

冬小麦品种(系)旗叶叶脉性状及其与气孔性状间的关联性*

陈伟月^{1,2} 刘存海³ 李秧秧^{2,3**} 闵东红⁴

(¹西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; ³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; ⁴西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100)

摘要 植物叶脉结构决定着叶水分运输能力, 而气孔特性则与水分散失有关, 研究二者间的关联性对认识与植物水分利用有关的生理功能间关系及其调控有重要理论价值。本研究以冬小麦为例, 系统研究了 15 个小麦品种(系)旗叶的叶脉性状及其与气孔性状间的关联性。结果表明: 在小麦 3 种类型叶脉中, 小纵向脉的密度占叶脉密度的 65.8%; 小纵向脉间距与大纵向脉间距及横向脉间距均呈显著正相关, 大、小纵向脉密度与其间距呈极显著负相关; 供试小麦品种(系)叶片上、下表面的气孔大小相差不大, 但上表面气孔密度显著高于下表面, 上、下表面的气孔长、气孔宽与气孔密度存在显著正相关, 但气孔长与气孔密度之间存在显著负相关; 3 种类型叶脉中, 大纵向脉与气孔特征间并无显著相关关系, 而小纵向脉、横向脉和气孔特征间存在一定的相关性, 小麦品种(系)叶脉密度与下表面气孔密度和总气孔密度呈显著正相关, 但与上表面气孔长呈显著负相关, 从而揭示了小麦品种(系)水分供给和需求存在协调性的结构基础。

关键词 冬小麦; 旗叶; 叶脉性状; 气孔性状; 关联性

中图分类号 Q945.79 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2014)7-1839-08

Flag leaf vein traits in winter wheat varieties (lines) and their correlation with stomatal traits. CHEN Wei-yue^{1,2}, LIU Cun-hai³, LI Yang-yang^{2,3**}, MIN Dong-hong⁴ (¹ College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ² Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ³ State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China; ⁴ College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(7): 1839–1846.

Abstract: Leaf venation decides water transport capacity, while stomatal traits are closely related with water loss. How leaf venation is coordinated with stomatal traits is fundamental to probe the relationship between physiological functions related with water use and their adjustment. Taking winter wheat as an example, we studied leaf vein traits and their relationship with stomatal traits of 15 winter wheat varieties (lines). Density of small longitudinal veins accounted for 65.8% of total leaf vein density. Distance between small longitudinal veins was significantly and positively related with distance between large longitudinal veins and distance between transverse veins. Density of large longitudinal veins and small longitudinal veins were negatively correlated with their distance. Stomatal size on both surfaces was similar, but leaf adaxial surface had a higher stomatal density. Stomatal length, width and density on the adaxial surface were positively related with those on the abaxial surface, a tradeoff relation was found between stomatal length and density for both surfaces. Small longitudinal veins and transverse veins were closely related with

* 国家自然科学基金项目(31070541 #1371507)资助。

** 通讯作者 E-mail: yyli@ms.iswc.ac.cn

收稿日期: 2013-11-21 接受日期: 2014-03-13

stomatal traits, but it was not so for large longitudinal veins. Leaf vein density was positively related with stomatal density on the abaxial surface and total stomatal density, but negatively related with stomatal length on the adaxial surface. These results demonstrated the structural basis of the coordination between leaf water supply and demand in different wheat varieties (lines).

Key words: winter wheat; flag leaf; vein traits; stomatal traits; correlation.

植物叶脉由贯穿在叶肉内的维管束及其外围的机械组织组成,从生理功能上叶脉不仅通过维管束的木质部为叶输送光合作用所需的水分和养分等物质,同时通过维管束中的韧皮部将叶光合作用的产物运送到其他组织,此外,叶脉还有重要的机械支持作用。植物叶脉结构主要受植物本身遗传因素的影响,因而是植物重要的分类单元。同一种植物叶脉结构在不同光强、水分、CO₂浓度等环境条件下也会发生可塑性变化,因而一定程度上可作为环境变化的指示(Uhl & Mosbrugger, 1999; Roth-nebelsick *et al.*, 2001)。近来研究表明:植物的叶脉密度(即单位叶面积的叶脉长度)与叶最大水力导度和最大光合速率密切相关(Sack & Frolle, 2006; Brodribb *et al.*, 2007),因而植物叶脉性状成为植物水力学研究的热点。目前绝大多数这方面的研究都集中在木本植物上,且叶脉多为网状结构,对叶脉为平行脉的草本植物,特别是作物的叶脉性状相对研究较少。小麦作为世界上栽培最广的粮食作物,关于其不同类型叶脉的生理功能早有研究(Altus & Canny, 1985; Altus *et al.*, 1985),但关于不同小麦品种叶脉性状的变异及其生理和农学意义等相对研究较少。

