

氮对黄花蒿生长、光合特性和青蒿素含量的影响

王满莲, 韦霄, 蒋运生*, 柴胜丰, 李锋, 漆小雪

(广西壮族自治区广西植物研究所, 广西桂林 541006)
中国科学院

摘要: 对不同氮处理黄花蒿生长、生物量分配、青蒿素含量和光合特性进行测定, 结果表明: (1) 供氮量在 $0 \sim 0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 黄花蒿叶片单位重量的氮含量、最大净光合速率、光饱和点和表观量子效率均随供氮量的增大而增加, 之后开始下降。在较大范围内, 环境氮含量越高, 黄花蒿的光合能力越强, 能够利用的光强也更高; (2) 黄花蒿根生物量分数和根冠比均随供氮量的减少而显著增大, 低氮时分配更多的生物量到养分吸收器官, 有利于减少氮素对生长的限制, 供氮量在 $0.1 \sim 0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 黄花蒿叶生物量分数随供氮量的增加而增大, 高氮时更多的生物量投入到碳同化器官, 提高了植株的竞争能力; (3) 无论以最大净光合速率、地径、叶片生物量还是以总生物量来衡量, 均以 $0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 氮处理的植株生长得最好, $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 氮处理的青蒿素含量最高, 生产中推荐使用 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 剂量的氮更经济。

关键词: 光合特性; 生长特性; 生物量分配; 青蒿素含量; 黄花蒿

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2009)02-0260-04

Effect of soil nitrogen levels on the growth, photosynthetic properties and artemisinin content of *Artemisia annua* seedling

WANG Man-Lian, WEI Xiao, JIANG Yun-Sheng*, CHAI Sheng-Feng, LI Feng, QI Xiao-Xue

(Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

Abstract: Nitrogen is a major determinant of growth rate in plants. In this study, *Artemisia annua* were cultured under five soil nitrogen levels for about five months. The effects of different nitrogen levels on the growth, biomass allocation, photosynthetic characteristics and artemisinin content of *A. annua* were examined. The results showed that, with the increase of nitrogen level, the nitrogen content per leaf mass, maximum net photosynthetic rate, light saturation point and the apparent quantum yield of *A. annua* increased significantly when nitrogen level were $0 \sim 0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, and declined whereafter, which indicated that the photosynthetic properties of *A. annua* could acclimated adequately to nitrogen conditions. High nitrogen content could enhance the photosynthetic capacity of *A. annua*, and it could utilize higher light intensity. The root mass fraction and root mass/crown fraction of *A. annua* increased with the increase of nitrogen level, more biomass was invested into root system, nutrient absorbing organ, which could enhance nutrient-capture ability. With the increase of nitrogen level, leaf mass fraction of *A. annua* increased when nitrogen level were $0.1 \sim 0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,

收稿日期: 2007-07-12 修回日期: 2007-10-12

基金项目: 国家自然科学基金 (30660222); 中国科学院农办项目 (KSCX2-YW-N-44-05); 广西科技攻关项目 (0663003); 广西自然科学基金 (0731039)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(30660222); The Project of Agricultural Office of the Chinese Academy of Sciences (KSCX2-YW-N-44-05); Key Technologies Research and Development Program of Guangxi(0663003); Natural Science Foundation of Guangxi(0731039)]

作者简介: 王满莲(1978-), 女, 湖南邵阳人, 硕士, 助研, 主要从事植物生理生态学研究, (E-mail) WangML1978@163.com.

* 通讯作者 (Author for correspondence, E-mail: jys@gxib.cn)

more biomass was invested into leaf, assimilative organ, which could increase their carbon accumulation and improve their competitive abilities. Under $0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ nitrogen level, the maximum net photosynthetic rate, diameter, leaf biomass and total biomass of *A. annua* were maximal, and the artemisinin content was maximal under $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ nitrogen level. It was suggested to supplement with $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ nitrogen during the course of cultivation.

