

玉米叶气孔特征对氮素和水分的响应及其与叶气体交换的关系

袁家梁¹, 蔡明蕾¹, 李秧秧²

(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, 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)

摘要:采用二因素三水平的盆栽试验,研究了玉米叶气孔特征[气孔密度、气孔长、气孔宽、气孔面积、气孔孔径面积指数(SPI)和理论最大气孔导度(g_{smax})]对氮肥和水分的响应及其与叶光合气体交换参数的关系,以揭示叶生理功能对水氮响应的结构基础。结果表明:(1)施氮显著增加玉米叶上表面的气孔密度、气孔长、气孔宽、气孔面积、SPI和 g_{smax} ,充足施氮处理(N2)的增加幅度分别为6.6%、12.5%、10.0%、12.3%、35.9%和31.6%;施氮亦显著增加下表面的气孔密度、气孔长、SPI和 g_{smax} ,N2处理的增加幅度分别为14.4%、4.7%、25.5%和20.9%。随水分供应增加,下表面的气孔密度降低,上、下表面的气孔长和气孔面积增加,充分供水处理(W2)的下表面气孔密度降低6.9%,上、下表面气孔长分别增加5.3%、4.1%,上、下表面气孔面积分别增加7.2%、7.1%;氮处理对气孔特征的影响要大于水分处理。(2)不同处理间上、下表面的气孔大小(气孔长、气孔宽或气孔面积)与气孔密度间无相互制约关系。(3)光合速率和气孔导度主要决定于上、下表面的气孔大小和SPI, g_{smax} 可以解释光合速率和气孔导度变异的49.7%和39.7%。蒸腾速率主要受上、下表面气孔大小的影响,而瞬时水分利用效率主要受上表面气孔密度、上下表面气孔大小和SPI的影响。

关键词:玉米;气孔特征;氮肥;水分;光合气体交换

中图分类号:S513 **文献标志码:**A

Responses of leaf stomatal traits to nitrogen and water and their relationship with leaf gas exchange in corn

YUAN Jialiang¹, CAI Minglei¹, LI Yangyang²

(1. College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: A pot experiment with two-factor and three-level complete random design was used to study the responses of stomatal traits [stomatal density, length, width, area, stomatal SPI index (SPI) and theoretical maximum stomatal conductance (g_{smax})] to nitrogen and water and their relationship with photosynthetic gas exchange in corn leaves to elucidate the structural basis of leaf gas exchange under different nitrogen and water availabilities. The results indicated that: (1) N application increased stomatal density, length, width, area, SPI and g_{smax} on the adaxial surface, and the increase percentage for ample N use treatment (N2) was 6.6%, 12.5%, 10.0%, 12.3%, 35.9% and 31.6%, respectively. N application also enhanced stomatal density, stomatal length, SPI and g_{smax} on the abaxial surface, and the increased percentage for N2 treatment was 14.4%, 4.7%, 25.5% and 20.9%, respectively. Irrigation significantly decreased stomatal density on the abaxial side with a 6.9% decrease for ample irrigation treatments (W2). Irrigation also increased stomatal length and area on both surfaces, with 5.3% and 4.1% increase of stomatal length and 7.2% and 7.1% increase of stomatal area on the adaxial and abaxial surfaces for W2 treatment. The influence of N use on stomatal traits was larger than irrigation. (2) No trade off relationship between

stomatal size (stomatal length, width or area) and stomatal density was found for both leaf surfaces. (3) Photosynthetic rate and stomatal were mainly determined by stomatal size and SPI. g_{smax} explained 49.7% of photosynthetic rate variance and 39.7% of stomatal conductance variance. Transpiration rate was mainly determined by stomatal size on both sides, and instantaneous water use efficiency was mainly determined by adaxial stomatal density, stomatal size and SPI on both sides. These results demonstrated the physiological basis of N and water availabilities affecting leaf gas exchange from the angle of stomatal anatomy.

Keywords: corn; stomatal traits; nitrogen; water; photosynthetic gas exchange

气孔是植物叶片与外界环境进行水分和 CO_2 交换的门户,因而直接影响植物的蒸腾和光合作用。短时段内,植物主要通过气孔的开闭来应对环境条件的变化,而长时段内,则通过改变气孔的大小和密度等来适应环境变化^[1]。因而研究叶气孔特征是探究植物对环境变化适应机制的重要内容。水分和氮素亏缺是限制旱地作物生长和产量的主要因子,关于干旱对气孔的影响方面研究较多^[2-4],但氮素亏缺及二者协同作用下对气孔特征的研究则相对较少。

氮素是植物所必需的大量营养元素之一,一方面,氮素作为光合关键酶 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶和叶绿素的主要构成成分,通过影响叶绿素含量、酶含量及酶活性等直接影响光合作用,进而影响植物叶片的气孔特征^[5];另一方面,氮素通过影响 ABA 积累调控根冠间信息传递而影响气孔导度^[6]。关于氮素对植物气孔特征的影响已有一些研究,如夏玉米施低量氮后叶片气孔密度显著下降,施高量氮后气孔密度有所增大;与不施氮相比,施氮叶片气孔长度、宽度和面积均下降^[7];拟南芥上表皮气孔密度随氮用量增加显著降低,而下表皮气孔长则显著增加^[8];干、湿生境中生长的蓝桉 (*Eucalyptus globulus*) 叶氮浓度均与气孔密度呈显著正相关,而在高降雨量地区叶片氮含量与气孔大小存在显著负相关^[9];我国东部典型森林不同木本植物气孔特征对氮添加的响应不同^[10],不同研究中施氮对气孔的效应不同,可能与植物、生育期、氮胁迫处理的时间和强度及植物的养分利用策略等的差异有关。

