



面向 21 世纪 课 程 教 材
Textbook Series for 21st Century

烟草栽培生理

韩锦峰 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

烟草栽培生理/韩锦峰主编. —北京: 中国农业出版社, 2003.6

面向 21 世纪课程教材

ISBN 7-109-08205-9

I. 烟... II. 韩... III. 烟草—栽培—高等学校—教材 IV. S572

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2003) 第 042634 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 傅玉祥

责任编辑 伍 斌

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2003 年 7 月第 1 版 2003 年 7 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×960mm 1/16 印张: 18.75

字数: 331 千字

定价: 25.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

烟草专业“面向 21 世纪课程教材”编委会

主 任 韩锦峰

副主任 王彦亭 陈海如

委 员 (以姓氏笔画为序)

于建军 马继盛 王彦亭 王瑞新

刘国顺 闫克玉 孙新雷 杨铁钊

李正跃 吴元华 陈海如 赵献章

官长荣 谈 文 韩锦峰

主 编 韩锦峰 (河南农业大学)

副主编 汪耀富 (河南农业大学)

钱晓刚 (贵州大学)

编 者 刘华山 (河南农业大学)

赵会杰 (河南农业大学)

温永琴 (云南农业大学)

总 序

“烟草”在我国是一个大行业。我国烤烟种植面积和总产量都居世界首位，发展优质烟叶不管是对烟农还是对卷烟工业都是十分重要的。

但是，烟草又是一种备受争议的作物，吸烟对人体健康未必有什么好处。因此，生产出优质低害的烟叶尤其重要，培养解决这些问题的人才自然是迫切的任务了。长期以来国内还没有全国性的烟草类规划教材，在国家烟草专卖局科技司与中国农业出版社教材中心的大力支持下，全国 11 所高等院校的 60 多位专家教授，在原有自编教材的基础上，进行整合与创新，合作编写了这套烟草专业“面向 21 世纪课程教材”。

该套教材共 10 册，包括河南农业大学韩锦峰主编的《烟草栽培生理》，河南农业大学刘国顺主编的《烟草栽培学》，河南农业大学杨铁钊主编的《烟草育种学》，河南农业大学谈文、沈阳农业大学吴元华主编的《烟草病理学》，河南农业大学马继盛、云南农业大学李正跃主编的《烟草昆虫学》，河南农业大学官长荣主编的《烟草调制学》，郑州轻工业学院闫克玉、河南农业大学赵献章主编的《烟叶分级》，河南农业大学于建军主编的《卷烟工艺学》，河南农业大学王瑞新主编的《烟草化学》、郑州大学孙新雷主编的《烟草商品学》，内容基本涵盖了烟草行业的方方面面。

书中的很多数据与理论既是我国广大师生、科技人员的研究成果，同时也是当今国内外烟草领域最新的科技成果与现代技术。该系列教材不但科学地界定了单本教材的内容，又注重单本教材之间的承启关系。所以，该系列教材不但可以作为普通高等院校本科教材，也可作为烟草行业的技术培训教材，既可以整套选用，也可根据需要选择单本或其中几本使用。

韩锦峰

2003 年 4 月

前 言

《烟草栽培生理》曾在 1986、1996 年两次出版，颇受读者欢迎，不少同行希望修订再版，这是因为，目前结合栽培措施，联系生产实际中的问题，从生理学角度比较详细地阐明烟草优质、适产、稳产的理论基础的书籍不多的缘故。

这本新编的《烟草栽培生理》是烟草系列面向 21 世纪课程教材之一。风格没有大的变化，而内容、资料却较前更为丰富，阐述更为深刻，尽可能地把国内外的新资料纳入进去。

本书包括八章内容，第一章阐述了烟草生长发育的规律及其与环境的关系（温永琴），第二章烟草的光合作用（赵会杰）；第三章烟草的呼吸作用（刘华山）；第四章烟草水分代谢（汪耀富）；第五章烟草的矿质营养（钱晓刚）；第六章烟草的有机物质（汪耀富）；第七章烟叶成熟期间的植物学特性和生理生化变化（钱晓刚）；第八章植物生长物质（刘华山、韩锦峰）。