Key words: photosynthetic properties; growth properties; biomass allocation; artemisinin content; *Artemisia annua*

黄花蒿 (*Artemisia annua*) 系菊科艾属一年生草本植物, 含有一种新的抗疟成分——青蒿素, 是世界卫生组织推荐的首选治疗疟疾的药物。黄花蒿叶片是青蒿素提取的主要器官, 植株叶片产量和青蒿素含量决定着青蒿素的产量(刘春朝等, 1999; 赵兵等, 1999)。光合作用是植物生长的基础, 植物的光合能力依赖于光合器官各成分的生理特征, 氮是合成叶绿素和有关光合蛋白的重要成分, 植物体内 75% 的氮都集中于叶绿体中, 且大部分都用于光合器官的构建, 因此氮在叶片中的含量与叶片的光合能力密切相关, 它是光合物质代谢和植物生长的关键性因子(郑淑霞等, 2007)。同时氮供应影响叶扩展速率, 叶大小, 总叶数, 进而影响叶片的产量(Vos 等, 1998)。有关氮肥对黄花蒿生长和产量等方面的研究已有少量报道(Sinon 等, 1990), 但尚缺乏氮对黄花蒿生物量分配和光合特性影响的研究。本文研究了不同氮处理下黄花蒿的生长动态、生物量分配、光合光响应特性和青蒿素含量的差异, 探讨黄花蒿生长和光合特性对生长环境氮含量变化的响应和适应性, 进而为黄花蒿高产优质栽培提供理论依据。

1 材料和方法

试验地设在桂林市雁山广西植物研究所内, 2006 年 1 月 25 日将黄花蒿种子播种于苗床, 幼苗株高均为 20 cm 左右时(3 月 8 日), 选择大小一致的幼苗移栽到容积为 15 L 的花盆中, 每盆栽植一株, 栽培基质由耕地 25 cm 以上表土与河沙等体积混匀而成, 每盆装土 15 kg。施肥前基质的理化状况: pH 5.5, 全 N 0.0405%, 全 P 0.03%, 全 K 1.74%, 有效 N、P、K 含量严重不足。于 4 月 10 日开始用尿素(含有效 N 46%)进行氮素处理。设 5 个供氮水平, 分别为 CK($0 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土)、N1($0.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土)、N2($0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土)、N4($0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土)、N6($0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土)。每组 30 盆。施肥处理方法是先定量称取肥料, 用水稀释后分 3 次施入, 每次间隔

为 30 d。为排除其他营养元素的影响, 各处理均施 P_2O_5 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土、 K_2O $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土, 微量元素 B、Mn、Zn、Fe、Cu、Mo 各 $0.005 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土, 所选磷肥为一级钙镁磷肥(含 P_2O_5 12%), 钾肥为 K_2SO_4 (含 K_2O 50%)。试验期间每天傍晚浇足水, 随时防治病虫害。于 4 月 20 日随机选定 20 株, 直尺测定株高, 游标卡尺测定地径, 以后每 10 d 测定一次。当各氮处理黄花蒿基本停止营养生长(8 月 2 日), 各处理选取 8 株测定叶干重、支持结构干重和根干重, 称重部分在 $80 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘 48 h, 电子天平称量。求出如下参数: 根生物量分数(RMF, 根重/植株总重); 叶生物量分数(LMF, 叶重/植株总重); 支持结构生物量分数(SBF, 支持结构重/植株总重)。收获生物量的同时, 各处理另取叶片测定氮含量和青蒿素含量。叶氮含量样品经 H_2SO_4 - H_2O_2 消解后, 用蒸馏法测定, 青蒿素含量采用柱前衍生-RP-HPLC 法测定(刘丽芳等, 2004)。

用 Li-6400 便携式光合作用系统(LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA)分别于 2006 年 7 月 1 日测定不同光强下黄花蒿叶片的光响应曲线(P_n -PFD 曲线)。选植株主干顶部的成熟叶片进行光合测定, 每处理 4 株, 每株 1 个叶片, 空间取向和角度尽量一致(所有叶片都为西向且基本与地面平行)。由于黄花蒿叶片呈裂片状, 只选取叶片顶端光合仪叶室能够容纳的部分进行测定, 测定完后采下测定部分, 用 Li-3000 型叶面积仪测定叶面积, 把面积输入光合仪重新换算光合数据。光合作用—光响应曲线测定: 测量前将待测叶片在 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下诱导 30 min(仪器自带的红蓝光源)以充分活化光合系统。使用开放气路, 空气流速为 $0.5 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$, 叶片温度 $25 \text{ }^\circ\text{C}$, CO_2 浓度 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (用 CO_2 钢瓶控制浓度)。设定的光强梯度为 1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、100、50、20、10、 $0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 测定时每一光强下停留 3 min。以光量子通量密度(PFD)为横轴、净光合速率(P_n)为纵轴绘制光合作用光响应曲线(P_n -PFD 曲线)。依

