

网络出版时间:2013-07-18 16:03

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20130718.1603.024.html>

氮肥基施与追施比例对烤烟光合特性及 氮代谢关键酶活性的影响

罗莎莎¹, 符云鹏¹, 牛志强¹, 习红昂², 闫伸¹, 曾宇¹, 樊武广², 王传兴²

(1 河南农业大学 烟草学院, 河南 郑州 450002; 2 河南省南阳市烟草公司, 河南 南阳 473000)

[摘要] 【目的】研究氮肥基施与追施比例对烤烟叶片色素含量、光合特性及氮代谢关键酶活性的影响, 为提高烟株氮肥利用率提供参考。【方法】以“云烟 87”为试验材料, 以不施氮肥为对照(CK), 研究氮肥不同基施与追施比例(T1. 全部氮肥作基肥; T2. 氮肥 80% 作基肥, 20% 作追肥; T3. 氮肥 60% 作基肥, 40% 作追肥)对烟株色素含量、光合特性及氮代谢关键酶活性的影响。【结果】增加氮肥追施比例能提高后期烤烟叶片的叶绿素和类胡萝卜素含量。在烤烟整个生育期, 施氮处理的烟叶净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)均基本表现为随氮肥追施比例的提高而增大, 且均高于对照; 胞间二氧化碳浓度(C_i)在烤烟整个生育期以 T3 处理最高。移栽后 45 d, T1 处理的硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性最高; 移栽后 60~75 d, 硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性基本随着氮肥追施比例的增大而增加。【结论】追施氮肥保证了烟株后期生长对氮肥的同化能力, 改善了烟株的光合特性, 其中氮肥 60% 作基肥, 40% 作追肥为最佳施氮模式。

[关键词] 烤烟; 氮肥; 基追肥比例; 光合特性; 氮代谢

[中图分类号] S572

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2013)08-0042-07

Effects of ratio between basal nitrogen and top-dressing on photosynthetic characteristics and activities of key enzymes involved in nitrogen metabolism

LUO Sha-sha¹, FU Yun-peng¹, NIU Zhi-qiang¹, XI Hong-ang², YAN Shen¹,
ZENG Yu¹, FAN Wu-guang², WANG Chuan-xing²

(1 Tobacco College of Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan 450002, China;

2 Tobacco Company of Nanyang City, Nanyang, Henan 473000, China)

Abstract: 【Objective】To improve the utilization rate of nitrogen fertilizer, the investigation on the effects of ratio between basal nitrogen and top-dressing on pigment content and photosynthetic characteristics and activities of key enzymes involved in nitrogen metabolism in flue-cured tobacco leaves was conducted. 【Method】Using ‘Yunyan 87’ as experimental material and with no nitrogen application as control, the effects of ratio between basal nitrogen and top-dressing on pigment content and photosynthetic characteristics and activities of key enzymes involved in nitrogen metabolism were conducted. 【Result】Dressing nitrogen was helpful to improve the contents of chlorophyll and carotenoid and photosynthetic efficiency, and promote material accumulation of tobacco plant. The activities of the nitrataase and glutamine synthetase raised as the increase of fertilizer application at later growth stage of tobacco plant. 【Conclusion】Increasing

* [收稿日期] 2012-10-18

[基金项目] 浓香型特色优质烟叶开发重大专项(Ts-01-2011005)

[作者简介] 罗莎莎(1988—), 女, 河南周口人, 在读硕士, 主要从事烟草栽培生理生化研究。E-mail: yangong0602@163.com

[通信作者] 符云鹏(1964—), 女, 河南南阳人, 副教授, 硕士生导师, 主要从事烟草栽培生理生化研究。E-mail: ypfu01@163.com

fertilizer application guaranteed assimilative capacity of tobacco plant to nitrogenous fertilizer, and improved photosynthetic characteristics of tobacco. Compared with other treatments, 60% nitrogenous fertilizer as basal nitrogen, 40% as top-dressing was the best one.

Key words: flue-cured tobacco; nitrogen; ratio between basal fertilizer and top-dressing; photosynthetic characteristics; nitrogen metabolism

