

熊鹏飞, 郑 听, 李金玲, 等. 不同连作年限对白术光合生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(8): 121–126.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.08.034

# 不同连作年限对白术光合生理特性的影响

熊鹏飞<sup>1</sup>, 郑 听<sup>1</sup>, 李金玲<sup>1,2</sup>, 曹国璠<sup>1</sup>, 赵 致<sup>1,2</sup>, 王华磊<sup>1,2</sup>, 刘红昌<sup>1,2</sup>, 姜占东<sup>1</sup>, 何 尧<sup>3</sup>

[1. 贵州大学, 贵州贵阳 550025; 2. 贵州省药用植物繁育与种植重点(工程)实验室, 贵州贵阳 550025;

3. 贵州恒霸药业有限责任公司, 贵州贵阳 550008]

**摘要:**以 4 个不同连作年限(不连作、连作 1 年、连作 2 年和连作 3 年)白术的土壤栽培白术为研究材料, 选择白术生长旺盛期, 对不同连作时期处理的白术光合日变化进行观测和光响应曲线进行模拟。结果表明: 不同连作年限白术叶绿素 a、叶绿素 b 及总色素含量比较表现为连作 1 年 > 连作 2 年 > 连作 3 年 > 不连作; 白术叶片的光合作用日变化为双峰曲线, 存在“光合午休”现象, 具有阴生植物的特点, 净光合速率与气孔导度之间具有极显著的正相关关系, 并且其线性耦合关系良好; 光合有效辐射( $PAR$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )与净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )均有不同程度的相关关系; 通过非直角双曲线模型模拟公式对不同连作年限白术光响应机制进行对比, 发现其光合能力由大到小排序为: 连作 1 年 > 连作 2 年 > 连作 3 年 > 不连作, 对光照环境的适应范围大小为连作 2 年 > 连作 3 年 > 连作 1 年 > 未连作, 呼吸作用强度大小为连作 1 年 > 不连作 > 连作 3 年 > 连作 2 年, 光能利用效率连作 2 年 > 连作 3 年 > 连作 1 年 > 不连作。

**关键词:**白术; 连作年限; 叶绿素含量; 光合作用; 净光合速率; 光响应曲线

**中图分类号:** S567.23+3.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)08-0121-06

中药白术来源于菊科多年生植物白术(*Atractylodes macrocephala* Koidz.) 的干燥根茎, 被《神农本草经》列为上品, 气清香, 味甘、微辛, 嚼之略带黏性, 具有健脾益气、燥湿利水、止汗安胎等功效<sup>[1-2]</sup>。近年研究证实白术化合物单体成分具有

免疫调节、杀菌抗炎、抗癌等功效<sup>[3]</sup>, 对神经系统、肠胃运动也有一定作用, 此外白术还有调节免疫的功效, 市场推广前景广阔。白术的野生资源非常稀少, 主产于浙江, 其中品质最佳的是於潜地区所产的白术, 所以特称为“於术”。现白术大多为栽培, 主要产地是在浙江和安徽等地, 在贵州、湖南、河北等地也有种植<sup>[4]</sup>。

光合作用是绿色植物重要的一个生理功能, 是植物生命活动的重要组成部分之一。绿色植物的光合作用是植物光合器官吸收光能、同化二氧化碳和水同时制造有机物质和释放氧气的过程<sup>[5]</sup>。绿色植物的光合作用作为一个最大的生物合成过程, 它既是一个生物化学反应过程, 也是绿色植物本身特有的一种生理功能。所以说光合作用是地球上生命活动的物质基础和能量来源, 它对维持生态平衡起着非常重要的作用, 所以光合作用在保障人类的生存及发展有非常重要的意

收稿日期: 2016-07-10

基金项目: 贵州省中药现代化科技产业研究开发专项(编号: 黔科合中药字[2013]3005 号、黔科合中药字[2012]5002 号); 贵州省作物学重点学科项目(编号: 黔学位合字 ZDXK[2014]8 号); 贵州省药用植物繁育与种植人才基地项目(编号: 黔人领发[2013]15 号)。

作者简介: 熊鹏飞(1988—), 男, 贵州思南人, 硕士研究生, 主要从事白术连作障碍的研究。E-mail: 395128558@qq.com。

通信作者: 曹国璠, 博士, 教授, 主要从事作物栽培学方面的教学与研究工作。E-mail: cgg8933@126.com。

[15] 柴一新, 祝 宁, 韩焕金. 城市绿化树种的滞尘效应——以哈尔滨市为例[J]. 应用生态学报, 2002, 13(9): 1121–1126.

[16] 范舒欣, 晏 海, 齐石茗月, 等. 北京市 26 种落叶阔叶绿化树种的滞尘能力[J]. 植物生态学报, 2015, 39(7): 736–745.

[17] 周志翔, 邵天一, 王鹏程, 等. 武钢厂区绿地景观类型空间结构及滞尘效应[J]. 生态学报, 2002, 22(12): 2036–2040.

[18] 夏宗良, 刘全军, 武 轲, 等. 二氧化硫胁迫对玉米幼苗叶片膜脂过氧化和抗氧化酶的影响[J]. 玉米科学, 2009, 17(4): 51–54.

