

# 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\*

蔡志全\*\* 齐 欣 曹坤芳

(中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊 666303)

【摘要】 对生长在荫棚 3 种不同光照条件下和全自然光下的热带雨林 4 个冠层种(望天树、绒毛番龙眼、团花、红厚壳)和 3 个中层种(玉蕊、藤黄、滇南风吹楠)树苗叶片气孔特征以及它们的可塑性进行了研究. 结果表明, 这些植物的气孔全部着生在远轴面. 7 种植物中, 玉蕊和绒毛番龙眼的气孔密度较大, 滇南红厚壳和团花的保卫细胞最长. 随光强的增大, 气孔密度和气孔指数增大, 单位叶气孔数在低光强下较大. 除团花外, 其它植物叶片气孔导度在 50% 光强处最大, 而光强对保卫细胞的长度影响不显著. 相关分析表明, 气孔密度与植物单位叶的面积呈负相关, 而与气孔导度的相关性不显著. 尽管两种不同生活型植物气孔指数和单位叶气孔数在不同光强下的可塑性差异较小, 但冠层树种气孔密度和气孔导度的可塑性显著高于中层树种.

关键词 热带雨林 树苗 光 气孔特性 可塑性

文章编号 1001- 9332(2004) 02- 0201- 04 中图分类号 Q945. 11 文献标识码 A

**Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings.** CAI Zhiquan, QI Xin, CAO Kunfang (*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China*). - *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2004, 15(2): 201~ 204.

Stomatal characteristics and its plasticity in leaves of four canopy species, *Shorea chinensis*, *Pometia tomentosa*, *Anthocephalus chinensis*, *Calophyllum polyanthum* and three middle-layer species, *Barringtonia pendula*, *Garcinia hanburyi*, *Horsfieldia tetrastepala* acclimated to different light conditions (8%, 25%, 50% and 100% of full sunlight) for more than one year were surveyed. All plant's stomata were distributed on the abaxial of leaves. *Pometia tomentosa* and *Barringtonia pendula* had higher stomatal density, and the guard cell length of *Anthocephalus chinensis* and *Calophyllum polyanthum* were much greater than others'. Stomatal density and stomatal index (ratio of stomatal numbers to epidermal cell number) were increased with growth irradiance increased, while numbers of stomata per leaf were higher in the low than the high relative PFD, and stomatal conductance of leaves was the highest in the 50% of sunlight except for *Anthocephalus chinensis*. The relative PFD had little effects on the guard cell length of all seven plants. There was a significant negative correlation between stomatal density and leaf area, but the stomatal conductance was not significantly positive with the stomatal conductance in some degree. The analysis of phenotypic plasticity of stomatal characteristics showed that plasticity index for stomatal index and numbers of stomatal per leaf were similar for canopy and middle-layer species, while the plasticity index of stomatal density and stomatal conductance were significantly greater for canopy species than middle-layer species. The high plasticity of canopy species was consistent with the hypothesis that specialization in a more favorable environment increases plasticity.

**Key words** Tropical rainforest, Seedlings, Light, Stomatal characteristics, Plasticity.

## 1 引 言

气孔是陆生植物叶片上的一个重要结构, 一方面决定着植物和外界的气体交换, 另一方面还是植物体水分散失的主要通道. 它在优化植物光合和蒸腾过程中起着重要作用. 人们很早就对气孔进行了研究<sup>[10, 19]</sup>. 气孔对环境响应的生理生态特性一直是植物生理生态学研究的重点领域之一.

气孔密度和大小均受环境条件的修饰, 是不稳定的性状, 不具分类学意义<sup>[12]</sup>. 很多植物的气孔密

度和气孔指数对 CO<sub>2</sub> 浓度<sup>[8, 9]</sup>、湿度<sup>[18]</sup> 和辐射<sup>[2]</sup> 等环境因子的变化较为敏感. 用植物的气孔参数(气孔密度和气孔指数)来指示大气 CO<sub>2</sub> 浓度的变化, 已成为近几年国际上研究的热点之一<sup>[8, 9]</sup>.

