

黄瓜叶表面特性与生态适应性

王绍辉, 张福墁

(中国农业大学园艺学院, 北京 100094)

摘要: 对不同类型的黄瓜品种的气孔形态进行了扫描电镜观察, 发现需水量不同的黄瓜品种气孔形态特征有很大的差异。保卫细胞表观差异比较明显, 气孔的密度、大小及开张度均有显著的差异; 亚洲类型的黄瓜品种气孔密度较欧洲类型与欧亚杂交品种大, 气孔的保卫细胞的大小为欧洲品种 > 欧亚杂交品种 > 亚洲品种。气孔周围的形态特征表现为: 亚洲品种保卫细胞角质褶皱较多, 起伏较大, 气孔深深地陷于褶皱中; 欧洲品种黄瓜气孔保卫细胞周围角质则较平坦, 保卫细胞突出于表皮细胞之上; 欧亚杂交品种的气孔大小与形态介于上述二者之间。土壤含水量的不同也影响黄瓜叶片气孔的形态特性, 随着土壤含水量的减少, 黄瓜叶片单位面积的气孔密度增加, 保卫细胞的大小变小, 气孔开展度增加。

关键词: 黄瓜; 气孔; 生态适应性

Studies on relationship between the ecophysiological feature and leaf characteristics of cucumber

WANG Shao-Hui, ZHANG Fu-Man (Horticultural College, China Agricultural University, Beijing 100094, China). *Acta Ecologica Sinica*. 2003, 23(1): 199~204.

Abstract: The characteristics of leaf stoma of different cucumber ecotypes were studied by scan electron microscope. The leaf selected for scanning electron microscopy were 1mm^2 , were fixed in 3mmol/L gluteraldehyde for 24 h, rinsed three times with cacodylate buffer (pH 7.2), then postfixed in osmium tetroxide for 2 h. Samples were removed from osmium tetroxide, washed three times in the cacodylate buffer, and dehydrated in a graded series of ethanol, later embedded in Spur's epoxy resin, attached to uncoated slide and stained with epoxy tissue stain. Then Sputter-coated with gold in a sputter coater. Sample were cut into halves, one was used for the observation of face leaf, the other was used for reversed leaf. Leaf surface morphology was examined with scanning electron microscope S-530. The stoma density was observed in low multiple, others were with high multiple. 10 view fields were observed. The results were as followed:

Difference of leaf stoma structure in different cucumber ecotypes was significant. The stomata density of Asia type (Xintaimici and Tiancuily) is higher than that of European ecotypes (Marianna and Deltstar) and European-Asia hybrid ecotypes (Yushi 3 and 97W-19). The guard cell length of European ecotypes is longer than that of others; there are many obvious deep concave-convex cubical drapes around the guard cell and depressed center of the drapes in Asia ecotypes stoma, which will store CO_2 and H_2O for

基金项目: 国家自然科学基金项目 (39830230)

收稿日期: 2001-06-23; **修订日期:** 2002-04-20

作者简介: 王绍辉 (1970~), 男, 山东栖霞市人, 博士。主要从事蔬菜生理生态学研究。现工作单位: 北京农学院园艺系, 102206。E-mail: wshds@sina.com

Foundation item: Supported by the National Natural Science Foundation of China (39830230)

Received date: 2001-06-23; **Accepted date:** 2002-04-20

Biography: Wang Shaohui, Dr. Major is Vegetable Physiology and Ecology. Address: Horticulture Department, Beijing Agricultural College, 102206. wshdjs@sina.com

photosynthesis and reduce the transpiration; For European ecotypes (Marianna), the stoma stands out the flat cuticular, which allow CO_2 and H_2O in and out freely, as for Deltstar, there is obvious protuberance around the stomata, the cuticular around the stomata is less flat than that of Marianna. As for European-Asia hybrid ecotypes Yushi 3 and 97W-19, the leaf characteristics are between the two ecotypes above. With the soil moisture decreased, the stomata density increased, but the guard cell size is smaller, and the stomata aperture is larger.