[19] 江胜利, 金荷仙, 许小连. 杭州市常见道路绿化植物滞尘能力研究[J]. 浙江林业科技, 2011, 31(6): 45–49.

[20] 钮福祥, 郭小丁. 甘薯品种抗旱性生理指标及其综合评价初探[J]. 作物学报, 1996, 22(4): 392–398.

[21] 张木清, 陈如凯, 余松烈. 水分胁迫下蔗叶活性氧代谢的数学分析[J]. 作物学报, 1996, 22(6): 729–735.

[22] 夏 晗, 黄金生. 低温、干旱和盐胁迫下沙冬青幼苗脯氨酸质量分数的变化[J]. 吉林林业科技, 2007, 36(4): 12–20.

[23] 李彦慧, 李向应, 白瑞琴, 等. 4 种李属彩叶树木对  $SO_2$  的抗性[J]. 林业科学, 2008, 44(2): 28–33.

[24] 王会霞, 石 辉, 李秧秧. 城市绿化植物叶片表面特征对滞尘能力的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(12): 3077–3082.

[25] 赵 勇, 李树人, 阎志平, 等. 城市绿地的滞尘效应及评价方法[J]. 华中农业大学学报, 2002, 21(6): 582–586.

[26] 张 倩, 何 婧, 王 桢, 等. 中华芦荟在不同胁迫下的丙二醛和可溶性糖含量的变化[J]. 西南民族大学学报(自然科学版), 2009, 35(2): 290–292.

[27] 许祥明, 叶和春, 李国凤. 脯氨酸代谢与植物抗渗透胁迫的研究进展[J]. 植物学通报, 2000, 17(6): 536–542.

[28] 李彦奇, 姚正培. 低温胁迫对三种早春短命植物生理化的影响[J]. 新疆农业科学, 2012, 40(9): 1608–1615.

义<sup>[6]</sup>。光合作用对研究生态系统内部的能量流动规律有着极其重要的作用,是研究植物生产力形成机制的关键环节,也是在生理生态方面的重点研究方向<sup>[7]</sup>。十药九术,中药白术作为我国一种临床常用的温补用药,具有很重要的药用价值。光合作用涉及一系列复杂的光化反应过程,其中光合作用速率是众多环境因素综合影响的结果,也和植株的生长状况以及所处发育阶段密切相关<sup>[8-11]</sup>。因此,在不同的发育阶段,进行不同光、温、水、CO<sub>2</sub> 等因素的控制试验观测,可以全面了解白术光合作用的特性及其机理,具有理论和生产应用上的价值。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2015 年 2 月在贵州大学教学实验农场进行,白术来源于贵州松桃华源药材种植公司,由贵州大学王华磊教授鉴定为菊科苍术属植物白术(*A. macrocephala*),试验土壤取自贵州省松桃县正大乡正光村贵州恒霸药业白术种植基地不同连作年限(0、1、2、3 年)的白术种植区(109°31′~109°39′ E、27°95′~28°10′ N),海拔 730~750 m,土壤质地为黏壤土。采用盆栽试验,塑料盆上口直径 31 cm,底直径 27 cm,高 27 cm,每盆装入土壤 15 kg,栽入白术苗,每盆 5 株,每个处理 30 盆,整个生育期不追肥,试验采用随机区组排列。在白术旺盛生长期光照较好的一天,于 08:00—19:00 观测自然条件下白术光合速率及环境因子日变化,对试验数据进行统计分析。

1.2 测定指标及其测定方法

1.2.1 白术叶片叶绿素含量的测定 称取 0.1 g 白术叶片,剪成 2 mm 细丝,置于试管中,在室温下立即用丙酮研磨法提取白术叶片的叶绿素。用 10 mL 混合液浸泡,加塞置于暗处(不能见光),浸提,每隔一定时间(一般过夜)观察浸提情况并摇动,以材料叶片完全变白为准,用混合液作为空白调零,使用紫外分光光度计分别测定 663、652、645、470 nm 处的吸光度。

1.2.2 白术叶片的光合日变化测定 白术叶片的光合-蒸腾日变化采用 Li-6400 光合-蒸腾观测系统(Li-Cor Inc. USA)进行观测。该系统能测定植物叶片的净光合速率[ $P_n$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ],光合有效辐射[ $PAR$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ],气孔导度[ $G_s$ ,  $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ],蒸腾速率[ $T_r$ ,  $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ],叶片温度( $T_l$ ,  $^{\circ}\text{C}$ )、空气相对湿度( $RH$ ,%)、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ ,

$\mu\text{mol}/\text{mol}$ )和大气 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_a$ ,  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )等多个微气象和生理参数。白术的观测日期为 2014 年 8 月,白术生长状况良好,选择 3 株长势良好的白术,每株 3 个叶片,叶面朝向较为一致的叶片进行观测,每个叶片重复观测 5 次,观测时间为 8:00—19:00,每 1 h 观测 1 次,一共 12 次。

