

郭丽丽,张运鑫,张浩,等.不同光照条件对虎皮兰气孔特征及气体交换参数的影响[J].江苏农业科学,2018,46(3):112-115,122.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.03.028

# 不同光照条件对虎皮兰气孔特征及气体交换参数的影响

郭丽丽<sup>1</sup>,张运鑫<sup>1</sup>,张浩<sup>2</sup>,郝立华<sup>1</sup>,李菲<sup>1</sup>,聂唯<sup>4</sup>,杨彬<sup>5</sup>,胡晔晔<sup>1</sup>,曹旭<sup>1</sup>,郑云普<sup>1,3</sup>

(1.河北工程大学水电学院,河北邯郸 056038; 2.邯郸学院生命科学与技术学院,河北邯郸 056005;

3.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,北京 100101;

4.中国农业大学水利与土木工程学院,北京 100083; 5.中国水利水电科学研究院水利研究所,北京 100048)

**摘要:**对虎皮兰(*Sansevieria trifasciata* Prain)进行不同遮阴处理(25%、50%、100%光照),研究不同光照条件对虎皮兰叶片气孔的结构特征、气孔空间分布格局、气体交换参数的影响。研究结果显示,随着光照度的减弱,气孔密度逐渐增加,在25%光照条件下的气孔密度显著高于100%光照。同时,25%光照时的气孔面积指数也显著高于50%、100% 2个光照条件。而叶片气孔长度、气孔宽度、气孔周长、气孔面积、气孔形状指数在不同光照条件下的变化不显著。此外,不同光照处理间的净光合反应速率( $P_n$ )差异不显著。随着光照度的减弱,叶片蒸腾速率( $T_r$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )先增加后减小,而气孔导度( $G_s$ )没有发生变化。虎皮兰叶片气孔的空间分布格局随着光照的减弱逐渐变得不规则。说明尽管低光条件有利于增加虎皮兰叶片上气孔的个数和面积,但同时却在空间水平上使气孔分布不均匀,导致虎皮兰的  $A_n$  和  $G_s$  并未产生显著的变化。研究结果不仅有利于深入理解光照对虎皮兰气孔特征和气体交换参数之间关系的影响机理,并为栽培实践过程中虎皮兰最适光照条件提供理论依据。

**关键词:**虎皮兰;遮阴;气孔密度;气孔空间分布格局;光合作用;气体交换参数;光照条件;气孔特征;影响机理

**中图分类号:** S682.390.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)03-0112-04

气孔为植物叶片上由2个保卫细胞组成的孔状结构<sup>[1-2]</sup>,是植物与大气之间进行  $CO_2$  和水分交换的重要器官<sup>[3]</sup>,对于调节生态系统碳、水循环过程具有极其重要的作用和意义<sup>[4-6]</sup>。众多研究结果表明,气孔能够根据环境因素的变化调整气孔开度、气孔大小、气孔频度(气孔密度和气孔指数)以及空间分布格局来最优化其气体交换参数,进一步提高其抗逆能力<sup>[7-8]</sup>。植物叶片气孔的发育过程受许多因素的影响,如转录因子、负调控因子、环境因素(温度、 $CO_2$ 、光照、激素等)均参与和影响着气孔的发育过程,且在各个发育阶段承担着关键的调节作用<sup>[9-12]</sup>。

通常而言,植物叶片的光合作用受光照、二氧化碳浓度、温度、矿质元素、水分等因素影响<sup>[13]</sup>。光能是植物进行光合作用的驱动力<sup>[14]</sup>,同时光照在叶片气孔的形成和发育过程中也起到极其关键的诱导和调节作用,从而影响植物叶片的光合作用效率<sup>[10,12-13]</sup>。光照对气孔结构特征的影响机理非常复杂,至今还没有一致的结论<sup>[7,13]</sup>。相关研究结果发现,冠层

浓厚树木叶片的气孔密度随光照的增强而升高,但是树冠稀薄树木的气孔密度随着光照增强而降低<sup>[15]</sup>。同一叶片在不同轴面上的气孔密度对光照变化的响应也不尽相同<sup>[16]</sup>。虎皮兰(*Sansevieria trifasciata* Prain)隶属于百合科虎尾兰属,为多年生常绿草本植物,以其易繁殖、生长速度快、吸收室内甲醛和室外汽车尾气等优点逐渐成为一种集观赏、绿化和人体保健于一体的重要园艺植物<sup>[17-18]</sup>。近年来,尽管许多学者对于虎皮兰的食用价值和空气甲醛净化能力等方面进行了初步的研究<sup>[19-20]</sup>,但光照如何通过改变虎皮兰的气孔结构及分布状况,影响虎皮兰的气体交换过程至今没有得到较好的结论。本试验通过不同遮阴处理研究光照对虎皮兰气孔特征及空间分布格局的影响,旨在阐明光照条件下气孔特性和气体交换参数之间的关系。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

