

DOI:10.11937/bfyy.201708019

# 外源钙离子对红掌叶片气孔特征及气体交换参数的影响

李 菲<sup>1</sup>, 张 浩<sup>2</sup>, 刘 亮<sup>1</sup>, 郭 丽丽<sup>1</sup>, 王 利书<sup>1</sup>, 郑 云 普<sup>1,3</sup>

(1. 河北工程大学 水电学院, 河北 邯郸 056038; 2. 邯郸学院 生命科学与技术学院, 河北 邯郸 056005;

3. 中国科学院 地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101)

**摘 要:**以红掌叶片为试材, 采用不同浓度  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  (0、2、4、6、8  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 溶液对红掌进行 2 周的培养, 对气孔密度、气孔解剖结构(气孔长度、宽度、周长、面积、形状指数和面积指数), 气孔空间分布格局和叶片气体交换进行了测定, 以探究外源  $\text{Ca}^{2+}$  对红掌叶片气孔特征及气体交换参数的影响。结果表明: 当  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 4  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时, 气孔的周长达到最大值, 且此时气孔变得最为扁长。另外,  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的升高使得气孔的宽度增加约 10%。当  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 6  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时气孔密度最高, 但气孔空间格局却最不规则。然而, 该研究中设置的 5 个  $\text{Ca}^{2+}$  浓度均没有对气孔开口面积产生显著的影响( $P < 0.05$ )。另外, 随着外源钙离子浓度的增加红掌的净光合反应速率( $P_n$ )呈现出升高的趋势, 但各处理间  $P_n$  差异不显著, 且均低于对照组。此外, 红掌叶片的蒸腾速率和气孔导度在不同外源钙离子处理下也没有发生显著的变化。说明外源钙处理对于红掌气孔特征和生理过程的影响非常有限, 这可能是由于外源钙提高气孔密度有利于气体交换的正效应同减弱气孔分布格局规则性不利于气体交换的负相应相抵消, 从而导致红掌的生理参数没有发生显著的变化。

**关键词:**  $\text{Ca}^{2+}$ ; 光合作用; 蒸腾速率; 气孔导度; 气孔空间分布格局

**中图分类号:** S 682.1<sup>+</sup>4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2017)08-0080-06

气孔为植物表皮所特有的孔状结构, 是植物体通过吸收  $\text{CO}_2$  和蒸腾水分同大气进行气体交换的主要通路<sup>[1-2]</sup>。植物能够通过改变气孔开度、气孔频度以及空间分布格局来进一步调控气体交换的效率<sup>[2-4]</sup>。前人研究发现, 植物叶片气孔开口大小受到诸多环境因素如光照、温度、湿度和大气  $\text{CO}_2$  浓度等

影响<sup>[5-6]</sup>。然而, 这些外界环境变化的信号进入细胞后, 通常要依靠细胞内的信号分子或者第二信使进一步传递和放大, 最终引起气孔的运动<sup>[7]</sup>。钙不仅是植物生长所必需的营养元素之一, 还作为偶联胞外信号与胞内生理生化反应的第二信使, 与钙调素结合调节多种酶的活性和细胞功能, 参与脱落酸(ABA)、保卫细胞活性氧(ROS)和  $\text{CO}_2$  等诱导的气孔关闭过程<sup>[8]</sup>。另外, ABA 通过直接激活质膜上内向钙离子通道或者与保卫细胞受体结合诱导肌醇三磷酸(IP3)和环腺苷酸二磷酸核糖(cADPR), 促进细胞内 Ca 库中  $\text{Ca}^{2+}$  释放使细胞质中钙离子含量增加, 最终导致气孔的关闭<sup>[9-10]</sup>。

前人研究主要集中在逆境条件下(干旱胁迫、盐胁迫和热胁迫等)外源钙作为植物体内重要的信号传递物质, 对缓解植物受胁迫程度和提高抗逆性等方面的关键作用<sup>[11-12]</sup>。然而, 目前有关外源钙离子对植物气孔影响的研究重点集中在  $\text{Ca}^{2+}$  作为第二信使在细胞信号转导通路中的作用机理方面, 且外源

