

本文引用: 易佳辉, 蔡子怡, 刘嘉琪, 罗梦琴, 刘叶蔓, 龚力民, 宁露云. 5 种黄精属植物叶片的生理生化与显微、超微结构研究[J]. 湖南中医药大学学报, 2025, 45(11): 2098–2105.

5 种黄精属植物叶片的生理生化与显微、超微结构研究

易佳辉¹, 蔡子怡¹, 刘嘉琪¹, 罗梦琴¹, 刘叶蔓¹, 龚力民^{1,2}, 宁露云^{1,2*}

1. 湖南中医药大学药学院, 湖南 长沙 410208; 2. 湖南省中医药民族医药国际联合实验室, 湖南 长沙 410208

〔摘要〕 **目的** 阐明 5 种黄精属植物叶片的生理生化与显微、超微结构特征。**方法** 本研究以 5 种广泛栽培的黄精属植物(玉竹、黄精、多花黄精、滇黄精和湘黄精)叶片为试验材料, 测定叶片含水量、叶绿素含量、RubisCO 酶活性, 并进行叶片显微及超微结构观察。**结果** 遮荫栽培的黄精、多花黄精及滇黄精等叶片含水量(78%~81%)显著高于未遮荫的玉竹(73%)($P<0.01$)。遮荫栽培的黄精属植物叶绿素总量(CT)、叶绿素 a(Ca)与叶绿素 b(Cb)均高于未遮荫的玉竹, 但未遮荫玉竹的 Ca/Cb 值高于多种遮荫的黄精属植物。滇黄精 RubisCO 酶活性(413.77 U/L)最高, 遮荫与未遮荫种植的玉竹 RubisCO 酶活性(分别为 294.54 U/L 和 289.58 U/L)差异无统计学意义($P>0.05$)。显微结构观察显示, 未遮荫栽培的玉竹叶片最厚(248.77 μm), 上、下表皮细胞长度和宽度高于遮荫栽培的其他黄精属植物; 滇黄精叶片最薄(113.60 μm), 下表皮细胞最小(长 27.13 μm ×宽 20.90 μm)。超微结构观察表明, 遮荫栽培玉竹叶绿体类囊体发达、嗜银颗粒规则; 未遮荫栽培的玉竹类囊体退化而嗜银颗粒大。**结论** 5 种黄精属植物的生理生化及显、超微结构存在差异, 露地栽培的玉竹叶片较厚、表皮细胞大、Ca/Cb 值高; 而遮荫栽培的其他黄精属植物叶片含水量和叶绿素含量相对较高, 但 Ca/Cb 相对较低。本研究可为今后评估和解析黄精属植物的光合特性及其环境适应性提供参考。

〔关键词〕 黄精属; 遮荫; 生理生化特性; 显微结构; 超微结构

〔中图分类号〕 R282.5

〔文献标志码〕 A

〔文章编号〕 doi:10.3969/j.issn.1674-070X.2025.11.010

Study on physiological and biochemical characteristics, and micro- and ultra-structure of leaves from five *Polygonatum* species

YI Jiahui¹, CAI Ziyi¹, LIU Jiaqi¹, LUO Mengqin¹, LIU Yeman¹, GONG Limin^{1,2}, NING Luyun^{1,2*}

1. School of Pharmacy, Hunan University of Chinese Medicine, Changsha, Hunan 410208, China; 2. Chinese Medicine and Ethnomedicine Innovation & Development International Laboratory, Changsha, Hunan 410208, China

〔Abstract〕 **Objective** To elucidate the physiological, biochemical, microstructural, and ultrastructural characteristics of leaves from five *Polygonatum* species. **Methods** Leaves from five widely cultivated *Polygonatum* species (*P. odoratum*, *P. sibiricum*, *P. cyrtoneura*, *P. kingianum*, and *P. hunanense*) were used as experimental materials. Leaf water content, chlorophyll content, RubisCO enzyme activity were measured, and leaf microstructural and ultrastructural features were observed. **Results** The leaf water content of shade-cultivated *P. sibiricum*, *P. cyrtoneura*, and *P. kingianum* (78%~81%) was significantly higher than that of non-shaded *P. odoratum* (73%, $P<0.01$). Shade-cultivated *Polygonatum* species showed higher total chlorophyll content (CT), chlorophyll a (Ca), and chlorophyll b (Cb) content compared to non-shaded *P. odoratum*. However, the Ca/Cb ratio of non-shaded *P. odoratum* was higher than that of several shade-cultivated *Polygonatum* species. *P. kingianum* exhibited the highest RubisCO activity (413.78 U/L),

〔收稿日期〕 2025-08-06

〔基金项目〕 湖南省卫生健康委员会卫生健康科研课题(20254031); 湖南省自然科学基金项目(2023JJ40482, 2023JJ60125); 湖南省重点研发计划(2023SK2046); 湖南中医药大学本科科研创新项目(2023BKS115, 2024BKS079); 湖南省科技特派员创新创业项目(2023NK4142); 国家大学生创新训练计划项目(S202410541070); 湖南省药学重点学科。

〔通信作者〕 * 宁露云, 女, 博士, 讲师, E-mail: nly.tsj@163.com。

while no statistically significant difference ($P>0.05$) was observed in RubisCo activity between shaded and non-shaded *P. odoratum* (294.54 U/L and 289.58 U/L, respectively). Microstructural observation revealed that non-shaded *P. odoratum* exhibited the thickest leaves (248.77 μm), with greater length and width of both upper and lower epidermal cells compared to other shade-cultivated *Polygonatum* species. In contrast, *P. kingianum* showed the thinnest leaves (113.60 μm) and the smallest lower epidermal cells (27.13 μm in length $\times$ 20.90 μm in width). Ultrastructural analysis indicated that shade-cultivated *P. odoratum* contained chloroplasts with well-developed thylakoids and regularly shaped osmiophilic granules, whereas non-shaded *P. odoratum* displayed degenerated thylakoids and enlarged osmiophilic granules. **Conclusion** There are differences in the physiological, biochemical, microstructural, and ultrastructural characteristics among the five *Polygonatum* species. Field-grown *P. odoratum* possesses thicker leaves, larger epidermal cells, and a higher Ca/Cb ratio, whereas shade-cultivated *Polygonatum* species maintain relatively higher leaf water content and chlorophyll content but a lower Ca/Cb ratio. This study provides valuable insights for evaluating the photosynthetic characteristics and environmental adaptability of *Polygonatum* species.

