

网络出版时间:2019-06-12 09:41 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2019.12.008
网络出版地址:http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20190612.0939.016.html

快速失水对采后烟叶蔗糖代谢的影响

吴飞跃¹,周子方²,高娅北¹,孙占伟³,张明刚³,
赵东方⁴,赵贵斌⁴,邱 坤⁴

(1 河南农业大学 烟草学院,河南 郑州 450002;2 江苏中烟工业有限责任公司,江苏 南京 210019;
3 河南中烟工业有限责任公司,河南 郑州 450016;4 贵州省黔东南州烟草公司,贵州 凯里 556000)

【摘要】【目的】明确不同失水处理对采后烟叶蔗糖代谢的影响,为优质烤烟形成奠定基础。【方法】以烤烟品种“秦烟 96”为材料,选取适熟中部烟叶(10~12 叶位),设置正常处理(CK)、失水 10%处理(T1)和失水 20%处理(T2)3 个失水梯度,在处理后不同时间测定烟叶蔗糖、葡萄糖和果糖含量,研究采后烟叶蔗糖磷酸合成酶(SPS)、蔗糖合成酶(SS)和转化酶(INV)活性及基因表达的动态变化。【结果】与正常处理(CK)相比,失水处理总体上增加了采后烟叶蔗糖、葡萄糖和果糖含量。失水 10%处理烟叶的 SPS 活性随采后时间的延长呈逐渐下降趋势,且 SPS 基因表达量降低,而 SS 和 INV 活性随采后时间的延长呈上升趋势,SS 和 INV 基因表达量增加;失水 20%处理烟叶的 SPS、SS 和 INV 活性及基因表达量则与失水 10%处理呈相反变化规律。【结论】失水处理促进了采后烟叶糖含量增加,且失水 10%处理烟叶在采后以蔗糖分解代谢为主,而失水 20%处理则抑制了蔗糖分解代谢。

【关键词】 快速失水;烟叶调制;蔗糖代谢;蔗糖代谢酶

【中图分类号】 S572

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2019)12-0063-06

Effects of rapid water loss on sucrose metabolism in postharvest tobacco leaves

WU Feiyue¹,ZHOU Zifang²,GAO Yabei¹,SUN Zhanwei³,
ZHANG Minggang³,ZHAO Dongfang⁴,ZHAO Guibin⁴,QIU Kun⁴

(1 College of Tobacco Science, Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan 450002, China;

2 China Tobacco Jiangsu Industrial Co., Ltd., Nanjing, Jiangsu 210019, China; 3 China Tobacco Henan Industrial Co., Ltd., Zhengzhou, Henan 450016, China; 4 Qiandongnan Tobacco Company of Guizhou, Kaili, Guizhou 556000, China)

Abstract: 【Objective】 This study identified the effects of different water loss treatments on sucrose metabolism in postharvest tobacco leaves to lay a foundation for formation of high-quality flue cured tobacco. 【Method】 The flue-cured tobacco variety “Qinyan 96” was selected and appropriate middle tobacco leaves (10—12 leaves) were taken for three water loss gradients of normal treatment (CK), water loss 10% (T1) and water loss 20% (T2). The contents of sucrose, glucose and fructose in tobacco leaves were determined and sucrose phosphate synthase (SPS), sucrose synthase (SS) and invertase (INV) activities and gene expression in postharvest tobacco leaves were studied. 【Result】 Compared with CK, water loss treatments generally increased contents of sucrose, glucose and fructose in postharvest tobacco leaves. The SPS activity of 10% dehydration treatment decreased gradually with the prolongation of post-harvest time, and the expression of SPS gene decreased. The activities of SS and INV increased with the prolongation of

〔收稿日期〕 2018-11-23

〔基金项目〕 河南省高等学校青年骨干教师资助项目(2015GGJS-079)

〔作者简介〕 吴飞跃(1994—),男,河南商丘人,在读硕士,主要从事烟叶调制研究。E-mail: yueyueyancao@163.com

〔通信作者〕 邱 坤(1983—),男,河南郸城人,农艺师,硕士,主要从事烤烟生产管理研究。E-mail: qiukunyc@126.com

post-harvest time, and the expression levels of SS and INV genes increased. The SPS, SS and INV enzyme activities and gene expression levels of tobacco treated with 20% water loss were opposite to those treated with 10% water loss. 【Conclusion】 Dehydration treatment promoted the accumulation of post-harvest leaf sucrose content. The 10% dehydration treatment was mainly carbohydrate catabolism in postharvest leaves, while the 20% dehydration treatment inhibited sucrose decomposition metabolism.