在花卉市场购买长势相同、生长健壮的虎皮兰9盆(每盆3棵)。塑料花盆高10 cm,直径14 cm,盆底铺无纺布以防浇水时基质外渗,盆栽基质为花卉栽培通用营养土,主要成分配比为氮(N)600 mg/L、磷酐( $P_2O_5$ )270 mg/L、氧化钾( $K_2O$ )360 mg/L。

### 1.2 试验设计与实施

将塑料遮阳网剪成1 m×1 m的正方形用于虎皮兰的遮阴处理,将上述购买的虎皮兰分别置于不同的光照条件下进行处理。于2016年3月10日至4月10日,试验期间每隔4 d测定1次,观测时间为09:00—11:00,每株虎皮兰取3张

收稿日期:2016-09-11

基金项目:国家自然科学基金青年科学基金(编号:31400418);河北省自然科学基金(编号:C2016402088);河北省高等学校青年拔尖人才计划(编号:BJ2016012);中国博士后科学基金(编号:2016T90128、2014M561044);邯郸学院校级科研项目(编号:15217)。

作者简介:郭丽丽(1992—),女,河南平舆人,硕士研究生,主要从事农业水土工程和植物生理生态学研究。E-mail:18317723971@163.com。

通信作者:郝立华,硕士,讲师,主要从事植物生理生态学研究。E-mail:Haolihua.000@sina.com。

叶片观测。利用光度计(型号 759S,棱光科技有限公司,中国上海)测定不同遮阴条件下虎皮兰冠层的光照度,即无遮挡的自然光强度代表 100% 光照[约 1 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  PAR],利用 1 层遮阳网遮挡的自然光强度为 50% 光照[500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  PAR],2 层遮阳网遮挡的自然光强度为 25% 光照[250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  PAR]。在培养期间利用温度计和湿度计每天记录试验处理区的日平均气温和相对空气湿度,保证不同光照处理间的温度、相对空气湿度一致。培养期间每 3 d 浇水 1 次(每盆约 500 mL),以防止干旱胁迫的发生。

1.3 印记法取样及光学显微镜观察

随机从每株上选取 3 张叶片,利用无色透明的指甲油涂于虎皮兰叶片的中部,采集气孔印记样品用于叶片气孔参数的测量。将叶片印迹玻片在装备有照相机的显微镜(DM2500,LeicaCorp,Germany)下观察并拍照。随机选择 3 个不同的显微视野,每个视野下拍 3 张照片,即得到 9 张气孔的显微照片,再从 9 张照片中选取 5 张来计算气孔密度。利用 AutoCAD 2010 软件分别测量气孔的长度、宽度、周长、面积以及形状指数。形状指数是指通过计算单一气孔形状与相同面积的圆之间的偏离程度来测量,当叶片气孔的形状为圆形时,形状指数为 1,即气孔的形状越扁长,则气孔形状指数就越大。形状指数的计算公式为:

$$S = \frac{P}{2 \sqrt{\pi A}} \text{ (以圆为参照几何形状)}。 \quad (1)$$

式中: $S$  表示叶片气孔形状指数; $P$  表示气孔周长; $A$  表示气孔面积。

1.4 气孔的空间格局分析

随机选取 3 个光学显微照片(放大 5 倍)用于研究遮阴对叶片气孔空间分布格局的影响,每个气孔都是叶片表面上分布的单点,气孔开口的最中间位置为该单点的位置。首先利用空间分布软件 ArcGIS 10.0 将显微照片相同的坐标下进行数字化处理,得到每个气孔的坐标值。再运用空间统计分析方法 Ripley's K 方程对表征气孔分布状况的点进行空间分析<sup>[21]</sup>。Ripley's K 方程是一个分布累加的函数,该函数利用

