

芽变突变体彩叶杨光合特性及叶绿体超微结构的研究

黄金亮¹ 张帆^{2,*} 万雪琴¹ 钟宇¹¹四川农业大学林学院,四川 温江 611130;²四川农业大学风景园林学院,四川 温江 611130)

摘要:为探究彩叶杨芽变突变体中红杨和全红杨与野生型绿叶杨 L2025 生长差异的原因,本研究以芽变突变体彩叶杨中红杨和全红杨,以及野生型绿叶杨 L2025 为试验材料,对其叶绿体超微结构和光合特性进行研究。结果表明,中红杨和全红杨叶绿体基粒片层少,叶绿素合成受阻,其受阻位点可能位于 Coprogen III 和 Proto IX 之间,光合色素含量降低,光合作用减弱,净光速率仅为正常绿叶杨 L2025 的 62%~73%。本研究从理论上证实了生产上全红杨、中红杨扦插生长慢的现象,为彩叶杨的推广繁殖提供了一定的参考依据。

关键词:突变体;彩叶杨;叶绿素;超微结构;光合特性

DOI:10.11869/j.issn.100-8551.2019.05.0855

芽变引起的叶绿体突变是一种自然发生的叶色变异现象^[1-2]。很多彩叶植物都来源于自然芽变^[3],如红枫(*Acer palmatum* Atropurpureum)来自于鸡爪槭(*Acer palmatum* Thunb)的自然芽变^[4];中红杨(*Populus deltoids* Zhonghong)来自于美洲黑杨(*Populus deltoids*) L2025 的自然芽变^[5]。目前叶色突变体常用于研究植物光合生理、叶绿素合成、遗传转化等方面^[2]。叶色突变如黄化、白化、红色、超绿色等通常是由于叶片内叶绿素和花青素的相对含量发生变化引起的,因此,芽变可能是由于叶绿体结构改变从而导致叶片光吸收和光合能力降低^[6-8]。如 Walker 等^[9]研究表明,白化突变体葡萄中的核酮糖二磷酸羧化酶(ribulose diphosphate carboxylase, RUBP)的失活导致其光合能力降低;但也有研究表明,黄化突变体水稻光合能力显著高于正常的野生型绿叶^[10]。因此,光合能力的强弱不一定与突变体中光合色素含量高低呈正相关,不同叶色突变体所表现出的光合特性存在差异^[11-13]。

彩叶杨(*Populus deltoids* Quanhong)为杨柳科(Salicaceae)杨属(*Populus*)高大乔木,其叶片光鲜艳丽,且能迅速形成景观效果,观赏价值极高,园林应用前景良好。但在生产栽植中与野生型绿叶杨相比,彩叶杨生

育期有所延迟,且生长势较弱,目前尚未有造成二者生长差异具体原因的报道。因此,本研究以彩叶杨突变体中红杨和全红杨,以及野生型绿叶杨 L2025 为试验材料,对其叶绿体超微结构和光合特性进行研究,探讨芽变引起生长差异的具体原因,以期彩叶杨在园林生产中的进一步推广利用提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

所有材料均种植于成都平原四川农业大学现代科技园区内,其中中红杨(Zhonghong poplar, ZHP)来源于野生型绿叶杨 L2025 的芽变,全红杨(Quanhong poplar, QHP)来自于中红杨芽变。栽种区为成都平原,属亚热带季风气候,年均温 18℃,年均降雨量约 1 000 mm,其栽培土壤理化性质为 pH 值 5.8、有机质 13.87 g·kg⁻¹、全氮 0.65 g·kg⁻¹、全磷 0.31 g·kg⁻¹、全钾 2.43 g·kg⁻¹。选取 3 种长度约 15 cm,直径约 1 cm 的均匀一致的杨树插条,分别同时扦插在直径 37 cm 的花盆中,每个花盆扦插一株,每材料扦插 6 盆,在四川农业大学崇州基地林学院大棚中进行培养,水肥管理条件与常规一致。

收稿日期:2018-01-02 接受日期:2018-04-08

基金项目:四川省科技厅“十三五”育种攻关项目(2016YZGG)

作者简介:黄金亮,男,主要从事杨树新品种选育相关研究。E-mail:364348918@qq.com

* 通讯作者:张帆,女,教授,主要从事园林植物与观赏园艺研究。E-mail:249076668@qq.com

1.2 试验方法

1.2.1 株高、地径和生物量的测定 在一年生扦插苗停止生长时,每种材料选 6 个单株测定其生长量。用卷尺测定各植株的株高,游标卡尺测地径;将各植株分别用自来水充分冲洗后,再用去离子水洗净,105℃杀青 30 min,然后 65℃烘至恒重,测定其干物质量。

1.2.2 色素含量的测定 叶绿素与类胡萝卜素含量的测定参照张宪政^[14]的方法。叶绿素与类胡萝卜素用 80%丙酮:95%乙醇=2:1混合液浸提,其含量用 UV-2450 紫外分光光度计(日本 Shimadzu 公司)测定,设 3 次生物学重复。

