

大气 CO₂ 浓度倍增和增温对冬小麦气孔特征的协同效应

张茜茜¹, 王海峰^{1,2*}

(1. 河北工程大学水利水电学院, 河北 邯郸 056038; 2. 韩国又石大学风景园林与城市设计系, 韩国 全州 565701)

摘要:为研究 CO₂ 浓度倍增和增温处理对冬小麦气孔特征的影响, 利用 3 个可精准控制 CO₂ 浓度和温度的人工气候箱设置对照 (CO₂ 浓度为 400 μmol/mol, 温度为 21℃/16℃)、CO₂ 浓度倍增 (CO₂ 浓度为 800 μmol/mol, 温度为 21℃/16℃)、增温 (CO₂ 浓度为 400 μmol/mol, 温度为 26℃/21℃)。研究结果表明: CO₂ 浓度增加和增温处理均导致冬小麦近轴面和远轴面的气孔密度显著增加 ($P<0.05$), 其中远轴面的增加幅度比近轴面更为突出。CO₂ 浓度升高使近轴面气孔长度、宽度、周长和面积显著减小 8.6%、18.2%、9.4% 和 29.4% ($P<0.05$), 但没有显著改变远轴面的气孔特征参数 ($P>0.05$)。温度升高使冬小麦的气孔宽度、面积和形状指数在近轴面显著上升 ($P<0.05$), 但在远轴面变化并不明显 ($P>0.05$)。增温和增 CO₂ 处理导致冬小麦叶片远轴面气孔的空间规则分布尺度减小, 而对近轴面影响不大。

关键词: CO₂ 浓度倍增; 温度升高; 冬小麦; 远/近轴面; 气孔特征

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2021)01-0025-06

Interactive Effects of Doubling CO₂ Concentration and Experimental Warming on the Stomatal Traits of Winter Wheat

ZHANG Xixi¹, WANG Haifeng^{1,2*}

(1. School of Water Conservancy and Hydropower, Hebei University of Engineering, Handan 056038, China; 2. Department of Landscape Architecture and Urban Design, Woosuk University, Jeonju 565701, Korea)

Abstract: In order to study the effects of doubled CO₂ concentration and warming treatment on stomatal characteristics of winter wheat, three climate chambers with precise control of CO₂ concentration and temperature were used to set control (CO₂ concentration was 400 μmol/mol, temperature was 21℃/16℃), doubled CO₂ concentration (CO₂ concentration was 800 μmol/mol, temperature was 21℃/16℃), warming (CO₂ concentration was 400 μmol/mol, temperature was 26℃/21℃). The results showed that the stomatal density of the adaxial and abaxial surfaces of winter wheat increased significantly with the increase of CO₂ concentration and temperature ($P<0.05$), and the increase of the abaxial surface was more prominent than that of the adaxial surface. The stomatal length, stomatal width, stomatal perimeter and stomatal area of the adaxial side were substantially decreased by 8.6%, 18.2%, 9.4% and 29.4% under the high CO₂ concentration ($P<0.05$), whereas the stomatal traits of the abaxial side were barely affected ($P>0.05$). The stomatal width, area and shape index of winter wheat increased significantly in the adaxial plane with the increase of temperature ($P<0.05$), but did not change significantly in the abaxial plane ($P>0.05$). Increasing temperature and CO₂ treatment reduced the spatial regular distribution scale of stomata on the abaxial surface of wheat leaves, but had little effect on the adaxial surface.