〔**Keywords**〕 *Polygonatum*; shade cultivation; physiological and biochemical characteristics; microstructure; ultrastructure

黄精属(*Polygonatum*)是百合科(Liliaceae)重要的多年生草本资源^[1],《中华人民共和国药典》中收录了 4 种黄精属药用植物,分别为:黄精(*Polygonatum sibiricum* Red.)、多花黄精(*Polygonatum cyrtone-ma* Hua)、滇黄精(*Polygonatum kingianum* Coll. et Hemsl.)和玉竹[*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce],其肉质根茎为传统中药材,药食两用^[2]。在中医理论体系中,黄精以“滋阴润肺、补脾益气”功效著称,是滋补强身、调和脏腑的经典药材。现代药理研究表明,黄精及其活性成分具有抗氧化、抗衰老、调节免疫、抗肿瘤、改善记忆等多重药理活性^[3]。玉竹则具有养阴润燥、生津止渴的功效^[2]。现代药理研究表明,玉竹含有多糖类、甾体皂苷类、生物碱类、挥发油类、黄酮类等成分,具有降血糖、抗疲劳、降血脂、抗衰老等活性^[4]。此外,还有一些供食用的黄精品种,如湘黄精(*Polygonatum hunanense* H. H. Liu & B. Z. Wang)等在湖南、重庆等地有广泛种植,由此开发的产品深受大众喜爱。

光合作用是植物最基础的生理活动,植物通过光合作用合成与积累自身生长发育所需的有机物。在栽培中,黄精属植物对光照的要求不同:玉竹不需要遮荫,可露地栽培,为阳生植物;而黄精、多花黄精、滇黄精及湘黄精等均需遮荫(或林下栽培),为阴生植物^[5-6]。叶片的生理功能与结构特征是决定其环境适应性的关键因素^[7-9],遮荫可改变叶片的生理特性以及结构^[10]。此外,作为光合作用与逆境响应的核心载体^[11-12],叶片显微结构(如叶片厚度、表皮细胞长宽)^[13-14]和超微结构(如叶绿体类囊体膜系统、嗜铁颗粒分布)^[15-17]直接影响光能利用效率及代谢调控。因此,比较黄精属不同种质资源光合相关生理生

化指标,以及叶片的显微、超微结构,对于评估和解析黄精属植物的光合特性及其环境适应性具有重要意义。

目前,黄精属植物研究多集中于分类学、化学成分、药理活性与栽培技术等方面^[4,18],而不同物种间光合作用相关的生理生化特性(如含水量、叶绿素含量、RubisCO 酶活性)以及多尺度显微、超微结构与遮荫习性差异的系统性关联尚未阐明。本研究整合生理生化检测与石蜡切片、透射电镜等技术,分析 5 种黄精属植物[玉竹(含遮荫/露地栽培)、黄精、多花黄精、滇黄精和湘黄精]的叶片特性,旨在揭示物种间光合能力及细胞结构的协同变异机制,以及遮荫对玉竹叶片功能结构的调控效应,同时可为黄精属植物的显微及超微鉴别提供参考。

1 材料

1.1 植物材料

试验材料取材于湖南省长沙市岳麓区湖南中医药大学药植园,分别为遮荫栽培(一层遮荫,辐射光强相当于全光照 60%)的 5 种黄精属植物(均为 3 年生)叶片:玉竹(遮荫)、多花黄精、黄精、滇黄精和湘黄精,以及未遮荫(全光照)条件下栽培的玉竹。所有植物均由湖南中医药大学刘叶蔓副教授进行基原鉴定。2024 年 6 月,针对供试的黄精属植物,于晴天上午 10 点分别选择长势一致的植株,每株采集 5 片成熟叶片,每 10 株为 1 个生物学重复,重复 3 次。其叶片表型详见图 1。

1.2 实验试剂与仪器

丙酮(湖南汇虹试剂有限公司,批号:201908203);无水乙醇(国药集团化学试剂有限公司,批号:20240

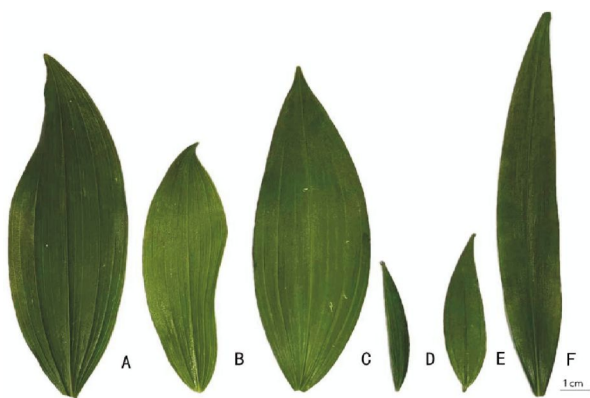


图 1 5 种黄精属植物叶片表型

Fig.1 Leaf phenotypes of five *Polygonatum* species

注:A. 遮荫玉竹;B. 未遮荫玉竹;C. 多花黄精;D. 黄精;E. 滇黄精;F. 湘黄精。

515);植物 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RubisCO)ELISA 试剂盒(上海抚生实业有限公司,批号:A112652C)。电热恒温干燥箱(天津市泰斯特仪器有限公司,型号:202-2AB 型);紫外分光光度计(日本岛津公司,型号:UV-1900i);微孔板检测仪(安捷伦科技公司,型号:800TS-SN);光学显微镜(迈时迪科技有限公司,型号:MSD-S750);超薄切片机(徕卡显微系统公司,型号:Leica EM UC7);透射电子显微镜(日立公司,型号:HT7800)。

