

## 不同光强处理对三叶青光合特性的影响

徐琳煜<sup>1,2</sup>, 刘守赞<sup>3</sup>, 白岩<sup>1,2</sup>, 丁恒<sup>1,2</sup>, 胡晓甜<sup>1,2</sup>, 吴学谦<sup>1,2</sup>, 许海顺<sup>1,2</sup>, 郑炳松<sup>1,2</sup>

(1. 浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 杭州 311300; 3. 浙江农林大学 植物园, 浙江 杭州 311300)

**摘要:** 为探讨适宜三叶青 *Tetrastigma hemsleyanum* 生长的光强环境, 并为其人工栽培和林下栽培提供基础, 以2年生三叶青扦插苗为试验材料, 对它们进行不同梯度的遮光处理, 梯度设置为全光照(ck), 遮光30%, 50%, 70%和90%, 研究光强对三叶青不同生育时期(快速生长期与高温缓慢生长期)的光合特性的影响。采用体积分数为95%乙醇浸提法测定三叶青叶片中光合色素, 利用LI-6400XT便携式光合系统测定仪测定叶片净光合速率( $P_n$ ), 气孔导度( $G_s$ ), 胞间二氧化碳摩尔分数( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ )等指标, 计算光饱和点( $L_{SP}$ ), 光补偿点( $L_{CP}$ ), 量子效率( $A_{QE}$ ), 暗呼吸速率( $R_d$ )和最大净光合速率( $P_{max}$ ), 并拟合光响应曲线。结果表明: 随着遮光程度的增加, 叶绿素a, 叶绿素b, 总叶绿素和类胡萝卜素总体上呈现上升趋势, 但是在不同生育时期变化不大; 多数光合指标亦随遮光程度增加而呈现增长趋势, 多在遮光70%时达到最大值之后下降, 且快速生长期( $P_n$ 为 $4.19 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $G_s$ 为 $53.54 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $T_r$ 为 $0.98 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $L_{SP}$ 为 $340.49 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $A_{QE}$ 为 $0.18 \text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ,  $R_d$ 为 $1.20 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $P_{max}$ 为 $5.34 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )比高温缓慢生长期( $P_n$ 为 $1.74 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $G_s$ 为 $17.53 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $T_r$ 为 $0.36 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $L_{SP}$ 为 $159.28 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $A_{QE}$ 为 $0.06 \text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ,  $R_d$ 为 $0.70 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $P_{max}$ 为 $2.45 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )数值高41.67%~67.26%;  $C_i$ 和 $L_{CP}$ 呈现先下降后趋于稳定趋势, 表明高温缓慢生长期的强光、高温、低温等环境条件使其光合活跃度下降, 对植株生长产生胁迫。综合试验结果得出结论, 不同生育时期三叶青均在遮光度70%的条件下生长适宜。图4表2参33

**关键词:** 植物学; 三叶青; 遮光; 光合色素; 光合特性

中图分类号: S567.239 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2018)03-0467-09

## Effects of light intensity treatments on photosynthetic characteristics in *Tetrastigma hemsleyanum*

XU Linyu<sup>1,2</sup>, LIU Shouzan<sup>3</sup>, BAI Yan<sup>1,2</sup>, DING Heng<sup>1,2</sup>, HU Xiaotian<sup>1,2</sup>, WU Xueqian<sup>1,2</sup>,  
XU Haishun<sup>1,2</sup>, ZHENG Bingsong<sup>1,2</sup>

(1. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 3. Botanical Garden, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

**Abstract:** *Tetrastigma hemsleyanum* has obvious pharmacological effects on inhibiting tumor cell proliferation and migration clinically. It is on the verge of extinction with the increasing demand over the past decade, so bionic planting is imperative to meet the medical needs. In this paper, we explored suitable light intensity conditions for the *T. hemsleyanum* growth by consideration that *T. hemsleyanum* grows in the forest wildly and is sensitive to strong light. Two-year-old *T. hemsleyanum* cuttings were shaded with different gradients treatment as test materials. The shading gradients were set as full light (ck), shade 30%, 50%, 70% and 90%. The re-

收稿日期: 2017-09-20; 修回日期: 2017-11-21

基金项目: 浙江省基础公益研究计划项目(2015C32096); 浙江省科学技术重点资助项目(2017C02012); 浙江农林大学人才基金资助项目(2016FR010); 浙江省新苗人才计划项目(2016R412039)

作者简介: 徐琳煜, 从事药用植物栽培与生理研究。E-mail: xlyzjnl@163.com。通信作者: 白岩, 副教授, 博士, 从事药用植物栽培与生理生化调控研究。E-mail: hzbaiyan@163.com

sponses of photosynthetic characteristics to light intensity were analyzed in different growth stages (rapid growth period and slow growth period). Following indicators were also measured: contents of photosynthetic pigments were determined by 95% alcohol extraction; light photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) and transpiration rate ( $T_r$ ) were measured by LI-6400XT portable photosynthesis system; light response curve ( $L_{SP}$ ), light compensation point ( $L_{CP}$ ), quantum efficiency ( $A_{QE}$ ), dark respiration rate ( $R_d$ ) and maximum net photosynthetic rate ( $P_{max}$ ) were calculated, and the light response curve was fitted. Results showed that trends of chlorophyll a (Chla), chlorophyll b (Chlb), total chlorophyll (Chl) and carotenoid (Car) were increased with the increase of shade gradients, but the contents of photosynthetic pigment changed little in different periods; most photosynthetic indices also showed increasing trends with the increase of shading gradients, reached the maximum values in the treatment of 70% shade, then reduced, the values of rapid growth period ( $P_n$  was  $4.19 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $G_s$  was  $53.54 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $T_r$  was  $0.98 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $L_{SP}$  was  $340.49 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $A_{QE}$  was  $0.18 \text{ mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ,  $R_d$  was  $1.20 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  and  $P_{max}$  was  $5.34 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) were 41.67%~67.26% higher than those of slow growth period ( $P_n$  was  $1.74 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $G_s$  was  $17.53 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $T_r$  was  $0.36 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $L_{SP}$  was  $159.28 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $A_{QE}$  was  $0.06 \text{ mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ,  $R_d$  was  $0.70 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  and  $P_{max}$  was  $2.45 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ );  $C_i$  and  $L_{CP}$  showed trends of decreasing first and then tending to be stable. It showed that the photosynthetic activity decreased and plant growth slowed down with unsuitable environmental conditions such as strong light, high temperature and low humidity. The analysis of results indicated that the growth of 70% shading was appropriate in different growth periods. This paper discussed the relationship between physiological characteristics and light intensity of *T. hemsleyanum* in different growth periods, enriches the research results of physiological aspects, and provided basic theory for artificial cultivations and under-forest-cultivation. [Ch, 4 fig. 2 tab. 33 ref.]

