

蕺菜属典型地理类群植物形态及光合生理特性比较

贺安娜, 伍贤进*, 李胜华, 魏麟, 张俭, 牛友芽, 全妙华, 曾军英

怀化学院生物与食品工程学院 民族药用植物资源研究与利用湖南省重点实验室 湘西药用植物与民族植物学湖南省高校重点实验室, 湖南 怀化 418008

摘要: **目的** 筛选蕺菜属植物优异种质。**方法** 以产自中国不同地理类群的蕺菜属植物为材料, 比较其形态特性, 并通过 Li-6400 便携式光合仪测定其光合特性, 分析正常及高温 (40 °C)、低温 (5 °C)、干旱 (土壤饱和持水量 70%) 逆境条件下的差异。**结果** 6 个类群的形态差异主要表现在植株颜色、主茎高度、地上茎节间长和叶长及叶宽上。正常条件下, 6 个类群的光合速率 (Pn) 无显著差异, 蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (Gs) 和水分利用系数 (WUE) 在个别类群间存在显著差异; 经逆境处理后, 各类群 Pn、Tr、Gs 均出现较大幅度的下降, 多个类群间的差异达到了极显著水平, 但各类群的 WUE 均有增加且差异极显著。峨眉蕺菜 (EM) 和湖南怀化蕺菜 (HH) 居群逆境处理后, 叶绿素荧光参数的变化趋势十分相似, PSII 作用中心光能传递和转换效率显著降低, 光能用于非光化学反应比例显著增加。**结论** 较高纬度的江苏如皋蕺菜 (RG) 对低温的耐性较强, 西南和中南地区居群的蕺菜对高温和低温耐性较强。各类群光合作用抗逆性与其原产地的生态气候条件关系较密切, 中国西南和中南等地具有抗逆性较强的蕺菜属资源, 是鱼腥草栽培抗性品种选育的良好材料。

关键词: 蕺菜属; 地理类群; 逆境; 形态特征; 光合作用; 光合速率; 蒸腾速率; 气孔导度; 水分利用系数

中图分类号: R282.21 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2017)08-1644-09

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2017.08.025

Differences of photosynthetic characters among typical geographic populations in of *Houttuynia Thunb.*

HE An-na, WU Xian-jin, LI Sheng-hua, WEI Lin, ZHANG Jian, NIU You-ya, QUAN Miao-hua, ZENG Jun-ying
College of Biological and Food Engineering, Huaihua University; Key Laboratory of Research and Utilization of Ethnomedicinal Plant Resources of Hunan Province; Key Laboratory of Xiangxi Medicinal Plant and Ethnobotany of Hunan Higher Education; Huaihua 418008, China

Abstract: Objective To select outstanding germplasm of *Houttuynia Thunb.* **Methods** Take different geographical *Houttuynia Thunb.* taxa as materials, to compare their morphological properties. Their differences in photosynthesis at normal temperature, heat (40 °C), cold (5 °C), and drought (70% soil water holding capacity) conditions were studied by Li-6400 Portable Photosynthesis Instrument. **Results** The morphological differences of six taxa mainly manifested as plant color, main stem height, internode length of aerial stems, leaf length and leaf width. Pn (Photosynthetic rate) was not significantly different among the six taxa under normal conditions, and Tr (Transpiration rate), Gs (Stomatal conductance) and WUE (Water use efficiency) differ significantly only among a few taxa. By contrast, adverse treatment could substantially decrease Pn, Tr and Gs, but increase WUE. The differences in Pn, Tr and Gs were significant only among multiple taxa, while the difference in WUE was significant among all taxa. The alteration trends of chlorophyll fluorescence parameters in EM (from Mount Emei) and HH (from Hunan Huaihua) after adverse treatments were very similar. The energy transfer efficiency and conversion efficiency of PS II were significantly decreased, and the proportion of non-photochemical reaction increased significantly. **Conclusion** Rugao *Houttuynia cordata* taxon which from high latitude has a low temperature resistance characteristics. *Houttuynia* taxa with strong tolerance to heat and cold are from Southwest and South-central China. The photosynthetic stress tolerance of each group was closely related to the ecoclimatic conditions of its origin. It had strong resistance to drought in Southwest China and South China, which was a good material for selection of resistant cultivars of *Houttuynia cordata* Thunb.

Key words: *Houttuynia Thunb.*; geographic population; stress; morphological characters; photosynthesis; Pn; Tr; Gs; WUE

收稿日期: 2016-12-16

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30870230); 湖南省科技计划项目 (2013FJ6090); 植物学湖南省重点建设学科资助

作者简介: 贺安娜 (1981—), 女, 副教授, 研究方向为药用植物发育生物学。Tel: (0745)2851037 E-mail: anna99102@163.com

*通信作者 伍贤进 (1965—), 男, 教授, 研究方向为药用植物学。Tel: (0745)2851239 E-mail: hhuxianjin@163.com

鱼腥草又名蕺菜 *Houttuynia cordata* Thunb., 为三白草科蕺菜属多年生草本植物, 是历史悠久的中草药和营养丰富的特色蔬菜, 广泛用于肺炎、急性慢性支气管炎、尿路感染等疾病的治疗^[1]。现代药理研究还发现其对包括艾滋病毒、流行病毒在内的多种病毒和肺炎球菌、卡他球菌等多种细菌有抑制作用, 能增强白细胞的吞噬功能, 提高机体非特异性免疫能力, 目前药用和食用量不断增加, 已进行大面积人工栽培^[2-4]。

三白草科是古本草类的核心成员之一, 在研究早期被子植物起源和进化中具有十分重要的意义。蕺菜属在渐新世后期至第四纪初是该科中十分繁荣的一支, 由于受第四纪冰川的影响, 鱼腥草成为了该属仅存的物种^[5]。鱼腥草主要分布于亚洲东部和东南部, 中国的西南、中南地区是最主要的分布区, 尤以西南区域内资源变异最为丰富, 近年还发现了峨眉蕺菜 *Houttuynia emeiensis* ZY Zhu et SL Zhang 新种。峨眉蕺菜又称白鱼腥草, 目前仅见于四川省峨眉山及乐山的毗邻两地, 作为新种是否成立仍有争议^[6-8]。

