

不同微地形对烟叶光合特性、 碳氮代谢酶活性及品质的影响^①

李洪勋^{1,2}, 王龙昌¹, 冉春艳¹,
陈光宇¹, 潘文杰², 陈伟²

1. 西南大学 农学与生物科技学院/三峡库区生态环境教育部重点实验室/南方山地农业教育部工程研究中心, 重庆 400716;
2. 贵州省烟草科学研究所, 贵阳 550081

摘要: 以烤烟品种 k326 为材料, 于 2014 年在贵州省凯里市大风洞设置坝地、坡地和台地等 3 个微地形单元处理, 通过区组试验, 分析其烟叶群体光合特性、碳氮代谢酶活性等部分生理生化指标的差异, 并对其烟叶进行了化验呼吸. 结果表明, 整个生育期烟叶 PAR , P_n , G_s , Tr 变化均呈开口向下“抛物线”趋势, 成熟期由小到大依次为坝地烟叶, 台地烟叶, 坡地烟叶, 其余时期依次为台地烟叶, 坡地烟叶, 坝地烟叶, 各个微地形处理间差异不同时期各指标有所不同; 整个生育期坝地烟叶胞间 CO_2 浓度变化呈上升趋势, 坡地烟叶和台地烟叶为“低—高一低—高”的浮动趋势, 整个生育期烟叶 AMS , $sucrase$, GS , NR , SOD , POD , CAT 活性变化呈开口向下“抛物线”趋势, 其中 GS 活性为打顶期最大, 其余酶活性均为旺长期最大, 成熟期各酶活表现为坡地烟叶最大, 其余时期由大到小依次为坝地烟叶, 坡地烟叶, 台地烟叶; 烟叶 SS 活性都呈先上升后下降的单峰曲线, 由大到小依次为台地烟叶, 坡地烟叶, 坝地烟叶, 后期微地形差异有统计学意义; 烟叶 SPS 活性也呈单峰曲线, 旺长期达到最大值, 旺长期坝地烟叶明显高于台地烟叶, 成熟期微地形间差异有统计学意义. 总之, 不同微地形烟叶成熟期以前群体光合指标和各种碳氮代谢酶活性由大到小依次基本表现为坝地烟叶, 坡地烟叶, 台地烟叶, 成熟期依次为坡地烟叶, 坝地烟叶, 台地烟叶, 坡地烟叶生理生化指标总体较协调, 坝地烟叶次之, 台地烟叶最差. 研究成果为揭示山区烟叶品质特征和烤烟生产提供了理论参考.

关键词: 微地形; 烤烟; 光合特性; 碳氮代谢酶; 烟叶品质

中图分类号: X572

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2016)02-0001-11

地形对土壤的空气、水分、温度、养分含量和气候条件产生影响^[1], 与烟草的生长发育、产量和品质有着密切的关系. 因此, 国内外不乏有关不同地形烤烟方面的研究报道. 比如在日本多雨的气候下, 种植在排水良好的丘陵地带的烟叶品质较好, 美国烤烟质量最优的产地也在丘陵区, 津巴布韦烤烟则多种植在多山的高原^[2]. 20 世纪 60 年代我国烟草科技工作者通过对河南省优质烟叶基地的研究指出, 山坡地产的烟叶, 无论外观特征, 还是烟气质量, 都明显优于平原地产的烟叶^[3]. 董谢琼等试验证明, 在海拔 1 400~1 800 m 的平地或缓坡梯地, 丘陵坡地不大于 15°, 能生产高质量的烟叶^[4]. 另据报道, 生产优质烟草的地形地貌

① 收稿日期: 2015-06-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(31271673); 国家烟草专卖局项目(Ts-02-20110015); 黔科合重大专项(2014-6015).

作者简介: 李洪勋(1975-), 男, 山东菏泽人, 博士研究生, 副研究员, 主要从事烟草栽培的研究.

通信作者: 王龙昌, 教授.

以山坡地、山麓和丘陵地为好,丘陵地自然坡度 15° 以下的耕地为最适烟耕地,平地次之,洼地最差^[5],山坡地烟叶的烟气质量明显优于平原地产的烟叶;不同地貌区域所产烟叶的质量也明显不同.曹景林等研究表明,平川区烟叶颜色浅,身份较薄,油分少;高山坡区烟叶颜色深,光泽较暗;低山或中山缓坡区烟叶颜色正常,光泽鲜明,身份好,烟叶糖和烟碱含量较高,总氮和蛋白质含量略低,化学成分比例相对较为协调^[6].

以上报道的植烟地形主要为大尺度的地形地貌,并且研究内容主要集中在烟叶感官评吸、化学成分和外观质量等方面,而对于小流域不同微地形烟地烟叶的生理生化特征差异研究却鲜有报道.为此,根据云贵高原山区烟地的微地形特征,本研究综合坡位、坡度及海拔高低等因素首次把山区烟地划分为 3 个微地形单元:坝地、坡地和台地,并对其烟叶的群体光合特性、碳氮代谢酶活性等部分生理生化特征差异进行了深入分析,为山区烟叶生产和卷烟工业品牌导向提供理论参考.

1 材料与方 法

1.1 试验地概况

试验区位于亚热带季风性湿润气候区,年平均日照时数 1 890 h,年日均温度 18.0°C ,年大于 10°C 积温 $2\ 660^{\circ}\text{C}$,年平均降雨量 1 240.5 mm,其中常年烤烟生育期(5~9 月份)854.9 mm,占年总降雨量的 68.9%.

试验点设置在贵州省中间香型典型烤烟产区凯里市大风洞乡龙井坝村,坝地为山间或者山脚平坝地和坡度小于 15° 的斜坡地,坡地为山腰坡度小于 15° 的斜坡地,台地为山腰或者山顶平地 and 坡度小于 15° 的斜坡地.本试验 3 个处理的地理信息坝地为 $26^{\circ}43.565' \text{N}$, $107^{\circ}49.923' \text{E}$,海拔 777 m;台地为 $26^{\circ}43.988' \text{N}$, $107^{\circ}49.889' \text{E}$,海拔 962 m;坡地为 $26^{\circ}44.026' \text{N}$, $107^{\circ}49.898' \text{E}$,海拔 971 m.土壤类型为黄壤,肥力中等,前作为玉米.供试烤烟品种为全国主栽品种且各个烟草工业企业最喜好品种 k326,漂浮育苗.2014 年 4 月 26 日井窖式移栽,9 月 4 日全部烤烟采收结束;栽培密度每 666.7 m^2 为 1 100 株,行距 \times 株距为 $1.1 \text{ m}\times 0.55 \text{ m}$;非地膜覆盖;初花打顶;施纯氮量每 666.7 m^2 为 6.5 kg,纯氨基追肥比例为 7:3,其中基肥配比 N:P₂O₅:K₂O 为 10:10:25,追肥配比 N:P₂O₅:K₂O 为 10:0:30,栽后 25 d 一次性追肥.其余栽培管理措施按当地特色优质烟叶生产规范进行操作.

