

# 近一世纪黄土高原区植物气孔密度变化规律

郑淑霞<sup>1,3</sup>, 上官周平<sup>1,2\*</sup>

(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 杨凌 712100;

2. 西北农林科技大学, 陕西 杨陵 712100; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:**以黄土高原地区 4 种典型 C<sub>3</sub> 植物辽东栎 (*Quercus liaotungensis*)、虎榛子 (*Ostryopsis davidiana*)、酸枣 (*Zizyphus jujuba* var. *spinosa*) 和狼牙刺 (*Sophora viciifolia*) 植物腊叶样品标本为材料, 利用数码图像显微镜处理系统, 研究了从 20 世纪 30 年代至 2002 年中不同年代植物气孔密度的变化情况。结果表明, 在近百年中, 4 种植物气孔密度随环境变化的演变规律不同, 辽东栎气孔密度升高率为 1.31%, 几乎没有变化, 虎榛子气孔密度降低率为 9.79%, 下降也不十分明显, 而酸枣和狼牙刺的气孔密度降低率分别为 32.35%、46.85%, 下降非常明显。4 种植物气孔密度变化率比较: 狼牙刺 > 酸枣 > 虎榛子 > 辽东栎。说明不同植物对气候环境因子的敏感性不同, 具有不同的适应环境变化的策略, 环境变化对气孔密度的影响, 其效应因植物种类而异。

**关键词:** 气孔密度; C<sub>3</sub> 植物; 黄土高原; 变化规律; 气候环境

## Stomata-density changes of the plants in the Loess Plateau of China over last century

ZHENG Shu-Xia<sup>1,3</sup>, SHANGGUAN Zhou-Ping<sup>1,2</sup> (1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2457~2464.

**Abstract:** With increased population and accelerated industrialization in the world, the global climates and environments have changed greatly in past 100 years. It is well known that the stomata of plants are sensitive to climatic changes. The studies on the responses of plants to climatic changes or the reconstruction of the paleo-climates from foliar stomata parameters (stomata index and density) of plant specimens or fossils have become a highlight in the field of physio-ecology in recent years. But by now, there have been few reports about the changes of plant stomata density with environmental changes in the Loess Plateau.

According to the regional characteristics of the climates and vegetations of the Loess Plateau, four typical plant species were chosen as research materials, and they are three C<sub>3</sub> plants, one arbor: *Quercus liaotungensis* and three kinds of frutices: *Ostryopsis davidiana*, *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* and *Sophora viciifolia*. About 60 plant specimens from 1930's to 2002 were taken from the Northwest Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. These specimens originated from the hilly and gully regions of the Loess Plateau ranging from Tongchuan in north to Yan'an in south.

Foliar stomata densities, lengths, widths and areas of the above four plant species were measured with a Motic Digital Imaging Microscope and the changes in stomata densities over last 100 years were evaluated. The stomata of foliar underside epidermis, which were typical stomata for dicotyledon plants, were chosen. The guard cells of *Quercus liaotungensis* and *Sophora viciifolia* were all bow-shaped; those of *Ostryopsis davidiana* and *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* were all kidney-shaped; except paracytic stomata of *Quercus liaotungensis*, the stomata of the other three plants were all anomocytic. Compari-

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370230)

收稿日期: 2003-08-04; 修订日期: 2004-05-10

作者简介: 郑淑霞 (1980-), 女, 天津人, 硕士, 主要从事植物生理生态学研究。E-mail: zsx@ms.iswc.ac.cn

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shangguan@ms.iswc.ac.cn

致谢: 样品的选取由中国科学院西北植物研究所吴振海副研究员、常朝阳副研究员协助完成, 特此感谢

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30370230)

Received date: 2003-08-04; Accepted date: 2004-05-10

Biography: ZHENG Shu-Xia, Master candidate, mainly engaged in plant physio-ecology. E-mail: zsx@ms.iswc.ac.cn <http://www.cnki.net>

son of the stomata characteristics of the four plants sampled in 1933/1938, 1958 and 1972 indicated that the stomata lengths, widths and areas all stood in the following order of *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* > *Ostryopsis davidiana* > *Quercus liaotungensis* > *Sophora vicifolia*. The results also showed that the evolutionary adaptations of stomata densities in four plants to environment changes were different. From 1930's to 2002, the stomata densities of *Quercus liaotungensis* changed little, rising only by 1.31%. Those of *Ostryopsis davidiana* declined but not remarkably, by -9.79%. But those of *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* and *Sophora vicifolia* declined significantly with the percentages of -32.35% and -46.85%, respectively. Comparatively, the changes in stomata densities of the four plants stood in the following order of *Sophora vicifolia* > *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* > *Ostryopsis davidiana* > *Quercus liaotungensis*. It is summarized that the sensitivities of the four plants to climatic changes were different and various species had different adaptabilities to environmental changes. The influences of climatic changes on stomata densities could vary within plant species. The study results in this paper can help with the protection, survival and reconstruction of vegetations in the Loess Plateau.

