

青藏高原不同种源麻花艽光合特征比较

周党卫^{1,3}, 师生波^{1,3}, 王环², 王亚艺⁵, 王久利⁴, 李松龄⁵, 陈世龙^{1,3},

沈建伟², 程庭峰¹, 李小娟⁴

(1. 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 青海 西宁 810008; 2. 中国科学院西北高原生物研究所分析测试中心, 青海 西宁 810008; 3. 青海省植物分子育种重点实验室, 青海 西宁 810008; 4. 青海民族大学生态环境与资源学院, 青海 西宁 810007); 5. 青海大学土壤肥料研究所, 青海 西宁 810008)

摘要:【目的】通过不同种源麻花艽的光合特性比较,分析其光合机构的驯化适应能力,为优质种质资源的筛选与引种培育提供科学依据。【方法】源自青藏高原地区不同海拔的五类麻花艽类群,栽培于青海省湟中县多巴镇实验苗圃,经1 a引种栽培驯化后,比较分析了其叶片光合色素、叶绿素荧光和光合气体代谢参数。【结果】较高海拔碌曲类群的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量最高;低海拔互助与同仁类群的胡萝卜素、叶绿素 b 含量低于碌曲和达日类群,而叶绿素 a/b 则高于碌曲和达日类群。源自高海拔的类群,光合速率(P_n)较高,而气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)则相对较低;蒸腾速率(T_r)除低海拔互助显著较高外,其余不同类群间无明显差异。叶绿素荧光测定表明,PS II 有效光化学效率(F_v'/F_m')和实际光化学效率(Φ_{PSII})在达日和碌曲类群略低,光化学猝灭系数(qP)在各个类群间几乎无差异,但非光化学猝灭系数(NPQ)则达日和河南类群显著高于同仁类群。叶绿素荧光的光响应曲线显示, qP 随光强增高而降低,而 NPQ 随光强增高而增高,两者均为高海拔达日和碌曲类群较高;相对光合电子传递速率(ETR)随光强增大而增高,高光强呈光抑制现象,且达日、碌曲与河南驯化类群的 ETR 高于互助和同仁类群,也具有较高初始斜率 α 、 ETR_m 和 EK 值。【结论】经过 1 a 的驯化适应,不同种源麻花艽类群的光合特性存在着差异,与其起源地海拔有密切关系,其中源自高海拔达日、碌曲和河南麻花艽类群的 P_n 、 C_i 和叶绿素荧光特征均呈现较高的适应性和光合潜力,在引种栽培中具有较大利用空间。

关键词: 麻花艽; 种源; 驯化适应; 海拔; 光合作用; 叶绿素荧光

中图分类号: Q949.95 文献标志码: A 文章编号: 1003-4315(2020)05-0084-10

DOI: 10.13432/j.cnki.jgsau.2020.05.010



Comparison of photosynthetic characteristics among transplanted *Gentiana straminea* Maxim. populations from different sites on the Qinghai-Tibetan Plateau

ZHOU Dang-wei^{1,3}, SHI Sheng-bo^{1,3}, WANG Huan², WANG Ya-yi⁵, WANG Jiu-li⁴, LI Song-ling⁵,
CHEN Shi-long^{1,3}, SHEN Jian-wei², CHENG Ting-feng¹, LI Xiao-juan⁴

(1. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; 2. Tibetan Medicine Center, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; 3. Key Laboratory of Qinghai Plant Molecular Breeding, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; 4. College of Ecological Environment and Resources, Qinghai Nationalities University, Xining 810007, China; 5. Institute of Soil and Fertilizer, Qinghai University, Xining 810008, China)

第一作者: 周党卫, 副研究员, 硕士生导师, 主要从事高山植物生物学研究。E-mail: dangweizhou@sina.com

基金项目: 青海省科技基础研究计划项目(2017-ZJ-702; 2019-ZJ-7016; 2017-ZJ-Y20); 青海省自然科学基金项目(2019-ZJ-976Q); 青海省创新平台建设专项项目-青海省作物分子育种重点实验室(2017-ZJ-Y14)。

收稿日期: 2019-11-04; 修回日期: 2020-06-17

Abstract:【Objective】 The differences of photosynthetic apparatus adaptation characteristics among germplasm of *Gentiana straminea* Maxim. were analyzed during the flowering season after one-year acclimation, which would provide the theoretical basis for *G. straminea* germplasm selection and culture. **【Method】** Pigment content, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic characteristics were studied on five transplanted *G. straminea* populations from different sites cultured in Duoba garden for a year. **【Result】** The contents of carotenoids, chlorophyll a and b were highest in the leaves of Luqu population. On the whole, content of carotenoids, chlorophyll b and Car/Chl on Huzhu and Tongren population were lower than that of the Dari and Luqu population from the higher altitudes, while Chl a/b was higher than the others. The net photosynthesis rate (P_n) was tended to increase with the altitude enhanced, while the stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 (C_i) concentration showed declination on higher altitude populations. Except the Huzhu population, the evaporation rate (T_r) has no clear difference among rest populations. Chlorophyll fluorescence analyses showed the PS II maximal and actual photochemical efficiency (F_v/F_m and Φ_{PSII}) of Dari and Luqu population showed a bit reduction, while there was no significant difference among all the populations. Photochemical quenching coefficient (qP) was very close among the five populations while the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) appeared significant higher in Dari and Luqu populations than that of Tongren one. The light response curve showed that qP appeared fall while NPQ showed rise as the light intensity raised. Moreover, qP and NPQ was inclined to increase as the altitude raised and high light intensity caused photoinhibition. Electron transfer reaction (ETR) showed higher in the populations from high altitudes. In addition, the high altitude population Dari, Luqu and Henan also had higher α , ETR_m and EK value than those of Tongren and Huzhu. **【Conclusion】** The photosynthetic variation among the *G. straminea* populations after one-year acclimation, which was probably related to the original location altitude. Population from higher altitude such as Dari, Luqu and Henan had advantage on P_n , C_i and chlorophyll fluorescence character and occupied stronger adaption ability and photosynthetic potentiality, which would be helpful for utilization of high quality germplasm culture of this species in the future.

Key words: *Gentiana straminea* Maxim. ;germplasm source;acclimation;photosynthesis;light response curve

青藏高原平均海拔 4 000 m, 被誉为世界第三极. 独特的自然地理环境, 孕育了许多特有的植物资源. 这些植物长期适应高原低气压、强辐射、低温等逆境环境, 在生理生化和形态结构等方面具有独特的适应特征^[1-3], 已引起了国内外学者的普遍关注^[4-7]. 早在 1991 年, 就有高山植物的移栽驯化试验, 并通过与原产地比较, 揭示了叶片 CO_2 同化速率和水蒸气交换速率的适应性具有异质性^[8]. 夏明忠^[9] 对分布于不同海拔梯度的高原稷稻进行了研究, 发现其光合适应特性存在明显适应差异. 师生波等^[10] 对青藏高原的 3 种人工栽培植物的研究也表明其光合特性差异较大, 且与低海拔植物无相似性. 近期, 赵玉

文等^[11] 对西藏砂生槐的引种研究也发现不同种源材料的光合特征存在差异. 但目前关于不同种源高山植物移栽驯化后光合特性的研究还十分有限.

