

低温对烤烟早期腋芽发生的影响

岳彩鹏¹, 黄进勇¹, 朱大恒¹, 韩锦峰²

(1. 郑州大学生物工程系, 河南 郑州 450001; 2. 河南农业大学, 河南 郑州 450002)

摘要: 为探讨烤烟生长早期烟株中下部腋芽发生的机理, 在人工气候箱内进行低温诱导模拟试验, 观察烟苗腋芽发生规律, 通过测定顶芽、根系、叶片中激素、糖、氨基酸的变化, 分析早期腋芽产生的生理生化条件。研究表明, 低温可导致烟苗早期下部腋芽的产生。顶芽内 IAA 含量大幅下降, IAA/ZR 下降, 而根中 ZR, GA₃ 大幅下降, IAA/ZR 升高, 地上、地下激素平衡的改变促进了腋芽的发生。碳水化合物的积累为腋芽的产生提供了物质基础。

关键词: 烤烟; 低温诱导; 腋芽; 激素

中图分类号: S572 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-3268(2006)12-0032-04

Effects of Low temperature on the Sprouting of Axillary Buds of Flue cured Tobacco at the Early Stage

YUE Cai peng¹, HUANG Jin yong¹, ZHU Da heng¹, HAN Jin feng²

(1. Bioengineering Department, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China;

2. Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: In the controlled environment chambers with nine treatments, the physiological and biochemical conditions of the axillary bud sprouting were researched by observing the sprouting of the axillary buds, measuring the contents of hormones in the terminal buds and roots and the contents of sugar and amino acid in the leaves of tobacco to investigate the sprouting and growing mechanism of the axillary buds at the middle and below parts of tobacco stem at the early seedling stage. Results indicated that low temperature could cause the axillary buds of the lower axil to sprout at the early seedling stage of flue cured tobacco, resulting from the decrease of the content of IAA and IAA/ZR in the terminal buds and the content of ZR and GA₃ and the increment of the ratio IAA/ZR in the roots. The accumulation of carbohydrate supplied the matter and energy for the axillary buds to grow.

Key words: Flue cured tobacco; Low temperature induction; Axillary bud; Hormone

烟株的每个叶腋处都潜伏有几个腋芽, 在条件合适的时候, 腋芽即可以发育成枝^[1,2]。一般生产上, 烟株打顶后腋芽才会从上而下大量产生, 如不及时去除, 会严重影响烟叶的产量和品质。在我们进行的低温诱导烤烟早花预备试验中发现, 低温条件下有的烟苗五叶期就开始在下部叶腋处看到腋芽的产生。2001年, 福建、贵州等地在烤烟生产前期, 均不同程度发生了烟株下部产生腋芽的情况。经查阅资料得知^[3], 1985年, 美国德里烟叶生产上就曾发生这种情况(烟株的中部长出了腋芽)。这是多种因

素造成的生态环境改变给烟草生产上带来的新问题。腋芽的过早滋生不仅抑制叶片生长, 导致烟叶产量下降、品质变劣, 同时也是一个新的理论问题, 因此, 对烟株在生长早期腋芽的产生机理以及低温与腋芽发生的关系, 我们做了深入研究, 旨在为生产上控制腋芽的产生提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试烤烟(*Nicotiana tabacum*)品种为 K326。

收稿日期: 2006-09-22

基金项目: 郑州大学博士科研启动基金项目

作者简介: 岳彩鹏(1974-), 女, 河南兰考人, 讲师, 博士, 主要从事植物生理研究。E-mail: yuecaipeng@zzu.edu.cn

1.2 试验设计

本试验在人工气候箱内进行模拟,采用格盘育苗法育苗,以常温 28°C 为对照,选取长相一致的烟苗,4片真叶出现后开始进行 $11\sim 12^{\circ}\text{C}$ 低温诱导处理,处理结束后转为 28°C 下培养,共设9个处理(表1),用符号Wy表示。处理开始时对每个处理每株烟苗挂牌标示烟叶叶位,每3d观察一次,记载烟苗叶数、腋芽产生个数和产生叶位,直至腋芽的发生没有变化为止。各处理在九叶期进行取样,取样部位为顶芽、根系和叶片,用于测定激素、糖、氨基酸。