1.2 试验设计

选择最能彰显山地烟特色的品种 k326,小区试验,3 个处理,3 次重复,每小区种植面积 333.33 m^2 .

处理一:坝地烟叶,选择视野开阔、通风向阳的山间平坝地块栽烟.

处理二:坡地烟叶,选择山腰坡地栽烟,地块与坝地的海拔高差 200 m 左右,坡度大于 15° ,土体厚度与耕层厚度要有代表性.

处理三:台地烟叶,选择山腰平地栽烟,地块与坝地的海拔高差 200 m 左右,坡度小于 15° ,土体厚度与耕层厚度要有代表性.

以上 3 个处理选地为同一座山脉的山间坝地、山腰坡地和山腰台地.

1.3 研究方法

1.3.1 群体光合速率的测定

试验共选择烤烟的 4 个特征生育阶段各一晴天进行烟株群体光合作用测定:团棵期(5 月 30 日),旺长期(6 月 6 日),打顶期(7 月 7 日)和成熟期(8 月 6 日).

采用 CID 公司制造的 CI-340 光合测量系统测定群体光合速率,包括光合有效辐射(PAR),净光合速率(P_n),气孔导度(G_s),细胞间 CO₂ 浓度(C_i),蒸腾速率(T_r),水分利用率(WUE),叶片温度(T_L).

1.3.2 碳氮代谢酶和抗氧化酶活性的测定

在移栽后 30 d 选定长势一致的烟株,自上而下选第 6 片功能叶挂牌.生育阶段取样测定烟叶碳氮代谢

酶和抗氧化酶活性, 取样时间同 1.3.1.

鲜样采摘后立即用液氮冷冻、保存, 带回实验室, 洗净擦干, 再剔除较粗的主脉, 同一处理每一叶片取其 1/2 剪碎, 混匀后定量打包于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冷冻保存用于生理指标的测定.

各种烤烟碳氮代谢酶、抗氧化酶分别由南京建成生产的淀粉酶(AMS)测试盒(碘-淀粉比色法)、蔗糖合成酶(SS)测试盒、蔗糖磷酸合成酶(SPS)测试盒、二糖酶测试盒、谷氨酰胺合成酶测试盒、硝酸还原酶(NR)测试盒、超氧化物歧化酶(SOD)测试盒、过氧化物酶(POD)测试盒、过氧化氢酶(CAT)测试盒等测定.

1.3.3 烤后烟叶的化检评吸

取各微地形处理烤后烟叶 C3F 样品, 测定其化学成分并进行感官评吸.

烟叶化学成分测定方法: YC/T159-2002(还原糖), YC/T160-2002(烟碱), YC/TC217-2007(钾)^[6].

单体烟的感官评吸方法: 卷制长 70 mm, 圆周 27.5 mm 的烟支, 经过挑选、平衡水分后, 由贵州黄果树集团和贵州省烟草公司的评吸专家评吸鉴定. 烟叶的感官评吸包含 10 项指标, 分别为香气质、香气量、杂气量、刺激性、口感、余味、烟气细柔度、燃烧性、灰色、评吸总分等.

1.4 数据处理及分析方法

采用 Microsoft Excel 软件进行数据处理, 用 SPSS 数据分析系统中单因素随机区组统计分析进行数据分析, 用 DUNCAN 法检测差异有无统计学意义.

2 结果与分析

2.1 不同微地形烟叶群体光合特性分析

2.1.1 光合有效辐射(PAR)

由图 1 可以看出, 随着生育期的推进, PAR 呈先增加后降低的“抛物线”型动态变化趋势. 旺长期以前为迅速增长期, PAR 呈直线型快速增长. 旺长期到打顶期叶片吸收的 PAR 增长趋势缓慢, 保持在一个较高的水平, 该期间叶片处在旺盛的光合生理功能期. 从打顶期起, PAR 开始缓慢减小. 所有图同一生育期各烟叶处理中, 小写字母不同表示差异有统计学意义($p < 0.05$), 大写字母不同表示差异有统计学意义($p < 0.01$).

成熟期之前, 坝地烟叶长势较旺, 绿叶较多, 接受 PAR 的能力较强, 因此坝地烟叶吸收的 PAR 要高于坡地烟叶和台地烟叶, 数据统计表明团棵期、旺长期、打顶期坝地烟叶的 PAR 比坡地烟叶分别高出 73.68%, 14.68% 和 20.25%, 比台地烟叶分别高出 69.5%, 19.93% 和 14.86%; 进入成熟期后, 坝地烟叶成熟速度较其他处理快, 叶片吸收 PAR 的能力变弱, 因此数值较坡地烟叶和台地烟叶低; 坡地烟叶和台地烟叶长势差别不大, 整个生育期两者吸收的 PAR 数值较接近.

多重比较分析结果表明, 各个微地形处理 PAR 差异性规律不同. 团棵期和成熟期坝地与坡地、坝地与台地之间差异有统计学意义, 旺长期坝地与台地差异有统计学意义, 其余情况差异无统计学意义.

2.1.2 净光合速率(P_n)

生育期进程中不同微地形烤烟叶片的净光合速率见图 2, 总体上随着生育期的推进, P_n 呈先增加后降低的“抛物线”型动态变化趋势. 旺长期以前为迅速增长期, P_n 呈直线型快速增长. 旺长期至打顶期叶片的 P_n 增长趋势缓慢, 保持在一个较高的水平, 该期间叶片处在旺盛的光合生理功能期, 打顶期达到最大值, 此后 P_n 开始急速下降.

与 PAR 相似, 团棵期、旺长期、打顶期烟叶的 P_n 表现由小到大依次为台地, 坡地, 坝地, 成熟期为坝地, 台地, 坡地; 多重比较分析结果表明, 各个微地形处理 P_n 差异性规律不同. 只有团棵期的坝地与台地之间差异有统计学意义, 其余时期处理之间差异无统计学意义.

