

# 第一章 烤烟营养原理总论

## 第一节 植物生长必需的营养元素

### 一、烤烟生物体的元素组成

同其它作物一样 烤烟从土壤和其它环境中吸收各种化学物质 并通过一定的代谢活动将这些物质转化成自己的机体或用作能源。在活的烤烟植株中,水分约占 70%~80% 除去水分后的有机体称为干物质 其中有机化合物约占 90%~95% 矿质元素为 5%~10% (史瑞和,1989)。

植物体的主要有机质为蛋白质 其它为含 N 化合物、脂肪、淀粉、多糖、纤维素和果胶。烤烟与其它作物所不同之处在于其含 N 化合物中含有较多的烟碱。有机质主要由 C,H,O,N 四种元素组成 它们在燃烧时都会变成气态。

烤烟燃烧后残留的部分称为灰分。灰分中含有 P,K,Ca,Mg,S,Fe,Mn,Cu,Zn,Mo,B,Cl,Si,Na,Al,Se,Cd,Ni,As 等 70 多种元素。烤烟的元素组成及其含量多少同烤烟品种本身特性有关,也同它们生长的环境,特别是土壤环境有关。人类的栽培措施,特别是施肥量的多少和养分元素间的搭配也会极大地改变烤烟的元素组成。表 1.1 是采自中国云南、贵州、河南、山东、安徽、辽宁等省的 400 多个烤烟样品化验后得出的各种主要元素的平均组成情况。可见 除 C,H,O 三种主要从空气和水中所获取的元素外,我国烤烟矿质元素含量以 Ca,K,N,Si,Mg,P,Cl,S 的含量最高 其次是 Na,Fe,Al,Mn 再次之为 Zn,B,Cu 然后是其它的痕量元素。对比表 1.1 和表 1.2 的结果可以看出,并不简单的是土壤中某种元素的含量越高,烤烟对其的吸收就高,而是烤烟对某些元素存在极大的选择性。例如土壤中 Si、Fe 和 Ti 的含量都极高 但烤烟对它们的吸收累积量却都极少 尽管

表 1.1 烤烟体内主要化学元素含量

元素	含量(%干物重)	元素	含量(%干物重)
O	64.44	Fe	0.0465
C	16.35	Al	0.0494
H	9.19	Mn	0.0122
Ca	3.45	Zn	0.00318
N	1.69	B	0.00257
K	1.81	Cu	0.00173
Si	1.21	Ni	0.00087
Mg	0.50	V	0.00057
P	0.27	Ti	0.00036
Cl	0.36	Mo	0.00017
S	0.55	Co	0.00012
Na	0.04		

土壤中 K、Ca 和 Mg 的含量比 Si、Fe 和 Ti 的含量低，但烤烟对它们的累积量却比后者高；同样土壤中 Na 的含量高于 P 但烤烟对 P 的累积却高于 Na。造成这种现象的原因除了某些元素尽管总含量高，但可溶性养分，即有效养分含量较低有关外，主要还同烤烟的生命活动对某些元素有选择性有关。

表 1.2 土壤中主要物质、元素的含量

物质	含量(%)		元素	含量(斤 <sup>①</sup> /亩 <sup>②</sup> )	
	热带	温带		可溶部分	总量
SiO <sub>2</sub>	3~30	60~95	Ca	143~728	1 456~14 560
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	10~70	0.5~10	Fe	1.4~28.6	286~14 560
TiO <sub>2</sub>	0.5~15	0.3~2	Zn	0.26~2.86	2.86~72.8
MgO	0.1~3	0.05~1	Cu	0.13~2.86	0.26~28.6
Na <sub>2</sub> O	0.01~0.5	0.1~2	Mg	14~143	286~14 560
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	10~40	2~20	Mn	1.4~28.0	14.3~1430
MnO	0.1~1.5	0.005~0.5	B	0.13~0.78	0.52~14.3
CaO	0.05~0.5	0.3~2	Mo	0.0026~0.13	0.078~1.4
K <sub>2</sub> O	0.01~1	0.1~4			
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	0.01~1.5	0.03~0.3			

①1斤 = 0.5kg, ②1 亩 = 666.6m<sup>2</sup> .

## 二、烤烟生长必需的营养元素

烤烟体内所含的几十种元素并不是每一种都是烤烟正常生长不可缺少的。而且，烤烟体内某种元素含量高也并不表示这种元素为烤烟所必需。而有些元素虽然在烤烟体内的含量可能极微，但却又可能恰恰是烤烟生长不可缺少的。如果缺少这种元素，烤烟的新陈代谢就会受阻，烤烟的产量和品质就会极大受损。

作为烤烟生长所必需的营养元素必须满足以下三个条件：

- (1)没有这种元素存在时，烤烟无法完成其生活周期及生殖循环。
- (2)烤烟对这种元素的需求是专一的 缺少这种元素时 烤烟会产生特定的病症 而满足这种元素的需求后，这种特征病症就会消失。
- (3)这种元素必须在植株体内直接起作用，例如作为必须代谢的组成成分或在某一酶体系中起作用，而不是仅仅使其它元素更容易生效。

到目前为止，一般认为烤烟所必需的营养元素共有 16 种，它们是 碳(C)、氢(H)、氧(O)、氮(N)、磷(P)、钾(K)、钙(Ca)、镁(Mg)、硫(S)、铁(Fe)、锰(Mn)、铜(Cu)、锌(Zn)、钼(Mo)、硼(B)和氯(Cl)。

在烤烟体内，16种必需营养元素分别起以下作用：①是细胞结构组成成分及其代谢活性化合物的组成成分。为维持细胞的有序化，即正常代谢活性所必需。在烤烟体内能量转移中发挥作用。在各种酶的活动中不可缺少。

## 三、必需营养元素的分类

由表 1.1 可知 烤烟体内各种元素含量差异极大 根据体内含量的多少可将植物营养

元素分为大量元素和微量元素。烤烟体内大量元素包括 C,H,O,N,P,K,Ca,Mg 和 S 微量元素包括 Fe,Mn,Cu,Zn,Mo,B。Cl 在烤烟中是一种比较特殊的元素,在一般高等植物中,由于其含量甚微,因此,一般都划入微量元素的最后一位。尽管氯含量过高会影响烤烟品质,但烤烟对氯有较强的吸收和富集能力。因此,如果以含量多少来分类,更多的情况下,氯应划入大量元素的范围。但有一点必须明确的是,这里仅仅是根据含量多少来划分,而并不表示烤烟对氯的需求很大。

如果从生理的角度看,植物体内必需营养元素划分为大量元素和微量元素是不恰当的。因此,根据营养元素在植物体内的生化行为和生理功能来进行分类就显得更为合理一些。如果采用这个分类系统,可将植物体内营养元素进行如表 1.3所示的分类。

