

引用格式:

钟汝力, 卢向阳, 刘璐, 谢向丽, 刘雄伟, 范伟, 周喜新. 基于非靶向代谢组学的 G80 烟叶成熟进程的代谢特征[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2024, 50(4): 21–27.

ZHONG R L, LU X Y, LIU L, XIE X L, LIU X W, FAN W, ZHOU X X. Metabolic characterisation in maturation process of flue-cured tobacco variety G80 based on untargeted metabolomics[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2024, 50(4): 21–27.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



基于非靶向代谢组学的 G80 烟叶成熟进程的代谢特征

钟汝力¹, 卢向阳¹, 刘璐¹, 谢向丽¹, 刘雄伟¹, 范伟², 周喜新^{1*}

(1.湖南农业大学生物科学技术学院, 湖南 长沙 410128; 2.湖南农业大学食品科学技术学院, 湖南 长沙 410128)

摘要: 运用超高效液相色谱-串联质谱联用技术, 从烤烟品种 G80 不同成熟期(打顶当天及打顶后第 10、20、30 天)烟叶中鉴定出亲水性代谢物 211 种、亲脂性代谢物 74 种; 共筛选出 94 个差异代谢物, 归属于氨基酸、糖及糖苷类、脂类、胺类、生物碱、苯丙酸及其衍生物、萜类、核苷酸和其他类等 9 大类, 其中 L-苯丙氨酸、DL-苯丙氨酸、DL-酪氨酸、蔗糖和甘油酸为 G80 烟叶成熟过程中的关键代谢物。代谢通路分析发现, G80 不同成熟期烟叶差异代谢物均显著富集于苯丙氨酸代谢途径, 其代谢产物木脂素、苯丙酸、黄酮类 and 香豆素及其衍生物等在成熟后期大量积累, 有助于增强烟叶的抗氧化能力和促进香气的形成。

关键词: 烤烟 G80; 成熟进程; 代谢组学; 差异代谢物; 苯丙氨酸代谢

中图分类号: S572.01

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2024)04-0021-07

Metabolic characterisation in maturation process of flue-cured tobacco variety G80 based on untargeted metabolomics

ZHONG Ruli¹, LU Xiangyang¹, LIU Lu¹, XIE Xiangli¹, LIU Xiongwei¹, FAN Wei², ZHOU Xixin^{1*}

(1.College of Biological Science and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2.College of Food Science and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: Two hundred and eleven hydrophilic metabolites and 74 lipophilic metabolites from tobacco leaves of flue-cured tobacco variety G80 at different maturity stages (on the day of topping and on the 10th, 20th and 30th days of topping) were identified using ultra performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry (UPLC-MS/MS). A total of 94 differential metabolites were screened out, including nine major groups: amino acids, sugars and glycosides, lipids, amines, alkaloids, phenylalanine and its derivatives, terpenes, nucleotides, and others. The key metabolites in tobacco leaves during the maturation process of flue-cured tobacco variety G80 were found to be L-phenylalanine, DL-phenylalanine, DL-tyrosine, sucrose and glyceric acid. Metabolic pathway analysis showed that the differential metabolites of tobacco leaves in flue-cured tobacco variety G80 at different maturation stages were significantly enriched in the phenylalanine metabolic pathway. Metabolites such as lignans, phenylpropanoic acid, flavonoids, and coumarins and their derivatives, which were accumulated in large quantities during the late stage of maturation, could improve the antioxidant capacity and aroma formation of the tobacco leaves.

Keywords: flue-cured tobacco variety G80; maturation process; metabolomics; differential metabolites; phenylalanine metabolism

收稿日期: 2024-03-07

修回日期: 2024-06-10

基金项目: 湖南省烟草公司长沙市公司科技项目(21-23A05); 湖南中烟工业有限责任公司科技项目(KY2020JD0008)

作者简介: 钟汝力(1999—), 男, 湖南长沙人, 硕士研究生, 主要从事烟草生理生化研究, 2380905174@qq.com; *通信作者, 周喜新, 博士, 副教授, 主要从事烟草科学与工程技术研究, 152924447@qq.com