氮是烤烟生长发育的必需元素,它参与烟株的碳氮代谢过程,影响烟叶的产量、品质和致香物质的形成^[1-2]。合理的施氮量可以保证烟株的正常生长发育,平衡烟叶碳氮化合物之间的组成及比例^[3],对稳定烤烟产量,提高烟叶质量具有重要作用^[4]。大量研究表明,在氮用量一定的情况下,增加追施氮肥的比例可提高植株叶片叶绿素含量、改善光合性能、延长叶绿体功能期及增加光合产物的积累^[5-7]。目前,在烤烟生产中氮肥施用量偏高以及施肥时期把握不准等现象比较普遍,往往导致烟株生长中后期土壤供氮能力较强、氮代谢过旺,烟碱含量偏高,这不但会影响烟叶的产量、质量和风味,而且产生氮肥的浪费和环境的污染。优化氮肥管理,适时适量地满足作物生长发育的养分需要,是提高肥料利用率,增加产量、改善品质、提高效益的重要途径。氮肥的优化,包括施氮总量和施氮时期及其分配比例的确定等方面^[8]。刘卫群等^[9]研究了氮肥追施用量和追施时期对烤烟品质的影响,结果表明,移栽后 20 d 追施 30% 氮素,烟株高,有效叶数多,上、下部叶各化学成分比较协调、评吸质量好;袁仕豪等^[10]研究了多雨地区烤烟对基肥和追肥氮肥的利用率,结果表明,随着氮肥追施比例的增大,烟叶采收结束后氮肥的总残留量和损失量减少。因此,适当增大氮肥的追施比例,可以提高多雨地区烤烟的氮肥利用率。以往研究多集中在氮肥对烟叶品质的影响等方面^[9-12],而关于氮肥基施与追施比例对烤烟生长发育过程中色素降解与光合特性影响的研究较少,故本试验从氮肥分配比例入手,探讨氮肥基施与追施比例对烤烟叶片色素含量、光合特性及碳氮代谢关键酶活性的影响,以期对烤烟合理施肥提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2011 年在河南省方城县金叶园进行。供试品种为“云烟 87”,04-28 移栽,株行距 55 cm×110 cm。试验土壤为黄褐土,土壤有机质含量为 12.8 g/kg,速效氮含量为 53.3 mg/kg,速效磷含量为 6.2 mg/kg,速效钾含量为 101.0 mg/kg。

1.2 试验设计

试验设 4 个处理,每处理 3 次重复,随机区组排列,小区长 17 m、宽 4.8 m,面积为 81.6 m²。纯氮、P₂O₅、K₂O 用量按当地常规施肥设置,施用量分别为 52.5, 90 和 180 kg/hm²。4 个处理中,磷肥、钾肥作为基肥全部施用;氮肥依据基施与追施比例(以下简称基追比)不同,具体处理如下:T1. 全部氮肥作基肥;T2. 氮肥 80% 作基肥,20% 作追肥;T3. 氮肥 60% 作基肥,40% 作追肥;CK. 不施氮肥。全部基肥于起垄时开沟条施,追肥于移栽后 25 d 穴施。

1.3 测定指标与方法

于移栽后 45, 60, 75, 90 d, 选择生长一致且受光良好的中部 11~13 片烟叶测定如下指标。

1.3.1 色素含量的测定 参考张立军等^[13]的方法,取 0.2 g 叶片用体积分数 95% 的乙醇提取,分别测定提取液在 665, 649, 470 nm 处的吸光度,计算叶绿素和类胡萝卜素含量。

1.3.2 光合特性的测定 采用 LI-6400 便携式光合作用测定仪(LI-COR, USA),选择光功能良好的叶片(避开主脉),于晴天上午 09:00—11:00 进行光合特性(净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间二氧化碳浓度(C_i))的测定。测定时使用开放式气路,CO₂ 浓度为 380 μ mol/L 左右,选择红蓝光源叶室,设定光量子密度(PAR)为 800 μ mol/(m·s),空气相对湿度为 60%,叶温为 32 $^{\circ}$ C 左右。每处理测定 3 株,每株重复 3 次,取平均值作为观测结果。

1.3.3 硝酸还原酶(NR)活性的测定 采用活体法测定^[14]。称取 0.500 0 g 烟叶(剪成 0.5~1.0 cm 的小块),混匀后放入试管,重复 4 次(1 份为对照样品,3 份为平行测试样品)。向各试管加入 KNO₃-异丙醇-磷酸缓冲液混合液 9 mL,其中一管立即加入 1.0 mL 三氯乙酸,混匀(做对照)。然后将所有的试管置于 30 $^{\circ}$ C 下于黑暗处保温 30 min,分别向各处理管中加 1.0 mL 三氯乙酸,摇匀终止反应。将各试管静置 2 min,吸取上清液 2 mL 加入另一组试管,分别加入体积分数 1% 对氨基苯磺酸溶液 4 mL 和质量分数 0.2% α -萘胺溶液 4 mL,摇匀显色 30

min,以对照为空白,在 540 nm 波长下测定吸光度。
1.3.4 谷氨酰胺合成酶(GS)活性的测定 参照文献[15]的方法测定,以 540 nm 波长下测定的吸光度间接表示谷氨酰胺合成酶活性。

