

马茹辉, 张彦, 李斌, 等. 遗传、气象和栽培因素对烤烟茎叶夹角的影响[J]. 中国烟草学报, 2023, 29(1). MA Ruhui, ZHANG Yan, LI Bin, et al. Effects of genetic, meteorological and cultivation factors on angle between stem and leaf of flue-cured tobacco[J]. Acta Tabacaria Sinica, 2023, 29(1). doi:10.16472/j.chinatobacco. 2022.T0011

遗传、气象和栽培因素对烤烟茎叶夹角的影响

马茹辉^{1,2}, 张彦¹, 李斌³, 杜传印⁴, 张艳艳⁵, 石屹¹, 孙延国^{1*}

1 中国农业科学院烟草研究所, 农业农村部烟草生物学与加工重点实验室, 青岛 266101;

2 中国农业科学院研究生院, 北京 100080;

3 中国烟草总公司四川省公司, 成都 610096;

4 山东潍坊烟草有限公司, 潍坊 261061;

5 中国烟草总公司青州中等专业学校, 青州 262500

摘要: 【目的】为明确不同因素对烤烟茎叶夹角的影响。【方法】2019—2021 年, 在不同烟区设置不同试验, 研究不同品种、气象、密度、施氮量等因素变化对烤烟茎叶夹角的影响, 并分析不同因素的影响程度。【结果】(1) 不同烤烟品种茎叶夹角差异显著, 根据聚类分析将其分为茎叶夹角小、中、大三种类型, 夹角小代表品种为红花大金元, 夹角中代表品种包括中烟 100、K326、云烟 87 等, 夹角大代表品种为 CB-1; (2) 随移栽期推迟, 茎叶夹角表现出减小的趋势, 气温升高及累积光照辐射减少是影响夹角变化的主要气象因素, 降水对夹角的影响不显著; (3) 随株距增大、密度减小, 茎叶夹角呈现出增大的趋势; 部分试验随施氮量增加, 茎叶夹角呈现增大趋势; (4) 不同因素处理条件下茎叶夹角与农艺性状相关性不一致, 品种因素下茎叶夹角与茎围正相关性较高, 密度因素下茎叶夹角与叶片干重存在显著正相关性, 而移栽期、施氮量条件下茎叶夹角与农艺性状无明显相关性; (5) 不同因素对茎叶夹角的影响程度顺序为品种>密度>移栽期>施氮量。【结论】烤烟茎叶夹角受品种自身遗传因素的影响最大, 其后依次为种植密度、气象条件, 施氮量影响最小。

关键词: 烤烟; 茎叶夹角; 品种; 移栽期; 密度; 施氮量

茎叶夹角决定作物群体透光和受光姿态, 直接影响植株的光吸收效率及产量, 是表征作物产量的重要指标^[1]; 茎秆夹角小, 则叶片相互遮蔽少、透光率好、光能利用效率高, 对提高叶面积指数、增加作物产量有重要意义^[2]。目前国内外针对作物茎叶夹角的研究已开展大量工作。马达灵^[3]研究表明, 在玉米产量提升过程中, 茎叶夹角变小是品种更替的主要特征; 李朴芳等^[4]研究表明, 小麦株型的演变规律是叶片直立、叶角变小, 株型结构趋于紧凑, 有利于提高产量; 柏延文等^[5]研究表明, 密植条件下紧凑型玉米品种通过调控穗上部叶片直立, 减小叶夹角, 改善中下部光分布, 增加光合产物积累实现增产; 林洪鑫等^[6]研究表明, 水稻倒一至倒三叶基角、开张角随栽插密度增加

而减小, 随施氮量增加而增大, 叶基角和开张角与水稻产量呈抛物线关系。近年来, 在水稻、玉米等作物茎叶夹角调控机理方面取得了重要研究进展, 其中植物激素调控茎叶结合处近轴与远轴面细胞分裂与生长不平衡是叶角变化的主要原因^[7-9], 此外茎叶夹角变化与叶片重力感应^[10]、茎叶结合处组织支撑机械强度^[11]等也有关。植物叶夹角对外界信号比较敏感^[12], 外部环境因子、栽培措施等通过影响植物内部遗传信息网络调控茎叶夹角的变化。

烟草是以叶片为收获对象的经济作物, 烟叶产量与质量存在较难协调的矛盾, 产量太高必然导致烟叶质量下降, 因此其对茎叶夹角的要求与籽粒作物有所不同, 需在烟叶产量与质量之间寻求平衡点。目前有

基金项目: 中国农业科学院科技创新工程 (ASTIP-TRIC03); 中国烟草总公司山东省公司重点项目 (202108); 中国烟草总公司四川省公司重点项目 (SCYC201909); 山东中烟工业有限责任公司重点项目 (201901001)

作者简介: 马茹辉 (1995—), 硕士研究生, 主要从事烟草栽培生理研究, Tel: 133539983262, Email: 908097662@qq.com

通讯作者: 孙延国 (1987—), Tel: 0532-88701506, Email: sunyanguo@caas.cn

收稿日期: 2022-01-14; **网络出版日期:** 2022-08-01

关烟草茎叶夹角变化规律的研究较少，部分工作仅研究了成熟期茎叶夹角与烟叶成熟度的关系^[13-14]。本研究在多地开展试验，研究遗传因素、气象条件和栽培措施等对烤烟茎叶夹角的影响规律，明确不同因素对茎叶夹角的影响程度，解析品种生长特性，为从茎叶夹角角度安排适宜品种，合理配置气象资源、调整栽培措施，实现烟叶优质适产提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验设计

于 2019—2021 年在山东、四川烟区开展系列试验，处理明细见表 1，各试验点土壤理化性状数据见表 2。各试验每个处理均 3 次重复，随机区组排列，除处理因素外，其他田间管理措施均按当地生产方案执行，保持一致。