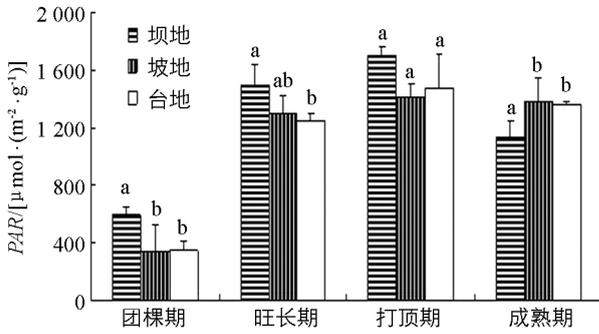


图 1 生育期不同微地形烟叶的光合有效辐射变化

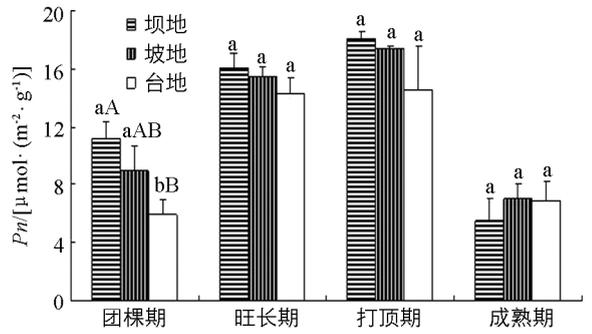


图 2 生育期不同微地形烟叶的净光合速率变化

2.1.3 气孔导度(G_s)和细胞间 CO_2 浓度(C_i)

从图 3 可见, 各微地形烤烟叶片 G_s 随着生育期的进行均呈现先增加后降低的“抛物线”趋势. 在坝地、坡地、台地 3 种微地形中, 烤烟叶片的 G_s 均在打顶期达到峰值, 成熟期为最低值; 团棵期、旺长期和打顶期的坝地、坡地和台地烟叶的 G_s 平均值总体特征由小到大依次为台地, 坡地, 坝地, 成熟期依次为坝地, 台地, 坡地.

多重比较分析结果表明, 各个微地形处理 G_s 差异性规律不同. 团棵期表现为处理两两之间差异有统计学意义 ($p < 0.05$), 坝地与台地之间差异有统计学意义 ($p < 0.01$); 其余时期各个处理之间差异无统计学意义. 总之, 微地形对团棵期烤烟叶片的 G_s 影响最大, 其次是成熟期, 再次是旺长期、打顶期.

各微地形烤烟叶片胞间 CO_2 浓度均随着生育期的进行而呈不同的趋势, 和净光合速率 P_n 的变化规律不一致, 如坝地烟叶为一直上升趋势, 坡地烟叶和台地烟叶为“低—高一低—高”的浮动趋势.

多重比较分析结果表明, 各个微地形处理 C_i 差异性规律不同. 团棵期总体表现为处理之间差异有统计学意义, 其中坝地与台地、坡地与台地之间差异有统计学意义; 旺长期总体表现为处理之间差异无统计学意义, 但坝地与坡地之间差异有统计学意义; 后两个时期差异有统计学意义. 总之, 微地形对团棵期烤烟叶片的 C_i 影响最大, 其次是旺长期, 最后是成熟期、打顶期.

2.1.4 蒸腾速率(T_r)和水分利用率(WUE)

从图 4 可见, 不同微地形各生育期叶片 T_r 的变化规律与 G_s 相似. 各微地形烤烟叶片 T_r 随着生育期的进行均呈现先增加后降低的“抛物线”趋势. 坝地、坡地、台地 3 种微地形, 烤烟叶片的 T_r 均在团棵期为最低值, 坝地和台地打顶期达到峰值, 坡地旺长期达到峰值; 团棵期、旺长期和打顶期的坝地、坡地和台地烟叶的 T_r 平均值总体特征由小到大依次为台地, 坡地, 坝地, 成熟期依次为坝地, 台地, 坡地. 数据统计表明团棵期、旺长期、打顶期坝地烟叶的 T_r 比坡地烟叶分别高出 22.31%, 2.22% 和 10.95%, 比台地烟叶分别高出 40.89%, 28.59% 和 28.85%.

可能是因为成熟期以前坡地空气湿度较小, 烟株叶片为防止水分的过多耗散而关闭气孔, 降低了 G_s , 从而减少了 T_r , 而在台地, 外界空气湿度较大, T_r 同样较小; 成熟期坝地烟叶生育期提前, 叶片光合能力下降, 导致 T_r 随之降低, 而坡地叶片生长最活跃, 因此 T_r 较高.

水分利用率(WUE)指的是农田蒸散消耗单位质量水所制造的干物质量, 是蒸腾系数的倒数. 生育期不同微地形叶片 WUE 呈现不同的变化趋势, 坝地和坡地烟叶的 WUE 变化趋势呈“高一低—高一低”型, 而台地烟叶一直呈下降趋势.

团棵期不同微地形 WUE 由大到小依次为坝地, 坡地, 台地, 旺长期依次为台地, 坝地, 坡地, 打顶期依次为坡地, 台地, 坝地, 成熟期依次为坝地, 台地, 坡地. 从测定数据可以看出生育团棵期, 叶片 WUE 的趋势与光合速率一致, 成熟期的两者趋势正好相反, 中间生育期是逐步过渡阶段. 说明生育前期, 烟株叶片少, 水分也吸收少, 不存在水分限制问题, 因此水分散失多就表明了烟株叶片较好的光合速率; 但随着烟株的

长大, 水分吸收越来越多, 水分可能就成了一种限制因素, 特别是成熟期, 叶片较高的光合速率可能要以散失水分为代价, 坡地叶片生育后期更需要适应较好的水分条件, 对于水分的胁迫可能更为敏感^[7].

