

北京山区落叶阔叶林优势种叶片特点及其生理生态特性

严昌荣^{1,2}, 韩兴国¹, 陈灵芝¹

(1. 中国科学院植物研究所, 北京 100093; 2. 中国农业科学院农业气象研究所, 北京 100081)

摘要: 荆条、山杏、辽东栎、北京丁香、大叶白蜡、核桃楸等 6 种植物在不同光照条件下的气孔导度、不同生境下叶片形态参数和叶片解剖特征进行了研究。扫描电子显微镜图片显示这些植物的气孔全着生在远轴面, 气孔密度大小是: 辽东栎 > 山杏 > 北京丁香 > 核桃楸 > 大叶白蜡, 方差分析结果显示这 5 种植物叶片上气孔密度存在极显著差异, 且叶片外表微观上差异比较明显。生境不仅影响叶片的气孔密度, 而且也导致气孔导度的差异, 全光照条件下, 山杏、荆条和北京丁香的气孔导度最小, 辽东栎、大叶白蜡稍高, 核桃楸的气孔导度最大, 而底荫条件下, 大叶白蜡、核桃楸和北京丁香的气孔导度仍然很大, 特别是中午时甚至超过全光下的。

关键词: 优势种; 叶片特点; 生理生态特征

The relationship between the ecophysiological feature and leaf characteristics of some woody plants in Beijing mountain zone

YAN Chang-Rong^{1,2}, HAN Xing-Guo¹, CHEN Ling-Zhi¹ (1. Institute of Botany, CAS, Beijing 100093, China; 2. Institute of Agrometeorology, CAAS, Beijing 100081, China)

Abstract: Six woody plant species from Beijing mountain zone were surveyed for the foliar stomatal conductance under different light conditions, guard cell length, open stomatal apertures, and surface characteristics with scanning electron microscopy. All plant's stomata are distributed on the abaxial of leaves. The stomata density is *Quercus liaotungensis* > *Prunus armeniaca* var. *ansu* > *Syringa pekingensis* > *Juglans mandshurica* > *Fraxinus rhychophlla*. Statistics analysis result showed that there is a great difference among them. And their foliar surface have difference in microfeatures. Same plant, under different habits, has different stomatal density and conductance. Under sunshine, *Prunus armeniaca* var. *ansu*, *Vitex negundo* var. *Rhynchgensis* and *Syringa pekingensis* have the lowest stomatal conductance, then, *Quercus liaotungensis* and *Fraxinus rhychophlla* follow, and *Juglans mandshurica* has the highest. Under shade conditions, *Fraxinus rhychophlla*, *Syringa pekingensis* and *Juglans mandshurica* have relatively high stomatal conductance, especially at noon.

Key words: key species; foliar characteristics; eco-physiological feature

文章编号: 1000-0933(2000)01-0053-08 中图分类号: S718 文献标识码: A

气孔是陆生植物叶片上一个十分重要的结构, 一方面它决定着植物和外界的气体交换, 另一方面它还是植物体水分散失的主要通道, 人们对气孔的研究已具有十分悠久的历史^[1~2], 但对气孔特性和植物生理生态特性关系的研究基本上限于谷物类和其它草本植物^[3~13], 对于木本植物叶片特点, 特别是气孔特点与其生理生态特性的报道很少见^[14~15]。

水分亏缺是限制植物生长和分布的主要因子, 植物适应干旱或者水分短缺主要有以下 3 个途径: 干旱

逃避,干旱忍耐和通过增加水分吸收或者是减少水分丢失来渡过干旱期。植物减少水分丢失则是通过降低蒸腾强度,减少叶片对太阳辐射吸收,或者是减少水分散失的面积来实现的,叶片蒸腾主要是气孔蒸腾,大部分陆生植物散失水分有 90%~95%是通过气孔完成的^[16]。陆生的木本植物减少水分散失的途径主要是通过关闭气孔来实现。因而,植物叶片的特点,特别是叶片上气孔的特点对植物的生理生态特性具有重要作用,植物叶片的适旱变态对植物适应环境中水分亏缺具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 研究地的概况

本研究在中国科学院北京森林生态系统定位研究站进行,有关研究地的自然概况和植被特点见文献[17],研究涉及的群落有辽东栎落叶阔叶混交林和杂灌丛。

1.2 材料的选取和处理

1996 年 7 月 4 日在灌丛样地选取荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)(VIT)、山杏(*Prunus armenica* ansu)(PRU)、辽东栎(*Quercus liaotungensis*)(QUE)、北京丁香(*Syringa pекinensis*)(SYR)、大叶白蜡(*Fraxinus rhynchophylla*)(FRA),在离灌丛 50m 的河谷的核桃楸林(*Juglans mandshurica*)(JUG)选取核桃楸各 6 株(每个种在全光和庇荫条件下各 3 株)为研究对象。

