

种植密度与施氮量对烤烟光合特性及
代谢酶活性的影响

刘朝科¹, 王 军², 谢玉华², 陈永明², 顾学文¹, 王 佩¹, 丁效东³
(1 川渝中烟工业有限责任公司, 四川 成都 610066; 2 广东省烟草南雄科学研究所,
广东 南雄 512400; 3 广东省生态环境与土壤研究所, 广东 广州 510650)

摘要:采用田间裂区试验,研究3种植植密度(主处理)与3个氮水平(副处理)对烤烟产量、光合特性及代谢酶活性的影响.结果表明:1)种植密度与施氮量对地上部生长具有正交互作用.2)种植密度、施氮量、种植密度×施氮量对叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量无显著影响.高密度与中密度处理叶片光合速率之间无显著差异,两者均显著高于低密度处理;高密度时光合速率在高氮时高于中、低氮处理;中密度时光合速率在中氮时与低、高氮时均无显著差异,高氮时显著高于中氮时;低密度时光合速率在高氮时低于低氮时,中氮处理与低、高氮处理均无显著性差异.3)种植密度与施氮量互作对旺长期和成熟期叶片硝酸还原酶活性、淀粉酶活性具有调控作用.

关键词:烟草; 种植密度; 施氮量; 叶绿素; 光合特性; 代谢酶活性
中图分类号:S572 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-411X(2013)04-0458-07

Effects of Planting Density and Nitrogen Application on the Photosynthetic
Characteristics and Metabolic Enzyme Activities of Flue-Cured Tobacco

LIU Chaoke¹, WANG Jun², XIE Yuhua², CHEN Yongming², GU Xuewen¹, WANG Pei¹, DING Xiaodong³
(1 China Tobacco Chuanyu Industrial Co., Ltd., Chengdu 610066, China;
2 Nanxiong Tobacco Science Institute of Guangdong, Nanxiong 512400, China;
3 Guangdong Institute of Eco-environment and Soil Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract:A field experiment was carried out to investigate the effects of planting density and N application on the yield, photosynthetic characteristics and enzyme activities of tobacco. The results showed that: 1) Planting density and N had a positive interaction with shoot biomass; 2) Planting density, N and planting density × N had no effects on chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoids content. Photosynthetic rate had no difference between high and medium density, which was higher than that of low density. Under the condition of high density, the photosynthetic rate of high N was higher than that of medium and low N treatment. Under the condition of medium density, photosynthetic rate at medium N had no difference compared with that at either low or high N. Photosynthetic rate at high N was higher than that at medium N, and photosynthetic rate at low N had no difference with that at medium or high N. Under the condition of low density, photosynthetic rate at high N was lower than that at low N, but photosynthetic rate at medium N had no difference compared with that at either low or high N; 3) Planting density and N had a significant impact on nitrate reductase activities and amylase activities at growing and maturing stages.

收稿日期:2012-10-17 网络出版时间:2013-09-09
网络出版地址:<http://www.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20130909.1904.029.html>
作者简介:刘朝科(1971—),男,农艺师;通信作者:丁效东(1978—),男,助理研究员,博士, E-mail:xiaodongding2004@163.com
基金项目:广东省-中国科学院全面战略合作项目(2011B090300100);中国烟草专卖局(公司)重大专项(110201101001TS-01);广东省烟草专卖局科技项目;川渝中烟工业有限责任公司项目

Key words: *Nicotiana tobacum*; planting density; N application, chlorophyll; photosynthetic characteristic; metabolic enzyme activity

烤烟是一种以质量为主、兼顾产量的特殊叶用经济作物. 种植密度和施氮量不仅影响烟株生长发育状况, 而且对烟叶质量风格特色有重要影响, 是烟叶产量和品质形成的关键. 氮是烤烟产量和品质最敏感元素之一, 直接影响烟叶的成熟衰老与品质形成, 落黄过早或过晚均不利于烟叶品质的提高^[1]. 烟株的形态建成、生长快慢、叶片大小及最终产量的高低均取决于氮素供应^[2-3]. 氮对烤烟品质的影响主要取决于其蛋白质和烟碱的组成成分, 对烟叶香气组成、吸味及刺激性均有重要作用^[4]. 大量研究表明, 施氮水平与烟叶生长、产量、总氮量、蛋白质、总生物碱和烟碱含量呈正相关关系, 与还原糖、淀粉含量呈负相关关系^[5-8]. 氮肥不合理施用会导致碳氮代谢失调、烟碱积累过多、烟叶品质低劣等不良后果, 且降低氮肥利用率^[9]. 种植密度主要通过烤烟有效截光叶面积、群体光合效能和田间微气象等主要因素影响群体与个体的关系, 制约群体的生理、生态特性, 从而决定烟叶产量与品质, 种植密度过高或过低都将影响产量和品质^[4, 10-11]. 研究表明, 随种植密度增加, 烤烟叶面积系数、烟田相对湿度、叶片气孔导度均增大, 群体叶片蒸腾速率增强, 叶片胞间 CO_2 浓度升高, 而烟田光合有效辐射量减小, 温度降低, 叶片净光合速率下降^[12].