Key words: stomata density; C<sub>3</sub> Plant; the Loess Plateau; change; climate and environment

文章编号: 1000-0933(2004)11-2457-08 中图分类号: Q143 文献标识码: A

在过去 100a 中,随着全球人口剧增与工业化进程的加速,全球气候与环境发生了很大的变化,大气中 CO<sub>2</sub> 浓度已由工业革命前的 280Lmol/mol 增加到 20 世纪 90 年代初期的 350Lmol/mol<sup>[1]</sup>,与此相对应,地球表面的年平均温度在一个多世纪以来也上升了 0.6<sup>[2]</sup>。我国近百年来气温上升了 0.4~0.5,以西北、东北和华北地区最为明显,而且气候也将继续变暖;降水自 20 世纪 50 年代以后逐渐减少,华北地区呈现出干暖化趋势<sup>[3]</sup>。因此,在过去 100a 中,大气 CO<sub>2</sub> 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环境变化,是历史以来对陆地生态系统和植被分布影响较大的时期<sup>[4]</sup>。

最近十多年来,围绕着全球变化对陆地生态系统的影响,尤其是 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物的直接影响,国内外学者进行了大量的人工控制模拟实验,如控制环境实验(CE)<sup>[5,6]</sup>、开顶式同化箱(OTC)<sup>[7~9]</sup>、自由 CO<sub>2</sub> 气体施肥实验(FACE)<sup>[6,10~12]</sup>等。但由于控制条件如温度、光照、水分、养分及植物生长空间的情况与自然条件下不尽相同,且实验持续时间较短<sup>[13]</sup>,因此实验结果的应用范围有限、结果外推的可靠性还不是很强。全球变化对植物生长发育的影响是一个长期的过程,因此,要真正了解森林植被与气候变化的关系,就必须以自然生态系统为研究对象,从大的时间尺度上进行<sup>[14]</sup>。由于植物气孔易受环境条件的修饰,其形状、大小、分布、起源、发育、以及气孔保卫细胞的厚度与外壁纹饰等对外界环境变化较为敏感,因此用植物气孔参数来反映植物对气候环境变化的响应已成为近年来国际生态学研究的热点之一。

黄土高原是世界上水土流失最严重的区域,也是我国生态环境最为脆弱的区域之一。在黄土高原进行植物生理生态适应性研究,特别是阐明不同植物生态适宜性对气候环境的响应趋势已成为西部生态环境改良亟待解决的重大科学问题之一<sup>[15]</sup>。目前,对黄土高原这一典型的自然生态系统下植物气孔特性与气候环境变化的关系还缺乏研究。本文以黄土高原地区 4 种典型植物样品标本为材料,利用数码图像显微镜处理系统,研究从 20 世纪 30 年代至 2002 年近 100a 这一大的时间尺度内不同年代植物气孔密度的变化情况,以探讨黄土高原地区植被与气候变化的关系,并进一步揭示不同植物对其生存环境的适应对策,以期对黄土高原脆弱生态环境条件下森林植被的合理利用、恢复与重建提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 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 4 种有代表性的植物为实验材料,这 4 种植物均为 C<sub>3</sub> 植物,一种乔木:辽东栎(*Quercus liaotungensis*),3 种灌木:虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)、酸枣(*Zizyphus jujuba* var. *spinosa*)和狼牙刺(*Sophora vicifolia*),以上 4 种植物样品均取自中国科学院西北植物研究所标本馆,取样原则为从 20 世纪 30 年代至 2002 年近 100a 各年代均取样,取样年份的时间间隔和取样量视标本藏量而定,一般每一年份至少 2 份,共计 60 余份。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,采样时间为 6~10 月份。因此,4 种植物生存的气候条件、地理环境等外界因素差异不大。

### 1.2 临时装片的制备

为防止气孔变形,采用印迹法制片。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),用脱脂棉蘸酒精轻轻擦拭其下表皮灰尘,然后在下表皮中部靠近主脉的两侧快速涂上一层薄薄的透明指甲油,约 1~1.5cm<sup>2</sup>,待其风干结成膜后,用贴有两面粘性透明胶带的载玻片压在叶片上,然后轻轻剥下叶片,即把所有叶表皮膜的指甲油层粘在透明胶带上,制成印象后的载玻片,用中性树胶封片,制成临时装片,于数码图象显微镜下进行观测。

### 1.3 气孔密度和形态特征的观测

气孔密度和形态特征的观测利用具有 130 万像素的 DMB5-223IPL 数码显微镜摄像系统(Motic Digital Imaging, 中国)。MoticTek 模块能够将捕捉的图像高速导入电脑, 图象分辨率高达 1280×1024 活动像素, 图像处理系统采用 Motic Images Advanced 3.0 软件可自动显示测量结果, 并直接导出为\*.xls 文档, 进行数据分析。