Key words: rapid water loss; tobacco leaf modulation; sucrose metabolism; sucrose metabolism enzymes

烟草是以积累淀粉为主的作物,其品质需通过调制使淀粉充分降解产生一系列糖及衍生物等才得以彰显。生产中为进一步降低烤后烟叶淀粉含量,在烘烤过程中产生较多糖等小分子物质,已通过烘烤工艺^[1-2]、采前晾晒^[3-5]等技术进行改良,但仍未达到国外优质烤烟淀粉含量(1%~2%)水平^[6-7]。研究表明,烟叶采后至烘烤前,离体烟叶处于饥饿代谢状态,烟叶内部有着复杂的生理活动^[8],因此研究快速失水处理对采后烟叶糖代谢的影响,对明确烟叶蔗糖代谢机理,进一步提高烤后烟叶品质具有重要意义。蔗糖代谢属于碳代谢的分支,目前已证实在蔗糖代谢中起关键作用的酶有蔗糖磷酸合成酶(SPS)、蔗糖合成酶(SS)及转化酶(INV)^[9],各种酶相互协调为植物生命活动提供了能量,且适宜水分胁迫能促进蔗糖代谢的进行^[10]。程智慧等^[11]研究表明,番茄幼苗糖代谢中的转化酶活性和糖含量随水分胁迫程度的加剧而增大,促进了大分子物质降解。刘海涛等^[12]研究发现,适宜水分胁迫能促进番茄果实糖代谢的进行,提高糖分解代谢相关酶活性,促进淀粉和蔗糖向葡萄糖、果糖等小分子糖转化。刘翔宇等^[13]研究指出,水分胁迫能促进荔枝果实发育后期糖积累,提高糖代谢相关酶的活性。

采后烟叶放置在暗箱处理过程中,糖代谢呈现先逐渐旺盛后逐渐减弱的变化趋势^[14];烟叶在烘烤变黄期经失水处理显著提高了淀粉酶活性,促进烟叶淀粉等大分子物质降解,提高了烤后烟叶品质^[15]。但目前关于快速失水处理对采后烟叶蔗糖代谢作用机制的研究尚未见报道。因此,研究快速失水对采后烟叶蔗糖代谢的影响,对明确采后烟叶蔗糖代谢规律,提升烟叶品质具有重要意义。本研究以烤烟品种“秦烟 96”为材料,研究不同失水处理对采后烟叶蔗糖、葡萄糖和果糖含量,糖代谢相关酶活性及相应基因表达量的影响,旨在探明采后烟叶蔗糖代谢特性和消长规律,明确采后烟叶内部变化的机理,为进一步合理运用调制技术和优质烤烟形成提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材 料

试验于 2017 年在河南省洛阳市洛宁县烟草科技示范基地(东经 111°38',北纬 34°26')进行。试验田地势平坦、开阔,土壤为黄棕壤土,土壤养分含量为速效磷 20.63 mg/kg,速效钾 180.95 mg/kg,碱解氮 90.14 mg/kg,有机质 19.6 g/kg,土壤 pH 为 6.67。田间管理按当地优质烟叶生产进行。试验材料为烤烟品种“秦烟 96”,烟叶成熟期采摘无病虫害且成熟度一致的适熟中部烟叶(10~12 叶位)。

1.2 方 法

1.2.1 试验处理 试验设置 3 个处理:CK,烟叶采摘后直接放入恒温恒湿箱(调节温度至 40℃,处理时间 2 h)中,不做失水处理,取出待叶片恢复至室温(30℃),再放入另一个恒温恒湿箱中;T1,烟叶采摘后直接放入干燥箱(调节温度至 40℃、密闭循环通风处理 2 h),控制每片烟叶失水 10%(实际失水量为 9.1%),取出待叶片恢复至室温(30℃),再放入恒温恒湿箱中;T2,烟叶采摘后直接放入干燥箱(调节温度至 40℃、调节风速控制失水量处理 2 h),控制每片烟叶失水 20%(实际失水量为 18.8%),取出待叶片恢复至室温(30℃),再放入恒温恒湿箱中。恒温恒湿箱温度为 30℃,相对湿度 90%,均作避光处理。将处理烟叶放入恒温恒湿箱后 1 h 检测烟叶含水率,均略低于烟叶干燥箱处理结束时的含水率。

