

## 不同种植密度对杜仲生物量及光合生理特性的影响

牡丹丹, 于雪莹, 季倩如, 刘英, 郭晓瑞, 唐中华, 李德文\*

(东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 黑龙江哈尔滨 150040)

**摘要** 以药用植物杜仲为材料, 在 3 个种植密度 D1(3 000 株/hm<sup>2</sup>)、D2(6 000 株/hm<sup>2</sup>)、D3(9 000 株/hm<sup>2</sup>) 水平下测定了杜仲的生长指标、气体交换参数、叶绿素荧光参数、光合色素含量及次生代谢产物含量, 探讨密度对杜仲生长及光合生理的影响。结果表明, 随着种植密度的增加, 杜仲株高显著下降, 单株叶片数量、叶面积、叶厚、干物质积累量和含水量均在 D2 处理组(6 000 株/hm<sup>2</sup>) 达到最高; 气体交换参数随密度增加呈显著下降趋势; 种植密度对杜仲叶片最大光化学效率 Fv/Fm 无显著影响(P>0.05), 而 PS II 实际光化学效率 Φ(II) 和电子传递速率 ETR 随种植密度的增加显著降低, 非光化学淬灭系数 NPQ 显著上升, 光化学淬灭系数 q<sub>p</sub> 显著下降, 说明种植密度与光合作用呈显著负相关; 叶片叶绿素含量在 D2 处理组达到最高水平; 次生代谢产物在 D2 和 D3 处理组含量最高(P<0.05)。因此, 杜仲种植密度对不同的生长光合生理指标影响不同, 在 6 000 株/hm<sup>2</sup> 种植条件下, 杜仲叶片保持良好的受光面积, 水分和养分吸收充分, 光合色素含量最高, 干物质积累量最多。

**关键词** 杜仲; 种植密度; 生物量; 光合生理特性; 次生代谢

**中图分类号** S567.1+9 **文献标识码** A

**文章编号** 0517-6611(2021)04-0169-06

**doi**: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.04.047



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

### Effects of Different Planting Densities on Biomass and Photosynthetic Physiological Characteristics of *Eucommia ulmoides* Oliver

DU Dan-dan, YU Xue-ying, JI Qian-ru et al (Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040)

**Abstract** The medicinal plant *Eucommia ulmoides* Oliver as the research object, the growth indexes, gas exchange parameters, chlorophyll fluorescence parameters, photosynthetic pigment contents and secondary metabolite contents of *Eucommia ulmoides* were measured at three planting densities of D1 (3 000 plants/hm<sup>2</sup>), D2 (6 000 plants/hm<sup>2</sup>) and D3 (9 000 plants/hm<sup>2</sup>). The results showed that with the increase of planting density, the plant height of *Eucommia ulmoides* decreased significantly, the number of leaves per plant, leaf area, leaf thickness, dry matter accumulation and water content reached the highest in D2 treatment group of 6 000 plants/hm<sup>2</sup>; gas exchange parameters decreased significantly with the increase of density; planting density had no significant effect on the maximum photochemical efficiency (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) of *Eucommia ulmoides* leaves (P > 0.05), but PS had no significant effect on PS The results showed that the actual photochemical efficiency Φ(II) and electron transfer rate ETR decreased significantly with the increase of planting density, the non photochemical quenching coefficient NPQ increased significantly, and the photochemical quenching coefficient q<sub>p</sub> decreased significantly, indicating that there was a significant negative correlation between plant density and photosynthesis; the chlorophyll content of leaves reached the highest level in D2 treatment group; the contents of secondary metabolites was the highest in D2 and D3 treatment groups (P < 0.05). Therefore, the planting density of *Eucommia ulmoides* had different effects on different growth and photosynthetic physiological indexes. Under the planting conditions of 6 000 plants/hm<sup>2</sup>, *Eucommia ulmoides* leaves maintained a good light receiving area, fully absorbed water and nutrients, the highest photosynthetic pigment content and the most dry matter accumulation. This study provides an important reference for the cultivation of *Eucommia ulmoides*.

**Key words** *Eucommia ulmoides* Oliver; Planting density; Biomass; Photosynthesis; Secondary metabolism

近年来,随着杜仲综合性开发的深入,人们对杜仲的需求量越来越大,杜仲作为一个重要的药用植物,不仅能够作为中药使用,也有很多人用它来泡茶或者制作药膳。如何提高其产量和品质成为一个亟待解决的问题。杜仲栽培模式决定了杜仲的利用方向,也影响着目标产物的产量、生产效率和品质<sup>[1]</sup>。种植密度是影响植物产量和品质的一个重要因素,不同种植密度对植物造成的影响与其形成的群体结构密切相关,从而使植株个体间相互竞争所生长环境中的资源,如光照、水分和 CO<sub>2</sub> 浓度等,最终导致植物的产量、品质及个体生理特征有很大差异<sup>[2]</sup>。目前,关于种植密度对植物的影响大多集中在小麦和玉米上<sup>[3-4]</sup>,其研究结果都表明,合理的种植密度可以增强植株的光截获能力,改善营养状况,在不影响植株个体正常生长的情况下,从而达到增强个体和

群体的光合作用,以提高植物的产量和品质<sup>[5]</sup>。在中药材的研究中,合理的种植密度同样会对其产量和品质的形成过程起到关键作用。刘慧东<sup>[6]</sup>研究了不同种植密度对杜仲短周期矮林产量的影响,结果表明,杜仲产量与种植密度呈显著负相关,并认为在不同密度强度下,杜仲可以调节自身生长形态,从而改变生物量的分配,实现资源利用的最优化。

