

## 管花肉苁蓉对柽柳器官同化物分配的优化

骆翔 翟志席 郭玉海\* 杜友 朱艳霞

(中国农业大学 农学与生物技术学院,北京 100193)

**摘要** 以柽柳和柽柳-管花肉苁蓉为试验材料,利用稳定性同位素示踪技术( $^{13}\text{C}$ )研究了管花肉苁蓉对柽柳同化物分配的影响。结果表明:1)管花肉苁蓉促进柽柳光合枝 $^{13}\text{C}$ 同化物生成量提高33.9%。2)单位柽柳干量 $^{13}\text{C}$ 同化物分配量,在光合枝、茎和根分别提高113.0%、81.0%和72.0%;进而促进柽柳 $^{13}\text{C}$ 同化物更多向管花肉苁蓉转移,分配比例为37.6%。3)管花肉苁蓉提高柽柳光合枝叶绿素含量19.0%,光合速率提高20.0%,但单株柽柳干重为7.7 g,比对照降低了25.8%。结果提示:管花肉苁蓉优化了柽柳同化物在器官间的分配,促使更多的同化产物向管花肉苁蓉分配;管花肉苁蓉呼吸可能是导致柽柳-管花肉苁蓉总干重降低的一个原因。

**关键词** 管花肉苁蓉;柽柳;同化物;分配; $^{13}\text{C}$

中图分类号 Q 948.9; Q 945.18

文章编号 1007-4333(2011)04-0043-05

文献标志码 A

## Optimization of infection by *Cistanche tubulosa* on *Tamarix chinensis* assimilate distribution

LUO Xiang, ZHAI Zhi-xi, GUO Yu-hai\*, DU You, ZHU Yan-xia

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

**Abstract** The accumulation and distribution of photosynthate in *Tamarix chinensis* parasitized by *C. tubulosa* were studied using  $^{13}\text{C}$  stable isotope tracer technique. The results showed that:(1) After parasitism by *C. tubulosa*, the  $^{13}\text{C}$ -assimilation in *T. chinensis* leaves increased by 33.9%. (2) The  $^{13}\text{C}$ -assimilation distribution in *T. chinensis* was improved 113% in leaves,81% in stems and 72% in roots respectively,that promoted translocation and distribution into *Cistanche tubulosa* reached to 37.6% of  $^{13}\text{C}$ -assimilation accumulation during photosynthesis. (3) The chlorophyll content in *T. chinensis* leaves increased by 19.0%,the photosynthetic rate of the *T. chinensis* was risen by 20%. The dry weight per plant was 7.7 g less than 25.8% of the control. These results indicated that the assimilate distribution in the organs of *T. chinensis* was optimized by *C. tubulosa*. The reduction in weight was supposed to be concerned with the respiration process of the parasitic plant.

**Key words** *Cistanche tubulosa*; *Tamarix chinensis*; photosynthesis; distribution;  $^{13}\text{C}$

管花肉苁蓉为濒危药用植物,为保护管花肉苁蓉资源以及保证药业对管花肉苁蓉药材原料持续增长的需求,对管花肉苁蓉栽培技术和扩大药源基地进行了许多探索。杨太新等<sup>[1]</sup>于2002年引种管花肉苁蓉至华北平原栽培,系统研究了管花肉苁蓉的种子萌发<sup>[2-3]</sup>、寄生过程<sup>[2]</sup>、寄生环境<sup>[4]</sup>和接种技

术<sup>[5]</sup>,建立了管花肉苁蓉综合栽培技术。研究还发现,管花肉苁蓉可影响寄主柽柳的矿质元素含量<sup>[6]</sup>、柽柳根增粗<sup>[7]</sup>、光合作用<sup>[8]</sup>和柽柳-管花肉苁蓉总干重<sup>[9]</sup>等,但是关于管花肉苁蓉影响柽柳同化物分配及生理机制尚不清晰。杨国涛<sup>[9]</sup>等研究了在柽柳-管花肉苁蓉各器官中可溶性糖的含量变化,但寄主

