网络出版时间:2026-04-08 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.10.009

烤烟油分对增加有机钾比例的响应

姜宛慧[1],张松林[1],杨启航[2],林声旭[1],张家升[2],张同琢[2],王玉帅[3],
李明雷[2],王智润[2],李淮源[4],邓世媛[1]

(1 华南农业大学 农学院,广东 广州 510642;2 广东中烟工业有限责任公司,广东 广州 510610;3 湖南省烟草公司郴州市公司桂阳县分公司,湖南 桂阳 424499;4 华南农业大学 基础实验与实践训练中心,广东 广州 510642)

[摘 要] 【目的】探究有机钾在提升烤烟油分中的作用,为烤烟生产上通过有机钾的施用提升烟叶油分提供理论参考和依据。【方法】以云烟87为供试材料,在大田试验条件下,设置对照(CK,有机无机钾质量比0∶10)、T1(有机无机钾质量比1∶9)、T2(有机无机钾质量比2∶8)、T3(有机无机钾质量比3∶7)处理,测定烟叶腺毛密度(长柄腺毛、短柄腺毛、保护毛)、腺毛分泌物(西柏烷类、蔗糖酯类)含量、腺毛相关基因表达量、脂类代谢酶(脂肪酸合成酶、脂氧合酶、脂肪酶和磷脂酸磷酸酯酶)活性及相关代谢产物(三酰甘油、丙酮酸、游离脂肪酸、石油醚提取物)含量、烟叶柔软度和油分。【结果】增加有机钾比例显著提高了烤烟腺毛密度及腺毛分泌物中西柏烷类物质和蔗糖酯类物质含量,其中提升幅度最大的为T1,其总腺毛密度及长柄腺毛、短柄腺毛和保护毛密度分别较CK提高了81.48%,86.31%,67.07%和68.77%,长柄腺毛占比提升了3%;腺毛分泌物中,T1、T2、T3处理的西柏烷类物质含量分别比CK增加29.20%,22.78%和11.56%,蔗糖酯类物质分别比CK提高了27.66%,3.75%和13.24%。增加有机钾比例提高了烤烟生育中后期的脂类代谢关键酶活性,其中T1的脂肪酸合成酶、脂氧合酶、脂肪酶和磷脂酸磷酸酯酶活性在成熟期分别较CK提高了18.11%,46.96%,72.29%和18.09%;提高了成熟期烟叶中脂类代谢相关产物含量,其中游离脂肪酸、三酰甘油和石油醚提取物含量均以T1最高,分别比CK显著增加79.32%,46.46%和26.47%,增强了烤烟脂类代谢强度。增加有机钾处理的柔软度较CK显著降低52.71%,39.88%和28.42%,油分则提高了16.67%,11.17%和8.33%。与CK相比,T1促进了烤烟腺毛正调控基因*NtWo*、*NtCTTC*及西柏烷化合物合成基因*CYP71D16*的表达。【结论】增加有机钾比例可以显著增加烤烟叶面的长柄腺毛、短柄腺毛、保护毛密度,显著增加腺毛分泌物中西柏烷类和蔗糖酯类物质含量,增强脂类代谢强度,当有机钾和无机钾质量比为1∶9时,能够提高腺毛正调控基因*NtWo*、*NtCTTC*及西柏烷二萜合成基因*CYP71D16*的表达量,最终提高烤烟油分。

[关键词] 烤烟;油分;有机钾;腺毛;脂类代谢;烟叶

[中图分类号] S572 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)10-0078-13

Response of oil content in flue-cured tobacco to increasing the proportion of organic potassium

JIANG Wanhui[1],ZHANG Songlin[1],YANG Qihang[2],LIN Shengxu[1],
ZHANG Jiasheng[2],ZHANG Tongzhuo[2],WANG Yushuai[3],LI Minglei[2],
WANG Zhirun[2],LI Huaiyuan[4],DENG Shiyuan[1]

(1 *College of Agriculture,South China Agricultural University,Guangzhou,Guangdong* 510642,*China*;
2 *Guangdong China Tobacco Industrial Co.,Ltd.,Guangzhou,Guangdong* 510610,*China*;
3 *Chenzhou Company Guiyang Branch of Hunan Tobacco Company,Guiyang,Hunan* 424499,*China*;

[收稿日期] 2025-08-03 [修回日期] 2025-09-26
[基金项目] 广东中烟工业有限责任公司科技计划项目(2023440000340020,2024440000340017)
[作者简介] 姜宛慧(2001—),女,广东湛江人,在读硕士,主要从事烟草栽培生理及品质调控研究。E-mail:jiangwanhui001@163.com
[通信作者] 李淮源(1989—),男,湖南平江人,实验师,硕士,主要从事烟草栽培生理研究。E-mail:leehy@scau.edu.cn
邓世媛(1975—),女,湖北恩施人,副教授,博士,硕士生导师,主要从事烟草栽培生理及品质调控研究。E-mail:yydsy@scau.edu.cn

4 *Basic Experimental and Practical Training Center*, *South China Agricultural University*, *Guangzhou*, *Guangdong* 510642, *China*）

Abstract:【Objective】The study aims to explore the role of organic potassium in enhancing the oil content of flue-cured tobacco, providing a theoretical basis for improving the oil content of tobacco leaves through the application of organic potassium in flue-cured tobacco production.【Method】Using Yunyan 87 as the test material under field conditions, the following treatments were established: control (CK, organic-inorganic potassium ratio 0∶10), T1 (organic-inorganic potassium ratio 1∶9), T2 (organic-inorganic potassium ratio 2∶8), and T3 (organic-inorganic potassium ratio 3∶7). Subsequently, various parameters were measured, including: the density of glandular trichome in tobacco leaves (long glandular trichome, short glandular trichome, non-glandular trichome), the content of glandular trichome secretions (cembranoid diterpene, sucrose esters), the expression levels of glandular trichome-related genes, the activities of lipid metabolic enzymes (fatty acid synthetase, lipoxygenase, lipase and phospholipate phosphatase), the contents of related metabolites (triacylglycerol, pyruvic acid, free fatty acids, petroleum ether extract), and tobacco leaves softness and oil content.【Result】Increasing the proportion of organic potassium significantly enhanced the glandular trichome density of flue-cured tobacco and the contents of cembranoid diterpenes and sucrose esters in the glandular trichome secretions. Among them, T1 showed the greatest increase, with its total glandular trichome density, and the densities of long stalk, short stalk and non-glandular trichomes increasing by 81.48%, 86.31%, 67.07%, and 68.77%, respectively, compared to CK. The proportion of long stalk glandular trichomes also increased by 3%. Among the glandular trichome secretions, the contents of cembranoid diterpenes in the T1, T2, and T3 treatments increased by 29.20%, 22.78%, and 11.56%, respectively, compared to CK, while the contents of sucrose esters increased by 27.66%, 3.75%, and 13.24%, respectively. The increase in organic potassium propotion enhanced the activities of key lipid metabolism enzymes in the middle and late growth stages of flue-cured tobacco. Among them, the activities of fatty acid synthase, lipoxygenase, lipase, and phospholipate phosphatase in the T1 treatment increased by 18.11%, 46.96%, 72.29%, and 18.09%, respectively, compared to CK at the mature stage. Concurrently, it increased the contents of lipid metabolism-related products in mature tobacco leaves. The contents of free fatty acids, triglycerides and petroleum ether extracts were all the highest in T1, showing significant increases of by 79.32%, 46.46%, and 26.47%, respectively, compared to CK, indicating enhanced lipid metabolism intensity. The softness of leaves treated with increased organic potassium decreased significantly by 52.71%, 39.88% and 28.42%, compared to CK, while the oil content increased by 16.67%, 11.17%, and 8.33%. Compared to CK, T1 promoted the expression of the flue-cured glandular trichome positive regulatory genes *NtWo*, *NtCTTC*, and cembranoid diterpene synthesis gene *CYP71D16*.【Conclusion】Increasing the proportion of organic potassium significantly increased the densities of long stalk, short stalk, and non-glandular trichomes on the surface of flue-curing tobacco leaves, and the contents of cembranoid diterpenes and sucrose esters in the glandular trichome secretions. It also enhanced lipid metabolism intensity. At an organic-to-inorganic potassium mass ratio of 1∶9, the treatment also increased the expression of positive regulatory genes *NtWo*, *NtCTTC* glandular trichome, and the cyperane diterpene synthesis gene *CYP71D16*, ultimately enhancing the oil content of flue-cured tobacco. Among all treatments, T1 showed the best performance.

