

Effect of Ultraviolet-B Radiation on the Agronomic Traits of Flue-Cured Tobacco at Low-Latitude Plateau in High Elevation Area

Jiye Qiang

College of Agriculture and Forest, Puer University, Puer Yunnan
Email: qiangjiye126.com

Received: Oct. 3rd, 2018; accepted: Oct. 16th, 2018; published: Oct. 23rd, 2018

Abstract

In order to understand the effects of solar UV-B radiation in high-altitude Yunnan Province on agronomic traits and morphology characteristics, flue-cured tobacco cultivar Yunyan87 was selected and planted in field under 75.04% (A1), 70.01% (A2) and 30.02% (A3) of solar UV-B radiations by canopy coverage of different UV-B transparent films in Qvjing (1997 m above sea level), which locates in low-latitude plateau area of Yunnan, and the resulting effects of reduced UV-B radiation on this cultivar were determined. The results showed that: 1) with decreasing of UV-B radiation intensity, larger stem length, stem girth and internodes length were observed under A1 and A2. The results indicated that an appropriate solar UV-B radiation intensity can promote the growth and developmental process of Yunyan87. 2) the 7th leaf in underneath of Yunyan87 plant was more sensitive in response to UV-B radiation than the 12th leaf in middle part of plant. The size of the 7th leaf in A1 and A2 were bigger than that in A3, but specific leaf mass (LSM) in the three treatments had no significant differences. However, the shape and area of the 12th leaf in the three treatments with indistinct differences and LSM in A1 and A2 were significantly higher than that in A3. With reducing of UV-B radiation from A1 to A3, total leaf thickness, thicknesses of palisade tissue, spongy tissue and epicuticula were decreased gradually. But no significant differences were observed in abaxial epidermis thickness, ratios of palisade tissue/total leaf thickness, spongy tissue/total leaf thickness and palisade tissue/spongy tissue. Stomatal length and single stomatal area of abaxial epidermis in A1 and A2 were significantly larger than that in A3 ($P < 0.05$), but stomatal width increased with UV-B radiation reducing without statistic variations. Stomatal densities, index and abaxial epidermic cell densities in A1 and A2 were little lower than A3.

Keywords

Flue-Cured Tobacco, Agronomic Traits, Leaf Structure, UV-B, Low-Latitude Plateau

减弱UV-B辐射对低纬高原烤烟农艺性状的影响

强继业

普洱学院农林学院, 云南 普洱

Email: qiangjiye126.com

收稿日期: 2018年10月3日; 录用日期: 2018年10月16日; 发布日期: 2018年10月23日

摘要

为了解太阳UV-B辐射对云南省高海拔烤烟农艺和形态性状的影响,本研究选取云南高海拔烟区的宣威县(海拔1997 m),大田种植烤烟品种云烟87,采用大棚覆盖不同厚度透明薄膜减弱UV-B辐射的方式,研究了相对当地自然环境75.04% (A1)、70.01% (A2)和30.02% (A3)的UV-B辐射强度对云烟87农艺性状的影响。结果显示: 1) 随UV-B辐射强度降低, A1和A2处理下植株茎高、茎围与节间距等增大,说明适当强度的UV-B辐射可促进云烟87的生长。2) 下部叶(第7叶)对UV-B辐射的反应较中部叶(第12叶)敏感, A1和A2处理第7叶叶面积较大,各处理第12叶形状和面积差异不大,但A1和A2处理的LSM显著高于A3。随UV-B辐射减弱,叶片总厚度、栅栏组织、海绵组织和上表皮厚度逐渐下降。但下表皮厚度、栅栏组织、海绵组织厚度占总叶片厚度的比值、以及栅栏组织厚度/海绵组织厚度比值差异不大。A1和A2处理下表皮气孔长度和面积显著大于A3 ($P < 0.05$),气孔宽度随UV-B辐射强度降低而上升,处理间差异不显著, A1和A2处理气孔密度、指数和表皮细胞密度略低于A3处理。

关键词

烤烟, 农艺性状, 叶片结构, UV-B, 低纬高原

Copyright © 2018 by author and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

近几十年来,近地表UV-B辐射增强对作物农艺性状产生的影响受到人们的普遍关注。对大多数植物而言,较强的UV-B辐射使植物叶片面积缩小[1][2],而抗性较强的植物叶片形态不受UV-B辐射的影响[3]。单个叶面积缩小导致的直接后果是植物群体叶面积的下降,而使叶面积指数下降,导致生物量(或产量)的减少。另外,多数植物的株高在UV-B辐射胁迫下会产生矮化效应。研究发现UV-B辐射增强能使小麦发生矮化现象[4][5]。陈建军等[6]的研究也发现,UV-B辐射能明显影响大豆的株高。但是,也有研究表明,UV-B辐射对植物的生长发育、形态和生理等的影响具有多效性,植物的形态变化在同等程度的增加或减少UV-B辐射下并不呈线性关系[7]。增加UV-B辐射使水稻植株矮化、分蘖减少、叶面积降低、生物量下降,而减弱UV-B辐射下水稻株高并无明显变化[8]。然而,关于大田种植环境下自然环境中太阳UV-B辐射对烤烟农艺性状影响的研究还很少。本研究通过大棚覆盖不同厚度的透明薄膜,梯度减弱UV-B辐射的方式,研究了云南低纬高海拔烟区不同UV-B辐射处理下烤烟形态特征的变化,旨在