光是植物最必需的资源, 对植物的生长、发育和演化具有极其重要的作用, 同时又是影响植物形态和生理功能的重要环境因子<sup>[3]</sup>. 自然条件下, 光照

\* 中国科学院“百人计划”资助项目.

\*\* 通讯联系人.

2002- 03- 18 收稿, 2002- 09- 27 接受.

强度随时间和空间发生变化. 为揭示植物对光的适应对策, 人们对光强与植物的生长动态、形态和生物量效应<sup>[6, 23]</sup>以及植物生理和代谢特点的适应<sup>[7, 14]</sup>等进行了大量研究. 本文以西双版纳热带雨林有代表性的冠层树种望天树(*Shorea chinensis*)、绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)、团花(*Anthocephalus chinensis*)、滇南红厚壳(*Calophyllum polyanthum*)和 中 层 树 种 玉 蕊(*Barringtonia pendula*)、藤黄(*Garcinia hanburyi*)、滇南风吹楠(*Horsfieldia tetratapa*) 为材料, 探讨热带雨林中两类不同生活型植物的叶片气孔特性与光强的关系, 揭示气孔发育和特性对光强的适应对策, 并初步阐明光环境对两类不同生活型植物气孔影响程度的差异.

2 材料与方法

2.1 供试材料

西双版纳热带雨林上层树种望天树、绒毛番龙眼、团花、滇南红厚壳和中层种——玉蕊、藤黄和滇南风吹楠幼苗盆栽于用黑色尼龙网眼布遮荫的大棚中和全自然光照下, 遮光处理分别为全自然光照的 8%、25% 和 50%. 幼苗于 2000 年 6 月初栽种, 每盆 1 株, 每种光处理 20~ 30 盆. 土壤取自热带雨林腐殖土层, 常规水肥管理, 钵间保持一定距离, 避免相互遮荫, 同时防治病虫害. 所有试验于 2001 年 10 月下旬测定. 这时正值雨季末期, 最高温度为 32.1℃, 最低温度为 16.0℃, 最高光强 2 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 全日晴天的天数较多.

2.2 测定方法

植物叶面积用剪纸称重法测定. 选取植株顶端同龄成熟叶中间部位为试验材料, 参考 Chen<sup>[9]</sup>的方法, 将叶片在 10% 铬酸溶液中浸泡 20~ 30 min, 除去海绵组织层, 然后在水中浸泡, 用镊子轻轻分离出上、下表皮, 在显微镜下观测表皮细胞数、气孔数量和保卫细胞长度. 每种植株选取 3 株, 一株取 3 片叶, 气孔密度重复 15~ 20 次, 保卫细胞长度重复 25~ 30 次. 气孔导度用 AP4(Delta T Devices, 英国) 于上午 10: 00~ 11: 30 测定, 每种重复 10~ 12 次.

单位叶气孔数用气孔密度乘以叶面积所得. 气孔指数根据 Chen<sup>[9]</sup>的方法计算:  $SI = SD / (SD + ED)$ . 式中,  $SI$  为气孔指数,  $SD$  为气孔密度,  $ED$  为表皮细胞密度. 气孔可塑性指数按 Valladares<sup>[22]</sup>的方法计算, 即可塑性指数 = (最大值 - 最小值) / 最大值.

2.3 统计分析

将测定的气孔特性指标作为独立因素, 用一元方差分析法(one-way ANOVA)分析光照条件变化对所测因子的影响是否显著. 若主效应显著, 则用 LSD 进行多重比较, 以确定处理间指标差异的显著性( $P < 0.05$ ).

