

## 3种紫堇属植物叶片光合特性研究

陈晓英, 李翠, 郭晓云, 秦双双, 张占江<sup>①</sup>

(广西壮族自治区药用植物园 广西药用资源保护与遗传改良重点实验室, 广西 南宁 530023)

**摘要:** 以紫堇属(*Corydalis* DC.)的岩黄连(*C. saxicola* Bunting)、小花黄堇(*C. racemosa* (Thunb.) Pers.)和北越紫堇(*C. balansae* Prain)为研究对象, 对其叶片的光合色素含量、光合特征参数光响应曲线及净光合速率光响应曲线特征参数进行了比较, 并对其光合型进行了分析。结果表明: 小花黄堇和北越紫堇叶片的叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素和类胡萝卜素含量均低于岩黄连。随着光合有效辐射(PAR)增大, 3种植物叶片的净光合速率(Pn)、瞬时羧化效率(Pn/Ci)、气孔限制值(Ls)和水分利用效率(WUE)均先持续升高后趋于平稳, 胞间CO<sub>2</sub>浓度(Ci)先持续下降后趋于平稳, 光合型判别标准值(Gx)均大于10; 岩黄连叶片的气孔导度(Gs)和蒸腾速率(Tr)缓慢升高, 而小花黄堇和北越紫堇叶片的Gs和Tr值却先缓慢升高后大幅升高。在400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>≤PAR≤1 500 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>光照条件下, 随着PAR值增大, 小花黄堇和北越紫堇叶片的Pn、Pn/Ci、Gs和Tr值与岩黄连的差距越来越大, 其叶片的Ls和WUE值与岩黄连的差距越来越小, 而其叶片的Ci值与岩黄连的差距一直较小。小花黄堇和北越紫堇的表观量子效率、最大净光合速率、光饱和点和暗呼吸速率均高于岩黄连, 而光补偿点却低于岩黄连。研究结果显示: 这3种植物的光合特性相似, 均属于阴生植物, 因此, 可在栽培过程中采取相应措施调控光照强度; 这3种植物的光合型均为C<sub>3</sub>型, 因此, 可在栽培过程中增施CO<sub>2</sub>肥, 以提高叶片光合效率, 促进光合产物积累。与岩黄连相比, 小花黄堇和北越紫堇对弱光和强光的利用能力及光合碳同化能力均更强。

**关键词:** 紫堇属; 光合色素; 光合特征参数; 光响应曲线; 光合型

中图分类号: Q945.11; S567.23<sup>+9</sup> 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2020)01-0001-07

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2020.01.01

**Study on leaf photosynthetic characteristics of three species in *Corydalis* DC.** CHEN Xiaoying, LI Cui, GUO Xiaoyun, QIN Shuangshuang, ZHANG Zhanjiang<sup>①</sup> (Guangxi Key Laboratory of Medicinal Resources Protection and Genetic Improvement, Guangxi Botanical Garden of Medicinal Plants, Nanning 530023, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2020, 29(1): 1–7

**Abstract:** Taking *Corydalis saxicola* Bunting, *C. racemosa* (Thunb.) Pers., and *C. balansae* Prain in *Corydalis* DC. as research objects, photosynthetic pigment contents, light response curve of photosynthetic characteristic parameters, and characteristic parameters of light response curve of net photosynthetic rate of their leaves were compared, and their photosynthetic types were analyzed. The results show that contents of chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll, and carotenoid in leaves of *C. racemosa* and *C. balansae* are all lower than those of *C. saxicola*. With the increase of photosynthetically active radiation (PAR), net photosynthetic rate (Pn), instantaneous carboxylation efficiency (Pn/Ci), stomatal limitation value (Ls), and water use efficiency (WUE) of leaves of three species all first increase continuously and then tend to be steady, their intercellular CO<sub>2</sub> concentration (Ci) first decreases continuously and then tends to be steady, and their discrimination standard value of photosynthetic type (Gx) is all above 10; stomatal conductance (Gs) and transpiration rate (Tr) of leaf of *C. saxicola* increase slowly, while those of *C. racemosa* and *C. balansae* first increase slowly and then

收稿日期: 2019-03-12

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金项目(81603392; 81503179); 广西自然科学基金青年科学基金项目(2015GXNSFBA139104); 广西科技计划项目(桂科AD17292004; 桂科AA18118015)