表 1 试验处理明细表
Tab. 1 Test treatment details

因素	年度	地点	供试品种	试验处理
品种	2020	诸城	同处理	CB-1、G28、云烟 202、NC55、NC89、K326、中烟 100、NC82、云烟 116、延安 1 号、中烟 300、云烟 87、中烟 101、云烟 301、云烟 99、辽烟 1 号、中川 208、潘园黄、CF235、CF233、革新 1 号、CF232、秦烟 96、红花大金元、辽烟 19、川烟 1 号
	2021	诸城	同 2020 年	同 2020 年
移栽期	2019	诸城	中烟 100	4 月 30 日移栽 (Y1)、5 月 15 日移栽 (Y2)、5 月 30 日移栽 (Y3)
	2019	沂水	NC102	4 月 30 日移栽 (Y1)、5 月 15 日移栽 (Y2)、5 月 30 日移栽 (Y3)
	2020	诸城	中烟 100	4 月 30 日移栽 (Y1)、5 月 20 日移栽 (Y2)
	2020	临朐	云烟 87	4 月 30 日移栽 (Y1)、5 月 20 日移栽 (Y2)
密度	2019	诸城	中烟 100	株距 30 cm (M1)、株距 45 cm (M2)、株距 60 cm (M3)
	2019	会理	云烟 116	株距 30 cm (M1)、株距 45 cm (M2)、株距 60 cm (M3)
	2020	沂水	NC102	株距 30 cm (M1)、株距 45 cm (M2)、株距 60 cm (M3)
	2020	西昌	云烟 87	株距 30 cm (M1)、株距 45 cm (M2)、株距 60 cm (M3)
施氮量	2019	诸城	中烟 100	施氮 0.0 kg/亩 (N1)、施氮 4.5 kg/亩 (N2)、施氮 9.0 kg/亩 (N3)
	2020	诸城	中烟 100	施氮 4.5 kg/亩 (N1)、施氮 9.0 kg/亩 (N2)、施氮 13.5 kg/亩 (N3)
	2020	临朐	云烟 87	施氮 4.5 kg/亩 (N1)、施氮 9.0 kg/亩 (N2)、施氮 13.5 kg/亩 (N3)
	2021	诸城	中烟 100	施氮 0.0 kg/亩 (N1)、施氮 4.5 kg/亩 (N2)、施氮 9.0 kg/亩 (N3)

表 2 各试验点土壤理化性状
Tab. 2 Soil physicochemical properties at each experimental site

地点	时间	pH	有机质/ (g/kg)	碱解氮/ (mg/kg)	有效磷/ (mg/kg)	速效钾/ (mg/kg)
诸城市贾悦镇琅埠村	2019	7.6	10.87	59.27	22.40	233.84
	2020	7.8	11.85	64.80	19.20	220.09
	2021	7.9	11.70	63.70	25.20	245.90
沂水沂城街道朝阳官庄村	2019	6.8	8.17	45.62	20.04	185.24
	2020	7.2	8.46	49.40	23.46	221.45
临朐寺头镇上山枣村	2020	7.5	12.55	59.68	18.15	183.39
会理益门镇上村	2019	6.5	23.28	71.66	55.06	252.40
西昌大兴乡新民村	2020	7.0	20.62	91.10	31.44	187.60

1.2 测定项目及方法

气象数据采集与计算：试验田安装小型气象站，记录烟草大田生育期内逐日气温、光照辐射、降水量

等数据。并据此计算自移栽至调查农艺性状时该生育阶段内的日平均气温、日平均光照辐射、日平均降水量以及有效积温、累积光照辐射、累积降水量，有效

积温计算公式为 $\sum_{i=1}^n(T_i - T_0)$, 其中 T_i 为第 i 日平均温度, T_0 (生物学零度) 定为 10°C , n 为生育期天数^[15], 累积光照辐射、累积降水量为每日光照辐射、降水量的和。

茎叶夹角测量: 于现蕾期, 每小区选择 5 株代表性烟株, 利用数显角度仪测量烟草下部叶 (第 4 有效叶)、中部叶 (第 10 有效叶)、上部叶 (第 16 有效叶) 叶位茎叶夹角, 单位为度 ($^{\circ}$)。

农艺性状测量: 于现蕾期, 每小区选择 5 株代表性烟株, 按照烟草行业标准 YC/T 142—2010《烟草农艺性状调查测量方法》测量烟株农艺性状; 采集调查烟株, 分根、茎、下部叶、中部叶、上部叶 105°C 杀青、 80°C 烘干, 称重。

1.3 数据分析

数据分析与作图利用 Excel 2019、SPSS 21.0 进行。计算每个试验各部位茎叶夹角的极值差 (最大值与最小值之差), 并得出不同因素下各部位茎叶夹角极差值平均值; 计算不同因素下各部位茎叶夹角存在显著差异次数占总试验次数的比例。

2 结果与分析

2.1 品种对烤烟茎叶夹角的影响

各品种不同部位茎叶夹角如表 3 所示。不同年度试验不同品种下部夹角、中部夹角、上部夹角均呈现显著性差异。各品种茎叶夹角在年度间存在变异, 但年度内不同品种茎叶夹角大小顺序基本一致; 其中红花大金元茎叶夹角最小, CB-1 茎叶夹角最大。

将品种按各部位夹角大小进行聚类分析, 如图 1 所示; 根据聚类分析将不同品种分为夹角小、夹角中、夹角大三种类型, 如表 4 所示。夹角小品种包含红花大金元、中烟 300、NC55、NC102、革新 1 号、NC89、中川 208 等, 代表品种为红花大金元; 夹角中品种包含中烟 100、云烟 99、K326、云烟 97、辽烟 1 号、中烟 101、CF235、NC82、云烟 85、云烟 202、CF232、CF233、G28、云烟 301、辽烟 19、延安 1 号、川烟 1 号、云烟 87、龙江 911、秦烟 96 等, 代表品种包含中烟 100、K326、云烟 87 等主栽品种; 夹角大品种包含云烟 116、潘圆黄、CB-1 等, 代表品种为 CB-1。

