

植物叶片气孔性状变异的影响因素及研究方法*

朱燕华 康宏樟 刘春江**

(上海交通大学农业与生物学院, 上海 200240)

摘要 气孔是陆生植物与外界环境进行水分和气体交换的主要通道,在全球水和碳循环中发挥着重要作用.植物的气孔性状包括气孔密度、气孔形状和大小、气孔指数等,是植物在进化过程中对外界环境因子长期适应的结果,并对环境因子变化表现出高度的敏感性.本文评述了国内外近30年来植物气孔性状与大气CO₂浓度、温度、水分、光照等环境因素的关系研究的主要方法和成果,展望了今后植物气孔性状对气候变化响应的主要研究方向.

关键词 陆生植物 气孔性状 环境因素 气候

文章编号 1001-9332(2011)01-0250-07 **中图分类号** S184 **文献标识码** A

Affecting factors of plant stomatal traits variability and relevant investigation methods. ZHU Yan-hua, KANG Hong-zhang, LIU Chun-jiang (School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiao-tong University, Shanghai 200240, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2011, 22(1): 250-256.

Abstract: Stoma is the main routeway for water and gas exchange in terrestrial plants, playing an important role on the global water and carbon cycles. Stomatal traits, including stomatal density, stomatal shape, stomatal size, and stomatal index, are the long term adaptation result of plants to environmental factors during evolution, and sensitive to the changes of environmental factors. This paper reviewed the last 30 years research advances in the relationships between stomatal traits and environmental factors (e. g., air CO₂ concentration, temperature, water, and light, etc.) and the main relevant investigation methods, and proposed the main directions of future research in stomatal traits in context of climate change.

Key words: terrestrial plant; stomatal trait; environmental factor; climate.

气孔是植物体内水分和CO₂与外界环境进行交换的主要通道,如陆生植物通过气孔的全年蒸腾总量约70×10¹⁵ kg,约占陆地全年降水量的64%.植物每年通过光合作用可以从大气中固定大约120×10¹⁵ g C^[1].在长期的进化过程中,不同植物和同种植物不同种群的气孔性状差异显著^[2],并对环境高度敏感^[3].1987年,Woodward^[4]首次发表了气孔数量对大气CO₂敏感性的重要论文,引起了人们对大时空尺度气孔性状与大气CO₂浓度、温度和湿度关系的兴趣.近20年来,气候变化使得植物气孔性状与环境的关系备受全世界不同研究领域科学家的关注.

探索植物气孔性状与气候因子的关系是研究地球生态系统应对气候变化的重要领域,而了解植物

气孔性状与环境因子的关系对于发展农林业生产、了解植物进化演变规律以及植物应对并影响全球气候变化具有重要的意义.另外,植物气孔性状与气候因子的关系也是利用不同地质历史时期的植物化石或标本重建古气候及探索气候变化趋势的理论基础.本文评述了近30年来国内外植物气孔性状的差异及与环境因素的关系,以及主要的研究方法等研究进展,并展望了气候变化下气孔性状与环境因子关系的主要研究方向.

1 植物气孔性状及其变异

由于植物进化历史和生物学特性的差异,植物的气孔性状在种间和种内存在巨大的差异^[2],不同物种间的气孔密度分布范围为5~1000 ind·mm⁻²^[1].在不同的植物种类中,乔木叶的平均气孔密度高于灌木,而灌木高于草本植物^[2].同种植物的不同亚种、变种或栽培品种间的气孔密度也存在

*国家自然科学基金项目(30671674, 30800138, 31070532)和上海市科委项目(072307063)资助.

**通讯作者. E-mail: chjliu@sytu.edu.cn

2010-05-10 收稿, 2010-09-20 接受.

较大变异. 如一般籼稻 (*Oryza sativa* L. subsp. *sativa*) 的气孔密度大于粳稻 (*Oryza sativa* L. subsp. *japonica*)^[5]. 气孔密度与植物倍性呈负相关, 倍性越高, 气孔密度越低^[6], 但也有植物的气孔密度和倍性关系不显著^[7]. 植物的雌雄^[8]、株型^[9] 等对植物气孔性状也有影响.

