

光强对苗期烤烟光合作用及干物质生产的影响^{*}

王 瑞^{1,2} 刘国顺^{1**} 陈国华² 向德恩² 吴云平³

(¹ 河南农业大学烟草学院, 郑州 450002; ² 恩施州烟草公司, 湖北恩施 445000; ³ 安徽中烟工业公司, 合肥 230001)

摘 要 以烤烟云烟 87 为材料, 研究了不同光照强度(100%、88%、72%、62% 自然光强)对苗期烤烟光合作用及干物质生产的影响. 结果表明: 烟苗在晴天中午 100% 自然光强下会产生光合抑制现象, 适度遮光(88% 自然光强)会消除光抑制, 其日光合总量显著高于其他处理. 遮光降低了烟苗光饱和点和光补偿点, 增加了表观量子效率和弱光时的净光合速率, 提高了叶绿素 a 和叶绿素 b 含量, 降低了叶绿素 a/b 和类胡萝卜素含量. 在 88% 自然光强下, 烟苗具有较高的光饱和点和较低的光补偿点, 对光照变化的适应性较强, 其光合同化潜力有所提高. 100% 自然光强处理更有利于干物质和可溶性总糖向茎部转移, 88% 自然光强处理更有利于干物质和可溶性总糖向根部转移. 在本试验条件下, 苗期适当遮光(88% 自然光强)可以提高烟苗的成苗素质.

关键词 烤烟 光照强度 苗期 光合作用 干物质

文章编号 1001-9332(2010)08-2072-06 **中图分类号** S572 **文献标识码** A

Effects of light intensity on photosynthesis and dry matter production of flue-cured tobacco at its seedling stage. WANG Rui^{1,2}, LIU Guo-shun¹, CHEN Guo-hua², XIANG De-en², WU Yun-ping³ (¹College of Tobacco Science, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; ²Enshi Tobacco Company, Enshi 445000, Hubei, China; ³Anhui Tobacco Industry Company, Hefei 230001, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2010, 21(8): 2072–2077.

Abstract: Taking flue-cured tobacco Yunyan 87 as test material, this paper studied its photosynthesis and dry matter production at seedling stage under 100%, 88%, 72%, and 62% natural light intensities. At noon of sunny days, 100% natural light intensity inhibited the photosynthesis, while proper shading (88% natural light intensity) could eliminate the inhibition, and the daily photosynthesis was significantly higher than other treatments. Shading reduced the light saturation point and compensation point, enhanced the apparent quantum yield of photosynthesis and the net photosynthetic rate under weak light, increased the chlorophyll a and chlorophyll b contents, but decreased the chlorophyll a/b and carotenoids contents. Under 88% natural light intensity, tobacco seedlings had higher light saturation point, lower compensation point, higher suitability to the change of light intensity, and higher photosynthetic potentiality. 100% natural light intensity was more advantageous to the transfer of dry matter and soluble sugar to stem, while 88% natural light intensity was more beneficial to the transfer of dry matter and soluble sugar to root. Under the conditions of this experiment, proper shading (88% natural light intensity treatment) could improve the seedling quality of flue-cured tobacco.

Key words: flue-cured tobacco; light intensity; seedling stage; photosynthesis; dry matter.

在影响烤烟的光、温、水、土和营养元素中, 光照对烤烟光合作用的影响极为重要^[1]. 育苗是烟草生产的首要环节, 培育出健壮的烟苗是烟叶生产成功的基础^[2]. 烤烟苗期持续时间较长(一般在 60 ~ 70

d), 烟苗在生长过程中, 往往要经历复杂多变的光环境, 这直接影响烟苗的光合作用、生理代谢和生长发育等. 前人关于光强对苗期烤烟影响的研究主要集中在生长发育、形态、生理指标方面^[3-4], 而对光合作用及干物质生产影响的研究相对较少. 本研究通过人工遮光的方式来调节烟苗生长的光环境, 探讨在不同光强下烟苗光合生产能力和光合特性, 旨

^{*} 烟草行业烟草栽培重点实验室项目和湖北省科技厅科技攻关项目(2006AA201C73)资助.

^{**} 通讯作者. E-mail: liugsh1851@163.com

2009-12-14 收稿, 2010-06-20 接受.

