

袁卫瑜,李军营,蔡庆生,等. 烤烟生长发育过程中叶片内源激素的动态变化[J]. 江苏农业科学,2016,44(8):145-147.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.08.039

烤烟生长发育过程中叶片内源激素的动态变化

袁卫瑜^{1,2}, 李军营¹, 蔡庆生², 钱猛³, 周宏^{1,2}, 焦旭勇^{1,2}

(1. 云南省烟草农业科学研究院, 云南昆明 650031; 2. 南京农业大学生命科学院, 江苏南京 210095;

3. 南京农业大学生命科学实验中心, 江苏南京 210095)

摘要:为了从激素水平上探讨烤烟叶片成熟机制,采用酶联免疫法测定烤烟生长发育过程中叶片内源激素的含量。结果表明:在烤烟生长发育过程中,叶片细胞分裂素(CTK)含量整体上呈下降趋势,中部叶和上部叶CTK含量均在移栽后100 d达到峰值,此后,CTK含量呈下降趋势;生长素(IAA)含量总体上表现为上升一下降的趋势,后期IAA含量有所上升;赤霉素(GA)含量表现为下降—上升一下降的趋势,整体上呈略微下降趋势;脱落酸(ABA)含量总体上呈上升趋势,中部叶移栽后93 d至正常采收、上部叶移栽后86 d至正常采收叶片ABA含量迅速增加。移栽100 d烟叶进入成熟期后,叶片中CTK与ABA的比值呈明显下降趋势;叶片IAA与ABA的比值总体表现为上升一下降—上升的趋势。综合来看,中部叶比较适合正常采收或延迟7 d采收,上部叶比较适合延迟7 d或延迟14 d采收。

关键词:烤烟;生长发育;叶片;内源激素;动态变化;烟叶成熟机制;适时采收

中图分类号: S572.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)08-0145-03

生产上烟叶成熟度不够往往会导致烟叶内的大分子物质降解不充分,化学成分不协调,香气量和香气质低,刺激性大^[1-6]。烟叶的成熟实质上是组成叶片的每个细胞生理功能逐渐衰退的过程,而叶片细胞的衰老与激素水平密切相关,有研究证明细胞分裂素(CTK)、生长素(IAA)、赤霉素(GA)能够延缓叶片衰老,而脱落酸(ABA)能加速叶片衰老^[7-9]。前人的研究主要集中在烤烟根系中的内源激素含量变化上^[10-11],而对烤烟叶片内源激素含量变化的研究却很少^[12-13]。烤烟是一种以叶片为收获对象的经济作物,因此本试验主要研究烤烟中部叶和上部叶在生长发育过程中内源激素含量的动态变化,以期掌握其变化的特点和规律,探讨烤烟叶片成熟机制,为烟叶适时采收提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

田间试验于2012年在云南省峨山县小街镇进行。供试烤烟品种为云87,由云南省玉溪市烟种子公司提供。田间试验土壤pH值为6.87,有机质含量为43.30 g/kg,碱解氮含量160.13 mg/kg,速效磷含量24.87 mg/kg,速效钾含量83.55 mg/kg。

2012年2月15日播种,4月24日移栽,6月30日统一打顶,种植密度为16 500株/hm²,施纯氮90 kg/hm²,5月1日施提苗肥(N:P₂O₅:K₂O=28:0:5),5月10日、16日施追肥(N:P₂O₅:K₂O=12:6:24)。其他田间管理措施按优质烟

栽培要求进行。

1.2 样品采集及分析方法

选取田间长势均匀的烟株,定点选取中部叶(自下至上第11张)和上部叶(自下至上第18张)挂牌标记,从移栽后65 d开始,每7 d取样1次直至移栽后100 d;然后分别于中部叶和上部叶正常采收时、延迟7 d采收时和延迟14 d采收时各取样1次。取样时,先将叶片表面的杂物用纱布小心擦拭干净,然后去掉叶尖与叶基部,剔除中脉,用液氮固定。用液氮固定的鲜样保存在-80℃冰箱中,取样完毕后统一测定烟叶中的内源激素含量。

