

DOI: 10.5846/stxb201307311996

颜侃, 陈宗瑜, 王娟, 谭淑文, 吴潇潇. 不同生态区烤烟叶片稳定碳同位素组成特征. 生态学报, 2015, 35(11): 3846-3853.

Yan K, Chen Z Y, Wang J, Tan S W, Wu X X. Stable carbon isotope composition of tobacco leaves in different ecological regions. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(11): 3846-3853.

不同生态区烤烟叶片稳定碳同位素组成特征

颜侃^{1,2}, 陈宗瑜^{1,*}, 王娟¹, 谭淑文^{1,3}, 吴潇潇¹

1 云南农业大学农学与生物技术学院, 昆明 650201

2 四川省渠县中学, 达州 635200

3 云南农业职业技术学院生物工程系, 昆明 650212

摘要: 在河南、福建和云南 3 个生态区大田种植烤烟 K326, 采集不同叶位生理成熟的烟叶, 测定 $\delta^{13}\text{C}$ 值、总碳、全氮及比叶重, 探讨了不同生态区烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值组成特征。结果表明: 河南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布范围为 -31.2% — -27.3% , 平均值 -29.7% ; 福建烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布范围为 -28.6% — -24.6% , 平均值 -26.3% ; 云南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布在 -27.1% — -24.0% 之间, 平均值 -25.6% ; 河南烟叶全氮含量最高, 其总碳、碳氮比和比叶重均显著低于其余两地; 福建和云南烟叶各生理指标值较为接近; 各生态区烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值均与全氮含量呈负相关, 与碳氮比及比叶重呈正相关。河南与其余两地烤烟生理特征的差异性, 以及福建与云南烤烟生理特征的相似性表明, $\delta^{13}\text{C}$ 值可能与烤烟的品质存在关联。

关键词: 烤烟; 生态区; $\delta^{13}\text{C}$; 碳氮比; 比叶重

Stable carbon isotope composition of tobacco leaves in different ecological regions

YAN Kan^{1,2}, CHEN Zongyu^{1,*}, WANG Juan¹, TAN Shuwen^{1,3}, WU Xiaoxiao¹

1 College of Agronomy and Bio-technology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

2 Quxian Middle School of Sichuan Province, Dazhou 635200, China

3 Department of Bioengineering, Yunnan Vocational and Technical College of Agriculture, Kunming 650212, China

Abstract: The quality of crops attracts the attention of many scholars, and tobacco crops are no exception. Tobacco produced in the Fujian and Yunnan ecological regions is distinguished by its delicate fragrance, while tobacco produced in Henan is famous for its strong aroma. Research has shown that meteorological factors cause these differences, although evaluating how the meteorological conditions of any ecological particular region influence the flavor of tobacco has proved difficult. However, use of the stable carbon isotope technique, which has been widely used in ecological studies, provides a possible approach for solving the above problem. Many studies have demonstrated that the amount of $\delta^{13}\text{C}$ (stable carbon isotope composition) found in plants is influenced by environmental conditions, such as temperature, moisture, illumination, and so on. In addition, $\delta^{13}\text{C}$ has been closely connected with various physiological characteristics. Therefore, the amount of $\delta^{13}\text{C}$ found in plants could be a link between environmental conditions in a region and the resulting physiological characteristics of individual plants. This paper investigates the distribution of $\delta^{13}\text{C}$ in the ecological regions of Henan, Fujian and Yunnan provinces, China. We also wanted to know if the amount of $\delta^{13}\text{C}$ found in plants could be used to evaluate the effect of the environment on the quality of tobacco. The Tobacco cultivar K326 was planted in three different ecological regions; one test site was located in each of three provinces, Henan, Fujian and Yunnan. During the tobacco growing season, the Fujian and Yunnan test zones have adequate precipitation and low average temperatures ($20.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ and

基金项目: 国家烟草专卖局 (110201101003TS-03)

收稿日期: 2013-07-08; 网络出版日期: 2014-06-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zchen191@vip.sohu.com

