

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202102039

杜梅娜, 赵祥, 李铭佳, 等. 不同叶型维西堇菜叶片结构及光合特征比较 [J]. 广西植物, 2022, 42(12): 2178–2187.

DU MN, ZHAO X, LI MJ, et al. Comparison of leaf structure and photosynthetic characteristics between two leaf types of *Viola monbeigii* [J]. *Guihaia*, 2022, 42(12): 2178–2187.



不同叶型维西堇菜叶片结构及光合特征比较

杜梅娜*, 赵 祥, 李铭佳, 徐军山

(西北师范大学 生命科学学院, 兰州 730070)

摘 要: 为探讨叶片斑纹的光合适应意义, 该文选择有斑和无斑两种叶型的维西堇菜 (*Viola monbeigii*) 作为研究材料, 采用石蜡切片制片和显微镜观察叶片结构及 GFS 3000 便携式光合测量仪测量光合参数并进行比较。结果表明: (1) 两种叶型维西堇菜气孔均为不等型气孔, 有斑叶片上、下表皮气孔密度、栅栏组织 (PT) 厚度、栅栏组织与海绵组织的比值 (PT/ST) 均显著低于无斑叶片; 而上表皮气孔较大, 表现出更适应弱光环境的结构特征。(2) 两种叶型维西堇菜暗呼吸速率 (R_d)、初始荧光 (F_o)、最大荧光产量 (F_m)、光化学猝灭系数 (q_p)、非光化学猝灭系数 (q_n)、PS II 最大光化学量子产量 (F_v/F_m)、实际光化学反应量子效率 (Yield) 均无显著差异, 有斑植株叶片叶绿素含量、最大净光合速率 (P_{max}) 显著低于无斑植株; 有斑叶片表观光合电子传递速率 (ETR) 在光合有效辐射 (PAR) 处于 400~2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间时显著低于无斑叶片, 无斑植株的光饱和点 (LSP) 高于有斑植株, 而补偿点 (LCP) 较低。综上认为, 无斑植株 PAR 利用范围较宽, 光合适应能力更强, 有利于维西堇菜充分利用环境中有限的资源, 保障物种生存; 有斑植株具有较适应弱光胁迫的特征, 表明叶片斑纹的出现可能是维西堇菜适应林缘弱光环境的一种策略。

关键词: 维西堇菜, 光合特征, 叶绿素荧光, 显微结构, 生态适应

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)12-2178-10

Comparison of leaf structure and photosynthetic characteristics between two leaf types of *Viola monbeigii*

DU Meina*, ZHAO Xiang, LI Mingjia, XU Junshan

(College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: In order to explore the photosynthetic adaptation significance of variegated leaves, variegated and non-variegated leaves of *Viola monbeigii* were selected as materials. The leaf structure was observed by paraffin section and microtechniques, and the photosynthetic parameters were measured by GFS 3000 portable photosynthesis measuring instrument. The results were as follows: (1) The stomata of variegated and non-variegated leaves were all unequal types. However, the stomatal density of the upper and lower epidermis, the thickness of palisade tissue (PT) and the ratio of palisade tissue to sponge tissue (PT/ST) of the variegated leaves were significantly lower than those of the non-

收稿日期: 2021-09-20

基金项目: 国家自然科学基金 (31660060) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31660060)]。

第一作者: 杜梅娜 (1993-), 硕士研究生, 研究方向为植物进化生态学, (E-mail) 1293161196@qq.com。

* 通信作者

variegated leaves; while the stomata of the upper epidermis of variegated leaves were larger than non-variegated leaves, showing more structural characteristics to adapt to the weak light intensity environment. (2) Both leaf types had no significant differences in dark respiration rate (R_d), initial fluorescence (F_o), maximum fluorescence yield (F_m), photochemical quenching coefficient (q_p), non-photochemical quenching coefficient (q_N), maximal quantum yield of PS II (F_v/F_m) and practical photochemical reaction quantum efficiency ($Yield$), but the maximum net photosynthetic rate (P_{max}) and chlorophyll content in variegated leaves were significantly lower than non-variegated leaves; the apparent photosynthetic electron transfer rate (ETR) of variegated leaves was significantly lower than that of non-variegated leaves when the PAR was between $400\text{--}2\,000\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, while the light saturation point (LSP) of non-variegated leaves was higher than that of variegated leaves and the light compensation point (LCP) was lower. In summary, non-variegated plants have a wider PAR utilization range and stronger photosynthetic adaptability, which is conducive to the use of limited resources in the environment and ensures the survival of species. Variegated plants have the characteristics of adapting to weak light stress, indicating that the appearance of variegated leaves may be a strategy for *V. monbeigii* to adapt to weak light environment at forest edge.

Key words: *Viola monbeigii*, photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence, microstructure, ecological adaptation

叶片作为进行光合作用的主要器官,具有可塑性较大、暴露环境中面积最大且对环境变化敏感的特征,其结构变化会直接影响植物的光合功能。叶片解剖结构、生理特征以及形态性状等最能反映植物对环境因子的适应能力(李芳兰和包维楷, 2005; 夏国威等, 2019; 纪若璇等, 2020)。光照是影响植物叶片结构和光合特性的主要因素(甄伟和张福漫, 2000; 蒋高明, 2004), 植物叶片中叶绿素的种类、含量、分布影响了叶片的呈色以及对光的吸收能力(Boardman, 1977; Lichtenthaler, 1987)。叶面呈现异色斑纹或斑点是许多喜生于灌丛与密林下层等弱光环境下植物的共同特性(Givnish, 1990), 多见于粗肋草属以及秋海棠科(Fooshee & Henny, 1990; Kiew, 2005; 崔卫华和管开云, 2013)。植物叶片的斑纹可能由多种机制产生(Hara, 1957), 一些植物的斑纹可以通过诱导叶片部分组织减少叶绿素含量产生(Sheue et al., 2012), 而秋海棠属、粗肋草属以及落檐属的叶片斑纹则是由叶片表皮层与下层细胞之间的间隙导致(Fooshee and Henny, 1990; Tsukaya et al., 2004; Zhang et al., 2009; Sheue et al., 2012)。目前, 对叶片斑纹形成机制虽已有较多研究(Smith, 1986; Tsukaya et al., 2004; 丁仁展等, 2006; Soltan et al., 2009; 崔卫华和管开云, 2013; Chen et al., 2017), 但对叶片斑纹存在的适应意义仍缺乏了解。