在从光合生理角度解释不同光强下烟苗素质差异的原因,为进一步完善育苗管理措施提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

试验于 2008 年在湖北省宣恩县烟叶公司椒园烟草站内(109°20′ E, 29°53′ N,海拔 890 m)进行。供试品种为烤烟云烟 87,采用漂浮育苗技术。于 3 月 10 日播种,3 月 23 日出苗,大十字期(4 月 10 日)进行第 1 次间苗,在第 6 片叶出现时(4 月 20 日)进行第 2 次间苗,随后开始进行遮光处理。

以自然光强为对照(不遮光,100% 自然光强),通过覆盖 3 种不同孔度的白色沙网进行遮光。采用美国 Li-Cor 公司生产的 Li-6400 便携式光合测定系统测定晴天各时间点光通量密度(PFD),从 8:00 到 18:00,每 2 h 测定 1 次,由 PFD 日变化曲线(图 1)积分获得总光合有效辐射量,各处理分别约为对照的 88%、72% 和 62%。每处理重复 3 次,处理时间为 30 d(4 月 21 日—5 月 20 日),处理期间其他管理措施完全一致,均按照漂浮育苗技术规程进行。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 净光合速率(P_n)日变化的测定 在第 6 片叶基本完全展开时,寻找全天基本晴朗无云的天气,利用 Li-6400 便携式光合测定系统进行 P_n 日变化的测定。从 8:00 到 18:00,每 2 h 测定 1 次,完全采用自然条件。为尽量缩短每次测定时间,消除各处理在测定时间上的误差,各处理每个重复仅测定有代表性的烟苗 1 株,且采用轮换的顺序进行测定(即第 1 次测定按 100%、88%、72% 和 62% 自然光强处理的顺序测定,第 2 次则以相反的顺序测定,第 3 次又与第 1 次测定的顺序相同)。对 P_n 日变化曲线积分获得叶片的日光合总量(ΣP_n)。

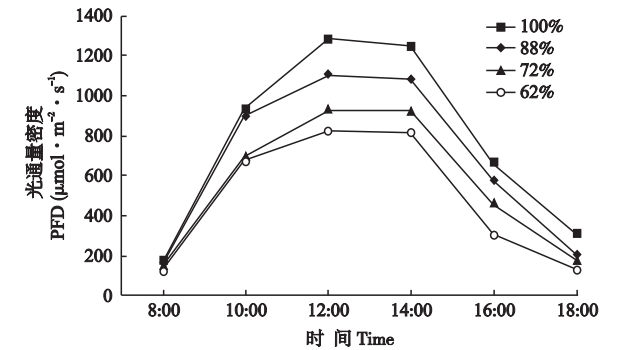


图 1 不同光照强度下光通量密度的日变化
Fig.1 Diurnal variation of PFD under different light intensities.

1.2.2 光合特性的测定 在试验处理结束后,选择第 6 片叶进行净光合速率(P_n)-光通量密度(PFD)光响应曲线的测定,重复 3 次。使用 6400-2B 型内置红蓝光源,光照强度梯度设置为 1200、1000、800、500、200、100、50、40、30、20、10、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,人工控制 CO_2 浓度 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,温度 28 $^{\circ}\text{C}$ 。以 PFD 为横坐标, P_n 为纵坐标,制作 P_n -PFD 光响应曲线,获得最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)和光饱和点(LSP)。并用光强低于 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的数据直线回归求得响应曲线的初始斜率,即表观量子效率(AQY)和光补偿点(LCP)。

1.2.3 光合色素含量的测定 同步用直径 1 cm 打孔器取第 6 片鲜叶,用 80% 丙酮研磨提取,以 UV-754 型分光光度计(上海亚研电子科技有限公司)测定 663、646 和 470 nm 处的 OD 值,计算单位面积叶绿素 a、b 及类胡萝卜素含量。

1.2.4 干物质质量和可溶性总糖含量的测定 同步选取有代表性烟苗,剪取根、茎、叶,于 105 $^{\circ}\text{C}$ 杀青 30 min,60 $^{\circ}\text{C}$ 烘干后分别称量。各自混合磨碎后,采用美国 API 公司生产的 305 型连续流动分析仪测定可溶性总糖含量。

