

旺长期遮光及光照转换对不同肥料条件下 烟草叶片光合特性的影响

苏新宏^{1,2}, 韦凤杰³, 张学林¹, 杨慧玲^{1,*}

(1. 河南农业大学, 郑州 450002; 2. 河南省烟草公司, 郑州 450008; 3. 河南中烟工业有限责任公司, 郑州 450000)

摘要:采用盆栽方法研究了旺长期遮光及光照转换对不同肥料条件下烟草叶片光合速率(P_n)与荧光特性的影响。结果表明,遮光促进两种肥料条件下烟草叶片叶绿素(Chl)和类胡萝卜素(Car)含量的积累,却降低它们的 P_n 。其中施无机肥的烟草叶片Chl含量增加较多,而50%无机肥+50%饼肥配施烟草叶片的Car增幅显著,从而,施无机肥烟草叶片Chl/Car上升,而无机肥+饼肥配施烟草叶片Chl/Car却下降。无论从自然光转至遮荫条件下还是从遮荫条件转至自然光下,两种肥料条件下生长的烟草叶片的 P_n 、实际光化学效率($\Phi PS II$)、最大光化学效率(F_v/F_m)及光化学猝灭系数(qP)均急剧下降,但与施无机肥相比,无机肥+饼肥配施烟草叶片保持较高的 P_n 、 $\Phi PS II$ 、 F_v/F_m 及 qP ,可能是饼肥促进了栽培条件下烟草植株的光生态适应性。

关键词:旺长期; 烟草; 遮光; 光照转换; 光合速率; 叶绿素荧光参数; 饼肥

Characterization of photosynthetic responses to shading and a light/shade switch during the rapid growth phase of tobacco (*Nicotianatobacum* L.) subjected to different fertilization regimes

SU Xinhong^{1,2}, WEI Fengjie³, ZHANG Xuelin¹, YANG Huiling^{1,*}

1 Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

2 Henan Provincial Tobacco Company, Zhengzhou 450008, China

3 China Tobacco Henan Industrial Co. Ltd, Zhengzhou 450000, China

Abstract: Tobacco (*Nicotianatobacum* L.), a solanaceous annual grass, is a widely-planted cash crop. China has the largest acreage of tobacco in the world. Inefficient or excessive light negatively affect synthesis and transfer of photosynthate, while sufficient light is the foundation of tobacco production and quality. The rapid growth phase of tobacco is critical, since leaf differentiation, leaf number, leaf size, dry matter accumulation, yield and quality are mostly determined then. Inhibition of photosynthesis resulting from sunny or cloudy weather is common in the study region. When tobacco seedlings are subjected to changes in light intensity, the net photosynthetic rate (P_n) and chlorophyll fluorescence characteristics change accordingly. In addition to light intensity, fertilizers are another critical factor affecting the yield and quality of tobacco. Compared with chemical fertilizers, additions of organic amendments not only improve soil physical properties in favor of tobacco growth, but also provide essential nutrients for crop growth. However, it is not clear how different fertilizer types affect photosynthesis in tobacco under light/shade switch conditions. In order to determine the responses of photosynthetic characteristics of tobacco to a light/shade switch and fertilizer types, a pot culture study was conducted to investigate the changes of P_n and chlorophyll fluorescence characteristics of tobacco at the rapid growth stage. The experiment was arranged in a two factor factorial design with 15 replicates. The first factor was a light intensity switch at the rapid growth stage: (1) switch plants growing in natural light with those growing in 50% shade conditions, and (2)

基金项目:国家烟草专卖局资助项目(110200201005);河南省烟草专卖局资助项目(HYKJ200849);中国博士后科学基金(20080430589);郑州市科技攻关项目(064SGDN19194-2, 074SCCG36112-2)

收稿日期:2010-01-22; 修订日期:2010-08-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huilingyang@sohu.com

switch plants growing in the 50% shade conditions with those growing in natural light. The second factor was fertilizer type: (1) chemical fertilizer and (2) 50% chemical fertilizer and 50% cake fertilizer (50:50 fertilizer). The results showed that shading increased leaf chlorophyll (Chl) and carotenoid (Car) contents but decreased P_n , irrespective of fertilizer regimes. However, effects of shading on the contents of different types of leaf pigment among different fertilizer treatments were different. For the treatment of 100% mineral fertilizer, there was a large increase in leaf chlorophyll content, while for the 50:50 fertilizer treatment, leaf carotenoids increased significantly. Consequently, the ratio of Chl/Car of leaves increased in the treatment of 100% mineral fertilizer but decreased in the 50:50 fertilizer treatment. Whether tobacco seedlings were transferred from natural light to shading or vice versa, leaf P_n and the chlorophyll fluorescence parameters ($\Phi PS II$, F_v/F_m and qP) decreased instantly in both fertilizer treatments; however, reduction in these leaf photosynthetic parameters was milder in the 50:50 fertilizer treatment than in the treatment receiving only mineral fertilizer. Our data suggested that a light/shade switch at the rapid growth stage of tobacco significantly modified photosynthetic characteristics, and cake fertilizer might improve the light adaptability of tobacco.

