植物学通报 2005, **22** (**增刊**): 118~127
Chinese Bulletin of Botany

专 题 介 绍

植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应①

[1,2] 李芳兰 [1] 包维楷②

[1](中国科学院成都生物研究所 成都 610041) [2](中国科学院研究生院 北京 100039)

摘 要 叶片是植物进化过程中对环境变化比较敏感且可塑性较大的器官, 环境变化常导致叶的长、宽及厚度, 叶表面气孔、表皮细胞及附属物, 叶肉栅栏组织、海绵组织、胞间隙、厚角组织和叶脉等形态解剖结构的响应与适应。本文综述了陆生植物叶片上述形态解剖结构对水分、温度、光照、CO_2浓度和UV-B辐射等环境因子变化以及多因子复合作用的响应与适应, 分析了该领域的研究特点及其存在的问题, 指出了未来研究的重点和方向。

关键词: 植物叶片, 环境变化, 形态解剖结构, 复合作用, 适应性

Responses of the Morphological and Anatomical Structure of the Plant Leaf to Environmental Change

[1,2] LI Fang-Lan [1]BAO Wei-Kai②

[1](*Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences*, Chengdu 610041)
[2](*Graduate School of the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100039)

Abstract In the evolution of plants, the leaf is more sensitive and plastic to environmental change than other organs; environment change usually results in morphological and anatomical responses of the leaf, including morphology (length, width, thickness), surface (stomata, epidermis, attachment) and mesophyll (palisade, spongy, intercellur space, sclerified, vein). This review describes the above-mentioned adaptive characters of terrestrial plant leaves to alterations in environmental factors such as water, temperature, light and CO_2 concentration and combined effects, and analyzes recent research, then indicates the emphasis and direction of future study.

Key words Plant leaf, Environmental change, Morphological and anatomical structure, Combined effect, Adaptability

由于自然因素和人为因素的双重作用, 全球生态环境问题越来越突出, 地球生物将受到严重的影响, 人类正面临严峻挑战。植物作为生态系统的第一生产者, 受环境变化的影响是

①中国科学院知识创新工程项目(KSCX1-07-02, KZCX3-SW-339)和“西部之光”项目共同资助。
②通讯作者。Author for correspondence. E-mail: baowk@cib.ac.cn
收稿日期: 2004-05-28 **接受日期**: 2004-10-08 **责任编辑**: 孙冬花

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-084

直接而多方面的。叶片是植物进化过程中对环境变化较敏感且可塑性较大的器官, 在不同选择压力下已经形成各种适应类型, 其结构特征最能体现环境因子的影响或植物对环境的适应(王勋陵和王静, 1989)。结构是功能的基础, 植物结构的变化必然影响到生理生态功能的改变。因而了解植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应是探索植物对环境变化的适应机制和制定相应对策的基础。

未来气候变化的可能情景是大气CO_2等温室效应气体含量增加, 从而使全球不同区域温度上升和变化; 降水量及其分配格局发生变化, 导致不同地区水资源改变(许振柱和周广胜, 2003), 这一现象已引起了各界人士的广泛关注。水分、温度、光照和CO_2浓度等是影响植物形态解剖结构变异非常重要的环境因子, 因而植物对其响应与适应逐渐成为植物学家和生态学家研究工作中较活跃的领域。植物解剖学研究从多角度切入到生态学研究, 发挥了积极作用, 并取得了初步研究结果。目前叶片形态解剖结构对干旱和盐生、温度变化及CO_2浓度升高等环境胁迫的响应成为研究热点。另外, 人类活动加剧了大气臭氧(O_3)层的减弱和变薄, 使达地球表面的紫外射线B(UV-B, 280～320 nm)不断增强, 可能对地球上的生物产生难以预测的影响, 也是人们越来越重视的全球问题之一(赵平等, 2004), 所以植物叶片形态解剖结构对UV-B辐射的响应有望成为新的研究热点。但近年来, 对上述领域研究进展的综合评述报道甚少, 本文结合作者近期的研究结果, 围绕上述内容, 试分析目前国内外在该领域的研究特点, 提出未来研究应重视的问题, 以供参考。

1 植物叶片形态解剖结构对水分因子变化的响应与适应

1.1 水分与盐胁迫

水对植物的生长至关重要, 根吸收水和叶蒸腾水之间保持平衡是保证植物正常生活所必需的。根据植物对水分利用将其分为节水型(water savers)和耗水型(water spenders)2类, 节水型植物叶片形态结构特征与水分保持有关: 1)低渗透势, 细胞壁硬且弹性高; 2) 木质部导管直径小, 以便在低温和缺水时形成气穴和木栓; 3)气孔的有效调节, 可防止植物体内水分的过渡丧失, 而耗水型植物叶片特征则与之相反(Dong and Zhang, 2001)。随着全球气候变迁, 干旱发生频繁, 水分短缺成为干旱地区限制植物生产力的主要因素(Klich, 2000), 因而近年来在植物对旱生环境的响应与适应方面研究较多。