烤烟 G80 是湖南浏阳烟区的主栽品种,具有色度浓、油分足的特点,在卷烟烟叶配方中适配性强,但其烤后烟叶含青比例较高,挂灰现象严重,烟叶等级难以提升,影响了烟农收益,限制了烟叶产业的高质量发展^[1]。较高的鲜烟叶质量是保障烟叶正常烘烤及烤后烟叶品质的基础,鲜烟叶采收成熟度与烤后成熟度形成对应关系^[2]。鲜烟叶成熟度与烤青烟和挂灰的产生密切相关,研究不同成熟度的烟叶代谢差异,对于深入了解不同采收成熟度烟叶的鲜烟叶质量及与烤后烟叶质量关系具有重要意义^[3]。烟叶成熟过程是物质合成、分解、转化、消耗和积累的过程,烟叶代谢物的动态变化充分且直观反映了内在物质的转化过程^[4]。在烟草中鉴定的代谢物已超过 3 000 种^[5],代谢物的理化性质和含量存在较大差异^[6]。常规烟草化学成分检测多集中于总氯、烟碱、总钾、总糖、还原糖和总氮,难以清晰解释它们的代谢规律^[7]。周会娜等^[8]基于气-质和液-质联用技术,解析了八大香型风格新鲜烟叶代谢物(脂类化合物、含氮化合物、糖类化合物、有机酸类化合物、核酸类化合物)的差异,从代谢物层次对不同香型烟叶进行区分。田培等^[9]运用液相色谱-质谱联用(LC/MS)技术对南方根结线虫侵染前后的烟叶进行代谢组学分析,探究侵染前后代谢通路的变化,筛选出与抗病显著相关的代谢通路。向海英等^[10]基于 LC-QTOF/MS 技术对不同生育期红花大金元烟叶进行非靶向代谢组学分析,分析其代谢图谱差异,并通过代谢物之间的相关性分析,从生物碱合成方面探究不同生育期烟草代谢物的变化规律。周培禄^[11]运用高效液相色谱-质谱联用(UPLC/MS)技术对低温胁迫下的烟叶进行非靶向代谢组学分析,筛选出低温胁迫下烟叶的关键代谢物,并结合转录组学分析筛选出关键调控基因,进一步揭示烟叶抵御寒冷胁迫的生理机制。笔者采用超高效液相色谱-串联质谱联用(UHPLC-MS/MS)技术,分析 G80 成熟过程中的差异代谢物,以期为后续从代谢组角度探索 G80 烟叶成熟过程中关键代谢物提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

在烤烟现蕾期,选择 300 株长势一致的 G80 烟株,分别于打顶当天(T0)和打顶后第 10 天(T10)、第 20 天(T20)、第 30 天(T30),采集中部第 10 叶位烟叶,剔除主脉和较粗的支脉,分别用锡箔纸包裹,液氮速冻, -80 °C 冷冻保存。

1.2 方法

1.2.1 烟叶代谢物 UHPLC-MS/MS 检测

取 25 mg 烟叶样品,液氮研磨后加入 500 μ L 包含内标的提取液(甲醇与水体积比为 3 : 1),在 35 Hz 频率下研磨 4 min 后在冰水浴中进行 5 min 的超声处理,3 次重复。在 -40 °C 下静置 1 h 后,将样品于 4 °C、12 000 r/min 下离心 15 min,取上清液,使用 Vanquish 超高效液相色谱仪,通过 Waters ACQUITY UPLCHSS T3 (2.1 mm \times 100 mm, 1.8 μ m) 液相色谱柱对目标化合物进行色谱分离。液相色谱 A 相为水相,含 5 mmol/L 乙酸铵和 5 mmol/L 乙酸, B 相为乙腈。样品盘温度为 4 °C,进样体积 2 μ L。分离后的样品通过 Orbitrap Exploris 120 质谱仪在软件 Xcalibur 控制下进行一级、二级质谱数据采集:鞘气流速为 50 Arb,辅助气体流速为 15 Arb;毛细管温度 320 °C;全质谱分辨率为 60 000,串联质谱分辨率为 15 000;碰撞能量为 10/30/60 标准化碰撞能量;喷雾电压为 3.8 kV(正离子模式)或 -3.4 kV(负离子模式)。

1.2.2 烤后烟叶主要化学成分质量分数的测定

采用连续流动法^[12]测定烤后烟叶总糖、还原糖和烟碱质量分数;采用消化-凯氏定氮法^[13]测定总氮质量分数;采用火焰光度计法^[14]测定钾质量分数;采用福林法^[15]测定总酚类质量分数。

1.3 数据分析

将质谱仪检测的原始数据经 ProteoWizard 软件转换为 mzXML 格式后,运用 R 程序包进行峰识别、峰提取、峰对齐和积分等处理,并与自建的 BiotreeDB

(V2.1)二级质谱数据库进行匹配,进行物质注释。对导出数据进行峰面积的归一化处理后,利用 SIMCA 进行主成分分析(PCA)和正交偏最小二乘判别分析(OPLS-DA);根据 OPLS-DA 模型计算各代谢物的 VIP 值、代谢物差异倍数(FC)和 T-test 计算所得的 P 值筛选差异代谢物;运用 MetaboAnalyst 进行代谢通路分析;运用 SPSS 进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 不同成熟期 G80 烟叶的代谢组学分析