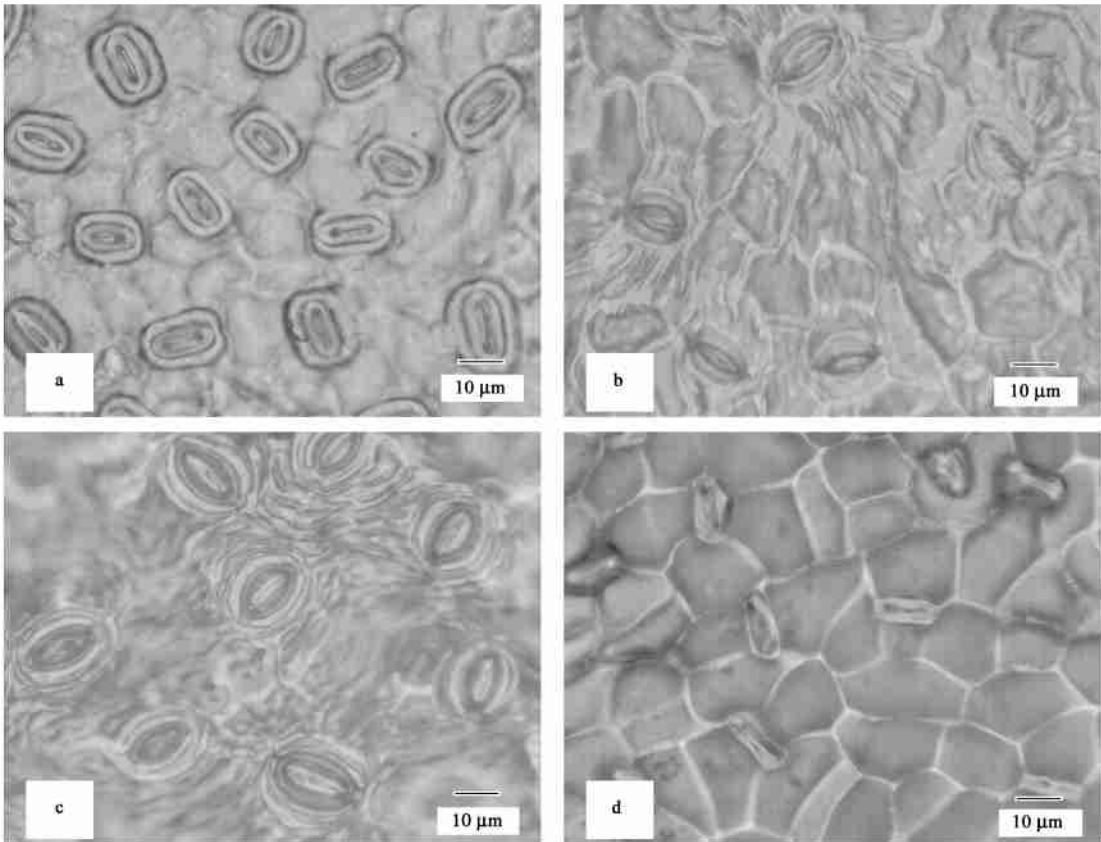
1.3.1 气孔密度的观测 每份标本各制 3 个临时装片于 40 倍数码显微镜下拍照观测。数码图像显微镜系统中的采集窗能够捕捉图像, MoticTek 模块能够将捕捉的图像高速导入电脑并自动拍照, 每一装片上随机选 30 个视野, 即每个样品共拍 60 幅图片, 计算每幅图片上的气孔个数, 取平均值, 除以图片面积, 统计每平方米叶片上的气孔数目, 即气孔密度( $No \cdot mm^2$ ), 然后对数据进行统计分析。

1.3.2 气孔形态特征的观测 每份标本各制 3 个临时装片于 100 倍油镜数码显微镜下拍照观测。每一装片上随机捕捉 10 幅图象拍照, 即每个样品共 30 幅图片。每幅图片上的气孔无论大小均进行测量。测量气孔长度、宽度、周长、面积, Motic Images Advanced 3.0 图像处理软件能够自动显示测量结果, 然后对各种数据进行统计分析。需要说明的是: 因所取植物样品均为历史标本, 故气孔早已关闭。本实验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 结果与分析

2.1 不同植物叶下表皮特征的种间差异

黄土高原地区辽东栎、虎榛子、酸枣和狼牙刺叶面气孔分布与特征如图 1 示, 其气孔均分布于叶面的下表皮, 且表现了双子叶植物气孔特征: 辽东栎和狼牙刺保卫细胞均为弓形, 虎榛子和酸枣保卫细胞均为肾形。气孔类型除虎榛子为平行形(在气孔侧面的一个或几个副卫细胞与保卫细胞的长轴平行)外, 其它 3 种植物均为不规则型(没有副卫细胞, 几个普通的表皮细胞不规则地围绕着气孔)。虎榛子和酸枣的气孔壁出现角质条纹特征, 而辽东栎、狼牙刺的气孔壁无角质化现象。4 种植物叶下表皮特征差异详见表 1。



\* 4 种植物叶下表皮特征均在 100 油镜数码显微镜下拍照观测 The photos of foliar underside epidermis of the four plants taken by means of a Digital Imaging microscope with the magnifying power of oil lens at 100

图 1 不同植物叶下表皮特征

Fig. 1 Foliar underside epidermises of different kinds of plants

a: 辽东栎 *Quercus liaotungensis*; b: 虎榛子 *Castanopsis davidiana*; c: 酸枣 *Zizyphus juba* var. *spinosa*; d: 狼牙刺 *Sophora viciifolia*

