

野生与栽培黄花蒿净光合速率 对光强和 CO₂ 浓度的响应

王满莲, 韦 霄, 蒋运生*, 唐 辉, 陈宗游, 李 锋

(广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林 541006)

摘要: 比较了相同种源的野生和栽培黄花蒿(*Artemisia annua* L.)净光合速率对光强和 CO₂ 浓度的响应特性。结果表明, 野生和栽培黄花蒿的光饱和点(LSP)分别为 1 183 和 1 564 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 光补偿点(LCP)为 17 和 18 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 最大净光合速率(P_{max})为 18.78 和 22.38 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 表观量子效率(AQY)为 0.08 和 0.075 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 表明黄花蒿的光合能力强, 能够利用很高的光强, 且对弱光的适应性也较强。栽培黄花蒿的 P_{max} 、LSP 和最大羧化速率(V_{cmax})显著高于野生黄花蒿, 两者的 LCP、不包括光下呼吸的 CO₂ 补偿点、AQY、光下呼吸速率和最大电子传递速率(J_{max})差异不显著。强光下栽培黄花蒿主要通过提高 V_{cmax} 和 J_{max} 等来增强光合能力, 强的光合能力有利于黄花蒿的生长, 因此在人工栽培黄花蒿的过程中应选择阳光充足的开阔生境。

关键词: 黄花蒿; 净光合速率; 光饱和点; 光补偿点; 羧化速率; 电子传递速率

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2007)01-0045-05

Responses of Net Photosynthetic Rate to Light Intensity and CO₂ Concentration in Leaves of Wild and Cultivar *Artemisia annua*

WANG Man-lian, WEI Xiao, JIANG Yun-sheng*, TANG Hui, CHEN Zong-you, LI Feng

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

Abstract: The responses of net photosynthetic rate (Pn) to light intensity and CO₂ concentration in leaves of homologous wild and cultivar *Artemisia annua* were studied. The maximum net photosynthetic rate (P_{max}) was 18.78 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for the wild-type and 22.38 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for the cultivar. The light saturation point (LSP) was 1 183 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for the wild-type and 1 564 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for the cultivar. The light compensation point (LCP) was 17 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for the wild-type and 18 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for the cultivar. The apparent quantum yield (AQY) was 0.08 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for the wild-type and 0.075 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for the cultivar. Those data indicated that *A. annua* could utilize high light irradiance and perfectly acclimate to low light condition. P_{max} , LSP and maximum carboxylation rate of Rubisco (V_{cmax}) were significantly higher in cultivar *A. annua* than in the wild-type. LCP, AQY, maximum rate of electron transport (J_{max}), rate of non-photorespiratory CO₂ evolution in the light (Rd) and CO₂ compensation point in absence of respiration in the light (Γ^*) were not significant difference between the wild-type and cultivar. High light irradiance enhanced *A. annua* in photosynthetic capacity by increasing V_{cmax} and J_{max} and therefore *A. annua* should be cultivated in an open and sun-filled habitat.

Key words: *Artemisia annua*; Net photosynthetic rate; Light saturation point; Light compensation point; Carboxylation rate of Rubisco; Electron transport rate

收稿日期: 2006-06-26 接受日期: 2006-10-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(30660222); 广西自然科学基金项目(桂科自 0640138); 广西区攻关项目(桂科攻 0663003)资助

* 通讯作者 Corresponding author

黄花蒿(*Artemisia annua* L.)系菊科艾属一年生草本植物。它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^[1]。广西黄花蒿资源丰富,分布较广,青蒿素含量较高。韦霄等曾对广西黄花蒿类型进行了调查^[2],并对不同类型黄花蒿进行了引种和良种选育研究^[3],结果表明由于受不同环境的影响,野生黄花蒿产量和青蒿素含量均不稳定,而栽培黄花蒿的生长量和产量均高于野生,有效成分含量接近或高于野生。光是植物生长的基础,一般认为,植物叶片光合性能与其生产能力呈正相关^[4];并且光强有利于青蒿素的合成和大量积累^[5]。有关黄花蒿形态、生长和药用等方面的研究报道较多^[2,3],但有关黄花蒿光合特性的研究鲜见报道。本文以生境光强相对较弱的野生黄花蒿与生境光强很强的栽培黄花蒿为材料,对两种类型黄花蒿净光合速率对光强和 CO₂ 浓度的响应特性进行了比较研究,探讨黄花蒿的光合特性及其对环境光强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