2 方法

2.1 含水量测定

将 1 g 新鲜叶片(具体取样方法见 1.1)剪碎后置入已恒重并称重的干燥皿中,准确称量,重复 3 次。置于 100 ℃烘箱中,每隔 2 h 取出,冷却至室温后测定干重,直至恒重,记录数据。

叶片含水量计算采用以下公式:

$$\text{叶片含水量} = \frac{M_2 - M_1 - M_3}{M_2 - M_1} \times 100\%$$

式中: M_1 为干燥皿的重量; M_2 为叶片烘干前的重量; M_3 为烘干后叶片的重量。

2.2 叶绿素含量测定

叶片采集后立即投入液氮中速冻,随后转移至超低温冰箱保存。叶绿素含量测定采用丙酮-乙醇混合浸提法(丙酮:无水乙醇=1:1)^[19-21]。分别在波长 663 nm 和 645 nm 下测定上清液的吸光度(A)。根据 Arnon 公式计算叶绿素 a(Ca)、叶绿素 b(Cb)及总叶绿素(CT=Ca+Cb)含量。每个样品重复测定 3 次。

2.3 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RubisCO)活性测定

RubisCO 酶活性按照植物 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RubisCO)ELISA 试剂盒操作步骤进行测定,在 450 nm 波长测定各孔吸光度值。计算 RubisCO 酶浓度。

2.4 石蜡切片制作与显微结构观察

摘取叶片后,立即用 FAA 固定液固定。依次经乙醇梯度系列和二甲苯脱水透明,石蜡包埋后进行切片。切片经番红-固绿双重染色,中性树胶封片。利用光学显微镜进行观察并拍照。使用 Case-Viewer 软件测量叶片上表皮细胞的长度与宽度、下表皮细胞的长度与宽度以及叶片厚度;每叶片随机选择 10 个表皮细胞进行长度与宽度统计,重复 3 次;每叶片随机测量 20 次厚度,重复 3 次。

2.5 超薄切片制作与超微结构观察

取各黄精属植物叶片,沿主脉附近切取约 1 cm×1 cm 小块叶样,置于预冷(4 ℃)3%戊二醛固定液中进行初固定。固定后样品以 0.1 mol/L 磷酸盐缓冲液漂洗 3 次,转移至 1%锇酸溶液中,于 4 ℃进行后固定 4 h。锇酸固定后,以去离子水漂洗 3 次。样品依次经乙醇梯度系列(30%、50%、70%、80%、90%、95%、100%、100%)脱水,再经丙酮置换 2 次(每次 15 min)。随后,样品依次浸入丙酮与 Epon812 环氧树脂混合液(比例分别为 3:1、1:1、1:3)中进行渗透,最后以纯 Epon 812 环氧树脂包埋聚合。包埋块修整后,使用徕卡 EM UC7 超薄切片机切片,厚度为 50~70 nm。超薄切片经乙酸双氧铀水溶液和柠檬酸铅水溶液双重染色后,于透射电子显微镜下观察拍照。每叶片随机测量 12 个嗜锇颗粒长度和宽度,重复 3 次。

2.6 统计学分析

数据整理采用 Excel 2016 软件,数据分析采用 SPSS 20.0 软件,采用 Duncan's multiple range test 方法进行多组样本间差异显著性分析, $P<0.05$ 为差异有统计学意义, $P<0.01$ 为差异有显著统计学意义。

3 结果

3.1 含水量

本研究中 5 种黄精属植物的叶片含水量存在显著差异。其中,黄精与遮荫玉竹的叶片含水量较高(分别为 81.03%和 80.88%),高于其他物种($P<0.05$);未遮荫玉竹的叶片含水量最低(73.04%),显著低于

遮荫条件下栽培的玉竹和其他物种($P<0.01$)。其余 3 种遮荫黄精属植物的叶片含水量介于 78.08%~79.77%之间。详见图 2。

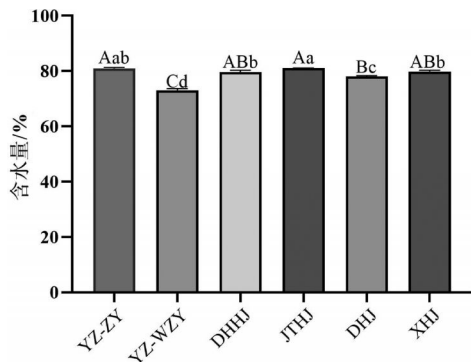


图 2 5 种黄精属植物叶片含水量($\bar{x}\pm s, n=3$)

Fig.2 Water content of leaves from the five *Polygonatum* species ($\bar{x}\pm s, n=3$)

注:YZ-ZY.遮荫玉竹;YZ-WZY.未遮荫玉竹;DHHJ.多花黄精;JTHJ.黄精;DHJ.滇黄精;XHJ.湘黄精。不同大写字母表示差异有显著统计学意义($P<0.01$),不同小写字母表示差异有统计学意义($P<0.05$)。

3.2 叶绿素含量

5 种黄精属植物叶片叶绿素含量存在显著差异。其中,遮荫玉竹和滇黄精叶片总叶绿素含量最高,依次为 0.002 33 $\mu\text{g/L}$ 和 0.002 26 $\mu\text{g/L}$,显著高于其他物种($P<0.01$);未遮荫玉竹叶片总叶绿素含量最低(0.001 14 $\mu\text{g/L}$),低于其他物种;其余黄精属植物叶片总叶绿素含量在 0.001 39~0.001 86 $\mu\text{g/L}$ 之间,彼此间差异不显著。遮荫玉竹比未遮荫玉竹叶片叶绿素 a、叶绿素 b 以及总叶绿素含量高,且未