表 1.3 烤烟必需营养元素按功能分类

分类	
第一组 C, H, O, N, S	有机体的主要组成成分, 酶反应过程中原子基团的必需元素, 通过氧化-还原反应过程而被同化
第二组 P, B	与烤烟体内的醇基起脂化反应, 磷酸脂在能量转化中起重要作用
第三组 K, Na, Mg, Ca, Mn, Cl	在维持细胞渗透压中起非专性作用, 在维持蛋白酶最佳构型中起专性作用, 反应中的键桥作用、离子平衡作用、控制膜透性和膜电位
第四组 Fe, Cu, Zn, Mo	在辅基中以络合态存在, 通过价态变化进行电子传递

第一组包括植物有机体的主要组成成分 C,H,O,N 和 S。碳主要以大气中  $\text{CO}_2$  形态被吸收,也有可能从土壤溶液中以  $\text{HCO}_3^-$  离子形态被吸收。这些化合物通过形成羧基的羧基化过程而被同化,而且同化碳的过程往往包括同化氧,因为代谢的不仅仅是碳,而是  $\text{CO}_2$  或  $\text{HCO}_3^-$ 。H 主要从水中获得。在光合作用过程中,水被降解为 H,然后通过一系列的过程,导致烟碱酰胺腺嘌呤-核苷酸  $\text{NADP}^+$  还原为还原态的  $\text{NADPH}$ 。由于还原态的  $\text{NADPH}$  上的 H 可以传送给许许多多不同的化合物,所以,这是一个非常重要的多酶反应过程。烤烟以  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  的形态从土壤中吸收 N,吸收的硝态氮首先必须经过还原,然后再被胺基化。而铵态氮则直接通过胺基化而被同化。植物对 S 的吸收与同化与  $\text{NO}_3^-$  相似,即首先从土壤中吸收  $\text{SO}_4^{2-}$ ,然后被还原成  $\text{SH}^-$  基团。但同时烤烟还能通过叶来吸收大气中的  $\text{SO}_2$ 。烤烟吸收和同化 C,H,O,N,S 的过程是烤烟生长代谢过程中最基本的生理过程。

第二组中的 P 和 B 以无机阴离子或电中性分子态被吸收,主要是在脂类代谢中起重要作用,它们本身也是许多脂的组成成分。

第三组养分由 K,Ca,Mg,Mn 和 Cl 组成,它们均以离子态从土壤中被烤烟根系吸收。在细胞中,它们或以离子态存在,或被有机酸所吸附。镁被叶绿素紧紧络合而成为其中不可缺少的一员。在这一点上,镁与第四组元素相似。第四组元素包括 Fe,Cu,Zn 和 Mo,除钼外,它们均主要以络离子的形态存在。事实上,钙、镁和锰也都可以被强烈的络合。因此,第三组和第四组之间的划分界限也不是绝对的。

#### 四、烤烟中的有益元素

随着科学技术的进步和生产发展的需要,许多科学工作者展开了对 16 种必需营养元素以外的元素在植物生长中作用的研究。这些元素包括钠、钴、硅、硒、碘、铝、钒、镍、铬、砷和各种稀土元素。这些元素除了对某些元素为必需外,对大多数植物而言,并不是不可缺少的,但它们的存在对许多作物的生长具有一定的促进作用,对产品的品质也具有一定的改善作用。这些元素被称为有益元素,本节将比较详细的介绍一些有关这方面的内容。

由于传统上对经济作物,尤其是对烤烟的研究重视不够,有关烤烟有益元素的研究不多。但已有研究者指出,叶面喷施溴化钾(KBr)可以促进烤烟的生长,提高烤烟产量,改善烤烟品质(韩锦峰,1988)。许多研究者报道了施用稀土元素对烤烟的影响情况,认为稀土元素能促进烤烟烟株增长,增加有效叶片数,扩大叶面积,增加叶绿素含量,导致光合作用增强,提高单叶重,促进早熟,改善烟叶落黄情况等。施用稀土元素后,中上等烟比例提高,产值增加,并改善了烤烟的抽吸品质。

有益元素中,有些是动物必需的,或对人也是必需的。例如,缺硒时,人就会得克山病等疾病。烤烟中硒含量增加也被认为对卷烟吸食者有正面的效应。因此,近年中国也有人开展了一些富硒烟的研究。但值得指出的是,硒本身同时是一种有毒元素,而且从有益到有害的范围很窄,烟叶中含量过高时,也有可能引起吸食者中毒。所以,在硒的问题上应谨慎从事,以避免不良结果。

碘是另一种人和动物的必需营养元素,如果食物中缺乏碘,人和动物就会患地方性甲状腺肿。尽管碘是否为植物必需目前尚未明确,但已有报道指出施碘可以促进植物生长,促进植物体内叶绿素、胡萝卜素和维生素 A 的合成,影响呼吸作用和碳水化合物的代谢等。同样,碘浓度过高时,会对植物产生较强的毒害作用,这种毒害作用从老叶开始,逐渐失绿并枯死,而新叶呈暗绿色,生长严重受抑,叶子反卷,叶尖和叶缘坏死,严重的甚至整株死亡。烟草中碘的含量范围一般为 0.55~1.75mg/kg。碘对烟草花叶病病毒活性有特别意义,当 pH 为 5.6~6.6 时,碘对病毒活性影响很小,高于或低于这个范围,病毒活性有较大降低,当 pH 为 4.5、5.9、8.3 时,病毒完全失活(Agatov,1945)。

一般认为,在低浓度时,铝会促进某些作物的生长,但铝过高时,却会对植物产生毒害作用。在烟草上,低浓度的铝也似乎稍微增加烟株生长速率。在铝相当于 302.7kg/亩的水培中,烟株没有出现中毒症状(Anderson et al.,1931),然而当用柠檬酸铝时,浓度为 0.00012 mol/L,烟株就会出现中毒症状(Eisenmenger,1935)。我国目前尚无烤烟产生铝毒害的报道,而云南却有学者指出,在云南烟区,铝也许是云南烟叶品质较好的原因之一(曾望群、杨双兰,1993)。但这个推论的主要依据是云南烟叶品质因素和矿质养分含量多少的统计结果,而云南烟区土壤可吸收态铝本身比许多烟区为高,因而,这种推论方式的结果仍是有待进一步研究的。

有益元素中,钠占有非常重要的席位。对某些作物而言,钠是必需的矿质营养元素,例如澳洲囊状盐蓬。许多研究表明,对于生长在盐土上的  $C_4$  植物,钠基本上都是正常生长所必需的矿质营养元素,而对于  $C_3$  植物却并不是必需的。以后的研究逐渐揭示,对于钠而言存在四种情况,其一钠是这些植物正常生长所必需的,例如糖用甜菜、萝卜等;第二

类植物中，钠不是必需的，但其中一部分钾可以被钠替代而生长不受影响，例如甘蓝、棉花、豌豆、亚麻等；第三类植物中，钠没有明显的生长效应，但正常生长所需的钾可部分被钠替代 这类植物有大麦、狗尾巴草、水稻、燕麦、番茄、马铃薯和黑麦草 第四类植物中 正常生长所需的钾一点也不能用钠来替代，这组植物包括玉米、黑麦、大豆、菜豆等。

