

凤仙花成熟蒴果种子弹射机制研究

张羽, 罗文, 伍敏, 蒋筱蝶, 禹小波*

乐山师范学院生命科学学院, 四川 乐山
Email: *yuxiaobosky@163.com

收稿日期: 2021年8月5日; 录用日期: 2021年9月7日; 发布日期: 2021年9月16日

摘要

凤仙花(*Impatiens balsamina* L.)的成熟蒴果在受到机械压力时, 蒴果果皮会迅速内卷并将种子弹射出去。通过对不同发育时期的蒴果进行石蜡切片后发现: 蒴果果皮主要由泡状细胞组成, 成熟过程中泡状细胞(BCs)不断膨大并积累弹性势能。蒴果中泡状细胞沿横轴和纵轴不对称分布。在纵轴方向上, 中部细胞比两侧细胞体积更大且疏松。在横轴方向上, 外层细胞比内层细胞体积更大且疏松。泡状细胞在蒴果果皮中的不对称分布会产生由膨压引起的不对称的弯曲应力。随着蒴果的不断成熟, 横轴和纵轴的弯曲应力逐渐增大。当横轴的弯曲应力超过蒴果缝线处所能承受的临界点后, 蒴果释放横轴弯曲应力并触发纵轴弯曲应力的释放, 蒴果果皮内卷将种子弹出。

关键词

凤仙花, 石蜡切片, 泡状细胞, 种子弹射, 弯曲应力

The Seeds Elastic Mechanism of Mature Capsules in *Impatiens balsamina* L.

Yu Zhang, Wen Luo, Min Wu, Xiaodie Jiang, Xiaobo Yu*

College of Life Sciences, Leshan Normal University, Leshan Sichuan
Email: *yuxiaobosky@163.com

Received: Aug. 5th, 2021; accepted: Sep. 7th, 2021; published: Sep. 16th, 2021

Abstract

The mature capsules of *Impatiens balsamina* L. will curl quickly and eject seeds under mechanical pressure. Through paraffin sectioning of capsules at different developmental stages, we found that capsule peel is mainly composed of bulliform cells (BCs), which continuous expanding the cell vo-

*通讯作者。

lume and accumulating elastic energy. BCs located asymmetric at both horizontal axis and vertical axis of capsules. On the vertical axis, BCs are larger and looser in the middle than that of BCs at both sides. On the horizontal axis, BCs are larger and looser in the out layer than that of BCs in the inner layer. The asymmetric distribution of BCs in the capsule peel will produce asymmetric bending stress caused by turgor pressure. As the capsule continues to mature, the bending stress on the horizontal axis and the vertical axis gradually increase. When the bending stress of the horizontal axis exceeds the critical point that the capsule can withstand at the suture line, the capsule releases the horizontal axis bending stress and triggers the release of the longitudinal axis bending stress, and the capsule peels inwardly to eject the seeds.

Keywords

Impatiens balsamina L., Paraffin Section, Bulliform Cells, Seeds Ejection, Bending Stress

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

本凤仙花属(*Impatiens balsamina* L.)植物属凤仙花科, 主要分布在亚洲及非洲地区, 少数种分布在北美洲和欧洲, 全世界约 900 余种, 我国已知约 200 余种。其中, 凤仙花(*I. balsamina*)在我国广泛栽培种植, 是一种常见的园艺栽培花卉[1]。

凤仙花又名急性子, 其蒴果成熟时用手轻微触碰就会导致果皮迅速内卷并将种子弹射出去, 故此得名。然而关于凤仙花的这种种子弹射机制, 目前尚未报道。本研究通过对凤仙花蒴果进行解剖学、石蜡切片观察及机械原理分析, 以期阐明凤仙花的蒴果种子弹射机制。

2. 材料与方法

2.1. 实验材料

凤仙花实验材料种植于乐山师范院校园内, 分别取不同发育时期的花, 在体式显微镜(Leica EZ4HD)下小心剥离蒴果后, 固定液(4%多聚甲醛, 0.1% Triton, 0.1 M PBS, pH7.4)4℃固定过夜。

2.2. 石蜡切片方法

本将固定过夜的材料使用 0.1 M PBS (pH7.4)清洗三次后, 使用 10%、30%、50%、75%、95%乙醇脱水, 每次 1 h; 使用 100%二甲苯放置 1 h, 90%二甲苯和 10%氯仿放置 1 h; 57℃浸蜡 4 次, 每次 10 h (Sigma Paraplast plus, P3683); 包埋后使用 Leica 转轮式切片机(Histo Core BIOCUT)进行切片, 切片厚度为 20 μm。使用番红染色; 脱蜡后用中性树胶制片后于 Leica DM2000 显微镜下观察。