氮素和水分亏缺降低植物叶片的光合速率和气孔导度,影响其水分利用^[9,11-12],其原因可能与对气孔特征的影响有关,为此,我们探讨了不同氮素和水分处理下玉米叶气孔特征的变化及与叶光合气体交换的关系,试图揭示氮素和水分影响植物生长和水分利用的生理机制。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

采用盆栽试验,所用塑料盆上底内径 28.5 cm、

下底内径 21.0 cm、高 24.5 cm,盆中装入 12 kg 的风干过筛土。土壤为瘠土,采自陕西杨凌大寨村农田耕层。杨凌地处关中平原,属暖温大陆性季风气候,年均气温 12.9℃,年日照时数 2 163.8 h,年降水量 635.1 mm,年平均蒸发量 993.2 mm。所采土壤 pH 值、有机质、全氮、碱解氮和 Olsen-P 分别为 8.1、12.54 $g \cdot kg^{-1}$ 、0.82 $g \cdot kg^{-1}$ 、40.7 $mg \cdot kg^{-1}$ 和 11.4 $mg \cdot kg^{-1}$,田间持水量为 25.68%。

试验设 3 个氮肥水平:不添加氮肥 (N0);播种前干土中施纯 N 0.2 $g \cdot kg^{-1}$,生育期不追肥 (N1);播种前和五叶期各施纯 N 0.2 $g \cdot kg^{-1}$,生育期总施氮量为纯 N 0.4 $g \cdot kg^{-1}$ (N2)。播种前一次性施入 KH_2PO_4 0.2 $g \cdot kg^{-1}$ 。每个氮水平处理 12 盆,于 2018 年 5 月 31 日每盆播 4 粒精选玉米种子,所用品种为先玉 335,在三叶期每盆定苗 2 株,然后在土壤表面覆盖约 2 cm 厚的珍珠岩以抑制土壤蒸发。土壤用称重法按田间持水量的 75%~80% 进行灌水。播种后 42 d 左右开始水分处理,每个氮水平随机分为 3 组,即:充分灌水(土壤含水量一直维持在田间持水量的 75%~80%,W2)、中度水分胁迫(土壤含水量降至田间持水量的 50%~55%,然后维持该含水量,W1)、重度水分胁迫(土壤含水量降至田间持水量的 30%~35%,然后维持该含水量,W0),共 9 个处理,每个处理 4 次重复。水分处理持续约 3 周后,于 2018 年 8 月 4 日起选择玉米植株最上部完全展开叶进行叶光合气体交换参数和叶气孔特征测定。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 光合气体交换参数 晴朗无风天气 9:00—12:00 用 Li-6800 型便携式光合仪 (Li-COR, Lincoln, USA) 测定最上部完全展开叶的光合速率 (P_n)、气孔导度 (g_s)、蒸腾速率 (T_r)。测定时光照设为 1 500 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, CO_2 浓度为 400 $\mu mol \cdot mol^{-1}$,温度和相对湿度为大气湿度,每个处理重复 4 次。叶瞬时水分利用效率 (WUE_i) 为光合速率与蒸腾速率的比值。

1.2.2 气孔特征 每盆取测定完光合气体交换参

数的目标叶,带回实验室利用印迹法测定气孔特征。先用透明指甲油分别涂在目标叶上(距叶尖 1/3 处)、中部(距叶尖 1/2 处)和下部(距叶尖 2/3 处)两侧的上、下表皮上,待干后轻轻撕下,制成临时装片,然后进行显微数码拍摄,每个装片观察 4 个视野,每片叶上、下表面各观察 24 个视野。气孔密度(SD, mm^{-2})即单位叶面积的气孔数,在 $100\times$ 镜下进行观测,而气孔长(SL ,气孔孔径长)、气孔宽(SW ,垂直于气孔长轴中央的孔径及保卫细胞宽度)、气孔面积(SA ,实测的含保卫细胞在内的面积)、保卫细胞宽(GCW)的观测在 $400\times$ 镜下进行。每片叶每一面气孔大小的观测不少于 96 个气孔。气孔 SPI (Stomatal pore area index) 按 $SL^2 \times SD \times 10^{-4}$ (SL ,气孔长; SD ,气孔密度)计算,可近似理解为单位面积的最大气孔孔径面积^[13]。同一叶片上、下表面所有测定位点的平均值作为其上、下表面的气孔特征值。

叶对水蒸汽的最大气孔导度 (g_{smax}) 按照 Franks 等^[14]的公式计算:

$$g_{smax} = \frac{d \times SD \times \alpha_{max}}{1.6\nu \left(l + \frac{\pi}{2} \sqrt{\frac{\alpha_{max}}{\pi}} \right)}$$

式中, d 为水在空气中的扩散率 ($\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$), 25°C 下为 $24.9 \times 10^{-6} \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$; SD 是气孔密度 ($\text{个} \cdot \text{mm}^{-2}$); α_{max} 为估算的最大气孔孔径面积 ($= \pi \times SL^2/4$, 其中 SL 为气孔长); l 为气孔腔深度,假设等于保卫细胞的宽度; ν 是空气的摩尔体积 ($\text{m}^3 \cdot \text{mol}^{-1}$), 25°C 、 101.3kPa 下为 $22.4 \times 10^{-3} \text{m}^3 \cdot \text{mol}^{-1}$ 。叶的最大气孔导度为上、下表面最大气孔导度之和。

