

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2014.09.010

凤仙花花逆转突变体光合特性研究^①

范曾丽^{1,2,3}, 王三根¹, 张秀丽², 杨军^{2,3}

1. 西南大学 农学与生物科技学院, 重庆 400715; 2. 西华师范大学 生命科学学院, 四川 南充 637002;
3. 西华师范大学 珍稀动植物研究所, 四川 南充 637002

摘要: 通过太空诱变的方法, 从凤仙花种子后代中获得了可遗传的仅顶花叶化的花逆转突变体. 研究其光合特性发现, 花逆转突变体植株的光补偿点、光饱和点和暗呼吸速率均比正常植株的低, 表观量子产额与正常植株表观量子产额几乎相同. 随着光照强度的增加, 正常植株与突变体植株的胞间 CO₂ 浓度均降低, 且幅度几乎相同; 正常植株气孔导度增加的幅度大, 突变体植株气孔导度的增加不明显. 但在突变体植株气孔导度变化范围内, 其胞间 CO₂ 浓度和净光合速率变化幅度与正常植株几乎相同. 结果表明与正常植株相比, 花逆转突变植株的光合特性有很大的不同.

关键词: 凤仙花; 花逆转; 光合特性; 太空诱变突变体

中图分类号: Q949.755.7

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2014)9-0063-07

凤仙花 *Impatiens balsamina* 系凤仙花科, 凤仙花属. 常用于草坪边缘、游路两旁、大树周围、假石旁, 都富有自然之美, 不显人工痕迹. 凤仙花花期长, 是园林、工矿、庭院布置夏季花坛的重要品种. 目前, 凤仙花的研究主要集中在植物学分类^[1]、引种栽培^[2]、化合物提取^[3]及抗菌作用^[4]等方面. 近年来, 汤泽生等^[5-6]对卫星搭载的凤仙花进行了细胞学方面的分析.

通过太空诱变的方法, 从后代植株中获得的花逆转突变体, 该突变体仅顶花叶化, 侧花正常可育, 可稳定遗传, 组织学研究发现叶化花瓣中有叶绿体存在, 表现出叶片的部分特征^[7]. 这种突变类型与 Pouteau 等^[8]发现的短日照引起花逆转现象不同, 由光周期改变引起的花逆转现象, 是花器官由生殖生长转变为营养生长, 且会随着光周期的改变发生改变. 这种花逆转现象只与光周期有关, 逆转的出现不能稳定遗传. 由太空诱变得到的仅顶花叶化的花逆转属于非常特殊的现象. 本文对花逆转突变体的光合特性进行研究, 旨在为探讨花逆转的生理代谢机理提供有价值的资料.

1 材料与方法

1.1 供试材料

将经过试种观察的凤仙花的干种子于 2002 年 12 月 30 日搭载“神舟 4 号”飞船, 并保留一部分同种子作对照. 2003 年种植 SP₁, SP₂ 代, 在 2004 年的 SP₃ 代中发现有顶花叶化的花逆转突变体. 经单株收种后于 2005 年种植 SP₄ 代, 2006 年按 2005 年方法种植 SP₅ 代. 对试验材料进行常规施肥、喷水和管理.

1.2 测定指标与方法

1.2.1 光合作用测定

采用美国产 LI-6400 便携式光合作用测定系统, 用液化 CO₂ 钢瓶提供不同浓度的 CO₂, 用 6400-2B 红

① 收稿日期: 2013-03-09

基金项目: 四川省教育厅自然科学青年项目资助(11ZB026); 四川省科技厅应用基础项目资助(JY029205522); 四川省重点学科建设项目资助(SZD0420).

作者简介: 范曾丽(1981-), 女, 四川简阳人, 博士研究生, 副教授, 主要从事植物生理生化研究.

