

麦冬、山麦冬叶片解剖结构与光合特性研究

邱佳妹, 王康才*, 段云晶, 管 晖, 魏慧玲

(南京农业大学 园艺学院, 南京 210095)

摘 要:以麦冬和山麦冬为材料,比较分析了叶片形态结构,以及叶绿素含量、光合参数等生理指标的差异,以期为人工栽培麦冬提供技术依据。结果显示:(1)山麦冬的气孔直径、气孔密度、每个叶肉细胞所含叶绿体数目均较麦冬多,且叶绿素和类胡萝卜素(Car)含量均显著高于麦冬。(2)麦冬和山麦冬的光补偿点(LCP)均在 $11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,但麦冬光饱和点(LSP)低于 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而山麦冬 LSP 在 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,且山麦冬的表现量子效率高于麦冬。(3)麦冬和山麦冬光合日变化均呈明显的双峰型曲线,存在明显的光合“午休”现象,但麦冬光合“午休”为非气孔限制,而山麦冬光合“午休”为气孔限制。(4)麦冬的光抑制现象较山麦冬严重,这可能与麦冬的 Car 含量显著偏低有关。研究表明,山麦冬和麦冬的叶片均具有明显的半阴性植物结构特征,但山麦冬对光照环境的适应性以及光合能力更强。

关键词:麦冬;叶片结构;叶绿素含量;光合特性

中图分类号:Q944.56;Q945.11

文献标志码:A

Study on Leaf Morphology and Photosynthetic Characteristics of *Ophiopogon japonicus* and *Liriope spicata*

QIU Jiamei, WANG Kangcai*, DUAN Yunjin, GUAN Hui, WEI Huiling

(College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: In order to study the characteristics of photosynthetic physiology, providing the theoretical basis for artificial cultivation, we compared and analyzed the differences of leaf morphology, chlorophyll content and photosynthesis between *Ophiopogon japonicus* (L. f.) Ker-Gawl. and *Liriope spicata* (Thunb.) Lour. The results showed that: (1) The stoma diameter, stoma density and the number of chloroplasts in each mesophyll cell of *L. spicata* were all more than those of *O. japonicus*, the chlorophyll and carotenoid (Car) contents were also significantly higher. (2) The light compensation point (LCP) of *O. japonicus* and *L. spicata* were both about $11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, but the light saturation point (LSP) of *O. japonicus* was below $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, while the LSP of *L. spicata* was below $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. The apparent quantum rate (AQY) of *L. spicata* was higher than that of *O. japonicus*. (3) The diurnal variation curves of photosynthetic rate of *O. japonicus* and *L. spicata* were both bimodal curves, presenting obvious midday-depression of photosynthesis. The photosynthesis siesta was caused mostly by non-stomatal limitation in *O. japonicus*, while by stomatal limitation in *L. spicata*. (4) *O. japonicus* and *L. spicata* both showed obvious photoinhibition, and it was more serious in *O. japonicus* than in *L. spicata*, and *O. japonicus* had significantly lower Car content. This study showed that *O. japonicus* and *L. spicata* both had leaf morphological microstructure of half-shade-demanding plant, but the adaptability to light circumstance and the photosyn-

收稿日期: 2013-12-24; 修改稿收到日期: 2014-03-09

基金项目: 江苏省镇江市农业项目(R0201100292)

作者简介: 邱佳妹(1989—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事药用植物栽培与生理研究。E-mail: 2012104199@njau.edu.cn

* 通信作者: 王康才, 教授, 硕士生导师, 主要从事药用植物栽培与生理方面的研究。E-mail: wangkc@njau.edu.cn

thetic capacity of *L. spicata* were better than that of *O. japonicus*.

