

施氮对不同品种夏玉米冠层叶片气孔特性的影响

吉春容^{1,2}, 李世清^{1,2,*}, 冯宏昭², 张福锁³

¹西北农林科技大学/中国科学院水利部水土保持研究所, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100; ³中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094

摘要: 盆栽条件下研究不同施氮水平[0、0.15和0.30 g (N)·kg⁻¹ (土)]对不同株型夏玉米冠层叶片气孔特性影响的结果表明, 施氮后叶片气孔密度显著下降, 但增加施氮量的气孔密度有所增大; 与不施氮的相比, 施氮的气孔长度、宽度和面积均下降。不同株型品种的气孔密度、气孔的长度、宽度和面积均以紧凑型‘陕单902’显著高于其他株型品种。不同施氮水平下不同叶层叶的气孔密度均表现为上层大于中下层, 而气孔的长度、宽度和面积的差异缺乏规律性。

关键词: 夏玉米; 氮水平; 冠层; 气孔特性

Effects of Nitrogen on the Stomatal Characteristics of Canopy Leaves of Summer Maize (*Zea mays* L.)

Ji Chun-Rong^{1,2}, Li Shi-Qing^{1,2,*}, Feng Hong-Zhao², Zhang Fu-Suo³

¹State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Northwest A & F University/Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and the Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China; ²College of Natural Resources and the Environment, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; ³College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China

Abstract: A pot experiment was carried out to study the effect of nitrogen on the stomatal characteristics of canopy leaves of summer maize with different plant types. The nitrogen fertilizations were divided into 0, 0.15 and 0.30 g (N)·kg⁻¹ (soil). The results showed that stomatal density descended significantly after applying nitrogen, but ascended with the increasing of nitrogen applying. Compared with the control, stomatal length, width and areas descended significantly. Stomatal characteristics of compact conformation ‘Shandan 902’ were significantly greater than other varieties. Comparing the different layer leaves at different nitrogen levels, stomata density of up-layer leaves was larger than middle-layer and low-layer leaves, but there was no universal rule of stomatal length, width and areas.

Key words: summer maize; nitrogen level; canopy; stomatal characteristics

气孔是叶片和外界环境进行气体和水分交换的通道之一, 气孔的形态、大小、分布和数量均影响植物的光合和蒸腾等生理活动。路贵和等(1994)、王秀玲等(2004a,b)和刘自学等(2005)的研究表明, 气孔密度和气孔大小存在基因型差异, 气孔长度与密度呈负相关, 与宽度呈一定的负相关, 而气孔宽度与密度无相关性。小麦叶片气孔密度既受遗传的控制, 又受光照、温度、CO₂浓度和水分等环境因素及栽培措施的影响, 施肥后气孔密度下降(郑玉龙等 2005; 张永平等 2006; 张晓艳等 2003)。李海波等(2003)研究表明, 施高肥的水稻叶片气孔密度低于施低肥的。马清温等(2005)工作表明, 环境因素对气孔参数的影响与植物种类和叶片位置有关。Salisbury (1967)认为, 从植株基部到顶部, 叶片气孔密度逐渐增

加; 但也有报道认为, 从植株基部到顶部叶片气孔指数差异不明显(Ma 和 Li 2002; 马清温和张金保 2003)。

尽管植物气孔特征的研究已获得了进展, 但仍有许多问题尚需进一步研究, 如植物冠层气孔指标(如气孔密度等)是否与冠层叶片位置有关; 不同生育期冠层气孔指标是否有异; 由于不同株型作物叶片的伸展角度不同, 在不同生育期间其与外界环境进行物质交换的强度和数量不同, 因

收稿 2007-11-05 修定 2008-01-03

资助 国家自然科学基金(30670326, 30571116)和中国科学院西部之光项目。

* 通讯作者(E-mail: sqli@ms.iswc.ac.cn; Tel: 029-87016171)。

而不同株型作物叶片气孔特征是否也有一定差异等。本文用数码图像显微处理系统, 观测和测定不同株型玉米不同生育期冠层不同叶位叶片气孔密度、气孔大小和气孔显微结构, 研究施氮对气孔性状的调控作用以及不同株型玉米的气孔性状之间的关系, 以期能为进一步揭示作物气孔特征提供参考。

