

小麦叶片气孔性状与产量和抗旱性的关系*

王曙光¹ 李中青² 贾寿山¹ 孙黛珍^{1**} 史雨刚¹ 范 华¹ 梁增浩¹ 景蕊莲³
(¹山西农业大学农学院, 山西太谷 030801; ²山西省农业科学院谷子研究所, 山西长治 046011; ³中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘 要 以小麦旱选 10 号/鲁麦 14 DH 群体为试材, 对于旱胁迫和正常灌溉条件下花后 10 d 和 20 d 旗叶中部气孔密度、气孔大小、气孔导度、光合速率、蒸腾速率与产量和抗旱系数的关系进行相关和通径分析. 结果表明: 在两种水分条件下, 花后 10 d 气孔密度、气孔大小、气孔导度、光合速率、蒸腾速率与产量和抗旱系数的相关性大多不显著; 但花后 20 d 与千粒重呈极显著正相关, 与穗粒数、单株产量和抗旱系数的相关性仍大多不显著. 气孔导度、光合速率和蒸腾速率是影响单株产量和抗旱系数的主要因素, 不仅对单株产量和抗旱系数的直接作用较大, 间接作用也较大; 气孔密度与气孔大小对单株产量和抗旱系数的直接作用和间接作用均较小. 在两种水分条件下, 花后 10 d 和 20 d, 气孔密度与气孔长度之间, 气孔长度与气孔宽度、气孔导度、光合速率和蒸腾速率之间的相关性均显著或极显著, 但气孔密度、气孔长度与气孔导度、光合速率和蒸腾速率间的相关性在不同水分条件和不同生育阶段存在差异, 表明水分条件、生长发育阶段对这些性状之间的相关性影响较大. 通过育种手段以叶片气孔密度和气孔大小为选择目标, 来改善小麦气孔导度、光合速率和蒸腾速率, 进而提高产量并不总是一种有效手段.

关键词 小麦 气孔 相关分析 通径分析 产量 抗旱性

文章编号 1001-9332(2013)06-1609-06 **中图分类号** S332.4 **文献标识码** A

Relationships of wheat leaf stomatal traits with wheat yield and drought-resistance. WANG Shu-guang¹, LI Zhong-qing², JIA Shou-shan¹, SUN Dai-zhen¹, SHI Yu-gang¹, FAN Hua¹, LI-ANG Zeng-hao¹, JING Rui-lian³ (¹ College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China; ² Millet Research Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Changzhi 046011, Shanxi, China; ³ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(6): 1609–1614.

Abstract: Taking the DH population of wheat cultivar Hanxuan10/Lumai14 as test object, and by the methods of correlation analysis and path analysis, this paper studied the relationships of the flag leaf stomatal density (SD), stomatal length and width (SL and SW), stomatal conductance (g_s), photosynthetic rate (P_n), and transpiration rate (T_r) on the 10th and 20th day after anthesis with the yield and the index of drought-resistance under the conditions of drought stress and normal irrigation. Under the two conditions, most of the test leaf traits on the 10th day after anthesis had less correlation with the yield and the index of drought-resistance, whereas the leaf traits on the 20th day after anthesis had significant positive correlations with thousand kernel weight but less correlation with grain number per ear, grain yield per plant, and index of drought-resistance. Path analysis showed that g_s , P_n , and T_r were the main factors affecting the grain yield per plant (YPP) and the index of drought resistance (IDR), and the effects were stronger both in direct and in indirect ways. The direct and indirect effects of SD, SL, and SW on the YPP and IDR were lesser. Under both drought stress and normal irrigation, and on the 10th and 20th day after anthesis, there were significant correlations between SD and SL, and between SL and SW, g_s , P_n , and T_r , but the correlations of SD and SL with g_s , P_n , and T_r changed with water condition or growth stage. Therefore, it would be not always a good means to select the leaf stomatal density and size as the targets

* 山西省科技攻关项目(20100311001-6)、CGIAR 挑战计划项目(GCP)(G7010.02.01-7)和山西省留学基金项目(2010048)资助.