Key Words: rapid growth phase; tobacco; shading; light/shade switch; net photosynthetic rate; chlorophyll fluorescence parameters; cake fertilizer

光照强度对植物叶片的光合速率、蒸腾速率、气孔导度、光饱和点及光补偿点均有显著影响^[1-2]。关于遮阴及光照转换对植物光合特性、生理特性及产量和品质的影响前人已经作了一些研究^[3-5]。杨兴洪^[3]等认为遮荫棉花的叶片转至自然光照条件下后,其光合速率迅速下降;李潮海^[4]等研究发现遮光条件下玉米叶片叶绿素含量与光合速率(P_n)降低,转入自然光下后 P_n 先迅速下降,后逐渐回升,叶片 $\Phi PS II$ 、 F_v/F_m 、 qP 迅速下降, NPQ 则呈上升趋势,而自然光下的玉米转至遮光条件下后叶片各荧光参数变化趋势却与之相反。刘国顺^[5]等研究了旺长期遮光及光照转换对不同烟草品种光合效率的影响,探讨了不同的烟草品种的光生态适应特性。烟草是喜光作物,其产量和品质的形成依赖于光合作用产生的有机物质,提高产量和品质的根本途径是改善烟草的光合性能^[6]。旺长期是烟草叶片分化、生长的关键时期,决定了烟株的叶片数量、大小、干物质积累及其烟叶产量和质量的形成^[7],而此时的天气却变化频繁,日光时遮时照,当生长在自然光照(或弱光)条件下的烟草植株突然转至弱光(或自然光照)条件下后,叶片的光合速率及荧光特性变化可能会影响烤烟的产量和品质,因此有必要研究光照转换对烟草叶片光合生理特性的影响。

化肥对烟草体内的代谢过程和形态建成具有重要作用,影响着烤烟的色、香、味及经济产量^[8-9]。但长期单一施用化肥,烟叶将表现出营养比例失调、油分少、香气量不足等现象^[10-11]。有机肥能够有效提高土壤物理化学和生物学特征,提高田间持水量^[12],配施有机肥尤其是饼肥能够提供 N、P、K 等大量养分,促进土壤有机质的转化、保障烤烟正常生长所需的营养^[13]。武雪萍^[14]等发现,与纯施化肥相比,芝麻饼肥与化肥配施后烟草香气物质总含量提高,烟叶综合品质明显改善。沈笑天^[15]等进一步研究了芝麻饼肥对烟草基因表达的影响,发现在 22810 个基因微矩阵点中,有效差异表达的基因有 54 个,上调 32 个,下调 22 个。前人研究大多集中在有机肥(饼肥)对烤烟生理过程及产量品质的影响等方面^[16],而对遮光及光照转换后的光合特性方面的研究相对较少。为此,本文以旺长期烟株叶绿体色素、光合速率、叶绿素荧光参数为侧重点,研究了 50% 芝麻饼肥配施条件下旺长期遮光对烟株光合效率的影响,探讨了旺长期光照转换后光合速率与荧光参数的动态适应性变化,以确定饼肥配施对作物植株光适应性的影响效应,为实现烤烟优质高效生产提供理论与技术支撑,并为更深入开展烟草光胁迫的研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

供试品种 K326,由美国 1981 年杂交选育而成,1989 年被全国烟草品种审定委员会认定推广,在我国云南、福建、河南等主产烟区大面积种植。该品种腋芽生长势强、耐肥、适应性广,烘烤后叶片多为桔黄色、油分

足、弹性好,烟碱含量较高,香气量足、质好,味道醇和,符合国家烤烟42级分级标准对烟叶外观品质与内在质量的要求。

1.2 实验设计及研究方法

实验采用盆栽方式,在河南农业大学科教示范园区(郑州市惠济区毛庄村)进行。栽培盆高40 cm,盆口直径40 cm,盆底直径35 cm。供试土壤为自然风干土,pH 7.8,有效氮50.5 mg/kg、有效磷10.1 mg/kg、速效钾105 mg/kg。每盆施纯N 3.0 g (25% NH₄⁺-N,75% NO₃⁻-N),N:P₂O₅:K₂O按1:2:2.5比例配置。肥料处理设2个水平:①100%无机肥(M),②50%无机肥+50%腐熟芝麻饼肥(MC),饼肥按纯N 4%×70%(饼肥含N量4%,利用效率按70%)计算,其他同无机肥处理。将供试土过0.5 mm网筛,饼肥过3 mm网筛后充分混合后装盆,每盆装土20 kg。将陶盆按100 cm×45 cm行、株距置于垄上。

2008年5月17日将营养钵中培育的烟草幼苗移栽到栽培盆中,浇足量水,其中一部分栽培苗放在50%遮阴度(S)的遮阴网下生长,另一部分放在自然光照条件下(L)生长,因此,该实验是以肥料和光照状况为因子的双因素实验,包括4个处理。每处理15盆,共60盆。田间管理如常规,移栽35d后所有处理烟草幼苗进入旺长期,此时进行光转换处理,分别将遮阴网下生长的烟苗转移到自然光照下生长(S→L),以及将自然光下生长的烟苗转移到遮阴网下生长(L→S)。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶绿素和总类胡萝卜素含量测定

旺长期取第5片展开叶片(心叶3cm为第1片叶,自上而下计算)带回实验室采用分光光度计法^[17]测定叶绿素含量和类胡萝卜素总量。每个处理重复3次。

1.3.2 叶片光合速率(P_n)及叶绿素荧光参数测定

旺长期分别用CIRAS-1型便携式光合系统测定 P_n ,以及FMS2脉冲调制式荧光仪测定叶绿素荧光参数,包括光系统II(PS II)、最大光能转换效率(F_v/F_m)、实际光化学效率($\Phi_{PS\ II}$)、化学猝灭系数(qP)和非光化学猝灭系数(NPQ)等。每处理测定5株,测定部位为第5片展开叶。光照转换第0、1、2、3、4、5、6天分别连续测定该叶片 P_n 和叶绿素荧光动力学参数。测定时间均为9:00。测定光合时,为保持实验条件一致及减少天气影响,使用电瓶作为外接电源,固定光照强度为900 μmol·m⁻²·s⁻¹(自然光照)和450 μmol·m⁻²·s⁻¹(遮荫条件)。

