

DOI: 10.5846/stxb201301280175

任昱, 卢琦, 吴波, 李永华, 辛智鸣, 姚斌. 白刺叶片气孔特征对人工模拟降雨的响应. 生态学报, 2014, 34(21): 6101-6106.

Ren Y, Lu Q, Wu B, Li Y H, Xin Z M, Yao B. Response of leaf of *Nitraria tangutorum* Bobr stomata characteristics to artificial simulation of rainfall. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(21): 6101-6106.

白刺叶片气孔特征对人工模拟降雨的响应

任 昱¹, 卢 琦^{1,*}, 吴 波¹, 李永华¹, 辛智鸣², 姚 斌¹

(1. 中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091; 2. 中国林业科学研究院沙漠林业实验中心, 磴口 015200)

摘要:以荒漠生态系统典型植物白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr)叶片为研究对象,利用数码图像显微镜处理系统,研究了不同人工模拟增雨处理下的白刺叶片气孔密度及形态特征的变化情况。结果表明,荒漠植物固有特征决定了白刺叶片下表皮气孔密度大于上表皮,上表皮、下表皮气孔密度对增雨响应差异不显著($P>0.05$)。增雨处理上表皮、下表皮气孔密度与对照差异显著($P<0.05$)。相同增雨季节,50%处理下叶片气孔密度高于100%处理;不同增雨季节,气孔密度对生长季后期增雨响应更明显。白刺叶表皮气孔分布遵循“一细胞间隔(one cell spacing rule)”法则。增雨后叶片上表皮和下表皮气孔长度、宽度均有不同程度的增加,气孔形态特征对100%处理的响应较50%处理更为明显,且生长季后期增雨对叶片气孔形态特征的影响更大。

关键词:白刺;气孔密度;气孔特征;气候变化;模拟降雨

Response of leaf of *Nitraria tangutorum* Bobr stomata characteristics to artificial simulation of rainfall

REN Yu¹, LU Qi^{1,*}, WU Bo¹, LI Yonghua¹, XIN Zhiming², YAO Bin¹

¹ Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

² The Experimental Center for Desert Forestry, Chinese Academy of Forestry, Dengkou 015200, China

Abstract: According to the regional characteristics of the climates and vegetations of desert ecosystem, the typical plant *Nitraria tangutorum* Bobr was chosen as research materials, the stomata densities and morphological characteristics of *Nitraria tangutorum* Bobr leaves in different artificial simulation of rainfall treatment were studied. Lengths, widths and ratio of lengths to widths of *Nitraria tangutorum* Bobr leaves were measured with a motic digital Imaging Microscope and the changes in stomata densities were evaluated. The result showed that desert plant stomata characteristics determined stomata density of lower epidermis is greater than the upper epidermis, stomata density of both upper and lower epidermis variation to the rainfall enhancement response was no significant difference ($P>0.05$). Upper and lower epidermis stomata density in all treatments and control had significant difference ($P<0.05$). The same precipitation enhancement season, stomata density of 50% treatment was higher than 100% treatment; in different seasons, stomata density response of the later growing season was more obvious. *Nitraria tangutorum* Bobr leaves epidermis stomata distribution corresponded one cell spacing rule. Artificial simulation of rainfall made upper epidermis and lower epidermis stomata length and width are increased to varying degrees. Stomata configuration characteristics variation of 100% treatment were more obvious than 50% treatment, and the impact of water addition on Stomata configuration characteristics in the later growing season was greater.