钠对生长的刺激作用主要是影响植物的水分平衡和细胞的伸展。在建立液泡的溶质势，从而引起膨压的产生和细胞的伸展等方面，钠的作用比钾还强。因此，在水分逆境条件下，对于喜钠植物施用钠肥可以增加早期生长阶段的叶面积指数，相应地增强了光能的截获，并提高了生长季节期间水分逆境条件下对水分的利用效率，从而提高作物的产量和品质。

从表 1.1 的结果看，我国烤烟对钠的累积量还是十分高的。在大量施用钾肥而未施钠的情况下，钠的累积量仍达到了钾的 2.39% 而在河南烟区 钠的累积量竟可达到钾的累积量的 10%左右。有研究指出，在烟草上钠也可部分代替钾。钠不足时，烟苗生长降低了 30%。因此施用钠肥可以促进烟草生长 ( McEvoy, 1955) 但这种促进作用是在施用硫酸钠和硝酸钠时 (Gupta, 1962a; Verona and Stefanelli, 1951) 当使用氯化钠时 会对烟株产生毒害作用，甚至杀死烟株 (Gupta, 1962b)。

## 五、烤烟中的有害元素

烤烟中的有害元素事实上应包括两个方面的概念，其一是某种元素对烤烟本身的生长有害，其二是也许这种元素对烤烟本身无害，却对吸食卷烟者有害，或者皆具备上述两个方面。

已有研究表明，烤烟对镉具有较强的富集能力，而且在酸性土壤上种植的烟草其烟叶含镉量比在中性和石灰性土壤上要高得多。由表 1.4 可见，南方烟区酸性土壤上产出的烟叶镉含量远高于北方烟区石灰性土壤上烟叶镉含量。由于烟草控制镉向茎芽的输送，因此 镉都积累在叶中 以下部叶片最高 中部次之 上部叶最低 (King, 1988)。在被镉污染的土壤和淤泥上种植烟草，烟叶中含镉量分别达到 69.4mg/kg 和 67.4mg/kg 干物质 (Gutenmann et al. 1982; Isermann et al., 1984)。污染土壤和正常土壤上所产烟叶烟气中镉的总含量分别为 6.71 $\mu$ g/支和 0.24 $\mu$ g /支

表 1.4 我国一些主要产烟省的中部叶镉含量(1944年)(mg/kg)

烟区	云南	贵州	河南	山东
平均含量	1.40	3.02	1.01	1.24
最高含量	4.01	9.99	1.92	2.12
最低含量	0.52	0.55	0.20	0.85
样本数(个)	54	70	100	28

砷 (As) 对烤烟的影响是人们感兴趣的又一课题。研究表明，烟株对砷有极大的耐性。烟草中砷的含量随砷用量的增加而增加，砷处理对烟叶产量没有显著的影响，对烟草生长也没有肉眼可见的差别 (Small and McCants, 1962)。烟叶中砷的含量主要由土壤砷含量、土壤结构和土壤铁含量所决定，烟株从砂质土壤中吸收的砷量大于从粘质土中吸收的砷量，从高含铁量土壤中吸收的砷量高于从低含铁量的土壤中吸收的砷量，施铁也会提

高烟叶砷含量。通常，烟草根系中砷含量高于叶片。烟草吸食时，有 7%~18% 的砷随烟气挥发，约 60% 的砷保留在灰分中。

镍对烟株有较大的毒害作用，其中幼嫩的烟苗对镍的毒害尤其敏感，有些幼苗镍中毒后出现褐色坏死斑，严重时会导致幼苗死亡。在镍浓度较高时，对大烟苗也产生严重毒害 (Hunter, 1954)。不同品种对镍的吸收能力存在差别，同样品种，烟叶中镍含量主要同土壤 pH 和土壤中醋酸可溶性镍含量有关，施用石灰可以降低烟草对镍的吸收，减少镍的毒害。铁的施用也会减轻镍的毒害。卷烟中的镍可以随烟气挥发，烟气中  $\text{Ni}(\text{NO})_4$  的含量范围为  $11\sim 27\mu\text{g}/\text{L}$ 。

## 第二节 烤烟的根系与根际

烤烟在生长发育过程中，需要从外界环境吸收各种营养物质以满足生命活动的需求。所谓吸收是指营养物质由外部介质进入植物体，但吸收的真正含义是指外部营养物质通过细胞原生质膜进入细胞内部。

烤烟吸收外部介质中的养料主要是靠根系和叶面（也包括部分茎表面），但以根吸收为主，特别是矿质营养元素。除了部分烟区使用叶面喷肥的措施外，我国烤烟种植中养分主要仍是土施，所以，我国烟草种植中养分基本上是由根吸收的。气态养分例如  $\text{CO}_2$ ， $\text{O}_2$ ， $\text{SO}_2$  和水蒸气等是通过烤烟叶面上的气孔吸收的。但无论是通过地下部的根系吸收，还是通过地上部的叶片吸收，其吸收过程都是相似的，即营养物质都是从营养介质 → 细胞壁水膜 → 细胞壁 → 原生质膜 → 细胞内部。

任何植物器官的生长过程都是通过新细胞的形成和膨大所实现的，而细胞要膨大首先其静水压（膨压）必须能足够克服细胞壁的限制，从而导致在体积、面积和结构上的不可逆化。根系也不例外。根系的生长必须有充足的水分供给膨压的需要，充足的氧气供给呼吸的需要，充足的激素使细胞壁变疏，充足的钙以满足新细胞壁合成的需求，以及充足的碳和其它代谢产物来满足根系伸长所需能量和细胞结构物质的需求。

### 一、根系形态、结构和功能

在烤烟的生长过程中，新根不断地产生。根据发生的部位不同，根可分为主根、侧根和不定根。烤烟种子萌发时，胚根突破种皮后直接生长而成主根，主根产生的各级大小分支都叫侧根。此外，由茎上发生的根都叫不定根。

在自然状态下，烤烟根系会发展成为直根系。但由于大多数情况下，烤烟会经过一次假植和一次移栽，烤烟的主根往往会遭到破坏，结果在大田生长中，烤烟的根系介于直根系和须根系之间，如图 1.1 所示。

图 1.1 实际上所绘制的是一种比较理想的根系分布图（陈瑞泰，1986）。而在大田实际生产中，由于在距土表 20cm 以下一般存在一犁底层，这个犁底层往往特别紧实，根系难以下扎，结果在实际生产中，烤烟的根系分布实际上以在距地表 15cm 左右的侧向分布为主，特别是在地膜覆盖的情况下，垂直于主茎的底下基本上很少有根系分布，大部分分布在距土表 12cm 左右的土层，且根尖上卷。

在适宜条件下，不论主根、侧根和不定根都能够进行伸长生长并继续分支进一步产生侧根。根的尖端在根毛生长处及以下的一段叫做根尖。根尖从顶端起，依次可分为根冠、分生区、伸长区、根毛区、成熟区等四区。各区的生理功能不同，其细胞的形态结构亦都有不同的特点如图 1.2 所示。