遮荫玉竹 Ca/Cb 比值显著高于多花黄精、黄精与滇黄精等遮荫栽培的物种。详见图 3。

3.3 RubisCO 酶活性

滇黄精叶片 RubisCO 酶活性最高(413.77 U/L),显著高于玉竹和多花黄精。其余黄精属植物叶片的 RubisCO 酶活力在 289.58~376.98 U/L 之间,彼此间差异不显著。遮荫条件下生长的玉竹与未遮荫栽培的玉竹 RubisCO 酶活性也无显著差异。详见图 4。

3.4 显微结构

显微结构观察表明,未遮荫玉竹叶片最厚(248.77 ± 2214) μm ,显著厚于遮荫栽培的玉竹(183.44 ± 15.00) μm ($P<0.01$);其他物种叶片厚度介于滇黄精[(113.60 $\pm$ 1.54) μm]与湘黄精[(191.87 $\pm$ 4.30) μm]之间。各物种上、下表皮细胞长度均存在显著差异($P<0.01$)。玉竹(未遮荫)上、下表皮细胞长度分别为(45.32 $\pm$ 0.89) μm 和(46.54 $\pm$ 0.88) μm ,均长于遮荫玉竹和其他物种。此外,未遮荫玉竹上、下表皮细胞宽度也最大。详见图 5—6。

3.5 超微结构

对黄精属植物叶片靠近上表皮的叶肉细胞叶绿体和线粒体等超微结构进行观察,结果显示遮荫玉竹叶肉细胞中叶绿体形态规则、大小均一、发育状态一致,类囊体膜系统(含类囊体片层与基粒片层)发达且结构完整,嗜锇颗粒形态规则(图 7A—B)。与之相比,未遮荫玉竹(YZ-MZY)叶绿体虽形态规则,但

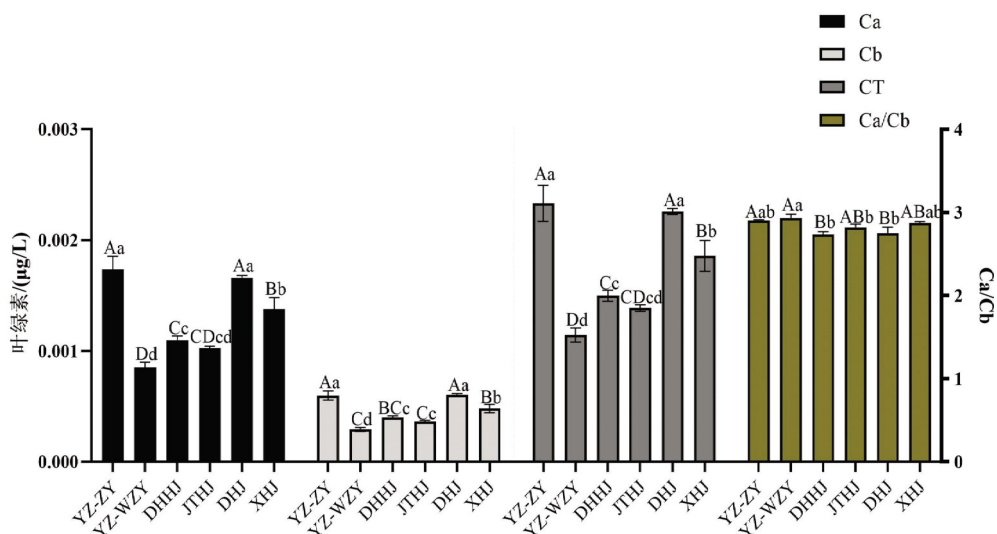


图 3 5 种黄精属植物叶片叶绿素含量($\bar{x}\pm s, n=3$)

Fig.3 Chlorophyll content of leaves from the five *Polygonatum* species ($\bar{x}\pm s, n=3$)

注:YZ-ZY.遮荫玉竹;YZ-WZY.未遮荫玉竹;DHHJ.多花黄精;JTHJ.黄精;DHJ.滇黄精;XHJ.湘黄精。不同大写字母表示差异有显著统计学意义($P<0.01$),不同小写字母表示差异有统计学意义($P<0.05$)。

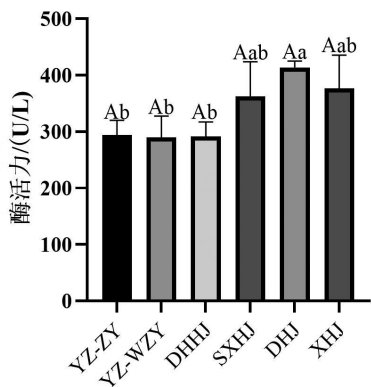


图 4 5 种黄精属植物叶片 RubisCO 酶活性($\bar{x}\pm s, n=3$)

Fig.4 RubisCO activity of leaves from the five *Polygonatum* species ($\bar{x}\pm s, n=3$)

注:YZ-ZY.遮荫玉竹;YZ-WZY.未遮荫玉竹;DHHJ.多花黄精;JTHJ.黄精;DHJ.滇黄精;XHJ.湘黄精。不同大写字母表示差异有显著统计学意义($P<0.01$),不同小写字母表示差异有统计学意义($P<0.05$)。

类囊体片层结构发育不明显,淀粉粒少但颗粒大,嗜饿颗粒数量多且颗粒较大(图 7C-D,图 8)。多花黄精叶片具有发达的类囊体膜系统(含基质类囊体与基粒类囊体),嗜饿颗粒形态规则、数量多但较颗粒

小(图 7E-F,图 8)。黄精类囊体片层结构清晰可见,且其叶绿体周围聚集的线粒体数量显著增多,嗜饿颗粒数量多、颗粒较小(图 7G-H,图 8)。滇黄精叶绿体形态呈现不规则性,嗜饿颗粒数量多且颗粒相对较大,淀粉粒数量多且颗粒较大(图 7I-J,图 8)。湘黄精类囊体片层结构正常,嗜饿颗粒数量较多但颗粒较小,淀粉粒数量少且颗粒小(图 7K-L,图 8)。

