西北植物学报，2021，41(11)：1893－1899
Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.

doi：10.7606/j.issn.1000-4025.2021.11.1893 http://xbzwxb.alljournal.net

黄龙山林区不同演替时期典型树种光诱导的气孔动力学研究

赵霖玉[1]，李秧秧[2*]

（1 西北农林科技大学 林学院，陕西杨陵 712100；2 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室，西北农林科技大学 水土保持研究所，陕西杨陵 712100）

摘　要：光诱导的气孔动力学响应快慢是影响植物叶水分利用效率的重要因素，为探索黄土高原不同演替阶段树种水分利用效率差异的生理机制，该研究以黄龙山林区典型树种（演替早期种山杨和白桦、演替后期种辽东栎）的幼龄实生苗为材料，采用盆栽试验，研究了叶片光诱导的气孔导度动力学参数差异及其与气孔特征、叶长期水分利用效率的关系。结果表明：(1)山杨和白桦气孔开放过程中气孔导度(g_s)增加的时间常数(K_i)小于辽东栎，但气孔关闭过程中气孔导度降低的时间常数(K_d)则大于辽东栎，表明山杨和白桦气孔开放更快，而辽东栎的气孔关闭更快。同时，气孔开放过程中山杨和白桦的 g_s 响应幅度均大于辽东栎，气孔关闭过程中山杨的 g_s 响应幅度亦大于辽东栎。(2)3 种树种中，辽东栎的气孔密度最大，气孔最小，气孔指数最大，辽东栎气孔特征无法解释其慢速的气孔开放过程。(3)山杨和白桦具有高的光合速率、最大羧化效率和最大电子传递速率，3 种树种碳同位素比率($\delta^{13}C$)表征的长期水分利用效率表现为山杨＞白桦＞辽东栎。研究认为，演替早期种山杨和白桦的高水分利用效率与其快速的气孔开放有关，而演替后期种辽东栎快速的气孔关闭并未增加其水分利用效率，且长期水分利用效率低于山杨和白桦，可能与辽东栎慢速的气孔开放限制了其光合速率有关。

关键词：演替树种；气孔导度动力学；气孔特征；水分利用效率

中图分类号：Q945.79　　**文献标志码**：A

Light-induced Stomatal Dynamics in Typical Trees of Different Succession Stages in Huanglong Mountain Forest Region

ZHAO Linyu[1], LI Yangyang[2*]

(1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The rapidity of stomatal response to dynamic irradiance is one of important factors affecting leaf water use efficiency. In order to explore the physiological mechanism of water use efficiency variation in trees from different succession stages, we studied the light-induced stomatal conductance (g_s) dynamics and their relation with stomatal traits and leaf long-term water use efficiency in seed-planted seedlings of three species (early succession stage species: *Populus davidiana* and *Betula platyphylla*, and late succession species *Quercus liaotungensis*) native to Huanglong Mountain forest region using a pot experiment. Results showed that, (1) time constant during stomatal opening (K_i) in *P. davidiana* and *B. platyphylla* was shorter than that in *Q. liaotungensis*, but time constant during stomatal closing (K_d) in

收稿日期：2021-08-21；**修改稿收到日期**：2021-10-25

基金项目：中国科学院先导性项目 B 类子课题(XDB20020202)

作者简介：赵霖玉(1997－)，女，在读硕士研究生，主要研究方向为植物气孔动力学研究。E-mail：zly180625@126.com

＊通信作者：李秧秧，研究员，研究方向为植物生理生态。E-mail：yyli@ms.iswc.ac.cn

P. *davidiana* and *B*. *platyphylla* was longer than that in *Q*. *liaotungensis*, reflecting that stomata open faster in *P*. *davidiana* and *B*. *platyphylla*, and close faster in *Q*. *liaotungensis*. *P*. *davidiana* and *B*. *platyphylla* had larger g_s response amplitude than *Q*. *liaotungensis* during stomatal opening, and *P*. *davidiana* had larger g_s response amplitude than *Q*. *liaotungensis* during stomatal closing. (2) *Q*. *liaotungensis* had the largest stomatal density, smallest stomatal size and biggest stomatal index among three species, stomatal traits in *Q*. *liaotungensis* could not explain its slower stomatal opening response. (3) *P*. *davidiana* and *B*. *platyphylla* had higher photosynthetic rate, maximum carboxylation velocity, maximum electron transport rate, long-term water use efficiency indicated by leaf $\delta^{13}C$ exhibited as *P*. *davidiana* > *B*. *platyphylla* > *Q*. *liaotungensis*. The results show that higher water use efficiency in *P*. *davidiana* and *B*. *platyphylla* was partly attributed to their rapid stomatal opening, while rapid stomatal closing in the late succession species *Q*. *liaotungensis* did not enhance its water use efficiency, and the long-term water use efficiency is lower than that of *P*. *davidiana* and *B*. *platyphylla*, which may be related to the slow stomatal opening of *Q*. *liaotungensis* limiting its photosynthetic rate.