根冠位于根尖的顶端，是由许多薄皮细胞组成的冠状结构。根冠的外层细胞排列疏松，外壁有粘液，原生质体内也含有淀粉和胶粘性物质。当脱落时，可使土粒表面润滑，使根尖容易推进，因而保护幼嫩的生长点不受擦伤。在生长过程中，根冠外层的细胞与土粒摩擦而不断脱落，同时，生长点或根冠原产生新细胞从里面补充，使根冠得以保持一定的形状。

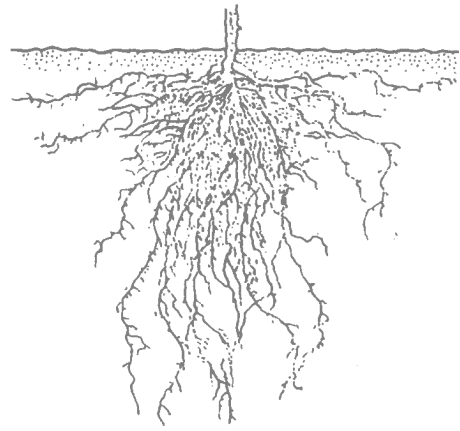
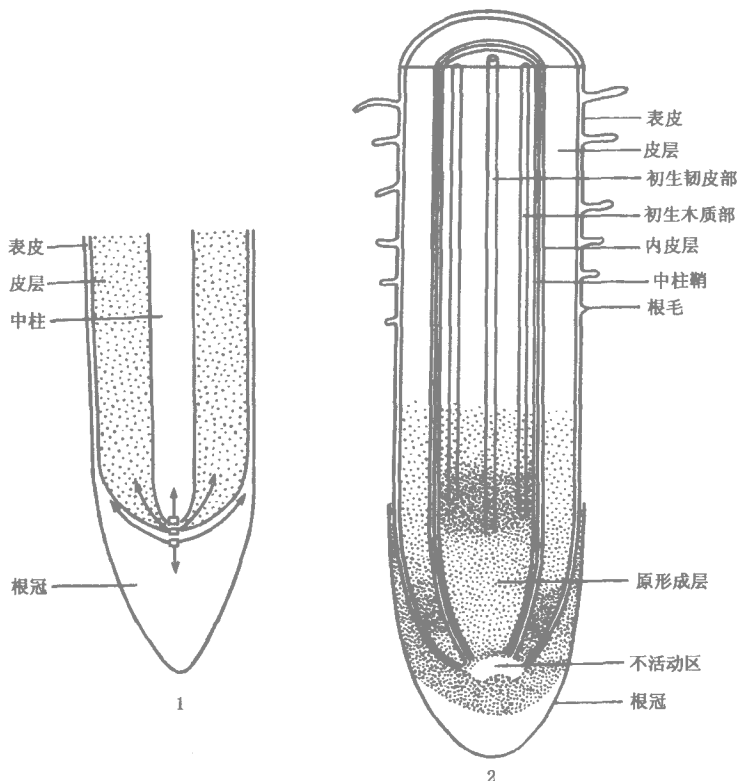


图 1.1 烤烟根系情况



1. 烟草根尖的原始细胞 第一层产生原形成层 第二层产生基本分生组织 第三层产生原表皮和根冠；

2. 烟草根系横切面示意

图 1.2 烟草根系的结构

分生区全长 1~2 mm 大部分被根冠包围着 是产生新细胞的主要地方 故又称为生长点。分生区是典型的顶端分生组织 其细胞形状为多面体 排列紧凑 胞间隙不明显 细胞壁很厚, 细胞核约占整个细胞体积的 2/3 细胞质浓密 液泡很小 故其表面不透明。

烟草根尖有三层细胞, 第一层将来产生中柱, 第二层将来产生皮层, 第三层产生根冠与表皮。

分生区的细胞进行有丝分裂, 不断地产生新细胞, 距离根尖顶端较远的那部分细胞分裂活动越来越弱, 开始伸长、生长和分化, 逐渐转变为伸长区。所以, 伸长区与分生区之间, 细胞的形态和分裂活动都是逐渐递变的。伸长区的细胞迅速伸长, 细胞质成一薄层位于细胞的边缘部位, 液泡明显, 原生木质部的导管和原生韧皮部的筛管相继出现。

在生长区之上形成根毛区, 全长从几毫米到几厘米。根毛区表面密布根毛, 是根系吸收水分的主要部位, 其内部细胞已停止分裂而成为各种成熟的组织, 故亦称为成熟区。

根毛是表皮细胞向外突出的, 顶端封闭的管状结构, 它与土粒紧密粘贴, 有效地进行吸收作用。吸收水分主要是根毛区, 吸收养分主要是根毛区前端呼吸作用较强的部位。根毛区的寿命一般不超过 2~3 周或更短。根毛区的根毛逐渐死亡, 而下部又产生新的根毛, 不断更新。随着根尖的生长, 根毛区则向土层深处推移。许多根毛分别与新的土粒接触 并分泌各种有机酸 使土壤中难溶的盐类溶解 大大增加了根的吸收效率。

