doi:10.7606/j. issn. 1000-4025. 2020. 07. 1209

http://xbzwxb. alljournal. net

## 施氮对干旱区黑果枸杞光合-CO<sub>2</sub>响应 及药效成分的影响

马兴东<sup>1</sup>,郭晔红<sup>1\*</sup>,李梅英<sup>2</sup>,马旭东<sup>1</sup>,张祝莉<sup>1</sup>,朱文娟<sup>1</sup>,Deborah<sup>1</sup>

(1 甘肃农业大学 农学院/甘肃省中药材研究所/甘肃省干旱生境作物学重点实验室,兰州 730070;2 国家林业局甘肃濒危动物保护中心,甘肃武威 733000)

摘 要:为探明干旱区栽培黑果枸杞叶片光合- $CO_2$ 响应特征及果实药效成分对施氮量的响应,该试验设置 5 个不同施氮(尿素)水平处理(0、50、100、150 和 200 g・株 $^{-1}$ ),测定各处理植株在不同  $CO_2$ 浓度下叶片净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、水分利用率(WUE)、胞间  $CO_2$ 浓度( $C_i$ )和果实中总多糖、总黄酮、花色苷、原花青素的含量,并通过直角双曲线修正模型拟合得到羧化速率( $\eta$ )、最大净光合速率( $P_{nmax}$ )、光呼吸速率( $R_p$ )、 $CO_2$ 补偿点(CCP)和  $CO_2$ 饱和点(CSP)等参数。结果表明:(1)适量施氮对黑果枸杞叶片  $\eta$ 、 $P_{nmax}$ 、 $R_p$ 、CCP 和 CSP 有明显的影响。当施氮量为 100 g・株 $^{-1}$ 时,叶片  $\eta$  和  $R_p$  最大、CCP 最小;施氮量为  $100\sim150$  g・株 $^{-1}$ 时,叶片 CSP 最大;施氮量为  $150\sim200$  g・株 $^{-1}$ 时,叶片  $P_{nmax}$  最大。(2)适量施氮对黑果枸杞果实中主要药效成分含量有明显的影响。施氮量为 200 g・株 $^{-1}$ 时,果实总多糖含量最大;施氮量为  $150\sim200$  g・株 $^{-1}$ 时,是实总多糖含量最大;施氮量为  $150\sim200$  g・株 $^{-1}$ 时,花色苷含量最大;施氮量为  $100\sim200$  g・株 $^{-1}$ 时原花青素含量最大。综合分析发现,干旱区栽培黑果枸杞叶片  $\eta$ 、 $R_p$ 、CCP、CSP 及果实多糖和总黄酮含量以每年施氮  $100\sim150$  g・株 $^{-1}$ 时最佳,其叶片  $P_{nmax}$ 和果实花色苷和原花青素含量以每年施氮  $150\sim200$  g・株 $^{-1}$ 时最佳。

关键词:干旱区;黑果枸杞;施氮量;光合-CO2响应曲线;药效成分

中图分类号: Q945. 79; S567. 1+9 文献标志码: A

# Leaf CO<sub>2</sub> Response Curve and Fruit Medicinal Components of Lycium ruthenicum Affected by Nitrogen Application in the Arid Area

MA Xingdong<sup>1</sup>, GUO Yehong<sup>1\*</sup>, LI Meiying<sup>2</sup>, MA Xudong<sup>1</sup>, ZHANG Zhuli<sup>1</sup>, ZHU Wenjuan<sup>1</sup>, Deborah<sup>1</sup>

(1 College of Agronomy, Gansu Agricultural University/Institute of Traditional Chinese Medicine/Gansu Provincial Key Laboratory of Arid Land Crop Science, Lanzhou 730070, China; 2 Gansu Endangered Animal Protection Center, State Forestry Administration, Wuwei, Gansu 733000, China)

Abstract: We explored the response of photosynthetic- $CO_2$  response curve and fruit medicinal components of Lycium ruthenicum cultivated in arid areas to nitrogen(urea, N, 46%) application. The experiment had five different N application rates  $[0(CK), 50, N2:100, 150 \text{ and } 200 \text{ g} \cdot \text{strain}^{-1}]$ . The net photosynthetic rate  $(P_n)$ , transpiration rate  $(T_r)$ , stomatal conductance  $(G_s)$ , water use efficiency (WUE), intercellular  $CO_2$  concentration  $(C_i)$  and the contents of total polysaccharides, total flavonoids, anthocyanins, proan-

收稿日期:2020-04-20;修改稿收到日期:2020-06-16

基金项目:国家自然科学基金(31860349, 31860102);甘肃省科技计划(18YF1NA072);甘肃林业科技推广项目

作者简介:马兴东(1993-),男,在读硕士研究生,主要从事药用植物规范化栽培。E-mail: maxingdong183@163.com

<sup>\*</sup> 通信作者:郭晔红,博士,副教授,硕士生导师,主要从事药用植物资源与利用研究。E-mail: guoyh@gsau. edu. cn

thocyanidins in the fruit were measured, and the parameters including carboxylation rate  $(\eta)$ , maximum net photosynthesis rate  $(P_{nmax})$ , photorespiration rate  $(R_p)$ , CO<sub>2</sub> compensation point (CCP) and CO<sub>2</sub> saturation point (CSP) were obtained by fitting a right-angle hyperbolic correction model. The results showed as follows: (1) appropriate N application rate had certain effects on  $\eta$ ,  $P_{nmax}$ ,  $R_p$ , CCP and CSP in leaves of L. ruthenicum. When N application rate was  $100 \text{ g} \cdot \text{strain}^{-1}$ ,  $\eta$  and  $R_p$  were the largest, and CCP was the smallest. When N application rate was  $100 \sim 150 \text{ g} \cdot \text{strain}^{-1}$ , CSP was the largest. When N application rate was  $150-200 \text{ g} \cdot \text{strain}^{-1}$ ,  $P_{nmax}$  was the largest. (2) Appropriate N application rate had certain effects on the contents of the main medicinal components in fruits of L. ruthenicum. When N application rate was  $200 \text{ g} \cdot \text{strain}^{-1}$ , the total polysaccharide content was the largest. The total flavonoid content was the largest when N application rate was  $150-200 \text{ g} \cdot \text{strain}^{-1}$ . The anthocyanin content was the largest when N application rate was  $100-200 \text{ g} \cdot \text{strain}^{-1}$ . The proanthocyanidin content was the largest when N application rate was  $100-200 \text{ g} \cdot \text{strain}^{-1}$ . For comprehensive consideration, the best L. ruthenicum planting conditions in arid areas are the optimum of  $\eta$ ,  $R_p$ , CCP, CSP, contents of polysaccharides and total flavonoids when N application rate at  $100-150 \text{ g} \cdot \text{plant}^{-1}$ , and the optimum of  $P_{nmax}$ , contents of anthocyanins and procyanidins when N application rate at  $150-200 \text{ g} \cdot \text{plant}^{-1}$  per year.