杜仲(*Eucommia ulmoides* Oliver),为杜仲科杜仲属的多年生落叶乔木,第四纪孑遗植物,是我国特有的十分重要的国家战略资源,既是名贵木本中药材树种,同时也是十分珍贵的优质天然橡胶资源<sup>[7]</sup>。杜仲能适应多变的土壤条件、萌孽再生能力强,抗霜冻,在适宜的气候和土壤条件下生长旺盛<sup>[8]</sup>,是干旱和半干旱地区造林的优良树种,但关于种植密度对其生物量、光合作用及次生代谢产物含量方面的影响研究较少。为此,笔者以叶用杜仲林为试验材料,设置不同的种植密度,分析杜仲光合生理特性和产量性状,旨在明确杜仲群体结构优化设计,发挥杜仲群体和个体增产效应潜力,为进一步研究叶用杜仲林资源定向培育和推广利用提供理论基础。

**基金项目** 黑龙江省科学基金项目(QC2017009);林业公益性行业科研专项经费(201504701-2);中央高校基本科研业务费专项资金(2572020BU02)。

**作者简介** 牡丹丹(1996—),女,内蒙古乌兰察布人,硕士研究生,研究方向:植物逆境生理生态学。\*通信作者,副教授,博士,硕士生导师,从事植物逆境生理生态学研究。

**收稿日期** 2020-07-15

## 1 材料与方法

**1.1 试验地概况** 试验于2018—2019年在哈尔滨市东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室试验园内进行,哈尔滨市地处中国东北平原东北部地区、黑龙江省南部,位于 $125^{\circ}42' \sim 130^{\circ}10' E$ 、 $44^{\circ}04' \sim 46^{\circ}40' N$ ,属中温带大陆性季风气候,冬长夏短,四季分明,全年平均降水量569.1 mm,年平均温度 $3.6^{\circ}C$ ,集中降雨期为7—8月,集中降雪期为11月—次年1月。试验地土质为黑土,土壤有机质含量( $571.11 \pm 38.48$ )g/kg,碱解氮含量( $24.92 \pm 0.98$ )g/kg,速效磷含量( $2.35 \pm 0.25$ )g/kg。

**1.2 试验设计** 以叶用杜仲为材料,采用随机区组试验设计,设置3个密度处理:低密度D1(3 000株/hm<sup>2</sup>)、中密度D2(6 000株/hm<sup>2</sup>)、高密度D3(9 000株/hm<sup>2</sup>),每个水平3次重复,共9个小区,每小区栽植面积为12 m<sup>2</sup>(3.0 m×4.0 m),各小区设置0.5 m的缓冲带。2008年10月13日播种,播种深度为2 cm,行距为20 cm。试验期间水分和养分供应与当地大田常规方法相同。

### 1.3 测定项目与方法

**1.3.1 生长指标。**用直尺和天平分别测定株高和鲜重、干重;用游标卡尺测定叶厚;叶面积根据描形数格法确定:将杜仲叶片平铺在带有刻度的标尺板上,数叶片所占方格数,每个方格单位为1 cm<sup>2</sup>,切格的按四舍五入计算,所数方格数为该叶片面积。9个重复,每个试验处理组各个指标分别取其平均值。含水量通过测定叶片鲜重与干重进行计算:含水量=(鲜重-干重)/鲜重。

**1.3.2 气体交换参数。**选取植株已完全展开的生长状况及叶龄和叶位一致的叶片,于晴天09:30—11:00,采用Li-6400型便携式光合仪测定供试植株净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ )及蒸腾速率( $T_r$ )。

**1.3.3 叶绿素荧光参数。**参考Cen等<sup>[9]</sup>的方法,采用便携式PAM-2500叶绿素荧光仪测定叶绿素荧光参数,并根据Yao等<sup>[10]</sup>的方法计算最大光合效率( $F_v/F_m$ )、实际光合效率[ $\Phi(II)$ ]和PS II的相对电子传递速率[ETR(II)]。

**1.3.4 光合色素含量。**参考魏晓雪<sup>[11]</sup>的方法测定:取0.05 g样品剪碎,加入5 mL二甲基亚砜(DMSO),黑暗下60℃水浴反应,直至样品组织完全变白,以DMSO为空白,提取液使用紫外可见分光光度计(Shimadzu UV-2550, Japan)分别测定480、649、665 nm的吸光值,并计算叶绿素a(Chl a)、叶绿素b(Chl b)、总叶绿素(Chl)、类胡萝卜素(Car)含量及叶绿素a/b值(Chl a/b)。

**1.3.5 次生代谢产物含量。**杜仲叶片次生代谢产物的提取参考Dong等<sup>[12]</sup>的方法,取鲜样1 g加入7.5 mL 80%甲醇(色谱级)于高通量组织研磨器(宁波新艺超声设备有限公司)70 Hz 10 min,超声提取10 h,漩涡3次,8 000 r/min离心15 min,取上清液用上述方法重提2次,合并上清液弃去残渣。上清液在35℃下浓缩至3 mL,甲醇定容至10 mL,超声1 h后12 000 r/min离心10 min,取上清液,将样品保存在-20℃冰箱待色谱分析。色谱条件:LC-MS, C<sub>18</sub>色谱柱(美国Waters CORTECS, 2.1 mm×100 mm, 1.6 μm),柱温25℃;流动相为溶剂A(62%水)与溶剂B(38%甲醇),流速为0.25 mL/min;进样量5 μL。Negative模式,离子喷雾电压5 500 V。待测物质标准品均购于Sigma公司,纯度≥98%。

