

施氮量与基追比对烤烟烟碱合成及关键酶活性的调控效应

杨天旭¹ 李谨成¹ 黄瑞寅¹ 邓文君² 王军³ 王维² 蔡一霞²

(¹广东中烟工业有限责任公司, 510310, 广东广州; ²华南农业大学农学院, 510642, 广东广州;

³广东省烟草科学研究所, 512029, 广东韶关)

摘要 探寻施氮量及基追比率对烤烟烟碱合成及关键酶活性的影响, 为解决广东韶关烟区烤后上、中部烟叶烟碱含量偏低的问题提供依据。以粤烟 1 号为材料, 在施氮量分别为 135、165、195 kg/hm² 和基追比分别为 3:7、5:5、7:3 的条件下, 采集各生育时期的烟株, 测定分析其根系生物量、根系活力、各部位烟叶干物质和烟碱含量及积累量、烤后烟叶烟碱含量和积累量。结果表明, 与当地农户习惯的施氮量和基追比相比, 在施氮量为 195 kg/hm² 和基追比 3:7 条件下, 根系生物量明显增加, 根系活力增强, 且根系中的腐胺 N-甲基转移酶活性显著上升, 烟碱-N-去甲基化酶和亚甲基四氢叶酸还原酶活性下降, 同时根系中的脯氨酸浓度下降, 根系烟碱含量上升, 地上部的烟叶干物质质量更高, 烟叶烟碱含量和积累量增加, 烤后上、中部烟叶的烟碱含量分别达到 29.68 和 27.56 mg/g, 基本符合产区烟叶正常的烟碱含量要求。

关键词 烤烟; 施氮量; 基追比调控; 烟碱合成; 烟碱合成关键酶活性

在工业生产上, 一般要求烟叶中的烟碱含量适中, 其与糖类等化学成分的比例和协调性在很大程度上决定了烟草的质量。烟碱是由氨基酸代谢产生的一种次生代谢物, 其中脯氨酸直接参与烟草根系烟碱的合成^[1], 其含量的高低对烟碱合成有较大的影响。肥料是影响烟碱含量的主要因素, 其中氮肥对烟草生长和烟碱积累的影响最大^[2]。研究表明, 施氮量越多, 烟叶中烟碱含量越高, 二者呈极显著正相关关系^[3]; 减少土壤中氮的含量及降低氮肥含量均可降低烟叶烟碱含量^[4]。再者, 施氮时间也会影响氮素在烤烟根际的迁移及有效性, 进而影响烟株体内氮代谢水平及烟碱合成。推迟氮肥的施用时间有利于提高生育后期土壤氮含量, 与一次性基肥相比, 分次施用显著增加了烤烟上部烟叶中烟碱含量。此外, 由于不同植烟区的光热水资源不同, 不同施肥方式对烤烟氮肥的利用率存在显著差异^[5]。事实上, 烤烟在不同生育时期对氮素养分的需求是不同的, 通过调节有效氮的供应量和时间来满足烟株正常营养生长和适宜含量的烟碱就显得尤为必要。

广东韶关烟区的烟叶属于焦甜醇甜风格, 表现出低糖高碱的规律, 目前生产中的问题是上部

烟叶烤后的烟碱含量经常低于 2.5%, 中部烟叶烟碱含量则常低于 1.8%, 从而严重影响韶关产区烟叶风格特征及其工业可用性。在韶关烟区调研发现, 当地农户为了减少人工成本的投入, 往往在移栽时加大基肥比例和减少追肥次数; 再者, 烟叶生长中后期产区雨水较多, 土壤养分流失较严重, 致使烟株生长后期脱肥, 进而影响到烟碱的合成和积累, 最终导致烟碱含量偏低。

鉴于此, 本研究以粤烟 1 号为材料, 在韶关产区以农户常用的施氮量及基追比为对照, 设置了不同施氮量和不同基追比双因素大田试验, 探究施氮量与基追比对烤烟生长和烟碱合成、积累及关键酶活性的调控效应, 探寻提高烤后烟叶烟碱含量的可能施氮方法, 为解决韶关烟区烤后烟叶烟碱含量偏低问题提供理论依据和实践参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况与试验材料

试验于 2022 年在广东省烟草科学研究所南雄研究所生产基地进行, 供试土壤为典型植烟土壤牛肝土, 前茬作物为水稻。土壤基本理化性质为 pH 7.61、有机质 26.18 g/kg、全氮 1.60 g/kg、全磷

作者简介: 杨天旭, 主要从事烟叶质量检验工作, E-mail: yangtx@gdzygy.com

蔡一霞为通信作者, 主要从事农业生态和烟草栽培研究, E-mail: caiyixia@scau.edu.cn

基金项目: 广东中烟工业有限责任公司科技计划项目 (2021440000340007); 广东省烟草专卖局 (公司) 科技计划项目 (2023440000240044)

收稿日期: 2023-12-07; 修回日期: 2024-03-15; 网络出版日期: 2024-07-30

0.92 g/kg、全钾 21.50 g/kg、碱解氮 75.19 mg/kg、速效钾 164.32 mg/kg、速效磷 43.67 mg/kg。供试烤烟品种为广东省烟草科学研究所提供的粤烟 1 号。

1.2 试验设计

试验采用裂区试验设计，施氮量（A）为主因素，设 135（A1）、165（A2，当地常规施氮量）和 195 kg/hm²（A3）3 个水平；基追比（B）为副因素，设 3:7（B1）、5:5（B2）、7:3（B3，当

地常规基追比）3 个基追比，共 9 个处理，其中 A2B3 处理为农户常规施肥方式，每个处理 3 次重复，共 27 个小区，每个小区植烟 36 株。2021 年 11 月播种后进行漂浮育苗，2022 年 2 月 17 日进行膜下移栽。基肥于移栽前穴施，追肥分别于提苗期、培土前、移栽后 45 d、打顶后分 4 次施入，详细施肥方案见表 1。打顶方式为扣心打顶，留叶数范围为 18~20 片。其余田间管理措施按当地产区优质烟叶生产技术规范进行。