**第一作者简介:** 李菲(1993-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态学。E-mail: 2365580744@qq.com.

**责任作者:** 郑云普(1981-), 男, 博士, 副教授, 研究方向为全球变化生态学及植物生理生态学。E-mail: zhengyunpu\_000@sina.com.

**基金项目:** 国家自然科学基金青年资助项目(31400418); 河北省自然科学基金面上资助项目(C2016402088); 河北省高等学校青年拔尖人才计划资助项目(BJ2016012); 中国博士后科学基金面上资助项目(2014M561044); 中国博士后科学基金特别资助项目(2016T90128); 邯郸市科技计划资助项目(1622201052); 邯郸学院校级科研资助项目(15217)。

**收稿日期:** 2016-12-12

钙离子如何影响植物叶片表面气孔频度、气孔开口大小、气孔空间分布格局,从而改变叶片的气体交换参数的问题尚鲜见比较全面的回答。该研究通过设置红掌(*Anthurium scherzerianum* Schott)培养液中不同的  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  浓度,研究外源  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对气孔密度、气孔结构特征(气孔长度、宽度、周长、面积、气孔形状指数等)、气孔空间分布格局以及气体交换参数的影响,探讨外源钙通过调整气孔结构特征和分布格局对红掌生理过程产生影响的潜在机理,同时也为重要观赏园艺植物红掌栽培实践中土壤或培养液中最适钙离子浓度的筛选提供试验数据和参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试红掌为市购长势良好、外形相似、大小相同的植株。

### 1.2 试验方法

将红掌植株幼苗 15 株,均分为 5 组,在自来水中培养 2 周后,移至不含有  $\text{Ca}^{2+}$  的改良霍格兰氏营养液中,室温下培养 2 周后在改良霍格兰氏营养液中分别添加  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  浓度为 0、2、4、6、8  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  进行  $\text{Ca}^{2+}$  处理,其中以  $\text{Ca}^{2+}$  浓度 0  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  为对照组。培养期间利用温度计和湿度计每天记录试验处理区的日平均气温和相对空气湿度,保证不同  $\text{Ca}^{2+}$  处理间的温度和相对空气湿度的一致。营养液每周更换 1 次,培养 2 周。

### 1.3 项目测定

**1.3.1 气孔样片的采集** 气孔样品采集采用印记法,用无色透明的指甲油涂于红掌叶片背面,避开主脉和大的次级脉,待指甲油晾干后用镊子取下印迹薄片置于载玻片上在 Leica 显微镜(DM2500, Leica-Corp, Germany)10 倍目镜下观察。每株采用 3 个叶片,随机选择 5 个不同的视野用显微镜装备的照相机(DFC 300-FX, Leica Corp, Germany)各拍 5 张照片,从中选取 3 张照片计算气孔的密度。在每张照片上选择 20 个清晰的气孔利用 Auto CAD 2010 软件测量气孔的长、宽、周长和面积整理在 Excel 并计算形状指数及气孔指数(stomatal aperture area index,简称 SAAD)。形状指数  $S = P/2 \sqrt{\pi A}$ ,其中  $S$  为气孔的形状指数; $P$  为气孔的开口周长(mm); $A$  为气孔的开口面积( $\text{mm}^2$ ),气孔指数越大,则表明气孔形状越扁长。

**1.3.2 气体交换参数的测定** 选取长势一致的植株,选取各处理完全展开的新叶,采用便携式光合测

定仪(Lcpro-SD, ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, UK)测定光合气体交换参数。设置光照强度为 1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,叶室内温度 25  $^{\circ}\text{C}$ ,选取不同叶位的叶片并且每次测定重复 3 次,测定其净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $E$ )。

**1.3.3 气孔空间格局的分布** 将每个气孔开口最中间位置为单点,利用 ArcGIS 10.0 软件将照片在相同坐标系进行数字化处理,得到每个气孔坐标值,利用所有单点距离的二阶矩阵探究其不同尺度上的二维分布格局<sup>[13]</sup>。最小邻域距离  $L_{\text{hat}}(d) = \sqrt{K(d)/\pi} - d$ , $d$  为气孔空间分布尺度。采用蒙特卡洛算法模拟随机分布点 1 000 次确定 95%的可信任区间。当所有  $d$  值为  $L_{\text{hat}}(d)$  距离均相等时,分布格局为随机分布;若  $L_{\text{hat}}(d)$  值大于 95%的可信任区间,气孔为簇状分布格局;若  $L_{\text{hat}}(d)$  值在 95%的可信任区间内,气孔为随机分布;若  $L_{\text{hat}}(d)$  值小于 95%的可信任区间则为规则分布<sup>[13]</sup>。

