

水稻叶片气孔密度与气体扩散阻力和净光合速率关系的比较研究

陈温福 徐正进 张龙步 杨守仁 (沈阳农业大学, 沈阳 110161)

Comparative Studies on Stomatal Density and Its Relations to Gas Diffusion Resistance and Net Photosynthetic Rate in Rice Leaf

CHEN Wenfu, XU Zenjin, ZHANG Longbu, and YANG Shouren

(Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161)

Abstract: Studies were made on differences among types and varieties of rice in stomatal density and gas diffusion resistance, and on the relationship between these traits and photosynthetic rate. Significant differences among types and varieties were found in stomatal density and gas diffusion resistance. Generally, stomatal density was higher in *indica* varieties than in *japonica* varieties, gas diffusion resistance was lower in the former than in the later, in varieties developed through *indica-japonica* hybridization it was intermediate. The stomatal density was closely positively correlated with the gas conductivity and the net photosynthetic rate, had significant negative correlation with specific leaf weight, and was not correlated with single leaf area. Higher photosynthetic rate of *indica* varieties mainly results from its high stomatal density and low gas diffusion resistance. The result also suggested that high photosynthetic rate might be obtained if the characters of high stomatal density and low gas diffusion resistance in *indica* could be combined with the character of the larger specific leaf weight in *japonica* through crossing between two.

Key words: Stomatal density; Gas diffusion resistance; Net photosynthetic rate; *indica*; *japonica*; *indica-japonica* variety

提 要:气孔密度和气体扩散阻力存在着极显著的类型间和品种间差异。一般籼稻的气孔密度大于粳稻, 气体扩散阻力则小于粳稻, 通过籼粳稻杂交育成的品种表现为中间型。气孔密度与气体扩散导度和净光合速率之间呈极显著的正相关, 与比叶重呈显著的负相关, 与单叶面积的相关不显著。籼稻品种较高的光合速率主要来自其大的气孔密度和低的气体扩散阻力。如果通过籼粳稻杂交将籼稻气孔密度大、气体扩散阻力低的特性与粳稻比叶重大的特点适当结合在一起, 将有可能获得较高的净光合速率。

关键词:气孔密度; 气体扩散阻力; 净光合速率; 籼稻; 粳稻; 籼粳交品种。

植物叶片上的气孔是 CO_2 进入叶片和体内水分排出的主要通道。它与叶片的光合作用和蒸腾作用等生理过程有关, 因此是影响光合速率和物质生产能力的重要因素。半个世纪以来, 许多研究者从不同角度对叶片

上气孔的大小、密度、开度和气体扩散导度

1990年3月26日收到。Received March 26, 1990

本研究是高校和国家自然科学基金资助课题的一部分。张宪政副教授和郭勇同志曾参加部分工作。

等进行了广泛的研究^[2, 3, 5], 特别是进入70年代以来, 进一步注意到气孔密度和气体扩散阻力对净光合速率和蒸腾强度的影响。较多的研究结果是气孔密度与净光合速率有关^[1, 6, 9, 10]。也有人认为气孔密度与光合作用并无必然联系, 但对蒸腾强度有重要影响。角田等(1984, 1987)的研究结果表明, 稻叶的气孔密度明显地大于其它禾谷类作物如玉米、小麦和大麦等, 并且认为水稻叶片的高光合速率与其气孔密度大、气体扩散阻力小有关^[4, 9]。石原邦等(1987, 1979)也观察到水稻气孔开度对光合作用有重要影响^[5, 6]。近年来, 随着高光效生理育种的兴起, 进一步探讨气孔密度、气体扩散阻力和净光合速率的相互关系, 已成为水稻生理育种理论研究的一个重要方面。为此, 本文在前人工作的基础上, 对不同类型间和品种间叶片气孔密度差异及其与气体扩散阻力和净光合速率等性状的关系作了初步探索。

材 料 和 方 法

试验于1986~1987年在沈阳农业大学

表1 水稻叶表面气孔密度(个·mm⁻²)

Table 1. Distribution of stomata on leaf surface of rice (no·mm⁻²)

