

药用植物防风 (*Saposhnikovia divaricata*) 不同时期光合作用特性比较

韩忠明, 王云贺, 韩 梅, 杨利民*

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

摘要:通过对防风光合特性及光合有效辐射(PAR)、大气二氧化碳浓度(C_a)、气温(T_a)、叶温(T_l)和相对湿度(RH)等环境因子的同期观测,系统地研究了防风净光合速率(P_n)等在不同时期的日变化特征及其与环境因子之间的关系,为吉林省防风规范化种植提供理论依据。结果表明,不同时期防风净光合速率日变化均呈双峰型曲线,具有明显的光合“午休”现象。7月份防风光合速率中午降低主要由非气孔限制引起,8月份、9月份防风光合速率中午降低则主要由气孔限制引起,7月份高温低湿是限制防风 P_n 的主要环境因子。光合速率和蒸腾速率的不同步是引起水分利用效率变化的主要原因。光合有效辐射直接影响防风叶片的光合速率,从而影响防风有机物质的合成与转化,对防风生产力起到直接的限制作用。不同时期防风 P_n 与 PAR 呈显著正相关,不同时期防风叶片对不同环境因子的反映有所不同,环境因子中对 P_n 直接作用由大到小为7月份 $T_a > PAR > T_l > C_a > RH$,8月份为 $T_l > PAR > T_a > RH > C_a$,9月份为 $T_a > PAR > T_l > C_a > RH$ 。

关键词:净光合速率;日变化;环境因子;通径分析;偏相关

文章编号:1000-0933(2009)03-1382-09 中图分类号:Q945.11 文献标识码:A

Comparative study on photosynthesis of medicinal plant *Saposhnikovia divaricata* in different periods

HAN Zhong-Ming, WANG Yun-He, HAN Mei, YANG Li-Min*

College of Chinese Medicinal Materials, Jilin Agricultural University, Key Laboratory for Ecological Restoration and Ecosystem Management of Jilin Province, Changchun 130118, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1382 ~ 1390.

Abstract: The diurnal changes in net photosynthetic rate (P_n) of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. and their relationships with photosynthetic active radiation (PAR), atmospheric CO_2 concentration (C_a), ambient temperature (T_a), leaf temperature (T_l) and relative humidity (RH) were studied systematically in different periods. This knowledge is essential for formulating generalization regarding the cultivation of the species in Jilin Province. Results showed that the diurnal changes in P_n of the species in different periods were similar and could be expressed as two-hump curves, reflecting a significant midday depression. The decrease in P_n during midday was mainly resulted from non-stomatal limitation in July, but stomatal limitation occurred in August and September. High temperature and low relative humidity were critical factors constraining P_n in July. The non-synchronous change of P_n and E were the main reason leading the variations of WUE . PAR affected P_n , synthesis and transformation of organic matter, which restricted the production for *S. divaricata*. There was a significantly and positively correlation between the P_n and PAR ($P < 0.05$). The responses of *S. divaricata* leaves to the environmental factors were different during growing season, and the direct effects of environmental factors in three different months were of the order: $T_a > PAR > T_l > C_a > RH$ in July, $T_l > PAR > T_a > RH > C_a$ in August, $T_a > PAR > T_l > C_a > RH$ in September.

基金项目:吉林省科技发展计划重大资助项目(20075022);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:2008-09-24; **修订日期:**2008-12-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ylmh777@126.com

Key Words: net photosynthetic rate; diurnal changes; environmental factors; path coefficient analysis; partial correlation

中药是中华文明的瑰宝,有几千年的历史,是中国医药的宝贵财富,是中华民族灿烂文化的结晶,为人类健康做出了巨大贡献^[1,2]。长期以来,绝大多数种类一直以野生资源利用为主,有限的野生资源已不能满足人类的需求。为此,开展药用植物栽培研究已成为当前的重要课题^[2]。药用植物驯化栽培可以有效地减轻野生资源压力,是保护药用植物资源的最重要途径之一^[3]。

防风(*Saposhnikovia divaricata* (Miq.) Schischk.)为伞形科防风属多年生草本植物,以未抽薹的干燥根入药,是我国常用大宗中药材之一。防风具有解表祛风、胜湿、止痉的功效,用于治疗头疼感冒、风湿痹痛、风疹瘙痒、破伤风等^[4],野生防风主要分布于东北、西北和华北地区,吉林省主要分布在中部和西部地区,随着防风用量加大,过度采挖导致野生资源锐减,加剧了防风资源的破坏。近年来,在吉林、辽宁、黑龙江、内蒙古、河北、山西等地均有大面积栽培,栽培面积迅速扩大,栽培防风已成为我国防风药材的主要来源。为此,开展栽培防风的生理生态特性研究,对于科学认识和有效控制栽培防风药材的产量和品质,规范种植防风具有十分重要的理论和实践意义。目前,防风的研究主要集中在化学成分、药理、药效和常规栽培技术等方面^[5-7],有关防风生理生态特性等方面研究未见报道。本文以吉林省长春市栽培防风为研究对象,通过对不同时期防风净光合速率、蒸腾速率及水分利用效率等日变化特征及其与生态因子之间关系的研究,探讨防风的光合生理规律,为实现防风规范种植,提高药材产量和品质提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验在吉林农业大学中药材学院药用植物园进行。地理位置位于北纬 43°47′、东经 125°24′,海拔 251 m,年均气温 4.8℃,最高 39.5℃,最低 -39.8℃,年均降水量 522 ~ 615 mm,降水主要集中在 6 ~ 8 月份,这 3 个月的降水量占全年降水 70%,日照时数 2688 h,最热月(7 月份)平均气温 23℃^[3]。