Key words: cucumber; stomata; ecophysiological feature

文章编号: 1000-0933(2003)01-0199-06 中图分类号: Q945.19, Q948.1, S642.2 文献标识码: A

叶片是植物的主要光合器官, 叶片上的气孔是体内水分向外散失及光合原料 CO_2 进入细胞的主要通道, 植物通过叶片气孔蒸腾散失的水分占其水分散失总量的 90%~95%, 其余部分通过角质与水孔散失^[1]。植物生长受诸多环境因素的影响, 其中水分是最普遍的因素。施水量减少时, 沙柳等植物的叶数、叶面积及单位叶面积干重显著地减少, 叶片蒸腾受阻, 减少了根系对水分的吸收^[2,3]; 植物可通过形态学、解剖学及生理学上的变化来抵御或减轻干旱的损伤^[4], 其中形态学的变化最快^[5]; 当缓慢水分亏缺时, 植物可通过代谢变化减少气孔水分的散失^[6,7], 气孔导度下降, CO_2 扩散阻力增加, 光合速率降低^[8,9]; 干旱时单位叶面积的气孔数减少^[10]。严昌荣^[11]报道了几种阔叶林树种叶片的气孔特点, 蔡永立^[12]研究了几种阔叶林藤本植物的叶片解剖特征。但有关蔬菜作物气孔形态特性的研究报道较少, 黄瓜是我国栽培面积较广的蔬菜作物, 对水分十分敏感, 需求量大, 这是因为黄瓜叶片大而柔嫩, 蒸腾面积大, 而且黄瓜结瓜多, 果实含水量也大, 产量高, 也需大量水分供应。但黄瓜为浅根系作物, 吸收能力弱, 致使水分供求的矛盾突出。黄瓜设施栽培面积的不断扩大, 设施栽培“土壤-植物-大气-水分”四位一体具有相对的封闭性, 很容易出现春夏季节空气过干燥、冬春季低温高湿的现象, 其环境调控比露地栽培要求精细, 传统的栽培管理方式已不能完全适用; 自“八五”以来国外各种生态类型黄瓜品种也相继引入我国, 并得以广泛栽培。因此, 研究不同生态类型黄瓜的气孔形态和特性, 摸清其与水分的关系, 将会为高产栽培水分管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

供试品种 亚洲类型黄瓜: 新泰密刺(天津蔬菜所)、甜脆绿(北京生光地种子子公司)。欧亚杂交类型黄瓜: 裕试 3 号(中国农业大学)、97W-19(中国农业科学院)。欧洲类型黄瓜: Marianna 与 Deltstar(荷兰柏林克曼公司)。黄瓜栽培于陶瓷盆内, 按常规栽培管理, 于盛瓜期取功能叶供测试。

以新泰密刺为试材, 研究不同水分处理对黄瓜叶片气孔特性的影响。营养钵育苗, 秋冬茬于 1998 年 9 月 10 日播种, 10 月 9 日定植。初瓜期为 10 月 10 日~11 月 24 日, 盛瓜期为 11 月 25 日~12 月 15 日, 末瓜期为 12 月 16 日~12 月 30 日(拉秧)。冬春茬于 1999 年 1 月 15 日播种, 2 月 12 日定植。初瓜期为 2 月 13 日~4 月 20 日, 盛瓜期为 4 月 21 日~5 月 20 日, 末瓜期为 5 月 21 日~6 月 7 日(拉秧)。

营养钵育苗, 定植于 10 L 陶瓷盆中。栽培土为均质自配中壤土, 装土后称重, 同时取土测其基础含水量与饱和含水量。共设 3 个处理: T_1 (CK) 土壤含水量为田间持水量的 85%~90%(绝对重量含水量为 27.51%~29.13%); T_2 土壤含水量为田间持水量的 70%~75%(绝对重量含水量为 22.58%~24.28%); T_3 土壤含水量为田间持水量的 55%~60%(绝对重量含水量为 17.81%~19.43%)。3 个处理随机排列, 3 次重复, 每个重复 10 盆, 每盆 1 株。定植后浇透水, 缓苗后以称重法控制土壤含水量。

1.2 测试内容及方法

气孔密度、气孔开张度及气孔大小 取 $1 \times 1 \text{ mm}^2$ 大小的叶块置于 2.5% 的戊二醛中固定, 经乙醇梯度脱水, 临界点干燥、喷金后在 S-530 扫描电镜下观察 10 个视野, 选取典型视野照像, 测量气孔开张度及气孔大小。