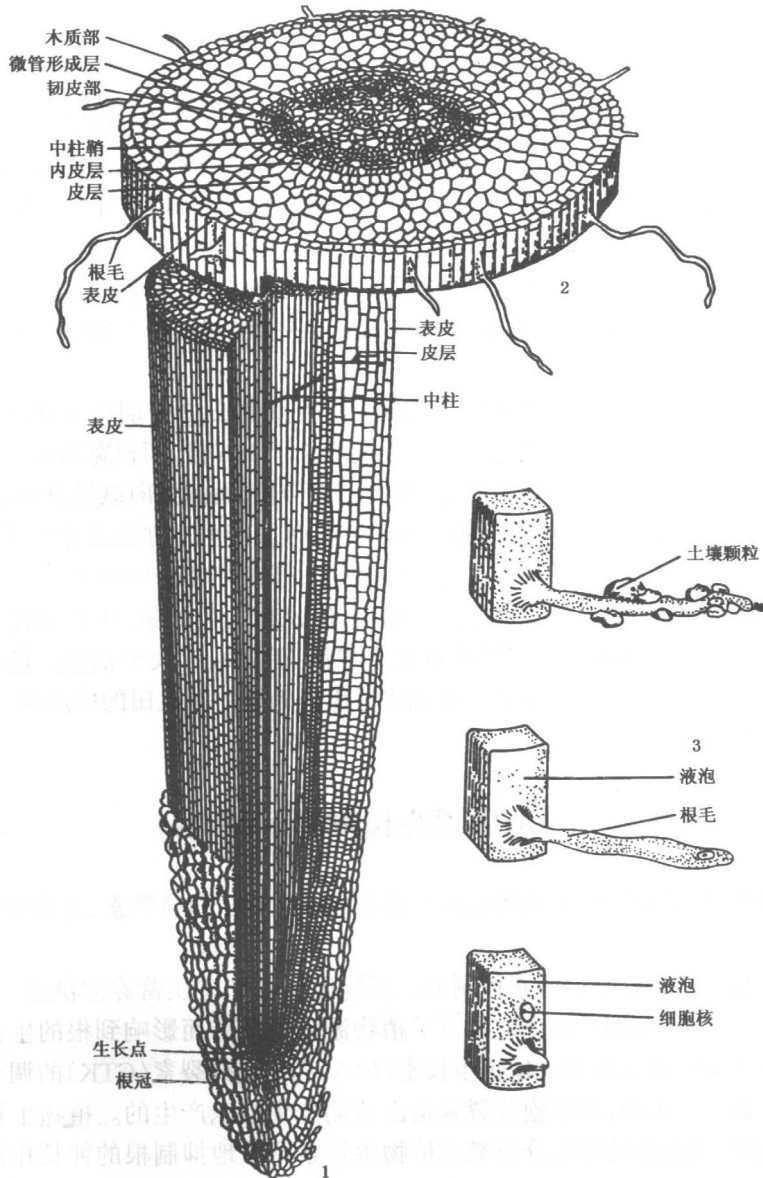
从横切面看 烟草初生根系由表皮、皮层和中柱三部分组成(图 1.3) 表皮的主要功能是吸收作用和保护作用, 皮层位于表皮之下, 是水分和溶质从根毛到中柱的输导途径, 也是幼根储藏营养物质的场所, 并有一定的通气作用。皮层由皮层薄皮组织和内皮层两部分组成, 前者主要功能是通气和储藏后含物, 后者在水分和溶质输导方面起重要作用。中柱是内皮层以内的中轴部分, 包括中柱鞘、初生木质部、初生韧皮部和薄皮组织四个部分 中柱鞘具分裂能力 侧根及不定芽由此生成 初生木质部是输导水分的组织 初生韧皮部是输导同化物的组织。

主根和大的侧根在完成了初生生长后, 还会进一步进行次生生长, 使根的直径增粗, 并形成次生维管组织和周皮等次生结构。

在烟草根系的根毛区内, 当次生生长开始时, 位于次生韧皮部内侧保持未分化状态的原形成层细胞开始进行分裂, 成为维管形成层的主要组成部分。此外, 正对原生木质部外面的中柱鞘细胞也进行分裂, 变成形成层的一部分。维管形成层形成后, 即进行切向分裂, 增加细胞层数。大部分的新细胞向内分化成为次生木质部, 加在次生韧皮部的内方。木质部与韧皮部之间仍留一层维管形成层细胞, 不断进行分裂活动, 使次生生长得以继续进行。

在次生生长过程中, 由于次生木质部的大量增加, 中柱内部就逐渐扩大, 推动维管形成层的位置渐向外移, 于是维管形成层的细胞进行径向分裂, 扩大其周径, 以适应这种变化。同时, 初生韧皮部也被挤压, 终被挤破, 输导同化产物的机能则转向由次生韧皮部来担任。

维管形成层活动的结果, 使次生维管组织不断增加, 整个中柱不断地扩大, 到了一定程度, 就会引起中柱鞘以外的皮层和表皮等组织破裂, 这时, 中柱鞘细胞也进行切向分裂和径向分裂, 成为几层, 外层细胞变为木栓形成层, 并进一步向外分裂产生木栓组织。这是一种保护组织, 由于它的不透水性, 表皮和皮层因为得不到水分和营养物质供应而终于



根尖纵切面 2. 根毛区横切面;3. 根毛的发育

图 1.3 烤烟根立体结构图

脱落，黄褐色的木栓组织加上死的周皮积累部分就成为老根外表的保护组织，它增加了植物防止水分散失和抵抗病虫害侵袭的作用。

烟草根系不仅是重要的吸收器官，而且是烟草生长所需要的一些物质的合成器官，例如脱落酸主要是在根冠合成。此外，对烤烟吸食者而言，最重要的组成成分之一的烟碱也是主要在烤烟根内合成，再输送到茎和叶。因此，在烤烟栽培过程中，培育强大的根系是十分重要的。

## 二、根系的发育和分布

从烟草种子萌发开始，烤烟根系就开始生长。当出现第 1 片真叶时，根长为 1.5~1.8cm 同时出现一级侧根，当第 3 片真叶出现时，长出二级侧根。此后根系加速生长。当第 7 片真叶出现时，主根已长达 6.6cm，一级侧根达 30 多条，形成完整的根系。在第 11 片真叶出现时，根系的生长达最高峰，以后逐渐减慢。在第 7 片真叶出现至成苗约 25 天的时间内，根系的绝对增长量最大，苗期根系干重的 80% 是在这个时期形成的。出苗后 50~60 天，即在移栽时，主根可长达 15~17cm，有一级侧根 50~70 条，干重达 160~180mg。

在幼苗生长的中后期，根系水平生长速度大于垂直生长，7 叶期比 5 叶期根深增长了 1.5 倍，根宽增长了 1.8 倍，9 叶期比 5 叶期根深增长了 1.6 倍，而根宽增长了 2.6 倍。

烟苗移栽到大田以后，由于根系受损，栽后不再伸长，而侧根向纵横方向发展，根系的活力很强。正常情况下，栽后 24 小时根就基本恢复吸收能力。在适宜条件下，栽后 3~4 天就恢复生长，栽后 15~20 天，根深可达 20~25cm，开花时可达 80~100cm，收获时可达 150cm。大田期烟草根系的活力，前期比后期强，但是根的生长量，中后期比前期大。根深和根宽的发展速度也不同。前中期根宽大于根深，后期根深大于根宽。最后根系的密集范围，一般是宽度大于深度。移栽初期以水平生长为主。在大田的中后期，根深的生长速度大于水平生长速度。

## 三、影响根系生长和发育的因素

除了本身的基因特性外，影响烤烟根系分布的其它因子包括激素、土壤化学因素和土壤物理因素。

根的生长和发育主要是受激素控制的。环境因子例如矿质营养的供应、土壤通气性以及土壤机械因素等，至少是部分地调节了植物激素的平衡而影响到根的生长。主根的伸展及侧根的开始形成主要都受植物生长素（IAA）和细胞分裂素（CTK）的调节。植物生长素是由地上部分产生的，而细胞分裂素是由顶端分生组织产生的。植物生长素是侧根形成的强促进剂，高浓度的细胞分裂素或植物生长素严重地抑制根的伸长作用。与此相一致，主根伸展受到机械阻抗的抑制作用，是与顶端植物生长素含量增加和侧根开始形成增多相关的。N 素供应水平高时，地上部给顶端提供的超适量生长素，可能一部分是用来抑制主根的生长和侧根的形成。

脱落酸对主根伸展有主要的抑制作用，但它可以促进侧根的形成，特别是可以促进根毛的形成。乙烯也抑制主根的伸展，并强烈地促进侧根形成。植物激素也强烈地影响着根毛的形成及其特征，特别是植物生长素及环境因素。一般养分供应低及所有抑制根伸展的环境因素，都能激发根毛的生成。