从植物水力学角度,叶脉密度决定了水分供给能力,而叶片的蒸发需求主要决定于气孔大小和密度。如果植物水分供给和需求存在平衡,那么叶脉密度和气孔密度及/或气孔大小应该存在一种协调性,以使叶含水量维持在动态平衡范围内,同时也使叶脉中单位碳对光合的投资效益最大(Brodribb & Jordan, 2011)。被子植物进化过程中叶脉密度与实测的气孔对水蒸汽导度呈正相关(Boyce, 2009),在常绿的假山毛榉不同生态种群内发现叶脉密度和气孔密度存在协调性(Brodribb & Jordan, 2011),在兰科兜兰属不同植物上也发现叶脉密度和气孔特征是协同进化的(Zhang *et al.*, 2012),在其他植物上叶脉性状与气孔性状的关联性如何尚不清楚。为此,本研究以小麦为例,研究了其不同品种(系)在同一栽培环境下的叶脉性状及其与气孔性状的关联性,以揭示与小麦水分利用直接相关的生理功能之间的

匹配和权衡关系(李乐等, 2013),并探讨叶脉性状作为抗旱小麦筛选指标的可能性。

1 材料与方法

1.1 实验材料

供试材料为15个小麦品种(系),包括普冰142、洛旱2号、长麦6023、洛旱11、HQ07和HQ11、西农056、小偃81号、陕7859、陕229、小偃6号、偃展4110、周麦18号、小偃22号和西农979,其中普冰142、洛旱2号、洛旱11、小偃81、陕7859、陕229、小偃6号、偃展4110、周麦18号、小偃22号、西农979为已审定的小麦品种,而西农056、长麦6023、HQ07和HQ11为目前参加陕西省区试的小麦品系。前7个品种(系)抗旱性较好。2012年10月5日按行距25 cm,株距3.33 cm,带尺点播于面积为2.5 m²的微型小区中,并按37.5 g 尿素·m⁻², 30 g 磷酸二铵·m⁻²施入底肥。12月底按照当地水平冬灌1次,其他生长季不灌水,田间管理同于大田。由于小麦品种(系)生长在相同环境条件下,因而其品种(系)间叶性状的差异主要由遗传因素决定。

1.2 测定项目及方法

在2013年5月小麦开花期进行,每个小麦品种(系)随机采12株,用湿报纸包裹后装入黑塑料袋带回实验室,其中的6株用于旗叶叶面积和比叶重测定,其余6株用于叶脉和气孔性状的测定。

(1) 旗叶叶面积(LA)和比叶重(SLW):用扫描仪(台湾明基5520型扫描仪)扫描后,放入75℃烘箱中烘48 h,万分之一天平称其干重。用Image J图像分析软件计算叶面积,干重与叶面积之比即为比叶重。

(2) 叶脉性状:利用Ueno(1995)的方法。在每个旗叶中部两侧各剪取大小为0.5 cm×0.5 cm左右的叶块1个,置于70%乙醇中煮沸约10 min,倒去乙醇,用蒸馏水清洗2~3次,然后放入85%乳酸中煮沸3~5 min,用蒸馏水清洗2~3次,制成临时装片,在数码显微镜下用于叶脉性状的观测。每个装片上随机选取3个视野,即每个叶片共拍摄6张照片。

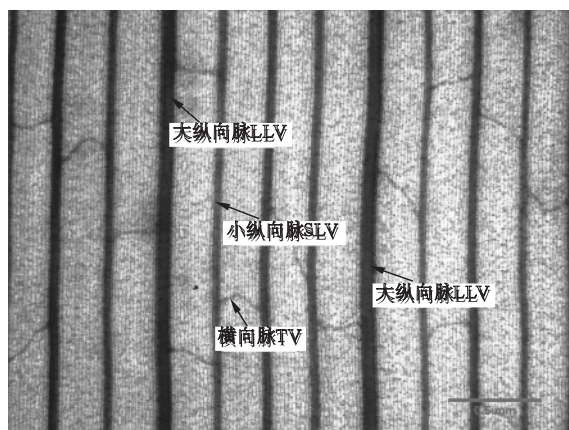


图1 小麦叶片叶脉特征(洛旱2号)
Fig.1 Leaf veins in wheat flag leaf (variety: Luohan 2)

片用于叶脉性状的测定。测定的叶脉性状包括大纵向脉密度(单位叶面积大纵向脉长度, VD_{LLV})、小纵向脉密度(单位叶面积小纵向脉长度, VD_{SLV})、横向脉密度(单位叶面积横向脉长度, VD_{TV})、大纵向脉间距(D_{LLV})、小纵向脉间距(D_{SLV})、横向脉间距(D_{TV})及叶脉密度($VD =$ 大纵向脉密度 + 小纵向脉密度 + 横向脉密度)图1为小麦不同类型叶脉的示意图。横向脉由于是弯曲的,其间距我们设定为最大与最小间距的平均值。每个品种(系)重复6次。

(3)气孔性状。在每个旗叶中部与叶脉取样成对角线位置选取 $1\text{ cm} \times 1\text{ cm}$ 叶块2个,用透明指甲油分别涂于叶片的上、下表皮,待干后轻轻撕下,制成临时装片置于数码显微镜下观察。测定气孔密度

