

斑驳气孔特点及形成机理

肖梦远, 张学琴*

中国农业大学农学与生物技术学院, 中国农业大学生物学院, 北京100193

摘要: 气孔是植物叶片内外气体交换的场所。斑驳气孔在形态结构、动态变化、光合气体交换机制等方面都与常见的普通气孔不同, 是植物体响应环境变化而形成的特殊气孔形式。本文介绍了斑驳气孔的特点及其形成机理。

关键词: 斑驳气孔; 气孔导度; 光合作用

Characteristics and Formation Mechanism of Patchy Stomata

XIAO Meng-Yuan, ZHANG Xue-Qin*

College of Agronomy and Biotechnology, College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract: Stomata are the places for gas exchange on plant leaves. Patchy stomata, a special form of stomata responding to environmental change, are different with normal stomata in structure, dynamic change, gas exchange for photosynthesis and so on. Here we introduced the characteristics and formation mechanism of patchy stomata.

Key words: patchy stomata; stomatal conductance; photosynthesis

斑驳气孔(patchy stomata)是指同一植物叶片上某些区域气孔张开, 其相邻区域气孔关闭, 造成不同导度的气孔在叶片上分布不均、斑驳镶嵌的现象。这一现象又被称为气孔异质(heterogeneity)现象。对这一现象的最早研究始于20世纪80年代中期。开始人们普遍认为气孔是独立运作单位, 不受邻近区域气孔行为的影响。即使有研究观察到叶片上的气孔导度存在差异, 认为这也只是随机的, 与环境因素无关(Mott和Buckley 2000)。后来经过大量观察和研究才确定斑驳气孔有其特定形成机制, 并不是一种偶然现象。了解并研究斑驳气孔的调节机制对进一步补充和完善气孔学说有着重要意义。

1 斑驳气孔的特点

1.1 普遍性

目前在上百种植物中已发现斑驳气孔现象(Mott和Peak 2007), 典型植物有苍耳(*Xanthium strumarium*)、向日葵(*Helianthus annuus*)和欧洲栓皮栎(*Quercus suber*)等。大田作物如大豆(*Glycine max*)、小麦(*Triticum aestivum*)和玉米(*Zea mays*)中也发现有此类现象。斑驳气孔的广泛存在说明它是许多植物共有的生理特征之一, 具有普遍性。

1.2 斑块形状与大小

具不同气孔导度的区域斑驳镶嵌形成的斑块

结构是斑驳气孔现象最直观的表现(图1)。斑块的形状是不确定的(Mott和Peak 2007)。对于具网状

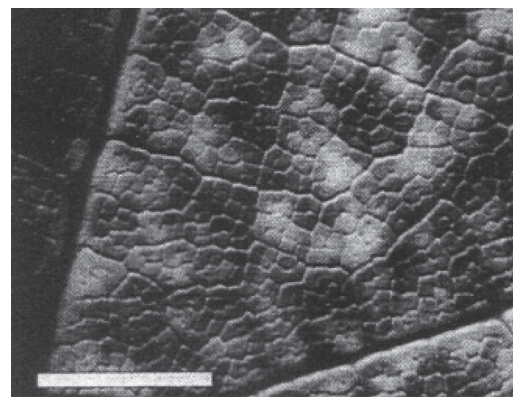


图1 荧光法显示挪威槭的斑驳气孔(Eckstein等1996)

Fig.1 Fluorescence image showing patchy stomata of *Acer platanoides*

白色区域具有高非光化学猝灭系数(non-photochemical quenching coefficient, qN)和低气孔导度(stomatal conductance, G_s), 黑色区域具有低非光化学猝灭系数(qN)和高气孔导度(G_s)。图中白线长5 mm。

收稿 2013-05-13 修定 2013-08-31

资助 2013年“中国农业大学生物学院植物生理学课程档案建设”项目。

* 通讯作者(E-mail: zhangxq711-1@163.com; Tel: 010-62734837)。

叶脉的植物来说,叶脉是斑块的分界线,一个斑块的大小被限制在叶脉之间(Mott和Buckley 2000)。但斑块大小往往大于叶脉末梢包围的叶块大小,这是因为这里的维管束伸展区能快速地对生理信号做出反应,与其相关联的多个小叶块受其影响,从而对这些信号做出相同的集体反应,多个小叶块连成一个斑块,呈斑驳现象(Kamakura等2012b)。有趣的是,有研究发现在一个解剖学小叶块内也会出现气孔导度不一的情况(Kamakura等2011, 2012a),但这种小叶块内的差异无法造成细胞间隙内CO₂浓度差异。由气孔导度不同而导致的净光合速率的差异只能在斑块间体现出来(Kamakura等2012a)。至于为什么气孔导度在大斑块间及小叶块内都存在差异,这两个不同层次的差异对叶片气体交换能力各有何种影响,则有待进一步研究。