在影响根系生长的环境因素中，矿质养分的供应变更对根系分布的影响最为突出。养分特别是 N 高的地方，生根密度可以增加好几倍。特别在干旱条件下，深施肥料可促进植物生长并增加产量。充足的 P 肥供应，特别在生长早期土壤温度较低时，会有效地

提高生根密度。

硝酸盐在根的生长中有十分重要的作用。研究表明，根区中有大量硝酸盐供应的地方，侧根部分增加的速度令人吃惊。

当 N 供应不足时，常可加速主根伸展，并延缓侧根的形成。N 素供应处于次适量水平时，主根、侧根二者都加速伸展。铵与硝酸盐对根形态发生的影响显著不同，有铵时根伸长作用大为降低，根短而粗，并激发侧根形成。

同缺 N 一样，缺 P 会使根系地上部的比例增大，延长缺 P 时间引起干重增加，特别是根长增加，根同时变细了。

供给矿质养分对根毛的长度及其形成的密度有很大的影响，N 和 P 的影响最为显著。硝酸盐与根毛数之间呈高度负相关，而与根毛长度之间的负相关更高。铵与硝酸盐相反，主要导致一个稠密的长根毛区。P 对根毛形成的影响与硝酸盐近似，高 P 供应时，根毛很少，而在缺 P 状态下，则生有长根毛，可以认为这是根系用于扩大其表面的一个适应机制，这种反应对获取由扩散传送至根表的养分来说是极为重要的。

土壤中钙和阳离子全量的比例对根系的形成影响也是十分大的。对烤烟而言，根生长的需钙量不是常数，而是 pH 和包括 Al 在内的其它阳离子浓度二者的函数，形成最大根量所需土壤溶液中钙与阳离子总量摩尔之比平均为 0.15。在酸性土壤中，由于此比例常低于 0.15，结果根的生长也因此而常常受到抑制。给这些土壤施用石灰可激发根的伸展，并增加根毛的长度。在酸性土壤上，除了通气不良和高机械阻抗外，底土 pH 低也是抑制根系穿透底土的一个重要因素。由于钙在韧皮部是稳定的，所以根生长所需的钙必须由根尖从外部溶液中吸收。因此，即使表土中混入了足量的石灰，根系穿透酸性底土的能力也受到严重抑制。

pH 过高时也会抑制根系生长。高 pH 的铵的毒害会直接影响根的生长，而高 pH 时引起的某些微量元素缺乏也会间接影响根系的生长发育，导致根形态的改变。

土壤有机组分对根系生长影响也很大。高分子量的有机酸组分，特别是富啡酸，在低浓度时，可增强发根和根的伸长作用，在较高浓度时，低分子量组分能抑制根的生长且作用十分强烈。

影响根系生长的物理因素主要包括机械阻抗、水分和温度。土壤紧实时，土壤容重增大，孔隙数量减少。根的直径又不能减少以便进入比根端直径还细的孔隙。因此，根系必须取代土粒的位置才能穿过紧实的土层。这种取代作用所需的能量极大，因而根的伸长速度降低。

随土壤类型及土壤水分含量不同，当容重增加到  $1.3 \sim 1.4 \text{ t/m}^3$  时，由于土壤过度紧实而产生的对根的抑制作用并不一定会减少对矿质养分的吸收，甚至还有可能增加。这可能是由于容重较高时，养分的缓冲能力加大了的缘故。而且，机械阻抗抑制主根的扩展，通常与激发侧根的发生是相关的。侧根的直径比主根细，致使植株形成了一个密集的表层根系。根形态的这种变化并不一定会减少根的表面积，因而不至于影响对养分和水分的吸收，在有限的根区范围内所提供的充足的养分和水分都是有效的。但在干旱和半干旱条件下情况就会发生变化。任何情况下，生长在紧实土壤中的烟株对干旱都更为敏感，而且需要表土的易溶性矿质养分的浓度更高一些。

土壤水分是影响根系生长的另一土壤物理因子，这种影响一方面是通过影响烟株的

代谢过程来实现的，另一方面则是通过影响土壤的机械阻抗来实现，还可以通过影响到达根表的养分数量而影响根系生长。要获得根系发达的烟苗，一定程度的干燥是必须的。因此，较好的苗期水分管理方法是适时的干湿交替。

根系的生长也常常受到温度的影响。一般来说，根系生长的最适温度会低于地上部生长的最适温度。低温和高温都会抑制根系生长，烤烟根系生长的最适温度一般为 20~25℃。

此外，人为的栽培措施也会极大地影响根系生长。例如中耕培土会有利于次生根系的生长，而地膜覆盖后，根系会由于缺乏空气而向上反卷生长，使侧向分布的根系增加。

## 四、根际与根系分泌物

### 1. 根际

一般将离根表 2mm 以内的圆柱体内的那部分范围称之为根际。根际内的那部分土壤称之为根际土壤。根际土壤和本体土壤许多性质都存在很大差别(史瑞和, 1989)。根系会释放  $\text{HCO}_3^-$  或  $\text{H}^+$  从而引起根际 pH 与土体 pH 之间的差异 根系消耗或释放  $\text{O}_2$  引起根际氧化还原电位的改变；根系对养分的吸收差异会导致各种养分在根际范围内的累积或亏缺。根系分泌物能直接活化肥质养分，还主要为根际微生物的活动提供能源。根际引起的这些变化对于植物营养的意义是极为重要的。虽然土体的化学性质对于根的生长与矿质养分的有效性很重要，但是，根际条件和根可以改变这些条件的范围，因而对于矿质养分的吸收有决定的意义。

我们近年的工作表明 ,N,P,K 在不同品种的烤烟根际都是亏缺的，而微量元素 Fe, Mn, Cu, Zn 在烤烟根际都是积累的。铁的积累可能与烟草根系分泌铁载体核黄素有关。而且土壤 pH 越高 铁的这种累积就越强(胡国松等, 1993)。锰、铜和锌的积累可能主要是同根系分泌的  $\text{H}^+$  和有机酸有关。

N 素供应形态是影响根际性质的重要因素之一，这一方面表现在供应  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  时，同本体土壤相比 根际 pH 会升高 而施用  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的根际 pH 会降低。另一方面 ,N 素供应形态对烤烟吸收的阳离子 / 阴离子比例有突出的影响。通常施用  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  时 烤烟吸收的阳离子 / 阴离子比例会增加。

### 2. 根系分泌物

根系分泌物是根系影响根际土壤的主要物质基础 它主要包括低分子有机化合物(游离分泌物)、高分子凝胶物质(粘液)和细胞组织脱落物及溶解产物三大部分。与液泡产物相反，游离分泌物和粘液是由健壮根及分泌物或渗漏物的形式释放出来的。