在植物个体水平上, 气孔性状与叶片着生部位有关. 一般认为, 植物冠层顶部叶片的气孔密度高于冠层底部叶片^[10]; 外层叶的气孔密度最高, 中层叶其次, 内层叶最低^[11]. 叶片不同着生部位主要体现了叶片所处微环境的差异, 如顶部叶片光照强度大、温度高, 水分供给较少, 而底部叶片光照弱、温度低. 这些内外因子的综合作用决定了与叶片所处微环境相适应的气孔性状.

在植物叶片水平上, 陆生植物气孔着生于植物叶片的两面或者仅在背面^[12], 两面着生气孔型植物叶片的上表面气孔密度高于下表面^[13]. 同一叶片不同部位的气孔密度亦存在显著差异^[14], 气孔密度从叶片中脉到叶片边缘逐渐增加, 从叶片基部到顶部逐渐增加^[2]. 这可能是由于植物叶片边缘和叶尖的细胞获得水分相对困难, 细胞的伸长及大小受到影响, 从而表现为气孔密度增大.

叶片的气孔性状随植物发育过程而变化, 不同生育期内叶片气孔密度均不相同^[13], 幼嫩的未成熟叶片具有较高的气孔密度和气孔指数^[8]. 在植物发育过程中, 叶片的叶面积呈现明显变化, 与气孔密度显著负相关^[15]. Gay 和 Hurd^[16] 研究发现, 在叶片生长达到最终大小的 35% 时, 植物上表皮已经有 90% 的气孔发生, 且气孔发生时间在上、下表皮之间存在差异. 这说明叶片气孔性状的差异与不同发育期的叶面积、表皮细胞的发育和大小, 以及气孔的发生状况都有关系.

2 植物气孔性状变异的影响因素

2.1 大气 CO₂ 浓度

大气 CO₂ 浓度不仅影响植物表皮细胞的伸长, 还影响叶片的气孔发生^[17], 但其影响机制还未明确. 目前, 大多数研究结果表明, 大气 CO₂ 浓度与植物气孔密度及气孔指数存在负相关关系, 这也是利用植物标本或化石的气孔性状重建古大气 CO₂ 浓度的理论基础. Woodward^[4] 对比了 200 年前的草本植物与现在的植物, 发现气孔密度和气孔指数随 CO₂ 浓度升高而下降. 此后, 陆续的学者对 CO₂ 浓度与气孔性状之间的关系进行了大量研究. 如, 欧洲

赤松 (*Pinus sylvestris*) 在顶端开放式生长箱中生长 4 年后, 高 CO₂ 浓度处理的针叶气孔密度显著下降^[18]. 地中海型气候区植物的气孔密度随大气 CO₂ 浓度的升高而降低^[19]. 由于地中海型气候区常年温度相似, 所以各年代的植物叶片都是在温度相似而 CO₂ 浓度不同的环境中形成的^[17]. 因而, 地中海型气候区的试验结果部分地剔除了年代间温度变化的影响. 国内一些学者也得到了类似的研究结果^[20-21].

一些学者认为, 大气 CO₂ 浓度与植物气孔性状的相关关系存在着不确定性. 如当 CO₂ 浓度超过 340 mg · L⁻¹ 时, 植物的气孔性状对 CO₂ 浓度没有反应^[22]. 也有研究表明, 植物的气孔性状与 CO₂ 浓度呈正相关^[23] 或不具相关性^[24]. Bettarini 等^[25] 对 17 种生长在天然 CO₂ 泉附近的植物气孔性状进行了研究, 结果表明, 天然 CO₂ 泉周围的 CO₂ 浓度约是大气平均 CO₂ 浓度的 2 倍, 高 CO₂ 浓度对绝大多数物种的气孔性状没有影响. Oberbauer 和 Strain^[26] 研究表明, 轻木 (*Ochroma lagopus*) 和大裂五山柳苏木 (*Pentaclethra macroloba*) 在高 CO₂ 浓度 (670 mg · L⁻¹) 下分别生长 60 和 123 d 后, 轻木的叶片气孔密度无显著差异, 而大裂五山柳苏木背面叶片在 670 mg · L⁻¹ 下的气孔密度显著降低, 表明不同物种对 CO₂ 浓度的敏感性存在差异, CO₂ 浓度对气孔性状的影响与控制试验的时间长短或植物的种类有关. 这种试验结果很可能是由于试验方法、处理时间长短、不同的物种本身对 CO₂ 浓度敏感性差异以及其他环境因子的干扰造成的. 因此, 在利用气孔性状重建古大气 CO₂ 浓度时, 选择正确的植物材料和试验方法至关重要.

