

光温条件对苍术光合荧光参数及挥发油含量的影响

曹梅玉^{1,2}, 孙楷², 闫滨滨^{2,3}, 王升^{2,3}, 王铁霖², 张燕^{2*}, 郭兰萍^{1,2*}

(1. 广东药科大学 中药学院, 广州 510006;

2. 中国中医科学院 中药资源中心, 道地药材国家重点实验室培育基地, 北京 100700;

3. 德兴市中医研究院试验培训基地, 江西 德兴 334220;

[摘要] 目的:研究不同温度和光强处理对苍术光合荧光参数以及挥发油含量的影响,探索温度和光照共同作用对苍术生长和挥发油积累产生的影响,为合理选择苍术栽培环境提供借鉴。方法:设置32、22℃2个温度处理和全光照、遮阴2个光照处理,测定苍术净光合速率、水分利用效率、羧化速率等光合指标,以及光响应曲线、CO₂响应曲线、荧光参数,并测定苍术4种挥发油含量。结果:高温强光下苍术净光合速率、水分利用效率显著高于高温弱光和适温强光,适温弱光下苍术光能利用力最高,而强光下苍术对弱光的利用率显著降低;适温较高温下苍术光合速率易受光强变化和CO₂浓度变化的影响,弱光下最大光合速率、表观量子效率等显著高于强光;高温下光反应效率高于适温;高温弱光处理的挥发油总量最高,达到4.582%,高温弱光较高温强光显著增加茅苍术醇和β-桉叶醇含量,分别增加近91.7%和35.7%,而适温强光较高温强光显著增加茅苍术醇含量,增加近87.5%,适温弱光处理的β-桉叶醇含量较高温弱光处理显著降低。结论:苍术生长受到温度和光照的交叉交互,挥发油积累所需光温条件与其生长发育适宜光温条件不一致,苍术通过调控挥发油合成积累来响应光温条件变化。

[关键词] 苍术; 光合作用; 叶绿素荧光参数; 挥发油

[中图分类号] R284.2;R289;R22;R2-031;R33 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2022)20-0108-08

[doi] 10.13422/j.cnki.syfjx.20221316

[网络出版地址] <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3495.r.20220812.1401.015.html>

[网络出版日期] 2022-08-15 17:08

Effect of Light and Temperature on Photosynthetic Fluorescence Parameters and Volatile Oil Content of *Atractylodes lancea*

CAO Meiyu^{1,2}, SUN Kai², YAN Binbin^{2,3}, WANG Sheng^{2,3},

WANG Tielin², ZHANG Yan^{2*}, GUO Lanping^{1,2*}

(1. School of Traditional Chinese Medicine, Guangdong Pharmaceutical University, Guangzhou 510006, China;

2. Cultivation Base of State Key Laboratory of Dao-di Herbs, National Resource Center for Chinese Materia Medica, China Academy of Chinese Medical Sciences, Beijing 100700, China;

3. Dexing Research and Training Center of Chinese Medical Sciences, Dexing 334220, China)

[Abstract] **Objective :** To study the effect of temperature and light intensity on photosynthetic fluorescence parameters, volatile oil content, and growth of *Atractylodes lancea* and provide reference for the rational selection of cultivation environment for *A. lancea*. **Method:** We determined the photosynthetic indexes (such as net photosynthetic rate, water use efficiency, and carboxylation rate), light response curve, CO₂ response

[收稿日期] 2022-04-21

[基金项目] 国家自然科学基金项目(81874337, 81503194, 81891014); 国家中医药管理局中医药创新团队及人才支持计划项目(ZYYCXTD-D-202005); 中国中医科学院重大攻关项目(CI2021A03903)

[第一作者] 曹梅玉, 在读硕士, 从事中药资源与栽培研究, E-mail: 1786673762@qq.com

[通信作者] *张燕, 博士, 研究员, 从事中药资源与栽培研究, E-mail: zhangyan8669@126.com;

*郭兰萍, 博士, 研究员, 从事中药资源生态研究, E-mail: glp01@126.com

curve, fluorescence parameters, and the content of four volatile oils in *A. lancea* under two temperature treatments (32 °C and 22 °C) and two light treatments (full light and shade). **Result:** The net photosynthetic rate and water use efficiency of *A. lancea* under high temperature + strong light were significantly higher than those under high temperature + weak light and low temperature + strong light. The ability of *A. lancea* to use weak light at low temperature was the strongest, while the utilization rate of weak light under strong light significantly reduced. The photosynthetic rate of *A. lancea* at low temperature was more susceptible to light intensity and CO₂ concentration than that at high temperature. The maximum photosynthetic rate and apparent quantum efficiency under weak light were significantly higher than those under strong light. The photoreaction efficiency at high temperature was higher than that at low temperature. The total amount of volatile oil in *A. lancea* treated with high temperature + weak light was the highest, reaching 4.582%. Compared with high temperature + strong light, high temperature + weak light significantly increased the content of hinesol and β -eudesmol in *A. lancea* by 91.7% and 35.7%, respectively, and low temperature + strong light significantly increased the content of hinesol by 87.5%. The content of β -eudesmol in low temperature + weak light treatment was significantly lower than that in high temperature + weak light treatment. **Conclusion:** The growth of *A. lancea* was affected by the interaction between temperature and light. The light and temperature conditions required for the accumulation of volatile oil were not consistent with those suitable for the growth and development of *A. lancea*. *A. lancea* responded to the changes of light and temperature conditions by regulating the synthesis and accumulation of volatile oil.