**Key words:** arid area; *Lycium ruthenicum* Murr.; N application rate; photosynthesis-CO<sub>2</sub> response curve; medicinal components

光合作用是植物体重要的代谢反应,对实现自 然界的能量转换和维持大气平衡具有重要意义,植 物光合作用的强弱是决定干物质积累程度的基 础[1-3]。CO2浓度与光照强度是影响光合作用最关 键的两大因素[4],而 CO2 是光合反应中重要酶 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)的主要底物,CO。浓 度的变化直接影响着植物光合反应的速率及代谢程 度[5-6]。在光照充足且强度一定的情况下,CO2浓度 的适当升高可以促进植株光合反应速率,提高净光 合速率,对植株生长和产量的积累都有一定的促进 作用[7-9]。研究表明施氮可以提高植物的植株生长、 产量积累、整体光合反应速率和净光合速率[10-11], 与 CO<sub>2</sub>浓度升高对植株所造成的影响结果一致,而 氮是植株生长所必需的三大营养元素之一,施氮是 规模化农业种植中必不可少的环节,并且合理施氮 尤为重要,因此探明施氮与光合作用中 CO<sub>2</sub> 的关系 具有重要意义。

黑果枸杞(Lycium ruthenicum Murr.)为多棘刺灌木,高约30~150 cm,叶多呈条形或狭长型,长约0.5~3 cm,宽约2~7 mm<sup>[12]</sup>,野生品种多生长于高海拔的盐碱、荒漠和干旱等地,以塔里木盆地和柴达木盆地资源量最大,且开发利用条件最好<sup>[13]</sup>。黑果枸杞果实中含有许多对人体有益的活性成分,如多糖在防治糖尿病、花色苷在降血脂、原花青素在清除体内自由基、黄酮在抗氧化性方面都有一定的作用<sup>[14-15]</sup>。因其较高的药用和保健价值,黑果枸杞不断受到人们的关注,现已逐渐成为西北干旱地区重要的经济作物,在当地农林业经济生产中发挥着

重要作用。

光合作用是植物生长的基础,施氮可以通过增 强光合作用来提高作物产量,然而对药用植物而言, 更重要的是药效成分的提高,药效成分主要为其次 生代谢产物,而碳、氮是影响植物次生代谢产物的两 大主要营养元素[16],故在关注施氮对药用植物光合 作用影响的同时,应更加注重药用植物药效成分的 合成与积累状况。由于黑果枸杞叶片狭小且茎枝多 棘刺,光合测定难度较大,加之短暂的研究历史,其 光合特性方面的报道尚不多见,马彦军等[17]对不同 种源黑果枸杞的光合特性进行测定后发现,其为喜 阳耐旱植物,适合生长在长日照环境中。本试验地 甘肃省武威市属于典型的干旱长日照地区,从而保 证了黑果枸杞光合作用时所需的充足光能,有利于 在光照充足环境下探明施氮对黑果枸杞光合-CO2 响应曲线及其光合特性的影响,但植物的光合特性 除了受自身生理特性的调控和光照强度、CO2浓度 等主要的环境因子外,还受环境中温度和湿度的密 切影响[18-19],故本试验历时2年,从光合的角度出发, 探讨施氮对黑果枸杞 CO2 响应曲线及主要药效成分 的影响,旨在探明其相互间的关系,以期在种植源头 为干旱区黑果枸杞栽培提供理论依据与科学指导。

## 1 材料和方法

#### 1.1 试验地概况

试验地国家林草局甘肃濒危动物保护中心(38°05′N,102°43′E,海拔1632m)坐落于甘肃省武威市,地处河西走廊,海拔高、空气稀薄、降水稀少、光

照强度大,为中国典型的干旱区,农业类型为旱作灌溉农业。试验前测得土壤 pH 为 8. 4,主要养分含量为有机质含量 7. 33 g  $\cdot$  kg $^{-1}$ 、全氮含量 0. 51 g  $\cdot$  kg $^{-1}$ 、全磷含量 0. 94 g  $\cdot$  kg $^{-1}$ 、全钾含量 0. 32 g  $\cdot$  kg $^{-1}$ 。试验区近 10 年(2009~2018)的年平均降水量为 140 mm,2018 和 2019 的年降水量分别为 155 mm 和 127 mm。在 2018 和 2019 年当年的试验期间于 8 月 11~20 日 9:00~11:30 用 Li-6400XT 光合仪(Li-COR6400 Inc, Lincoln, USA,下同)测得两年气温(T)分别为 32. 5  $\mathbb C$ 和 33. 8  $\mathbb C$ ,相对空气湿度(RH)分别为 29. 2%和 28. 9%,光合有效辐射(PAR)分别为 1 382 和 1 350 mol  $\cdot$  m $^{-2}$   $\cdot$  s $^{-1}$ ,环境 $\mathbb C$ O<sub>2</sub>浓度分别为 217 和 260  $\mu$ mol  $\cdot$  mol  $^{-1}$ 。

#### 1.2 试验材料与设计

于 2016 年 10 月对试验地进行整地施肥,2017 年 3 月从青海格尔木诺木洪农场购置 2 年生"黑杞 1 号"苗木进行移栽,移栽时选择大小、长势等相近的苗木,株行距为 3 m×2 m。试验设置 0(CK)、50 (N1)、100 (N2)、150 (N3)和 200(N4) g•株一等 5 个施氮量(尿素)处理,每个小区种植 5 株,3 次重复,试验小区总面积 450 m²。分别于 2018 年和 2019 年当年的 4 月 20 日施全年氮肥(尿素,N 含量 46%)的 40%,磷肥(过磷酸钙,P2  $O_5$  含量 27%)和 钾肥(硫酸钾,K2 O 含量 24%)各 100 g•株一1,6 月 10 日施全年氮肥的 30%,7 月 1 日施全年氮肥的 30%,1 用料均产自青海中航资源有限公司。施肥方式为穴施,穴深约 20 cm,距植株主杆约 30 cm,施肥后立即用土掩埋并浇水,浇水方式为大水漫灌,每月除草 1 次。

#### 1.3 测定指标及方法

- 1.3.1 CO<sub>2</sub>响应曲线 采用 Li-6400XT 光合仪红 蓝光源和 CO<sub>2</sub>注入系统配置 CO<sub>2</sub>响应曲线测量系统,设置 CO<sub>2</sub>浓度梯度(400、300、200、100、50、400、600、800、1 000、1 200 和 1 500  $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>)、光强(1 500  $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)、叶片温度(25 ℃)和最小等待时间 120 s,于 2018 年和 2019 年当年的 8 月 11~20 日选择晴朗天的 9:00~11:30 进行测定,每个处理测定 5次,每次选择位置、大小、长势等相近的功能叶片 3~5 枚将叶室覆盖,每次测量重复 3次,测量之前进行光诱导 10 min,系统自动记录净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 CO<sub>2</sub>浓度( $G_s$ )等参数,据此计算水分利用率(WUE)= $P_n/T_r$ 。
- **1.3.2**  $CO_2$  响应曲线特征参数 根据 1.3.1 方法 测得不同  $CO_2$  浓度下的  $P_n$  并绘制响应曲线 ( $P_{n-1}$ )

 $CO_2$ ),根据实测点的走势估算  $CO_2$ 补偿点(CCP)、 $CO_2$ 饱和点(CSP) 和最大净光合速率( $P_{nmax}$ )作为实测值。