烟叶是进行光合作用和储存光合产物的主要器官, 且收获烟叶是烤烟种植的主要目的. 不同种植密度^[13-16]和施氮量^[17-19]对烟叶的产量和品质影响研究较多, 但是种植密度和施氮水平互作对烤烟生长、生理代谢及光合特性的影响却鲜见报道. 笔者在广东省南雄烟区大田生态条件下, 探讨了不同种植密度下施氮水平对烤烟生长、叶片光合特性及其代谢酶活性的变化规律, 从光合生理角度分析种植密度与施氮量互作对烤烟产量和品质的调控效应, 以期为开发南雄浓香型风格特色优质烟叶生产技术体系提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 材料

供试烤烟品种为“粤烟 97”, 由广东省烟草南雄科学研究所提供. 供试土壤为紫色土发育而来的牛肝土(水)田, 土壤基本理化性状为 pH 6.35, w (有机质)2.977%、 w (全氮)0.181%、 w (全磷)0.076%、

w (全钾)2.038%、速效氮 84.5 mg/kg、速效磷 15.8 mg/kg、速效钾 170.0 mg/kg. 前茬作物为水稻.

1.2 方法

试验在广东省烟草南雄科学研究所试验基地进行, 于 2010 年 11 月 28 日播种, 2011 年 3 月 1 日移栽. 采用裂区设计, 主处理为种植密度, 设高、中、低 3 个水平, 分别为 16 650、13 860、11 880 株/hm²; 副处理为施氮量(N), 设高、中、低 3 个水平, 分别为 195、135、75 kg/hm². 随机排列, 3 次重复, 每小区面积 30 m².

各处理均施用 P_2O_5 135 kg/hm², 施用 K_2O 270 kg/hm². 试验用肥为硝酸磷铵 [w (N)30%, w (P_2O_5)6%)]、过磷酸钙 [w (P_2O_5)12%)]、硫酸钾 [w (K_2O)50%]. 其中磷肥(过磷酸钙)在烟株移栽时一次性基施, 钾肥(硫酸钾)在提苗、旺长、开片时分别施用 10%、80%、10%, 氮肥(硝酸磷铵)分别在移栽、提苗、旺长、开片时分别施用 40%、10%、40%、10%.

烟株生物学性状按 YC/T 142^[20]进行测定; 烟株用去离子水冲洗, 分为叶、根和茎 3 个部位, 用吸水纸吸干表面水分, 测定鲜质量. 再将部分鲜样放在烘箱中 105℃杀青 0.5 h、65℃烘干, 称干质量, 然后将植株磨碎. 分别在 5 月 5 日、5 月 23 日、6 月 16 日选取顶部以下第 5 片烟叶, 以 φ 为 80% 丙酮提取叶绿素, 分光光度法^[21]测定其含量; 活体法^[21]测定硝酸还原酶活性; 3,5-二硝基水杨酸显色法^[22]测定淀粉酶活性.

用 LI-6400 便携式光合仪测定净光合速率气孔导度(Cs)、光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr). 测定时间是 5 月 23 日 09:30—11:30, 选取顶部以下第 5 片最新完全展开叶测定, 每处理重复 3 次.

1.3 数据统计与分析

所有数据采用 SASTM 软件((Version 8.02; SAS Institute, Cary, NC))进行两因素显著性检验, 用 LSD 法进行多重比较.