长期的环境 CO₂ 浓度的变化可以改变植物, 形成基因水平上的气孔性状. CO₂ 浓度对气孔密度的影响可能是取样的问题, 也可能是植物生长在高浓度的 CO₂ 中引起碳、养分和水分关系的变化, 影响叶片的发育和伸展, 间接地导致了气孔密度的变化^[27]. 随着陆续发现与气孔发育相关的基因 (*EPF1*、*EPF2* 和 *STOMAGEN*), 一些学者设想在植物体内可能存在着 CO₂ 受体, 受体根据环境 CO₂ 浓度的高低来调控植物的气孔和表皮细胞发育.

2.2 大气温度

温度是影响植物气孔性状的重要因子^[28], 但温度对气孔性状的影响尚无一致的结论. Reddy 等^[29] 认为, 温度升高可以增加叶片气孔密度, 而对气孔指

数没有影响. 但 Beerling 和 Chaloner^[30] 对生长在英国 3 个不同地区 (Cardiff、Durham 和 London) 欧洲栎 (*Quercus rober*) 的研究结果则表明, 在夏季形成的叶片气孔密度和气孔指数小于春天形成的叶片相应气孔性状, 这种趋势也存在于 1840 年从同一株树上夏季和春季采摘的叶片标本中. 这表明欧洲栎的气孔密度和气孔指数与温度呈负相关, 温度对欧洲栎气孔密度的决定作用大于光照强度和季节间的 CO₂ 浓度变化^[30]. 玉米叶片的气孔密度与叶温差呈负相关, 气孔长度与叶温差呈正相关^[31]. 但张大鹏^[32] 研究认为, 在水稻生长温度范围内, 提高温度对其气孔密度没有显著影响. 左闻韵等^[33] 利用温度梯度和温度+CO₂ 浓度梯度技术研究 7 种美国常见草本植物和 3 种落叶阔叶木本植物对温度升高的反应, 结果表明, 气孔指数比气孔密度对温度反应敏感, 不同植物的气孔指数与温度显示出正相关、负相关和无显著相关性, 气孔密度与温度显示出正相关和无显著相关性, 说明不同植物叶片气孔性状对温度的反应存在差异. 这也可能是温度对叶片气孔性状的影响无法得出一致结论的原因之一.

2.3 水分

水分是植物赖以进行生命活动的基础. 适度的水分亏缺可以增加植物气孔密度^[34], 过度干旱则使植物气孔密度下降^[15,35]. 例如在土壤干旱条件下, 山楂 (*Crataegus pinnatifida*)^[36]、水稻^[37] 和春小麦 (*Triticum aestivum*)^[21] 的气孔密度增大, 气孔的长、宽明显减小. Xu 等^[15] 研究表明, 中度的水分亏缺会导致羊草 (*Leymus chinese*) 气孔密度增加, 但过度的水分亏缺会降低气孔密度, 这种相关关系遵循二次抛物线方程. 徐坤等^[35] 研究结果也证明了这一点. 这可能是由于适度干旱使植物气孔关闭、光合作用减少, 进而抑制细胞伸长, 造成叶面积减少, 所以气孔密度表现为上升^[38], 但严重缺水则影响了气孔的发生, 从而使植物气孔密度下降.

水分与气孔密度的这种相关关系也体现在植物的单个叶片上. 气孔密度从叶基部到叶片顶端逐渐增大, 这种梯度分布是由叶片内部水分关系决定的, 高蒸腾速率或水分吸收困难的部位的气孔密度较高^[2]. 这是由于叶片基部距离叶柄最近, 水分运输相对容易; 而叶片顶端距离叶柄维管束最远, 水分供给困难, 受到水分胁迫的影响.