22.8 °C, respectively) in contrast to the Henan test zone, which has sparse precipitation and high temperatures (25.7 °C) that are not as favorable for growing tobacco. Mature leaves from different leaf positions (from ground to top, selecting the 7th, 10th, 13th and 16th leaf from tobacco plants) were collected as test samples; then, $\delta^{13}\text{C}$, total organic carbon, total nitrogen and *LMA* (leaf mass per area) were determined. The results suggested that the $\delta^{13}\text{C}$ levels in both Yunnan and Fujian tobacco increased with leaf position. The $\delta^{13}\text{C}$ of Henan tobacco did not exhibit this trend. The $\delta^{13}\text{C}$ in samples from the Henan test zone ranged between -27.3 ‰ and -31.2 ‰, averaging -29.7 ‰. The $\delta^{13}\text{C}$ in samples from the Fujian and Yunnan test zones had similar levels and were between -24.0 ‰ and -27.1 ‰ and between -24.6 ‰ and -28.6 ‰, respectively, averaging -26.3 ‰ and -25.6 ‰, respectively. Henan tobacco had the highest leaf total nitrogen content, but the total organic carbon content, C/N ratio and *LMA* were lowest in Henan tobacco. However, the data for each measurement of Fujian's and Yunnan's tobacco leaves were quite similar. Additionally, while Fujian and Yunnan tobacco obviously had similar physiological characteristics, they were quite different from Henan tobacco. The correlation analysis suggested that $\delta^{13}\text{C}$ was negatively correlated with total nitrogen, and positively correlated with the C/N ratio and *LMA*. In conclusion, based on the relationships of $\delta^{13}\text{C}$ with total organic carbon and total nitrogen, $\delta^{13}\text{C}$ could provide a link for biochemical coupling between nitrogen and carbon metabolism. Plastid segments, nicotine, protein and neutral aroma constituents, which are known to be decisive factors that determine tobacco quality, were all allied to nitrogen and carbon metabolism. That is, the results verified our hypothesis that $\delta^{13}\text{C}$ could be a link between meteorological factors and tobacco quality. In summarizing the above arguments, we believe that $\delta^{13}\text{C}$ can be used to evaluate the effects of environmental variables on tobacco quality.

Key Words: tobacco; ecological region; $\delta^{13}\text{C}$; C/N ratio; *LMA* (leaf mass per area)

对稳定碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)的量化为研究植物与环境之间的相互作用和植物对环境变化的响应提供了有效的手段。植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值受环境条件的影响,同时又与自身的生理特征密切相关,因此, $\delta^{13}\text{C}$ 可以作为联系环境条件与生理特征的纽带。许多研究确定了 $\delta^{13}\text{C}$ 值在环境条件梯度下的变化规律,特别是局域内的海拔梯度^[1]。 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔增加被证实受到了海拔梯度下降水、温度和营养元素变化的影响^[2-3]。在 C_3 植物中,核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶对 ^{13}C 有辨别作用,在光合作用中优先利用 ^{12}C 。这一效应受到羧化位点 CO_2 分压与大气 CO_2 分压比值(p_i/p_a)的调节,而 p_i/p_a 又与气孔特征及光合能力有关^[3]。 p_i/p_a 较低通常使植物具有较大的 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[4-5]。因此,众多的环境变量和植物内在的生理特征都可通过影响 p_i/p_a 而决定 $\delta^{13}\text{C}$ 值。

稳定碳同位素技术在植物生理生态的研究中应用广泛,基于 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 WUE 存在着较为稳定的关系,该技术被普遍应用于研究作物的需水规律。除了 WUE 外,矿质元素含量、光合氮利用效率(PNUE)、C/N 比值、脯氨酸含量、比叶重(LMA)、光合色素含量等生理指标与 $\delta^{13}\text{C}$ 值也存在复杂的联系^[6-12]。其中, $\delta^{13}\text{C}$ 值与矿质元素的吸收及碳氮代谢等生理过程的密切关系,表明 $\delta^{13}\text{C}$ 值与营养代谢存在关联,它也能综合反映出作物品质的形成过程,而有关这方面的研究不应被忽视。碳、氮作为烤烟生长发育必需的营养元素,在烤烟组织构成和生理代谢方面发挥着重要作用。以碳氮为主的次生代谢,其代谢产物对烤烟的品质和香型风格有重要贡献。 $\delta^{13}\text{C}$ 与烤烟生理特征,尤其是与碳氮代谢特征的关联,为将其应用于阐明烤烟品质形成的原因提供了理论依据。

烤烟香型风格的形成得益于不同的生态条件,具体表现在烟叶各项生理指标和与品质有关的化学成分指标上。河南生态区以生产浓香型烤烟而著称,福建和云南生态区则是清香型烤烟的代表产区。将稳定碳同位素技术应用于烤烟生理生态及品质的研究较少^[13-14]。不同香型风格烤烟的稳定碳同位素组成特征是否存在差异,目前未见相关报道。本研究的目的在于探究国内不同生态烟区烤烟 $\delta^{13}\text{C}$ 与碳氮代谢等的联系,获得不同香型风格烤烟的稳定碳同位素组成特征的差异,以为烤烟生理生态及品质形成的研究提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理