维西堇菜(*Viola monbeigii*)为堇菜科(*Violaceae*)堇菜属(*Viola*)合生托叶组(*Sect. Adnatae*)的

多年生草本,具有叶型、花型优美,早春开放等特点(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1991), 是适宜做早春花卉的重要资源植物,其喜生长于林缘、山地阴坡、草丛等弱光环境。维西堇菜有两种叶型植株,即有斑叶型植株和无斑叶型植株,自然界中既存在有斑、无斑叶型植株单独生长的居群,也存在着两种叶型植株混合生长的居群。混生的两种叶型维西堇菜为探究不同叶型光合适应意义提供了理想材料。目前,有关维西堇菜的研究较少,主要集中于繁殖适应以及引种驯化等方面(孙坤和王庆瑞, 1999; 江龙龙等, 2013; 王亚莉, 2017), 未见光合适应相关研究。因此,本研究以同域分布的两种叶型的维西堇菜为材料,通过比较二者的叶片结构、叶绿素含量和光合参数,拟解决以下问题:(1) 斑纹的存在是否影响叶片的结构;(2) 不同叶型植株对光照的适应范围是否一致;(3) 叶片斑纹的存在有何光合适应意义。

1 材料与方法

1.1 材料

两种叶型维西堇菜采自同域分布的甘肃平凉崆峒山($106^{\circ}31'8.04''\text{E}$, $35^{\circ}33'20.52''\text{N}$, 海拔1 712 m), 于2020年9月将长势均一的材料移栽至实验室同一光照培养架培养,采取与野外光照时间相同的条件(12 h 光照/12 h 黑暗)培养1个月,待长出新叶后,各选取10株生长良好且长势一致的植株,

对其完全展开的第 2~4 片新叶(处于同一发育阶段)中大小相当的 1 片叶子测定光合参数、叶片结构以及叶绿素含量,每种叶型至少 4 个重复。

1.2 方法

1.2.1 叶片显微结构观察 将新鲜叶表皮撕下制成活体临时装片,统计单位视野内的气孔数目,计算单位面积气孔密度,显微镜(Leica DM6 B)测微尺测量气孔器大小即纵轴长度和横轴长度。选择完全展开的第 2 至第 4 片新叶片,FAA 固定液固定 48 h,经梯度乙醇脱水、二甲苯透明、石蜡包埋,切片机(Leica RM 2255)切片,厚度 8 μm ,番红固绿染色,中性树胶封片(吕晋慧等,2012)。显微镜下观察拍照,测微尺测量叶片厚度(LT)、栅栏组织厚度(PT)、海绵组织厚度(ST)、上表皮厚度(E)、下表皮厚度(H)。

1.2.2 叶绿素含量测定 叶绿素含量采用丙酮乙醇混合液法(张聪颖等,2011),称取 0.05 g 完全展开的第 2 至第 4 片新叶,置于 5 mL 乙醇-丙酮混合液中浸提至叶色完全变白色,紫外可见分光光度计(岛津 UV-1800 型)663、645、470 nm 波长下测定吸光值,以 Lichtenthaler 法计算叶绿素含量,每种叶型重复 4 次(Lichtenthaler, 1987)。

1.2.3 叶片可见光吸收能力的测定 取 0.2 g 完全展开的第 2 至第 4 片新叶剪碎,置于 10 mL 的 1% 盐酸-甲醇溶液中浸提 5 h,紫外分光光度计波长 300~1 100 nm 范围内扫描得出吸收光谱(齐建勋,2002)。

1.2.4 光响应曲线以及叶绿素荧光测量 选择一个晴天在 8:30—11:30 之间,使用 GFS 3000 便携式光合测量仪的标准光合测定系统和 3056FL 荧光测定系统进行测量,设定流速为 750 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 CO_2 浓度为 400 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ (Mao et al., 2007; 沈宗根等,2010),通过光合测定系统设定光合有效辐射(PAR)为 0、20、50、80、100、200、400、600、800、1 000、1 200、1 400、1 600、1 800、2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 条件下测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)等光合指标以及初始荧光(F_0)、最大荧光产量(F_m)、光化学猝灭系数(q_p)、非光化学猝灭系数(q_N)、PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)、实际光化学反应量子效率($Yield$)、表观光合电子传递速率(ETR)等叶绿素荧光指标。每个光强下平衡 3 min,测量 PAR 为 0

时先暗处理 1 h。使用 Photosynthesis 软件拟合求出 LCP 、 LSP 、 $P_{\max}$ 、暗呼吸速率(R_d)、表观量子效率(AQE)(宋杰等,2019)。

1.3 数据统计分析

使用 Excel 2016 和 SPSS 22.0 软件进行数据统计和分析,采用独立样本 t 检验差异显著性, Duncan 法进行方差分析和多重比较。利用 Excel 2016 和 Origin 2018 软件作图。

2 结果与分析

2.1 两种叶型维西莖菜叶片形态结构

2.1.1 叶片气孔大小和密度比较 两种叶型维西莖菜叶片气孔均为不等型气孔,上表皮气孔排列疏松,气孔主要分布于下表皮,下表皮气孔器显著小于上表皮。有斑叶片上下表皮气孔密度分别显著低于无斑叶片,并且上表皮气孔长宽极显著大于无斑叶片(表 1)。

2.1.2 叶片显微结构比较 有斑维西莖菜叶片斑纹主要生长在叶脉部位,图 2: b, d 为不同叶型维西莖菜叶片横切面,可以看出维西莖菜叶为异面叶类型,近轴面分化为栅栏组织,叶绿体集中分布于栅栏组织细胞中;远轴面为海绵组织,细胞分散分布,其中叶绿体很少或者没有分布;上下表皮均为单层细胞且细胞大小不均匀。两种叶片的叶肉细胞分化具有明显差异,有斑叶片的 LT 、 H 均显著低于无斑叶片($P<0.05$), PT 、 PT/ST 极显著低于无斑叶片($P<0.01$),而两种叶型维西莖菜叶片的 ST 、 E 无显著差异(表 2)。