气孔导度的测定 在进行有效光合辐射测定的同时,用英国 Delta-T Devices Ltd 生产的 AP4 Porme-ter 测定植物的气孔导度,具体操作为在选定的每株样木上选取 5~7 片叶进行气孔导度的测定,将测定的数据进行合理的分析和取舍后进行统计分析。

不同生境下叶片形态参数的测定 在辽东栎落叶阔叶混交林的乔木层选择辽东栎,林下大叶白蜡,杂灌丛样地选择辽东栎、大叶白蜡(各 3~5 株)挂牌标记进行叶片常规参数的测定,具体作法是对每个观测植物或部位按东、南、西、北四个方位取 5 片以上的成熟叶,用千分卡尺测定叶片的长度(每片叶的最长处)和宽度(每片叶的最宽处),并计算叶形指数,叶形指数=叶片的长度/叶片的宽度。

叶片特征分析样品的采取 在植物进行气孔导度测定后,立即选取完全成熟、无病虫害损坏的叶片 3~5 片,用剪刀从叶柄处将其剪下后迅速投入 FAA 固定液固定待用。

叶片扫描电镜材料的制备和观测 将 FAA 固定液中的叶片捞出,沿主脉剪成 3mm×5mm 的小块,然后在一系列不同浓度的乙醇和乙醇与二甲苯溶液中进行脱水(35%→50%→75%→85%→95%→100%→1/2 100%乙醇+1/2 100%二甲苯→1/2 100%乙醇+1/2 100%二甲苯→100%二甲苯,在每种浓度下脱水 3~5min)。将制好的样品用双面胶带粘于样品台(每种样品正反两面各 3 个),用 SPI 离子溅射仪镀覆金膜 3min,用日立 S800 扫描电镜观察,并用扫描电镜所附照相机自动照相。

气孔密度的计数 叶片气孔密度从扫描电镜上直接计数,具体操作是在每一样品上随机选择 3~5 个视野记录气孔数,然后将获得的数据根据种和生境不同进行整理,并根据放大倍数计算出叶片上真实的气孔密度。

气孔开度和保卫细胞长度的测定 在扫描照片上选择具有代表性的气孔用精度较高的不锈钢尺测定,每种植物在每一生境下测定 30 个以上。然后计算不同光照条件下的保卫细胞长度和气孔开度。

2 结果

2.1 植物叶片的外表特点

植物叶片的外表特点不仅对植物的比较系统研究和分类群的鉴定具有重要意义,而且对于植物的生理生态学特性具有重要意义。直观地看,大叶白蜡和核桃楸属羽状复叶,叶片可长达 50~70cm,荆条是掌状复叶,山杏、辽东栎和北京丁香属单叶,叶片长度一般在 10cm 以下。除山杏、核桃楸、荆条的叶片为纸质外,辽东栎、大叶白蜡和北京丁香的叶片呈革质。核桃楸、荆条叶片上有肉眼可见的毛。从扫描电镜可观察到荆条叶片的近轴面和远轴面都被覆着密密麻麻的披针型毛(图版 1),将气孔完全遮蔽,这是其它 5 种植物的叶表面所不具有的。核桃楸的叶表面有很大的呈星状分枝毛,近轴面和远轴面都有流动状蜡质状的物质(图版 2)。丹戎数据上稀生呈牛角状的单细胞毛,叶脉间部分有不规则网纹状的角质凸起,下表皮极少见呈牛角状的单细胞毛,上下表皮都有白色块状鳞片(图版 3、图版 4)。北京丁香叶片上表皮有不光滑的凸

起,未见表皮毛(图版 5),下表皮上有单细胞毛,有呈脊状的凸起(图版 6)。大叶白蜡叶片上表皮无毛,细胞壁凸起使其呈不规则的网格状(图版 7),下表皮有纹凸起物(图版 8),上下表皮都有一些不规则的白色鳞片。辽东栎叶片上下表皮都密被毛状蜡质结晶体,下表皮保卫细胞上毛状蜡质结晶体特别多,有块状白色鳞片,细胞的角质层表面有皱纹状凸起(图版 9)。这一研究结果说明种的不同带来植物叶片外表特征上的差异(表 1)。辽东栎、山杏、北京丁香、大叶白蜡都具有厚而呈环状的气孔外缘,由于种的差异气孔外缘也各具特点(图版 4、图版 6、图版 9、图版 10)。