作者简介: 陈晓英(1976—), 女, 山东邹平人, 博士, 副研究员, 主要从事植物生理生态研究。

<sup>①</sup>通信作者 E-mail: zzj1811@163.com

do dramatically. Under the light condition of  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \leqslant \text{PAR} \leqslant 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , with the increase of PAR value, the differences in Pn, Pn/Ci, Gs, and Tr values of leaves of *C. racemosa* and *C. balansae* with those of *C. saxicola* are greater and greater, while the differences in Ls and WUE values of their leaves with those of *C. saxicola* are smaller and smaller, and the difference in Ci value of their leaves with that of *C. saxicola* is always relatively small. Apparent quantum yield, maximum net photosynthetic rate, light saturation point, and dark respiration rate of *C. racemosa* and *C. balansae* are all higher than those of *C. saxicola*, while their light compensation point is lower than that of *C. saxicola*. It is suggested that the photosynthetic characteristics of these three species are similar and all of them belong to shade plants, so corresponding measures can be adopted to regulate the light intensity during the cultivation process; the photosynthetic types of these three species are all C<sub>3</sub> type, therefore, CO<sub>2</sub> fertilizer can be supplemented during the cultivation process to improve leaf photosynthetic efficiency and promote photosynthetic product accumulation. Compared with *C. saxicola*, the abilities to utilize weak and strong light and to fix photosynthetic carbon of *C. racemosa* and *C. balansae* are higher.

**Key words:** *Corydalis* DC.; photosynthetic pigments; photosynthetic characteristic parameters; light response curve; photosynthetic type

岩黄连(*Corydalis saxicola* Bunting)隶属于罂粟科(Papaveraceae)紫堇属(*Corydalis* DC.),中文学名石生黄堇,是治疗肝脏类疾病的常用壮药和瑶药<sup>[1-2]</sup>,多生长在石山地区峭壁的石缝中,采挖困难,目前其野生资源处于濒危状态<sup>[3-4]</sup>,因此,一方面需要对岩黄连进行引种驯化和人工栽培<sup>[5-7]</sup>,另一方面需要挖掘岩黄连同属替代植物资源。小花黄堇(*C. racemosa* (Thunb.) Pers.)和北越紫堇(*C. balansae* Prain)也隶属于紫堇属,其生物碱成分与岩黄连相似<sup>[8-11]</sup>,有望替代岩黄连入药,从而缓解岩黄连药材供应不足的现状。但是,关于小花黄堇和北越紫堇的生长和生理特性及生态适应性却知之甚少,不利于大规模栽培生产。

研究者根据植物光合特性不但能够快速了解植物的生长和生理特性,而且能够根据各光合作用参数的变化分析植物对光照、水分、温度和CO<sub>2</sub>浓度等的需求,明确植物对生态环境的适应性<sup>[12-15]</sup>。目前,关于岩黄连、小花黄堇和北越紫堇光合特性方面的研究报道甚少,仅见韦记青等<sup>[16]</sup>对岩黄连的光合与蒸腾特性及其对光照强度和CO<sub>2</sub>浓度的响应进行了研究,因此,为了这3种植物的大规模人工种植,应尽快开展其光合特性方面的全面研究。

鉴于此,笔者对岩黄连、小花黄堇和北越紫堇叶片的光合色素含量、光合特征参数光响应曲线及净光合速率光响应曲线特征参数进行了比较,并对这3种植物的光合型进行了分析,以探明这3种植物的光能利用特性和生态适应性,并为岩黄连及其同属植物的引种驯化和生态栽培提供理论基础和科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

试验地位于广西壮族自治区药用植物园温室大棚内(东经108°19'、北纬22°51')。该区域属亚热带季风气候,年均温17℃~23℃,年降水量1 250~2 800 mm,年均日照时数1 827 h,无霜期334 d。

### 1.2 材料

以半野生栽培(对野生的成苗植株进行常规水肥等人工栽培管理措施)的小花黄堇、北越紫堇和岩黄连为实验材料,经广西壮族自治区药用植物园标本馆黄宝优高级工程师鉴定。3种植物分别种植在温室大棚内的不同区域,于2017年9月至11月(营养生长期)分别选取植株最顶端叶片进行光合色素含量测定,并绘制光合特征参数光响应曲线。

### 1.3 方法

1.3.1 光合色素含量测定 参照黎修东等<sup>[17]</sup>的方法测定叶片的光合色素含量。每种植物选取5株植株,将采集的叶片剪碎后混匀;称取0.2 g碎叶,加入体积分数95%乙醇,置于黑暗处直接浸提,待叶片变白后定容至50 mL,即为光合色素提取液;用752N紫外分光光度计(上海仪电分析仪器有限公司)分别在波长665、649和470 nm处测定该提取液的吸光值,并计算叶绿素a(Chla)、叶绿素b(Chlb)、类胡萝卜素(Car)和总叶绿素(Chla+Chlb)的含量以及叶绿素a含量与叶绿素b含量的比值(Chla/Chlb)。每个指标重复测定3次。