** 通讯作者. E-mail: sdz64@126.com

2012-12-28 收稿, 2013-04-09 接受.

for breeding to improve the leaf stomatal conductance, photosynthetic rate, and transpiration rate, and further, to promote the yield.

Key words: wheat; stomata; correlation analysis; path analysis; yield; drought-resistance.

叶片上的气孔是小麦与外界环境进行气体交换和水分蒸腾的重要门户,气孔的大小、多少和调节功能与叶片的光合作用和蒸腾作用等生理过程有关^[1-2],是影响其物质生产能力、水分胁迫和温度胁迫抗性的重要因素。因此,研究不同水分条件、不同发育时期小麦气孔性状的变化及其对光合速率、蒸腾速率及产量性状的影响,有助于揭示气孔在小麦抗旱中的作用机理,为小麦抗旱育种提供参考。

研究表明,干旱胁迫下植物叶片气孔密度增加^[3-6],气孔变小^[4,7-8],这是植物对干旱胁迫响应的一种机制,而且这种变化对植物叶片的气孔导度、光合速率和蒸腾速率有影响,但不同的研究者观点不同。Xu 和 Li^[9]对羊草叶片的气孔性状研究发现,在水分缺乏的状态下,气孔明显变小,而且气孔密度与气孔导度、光合速率和水分利用效率呈显著正相关。李海波等^[10]认为,水稻叶片气孔密度与气孔导度和蒸腾速率呈正相关,即气孔密度大,气孔导度亦大,进而提高了水稻的蒸腾作用。但孟雷等^[11]研究发现,气孔密度大的材料在水分充足时可提高植物的光合效率,而干旱胁迫后反而抑制植物的光合效率。张杰等^[12]也发现,干旱胁迫增加时,叶片水分减少,小麦水分胁迫指数增大,叶水势降低,气孔导度减小,作物净光合速率减小,不利于半干旱区小麦生物量的积累。Ledent 和 Jourent^[13]对小麦叶片气孔密度与产量性状的关系进行了研究,发现两者相关并不显著。因此,在不同的水分条件下,作物叶片气孔密度与大小的变化是如何影响气孔导度、光合速率和蒸腾速率的?进而又怎样影响作物产量及其抗旱性的?至今还不太清楚。鉴于此,本研究以小麦旱选 10 号/鲁麦 14 DH 群体为材料,在田间正常灌溉和雨养条件下,对花后 10 d 和 20 d 小麦旗叶中部气孔密度、大小及气孔导度、光合效率、蒸腾速率和产量性状进行测定,探讨不同水分状态下气孔密度与大小的变化对气孔导度、光合速率、蒸腾速率及产量性状和抗旱性的影响,为揭示气孔性状在小麦抗旱育种中的作用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及田间设计

小麦旱选 10 号/鲁麦 14 群体(DH 群体)是通

过花药培养创建的一个具有 150 个家系的小麦加倍单倍体群体^[14],母本旱选 10 号(晋麦 5 号)具有抗旱、耐瘠、耐寒的优异特性,父本鲁麦 14 是山东省烟台农业科学研究院育成的水地高产、广适、多抗品种。2009 年 10 月上旬于山西农业大学试验田(37°25' N, 112°25' E)条播,行长 2 m,行距 25 cm,每行 40 粒,双行区。土壤为沙壤,试验地 0~20 cm 土层含有机质 15.6 g·kg⁻¹,全氮 2.8 g·kg⁻¹,速效磷 10.4 mg·kg⁻¹,速效钾 126.7 mg·kg⁻¹。水分处理分为雨养(干旱胁迫)(DS)和正常灌溉(WW)2 个处理,每处理 3 次重复,随机区组设计。播前统一浇足底墒水,播种后雨养处理全生育期只依靠自然降水,小麦整个生育期内降水量约 100 mm,属于干旱年份;灌溉处理分别在越冬前、返青期、拔节期、抽穗期、灌浆中期进行灌溉,每次灌溉量约 65 mm。于 2010 年 6 月 22—25 日收获。