Key words: flue-cured tobacco; oil content; organic potassium; glandular trichome; lipid metabolism; tobacco leaves

烤烟（*Nicotiana tabacum* L.）是我国重要的经济作物，其烟叶质量高低直接影响卷烟的质量。油分作为国内烟叶分级体系的核心指标之一，与烟叶的外观感官质量、物理加工特性等各个质量指标密切相关，是衡量烟叶外观质量和内在品质的重要指标。油分充足的烟叶通常色泽光亮，质地细腻且富有弹性和韧性，柔软度好，抗碎力强，杂气和刺激性较小，具有更好的香气质和香气量[1-4]。目前，我国

多数烟区普遍存在由于油分缺乏导致的烟叶色泽暗淡、质地粗糙、缺乏弹性、香气不足、易破碎等诸多问题[5],严重影响了烟叶质量及其工业可用性。因此如何增加烟叶油分已经成为当前烤烟生产上亟待解决的问题。

油分是指烟叶细胞中所含的柔软半液态或液态物质,是在一定含水量条件下表现出来的烟叶外观油润或枯燥程度,主要来源于烟叶生长过程中在叶绿体内膜形成的嗜锇颗粒,其成分包括挥发油、油脂、类脂、甾醇、萜类、磷脂、蜡质、树脂、色素等,属于烟草中的脂类物质。随着对烤烟油分研究的深入,已有研究者提出许多能够表征烟叶油分品质的化学物质指标,如石油醚提取物、高级脂肪酸、高级脂肪酸酯、芳香烃羧酸酯类物质、糖苷类物质、西柏三烯醇类等[4-6]。研究表明,烟叶腺毛分泌物的主要成分是西柏烷类化合物[7],这些由叶面长柄腺毛特异合成的西柏三烯醇等二萜类物质在烟草中主要以西柏三烯一醇和西柏三烯二醇两种形态同时存在,占烟叶叶面化学成分的60%左右[8-9]。因此西柏烷类化合物是影响烟叶油分的重要因素。但目前,针对烤烟油分的研究多集中于其与氮、磷、钾等常规化学成分关系的分析[1,10-11],鲜有关于烤烟腺毛密度、腺毛分泌物及脂类代谢与油分关系的研究报道。

已有研究指出,合理搭配有机肥和无机肥可以提升烟叶油分[12-13]。适宜的土壤有机质水平对烟叶油分形成至关重要,且土壤速效钾含量与烟叶油分存在显著正相关关系[14]。适当增加钾肥用量能够增加烤后烟叶的油分[15-16],同时,适量补充镁、硼、锌等中微量元素肥料,也能改善烤后烟叶油分状况[14]。目前来看,增施有机肥可以提高烟叶油分已是普遍共识,但已有的研究多集中在有机氮肥或钾肥用量上[17-19],而关于增加钾肥中有机钾肥比例对于烟叶油分影响的研究还未见报道。因此,本试验通过研究不同有机无机钾肥比例对烟叶腺毛发育、脂类代谢相关酶活性及产物含量、腺毛相关基因表达量、柔软度等油分相关指标的影响,探索有机钾肥提高烟叶油分的作用及机理,以期为烤烟生产上通过合理施肥提高烟叶油分提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验地概况

供试烤烟品种为云烟87,由湖南省烟草公司郴州市公司桂阳县樟市烟站提供。试验所用无机钾肥为烟草专用追肥[m(N):m(P_2O_5):m(K_2O)=11:0:31],由湖南省郴州市桂阳县樟市烟站提供;有机钾肥为腐殖酸钾肥(腐殖酸≥60%,K_2O≥12%),购自山东施美特农业科技有限公司。

试验于2024年3—7月在湖南省郴州市桂阳县樟市镇曹溪村(112°46′34.45″ N,25°50′55.45″ E,海拔217 m)进行。试验地属亚热带季风气候,年平均降水量1 807.38 mm,年平均气温18.86 ℃。试验地土壤为黄壤,试验田前茬作物为水稻,烤烟移栽前土壤基本理化性质为:pH值7.31,有机质含量46.23 g/kg,全氮含量10.63 g/kg,碱解氮含量108.41 mg/kg,全钾含量13.68 g/kg,速效钾含量189.58 mg/kg。

1.2 试验设计

试验共设置4个处理,分别为CK(当地常规追肥施用方法,有机钾和无机钾质量比为0:10,即施用无机纯钾186.00 kg/hm^2)、T1(有机钾和无机钾质量比为1:9,即施用无机纯钾167.40 kg/hm^2,有机纯钾18.60 kg/hm^2)、T2(有机钾和无机钾质量比为2:8,即施用无机纯钾148.80 kg/hm^2,有机纯钾37.20 kg/hm^2)、T3(有机钾和无机钾质量比为3:7,即施用无机纯钾130.20 kg/hm^2,有机纯钾55.80 kg/hm^2)。增施有机钾在追肥时进行处理,用腐殖酸钾肥中的有机钾按比例替代烟草专用追肥中的无机钾,同时补齐氮肥,以使各处理氮、磷、钾比例和施用总量保持一致。追肥方式采用环施,将专用追肥与腐殖酸钾肥按照处理方案称质量后混合,在移栽后15 d进行处理。每处理3次重复,共12个小区,每小区栽烟60株,田间随机区组排列。其他田间管理参照当地优质烟叶生产技术指导方案执行。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 腺毛密度及腺毛分泌物含量的测定 打顶前(移栽后60 d)从烟株顶部选取大小一致(约10 cm长)的叶片,装入密封袋后当天带回实验室进行样品处理。将叶片沿主脉分为两部分,一部分用于腺毛密度的测定,一部分用于腺毛分泌物含量的测定。腺毛密度的测定参照李艳华等[20]的方法进行,对去除主脉后叶片进行染色、清洗,然后吸干表面水分并裁剪成10 mm×6 mm的样本,采用超景深显微镜(VHX-5000,日本基恩士公司)进行腺毛形态观察和密度计数。随机选择6个视野观测并统计不同类型表皮毛密度,其中总腺毛密度为长柄腺毛、

短柄腺毛和保护毛密度之和。腺毛分泌物含量的测定参照韩锦峰等[21]的叶圆片法进行处理和分泌物提取，采用GC/MS分析仪（7890B-5977A，安捷伦）进行定性和定量分析，色谱参数设置参照王霄龙等[22]的方法。

1.3.2　脂类代谢相关酶活性及代谢产物含量的测定　分别于移栽后40，60，80 d，取自上而下第4叶用于脂肪酸合成酶（fatty acid synthase，FAS）、脂氧合酶（lipoxygenase，LOX）、脂肪酶（lipase，LPS）和磷脂酸磷酸酯酶（phosphatidate phosphatase，PPase）活性测定及丙酮酸（pyruvate，PA）、游离脂肪酸（free fatty acids，FFA）、三酰甘油（triacylglycerols，TAG）和石油醚提取物含量测定。以上所有指标均采用试剂盒测定，试剂盒购自苏州格锐思生物科技有限公司。

1.3.3　烟叶柔软度和油分分值的测定　烤后样品按烤烟分级标准GB 2635－1992[23]分级，取烤后上部B2F烟叶进行柔软度和油分分值的测定。柔软度测定参照沈进等[24]的方法：在水分平衡处理后避开叶尖和叶基部位对烟叶进行裁切；裁切后的烟叶样本压平24至48 h，并进行第2次水分平衡处理，确保样本的水分含量一致。采用电脑柔软度仪（YT-RRY1000，杭州研特科技有限公司）测量烟叶纵向和横向柔软度值，计算两个方向的平均值，即为烟叶的柔软度指标。油分质量评定的评分标准及最终油分分值的确定参照常延斌等[25]的方法。

1.3.4　腺毛相关基因表达量的测定　取样方法同1.3.1节。采用Trizol法提取烟叶样品总RNA。通过随机引物法反转录合成cDNA。从GenBank核酸数据库中检索烟草腺毛密度相关基因*CLNtJAZ9-1*、*CLNtJAZ9-2*、*NtCTTC*、*CYP71D16*、*NtHD20*、*NtMYB123*、*NtCAF1*、*NtWo*、*NtJAZ15-1*、*NtJAZ15-2*、*NtabSPL6-1*、*NtCycB2*序列，设计引物见表1。核糖体蛋白基因（*NtL25*）是一种稳定表达的烟草管家基因，将其作为内参基因进行RT-PCR反应。PCR反应条件：95 ℃预变性10 min；95 ℃变性10 s，60 ℃退火及延伸30 s，共40个循环。实时定量RT-PCR的试验结果采用$2^{-\Delta\Delta Ct}$法进行分析，每个样品3次重复。

表1　引物设计序列

Table 1　Primer sequences

基因 Gene	上游引物序列 Forward primer sequence	下游引物序列 Reverse primer sequence
CLNtJAZ9-1	ATGTCAAATTCGAAAAATTCT	CTATAACTTGAAATTGAGATCAAG
CLNtJAZ9-2	ATGTCAAATTCGCAAAATTCTT	CTATAACTTGAAATTGAGATCGAGT
NtCTTC	ACTTCCGCCACCTTTTTCATCTCT	GGTGCCATGGATTTATTACCGACAT
CYP71D16	AAGAGGTAGTGGAGGATGCAGTCTG	GCCATGGTCGAAATGATGAAGAAT
NtHD20	AGAGTGTTTCAGTAGTGGCAG	TGTAATCCCAGTTCTCGTGC
NtCycB2	TTGGTTGGTTGTCCACGTTGT	GGCAAGATTGCTGATACACGC
NtMYB123	CACTCAGTCTTCCCACCTTG	TCCGCCATTACCTTGTCATC
NtWo	GTGGTTGATGTTTCCCTTGAC	CTAGAGGTTTGTAGATGCTGTGG
NtabSPL6-1	GGGAGCGAGGTCTTGAATGTT	ACTGCGAGGTGTAATAAGGTGG
NtCAF1	GCTCTAGAGTTCGCGGAGCTGATGATGT	TCCCCCGGGATCATACGCGCTGTGAAACGTG
NtJAZ15-1	ATGAGAAGAAACTGTAACTTGGAAC	GTGATGATATGGAGAAGTTGC
NtJAZ15-2	ATGAGAAGAAACCGTAACTTGGAT	GTGATGATACGGAGAAGTTGCTT
NtL25	CCCCTCACCACAGAGTCTGC	TTCTAACTCCTGTTGTTGTGGGAA

