

田间条件下大豆气孔特性的初步研究*

游明安 盖钧镒 马育华

(南京农业大学大豆研究所)

上堂秀一郎 久井润也 德增智

(爱媛大学农学部)

提 要

对12个中国和日本大豆品种在田间两种种植密度下结荚期气孔特性研究表明:气孔密度(SD)、气孔长度(SL)和单位叶面积的气孔总长度($SD \times SL$)在主茎叶位间、叶片正背面间有显著差异。种植密度间SD和 $SD \times SL$ 差异显著,但SL无差异。品种间SL和 $SD \times SL$ 差异显著,但SD的品种间差异受密度影响。SD与SL显著负相关,与 $SD \times SL$ 显著正相关。光合速率在叶位间和品种 \times 叶位间与SD和 $SD \times SL$ 显著正相关,与SL显著负相关。

关键词 大豆;气孔密度;气孔长度;光合速率

气孔数和气孔大小被认为是影响蒸腾作用和光合作用的重要因素。在水稻、小麦、大麦等作物上的研究指出气孔特性与水分代谢和光合速率密切相关^[3,4,7]。Ciha 和 Brun (1975)^[8]在开花前后对43个大豆基因型, Santos (1978)^[10]在结荚初期对120个品种气孔密度的测定结果表明,气孔密度有显著的基因型差异。Lugg 和 Sinclair (1979)^[9]、山本等 (1984)^[5]曾报道气孔密度随叶位而变化、Ciha 和 Brun (1975)^[8]、山本等^[6]认为光照、温度和水分胁迫对气孔密度有影响。但迄今国内外对大豆气孔特性在田间条件下的品种间稳定性及其与光合速率、产量等的关系方面研究极少。大豆气孔特性是否是影响光合及产量

* 本文于1990年8月6日收到。This paper was received on Aug. 6, 1990

的一个重要因子,是否可作为作物高光效育种或理想型育种的重要性状值得进一步探索。本文主要报道气孔特性(包括气孔密度、气孔长度、单位叶面积的气孔总长度)在主茎叶位、品种和密度间的差异及其与叶片光合速率的关系。

材料与方法

供试材料为 12 个中国江苏和日本推广品种。1988 年在日本爱媛大学农学部校内试验地种植,两种种植密度(11.1 株/m^2 和 16.7 株/m^2),6 月 18 日播种。播种前每亩撒施 N 2 kg , P_2O_5 6.7 kg , K_2O 6.7 kg , 碳酸钙 100 kg 和农家肥 2666.7 kg 。在结荚期每小区取样 3 株,测定每株主茎从基部起第 4、6、8、10(部分品种有第 12 和 14)复叶的中间小叶(完全伸展叶)正背面的气孔密度(单位面积的气孔数)和气孔长度(保卫细胞的长度)。采用上堂秀一郎(1987)^[3]开发的简单印迹法,首先从植株上取下叶片,用吸水纸轻轻吸干叶面上的水分,然后用市上出售的指甲油(enamel)少量轻轻涂一薄层在叶面中脉的两边各一处,约 $1 \sim 1.5 \text{ cm}$ 见方大小。待指甲油干燥后,用贴有两面粘性透明胶带的载玻片压在叶片上。然后轻轻剥下叶片,即把印有叶表皮模的指甲油层粘在透明胶带上,制成了印象后的载玻片。这种载玻片在显微镜下观察,图象清晰、鲜明、效果相当于日本常规采用的 SUMP 法(铃木氏通用显微印象法)。每张叶片正、背面各作一张,在 600 倍率显微镜下,气孔密度计数 10 个视野,气孔长度测量 20 个气孔保卫细胞长度,取其平均值。

在结荚期还测定了植株主茎不同叶位的光合速率^[2]。测定仪器为英国 Analytical Development Co. Ltd. 制造的携带式红外线 CO_2 分析仪。