2.2 两种叶型维西莖菜叶片的叶绿素含量及可见光吸收能力比较

两种叶型维西莖菜叶绿素含量如表 3 所示,无斑叶片叶绿素 a (chlorophyll a, Chl a)、叶绿素 b (chlorophyll b, Chl b)、胡萝卜素(carotene, Car)、叶绿素(a+b) [Chl(a+b)] 含量显著高于有斑叶片($P<0.05$),分别高出 15.32%、18.98%、22.43%、13.85%,而 Chl a/Chl b 无明显差异。两种叶型维西莖菜光谱吸收峰均在 300~480、630~670 nm 之间,具有基本相同的光谱吸收曲线(图 3)。

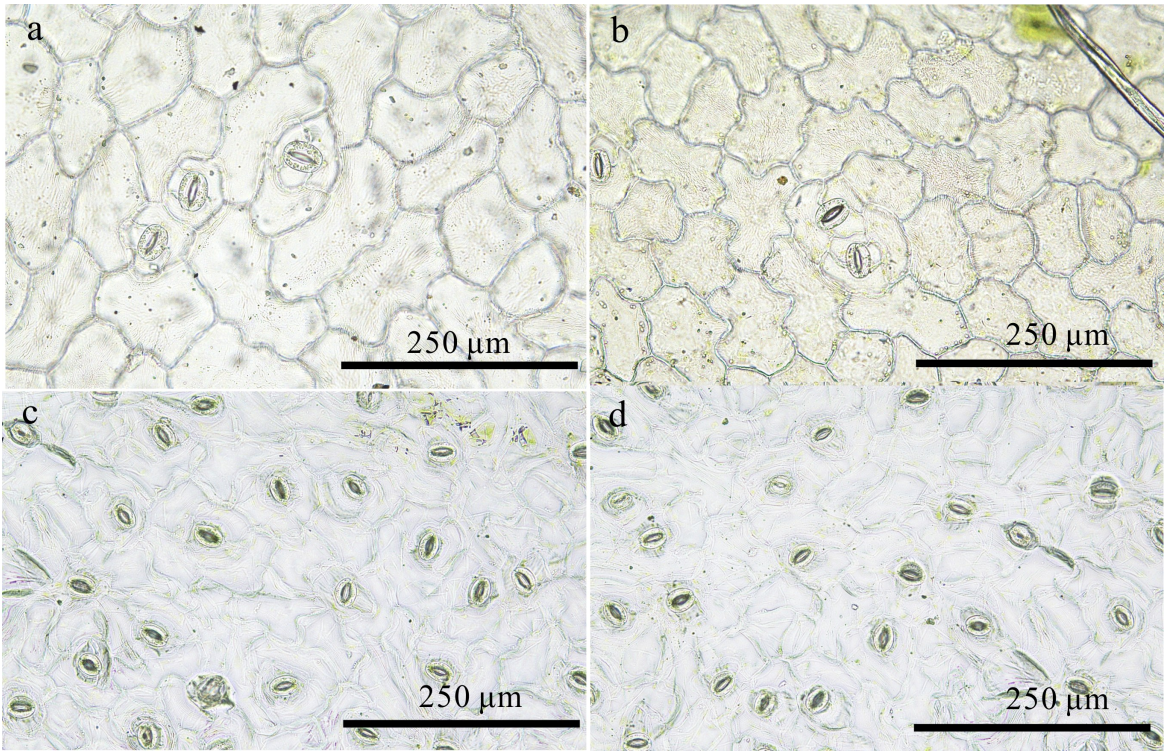
2.3 两种叶型维西莖菜的光合特征比较

2.3.1 光响应曲线 两种叶型维西莖菜 P_n 、 T_r 、 G_s 光响应曲线如图 4 所示, P_n 、 T_r 、 G_s 起初随 PAR 增强

表 1 两种叶型维西堇菜叶片气孔密度和大小
Table 1 Leaf stomata densities and sizes of two leaf types of *Viola monbeigii*

表皮 Epidermis	材料 Material	气孔密度 Density of stomata (ind. · mm ⁻²)	气孔器长 Stomata length (μm)	气孔器宽 Stomata width (μm)	气孔器长宽比 Ratio of length to width of stomata
上表皮 Upper epidermis	有斑叶片 Variegated leaf	6.392±0.343	36.700±0.730**	26.050±0.505**	1.417±0.036
	无斑叶片 Non-variegated leaf	8.427±0.567*	31.250±0.44	19.610±0.578	1.619±0.036*
下表皮 Lower epidermis	有斑叶片 Variegated leaf	89.409±2.686	28.750±0.441	20.500±0.420*	1.412±0.034
	无斑叶片 Non-variegated leaf	121.929±2.12**	28.900±0.369	17.050±0.373	1.711±0.043a*

注：数据以平均值±标准误差表示。*表示有斑、无斑各指标在 0.05 水平上差异显著，**表示在 0.01 水平上差异显著。下同。
Note: Data represent $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$. * means significant differences of each indicator between variegated leaves and non-variegated leaves at 0.05 level, and ** means significant differences at 0.01 level. The same below.



a. 有斑叶片上表皮；b. 无斑叶片上表皮；c. 有斑叶片下表皮；d. 无斑叶片下表皮。
a. Upper epidermis of variegated leaf; b. Upper epidermis of non-variegated leaf; c. Lower epidermis of variegated leaf; d. Lower epidermis of non-variegated leaf.

图 1 两种叶型维西堇菜叶片的气孔形态
Fig. 1 Leaf stomata morphology of two leaf types of *Viola monbeigii*

逐渐增大,当 PAR 值大于光饱和点后增加幅度变小。有斑叶片的 P_{max} ($9.139 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 显著低于无斑 ($11.62 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 且 AQE 和 LSP 低于无斑叶片,而 LCP 高于无斑叶片(表 4)。
2.3.2 叶绿素荧光比较 两种叶型维西堇菜叶绿素荧光参数 F_o 、 F_m 、 q_P 、 q_N 值均无显著差异(表 5),叶绿素荧光参数 F_v/F_m 、 $Yield$ 的光响应曲线一致。

PAR 在 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间两种叶片 ETR 值无差异,但随 PAR 增强到 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后无斑叶片 ETR 值高于有斑叶片(图 5)。

