

中/国/资/源/生/物/研/究/系/列

竹节参种质资源 与皂苷应用基础研究

张 来 主编



科学出版社

中国资源生物研究系列

竹节参种质资源与皂苷 应用基础研究

张 来 主编

国家自然科学基金(31660252, 81102796)、贵州省优秀青年科技人才专项[黔科合人字(2015)18号]、贵州省教育厅创新性重大群体项目(黔教合KY[2016]049)资助。

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

竹节参(*Panax japonicus* C. A. Meyer.)为五加科人参属的药用植物,属我国珍稀濒危的名贵“七类”中草药之一,具有南药三七活血化瘀和北药人参滋补强壮之功效。本书系统介绍了竹节参种质资源开发和皂苷应用研究的相关成果及最新进展,内容包括:竹节参生物学特征;竹节参种质资源开发;竹节参皂苷检测及含量积累规律;竹节参皂苷生物活性及叶的生物学鉴定;竹节参毛状根生物转化的理论基础、试验技术与实践;竹节参三萜皂苷的基因工程与代谢调控。

本书图文并茂,内容系统完整,可作为生物学、农学、林学等专业本科生和研究生,以及相关领域科研人员的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

竹节参种质资源与皂苷应用基础研究 / 张来主编. —北京: 科学出版社, 2019.5

ISBN 978-7-03-061237-3

I. ①竹… II. ①张… III. ①竹节参-种质资源-研究 IV. ①S567.230.24

中国版本图书馆CIP数据核字(2019)第092750号

责任编辑: 李 悦 刘 晶 / 责任校对: 严 娜

责任印制: 吴兆东 / 封面设计: 刘新新

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京教图印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2019年5月第 一 版 开本: 720 × 1000 1/16

2019年5月第一次印刷 印张: 11 1/2

字数: 226 800

定价: 108.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

《竹节参种质资源与皂苷应用基础研究》

编辑委员会

主 编：张 来

副 主 编：梁 娥 从春蕾 杨碧昌

编写人员：齐敏杰 张显强 黄元射

前 言

竹节参(*Panax japonicus* C.A.Meyer.)属五加科人参属植物,生于遮阴度较大的山坡沟边、阴湿地带或岩石沟涧旁,分布于中国、日本和朝鲜,在我国则主要分布于云南、贵州、四川、湖北等地,中国西南地区是竹节参生物多样性的分布中心。竹节参收载于《中华人民共和国药典》,具有我国南药三七和北药人参的综合功效。2005年笔者跟随贵州师范大学王丞录老师在六盘水野外植物学实习时偶然发现野生竹节参植株并带回实验室栽培和培养,于是便开启了竹节参种质资源和皂苷代谢调控的相关研究工作。在国家自然科学基金、贵州省中药现代化专项、贵州省优秀青年科技人才专项、贵州省教育厅创新性重大群体项目等10余项课题的联合支持下,历时10余年深入系统地开展了竹节参种质资源开发利用、三萜皂苷生物转化和基因工程代谢调控等方面的研究工作。

本书系统介绍了本团队对竹节参的研究成果与最新研究进展,主要包括:从竹节参形态生物学特征、繁殖生物学特征、光合作用特征和伴生植物种群等方面介绍竹节参生物学特性;从竹节参种子繁殖技术、组织育苗技术、地下块茎繁殖技术、种苗栽培技术和病虫害防治技术等方面阐述了竹节参种质资源的开发与利用;建立了竹节参皂苷提取工艺和检测方法,跟踪竹节参皂苷含量积累规律,为竹节参药材的合理采收提供科学依据;构建竹节参皂苷毛状根生物转化技术和离体培养技术体系,成功培养竹节参毛状根单克隆系PJ系列,为极为稀少的竹节参生产皂苷开辟了一条不依赖原植物体的全新有效途径;在鲨烯合酶(SS)基因的克隆、组织表达谱、生物信息学功能分析、植物高效表达载体的构建、转化和转录组通用密码子偏好性分析等方面对竹节参三萜皂苷(TS)合成酶基因SS的克隆与表达调控进行研究,阐明竹节参在分子水平上的代谢调控机制;从抗氧化、抗肿瘤、抗衰老等方面介绍竹节参皂苷生物活性试验及叶的生药学鉴定试验;介绍植物毛状根生物转化试验技术,以帮助读者了解竹节参毛状根生物转化的原理、方法及其离体培养技术。