表 1 暖温带落叶阔叶林几种木本植物叶片的外表特点

Table 1 The filoar characteristics of some woody plant in deciduous forest

植物 Species	叶片上表皮 Adaxial	叶片下表皮 Abaxial	侧脉 Vein
辽东栎 QUE	具微毛状的蜡质结晶,全光下有角质层。	密被叉状短微毛状的蜡质结晶,保卫细胞上特别密集,气孔多,呈规律散生。庇荫条件下气孔上微毛状蜡质结晶呈散生状。	侧脉稀疏,达边缘,有细网纹脉。密度为 0.86 ± 0.11 条/cm
北京丁香 SYR	少见毛,有较明显的蜡质状的角质层纹丝。庇荫条件下,角质层凸起。	无毛,有角质层形成的线状纹丝脊,气孔下陷,分布不均,散生。庇荫条件下具蜡质结晶。	侧脉未达边缘,有细网纹脉。密度为 0.95 ± 0.12 条/cm
山杏 PRU	被直立毛,叶表有角质层的脊状突起,并有块状鳞片。	无毛,气孔密集,保卫细胞和副卫细胞凸起,密被白色块状鳞片。	侧脉未达边缘,有细网纹脉。密度为 1.26 ± 0.23 条/cm
大叶白蜡 FRA	叶表光滑无毛,有角质层。	无毛,气孔稀疏,未见明显下陷或凸起,不规则地散生。庇荫条件下气孔周围有角质层形成的纹丝物质。	侧脉在达边缘前分叉,有细网纹脉,侧脉密度为 0.9 ± 0.10 条/cm
核桃楸 JUG	被星状分枝长毛,有呈流动状的蜡质物质。	气孔较多,呈微凸起状,未见星状分枝长毛。	侧脉排列规则达边缘,有网纹脉。密度为 1.73 ± 0.54 条/cm
荆条 VIT	密被披针型毛,毛上有瘤状突起	密被披针型毛,毛上有乳头状突起。庇荫条件下,披针型的毛光滑。	侧脉细,网纹脉小,不明显。密度为 1.2 ± 0.23 条/cm

植物叶片的形态特征受环境的影响较大,相同植物生长在不同生境下,叶片的形态特征会发生变化,从表 2 可见辽东栎在两个不同群落中叶片的差异很大,落叶阔叶林的辽东栎叶片的长和宽分别是杂灌丛辽东栎叶片的 1.44 和 1.51 倍。大叶白蜡叶片的大小在两个群落中差异不大,这表明辽东栎叶片的形态特征对环境因子的变化敏感,大叶白蜡叶片形态特征不易被环境因子所影响。

表 2 落叶阔叶林优势种在不同生境下叶片的形态参数

Table 2 The leaf morphological parameter of some plant under different habitats

树种 Species	群落类型 Biome	长度 Length(cm)	宽度 Width(cm)	叶形指数 Leaf index
辽东栎 QUE	混交林 Mixed forest	$13.14\pm0.97(n=20)$	$7.36\pm1.04(n=20)$	1.79
大叶白蜡 FRA	杂灌丛 Shrub	$9.13\pm1.77(n=20)$	$4.88\pm0.51(n=20)$	1.87
	混交林 Mixed forest	$7.87\pm2.41(n=20)$	$5.17\pm1.71(n=20)$	1.52
	杂灌丛 Shrub	$8.81\pm1.03(n=20)$	$5.62\pm0.59(n=20)$	1.57

2.2 植物种与气孔特点和气孔密度

研究结果表明植物种在一定程度上决定着其气孔特点,所研究的 6 种植物的气孔虽然都着生在远轴面,但在其它方面的差异是明显的。在扫描电镜下,核桃楸的气孔明显凸起,大叶白蜡的气孔则呈下陷状,

辽东栎的气孔呈较规则的椭圆状,且在保卫细胞上密被蜡质结晶,这一特征明显地有区于其它种;荆条气孔则完全为茂密的披针型毛所遮蔽,无法在扫描电镜下看到气孔;山杏气孔周围有凸起的保卫细胞(图版 11、图版 12、图版 11、图版 13)。

