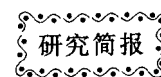


种植密度对烤烟不同部位叶片光合特性及其同化物积累的影响



王 瑞¹ 刘国顺^{1,*} 倪国仕² 毕庆文³ 杨林波³ 甄才红¹

¹河南农业大学国家烟草栽培生理生化研究基地, 河南郑州 450002; ²恩施州烟草公司, 湖北恩施 445500; ³湖北中烟工业有限责任公司, 湖北武汉 430051

摘 要: 选用云烟 87, 研究 4 种种植密度(16 665、15 150、13 875 和 12 825 株 hm^{-2})对烤烟下、中、上 3 部位叶片光合及其同化物的影响。结果表明, 叶片净光合速率(P_n)、比叶重以及碳水化合物总量在成熟期(移栽 60 d 以后)明显表现出密度效应。随着群体生育进程的推进, 密度对 3 个指标的影响程度有增大趋势。降低种植密度可以减小叶片 P_n 下降率, 延缓光合功能的衰退, 延长同化产物的积累时间。下部叶除 12 825 株 hm^{-2} 外, 其他 3 处理均未出现光合“午休”现象; 而上部叶片均出现“午休”现象; 较高种植密度能够减轻中部叶片“午休”的程度。在 15 150 株 hm^{-2} 的种植密度下, 中部叶片日光合总量较高, 光合产物也达到较高水平, 叶片光合作用和蒸腾作用也达到最为协调的状态, 有着较高的水分利用率。

关键词: 种植密度; 烤烟; 光合特性; 日变化; 同化物

Effects of Planting Density on Photosynthetic Characteristics and Assimilate Accumulation of Leaves in Different Positions in Flue-Cured Tobacco

WANG Rui¹, LIU Guo-Shun^{1,*}, NI Guo-Shi², BI Qing-Wen³, YANG Li-Bo³, and ZHEN Cai-Hong¹

¹ National Tobacco Cultivation & Physiology & Biochemistry Research Center, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; ² Tobacco Company in Enshi Prefecture, Enshi 445500, China; ³ Hubei Tobacco Industry Limited Liability Company, Wuhan 430051, China

Abstract: The leaves in three positions (leaf 5, 11, 17 from bottom to top) of flue-cured tobacco Yunyan 87 with four planting densities (16 665, 15 150, 13 875, and 12 825 plants ha^{-1}) were tested in the field experiment in Liangfeng Village, Xuanen County, China in 2008. The results indicated that the net photosynthetic rate (P_n), specific leaf weight and carbohydrate content exhibited significant difference under various planting densities in mature period (60 days after transplanting), and the impact of plant density increased in the process of leaf development. With the decrease of planting density, the decline rate of P_n was reduced, photosynthetic function decline was delayed, and the accumulating time of assimilate was prolonged. The lower leaf did not appear photosynthetic midday depression under three planting densities except under the lowest density (12 825 plants ha^{-1}). The upper leaf appeared photosynthetic midday depression under all the planting densities. Degree of photosynthetic midday depression for the middle leaf was lightened under lower densities. Under planting density of 15 150 plants ha^{-1} , the middle leaf had higher daily photosynthesis and assimilate, and the photosynthesis and transpiration achieved the most coordinate state, exhibiting higher single-leaf WUE.

Keywords: Planting density; Flue-cured tobacco; Photosynthetic character; Diurnal change; Assimilation

种植密度是协调烤烟群体与个体矛盾, 平衡产量和质量关系的重要因素之一。种植密度通过影响植株营养状况、作物冠层的光截获和光分布特征, 进而影响植株个体活力、不同叶位叶片光合速率和群体光合碳同化能力, 直至群体干物质生产能力^[1]。关于种植密度对植物叶片光合特性及其同化物积累、分配、转移等方面影响的研究在小麦、玉米上开展了很多^[2-3]。但烤烟与这些作物有着不同之处, 烤烟叶片既是进行光合作用又是储存光合产物的主要器官, 且收获叶片是烤烟种植的主要目的。烤烟各部位叶片由于遗传基础、生育时期以及所处冠层环境条件不同而表现出差异很大的生理生化特性, 从而导致不同的质量特征。前人关于烤烟种植密度的研究主要集中在其对生长发育和烤后烟叶产质量、主要化学成分等的影响上, 研究的部位比较单一^[4-5], 对大田生长过程中各部位叶片光合特性及其同化物积累涉及的较少。光合作用是作物产量和质量形成

本研究由烟草行业栽培生理生化重点实验室项目和湖北省科技厅科技攻关项目(2006AA201C73)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 刘国顺, E-mail: liugsh1851@163.com

第一作者联系方式: E-mail: Wangrui2999@126.com, Tel: 0371-63558121

Received (收稿日期): 2009-05-15; Accepted (接受日期): 2009-07-21.