表1 试验处理设置

代号	处理
Wy1	常温 28°C
Wy2	4~5叶期间低温 $11\sim 12^{\circ}\text{C}$ 处理
Wy3	4~6叶期间低温 $11\sim 12^{\circ}\text{C}$ 处理
Wy4	4~7叶期间低温 $11\sim 12^{\circ}\text{C}$ 处理
Wy5	4~8叶期间低温 $11\sim 12^{\circ}\text{C}$ 处理
Wy6	4~9叶期间低温 $11\sim 12^{\circ}\text{C}$ 处理
Wy7	4~10叶期间低温 $11\sim 12^{\circ}\text{C}$ 处理
Wy8	4~11叶期间低温 $11\sim 12^{\circ}\text{C}$ 处理
Wy9	4~12叶期间低温 $11\sim 12^{\circ}\text{C}$ 处理

1.3 测定指标与方法

激素测定:采用ELISA酶联免疫法^[4];糖的测定:采用3,5-二硝基水杨酸比色法^[5];游离氨基酸的测定:采用茚三酮比色法^[5]。

2 结果与分析

2.1 低温诱导下烟苗的长势长相

经观察,常温条件下生长的烟苗,生长速度快,烟苗的茎细长,叶片呈椭圆形,叶色黄绿,烟苗长至31~33片叶后,开始现蕾。现蕾后,着生花的茎节有一个快速生长期,花叶的茎节距较大。低温条件下生长的烟苗,生长缓慢,烟苗的茎很短,茎的加粗生长明显于茎的伸长生长,茎间距较小,叶片紧密着生在茎上,叶片浓绿肥厚,呈卵圆形。到16~17片真叶时,烟株现蕾,现蕾后烟株的茎有一个快速生长期,迅速拔高,花叶的茎节距较大,花朵败育、不能结实。

低温下烟苗腋芽由低叶位向高叶位依次发生,严重时子叶上也可以长出腋芽,这与打顶后腋芽自上而下的发育顺序不同。低温下烟株的长势越强,越容易发生腋芽,在育苗的格盘中,处于大烟苗遮阴状况下生长的小烟苗,叶片小,叶色黄绿,茎秆细弱,生长极为缓慢,这种烟苗不易发生腋芽。

试验中,Wy2,Wy3,Wy4处理的烟苗,低温诱导结束后转移至常温条件下,烟苗迅速拔高,其生长

速度甚至快于对照的生长速度,腋芽的生长基本停止。Wy5,Wy6,Wy7低温处理结束后,烟苗移至常温条件下,腋芽稍有生长,但不明显。Wy8,Wy9低温处理结束,烟苗移至常温条件下后,烟株很快开花现蕾,开花后,烟株的腋芽逐渐长大。

2.2 不同处理烟苗腋芽发生的机率与数量

由图1可见,低温诱导下,5叶期就开始有腋芽的产生,低温诱导时间越长,腋芽发生的机率就越高,几乎呈直线上升,并且只要有足够长的时间,所有的烟苗都可以发生腋芽。

由图2可见,烟苗腋芽发生的数量,随着低温处理时间的增长而增加。在试验过程中观察到,一直处在低温条件下的烟苗,随着叶数的增加,腋芽数一直在增加,并且腋芽产生的速度加快,诱导前期5叶到6叶间,平均9d左右产生1个腋芽,随着时间延长,到10叶至11叶间,平均3d左右产生1个腋芽。

