

## 大豆光合生理生态的研究

## 第8报 大豆叶片结构及其发育的研究

许守民 苗以农

(东北师范大学生物系)

## 摘 要

大豆初生叶一般由7层原始细胞发育而成,通常形成3—4层栅栏细胞及2层脉侧叶肉细胞。复叶由原始的6层细胞发育而来,一般有2层栅栏细胞和1层脉侧叶肉细胞,但也经常形成3层栅栏细胞。3层栅栏细胞也可来自原始第3层细胞的平周分裂。不同光照条件通过影响3层栅栏细胞的发育及伸长最终影响叶厚。品种间在叶厚,栅栏细胞厚度及数目和其中叶绿体数目上都存在明显差异,供试新品种不同节位叶片中3层栅栏细胞出现的频率高于供试老品种。

## 前 言

大豆叶片是光合作用,形态建成及产量形成的重要器官。种子发育过程中其生长几乎全部依靠叶片同化物的供给 (Sambo 等, 1977)。因此,大豆叶片结构和功能关系的研究日益受重视。

Sun 等 (1957a) 和 Decker 等 (1960) 认为,大豆叶片是由原始叶边缘的分生组织分化成6层原始细胞并由此进一步发育成的。Sun 还发现具7层细胞的幼叶,但他没有注意此层数不同的原因。

Thaine 等 (1965) 首先发现大豆叶片中有脉侧叶肉细胞 (Paraveinal Mesophyll Cell-PVM)。Fisher (1967) 认为 PVM 在叶肉物质的水平运输中起重要作用。对于 PVM 的发育,Weston 等 (1973) 认为它来源于表皮下第3层原始叶肉细胞的分裂。苗以农等 (1984) 也对 PVM 的结构进行了描述。

长期以来人们一直认为大豆叶片只有2层栅栏细胞 (Palisade Cell-PSC) (Décker 1960, Carlson 1973, Hicks 1978)。只是近年才陆续发现有3层PSC的存在 (Lugg 1980, 徐克章等 1983, 苗以农等 1986)。Lugg 认为3层PSC是来自近上

本文于1987年7月1日收到。

This paper was received in July 1987.

表皮第 1 层 PSC 的平周分裂,而且叶厚随年度间太阳辐射能的差异也呈相应变化。对于大豆叶片 3 层 PSC 的发育究竟是遗传控制还是环境决定目前还未见论述。

本文通过解剖观察大豆叶片的发育过程,品种间结构差异,光照条件对结构及发育的影响,试图揭示叶片结构的发育规律,为叶片结构和功能的研究及育种工作提供依据。

## 材 料 和 方 法

供试大豆 (*Glycine Max* (L.) Merr) 有秣食豆(地方品种)、早丰 1 号,小金黄 1 号,大白眉(40—50 年代老品种)、铁丰 18,吉林 20(60—70 年代新品种)和美国高产品种阿姆索(Amsoy)等 11 个品种,于 1985—1986 两年播于师大校园实验地,行距 60cm,株距 8 cm,每个品种占小区面积 24m<sup>2</sup>,田间管理同农田。

遮荫处理:将铁丰 18,小金黄 1 号,大白眉,阿姆索播于 25cm 直径素烧盆中,以纱布遮荫,透光率以叶片刚发育到完全成熟期间该节位叶片为准调节在自然光照的 50% 左右。

叶片解剖观察:从刚发育的叶片(长 3 mm)开始每隔 3 日取样,长成后每隔 10 日取样;不同大豆品种及遮荫处理的长成叶在其主脉两侧同一部位切取 3 × 4 mm 的叶块。以上材料以常规石蜡切片法按同一方向横切,切片厚 8—10μ;平皮切片厚 10μ。以固绿染色,光镜下以测微尺进行各组织细胞测量,每一内容取 5 个视野;每一视野测 5 个值,最后总平均。

## 结 果

### 一、大豆叶片各层次细胞的生长和发育

我们的观察结果证明:大豆叶片一般由叶缘基本分生组织分化成具 6 层细胞的幼叶,其中第 1、6 层细胞分别发育成上下表皮;第 2、3 层细胞发育成 PSC;第 4 层细胞发育成 PVM;第 5 层最终形成具有 2—3 层细胞的海绵组织(Spongy Tissue)(图版 1、2)。

以上为大豆叶片发育的一般情况。本试验还发现了一些前人没有报道的解剖及发育特点:

1. 深入到叶肉细胞中的维管束是由第 3 层细胞分化来的(图版 1),这与 Sun (1957a)所述的由第 4 层细胞形成的结果不同。
2. 初生叶的 PVM 为两层细胞(图版 3),它们是来源于叶缘分生组织细胞的分化或原来 1 层细胞的平周分裂;复叶没有此结构而只有 1 层 PVM。在发育过程中,PVM 一般只进行横向分裂,并横向伸长加粗。从平皮切面看,随液泡化进程,细胞各方向长出侧臂(一般为 3—4 个),使细胞间隙加大,最后由侧臂相互连接起来形成一种网状结构。这

层细胞在叶脉处与平行且包围着维管束的大型鞘细胞相接，从而与维管束共同形成网中套网的系统〔图版4—7〕。

3. 除第1层栅栏细胞可经平周分裂而形成具有3层PSC的叶片外，第2层PSC也可经平周分裂而形成具有3层PSC的叶片〔图版8〕。初生叶中原2层PSC常可同时经平周分裂而形成具4层PSC的叶片〔图版9〕。不同节位的复叶也有3层PSC的出现，且新品种大豆叶片出现3层PSC的频率远高于老品种的叶片见表〔3〕。

叶片约经11天的生长发育就可达到该叶片固有的最大厚度。此过程中栅栏组织(Palisade Tissue—PST)都占叶厚的一半左右，其加厚趋势与叶加厚趋势相似；海绵组织在5—8天之间明显加厚，以后逐渐减缓，占叶厚的比例也有所下降；PVM只稍加厚〔图1〕。

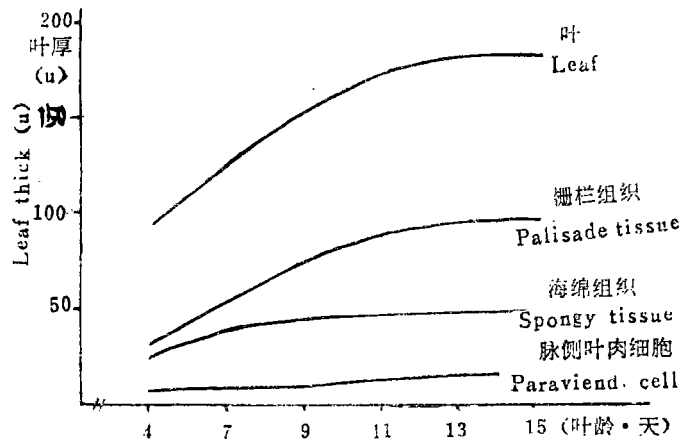


图1. 大豆叶片各层组织细胞的发育  
Fig. 1 The development of different tissue cells in soybean leaf

二、品种间叶厚及不同层次细胞结构的差异

品种间叶厚，PST厚，SPT厚及PVM组织厚都有明显差异，其变异系数分别为5.37、8.72、6.5和6.87%，其中栅栏组织厚的变异系数最大。所试新品种叶片的各项解剖厚度值均比老品种高，在栅栏组织厚度上表现更明显。这表明栅栏组织厚度是引起品种间叶厚

度差异的主要原因。

在叶片内部结构的组成上，新品种叶片中单位叶面积PSC数目及其中叶绿体数目比老品种的明显增多，在不同层的PSC中，两项数值也表现为第1层的明显大于第2层

表1 新老品种大豆PSC和叶绿体数目的差异

Table 1 The difference in the number of PSC and chloroplasts(1986)

节位 Nodes	单位叶面积栅栏细胞数 (相对数值) Relative value of PSC		单位叶面积栅栏细胞中叶绿体数 (相对值) Relative value of chloroplasts	
	新品种 New cultivars	老品种 Old cultivars	新品种 New cultivars	老品种 Old cultivars
	品种 Cultivars			
7复叶以下节位叶片 Leaves below 7 node	121.05	100	114.69	100
7—18复叶节位叶片 Leaves above 7 node	121.10	100	120.86	100

的(见表1、2)。

表2 不同层次栅栏细胞和其中叶绿体数目的差异  
Table 2 The difference in the number of PSC and chloroplasts  
in different PSC layers (1986)