表 3 不同品种茎叶夹角
Tab. 3 Stem-to-leaf angle of different varieties

品种	2020 年				2021 年			
	下夹角/ $^{\circ}$	中夹角/ $^{\circ}$	上夹角/ $^{\circ}$	平均值/ $^{\circ}$	下夹角/ $^{\circ}$	中夹角/ $^{\circ}$	上夹角/ $^{\circ}$	平均值/ $^{\circ}$
云烟 87	56.38cde	43.00a	30.00abcde	43.13bcde	68.77abc	37.55bcde	23.52cde	43.28bcd
云烟 99	51.94def	39.35abc	29.04bcde	40.11bcdef	58.73bcde	33.93cde	23.85cde	38.84cdef
云烟 116	64.23abc	39.97abc	32.57abcd	45.59ab	69.71ab	37.44bcde	26.42bcde	44.52bc
云烟 202	50.39def	39.88abc	32.67abcd	40.98bcdef	55.01bcdef	36.75bcde	27.08bcde	39.61cdef
云烟 301	54.40cde	41.56a	31.52abcde	42.49bcde	57.72bcde	39.32abcde	23.55cde	40.20cdef
CF232	54.24cde	38.87abc	30.40abcde	41.17bcdef	56.14bcde	34.35cde	29.50bcde	39.99cdef
CF233	55.15cde	39.71abc	29.49bcde	41.45bcdef	55.04bcdef	37.90bcde	27.93bcde	40.29cdef
CF235	53.12def	39.07abc	29.49bcde	40.56bcdef	52.92def	38.00bcde	26.89bcde	39.27cdef
中烟 100	54.00cde	37.79abc	28.24bcde	40.01bcdef	55.70bcde	33.30de	25.83bcde	38.27cdef
中烟 101	52.41def	39.52abc	30.78abcde	40.91bcdef	50.53ef	34.74cde	30.94abcd	38.73cdef
中烟 300	47.10ef	37.42abc	29.90abcde	38.14efg	47.11ef	29.12e	22.09e	32.77f
中川 208	50.63def	38.44abc	30.97abcde	40.02bcdef	48.92ef	36.85bcde	31.42abc	39.06cdef
G28	53.63cdef	38.48abc	32.70abcd	41.60bcdef	56.20bcde	35.76cde	29.86bcde	40.61cde
K326	55.17cde	36.02abc	29.56bcde	40.25bcdef	60.08bcde	34.07cde	22.62de	38.92cdef
NC55	47.73ef	38.57abc	29.63bcde	38.64defg	50.37ef	35.74cde	24.17cde	36.76cdef
NC82	53.26def	36.86abc	31.07abcde	40.40bcdef	52.20def	37.46bcde	29.62bcde	39.76cdef
NC89	54.01cde	35.98abc	26.32de	38.77defg	48.18ef	33.46de	29.61bcde	37.08cdef
CB-1	72.20a	42.70a	31.91abcde	48.94a	79.07a	49.04a	38.35a	55.48a
红花大金元	43.13f	33.10bc	26.56cde	34.27g	49.04ef	33.20de	26.81bcde	36.35def
川烟 1 号	57.31bcde	42.46a	32.97abc	44.25abcd	58.82bcde	37.01bcde	30.05bcde	41.96bcde
延安 1 号	66.63ab	32.49c	26.51cde	41.88bcdef	53.63cdef	44.35abc	28.57bcde	42.18bcde

续表 3

品种	2020 年				2021 年			
	下夹角/°	中夹角/°	上夹角/°	平均值/°	下夹角/°	中夹角/°	上夹角/°	平均值/°
秦烟 96	54.39cde	42.15a	33.14ab	43.23bcde	58.46bcde	39.28abcde	33.96ab	43.90bcd
辽烟 1 号	52.03def	37.88abc	28.95bcde	39.62cdefg	59.88bcde	34.30cde	25.70bcde	39.96cdef
辽烟 19	56.57cde	41.00ab	33.37ab	43.65abcde	61.33bcde	35.83cde	22.83cde	40.00cdef
革新 1 号	52.58def	39.62abc	29.22bcde	40.47bcdef	40.16f	38.29bcde	26.93bcde	35.13ef
潘圆黄	59.20bcd	43.38a	33.68ab	45.42abc	66.82abcd	47.25ab	30.29bcde	48.12b
云烟 85	53.99cde	35.48abc	28.50bcde	39.32defg	61.32bcde	37.80bcde	24.34cde	41.15bcde
云烟 97	57.18bcde	38.40abc	32.08abcde	42.55bcde	50.79ef	35.05cde	24.40cde	36.75cdef
NC102	47.13ef	36.58abc	25.74e	36.48fg	47.71ef	41.91abcd	27.47bcde	39.03cdef
龙江 911	55.91cde	39.06abc	36.19a	43.72abcde	59.28bcde	38.50bcde	31.30abc	43.03bcd

注：不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著，下同。
Note: Different lowercase letters indicate significant differences at 0.05 level, the same below.