叶绿素荧光测定是一种快速、无损伤的检测植物光合作用运转的技术, 叶绿素荧光动力学分析在监测叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用^[12]. 由于最大光量子效率 (F_v'/F_m'), 实际光量子效率 (Φ_{PSII}), 光适应光化学猝灭系数 (qP), 非光化学猝灭系数 (NPQ) 等荧光参数对植物非生物胁迫具有较好的指示性, 因此, 在植物表型鉴定和农作物品质选育方面已广为使用^[13]; 并且在木本植物、农作物和园林

植物筛选方面得到应用^[12-15],对植物的合理栽培与生理适应了解也具有重要作用^[15-16].但该技术在高山植物种质筛选方面还鲜有报道.

麻花苣(*Gentiana straminea* Maxim.)是广布于青藏高原的高寒草甸代表性伴生种,为龙胆科(Gentianaceae)龙胆属(*Gentiana* L.)植物,分布于海拔 2 500~4 700 m 的山坡、河滩、草地和灌丛^[17-18].麻花苣为一种重要的中藏药材^[19-20],在高原地区人为采挖野生麻花苣现象较为严重,不仅严重破坏了高寒草甸的生态环境^[21],也造成麻花苣种质资源的损失.尽管,目前麻花苣的人工栽培已经取得一定进展^[22-23],但关于优良种质研究仍极为缺乏,对异地移植后其生理适应性也缺乏了解.已有研究表明,麻花苣光合速率和叶绿素荧光参数与所在地的海拔有较大关系^[10,21].但异地移栽后这种现象与原产地海拔间的关系是否依然存在,其光合特性是否会呈现趋同适应?对此尚缺乏必要的探究.鉴于此,本研究对不同海拔种源的麻花苣进行了 1 a 的人工驯化栽培,并分析了光合色素、光合气体代谢参数和叶绿素荧光参数的变化,以期揭示麻花苣的光合特征差异,为麻花苣的优质种质筛选,遗传多样性保护和引种栽培提供科学依据.

表 1 不同种源移栽麻花苣采样点信息

Table 1 The populations information of *G. straminea*

编号 Number	地点 Location	海拔/m Altitude	经度 Longitude	纬度 Latitude
2017049	互助南门峡	2 787	101.9005°	36.97873°
2017068	同仁麦秀林场	3 070	101.9078°	35.27278°
2017078	河南县赛尔龙	3 293	102.1440°	34.48972°
2017044	碌曲县贡巴乡	3 500	102.4918°	34.19177°
2017096	达日县岗巴口沟	4 169	99.1924°	33.67584°

1.2 试验方法

1.2.1 叶绿素和类胡萝卜素含量测定 参照朱广廉等^[24]的方法,在完成光合气体代谢参数和叶绿素荧光参数测定后,取成熟叶片,每一类群植物用打孔器取 0.7 cm 叶圆片 30 片,分 3 组,分别浸泡于丙酮乙醇混合水溶液中(乙醇:丙酮:水=45%:45%:10%).密封 4 °C 暗浸提 10 d 后用岛津 UV-1602 测定 663、652、645、470 nm 等处的光吸收值,按照 Arnon^[25]的方法计算叶绿素各组分和类胡萝卜素的

1 材料与方法

1.1 试验样地与材料

试验样地位于青海省湟中县多巴镇实验苗圃,距西宁市研究所约 25 km;N 36°39',E 101°31',海拔 2 360 m.该区域为湟水河山前河谷耕地(蔬菜和春油菜种植区),土壤为灰钙土,有机质为 11.26 g/kg,全氮为 1.04 g/kg,全磷为 2.31 g/kg,全钾为 30.03 g/kg,碱解氮为 73.00 g/kg,速效磷为 9.70 g/kg,速效钾为 235 g/kg,pH 8.32;年均温 2.6~5.3 °C,平均降水量 378.3 mm,且多集中于 6~8 月份.年均日照时数 2 588.3 h,日照百分率达 59%.2017 年植物生长季的 7~8 月份,在青藏高原的不同地点(表 1)选择生长健壮的野生麻花苣植株各 6~10 株,带土移回并栽培于验苗圃内;栽培前土壤平整后每 667 m² 使用 10 kg 尿素和 5 kg 磷酸二铵作为底肥,定植株间距为 20 cm.经越冬适应后,在生长季 6 月初,人工祛除杂草后,架设遮阳网,避免中午过强光照;生长期给予适时浇水.在 2018 年植物开花期的 8 月份选取生长健壮、大小接近的植株进行试验.

含量.

1.2.2 光合气体代谢参数测定 选择天气较为稳定的全晴天,于苗圃选取健康植株,采用 Yaxin-1102 型光合蒸腾测定仪(北京雅欣公司),依次测定不同种源麻花苣叶片的净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)等气体代谢参数;测定气源来自样地 5 m 开外约 2 m 高的大气.测定时间选太阳日照强度及大气温湿度较为稳定的 9:00~11:00^[10],气温为(27±1)°C,相对湿度(42±2)%,CO₂ 体积浓度(385±4)μmol/mol,测定空

气流速控制在 0.1 L/min. 不同驯化类群, 选择大小一致的 3 个独立株进行测定, 测定时选择成熟无损伤叶片中部进行测定, 测定后, 用尺子测定选择测定部分的叶面积, 对测定结果进行校正。

