

# 不同生境条件下蕨类和被子植物的气孔形态特征及其对光强变化的响应

熊 慧<sup>1</sup> 马承恩<sup>2</sup> 李 乐<sup>3</sup> 曾 辉<sup>1,2</sup> 郭大立<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>北京大学深圳研究生院城市人居环境科学与技术重点实验室, 深圳 518055; <sup>2</sup>北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871; <sup>3</sup>中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 千烟洲生态试验站, 北京 100101

**摘 要** 气孔是植物与大气环境进行气体交换的重要通道, 在调控植物碳水平衡方面发挥着重要作用。为探讨生境和植物类型对气孔形态特征的影响以及气孔对光强变化的响应格局在不同植物间和不同生境条件下的变异, 选取开阔生境和林下生境的5种蕨类植物和4种被子植物, 测定了它们的气孔形态特征和气孔导度对光强变化的响应。此外, 还收集了8篇文献中开阔和林下生境的45种蕨类植物和70种被子植物的气孔密度和气孔长度数据, 以增大样本量从而更好地探讨不同生境条件下蕨类和被子植物气孔密度及长度的变异格局, 并通过分析生境和植物类型对气孔形态特征的影响来推测生境和植物类型对气孔响应行为的可能影响。实验结果表明, 与林下植物相比, 开阔环境下的植物气孔密度更大, 气孔长度更小, 气孔对光强降低的响应更敏感; 但植物类型对气孔形态特征的影响以及对气孔响应光强的敏感程度的影响均不显著。对文献数据的分析表明, 生境和植物类型对气孔形态特征均有显著影响。考虑到气孔响应快慢与气孔形态特征密切相关, 与蕨类植物相比, 被子植物小而密的气孔可能为其更快地响应环境变化提供了基础。研究表明生境和植物类型对气孔响应行为均有显著影响。

**关键词** 蕨类植物, 生境, 光照强度, 气孔密度, 气孔长度, 气孔导度

## Stomatal characteristics of ferns and angiosperms and their responses to changing light intensity at different habitats

XIONG Hui<sup>1</sup>, MA Cheng-En<sup>2</sup>, LI Le<sup>3</sup>, ZENG Hui<sup>1,2</sup>, and GUO Da-Li<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory for Urban Habitat Environmental Science and Technology, Peking University Shenzhen Graduate School, Shenzhen 518055, China; <sup>2</sup>Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; and <sup>3</sup>Qianyanzhou Ecological Station, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

### Abstract

**Aims** Stomata are critical in controlling the exchange of water vapour and carbon dioxide and maintaining the balance between plant water and carbon relations. Here, we investigated the effects of habitat (open and understorey) and plant type (ferns and angiosperms) on stomatal morphology and stomatal responses to changing light intensity.

**Methods** We measured stomatal morphology and stomatal conductance in response to transitions in light intensity in five ferns and four angiosperms from different habitats. To increase the sample size, we also collected data on stomatal characteristics for 45 ferns and 70 angiosperms from published studies.

**Important findings** For all the nine species, the plants in open-habitat had significantly greater stomatal density, shorter stomatal length and greater sensitivity to decreasing light intensity than those in the understorey, but the effect of plant type was not significant. Combined analysis with published data indicated that the effects of both habitat and plant type on stomatal morphology were significant. As stomatal sensitivity was closely linked to stomatal morphology, more and smaller stomata might enable angiosperms to respond more quickly to environmental perturbations than ferns. We conclude that both habitat and plant type affect the stomatal response to light.

**Key words** fern, habitat, light intensity, stomatal density, stomatal length, stomatal conductance

气孔是植物与大气进行CO<sub>2</sub>和水蒸气交换的重要通道, 在调控植物碳水平衡方面发挥着重要作用

(Hetherington & Woodward, 2003; Franks & Beerling, 2009; Casson & Hetherington, 2010)。气孔形态特征

收稿日期Received: 2014-03-11 接受日期Accepted: 2014-05-25

\* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: guodl@igsnr.ac.cn)

是影响其功能的重要因素, 它们主要受到植物生长环境的影响(Torre *et al.*, 2003; Casson & Hetherington, 2010; Czerniak, 2013)。研究表明, 气孔密度随光照强度的增加而增大(Poole *et al.*, 1996; 蔡志全等, 2004), 随着温度的升高而减小(Beerling & Chaloner, 1993); 此外, 气孔形态也随大气湿度和CO<sub>2</sub>浓度的变化而变化(Woodward, 1987; Bakker, 1991; Beerling & Kelly, 1997; Maherali *et al.*, 2002)。此外, 在不同生长环境下发育的气孔对干旱、CO<sub>2</sub>和光照等环境变化的响应也不同(Nejad & van Meeteren, 2005; Czerniak, 2013)。例如, 与中等湿度下生长的植物相比, 在较高湿度下生长的植物气孔更大, 气孔密度更小(Nejad & van Meeteren, 2005; Nejad *et al.*, 2006), 它们对环境胁迫(如干旱、黑暗)的响应不敏感(Nejad & van Meeteren, 2005, 2007; Arve *et al.*, 2013; Fanourakis *et al.*, 2013); 与在自然光下生长的葡萄(*Vitis vinifera*)相比, 弱光环境下生长的葡萄气孔更大, 气孔对光照强度的响应也更为缓慢(战吉成等, 2005)。

蕨类植物是构成植物多样性的重要组分, 它们广泛分布在不同水分和光照环境中, 探讨蕨类植物气孔对不同生境的适应方式, 将有助于理解蕨类植物的生态策略和物种分布规律, 并为预测全球变化背景下蕨类植物的响应提供依据(Page, 2002; Czerniak, 2013)。已有研究表明, 与被子植物一样, 蕨类植物在红光诱导下张开气孔(Doi *et al.*, 2006), 而在叶片脱水时关闭气孔(Brodribb & Holbrook, 2004)。但是也有研究认为, 与被子植物相比, 蕨类植物的气孔不能快速地响应光照、CO<sub>2</sub>和水汽压差等环境条件的变化(Hollinger, 1987; Brodribb *et al.*, 2009; McAdam & Brodribb, 2012a, 2012b; Gago *et al.*, 2013)。