**1.3.2 光合特征参数光响应曲线绘制** 在晴天 8:30 至 11:30, 每种植物选取 3~5 株植株, 使用 LI-6400XT 便携式光合作用测量系统(美国 LI-COR 公司)测定植株最顶端叶片的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $Tr$ )和胞内  $CO_2$  浓度( $C_i$ ), 并计算瞬时羧化效率( $Pn/Ci$ )<sup>[18]</sup>、气孔限制值( $L_s$ )<sup>[19]</sup>和水分利用效率(WUE)<sup>[20]</sup>。测定时,首先进行充分的光诱导,然后设置  $CO_2$  浓度  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、空气相对湿度 60%、叶温 35 °C。用 LI-6400XT 红蓝光源(美国 LI-COR 公司)控制光合有效辐射(PAR), 设定 PAR 梯度依次为 1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、20 和 0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 每个 PAR 梯度的适应时间为 3~5 min。根据测定结果绘制各光合特征参数的光响应曲线。

**1.3.3 净光合速率光响应曲线特征参数分析** 采用改良的直角双曲线模型<sup>[21-22]</sup>拟合 3 种紫堇属植物  $P_n$  值的光响应曲线,据此获得  $P_n$  值光响应曲线的特征参数,包括表观量子效率(AQY)、最大净光合速率( $P_{max}$ )、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和暗呼吸速率(Rd)。

**1.3.4 光合型分析** 根据何亚婷等<sup>[23]</sup>和唐海萍等<sup>[24]</sup>的方法,利用与光合作用过程直接相关的  $P_n$  值、 $Tr$  值、气温与叶温的差值和  $G_s$  值计算光合型判

别标准值( $G_x$ ),根据  $G_x$  值初步判断 3 种紫堇属植物的光合型。 $G_x \geq 0$  表示植物光合型为  $C_3$ 型, $G_x < 0$  表示植物光合型为  $C_4$ 型。

#### 1.4 数据处理及统计分析

采用 SPSS 24.0 统计分析软件计算数据的平均值和标准误,对各光合特征参数的光响应曲线进行非线性拟合并制图。

## 2 结果和分析

### 2.1 叶片光合色素含量比较

根据 3 种紫堇属植物叶片光合色素含量的比较结果(表 1),岩黄连叶片的叶绿素  $a$ 、叶绿素  $b$  和总叶绿素含量均最高,北越紫堇次之,小花黄堇最低;小花黄堇叶片的叶绿素  $a$  含量与叶绿素  $b$  含量的比值最高,岩黄连次之,北越紫堇最低;岩黄连叶片的类胡萝卜素含量最高,小花黄堇次之,北越紫堇最低。与岩黄连相比,小花黄堇和北越紫堇叶片的叶绿素  $a$  含量分别减少了 14.21% 和 13.71%,叶绿素  $b$  含量分别减少了 28.85% 和 4.81%,总叶绿素含量分别减少了 19.27% 和 10.30%,叶绿素  $a$  含量与叶绿素  $b$  含量的比值分别增加了 21.16% 和减少了 7.94%,类胡萝卜素含量分别减少了 9.30% 和 18.60%。

表 1 3 种紫堇属植物叶片光合色素含量的比较( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 1 Comparison on photosynthetic pigment contents in leaves of three species in *Corydalis* DC. ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

种类 Species	$Chla/( \text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	$Chlb/( \text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	$Chla+Chlb/( \text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	$Chla/Chlb$	$Car/( \text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$
小花黄堇 <i>Corydalis racemosa</i>	$1.69 \pm 0.08$	$0.74 \pm 0.07$	$2.43 \pm 0.15$	$2.29 \pm 0.11$	$0.39 \pm 0.02$
北越紫堇 <i>Corydalis balansae</i>	$1.70 \pm 0.09$	$0.99 \pm 0.12$	$2.70 \pm 0.21$	$1.74 \pm 0.11$	$0.35 \pm 0.01$
岩黄连 <i>Corydalis saxicola</i>	$1.97 \pm 0.11$	$1.04 \pm 0.09$	$3.01 \pm 0.20$	$1.89 \pm 0.05$	$0.43 \pm 0.03$

