植物营养与肥料学报 2013,19(6):1483-1493
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer doi: 10.11674/zwyf.2013.0625

不同海拔下烤烟叶片全展后光合特性研究

江厚龙[1], 王 瑞[2*], 贾 峰[3], 张 均[4], 张正扬[5]
(1 重庆烟草科学研究所,重庆 400715; 2 湖北省烟草公司恩施州公司,湖北恩施 445000; 3 河南工业大学生物工程学院,河南郑州 450001; 4 河南科技大学,河南洛阳 471003; 5 江西省烟草公司,江西南昌 330025)

摘要: 在湖北省恩施州选择同一山脉的3个不同海拔点(500 m、900 m、1300 m)进行盆栽试验,研究了3个不同基因型烤烟品种K326、云烟87、中烟103在不同海拔下烤烟叶片全展后的光合特性。结果表明,同一海拔下,各品种烤烟的净光合速率(P_n)在叶片全展时达到最高,随后逐渐下降,随着海拔升高,烤烟叶片光合功能衰退减慢,光合功能期延长,光合生产能力增加。RuBPCase初始活性下降是导致烤烟叶片全展后P_n下降的主要因素。烤烟叶片全展后叶绿体结构逐步解体,且海拔越高开始解体的时间越晚。供试三个品种,以中烟103在试验各海拔点均表现出较高的光合生产能力,为高光效品种。

关键词: 海拔; 烤烟; 光合特性
中图分类号: S572 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-505X(2013)06-1483-11

Photosynthetic characteristics of full expansion leaves of flue-cured tobacco in different elevations

JIANG Hou-long[1], WANG Rui[2*], JIA Feng[3], ZHANG Jun[4], ZHANG Zheng-yang[5]
(*1 Chongqing Tobacco Science Research Institute, Chongqing 400715, China; 2 Enshi Prefecture Company of Hubei Provincial Tobacco Corporation, Enshi, Hubei 445000, China; 3 College of Bioengineering, Henan University of Technology, Zhengzhou 450001, 4 Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China; 5 Jiangxi Provincial Tobacco Corporation, Nanchang 330025, China*)

Abstract: Pot experiments were conducted at the altitudes of 500 m, 900 m and 1300 m in Enshi Autonomous Prefecture of Hubei to study the differences of photosynthetic characteristics of flue-cured tobacco cultivars with genotypes K326, Yunyan87 and Zhongyan103. The result show that the net photosynthetic rates(P_n) are maximum at full expansion of leaves of the flue-cured tobacco at various altitudes in Enshi, then decrease gradually, which is non-stomatal limitation that causes the decrease of P_n. With the increase of planting altitude, photosynthetic function of leaves is declined more slowly, the photosynthetic function period is prolonged, and the photosynthetic capacity of leaves is raised. Compared with the change of the chlorophyll content, the decrease of activities of RuBPCase is the main factor of the decline of photosynthetic function in tobacco leaves. The chloroplast microstructure is disintegrated gradually after the full expansion of leaves, and with the rising of the altitude, the start time of descending of chloroplast microstructure is delayed. The photosynthetic efficiency of the Zhongyan103 cultivar is highest because of the higher photosynthetic capacity in various elevations.

Key words: elevation; flue-cured tobacco; photosynthetic characteristic

光合作用是作物产量和质量形成的基础,作物中90%以上的干物质直接或间接来自光合作用。烟草产量和品质的形成依赖于光合作用产生的有机物质,提高烟草产量和品质的根本途径是改善烟草

收稿日期: 2013-02-25 **接受日期:** 2013-06-28
基金项目: 湖北省科技厅科技攻关项目"清江流域优质烟叶基地开发与工业利用研究"(2006AA201C73)资助。
作者简介: 江厚龙(1980—)男,河南信阳人,农艺师,博士,从事烟草栽培与生理生态研究。E-mail: jhl513@163.com。
* 通信作者 E-mail: wangrui2999@126.com。

的光合性能[1]。海拔高度涉及到了温度、湿度、光照等诸多环境因子,是影响植物生长发育、物质代谢、结构和功能等重要的生态因素之一[2]。海拔综合了大多数影响作物光合作用的因子,不同的海拔代表着不同的生态环境系统,因此,海拔高度给我们研究整体生态系统对作物光合作用的影响提供了一个理想的区域。

关于海拔对植物光合特性影响的研究较多,但由于不同植物自身生理特性的差异及研究区域不同,其研究结果也不尽一致。祖元刚等[3]以青藏高原的裂叶沙参为研究对象,其结果表明,低海拔的裂叶沙参的净光合速率(P_n)和表观量子效率(AQY)比高海拔地区低;刘华等[4]利用天山雪莲研究表明,净光合速率和最大净光合速率随海拔的升高而降低,其光能利用率却与此相反。Kumar 等[5-6]在对大麦、小麦以及豌豆的研究表明,不同海拔间的 P_n 没有明显差异,高海拔地区有较高的气孔导度、蒸腾速率以及较低的水分利用率;高海拔和低海拔 RuBP 羧化酶的初始活力没有显著差异,但高海拔 RuBP 羧化酶的活性比低海拔的低。

本文以3个遗传背景不同的烤烟品种为材料,采用盆栽试验方法,对不同海拔下烤烟叶片全展后光合特性进行研究,旨在探讨不同海拔生态系统对烤烟光合性能影响及其形成的生理生化机理,明确不同品种烤烟生态适应性,为进一步丰富烟草栽培生理理论及进行烟草种植区划提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于2009年在湖北省恩施州宣恩县同一山脉的3个不同海拔点进行,分别为海拔500 m(109°22′8″E、29°57′5″N)、海拔900 m(109°22′45″E、29°58′15″N)和海拔1300 m(109°23′13″E、29°59′5″N)。采用盆栽试验,各海拔点分别种植 K326、云烟87和中烟103三个烤烟品种,每品种栽烟20盆(盆高40 cm,直径35 cm,装干土15 kg),共60盆,按行、株距110 cm×50 cm排成3排,各品种完全随机排列。采用同一土壤,土壤类型为黄棕壤,质地偏粘,pH值为6.73,含有机质36.6 g/kg、碱解氮184.62 mg/kg、速效磷35.53 mg/kg、速效钾221.0 mg/kg。每株施纯氮量5 g,氮、磷、钾比例为1∶1.5∶2.5,所有肥料均作基肥一次性施入。各试验点搭建简易遮雨棚,下雨时进行遮盖,完全人工灌溉,保证各试验点土壤水分的一致性。各点均采用漂浮育苗,统一于5月12日移栽,其它管理均按常规措施进行。

各品种选择代表性烟株5株,每株标记中部叶(自下而上第9位叶),观察叶片全展时期。同一海拔各品种达到全展时间基本一致,而海拔500 m在移栽后45 d达到全展,海拔900 m在移栽后50 d达到全展,海拔1300 m在移栽后58 d达到全展。

1.2 测定项目和方法

1.2.1 光合气体交换参数 从叶片全展时开始,每7天测定一次(如遇雨天适当调整时间),共测定6次。每次于上午9:00～10:00进行测定,采用美国 Licor 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)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)。系统控制条件比照不同海拔外界环境条件进行设置:海拔500 m CO_2 浓度为395 μmol/mol,光照强度1100 μmol/(m^2 s),温度29℃;海拔900 m CO_2 浓度为385 μmol/mol,光照强度1200 μmol/(m^2·s),温度27℃;海拔1300 m CO_2 浓度为360 μmol/mol,光照强度1300 μmol/(m^2·s),温度25℃。