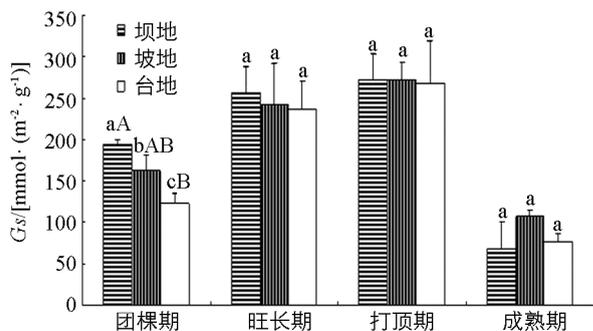


图 3 生育期不同微地形烟叶的气孔导度变化

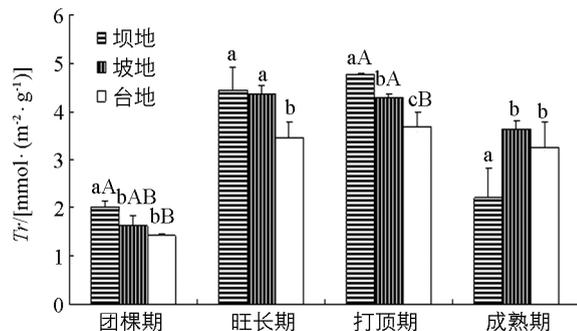


图 4 生育期不同微地形烟叶的蒸腾速率变化

2.1.5 叶片温度 (T_L)

生育期进程中不同微地形烤烟的叶片温度 T_L 各个处理变化趋势相似, 随生育期的进行呈上升趋势, 表现为团棵期叶片温度较低, 到旺长期叶片温度增加 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 左右, 再到打顶期、成熟期, 都为缓慢增加. 团棵期至打顶期, 不同微地形由大到小依次为坝地, 坡地, 台地, 成熟期依次为台地, 坡地, 坝地.

多重比较分析结果表明, 各个微地形处理 T_L 差异性规律不同. 团棵期总体表现为处理之间差异有统计学意义 ($p < 0.01$), 其中坝地与台地之间差异有统计学意义 ($p < 0.01$), 其他两两处理之间差异有统计学意义 ($p < 0.05$); 旺长期至成熟期的各个处理之间总体上差异无统计学意义, 仅仅坝地和台地处理之间差异有统计学意义, 其余两两处理之间差异无统计学意义.

2.2 碳代谢酶活性

叶片生长过程中, 淀粉酶活性和蔗糖酶活性可以作为衡量碳代谢强度的重要指标^[8-9]. 在两酶活性较高时, 光合速率高, 从而为烟叶的生长和其他有机化合物的形成提供了较多的碳架.

2.2.1 淀粉酶 (AMS)

淀粉酶是碳水化合物代谢中的重要酶类, 可将叶绿体中积累的淀粉转化为单糖, 因而直接关系到烟叶中淀粉的积累量, 进一步影响整个光合碳固定的强度.

3 种微地形处理烟叶生育期淀粉酶活性动态变化测定结果如图 5 所示, 在叶片生长成熟过程中酶活性变化趋势是: 在团棵期叶片淀粉酶活性较低, 随着叶片的生长进入旺长期, 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, 叶片成熟过程中淀粉酶活性又有所升高. 本研究得出的结果为前期淀粉酶活性低, 表明淀粉在积累; 烟叶生理成熟之后, 淀粉酶活性提高, 表明烟叶由积累淀粉向分解淀粉转变. 这与董惠萍^[10], Ratnavathi 等^[11] 研究结论一致.

不同微地形烟叶的淀粉酶活性比较, 成熟期以前由大到小依次为坝地烟叶, 台地烟叶, 坡地烟叶, 成熟期依次为坡地烟叶, 坝地烟叶, 台地烟叶. 在烤烟团棵期、旺长期、打顶期和成熟期, 坝地烟叶的 AMS 活性比台地烟叶增加的比例分别为 77.6% , 51.27% , 76.9% 和 22.47% , 坡地烟叶的 AMS 活性比台地烟叶增加的比例分别为 33.08% , 7.51% , 55.79% 和 36.0% . 多重比较分析结果表明, 3 种微地形烟叶的 AMS 活性之间差异在团棵期和旺长期总体上有统计学意义 ($p < 0.01$), 打顶期和成熟期差异有统计学意义 ($p < 0.05$).

2.2.2 蔗糖酶 (sucrase)

蔗糖酶与植物的碳代谢密切相关. 蔗糖酶可催化细胞质中蔗糖转化形成单糖, 促进叶绿体中磷酸丙糖向外运转, 使叶绿体中淀粉积累减少, 光合碳固定过程加强.

比较叶片生长不同时期蔗糖酶活性变化可知 (图 6), 在旺长期蔗糖酶活性最高, 打顶期以后活性逐渐下降. 不同微地形处理的烟叶蔗糖酶活性在旺长期差别较大, 之前和之后差异较小.

不同微地形烟叶比较,其蔗糖酶总体表现由大到小依次为坝地烟叶,坡地烟叶,台地烟叶;在烤烟团棵期、旺长期、打顶期和成熟期,坝地烟叶的蔗糖酶活性比台地烟叶增加的比例分别为 15.12%,30.72%,32.31%和 41.3%,坡地烟叶的蔗糖酶活性比台地烟叶增加的比例分别为 5.81%,19.05%,20.0%和 41.3%。多重比较分析结果表明,3 种微地形烟叶的蔗糖酶活性之间在旺长期差异有统计学意义($p < 0.01$),打顶期和成熟期差异有统计学意义($p < 0.05$),团棵期差异无统计学意义。

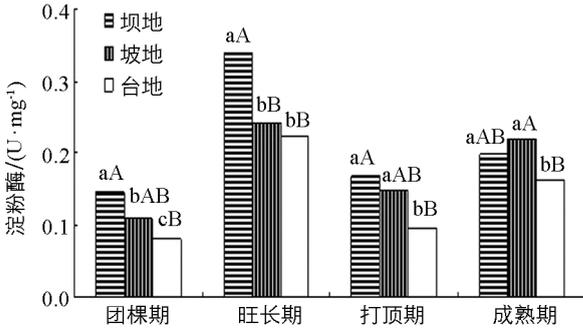


图 5 生育期不同微地形烟叶淀粉酶活性动态变化

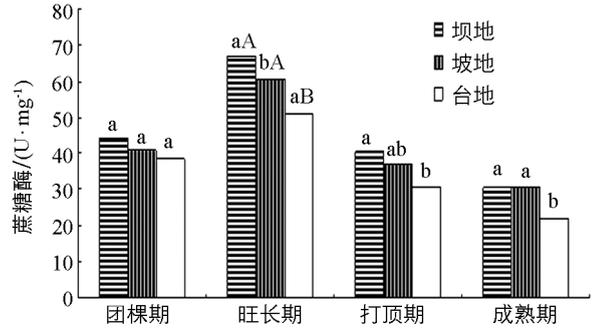


图 6 生育期不同微地形烟叶蔗糖酶活性动态变化

2.2.3 蔗糖合成酶(SS)