长期生长在缺水条件下植物叶片具有耐旱性形态结构特征。叶表皮角质膜厚度、气孔数量和内部导管大小等是影响水分蒸腾和输导、气体交换的主要结构指标, 能够反映植物对环境水分和湿度条件的适应状况(蔡永立和宋永昌, 2001)。而表皮附属物能够反射阳光, 减少叶片表面空气的流动, 降低蒸腾作用, 防止水分过渡丧失(贺金生等, 1994), 有利于维持植物正常的生理代谢。干旱环境中, 叶表皮细胞变小, 切向壁加厚, 具有内皮层, 说明水分短缺限制细胞的生长, 也体现了植物对环境胁迫的适应。

气孔是植物控制水分和进行气体交换的通道, 直接影响植物的蒸腾作用, 气孔调节是水分胁迫下植物抵御干旱和适应环境的机制之一。气孔的分布特征、密度和面积等受环境水分状况的影响。缺水条件下, 气孔多分布于叶片下表皮, 该分布模式既可促进植物与外界环境气体交换, 又能保持水分。气孔密度随着环境中水分和湿度减少而增加, 但气孔面积则向小型化发展, 气孔多下陷形成气孔窝或其上有突出的角质膜(Sam *et al*., 2000; Bosabalidis and Kofidis, 2002; 高建平等, 2003)。但目前对这些变化的原因尚不明确, 可能是由于水分胁迫对叶面积扩展的限制而

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-084

导致气孔密度增加, 小而密的气孔同时也具有较高的灵活性(章英才和闫天珍, 2003), 因此有利于植物保持体内水分和保证有效的呼吸作用, 是植物适应旱生环境的表现。但也有研究结果显示, 气孔密度并不随干旱程度的加剧而一直升高, 而是先升高后下降(张晓艳等, 2003)。作者通过对岷江上游干旱河谷海拔梯度上耐旱灌木叶片形态解剖结构与环境因子变化的关系研究亦发现, 随着海拔升高, 虽然水分因子(年降雨量和土壤含水量)增加, 但气孔密度先减小后增大, 而气孔面积的变化趋势与之相反, 可能与其他环境因子的干扰有关。

栅栏组织与海绵组织的分化程度反映了环境的水分状态。叶肉栅栏组织发达, 细胞层数增加而体积减小, 海绵组织相对减少, 细胞间隙减小等变化是植物水分短缺响应, 该特征有助于CO_2等气体从气孔下室到光合作用场所的传导, 又可抵消因气孔关闭和叶肉结构的变化所引起的CO_2传导率的降低, 从而提高植物对水分的利用率, 表现出植物的抗旱适应性(Chartzoulakis *et al*., 2002)。叶片具有发达的网状叶脉和较大的维管束鞘细胞可增强从叶脉基部向叶肉细胞水分传输, 是植物对干旱胁迫的另一响应方式, 而机械组织增强则能够在逆境中抵御物理损伤和因失水萎蔫而造成的不良影响(Castro-Diez *et al*., 2000)。叶厚度增加也有利于防止水分的过分蒸腾(Dong and Zhang, 2001)。叶片细胞壁厚度和弹性增加有利于维持组织膨胀和气孔开张, 可能是植物适应干旱环境的生理机制。随着环境水分减少, 有些植物叶肉内含有胶质和粘液物质的异细胞, 或细胞中单宁类物质含量增多(尤其在表皮细胞)而使叶片渗透势减小, 因而叶片内水分轻微减少可导致其水势大幅度下降, 从而提高了植物对土壤水分的利用率和抗旱能力。

许多学者常以比叶重(leaf mass per area, LMA)或比叶面积(specific leaf area, SLA)来表示叶片生物量的大小。LMA较大的叶片可能有较多细胞或单个细胞有较大生物量, 而具有较大LMA的植物种类有较强的支持和抵御功能, 这在资源缺乏的环境中表现尤为突出(Castro-Díez *et al*., 2000)。LMA与叶片密度(LD=DM/V)呈正相关, 而与叶片的含水量呈负相关, 厚角组织发达、组织间隙较小且叶面积小的叶片 LMA 和密度较大。Baigorri 等(1999)研究表明, LMA与环境中水分状况密切相关, 在气候干燥、土壤水分短缺的环境中生长的植物叶片LMA增加, 而相对含水量降低。但作者的研究发现, 在水分胁迫下, 不同植物LMA变化趋势不一致, 受叶面积和生物量变化的影响, 因此对叶面积和生物量有影响的环境因子都对 LMA 产生作用, Anyia 和 Herzog (2004)对不同基因型的豇豆(*Vigna sinensis*)土壤水分胁迫实验结果也充分证明了这一现象。