2 结果与分析

2.1 施氮量和种植密度对干物质积累的影响

从表 1 可以看出, 烟株各器官干质量在不同种植密度之间无显著差异, 但是烟株总干质量在种植密度之间差异达到显著水平($P < 0.05$); 氮素水平显著影响了根、茎、叶的干质量, 表现为根和茎干质量

在 $P=0.05$ 水平上差异显著,而叶和总干质量在 $P=0.01$ 水平上差异显著;在高密度($16\,650\text{株}\cdot\text{hm}^{-2}$) 种植下,高氮($195\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$) 处理的烟株总干质量显著高于其他 2 个氮处理;中密度($13\,860\text{株}\cdot\text{hm}^{-2}$) 种植下,低氮($135\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$) 处理的烟株干质量显著低于其他 2 个氮处理;在低密度($11\,880\text{株}\cdot\text{hm}^{-2}$) 种植下,低氮($75\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$) 处理的烟株干质量显著低于高氮处理的烟株干质量;种植密度 $\times$ 施氮量显著影响了叶和烟株总干质量,但对根、茎干质量无显著影响,表现随着种植密度、施氮量增加,烤烟地上部干质量增加,表明种植密度与施氮水平在烤烟地上部生长中具有正的交互作用。

表 1 不同施氮量和种植密度对烟株各器官干物质积累的影响

Tab.1 Effects of different nitrogen levels and planting densities on dry matter accumulation of the tobacco					
种植密度/ (株·hm ⁻²)	施氮量/ (kg·hm ⁻²)	$m_{\text{干}}^{1)}/\text{g}$			
		根	茎	叶	合计
16 650(高)	75	5.05±1.39ab	6.54±1.17b	37.88±5.21b	49.47±5.35b
	135	4.46±0.50b	7.29±1.92ab	38.16±3.22a	49.91±4.77b
	195	5.70±0.60a	9.16±2.89a	47.85±6.97a	62.71±6.11a
	平均值	5.07±1.59A	7.67±2.17A	40.96±8.04A	55.70±5.21A
13 860(中)	75	3.17±0.62b	4.80±1.02b	28.14±5.19b	36.11±7.31b
	135	5.11±0.91a	7.71±0.82a	38.39±3.34a	51.21±5.37a
	195	4.41±0.61ab	7.01±1.02a	37.09±3.87a	48.51±7.62a
	平均值	4.23±1.06A	6.51±1.55A	34.54±6.05B	45.28±5.21B
11 880(低)	75	3.93±0.79b	6.20±1.31b	32.28±5.28b	42.41±7.85b
	135	5.30±0.47a	7.21±1.49ab	39.57±7.14ab	53.08±6.73ab
	195	5.67±0.54a	8.09±0.47a	44.17±5.01a	58.93±8.14a
	平均值	4.97±1.38A	7.17±1.78A	38.68±7.92AB	50.82±5.21B
F 值 ²⁾	种植密度	1.086	1.399	2.835	3.265 *
	施氮量	2.035 *	5.425 *	6.681 **	7.263 **
	种植密度 $\times$ 施氮量	0.861	0.736	0.807 *	4.267 *

1) 同一种植密度同一列中不同施氮水平处理数据后凡是有一个相同小写字母者,表示差异不显著;同一列中不同种植密度处理的平均值后凡是有一个相同大写字母者,表示差异不显著($P>0.05$, $n=3$, LSD 法); 2) F 值右上角标有“*”或者“**”分别表示显著性达 0.05 或 0.01 水平。

2.2 施氮量和种植密度对叶片色素含量的影响

在光合色素中,部分叶绿素 a 具有把光能转化为电能的作用,因此烟株叶片中叶绿素 a 的含量反映了烟株叶片光合过程中对光能的转化能力;而作为聚光色素的叶绿素 b 在光合作用中则起着聚集光能的作用. 在本试验条件下,种植密度、施氮量、种植密度 $\times$ 施氮量对烟株叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量均无显著影响(表 2)。

2.3 施氮量和种植密度对叶片光合特性的影响

从烟株光合作用的特性来看(表 3),种植密度、施氮量对烟株的光合速率具有显著影响($P<0.05$)。种植密度 $\times$ 施氮量对烟株的光合速率有极显著交互作用($P<0.01$);在高密度种植时,高氮处理的烟株光合速率显著高于中、低氮处理;中密度种植时,中氮处理的烟株光合速率与低氮处理的光合速率没有显著差异,高氮处理的烟株光合速率显著高于中氮处理,但与中、低氮处理时光合速率没有显著性差

异;在低密度种植时,高氮处理的烟株光合速率显著低于低氮处理,而中氮处理的烟株光合速率与低、高氮处理的烟株光合速率都没有显著性差异。

从烟株 CO₂ 浓度来看,种植密度、施氮量、种植密度 $\times$ 施氮量对烟株 CO₂ 浓度都没有显著性影响;在高密度种植时,高氮处理的烟株 CO₂ 浓度显著高于中、低氮处理,且后两者之间没有显著性差异;在中密度和低密度种植时,3 个氮处理之间都没有显著性差异。