1.4　数据统计分析

采用SPSS20.0对试验数据进行统计分析，采用单因素ANOVA法进行方差分析，新复极差法进行处理间的显著性比较（$P<0.05$）。采用主成分分析法提取油分特征变量，得分图的绘制、层次聚类分析采用Simca 13.1完成。柱形图、堆叠图、相关性热图与箱线图的绘制利用Origin 2024完成。

2　结果与分析

2.1　增加有机钾比例对烟叶腺毛密度及分泌物的影响

不同有机无机钾比例下烟叶表面腺毛形态、密度及腺毛分泌物情况如图1、图2所示。显微镜观察结果（图1）显示，增加有机钾处理烟叶表面可观察

到的腺毛明显多于CK,尤其是T2和T1处理与CK差异显著。从图2-A可以看出,增加有机钾比例后烟叶腺毛密度显著增加,且均以T1处理最高,其总腺毛密度及长柄腺毛、短柄腺毛和保护毛密度分别较CK提升了81.48%,86.31%,67.07%和68.77%,其中主要增加的是长柄腺毛,在总密度中所占比例比其他处理提高了3%(图2-C)。

在烟叶腺毛分泌物中主要检测到西柏烷类和蔗糖酯类物质,主要以西柏烷类物质为主(图2-B)。增加有机钾比例后,西柏烷类物质含量的提升幅度高于蔗糖酯类物质,T1、T2、T3处理的西柏烷类物质含量分别比CK增加29.20%,22.78%和11.56%,差异显著,而蔗糖酯类物质含量除了T1处理比CK增加27.66%以外,T2和T3处理分别增加3.75%~13.24%。

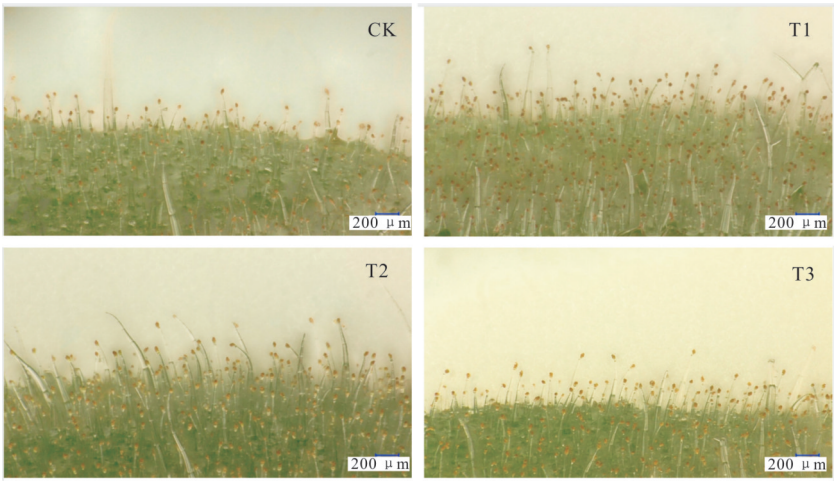
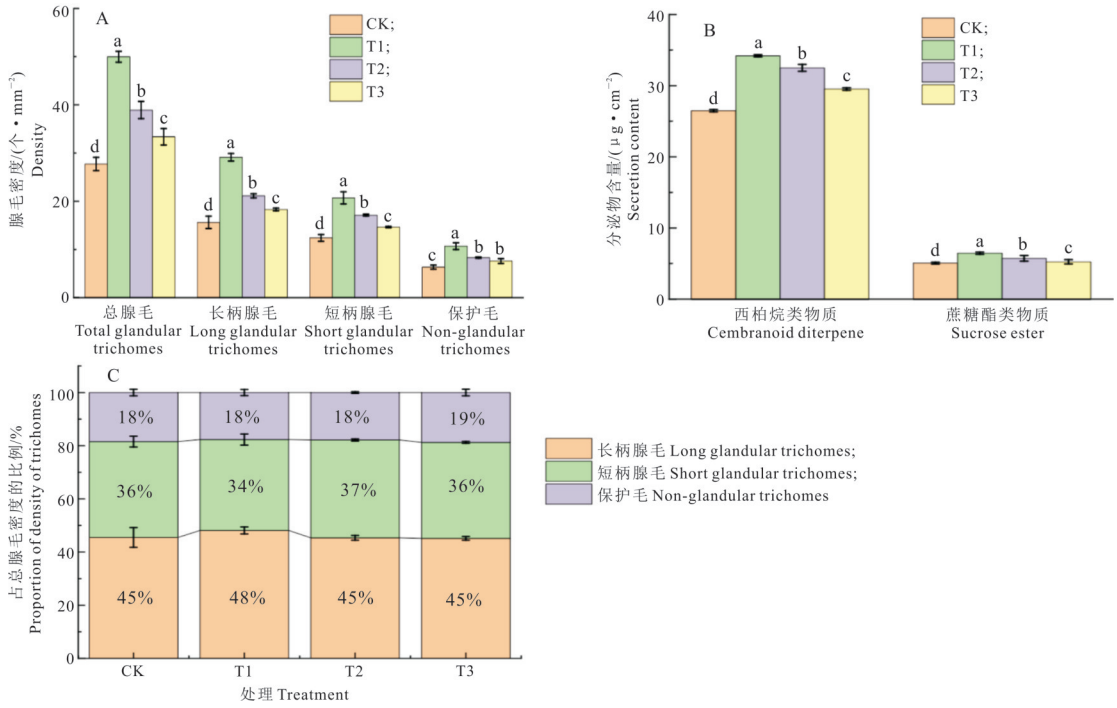


图1 增加有机钾比例对烟叶表面腺毛形态的影响

Fig. 1 Effects of increasing the proportion of organic potassium on the morphology of glandular trichomes on the surface of tobacco leaves



图柱上标不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

Different lowercase letters in the captions indicate significant differences ($P<0.05$). The same below.

图2 增加有机钾比例对烟叶腺毛密度及分泌物含量的影响

Fig. 2 Effects of increasing the proportion of organic potassium on the density of glandular trichomes and secretion contents in tobacco leaves

2.2　增加有机钾比例对烟叶脂类代谢的影响

2.2.1　对烟叶脂类代谢相关酶活性的影响　由图3可以看出，随着烤烟生育进程的推进，除LOX外，其他酶活性均呈现先升高后降低的趋势。与CK相比，除移栽后80 d时T2和T3处理与CK未表现有显著差异外，其他各时期均表现为增加有机钾处理的FAS活性显著高于CK，提升幅度达到12.51%～43.25%，其中T1处理对FAS的提升幅度最大（图3-A）。

图3-B中，增加有机钾比例降低了前期LOX活性，在移栽40 d时T2降幅最大，比CK降低了20.15%，T3处理降幅最小，较CK降低了4.81%；移栽后60 d，T2和T3处理的LOX活性仍然低于CK，但T1处理的LOX活性大幅提升，比CK提升了45.49%；移栽后80 d，增加有机钾处理的LOX活性均显著高于CK，其中T1处理最高，比CK提升46.96%。

图3-C中，在移栽后40 d，增加有机钾处理的LPS活性均显著低于CK；移栽后60 d，增加有机钾处理的LPS活性提升幅度最大，增幅在42.38%～66.38%，差异显著，且LPS活性随着有机钾比例的提高而增加，T3处理显著高于其他处理；移栽后80 d，各增加有机钾处理的LPS活性仍然高于CK，其中最高的为T1处理，比CK提高72.29%，T2和T3处理也分别较CK增加11.93%和11.90%。

图3-D显示，增加有机钾处理的PPase活性在各个时期均高于CK。移栽后40 d和80 d时，T1、T2、T3处理之间差异不显著，但均显著高于CK；移栽后60 d时，各处理的PPase活性达到峰值，其中T1处理最高，比CK增加26.14%，T2和T3处理也分别比CK高9.74%和16.76%，所有处理间均达到显著差异。