Key words: Doubling CO₂ concentration; Experimental warming; Winter wheat; Abaxial/adaxial side; Stomatal traits

西方工业革命以来, 由于化石燃料的过度燃烧以及人类生活方式的转变, 已经造成了大气

CO₂ 浓度平均每年以 2 μmol/mol 的速度增长^[1]。截至目前, 大气 CO₂ 浓度已经超过 400 μmol/mol, 按照当前的增长速度, 预计到 21 世纪末大气 CO₂ 浓度将会持续升高到 800 μmol/mol^[2]。此外, 大气 CO₂ 浓度升高导致的温室效应还将会引发全球范围的气候变暖。已有研究证实, 全球地面平均温度已在大气 CO₂ 浓度不断增加的背景下上升约

收稿日期: 2019-03-13

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0300905)

作者简介: 张茜茜(1994-), 女, 在读硕士, 从事作物生理生态学研究。

通讯作者: 王海峰, 男, 在读博士, 副教授, E-mail: 154035467@qq.com

com

0.74℃,到本世纪末地表平均温度可能会持续上升1.1~6.4℃^[1]。全球气候变暖会以多种方式来影响植物全生育阶段的生理生化过程^[3-5],同时影响植物的生物量积累,并进一步调控其分配格局变化^[6-7]。

气孔作为植物表皮上的一个特殊结构,由成对的保卫细胞及中间的孔隙所组成^[8],为植物与大气之间进行气体交换必不可少的传输通道^[9],在全球生态系统碳、水循环过程的平衡与调节中扮演着至关重要的角色^[10]。植物叶片的气孔在生长发育过程中会受到多种因素直接或间接的影响,其中环境因素(光照、CO₂和温度等)是非常重要的影响因子,将参与并影响到气孔的整个发育进程,同时对气孔的各个生长阶段有着关键的调控作用^[11-12]。植物气孔的开度、大小以及空间分布格局通常会在胁迫的生长环境下发生某种变化^[13],通过保卫细胞对环境变化的感知而对胁迫环境做出响应,从而减轻环境胁迫的程度。

冬小麦作为一种广泛分布的C₃作物,是中国北方地区普遍种植的重要粮食作物^[14]。但是,由于近年来全球大气CO₂浓度和温度的普遍升高,使得冬小麦的最适生长环境发生了一定程度的改变,这些已经成为限制冬小麦增产的重要因素^[14]。已有研究结果证实,CO₂浓度倍增对C₃作物的生理生化过程和最终产量均产生了显著影响^[15]。例如,CO₂浓度倍增对C₃作物的光呼吸过程和Rubisco加氧反应产生了抑制作用,这就促使更多的光合能量参与到植物的光化学过程,进而有效提高了净光合反应速率。因此,CO₂浓度倍增可能会对作物的生长发育产生积极影响^[16]。另外,在全球气候变暖的大趋势下,温度的普遍升高必然会造成植物叶片气孔密度以及分布状况的变化。Beerling发现气孔密度随温度的升高而下降,并且在CO₂浓度的变化比较小时,温度变化产生的影响将明显超过CO₂浓度变化产生的影响^[17],同时气孔开度和形状对高温的响应在不同温度和品种间也存在着明显的差异^[18]。

农作物气孔特征的变化对于准确预测未来CO₂浓度升高和不同程度高温干旱发生时作物生产力和需水规律的变化具有重要意义。本研究考虑决定农作物生长的两个关键因素(CO₂浓度和温度),利用人工气候箱控制不同CO₂浓度和温度条件,以盆栽冬小麦为试材探讨叶片气孔结构特征和空间分布格局对CO₂浓度和温度升高的响应机制,为准确预测未来CO₂浓度升高和气候变暖

条件下农业生态系统生产力的变化提供数据支撑和理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与试验设计

试验于2017年在河北工程大学农业水土资源综合管理实验室内进行,采用盆栽培养冬小麦的方式。盆栽土壤采用壤土混合营养土(配比2:1),土壤容重为1.58 g/cm³,田间持水量为52%,有机质含量为5.26 g/kg,全氮0.68 g/kg,全磷0.57 g/kg,土壤有效磷20 mg/kg,土壤速效钾58 mg/kg,土壤阳离子代换量为15.50 cmol/kg。冬小麦生长期间不再追施其他肥料。选用华北地区普遍种植的冬小麦品种“石麦15”,于10月28日播种,随后7 d内冬小麦幼苗全部出土。待幼苗生长到三叶一心(即播种后15 d)时定苗,按大田常规播种密度的标准折算,每盆最终保留24株。