3 结果与分析

3.1 不同光照强度对叶片气孔特性的影响

显微镜观察表明, 不同光强下 7 种植物气孔都着生在远轴面, 植物种在一定程度上决定着气孔的特点, 不同植物种的气孔密度和保卫细胞的长度是不同的. 方差分析表明, 这几种植物气孔密度和保卫细胞的长度存在显著差异( $F = 3.56 > F_{0.05} = 2.21$ ,  $F = 3.12 > F_{0.05} = 2.19$ )(图 1a, 表 1), 而气孔指数

表 1 不同光强下 7 种树叶片保卫细胞的长度  
Table 1 Guard cell length in leaves of seven seedlings growing under different irradiances (Mean±SD) (μm)

树种 Tree species	相对光强 Relative light intensity (%)				ANOVA
	8	25	50	100	
望天树 SC	9.0±0.6 <sup>a</sup>	9.5±1.8 <sup>a</sup>	10.5±0.8 <sup>ab</sup>	10.9±1.4 <sup>b</sup>	ns
绒毛番龙眼 PT	9.8±1.9 <sup>a</sup>	10.3±1.2 <sup>a</sup>	10.9±1.1 <sup>a</sup>	10.6±1.7 <sup>a</sup>	ns
团花 AC	20.5±3.3 <sup>a</sup>	20.4±3.4 <sup>a</sup>	20.8±3.5 <sup>ab</sup>	21.6±2.7 <sup>b</sup>	ns
滇南红厚壳 CP	24.5±3.5 <sup>a</sup>	24.9±2.9 <sup>a</sup>	25.0±2.6 <sup>a</sup>	25.8±1.8 <sup>a</sup>	ns
玉蕊 BP	9.5±2.6 <sup>a</sup>	11.5±2.0 <sup>ab</sup>	11.7±1.7 <sup>b</sup>	—	ns
藤黄 GH	17.8±2.6 <sup>a</sup>	18.6±3.1 <sup>a</sup>	19.2±2.8 <sup>ab</sup>	19.8±2.7 <sup>b</sup>	ns
滇南风吹楠 HT	18.0±3.1 <sup>a</sup>	17.2±3.9 <sup>a</sup>	18.2±2.7 <sup>a</sup>	18.9±3.6 <sup>b</sup>	ns

同一行中不同字母表示存在显著差异 The data sharing different letter in same row differ significantly ( $P < 0.05$ ). SC: *Shorea chinensis*; PT: *Pometia tomentosa*; AC: *Anthocephalus chinensis*; CP: *Calophyllum polyanthum*; BP: *Barringtonia pendula*; GH: *Garcinia hanburyi*; HT: *Horsfieldia tetratapa*; ns: 无显著差异 No significance. 下同 The same below.