1.2.3 白术叶片的光响应曲线 使用美国 Li-COR 公司生产的 Li-6400 光合作用测定系统。选择晴朗的上午进行测定,光合有效辐射分别设定为 1 800、1 500、1 200、900、600、300、100、50、20、0  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,共计 10 个梯度。测定时随机选择健康叶,以叶的中部作为测试部位,3 次重复,结果取平均值。根据非直线双曲线模型公式:

$$P_n = (PARQ + P_{n,\max} - \sqrt{(PARQ + P_{n,\max})^2 - 4kPARQP_{n,\max}})/(2k) - R_d$$
式中: $P_n$  为净光合速率; $P_{n,\max}$  为最大净光合速率; $R_d$  为暗呼吸速率; $PAR$  为光合有效辐射; $Q$  为表观量子效率; $k$  为光响应曲线曲<sup>[18]</sup>。根据该模型利用 SPSS 非线性回归,得到相应的预测值  $P_v$ ,同时计算出  $Q$ 、 $R_d$ 、 $P_{n,\max}$  及  $k$  值,绘制  $PAR - P_v$  的拟合曲线。当  $PAR < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,使用实测数据( $P_n$ ),对  $PAR - P_v$  进行直线回归,得到拟合直线方程  $y = ax + b$ ,式中  $x$  为光合有效辐射  $PAR$ , $y$  为净光合速率实测值  $P_n$ ,光补偿点 [ $LCP, \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ] 为拟合直线与  $x$  轴的交点、表观量子效率为  $a$ ,将最大净光合率  $P_{n,\max}$  预测值代入拟合直线方程可以求得光饱和点 [ $LSP, \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]。

1.3 数据处理

试验数据统计与分析均采用 Excel 表格制表和作图,用 DPS 7.05 和 SPSS 17.0 软件进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 不同连作年限白术叶绿素含量比较

植物产量形成主要依靠光合作用,叶绿素是植物进行光合作用所需要的重要物质。由表 1 可知,不连作白术的叶绿素 a、叶绿素 b 及总色素含量均最低,且随着连作年限延长呈先升高后降低的趋势;连作 1 年、连作 2 年叶绿素 a 和叶绿素 b 含量显著高于不连作、连作 3 年,连作 1 年与连作 2 年、不连作与连作 2 年之间叶绿素 a 和叶绿素 b 含量差异不显著;连作 1 年、连作 2 年和连作 3 年总色素显著高于不连作;叶绿素 a/叶绿素 b 值可以作为判断植物喜光性的指标,不同连作年限白术叶绿素 a/叶绿素 b 值差异不显著,但均小于 2.3,表明白术具有阴生植物特性。

表 1 不同连作年限白术叶绿素含量变化

连作年限 (年)	叶绿素 a (mg/g)	叶绿素 b (mg/g)	总色素 (mg/g)	叶绿素 a/叶绿素 b
0	0.74 ± 0.03b	0.45 ± 0.01b	1.39 ± 0.02c	1.65 ± 0.17a
1	0.94 ± 0.03a	0.61 ± 0.03a	1.80 ± 0.03a	1.54 ± 0.10a
2	0.94 ± 0.06a	0.58 ± 0.04a	1.75 ± 0.04a	1.63 ± 0.08a
3	0.82 ± 0.01b	0.50 ± 0.02b	1.54 ± 0.02b	1.64 ± 0.17a

注:表中数据均为平均值 ± 标准差,同列数据后不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

2.2 不同连作年限白术光合因子及生态环境因子的日变化  
从图 1 可以看出,不同连作年限白术净光合速率日变化皆呈双峰曲线,可以看出有较为明显“光合午休”现象,但在具体到达峰值的时间上有一定的差异。不同连作年限的白术

叶片净光合速率日变化的第 1 个峰值表现为连作 1 年 > 连作 2 年 > 不连作 > 连作 3 年,第 2 个峰值表现为不连作 > 连作 3 年 > 连作 1 年 > 连作 2 年。其中,不连作、连作 1 年第 1 个峰值出现在上午 11:00,峰值分别为 7.98、8.41  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,

连作 2 年与连作 3 年第一个峰值出现在上午 10:00, 峰值分别为  $8.32$ 、 $7.83 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ; 不连作、连作 1 年第 2 个峰值出现在下午 15:00, 峰值分别为  $6.90$ 、 $3.62 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 连作 2 年第 2 个峰值出现在下午 17:00, 峰值为  $3.58 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 连作 3 年第 2 个峰值出现在下午 16:00, 峰值为  $3.70 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。“光合午休”后, 不连作白术光合速率仍可以维持在一个较高水平, 光合能力明显强于连作白术, 这可能是连作降低产量的原因之一。且可以明显观察到不连作白术的叶片净光合速率双峰现象较连作白术明显, 其净光合速率值变化幅度较连作白术更大, 说明不连作白术叶片对光照的敏感程度要高于连作白术。