材料与方 法

试验在西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室盆栽场进行, 盆栽土壤为土垫旱耕人为土, 有机质为 $14.25 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全氮为 $0.83 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 有效磷为 $10.16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 为 $7.83 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 为 $9.64 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。玉米株型分类参照 Pepper 等(1977)的标准, 即叶向值 $<30^\circ$ 为平展型, $30^\circ\sim 60^\circ$ 为中间型, $>60^\circ$ 为紧凑型, 玉米(*Zea mays* L.)品种有: ‘陕单9号’(平展型)、‘农大108’(中间型)和‘陕单902’(紧凑型); 根据一般盆栽试验的施氮标准, 施氮水平设 $0.15 \text{ g (N)}\cdot\text{kg}^{-1}$ (土)、 $0.30 \text{ g (N)}\cdot\text{kg}^{-1}$ (土)和不施氮(对照), 每处理播种 12 盆, 完全随机排列。每盆装土 8.5 kg , 各处理均施基肥 $0.15 \text{ g (P}_2\text{O}_5)\cdot\text{kg}^{-1}$ (土), 以尿素为氮源, 磷酸二氢钾为磷源。每盆播种 3 粒, 一叶期定植, 每盆保留 1 株。整个生育期观测 3 次, 每次测定 3 盆, 相当于重复 3 次。生长期适时浇水[用时域反射仪(Time-Domain-Reflectometry)测定盆内土壤含水量, 以保持田间持水量的 70% 为标准换算并据此按量灌水], 其他管理同常规盆栽管理。

根据玉米生育时期株高差异, 参考蒋海荣等(2005)、郭焱和李保国(1999)方法对玉米叶层进行分层, 分层标准以植株所有展开叶片占总数 1/3 为基准, 从冠层顶部至地表依次分为上层、中层和下层。果穗抽出后以果穗位叶为基准, 以果穗位

叶及其上、下各一片叶定为中层叶, 其余上部叶定为上层叶, 其余所有下部叶定为下层叶。分别在拔节期, 孕穗期和成熟期观测。

为防止气孔变形, 采用印迹制片法获得叶片气孔指标影像(郑淑霞和上官周平 2004; 陈佰鸿等 2004)。选择晴朗无云天气, 于上午 9~11 时在活体玉米植株上选取各层最上部一片完全展开叶, 用蘸有酒精的脱脂棉轻轻擦拭除去下表皮灰尘, 后在下表皮中部靠近主脉两侧快速涂上一薄层透明指甲油, 待其风干成膜后, 用细镊轻轻取下结膜并轻压在载玻片上并盖上盖玻片, 制成印像后的载玻片, 用中性树胶封片, 制成临时装片; 各层非离体叶片均制 3 个临时装片, 于 40 倍数码图像显微镜下进行拍照观测, 每一装片上随机选 10 个视野, 即每个样品共拍 30 幅图片。

采用具有 130 万像素的 DMB5-223IPL 数码显微镜摄像系统(Motic Digital Imaging, 中国)观测气孔密度和形态特征, Motic Tek 模块能够将捕捉的图像高速导入电脑, 采用 Motic Images Advanced (3.0)图像处理软件处理图像, 将自动显示的气孔长度、宽度(垂直于气孔长轴的最宽值)和面积等测量结果直接导入 *.xls 文档后, 进行数据分析; 气孔密度由每幅图片气孔个数的平均值(个)除以图片面积(mm^2)获得。

数据用 SAS 软件检验差异显著性。

实验结果

1 不同生育期的玉米叶片气孔特性

不同生育期内玉米叶片的气孔特性差异极显著($P<0.01$)。为了可靠分析不同生育期玉米叶片气孔特性, 用不同施氮水平下的全部品种和所有叶片测定结果的平均值分析的结果(表 1)表明, 随着生育期的进程, 叶片气孔密度呈现先减少后增加的趋势, 不同生育期之间差异极显著, 以成熟

表 1 不同生育期的玉米叶片气孔特性差异

Table 1 Differences of stomatal characteristics of corn in different growth stages

生育时期	气孔密度 / 个· mm^{-2}	气孔长度 / μm	气孔宽度 / μm	气孔面积 / μm^2
拔节期	101.81 ^B	65.90 ^B	35.24 ^B	2 505.90 ^B
孕穗期	98.58 ^C	94.15 ^A	50.73 ^A	4 747.70 ^A
成熟期	112.78 ^A	49.20 ^C	25.69 ^C	1 582.85 ^C

表中数据为各生育期不同施氮水平下全部品种所有叶片测定结果的平均值, 同列不同大写字母表示差异达 1% 显著水平。

期的叶片单位面积气孔数目为最多, 比拔节期和孕穗期分别增加 11% 和 14%。叶片气孔长度和气孔宽度随着生育期的进程而变化的趋势相一致, 从拔节期到孕穗期, 气孔长度和宽度均逐渐增长或增宽, 而从孕穗期到成熟期, 气孔长度和宽度均显著下降, 不同生育期间的差异极显著($P<0.01$)。不同生育期的气孔面积差异也达到极显著水平($P<0.01$), 成熟期叶片气孔面积最低, 比拔节期下降 36.8%。这些说明玉米冠层叶片气孔特性的差异与生育期有关系。

