

水分供给量对黄芩生长与光合特性的影响

邵玺文, 韩 梅, 韩忠明, 孔伟伟, 杨利民*

(吉林农业大学吉林省生态恢复与生态系统管理重点实验室, 吉林 长春 130118)

摘要: 在黄芩生长季节设 4 种供水处理, 即严重干旱处理 I (150 mm)、中度干旱处理 II (250 mm)、轻度干旱处理 III (350 mm)、充分供水处理 IV(450 mm) 作对照, 研究了水分供给量对黄芩生长与光合特性的影响。结果表明, 水分供给量 250 mm 和 350 mm 处理, 黄芩生长好, 地上部、地下部和总生物量均较高, Pn 日均值为 $13.24 \sim 12.76 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 水分供给量 150 mm 和 450 mm 处理, 黄芩地上部、地下部和总生物量均较低; 水分供给量 350mm 和 450mm 处理, 黄芩 Pn 出现光合“午休”现象, 呈不明显双峰曲线; 水分供给量 250 mm 和 350 mm 处理, 黄芩 Pn 与 Ci 呈显著正相关($p < 0.05$); WUE 在 150mm 处理较高, 与 450mm 处理差异达显著水平($p < 0.05$); 黄芩 Pn 降低是气孔因素和非气孔因素共同作用, 上午和下午气孔因素为主, 中午非气孔因素为主; 黄芩比较耐旱, 适度的干旱提高黄芩 Pn 和药用部位根的生物量, 提高黄芩根部黄芩苷的含量, 吉林省黄芩规模种植区应选择黄芩生长季节降水量 250~350 mm 的地区。

关键词: 黄芩; 水分供给量; 光合特性; 生物量

文章编号: 1000-0933(2006)10-3214-07 中图分类号: Q945, S567 文献标识码: A

Effects of water supply on growth and photosynthesis in *Scutellaria baicalensis*

SHAO Xi-Wen, HAN Mei, HAN Zhong-Ming, KONG Wei-Wei, YANG Li-Min* (Key Laboratory for Ecological Restoration and Ecosystem Management of Jilin Province, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(10): 3214~ 3220.

Abstract: Four treatments of water supply (serious drought- 150mm, medium drought- 250mm, light drought- 350mm and plenty water supply-450mm) were adopted in this experiment, to study the effects of various water supply treatments on the growth and photosynthetic characters in *Scutellaria baicalensis* during the growing season. The results showed that under the water supply of 250mm and 350mm *S. baicalensis* grew better than other treatments with high biomass of shoot, root and the total, and the daily average of Pn is $12.76 \sim 13.24 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Lower biomass of shoot, root and the total were observed under the water supply of 150mm and 450mm. A two-peak curve in photosynthesis was presented with a midday depression in 350mm and 450mm water supply treatments. There was a significant positive correlation between Pn and Ci ($p < 0.05$) under water supply of 250 mm and 350 mm. WUE was higher in 150mm treatment with a significant difference compared to the treatment of 450mm ($p < 0.05$). Pn reduction in *S. baicalensis* originated from the co-effects of stomata factor and non-stomata factor. Stomata factor is dominant in the morning and in the afternoon, and non-stomata factor is dominant at noon. Appropriate dry condition may increase the Pn , root biomass and the content of root baicalin, which is for pharmaceutical use, in *S. baicalensis*, since it is a drought tolerant plant. These results suggested that the production of *S. baicalensis* in Jilin province should be arranged in the regions of precipitation ranging from 250 mm to 350 mm.

Key words: *Scutellaria baicalensis*; water supply; photosynthetic characters; biomass

基金项目: 吉林省科技发展计划重点项目资助项目(20050903); 省部共建国家重点实验室培育基地开放基金资助项目(DS2004220)

收稿日期: 2006-02-13; 修订日期: 2006-08-28

作者简介: 邵玺文(1966~), 男, 吉林前郭人, 博士生, 副教授, 主要从事作物栽培及生理生态特性研究. E-mail: shaoxiwen888@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ylmh777sohu.com

Foundation item: The project was supported by Key Plan Program of Science and Technology Development of Jilin Province(No. 20050903); Open End Fund of Key Laboratory Cultivation Base by Province and the MOST (No. DS2004220)

Received date: 2006-02-13; **Accepted date:** 2006-08-28

Biography: SHAO Xi-Wen, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in crop cultivation and eco-physiology. E-mail: shaoxiwen888@yahoo.com.cn