表 1 各处理不同施肥时期的用肥种类及施肥量

Table 1 The type and amount of fertilizer used in different fertilization periods of each treatment							kg/hm ²
处理 Treatment	移栽前 Before transplanting		提苗期 Seedling raising stage	培土前 Before earthing	移栽后 45d 45 days after transplanting	打顶后 After topping	
	发酵型菜籽粕有机肥 Fermented rapeseed meal organic fertilizer	烟草专用复合肥 Compound fertilizer for tobacco (N:P ₂ O ₅ :K ₂ O=4:2:2)	烟草专用复合肥 Compound fertilizer for tobacco (N:P ₂ O ₅ :K ₂ O=13:8:15)	烟草专用复合肥 Compound fertilizer for tobacco (N:P ₂ O ₅ :K ₂ O=13:8:15)	硝酸钾复合肥 Potassium nitrate compound fertilizer	硫酸钾 Potassium sulfate	
	(N:P ₂ O ₅ :K ₂ O=4:2:2)	(N:P ₂ O ₅ :K ₂ O=13:8:15)	(N:P ₂ O ₅ :K ₂ O=13:8:15)	(N:P ₂ O ₅ :K ₂ O=13:8:15)	(N:P ₂ O ₅ :K ₂ O=12:0:45)	(K ₂ O 50%)	
A1B1	562.5	150.0	225	390.0	112.5	112.5	
A1B2	562.5	345.0	165	255.0	112.5	112.5	
A1B3	562.5	555.0	90	120.0	112.5	112.5	
A2B1	562.5	225.0	240	435.0	217.5	112.5	
A2B2	562.5	525.0	165	210.0	217.5	112.5	
A2B3	562.5	712.5	90	97.5	217.5	112.5	
A3B1	562.5	300.0	360	390.0	300.0	112.5	
A3B2	562.5	600.0	195	255.0	300.0	112.5	
A3B3	562.5	885.0	45	120.0	300.0	112.5	

1.3 测定指标与方法

1.3.1 土壤基本性质 移栽前取 0~20 cm 土层土壤，用于测定土壤理化特性等指标。采用水浸提电位法^[6]测定土壤 pH，风干后土样与水 1:2.5 混匀，搅拌震荡 20 min，利用 ST2100 型酸度计测量土壤 pH。采用碱解扩散法测定碱解氮含量；用醋酸铵浸提后采用原子分光光度计的火焰分光光度法测定速效钾含量；采用钼锑抗比色法测定速效磷含量。

1.3.2 烟叶干物质积累量 在移栽后 60（旺长初期）、75（打顶初期）和 90 d（下部叶采收当天）时，每个处理选择 3 株长势一致的烟株，分别取其上、中、下部烟叶，用水冲洗干净后擦干，并做好标记，于 105℃杀青 30 min，65℃烘至恒重后称量，记录各部位烟叶干物质积累量。

1.3.3 根系生物量、根系活力和脯氨酸 分别于移栽后 75（打顶初期）、90（下部叶采收当天）、105（中部叶采收当天）和 132 d（上部叶采收当

天）上午，每个处理按小区随机选取代表性烟株 3 株，用挖土法采集根系，以取样烟株茎基为中心，按 50 cm（长）×40 cm（宽）×40 cm（深）的尺寸挖土取根，将挖出的土块和整株根系放入盛有清水的桶中进行淘洗，反复经孔径 0.5~1.0 mm 的土壤筛过滤，清洗干净后再用去离子水润洗一遍，将烟株根系从茎基部切离，采集新鲜根系（含清洗过程中散落的根系），部分鲜根用于根系活力和脯氨酸分析，部分放入-80℃液氮中保存，用于烟碱合成与转化的关键酶活性测定。其余根系与清洗干净的茎叶分别装入铝盒中，于 105℃杀青 30 min，然后转入 85℃烘干 24 h 至恒重，冷却后称重，计算烟株根系生物量^[7]和地上部干物质积累量。

用 TTC 法^[8]测定根系活力，用酸性茚三酮比色法^[9]测定脯氨酸含量。

1.3.4 根系烟碱合成酶和转化的关键酶活性 采用双抗体一步夹心法酶联免疫吸附试验（ELISA），

测定根系烟碱合成和转化过程中的精氨酸脱羧酶（ADC）、鸟氨酸脱羧酶（ODC）、腐胺 N-甲基转移酶（PMT）、烟碱-N-去甲基化酶（NND）和亚甲基四氢叶酸还原酶（MTHFR1）活性。

1.3.5 烤后烟叶烟碱含量 每小区随机选取烤后 B2F（上桔二）、C3F（中桔三）等级各 9 片，放入 60℃ 烤箱烘干后，剔除主脉和较粗的支脉，粉碎过 100 目筛后，参考郑璞帆^[10]方法并稍作改动，采用 HCl 浸提法测定烟碱含量。称取粉碎过筛烘干的烟叶样品 0.03 g，加入 0.5 mol/L 盐酸溶液 25 mL，活性炭 1/3 角匙，震荡 10 min 后过滤，定容至 100 mL，用紫外分光光度计测定 236、259 和 282 nm 的吸光度。

1.4 数据处理

用 Excel 2016 计算数据和制作表格，用 SPSS 20 进行数据统计学分析，用 Origin 2023 绘制统计图。

2 结果与分析

2.1 施氮量及基追比调控对烤烟根系生物量的影响

由图 1 可知，根系生物量从移栽后 75~90 d 呈上升趋势，在移栽后 90~132 d 呈下降趋势。同一施氮量下基追比的增加显著降低根系生物量，3 种施氮量下基追比为 3:7 的处理根系生物量最大，其中 A3B1 处理下根系生物量在不同生育时期均