2 不同氮素水平下的玉米叶片气孔特性

为了可靠反映施氮对叶片气孔特性的影响, 将品种、叶位和生育期看做区组对测定结果进行

平均, 获得不同施氮水平下的气孔特性值的结果(表 2)表明, 施氮量对玉米叶片不同气孔指标的影响不同。与不施氮相比, 施低量氮后叶片气孔密度下降, 平均下降 2.98%, 但施高量氮后气孔密度增加, 不同氮水平间差异均达显著水平。方差分析表明, 施氮后, 各品种叶片的气孔长度、气孔宽度比不施氮的有所下降, 且随着施氮量的增加下降率逐渐减少。不同施氮水平的气孔面积不同, 施高量氮的叶片气孔面积下降率最大, 高达 10.19%。从下降幅度评价氮肥用量对气孔特性的影响看, 施氮对气孔长度(下降率为 6.1%)和气孔面积(下降率为 6.4%)的影响效果更为显著。

对不同叶位叶片气孔指标平均(图 1~4), 进

表 2 不同施氮水平下的玉米叶片气孔特性差异

Table 2 Differences of stomatal characteristics of corn in different nitrogen levels

施氮水平	气孔密度 / 个·mm ⁻²	下降率 / %	气孔长度 / μm	下降率 / %	气孔宽度 / μm	下降率 / %	气孔面积 / μm ²	下降率 / %
不施氮(对照)	104.00 ^b		72.70 ^a		38.56 ^a		3102.89 ^a	
0.15 g (N)·kg ⁻¹ (±)	100.90 ^c	2.98	69.54 ^b	4.36	36.87 ^b	4.38	3020.75 ^b	2.65
0.30 g (N)·kg ⁻¹ (±)	108.26 ^a	-4.09	67.01 ^b	7.83	36.25 ^b	5.99	2712.81 ^c	10.19

表中数据为全部品种全部叶位叶片测定结果的平均值, 同列不同小写字母表示差异达 5% 显著水平, 下同。

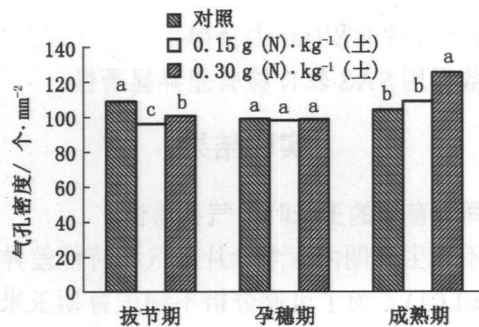


图 1 不同施氮水平下的玉米叶片气孔密度差异

Fig.1 Differences of stomata density of corn in different nitrogen levels

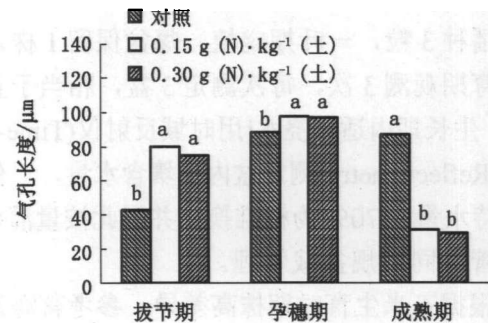


图 2 不同施氮水平下的玉米叶片气孔长度差异

Fig.2 Differences of stomata length of corn in different nitrogen levels

一步分析各生育期内不同施氮水平下叶片气孔特性差异的结果表明, (1)各生育期内不同施氮水平下各品种叶片气孔特性存在显著差异($P<0.05$), 但不同施氮水平下的变化趋势不同。拔节期间, 不同施氮水平之间的叶片气孔密度都有差异($P<0.05$), 与不施氮相比, 施氮后叶片气孔密度下降, 0.15 g (N)·kg⁻¹ (±)下降 11.7%, 0.30 g (N)·kg⁻¹ (±)下降 7.5%; 孕穗期施氮后的叶片气孔密度略有下

降, 但不同施氮水平之间的差异不显著; 成熟期施氮后的叶片气孔密度升高, 以 0.30 g (N)·kg⁻¹ (±)增加最为明显, 升高 17.1%。(2)拔节期和孕穗期施氮后的叶片气孔长度和宽度增加; 成熟期施氮后的叶片气孔长度和宽度减小。(3)拔节期, 施氮后的叶片气孔面积增加, 以 0.15 g (N)·kg⁻¹ (±)增幅为最大, 增加 47.6%, 但 0.15 g (N)·kg⁻¹ (±)与 0.30 g (N)·kg⁻¹ (±)施氮水平之间的差异不

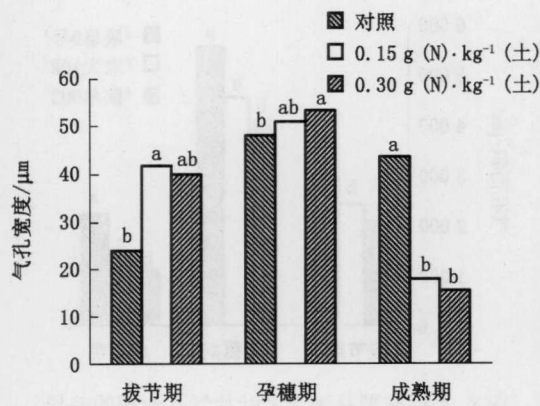


图3 不同施氮水平下的玉米叶片气孔宽度差异
Fig.3 Differences of stomata width of corn in different nitrogen levels