1.4 数据处理

采用SAS 8.0软件对实验数据进行统计分析。

2 结果

2.1 旺长期遮光对不同肥料条件下烟草叶片色素含量的影响

旺长期遮光促进叶片叶绿素、类胡萝卜素含量积累(图1)。与自然光照条件下相比,遮光时无机肥处理和无机肥+饼肥配施处理的叶绿素a分别增加17.9%和12.0%;叶绿素b分别增加26.6%和36.5%;胡萝卜素含量分别增加4.6%和32.3%;叶绿素a+b含量分别增加20.3%和18.0%。可见,不同肥料处理的叶片色素对遮荫的反应存在差异,其中无机肥处理叶片叶绿素类增加较多,而无机肥+饼肥配施处理叶片的类胡萝卜素增幅显著,因而,两种肥料处理间Chla/Chlb和Chl/Car变化存在较大差异。无机肥+饼肥配施叶片Chla/Chlb下降21.8%,而无机肥处理叶片仅下降7.3%;无机肥+饼肥配施处理叶片Chl/Car上升12.1%,而无机

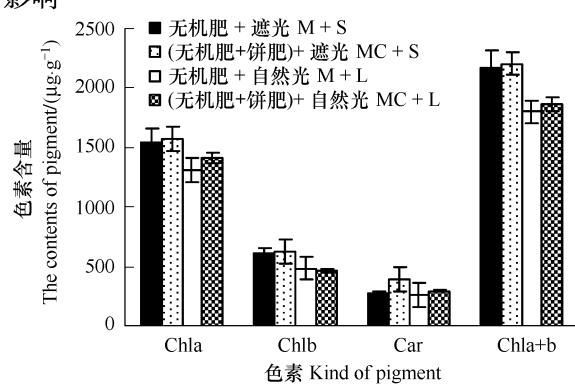


图1 旺长期遮光对不同肥料处理烟草叶片色素含量的影响

Fig.1 Effects of shading on pigment contents of tobacco leaves during the rapid growth phase in different fertilizer treatments

肥处理 Chl/Car 却下降 15.0% (图 2)。

2.2 旺长期遮光对不同肥料条件下烟草叶片光合速率的影响

图 3 结果表明,不同肥料处理条件下遮光均显著降低烟草叶片的 P_n ,无机肥 + 饼肥配施叶片 P_n 降低了 36.2%,无机肥处理降低了 37.8%。然而,无论自然光照还是遮荫条件下,无机肥 + 饼肥配施处理叶片 P_n 均高于无机肥处理(图 3)。

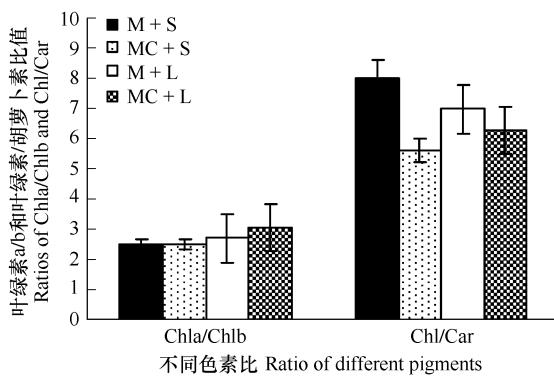


图 2 旺长期遮光对不同肥料处理烟草叶片叶绿素 a/b 和叶绿素/胡萝卜素值的影响

Fig. 2 Effects of shading on the ratios of Chl a/Chl b and Chl/Car of tobacco leaves during the rapid growth phase in different fertilizer treatments

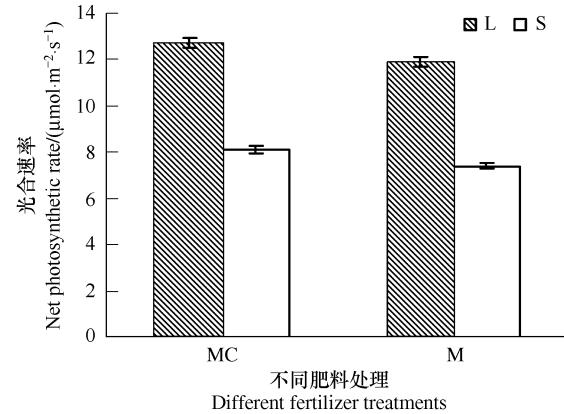


图 3 旺长期遮光对不同肥料处理烟草叶片光合速率的影响

Fig. 3 Effect of shading on net photosynthetic rate (P_n) of tobacco leaves during the rapid growth phase in different fertilizer treatments

2.3 旺长期光照转换对不同肥料条件下烟草叶片光合速率的影响

两种光照转换方式导致两种肥料条件下烟草叶片的 P_n 在最初均急剧下降,然后逐渐回升,但均低于自然光照条件下 P_n 的水平(图 4)。在 L→S 光照转换方式中,两种肥料条件下的 P_n 都是在第 2 天时开始回升,第 4 天以后,施无机肥叶片的 P_n 基本不再变化,而无机肥 + 饼肥配施叶片的 P_n 继续缓慢回升,第 6 天时,无机肥 + 饼肥配施叶片的 P_n 比施无机肥叶片高 18.7%。在 S→L 光照转换方式中,无机肥 + 饼肥配施和施无机肥的 P_n 也是从第 2 天开始回升,但施无机肥的叶片 P_n 在第 5 天时达到最大,而无机肥 + 饼肥配施的叶片 P_n 继续增加,到第 6 天时,无机肥 + 饼肥配施的叶片 P_n 比施无机肥叶片高 8.5%。可见,在发生光照转换时,两种肥料处理的烟草叶片 P_n 开始回升时间基本相同,但回升速度和趋势存在差异,此外,无机肥 + 饼肥配施叶片的 P_n