Key words: trees during succession; stomatal conductance dynamics; stomatal traits; water use efficiency

光是影响气孔开闭的主要环境因子。自然界中植物由于叶片遮挡、云层覆盖和太阳倾角的变化,用于光合作用的光量子强度(PPFD)一直在发生变化。在弱光→强光诱导的气孔开放过程中,气孔导度(g_s)对光强变化的响应通常比光合速率(A)慢一个数量级,从而导致 g_s 直接限制 A;而在强光→弱光诱导的气孔关闭过程中,慢速气孔关闭导致水分的无效损失,最终影响植物的生产力和水分利用效率[1-3]。因此,加快光诱导过程中 g_s 的响应可能是提高植物生产力和水分利用效率的一条有效途径。

不同物种[3-5]、同一物种不同基因型[6-9]或同一物种不同生长发育阶段[10]光诱导的 g_s 动力学响应过程存在明显差异。此外,植物生长的环境条件,如土壤水分、光照、大气 CO_2 浓度和相对湿度等亦影响其光诱导的 g_s 动力学响应过程[7-8,10-11]。目前,关于植物光诱导的 g_s 动力学变化机制并不清楚,一般认为 g_s 响应快慢与气孔特征(如保卫细胞类型、气孔密度和大小等)有密切的关系。具有哑铃型保卫细胞的植物其 g_s 响应速率快于具有肾形保卫细胞的植物[3],斑克木属植物中具有小气孔和高气孔密度的植物种具有更高的 g_s 增加速率,且小气孔种达到响应幅度 50% 所需的时间更短[4]。但气孔特征无法解释在一系列植物上发现的气孔关闭速率和气孔大小无关[5,12]及具有肾形保卫细胞的不同物种间气孔动力学的差异[3],这表明其他因素,如保卫细胞结构(如细胞骨架和细胞壁弹性)及生物化学因素(如转运体或离子通道的数量和活性等)等可能在光诱导的 g_s 动力学反应中起着十分重要的作用。

光和水分是影响黄土高原地区植被演替的主要因素,研究表明,植被演替早期种一般具有高的光合速率和水分利用效率(WUE)[13-15],尽管也有相反的报道[16]。这种高光合速率和高 WUE 有利于演替早期种进行快速生长及适应演替早期开放的光环境。演替早期种高的 WUE 是否与其快速的光诱导气孔动力学有关尚不清楚。对热带雨林 2 种演替早期种和 9 种演替后期种光诱导气孔动力学的研究表明,2 种演替早期树种的气孔开放速率和 $T_{50\%}$(达到稳态气孔导度 50% 所需时间)分别为 0.06~0.26 mmol·m^{-2}·s^{-2} 和 5~14 min,而 9 种演替后期种的气孔开放速率和 $T_{50\%}$ 分别为 0.06~0.12 mmol·m^{-2}·s^{-2} 和 5~17 min,不同演替位树种的气孔开放速率和 $T_{50\%}$ 存在重叠,并未因演替位的不同而存在差异[17]。在受水分限制的黄土高原地区植被演替中演替早期种和后期种的气孔动力学是否亦如此尚不清楚。为此,本研究对黄土高原黄龙山林区 3 种不同演替阶段树种幼苗光诱导的气孔动力学进行了探讨,试图回答以下问题:1)不同演替阶段树种光诱导的气孔动力学参数是否存在差异? 2)这种动力学参数差异是否与其气孔特征有关? 3)不同树种光诱导的气孔动力学差异是否可以解释其水分利用效率的差异? 对这些问题的回答,有助于阐释黄土高原地区不同演替阶段树种水分利用效率差异的生理基础,从而为半干旱区树种选择和水分调控提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验用树种为黄龙山林区演替早期种山杨(*Populus davidiana*)和白桦(*Betula platyphylla*)以及演替后期种辽东栎(*Quercus liaotungensis*)的