分子标记研究表明, 鱼腥草不同类群间的遗传多样性丰富, 亲缘关系与地理位置关系密切, 中国蕺菜可分为峨眉蕺菜和鱼腥草 2 大类群, 且鱼腥草又可分为西南、中南和东南 3 个亚类群^[9]。不同类群鱼腥草在植株颜色、蒴果及种子数量、解剖结构、黄酮及挥发性油成分的种类和量及药理药效上均表现明显差异^[10-11]。虽然这些研究在一定程度上揭示不同来源鱼腥草的生物学特性或经济性状的差异性, 但对这种差异赖以存在或产生的生理特性差异的研究还很少, 只是发现在正常生长条件下包括峨眉蕺菜在内的少数地理位置较近类群的光合特性差

异并不十分明显^[12], 而对能代表蕺菜属遗传多样性的典型地理类群生理特性差异的研究尚未见报道。

光合作用是反映植物同化能力和研究不同植物类群生理生态特性差异的重要指标。鱼腥草生长喜温湿环境, 高温、低温和干旱对其的生长和分布影响较大, 选育对温度和水分逆境抗性较大的品种或类群对于鱼腥草栽培有重要意义。本研究根据本课题组基于 DNA 分子标记对中国蕺菜的分类结果^[9], 选取了 6 个典型地理类群为实验材料, 研究了它们的形态特征及在正常、高温、低温和干旱条件下光合生理特性的差异, 并探讨其与原产地环境因子的关系, 以初步了解蕺菜属不同地理类群的生理特点, 为生产上选育高抗性栽培品种提供了材料选择依据和理论指导, 也可从生理特性上进一步加深对蕺菜属起源与演化的认识。

1 材料与方法

1.1 材料

样品为采自华东、中南、西南等地的 6 份蕺菜属典型地理类群植物, 其来源、地理位置和主要气候因子见表 1。在本研究进行前, 所有材料至少已在实验地点引种栽培 4 年以上, 样品均经过怀化学院伍贤进教授鉴定为蕺菜 *Houttuynia cordata* Thunb. 和峨眉蕺菜 *Houttuynia emeiensis* ZY Zhu et SL Zhang。

1.2 栽培

在怀化学院生物园进行, 盆高 20 cm、直径 14 cm, 盆栽用土取自大田菜园土, 土壤 pH 6.7, 可同化氮 127.0 mg/kg、可同化磷 89.5 mg/kg、可同化钾 137.0 mg/kg、有机物量 21.9 g/kg, 田间最大持水量 24.3%。每盆装土 5.5 kg。在 2010~2011 年的每年 2 月上旬以地下茎为繁殖材料, 常规水肥管理。

表 1 材料原产地的地理位置及气候因子

Table 1 Climate and geographical locations of experimental materials

居群编号	种源	所属区域	地理位置及主要气候因子						
			经度 (E)	纬度 (N)	海拔/m	年日照时数/h	年均温度/℃	年降雨量/mm	年相对湿度/%
RG	江苏如皋	华东长江中下游平原	120°33'	32°23'	6	2 062.4	15.3	1 034.1	77
XM	福建厦门	东南武夷山区	118°06'	24°27'	63	2 231.2	20.8	1 136.4	77
HH	湖南怀化	中南雪峰山区	109°57'	27°32'	385	1 504.2	16.5	1 240.2	80
LS	四川乐山	西南成都平原	103°44'	29°36'	629	1 172.3	16.0	921.1	83
DL	云南大理	西南云贵高原	100°13'	25°34'	1 976	2 351.2	15.7	829.4	71
EM	四川峨眉	西南邛崃山区	103°24'	29°34'	900	951.8**	17.2**	1 555.3	85*

*所示气候数据均来自中国气象协会的统计数据 (1952—2002), **所示气候数据为四川峨眉山近 30 年的平均数

* Climate data were from the China Meteorological Association statistics (1952-2002), ** climate data shown in Sichuan Emei nearly 30 years the average

1.3 逆境处理

2010 年和 2011 年 8 月下旬, 对生长发育完全的盆栽植物进行处理。处理分对照 (CK)、高温、低温和干旱, 每个处理重复 5 盆 (实际测定时保证每个类群每个处理至少测定 3 盆 9 株植物)。高温和低温处理在人工气候室进行, 处理温度分别为 (40 ± 1) 和 (5 ± 1) °C, 处理期间保持人工气候室空气相对湿度 60%, 光照强度为 $100 \sim 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光暗周期各 12 h。干旱处理在温室进行, 土壤含水量通过早晚称重法测定和控制在最大持水量的 70%, 处理期间温室开窗, 使光照、气温、空气湿度等气候条件尽可能与外界保持一致。所有处理时间均为 48 h。

1.4 测定方法

1.4.1 形态特征测定 2010 年 8 月下旬, 在生长发育完全后, 每个类群各选取 3~4 盆在正常条件下生长良好的 10 株植物全草, 观察植株形态, 测定根、茎、叶等各部位的形态指标, 每次测定均重复 3 次。

1.4.2 光合指标测定 每年 8 月下旬, 以花果期植株主茎的倒 3 叶为测定对象, 用 Li-6400 便携式光合测定仪 (LI-COR 公司, 美国), 开放气路, 测定净光合速率 (Pn)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (Gs)、和胞间 CO_2 浓度 (Ci) 等指标, 水分利用系数 (WUE) 由 Pn/Tr 计算得到。

(1) 峨眉蕺菜 (EM) 与产自湖南怀化的蕺菜 (HH) 光合指标日变化测定: 在预试验发现正常生长情况下各类群的光合特性基本一致的基础上, 从鱼腥草中选取产自湖南怀化的中南亚类群 HH 与亲缘关系较远的 EM 为代表来测定光合指标日变化。选择晴朗少云的天气, 用大田栽培植物测定光合指标日变化。从每个小区选取生长良好的 3 株植物从 7:00~18:00 测定, 每隔 1 h 测定 1 次, 每个数据重复测定 3 次, 开放气路, 连续测定 2 d。