2.4 光照

研究表明, 随着光强的增加, 气孔密度增加^[26,39]. 例如, 孟雷等^[40] 试验表明, 光照强度减弱使

水稻叶片气孔密度明显减少. 阳光照射下的银杏 (*Ginkgo biloba*) 叶片比遮荫处叶片的气孔密度高, 而与树木原产地的气候无关^[41]. 蔡志全等^[42] 对热带雨林中 4 个冠层种和 3 个中层种的树苗进行遮荫处理, 结果表明, 气孔密度和气孔指数随光强的增强而增大. 贺静等^[38] 研究表明, 两个生境的巴山水青冈 (*Fagus pashanica*) 幼苗叶片气孔密度差异显著, 光照强度和土壤湿度是引起气孔密度差异的主要因素, 其中光照强度的作用尤为显著. 光照强度影响植物叶片气孔的发生, 主要影响叶原基阶段气孔的分化形成, 使气孔密度和长度发生相应变化^[32]. 如土豆叶片在低光强 (20 W · m⁻²) 下只有背面着生气孔, 而在高光强 (100 W · m⁻²) 下, 叶片的两面均着生气孔^[16].

光质对叶片气孔密度也有影响. 在蓝光照射下形成的叶片气孔密度最高, 其次为红光照射者, 自然漫射光下最低^[11].

2.5 基因控制

在特定生境中, 每种植物都具有相对稳定的气孔性状^[43]. 气孔的分化及发生由植物基因决定^[44], 气孔密度及大小与物种的基因组构成性质有关^[6]. 相关基因的改变可以影响植物叶片的气孔密度和大小^[1]. 如, Gray 等^[45] 报道了拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 的 *HIC* (high carbon dioxide) 基因和控制拟南芥在 CO₂ 浓度改变时气孔发育的信号传导途径有关, 当 CO₂ 浓度升高时, *HIC* 基因突变体的气孔密度和气孔指数会大量增加. 拟南芥中和气孔发育有关的两种负调控因子 *EPF1* 和 *EPF2* 可能和类受体蛋白 *TMM* 结合后起调控作用^[46]. 此外, 最近发现的一种调控气孔发育的正调控因子 *STOMAGEN*, 是一个由 102-氨基酸前体产生的富含半胱氨酸的 45-氨基酸, 具有诱导气孔发育的作用^[47]. *TMM* 也是 *STOMAGEN* 的上位基因. 这说明正调控基因和负调控基因通过对同一个受体的竞争绑定来调控气孔的发育, 植物内在的光合组织通过调控表皮的气孔密度来吸收足够的 CO₂, 从而使其功能最优化^[47].

2.6 植物生长调节剂

植物生长调节剂对叶片气孔性状的影响主要通过 2 种方式进行: 1) 影响气孔发育的基因信号传导, 如脱落酸可能影响气孔的发生^[48]; 2) 通过增加或减少表皮细胞的数量改变气孔密度和气孔指数. 不同的生长调节剂对植物气孔密度的影响不同. 植物激素的浓度对气孔密度也有影响, 随着生长素和细胞分裂素施用浓度的增加, 气孔密度先减少后增

加,畸形气孔的比例也逐渐增大^[49]。

2.7 其他因素

植物叶片的气孔对环境非常敏感,不同生境中同一植物气孔性状往往不同.在温暖干燥生境中生长的植物的气孔密度相对较高,而在盐碱环境中生长的植物气孔密度高于淡水环境中的植物气孔密度^[50].栽培作物的种植方式及养分供给状况影响植物的气孔性状.一般而言,高氮肥处理作物的气孔密度低于低氮肥处理作物^[51],高种植密度作物的气孔密度低于低种植密度^[52].这可能是由于氮肥使叶片表皮细胞伸长、叶面积增大,从而表现为气孔密度降低;较高的种植密度使植物间相互的荫蔽作用加大,从而间接地降低了植物的气孔密度.此外,其他的一些因子也影响植物的气孔性状.如,植物经 UV-B 照射后,叶面积和叶正面的气孔密度下降^[53].大气 O₃ 浓度升高对银杏叶片的气孔密度没有显著影响,但叶片气孔长度、宽度显著降低^[54].随着城市大气环境胁迫程度的增强,二球悬铃木 (*Platanus hispanica*) 叶片气孔密度逐渐增加,而气孔长度逐渐降低^[55].