所有单点距离的二阶矩阵探究这些点在不同尺度上的二维空间分布格局。分析结果由最小邻域距离  $Lhat(d)$  值来表达:

$$Lhat(d) = \sqrt{K(d)/\pi} - d。 \quad (2)$$

式中: $K(d)$  表示任何个体在一定空间尺度内对其他个体的期望值; $d$  表示空间尺度。

当分布格局为随机分布时,所有的  $d$  值到的距离均相等。为了确定 95% 的可信任区间,采用蒙特卡洛算法模拟随机分布点 1 000 次。假如叶片表面的气孔在给定尺度  $d$  下为随机分布,则计算出来的值应该位于 95% 可信任区间之内。假如值大于 95% 可信任区间,则气孔在该尺度为簇状分布。否则,当值小于 95% 可信任区间时,气孔在该尺度下为规则分布<sup>[21]</sup>。

1.5 气体交换参数测定

利用便携式光合测定系统(Lepro-SD,ADC BioScientific Ltd. Hoddesdon,UK)测定虎皮兰叶片的气体交换参数即叶片的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、细胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ )。利用光合测定系统分别测量不同光照处理下 3 盆虎皮兰叶片的气体交换参数,共测 8 次,并分别对 8 组数据求出平均值代表气体交换参数。

1.6 统计分析

试验数据均利用单因素方差分析,然后在利用 Duncans Multiple Range Test 比较处理间的差异显著性,统计分析均利用 SPSS13.0(Chicago,IL)统计软件完成。

2 结果与分析

2.1 不同光照条件对气孔密度的影响

从表 1 可以看出,不同的光照度对虎皮兰的气孔密度产生很大影响,随着光照的减弱,虎皮兰的气孔密度逐渐增加,在 25% 光照下气孔密度最高。50% 光照比 100% 光照时虎皮兰叶片的气孔个数增加 15.9%,而 25% 光照比 100% 光照的气孔个数增加 63.5%。结果表明,不同光照处理对虎皮兰叶片上气孔个数产生了显著影响。25% 光照与 100% 光照下的气孔密度差异显著,但在 50% 光照与 25%、100% 光照处理间的气孔密度差异不显著。

表 1 不同光照条件对虎皮兰叶片气孔特征的影响

光照度 (%)	气孔密度 (个/mm <sup>2</sup> )	气孔长度 (μm)	气孔宽度 (μm)	气孔周长 (μm)	气孔面积 (μm <sup>2</sup> )	气孔形状指数	气孔面积指数
100	6.3 ± 0.52b	46.0 ± 0.01ab	26.3 ± 0.01a	118.8 ± 0.02a	957.8 ± 0.002a	1.08 ± 0.22a	0.61 ± 0.46c
50	7.3 ± 0.52ab	46.8 ± 0.01a	27.0 ± 0.01a	124.4 ± 0.03a	1058.1 ± 0.002a	1.08 ± 0.23a	0.78 ± 0.10b
25	10.3 ± 2.86a	42.3 ± 0.01b	26.8 ± 0.01a	116.8 ± 0.03a	963.5 ± 0.002a	1.06 ± 0.23a	0.97 ± 0.17a

注:同列数据后不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

2.2 不同光照条件对气孔开度和形状的影响

虎皮兰叶片上气孔的长度、宽度、面积、周长均随光照的减弱呈先上升后降低的趋势,而虎皮兰叶片上的气孔形状指数随光照的增加呈先降低后上升的趋势(表 1)。在 50% 光照下的气孔长度和 25% 下的气孔长度有显著差异,而 100% 光照下的气孔长度与 50%、25% 光照处理间差异不显著。不同光照处理对气孔宽度、气孔面积、气孔周长及形状面积处理间差异不显著。气孔面积指数(SAAI)随着光照程度的加深而增大,25% 光照下的 SAAI 最高,比 100% 光照下的 SAAI 增加了 59%,虎皮兰叶片在不同光照处理间 SAAI 差异显著。

2.3 不同光照条件对气孔空间分布格局的影响

不同光照处理,虎皮兰的气孔在小尺度范围 80 ~ 130  $\mu\text{m}$  为规则分布,而在大尺度范围 400 ~ 500  $\mu\text{m}$  呈现随机分布(图 1)。在 100% 光照下,虎皮兰的气孔分布比 50%、25% 光照的气孔分布更加规则,因为在相同尺度下 100% 光照的  $Lhat(d)$  值更小。25% 光照下的气孔分布格局在小尺度约 100  $\mu\text{m}$  时为随机分布,50% 光照下的气孔分布在尺度 230  $\mu\text{m}$  左右为随机分布,而后随着尺度的不断增大,25%、50% 光照下的气孔在随机分布和规则分布之间切换。而 100% 光照下的气孔分布在更大尺度 400  $\mu\text{m}$  左右显示为随机分布。在尺度为 430 ~ 500  $\mu\text{m}$  时不同的光照处理结果,气孔的空间分布均为随机分布。对照不同光照处理下虎皮兰气

