加, 总糖和还原糖等含碳物质含量降低。轻度干旱胁迫有利于烟叶品质的提高, 而重度干旱胁迫对各生育期烟叶的最终品质均有显著的负面影响。干旱胁迫完全破坏了烟叶化学成分的协调性, 氮碱比、糖碱比、钾氯比等指标均下降, 严重影响了烟叶质量^[50]。任何时期的重度干旱都会对烟草香气成分产生不利影响, 主要香气成分物质减少, 香气品质变差, 而轻度干旱对这些物质的合成和转化会有有利的影响。另外, 烟草腺毛的分泌已被证明对烟草表面芳香成分的增加有显著作用。在成熟期对烟草施加轻度干旱胁迫, 不仅可以增加烟草腺

毛的分泌物, 主要增加其雪松子烯二醇、茄酮和高级脂肪烃的含量, 可以提高香吃味口感; 干旱严重时, 烟草腺毛密度大, 叶片分泌物也减少, 对香气和口感产生不良影响^[51-52]。

3 烟草抗旱性的遗传研究

3.1 烟草抗旱性遗传研究现状

对于提高烟草对干旱的耐受性, 采取的最主要措施是转基因技术。目前, 烟草抗旱基因的移植方法主要有生物、化学和物理方法, 这些方法的主要原理大致相同, 就是将抗旱植物的 DNA 导入烟草, 利用受体细胞再生获得抗旱烟草新品种。目前研究的方法主要有直接转移法和农杆菌介导法^[53]。

3.2 抗旱相关基因在烟草中的应用研究

过去的几年里, 下一代测序 (NGS)、基因编辑系统、过表达方法以及基因沉默的基因组学知识提供了大量的遗传信息来揭露植物非生物和生物胁迫响应机制^[54]。干旱胁迫会减缓烟草植株正常生长、发育以及降低其产量和品质, 当烟草等体内机制刺激部分抗旱基因的表达, 通过增强抗旱能力来保护植物。目前, 许多与抗旱相关的功能蛋白基因已被克隆并转化为烟草, 外源性抗旱基因的表达可提高转基因烟草的抗旱能力。主要是以下几类, 海藻糖合成途径关键酶基因、甘露醇合成途径关键酶基因、抗坏血酸过氧化物酶 (APX)、蛋白酶 [渗透调节蛋白 (OSM)] 相关基因、水通道蛋白 (AQP) 基因、胚胎发育晚期丰富蛋白 (LEA) 基因等^[55-60]。

3.3 烟草抗旱基因的克隆

NAC 转录因子是最大的植物特异性转录因子家族之一, 具有广谱功能, 包括芽顶端分生体形成、花发育、细胞分裂、叶衰老、侧根发育、种子萌发、次生细胞壁生物合成、纤维发育、生物和非生物应激反应等。编码 NAC 蛋白的 cDNA 在拟南芥中首次被报道为对 *RESPONSIVE TO DEHYDRATION 26* (*RD26*) 基因有反应^[61]。NAC 结构域是根据矮牵牛和拟南芥 *ATAF1/2* 和 *CUC2* 蛋白的一致序列来命名的^[62]。许多的 NAC 蛋白, 其中包括拟南芥 *CUC2*, 都在植物发育中具有重要作用^[63]。

从拟南芥中分离到非生物胁迫应答 NAC 蛋白, 作为调控 *EARLY RESPONSIVE TO DEHYDRATION 1* (*ERD1*) 基因表达的因子。表达与 *RD26* 同源的非生物胁迫响应基因 *ATAF1* 的拟南芥植物表现出了更好的耐旱性。报道表明, NAC 因子在控制植物的

非生物胁迫耐性方面具有重要作用,它们的过表达可以作为提高植物胁迫耐性的一个潜在的生物技术应用^[61]。徐小艳等从烟草 cDNA 文库中克隆了 *Nt-NAC1* 基因,编码区全长为 861 bp,编码 86 个氨基酸。并通过农杆菌介导转化获得了 37 株转基因烟草植株,进行干旱处理,结果表明,野生型植株的过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性低于转基因植株,而脯氨酸和丙二醛含量显著高于转基因植株;选取野生型种子和 T0 代转基因,进行苗期根系耐旱性分析,结果表明,300 mmol/L 甘露醇胁迫可以显著抑制野生型根系的伸长,而对转基因植株的根系没有明显区别,这说明转 *Nt-NAC1* 基因的表达会显著提高植株的抗旱性^[64]。