2.3. 图版整理

本文所有图版均使用 coredraw2020 版进行排版, 模式图以凤仙花实物图作为参考进行绘制分析。

3. 实验结果

3.1. 凤仙花蒴果不同发育时期形态观察

凤仙花雄蕊 5 枚, 贴生或联合于柱头上部, 雄蕊成熟时花瓣张开, 花粉散落(图 1(A)); 授粉后, 雄

蕊从柱头上脱落(图 1(B)); 蒴果呈纺锤形, 表面遍布柔毛, 深绿色, 随生长不断膨大, 早期蒴果不具备弹射种子能力(图 1(C), 图 1(D))。

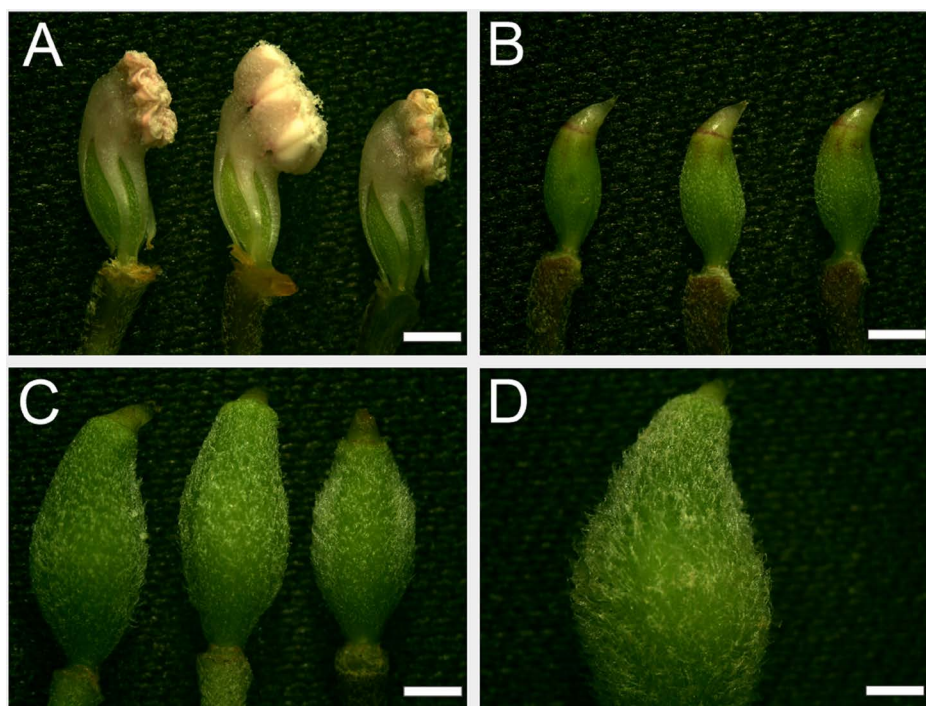


Figure 1. Morphological observation of *I. balsamina* capsules at different developmental stages. (A) Petals closed, 5 stamens, adnate to the upper part of the pistil; (B) Capsules with shedding stamens; (C), (D) Enlarged capsules after fertilization, bar = 1 mm

图 1. 凤仙花蒴果不同发育时期形态结构观察。(A) 花瓣闭合, 雄蕊 5 枚, 贴生于雌蕊上部; (B) 雄蕊脱落后的蒴果; (C), (D) 受精后不断膨大的蒴果, 标尺 = 1mm

3.2. 凤仙花成熟蒴果种子弹射过程观察

凤仙花成熟的蒴果呈淡绿色, 缝线清晰(图 2(A)); 蒴果炸裂时, 蒴果果皮在蒴果横切面最大面积处出现最大弯曲, 果皮两端不对称(图 2(B)和图 2(C)); 果皮弯曲时种子被挤压至果皮尖端(图 2(D)), 果皮尖端并会弯曲(图 2(E)), 这一独特的结构类似于投石机, 推测果皮尖端具有类似于投石机抛杆的作用。果皮弯曲处肉质多汁, 富有弹性, 是凤仙花成熟蒴果种子弹射的关键结构(图 2(F))。