结果与讨论

一、气孔特性在品种、叶正背面、叶位及种植密度间的差异

方差分析结果表明(表 1):气孔密度(SD)、气孔长度(SL)和单位叶面积的气孔总长度($\text{SD} \times \text{SL}$)在主茎叶位间、叶正背面间的差异极显著;在两种种植密度间 SD 和 $\text{SD} \times \text{SL}$ 差异极显著,但 SL 差异不显著;在品种间,SL 和 $\text{SD} \times \text{SL}$ 差异极显著,而 SD 差异不显著,但对不同种植密度下 SD 分别的方差分析,发现 SD 在高密度(16.7 株/m^2)叶正面表现为差异不显著,而在其它情况下均差异显著(表 2)。说明密度及其引起的其它环境因素对 SD 的品种间差异有较大的影响。

进一步分析表明(表 2),在叶片正、背面间 SD 和 $\text{SD} \times \text{SL}$ 背面大于正面,约有近一倍之差。SD 和 $\text{SD} \times \text{SL}$ 的正背面之比在两种种植密度的平均分别为 0.52 和 0.54。SL 在叶背面却显著低于正面。

表 1 气孔密度(SD)、气孔长度(SL)和单位叶面积的气孔总长度(SD×SL)的方差分析

Table 1 Variance analysis of stomatal density (SD) length (SL) and total stomatal length per unit leaf area (SD×SL)

变 因 Source of variation	自 由 度 DF	F 值 F-value		
		SD	SL	SD×SL
品 种 间 Among cultivars(C)	11	NS	6.79**	9.21**
密 度 间 Between planting rates(PR)	1	8.31**	NS	103.38**
叶正背面间 Between leaflet surfaces(LS)	1	35.99**	13.82**	1253.34**
主茎叶位间 Among leaf positions(LP)	3	3.68**	27.13**	22.32**
品种×密度 C×PR	11	NS	13.82**	3.25**
品种×叶正背面 C×LS	11	NS	NS	NS
密度×叶正背面 PR×LS	1	NS	3.84**	5.50**
品种×密度×叶正背面 C×PR×LS	11	NS	NS	NS

*和**分别表示0.05和0.01显著水平,NS正表示不显著

在两种种植密度间,SD和SD×SL一般在低密度下高于高密度。仅有一个品种铃丰在高密度下SD和SD×SL高于低密度(表2)。SL在两种密度下无差异,叶正、背面平均分别为22.60(20.91~24.61)μm和21.96(20.04~24.13)μm,说明环境对气孔长度影响较小。但SL和SD×SL存在有种植密度与品种的互作,SD×SL存在有种植密度与叶正背面间的互作(表1)。

在品种间,SD×SL在低种植密度和叶正面的变异大于在高种植密度和叶背面的变异,并且SD和SD×SL的品种间差异大于SL。在供试品种中,1138-2和徐豆2号比其它品种有较高的SD和SD×SL。

图1为气孔特性(12个品种的平均值)在各叶位间的差异。图中表明,SD和SD×SL随叶位的上升而增加,而SL与此相反。仅低种植密度叶正面的SD和SD×SL在第14叶比第12叶略低。这一倾向与光合速率在叶位间的变化大体一致^[2]。从图1中仍可看出如前所述的SD、SD×SL和SL在叶正面间的显著差异及SD和SD×SL在种植密度间的显著差异。

表 2 12 个大豆品种在结荚期的气孔密度(SD)、气孔长度(SL)和单位叶面积气孔总长度(SD×SL)
Table 2 The stomatal density (SD); length (SL) and total stomatal length per unit leaf area (SD×SL)
of 12 cultivars at two planting rates