2.1.1 代谢组学综合分析

通过弱极性 T3 色谱体系与串联质谱联用,对样品进行亲水和亲脂成分兼容性检测,检测数据经过异常值过滤、缺失值填补、数据标准化等预处理后有 48 092 个峰被保留。依据代谢物的特征峰,结合自建数据库及 METLIN、NIST 等质谱数据库比对,在正负离子模式下共注释得到 1 429 个代谢物,筛选出相似度大于 80%的代谢物,准确定性亲水性代谢物 211 种、亲脂性代谢物 74 种。

对不同成熟期烟叶代谢物在 Super Class 层次上进行分类,正负模式下的烟叶代谢物被分为 15 类,占比最大的 5 类代谢物分别是脂类及类脂分子、有机杂环化合物、有机氧化合物、苯丙酸及其衍生物、有机酸及其衍生物,其占比分别为 35.25%、13.63%、12.50%、10.66%、10.35%。

2.1.2 代谢组的多元统计分析

对不同成熟期 G80 烟叶的代谢产物进行主成分分析(PCA)。结果(图 1)表明:组内样品聚合紧密,

说明样品重复性较好;不同成熟期 G80 烟叶在第一主成分水平上都能明显区分,说明不同成熟期烟叶代谢组分之间均具有显著差异,烟叶的代谢物组分明显受成熟时间的影响。

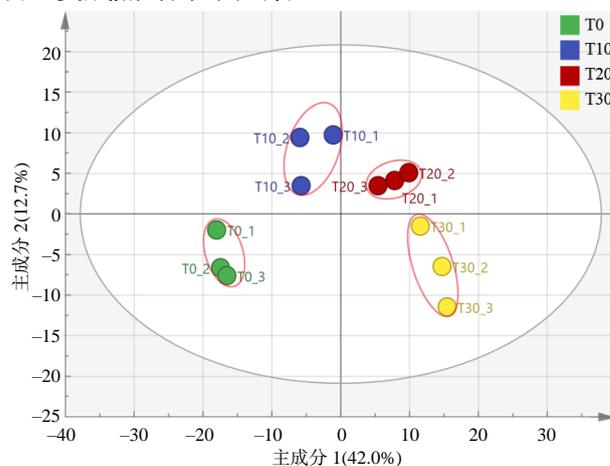
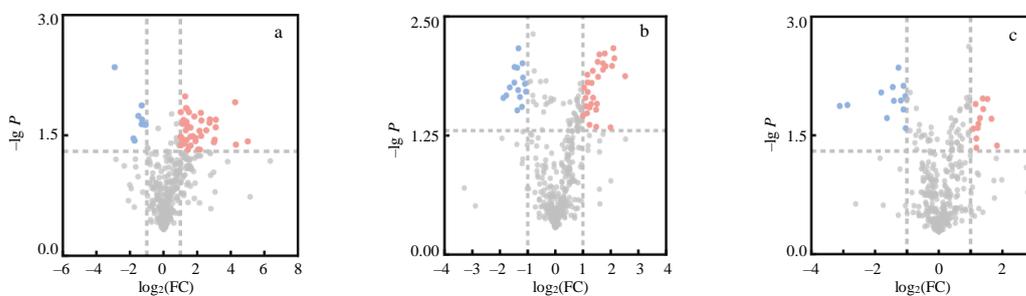


图 1 不同成熟期 G80 烟叶代谢物的主成分分析

Fig.1 Principal component analysis of metabolites in tobacco leaves at different maturity stages of G80

2.1.3 差异代谢物的筛选

分别对不同成熟期的烟叶代谢组进行两两比较,建立 OPLS-DA 模型,并计算各组间代谢物的 VIP 值、代谢物差异倍数(FC)和 T-test 计算所得的 P 值,筛选各成熟期 VIP 值 >1 、 P 值 <0.05 、 $FC>2$ 或 $FC<0.5$ 的差异代谢物。结果(图 2)表明,3 个成熟期分别筛选出 46、44 和 25 种差异代谢物。去除重复代谢物后,共筛选出差异代谢物 94 种。T0 至 T10 时期,烟叶下调和上调代谢物分别为 9 种和 37 种;T10 至 T20 时期,烟叶下调和上调代谢物分别为 15 种和 19 种;T20 至 T30 时期,烟叶下调和上调代谢物分别为 13 种和 12 种。



a T0 至 T10; b T10 至 T20; c T20 至 T30。红色节点代表上调代谢物;蓝色节点代表下调代谢物。

图 2 不同成熟期 G80 烟叶代谢物的差异表达火山图

Fig.2 Differential expression of metabolites in tobacco leaves at different maturity stages of G80