为了探讨生境和植物类型对气孔形态特征的影响以及气孔对光强变化的响应格局在不同植物间和不同生境条件下的变异, 我们选取了开阔生境和林下生境的5种蕨类植物和4种被子植物, 测定了它们的气孔形态特征以及气孔导度和光合速率对光强变化的响应。此外, 我们还收集了8篇文献中开阔和林下生境的45种蕨类植物和70种被子植物的气孔密度和气孔长度数据, 以增大样本量, 从而更好地探讨不同生境条件下蕨类和被子植物气孔密度及长度的变异格局, 并通过分析生境和植物类型对气孔形态特征的影响来推测生境和植物类型对气孔响应行为

的可能影响。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地点和实验材料

研究地点位于江西省九连山自然保护区(24.48°–24.63° N, 114.37°–114.52° E)。该区属于典型亚热带季风气候, 具有明显的湿季(2到9月)和干季(10到1月), 年降水量为1 954 mm, 其中干季的降水量仅为203 mm, 年平均气温为16.7 °C(李昌华等, 2001)。研究物种来自两种不同的生境, 一种为林下生境, 位于保护区的核心区域, 人为活动较少, 冠层优势树种为赤杨叶(*Alniphyllum fortunei*)、枫香树(*Liquidambar formosana*)、木荷(*Schima superba*)和罗浮锥(*Castanopsis fabri*)等, 下层主要物种为对叶楼梯草(*Elatostema sinense*)、三叶地锦(*Parthenocissus semicordata*)和狗脊(*Woodwardia japonica*)等, 冠层平均高度15 m, 郁闭度约为85%, 生境内光照较低而相对湿度较高。另一种为开阔生境, 位于保护区边缘地带的开阔旷地, 人为活动干扰严重, 主要优势物种为芒萁(*Dicranopteris pedata*)、少花柏拉木(*Blastus pauciflorus*)、藤石松(*Lycopodium casuarinoides*)和菜蕨(*Callipteris esculenta*)等, 植株平均高度约为1 m, 盖度约为70%, 生境内光照较强而相对湿度较低。我们利用烘干法测定了两种生境的土壤含水量, 从图1可以看出, 开阔生境不同土壤深度的土壤含水量均显著小于林下生境。

我们在两种生境中共选取了9种植物: 6种(3种蕨类植物和3种被子植物)来自林下生境, 3种(2种蕨类植物和1种被子植物)来自开阔生境(表1)。所选取的物种均为该生境下优势度较高的物种。每个物种选取3个植株作为重复。

### 1.2 气孔形态的测定

每个植株取至少3片成熟、完好的叶片, 对于蕨类植物, 一般选取若干羽片, 立即保存在装有FAA固定液(FAA: 70%酒精90 mL + 100%冰醋酸5 mL + 37%甲醛5 mL)的塑料瓶里。采用指甲油印迹法, 测定叶片样品的气孔密度(ind·mm<sup>-2</sup>)和气孔长度(μm)等形态指标, 这里的气孔长度是指两保卫细胞外连接点之间的距离。主要步骤如下: 从FAA固定液中取出叶片样品, 放置在通风橱中10–20 min; 然后在叶片表面均匀地涂上透明指甲油, 等待约30 min至完全风干; 再用透明胶布取下叶片表皮的指甲油

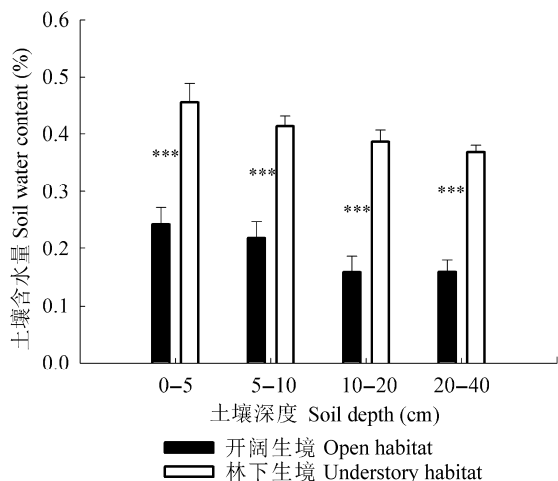


图1 开阔和林下生境不同土壤深度的土壤含水量(平均值±标准误差,  $n = 6$ )。\*\*\*,  $p < 0.001$ 。

Fig. 1 Soil water content at different soil depth in open and understory habitats (means ± SE,  $n = 6$ ). \*\*\*,  $p < 0.001$ .

印记, 并置于载玻片上; 利用显微镜(Leica DM-2500, Leica, Wetzlar, Germany)和数码相机(Leica DFC450, Leica, Wetzlar, Germany)完成图像观察和拍摄。每个样品选取5–10个视野, 利用Image J图像处理软件(U. S. National Institutes of Health, Bethesda, USA)测量叶片的气孔密度和气孔长度。

### 1.3 气孔对光强改变的响应

首先, 将待测定的植物整株连土挖起, 保持其根系的完整性以及尽可能多的根际土壤, 并在1 h内移到实验室(对于比较高的植株在运输中用塑料袋罩住叶片和枝条, 以免碰伤); 然后持续等量适度浇水, 让植物处于鲜活状态以便进行实验。在每一个

植株的中上部, 挑选一片最新完全展开的叶片用于测试气孔对光强变化的响应。我们设置了4次光照强度的变化: 从完全遮阴到低光强( $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 从低光强到高光强( $1\ 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 从高光强到低光强, 以及从低光强到完全遮阴。气孔导度和光合速率用便携式光合仪(LI-6400; LI-COR, Lincoln, USA)进行测量, 环境 $\text{CO}_2$ 浓度、温度和水汽压差(VPD)分别保持在 $390 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 、 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 和( $1.1 \pm 0.3$ ) kPa。

由于光强改变后气孔导度的改变有滞后效应, 每种植物的气孔导度达到平衡状态的时间不一致, Clemente和Marler (1996)发现番木瓜(*Carica papaya*)在光强改变后3 min气孔导度能达到平衡, 而Kirschbaum等(1988)发现天南星科植物海芋(*Alocasia macrorrhiza*)在光强改变后20 min气孔导度才达到平衡状态。McAdam和Brodribb (2012b)的实验结果表明大多数植物在光强改变后30 min, 气孔导度足够达到平衡状态, 因此我们在每次光强改变后的30 min里持续记录气孔导度和光合速率, 每30 s记录一次, 以便观察不同植物气孔导度和光合速率对光强变化的响应规律。为了定量反映和比较不同植物气孔对光强变化的响应快慢, 我们计算了光强改变后5 min内的植物气孔导度变化的绝对速率和相对速率, 主要考虑到光强改变后初始阶段(5 min)大多数植物的气孔导度变化速率都较快, 同时这样的计算结果也可以和McAdam和Brodribb (2012b)等研究结果进行比较。计算的指标分别为: 气孔张开绝对速率( $G_{\text{open}}$ ,  $G_s\cdot\text{s}^{-1}$ ), 即光强从100