收稿日期:2011-01-04

基金项目:农业行业专项(200903001-2-3);北京市科技计划项目(D07060200880701);河北省科技攻关项目(03276408D-4);中国农业大学研究生创新项目(15050230)

第一作者:骆翔,博士研究生,E-mail:shazhou331@163.com

通讯作者:郭玉海,教授,主要从事中草药栽培研究,E-mail:yhguo@cau.edu.cn

与寄生植物之间新合成碳水化合物的分配关系仍值得进一步探讨。本项研究报告桤柳-管花肉苁蓉中同化物分配规律及管花肉苁蓉对桤柳的影响机理,为桤柳-管花肉苁蓉间同化物的调控技术提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

桤柳及管花肉苁蓉。

生物量和光合试验:1)以桤柳为对照:桤柳选择1年生中国桤柳 *Tamarix chinensis* Lour., 取长15 cm的桤柳茎段插入直径为15 cm的营养钵中,常规管理。2)以桤柳-管花肉苁蓉为处理:在营养钵中,撒入管花肉苁蓉种子100粒,常规管理。试验在中国农业大学上庄实验站进行。

$^{13}\text{C}$ 标记试验:采用2年生桤柳-管花肉苁蓉寄生体系为试验材料,对照为没有寄生管花肉苁蓉的2年生桤柳。于2010年7月在内蒙古磴口县王爷地苁蓉生物科技有限公司架子滩基地进行。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 桤柳生物量测定

分别于当年6月23日、7月20日、8月23日、9月17日和10月25日在上庄试验地选取接种与非接种的桤柳各5株带回,重复3次,将采集的植物样品用自来水、蒸馏水冲洗干净,在105℃下杀青15 min,于80℃烘至恒重,用万分之一天平称重。

#### 1.2.2 桤柳叶片叶绿素含量测定

随机选取寄生及未寄生管花肉苁蓉的桤柳各5株,分别在其上采集功能叶片0.2 g,重复3次。采用分光光度计法进行测定,提取溶液为95%乙醇。

#### 1.2.3 桤柳光合特性的测定

参照郭东峰的方法<sup>[8]</sup>,于2010年7月初确定材料是否接种管花肉苁蓉,接种与未接种管花肉苁蓉的桤柳每种选取无病虫害的植株5株,平均株高为50 cm,于2010年7月20日8:00开始每2 h测量1次,18:00结束。测试期间选择同一叶位同一朝向的桤柳叶片进行测定。试验利用LI-6400测定每株植物相同叶片的净光合速率。

#### 1.2.4 $^{13}\text{C}$ 标记与测定

$^{13}\text{CO}_2$ 标记于2010年7月2—6日进行。每天

选取长势相近寄生与非寄生管花肉苁蓉的桤柳各1株置于自制的有机玻璃容器内,其尺寸为50 cm×60 cm×70 cm,将一个风扇和放有 $^{13}\text{C}$ 丰度为99%的 $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ 的烧杯一同放入标记室内。标记于早晨7:00及下午4:00开始,通过注射器向装有 $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ 的烧杯中缓慢注入2 mol/L的硫酸,开动风扇混合标记室内空气。标记时间为6 h(早晨下午各3 h)<sup>[10]</sup>。

标记结束后7 d进行破坏性取材,将标记样品分为根、茎、光合枝以及管花肉苁蓉4部分。经60℃烘干,粉碎过100目筛后送至中国林业科学院测定 $\delta^{13}\text{C}$ 值。样品在EA 1112 HT-MAT253高温裂解元素分析仪-稳定同位素质谱仪(Thermo Scientific, USA)上进行测试,标样连续测试精度: $<0.2\%$ 。同时测定样品总碳含量。

