

不同锌肥水平下烤烟光响应曲线的拟合

白羽祥¹,杨焕文¹,徐照丽²,李正凤³,王 戈^{1*},史普酉¹,
张金峰¹,韦 俊¹,谭小兵¹,吕世保¹

(1. 云南农业大学 烟草学院,云南 昆明 650201; 2. 云南省烟草农业科学院,云南 昆明 650201;
3. 云南中烟工业有限责任公司,云南 昆明 650201)

摘要: 为探究不同光响应曲线模型拟合不同锌肥水平下烤烟光合特征的适宜性,以烤烟 K326 为研究对象,采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型和双曲线修正模型对烟株成熟期中部叶的光响应曲线进行拟合,通过分析光合参数的拟合值和实测值的近似度,选出光响应曲线适宜的拟合模型。结果表明,随着锌肥适量的增施,烤烟的最大净光合速率、暗呼吸速率、光饱和点等光合特征参数均有所上升,烤烟叶片的光合能力明显提高,但当锌肥过量时光合特征参数反而下降。3 种模型对不同锌肥水平下烤烟成熟期中部叶光响应曲线的拟合效果优劣排序为双曲线修正模型>非直角双曲线模型>直角双曲线模型,且双曲线修正模型拟合出的光合特征参数最丰富。因此,双曲线修正模型是拟合不同锌肥水平下烤烟光响应曲线的适宜模型。

关键词: 烤烟; 锌肥; 光响应曲线

中图分类号: S572 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2016)12-0040-05

Light-response Curves Fitting of Tobacco under
Different Zinc Fertilizer Levels

BAI Yuxiang¹, YANG Huanwen¹, XU Zhaoli², LI Zhengfeng³,
WANG Ge^{1*}, SHI Puyou¹, ZHANG Jinfeng¹, WEI Jun¹, TAN Xiaobing¹, LÜ Shibao¹

(1. College of Tobacco Science, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. Yunnan Academy of Tobacco Science, Kunming 650201, China; 3. China Tobacco Yunnan Industrial Co., Ltd., Kunming 650201, China)

Abstract: In order to research the applicability of different light-response curve models to photosynthetic characteristics in flue-cured tobacco under different zinc fertilizer levels, the light response curve of central leaves of tobacco plants in maturity period was studied by using the flue-cured tobacco K326 as the research object. And three light response curve models, including rectangle hyperbola model, non-rectangle hyperbola model and hyperbolic correction model, were used to fit the light response curve, and the optimal model was screened out by analyzing the degree of approximation between fitted value and measured value. The results showed that, with the right increase of zinc fertilizer amount, the photosynthetic characteristic parameters of flue-cured tobacco including the maximum net photosynthetic rate, the dark respiratory rate, the light saturation point, and so on, were increased, and the leaf photosynthetic capacity significantly improved. But when the zinc fertilizer amount was excessive, the characteristic parameters decreased. The fitting effect order of three models under different zinc fertilizer levels of flue-cured tobacco in mature central leaves was rectangle hyperbola model > non-rectangle hyperbola model > hyperbolic correction model. Thus photosynthetic characteristic parameter of hyperbolic

收稿日期:2016-06-06
基金项目:云南中烟工业有限责任公司科技项目(滇烟工科[2013]494号);云南省应用基础研究计划项目(2015FB145);云南省烟草公司资助项目(2015YN03)
作者简介:白羽祥(1991-),男,河南驻马店人,在读硕士研究生,研究方向:烟草生理生化。E-mail:cotsbyx@163.com
* 通讯作者:王 戈(1982-),男,云南曲靖人,讲师,博士,主要从事烟草生理生化研究。E-mail:wangge302@126.com
网络出版时间:2016-11-25 14:24:32
网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/41.1092.S.20161125.1424.005.html>

correction model was the most abundant. Under different zinc fertilizer levels, the hyperbolic correction model was the best light-response curve model.

