

独一味幼苗生理特性和次生代谢产物对遮阴的响应

赵文吉¹, 张德林², 何正军^{1,3}, 李敏², 孙继林⁴, 孙政⁴, 姚仁川⁴, 贾国夫^{1*}

(1. 四川省草原科学研究院 民族植物研究所, 成都 611731; 2. 成都中医药大学, 成都 611137;
3. 红原县雪山红景天生物制品有限公司, 成都 611731; 4. 四川辅正药业股份有限公司, 成都 611730)

[摘要] **目的:**研究遮阴处理对独一味幼苗生长和化学成分的影响,探索独一味对光照环境变化的适应机制,为幼苗期合理管理提供科学依据。**方法:**以二年生独一味幼苗为研究对象,测定遮阴处理后幼苗形态指标(叶面积、根长),生理指标[丙二醛(MDA),超氧化物歧化酶(SOD)活性等]和主要次生代谢产物8-O-乙酰山柃苷甲酯和山柃苷甲酯含量。**结果:**遮阴处理显著降低了独一味幼苗根长、单株叶片数目、叶面积、生物量和根冠比($P < 0.05$),并显著增加了地上叶部分的生物量分配,全光照使更多的生物量分配至地下根。遮阴处理不仅显著降低了独一味叶片中叶绿素、脯氨酸和可溶性糖的含量($P < 0.01$),还极显著地增加了叶片中过氧化物酶的含量($P < 0.01$)。遮阴处理显著降低了独一味根及地上部分中8-O-乙酰山柃苷甲酯的含量及山柃苷甲酯和8-O-乙酰山柃苷甲酯总含量($P < 0.05$)。**结论:**遮阴管理显著增加了独一味地上即药用部位的生物量;高原光照可能为独一味带来逆境效应,有利于独一味生物量积累,并促进2种环烯醚萜苷化合物的代谢,因此育苗管理应注意控制遮阴强度和时长。二年生独一味幼苗中化学成分含量符合2015年版《中国药典》规定,表明通过栽培可以满足资源供给。

[关键词] 独一味; 苗期遮阴; 育苗管理; 生理特性; 次生代谢产物

[中图分类号] R282;241;R281;R286 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2018)15-0072-05

[doi] 10.13422/j.cnki.syfjx.20181044

[网络出版地址] <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3495.R.20180309.1035.032.html>

[网络出版时间] 2018-03-09 14:58

Response of Seedling Growth and Secondary Metabolites in *Lamiophlomis rotata* Seedlings to Different Shade Conditions

ZHAO Wen-ji¹, ZHANG De-lin², HE Zheng-jun^{1,3}, LI Min², SUN Ji-lin⁴,
SUN Zheng⁴, YAO Ren-chuan⁴, JIA Guo-fu^{1*}

(1. Institute of Ethnobotany, Sichuan Academy of Grassland Sciences, Chengdu 611731, China;

2. Chengdu University of Traditional Chinese Medicine, Chengdu 611137, China;

3. Hongyuan Xueshan Hongjingtian Biological Products Co. Ltd., Chengdu 611731, China;

4. Sichuan Fuzheng Pharmaceutical Co. Ltd., Chengdu 611730, China)

[Abstract] **Objective:** To investigate the effect of shading treatment on growth, physiological and secondary metabolites response of *Lamiophlomis rotata*, in order to explore its adaptation mechanism to shade environment, and provide a theoretical basis for seedling management. **Method:** Two-year-old *L. rotata* plants were given shading treatment, with 40% of light intensity of sunshine. Morphological indicators, such as the number of leaves, leaf area and root length per plant, were recorded. Physiological parameters were measured, including malondialdehyde (MDA) content, superoxide dismutase (SOD) activity, peroxidase (POD) activity, content of proline, catalase (CAT) activity, soluble sugar, soluble protein content and chlorophyll content.