表 1 不同植物叶下表皮特征的种间差异

Table 1 Differences in foliar underside epidermises among different plants

植物名称 Name	表皮细胞 Epidermal cell	气孔器 Stoma	保卫细胞 Guard cell
辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	近于多边形, 垂直周壁或稍弯曲, 表面具小瘤状突起 Approximately polygon-shaped with rectangular or slightly bent wall, and outer surface with small lump protuberances	无规则型, 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 Anomocytic with a long-round shape and a two-layer outer arch cover of smooth or slightly wavy internal surface	弓形, 表面平滑 Bow-shaped with smooth surface
虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	不规则, 垂周壁具深波纹, 表面具突起 Irregular in shape with the wavy wall, and the surface with protuberances	平列型, 表面观椭圆形, 外拱盖单层, 内缘平滑 Paracytic with an elliptical shape, and a single layer outer arch cover of smooth internal surface	肾形, 表面平滑, 副卫细胞表面具与保卫细胞长轴垂直呈辐射状排列的细条纹状纹饰 Kidney-shaped with smooth surface, and vice cells with a pinstripe surface perpendicular to the long axis of guard cell
酸枣 <i>Zizyphus jujuba var. spinosa</i>	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 Polygon-shaped with an approximately identical diameter, rectangular wall, and epidermis covered by stripe cuticle	无规则型, 表面观椭圆形, 外拱盖单层, 明显, 内缘平滑或稍具波状弯曲 Paracytic with an elliptical shape, and a single-layer outer arch cover, of obvious smooth or wavy inside surface	肾形, 表面平滑, 外具同心环绕的细条纹状纹饰 Kidney-shaped with smooth surface externally showing homocentric pinstripes
狼牙刺 <i>Sophora vicifolia</i>	不等径的多边形, 垂周壁直, 表面平滑 polygon-shaped with a varying diameter rectangular wall, and smooth surface	无规则型, 表面观长条形, 外拱盖不明显 Paracytic with strip shape and an unclear outer arch cover	弓形, 表面平滑 Bow-shaped with smooth surface

## 2.2 黄土高原典型植物不同年代气孔特征比较

从 1933/1938、1958、1972 三个年代中 4 种植物气孔特征数据比较可知, 气孔长度、宽度、面积排序均为酸枣> 虎榛子> 辽东栎> 狼牙刺。除酸枣外, 其它 3 种植物气孔特征的 3 个参数呈一致变化, 但 3 个年份中, 不同植物气孔特征变化趋势不同。辽东栎叶片气孔长度、宽度、面积逐年递减; 酸枣从 1958 年至 1972 年, 气孔长度、面积增大, 但宽度减小; 虎榛子 3 个参数均先减小后增大; 而狼牙刺恰恰相反, 是先增大后减小(表 2)。

表 2 黄土高原典型植物不同年代气孔特征比较

Table 2 Comparison of the stomata for typical plants in the Loess Plateau over different years

植物名称 Name	1933/1938 年*			1958 年**			1972 年***		
	气孔大小 Stomata size			气孔大小 Stomata size			气孔大小 Stomata size		
	长度 Length(Lm)	宽度 Width(Lm)	面积 Area(Lm <sup>2</sup> )	长度 Length(Lm)	宽度 Width(Lm)	面积 Area(Lm <sup>2</sup> )	长度 Length(Lm)	宽度 Width(Lm)	面积 Area(Lm <sup>2</sup> )
辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	17.58±2.58	14.32±1.50	220.91±39.15	16.84±1.75	13.84±0.98	208.75±27.98	15.48±1.76	12.98±1.16	178.68±29.09
虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	19.85±2.89	16.03±1.71	275.81±60.97	18.51±2.43	15.49±1.58	248.68±47.06	20.41±2.45	16.96±1.47	299.64±46.33
酸枣 <i>Zizyphus jujuba var. spinosa</i>	—	—	—	20.71±2.44	17.95±2.31	323.53±73.37	23.82±3.08	17.10±2.06	356.19±75.27
狼牙刺 <i>Sophora vicifolia</i>	11.27±2.10	6.20±1.20	61.72±16.49	15.76±1.98	8.87±1.58	125.58±25.17	15.20±2.14	7.26±1.32	97.93±19.48

\* 虎榛子和狼牙刺采样时间为 1933 年, 采样地点为延安; 辽东栎采样时间为 1938 年, 采样地点为黄龙山; 由于受西北植物所标本藏量所限, 酸枣 30 年代无植物样品, 故缺少数据 The samples of *Ostryopsis davidiana* and *Sophora vicifolia* were sampled from Yan'an in 1933, and those of *Quercus liaotungensis* from Huanglong Mountains in 1938. Because of the limited quantities of plant specimens stored in the Northwest Institute of Botany, there exist no specimens of *Zizyphus jujuba var. spinosa* collected in 1930's and then no data concerned are available; \*\* 4 种植物采样地点均为铜川 All the samples of four plants were collected from Tongchuan, Shaanxi Province; \*\*\* 除酸枣采样地点为黄陵外, 其余 3 种植物均采自耀县 The samples of *Zizyphus jujuba var. spinosa* were collected from Huangling, and those of the other three plants from Yaodian county, Shaanxi Province

## 2.3 近百年以来不同植物叶片气孔密度变化

黄土高原典型的植物辽东栎、虎榛子、酸枣和狼牙刺的叶片均为异面叶, 气孔仅分布于叶的下表面。从 20 世纪 30 年代至

2002 近 100a 中, 黄土高原地区不同年代 4 种植物叶片气孔密度的变化情况, 可看出, 在近一个世纪中, 随着气候环境的变化, 4 种植物叶片气孔密度对环境变化的反应有差异。辽东栎叶片气孔密度几乎没有变化(斜率  $K = 0.3522$ ), 虎榛子叶片气孔密度呈下降趋势, 但不十分明显( $K = -0.705$ ), 而酸枣和狼牙刺叶片气孔密度降低非常明显(斜率分别为  $K = -2.0484$ ,  $K = -2.8473$ ) (图 2)。