表1 9种植物的植物类型、生境、缩写和植株高度(平均值±标准误差)

Table 1 Plant type, habitat, species abbreviations and plant height of the nine species (mean ± SE)

物种 Species	植物类型 Plant type	生境 Habitat	缩写 Abbreviations	高度 Height (m)
芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	蕨类植物 Fern	开阔 Open	Dp	$0.78 \pm 0.09$
菜蕨 <i>Callipteris esculenta</i>	蕨类植物 Fern	开阔 Open	Ce	$1.13 \pm 0.09$
长叶铁角蕨 <i>Asplenium prolongatum</i>	蕨类植物 Fern	林下 Understory	Ap	$0.34 \pm 0.01$
福建观音座莲 <i>Angiopteris fokiensis</i>	蕨类植物 Fern	林下 Understory	Af	$1.85 \pm 0.09$
狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>	蕨类植物 Fern	林下 Understory	Wj	$0.94 \pm 0.09$
少花柏拉木 <i>Blastus pauciflorus</i>	被子植物 Angiosperm	开阔 Open	Bp	$1.02 \pm 0.09$
三叶地锦 <i>Parthenocissus semicordata</i>	被子植物 Angiosperm	林下 Understory	Ps	藤本 Alina
对叶楼梯草 <i>Elatostema sinense</i>	被子植物 Angiosperm	林下 Understory	Es	$0.55 \pm 0.03$
心叶毛蕊茶 <i>Camellia cordifolia</i>	被子植物 Angiosperm	林下 Understory	Cc	$3.43 \pm 0.54$

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 变为 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后5 min内的气孔导度变化绝对速率; 气孔张开相对速率( $P_{\text{open}}$ ,  $\%G_s\cdot\text{s}^{-1}$ ), 即光强从 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 变为 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后5 min内的气孔导度变化相对速率; 气孔关闭绝对速率( $G_{\text{closure}}$ ,  $G_s\cdot\text{s}^{-1}$ ), 即光强从 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 变为 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后5 min内的气孔导度变化绝对速率; 气孔关闭相对速率( $P_{\text{closure}}$ ,  $\%G_s\cdot\text{s}^{-1}$ ): 光强从 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 变为 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后5 min内的气孔导度变化相对速率。此外, 我们还计算了植物气孔响应光强变化过程中测定的气孔导度最大值( $G_s$ ,  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )和光合速率最大值( $A$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )。

#### 1.4 数据收集

我们收集了文献中的开阔(或阳生)和林下(或阴生)环境的蕨类植物和被子植物的气孔密度和气孔长度数据, 以增加文章的样本量并进一步准确地分析气孔密度和气孔长度在不同植物类型和不同生境间的差异; 通过分析植物类型和环境条件对气孔形态特征的影响, 可以推测植物类型和环境条件对气孔响应行为的可能影响, 以弥补本研究物种重复少的弱点, 避免不可靠的结论。最后我们总共在8篇文献中收集了45种蕨类植物和70种被子植物的气孔密度和气孔长度数据(Ludlow & Wolf, 1975; Abrams & Kubiske, 1990; Kloppel *et al.*, 1993; Abrams & Mostoller, 1995; Takahashi & Mikami, 2006; Atala *et al.*, 2012; Riaño & Briones, 2013; Zhang *et al.*, 2014)。

#### 1.5 统计分析

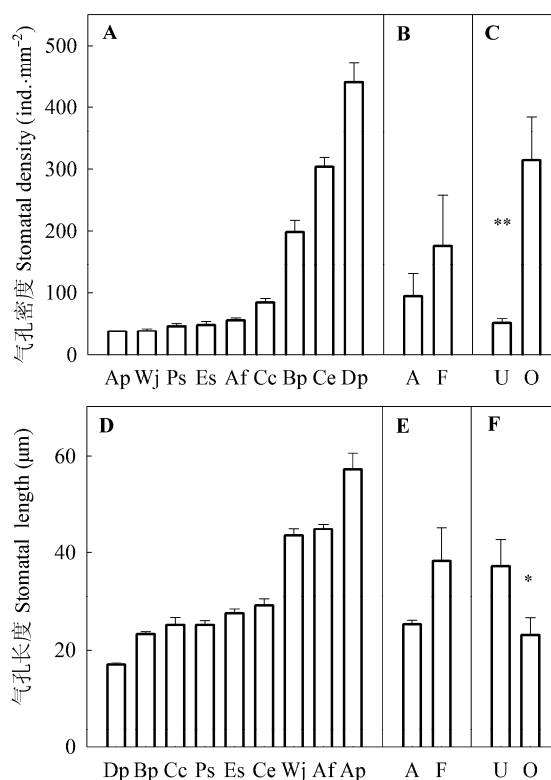
通过单因素方差分析, 比较开阔和林下生境不同土壤深度的土壤含水量的差异。通过双因素方差分析, 探讨生境和植物类型及其交互作用对气孔形态特征和气孔对光强变化响应的影响。利用Games-Howell法对开阔生境被子植物、开阔生境蕨类植物、林下生境被子植物和林下生境蕨类植物的气孔密度和气孔长度进行多重比较。气孔性状之间的相关性通过Pearson相关性分析得到。所有的分析均在SPSS 20.0软件(SPSS Statistics 20.0, SPSS Inc., USA)中完成。

## 2 结果

### 2.1 气孔形态特征

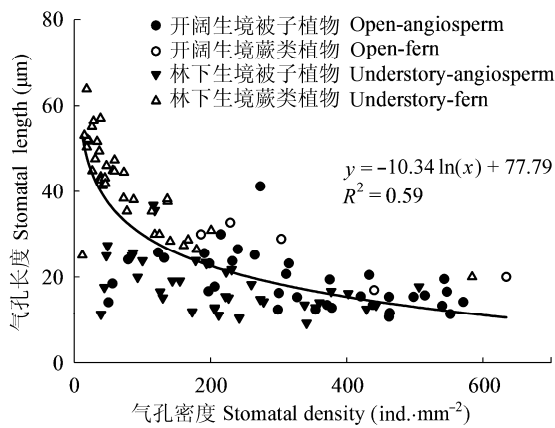
在9种植物中, 来自开阔生境的蕨类植物芒萁(*Dicranopteris pedata*)气孔密度最大( $440.23\ \text{ind}\cdot\text{mm}^{-2}$ ),