1.2.3 叶绿素荧光参数测定 叶绿素荧光参数采用英国产便携式脉冲调制荧光仪 FMS-2(Hansatech Instruments LTD., Norfolk, UK)测定。选取健康植株上长势一致的麻花苳 3 片叶片, 经暗适应 30 min 后测定初始荧光 (F_0), 最大荧光 (F_m), 计算最大光化学效率 F_v/F_m ; 开启荧光仪器内置光源, 测定 860 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 稳态光强下的叶绿素荧光参数 (F_s), 光化学作用光下的最大荧光强度 (F_m'); 光化学猝灭系数 $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$, 非光化学猝灭系数 $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$, PS II 反应中心实际光化学效率 $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$ 。快速光响应曲线(RLC)测定采用内置光源获取, 对自然光诱导叶片 1~1.5 h 后, 进行连续光化学梯度(0、21、57.5、125、232、380、580、820、1 120、1 480、1 880) $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 仪器发射饱和脉冲, 直到 1 880 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 结束, 获取不同光强下的叶绿素荧光动力学参数, 每一光强下的平衡时间为 10 s。光合电子传递速率 $ETR = \Phi_{PSII} \times PAR \times 0.84 \times 0.5^{[26]}$, 相对电子传递速率的初始斜率 α 、 ETR_m 和 EK 值按照 Eilers and Peeters 的公式^[27]进行光响应曲线拟合, 参数数值按照下列公式进行计算:

$$ETR = PAR \times (\alpha \times PAR^2 + b \times PAR + c)^{-1}$$

式中, $\alpha = 1/c$; $ETR_m = (b + 2 \times (ac)^{1/2})^{-1}$; $EK = c \times (b + 2 \times (ac)^{1/2})^{-1}$

1.3 数据统计分析

试验重复 3 次, 数值以 $\bar{x} \pm s$ 表示。数据统计分析用 SPSS 19.0 进行统计分析和显著性检验。以 Sigmaplot 10.0 软件进行作图。

2 结果与分析

2.1 不同种源麻花苳的光合色素比较

叶绿素 a(Chl a)和叶绿素 b(Chl b)是植物捕获光能进行光合作用的主要组分。如表 2 所示, Chl a 含量在不同类群麻花苳有较大差异, 其中碌曲最高, 河南最低, 二者相差 41.376 mg/g, 差异极为显著($P < 0.05$); 达日和碌曲的 Chl a 含量尽管略高于互助类群, 但却并无显著差异。Chl b 含量仍为碌曲类群最高, 互助最低, 其中碌曲和达日类群显著高于互助类群, Chl b 含量随海拔有增高趋势($P < 0.05$) (表 2)。类胡萝卜素(Car)含量在不同种源麻花苳中也存在差异, 其中达日和碌曲类群显著高于互助, 达日和碌曲驯化类群总体 Car 含量较高。碌曲类群的总叶绿素(Chl)含量显著高于其他种源的麻花苳($P < 0.05$), 尽管河南类群 Chl 含量与互助和同仁类群无明显差异, 但仍显著低于碌曲和达日类群, 说明 Chl 含量在高海拔驯化类群中呈现增高趋势。Chl a 与 Chl b 的比值(Chl a/b), 互助类群最大, 显著高于其他类群($P < 0.05$), 河南类群值最小, 其比值在高海拔驯化类群中有降低趋势; 而 Car 与 Chl 比值在各驯化类群中则随原产地海拔增高呈增高趋势。

表 2 不同种源麻花苳叶绿素与胡萝卜素含量的比较

Table 2 Comparison of chlorophyll and carotenoids content in leaves of *G. straminea* from different sites

类群 Population	叶绿素 a/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Chl a	叶绿素 b/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Chl b	类胡萝卜素/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Car	总叶绿素含量/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Chl(a+b)	叶绿素 a/b Chl a/b	类胡萝卜素/ 叶绿素 Car/Chl
互助	132.60 ± 13.63 ^{ab}	46.67 ± 4.32 ^c	34.68 ± 5.32 ^b	179.23 ± 17.90 ^{bc}	2.86 ± 0.06 ^a	0.19 ± 0.03 ^b
同仁	128.73 ± 5.44 ^{ab}	47.66 ± 2.33 ^c	42.20 ± 0.82 ^{ab}	176.35 ± 7.38 ^{bc}	2.70 ± 0.08 ^b	0.24 ± 0.00 ^a
河南	110.28 ± 4.77 ^b	55.60 ± 1.04 ^b	32.60 ± 6.28 ^b	165.84 ± 6.33 ^c	2.37 ± 0.01 ^d	0.20 ± 0.04 ^{ab}
碌曲	170.28 ± 6.86 ^a	78.17 ± 4.69 ^a	49.68 ± 1.67 ^a	244.23 ± 11.19 ^a	2.50 ± 0.02 ^{cd}	0.20 ± 0.01 ^{ab}
达日	139.96 ± 13.96 ^{ab}	53.91 ± 2.63 ^b	46.29 ± 4.37 ^a	193.82 ± 16.45 ^b	2.55 ± 0.14 ^c	0.24 ± 0.02 ^a

2.2 不同种源麻花苳净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)及胞间 CO_2 浓度(C_i)比较

光合速率 P_n 在不同种源麻花苳驯化类群中差异并不显著($P > 0.05$)。由图 1-A 可以看出, 碌曲类

群的 P_n 较高, 平均光合速率达到 18.11 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 其次为达日类群, P_n 最小的类群为互助类群。海拔最高的达日类群 P_n 较互助高 38%, 是海拔最低互助类群的 1.21 倍。进一步分析

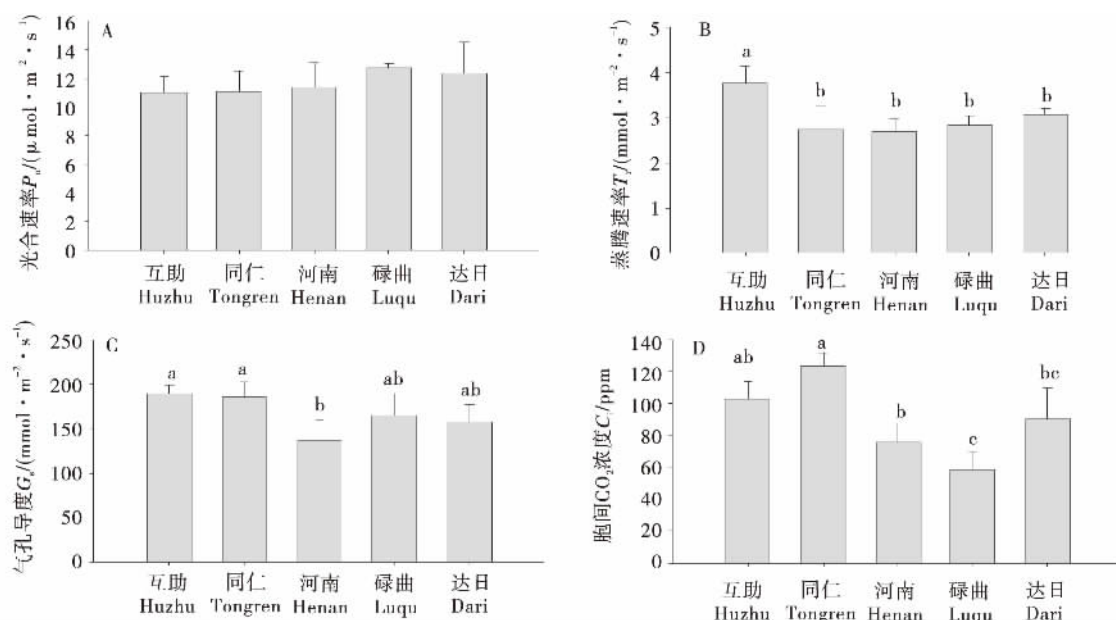


图 1 不同种源麻花苳的光合特征比较

Figure 1 Comparison of photosynthetic characteristics among *G. straminea* from different sites

光合速率 P_n 与起源地海拔的相关性表明,其相关系数为 0.782. 说明麻花苳移栽驯化类群的 P_n 随海拔升高呈现出增高的变化趋势.