品 种 Cultivar	低种植密度 Low planting rate						高种植密度 High planting rate					
	SD		SL		SD×SL		SD		SL		SD×SL	
	Adax.	Abax.	Adax.	Abax.	Adax.	Abax.	Adax.	Abax.	Adax.	Abax.	Adax.	Abax.
	(正面) (No./mm ²)	(背面)	μm		(×100μm/mm ²)		(正面) (No./mm ²)		μm		(×100μm/mm ²)	
1138-2	269.9	448.9	21.7	20.1	55.8	86.9	161.8	319.4	22.7	20.6	36.6	65.3
1138-2												
徐豆 2 号 Xudou No. 2	214.8	382.1	20.9	20.0	42.7	73.5	148.9	297.3	22.8	21.2	33.9	62.8
丰白目 Toyoshirome	187.1	345.4	22.1	21.8	40.8	74.3	149.0	270.3	23.4	22.5	34.8	60.7
秋 吉 Akiyoshi	175.3	347.4	21.7	21.4	37.8	73.7	137.4	268.0	21.7	21.9	29.8	58.3
园 令 Enrei	164.0	302.0	22.3	22.4	36.7	67.7	134.0	271.5	22.8	22.3	30.5	60.3
徐豆 1 号 Xudou No. 1	157.6	296.7	24.6	24.1	38.8	71.4	130.3	274.6	23.0	22.1	30.0	60.5
苏豆 1 号 Sudou No. 1	157.0	320.9	24.0	22.4	37.7	71.9	131.7	258.6	23.0	22.4	30.2	57.7
玉 蕾 Tamahomare	153.0	277.2	23.6	22.5	36.0	62.2	130.1	234.2	23.8	23.8	31.0	55.6
苏协 1 号 Suzie No. 1	152.1	325.3	23.7	22.0	35.9	70.7	129.2	296.5	22.5	21.4	29.1	63.0
新丹波黑 Shitanpaboku	148.7	293.4	20.9	21.3	30.7	62.1	127.5	246.1	22.5	22.4	28.5	55.0
复 丰 Fukuyutaka	141.0	288.0	21.7	21.7	30.5	62.3	136.3	270.4	21.4	21.4	29.1	54.5
铃 丰 Suzuyutaka	123.8	273.8	23.7	23.6	29.4	64.6	162.3	283.0	21.8	21.5	35.0	60.5
变异系数 CV(%)	6.6	4.5	1.6	1.6	5.4	2.9	2.6	2.4	0.9	1.1	2.5	1.6
平均 Mean	170.4	325.0	22.6	22.0	37.7	70.1	139.9	274.9	22.6	22.0	31.6	59.5
LSD(%)	54.1	72.0	2.3	2.0	7.3	10.5	31.1(NS)	41.6	0.8	1.1	0.6(NS)	7.8(NS)

NS 表示差异不显著。 NS, not significant statistically

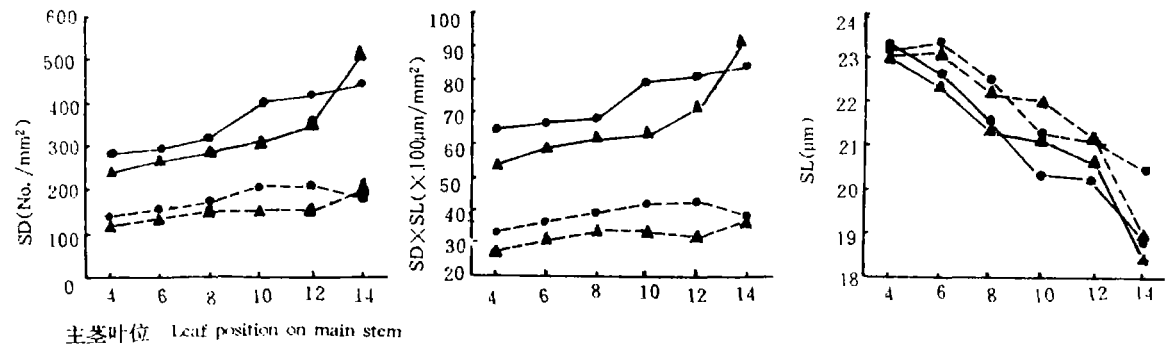


图 1 气孔密度(SD)、气孔长度(SL)和单位叶面积气孔总长度(SD×SL)的叶位差异
Fig. 1 Difference of stomatal density (SD),length (SL) and total stomatal length per unit leaf area (SD×SL) among leaf positions