本书主要作大学本科高年级学生的教材，亦可供研究生参考，其他从事烟草科研与生产的专业人员也可从中得到自己所需要的知识内容。

由于编者水平有限，缺点在所难免，敬请读者指正。

编 者

2003.1



总序

前言

第一章 烟草的生长发育	1
第一节 烟草的一生	1
第二节 烟草种子的萌发	1
一、烟草种子的形态结构和化学成分	2
二、种子萌发的过程	3
三、在萌发过程中胚乳细胞显微结构的变化	5
四、种子萌发的外界条件	6
五、种子处理	7
第三节 烟株的生长	9
一、根的生长	9
二、茎的生长	11
三、叶的生长	11
第四节 花芽分化	15
一、烟草的成花决定	15
二、成花的诱导因素	17
第五节 环境条件对烟草生长的影响	20
一、温度	20
二、光照	22
三、水分	22
四、营养物质	22
思考题	23
参考文献	23
第二章 烟草的光合作用	26
第一节 烟草的光合色素	26
一、叶绿体的结构和成分	26

二、叶绿体色素	27
三、叶绿素的生物合成	28
第二节 光合作用的基本过程	29
一、光反应	29
二、暗反应	31
第三节 烟草的光合特征及影响因素	31
一、光合作用的指标	31
二、烟草的光饱和点和光补偿点	32
三、烟草不同生育期的光合作用变化	33
四、烟草的光呼吸	37
五、影响烟草光合作用的因素	38
第四节 光合作用与烟叶产量与品质	53
一、光合性能分析	53
二、烟草对光能的利用	54
三、提高烟草光能利用率的途径	55
思考题	56
参考文献	56
第三章 烟草的呼吸作用	58
第一节 呼吸作用在烟草生命活动中的意义	58
一、呼吸作用的概念	58
二、呼吸作用的生理意义	59
第二节 呼吸作用的代谢途径	60
一、糖酵解	60
二、三羧酸循环	61
三、磷酸戊糖途径	62
四、生物氧化	63
第三节 烟草的呼吸作用与生产	67
一、烟草的呼吸作用特点	67
二、外界条件对烟草呼吸作用的影响	68
三、呼吸作用与烟叶生产	70
思考题	74
参考文献	74
第四章 烟草的水分代谢	76
第一节 烟草对水分的需要	76

一、烟草的含水量	76
二、烟株体内水分存在的状态	76
三、烟草的需水规律	78
第二节 烟草根系对水分的吸收	82
一、根系吸水的部位	82
二、根系吸水的动力	83
三、环境条件对根系吸水的影响	83
第三节 烟草的蒸腾作用	85
一、烟草蒸腾作用的部位与气孔运动	85
二、影响蒸腾作用的条件	88
第四节 烟草水分代谢与优质烟生产	90
一、水分胁迫对烟草生长发育的影响	90
二、土壤干旱对烟叶产量品质的影响	95
三、干旱对烟草危害的机理	98
四、水分过多对烟草的危害	104
五、烟草生长与水分平衡	105
六、烟田合理灌溉	108
思考题	111
参考文献	112
第五章 烟草营养生理	114
第一节 烟草必需的矿质元素及其生理作用	114
一、烟草必需的矿质元素	114
二、烟草必需营养元素的生理功能	115
三、烟草的营养失调	123
第二节 烟草对矿质养分的吸收与运输	125
一、烟草根系对养分的吸收	125
二、矿质元素在烟株体内的运输	129
第三节 烟草合理施肥的生理基础	131
一、烟草的需肥规律	131
二、烟草合理施肥方法	138
思考题	145
参考文献	145
第六章 烟草中的主要有机物质	148
第一节 碳水化合物	148

一、烟草体内主要的碳水化合物	148
二、烟草生长期间碳水化合物的变化	149
三、影响烟叶碳水化合物含量的因素	153
第二节 蛋白质	156
一、烟草体内的蛋白质与氨基酸	156
二、烟草生长期间蛋白质和氨基酸的变化	157
三、影响烟叶蛋白质和氨基酸含量的因素	160
第三节 烟草生物碱及其衍生物	163
一、烟草生物碱的种类与分布	163
二、烟草生物碱的合成与降解	166
三、影响烟叶烟碱含量的因素	176
四、烟草特有亚硝胺	184
第四节 烟草致香类物质	189
一、烟草致香物质的种类与分类	189
二、烟草致香类物质的含量与变化	191
三、影响烟叶致香物质含量的因素	208
思考题	222
参考文献	222
第七章 烟叶成熟期间的植物学特征和生理生化变化	226
第一节 烟叶成熟与成熟度	226
一、烟叶的生长发育过程	226
二、烟叶的成熟度与成熟标准	227
第二节 烟草成熟过程中的变化	229
一、植物学特征变化	229
二、烟叶成熟过程中的生理生化变化	232
三、烟叶成熟过程中主要化学成分的变化	238
第三节 烟叶成熟度与烟叶外观质量	242
一、成熟度与烟叶的外观质量	242
二、影响烟叶成熟的因素	243
思考题	244
参考文献	245
第八章 植物生长物质	247
第一节 植物激素对烟草的作用	247
一、生长素类	247