1.2.2 样品采集 取恒温恒湿箱中放置 0, 3, 6, 12, 18, 24, 36 h 后的烟叶,每处理随机选取 5 片烟叶混合,3 次重复,快速放入液氮中,并在超低温冰箱中保存备用。

1.2.3 测定项目与方法 烟叶蔗糖、果糖及葡萄糖含量参照苏州科铭生物技术有限公司提供的试剂盒测定。蔗糖磷酸合成酶、蔗糖合成酶和蔗糖转化酶活性参照苏州科铭生物技术有限公司提供的酶试剂盒测定。

1.2.4 基因表达分析 糖代谢相关酶基因表达测定:采用 Trizol 法获得烟叶总 RNA,样品通过随机

引物法反转录合成 cDNA^[16]。根据 GenBank 发布的蔗糖磷酸合成酶基因 (SPS)、蔗糖合成酶基因 (SS)、蔗糖转化酶基因 (INV) 的全长设计引物,具体见表 1。以 L25 为内参基因进行 RT-PCR 反应,PCR 反应条件:95 ℃ 预变性 10 min;95 ℃ 变性 10s,

60 ℃ 退火及延伸 30 s,共 40 个循环。引物由上海欧易生物医学科技有限公司合成,实时定量 RT-PCR 的试验结果采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法^[17] 进行分析,每个样品 3 次重复。

表 1 蔗糖代谢相关酶基因表达所用引物序列

Table 1 Primer sequences for expression of sugar metabolism-related enzyme genes		
基因 Gene	序列号 Series number	引物序列 (5'→3') Primer sequence (5'→3')
SPS	AFI94022	F:GGAATTACAGCCCATACGAG,R:AAGTTCTGGGTGAGCAAA
SS	AB055497.1	F:ATCAAGTTCGGCCTTGAG,R:CCTCAGTGAATGTCTCCATG
INV	AJ305044.2	F:CTCCACGACCCATTACAC,R:GGAAACTCCCTGAGATACA
L25	L18902	F:GCTTTCTTCGTCCCATCA,R:CCCAAGTACCCTCGTAT

1.3 数据处理

采用 Sigmpilot 12.5 进行作图,采用 SPSS 20.0 进行数据整理分析。

2 结果与分析

2.1 失水处理对采后烟叶糖含量的影响

由图 1 可知,CK 处理采后烟叶蔗糖含量随采后时间延长整体呈上升的趋势,且变化幅度较大;葡萄糖和果糖含量均随采后时间延长呈下降趋势,但整体变化幅度较小。T1 处理烟叶蔗糖含量随采后时间延长整体呈下降趋势,而葡萄糖和果糖含量则

呈上升趋势,且在采后 12 h 含量快速增加。T2 处理烟叶蔗糖、葡萄糖和果糖含量均随采后时间延长整体呈上升趋势,与蔗糖相比葡萄糖和果糖含量上升趋势平缓。由图 1 还可知,不同处理采后烟叶蔗糖含量表现为 T2>CK>T1,表明失水 20%(T2)处理抑制了蔗糖分解,而失水 10%(T1)处理则相反。不同处理采后烟叶葡萄糖和果糖含量均表现为 T1>T2>CK,说明采后烟叶经快速失水处理能增加糖含量,且失水 10% 利于烟叶还原糖(葡萄糖和果糖)含量快速增加。