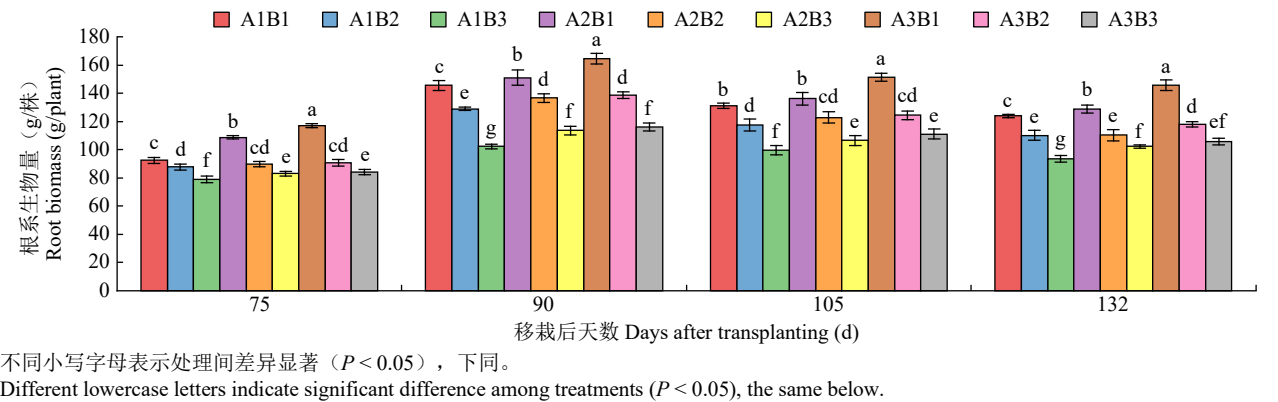


图 1 施氮量及基追比对根系生物量的影响

Fig.1 Effects of nitrogen application rate and basal-topdressing ratio on root biomass

最大，根系生物量分别达 116.98、164.64、151.46、145.72 g/株。

2.2 施氮量及基追比调控对烤烟根系活力的影响

由图 2 可知，施氮量及基追比对根系活力的影响与根系生物量的变化趋势基本一致，施氮量的增加显著提升了根系活力，同一施氮量下基追比 3:7 处理的根系活力最大，氮肥基追比的升高

使根系活力明显降低，移栽后 90 d 各处理的根系活力达到峰值，随后随着生育时期推进，根系活力逐渐降低，到移栽后 132 d，A1 施氮量水平下基追比为 7:3（B3）处理的降幅最大。农户常规施肥方式（A2B3）在各生育时期的根系活力均显著低于 A2B1 和 A2B2，这表明氮肥后移利于烟株根系保持较高活力。

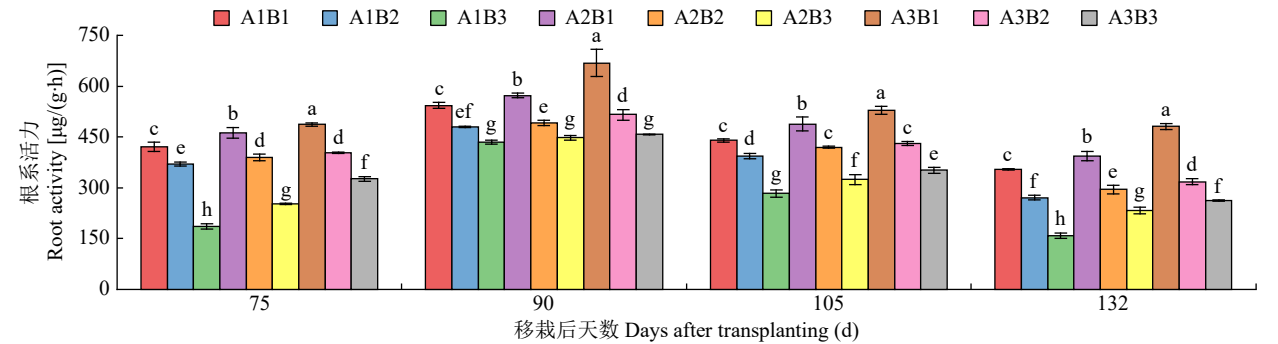


图 2 施氮量及基追比对根系活力的影响

Fig.2 Effects of nitrogen application rate and basal-topdressing ratio on root activity

2.3 施氮量及基追比调控对烤烟根系 Pro 的影响

由图 3 可知,各处理烤烟根系 Pro 含量的变化规律基本一致,各生育时期均是 A3B3 处理的 Pro 含量最大,并在移栽后 105 d 根系 Pro 含量最大,

随后降低,究其原因可能与此时段高强度降水影响土壤环境有关。同一施氮量水平下基追比对根系 Pro 含量有显著的影响,随着基追比的增加 Pro 显著升高;而在相同的基追比条件下,增加施氮

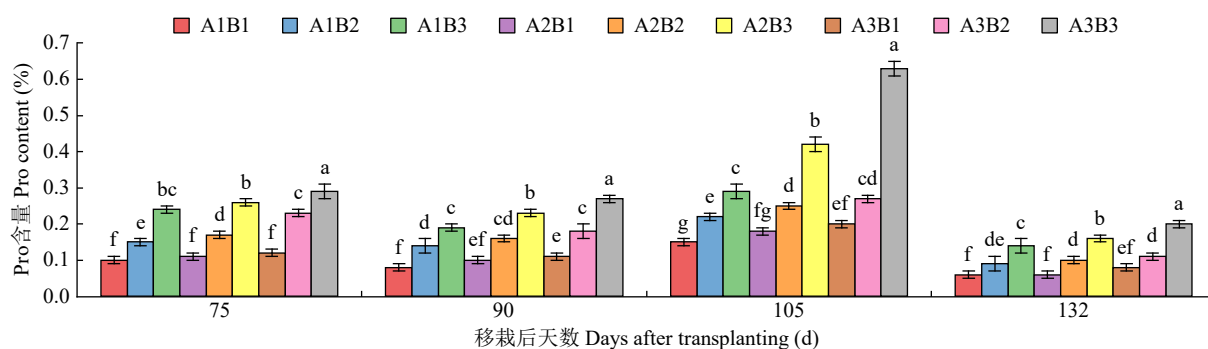


图 3 施氮量及基追比对根系 Pro 含量的影响

Fig.3 Effects of nitrogen application rate and basal-topdressing ratio on the content of root Pro

量也明显提高 Pro 含量。

2.4 施氮量及基追比调控对烤烟根系烟碱合成途径中关键酶活性的影响

由图 4 可知,烤烟根系中的 ADC、ODC、PMT 的活性均随着生育时期的推进呈先上升后下

降的趋势,各处理的酶活性于移栽后 105 d 达到峰值。施氮量及基追比对 ADC 和 ODC 活性的影响规律基本一致,随施氮量的增加,二者活性明显增加;同一施氮量水平下,随氮肥基追比的增加,二者活性也显著上升。然而,PMT 活性的变