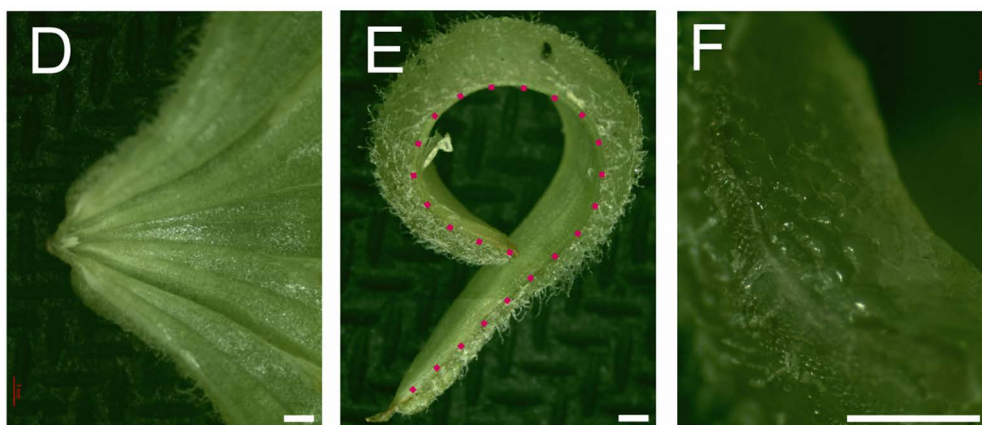


Figure 2. Seeds elastic process of mature *I. balsamina* capsules. (A) Mature capsule, showed suture line; (B) Exploded capsule with seeds, showed suture line; (C) Exploded capsule without seeds; (D) Exploded capsule, showed tip zone; (E) A slice of exploded curl capsule peel, showed suture line; (F) Cross section of E, bar = 1 mm

图 2. 凤仙花成熟蒴果种子弹射过程。(A) 成熟蒴果, 显示缝线; (B) 炸裂的蒴果(含种子), 显示缝线; (C) 炸裂的蒴果(不含种子); (D) 蒴果果皮尖端部分; (E) 成熟蒴果的一小片弯曲果皮, 显示缝线; (F) E 图果皮横截面, 标尺 = 1mm

3.3. 凤仙花蒴果石蜡切片观察

我们对不同发育时期的蒴果进行了石蜡切片观察。发育早期的凤仙花蒴果柱头略弯曲(图 1(A), 图 1(B), 图 3(A)), 雄蕊 5 枚, 每枚雄蕊横切呈蝴蝶状(图 3(B)), 蒴果为 5 心室(图 3(C))。为了进一步研究

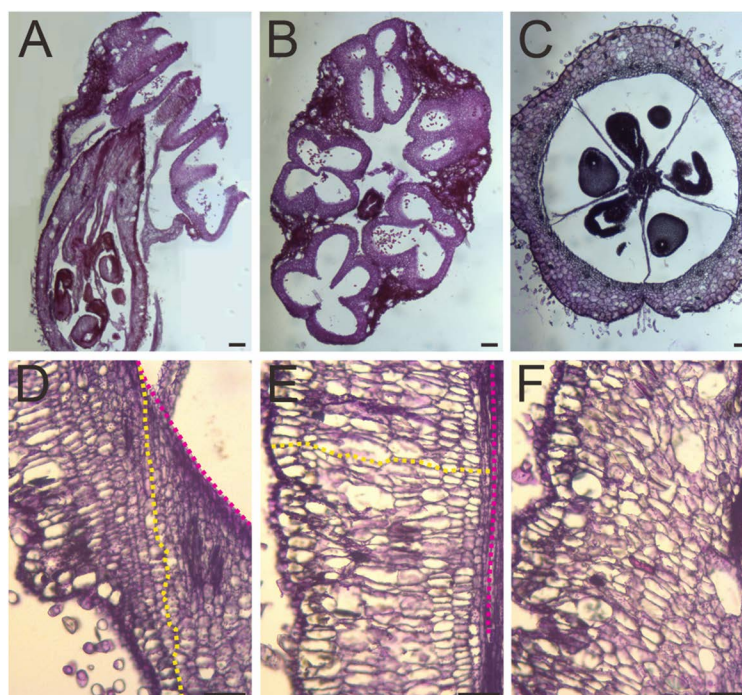


Figure 3. Paraffin section of *I. balsamina* capsules. (A) Longitudinal section of whole capsule with stamens; (B) Transverse section of stamens; (C) Transverse section of whole capsule; (D) Base zone section of capsule; (E) Middle zone section of capsule; (F) Tip zone section of capsule. Pink dotted line showed tissue surface direction and yellow dotted line showed cell organization direction. (A)~(C) bar = 500 μm ; (D)~(F) bar = 100 μm