内源激素含量的测定:取鲜样0.2 g,加1.8 mL PBS缓冲液(pH值为7.4)研磨成匀浆,于4 000 r/min、4℃条件下离心15 min,吸取上清液。用酶联免疫法(enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA)测定CTK、IAA、GA、ABA的含量。试剂盒购于南京森贝伽生物公司。使用美国BIO-RAD680自动酶联测读仪进行D值测定,用标准物的浓度与D值计算出标准曲线的直线回归方程式,将样品的D值代入方程式,计算出样品浓度。

2 结果与分析

2.1 烤烟生长发育过程中叶片主要内源激素含量的变化

2.1.1 烤烟生长发育过程中CTK含量动态变化 如图1所示,CTK含量呈“双峰”变化,叶片内CTK含量整体上呈下降趋势,分别于移栽后79、100 d出现“一小一大”2个峰值。CTK主要在根系中合成,打顶促进根系的二次发育,因此移栽后72、79 d,烤烟叶片内的CTK含量直线增加。移栽后86~100 d,烤烟叶片内的CTK含量快速增长;移栽后100 d,叶片内CTK含量达到1.8 μg/L以上。中部叶在移栽后100 d—正常采收叶片CTK含量略有下降,此后,CTK含量下降幅度明显增大,上部叶CTK含量在移栽100 d以后呈直线下降趋势。CTK能通过调节营养物质运输、干扰脂质过氧化

收稿日期:2015-07-02

基金项目:中国烟草总公司特色优质烟叶开发重大专项(编号:Ts-03-20110024)。

作者简介:袁卫瑜(1987—),女,河南舞钢人,硕士,主要从事烟草栽培生理研究。E-mail:1530877729@qq.com。

通信作者:李军营。E-mail:83754331@qq.com。

反应以及干扰其他激素的反应等延缓叶片衰老^[14],因此移栽100 d以后烤烟叶片进入成熟衰老阶段,且下降幅度越大,进入衰老的速度越快。

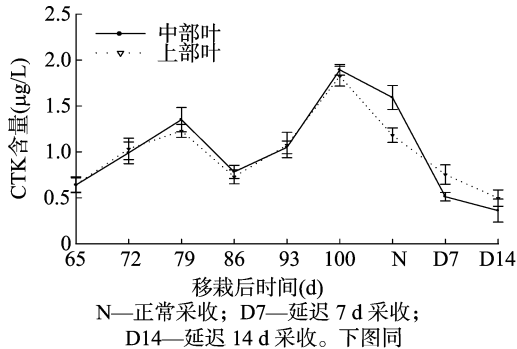


图1 烤烟生长发育过程中叶片 CTK 含量的变化

2.1.2 烤烟生长发育过程中 IAA 含量动态变化 如图2所示,IAA 含量总体上表现为上升—下降—上升的趋势,中部叶 IAA 含量的变化相对来说不规律,上部叶变化幅度较大。移栽后72 d,中部叶和上部叶中 IAA 含量都有较大幅度的增加,这可能是由于打顶去除了烟株的顶端优势,刺激根系合成的 IAA 增多,通过液流运输到地上的 IAA 也相应增加。中部叶和上部叶 IAA 含量的峰值均出现在移栽后93 d,较 CTK 含量的峰值早出现7 d,这可能是由于两者促进植物生长的时间有所不同,可见植物内源激素是以系统的方式起作用的。移栽93 d以后,中部叶和上部叶 IAA 含量均急剧下降,说明烤烟叶片逐渐成熟。中部叶 IAA 含量在移栽后100 d至延迟7 d采收变化平稳。中部叶延迟14 d采收时,上部叶延迟7 d和延迟14 d采收的 IAA 含量有所上升,这可能是由于 IAA