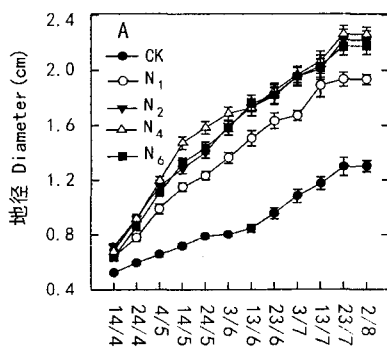
据方程 $P_n = P_{max} (1 - C_0 e^{-\Phi PFD/P_{max}})$ (Bassman 等, 1991) 拟合 P_n -PFD 曲线。其中 P_{max} 为最大净光合速率, Φ 为弱光下光化学量子效率, C_0 为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标。通过适合性检验, 拟合效果良好, 用下式计算光补偿点 (LCP): $LCP = P_{max} \ln(C_0) / \Phi$, 假定 P_n 达到 P_{max} 的 99% 的 PFD 为光饱和点 (LSP), 则 $LSP = P_{max} \ln(100 C_0) / \Phi$ 。表观量子效率 (AQY) 由光响应曲线光强低于 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 点的线性回归斜率表示 (李新国等, 1998)。

用一元方差 (One-Way ANOVA) 分析不同氮处理黄花蒿各参数的差异, 所用软件为 SPSS13.0 (SPSS Inc., USA)。用 SigmaPlot 9.0 (SPSS Inc., USA) 绘图并拟合趋势线。

2 结果和分析

2.1 氮对黄花蒿光响应相关参数的影响

供氮量在 $0 \sim 0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 黄花蒿的 P_{max} 、AQY 和 LSP 均随供氮量的增大而显著增大, 此后供氮量再增加, 反而有所下降; LCP 各处理差值较小, 对照 LCP 最高, 显著高于高剂量的供氮处理 ($0.4 \sim 0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$), 高于低剂量的供氮处理 ($0.1 \sim 0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$), 但差异不显著 (表 1)。



日期 Date

表 1 不同氮水平下黄花蒿的光响应参数
Table 1 The photosynthetic parameters derived from P_n -PFD curves of *Artemisia annua* under different nitrogen levels

栽培类型 Planting styles	P_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	AQY ($\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$)	LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
CK	$19.9 \pm 0.3c$	$0.057 \pm 0.001b$	$24.2 \pm 1.3a$	$1444 \pm 57b$
N1	$27.7 \pm 0.2b$	$0.069 \pm 0.002a$	$21.5 \pm 1.5ab$	$1861 \pm 51a$
N2	$31.4 \pm 1.2a$	$0.071 \pm 0.001a$	$23.1 \pm 1.2ab$	$1917 \pm 70a$
N4	$31.8 \pm 0.2a$	$0.074 \pm 0.004a$	$19.1 \pm 1.5b$	$1963 \pm 68a$
N6	$28.4 \pm 0.6b$	$0.070 \pm 0.002a$	$19.5 \pm 1.2b$	$1870 \pm 42a$

2.2 氮对黄花蒿地径、株高生长动态的影响

4月14日~7月23日, 各氮处理黄花蒿的地径和株高均随生长时间的推移, 基本呈线性增加趋势, 此后黄花蒿的株高和地径基本停止生长 (图 1)。随处理时间的延长, 处理间地径和株高差异呈逐渐增大趋势。各测量时间, 供氮量在 $0 \sim 0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 间, 黄花蒿的地径随供氮量的增大而增大, 供氮量在 $0.2 \sim 0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 间, 处理间差异不大; 株高各供氮处理均高于对照, 7月3日之前, 供氮量在 $0.1 \sim 0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 间的株高差异不大, 此后 CK 和 $0.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 氮处理的株高增长速率较快, 使得在最后 2 次测量时, $0.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 氮处理的株高高于其他各处理, CK 的株高与另外 3 个处理接近 (图 1)。

