

张旭然,杨世琼,王琳,等.设施黄瓜果期不同叶序叶片的气孔特性[J].江苏农业科学,2019,47(17):128-131,137.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.17.031

设施黄瓜果期不同叶序叶片的气孔特性

张旭然¹,杨世琼¹,王琳¹,杨再强^{1,2}

(1.南京信息工程大学气象灾害预报预警与评估协同创新中心,江苏南京 210044; 2.江苏省农业气象重点实验室,江苏南京 210044)

摘要:为了研究黄瓜果期不同叶序对叶片气孔特征及其开度的影响,以黄瓜品种探索为试材进行模拟试验,利用数码显微成像系统和数码测距软件对叶片气孔长度、宽度、开度、开张比、气孔密度及气孔指数等气孔参数进行测量。结果表明:随着黄瓜植株叶序的增大,气孔长度、宽度、开度、开张比均有增大的趋势;叶片气孔密度则随叶序增大有减小趋势;与第3张叶片相比,叶序的增大对叶片气孔指数无显著影响。在同一叶序条件下,叶片上表皮的气孔长度、宽度、开度、气孔指数、开张比均高于下表皮,而下表皮的气孔密度则明显高于上表皮。本研究有效证明叶龄对气孔的形态、开度、开张比及其气孔密度有着显著的影响,为黄瓜生长模型的建立提供了科学依据。

关键词:叶龄;气孔形态;气孔开度;气孔开张比;气孔指数;上下表皮

中图分类号: S642.201 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)17-0128-04

黄瓜(*Cucumis sativus* L.)是葫芦科1年生蔓生攀缘草本植物,属于互生叶序,在设施蔬菜生产中占重要地位,增产潜力大,是我国重要的设施蔬菜作物。近年来,随着我国农业产业结构调整及经济的快速发展,我国黄瓜的栽培状况也发生了很大的变化,面积迅速扩大,品种更加丰富。目前,关于设施黄瓜研究的重点是要摸清黄瓜生长发育的生理规律,并据此建立适用于设施黄瓜的生长模型,能够为设施黄瓜种植和小气候调控提供科学指导和决策依据。

叶片气孔是植物体与外界环境进行CO₂和H₂O等交换的重要门户,由成对的保卫细胞以及保卫细胞之间的孔隙组成。植物叶片通过改变气孔大小、气孔开度、气孔密度和气孔空间分布格局等来调节叶片气孔特性,使叶片表面的水气交换效率最优化^[1]。同时,气孔的数目、分布状况、开合程度等的变化也会改变叶片的气孔导度,从而直接影响到植物蒸腾速率、光合速率和水分利用效率^[2],进一步对植物的温度胁迫抗性、水分胁迫抗性和生产能力等产生影响^[3]。目前关于外界环境因子对于植物叶片气孔特性的影响已有较多报道,前人研究结果表明,空气湿度^[4-5]、土壤水分含量^[6-8]、CO₂浓度^[9]、饱和水汽压^[10-11]、光照^[12-14]以及外源激素^[15]等因子与叶片气孔特性之间的关系十分紧密。例如,蔷薇科12属代表植物在干旱条件下,植株中部和基部的叶片气孔密度明显偏大,与水肥条件良好条件下顶端叶片气孔密度最大、中部居中、基部最小的气孔特征并不相同^[16];在对小麦的研究中Zhang等也发现,干旱条件会直接导致叶片水分的减少,从而减少叶片气孔导度和净光合速率,这对小麦生物量的积累十

分不利^[17]。诸多研究均一致表示,叶片气孔可以通过保卫细胞感知胁迫环境和内源信号的变化,从而激发植物体相应的自我响应机制,以此达到提高胁迫抗性、减轻胁迫伤害的目的。

随着植株的不断伸长,叶片在顶端不断新生,形成了叶片围绕茎自下而上按照一定规律排列的现象,称之为叶序现象^[18-19],常见的有互生、对生和轮生3种叶序类型。植物体叶序在适应环境的进化过程中形成有规律的排列^[20],是为了让每一张叶片都能接受到充足的太阳辐射、获得良好的通风条件,使植物的光合作用能以最高的效率进行。另一方面,可以根据叶序的大小来区分新叶与老叶,已有研究表明,叶序的大小对叶片气孔特性有直接的作用^[21],可利用其来判断植物叶片生命活动的长短。叶序现象对有关植物形态发生过程的重要性已经逐渐显现,越来越多的研究者开始关注对植物叶片叶序的研究^[22-23]。

