

# 增温与放牧对矮嵩草草甸 4种植物 气孔密度和气孔长度的影响

张立荣<sup>1</sup>, 牛海山<sup>1,\*</sup>, 汪诗平<sup>2</sup>, 李英年<sup>2</sup>, 赵新全<sup>2</sup>

(1 中国科学院研究生院, 北京 100049; 2 中国科学院西北高原生物研究所, 植物适应与进化重点实验室, 西宁 810001)

**摘要:** 设计增温和放牧耦合试验研究增温和放牧对高寒植物气孔密度和气孔长度的影响, 选择矮嵩草 (*Kobresia humilis*)、高山唐松草 (*Thalictrum alpinum*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans* Griseb.) 和麻花苣 (*Gentiana straminea*) 作为试验材料。结果表明增温与放牧分别影响这 4 个物种气孔形态参数的不同方面: 温度使 4 个物种气孔长度一致性地变小 ( $P < 0.05$ ), 放牧使气孔密度和潜在气孔导度指数 ( $PCI$ ) 一致性地上升 ( $P < 0.05$ )。气孔密度对增温的响应趋势和气孔长度对放牧的响应趋势在不同物种间存在差异。气孔长度减小可能是对增温引起的水分胁迫的响应, 气孔密度和潜在气孔导度指数上升反映出四种植物在本研究相应的放牧强度下存在补偿性生长的可能。

**关键词:** 气孔密度; 气孔长度; 潜在气孔导度指数; 全球变暖; 放牧; 高寒草甸

## Effects of temperature increase and grazing on stomatal density and length of four alpine *Kobresia* meadow species, Qinghai-Tibetan Plateau

ZHANG Lirong<sup>1</sup>, NIU Haishan<sup>1,\*</sup>, WANG Shiping<sup>2</sup>, LI Yingnian<sup>2</sup>, ZHAO Xinquan<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

<sup>2</sup> Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Biota, Northern Institute of Plateau Biology, CAS, Xining 810001, China

**Abstract** Low temperature is widely recognized as the primary limiting factor in plant growth in alpine meadows of the Qinghai-Tibetan plateau. Warming is thus supposed to alleviate temperature limitation in the area. Livestock grazing is the predominant land use in the area and is the main anthropogenic factor affecting plant growth. Grazing while diminishing total leaf area may raise the level of nutrient elements in the soil and thus have the opposite effect on plant growth. Stomata apparatus play important roles in controlling the passage of  $CO_2$  into and out from plants. Since it is difficult to directly measure photosynthesis rates for most species in the area, changes in stomatal characteristics could be used as proxies to understand how the assimilation rates of plants change under warming or grazing treatments. A two-way factorial design (warming  $\times$  grazing) experiment was carried out at the Haibei Research Station in Qinghai province, China. A temperature free-air controlled enhancement (T-FACE) system with arrays of infrared radiation heaters deployed by Kimball *et al.* was used to elevate vegetation canopy temperatures. The setpoint differences in summer were 1.2°C in daytime and 1.7°C at nighttime, while in winter daytime and nighttime differences were 1.5°C and 2.0°C respectively. Two sheep per plot (3 m<sup>2</sup>) grazed once a month from July to September, representing an moderate level of above ground biomass utilization. Four alpine meadow species were selected in August 2008 after two years of treatment: *Thalictrum alpinum*, *Kobresia humilis*, *Gentiana straminea*, *Elymus nutans* Griseb. Fully mature leaves were selected to measure stomatal density ( $SD$ ) and stomatal length ( $SL$ ) and the length between the junctions of the guard cells at each end of the stoma using a Moti microscope system (Moti: BA200, China). Warming decreased the  $SL$  of all four species ( $P = 0.037$ ), by 3.3%,

基金项目: 中国科学院百人计划择优支持项目; 中国科学院西部行动计划资助项目 (KZCX2-XB2-06-01); 中国科学院研究生院科研启动基金支持 (065101GM03)

收稿日期: 2009-12-01; 修订日期: 2010-04-12

\* 通讯作者 Corresponding author E-mail: niuh@igucas.ac.cn

1.9%, 3.9%, 2.7% in *T. aplinum*, *K. humilis*, *G. straminea*, *E. nutans* respectively. Warming affected *SD* in a species-specific way as indicated by a marginally significant ( $P = 0.086$ ) interaction between warming and species in ANOVA. Grazing increased the *SD* of all four species by 12.5%, 15.7% and 15.9%, 2.4% in *T. aplinum*, *K. humilis*, *G. straminea*, *E. nutans* respectively. Grazing had no statistically significant effects on *SL* ( $P = 0.907$ ). Potential conductance index (*PCI*) was also calculated for all four species using the formula (stomatal length)<sup>2</sup> stomatal density. Grazing increased the *PCI* for all four species ( $P = 0.000$ ), while warming decreased the *PCI* but with a lower level of significance ( $P = 0.068$ ). There were no significant interaction effects between warming and grazing on *SD*, *SL* and *PCI*. The decline in *SL* subjected to warming might be the result of warming-generated soil drought. The rise in *SD* and *PCI* induced by grazing may imply an increase in assimilation rate per leaf area at a given grazing intensity. Since both *SD* and *SL* contributed to maximum stomatal conductance, their responses to grazing and warming counteracted each other in the case of maximum stomatal conductance. It may be the tendency that *SD* increase and *SL* decrease in grazing alpine meadow under future warming.