蓝光光源提供不同的光合有效辐射强度. 随机选取正常植株与突变体植株各 4 株, 取靠近花冠的 1~3 枚叶片进行光合特性测定. 每片叶片测量 3 次, 每株取 3 枚叶片, 最后取平均值. 数据用 Microsoft Excel 2000 进行分析.

1.2.2 光响应曲线的测定

测定光响应曲线时光强由强到弱, 光照强度依次设定为 0, 100, 150, 300, 600, 800, 1 000, 1 500, 2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. 每一光强下停留 120 s, CO_2 浓度采用环境 CO_2 浓度, 温度为 $(30 \pm 3)^\circ\text{C}$. 根据光照强度在 0~200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 净光合速率(y)与光照强度(x)之间呈线性相关, 作净光合速率(y)随光照强度(x)变化的直线图, 求出光补偿点、表观量子产额及暗呼吸速率. 对光响应数据用二次方程进行拟合, 计算得到光饱和点. 作胞间 CO_2 、蒸腾速率与气孔导度浓度随光照强度的变化图, 作胞间 CO_2 、蒸腾速率、净光合速率随气孔导度变化的曲线图, 并进行拟合.

1.2.3 A-Ci 曲线的测定

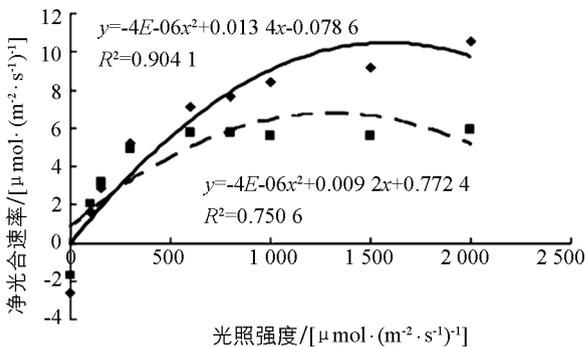
测定 A-Ci 曲线时的 CO_2 浓度依次设为 0, 50, 80, 100, 200, 300, 400, 500, 800, 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光照强度为 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 温度为 $(30 \pm 3)^\circ\text{C}$. 根据在最初阶段净光合速率随 CO_2 浓度增加而成比例增加作直线图, 并求出 CO_2 补偿点, 羧化效率. 用二次方程对 A-Ci 曲线进行拟合, 并根据拟合方程求出 CO_2 饱和点. 作气孔导度、蒸腾速率随 CO_2 浓度变化的曲线图.

2 结果与分析

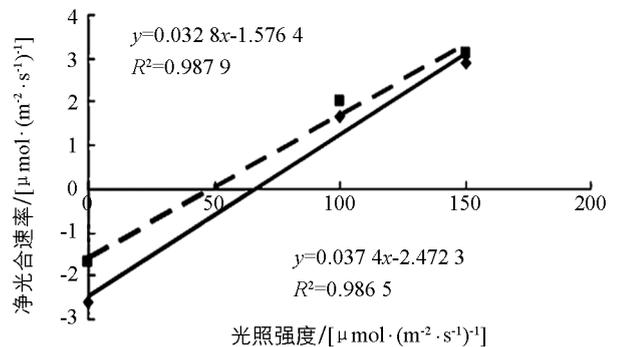
2.1 植株光合-光响应曲线

图 1 为正常植株与突变体植株的光合-光响应曲线图. 从图 1-a 可看出, 随着光照强度的增加, 二者的光合速率均增大. 当光照强度在 0~200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 净光合速率(y)与光照强度(x)之间呈线性相关(图 1-b). 所以对正常植株有 $y=0.0374x-2.4723$, 对突变体植株有 $y=0.0328x-1.5764$. 因此, 正常植株表观量子产额为 0.0374, 突变体植株的表观量子产额为 0.0328(自然条件下一般植物的表观量子产额为 0.03~0.05); 正常植株的光补偿点为 66.10 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 突变体植株的光补偿点为 48.06 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 均高于典型的阳生植物 9~27 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 正常植株的暗呼吸速率为 2.4723, 突变体植株的暗呼吸速率为 1.5764.

