

叶片气孔分布及生理特征对环境胁迫的响应

王碧霞¹, 曾永海², 王大勇², 赵蓉², 胥晓¹

(1. 西华师范大学生命科学学院, 四川 南充 637002; 2. 冕宁县治勒自然保护区, 四川 冕宁 615600)

摘 要: 从干旱、遮荫、盐胁迫、重金属以及 CO₂ 浓度 5 个方面综述了植物叶片的气孔分布及其特性在不同胁迫环境下出现的形态和生理差异。结果表明: (1) 干旱胁迫导致大多数植物叶片的气孔密度增大, 气孔开度减少, 而气孔的分布则随物种和胁迫程度不同而出现差异。 (2) 遮荫环境导致多数植物的气孔数量和气孔密度减小, 气孔的形状发生改变, 植物的气孔导度和净光合速率均明显降低。 (3) 盐胁迫将减少植物的叶片面积, 改变叶片的组织结构, 增加叶片的气孔密度, 降低植物的气孔导度和净光合速率。 (4) 重金属胁迫则导致植物的气孔导度和胞间 CO₂ 浓度均呈现降低趋势。 (5) 大多数研究都表明叶片的外部形态及其气体交换等特征在提升 CO₂ 浓度后将受到显著影响。

关键词: 气孔分布; 环境胁迫; 气孔导度; 响应

中图分类号: Q945.79 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2010)02-0122-05

气孔是植物表皮的一个特殊结构, 一般由成对的保卫细胞以及保卫细胞之间的孔隙组成^[1], 它是植物与外界环境进行 CO₂ 和 H₂O 等气体交换的重要通道, 其孔径大小直接决定着植物的蒸腾和光合作用^[2]。已有研究表明, 在胁迫环境下生长的一些植物叶片的气孔数目及分布状况会发生变化, 且其气体交换也会受到显著影响^[3]。这些研究均一致表明气孔可以通过保卫细胞对环境及内源信号的感知而对胁迫环境作出响应, 以此减轻胁迫程度和提高植物的抗性^[2]。然而, 针对植物在胁迫环境下叶片气孔分布的规律性问题还尚未达成共识, 尤其是胁迫环境下植物叶片的气孔行为及其区域异质性尚缺乏深入的研究。因此, 本文根据前人的研究结果, 初步分析和总结了植物叶片在干旱、遮荫、盐胁迫和重金属污染等多种胁迫环境下表现出的气孔分布及其特性变化, 以供该领域科研工作者参考。

1 植物叶片气孔分布规律及其特征

前人的研究表明, 气孔在植株叶片上的分布特征主要是由遗传因素决定的, 有时可以找到规律^[4]。一般来说, 在同一株植物上, 低处着生的叶片气孔比高处的较大而数量较少^[5], 并且其气孔密度随之从低到高、叶片面积从大到小而逐渐改变^[4], 如果是气孔两面生的植物叶片, 则上下表皮的气孔密度都逐渐增加。针对此现象, Salisbury 认为植物高处着生

的叶片气孔密度大是植物的一个特征, 与单个叶片的面积无关^[6]。从植物基部到顶部气孔密度变大, 气孔大小逐渐变小等规律性的变化可能与不同部位叶片的内外因素相关, 尤其是与水分的逐渐减少有关。我国学者尹秀玲等人研究了蔷薇科 12 属代表植物和同属异种植物的气孔密度后发现除“牛迭肚”外, 其余 11 种植物都是植株尖端大, 植株中部居中, 植株基部小^[7]。该研究结果与 Salisbury 的推论一致。