从聚类热图(图 3)可知, 代谢物可分为 9 大类, 分别为氨基酸(苯丙氨酸、亮氨酸、组氨酸、酪氨酸、谷氨酰胺等), 糖及糖苷类(蔗糖、海藻糖、老鼠瓜苷 A 等), 脂类(甘油磷脂、脂肪酰、脂肪酸类), 胺类(色胺、苯乙胺), 生物碱(L-尼古丁、去甲烟碱), 苯丙酸及其衍生物(异秦皮素、槐黄酮苷、异鼠李素等), 萜(紫苏醇、荆芥苷、异胡椒苷), 核苷酸和其他代谢物。烟叶成熟过程中下调的差异代谢物主要

是酪氨酸、苯丙氨酸、色氨酸等氨基酸, 甘油磷脂和长链脂肪酸以及 α -香柠檬烯、 β -蒾澄茄烯等; 上调的差异代谢物主要有大部分的苯丙酸及衍生物、生物碱、糖和糖苷。此外, 还有一些代谢物如羟基-癸烯-二炔酸甲酯葡萄糖苷、二羟基-3-羟基苯基甲基-7-甲氧基苯并吡喃酮、烟碱酸单核苷酸等呈先上调后下调的变化。

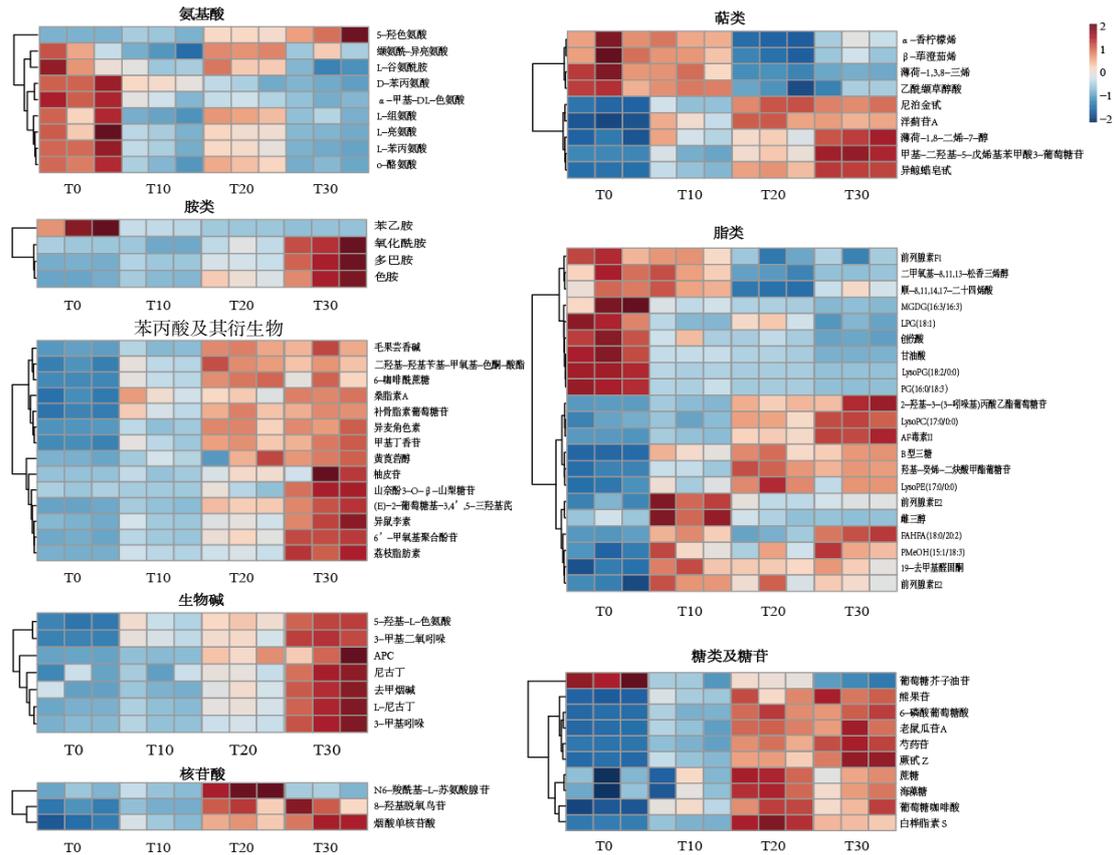


图 3 不同成熟期 G80 烟叶差异代谢物丰度热图

Fig.3 Heat map of differential metabolite abundance in tobacco leaves at different maturity stages of G80