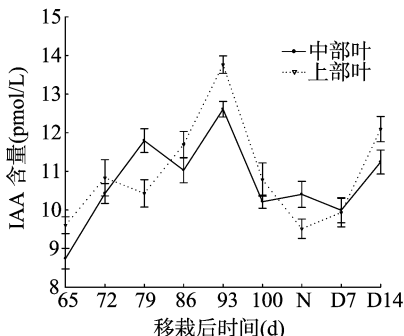


图2 烤烟生长发育过程中叶片 IAA 含量

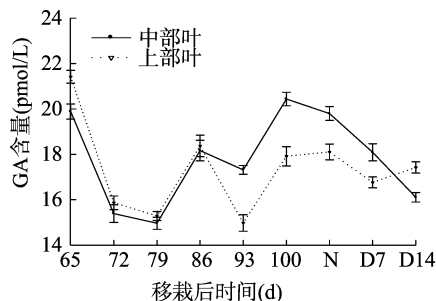


图3 烤烟生长发育过程中叶片 GA 含量的变化

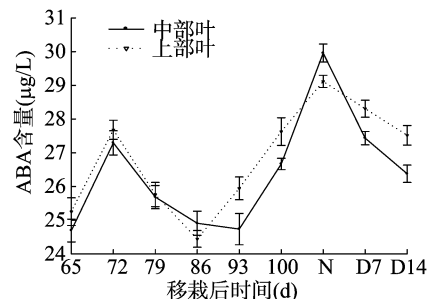


图4 烤烟生长发育过程中叶片 ABA 含量的变化

2.2 烤烟生长发育过程中内源激素之间的平衡关系

烟叶衰老不仅与内源激素含量的变化有关,而且激素之间的平衡也很重要。

2.2.1 烤烟生长发育过程中叶片内 CTK 与 ABA 含量比值的动态变化 CTK 与 ABA 含量的比值可以在一定程度上反映植株内源激素之间的平衡关系^[20]。从表1可以看出,移栽后100 d,烟叶进入成熟期,叶片内 CTK 与 ABA 含量的比值呈明显下降趋势,表明此时衰老的促进因子 ABA 居于主导地位,CTK 与 ABA 含量的比值降低是启动植物叶片衰老的主要因素^[21]。最后一次测定激素含量时,烤烟中部叶和上部叶的 CTK 与 ABA 含量的比值已经降至一个较低水平,分别为0.014和0.018,这与赵平等的研究结果^[12]相似。

2.2.2 烤烟生长发育过程中叶片内 IAA 与 ABA 含量比值的

的作用具有双重效应,生长发育前期可直接调节组织对乙烯的响应,与乙烯起相反的作用;生长发育后期又诱导了乙烯,促进成熟,加速叶片衰老^[15]。

2.1.3 烤烟生长发育过程中 GA 含量的动态变化 烤烟生长发育过程中 GA 含量的变化如图3所示。GA 含量总体表现为下降—上升—下降的趋势。在整个过程中中部叶和上部叶变化趋势相同。烤烟 GA 含量在打顶后5 d(移栽后72 d)和打顶后12 d(移栽后79 d)急速下降,而刘艳芳的研究表明,打顶前叶片 GA 含量呈下降趋势,打顶后2 d GA 含量增加,打顶后4 d GA 含量又大幅度降低,可能是由于测定时期不一样(本研究中移栽后72 d取样时已是打顶后5 d)^[16],导致与本研究结果不同。移栽100 d以后,中部叶和上部叶 GA 含量均呈下降趋势,但中部叶 GA 含量下降幅度明显大于上部叶,说明中部叶的衰老速度快于上部叶。由于 GA 的主要作用是加速细胞的伸长生长,延缓植物叶片的衰老、黄化^[17],因此叶片内 GA 含量在烟株生长的中后期,整体上都呈略微下降趋势,这与刘国顺等研究的烟草生长过程中根系内源赤霉素含量的变化规律^[10]是一致的,表明随着烟株生长进程的由盛转衰,烟株体内的内源赤霉素逐渐减少。

2.1.4 烤烟生长发育过程中 ABA 含量的动态变化 烤烟生长发育过程中 ABA 含量的变化如图4所示。烤烟中部叶和上部叶 ABA 含量呈“双峰”变化,分别于移栽后72 d和正常采收时出现“一小一大”2个峰值。烤烟中部叶和上部叶 ABA 含量总体上呈上升趋势。中部叶移栽后93 d至正常采收、上部叶移栽后86 d至正常采收烤烟叶片内的 ABA 含量迅速增加,ABA 含量的迅速增加启动了烤烟叶片的衰老^[18-19]。