**1.4 数据处理** 应用SPSS 19.0和Excel 2010软件进行数据分析,并采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验各处理组间差异显著性( $P < 0.05$ )和相关分析法进行各指标间的相关性分析,数值为平均值±标准误(Mean±SE)。

## 2 结果与分析

**2.1 不同种植密度对杜仲生物量的影响** 由表1可知,随着种植密度的增加,杜仲株高呈显著下降趋势,总叶片数量在D2处理组最多,为58片。单株叶片面积在D2处理组达到最大,为47.23 cm<sup>2</sup>,处理D1与D3间差异不显著( $P > 0.05$ )。叶片厚度随种植密度的增加呈现先增加后降低的趋势,叶片鲜重、干重均在D2处理下最大,在D1处理下最小。含水量在各处理组均无显著差异( $P > 0.05$ )。说明种植密度在D2处理组杜仲生物量达到最高。

表1 不同种植密度对杜仲生物量的影响

Table 1 Effects of different planting densities on *Eucommia ulmoides* biomass

处理 Treatment	株高 Plant height m	总叶数 Total number of leaves//片	叶面积 Leaf area cm <sup>2</sup>	叶厚 Leaf thickness mm	鲜重 Fresh weight g	干重 Dry weight g	含水量 Water content %
D1	104.96±8.31 a	45±5 c	37.18±1.72 b	0.46±0.01 b	0.38±0.02 c	0.11±0.01 c	0.71±0.01 a
D2	71.50±2.77 b	58±2 a	47.23±4.06 a	0.53±0.01 a	0.51±0.04 a	0.16±0.01 a	0.69±0.03 a
D3	52.50±3.96 c	51±3 b	39.07±2.93 b	0.37±0.01 c	0.46±0.03 b	0.13±0.02 b	0.72±0.02 a

注:同列不同小写字母代表不同种植密度间的差异显著性( $P < 0.05$ )

Note: Different lowercase letters in the same column represent significant difference between different planting densities ( $P < 0.05$ )

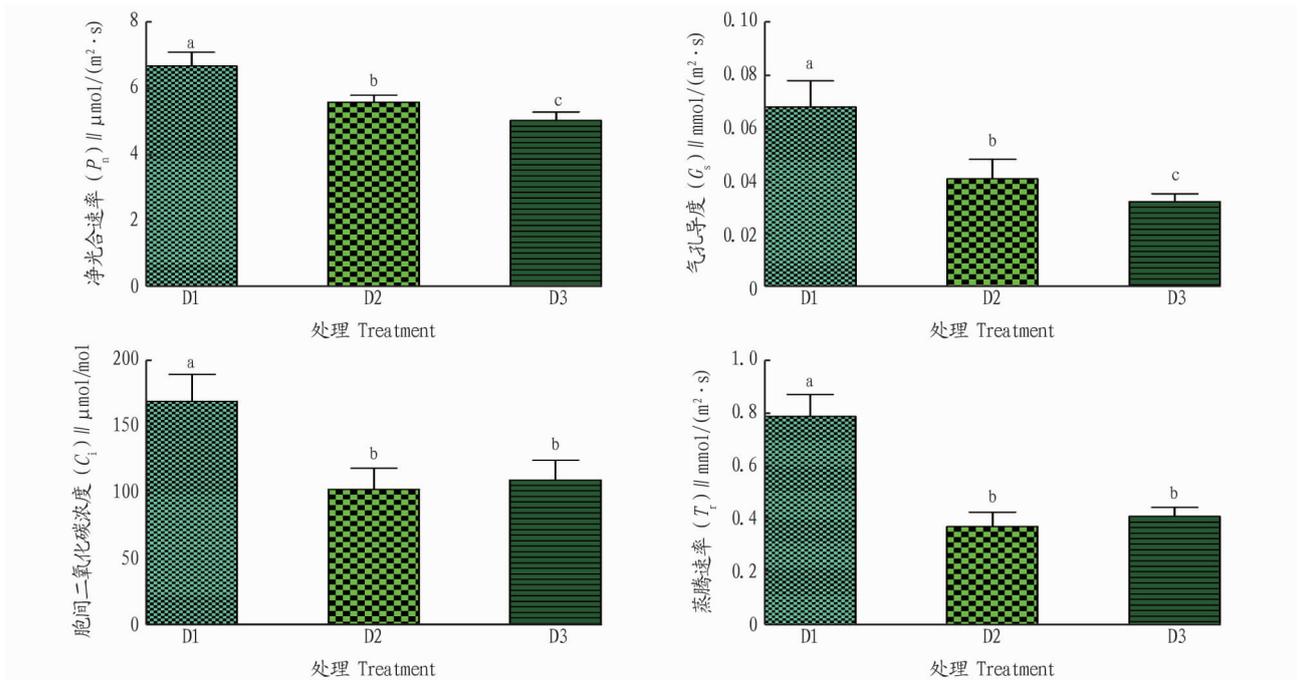
**2.2 不同种植密度对杜仲叶片气体交换参数的影响** 从图1可以看出,随着种植密度的增加,杜仲叶片净光合速率( $P_n$ )和气孔导度( $G_s$ )呈显著下降趋势,与D1相比,D3降幅分别为24.7%和52.6%。胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ )均在D1处理下达到最大,分别为168.56 μmol/mol和0.79 mmol/(m<sup>2</sup>·s),处理D2与D3间差异不显著( $P > 0.05$ ),