以烤烟品种 K326 为试验材料,在河南省许昌市襄城县郝庄后大路李村(33°56'N,113°34'E,88 m a.s.l.),福建省龙岩市上杭县白砂镇塘丰村(25°05'N,116°35'E,海拔 428)和云南省玉溪市红塔区赵桅试验基地(24°18'N,102°29'E,海拔 1645)进行大田种植试验。河南移栽期为 2012 年 4 月 28 日,福建移栽期为 2 月 23 日,云南移栽期为 4 月 25 日,大田种植株行距为 50 cm×120 cm。试验地土壤化学性质见表 1。

表 1 各试验地土壤化学特征

Table 1 Basic chemical character of soils

地点 Test site	pH 值	有机质 Organic matter/ (g/kg)	全氮 Total N/%	全磷 Total P/%	全钾 Total K/%	水解性氮 Hydrolysable N/ (mg/kg)	有效磷 Available P/ (mg/kg)	速效钾 Available K/ (mg/kg)
河南	6.21	24.4	0.128	0.075	1.19	112.8	94.9	263
福建	5.60	27.8	0.148	0.075	1.88	189.9	61.1	92
云南	5.77	27.8	0.207	0.097	1.81	130.6	81.4	344

选取 100 株长势基本一致的烤烟,于打顶前对第 7、10、13 和 16 叶位进行标记。待烟叶进入生理成熟时,采集标记叶位烟叶用于相关生理指标的测定。为了保证采集到的不同叶位烟叶都达到生理成熟,依据 K326 的生育期及叶龄进行推算以确定取样时间。取样时间为各地移栽后 70 d,采集烤烟第 7 叶位叶片,此后每间隔 12 d,依次取第 10、13、16 叶位叶片进行分析。为保证每个测定指标都有 3 个重复,每次取样时分别取 3 株充分展开的同叶位叶片单独进行各项指标的分析处理。各生态区烤烟大田生长期气候要素见表 2。

表 2 各生态区烤烟大田生长期气候要素

Table 2 Meteorological factors of each test site during tobacco field growth period

地点 Test site	平均气温/℃ Average temperature	平均相对湿度/% Average relative humidity	降水总量/mm Total precipitation	总日照时数/h Total sunshine duration	温差/℃ Temperature difference
河南	25.7	75.4	250.1	707.8	10.4
福建	22.8	81.0	821.6	—	9.0
云南	20.8	70.7	364.9	610.0	10.0

表中河南与云南为 5—8 月气象数据,福建为 3—6 月气象数据

1.2 指标测定及方法

比叶重的测定 用打孔器避开主脉打取一定数量的叶片用于比叶重的测定,将圆片于 105 ℃ 下杀青,然后置于 60 ℃ 烘箱中烘干至恒重,计算单位面积的烟叶干重。

稳定碳位素组成的测定 将叶片洗净后,杀青烘干,粉碎过 80 目筛制成备用样品,送中国科学院南京土壤研究所测定。样品在高纯氧气条件下充分燃烧,提取燃烧产物 CO₂,用 FLASH EA-DELTA V 联用仪(Flash32000 Delta V ADVANTAGE)测定碳同位素的比率,分析结果根据如下公式进行计算:

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{样品}} - (^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}} \times 1000\text{‰}$$

式中, $\delta^{13}\text{C}$ 表示烟叶样品稳定碳同位素组成, $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}$ 表示南卡罗来那州白碇石中的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 。

烟叶总碳和全氮含量的测定 将叶片杀青烘干,粉碎过筛制成样品后,送云南省农科院内云南同川农业分析测试技术有限公司联合实验室测定。总碳采用重铬酸钾容量法测定,全氮以半微量凯氏定氮法测定(执行标准 LY/T 1269—1999)。碳氮比为总碳与全氮的比值。

1.3 数据处理

运用 SPSS16.0 对数据进行统计分析,绘图在 Microsoft Excel 2003 中完成。

2 结果与分析

2.1 不同叶位烟叶生理指标的差异

各生态区烤烟不同叶位叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异见图 1。福建和云南烟叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随叶位的升高有增加的趋势,而河南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值表现为中部叶片较低,下部叶和上部叶稍高。相同叶位烟叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值河南烟叶均最小。云南烤烟第 7 叶位叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与其余两地烤烟第 7 叶位叶片差异显著($P<0.05$)。河南烤烟第 10、13 和 16 叶位烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值均与其余两地烤烟相同叶位 $\delta^{13}\text{C}$ 值有显著差异($P<0.05$)。福建和云南烤烟相同叶位烟叶(除第 7 叶位外) $\delta^{13}\text{C}$ 值没有显著差异($P>0.05$)。