Key words: *Ophiopogon japonicus* and *Liriope spicata*; leaf morphology; chlorophyll contents; photosynthetic characteristics

麦冬 [*Ophiopogon japonicus* (L. f.) Ker-Gawl.] 系百合科多年生常绿草本植物, 又名沿阶草、书带草、麦门冬, 在中国大部分地区均有野生分布和栽培, 近年来亦常做园林绿化植物被使用。麦冬以块根供药用, 具有养阴生津、润肺清心等功效, 主治肺燥干咳, 津伤口渴等症^[1]。主产浙江的麦冬习称“浙麦冬”, 主产四川者为“川麦冬”。另外, 来源于山麦冬属山麦冬 [*Liriope spicata* (Thunb.) Lour.] 块根也作药用^[1]。通过文献以及产地调查发现, 浙麦冬、川麦冬以及山麦冬三者生长发育, 尤其是产量、质量差异很大^[2-3]。有文献指出, 植物的干物质 95% 左右来自光合作用同化的 CO₂, 叶片光合速率与作物产量之间呈正相关^[4]。叶片是植物进行光合作用的主要器官, 其形态结构是植物一系列生理活动的基础, 与植物的产量、品质和抗逆性等都有密切关系^[5]。为探究麦冬与山麦冬叶片形态学及光合特性差异, 本实验从叶片解剖结构入手, 研究叶片解剖结构差异与产量的关系, 并采用 Li-6400 便携式光合分析仪, 研究光合作用特性, 以期栽培技术措施的改进提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

浙麦冬、川麦冬、山麦冬种苗分别引自浙江省慈溪市, 四川省三台县、江苏镇江市, 2013 年 3 月种植于南京农业大学园艺学院日光温室内, 进行常规的水肥管理。叶片解剖结构观察及光合特性测定均选择生长良好、大小基本一致的健康植株各 3 株, 每株选择由内向外数第 2~4 片大小基本一致、长势旺盛的小叶, 并对叶片中部进行测定。

1.2 方法

1.2.1 叶片解剖结构观察 于晴天上午采集麦冬和山麦冬成熟叶片, 装入冰盒保鲜, 分别制作叶片纵切面徒手切片, 并在显微镜下观察叶片结构。用刮去叶肉法^[6]得到叶片下表皮, 并用番红染色, 置于显微镜下观察, 随机在视野内选取气孔, 测定气孔大小与密度。

1.2.2 光合色素含量的测定 叶绿素、类胡萝卜素含量采用李合生的方法测定^[7]。

1.2.3 净光合速率(P_n)的光响应曲线测定 光响

应曲线于 10 月 12~15 日晴天 9:00~11:00 进行, 选择长势良好植株的第 2~4 片叶, 使用美国 Li-COR 公司的 Li-6400 便携式光合仪, 选择红蓝光源调控叶室光合有效辐射 (PAR), 在 0、25、50、80、100、150、200、400、600、800、1 000、1 200、1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 条件下测定植株叶片的净光合速率 (P_n), 各重复 3 次, 光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP)、暗呼吸速率 (R_d) 及表观量子效率 (AQY) 由拟合光响应曲线求得。

1.2.4 光合日变化的测定 于 10 月 12~15 日晴天 6:00 至 18:00 在自然条件下测定, P_n 、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO₂ 含量 (C_i) 等参数由仪器直接测得, 开放式气路, 红蓝光源, 叶室光合有效辐射为 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 样品室内气流速率为 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, 参比室 CO₂ 浓度为 380~410 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 叶片温度 (T_{leaf}) 为 30~32 °C, 样品室相对湿度 (RH) 为 25%~40%, 每隔 2 h 固定测量标记的叶片, 每次 3 个重复, 每重复记录 5 个观测值, 取其平均值作为该种该时刻的测定值。

1.2.5 数据处理 采用 Excel 2003 和 SPSS 13.0 软件对数据进行分析。

2 结果与分析

2.1 麦冬、山麦冬叶片解剖结构特征

由表 1、图 1 可以看出, 麦冬与山麦冬的气孔均为卵圆形, 叶肉内有栅栏组织和海绵组织分化, 且分化完全。栅栏组织细胞有 3~4 层, 其中第 1 层的细胞与上表皮垂直, 呈长方形, 排列紧密, 第 2~4 层细胞排列不规则; 海绵组织细胞有 1~2 层, 间隙较大, 排列较疏松。浙麦冬与川麦冬叶片相对较窄, 且可见视野中每个叶肉细胞所含叶绿体数目较少, 浙麦冬气孔直径较川麦冬小, 但气孔密度相对较大。山麦冬叶片相对较宽, 可见视野中每个叶肉细胞所含叶绿体数目多, 气孔直径、气孔密度均为三者最大。