**Key words:** botany; *Tetrastigma hemsleyanum*; shade; photosynthetic pigments; photosynthetic characteristics

三叶青 *Tetrastigma hemsleyanum* 是葡萄科 Vitaceae 崖爬藤属 *Tetrastigma* 的一种珍稀中草药<sup>[1]</sup>, 具有抗炎、镇痛等作用<sup>[2]</sup>, 临床上常用来抑制结肠癌<sup>[3]</sup>、食管癌<sup>[4]</sup>、肺癌<sup>[5-6]</sup>等多种肿瘤细胞的增殖和迁移。因其药理作用明显, 致使采挖量逐年增加, 林下野生三叶青濒临灭绝。近年来, 为满足医疗需求, 人工栽培面积不断扩大。三叶青在全光照下生长不良或死亡, 探寻其适宜生长的光照条件势在必行。在药用植物生长过程中, 光强影响其光合作用, 进而影响其质量和产量<sup>[7]</sup>。万小燕<sup>[8]</sup>对 3 种药用植物进行了遮光处理, 发现遮光影响凉粉草 *Mesona chinensis* 形态特征与光合性能, 适当遮光可以提高三甲仙草 *Mesona parviflora* 和越南仙草 *Mesona procumbens* 的净光合速率。李婷等<sup>[9]</sup>研究发现: 光强过高或过低都会影响穿心莲 *Andrographis paniculata* 主要药用成分, 随光强增加, 穿心莲内酯(AND)量值变低, 脱水穿心莲内酯(DDAND)变高。秦健等<sup>[10]</sup>发现青钱柳 *Cyclocarya paliurus* 幼苗随着光强增加其根茎叶生物量及总生物量呈现上升趋势。光照对三叶青的光合特性的影响研究已逐渐起步, 刘崑艳等<sup>[11]</sup>通过不同产地三叶青植株的蒸腾作用与气孔结构研究, 发现浙江台州等地的三叶青叶片均在弱光条件下时蒸腾速率最小、净光合速率最高; 杨华等<sup>[12]</sup>研究了不同遮光条件下三叶青的光合特性, 认为 15%光照下其光合作用较好; 钱丽华等<sup>[13]</sup>和彭昕等<sup>[14]</sup>发现光周期可调控三叶青叶片愈伤组织的生长及总黄酮量, 结果显示  $12 \text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$  间断性光照最有利于愈伤组织的生长,  $24 \text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$  光照最有利于黄酮类化合物的累积。本研究着眼于研究不同光强下三叶青的光合指标的特性(净光合速率  $P_n$ , 最大净光合速率  $P_{max}$ , 光补偿点  $L_{CP}$ , 光饱和点  $L_{SP}$ , 表观量子效率  $A_{QE}$ , 气孔导度  $G_s$ , 胞间二氧化碳摩尔分数  $C_i$ , 蒸腾速率  $T_r$  等), 并进一步讨论其变化及规律, 作为筛选三叶青生长的最佳光强条件依据, 进行林下仿生栽培, 有利于增加三叶青的产量, 提高药材品质, 满足医药需求。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料处理

选用 2 年生三叶青扦插苗为试验材料, 研究于 2015 年 3-8 月在浙江农林大学森林培育智能温室和

省部共建亚热带森林培育国家重点实验室进行。

三叶青苗进行盆栽, 栽培基质按  $m(\text{泥炭}):m(\text{田园土}):m(\text{珍珠岩}):m(\text{牛粪})=4:4:4:1$  比例配比制成。遮阳网棚下缓苗 1 个月后, 选取生长健壮、无病虫害、苗高大小近似的三叶青苗 20 盆, 随机分为 5 组, 4 盆·组<sup>-1</sup>, 对照组为全光照, 采用白色全透光防虫网遮盖, 其余 4 组分别放在遮光度为 30%, 50%, 70%, 90% 的遮阳棚里(以市售 70% 的遮阳网为基础, 利用剪刀修剪透光空洞的大小及密度, 单层或双层覆盖, 并用照度计测定透光率, 以确保遮光度达到设计要求。测定时间选择晴朗无云的中午 12:00, 隔半个月测定 1 次, 及时调整误差, 确保遮光程度稳定、准确), 遮阳网覆盖住棚的顶部及四周。浇水、除草等日常养护工作按照常规种植三叶青方法, 定期进行。

指标测定分别选在快速生长期(6 月末, 即处理后 70 d 左右)和高温缓慢生长期<sup>[15]</sup>(8 月初, 即处理后 100 d 左右)进行。快速生长期的数据标记为 I-ck, I-30%, I-50%, I-70% 和 I-90%, 高温缓慢生长期的数据标记为 II-ck, II-30%, II-50%, II-70% 和 II-90%。