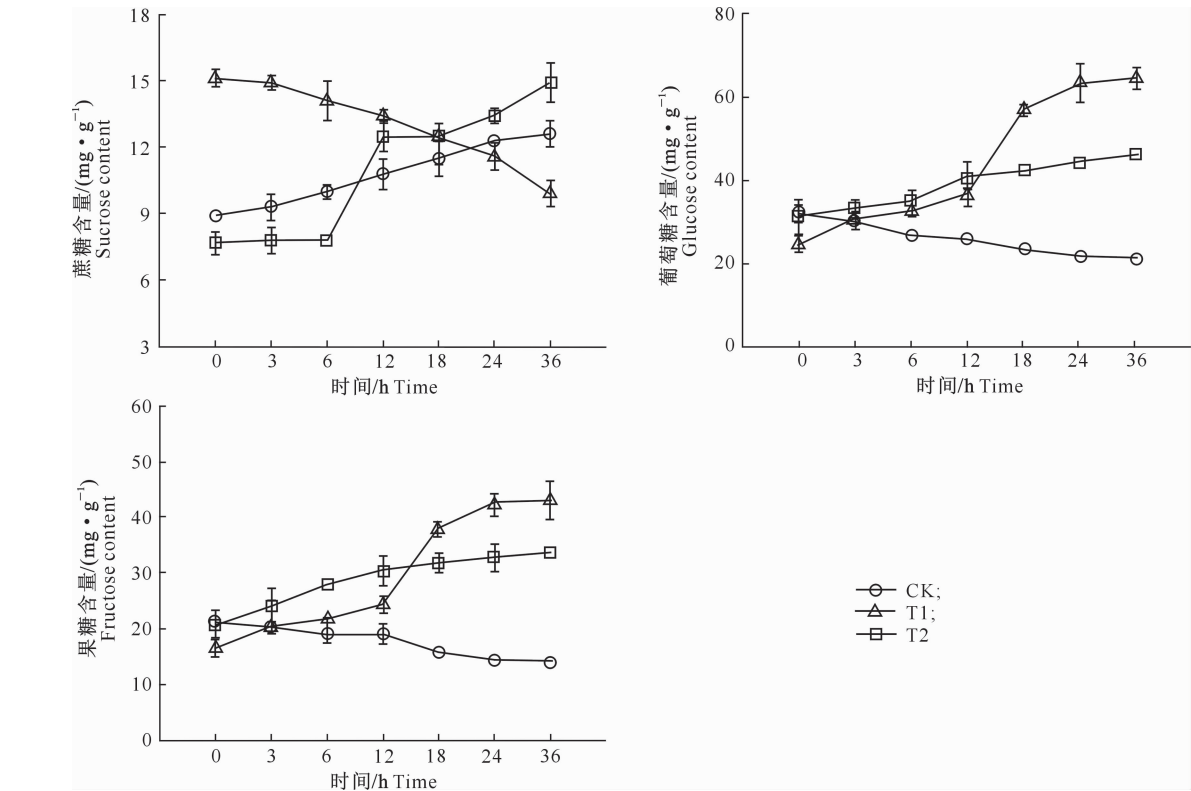


图 1 失水处理对采后烟叶糖含量的影响

Fig. 1 Effect of water loss treatment on sugar content in postharvest tobacco leaves

2.2 失水处理对采后烟叶蔗糖代谢相关酶活性及基因表达的影响

2.2.1 蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性及基因表达的变化 SPS 能不可逆催化蔗糖合成,是植物体内蔗糖合成的关键酶^[18]。由图 2-A 可知,CK 和 T2 处理 SPS 活性均随采后时间的推迟呈逐渐上升趋势,

但变化幅度较小;T1 处理 SPS 活性随采后时间延长呈逐渐下降趋势。由图 2-B 可以看出,CK、T1 和 T2 处理 SPS 基因的相对表达量变化趋势与 SPS 活性变化趋势较为一致。结合蔗糖含量变化分析可知,CK 和 T2 处理促进了蔗糖合成,而失水 10% (T1)处理抑制了蔗糖含量的增加。

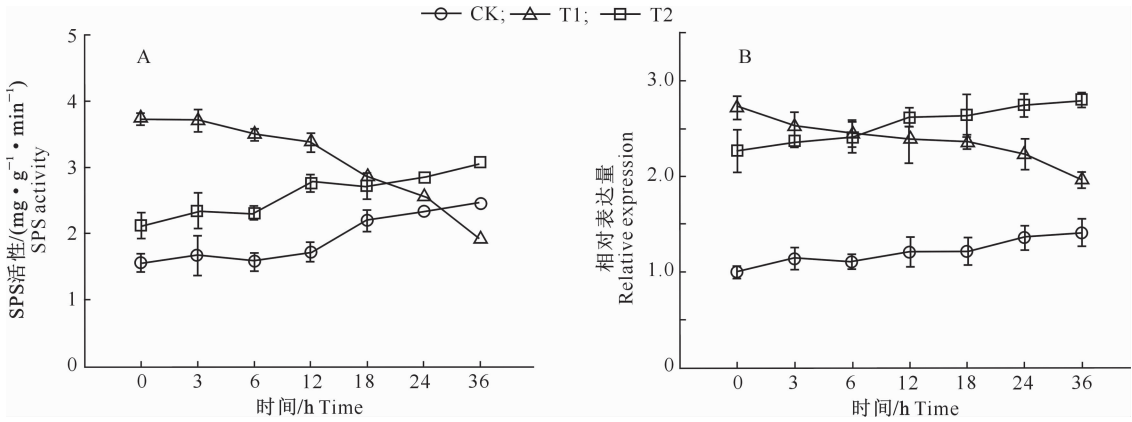


图 2 失水处理对采后烟叶 SPS 活性及基因表达的影响

Fig. 2 Effect of water loss treatment on SPS activity and gene expression in postharvest tobacco