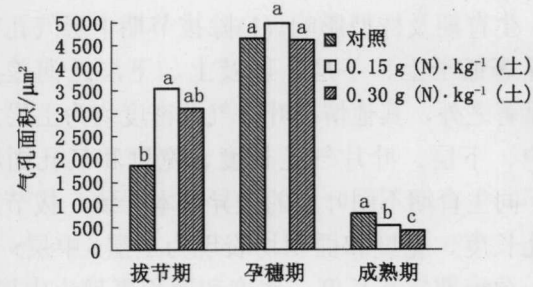


图4 不同施氮水平下的玉米叶片气孔面积差异
Fig.4 Differences of stomata areas of corn in different nitrogen levels

显著; 孕穗期, 不同施氮水平之间的叶片气孔面积差异不显著; 成熟期随着施氮量的增加, 叶片气孔面积显著减小, 与不施氮的相比, 0.15 g (N)·kg⁻¹ (±)和 0.30 g (N)·kg⁻¹ (±)分别下降 32.7% 和 47.8%, 且二者间差异显著。

3 不同株型品种玉米的叶片气孔特性

株型是构成冠层结构的因素之一。方差分析表明, 不同株型品种的叶片气孔特性差异显著 ($P < 0.05$)。从表 3 可以看出, 不同株型品种间叶片气孔密度、气孔长度和气孔宽度、气孔面积的差异一致, 紧凑型品种‘陕单 902’明显高于其他株型品种, 其次是中间型品种‘农大 108’, 平展型品种‘陕单 9 号’最低。

不同生育期不同株型品种玉米叶片的气孔特性不同, 从图 5~8 可见, (1)不同生育期各株型品种玉米的叶片气孔特性存在显著差异 ($P < 0.05$), 但不同品种的变化趋势不同。拔节期间各株型品种叶片气孔密度均有存在差异, 以紧凑型品种‘陕单 902’的叶片气孔密度为最大, 为 108.1 个·mm⁻²; 孕穗期不同株型品种叶片气孔密度差异不显著; 成熟期各品种间气孔密度依‘陕单 902’ (平均为 118.8 个·mm⁻²)、‘农大 108’ (平均为 114.6

表 3 不同株型品种玉米的叶片气孔特性差异

Table 3 Differences of stomatal characteristics of corn with different plant type varieties

品种	气孔密度 / 个·mm ⁻²	气孔长度 / μm	气孔宽度 / μm	气孔面积 / μm ²
‘陕单 9 号’	101.55 ^b	59.32 ^c	34.51 ^b	2436.03 ^c
‘农大 108’	102.71 ^b	73.11 ^b	36.38 ^{ab}	2791.67 ^b
‘陕单 902’	108.90 ^a	79.77 ^a	40.77 ^a	3608.77 ^a

表中数据为各品种不同施氮水平下全部叶位叶片测定结果的平均值。

个·mm⁻²)和‘陕单 9 号’ (平均为 104.9 个·mm⁻²) 顺序下降, 紧凑型品种与中间型品种之间差异不显著, 二者与平展型品种之间差异均达显著水平 (图 5)。不同生育期各品种叶片气孔长度差异显著, 拔节期和孕穗期叶片气孔长度均按‘陕单 9 号’、‘农大 108’和‘陕单 902’顺序增大, 且差异显著; 成熟期紧凑型品种‘陕单 902’与中间型品种‘农大 108’气孔长度基本一致, 分别为 58.4 μm 和 58.1 μm, 以平展型品种‘陕单 9 号’气孔长度最低, 为 39.9 μm, 比其他品种

平均约低 31.7% (图 6)。(2)不同生育期叶片气孔宽度和气孔面积均以紧凑型品种‘陕单 902’为最高, 其次是中间型品种‘农大 108’, 平展型品种‘陕单 9 号’最低; 平展型与中间型品种间气孔面积差异不显著, 二者与紧凑型品种间差异达显著水平, 而气孔宽度差异的显著性因生育期不同而异。拔节期和孕穗期紧凑型与中间型品种叶片气孔宽度差异不显著, 但二者与平展型品种间差异显著; 成熟期平展型与中间型品种叶片气孔宽度基本一致, 分别为 23.2 μm 和 24.2 μm, 紧