低分子有机游离分泌物主要组分是糖、有机酸、氨基酸和酚类化合物。通常在数量上糖和有机酸是主要化合物。糖对于矿质养分的活化只有很小的作用。根分泌物可能通过几种途径影响养分的活化与吸收 如图 1.4 所示。根分泌物使  $\text{MnO}_2$  的溶解可能主要是有机酸的作用。不能简单地把活化只解释为 pH 的影响，可能还有还原作用和或许后继的络合作用。重要的有机酸分泌物包括苹果酸、柠檬酸等。

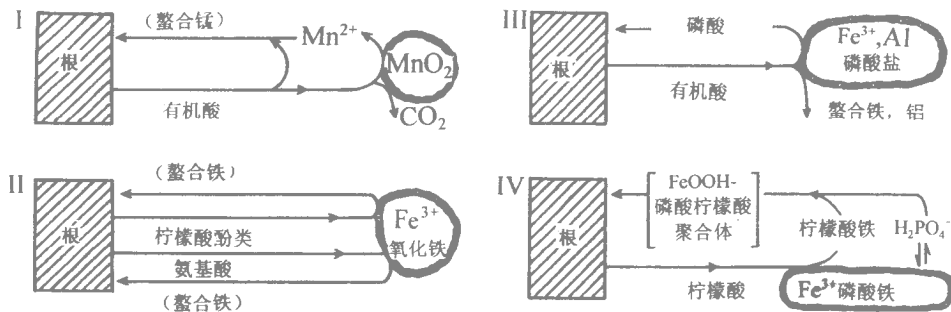


图 1.4 根分泌物溶解根际难溶性无机化合物的几种不同机理示意图

根表尤其是根冠区为高分子胶状物所覆盖，其主要成分是多糖和多聚丰乳糖醛酸。粘液是根冠细胞的分泌物，也可由表皮细胞释放出来。粘液的产生量与根生长速率之间呈正相关。粘液常与土壤无机颗粒和微生物一起复合成粘胶物。

粘液对于根从干土中吸收微量元素十分重要。而在酸性土壤上粘液可能还有附加的保护根部分生组织免受铝毒的作用。

### 3. 根际微生物

由于根际中根系分泌物的大量有机物存在，根表面和根际土壤中的细菌数目比土体要高得多。而真菌并不一定如此。微生物数量的相对增量是用  $R/S$  表示的。R 和 S 分别表示每克根际土壤和土体中微生物的数目。通常根表面的微生物数量，由根尖至根基都是递增的 而且平均覆盖的根平面不到 10%。

根际细菌群体密度随根系分泌物、粘液及脱落细胞数量的变化而变化。在烤烟生长季节 在供给根际微生物的有机质中有 75% 以上是根细胞脱落的细胞和组织。尽管有大量的有机碳通过根系而释放到根际中，但根际土壤中的有机碳含量还是净减少的。

根际微生物活动所引起的大量有机碳转化，对于植物的碳素平衡和根际矿质营养之间的相互关系有重要意义。非侵染性微生物从以下几个方面影响植物的矿质营养：①根系的生长状况与形态；②植物的生理学特性与发育；③营养元素的有效性；④养分的吸收过程。

### 4. 菌根

菌根是一种分布最广的微生物与高等植物之间的联合共生体。一般来讲，真菌主要是或完全是依据高等植物的 而植物则可能受益 也可能不受益。

菌根包括外生菌根和内生菌根两大类，但烤烟基本上是以内生菌根为主。内生菌根既生长在皮层细胞中，也生长在细胞间隙中，真菌套延伸到土壤中。大多数菌根类真菌都能与烤烟形成很好的共生体，但主要的仍然是 VA 菌根 且以球囊霉属为主 而从孢子数量比例来看，漏斗孢球囊霉菌是一个优势种。

一般来说 菌根在改善烤烟对 P 的吸收方面有明显的作用，这是因为菌根加快了对难溶性 P 的吸收效率，而且真菌膜转运系统对 P 的亲和力似乎比寄主根系的要高，这可

能使菌根有较高的效率。然而主要因素是由于菌根外泌较少和有较大的吸收表面积。

除了 P 之外，菌根菌的侵染还有可能会增加烤烟对其它矿质元素的吸收，例如钾、铜、锌、锰等。因为菌根有较强的结合重金属的能力。这一方面有利于寄主对微量元素的吸收，另一方面会增加寄主对污染重金属的忍耐力。菌根的侵染还可以大大提高烤烟的抗旱能力。由于烤烟必须经过苗床育种阶段，因此，可以比较方便地进行菌根接种，VA 菌根也许将会成为对烤烟最有用的生物菌肥之一。

根对植物的生长、形态、光合作用和水分平衡诸方面的影响，其中一部分很可能是激素的作用。VA 菌根的侵染可以增加细胞分裂素的含量，而且可以提高或降低寄主体内脱落酸和赤霉素类物质的含量。

许多外生菌根真菌可以在人工合成的培养基上繁殖，而各种 VA 菌根真菌对烤烟都表现了很好的富积特性。因此，在烤烟生产中大面积使用 VA 菌根作为‘生物肥料’的前景是十分吸引人的。要提高侵染效率和利用效率，最好在苗床中实行大面积灭菌，例如使用溴甲烷熏蒸，然后再进行接种，将会取得十分可观的效果。但目前尚存在以下几个问题：缺少接种菌 VA 菌种中可能同时带有病原菌、新的引入菌种与原有菌种的竞争等。

### 第三节 根系对养分的吸收

#### 一、溶质从外部溶液进入根的途径

##### 1. 进入表观自由空间

自由空间是指植物组织中容易为外部溶质扩散通过的那部分体积。它的内部边界通常是原生质膜。自由空间由细胞间隙、细胞壁微孔和细胞壁与原生质膜之间的空隙组成。由于养分和其它溶质在这部分空间中的运移为非代谢性的物理化学过程，因此，这个空间称为自由空间。

自由空间由水分空间或外层空间和道南空间组成。水分自由空间是指水溶性离子可以自由出入的那部分空间。一般植物的水分自由空间为 0.1~0.15ml/g 鲜重根。道南空间指的是由植物组织电负点来控制离子组成的那部分空间。

根系吸收养分时，养分离子通过扩散和质流首先到达根表，然后再从根表进入根系的自由空间。养分和其它溶质向根部移动的主要障碍是单个皮层细胞的原生质膜和内皮层。在内皮层的辐射状墙壁上，一层疏水硬壳即木栓质的凯氏带构成了溶质被动迁移至中柱的主要屏障。

自由空间的存在意味着有足够的、能够使单个皮层细胞从外部溶液直接吸收养分的根内表面。养分和溶质向自由空间的扩散程度，取决于各种因子，例如溶质浓度和根毛状况等。由于自由空间的空隙较小，因此，高分子量的溶质例如金属络合物，富里酸和毒素等或病毒或其它病原体被强烈地限制或阻止进入根细胞的自由空间。由于道南空间中的电荷以负电荷为主，因此，阴离子在这部分空间被排挤而导致阳离子的累积。