(2) 逆境处理对各类群光合指标的影响测定: 材料处理完毕后, 在上午 9:00~11:00 室内进行测定, 测定时控制室温为 (28.0 ± 2.0) °C, 叶温为 (32.0 ± 1.0) °C, 由卤素灯提供光源, 光量子密度为 $1\ 100 \sim 1\ 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。测定前先用测定光强度诱导 1 h。

(3) HH 与 EM 叶绿素荧光测定: 根据类群间的亲缘关系和对逆境的反应, 选取 HH 和 EM 为代表测定叶绿素荧光。根据调制式荧光测量原理, 用 Li-6400 荧光叶室 (LI-COR 公司, 美国), 参照使用

手册设置测量光和强闪光参数。使用锡箔纸包裹叶片, 使叶片经 30 min 暗适应, 加弱的调制测量光 [$700 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 测定初始荧光 (F_0), 加上饱和强光脉冲 [$4\ 000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], 测定暗中最大荧光 (F_m)。随后加上活化光 [$1\ 000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], 测得稳态荧光产量 (F_s)。在活化光存在的情况下加上饱和光脉冲 [$4\ 000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], 测得光下最大荧光 (F_m')。关闭作用光暗适应 3 s 后, 打开远红光, 在远红外光脉冲时, 荧光开始下降, 把最低的荧光记为 F_0' 。根据 Genty 等^[13]方法计算叶绿素荧光参数: 最大光化学效率 (F_v/F_m) ($F_v = F_m - F_0$)、PSII 量子产量 (ΦPSII)、光化学猝灭系数 (qP)、非光化学猝灭系数 (qN)、电子传递速率 (ETR)。

1.5 数据处理

形态特征和光合指标测定的数据用 SPSS 13.0 软件进行数理统计分析, 各处理间的显著性差异分析采用 t 检验进行。根据逆境处理后各类群 Pn 的变化情况, 用 MEGA 4.1 软件构建聚类关系图。

2 结果与分析

2.1 不同类群植物形态特征比较

由表 2 显示, 蕺菜属 6 个类群植物形态差异主要表现在植株颜色及有关指标的具体数据上。EM 全株在整个生育期均为绿色或绿白色, 茎、叶未见紫红色; HH 在幼年期时茎叶带有紫红色, 成年后则为绿白色; 其余类群的茎叶均为浅红色或紫红色。不同类群在主茎高度、地上茎直径、地上茎节间长、地下茎直径、地下茎节间长以及叶长、叶宽等指标方面均存在一定差异, 其中在某些类群间的差异达到 0.05 或 0.01 显著水平。从总体上看 HH 形态较壮实, 表现在株高中等, 除地下茎节间长度仅次与 LS 外, 地上、地下茎的直径和地上茎节间长度均为最大, 叶也偏大; DL 和 EM 的主茎较高, 但地上茎直径却较小, 故显得较瘦高; LS 虽然主茎高度仅比 RG 略高, 但其地上茎直径却仅次于 HH, 且在所有类群中拥有最大的地下茎节间长和叶长与叶宽, 故显得矮壮。

2.2 HH 与 EM 光合指标日变化比较

图 1 表明, HH 与 EM 2 类群的 Pn、Tr、Gs 和 Ci 的日变化趋势和大小均十分相似, 除 Ci 外, 均呈双峰型曲线。无论是 HH 或是 EM, Pn、Tr、Gs 3 个指标上午最高峰、下午次高峰和中午最低值出现的时间均相同, 且每个指标均是 EM 出现得要早。HH 的 Pn 上、下午最高值分别出现在 11:00 和 15:00, 分别为 11.83 和 $10.45 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,