蔗糖合成酶(sucrose synthase, E. C. 2. 4. 1. 13)是一种存在于细胞质中的可溶性酶,有些不溶性的 SS 附着在细胞膜上. 在植物生长发育中 SS 既可催化蔗糖合成又可催化蔗糖分解,但通常认为 SS 主要起分解蔗糖的作用。

从图 7 可以看出,烟叶 SS 活性呈先上升后下降的单峰曲线,不同微地形处理比较表现由大到小依次为台地烟叶,坡地烟叶,坝地烟叶,这可能是因为台地烟叶的蔗糖质量分数上升很快,诱导了 SS 基因的表达,从而使 SS 活性上升. 在旺长期台地烟叶和坡地烟叶蔗糖质量分数高于坝地烟叶,而成熟期低于坝地烟叶,这可能是在这段时期里台地烟叶和坡地烟叶 SS 活性明显高于坝地烟叶,分解蔗糖的结果. 前期 3 种微地形烟叶 SS 活性差异不明显,后期差异有统计学意义,说明 SS 主要作用在后期。

2.2.4 蔗糖磷酸合成酶(SPS)

蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase)是一种可溶性酶,活性最适 pH 值约为 7.0,存在于细胞质中,催化如下可逆反应: $UDPG + 6\text{-磷酸果糖} \rightleftharpoons 6\text{-磷酸蔗糖} + UDP$ 。

从图 8 可以看出,不同微地形处理烟叶 SPS 活性也呈单峰曲线,且在旺长期达到最大值,说明在旺长期蔗糖合成速率达到最大,蔗糖积累较快,达到最大值. SPS 活性在烟叶生长中期(旺长期)坝地烟叶明显高于台地烟叶,而台地烟叶蔗糖质量分数显著高于坝地烟叶,说明蔗糖质量分数并不单纯地随 SPS 活性的上升而增加,而是几种酶综合作用的结果. 同时也说明了坝地烟叶蔗糖合成与分解都较迅速,即坝地烟叶碳代谢较旺盛. 多重比较分析结果表明,3 种微地形烟叶的 SPS 活性之间差异在成熟期之前差异无统计学意义,成熟期则差异有统计学意义。

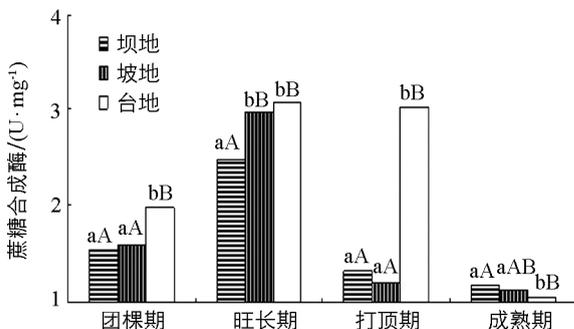


图 7 生育期不同微地形烟叶 SS 活性动态变化

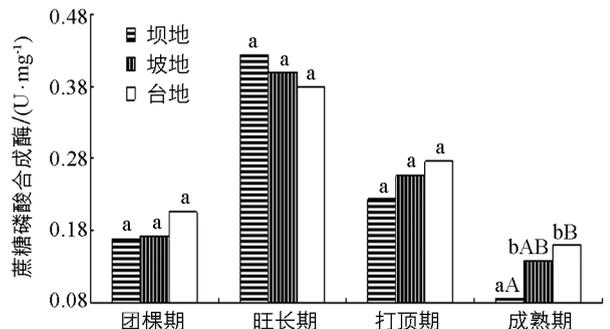


图 8 生育期不同微地形烟叶 SPS 活性动态变化

2.3 氮代谢酶活性

氮代谢包括无机氮(硝态氮)的还原、同化及有机含氮化合物的转化、合成等过程, 这些过程的变化趋势基本一致. 影响氮代谢的酶多而复杂, 主要有谷氨酰胺合成酶、硝酸还原酶、谷氨酸合成酶、中心蛋白酶、谷氨酸脱氢酶、谷草转氨酶、谷丙转氨酶等.

2.3.1 谷氨酰胺合成酶(GS)

GS 活力是反映植物氮同化能力的重要指标, GS 是催化植物体吸收 NH_4^+ 合成谷氨酰胺的关键酶, GS 活性是反映烟株体内氮素合成代谢强度的指标.

生育期烟叶 GS 活性呈现开口向下的抛物线趋势, 以打顶期其活性最大, 说明打顶期的氮素代谢强度增强并向生成谷氨酰胺的方向进行, 谷氨酰胺在氮素代谢中为很多含氮化合物的合成提供氮源, 见图 9. 不同微地形烟叶比较, 成熟期以前表现由大到小依次为坝地烟叶, 坡地烟叶, 台地烟叶, 成熟期依次为坡地烟叶, 坝地烟叶, 台地烟叶. 在烤烟团棵期、旺长期、打顶期和成熟期, 坝地烟叶的 GS 活性比台地烟叶增加的比例分别为 140.76%, 116.83%, 45.56% 和 30.0%, 坡地烟叶的 GS 活性比台地烟叶增加的比例分别为 58.24%, 104.77%, 27.38% 和 60.92%. 多重比较分析结果表明, 成熟期 3 种微地形烟叶的 GS 活性之间差异有统计学意义 ($p < 0.05$), 其余时期差异有统计学意义 ($p < 0.01$).

2.3.2 硝酸还原酶(NR)

硝酸还原酶是氮代谢的关键酶和限速酶, 其活性高低是烟叶氮代谢水平的直接反映. 由图 10 可知, 硝酸还原酶活性变化整体上呈现“倒 V”字型, 生育期各个微地形处理烟叶 NR 活性均呈现开口向下的“抛物线”趋势, 以旺长期其活性最大, 成熟期最小. 不同微地形烟叶比较, 与 GS 活性相似, 成熟期以前表现由大到小依次为坝地烟叶, 坡地烟叶, 台地烟叶, 成熟期依次为坡地烟叶, 坝地烟叶, 台地烟叶. 在烤烟团棵期、旺长期、打顶期和成熟期, 坝地烟叶的 NR 活性比台地烟叶增加的比例分别为 30.0%, 115.38%, 175.0% 和 33.33%, 坡地烟叶的 NR 活性比台地烟叶增加的比例分别为 20.0%, 76.92%, 100.0% 和 66.67%. 多重比较分析结果表明, 旺长期、打顶期 3 种微地形烟叶的 NR 活性之间差异有统计学意义 ($p < 0.01$), 团棵期、成熟期差异有统计学意义 ($p < 0.05$).