种植密度对烟株叶片气孔导度没有显著性影响,但是施氮量和种植密度 $\times$ 施氮量对叶片气孔导度有显著和极显著影响($P=0.05$; $P=0.01$)。高密度种植时,低氮处理的气孔导度显著低于中、高氮处理,且后两者之间没有显著性差异;中密度种植时,3 个施氮量处理之间的叶片气孔导度没有显著性差异;低密度种植时,高氮处理的叶片气孔导度显著高于中、低氮处理,且后两者处理之间没有显著性差异。

表 2 不同施氮量和种植密度互作对烤烟叶片色素含量的影响¹⁾

Tab.2 Effects of different nitrogen levels and planting densities on pigment content in leaves of the tobacco										
种植密度/ (株·hm ⁻²)	施氮量/ (kg·hm ⁻²)	w _{5月5日} /(mg·g ⁻¹)			w _{5月23日} /(mg·g ⁻¹)			w _{6月16日} /(mg·g ⁻¹)		
		叶绿素 a	叶绿素 b	类胡萝卜素	叶绿素 a	叶绿素 b	类胡萝卜素	叶绿素 a	叶绿素 b	类胡萝卜素
16 650(高)	75	1.11±0.21a	0.49±0.09a	0.17±0.05a	1.19±0.21a	0.50±0.07a	0.23±0.07a	0.54±0.12a	0.43±0.10a	0.14±0.05a
	135	0.98±0.10a	0.47±0.10a	0.13±0.03a	1.17±0.16a	0.56±0.09a	0.17±0.07a	0.53±0.09a	0.45±0.09a	0.14±0.07a
	195	1.05±0.12a	0.43±0.06a	0.17±0.06a	1.13±0.13a	0.55±0.09a	0.23±0.09a	0.69±0.13a	0.62±0.13a	0.17±0.04a
	平均值	1.05±0.15A	0.46±0.10A	0.16±0.04A	1.16±0.16A	0.54±0.10A	0.21±0.10A	0.59±0.10A	0.50±0.10A	0.15±0.04A
13 860(中)	75	1.10±0.12a	0.43±0.07a	0.19±0.06a	0.89±0.15b	0.89±0.16a	0.17±0.07a	0.65±0.14a	0.25±0.08a	0.14±0.03a
	135	1.11±0.06a	0.44±0.05a	0.19±0.07a	1.23±0.20a	0.57±0.16a	0.22±0.04a	0.64±0.13a	0.25±0.14a	0.14±0.03a
	195	1.02±0.13a	0.43±0.10a	0.18±0.07a	1.03±0.10ab	0.41±0.13a	0.19±0.08a	0.92±0.11a	0.42±0.16a	0.17±0.04a
	平均值	1.08±0.12A	0.43±0.10A	0.19±0.11A	1.05±0.12A	0.62±0.12A	0.20±0.09A	0.74±0.11A	0.31±0.14A	0.15±0.02A
11 880(低)	75	1.07±0.08a	0.43±0.08a	0.17±0.10a	1.03±0.14a	0.41±0.10a	0.20±0.06a	0.71±0.12a	0.68±0.18a	0.15±0.03a
	135	0.88±0.05a	0.42±0.08a	0.14±0.08a	1.16±0.12a	0.47±0.08a	0.23±0.08a	0.57±0.14a	0.55±0.19a	0.13±0.01a
	195	1.27±0.22a	0.52±0.13a	0.21±0.09a	1.23±0.13a	0.55±0.11a	0.24±0.09a	0.54±0.12a	0.51±0.13a	0.14±0.03a
	平均值	1.07±0.15A	0.46±0.10A	0.17±0.07A	1.14±0.10A	0.47±0.13A	0.22±0.10A	0.61±0.13A	0.58±0.20A	0.14±0.04A
F 值 ²⁾	种植密度	0.046	0.108	1.579	2.105	0.481	1.429	1.486	1.143	0.526
	施氮量	0.750	0.031	1.339	2.899	0.232	0.807	1.173	0.159	1.431
	种植密度×施氮量	0.957	0.337	0.840	2.090	0.834	2.499	1.068	0.204	0.249

1) 同一种植密度同一列中不同施氮水平处理数据后凡是有一个相同小写字母者,表示差异不显著;同一列中不同种植密度处理的平均值后凡是有一个相同大写字母者,表示差异不显著($P>0.05$ $n=3$,LSD 法); 2) F 值显著性检验结果在 0.05 水平均不显著.