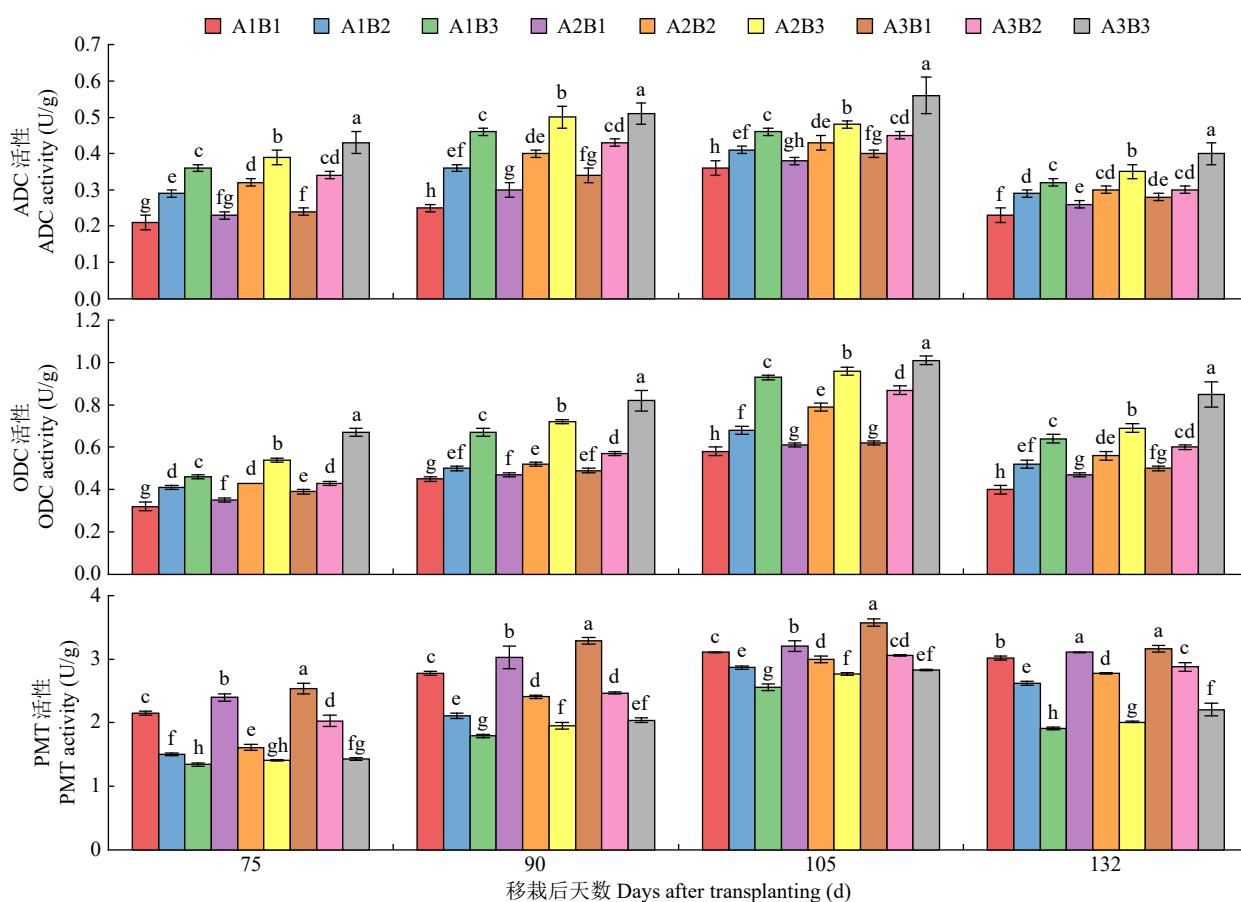


图 4 施氮量及基追比对根系 ADC、ODC 和 PMT 活性的影响

Fig.4 Effects of nitrogen application rate and basal-topdressing ratio on the activities of ADC, ODC and PMT in roots

化却与之不同，其活性虽随着施氮量的增加有所增加，但是随着基追比的增加其活性降低幅度更大，这表明氮肥的基追比对 PMT 活性调控效应更为显著，基氮肥后移利于 PMT 活性增加和根系烟碱的合成。

2.5 施氮量及基追比调控对烤烟根系烟碱转化途径中关键酶活性的影响

由图 5 可知，随着生育时期的推进，根系 NND 和 MTHRF1 活性呈先上升后下降的趋势，并

于移栽后 105 d 达到峰值，其活性明显受到施氮量及其基追比的影响。农户常规施肥方式（A2B3）下根系 NND 和 MTHRF1 活性在各生育时期均高于其他处理，在同一施氮水平下，基氮肥后移，即降低基追比可显著降低 NND 和 MTHRF1 活性，这说明农户常规施肥方式有利于根中烟碱分解，从而会降低根中烟碱含量。在相同的基追比下，适当增加施氮量，NND 和 MTHRF1 活性会明显升高，但过多的氮肥会使活性有所降低。

