

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2013.03.006

不同生境下入侵种假臭草叶片的气孔特征

钟军弟¹, 邱凤球¹, 马生健¹, 袁长春¹, 陈 燕¹, 李先琨^{2*}

¹ 湛江师范学院生命科学与技术学院, 广东 湛江 524048;

² 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林 541006

摘要:【背景】探讨入侵种假臭草不同生境下气孔的变化规律,揭示假臭草种群在不同生境下所采取的生长对策及适应机制,可为入侵生物的防治提供参考。【方法】采取光学显微镜系统观察桉树林、木薯地、弃耕地、公路边4种生境下假臭草叶片的气孔特征。【结果】光照和土壤肥、水条件对假臭草叶片的气孔孔径(横轴方向和纵轴方向)、单个气孔器面积、气孔器总面积、气孔密度及气孔指数的影响显著。低光照及肥沃、湿润土壤生境与高光照及贫瘠、干旱土壤相比,假臭草的气孔孔径(横轴方向和纵轴方向)、单个气孔器面积、气孔器总面积较大,气孔密度及气孔指数较小。【结论与意义】假臭草叶片气孔特征表现可塑性,说明其对异质环境具有一定的生态适应能力。

关键词: 假臭草; 气孔形态; 气孔特征; 生境条件

Analysis on the stomatal characteristics of *Eupatorium catarium* (Compositae) under different habitat conditions

Jun-di ZHONG¹, Feng-qi QIU¹, Sheng-jian MA¹, Chang-chun YUAN¹, Yan CHEN¹, Xian-kun LI^{2*}

¹ School of Life Science and Technology, Zhanjiang Normal University, Zhanjiang, Guangdong 524048, China;

² Guangxi Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi 541006, China

Abstract: 【Background】The purpose of this research was to study the variation of the stomatal characteristics of *Eupatorium catarium* in different habitats, and to reveal the growth strategies and adaptation mechanisms in different habitats, so as to provide theoretical information for the control of this invasive plant. 【Method】Optical microscopy was used to observe the stomatal characteristics of *E. catarium* in collected from eucalyptus forest, cassava field, wasteland and roadsides. 【Result】Light and soil nutrients had a significant influence on the stomatal aperture (the horizontal axis and vertical axis), single stomatal area, total stomatal area, stomatal density and stomatal index. *E. catarium* in low-light but high soil water and nutrient conditions had larger stomatal aperture, single and total stomatal areas, but displayed smaller stomatal density and stomatal index, while in high-light but low soil water and nutrient conditions, the opposite was observed: smaller stomatal aperture, single and total stomatal area, but larger stomatal density and stomatal index. 【Conclusion and significance】These stomatal characteristics indicate that *E. catarium* possesses a certain ecological adaptability to heterogeneous environments.

Key words: *Eupatorium catarium*; stomatal morphology; stomatal characteristics; habitat conditions

假臭草 *Eupatorium catarium* Veldkamp, 原产于南美,为菊科泽兰属1年生草本植物。假臭草生长迅速,扩繁能力强,入侵定居后常以单优群落侵占农田、弃耕地、人工草地、果园、人工种植林等植被,降低生境的物种多样性和破坏当地的生态系统(陈伟等,2007)。假臭草肥力吸收能力强,大量消耗土壤中的氮、磷、钾等养分,并与本地植物争夺阳光、水分、养分、生存空间等,抑制作物生长,造成作物减产,给农业经济造成严重的影响(吴海荣等,2008)。假臭草分泌一种有毒的恶臭味,影响家畜的觅食以及人类的健康(李振宇和解焱,2002)。目前,在我国假臭草主要分布于华南的热带和亚热带

收稿日期 (Received): 2013-05-30 接受日期 (Accepted): 2013-07-05
基金项目: 湛江师范学院校级青年基金资助项目(QL1011); 国家科技支撑计划课题(2011BAC09B02); 广东高校边缘热带特色植物工程开发中心项目(GCZX-B1002)
作者简介: 钟军弟,男,硕士。研究方向: 植物学与植物生态学
* 通讯作者 (Author for correspondence), E-mail: lixk@gxib.cn

