

卞景阳, 张志刚, 孙兴荣, 等. 水稻叶片气孔对 CO<sub>2</sub> 浓度变化的响应[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(23): 72-75.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.23.019

# 水稻叶片气孔对 CO<sub>2</sub> 浓度变化的响应

卞景阳, 张志刚, 孙兴荣, 刘洋, 齐国超, 李泽宇

(黑龙江省农业科学院大庆分院, 黑龙江大庆 163316)

**摘要:**气孔是植物与外界气体交换的通道, CO<sub>2</sub> 浓度发生变化, 气孔将第一时间作出响应。试验以开顶式气室(OTC)为研究手段, 设定 CO<sub>2</sub> 浓度分别为 380 μmol/mol(CK)、550 μmol/mol(处理), 通过扫描电镜观察水稻第 4 张叶片的气孔, 分析 CO<sub>2</sub> 浓度增高对叶片气孔分布和形态特征的影响。结果表明, 处理较 CK 腹面、背面气孔带间距离增加 24.27%、26.41%, 气孔带上气孔间距离缩小 20.28%、14.73%, CO<sub>2</sub> 浓度增加使气孔带上气孔排列更加紧密; 处理较 CK 叶片背面气孔器面积、周长、长度显著增加, 叶片腹面宽度显著减少; 叶片背面保卫细胞的面积、周长、长度显著增加, 宽度显著减少; 叶片腹面气孔乳突面积、周长显著减少, 背面乳突数量显著减少; CO<sub>2</sub> 浓度增加促进了叶片表面细胞分裂, 增加了单位面积的细胞数量, 促进细胞分裂, 处理较 CK 腹面、背面气孔指数(SI)分别下降 14.80%、14.18%, 气孔密度(SD)变化差异不显著, 说明 SI 比 SD 更适合表达 CO<sub>2</sub> 浓度变化对气孔的影响。

**关键词:**CO<sub>2</sub> 浓度; 气孔细胞; 气孔器; 气孔指数; 形态特征

**中图分类号:** S511.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)23-0072-04

人类活动导致大气 CO<sub>2</sub> 浓度迅速上升, 从工业革命前的 280 μmol/mol 上升到目前的 381 μmol/mol<sup>[1]</sup>, 预测 2050 年至少达到 550 μmol/mol<sup>[2]</sup>。大气 CO<sub>2</sub> 浓度的变化直接导致植物生态系统的变化。未来气候变化将会导致植物一系列的生态适应和相应过程。同时, 在长期的自然变化过程中, 植物不断地适应环境, 形成了与其功能适应的复杂的形态和解剖学特征, 来完成这些生理功能。

叶片气孔是植物与外界进行气体交换的通道, CO<sub>2</sub> 是光合作用的底物, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度发生变化, 气孔将第一时间作出响应。学者对叶片气孔对环境响应做了大量的研究, 通过对气孔参数与古气候、古环境的研究, 利用气孔密度(SD)、气孔指数(SI)与 CO<sub>2</sub> 浓度变化成反比这一特点, 把气孔参数(SD、SI)作为成为推测地质历史时期大气 CO<sub>2</sub> 浓度变化的重要古生物指标之一<sup>[3-4]</sup>。大多数研究表明, 气孔开度<sup>[5-6]</sup>、气孔指数<sup>[7-8]</sup>与 CO<sub>2</sub> 浓度成反比, 气孔为了保持胞间 CO<sub>2</sub> 分压始终低于大气 CO<sub>2</sub> 分压, 叶片气孔采取关闭气孔和减少单位细胞内的气孔数量(气孔指数)对高浓度 CO<sub>2</sub> 的响应。但也有人对于 SD 与 CO<sub>2</sub> 浓度关系的研究结果存在一定的争议。

东北粳稻具有独特的粳稻血缘, 在东北特殊的寒地气候条件下, 全球大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加将会对东北粳稻产生多大的影响, 气孔作为 CO<sub>2</sub> 与植物连接的通道, 对 CO<sub>2</sub> 浓度增加如

何响应, 目前少见报道。本试验以东北粳稻为研究材料, 以 21 世纪中叶可能达到的 CO<sub>2</sub> 浓度(550 μmol/mol)作为模拟环境, 在 CO<sub>2</sub> 浓度增加条件下, 气孔在叶片的分布(气孔形态、SI、SD)进行分析, 阐明水稻叶片气孔到 21 世纪中叶叶片气孔可能产生的变化。并系统分析了气孔特征(长、宽、面积、周长)、气孔细胞(保卫细胞、乳突)特征、气孔参数在 CO<sub>2</sub> 浓度变化环境下的变化规律和趋势。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

