

不同水分和施氮量对催吐萝芙木光合特性和生长的影响*

贺正山^{1,2} 蔡志全¹ 蔡传涛^{1**}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园 勐腊 666303; 2. 中国科学院研究生院 北京 100049)

摘 要 在西双版纳干季, 田间试验探讨了水分胁迫下施氮量[不施氮、低量施氮($1.25 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$)、高量施氮($3.75 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$)]对两年生催吐萝芙木(*Rauvolfia vomitoria* Afzel.)生长和光合的影响。结果表明: 水分胁迫显著降低了催吐萝芙木叶片相对含水量(LRWC), 但 LRWC 仍在 85%以上, 属于低度水分胁迫, 其最大净光合速率、气孔导度、比叶面积、茎重比以及株高、基径和生物量的相对生长速率均较无水分胁迫时低。水分胁迫下, 低量施氮可使最大净光合速率、蒸腾速率、根重比升高, 使株高、基径和生物量的相对生长速率增加, 从而明显增加最终根产量; 而高量施氮则会增加幼树对干旱的敏感性, 加重干旱对催吐萝芙木光合和生长的抑制作用。水分与施氮量交互作用对催吐萝芙木叶片相对含水量、最大净光合速率、水分利用效率、比叶面积和根重比的影响显著, 表明施氮量对其影响视水分胁迫状况而不同。因此, 为获得催吐萝芙木最大根产量, 应在干季收获期前少量施用氮肥。

关键词 催吐萝芙木 水分胁迫 施氮量 光合 生长率 水分利用效率 根产量

中图分类号: S567.1; Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2010)04-0758-07

Effect of water and nitrogen on photosynthetic characteristics and growth of *Rauvolfia vomitoria*

HE Zheng-Shan^{1,2}, CAI Zhi-Quan¹, CAI Chuan-Tao¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract A field experiment was conducted in Xishuangbanna during the dry season to study photosynthetic and growth characteristics of 2-year-old *Rauvolfia vomitoria* Afzel. under different water and nitrogen treatments. A well-watered condition and a water-stress condition for the water treatments, along with zero N, low N ($1.25 \text{ g} \cdot \text{plant}^{-1}$) and high N ($3.75 \text{ g} \cdot \text{plant}^{-1}$) treatments were used in the study. The results show that leaf relative water content (LRWC), maximum net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (g_s), specific leaf area (SLA), stem mass fraction (SMF) and relative growth rates of height (RGR_H), basal diameter (RGR_D) and biomass (RGR_B) under water-stress condition are lower than those under the well-watered condition. Low N treatment significantly eases water stress induced depression in P_n , RGR_H , RGR_D and RGR_B , and increases transpiration rate (E), root mass fraction (RMF). This significantly enhances root yield (Y_R) compared with zero N and water stress treatment. High N treatment increases drought sensitivity, aggravating photosynthetic and growth depressions of *R. vomitoria*. The interaction between N rate and drought significantly affects LRWC, P_n , instantaneous water use efficiency (WUE_i), SLA, and RMF. This implies that different N rates have different effects under different water conditions. It is concluded that low nitrogen fertilization rate during dry season in Xishuangbanna maximizes root yield of *R. vomitoria*.

Key words *Rauvolfia vomitoria* Afzel., Water stress, Nitrogen rate, Photosynthesis, Growth rate, Water use efficiency, Root yield

(Received Sept. 25, 2009; accepted Jan. 13, 2010)

* 中国科学院“西部之光”人才培养项目和云南省重大产业关键技术研究项目资助

** 通讯作者: 蔡传涛(1964~), 男, 硕士, 副研究员, 主要研究方向为药用植物引种驯化、GAP 规范化栽培及产业化技术。E-mail: caict@xtbg.ac.cn
贺正山(1984~), 男, 硕士, 主要从事药用植物栽培技术研究。E-mail: hezhengshan@126.com

收稿日期: 2009-09-25 接受日期: 2010-01-13

催吐萝芙木(*Rauvolfia vomitoria* Afzel.)是夹竹桃科(Apocynaceae)萝芙木属的常绿灌木,原产热带非洲,20世纪60年代引种到我国,目前在云南、海南、广东、广西等地已有人工栽培^[1]。萝芙木属植物根中所含的生物碱具有镇静和降血压的作用,利血平(Reserpine)是其中降压作用的主要药效成分^[2],由于治疗指数较高而一直受到人们的关注。利血平的化学结构复杂,人工大量合成困难,目前仍主要从萝芙木植物原材料中提取^[3]。国内市场上每年需要萝芙木根料2 200 t左右,由于长期无序和过度采挖,野生资源逐年减少,有些种甚至面临枯竭的危险,现今野生资源产量远不能满足市场需求,大力发展人工栽培势不容缓^[4]。与本属其他的萝芙木相比,催吐萝芙木的繁育方法简单,生长迅速,产量和利血平含量也较高,为目前推广的主要品种^[5-6]。国内外对催吐萝芙木栽培方面的研究大多较为粗略^[1,7-10],因此很有必要深入研究影响其产量的主要因子并探讨其内在机理。