但均显著低于D1处理组。

**2.3 不同种植密度对杜仲叶片叶绿素荧光参数的影响** 由图2可知,种植密度对杜仲叶片最大光化学效率( $F_v/F_m$ )无显著影响,而PS II实际光化学效率 $\Phi(II)$ 和电子传递速率(ETR)随种植密度的增加显著降低( $P < 0.05$ ),其中D3处理降幅最大,与D1相比分别下降了56.4%和56.5%。随种植密

度的增加,杜仲叶片非光化学淬灭系数 NPQ 呈现上升的趋势,但处理 D2 与 D3 间无显著差异( $P>0.05$ );光化学淬灭系

数  $q_p$  呈显著下降趋势,处理 D3 与 D1 相比下降了 50.3%。

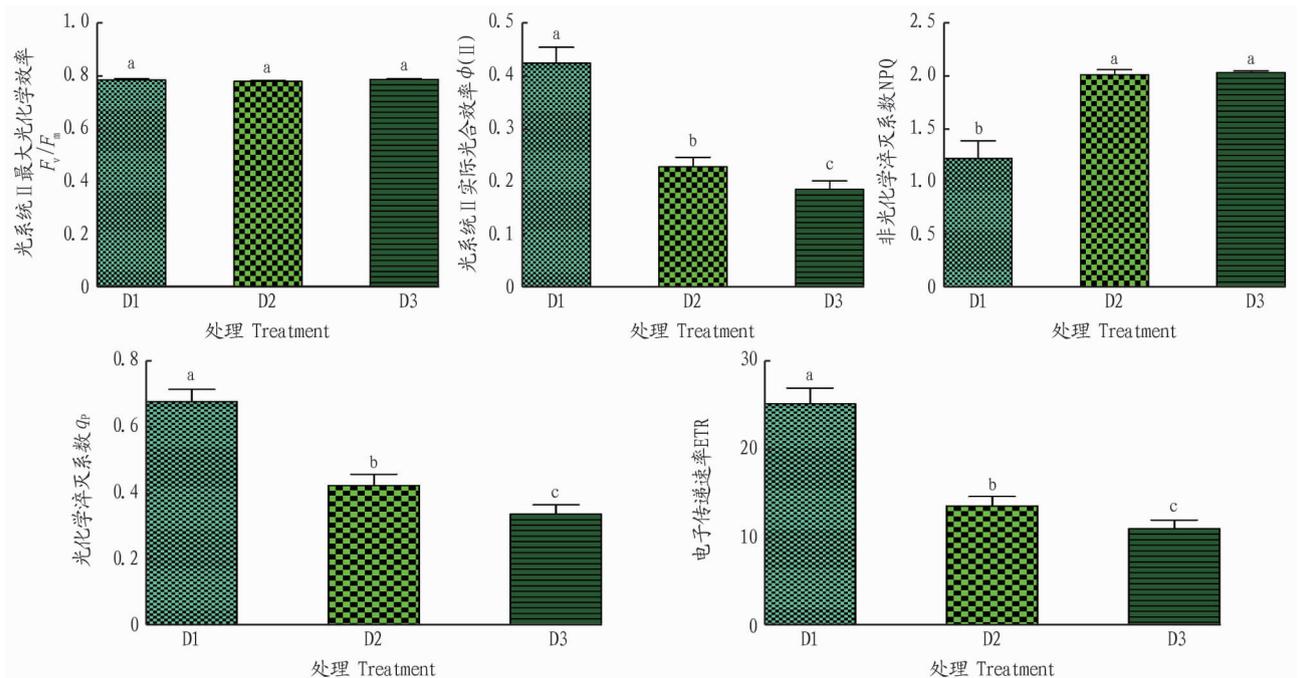


注:不同小写字母代表不同种植密度间的差异显著性( $P<0.05$ )

Note: Different lowercase letters represent significant difference between different planting densities ( $P < 0.05$ )

图 1 不同种植密度下杜仲叶片气体交换参数

Fig.1 Gas exchange parameters of *Eucommia ulmoides* leaves under different planting densities



注:不同小写字母代表不同种植密度间的差异显著性( $P<0.05$ )

Note: Different lowercase letters represent significant difference between different planting densities ( $P < 0.05$ )

图 2 不同种植密度下杜仲叶片叶绿素荧光参数

Fig.2 Chlorophyll fluorescence parameters of *Eucommia ulmoides* leaves under different planting densities

**2.4 不同种植密度对杜仲叶片光合色素的影响** 由表 2 可知,随着种植密度的增加,杜仲叶片叶绿素含量呈先上升后下降的趋势( $P<0.05$ ),与 D1 处理组相比,D2 处理组叶绿素

a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)和总叶绿素(Chl)含量分别增加了 22.2%、21.2%和 22.0%。类胡萝卜素含量在 D2 处理组达到最大,为 1.503 7 mg/g,处理 D3 与 D1 间无显著差异。各处

理组 Chl a/b 均无显著差异 ( $P>0.05$ )。

表 2 不同种植密度下杜仲叶片光合色素含量

Table 2 Photosynthetic pigment contents of *Eucommia ulmoides* leaves under different planting densities