**Key Words** stomatal density; stomatal length; potential conductance index; global warming; grazing; alpine meadow

低温, 被广泛认为是限制青藏高原高寒草甸植物生长发育的最主要因素之一。最近 50a 以来, 全球平均温度正在升高<sup>[1]</sup>, 而青藏高原增温的趋势比其周边区域和北半球平均水平更剧烈<sup>[2]</sup>。这种趋势有可能在一定程度上打破低温限制, 促进高寒草甸植物生长<sup>[3]</sup>。气孔是 CO<sub>2</sub> 进入植物的主要通道, 单位叶表面积上气孔的数目与气孔大小共同决定了最大可能气孔导度, 最大气孔导度直接影响最大同化速率的大小<sup>[4-6]</sup>。此外, 气孔形态变化还可以反映植物在水碳策略等方面的改变<sup>[6-7]</sup>。如果增温能促进该区域某些植物的生长, 那么植物的气孔形态可能向有利于提高最大气孔导度方向上发生变化。

放牧是高寒草甸主要的土地资源利用方式。放牧不仅影响了该地区植物群落的物种组成<sup>[8-9]</sup>, 也通过改变营养元素周转、叶面积等间接影响植物个体生长、发育<sup>[10]</sup>。放牧虽然会降低植物的有效光合面积, 但是也可能由于矿质元素及水分资源相对丰富、甚至是动物唾液对叶片的刺激作用<sup>[11]</sup>, 使得单位叶表面积上的光合同化率显著提高, 从而使得植物个体甚至整个植物群落的净初级生产力并不因总光合面积下降而下降, 甚至有所提高, 这种现象被称为采食补偿效应。一些基于生物量测量研究认为高寒草甸植物存在采食补偿效应<sup>[12-14]</sup>。但是对于具体植物单位叶面积同化速率是否因为放牧采食而促进(或者抑制), 目前尚未见报道。由于气孔形态与同化速率密切相关, 可以将它作为反映具体植物是否存在采食补偿的指标。因此, 本文选择植物气孔形态变化来反映放牧和增温对植物的影响, 植物在群落中的变化提供一定的依据。

从研究方法角度看: 青藏高原高寒草甸群落中绝大多数植物不仅植株低矮, 而且叶片狭小, 以叶室为基础的、需要较大叶面积的测量仪器, 很难取得较准确的观测结果; 而以显微观察为手段, 观测一些与植物生长发育密切相关的形态特征, 作为替代指标, 去反映植物在增温与放牧条件下植物在生长特征方面的改变, 不失为一条适用于大多数植物的途径。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验样地与设计

本研究在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(简称海北站, 下同)。海北站位于青藏高原东北隅, 祁连山北支冷龙岭东段南麓坡地的大通河河谷西段, 地理位置为 37°29′—37°45′N, 101°12′—101°23′E。无明显四季之分, 仅有冷(10月—翌年4月份)和暖季(5—9月份)之别, 无绝对无霜期, 海北站多年平均气温为 -1.6°C, 降水量约 560mm, 年日照时间可达 2467.7h, 水面蒸发 1238mm, 平均风速较低, 年平均仅为 1.7m s<sup>-1</sup>, 空气相对湿度为 67%, 平均气压为 691hPa<sup>[15]</sup>。本研究选择长期适应于高寒生态环境下形成的耐寒中生植物高寒矮嵩草草甸为研究对象, 海拔 3200m, 样地的土壤为草毡寒冻维形土。

试验设计采用增温和放牧两因子随机设计。模拟增温采用 Bruce Kimball 设计的增温装置<sup>[16]</sup>, 对群落冠

层进行认为可控均匀增温,使植物叶片温度升幅大致在同一水平。放牧处理则是通过调整家畜放牧时间模拟中度放牧。实验共包括 4 个处理:增温不放牧(WNG)、不增温放牧(NWG)、不增温不放牧(NWNG)和增温放牧(WG),4次重复,共 16 个小区。每个小区直径为 3m,各区间隔 3m。增温的装置为 1000W 陶瓷红外加热器,每区 6 个分布在正六角形的 6 个角上,增温区与不增温区由热电偶温度传感器对冠层每秒扫描 1 次,数据由数据采集器(CR1000)自动采集,根据测定温度差来调节红外加热器的输出功率,从而达到调控温度差的效果。试验设定的温差分别为:暖季(5月 1 日—9月 20 日)白天 1.2℃,晚上为 1.7℃;冷季为 1.5/2.0℃。增温装置自 2006 年 5 月 26 日起开始运行。

放牧则是每小区内圈 2 只绵羊,放牧时间视植被状况而定,总体上牧草利用率约 50% 左右,2006 年只进行了一次放牧(8月 16 日),放牧前后植被高度分别为 8—9cm 和 4—5cm(植被高度为放牧小区放牧前后 50 个点高度的平均值),而 2007 年进行了 3 次放牧(7月 13 日、8月 3 日和 9月 3 日),放牧前后的植被高度分别为 6—7cm 和 3—4cm<sup>[17]</sup>。

## 1.2 材料和方法

选取矮嵩草草甸 4 种常见 C3 植物检验假设,矮嵩草(*K. humilis*),垂穗披碱草(*E. nutans*),麻花苳(*G. straminea*)和高山唐松草(*T. alpinum*)。矮嵩草和垂穗披碱草是矮嵩草草甸主要优势种,麻花苳为常见的大叶物种,对它的光合特性有较多的研究,高山唐松草处于冠层下层并且分布区广泛。而且,与后两者相比,前两者家畜更喜食。