采用3个可以准确控制CO₂浓度和温度的大型人工气候箱对冬小麦进行光照培养,植株冠层的光照周期设置为8:00~20:00,光照强度为1 000 μmol/m²·s,相对湿度为60%~70%。试验用到的人工气候箱均独立配备一套CO₂浓度自动控制系统,能够准确控制每个气候箱内的CO₂浓度。将这3个气候箱分别设置为对照(CO₂浓度为400 μmol/mol,温度为21℃/16℃)、CO₂浓度倍增(CO₂浓度为800 μmol/mol,温度为21℃/16℃)、升温(CO₂浓度为400 μmol/mol,温度为26℃/21℃)。在冬小麦出土30 d后进行不同的CO₂浓度和温度处理。因本试验主要探讨提高CO₂浓度和温度对冬小麦营养生长阶段叶片结构和功能的影响,故播种前并未对冬小麦的种子进行春化处理,且幼苗在整个营养生长期没有经历冬眠过程。待冬小麦在不同CO₂浓度和温度条件下处理90 d后(2018年3月3日),对其进行气孔特征等指标的测量及数据分析。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 印迹法采集气孔样品及测量

在冬小麦植株的中上部选取长势较好的3个叶片,将无色透明指甲油涂于小麦叶片的中部,待指甲油晾干后采集气孔印迹样品(面积为5 mm×15 mm)制取临时装片用于叶片气孔参数的测量。把制作好的印迹玻片放置在装备有照相机的显微镜下观察并拍照。每个处理选出5张小麦叶片的气孔显微镜结构照片后,利用AutoCAD 2010软件分别测量气孔长度、宽度、周长、面积以

及气孔形状指数。气孔形状指数是指单一气孔的形状与相同面积的圆之间的偏离程度,以此来测量及分析气孔形状的复杂程度,即当气孔为圆形时,其形状指数即为1,气孔的形状越扁长,气孔形状指数就越小。气孔形状指数的计算公式为:

$$S = \sqrt{A}/P(\text{以圆为参照几何形状}) \dots\dots\dots(1)$$

其中,S为叶片气孔形状指数,P表示气孔周长,A表示气孔面积。

1.2.2 气孔的空间分布格局

分别从不同处理小麦叶片的光学显微镜照片中选取5张来确定气孔的空间分布模式。利用空间分布软件 ArcGIS 10.1 将所选的显微镜照片在相同的坐标系下进行数字化处理,得到每个气孔的坐标值。然后,利用空间统计方法 Ripley's K-Function 进行气孔分布状况的空间分析^[19]。Ripley's K-Function 为分布累加函数,该函数利用所有单点距离的二阶矩阵探究这些点在不同尺度上的二维分布格局。分析结果以 Lhat(d)值来表达:

$$Lhat(d) = \sqrt{K(d)/\pi} - d \dots\dots\dots(2)$$

其中,Lhat(d)表示最小邻域距离;K(d)为任何个体在一定空间尺度内对其它个体的期望值;d为空间尺度。

当该分布格局为随机分布时,所有的d值到 Lhat(d)距离均相等。为了确定 95% 的可信任区

间,采用蒙特卡洛算法模拟随机分布点 1 000 次。假如叶片表面的气孔在给定尺度 d 下为随机分布,则计算出来的 Lhat(d)值应该位于 95% 可信任区间之内。假如当 Lhat(d)值小于 95% 可信任区间时,气孔在该尺度下为规则分布。否则,Lhat(d)值大于 95% 可信任区间,则气孔在该尺度内呈现簇状分布格局^[19]。

1.3 统计分析

本研究中增温和 CO₂ 浓度倍增对冬小麦气孔产生影响的各个指标均利用单因素和多因素方差分析的方法(ANOVA)比较处理间的显著性差异(P<0.05)。利用 SPSS 13.0 软件完成本研究中的所有统计分析。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 浓度倍增和增温对气孔密度的影响