孔分布格局最规则的空间分布格局发生在尺度约 170  $\mu\text{m}$  处,此时 100% 光照的最小  $L_{\text{hat}}(d)$  为 -18,50% 光照的最小  $L_{\text{hat}}(d)$  为 -14.20,25% 光照的最小  $L_{\text{hat}}(d)$  为 -9.82。

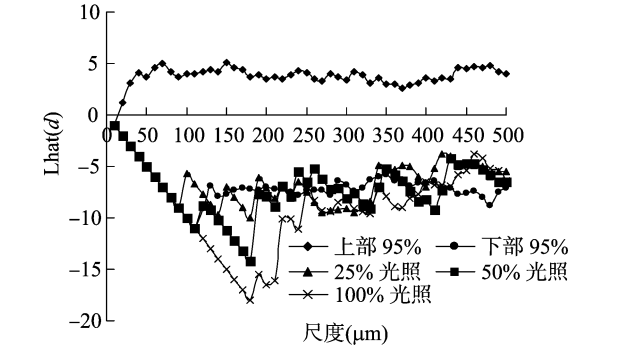


图1 不同光照条件对虎皮兰叶片气孔空间分布格局的影响

2.4 不同光照条件对叶片气体交换参数的影响

虎皮兰叶片的净光合速率在 25% 光照下最高,其次是 50% 光照,而在 100% 光照下最低,且差异显著。随着光照度的加深,虎皮兰叶片的细胞间  $\text{CO}_2$  浓度、蒸腾速率均是先升高后降低,在 50% 光照下达到最高,胞间  $\text{CO}_2$  浓度 50% 光照处理与 25%、100% 光照处理间差异显著,蒸腾速率 25%、50%、100% 光照处理间差异显著。而虎皮兰在 3 种不同的光照处理下气孔导度差异不显著(表 2)。表明蒸腾速率、净光合速率的改变并不受气孔导度影响,而是受气孔宽度、气孔长度等其他参数的影响。

表 2 不同光照条件对虎皮兰叶片气体交换参数的影响

光照处理 (%)	净光合速率 [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]	蒸腾速率 [ $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]	气孔导度 [ $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 ( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )
100	$0.42 \pm 0.65\text{b}$	$0.20 \pm 0.09\text{c}$	$0.01 \pm 0\text{a}$	$340 \pm 99.67\text{b}$
50	$0.52 \pm 0.22\text{ab}$	$0.24 \pm 0.07\text{a}$	$0.01 \pm 0\text{a}$	$357 \pm 31.47\text{a}$
25	$0.90 \pm 0.05\text{a}$	$0.22 \pm 0.01\text{b}$	$0.01 \pm 0\text{a}$	$285 \pm 9.16\text{b}$
P 值	0.07	<0.001	1.00	0.08

注:同列数据后不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

3 讨论与结论

3.1 不同光照处理对虎皮兰叶片气孔特征的影响

气孔是植物叶片上许多小的开口<sup>[22]</sup>,它是植物与外界环境进行  $\text{CO}_2$  气体和水分交换的主要通道<sup>[9,23]</sup>。植物通过改变气孔开度来响应短期的环境变化,这种响应方式也被称为气孔运动<sup>[24-26]</sup>。除了对短期环境变化响应的气孔运动外,长期的环境变化如气候变暖也可能会影响到单个气孔的大小、气孔频度以及气孔空间分布格局<sup>[27-28]</sup>。目前,有关光照对植物叶片气孔频度及大小等方面影响研究还没有一致的结论。前人研究结果表明,气孔密度随着光照度的增加而升高,且冠层顶部叶片的气孔密度高于冠层底部叶片<sup>[29-30]</sup>。孟雷等的研究发现,光照度导致水稻叶片气孔密度减少,遮阴处理使水稻叶片气孔密度显著减少<sup>[31]</sup>。张大鹏研究指出,弱光可能有利于植物叶原基阶段气孔发育和形成,从而提高植物叶片的气孔密度<sup>[32]</sup>。相关研究还发现,同一物种不同轴面气孔密度对光照的响应也不尽相同。Mott 等研究发现,豚草 (*Ambrosia artemisiifolia* L.) 在遮阴环境下近轴面气孔密度会随着光照的增强而降低,而远轴面气孔密度随着光照的增强而增加<sup>[33]</sup>。