粳稻品种为东农 428。

### 1.2 试验设计

试验于 2012 年在黑龙江省农业科学院农业示范园区(125°42'E、44°04'N)进行, 土壤为东北黑土, 搅拌均匀, 未施用肥料, CO<sub>2</sub> 浓度分别设置为 380 μmol/mol(CK)和 550 μmol/mol(处理)2 个处理, 3 次重复, 采用开顶式气室(OTC)CO<sub>2</sub> 富集系统。试验在 OTC 内进行, 于 4 月 17 日播种, 第 4 张叶完全展开时取样, 并电镜观察。本试验使用的装置 OTC 是八角形状——OTC-1 型, 通气后 OTC 内 CO<sub>2</sub> 分布均匀, 试验处理浓度的设定以工业革命时期 CO<sub>2</sub> 浓度为基准加倍。试验从播种开始进行 CO<sub>2</sub> 浓度处理直到水稻第 4 张叶完全展开结束。

### 1.3 扫描电镜制样

在水稻叶片中部中脉附近, 取宽度约 1.5 mm 切片, 经戊二醛固定、缓冲液冲洗、乙醇系列脱水、叔丁醇置换、ES-2030 型(HITACHI)冷冻干燥仪干燥, 粘样、E-1010 型(HITACHI)离子溅射镀膜仪镀金膜, 置于 S-3400N 型(HITACHI)扫描电镜下观察。

### 1.4 扫描电镜观察

利用 OLYMPUS TEM Imaging Platform 软件观察, 测定叶

收稿日期: 2016-06-28

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(编号: 201503136-4); 黑龙江省农业科技创新工程(编号: 2014ZD019)。

作者简介: 卞景阳(1980—), 男, 黑龙江绥化人, 博士, 助理研究员, 主要从事生态环境与水稻栽培研究。E-mail: bjy19800926@163.com。

通信作者: 李泽宇, 博士, 研究员, 主要从事作物栽培研究。E-mail: dqnkylzy126.com。

片表面气孔细胞的形态特征。每个处理制定 3 个临时装片,于 300、1 000 倍电镜下拍照观测叶片表面气孔,选择清晰的图片测定气孔细胞形态特征。气孔宽度为垂直于主叶脉的气孔最大值,气孔长度为平行于主叶脉的气孔最大值。测量数据通过使用 OLYMPUS TEM Imaging Platform 软件自动生成,保证数据的准确性。

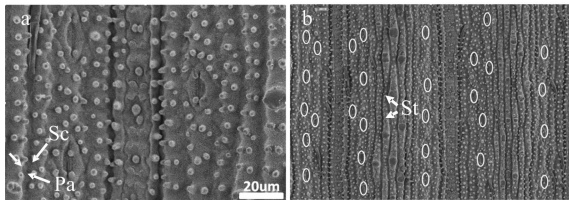
### 1.5 数据处理

试验数据利用 Office 软件进行数据整理,采用 IBM SPSS Statistics 19 软件对数据进行分析作图和差异性比较。气孔指数计算公式为  $I = S / (S + E)$ , 式中  $I$  为气孔指数,  $S$  为单位面积的气孔数目,  $E$  为单位面积的表皮细胞数目。

## 2 结果与分析

### 2.1 CO<sub>2</sub> 浓度变化对水稻叶片气孔带形态结构的影响

电镜观察(图 1)显示,气孔器由 1 对保卫细胞和外面包裹着近似菱形的副卫细胞组成,副卫细胞上分布着 4~5 个乳突。2 个硅栓细胞带中间平行排列着 2 列气孔带。气孔带分布较均匀,一般呈直线形和 S 形排列。



a. 气孔细胞(乳突、保卫细胞、副卫细胞)(1 000×) b. 气孔排列(300×)

图1 水稻叶片表面 SEM 图

CO<sub>2</sub> 浓度变化,叶片表面(腹面、背面)气孔带中,气孔排列和气孔之间的距离发生相应变化。2 个气孔间垂直距离比较可知,CK、处理分别是(65.81 ± 1.11)、(46.32 ± 0.84) μm,气孔之间的距离随 CO<sub>2</sub> 浓度增加呈缩小趋势,并达到显著水平。气孔带间距离随着 CO<sub>2</sub> 浓度增加有加大趋势,并在腹面、背面均达到极显著水平(图 2)。