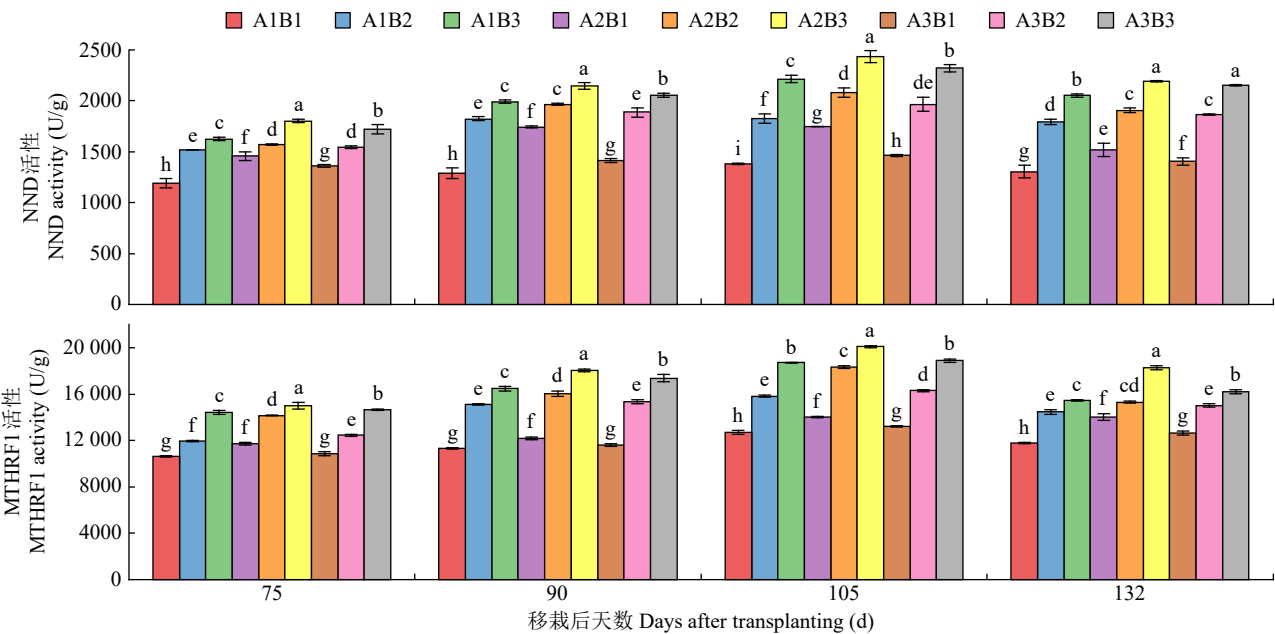


图 5 施氮量及基追比对根系 NND 和 MTHRF1 活性的影响
Fig.5 Effects of nitrogen application rate and basal-topdressing ratio on the activities of NND and MTHRF1 in roots

2.6 施氮量及基追比调控对烤烟各部位烟叶干物质量的影响

图 6 是各部位烟叶在移栽后 75 和 90 d 的干物质量变化，均表现为下部叶>中部叶>上部叶的规律，各部位烟叶的干物质量均随着施氮量的增加而增加，而在同一施氮量水平下，随基追比的增加各部位烟叶干物质量明显降低，因此，各部位烟叶均在施氮量为 A3、基追比为 B1 水平下干物质量最大，上、中、下部烟叶干物质量于移栽后 75 d 分别达 5.57、8.14 和 10.02 g，到移栽后 90 d 各部位烟叶干物质量迅速增加，其中 A3B1 处理的上、中、下部位烟叶干物质量相比于移栽后 75 d 分别增长了 3.67、3.01 和 3.59 g。

2.7 施氮量及基追比调控对烤烟根系烟碱含量和积累量的影响

由表 2 可知，根系烟碱含量和积累量从移栽

后 75 到 90 d 表现为增加趋势，在移栽后 90 d 达到峰值后开始下降；施氮量、基追比及二者交互作用显著影响各处理根系烟碱含量和积累量，增施氮肥和基氮后移均有利于根系烟碱的积累。其中 A3B1 处理的根系烟碱含量和积累量于移栽后 75、90、105、132 d 均表现为较高，烟碱含量分别达到 6.10、12.30、11.29 和 9.00 mg/g，烟碱积累量分别为 408.44、2025.34、1711.45、1311.28 mg/株。

2.8 施氮量及基追比调控对烤烟烟叶烟碱含量的影响

由表 3 可知，各部位烟叶烟碱含量随生育时期的推进逐渐增加，烟碱含量呈现上部叶>中部叶>下部叶的规律，均随着施氮量的增加各部位烟叶烟碱含量显著提高，而基追比的增加会显著降低其含量。移栽后 75 d 时，A3B1 处理的上、中、下部叶的烟叶烟碱含量比最低的 A1B3 处理分别

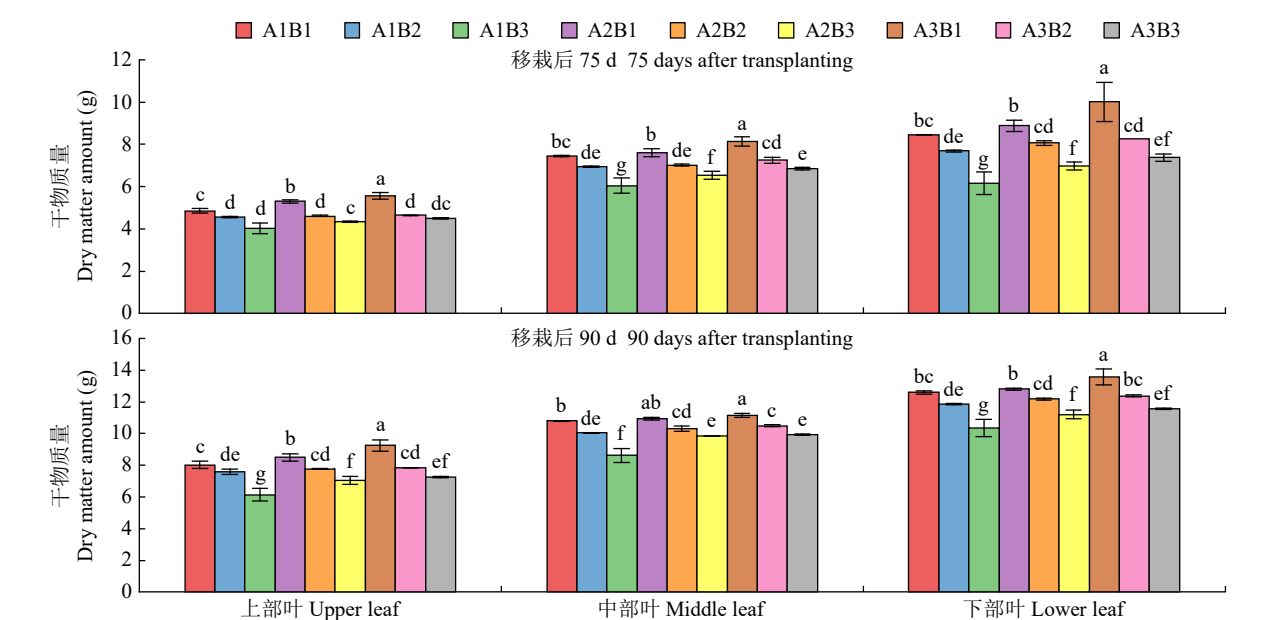


图 6 施氮量及基追比对烤烟各部位烟叶干物质质量的影响
Fig.6 Effects of nitrogen application rate and basal-topdressing ratio on dry matter amount of tobacco leaves in different parts of flue-cured tobacco