对光合-光响应曲线进行拟合, 推测正常植株的光饱和点大约为 1 675 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 突变体植株的光饱和点为 1 150 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. 而典型的阳生植物光饱和点为 360~900 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. 实验结果表明, 太空环境显著降低了凤仙花的光补偿点和光饱和点, 使得突变体的光合效率明显低于正常植株.



(a) 正常植株与突变体植株的光响



(b) 正常植株与突变体植株在光照强度小于 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时的线性关系

- ◆ 正常植株
- 花逆转突变体
- 正常植株
- - 花逆转突变体

图 1 植株光合-光响应曲线

2.2 植株气体交换对光的响应

随着光照强度的增加, 正常植株与突变体植株的胞间 CO_2 浓度均降低, 且幅度几乎相同(图 2); 蒸腾

速率与气孔导度均增加, 但正常植株的蒸腾速率(直线方程的斜率为 0.001 5)和气孔导度(直线方程的斜率为 0.000 1)比突变体植株(0.000 9, 0.000 02)增加的幅度大(图 3, 4), 突变体植株气孔导度的增加尤其不明显(图 4)。

突变体植株气孔导度的变化有限, 但在突变体植株气孔导度变化范围内, 随着气孔导度的增加, 突变体植株的胞间 CO₂ 浓度(图 5)与净光合速率(图 6)变化幅度与正常植株几乎相同. 蒸腾速率(图 7)变化相对较大。

结果显示, 在太空环境诱导下, 植株的气孔开放能力减弱, 但胞间 CO₂ 并未受到影响。

2.3 植株 A-Ci 曲线

从图 8 可以得出, 正常植株 CO₂ 饱和点为 1 090 μmol/mol, 突变体植株 CO₂ 饱和点为 1 265 μmol/mol. 在最初阶段净光合速率随 CO₂ 浓度增加而成比例增加, 此阶段称比例阶段, 由此得到图 9. 计算得正常植株 CO₂ 补偿点为 77.5 μmol/mol, 突变体植株的 CO₂ 补偿点均为 83.2 μmol/mol. 正常植株羧化效率为 0.040 5, 突变体植株羧化效率为 0.020 2。