烤烟不同叶位叶片总碳含量的差异见图 2。河南烤烟不同叶位之间总碳含量大致相当,福建和云南烟叶总碳含量随叶位升高有增加的趋势。河南烤烟各叶位叶片总碳含量低于其余两地相同叶位的烟叶,除第 7 叶位叶片外,河南各叶位烟叶总碳含量与其余两地烤烟相同部位叶片总碳含量的差异达到显著水平($P<0.05$)。

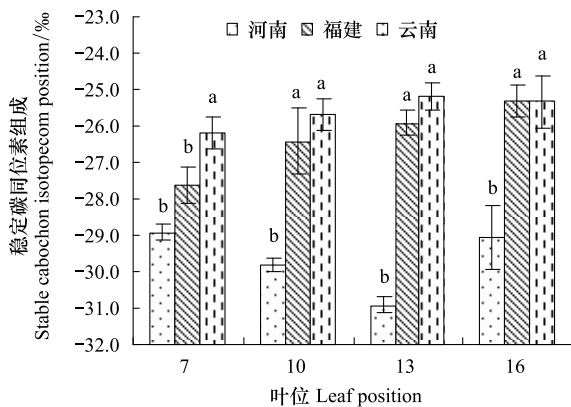


图 1 不同生态区烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值随叶位的分布

Fig.1 Distribution of $\delta^{13}\text{C}$ with leaf position in different ecoregions

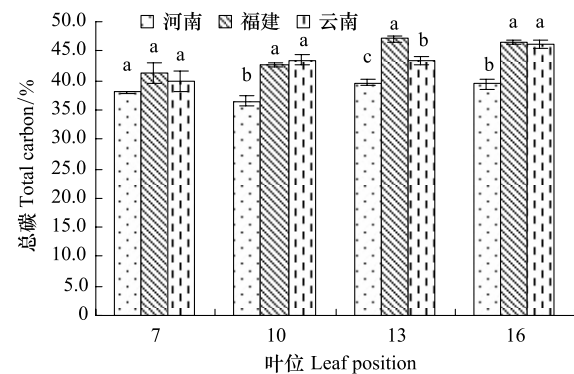


图 2 不同生态区烟叶总碳含量随叶位的分布

Fig.2 Distribution of total carbon content with leaf position in different ecoregions

烤烟不同叶位叶片全氮含量的差异见图 3。河南烤烟中部叶的全氮含量较高,第 7 和第 16 叶位叶片全氮含量稍低。福建烤烟第 7 和第 10 叶位叶片全氮含量较高,第 13 和第 16 叶位叶片全氮含量较低。云南烤烟第 7 和第 13 叶位叶片全氮含量较高,第 10 和第 16 叶位叶片全氮含量较低。3 个试验点烤烟第 7 叶位叶片全氮含量差异不显著($P>0.05$)。河南烤烟第 10、13 和 16 叶位烟叶全氮含量均高于其余试验点相同叶位的烟叶,并且差异显著($P<0.05$)。

图 4 表示不同生态区烟叶碳氮比随叶位的分布。河南烤烟各叶位叶片碳氮比相差不大。福建烤烟第 7 和第 10 叶位叶片碳氮比较低,第 13 和 16 叶位叶片碳氮比较高。云南烤烟第 16 叶位叶片的碳氮比最大,第 7 叶位叶片碳氮比最小,第 10 叶位叶片碳氮比略高于第 13 叶位叶片。总体来看,河南烟叶的碳氮比小于其余两个试验点的烟叶。这是由于河南烟叶总碳含量低,全氮含量高所致。

不同叶位烟叶比叶重见图 5。各试验点烟叶比叶重都大致表现为随叶位升高而增加的趋势。河南各叶位烟叶比叶重均低于其余两个试验点相同部位烟叶。

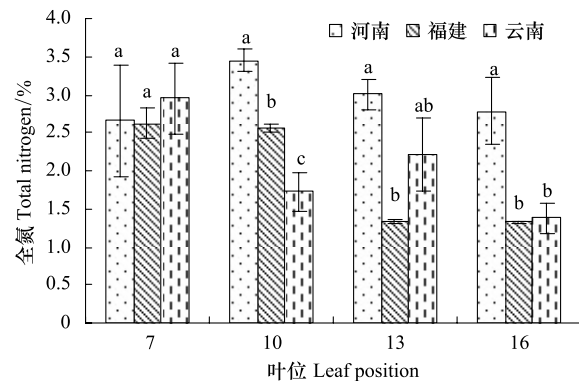


图 3 不同生态区烟叶全氮含量随叶位的分布

Fig.3 Distribution of total nitrogen content with leaf position in different ecoregions