不同类群麻花苳的蒸腾速率 T_r 分析表明,互助类群最高,而同仁类群最低;但与其他 3 个驯化类群的 T_r 无明显差异 ($P > 0.05$);互助类群的 T_r 值显著高于同仁、河南、碌曲和达日类群 ($P < 0.05$) (图 1-B). 不同种源麻花苳气孔导度 G_s 显示同仁类群的最大,河南类群最小且显著低于其他种源地麻花苳类群 ($P < 0.05$),碌曲和达日驯化类群的 G_s 略有降低趋势(图 1-C). 叶片细胞间 CO_2 浓度 C_i 则在不同种源间存在明显差异(图 1-D),其中互助和同仁麻花苳类群叶片的 C_i 分别为 $103.14 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 和 $123.30 \mu\text{mol}/\text{mol}$,高于河南、碌曲和达日驯化类群,且碌曲类群 C_i 最低. 在不同移栽类群中,同仁类群 C_i 值显著高于河南、碌曲和达日 3 个麻花苳驯化类群 ($P < 0.05$),但与互助类群的差异并不显著 ($P > 0.05$), C_i 在驯化类群随原产地海拔呈降低趋势.

2.3 不同种源麻花苳 PS II 有效光化学效率与实际光化学效率的比较

PS II 反应中心有效光化学效率 (F_v'/F_m') 是反映 PS II 原初光反应中心光能捕获效率的重要指标. 自然环境下,麻花苳主要分布在水分较好的滩地

及山坡半阴面,高光强易引起光抑制,因此设稳态作用光强为 $860 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. 如图 2-A 所示,在 $860 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强下,尽管统计分析显示不同类群间 F_v'/F_m' 无明显差异 ($P > 0.05$),各个种源间同仁麻花苳类群的 F_v'/F_m' 为最高,其次为互助类群,河南类群最低;而河南、碌曲和达日类群 F_v'/F_m' 略低于低海拔的互助和同仁类群. 同样,不同种源麻花苳的实际光化学效率 Φ_{PSII} 也无显著差异 ($P > 0.05$),其中低海拔的互助和同仁类群 Φ_{PSII} 差异不大,略高于其他 3 个类群(图 2-B). 说明,PS II 反应中心的 F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} 在高海拔引种驯化类群中较低,其中 Φ_{PSII} 在不同驯化类群中与起源地海拔类群中呈现负相关性,相关系数为 $-0.837 (P = 0.077)$.

2.4 不同种源麻花苳光适应下光化学猝灭和非光化学猝灭比较

光化学猝灭系数 qP 是反映光反应中质体醌氧化状态的重要参数,其数值大小与反应中心光合电子传递的效率相关,是光合作用 PS II 原初反应中心光能利用的重要指标. 稳态 $860 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强下,不同种源的比较结果显示, qP 在不同驯化类群麻花苳叶片之间差异极小(图 3-A),而非光化学猝灭系数 NPQ 在不同驯化类群间存在一定差异(图 3-B),其中达日类群 NPQ 最高,同仁类群的最低,较达日降低 31%,二者差异显著 ($P < 0.05$).

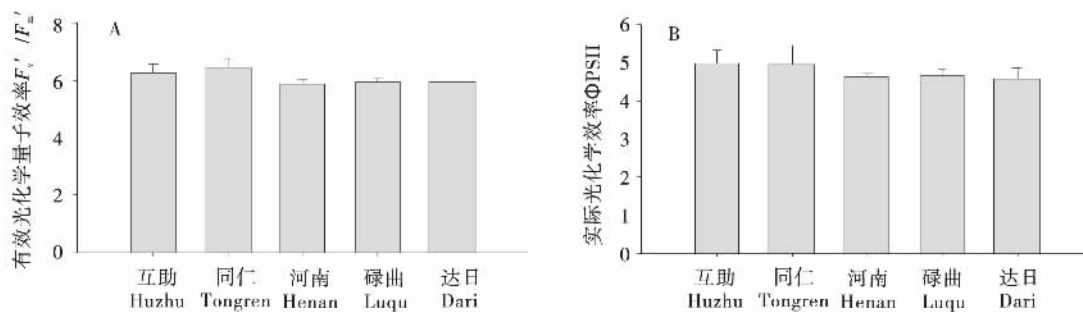


图 2 不同种源麻花苳叶片实际光化学效率和有效光化学效率的比较

Figure 2 Comparison of the PS II maximal and actual photochemical efficiency among the leaves of *G. straminea* from different sites

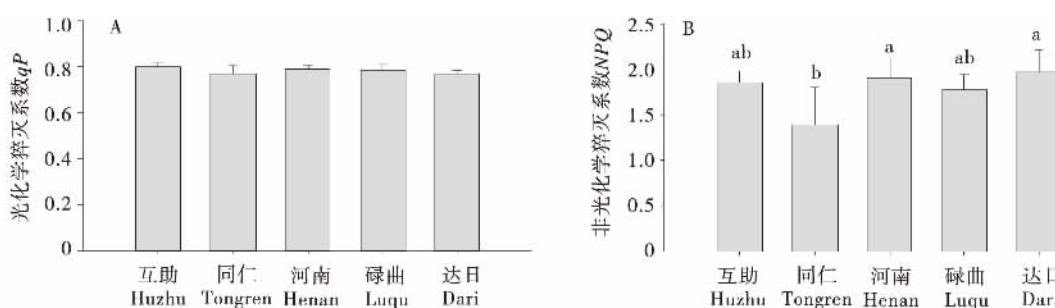


图 3 不同种源麻花苳叶片光化学及非光化学猝灭系数的比较

Figure 3 Comparison of photochemical and non-photochemical quenching coefficient in the leaves of *G. straminea* from different sites

图 4 为光化学和非光化学猝灭系数的光响应特性。表明, qP 值随着光合有效辐射 PAR 增高, 呈现出几乎直线降低的趋势; 在较低光强范围, 除互助类群外其他几个驯化适应类群之间均差异较小, 随 PAR 增加, 高海拔的达日类群, 其 qP 明显高于低海拔互助类群(图 4-A)。 NPQ 的变化随 PAR 的增加呈现增加的态势(图 4-B), 在高光强下, 达日驯化