不同植物种的气孔密度不同,这几种植物气孔密度的排列顺序是:辽东栎>山杏>北京丁香>核桃楸>大叶白蜡,方差分析显示这 5 种植物气孔密度存在极显著差异($F=54.569>F_{0.01}(4,69)=3.62$)。种间的方差分析还显示辽东栎与北京丁香($DS=179.820>DS_{0.01}=84.621$)、大叶白蜡($DS=284.375>DS_{0.01}=85.894$)和核桃楸($DS=191.421>DS_{0.01}=95.155$)的气孔密度之间存在显著差异。山杏与北京丁香($DS=157.227>DS_{0.01}=87.679$)、大叶白蜡($DS=261.786>DS_{0.01}=88.908$)、核桃楸($DS=168.831DS_{0.01}=97.885$)、北京丁香和大叶白蜡($DS=104558>DS_{0.01}=84.621$)的气孔密度也存在显著差异;核桃楸与大叶白蜡($DS_{0.01}=95.154>DS=92.954>DS_{0.05}=79.296$)气孔密度存在差异,北京丁香和核桃楸的气孔密度不存在差异($DS=11.604<DS_{0.1}=70.069$)(表 3)。

同样,保卫细胞的长度也和气孔密度一样与种类有关,表 3 显示这几种植物气孔的保卫细胞的长度存在差别,大叶白蜡气孔的保卫细胞最长,达 $40.3\pm2.6\mu\text{m}$,种间保卫细胞长度也存在显著差异($F=26.110>F_{0.01}(4,43)=3.79$)。

表 3 不同光照条件下暖温带落叶阔叶林优势种气孔特征

Table 3 The stomatal density and guard cell length of some species under different light condition

植物名称 Species	气孔密度 Density (个/mm ²)			保卫细胞长度 Length(μm)		
	全光	庇荫	平均值	全光	庇荫	平均值
	Sunshine	Shaded	Average	Sunshine	Shaded	Average
辽东栎 QUE	411±50	379±24	397±38 ^a	39.4±2.3	41.5±3.5	40.5±5.0 ^a
山杏 PRU	493±18	256±20	374±124 ^a	33.4±3.4	45.9±1.9	39.5±4.1 ^a
北京丁香 SYR	246±50	175±13	217±52 ^b	21.5±2.1	25.9±1.5	23.5±2.9 ^b
大叶白蜡 FRA	125±23	97±14	113±24 ^c	38.5±1.6	42.6±1.5	40.3±2.6 ^a
核桃楸 JUG	229±15	178±20	206±29 ^b	32.2±2.1	33.3±3.4	32.7±2.6 ^b
荆条 VIT			120±8 ^c			32.7±2.6 ^c

在同一列中,不同字母表示存在显著性差异。

2.3 光照对植物叶片表面和气孔特点的影响

从扫描电镜照片上看,不同植物叶表面特点对光照的反应差别较大,在所研究的几种植物中,有些种在不同光照条件下没有表现出明显差异,如山杏;而另一些种则出现明显差异,如荆条;北京丁香在全光条件下时叶片表面基本无毛,而庇荫条件下则有短微毛。在全光条件下生长的荆条叶片的表皮毛上可见小乳头状凸起,而庇荫条件下生长的荆条叶片表皮毛上光滑,没有小乳状凸起(图版 14、图版 15)。

叶片气孔密度对光照反应明显,在全光条件下植物叶片上气孔密度大于庇荫条件的植物(表 3)。

气孔开度是一个对植物体生理生化反应有重要意义的参数,气孔开度受光照和时间序列的影响,如山杏在庇荫条件下的气孔开度总是较强光条件的低。同在全光下或在庇荫条件下,13:30 时的气孔开度总是大于 8:00 时的气孔开度。辽东栎、大叶白蜡、北京丁香的气孔开度对光照和时间的反应不太明显,没有出现差别(表 4)。

所研究种的气孔的保卫细胞长度与光照条件关系密切,而且表现出相当好的一致性,即全光条件下植物气孔的保卫细胞长度小于庇荫条件下的,减少幅度在 3%~20%之间,不同种的减少幅度差距很大,其排列顺序是:山杏>大叶白蜡>北京丁香>辽东栎>核桃楸。

2.4 植物气孔特点和其导度的关系

在目前植被-大气相互作用模型中,出现了许多类型的气孔导度参数化模型^[18~20],它们的复杂程度各有千秋,考虑的环境因子也不少,但基本上是将冠层以上的环境因子和土壤水分作为气孔导度的推动力^[11],尚未见有气孔特点和气孔导度关系的报道。本文就这几种植物气孔导度与其气孔和叶其它特点的关系进行了探讨,具体选择的指标有气孔密度、保卫细胞长度、叶面温度、光照强度。

表 4 北京山区落叶阔叶林优势种在不同光照条件下的气孔开度
Table 4 The stomatal openness of some plants under different light condition