1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 软件处理数据和制图,采用 DPS 软件的 LSD 法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 不同光照强度下烟苗叶片净光合速率(P_n)的日变化

叶片光合作用日变化过程反映一天中植物进行物质积累与生理代谢的持续能力,同时也是分析环境因素影响植物生长和代谢的重要手段^[5-6]。从图 2 可以看出,各处理 P_n 日变化曲线均为单峰曲线。100% 自然光强处理在 10:00 达到峰值,随后开始明显下降;而 88%、72% 和 62% 自然光强处理在 12:00—14:00 达到峰值,有一个较宽的峰。88% 自然光强处理在中午时段(12:00—14:00)的 P_n 明显高于其他 3 个处理。表明烟苗在晴天中午强光作用下会产生光合抑制现象,导致 P_n 明显下降;遮光会消除光合抑制现象,且适度遮光(88% 自然光强)可以使 P_n 保持较高水平。结合各处理光通量密度(PFD)的日变化曲线(图 1)可以看出,88%、72% 和 62% 自然光强处理 PFD 和 P_n 的日变化非常一致,相关分析表明,两者达到极显著正相关($r = 0.99^{**}$)。100% 自然光强处理 PFD 和 P_n 在 10:00—

14:00 期间变化不一致,主要是由强光抑制引起的. 总的来看,烟草叶片 P_n 受外界 PFD 的影响较大,两者呈极显著正相关($r=0.95^{**}$).

日光合总量(ΣP_n)是指叶片一天内同化 CO_2 的量,与 P_n 相比, ΣP_n 更能全面反映作物光合生产能力. 从图 3 可以看出,88% 自然光强处理的日光合总量最高,62% 自然光强处理的日光合总量最低,各处理之间差异显著. 表明适度遮光可以提高烟苗叶片的光合生产能力,而过度遮光会降低烟苗叶片的光合生产能力.

2.2 不同光照强度对烟苗光合特性的影响

从图 4 可以看出,各处理 P_n -PFD 响应曲线呈二次抛物线型(模拟方程见表 1), P_n 均随光照强度的增加而增加,在达到光饱和点后表现出下降趋势,72% 和 62% 自然光强处理的下降幅度明显高于 88% 和 100% 自然光强处理,表明过度遮光处理的烟苗对强光抑制更为敏感. 在较低光强($PFD < 200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)时,随着遮光程度的增加, P_n 表现

出增加趋势,62%、72% 和 88% 自然光强处理 P_n 平均值较 100% 自然光强处理分别高 26.4%、18.6% 和 16.3%,表明遮光可以提高烟苗对弱光的利用能力. 在较高光强($PFD > 500 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)时,88% 自然光强处理 P_n 最高,100% 自然光强处理次之,而 62% 自然光强处理最低,各处理间差异显著. 从表 1 可以看出,100% 和 88% 自然光强处理的光饱和点(LSP)没有显著差异,均显著高于 72% 和 62% 自然光强处理. 最大净光合速率(P_{nmax})以 88% 自然光强处理最高,62% 自然光强处理最低,各处理间差异显著. 表明适度遮光可以提高烟苗的光合潜力,而过度遮光会降低光合潜力. 随着遮光程度的增加,烟苗的光补偿点(LCP)呈下降趋势,而表观量子效率(AQY)呈增加趋势. 表明遮光可以增强烟苗对弱光的适应能力,提高叶片对光能的转化效率.

2.3 不同光照强度对烟苗叶片光合色素含量的影响

由图 5 可知,随着光强的减弱,烟苗叶片叶绿素 a(Chl a)和叶绿素 b(Chl b)含量表现出增加趋势. 88%、72% 和 62% 自然光强处理 Chl a 含量较 100% 自然光强处理分别增加了 6.4%、9.7% 和 11.9%,Chl b 含量分别增加了 3.5%、17.5% 和 23.8%. 72% 和 62% 自然光强处理 Chl b 含量增长的幅度明显大于 Chl a,使 Chl a/b 显著低于 100% 自然光强处理,这有利于烟苗在弱光环境中捕获光能;88% 自然光强处理由于 Chl b 含量增长的幅度小于 Chl a,其 Chl a/b 显著高于 100% 自然光强处理. 随着光强的减弱,类胡萝卜素(Car)含量表现出减少的趋势,100% 自然光强处理显著高于其他 3 个处理,72% 和 62% 自然光强处理之间没有显著差异.