地区,其中,广东、澳门、台湾等地入侵较为严重(阚丽艳等,2009)。在广东,假臭草危害正在迅速蔓延,正成为当地最具破坏潜力的外来恶性杂草。因此,加强对假臭草生理生态的研究,寻找防治假臭草进一步入侵的方法成为当前亟待解决的课题。

植物叶片气孔是植物与外界环境进行气体和水分交换的门户,与叶片光合作用和蒸腾作用等生理过程密切相关(高春娟等,2012;覃盈盈等,2009; Chaerle *et al.*, 2005),是影响植物光合速率和物质生产能力的重要因素。研究表明,植物气孔密度和气孔指数等气孔特征对光、水、热等环境因子的变化较为敏感(蔡志全等,2004; 韦海建等,2007; 左应梅等,2011; Rawson *et al.*, 1980)。不同生境下植物气孔特征的变化情况可反映植物对异质环境的适应状况。因此,气孔对环境响应的生理生态特性研究是植物生理生态学研究的重点领域(蔡志全等,2004)。20 世纪 80 年代以来,有关假臭草的研究已有一些,但主要集中在化感作用等方面(李光义等,2006; 林希昊等,2010; Munesh *et al.*, 2007),有关其对环境生态适应性方面的研究较少。本文通过比较分析不同生境下假臭草叶表皮的气孔特征,了解入侵种假臭草在不同生境下所采取的生长对策,从而揭示其对环境的适应机制,为入侵生物的防治提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料来源

研究区境内,假臭草主要入侵桉树林、弃耕地、庄稼地、公路边、果园等生境。因此,本研究于 2012 年 8~9 月植物达到最大生物量时在广东省湛江市赤坎区境内,采集木薯地、弃耕地、桉树林、公路边 4 种生境的假臭草,每种生境设置 3 块重复样地,样地之间距离 1000 m。在各个生境样地内选取 15 株生长良好的个体作为取样植株,选取样株时尽量选择大小一致的植株,在每个植株上选择 3 个完全伸展、没有病虫害的成熟叶片,用剪刀剪下,置于 2 片湿润的滤纸之间,放入塑料袋后封口,然后带回实验室处理。每块样地在不同时间段内重复取样 3 次,取样时间为晴天中午 12:00~13:00。

1.2 土壤样品的采集与测定

在每块样地内选取 5~8 个样点采集表层土样(采土深度为 0~20 cm),混合并用四分法取部分土样带回实验室风干备用。另外,在以上每个采样点(深度为 0~20 cm)采土装入铝盒中,称重并带回实验室用烘干法测定土壤含水量(钟军弟等,2011)。土壤有机质,速效 N、P、K 含量的测定方法见钟军弟等(2011)。桉树林、弃耕地、木薯地、公路边 4 种生境的基本情况见表 1。

表 1 生境的基本状况
Table 1 Habitat and soil characteristics of the four habitats examined

生境 Habitat	光照强度 Light intensity (klx)	土壤含水量 Soil water content (%)	土壤养分 Soil nutrient content (mg · kg ⁻¹)				群落类型 Type of communities	优势种 Dominant plant species
			土壤有机 质含量 Soil organic matter	土壤速效 氮含量 Soil hydrolyzable N	土壤速效 钾含量 Soil active K	土壤速效 磷含量 Soil active P		
木薯地 Cassava field	12.6 ± 2.3	26.6 ± 2.2	14.9 ± 4.2	75.3 ± 6.6	65.6 ± 5.4	55.2 ± 4.8	木薯 <i>Manihot esculenta</i> + 假臭草 <i>E. catarium</i>	木薯 <i>M. esculenta</i> 、假臭草 <i>E. catarium</i>
弃耕地 Wasteland	34.6 ± 3.2	15.2 ± 3.4	11.3 ± 2.5	55.2 ± 3.5	40.7 ± 4.1	32.8 ± 3.7	假臭草 <i>E. catarium</i>	假臭草 <i>E. catarium</i>
桉树林 <i>Eucalyptus</i> forest	18.0 ± 5.1	8.9 ± 2.6	5.6 ± 1.3	28.5 ± 2.8	25.8 ± 2.6	21.7 ± 1.9	大叶桉 <i>Eucalyptus robusta</i> + 鬼灯笼 <i>Clerodendrum fortuneatum</i> + 假臭草 <i>E. catarium</i>	大叶桉 <i>E. robusta</i>
公路边 Roadside	35.0 ± 2.5	4.4 ± 1.7	3.7 ± 1.1	12.7 ± 1.6	11.9 ± 1.4	8.7 ± 1.2	假臭草 <i>E. catarium</i> + 白花鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	假臭草 <i>E. catarium</i> 、白花鬼针草 <i>B. pilosa</i>