#### 1.2.5 计算与统计分析

1) $^{13}\text{C}$ 丰度(%)的计算参照以下公式:

$$F_i = \frac{(\delta^{13}\text{C} + 1000) \times R_{\text{PBD}}}{(\delta^{13}\text{C} + 1000) \times R_{\text{PBD}} + 1} \times 1000 \quad (1)$$

式中: $F_i$ 为 $^{13}\text{C}$ 丰度(%); $R_{\text{PBD}}$ 为碳同位素的标准比值(=0.0112372)。

2)进入各组分的 $^{13}\text{C}$ 量

$$^{13}\text{C}_i = C_i \times \frac{F_i - F_{\text{nl}}}{100} \times 1000 \quad (2)$$

式中: $^{13}\text{C}_i$ 为 $^{13}\text{C}$ 量,mg; $C_i$ 为各组分所含的碳量,g; $\text{nl}$ 表示未标记。

3)把桤柳标记6 h后光合固定的 $^{13}\text{C}$ ,运输到光合枝、枝、根和管花肉苁蓉中的总量,认为是桤柳净吸收的 $^{13}\text{C}$ 量:

$$^{13}\text{C}_{\text{净吸收}} = ^{13}\text{C}_{\text{光合枝}} + ^{13}\text{C}_{\text{枝}} + ^{13}\text{C}_{\text{根}} + ^{13}\text{C}_{\text{管花肉苁蓉}} \quad (3)$$

4) $^{13}\text{C}$ 在各组分中的分配比例:

$$^{13}\text{C}/\% = ^{13}\text{C}_i / ^{13}\text{C}_{\text{净吸收}} \times 100 \quad (4)$$

5)单位重量各组分中 $^{13}\text{C}$ 累积量 $D$ ,mg/g

$$D = ^{13}\text{C}_i / m_i \quad (5)$$

式中: $m_i$ 为各组分质量。

本试验每次取样3个重复,采用SPSS软件中 $t$ 测验进行分析,显著水平0.05。

## 2 结果与分析

### 2.1 管花肉苕蓉对柽柳干物质积累的影响

由图1可知,未寄生与寄生管花肉苕蓉的柽柳其干物质的积累均呈现“S”型曲线,在生长前期,两者之间的干物质积累未见差异。然而随着柽柳的生长,寄生管花肉苕蓉的柽柳的干物质质量明显降低,在进行试验的7月份,柽柳的干物质质量降低了25.8%,这一趋势随着柽柳的生长而继续加大,10月份柽柳干物质积累量更是降低了47.5%。

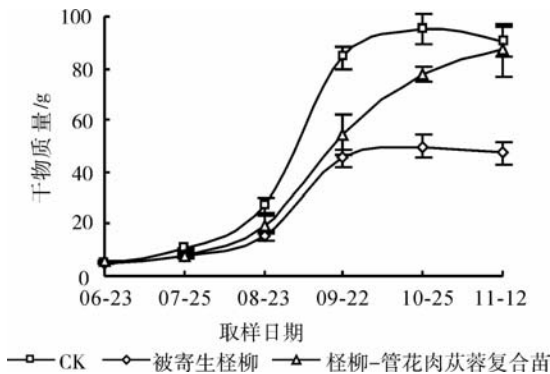


图1 柽柳干物质积累规律

Fig.1 Total dry weight of *T. chinensis*

### 2.2 管花肉苕蓉对柽柳光合能力的影响

寄生管花肉苕蓉的柽柳的光合速率日变化规律与对照柽柳相同(图2),两者均在中午11:00左右达到一天中的最大值,而光合速率的水平高于对照,升高了近20.0%。寄生管花肉苕蓉的柽柳光合枝中叶绿素a、叶绿素b以及叶绿素总含量分别升高了12.0%、133.0%和19.0%(表1)。