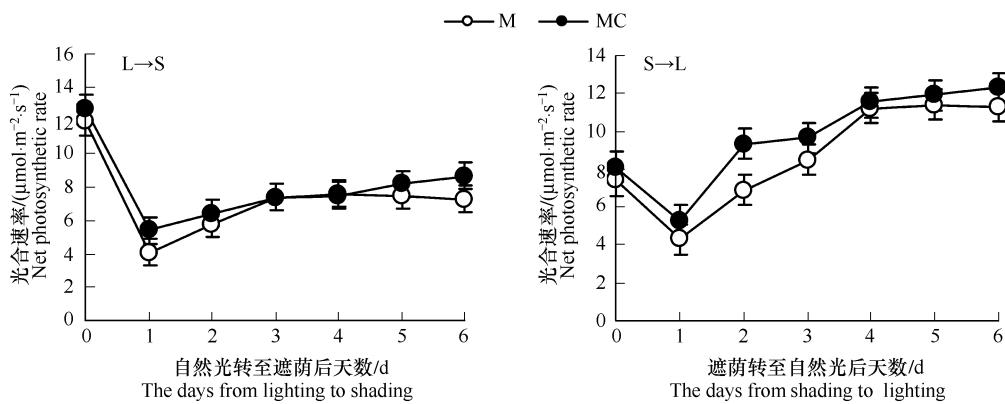


图 4 光照转换后不同肥料处理烟草叶片 P_n 的变化

Fig. 4 Dynamic changes of P_n in tobacco leaves with different fertilizer treatments when the crop switched from shading to lighting or vice versa

始终大于无机肥叶片。

2.4 旺长期光照转换对不同肥料条件下烟草叶片荧光参数的影响

2.4.1 实际光化学效率($\Phi PS II$)对光照转换的响应

$\Phi PS II$ 是 $PS II$ 的实际光化学效率,反映叶片用于光合电子传递的能量占吸收光能的比例,是 $PS II$ 反应中心的部分关闭时的光化学效率^[18]。由图5可以看出,烟草从自然光转至遮光条件下($L \rightarrow S$)时,两种肥料条件下的烟草叶片 $\Phi PS II$ 均上升,第1天最高,然后缓慢下降;其中无机肥+饼肥配施叶片的 $\Phi PS II$ 前2天均较高,第3天后趋于平稳,第4天后施无机肥叶片的 $\Phi PS II$ 较低。烟草由遮光条件转至到自然光后($S \rightarrow L$),两种肥料条件下的烟草叶片 $\Phi PS II$ 均迅速下降,第1天最低,此后开始上升,但它们之后的变化趋势明显不同。无机肥+饼肥配施叶片的 $\Phi PS II$ 持续上升到第4天后又稍有下降,随后则趋于平稳;然而,施无机肥叶片的 $\Phi PS II$ 在第2天达到高峰后迅速下降,从第4天稍有上升后又下降。可见,光照转换过程中无机肥+饼肥配施叶片的 $\Phi PS II$ 变化幅度较小,表明无机肥+饼肥配施的叶片能较快的适应光照强度变化。

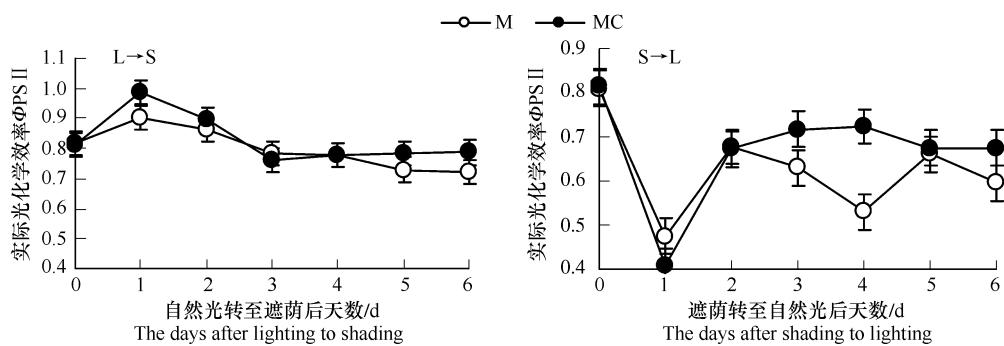


图5 光照转换后不同肥料处理烟草叶片 $\Phi PS II$ 的变化

Fig. 5 Dynamic changes of $\Phi PS II$ in tobacco leaves with different fertilizer treatments when the crop switched from shading to lighting or vice versa