1.2 叶片气孔性状的测量与计算

1.2.1 气孔密度和气孔大小的测量与计算

取样:开花期每个家系挂牌标记 10 株,分别于开花后 10、20 d 在标记小麦植株的旗叶中部切取 2 cm²的叶片,迅速置于装有 2.5% 戊二醛固定液(pH 7.2)的 2 mL 离心管中并摇动,保证叶片间不粘合,每个时期取 3 片叶片,置于 4℃ 冰箱保存。

制片:将叶片从戊二醛固定液中取出,用脱脂棉蘸酒精将叶片表皮擦拭干净,在下表皮中部涂抹一层薄薄的指甲油。待其干后,用镊子剥取指甲油,放在载玻片上,使之自然伸展,盖上玻片,置于显微镜下观察。每处理取叶片 3 片分别制成装片。

取值统计:从指甲油撕片两侧边缘到中间主脉各选取 6 个视野,共 12 个视野,在光学显微镜 40X 物镜下统计每个视野中的气孔数目,观察计数后求 12 个视野的平均值(N)。然后用物镜测微尺测量显微镜视野的半径(r),计算视野面积 $S = \pi r^2$,叶片气孔密度 = N/S ,单位为个·mm⁻²。在每个视野中随机选取 6 个气孔,用目镜测微尺测量气孔长度、宽度值,取其平均值。

1.2.2 气孔导度、光合速率、蒸腾速率的测定 于开花后 10、20 d,选择晴朗天气 9:00—11:00 气温相对稳定时,用 CI-340 便携式光合仪测定小麦植株旗叶的气孔导度、光合速率和蒸腾速率,测定时相对湿度

设为 40%, 每个家系重复 3 次. 为保证测定数据的稳定性与准确性, 测量前需接入一个气体缓冲系统以保证进入叶室的 CO₂ 浓度稳定在 (350 ± 10) μmol · mol⁻¹, 量子流量密度 (PAR) 为 (1200 ± 20) μmol · m⁻² · s⁻¹.

1.2.3 产量相关性状的测定 成熟时每个家系及亲本从行区中间随机取 10 株, 晾干考种, 统计穗粒数、千粒重和单株籽粒产量, 以 10 株平均值作为性状的表型值, 每个家系的抗旱系数 (index of drought resistance, IDR) = 干旱胁迫处理产量/灌溉处理产量.

1.3 数据处理

文中数据相关分析用 DPS 7.05 软件, 通径分析用 SPSS 17.0 软件.

2 结果与分析

2.1 不同时期小麦气孔相关性状与产量和抗旱系数的相关性

正常灌溉条件下, 小麦不同时期的气孔密度仅在花后 20 d 与千粒重呈显著负相关. 气孔长度与穗粒数、气孔宽度与穗粒数和单株产量在两个时期均呈极显著正相关. 不同时期的气孔导度、光合速率与穗粒数、千粒重和单株产量的相关性均不显著, 而蒸腾速率仅在花后 20 d 与单株产量和千粒重呈显著和极显著正相关 (表 1).

在干旱胁迫条件下, 小麦气孔密度在花后 20 d 与千粒重呈极显著负相关, 气孔长度在花后 20 d 与单株产量和千粒重呈极显著正相关, 花后 10 d 与千

粒重呈显著正相关. 气孔宽度在两个时期与单株产量和千粒重呈显著或极显著正相关. 气孔导度、光合速率和蒸腾速率在花后 20 d 与千粒重呈极显著正相关.

除灌溉条件下花后 10 d 的气孔导度和光合速率外, 两种水分条件下大部分气孔相关性状与抗旱系数的相关性不显著 (表 1).