还有一些研究表明, 在同一叶片上, 不同部位的单位面积的气孔数量差异也较明显。如有的植物叶片气孔密度是从叶基到叶顶逐渐减少, 有的在叶中部呈现最高。一般来说, 气孔密度是从叶中脉到叶边缘逐渐增加, 尽管这种变化有时不明显^[4]。如 Poole 等人在赤皮杨 (*Alnus glutinosa*) 的叶片上发现气孔指数有单个叶内的变化^[8]。通常情况下, 同种植物单个叶片的气孔密度排序为叶基 > 叶中 > 叶尖。但也有例外, 如张文杰等人的试验却发现吊兰的气孔密度是从叶基到叶尖逐渐增大^[9]。此外, 郝建军等人发现禾谷类植物在同一叶片上单位面积的气孔数目, 叶尖端和中脉部分较茎部位和叶缘的多^[10], 而李杨汉则发现近叶尖、叶缘部分气孔较多^[11], 董天英等发现向日葵等 10 种常见植物的叶片在不同部位的气孔密度无明显规律性^[12], 向刚等发现气孔在黄连叶片下表皮各叶脉之间呈随机分

收稿日期: 2009-10-22

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30771721); 西华师范大学博士科研启动基金(08B074)

作者简介: 王碧霞(1977—), 女, 四川南充人, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态。E-mail: 696wbx@163.com。

通讯作者: 胥晓, E-mail: xuxiao_cwnu@163.com。

布,且气孔的排列具有一定的方向性,即保卫细胞的长轴与叶脉平行^[13]。Lawson 和 Weyers 发现植物菜豆叶片的气体交换在叶表面上变化较大,尤其是净光合速率和气孔导度^[14]。由此看来,不同的植物其叶片上的气孔分布特征差异较大,并无统一的分布规律。

就气孔本身的特征而言,大量研究结果认为,气孔密度可能与气孔长度、宽度及叶面积有关。如马之胜等对桃亚属植物 6 个种的叶片研究后发现,气孔密度与气孔长、宽均呈显著负相关^[15],这与葡萄、柑橘、梨和苹果上的结果是一致的,气孔密度大时气孔开度就小,说明叶片进行光合作用等生理活动需一定数量的气孔面积;贾云云证明草莓品种的气孔长度、宽度与果实大小均呈极显著相关,气孔长度和宽度与叶面积也呈极显著或显著相关^[16];张延龙和牛立新的实验表明,在同种葡萄内不同类型间叶片大者,其叶片气孔比密度亦大,但单纯的气孔密度与叶片大小无关^[17]。然而,张纪英和杨风云对几种落叶果树不同种间的气孔密度与长度进行相关分析后,认为两者没有显著的相关关系^[18]。

上述实验结果反映了植物气孔密度的大小与叶片在植株上的着生位置、气孔在叶片上的着生位置、气孔本身的长度和宽度以及叶面积等有一定的联系。尽管部分文献的结论并不完全吻合,但大多数研究表明,水分的逐渐减少可能导致气孔密度从植物基部到顶部逐渐变大,而气孔大小逐渐变小的现象。叶片不同部位的气孔,其气孔密度差异较大。一般来说气孔密度从叶片中脉部分到叶片边缘逐渐增加。气孔密度可能和自身的长度、宽度以及所处叶片位置有关。

2 干旱胁迫下植物叶片气孔分布及其特性

从国内的研究工作来看,我国学者那日等、杨惠敏等和温国胜等分别发现白沙蒿、春小麦和臭柏随着土壤干旱程度的加剧,叶片气孔密度呈上升趋势,气孔分布趋向均匀^[19~21]。赵瑞霞等也发现生长于干旱环境中的小麦,其叶片下表皮细胞和气孔器均变小,叶脉变密,气孔密度增大^[22]。另外,干旱胁迫下单片叶内的气孔数量也有差异,如尹秀玲等人发现在干旱条件下,植物叶片基部和中部的气孔密度大,在水肥条件好的情况下叶片尖端的气孔密度大^[7],植物的这一现象可能与环境的适应性有关^[23~25]。