Key words: flue-cured tobacco; zinc fertilizer; light response curve

锌是植物生长发育过程中不可缺少的微量元素之一,是植物体内多种酶的组成成分,与碳水化合物的合成、转运和转化等过程密切相关^[1],锌在促进植物光合作用、参与生长素和蛋白质的合成等^[2-3]方面也具有重要的生理意义。锌对烤烟的生长发育、抗病性和产质量有着重要影响^[4],充足的锌可以提高烤烟叶绿素的含量从而提高光合作用效率^[5],适量的锌还可以提高烟叶的香气质和香气量等,从而提高烟叶品质^[6]。另外,锌是植物体内某些酶的辅因子或活化剂,在植物的光合作用、抗逆性胁迫等方面都起着重要作用,因此,植物缺锌会对光合作用产生消极影响^[7]。玉米在缺锌时会导致叶片蒸腾速率降低,气孔导度减小,光合速率下降^[8]。水稻缺锌会导致叶片失绿,光合速率降低,产量下降^[9]。苦瓜缺锌时叶绿素含量下降,光合速率降低,碳水化合物的合成与代谢能力减弱^[10]。烤烟在缺锌时叶色严重失绿,叶片厚度不均匀,甚至出现坏死,从而降低其光合速率^[11]。值得提出的是,当锌过多时也会对烤烟根系吸收面积产生不利影响,从而影响烤烟的生长发育进程^[12]。

植物光合作用光响应曲线描述了光合有效辐射(PAR)与植物净光合速率(Pn)之间的关系^[13],其对进一步了解植物生长规律及光合效率特征具有重要作用。大量研究指出,同一植物光响应曲线采用不同模型的拟合结果存在差异。因此,必须有针对性地

表 1 试验田土壤基本理化性状

pH	有机质/(g/kg)	全氮/(g/kg)	全磷/(g/kg)	全钾/(g/kg)	水解氮/(mg/kg)	有效磷/(mg/kg)	速效钾/(mg/kg)
7.77	24.77	1.77	0.77	13.95	98.66	44.69	178.07

1.2 试验设计

试验以锌肥施用量为因素,共设 4 个处理:T1 为当地常规施肥,T2 为当地常规施肥 + 7.5 kg/hm² 锌施用量,T3 为当地常规施肥 + 15 kg/hm² 锌施用量,T4 为当地常规施肥 + 22.5 kg/hm² 锌施用量。3 次重复,随机区组排列,行株距 1.20 m × 0.60 m,每小区栽烟 50 株,小区之间设保护行。增施的锌肥采用 ZnSO₄,按处理施用量作为基肥一次性施入,其他田间管理参照当地优质烟叶生产技术规程进行。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 产量 烘烤结束后,对标识的每杆烟叶称质量,记录每杆烟叶的干质量,统计各处理所有的烟叶

况的模型,才能提高对模型中各参数估计的准确性。烤烟的光响应曲线可以反映其对不同光强的吸收利用规律,在不同锌肥处理下进行研究,更能从生理机制上反映出烤烟对锌胁迫的适应及其自身的调节^[14]。目前,有关锌肥与烤烟光合作用及光响应曲线关系的研究在国内鲜见报道。关于光响应曲线拟合的模型较多,常用的一般为直角双曲线模型、非直角双曲线模型、双曲线修正模型和指数模型^[15],由于这些模型各有优缺点,所以研究不同光响应曲线模型对不同锌水平下烤烟的适用性显得尤为重要。鉴于此,以烤烟 K326 为研究对象,在其他条件相同的情况下,从不同供锌水平研究烟株成熟期中部叶的光合作用光响应特征,采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型和双曲线修正模型等 3 种模型对光响应曲线进行拟合,并比较 3 种模型的差异,旨在选出烤烟在锌胁迫下最优的光响应曲线模型,为研究烤烟锌素营养生理和栽培提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验概况

大田试验于 2015 年 4 月在云南省楚雄州姚安县栋川镇进行。试验田土壤为红壤土,前茬作物为小麦,供试烤烟品种为 K326,种植密度为 16 500 株/hm²。烟苗移栽前,按 S 形 9 点取样法采集试验田基础土样,风干后测定土壤样品的理化性状,具体见表 1。

等级状况和产量,并以 16 500 株/hm² 烟叶进行产量测算。

1.3.2 SPAD 值 于移栽后 3 个月,用 SPAD-502 测定仪(日本)测量各处理中部叶的叶绿素含量。选取 3 株长势良好差异不大的烟株进行 SPAD 测量,每株烟选取 3 片中部叶片进行测量。

1.3.3 光合参数 移栽后 3 个月,于晴朗的上午 9:00—12:00,每小区选取 3 株生长一致的烤烟,用软毛刷刷去中部叶表面的灰尘,然后用 LI-6400 型便携式光合作用测定仪(Li-COR Inc,美国)和 Li-6400-02B 蓝红光源探头,分别在 PAR 为 1 500、1 200、900、600、300、150、50、0 μmol/(m² · s) 以及

