

近 70 年黄土高原 3 种植物叶片气孔特征参数比较

郑淑霞, 上官周平¹

(中国科学院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 杨陵 712100)

摘要: 以黄土高原地区 3 种典型植物辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koidz.)、虎榛子 (*Ostryopsis davidiana* Decne.) 和酸枣 (*Ziziphus jujuba* Mill. var. *spinosa* (Bunge) Hu ex H. F. Chow) 标本为材料, 利用数码图像显微处理系统, 研究了从 20 世纪 30 年代至 2002 年近 70 a 中植物叶片气孔长度、宽度、面积与密度的变化状况及其相关性。结果表明, 气候变化对 3 种植物气孔性状并无一致的影响。辽东栎叶片气孔长度、宽度、面积和密度变化总体上均呈上升趋势, 升高率分别为 11.62%、3.17%、18.01% 和 1.32%。酸枣叶片气孔长度、宽度和面积呈上升趋势, 升高率分别为 21.90%、13.60% 和 35.61%; 而气孔密度下降, 降低率为 -27.86%。虎榛子叶片气孔长度、面积和密度均呈下降趋势, 降低率分别为 -7.91%、-1.43% 和 -9.73%; 而气孔宽度升高率为 2.56%。酸枣叶片气孔 4 个特征参数的变化率均明显大于辽东栎和虎榛子, 虎榛子叶片气孔性状的 3 个参数 (除密度外) 变化率最小。3 种植物叶片气孔长度的变幅均大于气孔宽度, 证实气孔宽度是相对比较稳定的性状。

关键词: 气孔特征; C₃ 植物; 气候变化; 黄土高原

中图分类号: Q948.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-0978(2005)01-0001-05

Comparison of the leaf stomatal characteristic parameters of three plants in Loess Plateau over the last 70 years ZHENG Shuxia SHANGGUAN Zhouping (State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Agriculture on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, the Chinese Academy of Sciences, Yangling 712100, China), J. Plant Resour. & Environ. 2005, 14(1): 1-5
Abstract The leaf stomatal length, width, area and density in *Quercus liaotungensis* Koidz., *Ostryopsis davidiana* Decne. and *Ziziphus jujuba* Mill. var. *spinosa* (Bunge) Hu ex H. F. Chow were measured with a Motif Digital Imaging Microscope and the changes in stomatal characters over last 70 years from 1930s to 2002 were analyzed. The results showed that the affects of climate changes on stomatal characters of three species were different. The leaf stomatal length, width, area and density in *Q. liaotungensis* all increased with the rising rate of 11.62%, 3.17%, 18.01% and 1.32% respectively. The leaf stomatal length, width and area in *Z. jujuba* var. *spinosa* also increased with rising rate of 21.90%, 13.60% and 35.61% respectively but stomatal density decreased by -27.86%. Except the leaf stomatal width increased by 2.56%, the leaf stomatal length, area and density in *O. davidiana* all decreased with dropping rate of -7.91%, -1.43% and -9.73% respectively. Therefore the variety values of the leaf stomatal length, width, area and density in *Z. jujuba* var. *spinosa* were significantly higher than those in other two species and stomatal characters except for stomatal density in *O. davidiana* changed least. The results also indicated that the variation of stomatal length in three species are bigger than those of stomatal width, confirming that the stomatal width is a relative stable character.
Key words: stomatal character; C₃ Plant; climatic change; Loess Plateau

在过去 100 a 中, 随着全球人口剧增与工业化进程的加速, 大气 CO₂ 浓度增加形成的温室效应导致全球性温度升高和由此造成的气候环境变化, 是有史以来对陆地生态系统和植被分布影响最大的时期^[1]。气候变化对植物气孔发育的影响是一个长期的过程, 因此, 要真正了解植物气孔参数与气候变化的关系, 就必须以自然生态系统为对象, 在大的时

间尺度上进行研究^[2]。虽然迄今对光照强度、CO₂ 浓度和水分胁迫等单因子变化对植物气孔特征影响

收稿日期: 2004-05-18

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370230)

作者简介: 郑淑霞 (1980-), 女, 天津人, 在读硕士生, 主要从事植物生理生态学等方面的研究。

¹ 通讯作者

已有很多的研究^[3-5],但多数都没有考虑自然生态系统下多种生态因子的综合影响。由于植物气孔对气候环境变化较为敏感,因此用植物叶片气孔特征参数来反映植物对气候环境变化的响应已成为近年来生态学研究的热点之一^[4,6]。