[**Keywords**] *Atractylodes lancea*; photosynthesis; chlorophyll fluorescence parameters; volatile oil

光照和温度是影响植物生长发育的两个重要环境因子,其中光照是植物光合作用的主要能量来源,也是一种重要的环境信号,调控植物生长和物质积累。除光照调控外,温度变化会影响植物体内各种酶的活性,进而调控植物各个生理代谢活动。研究证明药用植物的品质会受到光照和温度的显著影响,如苍术、丹参、三七、川芎、甘草、银杏等^[1-7],但这种影响的机制尚不清楚,苍术是典型代表。

苍术是菊科苍术属植物苍术的干燥根茎,最早收录于《神农本草经》中,有“十方九术”一说,是临床常用的大宗药材,具有燥湿健脾、祛风散寒、明目等功效^[8]。挥发油是苍术主要的药效成分,其组成和含量是衡量苍术品质的重要指标,主要包括苍术酮、苍术素、茅术醇、 β -桉叶醇^[9-10]。传统认为,江苏茅山是苍术道地产区,以该地区产的苍术质量最佳^[1,11]。江苏茅山位于长江流域,该区域气候多高温高湿,而长期生产实践认为苍术喜温凉忌高温^[1,12],说明江苏茅山地区苍术长期受高温胁迫,30 °C以上的高温限制苍术生长发育,但有利于苍术挥发油的合成积累,郭兰萍等^[13]研究指出苍术道地产区存在逆境效应。另外,野生苍术多生长在山坡林下、林缘或荒坡草丛中^[14],张燕等^[15]研究发现林下弱光环境有利于苍术生长及挥发油积累。由于野生苍术资源匮乏,苍术逐渐从野生转变为人工栽

培,发现其挥发油含量显著下降^[16]。目前苍术在多地栽培且多在缓坡地或露地栽种,与野生生态环境相比发生了很大的变化,其中光照和温度变化最大,因此,温度和光照两个主要环境因子对植物生长和药材质量的影响是栽培需要考虑的重要问题。

目前有关光照和温度对苍术挥发油积累的交互作用尚不清楚,本研究通过开展不同温度和光照条件对苍术光合特性、荧光生理参数以及主要挥发油含量影响的研究,旨在探索光温条件对苍术初生代谢光合作用的影响,进而探索次生代谢挥发油积累的变化规律,为合理选择苍术栽培环境提供借鉴。

1 材料

Li-6400型便携式光合测定仪(美国Li-Cor公司),TRACE 1310型气相色谱(GC)-TSQ 8000型质谱(MS)联用仪(赛默飞世尔公司),MINI-PAM型超便携式调制叶绿素荧光仪(德国WALZ公司)。

供试土壤取自安徽霍山苍术适生地(未种植过苍术),与草炭土1:1的比例混匀,过20目筛备用。种苗来自安徽霍山,其种质经中国中医科学院中药资源中心郭兰萍研究员鉴定为菊科苍术 *Atractylodes lancea*。本实验在中国中医科学院中药研究所六楼的人工气候室内完成。12月份挑选

长势良好且一致的苍术苗移栽于塑料花盆(直径15 cm)中,每盆种4株,按每盆1.5 kg装土,生长至次年6月份,搬至不同温度、光照条件下的人工气候室内处理,处理1个月后测量光合指标,处理2个月后取样测量挥发油指标。本研究设置4个处理组,分别为高温强光(HtH1)、高温弱光(HtL1)、适温强光(LtH1)、适温弱光(LtL1),具体参数见表1,每个处理组15个重复,共计60个样品。光温梯度的选择依据为32℃是道地产区(江苏茅山)热月平均最高温度,22℃是道地产区(江苏茅山)年均温(20±5)℃温度^[13],因此,本研究以32℃为高温处理,以22℃为适温处理;500 μmol·m⁻²·s⁻¹是人工气候室全光照条件下的光照强度,50 μmol·m⁻²·s⁻¹是人工气候室遮阴条件下的光强强度,处理的参数设定是人工气候室内所能达到条件的相对高低。

表1 苍术光温处理梯度

Table 1 Gradient table of *A. lancea* light and temperature treatment

组别	处理组	温度/℃	光强/μmol·m ⁻² ·s ⁻¹
1	HtH1	32	500
2	HtL1	32	50
3	LtH1	22	500
4	LtL1	22	50