Key Words: *Nitraria tangutorum* Bobr; stomata density; stomata characteristics; climate change; artificial simulation

基金项目:林业公益性行业科研专项(201104077)

收稿日期:2013-01-28; 网络出版日期:2014-03-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luqi@caf.ac.cn

of rainfall

干旱地区为典型的水分驱动型生态系统,气候变化背景下水分时空动态,尤其是脉冲式降水及其它极端天气过程不确定性的增加成为未来驱动干旱、半干旱地区系统结构和功能变化的关键因子^[1]。建立在已有观测数据以及相关假设基础,有研究预测,未来我国干旱地区降水量均有不同程度的增加^[2-7],而且降雨变幅震荡更为剧烈,极端降雨事件发生概率大大增加^[2,7]。全球变化是一个漫长复杂的过程,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^[8]。全球变化的背景下,自然环境变化缓慢(温度和 CO₂ 的变化),或具有明显的不连续性或季节性特征(降水),所以跟踪并解释植物性状对于自然环境变化的响应特征比较困难。如果仅单纯围绕自然发生事件做长期跟踪研究,将很难快速、全面、深入地认识了解植物性状或生态系统对未来全球变化响应,从而失去对未来准确预测、提前规划防范的先机。实验模拟,特别是近自然开放式模拟为解决这一困难提供了一条便捷之路。围绕这一思路,已有研究者对于干旱地区生态系统对未来降雨增加响应做了探索性研究^[9-13]。

植物气孔是沟通了植物体内部空间和外部大气的互动的通道^[14-16],并对环境变化具有较强的敏感性^[17-18]。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。

本文以荒漠生态系统典型植被白刺群落为研究对象,通过田间降雨控制实验,利用数码图像显微镜处理系统,研究不同增雨梯度下白刺气孔密度的变化,以探讨荒漠地区植被与降雨变化的关系,并进一步揭示荒漠植物对水分变化的适应对策。

1 材料与方法

1.1 实验地概况

实验地位于磴口县的中国林业科学研究院沙漠林业实验中心的第二实验场内。地理坐标为

106°09′—107°10′E, 40°09′—40°55′N。研究区属于温带荒漠大陆性气候,年均温 8.2℃,多年平均降水量约 145mm。地带性土壤发育不完全,显域性土壤为灰漠土和棕钙土,隐域性风沙土为其主要类型。优势物种主要有油蒿(*Artemisia ordosica* Krasch)、籽蒿(*Artemisia sphaerocephala* Krasch)、白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr.)等灌木、半灌木。

1.2 方法

1.2.1 实验设计

根据该地区多年平均降水量 145mm 来确定人工增雨方案,本实验设计两个增雨时间段及两个增雨梯度,共设置 4 个增雨处理,即不同月份分别对不同样地进行增雨,增雨量为年降水量的 50%、和 100%。依据实验设计将样地命名为 A(对照,0%)、B(5—7 月,50%)、C(5—7 月,100%)、D(8—9 月,50%)、E(8—9 月 100%)(表 1)。对照和每个处理各 4 个重复,共 20 个实验样。样地设置及增雨处理见表 1 与表 2。

表 1 不同处理增加的雨量

Table 1 Water for different treatments

增雨处理 Rain addition treatments	每次增雨量/mm Water amount added every time	每年增雨总量/mm Water amount added every year
B	18.125	72.5
C	36.25	145.0
D	18.125	72.5
E	36.25	145.0

B(5—7 月,50%); C(5—7 月,100%); D(8—9 月,50%); E(8—9 月 100%)

表 2 人工模拟增雨时间

Table 2 Water addition time in 2012

处理	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August	9 月 September
B 和 C	25 日	10 日	25 日	10 日	
D 和 E			25 日	10 日	25 日 10 日

实验样地采用随机区组排列(图 1)。每个样地为一个直径 12m 的圆形,面积 113.04m²,每个样地中间有一个天然生长的白刺沙包,其半径在 3—5m 之间,高度在 1—2m 之间,各样地白刺生长状况相似。样地之间的间隔至少 5m,以减少样地之间的相互干

扰。增雨时间在6:00—10:00之间,增雨用水取自

样地附近的水井。雨水设备主体采用中国林业科学研究院林业研究所许传森设计的全光照喷雾装置,可以较好的应用于干旱地区稀疏植被的增雨实验。系统喷灌原理是利用水流反作用力推动,使设备在增雨过程中实现自动旋转。