黄土高原地处干旱、半干旱地区,水分严重匮乏,土壤干旱瘠薄,水土流失极为严重,是中国生态环境最为脆弱的区域之一^[7]。目前,对黄土高原这一典型的自然生态系统内植物气孔特征与气候环境变化的关系还缺乏深入研究。为此,以该地区 3 种典型植物的腊叶标本为材料,利用数码图像显微处理系统,研究从 20 世纪 30 年代至今不同年代植物气孔特征参数的变化情况,以探讨黄土高原地区植物气孔特征与气候变化的关系,阐明气孔发育和特征对其生存环境的适应对策。

1 材料和方法

1.1 研究区自然概况

黄土高原丘陵地区位于延安以南、铜川以北范围内,地理坐标为 35°12'~36°36' N, 109°12'~109°42' E, 是黄土高原的森林地带,属于落叶阔叶林区,海拔 1 000 ~ 1 500 m,年平均气温 8.6e ~ 13.0e, \ 10e 年均积温 3 000e ~ 5 012e; 年降雨量 530 ~ 730 mm,降雨多集中在 7-8 月,干燥度 1.5 属暖温带半湿润半干旱气候。该区土壤多为灰褐土和褐土,以灰褐土为主;土壤水分为年循环补偿或基本补偿区。植被类型主要为辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koidz) 林、油松 (*Pinus tabulaeformis* Carr) 林,还有一些次生的山杨 (*Populus davidiana* Dode) 林、白桦 (*Betula platycladus* Sukats var *japonica* Hara) 林、侧柏 (*Platyclusus orientalis* Endl) 林和次生的灌丛草甸等。

1.2 材料的选取

根据黄土高原气候条件和植被的地带性特征,选择 3 种有代表性植物为实验材料,且这 3 种植物均为 C₃ 植物,乔木 1 种: 辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koidz); 灌木 2 种: 虎榛子 (*Ostryopsis davidiana* Decne) 和酸枣 (*Ziziphus jujuba* Mill var *spinosa* (Bunge) Hu ex H. F. Chow), 样品均取自中国科学院西北植物研究所植物标本馆,取样原则为从 20 世纪 30 年代至 2002 年近 70 a 间的各个年代

均取样,具体年份和取样量视标本馆藏量而定,一般每个年代 8~10 份标本,共计 150 余份植物标本。为求植物生存环境上的一致和尽可能减小植物个体标本间的差异,所取植物样品均选自黄土高原丘陵地区的延安以南、铜川以北范围内,采样时间一般为 6-10 月。因此,3 种植物生存的气候条件、地理环境等外界因素差异较小。

1.3 气孔密度和气孔大小的观测

从每份标本上选取 3 片健康、成熟的叶片(较大,且无虫叮咬痕迹),采用印迹法^[8]制成临时装片以防止气孔变形。气孔密度和大小的观测利用具有 130 万像素的 DMB5223 IPL 数码显微镜摄像系统 (Motic Digital Imaging 中国),图像处理采用 Motic Images Advanced 3.0 软件。每份标本各制 3 个临时装片,分别于 40 倍和 100 倍数码显微镜下拍照观测气孔密度和气孔大小。每个装片上随机选 30 个视野,统计 1 mm² 叶片上的气孔数目,即气孔密度 (个 # mm⁻²)。每个装片上随机捕捉 10 幅图像拍照,每幅图片上的气孔无论大小均测量气孔长度、宽度、周长和面积。应用 SPSS 11.0 软件对数据进行统计分析。需要说明的是:因所取植物样品均为历史标本,气孔已关闭,所测定的气孔长度不是气孔张开时的开口长度,而是气孔关闭状态下肾形/弓形气孔器长度;气孔宽度是垂直于气孔器长轴的最宽值。气孔周长、面积也均为气孔关闭状态下的测量值。