水分和氮素营养是植物经常面临的主要环境胁迫因子,这些胁迫一般会导致植物的光合和生长等受到抑制,生物量的分配以及相对生长速率等发生变化^[11],但适度胁迫通常会促进植物的次生代谢作用,提高药用植物的经济产量^[12-13]。水分和氮素的交互作用一直是人们研究的重点,一般认为施氮可以增强植物抗旱的能力,减轻干旱对植物生长和光合的抑制作用,提高植物的水分利用效率^[14-16],但这种改善作用可能会因为物种差异或干旱程度而发生改变^[17-18]。因此,探讨水分和氮素对催吐萝芙木的光合、生长、生物量分配和根产量的影响及其可能原因,对进一步理解其对利血平等生物碱含量的影响,实现催吐萝芙木的高产栽培具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

试验在中国科学院西双版纳热带植物园东区(21°56'N, 101°15'E)进行。该地海拔约600 m,属西南季风控制区,一年中有明显的雨季(5~10月)、清凉季(11~1月)和干热季(2~4月)之分。年均降雨量1 500~1 600 mm,其中干季仅占13%~17%,年均气温21.7℃,年均相对湿度86%^[19-20]。

1.2 试验设计

2008年8月在试验区苗圃栽植生长一致的两年生催吐萝芙木幼苗144株(开始时测得株高为147.7±8.2 cm,基径17.59±1.69 mm),株行距1 m×1 m,每行9株,共16行,两主区(水分胁迫和无水

分胁迫)间相距3 m。苗圃所用土壤取自附近森林的10 cm表土,土壤pH 5.08,含碳11.5 g·kg⁻¹、有效氮0.084 g·kg⁻¹、有效磷0.013 g·kg⁻¹、有效钾0.125 g·kg⁻¹。

试验于2009年在西双版纳的干季进行,2月27日开始,4月24日结束,共8周。试验开始前在苗圃上方的钢架上用无色透明塑料薄膜搭设遮雨棚(四周敞开)防止自然降水的干扰。有机肥和磷钾肥于苗圃整地时施入土壤中(苗圃面积为144 m²),有机肥4.4 kg,钙镁磷肥(含P₂O₅ 12%)3.6 kg,氯化钾(含K₂O 60%)0.72 kg。试验开始前随机收获15株幼苗测定其株高(*H*, cm)、基径(*D*, mm)以及生物量(*M_t*, g)。

试验设水分和施氮量两个因素。水分设2个水平:①无水分胁迫,每两天浇水1次,使土壤水分达到田间持水量(31.24%±1.32%);②水分胁迫,自试验开始时停止浇水一直到试验结束。施氮量设3个水平:①不施氮;②低量施氮,1.25 g(N)·株⁻¹;③高量施氮,3.75 g(N)·株⁻¹。氮肥选用尿素,在试验开始前1周一次性施入。采用裂区设计,主区为水分,副区为施氮量,共2×3个处理,每处理16株,每株为1个重复。

1.3 测定方法

1.3.1 光合指标

叶片净光合速率(*P_n*, μmol·m⁻²·s⁻¹)、蒸腾速率(*E*, mmol·m⁻²·s⁻¹)、气孔导度[*g_s*, mol(H₂O)·m⁻²·s⁻¹]、胞间CO₂浓度(*C_i*, μmol·mol⁻¹)等光合指标于试验结束时的晴天上午9:00~11:30用Li-6400光合作用分析系统(Li-COR, USA)测量,每个处理选6株、每株选取1叶片(自顶端起第3轮完全伸展的阳生叶片),测量时红蓝光源的光量子通量密度(PPFD)均设为2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹,空气CO₂浓度380~400 μmol·mol⁻¹,叶片温度为25~27℃,空气相对湿度69.8%~71.0%,大气压94.02 kPa。并计算叶片水平的瞬时水分利用效率(*WUE_i*=*P_n*/*E*, μmol·mmol⁻¹)。

1.3.2 叶片相对含水量

摘下测量完光合指标后的叶片(每个处理6片),用打孔器在每个叶片上叶脉稀少处打3个直径为2 cm的小叶盘,迅速称取鲜重 M_f ,然后将这些小叶盘浸入蒸馏水中数小时,使叶片吸水成饱和状态。取出后用吸水纸吸取表面的水分,称取饱水重 M_t ,再将这些小叶盘70℃下12 h烘干,称得干重 M_d 。 $LRWC=(M_f-M_d)/(M_t-M_d) \times 100\%$ ^[21]。