2.2 麦冬与山麦冬叶绿素含量比较

浙麦冬、川麦冬和山麦冬叶绿素 a+b (Chl a+b) 含量在 1.49~2.45 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间, 数值均偏小, 可见麦冬对于弱光有较强的利用能力 (表 2); 浙、川麦冬叶片中的叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 和类胡萝卜素 (Car) 含量均低于山麦冬, 而叶绿素 a/b

(Chl a/b)的值却高于山麦冬,说明麦冬利用环境中的有限光能进行光合作用的能力比山麦冬弱,而Car可以清除植物体内产生的活性氧自由基,耗散叶绿素吸收的过多光能,使其避免光氧化造成的破坏,同时还可以吸收紫外线辐射,减少紫外线辐射对植物的伤害^[8],这与浙、川麦冬比山麦冬长势相对较弱是一致的。

2.3 麦冬与山麦冬光合特性比较

2.3.1 光响应参数比较 一般来讲,LCP 较低而LSP 较高的植物对光照环境的适应性较强,LCP 较高而 LSP 较低的植物对光照环境的适应性较弱^[9]。由表 3 可知,浙麦冬、川麦冬和山麦冬 LCP 均在 11 μmol·m⁻²·s⁻¹左右,普遍比较低,证明三者都能

有效利用弱光进行有机物质的积累,耐荫性强。浙麦冬、川麦冬 LSP 显著低于山麦冬,说明浙麦冬、川麦冬对光照环境的适应性较弱,而山麦冬最强,可利用光的范围最广。3 种麦冬中,川麦冬 LCP 较高而LSP 相对较低,说明其可利用光的范围较窄,对光照环境的适应性较弱。3 种麦冬暗呼吸速率 R_d 的大小顺序为:川麦冬>山麦冬>浙麦冬,说明川麦冬呼吸作用最强,山麦冬次之,浙麦冬最弱。表观量子效率(AQY)是植物叶片光能利用效率的一个重要指标。一般来讲,AQY 越大,表明植物对光能利用能力越强,AQY 越小,说明植物对光能利用能力越弱^[8]。从表 3 可以看出,浙麦冬 AQY 最小,川麦冬次之,山麦冬相对最大,说明浙麦冬、川麦冬对光能

表 1 麦冬、山麦冬叶片气孔及纵切面显微结构差异

Table 1 The differences of leaf stomatal characters and microscopical longitudinal sections in fresh leaves between *O. japonicus* and *L. spicata*

材料 Material	气孔 Stoma		纵切面特征 The characters of longitudinal sections			备注 Remarks
	直径 Diameter /μm	密度 Density /(个/mm ²)	叶绿体 Chloroplast /(个/mesophyll cell)	海绵组织/层 Spongy tissue /Layers	栅栏组织/层 Palisade tissue /Layers	
浙麦冬 <i>Zhe O. japonicus</i>	22.60	62	12.8	1~2	3~4	栅栏组织第 1 层排列紧密,第 2~4 层排列不规则 The 1st layer of palisade tissue arranged closer while the 2nd to the 4th layers arranged irregular
川麦冬 <i>Chuan O. japonicus</i>	26.85	55	13	1~2	3~4	
山麦冬 <i>L. spicata</i>	28.34	95	17	1~2	3~4	

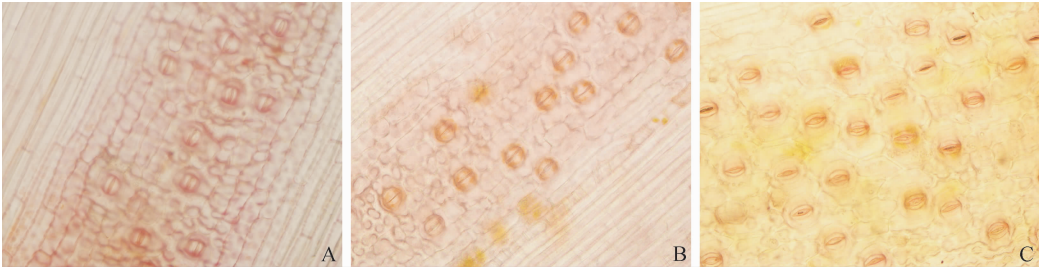


图 1 麦冬与山麦冬叶片气孔显微结构,×40
A. 浙麦冬;B. 川麦冬;C. 山麦冬

Fig. 1 Leaf stomatal microstructure of *O. japonicus* and *L. spicata*,×40
A. *Zhe O. japonicus*;B. *Chuan O. japonicus*;C. *L. spicata*