由表 1 可以看出,CO₂ 浓度倍增和增温处理对冬小麦的气孔密度都产生了很大影响,两者均使气孔密度增加。其中 CO₂ 浓度倍增的气孔密度在冬小麦的近轴面和远轴面中都是最高的。在近轴面,增温和增 CO₂ 使得气孔密度分别增加了 12.4% 和 26%。而在远轴面,增温和增 CO₂ 使小麦气孔密度增加的现象更为明显,分别增加了 24% 和 36.1%。统计分析表明,在近轴面和远轴面,CO₂ 浓度倍增和增温处理都与对照间的差异显著(P<0.05)。

表 1 CO₂ 浓度倍增和增温处理对冬小麦叶片气孔参数的影响

气孔参数		对照	增温	增 CO ₂	P 值
气孔密度 (No./mm ²)	近轴面	51.6±0.7c	58.0±2.5b	65.0±7.3a	0.000
	远轴面	29.6±2.2b	36.7±2.9a	40.3±2.7a	0.003
气孔长度 (μm)	近轴面	41.5±3.9a	40.7±1.9a	37.9±1.2b	0.072
	远轴面	37.6±3.7a	39.1±1.2a	39.6±6.6a	0.365
气孔宽度 (μm)	近轴面	4.4±0.7b	5.1±0.1a	3.6±0.5c	0.000
	远轴面	4.2±1.5a	4.4±0.3a	4.2±1.0a	0.587
气孔周长 (μm)	近轴面	87.5±8.3a	86.6±3.8a	79.3±2.3b	0.023
	远轴面	79.7±8.5a	82.7±2.1a	84.0±15.2a	0.418
气孔面积 (μm ²)	近轴面	183.3±55.6b	211.1±11.7a	129.4±20.8c	0.000
	远轴面	159.6±77.9a	174.1±10.5a	176.3±73a	0.422
形状指数	近轴面	0.15±0.01b	0.16±0.002a	0.14±0.007c	0.000
	远轴面	0.15±0.02a	0.16±0.008a	0.15±0.008a	0.223

注:所有数据为平均值±标准差(n=6),同行数据后不同小写字母表示 2 种处理之间差异显著(P<0.05)

2.2 CO₂ 浓度倍增和增温对气孔开度和形状的影响

CO₂ 浓度和温度的升高不仅改变气孔密度,还对气孔开度和形状产生影响。CO₂ 浓度升高时,近轴面气孔长度由 41.5 μm 显著减小到 37.9 μm,

但对远轴面气孔长度没有显著影响(P>0.05)。同时近轴面气孔宽度、气孔周长和气孔面积分别较对照显著减少 18.2%、9.4% 和 29.4%(P<0.05),但仍对远轴面气孔宽度、气孔周长和气孔面积没有显著影响(P>0.05)。对小麦进行增温处理时,小

麦叶片的气孔宽度、气孔面积和气孔形状指数在近轴面和远轴面均呈现出上升的趋势,而气孔长度和气孔周长则在近轴面表现为减小的状态,在远轴面表现为增加的状态。统计分析表明,气孔宽度、气孔面积和形状指数在近轴面与对照间的差异显著($P<0.05$),在远轴面的差异不显著($P>0.05$)。气孔长度和气孔周长在近轴面和远轴面都与对照的差异不显著($P>0.05$)。

2.3 CO₂浓度倍增和增温对气孔特征的交互影响

三因子方差分析结果表明,温度、CO₂浓度和叶面对冬小麦叶片的气孔特征具有显著的交互作用(表2)。CO₂×温度对气孔周长和气孔面积有显著影响($P<0.05$),CO₂×叶面对气孔面积和气孔形状指数有显著影响($P<0.05$),而温度×叶面对气孔宽度和气孔面积有显著影响($P<0.05$)。当CO₂×温度×叶面共同作用时,则对气孔长度和气孔周