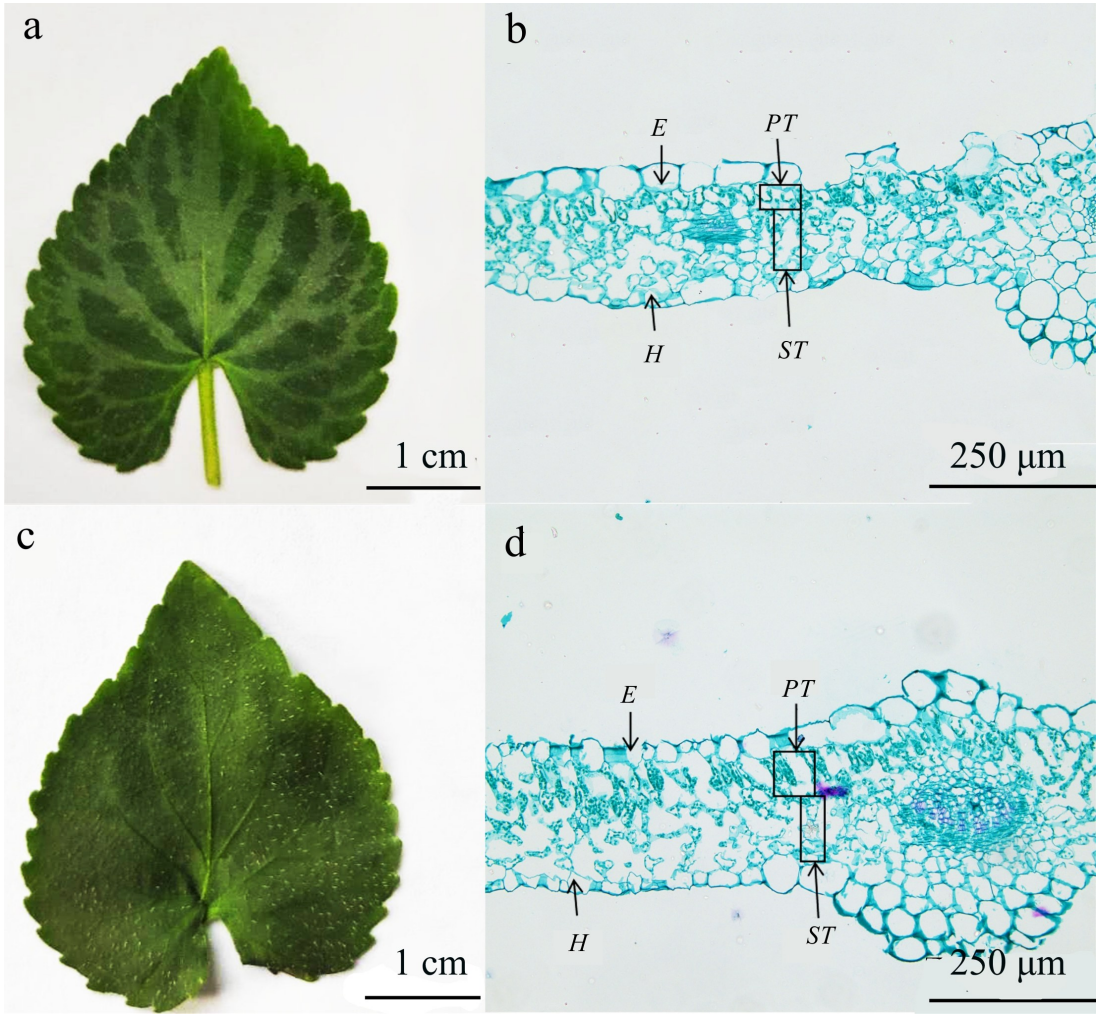
3 讨论与结论

之前的研究表明,具斑纹叶片叶肉细胞的排

表 2 两种叶型维西堇菜叶片显微结构

Table 2 Leaf microstructures of two leaf types of *Viola monbeigii*

叶型 Leaf type	叶片厚度 Leaf thickness (μm)	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness (μm)	海绵组织厚度 Spongy tissue thickness (μm)	上表皮厚度 Epicuticle thickness (μm)	下表皮厚度 Hypodermis thickness(μm)	栅栏/海绵 <i>PT/ST</i>
有斑叶片 Variegated leaf	175.750 $\pm$ 2.731	38.667 $\pm$ 1.787	78.444 $\pm$ 4.503	35.400 $\pm$ 0.792	14.000 $\pm$ 0.850	0.436 $\pm$ 0.029
无斑叶片 Non-variegated leaf	183.250 $\pm$ 1.761*	57.111 $\pm$ 1.549**	66.556 $\pm$ 2.549	36.400 $\pm$ 0.806	18.333 $\pm$ 0.527*	0.835 $\pm$ 0.061**



a, b. 有斑叶片及其横切面; c, d. 无斑叶片及其横切面。
a, b. Variegated leaf and its transverse section; c, d. Non-variegated leaf and its transverse section.

图 2 两种叶型维西堇菜的叶片结构
Fig. 2 Leaf structures of two leaf types of *Viola monbeigii*

列顺序及类型与正常叶片存在明显的不同 (Tsukaya et al., 2004; Zhang et al., 2009; Sheue et al., 2012)。Chen 等 (2017) 研究发现, *Blastus cochinchinensis* 有斑叶片主要由海绵组织构成, 而

无斑叶片主要为栅栏组织, 而 La Rocca 等 (2011) 发现, *Arum italicum* 斑纹叶片的浅色区域只有一层栅栏组织, 而深色区域则具有两层栅栏组织。维西堇菜有斑叶片的 *PT* 以及 *PT/ST* 显著低于无斑

表 3 两种叶型维西堇菜叶片的叶绿素含量
Table 3 Leaf chlorophyll contents of two leaf types of *Viola monbeigii*

叶型 Leaf type	叶绿素 a Chl a (mg · g ⁻¹)	叶绿素 b Chl b (mg · g ⁻¹)	类胡萝卜素 Car (mg · g ⁻¹)	叶绿素 (a+b) Chl (a+b) (mg · g ⁻¹)	叶绿素 a/叶绿素 b Chl a / Chl b
有斑叶片 Variegated leaf	2.076±0.043	0.515±0.0141	0.121±0.003	2.591±0.055	4.031±0.071
无斑叶片 Non-variegated leaf	2.394±0.083*	0.613±0.034*	0.148±0.004*	3.008±0.111*	3.923±0.135