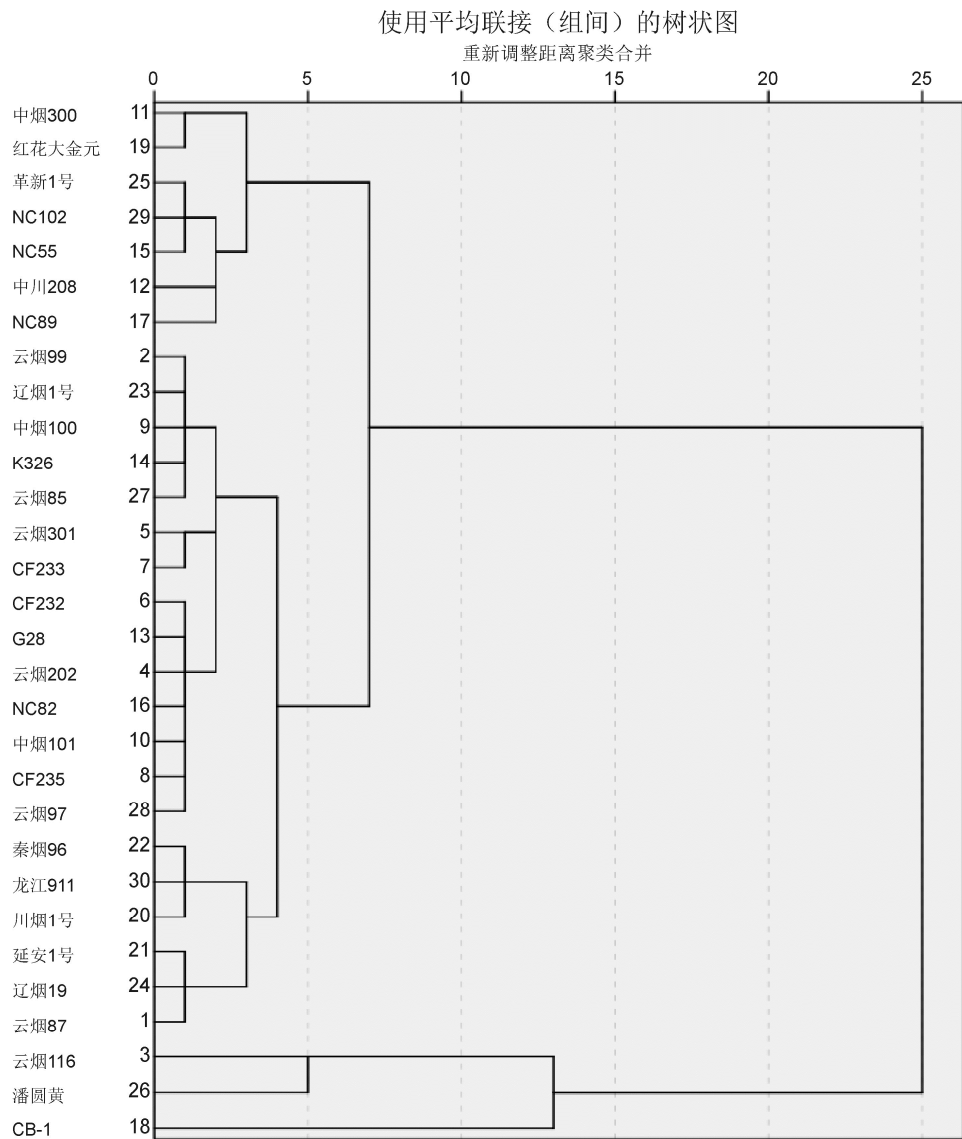


图 1 不同品种茎叶夹角聚类分析
Fig. 1 Cluster analysis of stem-to-leaf angle of different varieties

表 4 不同品种茎叶夹角分类
Tab. 4 Classification of stem-to-leaf angle of different varieties

类型	下夹角/°	中夹角/°	上夹角/°	平均值/°	特征	品种
类型 1	46.09-55.33	33.15-39.24	26.00-31.19	35.31-39.54	夹角小	红花大金元、中烟 300、NC55、NC102、革新 1 号、NC89、中川 208
类型 2	51.47-62.58	35.05-40.72	26.09-33.74	39.59-43.56	夹角中	中烟 100、云烟 99、K326、云烟 97、辽烟 1 号、中烟 101、CF235、NC82、云烟 85、云烟 202、CF232、CF233、G28、云烟 301、辽烟 19、延安 1 号、川烟 1 号、云烟 87、龙江 911、秦烟 96
类型 3	63.01-75.64	38.70-45.87	29.49-35.13	45.06-52.21	夹角大	云烟 116、潘圆黄、CB-1

2.2 气象因素对烤烟茎叶夹角的影响

不同移栽期下各部位茎叶夹角情况如表 5 所示，随移栽期推迟，各部位茎叶夹角表现出减小的趋势，其中，2019 年诸城试验上部夹角、2019 年沂水试验下部、中部、平均夹角、2020 年临朐试验下部、中部、上部、平均夹角的变化均达到显著性。

各试验移栽至现蕾期间的气象数据如表 6 所示，气象因素与各部位夹角的相关性如表 7 所示。各部位茎叶夹角与平均气温呈现极显著负相关关系，与累积光照辐射呈显著或极显著正相关关系，与降水量无显著相关性。

表 5 不同移栽期对茎叶夹角的影响
Tab. 5 Effects of different transplanting time on stem-to-leaf angle

年度	地点	处理	下夹角/°	中夹角/°	上夹角/°	平均值/°
2019	诸城	Y1	50.00a	34.53a	29.13a	37.89a
		Y2	52.27a	33.70a	26.09b	37.35a
		Y3	48.87a	33.83a	26.84ab	36.51a
2019	沂水	Y1	55.42a	38.02a	30.41a	41.28a
		Y2	52.03a	36.02ab	29.51a	39.18ab
		Y3	48.41b	33.86b	27.53a	36.60b
2020	诸城	Y1	52.61a	38.12a	28.42a	39.72a
		Y2	52.04a	33.26a	26.26a	37.19a
2020	临朐	Y1	71.08a	45.60a	34.86a	50.51a
		Y2	54.19b	40.12b	25.98b	40.10b

表 6 各试验气象数据
Tab. 6 Meteorological data of different experiments

年度	地点	处理	平均气温/℃	平均光照辐射/ (MJ•m ⁻²)	平均降水量 /mm	有效积温/℃	累积光照辐射/ (MJ•m ⁻²)	累积降水量 /mm
2019	诸城	Y1	22.54	12.22	1.05	815.10	794.30	68.25
		Y2	23.69	12.07	1.53	821.40	724.20	91.80
		Y3	24.99	11.59	2.02	824.45	637.45	111.10
2019	沂水	Y1	25.48	15.46	0.07	975.24	973.98	4.41
		Y2	26.54	15.31	0.12	975.86	903.29	7.08
		Y3	27.23	15.04	0.18	964.88	842.24	10.08
2020	诸城	Y1	21.30	10.96	0.12	768.40	745.28	8.16
		Y2	22.76	11.00	0.12	778.36	671.00	7.32
2020	临朐	Y1	22.84	13.85	0.06	847.44	914.10	3.96
		Y2	24.18	14.34	0.08	850.80	860.40	4.80

表 7 茎叶夹角与气象因素相关性
Tab. 7 Correlation between stem-to-leaf angle and meteorological factors

气象因素	平均气温/℃	平均光照辐射/(MJ •m ⁻²)	平均降水量/mm	有效积温/℃	累积光照辐射/(MJ •m ⁻²)	累积降水量/mm
下夹角/°	-0.538**	0.109	-0.086	-0.031	0.479*	-0.179
中夹角/°	-0.548**	0.043	0.117	0.035	0.499*	-0.205
上夹角/°	-0.504**	0.012	0.221	0.252	0.531**	-0.354
平均值/°	-0.519**	0.229	-0.064	0.049	0.516**	-0.232

2.3 栽培措施对烤烟茎叶夹角的影响

不同密度各部位茎叶夹角情况如表 8 所示，随着株距增大、密度减小，茎叶夹角表现出增大的趋势，其中 2019 年诸城试验下部、中部、平均夹角、2019 年会理试验上部夹角、2020 年沂水试验上部夹角、2020 年西昌试验下部、中部、上部、平均夹角的变化