### 1.4 数据分析

采用 Excel 软件统计各参数的平均值和标准误差并作图,采用 SPSS 13.0 软件对试验数据进行统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 外源 $\text{Ca}^{2+}$ 对红掌气孔特征的影响

由表 1 可知,当培养液  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 0  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  (CK) 时红掌叶片平均气孔密度为 65.3 个  $\cdot \text{mm}^{-2}$ ;当  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 2、4  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,气孔密度分别为 59.0、47.0 个  $\cdot \text{mm}^{-2}$ ;  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 6  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,气孔密度达到最大值,为 69.3 个  $\cdot \text{mm}^{-2}$ ,比 4  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理下的气孔密度显著增加 47.5% ( $P < 0.05$ )。  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 8  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,红掌叶片的气孔密度又呈现降低的趋势。

不同钙离子浓度对气孔长度、周长、宽度和气孔形状指数均产生了显著的影响( $P < 0.05$ ),但并未显著改变气孔面积和气孔面积指数( $P > 0.05$ )。  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 4  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时红掌的气孔长度、气孔周长和气孔形状指数均达到最大值,分别为 35.58、94.78  $\mu\text{m}$  和 1.10%,且气孔周长显著高于其它处理( $P < 0.05$ );而气孔长度和气孔形状指数仅与 6、8  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理之间差异显著( $P < 0.05$ )。气孔宽度随  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的提高而逐渐增加,8  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理达到最大值,为 23.19  $\mu\text{m}$ ,此时的气孔宽度显著高于 0、2、4  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理( $P < 0.05$ ),但与 6  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理气孔宽度差异并不显著( $P > 0.05$ )。

表 1

钙离子对气孔特征的影响

Table 1

Effect of  $\text{Ca}^{2+}$  on stomatal characteristics

气孔特征 Stomatal characteristic	钙离子浓度 $\text{Ca}^{2+}$ concentration/( $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )				
	0	2	4	6	8
气孔密度 SD/(个 $\cdot \text{mm}^{-2}$ )	65.3 $\pm$ 4.9ab	59.0 $\pm$ 15.2ab	47.0 $\pm$ 3.2b	69.3 $\pm$ 12.2a	56.7 $\pm$ 4.9ab
气孔长度 Stomatal length/ $\mu\text{m}$	34.27 $\pm$ 3.58a	34.28 $\pm$ 3.25ab	35.58 $\pm$ 2.24a	32.68 $\pm$ 2.63b	32.78 $\pm$ 2.32b
气孔宽度 Stomatal width/ $\mu\text{m}$	21.12 $\pm$ 2.04b	21.38 $\pm$ 2.30b	21.37 $\pm$ 1.96b	22.14 $\pm$ 1.87ab	23.19 $\pm$ 2.86a
气孔周长 Stomatal perimeter/ $\mu\text{m}$	91.23 $\pm$ 7.94b	92.22 $\pm$ 7.00b	94.78(7.57a	88.56 $\pm$ 5.26b	89.45 $\pm$ 4.94b
气孔面积 Stomatal area/ $\mu\text{m}^2$	564.00 $\pm$ 78.00a	582.00 $\pm$ 91.00a	597.00 $\pm$ 67.00a	560.00 $\pm$ 64.00a	570.00 $\pm$ 55.00a
气孔形状指数 Stomatal shape index	1.09 $\pm$ 0.07ab	1.08 $\pm$ 0.03ab	1.10 $\pm$ 0.07a	1.06 $\pm$ 0.02b	1.06 $\pm$ 0.02b
气孔面积指数 Stomatal area index	1.13 $\pm$ 0.06a	1.17 $\pm$ 0.05a	1.19 $\pm$ 0.05a	1.12 $\pm$ 0.07a	1.14 $\pm$ 0.06a

注:表中数据为平均值 $\pm$ 标准差。不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。下同。

Note: Data in the Table are mean $\pm$ SD. Different lowercase letters show significant difference at 0.05 level. The same as below.