十余年弹指一挥间,回首这些年来研究竹节参的艰辛感慨万千,有成功的经验和喜悦,也有失败的教训和泪水。本书既是对竹节参研究工作的回顾,又是对竹节参药用植物种质资源开发和皂苷应用研究的阶段性总结。诚然,随着生物技术的不断发展,种质资源的开发、毛状根生物转化技术和基因工程技术的研究将会赋予新的时代内涵和特征。本书在撰写过程中为了著作的系统性和

完整性，引用了部分学者的研究成果，但由于篇幅有限未能列出全部参考文献。在此，真诚感谢书中所涉及竹节参研究的所有前辈和同仁。

由于作者精力和水平有限，疏漏之处在所难免，恳请同行和读者批评指正。

张 来

2018 年于芜湖

目 录

前言

第一篇 竹节参种质资源

第一章 竹节参生物学特征	3
第一节 形态学特征及其多样性	3
1.1 形态学特征	3
1.2 地上营养器官形态多样性	3
1.3 地下根和根状茎形态发育	4
第二节 竹节参光合作用及其伴生植物	5
2.1 光合作用	5
2.2 伴生植物	6
第三节 繁殖生物学特征	9
3.1 开花特征	9
3.2 雌配子体发育特征	11
3.3 有性繁殖特征	13
3.4 无性繁殖特征	13
第二章 竹节参繁殖与栽培管理	14
第一节 种子繁殖技术	14
1.1 GA_3 浓度对竹节参种子萌发的影响	14
1.2 浸种时间对竹节参种子萌发的影响	15
1.3 浸种温度对竹节参种子萌发的影响	16
1.4 正交试验优化竹节参种子萌发条件	16
第二节 组培繁殖技术	19
2.1 不同消毒方法对竹节参愈伤组织诱导的影响	19
2.2 不同激素水平对竹节参愈伤组织诱导的影响	20
2.3 不同激素水平对竹节参芽诱导的影响	23
2.4 不同激素水平对竹节参根诱导的影响	24
2.5 竹节参室外移栽	25
第三节 地下块茎繁殖技术	26
3.1 切块时间与出苗率的关系	26
3.2 根状茎粗细与苗大小的关系	26

第四节 种苗栽培技术·····	27
4.1 选地与整地·····	27
4.2 定植与遮阴·····	27
4.3 移栽规格·····	28
4.4 起苗移栽·····	28
第五节 田间管理技术·····	28
5.1 除草·····	28
5.2 松土·····	29
5.3 追肥·····	29
5.4 培土·····	29
5.5 调节遮阴度·····	30
5.6 防旱排涝·····	30
5.7 疏花疏果·····	30
5.8 防寒越冬·····	30
第六节 病虫害防治技术·····	30
6.1 疫病·····	31
6.2 红皮病·····	31
6.3 蛴螬和地老虎·····	32
6.4 立枯病·····	32
6.5 锈腐病、根腐病和菌核病·····	32

第二篇 竹节参皂苷检测及其生物活性

第三章 竹节参皂苷检测及含量积累规律·····	35
第一节 竹节参皂苷提取工艺·····	36
第二节 竹节参总皂苷检测方法与含量积累规律·····	37
2.1 总皂苷检测方法考察·····	37
2.2 竹节参根总皂苷含量动态变化·····	39
第三节 竹节参人参皂苷单体检测方法与含量积累规律·····	40
3.1 人参皂苷单体检测·····	40
3.2 人参单体皂苷含量动态变化规律·····	43
第四章 竹节参皂苷生物活性·····	47
第一节 抗氧化作用·····	47
1.1 实验方法·····	47
1.2 实验结果·····	47
1.3 结论·····	47
第二节 抗疲劳作用·····	48

2.1 实验方法	48
2.2 实验结果	48
2.3 结论	49
第三节 抗炎作用	49
3.1 实验方法	49
3.2 实验结果	50
3.3 结论	50
第四节 镇痛作用	50
4.1 实验方法	50
4.2 实验结果	51
4.3 结论	51
第五节 抑制肿瘤作用	51
5.1 实验方法	51
5.2 实验结果	52
5.3 结论	53
第六节 免疫调节作用	53
6.1 实验方法	53
6.2 实验结果	54
6.3 结论	54
第七节 竹节参叶的生药学鉴定	55
7.1 生药性状	55
7.2 药材性状	55
7.3 显微特征	55
7.4 薄层层析鉴别	56