均达到显著性。

不同施氮量各部位茎叶夹角情况如表 9 所示，部分试验随着施氮量增加，茎叶夹角呈现增大的趋势，其中 2019 年诸城试验上部、平均夹角的变化达到显著性。

表 8 密度对茎叶夹角的影响
Tab. 8 Effects of density on stem-to-leaf angle

年度	地点	处理	下夹角/°	中夹角/°	上夹角/°	平均值/°
2019	诸城	M1	50.00b	34.53b	29.13a	37.89b
		M2	54.55a	37.56a	29.28a	40.46a
		M3	55.42a	38.02a	30.41a	41.28a
2019	会理	M1	41.04a	33.30a	24.10b	32.82a
		M2	43.11a	32.23a	25.48ab	33.61a
		M3	45.62a	35.72a	29.28a	36.87a
2020	沂水	M1	52.27a	33.70a	26.09b	37.35a
		M2	51.13a	34.01a	25.73b	36.96a
		M3	52.03a	36.02a	29.51a	39.18a
2020	西昌	M1	55.17b	36.93b	30.12b	40.74c
		M2	64.28ab	39.50ab	33.33a	45.71b
		M3	72.95a	45.43a	34.12a	50.83a

表 9 施氮量对茎叶夹角的影响
Tab. 9 Effects of nitrogen application rate on stem-to-leaf angle

年度	地点	处理	下夹角/°	中夹角/°	上夹角/°	平均值/°
2019	诸城	N1	50.21a	33.49a	20.35b	34.68b
		N2	48.78a	34.28a	24.22ab	35.76ab
		N3	54.52a	38.50a	28.79a	40.61a
2020	诸城	N1	52.40a	37.34a	30.02a	39.92a
		N2	54.44a	39.63a	30.08a	41.38a
		N3	55.28a	39.75a	29.28a	41.44a
2020	临朐	N1	47.13a	34.12a	26.44a	35.90a
		N2	50.16a	34.63a	27.41a	37.40a
		N3	51.39a	35.08a	28.53a	38.33a
2021	诸城	N1	57.83a	37.68a	28.22a	41.24a
		N2	61.41a	40.40a	28.51a	43.44a
		N3	62.30a	40.82a	32.71a	45.28a

2.4 茎叶夹角与其他农艺性状的相关性

茎叶夹角与其他农艺性状相关性如表 10 所示。不同品种条件下，下夹角与茎围、根干重、茎干重呈显著或极显著正相关关系，中夹角与茎围、节距呈显著或极显著正相关关系，上夹角与株高、节距呈极显著正相关关系，夹角平均值与株高、茎围、节距、根干重呈显著或极显著正相关关系。不同移栽期处理下，

各部位茎叶夹角与其他株型性状之间无显著相关性。不同密度条件下，下、中夹角与茎围、各部位叶干重均呈极显著正相关关系，上夹角与各部位叶干重呈显著或极显著正相关关系，夹角平均值与茎围、各部位叶干重均呈极显著正相关关系。不同施氮量条件下，下、中夹角与节距呈显著或极显著正相关关系，夹角平均值与株高、节距呈显著正相关关系。

表 10 茎叶夹角与农艺性状相关性
Tab. 10 Correlation between stem-to-leaf angle and agronomic characters

因素	部位	株高/cm	茎围/cm	节距/cm	根干重/g	茎干重/g	下部叶干重/g	中部叶干重/g	上部叶干重/g
品种	下夹角/°	0.035	0.195*	-0.079	0.201*	0.242**	0.151	0.062	0.126
	中夹角/°	0.151	0.240**	0.190*	0.009	0.054	0.101	-0.004	0.005
	上夹角/°	0.219**	0.106	0.390**	0.010	0.094	-0.077	0.037	-0.009
	平均值/°	0.173*	0.263**	0.190*	0.126	0.204*	0.101	0.050	0.073
移栽期	下夹角/°	0.251	0.014	0.236	0.308	0.319	0.197	0.348	0.303
	中夹角/°	0.055	-0.058	0.071	0.064	0.218	0.205	0.308	0.180
	上夹角/°	-0.166	0.012	-0.188	0.246	0.204	0.336	0.160	0.207
	平均值/°	0.108	-0.012	0.100	0.275	0.330	0.299	0.368	0.306
密度	下夹角/°	-0.127	0.568**	-0.334	0.206	-0.278	0.529**	0.585**	0.650**
	中夹角/°	-0.304	0.502**	-0.454	-0.044	-0.400	0.541**	0.544**	0.513**
	上夹角/°	-0.032	0.290	-0.280	0.120	-0.173	0.475**	0.347*	0.346*
	平均值/°	-0.189	0.562**	-0.418	0.123	-0.341	0.603**	0.601**	0.623**
施氮量	下夹角/°	0.265	0.197	0.289*	0.212	0.139	0.026	0.138	0.219
	中夹角/°	0.215	0.130	0.362**	0.210	-0.006	0.054	0.226	0.247
	上夹角/°	0.264	0.215	0.157	0.229	0.168	-0.031	0.241	0.160
	平均值/°	0.286*	0.209	0.308*	0.247	0.121	0.019	0.223	0.239

2.5 不同因素对茎叶夹角的影响程度

不同因素对茎叶夹角的影响程度如表 11 所示。品种因素下各部位茎叶夹角及平均值的极值差均远大于其他因素，说明茎叶夹角在品种因素下的变化幅度远高于其他因素；移栽期因素下下部茎叶夹角的极值差大于密度、施氮量，密度因素下中部茎叶夹角的极值差大于移栽期、施氮量，施氮量因素下上部茎叶夹角的极值差大于移栽期、密度，从茎叶夹角平均值看，

密度因素的极值差高于移栽期，施氮量最小，表明茎叶夹角在密度因素下的变化幅度高于移栽期，施氮量最小。从茎叶夹角存在差异显著试验次数比例看，品种试验各部位茎叶夹角均存在显著差异，50%以上的密度、移栽期试验的茎叶夹角存在显著差异，施氮量试验茎叶夹角存在显著差异的比例最低。综合分析，各因素对茎叶夹角的影响程度顺序为：品种>密度>移栽期>施氮量。

表 11 不同因素对茎叶夹角的影响程度
Tab. 11 Impact degree of different factors on stem-to-leaf angle