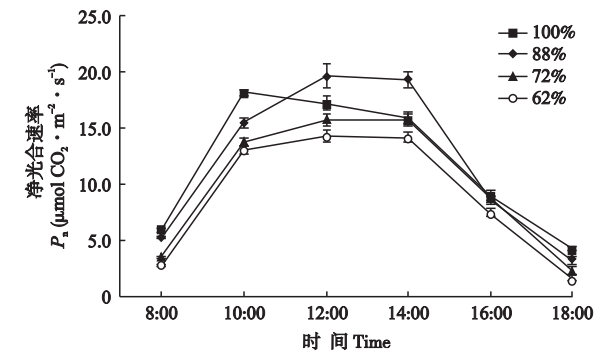


图 2 不同光照强度下烟苗叶片净光合速率日变化
Fig. 2 Diurnal variation of photosynthetic rate (P_n) of tobacco seedlings leaves under different light intensities.

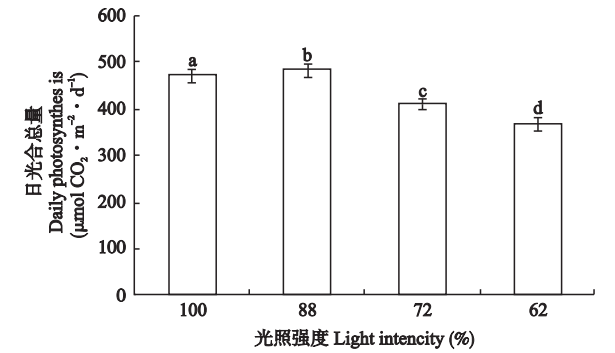


图 3 不同光照强度下烟苗叶片日光合总量
Fig. 3 Daily photosynthesis of tobacco seedlings leaves under different light intensities.

不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters meant significant difference among treatments at 0.05 level. 下同 The same below.

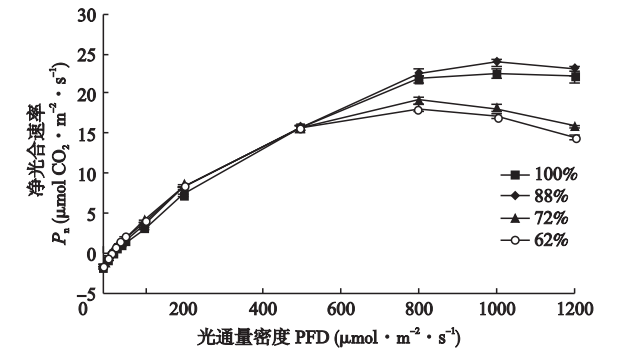


图 4 不同光照强度下烟苗净光合速率(P_n)-光通量密度(PFD)响应曲线
Fig. 4 Response curves of P_n to PFD of tobacco seedlings leaves under different light intensities.

表 1 光照强度对烟苗叶片光合特性的影响
Tab.1 Effects of light intensity on photosynthetic characteristics of tobacco seedlings leaves

光照强度 Light intensity	模拟方程 Simulation equation	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 $P_{n \max}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY
100%	$y = -0.000022x^2 + 0.04574x - 1.2135$ ($R^2 = 0.9919^{**}$)	1039.52a	22.55b	27.41a	0.0429b
88%	$y = -0.000022x^2 + 0.04644x - 0.9893$ ($R^2 = 0.9979^{**}$)	1055.21a	23.52a	23.42b	0.0470a
72%	$y = -0.000028x^2 + 0.04792x - 0.9510$ ($R^2 = 0.9980^{**}$)	855.85b	19.65c	22.53b	0.0473a
62%	$y = -0.000029x^2 + 0.04720x - 0.7454$ ($R^2 = 0.9968^{**}$)	813.82c	18.57d	19.31c	0.0477a

同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters in the same column meant significant difference among treatments at 0.05 level. 下同 The same below.