对于具有平行叶脉的单子叶植物,斑块也无定形,但斑块并没有局限于叶脉间(孟庆伟等1997)。由此可见,对于单、双子叶植物,叶脉对斑块的限制是存在差异的,它们之间的比较或许可作为斑驳气孔形态及成因研究的一个突破点。

不同植物斑驳气孔的斑块大小存在差异,斑块直径往往从几毫米至几厘米不等,一个斑块内气孔数量变化范围多在数百至数万之间(Mott和Buckley 2000)。但是同一叶片上的不同斑块大小基本一致。

1.3 诱导斑驳气孔的外界因子

斑驳气孔一般在特殊的外部环境信号诱导下更易出现,水分、光照强度和脱落酸(ABA)等都对其有影响。

1.3.1 水分胁迫 土壤水分胁迫或干燥空气易诱导斑驳气孔出现。许多研究表明,在晴朗、炎热、叶表面水汽压差(vapor pressure deficit, VPD)大的正午时间段内,很多树木叶片易出现斑驳气孔现象(Takanashi等2006; Kosugi等2009; Kamakura等2011, 2012a, 2012b; Guàrdia等2012)。这些研究显示,在正午高温时段出现以前,叶片气孔导度大且较为均一;正午时间段内,气孔导度往往有所减小,但减小程度不一,具有一定的趋向性。最终气孔导度会集中在高低两个数值附近,呈现出一种双峰斑驳气孔模式(patchy bimodal stomatal pattern)。相反,在多云、阴凉的中午,叶片不会出现斑驳气

孔现象或现象不明显,说明水分相对缺失是引起斑驳气孔现象的重要原因。

还有研究表明,小树苗比成株更容易在正午出现这种斑驳气孔现象。这是因为小树苗根系浅且不发达,吸水能力弱,难以在短时间内获取水分;而成株根系深,吸水能力强,储蓄组织内存留有较多水分(Kamakura等2012a)。另外,去除部分枝条的植株与正常植株相比不容易出现斑驳气孔现象,这也是因为前者地上部分生物量相对较小,蒸腾量小,残存的根系数量相对较大,可以满足地上部分需水,不易出现水分亏缺而导致不易出现斑驳气孔(Guàrdia等2012)。

1.3.2 光照强度变化 光照强度的变化是斑驳气孔形成的又一诱导因子。Eckstein等(1996)实验显示,对于七叶树(*Aesculus hippocastanum*)、海棠(*Malus dolgo* var. *Spring Snow*)、罗勒(*Ocimum basilicum*)和挪威槭(*Acer platanoides*)等植物,当光子通量密度(photon flux density, PFD)由中等强度(440~630 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)降至低等强度(140~180 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)时,叶片某些区域气孔导度会升高,而某些区域会降低;当回到原来的高PFD时,气孔导度又会回到原来相对一致的水平。如果将实验材料置于一个PFD先降低后升高再又降低的环境中,也会呈现低PFD下气孔导度差异显著、高PFD条件下气孔导度相对一致的波动变化。如果将挪威槭和苍耳从黑暗处转移到低光照下(50 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)并不断升高PFD,也会引起斑驳气孔的出现,但PFD升至200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上时,斑驳气孔消失。可见斑驳气孔可能只在特定光照强度范围内出现,过高或过低都不能诱导这种现象。由此可以推测,如果不考虑气温对叶片蒸腾的影响,那么斑驳气孔在早晨或是傍晚光照强度变化剧烈时更易出现(Eckstein等1996)。有研究表明PFD能影响叶片表皮细胞膨压(Pardossi等1994),这可能与光照强度变化引起斑驳气孔形成的机理存在某种联系。

1.3.3 脱落酸(abscisic acid, ABA) ABA在诱导气孔关闭的同时能够促进斑驳气孔的形成。早在1988年就有研究发现在ABA诱导下,向日葵叶片不同部位的光合作用存在差异,原因就是ABA能够引起叶片不同区域气孔开闭程度不一(Tera-shima等1988)。原先这种效应曾被认为是由于不

同区域气孔对ABA敏感度不同引起的(Mansfield等1990), 但后来在转入了ABA抗体的转基因植物中也发现了斑驳气孔现象(Eckstein等1998), 因而否定了这一假设。实验中转基因烟草(*Nicotiana plumbaginifolia*)能够产生阻碍ABA作用的抗体, ABA无法直接导致气孔关闭, 消除了气孔对ABA敏感度的差异性。但该转基因植株依然出现了斑驳气孔现象, 说明气孔对ABA敏感度的差异不是引起斑驳气孔的直接原因, 还应当存在其他机制使得ABA能诱导叶片出现部分气孔关闭、部分气孔仍旧开放的状态。

