

烤烟抗旱性鉴定研究进展

孙计平, 丁燕芳, 李雪君, 孙 焕

(河南省农业科学院 烟草研究所/河南省烟草公司 烟草研究所, 河南 许昌 461000)

摘要: 从烤烟的抗旱途径、抗旱指标、鉴定方法等方面对烤烟品种抗旱性鉴定的研究进展进行了简要综述, 并对品种抗旱性鉴定在烟草育种工作中的作用进行了总结, 以为选育烤烟抗旱品种、提高烟草品种的抗旱性等提供参考。

关键词: 烤烟; 抗旱; 现状; 应用

中图分类号: S572 文献标志码: A 文章编号: 1004-3268(2014)06-0006-05

Progress of Identification of Drought Resistance of Flue-cured Tobacco Varieties

SUN Ji-ping, DING Yan-fang, LI Xue-jun, SUN Huan

(Tobacco Research Institute of Henan Academy of Agricultural Sciences/Tobacco Research Institute of
Henan Tobacco Company, Xuchang 461000, China)

Abstract: The drought resistance mechanism, drought resistance indicators, identification methods of tobacco variety drought resistance, and other aspects of identification research were briefly reviewed, and the role of drought resistance identification in tobacco breeding work was summarized, so as to provide references for breeding drought-resistant varieties and improving drought resistance of tobacco.

Key words: flue-cured tobacco; drought resistance; present situation; application

烟草是重要的经济作物之一, 尤其是烤烟, 在我国的种植面积和产量均居世界第一^[1]。烟草生长对水分的要求很高, 要获得优质烟叶, 必须在烟叶生长过程中保持适宜的水分供应, 烟叶生长前期要求有充足的水分以满足营养生长, 保证足够的物质积累^[2]。我国大部分烟区位于土壤相对贫瘠、灌溉条件较差的丘陵和山地^[3], 烟草生长前期往往较为干旱, 不能满足烟叶生长需要。在不能进行及时灌溉的条件下, 选育自身抗旱能力强的品种就显得尤为重要^[4]。不同烤烟品种耐旱能力不同, 受干旱影响的程度也不同。烤烟抗旱性鉴定有助于旱作栽培选择适宜的品种, 也有助于烟草育种选择抗旱品种资源。鉴于此, 从烤烟抗旱的途径、抗旱性鉴定指标筛选、抗旱鉴定方法等方面对烤烟抗旱性鉴定的研究进展进行了简要综

述, 并对烟草品种抗旱性鉴定在烟草育种工作中的作用进行了总结, 以为选育烟草抗旱品种和提高烟草品种的抗旱性等研究提供参考。

1 烤烟抗旱的途径

干旱引起植物组织失水, 导致各种代谢活动紊乱, 叶片相对含水量的变化是烟株自身对干旱胁迫的一种适应性反应^[5], 烟草抵抗或适应干旱的途径分为避旱和耐旱 2 种^[6], 一是通过关闭气孔等方式节水和加快吸水来避旱。干旱胁迫下, 烟草叶片质外体中脱落酸(ABA)浓度升高, 调节气孔开度, 降低蒸腾作用, 防止体内水分散失, 维持正常的光合强度^[7]。二是通过渗透调节增加细胞内膜类物质的抗氧化能力, 使作物在干旱条件下维持一定的膨压。在干旱环境胁迫条件下, 植物可以主动积累细胞溶质, 使组织内渗

收稿日期: 2013-12-28

基金项目: 中国烟草总公司重点项目(110201202001)

作者简介: 孙计平(1978-), 女, 河北玉田人, 助理研究员, 硕士, 主要从事烟草遗传育种研究。

E-mail: sunjiping2002@126.com

透势降低,以抵抗由外界的渗透势下降造成的胁迫,保证水势下降时细胞内维持一定的膨压^[8]。水分胁迫条件下,一方面,烟草细胞积累脯氨酸、海藻糖、果聚糖、肌醇和多胺等小分子化合物,进而增强植物的保水能力,稳定体内的渗透压平衡,使植物能够承受失水所带来的负面影响^[9];另一方面,烟草体内还可以形成一些清除活性氧的酶和抗氧化物质,进而有效清除干旱胁迫时产生的活性氧中间产物,提高植物抗性。干旱胁迫下烤烟细胞分裂与扩张均受到限制,植株生长速度显著减缓^[10-11]。

