

白杨派新无性系气孔生理生态特性的研究*

358-263

张守仁 高荣孚

S772.117

(北京林业大学资源与环境学院 北京 100083)

摘要 采用液氮现场固定叶样,扫描电镜直接观察(照相)结合气体交换测定白杨派2个新无性系气孔形态、分布、日变化、导度及非均匀关闭等情况,结果表明,三倍体无性系在气孔形态指标上比二倍体无性系大,但密度相反,无性系 ZH4 的气孔对环境的敏感程度比无性系 BL1 大,依据气孔开度的平均值和标准差,笔者提出一个修正叶光合过程中计算叶肉细胞间 CO_2 浓度值的公式。

关键词: 白杨派,无性系,扫描电镜照相,气孔开度,气孔非均匀关闭。

STUDY ON THE STOMATAL ECOPHYSIOLOGICAL
CHARACTERS OF TWO NEW CLONES OF *Sect. Leuce*

Zhang Shouren Gao Rongfu

(College of Forest Resources and Environment, Beijing Forestry University, 100083, China)

Abstract The stomatal morphological characters, distribution, diurnal course, and non-uniform stomatal closure were studied by using a combination of scanning electron micrography and gas exchange after fixing leaf samples in liquid nitrogen. The results show that the morphological characters of triploid clone ZH4 are larger than that of diploid clone BL1, but the density of the two clones is reverse. Clone ZH4 is more sensitive to the change of environmental factors than clone BL1. The authors suggest a formula for modifying computation of C_i value (intercellular CO_2 concentration) in photosynthesis.

Key words: *Sect. Leuce*, clones, scanning electron micrography, stomatal aperture, non-uniform stomatal closure.

在高等植物中,气孔是气体交换的门户,一方面 CO_2 通过气孔进入植物的叶肉细胞,另一方面叶肉细胞及表皮细胞的水分通过气孔散失到大气中,气孔随着它所处的环境条件每时每刻都在发生着变化。气孔巧妙地在植物“饥”与“渴”之间起平衡调节作用^[1]。气孔的运动状况在一定程度就反应了植物体内的代谢情况,近年来在研究光合作用细胞间 CO_2 浓度值时,越来越多的学者注意到了,由于气孔的不均匀关闭,以传统的气孔导度的平均值推算 C_i 值时有可能产生误差^[2~7],寻求一种直观显示单个气孔在叶表面的不均匀关闭状况途径,并把这种不均匀关闭以百分比数量化,在计算 C_i 值时以该百分比作为修正系数,从而反映实际的 C_i 值,成为目前光合生理生态学家所追求的目标。

* 试验材料由北京林业大学资源与环境学院张志毅教授和康向阳博士提供,特此致谢。

收稿日期:1997-01-22,修改稿收到日期:1998-01-15。

本试验采用液氮现场固定叶样,扫描电镜直接观察(照相)记录,试图揭示气孔的日动态变化和气孔的非均匀关闭情况及实际 C_i 值的计算。

1 材料与方法

供试材料为北京林业大学育种研究室培育的银腺杨(*Populus alba* × *P. glandulosa*) × 毛新杨(*P. tomentosa* × *P. bolleana*)双杂交 F1 代三倍体无性系 ZH4 和二倍体无性系 BL1。这些杂种无性系叶下表面(远轴面)均密被绒毛,需进行前处理才能进行显微观察。前处理及观察方法将另文发表。

8月中旬选择完全晴朗的白天分别在7:00~19:00每隔2h取样,取样同时以 QK-1 型气孔仪(航空部太行仪表厂生产)测定当时的光通量密度、气温、叶温和相对湿度等环境因子并计算当时的气孔导度、蒸腾速率,处理过的叶样以日立 S-520 型扫描电镜分别以 300 倍、600 倍、1700 倍照相记录气孔形态和分布。用游标卡尺在照片上分别测量气孔开度、气孔长度,并推算气孔开度、长度的频度及气孔密度。

2 结果与分析

2.1 气孔的分布及形态指标

图1显示的是测定当天的主要环境因子日变化情况。表1列出了2个无性系气孔在叶下表面的密度平均值及气孔开度、长度平均值。气孔的平均开度和长度均是三倍体无性系 ZH4 比二倍体无性系 BL1 大。这也再次证明了三倍体无性系在形态指标上显示出巨大性的特点^[9-10]。但无性系 BL1 的气孔密度比 ZH4 大。为了更直观、更详细地显示2个无性系在气孔开度及长度上的差异,图2、图3给出了2个无性系气孔开度和长度分布的频度图。图中值为全天6次取样共30个样本的结果。