植物名称 Species	光照 Light	气孔开度 Stomatal openness ($\mu\text{m}\times\mu\text{m}$)	
		8:00	13:30
辽东栎	全光 Sunshine	(5.6—8.4) $\times$ (28.0—30.8)	(4.5—9.2) $\times$ (27.6—30.5)
QUE	庇荫 Shaded	(7.0—8.4) $\times$ (22.4—25.2)	(5.6—7.0) $\times$ (28.1—30.8)
山杏	全光 Sunshine	(11.2—12.5) $\times$ (26.7—42.0)	(12.4—14.0) $\times$ (28.7—30.8)
PRU	庇荫 Shaded	(10.8—11.20) $\times$ (25.2—39.2)	(11.2—12.6) $\times$ (22.4—25.2)
北京丁香	全光 Sunshine	14 $\times$ 25.2	16.8 $\times$ 25.2
SYR	庇荫 Shaded	19.6 $\times$ 19.6	14.0 $\times$ 25.8
大叶白蜡	全光 Sunshine	(8.4—11.2) $\times$ (33.6—39.2)	14.0 $\times$ 36.4
FRA	庇荫 Shaded	11.2 $\times$ 45.8	14.0 $\times$ 39.2

由于气孔密度、特点、叶片其它特点及环境因子的差异,植物叶片的气孔导度会表现出差异,全光条件下生长的山杏、荆条和北京丁香的气孔导度最小,辽东栎、大叶白蜡其次,核桃楸叶片的气孔导度最大,庇荫条件下大叶白蜡、核桃楸和北京丁香的气孔导度仍然很大,特别是中午时甚至超过全光下的(图 1)。

3 讨论和结论

植物的生理生态特性总是和植物各器官特性,特别是植物叶片的特性相联系的,尤其是植物的光合作用和蒸腾作用。通过对这几种植物的研究显示叶片的外表特点和植物种相联系,如荆条叶片在扫描电镜照片上最典型的特征是密生披针形毛,这是其它 5 种植物叶片上所不具备的。茂密的表皮毛使得通过气孔的水汽不易迅速的散失到大气中,造成叶片内外存在较小的水汽压梯度,使得叶片气孔导度比较小,实际测定结果也表明荆条的气孔导度在这几种植物中是相当低的($0.328\pm0.12\text{cm/s}$),仅为核桃楸叶片气孔导度的 50%左右,这可能是荆条能生长在干旱瘠薄土壤上的一个原因。核桃楸叶片上也有毛,呈星状分枝。山杏叶片上毛少,呈牛角状。其它 3 种植物叶片表面基本无毛。山杏、辽东栎叶片的近轴面可见到形状不一的角质纹丝,北京丁香叶片上则为角质突起,大叶白蜡的叶片上也存在角质层。透水性极差的角质层对植物的水分散失具有重要意义,具有较厚角质层植物的角质蒸腾只有气孔蒸腾的 1/5~1/50,而没有角质层或角质层较薄的植物角质蒸腾在 1/2~1/5^[21],山杏、辽东栎北京丁香和大叶白蜡等具有较低的蒸腾速率可能与叶表面的角质层有较大的关系。

有研究者^[22]认为植物叶片上的叶脉和植物的水分生理特性有关,他们认为叶脉是叶片内部水分运输的通道,叶脉排列紧密、密度大有利于迅速将水分输送到叶表,因而其水分蒸腾速率也高。这几种植物片上叶脉的形态特征和密度存在较大的差异,叶脉粗、在远轴面凸起、排列紧密、密度大的核桃楸具有气孔导度大、蒸腾强度大的特点,而叶片上叶脉细小、排列疏松、密度小的植物气孔导度小。从本研究的统计结果来看,叶脉密度不能完全反映出叶脉对叶气孔导度的影响(表 1)。

从植物气孔导度在 8:00 和 13:30 的变化来看,在全光照条件下,除核桃楸外,其余 5 种植物在 13:30 时的气孔导度都呈现不同程度的下降,下降幅度最大的是辽东栎和山杏,达到 60%以上,荆条下降了 34%,大叶白蜡和北京丁香下降幅度在 17%左右,而核桃楸的气孔导度上升了 183%,在庇荫条件下,大叶白蜡、辽东栎和山杏下降幅度最大,荆条其次,北京丁香下降幅度较小(它们依次是 72%,71%,60%,50%,13%),而核桃楸的气孔导度仍上升了 97%。这种现象可能是中午时光照强度大,气温高和大气相对湿度低