表 3 不同施氮量和种植密度对烤烟光合特性的影响¹⁾

Tab.3 Effects of different nitrogen levels and planting densities on photosynthetic characteristics of the tobacco					
种植密度/ (株·hm ⁻²)	施氮量/ (kg·hm ⁻²)	光合速率/ (μmol·m ⁻² ·s ⁻²)	胞间 CO ₂ 浓度/ (μmol·mol ⁻¹)	气孔导度/ (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	蒸腾速率/ (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)
16 650(高)	75	17.6±0.4ba	242.0±5.02b	12.8±1.5b	6.9±0.6b
	135	17.5±0.6b	255.0±44.0b	16.2±0.5a	7.6±0.8ab
	195	19.5±0.9a	318.0±40.0a	17.5±0.9a	8.2±0.9a
	平均值	18.8±0.7Ac	265.0±39.0A	15.3±0.6B	7.6±0.7A
13 860(中)	75	18.0±0.4ab	296.0±34.0a	17.1±0.8a	7.7±0.9a
	135	17.2±0.6b	227.0±77.0a	16.2±0.6a	7.1±1.1a
	195	19.0±0.6a	274.0±28.0a	16.2±0.5a	7.6±1.6a
	平均值	18.3±0.5A	266.0±62.0A	16.5±0.7A	7.4±0.9A
11 880(低)	75	18.8±0.7a	306.0±55.0a	16.7±0.5b	7.7±1.4a
	135	17.8±0.4ab	278.0±52.0a	16.7±0.5b	7.3±1.6a
	195	15.9±0.6b	254.0±65.0a	17.7±0.6a	7.0±1.3a
	平均值	17.2±0.4B	277.0±43.0A	16.8±0.6A	7.3±1.1A
F 值 ²⁾	种植密度	0.489 *	0.129	1.176	0.374
	施氮量	0.553 *	1.273	1.452 *	0.517
	种植密度×施氮量	3.095 **	2.003	0.931 **	2.356

1) 同一种植密度同一列中不同施氮水平处理数据后凡是有一个相同小写字母者,表示差异不显著($P>0.05$); 同列中不同种植密度处理的平均值后凡是有一个相同大写字母者,表示差异不显著($P>0.05$ $n=3$,LSD 法); 2) F 值右上角上标有“*”或“**”表示显著性达 0.05 或 0.01 水平.

在同一低施氮量水平下,烟株叶片的气孔导度随种植密度的增加呈先增加后下降的趋势,其中高密度种植显著低于中密度种植处理.在中施氮量水平时种植密度对烟株叶片的各光合作用指标无显著影响.在高施氮量水平时,低密度种植的烟株叶片光合速率明显受到抑制,显著地低于中、高密度种植;中密度种植的烟株叶片气孔导度也显著低于低密度种植的烟株;烟株叶片的蒸腾速率也随着种植密度的下降而下降,其中低密度种植的烟株显著低于高密度种植的烟株.

2.4 施氮量和种植密度对烤烟叶片硝酸还原酶和淀粉酶活性的影响

从表4可以看出,在本试验条件下,3个不同生育期中,种植密度对烤烟硝酸还原酶活性无显著影响;施氮量显著影响了烤烟硝酸还原酶活性;种植

密度×施氮量显著影响了5月5日和6月16日时烤烟叶片硝酸还原酶活性($P=0.05$).种植密度和施氮量均对烤烟3个不同生育期内叶片中淀粉酶活性无显著影响;但两者的交互作用对烤烟3个不同生育期内叶片中淀粉酶活性具有显著影响($P=0.05$).

高密度种植水平下,后期高氮处理的烟株烟株叶片的淀粉酶活性高于低、中氮处理,但差异不显著.3个不同生育期种植密度、施氮量对烟株叶片的淀粉酶活性无显著影响,但种植密度×施氮量对淀粉酶活性有显著影响($P=0.05$).从3个测定时间来看,5月23日时烤烟叶片硝酸还原酶活性最高,5月5日硝酸还原酶活性次之,6月16日时硝酸还原酶活性最低;淀粉酶活性表现为5月5日时最高,6月16日次之,5月23日最低.