CO₂ 注入系统设定值为 400 μmol/mol 下测定烤烟中部叶的光合特征参数。

1.4 光合作用光响应曲线模型

1.4.1 直角双曲线模型 直角双曲线模型^[16]的表达式为：

$$P_n = \frac{\alpha I P_{n_{\max}}}{\alpha I + P_{n_{\max}}} - R_d$$

式中, P_n 为净光合速率[μmol/(m²·s)]; α 是表观量子效率; I 为光量子通量密度[μmol/(m²·s)]; $P_{n_{\max}}$ 为最大净光合速率[μmol/(m²·s)]; R_d 是暗呼吸速率[μmol/(m²·s)]。参数初始值及限制设定范围为: $\alpha = 0.05, P_{n_{\max}} = 30, R_d = 2; \alpha \leq 1, P_{n_{\max}} \leq 50$ 。

1.4.2 非直角双曲线模型 非直角双曲线模型^[17]的表达式为：

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{n_{\max}} - \sqrt{(\alpha I + P_{n_{\max}})^2 - 4\theta_{\max}\alpha I P_{n_{\max}}}}{2\theta_{\max}} - R_d$$

式中, θ_{\max} 是非直角双曲线的凸度($0 < \theta_{\max} < 1$),其他字母的意义与直角双曲线模型中的相同。参数初始值及限制设定范围为: $\alpha = 0.05, P_{n_{\max}} = 30, R_d = 2; \alpha \leq 0.125, P_{n_{\max}} \leq 50$ 。

1.4.3 双曲线修正模型 双曲线修正模型^[18]的表达式为：

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} - R_d$$

式中, β 和 γ 为系数,其余字母意义同上。参数初始值及限制设定范围为: $\alpha = 0.01, \beta = 0.0001, \gamma = 0.001, R_d = 0.3; \alpha \leq 1, \beta \leq 1, \gamma \leq 1, R_d \leq 1.5$ 。

1.5 数据处理

试验数据采用 Excel 2013 进行初步处理,并采用 SPSS 22.0 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同锌肥水平对烤烟产量及成熟期中部叶生育指标的影响

随着锌肥的增施,烤烟产量、SPAD 值、Pn 均呈现先增加后减小的趋势(表 2),其中 T3 处理产量最高,T4 处理产量最低。以上结果说明,增施适量的锌肥可以提高烤烟叶片的叶绿素含量,促进烤烟的光合作用,进而促进了叶片光合产物产生与积累,进

表 2 锌肥对烤烟产量及成熟期中部叶生育指标的影响			
处理	SPAD 值	Pn/[μmol/(m ² ·s)]	产量/(kg/hm ²)
T1	43.7bc	9.4bc	2 353.3bc
T2	48.8b	10.2b	2 574.6b
T3	55.3a	14.3a	2 761.2a
T4	40.1c	8.3c	2 313.7c

注:同列不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。

一步提高了产量,但施加过量的锌会导致叶绿素含量减少、净光合速率降低,烤烟减产。

2.2 直角双曲线模型对光响应曲线的拟合

由图 1 各处理实际测量值可知,各处理的 Pn 随着施锌量的增加而增大,当施锌量达到 22.5 kg/hm² (T4)的时候,Pn 反而降低。由直角双曲线模型拟合出的 4 个处理的净光合速率均随 PAR 的增强而逐渐增大,这与实际测量值差异较大,尤其是 PAR 在 900~1 500 μmol/(m²·s)时,实测值表现为下降趋势,但拟合值却一直处于上升趋势。表明,该模型无法拟合出叶片达到光饱和点后光合速率下降的趋势。