### 2.3 管花肉苕蓉对柽柳光合产物分配的影响

由表2可知,管花肉苕蓉的寄生后,柽柳光合产物的生成总量发生了明显的升高,达到67.09 mg/株,比对照的生成量提高了33.9%。然而,管花肉苕蓉的寄生并没有改变光合产物在柽柳体内各器官的积累量,积累量顺序仍为光合枝>枝>根。更多的<sup>13</sup>C同化物被运输到管花肉苕蓉体内,达到25.24 g/株,占总量的37.6%(表3)。

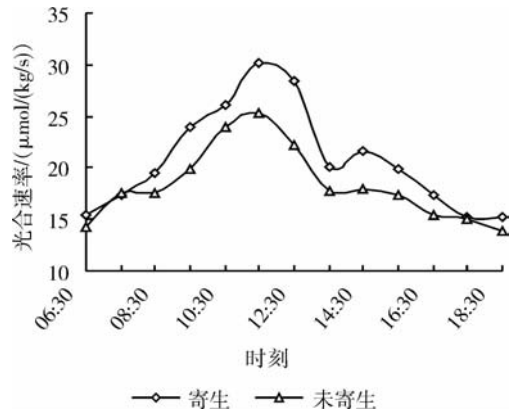


图2 管花肉苕蓉对柽柳光合速率的影响

Fig.2 Influence on the photosynthesis of the *T. chinensis* by *C. tubulosa*

表1 柽柳叶片中叶绿素质量分数

Table 1 Chlorophyll concentration of *T. chinensis* leaves

处理	mg/g		
	叶绿素 a	叶绿素 b	总量
CK	0.648±0.068	0.060±0.011	0.728±0.011
接种叶	0.726±0.036*	0.140±0.021*	0.866±0.057*

注: \* 同列数据 *t* 测验在 0.05 水平上差异显著,下同。

表2 柽柳-管花肉苕蓉体系中<sup>13</sup>C同化产物的固定及分配

Table 2 Assimilation and distribution of <sup>13</sup>C-assimilation in all different parts of *T. chinensis*-*C. tubulosa* system

处理	管花肉苕蓉	枝	光合枝	根	总量
CK	—	15.64±2.59	19.90±6.88	14.58±2.64	50.12
	—	31.3	39.7	29.0	100.0
接种株	25.24±6.87	10.57±0.81	21.74±2.44	9.54±3.90	67.09
	37.6	15.8	32.4	14.2	100.0

表3 柛柳各器官单位重量<sup>13</sup>C同化物积累量Table 3 Accumulation of <sup>13</sup>C-assimilation in per unit of different parts in *T. chinensis* mg/g

处 理	光合枝	茎	根
CK	0.68	0.63	0.61
接种柛柳	1.45	1.14	1.05

### 3 讨 论

#### 3.1 稳定性同位素技术在同化物分配研究中的应用

应用碳同位素标记技术,研究植物同化物质在各器官内的分配,具有准确性高,安全性高的特点,广泛应用在同化物质的运输分配<sup>[10,12-13]</sup>。<sup>14</sup>C放射性同位素标记和<sup>13</sup>C稳定性同位素比较,<sup>13</sup>C比<sup>14</sup>C易被植物吸收同化,因此,作<sup>13</sup>C标记更加可靠<sup>[14]</sup>和安全。