实生苗，采用盆栽试验，在陕西杨陵西北农林科技大学水土保持研究所盆栽试验场进行。2021 年 3 月下旬在陕西黄龙县蔡家川林场挖取 3 种树种的实生苗（1～3 年生），每种树种大约 15 株，带回到西北农林科技大学水土保持研究所。挑选生长均一的实生苗栽植于塑料盆中，试验用土为蔡家川林场林地表层土壤，其土壤容重、有机质、全 N、碱解 N 和 Olsen-P 含量分别为 1.26 g·cm^{-3}、12.56 g·kg^{-1}、1.05 g·kg^{-1}、78.26 mg·kg^{-1} 和 30.5 mg·kg^{-1}。土壤经风干、粉碎过筛后装入塑料盆（上底内径 28.5 cm、下底内径 21.0 cm、高 24.5 cm），每盆装土 14 kg，栽植树苗 1 株，每个树种栽植 10 盆。3 种树种幼苗于 2021 年 3 月 25 日栽种，然后浇水至田间最大持水量。山杨和白桦 4 月初开始萌发生长，辽东栎 4 月中旬开始萌发生长。在生长过程中，土壤含水量一直维持在田间持水量的 75%～85%，每隔 2 周，用 Hoagland 营养液进行养分补充，每次补充 500 mL 完全 Hoagland 营养液。于 2021 年 6 月 20 日（生长约 2 个多月后）每个树种挑选无病虫害的健康株 8 株，对冠层上部完全展开的成熟叶进行气孔导度动力学、气孔特征、光合能力和碳同位素分辨率（$\delta^{13}C$）等的测定。

1.2　测定项目及方法

1.2.1　气孔导度动力学参数　使用 LI-6400 便携式光合作用系统（Li-COR，Lincoln，USA）测定最上部完全展开叶的气孔导度动力学参数。植物在室内恒定环境下提前适应一晚，整个测量过程按照 McAusland 等[3]的光诱导方法，涉及从弱光→强光诱导的气孔开放过程和从强光→弱光诱导的气孔关闭过程。即叶片先在 100 μmol·m^{-2}·s^{-1}PPFD 下平衡至 A 和 g_s 达到稳定状态（一般持续 0.5 h），然后将光强增加到 1 200 μmol·m^{-2}·s^{-1} 持续测定 1 h 后，再返回至 100 μmol·m^{-2}·s^{-1} 直至新的稳定状态（0.5 h 左右）。测定时叶室条件设置为：叶温 25 ℃，CO_2 浓度 400 μmol·mol^{-1}，相对湿度 60%。整个测定过程在生长箱中进行，使用自动打点每隔 30 s 记录一次数据。考虑到植株昼夜生理节律的影响，所有测量均在 8:00～15:00 之间进行。每个处理重复 4 次。

1.2.2　气孔解剖特征　测量完叶片气体交换参数后的叶片用来进行气孔解剖特征的测定，采用指甲油印迹法制成临时装片保存备用，每一片叶下表面 2 个装片。用显微数码相机进行图片拍摄，每个装片观察 4 个视野，用 Image J 软件测量；气孔密度（SD）和表皮细胞密度的观测在 100×镜下进行，气孔长（保卫细胞长度，SL）、气孔宽（垂直于气孔长的保卫细胞最大宽度，SW）和气孔面积（SA）的观测在 400×镜下进行，每片叶下表面气孔形态特征的观测不少于 60 个气孔。依据测定数据计算气孔指数[SI，气孔密度/（气孔密度＋表皮细胞密度）×100%][7]，表征气孔数占叶表面细胞总数的百分比。

1.2.3　叶片光合能力及 $\delta^{13}C$ 值　在剩余 4 株中与叶气体动力学参数测定相同位置选择叶片，进行 CO_2 响应曲线测定。CO_2 由 LI-6400 光合仪携带的小气瓶提供，其设置梯度为 400、300、200、100、50、200、400、600、800、1 000、1 200、1 500 和 1 800 mol·mol^{-1}，测定前先在饱和光强下诱导 30 min，测定过程中维持光强 1 200 μmol·m^{-2}·s^{-1}，叶温大约 25 ℃，相对湿度 50%～60%。利用 Sharkey 等的方法[18]求得最大羧化速率（V_{cmax}）和最大电子传递速率（J_{max}），连同大气 CO_2 浓度下（400 μmol·mol^{-1}）的光合速率（A_{air}）来表征植物叶片的光合能力。测定结束后采集叶片扫描测量叶面积，然后在 75 ℃下烘干至恒重，称其干重，叶干重与叶面积之比即为比叶重（LMA）。烘干样粉碎过筛后，用 MAT-251 型质谱仪（美国 Finnigan 公司）测定叶片的 $^{13}C/^{12}C$ 比，并以 PDB（Pee Dee Belemnite）为标准计算叶片 $\delta^{13}C$，质谱仪分析精度为 ±0.2‰。所有测定重复 4 次。质谱仪测定的叶片 $\delta^{13}C$ 可间接反映 C_3 植物水分利用效率的大小，该值越大，叶长期水分利用效率越大。