表 2 施氮量及基追比对烤烟根系烟碱含量和积累量的影响
Table 2 Effects of nitrogen application rate and basal-topdressing ratio on nicotine content and accumulation in flue-cured tobacco roots

处理 Treatment	移栽后 75 d 75 days after transplanting		移栽后 90 d 90 days after transplanting		移栽后 105 d 105 days after transplanting		移栽后 132 d 132 days after transplanting	
	含量 Content (mg/g)	积累量 (mg/株) Accumulation (mg/plant)	含量 Content (mg/g)	积累量 (mg/株) Accumulation (mg/plant)	含量 Content (mg/g)	积累量 (mg/株) Accumulation (mg/plant)	含量 Content (mg/g)	积累量 (mg/株) Accumulation (mg/plant)
A1B1	4.89±0.12c	206.98±11.21c	10.92±0.04c	1590.68±43.64c	10.07±0.29c	1321.15±56.41c	8.23±0.10c	1019.82±18.71c
A1B2	3.86±0.04e	145.52±8.98e	10.60±0.02d	1368.30±15.90e	9.10±0.31ef	1069.25±70.59e	7.87±0.04d	866.58±31.81e
A1B3	3.18±0.04g	92.05±8.11g	9.49±0.10f	972.56±24.83g	8.25±0.26g	821.29±39.87g	6.99±0.25f	654.09±37.09g
A2B1	5.31±0.25b	312.77±8.78b	11.30±0.33b	1710.49±106.85b	10.59±0.16b	1442.85±66.97b	8.66±0.09b	111.60±32.74b
A2B2	4.22±0.08d	168.15±9.91d	10.74±0.02cd	1468.56±36.40d	9.54±0.02de	1172.62±39.97d	8.00±0.06cd	883.10±36.38e
A2B3	3.35±0.09fg	110.44±3.42fg	9.76±0.18f	1109.66±48.55f	8.50±0.12g	907.24±43.31fg	7.45±0.14e	761.73±22.88f
A3B1	6.10±0.32a	408.44±22.92a	12.30±0.23a	2025.34±80.09a	11.29±0.42a	1711.45±94.58a	9.00±0.14a	1311.28±43.44a
A3B2	4.45±0.05d	181.03±10.49d	10.84±0.01cd	1503.83±26.60cd	9.65±0.13cd	1201.20±45.84d	8.10±0.04c	956.45±20.08d
A3B3	3.58±0.18ef	122.37±6.75f	10.16±0.23e	1180.57±56.50f	8.77±0.02f	975.20±32.87ef	7.64±0.04e	808.38±21.48f
A	48.98**	141.47**	46.86**	48.45**	24.25**	34.54**	50.08**	77.58**
B	380.99**	764.19**	225.71**	340.19**	192.41**	238.84**	260.17**	406.20**
A×B	5.78**	56.11**	9.58**	7.64**	2.53**	5.64**	4.46	10.35**

不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。“***”表示极显著差异 ($P < 0.01$)；“*”表示显著差异 ($P < 0.05$)，下同。
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$). “***” shows extremely significant difference at the $P < 0.01$ level; “*” shows significant difference at the $P < 0.05$ level, the same below.

表 3 施氮量及基追比对烤烟烟叶烟碱含量的影响
Table 3 Effects of nitrogen application rate and basal-topdressing ratio on nicotine contents in flue-cured tobacco leaves

处理 Treatment	移栽后 75 d 75 days after transplanting			移栽后 90 d 90 days after transplanting		
	上部叶 Upper leaf	中部叶 Middle leaf	下部叶 Lower leaf	上部叶 Upper leaf	中部叶 Middle leaf	下部叶 Lower leaf
A1B1	15.35±0.10c	14.03±0.23b	8.29±0.42b	23.42±1.11cd	18.21±0.47de	9.93±0.06b
A1B2	14.43±0.06de	13.18±0.18cd	7.31±0.16d	22.06±1.15d	16.86±0.30e	9.17±0.31c
A1B3	14.04±0.06f	12.15±0.08e	6.02±0.10f	21.15±0.83d	14.88±0.35f	7.82±0.02d
A2B1	15.95±0.45b	14.20±0.08ab	8.58±0.14b	25.53±0.84bc	20.38±0.43c	10.91±0.12a

续表 3 Table 3 (continued)

处理 Treatment	移栽后 75 d 75 days after transplanting			移栽后 90 d 90 days after transplanting		
	上部叶 Upper leaf	中部叶 Middle leaf	下部叶 Lower leaf	上部叶 Upper leaf	中部叶 Middle leaf	下部叶 Lower leaf
A2B2	14.50±0.05d	13.38±0.02c	7.68±0.10c	23.46±0.48cd	18.66±0.68d	9.06±0.29c
A2B3	14.13±0.01f	12.49±0.40e	6.24±0.11f	23.08±0.86d	16.94±0.31e	7.73±0.16d
A3B1	16.45±0.08a	14.53±0.08a	8.95±0.12a	28.62±1.54a	26.40±0.69a	11.02±0.10a
A3B2	14.64±0.06d	13.50±0.02c	7.91±0.14c	27.40±1.39ab	23.83±0.93b	10.24±0.39b
A3B3	14.17±0.04ef	12.91±0.44d	6.66±0.16e	26.64±2.32ab	22.80±1.62b	9.51±0.44c
A	20.67**	12.17**	26.07**	40.99**	249.65**	63.84**
B	316.77**	131.76**	346.75**	7.30**	47.03**	178.80**
A×B	8.67**	0.79	0.24	0.10	0.57	9.42**

增加了 2.41、2.38 和 2.93 mg/g。

2.9 施氮量及基追比调控对烤后烟叶烟碱含量和积累量的影响

由图 7 可知，施氮量和基追比显著影响了烤后上、中部烟叶烟碱含量和积累量，施氮量的增

加和基氮后移有利于烤后上、中部叶的烟碱含量和积累量，以 A3B1 处理最高，烟碱含量分别为 29.68 和 27.56 mg/g，高于上、中部叶烟碱含量最低的 A1B3 处理（7.69 和 12.04 mg/g）；其中 A3B1 处理的上、中部叶烟碱积累量分别为 1921.06 和