野生试验选在黄花蒿(*Artemisia annua* L.)生长较集中的阳朔县城郊区,黄花蒿居群位于山脚下的农田旁边,靠山的一面有棵高大乔木苦楝(*Meliazedarach* L.),对黄花蒿居群造成一定的荫蔽,其他伴生植物对其光强没有影响。栽培试验地设在桂林雁山广西植物研究所试验场,该地自然概况见韦霄等^[3]的描述。栽培黄花蒿幼苗采自野生黄花蒿居群,于 2005 年 4 月 20 日移植,株行距均为 25 cm,植株四周无其他植物荫蔽,栽培管理方式见前文^[3]。

用 Li-6400 便携式光合作用系统(LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA)分别于 2005 年 9 月 4 日和 5 日测定栽培和野生黄花蒿叶片的光响应曲线(Pn-PPFD 曲线)和 CO₂ 响应曲线(Pn-C_i 曲线),此时植株均处于花蕾期。选植株主干的成熟叶片进行光合测定,每个处理 4 棵,每棵 1 个叶片,空间取向和角度尽量一致(例如,所有叶片都为西向且基本与地面水平)。由于黄花蒿叶片呈裂片状,只能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。

光响应曲线测定 测量前将待测叶片在 1 500 μmol m⁻²s⁻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 L min⁻¹,叶片温度 25℃,CO₂ 浓度为 360 μmol mol⁻¹(用 CO₂ 钢瓶控制浓度)。设定的光强梯度为 1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、20、10、0 μmol m⁻²s⁻¹。测定时每一光强下停留 3 min。以光量子通量密度(PPFD)为横轴、净光合速率(Pn)为纵轴绘制光合作用光响应曲线(Pn-PPFD 曲线)。依据方程 $Pn = P_{max}(1 - C_0 e^{-\Phi PPF D / P_{max}})$ ^[6] 拟合 Pn - 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,C₀ 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,然后用下式计算光补偿点(LCP): $LCP = P_{max} \ln(C_0) / \Phi$,假定 Pn 达到 P_{max} 的 99% 的 PPFD 为光饱和点(LSP),则: $LSP = P_{max} \ln(100 C_0) / \Phi$ 。

光合作用 CO₂ 响应曲线测定 通过安装高压浓缩 CO₂ 小钢瓶,控制调节 CO₂ 浓度在 0-1 500 μmol mol⁻¹。使用接近叶片饱和光强的光照强度为测定光强(1 500 μmol m⁻²s⁻¹),CO₂ 浓度梯度分别为 400、300、200、100、50、20、0、20、50、100、200、300、400、600、800、1 200 和 1 500 μmol mol⁻¹,测定净光合速率 Pn,测定时叶片温度为 25℃。Pn 在 Pn - C_i 曲线的初始部分(低胞间 CO₂ 浓度)受低 CO₂ 浓度的限制,在曲线的饱和部分受最大电子传递速率的限制。在低 C_i 下(0 < C_i < 150 μmol mol⁻¹),由下面方程: $Pn = \{V_{cmax}(C_i - \Gamma^*) / [C_i + K_c(1 + O_i/K_o)]\} - Rd$ 拟合 Pn - C_i 曲线,求得 V_{cmax}、Γ* 和 Rd^[7],其中 C_i 为胞间 CO₂ 浓度,Γ* 为不包括光下呼吸的 CO₂ 补偿点,Rd 为光下暗呼吸速率, K_c 和 K_o 分别为 Michaelis-Menten 羧化、氧化常数,叶温 25℃ 时分别为 406 μmol mol⁻¹ 和 277 mmol mol⁻¹[8],O_i 为胞间 O₂ 浓度,叶温 25℃ 时为 205 mmol mol⁻¹[9]。