2.2 小麦气孔性状间的相关性

花后 10 d 和 20 d, 在两种水分条件下, 小麦气孔导度、光合速率和蒸腾速率两两之间呈极显著正相关, 气孔密度与气孔长度呈极显著负相关, 气孔长度与气孔宽度呈显著或极显著正相关, 表明水分条件和发育时期对这些性状间的相关性影响不明显. 在正常灌溉条件下, 花后 10 d 气孔密度和气孔宽度分别与气孔导度、光合速率和蒸腾速率呈正相关和负相关, 但不显著; 花后 20 d 气孔密度与气孔导度、光合速率和蒸腾速率呈极显著负相关, 气孔宽度与这 3 个指标呈正相关, 但不显著. 干旱胁迫条件下, 花后 10 d 气孔密度与气孔宽度、光合速率和蒸腾速率呈不显著负相关, 与气孔导度呈不显著正相关; 但花后 20 d 分别表现为极显著和显著负相关, 表明水分条件和发育时期对这些性状间的相关性有影响. 花后 10 d 和 20 d 气孔密度与气孔宽度呈负相关, 气孔长度与气孔导度、光合速率和蒸腾速率呈正相关, 在正常灌溉条件下相关性不显著, 但干旱胁迫下达显著水平, 表明干旱胁迫增大了这些性状间的相关程度 (表 2).

表 1 两种水分条件下 DH 群体不同时期气孔性状与产量和抗旱系数的相关性
Table 1 Correlation of stomatal traits with yield and IDR of DH lines at different growth stages under two water conditions

性状 Trait	生长期 Growth stage	穗粒数 GNPS		单株产量 YPP		千粒重 TKW		抗旱系数 IDR	
		DS	WW	DS	WW	DS	WW	DS	WW
气孔密度	D ₁₀	-0.072	0.002	0.055	-0.006	0.041	-0.070	-0.158	-0.029
SD	D ₂₀	-0.057	0.074	-0.114	-0.140	-0.166 *	-0.286 **	-0.085	-0.106
气孔长度	D ₁₀	0.306 **	0.118	0.121	0.065	0.063	0.194 *	0.069	0.030
SL	D ₂₀	0.216 **	-0.086	0.118	0.223 **	0.058	0.351 **	-0.064	0.055
气孔宽度	D ₁₀	0.220 **	-0.003	0.224 **	0.167 *	0.048	0.178 *	0.080	0.071
SW	D ₂₀	0.257 **	-0.102	0.236 **	0.198 *	0.076	0.270 **	-0.053	0.111
气孔导度	D ₁₀	0.012	-0.005	0.027	-0.051	0.112	-0.042	0.167 *	-0.024
g _s	D ₂₀	0.060	-0.036	0.148	0.133	0.150	0.239 **	0.004	-0.142
蒸腾速率	D ₁₀	-0.014	0.046	0.108	0.022	0.117	0.012	0.028	-0.030
T _r	D ₂₀	0.054	-0.100	0.161 *	0.038	0.213 **	0.223 **	-0.0024	-0.010
光合速率	D ₁₀	-0.010	0.068	0.040	0.008	0.053	0.042	0.213 **	0.137
P _n	D ₂₀	0.112	-0.024	0.014	0.094	0.071	0.251 **	-0.017	-0.114

D₁₀: 花后 10 d 10 days after anthesis; D₂₀: 花后 20 d 20 days after anthesis. DS: 干旱胁迫 Drought stress; WW: 正常灌溉 Well watered. SD: Stomatal density; SL: Stomatal length; SW: Stomatal width; GNPS: Grain number per spike; YPP: Yield per plant; TKW: 1000 kernel mass; IDR: Index of drought resistance. * P<0.05; ** P<0.01. 下同 The same below.

2.3 小麦气孔性状与产量和抗旱系数的通径分析

为进一步明确小麦气孔性状对产量和抗旱性的作用方式和影响程度,对花后 10 d 气孔相关性状与产量和抗旱系数进行通径分析(表 3,表 4). 在正常灌溉和干旱胁迫条件下,气孔相关性状对单株产量的直接作用以气孔导度最大,但被通过光合速率和蒸腾速率较大的负向间接作用所抵消. 其次是光合速率,但被通过蒸腾速率较大的负向间接作用所抵消. 气孔宽度对单株产量存在较大的正向直接作用,但通过其他性状的间接作用较小,使得气孔宽度对单株产量的影响达显著水平(表 3).