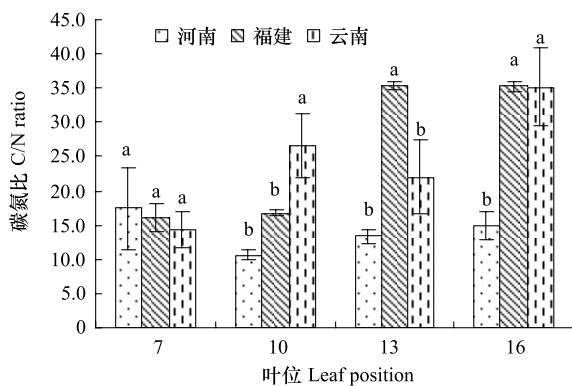


图 4 不同生态区烟叶碳氮比随叶位的分布
Fig.4 Distribution of C/N ratio with leaf position in different ecoregions

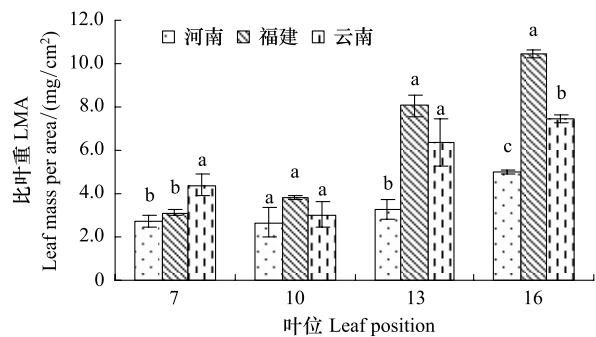


图 5 不同生态区烟叶比叶重随叶位的分布
Fig. 5 Distribution of LMA with leaf position in different ecoregions

2.2 不同生态区烟叶生理指标均值的差异

3 个生态区烤烟叶片的生理指标测定值范围及均值见表 3。河南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值最小,福建和云南 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值较为接近,河南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值与其余两地烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值的差异达到显著水平 ($P<0.05$),福建和云南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值差异不显著 ($P>0.05$)。河南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的最大值和最小值也小于其余两地烟叶,而福建和云南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 最大值以及最小值都比较接近。福建和云南烟叶总碳、全氮含量平均值以及碳氮比平均值都接近,差异均不显著 ($P>0.05$)。河南烟叶总碳含量平均值和碳氮比平均值显著低于其余两地的烟叶 ($P<0.05$),河南烟叶全氮含量平均值显著高于福建和云南的烟叶 ($P<0.05$)。福建烟叶比叶重平均值最大,河南最小,且河南烟叶比叶重平均值与其余两地烟叶有显著差异 ($P<0.05$),而福建和云南烟叶比叶重平均值差异不显著 ($P>0.05$)。

表 3 不同生态区烟叶生理指标的差异

Table 3 Contrast of physiological indicators in different ecoregions

地点 Test site	分布范围和平均值 Data range and average	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	总碳 Total carbon/%	全氮 Total nitrogen/%	碳氮比 C/N ratio	比叶重 LMA/(mg/cm ²)
河南	平均值	-29.7±0.3 b	38.4±0.5 b	3.0±0.2 a	14.1±1.6 b	3.4±0.3 b
	范围	-31.2—-27.3	35.3—41.0	1.3—3.8	9.8—29.4	1.8—5.2
福建	平均值	-26.3±0.4 a	44.4±0.8 a	2.0±0.2 b	25.9±2.9 a	6.4±0.9 a
	范围	-28.6—-24.6	39.4—47.4	1.3—2.9	13.4—36.9	2.9—10.9
云南	平均值	-25.6±0.2 a	43.2±0.8 a	2.1±0.2 b	24.5±3.1 a	5.3±0.6 a
	范围	-27.1—-24.0	36.4—47.6	1.0—3.7	11.2—46.5	2.2—8.4

表 4 为各生态区烟叶生理指标的相关性。河南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值与碳氮比呈正相关,与其它生理指标相关性弱。河南烟叶比叶重与碳氮总量呈正相关。福建烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值与各生理指标相关性均较高,与全氮含量呈负相关,与其余生理指标呈正相关。福建烟叶比叶重与碳氮总量呈正相关,与碳氮比呈显著正相关 ($P<0.05$)。云南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值与全氮含量呈负相关,与其余生理指标呈正相关。云南烟叶比叶重与全氮含量呈负相关,而与其它指标均呈正相关。

3 讨论

3.1 不同生态区烟叶稳定碳同位素组成特征

试验结果表明,福建和云南的烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布范围及均值相近。河南 $\delta^{13}\text{C}$ 均值较低,且与福建和云南的