1.3.3 形态和生长指标以及生物量的分配

于试验开始和结束时用卷尺和游标卡尺分别测量每株的株高(*H*, cm)和基径(*D*, mm),计算株高和基

径的相对生长速率 $RGR_H(\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{week}^{-1})$ 和 $RGR_D(\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{week}^{-1})$ 。收获时用 Li-3000A 叶面积仪 (Li-Cor, USA) 测量单株叶面积 (L_A , cm^2) 和叶片干重 (不包括叶柄的重量, L_W , g), 计算比叶面积 ($SLA=L_A/L_W$, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)。收获后小心洗净并将根、茎、叶分开, 70 下 48 h 烘干至恒重后称得各部分的生物量 (分别为 M_R 、 M_S 、 M_L), 并算得总生物量 M_F 。计算叶重比 ($LMF=M_L/M_F$, $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)、茎重比 ($SMF=M_S/M_F$, $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)、根重比 ($RMF=M_R/M_F$, $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)、生物量的相对生长速率 $<RGR_B=[\ln(M_F) - \ln(M_I)]/\Delta t$, $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{week}^{-1}$ [10] 以及最后的根产量 ($Y_R=M_R$, g)。

1.4 数据分析

采用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 比较光合和生长等指标受水分和施氮量及其交互作用的影响。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 比较无水分胁迫或水分胁迫下不同施氮量之间的差异显著性, 多重比较选用 LSD 法, 显著性水平 $\alpha=0.05$ 。所有数据用 SPSS 15.0 (SPSS, Chicago, IL) 进行分析, 并用 Sigmaplot 11.1 (Systat Software Inc) 做图。

2 结果与分析

2.1 不同水分和施氮量条件下催吐罗芙木的叶片相对含水量

施氮量对催吐罗芙木叶片相对含水量 (LRWC) 影响不显著, 但水分胁迫显著降低了 LRWC (图 1)。近 2 个月的水分胁迫后, LRWC 仍在 85% 以上。水分和施氮量的交互作用对催吐罗芙木叶片相对含水量影响显著。无水分胁迫时, 随着施氮量的增加 LRWC 逐渐升高; 而在水分胁迫时, 随着施氮量的增加 LRWC 不断降低。

2.2 不同水分和施氮量条件下催吐罗芙木的光合特性

水分胁迫显著降低了催吐罗芙木的最大净光合速率 (P_n) ($P<0.001$), 施氮量对 P_n 无显著影响, 但其与水分的交互作用对 P_n 的影响显著 (图 2)。在各施氮水平下, 水分胁迫的 P_n 均小于无水分胁迫的 P_n , 高施氮量下降幅最大 (37.0%), 不施氮时降幅最小 (15.3%)。无水分胁迫时, 随着施氮量的增加 P_n 也随之升高; 水分胁迫时, P_n 在低量施氮时最大, 在高量施氮时最小。说明低量施氮减缓了干旱对光合作用的抑制, 而高量施氮则加重了干旱对光合的抑制作用, 但 3 种施氮量下 P_n 之间差异不显著。

水分胁迫极显著降低了催吐罗芙木的气孔导度 (g_s), 施氮量及其与水分的交互作用对 g_s 的影响均不显著。在各施氮水平下, 水分胁迫的 g_s 均小于无水

分胁迫的 g_s , 高施氮量时降幅最大 (57.5%), 不施氮时降幅最小 (19.5%), 与 P_n 类似。

水分和施氮量的交互作用对蒸腾速率 (E) 和水

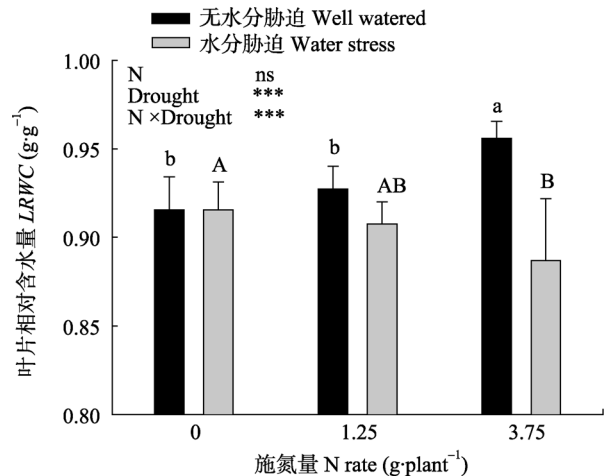


图 1 不同水分和施氮量条件下催吐罗芙木的叶片相对含水量 (LRWC)

Fig. 1 Leaf relative water content (LRWC) under different water and N treatments

数据为平均值±标准差。图中不同小写字母表示无水分胁迫时各施氮量间的差异显著 ($P<0.05$), 不同大写字母表示水分胁迫时各施氮量间的差异显著 ($P<0.05$)。N: 施氮量; Drought: 水分; N × Drought: 水分和施氮量的交互作用; ns: 不显著 ($P>0.05$); *** $P<0.001$ 。下同, $n=10$ 。Each value is mean ± SD. Different small and capital letters indicate significant differences ($P<0.05$) among different N treatments under well-watered and water-stress treatments, respectively. N: N rate treatment; Drought: water treatment; N × Drought: interaction between N rate and water; ns: no significant difference at $P>0.05$, *** $P<0.001$. The same below. $n=10$.