此外,光照对气孔密度的影响还同植物的生长状况存在密切的关系。马冬雪等对不同光照条件下 HB 柚 (*Citrus maxima* Merr) 气孔的特征进行研究,发现气孔密度与树木的生长状况存在密切关系,生长状况较好树木的气孔密度会随着光照的增强而增加,生长状况较差树木的气孔密度则随着光照的增强而减少<sup>[15]</sup>。本研究通过对虎皮兰不同的遮阴程度发现,虎皮兰叶片气孔密度随着光照的减弱而增加,表明光照是虎皮兰气孔密度的负调控因子。前人研究结果发现,植物叶片上气孔个数由气孔发育过程所决定,而气孔的发育和形成过程又会受多种转录因子的调控,包括 *bHLH* 转录因子、*MYB* 转录因子、*Dof* 转录因子等<sup>[9-10]</sup>。同时, *SPCH*、*MUTE*、*FAMA* 等 3 种基因均决定着气孔的发育和形成过程<sup>[34-35]</sup>。总之,光照通过影响转录因子、受体、激酶和蛋白等来调控气孔的形成和发育过程。然而,光因子对气孔发育过程产生影响的分子调控机制至今还并不清楚,将成为未来气孔发育学亟待解决的热点和难点问题之一。

3.2 不同光照处理对虎皮兰叶片气孔空间分布格局的影响

气体交换效率除受气孔大小、气孔宽度以及气孔频度以外,还与气孔分布格局有关<sup>[3,36]</sup>。前人研究发现,细胞分裂和分化过程影响和改变植物叶片上气孔的空间分布格局。同时,细胞的分裂和分化过程也会受到遗传信号和环境因素的影响<sup>[37-40]</sup>。基因学方面关于气孔的研究发现, *SDDI*、*EPFL*、*TMM* 和 *ERECTA* 等基因共同决定着气孔的空间分布格局<sup>[9,34]</sup>。光照不仅会改变气孔的大小、形状指数以及气孔密度,同时还会影响气孔的空间分布格局。本研究发现,光照度越高,气孔分布越规则,100% 光照下的气孔分布格局在大尺度(约 400  $\mu\text{m}$ )时为随机分布,而 25% 光照下的气孔分布格局在小尺度内(约 100  $\mu\text{m}$ )呈现为随机分布,表明随着光照的增强可能会提高虎皮兰叶片的气孔交换效率,这主要是由于气孔在植物叶片上分布得越规则,叶片的气体交换效率可能会越高。本研究中 25%、50% 光照条件下,气孔在 100 ~ 400  $\mu\text{m}$  空间尺度内以随机和规则 2 种分布格局交替出现,这可能是虎皮兰在通过改变自身的气孔分布来逐渐适应不同的光照环境,从而提高其气体交换的效率的原因。

3.3 不同光照处理对虎皮兰气体交换参数的影响

众所周知,植物的光合作用过程会受到光照度的影响<sup>[39-40]</sup>,光照度太高或太低都会降低植物光合反应速率,即植物的光合反应速率只有在最佳光照度下才能达到最大值<sup>[41-43]</sup>。吴安娜等研究发现,光照度增强有利于月季试管苗干物质的积累,但该效应仅在一定光照度范围内产生,若超过该光照范围就会对植物生长产生负效应<sup>[44]</sup>。Lees 等研究发现,铁线莲试管苗随着光照的增强,光合作用和量子小效率均降低,可能是太高的光照对植物进行光合作用的器官造成损伤<sup>[45]</sup>。另外,光照对植物光合作用过程的影响还会通过气孔导度的变化来实现<sup>[46-47]</sup>。Whitehead 等的研究发现,对火炬松进行遮光处理导致其气孔导度降低 39%,从而使光合反应速率也下降 58%<sup>[48]</sup>。马书荣等的研究也发现,裂叶沙参 (*Adenophora lobophylla* Hong) 光合速率与气孔导度的相关系数极显著<sup>[49]</sup>。本研究却发现不同光照度对虎皮兰的气孔导度没有产生影响。这可能是由于气孔面积指数(单位叶面积上气孔的总面积)的增加同气孔空间分布格局变得不规则的