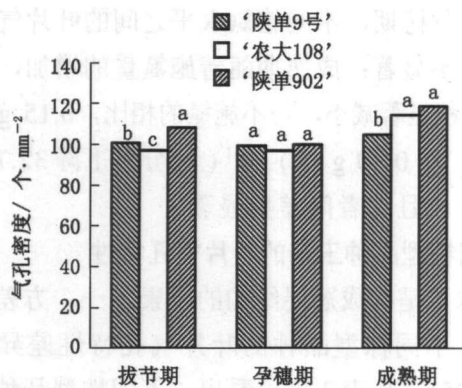


图5 不同株型品种玉米叶片气孔密度的差异

Fig.5 Differences of stomata density of corn with different plant types

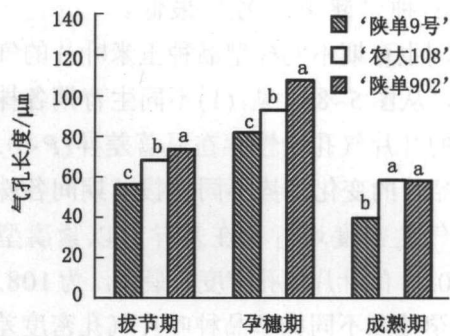


图6 不同株型品种玉米叶片气孔长度的差异

Fig.6 Differences of stomata length of corn with different plant types

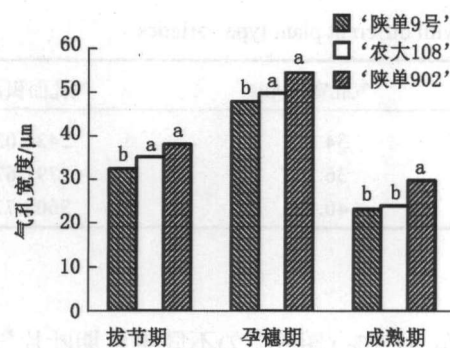


图7 不同株型品种玉米叶片气孔宽度的差异

Fig.7 Differences of stomata width of corn with different plant types

紧凑型品种‘陕单902’气孔宽度较高, 平均为 29.8 μm (图7、8)。

4 玉米不同叶位叶片的气孔特性

对各处理不同叶位叶片气孔指标的显著性检验表明, 在3个生育期间, 玉米不同叶层叶片气

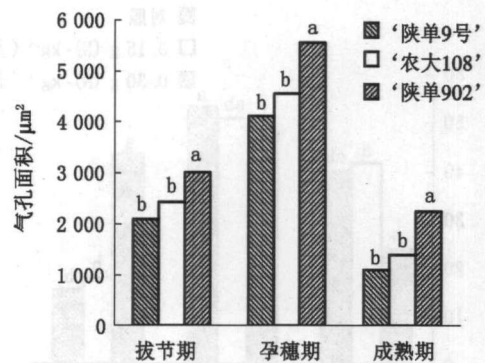


图8 不同株型品种玉米叶片气孔面积的差异

Fig.8 Differences of stomata areas of corn with different plant types

孔指标存在显著差异($P < 0.05$), 其差异受施氮水平、生育期及株型影响。(1)除拔节期中层气孔密度显著低于上、下层, 以及上、下层之间差异不显著之外, 其他情况叶片气孔密度均为上层大于中、下层。叶片气孔长度、宽度和气孔面积在不同生育期不同叶层的差异基本一致, 拔节期气孔长度、宽度和面积均表现为上层>中层>下层; 孕穗期气孔长度、宽度和面积表现为中层>上层>下层; 而成熟期气孔长度、宽度和面积表现为中层>下层>上层。(2)对相同施氮水平下不同叶层进行的比较发现, 在不同施氮水平下, 气孔密度均为上层大于中、下层, 而中、下层间差异均不显著; 不施氮的以中层气孔密度为最低, $0.15 \text{ g (N)} \cdot \text{kg}^{-1} (\text{土})$ 和 $0.30 \text{ g (N)} \cdot \text{kg}^{-1} (\text{土})$ 的以下层气孔密度为最低。相同施氮水平下气孔长度、宽度和气孔面积在不同叶层之间的差异基本上一致, 不施氮的气孔长度、宽度和面积表现为中层>下层>上层; 施 $0.15 \text{ g (N)} \cdot \text{kg}^{-1} (\text{土})$ 的气孔长度、宽度和面积表现为上层>中层>下层, 中、下层间差异均不显著; 施 $0.30 \text{ g (N)} \cdot \text{kg}^{-1} (\text{土})$ 的以中层高于上、下层。(3) 3个品种叶片气孔密度均表现为上层大于中、下层, 中、下层间差异不显著。平展型品种‘陕单9号’的上、中层气孔长度和气孔面积基本上相同, 但显著大于下层; 不同叶层间气孔宽度以中层为最高。中间型品种‘农大108’的气孔长度和气孔面积表现为中层>下层>上层, 上、中层间差异显著; 气孔宽度是中、下层大于上层, 中、下层间基本上一致。紧凑型品种‘陕单902’的气孔长度、气孔宽度和气孔面积均表现为上层>中层>下层, 上、中层