1.3.4 其他因素 除了以上几种因子外, 高浓度CO₂ (Xu等1994)等也可引起斑驳气孔的出现。

可以看出, 以上斑驳气孔诱导因子也是能引起气孔导度变化的因子, 这种联系可能意味着斑驳气孔是气孔导度变化过程中的一种特殊形式。在小麦(孟庆伟等1997)、白栎木(*Quercus alba*)、星毛栎(*Quercus stellata*)、糖枫(*Acer saccharum*) (Ni和Pallardy 1992)等植物中都出现了随着水分胁迫加深, 斑驳气孔从无到有后又消失的现象, 即水分充足及水分严重亏缺的条件下都不会出现斑驳气孔, 介于二者之间的中度水分胁迫下此现象才会出现。这些观察结果一定程度上可作为以上猜想成立的证据。

值得注意的是, 很多情况下即便以上条件具备, 斑驳气孔也不一定出现。例如有试验发现小麦虽然在水分胁迫下会出现斑驳气孔, 但在正常浇水条件下, 即便正午时分叶片水势明显降低, 也无法观察到斑驳气孔(孟庆伟等1997)。同样是豆类, 给予水分胁迫使叶片水势降至相近程度(-1.3~-1.1 MPa), 大豆上可以表现出斑驳气孔(孟庆伟等1997), 而菜豆(*Phaseolus vulgaris*)则不行(Scheuermann等1991)。可见此现象与综合环境及物种有关。

但也有研究发现, 在缺乏上述诱导因子的条件下, 斑驳气孔仍能在某些植物上出现。例如即便在多云、阴凉的潮湿气候下, 正午时间龙脑香(*Dipterocarpus sublamellatus*)叶片上依旧会出现斑驳气孔现象, 只是孔径变化速度较慢, 变化程度也较小(Kosugi等2009)。这种现象被认为与生物节律性有关。在晴朗、炎热的季节中, 正午时间龙脑香易出现斑驳气孔现象, 这种气孔变化形成了一

种特定的生物节奏, 即便在阴凉潮湿的季节中, 气孔孔径的这种变化依旧会在正午时间体现出来。已有研究发现, 在持续光照条件下, 气孔的开闭仍然会遵循其原来白天开放、夜晚关闭的规律(Doughty等2006)。这种气孔节律性的存在表明正午时间出现斑驳气孔很可能也是一种生物节律行为。

1.4 斑块的动态性

气孔斑块的分布、气孔导度等不是一成不变的, 斑驳气孔具有一定的时空动态性。

首先, 斑块气孔导度具有振动性。在同一叶片上, 有的斑块气孔导度一直保持不变, 有的斑块内气孔导度则会周期性地增大、减小, 表现出一种特有的振动变化规律。不同斑块之间的振幅大小也各有不同(Cardon等1994; Siebke和Weis 1995)。在斑驳气孔现象出现的初期, 不同斑块之间的振动周期是相同的, 表现为同步振动; 一段时间后, 因局部小环境的差异, 渐渐呈现出非同步振动(Siebke和Weis 1995)。对不同植物而言, 斑块内气孔导度变化的周期也不同, 例如向日葵的振动变化周期约30 min (Cardon等1994), 而欧活血丹(*Glechoma hederacea*)的振动周期则在11.5~14 min之间(Siebke和Weis 1995)。这种气孔导度振动还可以进行远距离传递, 即没有发生振动的斑块被远处振动的斑块激发从而也开始出现气孔导度的振动变化(Mott和Buckley 2000)。研究认为, 这种长距离相互作用与叶片细胞水势有关(Buckley和Mott 2000)。

斑驳气孔的这种振动性可能由斑块移动现象导致。斑块移动是指斑块的位置在移动(West等2005) (图2), 速度约为1 cm·h⁻¹ (Mott和Peak 2007)。有研究认为这种移动很可能是循环式的, 当某一斑块周期性地经过同一位置时, 就造成了此位置气孔导度周期性变化(West等2005)。例如叶片某区域最初包含一个气孔导度很高的斑块, 在气孔导度振动曲线上处于高峰, 当这一斑块移走后, 位置就腾让给低导度斑块, 叶片这一区域的气孔导度振动周期就进入低谷; 当高导度斑块循环移动再次回到原来位置时, 气孔导度振动周期又再次到达高峰。当观察锁定在叶片某一固定区域时, 可以看到这一区域的气孔导度呈周期性变化; 而观察整个叶片时, 就可以看到具有特定气孔导度

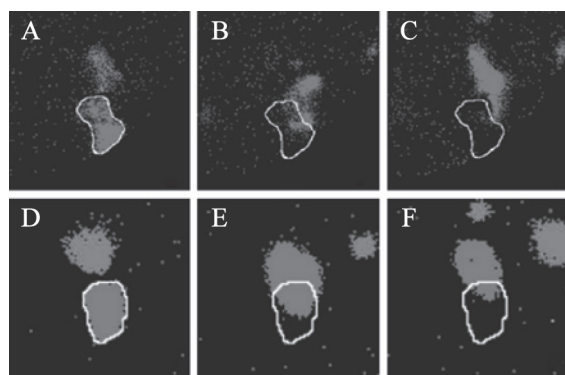


图2 斑块移动现象(West等2005)