表 4 不同施氮量和种植密度对不同时期烟株叶片硝酸还原酶和淀粉酶活性的影响¹⁾

Tab.4 Effects of different nitrogen levels and planting densities on nitrate reductase and amylase in leaves of the tobacco							
种植密度/ (株·hm ⁻²)	施氮量/ (kg·hm ⁻²)	硝酸还原酶活性/(μg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)			淀粉酶活性/(g·g ⁻¹ ·h ⁻¹)		
		5月5日	5月23日	6月16日	5月5日	5月23日	6月16日
16 650(高)	75	69.9±5.4ba	98.5±6.3a	57.3±8.4a	3.49±0.34a	1.18±0.12a	2.33±0.32a
	135	79.1±4.4a	86.9±6.1a	57.1±9.3a	4.00±0.45a	1.45±0.23a	2.00±0.34a
	195	61.4±6.6c	93.5±7.8a	57.0±10.6a	3.94±0.31a	1.51±0.24a	2.39±0.27a
	平均值	68.2±5.3Bc	93.0±0.4A	57.1±10.4A	3.81±0.21B	1.38±0.25B	2.19±0.25B
13 860(中)	75	66.7±10.2b	69.9±8.5c	42.0±9.1b	4.65±0.34a	2.15±0.17a	2.79±0.26a
	135	90.0±9.9a	113.1±14.7a	58.7±7.8a	4.21±0.41a	1.69±0.14a	2.97±0.24a
	195	79.2±11.8ab	83.4±10.6b	46.3±7.2ab	4.26±0.25a	2.08±0.24a	2.65±0.31a
	平均值	78.6±10.6A	88.8±0.4A	47.0±6.1B	4.47±0.26A	1.97±0.22A	2.80±0.28A
11 880(低)	75	83.2±8.5a	81.1±7.5a	68.4±8.6a	3.76±0.25a	1.70±0.14a	3.08±0.24a
	135	82.5±7.9a	83.9±8.9a	57.4±7.2b	3.90±0.36a	1.70±0.21a	2.83±0.31a
	195	69.1±8.3b	87.3±9.1a	57.0±6.3b	3.77±0.28a	1.69±0.14a	3.01±0.34a
	平均值	78.3±0.4A	84.1±0.4A	60.9±8.6A	3.81±0.27B	1.70±0.35A	2.98±0.22A
<i>F</i> 值 ²⁾	种植密度	0.124	0.249	0.469	1.876	1.741	0.153
	施氮量	0.286 *	0.415 *	0.060 *	0.024	0.105	1.354
	种植密度×施氮量	0.106 *	0.910	0.218 *	0.408 *	0.258 *	1.577 *

1) 同一种植密度同一列中不同氮量水平处理数据后凡是有一个相同小写字母者,表示差异不显著($P>0.05$);同列中不同种植密度处理的平均值后凡是有一个相同大写字母者,表示差异不显著($P>0.05,n=3$,LDS法);2) *F* 值右上角上标有“*”或“**”表示显著性达0.05或0.01水平.

3 讨论与结论

3.1 种植密度和施氮量对烟株干物质积累的作用

种植密度是协调烤烟群体与个体矛盾、决定作物有效截光叶面积、影响群体光合效能和田间微气象的主要因素^[11].而种植密度过高或过低会影响作物质量与产量^[12].研究表明,在不同种植密度之间

烟株各器官干质量无显著差异,但是高密度种植下烟株总干质量显著高于低密度和中密度种植;烟株形态建成、生长快慢、叶片大小及产量高低均取决于氮素供应.本研究表明,3种植植密度均随着施氮量的增加,烟株总干物质量有增加的趋势.而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.在低密度种植下,高氮处理时烟株总干质量显著高于其他2个氮素处理;中密度种植下,低氮处理时烟株干质量显著低于其他2个氮素处理的;在低密度种植下,低氮处理时烟株干质量显著低于高氮处理的烟株干质量;种植密度 $\times$ 施氮量显著影响了叶片干质量,但对根和茎干质量无显著影响;随着种植密度增加,增加施氮量烤烟地上部干质量增加,表明种植密度与施氮水平在烤烟地上部生长中具有正交互作用.

3.2 种植密度和施氮量对烤烟叶片光合特性的影响

光合作用是烟草产量和品质形成的基础,其变化过程反映烤烟进行物质积累与生理代谢的持续能力^[23-24],是分析环境因素影响植物生长和代谢的重要手段^[25].叶绿素高低是反映光合能力强弱的重要指标,直接关系到光合碳固定生成有机物;而类胡萝卜素可降解为紫罗兰酮、大马酮和异佛尔酮等关键致香成分^[9],其含量随施氮量增加而增加;当施氮量超过一定程度时,类胡萝卜素随施氮量增加变化不明显^[17].叶绿素含量的总体变化趋势是随着生育期的推移先升高后递减^[25].本研究表明,种植密度、施氮量、种植密度 $\times$ 施氮量对烟叶叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素无显著影响,这一方面可能与取样部位偏上有关,另一方面可能由于烟株在缺氮胁迫时氮素在体内转移优先满足生长点需求所致.