效应相抵消,以至于气孔结构和分布状况并未对气孔导度产生影响。

# 参考文献:

- [1] Woodward F I. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO<sub>2</sub> from pre-industrial levels[J]. Nature,1987,327(6123):617-618.
- [2] Bergmann D C, Sack F D. Stomatal development[J]. Annual Review of Plant Biology,2007,58(1):163-181.
- [3] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. Nature,2003,424(6951):901-908.
- [4] Franks P J, Beerling D J. Maximum leaf conductance driven by CO<sub>2</sub> effects on stomatal size and density over geologic time [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2009,106(25):10343-10347.
- [5] Haworth M, Heath J, McElwain J C. Differences in the response sensitivity of stomatal index to atmospheric CO<sub>2</sub> among four genera of Cupressaceae conifers[J]. Annals of Botany,2010,105(3):411-418.
- [6] Taylor S H, Franks P J, Hulme S P, et al. Photosynthetic pathway and ecological adaptation explain stomatal trait diversity amongst grasses [J]. New Phytologist,2012,193(2):387-396.
- [7] Kouwenberg L L R, Kürschner W M, McElwain J C. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospects for Paleoaltimetry[J]. Reviews in Mineralogy & Geochemistry,2007,66(12):215-241.
- [8] Fraser L H, Greenall A, Carlyle C, et al. Adaptive phenotypic plasticity of *Pseudoroegneria spicata*: response of stomatal density, leaf area and biomass to changes in water supply and increased temperature[J]. Annals of Botany,2009,103(5):769-775.
- [9] 崔国新, 韩宝达, 赵潇男, 等. 气孔发育及其调控[J]. 植物生理学报,2012,48(9):829-836.
- [10] 吴 丁. 气孔的构造及类型在生理上的意义[J]. 九江学院学报(社会科学版),1997(6):39-43.
- [11] 刘 俊, 郭志富. 植物气孔发育分子机制研究进展[J]. 安徽农业科学,2015,43(35):12-15.
- [12] 刘 婧, 王宝山, 谢先芝. 植物气孔发育及其调控研究[J]. 遗传,2011,33(2):131-137.
- [13] Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants [J]. Plant Physiology, 1980 (31): 491-543
- [14] Pallardy S G, Kozłowski T T. Stomatal response of populus clones to light Intensity and vapor pressure deficit[J]. Plant Physiology,1979(64):112-114.
- [15] 马冬雪, 刘仁林. 不同光照条件下 HB 柚气孔数量特征研究 [J]. 安徽农业科学,2011,39(19):6983-6985.
- [16] 蔡志全, 齐 欣, 曹坤芳. 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[J]. 应用生态学报,2004,15(2):201-204.
- [17] 李泽鸿, 刘树英, 安佰明, 等. 虎皮兰色素提取条件的研究[J]. 北方园艺,2008(1):134-136.
- [18] 郭铭伟, 茆 萍, 陶荣琴, 等. 盆栽芦荟和虎皮兰对室内空气甲醛净化及耐受能力的研究[J]. 实用预防医学,2012,19(10):1462-1464.
- [19] 李泽鸿, 刘树英, 李 闯, 等. 虎皮兰营养成分的测定[J]. 北方园艺,2008(2):131-132.
- [20] 熊 纓, 苏志刚. 五种常见装饰植物对甲醛的吸收能力比较研究[J]. 环境科学与管理,2009,34(1):45-48.
- [21] Zheng Y, Xu M, Hou R, et al. Effects of experimental warming on stomatal traits in leaves of maize (*Zea May L.*) [J]. Ecology and Evolution,2013,3(9):3095-3111.
- [22] Xu M. The optimal atmospheric CO<sub>2</sub> concentration for the growth of winter wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Plant Physiology, 2015 (184):89-97.
- [23] Young J J, Mehta S, Israelsson M, et al. CO<sub>2</sub> signaling in guard cells: calcium sensitivity response modulation, a Ca<sup>2+</sup>-independent phase, and CO<sub>2</sub> insensitivity of the *gca2* mutant[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006,103(19):7506-7511.
- [24] Shimazaki K I, Doi M, Assmann S M, et al. Light regulation of stomatal movement [J]. Annual Review of Plant Biology, 2007 (58):219-247.
- [25] Shang Z, Laohavisit A, Davies J M. Extracellular ATP activates an Arabidopsis plasma membrane Ca<sup>2+</sup>-permeable conductance[J]. Plant Signaling & Behavior,2009,4(10):989-991.
- [26] Anderson V J, Brisk D D. Stomatal distribution, density and conductance of three perennial grasses native to the southern true traire of Texas [J]. American Midland Naturalist, 1990 (123): 152-159.
- [27] Lammertsma E I, de Boer H J, Dekker S C, et al. Global CO<sub>2</sub> rise leads to reduced maximum stomatal conductance in Florida vegetation[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2011,108(10):4035-4040.
- [28] 山本昭夫. 土壤水分和光照强度对气孔密度的影响[J]. 日本作物学会纪事,1984,53(4):463-471.
- [29] Ciha A J, Bron W A. Stomatal size and frequency in soybeans[J]. Crop Science,1975(15):309-313.
- [30] Chen W, Cheng H, Liu L, et al. A new method for studying the stomatal character of rice leaf [J]. Review of China Agricultural Science of Technology,2000,2(2):58-62.
- [31] 孟 雷, 陈温福, 李磊鑫, 等. 减弱光照强度对水稻叶片气孔性状的影响[J]. 沈阳农业大学学报,2002,33(2):87-89.
- [32] 张大鹏. 水稻叶片气孔的研究 II. 不同生态条件下的气孔动态 [J]. 福建农学院学报,1989,18(3):302-307.
- [33] Mott K A, Gibson A C, O'leary J W. The adaptive significance of atmphistomatic leaves [J]. Plant, Cell & Environment, 1982 (5): 455-460.
- [34] 朱燕化, 康宏樟, 刘春江. 植物叶片气孔性状变异的影响及其研究方法[J]. 应用生态学报,2012,2(1):250-256.
- [35] 林植芳, 李双顺, 林桂珠. 叶片气孔的分布于光合途径[J]. 植物学报,1986(4):153-160.
- [36] Wang J C, Duan B L, Zhang Y B. Effects of experimental warming on growth, biomass allocation, and needle chemistry of *Abies faxoniana* in even-aged monospecific stands [J]. Plant Ecology, 2012,213(1):47-55.
- [37] Shpak E D, Mcabee J M, Pillitteri L J, et al. Stomatal patterning and differentiation by synergistic interactions of receptor kinases [J]. Science,2005,309(5732):290-293.
- [38] Nadeau J A, Sack F D. Control of stomatal distribution on the Arabidopsis leaf surface[J]. Science,2002,296(5573):1697-1700.