2 方法

2.1 测定指标与方法

2.1.1 光合特性指标测定 处理30 d后,在人工气候室内用Li-6400便携式光合测定仪,对不同光温处理的植物样品进行测定,测定条件为人工气候室设置的光温处理条件,温度和光照强度分别为32℃和500 μmol·m⁻²·s⁻¹、32℃和50 μmol·m⁻²·s⁻¹、22℃和500 μmol·m⁻²·s⁻¹、22℃和50 μmol·m⁻²·s⁻¹。每组随机选择3株健壮植株,以每株植株中部侧枝的中间健康成熟的功能叶作为测试叶。测定净光合速率(*Pn*)、蒸腾速率(*Tr*)、胞间CO₂浓度(*Ci*)、气孔导度(*Gs*)等光合参数,通过这些指标可以计算得到水分利用效率、光能利用效率、羧化速率等指标,相关计算公式如下^[17-18]。

(1)水分利用效率计算公式 $WUE=Pn/Tr$,式中WUE为水分利用效率(μmol·mmol⁻¹);*Pn*为净光合速率(μmol·m⁻²·s⁻¹);*Tr*为蒸腾速率(mmol·m⁻²·s⁻¹)。

(2)光能利用效率计算公式 $SLUE=A_{max}/LSP$,式中*A_{max}*为最大净光合速率(μmol·m⁻²·s⁻¹),LSP为光饱和点(μmol·m⁻²·s⁻¹)。

(3)羧化速率计算公式 $CE=Pn/Ci$,式中CE为羧化速率(mol·m⁻²·s⁻¹);*Ci*为胞间CO₂摩尔分数(μmol·mol⁻¹)。

2.1.2 光响应曲线的测定 处理30 d后,于上午9:30~11:30,用Li-6400便携式光合测定仪(测定叶片的净光合速率。光照强度分别设定为0、50、100、200、300、400、600、800、1 000、1 200、1 500、1 800、2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹共计13个梯度,叶室温度均设定为25℃。测定时每个处理随机选择3株健壮植株,每株挑选相同位置的功能叶片1片,每个处理的苍术共3片进行测定。对测得的数值进行光响应曲线拟合,得出表观量子效率、最大净光合速率、光饱和点、光补偿点以及光呼吸速率,光响应曲线拟合方程如下^[19-20]。

$$A = \{ \varphi Q + A_{max} - [(\varphi Q + A_{max})^2 - 4\varphi Q A_{max}]^{1/2} \} / 2K - R_d$$

式中*A*为净光合速率,φ为表观量子效率,*A_{max}*为最大净光合速率,*Q*为光合有效辐射,*K*为光响应曲线线曲角,*R_d*为暗呼吸速率。

2.1.3 CO₂响应曲线的测定 处理30 d后,于上午9:30~11:30,用Li-6400便携式光合测定仪测定叶片的净光合速率。CO₂浓度分别设定为50、100、200、300、350、400、600、800、1 000、1 200、1 500、1 800 μmol·mol⁻¹,共计12个梯度,叶室温度均设定为25℃。测定时每个处理随机选择3株健壮植株,每株挑选相同位置的功能叶片1片,每个处理的苍术共3片进行测定。用直线回归求得*Pn-Ci*响应曲线的初始斜率,即为羧化效率;以*Pn-Ci*响应曲线求得CO₂补偿点与CO₂饱和点,CO₂响应曲线方程如下^[21-22]。

$$Pn(Ci) = \alpha(1 - bCi) / (1 + cCi) - R_p$$

式中*Pn*为净光合速率;*Ci*为胞间CO₂浓度;α为CO₂响应曲线的初始斜率;*b*、*c*为系数;*R_p*为光呼吸速率。

2.1.4 叶绿素荧光参数的测定 采用超便携式调制叶绿素荧光仪MINI-PAM进行测定,选用标准光纤MINI-PAM/F、光适应叶夹2030-B、微型光量子探头、NiCr-Ni热电偶和遥控。将在同一位置的功能叶片夹入叶夹,按荧光发射进行测量,测定指标包括初始荧光、最大荧光以及光反应效率^[23]。

2.1.5 苍术中挥发油成分的测定 处理2个月后,取苍术根茎样品,去除杂质,放入40℃烘箱中烘干至恒重,将干燥后的苍术样品用高通量组织球磨仪粉碎,过60目筛。取苍术样品粉末各500 mg置于50 mL离心管中,加入正己烷25 mL,超声波萃取

(40 kHz, 30 min), 离心(3 000 r·min⁻¹, 10 min), 取上清液, 药渣加入正己烷 20 mL, 重复上述过程, 将 2 次离心后的上清液混合并定容至 50 mL, 取 1 μL 进 GC-MS 分析。色谱柱为 Agilent DB-5ms (0.25 mm×30 m, 0.25 μm), 载气为氦气(流量 1 mL·min⁻¹), 注入模式为分流(比例 50:1), 进样量 1 mL, 进样口温度 240 °C, 柱温前 2 min 120 °C, 然后以 5 °C·min⁻¹ 程序升温至 240 °C, 之后 240 °C 维持 5 min。MSD 电离方式离子轰击离子源(EI)(电离电压 70 V, 离子源温度 230 °C, 四极杆温度 150 °C), MSD 数据采集模式 *m/z* 40~500^[24]。

2.2 数据分析 利用 SPSS 26.0 软件和 Microsoft Excel 进行统计分析, 利用单因子方差分析, 非线性回归, 结合多重比较分析各处理间差异显著性。