第三篇 竹节参毛状根培养的理论及实践

第五章 竹节参毛状根培养的理论基础	61
第一节 发根农杆菌的分类和结构特征	61
1.1 发根农杆菌的分类	61
1.2 发根农杆菌的结构特征及功能	62
第二节 发根农杆菌 Ri 质粒介导的植物遗传转化原理及过程	64
2.1 发根农杆菌 Ri 质粒介导的遗传转化机制	65
2.2 发根农杆菌 Ri 质粒介导的基因转化策略	67
2.3 发根农杆菌 Ri 质粒介导的转化方法	70
2.4 发根农杆菌 Ri 质粒介导基因转化的影响因素	71
第三节 发根农杆菌 Ri 质粒诱导产生毛状根的特点	74

第四节	毛状根的培养与检测	75
4.1	毛状根的培养	75
4.2	培养毛状根的检测	76
第五节	生物反应器与毛状根大规模培养	77
5.1	毛状根大规模培养的新型反应器设计原则	77
5.2	适用于毛状根大规模培养的生物反应器	78
5.3	毛状根大规模培养的新技术	81
第六节	毛状根培养条件筛选	81
第七节	影响毛状根次生代谢产物合成的因素	83
7.1	化学因素	83
7.2	物理条件	88
7.3	诱导子	90
第六章	竹节参毛状根培养的实验技术	94
第一节	受体转化体系的构建	94
1.1	利用种子建立受体转化材料	94
1.2	利用外植体建立受体转化材料	96
第二节	毛状根的诱导与培养	97
2.1	实验原理	97
2.2	实验操作过程	98
2.3	YEB 培养基的配制	99
第三节	毛状根 DNA 的提取及 PCR 检测	99
3.1	毛状根的 DNA 提取	99
3.2	植物转化毛状根的 PCR 检测	102
第四节	药用植物毛状根中次生代谢产物的测定	104
4.1	植物毛状根中特征成分的总物质含量测定	104
4.2	植物毛状根中单体成分的 HPLC 测定	106
第五节	毛状根离体培养及植株再生	107
5.1	实验原理与目的	107
5.2	材料与试剂	107
5.3	实验方法	107
第六节	毛状根 <i>rol</i> 序列基因的克隆	108
6.1	植物毛状根 RNA 的提取	108
6.2	植物毛状根 <i>rol</i> 序列基因的克隆	110
第七节	发根农杆菌介导的目的基因转化	117
7.1	实验原理	117
7.2	材料	117

7.3 操作过程	117
第七章 应用毛状根培养技术合成竹节参皂苷	119
第一节 竹节参毛状根培养技术体系	119
1.1 毛状根的诱导与培养	119
1.2 共培养时间对竹节参毛状根诱导的影响	120
1.3 植物生长调节物质对竹节参毛状根生物量积累的影响	121
1.4 培养时间对竹节参毛状根生物量积累的影响	122
1.5 毛状根中 <i>rolB</i> 基因的 PCR 扩增	122
第二节 竹节参毛状根合成皂苷	123
2.1 竹节参毛状根中人参皂苷的含量	123
2.2 竹节参毛状根中人参皂苷含量动态变化规律	127
第三节 竹节参毛状根培养合成精油	133
3.1 精油含量及其成分	134
3.2 基本成分和特征成分比较	135
3.3 生物合成与转化	136
第四篇 竹节参三萜皂苷基因工程与代谢调控	
第八章 竹节参三萜皂苷代谢基因工程	141
第一节 <i>SS</i> 基因的克隆及组织表达谱	142
1.1 RNA 的提取与检测	142
1.2 <i>SS</i> 基因核心片段的扩增	142
1.3 <i>SS</i> 基因 3'和 5'-RACE 片段的扩增	143
1.4 <i>SS</i> 基因全长的扩增	144
1.5 组织表达谱	145
第二节 <i>SS</i> 基因的生物学信息	145
2.1 基因全长 cDNA 序列	145
2.2 氨基酸序列与其他物种多重比对	145
2.3 氨基酸理化性质	148
2.4 氨基酸翻译后磷酸化修饰	149
2.5 信号肽	150
2.6 亚细胞定位	151
2.7 跨膜结构域	151
2.8 Domain 功能结构域	152
2.9 Motif 结构	152
2.10 蛋白质二级结构和三级结构	153
2.11 系统进化树	154

