

荒漠植物白刺叶片气孔性状对模拟增雨的响应

任 昱¹, 吴 波¹, 卢 琦^{1*}, 何 季¹, 刘明虎², 姚 斌¹

(1. 中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091; 2. 中国林业科学研究院沙漠林业实验中心, 内蒙古 磴口 015200)

摘要:为研究荒漠植物气孔性状对气候变化的响应以及对植物固碳能力的影响,根据内蒙古磴口多年平均降水量和植物生长规律,设计2个增雨时段(生长季前期与后期),每个时段设计2个增雨梯度(50%与100%),对天然白刺灌丛进行增雨实验,利用数码图像显微镜处理系统,研究叶片气孔大小、气孔密度及气孔导度等气孔性状对增雨的响应。结果表明:与对照相比,各增雨处理可以增加气孔长度、宽度与气孔导度,但孔密度减小,且叶片下表皮密度大于上表皮。相同增雨季节,100%处理对气孔大小、气孔密度及气孔导度的影响均高于50%处理,2个梯度间差异不显著;气孔大小与气孔导度对生长季前期增雨响应更敏感,气孔密度对不同生长季节增雨响应不明显;气孔性状之间存在一定的协调性。在未来降雨增加条件下,荒漠植物可以通过改变气孔性状(扩大气孔)通路来提高固碳能力。

关键词:白刺;气孔密度;气孔导度;气候变化;模拟增雨

中图分类号:S793.9

文献标识码:A

Responses of Stomatal Traits of Desert Plant *Nitraria tangutorum* Leaves to Artificially Simulated Precipitation

REN Yu¹, WU Bo¹, LU Qi¹, HE Ji¹, LIU Ming-hu², YAO Bin¹

(1. Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

2. The Experimental Center for Desert Forestry, Chinese Academy of Forestry, Dengkou 015200, Inner Mongolia, China)

Abstract: In order to study the responds of stomatal traits of desert plant to climate change and the effects on plant carbon sequestration capacity, the typical plants *Nitraria tangutorum* was chosen as research materials. According to annual average precipitation of Dengkou and the plant growth regulation, two precipitation enhancement period (early growing season and late growing season) were designed, each precipitation enhancement period with two rain enhancement gradient (50% and 100%), the artificial simulation of precipitation experiment to natural *N. tangutorum* shrubs was conducted. The stomata size, density and conductance of *N. tangutorum* leaves in different rainfall simulation treatment were studied with a Motic digital imaging microscope. The results showed that the precipitation treatments increased the stomata size (length and width) and stomata conductance of leaves compared with the control, on the contrary, the stomata density decrease in precipitation treatments, and the density of lower epidermis of leaves was greater than upper epidermis. For the same rainfall season, the effect on the stomata size, density and conductance in 100% treatment were higher than that of 50% treatment, however, no significant differences were found between the two gradient; the response of stomata size and stomata conductance of rainfall treatment in early growing season were more sensitive, while the response of stomata density was not obvious to rainfall treatment in different growing season; there was a certain coordination among stomatal traits. Under the conditions of the future

收稿日期: 2013-11-26

基金项目: 林业公益性行业科研专项(201104077)

作者简介: 任 昱, 博士研究生, 主要从事荒漠化防治研究. E-mail: nmryu@126.com

* 通讯作者: 研究员, 主要从事荒漠化防治研究. E-mail: luqi@caf.ac.cn

increase of rainfall, the carbon sequestration capacity of desert plants can be improved by changing stomatal traits (expanded stomatal channel).

Key words: *Nitraria tangutorum*; stomata density; stomata conductance, climate change; artificial simulation of rainfall