迄今为止,关于不同叶序对果期设施黄瓜叶片气孔特性及其开度的研究鲜有报道。本试验主要研究了不同叶序下果期黄瓜叶片气孔大小、开度、闭合情况及其气孔密度,研究探讨叶序与它们之间是否存在一定的规律性,对于建立设施黄瓜生长模型、科学调控黄瓜的生长具有重要意义,同时也为设施黄瓜环境优化调控提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本次试验于2017年4—7月在南京信息工程大学农业气象试验站的Venlo温室内进行,试验温室顶高5.0 m,肩高4.5 m,宽9.6 m,长30.0 m,南北走向。本次试验供试的黄瓜品种为探索,于2017年4月11日播种,4月26日定植,定植株行距为25 cm×25 cm,5月30日植株进入果期。在黄瓜整个生育阶段,环境空气相对湿度保持77%,土壤相对湿度保持70%左右。在植株进入果期后,开始测定与叶片气孔特性相关的各项指标,每次对3株黄瓜进行取样,重复3次。

1.2 叶片气孔特性的测量与计算

1.2.1 取样制片 黄瓜生长至20张叶左右,在09:00—

收稿日期:2018-06-01

基金项目:国家自然科学基金面上项目(编号:41775104);国家科技支撑计划(编号:2014BAD10B07);江苏省研究生科研创新计划(编号:KYCX18_1028)。

作者简介:张旭然(1995—),女,江苏镇江人,硕士研究生,研究方向为应用气象。E-mail:1139093612@qq.com。

通信作者:杨再强,博士,教授,博士生导师,研究方向为设施环境调控。E-mail:yzq6751@163.com。

11:00 时选取生长良好的植株,从顶部往下取第 3、第 6、第 9、第 12、第 15、第 18 张功能叶,用脱脂棉轻轻拭去叶片上下表面灰尘及其硬糙毛,采用无色指甲油印痕法^[24]获取气孔样本。

1.2.2 取值统计 将气孔样本置于光学显微镜(Olympus CX-31,40×)下,用数码显微成像系统(Olympus DP-20)进行照相成片,然后利用数码测距软件 Motic Images Advanced 3.0 对照片中的气孔指标进行测量标定。采用统计软件 SPSS 16.0 对试验数据进行方差分析,其中选择 Duncan's 检验方法进行多重比较;利用 Microsoft Excel 进行制图。

1.2.2.1 气孔长度、宽度的测定 从指甲油撕片边缘到中间主脉选取 5 个部位,每部位观测 5 个视野,每视野随机测量 10 个处于关闭状态下气孔的值,气孔长度是哑铃形保卫细胞长度,气孔宽度是垂直于哑铃形保卫细胞的最宽值。

1.2.2.2 气孔开度测定 抽样方法同“1.2.2.1”,每个视野选取 10 个开放气孔,测定孔径宽度,μm。

1.2.2.3 气孔密度 抽样方法同“1.2.2.1”,量出视野面

积,按单位面积的气孔数计算气孔密度,取其平均值,个/mm²。

1.2.2.4 气孔指数 表皮的气孔数与表皮细胞数之比,%。

1.2.2.5 气孔开张比 开张的气孔数与总气孔数之比,%。

2 结果与分析

2.1 不同叶序下果期黄瓜的叶片气孔大小

从表 1 可以明显看出,叶片上表皮的气孔长度随着叶序的增大不断增大,下表皮的长度值以及上下表皮的宽度值在第 3 张至第 6 张叶片有明显的增大,第 6 张至第 9 张叶片则有略微下降趋势,之后又呈现增加趋势。上表皮第 3 张叶片的气孔长度、宽度最小,分别为 66.68、47.41 μm,第 18 张叶片的气孔长度、宽度最大,分别为 103.84、66.74 μm,下表皮的长度、宽度最小值同样出现在第 3 张叶片,分别为 50.93、33.49 μm,最大值出现在第 18 张叶片,分别为 99.86、65.25 μm。