3 气孔性状与环境因子关系的研究方法

3.1 时间环境变化梯度法

该研究方法假设在近几十年或百年以上的时间内,大气 CO₂ 浓度、降雨量和温度等发生了变化,植物气孔性状对这种环境变化会发生响应.在此类试验中,试验材料多是利用不同地质历史时期的植物化石或不同历史时期采集、储藏于标本馆的各类植物标本.在 20 世纪 80 年代,开展了一系列的研究工作^[4].如,郑淑霞等^[56]以黄土高原地区 4 种典型 C₃ 植物辽东栎 (*Q. liaotungensis*)、虎榛子 (*Ostryopsis davidiana*)、酸枣 (*Zizyphus jujube* var. *spinosa*) 和狼牙刺 (*Sophora viciifolia*) 的腊叶样品标本为材料,研究了从 1930 年至 2002 年间植物气孔密度的变化,结果表明,酸枣和狼牙刺的气孔密度显著降低,分别为 32% 和 47%.在此类方法的研究中,对 CO₂-气孔性状关系的研究较多,而对其他气候因子-气孔性状关系的研究则较少^[33].

3.2 空间气候梯度法(样带法)

为了适应环境条件,不同生境植物的生理生态特性会发生适应性变异.空间气候梯度法是以生长在同一时间不同生境的植物为研究材料,研究不同生境条件下植物气孔性状差异的方法.样带法有 2 种:一种是水平样带.例如,杨利民等^[57]对中国东北

样带的研究表明,随年降水量、年均温度、土壤水分的降低和海拔的升高,植物气孔密度有明显增高的趋势,水分条件是羊草气孔密度变化的主要生态因子.

另一种气候样带是海拔梯度样带.一般海拔升高的同时伴随着局部 CO₂ 压力的下降和温度、光照、湿度等其他环境因子的变化^[58].有些植物随海拔升高,气孔密度逐渐增加^[59],有些植物的气孔密度则没有变化^[60-61]或降低^[4,60].但 Qiang 等^[43]研究发现,气孔密度与海拔的关系是非线性变化的.在海拔 3000 m 以下时,气孔密度、气孔长度随海拔升高而增加,而海拔在 3000 m 以上时均随海拔高度升高而降低.

3.3 控制试验

利用温室、生长箱进行环境控制是研究植物气孔密度-环境因子关系的一种重要方法.与野外条件下气候梯度法相比,在一定条件下,控制试验能够辨别不同气候因子对植物气孔密度的影响效果.左闻韵等^[33]利用温度和 CO₂ 浓度进行控制试验,研究了 7 种美国中西部地区弃耕地常见草本植物和 3 种美国东部落叶阔叶树气孔性状-环境因子的关系,结果表明,在解释植物气孔密度的历史时期的变化时,需要考虑大气温度变化的影响. Ferris 和 Taylor^[23] 研究表明,白垩草地小地榆 (*Sanguisorba minor*)、百脉根 (*Lotus corniculatus*)、黄苜蓿 (*Anthyllis vulneraria*) 和中车前 (*Plantago media*) 经高 CO₂ 浓度处理后,前两种植物叶片正面和背面的气孔密度均升高,而黄苜蓿叶片背面和中车前叶片两面的气孔密度则下降. Wilkinson^[24] 的试验则表明,在 FACE (free air carbon enrichment) 系统中生长 3 年后,与对照 (355 μmol · mol⁻¹) 相比,高 CO₂ 浓度处理 (600 μmol · mol⁻¹) 的草本植物叶片气孔密度无显著变化.

4 展 望

植物的气孔性状受到植物自身、气候以及其他多种因子的影响.气孔性状是由物种自身的遗传物质决定的,同时又是与生长环境相互适应的产物,体现了植物对环境的适应性及气孔性状的可塑性.

大气 CO₂ 浓度升高、气候变化所产生的一系列环境问题的日益突出,使得全球气候变化成为多个学科的热点研究领域.在今后的研究中,定性、定量地分析环境因子对植物的综合影响对于我们正确制定应对气候变化的策略具有重要意义.

1) 通过提取植物化石或标本的生物信息定量地研究古大气气候为正确预测全球气候变化提供了

重要的依据,这方面的研究已取得了明显进展.如,利用大气 CO₂ 浓度与植物气孔密度间的相关关系重建古大气 CO₂ 浓度.但环境因子对植物气孔性状的影响机制尚不清楚,亟待进一步研究.

2) 气孔不同性状(密度、大小、形状等)之间互相相关,应开展当环境因子变化时,不同气孔性状变化的协同性方面的研究.

3) 气孔行为(气孔关、闭等)也是气孔响应瞬时、短期、中期和长期环境变化的重要方面,在研究植物气孔对环境变化的响应时,也应考虑气孔功能、气孔行为变化和气孔性状变异之间的关系.