二、赤霉素类	252
三、细胞分裂素类	255
四、脱落酸	259
五、乙烯	262
第二节 其他植物生长物质	266
一、油菜素甾体类	267
二、多胺类	270
三、茉莉酸类	276
四、多效唑	278
五、开花素	279
第三节 烟草腋芽的化学调控	279
一、马来酰肼	279
二、脂肪醇和酯	280
思考题	281
参考文献	281

第一章 烟草的生长发育

烟草是吸食作物，其内在和外观质量是非常重要的，而这一点同烟草的生长发育密切相关。

第一节 烟草的一生

烟草的一生，从种子萌发到种子收获，可分为营养生长和生殖生长两个阶段。由前者向后者的转变以茎顶端生长点停止分化叶芽而开始分化花芽为转折点。由于烟草是叶用经济作物，主要的不是收获种子，因此研究者和生产者们注意的重点都在营养生长，很少涉及种子。烟草的一生如图 1-1。

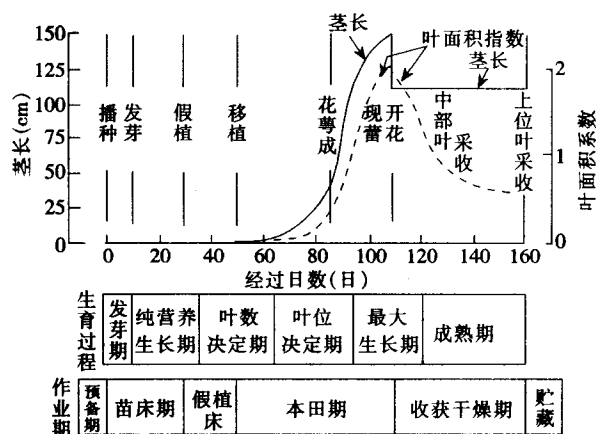


图 1-1 烟草的一生
(栗原浩, 1981)

第二节 烟草种子的萌发

烟草种子在萌发过程中发生一系列生理生化变化，烟草种子萌发的好坏，会影响到烟草的生长发育，直至产量和品质。

一、烟草种子的形态结构和化学成分

1. 种子的形态构造 烟草种子非常小, 长 $600\sim 800\mu\text{m}$, 宽 $450\sim 600\mu\text{m}$ 。1g 种子一般有 12 000~14 000 粒。千粒重为 $0.06\sim 0.08\text{g}$, 每个蒴果中有种子 2 000~4 000 粒, 1 株烟草可生产种子 150 000 粒, 可为 $0.4\sim 0.53\text{hm}^2$ 地提供足够的烟苗。烟草种子表面皱缩凸凹不平, 形成波状花纹 (图 1-2), 这些花纹是由珠被表层相邻的两个大型细胞的细胞壁内五面加厚所致, 花纹的每一个封闭波纹框就是一个退化凹陷的珠被表层细胞, 花纹围成的波状框数目比较稳定, 一般 28~30 个 (李卫芳等, 2002)。

张大鸣等 (1993) 对 45 个烟草品种 (其中烤烟品种 23 个, 晒烟品种 8 个, 香料烟品种 8 个, 白肋烟品种 6 个) 的种子表面用扫描电子显微镜进行了观察。结果表明, 不同烟草品种的种子表面结构有明显的差异, 差异表现在以下几个方面: 第一, 种脊的高度, 总的变化范围是 $6\sim 18\mu\text{m}$, 其中 47% 的品种种脊高度变化范围是 $8\sim 12\mu\text{m}$; 第二, 种脊的波状花纹排列规律有不规