已有的研究在叶片形态解剖结构对阴湿环境的响应与适应方面了解相对较少。一般认为叶面积大而薄, 表皮细胞大且含有叶绿素; 气孔多分布于叶上表皮; 叶肉组织分化程度低, 气腔和通气组织发达, 组织间隙较大, LMA和密度减小; 维管束和机械组织退化等特征是植物对阴湿环境的适应(Antonielli *et al*., 2002)。

1.2 盐胁迫

植物叶片对盐分胁迫响应和对干旱胁迫的响应表现出极为相似的形态解剖结构。自然条件下, 盐生植物叶片肉质、椭圆形且叶表面密被绒毛; 气孔下陷, 孔径和面积减小, 呈不规则型, 气孔导度下降; 表皮由一层平坦而排列紧密的长方形或方形细胞构成, 表面有较厚的角质膜, 具析出的结晶盐(章英才和闫天珍, 2003)。这种结构可有效地调节蒸腾作用和排盐作用, 植物以此来适应盐生及干旱荒漠环境。Parida 等(2004)用不同浓度(0、100、200 和 400 mmol·L^{-1})的 NaCl 对红树林(*Bruguiera parviflora*)进行灌溉试验发现, 叶片的鲜重、干重、面积及叶绿素含量的值在

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-084

浓度100 mmol·L^{-1}下最大, 其次为0 mmol·L^{-1}, 在高浓度下减小。因为在100 mmol·L^{-1}时, 植物提高了水分利用率, 增加了光和作用速率, 但高浓度的NaCl限制光化学反应, 最终降低叶绿素含量而限制光合作用, 从而影响了叶片的生长。

解剖结构方面, Parida等(2004)研究指出, 高浓度NaCl可使叶片栅栏组织细胞长度和海绵组织层数、细胞直径和细胞间隙变小, 从而使叶肉厚度减小, 其机制可能与耐旱机制相似, 体现了叶肉解剖结构对旱碱生环境的高度适应。与干旱胁迫的研究结果不同的是, 在盐生环境中, 叶表皮变薄且气孔密度减少, 前种变化可能与体内盐分的排出有关, 但迄今为止未见明确的解释。叶片形态解剖结构对盐分胁迫的响应存在较大的种间和种内差异, 并且与植物个体发育阶段有关(Hester *et al*., 2001)。对盐分胁迫的短期实验结果表明, 耐盐性植物种群的水分利用率和叶片扩展率显著提高。

2 植物叶片形态解剖结构对光因子变化的响应与适应

2.1 光强度

光照条件也是影响叶片形态解剖结构的一种经常性环境因子。自然状况下, 光照强度和光质的时空差异很大, 对植物形态解剖结构及生理代谢活动等产生多方面且不同程度的影响, 进而影响植物生长发育。人们对叶片形态结构与光强度以及光质的关系进行了大量的研究, 以揭示植物对不同光环境的适应机制。

长期生长于弱光环境中的植物叶片大而薄、比叶重小、柔软且叶柄较长(Urbas *et al*., 2000)。叶解剖结构对阴生环境的适应主要体现在表皮细胞和栅栏组织细胞的形状及其排列方式两方面。表皮形态结构表现为细胞凸透、层数减少、体积增大、细胞壁薄、常含叶绿素、表皮角质膜薄或无角质膜(Roscas and Scarano, 2001)。这种变化可增强叶片细胞对光的捕获能力, 有利于光辐射穿透叶表皮到达叶肉组织, 或直接在叶片表皮中进行光化学反应, 提高光合能力。而叶肉是叶片光合的主要部位, 栅栏组织和海绵组织厚度、细胞层数及栅栏细胞的形态变化等组合的差异必然影响到叶绿体的分布和光合作用的效率。近方形栅栏细胞可以提高近轴面和侧面叶绿体分布的密度, 增加了受光面积, 是植物对弱光条件的适应(蔡永立和宋永昌, 2001)。

叶片小而厚, 表皮角质膜和毛被等附属物发达, 表皮细胞层数多且体积减小, 有下皮层, 叶肉栅栏组织发达、细胞长柱形及海绵组织排列紧密等特征是对强光生境的适应(蔡永立和宋永昌, 2001;Mendes *et al*., 2001)。蔡志全等(2004)研究表明, 气孔密度和气孔指数随光强的增加而增大, 气孔导度在50%光强处最大, 但保卫细胞的长度对光强的反应不明显。不同生活型植物(冠层树种和中层树种)的气孔指数和气孔密度在不同光照强度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。

2.2 光质

光质方面, 科学家对叶片形态解剖结构对UV-B 辐射增强的响应与适应开展了大量研究。同时对蓝光、红光及远红光等也进行了少数实验。大气O_3层的变薄使抵达地球表面的UV-B辐射量增加, 对地表植物可能产生巨大的影响。目前陆生植物叶片形态解剖结构对UV-B辐射增强的响应研究主要聚焦于叶形态及表皮附属物的变化等层面, 而对叶肉解剖结构研究少, 关于叶表皮气孔对UV-B辐射增强的响应仅见少数研究报道。