Fig.2 Movement of stomatal patches

对存在斑驳气孔的局部叶片进行处理, A~C是荧光法显示的结果, D~F是红外测温法显示的结果。从左至右按时间顺序连续拍摄, 每幅图间隔40 s。白框内为斑块原来所在位置, 可见斑块(约含2 000个气孔)在移动, 速度约为 $20 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

的斑块在不断循环移动。虽然目前通过多种技术手段, 斑块移动现象已经可以被直接观察, 但移动的方式和原因还不甚清楚, 每个斑块移动的不同步性还很难预测(Mott和Peak 2007)。

第二, 斑驳气孔的持续时间不一。Mott等人曾在相同环境条件下做过上百个重复实验(Mott和Peak 2007), 其中2/3的样品没有出现斑驳气孔或者存在的时间较短(10 min), 而剩下的1/3实验样品斑驳气孔维持时间可长达数小时。对于这些长时间稳定存在的斑驳气孔, 其气孔导度最后会停止周期性振动, 并且都静止于一个相同的稳定值, 斑驳现象消失(Eckstein等1996)。

第三, 对于上、下叶表面都存在气孔的植物, 若对其两个叶面单独进行斑驳气孔测定, 可以发现上、下表面的斑驳气孔分布及气孔导度是不同的, 这说明引起上、下叶表面出现斑驳气孔的信号存在区别。与此同时, 虽然上、下叶表面的斑驳气孔分布存在差异, 但也有相似重叠的部分, 可见上、下表面之间存在一定交流(Mott等1993)。因此, 或许可以利用斑驳气孔的这种特点, 研究上下叶表面的差异及信号交流。

2 斑驳气孔的研究技术

斑驳气孔的观察检测具有多种方法, 除显微镜观察外, 一般还需其他生理数据进行辅助。

2.1 淀粉-碘染色法

光下气孔张开时, CO_2 能够从外界通过气孔进

入植物叶片, 在叶肉细胞中进行光合作用, 积累有机物。产物之一的淀粉会在叶肉细胞中暂时贮存。可以用碘液对淀粉进行染色, 观察淀粉的分布, 判断出光合作用的强弱, 从而间接了解气孔导度情况。通常淀粉积累越多, 染色越深, 气孔导度越大。这种方法多在早期研究中使用(Terashima等1988), 比较简单快捷, 但也有缺点, 如淀粉会代谢(Mott和Buckley 2000), 以致呈现的图像与叶片气孔真实状态存在差距等。而且此法不适用于叶片淀粉积累量少的植物。

2.2 ^{14}C 同位素示踪法

将叶片暴露于 $^{14}\text{CO}_2$ 的气体环境中, 经过光合同化, $^{14}\text{CO}_2$ 被固定。基于气孔导度与光合作用的关系, $^{14}\text{CO}_2$ 进入得越多, ^{14}C 同化物积累得就越多, 通过同位素示踪技术, 即可由叶片中 ^{14}C 的含量及分布判断气孔导度。通常存在斑驳气孔时, 图像呈现许多明暗相间的区域(Downton等1988)。明暗均匀则表明没有出现气孔导度不均(许大全1995)。这种方法的缺点是较费时, 存在放射性物质回收问题, 不适宜在田间使用。

2.3 真空渗透法

对于近乎关闭的气孔, 表面张力会使得液体无法渗入其内(Mott和Buckley 2000), 因此通过注射器抽真空注水可了解气孔的开闭状况(Beys-chlag和Pfanzen 1992)。对于开放的气孔, 水分能够在真空压力下渗入叶片, 呈深绿色; 对于关闭的气孔, 水分无法渗入, 保持原来的浅绿色(许大全1995)。出现斑驳气孔的叶片呈现深浅斑驳镶嵌的状态。

这种方法能够快速简便地判断气孔的开闭, 非常适宜在田间使用, 但其结果只能是二维的, 即液体渗入或没有渗入, 没有办法量化气孔开张程度。而且已有实验证明表面渗透情况的不同不一定意味着平均气孔导度绝对不同(Lawson等1998), 因此也存在一定局限。

2.4 硅橡胶影印法

通过影印能把气孔形态复制到硅橡胶上, 然后再进行气孔导度的观察和测量。这种方法在20世纪60年代就已经被运用于气孔研究(Leshem和Thaine 1969), 但目前研究中较少采用这种方法。