处理 Treatment	叶绿素 a (Chl a) mg/g	叶绿素 b (Chl b) mg/g	总叶绿素 (Chl) mg/g	类胡萝卜素 (Car) mg/g	Chl a/b
D1	6.637 6±0.239 3 b	1.997 6±0.08 9 b	8.635 2±0.316 3 b	1.119 0±0.046 5 b	3.327 5±0.089 2 a
D2	8.528 2±0.070 4 a	2.540 8±0.081 4 a	11.069 0±0.149 8 a	1.503 7±0.057 3 a	3.361 7±0.083 1 a
D3	5.877 1±0.044 8 c	1.846 1±0.018 1 c	7.723 1±0.059 9 c	1.145 6±0.011 9 b	3.183 8±0.019 7 a

注:同列不同小写字母代表不同种植密度间的差异显著性 ( $P<0.05$ )

Note: Different lowercase letters in the same column represent significant difference between different planting densities ( $P<0.05$ )

2.5 不同种植密度对杜仲叶片次生代谢产物的影响 从图 3 可以看出,3 个处理组杜仲叶片次生代谢产物含量存在很大的差异,随着种植密度的增加,绿原酸、京尼平、京尼平苷酸和咖啡酸含量呈显著上调的趋势,京尼平苷、哈巴苷和桃叶珊瑚苷含量呈先上升后下降的趋势 ( $P<0.05$ ),其中 D2 处

理组含量最高,分别为 0.031、0.027 和 5.494  $\mu\text{g/g}$ 。松脂醇二葡萄糖苷含量随种植密度的增加显著降低;车叶草苷含量在 D3 处理组达到最高,为 0.024  $\mu\text{g/g}$ ,处理 D2 与 D1 间无显著差异 ( $P>0.05$ )。

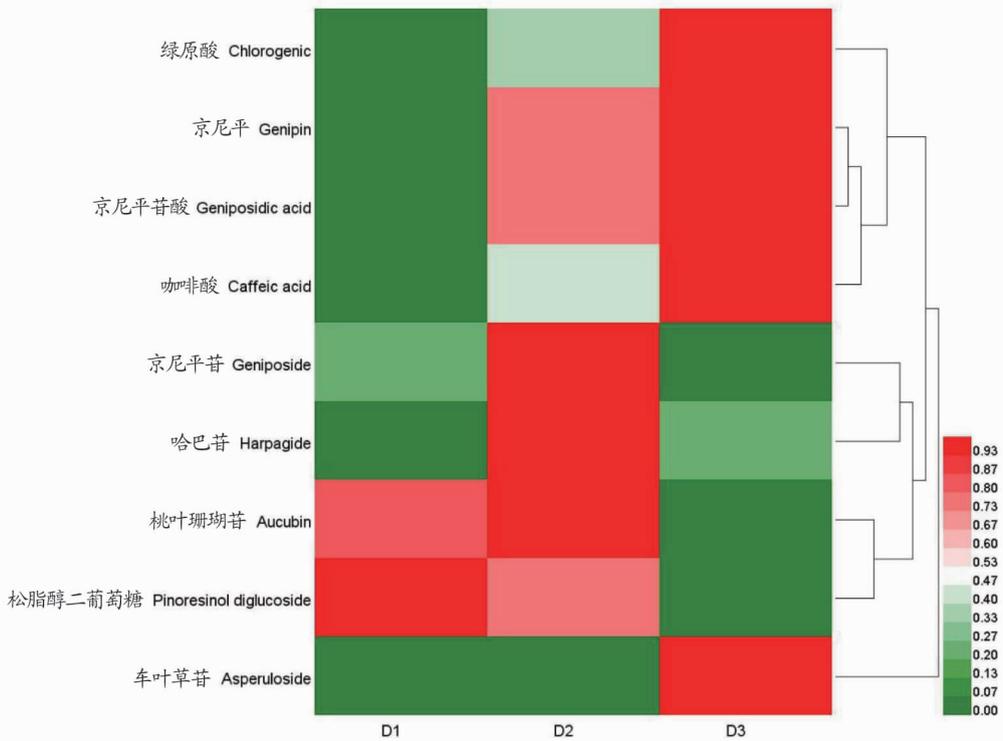


图 3 不同种植密度下杜仲叶片次生代谢产物含量

Fig.3 Contents of secondary metabolites in *Eucommia ulmoides* leaves under different planting densities

### 3 讨论

3.1 不同种植密度对杜仲生物量的影响 密度效应 (density effect) 是指生物种群内部个体间的关系即种内关系,一定时间内,当种群个体数目增加时,必定会出现临近个体之间的相互影响,即密度效应<sup>[2]</sup>。合理的种植密度是决定杜仲最终产量的关键,也是调节群体结构的重要途径。大量研究资料表明,适当地提高种植密度,可以改善植株对光照、氧气和水分等资源的利用效率,积累更多的干物质,从而增加作物产量<sup>[13]</sup>;但是当密度过大时,会造成养分、光照和水分不足的情况,会导致植株瘦弱,造成减产<sup>[14]</sup>。该研究表明,随着种植密度的增加,杜仲株高显著降低,而单株总叶片数、叶面积、叶厚及干物质积累量均在 6 000 株/hm<sup>2</sup> 种植密度下达到

最大。这与众多研究结果相似,赵小光等<sup>[15]</sup>对不同种植密度下甘蓝型油菜的光合生理研究中发现,当种植密度过大时,油菜绿叶面积和干物质积累量表现为先上升后下降的趋势;李小勇等<sup>[16]</sup>研究发现春玉米单株干物质积累量和积累速率都随密度的增加而减少。种植密度过高,杜仲单株为了获取更多的空间资源来进行光合,所以叶面积和叶厚度较高,但因透光率较低,通风较差,会加快植株个体的衰老,不利于杜仲后期的生长发育,导致产量降低<sup>[17]</sup>。在花生栽培中,新品种泰花 4 号的产量随密度的增大而增大,当超过最佳种植密度后随密度的增加而减小<sup>[18]</sup>。表明植物的产量随着种植密度的增大而升高,但是当种植密度超过一定程度时产量则会降低,因为种植密度增大至超过一定限度时会破坏