2.2.2 蔗糖合成酶(SS)活性及基因表达的变化 SS 在不同 pH 环境下既可催化蔗糖合成又可催化蔗糖分解,但一般认为 SS 发挥分解蔗糖的作用^[9]。由图 3-A 和图 3-B 可知,CK 处理 SS 活性与相应基因表达量均随采后时间延长呈逐渐下降趋势。T1 处理 SS 活性在 0~6 h 略呈下降趋势,且变化幅度较小,SS 基因表达量呈先降低后增加趋势,但总体

上呈下降趋势;SS 活性和 SS 基因在失水 6 h 后呈逐渐升高趋势,且 SS 活性与 SS 基因表达量变化趋势基本一致。而 T2 处理 SS 活性与相应的基因表达量在采后 0~36 h 内基本呈逐渐下降趋势。结合采后烟叶还原糖变化规律可知,失水 10%(T1)处理促进了蔗糖分解,而失水 20%(T2)处理抑制了蔗糖分解。

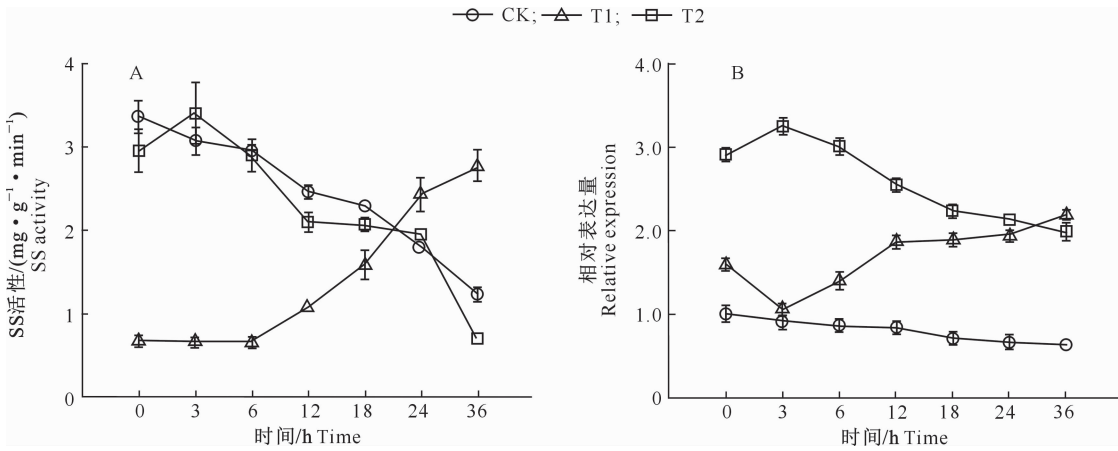


图 3 失水处理对采后烟叶 SS 活性及基因表达的影响

Fig. 3 Effect of water loss treatment on SS activity and gene expression in postharvest tobacco

2.2.3 转化酶(INV)活性及基因表达的变化 INV 能够不可逆地催化蔗糖分解为葡萄糖和果糖^[19]。由图 4-A 可知,各处理 INV 活性较低,CK 处理和 T2 处理 INV 活性及相应基因表达量随采后时间延长呈逐渐下降趋势,而 T1 处理 INV 活性及

相应基因表达量随采后时间延长呈上升趋势。整体来看,各处理 INV 活性与基因表达量变化趋势较为一致,结合物质代谢可以看出,失水 10%(T1)处理能促进蔗糖分解代谢。