(SD)时在 $100 \times$ 放大倍数下进行,每个装片观察3个视野,即每个叶片共拍12张照片;在 $400 \times$ 放大倍数下测定气孔的长度(SL)与宽度(SW),每张装片上拍摄10个视野,即每个叶片上拍摄40张照片用于气孔大小测量。单位叶面积的气孔面积(A_s)按公式: $A_s = SD_{ad} \times 1/4 \pi(SL_{ad} \times SW_{ad}) + SD_{ab} \times 1/4 \pi(SL_{ab} \times SW_{ab})$ (James & Bell, 2001),其中 SD_{ad} 、 SL_{ad} 、 SW_{ad} 分别为上表面的气孔密度、气孔长和气孔宽, SD_{ab} 、 SL_{ab} 和 SW_{ab} 分别为下表面的气孔密度、气孔长和气孔宽。总气孔密度 $SD = SD_{ad} + SD_{ab}$ 。每个品种(系)重复6次。

1.3 数据处理

用独立样品 t 检验来分析抗旱与不抗旱品种(系)叶形态参数(叶面积和比叶重)、叶脉及气孔性状的差异,由于生长在相同环境中,抗旱与不抗旱品种(系)的叶形态参数、叶脉和气孔性状均无显著差异,故将所有品种(系)数据合成在一起,用单因素方差分析对不同品种(系)的叶形态参数(叶面积、比叶重)、叶脉及气孔性状的差异显著性进行检验,用 Pearson 相关分析研究这些变量两两之间的相关性。所有统计分析用 SPSS 11.5 软件进行。

2 结果与分析

2.1 小麦旗叶的叶脉性状

供试15种小麦旗叶的叶面积、比叶重和叶脉性状经单因素方差分析检验后都达到极显著(表1)。

表1 供试小麦品种(系)旗叶的叶面积、比叶重及叶脉特征
Table 1 Flag leaf area, specific leaf weight and leaf vein traits of tested wheat varieties

品种(系)	叶面积 (cm^2)	比叶重 ($\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$)	大纵向脉密度 ($\text{mm} \cdot \text{mm}^{-2}$)	小纵向脉密度 ($\text{mm} \cdot \text{mm}^{-2}$)	横向脉密度 ($\text{mm} \cdot \text{mm}^{-2}$)	大纵向脉间距 (mm)	小纵向脉间距 (mm)	横向脉间距 (mm)	叶脉密度 ($\text{mm} \cdot \text{mm}^{-2}$)
普冰 142	21.36	4.82	0.737	2.330	0.414	1.179	0.320	1.475	3.481
洛旱 2	13.62	4.76	0.883	2.649	0.527	1.148	0.279	1.384	4.060
长麦 6023	35.75	5.22	0.952	1.970	0.353	1.110	0.319	1.392	3.275
洛旱 11	21.17	4.76	0.919	2.244	0.661	1.193	0.313	1.450	3.823
HQ07	20.87	4.30	0.786	2.470	0.346	1.282	0.297	1.611	3.602
HQ11	21.12	4.49	0.665	2.464	0.480	1.438	0.314	1.412	3.609
西农 056	22.76	4.25	0.765	2.431	0.337	1.174	0.301	1.460	3.533
小偃 81	18.58	5.89	0.698	2.427	0.368	1.314	0.318	1.572	3.493
陕 7859	20.20	4.80	0.735	2.145	0.444	1.285	0.325	1.553	3.324
陕 229	20.72	4.80	0.795	2.630	0.405	1.125	0.314	1.502	3.830
小偃 6	17.74	4.65	0.726	2.285	0.409	1.320	0.324	1.492	3.420
偃展 4110	13.99	4.46	0.805	2.557	0.449	1.168	0.289	1.346	3.811
周麦 18	17.29	4.60	0.751	2.060	0.533	1.486	0.358	1.510	3.344
小偃 22	23.35	4.53	0.652	2.012	0.362	1.533	0.373	1.605	3.026
西农 979	17.18	4.32	0.795	2.253	0.420	1.321	0.332	1.471	3.468
平均	20.38	4.71	0.780	2.330	0.430	1.270	0.320	1.480	3.540
CV (%)	25.22	8.73	11.13	9.29	20.21	10.44	7.54	5.38	7.40
ANOVA	**	**	**	**	**	**	**	**	**

** $P < 0.01$, 下同。

15种小麦旗叶的叶面积平均为 20.38 cm^2 ,比叶重为 $4.71\text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$,变异系数分别为25.22%和8.73%,叶面积表现出较大的变异性。15种小麦旗叶的大纵向脉密度、小纵向脉密度和横向脉密度平均为0.78、2.33和 $0.43\text{ mm}\cdot\text{mm}^{-2}$,间距分别为1.27、0.32和1.48 mm,小纵向脉密度最大,其间距最小。15种小麦的叶脉密度为 $3.03\sim 4.06\text{ mm}\cdot\text{mm}^{-2}$,平均为 $3.54\text{ mm}\cdot\text{mm}^{-2}$ 。大纵向脉、小纵向脉和横向脉3种类型叶脉中,小纵向脉间距、横向脉间距及叶脉密度的变异系数介于5.38%~7.54%,相对较小;而大纵向脉密度、小纵向脉密度和大纵向脉间距介于9.29%~11.13%,表现出中等程度的变异性,而横向脉密度变异系数为20.21%,变异性最大。