第三节	SS 基因植物高效表达载体的构建及转化	155
3.1	SS 基因植物表达载体的构建	155
3.2	潮霉素致死浓度的筛选	156
3.3	工程菌转化烟草及其生长	157
3.4	分子检测转基因烟草	158
3.5	转化烟草中人参皂苷 Re 含量	159
第四节	竹节参转录组通用密码子偏好性分析	160
4.1	GC 含量分析及中性绘图	160
4.2	竹节参基因有效密码子数	161
4.3	同义密码子相对使用度及最优密码子	162
4.4	PR2-plot 分析	165
参考文献		167

第一篇 竹节参种质资源

从竹节参(*Panax japonicus* C.A.Meyer.)形态生物学特征、繁殖生物学特征、光合作用特征和伴生植物种群等方面系统介绍竹节参生物学特性；从竹节参种子繁殖技术、组织育苗技术、地下块茎繁殖技术、种苗栽培技术和病虫害防治技术等方面阐述竹节参种质资源的创新、开发、保护和病虫害防治。

第一章 竹节参生物学特征

竹节参(*P. japonicus*)别名竹节人参、竹节三七、竹根七、白三七、北三七、大叶三七,属五加科人参属植物,以干燥根茎入药(贵州植物志编委会,1989)。竹节参有不同变种,大叶三七(*P. japonicus*)为竹节参原种,羽叶三七[*P. japonicus* C. A. Mey. var. *Bipin natifidus* (Seem.) C. Y. Wu & K. M. Feng]、秀丽假人参(扣子七)[*P. japonicus* C. A. Mey. var. *maior* (Burkill) C. Y. Wu & K. M. Feng]、狭叶竹节参[*D. japonicum* C. A. Mey. var. *angustifolium* (Burkill) Cheng & Chu]均为变种(林先明,2006)。其未见于历代本草,《本草纲目拾遗》中始有记载,是2005年版《中华人民共和国药典》(简称《中国药典》)收录的品种之一,属我国特有珍贵中药材。竹节参性温、味甘、微苦,有滋补强壮、散瘀止痛、止血祛痰等功效,具我国北药人参和南药三七的功用,在民间俗称“草药之王”。

第一节 形态学特征及其多样性

1.1 形态学特征

竹节参是多年生草本植物,高40~120cm,根状茎横卧呈竹鞭状,节结膨大,节间较短,每节有一浅环状茎痕,侧面常生多数锥状肉质根,末端有一参状尾,草医称之为“胆”。茎直立,平滑。掌状复叶轮生茎顶,小叶3~7片,呈阔卵形、卵形、卵状披针形或披针形,长3.5~11cm,宽1~3cm,边缘有锯齿。伞形花序单一,顶生,或有少数分支;花瓣5,淡黄绿色;雄蕊5;子房下位,2室,花柱2。核果浆果状,球形,成熟时呈红色。花期5~6月,果实成熟期7~8月(国家药典委员会,2005)。

1.2 地上营养器官形态多样性

株高是反映竹节参植株形态的主要方面,1年生植株株高5~7cm,平均株高6cm,植株间差异不大;2年生植株株高7~13cm,平均8.8cm,植株间有一定差异;3年生植株株高13~72cm,频数分析表明株高在31~58cm占70%,平均株高42.4cm,基本符合正态分布规律;多年生植株株高在35~120cm,平均株高71.2cm,也基本符合正态分布规律。随着苗龄增加,平均株高逐年增加,同时株间的差异也是迅速扩大,因此可以认为这种差异是遗传基因的差异随着种植时间的推移,其表现型差异的累积效应。对叶下高(茎长)的调查结果与此相似。调查发现3年生与多年生植株花序与复叶叶柄的夹角在植株间也有很大差异,有45°、

60°、90°三种类型，夹角的大小影响植株株形：夹角小，株形紧凑，有利于密植；夹角大，株型松散，宜稀植。观察发现夹角大小与种植密度无关，是植株本身的遗传特性之一。