初步明确低纬高原地区自然环境中不同强度 UV-B 辐射对烤烟农艺性状的影响, 为该区更好的进行烤烟种植提供参考。

2. 材料与方法

2.1. 试验地概况

试验在云南省曲靖市宣威县板桥镇(103°42'E, 26°18'N, 海拔 1997 m)进行, 该地气候温和, 雨量充沛, 属中亚热带湿润凉冬高原季风气候。烤烟大田主要生长期(5~8 月)正值云南地区的雨季, 宣威县板桥镇历年和 2017 年 5~8 月主要气候要素平均值见(表 1)。试验地为菜地, 轻壤土, 试验前土壤 pH 值 6.52, 有机质 24.01 mg·kg⁻¹, 碱解氮 76.45 mg·kg⁻¹, 速效磷 19.14 mg·kg⁻¹, 速效钾 120.04 mg·kg⁻¹。

2.2. 试验材料与试验设计

烤烟品种为云烟 87, 包衣种子, 漂浮育苗, 2017 年 4 月 30 日移栽到大田, 种植密度 16,500 株·hm⁻² (株行距 50 cm × 120 cm)。底肥施烤烟专用肥(N:P₂O₅:K₂O = 2:1:4) 775.5 Kg·hm⁻², 钙镁磷肥 775.5 Kg·hm⁻², 追肥施烤烟专用肥 330 Kg·hm⁻², 硫酸钾 132 Kg·hm⁻²·hm⁻², 追肥共施 3 次, 分别于 5 月 10 日、5 月 20 日和 5 月 30 日施入。其他栽培管理, 按优质烟叶生产技术规范进行。

试验设置 3 个减弱 UV-B 辐射处理, A1 覆盖 0.040 mm 厚度的聚乙烯薄膜; A2 覆盖 0.068 mm 厚度的聚乙烯薄膜; A3 覆盖麦拉膜 0.040 mm 厚度(Mylar, SDI, USA)。另设一个不作任何盖膜处理为对照(CK)。于移栽后 18 d (5 月 18 日), 烤烟进入旺长期开始处理。每处理搭建长 20 m, 宽 5 m, 顶部高 2.2 m, 边缘高 1.5 m 的大棚, 仅大棚顶部和东西两侧 1 m 以上部分盖膜, 以利于棚内通风。各处理设三个重复, 即共建九个小区大棚。经测定, 各处理棚内植株顶部的平均 UV-B 辐射强度分别为外界环境的 75.04% (A1)、70.01% (A2)和 30.02% (A3); 光照透过率为外界环境的 72%~80%之间, 不同处理没有明显差异。

2.3. 测定内容与方法

2.3.1. 叶长、叶宽、叶面积、茎围和节距

共调查两次, 分别在打顶前(7 月 3 日)和打顶后(7 月 20 日)。打顶前测定的叶片为第 7 片有效叶(从下往上数, 下同), 打顶后测定的叶片为第 12 片有效叶。每次每小区调查代表性植株 10 株, 取平均值。

叶长: 自茎叶连接处至叶尖的直线长度(有柄叶应除去叶柄), 单位 cm。

叶宽: 以叶面最宽处与主脉的垂直长度, 单位 cm。

叶面积: 单叶叶面积(cm²) = 0.6345 × 叶长 × 叶宽。

茎围: 在株高约 1/3 处一节中部的茎的周长, 单位 cm。

节距: 第一青果期在株高约 1/3 处测量上下各 5 个叶位, 每个叶位测量 2 个节距(共测量 10 个节距)

Table 1. Main climatic factors in the months of May to August over the years and 2017 year in Xuanwei county

表 1. 宣威县烤烟大田生长期(5~8 月)历年和 2017 年主要气候因子

气候要素 Climatic conditions	年份 Year	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August	平均 Average
平均气温(°C) Average temperature	历年 2017 年	19.9 19.7	19.9 20.7	20.0 19.9	19.3 20.3	19.8 20.2
降雨量(mm) Rainfall amount	历年 2017 年	84.0 43.0	127.5 76.45	161.7 115.0	183.2 106.0	138.9 123.3
日照时数(h) Sunshine hours	历年 2017 年	224.9 220.0	144.0 143.0	150.0 151.0	150.6 164.0	167.4 169.5

的平均长度, 单位 cm。

2.3.2. 比叶重

用打孔器分别在叶片的叶柄、叶中、叶尖部均匀地取 6 个叶圆片, 然后将叶圆片(面积 3 cm^2), 置于烘箱, 105°C 杀青 30 min, 85°C 烘干至恒重, 称重。计算 LSM ($\text{LSM, mg}\cdot\text{cm}^{-2}$) = 干重/叶面积。

以上所有测定均随机每处理选择三株, 打顶前测定的叶片为第 7 片有效叶(从下往上数, 下同), 打顶后测定的叶片为第 12 片有效叶, 重复 3~4 次, 取平均值。

2.3.3. 气孔特征参数

取烟叶中部第 5~6 对叶脉之间靠近主脉两侧的叶片部分, 用镊子撕取下表皮, 制作临时水装片, 在 Motic Type 103M 光学显微镜下, 用 10 倍物镜和 10 倍目镜进行观察, 并用 Motic Digiclass 1.2 拍摄软件拍照。Motic Images Advanced 3.2 软件测量气孔长和宽, 在照片上取 1~5 个视野, 统计视野内气孔数目和表皮细胞数目, 计算气孔密度(Stomata Density, SD)、表皮细胞密度(Epidermal Cell Density, ECD)和气孔指数(Stomata Index, SI), $\text{SI} = \text{SD}/(\text{SD} + \text{ECD})$, 按椭圆形面积公式计算单个气孔面积:

$$SA = \pi \times a \times b$$

式中 SA 为气孔面积, a 为长半轴(即 1/2 气孔长度), b 为短半轴长(即 1/2 气孔宽度)。

分别计算气孔特征参数和表皮细胞密度的标准差($S = \sqrt{\frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}}{n-1}}$)和平均值($\bar{X} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_n$), 然后计算各参数的变异系数($CV = \frac{S}{\bar{X}}$) [9]。

