

紫苏光合特性和生长发育动态研究

杨 晴, 韩金玲, 刘艳芳, 齐艳玲, 李彦生, 崔 倩, 王文颇*

河北科技师范学院生命科技学院, 河北 昌黎 066600

摘 要: **目的** 为紫苏合理栽培和综合利用提供科学依据。**方法** 从2013年7月5日开始每隔25 d测定1次光合和生长指标。**结果** 首次建立了紫苏干物质积累的 Logistic 方程。0~75 d 为生长渐增期即苗期; 76~84 d 为花蕾期, 85~95 d 为开花期, 花蕾期和开花期为快速生长期; 96~125 d 为生长缓增期即落叶期。叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素量的变化趋势一致, 在开花期达到最高, 而后逐渐下降; 可溶性蛋白量的降低早于叶绿素量; 希尔反应活力、 Ca^{2+} -ATP 酶和 Mg^{2+} -ATP 酶活性均为单峰曲线, 均于花蕾期达到最高; 苗期光合速率日变化为双峰曲线, 但是其他时期的光合速率日变化呈单峰曲线; 气孔导度和蒸腾速率的变化趋势一致。**结论** 紫苏在开花期之前或落叶期之后收获为宜, 且在生长速率最快到来之前实施促长措施。

关键词: 紫苏; 希尔反应活力; ATP 酶活性; 光合速率; 蒸腾速率; Logistic 方程

中图分类号: R282.21 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2014)15-2242-06

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2014.15.023

Dynamic studies on photosynthetic characteristics and growth development of *Perilla frutescens*

YANG Qing, HAN Jin-ling, LIU Yan-fang, QI Yan-ling, LI Yan-sheng, CUI Qian, WANG Wen-po

Life Sciences & Technology College, Hebei Normal University of Science & Technology, Changli 066600, China

Abstract: Objective To provide basic theory for rational cultivation and comprehensive utilization of *Perilla frutescens*. **Methods** The photosynthesis and growth characteristics were measured every 25 d from July 10th, 2013. **Results** Logistic equation of dry matter weight was firstly established, and the slightly increasing stage was also called seedling stage (0—75 d); The flower budding stage was 76—84 d, the blooming stage was 85—95 d, and the 20 d was called period of accelerating growth stage; The period of decelerating growth was defoliation period (96—125 d). As was observed both specimens “a” and “b”, chlorophyll content increased and reached the peak value during flower budding before going on a gradual decline, but not before that of soluble proteins. The Hill reaction, as well as Ca^{2+} -ATPase and Mg^{2+} -ATPase activities all reached the peak values just before blooming began; The photosynthesis rate was at peak twice during seedling stage, which was once more than in any other stage of the growth of *Perilla frutescens*. Strong positive correlation was observed between stomatal conductance and transpiration rate. **Conclusion** For maximum yield of leaf, stem, or seed, harvesting should take place either before flowers bloom or after leaves fall. All growth-spurring measures should be implemented before growth rate reaches a zenith or risk not being effective.

Key words: *Perilla frutescens* (Linn.) Britt; Hill reaction vitality; ATPase activity; photosynthetic rate; transpiration rate; Logistic equation

紫苏 *Perilla frutescens* (Linn.) Britt 系唇形科一年生草本植物, 可以全株(茎、叶和子)入药, 而且叶还可以食用。目前, 主要是对紫苏化学成分分析、药用价值、开发和综合利用方面的研究^[1-5]居多, 然而关于紫苏光合生理的研究较少, 樊继莲等^[6]研究了紫苏生长盛期叶片光合效率日变化呈双峰型。

陈兆波等^[7]研究了紫苏在不同花期的光合速率日变化, 在初花期光合速率呈双峰曲线, 盛花期和终花期是单峰曲线。栗茂腾等^[8]在研究紫苏不同发育阶段蒸腾作用与环境因子关系时发现温度、光照强度和叶温与蒸腾速率之间均呈明显的正相关。由此可见, 关于紫苏光合速率的日变化尚存在争议, 而且