叶片花色素苷含量的测定参照 Ubi 等^[15]的方法,用 1%盐酸甲醇溶液浸提,采用紫外分光光度计测定 530 nm 和 657 nm 处的吸光度值(OD),并计算花青素含量,设 3 次生物学重复。

1.2.3 叶绿素代谢过程中间产物的测定 δ -氨基乙酰丙酸(δ -aminolevulinic acid, ALA)的提取及其含量测定参照王凌健等^[16]的方法;胆色素原(porphobilinogen, PBG)、尿卟啉原 III (urogen III)和粪卟啉原 III (coprogen III)的测定参照 Bogorad^[17]的方法;原卟啉 IX(proto IX)、原叶绿素酸酯(pchlide)和镁原卟啉(Mg-Proto)含量测定参照 Rebeiz 等^[18]的方法。测定结果采用相对定量的方法表示,即用红叶杨测定计算结果相对于对照野生型绿叶杨 L2025 含量来表示叶绿素合成前体物含量。

1.2.4 光合作用测定 采用 LI-6400 便携式光合系统(美国 LI-COR 公司)配以荧光叶室测定成熟叶片的净光合速率。仪器参数按照万雪琴等^[19]的方法进行设置。

1.2.5 叶绿体超微结构的观察 参照刘仁林等^[20]的方法,利用 H-600 透射电镜(日本 Hitachi 公司)进行叶绿体超微结构的观察。

1.3 数据处理

采用 Photosyn Assistant 软件拟合各植株的光响应曲线得出光饱和点、表光量子效率、呼吸速率、最大净光合速率。采用 SPSS 11.0 对叶绿素代谢过程各中间产物含量与生长量及色素含量之间进行相关性分析和差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 彩叶杨与绿叶杨 L2025 在叶色和生长方面的差异

突变体与野生型相比在生长势上差异明显,全

红杨的芽深红色,萌芽后,叶片及嫩枝在 3-6 月为深红色到紫色,7-9 月转变成淡紫色,10 月以后至落叶前转变成鲜红色。中红杨的芽红色,萌芽后,叶片和嫩枝在 3-6 月表现为红色,7-9 月转变成淡红色,10 月以后至落叶前有返绿现象,表现出半红半绿。L2025 的芽和枝条均为绿色,萌芽后,整个生长季节其叶片和枝条也均为绿色。由图 1 可知,3 种材料的一年生扦插苗长势差异显著,全红杨的株高、地径和干重分别较 L2025 显著降低了 45.4%、47.27%和 50.7%,而中红杨的株高、地径和干重介于全红杨和 L2025 之间。综上,全红杨的生长明显弱于 L2025,且二者差异显著。

2.2 彩叶杨和绿叶杨 L2025 色素含量的差异

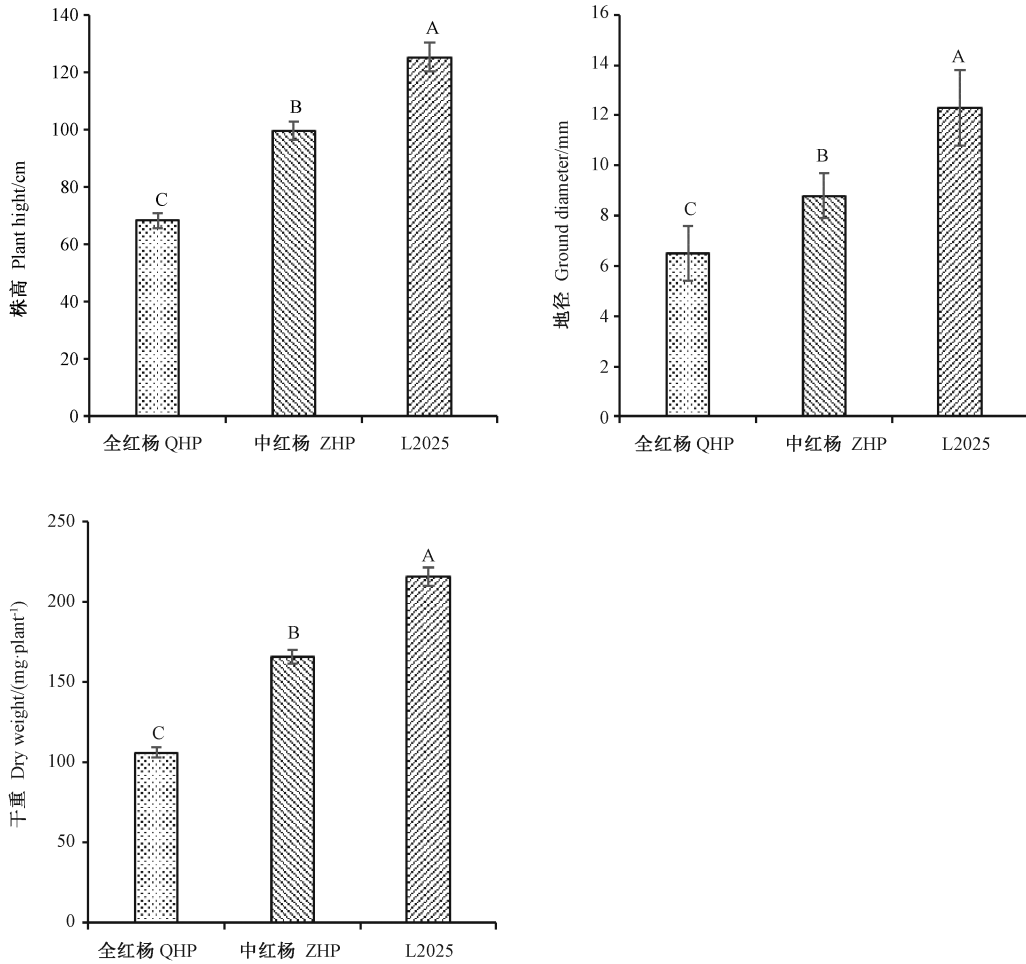
由图 2 可知,全红杨和中红杨总叶绿素含量分别较 L2025 降低了 35.8%和 28.1%。其中,叶绿素 a 分别降低了 38.3%和 27.7%,叶绿素 b 分别降低了 28.7%和 29.3%。全红杨和中红杨的胡萝卜素含量差异不大,分别较 L2025 降低了 40.9%和 33.1%。此外,全红杨和中红杨花青素含量分别是 L2025 的 15.6 倍和 6.22 倍。形态观察表明,全红杨的叶片呈深紫红色,中红杨的叶片呈紫红偏绿色,L2025 叶片完全呈绿色,这与其花青素的含量变化趋势相符。