## 1.2 仪器与试剂

便携式光合系统测定仪(LI-6400XT), 紫外分光光度计(UNICO-3802), 照度计(TES1339), 体积分数为 95% 的乙醇等。

## 1.3 叶片光合色素测定

三叶青光合色素测定采用体积分数为 95% 乙醇浸提法<sup>[16]</sup>。将采回的样品洗净擦干, 去中脉, 剪碎, 称取 0.1 g, 加入体积分数为 95% 乙醇 5.0 mL, 在黑暗中泡 48 h 至叶片完全变白即可测定。以体积分数为 95% 的乙醇作为空白对照, 记录波长 665, 649, 470 nm 处吸光度。代入相应公式计算相关光合色素质量分数( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )。  $w(\text{叶绿素 a})=[13.95D(665)-6.88D(649)]V/1\ 000m$ ;  $w(\text{叶绿素 b})=[24.96D(649)-7.32D(665)]V/1\ 000m$ ;  $R(\text{叶绿素 a/b})=w(\text{叶绿素 a})/w(\text{叶绿素 b})$ ;  $w(\text{总叶绿素})=w(\text{叶绿素 a})+w(\text{叶绿素 b})$ ;  $w(\text{类胡萝卜素})=[1\ 000D(470)-2.05w(\text{叶绿素 a})-114.80w(\text{叶绿素 b})]V/(1\ 000\times 245\times m)$ 。其中:  $m$  为鲜叶质量,  $V$  为叶绿素提取液总体积,  $D(\lambda)$  为吸光度。

## 1.4 叶片光合参数测定

光合测定于晴天上午进行, 利用 LI-6400XT 便携式光合系统测定仪, 选配红蓝光源的 2 cm × 3 cm 标准叶室。设定一系列的光合有效辐射( $P_{AR}$ )梯度: 0, 50, 100, 150, 200, 300, 400, 600, 800, 1 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 设定最少稳定时间为 2 min, 二氧化碳浓度设定为 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ , 叶室温度设定为 29  $^{\circ}\text{C}$ , 气体流速设定为 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ , 相对湿度设定为 70% 左右。选择不同重复处理下生长健壮的三叶青植株, 各株选择中上部大小、颜色相近似的叶片进行测定, 重复测定 3 次·株<sup>-1</sup>。记录三叶青的净光合速率( $P_n$ ), 气孔导度( $G_s$ ), 胞间二氧化碳摩尔分数( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ )。

## 1.5 数据处理

采用 SPSS 19.0 软件对数据进行统计分析, 用光合助手(Photosynthesis)软件计算出光饱和点( $L_{SP}$ ), 光补偿点( $L_{CP}$ ), 量子效率( $A_{QE}$ ), 暗呼吸速率( $R_d$ )和最大净光合速率( $P_{max}$ ), 拟合光响应曲线。运用单因素方差分析法(one-way ANOVA)和最小显著差法(LSD)进行方差分析和多重比较( $\alpha=0.05$ )。

# 2 结果和分析

## 2.1 不同光强处理对三叶青光合色素的影响

三叶青光合色素测定结果见表 1。经遮光处理后, 三叶青叶绿素 a, 叶绿素 b, 总叶绿素和类胡萝卜素的量随着遮光程度的增加呈上升趋势。叶绿素 a, 叶绿素 b, 总叶绿素和类胡萝卜素的量在遮光 50% 以上显著增加, 且在遮光 90% 出现最大值; 叶绿素 a/b 值呈降低趋势, 遮光 50% 以上差异显著( $P<0.05$ )。分析认为, 光合色素的合成受光强影响, 其中叶绿素在植物光合作用中具有吸收、传递和转化光能的作用, 而类胡萝卜素为光吸收的辅助色素, 对植物具有光保护作用。

在高温缓慢生长期, 全光照(ck)和遮光 30% 的叶片色素量有所降低, 叶绿素 a/b 比值增加, 其余各组色素的量均上升, 叶绿素 a/b 比值下降。叶绿素 a 的最大吸收在长波红光区(680 nm), 叶绿素 b 的最大吸收在短波蓝光区(460 nm)。叶绿素 a/b 变小反映植物对外界短波光吸收量的相对增加, 说明在遮光 30% 以下三叶青叶片光合系统吸收过量的光能, 导致光合色素的反应中心的失活或损害, 遭受了强光胁迫。

表1 不同光强处理对三叶青叶片色素的影响

Table 1 Effects of different light intensity on photosynthetic pigments content of *Tetrastigma hemsleyanum* with different light intensity treatments

遮光处理/%	三叶青叶片色素水平				
	$w_{\text{叶绿素 a}}/(mg \cdot g^{-1})$	$w_{\text{叶绿素 b}}/(mg \cdot g^{-1})$	$w_{\text{总叶绿素}}/(mg \cdot g^{-1})$	$w_{\text{类胡萝卜素}}/(mg \cdot g^{-1})$	叶绿素 a/b
I-ck	0.47 ± 0.05 bc	0.07 ± 0.01 c	0.54 ± 0.07 cd	0.15 ± 0.01 cd	7.06 ± 0.39 a
I-30	0.41 ± 0.04 b	0.06 ± 0.01 c	0.47 ± 0.05 d	0.13 ± 0.01 d	6.95 ± 0.54 a
I-50	0.54 ± 0.05 c	0.09 ± 0.01 b	0.63 ± 0.06 c	0.17 ± 0.04 c	5.98 ± 0.11 b
I-70	0.66 ± 0.05 d	0.12 ± 0.01 a	0.77 ± 0.06 b	0.20 ± 0.01 b	5.66 ± 0.28 b
I-90	0.81 ± 0.03 a	0.13 ± 0.01 a	0.94 ± 0.04 a	0.26 ± 0.005 a	6.27 ± 0.30 b
II-ck	0.41 ± 0.02 b	0.06 ± 0.02	0.47 ± 0.06 c	0.14 ± 0.02 c	7.49 ± 0.40 a
II-30	0.37 ± 0.04 b	0.05 ± 0.03 c	0.42 ± 0.04 c	0.12 ± 0.03 c	7.21 ± 0.50 a
II-50	0.60 ± 0.04 c	0.10 ± 0.03 b	0.70 ± 0.05 b	0.21 ± 0.03 b	5.86 ± 0.12 b
II-70	0.70 ± 0.04 d	0.13 ± 0.02 b	0.82 ± 0.06 a	0.21 ± 0.02 b	5.55 ± 0.30 b
II-90	0.84 ± 0.03 a	0.14 ± 0.03 a	0.98 ± 0.04 a	0.27 ± 0.01 a	6.15 ± 0.32 b

说明：不同字母表示在 0.05 水平上差异显著

迫，各生物量下降，合成光合色素需要的物质供给减少，因而光合色素总量降低，生长不适应；在遮光 50% 以上，未产生强光胁迫，生长较适应，也间接证明了三叶青具有较强的耐阴性。