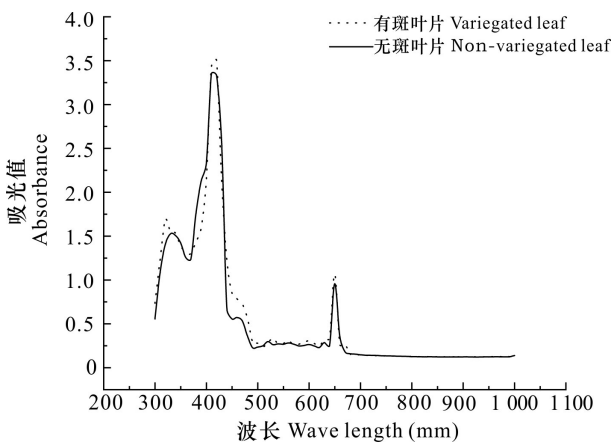


图 3 两种叶型维西堇菜叶片吸收光谱
Fig. 3 Leaf absorption spectra of two leaf types of *Viola monbeigii*

叶片，说明其叶片斑纹可能也存在着类似的机制。植物可通过形态和生理的可塑性以适应其生存的光环境，一般认为植物在弱光环境下会出现能量消耗减少、单位面积叶鲜重下降、叶绿素含量降低及叶片变薄的现象，从而确保较大的叶面积，以维持正常的光合作用 (Boardman, 1977; 何静雯等, 2018)。植物叶片的海绵组织细胞增多有利于减少光量子的损失，因此弱光环境下栅栏组织有向海绵组织过渡的趋势 (汪越等, 2015; 李芯妍等, 2017)。气孔密度影响气体扩散并与气孔导度呈正相关，气孔较大以及气孔密度较低是弱光环境下生长植物的特性 (陈吉玉等, 2019; 盛洁悦等, 2020)。本研究中有斑叶片的叶片厚度、 PT 、 PT/ST 比值及上下表皮气孔密度均显著低于无斑叶片，而气孔器大于无斑叶片，表现出更适应弱光环境的结构特征。

光合参数的动态变化体现了植物对环境因子的适应机制，是反映植物对光能利用能力和效率的重要指标 (夏国威等, 2019)。依据植物对光照强度的需求不同，将植物分为阴生植物、阳生植物

和中间型植物，阴生植物通常 LCP 小于 $20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 LSP 处于 $500 \sim 1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间 (蒋高明, 2004; 陈晓英等, 2020)，有斑叶片 LCP 、 LSP 分别为 $14.667 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $620 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ；无斑叶片 LCP 、 LSP 分别为 $9.333 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $737.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，由此可见，两种叶型维西堇菜均属于阴生植物。光饱和点 (LSP) 和光补偿点 (LCP) 分别反映植物叶片对强光和弱光的利用能力，具有较高 LSP 以及较低 LCP 的植物光适应能力强 (柴胜丰等, 2015; Wang et al., 2020)。无斑维西堇菜具有较高的 LSP 以及较低的 LCP ，可利用的 PAR 范围较宽，说明其对强光的利用能力更强。一般来说，较厚的叶片以及发达的栅栏组织有利于吸收光能，可以提高植物的净光合速率以及 LSP (Oguchi et al., 2003; 童升洪等, 2020)，而最大净光合速率 (P_{max}) 与 LSP 越高的植物对强光利用能力越强 (陈晓英等, 2020)，表明无斑维西堇菜较高的净光合速率可能与其叶片具发达的栅栏组织有关。秦玉芝等 (2014) 研究发现在弱光环境下，植物叶片厚度以及栅栏组织会变薄，而叶绿素含量、 AQE 、 LSP 、 P_{max} 等光合指标会显著降低。本研究中有斑叶片叶绿素含量、 PT 、 P_{max} 显著低于无斑叶片，且 AQE 相比无斑叶片有降低趋势，表现出适应弱光环境的特征。

植物的光合色素含量和比例显著影响植物的光合作用及其对环境的适应性，叶绿素是光合作用的光敏催化剂，而类胡萝卜素是活性氧的有效猝灭剂 (王俊峰等, 2003)。本研究中，除叶绿素 a/叶绿素 b 差异不显著外，无斑叶型植株的叶绿素 a 和叶绿素 b、类胡萝卜素以及总叶绿素含量均高于有斑植株，而一般认为植物栅栏组织中的叶绿体数量要高于海绵组织 (王幼芳, 2007)。这表明无斑叶片较高的色素含量可能与其发达的栅栏组织有关，其较高的净光合速率也与光能吸收、抗氧化能力密切相关。非环境胁迫条件下 $PS\ II$ 最大光化学量子产量 (F_v/F_m) 一般在 $0.80 \sim 0.85$ 之间，受

表 4 两种叶型维西堇菜叶片光合响应参数

Table 4 Leaf photosynthetic response parameters of two leaf types of *Viola monbeigii*

材料 Material	最大净光合速率 $P_{\max}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQE ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)
有斑叶片 Variegated leaf	9.139±0.256	0.736±0.146	620.000±24.980	14.667±1.333	0.046±0.006
无斑叶片 Non-variegated leaf	11.662±0.815*	0.454±0.105	737.333±41.910	9.333±3.528	0.050±0.004

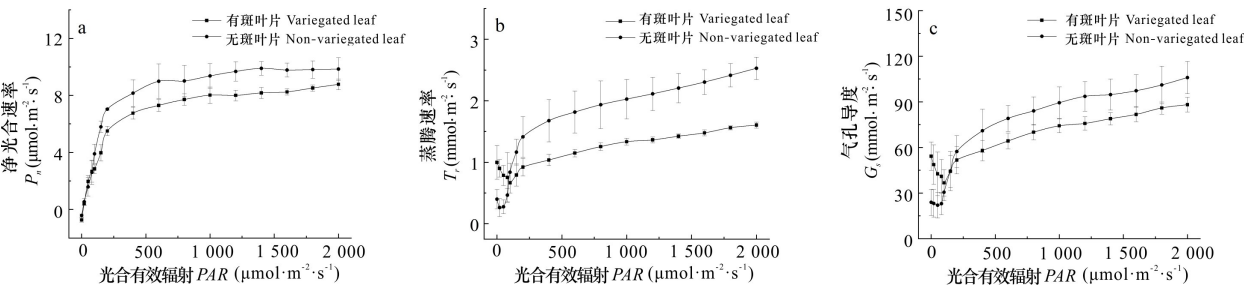


图 4 两种叶型维西堇菜 P_n 、 T_r 、 G_s 光响应曲线

Fig. 4 Light intensity response curves of P_n , T_r , G_s between two leaf types of *Viola monbeigii*