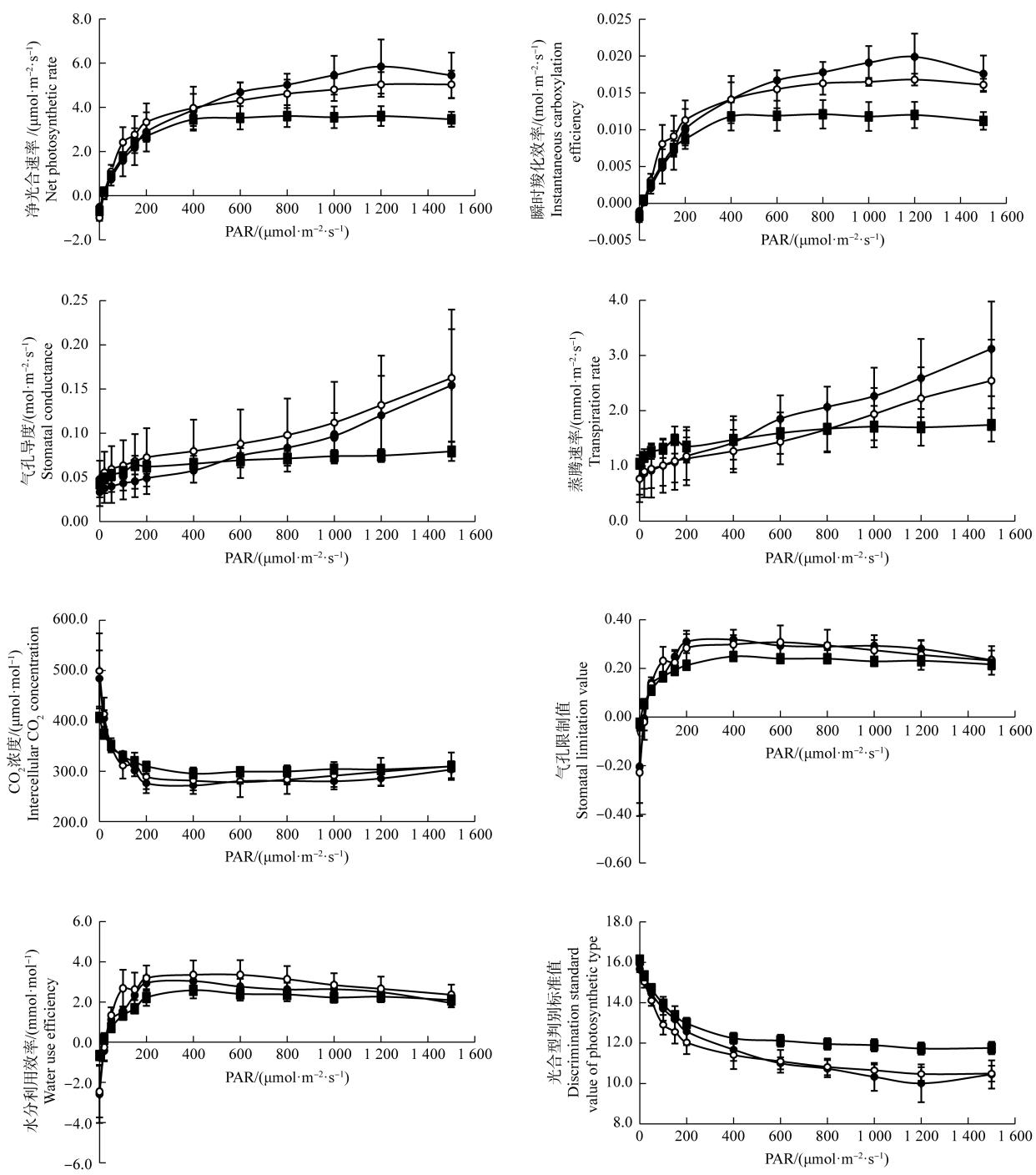
<sup>1)</sup> Chla: 叶绿素  $a$  含量 Chlorophyll  $a$  content; Chlb: 叶绿素  $b$  含量 Chlorophyll  $b$  content; Chla+Chlb: 总叶绿素含量 Total chlorophyll content; Chla/Chlb: 叶绿素  $a$  含量与叶绿素  $b$  含量的比值 Ratio of chlorophyll  $a$  content to chlorophyll  $b$  content; Car: 类胡萝卜素含量 Carotenoid content.

### 2.2 叶片光合特征参数光响应曲线比较

根据 3 种紫堇属植物光合特征参数的光响应曲线(图 1),3 种紫堇属植物叶片净光合速率的光响应曲线均随着光合有效辐射(PAR)增大先持续升高后趋于平稳。在弱光( $PAR < 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )条件下,小花黄堇和北越紫堇叶片的净光合速率与岩黄连的差距较小,但在  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \leqslant PAR \leqslant 1 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光照条件下,随着 PAR 值增大,二者叶片的净光合速率与岩黄连的差距逐渐增大,二者叶片的净光合速率均值分别较岩黄连增加了 42.96% 和

30.97%。3 种紫堇属植物叶片瞬时羧化效率的光响应曲线与净光合速率光响应曲线相似,但在  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \leqslant PAR \leqslant 1 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光照条件下,小花黄堇和北越紫堇叶片的瞬时羧化效率均值分别较岩黄连增加了 48.63% 和 34.67%。

由图 1 可见:岩黄连叶片气孔导度和蒸腾速率的光响应曲线与小花黄堇和北越紫堇明显不同。随着 PAR 值增大,岩黄连叶片的气孔导度和蒸腾速率均缓慢升高,而小花黄堇和北越紫堇叶片的气孔导度和蒸腾速率则先缓慢升高后大幅升高。在弱光( $PAR <$



—●—: 小花黄堇 *Corydalis racemosa* (Thunb.) Pers.; —○—: 北越紫堇 *Corydalis balansae* Prain; —■—: 岩黄连 *Corydalis saxicola* Bunting. PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation.