3 结果与分析

3.1 不同温度和光强对苍术光合特性指标的影响 净光合速率在一定程度上体现了植物对光的适应能力, 从表 2 可以看出, 不同温度、光强处理下, 4 个

处理之间苍术的净光合速率之间差异均达到极显著水平, HtH1 处理显著高于其他 3 组处理, 达 11.35 μmol·m⁻²·s⁻¹, 其次是 LtH1 处理, HtL1 的净光合速率最低, 为 0.65 μmol·m⁻²·s⁻¹, 说明在全光照条件下, 随着温度的升高光合作用加强。光能利用效率变化规律为 LtL1 显著大于 HtH1、HtL1, LtH1 处理下最低, 仅为 0.013 mol·mol⁻¹, 说明适温下苍术对光照比较敏感, 对弱光的利用能力强, 能够适应弱光环境。水分利用效率变化规律与净光合速率基本一致, 说明在强光下温度升高能够显著降低苍术叶片蒸腾速率, 从而增加苍术叶片水分利用效率。羧化速率是反映光合效率大小的关键指标^[25-26], 结果显示强光处理的苍术羧化速率显著高于弱光, 且随温度升高显著降低, 说明强光相比弱光有利于苍术光合积累, 并一定程度上受温度的影响。综合分析可知, 苍术生长受温度和光照共同作用时, 高温下强光相比弱光有利于苍术生长, 弱光下适温相比高温有利于苍术生长。

表 2 不同温度和光照处理的苍术叶片光合特性指标比较 ($\bar{x}\pm s, n=3$)

Table 2 Comparison of photosynthetic indexes of *A. lancea* leaves under different temperature and light treatments ($\bar{x}\pm s, n=3$)

处理	净光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	水分利用效率/ $\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	光能利用效率/ $\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	羧化速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
HtH1	11.35±0.899 ^{Aa}	9.89±2.953 ^{Aa}	0.027±0.0024 ^{Bb}	0.012±0.0013 ^{Bb}
HtL1	0.65±0.265 ^{Dd}	1.42±2.067 ^{Cc}	0.028±0.0169 ^{Bb}	0.001±0.0003 ^{Dd}
LtH1	8.79±1.344 ^{Bb}	4.77±1.218 ^{Bb}	0.013±0.0005 ^{Cc}	0.018±0.0013 ^{Aa}
LtL1	2.41±0.434 ^{Cc}	4.23±3.240 ^{Bb}	0.118±0.0266 ^{Aa}	0.004±0.0005 ^{Cc}

注: 同列不同大写字母表示 $P<0.01$, 不同小写字母表示 $P<0.05$ (表 3-表 6 同)

3.2 不同温度和光强对苍术光响应曲线拟合参数的影响 通过图 1 可以看出, 给予不同梯度的光照强度, 光合速率上升幅度表现为 LtL1>LtH1、HtL1>HtH1, 说明弱光下苍术对光的利用能力较强, 随着光强的增加, 苍术对光的利用能力降低。光饱和点和光补偿点的高低可以衡量植物对强光或弱光的利用能力, 而最大光合速率是衡量叶片光合潜力、制约植物生长发育的重要指标^[27], 植物的表观量子效率即光响应曲线的初始斜率, 反映了对弱光的利用效率及对弱光的适应能力, 光呼吸速率能够反映

植物消耗更多光能, 保护光合机构的能力^[20, 28]。通过表 3 可以看出, LtL1 的光补偿点低而光饱和点高, 最大光合速率、表观量子效率显著高于全光照。综合以上说明适温下苍术生长较高温(32 °C)易受光强变化的影响, 弱光环境下苍术光合潜力高, 有利于苍术生长。

3.3 不同温度和光强对苍术 CO₂ 响应曲线拟合参数的影响 通过图 2 可以看出, 给予不同浓度梯度的 CO₂, 光合速率上升幅度表现为 LtL1>LtH1、HtL1>HtH1, 说明遮阴处理的苍术对 CO₂ 的利用能力较强,

表 3 不同温度和光强下苍术叶片光响应曲线拟合参数比较 ($\bar{x}\pm s, n=3$)

Table 3 Comparison of light response parameters of *A. lancea* leaves treated with different temperatures and light ($\bar{x}\pm s, n=3$)

处理	光饱和点/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	光补偿点/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	最大光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	表观量子效率 AQY	光呼吸速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
HtH1	307±38 ^a	44±16 ^a	4.84±0.293 ^b	0.02±0.006 ^b	1.00±0.199 ^a
HtL1	271±29 ^c	22±7 ^b	4.86±0.287 ^b	0.04±0.007 ^a	0.82±0.241 ^b
LtH1	315±41 ^a	43±13 ^a	4.03±0.135 ^c	0.03±0.005 ^b	0.92±0.082 ^a
LtL1	292±33 ^b	10±3 ^c	5.93±0.893 ^a	0.04±0.015 ^a	0.35±0.073 ^c