的基础, 作物中 90% 以上的干物质直接或间接来自光合作用, 提高烟草产量和品质的根本途径是改善烟草的光合性能, 其同化产物在植物的生长发育和代谢活动中起重要的作用^[6]。本研究旨在探讨不同种植密度下烤烟各部位叶片的光合特性及其同化产物的变化规律, 从光合生理角度解释密度对烤烟产量和质量的调控效应, 为进行烤烟适宜群体结构优化设计, 发挥烤烟群体和个体效应的最大潜能提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

于 2008 年在湖北省宣恩县椒园镇凉风村(海拔 870 m)进行大田试验。供试品种为云烟 87。试验地为黄棕壤土, 土层深厚, 质地偏黏, pH 5.6, 含有机质 24.2 g kg⁻¹、碱解氮 135.15 mg kg⁻¹、速效磷 21.42 mg kg⁻¹、速效钾 195.00 mg kg⁻¹。

当地烤烟种植习惯采用固定行距(120 cm), 调整株距来控制密度, 一般种植规格为 120 cm × 60 cm, 密度为 13 875 株 hm⁻²。据此本试验设 4 种密度处理, 处理 1 为 16 665 株 hm⁻² (120 cm × 50 cm), 处理 2 为 15 150 株 hm⁻² (120 cm × 55 cm), 处理 3 为 13 875 株 hm⁻² (120 cm × 60 cm), 处理 4 为 12 825 株 hm⁻² (120 cm × 65 cm)。随机区组设计, 3 次重复, 共 12 个小区, 每小区面积 56 m²。

于 4 月中旬条施全部肥料, 起浅垄覆膜。施纯氮 75 kg hm⁻², 氮磷钾比例为 1 : 2 : 3。各处理均于 5 月 6 日移栽, 6 月 5 日达到团棵(进行揭膜培土), 6 月 26 日现蕾, 7 月 6 日开始第一次采收。以后各小区按成熟标准采收。

1.2 光合参数的测定

在每个小区选择长势长相均匀一致、能够代表小区生长状况的烟株 3 株, 每株自下而上标记第 5 位叶(下部叶), 11 位叶(中部叶), 17 位叶(上部叶)。各部位叶片分别在全展时、全展后 15 d、全展后 30 d 进行测定(下、中、上部叶片分别在移栽后 35、50 和 62 d 达到全展, 上部叶因天气原因推迟 3 d)。采用美国 Li-cor 公司生产的 LI-6400 便携式光合测定系统测定净光合速率(P_n), 蒸腾速率(T_r), 叶片水分利用率(WUE)= P_n/T_r 。人工控制 CO₂ 浓度 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, 25 °C, 光照强度 1 000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。同时寻找全天晴朗无云的天气于下部叶在全展后 13 d, 中部叶在全展后 16 d, 上部叶在全展后 17 d 完成测定光合日变化, 从 7:00 到 19:00, 每 2 h 测定一次, 完全采用自然条件。通过对 P_n 日变化曲线积分获得叶片的日光合总量, 通过对 T_r 日变化曲线积分获得日蒸腾总量。

1.3 比叶重、碳水化合物总量的测定

在前述测定时间, 各小区选择与前述烟株长势长相一致的 3 株, 摘取自下而上第 5 位叶(下部叶)、第 11 位叶(中部叶)、第 17 位叶(上部叶)。参照肖强等^[7]方法计算每张叶片的叶面积, 于 105 °C 杀青 30 min, 60 °C 烘干后称重, 得出每张叶片的干重, 比叶重=干重/叶面积。将同类叶片混合磨碎后测定碳水化合物含量。采用美国 API 公司生产的 305D 型连续流动分析仪测定淀粉和可溶性总糖含量。由于对碳水化合物的分析从叶片全展后开始的, 这时叶片网络和骨架(主要是纤维素、半纤维素、果胶)已经形成, 其后主要以水溶性糖和淀粉的形式积累^[8], 因此可用二者之和代替碳水化合物总量。

1.4 统计分析

采用 Microsoft Excel 软件和 DPS 统计分析软件^[9]。

2 结果与分析

2.1 不同种植密度对各部位叶片光合参数的影响

2.1.1 对净光合速率(P_n)的影响 从图 1 可见, 各处理各部位叶片 P_n 均随测定时间的推迟而下降。表明叶片全展后, 光合功能不断衰退。16 665、15 150、13 875 和 12 825 株 hm⁻² 4 种处理 P_n 在叶片全展后 30 d 内下部叶下降 82.4%、72.6%、77.2%、66.7%, 中部叶 P_n 下降 83.4%、80.9%、78.2% 和 74.1%, 上部叶下降 69.4%、62%、61.5% 和 61.6%。表明种植密度越小, 叶片光合功能的衰退越慢, 尤其在中、下部叶表现更加明显。下部叶在全展后 30 d、中部叶在全展后 15 d、上部叶在全展时 P_n 才开始表现出随着密度降低而增加的趋势, 表明种植密度对烤烟光合功能的影响主要在烟株生育后期。从表 1 可知, 中、下部叶片 P_n 不同时期种植密度间的变异系数(CV)和最大差异率(PR)均随着测定时间的推迟而增大。表明随着叶片生育进程的推进, 密度对中、下部叶片影响程度越来越大。上部叶在全展后 15 d 和 30 d 的 CV 和 PR 变化不大, 可能是因为在 中、下部叶片采收后, 上部叶片营养供应有所增加, 各种种植密度间差异缩小。下、中、上部 P_n 的 CV 和 PR 均值分别为 11.4%、11.6%、15.4% 和 43.1%、40.4%、51.7%, 表明种植密度总体上对上部叶 P_n 的影响程度大于中、下部叶。但下部叶 P_n 在全展后 30 d 种植密度间 CV 和 PR 明显大于其他两个部位, 主要是因为随着烟株个体的增长, 处于冠层下部的叶片受光照和营养胁迫程度增大, 种植密度对其影响更大。