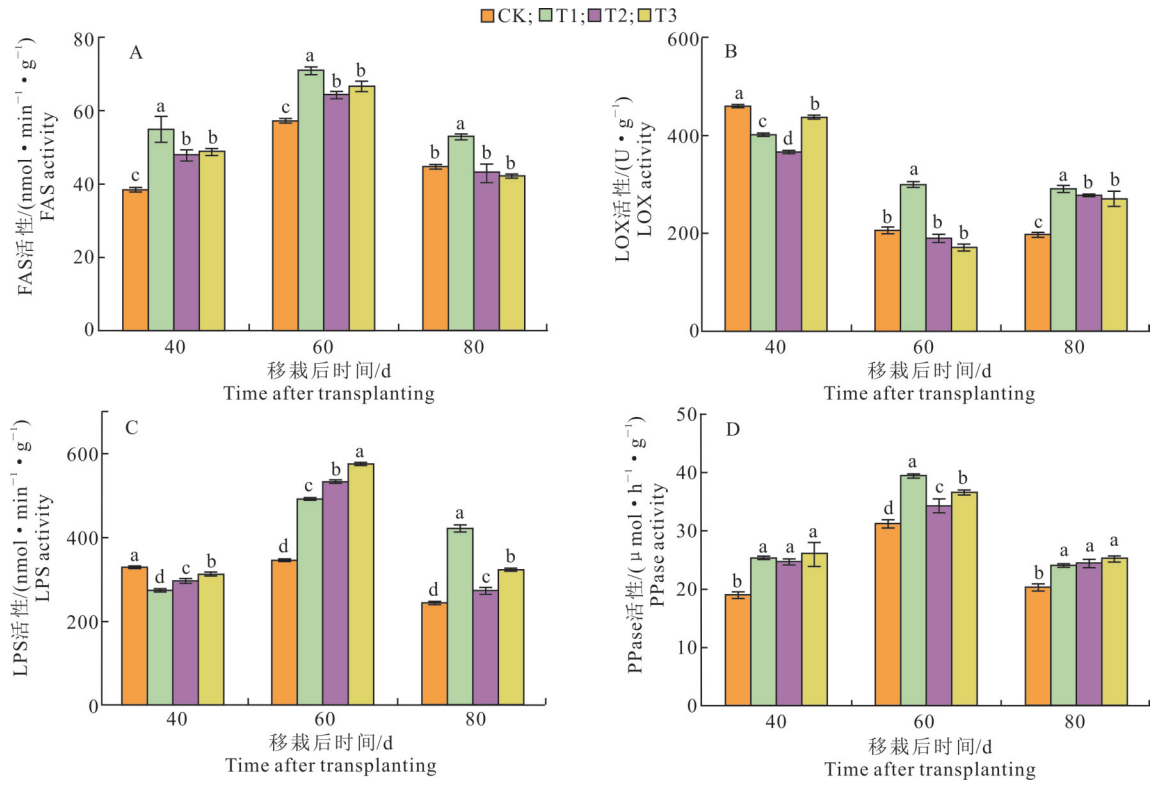


图3　增加有机钾比例对烟叶脂类代谢相关酶活性的影响

Fig. 3　Effects of increasing the proportion of organic potassium on lipid metabolism-related enzyme activities in tobacco leaves

2.2.2　对烟叶脂类代谢相关产物含量的影响　由图4-A可以看出，PA的合成主要集中在烤烟生育前期，其含量随着生育期的推进有所下降。除移栽后80 d 3个增加有机钾处理的PA含量与CK无显著差异外，移栽后40和60 d增加有机钾处理的PA含量均高于CK，其中移栽后40 d以T3处理最高，较CK增加14.51%；移栽后60 d则以T1处理最高，比CK增加14.54%。

由图4-B可知，移栽后40 d时，T2和T3处理的FFA含量显著高于CK，而T1处理低于CK；移栽后60 d和80 d，各处理间FFA含量的规律则基本一致，即增加有机钾处理均提高了FFA含量，但随着

有机钾比例的增加而下降,表现为T1>T2>T3>CK,其中T1处理比CK分别提高42.23%和79.32%。

由图4-C可见,T1处理的TAG含量在各个时期均显著高于CK,较CK分别增加21.58%,17.51%和46.46%,但T2和T3处理的TAG含量在不同时期变化较大。移栽后40 d,T2和T3处理的TAG含量显著高于CK,但两处理间差异不显著;移栽后60 d,T2、T3处理的TAG含量显著低于CK,较CK降幅分别为19.06%和38.00%;在移栽后80 d,T3处理TAG含量有所回升,较CK提高32.17%,达到显著差异,但仍显著低于T1处理。

如图4-D所示,除移栽后80 d T3处理较CK显著降低外,T1和T2处理在不同时期均提高了烟叶石油醚提取物含量,其中T1处理的石油醚提取物总量在3个时期均显著高于其他处理,较CK分别高出80.72%,45.01%和26.47%,但当有机钾比例进一步增加(T2、T3处理)时石油醚提取物含量有所下降。

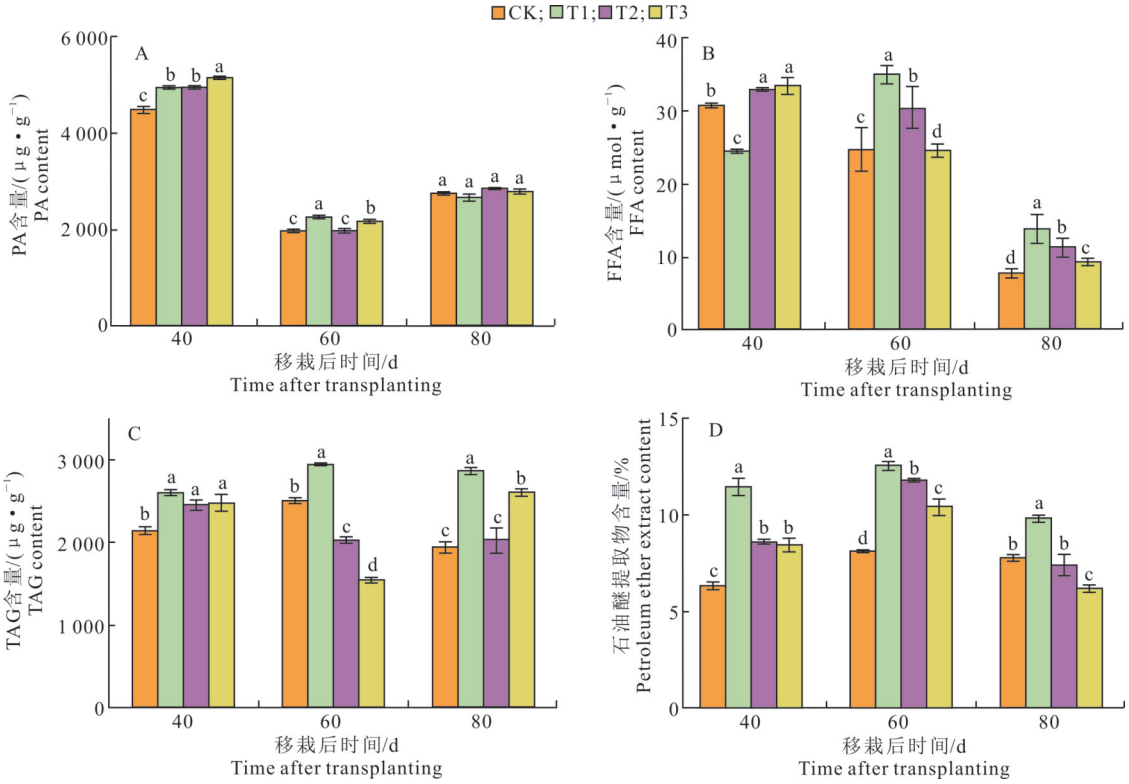


图4 增加有机钾比例对烟叶脂类代谢相关产物的影响

Fig. 4 Effects of increasing the proportion of organic potassium on lipid metabolism-related products in tobacco leaves

2.3 增加有机钾比例对烟叶柔软度及油分的影响

柔软度的数值越大说明烟叶越僵硬,数值越小表明烟叶越柔软[26]。从图5可以看出,各处理的柔软度值较CK均显著降低,其中降低幅度最大的为T1处理,较CK降低了52.71%,T2和T3处理分别降低了39.88%和28.42%,总体趋势表现为CK>T3>T2>T1,即烟叶的柔软程度依次为T1>T2>T3>CK。各处理的油分评分均显著高于CK,从外观质量评价中的油分得分来看,T1、T2和T3处理在油分上较CK提升幅度分别为16.67%,11.17%和8.33%,均达到显著差异水平,表明增加有机钾比例能够降低烟叶柔软度、提升烤烟油分,且效果显著。

2.4 烟叶油分与腺毛发育、脂类代谢相关指标及腺毛基因表达的关联分析

2.4.1 关联变量提取 为进一步明确不同有机无机钾比例对烤烟油分的影响机制,对油分、腺毛密度、腺毛分泌物含量、脂类代谢相关酶活性及相关产物含量、柔软度进行相关性分析。结果表明,总腺毛密度(r=0.873)、长柄腺毛密度(r=0.873)、短柄腺毛密度(r=0.878)、保护毛密度(r=0.930)、西柏烷类物质含量(r=0.939)、蔗糖酯类物质含量(r=0.939)、FAS活性(r=0.771)、PPase活性(r=0.805)、FFA含量(r=0.786)、PA含量(r=0.849)和石油醚提取物含量(r=0.935)与油分评分均呈极显著正相关(P<0.01),柔软度(r=