荒漠是典型的以水分为驱动因素的生态系统,水分是荒漠植物生存与生长的决定性因素。在全球气候变化的背景下,目前的研究结果及相关假设表明,未来我国西北干旱地区的降水量将出现不同程度的增加^[1-6],水分时空动态的不确定性也将增强^[6]。叶片是可塑性较大的器官,在植物进化过程中对环境变化比较敏感,植物叶片结构特征变化能反映环境因子的影响或植物对环境的适应^[7-9],环境变化常导致叶的长、宽及厚度和叶表面气孔等形态结构的适应与响应。植物结构的变化势必会影响生理生态功能的改变,因此,降雨量变化也会通过影响植物叶片的生理生态功能,从而对植物的固碳功能产生影响^[10]。在影响陆地植物固碳能力的机制中,生理代谢机制尤为重要,其中,CO₂施肥作用对光合效率的影响是现阶段研究的热点。光合作用是生态系统物质循环和能量流动的基础,植物主要通过光合作用进行碳固定,目前估测植物固碳能力的研究主要集中于单位叶面积的光合固碳效率^[10-12]。CO₂作为光合作用的原料,进入叶片的通过量是由气孔来调节的,因此,气孔性状(大小、形态、密度、导度等)与光合作用密切相关。近年来,用植物叶片气孔性状来反映气候环境变化对植物的影响已逐渐成为生态研究的热点之一,了解植物气孔性状对环境因子的响应对于了解植物如何应对全球气候变化具有重要的意义^[13-14]。

荒漠作为陆地生态系统的重要内容之一,占陆地面积的33.4%,因此,荒漠碳汇在陆地生态系统碳汇估计中的作用也不可忽略^[15]。为研究荒漠植物气孔性状对未来气候变化尤其是对降雨增加的响应及对固碳能力的影响,本研究采用环境变化梯度法,设计不同增雨季节及不同增雨梯度,以典型荒漠植物白刺为研究对象,研究不同增雨处理下白刺叶片气孔大小、密度及导度等性状的变化情况及气孔性状之间的相关性,探讨荒漠植物气孔性状与气候变化的关系,为荒漠植物固碳能力对未来气候变化的响应与适应机制提供参考依据。

1 研究区概况

研究区位于中国林业科学研究院沙漠林业实

验中心第二实验场(106°09′~107°10′E,40°09′~40°55′N)。研究区属于温带荒漠大陆性气候,年均温8.2℃,多年平均降水量约145 mm,主要集中在6—8月。地带性土壤发育不完全,显域性土壤为灰漠土和棕钙土,隐域性风沙土为其主要类型。该区的地貌类型以固定沙丘为主,研究区内分布着大小不一的白刺沙包。优势物种主要有白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr)、油蒿(*Artemisia ordosica* Krasch)等灌木,伴生有沙鞭(*Psammochloa villosa* (Trin) Bor)、沙蓬(*Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq.)、猪毛菜(*Salsola collin* Botsch.)、钩刺雾冰藜(*Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze)、狗尾草(*Setaria viridis* (L.) Beauv)等1年生和多年生草本植物。

2 试验方法

2.1 试验设计

根据该地区多年平均降水量145 mm来确定人工增雨方案。为研究白刺叶片气孔性状对不同生长季节及不同增雨量的响应,本试验设计2个增雨时间及2个增雨梯度,共设置4个增雨处理,即不同月份分别对同一样地进行增雨,增雨量为当地多年平均年降雨量的50%和100%。对照和每个处理各4个重复,共20个试验样地。

依据试验设计将样地命名为A(对照,0)、B(5月25日—7月11日,50%)、C(5月25日—7月11日,100%)、D(7月25日—9月11日,50%)、E(7月25日—9月11日,100%)(本文定义B、C处理为生长季前期增雨;D、E处理为生长季后期增雨)。增雨处理详见表1。

表1 2013年人工模拟增雨时间(月-日)及增雨量

增雨处理	每次增雨量/mm	每年增雨量/mm	增雨时间(月-日)			
B	18.1	72.5	05-25	06-11	06-25	07-11
C	36.3	145.0				
D	18.1	72.5	07-25	08-11	08-25	09-11
E	36.3	145.0				

2.2 试验样地选择

每个试验样地为一个直径12 m的圆形,面积

113.04 m²,每个样地中间有一个天然生长的白刺沙包,高度1~2 m。为减少样地之间的相互干扰,样地之间的间隔至少5 m(图1)。增雨设备主体为全光照喷雾装置,增雨时间为6:00—10:00,增雨用水取自样地附近的水井。由于灌木植物的年龄难以确定,因此,在选择样地时尽量选择生长状况相似、大小近似的白刺沙包,各样地土壤条件、环境条件相同。