#### 3.2 管花肉苁蓉提高柛柳光合的生理机制

全寄生植物缺少固定碳的能力,其体内所有的碳源均来自于其寄主植物。它们不像半寄生植物会抑制寄主植物的光合能力,而对寄主植物光合能力有着或多或少的影响。然而过去的一些研究并没有在寄生植物如何影响寄主植物的光合能力这一观点上达成共识,*Orobancha cernua* 寄生于烟草之后,可以有效提高烟草的光合产物,提高量达到20%<sup>[15]</sup>。这样的现象同样也发生在茎寄生植物 *Cuscuta reflexa* 以及他的豆科寄主上<sup>[16]</sup>。相反,*Cuscuta campestris* 却抑制了其寄主植物 *Mikania micrantha* 的光合能力<sup>[17]</sup>。本试验结果证实在柛柳-管花肉苁蓉这一寄生体系中,柛柳的光合作用得到了显著的提高,柛柳被管花肉苁蓉寄生以后,其碳的同化能力升高了41.3%,这与菟丝子的研究结果一致<sup>[18]</sup>。一般认为,寄生植物提高寄主光合能力的途径主要包括延缓叶片的衰老、增加叶片的数量及延展度以及提高与光合作用相关的酶活性3种<sup>[19]</sup>。本研究结果表明,管花肉苁蓉提高柛柳光合枝中的叶绿素含量,促进寄主的光合作用,而其对叶片数量及衰老周期的影响需要进一步的研究。

#### 3.3 管花肉苁蓉对柛柳碳同化物分配优化

寄生植物的存在不仅仅提高了寄主固定大气中碳的能力,还在一定程度上影响到了碳水化合物在寄生体系中的分配关系<sup>[20]</sup>。专性寄生植物一旦成功寄生于寄主,会成为一个库容非常大的库,而改变

营养物质在寄生体系内的流动,使得更多的营养进入到自身体内<sup>[21]</sup>。本试验结果表明,管花肉苁蓉降低柛柳光合枝、茎和根的干重,而以提高光合枝、茎和根单位干重的<sup>13</sup>C同化物量,实现管花肉苁蓉对柛柳碳同化物分配优化,达到向管花肉苁蓉分配更多同化物。研究发现在柛柳光合枝中积累了更多的同化物,这可能是由两个原因造成的,一是试验进行饲喂的部位为柛柳叶,其作为固定同化物的场所积累了更多的碳水化合物,二是试验进行的时期处于柛柳的快速生长季节,其需要优先供给光合器官以生产出更多的同化产物以满足柛柳自身的生长需要。

#### 3.4 柛柳-管花肉苁蓉总干重降低的可能原因分析

本试验结果表明,管花肉苁蓉导致了柛柳干重降低25.8%,这与独脚金降低寄主生物量的结果趋势一致<sup>[18]</sup>。分析肉苁蓉降低寄主生物量的原因,管花肉苁蓉呼吸强度可达0.86 mL/(g·h)<sup>[4]</sup>,寄生导致柛柳的呼吸速率提高71.2%<sup>[8]</sup>;据此测算,柛柳-管花肉苁蓉体系每年消耗的干物质量平均为34g左右。因此,管花肉苁蓉呼吸和寄生所致柛柳呼吸增强,造成的呼吸消耗可能是柛柳生物量降低的一个原因。

如何通过合理的调控途径平衡柛柳与管花肉苁蓉的生长协调关系、更有效地促进更多的营养物质向管花肉苁蓉流动,是解决管花肉苁蓉高产问题的重要途径。本项研究揭示了柛柳-管花肉苁蓉的分配关系,从理论上为解决管花肉苁蓉的高产问题提供了基础。然而如何利用栽培手段对柛柳的呼吸以及光合作用进行进一步的优化还需要深入研究。

### 参 考 文 献

- [1] 杨太新,王华磊,王长林,等.华北平原管花肉苁蓉引种试验研究[J].中国农业大学学报,2005,10(1):27-29,43
- [2] 王华磊,杨太新,杨重军,等.管花肉苁蓉种子萌发和寄生过程的形态学研究[J].中国中药杂志,2005,30(23):1812-1814
- [3] 乔学义,王华磊,郭玉海.一种刺激肉苁蓉种子萌发和吸器发育的方法[J].植物学通报,2007,24(4):521-525
- [4] 杨太新,王华磊,郭玉海,等.华北平原管花肉苁蓉寄生环境研究[J].中国中药杂志,2005,30(17):1380-1383
- [5] 杨太新,王华磊,王长林,等.管花肉苁蓉田间接种技术研究[J].中国中药杂志,2005,30(7):488-490
- [6] 郭东锋,郭玉海,黄勇,等.管花肉苁蓉不同部位主要矿质元素含量研究[J].安徽农业科学,2009,37(22):10494-11495,