1.2 试验设计

试验用防风种子来源于吉林农业大学药用植物园,经吉林农业大学中药材学院张连学教授鉴定确定。2007 年 5 月初播种,播种面积 6 670 m²,条播行距 30 cm,苗出齐后按株距 15 cm 定苗。分别在 7 月中旬、8 月中旬、9 月中旬选择晴天用 LCpro + 便携式光合作用系统(ADC BioScientific Ltd., UK)测定自然条件下防风光合速率及环境因子日变化。

1.3 测定方法

在 7 月中旬、8 月中旬、9 月中旬选择晴天,测定防风叶片光合作用日变化。测定前选择生长部位相同、大小一致、且完全展开的叶片进行挂牌标记,用 CI-203 (CID, Inc, USA)手持式激光叶面积仪测定放入光合作用系统叶室部分的防风叶面积,将测得数据输入系统,自 6:00 ~ 18:00 每隔 2 h 测 1 次,每次测 6 片叶,重复测 3d。测定指标包括:净光合速率(P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(E , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、光合有效辐射(PAR , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、大气 CO_2 浓度(C_a , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、大气温度(T_a , $^{\circ}\text{C}$)、叶片温度(T_l , $^{\circ}\text{C}$)、空气相对湿度(RH , %)等;水分利用效率($WUE = P_n/E$, $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$)^[8],气孔限制值($L_s = 1 - C_i/C_a$)计算方法参见文献^[9]。

1.4 数据处理

对所测的数据取平均值,用 SPSS 13.0 (SPSS for windows, version 13.0, Chicago, Illinois)对数据进行通径分析和偏相关分析。

2 结果与分析

2.1 不同时期环境因子日变化

2.1.1 光合有效辐射和大气 CO_2 浓度日变化

植物光合作用日变化受各种环境因素影响,尤其是光照强度和温度的影响^[10],当植物叶片吸收的光能超

过其利用能力时,就会引起叶片光合作用的光抑制^[11]。由图1可以看出,不同月份 PAR 均呈午间高峰型单峰曲线,不同时期防风 P_n 与 PAR 均呈显著正相关($P < 0.05$)。 C_a 6:00 较高,然后下降,7 月份、8 月份 C_a 降幅较大,9 月份 C_a 全天变化平缓。 C_a 日均值 7 月份、8 月份和 9 月份分别是 346.12、366.29 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和 382.57 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,差异不显著。

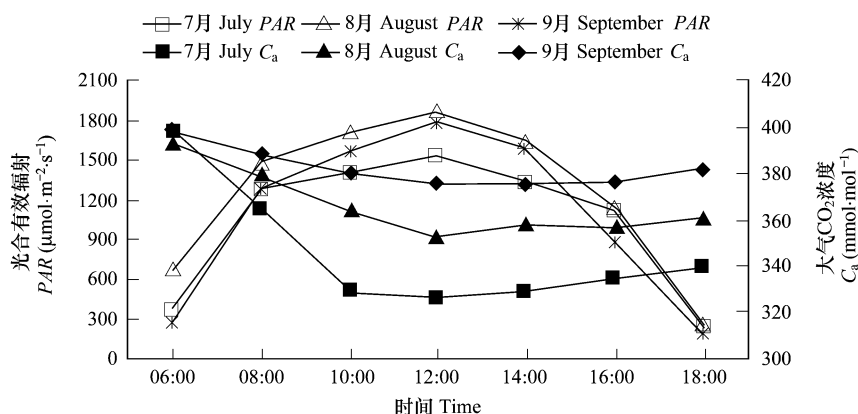


图1 不同时期光合有效辐射与大气 CO_2 浓度日变化

Fig. 1 Diurnal changes of photosynthetic active radiation and air CO_2 concentration in different periods

2.1.2 大气温度和防风叶片温度日变化

不同时期温度日变化见图2。中午温度高,呈单峰曲线变化,7 月份、8 月份和 9 月份最高气温分别是 39.4、38.6、30.6 $^{\circ}\text{C}$,9 月份气温明显低于 7 月份和 8 月份,差异显著($P < 0.05$)。叶片温度日变化受叶片所处生境的光辐射强度、气温、大气相对湿度等的影响和制约^[12]。7 月份、8 月份和 9 月份日均叶温分别是 35.1、32.0、25.7 $^{\circ}\text{C}$,差异显著($P < 0.05$),与日均气温差值分别为 1.03、0.37 $^{\circ}\text{C}$ 和 0.19 $^{\circ}\text{C}$,7 月份叶温与气温差值明显高于 8 月份和 9 月份。