2.3 彩叶杨与绿叶杨 L2025 叶绿素合成中间代谢产物的变化

由图 3 可知,全红杨和中红杨叶片中 ALA、PBG、Urogen III 和 Coprogen III 含量均显著高于 L2025,分别是 L2025 的 655.2%、200.9%、344.8%、194%和 314.4%、214.5%、495.1%、203.0%;而 Proto IX、Mg-Proto 的含量显著低于 L2025,分别是 L2025 的 85.4%、84.0%和 66.7%、88.0%,全红杨和中红杨的 Pchlide 与 L2025 差异不显著,分别为 L2025 的 100.4%和 96.6%。由此说明,2 种红叶杨叶绿素生物合成代谢可能受阻,受阻位点初步界定为 Coprogen III 到 Proto IX 之间,红叶杨叶片叶绿素含量减少可能是叶绿素合成受阻导致的。

2.4 彩叶杨与绿叶杨 L2025 叶绿素合成中间代谢产物与色素含量、生长量之间的相关性

由表 1 可知,无论是野生型绿叶杨 L2025 还是突变体全红杨和中红杨,其叶绿素各中间代谢产物含量与叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素、类胡萝卜素含量、株高、地径及干重呈正相关关系,与花青素含量呈负相关。表明,杨树植株的生长与光合色素合成代谢途径中间产物含量密切相关。



注:不同大写字母表示在 0.01 水平上差异显著。下同。

Note: Different capital letters mean significant difference at 0.01 level. The same as following.

图 1 彩叶杨与绿叶杨 L2025 一年生扦插苗株高、地径及干重的差异

Fig.1 The differences in height, ground diameter and dry weight of one-year old cuttings between color-leaved poplar and L2025 poplar

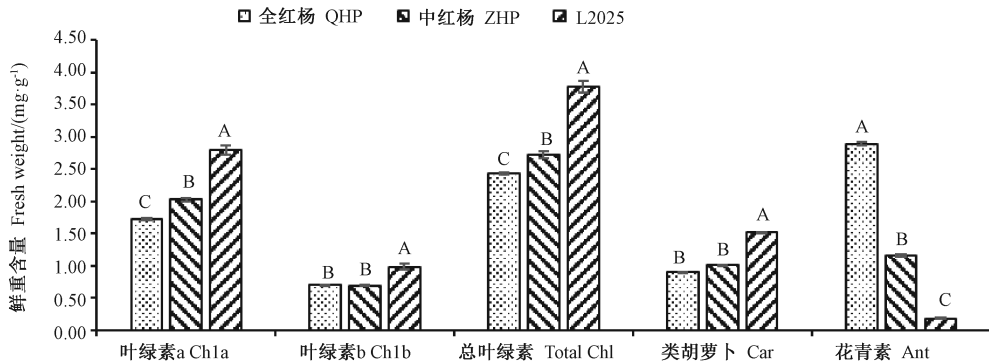


图 2 彩叶杨与绿叶杨 L2025 鲜叶片色素含量的差异

Fig.2 The differences in pigment content in the fresh leaves between color-leaved poplar and L2025 poplar