气孔长度最短( $16.88\ \mu\text{m}$ ); 而来自林下生境的蕨类植物长叶铁角蕨(*Asplenium prolongatum*)气孔密度最小( $38.48\ \text{ind}\cdot\text{mm}^{-2}$ ), 气孔长度最长( $57.10\ \mu\text{m}$ ); 前者的气孔密度为后者的10倍左右, 而后者的气孔长度约为前者的4倍(图2)。方差分析表明生境对气孔密度和气孔长度均有显著影响, 与林下植物相比, 来自开阔生境的植物气孔密度更大(图2C), 而气孔长度更小(图2F)。此外, 在9种植物中, 植物类型对气孔密度和气孔长度的影响均不显著(图2B、2E)。



**图2** 开阔和林下生境的4种被子植物和5种蕨类植物的气孔密度和气孔长度(平均值±标准误差)。物种缩写同表1; A, F分别代表被子植物( $n = 4$ )和蕨类植物( $n = 5$ ); U, O分别代表林下生境( $n = 6$ )和开阔生境( $n = 3$ ); \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ 。  
**Fig. 2** Stomatal density (SD) and stomatal length (SL) for 4 angiosperms and 5 ferns in open and understory habitats (mean  $\pm$  SE). Abbreviations of species name see Table 1; A and F represent angiosperms ( $n = 4$ ) and ferns ( $n = 5$ ), respectively; U and O represent plants in understory ( $n = 6$ ) and open habitats ( $n = 3$ ), respectively; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ .

在文献收集的数据中, 气孔密度的变异范围为 $11.69\text{--}634\ \text{ind}\cdot\text{mm}^{-2}$ , 气孔长度的变异范围为 $9.10\text{--}63.84\ \mu\text{m}$ (图3)。对文献收集和本研究测定的气孔密度和气孔长度数据进行相关分析, 发现气孔密度与气孔长度之间显著负相关( $p < 0.01$ , 图3)。从图3还



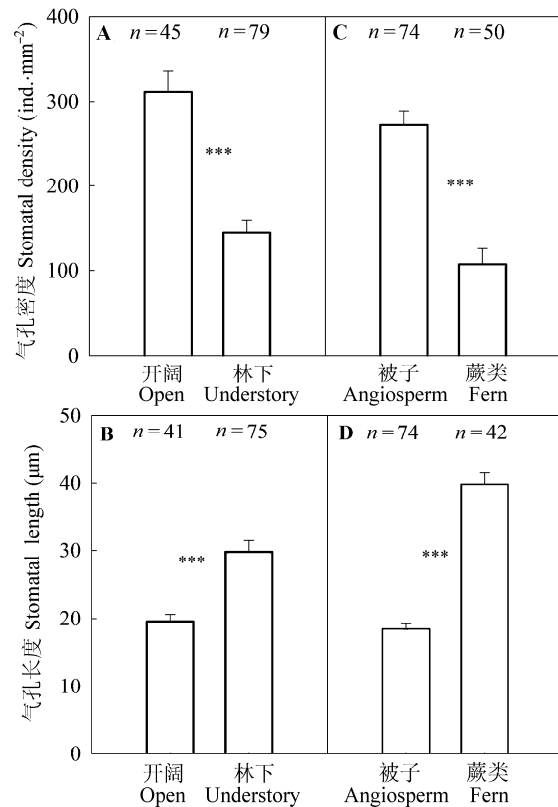
**图3** 开阔和林下生境的蕨类和被子植物的气孔密度和气孔长度的关系。数据包括本研究实测数据以及文献中的数据。  
**Fig. 3** Relationship between stomatal density and stomatal length in ferns and angiosperms in open and understory habitats. Data include measurements in this study and from literature.

可以看出，蕨类和被子植物中均有气孔密度或大或小的物种，但与被子植物相比，蕨类植物的气孔长度较大。方差分析结果表明生境和植物类型对气孔密度和气孔长度的影响均显著(图4)。开阔生境植物的气孔密度显著大于林下生境(图4A)，气孔长度显著小于林下生境(图4B)。蕨类植物的气孔密度显著小于被子植物(图4C)，气孔长度显著大于被子植物(图4D)。

多重比较结果发现，开阔生境蕨类植物与开阔生境被子植物、林下生境被子植物和林下生境蕨类植物之间的气孔密度的差异均不显著( $p > 0.05$ , 图5A)，而开阔生境被子植物、林下生境被子植物和林下生境蕨类植物之间的气孔密度的差异均显著( $p < 0.05$ , 图5A)。且开阔生境被子植物的气孔密度最大，而林下生境蕨类植物的气孔密度最小(图5A)。开阔生境蕨类植物、开阔生境被子植物和林下生境被子植物之间的气孔长度的差异不显著( $p > 0.05$ , 图5B)，三者的气孔长度都显著小于林下生境蕨类植物的气孔长度( $p < 0.05$ , 图5B)。

### 2.2 气孔对光强变化的响应

当光照强度增加时(从低光强到高光强)，两种生境的蕨类植物和被子植物的气孔导度和光合速率都逐渐增加(图6)；生境和植物类型对气孔张开速率(绝对速率和相对速率)的影响不显著( $p > 0.05$ , 表2)。而当光照强度降低时(从高光强到低光强)，所有



**图4** 生境和类型对植物气孔密度和气孔长度的影响(平均值±标准误差)。数据包括本研究实测数据以及文献中的数据；\*\*\*,  $p < 0.001$ 。  
**Fig. 4** Effects of habitat and plant type on stomatal density and stomatal length (mean ± SE). Data include measurements in this study and from literature; \*\*\*,  $p < 0.001$ .