收稿日期: 2014-03-15

基金项目: 国家粮食丰产工程(2011BAD16B08S10); 河北省科技支撑计划项目(10225520); 唐山市科技支撑项目(12120202A)

作者简介: 杨 晴(1974—), 女, 副教授, 硕士, 从事植物生理生化研究。E-mail: yangqingxy@163.com

*通信作者 王文颇(1968—), 男, 主要从事作物栽培生理研究。Tel: (0335)2039033 E-mail: 1370826624@qq.com

关于紫苏光合作用和蒸腾作用的研究只是局限在某个特定的生长时期,迄今尚未见紫苏整个生长时期光合特性较系统研究的报道。总之,关于紫苏光合生产能力和产量形成尚缺乏基础性资料,因此本实验对紫苏光合特性和生长特性动态变化进行研究,以期对紫苏合理栽培和综合利用提供理论依据。

1 材料与实验设计

1.1 材料

本实验于2013年6月10日~10月15日在河北科技师范学院农场进行,样品经河北科技师范学院徐兴友教授鉴定,为一年生药用紫苏 *Perilla frutescens* (Linn.) Britt.

1.2 实验设计

按照 100 kg/hm² 施入氮肥,土壤整细耙平后作畦,畦面宽 90 cm,畦沟宽、深各 30 cm。每畦栽 6 行,株行距各 15 cm。从 7 月 5 日开始每隔 25 d 测定 1 次光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO₂ 浓度,直到 10 月 15 日。

2 方法

2.1 叶绿素的测定

采用赵世杰^[9]的方法测定。

2.2 可溶性蛋白质(Pro)的测定

参照 Read 等^[10]考马斯亮蓝法测定。

2.3 Mg²⁺-ATP 酶和 Ca²⁺-ATP 酶活性的测定

参照黄卓辉^[11]方法测定。

2.4 希尔反应活力的测定

采用叶济宇等^[12]方法测定。

2.5 光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO₂ 浓度的测定

选取长势一致的植株 5 株,取主枝顶端功能叶,用德国 WALZ 公司生产的光合仪(GFS3000)测定,每天 6:30~17:30,每小时测定 1 次。

2.6 生物产量的测定

烘干称量紫苏不同日期根、茎、叶鲜质量和干质量。

2.7 Logistic 方程拟合

参照王信理^[13]和崔党群^[14]方法拟合 Logistic 方程,并计算生长参数和次级参数。所有数据用 Excel 处理作图,并采用 DPS 7.7 软件进行分析。

3 结果与分析

3.1 紫苏叶片色素量和叶绿素 a/b 的动态变化

叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素量的变化趋势基本一致,均呈单峰曲线,且都在 9 月 20 日达到最

高值(图 1)。叶绿素 a 量始终大于叶绿素 b 量。合理的叶绿素 a/b 值可防止叶内光能过剩诱导的自由基产生和色素分子光氧化^[15]。正常植物叶绿素 a/b 为 3 左右,7 月 5 日叶绿素 a/b 是 3.02,之后缓慢下降,到 9 月 20 日和 10 月 15 日一直维持在 2.5 左右,说明叶子在逐渐衰老^[16]。类胡萝卜素量一直逐渐增加。