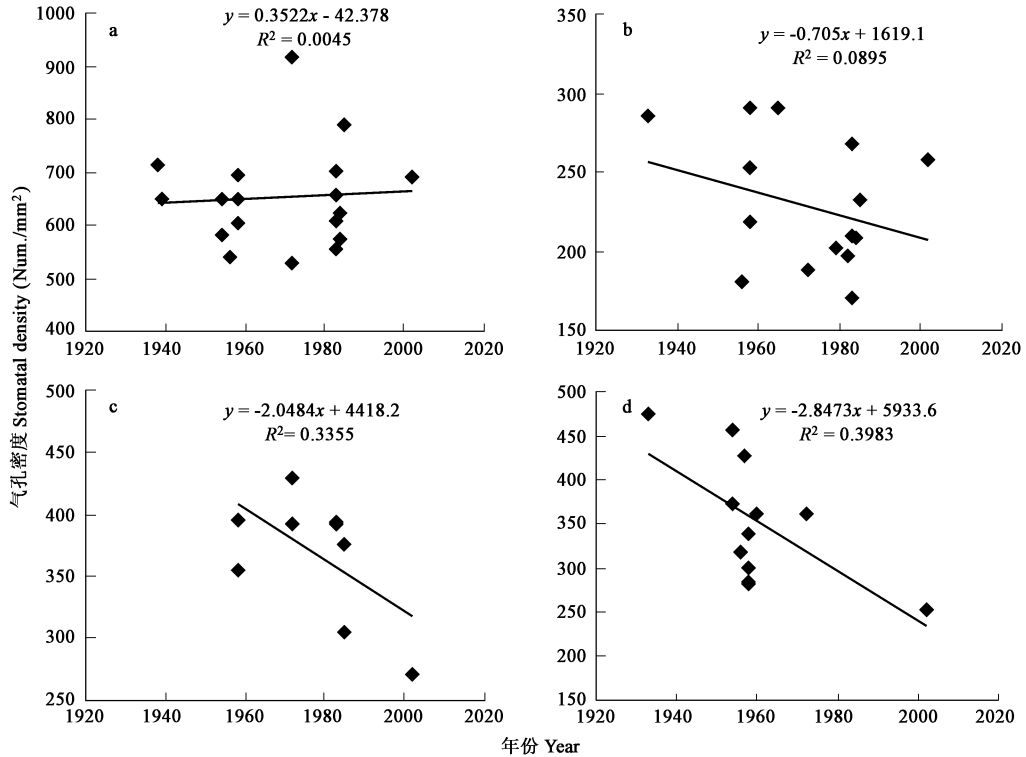


图 2 不同年代辽东栎(a)、虎榛子(b)、酸枣(c)和狼牙刺(d)叶片气孔密度变化

Fig. 2 Foliar stomata densities of *Quercus liaotungensis* (a), *Ostryopsis davidiana* (b), *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* (c) and *Sphora vicifolia* (d) over different years

#### 2.4 近百年来不同植物叶片气孔密度分布的种间差异及演变规律

为了更直观地比较 100a 以来 4 种植物叶片气孔密度分布的种间差异, 选 20 世纪 30 年代、50 年代、70 年代、80 年代及 2002 年中各个年代不同年份气孔密度的平均值进行比较。结果表明, 辽东栎叶片气孔密度由 20 世纪 30 年代至 2002 年升高率为 1.31%, 几乎没有变化。虎榛子降低率为 9.79%, 下降也不十分明显, 而酸枣和狼牙刺气孔密度下降率分别为 32.35%、46.85%, 降低非常明显。这 4 种植物气孔密度变化率比较: 狼牙刺 > 酸枣 > 虎榛子 > 辽东栎。且辽东栎、酸枣气孔密度最大值均出现在 20 世纪 70 年代, 而虎榛子和狼牙刺气孔密度最大值均出现在 30 年代, 除虎榛子例外, 其他 3 种植物气孔密度最小值均出现在 2002 年(表 3)。

#### 3 讨论

近百年来, 全球气候正经历着一次以 CO<sub>2</sub> 浓度升高为主要特征的显著变化, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度的持续增高, 导致全球气候变暖、气温升高, 进而引起温度、湿度、降水和蒸发等区域性变化。最近, 杨建平等对我国北方 1951 ~ 1990 年年降水量、年蒸发量变化的资料研究后认为近 40a 来我国干旱、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, 气候呈变干趋势<sup>[16]</sup>。黄土高原位于我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<sup>[17]</sup>。

CO<sub>2</sub> 浓度升高、温度上升、干旱加剧, 这必然会对植物的分布、生长及发育产生一定的影响。植物气孔主要位于叶的表面, 是控制水分和气体交换的重要通道, 与植物的光合作用、呼吸作用和蒸腾作用等密切相关, 而气孔密度作为气孔参数之一, 其对 CO<sub>2</sub> 浓度、温度、降水、光照等环境因子的变化十分敏感。利用植物叶片气孔密度来反映大气 CO<sub>2</sub> 浓度变化, 近年来在国际上已有不少报道, 但其结论很不一致。有些学者认为, 随着 CO<sub>2</sub> 浓度升高, 气孔密度呈下降趋势。Woodward 利用 1750 年采集的 8 种温带树种的腊叶标本研究发现, 与同种生活植物的气孔密度对比, 由于大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高 60 μmol/mol, 气孔密度下降了 40%<sup>[18]</sup>。Woodward 等还分析了已发表的 100 余种植物在 CO<sub>2</sub> 浓度升高情况下, 有 74% 的植物种类的气孔密度呈下降趋势, 平