表4 不同叶层玉米叶片的气孔特性差异

Table 4 Differences of stomatal characteristics of canopy leaves at different layers of corn

生育期	施氮	气孔指标	‘陕单9号’			‘农大108’			‘陕单902’		
			上层	中层	下层	上层	中层	下层	上层	中层	下层
拔节期	不施氮(对照)	气孔密度/个·mm ⁻²	115.0 ^a	101.0 ^b	104.5 ^b	107.8 ^a	90.6 ^b	107.5 ^a	125.4 ^a	108.0 ^c	118.5 ^b
		气孔长度/μm	40.4 ^a	39.8 ^a	41.3 ^a	42.4 ^b	46.3 ^a	43.5 ^b	43.3 ^a	44.3 ^a	44.4 ^a
		气孔宽度/μm	24.0 ^b	23.5 ^b	27.6 ^a	22.2 ^b	22.0 ^b	25.3 ^a	23.9 ^a	23.9 ^a	23.7 ^a
		气孔面积/μm ²	882.1 ^b	783.2 ^c	1010.2 ^a	745.5 ^b	850.9 ^a	866.1 ^a	854.1 ^a	883.7 ^a	846.6 ^a
	0.15 g (N)·kg ⁻¹ (土)	气孔密度/个·mm ⁻²	118.5 ^a	87.1 ^b	97.5 ^{ab}	90.6 ^a	80.1 ^b	87.1 ^{ab}	104.5 ^{ab}	108.0 ^a	90.6 ^b
		气孔长度/μm	81.2 ^b	56.6 ^c	107.7 ^a	103.3 ^a	94.6 ^b	45.2 ^c	119.9 ^a	59.4 ^b	50.8 ^b
		气孔宽度/μm	46.3 ^b	32.0 ^c	56.6 ^a	47.6 ^a	46.0 ^a	23.9 ^b	63.2 ^a	31.8 ^b	28.5 ^b
		气孔面积/μm ²	4463.4 ^b	2106.5 ^c	6378.6 ^a	4878.2 ^a	3778.2 ^b	1051.5 ^c	6586.9 ^a	1102.2 ^c	1592.1 ^b
	0.30 g (N)·kg ⁻¹ (土)	气孔密度/个·mm ⁻²	111.5 ^a	83.6 ^b	87.1 ^b	108.1 ^a	94.1 ^b	104.5 ^{ab}	121.9 ^a	94.1 ^b	101.0 ^b
		气孔长度/μm	45.7 ^b	47.1 ^a	46.5 ^{ab}	56.7 ^b	89.2 ^a	91.1 ^a	102.0 ^a	94.4 ^b	102.5 ^a
		气孔宽度/μm	24.5 ^b	28.2 ^a	29.7 ^a	26.1 ^b	49.8 ^a	53.8 ^a	52.7 ^a	48.8 ^{ab}	46.0 ^b
		气孔面积/μm ²	951.3 ^b	1107.8 ^a	1114.0 ^a	1673.2 ^c	4439.2 ^a	3498.4 ^b	5324.6 ^a	5221.2 ^a	4669.7 ^b
孕穗期	不施氮(对照)	气孔密度/个·mm ⁻²	90.6 ^b	97.5 ^{ab}	101.0 ^a	104.5 ^a	97.5 ^{ab}	90.6 ^b	111.5 ^a	97.5 ^b	101.0 ^{ab}
		气孔长度/μm	86.2 ^a	78.2 ^b	39.4 ^c	83.0 ^b	70.0 ^c	117.3 ^a	92.6 ^b	116.6 ^a	111.8 ^a
		气孔宽度/μm	45.2 ^b	56.8 ^a	20.8 ^c	43.7 ^b	35.0 ^c	63.8 ^a	48.6 ^c	58.1 ^b	60.2 ^a
		气孔面积/μm ²	4613.6 ^b	5100.1 ^a	928.5 ^c	4221.2 ^b	3372.8 ^c	6571.1 ^a	4713.9 ^c	6415.7 ^a	5950.5 ^b
	0.15 g (N)·kg ⁻¹ (土)	气孔密度/个·mm ⁻²	104.5 ^a	104.6 ^a	90.6 ^b	111.5 ^a	101.4 ^b	101.0 ^b	97.5 ^a	87.1 ^b	83.6 ^b
		气孔长度/μm	107.7 ^a	94.0 ^b	66.3 ^c	73.1 ^b	106.9 ^a	112.6 ^a	116.9 ^a	109.9 ^a	89.3 ^b
		气孔宽度/μm	57.4 ^a	50.9 ^b	40.7 ^c	36.6 ^c	56.9 ^b	61.7 ^a	53.1 ^b	56.6 ^a	44.4 ^c
		气孔面积/μm ²	6016.1 ^a	5339.8 ^b	3041.6 ^c	3065.9 ^c	5225.7 ^b	6158.7 ^a	5876.5 ^a	5537.8 ^a	4535.4 ^b
	0.30 g (N)·kg ⁻¹ (土)	气孔密度/个·mm ⁻²	107.6 ^a	94.1 ^b	101.1 ^{ab}	101.5 ^a	83.6 ^b	80.1 ^b	128.9 ^a	90.6 ^c	101.0 ^b
		气孔长度/μm	110.8 ^a	94.1 ^a	59.8 ^b	77.6 ^b	107.5 ^a	88.2 ^b	112.0 ^a	133.1 ^a	87.6 ^b
		气孔宽度/μm	66.3 ^a	57.1 ^b	35.3 ^c	42.6 ^b	60.2 ^a	48.5 ^b	55.2 ^b	66.8 ^a	47.3 ^c
		气孔面积/μm ²	5959.1 ^a	3856.6 ^b	2213.5 ^c	3290.9 ^b	4753.8 ^a	4357.7 ^a	5732.9 ^b	7857.3 ^a	3481.4 ^c
成熟期	不施氮(对照)	气孔密度/个·mm ⁻²	104.5 ^a	115.0 ^a	104.3 ^a	108.6 ^a	97.5 ^{ab}	90.6 ^b	97.5 ^b	104.5 ^{ab}	115.0 ^b
		气孔长度/μm	41.9 ^c	82.1 ^a	63.4 ^b	81.0 ^b	102.9 ^a	78.3 ^c	112.5 ^a	109.4 ^b	110.9 ^a
		气孔宽度/μm	23.8 ^c	50.0 ^a	33.7 ^b	41.1 ^a	39.5 ^{ab}	34.2 ^b	59.9 ^a	53.1 ^a	57.3 ^a
		气孔面积/μm ²	885.5 ^c	4101.4 ^a	2427.0 ^b	3552.7 ^a	3356.5 ^a	2643.2 ^b	5879.4 ^a	5461.4 ^a	5861.3 ^a
	0.15 g (N)·kg ⁻¹ (土)	气孔密度/个·mm ⁻²	97.5 ^b	108.3 ^a	100.9 ^{ab}	128.9 ^a	94.1 ^c	104.5 ^a	118.5 ^a	107.1 ^b	118.5 ^a
		气孔长度/μm	21.8 ^c	28.0 ^a	26.4 ^b	40.5 ^a	33.2 ^b	23.2 ^c	29.4 ^c	41.7 ^a	38.0 ^b
		气孔宽度/μm	12.1 ^c	17.1 ^a	15.8 ^b	20.8 ^a	18.7 ^{ab}	17.3 ^b	17.0 ^b	20.8 ^{ab}	21.6 ^a
		气孔面积/μm ²	229.5 ^b	431.4 ^a	409.3 ^a	743.5 ^a	696.0 ^a	363.8 ^b	495.2 ^b	763.7 ^a	692.9 ^a
	0.30 g (N)·kg ⁻¹ (土)	气孔密度/个·mm ⁻²	125.4 ^a	94.1 ^b	94.1 ^b	125.4 ^a	142.8 ^a	139.4 ^a	184.6 ^a	132.4 ^{ab}	90.6 ^b
		气孔长度/μm	22.2 ^b	36.7 ^a	36.7 ^a	29.6 ^a	27.7 ^a	29.5 ^a	20.7 ^b	25.0 ^b	35.4 ^a
		气孔宽度/μm	13.0 ^b	21.9 ^a	21.6 ^a	15.3 ^a	14.3 ^a	15.5 ^a	9.0 ^b	11.7 ^{ab}	17.7 ^a
		气孔面积/μm ²	200.5 ^b	617.0 ^a	604.4 ^a	425.0 ^a	392.9 ^a	402.9 ^a	193.8 ^b	249.1 ^b	657.7 ^a