1.3 统计分析

利用二因素方差分析检验氮素、水分及其交互作用对气孔特征和气体交换参数的影响,若方差分析中氮素或水分的效应达到显著后, Tukey 法进行多重比较。用配对样品 T 检验分析叶上、下表面间气孔特征的差异, Pearson 相关分析检验气孔特征间及气体交换参数与气孔特征间相关性。

2 结果与分析

2.1 氮素和水分对玉米叶片气孔特征的影响

氮素对玉米叶上表面的气孔特征,包括气孔密度、气孔长、气孔宽、气孔面积、SPI 和最大气孔导度 (g_{smax}) 都有极显著的影响 ($P < 0.01$), 对下表面除气孔宽和气孔面积外的所有气孔特征指标也有极显著的影响 ($P < 0.01$); 水分显著影响上表面的气孔长、气孔面积及下表面的气孔密度、气孔长和气孔面积 ($P < 0.05$); 氮肥和水分的交互作用仅对下表面气孔密度的影响达到显著 ($P < 0.01$) (表 1)。所有处理叶下表面的气孔密度、气孔宽、气孔面积、SPI 和 g_{smax} 显著高于上表面 ($P < 0.05$), 但气孔长显著低于上表面 ($P < 0.05$) (图 1)。

随施氮水平增加,上、下表面的气孔密度逐渐增加, N_2 水平的气孔密度显著高于 N_0 和 N_1 处理 ($P < 0.05$); 上表面气孔长、气孔宽和气孔面积随施氮水平增加而增加, N_2 显著高于 N_0 ($P < 0.05$); 下表面气孔长亦随施氮水平增加而增加, 但气孔宽和气孔面积并无显著变化; 上、下表面的 SPI 和 g_{smax} 均随施氮水平增加而增加, 表现出 $N_2 > N_1 > N_0$ (图 1)。

随水分增加,下表面气孔密度出现降低的趋势, W_2 处理的气孔密度显著低于 W_0 ($P < 0.05$), 但上表面气孔密度变化不大; 上、下表面的气孔长和气孔面积也随水分的增加而增加, W_2 显著高于 W_0 ($P < 0.05$); 不同水分处理下上、下表面的气孔宽、SPI 和 g_{smax} 没有显著差异 (图 1)。综合来看,水分对气孔特征的影响要小于氮处理。

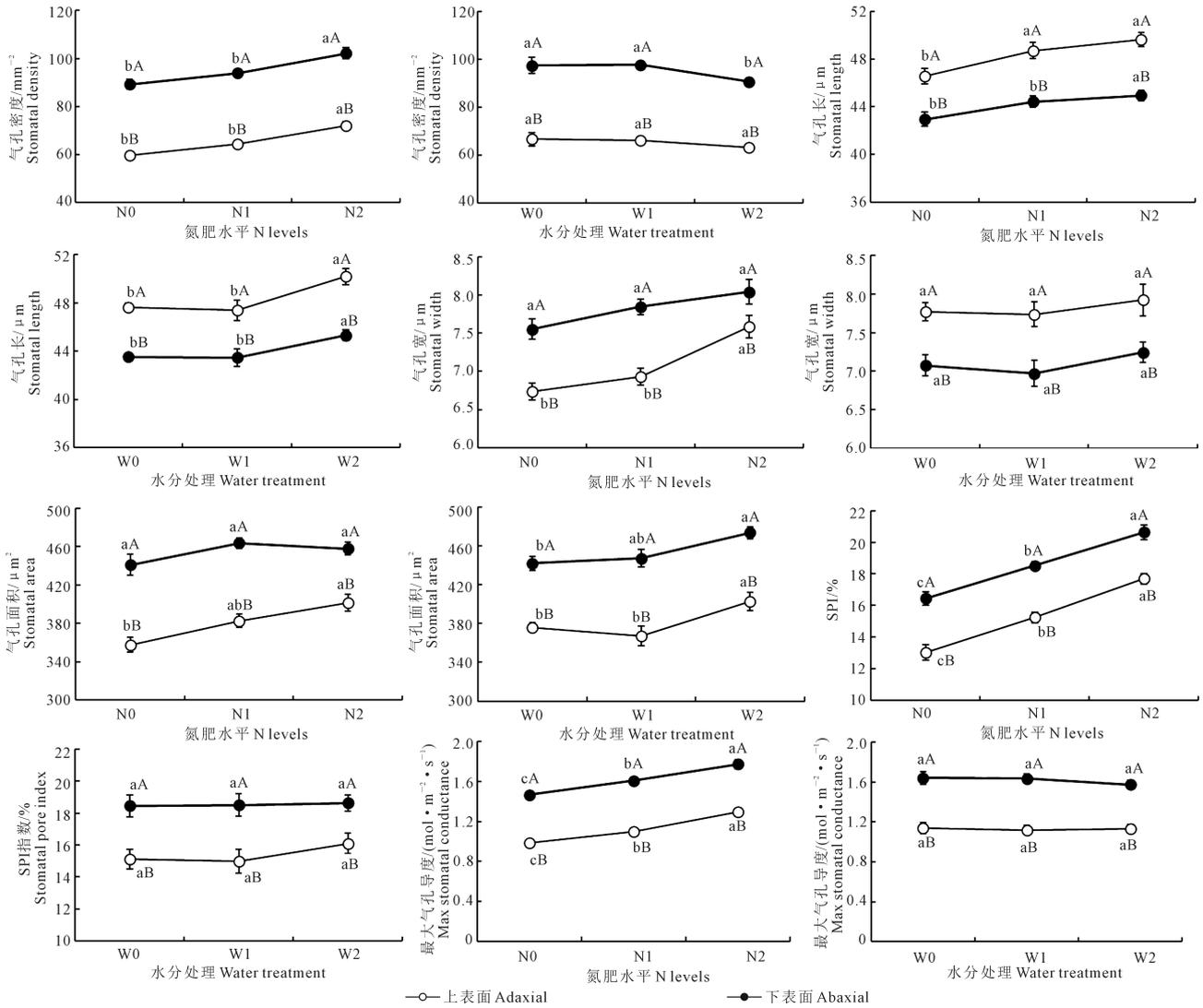
不同处理上、下表面的气孔长与气孔宽、气孔面积间均呈显著正相关 ($P < 0.05$), 上表面的气孔宽和气孔面积亦呈显著正相关 ($P < 0.05$), 但下表面的气孔宽和气孔面积相关性不显著。上表面的 SPI 与气孔密度、气孔长、气孔宽和气孔面积均呈显著正相关 ($P < 0.05$), 而下表面的 SPI 与气孔密度、气孔宽呈显著正相关 ($P < 0.05$), 与气孔长、气孔面积的相关性不显著。上、下表面的 g_{smax} 均与气孔密度、气孔宽和 SPI 呈显著正相关 ($P < 0.05$) (表 2)。