- 低种植密度叶背面 on abaxial side at low planting density
- ▲—▲ 低种植密度叶正面 on adaxial side at low planting density
- 高种植密度叶背面 on abaxial side at high planting density
- ▲—▲ 高种植密度叶正面 on adaxial side at high planting density

几位研究者也报导了大豆品种气孔密度的品种、叶位间差异^[5,9]。本研究进一步证实了这种差异,并且发现气孔长度和单位叶面积的气孔总长度也有显著差异,但受环境条件的影响程度不同。气孔密度易受环境条件的影响。Ciba 和 Brun(1975)^[8]、山本等(1985)^[5]指出气孔密度随植株叶片接收光强增加而增加。这一结果可能解释了本研究中 SD 和 SD×SL 在不同种植密度和叶位间存在的差异,因为在高种植密度和低叶位,叶片接收的光强低于种植密度和高叶位。而气孔长度是一个较为稳定的性状。

二、气孔性状间的关系

叶片气孔性状在叶片正、背面间的相关表明:三性状在叶片正背面间、无论是低密度还是高密度处理,均存在显著或极显著正相关,尤其在低密度处理,三性状均达到极显著水平,相关系数在 0.82 以上。这说明三个性状在叶正背面均有一致的变化趋势,叶正、背面气孔的发育可能是有关联的。Ciba 和 Brun(1975)^[8]在 43 个大豆品种、Santos(1978)^[10]在 120 个大豆品种中也发现气孔密度正背面间显著相关(相关系数分别为 0.69**和 0.67**).

表 3 表明,在两种种植密度下品种间和品种×叶位间,SD 与 SD×SL 在叶正面和背面均显著正相关,而 SD 与 SL 间和 SL 与 SD×SL 之间在叶背面有显著负相关,在叶正面相关的情况较少.说明叶片气孔密度愈大,气孔愈小,但单位面积气孔总的大小增大,而尤其在气孔背面。

表 3 气孔性状间的相关
Table 3 Correlation among SD, SL and SD×SL

性 状 Trait	低种植密度 Low planting rate				高种植密度 High planting rate			
	品种×叶位间 Among cultivar ×leaf position		品种间 Among cultivars		品种×叶位间 Among cultivar ×leaf position		品种间 Among cultivars	
	SL SD×SL		SL SD×SL		SL SD×SL		SL SD×SL	
SD	—0.93**	0.64**	—0.46	0.96**	—0.33*	0.97**	—0.21	0.93**
	—0.89**	0.77**	—0.75**	0.93**	—0.85**	0.86**	—0.71**	0.83**
SL		—0.34*		—0.20		—0.09		—0.15
		—0.42**		—0.46**		—0.58**		—0.62**

每上下两相关系数值分别为叶正面和背面的气孔特性间相关系数*和**分别表示0.05和0.01显著水平
The upper and lower values of each line are the correlation coefficients among stomatal traits in adaxial and abaxial leaf side, respectively. * and **, significant at 0.05 and 0.01 level, respectively.

三、气孔特性与叶片光合速率的关系

表4表明,在叶位及叶位×品种间,光合速率与SD和SD×SL呈显著正相关,与SL显著负相关,尤其与叶背面的SL相关系数更高。但未发现品种间气孔特性与光合速率的显著关系。王华和余建章(1988)^[1]也报道过结荚期品种气孔密度与光合速率无显著关系。这可能是由于气孔特性的品种间差异受叶位和种植密度等因素的影响较大。但前述结果表明,气孔长度是一个受环境条件影响较小的性状,且叶背面的气孔长度与SD和SD×SL在各种情况下均显著相关,气孔长度与光合速率的相关系数在叶背面也大于叶正面。因此,我们认为,叶背面的气孔长度是一个在高光效育种中值得重视的选择性状,小气孔有利于增加单位叶面积气孔的总面积及叶片光合速率。