1.2.2 叶绿素含量 如1.2.1所述时间,采用丙酮、乙醇混合液法[7]测定叶绿素含量。

1.2.3 RuBP 羧化酶初始活性 在叶片全展时、全展后14 d和全展后28 d,取鲜样迅速用液氮进行保存。叶片加酶提取液(50 mmol/L Tris-HCl,pH8.0,1 mmol/L EDTA-Na_2, 5 mmol/L DTT, 1 mmol/L PMSF,PVP少许)冰浴研磨,12000×g 离心15 min,上清液即为 RuBPCase 粗提液。在含有 $NaHCO_3$ 的0.5 mL反应介质中加入10 μL酶粗提液,反应45 s后加入2 μmol/L的 HCl 终止反应。反应后的混合液于80℃烘干,加入0.5 mL蒸馏水使烘干物充分溶解,再加入4.5 mL闪烁液,用液体闪烁计数仪测定放射强度,换算出酶活性[8]。

1.2.4 叶绿体超微结构 如1.2.1所述时间,以烤烟云烟87为材料,观测不同海拔下烤烟叶片细胞超微结构的变化。具体方法为:用去离子水洗净,棉布拭干,在中脉附近取叶肉组织,用刀片切成1 mm×2 mm小片,后将切好的组织块迅速投入2.5%戊二醛固定液中,抽气至完全下沉,4℃下保存,后用磷酸缓冲液(pH 7.6)洗涤3次,每次20 min。再将该材料转移到1%锇酸中,置4℃下后固定4 h,蒸馏水洗涤3次,每次20 min;随后经系列乙醇脱水,环氧树脂618包埋,LKB-V型超薄切片机(瑞典 LKB

公司）切片，醋酸双氧铀和柠檬酸铅双重染色后于 Hitach iH－600 透射电镜下观察并拍照[9]。

1.2.5　相关光合功能指标的计算

净光合速率高值持续期（Active photosynthetic duration，APD）：叶片全展至叶片下降至全展时的 50% 所持续的时间[10]。

叶绿素含量缓降期（Relative steady phase of chlorophyll content，RSP）：叶片全展至叶绿素含量下降至全展时的 80% 所持续的时间[11]。

光合叶面积（Leaf area，LA）：用数码相机和 Photoshop 软件计算每张叶片的叶面积[12]。

叶源量（Leaf source capacity，LSC）：指单个叶片在整个生育期内同化 CO_2 的总量，按以下公式[13]计算：

$$LSC = \sum_{i=1}^{m} P_n \cdot D \cdot LA$$

式中，P_n 为净光合速率，D 为测定间隔时间，LA 为单叶全展时的面积，m 为测定次数，$i = 1, 2, \cdots, m$

1.3　统计分析

所有数据均用 Excel 录入数据、制作图表和计算，用 DPS[14] 软件进行相关统计分析。

2　结果与分析

2.1　净光合速率（P_n）

从图 1 可见，不同海拔下各品种叶片 P_n 均在全展时最高，随着测定时间推迟而下降，测定时期间差异均达到极显著水平（$P < 0.01$）。表明叶片全展后，烤烟叶片光合功能不断衰退。K326 在海拔 500、900 和 1300 m 的 P_n 下降率分别为 84.8%、82.9% 和 75.6%，云烟 87 分别为 85.4%、81.2% 和 70.48%，中烟 103 分别为 70.6%、63.8% 和 59.6%，均表现为随着海拔升高而减少的趋势。这表明海拔越高烤烟叶片光合能力衰退越慢。比较各品种在全展时、全展后 14 d 和全展后 28 d 海拔间变异系数（*CV*）和最大差异率（*PR*）可以看出，随着测定时间推迟 *CV* 和 *PR* 均呈增大趋势（表 1）。这表明随着叶片生育进程的推进，海拔对烤烟叶片 P_n 影响逐渐增大。

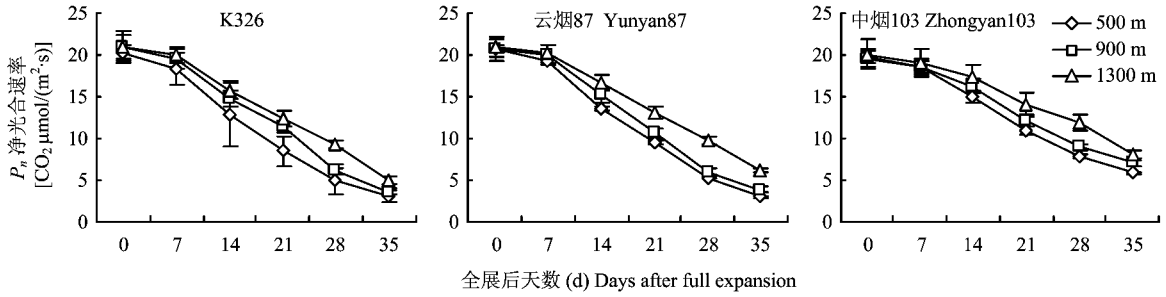

图 1　不同海拔下烤烟叶片全展后净光合速率的变化

Fig. 1　Changes of P_n after full expansion of leaves of flue-cured tobacco at different altitudes

表 1　烤烟叶片主要光合指标海拔间变异系数（*CV*）和最大差异率（*PR*）

Table 1　*CV* and *PR* of main photosynthetic indices of leaves of flue-cured tobacco at different altitudes

品种 Cultivar	项目 Item	净光合速率 P_n			叶绿素 Chl a + b			RuBP 羧化酶初始活性 RuBPCase inital activity		
		0 d	14 d	28 d	0 d	14 d	28 d	0 d	14 d	28 d
K326	变异系数 *CV*(%)	1.9	8.2	25.8	8.1	10.7	14.0	3.8	7.9	28.6
	最大差异率 *PR*(%)	4.3	22.1	80.4	20.2	28.6	41.2	9.8	21.4	109.1
云烟 87 Yunyan 87	变异系数 *CV*(%)	0.6	8.6	27.5	2.5	8.8	17.9	1.3	1.6	30.2
	最大差异率 *PR*(%)	1.5	23.6	83.5	6.3	23.4	54.2	2.9	4.1	66.7
中烟 103 Zhongyan103	变异系数 *CV*(%)	0.9	6.0	18.2	2.9	3.0	6.6	3.0	4.5	11.3
	最大差异率 *PR*(%)	2.3	15.8	52.6	7.4	7.5	17.6	7.4	11.5	30.4

2.2 气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)

从图2可见,不同海拔下各品种烤烟叶片 G_s 均随着测定时间的推迟表现先增加后降低的趋势。在海拔500 m和900 m,G_s 均在全展后7 d达到峰值;在海拔1300 m,G_s 均在叶片全展后14 d达到峰值。不同海拔下各品种烤烟叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)均随着测定时间的推迟而呈上升的趋势(图3),和净光合速率 P_n 的变化相反。在叶片全展后7 d或14 d内,P_n 下降伴随着 G_s 增加;在叶片全展后7天或14天后,P_n 下降,G_s 也下降但伴随 C_i 增加。根据Farqhar和Sharkey的观点,可以推测烤烟叶片全展后 P_n 下降的主要原因是非气孔限制,即叶肉细胞光合活性的下降引起[15]。