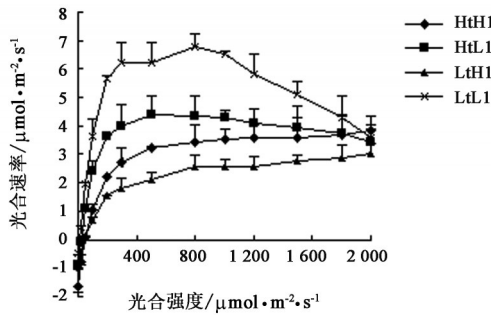


图1 不同温度和光强处理苍术叶片光响应曲线 ($\bar{x}\pm s, n=3$)
Fig. 1 Light response curves of *A. lancea* leaves treated with different temperatures and light ($\bar{x}\pm s, n=3$)

随着光强的增加,苍术利用CO₂的能力降低。CO₂补偿点可以直观的反映出植物对光能的利用情况。羧化效率可以反映植物对CO₂的利用能力和光合能力^[29],通过表4可以看出,LtL1处理组苍术的CO₂补偿点低,羧化效率显著高于其他处理,说明遮阴条

件下苍术对CO₂的利用能力强,随着光强增加,CO₂补偿点升高,羧化速率下降。综合以上说明适温下苍术光合能力较高温(32℃)易受CO₂浓度变化的影响,弱光环境下苍术光合能力强,有利于苍术生长。

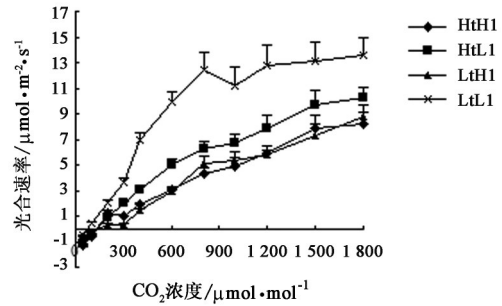


图2 不同温度和光强处理苍术叶片CO₂响应曲线 ($\bar{x}\pm s, n=3$)
Fig. 2 CO₂ response curve of *A. lancea* leaves treated with different temperature and light ($\bar{x}\pm s, n=3$)

表4 不同温度和光强下苍术叶片CO₂响应曲线拟合参数比较 ($\bar{x}\pm s, n=3$)

处理	CO ₂ 饱和点 /μmol·m ⁻² ·s ⁻¹	CO ₂ 补偿点 /μmol·m ⁻² ·s ⁻¹	最大光合速率 /μmol·m ⁻² ·s ⁻¹	羧化效率 /mol·m ⁻² ·s ⁻¹	光呼吸速率 /μmol·m ⁻² ·s ⁻¹
HtH1	858±56 ^b	133±15 ^a	24.01±5.458 ^a	0.01±0.004 ^b	1.00±0.520 ^a
HtL1	792±47 ^c	132±12 ^a	15.56±6.367 ^b	0.01±0.003 ^b	1.00±0.447 ^a
LtH1	806±43 ^c	155±19 ^a	14.88±4.270 ^b	0.01±0.002 ^b	1.00±0.440 ^a
LtL1	900±51 ^a	75±8 ^b	13.99±1.055 ^b	0.02±0.003 ^a	1.00±0.667 ^a

3.4 不同温度和光强对苍术叶绿素荧光参数的影响 光反应效率是衡量光抑制程度的重要指标,同时反映了植物的光合潜力。从表5中可以看出,高温下光反应效率高于适温,其中HtH1处理最高,值为0.445,说明温度的升高能提高苍术的光合潜力,尤其是在高温强光条件下最为明显。LtH1条件光反应效率最低,只有0.258,说明适温强光处理在一定程度上与其他处理组相比,会显著降低苍术的光合潜力,导致光抑制。

表5 不同温度和光强处理苍术叶片叶绿素荧光参数比较表 ($\bar{x}\pm s, n=3$)

Table 5 Comparison of fluorescence parameters of *A. lancea* leaves treated with different temperatures and light ($\bar{x}\pm s, n=3$)

处理	初始荧光	最大荧光	光反应效率
HtH1	331±79.5 ^{Cc}	615±152.5 ^{Bb}	0.445±0.1223 ^{Aa}
HtL1	482±150.7 ^{Bb}	838±106.7 ^{Aa}	0.415±0.1912 ^{Ab}
LtH1	371±142.6 ^{Cc}	536±244.0 ^{Bc}	0.258±0.1753 ^{Bc}
LtL1	582±193.6 ^{Aa}	868±71.4 ^{Aa}	0.327±0.2216 ^{ABbc}

3.5 不同温度和光强对苍术挥发油含量的影响 从表6可以看出,HtL1处理的挥发油总量最高,达到

4.58%,较HtH1处理显著增加,增加近66.6%,适温强光的苍术挥发油含量高于弱光,但没有明显差异,表明高温环境下苍术挥发油易受光强变化的影响,高温弱光较高温强光有利于苍术挥发油合成,而高温强光相比其他处理抑制了挥发油积累。茅苍术醇和β-桉叶醇的含量在不同温度和光照处理下发生明显变化,HtL1处理的茅苍术醇和β-桉叶醇高于HtH1处理,分别高出91.7%和35.7%,LtH1处理的茅苍术醇相比HtH1高出87.5%,而LtL1处理的β-桉叶醇含量较HtL1减少了41.6%。说明高温环境下茅苍术醇和β-桉叶醇易受光强变化的影响,高温强光和适温弱光较高温弱光会抑制β-桉叶醇积累,高温弱光较高温强光有利于茅苍术醇和β-桉叶醇积累,适温强光较高温强光有利于茅苍术醇积累。