表 4 结荚期气孔性状与表观光合速率间的相关
Table 4 Correlations between apparent photosynthetic rate and stomatal traits at the pod development stage

项目 Item	气孔密度 SD		气孔长度 SL		单位叶面积气孔总长度 SD×SL	
	Adaxial Abaxial		Adaxial Abaxial		Adaxial Abaxial	
品种间 Among cultivars (n=12)	—0.55	—0.49	0.29	0.28	—0.50	—0.42
叶位间 Among leaf positions(n=6)	0.87*	0.86*	—0.85*	—0.92**	0.84*	0.83*
品种×叶位间 Among cultivar×leaf positions(n=44)	0.43**	0.56**	—0.27	—0.59**	0.33*	0.41**

*和**分别表示0.05和0.01显著水平。
* and **, significant at 0.05 and 0.01 level, respectively.

参考文献

- [1] 王华、余建章, 1988, 大豆品种叶片性状与光合速率关系的研究. 大豆科学 4: 225~269
- [2] 游明安、盖钧镒、马育华、上堂秀一郎、久井润也、德增智, 1990, 大豆品种不同生育时期叶片光合速率差异及其与产量的关系《大豆育种应用基础和技术研究进展》(盖钧镒主编) PP. 36~42, 江苏科技出版社
- [3] 上堂秀一郎, 1987, 气孔密度と气孔長さ, イネの光合成. 蒸散および収量構成要素の品種間差におおぼす影响昭和 61 年科学研究費補助金(一般研究 B)研究成果報告 B. 爱媛大学 农学部
- [4] 上堂秀一郎, 1986, 烟作物の水分代謝と气孔特性に关すち实验生态学的研究. 爱媛大学农学部纪要 31 (1): 1~130
- [5] 山本昭夫、武田元吉、中岛哲夫、山崎耕宇, 1984, 大豆品種における气孔密度の変動性に関する研究 第 1 报 叶の表裏および叶位が品種間差におよぼす影响, 日作纪 53: 463~471
- [6] 山本昭夫、武田元吉、中岛哲夫, 1985. —— 第 2 报 土壤水分および光強度の抑制が气孔密度に及ぼす影响. 日作纪 54: 127~133
- [7] 吉田智彦, 1976, オオムギの气孔数について I. 孔数と光合成速度との关系 育杂 26: 130~136
- [8] Gih, A. J. and W. A. Brun, 1975, Stomatal size and frequency in soybean. Crop Sci. 15: 309~313
- [9] Lugg, D. G. and T. R. Sinclair, 1987, Variation in stomatal densital density with leaf position in field-grown soybean. Crop Sci. 19: 407~409
- [10] Santos, E. D. 1978, Germplasm evaluation and inheritance of stamata density and other plant characteristics in soybean (*Glycine max*(L.) merrill). Ph. D. Thesis. Cornell Univ., Ithaca, N. Y. 162P

PRELIMINARY STUDY ON STOMATAL CHARACTERISTICS IN FIELD GROWN SOYBEANS

You Mingan Gai Junyi Ma Yuhua

(Soybean Research Institute, Nanjing Agricultural University)

Shuichiro Jodo Junya Hisai Satoru Tokumasu

(College of Agriculture, Ehime University, Matsuyama 790, Japan)

Abstract

Twelve commercial cultivars from Japan and China were used to study the stomatal characteristics at the pod development stage in field conditions. There were significant differences between leaf surfaces and among leaf positions on main stem in stomatal density (SD), stomatal length (SL) and total stomatal length per unit leaf area (SD×SL). Between two planting densities, the differences of SD and SD×SL were significant, but the one of SL was not. The differences of SL and SD×SL among cultivars were significant, but the one of SD was influenced by planting densities. SD was significantly and negatively correlated with SL, and positively with SD×SL, respectively. Among leaf position and among leaf positions and cultivars, apparent photosynthetic rates were significantly and positively correlated with SD and SD×SL, and negatively with SL.

Key words Soybean; Stomatal density; Stomatal length; Photosynthetic rate