

头花蓼四倍体光合特性分析

尹艳^{1,2}, 党伯岳³, 刘世会^{1,2*}, 赵德刚^{2*}

(1. 贵州大学药学院, 贵阳 550025; 2. 山地植物资源保护与种质创新省部共建教育部重点实验室, 贵阳 550025; 3. 西安万隆制药股份有限公司, 西安 710119)

[摘要] 目的:探讨头花蓼四倍体和二倍体光合生理特性的差异。方法:采用LI-6400XT便携式光合仪测定人工诱变培育的四倍体头花蓼品种和二倍体头花蓼品种的各项光合生理参数,探究两者的光合特性变化规律。结果:四倍体和二倍体头花蓼的叶片净光合速率(P_n)日变化都呈双峰型曲线,并有“午休”现象,但四倍体全天P_n高于二倍体。2个头花蓼品种的气孔导度(G_s),蒸腾速率(Tr),日变化趋势与P_n日变化趋势基本一致,而胞间CO₂浓度(C_i)日变化趋势与P_n日变化趋势完全相反;四倍体G_s,Tr,水分利用率(WUE)整体水平高于二倍体,而四倍体C_i低于二倍体。头花蓼光补偿点(LCP)为二倍体[67.83 μmol·(m²·s)⁻¹] > 四倍体[41.43 μmol·(m²·s)⁻¹],光饱和点(LSP)为二倍体[1 225 μmol·(m²·s)⁻¹] < 四倍体头[1 370 μmol·(m²·s)⁻¹],最大净光合速率(P_{nmax})为二倍体[5.36 μmol·(m²·s)⁻¹] < 四倍体[8.83 μmol·(m²·s)⁻¹],表观量子效率(AQY)为二倍体[0.01 μmol_{photons}·(m²·s)⁻¹] < 四倍体[0.02 μmol_{photons}·(m²·s)⁻¹]。结论:四倍体头花蓼的光合性能较二倍体增强。

[关键词] 头花蓼; 四倍体; 光合特性; 气孔导度; 净光合速率; 蒸腾速率

[中图分类号] R282.2 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2016)13-0050-05

[doi] 10.13422/j.cnki.syfjx.2016130050

Photosynthetic Characteristics of Tetraploid *Polygonum capitatum*

YIN Yan^{1,2}, DANG Bo-yue³, LIU Shi-hui^{1,2*}, ZHAO De-gang^{2*}

(1. School of Pharmaceutical Sciences, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Provincial-Ministerial Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Germplasm Innovation in Mountainous Region under Ministry of Education, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 3. Xi'an Wanlong Pharmaceutical Co. Ltd., Xi'an 710119, China)

[Abstract] **Objective:** To analyze the differences on photosynthetic characteristics between tetraploid and diploid *Polygonum capitatum*. **Method:** LI-6400XT portable photosynthesis system was used to measure various photosynthetic physiological parameters of tetraploid and diploid *P. capitatum* and their variation regularities. **Result:** The diurnal variation of net photosynthetic rate (P_n) of tetraploid and diploid *P. capitatum*'s leaves showed double-peak curves with the phenomenon of 'midday depression', but the P_n of tetraploid was higher than that of diploid. Both *P. capitatum* cultivars' diurnal variation of stomatal conduction (G_s) and transpiration rate (Tr) were consistent with that of P_n, and intercellular CO₂ concentration (C_i) diurnal variation trend were exactly opposite to that of P_n. G_s, Tr, and water use efficiency (WUE) of tetraploid were higher than that of diploid, but C_i of tetraploid was lower than that of diploid. Light compensation point (LCP) of diploid *P. capitatum* [67.83 μmol·(m²·s)⁻¹] was higher than that of tetraploid *P. capitatum* [41.43 μmol·

[收稿日期] 20150915(003)

[基金项目] 贵州省中药现代化科技产业研究开发专项(黔科合ZY字[2013]3009号);贵州省科技创新人才团队建设项目(黔科合人才团队[2011]4001号)

[第一作者] 尹艳, 硕士, 从事天然药物与生化药学研究工作, Tel:18175150213, E-mail:yinyan91@foxmail.com

[通讯作者] *刘世会, 博士, 硕士生导师, 从事天然药物与生物制药研究工作, Tel:13984099210, E-mail:liush05@163.com;