4 讨论

光合作用是植物中最重要的生理代谢过程之一,可以作为判断植物生长状态以及抗逆性强弱的重要指标^[30-32]。本研究结果发现高温强光下苍术净光合速率、水分利用效率显著高于高温弱光和适温强光。适温下苍术对弱光的利用能力最强,而强光

表6 不同温度和光强对苍术4种挥发油含量的影响 ($\bar{x} \pm s, n=15$)

处理	苍术酮	茅苍术醇	β -桉叶醇	苍术素	四种挥发油含量之和
HtHl	0.11±0.05 ^a	1.14±0.05 ^{bc}	1.44±0.05 ^{bc}	0.07±0.05 ^a	2.75±0.85 ^{bc}
HtLl	0.09±0.02 ^a	2.36±0.02 ^a	1.97±0.02 ^a	0.17±0.02 ^b	4.58±1.15 ^a
LtHl	0.11±0.02 ^a	2.33±0.02 ^a	1.62±0.02 ^{ab}	0.13±0.02 ^a	4.20±0.81 ^{ab}
LtLl	0.07±0.06 ^a	2.05±0.06 ^{ab}	1.15±0.06 ^{bc}	0.05±0.06 ^a	3.33±0.25 ^{ab}

下则利用率显著降低。强光处理的苍术羧化速率显著高于弱光,且随温度升高显著降低。强光能够通过降低苍术叶片蒸腾速率来提高叶片水分利用率,并显著增加净光合速率,该结果与王强等^[23]研究结果一致。当温度下降至适温时,强光照射会破坏苍术光合机构,抑制光系统II(PS II,又称光反应中心)光化学活性,降低光能利用率^[33-34]。强光下羧化速率提高可能是由于强光激活了核酮糖二磷酸缩化酶^[35],而高温下苍术能够通过降低羧化速率来抵抗强光胁迫,从而保护光合机构免遭强光危害。在强光下随着温度的升高,净光合速率、水分利用率和光能利用率显著增加,而弱光下随着温度的升高,光合特性指标显著降低。以上结果表明苍术生长受到温度和光照共同作用时,高温下强光相比弱光有利于苍术生长,弱光下适温相比高温有利于苍术生长。前期研究认为高温或者强光不利于苍术生长^[4,11],而本研究发现高温和强光双重胁迫一定程度上可以减轻高温和强光危害,说明温度和光照对苍术生长有交叉互作现象,而具体的互作机制还需要进一步研究。

光响应曲线以及CO₂响应曲线拟合参数是分析不同环境下植物光合生理的重要参数,对于研究植物光合机构运行状态具有重要作用,同时反映出植物在不同光强或CO₂浓度下的光合能力差异^[18]。表观量子效率反映了对弱光的利用能力,表现为潜在光合能力的高低,其降低可以作为光抑制的特征之一^[36],研究得出适温全光照处理的苍术最大光合速率、表观量子效率、CO₂饱和点和羧化速率较遮阴处理显著降低,CO₂补偿点较遮阴处理显著升高,说明适温弱光下苍术光合能力较强,能够适应弱光环境,而强光则不利于苍术光合作用。孙永娣^[37]研究了不同光强对苍术光合参数的影响,其结果与本研究结果基本一致。

叶绿素荧光参数可以直接反映植物在逆境中的受损程度,是衡量植物光合生理指标与环境之间关系的探针。光反应效率指开放的PS II反应中心

量子效率,反映了PS II反应中心光能转换效率,光反应效率的降低被认为是反映光抑制的指标^[38]。研究发现适温下强光处理在一定程度上与其他处理组相比,会显著降低苍术的光合潜力,导致光抑制,而温度的升高能提高苍术的光合潜力,说明全光照条件下温度升高能够缓解强光引起的光合损伤,避免光抑制,可能是因为高温能够最大程度启动叶黄素循环来缓解强光照射引起的光抑制^[39-41]。

通过测定苍术挥发油发现,高温下苍术挥发油易受光强变化的影响,其中以茅苍术醇和 β -桉叶醇变化最为显著。许多研究发现逆境胁迫如高温、干旱等能够激发植物次生代谢,例如温度升高可以促进薄荷、广藿香中挥发油积累,增加姜黄中姜黄素、防风中色原酮、朝鲜淫羊藿中淫羊藿苷等的含量^[42-46],高温能够促进青蒿中青蒿素合成^[47]。前期曾燕等人研究得出高温有利于苍术挥发油合成积累,说明高温胁迫能够激发苍术次生代谢,从而对逆境做出响应。而遮阴被证明能够促进挥发油积累,晏小霞等^[48]研究发现增加荫蔽度有利于姜黄挥发油中姜黄酮等主要活性成分的合成。研究发现适度遮阴有利于苍术生长及挥发油积累,而强光会造成挥发油合成下降^[4,49-51]。以上研究指出苍术可以通过增加次生代谢来响应单一高温或者单一弱光变化,而本研究发现高温弱光较高温强光有利于苍术中茅苍术醇和 β -桉叶醇积累,而适温强光较高温强光显著促进茅苍术醇积累,适温弱光较高温弱光显著降低 β -桉叶醇合成。说明温度和光照存在交叉互作,苍术通过调控挥发油积累来响应这种交互作用。