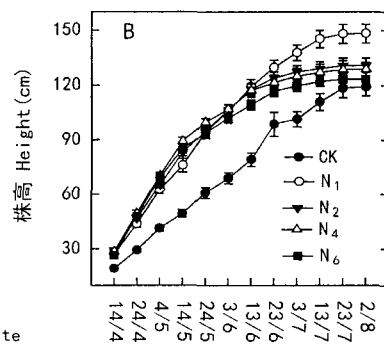


图 1 不同氮水平下黄花蒿株高和地径的生长动态

Fig. 1 The height and diameter growth dynamics of *Artemisia annua* under different nitrogen levels

2.3 氮对黄花蒿生物量和生物量分配的影响

供氮量在 $0 \sim 0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 黄花蒿叶生物量和总生物量随供氮量的增大而显著增加, 之后供氮量增大反而有所下降; 根生物量分数和根冠比均随供氮量的增大呈显著下降的趋势; 支持结构生物量分数随供氮量的增大呈显著增大趋势; 对照黄花蒿的叶生物量分数显著大于各供氮处理, $0.1 \sim 0.6$

$\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间随供氮量的增大叶生物量分数呈上升趋势 (表 2)。

2.4 氮对黄花蒿叶片氮和青蒿素含量的影响

供氮量在 $0 \sim 0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 黄花蒿叶片单位重量的氮含量随供氮量的增大而增加, 之后供氮量增大反而有少量下降; 黄花蒿叶片单位重量的青蒿素含量在供氮量为 $0 \sim 0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间随供氮量

表 2 不同氮水平下黄花蒿的生物量和生物量分配特征

Table 2 Biomass and biomass allocation of *Artemisia annua* grown under different nitrogen levels

氮处理 Treatment with nitrogen	CK	N1	N2	N4	N6
叶生物量 Leaf Biomass	33.2±2.7c	57.5±3.7b	64.8±1.7a	65.7±4.0a	64.8±2.4a
总生物量 Total Biomass	125±9d	264±8c	289±9a	292±12a	276±14b
根生物量分数 RMF	0.30±0.01a	0.29±0.01b	0.28±0.02b	0.26±0.01c	0.24±0.01d
叶生物量分数 LMF	0.27±0.01a	0.22±0.01c	0.22±0.02c	0.23±0.01c	0.24±0.01b
支持结构生物量分数 SMF	0.44±0.01c	0.50±0.01b	0.51±0.02b	0.51±0.01ab	0.52±0.01a
根/冠 R/C	0.42±0.03a	0.40±0.02b	0.38±0.03b	0.35±0.02c	0.32±0.02d

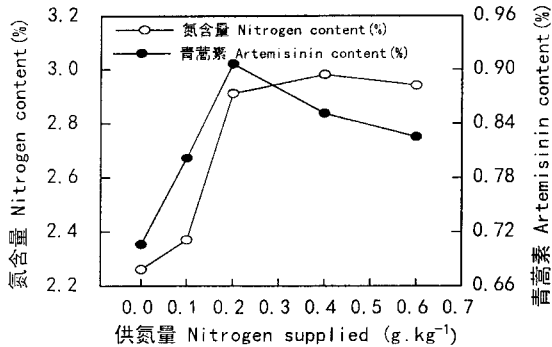


图 2 不同氮水平下黄花蒿叶片的氮和青蒿素含量
Fig. 2 The nitrogen and artemisinin content (%) of *Artemisia annua* grown under different nitrogen levels