[收稿日期] 20171211(021)

[基金项目] 四川省定向财力转移支付项目(2016SZYZF0002)

[第一作者] 赵文吉, 硕士, 助理研究员, 从事高原药用植物的资源开发与利用研究, E-mail: zhaowenji2005@163.com

[通信作者] * 贾国夫, 硕士, 研究员, 从事高原药用植物的资源开发与利用研究, E-mail: 371483140@qq.com

Chemical components of *L. rotata* were measured, including $C_{19}H_{28}O_{12}$ and $C_{17}H_{26}O_{11}$. **Result:** Shade conditions significantly reduced root length, the number of leaves, leaf area, the biomass and root-top ratio of *L. rotata*. The underground biomass was increased in full sunlight treatment. Shading treatments not only significantly decreased chlorophyll content, content of proline and soluble sugar, but also significantly increased POD activity. Shading treatment significantly decreased both the content of $C_{19}H_{28}O_{12}$ and the total content of $C_{17}H_{26}O_{11}$ and $C_{17}H_{26}O_{11}$ ($P < 0.05$). **Conclusion:** The results indicated that shading treatment could promote biomass allocation for pharmaceutical use, and sunlight on plateau may play the role of adversity factor, which could increase the content of $C_{17}H_{26}O_{11}$ and $C_{17}H_{26}O_{11}$. We shall pay attention to controlling suitable shading time for nursery management. The results of this study show that the 2-year *L. rotata* seedling tablets conform with the provisions for *L. rotata* cultivation in pharmacopoeia,

[**Key words**] *Lamiophlomis rotata*; shading during seedling period; nursery management; physiological characteristics; secondary metabolite

独一味是藏族大宗药材,藏语也称“达巴巴”,为唇形科植物独一味的干燥地上部分,主要分布于四川省甘孜州、阿坝州及西藏、青海、甘肃等高海拔地区。主要功效为活血止血,祛风止痛,用于跌打损伤,外伤出血,风湿痹痛,黄水病等^[1-2]。其临床作用突出,既可外用又可内服,常单方使用,以独一味为主要原料已开发了大量成熟的产品,如中药饮片、中成药及日化用品(如牙膏等),市场开发与利用潜力巨大,但目前全部用药原料依靠野生资源。

独一味为高寒植物,生长于海拔 2 700 ~ 4 500 m 的高原或高山上强度风化的碎石滩中或石质高山草甸、河滩地^[3],生境恶劣、年生长期短、种群更新缓慢,在 2010 年前独一味药用部位为全草,随着近年来农牧民大量的采挖,造成独一味原生境草地生态破坏,其资源濒临灭绝,2010 年版《中国药典》规定独一味用药部位为其地上干燥部分,以利于独一味的种群更新、资源和生态保护^[4],因此开展独一味资源保护和驯化栽培迫在眉睫。一些学者对独一味种子的休眠机制、种子育苗越冬方面做了比较系统的研究^[5-7],研究发现,遮阳网覆盖可以极大提高独一味种子田间出苗率,越冬期间地膜、牛粪、秸秆覆盖均可不同程度提高独一味幼苗的越冬率,而独一味苗期栽培管理措施对独一味生长及化学成分带来的影响,未见文献报道。通过对独一味驯化栽培研究,笔者发现一年生至二年生幼苗生物量积累较少、幼苗弱小,难以应对栽培条件下外界环境变化,尤其是高原突发的冰雹灾害,导致独一味成苗率较低。为了解决这一问题,本研究对独一味苗期进行遮阳网遮阴管理,并分析了遮阴对独一味幼苗生理特性和次生代谢产物含量,为阐明遮阴对独一味幼苗生长及化学成分的

影响、探索苗期科学管理措施、人工驯化栽培和规范化生产提供科学依据。

1 材料

759CRT 型紫外-可见分光光度计(上海菁华科技仪器有限公司),1260 型高效液相色谱仪(美国 Agilent 公司,DAD 检测器);UPLC-1-10T 型超纯水机(成都优普超纯水科技有限公司);Sartorius BP121S 型 1/10 万电子天平(北京赛多利斯仪器有限公司);SB52000 型超声清洗仪(宁波新艺超声设备有限公司);mach 1.6R 型低温离心机(赛默飞世尔科技公司)。山柽苷甲酯($C_{17}H_{26}O_{11}$),8-O-乙酰山柽苷甲酯($C_{19}H_{28}O_{12}$)对照品(中国食品药品检定研究院,批号分别为 111873-201103,111872-201102);甲醇(成都市科龙化工试剂厂);乙腈(美国 Fisher 公司)均为色谱纯,其余试剂为分析纯。

独一味种子于 2013 年 9 月下旬采集自四川甘孜州色达县,经成都中医药大学李敏教授鉴定为唇形科植物独一味 *Lamiophlomis rotata* 的成熟种子,种子经处理后 2014 年 4 月下旬播种于四川省草原科学研究院红原中藏药资源圃。