表1 烤烟生长发育过程中叶片内 CTK 与 ABA 含量比值的变化

移栽时间 (d)	CTK 与 ABA 含量的比值	
	中部叶	上部叶
65	0.026 ± 0.003 35	0.025 ± 0.003 61
72	0.036 ± 0.004 65	0.037 ± 0.004 23
79	0.053 ± 0.005 19	0.048 ± 0.002 80
86	0.031 ± 0.002 88	0.030 ± 0.003 08
93	0.042 ± 0.002 60	0.041 ± 0.005 60
100	0.071 ± 0.002 11	0.066 ± 0.003 82
N	0.053 ± 0.004 51	0.041 ± 0.002 63
D7	0.019 ± 0.001 72	0.027 ± 0.003 81
D14	0.014 ± 0.004 78	0.018 ± 0.003 22

动态变化 从表2可以看出,随着烤烟生长发育进程的推进,

叶片内 IAA 与 ABA 含量的比值总体表现为上升—下降—上升的趋势。中部叶和上部叶 IAA 与 ABA 含量的比值均在移栽后 93 d 达到峰值,延迟 7、14 d 采收的烤烟叶片内 IAA 与 ABA 含量的比值大幅升高。说明前期 IAA 居于主导地位,烟株生长发育较快,到了成熟采收时期 ABA 居于主导地位,烟株进入衰老阶段。

表 2 烤烟生长发育过程中叶片内 IAA 与 ABA 含量的比值

移栽时间 (d)	IAA 与 ABA 含量的比值	
	中部叶	上部叶
65	0.354 ± 0.011 40	0.380 ± 0.009 73
72	0.382 ± 0.008 81	0.391 ± 0.017 60
79	0.459 ± 0.013 80	0.405 ± 0.014 90
86	0.443 ± 0.014 40	0.478 ± 0.017 10
93	0.510 ± 0.014 80	0.530 ± 0.010 40
100	0.383 ± 0.006 53	0.390 ± 0.016 00
N	0.347 ± 0.009 63	0.327 ± 0.008 55
D7	0.364 ± 0.010 50	0.351 ± 0.012 50
D14	0.426 ± 0.009 59	0.439 ± 0.012 80

3 结论与讨论

叶片衰老是一个主动过程,与营养物质从植株老叶向其他部分的转移再利用有关,内源激素作为信号物质可以调控植物叶片衰老。本研究结果表明,烤烟生长发育过程中,CTK 含量呈“双峰”变化,移栽后 100 d 中部叶和上部叶中 CTK 含量均达到最大值,叶片内 CTK 含量整体上呈下降趋势;IAA 含量总体上表现为上升—下降—上升的趋势,移栽 93 d 达到峰值以后,中部叶和上部叶 IAA 含量均急剧下降;叶片内 GA 含量整体上都呈略微下降趋势,移栽 100 d 以后,中部叶 GA 含量下降幅度明显大于上部叶;烤烟中部叶和上部叶 ABA 含量均呈“双峰”变化,总体上呈上升趋势,中部叶和上部叶均是正常采收时 ABA 含量达到峰值;中部叶和上部叶 CTK 与 ABA 含量的比值在移栽 100 d 达到峰值以后呈明显下降趋势;中部叶和上部叶 IAA 与 ABA 含量的比值总体表现为上升—下降—上升的趋势,移栽后 93 d 达到峰值,延迟 14 d 采收时又大幅上升,此时 IAA 起到加速衰老的作用。

朱中华等研究发现,内源激素是以系统的方式调控小麦叶片衰老的,每种激素都有不同程度的效应,但也有主次之分^[18],把握这一点对生产上控制叶片衰老有重要意义。因此,应该根据不同内源激素的变化来综合判断烟叶适宜采收的时间。移栽后 100 d,烤烟中部叶的 CTK 和 GA 含量最高,对 ABA 起拮抗作用,延缓衰老,此时不适宜采收;中部叶延迟 14 d 采收时,虽然 CTK 和 GA 含量已经降到一个较低的水平,但此时 ABA 加速衰老的时间过长,加上后期 IAA 的促衰老作用,可能会导致烟叶过熟,品质降低。因此,烤烟中部叶比较适合正常采收或延迟 7 d 采收,此时 CTK 与 ABA 含量的比值以及 IAA 与 ABA 含量的比值也较适中,适合采收。上部叶激素含量变化趋势与中部叶类似,但延迟 14 d 采收的上部叶 GA 含量有所增加,此时上部叶 ABA 含量仍维持在一个较高的水平,因此上部叶可以延迟 7 d 或延迟 14 d 采收。

