

大豆光合生理生态的研究

第17报 大豆叶结构的多样性及其生理意义*

苗以农 许守民 徐克章** 刘学军

王英典** 朱长甫

(东北师范大学生命科学学院 长春 130024)

THE DEVERSIY OF STRUCTURE IN THE LEAVES OF SOYBEAN AND ITS RELATED PHYSIOLOGICAL FUNCTION

Miao Yinong Xu Shoumin Xu Kezhang Liu Xuejun
Wang Yingdian Zhu Changpu

(School of Life Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024)

大豆种子含有高达40%左右的蛋白质和20%左右的脂肪,其合成时需要很多的能量和碳架物质。叶是供给大豆种子生产所需光合产物的主要器官,因此研究叶组织结构及生理功能特点如何适应种子生长和发育的需要是有意义的。

最近20年来,已有许多关于大豆叶组织结构及其功能的报导^[13,17,18,19,20]。这些研究包括栅栏细胞、平脉叶肉细胞和栅栏细胞淀粉的贮藏和动用。本文主要阐述我们10多年来,在前人工作基础上,对生长于田间条件下,20多个大豆品种叶组织结构和功能较系统的研究结果^[1,2,3,4,5,6,8,9,10,11,12]。

* 本文于1994年11月24日收到。This paper was received on Nov. 24, 1994.

** 现在吉林农业大学农学系工作

一、叶肉组织结构

1. 栅栏组织 大豆叶片栅栏细胞一般为2层^[14]。我们发现大多数新品种或高产品种第3—4节位和12—15节位复叶具有3层栅栏细胞,初生叶存在着3—4层栅栏细胞^[9,11],这无疑能增强单位叶面积光合作用的能力。

2. 平脉叶肉细胞及其功能 60年代Fisher发现大豆复叶栅栏组织和海绵组织之间存在1层平脉叶肉细胞,起着叶片内物质的水平运输作用^[17]。我们观察到栽培和野生大豆长成的复叶均有1层,初生叶有2层平脉叶肉细胞^[10],不仅上与栅栏组织,下与海绵组织紧密相接,还与叶脉韧皮部相连,平脉叶肉细胞之间形成许多通道,这十分有利于叶片光合产物的横向运输和组织之间的气体交换。平脉叶肉细胞不仅具有将栅栏组织和海绵组织的光合产物运向韧皮部的功能,而且在鼓粒前和鼓粒期在蛋白质的合成、氮贮藏的分隔作用(Compartmentation)和氮贮藏的再度动用中起着重要作用^[18,19]。鼓粒前平脉叶肉细胞液泡蛋白的积累似乎与鼓粒期籽粒合成蛋白质的需要有关^[19]。

3. 叶肉细胞中的叶绿体 我们发现大豆叶肉中叶绿体数目和结构复杂程度均有差异。栅栏细胞和海绵细胞中叶绿体数量多、体积大,基质较稠密,叶绿体基粒及叶层结构较复杂,这些都是有利于光合作用的结构特征^[2]。维管束鞘细胞和平脉叶肉细胞中叶绿体数目较少、体积小,基质较稀疏,叶绿体的基粒及片层结构较简单。维管束薄壁细胞中叶绿体数目最少、体积最小,结构最简单,是适应于输送系统的结构。叶绿体在不同细胞中的分布和结构的复杂程度与各类细胞在叶片中的解剖位置及功能有关^[2,3]。