衰老,果实品质下降,丰产性大大降低<sup>[9]</sup>。本研究结果与其基本一致,综合树势、产量和果实品质,当砧木距地面高度在 4~12 cm 范围利于树木结果。

果树冠层内辐射强度决定冠层内微气候环境、影响叶片光合作用,为果树生长发育和产量品质形成奠定基础<sup>[10]</sup>。本研究发现,冠层有效辐射从上部到下部逐渐降低;C 组冠层上下部有效光合辐射达到最大值,光合有效辐射比值为 0.24,与其他处理差异显著;D、E 组处理则随着砧木地面高度增加,树木上下部的光合有效辐射下降,光合有效辐射比值下降。魏钦平等研究表明,苹果不同树形内光照等环境因子的分布不同,决定不同树形果树生理生态状况和产量品质的差异<sup>[11]</sup>,本研究结果与之相近,C 组光合有效辐射最大,果实品质也最佳。

叶面积指数既是一个重要的生物结构参数,也是树木光能吸收能力的一个重要的生物学指标<sup>[12]</sup>。本试验结果表明,叶面积指数各个处理之间存在显著差异,C 组处理叶面积指数最大,5 组之间叶面积指数呈现先增大后减小的趋势。D 组处理叶片叶绿素含量最高,且与 B、C 组处理之间差异不显著。由此可见,当砧木离地高度 4~8 cm 时的最有利于叶片叶绿素积累,并且表现出良好的通风透光条件。

薛晓敏等研究表明,苹果叶片矿质营养含量受到砧木种类、品种类型、产量水平、土壤质地、施肥状况和栽培管理制度等众多因素的影响<sup>[13]</sup>。本试验结果表明,A 组处理叶片磷、钾含量显著高于其他处理;随着砧木距地面高度增大,叶片中的氮含量呈现先上升后下降的趋势,B 组处理最高。叶片中大量元素的含量在 0~4 cm 范围含量较大,可能是砧木大部分入土,根系生物量越大,根系吸收范围更广,更利于吸收水分养分。微量元素大部分在 A 组处理时含量达到最高,可能原因也是砧木大部分埋入地里,根系生长旺盛,有效吸收地下的肥料,从而导致叶片微量矿质元素含量较高。部分微量元素在其他处理含量达到最高值,可能原因一方面与根系对矿质元素的选择性吸收有关,另一方面与当地果园的施肥管理情况也有关系。

通过以上分析可知,砧木距地面高度过低,树木生长旺

盛,果实品质下降,叶片叶绿素含量下降;砧木距地面高度过高,树木生长受到抑制,因此,果实品质受到影响,叶面积指数和光合有效辐射下降。砧木在离地高度 4~12 cm 时较为适宜,既能保证树木生长势,又能起到矮化的作用,并且叶片和果实营养分配均衡,果品产量和果实品质也较好。由此可见,砧木高度范围在 4~12 cm 时适合果树生长发育。