类群明显较高, 而河南与达日类群的 NPQ 接近。说明, 不同种源麻花苳 qP 和 NPQ 随光强的变化趋势差异明显, 并且即使在 $1\ 850\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 不同驯化类群 NPQ 仍呈增加趋势, 呈现对强光的较强适应性。其中当光强高于 $1\ 200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 达日类群的 qP 和 NPQ 值均高于其他驯化类群, 其强光适应性呈现出互助 < 同仁 < 碌曲 < 河南 < 达日。

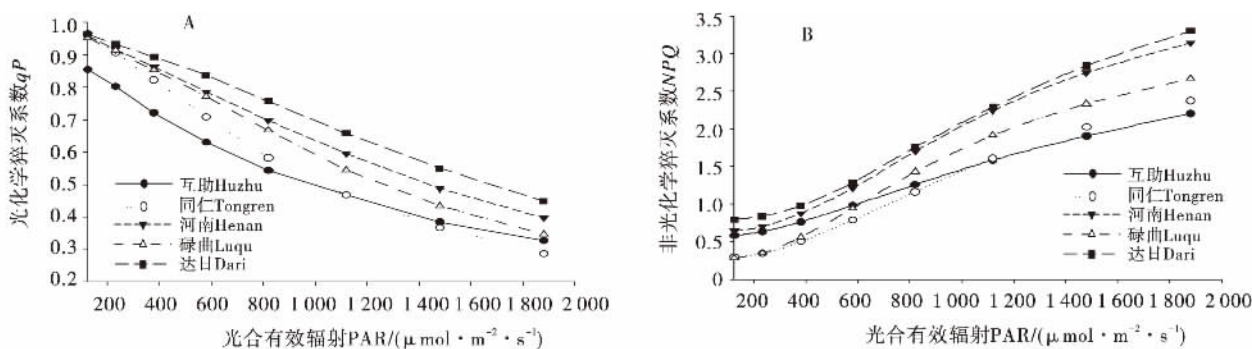


图 4 不同种源麻花苳类群叶片光化学猝灭系数与非光化学猝灭系数的变化

Figure 4 Variation of PS II photochemical and non-photochemical quenching coefficient in the leaves of *G. straminea* from different sites

2.6 不同海拔麻花苻类群表观电子传递效率 ETR 的光响应比较

由图 5-A 可以看出,相对表观电子传递速率 ETR 随着光合有效辐射 PAR 的增加呈增强趋势,大于 $1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后逐渐趋于平稳. 尽管高光强时不同种源麻花苻类群的 ETR 均较稳定,但达日类群的 ETR 值明显较高,而河南、碌曲和同仁类群的 ETR 值差异较小,且仍明显高于互助类群. 其大小顺序为:达日 > 河南 > 碌曲 > 同仁 > 互助. 说明高海拔麻花苻驯化类群的表现光合电子传递效率较高.

在中低光强范围内 ($0 \sim 600\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), 不同类群麻花苻叶片表观电子传递速率 ETR 与光合有效辐射 PAR 增加几乎为线性(图 5-B), 直线回归的拟合相关系数在达日、碌曲、河南、同仁、互助分别为 0.96 、 0.95 、 0.98 、 0.97 和 0.99 ($P < 0.01$), 呈

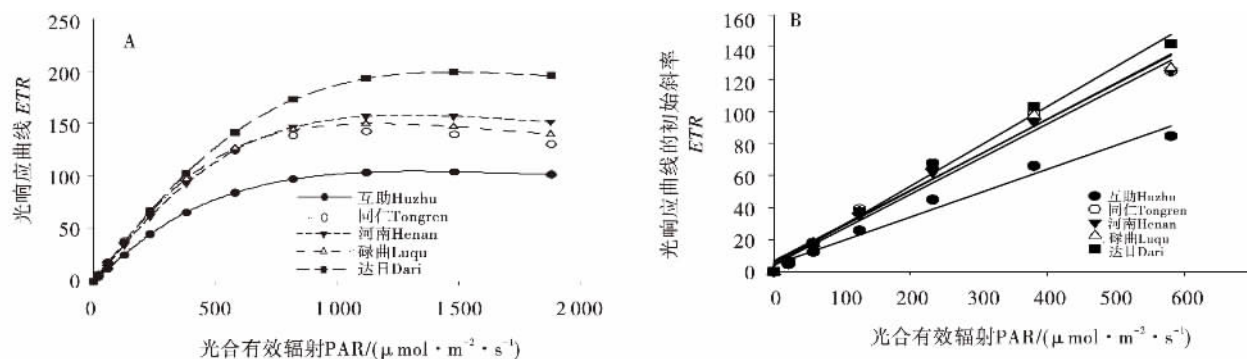


图 5 不同种源麻花苻类群叶片光合电子传递 ETR 的光响应

Figure 5 Comparison of light response of electron transfer reaction in the leaves of *G. straminea* from different sites

2.7 不同种源麻花苻引种驯化后,海拔与光合特征参数的相关性分析

为了解移栽后,原产地海拔对光合特征参数的影响及个光合参数的关系,我们对不同种源地麻花苻的光合相关参数进行了分析. 如表 3 所示,引种地海拔与叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量、光合速率均呈正相关关系,而与胞间 CO_2 浓度,蒸腾速率和气孔导度呈负相关关系. 其中与光合速率的正相关性接近达到显著水平. 同样,叶绿素 a 和总叶绿素含量与 P_n 呈正相关关系. 这与水稻中的研究结果一致^[28]. 同样,在光合荧光参数中,非光化学猝灭系数 NPQ 与麻花苻种源地海拔具有正相关性,相关系数为 0.461 . 而最大电子传递速率 ETR_m 与种源地海拔则呈现出极显著的相关关系,相关系数为 0.943

现随海拔升高而升高的趋势. 光响应曲线的初始斜率 α 值在同仁、河南与碌曲类群斜率较为接近 ($0.237\ 5$ 、 $0.230\ 5$ 和 $0.238\ 0$), 明显高于低海拔的互助类群 $0.159\ 7$, 而低于达日驯化类群 ($0.257\ 6$). 说明,麻花苻类群在较低光强范围 ETR 与 PAR 之间呈现极显著直线相关关系,高海拔类群具有更高效的光能利用效率. 达日、碌曲、河南、同仁、互助不同类群麻花苻的最大电子传递速率 ETR_m 分别为 103.44 、 140.53 、 155.44 、 147.28 和 $195.90\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. 而不同类群间最小的饱和光强度 EK 值^[23] 也存在差异,其中互助和同仁类群的 EK 值分别为 $467\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $406\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 而河南、碌曲和达日驯化类群 EK 值分别为 565 、 510 和 $658\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. 说明,起源于高海拔达日、河南和碌曲驯化适应类群的 ETR_m 和 EK 值都高于低海互助拔类群.