群体和个体发育的平衡关系。合理的种植密度能截获到更多的漏射光和透射光,改善杜仲营养分配与内在化学成分含量,进而提高产量和品质。

**3.2 不同种植密度对杜仲光合特性的影响** 植物的光合生理特性和种植密度之间关系密切,是评价植物生长发育和产量形成的重要生理指标<sup>[19]</sup>。研究表明,杜仲的各个光合气体交换参数对密度的响应变化差异较大。 $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  和  $T_r$  随密度的变化趋势相反。在种植密度为 3 000 株/hm<sup>2</sup> 时,4 个光合参数均达到最大,当密度超过 6 000 株/hm<sup>2</sup> 后,又随密度的增加而降低。所以在低密度下杜仲叶片受光条件最好,可得到较好的光照, $P_n$  最高,密度增加后,由于受到中上层叶片的遮阴,截获光能少,因此  $P_n$  较低。这与刘文兰等<sup>[20]</sup> 研究发现随种植密度的增加紫花苜蓿  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  均显著降低的结果一致。陈根云等<sup>[21]</sup> 在研究  $P_n$  与  $C_i$  的关系时,发现  $P_n$  的增加与  $C_i$  的增加有关。在该研究中, $C_i$  与  $P_n$  均随着密度的增加而下降,两者呈正相关。高密度种植下,由于植株群体压力过大,冠层内部透光率下降,群体的 CO<sub>2</sub> 释放量减少,导致光合作用下降<sup>[22]</sup>。因此,在合理的密度内,杜仲的光合能力与密度呈正相关,植株可以充分吸收光能,使叶和根系均衡协调生长,从而提高杜仲生产力。

叶绿素荧光作为光合作用与外界环境间的探针,对光合系统中光能的吸收、传递、耗散和分配有重要作用。PS II 最大光化学效率  $F_v/F_m$  代表 PS II 原初光能转换效率,实际光化学效率  $\Phi(II)$  表示光化学反应中消散的能量占叶片吸收光能的比例<sup>[23]</sup>, $q_p$  反映了 PS II 系统吸收的光能用于光化学电子传递的份额,NPQ 反映了以热能散失掉的部分<sup>[24]</sup>。该研究中种植密度对  $F_v/F_m$  无显著影响,说明此时杜仲可以做出一定的适应性调节,以抵抗密度过大导致的光抑制。 $\Phi(II)$ 、 $q_p$  和 ETR 随种植密度的增加显著下降。这与张雪悦等<sup>[25]</sup> 对越冬型黑麦草的叶绿素荧光特性得到的结果相近,张宏芝等<sup>[26]</sup> 研究发现随着小麦种植密度的增加, $\Phi(II)$ 、 $q_p$  和 ETR 显著降低,NPQ 值反而会升高,该试验结果与此一致。随着密度的增加,叶片受光抑制程度增加,造成 PS II 反应中心失活,PS II 反应中心天线色素吸收了过量的光能,不能及时地耗散,破坏了电子传递体,酶活性下降,从而降低了光能转换效率<sup>[27]</sup>。而  $q_p$  明显下降,NPQ 显著升高,表明杜仲为减轻光抑制对光合系统的影响,启动了 PS II 热耗散的光保护机制<sup>[28]</sup>。

叶绿素是植物进行光合作用的基础,是反映叶片生理活性变化的重要指标之一,其含量的高低直接反映该植物的营养状况和光合能力<sup>[29]</sup>。该研究结果表明,随种植密度的增加,杜仲叶绿素含量呈先上升后下降的趋势,叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量均在 D2 处理组(6 000 株/hm<sup>2</sup>) 达到最高。这与众多研究结果一致,李涛等<sup>[30]</sup> 研究发现薄荷叶片叶绿素含量随密度的增加显著下降。陈传永等<sup>[31]</sup> 认为玉米叶片叶绿素含量随种植密度增加而降低。显然,密度过大很可能加剧了植株根系对地下土壤资源的竞争,而在一定程度上致使叶片的叶绿素含量不升反降,并进而减少了叶片的光

能吸收<sup>[32]</sup>。但在该研究中,种植密度过高条件下叶片叶绿素含量的下降可能是高密度处理下群体之间通风和透光率差,个体间营养和生存空间竞争激烈,并且呼吸消耗增多,最终单株接收光照不充分所致。密度种植对 Chl a/b 影响不显著。

**3.3 不同种植密度对杜仲次生代谢产物的影响** 药用植物次生代谢产物是中药治疗疾病的重要物质基础<sup>[33-34]</sup>,其合成和积累与周围环境条件有着密切联系,能作为避免高能量光子到达叶片光合机构等敏感部位的“过滤剂”和“淬灭剂”<sup>[35]</sup>,保护叶肉细胞的光合机构以及生物大分子 DNA 等免受损伤。种植密度作为一种种群环境内部因子,不仅能影响其产量,而且对次生代谢产物积累也有显著影响<sup>[36]</sup>。大部分的研究都支持合理种植能提高植物次生代谢产物的含量<sup>[37]</sup>。该研究结果表明,在 D2(6 000 株/hm<sup>2</sup>) 和 D3(9 000 株/hm<sup>2</sup>) 处理组,杜仲叶片次生代谢产物显著增多。杨全等<sup>[38]</sup> 研究发现,适宜的密度下桔梗皂苷 D 的含量显著增加。高睿<sup>[39]</sup> 认为中密度种植下有助于乌拉尔甘草根部甘草酸的形成和积累。当中密度或高密度种植时,植株个体所拥有的生长空间及光照、水分、养分等资源较少,植株生长状况较差,因此杜仲激活了自身次生代谢产物合成的防御系统,合成了更多的次生代谢物。