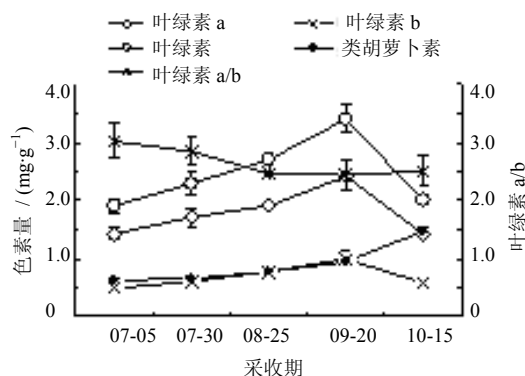


图 1 色素量和叶绿素 a/b 动态变化

Fig. 1 Dynamic changes of pigment content and chlorophyll a/b

3.2 紫苏 ATP 酶和希尔反应活力的动态变化

在正常情况下,叶绿体类囊体膜上的偶联因子(ATP 酶)催化光合磷酸化反应(ATP 合成)的速率很高,而水解 ATP 的活力是十分低的,但用二硫苏糖醇(DTT)、胰蛋白酶或较高温度等激活后,它水解 ATP 的活力可大大增加。因此,偶联因子的测定常用激活后的 ATP 酶水解 ATP 的活力来表示^[17]。本实验采用 DTT、胰蛋白酶激活来测定 ATP 酶活性(图 2)。Mg²⁺-ATP 酶与 Ca²⁺-ATP 酶变化趋势基本相同,都是 8 月 25 日达到最高,之后逐渐降低。从整个测定日期来看基本上是

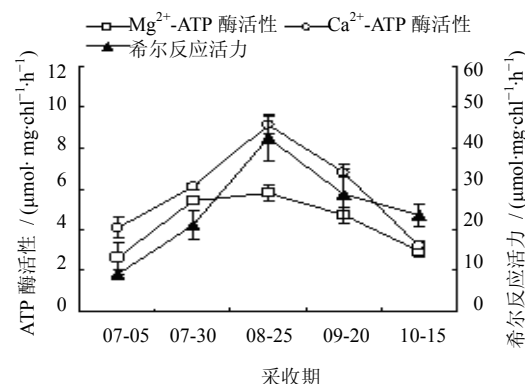


图 2 ATP 酶和希尔反应活力的动态变化

Fig. 2 Dynamic changes of ATPase and Hill reaction activities

Mg^{2+} -ATP 酶活性低于 Ca^{2+} -ATP 酶活性, 而且两者相比 Mg^{2+} -ATP 酶活性比 Ca^{2+} -ATP 酶活性的变化更平稳些。

叶绿体在光下进行水分解, 并释放氧气的反应称为希尔反应, 这一反应的活力与光系统 II 活性密切相关, 在一定程度上代表了光合作用的光反应强度。它直接参与光能向电能转化、电能向活跃化学能转化的过程, 是光合作用的第 1 个反应类型, 高的希尔反应活性往往伴随着高的光合速率^[18]。叶片希尔反应活力在 8 月 25 日达到最大值, 活力为 $42.53 \mu\text{mol}\cdot\text{mg}/(\text{chl}\cdot\text{h})$, 之后活性迅速下降, 到 10 月 15 日降至 $23.5 \mu\text{mol}\cdot\text{mg}/(\text{chl}\cdot\text{h})$, 为最高值的 55.44%, 见图 2。

3.3 紫苏可溶性蛋白量和叶面积的动态变化

紫苏叶片可溶性蛋白量在 7 月 30 日达到最大值, 之后随着叶片、花蕾和种子的形成而缓慢下降(图 3)。蔡剑萍等^[17]认为在形态发生过程中可溶性蛋白量一般是下降的, 本研究与此结论一致。在 7 月 30 日之前叶面积较小, 之后叶面积迅速增加, 到 9 月 20 日时叶面积达到 2.30 m^2 , 与 7 月 30 日的叶面积 0.08 m^2 相比增加了 22 倍。

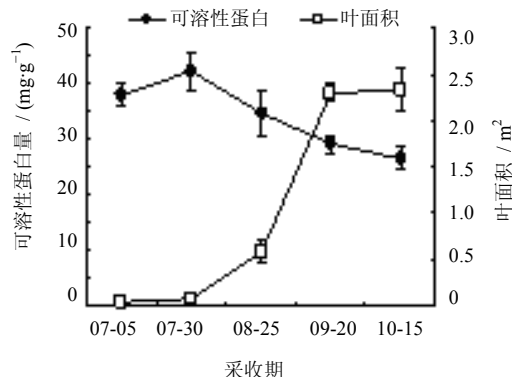


图3 可溶性蛋白量和叶面积的动态变化

Fig. 3 Dynamic changes of soluble protein and leaf area

从图 4 可以看出, 从 7 月 5 日到 8 月 25 日茎粗和根长增加, 之后茎粗和根长基本上维持在一个相对稳定的水平, 茎粗 2.0 cm 左右, 根长在 26 cm 左右。株高在 9 月 20 日之前一直呈直线增加, 之后稳定在 140 cm 左右。