均下降了 14.3%<sup>[19]</sup>。Penuelas 等比较了 14 种标本在过去 0.24ka 的气孔密度变化,也发现了同样的趋势<sup>[20]</sup>。Fernandez 等研究发现在 CO<sub>2</sub> 温泉(极端自然高 CO<sub>2</sub>, 约 35000Lmol/mol)附近生长的 2 种草本植物,与正常 CO<sub>2</sub> 浓度下相比,气孔密度约下降 70%<sup>[21]</sup>。Beerling 等发现从 1927 ~ 1995 年的 70a 里,山黧(*Mercurialis perennis*)的气孔密度显著下降<sup>[22]</sup>。但有些学者认为,大气 CO<sub>2</sub> 浓度变化对气孔密度并无一致的影响,可因植物种类而异。Ryle and Stanley 发现黑麦草(*Lolium perenne*)的气孔密度并不随 CO<sub>2</sub> 浓度改变<sup>[23]</sup>。Ferris and Taylor 则发现车前草(*Plantago media*)上下表皮的气孔密度均随 CO<sub>2</sub> 浓度升高而增加<sup>[24]</sup>。He 等在其研究的 5 种植物中,杜仲(*Eucommia ulmoides*)、辽东栎(*Q. liaotungensis*)和短柄栎(*Q. glandulifera* var. *brevipetiolata*)这 3 种植物气孔密度随近一世纪 CO<sub>2</sub> 浓度升高而明显降低,青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)气孔密度降低不明显,而异叶榕(*Ficus heteromorpha*)气孔密度变化与 CO<sub>2</sub> 浓度无相关性<sup>[25]</sup>。Ceulemans 等认为 CO<sub>2</sub> 浓度升高对气孔密度、气孔指数及气孔孔径的影响因植物种类、叶龄、叶位以及叶表面的不同而发生很大变化<sup>[26]</sup>。林舜华等研究了 CO<sub>2</sub> 倍增下华北地区几种植物的生态生理变化,结果表明木本植物辽东栎、臭椿、丁香叶片气孔对 CO<sub>2</sub> 倍增反应不敏感,表现为气孔阻抗不增大,蒸腾速率无明显变化,光合速率比对照增加 10% ~ 20% 或无增加;而草本植物水稻、大豆、谷子和稗草叶片气孔对 CO<sub>2</sub> 倍增反应敏感,尤其是 C<sub>3</sub> 植物水稻、大豆最为敏感,表现为气孔阻抗增大,蒸腾速率减少,光合速率在生长旺季增大,其余生长阶段下降<sup>[27]</sup>。目前,通过腊叶标本及人工控制实验已证实, C<sub>3</sub> 植物的气孔参数和指数与大气中 CO<sub>2</sub> 浓度升高成反比,而 C<sub>4</sub> 植物的气孔参数与 CO<sub>2</sub> 浓度变化没有显示出一定的相关性<sup>[28]</sup>。

表 3 黄土高原典型植物不同年代气孔密度差异比较\*

Table 3 Changes in the stomata densities of typical plants in the Loess Plateau over different years

植物名称 Name	科 Family	气孔密度 Stomata densities(no/mm <sup>2</sup> )					
		20 世纪 20th century				2002 年 Year of 2002	2002 年与 20 世纪 30 年代相比变化率* * Variety rate from 30's to 2002 (%)
		30 年代 30's	50 年代 50's	70 年代 70's	80 年代 80's		
辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	壳斗科 Fagaceae	680	624	724	644	689	1.31
虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	桦木科 Betulaceae	286	232	195	214	258	- 9.79
酸枣 <i>Zizyphus jujuba</i> var. <i>spinosa</i>	鼠李科 Rhamnaceae	—	375	410	366	270	- 32.35
狼牙刺 <i>Sophora viciifolia</i>	豆科 Leguminosae	476	348	362	—	253	- 46.85

\* 由于受西北植物所标本藏量所限,酸枣 20 世纪 30 年代、狼牙刺 20 世纪 80 年代均无植物样品,故缺少数据 Because of the limited quantities of plant specimens stored in the Northwest Institute of Botany, there exist no specimens of *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* collected in 1930's and *Sophora viciifolia* in 1980's, and then no data concerned are available

\*\* 酸枣气孔密度的降低率是 2002 年与 20 世纪 50 年代相比的结果;变化率中正值为升高率,负值为降低率 The decreased percentages were achieved by the comparison of *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* stomata densities in 2002 with those in 1950's; the positive values stand for the increased percentages and the negative values the decreased percentages