由图 1 可以看出, 晴天白术的蒸腾速率与净光合速率一样也呈双峰曲线, 不连作白术叶片蒸腾速率日变化的峰值出现在 12:00 和 15:00, 分别为  $2.20$ 、 $3.19 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 在 19:00 时出现全天最低值, 为  $0.53 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ; 连作 1 年白术叶片蒸腾速率日变化的峰值分别出现在 12:00 和 15:00, 分别为  $3.36$ 、 $1.76 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 在 19:00 时出现全天最低值, 为  $0.53 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ; 连作 2 年叶片蒸腾速率日变化的峰值分别出现在 13:00 和 17:00, 分别为  $2.05$ 、 $1.51 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 在 19:00 时出现全天最低值, 为  $0.65 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ; 连作 3 年叶片蒸腾速率日变化的峰值分别出现在 11:00 和 13:00, 分别为  $1.62$ 、 $1.79 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 在 19:00 时出现全天最低值, 为  $0.28 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

$PAR$  是光合作用的能量来源。 $T_l$  是叶片能量平衡里的感热组分(潜热主要以蒸腾方式耗散掉), 两者都与太阳辐射有着密切关系。由图 1 可以看出, 在观测时段内不连作和连作 3 年白术的光合有效辐射  $PAR$  呈现出单峰的日变化特征, 连作 1 年和连作 2 年白术的光合有效辐射  $PAR$  呈现出明显双峰的日变化特征。不连作白术光合有效辐射  $PAR$  峰值出现在 14:00, 为  $1201.18 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ; 连作 1 年白术光合有效辐射  $PAR$  第一个峰值出现在 12:00, 为  $563.88 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 第二个峰值出现在 14:00, 为  $849.90 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ; 连作 2 年白术光合有效辐射  $PAR$  第一个峰值出现在 12:00, 为  $763.21 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 第二个峰值出现在 14:00, 为  $1076.32 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ; 连作 3 年白术光合有效辐射  $PAR$  峰值出现在 14:00, 为  $914.47 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。12:00—16:00 时间段内, 不连作白术光合有效辐射  $PAR$  高于连作白术, 四者  $PAR$  最大峰值皆存在于 14:00, 主要是由于此时太阳高度角最大, 光照强度最大。

气孔是叶片与大气间  $\text{CO}_2$  和水汽交换的通道, 是调控光合和蒸腾的重要生物学因子。由图 1 可以看出, 不连作白术叶片气孔导度峰值出现在 11:00 和 15:00, 峰值分别为  $0.052$ 、 $0.050 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 连作 1 年白术叶片气孔导度峰值出现在 12:00 和 17:00, 峰值分别为  $0.073$ 、 $0.043 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 连作 2 年白术叶片气孔导度峰值出现在 10:00 和 17:00, 峰值分别为  $0.048$ 、 $0.037 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 连作 3 年白术叶片气孔导度峰值出现在 10:00 和 17:00, 峰值分别为  $0.047$ 、 $0.022 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。不同连作年限白术的孔导度日变化基本上呈双峰曲线, 白术叶片孔导度的第一个峰值基本出现在 10:00—12:00 之间, 在达到第一个峰值之前, 叶片气孔导度随叶片温度的增加而增大, 而后叶片温度在 14:00

达到最大值, 气孔导度随叶片温度增加而下降。在不同连作年限白术叶片气孔导度中, 连作 1 年白术叶片气孔导度的变化值最大, 最大值为  $0.073 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 最小值为  $0.020 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ; 连作 2 年白术叶片气孔导度的变化值最大, 最小值为  $0.018 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 最大值为  $0.048 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

胞间  $\text{CO}_2$  浓度反映外界的  $\text{CO}_2$  进入叶细胞的浓度, 它是衡量叶片光合速率大小的主要指标之一。图 1 表明, 不同连作年限白术叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度日变化趋势几乎一致, 早晚较高, 日间呈现规律性变化, 表现出从 16:00 开始, 随着时间的推移, 胞间  $\text{CO}_2$  浓度明显上升, 在 18:00 达到全天的最高值, 此时不同连作年限白术叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度峰值表现为连作 2 年 ( $322.54 \mu\text{mol}/\text{mol}$ ) > 连作 1 年 ( $290.30 \mu\text{mol}/\text{mol}$ ) > 不连作 ( $260.34 \mu\text{mol}/\text{mol}$ ) > 连作 3 年 ( $220.06 \mu\text{mol}/\text{mol}$ )。在 08:00—10:00, 不同连作年限白术叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度不连作 > 连作 1 年 > 连作 3 年 > 连作 2 年(图 1)。