根据不同温度和光照处理下苍术光合荧光参数和挥发油含量变化可知,高温弱光和适温强光相比高温强光和适温弱光不利于苍术光合作用,但高温弱光相比高温强光有利于茅苍术醇或 β -桉叶醇积累,相比适温弱光有利于 β -桉叶醇积累,而适温强光相比高温强光有利于茅苍术醇积累。表明不同温度和光照条件下苍术光合能力变化与挥发油

积累存在相反趋势,进一步证明苍术挥发油积累所需光温条件与其生长发育适宜光温条件并不一致。

苍术生长受到温度和光照的交叉互作,挥发油积累所需光温条件与其生长发育适宜光温条件不一致,苍术通过调控挥发油合成积累来响应光温条件变化。

[利益冲突] 本文不存在任何利益冲突。

[参考文献]

[1] 曾燕,郭兰萍,陈保冬,等. 不同温度对茅苍术生长发育及挥发油组分的影响[J]. 世界科学技术—中医药现代化,2010,12(5):773-778.

[2] 周润泽,王翊豪,马晓惠,等. 低温对不同年限三七中的皂苷含量及光合生理的影响[J]. 中国农学通报,2020,36(34):71-75.

[3] 刘晓芬,胡明勋,张颖,等. 高温环境对川芎挥发油化学成分的影响研究[J]. 中国民族民间医药,2018,27(17):30-34.

[4] 顾永华,冯煦,夏冰. 光照强度对茅苍术根茎生物量及挥发油含量的影响[J]. 江苏农业科学,2008(4):148-151.

[5] 侯俊玲. 弱光胁迫对甘草质量影响的研究[D]. 北京:北京中医药大学,2010.

[6] 徐友. 温度和光强对银杏生长和次生代谢产物合成的影响[D]. 南京:南京林业大学,2016.

[7] 靳鹏博. 遮阴对丹参生长和次生代谢物含量的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2017.

[8] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典:一部[M]. 北京:中国医药科技出版社,2020:168-169.

[9] 郭兰萍,刘俊英,吉力,等. 茅苍术道地药材的挥发油组成特征分析[J]. 中国中药杂志,2002,27(11):814-819.

[10] 韩丽. 茅苍术多糖的初步研究[D]. 镇江:江苏大学,2007.

[11] 郭兰萍,黄璐琦,阎洪,等. 基于地理信息系统的苍术道地药材气候生态特征研究[J]. 中国中药杂志,2005,30(8):565-569.

[12] 郭兰萍,黄璐琦,吕冬梅,等. 基于3S技术的中药道地药材空间分析数据库的构建及应用[J]. 中国中药杂志,2007(17):1821-1824.

[13] 郭兰萍,黄璐琦,阎洪,等. 基于地理信息系统的苍术道地药材气候生态特征研究[J]. 中国中药杂志,2005,30(8):565-569.

[14] 侯芳洁. 茅苍术的种质资源调查及品质评价[D]. 南京:南京中医药大学,2008.

[15] 张燕,樱井美希,杨光,等. 不同小生境对苍术生长和4种挥发油的影响[J]. 中国中药杂志,2015,40(21):4142-4148.

[16] ZHOU J Y, YUAN J, LI X, et al. Endophytic bacterium-triggered reactive oxygen species directly increase oxygenous sesquiterpenoid content and diversity in *Atractylodes lancea* [J]. Appl Environ Microbiol,2015,82(5):1577-1585.

[17] 甘雨康,施浩然,崔宁博,等. 不同微灌方式下水分调控对猕猴桃光合特性及产量的影响[J]. 灌溉排水学报,2020,39(4):17-25.

[18] 崔婷茹,姚林玲,杨永星,等. 高光低温气候条件下三种禾谷类作物的光合特性研究[J]. 湖北农业科学,2017,56(3):429-434.

[19] 刘宇锋,萧浪涛,童建华,等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 中国农学通报,2005,21(8):76-79.

[20] 黄志玲,姜英,郝海坤,等. 不同光照强度对红锥光响应曲线的影响[J]. 中南林业科技大学学报,2014,34(8):30-33.

[21] 马慧丽,吕德国,秦嗣军,等. 寒富苹果不同限根栽培植株的光合特性比较[J]. 沈阳农业大学学报,2007,38(6):792-795.

[22] 李勇,于翠,莫荣利,等. 桑树光合作用转录组研究[J]. 湖北农业科学,2019,58(23):101-111.

[23] 王强,张欣薇,黄英金,等. 光环境和温度对商陆净光合速率、蒸腾速率和瞬时水分利用效率的协同影响[J]. 植物生理学报,2021,57(1):187-194.

