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<sub>2</sub>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<sup>-1</sup>),测定各处理植株在不同 CO<sub>2</sub>浓度下叶片净光合速率( $P_n$ )、 素腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、水分利用率(WUE)、胞间 CO<sub>2</sub>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<sub>2</sub>补偿点 (*CCP*)和 CO<sub>2</sub>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<sup>-1</sup>时,叶片 $\eta$ 和 $R_p$ 最大、*CCP*最小;施氮量为 100~150 g・株<sup>-1</sup>时,叶片 *CSP*最大;施氮 量为 150~200 g・株<sup>-1</sup>时,叶片 $\eta$ 和 $R_p$ 最大、*CCP*最小;施氮量为 100~150 g・株<sup>-1</sup>时,叶片*CSP*最大;施氮 量为 200 g・株<sup>-1</sup>时,果实总多糖含量最大;施氮量为 150~200 g・株<sup>-1</sup>时,总黄酮含量最大;施氮量为 50~150 g・株<sup>-1</sup>时,花色苷含量最大;施氮量为 100~200 g・株<sup>-1</sup>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 100~150 g・株<sup>-1</sup>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 150~200 g・株<sup>-1</sup>时最佳。

关键词:干旱区;黑果枸杞;施氮量;光合-CO<sub>2</sub>响应曲线;药效成分 中图分类号:Q945.79; S567.1<sup>+</sup>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<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> concentration  $(C_i)$  and the contents of total polysaccharides, total flavonoids, anthocyanins, proan-

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

收稿日期:2020-04-20;修改稿收到日期:2020-06-16

作者简介:马兴东(1993一),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 g • strain<sup>-1</sup>,  $\eta$  and  $R_p$  were the largest, and *CCP* was the smallest. When N application rate was 100~150 g • strain<sup>-1</sup>, *CSP* was the largest. When N application rate was 150–200 g • strain<sup>-1</sup>,  $P_{nmax}$  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 g • strain<sup>-1</sup>, the total polysaccharide content was the largest. The total flavonoid content was the largest when N application rate was 150–200 g • strain<sup>-1</sup>. The anthocyanin content was the largest when N application rate was 50–150 g • strain<sup>-1</sup>. The proanthocyanidin content was the largest when N application rate was 100 – 200 g • strain<sup>-1</sup>. 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 g • plant<sup>-1</sup>, and the optimum of  $P_{nmax}$ , contents of anthocyanins and procyanidins when N application rate at 150–200 g • plant<sup>-1</sup> 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<sup>[1-3]</sup>。CO<sub>2</sub>浓度与光照强度是影响光合作用最关 键的两大因素<sup>[4]</sup>,而 CO<sub>2</sub>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,CO2浓 度的变化直接影响着植物光合反应的速率及代谢程 度<sup>[5-6]</sup>。在光照充足且强度一定的情况下,CO<sub>2</sub>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 CO2 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-CO<sub>2</sub> 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·kg<sup>-1</sup>、全氮含量 0.51 g·kg<sup>-1</sup>、全磷含量 0.94 g·kg<sup>-1</sup>、全钾含量 0.32 g·kg<sup>-1</sup>。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℃和 33.8℃,相对空气湿度(*RH*)分别为 1382 和 1350 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,环境(PAR)分别为 1382 和 1350 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,环境 $CO_2$ 浓度分别为 217 和 260  $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>。

#### 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<sup>-1</sup>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 m<sup>2</sup>。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, $P_2O_5$ 含量 27%)和 钾肥(硫酸钾, $K_2O$ 含量 24%)各 100 g•株<sup>-1</sup>,6 月 10 日施全年氮肥的 30%,7 月 1 日施全年氮肥的 30%,肥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 °C)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 ( $C_i$ )等参数,据此计算水分利用率(*WUE*)= $P_n/T_r$ 。

**1.3.2 CO<sub>2</sub>响应曲线特征参数** 根据 1.3.1 方法 测得不同 CO<sub>2</sub>浓度下的 *P*<sub>n</sub>并绘制响应曲线(*P*<sub>n</sub>-  $CO_2$ ),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<sup>[20-21]</sup>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 η 为初始羧化速率; $R_p$ 为光呼吸速率; $C_a$ 为 样品室 CO<sub>2</sub>浓度;β 和 θ 为与 CO<sub>2</sub>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> -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, $P_n$ 呈不变或下降趋势。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<sub>n</sub>-CO<sub>2</sub>响应曲线特征参数 通过 P<sub>n</sub>-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<sup>-1</sup>;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-CO2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<sub>2</sub> 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	Ν	application	rates
		paratic					epp=======	