4) 在北半球的一些栎属和松属植物,分布带能够横跨温带和亚热带.因而,在大尺度上开展植物气孔-环境因素关系的研究,会为预测气候变化对植物的影响提供新的重要发现.

参考文献

- [1] Hetherington AM, Woodward FI. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 2003, **424**: 901-908
- [2] Salisbury EJ. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 1927, **216**: 1-65
- [3] Zeiger E. The biology of stomatal guard cells. *Annual Review of Plant Physiology*, 1983, **34**: 441-475
- [4] Woodward FI. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature*, 1987, **327**: 617-618
- [5] Chen W-F (陈温福), Xu Z-J (徐正进), Zhang L-B (张龙步), *et al.* Comparative studies on stomatal density and its relations to gas diffusion resistance and net photosynthetic rate in rice leaf. *Chinese Journal of Rice Science* (中国水稻科学), 1990, **4**(4): 163-168 (in Chinese)
- [6] Khazaei H, Monneveux P, Shao HB, *et al.* Variation for stomatal characteristics and water use efficiency among diploid tetraploid and hexaploid Iranian wheat landraces. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2010, **57**: 307-314
- [7] Zhang L-Y (张凌媛), Guo Q-G (郭启高), Li X-L (李晓林), *et al.* Study on the relationship between the number of chloroplast in stomata guard cell and the ploidy of loguati cultivars. *Journal of Fruit Science* (果树学报), 2005, **22**(3): 229-233 (in Chinese)
- [8] Chen LQ, Li CS, Chaloner WG, *et al.* Assessing the potential for the stomatal characters of extant and fossil

- Ginkgo* leaves to signal atmospheric CO₂ change. *American Journal of Botany*, 2001, **88**: 1309-1315
- [9] Ji C-R (吉春容), Li S-Q (李世清), Feng H-Z (冯宏昭). Study on change rule of stomata characteristics of different maize types. *Journal of Northwest A & F University* (西北农林科技大学学报), 2008, **36**(5): 57-63 (in Chinese)
- [10] Reich PB. Leaf stomatal density and diffusive conductance in three amphistomatous hybrid poplar cultivars. *New Phytologist*, 1984, **98**: 231-239
- [11] He R-T (何若天), Lü C-Q (吕成群). Stomatal density of leaf layers in crown of some broad-leaf species and effects of light conditions on them. *Journal of Guangxi Agricultural University* (广西农业大学学报), 1995, **14**(4): 311-316 (in Chinese)
- [12] Beerling DJ, Chaloner WG. Stomatal density as an indicator of atmospheric CO₂ concentration. *The Holocene*, 1992, **2**: 71-78
- [13] Yin X-L (尹秀玲), Wang J-X (王金霞), Duan Z-Q (段志青), *et al.* Study on the stomatal density and daily change rule of the wheat. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2006, **22**(5): 237-242 (in Chinese)
- [14] Poole I, Weyer JDB, Lawson T, *et al.* Variations in stomatal density and index: Implications of palaeoclimated reconstructions. *Plant, Cell and Environment*, 1996, **19**: 705-712
- [15] Xu ZZ, Zhou GS. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*, 2008, **59**: 3317-3325
- [16] Gay AP, Hurd RG. The influence of light on stomatal density in the tomato. *New Phytologist*, 1975, **75**: 37-46
- [17] Beerling DJ, Chaloner WG. Stomatal density responses of Egyptian *Olea europaea* L. leaves to CO₂ change since 1327 BC. *Annals of Botany*, 1993, **71**: 431-435
- [18] Lin JX, Jach ME, Ceulemans R. Stomatal density and needle anatomy of Scots pine (*Pinus sylvestris*) are affected by elevated CO₂. *New Phytologist*, 2001, **150**: 665-674
- [19] Penuelas J, Matamala R. Changes in N and S leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last three centuries of CO₂ increase. *Journal of Experimental Botany*, 1990, **41**: 1119-1124
- [20] Zheng F-Y (郑凤英), Peng S-L (彭少麟), Zhao P (赵平). Changes in stomatal density and intrinsic water use efficiency of two *Trema* species over the last century. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2001, **25**(4): 405-409 (in Chinese)