节位 Nodes	两项值 Two values		单位叶面积栅栏细胞数 (个/mm <sup>2</sup> ) The number of PSC in unit area		栅栏细胞中叶绿体数目 (个/mm <sup>2</sup> ) The number of chloroplasts in PSC	
	细胞层次 Cell layer	两项值 Two values	第一层栅栏细胞 1 st PSC layer		第二层栅栏细胞 2 end PSC layer	
			1 st PSC layer	2 end PSC layer	1 st PSC layer	2 end PSC layer
7 复叶以下节位 叶片 Leaves below 7 node		平均值 Mean value	10203.7	8083.5	228924.7	182076
		相对值 Relative value	126.3	100	125.7	100
7—18复叶节位 叶片 Leaves above 7 node		平均值 Mean value	8546.1	7035.5	167844.2	139547.3
		相对值 Relative value	121.5	100	120.3	100

三、叶片结构的年度间变化

1986 年所试大豆品种的叶厚, PST 和 SPT 厚度均比 1985 年的高。生长季节的日辐射能也是 1986 年高于 1985 年(分别为 33981.5 和 33279.8 卡·cm<sup>-2</sup>)。这证明了 Lugg (1980) 的推测。另外, 初生叶在两年中都出现了 3 或 4 层 PSC, 其次在 3—4、7—8、12—13 和 16—17 复叶节的叶片中出现 3 层 PSC 的频率较大, 且新品种明显大于老品种。新品种在其它节位叶片中也间或出现了 3 层 PSC, 年度间的频率也相似(见表 3)。

四、遮荫对叶片结构的影响

50%左右的遮荫使叶厚度, PST 厚度变小, 其中对复叶的影响更大, 但所试新品种既使在此条件下仍有 3 层 PSC 出现。对于初生叶, 遮荫只影响叶厚而并不影响 3 层 PSC 的发育[表 4, 图版 10—12]。

讨 论

由于大豆叶片一般由 6 层原始细胞发育而成, 第 1、2 层原始细胞又多形成 2 层 PSC, 故前人长期以来没有发现 3 层 PSC。

我们的结果表明, 海绵组织是由贴近下表皮的一层原始细胞发育而成[图版 1、2、3], 而不是 Sun (1957a) 所报道的由多层细胞形成。初生叶具有 2 层 PVM 使其具有 7 层原始细胞的结构, 这两层细胞最终都将液泡化而成为 PVM, 而不是象 Sun (1957) 所说的形成海绵组织。另外, 3 层 PSC 可来自原第 1 层 PSC 又可来自原第 2 层 PSC

表 3 大豆叶片栅栏细胞层数的年度间变化 (1985—1986)

Table 3 The palisade layer variation of soybean leaf in two years(1985—1986)

节位 Nodes	初生叶	1—2复叶	3—4复叶	5—6复叶	7—8复叶	9—10 复叶	12—13 复叶	14—15 复叶	16—17 复叶	18 以上复叶	日辐 射能 Solar radiation energy
品种 Cultivars	Primary leaf	1—2 trifo- liolate	3—4 tri.	5—6 tri.	7—8 tri.	9—10 tri.	12—13 tri.	14—15 tri.	16—17 tri.	Above18	
	85 86	85 86	85 86	85 86	85 86	85 86	85 86	85 86	85 86	85 86	
吉林20 Ji Lin 20	3 3-4	2-3 2-3	3 3	2-3 2-3	2-3 2-3	2 2	3 3	2 2	2-3 3	2 2	1985年生 长季节日
铁丰 18 Tie Feng 18	3-4 3-4	2-3 2-3	3 3	2 2-3	2-3 3	2 2	2-3 2-3	2 2	2 2-3	2-3	辐射量: 33279.8 cal/cm <sup>2</sup>
阿姆索 Amsoy	3 3-4	2-3 2-3	3 3	2 2	2-3 2	2-3 2-3	2-3 2-3	2 2	2-3 3	2 2	
绥农4号 Sui Nong 4	3-4 3-4	3 2-3	3 3-4	2 2-3	2-3 3	2-3 2-3	3 3	2 2-3	2-3 2-3	2 2	
黑农26 Hei Nong 26	3-4 3-4	2-3 2	3 3	2 2	2 2	2-3 2-3	2 2-3	2 2	2 2-3	2 2	1986年生 长季节日
开育8号 Kai Yu 8	3-4 3-4	2-3	3 3	2 2	2-3 2-3	2-3 2-3	2-3 2-3	2 2-3	2-3 2-3	2-3	辐射量: 33981.5 cal/cm <sup>2</sup>
小金黄1号 Xiao Jin Huang 1	3-4 3-4	2 2	2-3 2	2 2	2 2	2 2	2-3 2	2 2	2 2	2 2	
早丰1号 Zao Feng 1	3 3-4	2-3	2 2	2 2	2-3 2	2-3 2	2 2	2 2	2-3 2	2-3	
大白眉 Da Bai Mei	3 3-4	2-3	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	