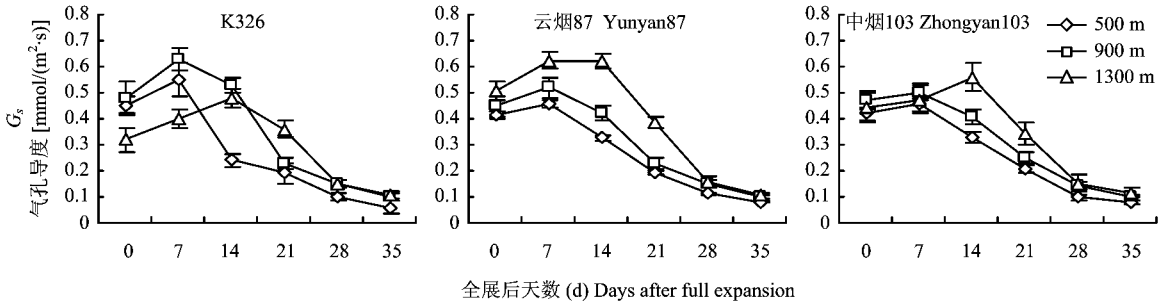

图2 不同海拔下烤烟叶片全展后气孔导度的变化

Fig. 2 Changes of G_s after full expansion of leaves of flue-cured tobacco at different altitudes

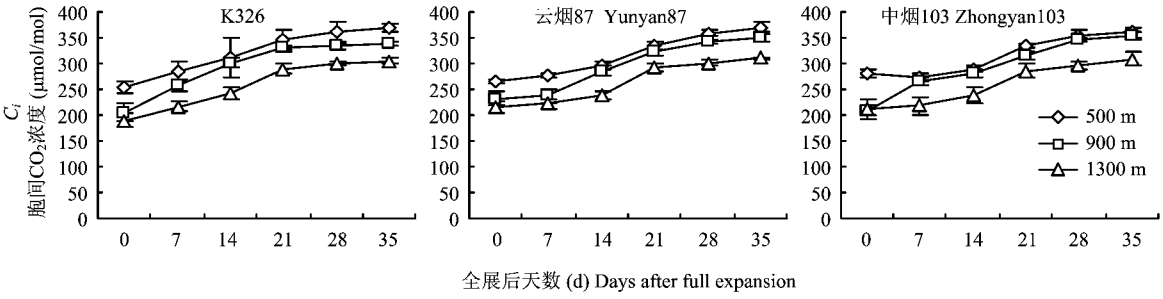

图3 不同海拔下烤烟叶片全展后胞间 CO_2 浓度的变化

Fig. 3 Changes of C_i after full expansion of leaves of flue-cured tobacco at different altitudes

2.3 叶绿素含量

从图4可见,各品种不同海拔处理叶片叶绿素(Chl a+b)含量均随着测定时间的推移而下降,测定时期间差异均达到极显著水平($P<0.01$)。各品种在海拔500、900和1300 m的Chl a+b含量平均值均表现随着海拔升高而增加趋势,海拔间差异均达到显著水平($P<0.05$)。K326在海拔500、900和1300 m Chl a+b含量的下降率分别为67.6%、60.1%和55.2%;云烟87的下降率分别为65.1%、53.3%和46.5%;中烟103的下降率分别为64.0%、60.0%和59.2%,均表现为随着海拔的升高下降率呈减少趋势,表明海拔越高烤烟叶片叶绿素降解越慢。从表1可以看出,各品种Chl a+b含量海拔间变异系数和最大差异率均随着测定时间的推迟呈增大趋势,表明随着叶片生育进程的推进,海拔对烤烟叶片叶绿素含量影响逐渐增大。

2.4 RuBP羧化酶初始活性

从图5可见,不同海拔下各品种烤烟叶片RuBP羧化酶(RuBPCase)初始活性均随着测定时间的推迟而下降,各时期间差异达到极显著水平($P<0.01$)。在叶片全展时,各品种不同海拔间差异均未达到显著水平($P>0.05$);在叶片全展后14 d,K326表现出随海拔升高而增加的趋势,海拔间差异达到显著水平($P<0.05$),而云烟87和中烟103不同海拔间差异未达到显著水平($P>0.05$);在叶片全展后28 d,各品种在海拔900和1300 m之间差异未达到显著水平($P>0.05$),它们均显著高于海拔500 m($P<0.05$)。K326在海拔500、900和1300 m

的 RuBPCase 初始活性下降率分别为 82.81%、68.65% 和 62.29%,云烟 87 分别为 78.87%、69.01% 和 63.76%,中烟 103 分别为 68.05%、57.35% 和 58.9%,均表现出随海拔的升高而下降的趋势,表明海拔越高光合酶活性衰退越慢。从表 1 可以看出,各品种 RuBPCase 初始活性海拔间变异系数和最大差异率均随着测定时间的推迟呈增大趋势,表明随着叶片生育进程的推进,海拔对烤烟叶片 RuBPCase 初始活性的影响逐渐增大。

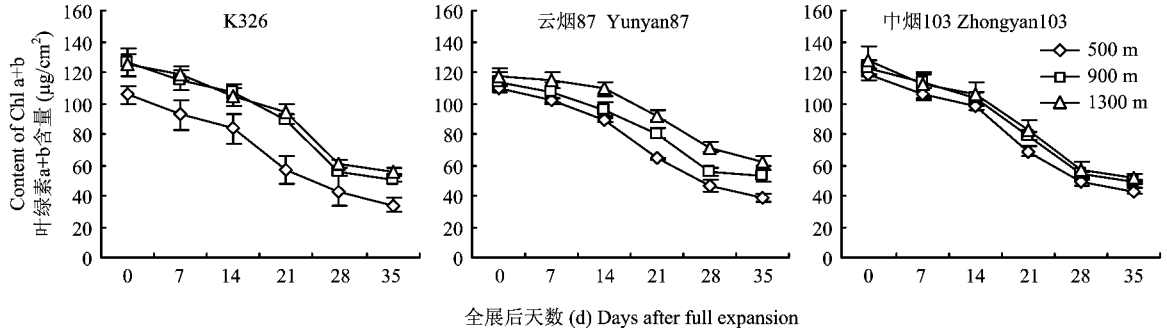

图 4　不同海拔下烤烟叶片全展后叶绿素含量的变化

Fig. 4　Changes of content of Chl a + b after full expansion of leaves of flue-cured tobacco at different altitudes

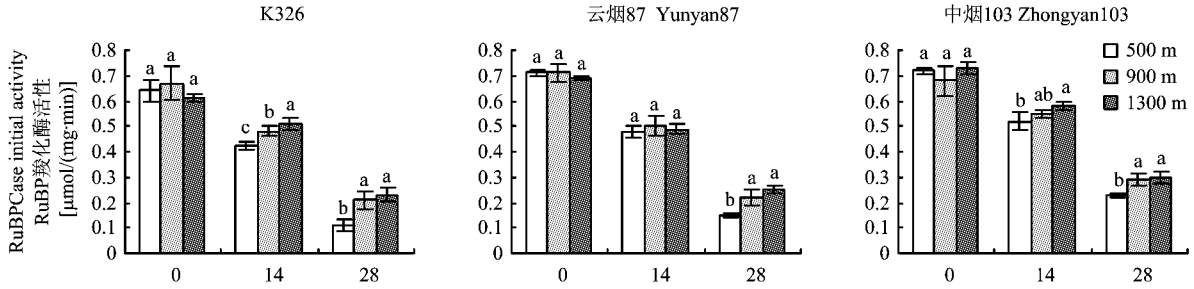

图 5　不同海拔下烤烟叶片全展后 RuBP 羧化酶的初始活性的变化

Fig. 5　Changes of RuBPCase initial activity after full expansion of leaves of flue-cured tobacco at different altitudes