2.3.4. 叶片解剖结构

与气孔测定同步, 取叶片中部主脉与叶缘中间部位的叶片, 经 FAA 固定液(酒精浓度 70%)固定之后, 放在 70%酒精中保存, 用 70%酒精漂洗之后, 经酒精逐级脱水、二甲苯透明、浸蜡(石蜡熔点 $54^\circ\text{C} \sim 56^\circ\text{C}$)、埋蜡、Leica 切片机切片(厚度 $10 \mu\text{m}$)、粘片、二甲苯脱蜡、酒精复水、番红 - 固绿双重染色、中性树脂胶封片等过程。将制好的永久切片放在 Nikon Eclipse E200 光学显微镜下, 用 $40\times$ 物镜进行观察, 并用测微尺测量总叶片厚度、栅栏组织、海绵组织及上、下表皮厚度、栅栏组织细胞层数等 6 项指标。每处理测量以上指标 30 组数值, 取平均值。以上所有测定均重复 3~4 次, 取平均值。

2.3.5. 数据整理分析

数据经 Microsoft Excel 2003 整理, SPSS 16.0 进行单因素方差(One-way ANOVA)分析, F 检验(LSD 法)处理间的差异, 设置差异水平 $P < 0.05$ 。数值以平均值 \pm 标准误(S.D.)表示。

3. 结果与分析

3.1. 减弱 UV-B 辐射对烤烟株型的影响

打顶前(7 月 3 日)的株型性状各处理之间存在一定的显著差异(表 2)。与 CK 相比, A1 和 A2 处理茎高增加, 但是三者之间差异不显著, A3 处理与 CK、A1 和 A2 相比茎高显著下降。与 CK 相比, 减弱 UV-B 辐射后各处理节间距均显著增加; A1、A2 和 A3 三个处理之间, A2 节间距最大, 显著高于 A1 和 A3 处理。

减弱 UV-B 辐射处理后显著增加了叶长, A1、A2 和 A3 三个处理叶长均显著高于 CK, 但是三者之间差异并不显著; 叶宽变化与叶长有所不同, A1 和 A2 处理叶宽增加明显, 与 CK 差异显著, 但 A3 处理与 CK 间无显著差异, 叶面积与叶宽变化趋势相同; A3 处理叶宽和叶面积显著低于 A1 和 A2 处理;

A3 处理与 A1 和 A2 处理形态差异较大, 可能与过低 UV-B 辐射影响了烤烟的发育有关。

打顶前不同 UV-B 处理下, A1 处理除了茎围表现下降趋势外, 其余农艺性状指标均表现出上升的趋势, 其中叶面积和节间距上升最为明显, 分别较对照上升了 32.57% 和 40.54%。A2 处理表现出相似的规律, 节间距上升的幅度更大, 较对照上升了 44.54%。A3 处理变化除了节间距上升较明显外, 其余农艺性状指标变化不显著。

打顶后(7 月 20 日)各处理间茎高和节间距存在显著差异, 而茎围、叶长、叶宽及叶面积差异不显著(表 3)。减弱 UV-B 辐射显著增加了云烟 87 茎高和节间距, 且随 UV-B 辐射减弱, 茎高和节间距先上升后下降, 并在 A2 处理下达最大值。各减弱 UV-B 辐射处理间, 茎高差异不显著, 株高上升的较打顶前要明显, 其中 A2 处理较对照上升了 23.23%, 节间距 A2 处理上升幅度也较大, 较对照上升了 38.78%。而对节间距的促进作用则 $A2 > A3 > A1$, 三者之间都存在显著差异。

3.2. 减弱 UV-B 辐射对比叶重的影响

UV-B 辐射减弱处理后, 第 7 叶的 LSM 显著降低(图 1(A))。与 CK 相比, A1、A2 和 A3 处理的 LSM 分别降低了 15.16% ($P < 0.05$)、13.90% ($P < 0.05$) 和 14.47% ($P < 0.05$), 但各减弱 UV-B 辐射处理之间差异不显著。与第 7 叶有所不同, 与 CK 相比, A1 和 A2 处理第 12 叶 LSM 略有下降, 但三者之间差异不显著, A3 处理 LSM 则下降明显, 与 CK、A1 与 A2 处理间差异显著(图 1(B))。A1、A2 和 A3 三个处理间, A3 处理 LSM 显著着低于 A1 和 A2 处理, 而 A1、A2 2 个处理间差异不显著。

3.3. 减弱 UV-B 辐射对叶片解剖结构的影响

UV-B 辐射对栅栏组织细胞层数没有影响, 但对烟叶其他解剖结构有显著影响(表 4)。减弱 UV-B 辐射后, 不同 UV-B 处理后烟叶解剖结构表现出的差异较大, 除 A1 叶片厚度、栅栏组织厚度及海绵组织厚度略有上升外, A2 和 A3 都显著降低, 且 $A1 > A2 > A3$ 。其中叶片厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度在减弱 UV-B 辐射处理中随 UV-B 辐射强度的下降而显著降低。A2 和 A3 上表皮厚度差异不显著, 但与 A1 差异显著, 减弱 UV-B 辐射处理间的下表皮差异不显著, 但与 CK 处理差异均显著。A1 处理除了下表皮厚度和栅栏组织厚度较对照下降外, 其他各个指标均表现上升趋势, 其中上升最明显的是上表皮厚度, 较对照上升了 5.58%。A2 和 A3 处理均表现不同程度的下降趋势, 其中 A2 处理条件下下表皮厚度较对照下降了 27.75%, A3 处理条件下栅栏组织厚度较对照下降了 22.85%, 下降幅度达显著水平。

UV-B 辐射对叶片结构组成比例影响相对较小, 栅栏组织占叶片总厚度的 34%~36%, 处理间差异不显著。但 A1 和 CK 海绵组织占叶片总厚度的比例较大, A3 该比值较小, 与 A1 差异显著。各处理栅栏