数据为平均值 ± 标准差。
Values are means ± SD.

1.3 叶片处理及其表皮结构测定

先将叶片剪成约1 cm²的小块,煮沸15 min后放入NaClO(20%)溶液中浸泡,待叶片颜色变白时取出,经蒸馏水冲洗后便可进行上、下表皮剥离。然后用1%番红染色,制成装片。将装片置于YM310数字摄像机、NikongYs100显微镜下观察,拍照保存(陈燕等,2011)。测量每个单位视野中气孔器长(stomatal length,*SL*)、宽(stomatal width,*SW*)、孔径(横轴方向和纵轴方向)等参数,计数每个视野中的气孔数(stomatal number,*SN*)和表皮细胞数(epidermis cell number,*ECN*)。然后计算表皮细胞密度(epidermis cell density,*ECD* = *ECN*/单位视野的面积)、气孔器密度(stomatal density,*SD* = *SN*/单位视野的面积)、单个气孔器面积(stomatal area,*SA* = 3.14 × 1/4*SL* × *SW*)(Wise *et al.*, 2000)、气孔器总面积(total stomata area, *TSA*)、气孔指数[stomatal index, *SI* = *SD*/(*SD* + *ECD*)](蔡志全等,2004)。

1.4 数据处理

采用SPSS 统计分析软件包(SPSS 11.0 for Windows, Chicago, USA)对数据进行One-Way ANOVA方差分析和*LSD*多重比较分析,并对假臭草叶片上、下表皮的气孔特征(气孔孔径、单个气孔器面积、气孔器总面积、气孔密度和气孔指数)与生境因子(光照强度、土壤含水量、土壤有机质和土壤速效氮、磷、钾含量)的相关性进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同生境下叶片上、下表皮的气孔特征

由表2~3和图1~2可知,假臭草叶片上、下表皮的气孔孔径(横轴方向和纵轴方向)、单个气孔器面积和气孔器总面积在各生境之间差异显著,表现为木薯地>弃耕地>桉树林>公路边;假臭草叶片上、下表皮的气孔密度和气孔指数在各生境之间差异也显著,表现为公路边>弃耕地>桉树林>木薯地。

表2 不同生境下叶片上表皮的气孔特征比较(*n* = 135)

Table 2 Comparison of stomatal characteristics of the upper epidermis under different habitats (*n* = 135)

生境 Habitat	孔径 Diameter of stomata (μm)		单个气孔器面积 Stomatal area (μm ²)	气孔器总面积 Total stomata area (mm ²)	气孔密度 Stomatal density (Number · mm ⁻²)	气孔指数 Stomatal index
	纵向 Vertical	横向 Transverse				
木薯地 Cassava field	18.70 ± 2.51a	7.03 ± 1.09a	348.12 ± 7.25a	0.281 ± 0.051a	154.69 ± 6.15d	0.024 ± 0.004d
弃耕地 Wasteland	16.03 ± 1.65b	5.76 ± 0.67b	331.24 ± 2.24b	0.273 ± 0.016b	203.25 ± 5.02b	0.056 ± 0.004b
桉树林 Eucalyptus for- est	14.10 ± 1.66c	4.93 ± 0.73c	304.37 ± 7.35c	0.126 ± 0.021c	179.52 ± 2.87c	0.037 ± 0.001c
公路边 Roadside	12.07 ± 1.05d	3.07 ± 1.41d	296.88 ± 1.92d	0.125 ± 0.019d	232.88 ± 1.64a	0.078 ± 0.003a

数据为平均值 ± 标准差;同列数据后附相同小写字母者表示在0.05水平上差异不显著。
Values are mean ± SD. Values in the columns followed by the same small letters indicate no significant difference at the level of 0.05.