在 2008 年 8 月末放牧之前采样。由于实验重复较多,每物种每个小区随机选择 3 株植株,每株植株选取 1 片完整成熟叶片,用 FAA 固定液(70% 酒精:乙酸:福尔马林溶液 = 90:5:5)固定保存。选择叶片中部靠近叶脉的部位进行气孔密度和长度的测量<sup>[18]</sup>。因为不同植物表皮特性不同,经过预实验得到可以获得 4 物种表皮:

(1) 直接撕取表皮 直接用镊子撕取叶片上下表皮,撕取面用毛刷刷去多余叶肉细胞,质量百分比浓度为 0.1% 的番红溶液(50% 酒精配制)染色 10min,甘油胶(5g 明胶 + 30mL 蒸馏水 + 35mL 甘油 + 0.5g 石炭酸)封片,中性树胶封边。此法用于麻花苳。

(2) 铬酸法 用 10% 铬酸溶液浸泡直至叶片软化,用清水洗净铬酸,用刀片刮出叶片中部的上下表皮,后染色,封片封边。此法用于矮嵩草和垂穗披碱草。

(3) 指甲油印记法 从 FAA 中取出叶片,用滤纸吸干多余 FAA。叶片上下表面均匀的涂一层透明的指甲油,风干后用透明胶布取下指甲油印记置于载玻片上,封片封边。此法用于高山唐松草。

所有的叶片表皮在 Motic 显微成像系统(Motic BA20Q 中国)及软件(Motic Images Advanced 3.2)拍照测量。在 100 倍的放大率下选择 5—6 个视野(总面积为 3—5mm<sup>2</sup>)用于气孔密度测量。气孔长度即两保卫细胞外连接点距离。选择至少 30 个气孔用于气孔长度的测量,矮嵩草和披碱草的放大率为 400 倍,高山唐松草和麻花苳的放大率为 100 倍。

## 1.3 数据处理方法

气孔密度和气孔大小共同决定最大气孔导度<sup>[6]</sup>,采用 Holland 等人<sup>[19]</sup>方法将气孔长度的平方作为气孔大小的代用指标,与气孔密度乘积定义为潜在气孔导度指数(potential conductance index, PCI)。进行方差分析时,利用 GLM 模型检验增温、放牧、物种及交互作用对气孔密度、气孔长度和 PCI 影响,其中增温、放牧、物种分别设为固定因素。为检验 4 种物种对增温处理的响应是否相同,将不增温(NW)和增温(W)作为成对数据进行 *t* 检验,即不放牧条件下每个物种不增温(NWNG)与增温(WNG)处理成对,放牧条件下不增温(NWG)与增温(WG)处理成对,共 32 组;4 种物种对放牧和增温放牧处理的响应也按上述方法检验,放牧处理 32 组,增温放牧处理 16 组数据。

## 2 结果

### 2.1 4 种物种气孔密度对增温和放牧处理的响应

不同物种气孔密度差异很大,达到统计学极显著水平(表 1)。气孔密度大小顺序为:高山唐松草 > 矮嵩

草 > 麻花苳 > 垂穗披碱草 (图 1)。

不同物种在气孔密度上对增温的响应趋势不同; 方差分析中, 增温与物种互作的  $P$  值为 0.086 (表 1)。增温使矮嵩草、麻花苳和垂穗披碱草气孔密度上升 4.7%、10.8% 和 1.1%, 使高山唐松草下降 10.8% (图 1A)。与其他 3 物种相比, 增温处理对披碱草气孔密度的影响较小。

放牧对于气孔密度的影响很大, 达到统计学极显著水平 (表 1, 表 2)。除垂穗披碱草微弱上升 (2.4%) 外, 其它 3 个物种在放牧下气孔密度均上升, 高山唐松草、矮嵩草和麻花苳分别上升 12.5%、15.7% 和 15.9% (图 1B)。与其它 3 个物种相比, 放牧对垂穗披碱草气孔密度的影响较小。

增温与放牧的交互作用没有显著影响气孔密度 (表 1), 但是, 与不增温不放牧相比, 增温放牧使 4 种植物气孔密度均增加, 高山唐松草、矮嵩草、麻花苳和垂穗披碱草的增幅为 0.3%、21.3%、27.7% 和 3.6% (表 2, 图 1C)。增温与放牧并没有表现出明显的互作效应, 因此两者对气孔密度的效应是可加的。增温放牧条件下, 高山唐松草气孔密度变幅较小, 但是, 增温对高山唐松草气孔密度有较大的负效应, 而放牧却有较大的正效应。

表 1 气孔密度、气孔长度和潜在气孔导度指数的一般线性模型 (GLM) 结果

Table 1 The result of GLM statistic analysis of stomatal density (SD), stomatal length (SL) and potential conductance index (PCI)

项目 Item	气孔密度 SD			气孔长度 SL			PCI		
	DF	F	P	DF	F	P	DF	F	P
增温	1	0	0.967	1	4.60	0.037	1	2.660	0.109
放牧	1	11.14	0.002	1	0.01	0.907	1	10.440	0.002
物种	3	59.18	0.000	3	259.43	0.000	3	51.450	0.000
增温 × 放牧	1	0.12	0.730	1	0.13	0.722	1	0.410	0.527
增温 × 物种	3	2.33	0.086	3	0.13	0.942	3	1.850	0.150
放牧 × 物种	3	0.95	0.426	3	0.50	0.685	3	0.640	0.591
增温 × 放牧 × 物种	3	0.26	0.852	3	1.24	0.306	3	0.040	0.988