不同成熟期烟叶共有的差异代谢物包括 L-苯丙氨酸、DL-苯丙氨酸、DL-酪氨酸、蔗糖和甘油酸, 表明这些代谢物可能是成熟过程中的关键代谢物。T0 至 T10 时期, 特有的差异代谢物主要有烯基硫代葡萄糖酸酯、熊果苷、木犀草苷等糖类代谢物以及 APC、5-羟基-L-色氨酸等生物碱和黄酮苷等酚类物质, 表明这些代谢物在 G80 烟叶成熟前期起重要作用。T20 与 T30 时期, 特有的差异代谢物包括创伤酸、MGDG、PG 等脂类代谢物, 枳壳素、异鼠李素等黄酮类化合物, L-亮氨酸和 L-谷氨酰胺等氨基酸类化合物, 表明这些代谢物在 G80 烟叶

成熟后期有重要作用。

2.1.4 差异代谢物的 KEGG 通路分析

将筛选出的差异代谢物映射到 KEGG 通路上进行注释, 通路富集分析和拓扑分析结果(图 4)表明, T0 至 T10 时期, 差异代谢物显著富集于异喹啉生物体的生物合成和苯丙氨酸代谢这 2 个途径(图 4-a); T10 至 T20 时期, 差异代谢物显著富集于淀粉和蔗糖代谢、吡啶生物碱生物合成、苯丙氨酸代谢、烟酸盐和烟酰胺代谢这 4 个途径(图 4-b); T20 至 T30 时期, 差异代谢物显著富集于苯丙氨酸代谢、烟酸盐和烟酰胺代谢这 2 个途径(图 4-c)。这

些结果表明，烟叶成熟过程中的差异代谢物主要富集在糖类代谢、氨基酸代谢和生物碱的生物合成等途径中。特别是淀粉和蔗糖代谢、苯丙氨酸代谢、烟酸盐和烟酰胺代谢、异喹啉生物碱和吲哚生物碱

合成等通路在烟叶成熟过程中发挥着重要作用。值得注意的是，各成熟期苯丙氨酸代谢途径均显著富集，说明此代谢途径对烟叶酚类次生代谢产物的形成有重要影响。

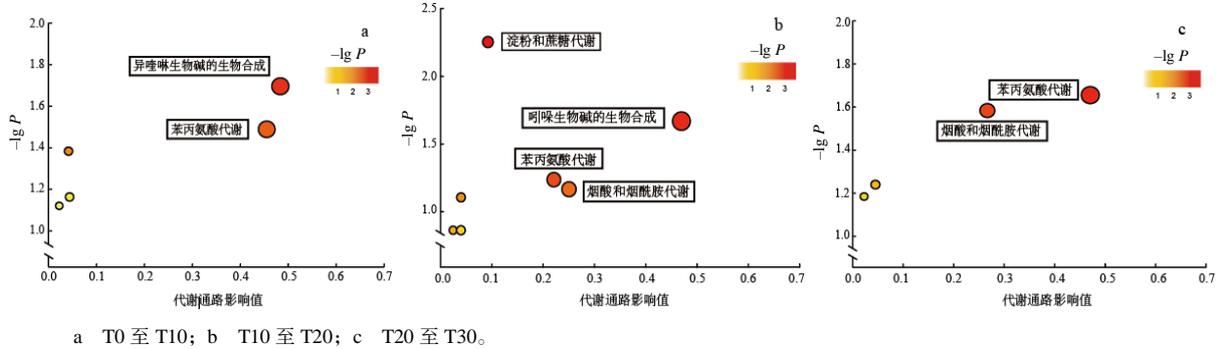


图 4 G80 不同成熟期差异代谢物的通路分析

Fig.4 Analysis of differential metabolite pathways at different maturation stages of G80

2.1.5 脂质代谢的差异

G80 不同成熟期的糖脂代谢差异如图 5 所示。从 T0 到 T30 时期，G80 烟叶中单半乳糖甘油二酯(MGDG)、双半乳糖甘油二酯(DGDG)和硫代异鼠李糖(SQDG)水平分别下降了 50.2%、25.4%和 71.8%。

从 T20 到 T30 时期，MGDG(16 : 3/18 : 3)和 DGDG(16 : 3/18 : 3)水平分别显著下降了 58.6%和 66.2%，说明 G80 烟叶在打顶 20 d 后叶绿素大量降解，光合能力明显下降。