Table 2. Agronomical characteristics of Yunyan87 under different UV-B radiations before top pruning

表 2. 不同 UV-B 处理下云烟 87 打顶前的农艺性状

处理 Treatment	茎高 Stem height (cm)	第 7 叶 the 7 th leaf			茎围 Stem width (cm)	节间距 Distance of internodes (cm)
		叶长 Leaf height (cm)	叶宽 Leaf width (cm)	叶面积 Leaf area (cm ²)		
CK	80.1 ± 2.9a	61.0 ± 1.4b	26.3 ± 0.9b	931.4 ± 49.6b	8.3 ± 0.2a	3.7 ± 0.3c
A1	89.5 ± 4.9a	68.6 ± 1.5a	29.1 ± 0.8a	1234.8 ± 50.7a	8.1 ± 0.4ab	5.2 ± 0.2b
A2	87.1 ± 5.3a	68.7 ± 1.6a	30.1 ± 0.5a	1166.7 ± 40.8a	8.6 ± 0.4a	5.7 ± 0.3a
A3	62.2 ± 2.9b	67.0 ± 0.9a	26.5 ± 0.7b	1012.7 ± 38.5b	7.5 ± 0.3b	4.9 ± 0.1b

注: 同列中小写字母不同表示处理间差异在 $P < 0.05$ 上差异显著。下同。

Table 3. Agronomical characteristics of Yunyan87 under different UV-B radiations after top pruning
表 3. 不同 UV-B 处理下云烟 87 打顶后的农艺性状

处理 Treatment	茎高 Stem height (cm)	第 12 叶 the 12 th leaf			茎围 Stem width (cm)	节间距 Distance of inter-nodes (cm)
		叶长 Leaf height (cm)	叶宽 Leaf width (cm)	叶面积 Leaf area (cm ²)		
CK	77.5 ± 1.3b	70.4 ± 1.5a	23.1 ± 0.9a	1002.2 ± 56.1a	7.7 ± 0.2a	4.9 ± 0.2d
A1	94.7 ± 1.5a	68.3 ± 1.3a	23.4 ± 0.5a	983.2 ± 26.8a	8.1 ± 0.3a	5.8 ± 0.2c
A2	95.5 ± 2.4a	69.1 ± 1.4a	23.6 ± 0.6a	1006.3 ± 39.3a	7.9 ± 0.3a	6.8 ± 0.4a
A3	90.5 ± 1.8a	68.8 ± 1.4a	22.9 ± 0.8a	975.2 ± 50.9a	7.9 ± 0.2a	6.3 ± 0.3b

注：同列中小写字母不同表示处理间差异在 $P < 0.05$ 上差异显著。下同。

Table 4. Effects of UV-B radiation on flue-cured tobacco leaf anatomical structure

表 4. UV-B 辐射对烟叶解剖结构的影响

处理 Treatment	CK	A1	A2	A3
叶片厚度 Leaf thickness (μm)	269.2 ± 3.8a	273.9 ± 3.2a	241.9 ± 2.4b	216.8 ± 4.2c
上表皮厚度 Upper epidermis thickness (μm)	23.3 ± 0.6a	24.6 ± 0.7a	20.5 ± 0.8b	20.1 ± 0.6b
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness (μm)	98.9 ± 2.2a	100.5 ± 1.6a	91.8 ± 2.3b	76.3 ± 1.4c
栅栏组织细胞层数 Layer numbers of palisade tissue cell	1	1	1	1
海绵组织厚度 Spongy tissue thickness (μm)	130.3 ± 3.1a	134.2 ± 2.8a	113.6 ± 2.8b	101.1 ± 3.6c
下表皮厚度 Lower epidermis thickness (μm)	19.1 ± 0.8a	15.3 ± 0.6b	13.8 ± 0.4b	15.6 ± 0.7b
栅栏组织厚度/叶片厚度 Palisade tissue thickness/Leaf thickness	0.36a	0.36a	0.36a	0.34a
海绵组织厚度/叶片厚度 Spongy tissue thickness/Palisade tissue thickness	0.46ab	0.47a	0.45ab	0.44b
栅栏组织厚度/海绵组织厚度 Palisade tissue thickness/Spongy tissue thickness	0.75a	0.73a	0.81a	0.75a

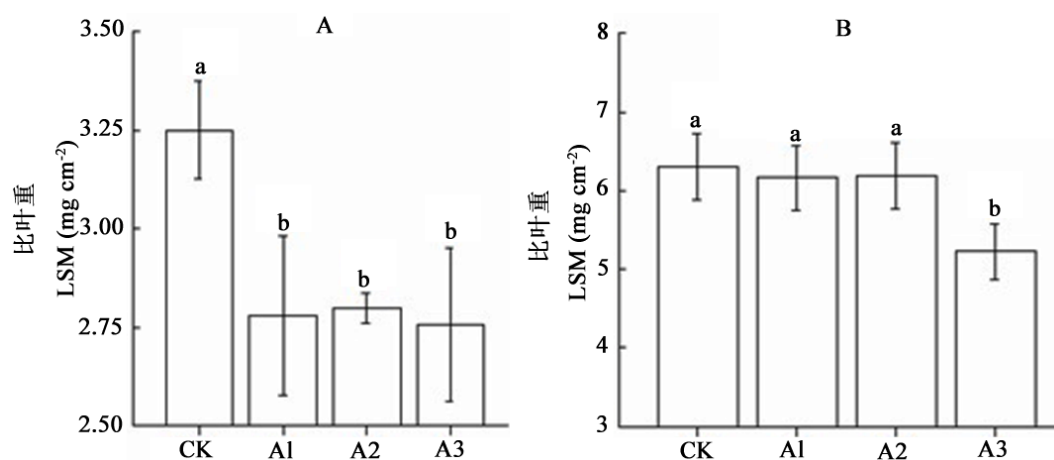


Figure 1. Specific leaf mass of two leaf positions under different UV-B radiations