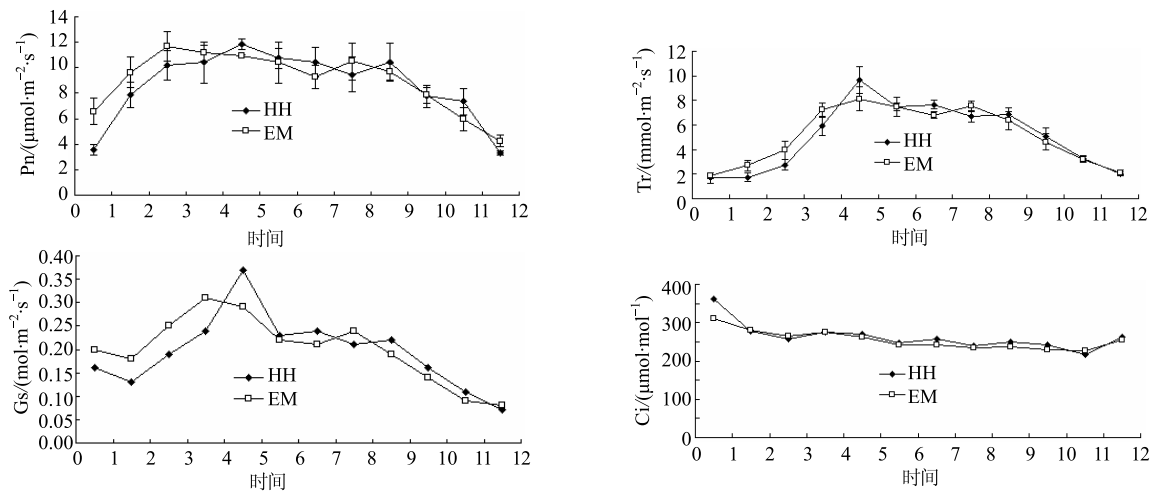
表 2 蕺菜属 6 个类群植物形态特征比较

Table 2 Morphological comparison of six *Houttuynia* taxa

测定项目	RG	XM	HH	LS	DL	EM
茎长/cm	24.90±1.8 ^{Bc}	31.40±6.30 ^{Bd}	35.90±3.60 ^{Bc}	28.80±4.00 ^{Bd}	53.80±6.40 ^{Aa}	45.90±2.70 ^{Ab}
茎直径/mm	3.21±0.33 ^b	3.31±0.31 ^b	3.83±0.67 ^a	3.76±0.30 ^{ab}	3.36±0.37 ^b	2.96±0.35 ^b
茎节间长/cm	4.35±1.42 ^B	4.22±1.75 ^B	4.90±0.90 ^B	4.34±0.54 ^B	6.73±1.52 ^A	3.75±0.83 ^B
地下茎直径/mm	2.65±0.53 ^b	2.46±0.60 ^b	3.60±0.29 ^a	3.18±0.61 ^a	2.88±0.24 ^b	3.09±0.38 ^b
地下茎节间长/cm	2.52±0.87 ^b	2.25±0.83 ^b	3.34±0.81 ^a	3.95±1.36 ^a	2.73±0.81 ^b	2.85±0.51 ^b
叶长/cm	6.73±1.53 ^B	6.75±0.87 ^B	7.15±0.98 ^B	8.96±0.52 ^A	7.23±0.96 ^B	6.94±0.88 ^B
叶宽/cm	5.92±1.44 ^B	5.93±0.65 ^B	6.45±0.63 ^B	8.62±0.54 ^A	6.10±0.82 ^B	6.52±0.82 ^B
叶柄长/cm	2.80±0.85 ^{Bb}	2.50±0.64 ^{Bc}	3.20±0.77 ^{Bb}	3.60±0.35 ^{Bb}	3.30±0.64 ^{Bb}	4.50±0.79 ^{Aa}
茎叶颜色	紫色	紫色	绿白色	浅红色	浅红色	绿白色
叶面	粗糙	光滑	光滑	光滑	光滑	光滑

不同大写字母表示 0.01 水平差异, 不同小写字母表示 0.05 水平差异, 下同

Different capital letters mean 0.01 level differences, and different lowercase letters mean 0.05 level differences, same as below



1-7:00 2-8:00 3-9:00 4-10:00 5-11:00 6-12:00 7-13:00 8-14:00 9-15:00 10-16:00 11-17:00 12-18:00

图 1 EM 及 HH 居群光合因子日变量

Fig. 1 Diurnal variation of photosynthetic indices of EM and HH

中午最低值出现在 14:00 时, 为 9.47 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; EM 的 Pn 上、下午最高值和中午最低值分别出现在 9:00、14:00 和 13:00 时, 分别为 11.67、10.49 和 9.27 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。HH 和 EM 的 Pn 日平均值分别为 (8.62±1.1)、(8.98±0.90) $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, Tr 日平均值分别为 (5.07±0.52)、(5.16±0.48) $\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, Gs 日平均值分别为 0.19、0.20 $\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。HH 与 EM 的 Ci 除上午的早期和下午测定结束前略有降低或升高外, 其余时间几乎均没有太大波动, 日平均值 HH 比 EM 略高, 分别为 262.99、254.86 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。

2.3 逆境处理对 6 个类群光合指标的影响

在正常生长条件下 (CK), 6 个类群蕺菜属植

物的 Pn 均无显著差异 (表 3), Tr 和 WUE 也只在个别类群间存在显著差异 ($P<0.05$) (表 4), 但 Gs 的差异却较大, 达到了 $P<0.01$ 的水平 (表 5)。正常条件下蕺菜属各居群 Pn 的平均值为 11.1 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 其中 HH 的 Pn 值最大, 比平均值高 9.91%, EM 最小, 比平均值低 9.01% (表 3); 各居群 Tr 的平均值为 8.23 $\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 其中 RG 的 Tr 值最大, 比平均值高 11.8%, DL 最小, 比平均值低 15.19% (表 4); Gs 平均值为 0.298 $\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, XM 的 Gs 最大, 比平均值高 27.18%, EM 最小, 比平均值低 11.75% (表 5); WUE 平均值为 1.36 mmol/mol , HH 的 WUE 最高, 比平均值高 19.9%, EM 和 XM 最小, 比平均值低 9.56% (表 6)。

表 3 逆境处理对蕺菜属不同类群 Pn 的影响

Table 3 Changes of Pn after stress treatments

种源	CK	高温		低温		干旱	
	Pn/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Pn/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	减少量/%	Pn/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	减少量/%	Pn/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	减少量/%
RG	11.40±0.61 ^{Aa}	1.74±0.27	84.7 ^{Aa}	7.41±0.97	35.0 ^{Cc}	3.31±0.21	71.0 ^{BCc}
XM	10.60±0.59 ^{Aa}	1.65±0.01	84.4 ^{Aa}	4.22±1.01	60.2 ^{Bb}	2.23±0.49	79.0 ^{Aa}
HH	11.40±0.82 ^{Aa}	4.61±0.76	62.2 ^{Bb}	8.90±1.23	27.0 ^{Dd}	2.97±0.27	75.6 ^{ABab}
LS	11.30±1.07 ^{Aa}	1.56±0.64	86.2 ^{Aa}	7.15±1.14	36.7 ^{Cc}	2.91±0.14	74.2 ^{BCbc}
DL	10.80±0.89 ^{Aa}	1.58±0.52	85.4 ^{Aa}	8.36±1.52	22.6 ^{De}	2.71±0.15	74.9 ^{BCbc}
EM	10.90±0.73 ^{Aa}	3.46±0.72	65.7 ^{Bb}	2.32±0.56	77.0 ^{Aa}	3.49±0.36	65.4 ^{Dd}

表 4 逆境处理对蕺菜属不同类群 Tr 的影响

Table 4 Changes of Tr after stress treatments

种源	CK	高温		低温		干旱	
	Tr/($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Tr/($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	减少量/%	Tr/($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	减少量/%	Tr/($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	减少量/%
RG	9.15±1.00 ^{Aa}	1.20±0.32	86.9 ^{Aa}	3.19±1.02	88.8 ^{Bb}	1.39±0.16	84.8 ^{ABab}
XM	8.59±1.04 ^{Aa}	1.15±0.35	86.6 ^{Aa}	1.15±0.41	95.2 ^{Aa}	1.88±0.24	87.5 ^{Aa}
HH	7.45±0.67 ^{Ab}	2.63±0.35	64.5 ^{Cc}	3.99±1.18	84.2 ^{Bc}	0.78±0.16	84.2 ^{ABab}
LS	9.05±0.87 ^{Aa}	1.21±0.44	86.7 ^{Aa}	5.16±1.22	88.5 ^{Bb}	1.18±0.62	83.8 ^{ABab}
DL	6.98±0.78 ^{Ab}	0.71±0.06	89.8 ^{Aa}	4.69±1.11	84.1 ^{Bc}	1.27±0.44	81.8 ^{Bb}
EM	8.16±1.20 ^{Aa}	1.85±0.54	77.3 ^{Bb}	0.67±0.28	96.6 ^{Aa}	1.38±0.49	83.1 ^{Bb}