	因素	下夹角/°	中夹角/°	上夹角/°	平均值/°
平均极值差	品种	33.99	14.51	13.36	17.02
	移栽期	7.27	3.68	3.35	4.50
	密度	7.08	5.68	4.33	5.12
	施氮量	5.31	2.69	5.09	2.71
差异显著试验次数占比/%	品种	100	100	100	100
	移栽期	50	50	50	50
	密度	50	50	75	50
	施氮量	0	0	25	25

3 讨论

茎叶夹角大小影响植物光能利用效率及产量,是构成合理株型的重要指标^[1]。茎叶夹角属于品种的固有特征,目前在主要作物上已开展了诸多关于品种茎叶夹角的研究。Duvick 等^[16]研究表明,随着玉米品种的更替,叶夹角有减小的趋势,株型由平展向紧凑发展;高产与超高产水稻品种剑叶角度显著小于中低产品种,具有叶片直立特征及耐密值优势^[17]。前人已鉴定的作物茎叶夹角调控基因大多数与油菜素内酯(BR)合成和信号转导有关,另外少部分基因位于生长素(IAA)、赤霉素(GA)合成和信号转导途径^[18]、参与叶片重力响应过程^[10]以及调控茎叶结合处组织强度^[11]等。本研究表明,不同烤烟品种的茎叶夹角存在明显差异,其原因可能与不同品种体内调控茎叶夹角的激素合成与信号途径基因表达水平不同有关;研究发现,品种茎叶夹角与茎围有较高的正相关性,推测主茎支撑强度可能对茎叶夹角产生积极的影响。本研究对不同烤烟品种按照茎叶夹角大小顺序进行了简单分类,其中国内大部分烤烟主栽品种是夹角中的类型,各品种茎叶夹角在年度间存在变异,可能与不同年份气候变化较大有关,但年度内不同品种茎叶夹角大小顺序基本一致。

除了自身遗传因素调控,茎叶夹角也受外部环境条件影响。种植期调整对作物株型性状影响较大,选择合适的种植时间是合理配置气候条件、实现作物提质增产的关键措施之一^[19]。本研究表明,烤烟茎叶夹角随移栽期推迟整体呈现减小的趋势,主要与烤烟生长前期平均气温的升高以及累积光照辐射的减少有关。雷小龙等^[20]研究表明,机插方式下,晚栽水稻剑叶叶基角、批垂度均显著小于早栽水稻;徐甘露^[21]研究表明,在日光温室内,温度高时,黄瓜叶柄与茎的夹角小,温度低时,叶柄与茎的夹角大;Hu 等^[22]研究表明,在低温条件下,油菜生长素信号基因通过负调控叶夹角远轴和近轴细胞的差异分裂,增大叶夹角适应越冬期。温度调控烤烟茎叶夹角的原因,可能与内部调控夹角的激素信号的变化有关。光照对植物茎叶夹角影响很大,齐振宇等^[23]研究表明,植株间增加光照能够促进番茄叶夹角变大,而弱光条件往往导致叶片直立,茎叶夹角变小,以获得更多的光照^[4]。前期研究结果表明,山东烟区烤烟生育期随移栽期推迟显著缩短,气温升高是主要原因,累积光照减少主要源于生长时间的缩短^[15],因此本研究中茎叶夹角的减小主要受温度升高还是累积光照辐射减少的调控有待进

一步研究。总之,随移栽期推迟,温度升高,植株的生育进程加快,对光照的需求增加,自上而下茎叶夹角减小,有助于增加对光能的截获,提高群体光合速率^[24]。

合理种植密度和氮肥运筹是调控作物生长、实现高产栽培的基本策略^[25-26]。本研究表明,随株距减小、密度增大,烤烟茎叶夹角整体呈现减小的趋势,与前人在其他作物上的研究结果相一致^[5,7]。高密度种植条件往往导致冠层光照强度的降低^[27],作物由于遮阴反应的响应^[5],调控叶片直立,茎叶夹角变小,以获得更多的光照。同时茎叶夹角形成也与重力感应^[11]及茎叶结合处机械支撑强度有关^[12],本研究中不同密度条件下烤烟茎叶夹角与叶片干重呈现显著正相关关系,表明低密度条件促进烤烟单株发育,叶重的增加促使叶片下垂可能是叶角增大的另一方面原因。氮素为植株生长提供必需营养,一定范围内,增加施氮量能显著促进作物生长,增加叶片干物质积累量,促使叶片下垂增加茎叶夹角^[28]。本研究中施氮量对茎叶夹角的影响有限,仅在部分试验的上部茎叶夹角中表现出显著变化,可能与土壤肥力情况有关,也与夹角的变化主要受激素调控有关,施氮量变化对体内激素水平的影响有限,造成茎叶夹角的变化幅度较小。

植物表型性状变化均是由内部遗传特性与外部环境条件共同调控的。对于烤烟茎叶夹角来说,其自身遗传因素的影响最大,不同品种茎叶夹角表型的差异体现了品种内部遗传调控途径基因表达与激素水平的不同;移栽期、种植密度的调整,主要通过改变烟株生长的温度、光照条件,引起体内激素水平与相关基因的表达差异,对茎叶夹角产生较大的影响;而氮素水平改变对茎叶夹角调控网络的影响较小,对夹角的调控程度最小。从品种分类看,目前国内种植面积较大的主栽品种如云烟 87、K326、中烟 100 等均为夹角中等类型,而两个特色品种红花大金元、CB-1 分别是茎叶夹角最小和最大的两个品种,差异显著,一定程度反映了烟叶生产的特殊性。与水稻、玉米等籽粒作物尽量减小茎叶夹角、密植增产的育种方向和栽培措施不同,烤烟育种可能更多考虑烟叶品质与抗病性,栽培措施寻求兼顾烟叶产质量平衡。因此栽培措施的配套需考虑品种特性与区域环境条件,茎叶夹角较小的品种、光照资源较足的地区可以适当密植,茎叶夹角较大的品种、光照资源稍欠的地区需适当减小密度,构建合理群体结构,提高光能利用效率,在保质的前提下尽量提高产量。

本研究针对烤烟茎叶夹角这一表型进行初步研究,对烤烟品种进行简单分类,明确内外部不同因素的影响程度,在后续的研究中,将进一步开展不同类型茎叶夹角与各部位叶片光能利用率、光合效率及烟叶产量和质量的关系,针对不同品种提出较为清晰的合理茎叶夹角标准范围,并就烟草茎叶夹角的调控机制进行深入研究。