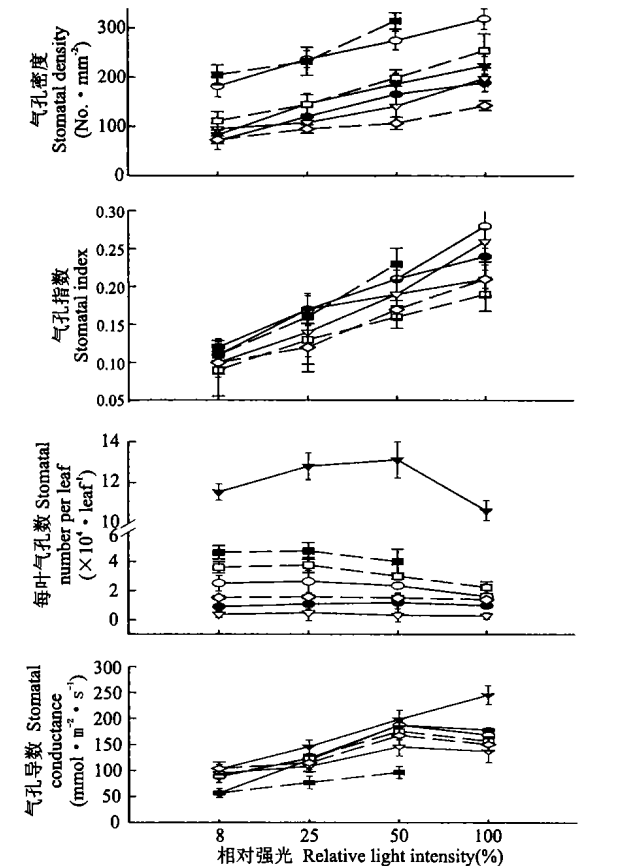


图 1 不同光强下冠层种(实线)和中层种(虚线)叶片气孔密度、单位叶片气孔总数、气孔指数和气孔导度

Fig. 1 Stomatal density, numbers of stomata per leaf, stomatal index and stomatal conductance in leaves of canopy (solid lines) and middle-layer (dashed lines) species growing under different irradiances (vertical lines indicate standard errors).

●望天树 *Shorea chinensis*; ○绒毛番龙眼 *Pometia tomentosa*; ▼团花 *Anthocephalus chinensis*; √滇南红厚壳 *Calophyllum polyanthum*; ■玉蕊 *Barringtonia pendula*; □藤黄 *Garcinia hanburyi*; ◇滇南风吹楠 *Horsfieldia tetratapa*.

的差异不明显 ( $P > 0.05$ ). 种间的方差分析还表明, 绒毛番龙眼和玉蕊的气孔密度较大, 滇南红厚壳和团花的保卫细胞最长. 随着光强升高, 7 种植物的气孔密度、气孔指数都升高(图 1a, c), 保卫细胞的长度虽稍有增大, 但变化不显著(表 1). 这说明这几种植物气孔密度和气孔指数受光强影响较大, 保卫细胞的长度受光强影响较小. 另外, 随着光强的升高, 单叶气孔数却没有表现出类似气孔密度的变化特征, 在较低的光强下较大(图 1b).

除团花外, 其它 6 种植物的气孔导度在 50% 光强处最大, 在全光下降低(图 1d). 相关分析表明, 7 种植物叶片的气孔密度与单位叶面积呈明显负相关(图 2), 与气孔导度的相关性不显著(图 3).

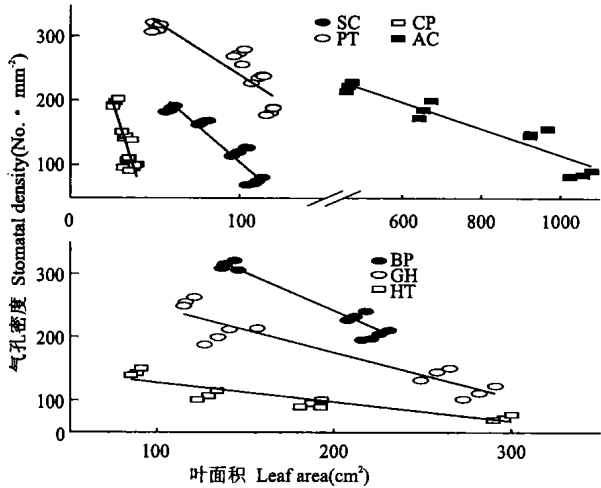


图 2 不同光强下 7 种植物叶面积和气孔密度的关系  
Fig. 2 Relationship between leaf area and stomatal density in seven seedlings grown under different irradiances.  
SC: 望天树 *Shorea chinensis*; PT: 绒毛番龙眼 *Pometia tomentosa*; CP: 滇南红厚壳 *Calophyllum polyanthum*; AC: 团花 *Anthocephalus chinensis*; BP: 玉蕊 *Barringtonia pendula*; GH: 藤黄 *Garcinia hanburyi*; HT: 滇南吹风楠 *Horsfieldia tetrataphala*. 下同 The same below.