*赵德刚, 博士, 博士生导师, 从事植物调控生物技术研究工作, E-mail:dgzhaoh@gzu.edu.cn

($\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$), and light saturation point (LSP) of diploid *P. capitatum* [$1\ 225\ \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$] was lower than that of tetraploid *P. capitatum* [$1\ 370\ \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]. The maximum net photosynthetic rate (Pn_{max}) of diploid *P. capitatum* [$5.36\ \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$] was lower than that of tetraploid *P. capitatum* [$8.83\ \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$], and apparent quantum efficiency (AQY) of diploid *P. capitatum* [$0.01\ \mu\text{mol}_{\text{photons}} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$] was lower than that of tetraploid *P. capitatum* [$0.02\ \mu\text{mol}_{\text{photons}} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]. **Conclusion:** Photosynthetic performance of tetraploid *P. capitatum* was superior to that of diploid *P. capitatum*.

[Key words] *Polygonum capitatum*; tetraploid; photosynthetic characteristics; stomatal conduction; photosynthetic rate; transpiration rate

光合作用是影响绿色植物物质积累和代谢的重要生理过程,提高光合作用效率是提高农作物产量的一个重要途径^[1]。而多倍体育种是选育植物新品种的一种重要方法,我国从20世纪70年代开始将该技术应用于药用植物品种改良,并有金银花等多种药用植物的多倍体品种成功投入实际生产^[2-3]。刘剑锋等^[4]对不同倍性高山红景天叶片光合特性的研究表明,四倍体高山红景天的净光合速率(Pn),气孔导度(Gs)和蒸腾速率(Tr)等指标均显著高于同源二倍体。宋红燕等^[5]分析了华南205木薯及其同源四倍体光系统II叶绿素荧光参数的差异发现明华南205四倍体叶片光系统II反应中心捕光能力较二倍体强、光化学转化效率提高。张闯等^[6]对南荻同源四倍体光合作用参数分析研究表明其光合特性优于二倍体,且四倍体收获期植株地上部干物质量与生长初期相比显著增加,生长特性优于二倍体。王茜龄等^[7]在多倍体新桑品种的光合特征的研究中也发现桑树体细胞染色体加倍后,叶绿素含量,1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RuBPCase)羧化活性提高,叶绿素a/b的比值降低等的变化,充分证明了多倍光合性能增强的特点,并且其获得的四倍体桑叶片增大、增厚,枝条长,产叶量提高。

头花蓼为蓼科蓼属多年生草本植物,以全草入药,在治疗泌尿系统感染上具有显著疗效^[8]。随着其应用日渐广泛,野生头花蓼资源供不应求。为开发头花蓼优质种源,本实验室着手研究了头花蓼的四倍体培育方法,并获得了四倍体头花蓼植株若干。本文就四倍体头花蓼的光合特性与其同源二倍体做了对比分析,以期了解头花蓼四倍体植株的光合特性,为改进头花蓼的栽培技术、提高其产量提供参考依据。

1 材料和仪器

1.1 材料 样品由贵州大学廖海民教授和刘世会教授鉴定为头花蓼 *Polygonum capitatum* 四倍体植株和二倍体植株,试验在贵州大学山地植物资源保护

与种质创新省部共建教育部重点实验室试验基地进行(北纬 $26^{\circ}25'$,东经 $106^{\circ}40'$,海拔1 099 m)。

1.2 仪器 LI-6400XT型便携式光合仪(美国LI-COR公司)。

2 方法

2.1 光合作用日变化的测定 选取头花蓼二倍体和四倍体植株顶部自上而下的第5节成熟功能叶片(每株重复测定3个叶片),用便携式光合仪测定其的Pn,Gs,胞间 CO_2 浓度(Ci),Tr,并计算水分利用率(WUE)($\text{WUE} = \text{Pn} \cdot \text{Tr}^{-1}$)。测定时的大气 CO_2 浓度为(375 ± 5) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,流量为 $400\ \text{mL} \cdot \text{min}^{-1}$ 。为消除由于光强变化造成的影响,测定时的光强采用仪器配备的内置人工光源,光照强度为 $1\ 200\ \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 。测定时间在6:00~18:00,每2 h测定1次,每个品种3次重复。