3年生以下竹节参基本都是单茎，个别是双茎；多年生植株绝大部分是单茎，10%左右是双茎，少数是3个或3个以上的多茎。从茎色上看，1年生植株差异不大；2年生以上植株差异明显：有绿色、紫绿色、紫色3种，其中紫色在2年生、3年生、多年生植株中分别占7%、7.5%和10%；紫绿色在2年生、3年生、多年生植株中分别占5%、5%和8.25%。从茎粗上看，一般叶下为较粗的圆柱状茎，叶上为较细的花序，试验中对植株叶下距地表的茎中部茎粗进行了测量和分析，1年生植株茎粗1mm，2年生植株茎粗2mm，同龄植株几乎没有差异；3年生以上植株茎粗差异较大，为2~5mm，平均茎粗3.53mm；其中以3~4mm居多，2mm的占3%，5mm的占7%。多年生植株茎粗差异更大，变幅在2~9mm，平均茎粗5.2mm；其中茎粗为4~6mm的占80%，7mm以上的占10%，4mm以下的只占10%。

竹节参1年生植株只有3~5片小叶呈掌状轮生于茎顶，其中3片叶的占40%，5片叶的占60%。2年生植株除4%的有2片复叶外，96%的均只有5片小叶呈掌状轮生于茎顶。3年生植株都有2~4片复叶，其中2片复叶的占6%，3片复叶的占78%，4片复叶的占16%。78%的植株每片复叶上的小叶数相等均为5枚，另外10%的植株至少有1片复叶的小叶数为6~7枚，12%的植株至少有1片复叶的小叶数少于5枚。多年生植株都有3~5片复叶，其中3片复叶的占29%，4片复叶的占32.5%，5片复叶的占38.5%。45%的植株每片复叶上的小叶数相等均为5枚，另外30%的植株至少有1片复叶的小叶数为6~7枚，25%的植株至少有1片复叶的小叶数少于5枚。由此可见，竹节参叶片数也不是简单地以“三枝五叶”所能描述的。竹节参小叶的形状有阔卵形、卵形、卵状披针形或披针形4种，每个复叶的各片小叶大小均不一样，其中有1片较大。观察表明，随着苗龄的增长，叶面积也增大。2年生植株最大叶（指复叶上的小叶中的最大叶，下同）长3~7cm、宽3~4cm。3年生植株最大叶叶长7~14cm，平均叶长11cm；宽3~5cm，平均叶宽4cm。多年生植株最大叶叶长8~19cm，平均叶长13.4cm；宽3~9.5cm，平均叶宽6.4cm。竹节参叶色有浅绿色、绿色、深绿色3种；叶边缘有锯齿，且深浅不一，有5%表现为深齿，有5%表现为深波状叶。叶表面有的光滑、平坦，有的平坦有毛，有的粗糙不平，同时色泽不匀。

1.3 地下根和根状茎形态发育

1.3.1 根的膨大过程与组织分化

由于根-下胚轴的加粗生长，使地上部分呈纺锤形。根是由胚根发育而成的，

为二元型, 1 年生的主根还具有吸收功能, 在根毛区周围分布着大的根毛。2 年生根中除木质部和韧皮部薄壁细胞中淀粉含量有所增加外, 还出现了草酸钙簇晶。多年生肉质根已转化为储藏根, 除尚有退化的木质导管外, 几乎全是储藏薄壁细胞, 射线薄壁细胞中的储藏物尤为明显。肉质根每年都有不同程度的增粗, 但并未改变其正常的组织结构, 而是发育出大量的薄壁细胞, 其中木薄壁细胞和射线薄壁细胞尤为发达, 其间还分布大量的分泌道。分泌道是由细胞分裂所形成的, 其周围有一圈完整的细胞, 这圈细胞较小, 其内含有染色较深的物质, 与周围含大量淀粉粒的细胞有明显的差异。另外, 分布在主根周围的侧根也有所增粗, 其增粗方式与主根大体相同, 增粗的侧根在主根及根状茎中都有发生, 且均为内起源。除此之外, 有部分季节性吸收根, 每年更新一次, 在生长期末吸收根萎缩脱落, 并在根痕附近同时形成越冬根原基。在下一年春天, 越冬根原基再萌动形成新的吸收根。这部分根将不会发生增粗现象。