4 讨论

在漫长的进化过程中,不同植物处于不同的光环境条件,从而形成其特有的需光习性^[22]。研究发现,生长期间通过遮荫处理可显著影响植物株高、叶片形态、花芽分化、组织结构等特征,同时还可影响叶片的光合色素与光合作用相关参数,引起植物生理、生态的一系列适应性改变^[23]。在本研究中,与遮荫栽培玉竹相比,未遮荫玉竹叶片更小、更厚,且含水量更低,这与前人的研究结果类似^[10,24-25]。在强光下,较厚的叶片可以减缓光在叶片内部的传导,从而避免强光对叶片内部结构造成伤害;而弱光下,植物

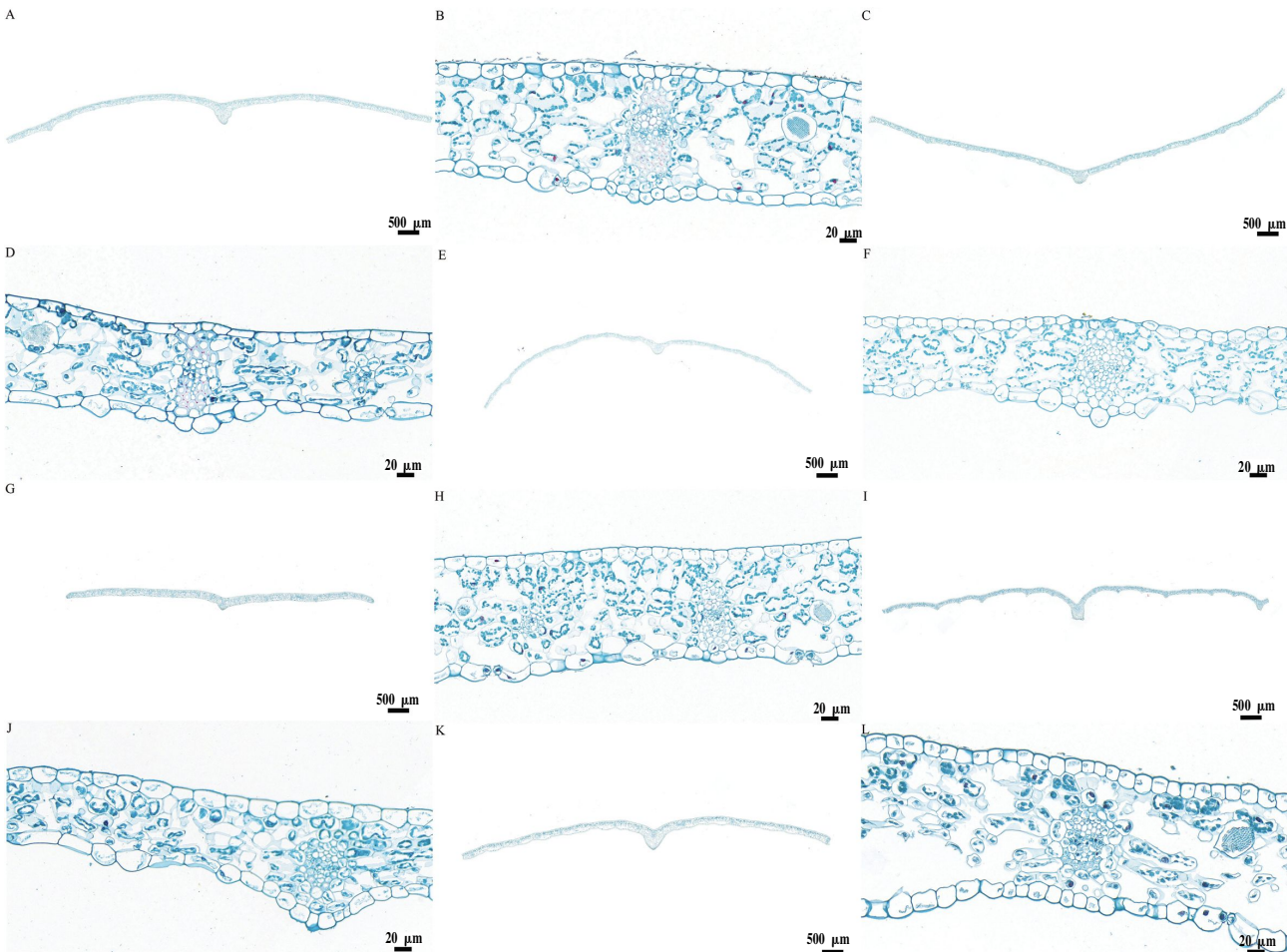


图 5 5 种黄精属植物叶片显微结构

Fig.5 Microstructure of leaves from the five *Polygonatum* species

注: A-B. 遮荫玉竹; C-D. 未遮荫玉竹; E-F. 多花黄精; G-H. 黄精; I-J. 滇黄精; K-L. 湘黄精。

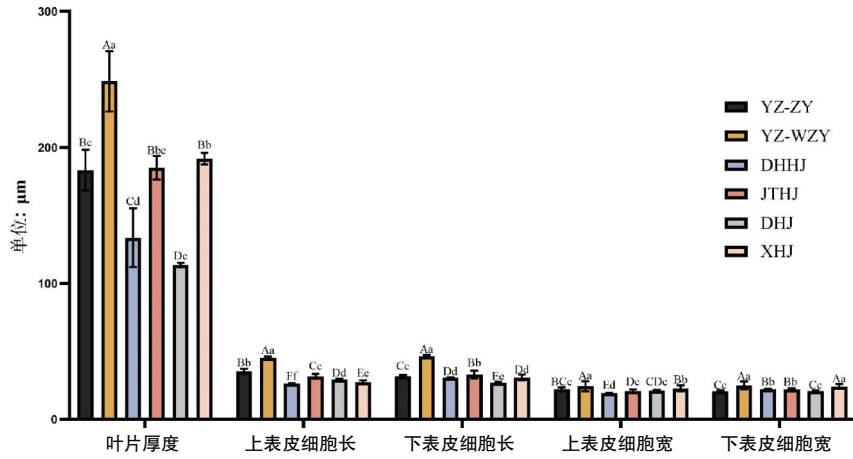


图 6 5 种黄精属植物叶片显微结构特征统计($\bar{x} \pm s, n=3$)