2.2 光合-光响应特性的测定 选取头花蓼二倍体和四倍体植株顶部自上而下的第5节成熟功能叶片,采用便携式光合仪于9:00~11:00进行光响应曲线的测定,控制叶温在(25 ± 1) $^{\circ}\text{C}$,相对湿度为75%, CO_2 浓度为(375 ± 5) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,流量为 $400\ \text{mL} \cdot \text{min}^{-1}$,每个品种3次重复,取平均值进行拟合。测定时红蓝光源设定叶室中光合有效辐射强度梯度由强到弱,依次为2 000,1 600,1 400,1 200,1 000,800,500,300,200,100,80,50,0 $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 。以光合有效辐射强度为横轴,以Pn为纵轴绘制光响应曲线,求得光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)。光照强度在0~500 $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 通过线性回归求得Pn-PAR曲线初始斜率,即为表观量子效率(AQY)。

3 结果与分析

3.1 头花蓼二倍体和四倍体植株光合作用的日变化

3.1.1 Pn的日变化 头花蓼二倍体和四倍体植株在晴天条件下Pn日变化曲线(图1)相似,均为双峰曲线,并有“午休”现象。二倍体植株和四倍体植株

的 Pn 第 1 次高峰出现在 10:00 左右,分别为 16.19, 13.42 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 。在 12:00 左右时降到谷底,谷值分别为 3.43, 6.31 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 。随后开始回升,在 14:00 左右时二倍体植株和四倍体植株的 Pn 出现第 2 次高峰,分别为 9.90, 11.62 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 。在 18:00 左右时各品种的 Pn 均还维持在零值以上。从图 1 可以看出,在 6:00 ~ 16:00 时间段内,四倍体植株的 Pn 明显高于二倍体植株。

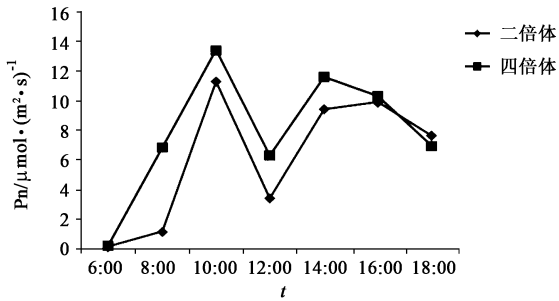


图 1 头花蓼二倍体和四倍体植株 Pn 日变化
Fig. 1 Diurnal variation of Pn of diploid and tetraploid *Polygonum capitatum*

3.1.2 Tr 的日变化 蒸腾作用是植物吸收水分的一个主要动力,同时也能借助水分蒸发带走叶表面部分热量,利于降低叶片温度,使叶子在强光下进行光合作用而不致受害。头花蓼二倍体和四倍体植株的 Tr 在 6:00 ~ 8:00 都较低,8:00 之后二倍体和四倍体植株 Tr 均快速上升,于 14:00 达到最大值,分别为 3.12, 4.04 $\text{mmol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 。16:00 之后二者 Tr 均呈直线下降,18:00 二倍体和四倍体植株的 Tr 分别为 0.47, 0.27 $\text{mmol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$,在 6:00 ~ 16:00 时间段内,四倍体植株的 Tr 都高于二倍体植株的 Tr,而 16:00 后两者的 Tr 差异不大。见图 2。

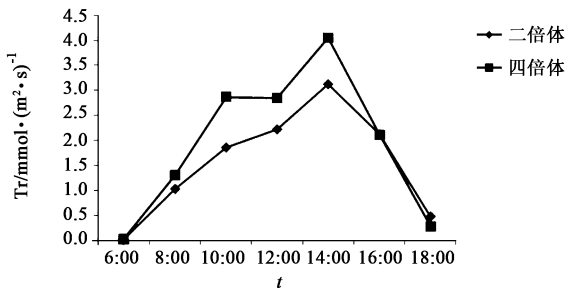


图 2 头花蓼二倍体和四倍体植株 Tr 日变化
Fig. 2 Diurnal variation of Tr of diploid and tetraploid *Polygonum capitatum*