扫描电镜观察结果显示,叶片气孔的排列主要有直线和 S 型排列 2 种,高浓度与 CK 比较,气孔排列方式变化特征明显,由于高浓度 CO<sub>2</sub> 使得气孔间距离缩小,气孔带间距离加大,使得每列气孔排列更加紧密,并导致气孔带横向发展,最后导致 S 型排列气孔带数量增加。

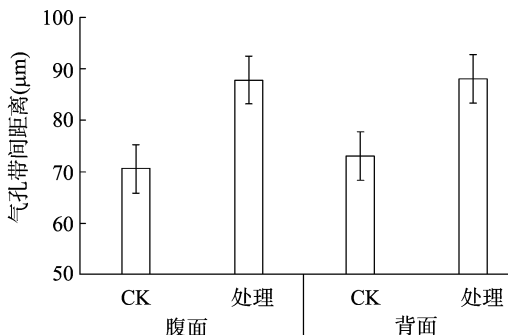


图2 CO<sub>2</sub> 浓度变化对水稻叶片气孔带间距离的影响

### 2.2 CO<sub>2</sub> 浓度变化对水稻叶片表面气孔器特征参数的影响

由表 1 可知,叶片腹面和背面的气孔对 CO<sub>2</sub> 浓度变化的

响应存在一定的差异。对于叶片腹面,气孔宽度发生变化,呈现 CO<sub>2</sub> 浓度增加气孔宽度变小的趋势,并达到显著水平。CO<sub>2</sub> 浓度增加使叶片背面气孔面积、周长、长度显著增加。

表 1 CO<sub>2</sub> 浓度变化对气孔器参数的影响

叶面部位	浓度处理	面积(μm <sup>2</sup> )	周长(μm)	长(μm)	宽(μm)
腹面	CK	276.40 ± 7.63a	71.95 ± 1.68a	28.04 ± 0.45a	17.22 ± 0.40b
	处理	270.21 ± 1.94a	72.04 ± 1.63a	27.83 ± 0.11a	15.64 ± 0.13a
背面	CK	218.94 ± 2.87a	62.93 ± 1.65a	24.47 ± 0.91a	14.92 ± 0.40a
	处理	260.70 ± 5.94b	73.98 ± 1.35b	29.65 ± 0.84b	15.54 ± 0.54a

注:同列数据后不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。表中所列数据为平均值 ± 标准差。下同。

### 2.3 CO<sub>2</sub> 浓度变化对水稻气孔保卫细胞特征参数的影响

保卫细胞是气孔器上最重要的细胞,控制着气孔开合,保卫细胞也是对 CO<sub>2</sub> 浓度反应最灵敏的细胞。一般来说,CO<sub>2</sub> 浓度增加,保卫细胞 pH 值降低,水势升高,水分排出,气孔开度变小。保卫细胞对 CO<sub>2</sub> 浓度变化的响应与整个气孔器的变化趋势基本一致,保卫细胞背面面积、周长增加,长宽比变大,腹面影响差异不显著(表 2)。

表 2 CO<sub>2</sub> 浓度变化对保卫细胞参数的影响

叶面部位	不同浓度处理	面积(μm <sup>2</sup> )	周长(μm)	长(μm)	宽(μm)
腹面	CK	35.89 ± 1.46a	39.84 ± 1.47a	18.83 ± 0.78a	2.48 ± 0.10a
	处理	37.95 ± 1.42a	41.14 ± 0.98a	19.39 ± 0.51a	2.48 ± 0.06a
背面	CK	28.50 ± 0.35a	33.83 ± 1.07a	15.87 ± 0.56a	2.34 ± 0.09b
	处理	32.17 ± 0.02b	43.28 ± 0.48b	20.72 ± 0.25b	2.02 ± 0.02a

### 2.4 CO<sub>2</sub> 浓度变化对水稻气孔乳突细胞特征参数的影响

气孔乳突也是反映气孔特征的重要细胞,特别是在不同类型的水稻上,气孔乳突差异很大,与水稻育种和起源有着密切的关系。由表 3 可知,CO<sub>2</sub> 浓度变化对气孔乳突产生显著影响,处理对乳突面积、周长、数量有减少趋势,并达到显著水平;使乳突高度显著增加。