1.4 数据分析

数据处理及制图采用 SPSS 17.0 和 Microsoft Excel 2003 进行。

2 结果与分析

2.1 氮肥基追比对烤烟叶片色素含量的影响

叶绿素是绿色植物进行光合作用的物质基础,也是植物进行氮代谢的重要中间物,叶绿素含量的高低对植物的生长发育和品质优劣具有重要影

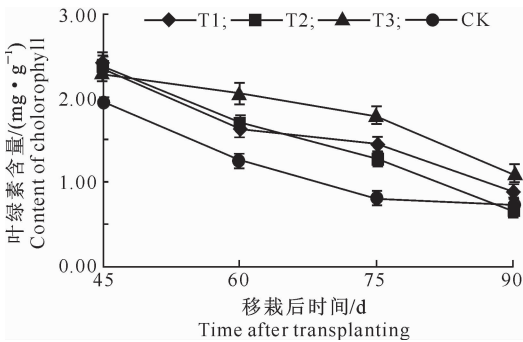


图 1 氮肥基追比对烤烟叶片叶绿素含量的影响

Fig.1 Effects of nitrogen ratio of basal and topdressing on chlorophyll content in flue-cured tobacco leaves

2.2 氮肥基追比对烤烟叶片光合特性的影响

由图 3 可知,不同处理烤烟叶片 P_n 变化规律基本一致,均呈单峰曲线变化:在 45~60 d,随着生育期的延长, P_n 增加,在 60 d 时达到最大值;之后随着时间的延长 P_n 降低。在同一生育期,不同处理间的 P_n 值差异较大,移栽后 60 d, P_n 表现为随氮肥追施比例的增大而增加;且在移栽后 75 d, T3 处理的 P_n 与其他处理差异达极显著水平。

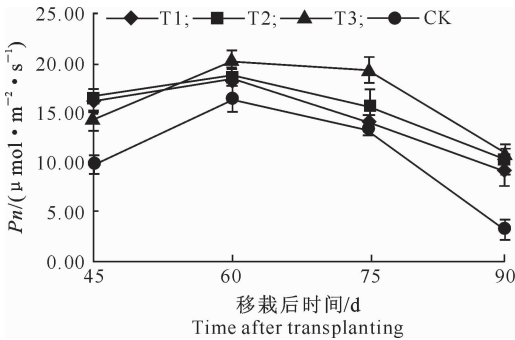


图 3 氮肥基追比对烤烟叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)的影响

Fig.3 Effects of nitrogen ratio of basal and topdressing on P_n and G_s in flue-cured tobacco leaves

响^[16]。由图 1 可知,不同处理的叶绿素含量随着烤烟生育期的推进逐渐降低。移栽后 45 d, T1、T2、T3 处理的叶绿素含量无明显差异,但均高于 CK;之后随着时间的延长,追肥比例较高的 T3 处理叶绿素下降幅度较小,至移栽后 90 d, T3 处理叶绿素含量均高于其他处理。

图 2 显示,不同处理的类胡萝卜素含量随着烤烟生育期的推进呈单峰曲线变化,各处理的峰值均出现在移栽后 75 d。移栽后 45~60 d,类胡萝卜素含量变化幅度较小,且各处理无明显差异;至移栽后 75 d,各处理类胡萝卜素含量表现为 T3>T2>T1>CK,移栽后 90 d 表现为 T3>T1>CK>T2,且 T3 处理与其他处理差异显著。

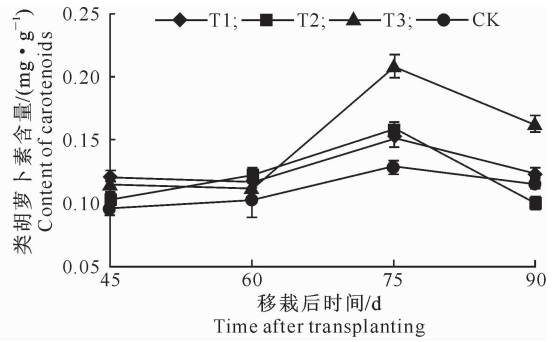
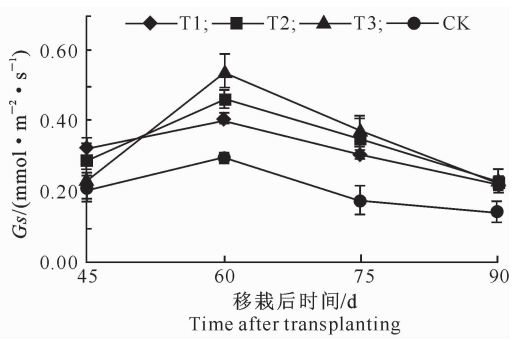