图 3. 凤仙花蒴果石蜡切片。(A) 蒴果整体纵切图(含雄蕊); (B) 凤仙花雄蕊横切图; (C) 蒴果横切图; (D) 蒴果果皮基部切片图; (E) 蒴果果皮中部切片图; (F) 蒴果果皮顶部切片图。粉红虚线显示蒴果果皮组织方向, 黄色虚线显示组织细胞排列方向。(A)~(C) 标尺 = 500 μm ; (D)~(F) 标尺 = 100 μm

凤仙花蒴果果皮的种子弹射机制，我们对蒴果果皮的不同部位进行了详细的显微观察。我们人为的将蒴果果皮分为靠近花托的基部、弹射卷曲的中部和蒴果顶端的顶部三个部分。切片观察发现，基部组织的细胞与内果皮方向趋于平行，细胞较为致密(图 3(D))；中部组织的细胞由 7~8 层泡状细胞组成，细胞排列整齐，每层细胞大小一致，呈长形，长轴与内果皮方向垂直，外层泡状细胞体积较大，内层细胞体积较小，随着蒴果的不断成熟，内层的泡状细胞也逐渐变大(图 3(E))；顶端组织主要也是由泡状细胞组成，但是细胞排列不规则，大小不均一(图 3(F))。以上结果表明，凤仙花蒴果果皮纵向排列的泡状细胞的排列方向和排列整齐度可能是导致其内卷弯曲的直接原因。在横切面上，凤仙花的果皮呈拱形，外层的细胞体积大，内层细胞体积小，拱形中部较厚，向缝线两边逐渐变薄(图 3(C))。

3.4. 凤仙花蒴果弯曲应力分析

为了从力学角度阐明凤仙花成熟蒴果果皮的种子弹射机制，我们对果皮的弯曲过程进行了受力变化分析(图 4)。凤仙花的成熟蒴果呈规则的纺锤形，蒴果在靠近果皮约 1/3 处具有最大横截面，为蒴果的最大弯曲处(图 4(A)和图 2(E))。横截面近似圆形，五心室均等分布，即每心室由 72° 的扇形组成(图 3(C))。每个心室所对应的果皮包含 2 条缝线，每个蒴果为 10 条缝线(图 2(D))。当成熟蒴果受力时，蒴果从缝线处裂开，储存在蒴果果皮的弹性势能释放，横截面 z 轴距离变大，使 x 轴产生向内的牵引力，进而导致 x 轴的果皮弯曲内卷(图 4(B))。根据对凤仙花蒴果炸裂过程的观察发现，z 轴和 x 轴的距离变化过程完全可逆，即使用外力挤压 z 轴使其变小，x 轴的果皮由恢复原有的形状，这表明凤仙花的蒴果完全是由于机械形变所产生的弹性势能引起的。