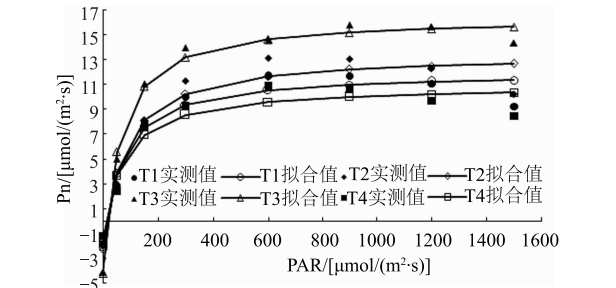


图 1 直角双曲线模型对不同处理烤烟光响应曲线的拟合

2.3 非直角双曲线模型对光响应曲线的拟合

利用非直角双曲线模型能很好地拟合出 T3 处理的光响应曲线,其拟合值和测量值差别不大,而在模拟其他 3 个处理时,拟合值与测量值差别较大(图 2),尤其是当 PAR 大于 1 200 μmol/(m²·s)时,拟合值明显大于测量值,由此可见,非直角双曲线模型也无法拟合出叶片达到光饱和点后光合速率下降的趋势。

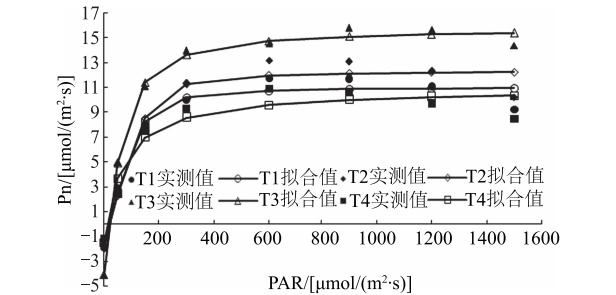


图 2 非直角双曲线模型对不同处理烤烟光响应曲线的拟合

2.4 双曲线修正模型对光响应曲线的拟合

双曲线修正模型对 4 个处理的拟合效果均与测量值相似(图 3)。各个处理在设定的光合有效辐射内已达到光饱和点,所以拟合出的光响应曲线呈现出先上升后下降的趋势。结果表明,双曲线修正模型能克服直角双曲线模型和非直角双曲线模型不能拟合出光饱和点的不足。

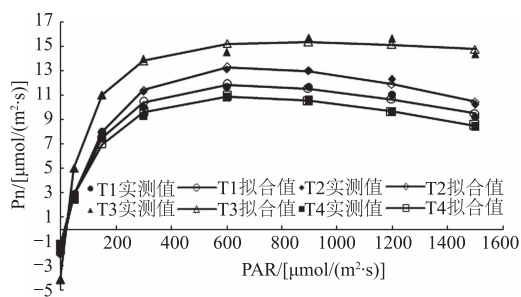


图 3 双曲线修正模型对不同处理烤烟光响应曲线的拟合

2.5 3 种光响应曲线模型拟合参数比较

由 3 种曲线模型拟合出的光合参数对比可知, 决定系数 (R^2) 大小关系为双曲线修正模型 > 非直角双曲线模型 > 直角双曲线模型 (表 3), 说明这 3 种

模型中双曲线修正模型最适合不同锌肥水平下烤烟光合作用光响应曲线的拟合, 其次为非直角双曲线模型; 从最大净光合速率 (Pn_{max}) 和暗呼吸速率 (R_d) 来看, 除双曲线修正模型外, 另外 2 个模型的拟合值与测量值均有较大的差异; 最重要的是, 由于直角双曲线模型和非直角双曲线模型没有极值, 都不能直接拟合出光响应曲线的光饱和点 (LSP), 而双曲线修正模型能很好地拟合出光响应曲线的光饱和点。由表 3 可知, 随着锌肥施用量的提高, 最大净光合速率 (Pn_{max}) 呈现先升高后降低的趋势, 其中 T3 处理 (15 kg/hm^2) 最高, 当锌肥施用量达到 22.5 kg/hm^2 (T4) 时最低。

表 3 各处理不同模型拟合参数与测量值对比

处理	模型	α	$Pn_{max}/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$	$LSP/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$	$LCP/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$	$R_d/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$	R^2
T1	I	0.203	14.05	—	12.1	2.09	0.945
	II	0.088	12.77	—	19.6	1.70	0.970
	III	0.123	11.85	652	16.3	1.82	0.996
	测量值	—	11.71	700	35.0	1.80	—
T2	I	0.207	15.76	—	13.3	2.37	0.943
	II	0.081	14.03	—	20.8	1.67	0.965
	III	0.119	13.33	669	17.9	1.96	0.999
	测量值	—	13.14	850	30.0	2.02	—
T3	I	0.378	20.60	—	14.3	4.24	0.991
	II	0.233	19.87	—	19.1	4.10	0.994
	III	0.305	15.38	825	16.5	4.12	0.997
	测量值	—	15.78	900	25.0	4.11	—
T4	I	0.067	11.03	—	16.2	1.08	0.969
	II	0.079	12.24	—	32.2	2.29	0.990
	III	0.106	10.89	638	13.7	1.31	0.996
	测量值	—	9.63	600	35.0	1.19	—