注: W、G 和 S 分别代表增温处理、放牧处理与物种, SD 和 SL 分别代表气孔密度和气孔长度

表 2 气孔密度、气孔长度和潜在气孔导度指数的成对数据  $t$  检验结果

Table 2 The result of T-test of data in pairs of stomatal density (SD), stomatal length (SL) and potential conductance index (PCI) of W-NM, G-NG and WG-NWNG

项目 Item	气孔密度 SD			气孔长度 SL			潜在气孔导度指数 PCI		
	N	T	P	N	T	P	N	T	P
W-NW	32	-0.04	0.971	32	-2.21	0.035	32	-1.79	0.083
G-NG	32	3.5	0.001	32	-0.12	0.908	32	3.98	0.000
WG-NWNG	16	-2.84	0.012	16	1.91	0.075	16	-1.02	0.326

注: 其中 W-NW、G-NG 和 WG-NWNG 分别代表增温与不增温、放牧与不放牧和增温放牧与不增温放牧对比, SD、SL 和 PCI 分别代表 stomatal density, stomatal length and potential conductance index

## 2.2 4 种植物气孔长度对增温和放牧处理的响应

不同物种气孔长度差别很大, 达到统计学极显著水平 (表 1)。4 个物种大小顺序是: 垂穗披碱草 > 麻花苳 > 矮嵩草 > 高山唐松草。

气孔长度对增温的响应敏感 (表 1, 表 2)。增温使 4 个物种的气孔长度均减小, 高山唐松草、矮嵩草、麻花苳和垂穗披碱草分别减小 3.3%、1.9%、3.9% 和 2.7% (图 1D)。增温与其他处理及互作对气孔长度的影响均不显著。

放牧对气孔长度的影响没有达到统计学显著水平 (表 1, 表 2)。放牧与物种的互作也没有达到统计学显著水平 (表 1), 但是放牧使矮嵩草气孔长度下降 3.3%, 却使其他 3 物种微弱上升, 麻花苳、垂穗披碱草和高山唐松草分别上升 1.5%、0.4% 和 0.4% (图 1E)。

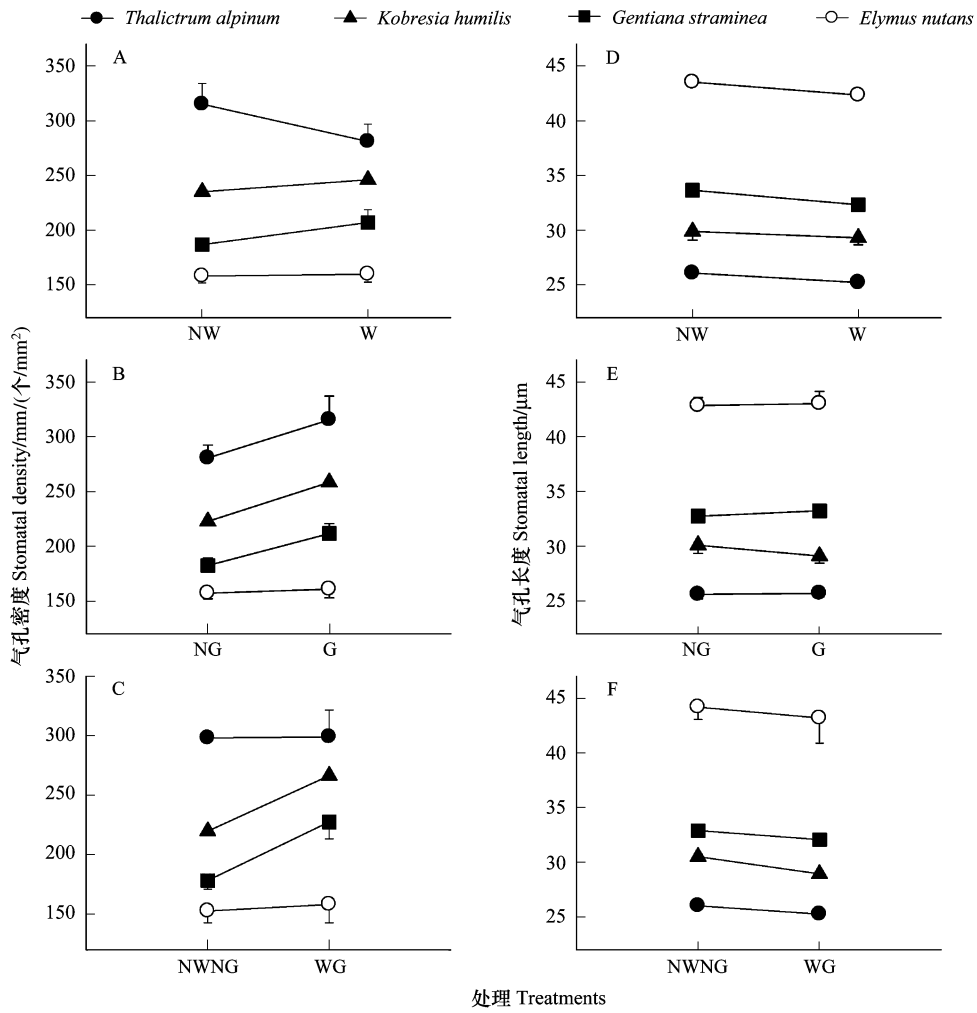


图 1 气孔密度和气孔长度对增温和放牧的响应

Fig 1 The relationship between stomatal density and stomatal length and warming and grazing treatments