植物的光合速率都迅速下降(图6B、6D、6F和6H)，但只有开阔生境的蕨类和被子植物气孔导度迅速下降(图6A和6E)，而林下生境的蕨类和被子植物气孔导度则下降缓慢(图6C和6G)。生境对气孔关闭速率(绝对速率和相对速率)的影响显著( $p < 0.05$ , 表2)，而植物类型对气孔关闭速率(绝对速率和相对速率)的影响不显著( $p > 0.05$ , 表2)。此外，生境对气孔响应光强过程中的气孔导度最大值和光合速率最大值均有显著影响( $p < 0.05$ , 表2)，而植物类型对两者的影响不显著( $p > 0.05$ , 表2)。

### 2.3 气孔性状之间的关系

对9种植物的气孔形态和生理性状进行相关分析，结果发现气孔密度与气孔导度最大值、光合速率最大值、气孔关闭绝对速率和气孔关闭相对速率都呈现显著的正相关关系(表3)。气孔长度与气孔密度和气孔关闭相对速率显著负相关(表3)。气孔导度

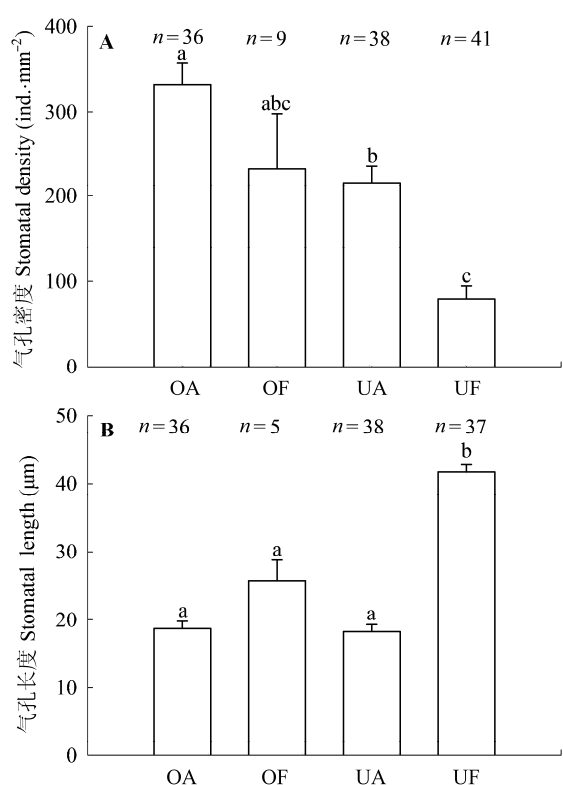


图5 开阔生境被子植物(OA)、开阔生境蕨类植物(OF)、林下生境被子植物(UA)和林下生境蕨类植物(UF)的气孔密度和气孔长度比较(平均值±标准误差)。不同的字母表示差异显著( $p < 0.05$ ); 数据包括本研究实测数据以及文献中的数据。

Fig. 5 Comparison of stomatal density and stomatal length among four categories of plants: angiosperm in open habitat (OA), fern in open habitat (OF), angiosperm in understory (UA), and fern in understory (UF) (mean  $\pm$  SE). Different letters indicate significant difference ( $p < 0.05$ ); Data include measurements in this study and from literature.

表2 生境和植物类型对9种植物气孔响应光强变化过程中的各个指标的影响。

Table 2 Effects of habitat and plant type on each index in response to changing light intensity of nine species.

变异来源 Source of variable	植物生境 Habitat	植物类型 Plant type	类型×生境 Habitat × Plant type
光合速率最大值( $A$ , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	0.017	0.165	0.172
气孔导度最大值( $G_s$ , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	0.024	0.169	0.126
气孔关闭绝对速率( $G_{\text{closure}}$ , $G_s\cdot\text{s}^{-1}$ )	0.000	0.116	0.260
气孔关闭相对速率( $P_{\text{closure}}$ , $\%G_s\cdot\text{s}^{-1}$ )	0.032	0.241	0.934
气孔张开绝对速率( $G_{\text{open}}$ , $G_s\cdot\text{s}^{-1}$ )	0.493	0.814	0.751
气孔张开相对速率( $P_{\text{open}}$ , $\%G_s\cdot\text{s}^{-1}$ )	0.601	0.179	0.985

数据为 $p$ 值, 加粗的数据表示影响显著( $p < 0.05$ )。

Data are  $p$  values. Boldface type indicates that the effect is significant at  $p < 0.05$  level.  $A$ , maximum  $\text{CO}_2$  assimilation rate during light intensity changes;  $G_s$ , maximum stomatal conductance during light intensity changes;  $G_{\text{closure}}$ , absolute rate of stomatal closure with decreasing  $PPFD$  (1 000 to 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ );  $P_{\text{closure}}$ , relative rate of stomatal closure with decreasing  $PPFD$  (1 000 to 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ );  $G_{\text{open}}$ , absolute rate of stomatal opening with increasing  $PPFD$  (1 000 to 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ );  $P_{\text{open}}$ , relative rate of stomatal opening with increasing  $PPFD$  (1 000 to 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).

最大值与光合速率最大值、气孔关闭绝对速率和气孔张开绝对速率之间显著正相关(表3)。光合速率最大值与气孔关闭绝对速率显著正相关(表3)。此外, 气孔关闭绝对速率与气孔关闭相对速率也显著正相关(表3)。

### 3 讨论

生长在不同环境下的植物可以通过不同的适应机制如改变气孔的形态特征和行为来适应环境, 从而能有效地利用环境资源, 维持较高的生理活动强度(李庆康和马克平, 2002; Franks & Beerling, 2009; Casson & Hetherington, 2010)。针对9个物种的研究表明, 与林下植物相比, 开阔生境下的植物气孔密度更大(图2C), 气孔更小(图2F), 气孔对光强降低的响应也更加敏感(图6)。结合文献中的气孔形态数据, 我们发现生境对气孔密度和长度有显著的影响(图4A、4B)。在开阔环境中, 光照强且波动大, 空气湿度低且蒸散需求高, 小而密的气孔可以使植物获取更大的气孔导度和光合速率, 更快地响应光强和VPD等环境因子的变化, 进而拥有较高的水分利用效率(El-Sharkawy *et al.*, 1985; Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1993; Drake *et al.*, 2013)。本研究里生长在开阔环境下的蕨类植物芒萁就是一个例子; 它的气孔密度较大( $440.23 \text{ ind}\cdot\text{mm}^{-2}$ ), 气孔长度小( $16.88 \mu\text{m}$ ), 气孔对光强降低的响应很敏感(图6A), 这些特征使其快速地响应开阔生境中环境条件的变化, 从而能够广泛分布于旷地、林缘等开阔环境中, 并与被子植物共存(Nobel *et al.*, 1984; Zhao *et al.*, 2012),