表 1 氮素和水分对玉米叶片上、下表面气孔特征影响的方差分析

Table 1 ANOVA of nitrogen and water on the adaxial and abaxial stomatal traits in corn leaves

叶表面 Surface	因素 Factor	气孔密度/(个·mm ⁻²)	气孔长	气孔宽	气孔面积	SPI/%	最大气孔导度 g_{smax}
		Stomatal density /(number·mm ⁻²)	Stomatal length /μm	Stomatal width /μm	Stomatal area /μm ²		Max. stomatal conductance /(mol·m ⁻² ·s ⁻¹)
上表面 Adaxial	氮肥 Nitrogen (N)	** *	**	** *	** *	** *	** *
	水分 Water (W)	ns	**	ns	**	ns	ns
	氮肥×水分 N×W	ns	ns	ns	ns	ns	ns
下表面 Abaxial	氮肥 Nitrogen (N)	** *	**	ns	ns	** *	** *
	水分 Water (W)	**	**	ns	*	ns	ns
	氮肥×水分 N×W	**	ns	ns	ns	ns	ns

注 Note: ns, $P > 0.05$; *, $P < 0.05$; ** *, $P < 0.01$; ** ** *, $P < 0.001$.下同 The same below.



注:不同小写字母表示不同氮或水分处理间的差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示同一氮肥或水分处理上、下表面气孔特征之间的差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significantly difference among different N levels or water levels ($P<0.05$). Different capital letters indicate significant difference of stomatal traits between adaxial and abaxial sides under the same N or water levels ($P<0.05$).

图 1 玉米叶片上、下表面气孔特征随氮肥和水分的变化

Fig.1 Changes of adaxial and abaxial stomatal traits with nitrogen and water use in corn leaves

表 2 玉米叶片上、下表面气孔特征间的 Pearson 相关系数

Table 2 Pearson correlation coefficients of adaxial and abaxial stomatal traits in corn leaves

叶表面 Leaf surface	气孔特征 Stomatal trait	气孔长 Stomatal length	气孔宽 Stomatal width	气孔面积 Stomatal area	SPI	最大气孔导度 g_{smax}
上表面 Adaxial	气孔密度 Stomatal density	0.229	0.628	0.344	0.810 **	0.938 **
	气孔长 Stomatal length		0.713 *	0.970 **	0.754 *	0.520
	气孔宽 Stomatal width			0.847 **	0.872 **	0.847 **
	气孔面积 Stomatal area				0.819 **	0.637
	SPI					0.949 **
下表面 Abaxial	气孔密度 Stomatal density	-0.030	0.452	-0.170	0.776 *	0.938 **
	气孔长 Stomatal length		0.779 *	0.863 **	0.606	0.311
	气孔宽 Stomatal width			0.601	0.852 **	0.716 *
	气孔面积 Stomatal area				0.402	0.126
	SPI					0.943 **

注 Note: * $P<0.05$, ** $P<0.01$.下同。The same below.

2.2 氮素和水分对玉米叶片气体交换参数的影响

氮素对叶光合速率、气孔导度、蒸腾速率和瞬时水分利用效率均有极显著的影响 ($P < 0.01$), 水分对光合速率、气孔导度和蒸腾速率也有极显著的影响, 但二者的交互作用对所有气体交换参数的影响均不显著 (表 3)。随氮肥用量增加, 所有气体交换参数均逐渐增加, 光合速率和气孔导度表现为 $N2 > N1 > N0$, 蒸腾速率表现为 $N2 = N1 > N0$, 水分利用效率表现为 $N2 > N1 = N0$; 随水分增加, 光合速率、气孔

导度和蒸腾速率均逐渐增加, 且均表现为 $W2 > W1 > W0$, 水分对瞬时水分利用效率影响不大 (图 2)。

2.3 玉米叶片气体交换参数与叶片气孔特征指标的关系

由表 4 可以看出, 不同处理叶光合速率、气孔导度和上、下表面的气孔大小, 如气孔长、气孔宽和气孔面积, 均呈显著正相关 ($P < 0.05$), 但与气孔密度相关性不显著; 光合速率、气孔导度和上、下表面的 SPI 均呈显著正相关 ($P < 0.05$), 表明不同氮素和水分