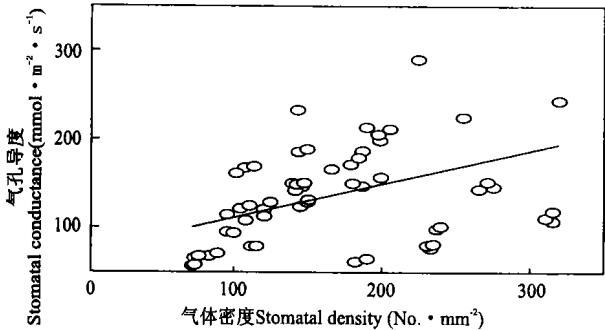


图 3 不同光强下 7 种植物气孔密度和气孔导度的关系  
Fig. 3 Relationship between stomatal density and stomatal conductance in seven seedlings grown under different irradiances.

3.2 不同光强下气孔特性的可塑性

由图 4 可见, 7 种植物气孔特征平均可塑性大小顺序为: 气孔导度 > 气孔密度 > 气孔指数 > 单位叶气孔数. 方差分析表明, 7 种植物的气孔密度和气孔导度的可塑性存在极显著差异 ( $F = 3.23 > F_{0.05} = 2.29$ ),

$F = 3.87 > F_{0.05} = 2.31$ ), 而单位叶气孔数和气孔指数的可塑性差异不明显 ( $P > 0.05$ ). 种间的方差分析还表明, 望天树和团花气孔密度的可塑性较大; 望天树、绒毛番龙眼和团花气孔导度的可塑性较大. 将 7 种植物按冠层和中层树种两类不同的生活型划分后进行的方差分析表明, 冠层树种的叶片气孔密度和气孔导度的可塑性明显比中层树种大(表 2).

表 2 两类不同生活型树种(冠层种和中层种) 4 个气孔特性的可塑性  
Table 2 Phenotypic plasticity index for the four variables of stomatal characteristics for canopy and middle-layer species

参数 Parameters	冠层种 Canopy species	中层种 Middle-layer species	显著性 Significance
气孔密度 Stomatal density	0.54	0.39	*
单位面积气孔数 Numbers of stomata per leaf	0.30	0.27	ns
气孔指数 Stomatal index	0.46	0.42	ns
气孔导度 Stomatal conductance	0.56	0.43	*

\*  $P < 0.05$ .

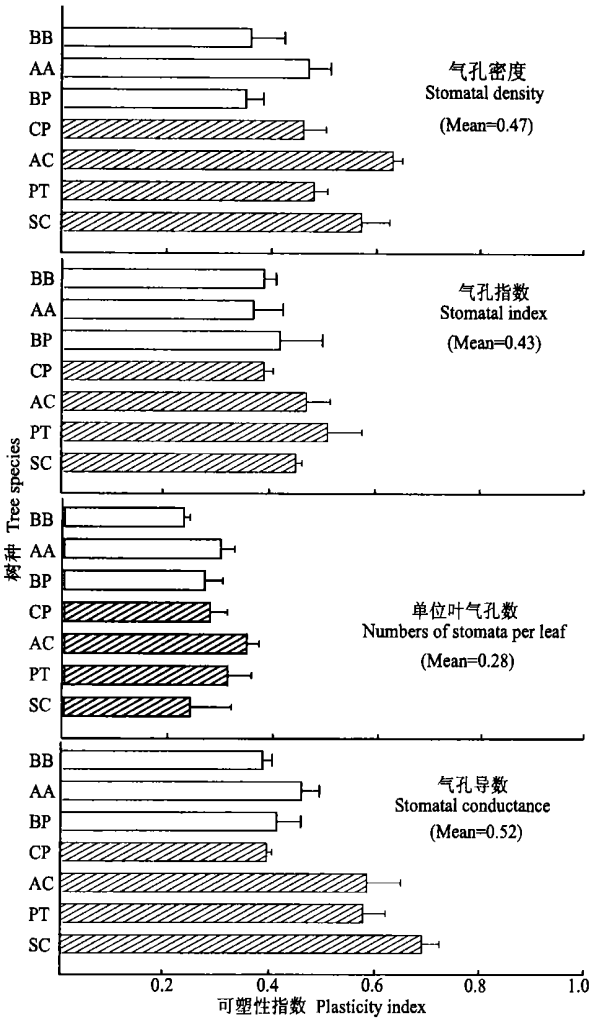


图 4 不同光强下冠层种(实线)和中层种(虚线) 叶片 4 个气孔特性的表现型可塑性指数  
Fig. 4 Phenotypic plasticity index for the four variables of stomatal characteristics for canopy (solid bar) and middle-layer (dashed bar) species growing under different irradiances.