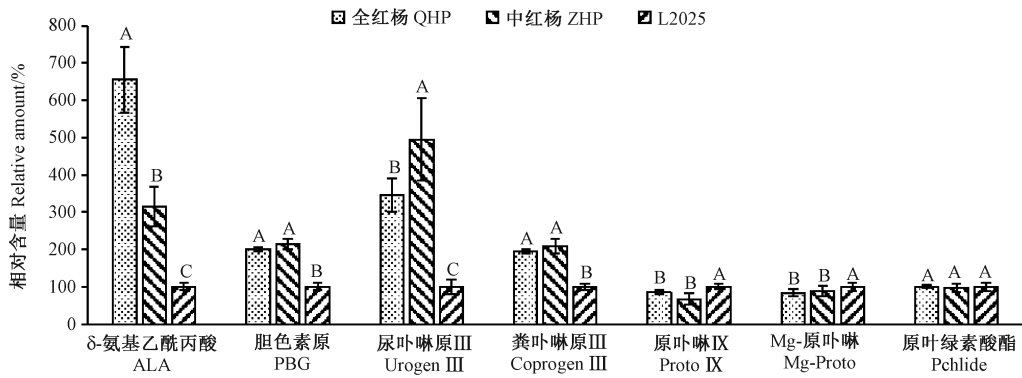


图3 彩叶杨与绿叶杨 L2025 叶绿素合成前提物质相对含量的差异

Fig.3 The differences of relative content of chlorophyll biosynthesis precursors between color-leaved poplar and L2025 poplar

表 1 彩叶杨和绿叶杨 L2025 叶绿素合成代谢中间产物含量与叶片色素含量、植株生长量之间的相关性比较

Table 1 The differences of relative of intermediate metabolic products in chlorophyll biosynthesis, leaf pigment content and plant growth between color-leaved poplar and L2025 poplar

材料 Materials	δ -氨基乙酰丙酸 ALA	胆色素原 PBG	尿卟啉原 III Urogen III	粪卟啉原 III Coprpgen III	原卟啉 IX Proto IX	Mg-原卟啉 Mg-proto	原叶绿素酸酯 Pchlde	
全红杨 QHP	叶绿素 a Chla	0.928 *	0.928 *	0.892 *	0.852 *	0.847 *	0.954 *	
	叶绿素 b Chlb	0.728	0.996 *	0.993 *	0.995 *	0.838 *	0.431	
	总叶绿素 Total Chl	0.802 *	0.931 *	0.919 *	0.937 *	0.836 *	0.619	
	类胡萝卜素 Car	0.752	0.758	0.643	0.755	0.714	0.244	
	花青素 Ant	-0.856 *	-0.701	-0.678	-0.693	-0.287	-0.744	-0.255
	株高 Plant hight	0.997 *	0.872 *	0.869 *	0.765	0.387	0.511	0.751
	地径 Ground diameter	0.969 *	0.871 *	0.703	0.565	0.541	0.653	0.023
	干重 Dry weight	0.997 *	0.777	0.575	0.77	0.394	0.861 *	0.143
中红杨 ZHP	叶绿素 a Chl a	0.895 *	0.904 *	0.876 *	0.864 *	0.752	0.649	0.864 *
	叶绿素 b Chl b	0.854 *	0.892 *	0.631	0.531	0.764	0.895 *	0.689
	总叶绿素 Total Chl	0.836 *	0.853 *	0.725	0.624	0.723	0.734	0.751
	类胡萝卜素 Car	0.891 *	0.586	0.423	0.765	0.673	0.876 *	0.526
	花青素 Ant	-0.947 *	-0.896 *	-0.721	-0.593	-0.374	-0.701	-0.651
	株高 Plant hight	0.982 *	0.865 *	0.748	0.706	0.489	0.711	0.648
	地径 Ground dia meter	0.864 *	0.925 *	0.803 *	0.342	0.741	0.525	0.715
	干重 Dry weight	0.965 *	0.824 *	0.849 *	0.621	0.428	0.511	0.265
L2025	叶绿素 a Chl a	0.928 *	0.613	0.542	0.536	0.947 *	0.616	0.548
	叶绿素 b Chl b	0.654	0.869 *	0.528	0.894 *	0.651	0.863 *	0.852 *
	总叶绿素 Total Chl	0.703	0.732	0.514	0.892 *	0.808 *	0.723	0.691
	类胡萝卜素 Car	0.621	0.421	0.523	0.876 *	0.109	0.386	0.423
	花青素 Ant	-0.673	-0.891 *	-0.521	-0.487	-0.321	-0.423	-0.243
	株高 Plant hight	0.863 *	0.625	0.702	0.843 *	0.621	0.435	0.681
	地径 Ground diameter	0.923 *	0.906 *	0.634	0.528	0.643	0.407	0.218
	干重 Dry weight	0.974 *	0.831 *	0.421	0.635	0.494	0.835 *	0.632

注: *表示在 0.05 水平上差异显著。

Note: * indicates significant difference at 0.05 level.