2.1.3 空气相对湿度日变化

不同时期空气相对湿度日变化见图3,最大值在早晨。7 月份 RH 早晨下降之后在 10:00 ~ 16:00 降幅较小,14:00 降到低值,之后略有上升。8 月份 RH 随温度升高下降幅度较大,最小值在 14:00,16:00 上升;9 月份 RH 在 14:00 之后一直保持平稳状态,最小值出现在 16:00,之后略有上升;7 月份、8 月份、9 月份日均 RH 为 36.02%、45.14%、45.26%,7 月份与 8 月份、9 月份差异显著($P < 0.05$)。

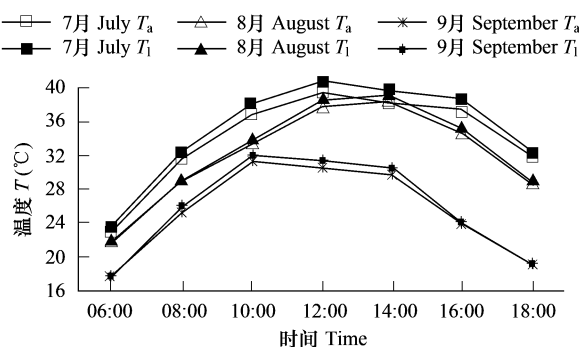


图2 不同时期大气温度与叶片温度日变化

Fig. 2 Diurnal changes of air temperature and leaf temperature in different periods

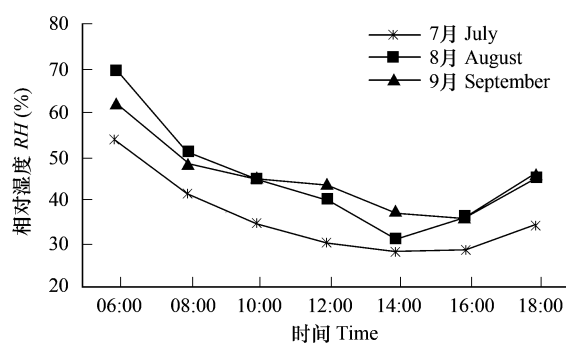


图3 不同时期相对湿度日变化

Fig. 3 Diurnal changes of relative humidity in different periods

2.2 不同时期防风光合特性的日变化

2.2.1 防风叶片净光合速率日变化

图4表明,3个月份防风净光合速率均呈典型的双峰曲线,第一个高峰出现在8:00,7月、8月和9月 P_n 分别为21.07、24.22 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和23.27 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,第2个高峰7月份出现在16:00, P_n 为14.6 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,8月份和9月份的第2个高峰则出现在14:00, P_n 分别为20.32和18.94 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。7月份防风 P_n 与8月份差异显著($P<0.05$),与9月份差异不显著。

2.2.2 防风气孔导度日变化

气孔是植物进行 CO_2 和水汽交换的主要通道,气孔导度是反映这种交换能力的一个重要生理指标^[13]。由图5可知,7月、8月和9月份 G_s 日变化具有一定的相似性,8:00以后 G_s 曲线的变化同防风净光合速率日变化趋势基本一致。随着太阳高度角的增大,到达地面的辐射强度增加,气温持续升高,高温、强辐射造成蒸腾失水加剧,造成气孔部分关闭,气孔导度降低,通过气孔导度的降低,避免了过多的水分损失,气孔导度的降低使 CO_2 吸收量减少,导致光合速率也降低。7月份在14:00出现低谷, G_s 值为0.277 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;8月份和9月份 G_s 低谷则出现在12:00, G_s 值分别为0.305 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和0.275 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。之后随着辐射强度的减弱、气温的降低,气孔导度也随即增大,防风叶片中 CO_2 得到补充,光合速率增加,但此时气温仍然较高,空气相对湿度较低,因此气孔导度稍有增加后很快下降。18:00后辐射强度减弱,加之气孔导度的下降,导致光合速率下降,不同月份防风 G_s 差异不显著。

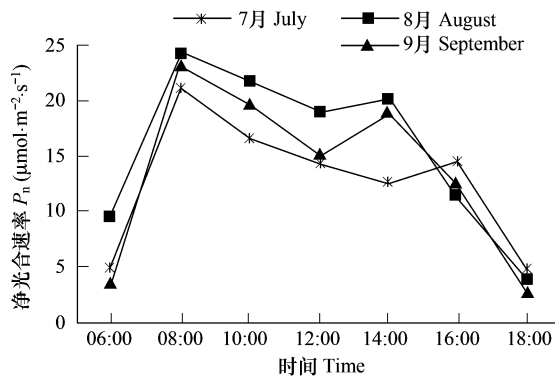


图4 不同时期防风净光合速率日变化

Fig. 4 Diurnal changes of net photosynthetic rate of *S. divaricata* in different periods