表 2 麦冬与山麦冬光合色素含量比较

Table 2 Comparison of chlorophyll contents in fresh leaves of *O. japonicus* and *L. spicata*/(mg/g)

材料 Material	叶绿素 Chlorophyll				类胡萝卜素 Car
	叶绿素 a Chl a	叶绿素 b Chl b	叶绿素 a/b Chl a/b	叶绿素 a+b Chl a+b	
浙麦冬 <i>Zhe O. japonicus</i>	1.06±0.03b	0.43±0.05b	2.48±0.22a	1.49±0.08b	0.165±0.02c
川麦冬 <i>Chuan O. japonicus</i>	1.23±0.06b	0.49±0.04b	2.51±0.09a	1.72±0.10b	0.208±0.02b
山麦冬 <i>L. spicata</i>	1.70±0.15a	0.75±0.05a	2.27±0.05a	2.45±0.20a	0.284±0.01a

注:数据后标不同字母表示差异显著(P<0.05);下同。
Note:Different letters after date mean significant difference(P<0.05);The same as below.

表 3 麦冬与山麦冬光响应参数比较

Table 3 Comparison of light-response parameters of *O. japonicus* and *L. spicata*

材料 Material	光补偿点 LCP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光饱和点 LSP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 R_d $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	表观量子效率 AQY $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
浙麦冬 Zhe <i>O. japonicus</i>	10.025±0.11b	287.71±1.61b	0.987±0.012b	0.0406±0.007a
川麦冬 Chuan <i>O. japonicus</i>	11.150±0.19a	269.70±3.80c	1.463±0.078a	0.0454±0.008a
山麦冬 <i>L. spicata</i>	10.965±0.08a	581.79±0.01a	1.064±0.053b	0.0495±0.007a

的利用率最低,山麦冬最高,这与 LCP 与 LSP 的比较得出的结论一致。

2.3.2 光响应曲线比较 由图 2 可知,浙麦冬、川麦冬和山麦冬的光响应曲线趋势基本一致,当光合有效辐射 PAR 为 0 时, P_n 均为负值;当 PAR 在 0~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间时,三者 P_n 均呈直线上升趋势;PAR 在 200~1 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间时,随着光强增加,浙麦冬、川麦冬 P_n 平缓下降并逐渐出现光抑制现象,光强为 1 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时光抑制作用非常显著;而山麦冬则表现为在 200~500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, P_n 稳定上升并在 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时达到最大,然后稳定下降,该阶段浙麦冬、川麦冬 P_n 始终低于山麦冬,在相同光强下,浙麦冬、川麦冬光合作用累积净光合产物比山麦冬少。

2.3.3 净光合速率日变化 植物净光合速率日变化有 3 种类型,分别为单峰型、双峰型和多变型^[10]。从图 3 净光合速率日变化曲线来看,麦冬 P_n 日变化进程相似,且都呈双峰型曲线,分别出现在 8:00 和 14:00 左右,第一次峰值明显高于第二次峰值,低谷出现在 12:00 左右,存在明显“午休”现象。在整个净光合速率日变化进程中,浙麦冬和川麦冬 P_n 日变化无明显差异,但在 12:00~18:00 之间,川麦冬 P_n 大于浙麦冬,说明川麦冬相对能更快地从午休中恢复,其可以利用下午时间进行相对较强的光合作用;山麦冬总体 P_n 高,表现出比较高的光合效能,光合作用能力较三者最强。

2.3.4 蒸腾速率日变化 一般来说,因为植物进行光合作用时需要水分,并通过水分的运输供应植物所需的营养成分,所以植物 P_n 值越大, T_r 值也相对越大。由图 4 可知,麦冬 T_r 日变化曲线均呈双峰,分别出现在 8:00 和 14:00 左右,低谷出现在 12:00 左右,与 P_n 日变化趋势一致。其中浙麦冬、川麦冬 T_r 无明显区别,山麦冬 T_r 最大,说明浙麦冬、川麦冬水分调节能力和逆境适应能力均较弱,而山麦冬具有较强的水分调节能力和逆境适应能力。