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

中药是中华文明的瑰宝,为人类健康做出了巨大贡献,而药用植物是传统中药资源最重要的组成部分,长期以来,绝大多数种类一直以野生资源利用为主。随着我国“中药现代化科技产业行动计划”的实施和中药产业的快速发展,对植物类药材的需求量也越来越大,野生资源已不能满足产业可持续发展的需求,为此,开展药用植物的栽培研究已成为当前的重要课题^[1]。黄芩(*Scutellaria baicalensis* Georgi)为唇形科多年生草本植物,是我国常用大宗中药材之一。随着黄芩用量加大,人们对其过度挖采,野生资源锐减,加剧了黄芩资源的破坏,黄芩已被我国列为三级保护濒危植物。药用植物的驯化栽培可以有效地减轻人们野外采集对生态环境的破坏,是减轻野生资源压力,保护药用植物资源的最重要途径之一。近年来,黄芩栽培面积迅速扩大,栽培黄芩已成为我国黄芩药源的主要来源^[2]。但由于黄芩栽培技术体系的不规范和环境条件的差异,致使黄芩产量和质量差异较大^[3]。光合作用是植物生产最基本的生理过程之一,植物产量的提高都是通过各种农事活动直接或间接地改善植物的光合生理性能来实现的^[4]。因此,研究环境条件对黄芩光合生理特性的影响具有重要的理论和实践意义。水分是植物进行光合物质生产的重要原料,同时也是影响光合速率的重要环境因子,是影响植物生长的主要因素之一^[5]。目前,有关黄芩的研究多集中在药理、药效和常规栽培技术方面,水分供给量对黄芩生长和光合生理特性方面的研究尚未见文献报道。本文通过模拟长春降水量,重点研究不同水分供给量对黄芩生长和光合生理特性的影响,探讨不同供水条件下黄芩净光合速率与生理生态因子之间的关系,确定其合理的供水范围,为吉林省黄芩规模化种植区选择提供水分和光合生理生态方面的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于2005年在吉林农业大学中药材学院药园进行。地理位置位于北纬43°48'、东经125°25',海拔251 m,年均温4.8℃,最高39.5℃,最低-39.8℃。年均降水量568.5 mm,大部分降水集中在6~8月份,这3个月的降水占全年降水的70%。

1.2 试验材料与管理

黄芩种子来源于山西运城,黄芩试验用塑料盆,盆深30.5 cm,上口内径为31.0 cm,底部内径20 cm,每盆装土深度28 cm,每个处理24盆,共计96盆。试验用土为砂壤土,有机质含量6.06 g·kg⁻¹,土壤碱解氮、速效磷、速效钾含量分别是36.0、2.9、73.0 mg·kg⁻¹。将96盆随机分成4组埋在土中,盆上部与地面持平。5月末播种黄芩,保持土壤水分充足,苗出齐以后,每盆保留4株苗,6月21日开始不同水分供给量处理,9月15日结束。试验期间设防雨棚,晴天打开棚布,傍晚或阴雨天用防雨布盖好大棚防止自然降水,保证人工控制水分条件下,温度、光照等生态因子和供水方法接近自然状况。

1.3 试验设计

试验以长春1991~2000年10a植物生长期平均降雨量429.6 mm为参考,设计了4种供水处理,即严重干旱处理I(150 mm)、中度干旱处理II(250 mm)、轻度干旱处理III(350 mm)、充分供水处理IV(450 mm)作对照,它们分别相当于黄芩生长季节降水总量。每个处理的供水次数、时间相同,每隔5 d给水1次,给水时模拟自然降水,用小喷壶将水喷洒在黄芩植株上,逐渐进入盆土中,一般在16:00~17:00供水。4种供水处理各个月份及每次的水分供给量见表1。

1.4 测定方法

8月中旬黄芩盛花期,选择晴天用英国PP Systems公司生产的TPS-1光合作用系统,测黄芩叶片光合作用日变化,自8:00~16:00每隔2 h测1次,每个处理测5片叶,结果取平均值。由于黄芩叶片较小,无法充满光合作用系统的叶室,测定前选择生长部位相同、大小一致、完全展开的成熟黄芩叶片挂牌标记,用AM300叶面面积仪测定拟放入光合作用系统叶室部分的黄芩叶面积,将测得数据输入系统中,系统根据叶面积大小自动计算出所测叶片净光合速率等数据。测定指标包括:黄芩叶片净光合速率(P_n , μmolCO₂·m⁻²·s⁻¹)、气孔导度(G_s , mmolH₂O·m⁻²·s⁻¹)、蒸腾速率(T_r , mmolH₂O·m⁻²·s⁻¹)、胞间CO₂浓度(C_i , μmol·mol⁻¹)、光合有效辐射(PAR , μmol·m⁻²·s⁻¹)、大气CO₂浓度(C_a , μmol·mol⁻¹)、大气温度(T_a , ℃)、空气相对湿度(RH , %)等;气孔限