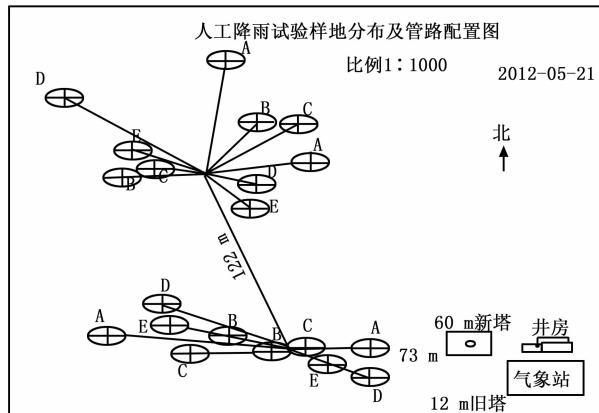


图1 样地布设图

2.3 材料选取及临时装片制备

为研究不同增雨处理对白刺叶片气孔性状的影响,于2013年6月18日、7月18日、8月18日、9月18日8:00—10:00进行采样,采样时间确定为增雨后第7天,是因为降雨后土壤水分在植物根吸收第7天左右开始反馈到植物^[16]。从各样地中随机选取枝条并做标记,带回室内及时浸水,保证叶片活性。为防止气孔变形,迅速从每个新鲜枝条上选取3片健康、成熟的叶片,用透明指甲油印迹法制片^[17],制成临时装片,于数码图像显微镜下进行观测。

2.4 气孔性状的观测

气孔密度和形态特征的观测利用 bresser LCD 数码显微镜 TM 100。图像处理采用可自动显示测量结果的 IPP6.0 软件。

每个处理各制3个临时装片于10X数码显微镜下拍照观测气孔密度。每一装片上按照从叶尖到叶柄的顺序等距选取10~15个视野拍摄图像并保存,统计每幅图片上的气孔密度(个·mm⁻²)。每个处理各制3个临时装片于40X数码显微镜下拍照观测气孔形态特征。每一装片上按照从叶尖到叶柄的顺序等距捕捉20幅图像拍照并保存,测量每幅图片上的气孔长度、宽度。

采用 Li-6400xt 便携式光合测定系统分析仪,在每个样地白刺沙包中上部选择2~3片成熟、健康的叶片,测定白刺的气孔导度(G_s)。测量之前,将待测叶片置于1600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强下诱导30 min,测定时间为8:00—10:00。

2.5 土壤含水量

用土钻在每个试验样地内白刺沙包顶部取土,取样深度分为0~10、10~30、30~50 cm。将土装入自封袋,封口。带回试验室105℃烘箱内烘干24 h,称质量并计算土壤含水量,文中土壤含水量为生长季各层平均含水量。

2.6 数据分析与处理

利用 SPSS16.0 软件,对不同增雨处理下叶片气孔性状进行单因素方差分析,如差异显著则采用 LSD 法进行多重比较($P < 0.05$)。

3 结果与分析

3.1 试验样地天然降水量与土壤含水量

试验样地天然降水量数据来源于中国林业科学研究院沙漠林业实验中心第二实验场气象南站,由于增雨实验只在白刺生长季进行,因此,只对生长季内的天然降水量进行统计(图2)。试验样地天然降水量主要集中在6—7月,占生长季降水量的79.5%。2013年生长季天然降水量为73.5 mm,低于试验设计的多年平均降水量(研究区多年平均降水量为145 mm。),西北干旱地区降水量的波动性及不确定性可能是导致降水量变化的原因。白刺叶片气孔性状是在以上天然降水背景条件下进行测定的。

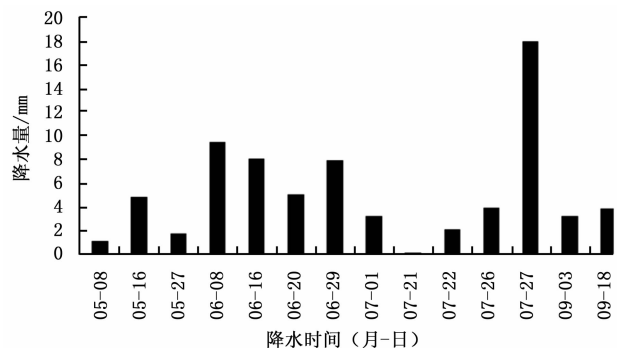


图2 2013年样地生长季天然降水量

在已有的研究中,以0~50 cm土体作为指示根层来研究根表关系有一定代表性^[18],本文将0~50 cm土体分为3层进行分析(表2)。不同增雨处理下各层土壤含水量都高于对照,同时,同一处理土壤含水量随取样深度的增加而增加。

