

施氮量对烤烟打顶期叶片光合响应的影响

林叶春¹, 高维常¹, 陈懿¹, 丁福章¹, 陈伟¹, 李洪勋¹, 潘文杰^{1*}, 姚国娇²

(1. 贵州省烟草科学研究院, 贵阳 550081; 2. 云南农业大学烟草学院, 昆明 650201)

摘要: 为进一步明确氮肥施用量与烤烟打顶期中部叶片光合作用的关系, 设置了3个氮肥水平 45、90 和 135 kg/hm², 在盆栽试验条件下研究了不同施氮量对烤烟打顶期中部烟叶光响应曲线及其拟合参数的影响。采用开放式气路测定了烤烟中部叶净光合速率、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率, 并计算了瞬时蒸腾速率和光能利用效率。结果表明, 随着光合有效辐射水平增强, 打顶期中部烟叶净光合速率逐渐提高并趋于稳定; 但增加施氮量, 叶片净光合速率、胞间 CO₂ 浓度和瞬时光能利用效率逐渐降低, 表观量子效率、最大净光合速率和光补偿点随之降低; 施氮为 45 kg/hm² 的叶片瞬时水分利用效率和光补偿点最低。综上所述, 盆栽试验条件下, 施氮量为 45~90 kg/hm² 有利于增强烤烟打顶期中部叶片的光合响应。

关键词: 烤烟; 施氮量; 打顶期; 光响应曲线

中图分类号: S572.06

文章编号: 1007-5119 (2015) 02-0071-05

DOI: 10.13496/j.issn.1007-5119.2015.02.013

Effects of Nitrogen Application Rates on Light Response Curves at Topping Stage in Flue-cured Tobacco

LIN Yechun¹, GAO Weichang¹, CHEN Yi¹, DING Fuzhang¹, CHEN Wei¹,

LI Hongxun¹, PAN Wenjie^{1*}, YAO Guojiao²

(1. Guizhou Academy of Tobacco Science, Guiyang 550081, China;

2. College of Tobacco and Science, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: In order to identify the relationship between nitrogen application rates and photosynthetic characteristics of cutters at topping stage in flue-cured tobacco, a pot experiment was carried out to study the effects of nitrogen levels on light response parameters of cutters at topping stage. Three levels of nitrogen fertilizer (45, 90 and 135 kg/ha) were set up in pot experiment. Net photosynthetic rate (P_n), intercellular CO₂ concentration (C_i) and transpiration rate (E) of cutters were measured in an open-circuit gas channel system, meanwhile, instantaneous light use efficiency (LUE_i) and instantaneous water use efficiency (WUE_i) were calculated out. The results showed that as the levels of photosynthetically active radiation increased, P_n of cutters at topping stage in flue-cured tobacco gradually increased and stabilized; as the levels of nitrogen fertilizer increased, P_n , C_i and LUE_i of middle leaves decreased, and the same pattern was found on the apparent quantum efficiency (AQY), maximum net photosynthetic rate (P_{max}) and light compensation point (LCP). WUE_i and light compensation point (LCP) were reduced with 45 kg/ha applied in pot experiment. Based on this study, an optimum nitrogen rate of between 45 kg/ha and 90 kg/ha was recommend to ensure strong photosynthetic capacity of cutters at topping stage in flue-cured tobacco.

Keywords: flue-cured tobacco; nitrogen application; topping stage; light response curve

光合作用是烤烟干物质积累和产量形成的重要生理基础, 较高的光合碳同化能力是烤烟获得丰产的前提^[1]。氮素是调控烤烟生长发育和产质量形成的重要物质基础^[2-4], 施氮是影响其光合生产率的

重要农艺措施之一。氮素供应不足, 烟株会因脱肥而早衰, 造成烟叶产量降低且品质不高; 氮肥施用过量往往引起烟叶贪青晚熟, 烟叶品质下降^[5]。施氮量与作物光合生理之间的关系一直是作物学研

基金项目: 中国烟草总公司科技重点项目 (110201302018, 110200902064); 贵州省科学技术厅重大科技专项(黔科合重大专项字[2014]6015-3);