随着 CO₂ 浓度增加, 正常植株的气孔导度降低, 但突变体植株气孔导度的降低不明显(图 10). 蒸腾速率随 CO₂ 浓度变化与气孔导度变化一致(图 11)。

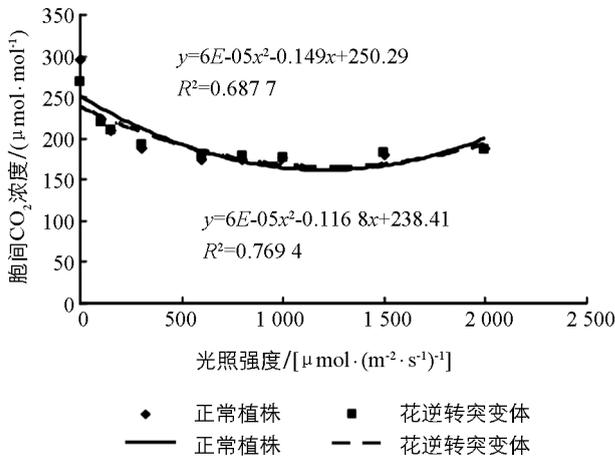


图 2 正常植株与突变体植株胞间 CO₂ 浓度对光的响应

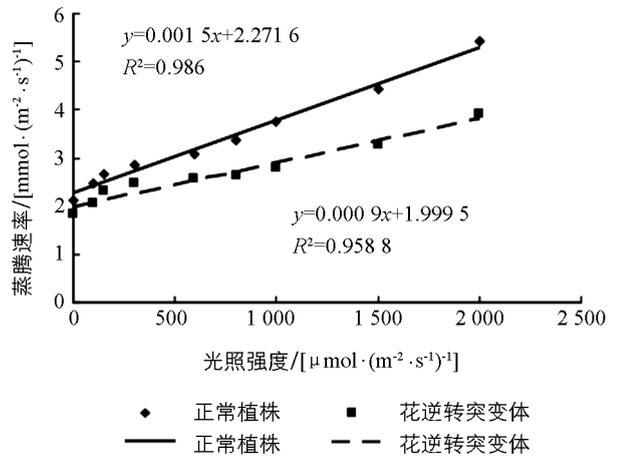


图 3 正常植株与突变体植株的蒸腾速率光响应

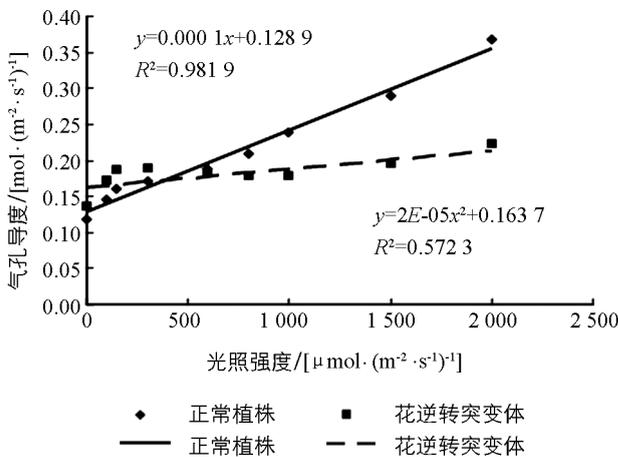


图 4 正常植株与突变体植株的气孔导度光响应

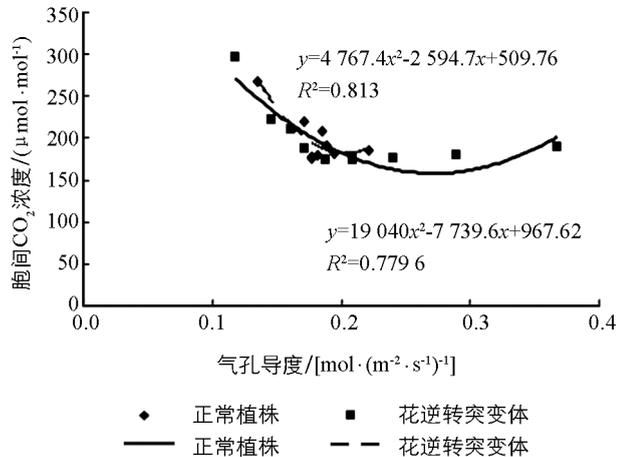


图 5 正常植株与突变体植株的胞间 CO₂ 浓度与气孔导度的关系

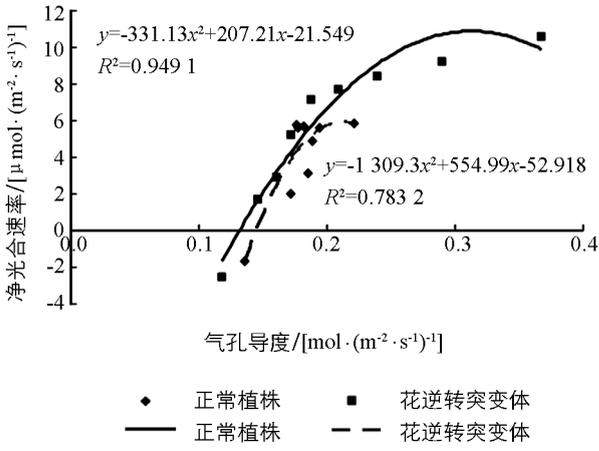


图 6 正常植株与突变体植株的净光合速率与气孔导度的关系

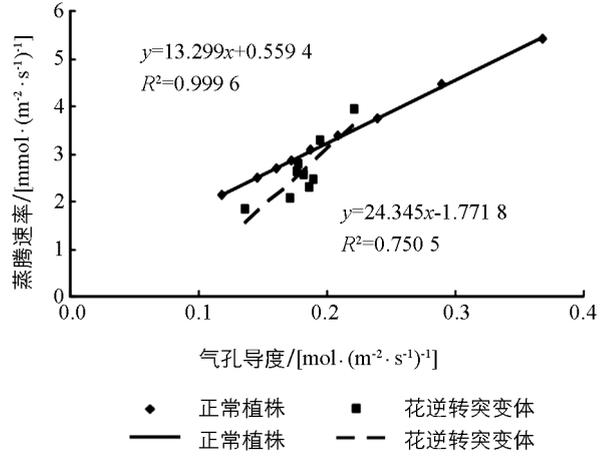


图 7 正常植株与突变体植株的蒸腾速率与气孔导度的关系

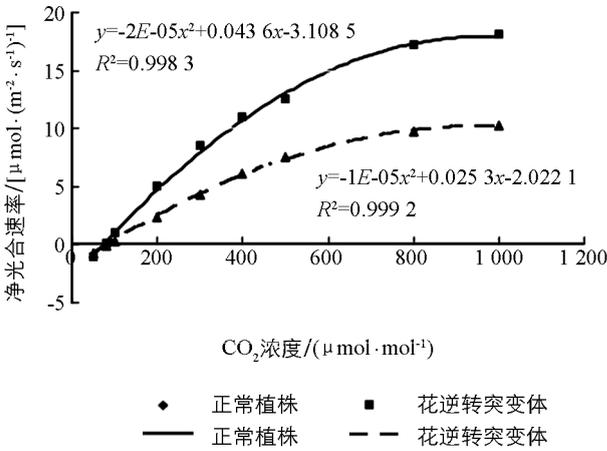


图 8 正常植株与突变体植株的 A-Ci 曲线