叶片对UV-B辐射的敏感性和适应能力与其形态解剖结构密切相关, 但由于不同研究者处理条件差异, 所得结果并不统一。在形态方面, 赵平等(2004)报道指出, 叶片形态受

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-084

UV-B辐射的影响非常有限,大多数被测试植物的叶面积出现轻微减小或不表现出明显变化。但多数研究表明, UV-B辐射引起叶面积和生物量明显减少,而比叶重(LMA)增加,认为UV-B辐射影响细胞分裂和细胞壁发生,从而形成较小的细胞,限制了叶面积扩展。如UV-B辐射处理的*Pinus taeda*和 *Pinus sylvestris*的针叶长度变小; 用UV-B辐射处理大豆('William'和'Essex'),其叶片厚度或比叶面积(SLA)都增加,但变化程度在不同品种间有较大差异。类似的研究也表明,暴露于UV-B辐射下的*Brassica campestris* 叶片厚度增加45%(赵平等, 2004)。多种研究结果不一致可能与植物对其他因素(如对光照强度等)的反应有关,并且植物对UV-B辐射的敏感性和适应能力存在种间和种内差异,也可能受植株生长阶段的影响,明确植物叶片对UV-B辐射增强响应的形态结构基础仍需更多研究。

叶表皮是阻挡太阳UV-B辐射的重要屏障。由于表皮附属物对UV-B辐射的散射和吸收使进入叶片的UV-B辐射强度发生变化。用UV-B处理*Pinus taeda*,其针叶表皮细胞中丹宁类物质和细胞壁的酚类化合物含量增多,但针叶表皮的角质膜对UV-B辐射的增加更敏感。尽管如此,叶表皮反射的太阳UV-B辐射不超过到达叶表面的10% (Kostina *et al.*, 2001),所以叶肉解剖结构对UV-B辐射增强的响应也非常重要,但人们对这方面的了解还十分欠缺。据研究, UV-B辐射增强使针叶横切面积和叶肉组织面积减小,说明松树增加了用于保护机理的碳分配而牺牲光合面积。其作用机理解释为, UV-B辐射穿过叶片表皮的外层组织抵达靶细胞器,被细胞内的生色团或色基所吸收,从而对叶片产生影响。而叶片超微结构和色素着色情况的变化能改变叶肉光合有效辐射的分布,可能直接地保护叶片免受UV-B辐射危害,间接地改变了光合功能和碳平衡(赵平等, 2004)。在一定程度上可抵消因解剖结构变化带来的负作用,也是UV-B辐射对叶片产生伤害的体现。进一步研究表明,叶片光系统II是UV-B破坏的主要对象, UV-B辐射使叶绿体的完整结构被破坏,基粒和基质类囊体受到损伤。经UV-B辐射处理的叶片净光合速率和气孔导度下降,而且对阳生植物的影响较阴生植物大(陈章和等, 2000)。

叶片形态解剖结构对不同光质的敏感性存在较大差异,其中对蓝光的数量敏感性最大,其次为红外光,而红光最小。在一定范围内,蓝光数量与叶片厚度、栅栏组织薄壁细胞中的叶绿体数目、栅栏组织和海绵组织厚度等呈正相关,而红光和远红光的数量对叶片解剖结构的影响不显著(Schuerger *et al.*, 1997)。另外,与自然状况下相比,生长在滤掉远红光的光谱照射下的植物叶面积、栅栏组织细胞长度和胞间隙变小,色素含量增加,但叶厚度不变;而生长在滤掉红光的光谱照射下,叶形态结构和色素含量未受影响(McMahon and Kelly, 1996)。可能是由于叶片形态解剖结构的变化(尤其是栅栏组织细胞的伸长及排列)对红外光较敏感,而对红光不敏感。

3 植物叶片形态解剖结构对温度变化的响应与适应

3.1 高温

对植物的生长和分布,温度是一个十分重要而复杂的环境因子。地表温度条件总随时间和空间而变化,对植物带来多方面深刻的影响。生长在高温条件下的植物,比叶面积(SLA)显著增加,而叶片厚度、栅栏组织和海绵组织细胞的层数及厚度、叶绿素含量等则减少(Higuchi *et al.*,1999)。叶表皮气孔特征参数与环境温度变化也有密切关系,随着温度升高,气孔密度增加,而气孔器面积和气孔长宽指数减小,气孔导度和CO_2同化速率也降低(费松林等, 1999)。因为温度升高常导致植物叶片的蒸腾作用加强,植物会面临大量的失水,