国家烟草专卖局科技重大专项 (Ts-02-20110015); 贵州省科学技术基金项目(黔科合J字[2013]2196号)

作者简介: 林叶春 (1985-), 男, 助理研究员, 研究方向为烟草栽培与生理。E-mail: linyechun@live.cn。*通信作者, E-mail: wenjiepan@163.com

收稿日期: 2014-04-30

修回日期: 2015-03-10

究的重点。随着施氮量的增加,冬小麦叶片光合色素增加,烟叶气孔导度(G_s)和净光合速率(P_n)增大,灌浆期功能叶瞬时蒸腾速率(WUE_i)显著提高^[6]。而适当增施氮肥有利于改善棉花打顶后叶片光合功能,提高 PSII 活性和 PSII 反应中心开放部分的比例,提高 PSII 实际光化学效率($\Phi PSII$)和光合电子传递效率(ETR),降低非辐射能量耗散,提高叶片的光能利用^[7]。王少先等^[8]和罗海波等^[9]指出,施用氮素可以显著促进烟叶光合碳固定代谢,烤烟叶片净光合速率(P_n)与氮肥施用量和叶片含氮量呈正相关;符建国等^[10]的研究结果表明,随着施氮量的增加,烟叶光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)随之增大。刘国顺等^[11]研究认为,增加施氮量会提高烤烟氮代谢水平,并在打顶期达到最高水平,氮代谢转向碳代谢的时间延迟;最高施氮量下烤烟叶片净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和瞬时光能利用率(LUE_i)反而降低,施氮水平与烤烟叶片叶绿素荧光参数间不存在显著的相关性^[12]。烤烟中部叶是影响烤烟生产效益的重要组成部分,施用氮肥是调控中部叶生长发育的重要措施;打顶期是烟叶产质量形成的关键时期,目前有关烤烟打顶期中部叶光合特征参数对施氮量响应的研究尚缺乏。本文通过盆栽试验研究施氮量对烤烟光合生理的影响,探明不同施氮水平与烤烟打顶期中部叶光合响应的关系,以为烤烟控氮栽培提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试烤烟品种为 K326,由贵州省烟草科学研究院良种繁育中心提供。

1.2 试验设计

2013年5—10月在贵州省烟草科学研究院龙岗试验基地布置盆栽试验,设置不同的氮肥施用量。供试土壤为黄壤,土壤基本养分情况为有机质含量 30.01 g/kg、全氮 1.78 g/kg、全磷 1.09 g/kg、全钾 15.76 g/kg、碱解氮 127.05 mg/kg、有效磷 17.96 mg/kg、有效钾 82.98 mg/kg、pH 6.87。盆栽试验在

防雨大棚中进行,每盆(盆口直径 33 cm,盆底直径 20 cm,盆高 27 cm)装入经风干过筛的耕层土 27 kg。试验设置 3 个氮肥处理,即 45 (3N)、90 (6N)和 135 kg/hm² (9N)(由田间施肥量折算单株氮、磷和钾肥用量,氮磷钾肥随土壤装盆时一次性混施。),每个处理 4 次重复,随机区组排列。盆栽试验均采用烤烟井窖式移栽方式(图 1),于 5 月 23 日移栽,其他管理措施同烤烟大田生产。烟株打顶后,统一留叶数为 18 片。

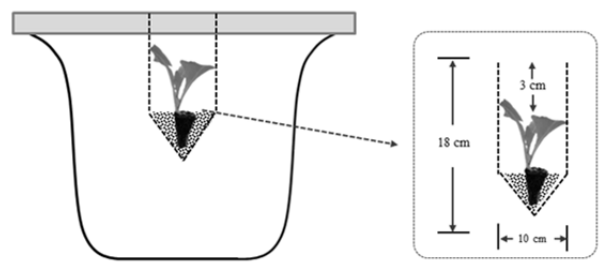


图 1 烤烟井窖式盆栽示意图

Fig. 1 Layout of potted tobacco seedling by the well-cellar style transplanting

1.3 测定项目与方法

烤烟打顶初期(2013年7月5日),晴天自然光诱导 1~1.5 h^[13],采用开放式气路,设定叶室温度为 25 °C,于上午 9:00—11:30,应用 Li 6400-2B LED 光源探头(Li-cor, USA)提供一系列光合有效辐射(PAR, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。分别在 PAR 为 1800、1500、1200、1000、800、600、300、100、50 和 20 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,及 CO_2 注入系统设定值为 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时,测定烤烟中部第 9 位叶片(从烟株下部向上数,下同)的光合参数。以净光合速率 [P_n , $\mu\text{mol } CO_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 和 PAR 拟合光响应参数。