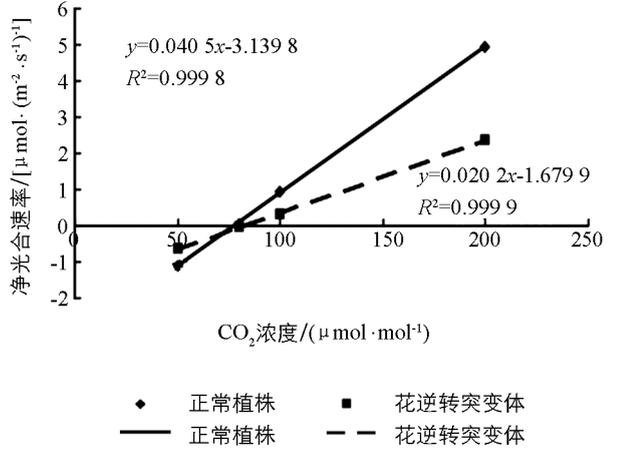


图 9 正常植株与突变体植株比例阶段的直线方程

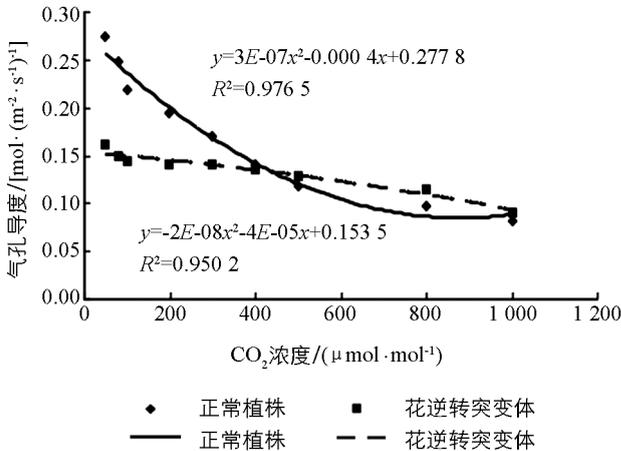


图 10 正常植株与突变体植株的气孔导度与 CO₂ 浓度的关系

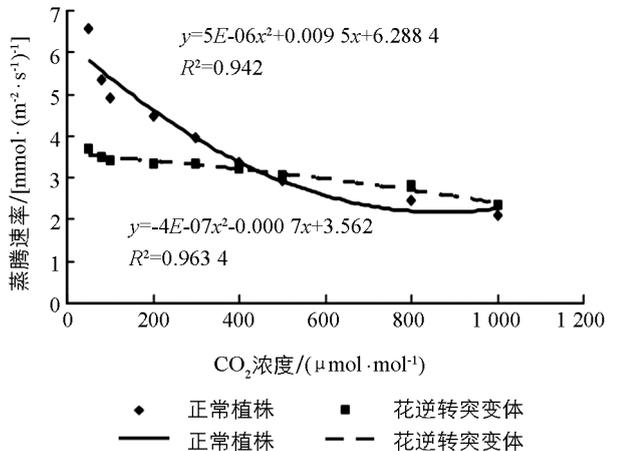


图 11 正常植株与突变体植株的蒸腾速率与 CO₂ 浓度的关系

3 讨 论

3.1 突变体光响应变化探讨

在光照强度小于 $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 净光合速率与光照强度呈线性相关的阶段中, 主要是光强制约着光合速率, 表观量子效率可以反映植物碳固定对光能的利用情况^[9-12]. 突变体植株的表观量子产额与正常植株表观量子产额几乎相同, 说明在此阶段光对突变体植株与正常植株的制约程度相同, 也即它们对光能的利用能力相同.

光补偿点反映了植物利用弱光的能力, 光补偿点越小, 植物利用弱光的能力越强; 光饱和点反映了植物利用强光的能力, 光饱和点越高, 说明植物在受到强光刺激时不易发生抑制, 植物的耐阴性越强^[13-16]. 突变体植株的光补偿点与光饱和点均小于正常植株, 这与在其他植物中的研究结果不同^[17-19].