在正常灌溉条件下,各气孔相关性状对抗旱系数的直接作用以蒸腾速率的负向作用最大,直接通径系数为-0. 2863,但被通过气孔导度(0. 2181)和

光合速率(0. 1302)的正向间接作用所抵消;气孔导度(0. 2389)和光合速率(0. 1457)对抗旱系数的直接作用也较大,通过其他性状的间接作用都很小,因此气孔导度和光合速率对抗旱系数最终表现为正向显著相关. 在干旱胁迫条件下,各气孔相关性状对抗旱系数的直接作用以气孔导度(0. 1162)最大,而且通过其他性状的间接通径系数均较小,其他性状对抗旱系数的直接和间接通径系数也较小,说明干旱胁迫下气孔导度对抗旱性的影响最大. 正常灌溉条件下,气孔密度对抗旱系数的直接作用较气孔宽度大,气孔长度的影响最小;但干旱胁迫下,以气孔宽度的影响最大,气孔密度次之,气孔长度最小. 在两种水分条件下,这 3 个性状对抗旱系数的影响均没有达到显著程度(表 4).

表 2 两种水分条件下 DH 群体不同时期气孔性状间的相关性
Table 2 Correlations between stomatal traits of DH lines at different growth stages under two water conditions

性状 Trait	气孔密度 SD		气孔长度 SL		气孔宽度 SW		气孔导度 g_s		蒸腾速率 T_r		光合速率 P_n	
	D ₁₀	D ₂₀	D ₁₀	D ₂₀	D ₁₀	D ₂₀	D ₁₀	D ₂₀	D ₁₀	D ₂₀	D ₁₀	D ₂₀
气孔密度 SD	1	1	-0.665 **	-0.642 **	-0.139	-0.410 **	0.044	-0.162 *	-0.019	-0.171 *	-0.005	-0.189 *
气孔长度 SL	-0.383 **	-0.421 **	1	1	0.202 *	0.534 **	0.088	0.169 *	0.165 *	0.182 *	0.082	0.189 *
气孔宽度 SW	-0.109	-0.091	0.376 **	0.202 *	1	1	-0.061	0.113	0.005	0.092	-0.008	0.131
气孔导度 g_s	0.007	-0.270 **	0.045	0.080	-0.066	0.043	1	1	0.786 **	0.812 **	0.661 **	0.879 **
蒸腾速率 T_r	0.025	-0.243 **	0.083	0.140	-0.025	0.012	0.913 **	0.881 **	1	1	0.827 **	0.763 **
光合速率 P_n	0.032	-0.247 **	0.033	0.120	-0.043	0.018	0.826 **	0.942 **	0.893 **	0.817 **	1	1

表中左下角为正常灌溉条件下的相关系数,右上角为干旱胁迫条件下的相关系数 Values in the lower left segment were correlation coefficient under WW; those at the upper right were under DS.

表 3 两种水分条件下气孔相关性状(X_i)对单株产量(Y_1)的直接和间接通径系数及其相关系数(r_{iy1})
Table 3 Direct and indirect path coefficients of stomatal traits (X_i) to YPP (Y_1) and correlation coefficients (r_{iy1}) between stomatal traits and YPP under two water conditions

项目 Item	$X_1 \rightarrow Y_1$		$X_2 \rightarrow Y_1$		$X_3 \rightarrow Y_1$		$X_4 \rightarrow Y_1$		$X_5 \rightarrow Y_1$		$X_6 \rightarrow Y_1$		r_{iy1}	
	WW	DS	WW	DS	WW	DS	WW	DS	WW	DS	WW	DS	WW	DS
X_1	0.0985	-0.0008	-0.0257	-0.0281	-0.0207	-0.0204	0.0121	-0.0057	-0.0051	0.0007	-0.0023	-0.0060	0.055	-0.006
X_2	-0.0377	0.0006	0.0672	0.0423	0.0718	0.0298	0.0406	0.0483	-0.0054	-0.0117	-0.0153	-0.0120	0.121	0.065
X_3	-0.0107	0.0001	0.0253	0.0085	0.1908	0.1472	-0.0122	0.0015	0.0070	0.0012	0.0226	0.0083	0.224 **	0.167 *
X_4	0.0024	0.0000	0.0056	0.0070	-0.0047	0.0007	0.4904	0.2934	-0.1452	-0.1174	-0.3114	-0.1078	0.027	-0.051
X_5	0.0031	0.0000	0.0022	0.0035	-0.0083	-0.0012	0.4380	0.2427	-0.1625	-0.1420	-0.2819	-0.0907	0.108	0.022
X_6	0.0007	0.0000	-0.0986	-0.1067	-0.1026	-0.0589	0.1338	0.2307	-0.2343	-0.1939	0.3410	0.1368	0.040	0.008