1.4 数据处理与分析

采用 Excel 2013 进行数据整理, OriginPro 8 (OriginLab, USA) 绘制图形,利用 SPSS 17.0 和 SAS v8 (SAS Institute, USA) 进行迭代计算和 Duncan 比较法进行差异显著性分析 ($p < 0.05$)。叶片净光合速率对光合有效辐射通量的响应曲线及

响应参数采用非直角双曲线模型拟合^[14-15]：

$$P_n(\text{PAR}) = \frac{\alpha \cdot \text{PAR} + P_{\text{max}} - \sqrt{(\alpha \cdot \text{PAR} + P_{\text{max}})^2 - 4\alpha \cdot \text{PAR} \cdot P_{\text{max}}}}{2k} - R_d$$

上式中， k 为光响应曲线曲率($0 < k < 1$)。

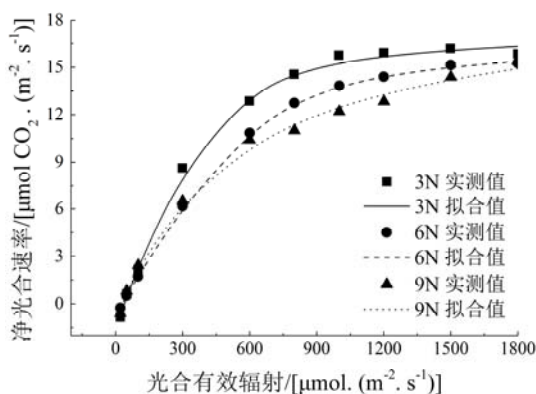
2 结果

2.1 施氮量与中部叶净光合速率响应曲线

根据式 (1) 进行了光合有效辐射通量 (PAR) 与净光合速率 (P_n) 的拟合, P_n 拟合曲线与实测值匹配较好 (图 2)。随着 PAR 的增加, 烤烟叶片 P_n 随之逐渐增大, 并趋于稳定。以 $\text{PAR}=450 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 为分界点, 不同施氮量下中部叶的 P_n 存在差异。当 $\text{PAR} < 450 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 3N 处理 P_n 值高于 6N 和 9N 处理, 而 6N 和 9N 处理间 P_n 值差异不大; 当 $\text{PAR} > 450 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 各处理间的 P_n 值大小关系表现为 $3\text{N} > 6\text{N} > 9\text{N}$, 其中, 3N 处理中部叶的 P_n 值分别比 6N 和 9N 处理高 3.75%~18.49% 和 2.94%~32.22%, 6N 处理的 P_n 值比 9N 提高 -0.78%~15.79%。随着光合有效辐射水平的增强, 低施氮水平下烤烟打顶期中部叶片净光合速率值高于高施氮水平, 大量施氮无益于叶片光合速率的提高^[16]。

2.2 施氮量与中部叶胞间 CO_2 响应曲线

不同施氮量下, 打顶期中部叶胞间 CO_2 浓度



注：■、●、▲表示各处理净光合速率实际测量值，—、---、...表示测量值的拟合曲线。

图 2 不同施氮量中部叶的光响应

Fig. 2 Effects of different nitrogen application on light responses of middle leaves at topping stage

(C_i) 随 PAR 的变化存在差异 (图 3)。3N 处理烟叶 C_i 值明显高于 6N 和 9N 处理, 以 $\text{PAR}=300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 为分界点, 当 $\text{PAR} > 300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 各处理间的 C_i 值大小关系表现为 $3\text{N} > 6\text{N} > 9\text{N}$ 。3N 处理 C_i 值分别较 6N 和 9N 提高 3.63%~10.88% 和 9.65%~14.42%, 6N 处理的 C_i 值比 9N 提高 0.80%~6.88%。随光合有效辐射的增强, 降低施氮量提高了烤烟打顶期中部叶胞间 CO_2 浓度, 提高了叶片气孔的开放度, 有利于增强叶片碳代谢^[17]。