图 1. 不同 UV-B 处理下 2 叶的比叶重

组织与海绵组织的比例差异不显著。

3.4. 减弱 UV-B 辐射条件下叶片的气孔特征

3.4.1. 气孔密度、表皮细胞密度和气孔指数

减弱 UV-B 辐射对气孔密度、气孔指数和表皮细胞密度影响不显著(图 2)。A3 气孔密度和气孔指数与 CK 相差不大, A1 和 A2 气孔密度和指数相对于 CK 则有所降低。减弱 UV-B 辐射处理中, 随 UV-B 辐射强度降低, 表皮细胞密度有逐渐增加的趋势。

3.4.2. 气孔长、宽和面积

如图 3 所示, 相对于 CK, A1 和 A2 显著提高了气孔长度, 而 A3 气孔长度与 CK 差异不大, 但与 A1 和 A2 差异显著。减弱 UV-B 辐射都显著提高了气孔宽度, A1~A3 随 UV-B 辐射减弱, 气孔宽度呈先升高后下降变化。A1 和 A2 气孔面积显著大于 CK 和 A3, 而 A3 与 CK 差异不大。A2~A3 随 UV-B 辐射减弱, 气孔面积有下降的趋势。

3.4.3. 气孔特征参数的变异系数

由图 4 可以看出, 总体上气孔指数、表皮细胞密度的变异系数较大, 气孔宽和长及其密度和面积的变异系数较小。减弱 UV-B 辐射提高了气孔指数, 降低了表皮细胞密度的变异系数, A2 气孔指数的变异系数最高, 显著高于 CK, 而与 A1 和 A3 差异不显著。A1~A3 随 UV-B 辐射减弱, 表皮细胞密度的变异

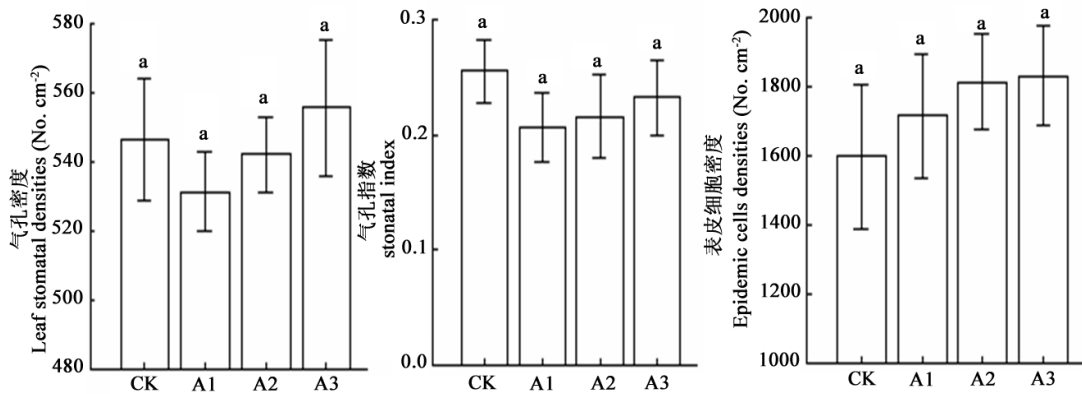


Figure 2. Flue-cured tobacco leaf stomatal and epidemic cells densities and stomatal index under different UV-B radiations
图 2. 不同 UV-B 辐射下烟叶气孔密度、表皮细胞密度和气孔指数

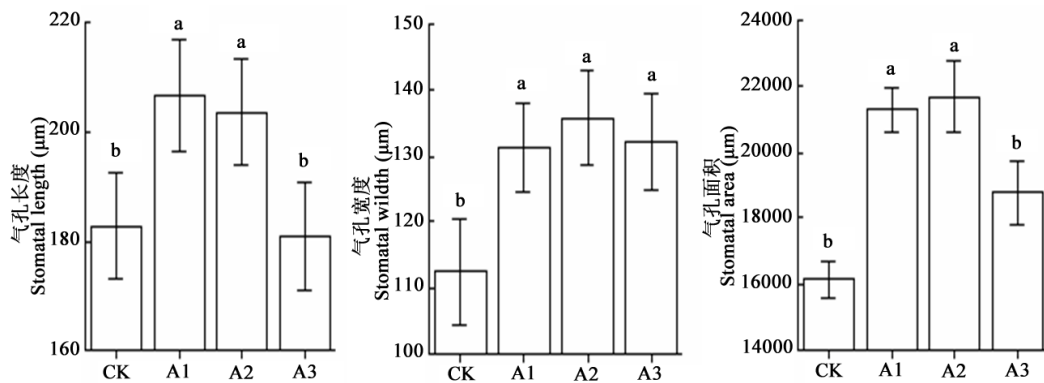


Figure 3. Flue-cured tobacco leaf stomatal length, width and area under different UV-B radiations
图 3. 不同 UV-B 辐射下烟叶气孔长、宽和面积