4 结论

烤烟茎叶夹角受品种遗传因素、气象条件、栽培措施共同调控。品种是影响茎叶夹角的主要因素,当前烟区主栽品种茎叶夹角差异显著,可将其分为夹角小、中、大三种类型;移栽期对烤烟茎叶夹角产生较大影响,气温升高以及累积光照辐射减少是茎叶夹角随移栽期推迟变小的主要原因;种植密度对烤烟茎叶夹角影响较大,随株距增大、密度减小,茎叶夹角呈现增大趋势;施氮量对烤烟茎叶夹角影响有限,随施氮量增加,部分试验上部茎叶夹角呈现增大趋势。

参考文献

- [1] 张全艳, 张培高, 徐春霞, 等. 玉米叶夹角的遗传与分子调控研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2021,23(10):15-24.
ZHANG Quanyan, ZHANG Peigao, XU Chunxia, et al. Advances in genetic researches and molecular regulation mechanism of leaf angle in maize[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2021, 23(10): 15-24.
- [2] 程前. 种植密度对不同株型春玉米光合特性和产量形成的影响[D]. 扬州大学, 2021.
CHENG Qian. Effects of planting density on Photosynthetic Characteristics and yield formation of spring maize with different plant types[D]. Yangzhou University, 2021.
- [3] 马达灵. 产量提高过程中玉米植株形态特征与产量性状的演变规律[D]. 石河子大学, 2014.
MA Daling. Evolution law of maize plant morphological characteristics and yield traits during yield improvement[D]. Shihezi University, 2014.
- [4] 李朴芳, 程正国, 赵鸿, 等. 旱地小麦理想株型研究进展[J]. 生态学报, 2011,31(9):2631-2640.
LI Pufang, CHENG Zhengguo, ZHAO Hong, et al. Current progress in plant ideal type of dryland wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(9): 2631-2640.
- [5] 柏延文, 杨永红, 朱亚利, 等. 种植密度对不同株型玉米冠层光能截获和产量的影响[J]. 作物学报, 2019,45(12):1868-1879.
BAI Yanwen, YANG Yonghong, ZHU Yali, et al. Effects of planting density on canopy light energy interception and yield of different plant types of maize[J]. Acta Agronomica Sinica, 2019, 45(12): 1868-1879.
- [6] 林洪鑫, 潘晓华, 石庆华, 等. 栽插密度与施氮量对双季稻上部三叶叶长和叶角的影响[J]. 作物学报, 2010,36(10):1743-1751.
LIN Hongxin, PAN Xiaohua, SHI Qinghua, et al. Effects of planting density and nitrogen application rate on leaf length and leaf angle of upper three leaves of double cropping rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2010,36(10): 1743-1751.
- [7] ZHANG Cui, BAI Mingyi, CHONG Kang. Brassinosteroid-mediated regulation of agronomic traits in rice[J]. Plant Cell Reports, 2014, 33(5): 683-696.
- [8] Yoshikawa T, Ito M, Sumikura T, et al. The rice *FISH BONE* gene encodes a tryptophan aminotransferase, which affects pleiotropic auxin-related processes[J]. The Plant Journal, 2014, 78(6): 927-936.
- [9] WANG Li, WANG Zhen, XU Yunyuan, et al. OsGSR1 is involved in crosstalk between gibberellins and brassinosteroids in rice[J]. The Plant Journal, 2009, 57(3): 498-510.
- [10] WU Xinru, TANG Ding, LI Ming, et al. Loose plant architecture1, an indeterminate domain protein involved in shoot gravitropism, regulates plant architecture in rice[J]. Plant Physiology, 2013, 161(1): 317-329.
- [11] NING Jing, ZHANG Baocai, WANG Nili, et al. Increased leaf angle1, a raf-like MAPKKK that interacts with a nuclear protein family, regulates mechanical tissue formation in the lamina joint of rice[J]. The Plant Cell, 2011, 23(12): 4334-4347.
- [12] 张晓琼, 王晓雯, 田维江, 等. LAZY1 通过油菜素内酯途径调控水稻叶夹角的发育[J]. 作物学报, 2017, 43(12): 1767-1773.
ZHANG Xiaoqiong, WANG Xiaowen, TIAN Weijiang, et al. LAZY1 regulates development of rice leaf angle through brassinolide pathway[J]. Acta Agronomica Sinica, 2017, 43(12): 1767-1773.
- [13] 王怀珠, 汪健, 胡玉录, 等. 茎叶夹角与烤烟成熟度的关系[J]. 烟草科技, 2005(8):32-34.
WANG Huaizhu, WANG Jian, HU Yulu, et al. Relationship between stem leaf angle and maturity of flue-cured tobacco[J]. Tobacco Science & Technology, 2005(8): 32-34.
- [14] 王娜, 展恩能, 李忠环, 等. 不同施肥水平烤烟烟叶成熟期间茎叶夹角及叶片 SPAD 值变化研究[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2016,31(1):136-140.
WANG Na, ZHAN Enneng, LI Zhonghuan, et al. Study on changes of stem leaf angle and Leaf SPAD value of flue-cured tobacco at different fertilization levels during maturity[J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 2016, 31(1): 136-140.
- [15] 孙延国, 马兴华, 黄择祥, 等. 烟草温光特性研究与利用: I. 气象因素对山东烟区主栽品种生育期的影响[J]. 中国烟草科学, 2020,41(1):30-37.
SUN Yanguo, MA Xinghua, HUANG Zexiang, et al. Investigation and utilization of temperature and light characteristics of tobacco: I. effects of meteorological factors on growth period of main varieties in Shandong tobacco-growing areas[J]. Chinese Tobacco Science, 2020, 41(1): 30-37.
- [16] DUVICK D N, SMITH J S C, COOPER M. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program[M]. Janick J, Plant Breeding Reviews. New York: John Wiley & Sons, 2003:109-151.
- [17] 杜永, 王艳, 王学红, 等. 黄淮地区不同粳稻品种株型、产量与品质的比较分析[J]. 作物学报, 2007, 33(7): 1079-1085.
DU Yong, WANG Yan, WANG Xuehong, et al. Comparisons of plant type, grain yield, and quality of different japonica rice cultivars in huanghe-huaihe river area[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(7): 1079-1085.
- [18] 朱路平, 邹杰, 陈信波. 水稻叶倾角调控的分子机制研究进展[J]. 生命的化学, 2015,35(4): 589-595.
ZHU Luping, ZOU Jie, CHEN Xinbo. Research progress on molecular mechanism of rice leaf inclination regulation. Chemistry of life[J]. 2015, 35(4): 589-595.
- [19] 李文卿, 陈顺辉, 柯玉琴, 等. 不同移栽期对烤烟生长发育及质量风格的影响[J]. 中国烟草学报, 2013,19(4):48-54.
LI Wenqing, CHEN Shunhui, KE Yuqin, et al. Effects of transplanting time on growth and quality of flue-cured tobacco[J].