表 3 氮素和水分对玉米叶片气体交换参数影响的方差分析

Table 3 ANOVA of nitrogen and water on leaf gas exchange parameters in corn leaves

因素 Factor	光合速率 P_n Photosynthetic rate $/(\mu\text{mol} \cdot \text{mm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	气孔导度 g_s Stomatal conductance $/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	蒸腾速率 T_r Transpiration rate $/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	水分利用效率 WUE_i Water use efficiency $/(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1})$
氮肥 Nitrogen (N)	***	***	***	***
水分 Water (W)	***	***	***	ns
氮肥×水分 (N×W)	ns	ns	ns	ns

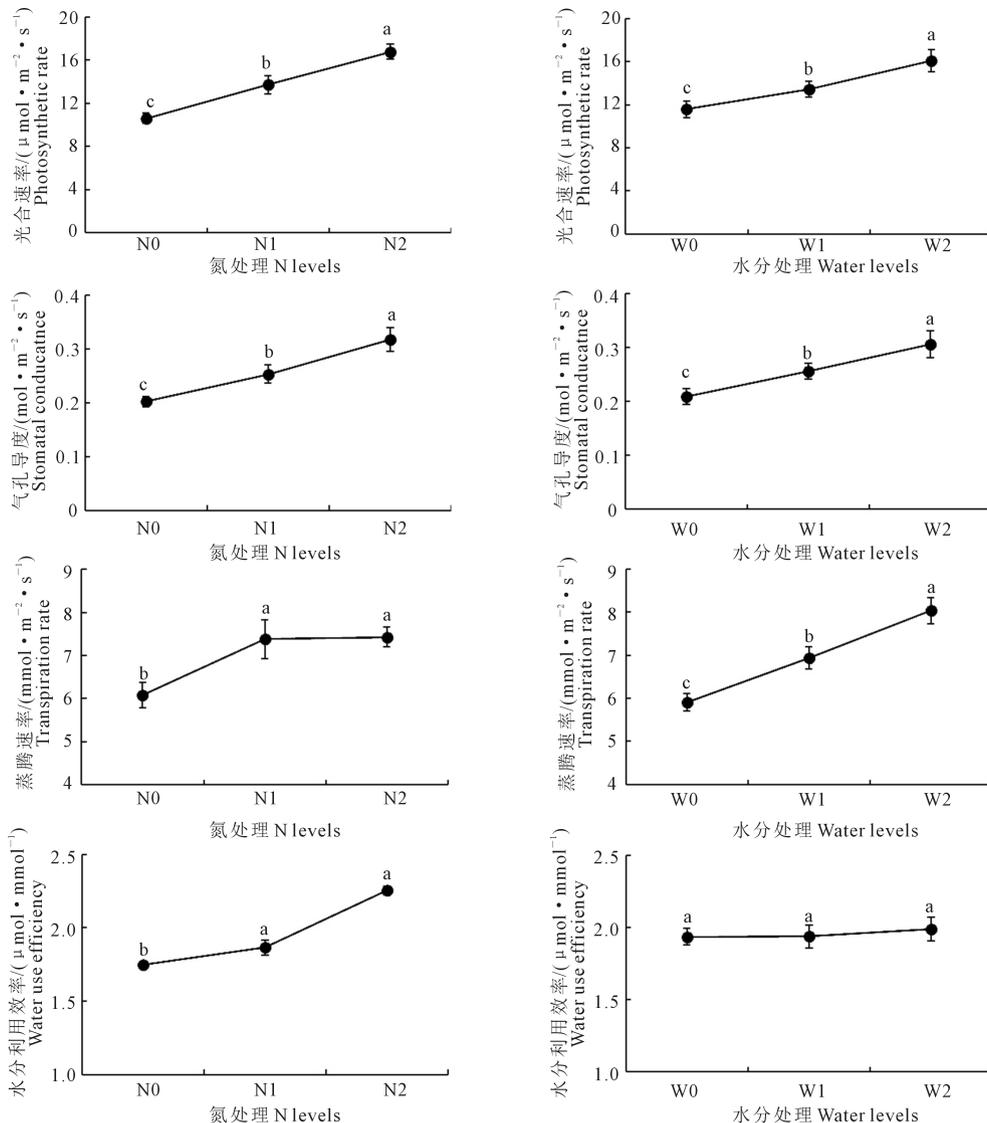


图 2 玉米叶气体交换参数随氮肥和水分水平的变化

Fig.2 Changes of leaf gas exchange parameters in corn with different N and water use

处理主要通过影响气孔大小和气孔孔径面积所占比例来影响气孔导度和光合速率。由于光合速率、气孔导度均只与上表面的 g_{smax} 呈显著正相关,一定程度上弱化了二者与叶 g_{smax} 间的相关性(图 3)。 g_{smax} 可以解释光合速率变异的 49.7% 和气孔导度变异的 39.7%。

蒸腾速率与上表面气孔长、下表面气孔长、气

孔宽和气孔面积呈显著或极显著正相关,但与上、下表面 SPI 相关性不显著,表明影响叶蒸腾速率的主要因素是气孔大小。 WUE_i 与上表面气孔密度、气孔宽、气孔面积、SPI 和 g_{smax} 呈显著正相关,亦与下表面气孔宽、SPI 和 g_{smax} 呈显著正相关,说明气孔密度、气孔大小及气孔孔径面积所占比例都是影响叶 WUE_i 的重要因素。