拟合值使用叶子飘等[20-21]提出的直角双曲线修正模型,表达式为  $P_n = \eta(1-\beta C_a)C_a/(1+\theta C_a)-R_p$ ,式中  $\eta$  为初始羧化速率;  $R_p$  为光呼吸速率;  $C_a$  为样品室  $CO_2$  浓度;  $\beta$  和  $\theta$  为与  $CO_2$  浓度无关的系数,文中不做比较。当  $P_n$  为 0 时,  $C_a$  即为 CCP; 当  $d(P_n)/d(C_a)$  为 0 时可得 CSP; 当  $C_a$  为 CSP 时即可得到  $P_{nmax}$ 。

1.3.3 果实药效成分含量 于 2018 年和 2019 年的 8月1日和 9月1日对黑果枸杞果实进行采摘,即分别为夏果和秋果,采后随即在日光下晾晒,全部采摘结束后立即运往实验室,在 105 ℃烘箱(上海跃进医疗器械有限公司)内杀青 30 min,随后在 60 ℃下烘干至恒重后保存备用。

黑果枸杞果实总多糖和总黄酮的提取、测定参照刘赛等<sup>[22]</sup>的方法:总多糖以葡萄糖为对照品,在490 nm 处测定吸光度值,绘制标准曲线后计算;总黄酮以芦丁为对照品,在510 nm 处测定吸光度值,绘制标准曲线后计算。果实花色苷的提取、测定参照 Rabino等<sup>[23]</sup>的方法,在530 nm 和657 nm 处测定吸光度值,花色苷含量计算公式为(A<sub>530</sub> 一0.25A<sub>657</sub>)/m,m 为重量(g)。果实原花青素的提取、测定参照杨阳等<sup>[24]</sup>的方法,以儿茶素为对照品,在500 nm 处测定吸光度值,绘制标准曲线后计算。以上所有操作均在紫外-可见分光光度计(UV-2450,岛津仪器苏州有限公司)中进行,所有样品均重复测定3次。

#### 1.4 数据处理

数据前处理及作图在 Excel 2010 中进行,数据统计分析及响应曲线拟合在 SPSS 22.0 中进行,多重比较用 Duncan 法。

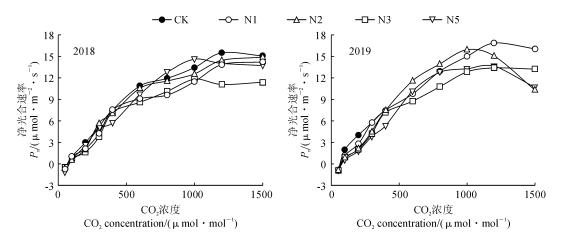
## 2 结果与分析

- 2.1 施氮对黑果枸杞叶片光合-CO<sub>2</sub>响应曲线的 影响
- **2.1.1**  $P_n$ -CO<sub>2</sub>响应曲线 两年的黑果枸杞叶片  $P_n$  均随 CO<sub>2</sub>浓度升高呈逐渐增加的总体趋势(图 1)。 其中,当 CO<sub>2</sub>浓度小于 600  $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>时, $P_n$ 快速增加;当 CO<sub>2</sub>浓度在 600~1 000  $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>时, $P_n$ 增加缓慢;当 CO<sub>2</sub>浓度大于 1 000  $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>时, $P_n$ 是不变或下降趋势。随着 CO<sub>2</sub>浓度的升高,黑果枸杞叶片  $P_n$ 在 2018 年和 2019 年表现出的变

化规律基本都相同,但相同年份不同处理间和相同 处理不同年份间表现出一定的差异,以及受施氮量 影响的变化临界点不同。

#### **2.1.2** $P_n$ -CO<sub>2</sub>响应曲线特征参数 通过 $P_n$ -CO<sub>2</sub>响

应曲线拟合得到 2018 年和 2019 年不同施氮量下黑 果枸杞叶片的光合作用特征参数,并通过与实测值 比较可发现拟合值大小接近实测值(表 1)。其中, 黑果枸杞叶片的初始羧化速率 η 在适量施氮时得到



CK、N1、N2、N3 和 N4 分别表示施氮(尿素)0、50、100、150 和 200 g・株 $^{-1}$ ;下同图 1 2018 和 2019 年不同施氮量下黑果枸杞叶片净光合速率- $CO_2$ 响应曲线

CK, N1, N2, N3 and N4 stand for the N(urea) application treatments with 0, 50, 100,150

and 200 g • strain<sup>-1</sup>, respectively; the same as below

Fig. 1  $P_n$ -CO $_2$  response curves of  $Lycium\ ruthenicum\ under different N application rates in 2018 and 2019$ 

#### 表 1 不同施氮量下黑果枸杞光合作用特征参数

Table 1 Photosynthetic parameters of L. ruthenicum under different N application rates

年份 Year	处理 Treatment	模型 Model	羧化速率 η (μmol • m <sup>-2</sup> • s <sup>-1</sup> )	CO₂补偿点 <i>CCP</i> (µmol•mol <sup>-1</sup> )	CO₂饱和点 CSP (µmol•mol <sup>-1</sup> )	最大净光合速率 $P_{\text{nmax}}$ $(\mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光呼吸速率 R <sub>p</sub> (μmol•m <sup>-2</sup> •s <sup>-1</sup> )	$R^2$
2018	CK	拟合 Simulation	0.019	78.52±11.55b	1356±163b	12.50±1.02c	1.55±0.11b	0.990
		实测 Measurement	_	70.00	1300	12.00	_	_
	N1	拟合 Simulation	0.022	74.25 $\pm$ 11.31b	$1344 \pm 192 b$	$14.60 \pm 0.57 \mathrm{b}$	1.80±0.11a	0.990
		实测 Measurement	_	70.00	1300	14.00	_	_
	N2	拟合 Simulation	0.023	70.63±10.98b	$1417\pm38ab$	15.06 $\pm$ 1.27 b	1.90±0.12a	0.987
		实测 Measurement	_	60.00	1400	15.00	_	_
	N3	拟合 Simulation	0.021	76.89 $\pm$ 2.77b	1458±79a	16.12±1.52a	1.79±0.09a	0.982
		实测 Measurement	_	70.00	1400	16.00	_	_
	N4	拟合 Simulation	0.020	95.54±7.82a	$1370\!\pm\!233\mathrm{b}$	$16.24 \pm 1.60a$	1.73±0.01a	0.993
		实测 Measurement	_	85.00	1300	15.00	_	_
	CW	拟合 Simulation	0.023	80.45±7.29b	1295±49b	12.49±1.35c	1.11±0.17c	0.990
2019	CK	实测 Measurement	_	70.00	1000	12.00	_	_
	N1	拟合 Simulation	0.023	64.74 $\pm$ 15.27bc	$1300\!\pm\!69\mathrm{b}$	$13.39 \pm 1.45c$	$1.32 \pm 0.22c$	0.995
		实测 Measurement	_	70.00	1100	13.00	_	_
	N2	拟合 Simulation	0.023	$50.18 \pm 2.97c$	1394±117a	$16.19 \pm 1.94 \mathrm{b}$	2.02±0.49a	0.983
		实测 Measurement	_	60.00	1200	15.50	_	_
	N3	拟合 Simulation	0.022	104.81±6.99a	$1345\pm88ab$	19.05±1.37a	1.90±0.49a	0.993
		实测 Measurement	_	90.00	1200	14.00	_	_
	N4	拟合 Simulation	0.018	$108.89 \pm 19.94$ a	$1280 \pm 122 b$	$18.79 \pm 2.21a$	$1.62 \pm 0.31 \mathrm{b}$	0.984
		实测 Measurement	_	90.00	1200	13.00	_	_