−0.873）与油分呈极显著负相关（$P<0.01$）。

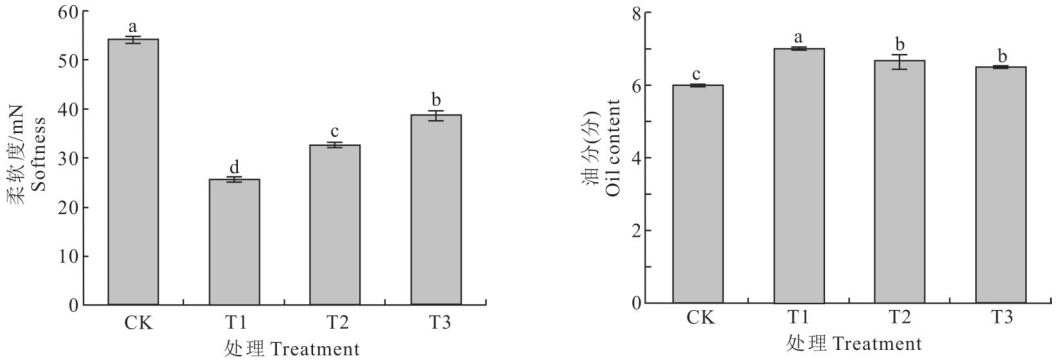


图5　增加有机钾比例对烤后烟叶柔软度和油分的影响

Fig. 5　Effects of increasing the proportion of organic potassium on the softness and oil content of flue-cured tobacco leaves

将与油分呈显著相关（$P<0.05$）的指标通过Z-score标准化进行主成分分析（principal component analysis，PCA），结果显示，共提取到2个主成分，主成分1的方差贡献率为60.00%，主成分2的方差贡献率为24.90%，累计方差贡献率为84.90%，能够较好地反映原变量的信息。基于主成分因子载荷得到的各处理主成分得分见表2，采用主成分分析综合评分对各处理油分进行评价，得分越高，油分越好。根据表2的结果，油分表现依次为T1>T2>T3>CK，与外观评价中油分评分结果一致。经线性回归验证，该主成分综合得分与油分评分的关联性 $R^2=0.725$，因此主成分能够解释油分评分的变异情况。

图6为不同处理油分特征指标的PCA散点图（A）与层次聚类分析（B）结果。由图6-A可知，4个处理被明显地分为3个区域，CK位于第二象限，T1处理位于第一象限，T2和T3处理位于第三与第四象限交界处，与油分评分（图5-B）的结果吻合，即CK、T1与T2、T3间差异显著，但T2、T3处理无显著差异，层次聚类分析结果（图6-B）与PCA散点图分布大致相同。基于这一结果，选取差异最大的CK、T1和T3处理进行腺毛相关基因表达量检测。

表2　油分相关指标主成分平均综合得分

Table 2　Average composite scores of principal components for oil content-related indicators

处理 Treatment	主成分1 Principal component 1	主成分2 Principal component 2	综合得分 Composite score
CK	−2.939	0.177	−2.329
T1	4.256	2.839	3.930
T2	−0.081	−1.327	−0.304
T3	−1.236	−1.690	−1.297

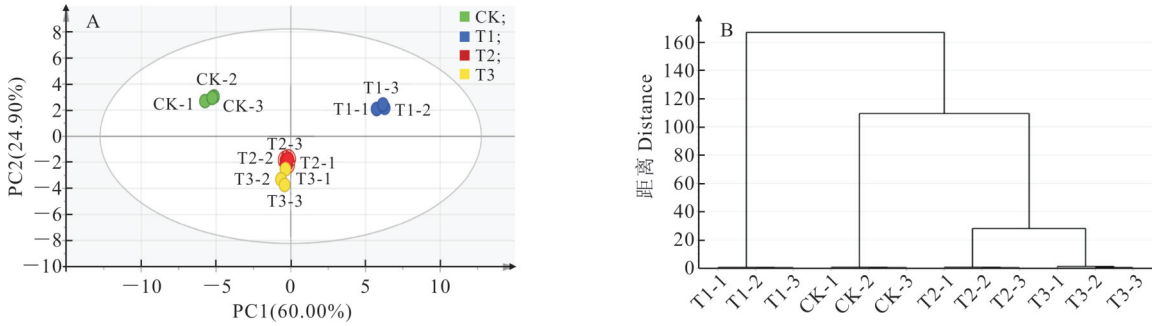


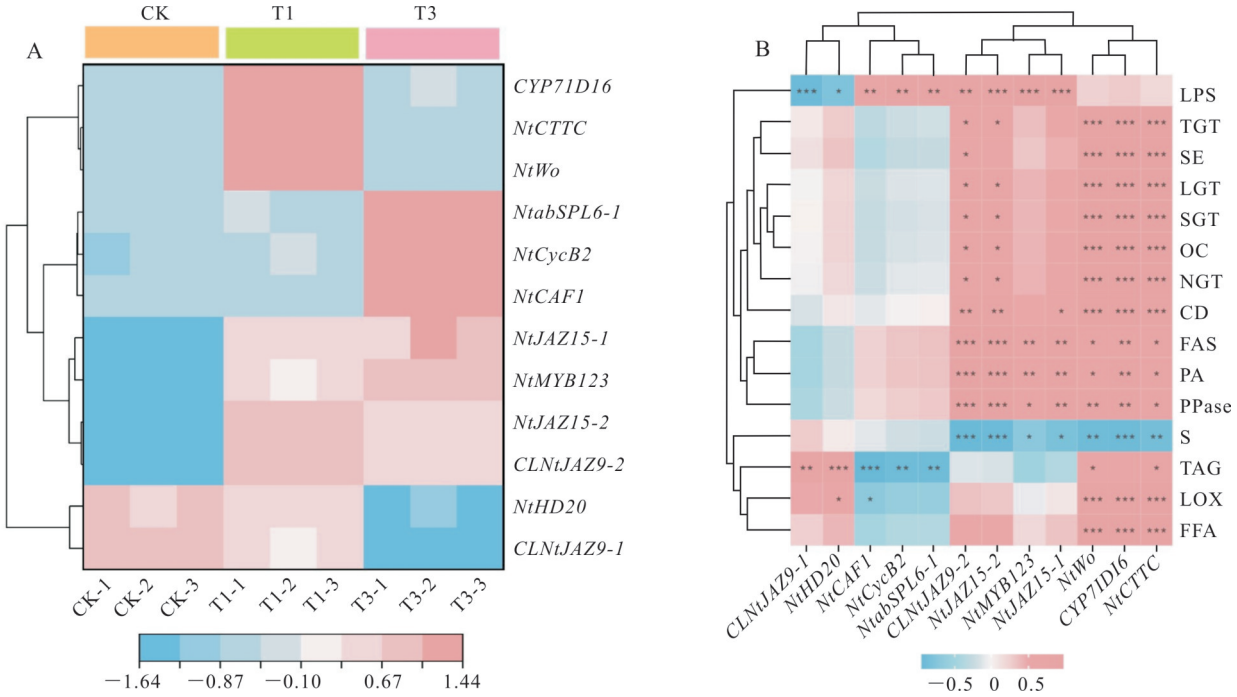
图6　不同处理的PCA（A）与层次聚类分析（HCA）（B）结果

Fig. 6　Results of PCA (A) and HCA (B) analyses under different treatments

2.4.2　腺毛发育相关基因表达量及其与油分特征指标的相关性　选择在文献[27-33]中报道的腺毛发育相关基因 *NtCycB2*、*CYP71D16*、*CLNtJAZ9-1*、*CLNtJAZ9-2*、*NtMYB123*、*NtHD20*、*NtCAF1*、*NtWo*、*NtJAZ15-1*、*NtJAZ15-2*、*NtCTTC*、*NtabSPL6-1* 进行表达量检测，在CK、T1和T3处理中的测定结果见图7-A。由图7-A可以看出，增加有机钾处理对腺毛发育相关基因的表达产生了影响。相较于CK，*NtHD20* 和 *CLNtJAZ9-1* 的表达量在两个处理中均发生了下调，而 *NtJAZ15-1*、*NtMYB123*、*NtJAZ15-2* 和 *CLNtJAZ9-2* 在两个处理中均发生了上调。*CYP71D16*、*NtCTTC* 和 *NtWo* 在T1处理发生