据沙林中心第二实验场南气象站降水数据,实验地5—9月降水量达211.6mm(图2),已经超过实验设计参照的多年平均降水量66.6mm。因实验地降水多集中于6—9月,故5—9月的降水量与年降水量接近。因此,实验设计中B和D、C和E处理每次增加的降水量只占全年降水量的34.26%与68.52%,并不是实验设计的50%与100%。本文研究的是白刺叶片气孔特征在上述降水背景下的变化情况。

1.2.2 材料选取及临时装片制备

为研究白刺不同生长季节不同增雨处理对其叶片气孔特征的影响,在白刺生长季末期2012年9月25日10:00进行统一采样。从不同增雨处理样地中随机选取枝条并做标记,带回室内及时浸水,保证叶片活性。为防止气孔变形,迅速从每个新鲜枝条上选取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表皮灰尘,用透明指甲油印迹法制片。制成临时装片,于数码显微镜下进行观测。

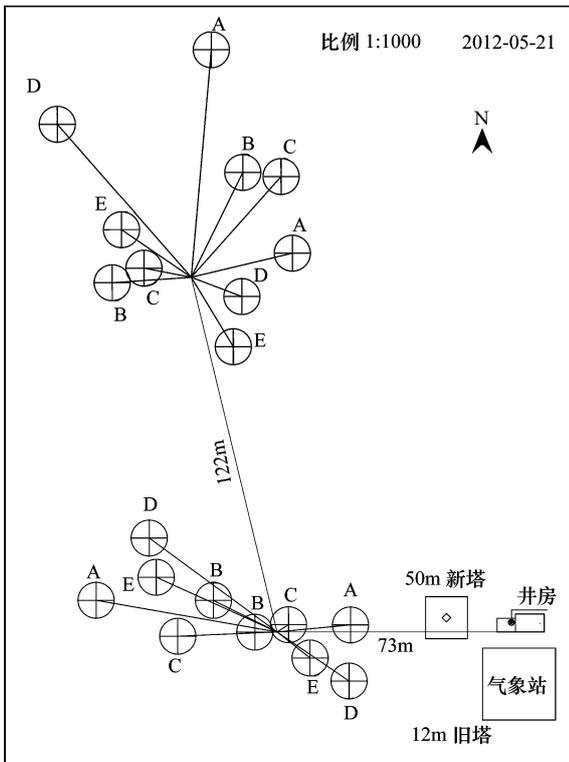


图1 样地布设图

Fig.1 Distribution map of sample plots

A(对照,0%); B(5—7月,50%); C(5—7月,100%); D(8—9月,50%); E(8—9月100%)

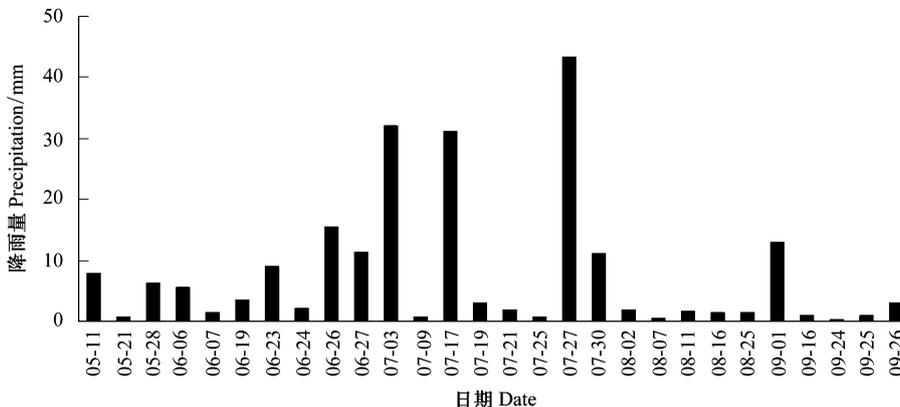


图2 实验地5—9月天然降水量

Fig.2 Natural precipitation from May to September of study area

1.2.3 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 bresser LCD 数码显微镜 TM 100。图像处理采用可自动显示测量结果的 IPP6.0 软件。