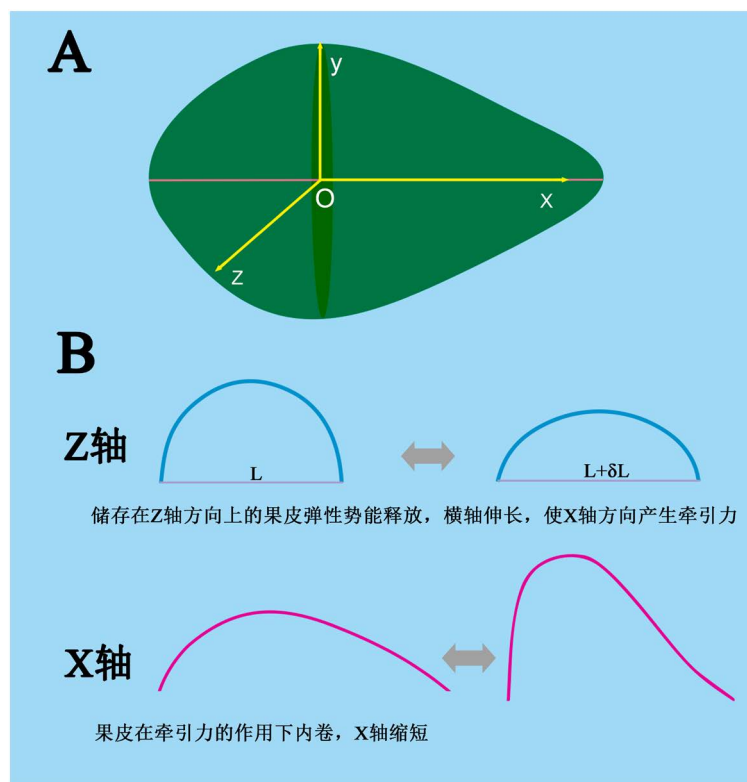


Figure 4. Model diagram of capsule seed ejection mechanism in *I. balsamina*. (A) Model diagram of *I. balsamina* capsule in three-dimensional coordinate system; (B) Curve change process of *I. balsamina* capsule at z axis and x axis

图 4. 凤仙花蒴果种子弹射机制模式图。(A) 凤仙花蒴果三维坐标系模式图；(B) 凤仙花蒴果在 z 轴和 x 轴的曲线变化过程

4. 讨论

4.1. 凤仙花成熟蒴果种子弹射的能量来源

植物的大多数运动活动都十分缓慢，比如气孔的开关和植物的向光性。但是，植物的少数运动却十分快速，以至于要使用高速摄影机才能捕捉到整个运动的过程。其中，凤仙花的成熟蒴果就是这样的一个过程。植物的绝大多数运动过程都是由于植物细胞的膨压引起的[2]。然而植物细胞通过吸水或失水引起的植物运动是缓慢的，比如枯萎植物重新吸水的过程，因而凤仙花蒴果的种子弹射过程不可能是直接由于蒴果组织细胞的吸水或失水导致的，而是由于蒴果组织的机械不稳定造成的[3]。由于这种不稳定性，蒴果果皮中所储存的弹性势能会快速的释放，最终导致了蒴果果皮的快速运动，触发种子的弹射过程。

通过对凤仙花不同时期的蒴果石蜡切片观察发现，蒴果中部主要是由排列整齐的多层泡状细胞组成。泡状细胞通常与植物在干旱或高盐胁迫下的叶子卷曲有关[4]。在横轴方向上，泡状细胞在横截面的不均一分布使得蒴果果皮在成熟过程中不断的积累弹性势能(图 3(C))。蒴果缝线处细胞数目少，细胞体积小，容易断裂。当果皮中积累的弹性势能超过缝线处所能承受的阈值时，蒴果缝线就会开裂。在纵轴方向上，泡状细胞仅在蒴果中部区域规则分布，尖端部位的泡状细胞呈不规则分布，这种不规则分布可能是蒴果尖端不卷曲的原因(图 2(E))。蒴果中部区域的细胞长轴与纵向保持垂直，而果柄端的细胞则与纵向基本平行，这种细胞结构可能是蒴果果皮内卷的能量来源。

4.2. 凤仙花成熟蒴果种子弹射的机械原理

通过对凤仙花蒴果的力学分析发现，凤仙花蒴果种子弹射的能量壁垒位于蒴果的缝线处，蒴果横轴面最大处能量壁垒最小。当超过缝线处的能量壁垒后，横轴距离的增大会牵引纵向的内卷。纵向的最大卷曲也发生在横轴面最大周围，纵向尖端部位基本不会发生卷曲。纵向卷曲会将蒴果中的种子挤压到纵向尖端，由于尖端并不卷曲，因此是一个很好的弹射平台。由上分析，凤仙花成熟蒴果的缝线类似于投石车的活钩，充当开关；纵向的蒴果果皮内卷为弹射提供弹性能量，而蒴果果皮的尖端则为弹射提供发射平台。

根据对蒴果果皮纵向的观察发现，种子的弹射过程也符合杠杆原理。蒴果果皮的最大弯曲处可以看作作为杠杆的支点，由于果皮尖端到支点的距离较远，因而能够将种子弹射更远。

基金项目

国家级大学生创新创业训练计划项目资助。

参考文献

- [1] 陈艺林. 中国植物志[J]. 凤仙花科, 2001, 47(2): 1-243.
- [2] Niklas, K.J. and Spatz, H.C. (2012) *Plant Physics*. University of Chicago Press, Chicago.
- [3] Forterre, Y. (2013) Slow, Fast and Furious: Understanding the Physics of Plant Movements. *Journal of Experimental Botany*, **64**, 4745-4760.
- [4] Grigore, M.N. and Toma, C. (2017) Bulliform Cells. *Anatomical Adaptations of Halophytes*, Springer, Cham, 325-338.