Pearson 相关分析(表3)表明:小纵向脉密度与叶面积呈显著负相关($P<0.05$);大、小纵向脉密度和其间距呈极显著负相关($P<0.01$),大纵向脉密度和横向脉间距亦呈显著负相关($P<0.05$),表明叶脉密度和间距存在相互制约关系;小纵向脉间距和大纵向脉间距呈极显著正相关($P<0.01$),亦与横向脉间距呈显著正相关关系($P<0.05$),表明3种叶脉间距之间存在一定的协调性;叶脉密度和小纵向脉密度呈极显著正相关($P<0.01$),与小纵向脉间距呈极显著负相关($P<0.01$),同时叶脉密度

与大纵向脉间距、横向脉间距亦呈显著负相关($P<0.05$)。表明叶脉密度主要决定于小纵向脉密度,且与各级叶脉间距间亦呈负相关关系。

2.2 小麦旗叶的气孔性状

单因素方差分析表明,15种小麦品种(系)旗叶的气孔性状的差异都达到极显著(表2)。上表面的气孔长、气孔宽和气孔密度分别为 $34.3\text{ }\mu\text{m}$ 、 $10.3\text{ }\mu\text{m}$ 和 $61\text{ 个}\cdot\text{mm}^{-2}$,下表面的气孔长、气孔宽和气孔密度分别为 $34.2\text{ }\mu\text{m}$ 、 $10.9\text{ }\mu\text{m}$ 和 $44\text{ 个}\cdot\text{mm}^{-2}$,上、下表面的气孔大小差异不大,但上表面的气孔密度明显高于下表面。15种小麦品种(系)旗叶的总气孔密度为 $91\sim 125\text{ 个}\cdot\text{mm}^{-2}$,平均为 $106\text{ 个}\cdot\text{mm}^{-2}$;单位叶面积的气孔面积为 $25535\sim 33504\text{ }\mu\text{m}^2\cdot\text{mm}^{-2}$,平均为 $28923\text{ }\mu\text{m}^2\cdot\text{mm}^{-2}$ 。总气孔密度的变异系数为25.22%,变异性最大;上、下表面的气孔长和气孔宽的变异系数为3.95%~6.65%,相对变异性较小;而上、下表面气孔密度和单位叶面积的气孔面积的变异系数为10.09%~12.21%,表现出中等程度变异性。

Pearson 相关分析(表3)表明:上、下表面的气孔长与叶面积呈显著正相关(上表面, $P<0.05$;下表面, $P<0.01$);上、下表面的气孔长之间、气孔宽之间和气孔密度之间均呈极显著正相关($P<0.01$),表明上下叶片气孔大小和密度是关联的;上表面气孔长

表2 供试小麦品种(系)旗叶的气孔特征

Table 2 Stomatal traits of flag leaves in tested wheat varieties

品种 (系)	上表皮气孔			下表皮气孔			总气孔密度 ($\text{No}\cdot\text{mm}^{-2}$)	单位叶面积的 气孔面积 ($\mu\text{m}^2\cdot\text{mm}^{-2}$)
	长 (μm)	宽 (μm)	密度 ($\text{No}\cdot\text{mm}^{-2}$)	长 (μm)	宽 (μm)	密度 ($\text{No}\cdot\text{mm}^{-2}$)		
普冰 142	32.5	10.3	67	34.4	11.3	45	112	30154.2
洛旱 2	30.6	9.5	73	32.7	10.3	52	125	29143.0
长麦 6023	38.3	10.6	53	36.8	11.5	41	94	29678.2
洛旱 11	32.7	10.8	63	33.7	11.1	45	108	30436.3
HQ07	34.3	10.8	58	34.2	11.8	40	98	28321.2
HQ11	33.1	9.9	65	34.2	10.4	50	115	29949.6
西农 056	36.7	9.4	57	33.4	10.1	45	103	26654.4
小偃 81	36.2	9.7	57	34.6	10.7	38	95	25534.7
陕 7859	31.6	10.9	74	31.9	10.9	49	123	30629.2
陕 229	34.7	10.1	58	34.6	10.6	46	104	28628.6
小偃 6	35.5	10.3	56	34.5	10.7	43	98	28014.4
偃展 4110	33.2	10.6	73	32.7	11.1	49	122	33504.3
周麦 18	32.4	10.5	63	33.2	11.0	42	105	28394.3
小偃 22	37.7	10.6	53	36.5	10.7	38	91	28228.7
西农 979	35.6	10.5	52	35.4	10.9	39	91	26568.9
平均	34.3	10.3	61	34.2	10.9	44	106	28922.7
CV (%)	6.65	4.72	12.21	3.95	4.11	10.09	25.22	10.87
ANOVA	**	**	**	**	**	**	**	**