2.4.2 最大光化学效率(F_v/F_m)对光照转换的响应

F_v/F_m 表示暗适应条件下 $PS II$ 最大光化学效率,反映了 $PS II$ 反应中心最大光能转换效率^[19]。烟草由自然光转入遮光条件($L \rightarrow S$)时,两种肥料处理的叶片的 F_v/F_m 变化趋势明显不同,无机肥+饼肥配施叶片的 F_v/F_m 迅速下降一天内达到最低值(0.85),然后保持稳定,4d后略有回升并稳定在0.86左右;而施无机肥叶片的 F_v/F_m 在光照转换后的第3天达最低值,第4天开始回升并趋于稳定。由遮光条件到自然光($S \rightarrow L$)下时,无机肥+饼肥配施叶片前4d F_v/F_m 呈逐渐降低的趋势,第5天回升,但也未达到转换前的水平;施无机肥叶片 F_v/F_m 不断下降上升,变化幅度较大。可见,光照转换过程中无机肥+饼肥配施叶片的 F_v/F_m 变化幅度较小,也表明无机肥+饼肥配施的叶片能较快的适应光照强度变化。

2.4.3 叶绿素荧光猝灭对光照转换的响应

叶绿素荧光猝灭是叶绿体耗散过剩能量的一种途径,包括光化学猝灭和非光化学猝灭两种形式^[20]。 qP 为光化学猝灭系数,反映了 $PS II$ 反应中心的开放程度, NPQ 指非光化学猝灭系数,即 $PS II$ 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热能的形式耗散掉的部分^[21]。图7显示,烟草由自然光转到遮光条($L \rightarrow S$)后 qP 变化不明显,但无机肥+饼肥配施叶片的 qP 始终略高于施无机肥叶片。由遮光条件转换到自然光照($S \rightarrow L$)下后,两处理 qP 都是先快速下降,然后上升,其中无机肥+饼肥配施叶片于第2天快速回升至0.91,然后又开始下降;然而施无机肥叶片于第2—5天缓慢回升而后略有下降。

同样,烟草由自然光转入遮光条件($L \rightarrow S$)后,两种肥料条件下叶片的 NPQ 呈下降趋势,施无机肥叶片的 NPQ 始终高于无机肥+饼肥配施叶片(图8),表明遮阴后无机肥处理烟草叶片以热能的形式耗散掉的部分(NPQ)较高,不利于弱光条件下的光合作用。烟草从遮光条件转换到自然光($S \rightarrow L$)下后,两种肥料条件叶片

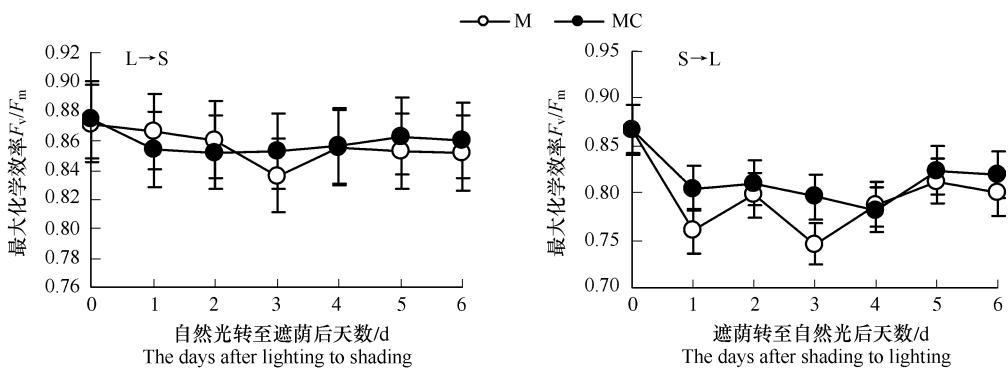
图6 光照转换后不同肥料处理烟草叶片 F_v/F_m 的变化

Fig. 6 Dynamic changes of F_v/F_m of tobacco leaves with different fertilizer treatments when the crop switched from shading to lighting or vice versa

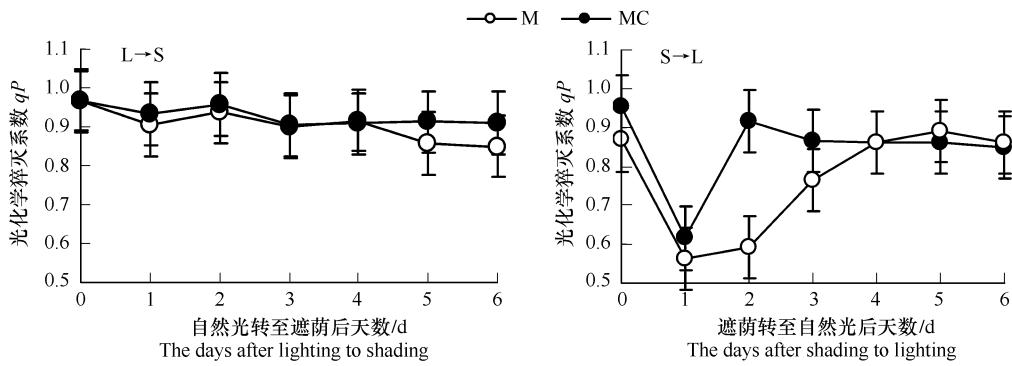
图7 光照转换后不同肥料处理烟草叶片 qP 的变化

Fig. 7 Dynamic changes in qP of tobacco leaves with different fertilizer treatments when the crop switched from shading to lighting or vice versa