植物出现光饱和点的实质是强光下暗反应跟不上光反应, 从而限制了光合速率随着光强的增加而提高^[15]. 因此, 在光饱和阶段, CO_2 扩散和固定速率是光合速率的主要限制因素. 在此阶段, 正常植株与突变体植株的胞间 CO_2 浓度变化几乎相同, 说明是 CO_2 固定速率造成了正常植株与突变体植株之间净光合速率的差异.

有研究认为限制植物饱和阶段光合速率的因素分为气孔因素和非气孔因素^[20-24]. 判断依据是胞间 CO_2 和气孔限制值(LS)的变化方向. C_i 降低而 LS 升高表明气孔因素是主要限制因子; C_i 升高而 LS 降低则表明非气孔因素是主要限制因子. 本实验测定的结果是随着光照强度的增加, 正常植株与突变体植株的 C_i 均降低而 LS 升高, 说明气孔是限制光饱和速率的主要因素. 分析实验数据还发现, 正常植株与突变体植株气孔导度随光照强度的增加而增加, 但正常植株气孔导度增加的幅度大, 突变体植株气孔导度的增加不明显. 气孔导度是反映气孔开闭程度的一个生理指标^[25]. 因此推测突变体植株较正常植株而言, 其气孔的打开能力有限. 但在突变体植株气孔导度变化范围内, 随着气孔导度的增加, 突变体植株的胞间 CO_2 浓度和净光合速率变化幅度与正常植株几乎相同, 这从另一个方面说明了气孔导度是造成突变体与正常植株光合速率差异的主要原因.