表2 CO₂浓度倍增和增温处理对冬小麦叶片不同轴面气孔参数的交互作用

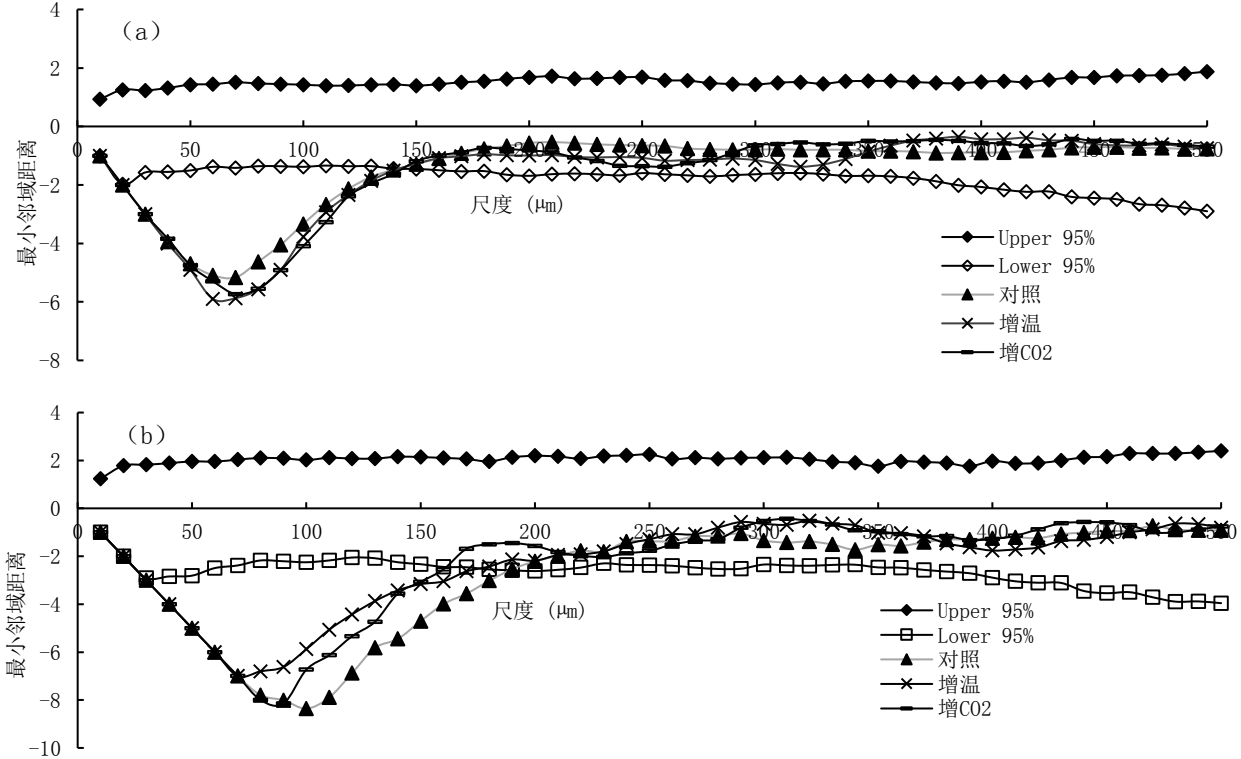
气孔参数	气孔长度	气孔宽度	气孔周长	气孔面积	形状指数
CO ₂	0.054	<0.05	<0.05	<0.05	0.163
温度	0.708	<0.05	0.816	0.064	<0.05
叶面	<0.05	0.270	<0.05	0.311	0.459
CO ₂ ×温度	0.060	0.100	<0.05	<0.05	0.373
CO ₂ ×叶面	0.473	0.081	0.346	<0.05	<0.05
温度×叶面	0.255	<0.05	0.169	<0.05	0.114
CO ₂ ×温度×叶面	<0.05	0.499	<0.05	0.162	0.945

长产生显著影响($P<0.05$)。

2.4 CO₂浓度倍增和增温处理对气孔空间分布格局的影响

从图1可以看出,在增温和增CO₂的处理下,冬小麦叶片近轴面气孔在小尺度范围30~120 μm为规则分布,而在大尺度范围呈现随机分布。对照组,增温和增CO₂处理均在120 μm左右的空