2 结果

2.1 不同黄瓜品种的气孔扫描电镜观察

2.1.1 气孔密度比较 由表 1 可知不同黄瓜品种的叶片气孔密度有差异:下表皮气孔密度以亚洲品种(新泰密刺)最大,为 339.1 个/mm²;其次为欧亚杂交品种(97W-19),为 302.4 个/mm²;欧洲品种(Marianna)最小,为 159.9 个/mm²;但欧洲小黄瓜(Deltstar)气孔密度比 Marianna 大,为 270.4 个/mm²。

亚洲品种黄瓜(新泰密刺)上表皮气孔密度为 265.7 个/mm²,比下表皮气孔密度小。欧亚杂交品种黄瓜(裕试 3 号)、欧洲品种黄瓜(Marianna、Deltstar)上表皮气孔密度也小于下表皮,但上、下表皮气孔密度差异不如亚洲品种黄瓜明显。

表 1 不同品种黄瓜叶片上、下表皮气孔特性的比较

品种 Breed	气孔密度(ind./mm ²) Stomatal density		气孔大小(μm×μm) Guard cell size		气孔开张度(μm×μm) Stomatal aperture	
	上表皮 Upper epidermis	下表皮 Lower epidermis	上表皮 Upper epidermis	下表皮 Lower epidermis	上表皮 Upper epidermis	下表皮 Lower epidermis
亚洲类型 Asia ecotype						
新泰密刺 Xintaimici	265.7	339.1	23.98×11.10	28.79×8.88	13.10×3.80	20.50×4.14
甜脆绿 Tiancuilv	189.0	206.7	38.41×11.03	38.55×15.47	28.05×6.36	26.94×12.65
欧亚杂交类型 Europe-Asia hydride ecotype						
97W-19	357.9	302.4	37.30×11.91	43.88×14.43	26.05×5.18	26.12×4.74
裕试 3Yushi3	145.0	151.6	36.33×11.54	35.22×15.61	20.87×5.42	25.23×7.40
欧洲类型 Europe ecotype						
Marianna	151.0	159.9	39.52×12.28	40.77×14.13	27.75×5.40	28.79×6.14
Deltstar	246.0	270.4	33.15×14.06	35.89×9.62	17.60×4.81	24.86×5.11

2.1.2 气孔大小及开张度的比较 分别观测不同品种黄瓜气孔大小(以气孔的纵轴长×横轴长为准),亚洲品种黄瓜及欧亚杂交品种黄瓜上表皮气孔的横轴长均在 11~12 μm 之间(表 1),欧洲品种黄瓜上表皮气孔横轴长在 12~14 μm 之间。与上表皮气孔横轴长相比,各类型黄瓜品种的下表皮气孔横轴均大于上表皮气孔(新泰密刺、Deltstar 例外)。

上表皮气孔开张度以欧亚杂交品种最大(表 1),其次为欧洲品种,亚洲品种黄瓜(新泰密刺)上表皮气孔开张度最小。各类型品种黄瓜的下表皮气孔开张度均比上表皮气孔开张度要大。

2.1.3 气孔形态特性比较 不同品种黄瓜叶片下表皮气孔形态不同,亚洲类型的黄瓜(新泰密刺)下表皮气孔周围凹凸不平,褶皱明显;欧亚杂交类型的黄瓜(裕试 3 号)气孔周围的褶皱较少;欧洲类型的大黄瓜(Marianna)气孔周围则显得较平坦。欧洲类型的小黄瓜(Deltstar)气孔周围也凹凸不平,但不如亚洲品种明显。

为充分显示气孔特征,对各气孔进行旋转 70°观察(图 1),发现亚洲类型的黄瓜品种(新泰密刺)叶片下表皮的气孔周围褶皱很多且很深,气孔深深地埋藏于褶皱中;甜脆绿的气孔周围稍平坦,周围虽有高低起伏的角质层,但角质层之间没有褶皱叠错。欧洲类型的黄瓜品种(Marianna)气孔突出在表皮细胞之上,其保卫细胞较长,形状椭圆,呈典型的“面包圈”状;Deltstar 的气孔则突出显露在叶片表皮细胞之上,与 Marianna 相比,Deltstar 气孔外观呈菊花瓣形,具有明显的外突和周缘辐射状角质条纹。欧亚杂交类型的黄瓜品种(97W-19)气孔形态特征介于上述二者之间。