了上调,而在T3处理发生了下调;*NtabSPL6-1*、*NtCycB2*和*NtCAF1*仅在T3处理发生了上调。

如图7-B所示,与油分呈极显著正相关的腺毛发育相关基因有*NtWo*、*NtCTTC*、*CYP71D16*、*NtJAZ15-2*和*CLNtJAZ9-2*,呈显著正相关的基因有*NtMYB123*和*NtJAZ15-1*,其中*NtWo*和*NtCTTC*与游离脂肪酸含量、脂氧合酶活性、保护毛密度、长柄腺毛密度、短柄腺毛密度、总腺毛密度、蔗糖酯类物质含量、西柏烷类物质含量、磷脂酸磷酸酯酶活性和石油醚提取物含量均呈极显著正相关,与甘油三酯含量、丙酮酸含量和脂肪酸合成酶活性呈显著正相关;*CYP71D16*与甘油三酯含量的相关性未达到显著水平,其余相关性情况与*NtWo*和*NtCTTC*类似;*NtJAZ15-2*和*CLNtJAZ9-2*均与脂肪酶、脂肪酸合成酶和磷脂酸磷酸酯酶活性及丙酮酸含量、西柏烷类物质含量、石油醚提取物含量呈极显著正相关,与总腺毛密度、长柄腺毛密度、短柄腺毛密度、保护毛密度呈显著正相关。综上所述,当有机钾与无机钾质量比为1∶9(T1)时,能够使*NtWo*、*NtCTTC*、*CYP71D16*、*CLNtJAZ9-2*和*NtJAZ15-2*等腺毛发育相关基因发生上调,进而增加了烤烟叶面的腺毛特别是分泌型腺毛的密度,提高了腺毛分泌物含量,并最终降低了柔软度值,提升了烟叶油分。



LPS. 脂肪酶;TGT. 总腺毛;SE. 蔗糖酯类物质;LGT. 长柄腺毛;SGT. 短柄腺毛;OC. 油分;NGT. 保护毛;CD. 西柏烷类物质;FAS. 脂肪酸合成;PA. 丙酮酸;PPase. 磷脂酸磷酸酯酶;S. 柔软度;TAG. 三酰甘油;LOX. 脂氧合酶;FFA. 游离脂肪酸。
*. $P<0.05$,**. $P<0.01$,***. $P<0.001$.

LPS. Lipase;TGT. Total glandular trichomes;SE. Sucrose ester;LGT. Long glandular trichomes;SGT. Short glandular trichomes;OC. Oil content;NGT. Non-glandular trichomes;CD. Cembranoid diterpene;FAS. Fatty Acid Synthase;PA. Pyruvic acid;PPase. Phosphatidate phosphatase;S. Softness;TAG. Triacylglycerols;LOX. Lipoxygenase;FFA. Free fatty acids.
*. $P<0.05$,**. $P<0.01$,***. $P<0.001$.

图7 腺毛发育相关基因表达量(A)及其与油分特征指标的相关性(B)

Fig. 7 Expression levels of glandular trichome development-related genes (A) and their correlation with key oil content indicators (B)

3 讨 论

植物表皮毛可以按照其有无分泌功能分为分泌型和非分泌型两大类。烟叶中具有分泌功能的表皮毛又被称为腺毛,包括长柄腺毛和短柄腺毛,非分泌型为保护毛。前人研究表明,烤烟长柄腺毛能够特异性分泌二萜类化合物、蔗糖酯、油脂和其他化学物质[34-35],同时腺毛分泌物中的西柏烷类二萜降解生成的茄酮及茄酮降解产物,是烟草中重要的中性香气成分,对改善烟叶的香气和吸味具有显著作用[36-37]。一般认为,腺毛密度大、发育状况良好且分泌物丰富的烟叶,其油分含量较高,香气更为浓郁、醇厚和饱满[35,38]。本研究发现,提高有机钾比例可以有效提高烟叶各类腺毛密度及腺毛分泌物

中西柏烷类和蔗糖酯类物质含量，且规律趋于一致，均表现为 T1＞T2＞T3＞CK，且相关性分析表明，各类腺毛密度与油分均呈极显著正相关，这与前人研究结果一致[39]。从不同形态腺毛占比的结果来看，除 T1 处理外，其他处理的腺毛组成比例相较 CK 均未发生改变，因此可以推断，T1 处理腺毛分泌物西柏烷类物质和蔗糖酯类物质发生大幅度提升的结果是由于其长柄腺毛占比增加，且这种效果仅体现在 T1 处理中，而当有机钾比例进一步提高时，这种对长柄腺毛占比的提升效果消失，分泌的西柏烷类物质和蔗糖酯类物质也有所下降，表明提高有机钾比例虽然对腺毛发育有促进作用，但并不是越高越好。

已有研究表明，烤烟油分的形成与脂肪酸代谢密切相关[40]。烟草中脂肪酸的合成主要发生在质体中，由丙酮酸（PA）下游物质乙酰-CoA 经乙酰 Coa 羧化酶（ACCase）催化后形成丙二酸单酰 Coa，其能够作为底物参与脂肪酸合成酶（FAS）催化的循环反应后生成棕榈酸，而后转入内质网，与糖酵解途径（EMP）和磷酸戊糖途径（PPP）的中间产物 α-磷酸甘油在磷酸甘油转酰酶、磷脂酸磷酸酯酶（PPase）、二酰甘油转酰酶的催化下共同形成三酰甘油（TAG）[41-42]。脂氧合酶（LOX）和脂肪酶（LPS）虽然不参与脂肪酸与三酰甘油的合成，但其对增加烤烟脂类代谢强度，进而增加烤烟油分及香气量有一定作用[43-45]。如有报道，LOX 能够通过特异性地催化顺顺-1，4 戊二烯结构不饱和脂肪酸的加氧反应，形成一系列具有香气的小分子挥发物质[44]，而 LPS 通过水解 TAG，能够显著提高不饱和脂肪酸的浓度，进而提高烟气的丰满度和层次感[43,45]。本试验结果显示，增加有机钾比例有利于提高烤烟生育前期脂类代谢底物 PA 含量，同时显著提高 FAS 和 PPase 活性，因此促进了烟叶中的脂类合成，最终增加了烟叶中的 FFA 和 TAG 含量。值得注意的是，本试验中增加有机钾处理提高了烤烟生育后期 LOX 和 LPS 活性，但最终其脂类物质含量仍维持在较高的积累水平，这可能是由于各处理在提高烤烟生长后期脂类分解水平的同时仍然保持了较高的合成强度，最终表现为全生育期脂类代谢的增强。石油醚提取物含量常作为评价烟草香气品质的重要指标之一，已被前人研究证实其与烤烟的油分成正比[2-3]，因此石油醚提取物含量高的烟叶一般品质较优[46]。本研究中，增加有机钾比例提高了石油醚提取物含量，其中以 T1 处理最高，但随着有机钾比例的增加反而有所下降，这与油分得分和柔软度的结果一致。已有研究表明，烤烟油分与柔软性表现为极显著正相关，油分在一定程度上决定了烟叶的柔软度，即越柔软的烟叶，油分质量越好[26,47]，这与本研究结果一致。

目前的研究中已有多个基因及转录因子被证实与烟草腺毛发育有关[8,30]。细胞周期蛋白基因 *CycB2*、*HD20* 为腺毛表达起始负调控基因，在烤烟中过表达会引起腺毛密度降低[30]，*Woolly*（*Wo*）[30]、*NtabSPL6-1*[30]、*NtCAF1*[31]、*NtMYB123*[30] 和 *NtCTTC*[33] 均已被证实为烟草腺毛发育的正调控因子。*JAZ* 基因家族可以通过相应茉莉酸信号，与衔接蛋白结合进而抑制植物毛状体的发生，同时影响其他腺毛发生基因，如 *NtWo*、*NtCycB2* 的表达[32]。*CYP71D16*[20] 为烤烟腺毛分泌物主要成分西柏烷二萜的合成基因。本研究中，腺毛发育正调控基因 *NtMYB123* 表达量在 T1、T3 处理中均上调，西柏烷类化合物合成基因 *CYP71D16*、腺毛发育基因 *NtCTTC* 和 *NtWo* 表达量仅在 T1 处理上调，这与 T1 处理西柏烷类物质含量显著提升的结果相符。腺毛正调控基因 *NtabSPL6-1*、*NtCAF1* 和负调控基因 *NtCycB2* 仅在 T3 处理上调，*NtJAZ15-1*、*NtMYB123*、*NtJAZ15-2* 和 *CLNtJAZ9-2* 的表达量在 T1 和 T3 处理均表现为上调，*NtHD20* 和 *CLNtJAZ9-1* 的表达量在 T1 和 T3 处理中均表现为下调。在本试验中，负调控因子 *NtJAZ15-1* 和 *NtJAZ15-2* 表达量的上调并未造成 T1 处理腺毛密度的下降，这可能是因为腺毛的发生是多个基因家族互作的结果，具体影响机制还需要进一步探究。增加有机钾比例能够促进腺毛正调控基因 *NtWo*、*NtCTTC* 和 *NtMYB123* 及西柏烷化合物合成基因 *CYP71D16* 的表达，且相关性分析表明，这些基因与腺毛密度、腺毛分泌物含量、脂类代谢相关酶活性及产物均呈显著或极显著正相关，与柔软度呈显著或极显著负相关，其中 *NtWo*、*NtCTTC* 和 *CYP71D16* 与油分呈极显著正相关。但随着有机钾比例的不同，这些基因的表达存在一定差异，而这种处理间不同调控因子表达的差异可能是最终导致各处理间腺毛类型占比不同，并最终导致处理间烟叶油分差异的原因。同时，基因 *NtJAZ15-1*、*NtJAZ15-2*、*CLNtJAZ9-2* 和 *NtMYB123* 在 T1 和 T3 处理下均较 CK 显著上调，推断增施有机钾会集中作用于这些基因的调控。