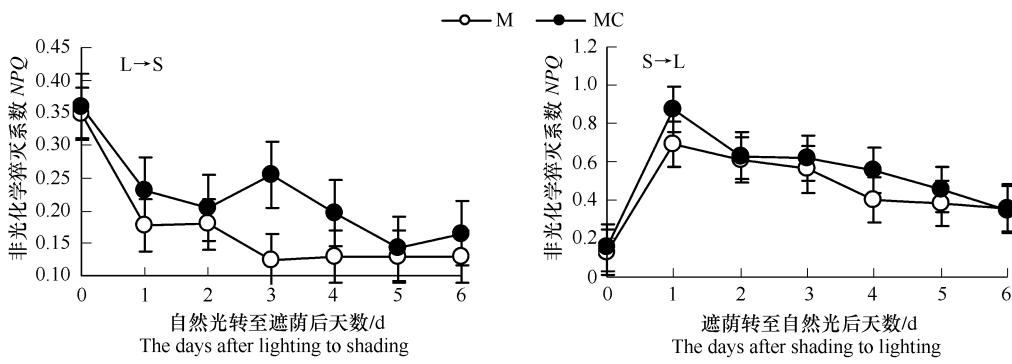
图8 光照转换后不同肥料处理烟草叶片 NPQ 的变化

Fig. 8 Dynamic changes in NPQ of tobacco leaves with different fertilizer treatments when the crop switched from shading to lighting or vice versa

的 NPQ 均于第 1 天快速上升到最大,然后缓慢下降,表明光强增加并没有马上增加吸收光能中用于光合作用的部分,而是导致烟草叶片光合作用过程中过剩光能增加,即能量更多的以热能的形式散发掉,之后,由于烟草植株自身的调节能力促进了光合机构对强光的适应,逐步增加吸收光能中用于光合作用的部分, NPQ 值表现出缓慢下降趋势。光照转换中无机肥 + 饼肥配施叶片的 NPQ 低于施无机肥的叶片,表明无机肥 + 饼肥配

施促进了叶片光合机构对环境的适应能力,增强了光照转换过程中吸收光能中用于光合作用的部分。

3 讨论

烟草是一种喜光作物,强烈光照条件下,叶片栅栏组织和海绵组织加厚,叶片厚而粗糙,叶脉凸出,形成“粗筋暴叶”^[8];如果光照不足,烟株光合作用受阻,生长缓慢,干物质积累减少,叶片变薄,香气不足,品质下降。因此,从栽培的角度出发,要求日光充分而不强烈,对烟草品质形成有利。我国云南烟区日照的短波光线较强,能使烟株健壮生长,增加干物质积累,特别在旺长期的6—7月间,常常是晴间多云和多云间阴的天气,日光时遮时照,光照和煦,有利于促进烟草的生长和品质的提高^[7]。本实验结果表明,遮荫促进叶片叶绿素、类胡萝卜素含量积累,但遮荫降低了烟草叶片的光合速率(P_n),这一结果与 Miyake^[22]等研究遮荫增加了烟草叶片叶绿素含量的结果基本一致。Kasperbauer^[23]发现遮荫烟草比未遮荫烟草接受更多的远红外光,从而导致烟株生长差异及烟碱、多酚等含量的不同。刘国顺等^[5]发现遮荫降低了PS II的 $\Phi_{PS\text{ II}}$ 和 qP ,引起单叶 P_n 下降。可见,旺长期遮荫改变了烟草叶片的生理生化特性,如叶绿素、类胡萝卜素含量及 P_n ,从而保证植物体自身能在遮荫的条件下充分利用光能进行正常的生命活动。Miyake^[24]等研究了弱光照下的烟草植株转移到高光照后再转移到低光照条件下烟草叶片光合对光照强度的响应,发现光照转换后NPQ增加、 F_v/F_m 下降,认为 F_v/F_m 降低主要是因为光照转换促进了PQ的氧化。本研究也发现两种光照转换方式均导致烟草叶片的 P_n 、 $\Phi_{PS\text{ II}}$ 、 F_v/F_m 、 qP 急剧下降,这可能是烟草叶片对光照转换产生的本能生理反应。自然光照条件下的烟草植株生长发育良好,具有效率较高的光合器官和光合机构,当将之转入遮阴条件下(L→S),它们能比较充分的利用较弱光照,但较强的光能利用率并不能完全弥补光强降低对 P_n 的影响,故光照转换后叶片 $\Phi_{PS\text{ II}}$ 、 F_v/F_m 、 qP 等光合参数下降较小,但最终 P_n 仍有明显的下降。遮光条件下生长的烟草植株转换到自然光(S→L)下后,已适应弱光照条件的光合器官必然受到较强光照的破坏,过剩光能增加,NPQ急剧上升, $\Phi_{PS\text{ II}}$ 、 F_v/F_m 、 qP 相应地急剧下降。在L→S光照转换时不存在光破坏,仅仅是一个适应的过程,因此S→L处理对光合效率的影响大于L→S处理。可见光照转换后的光合特性变化的机理并不相同。