从国外的文献来看,植物气孔行为的变化与环

境的适应性具有紧密联系的现象已经得到公认^[26~30]。如,早在 20 世纪 60 年代原苏联学者马克西莫夫在其专著《植物生理学教程中》就介绍过“查连斯基定律(закон Запенского)”^[31]:叶子的结构随着着生部位的不同而不同。中、旱生植物随叶片着生部位提高愈益表现出旱生植物特点,气孔变小、密度提高。此结论也被国内的许多研究所证实^[19~22]。同时,在干旱胁迫下植物叶片气孔密度增加并伴随气孔开度减少的现象在一些研究中有报道。如干旱使山豆的气孔密度显著升高,气孔开度显著减小^[32];自然干旱使梨树叶片的气孔密度增大,气孔相对开度变小^[33];水分胁迫使大豆叶片气孔密度增加,气孔开口大小和单位叶面积的气孔相对面积减小^[34]。于海秋等也指出,玉米叶片的气孔在土壤中度干旱下其密度增大,但气孔的长度、宽度则明显减小^[35]。

综上所述,在干旱胁迫环境中生长的大多数植物,其气孔密度增大,气孔开度减少,而气孔特性的具体变化则随物种和干旱程度而出现不同的特点。

3 遮荫处理后植物叶片气孔分布及其特性

有关遮荫处理后植物叶片气孔分布及其特性的文献相对较少。马丁认为,生长在阴地比生长在阳地的植物,气孔数量要少,但形状要大^[5]。Onwuemei 和 Johnston 也发现遮荫能降低薯蓣和木薯上下叶表面的气孔密度,并形成更大、更薄的叶片,而且其生物量也变得更低^[36]。徐坤等人在研究土壤水分胁迫与遮荫对生姜生长特性的影响中证实:在相同土壤水分条件下,遮光会使叶片气孔密度减少,叶片上表皮气孔变大,下表皮气孔变小,并且气孔的这种变化与叶片蒸腾速率的降低相协调,因而在形态上表现为气孔密度降低,气孔面积减小^[37]。该现象也与韦海建等对白三叶草的研究相符^[38]。他们推测,较强光照下白三叶草气孔密度较高的原因可能是高光强促进了气孔发生分化,或者是强光高温导致一定程度的干旱而使气孔密度上升,进而影响到光合上升,同时导致气孔开度减小,最终表现为蒸腾较小^[38]。然而,Pazourek 对鸢尾属的叶子进行的试验结果却表明,随着光强度的减少,气孔密度会增加^[39]。此外,施建华等人发现胡杨阳生叶片的气孔导度高于阴生叶片的气孔导度,且阳生叶气孔导度的季节变幅大于阴生叶^[40];刘悦秋等人发现在遮荫条件下异株荨麻的气孔导度明显下降,遮荫程度越高,气孔导度越低^[41]。Fay, Pasternak, Bauer 等认为,

减少太阳辐射(如人工遮光或云层遮荫)通常降低作物叶片的净光合速率,引起气孔的快速关闭,研究结果基本一致^[42~44]。因此,绝大多数研究表明遮荫处理会促使多数植物的气孔数量减少,气孔密度会变小,气孔的形状发生改变,植物的气孔导度和净光合速率降低。