2.2 不同水分处理对黄瓜气孔形态特性的影响

2.2.1 对黄瓜气孔密度与开张度的影响 由表 2 可知,秋冬茬不同水分处理的黄瓜初瓜期叶片下表皮气孔密度以 T₃ 最大,为 553.0 个/mm²;其次为 T₂,为 429.8 个/mm²;T₁ 最小,为 333.3 个/mm²。上表皮气孔

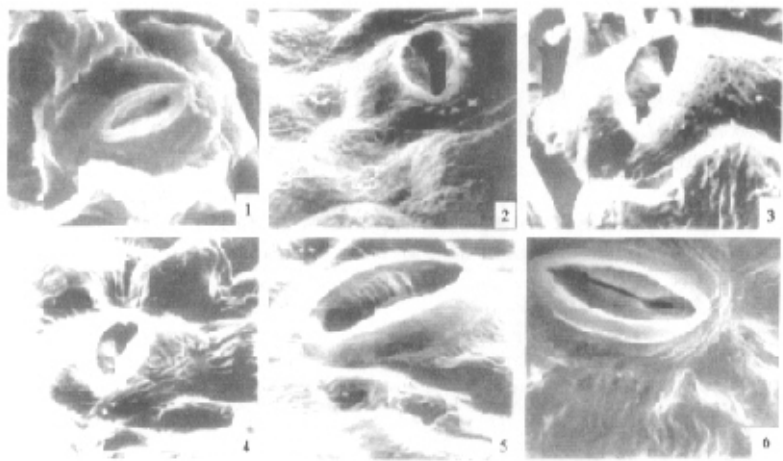


图 1 不同黄瓜品种气孔结构扫描电镜比较

Fig. 1 Comparison of stomata structure of different cucumber ecotypes by scan-electronmicroscope

1. 新泰密制 Xintaimici 2. 甜脆绿 Tiancuilu 3. 97W-19 97W-19 4. 裕试 3 Yushi3 5. Marianna Marianna
6. Deltastar Deltastar

密度仍以 T_3 最高,但各处理间差异不明显。

冬春茬不同水分处理的黄瓜初瓜期叶片下表皮气孔密度仍以 T_3 最高,为 315.0 个/ mm^2 ; T_2 次之,为 280.7 个/ mm^2 ; T_1 最低,为 246.1 个/ mm^2 ,呈现出 $T_1 < T_2 < T_3$ 的趋势。上表皮气孔密度也呈现出 $T_1 < T_2 < T_3$ 的趋势,但各处理间差异不如下表皮气孔明显。

无论秋冬茬还是冬春茬上、下表皮气孔大小均随着土壤含水量的减少而减小。这是因为土壤水分亏缺,抑制了黄瓜根系的生长,不能为地上部提供充足的水分与养分,地上部生长缓慢,叶片不舒展,叶面积较小,因而单位叶面积的气孔数目增加。秋冬茬各处理的气孔密度较春茬高,这是因为秋冬茬初瓜期温度与光照已满足不了黄瓜正常生长发育的需求,植株长势较弱,叶面积较小,因而气孔密度较大。在取样过程中,不同水分处理的黄瓜叶片上表皮的气孔几乎完全关闭,下表皮的气孔开张度规律性不强。

表 2 不同水分处理对黄瓜叶片上、下表皮气孔特性的影响

Table 2 Comparison of effect of different water treatments on cucumber leaf stomata structure