表3 不同生境下叶片下表皮气孔特征比较(*n* = 135)

Table 3 Comparison of stomata characteristics of the lower epidermis under different habitats (*n* = 135)

生境 Habitat	孔径 Diameter of stomata (μm)		单个气孔器面积 Stomatal area (μm ²)	气孔器总面积 Total stomata area (mm ²)	气孔密度 Stomatal density (Number · mm ⁻²)	气孔指数 Stomatal index
	纵向 Vertical	横向 Transverse				
木薯地 Cassava field	18.63 ± 2.85a	7.10 ± 1.16a	386.39 ± 5.12a	0.164 ± 0.019a	203.54 ± 3.52d	0.045 ± 0.003d
弃耕地 Wasteland	16.70 ± 1.74b	5.77 ± 0.76b	374.85 ± 7.21b	0.158 ± 0.012b	296.56 ± 8.27b	0.078 ± 0.008b
桉树林 Eucalyptus for- est	14.23 ± 1.50c	4.50 ± 0.32c	331.21 ± 5.72c	0.131 ± 0.017c	260.40 ± 3.65c	0.063 ± 0.003c
公路边 Roadside	12.37 ± 1.08d	3.05 ± 1.27d	324.37 ± 2.33d	0.124 ± 0.008d	311.98 ± 1.49a	0.097 ± 0.002a

数据为平均值 ± 标准差;同列数据后附相同小写字母者表示在0.05水平上差异不显著。
Values are mean ± SD. Values in the columns followed by the same small letters indicate no significant difference at the level of 0.05.

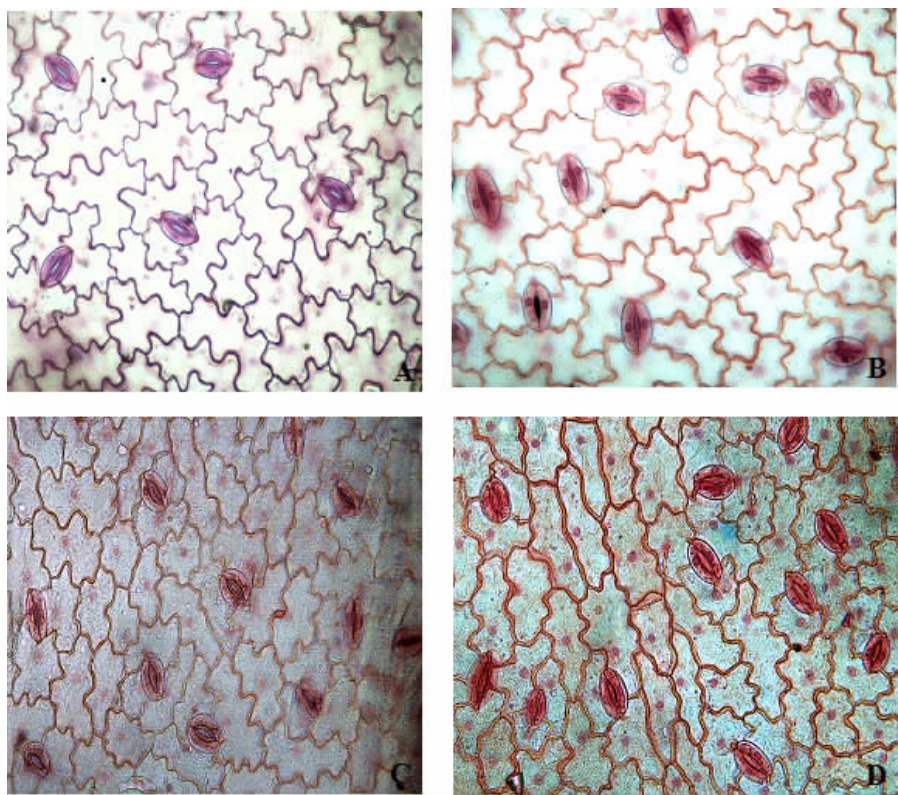


图 1 假臭草叶片上表皮光学显微镜照片 (10 × 40 倍)

Fig. 1 Photographs of the upper epidermis of *E. catarium* under the optical microscopy (10 × 40 times)

A: 木薯地; B: 桉树林; C: 弃耕地; D: 公路边。
A: Cassava field; B: eucalyptus forest; C: Wasteland; D: Roadside.