4 结 论

本试验结果表明,增加有机钾比例可以显著增加烤烟叶面的长柄腺毛、短柄腺毛、保护毛及总腺毛密度,促进腺毛发育及其分泌功能,因此腺毛分泌物中西柏烷类和蔗糖酯类物质含量也显著增加;同时,增加有机钾比例还显著提升了烤烟脂类代谢关键酶脂肪酸合成酶、脂肪酶、磷脂酸磷酸酯酶活性,不同程度增加了丙酮酸、游离脂肪酸、甘油三酯和石油醚提取物等脂类代谢产物含量,增强脂类代谢强度;最终,烟叶柔软度值下降、柔软性提升,油分也显著提高。腺毛相关基因表达结果显示,当有机钾与无机钾质量比为1∶9时,促进了腺毛正调控基因*NtWo*、*NtCTTC*及西柏烷二萜合成基因*CYP71D16*的表达。结合相关分析结果可以认为,增加有机钾比例正是通过调控腺毛相关基因的表达,从而促进烤烟叶面腺毛发育及脂类代谢,最终提高烟叶油分。本研究结果可为烤烟生产上通过施用有机钾提高烟叶油分提供理论依据。

[参考文献]

[1] 沈利臣,卢晓华,刘元德,等. 不同烟区烟叶外观质量与其感官评吸质量的关系分析[J]. 安徽农学通报,2019,25(17):34-37.
SHEN L C,LU X H,LIU Y D,et al. Study on the relationship between appearance quality and sensory smoking quality of flue-cured tobacco in different tobacco areas[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin,2019,25(17):34-37.

[2] 冷璐,陆引罡. 烤烟品种南江3号烟叶油分成分的初步研究[J]. 浙江农业科学,2014,55(12):1899-1901,1910.
LENG L,LU Y G. Preliminary study on oil composition of flue-cured tobacco variety Nanjiang No. 3[J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences,2014,55(12):1899-1901,1910.

[3] 王瑞新. 烟草化学[M]. 北京:中国农业出版社,2003.
WANG R X. Tobacco chemistry[M]. Beijing:China Agriculture Press,2003.

[4] 李国富. 烟草油分物质基础研究[D]. 郑州:郑州大学,2015.
LI G F. Study on the material basis of tobacco oil[D]. Zhengzhou:Zhengzhou University,2015.

[5] 丁俊芬. 烤烟油分的认识及在分选中的应用[J]. 民营科技,2017(4):270,274.
DING J F. Understanding of oil content in flue-cured tobacco and its application in separation[J]. Private Science and Technology,2017(4):270,274.

[6] 叶江平. 烤烟油分的化学物质基础与调控途径研究[R]. 贵州遵义:贵州省烟草公司遵义市公司,2015.
YE J P. Study on the chemical basis and regulation pathways of oil content in flue-cured tobacco[R]. Zunyi,Guizhou:Guizhou Tobacco Company Zunyi City Company,2015.

[7] 马旭东,王召军,闫筱筱,等. 分泌型烟草腺毛形态和叶面化学成分的比较[J]. 烟草科技,2021,54(1):10-16.
MA X D,WANG Z J,YAN X X,et al. Comparative studies on secretory glandular trichome morphology and leaf surface chemistry between tobacco varieties[J]. Tobacco Science & Technology,2021,54(1):10-16.

[8] 蒙骏,崔帅,陆安彬,等. 烟草西柏烷二萜醇类突变体的理化特征及其突变机制解析[J]. 种子,2024,43(3):61-66.
MENG J,CUI S,LU A B,et al. Physicochemical characteristics and mutation mechanism analysis of *Nicotiana tabacum* L. cembranoid diterpenes mutants[J]. Seed,2024,43(3):61-66.

[9] 李乾. 烟草香味前体物西柏三烯醇的异源合成[D]. 郑州:郑州轻工业大学,2024.
LI Q. Heterologous synthesis of tobacco aroma precursor substance cembratrienol[D]. Zhengzhou:College of Tobacco Science and Engineering,2024.

[10] 刘峰峰,董世良,王波,等. 烤烟油分与烟叶内在质量的关系的研究[J]. 武汉理工大学学报,2019,41(12):45-50.
LIU F F,DONG S L,WANG B,et al. Study on relationship between tobacco oil and quality indicators of flue-cured tobacco leaves[J]. Journal of Wuhan University of Technology,2019,41(12):45-50.

[11] 付光明,高子婷,贾保顺,等. 基于综合赋权法的河南不同油分档次烤烟烟叶质量评价[J]. 南方农业学报,2023,54(8):2289-2298.
FU G M,GAO Z T,JIA B S,et al. Quality evaluation of flue-cured tobacco leaves at different oil levels in Henan based on comprehensive weighting method[J]. Journal of Southern Agriculture,2023,54(8):2289-2298.

[12] 宋洪昌,秦明松,吕先勃. 关于烤烟培育高油分烟叶的途径[J]. 绿色科技,2020,22(17):115-117.
SONG H C,QIN M S,LÜ X B. Ways to cultivate flue-cured tobacco leaves with high oil content[J]. Journal of Green Science and Technology,2020,22(17):115-117.

[13] 张奇,张振华,陈雅玲,等. 施用生物有机肥对土壤特性、作物品质及产量影响的研究进展[J]. 江苏农业科学,2020,48(15):71-76.
ZHANG Q,ZHANG Z H,CHEN Y L,et al. Research progress on effects of application of bio-organic fertilizer on soil characteristics,crop quality and yield[J]. Jiangsu Agricultural Sciences,2020,48(15):71-76.

[14] 谢利丽. 曲靖烟区烤烟油分的影响因素及与烟叶品质的关系分析[D]. 郑州:河南农业大学,2016.
XIE L L. Analysis of influencing factors of tobacco oil and the relationship between tobacco oil and quality of flue-cured tobacco in Qujing tobacco-growing area[D]. Zhengzhou:Henan Agricultural University,2016.

[15] 杜伟,赵秉强,林治安,等. 有机无机复混肥优化化肥养分利用的效应与机理研究:Ⅲ. 有机物料与钾肥复混对玉米产量及肥料养分吸收利用的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2015,21(1):58-63.

DU W，ZHAO B Q，LIN Z A，et al. Study on the enhancement and mechanism of organic-inorganic compound fertilizer on inorganic fertilizer utilization：Ⅲ. effect of potassium sulfate combined with organic material on maize yield and K fertilizer utilization[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer，2015，21(1)：58-63.

[16] 余垚颖，蒋长春，顾会战，等. 有机无机复混钾肥钾素表观释放特征及对烤烟产质量的影响[J]. 中国烟草科学，2016，37(1)：14-19.
YU Y Y，JIANG C C，GU H Z，et al. The K apparent release characteristics of organic-inorganic compound potash fertilizers and its effect on yield and quality of flue-cured tobacco[J]. Chinese Tobacco Science，2016，37(1)：14-19.

[17] 梁辉，樊红柱，陈玉蓝，等. 化肥有机替代对烤烟产量及质量的影响[J]. 四川农业科技，2023(1)：53-56.
LIANG H，FAN H Z，CHEN Y L，et al. Effect of organic fertilizer substitution on yield and quality of flue-cured tobacco [J]. Sichuan Agricultural Science and Technology，2023(1)：53-56.

[18] 严定伟，常剑波，梁一凡，等. 不同叶面钾肥对烤烟碳氮代谢及油分相关指标的影响[J]. 江苏农业科学，2025，53(3)：171-176.
YAN D W，CHANG J B，LIANG Y F，et al. Influences of foliar potassium fertilizer on carbon and nitrogen metabolism and oil related indicators of flue-cured tobacco[J]. Jiangsu Agricultural Sciences，2025，53(3)：171-176.

[19] 孙书斌，程廷明，王家洲，等. 不同用量腐熟菜籽对烟株长势及烟叶油分的影响[J]. 安徽农学通报，2020，26(23)：81-83，163.
SUN S B，CHENG Y M，WANG J Z，et al. Effects of different amounts of decomposed rapeseed on tobacco plant growth and tobacco leaf oil[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin，2020，26(23)：81-83，163.

[20] 李艳华，张洪映，魏跃伟，等. 典型烤烟品种腺毛形态及分泌特性比较分析[J]. 中国烟草学报，2017，23(2)：84-91.
LI Y H，ZHANG H Y，WEI Y W，et al. Comparison analysis of trichome morphology and secretion of typical flue-cured tobacco varieties [J]. Acta Tabacaria Sinica，2017，23(2)：84-91.

[21] 韩锦峰，王广山，远彤，等. 烤烟叶面分泌物的初步研究[J]. 中国烟草，1995，16(2)：10-13.
HAN J F，WANG G S，YUAN T，et al. Preliminary study on trichome exudate of leaf surface of flue-cured tobacco[J]. Chinese Tobacco Science，1995，16(2)：10-13.