## 2.2 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度对气孔空间分布格局的影响

由图 1 可知,红掌的气孔在小尺度范围内为规则分布(150~200  $\mu\text{m}$ ),而在大尺度范围内为呈现随机分布(>200  $\mu\text{m}$ )。  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 2、4、8  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理下红掌气孔空间分布的  $L_{\text{hat}}(d)$  最小值分别为 -5.06、-5.02 和 -5.04,显著低于对照(0  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )的  $L_{\text{hat}}(d)$  最小值为 -4.74,而 6  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理下的  $L_{\text{hat}}(d)$  最小值为 -3.86,显著高于对照 22.8%,表明 2、4、8  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理使红掌气孔的空间分布格局变得更加规则,而 6  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理使气孔空间分布格局的规则程度与对照相比有所下降。另外,不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度处理下  $L_{\text{hat}}(d)$  最小值均出现在大约 60  $\mu\text{m}$  尺度处,表明红掌气孔在 60  $\mu\text{m}$  空间尺度上分布最规则,且外源  $\text{Ca}^{2+}$  没有使最规则分布的空间尺度发生变化。此外,  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 2  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时气孔分布格局在 150  $\mu\text{m}$  空间尺度时由规则分布转变为随机分布,而对照、4、6、8  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理的气孔分布格局几乎同时在 200  $\mu\text{m}$  空间尺度时由规则分布转变为随机分布。

## 2.3 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度对气体交换参数的影响

由表 2 可知,叶片净光合速率( $P_n$ )逐渐随着外源  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的升高而增加,即  $\text{Ca}^{2+}$  浓度由 2  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  提高为 8  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,红掌的  $P_n$  由 0.18  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  增加到 0.84  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,

提高了约 4 倍。尽管叶片的  $P_n$  随  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的增加而逐渐升高,但是所有外源钙添加处理的  $P_n$  仍低于对照组( $P < 0.05$ )。胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )对不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度处理的响应呈现与  $P_n$  相反的变化趋势,即  $C_i$  随着外源  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的增加而逐渐降低,2  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理  $C_i$  达到最大值 350  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,比对照组和 8  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理组分别提高了 105% 和 72%。该研究发现,外源钙离子添加对叶片的蒸腾速率和气孔导度几乎未产生影响。

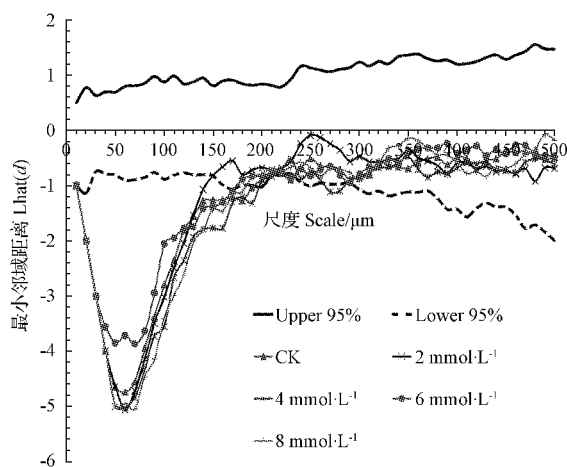
图 1 外源  $\text{Ca}^{2+}$  对气孔的空间分布格局的影响Fig. 1 Effect of exogenous  $\text{Ca}^{2+}$  on spatial distribution pattern of stomata

表 2

 $\text{Ca}^{2+}$  对红掌气体交换参数的影响

Table 2

Effect of  $\text{Ca}^{2+}$  on gas exchange parameters of *Anthurium scherzerianum*

气体交换参数 Gas exchange parameters	钙离子浓度 $\text{Ca}^{2+}$ concentration/( $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )					P 值 P value
	0	2	4	6	8	
净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	1.06 $\pm$ 0.69a	0.18 $\pm$ 0.05b	0.55 $\pm$ 0.23ab	0.54 $\pm$ 0.49ab	0.84 $\pm$ 0.47ab	0.193
蒸腾速率 $E/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.16 $\pm$ 0.01ab	0.17 $\pm$ 0.02a	0.15 $\pm$ 0.01b	0.15 $\pm$ 0.02b	0.15 $\pm$ 0.01b	0.174
气孔导度 $G_s/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.10 $\pm$ 0.02a	0.13 $\pm$ 0.01b	0.09 $\pm$ 0.01ab	0.09 $\pm$ 0.03ab	0.12 $\pm$ 0.02ab	0.532
胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i/(\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1})$	171.00 $\pm$ 93.00b	350.00 $\pm$ 69.00a	282.00 $\pm$ 27.00ab	282.00 $\pm$ 86.00ab	204.00 $\pm$ 10.007b	0.132