注: 图中各点代表均值和平均值标准误, 其中 W、NW、G、NG、NWNG 和 WG 分别代表增温, 不增温, 放牧, 不放牧, 不增温不放牧和增温放牧处理

各物种气孔长度对增温并放牧的响应趋势一致 (表 2), 麻花苳、垂穗披碱草、矮蒿草和高山唐松草的气孔长度分别减少 2.5%、2.3%、5.1% 和 2.9%。(图 1F)。

### 2.3 4种物种潜在气孔导度指数 PCI对增温和放牧处理的响应

不同物种的 PCI 差异很大, 达到统计学极显著水平 (表 1)。PCI 高低顺序是: 垂穗披碱草 > 矮蒿草 > 麻花苳 > 高山唐松草 (图 2)。

放牧对 PCI 的影响达到统计学上极显著的水平 (表 1), 同时, 与不放牧相比, 放牧使 4 种物种 PCI 均上升 (表 2)。麻花苳、矮蒿草、高山唐松草和垂穗披碱草的升幅分别为 18.9%、8.6%、12.8% 和 3.5% (图 2A)。但是各因素之间的互作的影响均未达到统计学显著。

增温因素对 PCI 的存在影响, 利用一般线性模型方差分析时  $P = 0.109$ , 成对数据  $T$  检验时  $P = 0.083$  (表 1; 表 1)。增温使高山唐松草和垂穗披碱草 PCI 下降 16.4% 和 4.9%, 使矮蒿草和麻花苳上升 0.3% 和 2.8% (图 2B)。

增温并放牧, 在成对数据  $t$  检验中没有达到统计学显著水平 (表 2)。与增温对 4 物种的影响趋势一致, 增温并放牧使高山唐松草和披碱草 PCI 下降 5.7% 和 1.5%, 使矮蒿草和麻花苳上升 8.7% 和 21.9% (图 2C)。

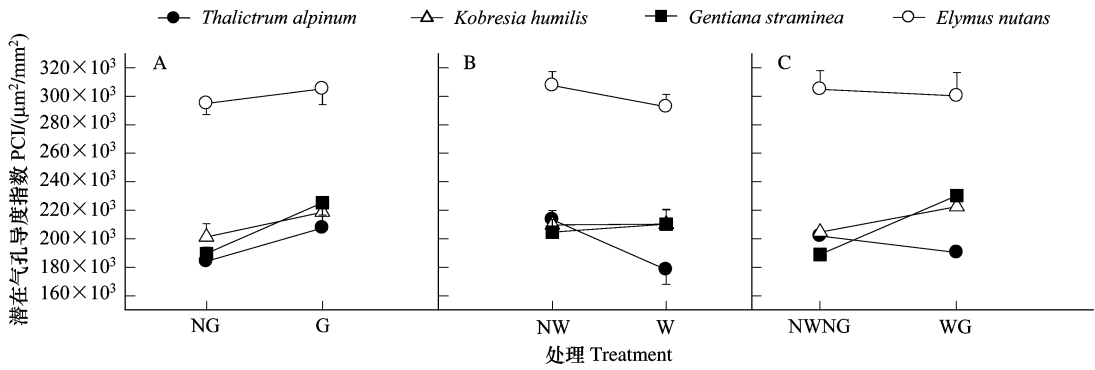


图 2 潜在气孔导度指数对增温和放牧的响应

Fig 2 The relationship between the potential conductance index (PCI) to warming and grazing treatments

注: 图中各点代表均值和平均值标准误, 其中 W、NW、G、NG、NWNG 和 WG 分别代表增温, 不增温, 放牧, 不放牧, 不增温不放牧和增温放牧处理

### 3 讨论

4种植物对增温放牧的响应, 既表现出一致性又存在差异。其中比较一致的响应体现于两点: 放牧使气孔密度和 PCI 提高 (表 1, 图 1B); 增温使气孔长度减小 (表 1, 图 1D)。同时, 增温对气孔密度的影响和气孔长度对放牧的响应, 不同物种间存在差异。

虽然增温并放牧 (WG) 处理对气孔长度也有一致性的效应, 4个物种都下降 (图 1F), 并且达到统计学 0.075 水平上显著 (表 2), 但这主要是增温效应的体现, 因为增温与放牧之间并没有明显交互 (表 1), 而且放牧对气孔长度的影响有 3 个物种是微弱上升的 (图 1E), 所以不应该把增温并放牧 (WG) 视为对气孔长度有一致影响的单独一个因素。

放牧对 PCI 有明显影响 (表 1, 图 2A), 而放牧是通过影响气孔密度而并非通过影响气孔长度才造成 PCI 上升的。因为放牧使气孔密度显著提高 (表 1, 表 2, 图 1B), 而对气孔长度而言, 却是使 1 个物种下降, 1 个物种上升, 另 2 个物种几乎不变 (表 2, 图 1E)。