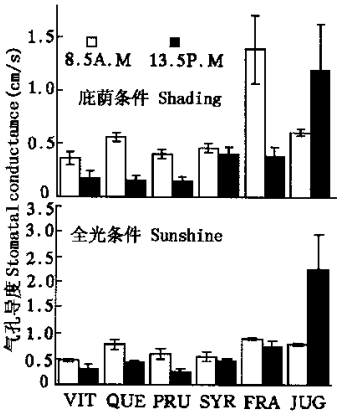
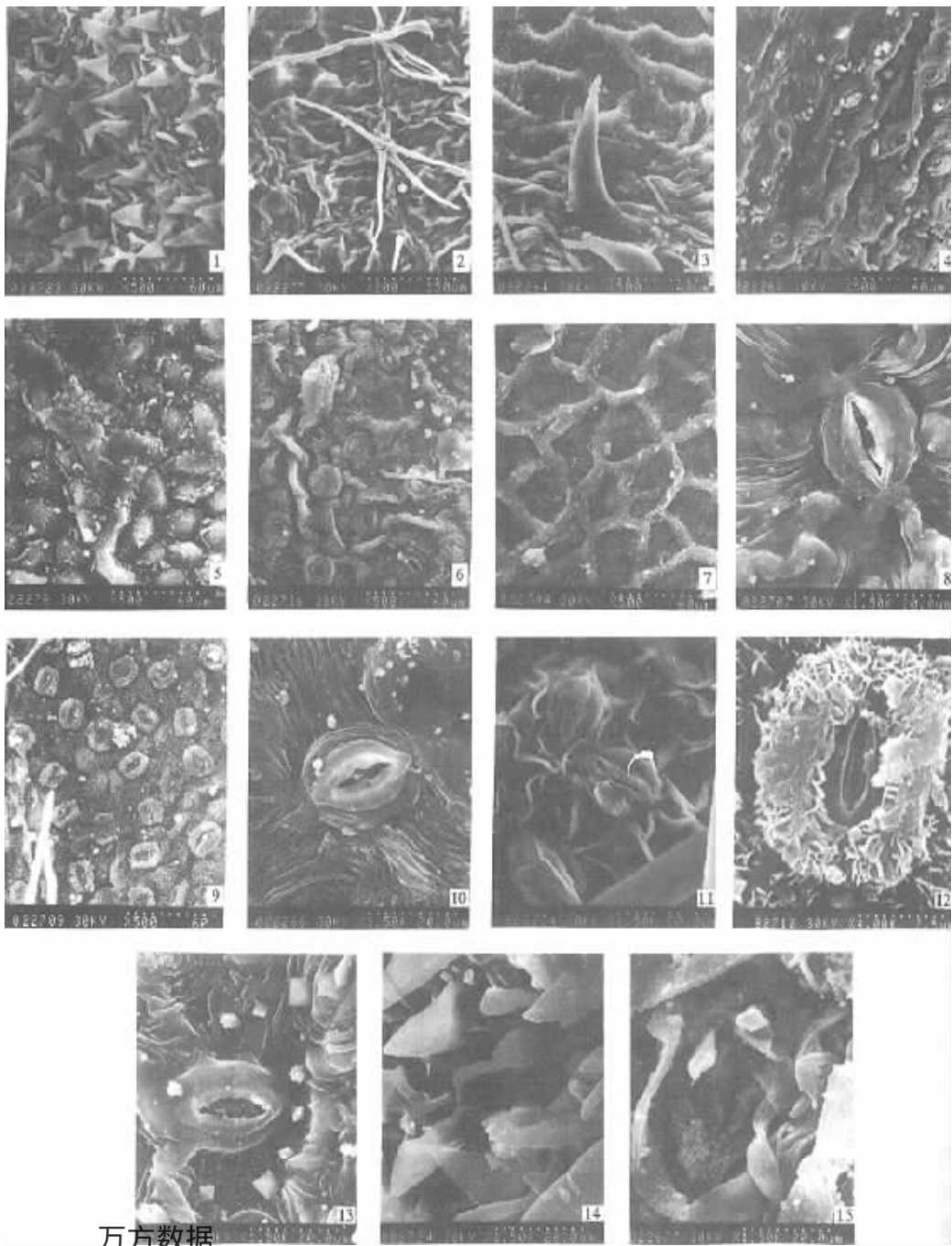


图 1 北京山区落叶阔叶林优势种在不同光照条件下的气孔导度

Fig. 1 The stomatal conductance of some plants in deciduous broad-leaved forest

导致部分气孔关闭或半关闭。有研究显示植物气孔减少水分的散失和气体交换有两种可能方式:即叶片上所有的气孔按一定的比例减少其开度;或者是其中的部分气孔完全关闭^[23]。从扫描电镜上看,辽东栎、大叶白蜡、山杏等植物在 13:30 时确有部分气孔关闭的现象,引起气孔不均匀关闭的因子较多,主要有植物体水分亏缺、大气湿度低、高的光照强度、激素和二氧化碳浓度升高^[23~25]。暖温带落叶阔叶林优势种的气孔不均匀关闭最有可能的影响因子是光照强度和大气相对湿度,在晴朗天气条件下,8:00 和 13:30 时二因子强度差距一般在一倍以上。