3.1.3 Gs 的日变化 气孔是植物内外气体交换的重要门户,Gs 是植物气孔传导 CO₂ 和水汽的能力。头花蓼二倍体 Gs 日变化曲线呈明显双峰型,但四倍体植株 Gs 日变化曲线双峰不明显,且峰值出现

的时间也与二倍体不同。二倍体植株 Gs 在 8:00 出现第 1 次峰值,为 0.08 $\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$;12:00 出现低谷,为 0.02 $\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$;随后迅速上升,在 14:00 出现第 2 次峰值,为 0.09 $\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$;14:00 以后一直呈下降趋势。而四倍体植株在 10:00 出现第 1 次峰值,为 0.13 $\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$;12:00 降至 0.09 $\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$,此后呈不明显上升趋势,至 16:00 后才开始下降。在 8:00 ~ 18:00 时间段内,四倍体植株 Gs 整体水平高于二倍体,有利于光合过程中 CO₂ 的供应。见图 3。

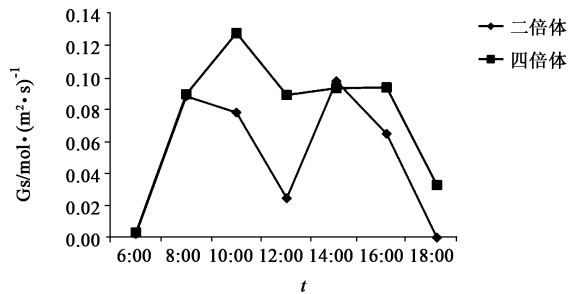


图 3 头花蓼二倍体和四倍体植株 Gs 日变化
Fig. 3 Diurnal variation of Gs of diploid and tetraploid *Polygonum capitatum*

3.1.4 Ci 的日变化 头花蓼二倍体和四倍体植株 Ci 在全天呈先下降后上升的总趋势,正好与 Pn 日变化趋势相反。在 6:00 二倍体和四倍体植株 Ci 都很高,分别为 349.05, 327.28 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,接近于大气 CO₂ 浓度。随着气温升高、光照增强,Ci 逐渐减小,在 10:00 出现第一次最低值,分别为 245.18, 203.81 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。在 12:00 时,因为中午光照强度较高,植株的气孔随之关闭,进行光合作用所需求的 CO₂ 量减少,二倍体和四倍体植株 Ci 出现一个回升。在 12:00 之后随着光合速率的增大,Ci 也随之降低,16:00 到达峰谷。此后,随着光合速率降低,Ci 升高,到 18:00 二倍体和四倍体植株 Ci 分别为 355.77, 195.19 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。在同一时间点,四倍体植株 Ci 低于二倍体。见图 4。

3.1.5 WUE 的日变化 WUE 指利用单位质量的水分植物所能同化的 CO₂,是 Pn 与 Tr 的比值。头花蓼二倍体和四倍体植株 WUE 的日变化曲线变化趋势相同,呈现出早、晚高而中午低的曲线,与环境的光强、温度的变化趋势相反。说明当光照增强时,气温升高,随之水蒸气气压升高,导致 WUE 低。四倍体植株的 WUE 明显高于同一时间二倍体植株的 WUE。见图 5。

3.2 头花蓼二倍体和四倍体植株光合-光响应曲线

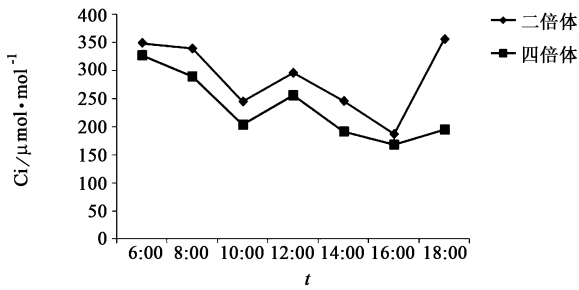


图 4 头花蓼二倍体和四倍体植株 C_i 日变化
Fig. 4 Diurnal variation of C_i of diploid and tetraploid *Polygonum capitatum*

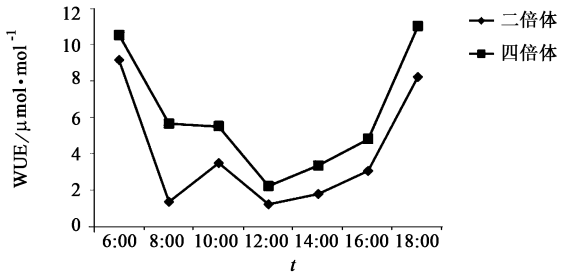


图 5 头花蓼二倍体和四倍体植株 WUE 日变化
Fig. 5 Diurnal variation of WUE of diploid and tetraploid *Polygonum capitatum*