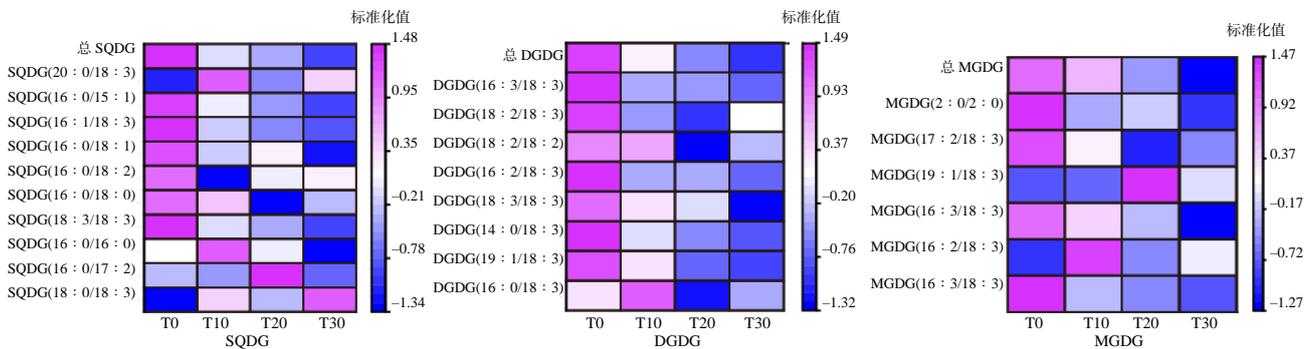


图 5 G80 不同成熟期的糖脂代谢差异

Fig.5 Differences in glycolipid metabolism at different maturity stages of G80

2.1.6 苯丙氨酸的代谢途径

检测到的苯丙氨酸代谢途径(图 6)的代谢物主要有苯乙酸代谢途径的苯乙胺和苯丙烷代谢途径的酚类物质，酚类物质包括简单酚及其衍生物、苯丙酸、木脂素、香豆素及衍生物和黄酮类化合物等。简单酚及其衍生物包括对茴香酸、对苯二甲酸等；苯丙酸包括绿原酸、咖啡酸、芥子酸和邻香豆酸；木脂素包括水飞蓟宾、柑桔素、二氢粘素；香豆素衍生物有茛菪亭、秦皮甲素和 7-羟基香豆素；黄酮类物

质包括芸香苷、槲皮素、紫云英苷、山奈酚等。T0 到 T10 时期，简单酚及其衍生物含量呈上调趋势且在此期间积累最多；T10 到 T20 时期，木脂素含量上调且在此期间积累最多；T20 到 T30 时期，香豆素和黄酮类化合物含量呈上调趋势，并在 T30 时积累最多。在烟叶成熟过程中，苯丙氨酸代谢增强，酚类物质含量逐渐增加，而苯乙胺含量逐渐减少，可能与苯丙氨酸代谢中更多物质由苯乙酸代谢向苯丙烷代谢途径转变有关。

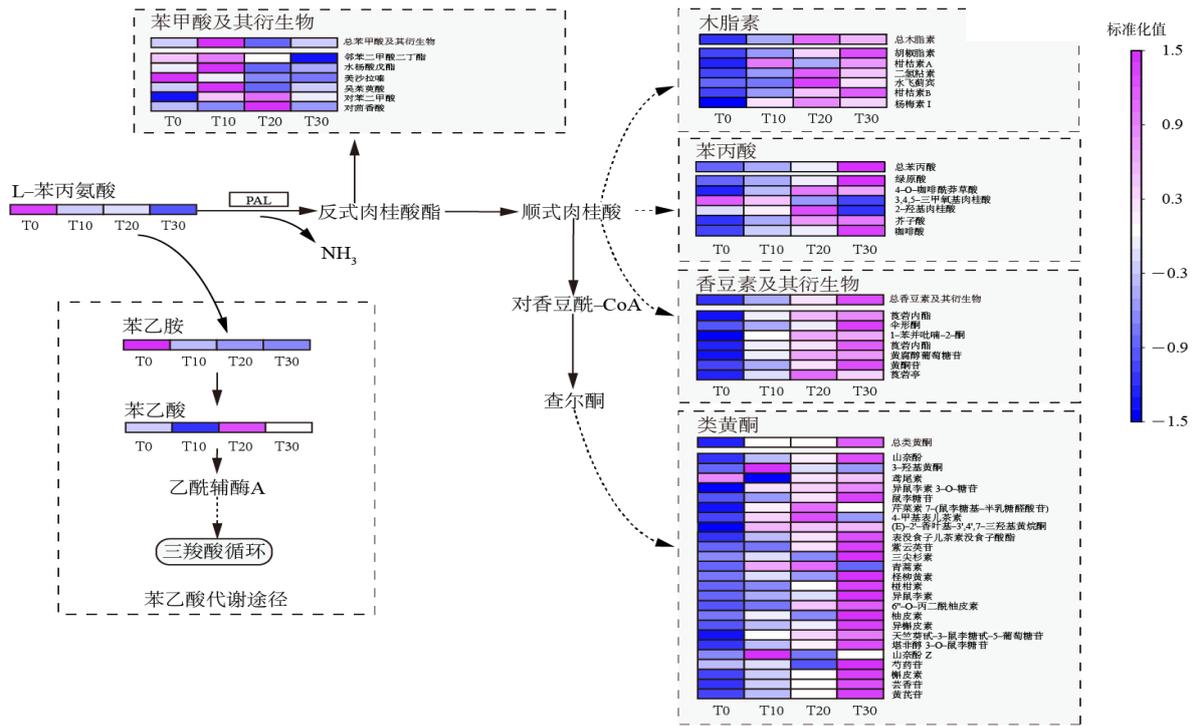


图6 G80不同成熟期的苯丙氨酸代谢

Fig.6 Differences in phenylalanine metabolism at different maturity stages of G80