表2 2013年样地不同深度的土壤含水量 %

增雨处理	土壤深度/cm		
	0~10	10~30	30~50
A	0.30 ± 0.08a	0.47 ± 0.02a	0.52 ± 0.03a
B	0.31 ± 0.03a	0.74 ± 0.11b	1.78 ± 0.11b
C	0.33 ± 0.01a	0.69 ± 0.06b	1.89 ± 0.17b
D	0.49 ± 0.09a	0.89 ± 0.16b	1.73 ± 0.13b
E	0.47 ± 0.08a	0.96 ± 0.34b	1.39 ± 0.15b

注:小写字母代表同一土层深度不同增雨处理之间的差异,不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

3.2 不同增雨处理下白刺叶片气孔形态变化

对对照地(A)及各增雨处理(B、C、D、E)的白刺叶片下表皮气孔分布与形态特征见图3。图3为9月18日不同增雨处理白刺叶片下表皮气孔形态,由图3可知:无论增雨与否,白刺叶片气孔形态为长椭圆形,保卫细胞为肾形,表面平滑,外具同心环绕的细条纹状纹饰;气孔器类型为无规则型,几个普通的表皮细胞不规则地围绕着气孔,外拱盖单层,内缘平滑或稍具波状弯曲;气孔壁出现角质条纹特征,近气孔间隙的壁厚,背气孔间隙的壁薄。增雨处理后单位叶面积气孔增大,有利于植物内部空间和外部

空间的水汽交换。上表皮气孔形态特征同下表皮,在此不再赘述。

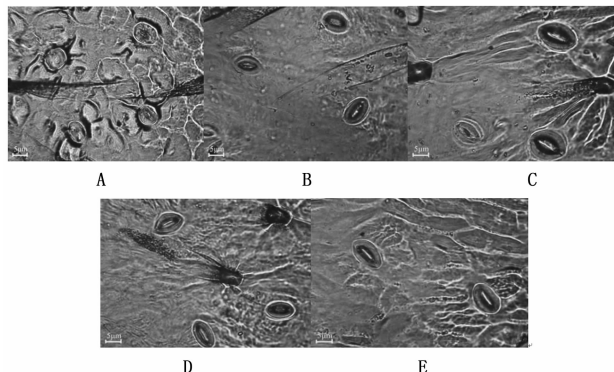


图3 不同增雨处理白刺叶片下表皮气孔形态

3.3 不同增雨处理下白刺叶片气孔大小的变化

表3为不同增雨处理下白刺叶片下表皮的气孔长宽变化,与对照相比,各增雨处理均可增加白刺叶片气孔的长度与宽度。与对照相比,增雨可以显著增加气孔长度($P < 0.05$),但是增雨处理的气孔宽度与对照的差异不显著($P > 0.05$)。无论生长季前期增雨还是后期增雨,100%处理白刺叶片气孔大小的影响高于50%处理,二者差异不显著($P > 0.05$)。

表3 2013年不同增雨处理不同时间白刺叶片下表皮气孔大小

增雨处理	增雨时间(月-日)							
	06-18		07-18		08-18		09-18	
	长度	宽度	长度	宽度	长度	宽度	长度	宽度
A	7.35 ± 0.19a	5.46 ± 0.10a	6.95 ± 0.23a	5.79 ± 0.10a	8.38 ± 0.16a	5.91 ± 0.08a	8.81 ± 0.23a	6.56 ± 0.11a
B	9.52 ± 0.37b	5.56 ± 0.14a	10.07 ± 0.18b	6.90 ± 0.10a	9.45 ± 0.21b	6.24 ± 0.13a	12.29 ± 0.21b	7.85 ± 0.14a
C	10.25 ± 0.20b	6.42 ± 0.17a	10.68 ± 0.21b	7.00 ± 0.17a	10.54 ± 0.32b	6.46 ± 0.21a	11.42 ± 0.20b	6.92 ± 0.11a
D	9.61 ± 0.28b	5.77 ± 0.19a	9.68 ± 0.15b	6.42 ± 0.11a	10.13 ± 0.14b	6.08 ± 0.08a	12.03 ± 0.25b	6.79 ± 0.15a
E	9.46 ± 0.15b	4.84 ± 0.07a	9.52 ± 0.18b	5.13 ± 0.09a	10.21 ± 0.18b	5.98 ± 0.09a	12.23 ± 0.19b	6.86 ± 0.11a