特性 头花蓼二倍体和四倍体植株的光合-光响应曲线呈相似的变化趋势,都随着光强的增加, P_n 明显增大,当达到一定光强后, P_n 趋于稳定,但四倍体植株 P_n 明显高于二倍体。见图 6。

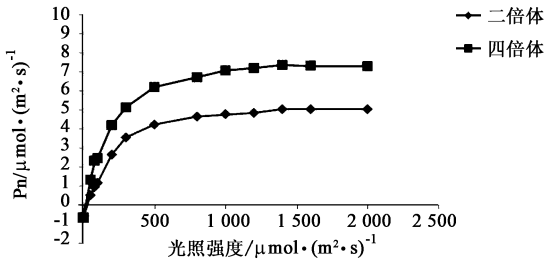


图 6 头花蓼二倍体和四倍体植株光合-光响应曲线
Fig. 6 Photosynthetic light-response curve of diploid and tetraploid *Polygonum Capitatum*

如表 1 所示,通过拟合曲线方程可得,头花蓼四倍体植株的 LCP 为 $41.43 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$,是二倍体的 0.6 倍;四倍体植株的 LSP 为 $1370 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$,是二倍体的 1.1 倍;处于光饱和时的叶片的 P_n 即最大光合速率 ($P_{n_{\max}}$) 为 $8.83 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$,是二倍体的 1.6 倍; AQY 为 $0.02 \mu\text{mol}_{\text{photons}} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$,是二倍体的 2.0 倍。LCP 和 AQY 反映叶片对弱光的利用能力; LSP 和 $P_{n_{\max}}$ 则反映叶片的光合潜能,及植株对强光的利用能力。本研究结果说明,头花蓼四倍体植株对光照强度的利用范围比二

倍体宽,四倍体植株对强光弱光的利用能力都较强,光合潜能高于二倍体植株。

表 1 头花蓼二倍体和四倍体植株光补偿点、光饱和点及表观量子效率等光合参数比较

Table 1 Comparison in LCP, LSP and AQY between diploid and tetraploid *Polygonum capitatum*

品种	LCP $/\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	LSP $/\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	$P_{n_{\max}}$ $/\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	AQY $/\mu\text{mol}_{\text{photons}} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$
二倍体	67.83	1225	5.36	0.01
四倍体	41.43	1370	8.83	0.02

4 结论与讨论

光合作用是植物代谢的极重要过程,其强弱对植物的生长发育等都具有重要影响。从头花蓼的光合作用日变化分析结合头花蓼二倍体和四倍体植株光合-光响应曲线特性发现,四倍体的 P_n 显著高于二倍体。且四倍体植株 LCP 低于二倍体, LSP 和 AQY 均高于二倍体,说明头花蓼四倍体植株对强光弱光的利用能力都较二倍体强,光合潜能高于二倍体植株。本研究中 G_s , T_r 日变化趋势与 P_n 日变化趋势基本一致,而 C_i 日变化趋势与 P_n 日变化趋势完全相反,这一现象表明头花蓼 P_n 与 G_s , T_r , C_i 间存在明显相关关系,与党伯岳等^[9]的研究结果相一致。

植物蒸腾作用能带走叶表面部分热量,降低叶温,使叶子在强光下进行光合作用而不致被灼伤,但蒸腾作用又会带走植物体内大量的水分,影响植物生长^[10]。本研究发现头花蓼四倍体植株的 T_r 对光强度变化的反应较二倍体更迅速,在较低光强度下四倍体植株 T_r 与二倍体差异不大或低于二倍体,利于减少水分蒸腾,保持植株体内水分,适应干旱;而在较强光下四倍体 T_r 明显大于二倍体,利于保护叶片在强光下进行光合作用。