不同叶位同行不同小写字母表示差异达显著水平($P < 0.05$)。

间差异不显著,但二者与下层间差异均达到显著水平。

讨 论

气孔是调控CO₂进入植物体和植物体水分向体外蒸散的主要通道,与植物蒸腾和光合作用等生理过程关系密切,是影响植物光合效率和物质

生产能力的重要因素。生育期不同,叶片气孔特性也不同,本文结果表明,随着玉米的生育进程,叶片气孔密度先减少后增加,而气孔长度、宽度和面积则是先增加后降低,这显示玉米冠层叶片气孔特性的差异与生育期相关。

气孔特性与施氮也相关。本文中,施氮后玉米叶片气孔密度下降的结果与李海波等(2003)的一

致, 但气孔特性因施氮水平而异。我们的结果表明, 施氮量增加的气孔密度升高; 与不施氮的相比, 施氮后叶片气孔长度、宽度和面积均降低, 但增加施氮量的下降率变小。据此, 我们以为, 控制氮肥施用量可以调控叶片的气孔特性。此外, 陈温福等(1990)的实验表明, 水稻的气孔密度与净光合速率、蒸腾速率呈正相关。根据这一说法, 我们认为还可以采用控制氮肥用量来调节气孔密度, 从而控制叶片蒸腾失水量, 也可以提高叶片的光合能力, 以达到高水分利用效率和高光合效率之目的。施氮对气孔密度的影响与生育期有关, 因此控制氮肥用量调控气孔密度以求提高净光合速率时, 必须考虑生育期, 但这方面的问题尚应进一步探讨。