($P < 0.05$). 因此,根据叶绿素、光合速率特征,结合引种驯化荧光特征,可以看出,不同种源麻花苻中,达日、碌曲和河南类群,特别是达日类群,具有优良的适应性和光合潜力,在引种栽培上具有很好的利用价值.

3 讨论

麻花苻是青藏高原的特有物种^[17],也是传统中藏药材“秦苻”的代表种^[19-20]. 因其资源储量大,品质好而在秦苻市场上占有相当的比例^[18]. 目前,麻花苻的市场供应仍主要依赖于野生资源. 由于长期的野外采挖,不仅破坏高原脆弱的生态系统,也易于造成物种的濒危和物种多样性的损失^[18,29]. 尽管,目前麻花苻的人工栽培已经取得一定进展^[22-23],但优

表 3 麻花苳原产地海拔与光合特征参数相关分析

Table 3 Correlation analysis of photosynthetic parameters and original altitude of *G. straminea*

指标 Index	叶绿素 a Chl a	叶绿素 b Chl b	叶绿素 Chl(a+b)	光合速率 P_n	蒸腾速率 T_r	胞间 CO_2 浓度 C_i	气孔导度 G_s	非光化学 猝灭 NPQ	最大电子 传递速率 ETR_m	海拔 Altitude
叶绿素 a Chla	1.000									
叶绿素 b Chlb	0.764	1.000								
叶绿素 Chl (a+b)	0.973*	0.892*	1.000							
光合速率 P_n	0.774	0.823	0.844	1.000						
蒸腾速率 T_r	0.036	-0.395	-0.118	-0.288	1.000					
胞间 CO_2 浓度 C_i	0.256	-0.335	0.050	-0.359	0.556	1.000				
气孔导度 G_s	-0.465	-0.864	-0.638	-0.731	0.255	0.647	1.000			
非光化学 猝灭 NPQ	-0.005	0.170	0.068	0.382	0.319	-0.574	-0.592	1.000		
最大电子 传递速率 ETR_m	0.072	0.246	0.153	0.626	-0.581	-0.638	-0.293	0.304	1.000	
海拔 Alt	0.301	0.345	0.349	0.782	-0.344	-0.522	-0.391	0.461	0.943*	1.000

* 表示相关性达到显著水平 ($P < 0.05$).

良种质筛选研究仍极为缺乏,对异地移植后其生理生态适应性更缺乏了解.因此,研究移栽麻花苳的驯化适应性,对于高山药用植物栽培、种质选育及多样性保护等均具有重要意义.

已有研究表明,高山植物在极端环境条件下,其形态解剖和生理生化特征都发生明显的改变^[1-3].作为植物生存最重要的储能和形成有机物质的光合作用,其光合器官也对高山胁迫环境存在明显的响应和适应^[4-7].有研究结果表明,光合作用总叶绿素含量随着海拔的升高而降低,而类胡萝卜素含量随海拔而升高^[3].本研究发现异地移栽后,总叶绿素含量和类胡萝卜素含量在不同种源麻花苳类群间依然有差异,高海拔种源达日与碌曲驯化类群均具有较高总叶绿素含量和类胡萝卜素含量,其中叶绿素 b 的变化趋势更为明显.有研究认为,光强和光质都能对叶绿素合成产生影响^[30],而温度对叶绿素合成也具有重要调节作用,低温降低叶绿素的含量^[3].高海拔地区的类群,其叶绿素和色素合成在原产地可能受到低温条件的限制,因此,合成效率可能较低^[4];而植物生长季 8 月份栽培区域内水热同期,使得叶绿素和胡萝卜素合成在高海拔类群中更为活跃.叶绿素 a 和 b 的比值尽管在不同类群中存在差异,但整体具有一定程度的降低,这与野外的测定结果有所不同^[3-4].对荒漠环境下的云杉研究也发现,强光下

叶绿素含量的降低可能是一种驯化适应^[7],因此,叶绿素在不同类群的差异,也可能是对移栽地区环境的驯化适应.而类胡萝卜素含量的增加,则与其对高海拔强光的适应有可能关^[3].高海拔来源的植物长期受到强太阳辐射,特别是 UV-B 辐射的影响,类胡萝卜素不仅可以在光反应中传递电子,而且作为非抗氧化物质来清除过多的自由基,因此高含量的胡萝卜素含量和 Car/Chl 能更有利于植物光合器官的保护^[31].因此,异地移栽后,麻花苳类群的叶绿素合成的改变可能存在着一定的驯化适应,但高海拔植物具有高含量胡萝卜素可能是因为更多受到原产地环境的影响.

夏明忠^[9]比较了不同来源水稻的光合特征,认为高光强下高海拔水稻具有较高的光合速率. Westbeek 等^[32]比较了高山、亚高山和低海拔起源的 7 种植物,发现高海拔地区的植物光合速率明显大于低海拔地区而羧化能力也一样,这与本研究的结果一致.本研究发现,异地移栽后,麻花苳类群的光合速率与引种地海拔具有显著正相关性 ($P < 0.05$),而胞间 CO_2 浓度则呈现降低的趋势,说明引种移栽后,高海拔来源的麻花苳仍然具有较高的 CO_2 同化能力. Rubisco 酶在光合作用中具有重要作用,其遗传和动力学特征可能已经在长期的低温、低气压等高山环境下发生了动力学性质改变,羧化能

力提高^[3].但也有研究表明,高海拔植物的光合速率并不高,可能是低气压导致的结果^[33].应该看到,麻花苳类群的光合速率尽管随海拔有所增高,但类群间并没有达到显著水平,这可能与综合因素限制有关^[4].同样,有研究认为,随着海拔升高,气孔导度增加^[3];但本研究结果显示,不同种源的麻花苳类群,气孔导度随着海拔的升高具有降低的趋势.气孔导度受光质和温度影响,高温降低气孔导度^[34].高海拔植物的光合最适温度降低^[3].因此,异地移栽后,不同种源麻花苳类群的气孔导度降低,可能也与栽培地区夏季的温度较高有关.高海拔类群气孔导度的降低,导致胞间 CO_2 降低,构成光合速率的限制因素,使得高海拔类群净光合速率并未显著高于低海拔的互助和同仁类群,但其趋势仍然表现出随海拔增高的趋势.这也与前期矮嵩草、高山稻的研究结果一致^[4,7],说明起源地可能仍然是影响麻花苳光合潜力的主要因素.