品 种 Varieties		不同叶位背面中部 Middle part of underside surface of different leaf positions			剑叶背面不同部位 Different part of underside surface of flag leaf			剑叶正面中部 Middle part of upside surface of flag leaf
		剑叶 Flag leaf	倒2叶 2nd leaf ¹⁾	倒3叶 3rd leaf ¹⁾	上部 Top part	中部 Middle part	基部 Basal part	气孔密度 Stomatal density
广陆矮4号(籼) Guang-Lu-A14 (<i>indica</i>)	平 均 值 Average	706	606	387	680	706	493	480
	标准差 sd	9.1	13.2	9.9	14.2	9.1	13.3	14.4
青系96(粳) Qing-Xi96 (<i>japonica</i>)	平 均 值 Average	600	442	380	581	600	409	440
	标准差 sd	12.9	15.5	9.5	12.6	12.9	14.3	12.5

Note: ¹⁾counted from the flag leaf downward

稻作研究室进行。1986年参试材料为具有一定代表性的6个典型籼稻品种, 12个典型粳稻品种、5个通过籼粳稻杂交育成的偏籼型品种(简称籼×粳偏籼型)和6个通过籼粳稻杂交育成的偏粳型品种(简称籼×粳偏粳型)。小区面积为1.2米², 1米行长4行小区, 行株距离分别为30和10厘米。栽培管理同一般生产田。

齐穗期用火棉胶印迹法观察了剑叶下表面的气孔密度及其分布, 每品种随机取3~5株, 每株取3~5片剑叶, 每片叶计数3个视野。同时测定了单叶面积和比叶重, 并用Devices AP3型非恒气孔计在气温30.6℃、相对湿度58%的晴朗无风条件下活体测定了气体扩散阻力。

1987年选用包括上述四种类型的28个品种, 在盆栽条件下用LHB型红外线CO₂分析仪离体测定了齐穗期各品种剑叶的净光合速率, 同时观察了剑叶下表面的气孔密度。净光合速率测定系在夏令时上午9~11时进行, 测定条件为:光量子通量密度479 μmol·m⁻²·s⁻¹, CO₂浓度325 ppm, 空气流量1.5 L·min⁻¹, 用水槽循环水流冷却

表2 不同叶位和叶部气孔密度的差异比较

Table 2. Comparisons of differences in stomatal density among leaf positions and parts

品 种 Varieties		剑叶与 倒2叶 Flag leaf and 2nd leaf ⁽¹⁾	剑叶与 倒3叶 Flag leaf and 3rd leaf ⁽¹⁾	倒2叶与 倒3叶 2nd leaf and 3rd leaf ⁽¹⁾	中部与上 部 Middle part and top part	中部与基部 Middle part and basal part	上部与基部 Top part and basal part	背面与正面 Underside surface and upside sur face
广陆矮4号(籼) Guang-Lu-Ai4 (<i>indica</i>)	差值 Difference	100	310	219	26	213	187	226
	t 值	17.6	67.5	16.0	4.3	43.9	30.6	37.4
青系96(粳) Qing-Xi 96 (<i>japonica</i>)	差值 Difference	158	220	62	19	191	172	160
	t 值	22.5	39.1	18.1	2.9	28.1	25.6	25.3

注(Note): $t_{0.05(7)} = 2.365$; $t_{0.01(7)} = 3.499$; ⁽¹⁾ Counted from the flag leaf downward.

法控制叶室温度在 30℃ 左右。

结 果 与 分 析

(一) 气孔密度的分布

从表1可见,无论是籼稻还是粳稻,叶表面上气孔密度均因叶位和叶上的部位而异。在上位三片叶中,气孔密度最大的是剑叶,倒2叶次之,倒3叶最小。同一叶位的相同部位,叶背面的气孔密度大于正面。同一叶位的不同部位则以中部的气孔密度为最大,上部次之,基部最小,并且上部与中部的差异相对较小。统计检验的结果也说明稻叶上气孔密度的分布存在着明显的不均匀性(表2)。因此,在比较研究不同类型或品种的气孔密度时,以同一叶位叶片背面中部或中部偏上为标准较为合适。

(二) 类型间和品种间气孔密度的差异

从1986年的结果看,29个参试品种的平均气孔密度(剑叶下表面中部,下同)为596个·mm⁻²,标准差57.6。1987年28个参试品种的平均气孔密度为624个·mm⁻²,标准差60.7。两年结果与Yoshida和Suzuki(1977)所报道的结果基本一致^[10]。从分布图上看(图1),两年中绝大多数品种的气孔密度是500~650个·mm⁻²。