烟叶差异明显。福建和云南的烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值均表现为随叶位上升而增加的趋势,而河南烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值中部叶最低,并无随叶位升高而增加的趋势。各生态区烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值特征与立地生态条件有一定关联。从气候分型看,河南具有大陆性气候特征,福建趋于海洋性气候,而云南则为典型的季风气候。河南烤烟大田生长期气温高降水少,而福建和云南烤烟大田生长期气候条件有一定相似性,两地雨水充足气温较低。可以初步认为气候条件中降水和气温的差异或二者耦合关系是影响烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的重要因素。

表 4 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生理指标的相关性
Table 4 Relationships between $\delta^{13}\text{C}$ and the other indicators

地点 Test site	生理指标 Physiological indicators	$\delta^{13}\text{C}$	总碳 Total carbon	全氮 Total nitrogen	碳氮总量 Total C and N	碳氮比 C/N ratio
河南	总碳	-0.215				
	全氮	-0.475	-0.649			
	碳氮总量	-0.378	0.978 *	-0.476		
	碳氮比	0.566	0.431	-0.961 *	0.235	
	比叶重	0.239	0.662	-0.401	0.656	0.166
福建	总碳	0.889				
	全氮	-0.842	-0.982 *			
	碳氮总量	0.898	0.998 **	-0.968 *		
	碳氮比	0.835	0.981 *	-1.000 **	0.966 *	
	比叶重	0.899	0.929	-0.960 *	0.910	0.957 *
云南	总碳	0.817				
	全氮	-0.670	-0.951 *			
	碳氮总量	0.848	0.995 **	-0.915		
	碳氮比	0.648	0.968 *	-0.976 *	0.945	
	比叶重	0.653	0.598	-0.330	0.672	0.478

降水量能改变土壤含水量和空气湿度,水分条件将影响烤烟 $\delta^{13}\text{C}$ 值。 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 p_i/p_a 的线性关系早已得到证实, p_i/p_a 增加 $\delta^{13}\text{C}$ 值将减小。水分亏缺会导致气孔导度下降或气孔关闭,叶肉细胞内 CO_2 浓度下降, p_i/p_a 减小从而使 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加^[4-5]。何春霞等人的研究表明,树木叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与降水量呈负相关关系^[15]。Gebrekirstos 等人的研究也表明,与干旱年份相比,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值在湿润年份更低^[16]。本试验结果却反映出,降水充足的云南和福建生态区,烤烟 $\delta^{13}\text{C}$ 值反而更高,这与以上研究结果不一致。在首次研究烤烟 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生态条件的关系时发现,在水分充足地区种植的烤烟,其叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值更为偏正^[13],本试验结果也反映出相同的规律。因此,烤烟 $\delta^{13}\text{C}$ 值受降水条件的影响机理尚不能应用上述水分条件改变气孔特征的理论来解释,其中原因尚待深入研究。 $\delta^{13}\text{C}$ 值与温度也存在重要的关联,这是因为温度能改变羧化酶等酶的活性进而影响植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。许多研究表明,低温能导致叶片内部 CO_2 的扩散能力降低,从而减小了气孔导度,使 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高^[6-7,17-18]。然而,也有研究表明温度与 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在正相关关系^[19]。笔者的前期研究表明,在气温较低的生态区生长的烤烟,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏负^[13]。本实验结果与前期研究结果并不相同,这表明烤烟 $\delta^{13}\text{C}$ 值与温度的关系较为复杂。温度对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的复杂影响,其原因大多被归结于最适温度理论,但除此之外,在阐释自然植物与其它环境或生理因子的联系时还应注意物种差异及生态因子的综合作用^[2]。

综上所述,福建和云南生态区烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相似性,以及它们同河南生态区烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异性,并不是受降水或气温单个因子的影响,降水和气温的合理配比可能是引起福建和云南烟叶碳同位素组成特征相似的主要因素,同时也是导致这两个生态区烟叶不同于河南烟叶碳同位素组成特征的原因。

3.2 不同生态区烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值与相关生理指标的联系

福建烤烟与云南烤烟的生理特征,以及生理指标之间的相关性都具有相似性,而河南烤烟与福建、云南烤烟的生理特征存在明显的差异。3 个生态区烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值与其余生理指标的相关性都表明, $\delta^{13}\text{C}$ 值与碳氮比、