2.5 彩叶杨与绿叶杨 L2025 光合作用的差异

由表 2 可知,芽变导致全红杨和中红杨植株的最大净光合速率、光饱和点、表观量子效率和呼吸速率显著降低,而光补偿点显著增加。全红杨和中红杨的最

大净光合速率分别较 L2025 降低 50.8% 和 18.5%,表明叶绿素合成代谢受阻,其叶绿素含量显著降低,植物的光合作用减弱,进一步影响植株的生长,突变体全红杨光合能力减弱是其生长缓慢的重要因素之一。

表 2 彩叶杨和绿叶杨 L2025 光合作用的差异

Table 2 The differences in photosynthetic characteristics between color-leaved poplar and L2025 poplar

材料 Materials	呼吸速率 R $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	光补偿点 LCP $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	表观量子效率 AQE $\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	最大净光合速率 P_{max} $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	光饱和点 LSP $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
全红杨 QHP	0.36±0.01a	15.9±0.2c	0.017±0.00a	7.21±0.2a	356±6.3a
中红杨 ZHP	0.52±0.02b	12.6±0.3b	0.039±0.01b	11.97±0.5b	758±11.5b
L2025	0.81±0.02c	9.2±0.1a	0.076±0.01c	14.68±0.7c	1213±13.5c

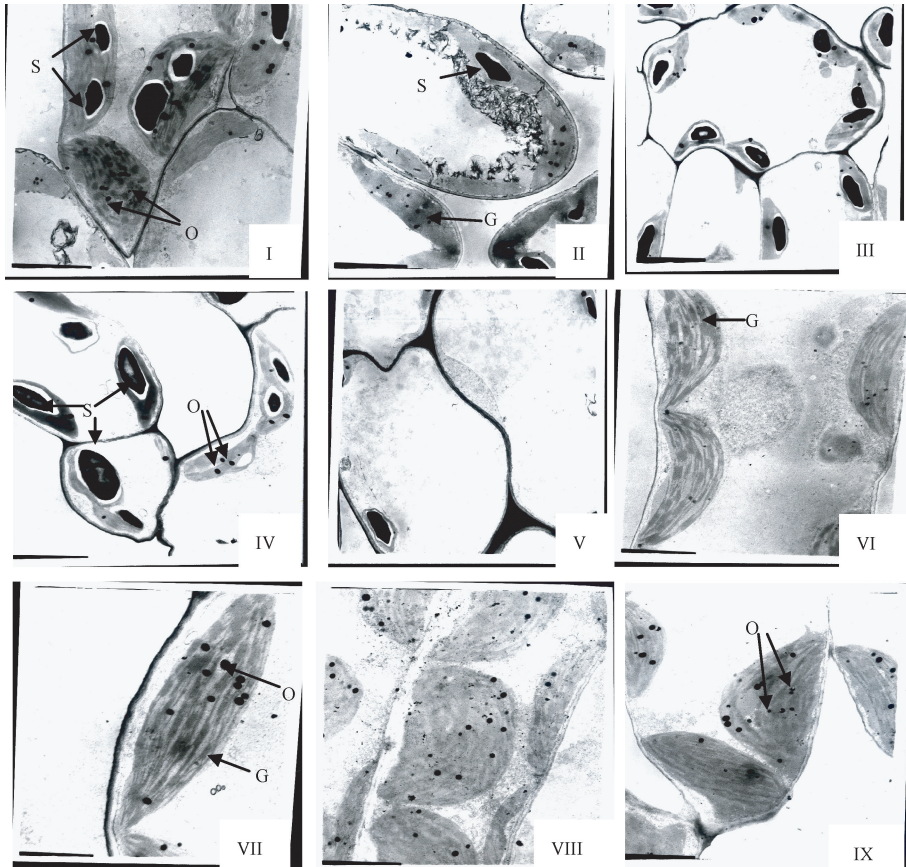
注:同一列不同小写字母表示在 0.01 水平差异显著。

Note: Different lowercases in the same column mean significant difference at 0.01 level.

2.6 彩叶杨和绿叶杨 L2025 叶绿体超微结构的差异

由图 4 可知,突变体和野生型叶绿体超微结构差异较大。在绿叶杨 L2025 中,叶绿体呈长椭圆形,基粒类囊体丰富,片层结构发达,排列整齐,叶绿体紧贴细

胞壁排列;含有嗜锇颗粒和淀粉粒,其中淀粉粒多为 1~2 个,体积约占叶绿体总体积的二分之一(图 4-I、II)。中红杨有基粒且排列整齐,但基粒片层明显减少,叶绿体与细胞壁分开;淀粉粒个数减少为 1,且体



注: I、II: L2025; III、IV、V: 中红杨; VI、VII、VIII、IX: 全红杨。S: 淀粉粒; O: 嗜锇颗粒; G: 基粒片层。

Note: I、II: L2025. III、IV、V: Zhonghong poplar. VI、VII、VIII、IX: Quanhong poplar. S: Starch grain. O: Osmiophilic granules. G: Grana lamella.