注:同年份同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平具有显著差异。下同

促进,在过量施氮会受到抑制,并以 N2 处理(100 g・株<sup>-1</sup>)为施氮过量的临界点,但处理之间及处理与对照之间无显著差异。各施氮处理两年份叶片最大净光合速率均不同程度地高于相应对照,且大多达到显著水平;随施氮量的递增, $P_{nmax}$ 在 2018 年呈持续递增趋势,在 2019 年呈先增后减趋势,并分别于 N4和 N3 处理达到最大(分别为 16.24 和 19.05  $\mu$ mol・m<sup>-2</sup>・s<sup>-1</sup>),此时与 CK、N1、N2 处理均差异显著(P<0.05)。各施氮处理两年份叶片光呼吸速率  $R_p$ 也均不同程度地高于相应对照,且大多达到显著水平; $R_p$ 在 2018 年和 2019 年均随着施氮量的递增呈先增

后减趋势,都在 N2 处理达到最大(分别为 1.90 和 2.02  $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>),此时均与 CK 差异显著。随着施氮量的递增,叶片 CSP 在 2018 年呈先减后增再减趋势,在 2019 年呈先增后减趋势,并分别于 N3 和 N2 处理达到最大(分别为 1 458 和1 394  $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>),且均与相应 CK 差异显著,但其余处理均与相应 CK 无显著差异。叶片 CCP 在 2018 年和 2019 年均随着施氮量的递增呈先减后增趋势,最小值都出现在 N2 处理(分别为 70.63 和 50.18  $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>);2018 年,仅 N4 处理显著高于对照,其余处理均比对照稍低;2019 年,N1 处理

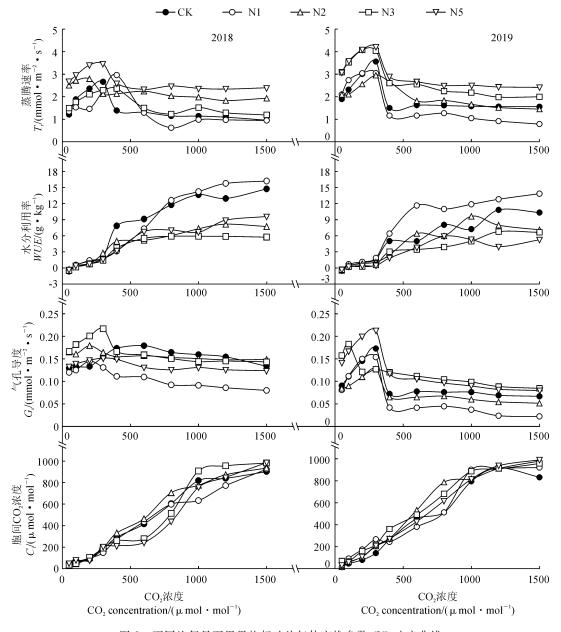


图 2 不同施氮量下黑果枸杞叶片气体交换参数-CO<sub>2</sub>响应曲线

Fig. 2 Gas exchange parameters-CO2 response curves of L. ruthenicum under different N application rates

稍低于 CK, N2 处理显著低于 CK, N3、N4 处理显著高于 CK。可见,适量施氮可改善  $\eta$ , 明显提高黑果枸杞叶片  $P_{max}$ 、 $R_p$ 、CSP,降低叶片 CCP。

**2.1.3** 气体交换参数-CO<sub>2</sub>响应曲线 在不同 CO<sub>2</sub> 浓度下,测得 2018 年和 2019 年黑果枸杞的叶片光 合气体交换参数,得到  $T_r$ 、WUE、 $G_s$ 、 $C_i$ 对  $CO_2$ 浓度 的响应曲线(图 2),受不同年份环境因子和不同施 氮量的影响,同一参数在不同年份或相同年份不同 处理间表现出一定的差异。其中,随 CO2浓度的递 增,黑果枸杞叶片  $T_r$ 和  $G_s$ 呈先增后减再缓慢递减趋 势,2018 年在 CO<sub>2</sub>浓度为 300~500 μmol·mol<sup>-1</sup>时 达到最大,2019 年在 CO<sub>2</sub>浓度为 200~300 μmol· mol<sup>-1</sup>时达到最大;同时,叶片 WUE 呈缓慢递增趋 势,2018 和 2019 年均在 CO<sub>2</sub>浓度为 0~300 μmol· mol<sup>-1</sup>呈缓慢递增,300~1 000 μmol·mol<sup>-1</sup>呈快速 递增,1 000~1 500 μmol·mol<sup>-1</sup>时又呈缓慢递增; 叶片 C<sub>1</sub>呈快速递增趋势,最大值约出现在 CO<sub>2</sub>浓度 为  $1\ 000\ \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时,至  $1\ 000\ \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时 基本不再上升。

## 2.2 黑果枸杞叶片光合作用特征参数与主要环境 因子的相关性分析

黑果枸杞叶片光合作用特征参数和主要的环境因子之间存在着一定的相关性(表 2)。其中,大气温度与 $P_{nmax}$ 、 $R_p$ 之间呈显著性正相关,与其他参数呈不显著正相关;空气相对湿度(RH)与CCP、 $R_p$ 之间呈显著性正相关,与其他参数呈不显著正相关;光合有效辐射(PAR)与 $\eta$ 、CCP、CSP 之间呈显著性正相关,与其他参数呈不显著正相关;环境  $CO_2$ 浓度与CCP 呈不显著负相关,与其他参数呈显著正相关。