表 4 遮荫对叶片解剖结构的影响 (1986)

Table 4. The shade effects on soybean leaf structure(1986)

内容 Contents	叶 厚	PSC厚	PST厚	初生叶	1-2复叶	3-4复叶	5-6复叶	7-8复叶	9-10复叶	12-13复叶
处理 Treatments	Leaf(μ)	PSC(μ)	Spongy	Primary	1-2	3-4	5-6	7-8	9-10	12-13
品种 Cultivars	thick	thick	thick(μ)	leaf	trifoliolate	trifol	trifol	trifol	trifol	trifol
阿 姆 索 Amsoy	L	212.25	106.01	50.13	4	2	2-3	2-3	2-3	2-3
	S	171.71	83.99	46.17	3-4	2	2	2-3	2	2-3
铁 丰 18 Tie Feng 18	S	210.91	111.27	49.74	4	3	2-3	2	2-3	2-3
	L	177.12	87.98	39.87	4	2-3	2-3	2	2-3	2
合 丰 25 He Feng 25	S	223.47	108.11	55.53	4	2-3	2-3	2	2-3	2-3
	L	180.11	90.03	40.97	3	2	2	2	2	2-3
小 金 黄 1号 Xiaojinhuang	S	219.7	115.18	60.24	4	3	2-3	2	2-3	2
	L	182.46	88.38	45.85	3-4	2	2-3	2	2	2
平均减厚幅度(%) Mean thick decrease		17.93	20.47	20.30						

注: L—正常光照 (Natural light) S—50%遮荫处理 (50% Shade)

的平周分裂;初生叶中的原2层PSC还可同时经平周分裂而形成4层PSC,而复叶中就很少有此情况。从年度间及遮荫对叶片结构的影响看,大豆初生叶和复叶、不同品种叶片的结构发育及对环境反应上有不同的机制,初生叶比复叶,新品种比老品种的叶片在形成3层或4层PSC的能力上都具较大的稳定性。

近年来已有人证明PVM在叶片物质运输及N代谢方面起重要作用(Franceschi 1983)。从维管束—鞘细胞—PVM这一横贯整个叶片的网络系统看,PVM是联系同化组织和运输系统的枢纽,其结构和功能类似高等动物的毛细血管系统,而维管束位于此平面之上且伸入到PST中对其合成产物的就近输出及外界物质的输入有利。

由于所试新老品种在叶厚,PST厚等方面的差异、新品种的PSC数目及其中叶绿体数都比老品种的多,故这些指标对大豆新品种选育可能成为有用的指标。总之,进一步研究大豆叶片各组织细胞的细微结构及其与功能的关系将加深对其本质的了解及对产量形成机制的认识,帮助我们寻求改良品种提高产量的新途径。(参考文献略)