表 1 不同叶序对黄瓜叶片气孔长度和宽度的影响

叶序	气孔长度(μm)		气孔宽度(μm)	
	上表皮	下表皮	上表皮	下表皮
第 3 张	66.68 ± 1.43c	50.93 ± 3.84c	47.41 ± 1.06d	33.49 ± 1.01b
第 6 张	73.99 ± 4.28c	64.28 ± 7.36bc	54.81 ± 3.19cd	46.59 ± 1.42b
第 9 张	75.01 ± 4.14c	60.47 ± 2.06bc	52.22 ± 4.96bc	43.48 ± 5.61b
第 12 张	92.01 ± 4.09b	85.20 ± 3.22ab	62.46 ± 2.20b	61.37 ± 4.41a
第 15 张	103.46 ± 4.33a	98.88 ± 1.09a	64.84 ± 3.36a	63.80 ± 0.32a
第 18 张	103.84 ± 0.86a	99.86 ± 2.68a	66.74 ± 1.42a	65.25 ± 1.20a

注:同列数据后不同小写字母表示在 5% 水平差异显著。下同。

从变化幅度来看,上表皮的长度、宽度值在第 9 张至第 12 张叶之间增长最快,与第 9 张叶片相比,第 12 张叶片分别增大了 17.00、10.24 μm,约占第 9 张叶片的 22.7%、17.89%;到第 15、第 18 张叶片时,气孔大小逐渐趋于稳定,长度分别为 103.46、103.84 μm,宽度为 64.84、66.74 μm,彼此之间均无显著性差异。同样地,下表皮的长度值和宽度值在第 9 张至第 12 张叶之间的变化幅度也是最大的,与第 9 张叶片相比,第 12 张叶片分别增大了 40.90%、41.15%。由此可以初步判断,下表面气孔大小随叶序的变化幅度明显比上表面大。

对比上、下表皮发现,下表皮的长度、宽度均小于上表皮的气孔长度、宽度值。由表 1 可知,上、下表皮气孔长度的最大差值出现在第 3 张叶片,为 15.75 μm;最小差值出现在第 18 张叶片,为 3.98 μm。当位于第 3 张叶片时,上、下表皮的长度差值达到最大,为 13.92 μm;最小差值出现在第 15 张叶片,为 1.04 μm。这一现象也佐证上文的判断,下表皮的长度大小随叶序的变化幅度比上表面大,使得彼此之间的差异随着叶序的增大逐渐减小。

2.2 不同叶序下果期黄瓜的叶片气孔开度

由图 1 可知,随着叶序的增大,果期黄瓜叶片上、下表皮气孔开度均表现为第 18 张叶片 > 第 15 张叶片 > 第 12 张叶片 > 第 9 张叶片 > 第 6 张叶片 > 第 3 张叶片,最大值均出现在第 18 张叶片上,分别为 19.97、19.62 μm,最小值均出现在第 3 张叶片上,分别为 10.32、7.61 μm。叶片上、下表皮的

气孔开度值在第 3 张叶片至第 6 张叶片之间增大最快;而在第 6 张叶片至第 9 张叶片之间,气孔开度值并没有明显的增大,之后第 9 张叶片至第 12 张叶片,气孔开度值增加较快,当叶序增大到第 15、第 18 张叶片时,气孔开度值的变化趋于平稳,上表皮仅增大 0.46 μm。整体来看,果期黄瓜叶片上、下表皮的气孔开度均随着叶序的增大而不断增大,下表面气孔开度的变化幅度大于上表面,这与前人对气孔大小的研究分析结论相似。

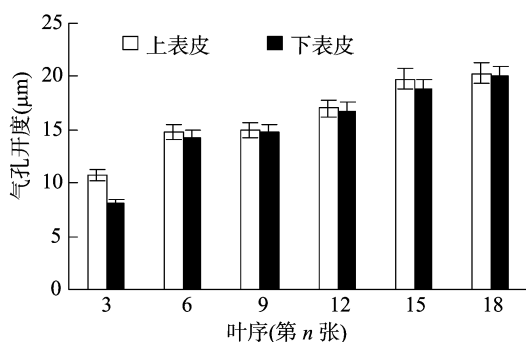


图 1 不同叶序对黄瓜叶片气孔开度的影响

同一叶序条件下,黄瓜叶片下表皮气孔开度值明显低于上表皮气孔开度值,这一现象主要与叶片上下表皮接受的光照度不同有关。上下表皮气孔开度值差异最大时为第 3 张叶片,差值为 2.71 μm,依次为第 15 张叶片、第 6 张叶片、第 12 张叶片、第 18 张叶片、第 9 张叶片,当到第 18 张叶片时,上下