分利用效率 (WUE_i) 影响显著 ($P<0.001$), 说明施氮量对催吐罗芙木 E 和 WUE_i 的影响因水分胁迫的状况而不同。无水分胁迫时, 高量施氮条件下, E 最高, 而 WUE_i 最低; 低量施氮条件下 E 最低, 而 WUE_i 最高, 说明低量施氮降低了催吐罗芙木的蒸腾作用而提高了水分利用效率。

2.3 不同水分和施氮量条件下催吐罗芙木的比叶面积和生物量分配

水分、施氮量及其交互作用均显著影响催吐罗芙木的比叶面积 (SLA) (图 3)。各施氮量水平下, 水分胁迫降低了 SLA 。其中, 低施氮量时降幅最大 (21.5%), 高施氮量时降幅最小。不论有无水分胁迫, SLA 均随着施氮量的增加而减少, 无水分胁迫时各施氮量水平间差异显著 ($P=0.023$), 高氮下的 SLA 显著低于不施氮和低氮的 SLA , 水分胁迫时各施氮量水平间差异不显著。

叶重比 (LMF)、茎重比 (SMF) 和根重比 (RMF) 受施氮量的影响均不显著, 而受水分的影响均显著。干旱与施氮量的交互作用对 LMF 和 RMF 的影响均显著, 而对 SMF 的影响不显著。无水分胁迫时, LMF

随着施氮量的增加而增加, RMF 随着施氮量的增加而减少。水分胁迫下 LMF 和 SMF 均随着施氮量的

增加而减少, 而 RMF 则随着施氮量的增加而增加, 总体趋势与无水分胁迫时相反。

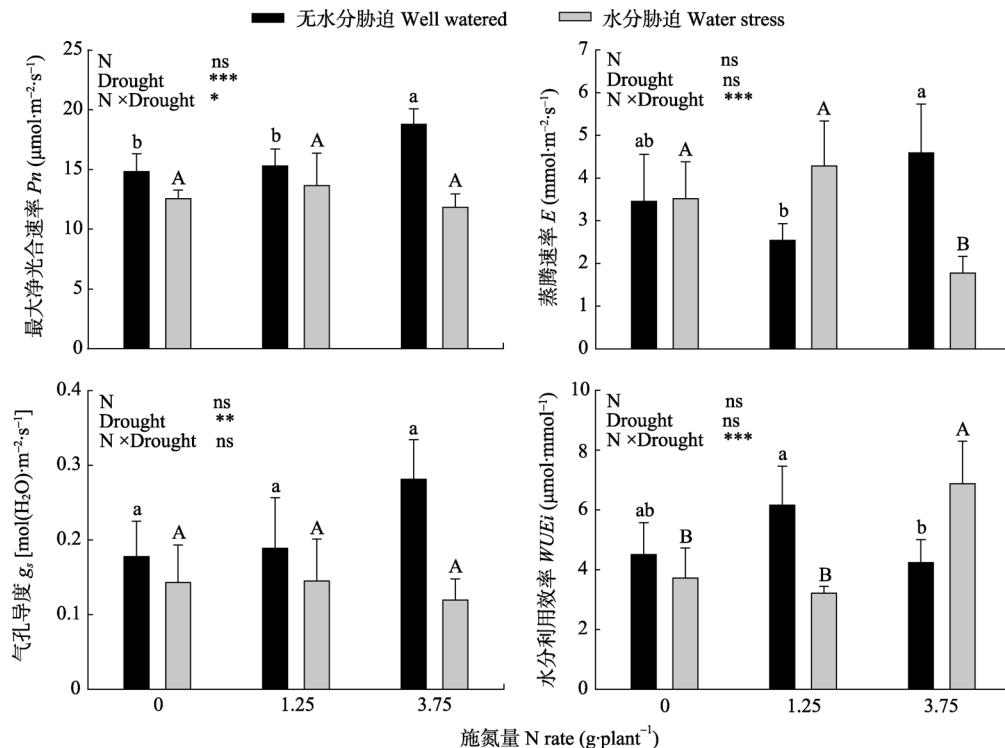


图2 不同水分和施氮量条件下催吐萝芙木的最大净光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)、气孔导度(g_s)和水分利用效率(WUE_i)

Fig. 2 The maximum net photosynthesis rate (P_n), transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s) and instantaneous water use efficiency (WUE_i) under different water and N treatments
 $n=3\sim 4$. * $P<0.05$, ** $P<0.01$. 下同 The same below.