叶绿素荧光技术是分析光合机构 PS II 光化学活性的有力工具^[11]. F_v'/F_m' 反映 PS II 原初光能捕获效率,而 PS II 非光化学猝灭系数 NPQ 则反映光合机构通过非辐射能量耗散过剩激发能的能力,调节 PS II 光合量子效率^[33]. 本研究发现,不同类群麻花苳的 F_v'/F_m' 在稳态光强 $860 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 下均无显著差异,而 NPQ 随海拔升高有增强趋势. 师生波等^[7] 对云杉的研究发现,高光强下,其 NPQ 在移栽地区无差异,存在趋同适应性. 但不同种源麻花苳 NPQ 值的差异可能更多与其起源地有关,其中高海拔达日、碌曲和河南类群的 NPQ 值均高于低海拔同仁和互助类群,是否存在趋同适应尚待进一步观察. 在稳态光强下,麻花苳 NPQ 平均值约为 $1.5 \sim 2.5$, 均低于 3.0 , 呈现了一定的耐阴性^[3], 这也与麻花苳类群在高原的分布生境一致.

叶绿素荧光参数曲线可反映植物光合功能对环境变化的快速响应与应答. 本研究结果显示,光化学猝灭系数 qP 的光响应曲线随光强呈现降低的趋势. qP 反映了电子传递过程中质体醌的 Q_A 的氧化还原状态,光环境中 Q_A 接受电子,形成还原态 NADH , 可将同化力转化为有机物的化学能, qP 的降低意味着强光对 PS II 反应中心产生了抑制作用. 高海拔类群的 qP 降低程度明显低于低海拔类群

的,说明高海拔起源的麻花苳类群发生光抑制的程度弱于低海拔的,能更好的适应高原的强太阳辐射. 这可能与非光化学猝灭系数 NPQ 增强有关. 不同海拔麻花苳非光化学猝灭系数 NPQ 随光强的增加其变化趋势较为一致,高海拔类群升高较明显. 强光下 NPQ 较高,表明此时植物类囊体膜上的 PS II 反应中心多呈失活状态,失活的反应中心与光捕获天线色素一起共同参与过剩激发能的耗散过程,可保护功能反应中心免遭多余光能的伤害^[35-36]; 同样,高海拔类群具有较高类胡萝卜素含量,能有助于抵御强光产生的过量自由基对于反应中心的伤害. 随着海拔升高,太阳辐射增强,原产地高海拔的麻花苳类群可通过非光化学能量耗散的增强保护 PS II 反应中心,是对高海拔强光辐射的一种适应.

ETR 描述 PS II 反应中心相对的电子传递速率. 一般认为,低于 $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强下,光合电子传递与光强之间呈直线相关关系^[34]; 而本研究发现,光强小于 $600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的中低光下,麻花苳的 ETR 与光强之间也呈显著正相关关系. 其中高海拔的 α 值显著大于低海拔的互助和同仁类群,表明高海拔麻花苳类群具有更高的光反应效率. 而光强大于 $600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后 ETR 增加缓慢且在高光强下略有降低的趋势,这可能与反应中心发生了光抑制,导致 ETR 降低有关^[37]. 最小饱和光强 EK 值表明,不同种源麻花苳的数值在 $410 \sim 658 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 并且达日、碌曲和河南类群具有更高的最小光饱和值,说明其光抑制的发生需要更高的光照强度. ETR 随光强的变化趋势一致,且来源于高海拔的麻花苳类群具有较高的 ETR 数值,同样高海拔类群的 ETR_m 显著高于低海拔的互助和同仁类群. 这表明,高海拔来源的麻花苳其光反应中心的电子传递效率也显著高于低海拔种源地区. 同样,光响应曲线也显示,高海拔类群具有更高的 F_v'/F_m' 和 NPQ 值,并且无论在适宜光照强度还是高光强下,其 ETR 都随海拔而明显增强.

4 结 论

综上所述,异地移栽驯化过程中,不同海拔麻花苳类群的光合气体代谢参数以及叶绿素荧光分析数据均显示,叶绿素含量、光合速率、非光化学猝灭系

数和最大电子传递速率均与海拔有正相关性。移栽驯化 1 a 后,原产地海拔依然对麻花苳光合特性有重要影响,这也与前人的光合特征研究结果一致^[8-9]。因此,高海拔的达日、河南和碌曲驯化类群具有更高光合潜力和对强光适应性。近期研究也表明,NPQ 在植物应对强光环境的协同进化过程中起着重要作用^[38]。高原地形复杂,生境千差万别,强光、低气压、低温等胁迫因素可能不仅塑造着植物的外形,而且对光合代谢过程也产生有深刻影响^[3]。高海拔植物在生长过程中遭受更高的太阳辐射和紫外辐射^[3,6,19],在合成光合产物的同时,必须耗散掉过剩的激发能,保护光反应中心。因此,高海拔起源的麻花苳类群可能通过较高的光化学反应和非光化学能量耗散,以及高的电子传递速率来适应强太阳光辐射,维持光合机构的有效运行;此外,较高含量的胡萝卜素和叶绿素 b 含量也是高海拔麻花苳类群保护光合器官的有效策略。