表 3 CO<sub>2</sub> 浓度变化对气孔乳突参数的影响

叶面部位	不同浓度处理	面积(μm <sup>2</sup> )	周长(μm)	数量(个)	高(μm)
腹面	CK	7.31 ± 0.45b	9.56 ± 0.29b	4.42 ± 0.04b	2.65 ± 0.14a
	处理	6.01 ± 0.35a	8.61 ± 0.28a	4.00 ± 0.00a	2.95 ± 0.01b
背面	CK	5.59 ± 0.07a	8.36 ± 0.05a	4.96 ± 0.25b	2.31 ± 0.11a
	处理 T	5.58 ± 0.36a	8.32 ± 0.29a	4.10 ± 0.10a	2.37 ± 0.06a

### 2.5 CO<sub>2</sub> 浓度变化对水稻叶片表面气孔指数(SI)和气孔密度(SD)的影响

CO<sub>2</sub> 浓度变化对水稻气孔数量产生一定的影响,试验结果显示,处理、CK 叶片腹面 SD 分别为(188.74 ± 9.48)、(200.30 ± 4.70) 个/mm<sup>2</sup>,处理与 CK 叶片背面 SD 分别为(211.10 ± 12.28)、(207.62 ± 6.70) 个/mm<sup>2</sup>。从数据可以看出,腹面 CO<sub>2</sub> 浓度变化对叶片 SD 的影响大于背面。CO<sub>2</sub> 浓度增加使叶片腹面 SD 下降,而背面略有增加,但都未达到显著水平,说明 CO<sub>2</sub> 浓度对水稻叶片 SD 影响不显著。

CO<sub>2</sub> 浓度变化对叶片腹面和背面的 SI 产生显著影响,处理使叶片 SI 下降,并达到极显著水平(图 3)。同一叶片气孔密度无明显差异,处理使得单位面积细胞数量显著增加,造成

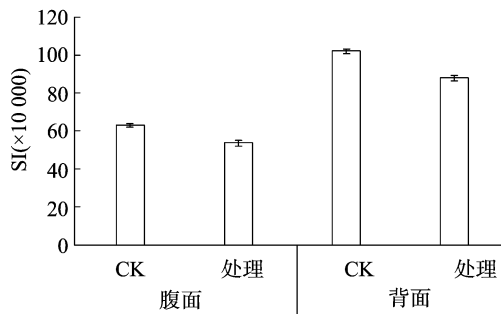


图3 CO<sub>2</sub>浓度变化对水稻叶片气孔指数的影响

SI显著下降。

### 3 讨论

植物气孔形态受环境和遗传因素的综合影响,在同一遗传背景的情况下研究植物气孔形态性状对气候因素的响应。人们对CO<sub>2</sub>浓度对植物气孔的影响做了大量的研究,在探索气孔对CO<sub>2</sub>浓度变化的响应方面,利用气孔参数与CO<sub>2</sub>浓度之间关系把气孔参数设定为植物考古和气孔进化的重要指标之一。目前从学者对气孔参数与CO<sub>2</sub>关系的研究中显示,不同植物SD对CO<sub>2</sub>响应存在一定的差异<sup>[9-20]</sup>,主要结论有随着CO<sub>2</sub>浓度增加,SD显著下降或影响不显著或略有增加。Beerling等研究发现,常春藤、吊兰等植物的SD和SI与CO<sub>2</sub>浓度呈负相关关系<sup>[21]</sup>。Kouwenberg等研究了新西兰不同海拔段分布的黑假水青冈,发现其SD与CO<sub>2</sub>浓度呈负相关关系<sup>[22]</sup>。Franks等利用不同地质时代相同或近缘的植物化石,在更大尺度上研究植物叶形态特征对气候变化的响应,对不同地质时期同一类群植物的气孔大小、气孔密度与大气CO<sub>2</sub>浓度的相互关系进行研究,他们认为随着大气CO<sub>2</sub>浓度增加,植物叶片的气孔密度在逐步减少<sup>[23]</sup>。