比叶重均呈正相关关系,与全氮含量呈负相关关系。

烤烟叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与自身光合能力及气孔特征密切相关。 p_i/p_a 由光合作用中叶片 CO_2 供需平衡所决定。 CO_2 需求受光合作用相关因子的影响,如羧化酶活性,叶片氮的含量等,而 CO_2 供给受气孔密度,气孔导度及叶肉组织厚度的影响^[4]。因此,与光合作用及气孔特征相关的因子都能影响烟叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。本试验结果表明,3 个地点的烤烟叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与全氮含量呈负相关,这与李善家等人的研究结论相似^[6]。然而,根据多数研究者的研究结论得知, $\delta^{13}\text{C}$ 值与叶片含氮量存在正相关关系^[1,8,20]。一方面,叶片氮供应充足,能使叶绿素和羧化酶含量增加, CO_2 固定量增加, p_i 减小, $\delta^{13}\text{C}$ 值增加。另一方面,含氮量高可增加叶片厚度,使 CO_2 扩散路径变长,传导率降低,减少了羧化位点 CO_2 的供应, p_i 减小, $\delta^{13}\text{C}$ 值增加。本试验出现了相反的结论,可能跟烤烟氮代谢特点有关。烟草在成熟过程中,随着叶绿素的降解和蛋白质的分解,叶片含氮量将逐渐下降^[21],所以成熟期烟叶含氮量与旺长期相比更低,此时的光合能力也较弱。但此时的光合能力强弱对烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值影响作用并不大,叶片中 ^{13}C 的积累是一个长期的过程,它与烤烟长期的同化能力关系更密切,成熟期的含氮量并不是烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的决定因素,有研究者指出, $\delta^{13}\text{C}$ 值是对植物长期 p_i/p_a 和长期水分利用效率的指示^[3]。因此,烤烟叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与全氮含量呈负相关,这可能是烤烟不同于其它植物的一个特征。与含氮量相比,LMA 正是对烟叶长期光合能力强弱的有效衡量指标。LMA 较高的烤烟,其物质积累的能力更强,也即是同化能力更强。比较 3 个地点指标均值可知,比叶重平均值小的地区,其烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值也低。相关性分析表明,单个地点烟叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 LMA 均呈正相关关系,仅河南烟叶的较弱。 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 LMA 的这一关系同许多研究结果是一致的^[4,20,22-23]。由此看出,含氮量对同化能力的表征不及 LMA,LMA 与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的关系更为稳定。不少研究者认为,PNUE(P_n/N ,单位氮含量的光合能力)可以更准确地反映植物叶片氮的积累与 CO_2 固定的关系^[24-26],并对 $\delta^{13}\text{C}$ 值有一定指示作用。研究表明,PNUE 与 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈负相关关系^[27]。碳氮比(C/N)在一定程度上也能反映出光合氮利用效率。河南烟叶碳氮比平均值最小,福建和云南烟叶碳氮比平均值比较接近,并且 C/N 比小的地区烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值较小。Li 等人的研究表明 C/N 比值与 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在负相关关系^[20],这与本试验所得出的结论相反,这可能也跟烤烟叶片成熟过程中氮代谢特征有关。

综上所述,云南和福建烟叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于河南,云南和福建烤烟的生理特征较为相似,且与河南烟叶差别显著。相关性分析表明,成熟期烟叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与比叶重、碳氮比均呈正相关,与总氮含量呈负相关。这说明 $\delta^{13}\text{C}$ 值即能够反映环境条件对烤烟光合生理的综合影响,也能反映出烤烟碳氮代谢的特征,即 $\delta^{13}\text{C}$ 值在一定程度上能够与烤烟品质特征相联系。河南是国内典型的浓香型烤烟产区,福建和云南,尤其云南是典型的清香型烤烟产区,能否通过烤烟叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与众多生理特征以及气候、地理因子之间的耦合联系,以烟叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值作为判定烤烟香气风格形成的阈值指标,有待深入研究。

参考文献(References):

- [1] 刘小宁, 马剑英, 孙伟, 崔永琴, 段争虎. 高山植物稳定碳同位素沿海拔梯度响应机制的研究进展. 山地学报, 2010, 28(1): 37-46.
- [2] Bai E, Boutton T W, Liu F, Wu X B, Archer S R. Variation in woody plant $\delta^{13}\text{C}$ along a topoedaphic gradient in a subtropical savanna parkland. *Oecologia*, 2008, 156(3): 479-489.
- [3] Feng Q H, Mauro C, Cheng R M, Liu S R, Shi Z M. Leaf functional trait responses of *Quercus aquifolioides* to high elevations. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2013, 15(1): 69-75.
- [4] Takahashi K, Miyajima Y. Relationships between leaf life span, leaf mass per area, and leaf nitrogen cause different altitudinal changes in leaf $\delta^{13}\text{C}$ between deciduous and evergreen species. *Botany*, 2008, 86(11): 1233-1241.
- [5] Lopes M S, Araus J L. Nitrogen source and water regime effects on durum wheat photosynthesis and stable carbon and nitrogen isotope composition. *Physiologia Plantarum*, 2006, 126(3): 435-445.
- [6] 李善家, 张有福, 陈拓. 西北油松叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 特征与环境因子和叶片矿质元素的关系. 植物生态学报, 2011, 35(6): 596-604.
- [7] Wu C C, Peng G Q, Zhang Y B, Xu X, Korpelainen H, Berninger F, Li C Y. Physiological responses of *Abies faxoniana* seedlings to different non-growing-season temperatures as revealed by reciprocal transplantations at two contrasting altitudes. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, 41(3): 599-607.