制值($L_s = 1 - Ci/Ca$)计算方法参见文献^[6];水分利用效率($WUE = Pn/Tr$, $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)^[7];生物量测定于试验结束后的9月20日每个处理随机取20株,用水冲净根部泥土,用烘干法测根、茎、叶干重,计算总生物量,黄芩苷用美国Agilent 1100高效液相色谱仪测定。用WEF-HH₂土壤水分测量仪测定土壤水分。

1.5 统计方法

用浙江大学农业与生物技术学院唐启义教授研发的通用统计软件DPS6.85版本进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 水分供给量对黄芩生长和有效成分的影响

2.1.1 水分供给量对黄芩生物量的影响 适当控水可提高黄芩地下部生物量,地下部生物量处理II>处理III>处理I>处理IV,处理间差异达显著或极显著水平;黄芩地上部生物量处理II、处理III较高,处理I、处理IV较低,差异达极显著水平($p < 0.01$);总生物量处理II、处理III均高于处理IV和处理I,差异达极显著水平($p < 0.01$);根冠比大小反映植物地上与地下生长关系及植物自身对环境适应特性,试验条件下黄芩根冠比处理I>处理II>处理IV>处理III,处理间差异达显著或极显著水平。分析表明,中度和轻度干旱处理黄芩地上、地下生物量和总生物量显著高于严重干旱和充分供水处理(见表2),黄芩比较耐旱。不同供水处理20d时,黄芩地下地上和总生物量差异不显著;不同供水处理40d时,黄芩地上部和总生物量处理间差异均不显著,地下部处理III>处理IV>处理II>处理I,处理III与其他处理差异达显著水平($p < 0.05$),处理II和处理IV与处理I差异达显著水平($p < 0.05$)。

2.1.2 水分供给量对土壤含水量和水分利用效率的影响 土壤含水量由高到低为处理IV>处理III>处理II>处理I,随土壤水分干旱加重,土壤含水量降低幅度加大(见表2);水分利用效率处理I>处理II>处理III>处理IV,处理I与对照处理IV差异达显著水平($p < 0.05$),其他处理间差异不显著(见表2)。

2.1.3 水分供给量对黄芩有效成分的影响 黄芩传统上以根入药,有效成分标志物为黄芩苷,高效液相色谱法测定黄芩根部黄芩苷含量表明,黄芩苷含量(%)处理III(12.12 ± 0.11)>处理II(11.51 ± 0.09)>处理IV(10.63 ± 0.02)>处理I(10.38 ± 0.04),处理II和处理II与处理IV和处理I差异均达极显著水平($p < 0.01$),适度干旱提高黄芩根部黄芩苷含量,严重干旱和充分供水黄芩苷含量较低。

2.1.4 水分供给量对黄芩株高和叶片数的影响 由图1和图2可知,7月25日黄芩开花前,各处理黄芩株高、叶片数差异较小,开花后各处理黄芩株高、叶片数的差异逐渐明显,黄芩株高处理III>处理II>处理IV>处理I,黄芩叶片数处理III>处理II>处理I>处理IV。

2.2 水分供给量对黄芩光合特性的影响

2.2.1 水分供给量对黄芩净光合速率日变化的影响 植物光合作用日变化是分析环境因素影响植物生长和代谢的重要手段。一般条件下,栽培植物的光合作用日变化曲线呈双峰型、单峰型、波动型、平缓型^[6]。由图3可知,处理IV和处理I日均黄芩 P_n 较低,处理II和处理II黄芩 P_n 较高。处理I和处理II黄芩 P_n 早晨较高,然后一降不起;处理II和处理IV黄芩 P_n 出现光合“午休”现象,呈不明显双峰曲线,黄芩 P_n 日均值处理II>处理III>处理IV>处理I。不同供水处理20d时黄芩 P_n 为 $12.64 \sim 13.77 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,处理40d时

表1 不同供水处理每月及每次水分供给量

Table 1 Water supply levels of different treatments in every month and every time

处理号 No.	供水量单位 Unit of water supply	月份 Month			
		6	7	8	9
I	mm/month	11.23	52.35	45.4	9.25
	mm/each time	5.6	10.5	9.09	3.08
	m/each time	332.5	623.4	539.7	182.9
II	mm/month	18.75	87.25	75.75	15.38
	mm/each time	9.4	17.5	15.15	5.13
	m/each time	558.1	1039.0	899.5	304.6
III	mm/month	26.25	122.15	106.05	21.53
	mm/each time	13.13	24.43	21.21	7.18
	m/each time	779.5	1450.4	1259.2	426.3
IV	mm/month	33.75	157.05	136.35	27.68
	mm/each time	16.88	31.41	27.27	9.23
	m/each time	1002.2	1864.8	1619.0	548.0