J_{max} 由下面方程求得^[10]: $J_{max} = 4(P_{max}' + Rd) / (C_i' + 2\Gamma^*) / (C_i' - \Gamma^*)$,公式中 P_{max}'、C_i' 是光强为 1 500 μmol m⁻²s⁻¹,参比室 CO₂ 浓度为 1 500 μmol mol⁻¹ 时的实测值。

用独立样本 t-Test 分析野生与栽培黄花蒿各参数的差异,所用软件为 SPSS11.5 (SPSS Inc., USA)。用 SigmaPlot 9.0 (SPSS Inc., USA) 绘图。

2 结果和分析

2.1 黄花蒿净光合速率对光强的响应

野生与栽培黄花蒿的光响应曲线如图 1 所示, 两条曲线的 r^2 均为 0.99, 拟合效果很好。在光强低

于 200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时, Pn 随光强的增大呈线性上升, 且野生与栽培黄花蒿的 Pn 差异较小, 超过该光强以后, Pn 上升的幅度逐渐减小, 直至达到最大光合速率, 即光饱和光合速率 (P_{max}), 该阶段栽培黄花蒿的 Pn 高于野生种。

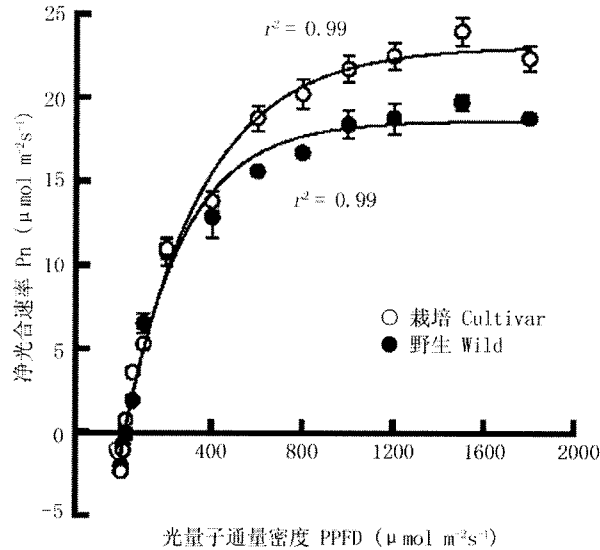


图 1 野生与栽培黄花蒿叶片光合速率对光强的响应

Fig. 1 Responses of photosynthetic rate (Pn) to photosynthetic photon flux density (PPFD) in leaves of wild and cultivar *Artemisia annua*

2.2 黄花蒿的光响应参数

野生与栽培黄花蒿的光饱和点 (LSP)、光补偿点 (LCP)、光饱和光合速率 (P_{max}) 和表观量子效率 (AQY) 如表 1 所示, 其中栽培黄花蒿的 P_{max} 和 LSP 显著高于野生黄花蒿, 野生黄花蒿的 LCP 低于、AQY 高于栽培黄花蒿, 但差异不显著。即栽培黄花蒿的光合能力强, 能够利用很高的光强 (其 LCP 达 1 564 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 而野生黄花蒿对弱光的适应性稍强些。

2.3 黄花蒿的 CO₂ 响应参数

野生与栽培黄花蒿的最大羧化速率 (V_{cmax})、最大电子传递速率 (J_{max})、不包括光下呼吸的 CO₂ 补偿点 (Γ^*) 和光下呼吸速率 (Rd) 见表 2, 其中栽培黄花蒿的 V_{cmax} 显著高于野生黄花蒿, J_{max} 和 Γ^* 高于、Rd 低于野生黄花蒿, 但后三者差异不显著。

3 讨论

光合作用是植物生长的重要的生理过程, 光合

表 1 野生与栽培黄花蒿的光响应参数

Table 1 Photosynthetic parameters from Pn-PPFD curves of wild and cultivar *Artemisia annua*

类型 Type	P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	LCP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	AQY ($\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$)
野生 Wild	18.78±0.51b	1183±26b	16.95±0.81a	0.080±0.003a
栽培 Cultivar	22.38±0.68a	1564±15a	18.10±0.85a	0.075±0.002a

同一列数据后相同字母表示差异不显著 ($P < 0.05$)。Values within each column followed by the same letter are not significant difference at $P < 0.05$ according to LSD multiple test. P_{max} : 光饱和光合速率 PPFD-saturated photosynthetic rate; LSP: 光饱和点 Light saturation point; LCP: 光补偿点 Light compensation point; AQY: 表观量子效率 Apparent quantum yield.