表3 叶面积、叶脉及气孔性状间的 Pearson 相关分析

Table 3 Pearson correlation between flag leaf area, leaf vein traits and stomatal traits in tested wheat varieties

	LA	VD _{LLV}	VD _{SLV}	VD _{TV}	D _{LLV}	D _{SLV}	D _{TV}	VD	SL _{ad}	SW _{ad}	SL _{ab}	SW _{ab}	SD _{ad}	SD _{ab}	SD	SA
LA	1															
VD _{LLV}	0.279	1														
VD _{SLV}	-0.555*	0.009	1													
VD _{TV}	-0.385	0.332	0.043	1												
D _{LLV}	-0.166	-0.721**	-0.436	0.021	1											
D _{SLV}	0.225	-0.446	-0.782**	-0.110	0.744**	1										
D _{TV}	0.029	-0.522*	-0.265	-0.366	0.496	0.528*	1									
VD	-0.493	0.445	0.839**	0.484	-0.584*	-0.820**	-0.518*	1								
SL _{ad}	0.614*	-0.066	-0.371	-0.690**	0.075	0.353	0.225	-0.561*	1							
SW _{ad}	0.215	0.147	-0.558*	0.132	0.167	0.365	0.229	-0.363	-0.023	1						
SL _{ab}	0.645**	0.003	-0.441	-0.466	0.151	0.467	0.182	-0.510	0.804**	0.144	1					
SW _{ab}	0.349	0.328	-0.354	-0.086	-0.113	0.111	0.196	-0.216	0.032	0.773**	0.247	1				
SD _{ad}	-0.479	0.053	0.359	0.497	-0.204	-0.450	-0.366	0.480	-0.870**	-0.015	-0.834**	-0.080	1			
SD _{ab}	-0.310	0.164	0.488	0.466	-0.359	-0.610*	-0.627*	0.617*	-0.714**	-0.243	-0.703**	-0.363	0.834**	1		
SD	-0.433	0.098	0.424	0.506	-0.272	-0.531*	-0.482	0.553*	-0.845**	-0.104	-0.817**	-0.193	0.977**	0.933**	1	
SA	-0.046	0.258	0.066	0.396	-0.263	-0.297	-0.515*	0.278	-0.493	0.456	-0.366	0.307	0.697**	0.639*	0.703**	1

LA 为叶面积, VD_{LLV}、VD_{SLV}、VD_{TV} 分别为大纵向脉、小纵向脉和横向脉的密度, D_{LLV}、D_{SLV}、D_{TV} 分别为大纵向脉、小纵向脉和横向脉的间距, VD 为叶脉密度。SL_{ad}、SW_{ad} 分别为上表面的气孔长和气孔宽, SL_{ab}、SW_{ab} 分别为下表面的气孔长和气孔宽, SD_{ad}、SD_{ab} 分别为上、下表面的气孔密度, SD 为叶气孔密度, SA 为单位叶面积的气孔面积。* P < 0.05, ** P < 0.01。