X_1 :气孔密度 SD; X_2 :气孔长度 SL; X_3 :气孔宽度 SW; X_4 :气孔导度 g_s ; X_5 :蒸腾速率 T_r ; X_6 :光合速率 P_n . 下同 The same below.

表 4 两种水分条件下气孔相关性状(X_i)对抗旱系数(Y_2)的直接和间接通径系数及其相关系数(r_{iy2})
Table 4 Direct and indirect path coefficients of stomatal traits (X_i) to IDR (Y_2) and correlation coefficients (r_{iy2}) between stomatal traits and IDR under two water conditions

项目 Item	$X_1 \rightarrow Y_2$		$X_2 \rightarrow Y_2$		$X_3 \rightarrow Y_2$		$X_4 \rightarrow Y_2$		$X_5 \rightarrow Y_2$		$X_6 \rightarrow Y_2$		r_{iy2}	
	WW	DS	WW	DS	WW	DS	WW	DS	WW	DS	WW	DS	WW	DS
X_1	-0.1323	-0.0244	0.0003	-0.0035	-0.0076	-0.0085	0.0016	0.0051	-0.0070	-0.0013	0.0046	0.0004	-0.158/	-0.029
X_2	0.0507	0.0162	-0.0007	0.0052	0.0264	0.0124	0.0107	0.0102	-0.0237	0.0109	0.0049	-0.0062	0.069	0.030
X_3	0.0144	0.0034	-0.0003	0.0011	0.0703	0.0615	-0.0158	-0.0070	0.0071	0.0003	-0.0063	0.0006	0.080	0.071
X_4	-0.0009	-0.0011	0.0000	0.0005	-0.0047	-0.0037	0.2389	0.1162	-0.2614	0.0518	0.1204	-0.0500	0.167 *	-0.024
X_5	-0.0033	0.0005	-0.0001	0.0009	-0.0017	0.0003	0.2181	0.0913	-0.2863	0.0659	0.1302	-0.0625	0.028	-0.030
X_6	-0.0042	0.0001	0.0000	0.0004	-0.0030	-0.0005	0.1974	0.0769	-0.2558	0.0545	0.1457	-0.0756	0.213 **	0.137

3 讨 论

早期研究表明,气孔是限制光合作用的重要因子,叶片表皮气孔大小和密度对气孔导度有一定影响^[15-16],通过提高气孔导度可以改善作物的光合作用^[17-20],因此研究叶片气孔结构对提高作物气孔导度,进而改善光合速率,提高产量具有重要意义.本研究在两种水分条件下对小麦花后10 d和20 d气孔密度与气孔导度、光合速率和蒸腾速率的相关性进行分析,结果表明,不同水分条件、不同生长发育阶段相关性不同,正常灌溉条件下,花后10 d气孔密度与气孔导度、光合速率和蒸腾速率呈正相关但不显著,花后20 d却呈极显著负相关;干旱胁迫下,气孔密度与气孔导度呈正相关但不显著,与光合速率和蒸腾速率呈负相关但不显著,花后20 d均表现为极显著负相关(表2).表明随着叶片的衰老,旗叶中部气孔密度下降、气孔增大,气孔导度、光合速率和蒸腾速率增强.赵秀琴等^[21]对水稻高光效后代材料的光合速率和气孔密度及气孔乳突数研究发现,光合速率与气孔导度和气孔密度分别呈极显著和显著正相关,气孔密度与气孔导度呈显著正相关.杨建昌等^[22]研究认为,叶片气孔导度的变化与叶片的衰老密切相关,气孔导度的变化并不总是与作物的光合能力相一致^[23-25],取决于作物种类.可见不同研究者得出的结论不同,产生差异的原因可能与测定时期、叶片发育时期以及作物基因型不同有关.