表 5 逆境处理对蕺菜属不同类群 Gs 的影响

Table 5 Changes of Gs after stress treatments

种源	CK	高温		低温		干旱	
	Gs/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Gs/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	减少量/%	Gs/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	减少量/%	Gs/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	减少量/%
RG	0.265±0.033 ^{Bb}	0.035±0.012	86.8 ^{Bb}	0.205±0.058	22.8 ^{Cc}	0.035±0.001	86.8 ^{Bb}
XM	0.379±0.045 ^{Aa}	0.030±0.010	92.1 ^{Aa}	0.036±0.015	90.5 ^{Aa}	0.025±0.015	93.4 ^{Aa}
HH	0.283±0.082 ^{Bb}	0.095±0.023	66.4 ^{Dd}	0.140±0.037	50.5 ^{Bb}	0.039±0.013	86.2 ^{Bb}
LS	0.266±0.065 ^{Bb}	0.035±0.012	86.9 ^{Bb}	0.140±0.036	47.4 ^{Bb}	0.037±0.017	86.1 ^{Bb}
DL	0.271±0.038 ^{Bb}	0.021±0.002	92.3 ^{Aa}	0.130±0.035	52.1 ^{Bb}	0.024±0.011	91.2 ^{Aa}
EM	0.303±0.067 ^{Bb}	0.059±0.019	80.5 ^{Cc}	0.020±0.001	93.4 ^{Aa}	0.040±0.016	86.8 ^{Bb}

表 6 逆境处理对蕺菜属不同类群 WUE 的影响

Table 6 Changes of WUE after stresses treatments

种源	CK	高温		低温		干旱	
	WUE/($\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	WUE/($\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	增加量/%	WUE/($\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	增加量/%	WUE/($\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	增加量/%
RG	1.25±0.25 ^{Ab}	1.45±0.10	16.40 ^{Cc}	2.32±0.32	85.6 ^{Cc}	2.38±0.40	90.4 ^{Bb}
XM	1.23±0.32 ^{Ab}	1.44±0.08	17.10 ^{Cc}	3.67±0.42	198.4 ^{Aa}	2.08±0.25	69.1 ^{Cc}
HH	1.63±0.26 ^{Aa}	1.75±0.34	7.39 ^{Dd}	2.23±0.22	36.7 ^{Dd}	2.52±0.27	54.2 ^{Ec}
LS	1.25±0.23 ^{Ab}	1.29±0.21	3.26 ^{Ec}	1.39±0.21	11.0 ^{Ef}	1.99±0.18	59.6 ^{Dd}
DL	1.55±0.37 ^{Aa}	2.23±0.22	43.80 ^{Bb}	1.78±0.19	14.8 ^{Ec}	2.13±0.27	37.9 ^{Ff}
EM	1.23±0.22 ^{Ab}	1.87±0.40	51.60 ^{Aa}	3.46±0.35	181.0 ^{Bb}	2.53±0.33	105.0 ^{Aa}

经过高温、低温和干旱处理后，6 类群植物的 Pn、Tr、Gs 和 WUE 均发生了较大变化，类群之间的差异显现了出来。表 3 显示，不同逆境对 Pn 抑制程度不同，高温、低温和干旱分别使 6 个类群 Pn 平均值下降 78.1%、43.1%和 73.4%，类群间 Pn 下降幅度差异以低温最大，其次为高温，干旱最小。

表 4 表明，各种逆境处理使各类群的 Tr 均显著下降，高温、低温和干旱分别使各类群 Tr 平均下降 81.97%、89.57%和 84.20%，除 HH 在高温下只下降 64.5%外，其余各类群在各处理的下降幅度均超过 80%，其中 EM 经低温处理后下降最多，达到了 96.6%。3 种逆境处理均使某些类群 Tr 下降的差异性达到显著或极显著水平，其中以高温处理的差异最大，干旱处理的差异最小。

表 5 显示了不同逆境和不同类群使 Gs 下降的差异非常大，高温、低温和干旱使 6 个类群 Gs 的平均值分别下降了 84.65%、60.73%和 88.48%。低温处理后 Gs 下降的差异在各类群间是最大的，其次则为高

温和干旱。与 Pn、Tr、和 Gs 逆境处理后的变化相反，高温、低温和干旱使各类群的 WUE 分别平均增加了 23.26%、87.92%和 69.37%（表 6），但不同逆境或不同类群增加的程度相差却很大，LS 和 HH 在高温下增加不到 10%，是所有增加最少的。低温使 WUE 增加的平均值最大，其在各类群中的差异也最大，如 LS 和 DL 的增加不到 20%，但 XM 和 EM 则接近 200%；干旱使各类群间 WUE 增加的差异相对较小。

2.4 逆境处理对 HH 与 EM 叶绿素荧光参数的影响

表 7 表明，高温、低温和干旱降低了 HH 和 EM 2 个类群的 Fo、Fv/Fm、Fv/Fo、qP、PSII 及 ETR，但增加了 qN。与 CK 比较，Fo、Fv/Fm 变化较小，只在 HH 的高温、干旱及 EM 的低温、干旱处理中达到 $P < 0.05$ 的差异显著水平；其余参数在经过逆境处理后变化较大，均达到了 $P < 0.01$ 或 $P < 0.05$ 的差异显著水平，说明在 3 种逆境条件下 PSII 作用中心光能传递和转换效率都显著降低、光能用于非光化学反应比例显著增加。