表 2 光照强度对烟苗干物质质量和可溶性总糖含量的影响
Tab.2 Effects of light intensity on dry mass and soluble sugar content of tobacco seedlings

光强 Light intensity	叶干物质质量 Leaf dry mass (g)	茎干物质质量 Stem dry mass (g)	根干物质质量 Root dry mass (g)	总干物质质量 Total dry mass (g)	根冠比 Root-shoot ratio	可溶性总糖含量 Soluble sugar content (%)		
						叶 Leaf	茎 Stem	根 Root
100%	0.674a	0.295a	0.164b	1.133a	0.169b	7.33b	16.33a	2.95b
88%	0.692a	0.285b	0.175a	1.152a	0.179a	8.01a	15.62b	3.36a
72%	0.701a	0.265c	0.148c	1.114a	0.153c	7.16b	15.37b	3.01b
62%	0.566b	0.235d	0.115d	0.916b	0.144d	6.62c	13.17c	2.28c

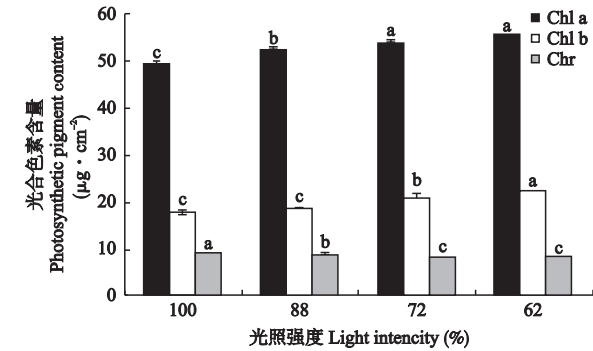


图 5 光照强度对烟苗叶片光合色素含量的影响
Fig.5 Effects of light intensity on photosynthetic pigment contents of tobacco seedlings leaves.

2.4 不同光照强度对烟苗干物质质量和可溶性总糖含量的影响

从表 2 可以看出,叶片干物质质量和总干物质质量以 62% 自然光强处理最低,显著低于其他 3 个处理.100%、88% 和 72% 自然光强处理叶片干物质质量和总干物质质量没有显著差异.茎干物质质量随光强的减弱呈减少趋势,各处理间达显著差异.根干物质质量和根冠比均以 88% 自然光强处理最高,显著高于其他处理.表明在过度遮光下,烟苗的干物质生产量会显著减少.100% 自然光强处理更有利于干物质向茎部转移,88% 自然光强处理更有利于干物质向根部转移.

可溶性总糖是烟苗体内光合作用的直接产物,

其含量多少反映了烟苗光合能力大小和光同化产物分配趋势.从表 2 可以看出,烟苗各器官可溶性总糖含量的大小顺序为:茎>叶>根.各器官可溶性总糖均以 62% 自然光强处理最低,显著低于其他 3 个处理.根和叶的可溶性总糖含量以 88% 自然光强处理最高,显著高于其他处理.茎的可溶性总糖含量以 100% 自然光强处理最高,显著高于其他处理.表明在过度遮光下,烟苗同化产物显著减少.100% 自然光强处理更有利于同化产物向茎部分配,88% 自然光强处理更有利于同化产物向根部分配.

3 讨 论

植物具有很强的光适应性,改变光照条件,其光合特性将发生相应变化^[7-8].阳生植物进行遮光处理,由于长期处于光照劣势,激活了其对弱光的吸收和转化效率,导致其向阴性植物的光合特性转化,提高了其对弱光的利用能力^[9-10].从本研究来看,虽然烟草是一种喜光植物,但在苗期遮光可以降低烟苗光补偿点,增加表观量子效率和弱光下的光合速率,提高对弱光的利用能力.表明烟苗对弱光胁迫同样具有一定的调节和适应能力.过度遮光会降低烟苗光饱和点,但在适度遮光(88% 自然光强)条件下,烟苗具有较高的光饱和点,且在强光下的净光合速率达到最大值.这可能是因为适度遮光条件下,植株具有较高的相对生长率,生理活性增强,光合特性

得到全面优化^[11]. 此外,本试验晴天中午时段,育苗棚中温度达到 30 ℃ 以上,外界光强达到 1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,适度遮光降低了强光对幼苗的直接伤害,减轻了对光合机构的损伤,使叶片光合能力与光合效率提高^[12-13].