- 图版 1 荆条叶片上毛 Plate 1 Foliar trichome on *Vitex negundo*
- 图版 2 核桃楸叶片蜡质状物质 Plate 2 foliar wax substances on *Juglans mandshurica*
- 图版 3 山杏近轴面牛角状单细胞毛 Plate 3 Single cell trichome of foliar adaxial surface on *Prunus armeniac* var. *ans*
- 图版 4 山杏叶片远轴面特点 Plate 4 Features of foliar abaxial surface on *Prunus armeniac* var. *ans*
- 图版 5 北京丁香近轴面特点 Plate 5 Features of foliar adaxial surface on *Syringa pekingensis*
- 图版 6 北京丁香远轴面特点 Plate 6 Features of foliar abaxial surface on *Syringa pekingensis*
- 图版 7 大叶白蜡近轴面特点 Plate 7 Features of foliar adaxial on *Fraxinus rhychophylla*
- 图版 8 大叶白蜡远轴面气孔和纹丝凸起物 Plate 8 Stomata and raised material of foliar abaxial surface on *Fraxinus rhychophylla*
- 图版 9 辽东栎远轴面特点 Plate 9 Features of foliar abaxial on *Quercus liaotungensis*
- 图版 10 大叶白蜡气孔及保卫细胞特点 Plate 10 Stomata and guard cell feature on *Fraxinus rhychophylla*
- 图版 11 核桃楸的气孔特点 Plate 11 Stomata features on *Juglans mandshurica*
- 图版 12 辽东栎的气孔特点 Plate 12 Stomata features on *Quercus liaotungensis*
- 图版 13 山杏的气孔特点 Plate 13 Stomata features on *Prunus armeniac* var. *ans*
- 图版 14 全光条件下荆条叶片上毛的特点 Plate 14 Foliar trichome on *Vitex negundo* under sunshine condition
- 图版 15 庇荫条件下荆条叶片上毛的特点 Plate 15 Foliar trichome on *Vitex negundo* under shade condition

已经有研究证明植物的气孔导度和植物的蒸腾速率二者之间呈极显著的正相关,种间的气孔导度和蒸腾速率之间也存在显著差异^[26],这表明种的特性,特别是叶片的特点,是影响其蒸腾速率的重要因子。抗旱性强的植物种的气孔导度一般较低,根据李海涛等^[27]对暖温带落叶阔叶林主要植物抗旱性的研究,其抗旱性综合指标排序是:山桃>山杏>大果榆>北京丁香>辽东栎>油松>大叶白蜡>棘皮桦>六道木>五角枫。如根据叶片气孔导度对所研究的植物进行排序,其结果是:荆条(0.33 ± 0.12)>山杏(0.36 ± 0.19)>北京丁香(0.47 ± 0.07)>辽东栎(0.61 ± 0.49)>大叶白蜡(0.86 ± 0.42)>核桃楸(1.22 ± 0.74),这两个结论是一致的。

综合地讲,对植物水分生理生态特性影响最大的叶片特点是角质层、气孔形状、毛、鳞片和叶脉的特性、密度等。气孔密度、大小和它对外界环境(包括光照强度、大气相对湿度、温度和土壤水分状况)变化的反应对植物抗旱性影响甚大,有研究者^[28]发现高山栎抗旱性强的种的气孔与一般种有差异。本研究结果显示这几种植物气孔密度对其气孔导度有影响,但种间差别不一样。有厚角质层、气孔器小、下陷,叶表面密被各种毛和鳞片,叶脉细,侧脉稀疏,密度小且不达叶缘,侧脉之间网状细脉少的植物种气孔导度小,蒸腾速率一般也较小,抗旱性强。这与荒漠植物叶片所具有的抗旱特征具有一致性^[29]。而气孔凸起,没有角质层或角质层薄,叶脉粗,侧脉排列紧密、密度大的植物种蒸腾速率一般比较高,抗旱性差。

参考文献

[1] Darwin F. Observations on stomata. *Phil. Trans. R. Soc. ,B.* ,1898, **190**:531~621.

[2] Dobrenz A K,Wright L N,Humphrey A B *et al.* Stomate density and its relationship to water-use efficiency of blue panicgrass (*Panicum antidotale* Retz.). *Crop Science*,1969, **9**:354~357.

[3] Miskin K E,Gibson A C and Rasmusson D C. Frequency and distribution of stomata in barley. *Crop Science*,1970, **10**:575~578.