从图 2 可见, 各处理各部位叶片 P_n 均在 11:00 点最高。就下部叶而言, 12 825 株 hm⁻² 处理在 13:00 时出现了一个“波谷”, 存在光合“午休”现象, 而其他 3 个处理未出现“午休”现象; 日光合总量(表 2), 处理间差异不显著。就中部叶而言, 13 875

株 hm^{-2} 和 12 825 株 hm^{-2} 两处理在 13:00 时存在明显的光合“午休”现象,而 16 665 株 hm^{-2} 和 15 150 株 hm^{-2} 两处理光合“午休”现象并不明显,15 150 株 hm^{-2} 处理的 P_n 在 13:00~15:00 较其他 3 个处理高;12 825 株 hm^{-2} 和 15 150 株 hm^{-2} 两处理的日光合总量显著高于其他两个处理,16 665 株 hm^{-2} 处理最低。就上部叶而言,各处理日变化趋势基本一致,在 13:00 时均存在明显的光合“午休”现象;日光合总量随着密度的降低而增加,处理间差异显著。

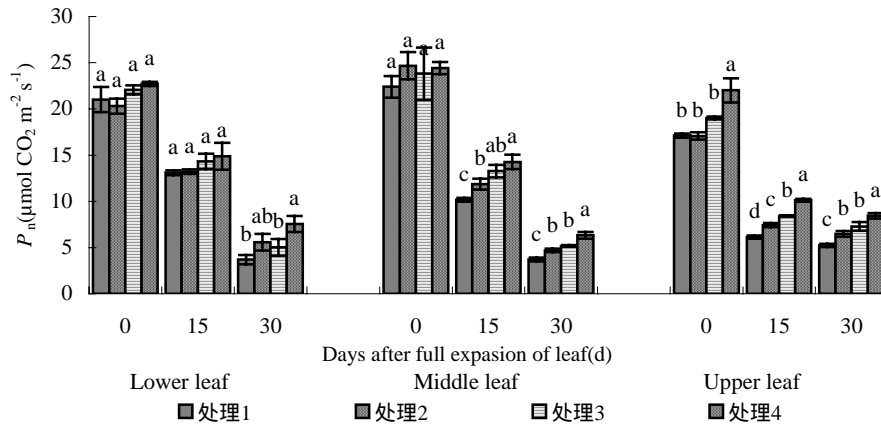


图 1 4 种植密度下不同部位叶片全展后的 P_n

Fig. 1 P_n of fully expanded leaves in different positions under four planting densities

所标不同小写字母表明处理间差异达到 5% 显著水平。

Bars superscripted by different small letters are significantly different at 5% probability level between treatments.

表 1 不同部位叶片主要生理指标种植密度间的变异系数(CV)和最大差异率(PR)

Table 1 CV and PR of main physiological indices of leaf in different positions under four planting densities

部位 Position	光合速率 P_n			比叶重 Specific leaf weight			碳水化合物总量 Carbohydrate content		
	0	15 d	30 d	0	15 d	30 d	0	15 d	30 d
下部叶 Lower leaf	4	5	25.3	2	2.8	7	2.4	1.1	5.6
	11.7	13.6	104	5	7.3	17.7	6.5	2.7	15.5
中部叶 Middle leaf	4	12	18.9	2	2.6	11.7	2.7	1.4	7.9
	10.2	40.9	70.6	4.4	6.6	39.4	0.71	3.9	23.3
上部叶 Upper leaf	11	18.1	17.1	8.4	6.7	12	4.5	1.8	8.6
	28.9	64.7	61.6	23.9	17.5	34.5	11.8	4.8	27.2

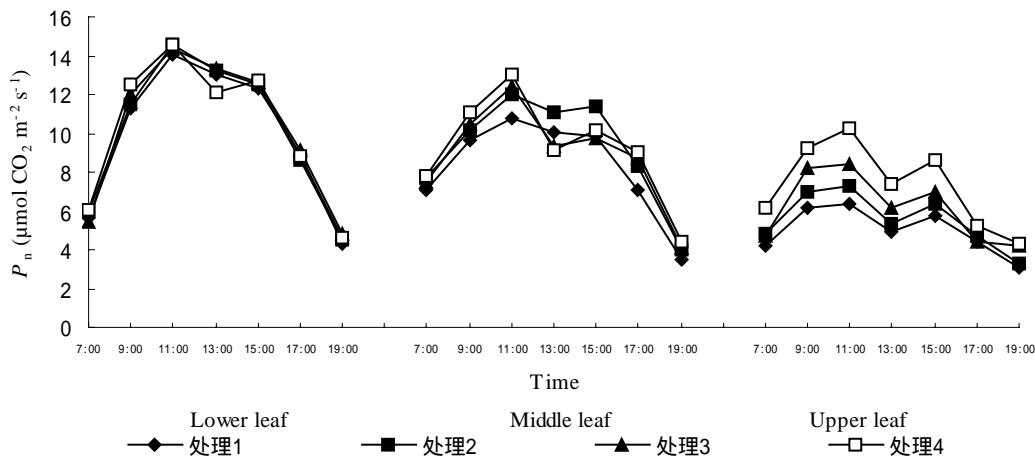


图 2 4 种植密度下不同部位叶片 P_n 日变化

Fig. 2 Diurnal changes of leaf P_n in different positions under four planting densities