品种的抗旱性是由自身的生理抗性、农艺特性、生长发育的进程以及气候因素共同决定的,抗旱性是一个受多基因调控的复杂性状,不同烤烟品种抗旱机制不同^[12-13]。抗旱机制主要有3种:一是耐旱品种在水分胁迫下仍能维持比较高的水势,根系十分发达,能够从深层的土层中吸取水分,或利用叶片卷曲或渗透调节来减少蒸腾作用引起的水分散失;二是耐旱品种在植物体内组织水势较低的情况下,迅速关闭气孔同时提高水分利用率,体内的各项生理活动正常进行;三是有些品种在干旱胁迫后,植株水势和各项生理功能均能够尽快恢复,以抵抗干旱带来的不利影响^[8-13]。

2 烤烟抗旱鉴定指标筛选

干旱胁迫下,植物可以通过形态、细胞、亚细胞以及分子水平上的变化适应胁迫条件。烤烟主要收获物为烟叶,干旱胁迫直接影响烟叶生长,因此干旱对烤烟产量和质量的影响更为直接;细胞、亚细胞以及分子水平的适应主要是一系列生理生化指标的变化和相关酶基因的表达。烤烟抗旱鉴定的指标可分为表型指标、生理生化指标、产量和质量指标。

2.1 表型指标

烤烟抗旱品种选育常用的表型指标包括烟草植株地上部的株高、茎围、叶数、叶面积等农艺性状指标和根干质量、根鲜质量、主根长、侧根数量、根系总吸收面积、根系体积等根系相关指标^[13]。

对烤烟进行抗旱性鉴定可以采用苗期鉴定和大田鉴定,苗期鉴定周期短,省工省力,但需要进行大田验证。马文广等^[14]研究认为,干旱胁迫下各个烟草品种幼苗生长均受到抑制,全苗长、根长、全苗干质量、全苗鲜质量均低于正常供水条件下的烟苗。李永亮等^[12]研究认为,鲜质量、侧根总长及质膜相对透性指标操作简单易行且准确度高,可以作为烤烟品种抗旱性鉴定的敏感指标。周冀衡等^[10]研究认为,烟草第3叶伸长速率对干旱较敏

感,用于抗旱鉴定效果较好。

烤烟大田生长的关键时期有团棵期、现蕾期、中心花开放期、蒴果成熟期等,其中旺长期对水分需求最敏感。周永波等^[15]研究认为,旺长期干旱胁迫10 d以上对烤烟生长造成严重影响,其中株高、叶面积、茎围和叶数均明显减少。蔡寒玉等^[16]的研究表明,土壤水分含量与烤烟叶数、叶面积成正比。王军等^[17]指出,干旱促使烟草提前进入生殖生长,烟草叶片数减少,产量下降。

2.2 生理生化指标

水分胁迫条件下,细胞膜脂过氧化作用增强,其过氧化产物丙二醛含量升高,对烟草干旱胁迫下的生理生化指标研究主要集中于丙二醛含量的变化。周永波等^[15]研究认为,随干旱加剧,叶片含水量呈下降趋势,烤烟品种云烟85和红花大金元的丙二醛含量呈上升趋势,而K326呈先升后降的趋势。汪耀富等^[18]研究认为,干旱能导致烤烟品种NC89丙二醛含量上升。覃鹏等^[19]研究认为,随干旱胁迫,烟草叶片丙二醛含量呈现先升后降的趋势。马文广等^[14]研究认为,干旱胁迫下烟草幼苗体内的抗氧化酶超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)活性普遍提高。

干旱胁迫下,烤烟叶片相对含水量、自由水含量和水势均呈显著降低趋势,细胞内束缚水含量则逐渐增加。周新惟等^[20]研究认为,使用渗透调节物质可有效抑制干旱胁迫下叶片水分的损失速率,使烟叶的水分损失得到控制,同时减缓了干旱时烟叶叶绿素含量的降解速率,降低丙二醛生成量,使烟草抗旱能力明显提高。周冀衡等^[10]研究认为,叶片含水量变化较为敏感,叶绿素含量和细胞膜透性也是判断烟草抗旱性的敏感指标,对烟叶进行抗旱鉴定更为有效。