### 2.3 不同连作年限白术生态及环境因子之间相关性

由白术的光合日变化趋势可以看出白术属于  $C_3$  植物, 在晴天叶片光合蒸腾及其环境和生理因子日变化中, 不连作白术  $T_r - P_n$ 、 $RH - PAR$  为一般显著,  $G_s - P_n$ 、 $T_n - PAR$ 、 $T_l - RH$ 、 $T_l - PAR$ 、 $T_l - RH$ 、 $T_l - T_n$  均达到了极显著水平。连作 1 年白术  $T_r - P_n$ 、 $T_r - PAR$ 、 $T_n - PAR$ 、 $T_l - PAR$  为一般显著,  $G_s - P_n$ 、 $GS - T_r$ 、 $T_n - RH$ 、 $T_l - RH$ 、 $T_l - T_n$  均达到了极显著水平。连作 2 年白术  $T_n - T_r$ 、 $T_n - PAR$ 、 $T_l - PAR$ 、 $T_r - PAR$ 、 $G_s - P_n$ 、 $C_i - P_n$ 、 $C_i - G_s$ 、 $T_n - RH$ 、 $T_l - RH$ 、 $T_l - T_n$  均达到了极显著水平。连作 3 年白术  $T_r - P_n$ 、 $T_r - PAR$ 、 $GS - T_r$ 、 $C_i - P_n$ 、 $C_i - T_r$ 、 $C_i - PAR$ 、 $T_n - PAR$ 、 $T_l - PAR$  为一般显著,  $G_s - P_n$ 、 $T_n - RH$ 、 $T_l - RH$ 、 $T_l - T_n$  均达到了极显著水平。可以看出, 气孔导度 ( $C_{\text{ond}}$ ) - 净光合速率 ( $P_n$ )、空气温度 ( $T_n$ ) - 空气相对湿度 ( $RH$ )、叶片温度 ( $T_l$ ) - 空气相对湿度 ( $RH$ )、叶片温度 ( $T_l$ ) - 空气温度 ( $T_n$ ) 在不同连作年限白术中均呈现极显著正相关, 气孔导度 ( $C_{\text{ond}}$ ) 是影响白术的净光合速率 ( $P_n$ ) 最主要的生理因子, 且不连作白术气孔导度 ( $C_{\text{ond}}$ ) 与净光合速率 ( $P_n$ ) 的相关系数较连作白术低, 连作 2 年白术影响净光合速率 ( $P_n$ ) 的次要生理因子是胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ )。连作 1 年白术影响蒸腾速率 ( $T_r$ ) 的主要生理因子是气孔导度 ( $C_{\text{ond}}$ ), 连作 2 年白术影响蒸腾速率 ( $T_r$ ) 的主要因素是光合有效辐射 ( $PAR$ ), 次要因素是叶片温度 ( $T_l$ ), 不连作白术中空气温度 ( $T_n$ ) 和叶片温度 ( $T_l$ ) 与光合有效辐射 ( $PAR$ ) 呈现极显著正相关, 连作白术中皆为一般显著。叶片温度 - 空气温度的相关系数在不同连作年限中均为最大, 达到了 0.98 以上, 说明空气温度对叶片温度 ( $T_l$ ) 的综合作用最大, 空气相对湿度次之(表 2)。

### 2.4 不同连作年限白术光响应曲线模拟比较

从不同连作时期白术的光响应曲线(图 2)可以看出, 不同连作年限白术光响应曲线的变化趋势基本相似, 其中连作 2 年和连作 3 年几乎一致。当光合有效辐射 ( $PAR$ ) 为  $0 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 不同连作年限白术净光合速率 ( $P_n$ ) 均为负值; 当光合有效辐射 ( $PAR$ ) 在  $0 \sim 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 净光合速率 ( $P_n$ ) 几乎呈直线增长趋势; 当光合有效辐射 ( $PAR$ ) 继续升高到一定数值(即光饱和点)后, 不同连作年限白术净光合速率 ( $P_n$ ) 的增长速度逐渐减慢, 而后基本维持稳定状态没有出现下降趋势, 表明过高的光合有效辐射不会引