2.5　叶绿体超微结构

从海拔 500 m 烤烟叶片全展后叶绿体超微结构的变化(图 6、图 7)可见,在全展后 0 ~ 14 d,叶绿体结构基本正常,淀粉粒、嗜锇颗粒有增多、增大的趋势,叶绿体的类囊体片层基本排列规则有序。随着叶片生育进程的推进,类囊体片层数目有减少的趋势,片层结构有断裂的现象。在叶片全展后 14 ~ 35 d,叶绿体膜逐步消失,叶绿体形态出现异常,淀粉粒继续增大,叶绿体的类囊体片层已明显减少,在全展后 21 d 类囊体片层基本消失。海拔 900 m 叶片全展后叶绿体超微结构的变化与海拔 500 m 基本相似(图 8、图 9),不同的是其在全展后 28 d 还可以观察到类囊体片层结构。与海拔 500、900 m 比较而言,海拔 1300 m 叶片在全展后 28 d 叶绿体形态才出现异常,叶绿体膜开始分解。在叶片全展后 0 ~ 14 d,类囊体片层数目和垛叠数目较多,在此之后类囊体片层数逐渐减少,片层结构开始断裂,但在全展后 35 d 还可以观察到少量类囊体片层结构(图 10、图 11)。

2.6　相关光合功能指标比较

统计分析结果显示(表 2),净光合速率(P_n)均值和净光合速率高值持续期(APD)在海拔间和品种间差异均达到极显著水平($P < 0.01$);叶绿素含量缓降期(RSP)在海拔间和品种间差异均不显著($P > 0.05$);叶源量(LSC)在海拔间达到极显著水平($P < 0.01$),但在品种间差异不显著($P > 0.05$);海拔和品种互作对 P_n 均值影响未达到显著水平,但对其他各指标的影响均达到极显著水平($P < 0.01$)。

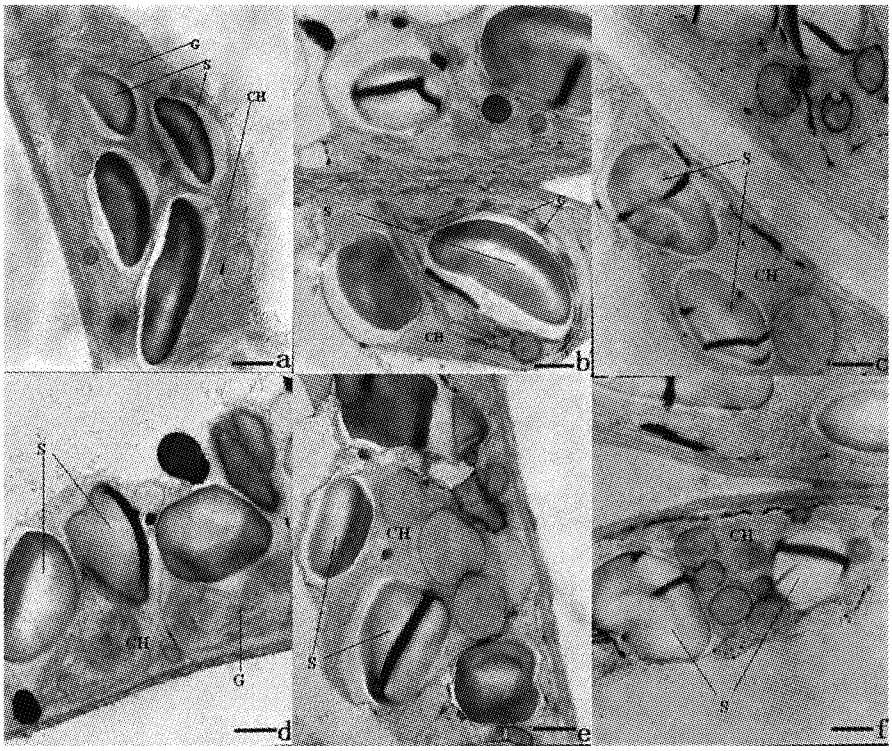

图6 海拔500 m处烤烟叶片全展后叶绿体超微结构的变化

Fig.6 Variation in ultrastructure of chloroplast after full expansion of leaves of flue-cured tobacco at 500 m

[注(Note): a、b、c、d、e、f依次为叶片全展后0 d、7 d、14 d、21 d、28 d、35 d. a, b, c, d, e and f are 0 d, 7 d, 14 d, 21 d, 28 d and 35 d after full expansion of leaves. ×10K, Bar = 1 μm. CH—叶绿体 Chloroplast, S—淀粉粒 Starch grain, G—基粒类囊体 Granum thylakoid.]

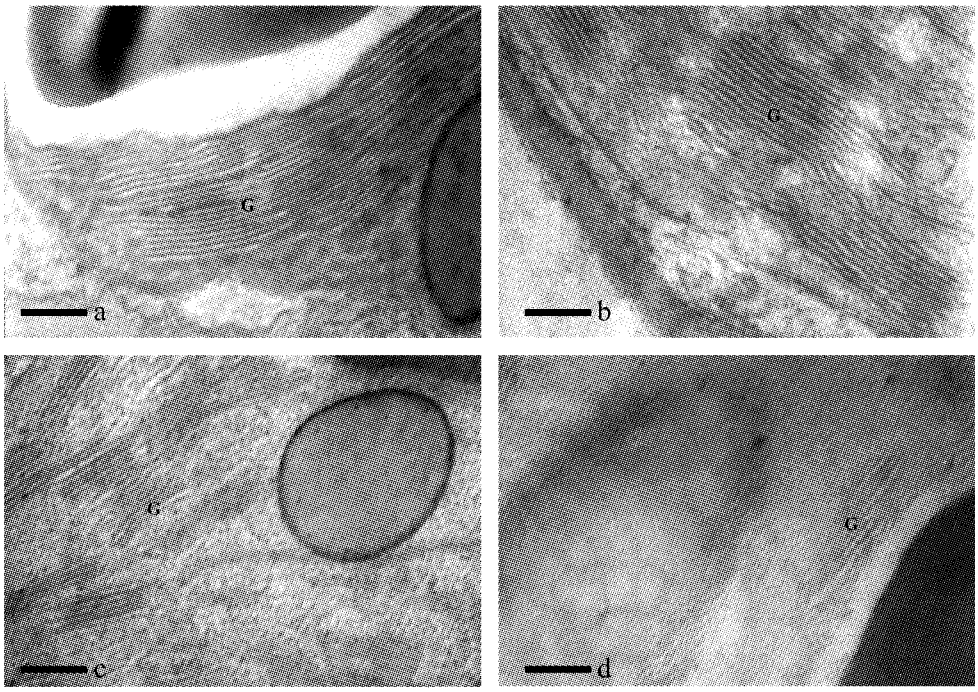

图7 海拔500 m处烤烟叶片全展后类囊体片层结构的变化

Fig.7 Variation in ultrastructure of thylakoid lamellar after full expansion of leaves of flue-cured tobacco at 500 m

[注(Note): a、b、c、d依次为叶片全展后0 d、7 d、14 d、21 d. a, b, c and d are 0 d, 7 d, 14 d and 21 d after full expansion of leaves. ×40K, Bar = 250 nm. G—基粒类囊体 Granum thylakoid.]