另外,与野生型相比,*AtNAC1* 转基因烟草中的抗性淀粉、脯氨酸和酚类化合物在干旱期间显著增加。脯氨酸和总酚含量提高了渗透平衡和活性氧(ROS)清除能力,进一步提高了转基因烟草的抗旱性。在干旱胁迫下转基因的协同关系研究中,脯氨酸与总类胡萝卜素、总酚和可溶性总糖(TSS)呈正相关,与 O_2^- 呈负相关关系,进一步支持转基因增加了脯氨酸、酚、糖和类胡萝卜素的含量,以减少 ROS 的积累^[65]。

抗旱基因的克隆为抗旱烟草新品种的选育奠定了良好的分子基础,利用基因工程技术提高了烟草的抗旱性,为其他作物的分子育种和品种改良提供了遗传资源。

4 烟草抗干旱胁迫种质资源研究

种质资源,即遗传资源、品种资源、基因组资源,是指确定遗传状态,并把遗传资料从父辈传到后代的遗传材料。在长期的生物学演化和人类的农耕文化发展中,农作物种类逐渐演变而来。在此期间,野生种被人工培育为多种不同的农作物,然后通过人工的自然变异和人工筛选,培育出适合于人类需要的新物种。作为一项重要的战略基础材料,烟草种质是我国烟草工业可持续发展的重要组成部分。

4.1 烟草种质资源的收集与保存

为了更好地保存和利用自然界的生物多样性,以及充实和丰富作物育种和生物研究的物质基础,大规模收集和保存烟草遗传资源已经成为一项重要的责任。收集和保存种质资源不但可以防止新的烟叶品种的基因缺陷,还可以帮助克服烟草基因缺陷^[66]。

目前,我国烟草种质资源调查采集工作的主要任务是(1)国内地方品种与育成品种的收集;(2)野外收集考察;(3)国外引种。烟草种质资源的保藏方式是以种子的方式进行的,所以如果对其进行妥善的保护,使其具有优良的遗传特性,就可以保护其遗传资源。与普通的生产所使用的种子相比,由于其所需的数量很大,因此必须保证其萌发性能,而且对储存年份的要求也不高,只须保证来年的播种需求就行,同时还要保证各品种在贮存期间的原始基因特征。为了找到长期、安全、经济、有效的保存方式,必须研究其生物化学特性,如生理生化研究、遗传变异及贮存时间等^[67]。

从 1950 年起,全国已有 4 042 个品种的烟草种质资源被保存起来,成为全球最大的收集、保存量和遗传多样性最多的国家。从品种和种类上可分为 1 384 份烤烟,53 份雪茄烟,85 份香料烟,341 份黄花烟,2 020 份晒烟,124 份白肋烟,35 份野生种。同时,我国烟草种质资源的遗传多样性包括烟草属 66 个种中的 37 个种,一级库核心种质 859 份,二级库核心种质 446 份,为今后的新品种的研究工作积累了大量资料^[68]。

4.2 烟草种质资源抗旱性鉴定

通过对烟草种质资源的分析,可以选择具有较好性状的优质烟草,如高产、优质、抗病、高效利用养分、环境适应能力强等。林杰最近的一项调查表明,利用株高、最大叶长、最大叶宽、叶数、叶绿素等参数来进行抗旱能力的综合评估,是一种较为可行的选择方法^[69]。