### 3 讨论

大多数有关外源钙添加对植物气孔影响的研究主要包括:在胁迫环境下  $\text{Ca}^{2+}$  对于缓解植物受伤害程度和提高抗逆性<sup>[7,14-18]</sup>,或者  $\text{Ca}^{2+}$  作为第二信使参与细胞信号转导过程调控气孔开闭的机理等<sup>[8,19-20]</sup> 方面。目前,外源钙对气孔的发育和形成过程很少受到研究者们的关注,尤其是不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对气孔数量和气孔空间分布格局产生影响,从而改变叶片气体交换过程的研究尚鲜见报道。该研究探讨了不同外源  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对红掌气孔特征和气体交换参数的影响机理,结果表明  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为  $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时红掌的气孔长度、气孔周长和气孔形状指数均达到最大值,而  $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时气孔在叶片表面分布数量最多,表明气孔形态特征和气孔密度均存在最适的  $\text{Ca}^{2+}$  浓度,且其最适  $\text{Ca}^{2+}$  浓度并不相同。因此,气孔形态特征相比气孔密度对外源  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的变化更加敏感,这主要是由于叶片气孔的形成过程比较缓慢,而气孔形态特征的调整相对迅速<sup>[21-23]</sup>。

植物叶片的气体交换效率不仅同气孔频度和气孔开口大小存在密切的联系,还会受到气孔空间分布状况的影响<sup>[24-26]</sup>。高温对蓝莓气孔特征和气体交换参数的影响,发现高温使蓝莓叶片的气孔空间分布变得更加规则,从而显著提高了蓝莓叶片的气体交换效率<sup>[2,27-31]</sup>。郑云普等<sup>[32-35]</sup> 利用农田原位增温的方法研究了玉米叶片气孔特征和气体交换过程对气候变暖的响应,结果表明增温不仅改变了玉米叶片的气孔频度和气孔形状,同时还使气孔在叶片上分布的更加均匀,最终显著提高了玉米叶片的净光合速率和蒸腾速率。该研究结果表明,不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度处理下气孔在红掌叶片上分布的空间格局存在差异,且在  $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时的分布格局与其它  $\text{Ca}^{2+}$  浓度相比规则性最差。因此,尽管  $\text{Ca}^{2+}$  浓度  $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时的气孔密度最大,但此浓度下的气体交换参数没有显著的提高,可能是气孔密度增加的正效应与气孔空间分布规则性减弱的负效应相互抵消的原因。另外,气孔由规则分布转换为随机分布的空间尺度也会对叶片的气体交换效率产生影响。该研究中  $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理的气孔分布格局在空间尺度  $150 \mu\text{m}$  处由规则转变为随机分布,而  $0, 4, 6, 8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理的气孔分布却是在  $200 \mu\text{m}$  转变为随机分布,这也可能是  $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理组  $P_n$  低于对照和其它处理组的原因之一。

通常而言,光合作用过程受到诸多环境因素如

温度、干旱和  $\text{CO}_2$  浓度等的影响<sup>[36-40]</sup>,而许多研究已经证实环境条件的变化会通过钙信号参与的级联反应传递给植物体,使其在叶片气孔结构、气孔开口大小和空间分布格局等方面做出相应的调整<sup>[8,41-43]</sup>,进一步改变  $\text{CO}_2$  气体经气孔扩散到光合作用反应位点的时间和路径,从而通过调控光合作用过程来适应外界环境的变化<sup>[40,44-45]</sup>。该研究发现,红掌的  $P_n$  随着添加外源  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的增加而呈现逐渐升高的趋势,而  $C_i$  的变化截然相反,由此表明不同浓度  $\text{Ca}^{2+}$  添加在气孔水平上没有限制  $P_n$ ,叶片  $G_s$  在不同浓度  $\text{Ca}^{2+}$  处理下影响不显著。表明与对照相比红掌叶片  $P_n$  在外源钙添加条件下的下降,不是由于气孔密度、气孔开口大小和气孔空间分布格局的改变而造成的,有可能是外源钙添加对光合作用过程中涉及的一些关键酶类和蛋白功能或者光合作用反应位点结构等方面产生了影响,即非气孔原因导致了外源钙添加处理红掌的  $P_n$  低于对照组。然而,  $\text{Ca}^{2+}$  作为第二信使通过一系列的级联反应传递细胞信号以改变光合作用关键酶类和蛋白的数量及活性,最终影响光合作用效率的机制极其复杂。因此,有关不同外源  $\text{Ca}^{2+}$  浓度如何通过改变气孔结构与分布状况以及  $\text{Ca}^{2+}$  以第二信使的形式参与光合作用关键酶类和蛋白合成,进一步对光合作用过程产生影响的机理将是未来该领域研究的方向之一。