图 4 彩叶杨和绿叶杨 L2025 的叶绿体超微结构 ($\times 80000$)

Fig.4 Chloroplast ultrastructure between color-leaved poplar and L2025 poplar ($\times 80000$)

积增大,约占叶绿体总体积的三分之二,有的淀粉粒几乎游离于叶绿体之外;含有嗜饿颗粒;叶肉细胞部分降解且出现呈空泡状(图 4-Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ)。全红杨叶绿体基粒片层结构松散,出现较大空隙,基质片层清晰可见,叶绿体与细胞壁间存在间隙;叶绿体形状开始变得不规则;淀粉粒消失,嗜饿颗粒增多;叶肉细胞呈现很多空泡状,液泡中出现许多絮状和粒状物质(图 4-Ⅵ、Ⅶ、Ⅷ、Ⅸ)。

3 讨论

研究表明,决定植物叶色的主要因子是叶片中的色素种类和含量,大多数常绿植物在整个生长季节里,其叶片主要的色素是叶绿素和类胡萝卜素^[21-22]。而大多数叶色突变是由于叶绿素缺乏或者叶绿体结构突变而改变了叶绿素和花青素的比例而导致叶色的改变。芽变引起的叶色突变(黄化、白化、红色、超绿色等)在整个生长季节都呈现突变色^[23-24]。本研究中突变体中红杨和全红杨的花青素含量显著高于野生型 L2025,而叶绿素含量显著低于 L2025,与前人研究结果一致。叶绿素含量减少可能是因为叶绿体结构的变化导致叶绿体功能的衰退,从而导致叶绿素合成受阻。拟南芥彩叶突变体的叶绿体超微结构改变导致叶绿素含量减少,而花青素相对含量升高,从而使拟南芥绿色突变为紫红色^[25];红掌彩叶突变体的叶绿体畸形、叶绿素合成受阻^[26];文心兰黄化突变体的叶绿体异常,基粒片层稀疏松散或缺失导致叶绿素合成受阻^[27]。本研究也发现突变体中红杨和全红杨叶绿体基粒片层数减少、结构松散解体、淀粉粒减少、嗜饿颗粒增多,从而影响了叶绿素的最终合成。本研究对叶绿素合成的中间产物进行了测定,结果表明全红杨和中红杨叶片中 ALA、BPG、Urogen III 和 Coprogen III 含量均显著大于绿叶杨 L2025,而 Proto IX 和 Mg-Proto₉ 的含量显著低于 L2025。由此推测,2 种红叶杨叶绿素生物合成代谢可能受阻,其受阻位点可能位于 Coprogen III 到 Proto IX 之间的反应步骤,这与吕明等^[28]的研究结果类似。文心兰黄化突变体的叶绿素合成同样在 Coprogen III 到 Proto IX 的位点受阻^[27]。不同突变体其叶绿素合成受阻位点可能存在差异,但均显著影响叶绿素的合成^[29-31]。

植物的生长与其光合能力密切相关,而光合作用的强弱不仅取决于光合色素(尤其是叶绿素 a)的含量,还与光合电子传递效率密切相关。绝大多数研究表明,叶色突变体的光合能力明显弱于野生型^[32-33]。

菊花黄叶突变体其天线系统中叶绿素的捕光效率下降,光合系统 II (photosystem II, PS II) 和光合系统 I (photosystem I, PS I) 电子传递受阻,从而降低其光合作用^[34]。研究表明,彩叶杨突变体 PS II 中负责光合电子传递的细胞色素复合体 (cytochrome complex) 以及铁氧还原蛋白 (ferredoxin, Fd) 所对应的基因表达量下调,从而降低了电子传递效率^[35]。与这些突变体类似,本研究中的突变体的光合能力较低,原因在于突变导致叶绿体超微结构改变,叶绿素合成受阻以及光合电子传递效率降低。本研究从理论上探讨了芽变引起彩叶杨生长差异的具体原因,研究结果为彩叶杨在园林生产中的推广繁殖方式提供了一定的参考依据。

4 结论

本研究结果表明,芽变引起叶绿体结构发生改变,叶绿素合成受阻,叶绿素和花青素的比例降低,从而导致叶色由绿色转变为红色。此外,突变体光合色素(叶绿素和胡萝卜素)含量降低,光合能力减弱,合成的有机物不能满足自身生长的需求,从而导致突变体生长减弱。因此,建议彩叶杨(尤其是全红杨)在四川地区的推广可采用嫁接繁殖,这种方式既可以保持全红杨的优良性状,又可以利用野生型绿叶杨 L2025 根系发达的特点来促进植株对水分和矿质吸收,促进全红杨的生长。本研究从理论上证实了生产上全红杨、中红杨扦插生长慢的现象,为彩叶杨的推广繁殖方式提供了一定参考依据。本试验仅对叶色突变体及野生型的光合特性和叶绿体超微结构进行了研究,芽变的遗传机制仍需进一步深入研究。