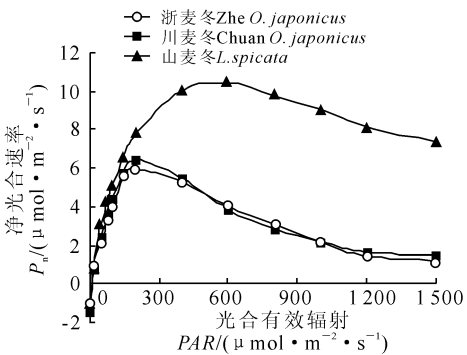


图 2 麦冬与山麦冬光响应曲线

Fig. 2 Light-response curves of photosynthesis of *O. japonicus* and *L. spicata*

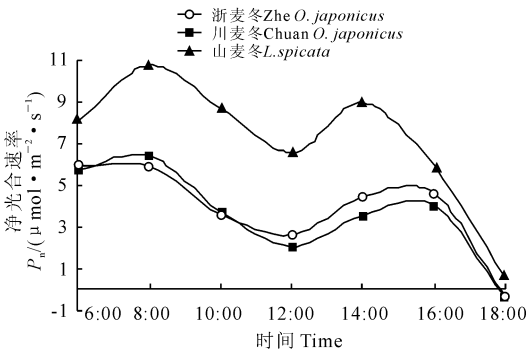


图 3 麦冬与山麦冬净光合速率日变化

Fig. 3 Diurnal variation of P_n for *O. japonicus* and *L. spicata*

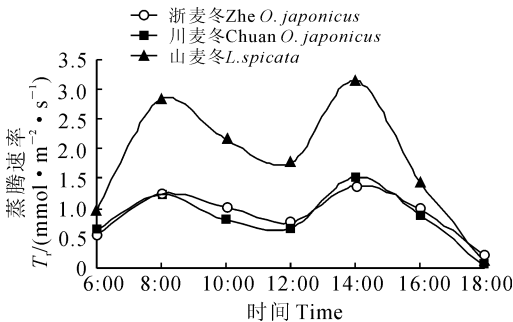


图 4 麦冬与山麦冬蒸腾速率日变化

Fig. 4 Diurnal variation of T_r for *O. japonicus* and *L. spicata*

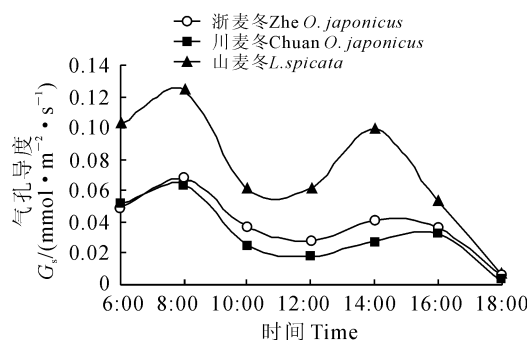


图5 麦冬与山麦冬气孔导度日变化

Fig. 5 Diurnal variation of G_s for *O. japonicus* and *L. spicata*

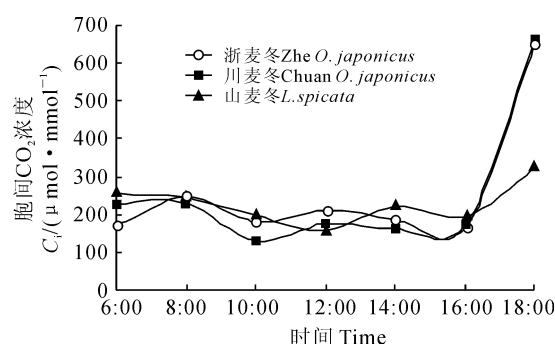
图6 麦冬与山麦冬胞间 CO_2 浓度日变化

Fig. 6 Diurnal variation of C_i for *O. japonicus* and *L. spicata*

2.3.5 气孔导度日变化 气孔是 CO_2 进入植物体、水蒸气逸出植物体的通道,气孔导度(G_s)直接影响植物的光合作用和蒸腾作用。麦冬和山麦冬气孔导度日变化如图5所示,其中8:00是全天最大值。麦冬和山麦冬的 G_s 日变化和 P_n 日变化、 T_r 日变化规律相似,均为双峰曲线,且浙、川麦冬出现低谷时间与 P_n 和 T_r 日变化曲线一致,均为8:00、14:00和12:00,山麦冬出现双峰时间与 P_n 和 T_r 日变化曲线相同,而出现低谷的时间为11:00左右,滞后1 h左右。