表 4 玉米叶片气体交换参数与气孔特征间的 Pearson 相关系数

Table 4 Pearson correlation coefficients between measured gas exchange parameters and adaxial and abaxial stomatal traits in corn leaves

气体交换参数 Gas exchange parameter	叶表面 Leaf surface	气孔密度 Stomatal density	气孔长 Stomatal length	气孔宽 Stomatal width	气孔面积 Stomatal area	SPI	最大气孔导度 g_{smax}
P_n	上表面 Adaxial	0.550	0.843 **	0.789 *	0.854 **	0.887 **	0.750 *
	下表面 Abaxial	0.346	0.823 **	0.915 **	0.736 *	0.799 **	0.615
g_s	上表面 Adaxial	0.460	0.845 **	0.778 *	0.847 **	0.835 **	0.680 *
	下表面 Abaxial	0.272	0.791 *	0.859 **	0.750 *	0.725 *	0.536
T_r	上表面 Adaxial	0.254	0.744 *	0.424	0.665	0.618	0.417
	下表面 Abaxial	0.058	0.798 **	0.712 *	0.848 **	0.544	0.318
WUE_i	上表面 Adaxial	0.789 *	0.650	0.939 **	0.762 *	0.939 **	0.936 **
	下表面 Abaxial	0.653	0.564	0.857 **	0.346	0.889 **	0.831 **

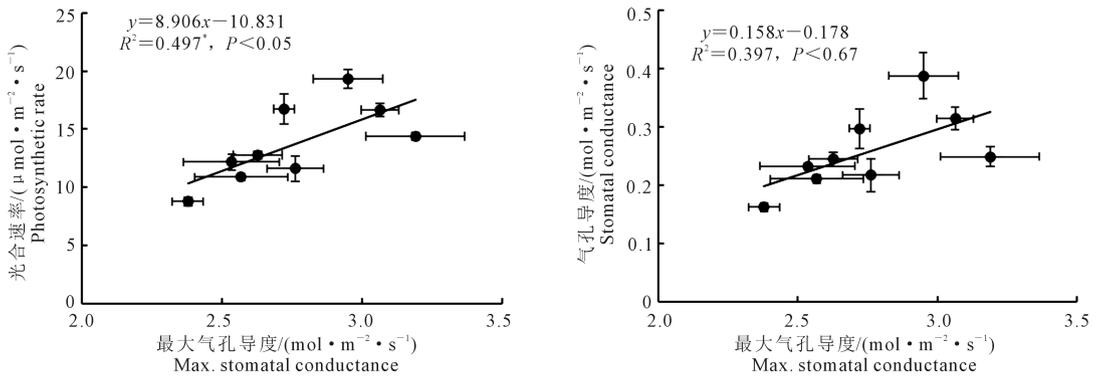


图 3 玉米叶实测光合速率、气孔导度与理论最大气孔导度的关系

Fig.3 Relationship between measured photosynthetic rate, stomatal conductance and theoretical g_{smax} in corn leaves

3 讨论

3.1 玉米气孔特征对水分和氮素的可塑性响应

本研究中,中度和严重干旱均导致下表面的气孔密度增大,上、下表面的气孔长和气孔面积均减小(图 1),与前人研究报道的干旱导致气孔密度增加,气孔大小降低^[2-3,9]一致。我们并没有发现一些研究中报道的中等干旱下气孔密度增加,而严重干旱下气孔密度降低^[3],可能与植物差异、遭受水分胁迫时期和水分胁迫程度有关。

除玉米下表面气孔宽和气孔面积对施氮不敏感外,气孔密度、气孔大小参数及 SPI 均随施氮水平增加而增加(图 1),这与前人研究报道的夏玉米施氮后气孔密度呈现先降低后增加^[7]和拟南芥上随氮用量增加上表皮气孔密度显著降低^[8]不一致,而

与桉树上气孔密度随叶氮浓度增加而增加^[9],及我国南方木本植物气孔密度和 SPI 随施氮水平增加而增加^[10]一致。Bowsheer 等^[15]研究得出,植物对养分添加的形态可塑性反应与植物所处环境的养分状况有关,生长在养分含量较高环境中的植物一般采用积极的生长策略,而生长在养分匮乏区域的植物则反应相对保守,生长相对缓慢。玉米气孔特征对氮素表现出高的可塑性反应可能与其快速生长策略有关。

比较气孔特征对氮肥和水分供给的响应,对叶片上表面而言,施氮显著影响所有气孔参数,而水分仅影响影响气孔长和气孔面积;对下表面而言,施氮显著影响气孔密度、气孔长、SPI 和 g_{smax} ,而水分仅影响气孔密度、气孔长和气孔面积(表 1),氮素对气孔特征的影响大于水分。本研究中,由于氮素

处理是从播种时即开始处理,持续60余天,而水分处理是在播种后42 d开始,仅持续3周,因而氮素处理对气孔特征的影响程度大于水分处理,且对多数气孔特征指标而言二者间并无显著交互作用。氮素和水分亏缺对气孔特征的影响大小依赖于实际的叶发育期。氮素对早期保卫细胞发育的养分限制可能导致低的气孔密度^[16-17],而水分亏缺由于在后期,其主要通过叶面积减小,导致气孔密度增大。