图 2 氮肥基追比对烤烟叶片类胡萝卜素含量的影响

Fig.2 Effects of nitrogen ratio of basal and topdressing on carotenoids content in flue-cured tobacco leaves

不同处理烤烟叶片 G_s 变化规律基本一致,均呈单峰曲线变化。在移栽后 45~60 d,各处理 G_s 均增加,在移栽后 60 d 不同处理均达到峰值;之后随着时间的延长 G_s 下降。其中在移栽后 60 d, T3 处理的 G_s 为 0.54 mmol/($\text{m}^2\cdot\text{s}$),极显著高于其他处理,在移栽后 90 d 时略高于其他处理。在整个生育期,CK 的 G_s 值均最低(图 3)。



由图 4 可知,不同处理的 Tr 和 Ci 均随着烤烟生育期的推进基本呈单峰曲线变化。移栽后 60 d,随着叶片进入功能旺盛期,除了 T1 处理外,其他处理的 Tr 均达到最大值,且 T3 处理的 Tr 值极显著

高于其他处理。移栽后 60 d,T1 处理和 CK 的 Ci 达到最大值;移栽后 75 d, T2、T3 处理的 Ci 达到峰值,在整个生育期,T3 处理的 Ci 均高于其他处理。

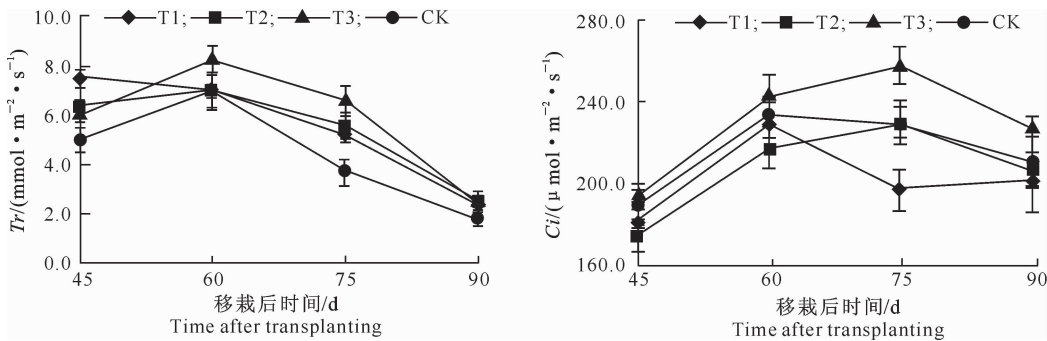


图 4 氮肥基追比对烤烟叶片蒸腾速率(Tr)和胞间二氧化碳浓度(Ci)的影响

Fig. 4 Effects of nitrogen ratio of basal and topdressing on Tr and Ci in flue-cured tobacco leaves

2.3 烤烟叶片色素含量与光合特性的相关性分析

由表 1 可知,烤烟叶片色素含量与 Pn 、 G_s 、 Tr 均表现为正相关,其中叶绿素 a 含量与 Pn 呈显著正相关,叶绿素 b 含量与 Pn 呈极显著正相关,叶绿

素 a、b 含量与 Tr 均呈极显著正相关;叶绿素 a、b 含量与 Ci 呈负相关,类胡萝卜素含量与 Ci 呈正相关,但相关性不显著。

表 1 烤烟叶片色素含量与光合特性的相关性分析

Table 1 Correlation analysis with chlorophylls content in flue-cured tobacco leaves and photosynthetic capability

指标 Index	相关系数 Correlation coefficient			
	Pn	G_s	Tr	Ci
叶绿素 a Chl a	0.561 *	0.462	0.768 * *	-0.317
叶绿素 b Chl b	0.633 * *	0.487	0.793 * *	-0.265
类胡萝卜素 Carotenoids	0.154	0.160	0.110	0.424

注:“*”表示相关性显著($P<0.05$);“* *”表示相关性极显著($P<0.01$)。
Note:“*”Correlation is significant at the $P=0.05$ level,“* *” Correlation is significant at the $P=0.01$ level.