陶世蓉等(1995)报道, 紧凑型玉米叶表皮气孔数目多于平展型, 上表皮多 17.0%, 下表皮多 11.5%。本文结果与之相一致, 不同株型玉米间均以紧凑型品种‘陕单 902’叶片的气孔密度、长度和宽度、面积为最高, 平展型品种‘陕单 9 号’最低。苗芳和张嵩午(2004)研究小麦的结果表明, 随着植株叶位的上升, 叶表皮气孔缩小, 气孔密度增大。本文比较同品种不同叶层的结果显示, 3 个品种玉米的叶片气孔密度均表现为上层大于中、下层, 且各层间均存在显著差异, 这与王秀玲等(2004a)以及苗芳和张嵩午(2004)的结果一致, 说明叶片气孔密度与植物冠层叶片位置有关。作物主要依靠叶片表面的气孔进行 CO₂ 吸收和水分蒸散, 从而影响光合和蒸腾等重要生理过程, 在不同生育期内, 叶片气孔特性的差异变化除受植物本身基因型和株型结构控制以外, 不同施氮水平下植株不同叶层叶片的光合和呼吸速率的不同, 以及同化产物累积及其转移也存在差异, 因而其叶片气孔特性的差异也不完全一致, 其原因还有待进一步研究。

参考文献

陈佰鸿, 李新生, 曹孜义, 姚庆荣(2004). 一种用透明胶带粘取叶

- 片表皮观察气孔的方法. 植物生理学通讯, 40 (2): 215~218
- 陈温福, 徐正进, 张龙步, 杨守仁(1990). 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. 中国水稻科学, 4 (4): 163~168
- 郭焱, 李保国(1999). 玉米冠层的数学描述与三维重建研究. 应用生态学报, 10 (1): 39~41
- 蒋海荣, 王纪华, 谢瑞芝, 黄文江, 谭昌伟, 周顺利(2005). 玉米叶片纤维素含量与冠层光谱特征的研究. 农业工程学报, 21 (10): 5~8
- 李海波, 李全英, 陈温福, 孟雷(2003). 氮素不同用量对水稻叶片气孔密度及有关生理性状的影响. 沈阳农业大学学报, 34 (5): 340~343
- 刘自学, 郑群英, 汪玺(2005). 6 种草坪草叶片的气孔特征与气孔传力. 草业科学, 22 (8): 71~75
- 路贵和, 刘学义, 张学武(1994). 不同抗旱类型大豆品种气孔特性初探. 山西农业科学, 22 (4): 8~11
- 马清温, 李凤兰, 李承森(2005). 气孔参数的变异系数和影响因素. 北京林业大学学报, 2 (1): 19~23
- 马清温, 张金保(2003). 水杉的叶表皮结构. 植物研究, 23 (1): 32~35
- 苗芳, 张嵩午(2004). 小麦植株发育过程中顶三叶结构的变化特征. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 32 (10): 15~19
- 陶世蓉, 初庆刚, 东先旺, 刘绍隶(1995). 不同株型玉米叶片形态结构的研究. 玉米科学, 3 (2): 51~53
- 王秀玲, 赵明, 王启现, 李连禄, 王美云(2004a). 玉米不同基因型气孔特征和叶温差的研究. 华北农学报, 19 (1): 71~74
- 王秀玲, 赵明, 王启现, 李连禄, 王美云(2004b). 玉米杂交种及亲本自交系气孔特征. 作物学报, 30 (3): 293~296
- 张晓艳, 杨惠敏, 侯宗东, 王根轩(2003). 土壤水分和种植密度对春小麦叶片气孔的影响. 植物生态学报, 27 (1): 133~136
- 张永平, 王志敏, 吴永成, 张霞(2006). 不同供水条件下小麦不同绿色器官的气孔特性研究. 作物学报, 3 (1): 70~75
- 郑淑霞, 上官周平(2004). 近一世纪黄土高原区植物气孔密度变化规律. 生态学报, 24 (11): 2457~2464
- 郑玉龙, 姜春玲, 冯玉龙(2005). 植物气孔的发生. 植物生理学通讯, 41 (6): 847~850
- Ma QW, Li CS (2002). Epidermal structures of *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. (Taxodiaceae). *Taiwania*, 47 (3): 194~202
- Pepper GE, Pearce RB, Mock JJ (1977). Leaf orientation and yield of maize. *Crop Sci*, 17: 883~886
- Salisbury EJ (1967). On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Philos Trans Royal Soc Lond B*, 216: 1~65