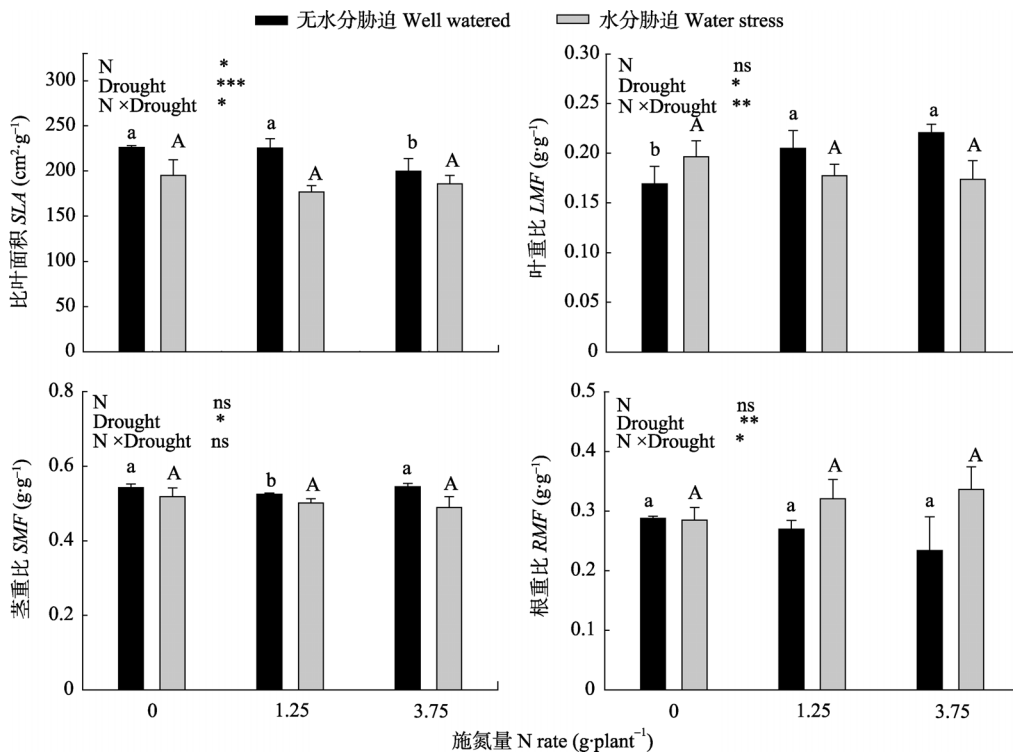


图3 不同水分和施氮量条件下催吐萝芙木的比叶面积(SLA)、叶重比(LMF)、茎重比(SMF)和根重比(RMF)

Fig. 3 The specific leaf area (SLA), leaf mass fraction (LMF), stem mass fraction (SMF) and root mass fraction (RMF) under different water and N treatments
 $n=3\sim 4$.

2.4 不同水分和施氮量条件下催吐罗芙木的株高、基径和生物量的相对生长速率

水分胁迫显著降低了催吐罗芙木株高和基径的相对生长速率(RGR_H 和 RGR_D)(图 4), 但对生物量相对生长速率(RGR_B)的降低作用不显著。施氮量对 RGR_H 的影响不显著, 对 RGR_D 和 RGR_B 影响显著($P<0.05$)。水分和施氮量的交互作用对 RGR_H 、 RGR_D 和 RGR_B 的影响均不显著。水分胁迫导致 RGR_H 和 RGR_D 的降幅均在高施氮量时最大(分别为 41.8%和 32.8%), 而 RGR_B 的降幅在不施氮时最大(56.0%)。无水分胁迫时, RGR_H 和 RGR_B 均在高施氮量时最大。而水分胁迫时, RGR_H 、 RGR_D 和 RGR_B 均在低施氮量时最大。无论是在无水分胁迫或水分胁迫下, RGR_H 、