### 2.3 施氮对黑果枸杞果实主要药效成分含量的 影响

不同果期黑果枸杞果实中总多糖、总黄酮、花色

苷和原花青素的含量在 2018 年和 2019 年的表现如 表 3 所示。首先,总多糖含量在 2018 年和 2019 年 夏果期、秋果期都随施氮量的增加呈上升趋势,但只 有 2018 年夏果期和 2019 年秋果期的 N4 处理,以 及 2018 年秋果期和 2019 年秋夏期的 N3、N4 处理 显著高于同期对照;相同处理总多糖含量均表现为 夏果期不同程度地高于秋果期,但仅 2018 年的 N4 处理、2019 年 N1~N3 处理在夏果期与秋果期间差 异显著,其余处理均未达到显著水平。其次,2018 年和 2019 年夏果期总黄酮含量均在 CK 达到最大, 且 2018 年 N1~N4 处理和 2019 年 N2、N3 处理均 与对照差异达到显著水平;2018 和 2019 年秋果期 总黄酮含量分别在 N4 和 N3 处理达到最大,并显著 高于 N1 处理,但与 CK、N2、N3 处理均差异不显 著;总黄酮含量在夏果期与秋果期间差异仅在2018 的对照、2019年的CK、N1、N4处理中达到显著水 平。再次,花色苷含量在2018和2019年夏果期、秋 果期随施氮量的增加呈不同的变化规律,最大值分 别出现在 N3、N2、N2、N3 处理;各施氮处理大多高 于相应对照,2018年夏果期 N3、N4 处理、秋果期的 N1~N4 处理,以及 2019 年夏果期 N1、N2、N4 处 理、秋果期的 N3 处理增幅均达到显著水平;花色苷 含量夏果期多高于秋果期,但仅 2018 年夏果期 N3、 N4 处理、2019 年夏果期 N1、N2、N4 处理与相应秋 果期处理差异显著。另外,施氮处理夏果期、秋果期 的原花青素含量在 2018 年大多比对照不同程度降 低,而在2019年均比对照不同程度升高,2018年最 大值分别出现在 N2 处理和 CK, 2019 年最大值分 别出现在 N3、N4 处理,且与对照差异显著;2018 和 2019年相同处理夏果期原花青素含量与相应秋果 期大多差异显著,在2019年表现尤其明显。以上结 果说明适量施氮对黑果枸杞果实中总多糖、总黄酮、 花色苷和原花青素的含量均有一定的影响。

表 2 黑果枸杞叶片光合参数与环境因子的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between photosynthetic parameters of L. ruthenicum and environment factors

指标 Index	羧化速率 η	CO₂补偿点 CCP	CO₂饱和点 CSP	最大净光合速率 Pnmax	光呼吸速率 $R_p$
气温 Air temperature(T)	0.33	0.38	0.29	0.45*	0.32*
空气相对湿度 RH	0.59	0.73*	0.17	0.48	0.07*
光合有效辐射 PAR	0.41*	0.88*	0.77*	0.15	0.42
CO2浓度 CO2 concentration	0.89*	-0.21	0.76*	0.80*	0.65*

注:\*表示相关系数在 0.05 水平显著(P<0.05)

Note: \* stands for significant correlation coefficient at 0.05 level

#### 表 3 不同施氮量下黑果枸杞果实药效成分含量

Table 3 Medicinal efficacy ingredients in fruits of L. ruthenicum under different N application rates

年份 Year	果期 Fruit stage	处理 Treatment	总多糖 Polysaccharide /%	总黄酮 Flavonoids/%	花色苷 Anthocyanin /(mg•g <sup>-1</sup> )	原花青素 Proanthocyanidi /(mg・g <sup>-1</sup> )
2018		CK	12.86±0.77bA	2.35±0.03aA	1.25±0.40bA	36.88±10.47bB
	夏果期 Summer fruit stage	N1	13.75±0.14abA	$1.51 \pm 0.02 \text{bA}$	$1.11 \pm 0.63 \mathrm{bA}$	23. 17 $\pm$ 1. 47 cB
		N2	14.21±0.37aA	$1.63 \pm 0.03 \text{bA}$	$1.79\!\pm\!0.04abA$	42.11 $\pm$ 3.68aA
		N3	14.78±0.47aA	$1.77 \pm 0.00 \text{bA}$	$3.10\pm0.04$ aA	$36.77 \pm 7.77 \text{bA}$
		N4	$14.89 \pm 0.47 aA$	$1.61 \pm 0.00 \text{bA}$	$2.74\pm0.04aA$	$36.81 \pm 1.23 \text{bA}$
		CK	12.83±0.09bA	1.96±0.02aB	1.28±0.08bA	51.78±5.21aA
	秋果期 Autumn fruit stage	N1	12.96±0.37abA	1.17±0.03bA	$1.59 \pm 0.04 aA$	$36.44 \pm 3.68 \text{bA}$
		N2	13.44±1.01abA	1.41±0.03abA	1.45±0.11aA	$34.87 \pm 0.66 \text{bB}$
		N3	13.74±0.55aA	1.66±0.11abA	$1.54 \pm 0.04 aB$	29.88±0.97cB
		N4	13.90 $\pm$ 1.23aB	1.99±0.01aA	1.49±0.48aB	$37.14 \pm 1.22 \text{bA}$
		CK	13.97±0.21bA	2.64±0.04aA	2.36±0.77bA	31.54±3.12bA
	百田畑	N1	$14.66 \pm 0.55 abA$	$1.91\pm0.06 abA$	$2.99 \pm 0.04 aA$	$36.78 \pm 0.45 \text{bA}$
	夏果期 Summer fruit stage	N2	14.94±0.78abA	$1.47 \pm 0.02 \text{bA}$	$3.05 \pm 0.07 aA$	$42.17 \pm 3.68 aA$
		N3	15.31±0.94aA	$1.01 \pm 0.08 \mathrm{cB}$	$2.64 \pm 0.01 \text{bA}$	43.64±1.41aA
2019		N4	15.37 $\pm$ 1.34aA	$1.64\pm0.07$ abA	$3.04 \pm 0.44 aA$	41.11±3.33aA
	秋果期 Autumn fruit stage	CK	13.12±0.37bA	1.94±0.02abB	2.11±0.02bA	25.47 $\pm$ 1.45bB
		N1	13.47±0.39bB	1.34±0.03bB	2.38±0.01abB	26.98 $\pm$ 1.65bB
		N2	13.71 $\pm$ 1.02bB	1.93±0.07abA	$2.07 \pm 0.01 \text{bB}$	$31.55 \pm 14.22 aB$
		N3	13.94 $\pm$ 0.47bB	2.34±0.04aA	2.64±0.02aA	32. $47 \pm 1$ . $23aB$
		N4	$14.64 \pm 7.99 aA$	2.30±0.04aA	$1.98 \pm 0.15 \text{bB}$	33.14±1.47aB

注: A 和 B 表示同年份相同处理不同果期间在 0.05 水平具有显著差异

Note: A and B in the same year indicate significant differences in same treatment between different fruit stages at 0.05 level

## 3 讨 论

#### 3.1 黑果枸杞光合-CO<sub>2</sub>响应曲线与施氮的关系

胡喜巧等[25]通过比较施用铵态氮、硝态氮、尿素、生物有机肥等不同氮源下红花生长和营养成分发现,尿素是一种对植物综合作用较好的无机氮源,且长期施用对土壤危害较小,故本试验选择以尿素为氮源。目前,植物光合-CO2响应曲线拟合模型主要有最早提出的直角双曲线模型[26],后来改进的非直角双曲线模型[27]和 Michaelis-Menten 模型[28],以及叶子飘等[29]提出的直角双曲线修正模型,此外,还有二项式拟合[30]。但这些模型都存在着一定的缺陷,直角双曲线模型、非直角双曲线模型和Michaelis-Menten 模型在拟合时无法得到 CSP,因此无法得知 CO2浓度达到饱和或过饱和状态时植株光合作用的情况[31-33],使用二项式拟合得出的各参数相对其他模型而言误差较大,尤其在 CO2浓度较