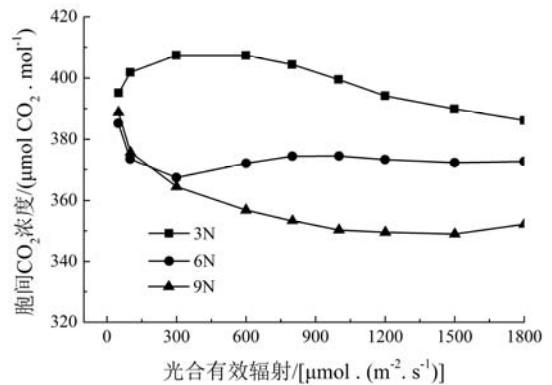


图 3 不同施氮量中部叶胞间 CO_2 浓度对光合有效辐射通量的响应

Fig. 3 Effects of different nitrogen application on C_i responses of middle leaves at topping stage

2.3 施氮量与中部叶水分和光能利用效率响应曲线

施氮量影响烤烟打顶期中部叶片瞬时光能利用效率 (WUE_i) (图 4)。3N 处理中部叶 WUE_i 值明显低于 6N 和 9N 处理, 其 WUE_i 值降低幅度为 15.65%~72.76%。较高施氮处理平均降低了 30.71%。6N 和 9N 处理间, 中部叶 WUE_i 值差异较小, 当 $\text{PAR} > 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 6N 处理烟叶 WUE_i 值比 9N 处理提高了 2.91%~10.13%。施氮量同时也影响烤烟打顶期中部叶片瞬时光能利用效率 (LUE_i) (图 5)。随着光合有效辐射通量增加, 各处理中部叶片 LUE_i 值均呈现先升高后降低的趋势。当 $\text{PAR} > 300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 总体上表现为 3N 处理的 WUE_i 值高于 6N 和 9N 处理。当 $\text{PAR} > 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 各处理的中部叶 LUE_i 值大小关系表现为 $3\text{N} > 6\text{N} > 9\text{N}$; 其中, 3N 处理中部叶 LUE_i 值分别比 6N 和 9N 提高了 3.71%~18.69% 和 2.88%~32.45%,

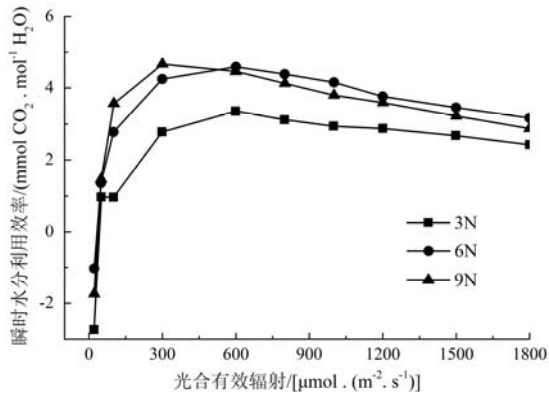


图4 施氮量对叶片瞬时水分利用效率的影响

Fig. 4 Effects of nitrogen application levels on instantaneous water use efficiency of middle leaves at topping stage in tobacco ($WUE_i = P_n/E$)

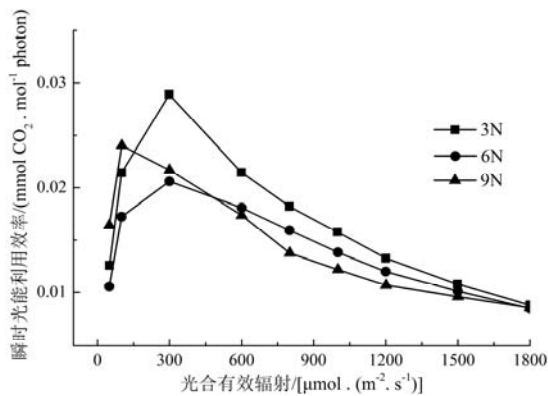


图5 施氮量对叶片瞬时光能利用效率的影响

Fig. 5 Effects of nitrogen application levels on instantaneous light use efficiency of middle leaves at topping stage in tobacco ($LUE_i = P_n/PAR$)