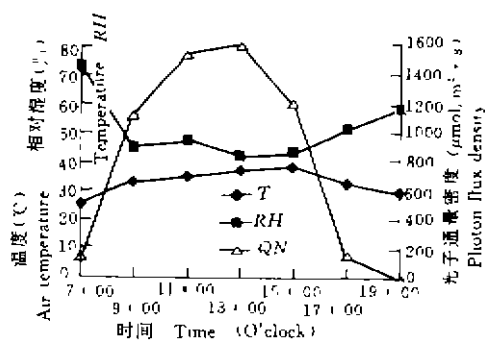


图1 气温、相对湿度和光子通量密度日进程(1996-08-14)

Fig. 1 Diurnal course of air temperature, relative humidity and photon flux density

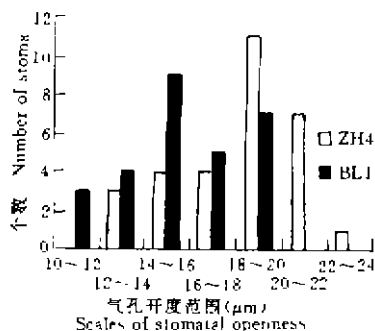


图2 气孔开度频度

Fig. 2 Frequency of stomatal aperture

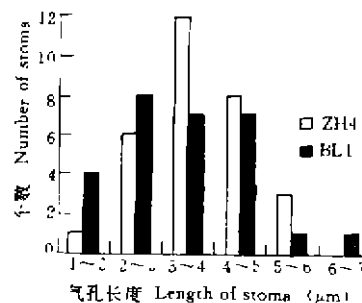


图3 气孔长度频度

Fig. 2 Frequency of stomatal length

2.2 气孔的日动态变化

图4显示了2个无性系气孔开度的日变化。其曲线均呈现双峰状,最高峰均为9:00和15:00,低谷 ZH4 无性系比 BL1 无性系来得早,说明 ZH4 无性系的气孔对中午失水反映比 BL1 更灵敏。峰和谷之间的差别也是 ZH4 无性系大于 BL1 无性系。BL1 无性系的气孔从上午9:00到下午15:00变化稍缓,ZH4 无性系下午的气孔开度峰值比上午略大。图8(1~XIV)给出2个无性系典型气孔在一日的动态变化趋势。可以看出,该法能

成功地记录气孔的日变化过程。

表1 2个无性系气孔开度、气孔长度、气孔密度平均值

Table 1 Mean of stomatal aperture, stomatal length, stomatal density of two clones

无性系 Clone	气孔开度(μm) Stomatal aperture	气孔长度(μm) Stomatal length	气孔密度(Nos./ mm^2) Stomatal density
ZH4	2.84 ± 0.62	16.14 ± 1.87	376 ± 43
BL1	2.55 ± 0.64	14.06 ± 1.47	522 ± 68

* 表中值为30个样本的平均值, The value in the above table is the mean of 30 samples.