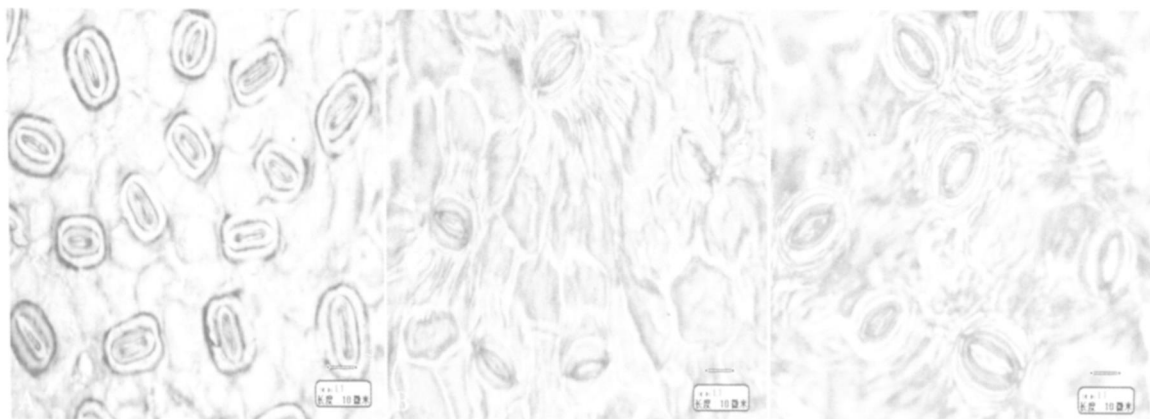
2 结果和分析

2.1 叶下表皮特征的差异

黄土高原地区的辽东栎、虎榛子和酸枣叶片气孔均分布于叶片的下表皮,且表现为双子叶植物气孔特征,3 种植物的叶下表皮特征见图 1。辽东栎为壳斗科 (Fagaceae) 植物,表皮细胞呈多边形,垂周壁或稍弯曲,表面具小瘤状突起;气孔器为无规则型 (anmocyctic),表面观长圆形,具双层外拱盖,外拱盖内缘平滑或稍具波状弯曲,气孔壁无角质化现象;保卫细胞为弓形,表面平滑。虎榛子为桦木科 (Betulaceae) 植物,表皮细胞不规则,垂周壁具深波纹,表面具突起;气孔器为并列型 (paracytic),表面观椭圆形,外拱盖单层,内缘平滑,气孔壁有角质条纹特征;保卫细胞为肾形,表面平滑,副卫细胞表面具有与保卫细胞长轴垂直呈辐射状排列的细条纹状

纹饰。酸枣为鼠李科 (*Rhamnaceae*) 植物, 表皮细胞呈多边形, 近等径, 垂周壁直, 表皮具较厚的角质层, 具条纹状纹饰; 气孔器为无规则型, 表面观椭圆形,

外拱盖单层, 内缘平滑或稍具波状弯曲, 气孔壁有角质条纹特征; 保卫细胞为肾形, 表面平滑, 外具同心环绕的细条纹状纹饰。



A 辽东栎 *Quercus liaotungensis* Koidz.; B 虎榛子 *Ostryopsis davidiana* Decne.;
C 酸枣 *Ziziphus jujuba* Mill var. *spinosa* (Bunge) Hu ex H. F. Chow

图 1 3 种植物叶下表皮特征

Fig 1 Foliar lower epidermis features of three species

2.2 叶片气孔特征参数变化

辽东栎、虎榛子和酸枣叶片均为异面叶, 气孔仅分布于叶的下表面。近 70 a 中, 3 种植物叶片气孔长度变化趋势差异明显 (图 2A), 酸枣叶片气孔长度上升趋势非常明显, 辽东栎叶片气孔长度上升趋势不十分明显, 而虎榛子叶片气孔长度呈略微下降趋势。叶片气孔长度变化斜率由大至小依次排序为: 酸枣 ($K = 0.083$), 辽东栎 ($K = 0.031$), 虎榛子 ($K = -0.010$)。3 种植物叶片气孔宽度在近 70 a 中变化幅度不大 (图 2B), 酸枣叶片气孔宽度上升趋势较为明显, 而辽东栎和虎榛子气孔宽度几乎没有变化, 斜率分别为 0.0056 和 0.0043。3 种植物叶片气孔面积变化趋势差异显著 (图 2C), 酸枣叶片气孔面积上升趋势非常明显, 辽东栎气孔面积呈略微上升趋势, 而虎榛子气孔面积几乎没有变化。随气候环境变化, 近 70 a 中 3 种植物叶片气孔密度变化趋势不同 (图 2D), 酸枣叶片气孔密度呈下降趋势, 虎榛子叶片气孔密度下降不十分明显 (与酸枣相比), 而辽东栎叶片气孔密度几乎没有变化。