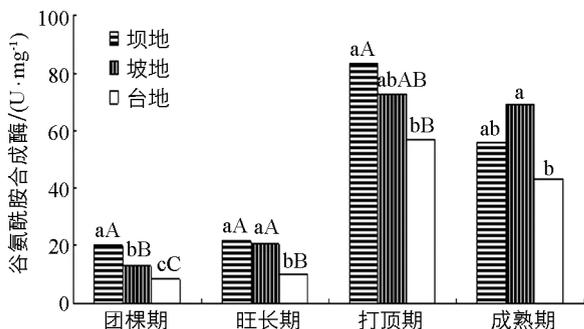


图 9 生育期不同微地形烟叶 GS 活性动态变化

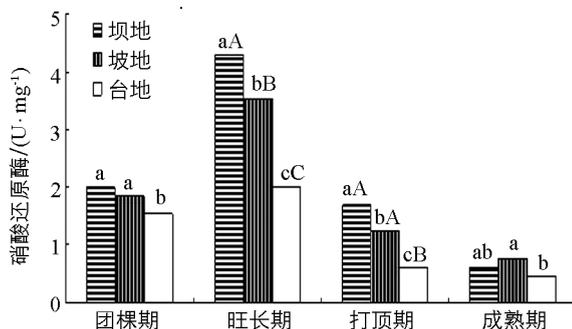


图 10 生育期不同微地形烟叶 NR 活性动态变化

2.4 抗氧化酶活性

超氧化物歧化酶(SOD)被认为是植物体内氧代谢的关键酶, 能催化体内超氧阴离子(O_2^-)的歧化反应产生 O_2 和 H_2O_2 , 避免超氧自由基对膜的伤害^[12]. 过氧化氢酶(CAT)可以将 SOD 作用过程产生的 H_2O_2 转化为 H_2O , 与 SOD 协同反应使活性氧维持在较低水平. 过氧化物酶(POD)主要催化 H_2O_2 和有机过氧化物, 加速多种有机物和无机物的氧化分解^[13]. 3 种酶共同作用清除体内过多的活性氧, 避免或减轻细胞膜的过氧化伤害.

2.4.1 超氧化物歧化酶(SOD)

由图 11 可知, SOD 活性随叶片衰老呈先升高后下降趋势, 各个微地形处理烟叶的 SOD 活性高峰都出

现在旺长期, 随后逐渐下降。

生育期烟叶 SOD 活性呈现开口向下的抛物线趋势, 不同时期表现由大到小依次为旺长期, 团棵期, 打顶期, 成熟期, 以旺长期其活性最大, 说明旺长期烟株自身清除有害物质的能力最强. 不同微地形烟叶比较, 成熟期以前表现由大到小依次为坝地烟叶, 台地烟叶, 坡地烟叶, 成熟期依次为坡地烟叶, 台地烟叶, 坝地烟叶. 在烤烟团棵期、旺长期和打顶期, 坝地烟叶的 SOD 活性比台地烟叶增加的比例分别为 8.17%, 29.0% 和 31.58%, 坡地烟叶的 SOD 活性比台地烟叶增加的比例分别为 1.6%, 5.48% 和 2.28%; 成熟期坝地烟叶比台地烟叶低 25.23%, 坡地烟叶比台地增加 55.16%. 多重比较分析结果表明, 除旺长期 3 种微地形烟叶的 SOD 活性之间差异无统计学意义外, 其余时期差异有统计学意义。

2.4.2 过氧化物酶(POD)

生育期烟叶 POD 活性同 SOD 活性变化相似, 也呈现开口向下的抛物线趋势, 不同时期表现由大到小依次为旺长期, 打顶期, 团棵期, 成熟期; 在烤烟团棵期、旺长期和打顶期, 坝地烟叶的 POD 活性比台地烟叶增加的比例分别为 14.79%, 20.14% 和 16.31%, 坡地烟叶的 POD 活性比台地烟叶增加的比例分别为 11.84%, 7.66% 和 2.53%; 成熟期坝地烟叶比台地烟叶低 22.28%, 坡地烟叶比台地烟叶增加 4.05%. 各个生育期 3 种微地形烟叶的 POD 活性之间差异无统计学意义(图 12)。

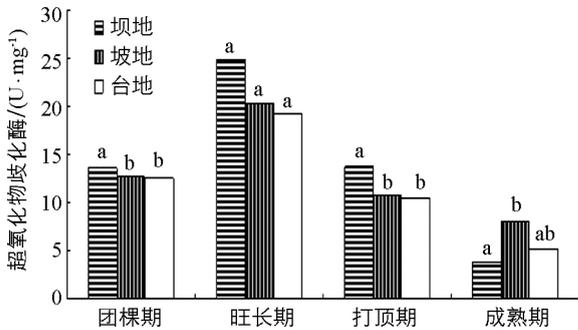


图 11 生育期不同微地形烟叶 SOD 活性动态变化

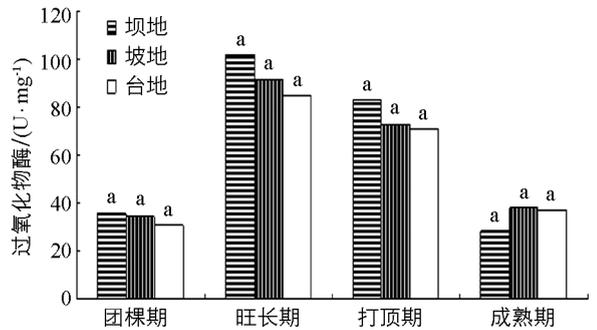


图 12 生育期不同微地形烟叶 POD 活性动态变化

2.4.3 过氧化氢酶(CAT)

生育期烟叶 CAT 活性也呈现开口向下的抛物线趋势, 不同时期表现由大到小依次为团棵期, 打顶期, 成熟期, 旺长期; 在烤烟团棵期、旺长期、打顶期和成熟期, 坝地烟叶的 CAT 活性比台地烟叶增加的比例分别为 11.78%, 82.96%, 37.5% 和 86.99%, 坡地烟叶的 CAT 活性比台地烟叶增加的比例分别为 1.41%, 29.44%, 2.31% 和 98.0%, 除团棵期 3 种微地形烟叶的 CAT 活性之间差异无统计学意义, 其余时期差异有统计学意义。