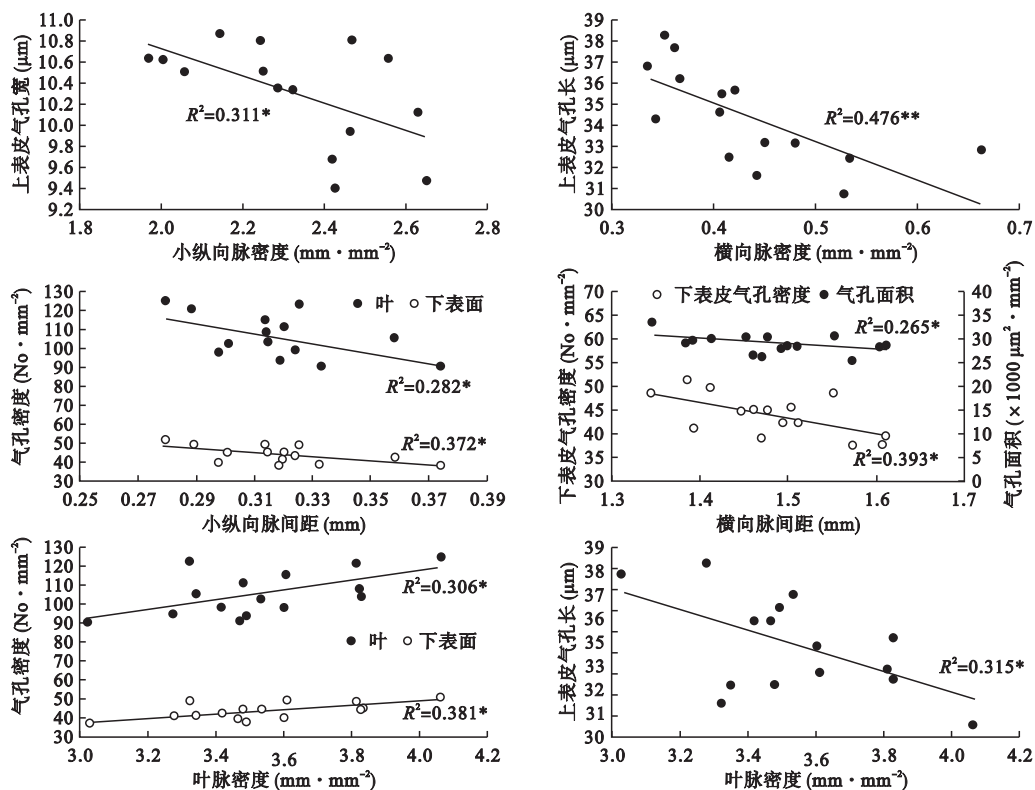


图2 叶脉特性与气孔特性间的相关性

Fig.2 Correlation between flag leaf vein traits and stomatal traits in tested wheat varieties

* P < 0.05, ** P < 0.01。

与上表面气孔密度、下表面气孔密度和总气孔密度之间均呈极显著负相关 (P < 0.01)。下表面气孔长也与上、下表面气孔密度和总气孔密度呈极显著负

相关 (P < 0.01)。表明气孔长与气孔密度之间存在相互制约的权衡关系;总气孔密度与上、下表面气孔密度呈极显著正相关 (P < 0.01),气孔面积与上、下

表面气孔密度和总气孔密度呈显著正相关(上表面和总气孔密度, $P < 0.01$; 下表面气孔密度, $P < 0.05$), 表明不同品种(系)的气孔面积指数主要决定于气孔密度, 而非气孔孔径大小。

2.3 叶脉性状与气孔性状间的相关性

由于比叶重与其他形态和生理参数间的相关性都不达显著, 以其余参数进行 Pearson 相关分析, 所得结果见表3。15种小麦旗叶的叶脉与气孔特性间存在明显的相关关系(表3, 图2)。小纵向脉密度与上表皮气孔宽呈显著负相关($P < 0.05$), 横向脉密度与上表皮气孔长呈极显著负相关($P < 0.01$)。小纵向脉间距与下表面气孔密度和总气孔密度呈显著负相关($P < 0.05$), 横向脉间距与下表皮气孔密度和单位面积的气孔面积呈显著负相关($P < 0.05$)。叶脉密度与下表面气孔密度和总气孔密度呈显著正相关($P < 0.05$), 但与上表面气孔长呈显著负相关($P < 0.05$)。3种类型叶脉中, 大纵向脉和气孔特征之间并无显著相关关系, 表明气孔特性主要决定于小纵向脉和横向脉。

3 讨论

3.1 小麦不同品种(系)叶脉特征

本研究抗旱与不抗旱品种(系)生长在相同水分环境中, 其叶脉性状并无显著差异, 表明在遗传学上抗旱与不抗旱品种(系)的叶脉性状并未出现分化, 因而在一定程度上降低了叶脉性状作为抗旱性筛选指标的可行性。15个供试小麦品种(系)的平均叶脉密度为 $3.54 \text{ mm} \cdot \text{mm}^{-2}$, 与在春季生长、春未开花的 C_3 植物的叶脉密度 $4.5 \text{ mm} \cdot \text{mm}^{-2}$ (Ueno *et al.*, 2006) 接近。在小麦大纵向脉、小纵向脉和横向脉3种类型叶脉中, 小纵向脉的密度最大, 其密度占叶脉密度的65.8%, 大纵向脉和横向脉的密度分别占22%和12.2%, 因而叶脉密度主要决定于小纵向脉密度。小纵向脉间距和大纵向脉间距及横向脉间距均呈显著正相关关系, 这与在 C_3 和 C_4 植物不同类型叶脉性状的研究结果一致 (Ueno *et al.*, 2006)。小麦3种类型叶脉所占比例及相互之间间距布设可能与其生理功能有关。在水分运输上, 叶片主要通过大纵向脉把水分运输到叶片, 然后通过横向脉分散到小纵向脉里。在光合产物运输上, 大纵向脉主要承担把光合产物运输到叶片外, 小纵向脉则主要收集附近叶肉细胞的光合产物, 横向脉则主要承担把光合产物从小轴向脉运输到大轴向脉的侧向运输

任务 (Altus & Canny, 1985; Altus *et al.*, 1985)。3种不同类型叶脉对叶片机械支持的作用尚不清楚, 有研究认为, 较粗叶脉的密度是表征叶脉系统机械支撑能力的主要指标 (Sack *et al.*, 2012)。生理功能和机械支持分工的要求可能需要3种类型叶脉占有相应比例并维持一定的间距。