虽然放牧对 PCI 有明显的正效应, 但是放牧同时增温 (即 WG 处理) 却没有表现出一致性的效应 (表 2)。有两方面的原因造成这种现象。第一方面, 有 2 个物种的 PCI 对放牧和对增温的反应是截然相反的 (图 2)。放牧和增温对高山唐松草气孔密度有较大的、相反的作用 (图 1A、1B), 尽管这两个因素对高山唐松草气孔长度改变的作用不大 (图 1D、1E)。另一个物种是垂穗披碱草, 在气孔密度方面放牧和增温的影响都很微弱 (图 1A, 图 1B), 但是在气孔长度方面放牧和增温却有相反的效应 (图 1D、1E)。第二方面的原因是, 既然 PCI 受气孔密度与气孔长度共同作用, 而如上所述, 气孔长度受增温影响下降, 同时气孔密度却受放牧影响上升, 所以合起来两种因素对 PCI 的效应“对冲”了。

4种植物气孔长度均因温度上升而下降, 这与左闻韵等人在控制实验中所得研究结果<sup>[20]</sup>不同。本研究中的增温方式是直接对整个群落冠层进行原地加热, 即叶片和土壤表面额外增加了红外辐射, 控制系统是通过控制表面温度差来控制增温幅度的。这样, 增温小区与不增温小区的相对湿度、水气饱和亏和土壤湿度存在很大差别。但是, 在左闻韵等人的<sup>[20]</sup>控制实验中, 同一个隧道内的不同温度处理单位空气相对湿度、水汽压和土壤湿度是一致的, 这可能是出现不同结论的原因之一, 即, 增温使 4种植物气孔长度下降可能与水分条件变化有关。根据 Xu 等<sup>[5]</sup>人的研究, 土壤湿度下降, 气孔密度下降; 在干旱条件下, 气孔长度下降更具有适应意义<sup>[21]</sup>, 因为小气孔对水分亏缺的反应更灵活<sup>[22]</sup>。

放牧使气孔密度和 PCI 均提高, 并且不因植物是否被家畜喜采食与否而变化。气孔密度和 PCI 增加, 与放牧导致植物向地上部分分配较多氮素<sup>[23-24]</sup>的结果一致。即, 气孔密度和 PCI 增加, 最大气孔导度增加, 最大光合速率增加——放牧使叶片光合能力增加, 对植物的生长有利, 可能是植物出现补偿性生长的生理基础之

一。但是这里与其他人的研究还有所不同。2008年采样之前当年未放牧,所以,放牧的影响其实是2007年放牧的影响。放牧对植物的影响可以概括为家畜采食的直接影响和通过改变环境条件的间接影响。“多数植物以受到伤害为线索诱导抗性”<sup>[25]</sup>,如果这是事实的话,这种诱导应该在植物被采食后年际间留下信号;放牧采食可以改变群落的能量平衡<sup>[26]</sup>,即对于单个植物光照强度可能增加,有研究表明,气孔密度随着光强增加而增加<sup>[27-28]</sup>。所以气孔密度和PCl增加可能是放牧后间接改变群落环境的结果。

在本研究中,高寒草甸的4种物种对温度升高的反应也存在差异,进一步证明气孔密度对温度升高的反应存在着物种差异,即,物种特性在起很大作用,与其他人研究中不同物种对增温的反应不同一致<sup>[29-35]</sup>。一般来说,温度升高,减小高寒植物低温胁迫,促进有机质矿化<sup>[36]</sup>,从而促进植物生长和CO<sub>2</sub>吸收增加,这时最大气孔导度增加更有适应意义。但是,对于光合最适温度较低的植物来说,温度增加后,达到光合最适温度的时间可能减少,不利于CO<sub>2</sub>吸收。这样,不同植物可能根据本身不同的光合特性调整气孔密度变化,从而出现不同的响应。

气孔长度对放牧的响应也因植物的不同而不同。放牧可改变土壤的透水性,长期放牧使植物形态向旱生化发展<sup>[37]</sup>,这样,气孔长度变小可能更具有适应意义。但是,在放牧条件下,遭受家畜采食造成的光合面积减小是植物面临的另一胁迫;这时,气孔密度增加的同时增大气孔长度,可能增加最大气孔导度,最大光合速率增加,有利于植物损伤时的快速恢复。另外,这种差异也可能与植物对家畜采食采取不同策略(避食性或是耐牧性)<sup>[25]</sup>有关。

根据Case等<sup>[38]</sup>人研究发现,同一物种来源于湿润区和干旱区的两个种群采用不同气孔行为,前者尽量使叶片和繁殖结构维持高的光合作用的前提下减少水分损失,后者则在最大限度的减少水分损失的前提下促进CO<sub>2</sub>的吸收。所以,气孔调控的“优化”原则可以表述为:(1)单位失水下最大的CO<sub>2</sub>收获<sup>[39]</sup>; (2)单位CO<sub>2</sub>收获下最小的水散失这两个既对立又统一的方面<sup>[7]</sup>。对于不同植物面对同一胁迫时或是同一植物面对不同胁迫条件时,植物可能对两者进行权衡(trade-off),即气孔密度和气孔长度的权衡,从而达到对环境的最大适合度。