注:小写字母为同一天不同增雨处理气孔长度(宽度)的差异,不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

生长季前期增雨,B处理与C处理(平均值)气孔长度净增加值(B-A,下同)分别为2.64、3.32 μm ;气孔宽度净增加值分别为0.56、1.09 μm 。生长季后期增雨,D处理与E处理气孔长度净增加值分别为2.49、2.63 μm ;气孔宽度净增加值分别为0.19、0.20 μm 。与气孔宽度相比,气孔长度对增雨响应更明显。相同增雨梯度,不同增雨季节,B处理与C处理对气孔长度与宽度净增加值的影响分别高于D处理与E处理,表明白刺叶片气孔大小对生长季前期增雨更敏感。

3.4 不同增雨处理下白刺叶片气孔密度的变化

适度的水分亏缺可以增加植物气孔密度^[9]。与增雨处理相比,气孔密度表现为上升,这是因为通过抑制表皮细胞伸长使叶片面积减小,而整个叶片的

气孔总数不变,除7月18日上表皮外,对照白刺叶片上表皮与下表皮气孔密度均高于各增雨处理($P < 0.05$)(表4)。相同增雨季节,不同增雨处理对气孔密度的影响差异不显著($P > 0.05$)。不同增雨季节,相同增雨梯度间气孔密度基本没有变化,表明生长季前期增雨与生长季后期增雨对白刺叶片气孔密度的影响很小。对照与各增雨处理下白刺叶片下表皮气孔密度都高于上表皮,但差异不显著($P > 0.05$)。

3.5 不同增雨处理下白刺叶片气孔导度的变化

气孔导度(G_s)表示气孔张开的程度,影响植物光合作用、呼吸作用及蒸腾作用。气孔导度是气孔运动的最重要生理指标,因为气孔可以根据环境条件的变化来调节自己开度的大小而使植物在损失水

表 4 2013 年不同增雨处理不同时间白刺叶片气孔密度

个 · mm⁻²

增雨处理	增雨时间(月-日)							
	06-18		07-18		08-18		09-18	
	上表皮	下表皮	上表皮	下表皮	上表皮	下表皮	上表皮	下表皮
A	137 ± 2a	145 ± 3a	127 ± 4a	137 ± 3a	134 ± 4a	143 ± 2a	124 ± 2a	133 ± 2a
B	121 ± 3b	135 ± 5b	115 ± 2b	124 ± 2b	117 ± 1b	122 ± 2b	114 ± 1b	121 ± 1b
C	120 ± 3b	124 ± 4b	116 ± 2b	125 ± 2b	110 ± 2b	113 ± 2b	105 ± 1b	120 ± 2b
D	135 ± 6a	140 ± 4a	127 ± 2a	135 ± 5a	113 ± 2b	127 ± 6b	115 ± 3b	124 ± 3b
E	131 ± 3a	144 ± 7a	131 ± 7a	135 ± 5a	110 ± 3b	124 ± 5b	114 ± 3b	122 ± 3b

分较少的条件下获取最多的 CO₂。由图 4 可知:不同生长季节增雨,各增雨处理下白刺叶片气孔导度与对照均存在显著差异 ($P < 0.05$),且相同增雨季节的 2 个增雨处理的差异不显著 ($P > 0.05$)。就相同增雨梯度,不同生长季节而言,白刺叶片气孔导度对生长季前期增雨反应更敏感。

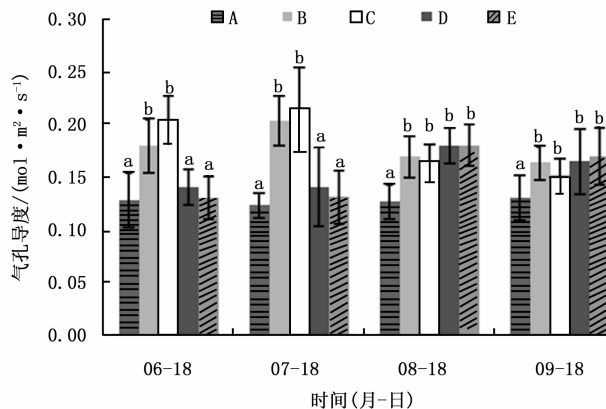


图 4 2013 年不同增雨处理白刺叶片气孔导度 (小写字母代表同一天不同处理之间的差异)