注:水分供给是从6月21日开始,6月份供水总天数为10d,占6月份降水量的1/3;试验到9月15日停止供水,9月份水分供给量只占9月份降水量的1/2。The treatment of irrigating water began from 21st, June, the number of days of irrigating water was 10 in June, the water supply only accounted for 1/3 of the rainfall in June. The experiment stopped irrigating water until 15th, September, the water supply only accounted for 1/2 of the rainfall in September

黄芩 Pn 为 $10.92 \sim 12.21 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

表2 水分供给量对黄芩的影响

Table 2 Effects of water supply on *Scutellaria baicalensis*

处理 Treatment	地下部生物量 Root biomass (g·株 ⁻¹)	地上部生物量 Shoot biomass (g·株 ⁻¹)	根冠比 Root/ Shoot	总生物量 Total biomass (g·株 ⁻¹)	土壤容积含水量 Volume soil water content(%)	水分利用效率 Water use efficiency ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)
I	0.913 ± 0.106 bcAB	1.055 ± 0.064 bB	0.867 ± 0.103 aA	1.968 ± 0.237 bB	17.63 ± 0.49 cC	2.73 ± 0.25 a
II	1.169 ± 0.093 aA	1.529 ± 0.050 aA	0.772 ± 0.160 abAB	2.698 ± 0.103 aA	23.35 ± 0.94 cC	2.23 ± 0.27 a b
III	1.103 ± 0.147 abAB	1.668 ± 0.278 aA	0.617 ± 0.087 bB	2.680 ± 0.366 aA	36.47 ± 2.87 bB	2.10 ± 0.24 a b
IV	0.798 ± 0.128 cB	1.197 ± 0.076 bB	0.670 ± 0.036 bAB	1.994 ± 0.365 bB	42.23 ± 3.01 aA	1.81 ± 0.16 b

小写字母表示 $p < 0.05$ 显著水平, 大写字母表示 $p < 0.01$ 显著水平 Small letters stand for significant levels at $p < 0.05$; capital letters stand for significant levels at $p < 0.01$

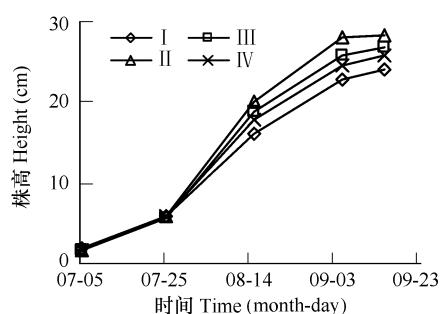


图1 水分供给量对黄芩标高的影响

Fig. 1 Effects of water supply on *S. baicalensis* height

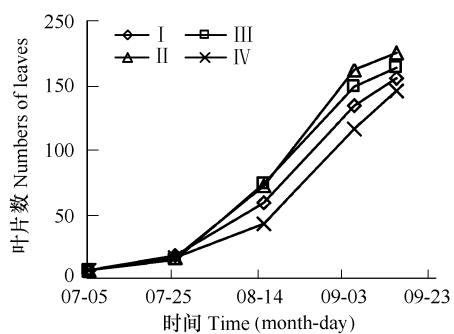


图2 水分供给量对黄芩叶数的影响

Fig. 2 Effect of water supply on *S. baicalensis* leaves

2.2.2 水分供给量对黄芩气孔导度日变化的影响 气孔导度是植物气孔传导 CO_2 和水汽的能力, 植物通过改变气孔的开度等方式来控制与外界 CO_2 和水汽的交换, 从而调节光合速率和蒸腾速率, 以适应不同环境条件, 特别是土壤供水状况和空气湿润程度^[8]。由图4可知, 处理I 黄芩 G_s 早晨高, 至 10:00 有较大幅度下降, 10:00 至 16:00 下降平缓; 处理II、处理III、处理IV 黄芩 G_s 早晨高, 然后一直呈平缓下降趋势。不同供水量处理黄芩 G_s 与 Pn 均呈极显著正相关($p < 0.01$), 黄芩 G_s 日均值处理II>处理III>处理IV>处理I。

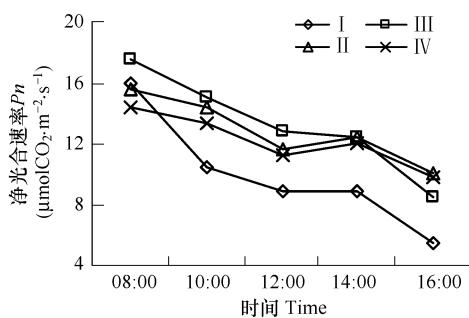


图3 不同供水量黄芩净光合速率日变化

Fig. 3 Diurnal changes of net photosynthetic rate of *S. baicalensis* in different water supply