2.5 叶绿素荧光法

以上这四种方法的共同缺点是破坏了细胞结

构,且呈现出的结果是静态的(Mott和Buckley 2000),没有办法显示出斑驳气孔的动态变化过程。相对而言,叶绿素荧光法是更为精确、近年来使用较多的方法。

叶绿素吸收的能量有三条去路:热耗散、荧光、光化学反应。叶片荧光强度能反映光合作用强度,由此可间接测定气孔导度。通过转换,气孔导度情况最终可由深浅不一的图像表示(图1)。

这种方法不会破坏叶片细胞并且能够反映气孔导度变化的动态过程,因此在研究中被广泛使用。但使用时必须注意:第一,缩短图像拍摄时间间隔以免错过动态性观察;第二,对双叶面均具气孔的植物,可通过设置气体交换室(chamber)只对叶片一面供应CO₂以保证结果准确;第三,最好采用无闪光方式拍摄图片,以免短促高频的闪光影响甚至直接引起斑驳气孔的产生;第四,避免由于叶片不同区域存在光合作用能力的本质差异而影响成像结果(West等2005)。

叶绿素荧光法可以清楚地体现斑驳气孔的静态、动态情况,而且利用荧光强度还可以求得胞间CO₂值(C_i)、光合速率等(许大全1995),是较为常用的方法之一。但荧光法测定中,CO₂的扩散移动可能会导致图像边界模糊(West等2005)。

2.6 红外测温法

气孔导度越大,蒸腾作用越强,温度也就越低。测温法利用了蒸腾强度不同导致叶温不同的原理间接测定气孔导度(West等2005; Jones 1999)。红外测温法图像上曝光程度的不同能反映温度差别(许大全1995),从而反映蒸腾强度及气孔导度。与叶绿素荧光法一样,红外测温法直观而又不会破坏细胞,能较好地反映气孔导度的动态变化过程,也是一种常用的斑驳气孔研究技术。其缺点是当大气湿度增加时,气孔导度与温度的联系就不是那么明显了(Mott和Peak 2007),而且热量的流动可能导致图像边界模糊(West等2005)。

2.7 气体交换法

气体交换法是通过测定某条件下气体含量变化来推知光合作用速率、呼吸速率和蒸腾速率等。根据此原理,人们研发出了光合系统测定仪。此仪器通过控制一个小叶室中的人工环境,运用红外测定技术,能够同时测得净光合速率、

气孔导度、蒸腾速率和细胞间隙CO₂浓度等多种指标。有的类似仪器还能测定光子通量密度、叶温和光化学淬灭等参数值。

与前面所提各方法不同的是,在斑驳气孔研究中,气体交换法无法显示出斑驳气孔的直观图像,只能提供相关研究数据。

3 斑驳气孔的形成机理

一般认为任务执行网络模型可以较好地宏观角度解释斑驳气孔的形成机理,液压相互作用机制则从微观角度阐述了斑驳气孔的形成原因。

3.1 任务执行网络模型

任务执行网络模型(task-performing networks)(Mott和Peak 2007)由许多单元组成(可将一个气孔比作一个单元),每个单元现在所处的状态和它邻近单元的现状决定它下一步的反应。单元与单元之间的相互作用会使得整个模型呈现出成千上万种不同的整体状态。植物存在一种优化选择机制,能够辨识出整体应当呈现出的最佳状态,并使其占据优势,最终被稳定保留下来,完成任务。

达到最佳状态的难易程度不同。如果某一集体中处于最佳状态的单元数明显多于不适状态,前者就很容易“吞并”后者,最终呈现统一的最佳状态,这可以视作是“容易”的任务类型。对于“困难”的任务,会出现三种状态:要么最终处于统一的不适状态;要么不适状态与最佳状态相嵌合形成僵持局面;要么最终达到统一的最佳状态,但该过程会花费较长的时间。斑驳气孔现象即为上述第二种相互嵌合的情况。上文提到斑驳气孔只能维持一段时间便会消失,则可看作是由第二种状态转变成了第三种状态。

模型中某一单元的状态受周围单元的影响而改变,它的改变又能影响周围单元,如此反复相互作用,某一单元的状态会不断变化,这种变化可以被用来解释斑驳气孔的动态性。

任务执行网络模型较好地模拟了斑驳气孔的形成机制,计算机的模拟结果可以证实这一点。

3.2 液压相互作用机制

至于相邻气孔之间,也即“任务执行网络模型”中的每个单元之间是如何相互影响的,可以用液压相互作用机制较好地解释。

液压相互作用的基础是气孔保卫细胞与叶表

皮细胞间的液压偶联(hydraulic coupling)关系。表皮细胞膨压与保卫细胞的膨压是作用力与反作用力的关系,气孔张开则需要克服来自表皮细胞的压力。因此表皮细胞膨压增大会减小气孔孔径(Mott和Buckley 2000)或阻碍孔径的增大(Franks等1998),同样,表皮细胞膨压减小时气孔孔径则可能增大。