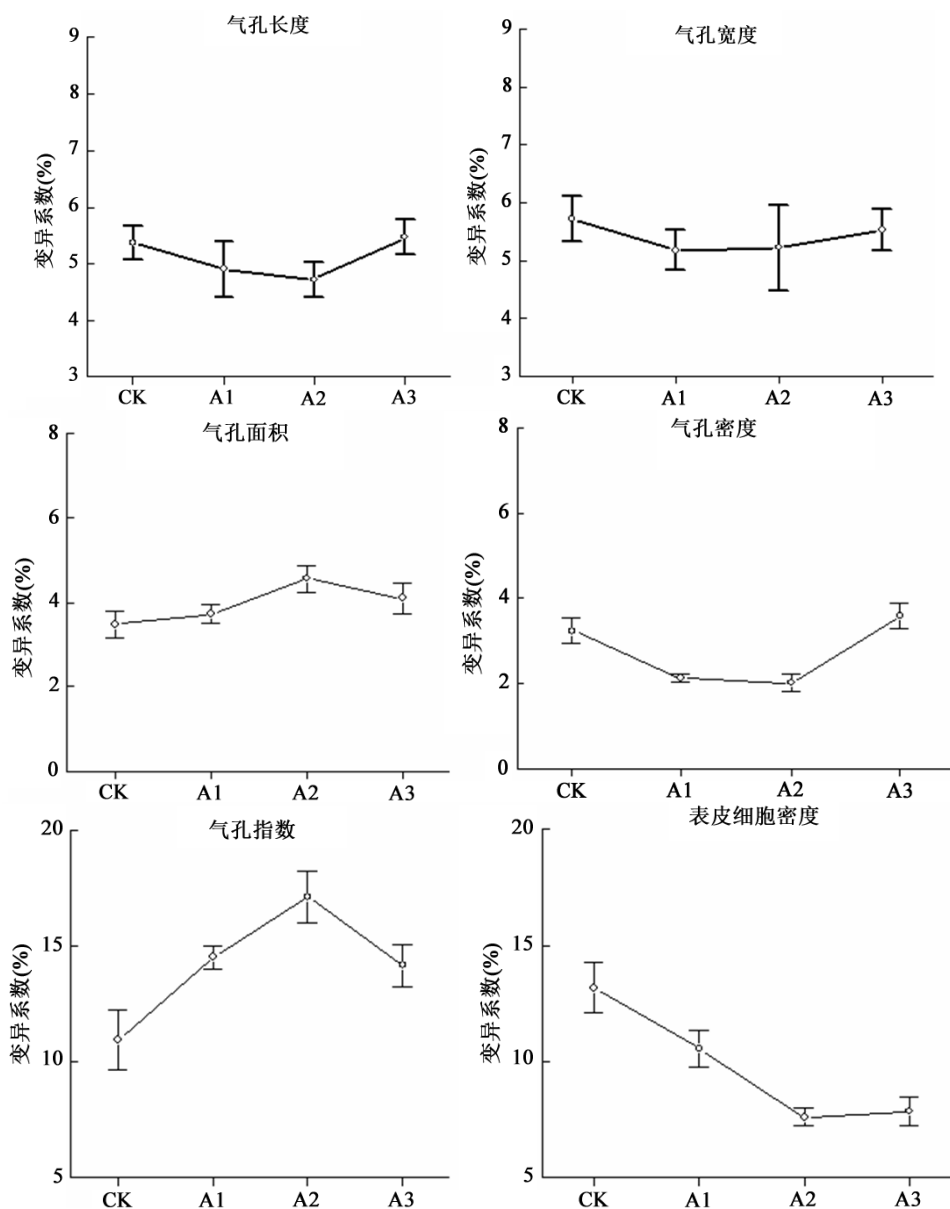


Figure 4. Variation coefficients of stomatal and epidermic cells characteristic parameters under different UV-B radiations
图 4. 不同 UV-B 辐射下气孔和表皮细胞特征参数的变异系数

系数逐渐减小。气孔密度的变异系数随着 UV-B 的减弱呈现先降低后升高的趋势。减弱 UV-B 辐射各处理的气孔长、宽和面积变异系数处理间差异很小。

4. 讨论

4.1. 减弱 UV-B 辐射对烤烟植株形态的影响

植物形态是对环境变化响应的最直观表现。本研究在自然环境(CK)中,烤烟植株矮小,节间距短,叶面积小而叶片较厚,具有较大的 LSM,但生长发育却未受到影响,表现出对强 UV-B 辐射的有效适应。对大豆[10]、豌豆、小麦[11]等作物的研究表明,滤除 UV-B 辐射能够使植株株高增加、叶面积、LSM 等增大,与本试验对烤烟研究的结果则与大豆、豌豆、小麦等作物存在一定差异。本试验在 A1 和 A2 条件

下云烟 87 茎高、节间距以及第 7 叶叶面积较大, 继续减小 UV-B 辐射则长势变弱, LSM 变小。结果说明, 在自然环境 UV-B 辐射水平以下, 存在一个对烤烟生长最适的 UV-B 辐射强度范围, 其下限应在试验地自然环境中 UV-B 辐射强度的 70.01% 左右。

4.2. 叶片形态和 LSM

叶片是植物的主要功能器官, 不同叶位叶片对 UV-B 辐射的敏感性不同[12]。笔者过去曾对云烟 87 打顶前下部最大叶片的长、宽和面积做过测定, 结果表明减弱 UV-B 辐射后叶长和叶面积有增大的趋势[13]。本试验中结果显示, 下部第 7 叶在减弱 UV-B 辐射下叶长和叶面积增大, 与笔者过去的试验结果一致, 说明云烟 87 下部叶对 UV-B 辐射变化较为敏感。然而中部第 12 叶对 UV-B 辐射的敏感性降低, 可能生理上或其它形态方面的变化在增强叶片对 UV-B 辐射的适应中起到了重要作用。

LSM 反映了叶片捕获和利用光照资源的能力以及适应环境的能力, LSM 较低的植物叶片投资较低, 而 LSM 较高的植物叶片投资较高, 能够适应干旱、高光强、强 UV-B 辐射等环境[14][15][16]。减弱 UV-B 辐射使烟叶 LSM 减小, 且在大幅减弱 UV-B 辐射下(A3)LSM 下降更加明显, 与 Searles 等[17]对两个热带双子叶植物的研究结果类似, 表明大幅减弱 UV-B 辐射使云烟 87 对光照的利用和环境的适应能力降低。试验中减弱 UV-B 辐射的 3 个处理的第 7 叶 LSM 差别不大, 而 A1 和 A2 的第 12 叶 LSM 显著高于 A3, 表现出对 UV-B 辐射敏感性的差异。这可能下部叶受中上部叶片遮蔽程度较大, 本身所处的环境光照强度和 UV-B 辐射强度较弱有关, 因此处理间表现出的差异较小, 而中部叶暴露于太阳光下, 由于 UV-B 辐射差异较大而导致了 LSM 的显著变化。