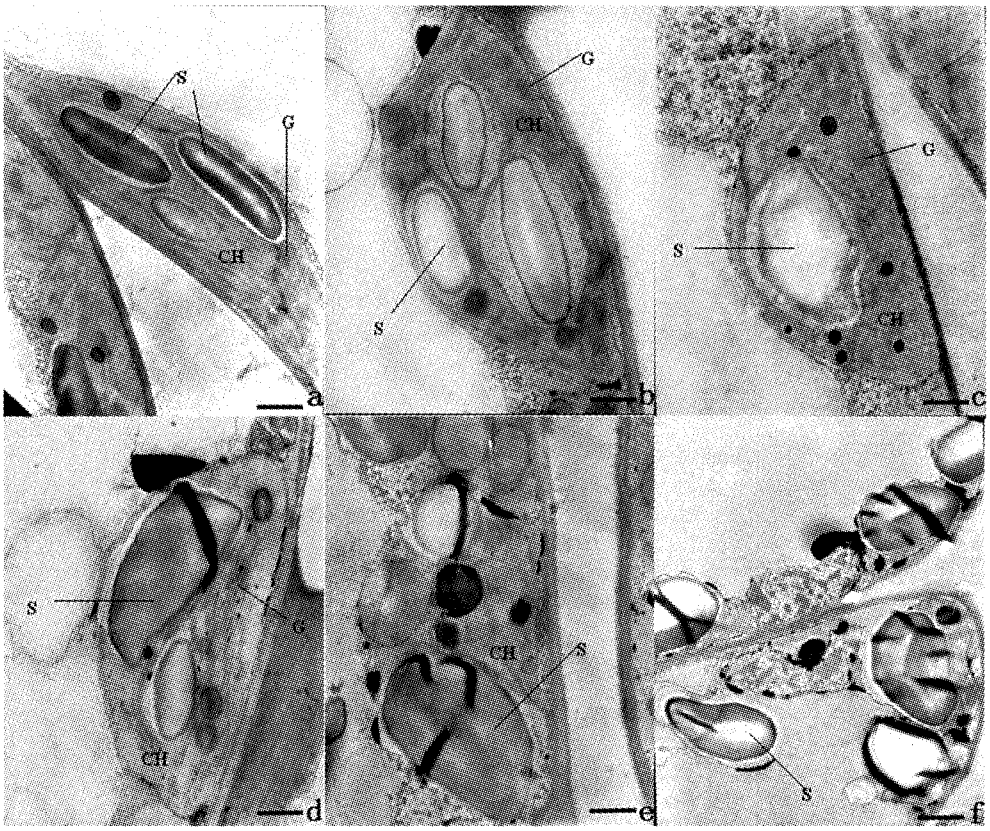

图 8　海拔 900 m 处烤烟叶片全展后叶绿体超微结构的变化

Fig. 8　Variation in ultrastructure of chloroplast after full expansion of leaves of flue-cured tobacco at 900 m

[注(Note)：a、b、c、d、e、f 依次为叶片全展后 0 d、7 d、14 d、21 d、28 d、35 d. a, b, c, d, e and f are 0 d, 7 d, 14 d, 21 d, 28 d and 35 d after full expansion of leaves. ×10K, Bar = 1 μm, CH—叶绿体 Chloroplast, S—淀粉粒 Starch grain, G—基粒类囊体 Granum thylakoid.]

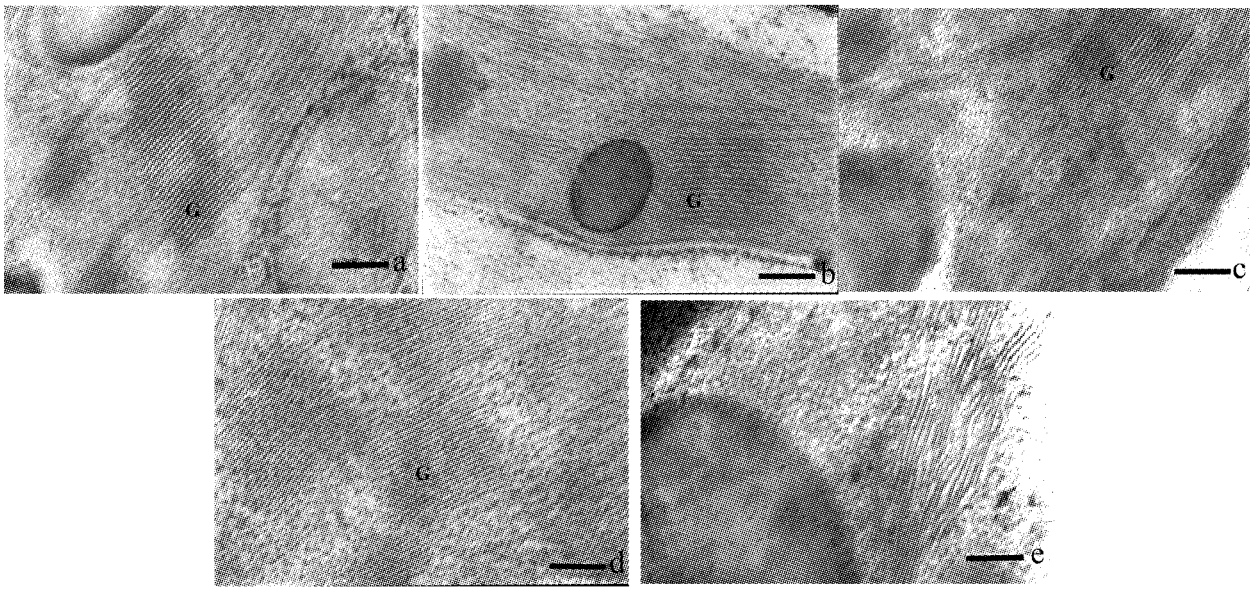

图 9　海拔 900 m 处烤烟叶片全展后类囊体片层结构的变化

Fig. 9　Variation in ultrastructure of thylakoid lamellar after full expansion of leaf in flue-cured tobacco at 900 m

[注(Note)：a、b、c、d、e 依次为叶片全展后 0 d、7 d、14 d、21 d、28 d. a, b, c, d and e are 0 d, 7 d, 14 d, 21 d and 28 d after full expansion of leaves. ×40K, Bar = 250 nm. G—基粒类囊体 Granum thylakoid.]