肥料对烟草体内的一切代谢过程和形态建成具有重要作用,合理施肥能改善烟草的生长状况,提高其品质及经济产量^[25-26]。但在我国的烟草生产存在氮素使用不合理的现象,导致烟叶的内在化学成分不协调,品质不佳^[27]。与纯施化肥相比,施用芝麻饼肥对烟草上部叶片影响较大,叶片烟碱、总氮、蛋白质含量明显降低,还原糖、钾离子含量显著提高,但氯离子差异不显著^[28]。韩锦峰^[29]等研究发现饼肥能调节烟田土壤C/N比,增强烤烟根系活力,增加叶绿素含量,硝酸还原酶活性提高,改变烟叶中较高含量的低碳链饱和脂肪酸及较低含量的长链不饱和脂肪酸,特别是高度不饱和脂肪酸,从而有利于烟叶香味、吃味的提高。可见,饼肥是一种营养成分全面的有机肥,烟田施用饼肥能改善烟叶品质。Carter^[30]等认为有机肥改善了土壤物理性状和土壤持水量,降低了土壤容重,促进了根的发育,进而促进烟草在适宜的水分条件下吸收更多的养分;而且,饼肥和化肥配施能够给烟草提供小分子养分,保障了作物所需养分,促进其生长。韦风杰^[16]等还发现,与化肥处理相比,饼肥处理叶片的叶绿素、叶绿素酶活性、总类胡萝卜素含量均较高;且饼肥促进了叶绿素a的代谢和叶黄质与β-胡萝卜素的积累,认为饼肥调整了发育末期类胡萝卜素类物质组分比例和色素与相关酶类的关系。这与本研究的部分结果基本一致。本研究还发现,与施无机肥相比,无机肥+饼肥配施促进了遮阴条件下烟草叶片类胡萝卜素的大幅度增加,而且使叶片在遮荫及光照转换条件下均保持较高的 P_n 、较高的 $\Phi_{PS\text{ II}}$ 、 F_v/F_m 和较强光电子传递能力,可见,无机肥+饼肥配施可能改善了栽培条件下烟草的光生态适应性,但其具体生理机制尚需进一步研究。

References:

- [1] Ma B L, Morrison M J, Dwyer L M. Canopy light reflectance and field greenness to assess nitrogen fertilization and yield of maize. *Agronomy Journal*, 1996, 88(6): 915-920.
- [2] Guan Y X, Lin B, Ling B Y. The interactive effects of growth light condition and nitrogen supply on maize (*Zea mays* L.) seedling photosynthetic traits and metabolism of carbon and nitrogen. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(6): 806-812.

- [3] Yang X H, Zou Q, Wang W. Photoinhibition in shaded cotton leaves after exposing to high light and the time course of its restoration. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(12) : 1255-1259.
- [4] Li C H, Luan L M, Wang Q, Li N, Zhao Y L. Effects of seedling shading and light intensity transfer on photosynthetic efficiency of different maize hybrids. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(3) : 381-385.
- [5] Liu G S, Zhao X Z, Wei F J, Wang F, Wang W J. Effects of shading at fast-growing stage and light intensity transfer on photosynthetic efficiency in Tobacco (*Nicotianatobacum* L.) varieties. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(10) : 2368-2375.
- [6] Han J F. *Physiology and Planting Science of Tobacco*. Beijing: Agriculture Press of China, 2003: 31-56.
- [7] Chen R T. *Planting Science of Chinese Tobacco Plant*. Shanghai: Shanghai Scientech Press, 1987:76-82.
- [8] Liu G S. *Planting Science of Tobacco Plant*. Beijing: Agriculture Press of China, 2003: 58-61.
- [9] Karaivazoglou N A, Tsotsolis N C, Tsadilas C D. Influence of liming and form of nitrogen fertilizer on nutrient uptake, growth, yield, and quality of Virginia (flue-cured) tobacco. *Field Crops Research*, 2007,100: 52-60.
- [10] Shi H Z, Liu G S. *Science of Tobacco Aroma*. Beijing: Agricultural Publisher of China, 1998: 212-214.
- [11] Shi J X, Zheng S Q, Diao C Q, Zhang M X, Zheng W C. Effects of manure application on quality and usability of leaf tobacco under different levels of nitrogen. *Chinese Tobacco Science*, 2004(2) : 42-45.
- [12] Khaleel R, Reddy K R, Overcash M R. Changes in soil physical properties due to organic waste applications: a review. *Journal of Environmental Quality*, 1981, 10: 133-141.
- [13] Wu X P, Liu Z J, Zhao Y H, Liu G S, Yang C, Guo W L, Jing D M. Effects of sesame cake fertilizer on soil enzyme activities and microbial C and N at rhizosphere of tobacco. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2005 , 11(4) :541-546.
- [14] Wu X P, Zhong X M, Qin Y Q, Liu S. Effects of proportional application of sesame seed cake fertilizers and chemical fertilizers on the aroma quality of flue-cured tobacco leaves. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(10) : 1554-1559.
- [15] Shen X T, Zhang M, Liu G S, Jie X L, Zhang C H, Qiu L Y, Xu C K, Li P. Effect of sesame cake fertilizer on genes expression of tobacco leaves, *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(8) :4332-4338.
- [16] Wei F J, Fan Y K, Liu G S, Wang F, Li Y J, Guo Q Y. Effect of cake fertilizer on the pigments degradation and related enzyme activities in flue-cured tobacco. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(5) : 766-771.
- [17] Zhao S J, Liu H S, Dong X C. *Plant Physiology Experiments*. Beijing: China Agricultural Scientech Press, 1998: 68-72.
- [18] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 1989 (990) : 87-92.
- [19] Zhang Q D, Liu H Q, Zhang J H, Li J M. Effects of limited irrigation on some photosynthetic functions of flag leaves in winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(6) :869-873.
- [20] Schreiber U, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorometer photosynthesis with a new type of modulated fluorometer. *Photosynthesis Research*, 1986, 10: 51-62.
- [21] Li R, Zhou W, Lu W. Changes in photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters during rice leaf senescence in low chlorophyll b mutant. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2009, 32(2) :10-14.
- [22] Miyake C, Horiguchi S, Makino A, Shinzaki Y, Yamamoto H, Tomizawa K. Effects of light intensity on cyclic electron flow around PSI and its relationship to non-photochemical quenching of Chl fluorescence in tobacco leaves. *Plant and Cell Physiology*, 2005 , 46(11) : 1819-1830.
- [23] Kasperbauer M J. Spectral distribution of light in a tobacco canopy and effects of end-of-day light quality on growth and development. *Plant Physiology*, 1971, 47: 775-778.
- [24] Miyake C, Amako K, Shiraishi N, Sugimoto T. Acclimation of tobacco leaves to high light intensity drives the plastquinone oxidation system-relationship among the fraction of open PSII centers, non-photochemical quenching of chl fluorescence and the maximum quantum yield of PSII in the dark. *Plant and Cell Physiology*, 2009 , 50: 730-743.
- [25] Cao Z H. *Soil and Fertilizer for High Quality Flue-cured Tobacco*. Nanjing: Jiangsu Scientech Press, 1991 : 101-194.
- [26] Hong Q K. *Tobacco Cultivate*. Shanghai: Shanghai Scientech Press, 1983 : 123-134.
- [27] Jiang R F, Li C J, Ju X T, Li W Q, Zhao Z X, Chao F C, Lu Y X, Yang Y H, Zhang X H, Shi J X, Liu J L, Chen J H, Zhang F S. Rapid test for diagnosis and quality control of flue-cured tobacco. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004,37(S) :73-79.
- [28] Wu X P, Zhong X M, Qin Y Q, Liu G S, Yang C, Wang H X. Effects of application of different types of cake fertilizer combined with chemical fertilizer on the flavor quality of the flue-cured tobacco leaves. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006,39(6) :1196-1201.
- [29] Han J F, Shi H Z, Wang Y T, Liu W Q, Yang S Q, Guan C Y. Higher fatty acid contents of flue-cured tobacco at different nitrogen level and source and its relation with flavor quality. *Acta Agronomica Sinica*, 1998 , 24(1) : 125-128.
- [30] Carter M R, Sanderson J B, MacLeod J A. Influence of compost on the physical properties and organic matter fractions of a fine sandy loam