试验于 2015 年 4 月至 2015 年 8 月以长势一致的 2 年龄独一味为试验材料在上述基地进行。试验地位于四川省阿坝藏族羌族自治州红原县四川省草原科学研究院(E 102°32',N 32°46',海拔 3 497 m),该地属于大陆性高原寒温带季风气候,其特点为气候寒冷,春秋季节短促而不明显,热量不足,植物生长期短。年均温 0.6 ~ 1.1 °C,月平均温度在 5 °C 以下的月份长达 7 个月之久,≥10 °C 年积温仅 865 °C,极端高温 23.5 °C,极端低温 -33.8 °C,年降雨量 650 ~ 740 mm,降雨集中在 5 ~ 9 月。

2 方法

2.1 田间试验 试验共设 0% (自然光照, CK), 40% 遮阴 2 个处理, 每处理 3 次重复。2015 年 4 月下旬, 对独一味育苗圃随机划分小区, 小区与小区间隔 1.5 m, 按株行距 0.1 m × 0.1 m 间去多余独一味幼苗, 并除去杂草, 每小区 200 株幼苗。2015 年 5 月 10 日开始用黑色遮阴网进行遮阴处理, 遮阴棚南北向, 高 0.5 m, 宽 1.2 m, 东、西遮阴网距地面 0.2 m, 南北敞开, 便于通风透气。不同处理间统一栽培管理, 遮阴 80 d 后进行相关指标测定, 每处理 15 株重复。

2.2 形态指标及生物量测定^[8] 挖取独一味整株, 用直尺测定独一味根长, LI-3100C 型叶面积仪测叶面积, 记录单株叶片数量, 将地上部分、根分开后于 60 °C 烘箱烘烤 48 h, 用 1/1 万电子天平称质量。计算如下参数, 根冠比 = 地下生物量/地上生物量; 根茎生物量比 = 根重/植株总重 × 100%; 地上生物量比 = 叶重/植株总重 × 100%; 比叶面积 = 叶面积/叶质量 (cm²·g⁻¹)。

2.3 生化指标测定^[9] 在研究周期末 (2015 年 8 月 1 日), 采集保存充分展开的新生叶片。叶绿素含量采用丙酮提取法测定, 丙二醛 (MDA) 含量采用硫代巴比妥酸方法测定, 超氧化物歧化酶 (SOD) 活性用氮蓝四唑 (NBT) 显色法测定, 过氧化物酶 (POD) 活性测定采用愈创木酚法, 可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝比色法, 脯氨酸 (Pro) 含量采用酸性茚三酮法测定, 过氧化氢酶 (CAT) 活性采用高锰酸钾滴定法测定, 可溶性糖含量用蒽酮比色法测定。

2.4 化学成分含量测定 参照 2015 年版《中国药典》(一部)“独一味”项下的含量测定方法, 采用 HPLC 测定独一味样品中山梔苷甲酯 (C₁₇H₂₆O₁₁), 8-O-乙酰山梔苷甲酯 (C₁₉H₂₈O₁₂) 的含量, 并计算 2 种化学成分的总量。

2.5 数据处理 利用 Excel 和 SPSS 18.0 软件进行数据统计分析, 利用 Independent-Samples T Test 分析进行不同遮阴处理间生物量、生理指标和化学成

分的差异显著性检验, 数据用 $\bar{x} \pm s$ 表示。P < 0.05 为差异有统计学意义。

3 结果

3.1 独一味幼苗生长特征对遮阴处理的响应

3.1.1 独一味幼苗形态特征对遮阴处理的响应 遮阴处理显著地降低了独一味幼苗根长、单株叶片数目和叶面积 (P < 0.05)。叶面积表示, 比叶面积是叶面积与叶生物量的比值, 遮阴条件下比叶面积增大、叶片生长数目显著减少 (P < 0.05), 即独一味幼苗单片叶面积变大; 而遮光条件下独一味幼苗根长 (10.41 ± 0.4) cm 生长显著短于全光照 (13.1 ± 0.49) cm (P < 0.05)。见表 1。

表 1 遮阴和自然光条件下独一味形态特征 ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

Table 1 Effect of shading on growth and development of *Lamiophlomis rotata* ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

处理	根长/cm	叶面积/cm ² /株	比叶面积/cm ² ·g ⁻¹	叶片数/片
自然光照	13.1 ± 0.49	12.77 ± 0.86	147.61 ± 21.21	6.13 ± 0.42
遮阴	10.41 ± 0.40 ¹⁾	9.04 ± 0.30 ¹⁾	173.67 ± 18.18	4.44 ± 0.15 ¹⁾