[24] 李强,姚霞,孙楷,等. 不同光质对茅苍术生长、抗氧化酶活性及挥发油含量的影响[J]. 中国实验方剂学杂志,2018,24(10):27-32.

[25] LU X, CROFT H, CHEN J M, et al. Estimating photosynthetic capacity from optimized Rubisco-chlorophyll relationships among vegetation types and under global change[J]. Environment Res Lett, 2022, 17(1):14028.

[26] 闫霜,张黎,景元书,等. 植物叶片最大羧化速率与叶氮含量关系的变异性[J]. 植物生态学报,2014,38(6):640-652.

[27] 李瑛,张睿佳,张伟达,等. 基于光合特性的设施栽培耐弱光葡萄品种筛选[J]. 果树学报,2015,32(5):885-893.

[28] 李京龙,武胜利. 不同更新方式下胡杨幼苗光响应和CO₂响应的对比研究[J]. 云南大学学报:自然科学版,2020,42(3):567-576.

[29] 张曦文,刘铁东,程国侦,等. 不同光处理对玉米叶片光响应曲线和二氧化碳响应曲线的影响[J]. 辽宁农业科学,2018(1):13-16.

[30] 李孟洋,巢建国,谷巍,等. 高温胁迫对不同产地茅苍术光合特性及生理指标的影响[J]. 南方农业学报,2015,46(9):1651-1657.

- [31] ARA B, SY C, SH D, et al. Does silicon really matter for the photosynthetic machinery in plants...? [J]. *Sci Direct*, 2021, 169: 40-48.
- [32] 李迎春, 杨清平, 陈双林, 等. 厚壁毛竹春季光合日变化及其与主要环境因子的关系初探[J]. *林业科学研究*, 2009, 22(4): 608-612.
- [33] 张国斌, 郁继华, 许耀照, 等. 低温弱光对辣椒幼苗叶绿素 a 荧光参数的影响[J]. *甘肃农业大学学报*, 2004, 39(6): 615-619.
- [34] 王紫滢, 纪春艳, 李恒全, 等. 模拟移栽期低温高光胁迫对烤烟幼苗叶片光合机构 PS II 功能的影响[J]. *华北农学报*, 2015(z1): 162-167.
- [35] JIANG D A, WENG X Y, LU Q, et al. Effect of light and dark treatments on photosynthetic key enzymes in rice [J]. *J Zhejiang University: Agricult Life Sci*, 2001, 27(4): 355-360.
- [36] 胡美君. 高温强光对温州蜜柑(Citrus unshiu Marc.) 光合作用的影响及其机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2008.
- [37] 孙永娣, 王玉卓, 谷巍, 等. 强光胁迫对茅苍术光合荧光参数的影响[J]. *北方园艺*, 2021, 45(22): 112-116.
- [38] CHENG S, GUO Y, XIA Q. Design of chlorophyll fluorescence signal online analysis software based on JavaScript [J]. *Software Engineering*, 2019, 22(3): 43-46.
- [39] 叶梁, 高辉远, 邹琦. 光温交叉胁迫对菜豆幼苗叶黄素循环启动的影响[J]. *植物生理学通讯*, 1998(2): 88-91.
- [40] 孙胜楠. 设施黄瓜对高温胁迫的响应与适应[D]. 泰安: 山东农业大学, 2017.
- [41] 邵毅, 叶文文, 徐凯. 温度胁迫对杨梅光合作用的影响[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(16): 161-166.
- [42] 邵扬, 叶丹, 欧阳臻, 等. 薄荷的生境适宜性区划及品质区划研究[J]. *中国中药杂志*, 2016, 41(17): 3169-3175.
- [43] 郭家兴, 齐婧婉, 孟祥才, 等. 高温处理防风鲜根对其色原酮含量的影响[J]. *时珍国医国药*, 2019, 30(1): 95-96.
- [44] 曾建荣. 广藿香生态间作模式建立与生态适应性区划研究[D]. 广州: 广东药科大学, 2021.
- [45] 李青苗. 姜黄、郁金道地性差异及其形成机制研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2014.
- [46] 刘振成. 生态因子对朝鲜淫羊藿生长发育及其药材质量的影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2020.
- [47] 鹿江南, 张栋, 丁丹丹, 等. 高温促进黄花蒿中青蒿素生物合成的机制研究[J]. *中国中药杂志*, 2018, 43(20): 4169-4176.
- [48] 晏小霞, 羊青, 王茂媛, 等. 遮荫对姜黄挥发油化学成分的影响[J]. *中药材*, 2014, 37(7): 1133-1136.
- [49] 陈琪. 镉胁迫对长春花生长代谢的影响及其它元素的调控作用[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.
- [50] 王玉卓, 谷宇琛, 巢建国, 等. 强光胁迫对茅苍术生长、生理生化及关键酶基因表达的影响[J]. *中国实验方剂学杂志*, 2020, 26(10): 119-127.
- [51] 黄文静, 孙晓春, 李铂, 等. 遮阴对珠子参皂苷合成关键酶基因表达和皂苷积累的影响[J]. *中国中药杂志*, 2018, 43(19): 3855-3861.

[责任编辑 顾雪竹]