## References

- [ 1 ] IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change. In: *Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007.
- [ 2 ] Liu X D, Chen B D. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 2000, 20(14): 1729-1742.
- [ 3 ] Shi F S, Wu N, Wu Y, Wang Q. Effect of Simulated Temperature Enhancement on Growth and Photosynthesis of *Deschampsia caespitosa* and *Thlaspi arvense* in Northwestem Sichuan, China. *Chinese Journal Applied & Environmental Biology*, 2009, 15(6): 750-755.
- [ 4 ] Beyschlag W, Eckstein J. Towards a causal analysis of stomatal patchiness: the role of stomatal size variability and hydrological heterogeneity. *Acta Oecologica International Journal of Ecology*, 2001, 22(3): 161-173.
- [ 5 ] Xu Z Z, Zhou G S. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(12): 3317-3325.
- [ 6 ] Franks P J, Beerling D J. 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*, 2009, 106(25): 10343-10347.
- [ 7 ] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 2003, 424: 901-908.
- [ 8 ] Zhou H K, Zhao X Q, Wang S P, Zhao L, Xu S X. Vegetation Responses to a long-term grazing intensity experiment in alpine shrub grassland on Qinghai-Tibet plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, 28(10): 2080-2093.
- [ 9 ] Ren Q J, Wu G L, Ren G H. Effect of grazing intensity on characteristics of alpine meadow communities in the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Prataculurae Sinica*, 2009, 18(5): 256-261.
- [ 10 ] Zhao B B, Niu K C, Du G Z. The effect of grazing on above ground biomass allocation of 27 plant species in an alpine meadow plant community in Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3): 1596-1606.
- [ 11 ] Zhang Z, Wang S P, Jiang G M, Patton B, Nyren P. Responses of *Artemisia frigida* Willd. (Compositae) and *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel (Poaceae) to sheep saliva. *Journal of Arid Environments*, 2007, 70(1): 111-119.

- [ 12 ] Dong S K, Ding L M, Xu M Y, Long R J, Hu Z Z. Effect of grazing intensity on leaf characteristics and forage productivity on mixed pastures of perennial grasses in alpine region of Tibetan plateau. *Scientia Agricultura Sinica*. 2004, 37(1): 136-142.
- [ 13 ] Ma T, Wu G L, He Y L, Wen S J, He J L, Liu J X, Du G Z. The effect of simulated mowing of the fertilizing level on community production and compensatory responses on the Qinghai Tibetan. *Acta Ecologica Sinica*. 2007, 27(6): 2288-2293.
- [ 14 ] Zhang J Q, Zhang W G, Jiang X L. Effect of the defoliation frequency on the community characteristics and primary productivity of alpine meadow. *Acta Agrestia Sinica*. 2008, 16(5): 491-496.
- [ 15 ] Li Y N, Zhao X Q, Cao G M, Zhao L, Wang Q X. Analyses on climates and vegetation productivity background at Habei alpine meadow ecosystem research station. *Plateau Meteorology*. 2004, 23(4): 558-567.
- [ 16 ] Kimball B A, Conley M M, Wang S, Lin X, Luo C, Morgan J, Smith D. Infrared heater arrays for warming ecosystem field plots. *Global Change Biology*. 2008, 14: 309-320.
- [ 17 ] Lin X W. Studies of Impacts of Warming and Land-use Changes on Greenhouse Gas Fluxes on the Alpine Meadow of the Qinghai Tibetan Plateau. Beijing: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. 2008.
- [ 18 ] Poole I, Weyers J D B, Lawson T, Raven J A. Variations in stomatal density and index: implications for paleoclimatic reconstructions. *Plant Cell and Environment*. 1996, 19: 705-712.
- [ 19 ] Holland N, Richardson A D. Stomatal length correlates with elevation of growth in four temperate species. *Journal of Sustainable Forestry*. 2009, 28: 63-73.
- [ 20 ] Zuow Y, He J S, Han M, Ji C J, Flynn D F B, Fang J Y. Responses of plant stomata to elevated CO<sub>2</sub> and temperature: observations from 10 plant species grown in temperature and CO<sub>2</sub> gradients. *Acta Ecologica Sinica*. 2005, 25(3): 565-574.
- [ 21 ] Pearce D W, Millard S, Bray D F, Rood S B. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semiarid environment. *Tree Physiology*. 2005, 26: 211-218.
- [ 22 ] Aasama K, Sber A, Rahi M. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leafwater status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology*. 2001, 28: 765-774.
- [ 23 ] Wang S P, Wang Y F. Study on Over-compensation growth of *Cleistogenes squarrosa* population in Inner Mongolia steppe. *Acta Botanica Sinica*. 2001, 43(4): 413-418.
- [ 24 ] Valdares F, Gianoli E, Gomez J M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*. 2007, 176: 749-763.
- [ 25 ] Wang S P. Grazing resistance of rangeland plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*. 2004, 15(3): 517-522.
- [ 26 ] Li S G, Zhao H L, He Z Y, Chang X L, Harazono Y, Ohkuro T, Nemoto M. Micro-meteorological changes and grassland desertification due to overgrazing in Naiman, Inner Mongolia, China. *Acta Ecologica Sinica*. 1999, 19(5): 687-704.
- [ 27 ] Gregoriou K, Pontikis K, Vammos S. Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica*. 2007, 45(2): 172-181.
- [ 28 ] Cai Z Q, Qi X, Cao K F. Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*. 2004, 15(2): 201-204.
- [ 29 ] Apple M E, Olszyk D M, Omrod D P, Lewis J, Southworth D, Tingey D T. Morphology and stomatal function of Douglas fir needles exposed to climate change: elevated CO<sub>2</sub> and temperature. *International Journal of Plant Sciences*. 2000, 161(1): 127-132.
- [ 30 ] Ferris R, Nijss I, Behaeghe T, Inpens I. Elevated CO<sub>2</sub> and temperature have different effects on leaf anatomy of perennial ryegrass in spring and summer. *Annals of Botany*. 1996, 78(4): 489-497.
- [ 31 ] Fraser L H, Greenall A, Carlyle C, Turkington R, Fridman C R. Adaptive phenotypic plasticity of *Pseudotsuga spicata*: response of stomatal density, leaf area and biomass to changes in water supply and increased temperature. *Annals of Botany*. 2009, 103(5): 769-775.
- [ 32 ] Hovenden M J. The influence of temperature and genotype on the growth and stomatal morphology of southern beech *Nothofagus anninghamii* (Nothofagaceae). *Australian Journal of Botany*. 2001, 49: 427-434.
- [ 33 ] Beerling D J, Chaloner W G. The impact of atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature change on stomatal density: observation from *Quercus robur* Linn. leaves. *Annals of Botany*. 1993, 71: 231-235.
- [ 34 ] Luonaka E M, Laitinen K, Sutinen S, Kellmaki S, Vapaavuori E. Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of Scots pine needles are affected by elevated CO<sub>2</sub> and temperature. *Plant Cell and Environment*. 2005, 28(6): 733-749.
- [ 35 ] Pandey R, Chacko P M, Choudhary M L, Prasad K V, Pal M. Higher than optimum temperature under CO<sub>2</sub> enrichment influences stomatal anatomical characters in rose (*Rosa hybrida*). *Scientia Horticulturae*. 2007, 113(1): 74-81.
- [ 36 ] Xu X F, Tian H Q, Wan S Q. Climate warming impacts on carbon cycling in terrestrial ecosystems. *Journal of Plant Ecology*. 2007, 31(2): 175-188.
- [ 37 ] Yu X Z. The Effect of Over-Grazing on the Leaf and Stem Structures of 11 Species in the Steppe of Inner Mongolia. Huhhot, China: Inner Mongolia