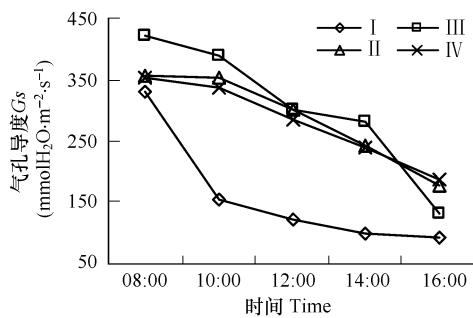


图4 不同供水量黄芩气孔导度日变化

Fig. 4 Diurnal changes of stomatal conductance of *S. baicalensis* in different water supply

2.2.3 水分供给量对黄芩胞间 CO_2 浓度日变化的影响 黄芩 Ci 日变化见图5。处理I 黄芩 Ci 呈“W”型变化; 处理II、处理III和处理IV 黄芩 Ci 均表现为早晨开始下降, 中午略有上升, 午后呈下降趋势。处理II 黄芩 Ci 与 Pn 呈显著正相关($p < 0.05$), 处理II 黄芩 Ci 与 Pn 呈极显著正相关($p < 0.01$)。

2.2.4 水分供给量对黄芩蒸腾速率日变化的影响 蒸腾是植物重要的生理过程, 植物通过蒸腾作用运输矿物质、调节叶面温度、供应光合作用所需要的水分等, 与植物 Pn 高度相关。土壤含水量对植物蒸腾起重要作用, 水分亏缺造成气孔关闭, 而使蒸腾速率大幅度下降^[9]。处理 I 黄芩 Tr 上午高晚间低, Tr 日变幅较小; 处理 II 黄芩 Tr 呈明显单峰曲线, 峰值出现在 10:00; 处理 III 处理 IV 黄芩 Tr 也呈明显单峰曲线, 12:00 达到峰值(见图 6)。 Tr 处理 II、处理 III 处理 IV 之间差异不显著, 但与处理 I 差异均达显著水平($p < 0.05$)。

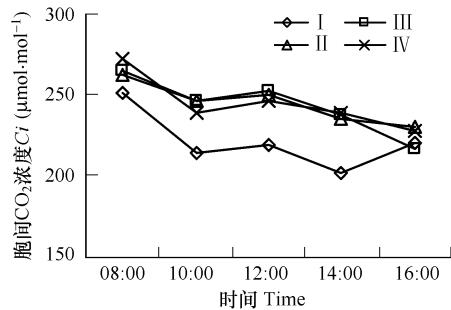


图 5 不同供水量黄芩胞间 CO_2 浓度日变化

Fig.5 Diurnal changes of intercellular CO_2 concentration of *S. baicalensis* in different water supply

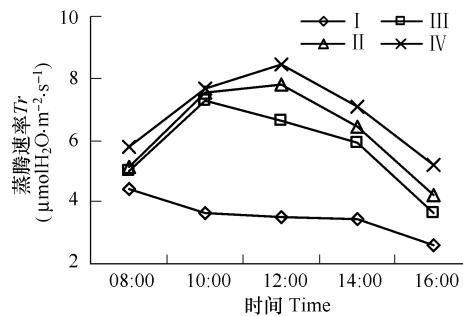


图 6 不同供水量黄芩蒸腾速率日变化

Fig.6 Diurnal changes of transpiration rate of *S. baicalensis* in different water supply

2.3 环境因子日变化

环境因子日变化见图 7, PAR 早 8:00 光合有效辐射达到 $1400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 最大值在 12:00, 日变化呈单峰曲线; Ca 早晨高, 之后缓慢下降, 日变化较小, Ta 早晨开始逐渐升高, 最大值出现在 14:00, RH 早晨最高, 之后大幅下降, 最小值在 14:00, 16:00 略有上升。处理 I 和处理 II Pn 与 RH 呈显著正相关($p < 0.05$), 与 Ca 呈极显著正相关($p < 0.01$), 处理 II 和处理 IV Pn 与环境因子间相关均不显著。

2.4 水分供给量对气孔限制值日变化的影响

Farquhar 等^[10]认为, 影响 Pn 下降有气孔限制和非气孔限制两方面因素。气孔限制是 G_s 的下降, 阻止了 CO_2 的供应; 非气孔限制是叶肉细胞光合能力的下降, 使叶肉细胞利用 CO_2 的能力降低, 从而使胞间 CO_2 含量升高。一般用气孔限制值(L_s)和 Ci 变化方向作为判别依据和标准, 其中 Ci 是关键指标, 当 Pn 和 G_s 下降时, 若 L_s 增大和 Ci 降低, 则为气孔限制, 若 L_s 减小和 Ci 增大或不变, 则为非气孔限制^[6]。由图 8 可知, 处理 I 的 L_s 呈“M”型双峰曲线, 峰值在 10:00 和 14:00; 处理 II、处理 III 处理 IV L_s 上午和下午均呈上升趋势, 中午较低。日均 L_s 处理 I > 处理 II > 处理 III > 处理 IV, 处理 I 与其它处理差异均达显著水平($p < 0.05$)。