表 5 两种叶型维西堇菜叶绿素荧光参数的比较

Table 5 Comparison of chlorophyll fluorescence parameters between two leaf types of *Viola monbeigii*

叶型 Leaf type	初始荧光 F_o	最大荧光产量 F_m	光化学猝灭系数 q_P	非光化学猝灭系数 q_N
有斑叶片 Variegated leaf	152.000±4.861	634.000±15.649	0.922±0.009	0.026±0.005
无斑叶片 Non-variegated leaf	144.000±5.451	599.670±16.691	0.943±0.012	0.027±0.006

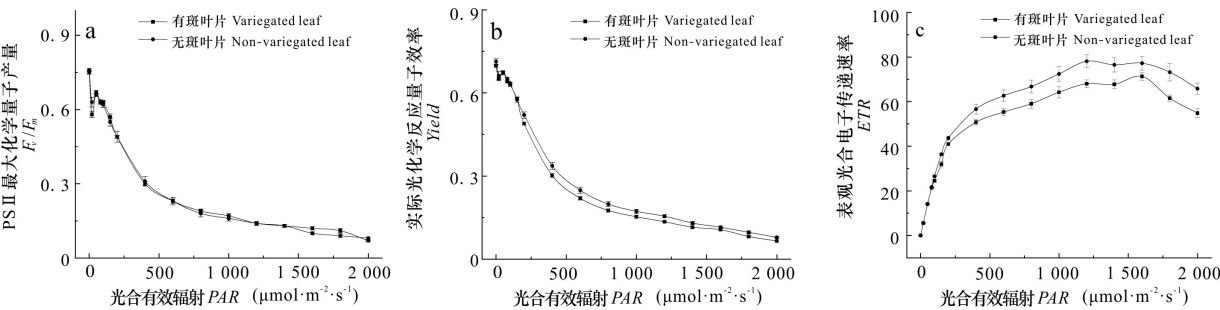


图 5 两种叶型维西堇菜叶绿素荧光参数的比较

Fig. 5 Comparison of chlorophyll fluorescence parameters between two leaf types of *Viola monbeigii*

到环境胁迫后开始下降,随着 PAR 逐渐上升,有斑、无斑维西堇菜的 F_v/F_m 逐渐下降,相同 PAR 下 F_v/F_m 无显著差异,因此受到相同程度的光照胁迫(唐星林等, 2020)。Chen 等(2017)、Sheue 等(2012)分别在柏拉木属及秋海棠属植物中也发现

了类似的现象,这可能是由于栅栏组织叶绿体的 PS I 电子传递能力及量子效率均相对较高,而海绵组织叶绿体的 PS II 量子效率相对较高(Terashima & Inoue, 1985; Zhou et al., 2017)导致的两种叶型维西堇菜相近的海绵组织厚度造成了

二者的 F_v/F_m 呈现了类似的趋势。表观光合电子传递速率 (ETR) 反应了实际光强下的表观电子效率, 受到质体醌含量的限制 (梁芳等, 2010)。本研究结果表明, PAR 处于 $0 \sim 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 相同光照条件下有斑、无斑叶片的 ETR 无差异, 维西堇菜的 ETR 随 PAR 增加而迅速上升, 此时低光强为主要限制因子; $400 \sim 2\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间无斑叶片 ETR 显著高于有斑叶片, 可能与无斑叶片具有较厚的 PT 、 PT/ST 较高导致栅栏组织叶绿体的 PS I 电子传递能力及量子效率较高有关, 王亚楠等 (2020) 对紫堇属的研究也得出了相似的结论。

维西堇菜喜生长于林缘光斑生境中, 时常面临弱光胁迫。无斑维西堇菜叶片具有较高的叶绿素含量、 PT 、 PT/ST 、上下表皮气孔密度、 ETR 和 P_{max} , 对 PAR 利用范围较宽, 可充分利用环境中有限的资源, 保障物种生存; 有斑维西堇菜叶片具适应弱光环境的结构特征以及光合参数, 以上结果表明叶片斑纹的出现可能是维西堇菜适应林缘弱光环境的一种策略。

参考文献:

- BOARDMAN NK, 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 28 (1): 355-377.
- CHAI SF, ZHUANG XY, WANG ML, et al., 2015. Comparison of photosynthetic characteristics between an endangered species *Camellia pubipetala* and its widespread congener *C. sinensis* [J]. *Guihaia*, 35(5): 623-630. [柴胜丰, 庄雪影, 王满莲, 等, 2015. 濒危植物毛瓣金花茶与其同属广布种茶光合特性的比较 [J]. *广西植物*, 35(5): 623-630.]
- CHEN YS, CHESSON P, WU HW, et al., 2017. Leaf structure affects a plant's appearance: combined multiple-mechanisms intensify remarkable foliar variegation [J]. *J Plant Res*, 130(2): 311-325.
- CHEN JY, FENG LY, GAO J, et al., 2019. Influence of light intensity on stoma and photosynthetic characteristics of soybean leaves [J]. *Sci Agric Sin*, 52 (21): 3773-3781. [陈吉玉, 冯铃洋, 高静, 等, 2019. 光照强度对苗期大豆叶片气孔特性及光合特性的影响 [J]. *中国农业科学*, 52(21): 3773-3781.]
- CHEN XY, LI C, GUO XY, et al., 2020. Study on leaf photosynthetic characteristics of three species in *Corydalis* DC [J]. *J Plant Resour Environ*, 29(1): 1-7. [陈晓英, 李翠, 郭晓云, 等, 2020. 3 种紫堇属植物叶片光合特性研究 [J]. *植物资源与环境学报*, 29(1): 1-7.]
- CUI WH, GUAN KY, 2013. Diversity of leaf variegation in Chinese *Begonias* [J]. *Plant Divers Resour*, 35(2): 119-127. [崔卫华, 管开云, 2013. 中国秋海棠属植物叶片斑纹多样性研究 [J]. *植物分类与资源学报*, 35(2): 119-127.]
- DING RZ, XIONG L, CUI ST, et al., 2006. Effect of shading rate on growth and variegation appearance of *Polygonatum odoratum* var. *pluriflorum* 'Variegatum' [J]. *SW Chin J Agric Sci*, (5): 935-939. [丁仁展, 熊丽, 崔尚台, 等, 2006. 遮光对斑叶黄精的生长发育及斑叶出现的影响 [J]. *西南农业学报*, (5): 935-939.]
- Editing Committee of Chinese Flora, 1991. *Flora Reipublicae Polularis Sinicae* [M]. Beijing: Science Press, 51: 55. [中国植物志编辑委员会, 1991. *中国植物志* [M]. 北京: 科学出版社, 51: 55.]
- FOOSHEE W, HENNY RJ, 1990. Chlorophyll levels and anatomy of variegated and non-variegated areas of *Aglaonema nitidum* leaves [J]. *Proc Fla State Hort Soc*, 103: 170-172.
- GIVNISH T, 1990. Leaf mottling: relation to growth form and leaf phenology and possible role as camouflage [J]. *Funct Ecol*, 4: 46.
- HARA N, 1957. Study of variegation leaves, with special reference to those caused by air space [J]. *J Jpn Bot*, 16: 86-101.
- HE JW, MING M, LU D, et al., 2018. Effects of low-light stress on plant growth and physiological characteristics [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 34(6): 123-130. [何静雯, 明萌, 卢丹, 等, 2018. 弱光胁迫对植物生理特性影响的研究进展 [J]. *中国农学通报*, 34(6): 123-130.]
- JI RX, YU X, CHANG Y, et al., 2020. Geographical provenance variation of leaf anatomical structure of *Caryopteris mongholica* and its significance in response to environmental changes [J]. *Chin J Plant Ecol*, 44(3): 277-286. [纪若璇, 于笑, 常远, 等, 2020. 蒙古蕤叶片解剖结构的地理种源变异及其对环境变化响应的意义 [J]. *植物生态学报*, 44(3): 277-286.]
- JIANG GM, 2004. *Plant ecophysiology* [M]. Beijing: Higher Education Press: 43-83. [蒋高明, 2004. *植物生理生态学* [M]. 北京: 高等教育出版社: 43-83.]
- JIANG LL, SU X, WANG RX, et al., 2013. Introduction and cultivation of ornamental plants *Viola monbeigii* W. Beck in early spring [J]. *N Hort*, (4): 61-63. [江龙龙, 苏雪, 王瑞雪, 等, 2013. 早春观赏植物维西堇菜引种栽培试验 [J]. *北方园艺*, (4): 61-63.]
- KIEW R, 2005. *Begonias of peninsular Malaysia* [M]. Kota

- Kinabalu Borneo: Natural History Publications.
- LA ROCCA N, RASCIO N, PUPILLO P, 2011. Variegation in *Arum italicum* leaves. A structural-functional study [J]. *Plant Physiol Biochem*, 49(12): 1392-1398.
- LI FL, BAO WK, 2005. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change [J]. *Chin Bull Bot*, (S1): 118-127. [李芳兰, 包维楷, 2005. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应 [J]. *植物学通报*, (S1): 118-127.]
- LI XY, TENG ZY, XU QJ, et al., 2017. Effects of shading on anatomical structure and photosynthetic characteristics of *Ribes nigrum* L. leaves [J]. *Bull Bot Res*, 37(4): 521-528. [李芯妍, 滕志远, 徐启江, 等, 2017. 遮荫对黑茶藨子叶片形态结构和光合特性的影响 [J]. *植物研究*, 37(4): 521-528.]
- LIANG F, ZHENG CS, SUN XZ, et al., 2010. Effects of low temperature and weak light stress and its recovery on the photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of cut flower chrysanthemum [J]. *Chin J Appl Ecol*, 21(1): 29-35. [梁芳, 郑成淑, 孙宪芝, 等, 2010. 低温弱光胁迫及恢复对切花菊光合作用和叶绿素荧光参数的影响 [J]. *应用生态学报*, 21(1): 29-35.]
- LICHTENTHALER HK, 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes [J]. *Methods Enzymol*, 148: 350-382.
- LÜ JH, WANG X, FENG YM, et al., 2012. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and anatomical structure of *Trollius chinensis* Bunge [J]. *Acta Ecol Sin*, 32(19): 6033-6043. [吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 等, 2012. 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响 [J]. *生态学报*, 32(19): 6033-6043.]
- MAO LZ, LU HF, WANG Q, et al., 2007. Comparative photosynthesis characteristics of *Calycanthus chinensis* and *Chimonanthus praecox* [J]. *Photosynthetica*, 45(4): 601-605.
- OGUCHI R, HIKOSAKA K, HIROSE T, 2003. Does the photosynthetic light acclimation need change in leaf anatomy? [J]. *Plant Cell Environ*, 26(4): 505-512.
- QI JX, HAO YB, ZHANG M, et al., 2002. Correlations of anthocyanins and chlorophyll in peach leaves [J]. *Acta Horti Sin*, 29(3): 274-275. [齐建勋, 郝艳宾, 张玫, 等, 2002. 桃叶片中花青苷含量与叶绿素含量的相关关系 [J]. *园艺学报*, 29(3): 274-275.]
- QIN YZ, XING Z, ZOU JF, et al., 2014. Effects of sustained weak light on seedling growth and photosynthetic characteristics of potato seedlings [J]. *Sci Agric Sin*, 47(3): 537-545. [秦玉芝, 邢铮, 邹剑锋, 等, 2014. 持续弱光胁迫对马铃薯苗期生长和光合特性的影响 [J]. *中国农业科学*, 47(3): 537-545.]
- SHEN ZG, CHEN CQ, WANG LL, 2010. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of three *Dendrobium* species [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 30(10): 2067-2073. [沈宗根, 陈翠琴, 王岚岚, 等, 2010. 3种石斛光合作用和叶绿素荧光特性的比较研究 [J]. *西北植物学报*, 30(10): 2067-2073.]
- SHENG JY, CUI WX, ZHANG EJ, et al., 2020. Morphological structure observation and photosynthetic characteristics analysis of taro leaf [J]. *J Biol*, 37(2): 61-64. [盛洁悦, 崔文雪, 张二金, 等, 2020. 芋叶形态结构观察及光合特征分析 [J]. *生物学杂志*, 37(2): 61-64.]
- SHEUE CR, PAO SH, CHIEN LF, et al., 2012. Natural foliar variegation without costs? The case of *Begonia* [J]. *Ann Bot*, 109: 1065-1074.
- SMITH AP, 1986. Ecology of a leaf color polymorphism in a tropical forest species: habitat segregation and herbivory [J]. *Oecologia*, 69: 283-287.
- SOLTAU U, DÖTTERL S, LIEDE-SCHUMANN S, 2009. Leaf variegation in *Caladium steudneriifolium* (Araceae): a case of mimicry? [J]. *Evol Ecol*, 23: 503-512.
- SONG J, LI SF, LI SF, et al., 2019. Effects of shading on photosynthesis and anatomical structure in leaves of *Rhododendron* [J]. *Guihaia*, 39(6): 802-811. [宋杰, 李树发, 李世峰, 等, 2019. 遮阴对高山杜鹃叶片解剖和光合特性的影响 [J]. *广西植物*, 39(6): 802-811.]
- SUN K, WANG QR, 1999. Introduction and cultivation of *Viola prionantha* Bunge and *Viola monbeigii* W. Beck [J]. *J NW Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 35(4): 52-54. [孙坤, 王庆瑞, 1999. 甘肃早开堇菜和维西堇菜引种驯化初步研究 [J]. *西北师范大学学报(自然科学版)*, 35(4): 52-54.]
- TANG XL, LIU GZ, JIANG J, et al., 2020. Effects of shading on the chlorophyll fluorescence characteristics and light energy partitioning of one- and three-year-old *Phoebe bournei* seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 39(10): 3247-3254. [唐星林, 刘光正, 姜姜, 等, 2020. 遮阴对闽楠一年生和三年生幼树叶叶绿素荧光特性及能量分配的影响 [J]. *生态学杂志*, 39(10): 3247-3254.]
- TERASHIMA I, INOUE Y, 1985. Palisade tissue chloroplasts and spongy tissue chloroplasts in spinach: biochemical and ultrastructural differences [J]. *Plant Cell Physiol*, 26(1): 63-75.
- TONG SH, LIU N, WANG J, et al., 2020. Ecological and physiological adaptabilities of *Catharanthus roseus* to tropical coral island [J]. *Guihaia*, 40(3): 384-394. [童升洪, 刘楠, 王俊, 等, 2020. 长春花(*Catharanthus roseus*)对热带珊瑚岛生理生态适应性研究 [J]. *广西植物*, 40(3): 384-394.]
- TSUKAYA H, OKADA H, MOHAMED M, 2004. A novel feature of structural variegation in leaves of the tropical plant