注: I—直角双曲线模型; II—非直角双曲线模型; III—双曲线修正模型。

3 结论与讨论

植物的叶绿素含量及光合作用强弱对于植株生长发育进程及产质量形成具有重要作用^[19]; 适当提高锌肥施用量, 叶绿素含量增加, 植物光合速率增加, 产质量明显提高^[20], 但当锌肥施用过量时反而对烤烟的生长发育产生不利影响^[12]。本研究也得出了相同的结果, 即随着施锌量增加, 烤烟的 SPAD 值、净光合速率以及烤烟产量均呈现先增加后降低的趋势。

本研究中 T3 处理 3 种模型的决定系数均大于 0.990, 说明 3 种模型均能较好地拟合出 T3 处理的光响应曲线, 不同的模型对其他 3 个处理的拟合效果差异较大。从决定系数上比较来看, 拟合的优劣排序为双曲线修正模型 > 非直角双曲线模型 > 直角双曲线模型, 这与刘建栋等^[21]、王帅等^[14]在小麦和

玉米上的研究结果一致。3 种模型在对未达到光饱和的烤烟进行光响应曲线拟合时具有较高的拟合度, 能直观地表达出净光合速率随光合有效辐射增强而增加的趋势; 但在对达到光饱和的烤烟进行拟合时存在较大差异, 其中, 直角双曲线模型和非直角双曲线模型表现为光响应曲线是一条没有极值的渐近线^[22]而不是呈现先上升后下降的趋势。双曲线修正模型在以上 2 种情况下均能很好地拟合出烤烟的实际光响应曲线, 建议在研究不同锌肥水平下烤烟光响应曲线特征时采用双曲线修正模型进行拟合。

参考文献:

[1] 廖伟, 舒芳靖, 倪毅, 等. 烤烟锌营养研究进展[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(23): 9-10, 13.
[2] 王华宗, 钱六九, 吴义鸿, 等. 绿色锌肥在绿色食品茶园中应用试验初报[J]. 茶业通报, 2002, 24(4): 25-26.

- [3] 杨凤娟,刘世琦,王秀峰,等. 锌对大蒜生理生化指标及营养品质的影响[J]. 土壤肥料,2005(1):35-38.
- [4] 刘国顺,王文亮,郝伟宏,等. 锌肥对烤烟生长发育的影响[J]. 河南农业大学学报,1998,32(增刊):93-96.
- [5] 廖伟,舒芳靖,左业华,等. 烤烟锌肥施用技术研究进展[J]. 湖南农业科学,2015(7):148-150,154.
- [6] 黄学跃,樊在斗,柴家荣,等. 有机肥与中微肥对晒烟品质的影响[J]. 云南农业大学学报,2003,18(1):10-13.
- [7] 陆景陵. 植物营养学:上册[M]. 北京:中国农业大学出版社,2003.
- [8] 汪洪,金继运,周卫. 不同土壤水分供应与施锌对玉米水分代谢的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2004,10(4):367-373.
- [9] 陈新平. 水稻、玉米缺锌症状和防治[J]. 河南农业,2015(14):35-36.
- [10] 叶立华. 锌对苦瓜生长发育及生理代谢影响的研究[J]. 福建农林大学,2005(5):2-7.
- [11] 朱金峰,景延秋,宋光辉,等. 叶面施锌对烤烟生理特性及锌含量的影响[J]. 湖南农业科学,2012(3):34-36.
- [12] 刘国顺,习向银,时向东,等. 锌对烤烟漂浮育苗中烟苗生长及生理特性的影响[J]. 河南农业大学学报,2002,36(1):18-22.
- [13] 李晓宇,杨成超,于雷,等. DPS 软件在中缓 12 杨光响应曲线拟合中的应用[J]. 湖南林业科技,2015,42(3):85-89,100.
- [14] 王帅,韩晓日,战秀梅,等. 不同氮肥水平下玉米光响应曲线模型的比较[J]. 植物营养与肥料学报,2014,20(6):1403-1412.
- [15] 叶子飘,李进省. 光合作用对光响应的直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型的对比研究[J]. 井冈山大学学报(自然科学版),2010,31(3):38-44.
- [16] 王秀伟,毛子军. 7 个光响应曲线模型对不同植物种的实用性[J]. 植物研究,2009,29(1):43-48.
- [17] 刘宇锋,萧浪涛,童建华,等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 中国农学通报,2005,21(8):76-79.
- [18] 叶子飘. 光合作用对光响应新模型及其应用[J]. 生物数学学报,2008,23(4):710-716.
- [19] 黄松青,危跃,屠乃美,等. 控释肥对烤烟光合特性和产质量与氮钾利用率的影响[J]. 中国烟草科学,2015,36(1):54-60.
- [20] 江力,张荣铤. 不同氮钾水平对烤烟光合作用的影响[J]. 安徽农业大学学报(自然科学版),2000,27(4):328-331.
- [21] 刘建栋,于强,金之庆,等. 冬小麦叶片光合作用农业气象数学模型研究[J]. 中国农业气象,2003,24(1):22-25.
- [22] 叶子飘,于强. 光合作用光响应模型的比较[J]. 植物生态学报,2008,32(6):1356-1361.