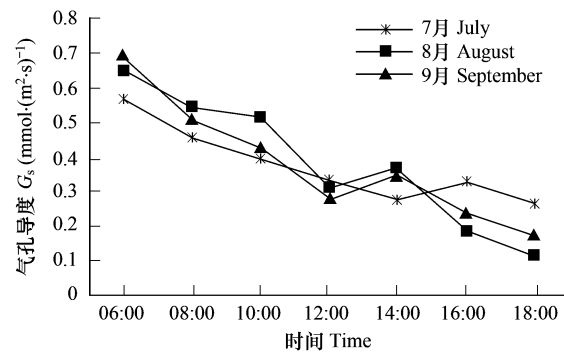


图5 不同时期防风气孔导度日变化

Fig. 5 Diurnal changes of stomatal conductance of *S. divaricata* in different periods

2.2.3 防风胞间 CO_2 浓度日变化

不同时期防风 C_i 日变化具有一定的相似性(图6), C_i 都是早上高晚上低。中间呈平缓下降趋势。由于早晨净光合速率低,胞间 CO_2 通过气孔进行扩散,导致了早上细胞间隙 CO_2 浓度较高;8:00以后,虽然温度的升高促进了呼吸速率的增加,可能使细胞间隙 CO_2 浓度增加,但是快速增加的光合速率消耗了较多 CO_2 , CO_2 同化加快,导致细胞间隙 CO_2 浓度的降低;16:00以后光合速率减弱, CO_2 同化利用率下降,加之细胞呼吸作用释放 CO_2 积聚在细胞间隙中,使得细胞间隙 CO_2 浓度增加。不同月份防风 C_i 差异不显著。

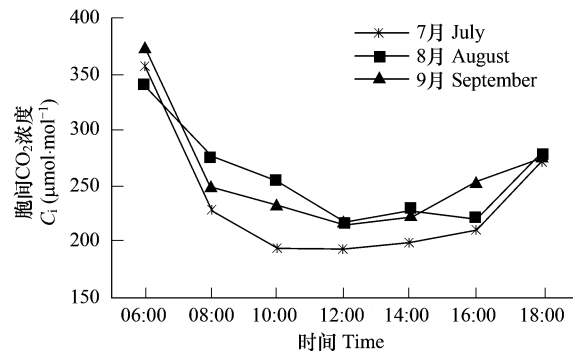


图6 不同时期防风胞间 CO_2 浓度日变化

Fig. 6 Diurnal changes of stomatal CO_2 concentration of *S. divaricata* in different periods

2.2.4 防风蒸腾速率日变化

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。不同时期防风蒸腾速率日变化均呈单峰曲线,12:00达到峰值(图7)。防风 E 日均值7月份>8月份>9月份,7月份防风 E 与8月份差异不显著,与9月份差异显著($P<0.05$)。

2.2.5 防风水分利用效率日变化

水分利用效率由蒸腾速率和光合速率决定,不同时期防风水分利用效率从清晨开始升高,8:00时达到峰值后迅速下降,午间下降到低谷后回升,呈典型双峰曲线(图8)。7月份在14:00下降至日间最低值,8月份和9月份在12:00降到日间最低值,随后水分利用效率回升,在16:00达到第2个高峰。7月份防风 WUE 与8月份差异不显著,与9月份差异显著($P<0.05$)。

2.2.6 防风气孔限制值日变化

由图9可知,不同时期防风气孔限制值日变化具有一定的差异。7月份和9月份呈单峰曲线变化,峰值分别出现在10:00和12:00,8月份则呈多峰曲线变化。Farquhar和Sharkey^[14]认为,午间光合速率的下降受到非气孔因素和气孔因素两种影响。在午间高光照和高温的情况下,叶肉细胞中酶活性降低导致羧化能力下降,会引起光合速率的降低。同时,由于气孔关闭,叶肉细胞间隙内的 CO_2 浓度下降造成光合作用的碳源减少,也能引起叶片光合速率降低^[15, 16]。通过胞间 CO_2 浓度和气孔限制值 L_s 的变化趋势可判定光合“午休”现象的原因是气孔因素占主导地位还是非气孔因素占主导地位。当午间光合速率开始下降,午休现象产生时,如果胞间 CO_2 浓度 C_i 降低,气孔限制值 L_s 升高,光合速率的下降主要是由气孔限制因素引起;而当午休出现时, C_i 上升, L_s 下降,此时光合速率的下降以非气孔限制因素影响为主^[14]。由图4、图5、图6和图9可知,防风7月份光合“午休”主要由非气孔因素造成的,而8月份和9月份防风光合“午休”主要由气孔因素造成的。不同时期防风气孔限制值差异不显著。