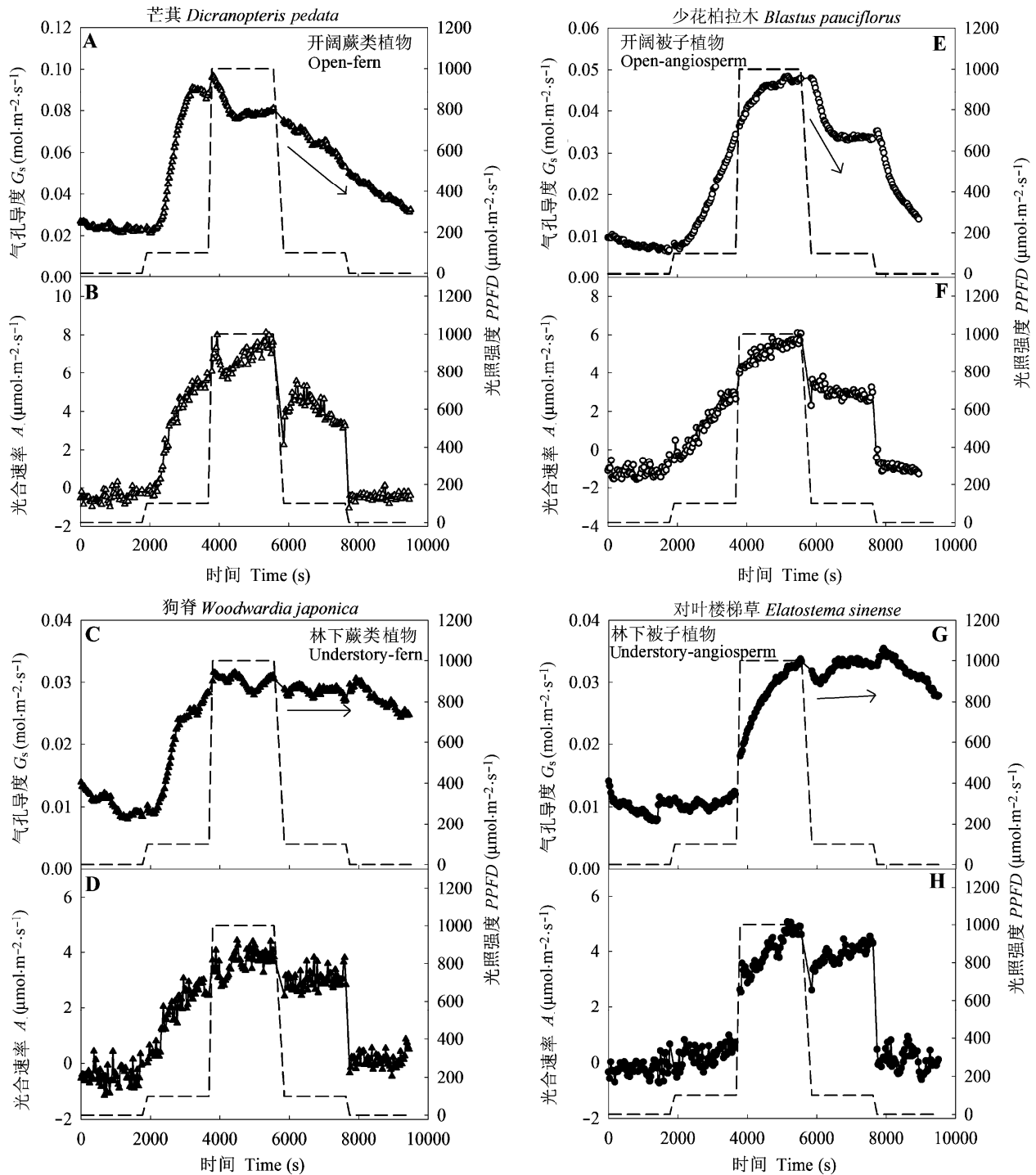


图6 开阔和林下生境的两种蕨类植物(A–D)和两种被子植物(E–H)的气孔导度和光合速率随光强变化的响应曲线。虚线表示光照强度; A, E的黑色箭头可以看出光强降低时(1 000到100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )开阔生境的蕨类和被子植物气孔导度迅速降低, 气孔快速响应; C, G的黑色箭头可以看出光强降低时(1 000到100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )林下生境的蕨类和被子植物气孔导度变化很小, 气孔响应缓慢。

Fig. 6 Responses of stomatal conductance ( $G_s$ ) and CO<sub>2</sub> assimilation rate ( $A$ ) in two ferns (A–D) and two angiosperms (E–H) in open and understory habitats for 30 minutes after each of four transitions in light intensity (PPFD) (dashed line). The two species in open habitats showed rapid stomatal closure following transition from high to low light (1 000 to 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (A and E, black arrows); whereas the two species in understory showed slow stomatal closure following transition from high to low light (1 000 to 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (C and G, black arrows).

表3 9种植物的8个气孔形态和生理性状之间的相关性

Table 3 Correlations between the eight morphological and physiological traits of nine species

性状指标 Traits	气孔密度 <i>SD</i>	气孔长度 <i>SL</i>	光合速率 最大值 <i>A</i>	气孔导度 最大值 <i>G<sub>s</sub></i>	气孔关闭绝对 速率 <i>G<sub>closure</sub></i>	气孔关闭相对 速率 <i>P<sub>closure</sub></i>	气孔张开绝对 速率 <i>G<sub>open</sub></i>
气孔长度 <i>SL</i>	-0.588 <sup>+</sup>						
光合速率最大值 <i>A</i>	0.773 <sup>*</sup>	-0.363					
气孔导度最大值 <i>G<sub>s</sub></i>	0.755 <sup>*</sup>	-0.371	0.984 <sup>**</sup>				
气孔关闭绝对速率 <i>G<sub>closure</sub></i>	0.911 <sup>**</sup>	-0.555	0.901 <sup>**</sup>	0.906 <sup>**</sup>			
气孔关闭相对速率 <i>P<sub>closure</sub></i>	0.661 <sup>+</sup>	-0.639 <sup>+</sup>	0.325	0.306	0.658 <sup>+</sup>		
气孔张开绝对速率 <i>G<sub>open</sub></i>	0.090	-0.135	0.648	0.673 <sup>*</sup>	0.440	-0.063	
气孔张开相对速率 <i>P<sub>open</sub></i>	-0.448	-0.102	-0.166	-0.217	-0.291	-0.122	0.414

\*\* $p < 0.01$ ; \* $p < 0.05$ ; + $p < 0.1$ 。

*A*, maximum CO<sub>2</sub> assimilation rate during light intensity changes; *G<sub>s</sub>*, maximum stomatal conductance during light intensity changes; *G<sub>closure</sub>*, absolute rate of stomatal closure with decreasing *PPFD* (1000 to 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ); *P<sub>closure</sub>*, relative rate of stomatal closure with decreasing *PPFD* (1 000 to 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ); *G<sub>open</sub>*, absolute rate of stomatal opening with increasing *PPFD* (1 000 to 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ); *P<sub>open</sub>*, relative rate of stomatal opening with increasing *PPFD* (1 000 to 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ); *SD*, stomatal density; *SL*, stomatal length.