除了抗氧化酶相关指标外,叶绿素含量,光合速率、呼吸速率、气孔导度、气孔扩散阻力,荧光参数等也是衡量烤烟抗旱性的重要指标。

在干旱胁迫下,植物体内会通过激发一些抗旱基因的表达来增强植物的抗旱能力。目前,玉米^[21]、小麦^[22]、水稻^[23]等粮食作物抗旱相关基因的定位工作已经广泛开展,很多与抗旱相关的功能蛋白基因和调控蛋白基因已被克隆并在烟草中实现了遗传转化,外源抗旱基因的表达提高了转基因烟草的抗旱能力。杨天旭^[24]利用水培试验,以聚乙二醇为渗透剂对烤烟进行渗透胁迫处理,用拟南芥基因芯片检测了渗透胁迫下烤烟根和叶片中基因的表达

差异,研究认为,烟草地上部叶片中受渗透胁迫诱导上调表达的基因主要是一些叶片中的功能基因,而地下部根系中受渗透胁迫诱导上调表达的基因主要是一些感受胁迫刺激并能转导这种信号的基因。

2.3 产量和质量指标

烤烟抗旱性是烤烟对干旱的适应能力,首先体现在产量上,因此,一般将干旱条件下能否实现高产、稳产作为评价烤烟抗旱性的主要依据^[15];其次,干旱胁迫对烟叶质量影响很大^[13],评价烟叶质量的总糖、还原糖、蛋白质、烟碱、总氮、钾、氯等化学成分指标和感官质量评价指标也是重要的抗旱评价指标;此外,干旱胁迫条件下,细胞壁、细胞膜、叶绿体、线粒体和细胞核等超微结构会出现不同程度的变化或解体,同时影响到烟叶的物理特性,因此叶片硬度、厚度、弹性等物理特性也是重要的抗旱评价指标。

3 烤烟品种抗旱性鉴定方法

抗旱是个复杂的生理过程,与根系活力、气孔蒸腾、脯氨酸积累等密切相关,烟草抗旱性鉴定可以通过田间表型鉴定、细胞组织学鉴定、生理生化指标测定和相关分子鉴定来进行验证^[25-27]。研究烤烟的抗旱性方法有田间鉴定法、干旱棚或人工气候箱法、实验室法^[28]。

3.1 田间表型鉴定

可以采用人工模拟干旱和自然干旱 2 种方法来对烤烟品种进行抗旱性鉴定。人工模拟逆境:利用旱棚遮挡雨水,人工控制土壤含水量,鉴定烟草品种的抗旱性;自然干旱条件:在干旱胁迫地区,大田种植需要鉴定的品种,鉴定其抗旱性^[28]。大田鉴定一般至少需要重复 2 a,以保证结果的可靠性。烤烟不同生育阶段对干旱胁迫的敏感性不同,反应程度也不同,一般在苗期和大田前期遇到干旱胁迫易造成早花而减产降质,因此,烤烟品种抗旱性鉴定宜放在苗期和大田前期进行^[29-31]。由团棵期进入旺长期时经常遇到干旱胁迫,因此在这个时期进行鉴定对大田生产有指导意义。周永波等^[15]通过人为控水模拟贵州的伏旱,对 3 个烤烟品种进行抗旱性鉴定,结果表明,叶片相对含水量随干旱加剧均呈降低的趋势,单一的抗旱生理指标很难有效地鉴别品种抗旱性。

3.2 室内模拟干旱胁迫

由于大田鉴定受外界环境影响较大,目前多采用生长箱或人工模拟气候室法进行抗旱鉴定,在能控制温度、湿度和光照的生长箱或人工气候室内,通

过控制土壤含水量造成土壤干旱、控制空气湿度造成大气干旱,研究各生育时期水分胁迫对供试品种生长发育、生理生化过程或产量的影响^[32]。此方法鉴定结果便于比较,重复性好,可选择任何生长发育阶段进行鉴定。但设备投资大,而且人工气候室与大田环境差异可能带来试验误差,需要进行大田验证。

对于大批量材料的初期抗旱性筛选可以采用高渗溶液处理模拟干旱胁迫,常用的处理剂有聚乙二醇(PEG)。陈恒旺等^[31]利用不同浓度的 PEG 模拟干旱胁迫,研究了 K326 和红花大金元在干旱胁迫下种子萌发和幼苗生长特性,结果表明,12%~16% PEG 对不同烤烟品种进行抗旱性筛选鉴定较为有利,这和马文广等^[14]、李永亮等^[12]研究结论一致。李廷春等^[27]研究认为,发芽期抗旱试验受种子活力影响较大,采用 25% PEG6000 处理发芽后的小苗进行抗旱筛选是经济有效的方法。室内模拟干旱胁迫方法适用于大批材料的初期筛选和鉴定,鉴定结果需要结合大田试验进行验证。