年份 Year	处理 Treatment	模型 Model	羧化速率 $\eta$ ( $\mu$ mol・m <sup>-2</sup> ・s <sup>-1</sup> )	CO₂补偿点 CCP (µmol・mol <sup>-1</sup> )	CO₂饱和点 <i>CSP</i> (µmol・mol <sup>-1</sup> )	最大净光合速率 $P_{nmax}$ ( $\mu$ mol • m <sup>-2</sup> • s <sup>-1</sup> )	光呼吸速率 $R_p$ ( $\mu$ mol・m <sup>-2</sup> ・s <sup>-1</sup> )	$R^2$
2018	СК	拟合 Simulation	0.019	78.52±11.55b	$1356 \pm 163 { m b}$	12.50±1.02c	$1.55\pm0.11\mathrm{b}$	0.990
		实测 Measurement	_	70.00	1300	12.00	_	_
	NI	拟合 Simulation	0.022	74.25±11.31b	$1344 \pm 192 { m b}$	14.60 $\pm$ 0.57b	1.80±0.11a	0.990
	NI	实测 Measurement	_	70.00	1300	14.00	_	_
	N2	拟合 Simulation	0.023	70.63±10.98b	$1417\pm38ab$	$15.06 \pm 1.27 \mathrm{b}$	$1.90 \pm 0.12a$	0.987
		实测 Measurement	_	60.00	1400	15.00	_	_
	No	拟合 Simulation	0.021	76.89 $\pm$ 2.77b	1458±79a	16.12±1.52a	$1.79 \pm 0.09a$	0.982
	N3	实测 Measurement	_	70.00	1400	16.00	_	_
	N4	拟合 Simulation	0.020	95.54±7.82a	$1370 \pm 233 { m b}$	16.24±1.60a	1.73±0.01a	0.993
		实测 Measurement	_	85.00	1300	15.00	—	_
	СК	拟合 Simulation	0.023	80.45±7.29b	$1295 \pm 49 \mathrm{b}$	12.49±1.35c	1.11±0.17c	0.990
		实测 Measurement	_	70.00	1000	12.00	—	
2019	NI	拟合 Simulation	0.023	64.74±15.27bc	$1300\pm69\mathrm{b}$	13.39±1.45c	$1.32 \pm 0.22c$	0.995
	IN I	实测 Measurement	_	70.00	1100	13.00	—	
	N2	拟合 Simulation	0.023	50.18±2.97c	1394±117a	16.19±1.94b	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	_	_
	N	拟合 Simulation	0.018	108.89±19.94a	$1280 \pm 122 { m b}$	18.79±2.21a	$1.62\pm0.31\mathrm{b}$	0.984
	IN4	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

Note: Different normal letters in the same year indicate significant differences between different treatments at 0.05 level. The same as below

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-CO<sub>2</sub> 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 η, 明显提高黑 果枸杞叶片 P<sub>nmax</sub>、R<sub>p</sub>、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<sub>2</sub>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<sub>1</sub>和G<sub>5</sub>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 CO2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 CO2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,1000~1500 µmol·mol<sup>-1</sup>时又呈缓慢递增; 叶片Ci呈快速递增趋势,最大值约出现在CO2浓度 为 1 000  $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>时,至 1 000  $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>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 $\eta$	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