4 盐胁迫处理后植物叶片气孔分布及其特性

有关盐胁迫下植物叶片气孔分布及其特性的研究大部分集中于气孔导度、光合速率和蒸腾速率等生理过程。如 Downton 等发现菠菜叶片在 450 mmol/(m²·s)浓度下的气孔导度下降 70%,而且胞间 CO₂ 浓度也随着下降^[45]。Turhan 和 Eris 在对草莓的研究中也证实了长期的盐胁迫会导致植物的气孔导度降低^[46]。然而,Bray 和 Reid 对该方面的研究进行得非常深入^[47]。他们发现,盐胁迫会降低植物 *Phaseolus vulgaris* 的叶面积和叶片体积,叶肉中的栅栏组织将变得更密集,而胞间空隙减少,并且盐胁迫还将增加单位面积上的表皮细胞数量和栅栏组织细胞数量,增加下表皮的的气孔密度,但单位面积上细胞数量减少。此外,盐胁迫还降低了上下表皮的气孔指数、细胞体积、细胞相对膨胀率、叶间隔期指数、叶的鲜干重、和比叶面积^[47]。我国学者赵姝丽等以水稻为试材测定了不同浓度盐胁迫下叶片气孔的变化,其结果表明,在不同盐胁迫程度下,剑叶气孔密度均受到了明显的影响,总的趋势是随着盐胁迫程度的增加剑叶气孔密度增大,但品种间有一定的差异,这说明不同品种水稻的剑叶气孔密度受到盐胁迫的影响不同^[48]。同时,他们还发现盐胁迫下剑叶气孔密度的增加与叶面积的减少有着密切的联系^[48]。沈禹颖利用扫描电镜对三种盐生境植物叶表皮的观测结果表明,随着盐浓度的升高,植物叶表皮腺毛数显著增加,或其形状也有所改变,气孔下陷,且气孔数也增多,说明植物在盐渍环境下有相应的调整外部结构的适应能力^[49]。上述文献表明盐胁迫会减少植物叶片面积,改变叶片的组织结构,增加叶片的气孔密度,降低植物的气孔导度和净光合速率。

5 重金属处理后植物叶片气孔分布及其特性

目前,有关重金属在植物上的研究主要集中在作物体内的积累和转移方面,只有极少量文章报道了重金属胁迫下植物光合系统、气孔因素的变化。

如胡彦等人研究了 Cd²⁺ 胁迫对辣椒品种的影响,发现 Cd²⁺ 胁迫下辣椒叶片的气孔导度和胞间 CO₂ 浓度降低,促使其净光合速率减小^[50]。杨振德等人用溶液培养法研究了铝胁迫对巨尾桉幼苗生长及某些生理特性的影响。结果表明,在铝胁迫下,叶片面积减少,生长受阻^[51]。明华等人在盆栽条件下研究铅处理对玉米叶片的影响时发现,在不同浓度的 Pb 胁迫下,气孔导度下降,胞间 CO₂ 浓度降低,气孔有关闭的趋势,其净光合速率随玉米叶片的气孔导度和胞间 CO₂ 浓度降低而下降^[52]。宋庆安等人在研究镉矿区土壤复合重金属污染对白玉兰的光合生理中也发现重度污染会降低气孔导度^[53]。然而,祖元刚等人在研究豚草叶片和果实气体交换特性与 11 种土壤重金属相关性时发现 Ni 和 Cr 的轻度污染与豚草叶片、果实的气孔导度具有显著相关性^[54]。因此,上述文献表明在重金属胁迫下植物的气孔导度和胞间 CO₂ 浓度均呈现降低趋势。

6 CO₂ 浓度增加后植物叶片气孔分布及其特性

有关 CO₂ 浓度增加对植物叶片气孔分布及生理特性影响的文献相对较多,但研究结果却并不一致。Knapp 等在北美大蓝茎草 (*Andropogon gerardii*) 和鼠尾草 (*Salvia pitcheri*) 中发现,高浓度 CO₂ 条件下气孔密度明显降低^[55];杨惠敏和王根轩发现随 CO₂ 浓度的升高春小麦叶片的气孔密度有明显的下降趋势,其分布也趋向均匀^[28];Gray 等认为高浓度 CO₂ 能抑制拟分生组织分裂,以致气孔数目减少^[56]。然而,Bettarini 等却发现 CO₂ 浓度变化对小麦气孔发生影响不大^[57];Poole 等人也认为 CO₂ 倍增对赤皮杨 (*Alnus glutinosa*) 叶片气孔空间分布格局变化具有影响,它显著增加气孔指数和光合能力,降低气孔导度,但对气孔密度则无明显影响^[8];Luomala 等还发现,欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 气孔发生对 CO₂ 不敏感,而温度升高时其气孔密度才明显降低^[58]。Malone 等人发现提升 CO₂ 浓度能改变 C₃ 植物的气孔密度,但对 C₄ 植物的气孔密度没有显著影响^[21]。Bray 和 Reid 等人发现,CO₂ 浓度的升高将增加叶面积,减少表皮细胞和栅栏组织细胞的密度,增加叶的鲜重和干重,但气孔却没有增加^[47]。在高 CO₂ 浓度下表皮的胞间空隙体积、细胞面积、气孔指数、胞间空隙和上表皮的体积密度减少,栅栏组织的体积密度增加,叶片厚度、栅栏组织细胞长度和体积、海绵组织的体积密度比对照高得多^[47]。因此,尽管增加 CO₂ 浓度