throughout the cycle of a potato rotation. Canadian Journal of Soil Science, 2004, 84: 211-218.

参考文献:

- [2] 关义新,林葆,凌碧莹.光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响.作物学报,2000,26(6):806-812.
- [4] 李潮海,栾丽敏,王群,李宁,赵亚丽.苗期遮光及光照转换对不同玉米杂交种光合效率的影响.作物学报,2005,31(3):381-385.
- [5] 刘国顺,赵献章,韦凤杰,王芳,汪文杰.旺长期遮光及光照转换对不同烟草品种光合效率的影响.中国农业科学,2007,40(10):2368-2375.
- [6] 韩锦峰.烟草栽培生理.北京:中国农业出版社,2003:31-56.
- [7] 陈瑞泰.中国烟草栽培学.上海:上海科学技术出版社,1987:76-82.
- [8] 刘国顺.烟草栽培学.北京:中国农业出版社,2003:58-61.
- [10] 史宏志,刘国顺.烟草香味学.北京:中国农业出版社,1998:212-214.
- [11] 石俊雄,郑少清,刁朝强,张明显,郑伟才.有机肥及施氮水平对烟叶质量和可用性的影响.中国烟草科学,2004,(2):42-45.
- [13] 武雪萍,刘增俊,赵跃华,刘国顺,杨超,郭伟玲,荆冬梅.施用芝麻饼肥对植烟根际土壤酶活性和微生物碳、氮的影响.植物营养与肥料学报,2005,11(4):541-546.
- [14] 武雪萍,钟秀明,秦艳青,刘爽.芝麻饼肥与化肥不同比例配施对烟叶香气质量的影响.作物学报,2006,32(10):1554-1559.
- [15] 沈笑天,张明,刘国顺,介晓磊,张朝辉,邱立友,徐传快,李鹏.施芝麻饼肥对烟草叶片基因差异表达的影响.生态学报,2009,29(8):4332-4338.
- [16] 韦凤杰,范艺宽,刘国顺,王芳,李亚娟,郭巧燕.饼肥对烤烟叶片发育过程中质体色素降解及相关酶类活性的影响.作物学报,2006,32(5):766-771.
- [17] 赵世杰,刘华山,董新纯.植物生理学实验指导.北京:中国农业科技出版社,1998:68-72.
- [19] 张其德,刘合芹,张建华,李建民.限水灌溉对冬小麦旗叶某些光合特性的影响.作物学报,2000,26(6):869-873.
- [21] 李瑞,周玮,陆巍.低叶绿素b水稻叶片自然衰老过程中光合作用与叶绿素荧光参数的变化.南京农业大学学报,2009,32(2):10-14.
- [25] 曹志洪.优质烤烟生产的土壤与施肥.南京:江苏科学技术出版社,1991:101-194.
- [26] 洪其琨.烟草栽培.上海:上海科学技术出版社,1983:123-134.
- [27] 江荣风,李春伶,巨晓棠,李文卿,赵正雄,晁逢春,路永宪,杨宇虹,张晓海,石俊雄,刘建利,陈江华,张福锁.烤烟氮素营养快速诊断与烟叶品质监控技术研究.中国农业科学,2004,37(增刊):73-79.
- [28] 武雪萍,钟秀明,秦艳青,刘国顺,杨超,王恒旭.不同种类饼肥与化肥配施对烟叶香气质量的影响.中国农业科学,2006,39(6):1196-1201.
- [29] 韩锦峰,史宏志,王彦亭,刘卫群,杨素勤,官春云.不同氮量和氮源的烟叶高级脂肪酸分量及其与香吃味的关系.作物学报,1998,24(1):125-128.