3 讨论与结论

光合作用的强弱受多种因素的影响, 如 G_s 、 Tr 、 Ci 、酶活性等^[11], 而这些因素又与土壤水分等环境条件关

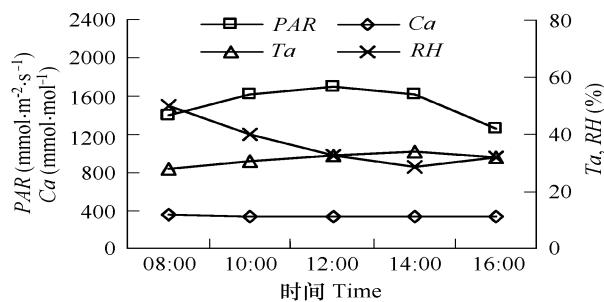


图 7 环境因子日变化

Fig.7 Diurnal changes of environmental factors

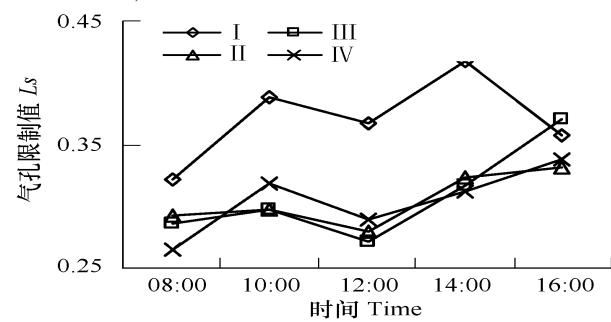


图 8 不同水分处理气孔限制值日变化

Fig.8 Diurnal changes of stomatal limiting value of *S. baicalensis* in different water supply

系密切。 G_s 下降或关闭直接减少水分蒸腾, 几乎所有的中生和旱生植物都可以通过关闭气孔来适应午间叶片过度蒸腾失水或低水势的土壤环境^[12]。研究表明, 不同供水量处理黄芩 Pn 与 Tr 和 G_s 均呈极显著正相关, 表明随水分供给量变化, 植物光合作用的各项生理指标相应发生变化, 相互影响且相关度较高。因此, 通过调控土壤水分促使 G_s 和 Tr 向有利于提高植物光合速率方向变化, 是提高黄芩 Pn 的有效措施。

山仑等^[13]研究表明, 水分亏缺并不总是造成植物生物量减少, 轻度的水分亏缺并不影响叶片气孔开放, 因而对光合作用速率不会产生明显的影响。羊草光合产物的固定在轻度干旱时甚至增加, 在某些情况下高于充分供水的植株^[13~15]。肖春旺^[16]等研究认为, 过高或过低供水量抑制气孔导度, 限制光合和蒸腾作用, 进而影响生物量的积累。因为, 水分胁迫可使叶绿素含量下降^[17], 土壤渍水也能导致叶绿素含量减少^[18], 使光合速率降低。试验水平下, 中度和轻度干旱处理黄芩生物量和 Pn 较高, 而充分供水和严重干旱处理黄芩生物量和 Pn 较低。高水分供给量使黄芩 Pn 下降原因可能是长期供水较多, 土壤透气性变差, 导致土壤物理性状不良, 致使根系活力下降, 影响植物代谢活动从而影响 Pn 。对照处理 IV 部分黄芩植株生长缓慢、叶片脱落、甚至枯死。笔者认为与土壤长期高水分供给量和黄芩本身比较耐旱有关, 虽然试验用盆有透气孔, 但毕竟不同于大地土壤, 有限制根系生长和影响水分散失的问题。吉林省黄芩规模种植在兼顾其它条件的同时, 应选择黄芩生长期降水量 250~350 mm 的地区, 黄芩 Pn 和生物量均较高。试验结果表明, 不同水分供给量处理黄芩 Pn 大小同生物量大小趋势完全一致。黄芩具有较强的耐旱性, 增加人工种植面积, 保护野生资源, 可使黄芩在干旱、半干旱地区的野外生态保护方面发挥更大的作用。