3.6 气孔性状之间的关系

由于气孔不同性状之间是互相相关的,因此,需要开展不同气孔性状变化协同性方面的研究。通过对照与不同增雨处理白刺叶片气孔性状的相关分析(表 5)可知:气孔长度与宽度呈显著正相关;气孔长度、宽度与气孔密度呈负相关,而与气孔导度均呈显著正相关;气孔密度与导度呈负相关。气孔性状之间的相关性说明在单位叶面积内,气孔大小、密度与导度之间存在着一定的协调性,气孔越大,密度越小,导度越大,且气孔导度主要受气孔大小的影响。

表 5 白刺叶片气孔性状之间的相关性

	长度	宽度	密度	导度	样本数/个
长度	1				750
宽度	0.543 **	1			750
密度	-0.133	-0.176 *	1		480
导度	0.230 *	0.235 *	-0.790	1	80

注: ** 表示 0.01 水平显著相关; * 表示 0.05 水平显著相关。

4 结论与讨论

气孔性状由植物自身的遗传特性决定的同时,也是适应生长环境的结果,体现了植物对环境的适应性及气孔性状的可塑性。增雨后土壤水分通过气孔所造成的水蒸发产生的吸力使根吸收的水运输到叶子,因此,土壤水分的有效性是影响白刺叶片气孔特征的重要因素。

增雨处理后,白刺叶片表皮气孔的长度和宽度均有所增加,气孔长度对增雨处理的响应更加明显。与对照相比,各增雨处理白刺叶片上下表皮气孔密度显著降低 ($P < 0.05$)。中度的水分亏缺会导致植物气孔密度增加^[19],前人研究结果也显示^[20-21],在土壤水分降低的条件下,山楂 (*Crataegus pinnatifida* Bunge)、羊草 (*Leymus chinesis* (Trin.) Tzivel) 和普通小麦 (*Triticum aestivum* Linn.) 的气孔密度增大,气孔的长、宽明显减小,本文研究结果也证明了这一点。陆生植物叶片的上下表皮都可能分布,白刺叶片上表皮密度约为 130 个 · mm⁻²,下表皮气孔密度约为 140 个 · mm⁻²,上表皮接受阳光,水分散失快,所以上表皮少,上下表皮密度差异是由荒漠植物自身的气孔特征决定,这个结果符合阳生植物叶片气孔分布。增雨可以显著增加白刺叶片气孔导度,因为当保卫细胞吸水膨胀时,细胞向外弯曲,气孔张开程度增大,导度增加。

相同增雨季节,不同增雨处理白刺叶片气孔大小、密度及导度与对照均存在显著差异,气孔性状对 100% 处理响应更明显。对不同增雨季节,相同增雨梯度而言,气孔大小及气孔导度在生长季前期对水分的响应更敏感。对于荒漠植物而言,生长季前期是植物生长旺盛的季节,各种机能都处于活跃状态,在有水分补充的条件下,保卫细胞充水拉伸,气孔张开,进而增大了水汽通路,利于提高光合作用进行物质积累,促进植物生长。由于植物叶片面积在达到成熟总叶面积的 35% 时,90% 的气孔已经形成,而

本文研究的叶片为已经成熟的叶片,气孔在叶片的分布已基本定型,因此,生长季前后增雨对白刺叶片气孔密度基本没有影响。增雨后,各气孔性状之间具有一定的协调性。综上所述,在未来降雨增加的背景下,白刺叶片能够改变其气孔性状来适应环境的变化,同时气孔性状的改变增大 CO₂ 进入植物的通路,进而提高植物的固碳能力。