2.3.6 细胞间隙 CO_2 含量日变化 由图6可以看出,浙麦冬与川麦冬 C_i 日变化曲线趋势一致,均在8:00~10:00和12:00~16:00之间呈下降趋势,并在10:00达到最低,16:00之后 C_i 值直线上升,山麦冬 C_i 日变化曲线则在8:00和14:00出现小高峰,12:00时降至最低,此后在16:00时又出现小低谷,16:00之后急剧增高。

3 讨论

3.1 麦冬叶片解剖结构与光合作用的关系

植物体的形态、结构和生理功能是统一的,光合

作用的差异也必然与叶片光合作用器官的解剖学特性紧密相关。叶片的叶肉细胞是植物进行光合作用的基本单位,其光合能力的大小主要是由叶肉细胞的结构所决定的。其中,叶绿体是进行光合作用的场所,在自然界的物质同化和转移过程中具有极其重要的作用,叶绿体数目多时叶绿素含量和光合速率也较高^[11]。单位重量的叶片中较高的叶绿素含量和较低的 Chl a/b 表明样品叶绿体中光系统Ⅱ捕光复合体(LHCⅡ)含量多,这有利于植株吸收其生长环境中的有限光能^[12]。通过对麦冬和山麦冬的叶片解剖比较发现,叶绿体数目较多的山麦冬其光合作用能力高于叶绿体数目较少的浙、川麦冬。此外,山麦冬气孔导度也比浙、川麦冬大,这可能与其气孔直径长、密度大有关。

3.2 麦冬光合特性及其对光照的生态适应

3.2.1 麦冬光合作用的“午休”现象 植物光合作用的“午休”现象比较普遍,导致产生光合“午休”现象的原因主要分为气孔限制和非气孔限制。植物净光合速率在降低的过程中只有同时伴随着气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)的降低才能判定影响植物光合“午休”的原因为气孔限制,相反,则表明植物光合“午休”的原因是由非气孔限制所致^[13]。

试验的麦冬与山麦冬均具有明显的“午休”现象,山麦冬的“午休”同时伴随着 T_r 、 G_s 、 C_i 的降低,说明山麦冬光合“午休”的原因为气孔限制,其可能机制为正午时温度及光合有效辐射过高,导致叶片水分散失和叶片水势下降,气孔开度减小,气孔阻力增加, CO_2 进入叶片受阻,光合作用下降;浙麦冬和川麦冬在其午休时刻, T_r 和 G_s 均降低,而 C_i 却明显上升,证明其“午休”的原因为非气孔限制,其机制需进一步探讨。

3.2.2 麦冬光合作用的“光抑制”现象 光是绿色植物进行光合作用的重要能源,植物的生命活动离不开充足的光照。然而,当叶片吸收光能过多,不能及时有效地加以利用或耗散时,植物就会遭受强光胁迫,引起光合能力降低,发生光抑制。光抑制包括光保护和光破坏两方面,光抑制产生的光破坏是不可避免的,但光保护机制却有很多种,主要包括过剩光能耗散及PSⅡ光化学活性降低两方面^[14]。

本试验中,麦冬与山麦冬均存在明显的光抑制现象,且麦冬的光抑制现象较山麦冬严重,这可能与过剩光能的耗散机制中类胡萝卜素的保护作用有关,麦冬与山麦冬相比,其类胡萝卜素显著偏低。在水分及光照胁迫下,由于电子传递受阻,易形

成¹O₂,而类胡萝卜素可将叶绿素光敏化产生的¹O₂直接淬灭^[14]。麦冬与山麦冬光抑制产生的具体原因,还需要进一步探讨研究。

3.2.3 麦冬对光照强度的生态适应型 不同植物对光照强度的反应是不一样的,根据药用植物对光照强度的适应,可分为阳性药用植物、阴性药用植物和半阴性药用植物 3 种生态类型^[15]。其适应能力以光补偿点和光饱和点作为指标,光补偿点是植物利用弱光能力的重要指标,*LCP* 越低,表明植物对弱光的利用能力越强。光饱和点反映了植物利用强光的能力,*LSP* 越高,说明植物的耐光性越强,同时