10499

- [7] 骆翔,朱艳霞,赵东平,等.柃柳根对管花肉苕蓉寄生的反应[J].植物生理学通讯,2010,46(12):1211-1214
- [8] 郭东锋.管花肉苕蓉对柃柳光合和根内元素调控作用研究[D].北京:中国农业大学,2009
- [9] 杨国涛,郭玉海,杜友,等.干旱胁迫对柃柳-肉苕蓉碳水化合物分配及有效成分的影响[J].安徽农业科学,2010,38(26):14246-14247,14249
- [10] 齐鑫,王敬国.应用<sup>13</sup>C脉冲标记方法研究不同施氮量对冬小麦净光合碳分配及其向地下输入的影响[J].农业环境科学学报,2008,26(6):2524-2530
- [11] 黄勇,刘晓萍,骆翔,等.肉苕蓉寄生对梭梭生物量和碳水化合物含量的影响[J].中国农业大学学报,2009,14(5):76-79
- [12] Lu Y H, Watanabe A, Kimura M. Contribution of plant photosynthates to dissolved organic carbon in a flooded rice soil[J]. Biogeochemistry, 2004, 71: 1-15
- [13] Kuzyakov Y, Domanski G. Carbon input by plants into the soils: Review[J]. Plant Nutrition and Soil Science, 2000, 163: 421-431
- [14] Svejcar T J, Thomas W B, James T D. Assessment of carbon allocation with stable carbon isotope labeling[J]. Agronomy Journal, 1990, 82(1): 18-21
- [15] Hibberd J M, Quick W P, Press M C, et al. Can source-sink relations explain responses of tobacco to infection by the root holoparasitic angiosperm *Orobanche cernua*? [J]. Plant, Cell and Environment, 1998, 21: 333-340
- [16] Jeschke W D, Hilpert A. Sink-stimulated photosynthesis and sink-dependent increase in nitrate uptake; nitrogen and carbon relations of the parasitic association *Cuscuta reflexa*-*Ricinus communis*[J]. Plant, Cell and Environment, 1997, 20: 47-56
- [17] Shen H, Hong L, Ye W H, et al. The influence of the holoparasitic plant *Cuscuta campestris* on the growth and photosynthesis of its host *Mikania micrantha* [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58: 2929-2937
- [18] Jeschke W D, Baig A, Hilpert A. Sink-stimulated photosynthesis, increased transpiration and increased demand-dependent stimulation of nitrate uptake; nitrogen and carbon relations in the parasitic association *Cuscuta reflexa*-*Coleus blumei*[J]. Journal of Experimental Botany, 1997, 48: 915-925
- [19] Watling J R and Press M C. Impacts of infection by parasitic angiosperms on host photosynthesis[J]. Plant Biology, 2001, 3: 244-250
- [20] Hibberd J M, Quick W P, Press M C, et al. Solute fluxer from tobacco to the parasitic angiosperm *Orobanche cernua* and the influence of infection on host carbon and nitrogen relations[J]. Plant, Cell and Environment, 1999, 22: 937-947
- [21] Jeschke W D, Baümel P, R  th N, et al. Modelling of the flows and partitioning of carbon and nitrogen in the holoparasite *Cuscuta reflexa* Roxb. and its host *Lupinus albus* L. II. Flows between host and parasite and within the parasitized host[J]. Journal of Experimental Botany, 1994, 45: 801-812
- [22] Graves J D, Press M C, Smith S, et al. The carbon canopy economy of the association between cowpea and parasitic angiosperm *striga gesneroides* [J]. Plant, Cell and Environment, 1992, 15: 283-288

(责任编辑:袁文业)