则型、较规则型和规则型之分; 第三, 波状花纹清晰度有不清晰、较清晰和清晰之分; 第四, 波形有钟形、蘑菇形、山峰形、平台形四种基本波形; 还有不规则波形和一些大型波; 第五, 波高与波宽的比例, 有 8 个品种如 G-80 > 1, 有长脖黄等 22 个品种 ≥ 1 , 有牛耳等 10 个品种 ≥ 1 和 < 1; 第六, 种脊长度, 变化范围为 $15\sim 80\mu\text{m}$, 绝大多数品种在 $30\sim 80\mu\text{m}$; 第七, 种脐着生角度不同, 范围在 $15^\circ\sim 85^\circ$, 大多集中在 $30^\circ\sim 70^\circ$ 。

卢江平等 (1997) 用萌发 11d 的幼苗进行酯酶同工酶的聚丙烯酰胺电泳图谱研究, 证明, 8 个参试品种同工酶的谱带各有不相同。

侯留记等 (2000) 研究了 10 个烤烟品种种子萌发充分露白的酯酶同工

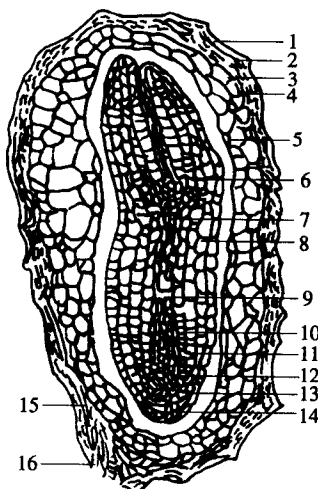


图 1-2 烟草种子纵切图

种皮: 1. 胶质透明管 2. 木质厚壁细胞层

3. 薄壁细胞层 4. 糊粉层

胚乳: 5. 胚乳薄壁细胞

胚: 6. 子叶 7. 胚芽生长点 8. 胚轴 9. 胚根

10. 中柱原 11. 皮层原 12. 根被皮

13. 胚根生长点 14. 根冠 15. 连接种脐

的管胞 16. 种脐

(中国烟草栽培学, 1986)

酶的电泳酶谱,发现品种之间同工酶谱差异显著,共有酶带 20 条,仅有 4 条是 10 个品种共有,其余 16 条在 10 个品种之间都存在不同程度的差异,多态性的酶带占 80%。该作者同时测定了种子中天门冬氨酸转氨酶、 β -磷酸葡萄糖脱氢酶、谷氨酸脱氢酶、超氧化物歧化酶等 6 种同工酶,但这 6 种同工酶的聚丙烯酰胺凝胶电泳图谱均不表现多态性,由此可以设想,种子和幼苗的酯酶同工酶酶谱都可用来鉴别烤烟品种,可是用露白种子缩短了检验时间。

2. 种子的化学成分 风干的烟草种子含油脂 37%~45%,其中亚麻酸占 56.3%~70.0%,油酸占 15%~28%,有少量的硬脂酸(约 5.9%)和软脂酸(约 9.8%),还有少量的固体酸(solid acid)和分子量比硬脂酸还大的酸类。烟草种子中蛋白质含量丰富,约 23%~28%。蛋白质主要是球蛋白类型,其成分中有 1.09%的组氨酸、13.62%的精氨酸、0.9%的赖氨酸、胱氨酸及酪氨酸等。种子中糖含量很少,只有 3.4%~4.0%,且多在胚珠中。灰分占 3%~4%,水分为 6%~8%,还有 10%~15%的粗纤维及 10%的其他物质。

烟草种子的化学成分与种子成熟度有关,例如,在成熟的种子中有丙氨酸、精氨酸、赖氨酸和谷氨酸等束缚型氨基酸的强烈积累,而在未成熟种子中游离氨基酸的含量则高(Ильин 等, 1959)。

二、种子萌发的过程

当烟草种子完成生理成熟以后,在适宜的外界条件下即可萌发,烟草种子萌发过程经历三个时期,即吸水膨胀期、胚根生长期和营养生长期。

1. 吸水膨胀期 烟草干种子只含 6%~8%的水分,但由于种子细胞成分含有许多蛋白质、纤维素和果胶等亲水胶体物质,所以一遇到水,就能大量吸水使种子膨胀。在吸水后约 12h,吸水达种子重量的 31%~32%,水分暂停进入膨胀过程结束。

2. 胚根伸长 在种子吸水后的 12h 到 24~26h,水分吸收停止,碳水化合物以淀粉形式积聚在细胞和根冠上,需光种子在这一时期需要接受光的刺激。有的称此期为光敏感期。

3. 营养生长期 在种子开始吸水后的 24~36h,水分的吸收过程重新恢复,新陈代谢增强,在胚根、胚轴伸长的同时,子叶扩大生长,最后脱落种皮而展开,种子发芽,幼苗生长。