3.2 影响突变体 A- C_i 曲线的因素

在 A- C_i 曲线的比例阶段, CO_2 浓度是光合作用的限制因素, 直线的斜率(CE)受羧化酶活性及活化 Rubisco 量的限制, 因而 CE 被称为羧化效率(carboxylation efficiency). 从 CE 的变化可以推测 Rubisco 的量和活性, CE 大, 即在较低的 CO_2 浓度时就有较高的光合速率, 也就是说 Rubisco 的羧化效率高^[26]. 突变体植株羧化效率比正常植株羧化效率低, 因而突变体植株 Rubisco 的量和活性比正常植株少或低.

在饱和阶段, CO_2 已不是光合作用的限制因素, 而 CO_2 受体的量, 即 RuBP 的再生速率则成为影响光合的因素. 由于 RuBP 再生受 ATP 供应的影响, 所以饱和阶段光合速率反映了光合电子传递和光合磷酸化活性也即光反应活性, 因而最大光合速率被称为光合能力. 突变体植株最大光合速率比正常植株低, 说明突变体植株光反应活性较低.

突变体植株 CO_2 饱和点比正常植株 CO_2 饱和点高, 它们饱和点的差异可能与气孔对 CO_2 浓度敏感程度有关^[27]. 实验中, 随着 CO_2 浓度增加, 正常植株的气孔导度降低, 但突变体植株气孔导度的降低不明显, 这与前面的结论一致. 在外界 CO_2 浓度一致的情况下, 随光照强度的增加, 正常植株与突变体植株的气孔导度均增加, 但突变体的增加幅度很小, 这说明太空中的某些因素确实改变了植株的气孔调节能力.

经太空飞船搭载后花逆转突变体植株与正常植株相比, 光补偿点、光饱和点和暗呼吸速率都低, 正常

植株气孔导度增加的幅度大, 突变体植株气孔导度的增加不明显, 气孔调节的能力较低. 结果表明与正常植株相比, 花逆转突变植株的光合特性有很大的不同. 该研究结果为了解花逆转突变体的生理代谢提供了有价值的资料.

参考文献:

- [1] 黄素华, 程玉民, 陈文红. 云南凤仙花属新类群 [J]. 云南植物研究, 2003, 25(3): 261—280.
- [2] 王少平. 凤仙花种子发芽特性研究 [J]. 北方园艺, 2001, 139(4): 29—30.
- [3] 胡喜兰, 朱 慧, 刘存瑞, 等. 凤仙花的化学成分研究 [J]. 中成药, 2003, 25(10): 833—834.
- [4] 王 虹, 李 莺, 王 博. VA 菌根真菌对凤仙花吸收氮的影响 [J]. 西安联合大学学报, 2002, 5(4): 35—37.
- [5] 汤泽生, 杨 军, 赵 燕, 等. 航天诱导的凤仙花突变体性状及减数分裂过程的研究 [J]. 核农学报, 2004, 18(4): 289—293.
- [6] 汤泽生, 杨 军, 刘 平, 等. 卫星搭载对凤仙花减数分裂和小孢子的影响 [J]. 核农学报, 2005, 19(1): 33—36.
- [7] 张秀丽, 李劲涛, 杨 军, 等. 凤仙花花逆转突变体的组织学研究 [J]. 园艺学报, 2007, 34(6): 1503—1508.
- [8] POUTEAU S, NICHOLLS D, TOOKE F, et al. The Induction and Maintenance of Flowering in *Impatiens* [J]. *Development*, 1997(124): 3343—3351.
- [9] 王 雁, 马武昌, 扶芳藤、紫藤等 7 种藤本植物光能利用特性及耐荫性比较研究 [J]. 林业科学研究, 2004, 17(3): 305—309.
- [10] 王 雁. 14 种地被植物光能利用特性及耐荫性比较 [J]. 浙江林学院学报, 2005, 22(1): 6—11.
- [11] OSBORNE B A, HOLMGREN P. Light Absorption by Plants and Its Implications for Photosynthesis [J]. *Biol Rev*, 1986, 61(1): 1—61.
- [12] 靳忠英, 彭正松, 李育明, 等. 半夏的光合特性 [J]. 作物学报, 2006, 32(10): 1542—1548.
- [13] 曹军胜, 刘广全. 刺槐光合特性的研究 [J]. 西北农业学报, 2005, 14(3): 118—122.
- [14] 李永华, 万国辉, 叶庆生. 非洲菊光合特性研究 [J]. 亚热带植物科学, 2005, 34(1): 14—17.
- [15] 何长征, 刘明月, 宋 勇, 等. 马铃薯叶片光合特性研究 [J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2005, 31(5): 518—520.
- [16] 王 瑜, 向青云, 吴亚维, 等. 贵州不同海拔示范园三个苹果品种的光合特性 [J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2011, 33(4): 42—46.
- [17] 罗华建, 刘星辉. 水分胁迫对枇杷光合特性的影响 [J]. 果树科学, 1999, 16(2): 126—130.
- [18] 赵昌琼, 芦站根, 庞永珍, 等. 土壤水分胁迫对曼地亚红豆杉光合特性的影响 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2003, 28(1): 126—129.
- [19] 米海莉, 许 兴, 李树华, 等. 水分胁迫对牛心朴子、甘草叶片色素、可溶性糖含量及碳氮比的影响 [J]. 西北植物学报, 2004, 24(10): 1816—1821.
- [20] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal Conductance and Photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1982(33): 317—345.
- [21] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题 [J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241—244.
- [22] 张扬欢, 孙金春, 温 泉, 等. 乙酰水杨酸对增强 UV-B 辐射下长春花光合作用及抗氧化酶活性的影响 [J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2011, 33(2): 17—22.
- [23] 杨丙贤, 龚 婷, 马永甫, 等. 水杨酸对温度胁迫下紫御谷幼苗生长及光合特性的影响 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2012, 37(2): 66—71.
- [24] 刘建福. NaCl 胁迫对澳洲坚果叶片生理生化特性的影响 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2007, 32(7): 25—29.
- [25] 刘锦春, 钟章成, 何跃军, 等. 重庆石灰岩地区十大功劳 (*Mahonia fortunei*) 的光合响应研究 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2005, 30(2): 316—320.

- [26] 黄俊, 郭世荣, 吴震, 等. 弱光对不结球白菜光合特性与叶绿体超微结构的影响 [J]. 应用生态学, 2007(18): 352—358.
- [27] LONG S P, BERNACCHI C J. Gas Exchange Measurements, What Can They Tell us About the Underlying Limitations to Photosynthesis? Procedures and Sources of Error [J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(392): 2393—2401.

Photosynthetic Characters of Floral Reversion Mutants of *Impatiens balsamina* L.

FAN Zeng-li^{1,2,3}, WANG San-gen¹,
ZHANG Xiu-li², YANG Jun^{2,3}

1. School of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400715, China;

2. College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong Sichuan 637002, China;

3. Institute of Rare Animals and Plants, China West Normal University, Nanchong Sichuan 637002, China

Abstract: The seeds of *Impatiens balsamina* L. were treated by space mutagenesis, and heritable mutant plants with floral reversion occurring only in the apical flower were obtained in their descendant generation. An analysis of the photosynthetic traits discovered that compared with the normal plants the mutants had lower light saturation point, light compensation point and dark respiration rate and that their apparent quantum yield was approximately equal to that of the normal plants. With increasing photosynthetic radiation, intercellular CO₂ concentration was reduced in both the normal and the mutant plants, in a similar extent, and stomatal conductance of the mutants varied only in a narrow extent compared with that of the normal plants. In the range of the variation in stomatal conductance of the mutant plants, mutant plants and normal plants had almost the same extent of variation in intercellular CO₂ concentration and net photosynthesis rate. The above results suggested that the photosynthetic characters of the floral reversion mutant plants were quite different from those of the normal plants.

Key words: *Impatiens balsamina*; floral reversion; photosynthetic character; space mutant

责任编辑 夏娟