对植物叶片气孔分布及生理特性影响的研究方面还存在争议,但从大量的研究结果来看,植物一旦生长在高 CO_2 浓度环境中,叶片的外部形态及其气体交换等将受到显著影响。

7 小结与展望

作为叶片与外界环境进行气体和水分交换的重要通道,气孔对植物的光合和蒸腾作用具有重要的意义。当植物遭受环境胁迫时,它会作出各种响应以减轻胁迫,从而提高植物的抗逆性,如通过保卫细胞对环境和内源信号的感知,调节水分运输和光合作用达到平衡,使植物在不损失过多水分的同时也能维持一定的光合能力。然而,植物叶片气孔分布及其特性对胁迫环境的响应是个非常复杂的生理过程,它涉及到细胞分化、物质运动、生理生化反应等多种生物学反应的内在机制。同时,它还受植物所处环境的光照、温度、水分、紫外辐射、 CO_2 浓度、土壤养分等外在因子,以及试验材料、试验方法和试验条件等内在因素的影响。尽管一些文献中的研究结论并不完全吻合,甚至不同研究者用相同材料得出相反的结论,但从气孔分布及其生理特性的变化规律来看,大多数文献的研究结果仍然保持了一致性。

目前,关于气孔的研究主要集中在作物、蔬菜和花卉等一些气孔容易观察的植物和少数几种旱作作物上,特别注重于对气孔形状、发育及生理活动等方面的深入研究,而气孔对其它不良环境的适应性反应的研究工作则相对开展较少,尤其是在盐胁迫、遮荫、紫外辐射和重金属等方面尚待进一步深入。从取材部位来看,绝大多数试验在气孔研究中都是取气孔数量相对稳定的叶片中脉部分,忽略了叶片不同区域的异质性。然而 Lawson 和 Weyers 的研究表明,在相同叶片上不同部位的气孔分布及其特性也具有差异性^[14]。因此,叶片气孔特性的异质性及其对胁迫环境响应的差异还应引起人们的重视。

此外,从研究发展的过程来看,对气孔的研究已经从最初的细胞骨架、角质层发展到了新类型的基因和分子通路。研究方法也从运用简单的测量工具进行观测计数,发展到以液氮固定样品,冷冻扫描电镜观察和图像分析相结合的气孔研究。研究试材也从单子叶植物、蜡叶标本转移到叶表皮被有绒毛和凹凸不平的植物上。而且,随着近年来实验手段的不断改进、基因工程、分子标记以及电子技术的发展,该领域内的研究逐渐呈现出两个发展趋势:一方面深入研究气孔发生的机制;另一方面探究气孔与环境的相关性。

参考文献:

- [1] 郑玉龙,姜春玲,冯玉龙.植物的气孔发生[J].植物生理学通讯,2005,41(6):847—850.
- [2] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. Nature, 2003, 424: 901—908.
- [3] Qiang W Y, Wang X L, Chen T, et al. Variations of stomatal density and carbon isotope values of *Picea crassifolia* at different altitudes in the Qilian Mountains[J]. Trees, 2003, 17: 258—262.
- [4] 马清温,李凤兰,李承森.气孔参数的变异系数和影响因素[J].北京林业大学学报,2005,27:19—23.
- [5] 马丁.气孔[M].北京:科学出版社,1987:10—30.
- [6] Salisbury E J. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biologic, 1972, 216: 1—65.
- [7] 尹秀玲,温静,刘欣.蔷薇科 12 属代表植物叶片气孔密度研究[J].北方果树,2008,(1):4—6.
- [8] Poole I, Tlawson T, Weyers J D B, et al. Effect of elevated CO_2 on the stomatal distribution and leaf physiology of *Alnus glutinosa*[J]. New Phytologist, 2000, 145: 511—521.
- [9] 张文杰,张文博,赵兰芝.土培和水培吊兰叶片气孔特性比较研究[J].南方农业,2008,2(8):45—47.
- [10] 郝建军.植物生理学[M].北京:化学工业出版社,2005:126.
- [11] 李杨汉.植物学[M].上海:科学技术出版社,1978:144.
- [12] 董天英,尹秀玲.植物气孔在叶片上分布状况的观察[J].生物学报,1992,(4):8,23.
- [13] 向刚,傅体华,贾明娟,等.3种黄连叶片表皮特征研究[J].四川农业大学学报,2006,24(3):337—343.
- [14] Lawson T, Weyers J. Spatial and temporal variation in gas exchange over the lower surface of *Phaseolus vulgaris* L. primary leaves[J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50: 1381—1391.
- [15] 马之胜,贾云云,宣立峰.桃树叶片气孔大小的研究[J].江西农业学报,2008,20(6):46—47.
- [16] 贾云云.草莓品种叶片气孔特征观察及与叶片果实相关性初探[J].河北省科学院学报,1994,11(3):396—399.
- [17] 张延龙,牛立新.中国葡萄属植物叶片气孔特征的研究[J].植物研究,1997,17(3):315—319.
- [18] 张纪英,杨风云.几种落叶果树叶片气孔性状观察[J].邯郸农业高等专科学校学报,2001,18(4):14—18.
- [19] McCree K J, Davis S D. Effect of water stress and temperature on leaf size and on size and number of epidermal cells in grain sorghum[J]. Crop Science, 1974, 14: 751—755.
- [20] Cutler J M, Rains D W, Loomis R S. The importance of cell size in the water relations of plants[J]. Physiologia Plantarum, 1977, 40: 225—260.
- [21] Malone S R, Mayeux H S, Johnson H B, et al. Stomatal density and aperture length in four plant species grown across a subambient CO_2 gradient[J]. American Journal of Botany, 1993, 80(12): 1413—1418.
- [22] Yang H M, Wang C X. Leaf stomatal densities and distribution in *Triticum aestivum* under drought and CO_2 enrichment[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2001, 25: 312—316.
- [23] Zhang Y P, Wang Z M, Wu Y C, et al. Stomatal characteristics of