## 2.2 不同光强处理对三叶青光合-光响应曲线的影响

如图 1 所示：各遮光处理三叶青的光合-光响应曲线变化趋势基本一致。总体而言，当  $P_{AR}$  在 0~200  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时， $P_n$  迅速升高； $P_{AR}$  在 200~400  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时， $P_n$  上升速度减缓；当  $P_{AR} > 600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时，遮光 50% 以上的  $P_n$  趋于稳定，而遮光 30% 和 ck 的  $P_n$  呈现降低趋势。随遮光程度增强， $P_n$  呈现先增后降趋势，遮光 50% 以上的  $P_n$  均高于 ck，在遮光 70% 处理组达到最大值。处于高温缓慢生长期时，各处理下  $P_n$  均比快速生长期有所降低。

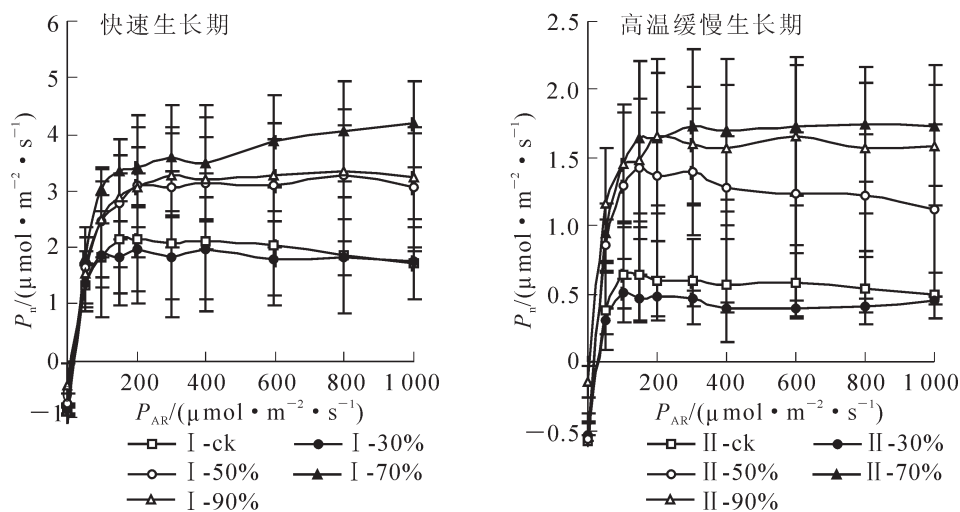


图1 不同光强处理下三叶青光合-光响应曲线

Figure 1 Net photosynthetic rate ( $P_n$ )-light response curves of *Tetrastigma hemsleyanum* with different light intensity treatments

由表 2 可以看出： $L_{SP}$ 、 $A_{QE}$  和  $P_{max}$  随着遮光程度增加呈现先上升后降低趋势，均在遮光 70% 达到最大值； $L_{CP}$  呈现下降趋势，在遮光 90% 达到最小值， $R_d$  的变化上下波动，但均在遮光 70% 时达到最大值。与快速生长期相比，高温缓慢生长期相同遮光处理下的  $L_{SP}$ 、 $A_{QE}$ 、 $R_d$ 、 $P_{max}$  数值均下降，而  $L_{CP}$  则呈现上升趋势，与 ck 相比， $L_{SP}$ 、 $A_{QE}$ 、 $R_d$  在 50% 以上差异显著 ( $P < 0.05$ )。

## 2.3 不同光强处理对三叶青 $G_s$ 、 $C_i$ 、 $T_r$ 的影响

气孔是植物与外界进行气体交换和蒸腾作用的通道，因此， $G_s$  的大小决定二氧化碳和水进出植物细胞的速率，进而间接影响植物的光合作用和蒸腾速率。由图 2 可见：各处理均呈现先快速上升后趋于稳



表 2 不同光强处理下三叶青的光合响应曲线特征参数

Table 2 Characteristic parameters of photosynthetic response curve of *Tetrastigma hemsleyanum* with different light intensity treatments

遮光处理/%	光合参数				
	$L_{SD}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$L_{CI}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$A_{QE}/(\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	$R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$P_{max}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
I-ck	97.36 ± 19.23 c	12.67 ± 2.31 ab	0.070 ± 0.020 b	0.88 ± 0.03 b	2.88 ± 1.05 b
I-30	88.58 ± 14.68 c	14.65 ± 1.16 a	0.060 ± 0.010 b	0.87 ± 0.15 b	2.73 ± 0.73 b
I-50	224.48 ± 24.94 b	12.66 ± 3.05 ab	0.080 ± 0.030 b	0.82 ± 0.25 ab	3.53 ± 0.83 b
I-70	340.49 ± 32.11 a	8.66 ± 4.17 bc	0.180 ± 0.070 a	1.20 ± 0.41 b	5.34 ± 1.00 a
I-90	244.95 ± 33.03 b	6.99 ± 1.73 c	0.050 ± 0.020 b	0.42 ± 0.16 a	3.73 ± 0.89 ab
II-ck	76.71 ± 3.06 c	26.68 ± 10.27 a	0.030 ± 0.010 b	0.60 ± 0.05 b	1.19 ± 0.34 b
II-30	66.05 ± 0.01 c	18.68 ± 5.03 ab	0.030 ± 0.006 b	0.57 ± 0.08 b	1.21 ± 0.30 b
II-50	86.61 ± 23.87 bc	14.66 ± 4.16 bc	0.040 ± 0.002 ab	0.58 ± 0.21 b	1.88 ± 0.68 ab
II-70	159.28 ± 10.36 a	13.33 ± 4.61 bc	0.060 ± 0.006 a	0.70 ± 0.27 b	2.45 ± 0.71 a
II-90	105.97 ± 11.22 b	5.34 ± 4.17 c	0.041 ± 0.026 ab	0.17 ± 0.12 a	1.38 ± 0.54 b