注: 与自然光照处理比较¹⁾ P < 0.01。

3.1.2 独一味幼苗生物量积累和分配对遮阴的响应 遮阴处理对独一味生物量具有明显的影响, 处理独一味幼苗的生物量 (0.116 ± 0.01) g 明显低于不遮阴 (0.187 2 ± 0.03) g。地上、地下生物量分布格局比较来看, 遮阴处理对独一味地上叶片生物量影响不明显 (P = 0.147 > 0.05); 而对地下根茎生物量影响明显 (P = 0.011 < 0.05), 全光照条件下地下根茎生物量高出遮阴处理的一半, 这表明受光影响独一味生物量变化更多体现在根茎生物量上, 根茎是独一味干物质储藏器官。遮阴处理下, 独一味幼苗的根冠比显著低于处理组 (P < 0.05), 地上叶占生物量比显著增大, 地下根茎生物量显著减小。自然光照条件下幼苗的生长倾向于将资源分配到根茎部位, 相反弱光条件下幼苗生长优先将光合产物分配到光合器官, 将资源分配到地上叶片中。见表 2。

表 2 遮阴和自然光条件下独一味幼苗生物量积累 ($\bar{x} \pm s, n = 15$)

Table 2 Effect of shading on biomass accumulation ($\bar{x} \pm s, n = 15$)

处理	叶生物量/g	根茎生物量/g	生物量/g	根冠比(R/S)	叶片生物量比/%	根茎生物量比/%
自然光照	0.076 9 ± 0.01	0.110 3 ± 0.02	0.187 2 ± 0.03	1.39 ± 0.1	42.69 ± 1.81	57.31 ± 1.81
遮阴	0.060 5 ± 0.00	0.055 5 ± 0.01 ¹⁾	0.116 0 ± 0.01 ¹⁾	0.93 ± 0.05 ²⁾	52.3 ± 1.33 ²⁾	47.7 ± 1.33 ²⁾

注: 与自然光照处理比较¹⁾ P < 0.05, ²⁾ P < 0.01 (表 3 同)。

3.2 独一味幼苗生理特征对遮阴处理的响应 遮阴处理极显著降低了独一味叶片中叶绿素和 Pro 的含量 ($P < 0.01$), 显著降低了叶片中可溶性糖的含量 ($P < 0.05$), 极显著地增加了叶片中 POD 的含量

($P < 0.01$)。遮阴处理不同程度降低了独一味叶片中 CAT, SOD, MDA 和蛋白的含量, 但与自然光照处理无显著差异。见表 3。

3.3 独一味幼苗的主要次生代谢产物对遮阴处理

表 3 遮阴对独一味幼苗叶片生理特征的影响 ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

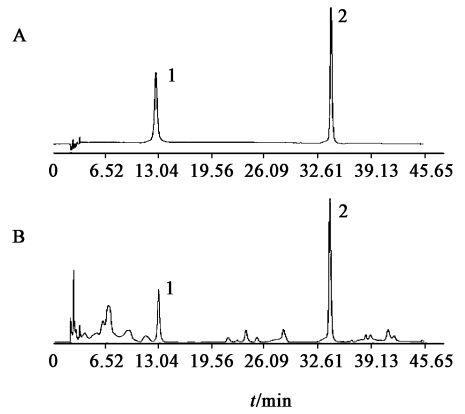
Table 3 Effect of shading on physiological characters of leaves ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

处理	SOD /U·g ⁻¹	Pro /μg·g ⁻¹	POD /U·g ⁻¹	MDA /nmol·g ⁻¹	CAT /U·g ⁻¹ ·min ⁻¹	叶绿素 /mg·g ⁻¹	蛋白 /μg·g ⁻¹	可溶性糖 /mg·g ⁻¹
自然光照	151.13 ± 18.26	905.67 ± 150.85	2736.3 ± 171.80	32.90 ± 2.30	13.54 ± 4.94	48.68 ± 1.52	29.58 ± 8.48	11.42 ± 1.22
遮阴	141.07 ± 33.16	835.21 ± 116.48 ²⁾	8154.97 ± 257.56 ²⁾	14.33 ± 1.05	11.5 ± 5.39	43.26 ± 1.07 ²⁾	24.19 ± 0.68	8.66 ± 0.20 ¹⁾