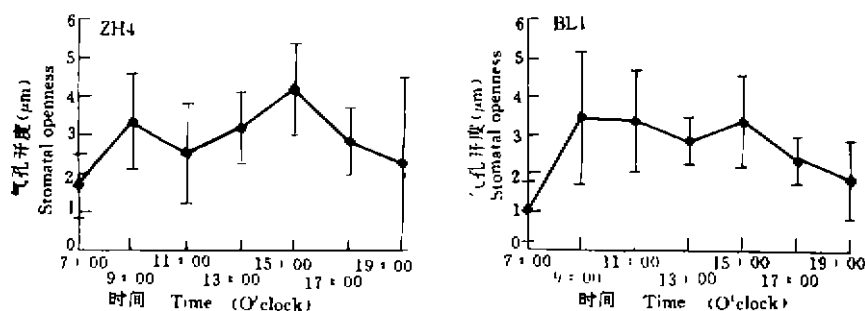


图4 无性系 ZH4 与无性系 BL1 气孔开度日变化

Fig. 4 Diurnal course of stomatal aperture of clone ZH4 and clone BL1

图5是2个无性系的气孔导度随时间的日变化情况,其变化趋势与气孔开度是一致的。图6是气孔开度和气孔导度的回归分析,结果表明,两者存在显著的线性关系。

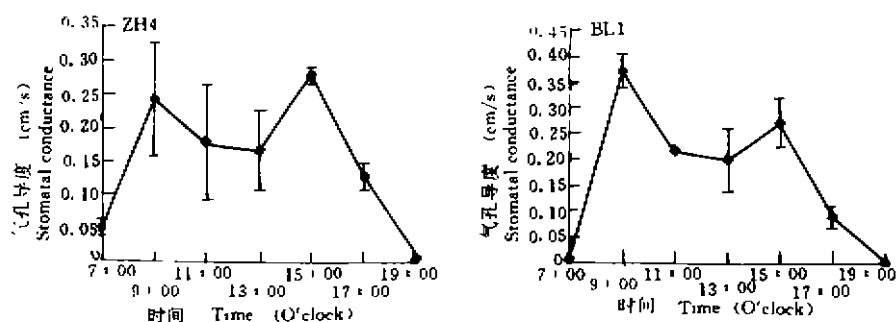


图5 无性系 ZH4 与无性系 BL1 气孔导度日变化

Fig. 5 Diurnal course of stomatal conductance of clone ZH4 and clone BL1

2.3 气孔在叶面上不均匀关闭

图8(XV)记录的是 BL1 无性系早晨 7:00 气孔在下表面的不均匀关闭情况(照片放大倍数为 600 倍)。作者认为以气孔开度的平均值和标准差可以定量描述气孔开放的均匀程度。假设以一天中气孔开度的峰值作为气孔完全开放指标,那么在全天中任一时间取样的平均值愈接近该峰值且标准差愈小说明该时间开放的均匀程度愈高。以 x_{max} 代表全天中气孔开度的峰值, x_t 代表全天中任一时间取样气孔开度的平均

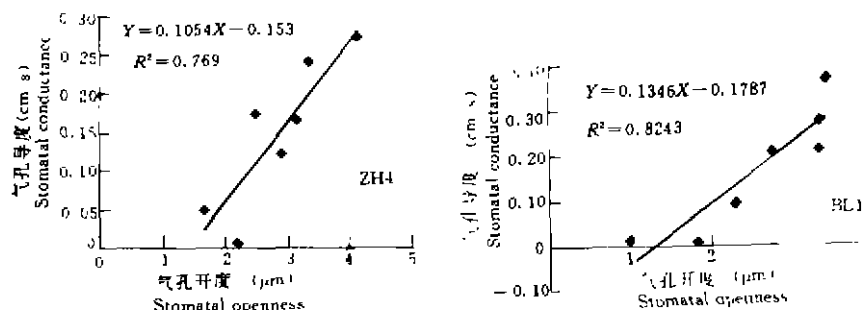


图6 无性系 ZH4 与无性系 BL1 气孔开度-气孔导度线性关系

Fig. 6 Linear relationship between stomatal aperture and stomatal conductance of clone ZH4 and clone BL1

值, σ_i 代表全天中任一时间取样气孔开度的标准差, 则可以用下式表示气孔开放的均匀程度:

$$\bar{x}_i / \bar{x}_{\max} \cdot \bar{x}_i / (\bar{x}_i + \sigma_i) \times 100\%$$

该式计算的值愈大, 说明气孔开放的均匀程度愈大。图7是以该式计算出的2个无性系气孔均匀开放程度的日进程。从图中可看出, 9:00~15:00期间无性系 BL1 气孔开放的均匀程度要远大于无性系 ZH4。前者变化平缓, 而后者变化剧烈, 说明无性系 ZH4 气孔的开放对环境变化反映敏感。

3 讨论

3.1 气孔开放的均匀程度有“狭义的”和“广义的”两种情况。狭义的均匀性就是指以气孔完全开放作为参比指标, 其他任一时间的指标都转换成它的百分数。上面提出的公式就属于此。而广义的均匀性是指气孔在任一时间开放与关闭的一致性程度, 气孔即使没有完全开放, 只要取样时的气孔开度标准差足够小, 就认为气孔是均匀开闭的。这种情况以 $\bar{x}_i / (\bar{x}_i + \sigma_i) \times 100\%$ 即可表示广义的气孔开放的均匀程度了。这样叶同化 CO_2 过程中叶肉细胞间 CO_2 的浓度 C_i 值就可以用气孔开放的均匀程度公式加以修正了。假设以 Li-Cor 6200 型光合系统仪测得的叶肉细胞间 CO_2 浓度为 C_i , 则修正后的值应为:

$$[\bar{x}_i / \bar{x}_{\max} \cdot \bar{x}_i / (\bar{x}_i + \sigma_i)] \cdot C_i + [1 - \bar{x}_i / \bar{x}_{\max} \cdot \bar{x}_i / (\bar{x}_i + \sigma_i)] \cdot \Gamma$$