### 参考文献

- [1] WOODWARD F I. Stomatal numbers are sensitive to increases in  $\text{CO}_2$  from preindustrial levels[J]. *Nature*, 1987, 327: 617-618.
- [2] 朱玉,黄磊,党承华,等. 高温对蓝莓叶片气孔特征和气体交换参数的影响[J]. *农业工程学报*, 2016, 32(1): 218-225.
- [3] 张洁,李天来. 日光温室高温对番茄光合作用及叶绿体超微结构的影响[J]. *园艺学报*, 2005, 32(4): 614-619.
- [4] 何薇,曾祖平,王永红. 药用卷柏的研究概况[J]. *中草药*, 2000(12): 954-956.
- [5] BERGMANN D C. Integrating signals in stomatal development[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(1): 26-32.
- [6] 邹辉,徐康平,谭桂山. 卷柏属植物化学成分及药理活性研究进展[J]. *天然产物研究与开发*, 2012, 24(11): 1655-1670.
- [7] 沈竹夏. 钙信号对气孔调控的作用机制探讨[D]. 杭州:浙江大学, 2009.
- [8] 高巍,尚忠林. 细胞内离子在气孔运动中的作用[J]. *植物学报*, 2010, 45(5): 632-639.
- [9] CIHA A J, BRUN W A. Stomatal size and frequency in soybeans[J]. *Crop Science*, 1975(15): 309-313.
- [10] 刘小龙,李霞,钱宝云,等. 植物体内钙信号及其在调节干旱胁迫中的作用[J]. *西北植物学报*, 2014, 34(9): 1927-1936.
- [11] HUNT L, BAILEY K J, GRAY J E. The signalling peptide EPFL9 is a positive regulator of stomatal development[J]. *New Phytologist*,

2010, 186: 609-614.

[12] 陈华新, 李卫军, 安沙舟, 等. 钙对 NaCl 胁迫下杂交酸模幼苗叶片光抑制的减轻作用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29(5): 449-454.

[13] MING X. The optimal atmospheric CO<sub>2</sub> concentration for the growth of winter wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Plant Physiology, 2015, 184: 89-97.

[14] 姜义宝. 钙对紫花苜蓿抗旱性影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2003.

[15] 辛建华. 钙素对马铃薯生长发育、光合作用及物质代谢影响的研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2008.

[16] 王黎敏, 黄丹枫, 张屹东. 外源 Ca<sup>2+</sup> 对盐胁迫下甜瓜叶片气孔开度的调节[J]. 长江蔬菜, 2011, 2(13): 36-39.

[17] 刘金兰. 外源钙和甜菜碱提高小麦抗旱性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2009.

[18] 张国显. 外源钙缓解低夜温导致番茄叶片光抑制的机理[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2015.

[19] 张蓓. 光暗条件下蚕豆上下表皮气孔运动比较研究[D]. 西安: 陕西师范大学, 2008.

[20] 马延宏. 环境胁迫下植物细胞 ABA 的信号转导途径[J]. 陕西农业科学, 2009, 4(12): 121-124.

[21] 王曙光, 李中青, 贾寿山, 等. 小麦叶片气孔性状与产量和抗旱性的关系[J]. 应用生态学报, 2013, 24(6): 1609-1614.

[22] 王碧霞, 曾永海, 王大勇, 等. 叶片气孔分布及生理特征对环境胁迫的响应[J]. 干旱地区农业研究, 2010, 28(2): 122-126.

[23] SHANG Z, LAOHAVISIT A, DAVIES J M. Extracellular ATP activates an *Arabidopsis* plasma membrane Ca<sup>2+</sup> permeable conductance [J]. Plant Signaling & Behavior, 2009(4): 989-991.

[24] ZHENG Y P, XU M, HOU R X, et al. Effects of experimental warming on stomatal traits in leaves of maize (*Zea mays* L.) [J]. Ecology and Evolution, 2013(3): 3095-3111.

[25] XU Z Z, ZHOU G S, SHIMIZU H. Effects of soil drought with nocturnal warming on leaf stomatal traits and mesophyll cell ultrastructure of a perennial grass [J]. Crop Science, 2009, 49: 1843-1851.

[26] LAMMERTSMA E I, BOER H J, DEKKER S C, et al. Global CO<sub>2</sub> rise leads to reduced maximum stomatal conductance in Florida vegetation [J]. Proceedings of National Academy of Sciences, 2011, 108: 4035-4040.