在种子萌发过程中同时还进行一系列的物质变化,诸如碳水化合物、蛋白

质、脂肪等的分解与合成。在一般植物生理书籍中都有介绍，这里着重介绍烟碱在种子萌发时的变化。

种子中是否有烟碱还没有完全一致的结论。Tso (1956) 在黏毛烟草 (*N. glutinosa*) 的成熟种子中发现了烟碱 (1mg/kg) 和烟酸 (13mg/kg)，而在红花烟变种 *kobinron* 的成熟种子没有发现吡啶化合物，但在发芽 72h 后，在种子中测到了烟碱。Frey Wyssling (1948) 曾指出，发芽期间产生的烟碱是由原来积累的蛋白质转化而来。Weeks 等 (1974) 报道，烟草成熟种子中有烟碱，发芽开始后的 48~96h 烟碱含量下降，而后来增至原来水平。

种子萌发时期烟碱的产生与光照有关，Schmid (1948) 发现烟草 (*Nicotiana tabacum*) 种子在光照条件下发芽时产生少量烟碱，黑暗中产生的烟碱则比光下多，黑暗中生长的胚在发芽第 5d，生物碱形成达到最高水平，然后迅速下降，在光下发芽生物碱含量达不到黑暗条件下的水平，但其含量比较稳定，黄化幼苗比光照下的幼苗含烟碱量也高。Weeks (1974) 每天将种子置于黑暗中 8h (共 18d)，与每天在 27℃ 下光照 10h 的种子相比较，发芽率近似，但其生物碱含量的差异却很大，除 48h 的取样差异不大外，黑暗中发芽的种子都比光照条件下的发芽种子含有较多的总生物碱 (图 1-3)。

烟草种子发芽第 4d，无论在黑暗中或光照下，烟碱含量均达到高峰，在第 5d 以后其含量下降 (图 1-4)，说明烟碱合成后又被分解了，经过一段时间，烟碱含量又上升 (Weeks, 1974)。

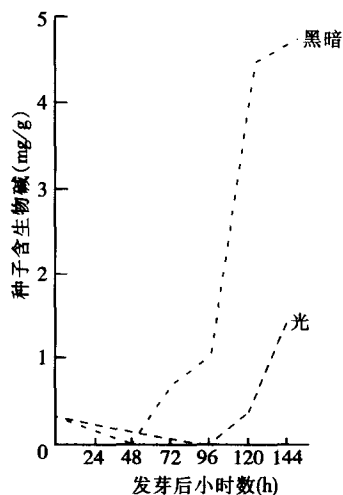


图 1-3 时间和光照对烟草生物碱含量的影响

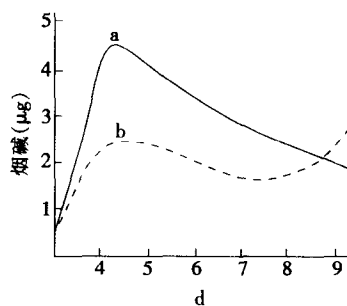


图 1-4 烟草种子发芽期中烟碱含量
a. 在黑暗中 b. 在光下

三、在萌发过程中胚乳细胞显微结构的变化

在烟籽萌发、胚生长的过程中，随着胚乳细胞降解代谢的不断进行，胚乳细胞内的显微结构发生一系列的变化（表 1-1）。细胞的降解与降解物的转运有以下特点（张明农等，1998）：