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-084

小而密的气孔有利于防止因蒸腾而使水分丧失。植物对高温环境反应与其耐热能力有关, 耐热种类表现为表皮气孔密度大、体积小且孔径小, 叶片较厚, 叶肉细胞排列紧密, 细胞很少出现质壁分离, 此组织结构能较好地吸收和保持水分, 提高水分的传输速率, 使植物能够适应高温干旱环境; 而感热种类的结构特征与之相反。

3.2 低温

叶面积缩小, 上下表皮厚度、栅栏组织和海绵组织厚度及叶总厚度增加等都是植物对低温环境的反应(蔡永立和宋永昌, 2001)。对于长期生长在高山低温且干旱环境中的植物, 叶角质膜呈增厚趋势(贺金生等, 1994), 这种变化可减小叶片表面空气的流动, 提高植物叶片的热稳定性, 对保持植物正常的光合作用和呼吸作用非常重要。目前低温对叶原基和叶芽中幼叶的影响引起了人们的重视。刘全宏等(2001)对太白红杉(*Larix chinensis*)的研究指出, 随着寒冷指数增大, 叶片数呈现减少趋势, 而叶片厚度、管胞直径、叶片的输导组织和维管束厚度、内皮层厚度以及输导组织和维管束厚度与叶片总厚度之比均呈增大趋势。原因可能是低温影响到叶原基的分化及幼叶细胞的生长, 但其机理尚不清楚。作者的研究表明, 在干旱河谷区夏季高温对植物叶片形态结构的影响较大, 但叶片长/宽对温度变化的响应不明显, 认为是较保守的形状, 此结构与刘全宏等的观点不同, 有待于进一步探讨 。

4 植物叶片的形态解剖结构对 CO_2 浓度变化的响应与适应

4.1 高浓度CO_2

CO_2是植物光合作用的原料, 也是温室气体之一, 其浓度变化对全球生态环境和气候变迁带来了深刻影响, 对植物的生长也有直接作用。植物对大气 CO_2 浓度变化的适应与响应已经引起科学界的普遍关注, 在叶片形态解剖结构方面也进行了大量研究。高 CO_2 浓度条件下, 叶片厚度似乎呈增加趋势, 但不同的受试植物叶表皮、叶肉薄壁组织及厚角组织等的厚度以及它们所占叶片总厚度的比例变化趋势不相同(Carter *et al*., 2000)。如 Rengifo (2002)在CO_2浓度控制实验中发现, 生长在高浓度 CO_2 下的 *Jatropha gossypifoliad* 的叶肉栅栏薄壁组织、海绵薄壁组织厚度及其与叶片总厚度的比值明显下降, 而 *Alternanthera crucis*叶片相应特征未见变化, 并且CO_2浓度升高对上述 2 种植物叶片上表皮和下表皮厚度、叶总面积和比叶面积(SLA)影响不大。但Lin 等 (2001)对苏格兰松(*Pinus sylvestris*)的研究表明, 高浓度CO_2下, 由于叶片薄壁组织厚度及细胞尺寸增加, 使总厚度和横切面积明显增大而宽度不变, 进一步发现叶表皮、木质部及中柱的相对面积减小, 而韧皮部的相对面积明显增大。该结果似乎表明, 高浓度CO_2可抑制叶片厚壁组织的形成, 而促进薄壁组织细胞的分裂和生长。不同光合途径的植物叶片形态解剖结构对高浓度 CO_2 的响应存在很大差异, CO_2浓度倍增使C_3植物叶片厚度明显增加, 且上表面气孔减少, 但C_4植物叶片厚度无明显变化, 而表皮气孔有增加趋势; 并且C_3植物叶片叶绿素含量和维管束鞘细胞中叶绿体数目及体积比C_4植物明显减小(欧志英和彭长连, 2003)。

用气孔特征参数来指示大气 CO_2 浓度的变化已成为近几年国际上研究的热点之一, 但由于受试植物本身遗传特性的差异和其他环境因素的干扰, 以及实验处理条件的限制, 其研究结果尚有争议。Lin 等 (2001)研究指出, 长期暴露在高浓度 CO_2 中的苏格兰松针叶上面及下面的气孔密度减小。但也有研究表明, CO_2 浓度升高对气孔密度和气孔指数没有影响, 甚至呈增加趋势。如 Rengifo 等(2002)对 *J .gossypifoliad*和*A.crucis*的CO_2控制实验则

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-084

发现, 叶片两侧气孔的特征不受CO_2浓度升高的影响, 而受处理时间的影响, 说明仅在一个生活周期中气孔密度对CO_2浓度升高的响应不明显, 阐明植物叶片对高浓度CO_2的响应机理仍需今后自然条件下的长期观测和大量的模拟工作。