表 2 4 种植密度下不同部位叶片日光合总量、日蒸腾总量和水分利用率

Table 2 Daily photosynthesis, daily transpiration, WUE of leaf in different positions under four planting densities				
	处理 Treatment (plant hm ⁻²)	日光合总量 Daily photosynthesis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)	日蒸腾总量 Daily transpiration (mmol H ₂ O m ⁻² d ⁻¹)	水分利用率 WUE (mmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)
下部叶 Lower leaf	16 665	129.47 a	22.33 c	5.89 a
	15 150	131.43 a	23.61 c	5.63 a
	13 875	133.08 a	25.73 b	5.25 b
	12 825	131.92 a	27.08 a	4.95 c
中部叶 Middle leaf	16 665	105.46 c	29.12 c	3.62 b
	15 150	116.62 a	29.66 c	3.93 a
	13 875	111.79 b	32.83 b	3.41b
	12 825	117.03 a	34.64 a	3.38 b
上部叶 Upper leaf	16 665	62.37 d	13.12 c	4.75 ab
	15 150	69.48 c	14.00 c	4.96 a
	13 875	77.47 b	18.65 b	4.15 c
	12 825	91.64 a	20.14 a	4.50 b

同列内标以不同小写字母的值处理间差异达到 5% 显著水平。

Values within a column followed by different small letters are significantly different at 5% probability level between treatments.

2.1.2 对蒸腾速率(T_r)的影响 从图 3 可见, 各处理各部位叶片的 T_r 均随测定时间的推迟而下降, 反映叶片全展后蒸腾强度开始下降。除下部叶全展时处理间没有显著差异外, 其他均表现出随着密度降低而增加的趋势。从图 4 可见, 就下部叶而言, 16 665、15 150 和 13 875 株 hm⁻²处理在 13:00 时 T_r 最大, 而 12 825 株 hm⁻²处理在 11:00 时最大, 其日蒸腾总量显著高于其他 3 个处理。就中部叶而言, 各处理均在 11:00 点最大, 日蒸腾总量随种植密度的降低而增加, 处理间差异显著。就上部叶而言, 各处理均在 11:00 点时最大, 在 13:00 时均出现一个“波谷”。日蒸腾总量随种植密度的降低而增加, 处理间差异显著。

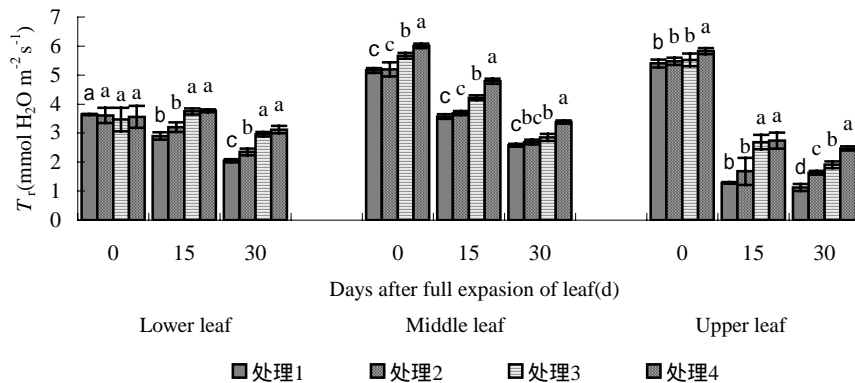


图 3 4 种植密度下不同部位叶片全展后的 T_r

Fig. 3 T_r of fully expanded leaves in different positions under four planting densities

所标不同小写字母表明处理间差异达到 5% 显著水平。

Bars superscripted by different small letters are significantly different at probability 5% level between treatments.

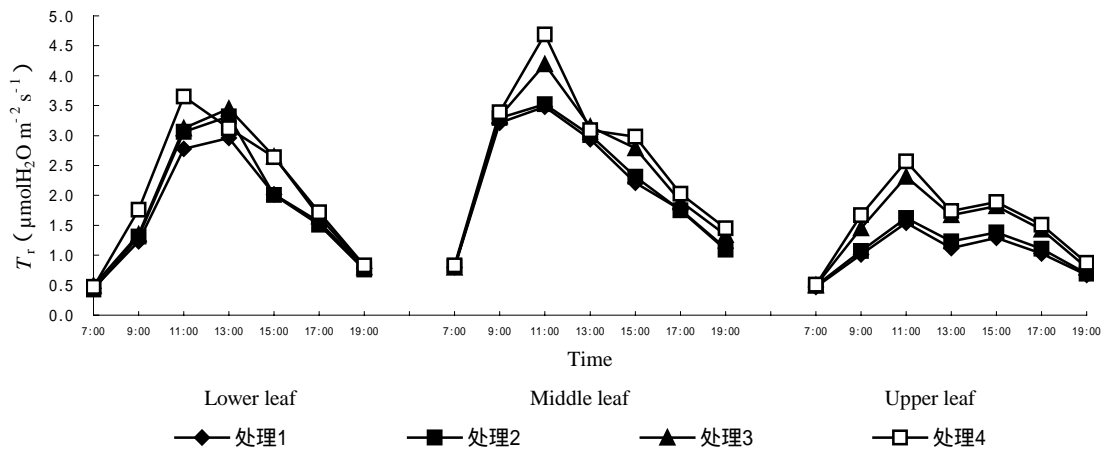


图4 4种植密度下不同部位叶片 T_r 日变化
Fig. 4 Diurnal changes of leaf T_r in different positions under four planting densities