低的情况下,偏离会更大,直角双曲线修正模型弥补了这些不足,众多学者选择此方法<sup>[9,34-36]</sup>,故本研究也选择此模型为拟合方法,来探讨施氮对黑果枸杞叶片光合-CO<sub>2</sub>响应曲线各参数的影响。从本研究结果来看,每个处理拟合的决定系数均大于 0.980,可见此拟合方法合理。

本研究通过两年试验发现,施氮对黑果枸杞叶片  $P_{nmax}$ 、 $R_p$ 、CCP与 CSP 均能产生一定的促进作用,但过量施氮后会产生抑制作用,这与任彬彬<sup>[37]</sup>、寸竹等<sup>[38]</sup>的研究结果一致。但本研究发现 2018 年的  $P_{nmax}$ 随施氮量的增加持续上升,与他们发现过量施氮对水稻和三七叶片  $P_{nmax}$ 产生抑制的结果不同,这可能是由于不同植物对氮素的感应程度不同和种植地区环境的差异造成的,而 2019 年试验发现过量施氮会对黑果枸杞叶片  $P_{nmax}$ 产生轻微的抑制作用,因此可以断定,过量施氮会对植物  $P_{nmax}$ 产生负效应。任彬彬<sup>[37]</sup>研究发现施氮可以提高水稻植株叶

片中甘氨酸和丝氨酸以及 Rubisco 的含量,而 Rubisco 是光合反应的重要酶,甘氨酸和丝氨酸是参与 光呼吸的重要代谢物质[4],因此,本研究中施氮造成 黑果枸杞叶片  $\eta$  和 R,增大的根本原因可能是 Rubisco、甘氨酸和丝氨酸含量的增加。但黑果枸杞叶片 η 随施氮量的增加在 2018 和 2019 年分别呈先增后 减和先不变后减小的趋势,这可能主要是因为年份 间环境因子差异所致。在主要的外界环境因子中, 黑果枸杞叶片  $\eta$  与 PAR 和 CO<sub>2</sub>浓度呈显著性相关, 且与 CO<sub>2</sub>浓度的相关系数更高;比较环境因子可知, 两年中 9:00~11:30 时的 PAR 相差不多,但 2019 的 CO<sub>2</sub>浓度明显高出 2018 年。由此可以推断,2018 年光合反应的底物 Rubisco 中的 CO2浓度为不饱和 状态,适量施氮补充了底物,促进了羧化反应,而 2019 年时大气中 CO2浓度较高,使得底物 Rubisco 较为饱和,在增加底物的情况下对羧化反应没有起 到明显促进作用。*R*。和 *P*。在一定程度上会起到相 互抑制的作用[4],施氮通过增加甘氨酸和丝氨酸的 含量提高了 $R_n$ , 当两年的施氮量均为 $100 g \cdot k^{-1}$ 时黑果枸杞叶片  $R_{\scriptscriptstyle 0}$ 达到最大,而此时两年的  $P_{\scriptscriptstyle \mathrm{nmax}}$ 仍呈上升趋势,这说明当施氮量超过 100 g•株<sup>-1</sup> 时,P。和 R。的拮抗作用开始表现得愈加明显。

在与本试验相同的测定时间下,采用相同的拟 合方法,刘杨杨等[34]、叶子飘等[35]、任博等[36]研究 发现,玉米、千穗谷、栓皮栎、刺槐的 CSP 分别为 1 336、976、1 330 和 1 161 μmol·mol<sup>-1</sup>,而不同品 种甘蔗的 CSP 在 1 038~1 260 μmol·mol<sup>-1</sup>之间, 可见正常环境下植物的 CSP 为 1 000~1 300  $\mu$ mol• mol<sup>-1</sup>。本试验中不施氮黑果枸杞两年的 CSP 分别 为 1 356 和 1 295 μmol·mol<sup>-1</sup>,较其他植物表现出 更高的 CSP。由于试验所采用的黑果枸杞常年生 长在长日照、强光照的环境下,为适应生存环境逐渐 进化对强光的忍耐能力,进而提高了对光照的利用 能力和整体光合作用,从而使得 CSP 比在其他环境 下生长的植物有所提高。但上述不同植物间的 CCP 差异较大 $(10\sim100~\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$ ,本试验两 年测得不施氮时黑果枸杞叶片 CCP 分别为 78.52 和 80.45 μmol·mol<sup>-1</sup>,除了受自身生理特性所决 定外,CCP 也受到环境 RH 和 PAR 的显著影响,但 由于两年中 9:00~11:30 时的 RH、PAR 都相差不 多,因此 CCP 受外界环境因子的影响较小,两年的 CCP 差异不大。

#### 3.2 黑果枸杞药效成分与施氮的关系

施氮影响着植物次生代谢产物的合成与积

累<sup>[16]</sup>。李丽等<sup>[39]</sup>认为适量施氮可以提高菊花中药效成分的含量,但过量会使其受到抑制;龙云等<sup>[40]</sup>认为施氮会抑制人参中皂苷类成分的积累,但孟宪局等<sup>[41]</sup>认为施氮可以促进人参中生物碱类成分的合成;付立忠等<sup>[42]</sup>认为施氮可以促进三叶青茎叶中总酚含量的积累;胡喜巧等<sup>[25]</sup>认为施硝态氮对红花中黄酮类成分的积累有促进作用,施铵态氮和尿素对其有抑制作用。从上述研究中可以发现,施氮对植物次生代谢产物的影响因代谢产物种类、氮肥种类和施氮量等的不同而不同。

在植物的次生代谢产物中,糖是一种重要的基 础物质,由叶片光合作用形成,经韧皮部运输,在相 关酶的作用下以各种形式储存于果实中[43]。本研 究发现,施氮对黑果枸杞果实中总多糖的合成与积 累有明显的促进作用,原因可能是施氮直接影响着 碳水化合物的合成[44],促进糖分的积累,这与刘建 等[46]的研究结果相反,造成不同结果的原因可能是 氮肥种类、施氮量、土壤肥力和外界环境因子等的差 异,但具体原因还需进一步研究。施氮对黑果枸杞 果实中总黄酮和原花青素的积累可以起到抑制作 用,根据碳素/营养平衡假说(CNB),施氮可以对氮 次生代谢产物的积累起到促进作用,对碳次生代谢 产物的积累起到抑制作用,可以推测施氮抑制了黑 果枸杞果实黄酮、原花青素等碳次生代谢产物的积 累,而总黄酮、原花青素、花色苷含量随施氮的变化 趋势受不同年份和不同果期的影响较大,由于次生 代谢产物的结构基因和调控基因表达会受到环境因 子的干扰,因此不同的环境因子通过影响二者来调 控植物体次生代谢产物的合成与积累[47]。