2.4 氮肥基追比对烤烟叶片硝酸还原酶活性的影响

氮肥基追比对烤烟叶片硝酸还原酶活性的影响见图 5。

活性均高于 CK。移栽后 45 d, T1 处理的 NR 活性最高;至移栽后 60 d, T2 和 T3 处理 NR 活性值较高,且极显著高于 T1 处理和 CK;之后各处理的 NR 活性均持续下降,至移栽后 90 d,各施肥处理的 NR 活性无显著差异,但均显著高于 CK。

2.5 氮肥基追比对烤烟叶片谷氨酰胺合成酶活性的影响

谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶循环是植物同化氮的主要途径^[17]。由图 6 可知,各处理的谷氨酰胺合成酶活性随着烤烟生育期的推进均呈单峰曲线变化,除 T3 处理的谷氨酰胺合成酶活性峰值出现在移栽后 75 d 外,其余各处理的峰值均出现在移栽后 60 d。各施氮处理谷氨酰胺合成酶活性均高于 CK。移栽后 45 d, T1 处理的谷氨酰胺合成酶活性最高;至移栽后 60 d, T2 和 T3 处理谷氨酰胺合成酶活性较高,不同处理谷氨酰胺合成酶活性表现为 $T2>T1>T3>CK$,且施氮处理与 CK 差异极显著;至移栽后 75 d,除 T3 处理谷氨酰胺合成酶活性持

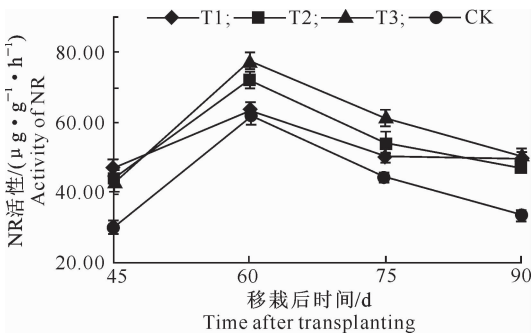


图 5 氮肥基追比对烤烟叶片硝酸还原酶(NR)活性的影响

Fig. 5 Effects of nitrogen ratio of basal and topdressing on NR activity in flue-cured tobacco leaves

由图 5 可知,不同处理 NR 活性随着烤烟生育期的推进均呈单峰曲线变化,且各处理的峰值均出现在移栽后 60 d。在同一生育期不同施氮处理 NR

续上升外,其余各处理的谷氨酰胺合成酶活性逐渐下降,这可能与 T3 处理的氮肥追施量较高,至移栽后 75 d 仍有较高的氮肥同化能力有关;至烟叶进入成熟期(移栽后 90 d),各处理谷氨酰胺合成酶活性迅速下降至较低水平,但各处理间差异不显著。

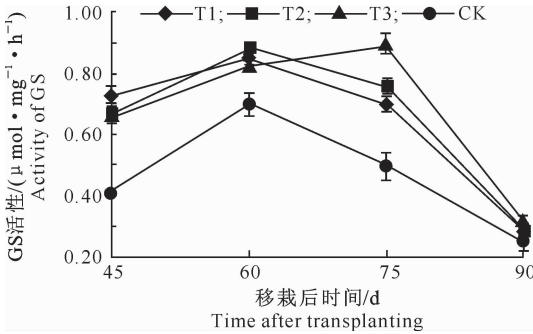


图 6 氮肥基追比对烤烟叶片谷氨酰胺合成酶(GS)活性的影响

Fig. 6 Effects of nitrogen ratio of basal and topdressing on GS activity in flue-cured tobacco leaves

3 讨论与结论

作为植物光合作用的载体,色素含量对植株光能的吸收和传递以及三磷酸腺苷(ATP)、还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)的合成均有影响。Chen 等^[18]和姜卫兵等^[19]研究表明,色素含量的变化在一定程度上反映了植物光合作用强度的高低。康国章等^[5]认为,追施氮肥可提高植株后期叶绿素含量,延缓植株衰老。本研究中,叶绿素 a 和 b 的含量与植物的 P_n 呈显著正相关,生长发育后期 T3(氮肥 60%作基肥,40%作追肥)处理的叶绿素含量较高,说明追施氮肥对维持叶片光合作用起到了积极的作用。朱英华等^[20]研究认为,类胡萝卜素在光合作用中仅起到吸收和传递光能的作用,不参与光化学反应,与本试验中类胡萝卜素含量与光合指标相关性较低的结论一致。王瑞新^[21]研究表明,烟叶中类胡萝卜素含量与烟草品质存在正相关关系。本试验中,烟叶成熟期(移栽后 90 d) T3 处理的类胡萝卜素含量最高,说明氮肥追施比例较高时有利于提高烤烟叶片的类胡萝卜素含量,从而提高了烟叶品质。

光合作用是作物产量和品质形成的基础,作物中 90%以上的干物质直接或间接来自于光合作用^[22]。烟叶既是烟株的营养器官,又是经济器官,烟株的生长发育和产量品质的形成,最终决定于烟草植株个体与群体的光合作用。因此,光合作用是烟叶产量和品质形成的基础^[23]。本试验结果表明,