该假说认为,当某一气孔(假设为气孔a)孔径因为某些干扰而扩大时,此处的蒸腾作用也会加大,气孔周围的表皮细胞膨压会因失水而减小,因此离气孔a较远的表皮细胞水势高于a周围的表皮细胞,水分由前者流入后者,使得较远处表皮细胞膨压也下降(图3)。这种水势的下降作为一种信号通过表皮细胞传递。当这种信号到达另一气孔(假设为气孔b)附近的表皮细胞时,由于同样的反应,这些表皮细胞对气孔b保卫细胞的压力下降,减小

了对保卫细胞的压迫,使得气孔b孔径会稍稍扩大,重复气孔a带来的效应。如此重复,这种效应会一直传播、扩散下去,使得叶片某一区域气孔导度趋于一致。

由于叶脉具有高水势,会形成一个不可逾越的障碍,阻断上文描述的气孔孔径变化传递,因此其传递范围往往被限制在由多条叶脉围成的小区域内,斑块大小不会超出此区域。

实验表明,通过细小针头对一个气孔施加一小股干燥气流,扰乱其原来的环境水平,则邻近未被扰乱的气孔及其周围的表皮细胞的膨压变化会作出与上述假说相符的回应(Mott和Buckley 2000)。

一种观点认为斑块间气孔大小差异是由气孔特性不一造成的。但据计算机模型显示,如果这一假设成立,斑驳气孔现象需在环境因素刺激一段时间后才不会出现,而且即使最后叶片不同区域气孔导度出现差异,这种差异应该很小(Mott和Buckley 2000)。这与实际情况不符,因此推断还有其他因素能引起斑块间气孔导度差异,例如叶脉的存在可能使得不同斑块间水分状况不同从而导致气孔导度不同。

以上提到的两种机制从不同角度分析了斑驳气孔的形成原因,二者互为补充,是目前被普遍接受的一种解释。但这两种理论仍不完善,斑驳气孔所呈现出的不少特点还无法仅用这两种机制解释。由于植物体受到内部和外部信号的影响,其生理调控有着精密复杂的体系,对于斑驳气孔现象需要综合更多因素加以解释。

4 斑驳气孔的研究意义与展望

气孔是叶片与外界环境进行气体交换的主要通道,气孔的开闭及孔径大小等与植物光合作用、呼吸作用、蒸腾作用有着千丝万缕的联系。经过数十年的研究,人们对气孔的开闭规律、影响因素、数量分布以及它与气体交换的关系等已有了相对全面的了解。但是即便如此,时至今日,仍然有许多现象有待进一步深入研究。

斑驳气孔现象是植物中普遍存在而又颇具特点的一种现象,对斑驳气孔的深入研究可以帮助我们进一步了解气孔特性及其与植物生理代谢活性之间的关系。

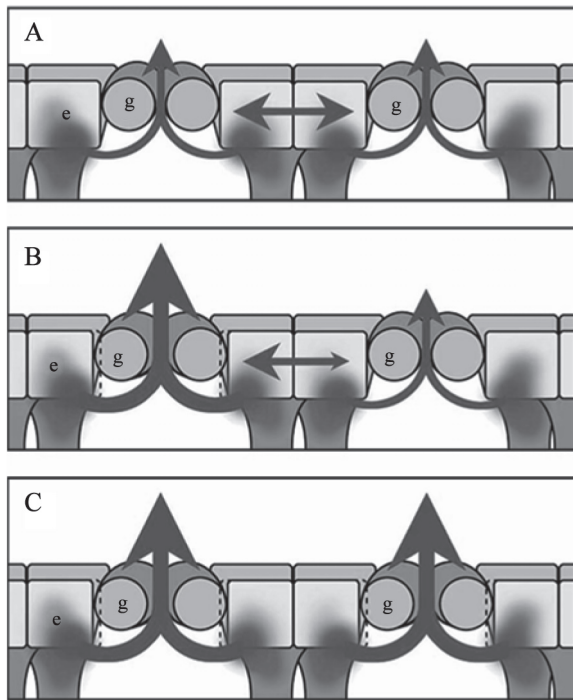


图3 液压相互作用机制

Fig.3 Hydraulic interactions mechanism

参考Mott和Buckley (2000)并做修改。图中为叶表皮横截面,显示叶表皮细胞与气孔之间的液压相互关系。g: 保卫细胞; e: 表皮细胞,箭头表示水流。A: 2个气孔都微微张开; B: 左边气孔受到某些干扰,孔径变大,于是蒸腾速率加大,周围表皮细胞因失水膨压减小,导致右边气孔周围表皮细胞的水势高于左边,水分从右向左流动; C: 由于右边气孔的表皮细胞膨压降低,所以右边气孔孔径也增大了,蒸腾速率也相应增加。