[22] 王霄龙，杨永霞，张松涛，等. 中间香型烤烟叶面腺毛形态及分泌特性研究[J]. 中国烟草学报，2013，19(3)：45-48.
WANG X L，YANG Y X，ZHANG S T，et al. Trichome morphology and secreting feature in neutral flavor type flue-cured tobacco leaf [J]. Acta Tabacaria Sinica，2013，19(3)：45-48.

[23] 国家技术监督局. 烤烟：GB 2635－1992[S]. 北京：中国标准出版社，1992：11.
The State Bureau of Quality and Technical Supervision. Flue-cured tobacco：GB 2635－1992[S]. Beijing：Standards Press of China，1992：11.

[24] 沈进，宋成剑，胡梦岩. 基于质构仪的造纸法再造烟叶柔软度评价方法[J]. 烟草科技，2020，53(7)：87-91.
SHEN J，SONG C J，HU M Y. A method for evaluating softness of reconstituted tobacco by paper-making process based on texture analyzer[J]. Tobacco Science & Technology，2020，53(7)：87-91.

[25] 常延斌，田震，梁友艳，等. 贵州烤烟外观和感官质量与代谢物的关联性分析[J]. 烟草科技，2024，57(10)：76-85.
CHANG Y B，TIAN Z，LIANG Y Y，et al. Correlations between metabolites of flue-cured tobacco with appearance and sensory quality from Guizhou Province [J]. Tobacco Science & Technology，2024，57(10)：76-85.

[26] 占俊文，罗昭标，何宽信，等. 烤烟柔软度与外观质量的关系分析[J]. 山东农业科学，2017，49(6)：26-29.
ZHAN J W，LUO Z B，HE K X，et al. Analysis on relationship between softness and appearance quality of flue-cured tobacco [J]. Shandong Agricultural Sciences，2017，49(6)：26-29.

[27] 张博凯，闫美琦，郑聪，等. 不同长柄腺毛密度普通烟草K326突变体的农艺性状和烟叶品质[J]. 烟草科技，2024，57(12)：49-55.
ZHANG B K，YAN M Q，ZHENG C，et al. Agronomic traits and tobacco leaf quality of *Nicotiana tabacum* K326 mutants with different densities of long stalk glandular trichome[J]. Tobacco Science & Technology，2024，57(12)：49-55.

[28] 罗锐，王召军，滕环瑜，等. 烤烟Y2001多腺毛改良株系的创制及抗性分析[J]. 烟草科技，2023，56(8)：1-11.
LUO R，WANG Z J，TENG H Y，et al. Creation and resistance analysis of a high trichome density modified line of flue-cured tobacco Y2001 [J]. Tobacco Science & Technology，2023，56(8)：1-11.

[29] 朱文奇，张新要，裴文毅，等. *NtJAZ9*基因参与调控烟草腺毛发生的功能研究[J]. 中国烟草学报，2024，30(4)：95-104.
ZHU W Q，ZHANG X Y，PEI W Y，et al. Functional study on the role of *NtJAZ9* gene in regulating the formation of tobacco glandular trichomes[J]. Acta Tabacaria Sinica，2024，30(4)：95-104.

[30] 吴秀双，宫沛文，黄璐，等. 过表达*NtHD20*降低烟草腺毛密度[J]. 分子植物育种，2022，20(16)：5332-5338.
WU X S，GONG P W，HUANG L，et al. Overexpression of *NtHD20* reduces tobacco glandular trichomes density[J]. Molecular Plant Breeding，2022，20(16)：5332-5338.

[31] 宫沛文，吴秀双，孟淑真，等. 过量表达*NtCAF1*基因对烟草腺毛密度的影响[J]. 种子，2022，41(11)：17-24.
GONG P W，WU X S，MENG S Z，et al. Effects of NtCAF1 gene overexpressionon tobacco glandular trichomes density [J]. Seed，2022，41(11)：17-24.

[32] 裴文毅，张新要，朱文奇，等. 烟草*NtJAZ15*基因对腺毛发生的影响[J]. 中国烟草科学，2024，45(2)：80-89.
PEI W Y，ZHANG X Y，ZHU W Q，et al. Effects of *NtJAZ15* on tobacco trichome development [J]. Chinese Tobacco Science，2024，45(2)：80-89.

[33] 张多民. 不同烟草品种叶片镉积累评价与叶面镉分配差异研究[D]. 郑州:河南农业大学,2021.
ZHANG D M. Evaluation of cadmium accumulation in leaves of different tobacco varieties and study on the difference of foliar cadmium distribution[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University,2021.

[34] HUCHELMANN A, BOUTRY M, HACHEZ C. Plant glandular trichomes[J]. Plant Physiology,2017,175(1):6-22.

[35] 刘燕,孙焕良,李辉,等. 烟草腺毛密度和分泌物与烟叶品质的关系[J]. 作物研究,2012,26(6):737-739,748.
LIU Y, SUN H L, LI H, et al. Relationship between the quality of tobacco and density and secretions of glandular trichome in tobacco leaves[J]. Crop Research, 2012, 26(6): 737-739,748.

[36] 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.
ZUO T J. Tobacco production, physiology, and biochemistry[M]. Shanghai: Shanghai Far East Publishers,1993.

[37] WANG E M, WANG R, DEPARASIS J, et al. Suppression of a P450 hydroxylase gene in plant trichome glands enhances natural-product-based aphid resistance[J]. Nature Biotechnology,2001,19(4):371-374.

[38] 刘彩云,刘洪祥,常志隆,等. 烟草香气品质研究进展[J]. 中国烟草科学,2010,31(6):75-78.
LIU C Y, LIU H X, CHANG Z L, et al. Advances in tobacco aroma characteristics[J]. Chinese Tobacco Science, 2010, 31(6):75-78.

[39] 滑夏华. 典型生态区烤烟腺毛发育及物质代谢研究[D]. 郑州:河南农业大学,2012.
HUA X H. Trichome development and metabolism research of flue-cured tobacco in typical ecological areas[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University,2012.

[40] 貊志杰. 中烟特香301油分属性相关的物质成分解析与基因初步挖掘[D]. 北京:中国农业科学院,2022.
MO Z J. Analysis of substances and preliminary mining of genes related to oil attribute in Zhongyan Texiang 301[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences,2022.

[41] TO A, JOUBÈS J, THUEUX J, et al. AtMYB92 enhances fatty acid synthesis and suberin deposition in leaves of *Nicotiana benthamiana*[J]. The Plant Journal, 2020, 103(2): 660-676.

[42] 杨利云,杨双龙,李军营,等. 烟草高级脂肪酸代谢及影响因素研究进展[J]. 生物技术通报,2017,33(12):51-60.
YANG L Y, YANG S L, LI J Y, et al. Research advances on metabolism of higher fatty acids in *Nicotiana tabacum* and its affecting factors[J]. Biotechnology Bulletin, 2017, 33(12): 51-60.

[43] 顾明华,周晓,韦建玉,等. 有机无机肥配施对烤烟脂类代谢的影响研究[J]. 生态环境学报,2009,18(2):674-678.
GU M H, ZHOU X, WEI J Y, et al. Study on the effect of combined application of organic fertilizer and chemical fertilizer on flue-cured tobacco lipid metabolism[J]. Ecology and Environmental Sciences,2009,18(2):674-678.

[44] 张敏,顾勇,张永辉,等. 四川不同产区烟叶脂氧合酶活性及基因表达水平的差异[J]. 贵州农业科学,2017,45(8):9-12.
ZHANG M, GU Y, ZHANG Y H, et al. Difference in lipoxygenase activity and gene expression level of tobacco leaves from different tobacco-producing areas in Sichuan[J]. Guizhou Agricultural Sciences,2017,45(8):9-12.

[45] 王亮,周政,王吉,等. 对比脂肪酶和脂氧合酶介导下的复杂脂质系统的催化机制[C]. 中国食品科学技术学会第二十届年会摘要集,2024:671-672.
WANG L, ZHOU Z, WANG J, et al. Mechanism of catalysis in complex lipid system under lipase or lipoxygenase mediation[C]. Abstracts of the 21st Annual Meeting of CIFST, 2024: 671-672.

[46] 刘晓云,刘燕,祖庆学,等. 不同品种烤烟腺毛分泌物及部分有机酸、高级脂肪酸的比较分析[J]. 中国农业科技导报,2020,22(3):46-55.
LIU X Y, LIU Y, ZU Q X, et al. Analysis of glandular hair secretion, some organic acids and higher fatty acids in different varieties of flue-cured tobacco[J]. Journal of Agricultural Science and Technology,2020,22(3):46-55.

[47] 周立新,陈丽平,徐向丽,等. 中间香型烟叶柔软性与烟叶质量的相关性研究[J]. 湖南农业科学,2016(11):67-70.
ZHOU L X, CHEN L P, XU X L, et al. The correlation analysisbetween softnessand quality of neutral flavor type flue-cured tobacco leaf[J]. Hunan Agricultural Sciences, 2016(11): 67-70.

(责任编辑:屈李纯)