3.4 紫苏叶片光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率的日变化

紫苏叶片的光合速率 7 月 30 日最大, 7 月 5 日次之, 8 月 25 日和 9 月 20 日的光合速率较低, 而且两者差异不大。7 月 5 日和 7 月 30 日一天中的

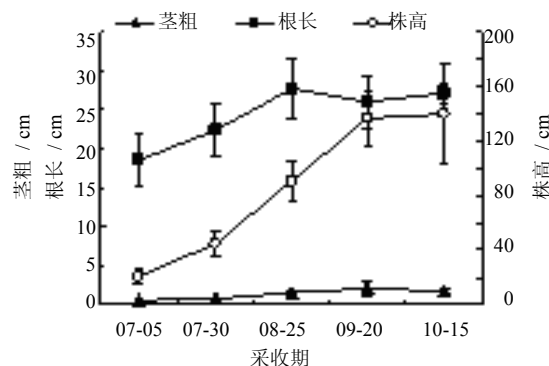


图4 茎粗、根长和株高的动态变化

Fig. 4 Dynamic changes of shoot width, root length and plant height

光合速率出现 2 个高峰, 即上午都在 10:30 达到高峰, 下午分别在 13:30 和 14:30 达到高峰; 8 月 25 日和 9 月 20 日一天中仅在 10:30 出现一个高峰光合速率为 $7 \text{ mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。

一天中气孔导度 10:30~11:30 出现高峰, 之后逐渐降低, 下午峰值不明显。7 月 5 日的气孔导度最高, 其次是 7 月 30 日的。气孔导度在 8 月 30 日和 9 月 20 日相差不大, 而且变化较平缓。

不同生长阶段紫苏叶片胞间 CO_2 浓度相比, 9 月 20 日的最高, 且日变化最明显, 基本上是随日照的延长逐渐降低。其他生长阶段变化趋势基本一致, 而且一天中的变化也很平缓。

蒸腾作用是植物吸收和运输水分的主要动力, 对矿质元素和有机物吸收运输能力有重要作用, 因此蒸腾速率的大小反映植物吸收和运输能力的强弱。紫苏叶片 7 月 5 日和 7 月 30 日的蒸腾速率明显高于 8 月 30 日和 9 月 20 日。前 2 个测定日期的蒸腾速率明显出现 2 个高峰, 第 1 个在上午 11:00 左右, 第 2 个在下午 16:30。而 8 月 30 日和 9 月 20 日的蒸腾速率相差不大, 而且一天中基本上是在中午 12:00 左右出现 1 个峰值。

3.5 紫苏不同器官生物产量的变化

生物产量是植物内部生理生化变化的外部表现, 该指标能够直观反映植物生长和物质积累的情况。从 7 月 5 日到 7 月 30 日根、茎、叶鲜质量和干质量增长量很小, 到 8 月 25 日鲜质量和干质量增长明显加快, 并在 9 月 20 日达到最大值。9 月 20 日后叶和茎鲜质量和干质量都有降低的趋势, 但是叶干质量降低造成了 8 月 25 日和 9 月 20 日的叶干质量差异达到显著水平 ($P < 0.05$), 而 9 月 20 日茎有

降低的趋势,但8月25日和9月20日未达到显著水平($P>0.05$)。8月25日到9月20日是紫苏根、茎、叶鲜质量和干质量增长最快的阶段。叶子鲜质量由8月25日109.33 g增加到9月20日256.97 g,增加1.4倍。到9月20日花鲜质量11.177 g,而干质量只有1.92 g,占紫苏总干质量1%。10月15日种子的鲜质量161.23 g,干质量达到76.01 g,占紫苏总干质量的3.08% (图5)。