试验条件下, 各处理黄芩 Pn 早晨最高, 8:00 PAR 和 T_a 已经能够满足黄芩光合所需温光条件, RH 和 Ca 均为一天中最大值, 黄芩叶水势早晨也较高, 这些条件都有利提高黄芩 Pn , 使各处理早 8:00 Pn 测定值最高。随温度升高 RH 大幅下降, 其它环境因子随之发生变化, 致使 Pn 一降不起。高辉远等^[19]研究盆栽大豆光合日变化认为, 下午土壤水分亏缺逐渐加重, 导致叶片水分状况恶化, 再遇上高温低湿天气就容易出现这种“一睡不醒”的光合日变化, 因此, 空气湿度低是光合中午降低的重要生态因子^[19]。

根据气孔限制理论及其判别依据和标准, 黄芩 Pn 下降是气孔限制与非气孔限制综合作用的结果^[20], 上午和下午气孔限制为主, 中午非气孔限制为主, 处理 I 傍晚表现为非气孔限制, 其原因有待于进一步探讨。许大全^[21]研究毛竹发现, 导致光合中午降低既有气孔因素又有非气孔因素。叶肉细胞光合能力的下降除水分胁迫外, 光照和温度均能影响光合作用电子传递及酶的活性, 引起叶片光合作用的光抑制甚至光破坏^[22, 23]。因此, 光合速率降低, 可能是由生态因子、生理因子和生化因子等多方面控制^[24], 水分胁迫程度不同, 光合速率下降的机理可能不同^[25], 因为植物受旱后, 随着水分亏缺的加剧, 光合作用受抑制的主要原因都有从气孔因素向非气孔因素转变的过程, 其转变时间因植物种类及其抗旱能力、水分胁迫程度及施加方式等因素而异, 但对不同植物种类而言, 导致这一转变的确切土壤水分临界值还不十分清楚^[26]。

References:

- [1] Yang L M, Han M, Zhang L X. Sustainable use of medicinal plant resources and its population ecology study and view. Journal of Jilin Agricultural University, 2006, 28(4): 383~388.
- [2] Chen J, Yang S L, Cheng H Z. Primary study on the geographic variation of the feature of *Scutellaria baicalensis* growth. Journal Chinese Medicinal Materials, 2002, 25(11): 777~778.
- [3] Li L Y, Xiao X H, He C S. On normative management of productive quality of Chinese medicinal materials. China Journal Chinese Materia Medica, 1999, 24(12): 707~710.
- [4] Dong S T. Studies on the relationship between canopy apparent photosynthesis and grain yield in high yielding winter wheat. Acta Agronomica Sinica, 1991, 17(6): 461~469.
- [5] Hu J C, Cao W X, Zhang J B, et al. Quantifying responses of winter wheat physiological processes to soil water stress for use in growth simulation modeling. Pedosphere, 2004, 14: 509~518.
- [6] Zou Q. Studies on Physiological Drought Resistance of Crop. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1994. 155~242.
- [7] Shan L. Water use efficiency of plant and agricultural water use in semiarid area. Plant Physiology Communications, 1994, 30(1): 61~66.
- [8] Yan X F, Sun G R, Li J L, Li J X. A comparative study on photosynthesis and transpiration diurnal variation of *Anaurolepidium Chinense* and *Puccinellia tenuiflora*. Bulletin of Botanical Research, 1994, 14(3): 287~291.

- [9] Tian J H, He K N, Wang B T, Zhang W Q, Guo J H. Study on physio-ecological characteristics of *platycladus orientalis* under different soil water condition on loess plateau. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2005, 19(2) : 175~ 178, 183.
- [10] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317~ 345.
- [11] Lin J K, Lai M Z. Preliminary analysis for relationship between eco-physiological factors and net photosynthetic rate of tea leaves. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26 (1) : 45~ 50.
- [12] Wen D Z, Zhou G Y, Zhang D Q, et al. A comparative on transpiration rate and water use efficiency in leaves of four forage grasses. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2000, (suppl.) : 67~ 76.
- [13] Shan L, Xu M. Water saving agriculture and its physioecological bases. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1991, 2(1) : 70~ 76.
- [14] Wang Y L, Xu Z Z, Zhou G S. Changes in biomass allocation and gas exchange characteristics of *leymus chinensis* in response to soil water stress. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(6) : 803~ 809.
- [15] Fan J Y, Guo Z J, Peng S B. Photosynthesis and transpiration response of ten tree species to water stress. *Journal of Northwest Forestry University*, 2005, 20 (2) : 36~ 38.
- [16] Xiao C W, Zhou G S. Effect of simulated precipitation change on growth, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Caragana intermedia* in Maowusu sandland. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(5) : 692~ 696.
- [17] Wallin G, Karlsson P E, Sellden G. Impact of four years exposure to different levels of ozone, phosphorus and drought on chlorophyll, mineral nutrients, and stem volume of Norway spruce, *Picea abies*. *Physiol Plant*, 2002, 114: 192~ 206.
- [18] Chen Q, Zhang H Y, Tang L L, et al. Effects of water and nitrogen supply on spinach (*Spinacia oleracea* L.) growth and soil mineral N residues. *Pedosphere*, 2002, 12: 171~ 178.
- [19] Raschke K, Resemann A. The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L.: diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. *Planta*, 1986, 168: 546~ 558.
- [20] Guan Y X, Dai J Y, Li Y. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves under water stress. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31(4) : 293~ 297.
- [21] Xu D Q. Ecology, Physiology and Biochemistry of Midday Depression. *Plant Physiology Communications*, 1990, (6) : 5~ 10.
- [22] Pearcey R W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology*, 1990, 41: 421~ 453.
- [23] Horton P, Ruban A V, Walters R G. Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, 47: 655~ 684.
- [24] Sharkey T D. Transpiration induced changes in the photosynthetic capacity of leaves. *Planta*, 1984, 160: 143~ 150.
- [25] Lu C M, Zhang Q D, Kuang T Y, Wang Z, Gao Y Z. The mechanism for the inhibition of photosynthesis in rice by water stress. *Acta Agronomica Sinica*, 1994, 20(5) : 601~ 606.
- [26] Xu C X, Ma Y P. Studies on the reaction of apple to water stress and its Water-saving irrigation. *Journal of Nanjing Agricultural Technology College*, 2000, 16(2) : 15~ 22.