参考文献:

- [1] Li Y H, Wang B H, Dai Z Y, Li A H, Liu G Q, Zuo S M, Zhang H X, Pan X B. Morphological structure and genetic mapping of new leaf-color mutant gene in rice (*Oryza sativa*) [J]. Rice Science, 2012, 19(2): 79-85
- [2] Córdoba J, Molina-cano J L, Martínez-Carrasco R, Morcuende R, Pérez P. Functional and transcriptional characterization of a barley mutant with impaired photosynthesis [J]. Plant Science an International Journal of Experimental Plant Biology, 2016, 244: 19-30
- [3] Zhang C H, Yang H Y, Wang X M, Li W L, Wu W L. Identification of a thymidine kinase (RUTK1) homolog differentially expressed in blackberry (*Rubus L.*) prickles [J]. Pakistan Journal of Botany, 2016, 48(6): 2513-2520
- [4] Gelderen C J V, Gelderen D M V. Maples for Gardens: A Color Encyclopedia [M]. Portland: Timber Press, 1999: 1-294

- [5] 朱延林,程相军. 杨树新品种‘中红杨’[J]. 林业科学, 2008, 44(10):173-174
- [6] 武立权,沈圣泉,王荣富,舒庆尧. 水稻黄叶突变体光合特性的日变化[J]. 核农学报, 2007,21(5):425-429
- [7] 马春雷,姚明哲,王新超,金基强,马建强,陈亮. 茶叶叶绿素合成相关基因克隆及在白叶1号不同白化阶段的表达分析[J]. 作物学报,2015,41(2):240-250
- [8] 栾海业,臧慧,沈会权,张英虎,乔海龙,陶红,申玉香,陈和. 大麦白化颖壳突变体的转录组学分析[J]. 核农学报,2017,31(12):2332-2339
- [9] Walker A R, Lee E, Robinson S P. Two new grape cultivars, bud sports of Cabernet Sauvignon bearing pale-coloured berries, are the result of deletion of two regulatory genes of the berry colour locus [J]. Plant Molecular Biology, 2006, 62(4/5): 623-635
- [10] Zhou X S, Shen S Q, Wu D X, Sun J W, Shu Q Y. Introduction of a xantha mutation for testing and increasing varietal purity in hybrid rice [J]. Field Crops Research, 2006, 96(1): 71-79
- [11] 曹桦,李涵,苗振,付国宝,杨春梅,吴丽芳,赵培飞,单芹丽,阮继伟,汪国鲜,王继华,李绅崇. 铁皮石斛叶色突变体初步研究[J]. 核农学报,2017,31(3):461-471
- [12] 孙丽娟,蒋学皎,谢锋香,吴殿星,祝水金,陈进红. 玉米自交系低植酸突变体的生物学与光合特性研究[J]. 核农学报,2010,24(4):668-674
- [13] 王彩霞,田韦韦,田敏,欧阳彤,汪凤珍. 文心兰黄化突变体的初步研究[J]. 核农学报,2013,27(12):1845-1852
- [14] 张宪政. 植物叶绿素含量测定-丙酮乙醇混合液法[J]. 辽宁农业科学, 1986(3):26-27
- [15] Ubi B E, Honda C, Bessho H, Kondo S, Wada M, Kobayashi S, Moriguchi T. Expression analysis of anthocyanin biosynthetic genes in apple skin: effect of UV-B and temperature [J]. Plant Science, 2006, 170(3):571-578
- [16] 王凌健,倪迪安,叶叙丰,夏镇澳,刘剑荣. 植物叶片中8-氨基乙酰丙酸的测定[J]. 植物生理学通讯, 1997, 35(6): 439-441
- [17] Bogorad L. Porphyrin synthesis [C]//Colowick S P, Kapha N O. Methods in Enzymology. New York: Academic Process, 1962: 885-891
- [18] Rebeiz C A, Mattheis J L, Smith B B, Rebeiz C C, Dayton D F. Chloroplast biosynthesis and accumulation of protochlorophyll by isolated etioplasts and developing chloroplasts [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1975, 167(1): 351
- [19] 万雪琴,张帆,夏新莉,尹伟伦. 镉处理对杨树光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. 林业科学,2008,44(6):73-78
- [20] 刘仁林,虞功清,邹伟民,杜天真. 植物透射电镜样品制备技术的改进[J]. 江西林业科技, 2008(1):41-43
- [21] Ono M, Iwashina T. Quantitative flavonoid variation accompanied by change of flower colors in EDEG worthia chrysantha, *Pittosporum tobira* and *Wisteria floribunda* [J]. Natural Product Communications, 2015, 10(3):413-416
- [22] Jornet-Somoza J, Alberdi-Rodriguez J, Milne B F, Andrade X, Marques M A, Nogueira F, Oliveira M J, Stewart J J, Rubio A. Insights into colour-tuning of chlorophyll optical response in green plants[J]. Physical Chemistry Chemical Physics, 2015, 17(40): 26599-26606
- [23] Liu Q, Xu J, Liu Y Z, Zhao X L, Deng X X, Guo L L, Gu J Q. A novel bud mutation that confers abnormal patterns of lycopene accumulation in sweet orange fruit (*Citrus sinensis* L. Osbeck) [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(15/16): 4161-4171
- [24] Chang Q S, Chen S M, Chen Y, Deng Y M, Chen F D, Zhang F, Wang S W. Anatomical and physiological differences and differentially expressed genes between the green and yellow leaf tissue in a variegated chrysanthemum variety [J]. Molecular Biotechnology, 2013, 54(2):393-411
- [25] Hanke G, Mulo P. Plant type ferredoxins and ferredoxin-dependent metabolism[J]. Plant Cell Environ, 2013,36(6):1071-1084
- [26] Yuxia Y, Xingxu C, Bin X, Yang Y, Chen X, Xu B, Li Y, Ma Y, Wang G. Phenotype and transcriptome analysis reveals chloroplast development and pigment biosynthesis together influenced the leaf color formation in mutants of *Anthurium andraeanum* ‘Sonate’ [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6:139
- [27] 王彩霞,田韦韦,田敏,欧阳彤,汪凤珍. 文心兰黄化突变体的初步研究[J].核农学报,2013,27(12):1845-1852
- [28] 吕明,刘海衡,毛虎德,赵惠贤,胡胜武. 芥菜型油菜黄化突变体叶片叶绿素合成代谢变化[J].西北植物学报, 2010, 30(11): 2177-2183
- [29] 刘彩云. 普通烟草中的白肋型烟草叶色性状遗传及其质体色素差异性研究[D].北京:中国农业科学院,2011
- [30] 刘中华,计玮玮,鲁聪,徐式近,谈建中.彩叶富贵竹叶绿素生物合成代谢的研究[J].安徽农业科学, 2009, 37(19):8963-8964
- [31] 宗学风,罗力,吕典华,王三根,何光华. 水稻叶片全生育期黄化突变体 *ylg3* 叶绿素合成特性研究 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2013,35(11):21-26
- [32] Zhang K M, Wang X M, Cui J X, Ogwenio J O, Shi K, Zhou Y H, Yu J Q. Characteristics of gas exchange and chlorophyll fluorescence in red and green leaves of *Begonia semperflorens* [J]. Biologia Plantarum, 2011,55(2):361-364
- [33] 徐培洲,李云,袁澍,张红宇,彭海,林宏辉,汪旭东,吴先军. 叶绿素缺乏水稻突变体中光系统蛋白和叶绿素合成特性的研究[J]. 中国农业科学,2006,39(7):1299-1305
- [34] 常青山,张利霞,陈煜,陈素梅,刘兆磊,房伟民,陈发棣. 菊花黄绿叶突变体的光合与类囊体膜光谱[J].林业科学,2013,49(2):72-78
- [35] Zhang F, Zhao J, Wan X, Luo X, Li W, Sun L, Chen Q. Erratum to: from green to red: large-scale transcriptome comparison of a bud sport in poplar (*Populus deltoides*) [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2017, 39(4):108