表皮气孔开度差值仅为 0.35 μm 。

2.3 不同叶序下果期黄瓜的叶片气孔开张比

气孔的开张比表示张开气孔个数与总气孔个数的比值,可以用来反映气孔导度和蒸腾速率。由图 2 可以看出,果期黄瓜叶片上、下表皮的气孔开张比最大值均出现在第 18 张叶片,分别为 62.05%、61.76%,最小值为第 3 张叶片,分别为 50.38%、48.70%。随着叶序的增大,叶片气孔的开张比总体呈现增大的趋势。上下表皮的叶片气孔开张比在第 3 张叶片至第 6 张叶片有 1 个较快的增长,上表皮增大 2.98%,下表皮增大 4.71%;在第 6 张叶片至第 9 张叶片,气孔张开比有小幅降低,上表皮降低 0.43%,下表皮降低 0.67%;随后气孔开张比又开始显著增大,当达到第 15 张叶片时,开张比已基本保持平稳;与第 15 张叶片相比,上表皮的第 18 张叶片的开张比仅增大 0.15%,下表皮仅增大 0.32%。

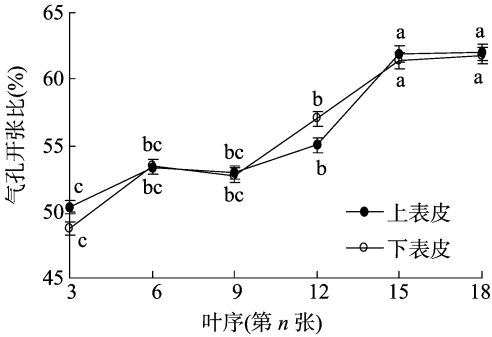


图2 不同叶序下黄瓜叶片的气孔开张比

2.4 不同叶序下果期黄瓜的叶片气孔密度和气孔指数

由表 2 可知,果期黄瓜叶片气孔密度值均随着叶序的增大而不断减小。上表皮气孔密度在第 3 张叶片时最大,为 30.26 个/ mm^2 ,当叶序增大到第 18 张叶片时达到最小值,为 19.26 个/ mm^2 ,降低了 11.00 个/ mm^2 ,占第 3 张叶片的 36.36%。同样地,下表皮气孔密度从第 3 张至第 18 张叶片,共降低了 13.01 个/ mm^2 ,占第 3 张叶片的 25.38%。两者对比来看,下表皮的气孔密度明显高于上表皮,且随着叶序的增大,上下表皮气孔密度差值基本保持在 19~21 个/ mm^2 ,并无显著性差异。

表 2 不同叶序对黄瓜叶片气孔密度的影响

叶序	气孔密度(个/ mm^2)	
	上表皮	下表皮
第 3 张	30.26 \pm 3.79a	51.27 \pm 1.00a
第 6 张	28.38 \pm 0.99ab	48.05 \pm 0.70ab
第 9 张	26.60 \pm 1.02b	45.77 \pm 0.86b
第 12 张	24.07 \pm 1.26c	44.23 \pm 4.86b
第 15 张	23.94 \pm 1.53c	44.07 \pm 1.32b
第 18 张	19.26 \pm 1.00d	38.26 \pm 1.00c

图 3 显示,果期黄瓜叶片气孔指数随叶序的增大变化比较复杂。叶片上、下表皮的气孔指数在第 3 张叶片与第 6 张叶片之间,存在 1 个较小的增大;在第 6 张至第 9 张叶片之间,上、下表皮气孔指数分别急速下降 1.30%、1.07%,各自达到极小值;之后在第 9、第 12、第 15 张叶片之间呈现平稳又增长的趋势,但并未能抵消第 6 张至第 9 张叶片间的下降,也没有回到第 3 张叶片的气孔指数水平;在第 15 张至第 18 张