Fig.6 Statistics of leaf microstructural characteristics in the five *Polygonatum* species ($\bar{x} \pm s, n=3$)

注: YZ-ZY. 遮荫玉竹;YZ-WZY. 未遮荫玉竹;DHHJ. 多花黄精;JTHJ. 黄精;DHJ. 滇黄精;XHJ. 湘黄精。不同大写字母表示存在显著性差异($P<0.01$),不同小写字母表示存在差异($P<0.05$)。

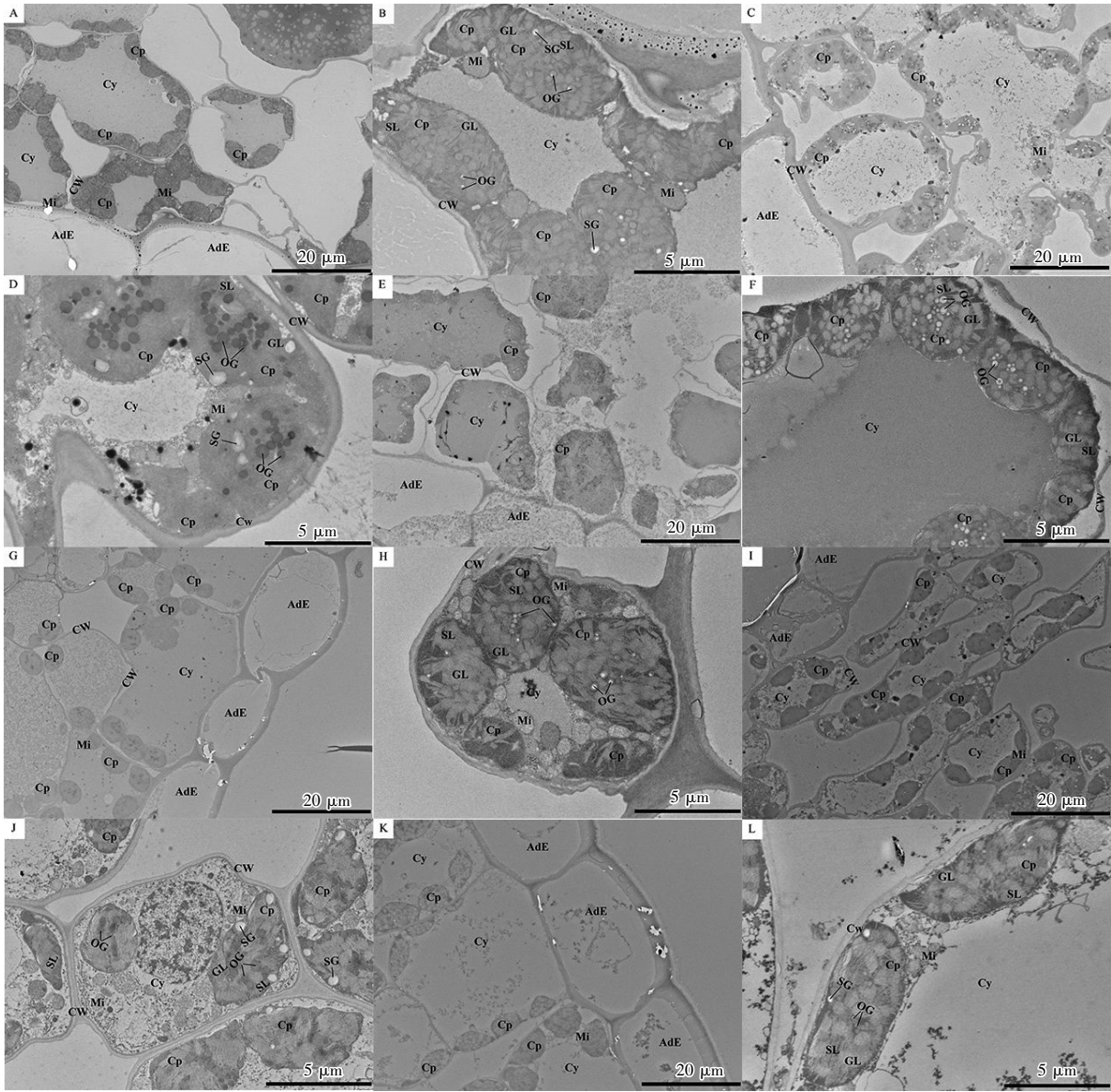


图 7 5 种黄精属植物叶肉细胞超微结构

Fig.7 Ultrastructure of mesophyll cells in the five *Polygonatum* species

注: A-B.遮荫玉竹;C-D.未遮荫玉竹;E-F.多花黄精;G-H.黄精;I-J.滇黄精;K-L.湘黄精。AdE.叶片上表皮细胞;Cp.叶绿体;Mi.线粒体;SL.类囊体片层;GL.基粒片层;OG.嗜银颗粒;CW.细胞壁;Cy.细胞质;SG.淀粉粒。

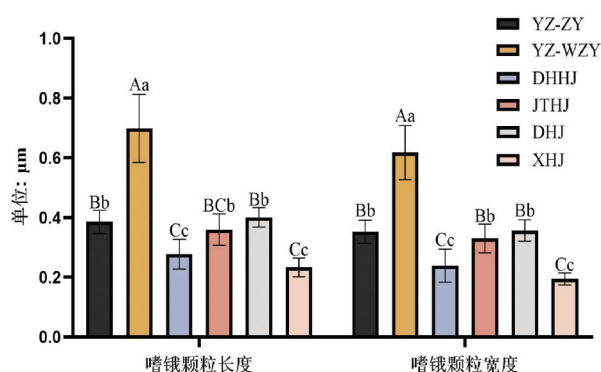


图 8 5 种黄精属植物叶肉细胞嗜银颗粒长度和宽度
($\bar{x} \pm s$, $n=3$)