气孔密度观测:每个处理各制3个临时装片于

10X 数码显微镜下拍照观测。每一装片上随机选10—15个视野拍摄图像并保存。利用图像处理系统计算每幅图片上的气孔数目,统计每平方毫米叶片上的气孔数目得到即气孔密度(个/mm²),然后对数据进行统计分析。

气孔形态特征观测:每个处理各制 3 个临时装片于 40X 数码显微镜下拍照观测。每一装片上随机捕捉 10 幅图像拍照并保存。利用图像处理系统测量每幅图片上的气孔长度、宽度,然后对数据进行统计分析。

1.2.4 数据分析与处理

利用 SPSS17.0 软件,对不同增雨处理叶片上表皮、下表皮气孔密度进行单因素方差分析 (one-Way ANOVA),如差异显著则采用 LSD 法进行多重比较 ($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同增雨处理气孔密度比较

白刺叶片下表皮气孔密度大于上表皮,符合荒漠植物气孔特征下多上少,可以减弱植物的蒸腾作用,避免植物体内水分过多散失,这是植物对环境的一种适应,因此,图 3 中上表皮和下表皮气孔密度存在差异可能不是由增雨导致的,而是植物的自身特征。上表皮和下表皮气孔密度对不同增雨处理响应差异不显著 ($P>0.05$),表明不同增雨处理不会影响白刺叶片上表皮和下表皮气孔密度变化。不同增雨处理上、下表皮气孔密度与对照差异显著 ($P<0.05$),气孔密度对水分响应明显。相同增雨季节,两个处理下的上表皮气孔密度无明显差异,不同增雨季节存在显著差异;不同增雨处理、不同增雨季节下表皮

气孔密度均无明显差异。就不同增雨季节而言,生长季后期增雨对叶片上、下表皮气孔密度的影响略高于前期增雨(D、E 处理>B、C 处理),白刺叶片气孔密度对生长季后期增雨响应更明显。无论生长季前期增雨还是后期增雨,50%增雨处理气孔密度均高于 100%处理。

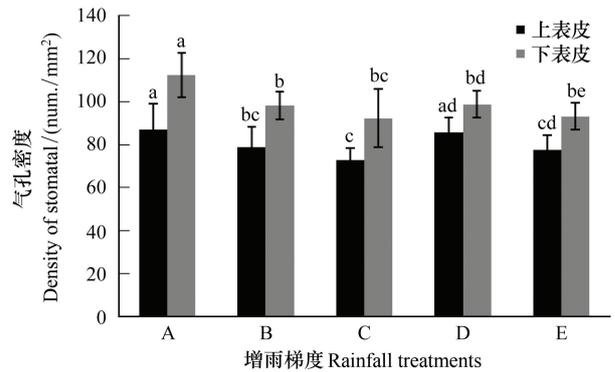


图 3 不同增雨处理气孔密度变化

Fig.3 Foliar stomata densities of different treatments

不同小写字母表示不同处理间上、下表皮气孔密度的差异; A: 对照; B、C、D、E 不同增雨处理

2.2 白刺叶片气孔形态特征

对照样地(A)及各增雨处理(B、C、D、E)的白刺叶片下表皮气孔分布与形态特征如图 4 所示。与对照样地相比,增雨处理明显增加了叶表皮气孔的长度和宽度,不增雨状态下的气孔形态近似为圆形,增雨使得气孔长度和宽度明显增加(气孔长度增长程