- Acta Tabacaria Sinica, 2013, 19(4): 48-54.
- [20] 雷小龙, 刘利, 刘波, 等. 机械化种植对杂交水稻 F 优 498 产量构成与株型特征的影响[J]. 作物学报, 2014, 40(4): 719-730. LEI Xiaolong, LIU Li, LIU Bo, et al. Effects of mechanized planting methods on yield components and plant type characteristics of indica hybrid rice F you 498[J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(4): 719-730.
- [21] 徐甘露. 日光温室冬春茬黄瓜在不同条件下的形态表现[J]. 中国农垦, 2002(10): 28. XU Ganlu. Morphological performance of winter and spring cucumber in solar greenhouse under different conditions[J]. China State Farm, 2002(10): 28.
- [22] HU Jihong, ZHANG Fugui, GAO Guizhen, et al. Auxin-related genes associated with leaf petiole angle at the seedling stage are involved in adaptation to low temperature in Brassica napus[J]. Environmental and experimental botany, 2020, 182: 104308.
- [23] 齐振宇, 王婷, 桑康琪, 等. 设施番茄不同叶位补光对植株形态、光合及激素合成的影响[J]. 园艺学报, 2021, 48(8): 1504-1516. QI Zhenyu, WANG Ting, SANG Kangqi, et al. Effects of light supplement at different leaf positions on plant morphology, photosynthesis and hormone synthesis of protected tomato[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2021, 48(8): 1504-1516.
- [24] LONG S P, ZHU Xinguang, NAIDU S L, et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields[J]. Plant, Cell & Environment, 2006, 29(3): 315-330.
- [25] 张春雨, 白晶, 丁相鹏, 等. 错株增密种植对夏玉米光合特性及产量的影响[J]. 中国农业科学, 2020, 53(19): 3928-3941. ZHANG Chunyu, BAI Jing, DING Xiangpeng, et al. Effects of staggered plant density increasing planting on Photosynthetic Characteristics and yield of summer maize[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2020, 53(19): 3928-3941.
- [26] 田智慧, 潘晓华. 氮肥运筹及密度对超高产水稻中优 752 的产量及产量构成因素的影响[J]. 江西农业大学学报, 2007, 29(6): 894-898. TIAN Zhihui, PAN Xiaohua. Effects of nitrogen application and plant density on yield and its components of super high hybrid rice Zhongyou 752[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2007, 29(6): 894-898.
- [27] SHI Qingbiao, KONG Fanying, ZHANG Haisen, et al. Molecular mechanisms governing shade responses in maize[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2019, 516(1): 112-119.
- [28] 吕丽华, 赵明, 赵久然, 等. 不同施氮量下夏玉米冠层结构及光合特性的变化[J]. 中国农业科学, 2008(9): 2624-2632. LV Lihua, ZHAO Ming, ZHAO Jiuran, et al. Changes of canopy structure and photosynthetic characteristics of summer maize under different nitrogen application rates[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008(9): 2624-2632.

Effects of genetic, meteorological and cultivation factors on angle between stem and leaf of flue-cured tobacco

MA Ruhui^{1,2}, ZHANG Yan¹, LI Bin³, DU Chuanyin⁴, ZHANG Yanyan⁵, SHI Yi¹, SUN Yanguo^{1*}

1 Institute of Tobacco Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Tobacco Biology and Processing, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Qingdao 266101, China;

2 Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100080;

3 Sichuan Branch of China National Tobacco Corporation, Chengdu 610096, China;

4 Shandong Weifang Tobacco Limited Company, Weifang 261061, China;

5 Qingzhou Secondary Specialized Schools, China National Tobacco Corporation, Qingzhou 262500, China

Abstract: [Objective] This study aims to clarify the effects of different factors on stem-to-leaf angle of flue-cured tobacco. [Methods] From 2019 to 2021, different experiments were set up in different regions to study the effects of varieties, meteorology, density, nitrogen application rate on stem-to-leaf angle of flue-cured tobacco, and analyze the impact degree of each factor. [Results] (1) There were significant differences in stem-to-leaf angle among different flue-cured tobacco varieties. According to cluster analysis, they were divided into three types: small, medium and large stem-to-leaf angle. The representative variety with small stem-to-leaf angle was Honghua Dajinyuan, the representative varieties with medium stem-to-leaf angle included Zhongyan100, K326 and Yunyan 87, and the representative variety with large stem-to-leaf angle was CB-1. (2) With the delay of transplanting period, the stem-to-leaf angle showed a decreasing trend. The increase of temperature and the decrease of cumulative photo radiation were the main meteorological factors affecting the stem-to-leaf angle, and the influence of precipitation on stem-to-leaf angle was not significant. (3) The stem-to-leaf angle increased with the increase of plant spacing and the decrease of plant density. The stem-to-leaf angle increased with the increase of nitrogen application rate in some experiments. (4) The correlation between in partial experiments and agronomic characters was inconsistent under different factors. The positive correlation between stem-to-leaf angle and stem circumference was higher under variety as a factor, and there was a significant positive correlation between stem-to-leaf angle and leaf dry weight under density as a factor, but there was no significant correlation between stem-to-leaf angle and agronomic characters under transplanting period and nitrogen application rate. (5) The impact degree of different factors on stem-to-leaf angle was in the order of variety > density > transplanting period > nitrogen application rate. [Conclusion] The stem-to-leaf angle of flue-cured tobacco is largely affected by the genetic factors, followed by planting density and meteorological conditions, while the effect of nitrogen application rate is the least.

Keywords: flue-cured tobacco; angle between stem and leaf; varieties; transplanting time; density; nitrogen application rate

*Corresponding author. Email: sunyanguo@caas.cn