移栽后 60 d, T3(氮肥 60%作基肥,40%作追肥)处理的 P_n 、 G_s 和 Tr 值均高于其他处理,这说明氮肥 60%作基肥,40%作追肥有利于改善烤烟叶片的光合功能,促进叶片光合速率,从而提高产量,这与康国章等^[5]提出的追施氮肥有利于延缓植株衰老、增加光合产物积累的观点相一致。移栽后 45 d, T3 处理和 CK 的 C_i 较高,但 P_n 值均较低,这可能是因为此时 CO_2 已经处于饱和阶段,不能成为光合作用的限制因素,而 CO_2 受体量,即 RuBP 羧化酶的再生速率则成为影响光合作用的主要因素^[24],这与马冬云等^[25]的研究结论基本一致,即氮肥可以提高 RuBP 羧化酶活性,从而有利于植株保持较高的光合速率。

谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶循环是高等植物同化氮的主要途径,谷氨酰胺合成酶是处于氮代谢中心的多功能酶,其活性的高低反映了氮素同化能力的强弱。NR 是植物氮素同化的关键酶,其活性的高低影响植物氮水平,也与植物的耐肥性有密切关系^[26]。申丽霞等^[27]认为,在施氮总量相同条件下,增加氮肥追施比例可以提高植株的 NR、谷氨酰胺合成酶活性。刘卫群等^[28]研究表明,烟叶后期 NR 活性随着氮肥追施量的增大而增加,与本试验结果一致。

前人研究表明,在施氮总量相同的条件下,增加氮肥追施比例有利于提高氮肥利用率和烟叶品质,但追施比例过大易导致后期烟株生长过旺,贪青晚熟^[11]。因此,在实际生产中,应注意协调氮肥追施与基施的比例,在减少肥料浪费和环境污染的同时提高烟叶产量和品质。在本试验生态条件下,氮肥追施比例最高的 T3 处理(氮肥 60%作基肥,40%作追肥)更有利于提高烟叶光合特性,提高烟叶后期酶活性,改善烟叶碳氮代谢的生理机能,延缓衰老时间,提高光合效率和产量,是适合河南地区的最佳施氮模式。

[参考文献]

- [1] 张延春,陈治锋,龙怀玉,等. 不同氮素形态及比例对烤烟长势、产量及部分品质因素的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(6): 787-792.
Zhang Y C, Chen Z F, Long H Y, et al. Effect of different nitrogen forms and their ratio on agronomical character, economic and quality of flue-cured tobacco [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2005, 11(6): 787-792. (in Chinese)
- [2] 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, 21(3):