植物叶片中叶绿素含量是反映植物光合能力的一个重要指标,Chl a 不仅发挥天线色素的作用,更重要的是少数特殊状态的 Chl a 分子具有光化学活性,是光能的“转化器”,发挥着反应中心色素的作用^[14]. Chl b 能有效吸收弱光,Chl a/b 的降低有利于吸收环境中的红光,维持光系统 I 和光系统 II 之间的能量平衡,是植物对弱光环境的生态适应^[15]. 本研究中,总体上,遮光可以提高烟苗 Chl a、Chl b 及叶绿素总量,降低 Chl a/b,这与杨兴有等^[16]的研究结果基本一致. 但需要指出的是,适度遮光(88% 自然光强)却显著提高了 Chl a/b,这有利于维持较大比例的反应中心色素含量,从而提高强光下植株对光能的转化能力,提高烟苗光合同化潜力,其形成原因有待进一步研究. 本研究结果还表明,遮光降低了烟苗类胡萝卜素含量,这与刘国顺等^[17]对旺长期烤烟的研究结果有所不同,而与秦舒浩等^[11]在西葫芦幼苗上以及赵世杰等^[18]在生姜上的研究结果相近. 可能是因为高温强光下,烟苗加速合成叶黄素,从热耗散的途径转换光合作用无法消耗的过剩激发能,缓解逆境对光合系统的破坏^[19].

自从发现光合作用以来,人们一直以净光合速率来表示叶片和作物的光合能力,但光合能力并不能代表某一器官在光合生产中的贡献^[20]. 作物干物质的累积过程,实际上是作物累积光合量的转化形式^[21]. 采用日净光合总量的概念更能清晰、全面地反映作物光合生产能力. 从本研究来看,88% 自然光强处理是通过以下两方面来提高烟苗日净光合总量:一方面是通过改变烟苗光合特性,增强烟苗的光合适应能力;另一方面在晴天中午,100% 自然光强处理的烟苗会产生光抑制而导致 P_n 下降,造成日光合总量的损失,而 88% 自然光强处理通过适当遮光使烟苗叶片在中午时段仍然保持较高的 P_n ,从而提高了日光合总量. 当然本研究光合日变化的测定是在晴天条件下进行的,而在阴雨天气下不同光强处理烟苗日光合总量的差异有待进一步研究.

本研究结果还表明,适度遮光(88% 自然光强)有利于干物质和光合直接产物向根的分配,这与前人在番茄上的研究结果有相似之处^[22-23]. 培育发达的根系,促使体内积累较多的糖分,增强移栽后的抗

逆能力和还苗发根能力是苗期烤烟培育的关键^[24]. 因此,在本试验条件下,苗期采用适当遮光(88% 自然光强)的措施可以提高烟苗的成苗素质.

参考文献

- [1] Zuo T-J (左天觉). Production, Physiology and Biochemistry of Tobacco Plant. Shanghai: Shanghai Yuan-dong Press, 1993 (in Chinese)
- [2] Liu G-S (刘国顺). Cultivation Science of Tobacco Plant. Beijing: China Agricultural Press, 2003 (in Chinese)
- [3] Liu G-S (刘国顺), Yang X-Y (杨兴有), Wei H-Q (位辉琴), et al. Effects of light intensity on quality of tobacco seedlings in floating system. *Tobacco Science & Technology* (烟草科技), 2006 (8): 51–54 (in Chinese)
- [4] Li M-F (李明福). The influence of light strength for floating system of flue-cured tobacco. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2005, 21 (12): 170–172 (in Chinese)
- [5] Palmqvist K, Sundberg B. Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens: Relative impact if microclimate conditions and species-specific traits. *Plant, Cell & Environment*, 2000, 23: 1–14
- [6] Munné-Bosch S, Nogués S, Alegre L. Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytologist*, 1999, 144: 109–119
- [7] Liu X-Z (刘贤赵), Kang S-Z (康绍忠), Shao M-A (邵明安), et al. Effects of soil moisture and shading levels on photosynthetic characteristics of cotton leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2000, 11 (3): 377–381 (in Chinese)
- [8] Jiao N-Y (焦念元), Zhao C (赵春), Ning T-Y (宁堂原), et al. Effects of maize-peanut intercropping on economic yield and light response of photosynthesis. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, 19 (5): 981–985 (in Chinese)
- [9] Jiao N-Y (焦念元), Ning T-Y (宁堂原), Zhao C (赵春), et al. Characters of photosynthesis in intercropping system of maize and peanut. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2006, 32 (6): 917–923 (in Chinese)
- [10] Huang J (黄俊), Guo S-R (郭世荣), Wu Z (吴震), et al. Effects of weak light on photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of nonheading Chinese cabbage. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, 18 (2): 352–358 (in Chinese)
- [11] Qin S-H (秦舒浩), Li L-L (李玲玲). Effects of shading on squash seedlings morphological and photosynthetic physiological characteristics. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, 17 (4): 653–656 (in Chinese)
- [12] Liu X-Z (刘贤赵), Kang S-Z (康绍忠). Effects of shading on photosynthesis, dry matter partitioning and N, P, K concentrations in leaves of tomato plants at dif-