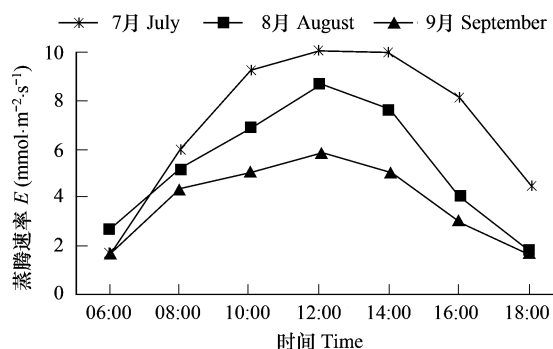


图7 不同时期防风蒸腾速率日变化

Fig. 7 Diurnal changes of transpiration rate of *S. divaricata* in different periods

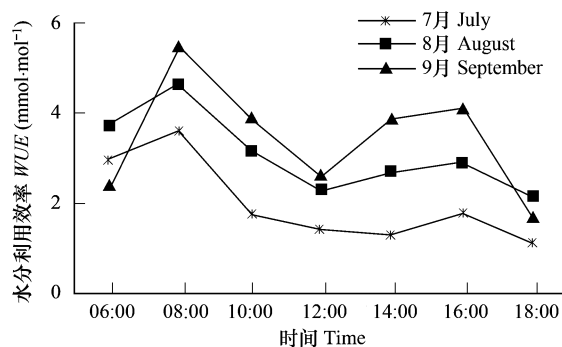


图8 不同时期防风水分利用效率日变化

Fig. 8 Diurnal changes of water use efficiency of *S. divaricata* in different periods

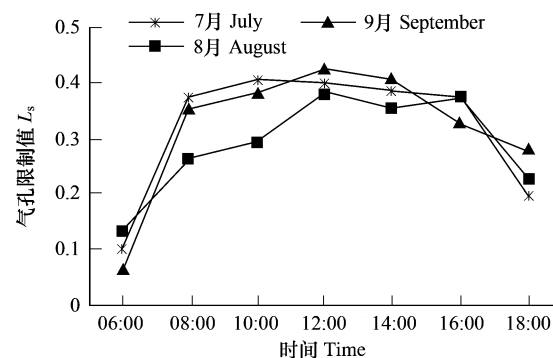


图9 不同时期防风气孔限制值日变化

Fig. 9 Diurnal changes of stomatal limiting value of *S. divaricata* in different periods

2.3 防风光合速率与环境因子的关系

不同时期防风 P_n 与环境因子通径分析和偏相关分析结果见表1和表2。7月份,环境因子中对 P_n 直接作用由大到小为 $T_a > PAR > T_l > C_a > RH$,在环境因子相互影响综合作用下,各因子与 P_n 关系发生了较大变化,其中 PAR 与 T_a 、 T_l 、 P_n 呈显著正相关($P<0.05$), C_a 与 T_a 、 T_l 呈极显著负相关($P<0.01$),与 RH 呈极显著正相

关($P < 0.01$); T_a 与 T_l 呈极显著正相关($P < 0.01$); T_a 、 T_l 与 RH 均呈极显著负相关($P < 0.01$)。直接作用最大的 T_a ,通过 C_a 、 T_l 、 RH 对 P_n 的作用均为负向; T_a 高导致 T_l 升高,影响与 P_n 有关酶的活性。环境因子中 PAR 与 P_n 相关系数最大,但受 T_a 的影响,对 P_n 的直接作用小于 T_a 。表明在满足 PAR 条件下,7 月份温度低湿是影响防风 P_n 的主要环境因子。

表 1 不同时期环境因子对防风净光合速率的通路系数

Table 1 Path coefficient between environmental factors and P_n of *S. divaricata* in different periods

月份 Month	环境因子 Environmental factors	直接作用 Direct effect	通过 Through PAR(X_1)	通过 Through $C_a(X_2)$	通过 Through $T_a(X_3)$	通过 Through $T_l(X_4)$	通过 Through $RH(X_5)$
7 月 7 July	$PAR(X_1)$	0.79		-0.19	0.93	-0.54	-0.17
	$C_a(X_2)$	0.35	-0.43		-1.17	0.66	0.29
	$T_a(X_3)$	1.25	0.59	-0.33		-0.70	-0.29
	$T_l(X_4)$	-0.71	0.60	-0.33	1.25		-0.29
	$RH(X_5)$	0.31	-0.43	0.33	-1.19	0.66	
8 月 8 August	$PAR(X_1)$	1.26		-0.17	0.84	-1.41	0.37
	$C_a(X_2)$	0.46	-0.46		-1.05	1.69	-0.74
	$T_a(X_3)$	1.2	0.88	-0.4		-1.95	0.74
	$T_l(X_4)$	-1.95	0.91	-0.4	1.19		0.74
	$RH(X_5)$	-0.81	-0.57	0.42	-1.09	1.78	
9 月 9 September	$PAR(X_1)$	1.15		-0.35	-1.23	1.02	0.27
	$C_a(X_2)$	0.62	-0.66		0.82	-0.68	-0.47
	$T_a(X_3)$	-1.28	1.1	-0.39		1.06	0.31
	$T_l(X_4)$	1.06	1.11	-0.39	-1.28		0.31
	$RH(X_5)$	-0.54	-0.57	0.54	0.74	-0.6	