- 668-674.
- Zhang S J, Huang Y J, Ren Q C, et al. Effects of nitrogen fertilization on leaf senescence, photosynthetic characteristics, yield, and quality of different flue-cured tobacco varieties [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(3): 668-674. (in Chinese)
- [3] Long R C, Woltz W G. Depletion of nitrate reductase activity in response to soil leaching [J]. Agron J, 1972, 64: 789-792.
- [4] Davis D L, TNielsen M. 烟草: 生产, 化学和技术 [M]. 北京: 化学工业出版社, 2003: 76-78.
- Davis D L, TNielsen M. Tobacco: Production, chemistry and technology [M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2003: 76-78. (in Chinese)
- [5] 康国章, 郭天财, 朱云集, 等. 不同生育时期追氮对超高产小麦生育后期光合特性及产量的影响 [J]. 河南农业大学学报, 2000, 34(2): 103-106.
- Kang G Z, Guo T C, Zhu Y J, et al. Effects of nitrogen application at different growth stages on photosynthetic characteristics and yield of super-high-yielding wheat in the later growing period [J]. Journal of Henan Agricultural University, 2000, 34(2): 103-106. (in Chinese)
- [6] 关义新, 林 葆, 凌碧莹. 光氮互作对玉米叶片光合色素及其荧光特性与能量转换的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2000, 6(2): 152-158.
- Guan X Y, Lin B, Ling B Y. Interaction effects of light density and nitrogen on maize leaf pigments, chlorophyll fluorescence and energy transition [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2000, 6(2): 152-158. (in Chinese)
- [7] 云 菲, 刘国顺, 史宏志. 光氮互作对烟草气体交换和部分碳氮代谢酶活性及品质的影响 [J]. 作物学报, 2010, 36(3): 508-516.
- Yun F, Liu G S, Shi H Z. Interaction effects of light intensity and nitrogen supply on gas exchange, some enzyme activities in carbon-nitrogen metabolism and quality in flue-cured tobacco [J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(3): 508-516. (in Chinese)
- [8] 钟旭华, 黄农荣, 郑海波, 等. 不同时期施氮对华南双季杂交稻产量及氮素吸收和氮肥利用率的影响 [J]. 杂交水稻, 2007, 22(4): 62-66.
- Zhong X H, Huang N R, Zheng H B, et al. Effect of nitrogen application timing on grain yield, nitrogen uptake and use efficiency of hybrid rice in south China [J]. Hybrid Rice, 2007, 22(4): 62-66. (in Chinese)
- [9] 刘卫群, 石俊雄, 陈良存, 等. 氮肥运筹对烤烟产质量的影响 [J]. 贵州农业科学, 2005, 33(5): 51-52.
- Liu W Q, Shi J X, Chen L C, et al. Effects of nitrogen topdressing on leaf quality and yield of flue-cured tobacco [J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2005, 33(5): 51-52. (in Chinese)
- [10] 袁仕豪, 易建华, 蒲文宣, 等. 多雨地区烤烟对基肥和追肥氮的利用率 [J]. 作物学报, 2008, 34(12): 2223-2227.
- Yuan S H, Yi J H, Pu W X, et al. Nitrogen use efficiency of base fertilizer and top dressing in flue-cured tobacco in rainy regions [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(12): 2223-2227. (in Chinese)
- [11] 刘建军, 符云鹏, 张常兴, 等. 氮肥基追比对烤烟生长及产量和品质的影响 [J]. 河南农业科学, 2011, 40(4): 74-77.
- Liu J J, Fu Y P, Zhang C X, et al. Effects of top-dressing to basal nitrogen on growth yield and quality of flue-cured tobacco [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2011, 40(4): 74-77. (in Chinese)
- [12] 韩 延, 周世民, 刘艳英, 等. 氮用量对香料烟生理特性及品质的影响 [J]. 烟草科技, 2003(4): 3-6.
- Han Y, Zhou S M, Liu Y Y, et al. Effects of fertilization rates of nitrogen on the physiological characteristics and quality of oriental tobacco [J]. Tobacco Science and Technology, 2003(4): 3-6. (in Chinese)
- [13] 张立军, 樊金娟. 植物生理学实验教程 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2007: 36-39.
- Zhang L J, Fan J J. Plant physiology experiment course [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2007: 36-39. (in Chinese)
- [14] 汤章城. 现代植物生理学实验指南 [M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- Tang Z C. Modern plant physiology experiment guide [M]. Beijing: Science Press, 1999. (in Chinese)
- [15] 邹 琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 125-126.
- Zou Q. Plant physiology experiment guidance [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 125-126. (in Chinese)
- [16] 石盼盼, 宋朝鹏, 王 梅, 等. 烟草质体色素研究进展 [J]. 湖南农业科学, 2011(19): 37-40.
- Shi P P, Song C P, Wang M, et al. Progress of plastic pigment in tobacco [J]. Hunan Agricultural Sciences, 2011(19): 37-40. (in Chinese)
- [17] 莫良玉, 吴良欢, 陶勤南. 高等植物 GS/GOGAT 循环研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 2001, 7(2): 223-231.
- Mo L Y, Wu L H, Tao Q N. Research advances on GS/GOGAT cycle in higher plants [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2001, 7(2): 223-231. (in Chinese)
- [18] Chen P Z, Luo J G, Wang L, et al. Causation of sodium bisulfite affect photosynthesis in leaves of umbilical orange [J]. Acta Agricultural Borealioccidentalis Sinica, 2004, 13(1): 69-75.
- [19] 姜卫兵, 高光林, 俞开锦, 等. 水分胁迫对果树光合作用及同化代谢的影响研究进展 [J]. 果树学报, 2002, 19(6): 416-420.
- Jiang W B, Gao G L, Yu K J, et al. A review of studies on effect of water stress on photosynthesis and assimilation metabolism in fruit crops [J]. Journal of Fruit Science, 2002, 19(6): 416-420. (in Chinese)
- [20] 朱英华, 屠乃美, 肖汉乾. 硫对烟草叶片光合特性和叶绿素荧光参数的影响 [J]. 生态学报, 2008, 28(3): 1000-1005.
- Zhu Y H, Tu N M, Xiao H Q. Effects of sulfur nutrition on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of tobacco leaves [J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(3): 1000-1005. (in Chi-

nese)

[21] 王瑞新. 烟草化学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
Wang R X. Tobacco chemical [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2003. (in Chinese)

[22] 王 瑞, 刘国顺, 毕庆文, 等. 不同海拔下全程覆膜对烤烟光合功能和产量、质量的影响 [J]. 生态学杂志, 2010, 29(1): 43-49.
Wang R, Liu G S, Bi Q W, et al. Effects of plastic film mulching in whole growth period on the photosynthetic function, yield, and quality of flue-cured tobacco at different elevations in Enshi of Hubei Province [J]. Chinese Journal of Ecology, 2010, 29(1): 43-49. (in Chinese)