说明：不同字母表示在 0.05 水平上差异显著

定的趋势，其中，遮光 50%~90%处理的  $G_s$  均高于遮光 30%和全光照，表明可能三叶青在长期的强光胁迫下可导致气孔关闭，故  $G_s$  下降。快速生长期的  $G_s$  最大值出现在遮光 70%(54.33  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )，高温缓慢生长期各处理下  $G_s$  在均有所降低，最大值为遮光 50%(30.02  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )。分析认为，夏季的高温及高光强使三叶青生长滞缓，气孔开闭不活跃，各处理  $G_s$  均降低。

由图 3 可知：当  $P_{AR}$  在 0~200  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  时，不同遮光处理下三叶青的  $C_i$  快速下降，并在之后随光强增加，各处理的  $C_i$  处于低水平；不同生育时期的三叶青  $C_i$  差异不大。一般而言， $C_i$  大小取决于 4 个因素：叶片周围空气中的二氧化碳浓度， $G_s$ ，叶肉导度( $g_m$ )和叶肉细胞的光合活性<sup>[18]</sup>。当叶片周围空气二氧化碳浓度升高， $G_s$  和  $g_m$  增大，叶肉细胞的光合活性降低时， $C_i$  会增大；反之， $C_i$  则减小。本研究中，不同遮光处理下三叶青的  $C_i$  先快速下降，后保持稳定，与光合响应曲线的变化趋势负相关。随着光照强度的增加，三叶青进行光合作用，二氧化碳快速消耗，因此， $C_i$  降低， $P_n$  快速增加；不同生育时期，三叶青叶片的  $C_i$  与  $P_n$  变化趋势一致，即都在高温缓慢生长期下降，显示该时期三叶青生长缓慢， $P_n$  较低，对二氧化碳的消耗较少。

图 4 显示：随着光照强度的增加，各处理的  $T_r$  均出现上升趋势。三叶青属于喜阴药用植物，遮光可减少高光强伤害，并使气孔活跃度增加<sup>[19]</sup>，故  $T_r$  随  $G_s$  呈现上升趋势。在快速生长期， $T_r$  最大值(0.98  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )出现在遮光 70%处理组，高温缓慢生长期的  $T_r$  最大值(0.58  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )出现在遮光 90%处理组，与  $G_s$  变化同步，或与盛夏高光强、高温及低空气湿度等因素有关<sup>[20]</sup>。

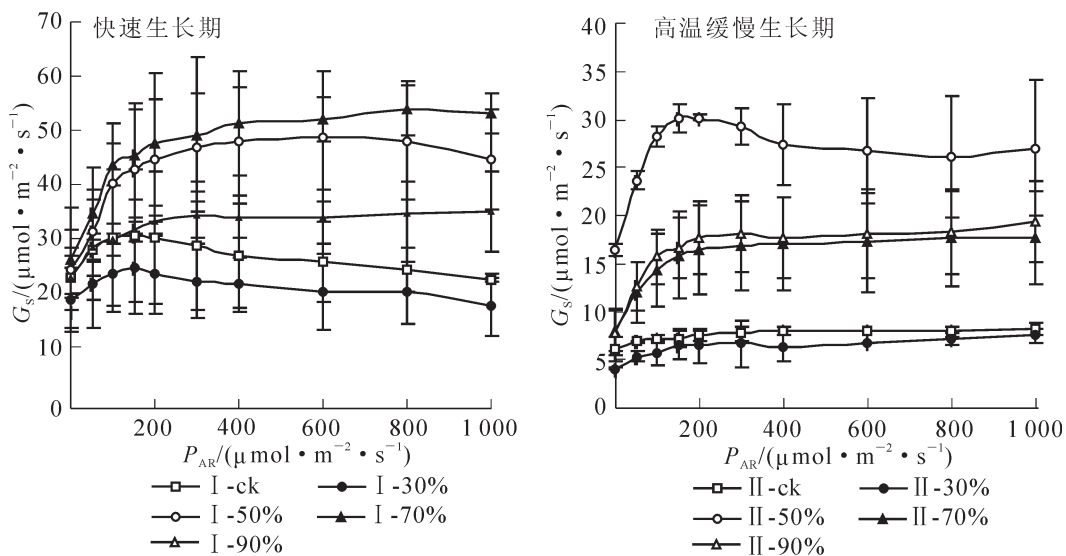
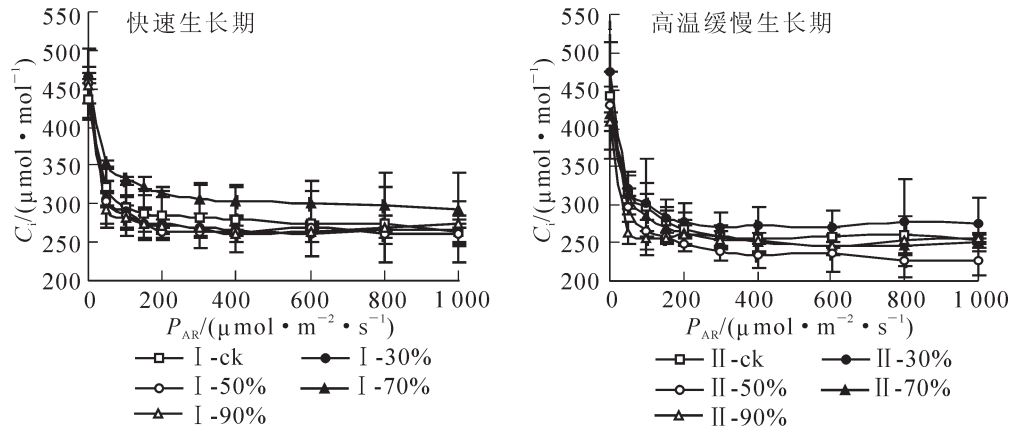
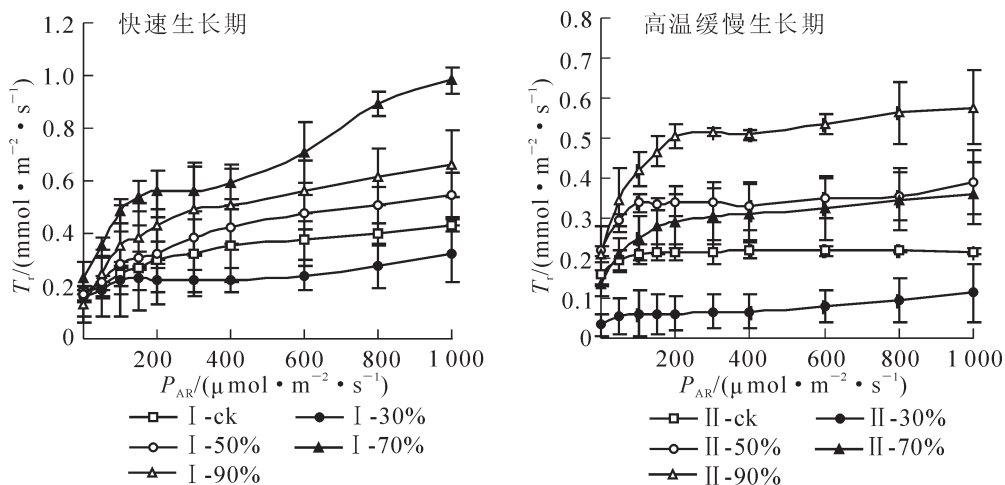