4.3. 减弱 UV-B 辐射对烤烟茎围的影响

关于 UV-B 辐射对植物茎围的研究少见报道。本试验结果表明, UV-B 辐射对烤烟茎围影响不大, 与张瑞恒等[18]在增强 UV-B 辐射下对反枝苋的研究结果一致。这可能主要是因为烤烟茎受叶片的保护, 基本不受 UV-B 辐射的直接影响。

4.4. 叶片解剖结构

植物叶片具有较大的厚度、表皮厚度、栅栏组织以及海绵组织厚度等, 这对提高植物对环境的适应能力有重要作用[19]。在减弱 UV-B 辐射条件下, 随着 UV-B 辐射强度的降低, 烟叶厚度及叶肉组织和表皮的厚度明显下降, 即使 A1 和 A2 处理的 UV-B 辐射强度相差只有 5% 左右, 叶片结构也表现出了较大的差异。一方面说明, 在自然条件下云烟 87 叶片解剖结构对太阳 UV-B 辐射的变化非常敏感, 另一方面也说明, 太阳中适当较高的 UV-B 辐射可以改善叶片结构, 提高烤烟对环境的适应能力。

叶肉组织是叶片进行光合作用的主要部位, 栅栏组织和海绵组织的厚度、细胞层数及形状的变化必然影响到植物对光的利用和适应, 最终将影响植物的光合效率。试验结果显示, UV-B 辐射处理并未对栅栏细胞层数产生影响, 这表明栅栏组织的厚度主要由细胞形态(主要是细胞长度)变化引起。栅栏细胞形态直接影响叶绿体的分布, 方形细胞可以提高近轴面(即上表皮)叶绿体分布的密度, 有利于对低光环境的适应, 被认为是对阴生环境的适应。相反, 长形细胞则有利于适应强光环境[20]。减弱 UV-B 辐射后, 随 UV-B 辐射强度的降低, 云烟 87 叶肉组织厚度逐渐减小, 说明减弱 UV-B 辐射使云烟 87 对光的利用或适应方式发生变化, 云烟 87 对 UV-B 辐射的适应能力为 A1 > A2 > A3。不同处理下叶肉组织占叶片总厚度的比例相对恒定, 可能叶肉组织的分化主要受遗传因素的控制。

叶表皮是植物过滤 UV-B 辐射以减少对叶肉组织伤害的一道重要屏障, 表皮细胞厚度增加可有效减小 UV-B 辐射对植物叶肉组织的伤害[21]。试验发现, 烟叶上、下表皮对 UV-B 辐射的敏感性存在较大差

异, 处理间上表皮差异更大, 这主要与上表皮直接接收 UV-B 辐射有关。上表皮厚度对 UV-B 辐射的响应程度有限, 当高于外界环境 75.04% (A1) 的 UV-B 辐射强度后, 上表皮厚度几乎没有变化, 此时烤烟要适应强 UV-B 辐射可能主要通过其他途径, 如提高抗氧化酶活性或非酶类抗氧化剂含量、增加表皮细胞中紫外吸收物质、增加表皮附属物如腺毛的密度及其分泌物等[22]。

4.5. 气孔特征

增强 UV-B 辐射促进植物气孔分化而提高气孔密度[23]。本试验结果也显示, 云烟 87 气孔密度与指数变化一致, 说明太阳 UV-B 辐射通过影响气孔的分化而调节气孔密度。一般而言, 植物具有较大的气孔密度和指数以及较小的气孔, 则对环境(胁迫)的适应能力(抗性)较强[24] [25]。在较强 UV-B 辐射下, 气孔密度增大, 气孔变小, 可增加植物与外界环境的气体 and 水分交换, 有利于提高植株的光合速率和水分利用率。试验中 CK 气孔密度大, 气孔较小, 表现出对环境的强适应能力, 而 A1 和 A2 处理气孔密度小, 气孔较大, 对环境的适应能力相对较弱。但 A1 的气孔密度和指数略低于 A2, 表明适当较高的 UV-B 辐射可能对调节气孔增强对环境的适应能力有利。由前面对 A3 处理云烟 87 生长发育、LSM 和叶片解剖结构的分析可以认为, A3 下虽然烟叶具有较高的气孔密度, 但可能是 UV-B 辐射胁迫解除后的反应, 主要是由于表皮细胞和气孔较小, 而气孔的分化程度较高, 最终导致了较高的气孔密度。

变异系数的大小可以用来比较各参数的变异幅度。变异系数大, 说明变异幅度大, 整齐性较差, 平均数的稳定性小。稳定的(变异系数小的)气孔参数常被用来作为品种鉴定的指标[26], 或用来指示大气 CO₂ 浓度变化[27]。试验中烟叶气孔长和宽的变异系数较小, 处理间差异不大, 而气孔长、宽在处理间差异显著, 表明太阳 UV-B 辐射对烟叶气孔形状可能有特化作用, 因此可以把气孔长、宽作为烟叶对 UV-B 辐射响应的指示性指标。从气孔形状变化可以看出, UV-B 辐射对烟叶气孔形状的影响呈抛物线形式, 即存在一个使气孔变大的 UV-B 辐射强度范围。