Study on Photosynthetic Characteristics and Chloroplast Ultrastructure of Bud Mutant of Color-leaved Poplar

HUANG Jinliang¹ ZHANG Fan^{2,*} WAN Xueqin¹ ZHONG Yu¹

(¹College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Wenjiang, Sichuan 611130;

² College of Landscape Architecture, Sichuan Agricultural University, Wenjiang, Sichuan 611130)

Abstract: In order to investigate the mechanism of growth differences between bud mutant of Zhonghong poplar and Quanhong poplar varieties and wild poplar, we used Zhonghong poplar (*Populus deltoides* Zhonghong, ZHP) originating from the bud sports of L2025 poplar and Quanhong poplar (*Populus deltoides* Quanhong, QHP) originating from the bud sports of ZHP and the green-leaf wild type L2025 to compare their chloroplast ultrastructure and photosynthetic characteristics. The results showed that the chloroplast basal laminae in the mesophyll cell of ZHP and QHP leaves were significantly decreased and chlorophyll biosynthesis was blocked. The blocked site might be located between Coprogen III and Proto IX, which further caused a significant decrease in photosynthetic pigments in the ZHP and QHP when compared to the wide type. Therefore, the photosynthesis capacities of the mutants were largely reduced, and the net photosynthetic rates were only 62%~73% of the wide type poplar. This study theoretically confirmed the low growth of ZHP and QHP cuttings in production, which provides a certain reference for the promotion and production of color-leaved poplar varieties.

Keywords: mutant, color-leaved poplar, chlorophyll, ultrastructure, photosynthetic characteristics