有些植物对CO<sub>2</sub>浓度变化响应不明显。例如,CO<sub>2</sub>浓度增高,黑麦草<sup>[24]</sup>的SD对CO<sub>2</sub>浓度变化的反映不明显;杨松涛等对C<sub>3</sub>作物近轴面上SD研究发现有一定的下降趋势,其中水稻有上升趋势,但差异不明显<sup>[9]</sup>。齐淑艳等研究牛膝菊气孔形态表明,SD略有上升,但差异不明显<sup>[11]</sup>。Woodward等在研究高山植物时发现,随着海拔升高,CO<sub>2</sub>浓度增高,有6种植物SD减少,而欧亚槭、夏栎、药鼠李3种植物叶片近轴面SD不受影响<sup>[17]</sup>。而有些植物与CO<sub>2</sub>浓度呈现正相关关系,例如百脉根近轴面和远轴面的SD增加<sup>[14]</sup>;Zhou等的研究则表明,黄背栎的气孔参数与大气CO<sub>2</sub>浓度呈正相关关系<sup>[25-26]</sup>。本试验结果显示,水稻的SD随CO<sub>2</sub>浓度变化差异不显著,结果与部分C<sub>3</sub>植物对CO<sub>2</sub>浓度变化的响应相似。

相关结果表明,不同物种的SD、SI对CO<sub>2</sub>浓度的变化响应存在较大的差异,具有高度的种间特异性。Royer总结了发表的176种C<sub>3</sub>植物的数据,综合分析发现,试验条件、辣叶标本、植物化石3种方式下,CO<sub>2</sub>浓度增加,SD下降的比例分别为40%、50%、88%,而所有植物中,SD增加比例不超过12%<sup>[27]</sup>。Haworth等对柏科6种植物的腊叶标本的SI与CO<sub>2</sub>浓度的关系进行研究,发现其中3种(*Tetraclinis articulata*、*Callitris columnaris*、*Callitris rhomboidea*)表现出显著负相关关系,另外3种(*Athrotaxis cupressoides*、*C. preissii*、*C. oblonga*)无

相关性<sup>[28]</sup>。而且Callitris的4种植物反应并不一致,反映了SI与CO<sub>2</sub>浓度的关系的高度种间特异性。

植物气孔对不同气候条件有着不同的响应,CO<sub>2</sub>和光照条件主要影响气孔的发生,而温度、水分等其他因素主要影响叶片表皮细胞的大小。SD与温度、水分存在着相关性<sup>[29-30]</sup>,Luomala等发现,欧洲赤松气孔发生对CO<sub>2</sub>不敏感,而温度升高,气孔密度明显下降<sup>[31]</sup>。相比之下,SI更加稳定<sup>[8,18,32]</sup>,SI消除了部分非CO<sub>2</sub>因素带来的影响,更能反映气孔对CO<sub>2</sub>的响应。本试验结果也证明这一点,叶片腹面、背面的SD对CO<sub>2</sub>浓度的响应,差异不显著,SI充分反映出腹面与背面气孔对CO<sub>2</sub>响应,均显著下降。在SD差异不显著、而SI显著下降情况下,说明CO<sub>2</sub>浓度增加,促进了细胞分裂,增加了单位面积的细胞数量,促进细胞分裂,结论与杨松涛等的结果<sup>[9]</sup>一致。

CO<sub>2</sub>浓度增加,气孔面积增加,气孔的开闭主要由保卫细胞和副卫细胞完成,气孔面积的增加可能是气孔细胞对CO<sub>2</sub>浓度变化的一种适应性变化。有研究表明,在光照和黑暗条件下,气孔开度都随CO<sub>2</sub>浓度的升高而减少。抑制机理可能是保卫细胞pH值下降、水势上升、保卫细胞失水,促使气孔迅速关闭。

许多研究表明,气孔面积、周长、长度、宽度均随CO<sub>2</sub>浓度增加而增加<sup>[11,33]</sup>。本试验结果显示,水稻叶片气孔随CO<sub>2</sub>浓度增加,气孔面积、周长、长度均呈增加趋势,并达到显著水平;气孔宽度显著下降。

对于叶片腹面与背面形态结构对CO<sub>2</sub>的响应,许多研究表明背面比腹面更加稳定<sup>[7-8,34-36]</sup>,也有试验发现背面对CO<sub>2</sub>浓度具有一定的敏感性,林金星等对大豆叶片研究显示,CO<sub>2</sub>浓度增加使叶片背面覆盖有大量的星状表面角质蜡层,而腹面却没有变化<sup>[12]</sup>。本试验结果显示,腹面气孔参数(SD、SI)对CO<sub>2</sub>响应大于背面,腹面、背面SD影响不显著,腹面SI下降19.97%,背面下降16.52%。气孔面积、周长、长度变化,来自于背面,气孔宽度变化来自于腹面。