(Γ 为 CO_2 补偿点, 一般认为气孔关闭时叶肉细胞间 CO_2 浓度为 CO_2 补偿点)。这样修正后的 C_i 值是否能真实地反映实际情况还有待于进一步的研究。

3.2 以扫描电镜照相结合气体交换测定探讨 C_i 的修正在理论上是 valuable 的, 但实际操作很繁琐, 而且成本昂贵。根据图6, 气孔开度与气孔导度存在显著线性关系, 所以在 C_i 的修正公式中可以用 G_n 代替 X_i , G_n 为全天中某时间取样的气孔导度平均值。这样 C_i 的修正公式可变为:

$$[\bar{G}_n / \bar{G}_{\max} \cdot \bar{G}_n / (\bar{G}_n + \sigma_n)] \cdot C_i + [1 - \bar{G}_n / \bar{G}_{\max} \cdot \bar{G}_n / (\bar{G}_n + \sigma_n)] \cdot \Gamma$$

3.3 三倍体无性系 ZH4 的气孔对环境因子(主要是水分)变化敏感。所以在栽培措施中要注意保持充足的水分供应。否则, 气孔关闭将导致光合速率下降, 该无性系的速生性也将得不到体现。

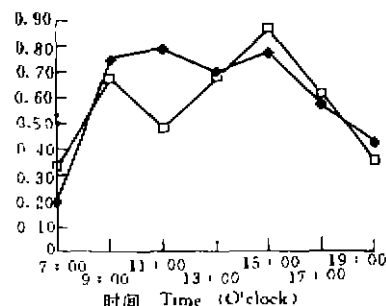


图7 气孔开放均匀程度日变化

Fig. 7 Diurnal course of uniform stomatal opening

◇ BL1 □ ZH4





图8 扫描电镜照相记录的气孔开张日变化(1996-08-14)

Fig. 8 Diurnal course of stomatal opening by scanning electron microscopy

图版说明 Explanation of picture (I ~ XV)

I ~ VII: 无性系 ZH4 在不同时间叶下表面的气孔开张情况, $\times 1.70K$.

Stomatal opening in abaxial epidermis of clone ZH4, $\times 1.70K$.

I: 7:00, II: 9:00, III: 11:00, IV: 13:00, V: 15:00, VI: 17:00, VII: 19:00

VIII ~ XV: 无性系 BL1 在不同时间叶下表面的气孔开张情况, $\times 1.70K$.

Stomatal opening in abaxial epidermis of clone BL1, $\times 1.70K$.

VIII: 7:00, IX: 9:00, X: 11:00, XI: 13:00, XII: 15:00, XIII: 17:00, XIV: 19:00

XV 无性系 BL1 叶下表面在 7:00 的气孔不均匀关闭情况, $\times 600$.

Non-uniform stomatal closure in abaxial epidermis of clone BL1 at 7:00, $\times 600$.

参 考 文 献

- 1 拉夏埃尔 W. 植物生理生态学. 李 博等译. 北京: 科学出版社, 1978. 196~198
- 2 许大全. 气孔的不均匀关闭与光合作用的非气孔限制. 植物生理学通讯, 1995, 31(4): 246~252
- 3 Downton W J S, Loveys B R & Grant W J R. Stomatal closure fully accounts for the inhibition of photosynthesis by abscisic acid. *New Phytologist*, 1988a, 108: 263~266
- 4 Downton W J S, Loveys B R & Grant W J R. Non-uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non-stomatal inhibition of photosynthesis. *New Phytologist*, 1988b, 110: 503~509
- 5 Farquhar G D. Models of integrated photosynthesis of cells and leaves. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, 1989, B323: 357~367
- 6 Kariser W. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum*, 1987, 71: 142~149
- 7 Terashima I, Wong S-C, Osmond C B *et al.* Characterisation of non-uniform photosynthesis induced by abscisic acid in leaves having different mesophyll anatomy. *Plant Cell Physiology*, 1988, 29: 385~394
- 8 徐纬英主编. 杨树. 哈尔滨: 黑龙江人民出版社, 1988
- 9 Einspahr D W *et al.* 美洲山杨遗传学. 王瑞玲译. 见: 山杨育种研究. 刘培林主编. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1993. 164~78
- 10 Meshkina O S, Burdeava L M, Belozova M M *et al.* Method of obtaining diploid pollen of woody species. *Lesovedenie*, 1989, 1: 19~25