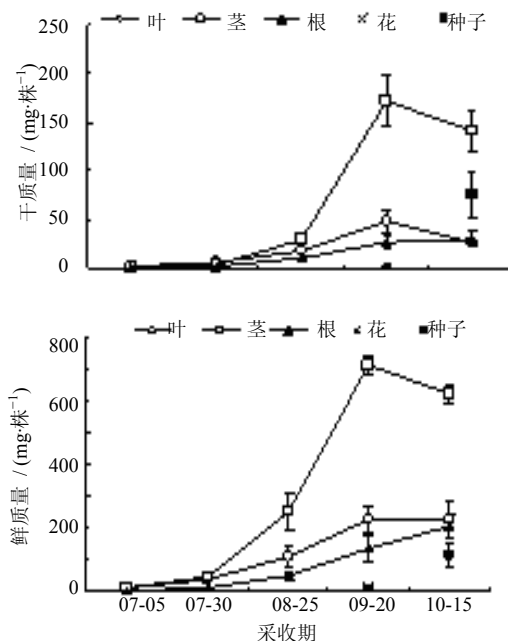


图5 根、茎、叶、花和种子干质量和鲜质量动态变化
Fig. 5 Dynamic changes of dry and fresh weight of roots, shoots, leaves, flowers, and seeds

3.6 紫苏生长参数、次级参数和最终干物质积累量

紫苏干物质积累动态变化呈“S”型曲线(图6), Logistic 方程为 $Y=274.658 / (1+e^{11.704-0.138X})$ ($F=759.51$, $P=0.00$, $R^2=0.993$)。由此方程算出,紫苏在生长的AB段(0~75 d)是生长渐增期,BD段(76~94 d)是生长快增期,DE段(95~125 d)是生长缓增期。C点是生长速率最快的点,到达时间是生长的第84.56 d,最快生长速率为8.81 g/d。本研究中,紫苏125 d的生长持续期内,干物质积累量是246.48 g,其中生长渐增期、快增期、缓增期干物质的积累量分别为58.04、158.57、29.87 g,持续时间分别是75.05、19.03、31.93 d,生长速率分别是0.77、8.33、0.935 g/d,整个生长期的平均生长速率为1.972 g/d。

4 讨论

希尔反应活性降低,则碳素同化受到抑制^[19],所以高希尔反应活力伴随着高光合速率。ATP酶活

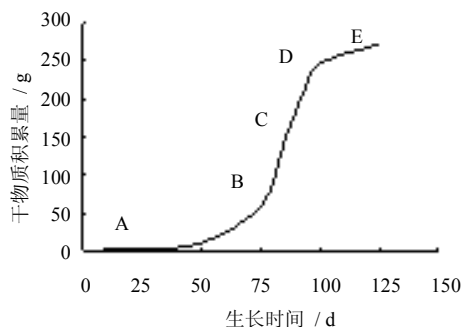


图6 Logistic 方程模拟的干物质积累动态变化
Fig. 6 Dynamic change of dry matter weight by Logistic equation

性与光合磷酸化活性关系非常密切,如果ATP酶活性下降,则光合磷酸化活性下降,叶片中ATP量减少^[20],这样势必影响到叶片的光合速率,可见ATP酶活性与光合作用的关系是紧密相连的。

光合速率和蒸腾速率在7月5日和7月30日日变化都呈双峰型,2指标同步消长,2个测定日期2个指标都有类似“午休”现象,主要是因为7月中午前后高光照、高温度和低湿度的干热气候造成的,这一结论和樊继莲等^[6]在紫苏生长盛期的研究结果一致。随着紫苏生长进程推进,8月25日和9月20日光合速率和蒸腾速率的日变化呈单峰型,而且显著低于前2个测定日期的,基本上看不到“午休”现象。陈兆波等^[7]认为紫苏光合速率日变化在初花期呈双峰曲线,盛花期和终花期是单峰曲线。本研究显示,紫苏在生育进程的前期光合速率日变化呈双峰曲线,随着叶片衰老和光照、温度降低,类似“午休”现象越来越不明显,甚至消失,所以三者结论并不矛盾。