## STUDY ON PHYSIO-ECOLOGY OF PHOTOSYNTHESIS IN SOYBEAN

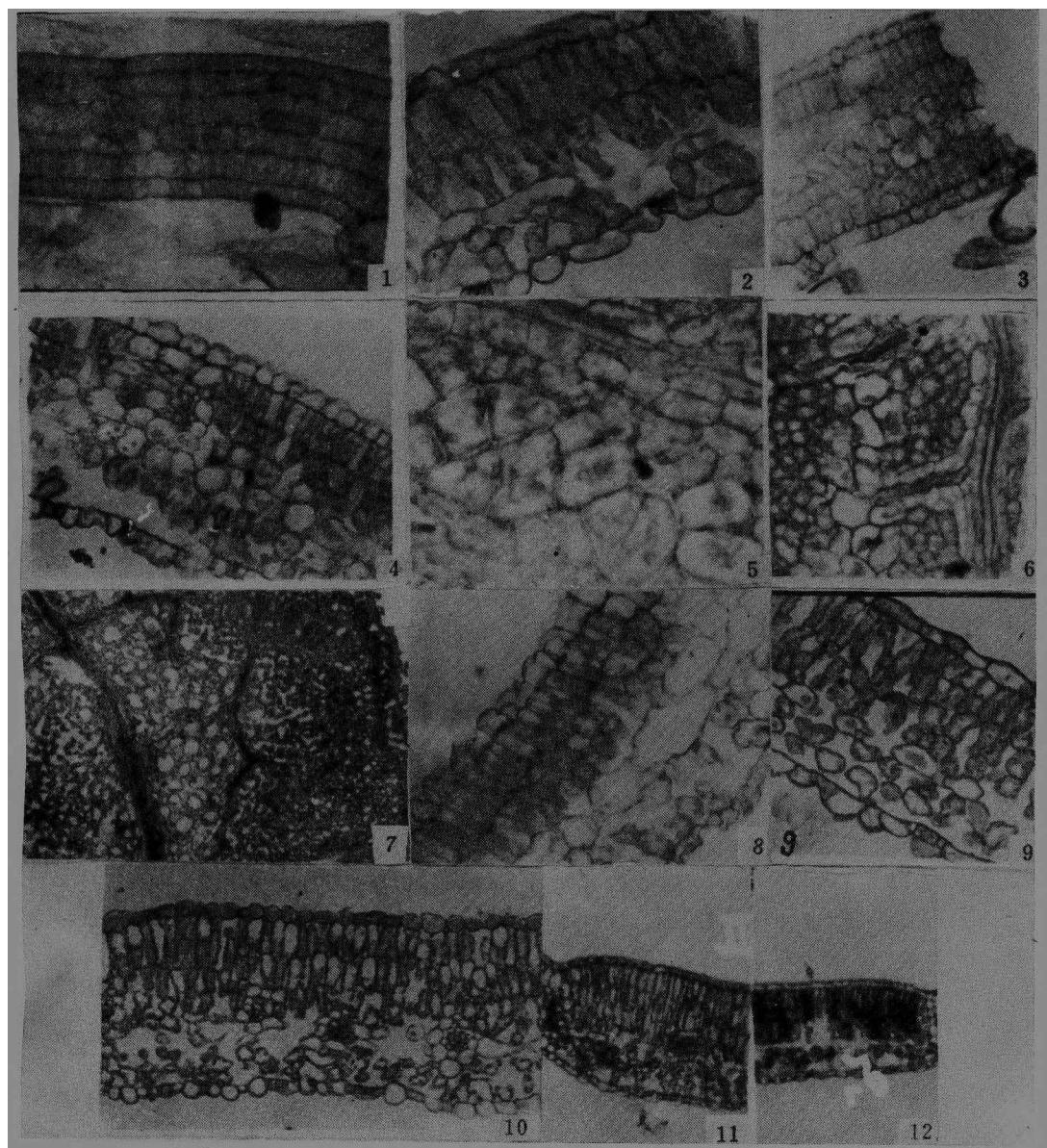
### 8. Soybean Leaf structures and Their Development

Xu Shoumin      Miao Yinong

(Department of Biology Northeast Normal University)

#### Abstract

The soybean primary leaves developed from 7 layers of original cells, and 3—4 layers of palisade cells(PSC)and 2 layers of paraveinal Mesophyll cells (PVM) were formed in these leaves. The trifoliolates commonly developed from 6 layers of original cells. In these leaves, there are 2 layers of PSC and 1 layers of PVM, and 3 layers of PSC can be found. The third layer of PSC could also developed from the periclinal division of second original layer of PSC. The main reason that cause the increasing in leaf thickness is the formation of 3 or 4 layers of PSC. Under the shade treatment the leaf thickness became thinner and the development of 3 layers of PSC in trifoliolates were blocked, while that of in primary leaves were less influenced. There are obvious differences in the leaf thickness, The PSC thickness, the number of PSC and the number of chloroplasts in PSC among different cultivars. The formation frequency of 3 layers of PSC in different node leaves in wen breeding cultivars was much more than that in old breeding cultivars,



图版说明

1. 示原始幼叶的 6 层细胞及维管束的发生,  $\times 300$  2. 发育成熟的叶片,  $\times 300$
3. 未长成的初生叶, 示 2 层 PVM,  $\times 300$  4. 发育成熟的初生叶,  $\times 300$
5. PVM 的平皮切面观,  $\times 360$
6. 示 PVM 示在发育早期与维管束的关系 (平皮切),  $\times 300$
7. 成熟叶中 PVM 与维管束的关系 (平皮切),  $\times 220$
8. 示 3 层 PSC 的来源,  $\times 300$
9. 示 4 层 PVM 的来源,  $\times 250$  10. 50% 遮阴下的初生叶,  $\times 300$
11. 常日光下的复叶,  $\times 220$  12. 50% 遮阴下的复叶,  $\times 220$