相关研究也发现开阔环境下的蕨类植物能够快速改变气孔导度以响应光照、CO<sub>2</sub>和VPD等的变化(Nobel *et al.*, 1984; Czerniak, 2013)。另一方面, 林下植物对光强变化的缓慢响应可能是适应林下光斑(sunflecks)的结果。光斑是太阳光移动引起的光照强度突然增加, 占林下光合有效辐射的50%以上(Chazdon, 1988)。当光照强度突然降低, 类似于自然光斑消失, 林下植物的气孔以较慢的速度响应(图6C和6G), 可以减少光合诱导时间, 提高光斑利用效率(Pearcy, 1987; Valladares *et al.*, 1997; Allen & Pearcy, 2000)。由于林下光照强度低, 相对湿度高, 土壤含水量也较高(图1), 植物主要受光而不是水的限制, 所以不灵敏的气孔响应反而有利于增大光的利用效率, 以较低的蒸腾成本获取较大的光合收益(Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1993)。

植物类型对气孔形态特征也有显著的影响。通过收集文献中的气孔形态数据, 我们发现被子植物的气孔密度显著大于蕨类植物(图4C), 气孔长度显著小于蕨类植物(图4D)。被子植物和蕨类植物气孔形态特征的差异也可能进而影响气孔响应特征的差异。由于气孔密度与气孔响应性状如气孔响应光强过程中的气孔导度最大值、光合速率最大值、气孔关闭绝对速率和气孔关闭相对速率都显著正相关(表3), 小而密的气孔也有利于植物更快地响应环境变化(Hetherington & Woodward, 2003; Franks & Beerling, 2009; Drake *et al.*, 2013), 因而被子植物小而密的气孔可能为其更快地响应环境变化提供了结构基础。近年来, 研究表明蕨类植物的气孔不能像

被子植物一样通过保卫细胞代谢活动主动调控气孔关闭, 而是直接通过保卫细胞失水被动地调控气孔的关闭(hydropassive closure), 所以蕨类植物的气孔响应不如被子植物敏感(Brodribb & McAdam, 2011; McAdam & Brodribb 2012b)。

总之, 环境条件和植物类型可能对气孔形态特征和气孔响应行为都有影响。虽然大多数蕨类植物生长在林下阴湿环境, 它们的气孔较大且密度较小(图3, 图5); 但是仍然有一些阳生蕨类生长在开阔环境, 这些蕨类植物的气孔密度和长度与被子植物相当(图3, 图5), 且能和被子植物一样快速地响应光强变化(图6); 因此, 在比较蕨类植物和被子植物的气孔性状时, 应当考虑植物生境的差异。此外, 虽然蕨类植物的起源时间较早, 但现存蕨类植物的分化时间往往晚于早期被子植物的出现时间(Schneider *et al.*, 2004), 因此未来研究可以把植物气孔性状与谱系发育相结合, 从而更加全面地认识植物气孔特征与植物进化和生境的关系, 进而为理解和预测不同物种的地理分布格局提供理论依据。

**基金项目** 中国科学院百人计划项目(KZZD-EW-TZ-11)和国家自然科学基金项目(31325006和31021001)。

**致谢** 本研究野外工作得到了九连山国家级自然保护区管理局的大力帮助和支持; 感谢孔德良、Luke McCormack、王存国、刘碧桃、郭俊飞、常文静等在工作中给予的帮助。

#### 参考文献

Abrams MD, Kubiske ME (1990). Leaf structural characteristics



- of 31 hardwood and conifer tree species in central wisconsin: influence of light regime and shade-tolerance rank. *Forest Ecology and Management*, 31, 245–253.
- Abrams MD, Mostoller SA (1995). Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiology*, 15, 361–370.
- Allen MT, Percy RW (2000). Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. *Oecologia*, 122, 470–478.
- Arve LE, Terfa MT, Gislørød HR, Olsen JE, Torre S (2013). High relative air humidity and continuous light reduce stomata functionality by affecting the ABA regulation in rose leaves. *Plant, Cell & Environment*, 36, 382–392.
- Atala C, Saldana A, Navarrete E (2012). Stomatal frequency and gas exchange differs in two *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) with contrasting ecological breadth. *Gayana Botánica*, 69, 161–166.
- Bakker J (1991). Effects of humidity on stomatal density and its relation to leaf conductance. *Scientia Horticulturae*, 48, 205–212.
- Beerling D, Kelly C (1997). Stomatal density responses of temperate woodland plants over the past seven decades of CO<sub>2</sub> increase: a comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *American Journal of Botany*, 84, 1572–1572.
- Beerling DJ, Chaloner WG (1993). The impact of atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature changes on stomatal density: observation from *Quercus robur* lammas leaves. *Annals of Botany*, 71, 231–235.
- Brodribb TJ, Holbrook NM (2004). Stomatal protection against hydraulic failure: a comparison of coexisting ferns and angiosperms. *New Phytologist*, 162, 663–670.
- Brodribb TJ, McAdam SA, Jordan GJ, Feild TS (2009). Evolution of stomatal responsiveness to CO<sub>2</sub> and optimization of water-use efficiency among land plants. *New Phytologist*, 183, 839–847.
- Brodribb TJ, McAdam SAM (2011). Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science*, 331, 582–585.
- Cai ZQ, Qi X, Cao KF (2004). Response of stomatal characteristic and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 201–204. (in Chinese with English abstract) [蔡志全, 齐欣, 曹坤芳 (2004). 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. *应用生态学报*, 15, 201–204.]
- Casson SA, Hetherington AM (2010). Environmental regulation of stomatal development. *Current Opinion in Plant Biology*, 13, 90–95.
- Chazdon RL (1988). Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in Ecological Research*, 18, 1–63.
- Clemente HS, Marler TE (1996). Drought stress influences gas-exchange responses of papaya leaves to rapid changes in irradiance. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 121, 292–295.
- Czerniak CF (2013). *Causes and Consequences of Variation in Fern Leaf Form and Physiology*. PhD dissertation, University of California, Los Angeles. 126–168.
- Doi M, Wada M, Shimazaki K (2006). The fern *Adiantum capillus-veneris* lacks stomatal responses to blue light. *Plant & Cell Physiology*, 47, 748–755.
- Drake PL, Froend RH, Franks PJ (2013). Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 64, 495–505.
- El-Sharkawy MA, Cock JH, Hernandez ADP (1985). Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. *Photosynthesis Research*, 7, 137–149.
- Fanourakis D, Heuvelink E, Carvalho SMP (2013). A comprehensive analysis of the physiological and anatomical components involved in higher water loss rates after leaf development at high humidity. *Journal of Plant Physiology*, 170, 890–898.
- Franks PJ, Beerling DJ (2009). Maximum leaf conductance driven by CO<sub>2</sub> effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 10343–10347.
- Gago J, Coopman RE, Cabrera HM, Hermida C, Molins A, Conesa MA, Galmés J, Ribas-Carbó M, Flexas J (2013). Photosynthesis limitations in three fern species. *Physiologia Plantarum*, 149, 599–611.
- Hetherington AM, Woodward FI (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901–908.
- Hollinger DY (1987). Photosynthesis and stomatal conductance patterns of two fern species from different forest understoreys. *Journal of Ecology*, 75, 925–935.
- Kirschbaum MUF, Gross LJ, Percy RW (1988). Observed and modelled stomatal responses to dynamic light environments in the shade plant *Alocasia macrorrhiza*. *Plant, Cell & Environment*, 11, 111–121.
- Kloppel BD, Abrams MD, Kubiske ME (1993). Seasonal ecophysiology and leaf morphology of four successional Pennsylvania barrens species in open versus understory environments. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 181–189.
- Li CH, Tao MC, Ji QS (2001). The climate of evergreen broad-leaved forest area in the Jiulian mountain of Jiangxi Province. *Resources Science*, 23(suppl.), 3–14. (in Chinese with English abstract) [李昌华, 唐茂聪, 吉庆森 (2001). 江西九连山常绿阔叶林区气候资源. *资源科学*, 23(增刊), 3–14.]