3.3 生理生化指标鉴定

水分胁迫下烟草体内发生了一系列的生理生化反应,相对含水量下降、质膜透性增加导致光合作用降低。干旱环境条件下,植物组织轻微缺水,就可能使 CO_2 同化速率迅速下降,影响同化产物的生成与转化,进而影响烟草产量和质量的形成;而保护性酶活性的增强、渗透调节物质的增加、胁迫诱导蛋白的产生对烟草的生长发育起到保护作用^[29]。因此,在水分胁迫条件下,测定烤烟品种的抗氧化酶系统、脯氨酸含量、相对含水量、蒸腾速率、根系活力等生理指标^[24,27],可以用来评价烤烟品种的抗旱性。抗旱性与干旱胁迫下植物组织的抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性呈显著正相关,因此,以上几种酶的活性可以作为抗旱性鉴定的指标;在水分胁迫条件下,ABA 在短时间内大量合成,ABA 能够促进气孔关闭并增强根系的导水率,提高信号分子肌醇-3-磷酸(IP_3)的水平,而 IP_3 是高渗透胁迫响应途径中的第二信使,因此,测定 ABA 含量可以用来鉴定烤烟的抗旱性^[33]。

3.4 分子鉴定

由于植物抗旱性是复杂的数量性状,受环境影响大,因此仅仅从形态、生理或细胞水平上还不能完全解析植物的抗旱机制。干旱胁迫诱导相关基因的表达存在着信号转导、转录调控和转录后调控 3 个调控水平。可以采用图位克隆、TILLING 技术、基因芯片技术筛选、克隆抗旱相关基因以及半定量

PCR与实时荧光定量PCR技术对干旱条件下烤烟材料的渗透调节基因、抗旱相关转录因子以及逆境应答信号因子基因的表达特性进行研究、分析,推断其抗旱性^[24]。李娟^[34]将从水稻中克隆到的Os-WRKY30基因导入烟草中,结果表明,超表达Os-WRKY30基因可以提高烟草的耐旱性。然而,植物抗旱性是由多个基因控制的数量性状,通过转入单个基因来提高烟草品种抗旱性有待于进一步研究。此外,烟草生长的每个阶段都由不同的主效基因控制,抗旱基因转入烟草体内后在某些生育时期不一定能表达。目前,与抗旱性有关的所有数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)还不能被精确地定位出来, QTL定位的基因还不能满足育种要求,因此,无法对数量性状进行全面地辅助选择^[13],这给抗旱育种工作带来了一定困难。

从抗旱表型到基因水平的研究非常缓慢,目前出现了“候选基因”研究方法,即在以往研究的基础上,从基因水平对假设与耐旱适应性相关的基因进行鉴定;然后再从表现型研究其相关性,这种方法要求查阅大量的文献以选择合适的基因^[33]。ABA的生物合成与植物的水分状况相关,许多干旱响应途径中都涉及ABA,干旱首先引发ABA的产生,ABA又依次引起气孔的关闭,然后诱导胁迫相关基因的表达,因此,ABA合成途径中的基因是研究抗旱性的良好候选基因^[34]。

分子标记可以使育种家无需测定表型就能够追踪调控抗旱性状的遗传位点,免去了大量的田间测试工作,提高了选择效率。但目前,对烟草数量性状标记辅助选择的研究还主要局限在理论上,很少有育种应用,抗旱性分子标记应用有待于进一步研究。

4 小结

烟草的抗旱性由遗传因素和环境因素两方面决定,抗旱性品种选择应综合考虑各方面的条件和因素,尤其是烤烟的品质指标。在作物抗旱鉴定中,采用干旱胁迫下与正常生长条件下测定值的比值(相对值)作为评价指标,可以减少不同品种的遗传背景差异,使结果更具代表性。烟草抗旱性是一个受多基因调控的复杂性状,不同烟草品种抗旱机制也不同,很难用单个指标进行耐旱性鉴定^[13],利用多指标及其交互作用综合分析能提高抗旱鉴定的准确性^[10]。