参考文献:

- [1] 杨利民, 韩梅, 张连学. 药用植物资源的可持续利用及其种群生态学研究与展望. *吉林农业大学学报*, 2006, 28(4) : 383~ 388.
- [2] 陈君, 杨世林, 程惠珍. 不同种源黄芩生长发育特性初步观察. *中药材*, 2002, 25(11) : 777~ 778.
- [3] 李隆云, 肖小河, 贺承山. 论中药材生产质量管理规范化. *中国中药杂志*, 1999, 24(12) : 707~ 710.
- [4] 董树亭. 高产冬小麦群体光合能力与产量关系的研究. *作物学报*, 1991, 17(6) : 461~ 469.
- [6] 邹琦. 作物抗旱生理生态研究. 济南: 山东科学技术出版社, 1994. 155~ 242.
- [7] 山仑. 植物水分利用效率和半干旱地区农业用水. *植物生理学通讯*, 1994, 30 (1) : 61~ 66.
- [8] 阎秀峰, 孙国荣, 李敬兰, 等. 羊草和星星草光合蒸腾日变化的比较研究. *植物研究*, 1994, 14 (3) : 287~ 291.
- [9] 田晶会, 贺康宁, 王百田, 等. 不同土壤水分下黄土高原侧柏生理生态特点分析. *水土保持学报*, 2005, 19(2) : 175~ 178, 183.
- [11] 林金科, 赖志明. 影响茶树叶片净光合速率的生态生理因子的初步分析. *作物学报*, 2000, 26 (1) : 45~ 50.
- [12] 温达志, 周国逸, 张德强, 丁明懋, 黄得光, 罗仲良, 李德明. 四种禾本科牧草植物蒸腾速率与水分利用效率的比较. *热带亚热带植物学报*, 2000, 增刊: 67~ 76.
- [13] 山仑, 徐萌. 节水农业及其生理生态基础. *应用生态学报*, 1991, 2(1) : 70~ 76.
- [14] 王云龙, 许振柱, 周广胜. 水分胁迫对羊草光合产物分配及其气体交换特征的影响. *植物生态学报*, 2004, 28(6) : 803~ 809.
- [15] 范杰英, 郭军战, 彭少兵. 10个树种光合和蒸腾性能对水分胁迫的响应. *西北林学院学报*, 2005, 20(2) : 36~ 38.
- [16] 肖春旺, 周广胜. 毛乌素沙地中间锦鸡儿幼苗生长、气体交换和叶绿素荧光对模拟降水量变化的响应. *应用生态学报*, 2001, 12(5) : 692~ 696.
- [20] 关义新, 戴俊英, 林艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制. *植物生理学通讯*, 1995, 31(4) : 293~ 297.
- [21] 许大全. 光合作用“午睡”现象的生态、生理与生化. *植物生理学通讯*, 1990, (6) : 5~ 10.
- [25] 卢从明, 张其德, 匡廷云, 等. 水分胁迫抑制水稻光合作用的机理. *作物学报*, 1994, 20(5) : 601~ 606.
- [26] 徐呈祥, 马艳萍. 苹果对水分胁迫的反应特点及节水灌溉研究综述. *南京农专学报*, 2000, 16(2) : 15~ 22.