	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> )		
		СК	12.86 $\pm$ 0.77bA	2.35±0.03aA	1.25±0.40bA	36.88±10.47bB		
	百田田	N1	13.75±0.14abA	1.51±0.02bA	1.11±0.63bA	23.17±1.47cB		
	复未 <del>期</del> Summer	N2	14.21±0.37aA	$1.63 \pm 0.03 \text{bA}$	1.79±0.04abA	42.11±3.68aA		
	truit stage	N3	14.78±0.47aA	$1.77 \pm 0.00 \text{bA}$	3.10±0.04aA	36.77±7.77bA		
		N4	14.89 $\pm$ 0.47aA	$1.61 \pm 0.00 \text{bA}$	2.74±0.04aA	36.81±1.23bA		
2018		СК	12.83±0.09bA	1.96±0.02aB	1.28±0.08bA	$51.78 \pm 5.21 aA$		
		N1	12.96±0.37abA	1.17±0.03bA	1.59±0.04aA	36.44±3.68bA		
	秋果期 Autumn	N2	13.44±1.01abA	1.41±0.03abA	1.45±0.11aA	34.87 $\pm$ 0.66bB		
	fruit stage	N3	13.74±0.55aA	1.66±0.11abA	$1.54 \pm 0.04 aB$	29.88±0.97cB		
		N4	13.90±1.23aB	1.99±0.01aA	$1.49 \pm 0.48 aB$	37.14±1.22bA		
		СК	13.97±0.21bA	2.64±0.04aA	2.36±0.77bA	31.54±3.12bA		
	百田田	N1	14.66±0.55abA	1.91±0.06abA	2.99±0.04aA	36.78±0.45bA		
	复未朔 Summer	N2	14.94±0.78abA	1.47±0.02bA	$3.05 \pm 0.07 aA$	42.17±3.68aA		
2019	fruit stage	N3	15.31±0.94aA	$1.01 \pm 0.08 \text{cB}$	2.64 $\pm$ 0.01bA	43.64±1.41aA		
		N4	15.37±1.34aA	1.64±0.07abA	3.04±0.44aA	41.11±3.33aA		
		СК	13.12±0.37bA	1.94±0.02abB	2.11±0.02bA	25.47±1.45bB		
	秋果期 Autumn fruit stage	N1	13.47 $\pm$ 0.39bB	$1.34\pm0.03\mathrm{bB}$	2.38±0.01abB	26.98 $\pm$ 1.65bB		
		N2	13.71 $\pm$ 1.02bB	1.93±0.07abA	$2.07 \pm 0.01 \mathrm{bB}$	31.55±14.22aB		
		N3	13.94 $\pm$ 0.47bB	2.34±0.04aA	2.64±0.02aA	32.47±1.23aB		
		N4	14.64±7.99aA	2.30±0.04aA	1.98±0.15bB	33.14±1.47aB		

表 3 不同施氮量下黑果枸杞果实药效成分含量

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-CO2响应曲线与施氮的关系

胡喜巧等<sup>[25]</sup> 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<sup>[26]</sup>,后来改进的非 直角双曲线模型<sup>[27]</sup>和 Michaelis-Menten 模型<sup>[28]</sup>, 以及叶子飘等<sup>[29]</sup>提出的直角双曲线修正模型,此 外,还有二项式拟合<sup>[30]</sup>。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 CO<sub>2</sub>浓度达到饱和或过饱和状态时植株 光合作用的情况<sup>[31-33]</sup>,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 CO<sub>2</sub>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

40 卷

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 $R_{p}$ 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CO₂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•株<sup>-1</sup> 时黑果枸杞叶片  $R_{\mu}$ 达到最大,而此时两年的  $P_{max}$ 仍呈上升趋势,这说明当施氮量超过100g•株<sup>-1</sup> 时, $P_n$ 和  $R_n$ 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<sup>[34]</sup>、叶子飘等<sup>[35]</sup>、任博等<sup>[36]</sup>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 μmol・ 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(10~100 µmol • mol<sup>-1</sup>),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  $\dot{\chi}^{[45]}$  对 宁 夏 枸 杞 的 研 究 结 果 一 致, 但 与 康 建 宏 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 100~150 g・株<sup>-1</sup>时,叶片 *CSP*最大;施氮量 为 150~200 g・株<sup>-1</sup>时,叶片 *P*<sub>nmax</sub>最大。同时,施 氮量为 50~150 g・株<sup>-1</sup>时,果实总黄酮含量最大;施 氮量为 150~200 g・株<sup>-1</sup>时,果实总黄酮含量最大; 施氮量为 100~200 g・株<sup>-1</sup>时,果实总黄酮含量最大; 施氮量为 200 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 100~150 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 150~200 g・株<sup>-1</sup>时, 叶片 *P*<sub>nmax</sub>和果实花色苷和原花青素含量最佳。

#### 参考文献:

- BLAIN C O, SHEARS N T. 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 CO<sub>2</sub>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 atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature increase[J]. *Chinese 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.
  GUOFY, HAR, MAYP, 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 L J, 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.
  MA Y J, WANG Y T, YANG W P, 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): 1 743-1 754.
- [20] 叶子飘,于强.光合作用对胞间和大气CO2响应曲线的比较[J].生态学杂志,2009,28(11):2233-2238.
  YEZP,YUQ. A comparison of response curves of photosynthesis to intercellular and air CO2 concentrations[J]. Chinese Journal of Ecology, 2009,28(11):2233-2238.
- [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 barbarum leaves from different production areas[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2019, 44(9):1774-1780.
- [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.
  HUXQ,YANGWP,HUANGL, 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 A D B, URIBELARREA M, AINSWORTH E A, 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-CO<sub>2</sub>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 photosyn-thetic-CO<sub>2</sub> response of Quercus variabilis and Robinia pseud-oacacia 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. LIL, WANG K C, LIK 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 容,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): 1872-1876.
- [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 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,ZENGKF,WANGBG,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.