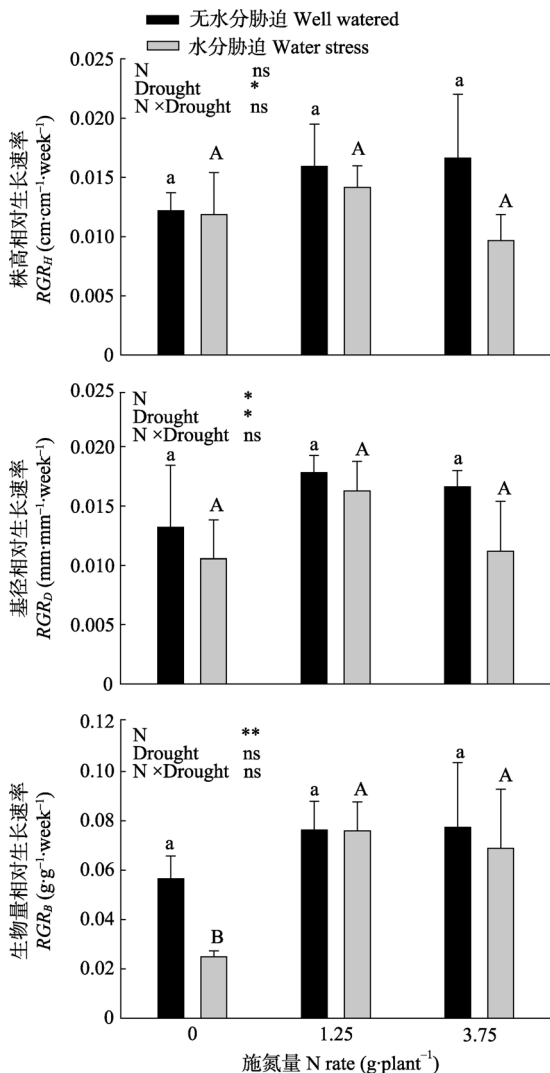


图 4 不同水分和施氮量条件下催吐罗芙木的株高、基径和生物量的相对生长速率(RGR_H 、 RGR_D 、 RGR_B)

Fig. 4 The relative growth rate of height, basal diameter and biomass (RGR_H , RGR_D , RGR_B) under different water and N treatments
n = 3~5.

RGR_D 受施氮量的影响均未达显著水平, 但 RGR_B 在水分胁迫下各施氮量水平间的差异则显著($P=0.014$),

施氮(低量施氮和高量施氮)的 RGR_B 均显著大于不施氮时的 RGR_B , 说明干旱下施用氮肥对提高催吐罗芙木生物量的生长速率有显著效果。

2.5 不同水分和施氮量条件下催吐罗芙木的根产量

施氮量对催吐罗芙木根产量(Y_R)的影响显著($P<0.001$)(图 5), 水分以及其与施氮量的交互作用对 Y_R 的影响均不显著。不论有无水分胁迫, 根产量均在低量施氮时最大, 且在水分胁迫下低量施氮的根产量($105.22 \text{ g} \cdot \text{plant}^{-1}$)显著高于无水分胁迫下的根产量。而在其他施氮水平, 干旱胁迫下的根产量均较无水分胁迫时低。

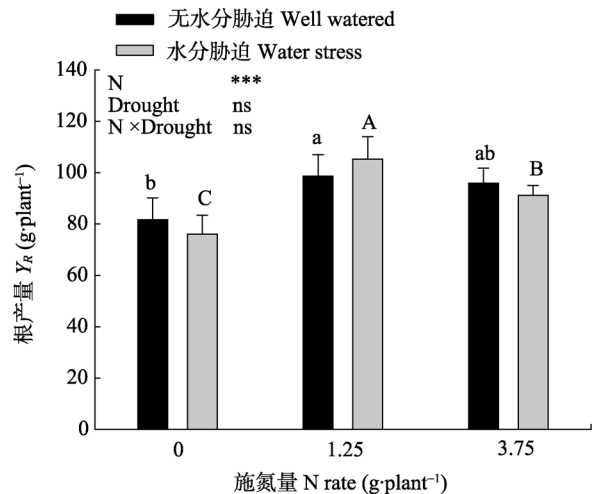


图 5 不同水分和施氮量条件下催吐罗芙木的根产量(Y_R)

Fig. 5 The yield of root (Y_R) under different water and N treatments
n = 3~5.

3 讨论和结论

有研究表明, 2~3 年生的罗芙木根经济产量最高^[2,7], 且在落叶时采收其根产量较其他时间如雨季产量高^[2]。一般来说, 根类中药材在地上部逐渐枯萎时地下部的积累会逐渐增加^[22], 据观察催吐罗芙木在干季有落叶现象, 到干季末期有的树叶完全落光, 因此推断干季末可能是其根采收的最佳时间。由于本试验所用的两年生催吐罗芙木已很高大, 为降低花盆效应(Pot-effect)^[23], 本试验选择田间试验。同时, 为使催吐罗芙木受到最大程度的干旱胁迫, 本试验在西双版纳干热少雨的干热季进行, 并用无色塑料薄膜搭设遮雨棚屏蔽掉试验期间的所有降雨(本试验期间共降雨 3 次)及部分雾水。

本试验中, 水分胁迫下催吐罗芙木的叶片相对含水量(RLWC)显著低于无水分胁迫时的叶片相对含水量, RLWC 在无水分胁迫时随着施氮量的增加而显著升高, 水分胁迫时显著降低且随着施氮量的