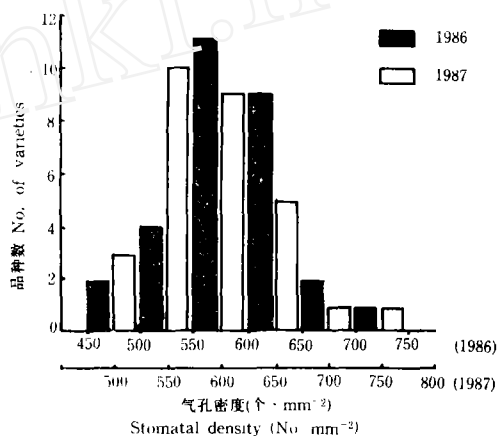


图1 气孔密度的分布

Fig. 1. Distribution of stomatal density

为了比较不同类型间气孔密度的差异,将参试品种划分为籼稻和粳稻两大类。结果发现,1986年参试品种的平均气孔密度为657个·mm⁻²,粳稻为559个·mm⁻²,籼稻比粳稻高17.5%;1987年参试籼稻品种的平均气孔密度为678个·mm⁻²,粳稻为570个·mm⁻²,籼稻比粳稻高18.9%,两年平均高18.2%。同时也看到两种类型内各品种间气孔密度的变异程度基本相近。

进一步将籼稻划分为典型籼稻和籼×粳偏籼型,将粳稻划分为典型粳稻和籼×粳偏粳型,并进行方差分析。结果表明,无论是

表3 不同类型水稻品种气孔密度的比较(个·mm⁻²)Table 3. Comparison of stomatal density among different types of rice(no·mm⁻²)

类型 Types	品种数 No. of varieties		平均值 Average		标准差 sd		变异系数 C.V.	
	1986	1987	1986	1987	1986	1987	1986	1987
典型籼稻 Typical <i>indica</i> varieties	6	5	657	687	33.1	37.1	5.04	5.40
典型粳稻 Typical <i>japonica</i> varieties	12	5	553	552	36.9	25.4	6.67	4.60
籼×粳偏籼型 <i>Indica</i> varieties from <i>indica</i> / <i>japonica</i>	5	9	653	671	25.7	38.4	3.95	5.72
籼×粳偏粳型 <i>Japonica</i> varieties from <i>indica</i> / <i>japonica</i>	6	9	568	586	37.7	38.6	6.64	6.58

表4 不同类型水稻品种剑叶气体扩散阻力的比较(秒·厘米⁻²)Table 4. Comparison of gas diffusion resistance of flag leaf among different types of rice(s·cm⁻²)

类型 Types	品种数 No. of varieties	最大值 Maximum	最小值 Minimum	平均值 Average	标准差 sd	变异系数 C.V.
典型籼稻 Typical <i>indica</i> varieties	6	0.83	0.53	0.69	0.13	18.84
典型粳稻 Typical <i>japonica</i> varieties	12	2.25	1.11	1.43	0.42	29.60
籼×粳偏籼型 <i>Indica</i> varieties from <i>indica</i> / <i>japonica</i>	5	0.93	0.76	0.82	0.07	8.54
籼×粳偏粳型 <i>Japonica</i> varieties from <i>indica</i> / <i>japonica</i>	6	1.73	0.87	1.16	0.32	27.54

不同类型间还是同一类型内不同品种间, 气孔密度均有极显著的差异。四种类型平均气孔密度的顺序为典型籼稻>籼×粳偏籼型>籼×粳偏粳型>典型粳稻(表3)。

值得提出的是在参试的两类粳稻品种中, 一般籼×粳偏粳型品种的气孔密度有比典型粳稻品种增大的趋势。例如, 1986年参试的籼×粳偏粳型品种共6个, 其中有4个超过粳稻品种的总平均值; 1987年参试的籼×粳偏粳型品种共9个, 其中有7个超过粳稻品种的总平均值。气孔密度最大的滇榆1号每平方毫米叶表面上有气孔643个, 几乎可与籼稻总平均值相媲美。

(三) 气孔密度与净光合速率的关系

在光量子通量密度 479 μmol·m⁻²·s⁻¹, CO₂ 浓度 325 ppm 和 30℃ 条件下测定了 28 个品种的剑叶净光合速率, 同时观察了气孔密度。结果是 14 个粳稻品种的平均净光合速率为 14.09 mgCO₂·dm⁻²·hr⁻¹, 标准差 2.34, 变异系数为 16.61%。14 个籼稻品种的平均净光合速率为 20.16 mg·CO₂·dm⁻²·hr⁻¹, 标准差 3.62, 变异系数为 17.94%。除个别品种外, 总的结果是籼稻的净光合速率高于粳稻。同时看到凡是气孔密度大的品种, 一般其净光合速率亦较高。而且, 在参试的粳稻品种中, 籼×粳偏粳型