2.1.3 对水分利用率(WUE)的影响 WUE代表叶片消耗单位水分所能够固定的 CO_2 量。从图5可见, 15 150株 hm^{-2} 处理的中、下部叶片在整个生育时期均表现出较高WUE, 而过低密度处理(12 825株 hm^{-2})和过高密度处理(16 665株 hm^{-2})中、下部叶WUE均较低。上部叶WUE从全展后 15 d开始呈现出随种植密度降低而下降的趋势, 表明高密度处理有利于提高上部叶片的WUE。从图6可知, 各处理各部位叶片WUE均在 7:00 达到一天中最高点, 之后随光合有效辐射和叶温的增加而迅速降低。中、下部叶WUE在 15:00 时有所回升, 而上部叶在 11:00 以后基本稳定, 没有回升现象。比较各处理在一天内的WUE可知(表2), 下部叶以 16 665株 hm^{-2} 、15 150株 hm^{-2} 两个处理的WUE显著高于 13 875和 12 825株 hm^{-2} 两个处理, 中、上部叶均以 15 150株 hm^{-2} 处理最高, 显著高于其他3个处理。

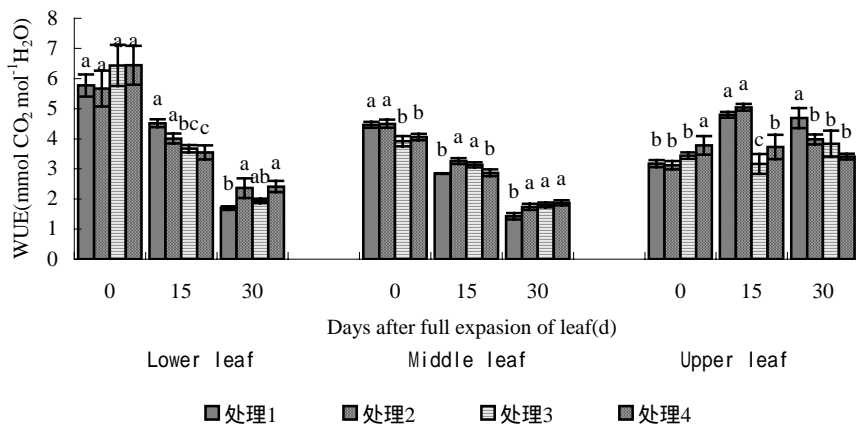


图5 四种植密度下不同部位叶片全展后的 WUE
Fig. 5 WUE of fully expanded leaves in different positions under four planting densities

所标不同小写字母表明处理间差异达到 5% 显著水平。

Bars superscripted by different small letters are significantly different at 5% probability level between treatments.

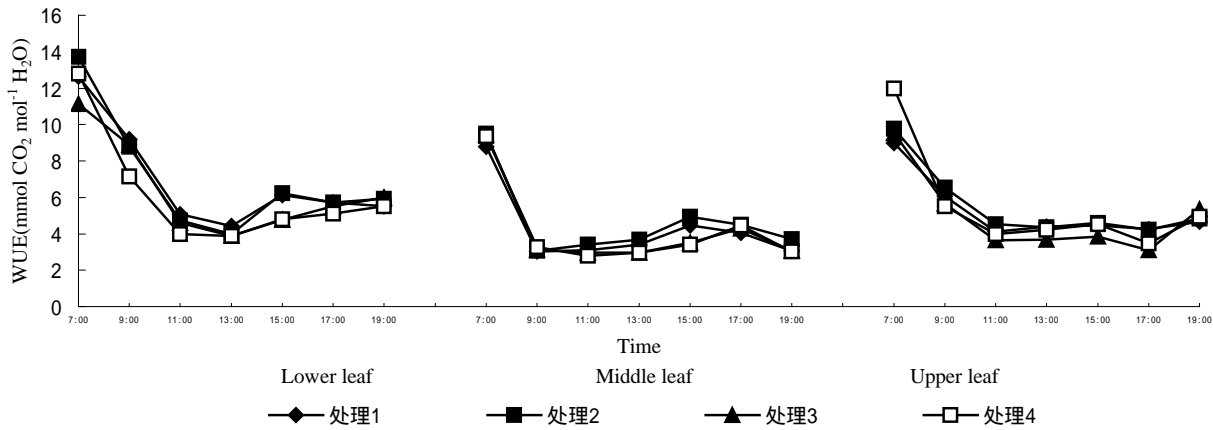


图 6 4 种植密度下不同部位叶片 WUE 日变化
Fig. 6 Diurnal changes of leaf WUE in different positions under four planting densities