基金项目

普洱学院烤烟、茶叶科技创新研究团队项目。

参考文献

- [1] Solomon, S. (1999) Stratospheric Ozone Depletion: A Review of Concepts and History. *Reviews in Geophysics*, **37**, 275-316. <https://doi.org/10.1029/1999RG900008>
- [2] Pancotto, V.A., Sala, O.E., Robson, T.M., et al. (2005) Direct and Indirect Effects of Solar Ultraviolet-B Radiation on Long-Term Decomposition. *Global Change Biology*, **11**, 1982-1989.
- [3] Chouhan, S., Chouhan, K., Kataria, S., et al. (2008) Enhancement in Leg Hemoglobin Content of Root Nodules by Exclusion of Solar UV-A and UV-B in Soybean. *Journal of Plant Biology*, **51**, 132-138. <https://doi.org/10.1007/BF03030722>
- [4] 张富存, 何雨红, 郑有飞, 等. UV2B 辐射增加对小麦的影响[J]. 南京气象学院报, 2003, 26(4): 545-551.
- [5] 陈建军, 祖艳群, 陈海燕, 等. UV-B 辐射增强对 20 个大豆品种生长与生物量分配的影响[J]. 农业环境科学学报, 2004, 23(1): 29-33.
- [6] Frohnmeyer, H. and Staiger, D. (2003) Ultraviolet-B Radiation-Mediated Responses in Plants. Balancing Damage and Protection. *Plant Physiology*, **133**, 1420-1428. <https://doi.org/10.1104/pp.103.030049>
- [7] 蔡锡安, 夏汉平, 彭少麟. 增强 UV-B 辐射对植物的影响[J]. 生态环境, 2007, 16(3): 1044-1052.
- [8] 黄勇, 周冀衡, 郑明, 等. UV-B 对烤烟生长发育及次生代谢的影响[J]. 中国生态农业学报, 2008, 17(1): 140-144.
- [9] 张勤, 徐宁迎, 贾青, 王雅春. 生物统计学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2008.
- [10] Kadur, G., Swapan, B., Sunita, K., et al. (2007) Growth Enhancement of Soybean (*Glycine max*) upon Exclusion of UV-B and UV-B/A Components of Solar Radiation: Characterization of Photosynthetic Parameters in Leaves. *Photosynthesis Research*, **94**, 299-306. <https://doi.org/10.1007/s11120-007-9190-0>

- [11] Pal, M., Zaidi, P.H., Voleti, S.R., *et al.* (2006) Solar UV-B Exclusion Effects on Growth and Photosynthetic Characteristics of Wheat and Pea. *Journal of New Seeds*, **8**, 19-34. https://doi.org/10.1300/J153v08n01_02
- [12] Ruhland, C.T. and Day, T.A. (2000) Effects of Ultraviolet-B Radiation on Leaf Elongation, Production and Phenylpropanoid Concentrations of *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* in Antarctica. *Physiologia Plantarum*, **198**, 244-251. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2000.100304.x>
- [13] 钟楚, 陈宗瑜, 王毅, 等. 低纬高原滤减 UV-B 辐射对烤烟营养生长期形态性状的影响[J]. 中国农业气象, 2010, 31(1): 83-87.
- [14] 师生波, 贲桂英, 赵新全, 等. 增强 UV-B 辐射对高山植物麻花苕净光合速率的影响[J]. 植物生态学报, 2001, 25(5): 520-524.
- [15] Grassi, G., Colom, M.R. and Minotta, G. (2001) Effect of Nutrient Supply on Photosynthetic Acclimation and Photoinhibition of One-Year-Old Foliage of *Picea abies*. *Physiologia Plantarum*, **111**, 245-254. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1110217.x>
- [16] 张林, 罗天祥, 邓坤枚, 等. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(1): 40-44.
- [17] Searles, P.S., Caldwell, M.M. and Winter, K. (1995) The Response of Five Tropical Dicotyledon Species to Solar Ultraviolet-B Radiation. *American Journal of Botany*, **82**, 445-453.
- [18] 张瑞恒, 刘晓, 田向军, 等. UV-B 辐射增强对反枝苋形态、生理及化学成分的影响[J]. 生态学杂志, 2008, 27(11): 1869-1875.
- [19] 王荣, 郭志华. 不同光环境下枫香幼苗的叶片解剖结构[J]. 生态学杂志, 2007, 26(11): 1719-1724.
- [20] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 90-98.
- [21] Hilal, M., Rodriguez-Montelongo, L., Rosa, M., *et al.* (2008) Solar and Supplemental UV-B Radiation Effects in Lemon Peel UV-B-Absorbing Compound Content-Seasonal Variation. *Photochemistry and Photobiology*, **84**, 1480-1486.
- [22] Barnes, J.D., Percy, K.E., Paul, N.D., *et al.* (1996) The Influence of UV-B Radiation on the Physicochemical Nature of Flue-Cured Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) Leaf Surfaces. *Journal of Experimental Botany*, **47**, 99-198.
- [23] Kakani, V.G., Reddy, K.R., Zhao, D., *et al.* (2003) Effects of Ultraviolet-B Radiation on Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) Morphology and Anatomy. *Annals of Botany*, **91**, 817-826.
- [24] 王绍辉, 张福埙. 黄瓜叶表面特性与生态适应性[J]. 生态学报, 2003, 23(1): 199-204.
- [25] 李小燕, 李连国, 刘志华, 等. 葡萄叶片气孔的研究 II——气孔与葡萄生态适应性[J]. 内蒙古农牧学院学报, 1992, 13(4): 69-73.
- [26] 陈华蕊, 陈业渊, 高爱平, 等. 3 个品种芒果的叶片组织结构观察[J]. 热带农业科学, 2008, 28(2): 5-9.
- [27] 马清温, 李凤兰, 李承森. 落羽杉属(杉科)叶表皮结构及气孔参数[J]. 植物分类学报, 2005, 43(6): 517-525.

知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2164-5507, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: hjas@hanspub.org