的响应 遮阴处理显著降低了独一味根及地上部分中 8-O-乙酰山柃苷甲酯的含量及山柃苷甲酯和 8-O-乙酰山柃苷甲酯总含量 ($P < 0.05$), 尤其对地上部分中 8-O-乙酰山柃苷甲酯影响极显著, 遮阴处理独一味地上部分中 8-O-乙酰山柃苷甲酯的含量 (0.680 9 ± 0.02)% 仅为对照处理 (1.611 4 ± 0.01)% 的 40%。与自然光照相比, 遮阴对独一味根及地上部分中山柃苷甲酯的含量影响不显著。见图 1, 表 4。

4 结论与讨论

4.1 遮阴不利于独一味幼苗生物量的积累, 但显著增加了独一味地上即药用部位的生物量 在不同的光照环境中, 独一味幼苗的形态、生物量积累与分配是不同的。本研究表明, 遮阴处理使独一味的



A. 对照品; B. 样品; 1. 山柃苷甲酯; 2. 8-O-乙酰山柃苷甲酯

图 1 对照品 (A) 及独一味幼苗样品 (B) HPLC

Fig. 1 HPLC chromatograms of reference substance (A) and sample of seedling (B)

表 4 遮阴处理对独一味幼苗的化学成分响应 ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

Table 4 Effect of shading on chemical composition percentage of *Lamiophlomis rotata* ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

处理	山柃苷甲酯		8-O-乙酰山柃苷甲酯		总质量分数	
	根	地上	根	地上	根	地上
自然光照	0.346 8 ± 0.01	0.525 3 ± 0.01	0.563 6 ± 0.00	1.611 4 ± 0.01	0.910 4 ± 0.01	2.136 7 ± 0.02
遮阴	0.338 5 ± 0.01	0.474 2 ± 0.01	0.486 6 ± 0.00 ²⁾	0.680 9 ± 0.02 ²⁾	0.825 0 ± 0.00 ²⁾	1.155 0 ± 0.03 ²⁾

生物量明显降低, 表现出遮阴处理抑制了独一味生长, 即不利于独一味幼苗生物量的积累, 另一方面遮阴又显著增加了独一味地上生物量分配, 幼苗通过对叶生物量的增长适应了光照受限制的生境, 有利于地上生物量分配增加, 这对独一味药材利用地上部位的作用是具有积极意义的。独一味幼苗受到遮阴后, 叶片数目显著减少, 单叶面积增大, 叶片变薄, 可以更好地提高阴蔽环境中的光截获量, 增强弱光环境的适应能力^[10-11]。青藏高原夏季辐射强, 全光照条件下独一味幼苗根生长增长, 从而增强吸水能力, 以应对没有阴蔽土壤水分散失快的生境。因此,

为提高独一味药用部位生物量应掌握遮阴强度。另本实验没有考虑遮阴影响土壤水分和环境温度的变化, 可能会对实验造成一定的影响, 因此试验还有待进一步研究验证。

4.2 高原光照条件可能为独一味带来逆境效应 在遮阴条件下, 一般认为都能增加植物体内叶绿素的质量浓度同时使叶绿素 a/叶绿素 b 降低^[12-13], 而本结果表明高原全光照使独一味幼苗叶片叶绿素的合成增多。叶绿素合成受光、温度等诸多因素影响, 且各植物对光生境改变的适应能力大小不一^[14], 本实验叶绿素含量测定方法未考虑单位叶面积的叶绿

素含量,需进一步验证。在逆境条件下,植物会通过调节体内的 Pro,MDA,可溶性糖等渗透物质以减轻伤害。Pro 是一种有机溶质渗透调节物质,高等植物在受到逆境胁迫时会积累大量的 Pro,MDA 可以表示膜脂过氧化化的程度,植物受到环境胁迫时,细胞膜脂过氧化作用的增强,生物膜的通透性增大,可溶性糖作为一种渗透调节物质,是植物体内碳水化合物运输和利用的主要形式^[15],本实验表明遮阴显著降低了叶片中 Pro,MDA,可溶性糖含量,即高原全光照在一定程度上对独一味幼苗叶片带来了一定的伤害,然而遮阴处理显著增加了独一味幼苗叶片中 POD 的含量,因此全光照是否为独一味幼苗带来逆境效应值得进一步探讨。