本研究发现,在田间正常灌溉和雨养条件下,小麦气孔性状与单株产量和抗旱系数的相关性大多不显著(表1),这与Ledent和Jourent^[13]的研究结果一致.但Zheng等^[26]研究发现,河南省1981—2008年间小麦籽粒产量的增加与叶片气孔导度和光合速率密切相关.吕金印等^[27]认为,正常供水与适度干旱对小麦叶片光合速率、蒸腾速率和气孔导度影响不大,但严重干旱对以上指标影响较大,进而影响小麦产量.本研究通径分析表明,在两种水分条件下,虽然气孔导度、光合速率、蒸腾速率对单株产量和抗旱系数的直接作用最显著,但彼此间的间接作用也很大,并且总有两者之间的作用方向相反.例如,正常灌溉条件下,气孔导度对单株产量具有正向直接作用且最大,但通过光合速率和蒸腾速率的负向间接作用也较大,使气孔导度对单株产量的正向作用不显著,说明气孔导度的增加不能通过光合速率和蒸腾速率的增加来影响产量.因此,在小麦育种中,以气孔导度为选择目标时应兼顾光合速率和蒸腾速

率,协调好三者间的关系.另外,气孔密度与气孔长度对单株产量和抗旱系数的直接作用以及相互之间的间接作用均较小,而气孔宽度对单株产量的直接作用较大,通过其他性状的间接作用均较小,所以气孔宽度对单株产量的影响也较大.但是,不论气孔密度还是气孔长度或宽度通过气孔导度、光合速率和蒸腾速率的间接作用均较小,说明通过育种手段,以叶片气孔密度和气孔大小为选择目标来改善小麦气孔导度、光合速率和蒸腾速率,进而提高产量和抗旱性并不总是有效.

参考文献

- [1] Hetherrington AM, Woodward FI. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 2003, **424**: 901-908
- [2] Casson S, Gray JE. Influence of environmental factors on stomatal development. *New Phytologist*, 2008, **178**: 9-23
- [3] Wen G-S (温国胜), Zhang M-R (张明如), Zhang G-S (张国盛), et al. Ecophysiological strategy of *Sabina vulgaris* under drought stress. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(12): 4059-4065 (in Chinese)
- [4] Gao Y-P (高彦萍), Feng Y (冯莹), Ma Z-J (马志军), et al. Stomatal character changes of soybean leaves under water stress. *Agricultural Research in the Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2007, **25**(2): 77-79 (in Chinese)
- [5] Yang H-M (杨惠敏), Wang G-X (王根轩). Leaf stomatal densities and distribution in *Triticum aestivum* under drought and CO₂ enrichment. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2001, **25**(3): 312-316 (in Chinese)
- [6] Zhang Y-P (张永平), Wang Z-M (王志敏), Wu Y-C (吴永成), et al. Stomatal characteristics of different green organs in wheat under different irrigation regimes. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2006, **32**(1): 70-75 (in Chinese)
- [7] Yu H-Q (于海秋), Wang X-L (王晓磊), Jiang C-J (蒋春姬), et al. Injured process on anatomical structure of maize seedling under soil drought. *Agricultural Research in the Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2008, **26**(5): 143-147 (in Chinese)
- [8] Spence RD, Wu H, Sharpe PJH, et al. Water stress effects on guard cell anatomy and the mechanical advantage of the epidermal cells. *Plant, Cell and Environment*, 1986, **9**: 197-202
- [9] Xu ZZ, Zhou GS. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*, 2008, **59**: 3317-3325
- [10] Li H-B (李海波), Li Q-Y (李全英), Chen W-F (陈温福), et al. Effect of different nitrogen treatments on stomatal density and other physiological characters in