图 2 不同光强处理下三叶青  $G_s$  对光强的响应

Figure 2  $G_s$  responded to light intensity of *Tetrastigma hemsleyanum*

图3 不同光强处理下三叶青  $C_i$  对光强的响应Figure 3  $C_i$  responded to light intensity of *Tetrastigma hemsleyanum*图4 不同光强处理下三叶青  $T_r$  对光强的响应Figure 4  $T_r$  responded to light intensity of *Tetrastigma hemsleyanum*

### 3 讨论与结论

一般而言, 光合色素含量的高低可在一定程度上直接反映植物光合效率的大小, 并间接反映植物的生长状况。植物在弱光条件下, 为弥补光强不足, 常通过增加色素含量以提升自身捕获光能的能力, 进而更好地进行有机物的合成和积累; 反之, 在强光条件下, 色素含量会降低, 这是植物的一种适应性调节<sup>[20]</sup>。本研究中, 随着遮光程度的上升, 三叶青叶绿素 a, 叶绿素 b, 总叶绿素和类胡萝卜素的量总体上呈现上升趋势, 与大多数研究结果一致<sup>[21-22]</sup>。在高温缓慢生长期, 对照和遮光 30% 的叶片色素量降低, 其余各组色素质量分数上升, 说明在遮光 30% 以下三叶青叶片遭受强光胁迫, 生长不适应; 在遮光 50% 及以上, 则光强较为适宜, 长势良好。

光响应曲线及各光合指标变化是植物光合特性研究的主要内容。三叶青在全光照时净光合速率较低, 对强光的利用能力不强, 与金莲花 *Trollius chinensis* 在全光照下长势较差结果相同<sup>[23]</sup>。在 90% 遮光处理下, 三叶青叶片的净光合速率低于 70% 遮光处理, 说明此遮光程度过高, 三叶青可吸收的光能较少, 导致其光合作用能力下降, 不利于其生长及生物量积累<sup>[24-25]</sup>。对重楼 *Paris polyphylla*<sup>[26-27]</sup> 和半夏 *Pinellia ternata*<sup>[28]</sup> 的研究也表明它们在适宜的遮光下生长良好。有研究表明, 低光补偿点、高光饱和点的植物对复杂的光环境有更强的适应性<sup>[29]</sup>, 且量子效率越高, 其耐阴性越强<sup>[30]</sup>。三叶青在遮光 50% 以上的光饱和点均显著高于全光照, 且光补偿点值较低, 说明其光合作用过程中暗反应对同化力最大需求量较高, 当外界环境条件为遮光 50% 以上的弱光环境时, 其利用光能利用率良好。其中, 遮光 70% 的光饱和点达到最大值, 光补偿点值较低, 且量子效率最高, 说明遮光 70% 时三叶青生长最适宜。气孔导度变

化直接影响植物蒸腾速率, 间接影响净光合速率<sup>[31-32]</sup>。本研究结果亦符合该结论, 尤其在高温缓慢生长期, 强光、高温、低湿等环境条件使气孔活跃度降低, 进而对三叶青光合作用及生理活动产生胁迫, 致使其生长滞缓。

本研究通过对不同遮光程度和不同生育时期下的三叶青光合生理特性比较研究, 明确了其光合生理特性与光强之间的关系, 并得出结论, 适宜遮光可提高三叶青光合色素质量分数、净光合速率、光饱和点、光补偿点、气孔导度和蒸腾速率, 不同生育时期各指标均以遮光 70% 时最佳, 与 DAI 等<sup>[33]</sup>结论相近, 可为今后人工栽培和林下栽培提供相关理论基础。

#### 4 致谢

本研究的试验材料由浙江省台州市黄岩常柳植物科技有限公司提供, 为小叶型高产三叶青品系。特此感谢!