表 7 逆境处理对 HH 和 EM 叶绿素荧光的影响

Table 7 Changes of chlorophyll fluorescence of HH and EM after stress treatments

种源	处理	Fo	Fv/Fm	Fv/Fo	qP	qN	ΦPSII	ETR
HH	对照	165.100±1.235	0.822±0.001	4.650±0.012	0.510±0.001	0.563±0.001	0.228±0.001	95.760±9.101
	高温	152.600±1.817*	0.801±0.002	4.025±0.012*	0.428±0.004**	0.741±0.090**	0.174±0.009**	73.080±6.853**
	低温	156.300±3.399*	0.803±0.004	4.348±0.021*	0.462±0.004*	0.698±0.041*	0.191±0.003**	80.220±6.482**
	干旱	151.140±4.258*	0.785±0.006*	3.651±0.033**	0.311±0.079**	0.818±0.012**	0.169±0.006**	70.980±5.131**
EM	对照	163.200±2.017	0.823±0.021	4.651±0.013	0.483±0.035	0.652±0.012	0.193±0.001	81.060±5.627
	高温	158.200±4.673	0.808±0.002	4.556±0.032*	0.428±0.007**	0.792±0.085**	0.177±0.002**	74.340±6.544*
	低温	149.500±3.500*	0.780±0.002*	3.545±0.027**	0.352±0.003**	0.820±0.089**	0.149±0.008**	62.580±4.537**
	干旱	152.700±4.110*	0.802±0.001	4.319±0.044*	0.407±0.046**	0.802±0.081**	0.172±0.004**	72.240±6.738**

与对照比较，* $P < 0.05$ ** $P < 0.01$

* $P < 0.05$ ** $P < 0.01$ vs control

分析 3 种逆境下 HH 的 Pn 下降程度与叶绿素荧光参数的变化大小发现，除 Fo、Fv/Fm 的增减偶尔出现与 Pn 的变化趋势不一致外，Fv/Fo、qP、ΦPSII 和 ETR 均随 Pn 下降程度的增加而降低，而 qN 则随 Pn 下降程度的增加而升高。无论是 HH 还是 EM，3 个逆境处理均未出现 Fv/Fm 降低伴随 Fo 升高的情况出现，说明实验中的逆境处理对 2 个类群均还没有造成 PSII 作用中心不可逆的伤害。

2.5 各类群光合特性差异与产地环境条件的关系

根据逆境处理后各类群 Pn 下降幅度进行聚类分析表明（图 2），不同逆境处理后的聚类结果

有一定的相似性，3 种逆境均将 6 个类群分为 2 支，EM 在干旱下单独成为一支，而在高温或低温下与另一类群成为一支。高温或干旱处理下，除 EM 外，地理位置较近的类群往往能聚类在一起，说明地理位置接近类群的光合作用对高温和干旱的反应相似。但低温处理的聚类结果却没有显示与地理位置有明显的关系。虽然在地理位置上 EM、LS、DL 均属西南区域，且 EM 与 LS 毗邻，但在 3 种逆境下 EM 均没有与 LS 或 DL 聚在一起，说明 EM 与其他类群间的生理特性差异并非地理环境不同所致。

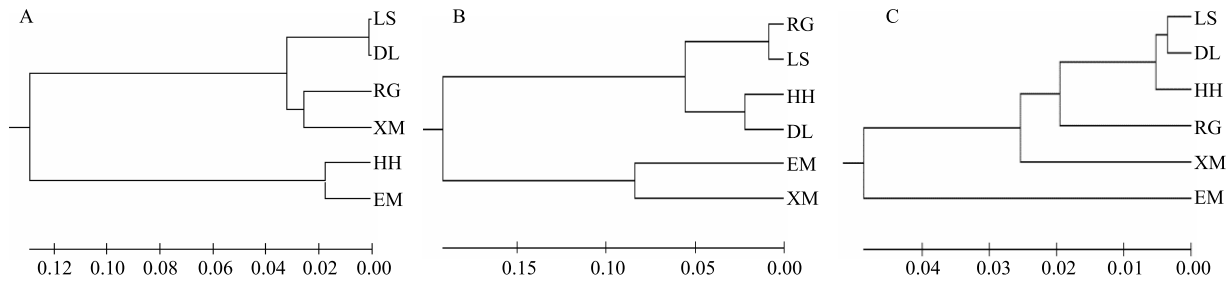


图 2 基于高温 (A)、低温 (B) 和干旱 (C) 处理后 Pn 下降的 UPGMA 聚类关系

Fig. 2 UPGMA dendrogram based on decrease of Pn under heat stress (A), cold stress (B), and drought stress (C)

表 8 表明, EM 是否参与分析对逆境处理后各类群 Pn 下降幅度与产地环境因子间的相关性结果影响较大。EM 不参与分析时, 高温下 Pn 下降与纬度、年降雨量、年均气温呈较大的正相关(但均未达到显著水平); 低温下 Pn 下降与年均气温、经度及海拔高度的正相关性较大, 且与年均气温的相关

性达到显著水平 ($P < 0.05$); 干旱下 Pn 下降与纬度及年均气温的相关性较大, 其中与纬度的负相关达到了显著水平 ($P < 0.05$)。在 EM 参与分析时, Pn 下降与各环境因子间的相关性大小均发生了较大变化, 有些甚至连相关方向也发生了改变, 且与所有环境因子间的相关性均未达到显著水平。

表 8 逆境处理后 Pn 下降百分比与产地环境因子的相关性分析

Table 8 Correlation coefficient between decrease amplitude of Pn at stress conditions and environmental factors of the provenance

处理	相关系数						
	经度/E	纬度/N	海拔/m	年日照时数/h	年平均气温/°C	年降雨量/mm	年相对湿度/%
高温	-0.17 (0.18)	0.80 (-0.06)	0.19 (0.07)	0.35 (0.57)	0.520 (0.00)	0.74 (-0.80)	0.28 (-0.52)
低温	0.62 (0.09)	0.28 (0.01)	0.62 (-0.25)	0.17 (-0.42)	0.880* (0.59)	0.34 (0.77)	0.22 (0.58)
干旱	-0.26 (0.27)	-0.90* (-0.68)	-0.01 (-0.14)	0.17 (0.60)	0.880 (0.42)	0.34 (-0.58)	-0.43 (-0.52)