增加而不断降低,这与大多研究结果相似^[17,24]。叶片相对含水量是标志植物水分状况的重要指标,其量的变化可以反映组织的抗脱水能力和干旱胁迫程度^[25]。本试验中,所有处理的叶片相对含水量均在85%以上,说明催吐萝芙木只受到干旱的轻度影响^[26],同时证明催吐萝芙木受西双版纳季节性干旱的影响较小。这与西双版纳的季节性干旱较弱相符^[27]。这是因为西双版纳干季大量的辐射雾,一方面极大地缩短了日照时数从而降低了蒸散作用,另一方面浓雾形成的占比率较高的雾露降水(分别占雾凉季和干热季总降水量的32.9%和24.9%)极大缓解了植物所需水分的不足^[28]。

水分胁迫显著降低了催吐萝芙木的最大净光合速率(P_n)和气孔导度(g_s),但趋势并不完全一致,干旱胁迫时低量施氮较不施氮 P_n 升高而 g_s 仍降低。再从胞间 CO_2 浓度(C_i)变化看(未发表数据),干旱胁迫下不施氮、低量施氮和高量施氮的 C_i 分别为 $254 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 、 $228 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 、 $257 \mu mol \cdot mol^{-1}$,低量施氮下 C_i 较不施氮降低,而高量施氮 C_i 又升高,说明水分胁迫时 P_n 在低氮时的升高可能是叶肉光合活性的升高远大于气孔导度的降低^[17],而在高氮下的显著降低可能是叶肉光合活性和气孔限制作用共同降低的缘故^[29-30]。水分胁迫时催吐萝芙木的蒸腾速率在不施氮和低量施氮时较无水分胁迫时高,可能是因为此时植株需要更多的氮营养来减少干旱对自身生长的抑制作用^[15],从而通过蒸腾作用的升高而使根部获得更多的氮素,因此使非生产性碳和水分的损失增加^[16],从而降低了水分利用效率(WUE_i)。高量施氮时蒸腾速率和光合作用也大幅降低,说明高量施氮加重了水分的胁迫作用,使植株生长受到更严重抑制,这也可从催吐萝芙木株高、基径和生物量相对生长速率(RGR_H 、 RGR_D 和 RGR_B)的变化看出。

水分胁迫下比叶面积(SLA)显著低于无水分胁迫下的 SLA ,而 SLA 的变化受叶片厚度和叶片密度的共同影响^[31],说明水分胁迫时催吐萝芙木叶片可能会变小增厚致密,呈现旱生结构的特征,这与试验期间的观察现象相符。而施氮量对 SLA 的影响呈负相关,说明增施氮肥可能使叶片增厚,增加叶肉细胞的数量从而使光合能力增加。从催吐萝芙木生物量分配上看,地上部分(茎重比和叶重比)在水分胁迫下均低于无水分胁迫下的对应值,而地下部分(根重比)在水分胁迫下均高于无水分胁迫时的值,说明水分胁迫促进了光合产物向地下部的分配,提高了根冠比。水分胁迫下叶重比随着施氮量的增加

而降低,而根重比则随着施氮量的增加而增加(二者均与无水分胁迫时的变化趋势相反),说明干旱胁迫下施氮促进了地下部的生长(与无水分胁迫时相反),而抑制了叶片的生长,这与大多数的研究结果相似^[32-34]。

虽然水分胁迫对催吐萝芙木生长生理指标的影响大于施氮量的影响,但产量主要受施氮量的影响,而且水分胁迫下低量施氮处理催吐萝芙木的根产量最高,这也可以从水分胁迫和低量施氮下催吐萝芙木的生物量生长速率和根重比较高看出。

综上所述,为获得最高的催吐萝芙木根产量,应在干季低量施用氮肥,使作物在干旱胁迫时能够保持较好抵抗力,而高量施氮反而会加重催吐萝芙木对干旱的敏感性,使生长和光合受到更为明显的抑制,降低产量。催吐萝芙木耐旱力较强,在干季对水分的需求并不多,无须灌溉抗旱。