的增大而增加,之后随供氮量的增大有较大幅度的下降(图 2)。

3 讨论

供氮水平影响植物体内氮含量,叶氮含量是影响植物光合能力的主要因素之一(Rosati 等 1999; Rijkers 等,2000)。本研究供氮量在 0~0.4 g·kg⁻¹ 之间,黄花蒿叶片单位重量的氮含量随供氮量的增大而增加,之后供氮量增大反而有少量下降(图 2),其 P_{max}、AQY 和 LSP 也随供氮量的增大而增加,超过 0.4 g·kg⁻¹ 后有所下降(表 1);LCP 各处理差值较小,对照 LCP 最高,显著高于高剂量的供氮处理(0.4~0.6 g·kg⁻¹)(表 1)。即生长环境氮含量越高,黄花蒿的光合能力越强,能够利用的光强也更高。

氮是植物生长过程中最重要的养分限制因子,分析物种对氮资源响应的可塑性,可了解物种对养分环境的适应机制(Elberse 等,2003),从而为生产实践提供有效的施肥指导。黄花蒿不同氮处理的多数参数差异显著,表明氮营养对黄花蒿的生长有较大的影响。供氮量的提高引起黄花蒿地下和地上部分碳分配格局发生了改变。低氮水平下,黄花蒿分

配更多的生物量到养分吸收器官,增大根生物量分数和根冠比(表 2),扩大养分吸收表面积,增加对氮素的吸收,减少氮素对生长的限制;高氮水平下,氮素不再是植物生长的限制因子,叶生物量分数增大,更多的生物量投入到碳同化器官,提高了植株的竞争能力;对照处理黄花蒿,严重的氮素缺乏使得植株相对矮小,增大支持结构生物量分数相对增大氮吸收器官根和同化器官叶生物量分数而言意义较小,因此对照的叶生物量分数最大并不奇怪。

供氮量适量增加能提高黄花蒿的生产力,当施氮量超过其对应氮的需求时,就会减少植株生产力。无论以最大净光合速率、地径、叶片生物量还是以全株生物量来衡量(表 1、2,图 1),均以 0.4 g·kg⁻¹ 氮处理的植株生长得最好,当氮输入量继续增加后,植株生长反而受到一定抑制。过量氮抑制生长的原因可能与植物体内营养失衡及由此而引发的一系列不良生理生态反应有关(Nakaji 等,2001)。黄花蒿叶片单位重量的青蒿素含量在供氮量为 0~0.2 g·kg⁻¹ 之间随供氮量的增大而增加(图 2),因此供氮量适量增加还能够提高黄花蒿有效成分青蒿素的含量。0.4 g·kg⁻¹ 氮处理的叶片生物量和总生物量高于 0.2 g·kg⁻¹ 氮处理,但差异不显著,而后的青蒿素含量高于前者,从节约资源的角度考虑,生产中推荐使用 0.2 g·kg⁻¹ 剂量的氮更经济。

参考文献:

- Bassman J, Zwier JC. 1991. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone[J]. *Tree Physiol*, 8: 145-159
- Elberse IAM, Van Damme JMM, Van Tienderen PH. 2003. Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation[J]. *J Ecol*, 91: 371-382
- Li XG(李新国), Xu DQ(许大全), Meng QW(孟庆伟). 1998. Response of photosynthesis to strong light in *Ginkgo biloba* leaves(银杏叶片光合作用对强光的响应)[J]. *Acta Phytophysiol Sin*(植物生理学报), 24(4): 354-360

(下转第 160 页 Continue on page 160)

种一种。

8 莎草科 Cyperaceae

8.1 蘆草属 *Scirpus* L.

类头状花序蘆草 *Scirpus subcapitatus* Thw. Enum. Pl. Zeyl. 中国植物志 11:30-31. 1961; 中国高等植物图鉴 5:217. 图 7264. 1976。

云南: 昭通地区, 彝良县, 小草坝, 海拔 1 900 m, 林边湿地, 山溪旁, 山坡路旁湿地上或灌木丛中, 2006 年 7 月 29 日, 杜凡、王娟等 ZT1788。

分布: 浙江, 安徽, 福建, 江西, 湖南, 台湾, 广东, 广西, 贵州, 四川东部。云南首次记录。

区别特征: 该属在云南昭通地区分布有 2 种, 另一种为庐山蘆草 *S. lushanensis*, 庐山蘆草秆粗壮, 高 100~150 cm, 钝三棱形, 坚硬叶鞘红棕色, 苞片叶状, 多次复出长侧枝聚伞花序大型; 而该分布新记录种秆细长, 高 20~90 cm, 近圆柱形, 叶鞘棕黄色, 苞片鱼鳞片状, 蝎尾状聚伞花序小。