大、小纵向脉密度与其间距呈极显著负相关, 但在横向脉上并不存在这样的关系, 可能与横向脉密度变异性很大, 而横向脉间距变异较小有关。理论上, 叶脉间距属于一维的测定方法, 测定较简单, 而叶脉密度属于二维的方法, 测定相对麻烦。大、小纵向脉用一维和二维测定的方法具有一致性, 在蒙皮利埃槭 (*Acer monspessulanum*) 和爱尔兰岩生栎 (*Quercus petraea*) 上也发现如此 (Uhl & Mosbrugger, 1999)。鉴于横向脉密度和间距之间并不存在负相关关系, 因而用二维方法测定的叶脉密度更能反映叶脉的特征。

文献上关于叶脉密度与叶面积关系存在争议。在蒙皮利埃槭上发现叶脉密度与叶面积存在负相关, 但叶脉间距与叶面积并不存在负相关关系; 在爱尔兰岩生栎上叶脉密度与叶脉间距和叶面积之间均无相关关系 (Uhl & Mosbrugger, 1999)。Sack 等 (2012) 在485个物种上发现, 叶片大小与较粗叶脉的密度存在权衡(负相关)关系, 体现了较粗叶脉的机械支持作用, 而叶片大小与末端叶脉密度没有显著相关关系。在本研究中, 叶面积与小纵向脉密度呈显著负相关, 但与叶脉密度与其他类型叶脉密度并不存在相关性, 说明小纵向脉也可能承担机械支持作用。不同物种叶脉密度和叶面积关系可能决定于其遗传和生境因素。考虑本研究的结果, 在研究小麦小纵向脉密度时, 需考虑叶面积的影响。

3.2 小麦不同品种(系)的气孔特征

15种小麦品种(系)叶片上、下表面的气孔大小相差不大, 但上表面气孔密度显著高于下表面, 下表面气孔密度为上表面的0.72左右, 这与已有的在小麦上关于气孔特性的研究一致 (Teare *et al.*, 1971; Tanzarella & Blanco, 1979; Wang & Clarke, 1993), 上表面高的气孔密度是其气孔导度大于下表面 (卢振民, 1990) 的重要原因。此外, 本研究中不同小麦品种(系)旗叶上、下表面的气孔长、气孔宽和气孔密度存在显著相关性, 这与在不同倍性小麦(二倍体、四倍体和六倍体)品种上的研究结果一致 (Khazaei *et al.*, 2010), 表明小麦上、下表面气孔之间存在一

种协调关系,可能与上、下表面气孔是同步发育或受同一基因控制等有关。

无论是上表面还是下表面,气孔长与气孔密度之间存在显著负相关关系,这与大多数研究结果相同(Tanzarella & Blanco, 1979; Wang & Clarke, 1993; Khazaei *et al.*, 2010),但也有报道认为气孔大小和密度之间不存在相关关系(Teare *et al.*, 1971),可能与品种及环境条件的差异有关。在其他植物如蓝桉(*Eucalyptus globulus*)上也发现气孔大小与密度存在负相关关系(Franks *et al.*, 2009)。Franks等(2009)认为,小的气孔和高的气孔密度有助于获得对水和CO₂的最大气孔导度,气孔大小与密度之间的负相关关系有助于制约最大气孔导度的可塑性,同时使气孔占表皮细胞的空间不至发生太大变化。本研究是在相同环境条件下进行的,说明气孔长度可能限制了单位面积分布的气孔数,从而制约了小麦品种的最大气孔导度。此外,上、下表面气孔长与叶面积呈极显著正相关,意味着大的叶片一般含有大的气孔,但本研究中气孔密度和叶面积并无显著相关关系,这与前人研究发现气孔频率与叶面积呈正相关、无相关(Uhl & Mosbrugger, 1999)或负相关(Tanzarella & Blanco, 1979)关系不同,可能与研究材料、叶片的发育状态和环境条件不同有关。

3.3 小麦叶片叶脉性状与气孔性状之间的关系

3种类型叶脉中,大纵向脉与气孔特征间并无显著相关关系,而小纵向脉、横向脉和气孔特征间存在一定的相关性,如小纵向脉密度与上表皮气孔宽呈负相关关系,小纵向脉间距与下表面气孔密度和总气孔密度呈负相关关系;横向脉密度与上表皮气孔长呈负相关关系,而横向脉间距与下表皮气孔密度和单位面积的气孔面积呈负相关关系(图2)。理论上,小纵向脉和横向脉密度越大或间距越小,水分供应应该更充足(Sack & Frolle, 2006),因而可能气孔大小和密度会相应增加,本研究中小纵向脉间距、横向脉间距和气孔性状的负相关关系正是如此,但二者密度与气孔大小的负相关关系却并非如此。叶脉不仅承担水分供应的功能,相应的还承担碳水化合物运输和机械支持功能,其他功能的要求可能使某些叶脉密度与气孔特征存在负相关关系,对此值得进一步研究。从本研究看,叶脉间距比叶脉密度与气孔特征的关系更紧密。