6N 处理较 9N 处理增加了-0.81%~15.89%。大量施用氮肥提高了烤烟打顶期中部叶瞬时水分利用效率,但降低了瞬时光能利用效率。

2.4 打顶期烤烟中部叶光响应曲线特征参数

通过图 2 的 P_n -PAR 曲线拟合了光响应曲线特征参数,其在不同施氮量下存在明显差异(表 1)。大量施用氮肥降低了烤烟打顶期中部叶表观量子效率(AQY),其中 6N 和 9N 处理分别比 3N 处理降低了 35.56%和 44.44%;降低了叶片最大光合速率(P_{max}),其中 6N 和 9N 处理分别比 3N 处理减少了 7.07%和 13.54%;此外,还减小了叶片光补偿点(LCP),其中 6N 和 9N 处理分别比 3N 处理下降了 30.02%和 50.04%。6N 处理降低了暗呼吸速率(R_d),分别较 3N 和 9N 处理减少了 51.95%和 35.09%。低施氮量(3N)明显降低了烤烟打顶期中部叶光饱和点(LSP),3N 处理分别比 6N 和 9N 处理降低了 18.82%和 17.09%;低施氮提高了光补偿点(LCP),3N 处理分别比 6N 和 9N 处理提高了 30.02%和 50.04%。低施氮(3N)降低了烤烟打顶期中部叶对光的广幅适应能力。

3 讨论

在一定施氮量范围内,施氮明显改善作物叶片

表 1 不同施氮量下烤烟打顶期中部叶光响应曲线特征参数

Table 1 Light response parameters of middle leaves at topping stage under different nitrogen application levels

施氮处理	表观量子效率 AQY/ [$\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1})$]	最大光合速率 P_{max} / [$\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1})$]	暗呼吸速率 R_d / [$\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1})$]	光饱和点 LSP/ [$\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1})$]	光补偿点 LCP/ [$\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1})$]	模型拟合 R^2
3N	0.045	18.24	1.54	1271.19	36.01	0.998
6N	0.029	16.95	0.74	1565.95	25.20	0.999
9N	0.025	15.77	1.14	1533.15	17.99	0.997

光合性能,适量施用氮肥有利于调节作物生育后期的光合能力,过量施氮并不能继续提高作物功能叶的光合速率^[18-19]。本试验结果表明,随着光合有效辐射通量的增加,不同施氮量下烤烟打顶期中部叶的净光合速率(P_n)均逐渐提高,但低施氮水平下烟叶净光合速率提高得更多。净光合速率的提高有利于 CO_2 的固定,提高碳同化能力。这可能与高施氮水平下烟叶由氮代谢转向碳代谢延后、低施氮水平下碳代谢提前有关^[20]。施氮量为 45 kg/hm^2 时,

烤烟打顶期中部叶净光合速率(P_n)最高,继续增加氮肥施用量(90 和 135 kg/hm^2)中部叶片净光合速率反而逐渐降低。一定生长条件下,植物叶片的光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)反映了植物对光照条件的要求,光饱和点(LSP)的高低表明了光合系统暗反应过程对同化力最大需求量的多少^[21]。尽管增加施氮量提高了烟株中部叶的光饱和点(LSP)并降低了光补偿点(LCP),但胞间 CO_2 浓度随施氮量降低,使得表观初始量子效率随之降

低,叶片光合系统的同化能力减弱,降低了净光合速率(P_n)和最大光合速率(P_{max})^[1]。作物叶片净光合速率(P_n)和胞间 CO_2 浓度(C_i)变化趋势一致,两者都降低,表明作物光合作用可能主要受气孔限制因素的影响^[22]。高施氮条件下烟叶光合作用减弱可能与叶片气孔开放度减小有关,这可能是因为在盆栽条件下高氮处理植株体较大,相比低施氮小植株叶片失水更多,导致气孔开放度降低。