4.2 低CO_2分压

高山环境中CO_2和O_2分压降低, 植物增强气体交换力度则是面临的主要矛盾, 气孔作为气体交换的门户, 对CO_2和O_2等分压的变化较敏感。现有研究对高山植物叶表皮气孔特征未得出一致的结论。一般认为高山植物有下陷的气孔, 主要是由于低温带来的生理干旱所致(王勋陵和王静, 1989)。但贺金生等(1994)研究表明, 高山植物叶表皮气孔向外突出, 气孔面积(尤其在下表面)减小, 而密度及孔下室变大, 并且随着海拔的升高外突出的程度增加, 气孔分布从叶片中央部分向中脉外的表皮各处扩展。气孔外突现象可使其开口增大, 能够减小因外被附属物所引起的气孔阻力, 从而提高叶片与外界环境的气体交换能力, 而分布范围的扩大可增强叶片对CO_2的摄入, 以提高光合作用速率, 是植物对高山环境中低CO_2和O_2分压的适应。目前对叶肉解剖结构的变化报道相对较少。

5 植物叶片形态解剖结构对环境因子复合作用的响应与适应

5.1 高温、干旱和CO_2浓度升高的复合作用

温度、CO_2浓度升高和水分短缺可能是未来全球气候变化的一部分, 因而了解植物对其响应逐渐成为各领域广泛关注的问题。植物体内的水分关系受到环境中CO_2浓度变化的影响(Rengifo *et al*., 2002)。环境CO_2含量增加时, 叶肉细胞间CO_2浓度也升高, 叶片净光合速率增加, 但由于气孔密度和导度下降, 叶片蒸腾作用和呼吸作用受到影响, 使植物对水分、光照和温度等因子响应发生变化(Ferris *et al*., 1996)。研究表明, 高温和强光在一定程度上可加强干旱对小麦的胁迫而CO_2浓度升高则对其有缓解作用(Asseng *et al*., 2004), 缺水环境中, 高浓度CO_2可以提高植物体内对水分的储存能力, 有利于维持植物的代谢活动。由于叶片的形成和发展对环境中营养和水分变化较敏感, 所以幼叶形成和叶片面积扩展对高温、干旱和CO_2浓度的复合作用反应更加明显。

叶形态解剖结构对CO_2浓度升高的响应与温度有关, 取决于是否为植物生长的最适温度, 但其对温度的响应未受CO_2浓度升高影响。研究表明, 高温对叶片的伤害未因CO_2浓度升高而改善, 植物叶片面积大小对温度的反应也不以CO_2浓度的变化而改变, 植物生长的最适温度也不受CO_2浓度升高的影响(Wu and Wang, 1998)。在高CO_2浓度和较低温条件下生长的棉花叶片有较大的比叶重(LMA)和密度。因为LMA和密度的变化与碳水化合物的形成有关, 而CO_2浓度升高可能有利于碳水化合物的积累, 但过高温度通过降低光合速率和提高呼吸作用强度而对其有抑制作用。温度和CO_2浓度升高对叶片形态解剖结构的作用与植物物种、生长阶段、光照条件、营养及水分的供应等因素有关(Sims *et al*.,1998; Bañona *et al*., 2004), 它们的复合效应有待于进一步深入研究。

5.2 干旱、UV-B辐射增强及CO_2浓度升高的复合作用

在全球环境日趋恶化的情况下, UV-B辐射、干旱和CO_2的复合作用对植物的影响也引起了人们的重视。但目前有关叶片形态解剖结构对其复合作用的响应了解还较少, 大量研究仍需进一步开展。UV-B辐射的增加可使植物生长和生物量变化, 导致植物竞争性和对环境胁迫的适应性(尤其是耐旱性)改变, 在一定程度上, 增加UV-B辐射能抵消水分对植物的胁迫作用(Schmidt *et al*., 2000)。CO_2浓度

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-084

升高能促进植物的生长, 而UV-B辐射增加对其有抑制作用, 但增加CO_2浓度未改变UV-B辐射对植物的生长和生理抑制作用。

6 叶片形态解剖结构对环境变化响应与适应的研究特点及未来研究方向

从上述的分析来看, 国内外对植物叶片形态解剖结构对环境因子变化响应与适应进行了广泛研究, 近年来取得了新的进展: 1) 在实验条件下, 植物叶片对单因子或少数几个因子的形态结构响应研究较为深入, 并获取了大量的信息和结果; 2) 自然状况下, 对环境因子的极端值和积累值与叶片形态结构的关系进行了初步研究; 3) 田间试验中, 多种因子对农作物复合胁迫效应的研究取得了一定进展; 4) 受试物种类型和环境因子选择多样化, 使得研究结果具有普遍性。其原因主要在于: 一方面, 人类正在面临着全球性的环境问题, 如CO_2浓度升高、温度变化、海平面上升、UV-B 辐射增强及旱碱地扩大等, 需要用生态解剖学的方法去探讨植物对环境变化响应的形态结构基础, 解决一些重要问题; 另一方面, 由于植物形态解剖学的研究手段和方法不断提高且技术不断完善, 能够从多层次(器官、组织、细胞及亚细胞等水平)并较深入地探讨相关问题, 从而结合生理生态学研究方法, 进行较全面而系统的研究。由已有的研究结果可见, 植物叶片形态解剖结构对环境因子变化的响应与适应极为活跃, 以多种方式表现, 叶片形态、表皮特征和基本组织结构等发生适应性变化, 但这种变化具有一定的规律性, 如叶面积小且厚度大, 叶表皮有发达的角质膜和毛被等附属物, 气孔密度大、叶面积小、多分布于下表皮, 叶肉组织分化程度高等特征是干旱、强光和盐生环境中植物的共有现象; CO_2浓度变化大对叶片厚度和气孔特征的影响也较大; UV-B辐射增强主要作用于叶片光系统II, 使叶绿体完整结构受到破坏, 基粒和基质类囊体受到损伤。以上变化已是各种植物叶片形态解剖结构对环境变化响应的共有现象。