- Schismatoglottis calyptrata* [J]. J Plant Res, 117: 477–480.
- WANG JF, FENG YL, LI Z, 2003. Acclimation of photosynthesis to growth light intensity in *Chromolaena odorata* L. and *Gynura* sp. [J]. J Plant Physiol Mol Biol, 29(6): 542–548. [王俊峰, 冯玉龙, 李志, 2003. 飞机草和兰花菊三七光合作用对生长光强的适应 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 29(6): 542–548.]
- WANG Y, LIU N, REN H, et al., 2015. Responses of leaf morphological and physiological characteristics of *Begonia fimbristipula* Hance to light intensit [J]. J Ecol Environ, 24(6): 957–964. [汪越, 刘楠, 任海, 等, 2015. 紫背天葵 (*Begonia fimbristipula* Hance) 叶片形态和生理生态特征对不同光强的响应 [J]. 生态环境学报, 24(6): 957–964.]
- WANG Y, BURGESS SJ, DE BECKER EM, et al., 2020. Photosynthesis in the fleeting shadows: an overlooked opportunity for increasing crop productivity? [J]. Plant J, 101(4): 874–884.
- WANG YF, LI HQ, MA WL, 2007. The exprimental guide for botany [M]. Guangzhou: South China University of Technology Press. [王幼芳, 李宏庆, 马炜梁, 2007. 植物学实验指导 [M]. 广州: 华南理工大学出版社.]
- WNAG YL, 2017. Research on reproductive ecology of *Viola monbeigii* with dimorphic flowers [D]. Lanzhou: Northwest Normal University. [王亚莉, 2017. 两型花植物维西堇菜的繁殖生态学研究 [D]. 兰州: 西北师范大学.]
- WANG YN, DONG LN, DING YF, et al., 2020. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of four *Corydalis* species [J]. Chin J Appl Ecol, 31(3): 769–777. [王亚楠, 董丽娜, 丁彦芬, 等, 2020. 遮阴对 4 种紫堇属植物光合特性和叶绿素荧光参数的影响 [J]. 应用生态学报, 31(3): 769–777.]
- XIA GW, SUN XM, CHEN DS, et al., 2019. Spatial variation of photosynthetic characteristics in canopy of *Larix kaempferi* [J]. Sci Silv Sin, 55(6): 13–21. [夏国威, 孙晓梅, 陈东升, 等, 2019. 日本落叶松冠层光合特性的空间变化 [J]. 林业科学, 55(6): 13–21.]
- ZHANG CY, FANG YM, JI HL, et al., 2011. Effects of shading on photosynthesis characteristics of *Photinia* × *frasery* and *Aucuba japonica* var. *variegata* [J]. Chin J Appl Ecol, 22(7): 1743–1749. [张聪颖, 方炎明, 姬红利, 等, 2011. 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, 22(7): 1743–1749.]
- ZHANG Y, HAYASHI T, HOSOKAWA M, et al., 2009. Metallic lustre and the optical mechanism generated from the leaf surface of *Begonia rex* Putz. [J]. Sci Hortic Amst, 121: 213–217.
- ZHEN W, ZHANG FM, 2000. The effects of low light intensity on photosynthetic characteristics and ultrastructure of cucumber functional leaves [J]. Acta Hortic Sin, 27(4): 290–292. [甄伟, 张福墀, 2000. 弱光对黄瓜功能叶片光合特性及超微结构的影响 [J]. 园艺学报, 27(4): 290–292.]
- ZHOU Y, HUANG L, WEI XL, et al., 2017. Physiological, morphological, and anatomical changes in *Rhododendron agastum* in response to shading [J]. Plant Growth Regul, 81(1): 23–30.

(责任编辑 蒋巧媛)