- [21] Yang H-M (杨惠敏), Wang G-X (王根轩). Leaf stomatal densities and distribution in *Triticum aestivum* under drought and CO₂ enrichment. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2001, **25**(3): 312-316 (in Chinese)
- [22] Thomas PW, Woodward FI, Quick WP. Systemic irradiance signalling in tobacco. *New Phytologist*, 2004, **161**: 193-198
- [23] Ferris R, Taylor G. Stomatal characteristics of four native herbs following exposure to elevated CO₂. *Annals of Botany*, 1994, **73**: 447-453
- [24] Wilkinson M. Inter and intra-specific variation in photosynthetic acclimation response to long-term exposure to elevated carbon dioxide. MSc Thesis, Colchester, UK; University of Essex, 1996
- [25] Bettarini I, Vaccari FP, Miglietta F. Elevated CO₂ concentrations and stomatal density: Observations from 17 plant species growing in a CO₂ spring central Italy. *Global Change Biology*, 1998, **4**: 17-22
- [26] Oberbauer SF, Strain BR. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology of *Pentaclethra macroloba* (Mimoscea). *American Journal of Botany*, 1986, **73**: 409-416
- [27] Morison JIL. Stomatal response to increased CO₂ concentration. *Journal of Experimental Botany*, 1998, **49**: 443-452
- [28] Friend AD, Woodward FI. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Advances in Ecological Research*, 1990, **20**: 59-124
- [29] Reddy KR, Robana RR, Hodges HF, et al. Interactions of CO₂ enrichment and temperature on cotton growth and leaf characteristics. *Environmental and Experimental Botany*, 1998, **39**: 117-129
- [30] Beerling DJ, Chaloner WG. The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: Observations from *Quercus robur* Lammas leaves. *Annals of Botany*, 1993, **71**: 231-235
- [31] Wang X-L (王秀玲), Zhao M (赵明), Wang Q-X (王启现), et al. Studies on stomatal characters and leaf temperature gap of different maize genotypes. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), 2004, **19**(1): 71-74 (in Chinese)
- [32] Zhang D-P (张大鹏). Studies of stomata on the rice plant leaf blade. II. Dynamic morphogenesis of stomata under varied ecological conditions. *Journal of Fujian Agricultural College* (福建农学院学报), 1989, **18**(3): 302-307 (in Chinese)
- [33] Zuo W-Y (左闻韵), He J-S (贺金生), Han M (韩梅), et al. Responses of plant stomata to elevated CO₂ and temperature: Observations from 10 plant species grown in temperature and CO₂ gradients. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, **25**(3): 565-574 (in Chinese)
- [34] Fraser LH, Greenall A, Carlyle C, et al. Response of stomatal density, leaf area and biomass to changes in water supply and increased temperature. *Annals of Botany*, 2009, **103**: 769-775
- [35] Xu K (徐坤), Zou Q (邹琦), Zhao Y (赵燕). Effects of soil water stress and shading on growth characteristics of ginger. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(10): 1645-1648 (in Chinese)
- [36] Guan J-F (关军锋), Zhang Y-W (张彦武), Feng Z-B (冯振斌), et al. Study on the stomata of May tree leaves. *Journal of Hebei Agrotechnical Teachers College* (河北农业技术师范学院学报), 1995, **9**(3): 6-9 (in Chinese)
- [37] Meng L (孟雷), Li L-X (李磊鑫), Chen W-F (陈温福). Effect of water stress on stomatal density, length, width and net photosynthetic rate in rice leaves. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 1999, **30**(5): 477-480 (in Chinese)
- [38] He J (贺静), Hu J-Y (胡进耀), Yang D-S (杨冬生), et al. A comparative study of the density of *Fagus pashannica* seedlings in different habitats. *Journal of Mianyang Normal University* (绵阳师范学院学报), 2007, **26**(11): 71-73 (in Chinese)
- [39] Dai L-F (戴凌峰). Comparative studies on shade tolerance among four shrub species. Master Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2007 (in Chinese)
- [40] Meng L (孟雷), Chen W-F (陈温福). Influence of low light on stomatal characters in rice leaves. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 2002, **33**(2): 87-89 (in Chinese)
- [41] Sun BN, Dilcher DL, Beerling DJ, et al. Variation in *Ginkgo biloba* L. leaf characters across a climatic gradient in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, **100**: 7141-7146
- [42] Cai Z-Q (蔡志全), Qi X (齐欣), Cao K-F (曹坤芳). Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(2): 201-204 (in Chinese)
- [43] Qiang WY, Wang XL, Chen T, et al. Variations of stomatal density and carbon isotope values of *Picea crasifolia* at different altitudes in the Qilian Mountains. *Trees-Structure and Function*, 2003, **17**: 258-262