2.3 叶片气孔特征分布的种间差异及演变规律

近 70 a 中, 3 种植物叶片气孔长度、宽度和面积变化由大至小依次为酸枣, 虎榛子, 辽东栎; 气孔密度由大至小依次为辽东栎, 酸枣, 虎榛子 (图 2)。20

世纪 30 年代至 2002 年, 辽东栎叶片气孔长度、宽度、面积和密度变化总体上均呈上升趋势, 升高率分别为 11.62%、3.17%、18.01% 和 1.32%; 酸枣叶片气孔长度、宽度、面积呈上升趋势, 升高率分别为 21.90%、13.60% 和 35.61%, 而气孔密度下降, 降低率为 -27.80%; 虎榛子气孔长度、面积和密度均呈下降趋势, 降低率分别为 -7.91%、-1.43% 和 -9.73%, 而气孔宽度升高, 升高率达 2.56%。由此可看出, 酸枣叶片的气孔长度、宽度、面积和密度变化率的绝对值明显大于辽东栎和虎榛子。除密度外 (辽东栎密度变化率最小, 仅为 1.32%, 几乎没有变化), 虎榛子其他 3 个参数变化率最小。3 种植物气孔长度变化率的绝对值均大于气孔宽度, 说明气孔宽度是相对比较稳定的性状。

2.4 叶片气孔性状间的相关分析

通过对辽东栎、虎榛子和酸枣 3 种植物近 70 a 中不同年代气孔性状变化的相关分析 (表 1), 可以看出, 辽东栎叶片的气孔长度、宽度和面积 3 个指标与密度之间相关性不显著; 虎榛子叶片气孔宽度、面积与密度间则表现出明显的负相关, 但长度与密度负相关不显著; 酸枣叶片气孔长度与密度间相关性也不显著, 而宽度、面积与密度间呈极显著负相关。3 种植物叶片气孔长度、宽度、面积均与气孔密度呈