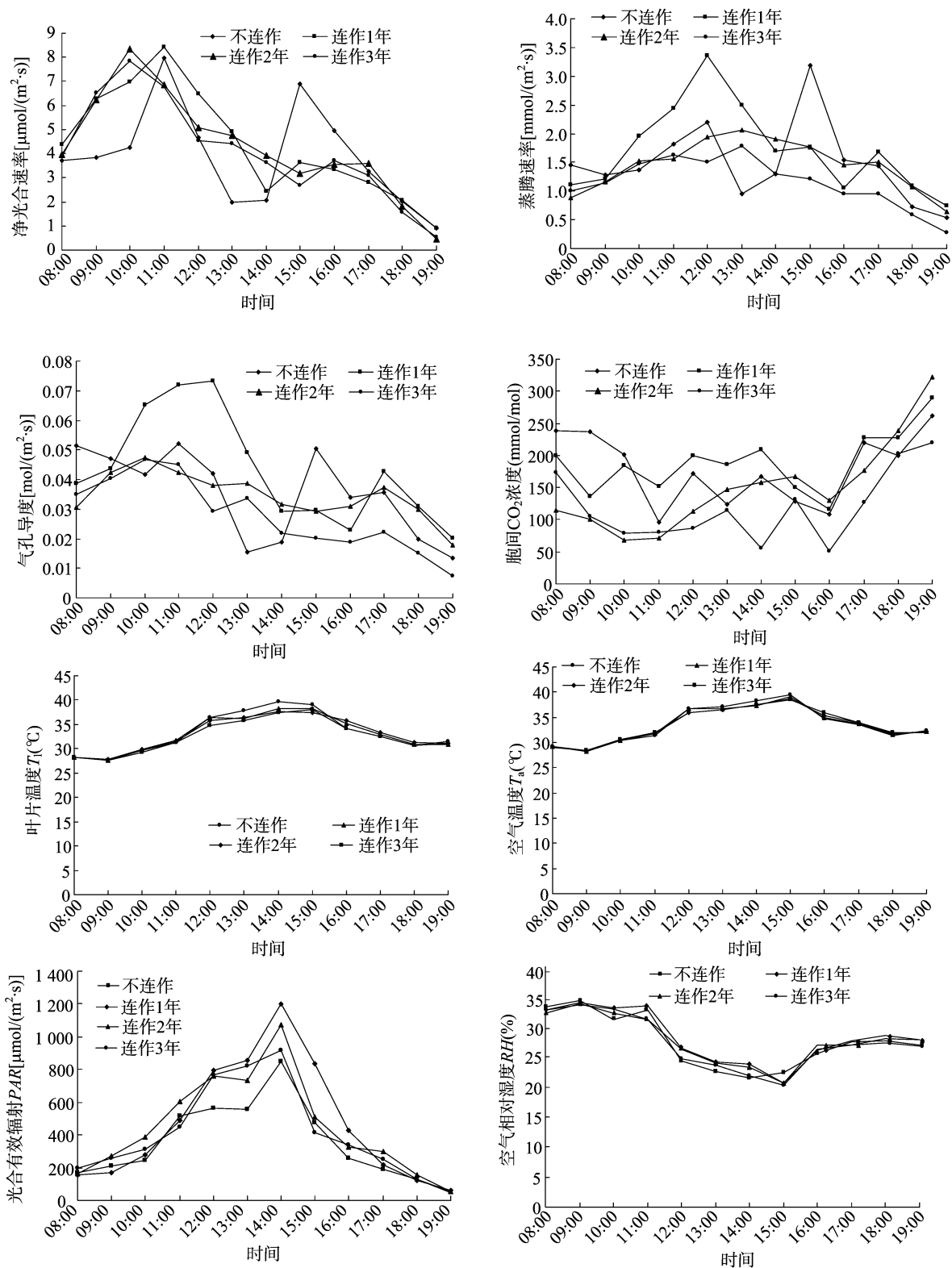


图1 不同连作年限白术光合因子及生态环境因子的日变化

起白术叶片光合活性的降低,不会造成光抑制现象。

**2.4.1 最大净光合速率** 对不同连作时期白术的光响应曲线进行比较可以看出,不同连作年限白术叶片的最大净光合速率有一定差别,其中连作1年白术叶片的最大净光合速率最大,为  $3.79 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ;其次为连作2年白术,其最大

净光合速率为  $3.10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ;然后是连作3年白术,最大净光合速率为  $2.99 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ;不连作白术叶片的最大净光合速率最小,为  $1.16 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,说明连作1年白术在不同连作年限白术中具有最强的光合作用能力。