季节 Season	处理 Treatment	气孔密度(个/ mm^2) Stomatal density		气孔大小($\mu\text{m} \times \mu\text{m}$) Guard cell size		气孔开张度($\mu\text{m} \times \mu\text{m}$) Stomatal aperture	
		上表皮 Upper epidermis	下表皮 Lower epidermis	上表皮 Upper epidermis	下表皮 Lower epidermis	上表皮 Upper epidermis	下表皮 Lower epidermis
秋冬茬 Autumn-winter season	T_1	172.4 a	333.3 a	23.26 $\times$ 6.41	23.17 $\times$ 10.83	16.81 $\times$ 2.96	15.53 $\times$ 5.82
	T_2	180.9 a	429.8 b		20.21 $\times$ 10.85		16.86 $\times$ 5.97
	T_3	201.1 b	552.97 c	21.74 $\times$ 8.64	19.72 $\times$ 8.48	10.85 $\times$ 3.45	16.76 $\times$ 5.78
冬春茬 Winter-spring season	T_1	123.2 a	246.1 a	37.81 $\times$ 8.50	29.62 $\times$ 14.84		16.95 $\times$ 5.46
	T_2	121.1 a	280.7 b	29.64 $\times$ 9.25	28.89 $\times$ 13.69		19.24 $\times$ 6.14
	T_3	133.9 b	315.0 c	29.74 $\times$ 9.25	28.93 $\times$ 11.77		19.46 $\times$ 5.88

3 结论与讨论

(1) 试验见到不同类型品种的黄瓜叶片上、下表皮均存在气孔, 与其蒸腾量大、只有土壤水分充足时才能满足其生长发育要求的特性相适应, 由此形成了黄瓜对水分敏感且需水量大的特性。不同的水分处理影响了黄瓜叶片气孔的大小、密度、开张度, 因此 CO_2 的吸收与植株体内水分的散失也会发生相应的变化。土壤水分减少, 单位叶面积的气孔密度增加是植物对干旱环境的适应^[13], 这使植物很好地控制水分的缺失^[14]; 气孔密度低是植物对湿环境的适应^[15]。光合速率降低, 光合产物的产生与运输受到阻碍, 植物得不到正常生长发育所需的养分, 生长受抑制。

(2) 黄瓜起源于热带雨林地区, 但其分布广泛, 栽培历史悠久, 在世界各地不同生态条件的影响下和人工选择的作用下形成了多种类型与品种。植物的各器官特性总是与其起源地的气候条件及其生长发育的环境条件相联系。由以上几个不同品种类型黄瓜气孔形态的研究显示, 不同生态类型的黄瓜气孔形态不同, 保卫细胞表面的角质纹丝有差异, 角质层可以减少光照射入细胞内, 对水的透性很弱^[16]。若植物角质层较厚, 则角质蒸腾散失的水分只占气孔蒸腾的 $1/5 \sim 1/50$, 若气孔周围没有角质或角质层较薄, 则角质蒸腾散失的水量占气孔蒸腾的 $1/2 \sim 1/5$ ^[17]。欧洲类型的黄瓜栽培地温暖湿润, 其气孔周围较平坦, 角质纹丝较少, 角质层的褶皱浅, 甚至没有, 这样水气向外散失的阻力小, 有利于通过气孔自由地散失到空气中。欧洲品种黄瓜由于其栽培地湿润, 对水分要求敏感, 在实际栽培过程中, 必须大水大肥才能发挥其高产优势, 栽培过程中水分稍有不足, 其产量就下降明显。亚洲类型的黄瓜品种其栽培地属大陆性季风气候, 气候较干燥, 在生产过程中发现日耗水量最少的亚洲品种黄瓜(新泰密刺)气孔周围的褶皱明显、多且深, 气孔凹陷于周围的叶片表皮细胞之下(图 1), 这可能有利于滞留 CO_2 和 H_2O , 外界环境发生变化时, 褶皱中滞留的 CO_2 增加了气孔周围的 CO_2 浓度, 可为光合作用提供充足的原料, 同时还可以阻止胞内的水分散失, 这可能是植物自然产生的抗御蒸腾的机制^[17]——温室中 CO_2 浓度增加时, 植物蒸腾量降低, 从而减少水分消耗的积极反馈机制。欧亚杂交品种黄瓜(97W-19、裕试 3 号)日耗水量较高, 其对水分的要求与欧洲品种相似, 这是因为欧洲品种和欧亚杂交品种黄瓜的气孔表面结构相似: 气孔突出在表皮细胞之上, 气孔周围较平坦光滑, 不利于滞留 CO_2 和 H_2O , 轻微的空气流动就会将气孔周围的 CO_2 和 H_2O 带走。试验中发现有些气孔凸于或凹于叶片表皮细胞, 这种位置的变化是环境条件还是遗传调控在起作用尚不清楚。