- different green organs in wheat under different irrigation regimes[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006,32:70—75.
- [24] Quarrie S A, Jones H G. Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1977,28:192—203.
- [25] Spence R D, Wu H, Sharpe P J H, et al. Water stress effects on guard cell anatomy and the mechanical advantage of the epidermal cells[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1986,9:197—202.
- [26] Martinez J P, Silva H, Ledent J F, et al. Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.)[J]. *European Journal of Agronomy*, 2007,26(1):30—38.
- [27] 那 日,杨 生,黄洪云.电场处理后白沙蒿气孔密度及分布对沙地干旱胁迫的响应[J]. *干旱地区农业研究*, 2005,23(4):151—154.
- [28] 杨惠敏,王根轩.干旱和 CO₂ 浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响[J]. *植物生态学报*, 2001,25(3):312—316.
- [29] 温国胜,张明如,张国盛,等.干旱条件下臭柏的生理生态对策[J]. *生态学报*, 2006,26(12):4059—4065.
- [30] 赵瑞霞,张齐宝,吴秀英,等.干旱对小麦叶片下表皮细胞、气孔密度及大小的影响[J]. *内蒙古农业科技*, 2001,(6):6—7.
- [31] 马克西莫夫 H A. 植物生理学简明教程(下册)[M]. 北京:高等教育出版社,1953:554—556.
- [32] 杨惠敏,张晓艳,王根轩,等.干旱条件下两种山豆气孔特性及种子 ODAP,粗蛋白和淀粉积累的研究[J]. *兰州大学学报*, 2004,40(1):64—67.
- [33] 高秀萍,张勇强,童兆平,等.梨树在自然干旱条件下叶片解剖学特征[J]. *山西农业科学*, 2001,29(1):62—64.
- [34] 高彦萍,冯 莹,马志军,等.水分胁迫下不同抗旱类型大豆叶片气孔特性变化研究[J]. *干旱地区农业研究*, 2007,25(2):77—79.
- [35] 于海秋,王晓磊,蒋春姬,等.土壤干旱下玉米幼苗解剖结构的伤害进程[J]. *干旱地区农业研究*, 2008,26(5):143—147.
- [36] Onwueke I C, Johnston M. Influence of shade on stomatal density, leaf size and other leaf characteristics in the major tropical root crops, tannia, sweet potato, yam, cassava and taro[J]. *Experimental Agriculture*, 2000,36(4):509—516.
- [37] 徐 坤,邹 琦,赵 燕.土壤水分胁迫与遮荫对生姜生长特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2003,14(10):1645—1648.
- [38] 韦海建,杨惠敏,赵 亮.遮荫环境对白三叶草气孔和光合特性的影响[J]. *草业科学*, 2007,24(10):94—97.
- [39] Pazourek J. The effect of light intensity on stomatal frequency in leaves of *Iris hollandica* hort. var. *wedgwood* [J]. *Biologia Plantarum*, 1970,12(2):208—215.
- [40] 施建华,常宗强,苏永红,等.胡杨叶片气孔导度特征及其对环境因子的响应[J]. *西北植物学报*, 2008,28(1):125—130.
- [41] 刘悦秋,孙向阳,王 勇,等.遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响[J]. *生态学报*, 2007,27(8):3457—3464.
- [42] Fay P A, Knapp A K. Response to short-term reductions in light in soybean leaves: effects of leaf position and drought stress[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 1998,159(5):805—811.
- [43] Pasternak D, Wilson G L. Differing effects of water deficit on net photosynthesis, respiration and transpiration of apple leaves[J]. *Plant Physiology*, 1974,16:565—583.
- [44] Bauer P J, Sadler E J, Frederick J R. Intermittent shade on gas exchange of cotton leaves in the humid southeastern USA[J]. *Agronomy Journal*, 1997,89(2):163—166.
- [45] Downton W J S, Grant W J R, Robinson S P. Photosynthetic and stomatal responses of spinach leaves to salt stress[J]. *Plant Physiology*, 1985,77:85—88.
- [46] Turhan E, Eris A. Growth and stomatal behavior of two strawberry cultivars under long-term salinity stress[J]. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2007,31:55—61.
- [47] Bray S, Reid D M. The effect of salinity and CO₂ enrichment on the growth and anatomy of the second trifoliate leaf of *Phaseolus vulgaris* [J]. *Canadian Journal of Botany*, 2002,80(4):349—359.
- [48] 赵姝丽,陈温福,马殿荣,等.盐胁迫对水稻叶片气孔特性的影响[J]. *栽培管理*, 2006,(6):26—29.
- [49] 沈禹颖.三种盐生植物叶表的扫描电镜观察(简报)[J]. *草业学报*, 1997,3(6):32—36.
- [50] 胡 彦,陈 沁,邓志瑞,等.辣椒光合系统对重金属 Cd²⁺ 胁迫的响应[J]. *上海大学学报(自然科学版)*, 2005,5(11):531—534.
- [51] 杨振德,方小荣,牟继平.铅对桉树幼苗生长及某些生理特性的影响[J]. *广西科学*, 1996,3(4):30—33.
- [52] 明 华,曹 莹,胡春胜,等.铅胁迫对玉米光合特性及产量的影响[J]. *玉米科学*, 2008,16(1):74—78.
- [53] 宋庆安,李志辉,童方平,等.白玉兰光合生理特性对镉矿区土壤复合重金属胁迫的响应[J]. *中国农学通报*, 2008,24(10):286—290.
- [54] 祖元刚,王文杰,陈华峰,等.豚草叶片和果实气体交换特性与 11 种土壤重金属相关性[J]. *应用生态学报*, 2006,17(12):2321—2326.
- [55] Knapp A K, Cocke M, Hamerlynck E P, et al. Effect of elevated CO₂ on density and distribution in a C₄ grass and a C₃ forb under field conditions[J]. *Annals of Botany*, 1994,74(6):595—599.
- [56] Gray J E, Holroyd C H, VanderLee F M, et al. The HIC signalling pathway links CO₂ perception to stomatal development[J]. *Nature*, 2000,408:713—716.
- [57] Bettarini I, Vaccari F P, Miglietta F. Elevated CO₂ concentrations and stomatal density: observations from 17 plant species growing in a CO₂ spring in central Italy[J]. *Global Change Biology*, 1998,4:17—22.
- [58] Luomala E M, Laitinen K, Sutinen S, et al. Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of Scots pine needles are affected by elevated CO₂ and temperature[J]. *Plant Cell and Environment*, 2005,28:733—749.