图 1 3 种紫堇属植物叶片光合特征参数的光响应曲线

Fig. 1 Light response curve of photosynthetic characteristic parameters of leaves of three species in *Corydalis* DC.

400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  条件下, 小花黄堇和北越紫堇的气孔导度和蒸腾速率与岩黄连的差距较小, 但在  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1} \leqslant \text{PAR} \leqslant 1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

光照条件下, 随着 PAR 值增大, 二者叶片的气孔导度和蒸腾速率与岩黄连的差距逐渐增大, 二者叶片的气孔导度均值分别较岩黄连增加了 33.17% 和 53.08%,

二者叶片的蒸腾速率均值分别较岩黄连增加了33.39%和10.98%。

由图1还可见:3种紫堇属植物叶片胞间CO<sub>2</sub>浓度、气孔限制值和水分利用效率的光响应曲线相似。随着PAR值增大,三者叶片的胞间CO<sub>2</sub>浓度均先持续下降后趋于平稳,且在三者间的差距一直较小;而三者叶片的气孔限制值和水分利用效率则均表现为先持续升高后趋于平稳,且在400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>≤PAR≤1 500 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>光照条件下,随着PAR值增大,小花黄堇和北越紫堇叶片的气孔限制值和水分利用效率与岩黄连的差距越来越小。在400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>≤PAR≤1 500 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>光照条件下,小花黄堇和北越紫堇叶片的胞间CO<sub>2</sub>浓度均值分别较岩黄连减少了6.09%和3.81%,二者叶片的气孔限制值均值分别较岩黄连增加了21.35%和18.09%,二者叶片的水分利用效率均值分别较岩黄

连增加了10.76%和26.47%。

根据岩黄连、小花黄堇和北越紫堇光合型判别标准值的光响应曲线(图1),这3种紫堇属植物光合型判别标准值均大于10,据此判断这3种植物的光合型均为C<sub>3</sub>型。

### 2.3 净光合速率光响应曲线特征参数比较

计算3种紫堇属植物叶片净光合速率光响应曲线的特征参数,结果见表2。由表2可见:小花黄堇的表观量子效率与岩黄连接近,光补偿点较岩黄连减少了21.10%;北越紫堇的表观量子效率较岩黄连增加了25.45%,光补偿点较岩黄连减少了12.57%。小花黄堇的最大净光合速率和光饱和点分别较岩黄连增加了36.34%和31.23%,而北越紫堇的最大净光合速率和光饱和点则分别较岩黄连增加了37.89%和10.59%。此外,与岩黄连相比,小花黄堇和北越紫堇的暗呼吸速率分别增加了71.43%和133.33%。

表2 3种紫堇属植物叶片净光合速率光响应曲线特征参数的比较( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 2 Comparison on characteristic parameters of light response curve of net phytosynthetic rate of leaves of three species in *Corydalis* DC. ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

种类 Species	AQY	P <sub>max</sub>	LCP	LSP	Rd
小花黄堇 <i>Corydalis racemosa</i>	0.016 6±0.004 7	5.29±0.54	13.87±2.30	934.72±136.90	0.36±0.07
北越紫堇 <i>Corydalis balansae</i>	0.020 7±0.004 7	5.35±1.03	15.37±4.16	787.72±150.79	0.49±0.14
岩黄连 <i>Corydalis saxicola</i>	0.016 5±0.002 1	3.88±0.68	17.58±0.56	712.28±67.64	0.21±0.06

<sup>1)</sup> AQY: 表观量子效率 Apparent quantum yield (μmol·mol<sup>-1</sup>); P<sub>max</sub>: 最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate (μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>); LCP: 光补偿点 Light compensation point (μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>); LSP: 光饱和点 Light saturation point (μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>); Rd: 暗呼吸速率 Dark respiration rate (μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>).