(上接第 12 页)

- [55] 宋凯. 天然植物型食品防腐剂:200610042802. 4[P]. 2007-11-21.
- [56] 马志卿,冯俊涛,苟亚峰,等. 一种植物源果蔬保鲜剂及其制备方法:200810150137. X[P]. 2008-12-03.
- [57] 冯俊涛,何军,马志卿,等. 一种植物源果蔬保鲜剂及其制备方法:200810150138. 4[P]. 2008-11-19.
- [58] 施庆珊,疏秀林,黄小荣. 一种荔枝生物高分子涂膜保鲜剂:200910192821. 9[P]. 2010-04-07.
- [59] 赵伯涛,钱骅,张卫明,等. 一种蔬菜水果涂膜保鲜剂及其制备工艺:03132342. 1[P]. 2004-04-14.
- [60] 张玉华,王国利,孟一,等. 果蔬涂膜保鲜剂:201010132290. 7[P]. 2010-06-30.
- [61] 陈均志,孙根标,何飞. 基于中草药的杨梅保鲜剂及其制备方法:201010153764. 6[P]. 2010-08-25.
- [62] 张昭其,汪跃华,庞学群,等. 一种青蒿提取物和制备方法及应用:201019050024. 7[P]. 2010-07-14.
- [63] 王庆国,陈庆敏,胥丽娜,等. 一种杀菌组合物:201110257827. 7[P]. 2012-01-18.
- [64] 刘光明,姜北,何丽仙,等. 用活性炭和植物多酚制成的保鲜抑菌抗氧化包装信封:201120446980. X[P]. 2012-12-05.
- [65] 赵斌,李拥军,刘敬,等. 一种果蔬保鲜剂及其制备方法:201110000889. X[P]. 2011-08-17.
- [66] 韩立荣,吴华,王永宏,等. 一种植物源果蔬保鲜剂及其制备方法:201210208183. 7[P]. 2012-10-17.
- [67] 刘玲,谌馥佳,隆小华,等. 菊芋叶片酚类提取物及其制备方法和应用:201310056376. X[P]. 2013-05-22.
- [68] 冯俊涛,韩立荣,赵荣祥,等. 一种植物源枸杞鲜果保鲜剂及其制备方法:201410009552. 9[P]. 2014-05-07.
- [69] 陈纯. 艾蒿的抑菌作用及其在果蔬保鲜中的应用[D]. 福州:福建农林大学,2009.
- [70] 苟亚峰. 一种植物精油保鲜微乳剂的研制及其保鲜作用测定[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2008.
- [71] 凌静. 淀粉基果蔬涂膜保鲜剂的研制[D]. 重庆:西南大学,2009.
- [72] 阳晖,雍凯. 乳清蛋白可食性膜对圣女果贮藏品质的影响[J]. 安徽农业科学,2011,39(1):258-260.
- [73] 赵焜焜. 两种植物精油的安全性评价[D]. 长春:东北师范大学,2008.
- [74] 孙雨晴. 复合植物提取物的组方、安全性评价及其在小鼠上的应用研究[D]. 金华:浙江师范大学,2012.
- [75] 莫琼,彭义,刘力,等. 冷却兔肉复合天然保鲜剂的安全性评价[J]. 中国畜牧杂志,2012,48(18):65-68.