Fig.8 Length and width of osmophilic granules in mesophyll cells of the five *Polygonatum* species ($\bar{x} \pm s$, $n=3$)

注: YZ-ZY. 遮荫玉竹; YZ-WZY. 未遮荫玉竹; DHHJ. 多花黄精; JTHJ. 黄精; DHJ. 滇黄精; XHJ. 湘黄精。不同大写字母表示差异有显著统计学意义 ($P<0.01$), 不同小写字母表示差异有统计学意义 ($P<0.05$)。

通过扩大叶面积从而获取更多光能, 以弥补光照的不足^[10]。

叶绿素在光的吸收、传递与转化过程中起着关键作用, 绿色植物主要包括 Ca 和 Cb^[26]。在荫蔽条件下, 漫射光占优势, 其中蓝紫光最丰富, 而 Cb 主要吸收蓝紫光^[27]。因此, 阴生植物为了更好地利用荫蔽条件下的光能, 其 CT 及 Cb 的含量明显高于阳生植物^[28]。对于生长在全光照条件下的植物而言, 体内含有更多的 Ca 以便捕获更多的红光, 故阴生植物的 Ca/Cb 低于阳生植物^[27]。在本研究中, 遮荫的黄精属植物 CT、Ca 及 Cb 均高于未遮荫的玉竹。而将玉竹进行遮荫栽培后, 其叶绿素含量显著提高。此外, 未遮荫玉竹的 Ca/Cb 高于大多数遮荫的黄精属植物, 表明其作为阳生植物的基本属性。

RubisCO 酶催化 1,5-二磷酸核酮糖和 CO₂ 生成 3-磷酸甘油酸, 使 CO₂ 进入卡尔文循环^[29]。作为光合作用的关键酶, RubisCO 酶基因的表达与活性决定了植物光合效率和有机物的积累量; 但在高等植物中, RubisCO 酶活性普遍较低, 因此为满足光合作用的需求, 其在植物体中的数量较多, 是地球上最为丰富的一种蛋白^[29-31]。在本研究中, 各黄精属植物叶片 RubisCO 酶活性介于 289.58~413.77 U/L 之间, 遮荫及未遮荫玉竹 RubisCO 酶活性无差异, 可能与 RubisCO 酶活性普遍不高有关, 与光照是否充足无关。值得注意的是, 滇黄精叶绿素含量及 RubisCO 酶活性均高于其他阴生黄精属植物。众所周知, 滇

黄精因其根茎肥大、产量高, 俗称“大黄精”, 可见高叶绿素含量和 RubisCO 酶活性是其高产的重要原因。

龚力民等^[32]对长梗黄精、玉竹、多花黄精、黄精、湖北黄精等 5 种植物的气孔特点进行了观察; 蔺涛等^[33]对 4 种黄精地上部分进行形态解剖学研究, 发现它们在茎横切面、叶横切面、叶表皮和粉末的显微特征方面均存在差异。而本研究主要聚焦 5 种黄精属植物叶片厚度, 上、下表皮细胞的长度和宽度方面, 发现黄精属植物显微结构在遮荫或未遮荫条件下存在相应规律: 如未遮荫栽培玉竹叶片更厚, 且上、下表皮细胞更大。

此外, 本研究首次对黄精属植物叶片的超微结构进行了观察, 重点比较了各物种的叶绿体结构、类囊体膜系统及嗜银颗粒形态与数量。MELIS^[34]和 ALLEN^[35]发现, 阴生植物类囊体数量比阳生植物多, 且其类囊体膜的垛叠程度更高, 但本研究未发现此类差异, 推测这可能与物种有关。但是, 本研究发现未遮荫玉竹叶肉细胞中嗜银颗粒的长度和宽度更大。目前关于黄精属植物嗜银颗粒的研究较少, 仅杨泽芬等^[36]发现病毒感染的滇黄精叶片叶绿体结构严重受损, 基质片层膨胀、松散或模糊不清, 囊泡化严重, 其内包含大量嗜银颗粒。在本研究中, 相比于遮荫玉竹与其他阴生物种, 未遮荫玉竹的类囊体片层结构发育不明显, 嗜银颗粒数量多且颗粒较大, 这与上述文献类似。说明正常光照下的玉竹虽叶绿体形态规则, 但内部结构受损。然而, 玉竹能克服这种损伤, 在未遮荫条件下表现为正常生长的生理机制有待于进一步的研究。

综上所述, 叶片含水量和叶绿素含量相对较高, 但 Ca/Cb 相对较低是阴生黄精属植物的基本生理生化特性, 与 RubisCO 酶活性高低无关。叶片相对较厚、上(下)表皮细胞相对较大、叶肉细胞中嗜银颗粒数量多且颗粒相对较大是阳生黄精属植物基本属性。这些研究结果可为今后评估和解析黄精属植物的光合特性及其环境适应性提供参考依据。

参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第十五卷[M]. 北京: 科学出版社, 1978: 52.
- [2] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典: 一部[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2020: 86, 319.
- [3] 张韵寒, 伍一炜, 徐玉岩, 等. 黄精药理作用研究进展及专利分