#### 4 结论

从以上分析可以看出,杜仲的种植密度对各生长光合生理指标影响不同。杜仲单株叶片数量、叶面积、叶厚及干物质积累量均在 6 000 株/hm<sup>2</sup> 种植条件下达到最高;气体交换参数随种植密度的增加显著下降;种植密度对杜仲叶片最大光化学效率  $F_v/F_m$  无显著影响( $P>0.05$ ),而 PS II 实际光化学效率  $\Phi(II)$  和电子传递速率 ETR 随种植密度的增加显著降低( $P<0.05$ ),非光化学淬灭系数 NPQ 显著上升,光化学淬灭系数  $q_p$  显著下降,说明杜仲叶片光合作用与种植密度呈负相关;叶片叶绿素含量随种植密度的增加呈先上升后降低的趋势,在 6 000 株/hm<sup>2</sup> 种植密度下达到最高水平;叶片次生代谢产物含量在 6 000 和 9 000 株/hm<sup>2</sup> 种植密度下显著增加;说明杜仲最适宜的种植密度是 6 000 株/hm<sup>2</sup>,在此密度下,杜仲叶片保持良好的受光面积,水分和养分吸收充分,光合色素含量最高,干物质积累量最多。该研究为杜仲的优产高产栽培提供了重要的参考。

#### 参考文献

- [1] 王高鹏,程超民,孟淑霞.杜仲良种果园化高效栽培技术[J].绿色科技,2018(3):78-80.
- [2] 孟培.种植密度对不同品系丹参产量和品质的影响[D].泰安:山东农业大学,2013.
- [3] 王广明,冯乃杰,刘忠福,等.生长调节剂与密度对玉米光合性能及产量的影响[J].黑龙江八一农垦大学学报,2017,29(1):1-5,21.
- [4] LI X F, HAN Y C, WANG G P, et al. Response of cotton fruit growth, intraspecific competition and yield to plant density[J]. European journal of agronomy, 2020, 114(2020-01-06) [2020-03-21]. https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125991.
- [5] 贾方方.不同种植密度烟草叶面积指数的高光谱估测模型[J].中国烟草科学,2017,38(4):37-43.
- [6] 刘慧东.杜仲短周期矮株的密度效应和调节剂调控作用[D].北京:中国林业科学研究院,2018.
- [7] 张光辉,王松艳,张广平,等.杜仲栽培技术及应用价值分析[J].现代农