本研究的一个重要发现是:15种小麦品种(系)叶脉密度与下表面气孔密度与总气孔密度呈显著正

相关,但与上表面气孔长呈显著负相关(图2)。叶脉密度与气孔密度的相关关系已在其他植物上报道过(Boyce *et al.*, 2009; Brodribb & Jordan, 2011; Zhang *et al.*, 2012)。本研究发现,不同小麦品种(系)的叶脉密度与气孔密度之间亦存在一种协调关系,这种协调关系有助于水分供应和需求间维持平衡,并使投入到叶脉的碳收益最大。奇怪的是,叶脉密度和单位面积的气孔面积之间并不存在相关关系,原因可能与气孔的“边缘效应”有关,看来单位叶面积的气孔面积可能并不是衡量最大气孔导度的一个很好参数。Franks等(2009)也指出,对最大气孔导度而言,气孔大小和密度并非同等重要,气孔密度可能更重要。叶脉密度亦制约着上表面的气孔大小,从而可能导致叶脉密度与气孔面积之间无相关关系。

本研究得到了15个小麦品种(系)的叶脉性状及其与气孔性状间的关系,但仅涉及叶脉密度和叶脉间距2个叶脉性状,未涉及叶脉直径大小。此外,亦并未对其他生理功能及产量进行测定;试验是在相同水分条件下进行的,未涉及不同水分条件下小麦叶脉性状的变异及其与小麦叶其他生理功能和产量之间的关系,这些问题仍有待于进一步研究,从而为小麦叶脉性状可否用于抗旱性鉴定与筛选提供一定的理论依据。

参考文献

- 李乐,曾辉,郭大立. 2013. 叶脉网络功能性状及其生态学意义. *植物生态学报*, **37**(7): 691-698.
- 卢振民. 1990. 小麦和玉米叶片两面气孔导性的差异及其与环境因素的关系. *生态学杂志*, **9**(5): 19-21.
- Altus DP, Canny MJ, Blackman DR. 1985. Water pathways in wheat leaves. II. Water-conducting capacities and vessel diameters of different vein types, and the behavior of the integrated vein network. *Australian Journal of Plant Physiology*, **12**: 183-199.
- Altus DP, Canny MJ. 1985. Water pathways in wheat leaves. I. The division of fluxes between different vein types. *Australian Journal of Plant Physiology*, **12**: 173-181.
- Boyce CK, Brodribb TJ, Feild TS, *et al.* 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of Royal Society B*, **276**: 1771-1776.
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ. 2007. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology*, **144**: 1890-1898.
- Brodribb TJ, Jordan GJ. 2011. Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus*

- cunninghamii* trees. *New Phytologist* ,**192**: 437 – 448.
- Franks PJ , Drake PL , Beerling DJ. 2009. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: An analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant , Cell and Environment* , **32**: 1737 – 1748.
- James SA , Bell DT. 2001. Leaf morphological and anatomical characteristics of heteroblastic *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* (Myrtaceae). *Australian Journal of Botany* , **49**: 259 – 269.
- Khazaei H , Monneveux P , Shao HB , et al. 2010. Variation for stomatal characteristics and water use efficiency among diploid , tetraploid and hexaploid Iranian wheat landraces. *Genetic Resources and Crop Evolution* , **57**: 307 – 314.
- Roth-nebelsick A , Uhl D , Mosbrugger V , et al. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: A review. *Annals of Botany* , **87**: 553 – 566.
- Sack L , Frole K. 2006. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology* , **87**: 483 – 491.
- Sack L , Scoffoni C , McKown AD , et al. 2012. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. *Nature Communications* , **3**: 837.
- Tanzarella OA , Blanco A. 1979. Stomatal frequency and size in durum wheat. *Genetica Agraria* , **33**: 355 – 362.
- Teare ID , Peterson CJ , Law AG. 1971. Size and frequency of leaf stomata in cultivars of *Triticum aestivum* and other *Triticum* species. *Crop Science* , **11**: 496 – 498.
- Ueno O , Kawano Y , Wakayama M , et al. 2006. Leaf vascular systems in C₃ and C₄ grasses: A two-dimensional analysis. *Annals of Botany* , **97**: 611 – 621.
- Ueno O. 1995. Occurrence of distinctive cells in leaves of C₄ species in *Arthraxon* and *Microstegium* (Andropogoneae – Poaceae) and the structural and immunocytochemical characterization of these cells. *International Journal of Plant Sciences* , **156**: 270 – 289.
- Uhl D , Mosbrugger V. 1999. Leaf venation density as a climate and/or environmental proxy: A critical review and new data. *Palaoclimatology , Palaogeography , Palaeoecology* , **149**: 15 – 26.
- Wang H , Clarke JM. 1993. Genotypic , intraplant , and environmental variation in stomatal frequency and size in wheat. *Canadian Journal of Plant Science* , **73**: 671 – 678.
- Zhang SB , Guan ZJ , Sun M , et al. 2012. Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum* , Orchidaceae. *PLoS ONE* , **7**: e40080. doi:10.1371/journal.pone.0040080

作者简介 陈伟月 ,女 ,1988 年生 ,硕士研究生 ,主要研究方向为植物水分生理生态。E-mail: chenweiyue1988@163.com
责任编辑 李凤芹