#### 5 参考文献

- [1] 钱丽华, 戴丹丽, 姜慧燕, 等. 濒危药用植物三叶青研究进展[J]. 浙江农业学报, 2015, **27**(7): 1301 - 1308.  
QIAN Lihua, DAI Danli, JIANG Huiyan, *et al.* Research progresses of the endangered medicinal plant *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg [J]. *Acta Agric Zhejiang*, 2015, **27**(7): 1301 - 1308.
- [2] 廖淑彬, 蔡韦炜, 陈丹, 等. 闽产三叶青地上部分提取物体内抗炎镇痛作用研究[J]. 中国现代应用药学, 2017, **34**(3): 319 - 324.  
LIAO Shubin, CAI Weiwei, CHEN Dan, *et al.* Anti-inflammatory and analgesic effects of the extracts of *Tetrastigma hemsleyanum*'s aerial parts from Fujian *in vivo* [J]. *Chin J Mod Appl Pharm*, 2017, **34**(3): 319 - 324.
- [3] 林霜, 钟良瑞, 魏克民. 三叶青乙酸乙酯提取物对结肠癌 HT29 细胞皮下移植瘤的诱导凋亡作用[J]. 中国中医药科技, 2016, **23**(5): 542 - 545.  
LIN Shuang, ZHONG Liangrui, WEI Kemin. Apoptosis-inducing effect of ethylacetate extracts of *Sanyeqing* (*Tetrastigma hemsleyanum*) on colorectal cancer cell HT29 subcutaneous transplanted tumor [J]. *Chin J Trad Med Sci Technol*, 2016, **23**(5): 542 - 545.
- [4] 张胜强, 张洪艳, 黄建伟, 等. Notch1 下调对三叶青黄酮抑制食管癌 EC9706 细胞迁移和侵袭的影响[J]. 中国实验方剂学杂志, 2017, **23**(5): 162 - 167.  
ZHANG Shengqiang, ZHANG Hongyan, HUANG Jianwei, *et al.* Inhibitory effect of down-regulation of Notch1 on *Tetrastigma hemsleyanum* radix flavone on migration and invasion of esophageal cancer EC9706 cells [J]. *Chin J Exp Tradit Med Form*, 2017, **23**(5): 162 - 167.
- [5] 钟良瑞, 林霜, 魏克民. 三叶青黄酮抗肺癌作用研究[J]. 中国药理学通报, 2016, **32**(4): 480 - 483.  
ZHONG Liangrui, LIN Shuang, WEI Kemin. Inhibitory effects of radix *Tetrastigma hemsleyanum* flavone on growth and invasion of lung carcinoma cells [J]. *Chin Pharmacol Bull*, 2016, **32**(4): 480 - 483.
- [6] 钟良瑞, 魏克民. 三叶青黄酮对肺癌 A549 细胞生长抑制与 MAPKs 通路关系的研究[J]. 中国药理学通报, 2014, **30**(1): 101 - 104.  
ZHONG Liangrui, WEI Kemin. Radix *Tetrastigma hemsleyanum* flavone suppresses human lung carcinoma A549 cell by regulating MAPKs pathway [J]. *Chin Pharmacol Bull*, 2014, **30**(1): 101 - 104.
- [7] 付晓莹, 郭慧敏, 曹伍林, 等. 药用植物对光的适应机制与中药材栽培生产[J]. 现代中药研究与实践, 2016, **30**(2): 83 - 86.  
FU Xiaoying, GUO Huimin, CAO Wulin, *et al.* The adaption mechanism of medicinal plants to light and the cultivation and production of Chinese medicinal herbs [J]. *Chin Med J Res Prac*, 2016, **30**(2): 83 - 86.
- [8] 万小燕. 遮阴处理对几种药用植物生长和光合特性的影响[D]. 南宁: 广西大学, 2014.  
WAN Xiaoyan. *Effect of Shading Treatment on the Growth and Photosynthesis Characteristics in Several Medicinal Plants* [D]. Nanning: Guangxi University, 2014.
- [9] 李婷, 张向军, 杨彬, 等. 光强对穿心莲生长及药用成分的影响研究[J]. 现代农业科技, 2016(1): 97 - 98.  
LI Ting, ZHANG Xiangjun, YANG Bin, *et al.* Effects under different light intensity on growth and main medicinal component of *Andrographis paniculata* [J]. *Mod Agric Sci Technol*, 2016(1): 97 - 98.

- [10] 秦健, 刘洋, 方升佐, 等. 光质和光强对青钱柳生长和抗氧化酶活性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, **41**(4): 13 – 18.  
QIN Jian, LIU Yang, FANG Shengzuo, *et al.* Effects of light quality and intensity on growth and antioxidative activities of *Cyclocarya paliurus* seedlings [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2017, **41**(4): 13 – 18.
- [11] 刘崑艳, 周以飞, 李清, 等. 三叶青的蒸腾作用与气孔结构研究[J]. 中草药, 2015, **46**(17): 2610 – 2617.  
LIU Yinyan, ZHOU Yifei, LI Qing, *et al.* Study on leaf transpiration and stomatal structure of medicinal plant *Tetrastigma hemsleyanum* [J]. *China Tradit Herb Drugs*, 2015, **46**(17): 2610 – 2617.
- [12] 杨华, 宋绪忠, 陈磊. 不同遮阴处理的三叶崖爬藤光合作用特性[J]. 林业科技开发, 2010, **24**(5): 57 – 59.  
YANG Hua, SONG Xuzhong, CHEN Lei. Study on the photosynthetic characteristics of *Tetrastigma hemsleyanum* by shade treatments [J]. *China For Sci Technol*, 2010, **24**(5): 57 – 59.
- [13] 钱丽华, 毛碧增. 光温条件对三叶青愈伤生长及黄酮积累的影响[J]. 浙江农业科学, 2013(9): 1098 – 1100.  
QIAN Lihua, MAO Bizeng. Effects of light and temperature on callus growth and flavonoids accumulation of *Tetrastigma hemsleyanum* [J]. *J Zhejiang Agric Sci*, 2013(9): 1098 – 1100.
- [14] 彭昕, 林言娜, 何军邀, 等. 培养条件对三叶青愈伤组织生长及总黄酮含量的影响[J]. 药物生物技术, 2012, **19**(2): 138 – 141.  
PENG Xin, LIN Yanna, HE Junyao, *et al.* Influence of culture conditions on the growth of callus and content of total flavonoids in *Tetrastigma hemsleyanum* [J]. *Pharm Biotechnol*, 2012, **19**(2): 138 – 141.
- [15] 吉庆勇, 程文亮, 吴华芬, 等. 三叶青生物学特性研究[J]. 时珍国医国药, 2014, **25**(1): 219 – 221.  
JI Qingyong, CHENG Wenliang, WU Huafeng, *et al.* Study on biological characteristics of radix tetrastigmue [J]. *Lishizhen Med Mat Med Res*, 2014, **25**(1): 219 – 221.
- [16] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理实验指导[M]. 4版. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [17] 孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J]. 植物生态学报, 2010, **34**(8): 989 – 999.  
SUN Xiaoling, XU Yuefei, MA Luyi, *et al.* A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34**(8): 989 – 999.
- [18] 陈根云, 陈娟, 许大全. 关于净光合速率和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度关系的思考[J]. 植物生理学通讯, 2010, **46**(1): 64 – 66.  
CHEN Genyun, CHEN Juan, XU Daquan. Thinking about the relationship between net photosynthetic rate and intercellular CO<sub>2</sub> concentration [J]. *Plant Physiol Commun*, 2010, **46**(1): 64 – 66.
- [19] 王岚, 张宇斌, 李建新, 等. 遮阴对七叶一枝花光合和生理特性的影响[J]. 北方园艺, 2015(8): 73 – 77.  
WANG Lan, ZHANG Yubin, LI Jianxin, *et al.* Effects of different shading on photosynthesis and physiological characteristics of *Paris polyphylla* [J]. *North Hortic*, 2015(8): 73 – 77.
- [20] 卢晓, 李美真, 徐智广, 等. 光照对脆江蕨生长及光合色素含量的影响[J]. 渔业科学进展, 2013, **34**(1): 145 – 150.  
LU Xiao, LI Meizhen, XU Zhiguang, *et al.* Impact of light intensity on growth and levels of photosynthetic pigments of *Gracilaria chouae* [J]. *Progr Fish Sci*, 2013, **34**(1): 145 – 150.
- [21] 孟衡玲, 沈云玫, 陶宏征, 等. 不同遮阴处理对通光藤光合特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2017, **45**(16): 129 – 132.  
MENG Hengling, SHEN Yunmei, TAO Hongzheng, *et al.* Effects of different shading treatments on photosynthetic characteristics of *Marsdenia tenacissima* [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2017, **45**(16): 129 – 132.
- [22] 张石先, 喻孟冬, 谢世清, 等. 20种石斛属植物叶绿素 a 荧光特征研究[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2017, **32**(2): 331 – 341.  
ZHANG Shixian, YU Mengdong, XIE Shiqing, *et al.* Chlorophyll a fluorescence in 20 plant species of *Dendrobium* [J]. *J Yunnan Agric Univ Nat Sci*, 2017, **32**(2): 331 – 341.
- [23] 吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 等. 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响[J]. 生态学报, 2012, **32**(19): 6033 – 6043.  
LÜ Jinhui, WANG Xuan, FENG Yanmeng, *et al.* Effects of shading on the photosynthetic characteristics and anatomical structure of *Trollius chinensis* Bunge. [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, **32**(19): 6033 – 6043.