4.3 烟草抗旱性种质资源品种选育

20 世纪 50 年代初期,我国开始进行烟草品种的培育,经过大量的技术改造,成功培育出了大金元、云烟 85、云烟 87、中烟 9203、云烟 202、中烟 98 等新的烟草品种,并在生产上推广种植。迄今为止,通过对烟草耐旱的种质资源筛选,成功地筛选出了豫烟 2 号、6 号、10 号和 13 号等^[70-73]。河南农业大学对优质、抗旱、适应性强的品种进行了试验,以 MSK326 为母本,以农大 202 为父本,通过对烟草品种的适应性和耐旱性的综合育种,培育出了具有抗旱性强,中抗青枯病,抗黑胫病,烟叶钾含量较高良好特性的杂交种——豫烟 6 号^[71];河南省农业科学院烟草研究所优质、耐旱、抗病为主要目的,选择中烟 101 为母本,以红花大金元 664-01 为父本,培育出了新的烤烟新品种——豫烟 13,其特征

是在田间分层落黄,具有良好的农艺性状,易于烘烤。对于干旱胁迫、黑胫病、红星病、根结线虫等有一定的抗性。具有很好的工业应用和广泛的适配性。该品种在品质、产量、抗性等综合性状上都达到了良好的效果,在农业生产中的经济效益和应用前景都很好^[73]。

5 烟草抗干旱胁迫的育种研究

在烟草生产中,干旱胁迫引起的烟草生产缺水可以通过以下途径解决:一是适应烟草生长发育的需要,改变栽培环境;二是为了使烟草适应外部环境,提高烟草自身抗旱性。以前的补充用水等多项措施,主要都是发展灌溉,并在节水灌溉的基础上取得了很大的成果。但是烟草种植环境通常受到自然和经济 2 个方面的制约,想要大幅度增加几乎不可能,所以培育抗旱节水型的优质烟草新品种是我国烟草旱作农业的前提和基础,也是一种投资少、见效快、效益广泛的可持续发展的关键举措。它将稳定和提高我国烟草产量和质量,促进烟草工业的发展,对烟草生产和环境的协调发展具有战略意义。

5.1 烟草抗干旱胁迫遗传育种策略

筛选和培育抗旱种质的有效方法主要有杂交育种、理化诱变、系统选育和转基因技术^[74-75]。目前,烟草抗旱育种通常采取以下策略:(1)在自然条件下选择适宜的产量,然后在水分梯度环境下进行评价,筛选出抗旱种质;(2)在干旱条件下进行产量筛选,在更适宜的环境条件下筛选出具有高产潜力的抗旱品种;(3)测定对干旱较为敏感的生理、生化因子、性状指标,对抗旱较为明显的种质进行间接选择;(4)选择田间和室内干旱试验相结合的重复抽样方案,其方法是:首先,通过试验方法选择大量的家系进行田间试验,其次,田间试验至少应该在一个水分缺乏地区和另一个水分充足地区进行,在这 2 种环境下,必须通过测定一些形态和生理特性来评价基因型的产量和表现,对选择的家系进行重组,通过多年的生态穿梭选择,提高后代抗旱高产的概率。通过大量试验表明,策略(4)是最科学、最系统的策略,更容易培育出抗旱品种。

5.2 分子生物技术在烟草抗旱遗传改良中的运用

传统的观点认为,抗旱性和保水性的数量性状是由多个基因控制的,因此利用抗旱性和保水性基因开展抗旱性育种进展非常困难。随着节水生理生化研究、基因组学和分子生物学的发展,科学家

们开始发现重要蛋白质和酶在抗旱保水的关键代谢过程中的作用,并开始逐步编码这些酶和蛋白质的 cDNA 基因克隆。20 世纪 90 年代初,国外开始开展抗旱等抗不良环境基因转基因植物的研究,主要途径是通过转渗透调节基因和抗氧化相关基因,这些基因编码的蛋白质与转运蛋白、分子伴侣、活性氧清除剂和渗透压活性复合物等大分子有关。在干旱胁迫下,转基因植物中的部分基因参与了有机化合物的合成,如各种糖和糖醇(如甘露醇和海藻糖)等。随着烟草等植物抗旱保水型分子机制的深入研究,就会出现更多的抗旱保水表型相关基因被克隆,并用于获得更多、更优质、更高效的转基因抗旱烟草材料^[76]。虽然抗旱保水型作物在生产中还没有得到广泛推广,但相信此类转基因作物的应用将在不久的将来取得很大进展。