但目前该领域已有的研究结果和进展未能提供令人满意的答案, 在许多方面未得出明确一致的结论。其中主要原因有: 1) 栽培条件下的实验与自然条件下的观测结果并不一致, 缺乏自然状况下长期的观测和研究; 2)某些形态解剖结构对不同环境因子的响应具有一定的相似性, 可能与环境因子的综合效应有关, 但已进行多因子的作用研究相对较少; 3)在区域尺度上影响植物形态解剖结构变异的主导因子尚不明确; 4)植物体对生境条件的适应能力与各部分组织相互协调性有关, 也受植物发育阶段的影响, 但目前对组织间的综合研究和不同发育阶段观测与比较还较薄弱。因此, 未来研究工作需重视以下几方面的问题。1) 自然条件下的长期观测和研究: 在自然状况下, 植物对环境胁迫的适应性变异是一个长期的过程, 进行长期大量的野外观测和实验, 以揭示植物对环境变化响应的本质。2)多因子的共同作用对植物叶片形态结构影响的研究: 植物形态结构的可塑性变化是多种环境因子综合作用的结果, 在全球变化的背景下, 用综合手段模拟多种环境因子变化的情景, 整合植物响应的叶片形态结构机制, 为预测未来气候变化条件下植物的复杂变化提供基础。3)不同区域关键生态因子的确定: 从形态解剖学角度, 分析不同区域的生境中影响植物生长的关键生态因子, 为采取相应的保护和恢复对策提供理论依据。4)不同层面上展开综合研究: 通过叶片形态解剖特征的综合研究, 整体了解植物对环境变化的响应, 揭示各组织间和组织内存在的协调机制。5)植物不同发育阶段的响应研究: 探讨环境因子变化与不同发育阶段植物叶片形态结构的关系, 为农业生产提供科学指导。

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-084

参 考 文 献

蔡永立, 宋永昌 (2001) 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较. 植物生态学报, **25:** 90-98

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

陈章和, 朱素琴, 李韶山, 郭志华, 张德明 (2000) UV-B辐射对东南亚热带森林木本植物幼苗生长的影响. 云南植物研究, **22:** 467-472

费松林, 方精云, 樊拥军, 赵坤, 刘雪皎, 崔克明 (1999) 贵州梵净山亮叶水青冈叶片和木材的解剖学特征及与生态因子的关系. 植物学报, **41:** 1002-1009

高建平, 王彦涵, 陈道峰 (2003) 不同产地华中五味子叶表皮结构和导管分子的解剖学特征及其与环境因子的关系. 西北植物学报, **23:** 715-723

贺金生, 陈伟烈, 王勋陵 (1994) 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系. 植物生态学报, **18:** 219-227

刘全宏,王孝安,田先华 (2001) 太白红杉叶的形态解剖学特征与环境因子的关系. 西北植物学报, **21:** 885-893

欧志英, 彭长连 (2003) 高浓度 CO_2 对植物影响的研究进展. 热带亚热带植物学报, **11:** 190-196

王勋陵, 王静 (1989) 植物的形态结构与环境. 兰州大学出版社, 兰州, 105-138

许振柱, 周广胜 (2003) 陆生植物对全球变化的适应性研究进展. 自然科学进展, **13:** 113-144

张晓艳, 杨惠敏, 侯宗东, 王根轩 (2003) 土壤水分和种植密度对春小麦叶片气孔的影响. 植物生态学报, **27:** 133-136

章英才, 闫天珍 (2003) 花花柴叶片解剖结构与生态环境关系的研究. 宁夏农学院学报, **24(1):** 31-34

赵平, 曾小平, 孙谷畴 (2004) 陆生植物对 UV-B 辐射增强响应研究进展. 应用与环境生物学报, **10:** 122-127

Antonielli M, Pasqualini S, Batini P, Ederli L, Massacci A, Loreto F (2002) Physiological and anatomical characterization of *Phragmites austrlis* leaves. *Aquatic Botany*, **72:** 55-66