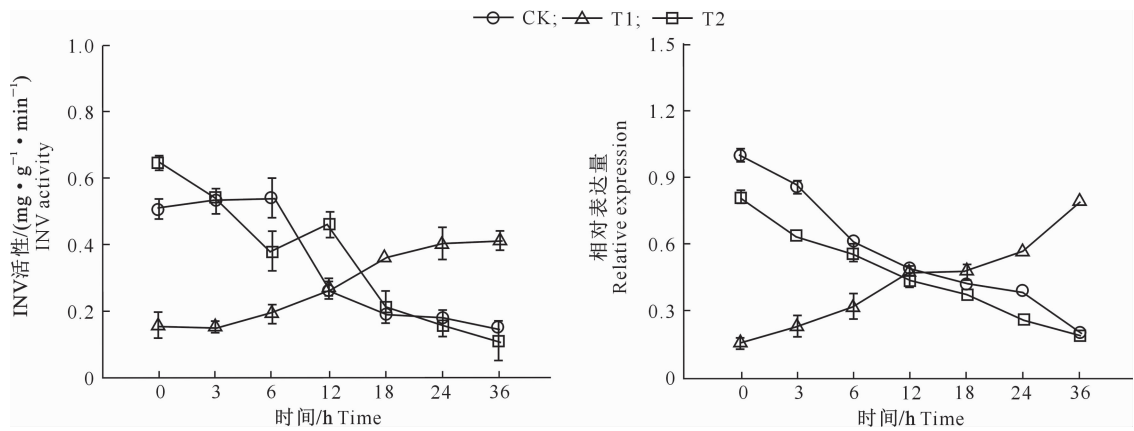


图 4 失水处理对采后烟叶 INV 活性及基因表达的影响

Fig. 4 Effect of water loss treatment on INV activity and gene expression in postharvest tobacco

3 讨 论

采后烟叶的生理代谢以降解淀粉产生糖为主^[20]。本研究结果表明,CK 处理蔗糖含量随采后时间的推迟呈逐渐升高趋势,葡萄糖和果糖含量均随采后时间的延长呈下降趋势,但变化幅度较小;T1 处理采后烟叶蔗糖含量随时间延长整体呈下降趋势,但葡萄糖和果糖含量呈上升趋势,说明失水 10% 处理可促进采后烟叶蔗糖分解代谢,这与刘海涛等^[12]对番茄蔗糖代谢的研究结果较为一致;T2 处理烟叶蔗糖、葡萄糖和果糖含量均随采后时间的延长整体呈上升趋势,与蔗糖相比葡萄糖和果糖含量上升趋势平缓。与对照相比,失水处理的采后烟叶糖含量整体较高,说明采后烟叶经快速失水处理增加了糖含量^[21],这可能与失水处理促进采后烟叶淀粉分解有关^[22]。

采后烟叶淀粉合成代谢逐渐减弱,碳分解代谢增强,其相应酶基因表达量变化明显,进行着旺盛的碳代谢^[14],碳代谢与水分和淀粉代谢相关酶活性关系密切^[23],酶活性高低直接决定着相应物质含量的变化^[24-25]。本研究结果表明,蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 在糖代谢中不可逆催化蔗糖合成,失水 10% 处理 SPS 活性随采后时间延长呈逐渐降低的趋势,而对照处理和失水 20% 处理 SPS 活性呈上升趋势;对照和失水 20% 处理 SS 和 INV 活性随采后时间的延长呈逐渐下降趋势,而 T1 处理随采后时间的延长呈上升趋势;SPS 基因、SS 基因和 INV 基因相对表达量与其对应酶活性变化趋势一致。结合物质变化规律分析表明,采后烟叶经快速失水处理利于可溶性糖含量增加,失水 10% 处理使采后烟叶以分解蔗糖为主,失水 20% 处理抑制了蔗糖分解,这可能是由于适度失水促进烟叶呼吸代谢,使蔗糖含

量逐渐降低,而过量失水抑制了叶片的呼吸作用和蔗糖降解,使蔗糖含量升高^[10]。

[参考文献]