表 2 野生与栽培黄花蒿叶片的 CO₂ 响应参数

Table 2 Photosynthetic parameters from Pn-C_i curves of wild and cultivated *Artemisia annua*

类型 Type	V _{cm_{max}} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	J _{max} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Γ^* ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
野生 Wild	75.47±2.40b	149±2	42.94±0.67	1.84±0.10
栽培 Cultivar	93.56±3.33a	160±4	46.55±2.76	1.70±0.09

同一列数据后相同字母表示差异不显著 ($P < 0.05$)。Values within each column followed by the same letter are not significant difference at $P < 0.05$ according to LSD multiple test. V_{cm_{max}}: 最大羧化速率 Maximum carboxylation rate of Rubisco; J_{max}: 最大电子传递速率 Maximum rate of electron transport; Γ^* : 不包括光下呼吸的 CO₂ 补偿点 CO₂ compensation concentration in the absence of Rd; Rd: 光下呼吸速率 Rate of non-photorespiratory CO₂ evolution in the light.

作用能力的强弱受到植物的遗传性和环境条件的影响。由于光合作用与植物生长地环境条件有密切关系,光合作用的某些生理参数,如 P_{max}、LSP、LCP 等,已成为植物速生丰产以及制定栽培措施的科学依据^[1]。一般阳生草本植物的 LSP 为 1 000–1 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、LCP 为 10–40 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、P_{max} 为 15–30 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ^[12]; 对于长势良好的植物, AQY 一般在 0.04–0.07 $\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$ 之间^[13]。野生和栽培黄花蒿的 LSP 分别为 1 183 和 1 564 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、LCP 为 17 和 18 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、P_{max} 为 18.78 和 22.38 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、AQY 为 0.08 和 0.075 $\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$, 无论是在光强较弱的野生环境,还是在光强很强的栽培环境下,黄花蒿的 P_{max} 和 LSP 均较高,但其 LCP 较低, AQY 较高(表 1),表明黄花蒿的光合能力强,能够利用很高的光强,对弱光的适应性也较强。但由于受环境条件的影响,强光下栽培的黄花蒿光合能力更强,生境光强相对较弱的野生黄花蒿则对弱光的适应性更强,阳光充足有利于黄花蒿的生长。黄花蒿作为一种先锋植物,其光合生理特性与同属菊科的入侵种紫茎泽兰(*Ageratina adenophora* Spreng.)和飞机草(*Chromolaena odorata* L.)相似^[14],在广西南部紫茎泽兰和飞机草入侵严重,该地区人工栽培黄花蒿不仅能带来很大的经济效益,其生态效益也值得重视。

植物的碳同化受到羧化速率和 RuBP 再生速率的制约,而 RuBP 的再生与光合电子传递速率直接关联。Farquhar 等^[15]认为植物在资源分配上使上述两个过程达到相互协调,植物则有最大同化速率,其最大光合速率取决于 V_{cm_{max}}、J_{max} 和 Rd。V_{cm_{max}} 是 RuBP 饱和的最大羧化速率,主要取决于 Rubisco 的数量和活性;本文利用气体交换数据估计 J_{max},实际

上能代表 RuBP 再生能力,它与 RuBP 再生的整个复杂系统有关^[16]。本研究中栽培黄花蒿的 V_{cm_{max}}、J_{max} 高于野生,两者的 Rd 差异不显著(表 2),使得栽培黄花蒿的 P_{max} 显著高于野生。在温度和空气 CO₂ 浓度保持稳定时, Γ^* 是羧化作用与氧化作用比率的指标, Rubisco 羧化和氧化的比率是反映 Rubisco 催化 CO₂ 羧化效率的指标^[16]。栽培黄花蒿不包括光呼吸的 CO₂ 补偿点高于野生黄花蒿,表明栽培黄花蒿具较高 Rubisco 催化 CO₂ 羧化的活性,虽然两者差异并不具统计显著性,但可能是促进 V_{cm_{max}} 显著差异的因素之一。