自由空间中离子交换吸附虽然不是离子吸收的基本环节，然而这种负电荷对二价或多价阳离子特别是  $\text{Ca}^{2+}$  的优先组合使这部分离子在根质外体和原生质膜上活性吸收点周围的含量增高 由于这个原因 植物体内的  $\text{Ca}^{2+} / \text{K}^{+}$  比与自由空间的阳离子交换量呈

正相关。

重金属阳离子在自由空间的结合是相当专一的。在细胞壁内它可能以非离子态结合在胞外酶的蛋白质或糖蛋白的含氨基团上。这种质外体的结合形式可以使相应的阳离子在根的整体阳离子总量中占很大比重。

## 2. 进入细胞质和液泡的通道

细胞壁内的阳离子结合有某些选择性，阴阳离子与溶质的主要选择吸收场所是单个细胞的原生质膜内。原生质膜是溶质向细胞质扩散（流入）或从细胞质向细胞壁和周围溶质扩散（流出）的真正障碍，同时也是溶质向任何一方主动运输的主要场所。扩散的另一个主要障碍是液泡膜。在大多数充分分化的细胞内，液泡占整个细胞体积的 95% 以上，它是离子累积的主要地方。

尽管完整的质膜是离子和不带电分子吸收通道的真正屏障，但它们同时也是逆溶质浓度梯度运输与表现选择性吸收的场所。生物膜对溶质的运输及调控能力与其化学组成和分子结构有密切关系。

## 3. 生物膜

生物膜是由蛋白质和类脂构成的（图 1.5），蛋白质与类脂之比因膜的种类而不同。组成生物膜的类脂主要有磷脂、甘油醇和类固醇，如卵磷脂（PC）、磷脂酰乙醇胺（PE）、甘油磷酸酯（PG）、肌醇磷酸酯（PI）、心磷脂（DP）等。

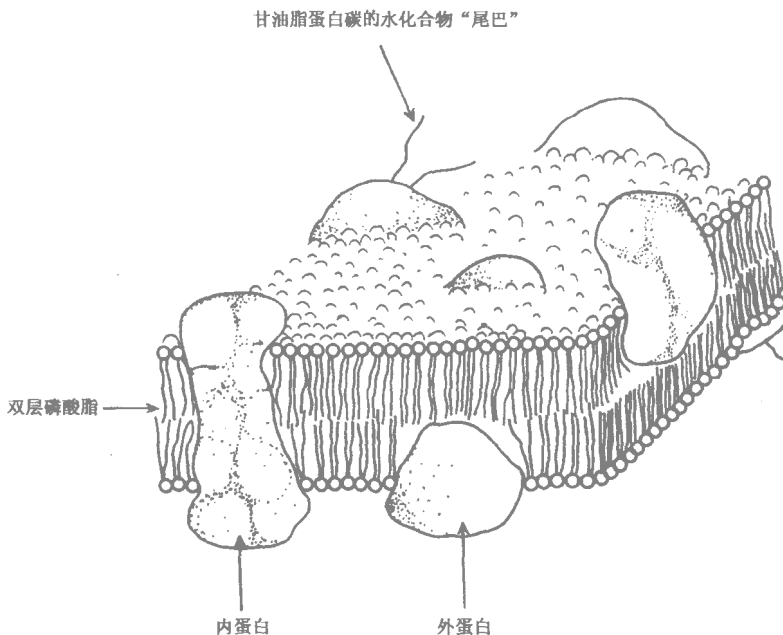


图 1.5 质膜模型示意（基本结构包括一个双类脂层及镶嵌其中的内外蛋白质）

组成生物膜的类脂是一种双亲性分子，既具有亲水性，又具有亲脂性，例如磷脂酰乙



动方式和主动吸收过程通过生物膜吸收进入根表皮细胞内。

### 1. 被动吸收

所谓被动吸收是指养分随着电化学势梯度由介质溶液进入细胞内的运动过程。植物吸收养分的被动方式有截获、质流和扩散。

(1)截获。是指根系在土壤里伸展过程中直接吸收接触到的养分。这种吸收方式，土壤养分可不经运输而直接被根吸收。因此，吸收的多少取决于根系接触的土壤体积。截获吸收阳离子实际上是一种离子的交换作用（图 1.6）。但接触交换只有当根与粘粒表面相距小于 5nm 时才能发生，且被接触交换的离子停留在细胞壁外面，距离质膜 1000nm 左右的距离，所以实际上并没有真正被根所吸收。是否会经过进一步的交换，通过细胞壁而到达质膜上尚无证明。

在土壤中，植物根系所占体积与土体相比显得很小。就是在根系密集层，根系所占的体积与该层土壤体积相比，也不会超过 10%，一般只有 1% 左右。所以植物以截获方式所吸收的养分是比较少的。一般来说氮、磷、钾通过接触交换吸收的量远远不能满足烤烟生长的需要，只有在石灰性土壤上截获的钙大大地超过需要量。

根系截获养料的多少决定于根系的阳离子交换量。凡根系阳离子交换量大的，截获的养分也多。由于根系表面并非全都是  $H^+$  而土壤胶体上阳离子的种类也极多，所以计算截获的养分数量是一个比较复杂的问题。

截获吸收在不易移动的养分如磷、钙、锰等的吸收中占有较重大的意义，但对于氮、钾等其它养分，根系还必须大量吸收直接接触以外的土壤中的养分。而直接接触以外的土壤中的养分实际上必须通过迁移，转移到根表后才能被根系吸收。土壤中养分迁移包括两种方式，即质流和扩散。

(2)质流。烤烟根系吸收水分时，会造成土体与根系之间的疏水势梯度，引起土壤中水分向根表的迁移。结果，溶解在水中的养分随水流迁移到根的表面，并一同进入个别的自由空间，然后再进入原生质膜内，这就是养分的质流吸收（有时候水分的蒸发和渗漏或淋洗），也可以发生质流而输送养料离子。质流与扩散相比，离子运动速度更快。质流量可用下式进行计算：

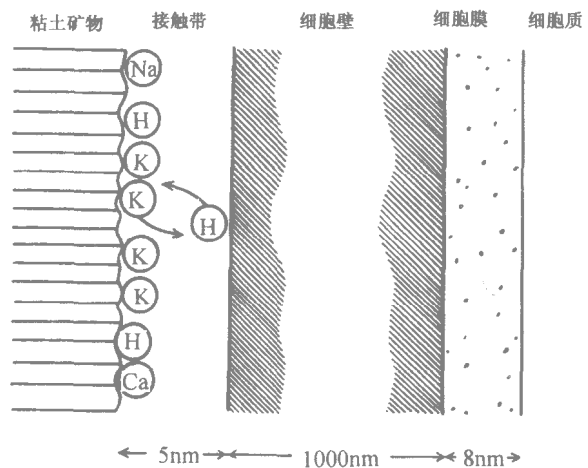


图 1.6 离子的接触交换

$$F = VC$$

式中， $F$  为进入根系的养分离子通量 [ $\text{mol}/(\text{cm}^2 \cdot \text{s})$ ]， $V$  为进入根系的水分通量