Agricultural University 2007

- [ 38] Case A L, Barrett S C H. Ecological differentiation of combined and separate sexes of *wu m bea dioica* (colchicaceae) in sympatry. *Ecology*, 2001, 82( 9): 2601-2616
- [ 39] Konrad W, Roth N, ebelsick A, Grein M. Modelling of stomatal density response to atmospheric CO<sub>2</sub>. *Journal of Theoretical Biology*, 2008, 253( 4): 638-658.

#### 参考文献:

- [ 3] 石福孙, 吴宁, 吴彦, 王乾. 模拟增温对川西北高寒草甸两种典型植物生长和光合特征的影响. *应用与环境生物学报*, 2009, 15( 6): 750-755
- [ 8] 周华坤, 赵新全, 汪诗平, 赵亮, 徐世晓. 青藏高原高寒灌丛植被对长期放牧强度试验的响应特征. *西北植物学报*, 2008, 28( 10): 2080-2093
- [ 9] 仁青吉, 武高林, 任国华. 放牧强度对青藏高原东部高寒草甸植物群落特征的影响. *草业学报*, 2009, 18( 5): 256-261.
- [ 10] 赵彬彬, 牛克昌, 杜国祯. 放牧对青藏高原东缘高寒草甸群落 27种植物地上生物量分配的影响. *生态学报*, 2009, 29( 3): 1596-1606.
- [ 12] 董世魁, 丁路明, 徐敏云, 龙瑞军, 胡自治. 放牧强度对高寒地区多年生混播禾草叶片特征及草地初级生产力的影响. *中国农业科学*, 2004, 37( 1): 136-142.
- [ 13] 马涛, 武高林, 何彦龙, 文淑均, 何俊龄, 刘锦霞, 杜国祯. 青藏高原东部高寒草甸群落生物量和补偿能力对施肥与刈割的响应. *生态学报*, 2007, 27( 6): 2288-2293
- [ 14] 张靖乾, 张卫国, 江小雷. 刈割频次对高寒草甸群落特征和初级生产力的影响. *草地学报*, 2008, 16( 5): 491-496.
- [ 15] 李英年, 赵新全, 曹广民, 赵亮, 王勤学. 海北高寒草甸生态系统定位站气候、植被生产力背景的分析. *高原气象*, 2004, 23( 4): 558-567
- [ 17] 蔺兴武. 增温与土地利用变化对青藏高原高寒草甸生态系统温室气体通量影响的研究. 北京: 中国科学院植物研究所, 2008
- [ 20] 左闻韵, 贺金生, 韩梅, 吉成均, Flynn D F B, 方精云. 植物气孔对大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高的反应. *生态学报*, 2005, 25( 3): 555-574.
- [ 23] 汪诗平, 王艳芬. 不同放牧率下糙隐子草种群补偿性生长的研究. *植物学报*, 2001, 43( 4): 413-418.
- [ 25] 汪诗平. 草原植物的放牧抗性. *应用生态学报*, 2004, 15( 3): 517-522
- [ 26] 李胜功, 赵哈林, 何宗颖, 常学礼, 原圆芳信, 大黑俊哉, 根本正之. 不同放牧压力下草地微气象的变化与草地荒漠化的发生. *生态学报*, 1999, 19( 5): 687-704.
- [ 28] 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. *应用生态学报*, 2004, 15( 2): 201-204
- [ 36] 徐小锋, 田汉勤, 万师强. 气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响. *植物生态学报*, 2007, 31( 2): 175-188.
- [ 37] 于向芝. 过度放牧对内蒙古典型草原 11种植物茎叶结构的影响. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2007.