2.2 不同密度对各部位叶片光合同化产物积累的影响

2.2.1 对碳水化合物总量的影响 碳水化合物总量是烟叶光合作用与呼吸作用、合成与分解代谢相对平衡的结果^[6]。从图 7 可见，下部叶碳水化合物总量随着测定时间的推迟呈先上升后下降的趋势，处理间没有显著差异。就中部叶而言，16 665 株 hm^{-2} 处理呈先上升后下降趋势，而 15 150、13 875 和 12 825 株 hm^{-2} 处理呈上升趋势，说明 16 665 株 hm^{-2} 处理在叶片全展后 30 d 以前碳水化合物已经分解，而其他 3 个处理仍进行着合成。就上部叶而言，各处理碳水化合物总量均随测定时间的推迟呈先上升后下降的趋势。下部叶在测定时间内没有表现出明显的密度效应，中部叶在全展后 30 d、上部叶在全展时碳水化合物总量才开始表现出密度效应，表明种植密度对碳水化合物总量的影响主要在烟株生长发育后期。15 150 株 hm^{-2} 和 12 825 株 hm^{-2} 两个处理表现出较高的碳水化合物含量。从表 1 可知，各部位叶片处理间淀粉含量的 CV 和 PR 均随测定时间的推迟而增大，表明随着叶片生育进程的推进，种植密度的影响程度越来越大。比较各部位叶片在全展后 30 d 种植密度间的 CV 和 PR 可知，随着部位的升高，种植密度对碳水化合物含量的影响程度越大。

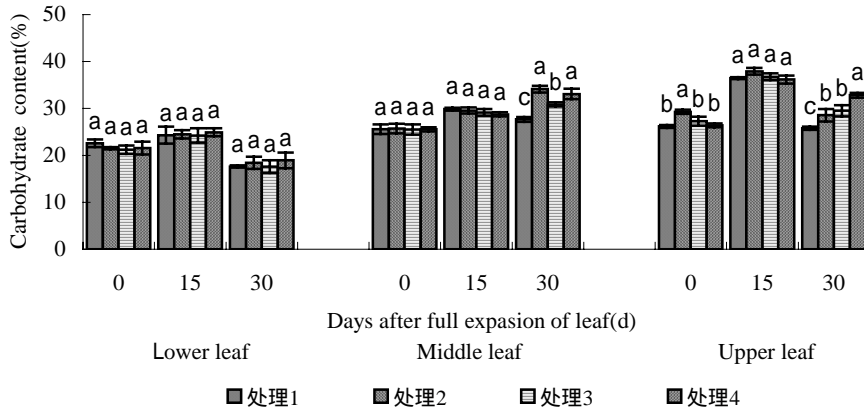


图 7 4 种植密度下不同部位叶片全展后碳水化合物总量
Fig. 7 Carbohydrate content of fully expanded leaves in different positions under four planting densities

所标不同小写字母表明处理间差异达到 5% 显著水平。

Bars superscripted by different small letters are significantly different at 5% probability level between treatments.

2.2.2 对比叶重的影响 比叶重是指单位面积的叶片干重，反映不同生育期光合产物及其积累情况^[10-11]。从图 8 可见，各处理下部叶比叶重均随测定时间的推迟呈先上升后下降的趋势。就中部叶而言，16 665、15 150 和 13 875 株 hm^{-2} 处理比叶重随着测定时间的推迟呈先上升后下降的趋势，而 12 825 株 hm^{-2} 处理在测定时间内呈上升趋势，表明前 3 个处理在叶片全展后 30 d 以前干物质开始分解，而 12 825 株 hm^{-2} 处理仍然进行着干物质的积累。就上部叶而言，16 665、15 150 株 hm^{-2} 两个处理比叶重随着测定时间的推迟呈先上升后下降的趋势，而 13 875 株 hm^{-2} 和 12 825 株 hm^{-2} 两个处理比叶重在测定时间内呈上升趋势，说明前两个处理在叶片全展后 30 d 以前干物质开始分解，而后两个处理仍然进行着干物

质的积累。中、下部叶在全展后 30 d、上部叶在全展时比叶重开始呈现出随种植密度降低而增加的趋势，表明种植密度对比叶重的影响主要在烟株生长发育后期。从表 1 可知，各部位叶片种植密度间的 CV 和 PR 均呈随测定时间推迟而增大的趋势，表明随着叶片生育进程的推进，种植密度的影响程度越来越大。在全展后 30 d 的 CV 和 PR，以下部叶的最小，而中、上部叶之间的差异不明显，表明种植密度对下部叶比叶重的影响要小于中、上部叶。

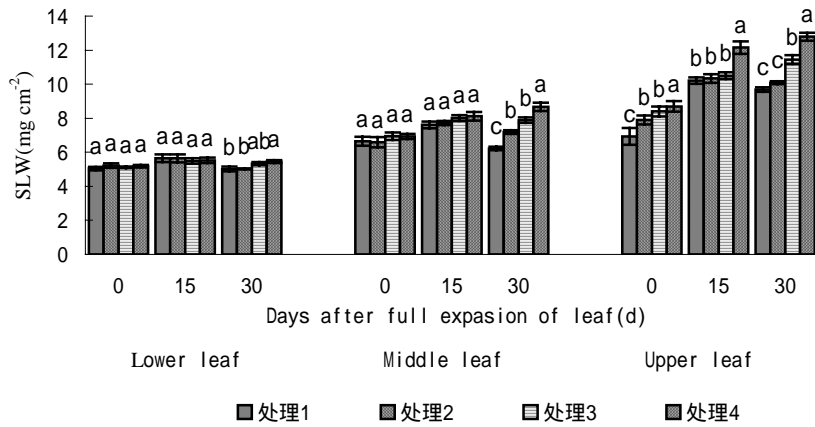


图 8 4 种植密度下不同部位叶片全展后的比叶重

Fig. 8 SLW of fully expanded leaves in different positions under four planting densities

所标不同小写字母表明处理间差异达到 5% 显著水平。

Bars superscripted by different small letters are significantly different at 5% probability level between treatments.