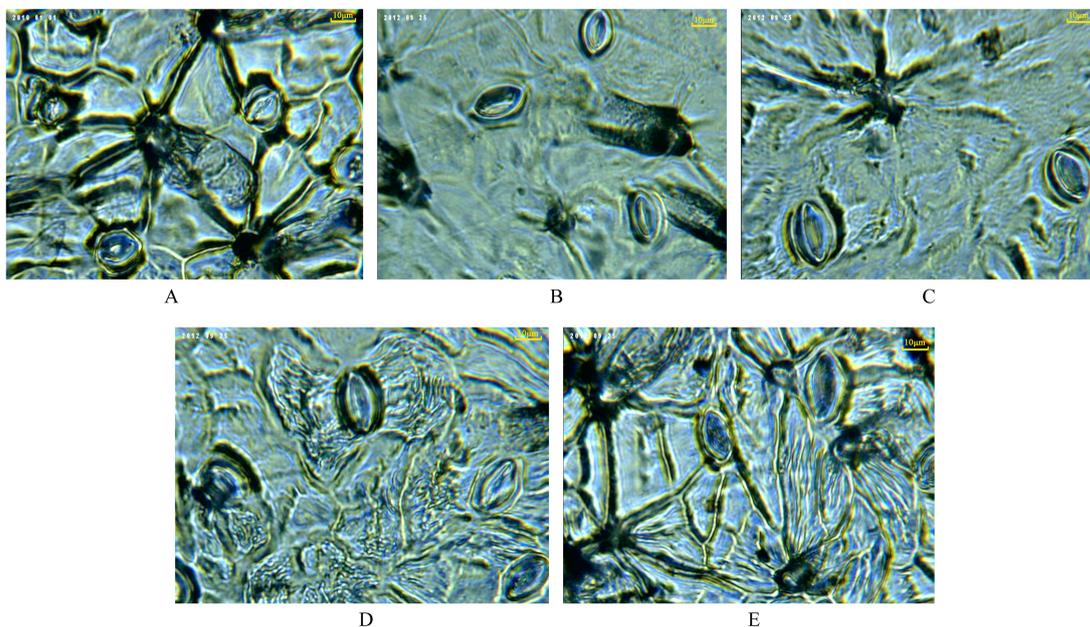


图 4 不同增雨处理白刺叶片下表皮气孔特征

Fig.4 Foliar underside epidermises of different treatments

A、B、C、D、E 不同增雨处理

度大于宽度),气孔形态特征为长椭圆形。单位叶面积气孔的增大,有利于植物内部空间和外部空间的水汽交换。由图可知,叶表皮气孔保卫细胞为肾形,表面平滑,外具同心环绕的细条纹状纹饰;气孔器类型为无规则型,即没有副卫细胞。几个普通的表皮细胞不规则地围绕着气孔,表面观椭圆形,外拱盖单层,明显,内缘平滑或稍具波状弯曲;气孔壁出现角质条纹特征。上表皮气孔形态特征同下表皮。

2.3 不同增雨处理气孔形态特征比较

从表3数据比较可知,经过一个生长季,白刺叶片上表皮和下表皮气孔形态特征表现为一致的变化规律,即不同增雨处理的叶片气孔长度、宽度均高于

对照,且无论是生长季前期增雨,还是生长季后期增雨,100%处理白刺叶片气孔长度、宽度都大于50%处理(C>B;E>D)。同时,白刺生长季后期增雨(D、E处理)较前期增雨(B、C处理)对叶片气孔特征影响更为明显,D处理较B处理而言,上表皮气孔长度、宽度分别增加45.06%和40.21%;下表皮气孔长度、宽度分别增加18.67%和28.77%。E处理较C处理而言,上表皮气孔长度、宽度分别增加23.82%和13.89%;下表皮气孔长度、宽度分别增加32.24%和33.96%。表明白刺叶片气孔形态特征对水分响应明显,生长季后期增雨对叶片气孔形态特征的影响更大。