- 村科技,2018(7):60.
- [8] 杜红岩,刘攀峰,孙志强,等.我国杜仲产业发展布局探讨[J].经济林研究,2012,30(3):130-133,144.
- [9] CEN H Y, WENG H Y, YAO J N, et al. Chlorophyll fluorescence imaging uncovers photosynthetic fingerprint of citrus Huanglongbing[J]. *Frontiers in plant science*, 2017, 8: 1-11.
- [10] YAO J N, SUN D W, CEN H Y, et al. Phenotyping of *Arabidopsis* drought stress response using kinetic chlorophyll fluorescence and multicolor fluorescence imaging[J]. *Frontiers in plant science*, 2018, 9: 1-15.
- [11] 魏晓雪.外源 NO 对 UV-B 胁迫下红松幼苗生理特性的影响[D].哈尔滨:东北林业大学,2011.
- [12] DONG J E, MA X H, WEI Q, et al. Effects of growing location on the contents of secondary metabolites in the leaves of four selected superior clones of *Eucommia ulmoides*[J]. *Industrial crops and products*, 2011, 34(3):1607-1614.
- [13] 赵智勇,李秀绒,柴永峰,等.播期、播量和氮肥对强筋小麦‘运早 618’产量和品质的影响[J].中国农学通报,2016,32(21):28-31.
- [14] 杨浩,胡海,汪灿,等.播期、施肥量和种植密度对糯小麦‘1718WX’的品质、产量及产量构成因素的影响[J].西南大学学报(自然科学版),2015,37(2):12-17.
- [15] 赵小光,张耀文,陈文杰,等.不同种植密度下甘蓝型油菜光合生理特性的差异[J].西南农业学报,2019,32(7):1531-1536.
- [16] 李小勇,唐启源,李迪秦,等.不同种植密度对超高产稻田春玉米产量性状及光合生理特性的影响[J].华北农学报,2011,26(5):174-180.
- [17] 张永丽,蓝岚,李雁鸣,等.种植密度对杂种小麦 C6-38/Py85-1 群体生长和籽粒产量的影响[J].麦类作物学报,2008,28(1):113-117.
- [18] 丁磊,唐伟,王书勤,等.种植密度对花生新品种泰花 4 号生育及产量的影响[J].安徽农学通报,2005,11(2):22,45.
- [19] 吕元锋.种植方式和密度对夏玉米光合特征及产量的影响[J].江西农业,2018(16):51.
- [20] 刘文兰,师尚礼,田福平.种植密度对紫花苜蓿生物量与不同叶位光合特性的影响[J].草原与草坪,2017,37(4):14-19,25.
- [21] 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.
- [22] 王广明,冯乃杰,刘忠福,等.生长调节剂与密度对玉米光合性能及产量的影响[J].黑龙江八一农垦大学学报,2017,29(1):1-5,21.
- [23] 王倩茜,崔明灼,严美玲,等.不同种植密度对烟农 173 产量及光合特性的影响[J].安徽农学通报,2019,25(23):45-47,51.
- [24] 刘书仁,郭世荣,程玉静,等.外源脯氨酸对高温胁迫下黄瓜幼苗叶片 AsA-GSH 循环和光合荧光特性的影响[J].西北植物学报,2010,30(2):309-316.
- [25] 张雪悦,左师宇,田礼欣,等.不同密度下越冬黑麦产量形成的光合特性差异[J].草业学报,2019,28(3):131-141.
- [26] 张宏芝,陈兴武,雷钧杰,等.杏麦间作模式下小麦光合速率、叶绿素荧光及产量对追氮量和播种密度的响应[J].麦类作物学报,2015,35(3):387-393.
- [27] 白令君,王建英,崔乃杰,等.抗坏血酸与铁离子反应的 ESR 及 UV-VIS 研究[J].生物化学与生物物理学报,1997,29(6):527-532.
- [28] 刘建新,王金成,王瑞娟,等.外源一氧化氮对渗透胁迫下黑麦草幼苗光合和生物发光特性的影响[J].草业学报,2013,22(1):210-216.
- [29] 赵洪兵,郭会君,赵林妹,等.空间环境诱变小麦叶绿素缺失突变体的主要农艺性状和光合特性[J].作物学报,2011,37(1):119-126.
- [30] 李涛,姜闯道.密植对薄荷叶片光系统II功能的影响[J].植物生理学报,2017,53(7):1279-1286.
- [31] 陈传永,侯海鹏,李强,等.种植密度对不同玉米品种叶片光合特性与碳、氮变化的影响[J].作物学报,2010,36(5):871-878.
- [32] LI T, LIU Y J, SHI L, et al. Systemic regulation of photosynthetic function in field-grown sorghum [J]. *Plant physiology biochemistry*, 2015, 94: 86-94.
- [33] 董娟娥,梁宗锁.植物次生代谢物积累量影响因素分析[J].西北植物学报,2004,24(10):1979-1983.
- [34] 王红星,乔传英,古红梅.影响植物次生代谢产物形成的因素[J].安徽农业科学,2007,35(35):11376-11377,11405.
- [35] 刘佳钰,王蓉,张弛,等.UV-B 辐射与植物次级代谢产物变化的研究进展[J].基因组学与应用生物学,2017,36(8):3157-3166.
- [36] 魏焕勇.种群密度对喜树幼苗生物量及喜树碱含量的影响[D].哈尔滨:东北林业大学,2005.
- [37] 王升,蒋待泉,康传志,等.药用植物次生代谢在中药材生态种植中的作用及利用[J].中国中药杂志,2020,45(9):2002-2008.
- [38] 杨全,王红霞,王文全.密度对桔梗光合生理特性及产量性状的影响[J].中药材,2008,31(6):811-813.
- [39] 高睿.栽培密度对乌拉尔甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)生长与有效成分积累的影响及机理分析[D].石河子:石河子大学,2017.

(上接第 165 页)

- [7] 高亚玲,张静,高秀玲,等.预知子的化学成分、药理作用与临床应用研究[J].河北化工,2011,34(5):35-37,52.
- [8] 任红艳,方肇勤,梁超.预知子、白花蛇舌草抑制肝癌细胞恶性增殖的研究[J].辽宁中医杂志,2013,40(12):2553-2555,2637.
- [9] YANG C F, LI L, MA Z H, et al. Hepatoprotective effect of methyl ferulic acid against carbon tetrachloride-induced acute liver injury in rats[J]. *Experimental and therapeutic medicine*, 2018, 15(3):2228-2238.
- [10] 杜斌,蔡维维,陈俊良,等.25%四氯化碳诱导小鼠急性肝损伤模型血清 AST、ALT 水平变化[J].现代医药卫生,2018,34(8):1121-1122,1127.
- [11] 郑红琴,魏慧聪.血清 ALT、AST 和 GGT 水平检测在肝脏疾病诊断中的应用价值[J].河南医学研究,2018,27(24):4467-4468.
- [12] BRUINSMA B G, WU W, ZAER S, et al. Warm ischemic injury is reflected in the release of injury markers during cold preservation of the human liver[J]. *PLoS One*, 2015, 10(3):1-9.
- [13] 周璐,宋新龙,吕军苹,等.马齿苋对四氯化碳诱导小鼠急性肝损伤的保护作用[J].中国实验方剂学杂志,2020,26(10):35-43.
- [14] 卢瑾.ALT、AST、ALP 对病毒性肝炎患者病情发生发展的影响研究[J].标记免疫分析与临床,2020,27(1):67-69,95.
- [15] 位松华.ALT、AST、ALP、 $\gamma$ -GT 组合实验室检验结果分析在各类肝胆疾病诊断中的临床价值[J].检验医学与临床,2016,13(6):848-849.
- [16] 张振,马磊,李芳芳,等.异甘草酸镁联合还原型谷胱甘肽防治化疗药致肝损伤的疗效观察[J].中国医院用药评价与分析,2018,18(9):1182-1184.
- [17] 刘永玲,谢国芳,王威,等.八月瓜叶、果皮和果肉中酚类、V<sub>c</sub> 含量及其抗氧化能力分析[J].食品研究与开发,2019,40(15):66-72.