4. 不同节位叶片组织结构和功能关系 大豆光合速率呈明显的季节及节位间的差异^[7,11,16,21],这些差异除与叶片自身各种生理生化因子和个体发育阶段库源关系及外界环境因素有关外,还与叶片厚度、叶质重、叶肉组织结构和叶绿体数目有关^[7,8,21]。大豆不同品种和同一品种不同节位叶片的结构和光合速率均有明显差异。大多数新品种或高产品种中上部节位叶片具有较高的光合速率、较多的栅栏细胞和叶绿体数目及较大的叶片厚度(表1,2)^[9,16]。在老品种中,有限结荚习性的早丰1号中上部叶片,较无限及亚有限的大白眉和小金黄1号的光合速率高,其活性持续期也较长,2—5节位叶片和15节位以上顶部叶片的光合速率低,持续期短^[6]。同一品种植株中上部(12—16复叶)节位叶片的光合速率、希尔反应活性、栅栏细胞层数、单位叶面积栅栏细胞数目以及栅栏细胞中叶绿体数目和叶绿体基粒的复杂程度均高于中部(8—11复叶)节位和下部(3—7复叶)节位的叶片,其中以中部的最低^[3]。叶厚度、比叶重和单位叶面积栅栏细胞数目与光合速率呈正相关^[3,9,15,16]。说明结构与功能是密切相关的。

二、叶柄维管束的变异性

大豆叶柄维管束一般由5个较大的维管束和5个较小的维管束组成^[14]。最近我们发现某些新品种植株中部(4—14复叶)叶柄则有大型维管束并交互排列。中部节位叶柄大型维管束面积也大。叶片的饱和CO₂同化速率与叶柄的最大直径、叶柄的维管束数目呈正相关趋势,而与大型维管束木质部面积、韧皮部面积以及中型维管束木质部面积及韧皮部面积之间呈显著正相关^[1]。这说明较强的光合作用可能以发达的运输系统为基础,尤其是韧皮部面积。

表 1 大豆不同品种不同节位叶片光合速率(Pn)和叶片厚度
Table 1 The photosynthetic rate (Pn) and leaf thickness (LT) of
different soybean cultivars at different nodes

		单位(units):Pn,umol CO ₂ · m ⁻² · s ⁻¹ LT,um					
节位	Node	3—4		9—10		12—13	
品种	Cultivar	Pn	LT	Pn	LT	Pn	LT
新品种	New cultivars	15. 26	238. 7	20. 78	218. 7	21. 30	225. 7
高产品种	High-yielding cultivars	13. 57	235. 0	21. 32	214. 3	21. 92	230. 9
老品种	Old cultivars	13. 04	202. 7	18. 77	195. 4	18. 75	202. 9
平均	Mean	13. 96	225. 5	20. 29	209. 3	20. 86	219. 8

表 2 大豆不同品种不同节位叶片单位叶面积的栅栏细胞(PS)和叶绿体(CP)数目
Table 2 The number of palisade cells(PS) and chloroplasts per unit leaf area (CP)
of different soybean cultivars at different nodes

		单位:Unit;n/mm ²					
节位	Node	3—4		9—10		12—13	
品种	Cultivar	PS	CP	PS	CP	PS	CP
新品种	New cultivars	14445	426580	12528	285007	16933	307266
高产品种	High-yielding cultivars	13656	405831	13511	258698	16135	334751
老品种	Old cultivars	13007	383891	10974	182738	10963	283391
平均	Mean	13834	408892	12338	246533	14811	328847

三、叶肉组织中光合产物淀粉的积累和动用

大豆叶中淀粉一般地在第 2 层栅栏细胞开始积累,随后是海绵细胞,最后是第一层栅栏细胞和平脉叶肉细胞^[18],有一个组织顺序。大豆不同叶肉组织中光合产物淀粉的积累和动用有一种较严格的区隔化、日间变化和季节性变化,并随年龄变化而变化。第一层栅栏细胞在整个生育期都呈“昼积夜出”的变化;第 2 层栅栏细胞及海绵细胞在鼓粒期以前基本处于长期积累而很少动用的状态,只是到了鼓粒期以后才被动用。淀粉积累和动用的严格区隔化作用只有在长成叶中表现才最明显^[5,18,19]。在具有 3 层以上栅栏细胞的叶片中,其多出的一或两层细胞的淀粉积累动用情况与其原母细胞的相同^[4,5],第 2 层栅栏细胞和海绵细胞中积累大量的淀粉,直到鼓粒中期之后才被降解动用,此时正值鼓粒中期叶的光合能力减少 50%以上^[19]。所以这时动用第 2 层栅栏细胞及海绵细胞的淀粉是为满足籽粒生产的需要而提供碳水化合物。