- ferent growth stages. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2002, **22**(12): 2264–2271 (in Chinese)
- [13] Jung S, Steffen KL, Lee HJ. Comparative photoinhibition of a high and a low altitude ecotype of tomato (*Lycopersicon hirsutum*) to chilling stress under high and low light conditions. *Plant Science*, 1998, **134**: 69–77
- [14] Pan R-C (潘瑞炽). *Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 2001 (in Chinese)
- [15] Guo X-R (郭晓荣), Cao K-F (曹坤芳), Xu Z-F (许再富). Response of photosynthesis and antioxygenic enzymes in seedlings of three tropical forest tree species to different light environments. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(3): 377–381 (in Chinese)
- [16] Yang X-Y (杨兴有), Ye X-F (叶协峰), Liu G-S (刘国顺), *et al.* Effects of light intensity on morphological and physiological characteristics of tobacco seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(11): 2642–2645 (in Chinese)
- [17] Liu G-S (刘国顺), Zhao X-Z (赵献章), Wei F-J (韦风杰). Effects of shading at fast-growing stage and light intensity transfer on photosynthetic efficiency in tobacco (*Nicotiana tobacum* L.) varieties. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2007, **40**(10): 2368–2375 (in Chinese)
- [18] Zhao S-J (赵世杰), Ai X-Z (艾希珍), Wang S-H (王绍辉). Role of the xanthophyll cycle and photore-spiration in protecting the photosynthetic apparatus of ginger leaves from photoinhibitory damage. *Acta Agricul-turae Boreali-Occidentalis Sinica* (西北农业学报), 1999, **8**(3): 81–85 (in Chinese)
- [19] Kuang T-Y (匡廷云), Lu C-M (卢从明), Li L-B (李良璧). *Photosynthetic Efficiency of Crops and Its Regu-lations*. Ji'nan: Shandong Science & Technology Press, 2004 (in Chinese)
- [20] Hong J-H (洪佳华), Liu M-X (刘明孝), Du B-H (杜宝华), *et al.* Analysis on photosynthetic production capacity of green organs of winter wheat. *Chinese Jour-nal of Agrometeorology* (中国农业气象), 1996, **17**(3): 19–22 (in Chinese)
- [21] Yan J-Y (颜景义), Zheng Y-F (郑有飞), Guo L (郭林), *et al.* Estimation and analysis of features on the amount of accumulative photosynthesis of wheat. *Chinese Journal of Agrometeorology* (中国农业气象), 1995, **16**(1): 5–9 (in Chinese)
- [22] Liu X-Z (刘贤赵), Kang S-Z (康绍忠). Effects of shading on photosynthesis and yield of tomato plants at different growth stages. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2002, **29**(5): 427–432 (in Chinese)
- [23] Cockshull KE, Graves CJ, Cave CR. The influence of shading on yield of greenhouse tomatoes. *Journal of Hor-ticultural Science & Biotechnology*, 1992, **67**: 11–24
- [24] Han J-F (韩锦峰). *Tobacco Cultivation Physiology*. Beijing: China Agricultural Press, 2003 (in Chinese)

作者简介 王 瑞,男,1975 年生,博士研究生.主要从事烟草栽培与生理生态研究. E-mail: wangrui2999@126.com

责任编辑 张凤丽