随着生育进程的加快,气孔导度逐渐降低。不同测定日期气孔导度和蒸腾速率日变化基本一致。而两者与光合速率变化有所不同:7月5日上午的气孔导度明显高于7月30日的,而光合速率是7月30日略高于7月5日。这是因为水的气孔扩散速率是CO₂的1.56倍^[21],所以气孔导度的降低对蒸腾速率的影响比对光合速率的影响更大,另外也说明7月5日较低的光合速率不是由于气孔因素引起的,而是由于非气孔因素造成的,同时7月5日上午较高的胞间CO₂浓度也说明暗反应受到了抑制。叶绿素量、希尔反应活力和ATP酶活性在7月5日确实较低,此时的光合速率也较7月30日低。

关于紫苏生育时期的划分一直不统一,殷朝洲等^[22]把紫苏的生育期分为苗期、花蕾期和收获期;而江安娜^[23]划分为营养生长期、开花期和落叶期。从本研究看,紫苏生长 0~75 d (6月10日~8月25日),虽然光合速率较高,但是此时叶面积很小,所以根茎叶以及总干物质积累量都较低,属于苗期;生长的 76~85 d (8月26日~9月5日),紫苏的物质积累速度最快,花蕾开始出现,是紫苏的花蕾期。生长的 86~94 d (9月6日~9月13日)是紫苏的开花期,95~125 d (9月14日~10月15日)叶子开始脱落,此时是紫苏的落叶期。本研究首次根据干物质积累和农艺性状的观察为依据把紫苏的生育期划分为苗期、花蕾期、开花期和落叶期 4 个时期。同时,发现紫苏叶和茎干质量在开花初期均有所下降。紫苏栽培目的不同收获期也不同:从本研究来看,如收获紫苏叶和苏梗为栽培目的则在开花期之前收获,如收获苏子为目的要在落叶期之后收获为宜。然而,药用紫苏具体收获时期还要看药用成分量的高低,因此关于药用成分、光合特性和生长发育间的关系尚需进一步研究。

紫苏光合速率和蒸腾速率在苗期较大,而在花蕾期至开花期却较小,落叶期光合速率几乎为零;而在小麦、水稻等植物中,花蕾期和开花期光合速率和蒸腾速率均很高,这也直接影响到籽粒的产量。籽粒干物质积累的主要来源:一是花蕾期前在茎、叶等器官中贮藏的物质,所占比例近 1/3;二是开花后植株绿色器官所形成的光合物质,所占比例约 2/3 以上。由于紫苏的开花期较晚,受温度和光照限制,在有效形成籽粒产量的时期不能形成较多有机物,所以紫苏有较低的籽粒产量,千粒质量为 1.8~2.2 g^[24],而小麦的千粒质量则为 12~15 g^[25]。

建立 Logistic 方程的目的在于找到一种能够准确无误地描述在一定栽培条件下,某种植物的某种特性或某些特性在整个生育期或某个生育期变化过程的基本模型,并把这种数量描述与植物生理生态、形态机能及气象条件联系起来进行综合分析,从而揭示出植物生长的内在规律。根据本地栽培条件预测植物的生长情况是否合理,以便采取合理措施指导生产,进而达到对植物的合理控制^[26]。本研究从整个 Logistic 方程曲线形状来看,紫苏各阶段增长速度的大小顺序 BC>CD>DE>AB。这说明栽

培措施能够发挥最大效益的时期是 BC 段,生长的第 75~85 d,因而在实际生产中,只有使促生长栽培措施都能在 BC 段上得到充分的发挥,才能取得低成本、高产量的最佳经济效益。也就是说促生长措施必须在紫苏生长 0~85 d 内实施才能获得紫苏高产。