5.3 烟草抗干旱胁迫品种选育的研究

抗干旱胁迫育种主要包括以下程序:确定抗旱性评价指标、确定抗旱性综合鉴定体系、筛选抗旱性种质资源、深入研究抗旱遗传规律、选育优质抗旱新品种以及研究与推广新的配套技术等 6 个方面^[77]。

确定抗旱性评价指标,主要有以下几个方面:(1)测定各试验处理下选择的形态、发育、生理生化、产量和品质指标;(2)计算产量及效益指标与其他指标之间的遗传相关、环境相关和表型相关(定性);(3)采用多重线性回归拟合各指标与产出、产值指标之间的方程,计算各指标的系数(定量);(4)将定性结果与定量结果相结合,根据现有资料,按照可靠性高、检测简单、重复性好的原则,综合确定抗旱性评价指标。

确定抗旱性综合鉴定体系,首先需要建立抗旱性综合鉴定体系,基于灰色关联分析模型,通过筛选指标的表现,将种子渗透萌发、幼苗还田胁迫(包括反复旱干成活率)和田间旱棚的抗旱性鉴定结果与旱作田的表现进行比较,得出适宜的抗旱性鉴定指标,确定评价体系和处理方法。

筛选抗旱性种质资源,主要通过以下步骤:(1)用确定的评价指标和体系从杂交组合、轮回群体、理化诱变纯合高代材料进行抗旱性鉴定;(2)抗旱评价指标和鉴定体系也可以与抗旱种质筛选相结合同时进行;(3)对抗旱种质的抗旱生育期、抗旱程度和抗旱机制的研究;(4)转基因抗旱种质的创造。

抗旱遗传规律的研究结果如下:(1)用不抗旱材料和抗旱材料进行双列杂交组合;(2)将 F_1 、 F_2

代和亲本同时种植同一具有充足水分的地区以及干旱地区;(3)采用加性-显性-上位性的模型研究烟草抗旱保水表型的遗传规律。

选育抗旱优质新品种,主要采用以下方法:(1)根据烟草抗旱保水遗传规律,确定适宜的组别、选择代数及方式;(2)从优质纯合高代材料中筛选出抗旱保水的种质资源,同时解决优质、抗旱以及节水的问题;(3)所选抗旱节水的种质资料应该立即进入产品比较试验、区域试验、品种审定等育种过程,可作为育种的中间材料。

配套技术研究和推广,采用以下几个措施:(1)研究所有新品种的栽培、植保和调制等技术措施;(2)确定新品种适宜的生态种植地区,这个可结合品比试验和种植区划进行;(3)新品种推广。

6 研究展望

国内外针对干旱胁迫对烟草的影响进行了大量的研究,积累了丰富的资料和经验。研究重点主要集中在抗旱形态、生理指标及相关机制的探讨和测定上。随着生物科技技术的发展,也有更多的方法用于提高烟草抗旱性。然而,烟草耐旱基因在干旱胁迫下的表达与调控、逆境胁迫下细胞间信号转导机制以及内源激素之间的相互作用,这些目前还有待研究。因此,进一步深入研究干旱胁迫对烟草的影响机制,对于提高烟草的抗旱能力,培育优质、高产的烟草来说是必要的。

参考文献:

- [1] 刘国顺. 烟草栽培学[M]. 北京:中国农业出版社,2003.
- [2] Deng B L, Du W C, Liu C L, et al. Antioxidant response to drought, cold and nutrient stress in two ploidy levels of tobacco plants; low resource requirement confers polytolerance in polyploids? [J]. Plant Growth Regulation, 2012, 66(1): 37-47.
- [3] 刁朝强, 黄宁, 周建云, 等. 干旱胁迫对不同烤烟品种形态特征的影响[J]. 种子, 2015, 34(1): 79-83.
- [4] 唐先兵. 脱水素基因 *BDN1* 双元表达载体的构建与农杆菌介导叶盘法转化烟草[D]. 北京:首都师范大学, 2001.
- [5] 刘球, 吴际友, 李志辉. 干旱胁迫对植物叶片解剖结构影响研究进展[J]. 湖南林业科技, 2015, 42(3): 101-104.
- [6] 贾燕涛, 麻密, 屈贵平, 等. *RoIC* 基因的克隆及细胞分裂素在烟草中的过量表达[J]. 植物学报, 1998, 40(3): 211-215.
- [7] 王娅玲, 李维峰. 干旱胁迫对植物生长及其生理的影响概述[J]. 南方农业, 2015, 9(6): 37, 9.
- [8] 潘晓迪, 张颖, 邵萌, 等. 作物根系结构对干旱胁迫的适应性研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2017, 19(2): 51-58.
- [9] 孙萌, 尚忠海, 沈植国, 等. 植物对干旱胁迫响应的研究进展[J]. 河南林业科技, 2019, 39(4): 1-3, 44.
- [10] Haling R E, Brown L K, Bengough A G, et al. Root hairs improve root penetration, root-soil contact, and phosphorus acquisition in soils of different strength [J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(12): 3711-3721.
- [11] 郭春芳, 孙云. 干旱胁迫下植物的渗透调节及脯氨酸代谢研究进展[J]. 福建教育学院学报, 2015, 16(1): 114-118, 128.
- [12] 沈少炎, 吴玉香, 郑郁善. 植物干旱胁迫响应机制研究进展:从表型到分子[J]. 生物技术进展, 2017, 7(3): 169-176.
- [13] Nicotra A B, Atkin O K, Bonser S P, et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate[J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(12): 684-692.
- [14] Wedeking R, Maucourt M, Deborde C, et al. ¹H-NMR metabolomic profiling reveals a distinct metabolic recovery response in shoots and roots of temporarily drought-stressed sugar beets[J]. PLoS One, 2018, 13(5): e0196102.
- [15] Meyer E, Aspinwall M J, Lowry D B, et al. Integrating transcriptional, metabolomic, and physiological responses to drought stress and recovery in switchgrass (*Panicum virgatum* L.) [J]. BMC Genomics, 2014, 15(1): 527.
- [16] Pivovarov A L, Pasquini S C, de Guzman M E, et al. Multiple strategies for drought survival among woody plant species [J]. Functional Ecology, 2016, 30(4): 517-526.
- [17] 何俊龙, 赵世钦, 王彦楠, 等. 烟草内源激素对干旱胁迫响应的研究进展[J]. 中国农学通报, 2015, 31(30): 205-209.
- [18] 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.
- [19] 刘永贤, 李伏生, 农梦玲. 烤烟不同生育时期分根区交替灌溉的节水调质效应[J]. 农业工程学报, 2009, 25(1): 16-20.
- [20] 孙梅霞, 汪耀富, 张全民, 等. 烟草生理指标与土壤含水量的关系[J]. 中国烟草科学, 2000, 21(2): 30-33.
- [21] 王亚虹, 许自成, 高森, 等. 烟草干旱胁迫研究进展[J]. 节水灌溉, 2016(12): 103-107, 111.
- [22] 农梦玲, 刘永贤, 李伏生. 干旱胁迫对烟草生理生化特征影响的研究进展[J]. 广西农业科学, 2008, 39(2): 155-159.
- [23] McKersie B D, Chen Y, de Beus M, et al. Superoxide dismutase enhances tolerance of freezing stress in transgenic alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. Plant Physiology, 1993, 103(4): 1155-1163.
- [24] 山仓. 提高旱地农田生产力的若干生态生理问题[J]. 旱地区农业研究, 1985, 3(4): 71-80.
- [25] 姜丽娜, 贺远, 邵云, 等. 氮肥运筹对豫中地区冬小麦旗叶生理及籽粒产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2011, 31(5): 875-881.
- [26] 邓世媛, 陈建军. 干旱胁迫下氮素营养对烤烟光合特性的影响[J]. 中国农学通报, 2005, 21(9): 209-212.
- [27] Manac H N, Kuntz M. Stress induction of a nuclear gene encoding for a plastid protein is mediated by photo-oxidative events[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 1999, 37(11): 859-868.
- [28] 洪丽芳, 付利波, 苏帆, 等. 生长素对烟株中钾的分配和积累的影响[J]. 作物学报, 2003, 29(3): 457-461.
- [29] Pustovoitova T N, Bavrina T V, Zhdanova N E. Drought tolerance of