2.2 不同成熟期 G80 烤烟的化学品质

不同成熟期 G80 烤烟的主要化学成分含量测定结果列于表 1。除钾以外，其余成分含量具有较大差异。随着烟叶成熟度的提高，烤烟的烟碱和总酚含量逐渐增加。从总糖、还原糖质量分数的变化来看，二者在 T20 时达到最大值，分别为 23.95% 和 16.92%。烟叶未熟时，鲜烟叶碳水化合物积累少，且叶绿素和蛋白质含量较高，因而烤后烟叶糖类物

质和生物碱的含量低，总氮含量却很高，化学成分含量和比例不协调，内在品质差。随着烟叶不断成熟，干物质不断积累，蛋白质和叶绿素部分分解，当烟叶完全成熟时，其物质分解的速率大于合成的速率，蛋白质含量较低，糖碱比适宜，因而烤后烟叶含糖量和烟碱含量适中，内在品质较好。当烟叶过度成熟后，物质大部分被消耗和转移，因而烤后烟叶内含物质含量低，烟碱含量高，品质较差。

表 1 不同成熟期 G80 烤烟主要化学成分的质量分数

| 处理 | 总糖 | 还原糖 | 总氮 | 烟碱 | 钾 | 总酚 |
|-----|---------------|----------------|--------------|--------------|---------------|--------------|
| T0 | (20.76±0.23)a | (12.77±0.84)a | (2.54±0.06)b | (1.27±0.12)a | (2.33±0.10)ab | (1.98±0.25)a |
| T10 | (19.98±0.41)a | (14.55±0.16)b | (1.77±0.08)a | (2.73±0.07)b | (2.12±0.10)a | (2.40±0.15)a |
| T20 | (23.95±0.50)b | (16.92±0.67)c | (1.86±0.07)a | (2.91±0.17)b | (2.55±0.07)b | (3.13±0.14)b |
| T30 | (20.75±0.91)a | (15.72±0.66)bc | (1.83±0.10)a | (3.02±0.17)b | (2.46±0.08)b | (3.24±0.23)b |

同列数据不同字母表示处理间的差异有统计学意义(P<0.05)。

3 结论与讨论

从不同成熟期 G80 烟叶中筛选出 94 种差异代谢物，包括氨基酸(苯丙氨酸、亮氨酸、组氨酸、酪氨酸、谷氨酰胺等)，糖及糖苷(蔗糖、海藻糖、老鼠瓜苷 A、葡萄糖苷等)，苯丙酸及其衍生物(异秦皮素、槐黄酮苷、异鼠李素等)，脂类(甘油磷脂、脂肪酰、脂肪酸类等)，生物碱(如 L-尼古丁、去甲

烟碱)等代谢物。这些代谢物主要富集在吡啶生物碱的合成、苯丙氨酸代谢、淀粉和蔗糖代谢、烟酸盐和烟酰胺代谢等代谢途径中。

随着 G80 烟叶的成熟，糖类物质含量逐渐增加，在 T20 时，淀粉和蔗糖代谢途径中的差异代谢物显著富集，说明烟叶成熟后期蔗糖含量的增加可能是由烟叶中淀粉的降解所致，表明 G80 中部叶在 T20 时期达到了生理成熟^[16]。烟碱含量在 T30 时达

到最高,这与 LI 等^[17]的研究结果一致。鉴定出的 9 种生物碱(其中包括去甲烟碱、可替宁、葫芦巴碱、3-甲基吲哚、鞘氨醇、吲哚-3-甲醇、喹啉、尿嘧啶)含量也随着成熟过程逐渐增加。从代谢途径分析可以看出, T20 后烟酸盐代谢产物含量逐渐上调,且在 T30 时期显著富集。在尼古丁合成酶的作用下烟酸盐通过 1-甲基吡咯啉合成烟碱。与 T10 时相比, T20 和 T30 时烟酸盐含量明显下降,而烟碱含量明显上升,这表明烟碱的合成和积累主要发生在成熟后期。