表 2 不同时期环境因子与防风净光合速率偏相关系数($n=6$)Table 2 Partial correlation coefficient between environmental factors and P_n of *S. divaricata* in different periods

月份 Month	环境因子 Environmental factors	$PAR(X_1)$	$C_a(X_2)$	$T_a(X_3)$	$T_l(X_4)$	$RH(X_5)$	P_n
7 月 7 July	$PAR(X_1)$	1	-0.568	0.763 *	0.782 *	-0.555	0.852 *
	$C_a(X_2)$		1	-0.954 **	-0.945 **	0.960 **	-0.312
	$T_a(X_3)$			1	0.999 **	-0.954 **	0.521
	$T_l(X_4)$				1	-0.944 **	0.530
	$RH(X_5)$					1	-0.321
	P_n						1
8 月 8 August	$PAR(X_1)$	1	-0.380	0.715	0.736	-0.469	0.910 **
	$C_a(X_2)$		1	-0.892 **	-0.878 **	0.924 **	-0.104
	$T_a(X_3)$			1	0.999 **	-0.931 **	0.479
	$T_l(X_4)$				1	-0.931 **	0.500
	$RH(X_5)$					1	-0.284
	P_n						1
9 月 9 September	$PAR(X_1)$	1	-0.607	0.973 **	0.975 **	-0.501	0.861 *
	$C_a(X_2)$		1	-0.687	-0.685	0.931 **	-0.388
	$T_a(X_3)$			1	0.999 **	-0.572	0.813 *
	$T_l(X_4)$				1	-0.564	0.813 *
	$RH(X_5)$					1	-0.444
	P_n						1

$r_{0.05} = 0.7545$, $r_{0.01} = 0.8745$

8 月份,环境因子中对 P_n 直接作用由大到小为 $T_1 > PAR > T_a > RH > C_a$,其中 PAR 与 P_n 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), C_a 与 T_a 、 T_1 呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 与 RH 呈极显著正相关 ($P < 0.01$); T_a 与 T_1 呈极显著正相关 ($P < 0.01$); T_a 、 T_1 与 RH 均呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。环境因子中对 P_n 直接作用最大的为 T_1 , 为负向, 通过 PAR 、 T_a 和 RH 对 P_n 的作用均为正向, 但与 P_n 相关系数较低, 可能是其直接作用被 PAR 、 T_a 和 RH 的正向作用所掩盖; 环境因子中 PAR 与 P_n 相关系数最大, 但受 T_1 的影响, 对 P_n 的直接作用小于 T_1 。 C_a 对 P_n 的直接作用和相关系数均较小。

9 月份,环境因子对 P_n 直接作用由大到小为 $T_a > PAR > T_1 > C_a > RH$ 。其中 PAR 、 T_a 、 T_1 与 P_n 呈显著正相关 ($P < 0.05$), 其中 PAR 与 T_a 、 T_1 、 C_a 与 RH 、与 T_a 与 T_1 均呈极显著正相关 ($P < 0.01$); T_a 对 P_n 直接作用最大, 为负向, 通过 PAR 、 T_1 和 RH 对 P_n 的作用均为正向。

3 讨论

植物光合作用是植物生产过程中物质积累与生理代谢的基本过程,也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,植物光合作用日变化均有规律可循,变化曲线呈双峰型或单峰型^[9]。研究结果表明,不同时期,防风净光合速率呈明显的双峰型曲线,在午间出现低谷,这是由于中午高温、强辐射使气孔叶片蒸腾失水加剧,叶温升高,刺激了气孔,气孔导度降低,避免了过量失水,同时使 CO_2 吸收量减少,导致光合速率降低。然后随着光照的减弱,气温的回落,蒸腾降低,植物体内的水分消耗和吸收的矛盾得到缓解,光合速率回升,达到第 2 个高峰,之后减小。

当叶片捕获的激发能超过碳同化的利用能力时,过剩光能被耗散,造成光能利用效率降低^[17],使光合速率下降。一定温度范围内,随着温度的升高,光合速率增大,温度与光合速率呈正相关^[18],光合作用关键酶-Rubisco 的最适活化温度在 $25 \sim 30^\circ C$,其活性的高低直接影响光合速率的大小^[19],当叶片温度过高时会影响机体内的一些相关酶的活性,不利于其光合作用的进行^[20],同时高温可能影响了气孔的开放,并使非气孔限制的效果也同时发挥作用。Gesch 等报道指出在较高温度下水稻的 Rubisco 活化酶活性降低,使 Rubisco 活化速率与失活速率失衡,导致 Rubisco 加速失活或者活性降低^[21]。Law 等指出温度增高下光合作用受限制主要是 Rubisco 失活引起的^[22]。Farquhar 等人认为, P_n 降低并伴有 C_i 上升时,光合作用的主要限制因子应当是非气孔因素即叶肉细胞光合能力^[14]。7 月份防风 C_i 在 G_s 、 P_n 下降的情况下,出现上升,因此 7 月份防风光合能力降低是非气孔因素引起的,在温度过高情况下,光合磷酸化、电子传递、酶活性等受到抑制。8 月份和 9 月份则为气孔限制,即气孔导度的下降,阻止了 CO_2 的供应,影响防风 P_n 。有研究表明,水分胁迫可使叶绿素含量下降^[23],土壤渍水也能导致叶绿素含量减少^[24],使光合速率降低,7 月份防风 P_n 最低,与这个时期温度和降水有关,7 月份自然降水较多,而大气温度较高,导致土壤表面板结,透气性变差,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 P_n 。因此,低洼积水或雨季特别注意排水,防止积水,并进行中耕松土,改善根系生长环境,是提高防风 P_n 的有效措施。