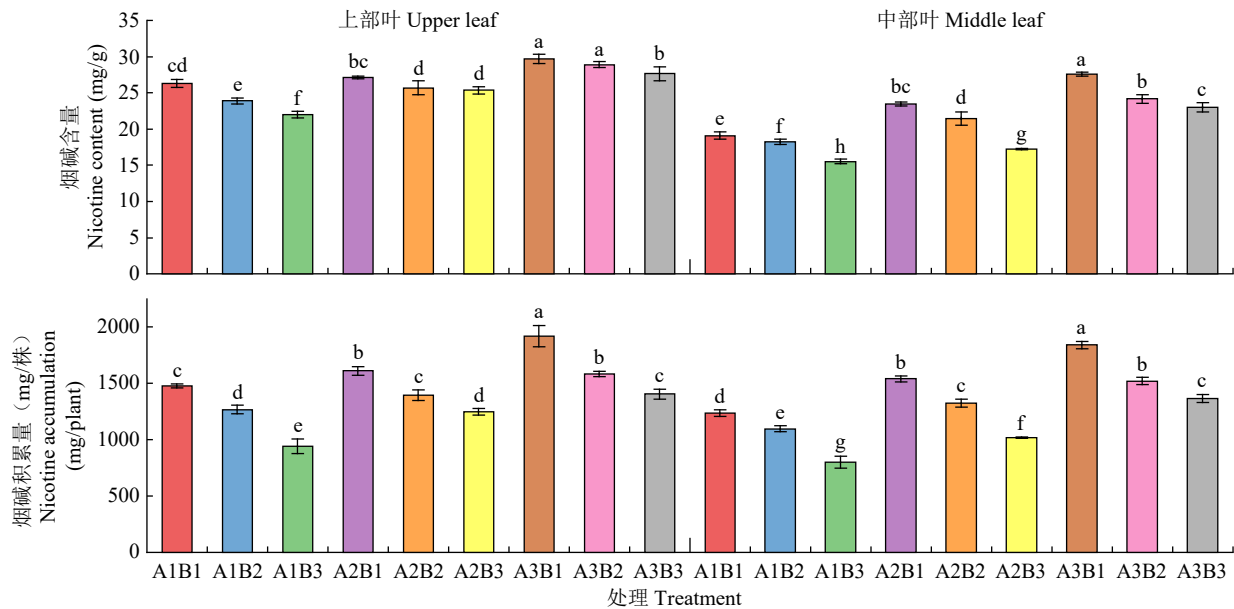


图 7 施氮量及基追比对烤后烟叶烟碱含量和积累量的影响
Fig.7 Effects of nitrogen application rate and basal-topdressing ratio on nicotine contents and accumulation in flue-cured tobacco leaves

1843.64 mg/株，显著高于其他处理。

3 讨论

本研究发现增加施氮量和基氮后移可显著提升烤后中、上部叶烟碱含量，这与陈顺辉等^[11]、李文卿等^[12]和毛家伟等^[13]研究中氮素施用会促进烟碱合成的结果一致，可能是增加施氮量能够促进烟株对氮素的吸收，氮素同化作用和光合作用加强，碳氮代谢增强；但与周效峰等^[14]研究中在施氮量为 195 kg/hm² 和基追比 3:7 的情况下烟叶烟碱含量随着施氮量的增加呈先下降后上升的趋

势有所不同，可能与本试验设计的施氮量起点较高及主栽品种、施肥次数及方式不同有关。本试验在烟株旺长前后存在降水较多的情况，虽然一定量的降水可以溶解肥料并促进根系吸收，但是低氮和高基追比处理在降水次数多且强度较高的情况下，有可能存在雨水冲刷导致土壤氮淋失的现象，不仅不能供给根际周围养分，还会对根系造成一定影响，进而影响地上部分生长。地下部的根系生物量和根系活力随着施氮量的增加而增加，随着基追比的增加而降低，这与邹文桐等^[15]研究一致，但与宗钊辉等^[16]研究中较低施氮水平

具有较高的根系活力、深层土壤根系更发达，但降低烟株根系生物量积累与地上部干物质量的结果有所不同，究其原因可能是在韶关烟区相同施氮量条件下，随追肥比例增加，根系活力较高，烟株对追肥氮的吸收量增大，对基肥氮的吸收量减小，这一点与石玉等^[17]在小麦上的研究结果类似。值得注意的是，移栽后 90 d 各处理根系烟碱含量和积累量达到峰值，其原因可能与移栽后 75 d 烟株打顶有关，此时根系生物量迅速增加，根系烟碱合成能力开始增强，移栽后 90 d 时根系生物量达到峰值，因而根系烟碱含量和积累量达最大值。

试验中根系 Pro 和 ODC 随着施氮量及基追比的增加而增加，在基追比为 7:3 的情况下达到最大，究其原因可能是较多的基肥虽然可以避免人工追肥的滞后性，但是在基肥作为固体肥料的情况下，完全溶解供给烟株吸收需要较长时间，且容易在根际周围形成逆境，导致根系 Pro 浓度上升，而作为合成 Pro 的前体物之一的 ADC 和 ODC 活性增加，与根系烟碱的合成共同瓜分底物 ADC 和 ODC，导致根系烟碱合成力降低，根系烟碱含量降低，从而运输到地上部分的烟碱物质随之减少，但是烟碱相关的转化酶 NND 和 MTHRF1 的活性则随着施氮量的增加先升后降，随着基追比增加而增加。在施氮量为 195 kg/hm² 和基追比 7:3 处理下根系的 Pro 含量较高，其合成的 ADC 和 ODC 活性增加，但是根系烟碱含量依然高于低施氮量，可能是施氮量增加导致根系生物量增加，与烟碱合成能力同步增强呈正比。烟碱合成途径中的关键酶 PMT 活性随着施氮量的增加而增加，随着基追比的增加而降低。究其原因是在韶关烟区在烟株生长中、后期降雨和田间积水较多，烤烟采用起垄栽培，在多雨地区容易产生氮肥在地表径流和养分淋溶的现象，降低氮肥利用率，其次在较低施氮量下，土壤含氮量低，由于水分的稀释效应会降低根系对氮的吸收，从而影响到烟碱的合成，而在较高施氮量下，氮的增加降低了水分稀释效应，促进了氮的吸收和根系烟碱的合成，因而地上部烟叶烟碱含量升高。