CO_2 是进行光合作用的主要原料,其浓度直接影响光合作用的进行^[11]。本研究发现,四倍体头花蓼植株 C_i 始终低于二倍体,四倍体植株 G_s 水平高于二倍体,2 个指标同时说明四倍体对 CO_2 的利用率高于二倍体,验证了四倍体头花蓼 P_n 高于而二倍体的研究结果。且在 12:00 强光照环境下四倍体植株 G_s 仍保持较高水平,为相同时间二倍体的 4.5 倍,保证了强光照下光合作用的 CO_2 供应。

WUE 反映植物生产中的能量转化效率,是一个将抗旱性和丰产性统一于一体的综合指标,提高作物水分利用率,是发展“高水效农业”的一大研究方

向^[12]。本研究发现,头花蓼四倍体植株的 WUE 明显的高于同一时间二倍体植株的 WUE,说明头花蓼四倍体植株相比于二倍体具有更高的能量转化效率,同时具有抗旱节水与高产的种质优势。

由于染色体加倍,多倍体药用植物具生物产量提升等优势^[13]。本研究表明,四倍体头花蓼的光合性能较二倍体增强,与高山红景天^[4]、紫薇^[14]、白桦^[15]等的四倍体植株光合特性研究结果相一致,符合多倍体植物生物产量提升的变化趋势。对头花蓼四倍体和二倍体头花蓼主要药效成分槲皮素及没食子酸含量分析发现,四倍体头花蓼中槲皮素、没食子酸含量均较二倍体显著提高^[16]。从产量和药用价值方面均体现了头花蓼四倍体种质的生产优势。本研究仅对头花蓼四倍体植株光合特性进行了分析,染色体倍性增加如何导致光合作用增强的机制还有待进一步研究。

[参考文献]

[1] 吴炯,施翠仙,祖艳群,等. 玉米/辣椒间作对玉米和辣椒光合特征、生物量和产量的影响[J]. 中国农学通报,2014,30(30):117-121.

[2] 国信.“九丰一号”金银花通过鉴定[J]. 西南园艺,2005,33(6):18-20.

[3] 李春燕,王振月,程玉鹏,等. 生物技术在药用植物育种中的研究现状[J]. 中国林副特产,2007(6):79-82.

[4] 刘剑锋,程云清,刘春明,等. 不同倍性高山红景天种质叶片光合特征的比较研究[J]. 中国中药杂志,2011,36(12):1512-1547.

[5] 宋红艳,张振文,安飞飞,等. 华南 205 木薯及其同源四倍体 PS II 叶绿素荧光参数差异分析[J]. 热带

作物学报,2014,35(12):2410-2413.

[6] 张闯,王惠群,童建华,等. 南荻同源四倍体光合生理特性的研究[J]. 作物研究,2013,27(7):219-223.

[7] 王茜龄,余茂德,鲁成,等. 果叶兼用多倍体新桑品种的选育及其光合特性研究[J]. 中国农业科学,2011,44(3):562-569.

[8] 陈芳,汪毅. 苗药头花蓼研究及开发概况[C]. 郑州:第六次临床中药学学术年会暨临床中药学学科建设经验交流会,2013.

[9] 党伯岳,赵德刚,靳保龙,等. 贵州不同产地头花蓼的主要农艺性状及光合特性[J]. 贵州农业科学,2013,41(6):66-68.

[10] 武维华. 植物生理学[M]. 北京:科学出版社,2003:64.

[11] 王建林,温学发,赵风华,等. CO₂ 浓度倍增对 8 种作物叶片光合作用、蒸腾作用和水利用效率的影响[J]. 植物生态学报,2012,36(5):438-446.

[12] 张正斌,徐萍,周晓果,等. 作物水分利用效率的遗传改良研究进展[J]. 中国农业科学,2006,39(2):289-294.

[13] 彭菲,张胜,刘塔斯,等. 药用植物多倍体的研究概况[J]. 中药材,2009,32(9):1481-1485.

[14] 于永畅,王厚新,李承秀,等. 四倍体与二倍体紫薇光合特性研究[J]. 中国农学通报,2013,29(22):10-14.

[15] 杜琳,李永存,穆怀志,等. 四倍体与二倍体白桦的光合特性比较[J]. 东北林业大学学报,2011,39(2):1-4.

[16] 尹艳,赵德刚,党伯岳,等. 头花蓼优质种源筛选及其四倍体质量评价研究[J]. 种子,2015,34(11):55-57.

[责任编辑 邹晓翠]