例如, 在研究光合作用和气孔导度关系时, 若没有考虑叶片是否会出现斑驳气孔, 则可能影响计算结果从而导致错误的结论。在相关研究中, 由于胞间 CO_2 浓度(C_i)不易直接测定, 所以一般利用公式 $C_i=C_a-1.6A/g$ 来计算, 其中 C_a 为叶片周围空气 CO_2 浓度; A 是同化率, 即光合速率; g 为气孔导度 (Caemmerer和Farquhar 1981; Terashima等1988)。在叶片气孔同质的情况下, 这一公式能够准确计算 C_i ; 但在气孔导度异质的情况下, 若仍用此式, 算得的 C_i 就会偏大(Terashima等1988; 许大全1995)。曾有一些研究发现在水分胁迫或ABA处理下, 气孔导度降低, 光合速率降低, 但 C_i 却没有降低, 于是认为水分胁迫或ABA处理下存在光合作用的非气孔限制(nonstomatal limitation) (Graan和Boyer 1990)。但如果植物存在斑驳气孔, 导致计算出的 C_i 值比实际值高, 那么就值得怀疑是否真的存在非气孔限制, 或这种限制是否被夸大。事实上, 很多实验已经利用多种方法证实ABA对光合作用并不存在非气孔限制, 原先的推论是由斑驳气孔造成的假象(Terashima等1988; Mott 1995)。

此外, 光合“午睡”现象也与斑驳气孔的出现有关。目前已有研究发现植物叶片正午净光合速率的降低很大程度与正午叶片气孔呈现斑驳性关闭的现象有关(Takanashi等2006; Kosugi等2009; Kamakura等2011, 2012a, 2012b; Guàrdia等 2012)。这不仅可以使我们进一步了解气体交换与光合作用的关系, 而且对研究逆境下植物自我保护反应也是有帮助的。

对斑驳气孔的研究还能更好地帮助理解碳水平衡关系。通常认为, 气孔导度一致是一种最佳的植物生理状态, 能够促使光合作用与环境相互协调统一。依据此理论, 斑驳气孔对碳水平衡是不利的。但数学模型显示, 在不同条件下, 斑驳气孔对水分利用效率造成的影响不同。在低界面层导度(boundary layer conductance)下, 斑驳气孔对水分利用效率的影响很小, 甚至还使其有所提高(Buckley等1999)。这在一定程度上能够促进碳水平衡机制的研究。

目前虽然对斑驳气孔的特点及形成机理等已进行了初步探究, 但许多地方仍然存在疑惑, 例如斑驳气孔的存在对植物本身有何意义, 此现象是

否存在一个历史进化过程, 其产生的原因及完整的形成机理到底是什么等。

斑驳气孔的研究可以从多角度、多层次展开, 其不断改进的方法技术对研究起到了巨大的推动作用。但时至今日, 还没有见到从基因层次进行斑驳气孔研究的相关报道。基于目前快速发展的分子生物学技术, 从基因及蛋白层次进行斑驳气孔的研究或许可以得到新的突破。

值得一提的是, 尽管在农作物上也发现了斑驳气孔现象, 但对其展开研究的数量很少。大部分斑驳气孔研究集中在乔木、苍耳、向日葵等植物上。若能在农作物, 特别是单子叶作物上更深入地开展相关研究, 或许可以在斑驳气孔形成机理及作物光合产量方面得到突破。

参考文献

- 孟庆伟, 邹琦, 许长成, 赵世杰(1997). 小麦和大豆叶片的气孔不均匀关闭现象. 植物生理学报, 23 (1): 53~60
- 许大全(1995). 气孔的不均匀关闭与光合作用的非气孔限制. 植物生理学通讯, 31 (4): 246~252
- Beyschlag W, Pfanzen H (1990). A fast method to detect the occurrence of nonhomogenous distribution of stomatal aperture in heterobaric plant leaves. *Oecologia*, 82: 52~55
- Buckley TN, Farquhar GD, Mott KA (1999). Carbon-water balance and patchy stomatal conductance. *Oecologia*, 118: 132~143
- Buckley TN, Mott KA (2000). Stomatal responses to non-local changes in PFD: evidence for long-distance hydraulic interactions. *Plant Cell Environ*, 23: 301~309
- Caemmerer Sv, Farquhar GD (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153: 376~387
- Cardon ZG, Mott KA, Berry JA (1994). Dynamics of patchy stomatal movements, and their contribution to steady-state and oscillating stomatal conductance calculated using gas-exchange techniques. *Plant Cell Environ*, 17: 995~1007
- Doughty CE, Goulden ML, Miller SD, da Rocha HR (2006). Circadian rhythms constrain leaf and canopy gas exchange in an Amazonian forest. *Geophys Res Lett*, 33: L15404
- Downton WJS, Loveys BR, Grant WJR (1988). Non-uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non-stomatal inhibition of photosynthesis. *New Phytol*, 110: 503~509
- Eckstein J, Artsaenko O, Conrad U, Peisker M, Beyschlag W (1998). Abscisic acid is not necessarily required for the induction of patchy stomatal closure. *J Exp Bot*, 49: 611~616
- Eckstein J, Beyschlag W, Mott KA, Rye RJ (1996). Changes in photon flux can induce stomatal patchiness. *Plant Cell Environ*, 19: 1066~1074
- Franks PJ, Cowan IR, Farquhar GD (1998). A study of stomatal mechanics using the cell pressure probe. *Plant Cell Environ*, 21: 94~100