在本实验条件下,所选辽东栎、虎榛子、酸枣和狼牙刺等 4 种植物均为 C<sub>3</sub> 植物,通过对近 100 年中植物气孔密度变化的观测表明,不同植物气孔密度对气候变化的响应不同,在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的情况下,辽东栎气孔密度几乎没有变化,虎榛子气孔密度下降也不十分明显,而酸枣和狼牙刺的气孔密度降低非常明显。因此,本文研究结果支持 Ryle and Stanley<sup>[23]</sup>、Ferris and Taylor<sup>[24]</sup>、贺新强等<sup>[25]</sup>的结论,CO<sub>2</sub> 浓度升高对气孔密度并无一致的影响,可因植物种类而异。但同时本文研究结论中“辽东栎气孔密度几乎没有变化”与 He 等<sup>[25]</sup>的结论“辽东栎气孔密度随 CO<sub>2</sub> 浓度升高明显降低”又不完全一致,这可能是因为辽东栎是一种具有耐寒耐旱力的中生树种,对环境有较强的适应能力,故有较宽生态位<sup>[29]</sup>。辽东栎是我国暖温带落叶阔叶林的主要优势树种之一,在这一地区水分并不是限制因子;而黄土高原丘陵区是典型的半干旱气候条件,由于光照较强,降水量少、蒸散量大,水分缺乏是最大的限制因子。气候条件的差异可能是造成同一物种在不同地区适应性不同的主要原因。同时,我们还认为,植物气孔密度除受 CO<sub>2</sub> 浓度变化的影响外,植物叶片生长发育的环境条件如温度、降水、光照等因素都会影响其气孔密度的变化,且这些因素之间相互联系,CO<sub>2</sub> 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,从而对气孔密度的影响产生复合作用。植物对气候环境变化都有一定的响应能力及适应对策,且在漫长的进化过程中已经形成了一种自我调节机制,能够通过自身的形态变化和生理、生化反应来适应不断变化的环境,但不同物种之间对气候环境变化的适应能力不同,具有差异性<sup>[30]</sup>。本实验中,4 种植物气孔密度变化趋势不同,辽东栎气孔密度几乎没有变化,而虎榛子、酸枣和狼牙刺气孔密度均呈下降趋势。其原因可能为辽东栎是一种乔木且在黄土高原地区是非地带性植物,这种植物在全国各地分布广泛,适应性极强,因而对气候变化反应不敏感;而其它 3 种植物都是灌木,且均为黄土高原地区的地带性植物。但这 3 种植物之间气孔密度下降幅度又不同。虎榛子气孔密度下降不十分明显,而酸枣和狼牙刺的气孔密度下降非常明显。这可能是因为虎榛子作为黄土高原地

区的优势灌木, 自身的调节能力很强, 已经逐渐适应了气候环境的变化, 因而气孔密度下降反而不明显。而酸枣和狼牙刺对气候环境变化十分敏感, 能够及时的作出反应, 即在高浓度  $\text{CO}_2$  中, 植物减少对  $\text{CO}_2$  吸收的最有效的方式莫过于直接减少气孔数量, 使气孔密度下降。另外, 从生长环境方面考虑, 辽东栎和虎榛子多生于阴坡、半阴坡, 而酸枣和狼牙刺多生于干旱向阳山坡、荒山丘陵, 这也可能是造成它们适应性不同的原因。

全球变化是一个漫长复杂的过程, 要真正了解其对森林植被产生的可能影响, 必须以自然生态系统为研究对象从大的时间尺度上进行研究。针对全球变化所引起的不同区域间的差异性进行研究, 找出各自区域内的关键因子, 阐明多因子交互作用的影响机理, 揭示本区域内优势植物对全球变化的响应及适应机制, 从而为制定本区域生态与环境的可持续发展提供理论依据。

#### References:

- [ 1 ] Watson R H, Rodhe H, Oeschager H, et al. Greenhouse gases and aerosols. In Houghton J T, Oeschager H, Siegenthaler U eds. Climate Change: The IPCC Scientific Assessment. New York: Cambridge University Press, 1990. 1 ~ 40.
- [ 2 ] Houghton J T, Jenkins G J and Ephraums J J. Climate Change: The IPCC Scientific Assessment. Cambridge: Ambridge University Press, 1990. 1 ~ 15.
- [ 3 ] Qin D H. The fact, effect and measurement of climate change. Science Foundation in China, 2003, 17(1): 1 ~ 3.
- [ 4 ] Rebecca Shaw M, Erika S, Zavaleta, et al. Grassland responses to global environmental changes suppressed by elevated  $\text{CO}_2$ . Science, 2002, 298: 1987 ~ 1990.
- [ 5 ] Lawlor D W and Mitchell R A C. The effects of increasing  $\text{CO}_2$  on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies. Plant Cell Environment, 1991, 14: 807 ~ 818.
- [ 6 ] Nie GY, Long S P, Garcia R L, et al. Effect of free-air  $\text{CO}_2$  enrichment on the development of the photosynthetic apparatus in wheat, as indicated by changes in leaf proteins. Plant Cell Environment, 1995, 18: 855 ~ 864.
- [ 7 ] Teskey R O. A field study of the effects of elevated  $\text{CO}_2$  on carbon assimilation stomatal conductance and branch growth of Pinus taeda trees. Plant Cell Environment, 1995, 18: 565 ~ 575.
- [ 8 ] Bai K Z, Zhong Z P and Guo J P, et al. Physiology reaction to doubled atmospheric  $\text{CO}_2$  concentrations of Soybean. Chinese Science Bulletin, 1996, 41(2): 164 ~ 166.
- [ 9 ] Jiang G M and Qu Z M. Photosynthetic response of six woody species to elevated  $\text{CO}_2$  in Quercus liaotungensis forest in the Beijing mountainous areas. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(2): 204 ~ 208.
- [ 10 ] Hendrey G R, Lewin K F, and Nagy J. Free air carbon dioxide enrichment: development, progress, results. Vegetatio, 1993, 104/ 105: 17 ~ 31.
- [ 11 ] Culotta E. Will plants profit from high  $\text{CO}_2$ ? Science, 1995, 268: 654 ~ 656.
- [ 12 ] Kimball B A, Zhu J G, Cheng L, et al. Responses of agricultural crops to free-air  $\text{CO}_2$  enrichment. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(10): 1323 ~ 1338.
- [ 13 ] Jiang G M and Han X G. Response of plant growth to elevated  $\text{CO}_2$  concentrations: A review on the chief methods and basic conclusions based on experiments in the external countries in past decade. Acta Phytocologica Sinica, 1997, 21(6): 489 ~ 502.
- [ 14 ] Sun Q G, Chen L Q and Li C S. Impact of changing atmospheric  $\text{CO}_2$  concentrations over the phanerozoicon stomatal parameters of vascular land plants. Chinese Science Bulletin, 1998, 44(7): 577 ~ 582.
- [ 15 ] Shangguan Z P, Shao M A, Lei T W, et al. Runoff water management technologies for dryland agriculture on the Loess Plateau. International Journal of Sustainable Development and World Ecology, 2002, 9: 341 ~ 350.
- [ 16 ] Yang J P, Ding Y J, Chen R S, et al. Variations of precipitation and evaporation in north China in recent 40 years. Journal of Arid Land Resources Environment, 2003, 17(2): 6 ~ 11.
- [ 17 ] Li B and Zhang J T. Analysis of relationships between vegetation and climate variables in Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(1): 82 ~ 89.
- [ 18 ] Woodward F I. Stomatal numbers are sensitive to increases in  $\text{CO}_2$  from pre-industrial levels. Nature, 1987, 327: 617 ~ 618.
- [ 19 ] Woodward F I and Kelly C K. The influence of  $\text{CO}_2$  concentration on stomatal density. New Phytologist, 1995, 131: 311 ~ 327.
- [ 20 ] Penuelas J and Matamala R. Changes in N and S leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last three centuries of  $\text{CO}_2$  increase. Journal of Experimental Botany, 1990, 41: 1119 ~ 1124.
- [ 21 ] Fernandez M D, Pieters A, Donoso C, et al. An effect of a natural source of very high  $\text{CO}_2$  concentration on the leaf gas exchange, xylem water potential and stomatal characteristics of plants of Spatiphyllum cannifolium and Bauhinia multieruvia. New Phytologist, 1998, 138: 689 ~ 697.
- [ 22 ] Beerling D J, Kelly C K, Salisbury E J. Stomatal density responses of temperate woodland plants over the past seven decades of  $\text{CO}_2$  in-