CO<sub>2</sub>浓度增加,叶片气孔采取关闭气孔和减少单位细胞内的气孔数量(SI)对高浓度CO<sub>2</sub>的响应。但是结果中SI下降并不代表单位面积气孔数量的减少,很可能是由于表皮细胞数量的增加,同时相关研究表明,CO<sub>2</sub>浓度增加使单叶叶面积减少。说明长期CO<sub>2</sub>浓度增加,叶片不仅是减少单位细胞内的气孔数量,还在一定程度上减少单叶叶面积。

植物在自然条件下受多种因素的影响,同时在环境变化的情况下,不同植物自身的调节能力各不相同<sup>[37-38]</sup>。野生植物经过长期的自然环境选择,具有很强的适应性,相对于野生植物而言,栽培植物对环境变化更加敏感,叶片气孔在受多种气候因素的影响时表现出的特征将会产生很大的变数。研究CO<sub>2</sub>浓度与气孔特征和参数,阐明气孔变化响应的机理,特别是存在争议的一些气孔特性,还须要今后在自然条件下的长期观察和更多模拟试验。

### 参考文献:

- [1] IPCC. Climate change 2007: the physical science basis [M]// Solomon S, Qin D, Manning M, et al. Contribution of working group I to the fourth annual assessment report of the intergovernmental

- panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press, 2007:996.
- [2] IRRRI. Rice almanac: source book for the most important economic activity on Earth[M]. Oxon: CABI Publishing, 2002.
- [3] Beerling D J, Royer D L. Reading a CO<sub>2</sub> signal from fossil stomata [J]. *New Phytol*, 2002, 153(3): 387–397.
- [4] Retallack G J. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles [J]. *Nature*, 2001, 411(6835): 287–290.
- [5] 孙同兴, 张昕, 张长胜, 等. CO<sub>2</sub> 倍增对紫花苜蓿叶片形态结构的影响[J]. *莱阳农学院学报*, 1999, 16(1): 1–5.
- [6] 张昕, 张秀芬, 鞠赋红. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物形态结构的影响[J]. *莱阳农学院学报*, 1997, 14(1): 36–41.
- [7] 马清温, 李凤兰, 李承森. 气孔参数的变异系数和影响因素[J]. *北京林业大学学报*, 2005, 27(1): 19–23.
- [8] 马清温, 李凤兰, 李承森. 气孔参数与大气 CO<sub>2</sub> 浓度的相关性及其影响因素[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(11): 2020–2024.
- [9] 杨松涛, 李彦舫, 胡玉熹, 等. CO<sub>2</sub> 浓度倍增对 10 种禾本科植物叶片形态结构的影响[J]. *植物学报*, 1997, 39(9): 859–866.
- [10] 高素华, 郭建平, 毛飞, 等. CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物种子萌发及叶片的影响[J]. *资源科学*, 2000, 22(6): 18–21.
- [11] 齐淑艳, 郭晓华, 赵明. CO<sub>2</sub> 与 O<sub>3</sub> 浓度升高对入侵植物牛膝菊叶片形态特征的影响[J]. *东北师大学报(自然科学版)*, 2009, 41(2): 149–153.
- [12] 林金星, 胡玉熹. 大豆叶片结构对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应[J]. *植物学报*, 1996, 38(1): 31–34.
- [13] 刘发民, 王利荣, 李怡, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对木本植物影响的研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2008, 36(28): 12182–12185.
- [14] Ferris R, Taylor G. Stomatal characteristics of four native herbs following exposure to elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Annals of Botany*, 1994, 73(4): 447–453.
- [15] Madsen, E. Effect of CO<sub>2</sub> concentration on growth and fruit production of tomato plant [J]. *Acta Agric Scand*, 1974, 24(3): 242–246.
- [16] Ryle G J A, Stanley J. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on stomatal size and distribution in perennial ryegrass [J]. *Ann Bot*, 1992, 69(6): 563–565.
- [17] Woodward F I, Bazzaz F A. The responses of stomatal density to CO<sub>2</sub> partial pressure [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1988, 39(12): 1771–1781.
- [18] 杨惠敏, 王根轩. 干旱和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(3): 312–316.
- [19] Knapp A K, Cocks M, Hamerlynck E P, et al. Effect of elevated CO<sub>2</sub> on density and distribution in a C<sub>4</sub> grass and a C<sub>3</sub> forb under field conditions [J]. *Annals of Botany*, 1994, 74(6): 595–599.
- [20] Gray J E, Holroyd G H, VanderLee F M V D, et al. The HIC signaling pathway links CO<sub>2</sub> perception to stomatal development [J]. *Nature*, 2000, 408(6813): 713–716.
- [21] Beerling D J, Woodward F I. Stomatal responses of variegated leaves to CO<sub>2</sub> enrichment [J]. *Ann Bot*, 1995, 75(5): 507–511.
- [22] Kouwenberg L L R, Kurschner W M, McElwain J C. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospects for paleoaltimetry [J]. *Rev Mineral Geochem*, 2007, 66(1): 215–241.
- [23] Franks P J, Beerling D J. Maximum leaf conductance driven by CO<sub>2</sub> effects on stomatal size and density over geologic time [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2009, 106(25): 10343–10347.
- [24] Ryle G J A, Stanley J. Effect of elevated CO<sub>2</sub> on stomatal size and distribution in perennial ryegrass [J]. *Annals of Botany*, 1992, 69(6): 563–565.
- [25] Zhou Z K, Hu J J, Su T, et al. Changes in stomatal frequency in two oaks along an elevation gradient in the Himalayas [C]. VIII International Botanical Congress, Melbourne Australia, 2011.
- [26] Hu J J, Zhou Z K. The relationship between stomatal frequency and atmospheric p CO<sub>2</sub> of *Quercus pannosa* and its application to paleoelevation reconstruction [J]. *IPC/IOPC*, 2012, 2012(58): 91–92.
- [27] Royer D L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO<sub>2</sub> concentration [J]. *Rev Palaeobot Palynol*, 2001, 114(1/2): 1–28.
- [28] Haworth M, Heath J, McElwain J C. Differences in the response sensitivity of stomatal index to atmospheric CO<sub>2</sub> among four genera of Cupressaceae conifers [J]. *Annals of Botany*, 2010, 105(3): 411–418.
- [29] Ticha I. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 7. Stomata density and sizes [J]. *Photosynthetic*, 1982(16): 375–471.
- [30] Reddy K R, Robana R R, Hodges H F, et al. Interactions of CO<sub>2</sub> enrichment and temperature on cotton growth and leaf characteristics [J]. *Environ Exp Bot*, 1998, 39(2): 117–129.
- [31] Luomala E M, Laitinen K, Sutinen S, et al. Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of Scots pine needles are affected by elevated CO<sub>2</sub> and temperature [J]. *Plant Cell and Environment*, 2005, 28(6): 733–749.
- [32] 左闻韵, 贺金生, 韩梅, 等. 植物气孔对大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高的反应——基于在 CO<sub>2</sub> 浓度和温度梯度中生长的 10 种植物的观测[J]. *生态学报*, 2005, 25(3): 565–574.
- [33] 徐文锋, 齐淑艳, 何兴元, 等. 大气中 CO<sub>2</sub>、O<sub>3</sub> 浓度升高对银杏成年叶片气孔数量特征的影响[J]. *生态学杂志*, 2008, 27(7): 1059–1063.
- [34] Rowson J M. The significance of stomatal index as a differential character. Part III. Studies in the genera *Atropa*, *Datura*, *Digitalis*, *Phytolacca* and in polyploid leaves [J]. *Quarterly J Pharm Pharmaceut*, 1946, 19(1): 136–143.
- [35] Sharma G K, Dunn D B. Effect of environment on the cuticular features in *Kalanchoe f edschenskoi* [J]. *Bull Torrey Bot Club*, 1968, 95(5): 464–473.
- [36] Sharma G K, Dunn D B. Environmental modifications of leaf surface traits in *Datura stramonium* [J]. *Can J Bot*, 1969, 47(8): 1211–1216.
- [37] 刘广志, 陈炳佑, 侍福梅. MAP18 参与了脱落酸调控的拟南芥气孔关闭及根生长 [J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(11): 55–57.
- [38] 韩磊, 孙兆军, 焦炳忠. 水分胁迫下柠条叶片气孔导度对环境因子的响应 [J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(10): 265–268.