各种抗旱鉴定方法都有其自身的优缺点,PEG法可以利用高渗溶液反复进行脱水处理,操作简单,可适用于大批量种质资源筛选,但不便于进行后期

抗旱性鉴定;干旱棚或人工模拟气候箱法是将供试材料播种于可控水分的土壤中,对烤烟而言主要适用于苗期或团棵期鉴定,试验需一定的设备,试验量有限,但其结果比较可靠,重复性好;田间鉴定法通过在大田控制土壤水分进行,受环境条件影响大,需要时间长,工作量大,但方法简单,主要以产量和品质作为评价指标,对指导生产实际有重要意义。单一的抗旱生理指标很难有效地对烤烟品种抗旱性进行鉴定,在实际应用中应综合分析各个指标并结合大田验证结果进行烤烟品种抗旱性鉴定^[12]。

参考文献:

- [1] 刘国顺. 烟草栽培学[M]. 北京:中国农业出版社, 2003:1-2.
- [2] 马新蕾,房燕,王玉军,等. 十个烤烟品种的抗旱性鉴定[J]. 中国烟草学报, 2005(11):26-30.
- [3] 陈亚,袁玲,习向银. 干旱胁迫对烤烟影响的研究进展[J]. 甘肃联合大学学报:自然科学版, 2008, 22(2):68-72.
- [4] 佟道儒. 烟草育种学[M]. 北京:中国农业出版社, 1997:141-147.
- [5] 赵世杰,刘华山,董新纯. 植物生理学试验指导[M]. 北京:中国农业出版社, 1998.
- [6] 萧浪涛,王三根. 植物生理学[M]. 北京:中国农业出版社, 2004:334-335.
- [7] 木漆,齐绍武,李跃,等. 干旱胁迫对烤烟的影响机理研究进展[J]. 作物研究, 2012, 26(2):193-196.
- [8] 冯方剑. 棉花不同时期抗旱机制的研究及抗旱相关性状遗传分析[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学, 2011.
- [9] 周冀衡,王彦亭,余佳斌. 不同基因型烤烟对氮肥形态的适应和在水分胁迫下抗旱性影响的研究[J]. 种子, 1999, 18(2):39-41.
- [10] 周冀衡,王勇,毛建华,等. 烤烟和白肋烟及香料烟抗旱能力的比较研究[J]. 湖南农业大学学报:自然科学版, 2005, 31(1):15-19.
- [11] 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.
- [12] 李永亮,周冀衡,李永平,等. 烤烟品种抗旱性的早期鉴定技术研究[J]. 亚热带植物科学, 2008, 37(1):41-44.
- [13] 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.
- [14] 马文广,崔华威,李永平,等. 20个烟草品种干旱胁迫下发芽和苗期特性及耐旱性评价[J]. 种子, 2012, 31(2):25-30.
- [15] 周永波,邵孝侯,刘旭,等. 不同烤烟品种对旺长期干旱胁迫的生理响应[J]. 节水灌溉, 2009(10):10-12.

(下转第21页)

- 幼苗生理特性的影响[J]. 沈阳师范大学学报:自然科学版, 2010, 28(1): 79-82.
- [4] 袁建平, 李国辉, 王淑敏, 等. 壳寡糖对小麦种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 湖北农业科学, 2012, 51(16): 3431-3432.
- [5] 袁建平, 郭军艾, 战丹丹. 壳寡糖对玉米种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(1): 88-99.
- [6] Albersheim P, Valent B S. Host-pathogen interactions in plants, when exposed to oligosaccharides of fungal origin, defend themselves by accumulating antibiotics [J]. J Cell Biol, 1978, 78(3): 627-632.
- [7] Fry S C, Aldington S, Hetherington P R, *et al.* Oligo-saccharides as signals and substrates in the plant cell wall[J]. Plant Physiol, 1993, 103: 1-5.
- [8] 张运红, 吴礼树, 耿明建, 等. 几种寡糖类物质对菜心产量和品质的影响[J]. 华中农业大学学报, 2009, 28(2): 164-168.
- [9] 王楠, 王卫卫, 张洁, 等. 盐胁迫对氢氧化细菌 WMQ7 浸种小麦萌发和生长的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 31(1): 2065-2070.
- [10] 张振贤. 蔬菜生理[M]. 北京: 中国农业出版社, 1993: 36-45.
- [11] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134-135, 184-185, 195-197.
- [12] 李六林, 杨佩, 田彩芳. 新红星苹果不同枝类叶片中叶绿素含量的变化[J]. 果树科学, 1999, 16(1): 78-80.
- [13] 张义贤, 张丽萍. 重金属对小麦幼苗膜脂过氧化及脯氨酸和可溶性糖含量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2006, 25(4): 847-860.
- [14] 沈奕, 高智谋, 王革, 等. 几丁寡糖对烟草种子萌发及有关酶活性的影响[J]. 中国农学通报, 2009, 25(14): 138-141.
- [15] Kaku H, Nishizawa Y, Minami N I, *et al.* Plant cells recognize chitin fragments for defense signaling through a plasma membrane receptor [J]. PNAS, 2006, 103(29): 11086-11091.
- [16] Decreux A, Messiaen. Wall-associated kinase WAK1 interacts with cell wall pectins in a calcium-induced conformation[J]. Plant Cell Physiol, 2005, 46(2): 268-278.