**2.4.2 光补偿点和光饱和点比较** 不连作白术叶片的光补

表 2 不同连作年限白术光合因子与生态环境因子的相关性

连作年限 (年)	因子	相关系数							
		净光合速率 ( $P_n$ )	蒸腾速率 ( $T_r$ )	光合有效 辐射( $PAR$ )	气孔导度 ( $G_s$ )	胞间二氧化 碳浓度( $C_i$ )	空气相对 湿度( $RH$ )	空气温度 ( $T_a$ )	叶片温度 ( $T_l$ )
0	净光合速率( $P_n$ )		0.63 *	0.03	0.69 **	0.36	0.05	0.003	0.001
	蒸腾作用( $T_r$ )	0.63 *		0.21	0.48	0.23	0.04	0.22	0.17
	光合有效辐射( $PAR$ )	0.03	0.21		0.01	0.39	0.54 *	0.72 **	0.82 **
	气孔导度( $G_s$ )	0.69 **	0.48	0.01		0.02	0.30	0.08	0.11
	胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )	0.36	0.23	0.39	0.02		0.16	0.31	0.34
	空气相对湿度( $RH$ )	0.05	0.04	0.54 *	0.30	0.16		0.90 **	0.88 **
	空气温度( $T_a$ )	0.003	0.22	0.72 **	0.08	0.31	0.90 **		0.98 **
	叶片温度( $T_l$ )	0.001	0.17	0.82 **	0.11	0.34	0.88 **	0.98 **	
1	净光合速率( $P_n$ )		0.41 *	0.07	0.79 **	0.33	0.28	0.06	0.07
	蒸腾作用( $T_r$ )	0.41 *		0.42 *	0.67 **	0.03	0.02	0.19	0.15
	光合有效辐射( $PAR$ )	0.07	0.42 *		0.08	0.07	0.22	0.46 *	0.52 *
	气孔导度( $G_s$ )	0.79 **	0.67 **	0.08		0.05	0.19	0.02	0.03
	胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )	0.33	0.03	0.07	0.05		0.004	0.004	0.008
	空气相对湿度( $RH$ )	0.28	0.02	0.22	0.19	0.004		0.88 **	0.87 **
	空气温度( $T_a$ )	0.06	0.19	0.46 *	0.02	0.004	0.88 **		0.98 **
	叶片温度( $T_l$ )	0.07	0.15	0.52 *	0.03	0.008	0.87 **	0.98 **	
2	净光合速率( $P_n$ )		0.17	0.12	0.89 **	0.83 **	0.22	0.07	0.04
	蒸腾作用( $T_r$ )	0.17		0.77 **	0.23	0.21	0.33	0.54 *	0.60 **
	光合有效辐射( $PAR$ )	0.12	0.77 **		0.10	0.14	0.26	0.43 *	0.54 *
	气孔导度( $G_s$ )	0.89 **	0.23	0.1		0.72 **	0.16	0.05	0.03
	胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )	0.83 **	0.21	0.14	0.72 **		0.13	0.02	0.004
	空气相对湿度( $RH$ )	0.22	0.33	0.26	0.16	0.13		0.92 **	0.85 **
	空气温度( $T_a$ )	0.07	0.54 *	0.43 *	0.05	0.02	0.92 **		0.98 **
	叶片温度( $T_l$ )	0.04	0.60 **	0.54 *	0.03	0.004	0.85 **	0.98 **	
3	净光合速率( $P_n$ )		0.55 *	0.06	0.87 **	0.44 *	0.31	0.10	0.08
	蒸腾作用( $T_r$ )	0.55 *		0.56 *	0.55 *	0.50 *	0.003	0.07	0.10
	光合有效辐射( $PAR$ )	0.06	0.56 *		0.04	0.40 *	0.29	0.43 *	0.50 *
	气孔导度( $G_s$ )	0.87 **	0.55 *	0.04		0.22	0.38	0.18	0.16
	胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )	0.44 *	0.50 *	0.40 *	0.22		0.006	0.13	0.16
	空气相对湿度( $RH$ )	0.31	0.003	0.29	0.38	0.006		0.89 **	0.87 **
	空气温度( $T_a$ )	0.1	0.07	0.43 *	0.18	0.13	0.89 **		0.99 **
	叶片温度( $T_l$ )	0.08	0.1	0.50 *	0.16	0.16	0.87 **	0.99 **	

注：\* 表示相关性显著 ( $P < 0.05$ )，\*\* 表示相关性极显著 ( $P < 0.01$ )。

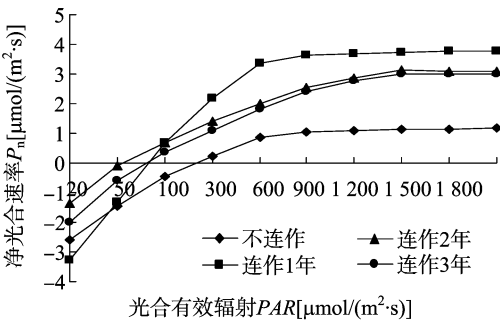


图2 不同连作年限白术光响应曲线

偿点大小在 100 ~ 300  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  之间, 光饱和点大小在 900  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  左右; 连作 1 年白术叶片的光补偿点大小在 50 ~ 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  之间, 光饱和点在 900  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  左右; 连作 2 年白术叶片的光补偿点大小在 50  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  左右, 光饱和点在 1 500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  左右; 连作 3 年白术叶片的光补偿点大小在 50 ~ 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  之间, 光饱和点

在 1 500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  左右。由此可知, 连作 2 年白术叶片的光补偿点较低, 光饱和点较高, 表明其可利用光的范围最广, 对光照环境的适应性最强; 然后是连作 1 年和连作 3 年白术, 其中连作 3 年白术叶片的光饱和点 (LSP) 高于连作 1 年白术, 光补偿点大小相差不大, 所以其可利用光的范围较连作 1 年要大, 相对来说, 对光照环境的适应性比连作 1 年更强; 不连作白术叶片的光补偿点较高, 光饱和点较低, 说明在不同连作年限白术中, 不连作白术的可利用光的范围最窄, 对光照环境的适应性最弱。

2.4.3 暗呼吸速率比较 由图 2 可以看出, 不同连作年限白术叶片的暗呼吸速率有所不同, 连作 1 年白术叶片的暗呼吸速率最大, 不连作白术叶片的暗呼吸速率次之, 然后是连作 3 年白术, 连作 2 年白术叶片的暗呼吸速率最小。说明不同连作年限白术的呼吸作用连作 1 年 > 不连作 > 连作 3 年 > 连作 2 年。

2.4.4 表观量子效率比较 不同连作年限白术叶片的表观量子效率连作 1 年 > 连作 3 年 > 连作 2 年 > 不连作。说明连

作 1 年白术叶片对光能的利用能力最强,其次是连作 3 年白术,然后是连作 2 年白术,不连作白术叶片对光能的利用能力最弱。

### 3 结论与讨论

#### 3.1 结论

(1)对不同连作年限白术叶片叶绿素含量进行了比较,结果表明:不连作白术叶绿素 a、叶绿素 b 及总色素含量均低于连作白术,具体顺序为连作 1 年 > 连作 2 年 > 连作 3 年 > 不连作,不同连作年限白术叶绿素 a/叶绿素 b 值之间差异不显著,但均小于 2.3,表明白术具有阴生植物特性。