4 结 论

随着施氮量增加,烤烟打顶期中部烟叶净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和瞬时光能利用效率(LUE_i)逐渐降低,表观初始量子效率(AQY)、最大净光合速率(P_{max})和光补偿点(LCP)随之降低。大量施用氮肥并不能提高烤烟生长中后期中部叶片的光合能力。贵州烟区大田生产中平均施氮水平为 90 kg/hm^2 ,本试验中采用井窖式栽培方法,施氮量 45 kg/hm^2 似乎对叶片光合响应存在一定负面效应(暗呼吸速率和光饱和点提高),下一步需要结合栽培方式与施氮量继续开展有关研究。

参考文献

- [1] 孙旭生,林琪,赵长星,等. 施氮量对超高产冬小麦灌浆期旗叶光响应曲线的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1428-1437.
- [2] Collins W K, Hawks S N. Principles of flue-cured tobacco production [M]. Raleigh N C: North Carolina State University, 1994.
- [3] Passioura J B. Environmental biology and crop improvement [J]. Functional Plant Biology, 2002, 29: 537-546.
- [4] Lawlor D W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production system [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53: 773-787.
- [5] 李春俭,张福锁,李文卿,等. 我国烤烟生产中的氮素管理及其与烟叶品质的关系[J]. 植物营养肥料学报, 2007, 13(2): 331-337.
- [6] 李廷亮,谢英荷,洪坚平,等. 施氮量对晋南旱地冬小麦光合特性、产量及氮素利用的影响[J]. 作物学报, 2013, 39(4): 704-711.
- [7] 张旺锋,勾玲,王振林,等. 氮肥对新疆高产棉花叶片叶绿素荧光动力学参数的影响[J]. 中国农业科学, 2003, 36(8): 893-898.
- [8] 王少先,彭克勤,夏石头,等. 烟草碳、氮代谢及氮肥施用对烟草产量和品质的影响[J]. 中国农学通报, 2004, 20(2): 135-138.
- [9] 罗海波,钱晓刚,何腾兵,等. 增施氮肥和环割对烤烟光合速率的影响[J]. 土壤, 2003, 35(3): 259-261.
- [10] 符建国,贾志红,沈宏. 免揭地膜不同氮用量对烤烟光合及产质的影响[J]. 中国农学通报, 2012, 28(7): 217-222.
- [11] 刘国顺,云菲,史志宏,等. 光、氮及其互作对烤烟含氮化合物含量、抗氧化系统及品质的影响[J]. 中国农业科学, 2010, 43(18): 3732-3741.
- [12] 云菲,刘国顺,史志宏,等. 光氮互作对烤烟光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2010, 43(5): 932-941.
- [13] 康华靖,陶月良,王立新,等. 玉米和高粱用于碳同化和光呼吸的电子效率估算[J]. 作物学报, 2011, 37(11): 2039-2045.
- [14] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO_2 fixation: A critical analysis of the methods used [J]. Annals of Botany, 1977, 41: 789-800.
- [15] Marshall B, Biscoe P V. A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. I. Derivation [J]. Journal of Experimental Botany, 1980, 31: 29-39.
- [16] 孙旭生,林琪,姜雯,等. 施氮量对开花期超高产小麦旗叶 CO_2 响应曲线的影响[J]. 麦类作物学报, 2009, 29(2): 303-307.
- [17] 王晓宾,孙福山,王松峰,等. 烤烟中淀粉的影响因素及其调控研究进展[J]. 中国烟草科学, 2008, 29(2): 53-57.
- [18] 王月福,姜东,于振文,等. 氮素水平对小麦籽粒产量及蛋白质含量的影响及其生理基础[J]. 中国农业科学, 2003, 36(1): 12-17.
- [19] 赵俊晔,于振文. 施氮量对小麦旗叶光合速率和光化学效率、籽粒产量与蛋白质含量的影响[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(5): 92-96.
- [20] 岳红宾. 不同氮素水平对烟草碳氮代谢关键酶活性的影响[J]. 中国烟草科学, 2007, 28(1): 18-20, 24.
- [21] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1994, 45: 633-662.
- [22] 林叶春,曾昭海,任长忠,等. 局部根区灌溉对裸燕麦光合特征曲线及叶绿素荧光特性的影响[J]. 作物学报, 2012, 38(6): 1062-1070.