## 3 讨论和结论

### 3.1 3种紫堇属植物光合特性的比较

光合色素主要用于植物对光能的吸收、传递和转化,并执行光保护等功能<sup>[25]</sup>。虽然光合色素含量与植物的光合特性有关,但变化趋势并非始终一致。小花黄堇和北越紫堇叶片的总叶绿素含量和类胡萝卜素含量均低于岩黄连;在400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>≤PAR≤1 500 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>光照条件下,随着PAR值增大,小花黄堇和北越紫堇的净光合速率和瞬时羧化效率始终高于岩黄连,且与岩黄连的差距越来越大,说明小花黄堇和北越紫堇的光合碳同化能力高于岩黄连。

本研究结果表明:总体来看,随着光照不断增强,小花黄堇和北越紫堇叶片的气孔导度和蒸腾速率均

不同程度升高,且在400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>≤PAR≤1 500 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>光照条件下,随着PAR值增大,其与岩黄连的差距越来越大;3种紫堇属植物叶片的胞间CO<sub>2</sub>浓度先持续下降后趋于平稳,而叶片的气孔限制值却先持续升高后趋于平稳,且小花黄堇和北越紫堇叶片的气孔限制值均高于岩黄连。叶片气孔导度和蒸腾速率增加表明小花黄堇和北越紫堇的叶片通过气孔交换了更多的光合作用原料(如CO<sub>2</sub>和H<sub>2</sub>O)<sup>[26]</sup>;同时,小花黄堇和北越紫堇叶片气孔导度的增加和胞间CO<sub>2</sub>浓度的降低导致气孔限制值增加,表明小花黄堇和北越紫堇光合作用的限制因子主要是气孔限制因子,而非电子传递受阻、叶肉细胞羧化阻力、1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)再生限制等非气孔限制因子<sup>[12,27-28]</sup>。此外,虽然小花黄堇和北越紫堇叶片的蒸腾速率增加但同时伴有水分利用效率提高,说明小花黄堇和北越紫堇能将叶片散失的水分更

有效地用于光合作用<sup>[29-32]</sup>。综合上述研究结果,小花黄堇和北越紫堇的光合作用效率较岩黄连高,在相同环境条件下能积累更多的碳同化产物。

相关研究结果<sup>[33]</sup>表明:植物的表观量子效率和光补偿点能够反映植物对弱光的利用能力,而最大净光合速率和光饱和点则能够反映植物对强光的利用能力。表观量子效率越高,光补偿点越低,表明植物对弱光的利用能力越强;最大净光合速率和光饱和点越高,表明植物对强光的利用能力越强。根据3种紫堇属植物叶片净光合速率光响应曲线特征参数的比较结果,小花黄堇和北越紫堇的表观量子效率、最大净光合速率和光饱和点均高于岩黄连,光补偿点却低于岩黄连,说明小花黄堇和北越紫堇对弱光和强光的利用能力均高于岩黄连。

总体来看,岩黄连、小花黄堇和北越紫堇光合性能的相似性较高,且小花黄堇和北越紫堇的光合碳同化能力优于岩黄连。然而,这3种植物的最大净光合速率为 $3.88 \sim 5.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,光饱和点为 $712.28 \sim 934.72 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,说明三者利用强光的能力和光合潜力均不高。

### 3.2 适宜3种紫堇属植物生长的环境条件分析

根据植物叶片净光合速率光响应曲线的特征参数可推断植物生长所需的光照条件<sup>[34-35]</sup>。根据本研究结果,小花黄堇、北越紫堇和岩黄连的光补偿点为 $13.87 \sim 17.58 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,光饱和点为 $712.28 \sim 934.72 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,暗呼吸速率为 $0.21 \sim 0.49 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,均符合阴生植物的光照生态幅范围<sup>[36]</sup>,据此判断这3种植物均为阴生植物。从岩黄连野生资源分布情况来看,其原生境多为林缘、石缝等日照时间不长、光照不强、凉爽的山地环境<sup>[37]</sup>。结合阴生植物特征,建议在对小花黄堇和北越紫堇进行迁地保护和引种栽培时,采用大棚和盖草等遮阳方式或林下栽培和间作套种等立体种植模式来调控光照强度<sup>[38]</sup>。

植物叶片的蒸腾速率和水分利用效率变化与植株水分代谢有关,可在一定程度上反映植物光合生产过程与植株耗水特性之间的关系<sup>[39]</sup>。蒸腾速率可反映光合作用对水分的需求以及通过水分运输的矿质养分的供应情况<sup>[40]</sup>。水分利用效率受微环境影响较大<sup>[30,41]</sup>,可通过基因工程手段予以提高<sup>[42-44]</sup>。总体来看,岩黄连、小花黄堇和北越紫堇叶片的蒸腾速率和水分利用效率的光响应曲线变化趋势相似,说明这

3种植物可能具有相似的水分利用策略。根据岩黄连多生长在南方温暖湿润地区且忌水涝和排水不良<sup>[2,11]</sup>的特点,在种植小花黄堇和北越紫堇时可以岩黄连自然生长环境中的水分条件为参考控制栽培地水分条件。