负相关,说明在单位面积内,叶片气孔大小与气孔密度之间存在着一定的协调性,即气孔越大,气孔密度

越小;反之,气孔越小,气孔密度越大。

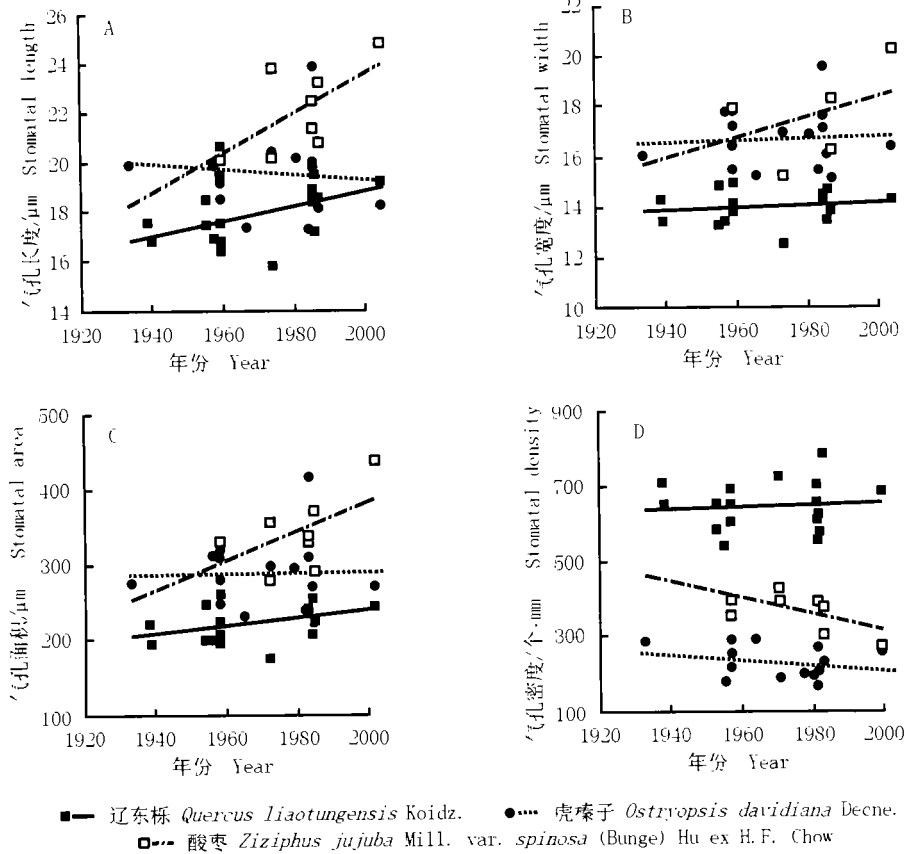


图 2 不同年代 3 种植物叶片气孔长度 (A)、气孔宽度 (B)、气孔面积 (C) 和气孔密度 (D) 变化

Fig 2 The stomatal length (A), stomatal width (B), stomatal area (C) and stomatal density (D) of leaf for three species in different years

表 1 3 种植物叶片气孔性状间的相关分析¹⁾

Table 1 Correlation analysis among leaf stomatal characters in three species¹⁾

种类 Species	相关系数 Correlation coefficient				样本数 Sample number
	长度与 宽度 Length and width	长度与 密度 Length and density	宽度与 密度 Width and density	面积与 密度 Area and density	
辽东栎	0.802*	-0.084	-0.265	-0.181	18
虎榛子	0.909*	-0.447	-0.507	-0.502	16
酸枣	0.627	-0.653	-0.857*	-0.852*	9

¹⁾ 辽东栎 *Quercus liaotungensis* Koidz.; 虎榛子 *Ostryopsis davidiana* Decne.; 酸枣 *Ziziphus jujuba* Mill. var. *spinosa* (Bunge) Hu ex H. F. Chow. *: $P = 0.05$, **: $P = 0.01$.

3 讨 论

近百年来,全球气候正经历着一次以大气 CO_2 浓度升高为主要特征的显著变化,大气中 CO_2 浓度

已由工业革命前的 $280 \text{ Lmo} \# \text{ mol}^{-1}$ 增加到 20 世纪 90 年代初期的 $350 \text{ Lmo} \# \text{ mol}^{-1}$, 与此相对应,地球表面的年平均温度在 1 个多世纪以来也上升了 $0.6 \text{ e}^{[9]}$ 。中国近百年来气温上升了 $0.4 \text{ e} \sim 0.5 \text{ e}$, 以西北、东北和华北地区最为明显,降水自 20 世纪 50 年代以后逐渐减少,气候呈变干趋势^[10]。已有研究表明,近 40 a 来中国干旱、半干旱区降水量与蒸发量均在减小,但降水量的减小速度大于蒸发量,气候在变干^[11]。黄土高原位于中国西北东部半干旱区,光热资源优越,但降水量少、蒸散量大、土壤水分亏缺十分严重,导致气候干旱^[12]。

CO_2 浓度升高、温度上升、干旱加剧必然会对植物的分布、生长及发育产生一定的影响。植物气孔与植物的光合作用、呼吸作用和蒸腾作用等生理过程密切相关,且其形状、大小、分布、形态、发育以及气孔保卫细胞的厚度与外壁纹饰等对外界气候环境

变化较为敏感,都具有一定的响应能力及适应对策,但同一环境因子对植物不同气孔特征的影响不同。蔡志全等对 7 种热带雨林植物叶片气孔特征对不同光环境的响应进行了研究,证明随着光强升高,7 种植物的气孔密度、气孔指数均增加,但保卫细胞长度变化不明显;气孔密度与单位叶面积呈显著负相关,而与气孔导度的相关性不显著^[13]。Uprety 等比较了 3 个水稻品种在正常 CO₂ 浓度和高 CO₂ 浓度下的气孔特征,发现高 CO₂ 浓度下水稻叶片气孔保卫细胞的长度和宽度均较高,且宽度比长度增加得更多,但叶片的气孔密度较低^[4]。张守仁等研究发现强光环境下小蜡 (*Ligustrum sinense* Lour.) 叶片的气孔导度和气孔开度的相关性明显高于弱光环境下的对应值,且弱光下叶片的气孔密度要远低于强光下的叶片气孔密度^[3],该观点与蔡志强等^[13]的结论一致。总之,不同气候环境因子均会对植物气孔特征产生一定的影响,但这种影响的大小因物种及物种对其生境变化敏感性的不同而具有差异。