品种的净光合速率有比典型粳稻品种增加的趋势。例如, 籼×粳偏粳型品种滇榆 1 号、辽粳 5 号和南粳 35 的气孔密度分别比参试粳稻品种的平均值高 12.8%、9.3%和 8.6%, 其净光合速率也分别比平均值高 17.5%、21.5%和 13.9%。相关分析的结果进一步证明, 气孔密度与净光合速率间呈极显著的正相关 ($r=0.6456$, $P<0.01$)。

(四) 气孔密度与气孔扩散阻力的关系

1. 类型间和品种间气体扩散阻力的差异

已有的研究表明, 水稻叶片的气体扩散导度 (气体扩散阻力的倒数) 与其净光合速率有关, 对石炭酸有反应的品种 (即籼稻), 其叶片具有较高的气体扩散导度; 对石炭酸无反应的品种 (即粳稻), 其叶片的扩散导度则较低。我们测定了包括上述四种类型共 29 个品种的剑叶单位叶面积气体扩散阻力, 结果发现典型籼稻和籼×粳偏籼型品种的平均气体扩散阻力明显地小于典型粳稻品种和籼×粳偏粳型品种 (表 4)。方差分析也说明气体扩散阻力存在着明显的类型间和品种间差异, 而且在四类品种中, 籼×粳偏籼型品种的平均气体扩散阻力有比典型籼稻品种增大的趋势, 而籼×粳偏粳型品种的平均气体扩散阻力则明显地低于典型粳稻品种。四种类型气体扩散阻力的排列顺序恰好与气孔密度的排列顺序相反, 即典型籼稻 < 籼×粳偏籼型 < 籼×粳偏粳型 < 典型粳稻。

2. 气孔密度与气孔扩散阻力的关系

为了便于理解, 首先将气体扩散阻力转换成气体扩散导度, 然后进行相关分析, 结果表明气孔密度与气体扩散导度呈极显著的正相关 (图 2)。亦即单位叶面积上的气孔数目愈多, 单位叶面积的气体扩散阻力愈小, 气体扩散导度愈大。

(五) 气孔密度与比叶重和单叶面积的关系

从相关分析的结果来看, 气孔密度与比叶重呈负相关 ($r=-0.4324$, $P<0.05$), 与

单叶面积的相关不显著 ($r=0.3181$, $P>0.05$)。据角田报道, 气孔密度大的品种, 一般叶片较薄, 叶肉细胞少而排列疏松, 细胞间隙较发达, 叶肉阻力较小, 有利于降低单位叶面积气体扩散阻力^[4, 9]。但是由于薄叶的 RuBP 羧化酶含量少, 羧化能力小, 叶片内外 CO_2 浓度差就小。这对 CO_2 的吸收又是不利的。尽管如此, 在气孔不因低温或缺水等因素而关闭的情况下, 其密度大小仍然是影响气体扩散导度的决定因素。尤其在半水生环境中, 气孔密度大可保证 CO_2 从周围空气到光合细胞的顺利运输。如果能与厚叶性状适当地结合起来, 对于提高叶片的光合效率将是有益的。

讨 论

角田重三郎等 (1984) 曾经指出, 热带籼稻叶片的气孔密度明显地大于其它禾谷类作物如玉米、小麦和大麦等, 也明显地大于粳稻, 并且他认为籼稻叶片的低气体扩散阻力和高光合速率可能与其气孔密度大有关^[4, 9]。在本试验中, 不仅证明了籼稻的气孔密度和净光合速率大于粳稻品种, 而且发现通过籼粳稻杂交育成的偏粳型品种的气孔密度和净光合速率有比典型粳稻品种