不同成熟阶段的代谢物都在苯丙氨酸代谢通路中富集。苯丙氨酸可以通过苯乙酸代谢途径生成乙酰辅酶 A,参与三羧酸循环^[18];也可以通过莽草酸-苯丙素代谢途径参与苯丙烷代谢合成多酚类物质^[19]。在 T0 和 T10 时,苯丙氨酸代谢主要集中在苯乙酸代谢途径中,但随着烟叶的成熟和衰老,烟叶会产生大量活性氧和自由基,激活烟叶的抗氧化系统。酚酸酯和类黄酮等多酚类物质是清除自由基的抗氧化剂,苯丙氨酸代谢中更多物质由苯乙酸代谢向苯丙烷代谢途径转变,这可能是多酚类物质在后期大量积累的重要原因。

采用 UPLC-MS-MS 对样品进行亲水亲脂成分兼容性检测,获取全面代谢指纹谱,筛选出 G80 烟叶成熟过程中 5 个关键的代谢物,即 L-苯丙氨酸、DL-苯丙氨酸、DL-酪氨酸、蔗糖和甘油酸。这些代谢物主要与多酚合成、糖代谢和脂质代谢等生化反应相关。结合不同成熟期烟叶烤后品质可得出, G80 中部叶打顶后 20 d 时,烟叶糖类物质积累最多,生物碱含量适中,多酚类物质积累多,其烤后烟叶化学品质最佳,鲜烟叶在生理和代谢方面达到适宜的采收状态。

参考文献:

- [1] 裴晓东,李帆,陈坤,等. 烤烟G80 特色烘烤工艺研究[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(31): 19602-19604.
- [2] 王勇,周冀衡,肖志新,等. 不同成熟度对烤烟烟叶品质 and 安全性指标的影响[J]. 中国烟草科学, 2007, 28(3): 26-29.
- [3] 任仕荣. 烟叶烤青和挂灰产生原因及改进对策[J]. 安徽农学通报, 2022, 28(3): 130-131.
- [4] LIM P O, KIM H J, GILNAM H G. Leaf senescence[J]. Annual Review Plant Biology, 2007, 58: 116.
- [5] 冯吉,余君,蔡长春. 代谢组学在烟草香味物质研究中的应用概况与展望[J]. 湖北农业科学, 2012, 51(23): 5248-5252.
- [6] 王小莉,付博,赵铭钦,等. 代谢组学技术在烟草研究中的应用进展[J]. 中国烟草科学, 2016, 37(1): 89-96.
- [7] 戴宇樵,吕才有. 代谢组学技术在茶学中的应用研究进展[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(2): 24-28.
- [8] 周会娜,刘萍萍,张玉霞,等. 八大香型风格新鲜烟叶代谢特征的生态成因分析[J]. 烟草科技, 2022, 55(6): 19-26.
- [9] 田培,李晓辉,贺文俊,等. 南方根结线虫侵染烟草抗感品种前后的代谢组学分析[J]. 中国烟草学报, 2019, 25(4): 81-92.
- [10] 向海英,刘欣,逢涛,等. 基于非靶向代谢组学的红花大金元不同生育期烟叶代谢图谱差异分析[J]. 中国烟草学报, 2022, 28(4): 77-84.
- [11] 周培禄. 低温诱导苗期烟草叶片酚类物质合成的分子机制研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
- [12] 杨洋,惠非琼,胡世龙,等. 有机肥与化肥配施对福建三明烤烟生长及烟叶产质量的影响[J]. 湖北农业科学, 2019, 58(9): 75-79.
- [13] 刘国顺,刘韶松,贾新成,等. 烟田施用有机肥对土壤理化性状和烟叶香气成分含量的影响[J]. 中国烟草学报, 2005, 11(3): 29-33.
- [14] 王程栋,王树声,刘新民,等. 曲靖烟区土壤化学性状及海拔对烟叶钾含量的影响[J]. 中国烟草科学, 2013, 34(4): 25-29.
- [15] 李尼杭,卢红,杨焕文. 烘烤过程多酚氧化酶抑制剂对烤烟多酚的影响[J]. 云南农业大学学报, 2007, 22(1): 69-73.
- [16] 邓云龙,崔国民,孔光辉,等. 品种、部位和成熟度对烟叶淀粉含量及评吸质量的影响[J]. 中国烟草科学, 2006, 27(4): 18-23.
- [17] LI L L, ZHAO J Y, ZHAO Y N, et al. Comprehensive investigation of tobacco leaves during natural early senescence via multi-platform metabolomics analyses[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 37976.
- [18] 柳习月,朱琪,杨帆,等. 蛋白组学揭示苯丙氨酸代谢对酱香大曲风味影响[J]. 食品科技, 2021, 46(8): 1-6.
- [19] 董艳珍. 植物苯丙氨酸解氨酶基因的研究进展[J]. 生物技术通报, 2006(S1): 31-33.

责任编辑: 罗慧敏
英文编辑: 罗维