- transgenic tobacco plants carrying the *iaaM* and *iaaH* genes of auxin biosynthesis[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2000, 47(3):380–385.
- [30] Berchmens T J, 陈晓荣, 陈昶旭, 等. 干旱对水稻生理生化的影响[J]. 自然科学, 2020, 8(4):220–226.
- [31] 官长荣, 李艳梅, 杨立均. 水分胁迫下离体烟叶中脂氧合酶活性、水杨酸与茉莉酸积累的关系[J]. 中国农业科学, 2003, 36(3):269–272.
- [32] 牛俊义, 闫志利, 林瑞敏, 等. 干旱胁迫及复水对豌豆叶片内源激素含量的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(6):154–159.
- [33] 肖用森, 王正直, 郭绍川. 渗透胁迫下稻苗中游离脯氨酸累积与膜脂过氧化化的关系[J]. 武汉植物学研究, 1996, 14(4):334–340.
- [34] 尹永强, 胡建斌, 邓明军. 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展[J]. 中国农学通报, 2007, 23(1):105–110.
- [35] 李迎春, 杨清平, 陈双林, 等. 厚壁毛竹春季光合日变化及其与主要环境因子的关系初探[J]. 林业科学研究, 2009, 22(4):608–612.
- [36] 葛 滢, 常 杰, 陈增鸿, 等. 青冈 (*Quercus glauca*) 净光合作用与环境因子的关系[J]. 生态学报, 1999, 19(5):683–688.
- [37] Dong X J, Zhang X S. Some observations of the adaptations of sandy shrubs to the arid environment in the Mu Us Sandland: leaf water relations and anatomic features[J]. Journal of Arid Environments, 2001, 48(1):41–48.
- [38] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. Annals of Botany, 2008, 103(4):551–560.
- [39] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants [J]. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(2):275–294.
- [40] Rouhi V, Samson R, Lemeur R, et al. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(2):117–129.
- [41] Aranjuelo I, Molero G, Erice G, et al. Plant physiology and proteomics reveals the leaf response to drought in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 62(1):111–123.
- [42] 倪 霞, 周本智, 曹永慧, 等. 干旱胁迫对植物光合生理影响研究进展[J]. 江苏林业科技, 2017, 44(2):34–39, 52.
- [43] 裴 斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(5):1386–1396.
- [44] 关义新, 戴俊英, 林 艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(4):293–297.
- [45] 孙梅霞, 朝朝龙, 徐经年. 干旱对植物影响的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2004, 32(2):365–367, 384.
- [46] 陈建军, 韩锦峰, 王瑞新, 等. 水分胁迫下烟草光合作用的气孔与非气孔限制[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(6):415–418.
- [47] 孙志英, 彭克勤, 胡家金, 等. 干旱胁迫对烟叶产量的影响[J]. 湖南农业科学, 2003(2):29–31.
- [48] 董顺德, 张延春, 孙德梅, 等. 干旱胁迫下烤烟烟质养分含量与烟叶产、质量的关系[J]. 烟草科技, 2005, 38(2):30–34.
- [49] 王惠群, 萧浪涛, 刘素纯, 等. 干旱胁迫对烤烟产量和某些化学成分的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2004, 30(5):401–404.