四、小结

大豆叶组织结构中尤其植株中上部和下部节位叶片存在3层栅栏细胞以及细胞中较多的叶绿体数目和较复杂的片层结构,无疑增大了光合同化 CO_2 的能力。第2层栅栏细胞及海绵细胞除同化作用外,还具有暂时贮藏淀粉,鼓粒末期全部卸出去,供给籽粒生产的功能。平脉叶肉细胞具有输送同化产物和合成及转运蛋白质的作用。植株中部节位叶柄具有三种类型维管束和较大的面积有利于物质的运输作用。大豆叶组织结构和生理功能存在多样性以及相互的协调性,适应了生殖生长时期尤其鼓粒期蛋白质和脂肪合成过程对光合产物的需要。从而可以认为,叶形态结构的多样性是宝贵的大豆种质资源,并为品种选育程序提供选择指标。

参考文献

- [1] 王英典等,1993,大豆不同叶位叶柄维管组织的比较研究,大豆科学,12(2):100—106
- [2] 许守民等,1992,大豆不同类型叶细胞中叶绿体的分布及超微结构,大豆科学,11(1):58—62
- [3] 许守民等,1992,大豆不同生殖生长时期不同冠层光合活性差异与叶片结构关系的探讨,作物学报,18(3):191—196
- [4] 许守民等,1988,大豆叶片结构及其发育的研究,大豆科学,7(1):37—40
- [5] 许守民等,1988,大豆不同叶肉组织中光合产物淀粉的积累和动用,大豆科学,7(3):211—214
- [6] 许守民等,1990,大豆不同节位叶片光合作用的持续期特性,大豆育种应用基础和技术研究进展,江苏科学技术出版社,43—47
- [7] 许忠仁等,1989,大豆生理与生理育种,黑龙江科技出版社,2—10
- [8] 苗以农等,1982,大豆比叶重的变异性,大豆科学,1(1):61—68
- [9] 苗以农等,1986,大豆不同品种叶片解剖的研究,大豆科学,5(3):219—222
- [10] 苗以农等,1984,大豆叶片平脉叶肉细胞研究,大豆科学,3(3):251—252
- [11] 徐克章等,1983,大豆叶形态解剖特征与光合作用速率,大豆科学,2(3):169—174
- [12] 徐克章等,1984,大豆不同节位叶片形态解剖的研究,大豆科学,3(1):15—19
- [13] 池田 武等,1981,3层的栅状细胞をもつ大豆の初生菜,日作纪,50(3):409—410
- [14] Carlson J B, et al, 1973, In soybean Improvement. Production, and Uses (Ed.) B. E Caldwell, American Society of Agronomy, Inc. 17—95
- [15] Boerma H R. et al, 1988, Canopy photosynthesis and seed—fill duration in recently developed soybean cultivars and selected plant introductions. Crop Sci. 28:137—140
- [16] Dornoff G M, et al, 1970, Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. Crop Sci. 10:42—45
- [17] Fisher D B, 1970, An unusual layer of cells in the mesophyll of the soybean leaf. Bot. Gaz 128:215—218
- [18] Franceschi V R, et al, 1983, The paraveinal mesophyll of soybean leaves in relation to assimilate transfer and compartmentation. I. Ultrastructure and histochemistry during vegetative development. Planta 157:411—421
- [19] Franceschi V R, et al, 1983, The paraveinal mesophyll of soybean leaves in relation to assimilate transfer and compartmentation. II. Structural, metabolic and compartmental changes during reproductive growth. Planta. 157:422
- [20] Lugg D g, et al, 1980, Seasonal changes in morphology and anatomy of field—grown soybean leaves. Crop Sci. 20:191—196
- [21] Shibles R M, et al, 1987, Soybean: Improvement, Production, and Uses. 2nd ed. Agronomy Monograph No. 16: 535—589