参考文献

- [1] 王勋陵,王静.植物形态结构与环境[M].兰州:兰州大学出版社,1989.
- [2] 魏捷,余辉,匡廷云,等.青海高原不同海拔珠芽蓼叶绿体超微结构的比较[J].植物生态学报,2000,24(3):304-307.
- [3] 卢存福,贲桂英.高海拔地区植物的光合特性[J].植物学报,1995,12(2):38-42.
- [4] 卢存福,贲桂英,韩发,等.矮嵩草光合作用与环境因素关系的比较研究[J].植物生态学报,1995,19(1):72-78.
- [5] Goldstein G, Drake D R, Melcher P, et al. Photosynthetic gas exchange and temperature-induced damage in seedlings of the tropical alpine species, *Argyroxiphium sandwicense* [J]. *Oecologia*, 1996, 106 (3): 298-307.
- [6] 朱鹏锦,尚艳霞,杨莉,等.青藏高原几种高山植物的光合生理特性[J].草业科学,2013,30(6):886-892.
- [7] 师生波,李天才,王伟,等.土壤干旱和强光交互作用对青藏高原高山嵩草光合功能的影响[J].草地学报,2017,25(4):724-748.
- [8] Rawat A S, Purohit A N. CO₂ and water vapour exchange in four alpine herbs at two altitudes and under varying light and temperature conditions [J]. *Photosynthesis Research*, 1991, 28(3): 99-108.
- [9] 夏明忠.高原粳稻光合生理生态的梯度变化[J].植物生态学报,1991,15(1):88-93.
- [10] 师生波,李惠梅,王学英,等.青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较[J].植物生态学报,2006,30(1):40-46.
- [11] 赵玉文,段少荣,郑雨,等.不同种源砂生槐幼苗的生长及光合特征[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),2019,45(2):164-174.
- [12] 张守仁.叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J].植物学报,1999,16(4):444-448.
- [13] 岑海燕,姚洁妮,翁海勇,等.叶绿素荧光技术在植物表型分析的研究进展[J].光谱学与光谱分析,2018,38(12):3773-3779.
- [14] 马仁义,张茜,张强,等.持续干旱对侧柏和祁连圆柏叶片水分状况及光合作用的影响[J].干旱区研究,2010,27(1):88-96.
- [15] 张强,杨平,张边江.叶绿素荧光技术在彩叶植物引种评价中的应用[J].分子植物育种,2017,15(3):1114-1120.
- [16] 朱志勇,陈晓东,张韞,等.花龟竹与龟甲竹的光合荧光特性比较[J].甘肃农业大学学报,2019,54(4):142-149.
- [17] Ho T N, Liu S W. A worldwide monograph of *Gentiana* [M]. Beijing: Science Press, 2001: 663.
- [18] 李永平,李向阳,田丰,等.青海境内麻花苳野生种质资源调查研究[J].甘肃中医学院学报,2013,30(3):71-75.
- [19] 杨永昌.藏药志[M].西宁:青海人民出版社,1990.
- [20] 国家药典委员会.中华人民共和国药典.一部[S].北京:中国医药科技出版社,2015.
- [21] 王学英,师生波,吴兵.西宁和海北麻花苳净光合速率和叶绿素荧光参数的日变化比较[J].西北植物学报,2005,25(12):2514-2518.
- [22] 孙菁,李玉林,纪兰菊,等.不同生长季节下藏药麻花苳秦苳活性成分含量研究[J].云南植物研究,2006,28(2):219-222.
- [23] 田丰,李永平,俞科贤,等.青藏高原麻花苳仿生栽培技术研究[J].作物杂志,2012,32(2):122-124.
- [24] 朱广廉,钟海文,张爱琴.植物生理学实验[M].北京:北京大学出版,1990.
- [25] Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiology*, 1949, 24: 1-15.

(下转第 100 页)

- [15] 智小青,张艳芳,董利宁. 向日葵菌核病的室内药剂试验[J]. 内蒙古农业科技,2004(S2):6-8.
- [16] 张静,冯岗,袁旭超,等. 百里香酚抑菌活性初探[J]. 中国农学通报,2009,25(21):277-280.
- [17] 李华,张世华,班春兰. 烟气脱硫菌株生长曲线的测定及生理生化试验[J]. 洁净煤技术,2007(1):44-46.
- [18] 肖华春,陆有飞. 猪链球菌弱毒菌株 ST₁(171)的生长曲线测定[J]. 广西畜牧兽医,2000(4):9-11.
- [19] Pierson E A. Use of mixtures of fluorescent pseudomonads to suppress take-all and improve the growth of wheat[J]. Phytopathology,1994,84(9):940-947.
- [20] Raupach G S , Klopper J W. Mixtures of plant growth-promoting rhizobacteria enhance biological control of multiple cucumber pathogens[J]. Phytopathology,1998,88(11):1158-1164.
- [21] Lene K , Ole N. Competition between *Pseudomonas fluorescens* Ag1 and *Alcaligenes eutrophus* JMP134 (pJP4) during colonization of barley roots[J]. FEMS Microbiology Ecology,1996,20(1):41-51.
- [22] Dandurand L M and Knudsen G R. Influence of *Pseudomonas fluorescens* on hyphal growth and biocontrol activity of *Trichoderma harzianum* in the spermosphere and rhizosphere of pea[J]. Phytopathology,1993,83:265-270.
- [23] Janisiewicz W J , Bors B. Development of microbial community of bacterial and yeast antagonists to control wound-invading postharvest pathogens of fruits [J]. Applied and Environmental Microbiology,1995,61(9):3261-3267.
- [24] Janisiewicz W. Ecological diversity, niche overlap, and coexistence of antagonists used in developing mixtures for biocontrol of postharvest diseases of apples[J]. Phytopathology,1996,86(5):473-479.
- [25] 陈志谊,刘卹洲,刘永锋,等. 拮抗细菌菌株之间的相互作用及其对生物防治效果的影响[J]. 植物病理学报,2005,35(6):539-544.
- [26] 傅莹. 拮抗菌株之间的亲和性与抑菌效果的关系[C] //中国植物保护学会:公共植保与绿色防控,2010.
- [27] 申爱荣,姬广海,魏兰芳,等. 复合菌剂防治马铃薯青枯病研究[J]. 云南农业大学学报,2006(4):449-453.

(责任编辑 赵晓倩)

(上接第 93 页)

- [26] Recchia I, Sparla F, Pupillo P. Photosynthetic properties of spring geophytes assessed by chlorophyll fluorescence analysis[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2017,118:510-518.
- [27] Eilers P H C, Peeters J C H. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton [J]. Ecologica Model,1988,42(3/4):199-215.
- [28] 刘贞琦,刘振业,马达鹏,等. 水稻叶绿素含量及其与光合速率关系的研究,作物学报,1984,10(1):57-62.
- [29] 郑度,赵东升. 青藏高原的自然环境特征[J]. 科技导报,2017,35(6):13-22.
- [30] 胡阳,江莎,李洁,等. 光强和光质对植物生长发育的影响[J]. 内蒙古农业大学学报,2009,30(4):296-303.
- [31] 师生波,李天才,师瑞,等. 青藏高原春小麦叶片光合作用的光抑制及 PSII 反应中心光化学效率的恢复分析[J]. 植物生态学报,2014,38(4):375-386.
- [32] Westbeek M H M, Pons T L, Cambridge M L, et al. Analysis of differences in photosynthetic nitrogen use efficiency of alpine and lowland *Poa* species[J]. Oecologia,1999,120(1):19-26.
- [33] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出版社,2002.
- [34] 苏天星,杨再强,黄海静,等. 不同光质对温室甜椒气孔导度的影响[J]. 干旱气象,2010,28(4):443-448.
- [35] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide [J]. Journal of Experimental Botany,2000,51(345):659-668.
- [36] Murchie E H, Niyogi K K. Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis [J]. Plant Physiology,2011,155:86-92.
- [37] 郑洁,郭延平,胡美君. 光温交互作用对柑橘植株叶绿素荧光和 D1 蛋白的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2008,34(6):629-634.
- [38] Niyogi K K, Truong T B. Evolution of flexible non-photochemical quenching mechanisms that regulate light harvesting in oxygenic photosynthesis [J]. Current Opinion in Plant Biology,2013,16(3):307-314.

(责任编辑 赵晓倩)