[27] 朱玉, 郝立华, 黄磊, 等. 不同温度对 3 种北高丛蓝莓气孔特征

和气体交换参数的影响[J]. 中国农业大学学报, 2016, 21(7): 43-52.

[28] 黄磊, 姜国斌, 朱玉, 等. 高温对北高丛蓝莓叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学杂志, 2016, 35(4): 871-879.

[29] 黄磊, 孙耀清, 郝立华, 等. 高温对北高丛越橘叶片结构和生理代谢的影响[J]. 园艺学报, 2016, 43(6): 1044-1056.

[30] 朱玉, 黄磊, 郑云普, 等. 高温对高丛越橘叶片气孔特征和气体交换参数的影响[J]. 果树学报, 2016, 33(4): 444-456.

[31] 朱玉, 黄磊, 党承华, 等. 高温对蓝莓叶片气孔特征和气体交换参数的影响[J]. 农业工程学报, 2016, 32(1): 218-225.

[32] 郑云普. 华北平原典型农田生态系统玉米叶片的结构、生及生化特性对全球变暖的响应与适应[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.

[33] 郑云普, 党成华, 郝立华, 等. 华北平原玉米叶片光合及呼吸过程对实验增温的适应性[J]. 生态学报, 2016, 36(16): 5236-5246.

[34] 郑云普, 徐明, 王建书, 等. 气候变暖对华北平原玉米叶片形态结构和气体交换过程的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(6): 1526-1538.

[35] 郑云普, 徐明, 王建书, 等. 玉米叶片气孔特征及气体交换过程对气候变暖的响应[J]. 作物学报, 2015, 41(4): 601-612.

[36] 高煜珠, 王忠. 关于光呼吸与光合作用关系的研究: II 环境因素对光合作用的影响及其与光呼吸的关系[J]. 植物生理学报, 1982, 8(4): 373-384.

[37] 赵黎明, 李明, 郑殿峰, 等. 水稻光合作用研究进展及其影响因素分析[J]. 北方水稻, 2014, 44(5): 66-71.

[38] 刘芳. 影响农作物光合作用的因素[J]. 新疆农业科技, 2008, 6(83): 16.

[39] 王瑞, 陈永忠, 杨小胡, 等. 盆油茶光合作用及其影响因素研究进展[J]. 2007, 25(2): 78-83.

[40] 吕东. ATHK1 参与 ABA 诱导气孔关闭的信号转导过程[D]. 郑州: 河南大学, 2012.

[41] 蔡喜悦, 陈晓德, 刘成, 等. 外源钙对干旱胁迫下复羽叶栎树幼苗水分及光合特性的影响[J]. 北方园艺, 2013(10): 58-62.

[42] 孙丽, 吴忠义, 李学东, 等. 植物气孔运动过程中的信号转导机制[J]. 植物生理学报, 2006, 42(6): 1203-1210.

[43] 郑远, 陈兆进. 植物细胞器钙信号研究进展[J]. 植物生理学报, 2015, 51(8): 1195-1203.

[44] 万东石, 李红玉, 张立新, 等. 植物体内干旱信号的传递与基因表达[J]. 西北植物学报, 2003, 23(1): 151-157.

[45] 陶宏征, 赵昶灵, 李唯奇. 植物对低温的光合响应[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2012, 28(6): 501-508.

## Effects of Exogenous Ca<sup>2+</sup> on Stomatal Traits and Gas Exchange Parameters of *Anthurium scherzerianum*

LI Fei<sup>1</sup>, ZHANG Hao<sup>2</sup>, LIU Liang<sup>1</sup>, GUO Lili<sup>1</sup>, WANG Lishu<sup>1</sup>, ZHENG Yunpu<sup>1,3</sup>

(1. School of Water Conservancy and Hydropower, Hebei University of Engineering, Handan, Hebei 056038; 2. School of Life Science and Engineering, Handan University, Handan, Hebei 056005; 3. Institute of Geographical Sciences and Natural Resources, Chinese Academy of Sciences/Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Beijing 100101)

**Abstract:** Leaves of *Anthurium scherzerianum* were used as materials. Stomatal density, stomatal anatomic structure (stomatal length, width, perimeter, area, shape index and area index), spatial distribution pattern, and