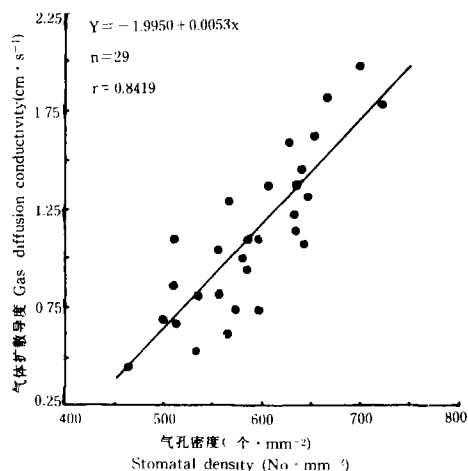


图 2 气孔密度与气体扩散导度的关系

Fig. 2. Relationship between stomatal density and conductivity of gas diffusion

增大的趋势, 其中很多品种赶上或接近籼稻。这不仅说明了气孔密度和净光合速率与物质生产的关系, 同时也说明籼粳稻杂交是改进粳稻气孔性状和净光合速率的有效途径。

稻虽然不具备 C_4 光合系统, 但它却表现出较高的单位叶面积净光合速率和几乎可与 C_4 作物相媲美的最大作物生长率^[8, 10]。根据角田(1984)的观点和本研究结果, 稻, 特别是籼稻叶片这种较高的光合效率确与其气体扩散阻力较小有关, 而且可以认为这种低的气体扩散阻力主要来自于其较大的气孔密度。本研究虽未作气体扩散阻力与净光合速率关系的直接观察, 但可推测, 如果通过籼粳稻杂交育种将籼稻气孔密度大, 因而气体扩散阻力较小等优良性状转移到粳稻上来, 对于提高粳稻品种的净光合速率和物质生产能力将是有益的。

应该指出, 在本研究中气孔密度与比叶重呈负相关, 与单位面积的相关不显著。而许多报道都认为比叶重与叶绿素含量、含氮量和光合强度有关。从进化角度看, 气孔和叶肉 CO_2 扩散导度的变化是叶子形态改变的直接结果^[7]。就水稻来说, 一般原始产地的籼稻品种有较薄而大的叶片, 气孔密度大、光合效率高。在向粳稻品种演化的过程中, 叶片逐渐变厚、气孔数目随之减少。这是对较冷凉环境适应的结果。由于厚叶含有更多的氮素和 RuBP 羧化酶, 从而可部分地抵销由于气孔密度减少带来的不利影响。最近, 角田(1986, 1987)曾提出, 如果将籼稻的良好通气性与野生小麦那样的厚叶适当地结合起来, 对提高叶片的光合作用将是有益的^[3, 4]。问题是气孔密度和气体扩散导度与比叶重呈负相关 ($r=-0.4324$,

$P<0.05$; $r=-0.5384$, $P<0.01$), 究竟这种负相关有多大的遗传分量, 通过籼粳稻杂交是否可以将籼稻气孔密度大、气体扩散阻力小与粳稻比叶重大的特性适当结合起来, 都是有待于进一步深入研究的问题。

参考文献

- [1] 占田智彦, 1976. オオムギの気孔数について (I). 育種学雑誌 26 (2):130—136
- [2] 占田智彦, 1977. オオムギの気孔数について (II). 育種学雑誌 27 (2):91—97; 27 (4):321—325
- [3] 角田重三郎, 1986. 光合成からみたイネの進化 (1~2). 農業および園芸 61 (11):3—8; 61 (12):13—16
- [4] 角田重三郎, 1986. 光合成からみたイネの進化 (3~5). 農業および園芸 62 (1):25—29; 62 (2):7—13; 62 (3):17—22
- [5] 石原邦ら, 1978. 水稻葉における気孔の開閉と環境との関係, 日作紀 47 (4):664—673
- [6] 石原邦ら, 1979. 水稻葉身の窒素濃度と光合成速度との関係, 日作紀 48 (4):491—495; 543—550
- [7] China A J *etal.*, 1975. Stomatal Size and Frequency in Soybeans. *Crop Sci.* 15:309—313
- [8] Ishii R *etal.*, 1977. Photosynthetic $^{14}CO_2$ Fixation in the Leave of Rice and Some Other Species. *Japan J. Crop Sci.* 46 (1):97—102
- [9] Tsunoda S. and Takahashi N., 1984. Biology of Rice. Japan Sci. Press. Tokyo P89—115
- [10] Yoshida T. and Suzuki M., 1977. *Rep. Kyushu Branch. Crop Soc. Japan* 44:11—12
- [11] Yoshida T. and Ono T., 1978. Environmental Differences in Leaf Stomatal Frequency of Rice. *Japan J. Crop Sci.* 47:506—514