- rice leaves. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 2003, **34**(5): 340–343 (in Chinese)
- [11] Meng L (孟 雷), Li L-X (李磊鑫), Chen W-F (陈温福), *et al.* Effect of water stress on stomatal density, length, width and net photosynthetic rate in rice leaves. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 1999, **30**(5): 477–480 (in Chinese)
- [12] Zhang J (张 杰), Zhang Q (张 强), Zhao J-H (赵建华), *et al.* The response of three crop drought indices to spring wheat water stress over semi-arid region in northwest China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(4): 1646–1654 (in Chinese)
- [13] Ledent JF, Jouret MF. Relationship between stomatal frequencies, yield components and morphological characters in collections of winter wheat cultivars. *Biologia Plantarum*, 1978, **20**: 287–292
- [14] Jing R-L (景蕊莲), Chang X-P (昌小平), Jia J-Z (贾继增), *et al.* Establishing wheat doubled haploid population for genetic mapping by anther culture. *Biotechnology* (生物技术), 1999, **9**(3): 4–8 (in Chinese)
- [15] Chen Q-Q (陈倩倩), Fan Y-Y (范阳阳), Hao Y-B (郝影宾), *et al.* Effects of different soil water content on stomata development and water consumption of maize. *Agricultural Research in the Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2011, **29**(3): 75–79 (in Chinese)
- [16] Doheny-Adams T, Hunt L, Franks PJ, *et al.* Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 2012, **367**: 547–555
- [17] Gillon LS, Dan Y. Internal conductance to CO₂ diffusion and C¹⁸O₂ discrimination in C3 leaves. *Plant Physiology*, 2000, **123**: 201–213
- [18] Franks PJ, Drake PL, Beering DJ. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: An analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell and Environment*, 2009, **32**: 1737–1748
- [19] Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, *et al.* Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, **53**: 205–214
- [20] Tanaka Y, Sugano SS, Shimada T, *et al.* Enhancement of leaf photosynthetic capacity through increased stomatal density in Arabidopsis. *New Phytologist*, 2013, doi: 10.1111/nph.12186
- [21] Zhao X-Q (赵秀琴), Zhao M (赵 明), Xiao J-T (肖俊涛), *et al.* Stomata characteristics of leaves of high-photosynthetic efficiency progenies from a cross between *O. sativa* and *O. rufipogon* and their parents. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2003, **29**(2): 216–221 (in Chinese)
- [22] Yang J-C (杨建昌), Jonathan W, Zhu Q-S (朱庆森), *et al.* Effect of water deficit stress on the stomatal frequency, stomatal conductance and abscisic acid in rice leaves. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1995, **21**(5): 533–539 (in Chinese)
- [23] Von Caemmerer S, Lawson T, Oxborough K, *et al.* Stomatal conductance does not correlate with photosynthetic capacity in transgenic tobacco with reduced amounts of Rubisco. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**: 1157–1166
- [24] Maherali H, Reid CD, Polley HW, *et al.* Stomatal acclimation over a subambient to elevated CO₂ gradient in a C3/C4 grassland. *Plant, Cell and Environment*, 2002, **25**: 557–566
- [25] Lizana C, Wentworth M, Martinez JP, *et al.* Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress. *Journal of Experimental Botany*, 2006, **57**: 685–697
- [26] Zheng TC, Zhang XK, Yin GH, *et al.* Genetic gains in grain yield, net photosynthesis and stomatal conductance achieved in Henan Province of China between 1981 and 2008. *Field Crops Research*, 2011, **122**: 225–233
- [27] Lü J-Y (吕金印), Shan L (山 仑), Gao J-F (高俊凤), *et al.* Effect of drought stress on photosynthesis and some other physiological characteristics in flag leaf during grain filling of wheat. *Agricultural Research in the Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2003, **21**(2): 77–81 (in Chinese)

作者简介 王曙光,男,1962年生,硕士,讲师.主要从事小麦遗传育种研究. E-mail: wsg6162@126.com

责任编辑 张凤丽