(上接第9页)

- [16] 蔡寒玉, 汪耀富. 土壤水分对烤烟形态和耗水特性的影响[J]. 灌溉排水学报, 2005, 24(1): 38-41.
- [17] 王军, 王益奎, 李鸿莉, 等. 水分胁迫对烟草生长发育的影响研究进展[J]. 广西农业科学, 2004, 35(6): 440-442.
- [18] 汪耀富, 阎栓年, 于建军, 等. 土壤干旱对烤烟生长的影响及机理研究[J]. 河南农业大学学报, 1994, 35(3): 250-259.
- [19] 覃鹏, 刘叶菊, 刘飞虎. 干旱胁迫对烟草叶片丙二醛含量和细胞膜透性的影响[J]. 亚热带植物科学, 2004, 33(4): 8-10.
- [20] 周新惟, 达布希拉图, 蔡磊张, 等. 五种渗透调节物质对烤烟抗旱能力的影响[J]. 江西农业学报, 2009, 21(5): 17-20.
- [21] 陈志辉. 玉米抗旱性 QTL 定位及抗旱品种选育研究[D]. 长沙: 中南大学, 2012.
- [22] 景蕊莲, 吕小平, 胡荣海, 等. 冬小麦幼苗根系形态性状及抗旱性的遗传[J]. 遗传, 1998, 20(增刊): 89-92.
- [23] 王利锋. 利用选择回交导入系定位和聚合水稻抗旱 QTL[D]. 北京: 中国农业科学院, 2007.
- [24] 杨天旭. 水分胁迫下烤烟蛋白质变化基因表达的差异性研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2007.
- [25] 赵文军, 杨继周, 胡保, 等. 抗旱相关基因在烟草中的应用研究进展[J]. 生物技术进展, 2012, 2(4): 240-248.
- [26] 张燕, 方力, 李天飞, 等. 烟草幼苗根系抗氧化系统对渗透胁迫的生理响应[J]. 西南农业大学学报: 自然科学版, 2003, 25(5): 440-444.
- [27] 李廷春, 杨华应. 烟草突变体筛选与鉴定方法篇: 4. 烟草抗干旱突变体筛选与鉴定[J]. 中国烟草科学, 2012, 33(4): 106-107.
- [28] 路贵和. 玉米种质资源抗旱性评价及其遗传基础研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2005.
- [29] 李国芸, 李志伟, 甄焕菊, 等. 水分胁迫条件下烟草生理生化响应研究进展[J]. 中国农学通报, 2007, 23(9): 298-301.
- [30] 谈晶晶, 邵孝侯, 陈立华. 烟草杂种优势及杂交制种研究进展[J]. 云南民族大学学报, 2003, 12(4): 214-217.
- [31] 陈恒旺. 烤烟品种抗旱性鉴定和复水后生长响应及主要养分变化的研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2008.
- [32] 郑敏娜. 15 种禾草的生态生理特性和叶片超微结构对水分胁迫的响应[D]. 北京: 中国农业科学院, 2009.
- [33] 夏惠. NCED 和 DHN 基因的功能研究及遗传进化分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- [34] 李娟. 转 *OsDUF500* 基因水稻对白叶枯病的抗性分析及转 *OsWRKY30* 基因烟草的耐旱性分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.