- Li QK, Ma KP (2002). Advances in plant succession ecophysiology. *Acta Phytoecologia Sinica*, 26(suppl.), 9–19. (in Chinese with English abstract) [李庆康, 马克平 (2002). 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化. *植物生态学报*, 26(增刊), 9–19.]
- Ludlow CJ, Wolf FT (1975). Photosynthesis and respiration rates of ferns. *American Fern Journal*, 65, 43–48.
- Maherali H, Reid C, Polley H, Johnson H, Jackson R (2002). Stomatal acclimation over a subambient to elevated CO<sub>2</sub> gradient in a C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> grassland. *Plant, Cell & Environment*, 25, 557–566.
- McAdam SA, Brodribb TJ (2012a). Fern and lycophyte guard cells do not respond to endogenous abscisic acid. *The Plant Cell*, 24, 1510–1521.
- McAdam SA, Brodribb TJ (2012b). Stomatal innovation and the rise of seed plants. *Ecology Letters*, 15, 1–8.
- Nejad AR, Harbinson J, van Meeteren U (2006). Dynamics of spatial heterogeneity of stomatal closure in *Tradescantia virginiana* altered by growth at high relative air humidity. *Journal of Experimental Botany*, 57, 3669–3678.
- Nejad AR, van Meeteren U (2005). Stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* grown at high relative air humidity. *Physiologia Plantarum*, 125, 324–332.
- Nejad AR, van Meeteren U (2007). The role of abscisic acid in disturbed stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* during growth at high relative air humidity. *Journal of Experimental Botany*, 58, 627–636.
- Nobel PS, Calkin HW, Gibson AC (1984). Influences of PAR, temperature and water vapor concentration on gas exchange by ferns. *Physiologia Plantarum*, 62, 527–534.
- Page CN (2002). Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119, 1–33.
- Pearcy RW (1987). Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional Ecology*, 1, 169–178.
- Poole I, Weyers J, Lawson T, Raven J (1996). Variations in stomatal density and index: implications for palaeoclimatic reconstructions. *Plant, Cell & Environment*, 19, 705–712.
- Riaño K, Briones O (2013). Leaf physiological response to light environment of three tree fern species in a mexican cloud forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29, 217–228.
- Schneider H, Schuettpeitz E, Pryer KM, Cranfill R, Magallón S, Lupia R (2004). Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature*, 428, 553–557.
- Takahashi K, Mikami Y (2006). Effects of canopy cover and seasonal reduction in rainfall on leaf phenology and leaf traits of the fern *Oleandra pistillaris* in a tropical montane forest, indonesia. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 599–604.
- Tinoco-Ojanguren C, Pearcy RW (1993). Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest *Piper* species. I. VPD effects on the transient stomatal response to lightflecks. *Oecologia*, 94, 388–394.
- Torre S, Fjeld T, Gislerød HR, Moe R (2003). Leaf anatomy and stomatal morphology of greenhouse roses grown at moderate or high air humidity. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 128, 598–602.
- Valladares F, Allen MT, Pearcy RW (1997). Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*, 111, 505–514.
- Woodward FI (1987). Stomatal numbers are sensitive to increases in CO<sub>2</sub> from pre-industrial levels. *Nature*, 327, 617–618.
- Zhan JC, Huang WD, Wang XQ, Wang LJ (2005). Leaf transpiration and stomatal structure of young grape plants grown in a low light environment. *Acta Phytoecologia Sinica*, 29, 26–31. (in Chinese with English abstract) [战吉成, 黄卫东, 王秀芹, 王利军 (2005). 弱光下生长的葡萄叶片蒸腾速率和气孔结构的变化. *植物生态学报*, 29, 26–31.]
- Zhang SB, Sun M, Cao KF, Hu H, Zhang JL (2014). Leaf photosynthetic rate of tropical ferns is evolutionarily linked to water transport capacity. *PLoS ONE*, doi: 10.1371/journal.pone.0084682.
- Zhao J, Wan SZ, Li ZA, Shao YH, Xu GL, Liu ZF, Zhou LX, Fu SL (2012). *Dicranopteris*-dominated understory as major driver of intensive forest ecosystem in humid subtropical and tropical region. *Soil Biology and Biochemistry*, 49, 78–87.

责任编辑: 李春阳 责任编辑: 李 敏