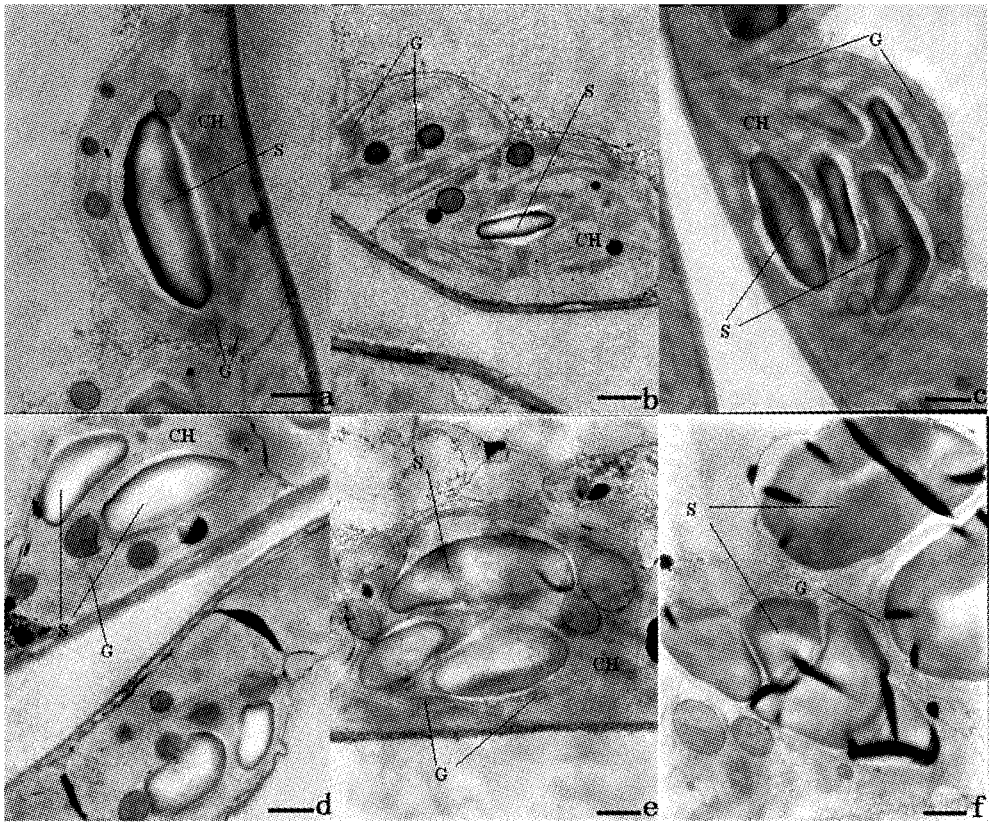

图10 海拔1300 m处烤烟叶片全展后叶绿体超微结构的变化

Fig. 10 Variation in ultrastructure of chloroplast after full expansion of leaves of flue-cured tobacco at 1300 m

[注(Note): a、b、c、d、e、f依次为叶片全展后0 d、7 d、14 d、21 d、28 d、35 d. a, b, c, d, e and f are 0 d, 7 d, 14 d, 21 d, 28 d and 35 d after full expansion of leaves. ×10K, Bar = 1 μm, CH—叶绿体 Chloroplast, S—淀粉粒 Starch grain, G—基粒类囊体 Granum thylakoid.]

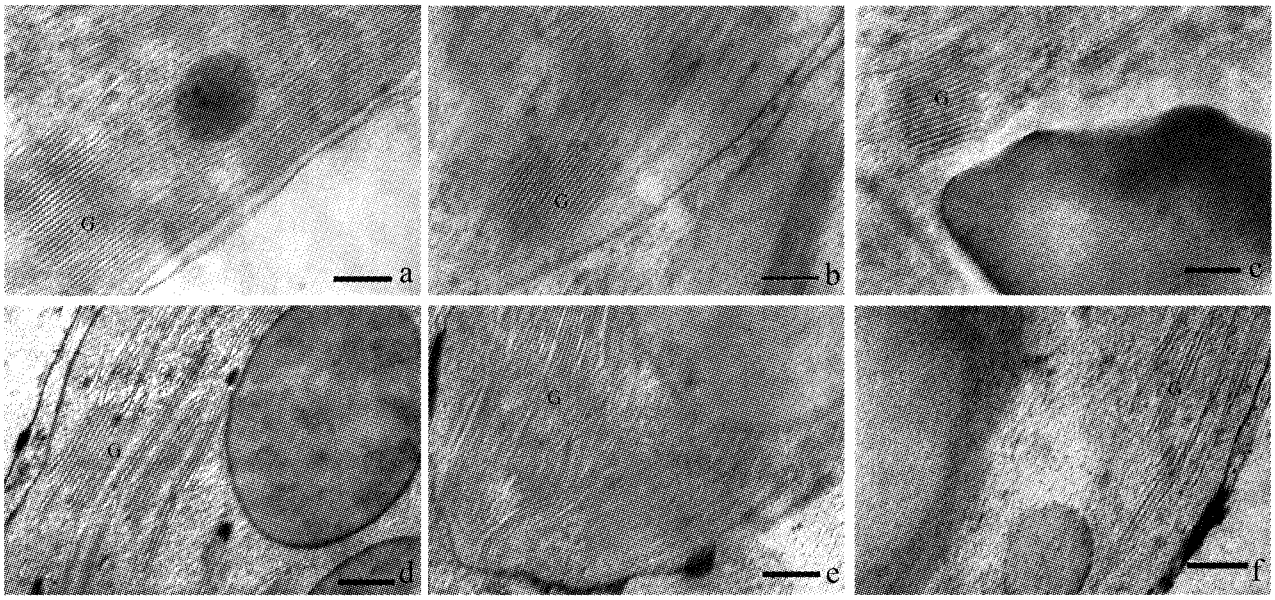

图11 海拔1300 m处烤烟叶片全展后类囊体片层结构的变化

Fig. 11 Variation in ultrastructure of thylakoid lamellar after full expansion of leaf in flue-cured tobacco at 1300 m

[注(Note): a、b、c、d、e、f依次为叶片全展后0 d、7 d、14 d、21 d、28 d、35 d. a, b, c, d, e and f are 0 d, 7 d, 14 d, 21 d, 28 d and 35 d after full expansion of leaves. ×40K, Bar = 250 nm. G—基粒类囊体 Granum thylakoid.]

表 2　海拔和品种对烤烟叶片 P_n 均值、净光合速率高值持续期、叶绿素含量缓降期和叶源量影响的 F 检验值

Table 2　F value of effects of altitudes and cultivars on averages of P_n, APD, RSP and LSC of leaves of flue-cured tobacco

项目 Item	F_{Pn}	F_{APD}	F_{RSP}	F_{LSC}
品种间 Cultivar	25.81**	27.50**	1.5966	5.90
海拔间 Altitude	86.06**	103.54**	3.7797	24.51**
品种×海拔 Cultivar×Altitude	0.68	450.64**	4173.477**	1530.90**

注(Note):APD—Active photosynthesis duration, RSP—Relative steady phase of chlorophyll content, LSC—Leaf source capacity. F_{Pn}、F_{APD}、F_{RSP}、F_{LSC}依次表示 P_n 平均值、APD、RSP 和 LSC 的 F 检验值. **表示达到0.01 极显著水平. F_{Pn}, F_{APD}, F_{RSP} and F_{LSC} are F test values of averages P_n, APD, RSP and LSC, respectively. ** indicates the 0.01 significant level.

进一步分析表明(表 3),各品种叶片 P_n 平均值、APD 和 LSC 均表现出随着海拔升高而增加趋势,不同海拔间差异达到显著水平($P<0.05$)。表明随着海拔升高烤烟叶片的光合功能期延长,光合生产能力增加。在各个海拔下,均以中烟 103 的 P_n 均值、APD 和 LSC 最高,显著高于其他两个品种,说明中烟 103 具有较长的光合功能期和较高光合生产能力。在海拔 900 m,K326 和云烟 87 的 P_n 平均值、APD 和 LSC 差异不显著。在海拔 500 m 和 1300 m,K326 和云烟 87 的 P_n 平均值差异不显著,但 K326 的 APD 和 LSC 均显著低于云烟 87。表明 K326 在海拔 900 m 外的其他区域光合功能期较短,光合生产能力较低。与 APD 相比,RSP 各处理间差异没有表现出明显规律。

表 3　不同海拔下烤烟叶片的 P_n 均值、APD、RSP 和 LSC

Table 3　The averages of P_n, APD, RSP and LSC of leaves of flue-cured tobacco at different altitudes