- [24] 王辉, 赵青云, 朱自慧, 等. 不同遮阴处理对香草兰光合作用及花芽分化的影响[J]. 福建农业学报, 2017, **32**(1): 42 - 46.  
WANG Hui, ZHAO Qingyun, ZHU Zihui, *et al.* Effects of shading on photosynthesis and flower bud differentiation of *Vanilla* plants [J]. *Fujian J Agric Sci*, 2017, **32**(1): 42 - 46.
- [25] 尹慧, 安莹, 陈雅君, 等. 不同遮阴强度下白三叶形态特征和生长动态[J]. 中国草地学报, 2015, **37**(5): 86 - 91.  
YIN Hui, AN Ying, CHEN Yajun, *et al.* Effects of light intensity on morphological characteristics grown index of *Trifolium repens* L. 'Longping No. 1' [J]. *Chin J Grassland*, 2015, **37**(5): 86 - 91.
- [26] 刘维暉, 陈翠, 和荣华, 等. 4 种重楼属植物光合作用特征[J]. 植物分类与资源学报, 2013, **35**(5): 594 - 600.  
LIU Weiwei, CHEN Cui, HE Ronghua, *et al.* Photosynthesis characteristics of four *Paris* (Trilliaceae) species [J]. *Plant Div Resour*, 2013, **35**(5): 594 - 600.
- [27] 梁娟, 易涛, 叶漪. 遮阴对七叶一枝花光合特性及皂苷含量的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, **44**(4): 265 - 267.  
LIANG Juan, YI Tao, YE Yi. Effects of shading on photosynthetic characteristics and leaf saponin content of *Paris polyphylla* [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2016, **44**(4): 265 - 267.
- [28] 任丽华, 高秋美, 孟庆峰, 等. 不同遮荫处理对林下半夏生长及光合特性的影响[J]. 山东农业科学, 2017, **49**(5): 60 - 62.  
REN Lihua, GAO Qiumei, MENG Qingfeng, *et al.* Effects of different shading treatments on growth and photosynthetic characteristics of *Pinellia ternata* under forest [J]. *Shandong Agric Sci*, 2017, **49**(5): 60 - 62.
- [29] 王非, 王凯, 王竞红. 遮阴对 2 种铁线莲光合特性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2017, **45**(2): 12 - 16.  
WANG Fei, WANG Kai, WANG Jinghong. Effects of weak light stress on photosynthetic characteristics of two species of *Clematis* [J]. *J Northeast For Univ*, 2017, **45**(2): 12 - 16.
- [30] 苏征, 王玲娜, 张永清. 金银花新品种华金 2 号的光合特性研究[J]. 山东农业科学, 2017, **49**(5): 63 - 67.  
SU Zheng, WANG Lingna, ZHANG Yongqing. Study on photosynthetic characteristics of new variety of *Lonicerae japonicae* Flos. 'Hua jin 2' [J]. *Shandong Agric Sci*, 2017, **49**(5): 63 - 67.
- [31] 喇燕菲, 张启翔, 潘会堂, 等. 弱光条件下东方百合的生长发育及光合特性研究[J]. 北京林业大学学报, 2010, **32**(4): 213 - 217.  
LA Yanfei, ZHANG Qixiang, PAN Huitang, *et al.* Growth, development and photosynthetic characteristics of *Lilium oriental* hybrids under low light conditions [J]. *J Beijing Fore Univ*, 2010, **32**(4): 213 - 217.
- [32] 沈宗根, 戴雅娟, 吕洪飞. 不同遮荫处理对三叶青光合作用、叶绿素荧光以及叶绿素含量的影响[C]// 中国植物学会. 中国植物学会 75 周年年会论文摘要汇编(1933-2008). 兰州: 兰州大学出版社, 2008: 384.
- [33] DAI Yajuan, SHEN Zonggen, LIU Ying, *et al.* Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg [J]. *Environ Exp Bot*, 2009, **65**(3): 177 - 182.