表3 不同增雨处理气孔形态特征比较

Table 3 Comparison of the stomata characteristics in different treatments

增雨处理 Treatments	上表皮 Upper epidermis			下表皮 Lower epidermis		
	长度/ μm Length	宽度/ μm Width	长宽比 Length/ Width	长度/ μm Length	宽度/ μm Width	长宽比 Length/ Width
A	19.41 \pm 0.81	12.89 \pm 0.34	1.51 \pm 0.06	18.99 \pm 0.68	13.43 \pm 0.55	1.44 \pm 0.07
B	19.35 \pm 0.81	12.41 \pm 0.64	1.59 \pm 0.07	21.26 \pm 1.13	14.11 \pm 0.66	1.53 \pm 0.08
C	23.09 \pm 1.13	16.49 \pm 1.03	1.43 \pm 0.06	21.37 \pm 0.58	14.34 \pm 0.69	1.51 \pm 0.05
D	28.07 \pm 0.87	17.40 \pm 0.54	1.63 \pm 0.06	25.23 \pm 1.08	18.17 \pm 1.10	1.43 \pm 0.07
E	28.59 \pm 0.96	18.78 \pm 1.19	1.45 \pm 0.06	28.26 \pm 0.97	19.21 \pm 1.08	1.55 \pm 0.12

3 结论与讨论

气孔密度作为气孔参数之一,其对CO₂浓度、温度、降水、光照等环境因子的变化十分敏感。荒漠植物自身的气孔特征决定白刺叶片下表皮气孔密度大于上表皮。增雨处理后,白刺叶片上、下表皮气孔密度都低于对照,这是因为水分的供应状态通过影响表皮细胞的大小来影响叶片的伸展,从而直接影响气孔密度。就对照而言,水分供应不足,表皮细胞较小,叶片表面积也较小,整个叶片的气孔总数不变,因此气孔密度增加。在干旱环境中生长的植物,气孔密度像预期的一样,比水分充足的情况下有所增加。水分充足时叶片气孔密度较水分不足时低,这个结果与 Boardman^[19]研究一致。不同增雨处理对白刺叶片上、下表皮气孔密度的影响均不明显。

气孔的分布是植物体与外界环境互动的结果,因此气孔在叶片表皮的二维分布格局是与其所处环境相关的。从气孔发育的角度而言,白刺叶表皮气孔分布遵循“一细胞间隔(one cell spacing rule)”法

则,即两个成体气孔之间至少有一个表皮细胞的间隔。这种分布有其合理性,至少它使得每个气孔的蒸发壳都不发生重叠,保证了气孔高效的气体交换。

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。增雨增加了白刺叶片上表皮和下表皮气孔长度、宽度,且不同生长季增雨,100%处理白刺叶片气孔长度、宽度都大于50%处理(C>B;E>D)。白刺叶片气孔特征对水分响应明显,生长季后期增雨对叶片气孔特征的影响更大。生长季前期(6、7月份)虽然天然降雨量较大,但是夏季气温高、蒸发强烈导致增加的水分在白刺灌丛土壤中保留的时间短,加之采样在生长季末,土壤水分对叶片气孔特征的影响逐渐弱化;生长季后期(8、9月),天然降雨也都超过10mm,白刺灌丛不会受到干旱的影响,同时在生长季末气温降低,蒸发减弱,增加的水分在白刺灌丛土壤中保留的时间更长,对叶片气孔特征的影响更明显。因此,土壤水分的有效性是影响白刺叶片气孔特征的重要因素。综上所述

述,在天然降雨的基础上,白刺叶片可以通过改变气孔密度及气孔特征来适应降雨格局的变化。

致谢:中国林业科学研究院荒漠化所杨文斌研究员对写作给予帮助,中国林业科学研究院荒漠化所博士研究生何季野外采样给予帮助,特此致谢。

References:

- [1] Schwinning S, Sala O E, Loik M E, Ehleringer J R. Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semiarid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 191-193.
- [2] IPCC. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation, and Vulnerability // Parry M L, Canziani O F, Palutikof J P, van der Linden P J, Hanson C E, eds. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2007
- [3] Shi Y F, Shen Y P, Hu R J. Preliminary study on signal, impact and foreground of climatic shift from warm-dry to warm-humid in northwest China. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2002, 24(3): 219-226.
- [4] Shi Y F, Shen Y P, Li D L, Zhang G W, Ding Y J, Hu R J, Kang E S. Discussion on the present climate change from warm-dry to warm-wet in northwest China. *Quaternary Sciences*, 2003, 23(2): 152-164.
- [5] Gao X J, Zhao Z C, Ding Y H, Huang R H, Giorgi F. Climate change due to greenhouse effects in China as simulated by a regional climate model. *Advances in Atmospheric Sciences*, 2001, 18(6): 1224-1230.
- [6] Wang Y, Cao M Q, Tao B, Li K R. The characteristics of spatio-temporal patterns in precipitation in China under the background of global climate change. *Geographical Research*, 2006, 25(6): 1031-1040.
- [7] Zhai P M, Pan X H. Change in extreme temperature and precipitation over northern China during the second half the 20th century. *Acta Geographica Sinica*, 2003, 58(S1): 1-10.
- [8] Zheng S X, Shangguan Z P. Stomata-density changes of the plants in the Loess Plateau of China over last century. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2457-2464.
- [9] Philip A F, Carlisle J D, Knapp A K, Blair J M, Collins S L. Altering rainfall timing and quantity in a mesic grassland ecosystem: Design and performance of rainfall manipulation shelters. *Ecosystems*, 2000, 3(3): 308-319.
- [10] Weltzin J F, Loik M E, Schwinning S, Schwinning S, Williams D G, Fay P A, Haddad B M, Harte J, Huxman T E, Knapp A K, Lin G H, Pockman W T, Shaw M R, Small E E, Smith M D, Smith S D, Tissue D T, Zak J C. Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience*, 2003, 53(10): 941-952.
- [11] Huxman T E, Snyder K A, Tissue D, Leffler A J, Ogle K, Pockman W T, Sandquist D R, Potts D L, Schwinning S. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 254-268.
- [12] Chen S P, Lin G H, Huang J H, He M. Responses of soil respiration to simulated precipitation pulses in semiarid steppe under different grazing regimes. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 1(4): 237-246.
- [13] Köchy M. Effects of simulated daily precipitation patterns on annual plant populations depend on life stage and climatic region. *BMC Ecology*, 2008, 8: 4.
- [14] Wright I J, Westoby M. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs. leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology*, 2000, 14(1): 97-107.
- [15] Chapin F S III. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany*, 2003, 91(4): 455-463.
- [16] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [17] Barboni D, Harrison S P, Bartlein P J, Jalut G, New M, Prentice I C, Sanchez-Goni M F, Spessa A, Davis B, Stevenson A C. Relationships between plant traits and climate in the Mediterranean region: a pollen data analysis. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15(5): 635-646.
- [18] Meng T T, Ni J, Harrison S P. Plant morphometric traits and climate gradients in northern China: a meta-analysis using quadrat and flora data. *Annals of Botany*, 2009, 104(6): 1217-1229.
- [19] Boardman N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 1977, 28(1): 355-377.

参考文献:

- [3] 施雅风, 沈永平, 胡汝骥. 西北气候由暖干向暖湿转型的信号、影响和前景初步探讨. *冰川冻土*, 2002, 24(3): 219-226.
- [4] 施雅风, 沈永平, 李栋梁, 张国威, 丁永建, 胡汝骥, 康尔泗. 中国西北气候由暖干向暖湿转型的特征和趋势探讨. *第四纪研究*, 2003, 23(2): 152-164.
- [6] 王英, 曹明奎, 陶波, 李克让. 全球气候变化背景下中国降水量空间格局的变化特征. *地理研究*, 2006, 25(6): 1031-1040.
- [7] 翟盘茂, 潘晓华. 中国北方近 50 年温度和降水极端事件变化. *地理学报*, 2003, 58(S1): 1-10.
- [8] 郑淑霞, 上官周平. 近一世纪黄土高原区植物气孔密度变化规律. *生态学报*, 2004, 24(11): 2457-2464.