3 讨论

有研究表明，适宜的种植密度能延长中部和下部器官的功能，推迟衰老，相反高密度加速了中下部器官的衰老^[12]。于振文等^[13]认为适当降低种植密度能有效地提高小麦开花后植株的生理活性，延长叶片衰老速率缓降期，推迟迟降期。从本研究结果来看，降低种植密度可以减小 P_n 的下降率，延缓光合功能的衰退，同时也延长了光合同化产物的积累时间。种植密度对光合功能及其同化产物的调控主要发生在烟株成熟期(移栽 60 d 以后)，且随着叶片生育进程的推进，其影响程度增大。主要是因为烟株生育前期，烟株个体较小，种植密度引起的光照和养分胁迫较小；而在后期胁迫程度增大，叶片衰退加快。

叶片光合作用日变化过程反映出一天中植物进行物质积累与生理代谢的持续能力^[14-15]，同时也是分析环境因素影响植物生长和代谢的重要手段^[16]。光合日变化曲线一般有“单峰”型和“双峰”型，光合“午休”是形成“双峰”曲线的直接原因。光合“午休”是植物对炎热夏季的一种有益的生态适应和自我调节机制。但有研究还表明，因中午“光合下调”会造成 CO_2 日同化量损失，从而引起碳同化产物的减少^[17]。围绕如何避免和克服这一现象前人开展了大量的研究^[18-19]。本研究在测定烤烟 3 个部位叶片光合日变化时，外界环境温度均超过 38℃，光量子通量密度 (PPFD) 达到 1 500 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ 以上，在高温干旱以及强光下烤烟表现出光合“午休”现象。但在不同种植密度下，下部叶片受中、上部叶的遮阴程度较大，PPFD 减小，所处环境湿度较高^[20]，除最低密度处理 (12 825 株 hm^{-2}) 光合日变化呈“双峰”曲线外，其他 3 种处理均呈“单峰”曲线，未出现光合“午休”现象，各密度间的日光合总量没有明显差异。中部叶光合日变化均呈“双峰”曲线，在较低密度 (13 875 株 hm^{-2} 和 12 825 株 hm^{-2}) 下存在明显的“午休”现象，而在较高密度 (16 665 株 hm^{-2} 和 15 150 株 hm^{-2}) 下能够明显减轻“午休”程度。种植密度由高到低，“午休”时段 (11:00~15:00) 日光合总量的损失率分别为 1.5%、2.8%、7.8% 和 10.7%。尤其是在 15 150 株 hm^{-2} 密度下，虽然瞬时净光合速率相对较低，但由于“午休”时段损失较小，日光合总量仍然很高，其光合产物也处于较高水平。上部叶处于冠层顶部，各处理的外界环境条件差异较小，均表现出明显的光合“午休”现象。

叶片光合作用与蒸腾作用是两个同时进行的过程。气孔作为气体交换的门户，调控 P_n 和 T_r 的变化， P_n 和 T_r 两者一起决定着叶片的水分利用率 (WUE)^[21-22]。谢田玲等^[23]认为，根据 P_n 和 T_r 二者比值计算的日均水分利用效率与实际情况有所偏差，在大田中以产量与蒸腾、蒸散之比计算植物水分利用效率更为真实可信。但 WUE 的大小可以反映植物对逆境适应能力的强弱^[24]，是衡量植物水分消耗与物质生产间关系的重要综合性指标^[25]。从本研究来看，综合各时期叶片瞬时和一日内 WUE 考虑，在适宜种植密度 (15 150 株 hm^{-2}) 下烟株光合作用和蒸腾作用可以达到最为协调的状态，有着较高的 WUE，而低种植密度 (12 825 株 hm^{-2}) 下虽然有着较高的 P_n 和日光合总量，但其 T_r 和日蒸腾总量更高，所以其 WUE 较低。虽然叶片水分利用率与植株水分利用效率是不同的概念，不能断定低密度叶片高的光合速率是以散失水分为代价，但却能够推测低密度群体需要适应较好的水分条件，对于水分的胁迫可能更为敏感。