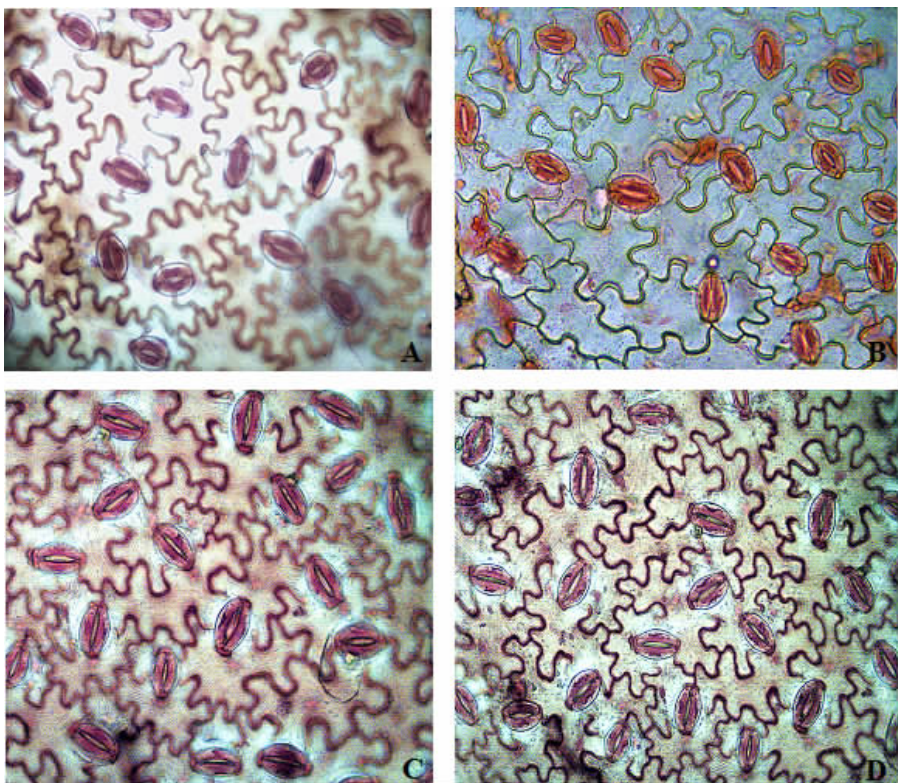


图 2 假臭草叶片下表皮光学显微镜照片 (10 × 40 倍)

Fig. 2 Photographs of the lower epidermis of *E. catarium* under the optical microscopy (10 × 40 times)

A: 木薯地; B: 桉树林; C: 弃耕地; D: 公路边。
A: Cassava field; B: eucalyptus forest; C: Wasteland; D: Roadside.

2.2 叶片上、下表皮的气孔特征与生境因子的相关性

由表4~5可知,假臭草叶片上、下表皮的气孔孔径(横轴方向和纵轴方向)、单个气孔器面积和气孔器总面积与土壤速效磷和速效钾含量呈显著的正相关关系($P<0.05$),与土壤含水量、土壤有机质

和速效氮含量呈极显著的正相关关系($P<0.01$),而与光照强度则呈极显著的负相关关系($P<0.01$)。这说明假臭草叶片表皮的气孔大小受光照强度及土壤肥水条件的影响,在弱光照、湿润和肥沃土壤生境下假臭草叶片表皮的气孔孔径较强光照、干旱和贫瘠土壤生境大。

表4 叶片上表皮的气孔特征与生境因子的相关性
Table 4 Correlation of stomata characteristics of the upper epidermis and habitat factors