- [50] 邓桂秀, 田 飞, 赵继平, 等. 成熟期干旱胁迫对烤烟产量和品质的影响[J]. 贵州农业科学, 2012, 40(9):93–96.
- [51] 程君奇, 周 群, 杨春雷, 等. 打顶时期对白肋烟烟叶腺毛分泌物的影响[J]. 烟草科技, 2009, 42(9):50–54.
- [52] 齐永杰, 徐锦锦, 梁 伟. 干旱胁迫对烟草腺毛密度及叶面分泌物的影响[J]. 广东农业科学, 2008, 35(6):39–41, 49.
- [53] 孙晓波, 贾新平, 梁丽建, 等. 转毕式海蓬子水通道蛋白基因 *SbPIPI* 烟草的抗旱生理机制分析[J]. 华北农学报, 2015, 30(6):17–26.
- [54] Luan Y S, Cui J, Zhai J M, et al. High-throughput sequencing reveals differential expression of miRNAs in tomato inoculated with *Phytophthora infestans* [J]. Planta, 2015, 241(6):1405–1416.
- [55] 张永恩, 李潮海, 王 群. 植物抗旱相关功能基因研究进展 [J]. 中国农学通报, 2004, 20(6):85–88, 113.
- [56] 唐先兵, 吴贤婷, 刘 沛. 植物耐旱与基因工程[J]. 植物杂志, 2001(2):3–4.
- [57] 韩瑞丽, 陆 海. 转 *APX* 基因烟草抗旱能力研究[J]. 成都大学学报(自然科学版), 2007, 26(2):93–96, 121.
- [58] Hara M, Terashima S, Fukaya T, et al. Enhancement of cold tolerance and inhibition of lipid peroxidation by citrus dehydrin in transgenic tobacco[J]. Planta, 2003, 217(2):290–298.
- [59] Siefritz F, Tyree M T, Lovisolo C, et al. PIP1 plasma membrane aquaporins in tobacco: from cellular effects to function in plants [J]. The Plant Cell, 2002, 14(4):869–876.
- [60] Tarczynski M C, Jensen R G, Bohnert H J. Stress protection of transgenic tobacco by production of the osmolyte mannitol [J]. Science, 1993, 259(5094):508–510.
- [61] Nakashima K, Ito Y, Yamaguchi – Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses[J]. Plant Physiology, 2009, 149(1):88–95.
- [62] Xie Q, Sanz – Burgos A P, Guo H, et al. GRAB proteins, novel members of the NAC domain family, isolated by their interaction with a geminivirus protein [J]. Plant Molecular Biology, 1999, 39(4):647–656.
- [63] Kikuchi K, Ueguchi – Tanaka M, Yoshida K T, et al. Molecular analysis of the NAC gene family in rice[J]. Molecular and General Genetics MGG, 2000, 262(6):1047–1051.
- [64] 徐小艳, 姚新转, 吕立堂, 等. 烟草 *NtNAC1* 基因的克隆及其在烟草中的抗旱功能分析[J]. 植物生理学报, 2018, 54(6):1085–1094.
- [65] Joshi P S, Agarwal P, Agarwal P K. Overexpression of AINAC1 from recretohalophyte *Aeluropus lagopoides* alleviates drought stress in transgenic tobacco [J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 181:104277.
- [66] 王洪刚, 孔凡晶, 刘树兵. 作物遗传育种研究进展及发展趋向 [J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 1998, 29(3):403–409.
- [67] 袁 洪. 烟草种质资源遗传多样性分析及地方种质资源评价 [D]. 重庆: 西南大学, 2012.