致谢 本试验得到中国科学院西双版纳热带植物园李宁娜和付学维的帮助,谨表谢意。

参考文献

- [1] 张丽霞,郭绍荣,李学兰,等. 催吐萝芙木的主要虫害及其防治[J]. 中药材, 2006, 29(12): 1276-1278
- [2] Dutta P, Chopra I, Kapoor L. Cultivation of *Rauvolfia serpentina* in India[J]. Economic Botany, 1963, 17(4): 243-251
- [3] 苏艳芳,果德安. 萝芙木类生物碱生物合成研究进展[J]. 中国药学: 英文版, 2000, 9(1): 50-54
- [4] 赵永生,周亚兴,查云盛. 云南萝芙木引种驯化栽培及发展前景[J]. 中国民族民间医药杂志, 2006(3): 179-180
- [5] 管志斌. 南药萝芙木的栽培与开发[J]. 中国野生植物资源, 2004, 23(5): 54-56
- [6] 张慧颖,龚云麒,蔡传涛,等. 高效液相色谱法测定萝芙木中利血平的含量[J]. 云南中医学院学报, 2007, 30(2): 7-9
- [7] 管艳红,张丽霞,马洁. 催吐萝芙木的栽培技术[J]. 时珍国医国药, 2004, 15(5): 280
- [8] 张丽霞,郭绍荣,李学兰,等. 催吐萝芙木的主要病害及防治[J]. 中药材, 2007, 30(4): 389-390
- [9] 蔡传涛,刀祥生,刘贵周,等. 一种催吐萝芙木的人工繁育方法[P]. 中国专利: CN1899019. 2007-01-24
- [10] Cai Z, Wang W, Yang J, et al. Growth, photosynthesis and root reserpine concentrations of two *Rauvolfia* species in response to a light gradient[J]. Industrial Crops and Products, 2009, 30(2): 220-226
- [11] Chapin III F S, Bloom A J, Field C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors[J]. Bioscience, 1987, 37(1): 49-57
- [12] Zobayed S, Afreen F, Kozai T. Phytochemical and physiological changes in the leaves of St. John's wort plants under a water stress condition[J]. Environmental and Experimental

- Botany, 2007, 59(2): 109–116
- [13] 孙世芹, 阎秀峰. 氮素水平对喜树幼苗喜树碱含量的影响[J]. 中国中药杂志, 2008, 33(4): 356–359
- [14] Tesha A, Kumar D. Effect of fertilizer nitrogen on drought resistance in *Coffea arabica* L.[J]. Journal of Agricultural Science, 1978, 90(3): 625–631
- [15] Fredeen A, Gamon J, Field C. Responses of photosynthesis and carbohydrate-partitioning to limitations in nitrogen and water availability in field-grown sunflower[J]. Plant Cell and Environment, 1991, 14(9): 963–970
- [16] Brueck H. Effects of nitrogen supply on water-use efficiency of higher plants[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2008, 171(2): 210–219
- [17] 薛青武, 陈培元. 土壤干旱条件下氮素营养对小麦水分状况和光合作用的影响[J]. 植物生理学报, 1990, 16(1): 49–56
- [18] Guehl J-M, Fort C, Ferhi A. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak plants[J]. New Phytologist, 1995, 131(2): 149–157
- [19] 王馨, 张一平. 西双版纳勐仑地区降雨特征及变化趋势分析[J]. 热带气象学报, 2005, 21(6): 658–664
- [20] 张克映. 滇南气候的特征及其形成因子的初步分析[J]. 气象学报, 1963, 33(2): 218–230
- [21] Ennahli S, Earl H. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress[J]. Crop Science, 2005, 45(6): 2374–2382
- [22] 郭巧生. 药用植物栽培学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004
- [23] Sage R. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective[J]. Photosynthesis Research, 1994, 39(3): 351–368
- [24] 朱再标, 梁宗锁, 王渭玲, 等. 氮磷营养对柴胡抗旱性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(2): 95–99, 114
- [25] 葛体达, 隋方功, 张金政, 等. 玉米根、叶质膜透性和叶片水分对土壤干旱胁迫的反应[J]. 西北植物学报, 2005, 25(3): 507–512
- [26] Chaves M, Oliveira M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water-saving agriculture[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(407): 2365–2384
- [27] Cai Z, Chen Y, Bongers F. Seasonal changes in photosynthesis and growth of *Zizyphus attopensis* seedlings in three contrasting microhabitats in the tropical seasonal rain forest[J]. Tree Physiology, 2007, 27(6): 827–836
- [28] 刘文杰, 张一平, 李红梅, 等. 西双版纳热带季节雨林内雾特征研究[J]. 植物生态学报, 2004, 28(2): 264–270
- [29] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241–244
- [30] Grassi G, Magnani F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees[J]. Plant, Cell and Environment, 2005, 28(7): 834–849
- [31] 李伟, 曹坤芳. 干旱胁迫对不同光环境下的三叶漆幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 26(2): 266–275
- [32] Walters M, Reich P. Response of *Ulmus americana* seedlings to varying nitrogen and water status. . Photosynthesis and growth[J]. Tree Physiology, 1989, 5(2): 159–172
- [33] 李英, 陈培元, 陈建军. 水分胁迫下不同抗旱类型品种对氮素营养反应的比较研究[J]. 西北植物学报, 1991, 11(4): 309–315
- [34] Brahim L, Proe M, Cameron A. Main effects of nitrogen supply and drought stress upon whole-plant carbon allocation in poplar[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1997, 27(9): 1413–1419