气孔特征参数 Stomatal parameters	光照强度 Illumination intensity	土壤含水量 Soil water content	土壤养分 Soil nutrients			
			土壤有机质含量 Soil organic matter	土壤速效氮含量 Soil hydrolyzable N	土壤速效钾含量 Soil active K	土壤速效磷含量 Soil active P
孔径(纵向) Vertical stomatal diameter	-0.768 **	0.705 **	0.607 **	0.656 **	0.457 *	0.504 *
孔径(横向) Transverse stomatal diameter	-0.713 **	0.767 **	0.634 **	0.734 **	0.578 *	0.498 *
单个气孔器面积 Stomatal area	-0.854 **	0.843 **	0.725 **	0.749 **	0.612 *	0.589 *
气孔器总面积 Total stomatal area	-0.752 **	0.726 **	0.677 **	0.638 **	0.536 *	0.501 *
气孔密度 Stomatal density	0.765 **	-0.789 **	-0.724 **	-0.719 **	-0.568 *	-0.523 *
气孔指数 Stomatal index	0.892 **	-0.873 **	-0.768 **	-0.793 **	-0.537 *	-0.619 *

* 表示显著相关, $P<0.05$; ** 表示极显著相关, $P<0.01$ 。
* and ** indicate significant correlation at 0.05 and 0.01 level respectively.

表5 叶片下表皮气孔特征与生境因子的相关性
Table 5 Correlation of stomatal characteristics of the lower epidermis and habitat factors

气孔特征参数 Stomatal parameters	光照强度 Illumination intensity	土壤含水量 Soil water content	土壤养分 Soil nutrients			
			土壤有机质含量 Soil organic matter	土壤速效氮含量 Soil hydrolyzable N	土壤速效钾含量 Soil active K	土壤速效磷含量 Soil active P
孔径(纵向) Vertical stomatal diameter	-0.752 **	0.732 **	0.657 **	0.634 **	0.486 *	0.524 *
孔径(横向) Transverse stomatal diameter	-0.703 **	0.791 **	0.657 **	0.759 **	0.502 *	0.557 *
单个气孔器面积 Stomatal area	-0.802 **	0.819 **	0.627 **	0.780 **	0.543 *	0.603 *
气孔器总面积 Total stomatal area	-0.729 **	0.722 **	0.698 **	0.634 **	0.487 *	0.529 *
气孔密度 Stomatal density	0.763 **	-0.759 **	-0.737 **	-0.756 **	-0.560 *	-0.549 *
气孔指数 Stomatal index	0.821 **	-0.867 **	-0.783 **	-0.801 **	-0.578 *	-0.603 *

* 表示显著相关, $P<0.05$; ** 表示极显著相关, $P<0.01$ 。
* and ** indicate significant correlation at 0.05 and 0.01 level respectively.

假臭草叶片气孔密度和气孔指数与土壤速效磷和速效钾含量呈显著的负相关关系($P<0.05$),与土壤含水量、土壤有机质和速效氮含量呈极显著的负相关关系($P<0.01$),而与光照强度则呈极显著的正相关关系($P<0.01$)。这说明假臭草叶片气孔密度和气孔指数受光照强度及土壤肥水等条件的影响,在强光照、干旱和贫瘠土壤生境下较弱光照、湿润和肥沃土壤生境高。

3 结论与讨论

植物叶片表皮上的气孔是调控植物体对内吸入CO₂和向外蒸散水分的重要通道,其形态、大小、分布及数量直接影响植物的蒸腾强度、光合作用和有机物质的生产等生理过程(吉春容等,2008)。叶片小而密的气孔可有效调节蒸腾速率而防止水分丧失,减少植物体的损伤,有利于植物对强光、干旱环境的适应(黎有有等,2009);叶片疏而大的气孔能摄入更多的CO₂,提高光合效率,有利于植物体

对弱光照、湿润环境的适应(左应梅等,2011)。气孔指数常作为气孔发生、分化强度的指标(蔡志全等,2004)。

研究表明,不同生境条件下假臭草叶片上、下表皮的气孔孔径、单个气孔器面积、气孔器总面积、气孔密度和气孔指数等指标均不同。强光照、干旱和贫瘠生境下假臭草叶片气孔孔径、单个气孔器面积和气孔器总面积较小,气孔密度和气孔指数较大。这是因为强光、贫瘠和干旱土壤生境下如公路边,环境温度高,叶表面蒸腾速率增大,根系吸水不足,为了减少体内水分丧失,保持体内水分平衡,降低植物体的损伤,假臭草相应地减小气孔的开度。另外,为了增大气孔的气体交换量,促进叶片对 CO_2 的吸收,提高光合效率,在气孔总面积积极限限制下,假臭草能够加速气孔的发生及分化,增加气孔的数量,提高气孔的密度和气孔指数。相反,弱光照、湿润和肥沃土壤环境下的假臭草叶片气孔孔径、单个气孔器面积和气孔器总面积较大,气孔密度和气孔指数较小。