刘艳艳,丁颖,郑佳秋,等. 植物 PRRs 和 NLRs 介导的免疫信号通路研究进展[J]. 江苏农业科学,2023,51(8):43-50.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.08.006

植物 PRRs 和 NLRs 介导的免疫信号通路研究进展

刘艳艳,丁颖,郑佳秋,宛柏杰,曹婷,刘兴华

(江苏沿海地区农业科学研究所,江苏盐城 224002)

摘要:植物在生长发育的过程中进化出大量细胞表面和胞内免疫受体以感知病原体侵染相关的各种信号。细胞表面模式受体 PRR 可以感知病原物模式分子以激活基础免疫,引起活性氧(ROS)快速产生、 Ca^{2+} 内流和丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联反应的启动等,从而限制其致病性。病原物为了克服植物的这种免疫反应,通过分泌效应蛋白干扰 PRR 蛋白的功能及其免疫相关过程,促进病菌致病性。为了应对效应蛋白的致病效应并阻止病害发生,植物进一步进化出胞内核苷酸结合富亮氨酸重复序列受体(NLRs),以感知病原体效应物并启动强烈的特异性免疫反应。长期以来,病原相关分子模式激发的免疫反应(pattern-triggered immunity,PTI)和效应蛋白激发的免疫反应(effector-triggered immunity,ETI)在识别机制及早期信号转导上存在较大差异,被认为是相对独立的 2 类系统。但是随着植物免疫学研究的广泛和深入,PTI 和 ETI 从相对独立变得交叉模糊,而研究 PTI 和 ETI 如何相互作用以抵抗病原体也成为植物免疫学亟需解决的重要科学问题之一。本文以 PRRs 和 NLRs 介导的免疫反应为重点,综述了 PRRs 与 NLRs 信号通路、免疫调控及二者的互作。

关键词:植物免疫;PRRs;NLRs;分子机制;相互作用

中图分类号:S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)08-0043-08

植物病害是影响作物产量的重要因素之一。植物在生长发育的过程中不断受到病毒、细菌、真菌、卵菌、食草动物和寄生植物等的挑战,为了对抗病原菌的入侵,植物进化出了一套非常复杂的免疫系统,深入了解植物的免疫机制是现代农业中作物遗传改良工作的重要理论基础^[1]。高等植物细胞

表面和胞内有大量免疫受体以感知病原体侵染相关的各种信号。抗病基因和模式识别受体的发现,为理解植物免疫的分子识别机制和生物学重要性奠定了坚实基础。细胞表面的免疫受体包括类受体蛋白(receptor-like proteins,RLPs)及受体类激酶(receptor-like kinases,RLKs),通常被称为模式识别受体(pattern-recognition receptors,PRRs),可感知病原体相关分子模式(pathogen-associated molecular patterns,PAMPs)、损伤相关分子模式(damage-associated molecular patterns,DAMPs)、微生物相关分子模式(microbe-associated molecular patterns,MAMPs)及食草动物相关分子模式(herbivore-associated molecular patterns,HAMP),并

收稿日期:2022-06-14

基金项目:江苏省农业科技自主创新资金[编号:CX(21)3031];江苏省农业重大新品种创制项目(编号:PZCZ201715)。

作者简介:刘艳艳(1990—),女,山东日照人,硕士,助理研究员,研究方向为作物栽培与抗逆生理。E-mail:1052233980@qq.com。

通信作者:刘兴华,博士,副研究员,主要从事植物发育与环境适应性研究。E-mail:1123153147@qq.com。

[68]张艇. 烟草种质资源的遗传多样性研究[J]. 农技服务, 2010,27(1):101-103.

[69]林杰. 烟草品种抗旱性鉴定与评价[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2013.

[70]王素琴,李杨立,刘凤兰,等. 烤烟新品种豫烟二号选育及特征特性[J]. 烟草科技,1996,29(4):33-34.

[71]杨铁钊,张小全,李群平,等. 烤烟新品种豫烟 6 号的选育及特征特性[J]. 中国烟草科学,2010,31(3):7-12.

[72]杨铁钊,张小全,殷全玉,等. 烤烟新品种豫烟 10 号的选育及特征特性[J]. 中国烟草学报,2015,21(3):48-56.

[73]李雪君,孙计平,丁燕芳,等. 烤烟新品种豫烟 13 号的选育及特征特性[J]. 中国烟草科学,2017,38(4):17-22.

[74]温贤芳. 中国核农学[M]. 郑州:河南科学技术出版社,1999.

[75]张正斌. 作物抗旱节水的生理遗传育种基础[M]. 北京:科学出版社,2003.

[76]Anwar A, Liu Y M, Dong R R, et al. The physiological and molecular mechanism of brassinosteroid in response to stress: a review[J]. Biological Research,2018,51(1):46.

[77]任学良,王云鹏,史跃伟. 烤烟抗旱品种选育研究进展和方法[J]. 中国烟草科学,2009,30(4):74-80.