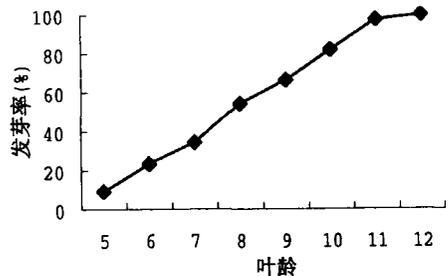


图1 低温诱导下不同叶龄腋芽发生率

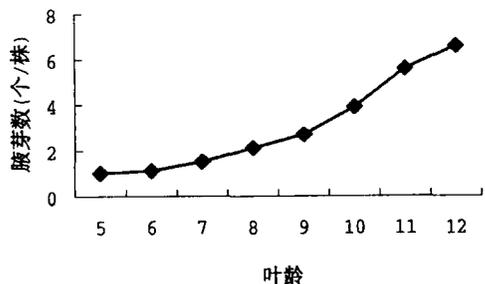


图2 低温诱导下不同叶龄腋芽发生数

2.3 烤烟体内激素的变化与腋芽产生的关系

为了探讨烟苗腋芽产生的生理生化指标,在九叶期取样,测定了顶芽和根系内不同激素的变化(表2)。低温诱导下顶芽内激素发生了变化,其中最明显的是IAA的大幅下降,其他几种激素也都有变化。低温下有腋芽发生与无腋芽发生的烟苗体内激素含量明显不同,长腋芽的烟苗顶芽内IAA含量大大低于无腋芽的烟苗,而ABA,GA₃,ZR高于无腋芽的烟苗。长腋芽的烟苗顶芽内IAA/ZR,IAA/GA₃,IAA/ABA都小于常温对照和低温无腋芽烟

苗。可见顶芽内 IAA 含量的下降, ZR, GA₃ 含量的上升抑制了烟苗的顶端优势, 这与 IAA 决定植物的顶端优势, 抑制腋芽的生长, ZR, GA₃ 抑制顶端优势, GA₃ 促进横向生长的理论相一致^[6-8]。试验表明, 腋芽的产生及生长可能是生长素和细胞分裂素均衡作用的结果, 生长素和细胞分裂素的比值高侧芽生长慢, 反之生长快, 这与 Christine 及 Thomas 等的论点一致^[9, 10]。

各处理根中的 IAA 变化不大, 低温无腋芽的烟苗内 ABA, GA₃ 和 ZR 略有降低。低温长腋芽的烟苗根内 GA₃, ZR 大幅度下降, 下降为对照的 1/3 ~ 1/2, 而 ABA 有所升高。

表 2 顶芽和根内激素含量 (ng/g)

烟株部位	处理	ABA	IAA	GA ₃	ZR
顶芽	常温	207.31	514.38	128.96	134.09
	低温无腋芽	198.10	380.40	95.80	90.70
	低温长腋芽	230.79	285.29	135.32	107.47
根系	常温	22.55	106.04	145.71	100.49
	低温无腋芽	21.40	110.60	138.40	85.60
	低温长腋芽	24.38	105.26	56.76	50.54

注: 激素含量为单位鲜重烟苗中的含量

因此, 从整个烟株来看, 顶芽内 IAA 含量的下降, GA₃, ZR 比例的上升抑制了烟苗的顶端优势, 而根内 GA₃, ZR 的下降, 使 IAA/GA₃, IAA/ZR 比值上升, 综合表现为促进了烟株下部腋芽的产生。ABA 含量的升高, 这一结果与 ABA 抑制侧芽与侧枝生长的论点^[10-12] 不一致。

2.4 烤烟叶片中碳氮代谢与腋芽产生的关系

碳氮代谢是作物生命过程中 2 个最基本最重要的环节, 碳氮的变化以及碳氮的平衡是作物生长发育的能量物质保证。由九叶期取样的分析结果来看(表 3): 低温有腋芽产生的烟苗叶片中蔗糖、可溶性糖、淀粉含量都高于常温对照及低温无腋芽的烟苗, 是低温无腋芽烟苗的 2 倍左右。低温有腋芽烟苗的游离氨基酸含量远低于无腋芽的烟苗, 氮代谢较弱。因此, 烤烟叶片中糖的积累, C/N 比值的上升可能是腋芽产生的物质基础。

表 3 烤烟叶片中糖和游离氨基酸的变化

处理	蔗糖 (%)	可溶性糖 (%)	淀粉 (%)	总糖 (%)	氨基酸 (mg/g)
常温	2.4	7.6	12.0	19.6	0.75
低温无腋芽	1.6	3.2	8.6	11.8	0.76
低温长腋芽	3.9	8.2	15.2	23.4	Tr.