以上分析表明,假臭草叶片气孔对异质环境表现较强的可塑性,说明假臭草对异质环境具有较强的适应能力。这是假臭草能成功入侵各种生境的原因之一。

参考文献

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(2): 201–204.

陈伟,兰国玉,安锋,蒋菊生,王真辉,陈秋波,吴新民. 2007. 海南外来杂草——假臭草群落生态位特征研究. 西北林学院学报, 22(2): 24–27.

陈燕,唐晓山,成夏岚,陈华盛,郑小林. 2011. 猪笼草叶表皮及腺体的微形态特征. 园艺学报, 38(4): 777–782.

高春娟,夏晓剑,师恺,周艳虹,喻景权. 2012. 植物气孔对全球环境变化的响应及其调控防御机制. 植物生理学报, 48(1): 19–28.

吉春容,李世清,冯宏昭,李生秀. 2008. 不同株型夏玉米冠层叶片气孔特性的差异. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 36(5): 84–90.

阚丽艳,谢贵水,王纪坤. 2009. 盐胁迫对假臭草种子萌芽

特性的影响. 热带农业科学, 29(8): 26–36.

李光义,喻龙,邓晓,李勤奋. 2006. 假臭草化感作用研究. 杂草科学, (4): 19–20.

黎有有,唐源江,李菁,周毅,黄衡宇. 2009. 蛇足石杉的形态学及不同光照处理下气孔特征的研究. 植物研究, 29(4): 411–416.

李振宇,解焱. 2002. 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社.

林希昊,陈秀龙,杨礼富,李传军,陈秋波,王真辉. 2010. 假臭草浸提液对玉米根系活力的影响. 热带作物学报, 31(5): 867–871.

覃盈盈,甘肖梅,蒋潇潇,李军伟,韦锋,梁士楚. 2009. 红树林生境中互花米草气孔导度的动态变化. 生态学杂志, 28(10): 1991–1995.

韦海建,杨惠敏,赵亮. 2007. 遮荫环境对白三叶草气孔和光合特性的影响. 草业科学, 24(10): 94–97.

吴海荣,胡学难,钟国强,王定国,强胜,左然玲. 2008. 外来杂草假臭草的特征特性. 杂草科学, 26(3): 69–71.

钟军弟,李先琨,吕仕洪,曾丹娟,陈燕,成夏岚. 2011. 桂西南喀斯特区域群落主要环境因子及稳定性对飞机草入侵的影响. 生态环境学报, 20(12): 1819–1826.

左应梅,陈秋波,邓权权,唐建,罗海伟,巫铁凯,杨重法. 2011. 土壤水分、光照和空气湿度对木薯气孔导度的影响. 生态学杂志, 30(4): 689–693.

Chaele L, Saibo N and van der Straeten D. 2005. Tuning the pores: towards engineering plants for improved water use efficiency. *Trends in Biotechnology*, 23: 308–315.

Munesh K, Siilolyn S and Bhupendra S. 2007. Allelopathic influence of two dominant weeds on agricultural crops of Mizoram, India. *Pakistan Journal of Weed Sciences Research*, 13 (1–2): 83–92.

Rawson H M, Constable G A and Howe G N. 1980. Carbon production in sunflower cultivars in field and controlled environment. II. Leaf growth. *Australian Journal of Plant Physiology*, 7: 575–586.

Wise R R, Sassenrth-cole G F and Percy R G. 2000. A comparison of leaf anatomy in field-grown *Gossypium hirsutum* and *G. barbadense*. *Annals of Botany*, 86: 731–738.

(责任编辑:杨郁霞)