参考文献

- [1] 华海婴,归振华,乔淑会,等. 苏醇软膏的制备及其体外经皮渗透研究 [J]. 中草药, 2013, 44(14): 1911-1917.
- [2] Zhang X, Wu W, Zheng Y L, et al. Essential oil variations in different *Perilla* L. accessions: chemotaxonomic implications [J]. *Plant Syst Evol*, 2009, 281: 1-10.
- [3] 郎玉英,张琦. 紫苏总黄酮的抗炎作用研究 [J]. 中草药, 2010, 41(5): 791-797.
- [4] 夏至,李贺敏,张红瑞,等. 紫苏及其变种的分子鉴定和亲缘关系研究 [J]. 中草药, 2013, 44(8): 1027-1032.
- [5] 张春平,何平,喻泽莉,等. 亚精胺对盐胁迫下紫苏种子萌发和幼苗生理特性的影响 [J]. 中草药, 2011, 42(7): 1407-1412.
- [6] 樊继莲,许长成,赵世杰,等. 紫苏叶片光合效率的日变化 [J]. 作物学报, 1997, 23(5): 567-573.
- [7] 陈兆波,张翼,王沛,等. 香紫苏开花期蒸腾和光合作用日变化特征及其影响因子研究 [J]. 西北植物学报, 2007, 27(6): 1202-1208.
- [8] 栗茂腾,刘建民,余龙江. 香紫苏在不同发育阶段蒸腾作用与环境因子关系研究初探 [A] // 首届全国农业环境科学学术研讨会论文集 [C]. 长沙: 中国农业生态环境保护协会, 2005.
- [9] 邹琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [10] Read S M, Northcote D H. Minimization of variation in the response to different protein of the coomassie blue G dyed binding: assay for protein [J]. *Anal Biochem*, 1981, 116: 53-64.
- [11] 黄卓辉. 叶绿体偶联因子腺苷三磷酸酶 (ATPase) 活力的测定 [A] // 植物生理学实验手册 [M]. 上海: 上海科技出版社, 1985.
- [12] 叶济宇,钱月琴. 希尔反应活性的分光光度法测定 [A] // 植物生理学实验手册 [M]. 上海: 上海科技出版社, 1985.
- [13] 王信理. 在作物干物质积累动态模拟中如何合理利用 Logistic 方程 [J]. 农业气象, 1986, 7(1): 14-19.
- [14] 崔党群. Logistic 曲线方程的解析与拟合优度测验 [J]. 数理统计与管理, 2005, 24(1): 112-115.
- [15] 艾克拜尔,伊拉洪,周抑强,等. 土壤水分对小同品种

- 棉花叶绿素含量及光合速率的影响 [J]. 中国棉花, 2000, 27(2): 21-22.
- [16] 梅镇安, 高忠儒, 毛春云, 等. 离体叶绿体中不同叶绿素 a/b 比值与光合磷酸化活性的关系 [J]. 植物生理学报, 1965, 3(2): 179-186.
- [17] 蔡剑萍, 李淑俊, 肖建平. 植物叶绿体片层膜上腺三磷酶的检定 [J]. 植物生理学通讯, 1980, 30(2): 33-40.
- [18] 许良政. 希尔反应及其意义 [J]. 生物学杂志, 1995, 68(6): 29-31.
- [19] 许大全, 沈允钢. 光合产物与光合机构运转关系的探讨 [J]. 植物生理学报, 1982, 8(2): 173-186.
- [20] 卢从明, 高煜珠, 张其德, 等. 水分胁迫对叶绿体能量转换的影响 [J]. 植物学报, 1993, 35(9): 693-697.
- [21] 赵平, 曾小平. 海南红豆 (*Ormosia pinnata*) 夏季叶片气体交换气孔导度和水分利用效率的日变化 [J]. 热带亚热带植物学报, 2000, 8(1): 34-42.
- [22] 殷朝洲, 李保成. 紫苏 (*Perilla frutescens*) 的种籽茎叶营养 [J]. 上海农业学报: 1993, 9(1): 55-60.
- [23] 江安娜. 叶用紫苏农艺性状比较和不同生育时期叶中主要药用成分的变化研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2012.
- [24] 张太平. 黔南山区苏子种质资源研究 [J]. 中国油料, 1997, 19(1): 67-68.
- [25] 张荣铎, 高忠. 小麦种和品种间叶片展开后光合特性的差异及其原理 [A] // 邹琪, 王学臣. 作物高产高效生理学研究进展 [C]. 北京: 科学出版社, 1994.
- [26] 莫红, 陈瑛. 基于 Logistic 方程的植物生长过程模型与最优分析 [J]. 焦作大学学报, 2006, 20(4): 70-71.