在影响气孔性状的众多因素当中,CO₂ 浓度与气孔性状的关系普遍受到重视^[15,20,22]。CO₂ 浓度在影响全球气候变化的同时,也通过影响植物光合能力进而影响植物的固碳能力,即光合原料增加使得光合能力增强,固碳能力随之增加。气孔性状在受到 CO₂ 浓度影响的同时,也受到水分因素的影响^[23-24],未来我国干旱地区气候将由暖干向暖湿转变,降水增加,气孔性状也随之发生变化,与 CO₂ 的施肥作用不同,气孔性状通过增大气体通路来提高光合能力,增加固碳能力。因此,未来在 CO₂ 的施肥作用及降雨增加后的气孔通路增大的条件下,荒漠植物的固碳能力在一定程度上将会显著增加;但气孔性状的变化不仅与大气 CO₂ 浓度及水分有关,温度、光照等其它环境因素也对气孔性状产生影响,要真正了解气孔性状对环境因子变化的响应,还需要研究多因子交互作用对植物气孔性状的影响机理,揭示植物气孔性状对环境因子的响应及对植物固碳能力的影响。

参考文献:

- [1] Parry M L, Canziani O F, Palutikof J P. IPCC. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation, and Vulnerability[C]. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 2007.
- [2] 施雅风,沈永平,胡汝骥. 西北气候由暖干向暖湿转型的信号、影响和前景初步探讨[J]. 冰川冻土,2002,24(3):219-226.
- [3] 施雅风,沈永平,李栋梁,等. 中国西北气候由暖干向暖湿转型的特征和趋势探讨[J]. 第四纪研究,2003,23(2):152-164.
- [4] Gao X J, Zhao Z C, Ding Y H, *et al.* Climate change due to greenhouse effects in China as simulated by regional climate model[J]. *Advance in Atmosphere Science*,2001,18:1224-1230.
- [5] 王 英,曹明奎,李克让. 全球气候变化背景下中国降水量空间格局的变化特征[J]. 地理研究,2006,25(6):1031-1040.
- [6] 杨建平,丁永建,陈仁升,等. 近 40a 中国北方降水量与蒸发量变化[J]. 干旱区资源与环境,2003,17(2):6-11.
- [7] 王勋陵,王 静. 植物的形态结构与环境[M]. 兰州:兰州大学出版社,1989:105-138.
- [8] 李芳兰,包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. 植物学通报,2005,22(Z):118-127.
- [9] 蔡志全,齐 欣,曹坤芳. 七种热带雨林树叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强度的响应[J]. 应用生态学报,2004,15(2):201-204.
- [10] 李玉强,赵哈林,陈银萍. 陆地生态系统碳源与碳汇及影响机制研究进展[J]. 生态学杂志,2005,24(1):37-42.
- [11] DeLucia E H, Hamilton J G, Naidu S L, *et al.* Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO₂ enrichment[J]. *Science*, 1999,284:1177-1179.
- [12] 朱燕华,康宏樟,刘春江. 植物叶片气孔性状变异的影响因素及研究方法[J]. 应用生态学报,2011,22(1):250-256.
- [13] 杨世杰. 植物生物学[M]. 北京:科学出版社,2000.
- [14] Woodward F I. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre industrial level[J]. *Nature*,1987,327:617-618.
- [15] Fang J, Chen A, Peng C, *et al.* Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998[J]. *Science*, 2001,292:2320-2322.
- [16] 朱雅娟,贾子毅,吴 波,等. 模拟增雨对荒漠灌木白刺枝叶生长的促进作用[J]. 林业科学研究,2012,25(5):626-631.
- [17] 郑淑霞,上官周平. 近一世纪黄土高原区植物气孔密度变化规律[J]. 生态学报,2004,24(11):2457-2464.
- [18] 刘苏峡,邢 博,袁国富,等. 中国根层与表层土壤水分关系分析[J]. 植物生态学报,2013,37(1):1-17.
- [19] Xu Z Z, Zhou G S. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008,59:3317-3325.
- [20] 杨惠敏,王根轩. 干旱和 CO₂ 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.
- [21] 张大鹏,水稻叶片气孔的研究[J]. 福建农学院学报,1989,18(3):302-307.
- [22] 马清温,李凤兰,李承森. 气孔参数与大气 CO₂ 浓度的相关性及其影响因素[J]. 西北植物学报,2004,24(11):2020-2024.
- [23] 许振柱,周广胜. 陆生植物对全球变化的适应性研究进展[J]. 自然科学进展,2003,13(2):113-120.
- [24] 蒋高明,韩兴国. 大气 CO₂ 浓度升高对植物的直接影响—国外十余年来模拟实验研究之主要手段及基本结论[J]. 植物生态学报,1997,21(6):489-502.