此外,通过研究烤烟生长发育过程中内源激素含量的变化发现,打顶可以通过促进根系发育使 CTK、IAA、ABA 含量

增加,因而在生产上可以通过适当的肥水管理等措施促进烟株根系发育,协调根冠比,调节内源激素含量,促进生长。当烟株生长环境不适宜时,也可在生长后期用 CTK、GA 及其类似物处理,防止叶片早衰,使内含物质充分转化,提高烟叶品质。

参考文献:

- [1] 吴杭亮,陈朝阳,何欢辉,等. 采收方式、成熟度和凋萎时间对烤烟上部叶淀粉含量的影响[J]. 武夷科学,2007,23(1):58-64.
- [2] 王怀珠,杨焕文,郭红英. 烘烤过程中不同成熟度烟叶淀粉的降解动态[J]. 烟草科技,2004(10):36-39.
- [3] 夏凯,齐绍武,周冀衡,等. 烤烟的成熟度与叶片组织结构及叶绿素含量的关系[J]. 作物研究,2005,19(2):102-105.
- [4] 张树堂,杨雪彪. 烤烟两种品种采收成熟度对色素和多酚化合物的影响[J]. 云南农业大学学报,2006,21(6):756-760.
- [5] 宫长荣,王爱华,王松峰. 烟叶烘烤过程中多酚类物质的变化与化学成分的相关分析[J]. 中国农业科学,2005,38(11):2316-2320.
- [6] 张树堂,杨雪彪. 采收成熟度对烤烟亚硝酸胺和烟叶品质的影响[J]. 西南农业学报,2006,19(6):1019-1022.
- [7] Marschner H. Mineral nutrition of higher plant [M]. London: Academic Press, 1986.
- [8] 柯学莎,李伟. 激素对水生植物生理生态的影响及其应用[J]. 生态学报,2006,26(5):1542-1549.
- [9] 白冰,于涛. 落叶松幼苗顶芽萌发过程中内源激素含量的变化[J]. 林业科技,2005,30(4):8-10.
- [10] 刘国顺,秦菲,王彦亭,等. 烟草生长过程中根系内源激素含量的变化规律[J]. 中国农学通报,2005,21(4):179-181,229.
- [11] 刘卫群,丁永乐,张联合,等. 烤烟打顶前后根系激素水平与物质代谢的关系初探[J]. 植物生理学通讯,2002,38(4):330-332.
- [12] 赵平,林克惠,郑毅. 氮钾营养对烟叶衰老过程中内源激素与叶绿素含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2005,11(3):379-384.
- [13] 杜咏梅,郭承芳,商耀,等. 烤烟成熟过程中主要内源激素的动态变化研究初报[J]. 中国烟草科学,2003(3):28-29.
- [14] 陈洁. 细胞分裂素对植物生长发育的影响[J]. 现代园艺,2012(14):14.
- [15] 赵春江,康书江,王纪华,等. 植物内源激素对小麦叶片衰老的调控机理研究[J]. 华北农学报,2000,15(2):53-56.
- [16] 刘艳芳. 不同施 N 量与打顶对雪茄外包皮烟根系伤流强度和内源激素的影响[D]. 郑州:河南农业大学,2007.
- [17] 白宝璋. 植物生理学[M]. 北京:中国科学技术出版社,1992.
- [18] 朱中华,段留生,冯雪梅,等. 内源激素对小麦叶片衰老调控的系统分析[J]. 作物学报,1998(2):176-181.
- [19] 沈法富,喻树迅,范术丽,等. 棉花叶片衰老过程中激素和膜脂过氧化物的关系[J]. 植物生理与分子生物学报,2003,29(6):589-592.
- [20] 何萍,金继运. 氮钾营养对春玉米叶片衰老过程中激素变化与活性氧代谢的影响[J]. 植物营养与肥料学报,1999,5(4):289.
- [21] Guinn G, Brummett D L. Leaf age, decline in photosynthesis, and changes in abscisic acid, indole-3-acetic acid, and cytokinin cotton leaves[J]. Field Crop Res, 1993,32(93):269-275.