种植密度对光合及其同化产物的影响表明,适宜的种植密度能延长中、下部器官功能,推迟衰老;而高密度加速其衰老^[27].本研究表明,降低种植密度可以延缓光合功能的衰退,也延长光合同化产物积累时间.在烤烟生育前期,烟株个体较小,种植密度引起的光照和养分胁迫较小;而后期胁迫程度增加,叶片衰退加快.在一定范围内,增加氮施用量可以使烟株地上部生长加快、叶绿素含量及生物学产量显著增加.研究表明,叶片光合作用与蒸腾作用是2个同时进行的过程.气孔作为气体交换的门户,调控光合作用和蒸腾作用的变化,两者一起决定着叶片的水分利用率^[28-29].

本研究表明,种植密度 $\times$ 施氮量对烟株的光合速率有显著交互作用.在高密度种植时,高氮处理的烟株光合速率显著高于中氮和低氮处理;中密度种植时,中氮处理的烟株光合速率与低氮处理的光合速率没有显著差异,但显著低于高氮处理,而低氮与中、高氮处理的光合速率都没有显著性差异;在低密

度种植时,高氮处理时烟株光合速率显著低于低氮处理,而中氮处理时光合速率与低、高氮处理都没有显著性差异.

在同一低施氮量水平下,烟株叶片的气孔导度随种植密度的增加呈先增加后下降的趋势.从本研究来看,适宜的种植密度下,烟株光合作用和蒸腾作用可以达到最为协调的状态,有较高的叶片水分利用率;而低种植密度下虽然有着较高的光合速率,但其蒸腾总量更高,所以其叶片的水分利用率较低.

3.3 种植密度和施氮量对烤烟叶片硝酸还原酶和淀粉酶活性的作用

硝酸还原酶(NR)是一种光诱导酶,其活性的高低关系到烟株对氮肥和光合产物的转化与利用^[30].尽管NR受施氮量、光照、降水等多方面因素的影响,但NR活性高有利于烟叶成熟、产量和品质的形成^[31].NR是 NO_3^- 同化过程中第1个诱导酶,是植物氮代谢中的一个重要调节和限速酶;而淀粉酶则是在烟叶淀粉积累和分解的过程中的一个关键酶.这2个酶的活性在一定程度上反映了烟株碳氮代谢的强度.在本试验条件下,3个不同生育期中,种植密度对烤烟NR活性无显著影响;施氮量显著影响了烤烟NR活性;而种植密度 $\times$ 施氮量显著影响了5月5日和6月16日时烤烟叶片NR活性;从3个测定时间来看,5月23日时烤烟叶片NR活性最高,5月5日次之,6月26日时最低.

淀粉酶对碳水化合物代谢起重要作用,可将叶绿体中积累的淀粉转化为单糖,直接关系到烟叶中淀粉积累,进而影响整个光合碳固定的强度和其他以单糖分解和转化为基础的代谢过程^[17-18].本试验表明,种植密度和施氮量均对烤烟3个不同生育期内叶片中淀粉酶活性无显著影响;两者交互作用对3个不同生育期叶片淀粉酶活性具有显著影响;3个不同生育期种植密度、施氮量对烟株叶片的淀粉酶活性无显著影响.从3个测定时间来看,淀粉酶活性表现为5月5日时最高,6月16日次之,5月23日最低,表明随着叶片进入功能盛期,淀粉酶活性显著升高,功能盛期以后,随着叶片的进一步生长,活性又下降.低氮水平下烟株在旺长期开始由氮代谢为主转向碳代谢为主,中氮和高氮在现蕾期开始转化.随着施氮量的增加,叶片中后期的淀粉酶活性也随之增加.说明种植密度与施氮量互作对烟叶中后期淀粉酶活性影响较大,通过调整种植密度与施氮量水平可以明显调控淀粉酶的活性,促使碳代谢能力增强.