### 3.3 3种紫堇属植物光合型的初步判定

众所周知,高等植物具有C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>和CAM 3种光合途径<sup>[45]</sup>。本研究中,岩黄连、小花黄堇和北越紫堇的光合型判别标准值均高于10,据此判定这3种植物的光合型均属于C<sub>3</sub>型。这一结论还需要通过观察叶片的维管束鞘细胞及其外侧紧密毗连的1圈叶肉细胞是否共同组成花环解剖结构以及检测其他生理生化指标进行验证。C<sub>3</sub>型植物缺乏可以提高光合细胞内CO<sub>2</sub>浓度的Kranz结构,对CO<sub>2</sub>的同化能力远低于C<sub>4</sub>型植物<sup>[46]</sup>,但C<sub>3</sub>型植物体内的碳同化限速酶Rubisco可同时催化底物RuBP与CO<sub>2</sub>结合的碳还原反应及RuBP与O<sub>2</sub>结合的碳氧化反应,因此,在岩黄连、小花黄堇和北越紫堇的栽培过程中,可通过增施CO<sub>2</sub>肥等措施,提高植株叶片的光合效率,从而促进植株体内光合产物的积累。

### 3.4 结论

综上所述,岩黄连、小花黄堇和北越紫堇的光合特性相似,均属于阴生植物,光合型均为C<sub>3</sub>型。与岩黄连相比,虽然小花黄堇和北越紫堇叶片的光合色素含量低,但二者对弱光和强光的利用能力更强,光合碳同化能力也更强。

### 参考文献:

- [1] 余姣娇,邱志霞,刘秋燕,等.岩黄连的研究进展[J].药学研究,2018,37(6):342-345,360.
- [2] 诸葛明丽,蒋伟哲,肖萍,等.壮药岩黄连研究进展[J].海峡药学,2019,31(5):31-34.
- [3] 李翠,郭晓云,陈晓英,等.优化体系下岩黄连组培苗与实生苗解剖结构比较研究[J].中药材,2018,41(7):1546-1549.
- [4] 刘春华,胡营,张占江,等.岩黄连的显微鉴别及生物碱的组织化学定位[J].中药材,2019,42(1):71-73.
- [5] 何志超,陈广惠,汪锦飘,等.不同肥料栽培对岩黄连中生物碱含量的影响研究[J].中药材,2015,38(8):1591-1594.
- [6] 陆瑞群,林艳明,庞广福.岩黄连引种栽培组织培养化学成分及提取测定研究进展[J].右江民族医学院学报,2014,36(2):277-278.
- [7] 钱月华.珍稀药用植物岩黄连的栽培技术[J].安徽林业科技,2019,45(2):28-30.
- [8] 唐超玲,刘平,郑华,等.岩黄连化学成分及药理作用研究进展[J].中药新药与临床药理,2018,29(1):104-109.