- [1] 王松峰,杨云高,王爱华,等. 烤烟品种红花大金元烘烤工艺优化研究 [J]. 中国烟草科学, 2012, 33(2): 52-56.
Wang S F, Yang Y G, Wang A H, et al. Study on the optimized bulk curing process of flue-cured tobacco Honghuadajinyuan [J]. Chinese Tobacco Science, 2012, 33(2): 52-56.
- [2] 张丰收,程传策,薛 刚,等. 烘烤工艺改进对烟叶质量的影响 [J]. 江苏农业科学, 2014, 42(7): 279-282.
Zhang F S, Cheng C C, Xue G, et al. Effect of the improvement of baking technology on the quality of tobacco leaves [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2014, 42(7): 279-282.
- [3] 孙光伟,陈振国,饶 勇,等. 烤烟晾制变黄时间对烟叶烘烤效果的影响 [J]. 中国烟草科学, 2015, 36(3): 90-94.
Sun G W, Chen Z G, Rao R, et al. Effects of air-curing time on quality of flue-cured tobacco [J]. Chinese Tobacco Science, 2015, 36(3): 90-94.
- [4] 王 行,王玉胜,邱妙文,等. 烤前晾置时间对烟叶淀粉和总糖含量及烤后烟叶化学成分的影响 [J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2014, 40(4): 358-361.
Wang H, Wang Y S, Qiu M W, et al. Influence of different rest time before curing on starch content and total sugar content and chemical compounds of the cured tobacco leaves [J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2014, 40(4): 358-361.
- [5] 徐增汉,王能如,王东胜,等. 半晾半烤法提高烤烟上部叶可用性的研究 [J]. 浙江农业科学, 2003(5): 41-43.
Xu Z H, Wang N R, Wang D S, et al. Study on improving the usability of upper leaves of flue cured tobacco by semi airing and half baking method [J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2003(5): 41-43.
- [6] 张潇骏,王万能,谭兰兰,等. 不同烘烤工艺对烟叶淀粉含量及淀粉酶活性的影响 [J]. 烟草科技, 2015, 48(5): 57-60, 79.
Zhang X J, Wang W N, Tan L L, et al. Effects of curing means on starch content and amylase activity in flue-cured tobacco