(2)通过对不同连作年限白术在夏季白天光合作用日变化的监测,可以看出不同连作年限白术的净光合速率日变化均为双峰型,有明显的“光合午休”现象,在夏季炎热的气候下,不同连作年限白术均显示出了 C<sub>3</sub> 植物的光合生理特征。

(3)对不同连作年限白术生态及环境因子进行了相关性分析,结果表明:气孔导度是影响白术净光合速率最主要的生理因子,其次要生理因子是蒸腾速率和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度。

(4)不同连作年限白术光响应曲线的变化趋势大体上一致,但从曲线上计算并判断出的具体特征参数有所不同。不同连作年限白术叶片最大净光合速率不同,其大小顺序为连作 1 年 > 连作 2 年 > 连作 3 年 > 不连作,说明连作 1 年白术在不同连作年限白术中具有最强的光合作用能力,这与从叶绿素含量的比较中得出的结论是一致的。不同连作年限白术叶片光补偿点和光饱和点的差值大小顺序为连作 2 年 > 连作 3 年 > 连作 1 年 > 不连作,表明连作 2 年白术可利用光的范围最广,对光照环境的适应性最强。同样,不同连作年限白术叶片暗呼吸速率也有所不同,连作 1 年白术叶片的暗呼吸速率最大,不连作白术叶片的暗呼吸速率次之,然后是连作 3 年白术,连作 2 年白术叶片的暗呼吸速率最小,表明连作 2 年白术叶片的呼吸作用最强。不同连作年限白术叶片的表观量子效率连作 1 年最大,连作 3 年次之,然后是连作 2 年,不连作白术叶片的表观量子效率最小,说明连作 1 年白术叶片对光能的利用能力最强,不连作白术叶片对光能的利用能力最弱。

#### 3.2 讨论

作物产量的积累是一个复杂的过程,众多的因素参与其中。其形成主要有光合产物生产和分配,还受到多种营养元素的限制及外部环境和自身特性的影响。对不同连作年限白术叶绿素含量和光响应曲线的研究得出结论:不连作白术在光合作用能力、对光照环境的适应性以及对光能的利用能力方面均不如连作白术,但是不同连作年限白术的产量不连作白术高于连作,可能是由于白术产量形成过程中其他复杂因

子的变化掩盖了产量与光合性能之间的相关关系,有研究表明在开花前,光合产物的形成主要是为产量奠定前期的基础,主要表现在营养器官的建造方面<sup>[12]</sup>。另外采集白术叶片标本和测定光响应曲线的时间均在上午,可能是因为测定的时间一样,光响应曲线的最大净光合速率与叶绿素含量变化是一致的,但是不连作白术光合作用日变化第二峰值明显高于连作白术,“光合午休”后,其光合速率仍可以维持在一个较高的水平,光合能力明显强于连作白术,说明连作白术在下午时段光合速率下降,光合产物减少,所以产量减少,这可能是造成连作白术产量下降的原因之一。

综上所述,对白术的光合生理特性进行研究对于指导生产具有重要的现实意义。本试验结果表明:白术的光合产物积累主要在下午时段,连作白术虽然在上午的光合作用能力优于不连作白术,但是在下午时段光合速率明显低于不连作,造成连作白术的产量下降。对于不同连作年限白术光合生理因子相互之间错综复杂的关系以及在不同生育时期的光合特性,有待更进一步探索。

#### 参考文献:

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典(一部)[M]. 北京:中国医药科技出版社,2010:95.
- [2] 郭巧生. 药用植物栽培学[M]. 北京:高等教育出版社,2004:245-252.
- [3] 李家实. 中药鉴定学[M]. 上海:上海科学技术出版社,1998:201.
- [4] 陈文,何鸽飞,姜曼花,等. 近 10 年白术的研究进展[J]. 时珍国医国药,2007,18(2):338-340.
- [5] 张继澍. 植物生理学[M]. 西安:世界图书出版公司,1999.
- [6] 李树华,许兴,何军,等. 水分胁迫对牛心朴子光合生理特性影响的研究[J]. 西北植物学报,2004,24(1):100-104.
- [7] 布坎南 B B,格鲁依森姆 W,琼斯 R L. 植物生物化学与分子生物学[M]. 北京:科学出版社,2004:466-474.
- [8] 童贯和. 不同供钾水平对小麦旗叶光合速率日变化的影响[J]. 植物生态学报,2004,28(4):547-553.
- [9] 刘宇锋,萧浪涛,童建华,等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 中国农学通报,2005,21(8):76-79.
- [10] 张耀文,王竹云,李殿荣,等. 甘蓝型油菜角果光合日变化特性的研究[J]. 西北农业学报,2008,17(5):174-180.
- [11] 蒋高明,何维明. 一种在野外自然光照条件下快速测定光合作用的光响应曲线的新方法[J]. 植物学通报,1999,16(6):712.
- [12] 李少昆. 关于光合速率与作物产量关系的讨论[J]. 石河子大学学报,1998(增刊1):117-124.