- [9] 吴东晶, 吴建国, 吴锦忠. 高速逆流色谱法分离小花黄堇中延胡索乙素和原阿片碱[J]. 海峡药学, 2011, 23(10): 63-65.
- [10] 吴建国, 陈体强, 吴岩斌, 等. 小花黄堇挥发油成分的GC-MS分析[J]. 中国药房, 2015, 26(12): 1686-1688.
- [11] 薛楚, 刘思雪, 黄芳. 罂粟科植物罂粟、延胡索和岩黄连镇痛作用的研究进展[J]. 药学研究, 2019, 38(5): 290-294.
- [12] XIN P, LI B, ZHANG H, et al. Optimization and control of the light environment for greenhouse crop production [J]. Scientific Reports, 2019, 9: 8650.
- [13] 孙梅, 田昆, 张贊, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究[J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 940-949.
- [14] HAWORTH M, MARINO G, CENTRITTO M. An introductory guide to gas exchange analysis of photosynthesis and its application to plant phenotyping and precision irrigation to enhance water use efficiency[J]. Journal of Water and Climate Change, 2018, 9(4): 786-808.
- [15] MENG C, LIU X, CHAI Y, et al. Another choice for measuring tree photosynthesis *in vitro*[J]. PeerJ, 2019, 7: e5933.
- [16] 韦记青, 蒋水元, 唐辉, 等. 岩黄连光合与蒸腾特性及其对光照强度和CO<sub>2</sub>浓度的响应[J]. 广西植物, 2006, 26(3): 317-320.
- [17] 黎修东, 骆华容, 莫惠芝, 等. 不同水分条件下3种苔藓植物的生理响应[J]. 江西农业学报, 2018, 30(4): 39-43.
- [18] 阮方毅, 李运涛, 邱硕, 等. 稀土复合叶面肥对苹果叶片光合作用和果实品质的影响[J]. 北方园艺, 2019(2): 65-70.
- [19] 刘军, 齐广平, 康燕霞, 等. 现蕾期水分胁迫对紫花苜蓿光合特性的影响[J]. 生态科学, 2019, 38(3): 195-200.
- [20] 黄科朝, 何文, 周翠鸣, 等. 荷木叶片生理特性在树冠空间层次上的差异[J]. 生态学杂志, 2017, 36(10): 2751-2758.
- [21] YE Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*[J]. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640.
- [22] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-II优明86中的应用[J]. 生态学杂志, 2007, 26(8): 1323-1326.
- [23] 何亚婷, 刘文治, 党高弟, 等. 秦岭亚高山草甸30种草本植物的光合作用途径[J]. 植物科学学报, 2008, 26(3): 298-303.
- [24] 唐海萍, 蒋高明, 张新时. 判别分析方法在鉴别C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物中的应用:以中国东北样带(NECT)的研究为例[J]. 植物学报, 1999, 41(10): 1132-1138.
- [25] 陈永聚, 林喜珀, 余荣鹏, 等. 群落演替中光和土壤环境改变对植物光合色素的影响[J]. 绿色科技, 2016(14): 1-3.
- [26] ROCHE D. Stomatal conductance is essential for higher yield potential of C<sub>3</sub> crops [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2015, 34(4): 429-453.
- [27] 高冠龙, 冯起, 张小由, 等. 植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述[J]. 干旱区研究, 2018, 35(4): 929-937.
- [28] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
- [29] 胡化广, 张振铭, 吴生才, 等. 植物水分利用效率及其机理研究进展[J]. 节水灌溉, 2013(3): 11-15.
- [30] 姜寒冰, 张玉翠, 任晓东, 等. 作物水分利用效率研究方法及尺度传递研究进展[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2019, 27(1): 50-59.
- [31] 刘庚山, 郭安红, 任三学, 等. 不同覆盖对夏玉米叶片光合和水分利用效率日变化的影响[J]. 水土保持学报, 2004, 18(2): 152-156.
- [32] 毛斌, 李新文. 干旱条件下农作物水分利用效率的研究进展[J]. 农业科技与信息, 2016(31): 63-65.
- [33] 杨有芹, 李登飞, 王力, 等. 红雉凤仙花形态与光合特性对光强的响应及其耐阴性评价[J]. 四川林业科技, 2019, 40(1): 5-14.
- [34] 薛欢, 肖杰, 苑景淇, 等. 4种忍冬属植物光响应特性[J]. 北华大学学报(自然科学版), 2019, 20(2): 168-172.
- [35] 尹婷辉, 戴耀良, 何国强, 等. 16种地被植物的光响应特性及园林应用[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2019, 45(4): 355-361.
- [36] 文予陌, 范增丽, 黎云祥, 等. 莼菜光合-光响应曲线及模型拟合[J]. 浙江农业科学, 2017, 58(10): 1779-1783.
- [37] 蒋水元, 韦霄, 李虹, 等. 岩黄连规范化种植标准操作规程(SOP)[J]. 广西植物, 2006, 26(6): 675-680.
- [38] 李强, 赵瑜, 张燕, 等. 光对药用植物影响的研究进展及其对生态种植的启示[J]. 现代中药研究与实践, 2017, 31(4): 80-83.
- [39] 钟平安, 邵东, 黄英金, 等. 不同光环境下辣椒光合特性和瞬时水分利用效率[J]. 生态学杂志, 2019, 38(7): 2065-2071.
- [40] 张力文, 钟国成, 张利, 等. 3种鼠尾草属植物光合作用-光响应特性研究[J]. 草业学报, 2012, 21(2): 70-76.
- [41] 王庆伟, 于大炮, 代力民, 等. 全球气候变化下植物水分利用效率研究进展[J]. 应用生态学报, 2010, 21(12): 3255-3265.
- [42] DUNN J, HUNT L, AFSHARINAFAR M, et al. Reduced stomatal density in bread wheat leads to increased water-use efficiency[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(18): 4737-4748.
- [43] FLEXAS J, DÍAZ-ESPEJO A, CONESA M, et al. Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> and Rubisco as targets for improving intrinsic water use efficiency in C<sub>3</sub> plants[J]. Plant, Cell and Environment, 2016, 39: 965-982.
- [44] FRANKS P J, DOHENY-ADAMS T W, BRITTON-HARPER Z J, et al. Increasing water-use efficiency directly through genetic manipulation of stomatal density[J]. New Phytologist, 2015, 207: 188-195.
- [45] 徐明怡, 柴春荣, 钟海秀, 等. 植物光合碳同化途径关键酶基因研究[J]. 黑龙江科学, 2016, 7(10): 1-4, 7.
- [46] 吴梅, 张边江, 陈全战, 等. C<sub>4</sub>高效光合基因在C<sub>3</sub>植物中的应用研究进展[J]. 中国农学通报, 2010, 26(3): 68-71.

(责任编辑: 佟金凤)