DOI:10.11937/bfyy.201708020

# 不同激素对“五彩珍珠”番茄再生体系的影响

孙祥科, 李媛媛, 刘雪, 李荣烨, 宿峰

(青岛科技大学 化工学院, 山东 青岛 266042)

**摘要:**以“五彩珍珠”番茄为试材,选取6 d苗龄无菌苗的子叶和下胚轴为外植体,研究了不同激素浓度及对比对番茄愈伤组织的诱导、不定芽分化及生根的影响,以建立番茄再生体系。结果表明:诱导“五彩珍珠”番茄愈伤组织的最佳培养基为MS+0.4 mg·L<sup>-1</sup> IAA+2.0 mg·L<sup>-1</sup> 6-BA,其子叶的诱导率为100%,下胚轴的诱导率为95%;不定芽分化的最佳培养基为MS+0.2 mg·L<sup>-1</sup> IAA+(1.0~3.0)mg·L<sup>-1</sup> 6-BA;诱导生根的最佳培养基为1/2MS+0.10 mg·L<sup>-1</sup> NAA。子叶为最佳外植体,其不定芽的分化率及生长情况均优于下胚轴。

**关键词:**“五彩珍珠”番茄;子叶;下胚轴;再生体系

**中图分类号:**S 641.203.6 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)08-0085-05

番茄(*Solanum lycopersicum*)属茄科(Solanaceae)双子叶植物,是一种重要的蔬菜作物<sup>[1]</sup>。“五彩珍

**第一作者简介:**孙祥科(1992-),男,山东泰安人,硕士研究生,研究方向为生物材料的生物相容性。E-mail:578412902@qq.com.

**责任作者:**宿峰(1965-),女,山东青岛人,博士,副教授,研究方向为生物材料的生物相容性。E-mail:sufengvip@126.com.

**基金项目:**青岛市民生科技计划资助项目(16-6-2-17-nsh);青岛科技大学“大学生创新创业训练计划”资助项目(201501004,201601007)。

**收稿日期:**2016-12-12

珠”番茄口味清甜,营养价值高且风味独特,兼具食用与观赏价值,深受广大消费者青睐。近年来,植物组织培养技术在番茄幼苗生产、品种改良以及基因工程等工作上得到了广泛应用。许多科研工作者利用番茄的子叶、真叶、下胚轴均获得了良好的番茄再生体系<sup>[2-9]</sup>。同时研究表明,番茄再生体系的建立因基因型、外植体及激素的种类、浓度和配比而异<sup>[2-9]</sup>。

番茄再生体系的建立至关重要,它是成功进行遗传转化的前提和保障。该试验以“五彩珍珠”番茄为试材,番茄的子叶和下胚轴为外植体,研究激素的

leaf gas exchange of *Anthurium scherzerianum* were examined with changing the concentration of Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> by 0 (CK), 2, 4, 6, 8 mmol·L<sup>-1</sup> in the nutrition medium to study effects of exogenous Ca<sup>2+</sup> on the stomatal traits and gas exchange parameters of *Anthurium scherzerianum*. The results showed that the stomatal perimeter reached its maximum and the stomata characterized the most prolate shape under the Ca<sup>2+</sup> of 4 mmol·L<sup>-1</sup>. Meanwhile, the stomatal aperture width of 8 mmol·L<sup>-1</sup> was significantly increased by 10% relative to that of CK. The leaves featured with the most of stomata per millimeter leaf area and the highly irregular spatial distribution pattern under the treatment of 6 mmol·L<sup>-1</sup>. However, the stomatal aperture area was not significantly changed by all the Ca<sup>2+</sup> treatments ( $P < 0.05$ ). Moreover, the net photosynthetic rate ( $P_n$ ) was gradually increased with the increase of Ca<sup>2+</sup>, whereas the  $P_n$  of CK was higher than those of four Ca<sup>2+</sup> treatments, and no significant difference on  $P_n$  was found among the CK and the four Ca<sup>2+</sup> treatments. In addition, we also found that Ca<sup>2+</sup> barely affected the leaf stomatal conductance ( $G_s$ ) and transpiration rate ( $E$ ) of *Anthurium scherzerianum*. These results suggested that Ca<sup>2+</sup> had little impact on the stomatal traits and physiological processes might due mainly to the offset on the gas exchange from the positive effects by increasing stomatal density and the negative effects by declining the regularity of stomatal spatial distribution pattern.

**Keywords:** Ca<sup>2+</sup>; photosynthesis; transpiration rate; stomatal conductance; spatial distribution pattern