品种 Cultivar	海拔 Altitude	净光合速率均值 Average P_n	净光合速率高值持续期 APD(d)	叶绿素含量缓降期 RSP(d)	叶源量 LSC (mmol/m²)
K326	500 m	11.34 cB	18.5 cC	13.5 bB	117.0 cC
	900 m	12.74 bB	22.0 bB	16.0 aA	130.8 bB
	1300 m	13.89 aB	26.5 aC	16.5 aB	138.7 aC
云烟 87	500 m	11.91 cB	19.5 cB	15.0 cA	124.4 cB
Yunyan 87	900 m	12.73 bB	22.0 bB	16.5 bA	132.0 bB
	1300 m	14.47 aAB	28.0 aB	20.0 aA	150.0 aB
中烟 103	500 m	13.00 cA	23.5 cA	16.0 aA	141.0 cA
Zhongyan 103	900 m	13.75 bA	25.0 bA	16.0 aA	144.6 bA
	1300 m	15.07 aA	30.0 aA	16.5 aB	156.7 aA

注(Note):APD—Active photosynthetic duration, RSP—Relative steady phase of chlorophyll content, LSC—Leaf source capacity. 同列数据后不同小写字母表示同一品种不同海拔高度间在 0.05 水平差异显著 Values followed by different small letters within a column are significantly different among different altitudes within a cultivar at 0.05 level. 同列数据后不同大写字母表示同一海拔高度下不同品种间在 0.05 水平差异显著 Values followed by different capital letters within a column are significantly different amont different cultivars within a altitude at 0.05 level.

3　讨论

大田生长期间,发育程度和环境条件制约着连体叶片的光合作用[16]。从发育的角度来讲,单张叶片在全展后几天瞬时光合速率已经开始下降。就一衰老的整株植物而言,开花后光合功能逐渐衰退。从本研究结果来看,烤烟叶片在全展时 P_n 达到最高,随着叶片生育进程的推进逐渐下降。烤烟大田生长过程中,中部叶片全展时期与烟株现蕾时期基本吻合(移栽后 50～60 d),标志着烟株开始进入了成熟阶段[17],由旺盛逐渐走向衰老,光合功能逐渐衰退。引起叶片光合速率降低的植物自身因素不外乎气孔的部分关闭(气孔限制)和叶肉细胞光合活性下降(非气孔限制)两类,前者使胞间 CO_2 浓度

(C_i)降低,而后者使 C_i 增高[18]。当两种因素同时存在时,变化的方向依赖于占优势的那个因素。也就是说,当气孔部分关闭时叶片光合速率降低的主要原因是 C_i 降低;而当叶肉细胞光合活性降低时叶片光合速率降低的主要原因是 C_i 增高[19]。从本研究来看,烤烟叶片全展后 P_n 下降的主要原因是非气孔限制,这与王婵娟等[20]研究结论基本一致。本研究中叶片全展后 Chl a + b 含量、RuBPCase 初始活性以及叶绿体结构变化也证实了这一点。蒋德安等[21]研究了水稻叶片衰老过程中叶片光合速率、RuBPCase 初始活性、可溶性蛋白和叶绿素含量的变化,结果表明,RuBPCase 初始活性下降是光合功能衰退的最直接内在因素。在本研究中,对烤烟叶片全展后 P_n 与 RuBPCase 初始活性、Chl a + b 含量下降率进行相关分析表明,P_n 下降率与 RuBPCase 初始活性下降率相关性达到极显著水平($P < 0.01$),且相关系数达到 0.848;而与 Chl a + b 含量下降率相关性未达到显著水平($P > 0.05$, $R = 0.283$)。由此推测,与 Chl a + b 含量下降率相比,RuBPCase 初始活性下降可能是导致烤烟叶片全展后 P_n 下降的主要因素。

从环境角度分析可知,处于不同环境条件下植株光合功能衰退的程度有较大差异。本研究表明,海拔越高烤烟叶片光合功能衰退越慢。恩施州烤烟的成熟阶段正处于炎热的夏季,海拔 500 m、900 m 和 1300 m 处测定时的环境温度均值分别为 29.1、26.1 和 24.7℃,叶片全展后 7 天日均温分别为 35.6℃、34.1℃和 29.7℃,海拔越低环境温度越高。高温会影响植物的代谢和调节过程,导致植物生理功能衰退[22],从而加速了光合功能的衰退。同时因为低海拔区域前期较高的土壤温度加快了土壤养分转化的速度,加快了烟株的生长,消耗了大量的养分而导致后期养分的缺乏,从而表现出随着叶片生育进程推进,海拔对烤烟叶片光合能力影响逐渐增大。

叶片的衰老导致细胞结构和新陈代谢变化,其中叶绿体是叶片衰老的一个重要器官。叶绿体的变化分为两个阶段,首先是叶绿体的形态异常;然后,随着非正常化加剧而逐渐消失[23]。从本研究来看,海拔 500、900 和 1300 m 处烤烟叶片细胞叶绿体结构发生明显变化的时期分别在叶片全展后 14 d、21 d 和 28 d,表现出随着海拔的升高而推迟的趋势,这与不同海拔下光合功能衰退程度的变化趋势是一致的。通常认为,叶绿体类囊体的垛叠程度是决定其光合能力的主要因子[24];张洁等[25]在对番茄的研究中也指出,净光合速率与基粒片层的垛叠程度密切相关。烤烟叶片在全展时叶绿体基粒类囊片层最为发达,因此最有利于光能的吸收和转化。不同海拔下烤烟叶片类囊片层减少的程度不一致,从而引起光合功能下降的程度不一致,低海拔地区在叶片全展后 21 d 类囊片层就基本消失,而高海拔地区在全展后 35 d 还可以观察到少量的类囊片层。这就从解剖生理学角度解释了不同海拔下烤烟叶片光合能力的差异。

关于海拔对作物光合能力影响的研究前人开展了很多,本研究将前人[26]在评价小麦、水稻等作物光合能力时所用指标如叶源量(LSC)、光合速率高值持续期(APD)、叶绿素含量相对稳定期(RSP)等应用到烟草中,更加全面系统地评价不同海拔下 3 个品种烤烟光合生产能力的差异。总体看来,生长在不同海拔下的烤烟叶片光合生产能力存在着显著差异,随着海拔的升高,光合功能期逐渐延长,光合生产能力逐渐增加。不同品种烤烟的光合生产能力也存在着显著差异,在参试的 3 个品种中,中烟 103 在各个海拔点均表现出较高的光合生产能力,从这个角度来说,中烟 103 是一个高光效品种。本研究还发现,同一处理 RSPAPD 并不相近,RSP 明显要低于 APD,这与江力等[27]关于 NC89 和 JYH 两个品种烟草叶片 RSP 和 APD 极为接近的结论不一致,其原因有待进一步研究。

参 考 文 献:

[1] 韩锦峰. 烟草栽培生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003
Han J F. Tobacco Cultivation[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2003.

[2] Woodward F I. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range[J]. Oecologia, 1986, 70: 580-586.

[3] 祖元刚, 阎秀峰, 张文辉, 等. 青藏高原东部不同海拔高度裂叶沙参气体交换与水分利用效率[J]. 植物学报, 1998, 40(10): 947-954.
Zu Y G, Yan X F, Zhang W H, *et al*. Gas exchange and water use efficiency of *Adenophora Loboph Ylla* (*Campanulaceae*) at different altitudes on the east boundary of the Qing-Zang Plateau [J]. Acta Bot. Sin., 1998, 40(10): 947-954.