## 4 讨 论

一般说来,生长在高光强下的植物通常比低光强下的植物具有较高的气孔密度<sup>[5]</sup>,但植物气孔密度对环境因子的适应性还有一些值得探讨的结论。Mott<sup>[15]</sup>报道,豚草(*Ambrosia cordifolia*)由遮荫环境的气孔下生的叶,在高光强时变为气孔双面叶。在此后的研究中指出,近轴面气孔密度在高光强下降低,而远轴面气孔密度在高光强下增加<sup>[16]</sup>。本研究中,生长在高光强下的7种植物都增加了它们的气孔密度,但保卫细胞的长度没有明显的变化,说明光强对气孔的不同特性的影响是不同的。单位叶气孔数在较低光强下较大,与低光强下较大的叶面积有关,而叶面积与气孔密度呈负相关,表明植物叶面积与气孔密度之间可能存在一定的协调性。气孔指数常作为气孔分化强度的指标。早期研究认为,气孔指数受湿度而不是光强的影响<sup>[21]</sup>,但这种环境条件对气孔分化的调节机理至今仍不清楚。本研究中,7种植物气孔指数在高光强下都升高,表明光强对气孔指数还是有些影响。

气孔导度的变化是植物叶片气体和水分交换的控制因子,是生态环境引起的种内变异的特征<sup>[11]</sup>。有一些研究表明,气孔密度与最大气孔导度密切相关<sup>[4]</sup>。在植物-大气相互作用中,包括植物本身的生理因子和环境条件都对气孔导度有影响。本研究中,7种植物的气孔导度与气孔密度的相关性不显著,这与多种因素对气孔导度的共同作用有关。

表现型的可塑性(phenotypic plasticity)是植物为适应环境变化在生理和形态上发生的变化,是植物克服环境异质性的的重要途径,并被认为是具有生态适应对策性的意义。高的可塑性常常与对环境具有高的潜在适应能力相关<sup>[20]</sup>。在森林生态系统内,不同生活型植物的可塑性一直有不同的结论。很早就有人认为,早期演替植物种比晚期演替植物有更大的适应能力<sup>[2]</sup>。对温带森林的研究表明,中间演替树种比早期和晚期演替树种有更大的表现型可塑性<sup>[17]</sup>,中间种能够适应较宽范围的生态环境<sup>[1]</sup>。最近报道表明,热带森林林窗种比林下种在生理和形态上具有更大的表现型可塑性<sup>[22]</sup>。本研究中,冠层树种气孔特性的可塑性比中层树种大,表明冠层树种比中层树种具有更宽的环境适应能力。植物在异质环境里的进化可能导致对较宽范围环境的普遍性适应,也可能对异质环境的一部分特化(specialization)<sup>[3]</sup>。特化假说认为,植物生境选择的过程导致特有的生态型,使植物性状更大程度地特化,从而使生物多样性增加;同时,在适宜环境中的特化也增加了它的可塑性。本文对两类不同生活型植物气孔特