叶片之间,叶片气孔指数又有所下降,上、下表面分别降低了 0.41%、0.65%。上、下表皮气孔指数最大值均出现在第 6 张叶片,上表皮最小值出现在第 9 张叶片上,为 11.16%,下表皮则出现在第 18 张叶片上,为 10.79%。对比来看,叶片上表皮的气孔指数要明显高于下表皮,两者的气孔指数差值在第 3 张叶片时最大,第 15 张叶片时最小。经过方差分析可知,黄瓜叶片的气孔指数变化在 0.05 水平下均无显著性差异。

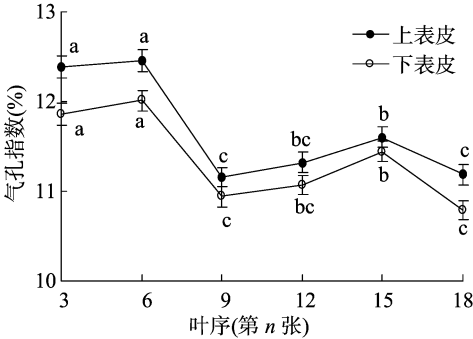


图3 不同叶序对黄瓜叶片气孔指数的影响

3 讨论与结论

前人在研究中均表示,叶片气孔是植物光合和蒸腾作用过程中一个重要的限制因子^[25-30],并间接地对干物质积累、果实产量形成等过程造成影响。本试验测定了果期黄瓜在不同叶序下的叶片气孔大小、开度、气孔密度等气孔特征指标,研究并探讨了它们与叶序之间是否存在一定的规律性关系,这对今后建设设施黄瓜生长模型、科学调控黄瓜的生长具有重要意义。

从叶片生长和老化的角度来看,在同一株植物上,与高处的叶片相比,低处着生的叶片气孔一般更大而且数量较少^[31]。同样地,低处叶片面积较大、气孔密度较小,相比之下,高处的叶片面积则较小、气孔密度较高^[32]。赵清岩在对黄瓜气孔开闭规律及其分布的研究中发现,气孔器(气孔+保卫细胞)的大小会随着叶面积的增大而增大^[33]。如果是气孔两面生的植物叶片,上下表皮的气孔密度都会随着植株高度的上升而逐渐增加^[34]。在本研究中分析了叶序对果期黄瓜叶片气孔特性的影响,结果表明,随着叶序的增大,果期黄瓜叶片气孔的长度、宽度都表现为增大的趋势,均在第 18 张叶片处达到最大值,其中第 3 张叶片的气孔大小最小。这说明随着黄瓜叶片的不断伸长舒展,气孔也在不断发育生长,这一结论与前人的研究结果吻合。

本研究通过对比果期黄瓜叶片上、下表皮的气孔直径及其气孔开度,发现上表皮的气孔直径和气孔开度要明显大于下表皮。有研究表明,叶片气孔张开的持续时间及其开度与光照度有着直接的联系^[35-36],低光照度下,气孔张开缓慢,逐渐达到低稳定状态的张开程度,但如果光照度开始增加,气孔会对其作出应激反应,加大张开程度,所以最终达到稳定状态的开张程度在较低光强情况下会更大。很明显地,透过叶片到达下表皮的太阳光的光质是已经被叶肉细胞过滤后的;而且由于上表皮能够接收大量太阳光的直接照射,而下表皮主要依靠渗透、反射、散射的途径来接受太阳辐射,正常条件下