9 禾本科 Poaceae

9.1 箬竹属 *Qiongzhuea* Hsueh et Yi

细秆箬竹 *Qiongzhuea intermedia* Hsueh et D. Z. Li in Act. Bot. Yunnan. 10(1):52. f. 2. 1988. 中

国植物志 9(1):352. 图 96:12-14. 1996. 四川植物志 12:178. 图 110.1-4. 1997。

云南: 昭通地区, 彝良县, 小草坝红纸厂, 海拔为 1 900 m, 阔叶林下, 2006 年 8 月 4 日, 罗柏青等 ZT2127; 彝良县, 小草坝红纸厂, 海拔 1 901 m, 阔叶林下, 2006 年 8 月 1 日, 丁莉、赫尚丽等 ZT2099。

分布: 四川雷波。云南首次记录。

区别特征: 该属在云南昭通地区分布有 4 种, 该分布新记录种与平竹 *Q. communis* 较相近, 但平竹竿直径 1~3 cm, 节间无白粉, 基部数节间有时呈四方形, 箨鞘背部无毛, 叶片宽 0.8~2 cm; 而该分布新记录种竿较细, 直径 0.6~1.2 cm, 节间幼时略被白粉, 基部节间为圆筒形, 箨鞘背部略被柔毛或无毛, 叶片宽 2~3 cm。

参考文献:

- 中国科学院植物研究所. 1972, 1975, 1976. 中国高等植物图鉴 (第 2, 4, 5 卷)[M]. 北京: 科学出版社
中国科学院中国植物志编辑委员会. 1988, 1961, 1999, 1985, 1990, 1977, 1977, 1980, 1999, 1964. 中国植物志 (第 9(1)、11、18、47(1)、56、65(2)、66、69、77、79、80(1) 卷)[M]. 北京: 科学出版社
《贵州植物志》编委会. 1988, 1989, 1989. 贵州植物志 (第 4、5、9 卷)[M]. 贵阳: 贵州人民出版社
《四川植物志》编辑委员会. 1981, 1992, 1997. 四川植物志 (第 1、10、12 卷)[M]. 成都: 四川人民出版社

(上接第 263 页 Continue from page 263)

- Liu CC(刘春朝), Wang YC(王玉春), Ouyang P(欧阳藩). 1999. Advances in artemisinin research(青蒿素研究进展)[J]. *Prog Chem*(化学进展), 11(1):41-48
Liu LF(刘丽芳), Wang Qian(王茜), et al. 2004. Application of precolumn reaction to RP-HPLC of Qinghaosu in *Artemisia annua*(柱前衍生-RP-HPLC 法测定青蒿中青蒿素的含量)[J]. *China Wild Plant Res*(中国野生植物资源), 23(6):60-62
Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, et al. 2001. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings[J]. *Trees*, 15: 453-461
Rijkers T, Pons YL, Bongers F. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance[J]. *Functional Ecol*, 14: 77-86
Rosati A, Esparza G, Dejong TM, et al. 1999. Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic

- characteristics and photosynthetic nitrogen-use efficiency of field-grown nectarine trees[J]. *Tree Physiol*, 19:173-180
Sinon JE, Charles D, Cebert E, et al. 1990. *Artemisia annua*: a promising aromatic and medicinal[M]//Janick J. Advances in New Crops. Timber Press, Portland, OR, 522-526
Vos J, van der Putten PEL. 1998. Effect of nitrogen supply on leaf growth, leaf nitrogen economy and photosynthetic capacity in potato[J]. *Field Crops Res*, 59:63-72
Zhao B(赵兵), Wang YC(王玉春), Ouyang F(欧阳藩). 1999. Advances of research in mechanism of bio-synthesis of artemisinin(青蒿素生物合成机理研究现状)[J]. *Guihaia*(广西植物), 19(2):154-158
Zheng SX(郑淑霞), Shanguan ZP(上官周平). 2007. Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and leaf mass per area in different plant functional types (不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量比叶重的关系)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 27(1):171-181