Study on high-yielding indicators of greenhouse mini-watermelon under deficit irrigation

LI Jin-ping, CAI Huan-jie, ZHENG Jian, WANG Jian

(The Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid Area of Ministry of Education,
Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Taking mini-watermelon as the test material, four irrigation levels were set at different growth stages in greenhouse. With irrigation water amount controlled by E-601 type evaporator, the effects of deficit irrigation on greenhouse mini-watermelon yield were studied. Taking the stem height, stem diameter, above-ground dry weight and root dry weight as the monomial indicators, calculation was made of the direct and indirect path coefficient among these indicators and yield through path analysis method. The results indicated that appropriate deficit irrigation could improve yield and water use efficiency obviously. The relationship among stem diameter, above-ground dry weight, root dry weight and yield was obviously significant, and stem diameter and root dry weight could be considered as the monomial indicators for evaluating the high mini-watermelon yield, but above-ground dry weight had an indirect influence on mini-watermelon yield through interaction with other indicators. Through the analysis to root-shoot ratio which was a relative high yield indicator, it showed that the mini-watermelon would get high yield when the root-shoot ratio maintained in a certain range. The results supplied guidance to cultivate mini-watermelon with high yield form indicators.

Keywords: deficit irrigation; mini-watermelon; yield; path coefficient; root-shoot ratio

(上接第 126 页)

Responses of leaf stomata to environmental stresses in distribution and physiological characteristics

WANG Bi-Xia¹, ZENG Yong-hai², WANG Da-yong², ZHAO Rong², XU Xiao¹

(1. College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637002, China;

2. Yele Nature Reserve, Mianning, Sichuan 615600, China)

Abstract: Based on different responses to stresses of drought, shade, salt, heavy metal and elevated CO₂, distribution and physiological characteristics of leaf stomata were summarized, respectively. The results show that: (1) Water stress will increase stomatal density and decrease stomatal opening in most plants. However, stomatal distribution will exhibit different results under the stresses because of diversity in species and stress degrees. (2) It has been reported in most plants that shade treatments will change the shape of stomata, decrease stomata number and stomata density, as well as induce lower stomatal conductance and net photosynthesis rate. (3) Salt stress will reduce leaf area and modify leaf structure, and increase stomatal density. Furthermore, the stomatal conductance and net photosynthesis rate will be decreased because of salt stress. (4) Although few experiments were found to study the relationship between stomata and heavy metal treatments, it has been documented that heavy metal will induce plants to exhibit lower stomatal conductance and net photosynthesis rate in some plants. (5) Most documents show that shape and gas exchange of leaf will suffer significant affects under elevated CO₂ concentration.

Keywords: stomatal distribution; environmental stress; stomatal conductance; response