注: 氨基酸含量为单位干重烟叶中的含量

3 讨论

一般植物的每一个叶腋处都有 1 个腋芽, 有的

可以在一个叶腋内生长 2 个以上的腋芽^[7]。植物的顶芽与腋芽由于发育的早晚与所处的位置不同, 在生长上有着相互制约的关系, 一般顶芽抑制腋芽的生长。腋芽的产生或抑制与顶端优势有关, 主要是由植物的激素和同化物控制的^[13, 14], 而体内激素水平的变化是主要控制因子。顶端较高的生长素水平对腋芽有抑制作用^[8, 15, 16]; Wickson 和 Thimann^[17] 报道, 用细胞分裂素处理完整豌豆植株的腋芽可以诱导腋芽的生长。Hempel, Frank 等研究指出, 细胞分裂素直接影响腋芽的产生, 对腋芽的形成是必须的^[9, 18, 19]。李春俭研究指出, 用细胞分裂素处理豌豆植株的腋芽, 可以增加处理部位内源生长素的含量, 并促进生长素从芽中向外运输, 从而促进了腋芽生长^[20]。因此可以推测, 顶端产生的生长素通过抑制体内细胞分裂素的合成或玉米素前体向玉米素的转变, 控制植株体内活性细胞分裂素含量, 抑制了腋芽中生长素的合成与向外运输, 最终导致腋芽生长受抑^[21-23]。Christine 及 Emery 研究发现, 腋芽的生长并不绝对依靠生长素和细胞分裂素的浓度, 而二者的比值与腋芽的生长有关, 并指出, 生长素与细胞分裂素的比值高抑制腋芽生长, 反之腋芽生长较快^[10, 12]。越来越多的试验证明, 影响腋芽的形成是多种激素综合作用的结果^[11, 24], 其中, 生长素对腋芽的发育起抑制作用, 细胞分裂素促进腋芽的发育, 而生长素和细胞分裂素的比值是决定因素, 脱落酸有一定抑制作用等。烟草的腋芽萌发力很强, 对成熟烟株上部叶片叶腋解剖学研究表明, 共有 3 个潜在的芽^[1, 2], 打顶后, 当顶端优势受到抑制时, 腋芽就会受到促进, 腋芽萌生, 形成相似的顶端优势, 再去除这些腋芽, 第 2 个腋芽就会萌生^[13, 25, 26]。学术上, 对一些烟草品种的腋芽生长模式已经做了广泛的研究^[27, 28]。

烟株生长前期中下部产生腋芽, 影响叶片的生长, 从而影响烟叶的产量与品质, 这是近年来烟叶生产上发现的一个新问题。烤烟苗期受到低温影响, 腋芽即大量滋生, 这是在不良条件下烟株体内代谢失调的一种表现。本研究发现, 主要原因是低温下顶芽内 IAA 含量明显下降, ZR/IAA 比值上升, 使烟苗顶端优势减弱; 而根内 ZR, GA₃ 大幅度下降, IAA 相对含量升高, 烟苗体内这种激素分布趋势促进了中下部腋芽的萌发。而试验中滋生腋芽的烟株顶芽和根系中 ABA 含量都有所升高, 这与 Pei Z 和 Tamas^[11, 24] 的结果不一致, ABA 对腋芽生长的作用有待进一步研究。对烤烟体内同化物的测定结果表

明,糖含量的大大提高为腋芽的产生提供了物质保证。因此,低温下烟苗体内激素的平衡与分配的改变,以及碳水化合物的积累共同促进了腋芽的产生。

参考文献:

- [1] Seltmann H, Decker R D. Growth and development of tobacco suckers following topping[A] . 19th Tobacco Chemists Research Conference[M] . Lexington KY, 1965.
- [2] Seltmann H, Kim C S. Anatomy of the leaf axil of *Nicotiana tabacum* L [J] . Tobacco Science, 1964, 8: 86 - 92.
- [3] Rosa N. Temperature and sucker development[J] . Lighter, 1986, 56: 7 - 11.
- [4] 何仲佩. 农作物化学控制实验指导[M] . 北京: 北京农业大学出版社, 1993.
- [5] 邹琦. 植物生理生化实验指导[M] . 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [6] 余叔文. 植物生理与分子生物学[M] . 北京: 科学出版社, 2000.
- [7] 周云龙. 植物生物学[M] . 北京: 高等教育出版社, 1999.
- [8] Cline M G. Exogenous auxin effects on lateral bud outgrowth in decapitated shoots [J] . Ann Bot, 1996, 78(4): 255 - 266.
- [9] Thomas G, Oliver C, Elisabeth S, *et al.* Molecular analysis of the LATERAL SUPPRESSOR gene in *Arabidopsis* reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation [J] . Genes and Development, 2003, 17(9): 1175 - 1187.
- [10] Christine A, Beveridge G, James L. Axillary Meristem development. budding relationships between networks controlling flowering branching and photoperiod responsiveness [J] . Plant Physiol, 2003, 131: 927 - 934.
- [11] Pei Z, Ghassseman M, Kwak CM, *et al.* Bi directional inflorescence development in *Arabidopsis thaliana*: Acropetal initiation of flowers and basipetal initiation of paraclades [J] . Science, 1998, 282: 287 - 290.
- [12] Emery R, Longnecker N, Atkins C. Branch development in *Lupinus angustifolius* L. II. Relationship with endogenous ABA, IAA and cytokinins in axillary and main stem buds [J] . J Exp Bot, 1998, 49: 320, 555 - 562.
- [13] Phillips I D. Apical dominance [J] . Ann Rev Plant Physiol, 1975, 26: 341.
- [14] Patrick J W, Steains K H. Auxin promoted transport of metabolites in stem of *Phaseolus vulgaris* L; auxin dose response curves and effects of inhibitors of polar auxin transport [J] . J Exp Bot, 1987, 38: 203.
- [15] Thimann K V, Skoog F. Studies on the hormone of plants III; the inhibiting action of the growth substance on bud development [J] . Proc Nat Acad Sci, 1933, 19: 714.
- [16] Thomas T H. Effects of decapitation, defoliation and stem girdling on axillary bud development in *Brussels sprouts* [J] . Sci Horticul, 1983, 20: 45.
- [17] Wickdon M, Thimann K V. The antagonism of auxin and kineth in apical dominance [J] . Physiol Plant, 1958, 11: 62.
- [18] Hempel F D, Feldman L J. Bi directional inflorescence development in *Arabidopsis thaliana*: acropetal initiation of flowers and basipetal initiation of paraclades [J] . Planta, 1994, 192: 276 - 286.
- [19] Frank M, Rupp H, Prinsen E, *et al.* Hormone autotrophic growth and differentiation identifies mutant lines of *Arabidopsis* with altered cytokinin and auxin content or signaling [J] . Plant Physiol, 2000, 122: 721 - 730.
- [20] Li C J, Bangerth F. The possible role of cytokinins, ethylene and indoleacetic acid in apical dominance [A] . In Karssen C M. Progress in Plant Growth Regulation[M] . Kluwer Academic Publishers, 1992: 432.
- [21] 李春俭. 植物激素在顶端优势中的作用[J] . 植物生理学通讯, 1995, 31(6): 401 - 406.
- [22] 李春俭. 乙烯在豌豆植株顶端优势中的作用[J] . 植物生理学报, 1997, 23(3): 283 - 287.
- [23] 宋丽莉, 倪海星. 顶端优势与植物激素[J] . 晋东南师范专科学校学报, 2000(3): 26 - 28.
- [24] Tamas I A, Schlossberg Jacobs J L, Lim R, *et al.* Effect of plant growth substances on the growth of axillary buds in cultured stem segments of *Phaseolus vulgaris* L [J] . Plant Growth Regul, 1998, 8: 165 - 183.
- [25] 韩锦峰. 烟草栽培生理[M] . 北京: 中国农业出版社, 1996.
- [26] 左天觉. 烟草的生产、生理和生物化学[M] . 上海: 上海远东出版社, 1993.
- [27] McDaniel C N. Determination for growth pattern in axillary buds of *Nicotiana tabacum* L [J] . Development Biology, 1978, 66: 250 - 255.
- [28] Dennin K A, McDaniel C N. Floral determination in axillary buds of *Nicotiana glauca* [J] . Dev Biol, 1985, 112: 377 - 382.