1.3.2 根状茎的形态发生与组织分化

竹节参在每年 3 月初开始抽出枝叶, 地上部分在 9 月上中旬开始倒苗, 第二年再重新长出。地上茎基部发育成节间粗壮短缩的根状茎。根状茎每年都有不同程度的增粗, 后期的根状茎已转化成具有储藏功能的器官。每年秋冬季节, 地上部分枯萎时, 在茎顶端形成顶芽越冬, 同时在稍下部位还有一个潜伏芽, 以便在顶芽遭受损伤时, 替代顶芽的功能。在生长期内, 地上部分的茎在维管束外部发育出具有支持功能的厚角组织, 维管束一般是一个。茎的基部则逐年膨大, 含有大量的储藏薄壁细胞。因而在生长后期, 多年生根状茎与多年生肉质根一样, 都成为仅具储藏功能的器官了。同时在每年的生长期内, 也会在根状茎上长出季节性吸收根, 起到根的吸收作用。这种季节性吸收根与人参很相似。试验表明, 竹节参根和根状茎生长到了一定年限, 其增粗生长变得非常缓慢, 且必会被限制继续增粗(张晓艳等, 1991)。

第二节 竹节参光合作用及其伴生植物

2.1 光合作用

2.1.1 竹节参的光饱和点及光补偿点

竹节参是喜阴植物, 强光反而会损伤竹节参叶片, 光照强度 (PAR) 一般在 $100\sim170\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 竹节参的光合速率最大, 在满足生长对最大辐射需求的同时, 应防止叶片受到损伤。阴生植物的光饱和点在 $180\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 以下。竹节参的光饱和点在 $150\sim180\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。竹节参即使在晴天光照强度为 $764\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$

时, 其光合速率也只为 $3.9\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 这表明它的光能利用率很低, 当光照强度超过它的光饱和点以后, 强光反而会抑制它的光合作用, 可以通过人为的方法增加散射光的强度, 如人工搭遮阴棚, 可使竹节参达到光饱和点, 这是人工种植竹节参增产的一个方法。不仅如此, 竹节参的光合速率也受到空气湿度、温度以及叶片温度等因素的影响。竹节参在叶片温度为 17.1°C 时, 光合速率为 $7.3\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; 温度为 16.5°C 时, 光合速率为 $8.7\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。竹节参的光补偿点在 $3\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 左右, 当光照强度为 $3\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 净光合速率为 0。竹节参在晴天时, 都同时出现了明显的“光合双峰”现象, 即在光照强度很大的条件下, 阴生植物的光合作用反而受到抑制, 呈现早上、下午光合速率高, 而中午光合速率低的“双峰现象”。

2.1.2 光对蒸腾速率、气孔导度、细胞间二氧化碳浓度的影响

光是影响蒸腾作用的主要外界条件。在阴天, 光照强度分别为 $60\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $54\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $39\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 竹节参的蒸腾速率分别为 $1.0\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $2.1\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $1.2\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; 而晴天光照强度为 $175\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $764\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $142\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 竹节参的蒸腾速率分别为 $0.934\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $0.814\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $0.653\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。这是由于当光照过强时, 竹节参为了防止因蒸腾速率过快而丢失水分, 降低了蒸腾速率。

光照是调节气孔导度的主要信号。阴天光照强度分别为 $60\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $54\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $39\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 竹节参气孔导度为 $180\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $356\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $125\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; 而晴天光照强度分别为 $175\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $764\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $142\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 竹节参气孔导度为 $164\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $38\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $119\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。所以, 在一定的范围内, 光照强度可以增加细胞之间的气孔导度, 但当光照过强时, 会在一定程度上减少细胞之间的气孔导度, 从而导致蒸腾速率的降低, 这是为了防止植物因蒸腾速率过强而丢失水分。

细胞间二氧化碳浓度也受到光照强度的影响。当光照强度为 $60\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $54\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $39\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 竹节参细胞间的二氧化碳浓度分别为 347ppm ^①、 335ppm 、 329ppm ; 而当光照强度为 $175\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $764\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、 $142\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 竹节参的细胞间二氧化碳浓度分别为 297ppm 、 210ppm 、 251ppm , 可见, 细胞间二氧化碳浓度随着光照强度的增加而降低。

2.2 伴生植物

对竹节参试验基地中伴生植物进行采集、标本制作、分类鉴定, 结果为 14 科 21 种(表 1-1)(张勇等, 2014)。在所调查植物中菊科、毛茛科、十字花科、车

^① $1\text{ppm}=1\times 10^{-6}$, 下同。