括号内数据为 EM 参与分析的结果, * $P < 0.05$

The data in parentheses were the result of EM was involved in the analysis, * $P < 0.05$

3 讨论

3.1 蕺菜属不同类群植物形态及光合生理特性差异

研究表明, EM 在整个生育期中均没有出现紫红色, 与其在原产地的情况一致^[6], 其他类群茎叶一般均带有紫红色, 但 HH 类群在生长过程中会逐步转变为绿白色。除颜色外, 6 个类群的形态差异以主茎高度、地上茎节间长和叶最大, 达到了极显著水平, 其余指标差异除个别达到了显著水平外均较小。本研究类群间的差异比来自同一省的要大^[14], 说明蕺菜属地理位置越远, 类群间形态的变异也越大, 这与何首乌 *Polygonum multiflorum* (Thunb.) Harald.^[15] 和甘草 *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.^[16] 类群间形态变化的结果类似。

光合作用参数是物种的重要生理特征参数, 不同植物种之间的 Pn、Tr、WUE 均有较大差异。同

一植物的不同种源由于对不同生存环境长期适应的结果, 其生理特性一般也会存在一定的差异, 这种差异有些植物在正常生长条件下就能显现, 但有些植物则只有在逆境条件下才显现。如不同种群或栽培品种的何首乌、甘草和芋 *Colocasia esculenta* (L.) Schott.^[17] 的光合作用参数在正常生长条件下就能显示显著差异, 而西南桦^[18]、紫茎泽兰^[19] 就只有在经过高温胁迫后才表现显著差异。在本研究中, 蕺菜属各类群植物光合生理特性的有关参数也主要在逆境条件下才显现, 即使是亲缘关系较远的峨眉蕺菜与鱼腥草各类群间的情况也是如此。

3.2 蕺菜属不同类群植物光合作用抗逆性差异

鱼腥草花果期最适生长温度为 20~25 °C, 整个生育期均要求土壤含水量在饱和持水量的 80% 以上^[20], 实验中的高温、低温和干旱均对其造成了一定程度的伤害, 抑制了光合作用的正常进行。高温、

低温和干旱会导致植物的 P_n 、 Tr 、 G_s 的下降，同时在一定程度上提高水分利用率。逆境引起的植物净光合速率的下降可由气孔限制和非气孔限制所致，若主要是气孔限制引起，则其光合系统伤害较小，逆境解除后容易恢复；若主要是非气孔限制引起，其光合系统伤害较大，逆境解除后较难恢复。根据 Genty 等^[21]研究结果， G_s 大小可用来评价 C3 植物光合作用的气孔限制和非气孔限制， G_s 小于 50 mmol/(m²·s) 为非气孔限制， G_s 介于 50~150 mmol/(m²·s) 则气孔限制和非气孔限制二者兼有， G_s 大于 150 mmol/(m²·s) 为气孔限制。由此可知：高温下，HH 和 EM 是气孔限制和非气孔限制均有，其余 4 类群为非气孔限制；低温下，RG 为气孔限制，XM 和 EM 为非气孔限制，HH、LS、DL 为气孔限制和非气孔限制兼有；干旱下，6 个类群均为非气孔限制。

光合作用气体交换参数一般只能从表观上反映光合作用的特性，较难比较不同类群、不同逆境的对光合系统的伤害程度，而叶绿素荧光参数则能反映光合作用的内在变化，从而能够比较不同逆境和类群光合系统的伤害程度^[22]。在本研究中，HH 类群在低温下 P_n 的下降幅度比其在干旱和高温下要小得多，但其叶绿素荧光参数的变化幅度却与高温比较接近；相反，干旱下 P_n 的下降幅度与高温较接近，但干旱所致的某些叶绿素荧光参数变化均比高温的大，这就说明实验中干旱对 HH 光合系统的伤害最大，低温与高温的伤害接近。对于 EM，虽然高温和干旱下 P_n 下降程度几乎一样，但叶绿素荧光参数说明干旱的伤害大于高温；另外，虽然 G_s 显示低温和干旱光合作用抑制的部位相同，但叶绿素荧光参数变化却显示低温伤害大于高温。虽然 G_s 显示高温和干旱下 HH 与 EM 2 类群的光合作用抑制的部位相同，但叶绿素荧光参数变化却表明 HH 在高温和干旱中受到的伤害比 EM 均大。

根据上述分析，6 个中国蕺菜属植物类群中，以 EM 对高温的抗性最强，HH 其次；RG 对低温的抗性最强，HH、LS、DL 其次；6 个类群对干旱的抗性均较弱，虽然 EM 在干旱中 P_n 下降最少、WUE 增加也最多，但 G_s 和叶绿素荧光参数均显示其受到的伤害一样较大，故其对干旱的抗性也只能是略强于其余 5 个类群。比较各类群形态指标与逆境对光合作用影响发现，除 RG 外，HH、EM、DL 等光合作用抗逆性相对较强的类群在田间表现主茎较高、

叶片较大、长势较茂盛，说明光合作用耐逆性差异对蕺菜属植物生物产量的形成是有影响的。

3.3 蕺菜属不同类群植物抗逆性差异产生的原因与利用

峨眉蕺菜对各类群逆境中 P_n 下降与产地环境气候因子相关性分析结果的影响很大，且 3 种逆境均没有将其与地理位置邻近的鱼腥草类群聚在一起，说明峨眉蕺菜与其他地区的鱼腥草相比已发生了较大的遗传变异，这与 DNA 标记分析结果是一致的^[23]。至于其对高温和干旱的耐性较难用产地地理及气候条件解释的原因可能是峨眉山“一山有四季，十里不同天”的局部气候多样且变化无常，一般的气象统计资料难以反映这种多变性有关。