References

- [1] Zhang Y-L(张永丽), Xiao K(肖凯), Li Y-M(李雁鸣). Effects and physiological mechanism of planting densities on photosynthesis characteristics of flag leaf and grain yield in wheat hybrid C6-38/Py85-1. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(4): 498–505 (in Chinese with English abstract)
- [2] Qu H-J(屈会娟), Li J-C(李金才), Shen X-S(沈学善), Wei F-Z(魏凤珍), Wang C-Y(王成雨), Zhi S-J(鄧胜军). Effects of plant density and seeding date on accumulation and translocation of dry matter and nitrogen in winter wheat cultivar Lankao Aizao 8. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(1): 124–131 (in Chinese with English abstract)
- [3] Lü L-H(吕丽华), Tao H-B(陶洪斌), Wang P(王璞), Liu M(刘明), Zhao M(赵明), Wang R-Z(王润正). Carbon and nitrogen metabolism and nitrogen use efficiency in summer maize under different planting densities. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(4): 718–723(in Chinese with English abstract)
- [4] Shang-Guan K-P(上官克攀), Yang H-Q(杨虹琦), Luo G-S(罗桂森), Zhou J-H(周冀衡), Qiu M-S(邱铭生), Wang X(王鑫). Effects of plant population on growth and nicotine content of flue-cured tobacco. *Tob Sci Technol* (烟草科技), 2003, (8): 42–45 (in Chinese with English abstract)
- [5] Liu G-S(刘国顺), Wang Y-F(汪耀富), Han F-G(韩富根), Jie X-L(介晓磊). Study on the relation between plant population and soil moisture utilization in tobacco field of dryland. *Acta Agric Univ Henan Sin* (河南农业大学学报), 1998, 32(suppl): 75–78 (in Chinese with English abstract)
- [6] Han J-F(韩锦峰). Tobacco Cultivation Physiology(烟草栽培生理). Beijing: China Agriculture Press, 2003. pp 56–58 (in Chinese)
- [7] Xiao Q(肖强), Ye W-J(叶文景), Zhu Z(朱珠), Chen Y(陈瑶), Zheng H-L(郑海雷). A simple non-destructive method to measure leaf area using digital camera and photoshop software. *Chin J Ecol*(生态学杂志), 2005, 24(6): 711–714 (in Chinese with English abstract)
- [8] Wang R-X(王瑞新). Tobacco Chemistry (烟草化学). Beijing: China Agriculture Press, 2003. pp 53–56 (in Chinese)
- [9] Tang Q-Y(唐启义), Feng M-G(冯明光). DPS Data Processing System: Experimental Design, Statistical Analysis, and Data Mining (DPS 数据处理系统实验设计、统计分析及数据挖掘). Beijing: Science Press, 2007. pp 82–173 (in Chinese)
- [10] Xu K-Z(徐克章), Zhang Z-A(张志安), Liu Z-K(刘振库), Xu H-F(徐惠凤). Study on the relationship between specific weight and yield of kernels in sorghum. *J Jilin Agric Univ* (吉林农业大学学报), 1998, 20(2): 11–17 (in Chinese with English abstract)
- [11] Buttery B R, Buzzel R I, Findlay W I. Relationships among photosynthetic rate, bean yield and other characters in field- grown cultivars of soybean. *Can J Plant Sci*, 1981, 61: 191–198
- [12] Wang Z L, Fu J M, He M R, Yin Y P, Cao H M. Planting density effects on assimilation and partitioning of photosynthates during grain filling in the late-sown. *Wheat Photosynthetica*, 1997, 33: 199–204
- [13] Yu Z-W(于振文), Yue S-S(岳寿松), Shen C-G(沈成国), Yu S-L(余松烈). Effect of different density on leaf senescence after anthesis and kernel weight in winter wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1995, 21(4): 412–418 (in Chinese with English abstract)
- [14] Mandal K J, Sinha A C. Nutrient management effects on light interception, photosynthesis, growth, dry-matter production and yield of Indian mustard (*Brassica juncea*). *J Agron Crop Sci*, 2004, 190: 119–129
- [15] Palmqvist K, Sundberg B. Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens: Relative impact if microclimate conditions and species-specific traits. *Plant Cell & Environ*, 2000, 23: 1–14
- [16] Munné-Bosch S, Nogués S, Alegre L. Diurnal of variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytol*, 1999, 144: 109–119
- [17] Kuang T-Y(匡廷云), Lu C-M(卢从明), Li L-M(李良璧). Photosynthetic Efficiency of Crops and Its Regulations (作物光能利用效率与调控). Ji'nan: Shandong Science & Technology Press, 2004. pp 58–89 (in Chinese)
- [18] Liu X-Z(刘贤赵), Kang S-Z(康绍忠). Effects of shading on photosynthesis, dry matter partitioning and N, P, K concentrations in leaves of tomato plants at different growth stages. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2002, 22(12): 2264–2271 (in Chinese with English abstract)
- [19] Hikosaka K, Terashima I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell & Environ*, 1995, 18: 605–618
- [20] Liu K-C(刘开昌), Zhang X-Q(张秀清), Wang Q-C(王庆成), Wang C-Y(王春英), Li A-Q(李爱芹). Effect of plant density on microclimate in canopy of maize. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), 2000, 24(4): 489–493 (in Chinese with English abstract)
- [21] Wang H-X(王会肖), Liu C-M(刘昌明). Experimental study on crop photosynthesis, transpiration and high efficient water use. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2003, 14(10): 1632–1636 (in Chinese with English abstract)
- [22] Fischer R A, Turner N C. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annu Rev Plant Physiol*, 1978, 29: 227–317
- [23] Xie T-L(谢田玲), Shen Y-Y(沈禹颀), Shao X-Q(邵新庆), Gao C-Y(高崇岳). Differences in photosynthetic rate, transpiration rate and water use efficiency between four legume species on the loess plateau. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2004, 24(8): 1679–1686 (in Chinese with English abstract)
- [24] Liu J-X(刘金祥), Mai J-L(麦嘉玲), Liu J-Q(刘家琼). Influence of different CO₂ concentrations on photosynthetic physiological characteristics of *Ophiopogon japonicus*. *Grassland China* (中国草地), 2004, 26(3): 13–18 (in Chinese with English abstract)
- [25] Liu R-X(刘瑞显), Guo W-Q(郭文琦), Chen B-L(陈兵林), Zhou Z-G(周治国). Physiological responses of cotton plant to fertilizer nitrogen at flowering and boll-forming stages under soil drought. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2008, 19(7): 1475–1482 (in Chinese with English abstract)