- Graan T, Boyer JS (1990). Very high CO₂ partially restores photosynthesis in sunflower at low water potentials. *Planta*, 181: 378~384
- Guàrdia M, Fernández J, Elena G, Fleck I (2012). Stomatal patchiness in the Mediterranean holm oak (*Quercus ilex* L.) under water stress in the nursery and in the forest. *Tree Physiol*, 32: 829~838
- Jones HG (1999). Use of thermography for quantitative studies of spatial and temporal variation of stomatal conductance over leaf surfaces. *Plant Cell Environ*, 22: 1043~1055
- Kamakura M, Kosugi Y, Muramatsu K, Muraoka H (2012a). Simulations and observations of patchy stomatal behavior in leaves of *Quercus crispula*, a cool-temperate deciduous broad-leaved tree species. *J Plant Res*, 125: 339~349
- Kamakura M, Kosugi Y, Takanashi S, Matsumoto K, Okumura M, Philip E (2011). Patchy stomatal behavior during midday depression of leaf CO₂ exchange in tropical trees. *Tree Physiol*, 31: 160~168
- Kamakura M, Kosugi Y, Takanashi S, Tobita H, Uemura A, Utsugi H (2012b). Observation of the scale of patchy stomatal behavior in leaves of *Quercus crispula* using an Imaging-PAM chlorophyll fluorometer. *Tree Physiol*, 32: 839~846
- Kosugi Y, Takanashi S, Matsuo N, Nik AR (2009). Midday depression of leaf CO₂ exchange within the crown of *Dipterocarpus sublamellatus* in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Tree Physiol*, 29: 505~515
- Lawson T, Weyers J, A'Brook R (1998). The nature of heterogeneity in the stomatal behaviour of *Phaseolus vulgaris* L. primary leaves. *J Exp Bot*, 49: 1387~1395
- Leshem Y, Thaine R (1969). A note of the measurement of stomatal aperture. *New Phytol*, 68: 1047~1049
- Mansfield TA, Hetherington AM, Atkinson CJ (1990). Some current aspects of stomatal physiology. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 41: 55~75
- Mott KA (1995). Effects of patchy stomatal closure on gas exchange measurements following abscisic acid treatment. *Plant Cell Environ*, 18: 1291~1300
- Mott KA, Buckley TN (2000). Patchy stomatal conductance: emergent collective behaviour of stomata. *Trends Plant Sci*, 5: 258~262
- Mott KA, Cardon ZG, Berry JA (1993). Asymmetric patchy stomatal closure for the two surfaces of *Xanthium strumarium* L. leaves at low humidity. *Plant Cell Environ*, 16: 25~34
- Mott KA, Peak D (2007). Stomatal patchiness and task-performing networks. *Ann Bot*, 99: 219~226
- Ni BR, Pallardy SG (1992). Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms. *Plant Physiol*, 99: 1502~1508
- Pardossi A, Pritchard J, Tomos AD (1994). Leaf illumination and root cooling inhibit bean leaf expansion by decreasing turgor pressure. *J Exp Bot*, 273: 415~422
- Scheuermann R, Biehler K, Stuhlfauth T, Fock HP (1991). Simultaneous gas exchange and fluorescence measurements indicate differences in the response of sunflower, bean and maize to water stress. *Photosynthesis Res*, 27: 189~197
- Siebke K, Weis E (1995). Assimilation images of leaves of *Glechoma hederacea*: analysis of non-synchronous stomata related oscillations. *Planta*, 196: 155~165
- Takanashi S, Kosugi Y, Matsuo N, Tani M, Ohte N (2006). Patchy stomatal behavior in broad-leaved trees grown in different habitats. *Tree Physiol*, 26: 1565~1578
- Terashima I, Wong SC, Osmond CB, Farquhar GD (1988). Characterisation of non-uniform photosynthesis induced by abscisic acid in leaves having different mesophyll anatomies. *Plant Cell Physiol*, 29: 385~394
- West JD, Peak D, Peterson J, Mott KA (2005). Dynamics of stomatal patches for a single surface of *Xanthium strumarium* L. leaves observed with fluorescence and thermal images. *Plant Cell Environ*, 28: 633~641
- Xu DQ, Terashima K, Crang RFE, Chen XM, Hesketh JD (1994). Stomatal and nonstomatal acclimation to a CO₂-enriched atmosphere. *Biotronics*, 23: 1~9