物种间和同一物种大的气候梯度下气孔密度和气孔大小(如气孔长和气孔面积)间存在显著的负相关关系^[9-10,14],这种权衡关系反映叶片气孔形态的可塑性和对环境的长期适应性。随水分供应增加,气孔密度(上表面)降低,气孔大小(气孔长、气孔面积)增大,气孔密度和气孔大小间存在权衡关系;但随氮肥水平增加,气孔密度和气孔大小均增加,二者之间并未出现权衡关系。高蒸汽压亏缺下,西红柿和甜椒的气孔密度和气孔大小均降低^[18],因而气孔密度和气孔大小关系可能受物种和环境条件的复杂影响。

3.2 玉米气体交换参数和气孔特征间的关系

施氮和灌水显著增加了光合速率、气孔导度和蒸腾速率,施氮亦增加了水分利用效率,但灌水对水分利用效率影响不大(图2),这可能与两种资源胁迫的程度有关。本研究中,光合速率和气孔导度的提高主要依赖于气孔大小(气孔长、气孔宽和气孔面积)和SPI提高,蒸腾速率主要决定于上、下表面的气孔大小(表4)。无论是光合速率、气孔导度还是蒸腾速率,均与气孔密度关系不大,这与前人研究中发现的光合速率、气孔导度和气孔密度呈正相关^[19-21]不一致,可能与本研究中氮严重亏缺影响气孔分化或对叶肉细胞光合活性的严重限制有关。

水分利用效率反映了植物光合生产与蒸腾耗水特性之间的关系,高水分利用效率是植物适应干旱的一种重要生理对策,因而甄别影响水分利用效率的关键因素对其调控就尤为重要。本研究发现瞬时水分利用效率与气孔密度、气孔大小和SPI均有关(表4),在不同水分、CO₂和磷处理的豌豆^[22]和不同灌溉方式和氮肥处理的马铃薯^[23]上,均发现气孔密度与碳同位素辨别力($\Delta^{13}C$)呈显著负相关,从而证实提高气孔密度可以增加水分利用效率。在拟南芥不同品系上,碳同位素表征的水分利用效率与气孔大小呈正相关^[24],不同研究中水分利用效率和气孔特征间的关系可能受植物与外界环境差异的复杂影响,对此值得从形态、生理生化和分子生物学多角度探明影响水分利用效率的关键因素。

4 结 论

1)施氮显著影响玉米叶上、下表面的气孔密度、气孔长、SPI和 $g_{s,max}$ 及上表面的气孔长及气孔面积。随水分供应增加,下表面的气孔密度降低,上、下表面的气孔长和气孔面积增加,水分对其他气孔特征影响不大。氮处理对气孔特征的影响要大于水分处理。

2)上表面的气孔面积与气孔长、气孔宽呈显著正相关,下表面的气孔面积仅与气孔长呈显著正相关;上、下表面的气孔大小(气孔长、气孔宽和气孔面积)与气孔密度间无显著相关性。上、下表面的SPI与气孔密度、气孔大小存在显著相关性,上、下表面的 $g_{s,max}$ 均与气孔密度、气孔宽和SPI呈显著正相关。

3)光合速率和气孔导度主要决定于上、下表面的气孔大小和SPI,蒸腾速率主要决定于上、下表面的气孔大小,而瞬时水分利用效率决定于上表面气孔密度、上下表面气孔大小和SPI。

参 考 文 献:

- [1] CASSON S A, HETHERINGTON A M. Environmental regulation of stomatal development[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13(1): 90-95.
- [2] BRESTA P, NIKOLOPOULOS D, ECONOMOU G, et al. Modification of water entry (xylem vessels) and water exit (stomata) orchestrates long term drought acclimation of wheat leaves[J]. *Plant and Soil*, 2011, 347(1/2): 179-193.
- [3] XU Z Z, ZHOU G S. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(12): 3317-3325.
- [4] FURBANK R T, FOYER C H, WALKER D A. Regulation of photosynthesis in isolated spinach chloroplasts during orthophosphate limitation[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1987, 894(3): 552-561.
- [5] WILKINSON S, DAVIES W J. ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(2): 195-210.
- [6] FANOURAKIS D, GIDAY H, MILLA R, et al. Pore size regulates operating stomatal conductance, while stomatal densities drive the partitioning of conductance between leaf sides[J]. *Annals of Botany*, 2015, 115(4): 555-565.
- [7] 吉春容,李世清,冯宏昭,等.施氮对不同品种夏玉米冠层叶片气孔特性的影响[J]. *植物生理通讯*, 2008, 44(1): 74-80.
- [8] JI C R, LI S Q, FENG H Z, et al. Effects of nitrogen on the stomatal characteristics of canopy leaves of summer maize (*Zea mays* L.)[J]. *Plant Physiology Communications*, 2008, 44(1): 74-80.
- [9] CAI Q, JI C J, YAN Z B, et al. Anatomical responses of leaf and stem of *Arabidopsis thaliana* to nitrogen and phosphorus addition[J]. *Journal of Plant Research*, 2017, 130(6): 1035-1045.
- [9] FRANKS P J, DRAKE P L, BEERLING D J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between

- stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus* [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(12): 1737-1748.
- [10] 姜星星, 邹安龙, 王媛媛, 等. 我国东部典型森林木本植物的气孔特征及其对氮添加的响应[J]. *北京大学学报(自然科学版)*, 2018, 54(4): 839-847.
- JIANG X X, ZOU A L, WANG Y Y, et al. Leaf stomatal traits of woody plants and their response to nitrogen addition in typical forests in eastern China [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2018, 54(4): 839-847.
- [11] BERTOLINO L T, CAINE R S, GRAY J E. Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 225.
- [12] BROADLEY M R, ESCOBAR-GUTIÉRREZ A J, BURNS A, et al. Nitrogen-limited growth of lettuce is associated with lower stomatal conductance [J]. *New Phytologist*, 2001, 152(1): 97-106.
- [13] TIAN M, YU G R, HE N P, et al. Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: mechanisms and influencing factors [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 19703.
- [14] FRANKS P J, BEERLING D J. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(25): 10343-10347.
- [15] BOWSHER A W, MILLER B J, DONOVAN L A. Evolutionary divergences in root system morphology, allocation, and nitrogen uptake in species from high- versus low-fertility soils [J]. *Functional Plant Biology*, 2016, 43(2): 129-140.
- [16] 尹秀玲, 王金霞, 段志青, 等. 小麦气孔密度及日变化规律研究 [J]. *中国农学通报*, 2006, 22(5): 237-242.
- YIN X L, WANG J X, DUAN Z Q, et al. Study on the stomatal density and daily change rule of the wheat [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, 22(5): 237-242.
- [17] QI X Y, TORII K U. Hormonal and environmental signals guiding stomatal development [J]. *BMC Biology*, 2018, 16(21): 1-11.
- [18] BAKKER J C. Effects of humidity on stomatal density and its relation to leaf conductance [J]. *Scientia Horticulturae*, 1991, 48(3/4): 205-212.
- [19] 张永平, 王志敏, 吴永成, 等. 不同供水条件下小麦不同绿色器官的气孔特性研究 [J]. *作物学报*, 2006, 32(1): 70-75.
- ZHANG Y P, WANG Z M, WU Y C, et al. Stomatal characteristics of different green organs in wheat under different irrigation regimes [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(1): 70-75.
- [20] Galmés J, Flexas J, Savé R, et al. Water relations and stomatal characteristics of mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery [J]. *Plant and Soil*, 2007, 290(1/2): 139-155.
- [21] ROMERO-ARANDA R, CANTÓ-GARAY R, MARTÍNEZ P F. Distribution and density of stomata in two cultivars of *Gerbera jamesonii* and its relation to leaf conductance [J]. *Scientia Horticulturae*, 1994, 58(1/2): 167-173.
- [22] SEKIYA N, YANO K. Stomatal density of cowpea correlates with carbon isotope discrimination in different phosphorus, water and CO₂ environments [J]. *New Phytologist*, 2008, 179(3): 799-807.
- [23] YAN F, SUN Y Q, SONG F B, et al. Differential responses of stomatal morphology to partial root-zone drying and deficit irrigation in potato leaves under varied nitrogen rates [J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 145: 76-83.
- [24] DITTBERNER H, KORTE A, METTLER-ALTMANN T, et al. Natural variation in stomata size contributes to the local adaptation of water-use efficiency in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular Ecology*, 2018, 27(20): 4052-4065.

(上接第 154 页)

- [21] 刘忠霞, 刘建朝, 胡景江. 干旱胁迫对苹果树苗活性氧代谢及渗透调节的影响 [J]. *西北林学院学报*, 2013, 28(2): 15-19.
- LIU Z X, LIU J C, HU J J. Effects of drought stress on active oxygen metabolism and contents of osmotic adjustment substances in the leaves of apple seedling [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2013, 28(2): 15-19.
- [22] 冯敬涛, 刘照霞, 徐新翔, 等. 海藻提取物对干旱胁迫下苹果砧木幼苗抗旱性和养分吸收的影响 [J]. *干旱地区农业研究*, 2020, 38(5): 79-85.
- FENG J T, LIU Z X, XU X X, et al. Effects of seaweed extract on drought resistance and nutrient absorption of apple rootstock seedlings under drought stress [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2020, 38(5): 79-85.
- [23] 刘忠霞. 干旱胁迫下苹果树苗的光合、耗水特性及抗旱性研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- LIU Z X. Study on drought stress to photosynthetic, water consumption characteristics and drought resistance of *Malus domestica* Borkh. CV. Red Fuji [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2011.
- [24] 康晓育, 常聪, 孙协平, 等. 低氮和干旱胁迫对富士和秦冠生长及氮素利用的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(4): 965-973.
- KANG X Y, CHANG C, SUN X P, et al. How nitrogen and drought stress affect growth and nitrogen use efficiency for Fuji and Qinguan apple seedlings [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2014, 20(4): 965-973.
- [25] 郭爱霞, 石晓昀, 王延秀, 等. 干旱胁迫对 3 种苹果砧木叶片光合、叶绿体超微结构和抗氧化系统的影响 [J]. *干旱地区农业研究*, 2019, 37(1): 178-186.
- GUO A X, SHI X Y, WANG Y X, et al. Effect of drought stress on the photosynthesis, chloroplast ultrastructure and antioxidant system in leaves of three apple rootstocks [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2019, 37(1): 178-186.
- [26] 张福锁. 环境胁迫与植物育种 [M]. 北京: 农业出版社, 1993.
- ZHANG F S. Environmental stress was associated with plant breeding [M]. Beijing: Agriculture Press, 1993.
- [27] 张海亭. 水分胁迫对苹果砧木及分根灌溉对富士苹果树导水率的影响 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- ZHANG H T. Effects of water stress at rootstock and partial rootzones irrigation at Fuji apple trees on hydraulic conductivity [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2012.
- [28] 李瑞雪, 孙任洁, 汪泰初, 等. 植物抗旱性鉴定评价方法及抗旱机制研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2017, 33(7): 40-48.
- LI R X, SUN R J, WANG T C, et al. Research progress on identification and evaluation methods, and mechanism of drought resistance in plants [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2017, 33(7): 40-48.