间尺度上由规则分布转换为随机分布。增温和增CO₂导致Lhat(d)的最小值均低于对照组,对小麦进行增温处理时,Lhat(d)值最小,比对照组降低约20%,表明增温和增CO₂使小麦叶片近轴面的气孔空间分布更趋于规则,尤其是增温处理,气孔分布最为规则。同时,在增温和增CO₂的处理下,小麦叶片远轴面气孔在40~190 μm尺度范围内均呈



注:图中的Upper95%表示95%置信区间上线,Lower95%表示95%置信区间下线

图1 CO₂浓度倍增和增温处理对冬小麦叶片近轴面(a)和远轴面(b)气孔空间分布格局的影响

规则分布,增温和增CO₂在150~170 μm尺度范围内分别转换为随机分布,而对照组在190 μm空间尺度上转换为随机分布,即增温和增CO₂使得远轴面叶片的气孔规则分布在更小尺度上呈现。另外,对照冬小麦的不同处理,其最规则的空间分布格局发生在尺度约100 μm处,此时对照的最小Lhat(d)值为-8.5,增温为-7.1,增CO₂为-8.2,增温和增CO₂分别比对照增加了约16%和4%,表明对照组小麦叶片远轴面的气孔分布最为规则,而CO₂浓度和温度升高均导致气孔的规则程度降低。此外,在相同的空间尺度下,远轴面的Lhat(d)值比近轴面小,说明小麦叶片远轴面的气孔分布比近轴面表现得更为规则。

3 讨论

3.1 CO₂浓度倍增和增温对气孔形态特征的影响

气孔是植物同外界环境进行水分和气体交换的重要传输通道,气孔对其数量多少、开口大小及其分布状况的调节功能是植物适应当前环境、抵御外界胁迫的一项重要机制^[19]。除了对短期环境变化响应的气孔运动外,长期的环境变化如气候变暖也可能会影响到单个气孔的大小、频度以及空间分布格局^[17-18]。多数研究表明,大气CO₂浓度的升高将导致植物体内细胞间CO₂浓度的增加,为维持细胞间CO₂分压低于大气CO₂,植物通过调节气孔开度或减少气孔数量来达到降低细胞间CO₂浓度的目的^[20]。然而,另有研究却发现植物的气孔密度与CO₂浓度的变化无相关性,提高CO₂浓度后植物的气孔变化不明显^[21]。Apel^[22]对9个不同物种的研究表明提高CO₂浓度使得5个物种的气孔密度均显著增加。本研究结果显示,增加CO₂浓度导致冬小麦近轴面和远轴面气孔密度均显著增加,但仅近轴面的气孔长度、宽度、面积和周长显著减少,远轴面没有显著变化,表明冬小麦叶片近轴面气孔对增加CO₂的响应可能比远轴面更加敏感。另外,当CO₂浓度增加时,小麦叶片近轴面的气孔形状指数降低,而远轴面没有发生变化,说明CO₂浓度对气孔形状指数的影响在近轴面和远轴面之间存在着明显的差异。CO₂浓度对冬小麦叶片不同轴面气孔形态特征的影响不一致,而这种非对称性的现象很有可能受到环境因子和遗传性信号的协同影响。