在本实验中,自 20 世纪 30 年代至 2002 年的近 70 a 中,随着气候环境变化 3 种植物叶片气孔特征的变化趋势不同。辽东栎气孔长度、面积上升趋势不十分明显,气孔宽度、密度几乎没有变化;酸枣气孔长度、面积上升趋势非常明显,而气孔宽度上升趋势不十分明显;虎榛子气孔长度、密度呈略微下降趋势,而气孔宽度、面积几乎没有变化。3 种植物气孔长度的变化率均大于气孔宽度,表明随气候变化,植物气孔宽度是相对比较稳定的性状,这一结论与 Uprety 等人^[4]对水稻的研究结果不同,这可能是因为物种不同,另外自然生境与控制环境下得出的研究结果也往往存在差异。3 种植物中,酸枣叶片气孔长度、宽度和面积、密度的变化率的绝对值均显著大于其他 2 种植物,说明酸枣对气候变化更为敏感;而虎榛子叶片气孔的 3 个参数(除密度外)变化率最小,究其原因可能是虎榛子作为黄土高原地区的优势灌木,自身的适应能力很强,在生长过程中,已经逐渐适应了气候环境的变化,因而气孔特征变化反而不明显。另外,从生境方面考虑,酸枣多生于干旱向阳山坡及荒山丘陵,而辽东栎和虎榛子多生于阴坡、半阴坡^[14],这也可能是造成它们适应性不同的原因。植物生长的环境中各因素之间相互联系,CO₂ 浓度升高必然导致气温的升高,而温度的升高又在一定程度上加剧了干旱,从而对植物叶片气孔的影

响具有复合作用。在黄土高原的高光强、水分极度亏缺、植被蒸散强烈等特殊环境因子的综合作用下,不同植物往往具有自己独特的适应机制,进一步探讨黄土高原不同植物气孔特征参数与其环境的作用机制问题,将对解决黄土高原地区普遍存在的 / 小老树 0 及 / 小老草 0 问题具有积极意义。

参考文献:

- [1] Shaw R M, Zavaleta E S, Non a R, et al Grassland responses to global environmental changes suppressed by elevated CO₂ [J]. Science, 2002, 298: 1987- 1990
- [2] Sun Q G, Chen L Q, Li C S. Impact of changing atmospheric CO₂ concentrations over the phanerozoic on stomatal parameters of vascular land plants [J]. Chinese Science Bulletin, 1998, 44 (7): 577- 582
- [3] Zhang S R, Ma K P, Chen L Z. Temporal variations in stomatal conductance, aperture and density of *Ligustrum sinense* acclimated to different light environments [J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(10): 1225- 1232
- [4] Uprety D C, Dwivedi N, Mohan J V. Effect of elevated carbon dioxide concentration on the stomatal parameters of rice cultivars [J]. Photosynthetica, 2002, 40: 315- 319.
- [5] 杨惠敏,王根轩. 干旱和 CO₂ 浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响 [J]. 植物生态学报, 2001, 25(3): 312- 316
- [6] 许振柱,周广胜. 陆生植物对全球变化的适应性研究进展 [J]. 自然科学进展, 2003, 13(2): 113- 120
- [7] Shangguan Z P, Shao M A, Lei T W, et al. Runoff water management technologies for dryland agriculture on the Loess Plateau [J]. International Journal of Sustainable Development and World Ecology, 2002, 9: 341- 350
- [8] 游明安,盖钧镒,马玉华,等. 田间条件下大豆气孔特性的初步研究 [J]. 大豆科学, 1992, 11(2): 152- 158
- [9] Watson R H, Rodhe H, Oeschger H, et al. Greenhouse gases and aerosols [A]. Houghton J T, Oeschger H, Siegenthaler U. Climate Change: The IPCC Scientific Assessment [M]. New York: Cambridge University Press, 1990. 1- 40.
- [10] 秦大河. 气候变化的事实与影响及对策 [J]. 中国科学基金, 2003, 17(1): 1- 3
- [11] 杨建平,丁永建,陈仁升,等. 近 40 a 中国北方降水量与蒸发量变化 [J]. 干旱区资源与环境, 2003, 17(2): 6- 11
- [12] 李 斌,张金屯. 黄土高原地区植被与气候的关系 [J]. 生态学报, 2003, 23(1): 82- 89
- [13] 蔡志全,齐 欣,曹坤芳. 七种热带雨林树苗叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强度的响应 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(2): 201- 204.
- [14] 程积民,万惠娥. 中国黄土高原植被建设与水土保持 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2002.

(责任编辑:惠 红)