- 析[J]. 中国现代中药, 2024, 26(1): 181–188.
- [4] 王 晨, 于栋华, 阮佳鑫, 等. 玉竹化学成分、药理作用研究进展及其质量标志物预测分析[J]. 中国现代应用药学, 2025, 42(1): 158–172.
- [5] 王 玮, 蔡传涛, 张珍贤, 等. 遮荫和有机肥对滇黄精光合特性及生长的影响[J]. 中药材, 2020, 43(10): 2357–2362.
- [6] 蒋宇杰, 贾巧君, 焦 劼, 等. 生理生化法评价黄精属种质资源的耐荫性和抗寒性[J]. 中国农学通报, 2022, 38(13): 96–103.
- [7] JIN B, WANG L, WANG J, et al. The effect of experimental warming on leaf functional traits, leaf structure and leaf biochemistry in *Arabidopsis thaliana*[J]. BMC Plant Biology, 2011, 11: 35.
- [8] GORSUCH P A, PANDEY S, ATKIN O K. Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves[J]. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(2): 244–258.
- [9] 程生煜, 杨彩红, 崔文强, 等. 不同耕种模式对玉米叶片生理及结构的影响[J]. 作物杂志, 2024(6): 103–112.
- [10] 李冬林, 金雅琴, 崔梦凡, 等. 遮荫对香果树叶片生理特性及叶肉细胞超微结构的影响[J]. 植物研究, 2020, 40(1): 29–40.
- [11] CHAVES M M, FLEXAS J, PINHEIRO C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. Annals of Botany, 2009, 103(4): 551–560.
- [12] MITTLER R. Abiotic stress, the field environment and stress combination[J]. Trends in Plant Science, 2006, 11(1): 15–19.
- [13] 金雅琴, 李冬林. 遮光对红果榆幼苗光合作用及叶片解剖结构的影响[J]. 西北植物学报, 2023, 43(6): 1006–1016.
- [14] 董梦宇, 王金鑫, 吴 萌, 等. 两种香花芥属植物叶片结构及光合特性研究[J]. 草业学报, 2022, 31(7): 172–184.
- [15] 郑敏娜, 李向林, 万里强, 等. 水分胁迫对6种禾草叶绿体、线粒体超微结构及光合作用的影响[J]. 草地学报, 2009, 17(5): 643–649.
- [16] 崔丁元. 盐胁迫下欧耧斗菜超微结构变化及其 AvMYB10、AvMYB12 基因克隆[D]. 长春: 吉林农业大学, 2023.
- [17] 卢雪恒. 不同光照强度对濒危植物水青树幼树生理生态特征的影响[D]. 南充: 西华师范大学, 2021.
- [18] LUO L, QIU Y X, GONG L M, et al. A review of *Polygonatum* mill. genus: Its taxonomy, chemical constituents, and pharmacological effect due to processing changes[J]. Molecules, 2022, 27(15): 4821.
- [19] 王得贤, 李有忠, 祁如虎, 等. 混合液法和 Arnon 法提取叶绿素的比较研究[J]. 青海畜牧兽医学院学报, 1994, 11(2): 24–28.
- [20] 刘 熙, 宋 荣, 马英姿, 等. 七种黄精属植物的光合特性[J]. 经济林研究, 2021, 39(2): 181–187, 195.
- [21] 唐星林, 金洪平, 周 晨, 等. 镉胁迫对龙葵叶绿素荧光和光合生化特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(9): 102–108.
- [22] 张聪颖, 方炎明, 姬红利, 等. 遮荫处理对红叶石楠和洒金桃叶珊瑚光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(7): 1743–1749.
- [23] 王 雁, 苏雪痕, 彭镇华. 植物耐荫性研究进展[J]. 林业科学研究, 2002, 15(3): 349–355.
- [24] 卢玉鹏, 高 柱, 朱玉麟, 等. 基于生长生理适应性的多花黄精复合种植模式构建与评价[J]. 植物科学学报, 2025, 43(2): 253–264.
- [25] 薛思雷, 王庆成, 孙欣欣, 等. 遮荫对水曲柳和蒙古栎光合、生长和生物量分配的影响[J]. 植物研究, 2012, 32(3): 354–359.
- [26] KUCZYNSKA P, JEMIOLA-RZEMINSKA M, STRZALKA K. Photosynthetic pigments in diatoms[J]. Marine Drugs, 2015, 13(9): 5847–5881.
- [27] 黄秋婵, 韦友欢. 阳生植物和阴生植物叶绿素含量的比较分析[J]. 湖北农业科学, 2009, 48(8): 1923–1924.
- [28] 靳红磊, 明 宇, 王宏斌. 阴生和阳生植物在光合结构及功能中的差异概述[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2021, 60(6): 1–8.
- [29] 罗红艺. 光合碳同化中的两个重要酶 RuBP 羧化酶和 PEP 羧化酶[J]. 高等函授学报(自然科学版), 1999(3): 49–52.
- [30] WEISSBACH A, HORECKER B L, HURWITZ J. The enzymatic formation of phosphoglyceric acid from ribulose diphosphate and carbon dioxide[J]. Journal of Biological Chemistry, 1956, 218(2): 795–810.
- [31] 侯泽豪, 张迎新, 王 欢, 等. 高温胁迫对小麦花药叶绿素质量分数及 RuBP 羧化酶基因表达的影响[J]. 西北农业学报, 2018, 27(9): 1280–1286.
- [32] 龚力民, 何 瑾, 周 准, 等. 湖南地区5种黄精属植物叶表皮的显微特征比较研究[J]. 湖南中医药大学学报, 2019, 39(5): 600–602.
- [33] 蔺 涛, 李 漓, 廖 世, 等. 4种黄精地上部分的形态解剖研究[J]. 湖南中医药大学学报, 2021, 41(2): 243–246.
- [34] MELIS A. Light regulation of photosynthetic membrane structure, organization, and function[J]. Journal of Cellular Biochemistry, 1984, 24(3): 271–285.
- [35] ALLEN J F. Protein phosphorylation in regulation of photosynthesis[J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)–Bioenergetics, 1992, 1098(3): 275–335.
- [36] 杨泽芬, 陈泽历, 袁宝怡, 等. 病毒病害对滇黄精生理生化特性、产量及品质的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(7): 1028–1036.

(本文编辑 苏 维)