- [8] Livingston N J, Guy D, Sun Z J, Ethier G J. The effects of nitrogen stress on the stable carbon isotope composition, productivity and water use efficiency of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22(3): 281-289.
- [9] Raeini-Sarjanz M, Chalavi V. Effects of water stress and constitutive expression of a drought induced chitinase gene on water-use efficiency and carbon isotope composition of strawberry. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 2011, 84(1): 90-94.
- [10] Cai Z Q, Schnitzer S A, Bongers F. Seasonal differences in leaf-level physiology give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal forest. *Oecologia*, 2009, 161(1): 25-33.
- [11] 冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 刘世荣, 刘兴良, 何飞, 曹慧明. 海拔梯度对巴郎山奇花柳叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响. *应用生态学报*, 2011, 22(11): 2841-2848.
- [12] 马剑英, 陈发虎, 夏敦胜, 孙惠玲, 段争虎, 王刚. 荒漠植物红砂叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生理指标的关系. *应用生态学报*, 2008, 19(5): 1166-1171.
- [13] 颜侃, 宋鹏飞, 陈宗瑜, 黄韡, 倪霞. 低纬高原两个亚生态区烤烟种植生态适应性. *生态学杂志*, 2012, 31(4): 870-876.
- [14] 郭东锋, 祖朝龙, 李田, 姚忠达, 舒俊生. 烤烟烟叶稳定同位素与化学成分关系研究. *中国烟草科学*, 2012, 33(4): 42-45.
- [15] 何春霞, 李吉跃, 孟平, 张燕香. 树木叶片稳定碳同位素分馏对环境梯度的响应. *生态学报*, 2010, 30(14): 3828-3838.
- [16] Gebrekirstos A, Noordwijk M, Neufeldt H, Mitlöhner R. Relationships of stable carbon isotopes, plant water potential and growth: an approach to assess water use efficiency and growth strategies of dry land agroforestry species. *Trees*, 2011, 25(1): 95-102.
- [17] 任书杰, 于贵瑞. 中国区域 478 种 C_3 植物叶片碳稳定性同位素组成与水分利用效率. *植物生态学报*, 2011, 35(2): 119-124.
- [18] Correia I, Almeida M H, Aguiar A, Alía R, David T S, Pereira J S. Variations in growth, survival and carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) among *Pinus pinaster* populations of different geographic origins. *Tree Physiology*, 2008, 28(10): 1545-1552.
- [19] 刘贤赵, 王国安, 李嘉竹, 王文文, 赵丽丽, 李宝江. 中国北方农牧交错带 C_3 草本植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度的关系及其对水分利用效率的指示. *生态学报*, 2011, 31(1): 123-136.
- [20] Li C Y, Wu C C, Duan B L, Korpelainen H, Luukkanen O. Age-related nutrient content and carbon isotope composition in the leaves and branches of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Trees-Structure and Function*, 2009, 23(5): 1109-1121.
- [21] 刘高峰. 有机营养对烤烟生理代谢与品质影响的研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2006.
- [22] 王庆伟, 齐麟, 田杰, 周旺明, 丁宏, 于大炮, 代力民. 海拔梯度对长白山北坡岳桦水分利用效率的影响. *应用生态学报*, 2011, 22(9): 2227-2232.
- [23] Zhu L, Li S H, Liang Z S, Xu X, Li Y. Relationship between carbon isotope discrimination, mineral content and gas exchange parameters in vegetative organs of wheat grown under three different water regimes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2010, 196(3): 175-184.
- [24] 冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 刘世荣, 刘兴良, 何飞, 曹慧明. 巴郎山刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔高度的响应. *生态学报*, 2011, 31(13): 3629-3637.
- [25] Hikosaka K, Nagamatsu D, Ishii H S, Hirose T. Photosynthesis - nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia. *Ecological Research*, 2002, 17(3): 305-313.
- [26] Guo R Q, Ruan H, Yang W J, Liu B, Sun S C. Differential responses of leaf water-use efficiency and photosynthetic nitrogen-use efficiency to fertilization in Bt-introduced and conventional rice lines. *Photosynthetica*, 2011, 49(4): 507-514.
- [27] Cai Z Q, Poorter L, Cao K F, Bongers F. Seedling growth strategies in *Bauhinia* species: comparing lianas and trees. *Annals of Botany*, 2007, 100(4): 831-838.