#### 参考文献:

- [1] 王永章,刘成连,原永兵. M9 T337 矮化自根砧苹果在胶东半岛的引栽评价及其分析[C]. 银川:中国园艺学会现代果业标准化示范区创建暨果树优质高效生产技术交流会,2014.
- [2] 赵和平,李 烨. 苹果矮化栽培存在问题分析[J]. 落叶果树,2008,40(4):33-35.
- [3] 王金政,薛晓敏,桂 林,等. 山东省矮砧生产现状分析[J]. 山东农业科学,2011(1):41-43.
- [4] 张秀芝. 砧木对富士苹果矿质营养和果实品质的影响及其相关性分析[D]. 青岛:青岛农业大学,2013.
- [5] 刘文杰,张招喜,魏 珍. 旱地果园栽植成活率低的原因及对策[J]. 果农之友,2007(10):12.
- [6] 杜俊兰. 苹果中间砧长度及入土深度对树木生长与结果的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2015.
- [7] 沙广利,郝玉金,万述伟,等. 苹果砧木种类及应用进展[J]. 落叶果树,2015,47(3):2-6.
- [8] 朱树华,郁松林,权俊萍. 苹果矮化砧木研究及应用现状[J]. 石河子大学学报,2003,7(4):327-332.
- [9] 任雪菲,李丙智. 苹果中间砧入土深度对根系生长及其激素含量和果实产量品质的影响[J]. 园艺学报,2013,40(11):2127-2136.
- [10] 孙志鸿,魏钦平,杨朝选,等. 改良高干开心形富士苹果树冠不同层次相对光照强度分布与枝叶的关系[J]. 果树学报,2008,25(2):145-150.
- [11] 魏钦平,鲁韧强,张显川,等. 富士苹果高干开心形光照分布与产量品质的关系研究[J]. 园艺学报,2004,31(3):291-296.
- [12] 于 浩. 便携式活体叶面积测量仪的研制[D]. 哈尔滨:哈尔滨工业大学,2009.
- [13] 薛晓敏,路 超,王金政,等. 矮化中间砧对苹果树生长结果及果实品质的影响[J]. 落叶果树,2012,44(1):5-7.
- [14] 吴安娜,朱建镛. 光和蔗糖对玫瑰花组织培养增殖体光自生长的影响[J]. 中国园艺,1999,45(4):345-352.
- [15] Lees R P, Evanse H, Nicholas J R. Effects of the light environment on photosynthesis and growth *in vitro* [M]. Netherlands: Springer,1994.
- [16] Woods D B, Turner N C. Stomatal response to changing light by four tree species of varying shade tolerance[J]. New Phytologist,1971(70):77-84.
- [17] Liu T, Ohashi - Ito K, Bergmann D C. Orthologs of *Arabidopsis thaliana* stomatal *bHLH* genes and regulation of stomatal development in grasses[J]. Development,2009,136(13):2265-2276.
- [18] Whitehead D, Teskey R O. Dynamic response of stomata to changing irradiance in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) [J]. Tree Physiology,1995,15(4):245-251.
- [19] 马书荣,杨红艺,阎秀峰,等. 不同光照处理裂叶沙参和泡参气孔行为与光合特性的关系[J]. 东北林业大学学报,2000,28(6):36-39.

(上接第 115 页)

- [39] Juarez M T, Twigg R W, Timmermans M C. Specification of adaxial cell fate during maize leaf development[J]. Development,2004,131(18):4533-4544.
- [40] Wang H, Ngwenyama N, Liu Y, et al. Stomatal development and patterning are regulated by environmentally responsive mitogen-activated protein kinases in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell,2007,19(1):63-73.
- [41] Hunt L, Bailey K J, Gray J E. The signalling peptide EPFL9 is a positive regulator of stomatal development [J]. New Phytologist,2010,186(3):609-614.
- [42] 何松林,蒋要卫,王 政,等. 外施 CO<sub>2</sub> 时光照度对大花蕙兰试管苗生长和叶片气孔特征的影响[J]. 河南农业大学学报,2009,43(6):625-629.
- [43] 王 政,刘艺平,张春丽,等. LED 不同光照度对大花蕙兰试管苗生长和叶片气孔特征的影响[C]//中国观赏园艺研究进展. 2013:324-328.