- [44] Kondo T, Kajita R, Miyazaki A, *et al.* Stomatal density is controlled by a mesophyll-derived signaling molecule. *Plant and Cell Physiology*, 2010, **51**: 1–8
- [45] Gray JE, Holroyd GH, Frederique M, *et al.* The *HIC* signalling pathway links CO₂ perception to stomatal development. *Nature*, 2000, **408**: 713–716
- [46] Nadeau JA, Sack FD. Control of stomatal distribution on the *Arabidopsis* leaf surface. *Science*, 2002, **296**: 1697–1700
- [47] Sugano SS, Shimada T, Imai Y, *et al.* Stomagen positively regulates stomatal density in *Arabidopsis*. *Nature*, 2010, **463**: 241–246
- [48] Lake JA, Woodward FI, Quick WP. Long-distance CO₂ signaling in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2002, **53**: 183–193
- [49] Huang Y (黄勇), Zhou J-H (周冀衡), Yang H-Q (杨虹琦). Effects of plant growth regulators on stomata in low epidermis of tobacco leaves. *Tobacco Science & Technology* (烟草科技), 2008(4): 53–64 (in Chinese)
- [50] Aucour AM, Gomez B, Sheppard SMF, *et al.* $\delta^{13}\text{C}$ and stomatal number variability in the *Cretaceous conifer* *Frenelopsis*. *Palaeogeography*, 2008, **257**: 462–473
- [51] Li H-B (李海波), Li Q-Y (李全英), Chen W-F (陈温福). Effect of different nitrogen treatments on stomatal density and physiological characters in rice leaves. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 2003, **34**(5): 340–343 (in Chinese)
- [52] You M-A (游明安), Gai J-Y (盖钧镒), Ma Y-H (马育华). Preliminary study on stomatal characteristics in field grown soybeans. *Soybean Science* (大豆科学), 1992, **11**(2): 152–158 (in Chinese)
- [53] Gitz DC, Gitz LL, Britz SJ, *et al.* Ultraviolet-B effects on stomatal density, water-use efficiency, and stable carbon isotope discrimination in four glasshouse-grown soybean (*Glycine max*) cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, **53**: 343–355
- [54] Xu W-D (徐文铎), Qi S-Y (齐淑艳), He X-Y (何兴元), *et al.* Effects of elevated CO₂ and O₃ concentrations on quantitative characteristics of mature leaf stomata in *Ginkgo biloba*. *Chinese Journal of Ecology* (生态学报), 2008, **27**(7): 1059–1063 (in Chinese)
- [55] Zhang H (张浩), Wang X-R (王祥荣), Wang S-B (王寿兵). A study on stomatal traits of *Platanus acerifolia* under urban stress. *Journal of Fudan University* (复旦学报), 2004, **43**(4): 651–656 (in Chinese)
- [56] Zheng S-X (郑淑霞), Shanguan Z-P (上官周平). Stomata-density changes of the plants in the Loess Plateau of China over last century. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2004, **24**(11): 2457–2464 (in Chinese)
- [57] Yang L-M (杨利民), Han M (韩梅), Zhou G-S (周广胜), *et al.* The change of water-use efficiency and stomata density of *Leymus chinensis* along northeast China transect. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27**(1): 16–24 (in Chinese)
- [58] Gale J. Availability of carbon dioxide for photosynthesis at high altitudes; Theoretical considerations. *Ecology*, 1972, **53**: 494–497
- [59] Korner CH, Bannister P, Mark AF. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia*, 1986, **69**: 577–588
- [60] Hultine KR, Marshall JD. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, 2000, **123**: 32–40
- [61] Takahashi K, Miyajima Y. Variations in stomatal density, stomatal conductance and leaf water potential along an altitudinal gradient in central Japan. *Phyton Annales Rei Botanice*, 2008, **48**: 1–12

作者简介 朱燕华,女,1982年生,博士研究生.主要从事气候变化对植物影响方面的研究. E-mail: zhuyanhua@sjtu.edu.cn

责任编辑 李凤琴