综合以上分析可以得出，在韶关烟区不同施氮量及基追比对烤烟烟碱含量影响显著，但需要强调的是本试验中在施氮量为 195 kg/hm² 和基追比为 3:7 的条件下其烤后烟叶烟碱含量达到了正

常烟碱含量要求范围内，这些试验结果是与韶关产区烟叶生长中后期具有较多降水量和降水天数有密切关系，而不同产区由于烟叶生长季节气候有较大的不同，因而在实际生产中要根据产区当地当年的气候条件进行适当调整，以防过高施氮带来不利影响。

4 结论

在当地农户习惯施氮量水平和基追比的基础上，适当增加施氮量和基氮后移，即施氮量为 195 kg/hm² 和基追比 3:7 有利于根系 Pro 浓度降低，显著增加根系生物量和根系活力，提高根中 PMT 活性，降低 NND 和 MTHRF1 等烟碱转化途径中相关酶活性，从而增加根系烟碱含量，利于地上部的烟叶干物质量、烟碱含量和烟碱积累量增加，最终烤后上、中部叶的烟碱含量分别达到 29.68 和 27.56 mg/g，使其显著高于农户习惯施肥方式下的烟碱含量，但也保证其处于烟叶正常的烟碱含量范围内。

参考文献

- [1] 齐群钢, 郭月清, 韩锦峰. 植物激素和无机营养元素对烟草根系内烟碱生物合成调节机理的研究. 河南农业大学学报, 1990 (3): 332-339.
- [2] 戴冕. 烟草植物体中的烟碱 (Nicotine) 积累. 中国烟草, 1981 (1): 40-45.
- [3] 黄松青, 危跃, 屠乃美, 等. 控释肥对烤烟光合特性和产质量与氮钾利用率的影响. 中国烟草科学, 2015, 36(1): 54-60.
- [4] 王广山, 陈卫华, 薛超群, 等. 烟碱形成的相关因素分析及降低烟碱技术措施. 烟草科技, 2001(2): 38-42.
- [5] 袁仕豪, 易建华, 蒲文宣, 等. 多雨地区烤烟对基肥和追肥氮的利用率. 作物学报, 2008, 34(12): 2223-2227.
- [6] 张静静, 刘尊驰, 鄢创, 等. 土壤 pH 值变化对 3 种草原类型土壤碳氮磷生态化学计量特征的影响. 草业学报, 2021, 30(2): 69-81.
- [7] 刘乃忠. 作物根系生物量的测定方法. 耕作与栽培, 1985(1): 8-10.
- [8] 赵世杰, 李德全. 现代作物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 1999.
- [9] 朱广康, 邓兴旺, 左卫能. 植物体内游离脯氨酸的测定. 植物生理学通讯, 1983(1): 37-39.
- [10] 郑璞帆. 陕南地区不同成熟度烟叶生理特性和烤后品质研究. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [11] 陈顺辉, 李文卿, 江荣风, 等. 施氮量对烤烟产量和品质的影响. 中国烟草学报, 2003, 9 (增): 36-40.
- [12] 李文卿, 陈顺辉, 江荣风, 等. 不同施氮量对烤烟总氮和烟碱积累的影响. 中国烟草学报, 2007, 13(4): 31-35.
- [13] 毛家伟, 张翔, 王宏, 等. 种植密度和氮用量对烟叶光合特性和产量质量的影响. 干旱地区农业研究, 2012, 30(5): 66-70.
- [14] 周效峰, 金亚波, 黄武, 等. 施氮量与施肥方式对南雄烟区烤烟产质量及氮素利用效率的影响. 湖南农业科学, 2015(10):

- 55-60.
- [15] 邹文桐, 项雷文, 金美芳. 施氮肥和钙肥对烤烟根系形态、生理代谢及产量的影响. 热带亚热带植物学报, 2015, 23(6): 675-682.
- [16] 宗钊辉, 田俊岭, 王维, 等. 氮素水平对烤烟根系形态、结构及其氮素积累的影响. 中国烟草学报, 2021, 27(6): 34-42.
- [17] 石玉, 于振文, 王东, 等. 施氮量和底追比例对小麦氮素吸收转运及产量的影响. 作物学报, 2006, 32(12): 1860-1866.

Regulation Effects of Nitrogen Application Rate and Basal-Topdressing Ratio on Nicotine Synthesis and Key Enzyme Activities of Flue-Cured Tobacco

Yang Tianxu¹, Li Jincheng¹, Huang Ruiyin¹, Deng Wenjun², Wang Jun³, Wang Wei², Cai Yixia²

(¹China Tobacco Guangdong Industrial Co., Ltd., Guangzhou 510310, Guangdong, China;

²College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China;

³Guangdong Institute of Tobacco Science, Shaoguan 512029, Guangdong, China)

Abstract In order to resolve the problem of low nicotine content in upper and middle tobacco leaves after baking in the Shaoguan tobacco area of Guangdong, the effects of nitrogen application rate and basal-topdressing ratio regulation on nicotine synthesis and key enzyme activity of flue-cured tobacco were explored. Yueyan 1 was used as the experimental material. The nitrogen application rates were 135, 165, 195 kg/ha and the basal-topdressing ratios were 3:7, 5:5 and 7:3. The tobacco plants in each growth stage were collected, and the root biomass, root activity, dry matter amount, nicotine content and accumulation of tobacco leaves in each part, nicotine content and accumulation of flue-cured tobacco leaves were measured and analyzed. The results showed that, compared with the amount of nitrogen fertilizer and basal-topdressing ratio used by local farmers, under the condition of 195 kg/ha nitrogen application rate and the ratio of base to topdressing of 3:7, the root biomass increased significantly, the root activity increased, and the PMT activity in roots increased significantly. The activities of NND and MTHRF1 decreased, the proline concentration in roots decreased, the nicotine content in roots increased, the dry matter amount of the aboveground tobacco leaves was higher, and the nicotine content and accumulation of the tobacco leaves increased. The nicotine content of the upper and middle leaves of the flue-cured tobacco reached 29.68 and 27.56 mg/g, respectively, the nicotine content is basically within the normal range of nicotine content in tobacco leaves.

Key words Flue-cured tobacco; Nitrogen application rate; Basal-topdressing ratio regulation; Nicotine synthesis; Key enzymes activity of nicotine synthesis