（1）胚乳细胞由里向外逐渐解体与消亡，即靠近胚的胚乳细胞先解体、消亡，降解物先被胚生长利用。

（2）胚乳细胞中的营养物质转运十分彻底，在子叶脱离种皮前，胚乳细胞的养分已全部运出细胞。

（3）胚乳细胞的内含物降解撤离的顺序为：先是细胞质（蛋白质），其次是细胞核（核酸）、圆球体（脂肪），最后为质膜与内膜系统。

（4）胚乳细胞的降解是通过质外体运至胚周围。这一点可从胚乳细胞壁与胚乳腔（指胚周围自由空间）先后被染色的情况推测得知。

表 1-1 萌发过程中烟草种子胚乳细胞的结构变化

催芽后天数 (d)	种子外表形态	胚乳细胞结构变化
1~2	烟籽体积增大，波状花纹清晰	细胞质浓（染色深），圆球体，细胞核完整，细胞不被染色，即胚乳细胞尚无降解
3	胚根突破种皮	近胚处的胚乳细胞中细胞质变稀，圆球体与核尚完整，细胞壁被染色，即胚乳细胞开始降解，降解物开始外渗
4	胚根伸长出现根毛	胚乳细胞质变稀，近胚处的圆球体、核开始解体，细胞壁染色深
5	胚根胚轴进一步伸长	近胚处的细胞内含物基本撤离，远胚处细胞中尚存圆球体，子叶周围自由空间被染色
5.5	子叶基部露出种皮	胚乳细胞内含物撤空，仅存破碎膜，子叶周围残存胚乳细胞降解物
6	子叶出壳并展平	细胞内无染色物，质膜消失，细胞收缩

注：萌发温度 20℃，张明农等，1998。

（5）胚通过表皮细胞从质外体中吸收养分。胚和胚乳分别是由受精卵和受精极核分裂、分化发育起来的。胚虽处在胚乳腔中，但胚与胚乳间没有质膜与胞间连丝的联系。胚生长所需养分必定是通过胚表层细胞从胚乳腔中吸收，即在胚根未突破种皮前，胚通过胚根、子叶的表皮细胞吸收由胚乳运来的降解物；当胚根伸出种皮后，胚依靠残留在胚乳腔的子叶表皮细胞从腔中吸收养分，子叶吸收养分后，可通过子叶的维管束把养分运至胚轴、胚根，供整个胚的生长利用。

四、种子萌发的外界条件

种子有否萌发力这是萌发与成苗好坏的内因，而要达到苗齐、苗匀、苗壮还需要一定的良好外界条件。

1. 水分 烟草风干种子含水 6%~8%，因此生命活动微弱，萌发时首先要吸收水分，使种皮软化，透性增加，促进呼吸作用，使酶活性增强，有利于物质转化。种子萌发时，吸水应达到 65%~70%，因此水分不足，则萌发慢，细胞和幼苗小，水分过多时，氧气不足，导致烂芽。

2. 温度 种子萌发需要合适的温度。在种子吸水膨胀阶段，温度范围较宽，在 5~27℃ 条件下 24h 即可完成。一般认为，发芽的最低温度为 11~12℃，最适温度为 25~28℃，胚根露出时，17~18℃ 幼芽生长已相当旺盛，而在 25~28℃ 时生长最为迅速，所以重要的是在露嘴前保持 25~28℃ 这个合适温度以便加快萌发，在早春播种时要保持 25~28℃ 的温度是困难的，因此要播种萌发状态的种子，并用塑料薄膜育苗来调节温度。温度高于 28~30℃ 种子萌发减慢，高于 35℃ 时萌芽种子就失去了生活力。

3. 氧气 种子萌发时需要充分的氧气，以便调节呼吸作用为萌发提供能量。据中国农业科学院烟草研究所和山东农业大学测定，种子刚吸水膨胀时的呼吸速率为 0.2mg/h，发芽第 3d 时为 0.97mg/h，第 6d 达 2.25mg/h，较刚吸水时高 10 倍以上，如果氧气不足，势必影响这一过程，从而影响发芽速度。这是因为，烟草种子含糖少，脂肪多，需要氧气多，同时，种子小，相对表面积大，吸水时易形成一层水膜，阻断氧气进入。

4. 光照 烟草种子萌发对光的反应是复杂的，不仅品种不同反应各异，就是同一品种也反应不一，因此，烟草种子的萌发是否需光一直是有争论的，TSO (1972) 把烟草种子划分为光敏感和光不敏感两类，有的则分为需光种子和不需光种子。如日本研究，由外地引进日本的烟草品种在黑暗条件下能很好地发芽，而日本当地的晒烟品种则发芽率很低，有的甚至不发芽。把两类种子都播种在 0mm、3mm、6mm 和 12mm 深处，光不敏感种子在 0mm、3mm、6mm 和 12mm 深处都能发芽出苗，而光敏感种子只有在 0mm 和 3mm 深处才能发芽出苗。中国农科院烟草研究所 (1960) 的试验指出，烟草种子只要经过后熟作用，在暗处也能萌发，但光对发芽有促进作用，特别是在发芽初期的作用更为明显。村岗 (1954) 指出，烟草种子只有在吸水膨胀之后才需光，光照不是萌发的首要条件，它仅能在打破休眠时起到次要的作用。由此可见，认为烟草种子萌发时需要光的意见也不一致。