综上所述,本研究发现施氮对干旱区栽培的黑果枸杞叶片  $CO_2$ 响应曲线特征参数和果实主要药效成分含量有着一定的影响。当施氮量为 100 g·株<sup>-1</sup>时,黑果枸杞叶片  $\eta$  和 $R_p$ 最大,CCP最小;施氮量为  $100\sim150$  g·株<sup>-1</sup>时,叶片 CSP 最大;施氮量为  $150\sim200$  g·株<sup>-1</sup>时,叶片  $P_{nmax}$ 最大。同时,施氮量为  $50\sim150$  g·株<sup>-1</sup>时,果实花色苷含量最大;施氮量为  $150\sim200$  g·株<sup>-1</sup>时,果实总黄酮含量最大;施氮量为  $150\sim200$  g·株<sup>-1</sup>时,果实总黄酮含量最大;施氮量为  $100\sim200$  g·株<sup>-1</sup>时,果实总多糖含量最高。综合分析,每年施氮量在  $100\sim150$  g·株<sup>-1</sup>时,干旱区栽培黑果枸杞叶片的  $\eta$ , $R_p$ ,CCP,CSP 及果实的多糖和总黄酮含量最佳,施氮在  $150\sim200$  g·株<sup>-1</sup>时,叶片  $P_{nmax}$ 和果实花色苷和原花青素含量最佳。

#### 参考文献:

- [1] BLAIN CO, SHEARS NT. Seasonal and spatial variation in photosynthetic response of the kelp *Ecklonia radiata* across a turbidity gradient [J]. *Photosynthesis Research*, 2019, **140** (1): 21-38.
- [2] WANG X L, ZHANG Z Y, XU X M, et al. The density of barnyard grass affects photosynthesis and physiological characteristics of rice[J]. Photosynthetica, 2019, 57(2): 705-711.
- [3] AKAJI Y, INOUE T, TOMIMATSU H, et al. Photosynthesis, respiration, and growth patterns of *Rhizophora stylosa* seedlings in relation to growth temperature[J]. *Trees*, 2019, 33(4): 1 041-1 049.
- [4] 李 唯. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2012: 71-72.
- [5] HAN J H, CHO J G, SON I C, et al. Effects of elevated carbon dioxide and temperature on photosynthesis and fruit characteristics of 'Niitaka' pear (Pyrus pyrifolia Nakai) [J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2012, 53 (5): 357-361.
- [6] KING J L, EDWARDS G E, COUSINS A B. The efficiency of the CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism during single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis[J]. *Plant*, *Cell & Environment*, 2012, **35**(3): 513-523.
- [7] QIANG Q, GAO Y F, YU B Z, et al. Elevated CO<sub>2</sub> enhances growth and differentially affects saponin content in Paris polyphylla var. yunnanensis[J]. Industrial Crops and Products, 2020, 147: 112 124.
- [8] 马 娉, 李如楠, 王 斌, 等. 双季稻不同生育期净同化速率 对大气 CO₂浓度和温度升高的响应[J]. 应用生态学报, 2020, **31**(3): 872-882.

  MA P, LI R N, WANG B, *et al*. Response of net assimilation rate of double-season rice at different growth stages to atmos-
- Journal of Applied Ecology, 2020, **31**(3): 872-882.

  [9] 郭芳芸,哈 蓉,马亚平,等. CO<sub>2</sub>浓度升高对宁夏枸杞苗木 光合特性及生物量分配影响[J]. 西北植物学报, 2019, **39**

(2): 302-309.

pheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature increase [J]. Chinese

- GUO F Y, HA R, MA Y P, et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on photosynthetic characteristics and biomass allocation of Lycium barbarum seedlings[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2019, **39**(2): 302-309.
- [10] LIAO L, FU J L, DONG T T, et al. Effects of nitrogen supply on the photosynthetic capacity of the hybrid citrus cultivar 'Huangguogan' [J]. Photosynthetica, 2019, 57(2): 581-589.
- [11] 王进斌,谢军红,李玲玲,等. 氮肥运筹对陇中旱农区玉米 光合特性及产量的影响[J]. 草业学报,2019, **28**(1): 60-69. WANG J B, XIE J H, LI L L, et al. Effects of nitrogen management on photosynthetic characteristics and yield of maize in arid areas of central Gansu, China[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2019, **28**(1): 60-69.
- [12] 匡可任, 路安民. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1978: 10.
- [13] 韩丽娟,叶 英,索有瑞. 黑果枸杞资源分布及其经济价值 [J]. 中国野植物资源 2014, 33(6): 55-57. HAN LJ, YE Y, SUO Y R, et al. Resource distribution and its economic value of Lycium ruthenicum [J]. Chinese Wild Plant Resources, 2014, 33(6): 55-57.

- [14] 汪建红, 陈晓琴, 张蔚佼. 黑果枸杞果实多糖降血糖生物功效及其机制研究[J]. 食品科学, 2009, **30**(5): 244-248. WANG J H, CHEN X Q, ZHANG W J. Study on hypoglycemic function of polysaccharides from *Lycium ruthenicum* Murr. fruit and its mechanism[J]. *Food Science*, 2009, **30** (5): 244-248.
- [15] 李 进, 瞿伟菁, 张素军, 等. 黑果枸杞色素的抗氧化活性研究[J]. 中国中药杂志, 2006, **31**(14): 1 179-1 183. LI J, QU W J, ZHANG S J, et al. Study on antioxidant activity of pigment of Lycium ruthenicum [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2006, **31**(14): 1 179-1 183.
- [16] 黄璐琦, 郭兰萍. 环境胁迫下次生代谢产物的积累及道地药材的形成[J]. 中国中药杂志, 2007, **32**(4): 277-280. HUANG L Q, GUO L P. Accumulation of next-generation metabolites and the formation of authentic medicinal materials under environmental stress[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2007, **32**(4): 277-280.
- [17] 马彦军,王亚涛,杨万鹏,等. 10 个种源黑果枸杞光合作用特性研究[J]. 干旱区资源与环境,2018,32(6): 155-159. MAYJ, WANGYT, YANGWP, et al. Photosynthetic characteristics of Lycium ruthenicum from 10 provenances [J]. Journal Arid Land Resources Environment, 2018, 32 (6): 155-159.
- [18] BERNACCHI C J, MORGAN P B, ORT D R, et al. The growth of soybean under free air [CO<sub>2</sub>]enrichment (FACE) stimulates photosynthesis while decreasing in vivo Rubisco capacity[J]. Planta, 2005, 220(3): 434-446.
- [19] OSBORNE C P, WYTHE E J, IBRAHIM D G, et al. Low temperature effects on leaf physiology and survivorship in the C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> subspecies of Alloteropsis semialata [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, **59**(7): 1743-1754.
- [20] 叶子飘,于 强. 光合作用对胞间和大气 CO<sub>2</sub>响应曲线的比较[J]. 生态学杂志, 2009, **28**(11): 2 233-2 238. YE Z P, YU Q. A comparison of response curves of photosynthesis to intercellular and air CO<sub>2</sub> concentrations[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(11): 2 233-2 238.
- [21] 叶子飘. 光合作用对光和 CO<sub>2</sub>响应模型的研究进展[J]. 植物 生态学报, 2010, **34**(6): 727-740. YE Z P. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO<sub>2</sub>[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2010, **34** (6): 727-740.
- [22] 刘 赛,杨孟可,李叶林,等. 不同产地枸杞叶片多糖、总黄酮和总酚含量差异比较分析[J]. 中国中药杂志, 2019, 44 (9): 1774-1780.
  LIU S, YANG M K, LI Y L, et al. Variance analysis on polysaccharide, total flavonoids and total phenols of Lycium
  - LIU S, YANG M K, LI Y L, et al. Variance analysis on polysaccharide, total flavonoids and total phenols of *Lycium barbarum* leaves from different production areas[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2019, **44**(9): 1 774-1 780.
- [23] RABINO I, MANCINELLI A L. Light, temperature, and anthocyanin production[J]. *Plant Physiology*, 1986, **81**(3): 922-924.
- [24] 杨 阳,张斌武,蓝登明,等. 黑果枸杞果实原花青素含量分析[J]. 中国农学通报,2019,35(22): 142-146.
  YANG Y, ZHANG B W, LAN D M, et al. Analysis of proanthocyanidin content of Lycium ruthenicum [J]. Chinese
  Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(22): 142-146.