[23] 江 力, 曹树青, 戴新宾, 等. 光强对烟草光合作用的影响 [J]. 中国烟草学报, 2000, 6(4): 17-20.
Jiang L, Cao S Q, Dai X B, et al. Effect of different light intensity on photosynthesis of tobacco [J]. Acta Tabacaria Sinica, 2000, 6(4): 17-20. (in Chinese)

[24] 王 忠. 植物生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2009.
Wang Z. Plant physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2009. (in Chinese)

[25] 马冬云, 郭天财, 王晨阳, 等. 不同发育时期追施氮肥对冬小麦旗叶中光合酶活性的影响 [J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(6): 1091-1095.

Ma D Y, Guo T C, Wang C Y, et al. Effects of nitrogen fertilizer applied at different development stages on the activities of photosynthetic enzymes in winter wheat flag leaves [J]. Plant Physiology Communications, 2006, 42(6): 1091-1095. (in Chinese)

[26] 张智猛, 万书波, 宁堂原, 等. 氮素水平对花生氮素代谢及相关酶活性的影响 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1407-1416.
Zhang Z M, Wan S B, Ning T Y, et al. Effects of nitrogen leaves on nitrogen metabolism and correlating enzyme activity in peanut [J]. Journal of Plant Ecology, 2008, 32(6): 1407-1416. (in Chinese)

[27] 申丽霞, 王 璞, 兰林旺, 等. 施氮对夏玉米碳氮代谢及穗粒形成的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(6): 1074-1079.
Shen L X, Wang P, Lan L W, et al. Effect of nitrogen supply on carbon-nitrogen metabolism and kernel set in summer maize [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2007, 13(6): 1074-1079. (in Chinese)

[28] 刘卫群, 陈良存, 甄焕菊, 等. 烟叶成熟过程中碳氮代谢关键酶对追施氮肥的响应 [J]. 华北农学报, 2005, 20(3): 74-78.
Liu W Q, Chen L C, Zhen H J, et al. Effect of nitrogen top-dressing on the key enzymes of carbon and nitrogen metabolism during the process of tobacco leaf maturation [J]. Acta Agriculture Boreali-Sinica, 2005, 20(3): 74-78. (in Chinese)

(上接第 41 页)

[7] 余 跃, 侯晓华. EC 细胞与胃肠疾病研究进展 [J]. 胃肠病学和肝病学杂志, 2005, 14(2): 206-211.
Yu Y, Hou X H. Research progression of the relationship between EC cell and gastrointestinal disease [J]. Chinese Journal of Gastroenterology and Hepatology, 2005, 14(2): 206-211. (in Chinese)

[8] Turvill J L, Mourad F H, Farthing M J G. Proabsorprptive and prosecretory roles for nitric oxide in cholera toxin induced secretion [J]. Gut, 1999, 44(1): 33-39.

[9] 周 舒. 5-羟色胺的生理和病理 [M]. 北京: 人民卫生出版社, 1988: 48.
Zhou S. Serotonin physiology and pathology [M]. Beijing: People's Medical Publishing House, 1988: 48. (in Chinese)

[10] Grider J, Foxx-Orenstein A, Jin J. 5-hydroxytryptamine₄ receptor agonists initiate the peristaltic reflex in human, rat, and guinea pig intestine [J]. Gastroenterology, 1998, 115: 370-380.

[11] Lychkova A E. Role of serotonergic system in the development of gastrointestinal diseases [J]. Bull Exp Biol Med, 2009, 147(2): 262-268.

[12] Lesurtel M, Soll C, Graf R, et al. Role of serotonin in the hepato-gastrointestinal tract: An old molecule for new perspectives [J]. Cell Mol Life Sci, 2008, 65(6): 940-952.

[13] Nilsson A H. The gut as the largest endocrine organ in the body [J]. Annals of Oncology, 2001, 12(2): 63-68.

[14] Toru T, Masa K, Yuji T, et al. Neuroendocrine-immune interactions; the role of cortistatin/somatostatin system [J]. Annals of the New York Acade Sci, 2006, 1069(6): 129-144.

[15] 吴曙光, 董小君, 郭科男, 等. 老龄贵州小型猪血液生理生化指标观察 [J]. 黑龙江畜牧兽医, 2010(5): 46-47.
Wu S G, Dong X J, Guo K N, et al. Evaluation of blood physiological and biological indexes of aged Guizhou miniature pigs [J]. Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine, 2010(5): 46-47. (in Chinese)