同一物种不同类群形态或生理生化特性上的差异是对不同生存环境长期适应的结果，不同生存环境特有的生态气候条件造成了遗传背景差异，而地理隔离又阻碍了类群间基因交流，导致了高的类群分化水平^[24]。鱼腥草逆境处理后 P_n 下降的聚类分析结果及与产地环境因子的相关性分析均说明了这一点，至于与某些抗逆性看似关系密切的环境气候因子的相关性未达到显著水平，可能与气象统计数据难以反映四季和昼夜的变化有关。如，对高温和低温抗性较强的 HH 类群虽然产地的年均气温中等，但其产地属中亚热带湿润季风气候，春季气温偏低且陡升骤降明显，夏季常常天气酷热、气温较高，长期生长在这一区域的鱼腥草势必对高温、低温产生了较强的抗性；XM 类群虽然产地的年均气温是最高的，但该产地属亚热带气候，夏无酷暑，冬无严寒，植物的抗逆性自然较难产生；而与 XM 同属东南地区的 RG 类群产地是所有类群中纬度位置最高的，属北亚热带季风气候，年均气温低，尤其是春季的气温很低，故其对低温的抗性较大；产于西南地区的 LS、DL 因地处山区和高原，其晚冬和初春的气温也较低，而且昼夜温差大，如大理就有“夜晚即冬季”之说，故其对低温产生了一定的抗性。至于干旱下 P_n 下降与年降雨量及年均相对湿度相关性较小的原因可能所选地域年降雨量均较大且主要分布在鱼腥草的生长季节有关。而其与纬度呈显著负相关，则可能与纬度对降雨量及分布的影响有关。

鉴于各类群光合作用抗逆性差异与其地理环境的相关性，而且在本研究进行前所有材料已至少在本地栽培 4 年以上，故各类群形态和生理的差异应

是其遗传基因所导致,是可以稳定遗传的。根据本研究结果可以看出,蕺菜属植物在中国的西南和中南地区存在着较丰富的自然变异,这些变异是蕺菜属植物栽培品种选育的可用材料。

参考文献

- [1] 中国药典 [S]. 一部. 2015.
- [2] Hayashi K, Kamiya M, Hayashi K, *et al.* Virucidal effects of the steam distillate from *Houttuynia cordata* and its components on HSV-1, influenza virus and HIV [J]. *Planta Med*, 1995, 61: 237-241.
- [3] Lu H M, Liang Y Z, Yi L Z, *et al.* Anti-inflammatory effect of *Houttuynia cordata* injection [J]. *J Ethnopharmacol*, 2006, 104: 245-249.
- [4] 伍贤进. 鱼腥草种植资源与规范化栽培技术研究 [M]. 北京: 中国科学出版社, 2011.
- [5] 梁汉兴. 论三白草科的系统演化和地理分布 [J]. *云南植物研究*, 1995, 17(3): 255-267.
- [6] 祝正银, 张士良. 峨眉山蕺菜属药用植物一新种 [J]. *植物研究*, 2001, 21(1): 1-2.
- [7] Wu W, Zheng Y L, Chen L, *et al.* Genetic diversity among the germplasm resources of the genus *Houttuynia* Thunb. in China based on RAMP markers [J]. *Gene Res Crop Evol*, 2005, 52: 473-482.
- [8] Wu W, Zheng Y-L, Chen L, *et al.* PCR-RFLP analysis of cpDNA and mtDNA in the genus *Houttuynia* in some areas of China [J]. *Hereditas*, 2005, 142(2): 1-9.
- [9] 黎晓英, 魏麟, 伍贤进, 等. 中国不同地理居群鱼腥草遗传多样性分析 [J]. *中草药*, 2010, 41(2): 285-288.
- [10] Lu H M, WU X J, Liang Y Z, *et al.* Variation in chemical composition and antibacterial activities of essential oils from two species of *Houttuynia* Thunb. [J]. *Chem Pharm Bull*, 2006, 54(3): 936-940.
- [11] 杨玉霞, 吴卫, 郑有良. 蕺菜属不同居群间比较解剖学研究 [J]. *广西植物*, 2003, 23(5): 429-435.
- [12] 黄春燕, 吴卫, 郑有良, 等. 两种化学型鱼腥草不同生育期净光合速率和蒸腾速率及挥发油化学成分的比较研究 [J]. *中国农业科学*, 2007, 40(6): 1150-1158.
- [21] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1989, 990: 87-92.
- [22] 蒋向辉, 伍贤进, 魏麟, 等. 湖南六个鱼腥草品系的形态学研究 [J]. *种子*, 2006, 25(4): 81-83.
- [23] Wei Y M, Wang L H, Cao F L, *et al.* Variation and cluster analysis on leaf characters from different provenance sources of *Polygonum multiflorum* Thunb. [J]. *Agric Sci Technol*, 2010, 11(6): 94-98.
- [24] 闻婧. 不同起源乌拉尔甘草生殖生态学研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2003.
- [25] Wang Q B, Chen J J. Variation in photosynthetic characteristics and leaf area contributes to *Spathiphyllum* cultivar differences in biomass production [J]. *Photosynthetica*, 2003, 41(3): 443-447.
- [26] 陈志刚, 谢宗强, 郑海水. 不同地理种源西南桦苗木的耐热性研究 [J]. *生态学报*, 2003, 23(11): 2327-2332.
- [27] 孙晓玉, 陆兆华, 于兴军, 等. 紫茎泽兰种群年龄结构动态及对控制的指示意义 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 373-379.
- [28] 伍贤进, 蒋升君, 胡美忠, 等. 土壤水分对鱼腥草生长和营养成分含量的影响 [J]. *安徽农业科学*, 2007, 35(3): 742-743.
- [29] Medrano H, Escalona J M, Bota J, *et al.* Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter [J]. *Ann Bot*, 2002, 89(18): 895-905.
- [30] Massacci A, Nabiev S M, Pietrosanti L, *et al.* Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging [J]. *Plant Physiol Biochemol*, 2008, 46: 189-195.
- [31] Wei L, Wu X J. Genetic variation and population differentiation in a medical herb *Houttuynia cordata* in China revealed by ISSRs [J]. *Int J Mol Sci*, 2012, 13: 8159-8170.
- [32] Corre V, Dumolin-Lapegue S, Kremer A. Genetic variation at allozyme and RAPD loci in sessile oak *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: the role of history and geography [J]. *Mol Ecol*, 1997, 6: 519-523.