2.5 烤后烟叶品质

3 种微地形处理烤后中部烟叶的还原糖、烟碱质量分数表现由大到小依次为坝地烟叶, 坡地烟叶, 台地烟叶, 坝地烟叶的中部叶片还原糖、烟碱质量分数比台地烟叶增加的比例分别为 28.7%, 26.67%, 坡地烟叶对应台地烟叶的增加比例分别为 23.59%, 10.22%; 钾素质量分数表现由大到小依次为坡地烟叶, 坝地烟叶, 台地烟叶, 坝地烟叶比台地烟叶增加的比例为 2.21%, 坡地烟叶对应台地烟叶的增加比例为 27.94%. 多重比较分析结果表明, 各个微地形处理烟叶化学成分质量分数间差异有统计学意义. 总体上坡地烟叶的化学成分较坝地烟叶和台地烟叶协调。

不同微地形处理烤后中部烟叶的感官评吸评价见表 1. 坡地烟叶的香气质、杂气量、口感、烟气细柔度、燃烧性都好于坝地烟叶和台地烟叶, 坝地烟叶在香气量、灰色又略好于台地烟叶, 评吸总分坡地烟叶最高, 坝地次之, 台地最低, 总体上感官评吸评价结果由大到小依次为坡地烟叶, 坝地烟叶, 台地烟叶。

表 1 微地形中部烟叶的评吸质量评价

处理	香气质	香气量	杂气量	刺激性	口感	余味	烟气细柔度	燃烧性	灰色	总分
坝地烟叶	较好	较足	微有	微有	较纯净舒适	较好	较细柔	较强	白	78.6
坡地烟叶	好	较足	无	无	纯净舒适	好	细柔	强	白	84.9
台地烟叶	较好	有	微有	微有	较纯净舒适	较好	较细柔	较强	灰白	72.0

3 讨 论

3.1 微地形烟叶群体光合指标关系分析

本研究结果表明, 3 个微地形处理烟叶的净光合速率(P_n)与其气孔导度(G_s), 蒸腾速率(T_r)的变化规律基本相似, 但与胞间 CO_2 浓度(C_i)变化规律不一致, 大部分情况下两者呈负相关. 说明叶片在发育过程中 P_n 变化的主要原因是非气孔限制, 即叶肉细胞光合活性的浮动引起的^[14]; 而不同微地形烟叶随大气浓度 CO_2 的升高 C_i 增加, 为保持 C_i 分压始终低于大气 CO_2 分压(约 20%~30%左右), 植物通过调节气孔开闭程度来降低 C_i , 气孔对 C_i 很敏感, C_i 的增加常伴随着气孔的关闭和 G_s 降低, 即气孔阻力的增大, 从而减少了 T_r . 本研究结果与 Berry 等^[15], 周小玲等^[16]的研究结果一致.

本研究结果还表明, 3 种微地形对团棵期烤烟叶片的 G_s 影响最大, 其次是成熟期, 再次是旺长期、打顶期, 而对团棵期烤烟叶片的 C_i 影响最大, 其次是旺长期, 最后是成熟期、打顶期.

3.2 碳氮代谢酶活性变化分析

烟叶生长成熟过程中碳氮代谢是最基本的生理代谢活动, 其在作物生育期间的变化动态直接影响光合产物的形成、转化以及矿质营养的吸收、蛋白质的合成等, 只有碳水化合物与含氮化合物之间平衡协调, 才能生产出优质烟叶^[17]. 氮代谢需要依赖碳代谢提供碳源和能量, 而碳代谢又需要氮代谢提供酶蛋白和光合色素, 二者需要共同的还原力, ATP 和碳骨架^[18]. 酶的催化作用对烟株及烟叶体内各种代谢活动至关重要, 任一酶活性变化均会引起相关代谢及烤后化学成分的变化, 对烟叶品质及其香吃味有重要影响.

蔗糖酶与植物组织的生长有密切关系, 是衡量同化产物的转移、利用及植物细胞代谢和生长强度的指标, 也是碳代谢的重要标志^[19]. 在甘蔗等其他作物上, 已将其活性作为衡量碳代谢强度的重要指标^[8]. 本研究结果表明, 3 种微地形烟叶之中, 其中坝地烟叶的蔗糖酶为最高, 这与其烟叶叶绿素质量分数高和光合速率高、碳水化合物生产量大、烟株生长旺盛的结果是一致的, 较高的碳代谢为烟叶的生长和其他有机化合物的形成提供了较多的碳架.

硝酸还原酶是高等植物氮素同化过程一硝酸光合作用的限速酶, 其活性大小与氮代谢呈正相关, 常用来表示氮代谢强度^[19-20]. 本研究结果表明, 不同微地形烟叶比较, 成熟期以前表现由大到小依次为坝地烟叶, 坡地烟叶, 台地烟叶, 成熟期依次为坡地烟叶, 坝地烟叶, 台地烟叶, 说明坝地烟叶的氮代谢在烤烟生育期间一直较活跃, 只是到了成熟期以后坡地烟叶才后来者居上, 略高于坝地烟叶.

4 结 论

研究表明, 不同微地形烟叶在成熟期以前时期的群体光合指标和各种碳氮代谢酶活性基本表现由大到小依次为坝地烟叶, 坡地烟叶, 台地烟叶, 成熟期依次为坡地烟叶, 坝地烟叶, 台地烟叶. 生育前期坝地烟叶的各项生理生化指标总体略微占优, 烟叶生长较快, 坡地烟叶次之, 台地烟叶则处于劣势; 到了成熟期,

坡地烟叶的生理生化指标协调性超过了坝地烟叶和台地烟叶。坡地烟叶的化学成分较坝地烟叶和台地烟叶协调。多重比较分析结果表明,各个微地形处理烟叶化学成分质量分数间差异总体上有统计学意义。总体感官评吸评价由大到小依次为坡地烟叶,坝地烟叶,台地烟叶。总之,与坝地烟叶和台地烟叶相比,整个生育期的坡地烟叶群体光合指标和各种碳氮代谢酶活性基本上保持了一个较高水平,所以坡地烟叶的推广生产对于山区烟叶品质的提升具有较大优势。

参考文献:

- [1] 李洪勋. 贵州地貌与烤烟生产 [J]. 中国农学通报, 2007, 23(7): 525—528.
- [2] AKEHURST B C. Tobacco [M]. London and New York: Longman, 1981: 15—16.
- [3] 国务院驻襄县、郟县高级烟基地工作组. 土壤与烟叶品质关系的调查报告 [R]. 轻工业科学技术通讯: 烟草专册, 1965: 8—9.
- [4] 董谢琼, 徐虹, 杨晓鹏, 等. 基于 GIS 的云南省烤烟种植区划方法研究 [J]. 中国农业气象, 2005, 26(1): 16—19.
- [5] 云南省烟草科学研究所, 中国烟草育种研究(南方)中心. 云南烟草栽培学 [M]. 北京: 科学出版社, 2006.
- [6] 曹景林, 林国平, 周应兵, 等. 皖南不同地貌和不同类型土壤香料烟质量特征分析 [J]. 中国烟草科学, 2000, 21(3): 25—28.
- [7] 匡廷云. 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.
- [8] 李玉潜, 谢九生, 谭中文. 甘蔗叶片碳、氮代谢与产量、品质关系研究初探 [J]. 中国农业科学, 1995, 28(4): 46—53.
- [9] 熊福生, 高煜珠, 詹勇昌, 等. 植株叶片蔗糖、淀粉积累与其降解酶活性关系研究 [J]. 作物学报, 1994, 20(1): 52—58.
- [10] 董惠萍. 不同施肥量对烤烟烟叶氮碳代谢的影响 [J]. 云南农业大学学报, 1992, 7(4): 237—243.
- [11] RATNAVATHI C V, NAGESWARA R K. Nitrate Reductase of Tobacco in Relation to Age and Nitrogen Fertilization [J]. Tobacco Research, 1992, 18(1/2): 121—124.
- [12] 於丙军, 刘友良. 盐胁迫对一年生盐生野大豆幼苗活性氧代谢的影响 [J]. 西北植物学报, 2003, 23(1): 18—22.
- [13] DUNFORD H B, STILLMAN J S. On the Function and Mechanism of Action of Peroxidases [J]. Coord Chem Rev, 1976, 19(3): 187—251.
- [14] FARQHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal Conductance and Photosynthesis [J]. Annual Reviews of Plant Physiology, 2003, 33(4): 317—345.
- [15] BERRY J A, DOWNTON W J S. Environmental Regulation of Photosynthesis [M]. New York: Academic Press, 1982: 263—343.
- [16] 周小玲, 田大伦, 张旭东, 等. 不同 CO₂ 浓度对 4 个桉木品系光合特性的影响 [J]. 林业科学研究, 2007, 20(5): 710—716.
- [17] TSO T C. Production, Physiology and Biochemistry of Tobacco Plant [M]. Beltsville: Ideals, 1990.
- [18] 史宏志, 韩锦峰. 烤烟碳氮代谢几个问题的探讨 [J]. 烟草科技, 1998(2): 34—36.
- [19] 张新要, 李天福, 刘卫群, 等. 配施饼肥对烤烟叶片含氮化合物代谢及酶活性的影响 [J]. 中国烟草科学, 2004, 25(3): 31—34.
- [20] 刘卫群, 韩锦峰, 史宏志, 等. 数种烤烟品种中碳氮代谢与酶活性的研究 [J]. 中国农业大学学报, 1998, 3(1): 22—26.

Photosynthetic Characteristics, Enzymes Activities of Carbon-Nitrogen Metabolism and Quality of Flue-Cured Tobacco Planted in Different Micro-Topographies

LI Hong-xun^{1,2}, WANG Long-chang¹, RAN Chun-yan¹,
CHEN Guang-yu¹, PAN Wen-jie², CHEN Wei²

1. School of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Key Laboratory of Eco-Environments in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, Engineering Research Center of South Upland Agriculture, Ministry of Education, Chongqing 400716, China;

2. Guizhou Academy of Tobacco Science, Guiyang Guizhou 550081, China

Abstract: In order to explore the quality characteristics of flue-cured tobacco in mountainous areas and provide a theoretical guidance to local tobacco production, tobacco cultivar k326 was planted in a block experiment at Dafengdong of Kaili city, Guizhou province in 3 kinds of micro-topographies (dam, sloping field and platform) in 2014. Differences in photosynthetic characteristics, enzyme activity of carbon and nitrogen metabolism and other physiological and biochemical indexes of the plants under different topographies were studied, and evaluation of the tobacco leaves was made in laboratory. The results showed that the change in PAR , P_n , G_s and Tr of tobacco leaves during the whole growth period showed a “parabola” trend of downward opening, and these indexes were in the order of dam tobacco < platform tobacco < sloping tobacco at the mature stage and of the order of platform tobacco < sloping tobacco < dam tobacco at the other growth stages, and the difference in these indexes among micro-topographic treatments varied for different stages. The changes in intercellular CO_2 concentration of dam tobacco showed an ascendant trend during the whole growth period, but that of sloping tobacco and platform tobacco showed a fluctuating trend of “low-high-low-high”. The change in AMS, sucrase, GS, NR, SOD, POD and CAT activity of tobacco leaves during the whole growth period showed a “parabola” trend of downward opening, of which GS activity was biggest at the topping stage, while the other enzyme activities were biggest at the flourishing stage, and all enzyme activities were the largest at the mature stage, and they showed an order of dam tobacco > sloping tobacco > platform tobacco at the other stages. SS activity of tobacco increased first and then decreased, exhibiting a single-peak curve, and an obvious difference was present among the micro-topographies: platform tobacco > sloping tobacco > dam tobacco. SPS activity of tobacco leaves also showed a single-peak curve, with the maximum occurring at the vigorously growing stage of the plant. SPS activity of dam tobacco leaves was significantly higher than that of platform tobacco leaves, and the difference was significant among micro-topographies at the mature period. In a word, canopy photosynthetic indexes and the enzyme activities of carbon and nitrogen metabolism of different micro-topographical leaves were generally in the order of dam tobacco > sloping tobacco > platform tobacco before the mature stage, after which the order changed as sloping tobacco > dam tobacco > platform tobacco. Tobacco plants grown in a sloping micro-topography had the best comprehensive physiological and biochemical indexes, followed in sequence by those grown in dam and platform tobacco micro-topographies.

Key words: micro-topography; flue-cured tobacco; photosynthetic characteristics; enzyme for carbon and nitrogen metabolism; quality of tobacco leaf