生长的叶片上表皮能接收的光强远远高于下表皮。

由于黄瓜为蔓生(攀援)草本,叶序较小的叶片位于整个植株的顶端,光照以及通风条件相较底端都更好,十分有利于叶肉细胞分化过程的进行,所以一般叶序较小的黄瓜叶片气孔密度都较大。本研究也对不同叶序果期黄瓜叶片气孔密度影响进行了分析,发现第 3 张叶片上下表皮的气孔密度都最大,随着叶序的不断增大,气孔密度有程度不一的减小趋势,最终在第 18 张叶片达到最小值,这与先前的研究结果一致。另外比较同一叶序下叶片上、下表皮的气孔密度可以发现,果期黄瓜叶片的气孔更加集中于下表皮,下表皮的气孔密度是上表皮的 1.67~2 倍,远远高于上表皮。主要是由于叶片下表皮的气孔可以避免直射的阳光进行水气交换,在叶片生长进化过程中为防止植物体内水分过度损失,上表皮的气孔会逐渐退化,而下表皮的气孔则在适宜的环境下保留了下来。陈温福等在有关水稻气孔密度和气体扩散阻力的研究中还发现,即使是在同一叶位,叶片不同部位之间的的气孔密度也有所不同,水稻叶片的气孔密度以中部最大,上部次之,基部最小;同时还发现了气孔密度与气体扩散导度之间有显著的正相关关系^[37]。孟雷等也指出,较大的叶片气孔密度在水分充足时可以提高植物的光合效率^[38]。此外笔者在对叶片气孔指数的分析中指出,果期黄瓜叶片气孔指数随叶序的增大无显著影响,这与贺凤丽等在对菜心子叶气孔分布研究中发现的规律^[39]基本一致。

通过研究不同叶序对果期黄瓜叶片气孔特性的影响,证明了叶序对果期黄瓜叶片气孔的形态、开度、开张比及气孔密度有着显著的影响。在其他环境因子都适宜且保持稳定的条件下,在一定的叶序范围内,随着叶序的增大,叶片气孔的长度、宽度、开度及开张比也增大,而叶片气孔密度则减小;叶片上表皮气孔形态大小及其开度均大于下表皮,而叶片下表皮的气孔密度则高于上表皮。本研究的主要意义在于从叶片气孔角度解释了黄瓜在果期生长发育过程中的自我调节机制,为黄瓜果期生长模型的建立提供了一项较好的理论依据。由于研究条件受限,本试验仅以探索品种黄瓜为试材,且纳入考虑的叶序范围十分有限,所以本研究结果对其他黄瓜品种以及整株黄瓜叶序是否适用还有待在之后的研究中不断检验验证。另外,在实践设施生产中经常会遭遇长期的连阴天气(低温寡照)或是暑晒干旱(高温低湿)等情况,使黄瓜植株受到损伤、停止生长乃至死亡;而本次试验只研究了适宜生长条件下的果期黄瓜叶片气孔特性随叶序的变化而变化的特点,在今后的研究中还要继续开展全生育期的试验研究,并考虑环境因素的影响,进一步研究不同因素与叶序交互对黄瓜叶片气孔影响的规律。

参考文献:

- [1] Buckley T N, Farquhar G D, Mott K A. Qualitative effects of patchy stomatal conductance distribution features on gas - exchange calculations[J]. *Plant Cell & Environ*, 1997, 20(7): 867 - 880.
- [2] Meyer M S, Green G C. Comparison of stomatal action of orange, soybean and wheat under field conditions[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1981(8): 65 - 76.
- [3] 王曙光, 李中青, 贾寿山, 等. 小麦叶片气孔性状与产量和抗旱性的关系[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(6): 1609 - 1614.
- [4] Blanke M M, Cooke D T. Effects of flooding and drought on stomatal activity, transpiration, photosynthesis, water potential and water channel activity in strawberry stolons and leaves[J]. *Plant Growth Regulation*, 2004, 42(2): 153 - 160.
- [5] Ai X Z, Wang X F, Guo Y K, et al. Effects of suboptimal temperature and low temperature under low light intensity on stomatal characteristics and chloroplast ultrastructure of cucumber seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 27(1): 82 - 91.
- [6] Liang J S, Zhang J H, Wong M H. The relations of stomatal closure and reopening to xylem ABA concentration and leaf water potential during soil drying and rewetting[J]. *Plant Growth Regulation*, 1999, 29(1/2): 77 - 86.
- [7] Yang L M, Han M, Zhou G S, et al. The changes in water - use efficiency and stomatal density of *Leymus chinensis* along Northeast China Transect[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(1): 16 - 23.
- [8] 田鑫, 于广文. 干旱胁迫对水稻叶片气孔密度的影响[J]. *辽宁农业科学*, 2010(2): 26 - 28.
- [9] Bunce J A. Carbon dioxide effects on stomatal responses to the environment and water use by crops under field conditions[J]. *Oecologia*, 2004, 140(1): 1 - 10.
- [10] Tinoco O C, Pearcy R W. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest piper species[J]. *Oecologia*, 1993, 94(3): 395 - 402.
- [11] Bush S E, Pataki D E, Hultine K R, et al. Wood anatomy constrains stomatal responses to atmospheric vapor pressure deficit in irrigated, urban trees[J]. *Oecologia*, 2008, 156(1): 13 - 20.
- [12] 杨再强, 张静, 江晓东, 等. 不同 R: ER 值对菊花叶片气孔特征和气孔导度的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32(7): 2135 - 2141.
- [13] 蔡志全, 齐欣, 曹坤芳. 7 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.
- [14] Lee S H, Tewari R K, Hahn E J, et al. Photon flux density and light quality induce changes in growth, stomatal development, photosynthesis and transpiration of *Withania Somnifera* L. Dunal plantlets[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2007, 90(2): 141 - 151.
- [15] 敖红, 王炎. 干旱胁迫下云杉内源激素的响应及其气孔调节[J]. *经济林研究*, 2011, 29(3): 28 - 34.
- [16] 尹秀玲, 温静, 刘欣, 等. 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.
- [17] Zhang J, Zhang Q, Zhao J H, et al. The response of three crop drought indices to spring wheat water stress over semi - arid region in northwest China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4): 1646 - 1654.
- [18] 刘天宝. 不同叶序植物内源细胞分裂素和生长素的差异分析[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2010.
- [19] 徐全乐, 胡鑫. 植物叶序的发生和影响因素[J]. *植物生理学通讯*, 2009, 45(4): 405 - 412.
- [20] 申芳芳, 张万里, 李德志. 植物叶序研究的源流与发展[J]. *东北林业大学学报*, 2006, 34(5): 83 - 86.
- [21] 林日健. 旱季咖啡不同品种叶龄和叶位的气孔阻力[J]. *热带作物学报*, 1996, 17(1): 57 - 62.

- 与品质性状影响研究[J]. 天津农业科学, 2015, 21(11): 12–15.
- [10] 王亚晨. 氮肥减施对不结球白菜产量和品质的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2017: 19–41.
- [11] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134–195.
- [12] 曹建康, 姜微波, 赵玉梅. 果蔬采后生理生化试验指导[M]. 北京: 中国轻工业出版社, 2007: 68–105.
- [13] 林桂荣, 郭泳, 付亚文, 等. 新鲜果蔬维生素 C 测定方法研究[J]. 北方园艺, 1995(2): 7–9.
- [14] 张治安, 张美善, 蔚荣海. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004: 89.
- [15] 宗学风, 王三根. 植物生理研究技术[M]. 重庆: 西南师范大学出版社, 2011: 102–105.
- [16] 李玉明, 伦会荣. 电感耦合等离子体原子发射光谱法测定小麦中的微量元素[J]. 山东国土资源, 2010, 26(11): 37–39.
- [17] 沈明珠, 翟宝杰, 东惠茹, 等. 蔬菜硝酸盐累积的研究——I. 不同蔬菜硝酸盐和亚硝酸盐含量评价[J]. 园艺学报, 1982(4): 41–48.
- [18] 孙蓟锋, 王旭. 土壤调理剂的研究和应用进展[J]. 中国土壤与肥料, 2013(1): 1–7.
- [19] 连宾, 臧金平, 袁生. 微生物肥料科学研究中几个热点问题[J]. 南京师大学报(自然科学版), 2004, 27(2): 65–69.
- [20] 阎世江, 张继宁, 刘洁, 等. 生物菌肥在蔬菜上的应用研究进展[J]. 山西农业科学, 2018, 46(2): 306–308, 312.
- [21] 乌学敏. 中微量元素肥料对马铃薯种植的影响[J]. 现代农业, 2014(1): 18–21.
- [22] 王秀娟, 娄春荣, 董环, 等. 中微量元素对马铃薯产量和养分吸收的影响[J]. 江苏农业科学, 2013, 41(1): 93–94.
- [23] Hemantaranjan A, Garg O K. Effect of zinc fertilization on the senescence of wheat varieties[J]. Indian Journal of Plant Physiology, 1984, 27: 239–246.
- [24] 李芳贤, 王金林, 李玉兰, 等. 锌对夏玉米生长发育及产量影响的研究[J]. 玉米科学, 1999(1): 73–77.
- [25] 曹雪娜, 孟军, 杨铁鑫, 等. 生物炭对樱桃番茄果实品质及产量的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(4): 101–104.
- [26] 冯映祺, 朱振中, 朱小猛, 等. 申祗土壤调理剂在水稻生产上的应用效果研究[J]. 现代农业科技, 2015(17): 14, 18.
- [27] 陈之群, 孙治强. 土壤调理剂对土壤理化性质及甘蓝生理特性的影响[J]. 农业工程学报, 2005, 21(增刊2): 53–56.
- [28] Oh S A, Park J H, Lee G I, et al. Identification of three genetic loci controlling leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Journal, 1997, 12(3): 527–535.
- [29] 张振贤, 喻景权, 于贤昌, 等. 面向 21 世纪课程教材, 蔬菜栽培学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2003: 1–3.
- [30] 孙旭, 刘臣炜, 张龙江, 等. 农业废弃物制备生物有机肥及其在小白菜栽培上的应用[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(6): 1333–1341.
- [31] 唐玉新, 曲萍, 陆岱鹏, 等. 适合机械化移栽的番茄穴盘育苗基质配方筛选[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(6): 1342–1348.
- [32] 廉晓娟, 路遥, 王艳, 等. 土壤调理剂对日光温室土壤理化性质和蔬菜产量、品质的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2015(5): 56–60.