[4] 刘华, 臧润国, 张新平, 等. 天山中部3 种自然生境下天山雪莲的光合生理生态特性[J]. 林业科学, 2009, 45(3): 40-47.
Liu H, Zang R G, Zhang X P *et al*. Photosynthetic and ecophysiological characteristics of snow lotus (*Saussuea involucrata*) in its natural conditions in the central part of Tianshan Mountains[J]. Sci. Silv. Sin., 2009, 45(3): 40-48.

[5] Kumar N, Kumar S, Ahuja P S. Photosynthetic characteristics of *Hordeum*, *Triticum*, *Rumex*, and *Trifoliumspecies* at contrasting altitudes[J]. Photosynthetica, 2005, 43(2): 195-201.

[6] Kumar N, Kumar S, Ahuja P S. Differences in the activation state

of ribulose-1, 5 - bisphosphate carboxylase/oxygenase in barley, pea, and wheat at two altitudes[J]. Photosynthetica, 2004, 42(2): 303-305.

[7] 张宪政. 植物叶绿素含量测定—丙酮乙醇混合液法[J]. 辽宁农业科学, 1986, (3): 26-28.
Zhang X Z. Plant chlorophyll determination acetone ethanol mixture method[J]. Liaoning Agric. Sci., 1986, (3): 26-28.

[8] 宁正祥, 李明启. 变酸显色法同时测定核酮糖 1, 5 二磷酸羧化酶加氧酶活性[J]. 植物生理学报, 1990, 16(2): 131-138.
Ning Z X, Li M Q. A colorimetric method for simultaneous determination of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activities using chromotropic acid[J]. Acta Phytophysiol. Sin., 1990, 16(2): 131-138.

[9] 张华, 翁梦苓, 梁志敏. 烟草腺毛发育过程中叶绿体形态学研究[J]. 西北植物学报, 2008, 28(8): 1592-1595.
Zhang H, Wen M L, Liang Z M. Morphological research on chloroplast of tobacco trachoma during development[J]. Acta Bot. Bor. Occid. Sin, 2008, 28(8): 1592-1595.

[10] 张荣铣, 程在全, 方志伟等. 关于光合速率高值持续期的初步研究[J]. 南京师范大学学报, 1992, 15: 76-86.
Zhang R X, Cheng Z Q. Preliminary study on the net photosynthetic active duration of leaf in wheat[J]. J. Nanjing Normal Univ. (Nat. Sci. Ed.), 1992, 15: 149-1601.

[11] 曹树青, 翟虎渠, 张红生等. 不同类型水稻品种叶源量及有关光合生理指标的研究[J]. 中国水稻科学, 1999, 13(2): 91-94.
Cao S Q, Cui H Q, Zhang H S H *et al*. Leaf source capacity and photosynthetic indexes in different types of rice varieties[J]. Chin. J Rice Sci., 1999, 13(2): 91-94.

[12] 肖强, 叶文景, 朱珠, 等. 利用数码相机和 photoshop 软件非破坏性测定叶面积的简便方法[J]. 生态学杂志, 2005, 24(6): 711-714.
Xiao Q, Ye W J, Zhu Z *et al*. A simple non-destructive method to measure leaf area using digital camera and Photoshop software[J]. Chin. J. Ecol., 2005, 24(6): 711-714.

[13] 张永丽, 肖凯, 李雁鸣. 种植密度对杂种小麦 C6-38/Py85-1 旗叶光合特性和产量的调控效应及其生理机制[J]. 作物学报, 2005, 31(4): 498-505.
Zhang Y L, Xiao K, Li Y M. Effects and physiological mechanism of planting densities on photosynthesis characteristics of flag leaf and grain yield in wheat *Hybrid C6238PPy8521*[J]. Acta Agon. Sin., 2005, 31(4): 498-505.

[14] Tang Q Y, Feng M G. DPS data processing system: experimental design, statistical analysis, and data mining[M]. Beijing: Science Press, 2007. 82-173.

[15] Farqhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Ann. Rev. Plant Physiol., 1982, 33: 317-345.

[16] 匡廷云, 卢从明, 李良璧, 等. 作物光能利用效率与调控[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 2004: 117-118.
Kuang T Y, Lu C M, Li L B *et al*. Photosynthetic efficiency of crops and regulation[M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 2001: 117-118.

[17] 刘国顺. 烟草栽培学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
Liu G S. Tobacco cultivation[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2003

[18] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 86-95.
Xu D Q. Photosynthesis efficiency[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002: 86-95.

[19] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
Xu D Q. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis[J]. Plant Physiol. Comm., 1997, 33(4): 241-244.

[20] 王婵娟, 刘国顺, 张彩霞. 烟叶生长发育过程中叶片光合特性及叶绿体超微结构的变化[J]. 江西农业大学学报, 2010, 32(2): 254-259.
Wang C J, Liu G S, Zhang C X. Changes in photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure during the development of tobacco leaf[J]. Acta Agric. Univ. Jiangxiensis, 2010, 32(2): 254-259.

[21] 蒋德安, 陆庆, 翁晓燕, 等. 水稻剑叶衰老期 Rubisco 活化酶对 Rubisco 活力和光合速率的调节[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2000, 26(2): 119-124.
Jiang D A, Lu Q, Wen X Y. Regulation of Rubisco carboxylation activity and photosynthetic rate by Rubisco activase during leaf senescence in rice[J]. J. Zhejiang Univ. (Agric. Life Sci.), 2000, 26(2): 119-124.

[22] 李俊清, 牛树奎. 森林生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
Li J Q. Niu S K. Forest ecology[J]. Beijing: Higher Education Press, 2006.

[23] Ford D M, Shibles R. Photosynthesis and other traits in relation to chloroplast number during soybean leaf senescence[J]. Plant Physiol., 1988, 86: 108-111.

[24] 李寒冰, 胡玉熹, 白克智, 等. 小麦芒和旗叶叶绿体结构及低温荧光发射光谱的比较研究[J]. 电子显微学报, 2002, 21(2): 97-101.
Li H B, Hu Y X, Bai K Z *et al*. Comparison of chloroplast ultrastructure and 77K fluorescence emission spectra between awns and flag leaves in wheat[J]. J. Chin. Electr. Microsc. Soc., 2002, 21(2): 97-101.

[25] 张洁, 李天来. 日光温室亚高温对番茄光合作用及叶绿体超微结构的影响[J]. 园艺学报, 2005, 32(4): 614-619.
Zhang J, Li T L. Effects of daytime sub-high temperature on photosynthesis and chloroplast ultra structure of tomato leaves in greenhouse[J]. Acta Hort. Sin., 2005, 32(4): 614-619.

[26] 张荣铣, 刘晓忠, 宣亚南, 等. 小麦叶片展开后光合碳同化能力—叶源量的估算[J]. 中国农业科学, 1997, 30(1): 84-91.
Zhang R X, Liu X Z, Xuan Y N *et al*. The capacity of photosynthetic assimilation of carbon after leaf expansion in wheat-an estimation of leaf source capacity (LSC)[J]. Sci. Agric. Sin., 1997, 30(1): 84-91.

[27] 江力, 曹树青, 张荣铣, 等. 两个品种烟草叶片发育过程中几种光合参数变化的比较[J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(6): 1050-1054.
Jiang L, Cao S Q, Zhang R X *et al*. Comparison on changes of several photosynthetic parameters in leaf developing process between two tobacco cultivars[J]. Plant Physiol. J., 2006, 42(6): 1050-1054.