参考文献:

- [1] 张生杰, 黄元炯, 任庆成, 等. 氮素对不同品种烤烟叶片衰老、光合特性及产量和品质的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 7(8): 668-674.
- [2] 周冀衡, 汪邓民, 吕国新, 等. 不同烤烟品种苗期对钾素响应能力的研究[J]. 中国烟草科学, 1998, 19(2): 8-12.
- [3] 刘国顺. 烟草栽培学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 38-39.
- [4] 韩锦峰. 烟草栽培生理[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [5] 邓云龙, 孔光辉, 武锦坤, 等. 氮素营养对烤烟叶片淀粉积累及 SPS, 淀粉酶活性的影响[J]. 烟草科技, 2001(11): 34-37.
- [6] 李文卿, 陈顺辉, 李春俭, 等. 不同施氮水平对翠碧 1 号烤烟产质量的影响[J]. 中国农学通报, 2010, 26(4): 142-146.
- [7] 李文卿, 陈顺辉, 李春俭, 等. 不同施氮水平下烤烟多酚含量与烤后烟叶化学指标关系研究[J]. 中国农学通报, 2012, 28(3): 282-289.
- [8] 王爱华, 王松峰, 官长荣. 氮素用量对烤烟上部叶片多酚类物质动态的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2005, 33(3): 57-60.
- [9] 王瑞新. 烟草化学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [10] 屈生彬, 李光西, 杨世波, 等. 栽培密度与施肥量对香料烟品质的影响[J]. 云南农业科技, 2002(5): 27-29.
- [11] 李海平, 朱列书, 黄魏魏, 等. 种植密度对烟田环境、烤烟农艺性状及产量质量的影响研究进展[J]. 作物研究, 2008, 22(5): 489-490.
- [12] 汪耀富, 孙德梅, 李群平, 等. 灌水与氮用量互作对烤烟叶片养分含量、产量、品质及氮素利用效率的影响[J]. 河南农业大学学报, 2003, 37(2): 119-123.
- [13] 顾学文, 王军, 谢玉华, 等. 种植密度与移栽期对烤烟生长发育和品质的影响[J]. 中国农学通报, 2012, 28(22): 258-264.
- [14] 历福强, 胡德才, 王蓉, 等. 不同海拔地区施氮量、密度、采叶数对烤烟质量的影响[J]. 贵州农业科学, 2000, 28(增刊): 38-41.
- [15] 张宗能. 烤烟栽培密度与产质量关系试验研究[J]. 现代农业科技, 2008, 22: 172-175.
- [16] 杨通隆, 吴峰, 李洪勋. 不同植烟密度对烟叶产质量的影响[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(33): 14617-14618.
- [17] 史宏志, 韩锦峰, 赵鹏, 等. 不同氮量与氮源下烤烟淀粉酶和转化酶活性动态变化[J]. 中国烟草科学, 1999, 20(3): 5-8.
- [18] 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.
- [19] 刘国顺, 彭智良, 黄元炯, 等. N、P 互作对烤烟碳氮代谢关键酶活性的影响[J]. 中国烟草学报, 2009, 15(5): 33-37.
- [20] 国家烟草专卖局. YC/T 142-1998 中华人民共和国烟草行业标准: 烟草农艺性状调查方法[S]. 北京: 中国标准出版社, 1998.
- [21] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [22] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003: 134-137.
- [23] 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]. J Agron Crop Sci, 2004, 190: 119-129.
- [24] PALMQVIST K, SUNDBERG B. Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens: Relative impact if microclimate conditions and species-specific traits [J]. Plant Cell & Environment, 2000, 23(1): 1-14.
- [25] MUNNÉ-BOSCH S, NOGUÉS S, ALEGRE L. Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions[J]. New Phytologist, 1999, 144(1): 109-119.
- [26] 方明, 符云鹏, 刘国顺, 等. 磷钾配施对晒红烟碳氮代谢和光合效率的影响[J]. 中国烟草科学, 2007, 28(2): 27-30.
- [27] WANG Zhenlin, FU Jinmin, HE Mingrong, et al. Planting density effects on assimilation and partitioning of photosynthates during grain filling in the late-sown wheat[J]. Photosynthetica, 1997, 33(S): 199-204.
- [28] 王会肖, 刘昌明. 作物光合、蒸腾与水分高效利用的试验研究[J]. 应用生态学报, 2003, 14(10): 1632-1636.
- [29] FISCHER R A, TURNER N C. Plant productivity in the arid and semiarid zones [J]. Annu Rev Plant Physiol, 1978, 29: 227-317.
- [30] 李建伟, 郑少清, 石俊雄, 等. 不同氮素组合对烟叶硝酸还原酶和酸性转化酶的影响[J]. 耕作与栽培, 2003(2): 51-52.
- [31] 屈生彬, 杨世波, 李光西. 密度与施肥对香料烟成熟烟叶中几种酶活性及脯氨酸、丙二醛的影响初探[J]. 中国烟草科学, 2003, 24(1): 18-22.

【责任编辑 周志红】