Anyia AO, Herzog H (2004) Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. *European Journal of Agronomy*, **20:** 327-339

Asseng S, Jamieson PD, Kimball B, Pinter P, Sayre K, Bowden JW, Howden SM (2004) Simulated wheat growth affected by rising temperature, increased water deficit and elevated atmospheric CO_2. *Field Crops Research*, **85:** 85-102

Baigorri H, Antolin MC, Sanchez-Diaz M (1999) Reproductive response of two morphologically different pea cultivars to drought. *European Journal of Agronomy*, **10:** 119-128

Bañona S, Fernandez JA, Franco JA (2004) Effects of water stress and night temperature preconditioning on water relations and morphological and anatomical changes of *Lotus creticus*. *Scientia Horticulturae*, **101:** 1-10

Bosabalidis AM , Kofidis G (2002) Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science*, **163:** 375-379

Carter GA, Bahadur R, Norby RJ (2000) Effects of elevated atmospheric CO_2 and temperature on leaf optical properties in *Acer saccharum*. *Environmental and Experimental Botany*, **43:** 267-273

Castro-Díez P, Puyravaud JP, Cornelissen JHC (2000) Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, **124:** 476-486

Chartzoulakis K, Patskas A, Kofidis G, Bosabalidis AM, Nastou A (2002) Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivers. *Scientia Horticulturae*, **95:** 39-50

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-084

Dong XJ, Zhang XS (2001) Some observations of the adaptations of sandy shrubs to the arid environment in the Wu Us sandland leaf water relations and anatomic feature. *Journal of Arid Environments*, **48:** 41-48

Ferris R , Nijs I, Behaeghe T, Impens I (1996) Elevated CO_2 and temperature have different effects on leaf anatomy of peremnial pregrass in sring and summer. *Annals of Botany*, **78:** 489-497

Hester MW , Mendelssohn IA, Mckee KL (2001) Species and population variation to salinity stress in *Panicum hemitomon*, *Spartina patens*, and *Spartina alterniflora:* morphological and physiological constraints. *Environmental and Experimental Botany*, **46:** 277-297

Higuchi H, Sakuratani T, Utsunomiya N (1999) Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) trees. *Scientia Horticulturae*, **80:** 91-104

Klich MG (2000) Leaf variation in *Laeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany*, **44:** 171-183

Kostina E, Wuff A, Julkunen-Tiitto R (2001) Growth, structure, stomatal responses and secondary metabolites of birch seedlings (*Betula pendula*) under elevated UV-B radiation in the field. *Trees*, **15:** 483-491

Lin JX, Jach ME, Ceulemans R (2001) Stomatal densenty and needle anatomy of Scots pine (*Pinus sylvestris*) are affected by elevated CO_2. *New Phytologist*, **15:** 665-677

McMahon MJ, Kelly JW (1996) Anatomy of pigments of chrysanthemum leaves developed under spectrally selective filters. *Scientia Horticulturae*, **64:** 203-209

Mendes MM, Gazarini LC, Rodrigues ML (2001) Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany*, **45:** 165-178

Parida AK, Das AB, Mittra B (2004) Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora*. *Trees*, **18:** 167-174

Rengifo E, Urich R, Herrer A (2002) Water relations and leaf anatomy of the tropical species, *Jatropha gossypifolia* and *Alternanthera cruces*, grown under and elevated CO_2 concentration. *Photosynthetica*, **40:** 397-403

Roscas G, Scarano FR (2001) Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Mull. Arg. (Euphorbiaceae)under distinct light and soil water regimes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **136:** 231-238

Sam O, Jerez E, Dell'Amiico J, Guiz-Snchez MC (2000) Water stress induced changes in anatomy of tomato leaf epidermis. *Biologia Plantum*, **43:** 275-277

Schmidt AM, Ormrod DP, Livingston NJ, Misra S (2000) The interaction of ultrviolet radiation and water in two *Arabidopsis thalana* genotypes. *Annals of Botany*, **85:** 571-575

Schuerger AC, Brown CS, Stryjewski EC (1997) Anatomical features of pepper plants (*Capsicum annuum* L.) grown under Red light-emitting diodes supplemented with blue or Far-red light. *Annals of Botany*, **79:** 273-282

Sims DA, Seemann JR, Luo YQ (1998) Elevated CO_2 concentration has independent effects on expansion rates and thickness of soybean leaves across light and nitrogen gradients. *Journal of Experimental Botany*, **49:** 583-591

Urbas P (2000) Adaptive and inevitable morphological of three herbaceous species in a multi-species community: field experiment with manipulated nutrients and light. *Acta Oecologic*, **21:** 139-147

Wu DX , Wang GX (1998) Interaction of CO_2 enrichment and drought on growth, water use, and yield of broad bean (*Vicia faba*). *Environmental and Experimental Botany*, **43:** 131-139

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-084