4.3 高原的光照增加了独一味次生代谢产物的积累 环烯醚萜苷作为独一味主要的化学防御物质,在协调植物与植物、植物与植食性昆虫、植物与周围环境之间的相互作用过程中起到非常重要的作用,光是影响植物生长发育及化学防御的最重要环境因子之一^[16]。本实验发现不同光照条件,独一味幼苗 2 种环烯醚萜苷山梔苷甲酯,8-O-乙酰山梔苷甲酯的含量及二者总量代谢不一致,全光照条件显著地提高了 8-O-乙酰山梔苷甲酯含量和二者总含量,与王丹丹^[16]研究玄参遮阴组有效成分含量高于对照组的结论不一致,与生长分化假说(GDBH)的推论[次生代谢物(含碳类)是光合作用的产物,凡是能够加强光合作用的因素,都可以提高次生代谢物水平]相悖^[17];是否与本实验在青藏高原高紫外线辐照环境、未设置遮光梯度等光照因素相关,需进行更多实验来验证。也可能与次生代谢途径的关键酶有关系,以及磷酸戊糖(PPP)途径相关联,导致次生代谢产物含量的降低。从药用植物生产角度来说,一定的遮阴管理有利于独一味成苗及地上药用部位生物量积累;但从药材品质来讲,高原全光照更利于独一味次生代谢产物积累,因此,独一味苗期管理要注意适宜的遮阴强度和时长。栽培二年生独一味地上部分和根中山梔苷甲酯和 8-O-乙酰山梔苷甲酯的总量均符合 2015 年版《中国药典》规定(不得少于 0.50%),其中全光照条件下地上部分总含量(2.136 7 ± 0.02)% 超出 2015 年版《中国药典》规定的 3 倍多,这表明独一味驯化栽培后药材质量符合药典规定,通过栽培以满足资源需求是切实可行的。栽培后独一味地上部分中化学成分含量明显高于地下部分,其中全光照条件下地上部分总含量(2.136 7 ± 0.02)% 超出地下部分含量的 1 倍多,与

邱建国等^[18]研究野生独一味地上部分比地下部分的成分含量更高的结论相一致,为《中国药典》规定野生资源利用地上干燥部位提供了一定的理论支持。本研究为在试验地四川阿坝州红原县进一步推广栽培独一味提供了参考资料。

[参考文献]

- [1] 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,2015:262.
- [2] 中国科学院西部高原生物研究所. 藏药志[M]. 西宁:青海人民出版社,1991:119-120.
- [3] 中国科学院《中国植物志》编辑委员会. 中国植物志. 第 65 卷[M]. 北京:科学出版社,1989:480.
- [4] 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,2010:245-246.
- [5] 蔡子平. 独一味幼苗抗寒机理及其越冬保苗技术研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2009.
- [6] 高宏. 湿生扁蕾和独一味种子休眠机理研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2006.
- [7] 张亚娟,陈垣,高宏,等. 种子处理及田间覆盖对独一味种子萌发的影响[J]. 甘肃农业大学学报,2007,42(3):60-63.
- [8] 姜立志,王东,刘树楠,等. 光照和氮素对喜旱莲子草形态特征和生物量分配的影响[J]. 水生生物学报,2010,34(1):101-107.
- [9] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000:134.
- [10] 何彦龙,王满堂,杜国祯. 不同光照处理下青藏高原克隆植物黄帚橐吾种子大小对其幼苗生长的影响[J]. 生态学报,2007,27(8):3091-3098.
- [11] 武高林,陈敏,杜国祯. 三种高寒植物幼苗生物量分配及性状特征对光照和养分的响应[J]. 生态学报,2010,30(1):60-66.
- [12] 赵则海,陈雄伟. 遮阴处理对 4 种草本植物生理生化特性的影响[J]. 生态环境,2007,16(3):931-934.
- [13] 王博轶,冯玉龙. 生长环境光强对两种热带雨林树种幼苗光合作用的影响[J]. 生态学报,2005,25(1):23-30.
- [14] 王平荣,张帆涛,高家旭,等. 高等植物叶绿素生物合成的研究进展[J]. 西北植物学报,2009,29(3):629-636.
- [15] 李磊,李向义,林丽莎,等. 塔克拉玛干沙漠南缘玉米对不同荒漠化环境的生理生态响应[J]. 生态学报,2012,32(2):578-587.
- [16] 王丹丹. 玄参化学防御物环烯醚萜苷的个体发育模式研究[D]. 杭州:浙江大学,2015.
- [17] Herms D A, Mattson W J. The dilemma of plants: to grow or defend[J]. Q Rev Biol, 1992,67(3):283-335.
- [18] 邱建国,张泉龙,李茂星,等. 一阶导数 UV 测定独一味及不同提取物中苯乙醇苷含量[J]. 中国实验方剂学杂志,2015,21(8):43-46.

[责任编辑 全燕]