性的研究结论支持这一观点。

## 参考文献

- 1 Abrams MD, Mostoller SA. 1995. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understorey sites during a drought. *Tree Physiol*, **15**: 361~370
- 2 Bazzaz FA. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann Rev Ecol Syst*, **10**: 351~371
- 3 Bazzaz FA. 1996. Plants in Changing Environments: Linking Physiological Population, and Community Ecology. Cambridge: Cambridge University Press.
- 4 Bjorkman O, Kludlow MM, Morrow PA. 1972. Effects of Light Intensity During Growth of *Atriplex Patula* on the Capacity of Photosynthetic Reactions, Chloroplast Components and Structure. Washington: Carnegie Institute of Washington Yearbook, 71. 115~135
- 5 Boardman NK. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann Rev Plant Physiol*, **28**: 355~377
- 6 Cai K-Z (蔡昆争), Luo S-M (骆世明). 1999. Effects of shading on growth, development and yield formation of rice. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **10**(2): 193~196 (in Chinese)
- 7 Cai Z-Q (蔡志全), Cao K-F (曹坤芳), Feng Y-L (冯玉龙). 2002. Acclimation to different irradiances of foliar photosynthetic apparatus in three tropical woody species. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14**(4): 493~496 (in Chinese)
- 8 Chen L-Q (陈立群), Sun Q-G (孙启高), Li G-S (李承森). 2000. Stomatal parameters as indicators of atmospheric CO<sub>2</sub> levels. In: *Advances in Plant Sciences*. Beijing: Bioscientific Publishers Limited. 179~186 (in Chinese)
- 9 Chen LQ, Li CS, Chaloner WG. 2001. Assessing the potential for the stomatal characters of extant and fossil Ginkgo leaves to signal atmospheric CO<sub>2</sub> change. *Am J Bot*, **88**: 1309~1315
- 10 Darwin F. 1898. Observations on stomata. *Phil Trans R Soc B*, **190**: 531~621
- 11 Dawson TE, Broyer TC. 1993. Effect of aeration, water supply and nitrogen source on growth and development of *Tupalo gum* and *Bald cypress*. *Ecology*, **53**: 626~634
- 12 Hou J-S (侯金生), Chen W-L (陈伟烈), Wang X-L (王勋陵). 1994. Morphological and anatomical features of *Quercus section suber* and its adaptation to the ecological environment. *Acta Bot Sin* (植物生态学报), **18**: 219~227 (in Chinese)
- 13 Hou X-Q (贺新强), Lin Y-H (林月惠), Lin J-X (林金星). 1998. Research on the relationship between stomatal density and changes of carbon dioxide in near century. *Chin Sci Bull* (科学通报), **43**(8): 860~862 (in Chinese)
- 14 Liang C (梁春), Lin Z-F (林植芳), Kong G-H (孔国辉). 1997. Photosynthesis-light response characteristics of subtropical tree species seedling under different irradiances. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **8**(1): 7~11 (in Chinese)
- 15 Mott KA, Gibson AC, O'Leary JW. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant Cell Environ*, **5**: 455~460
- 16 Mott KA, Michaelson O. 1991. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). *Am J Bot*, **78**: 76~79
- 17 Neuner G, Bannister P. 1995. Frost resistance and susceptibility to ice formation during natural hardening in relation to leaf anatomy in three evergreen tree species from New Zealand. *Tree Physiol*, **15**: 371~377
- 18 Rawson HM, Constable GA, Howe GN. 1980. Carbon production in sunflower cultivars in field and controlled environment II. Leaf growth. *Aust J Plant Physiol*, **7**: 575~586
- 19 Salisbury EJ. 1927. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Phil Trans R Soc B*, **216**: 1~65
- 20 Strauss-Debenedetti S, Bazzaz FA. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia*, **87**: 377~387
- 21 Ticha I. 1982. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves VII. Stomatal density and sizes. *Photosynthetica*, **16**: 375~381
- 22 Valladares F, Wright SJ, Lasso E. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, **81**: 1925~1936
- 23 XU G-Y (徐程扬). 2001. Response of structural plasticity of *Tilia amurensis* sapling crowns to different light conditions. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **12**(3): 339~343 (in Chinese)

作者简介 蔡志全,男,1973年生,硕士,助理研究员,主要从事植物生理生态研究,已发表论文6篇。E-mail: czq@xtbg.org.cn