不同时期防风水分利用效率呈典型双峰型曲线,主要是早晨 8:00 PAR 和 T_a 已经能够满足光合所需的温光条件,而此时 RH 和 C_a 相对较高,这些因素都是提高防风 P_n 的有利条件,而 E 又相对较低, P_n 提高或 E 降低都能提高 WUE 。当光合速率的增幅低于蒸腾速率时,水分利用效率下降。光合“午休”的出现也会导致水分利用效率在午间出现低谷,光合速率和蒸腾速率的不同步是引起水分利用效率变化的主要原因。比较 3 个月份防风的日平均水分利用效率可知,在降水较多的 7 月份,防风的水分利用效率低于降水相对较少的 8 月份和 9 月份。有研究表明^[25],适度干旱条件下植物的水分利用效率较高。9 月份防风水分利用效率的提高,主要是受降水减少的影响,防风根系水分胁迫造成蒸腾速率的下降幅度较大,表现为水分利用效率的上升。

植物生长是对于各环境因子综合作用的反映,环境因子中 PAR 与 P_n 相关系数最大,说明光合有效辐射直接影响防风叶片的光合速率,从而影响防风有机物质的合成与转化,对防风生产力起到直接的限制作用。另外,光合有效辐射还会引起其它环境因子的变化,从而间接控制植物有机质的合成。通径分析结果表明:防风在整个生长季节光合作用都受到环境因子的综合影响,但在不同时期防风叶片对不同环境因子的反映有所不

同,7 月份,环境因子中对 P_n 直接作用由大到小为 $T_a > PAR > T_l > C_a > RH$,8 月份为 $T_l > PAR > T_a > RH > C_a$,9 月份为 $T_a > PAR > T_l > C_a > RH$ 。光合有效辐射对光合速率的影响不存在简单的线性相关关系,防风光合速率受光合有效辐射影响的同时还受其它因子的综合影响。一日之内,任何一个环境因子变化,光照、湿度、温度、 CO_2 浓度等因子都会随之发生变化,而它们可能通过 Rubisco 活力和气孔导度等内部因子的作用,使光合速率也随之改变^[26]。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^[27],而且在不同时期引起防风光合作用午间降低的原因也不同。环境因子对防风净光合速率的影响是光合有效辐射、温度、相对湿度、大气 CO_2 浓度等相互影响综合作用的结果。

References:

- [1] Yang S L, Zhang B G, Chen J, Li X E, Wei J H. Effect and development strategy of herb cultivation on the sustainable utilization of natural resources of Chinese Medicine. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 1999, 30(11): 870—873.
- [2] Yang L M, Han M, Zhang L X. sustainable use of medicinal plant resources and study and prospect of their population ecology. Journal of Jilin Agricultural University, 2006, 28(4): 383—388.
- [3] Shao X W, Han M, Han Z M, Kong W W, Yang L M. Effects of water supply on growth and photosynthesis in *Scutellaria baicalensis*. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(10): 3214—3220.
- [4] Editorial Committee of the Pharmacopoeia of People's Republic of China. Pharmacopoeia of the people's republic of China (Part I). Beijing: China Chemical Industry Press, 2005. 102.
- [5] Liu S L, Zhang C H, Zhang L X. Comparative study of four chromones of *Saposhnikovia divaricata* in different places. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2007, 38(5): 776—778.
- [6] Jiang Y Y, Liu B, Shi R B, Tu G Z. Isolation and structure identification of chemical constituents from *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. Acta Pharmaceutica Sinica, 2007, 42(5): 505—510.
- [7] Sun H, Cao L, Meng X C, Wang X J. Studies on the method for the processing roots of cultivated *Saposhnikovia divaricata*. China Journal Chinese Materia Medica, 2003, 28(5): 402—404.
- [8] Shan L. Water use efficiency of plant and agricultural water use un semiarid area. Plant Physiology Communications, 1994, 30(1): 61—66.
- [9] Zou Q. Studies on physiological drought resistance of crop. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1994. 155—163.
- [10] Zhang M N, Jiang L. The preliminary study on ecological characters of photosynthesis in rice. Journal of Anhui University Natural Science Edition, 1996, 20(1): 88~94.
- [11] Pearcy R W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. Annual Review of Plant Physiology, 1990, 41: 421—453.
- [12] He W X, Yi J, Li H M. Comparative study on daily change of photosynthesis rate of the rhizomatous grasses in milky ripe stage. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(2): 205—209.
- [13] Song Q H, Zhang Y P, Zheng Z, Yu G R, Sun X M. Physiology and ecology of *Pometia tometosa* photosynthesis in tropical seasonal rain forest. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(6): 961—966.
- [14] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317—345.
- [15] Kramer P, Kozlowski T T. Physiology of woody plants. New York: Academic Press, 1979. 443—444.
- [16] Huang Z Y, Dong X J, Jiang G M, Yuan W P. Primary studis on the daily dynamic changes of photosynthesis and transpiration of *Salix Psammophila*. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2002, 22(4): 817—823.
- [17] Müller P, Li L P, Niyogi K K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. Plant Physiology, 2001, 125: 1558—1566.
- [18] Li C M, Pu X P, Ma Z W, Xie Z Y. Preliminary study on diurnal variations of the photosynthetic efficiency of Plastic mulching cultivation on Fodder Sugar Beet (*Beta vulgaris*) In alpine region. Journal of Northwest University for Nationalities (Natural Science), 2005, 26(2): 46—48.
- [19] Salvucci M E, Portis A R, JR, Ogren W L. Light and CO_2 response of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activation in arabidopsis leaves. Plant Physiology, 1986, 80: 655—659.
- [20] Jiang G M. Temperature and determine of plant. Plants, 1998, (1): 30—31.
- [21] Gesch R W, Boote K J, Vu J C V, Allen L H, J, Bowes G. Changes in grown CO_2 result in rapid adjustments of ribulose-1,5 bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit gene expression in expanding and mature leaves of rice. Plant Physiology, 1998, 118(2): 521—529.
- [22] Law R D, Crafts-brandner S J. Inhibition and acclimation photosynthesis to heat stress in closely correlated with activation of Rubulose-1,5 bisphosphate carboxylase/oxygenase. Plant Physiology, 1999, 120(1): 173—181.
- [23] 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*. *Physiologia Plantarum*, 2002, 114(2): 192–206.
- [24] Chen Q, Zhang H Y, Tang L L, Li X L, Liebig H P. Effects of water and nitrogen supply on spinach (*Spinacia oleracea* L.) growth and soil mineral N residues. *Pedosphere*, 2002, 12(2): 171–178.
- [25] Stanhill G. Water use efficiency. *Advances in Agronomy*, 1986, 39: 53–85.
- [26] Lan Y, Woodrow I E, Mott K A. Light-dependent changes in ribulose biphosphate carboxylase activase activity in leaves. *Plant Physiology*, 1992, 99(1): 304–309.
- [27] Xu D Q, Shen Y G. Diurnal variations in the photosynthetic efficiency in plants. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1997, 23(4): 410–416.

参考文献:

- [1] 杨世林, 张本刚, 陈君, 李先恩, 魏建和. 药材栽培在中药资源可持续利用中的作用及发展战略. *中草药*, 1999, 30(11): 870–873.
- [2] 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展望. *吉林农业大学学报*, 2006, 28(4): 383–388.
- [3] 邵玺文, 韩梅, 韩忠明, 孔伟伟, 杨利民. 水分供给量对黄芩生长与光合特性的影响. *生态学报*, 2006, 26(10): 3214–3220.
- [4] 国家药典委员会主编. 中华人民共和国药典(一部). 北京: 化学工业出版社, 2005. 102.
- [5] 刘双利, 张春红, 张连学. 不同产地防风中 4 种色原酮成分比较研究. *中草药*, 2007, 38(5): 776–778.
- [6] 姜艳艳, 刘斌, 石任兵, 涂光忠. 防风化学成分的分离与结构鉴定. *药学学报*, 2007, 42(5): 505–510.
- [7] 孙晖, 曹玲, 孟祥才, 王喜军. 规范化种植防风最适加工方法的研究. *中国中药杂志*, 2003, 28(5): 402–404.
- [9] 邹琦. 作物抗旱生理生态研究. 济南: 山东科学技术出版社, 1994. 155–163.
- [10] 张明农, 江力. 水稻光合特性的初探. *安徽大学学报(自然科学版)*, 1996, 20(1): 88–94.
- [12] 何文兴, 易津, 李洪梅. 根茎禾草乳熟期净光合速率日变化的比较研究. *应用生态学报*, 2004, 15(2): 205–209.
- [13] 宋清海, 张一平, 郑征. 热带季节雨林冠层树种绒毛番龙眼的光合生理生态特性. *应用生态学报*, 2006, 17(6): 961–966.
- [16] 黄振英, 董学军, 蒋高明, 袁文平. 沙柳光合作用和蒸腾作用日动态变化的初步研究. *西北植物学报*, 2002, 22(4): 817–823.
- [18] 李春鸣, 蒲小鹏, 马姝雯. 高寒地区地膜覆盖栽培饲用甜菜光合日变化初探. *西北民族大学学报(自然科学版)*, 2005, 26(2): 46–48.
- [20] 蒋高明. 植物的温度及测定. *植物杂志*, 1998(1): 30–31.