[4] Tear I D,Peterson C J and Law A G. Size and frequency of leaf stomata in cultivars of *Triticum aestivum* and other triticum species. *Crop Science*,1971, **11**:496~498.

[5] Gay A P. Assessment of the response to selection for leaf water conductance in *Lolium Pernne*. *Annual of Botany*, 1989, **64**:593~598.

[6] Redmann R E. Adaptation of grasses to water stress-leaf rolling and stomate distribution *Annals of Missouri Botanical Gardens*,1985, **62**:833~842.

[7] Anderson V J and Briske D D. Stomatal distribution,density and conductance of three perennial grasses native to the southern Great Prairie of Texas. *American Midland Naturalist*,1990, **123**:152~159.

[8] Hardy J P,Anderson V J and Gardner J S. Stomatal characteristics,conductance ratios,and drought-induced leaf

- modifications of semiarid grassland species. *American Journal of Botany*, 1995, **82**: 1~7.
- [9] Cowan I, Farquhar G. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposia of the society for experimental biology*, 1977, **31**: 471~505.
- [10] 莫兴国, 项月琴, 刘苏峡. 冬小麦群体叶片气孔导度差异性分析. *植物学报*, 1996, **38**(6): 467~474.
- [11] 王 宏. 小麦气孔导度的季节变化. 北京农业生态系统试验站编. 农田作物环境研究, 北京: 中国气象出版社, 1990. 159~164.
- [12] 卢振民. 田间小麦群体内叶片气孔阻力垂直差异的研究. *应用生态学报*, 1990, **1**(1): 60~66.
- [13] 林金星, 胡玉熏. 大豆叶片结构对 CO₂ 浓度升高的反应. *植物学报*, 1996, **38**(1): 31~34.
- [14] Tenhunen J D Lange O L Braun M. Midday stomatal closure in Mediterranean type sclerophylls under simulated habitat conditions in an environmental chamber. *Oecologia*, 11. Effects of the complex of leaf temperature and air humidity on gas exchange of *Arbutus unedo* and *Quercu Silex*. *Oecologia*, 1981, **50**: 5~12.
- [15] Tenhunen J D, Lange O L, Braun M, et al. Midday stomatal closure in *Arbutus unedo* leaves in a natural macchia and under simulated habitat conditions in an environmental chamber. *Oecologia*, 1980, **147**: 365~367.
- [16] 北京大学生物系, 等译. 植物生理学. 北京: 科学出版社, 1981. 66.
- [17] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝. 暖温带落叶阔叶林主要植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 种间差异及时空变化. *植物学报*, 1998, **40**(9): 853~859.
- [18] Sellers P J, Sud Y C, Dalcher A. A simple biosphere (SiB) model for use with general circulation models. *J. Atmos Sci*. 1986. **43**: 505~531.
- [19] Avissar R, Avissar P, Mahre Y, et al. A model to simulate response of plant stomata to environmental conditions. *Agric. For Meteorol*, 1985. **34**: 21~29.
- [20] 傅 伟, 王天铎. 对一个气孔经验模型的电学比分析和模拟检验. *植物生理学报*, 1996, **22**(2): 145~151.
- [21] 文剑平, 等译. 森林生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992. 267.
- [22] Kimmins J P. *Forest Ecology*. The University of British Columbia Macmillan Publishing Company, 1987. 266~268.
- [23] 许大全. 气孔的不均匀关闭与光合作用的非气孔限制. *植物生理学通讯*, 199, **31**(4): 246~252.
- [24] Downton W J S, Loveys B R, Grant W J R. Stomatal closure fully accounts for the inhibition of photosynthesis by abscisic acid. *New Phytol*, 1988, **108**: 263.
- [25] Xu D Q, Terashima K. Stomatal and non-stomatal acclimation to a CO₂-enriched atmosphere. *Biotronice*, 1994. **23**: 1~7.
- [26] 陶汉之, 周良骥, 方一平, 等. 茶树蒸腾特性的研究. *应用生态学报*, 1995, **6**(4): 349~354.
- [27] 李海涛, 陈灵芝. 暖温带山地森林生态系统的主要树种水分生理生态学研究. 见: 陈灵芝主编, 暖温带森林生态系统结构与功能研究, 北京: 科学出版社, 1997. 215~239.
- [28] 贺金生, 王勋陵, 陈伟烈. 试用多元分析丰富研究植物形态结构与生态环境的关系. *应用生态学报*, 1994, **5**(4): 378~384.
- [29] 张 泓, 陈丽春, 胡正海. 骆驼蓬营养器官的旱生结构. *植物生态学与地植物学学报*, 1992, **16**(3): 243~248.