(上接第 131 页)

- [22] 侯加林, 王一鸣, 丛晓燕, 等. 番茄叶序发育动态模拟模型[J]. 农业机械学报, 2006, 37(7): 101–103.
- [23] 段爱国. 华山松不同叶龄、部位针叶叶绿素荧光参数的动态变化规律[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(5): 26–32.
- [24] 张永平, 王志敏, 吴永成, 等. 不同供水条件下小麦不同绿色器官的气孔特性研究[J]. 作物学报, 2006, 32(1): 70–75, 160–162.
- [25] Chen Q Q, Fan Y Y, Hao Y B, et al. Effects of different soil water content on stomata development and water consumption of maize[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2011, 29(3): 75–79.
- [26] Doheny – Adams T, Hunt L, Franks P J, et al. Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 2012, 367(1588): 547–555.
- [27] Gillon L S, Dan Y. Internal conductance to CO₂ diffusion and C¹⁸O₂ discrimination in C₃ leaves[J]. Plant Physiology, 2000, 123(1): 201–213.
- [28] Franks P J, Drake P L, Beering D J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus* [J]. Plant, Cell and Environment, 2009, 32(12): 1737–1748.
- [29] Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, et al. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 53(2): 205–214.
- [30] Tanaka Y, Sugano S S, Shimada T, et al. Enhancement of leaf photosynthetic capacity through increased stomatal density in *Arabidopsis* [J]. The New Phytologist, 2013, 198(3): 757–764.
- [31] 刘天宝. 不同叶序植物内源细胞分裂素和生长素的差异分析[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2010.
- [32] 徐全乐, 胡鑫. 植物叶序的发生和影响因素[J]. 植物生理学通讯, 2009, 45(4): 405–412.
- [33] 赵清岩, 任安祥. 黄瓜气孔开闭规律及其分布的研究[J]. 内蒙古农牧学院学报, 1986, 7(2): 121–125.
- [34] 申芳芳, 张万里, 李德志. 植物叶序研究的源流与发展[J]. 东北林业大学学报, 2006, 34(5): 83–86.
- [35] 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.
- [36] 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.
- [37] 陈温福, 徐正进, 张龙步, 等. 水稻叶片气孔密度与气体扩散阻力和净光合速率关系的比较研究[J]. 中国水稻科学, 1990(4): 163–168.
- [38] 孟雷, 李磊鑫, 陈温福, 等. 水分胁迫对水稻叶片气孔密度、大小及净光合速率的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 1999(5): 477–480.
- [39] 贺凤丽, 马三梅. 气孔在菜心子叶表皮分布的研究[J]. 北方园艺, 2009(10): 26–29.