References

- [1] Wen J P. Forest Ecology. Beijing: China Forest Publish House, 1992. 267.
- [2] Xiao C W, Zhou G S, Ma F Y. Effect of water supply change on morphology and growth of dominant plants in Maowusu sanfand. *Acta Phytocological Sinica*, 2002, **26**(1): 69~76.
- [3] Wang M, Dai L M, Ji L Z. Effect of soil moisture status on some eco-physiological indexes of dominant tree species in the pine broadleaf forest of Changbai mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 2002, **21**(1): 1~5.
- [4] Auge R M, Xiangrong D, Croker J L, et al. Foliar dehydration tolerance of twelve deciduous tree species. *J. Exp. Bot.*, 1998, **49**(321): 753~759.
- [5] Kubiske M E, Abrams M D, Mosstoller S A. Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in relation to the drought and shade tolerance of tree species in open and understory environments. *Tree*, 1996, **16**(1): 76~82.
- [6] Faver K L, Gerik T J, Thaxton P M, et al. Late season water stress in cotton: I. Leaf gas exchange and assimilation capacity. *Crop Sci.*, 1996, **36**(4): 922~928.
- [7] Mojayad F, Planchon C. Stomatal and photosynthetic adjustment to water deficit as the expression of heterosis in sunflower. *Crop Sci.*, 1994, **34**(2): 103~107.
- [8] Kelly J, Prevete R, Thomas F, et al. Drought response of three ornamental herbaceous perennials. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 2000, **125**(3): 310~317.
- [9] Fredeen, A L, Gamon J A, Field C B. Responses of photosynthesis and carbohydrate-partitioning to limitations in nitrogen and water availability on field-grown sunflower. *Plant Cell Environ.*, 1991, **14**(1): 963~970.

- [10] Coye A. B, Rolston St H. Drought responses among seven southwestern landscape tree taxa. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 2002, **127**(2): 211~218.
- [11] Yan C R, Han X G, Chen L Z. The relationship between the ecophysiological feature and leaf characteristics of some woody plants in Beijing mountain zone. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(1): 53~60.
- [12] Cai Y L, Song Y C. Adaptive ecology of lianas in tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China I leaf anatomical characters. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**(1): 90~98.
- [13] St Hilsire R, Graves W R. Foliar traits of sugar maples and black maples near 43°N latitude in the eastern and central United States. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1999, **123**(4): 605~611.
- [14] Fort C, Fauveau M L, Muller F, et al. Stomatal conductance, growth and root signaling in young oak seedlings subjected to partial soil drying. *Tree Physio.*, 1997, **17**(6): 281~298.
- [15] Donselman H M, Flint H L. Generology of eastern redbud (*Cercis canadensis*). *Ecology*, 1982, **63**(3): 962~970.
- [16] Tipton J L, White M. Differences in leaf cuticle structure and efficacy among eastern redbud and Mexican redbud phenotypes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1995, **120**(5): 59~64.
- [17] Martin E. S. Stomata, In: Arnold E., ed Limited 41 Bedford Sguace, London, 1983. 48~50

参考文献

- [1] 文剑平. 森林生态学. 北京: 中国林业出版社出版, 1992. 267.
- [2] 肖春旺, 周广胜, 马风云. 施水量变化对毛乌素沙地优势植物形态与生长的影响. 植物生态学报, 2002, **26**(1): 69~76.
- [3] 王森, 代力民, 姬兰柱. 土壤水分状况对长白山阔叶红松林主要树种叶片生理生态特性的影响. 生态学杂志, 2002, **21**(1): 1~5.
- [11] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝. 北京地区落叶阔叶林优势种叶片特点及其生理生态特性. 生态学报, 2000, **20**(1): 53~60.
- [12] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较. 植物生态学报, 2001, **25**(1): 90~98.

万方数据
WANFANG DATA