也表明在受到强光刺激时,植物不易发生光抑制现象。本研究通过对麦冬的光合特性分析,发现麦冬介于阳性药用植物和阴性药用植物之间,对光照具有较广的适应能力,它能在全光照下生长较好,但在高温高光强的夏季需要适度的遮荫,因此可将麦冬划分为半阴性药用植物。鉴于其对光照强度的生态适应规律,生产中,应当于夏季对麦冬进行遮荫处理,以增加其光合产物积累,从而获得高产。同时,需进一步开展不同麦冬在其生境地的光合特性及光合产物的运输与分配的研究,为探索麦冬的最适生长环境以获得最佳效益提供必要的技术支持。

参考文献:

- [1] 中华人民共和国国家药典委员会. 中华人民共和国药典(一部)[S]. 北京:中国医药科技出版社,2010:144—145.
- [2] FAN W X(范文秀),FENG CH(冯 晨). Comparative study on Fe,Zn,Cu and Mn in Maidong from different area[J]. *Guangdong Trace Elements Science*(广东微量元素科学),2006,**13**(11):56—59(in Chinese).
- [3] LIN Y N(林以宁),SHIDA YASUOAO(志田保夫),YUAN B(袁 博),*et al.* Comparative studies on fingerprints of root of *Ophiopogon japonicus* cultivated in different areas[J]. *Journal of China Pharmaceutical University*(中国药科大学学报),2005,**36**(6):538—542(in Chinese).
- [4] XU D Q(许大全). Photosynthetic rate,photosynthetic efficiency and crop yield[J]. *Bulletin Biology*(生物学通报),1999,**34**(8):8—10(in Chinese).
- [5] CUI G W(崔国文),MA CH P(马春平). Research on leaf morphology and cold resistance of Alfalfa[J]. *Acta Agrestia Sinica*(草业学报),2007,**15**(1):70—75(in Chinese).
- [6] YANG H B(杨虎彪),LI X X(李晓霞),LUO L J(罗丽娟). A method for lower epidermis micromorphology research of fresh leaf of Gramineae[J]. *Bulletin of Botanical Research*(植物研究),2009,**29**(2):242—244(in Chinese).
- [7] 李合生. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000:134.
- [8] MA R J(马瑞娟),ZHANG B B(张斌斌),YU M L(俞明亮),*et al.* Comparison of photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics in the leaves of six peach cultivars[J]. *Jiangsu J. of Agr. Sci.*(江苏农业学报),2010,**26**(6):1 334—1 341(in Chinese).
- [9] 刘志梅. 3 种金银花的光合生理特性及耐旱性研究[D]. 浙江临安:浙江农林大学,2012.
- [10] WANG K C(王康才),WANG L H(王立会),TANG X L(汤兴利),*et al.* Leaf morphology and photosynthetic characteristics of different populations of *Acanthopanax gracilistylus* in Jiangsu Province[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*(安徽农业大学学报),2011,**38**(5):651—655(in Chinese).
- [11] FENG N J(冯乃杰),ZHENG D F(郑殿峰),ZHAO J X(赵玖香),*et al.* Effect of plant growth substances on morphological and anatomical structure of leaf and photosynthetic characteristics in soybean[J]. *Acta Agronomica Sinica*(作物学报),2009,**35**(9):1 691—1 697(in Chinese).
- [12] ANDERSON J M. Photoregulation of the composition,function and structure of thylakoid membranes[J]. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1986,(37):93.
- [13] KE SH SH(柯世省). Photosynthetic stomatal and nonstomatal limit of *Calycanthus chinensis* under water stress[J]. *Jour. of Zhejiang For. Sci. & Tech*(浙江林业科学),2006,**26**(6):1—5(in Chinese).
- [14] JIA H S(贾虎森),LI D Q(李德全),HAN Y Q(韩亚琴). Advances in studies on photoinhibition in photosynthesis of higher plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学通报),2000,**17**(3):218—224(in Chinese).
- [15] 黄璐琦,王康才. 药用植物生理生态学[M]. 北京:中国中医药出版社,2012:11.