- [25] 胡喜巧,杨文平,黄 玲,等. 不同氮源对红花幼苗生长及营养成分影响[J]. 西北植物学报,2019,39(11):2044-2052.

  HU X Q, YANG W P, HUANG L, et al. Effects of different nitrogen sources on the growth and nutrient composition of safflower seedlings[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2019,39(11):2044-2052.
- [26] BALY E.C. The kinetics of photosynthesis[J]. *Proceedings* of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences), 1935, 117(804); 218-239.
- [27] THORNLEY J H M. Mathematical models in plant physiology[J]. London: Academic Press, 1976.
- [28] VALLE R, MISHOE J W, CAMPBELL W J, et al. Photosynthetic responses of 'Bragg' soybean leaves adapted to different CO<sub>2</sub> environments[J]. Crop Science, 1985, 25(2): 333.
- [29] 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.
- [30] JASSBY A D, PLATT T. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton [J]. *Limnology and Oceanography*, 1976, **21** (4): 540-547.
- [31] KYEI-BOAHEN S, LADA R, ASTATKIE T, et al. Photosynthetic response of carrots to varying irradiances[J]. Photosynthetica, 2003, 41(2): 301-305.
- [32] YU Q. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO<sub>2</sub> changes[J]. *Annals of Botany*, 2004, **93**(4): 435-441.
- [33] LEAKEY ADB, URIBELARREAM, AINSWORTH EA, et al. Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO<sub>2</sub> concentration in the absence of drought[J]. Plant Physiology, 2006, 140(2): 779-790.
- [34] 刘杨杨,李 俊,于 强,等. 甘蔗叶片光合 CO<sub>2</sub>响应参数分析 及其品种间差异[J]. 中国农业气象, 2019, **40**(10): 637-646. LIU Y Y, LI J, YU Q, et al. Sugarcane leaf photosynthetic CO<sub>2</sub> responses parameters and their difference among varieties[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2019, **40** (10): 637-646.
- [35] 叶子飘,段世华,安 婷,等. C<sub>4</sub> 作物电子传递速率对 CO<sub>2</sub> 响应模型的构建及应用[J]. 植物生态学报,2018,42(10): 1 000-1 008.

  YE Z P, DUAN S H, AN T, et al. Construction and application of C<sub>4</sub> crop electron transfer rate to CO<sub>2</sub> response model [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(10): 1 000-1 008.
- [36] 任 博,李 俊,同小娟,等. 太行山南麓栓皮栎和刺槐光合作用-CO₂响应模拟[J]. 应用生态学报,2018, **29**(1): 1-10. REN B, LI J, TONG X J, et al. Simulation on photosynthetic-CO₂ response of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudocacia* in the southern foot of the Taihang Mountain, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, **29**(1): 1-10.
- [37] 任彬彬. 氮素营养影响水稻水分吸收及光合特性的机制研究 [D]. 南京:南京农业大学,2015.
- [38] 寸 竹,张金燕,陈军文. 氮添加对二年生三七生长和光合特性 及皂苷含量的影响[J]. 生态学杂志,2020,**39**(1):1-14.

- CUN Z, ZHANG J Y, CHEN J W. Effects of nitrogen addition on growth and photosynthetic characteristics and saponin content of biennial Sanqi[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(1): 1-14.
- [39] 李 丽, 王康才, 李柯妮, 等. 氮素营养对药用菊花氮代谢及产量品质的影响[J]. 生态学杂志, 2015, **34**(12): 3 348-3 353. LI L, WANG K C, LI K N, et al. Effects of nitrogen nutrition form on nitrogen metabolism, yield and quality of *Chrysanthemum morifolium* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(12): 3 348-3 353.
- [40] 龙 云,杨 睿,钟章成,等.不同水分和氮素条件对栽培 绞股蓝生物量和皂苷量的影响[J].中草药,2008,**39**(12): 1872-1876.
  - LONG Y, YANG R, ZHONG Z C, et al. Effect of different water and nitrogen on biomass and gypenosides in Gynostemma pentaphyllum [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2008, 39(12): 1 872-1 876.
- [41] 孟宪局,张 平,刘 铜. 用<sup>15</sup>N示踪法研究人参吸氮及其对 <sup>14</sup>C同化物分配的影响[J]. 核农学报, 1999, **13**(1): 34-38. MENG X J, ZHANG P, LIU T. Absorption of nitrogen by ginseng and effect of nitrogen on <sup>14</sup>C assimilate distribution [J]. Acta Agriculturae Nucleatae Sinica, 1999, **13**(1): 34-38.
- [42] 付立忠,赵利梅,吕惠卿,等. 氮素水平对三叶青生长和茎叶化学成分含量及抗氧化活性的影响[J]. 中国中药杂志,2019,44(4):696-702. FULZ, ZHAOLM, LÜHQ, et al. Effects of nitrogen
  - FULZ, ZHAO L M, LU H Q, et al. Effects of nitrogen level on growth of *Tetrastigma hemsleyanum* and phytochemical content and antioxidant activity in stems and leaves[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2019, 44(4): 696-702.
- [43] 李芋萱,曾凯芳,王宝刚,等.不同处理对采后果实糖代谢过程影响研究进展[J].食品科学,2015,36(5):283-288. LIYX, ZENG KF, WANG BG, et al. Advances in regulation of sugar metabolism in postharvest fruits by different treatments[J]. Food Science, 2015,36(5):283-288.
- [44] CRUZ C, LIPS S H, MARTINS-LOUCAO M A. The effect of nitrogen source on photosynthesis of carob at high CO<sub>2</sub> concentrations[J]. *Physiologia Plantarum*, 1993, **89**(3): 552-556.
- [45] 刘建文. 氮磷对宁夏枸杞叶片光合、果实糖分代谢和品质的 影响[D]. 银川:宁夏大学, 2016.
- [46] 康建宏,吴宏亮,杨 涓,等.不同施氮水平下枸杞主要次生代谢产物与多糖的关系研究[J].安徽农业科学,2008,36(36):16 008-16 010.
  - KANG J H, WU H L, YANG J, et al. Study on the relationship between the main secondary metabolites and polysaccharide in fruits of *Lycium barbarum* at different application amounts of nitrogen[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2008, **36**(36): 16 008-16 010.
- [47] YAZDANI M, SARRAMI M, ZEINALI H. Karyotype study of seven safflower (*Carthamus tinctorius* L.) populations native to Iran[J]. *The Nucleus*, 2013, **56**(1): 31-36.

(编辑:裴阿卫)