综上所述,黄花蒿对光强的适应范围广,但喜光,在强光下,通过提高 V_{cm_{max}} 和 J_{max} 等来增强光合能力。强光合能力有利于同化物的积累,促进植株的生长,且已有研究表明高光强能促进青蒿素的产生^[1,17],因此选择阳光充足的开阔生境栽培黄花蒿不仅可以提高和稳定产量,还可提高和稳定青蒿素含量。

参考文献

- [1] Liu C C(刘春朝), Wang Y C(王玉春), Ouyang P(欧阳藩). Advances in artemisinin research [J]. Prog Chem(化学进展), 1999, 11(1):41–48.(in Chinese)
- [2] Li F(李锋), Wei X(韦霄), Xu C C(许成琼), et al. The investigation on the forms of *Artemisia annua* L. in Guangxi [J]. Guihaia(广西植物), 1997, 17(3):231–234.(in Chinese)
- [3] Wei X(韦霄), Li F(李锋), Fu X H(傅秀红), et al. The differences of output and Qinghaosu content among different types of *Artemisia annua* L. [J]. J Guangxi Acad Sci(广西科学院学报), 1998, 14(1):28–31.(in Chinese)
- [4] Buchanan B B, Gruissen W, Jones R L. Biochemistry and Molecular Biology of Plants [M]. Rockville: The American Society of Plant Physiologist, 2000. 2–50, 260–310, 568–628.
- [5] Wang S G(王三根), Liang Y(梁颖). The ecological and

- physiological character of *Artemisia annua* and its comprehensive utilization [J]. Chin Wild Plant Resour(中国野生植物资源), 2003, 22(4):47-50.(in Chinese)
- [6] Bassman J, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone [J]. Tree Physiol, 1991, 8:145-159.
- [7] von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves [J]. Planta, 1981, 153:376-387.
- [8] Bernacchi C J, Singaas E L, Pimentel C, et al. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis [J]. Plant Cell Environ, 2001, 24:253-259.
- [9] Jordan D B, Ogren W L. The CO₂/O₂ specificity of rubulose 1, 5-biphosphate carboxylase /oxygenase, dependence on ribulose biphosphate concentration, pH and temperature [J]. Planta, 1984, 161:308-313.
- [10] Loustau D, Ben Beahim M, Gaudillère J P, et al. Photosynthetic responses to phosphorous nutrition in two-year-old maritime pine seedlings [J]. Tree Physiol, 1999, 19:707-715.
- [11] Zhu W Z(朱万泽), Wang J X(王金锡), Xue J H(薛建辉). Study on the photosynthetic characteristics of introduced *Alnus formosana* [J]. Acta Bot Boreal-Occid Sin(西北植物学报), 2004, 24(11):2012-2019.(in Chinese)
- [12] Zhai Z X(翟志习), Guo Y H(郭玉海), Ma Y Z(马永泽), et al. Physioecology of Plant [M]. Fifth ed. Beijing: China Agricultural University Press, 1997. 67, 78.(in Chinese)
- [13] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photo-inhibition of photosynthesis in nature [J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol, 1994, 45:633-662.
- [14] Wang M L(王满莲), Feng Y L(冯玉龙). The effects of soil nitrogen levels on morphology, growth and photosynthesis in *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata* [J]. Acta Phyto-physiol Sin(植物生理学报), 2005, 9(5):697-705.(in Chinese)
- [15] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species [J]. Planta, 1980, 149:78-90.
- [16] Sun G C(孙谷畴), Zhao P(赵平), Zeng X P(曾小平), et al. Influence of UV-B radiation on photosynthesis and nitrogen utilization of *Musa paradisiaca* grown in different nitrogen sources [J]. Acta Phytophysiol Sin(植物生理学报), 2001, 25(3):317-324. (in Chinese)
- [17] Huang Z F(黄正方), Zheng G H(郑贵华), Li C D(李成东), et al. A study on factors influencing artemisinin contents of *Artemisia annua* L. [J]. J SW Agri Univ(西南农业大学学报), 1997, 19(1): 93-94.(in Chinese)