- [J]. Tobacco Science & Technology, 2015, 48(5): 57-60, 79.
- [7] 王晓宾, 孙福山, 王松峰, 等. 烤烟中淀粉的影响因素及其调控研究进展 [J]. 中国烟草科学, 2008, 29(2): 53-57.
Wang X B, Sun F S, Wang S F, et al. Advances in influence factors and controlling measures of starch in Flue-cured tobacco leaves [J]. Chinese Tobacco Science, 2008, 29(2): 53-57.
- [8] 蒋博文, 王 涛, 宋朝鹏, 等. 采后烟叶碳代谢的动态变化分析 [J]. 中国烟草科学, 2018, 39(1): 32-41.
Jiang B W, Wang T, Song C P, et al. Dynamic analysis of carbon metabolism in tobacco leaves after harvest [J]. Chinese Tobacco Science, 2018, 39(1): 32-41.
- [9] 杨景华, 张明方. 植物蔗糖代谢关键酶的研究进展 [J]. 中国细胞生物学学报, 2002, 24(6): 359-364.
Yang J H, Zhang M F. Research progress on key enzymes of plant sucrose metabolism [J]. Chinese Journal of Cell Biology, 2002, 24(6): 359-364.
- [10] 刘 丹. 水分胁迫与植物的呼吸作用 [J]. 云南农业大学学报(自然科学), 1990, 5(3): 177-182.
Liu D. Water stress and plant respiration [J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 1990, 5(3): 177-182.
- [11] 程智慧, 孟焕文, Scholes J D, 等. 水分胁迫对番茄幼苗转化酶表达及糖代谢的影响 [J]. 园艺学报, 2002, 29(3): 278-279.
Cheng Z H, Meng H W, Scholes J D, et al. Impact of water stress on invertase expression and carbohydrate metabolism in leaves of tomato seedling [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2002, 29(3): 278-279.
- [12] 刘海涛, 齐红岩, 刘 洋. 不同水分亏缺程度对番茄蔗糖代谢的影响 [C]//中国农业工程学会. 2007 年中国农业工程学会学术年会论文摘要集. 黑龙江大庆: 中国农业工程学会, 2007: 85.
Liu H T, Qi H Y, Liu Y. Effects of different water deficit on sucrose metabolism in tomato [C]//China Agricultural Engineering Society. Abstracts of the 2007 annual meeting of the Chinese Academy of Agricultural Engineering. Daqing, Heilongjiang: China Agricultural Engineering Society, 2007: 85.
- [13] 刘翔宇, 邱燕萍, 陈杰忠, 等. 水分胁迫对'桂味'荔枝果实发育及糖代谢的影响 [J]. 果树学报, 2012, 29(4): 620-624.
Liu X Y, Qiu Y P, Chen J Z, et al. Effect of water stress on litchi fruit development and sugar metabolism [J]. Journal of Fruit Science, 2012, 29(4): 620-624.
- [14] 蒋博文, 魏 硕, 王 涛, 等. 采后烟叶软化与淀粉、糖代谢及相关基因表达的研究 [J]. 中国农业科技导报, 2018(3): 30-38.
Jiang B W, Wei S, Wang T, et al. Study on softening and metabolism of starch and sugar and related gene expression in postharvest tobacco leaves [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2018(3): 30-38.
- [15] 魏 硕, 黄克久, 汪代斌, 等. 变黄期失水胁迫对烤烟上部叶生理和物理特性的影响 [J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2017, 43(6): 630-634.
Wei S, Huang K J, Wang D B, et al. Effects of dehydration in yellowing stage on physiological and physical properties of tobacco upper leaves during curing [J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2017, 43(6): 630-634.
- [16] 贾宏昉, 陈红丽, 黄化刚, 等. 施用腐熟秸秆肥对烤烟成熟期碳代谢途径影响的初报 [J]. 中国烟草学报, 2014, 20(4): 48-52.
Jia H F, Chen H L, Huang H G, et al. Preliminary report on effect of applying rotten straw fertilizer on carbon metabolism in maturing flue-cured tobacco [J]. Acta Tabacaria Sinica, 2014, 20(4): 48-52.
- [17] 贾宏昉, 张洪映, 尹贵宁, 等. OsPT8 过量表达提高转基因烟草的耐低磷能力 [J]. 生物技术通报, 2014(7): 106-111.
Jia H F, Zhang H Y, Yin G N, et al. Overexpression of OsPT8 gene to enhance the Pi deficiency tolerance of transgenic tobacco [J]. Biotechnology Bulletin, 2014(7): 106-111.
- [18] 王 忠. 植物生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
Wang Z. Plant physiology [M]. Beijing: China Agricultural Publishing House, 2000.
- [19] 齐红岩, 李天来, 张 洁, 等. 番茄果实发育过程中糖的变化与相关酶活性的关系 [J]. 园艺学报, 2006, 33(2): 294-299.
Qi H Y, Li T L, Zhang J, et al. Relationship between carbohydrate change and related enzymes activities during tomato fruit development [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2006, 33(2): 294-299.
- [20] 官长荣. 烟草调制学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
Gong C R. Tobacco modulation [M]. Beijing: China Agricultural Publishing House, 2011.
- [21] 王 静, 杨德光, 马凤鸣, 等. 水分胁迫对玉米叶片可溶性糖和脯氨酸含量的影响 [J]. 玉米科学, 2007(6): 57-59.
Wang J, Yang D G, Ma F M, et al. Effects of water stress on soluble sugar and proline contents in maize leaves [J]. Journal of Maize Sciences, 2007(6): 57-59.
- [22] 魏 硕, 苏家恩, 范志勇, 等. 变黄前期失水胁迫对烟叶烘烤特性的影响 [J]. 南方农业学报, 2017, 48(2): 309-313.
Wei S, Su J E, Fan Z Y, et al. Effects of dehydration stress on flue-curing characteristics of tobacco leaves at early yellowing stage [J]. Journal of Southern Agriculture, 2017, 48(2): 309-313.
- [23] 李亚婷, 康建宏, 吴宏亮, 等. 花后水分胁迫对春小麦淀粉形成及相关酶活性的影响 [J]. 草业科学, 2016, 33(5): 917-925.
Li Y T, Kang J H, Wu H L, et al. Effects of water stress after anthesis on starch formation and the activity of associated enzyme in spring wheat [J]. Pratacultural Science, 2016, 33(5): 917-925.
- [24] 侯晓林. 水分胁迫对小麦蔗糖代谢关键酶活性及根系碳分配的影响 [D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2009.
Hou X L. Effect of water stress on activities of key enzymes involved in sucrose metabolism and distribution of root carbon assimilation in wheat [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University, 2009.
- [25] 李建国, 罗 诗, 袁炜群. 荔枝果实成熟期间糖积累和糖代谢相关酶活性变化 [J]. 华南农业大学学报, 2003, 24(2): 87-88.
Li J G, Luo S, Yuan W Q, et al. Changes of sugar accumulation and enzyme activity related to sugar metabolism during litchi fruit maturation [J]. Journal of South China Agricultural University, 2003, 24(2): 87-88.