目前,有关增温对叶片气孔频度及大小等方面特征的影响还没有一致的结论。杨慧敏等^[23]研

究表明高温导致干旱程度加剧,气孔密度增加。张之为等^[24]发现黄瓜气孔密度、长度和宽度在高温处理下表现出先增加后减小的趋势。本研究发现,在增温处理下,小麦叶片远轴面的气孔长度、面积和周长均增加,气孔宽度的增加导致气孔形状指数的增大,表明气孔的开度增大可能有助于大气CO₂通过气孔进入叶片的内部,并快速扩散到相应的光合作用位点,使得叶片上气体交换的有效面积显著增加,从而提高冬小麦叶片的净光合速率。在近轴面,除了气孔长度和周长有略微的减小,气孔宽度、面积以及形状指数都跟远轴面的变化趋势一致,且比远轴面更加显著,这也在一定程度上说明,冬小麦近轴面气孔对增温的响应更加敏感。可以说,冬小麦在应对高温胁迫时采取了多种策略,从叶片结构和功能的不同水平都做出了调整,以有利于其进行正常的生理代谢和生长。另外,本研究多因素方差分析的结果表明,CO₂浓度和温度共同影响冬小麦的气孔长度、宽度、周长、面积和形状指数,表明冬小麦叶片的气孔特征不仅受遗传基因的调控^[25],还由外界环境的CO₂浓度和温度条件所决定^[26]。

3.2 CO₂浓度和增温对气孔空间分布格局的影响

植物叶片上气孔的空间分布格局由细胞的分裂和分化过程所决定,而细胞的分裂和分化会受到环境因素和遗传信号的调控影响^[27]。已有研究探讨了增温对植物气孔特征的影响,发现温度升高使得叶片气孔的空间分布格局变得更加规则,从而显著提高作物叶片的气体交换效率^[28]。CO₂浓度的变化也会对叶片气孔的空间分布格局产生明显的影响^[29-30]。本研究结果显示,对冬小麦进行CO₂浓度倍增和增温处理时,叶片气孔的空间分布格局存在差异,且不同轴面的气孔响应也有所不同。CO₂浓度和温度升高导致冬小麦近轴面的气孔分布更加规则,而远轴面气孔分布的规则程度却降低,表明冬小麦近轴面比远轴面具有更高的气体交换效率,即近轴面的气孔空间分布格局对提高叶片气体交换效率贡献更大。此外,同对照相比,增温使近轴面的Lhat(d)值减小20%,远轴面显著增加16%,表明近轴面的气孔分布状况对增温的响应比提高CO₂浓度更为敏感。

4 结论

CO₂浓度和温度影响气孔的分布可能是由于CO₂浓度升高和高温间接调控植物基因的表达,影响气孔的发生、分化和发育,最终使其在叶片

上的分布发生变化。通过研究 CO_2 浓度倍增和增温处理对冬小麦气孔特征的影响机理,得到如下结论:

(1)冬小麦在 CO_2 浓度倍增的条件下,通过显著增加近轴面的气孔密度和降低气孔形态参数来响应其变化,但近轴面和远轴面气孔对 CO_2 浓度升高的响应却存在较大差异。

(2)冬小麦通过增大气孔开度和提高气孔分布的规则程度来优化其进行气体交换的效率,从而降低高温胁迫伤害。

(3)较高 CO_2 浓度温度条件下,冬小麦叶片近轴面和远轴面均主要通过调整气孔的密度和分布来优化叶片的气体交换过程。

参考文献:

- [1] IPCC. Climate Change: The Physical Science Basis[R]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [2] Lin E, Xiong W, Hui J, et al. Climate change impacts on crop yield and quality with CO_2 fertilization in China[J]. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 2005, 360(1463): 2149–2154.
- [3] Niu S L, Wan S Q. Warming changes plant competitive hierarchy in a temperate steppe in northern China[J]. Journal of Plant Ecology, 2008, 1(2): 103–110.
- [4] 孙君艳,李淑梅,张淮,等.自然干旱条件下叶面喷施 Zn、Mo 肥对玉米光合特性的影响[J].东北农业科学,2016,41(1):9–13.
- [5] 闫伟平,赵洪祥,张丽华,等.半干旱区温度变化对不同密度玉米植株光合作用的影响[J].吉林农业科学,2015,40(5):14–20.
- [6] Kudo G, Suzuki S. Warming effects on growth, production, and vegetation structure of alpine shrubs: a five-year experiment in northern Japan[J]. Oecologia, 2003, 135(2): 280–287.
- [7] 单长卷,田雪亮.冬小麦水分生理特性对水分胁迫的响应[J].吉林农业科学,2007(6):16–21.
- [8] 郑玉龙,姜春玲,冯玉龙.植物的气孔发生[J].植物生理学报,2005,41(6):847–850.
- [9] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. Nature, 2003, 424: 901–908.
- [10] Taylor S H, Franks P J, Hulme S P, et al. Photosynthetic pathway and ecological adaptation explain stomatal trait diversity amongst grasses[J]. New Phytologist, 2012, 193: 387–396.
- [11] 孙晓东,贾娜,何鹏,等.干旱胁迫对陕北沙棘幼苗生长发育的影响[J].东北农业科学,2018,43(2):16–20.
- [12] 刘俊,郭志富.植物气孔发育分子机制研究进展[J].安徽农业科学,2015,43(35):12–15.
- [13] Qiang W Y, Wang X L, Chen T, et al. Variations of stomatal density and carbon isotope values of *Picea crassifolia* at different altitudes in the Qilian Mountains[J]. Trees, 2003, 17: 258–262.
- [14] 张存杰,王胜,宋艳玲,等.我国北方地区冬小麦干旱灾害风险评估[J].干旱气象,2014,32(6):883–893.
- [15] Robredo A, Pérez-López U, Hector Sainz de la Maza, et al. Elevated CO_2 alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59: 252–263.
- [16] 张瑞朋,付连舜,佟斌,等.大豆叶片光合作用与光强及二氧化碳的关系[J].吉林农业科学,2015,40(3):8–13.
- [17] Beerling D J, W G. Chaloner. The impact of atmospheric CO_2 and temperature change on stomatal density: observations from *Quercus robur* Lammas leaves[J]. Annals of Botany, 1993b, 71: 231–235.
- [18] 朱玉,黄磊,郑云普,等.高温对高丛越橘叶片气孔特征和气体交换参数的影响[J].果树学报,2016,33(4):444–456.
- [19] Zheng Y P, Xu M, Hou R X, et al. Effects of experimental warming on stomatal traits in leaves of maize (*Zea mays* L.)[J]. Ecology and Evolution, 2013, 3: 3095–3111.
- [20] 高春娟,夏晓剑,师恺,等.植物气孔对全球环境变化的响应及其调控防御机制[J].植物生理学报,2012,48(1):19–28.
- [21] Bettarini I, Vaccari F P, Migkietta F. Elevated CO_2 concert ratios and stomatal density: observations from 17 plant species growing in a CO_2 spring in central Italy[J]. Global Change Biology, 1998, 4(1): 17–22.
- [22] Apel P. Influence of CO_2 on stomatal numbers[J]. Biologia Plantarum, 1989, 31: 72–74.
- [23] 杨慧敏,王根轩.干旱和 CO_2 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.
- [24] 张之为,李晓静,白金瑞,等.高温条件下 CO_2 对黄瓜叶片光合速率和气孔特性的影响[J].作物杂志,2016(5):81–86.
- [25] Bergmann D C, Lukowitz W, Somerville C R. Stomatal development and pattern controlled by a MAPKK Kinase[J]. Science, 2004, 304: 1494–1497.
- [26] Kang S Z, Zhang F C, Hu X T, et al. Benefits of CO_2 enrichment on crop plants are modified by soil water[J]. Plant Soil, 2002, 238: 69–77.
- [27] Shpak E D, Mcabee J M, Pillitteri L J, et al. Stomatal patterning and differentiation by synergistic interactions of receptor kinases[J]. Science, 2005, 309: 290–293.
- [28] 朱玉,黄磊,党承华,等.高温对蓝莓叶片气孔特征和气体交换参数的影响[J].农业工程学报,2016,32(1):218–225.
- [29] Xu M. The optimal atmospheric CO_2 concentration for the growth of winter wheat[J]. Plant Physiol, 2015, 184: 89–97.
- [30] 李菲,刘亮,张浩,等. CO_2 浓度对大豆叶片气孔特征和气体交换参数的影响[J].作物学报,2018,44(8):1212–1220.

(责任编辑:刘洪霞)