crease: a comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *American Journal of Botany*, 1997, 84 (11): 1572 ~ 1583.

- [23] Ryle G J A and Stanley J. Effect of elevated CO<sub>2</sub> on stomatal size and distribution perennial ryegrass. *Annals of Botany*, 1992, 70: 213 ~ 220.
- [24] He X Q, Lin Y H, Lin J X, et al. Relationship between stomatal density and the change of atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Chinese Science Bulletin*, 1998, 43(11): 928 ~ 930.
- [25] Ferris R and Taylor G. Stomatal characteristics of four native herbs following exposure to elevated CO<sub>2</sub>. *Annals of Botany*, 1994, 73: 447 ~ 453.
- [26] Ceulemans R, Jach M E, Vande V R, et al. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> alters wood production, wood quality and wood strength of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) after three years of enrichment. *Global Change Biology*, 2002, 18(2): 153 ~ 162.
- [27] Lin S H, Xiang B and Gao L M. Effect of doubled atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations on eco-physiological properties of several plants. *Environmental Science*, 1995, 16(1): 1 ~ 4.
- [28] Raven J A and Ramsden H J. Similarity of stomatal index in the C<sub>4</sub> plant *Salsola kali* L. in material collected in 1843 and in 1987: relevance to changes in atmospheric CO<sub>2</sub> content. *Transactions of the Botanical Society Edinburgh*, 1989, 45: 223 ~ 233.
- [29] Wang W, Liu C R, Ma K P, et al. Population structure and dynamics of *Quercus liaotungensis* in two broad leaved deciduous forests in Dongling Mountain, Northern China. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(4): 425 ~ 432.
- [30] Xu Z Z and Zhou G S. Progress in plant adaptability to global change. *Progress in Nature Science*, 2003, 3(2): 113 ~ 120.

#### 参考文献:

- [3] 秦大河. 气候变化的事实与影响及对策. 中国科学基金, 2003, 17(1): 1 ~ 3.
- [8] 白克智, 钟泽璞, 郭建平, 等. 大豆对大气 CO<sub>2</sub> 倍增的一些生理反应. 科学通报, 1996, 41(2): 164 ~ 166.
- [9] 蒋高明, 渠春梅. 北京山区辽东栎林中几种木本植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应. 植物生态学报, 2000, 24(2): 204 ~ 208.
- [12] Kimball B A, 朱建国, 程磊. 开放系统中农作物对空气 CO<sub>2</sub> 浓度增加的响应. 应用生态学报, 2002, 13(10): 1323 ~ 1338.
- [13] 蒋高明, 韩兴国. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物的直接影响——国外十余年来模拟实验研究之主要手段及基本结论. 植物生态学报, 1997, 21(6): 489 ~ 502.
- [16] 杨建平, 丁永建, 陈仁升, 等. 近 40a 中国北方降水量与蒸发量变化. 干旱区资源与环境, 2003, 17(2): 6 ~ 11.
- [17] 李斌, 张金屯. 黄土高原地区植被与气候的关系. 生态学报, 2003, 23(1): 82 ~ 89.
- [27] 林舜华, 项斌, 高雷明. CO<sub>2</sub> 倍增对几种植物的生态生理影响. 环境科学, 1995, 16(1): 1 ~ 4.
- [29] 王巍, 刘灿然, 马克平, 等. 东灵山两个落叶阔叶林中辽东栎种群结构和动态. 植物学报, 1999, 41(4): 425 ~ 432.
- [30] 许振柱, 周广胜. 陆生植物对全球变化的适应性研究进展. 自然科学进展, 2003, 13(2): 113 ~ 120.