1.3　数据分析

1.3.1　气孔导度动力学模型及参数　采用常用的指数曲线对气孔的开放与关闭过程进行模拟[18]：

气孔开放过程：$g_s = g_{smax} + (g_{smin} - g_{smax})e^{-t/K_i}$　（1）

气孔关闭过程：$g_s = g_{smin} + (g_{smax} - g_{smin})e^{-t/K_d}$　（2）

其中：g_s 为拟合的气孔导度，g_{smin} 与 g_{smax} 分别为最小和最大稳态 g_s 值，K_i 和 K_d 分别为气孔开放和气孔关闭过程中的时间常数（即达到 g_s 变异幅度 63%所需时间），$g_{smax} - g_{smin}$ 为气孔开放和气孔关闭过程中 g_s 的变化幅度（Δg_{si} 和 Δg_{sd}），e 为欧拉常数。用 Vialet-Chabrand 等提供的 Excel 菜单[19]对气孔动力学过程进行模拟。

1.3.2　统计分析　用 SPSS 20.0 软件进行统计分析。处理之间 g_s 动力学参数、气孔解剖结构及叶光合能力、叶 $\delta^{13}C$ 值之间的差异显著性用单因素方差分析，若单因素方差分析达到显著后，用 Tukey 法

进行处理之间差异显著性的多重比较($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同演替时期树种光诱导的气孔动力学

图 1 显示,3 种树种光诱导的气孔导度动力学曲线变化趋势较相似;气孔开放过程中山杨和白桦气孔导度增加速率明显超过辽东栎,且达到最大值后存在一定程度的下降,而辽东栎这种过饱和现象较弱;辽东栎气孔关闭最先达到稳态,其次是白桦,而山杨最晚达到稳态。

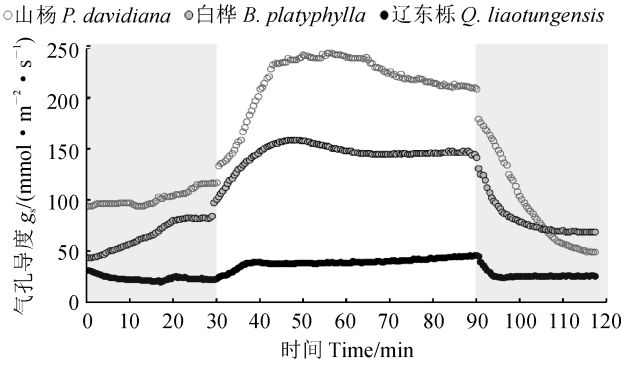
进一步对图 1 气孔导度动力学过程进行模拟获得相应参数(图 2)。其中,在弱光→强光诱导的气孔开放过程中,3 个树种的时间常数(K_i)和气孔导度响应幅度(Δg_{si})均存在显著差异,具体表现为:山杨和白桦的 K_i 显著低于辽东栎,但 Δg_{si} 显著大于辽东栎,而山杨和白桦间的 K_i 及 Δg_{si} 均无显著差异。在强光→弱光诱导的气孔关闭过程中,山杨和白桦气孔关闭的时间常数(K_d)均显著大于辽东栎,且山杨和白桦间无显著差异;山杨的气孔导度响应幅度(Δg_{sd})显著大于白桦和辽东栎,后两者无显著差异。山杨和白桦的 K_d/K_i 均接近 1,并显著高于辽东栎,表明它们的气孔开放与关闭的时间相当,呈现出近似对称的响应;而辽东栎 K_d/K_i 远小于 1,表明气孔关闭时间远快于气孔开放时间,呈现出明显的不对称响应。

2.2 不同演替时期树种的叶气孔解剖特征

3 种树种叶片均只有下表面具有气孔。从表 1 可知,山杨和白桦的气孔密度显著低于辽东栎,两者的气孔密度仅分别为辽东栎的 19.7%和 32.7%;3 种树种气孔长表现为山杨>白桦>辽东栎,且三者之间均存在显著差异;3 种树种气孔宽度和气孔面积均表现为山杨和白桦显著大于辽东栎,且山杨和白桦之间无显著差异;3 种树种气孔指数则表现为山杨<白桦<辽东栎,且三者之间均存在显著差异。以上结果说明演替后期种辽东栎表现出气孔密度大、气孔小和气孔指数大的特点。

2.3 不同演替时期树种的叶光合能力与长期水分利用效率

表 2 显示,3 种树种的叶面积并无显著差异;辽东栎的比叶质量最高并显著高于白桦,但与山杨之间无显著差异,而山杨的比叶质量与白桦之间也无显著差异。演替早期种山杨和白桦的光合速率、最大羧化效率和最大电子传递速率显著高于演替后期种辽东栎,且山杨的最大光合速率与最大电子传递

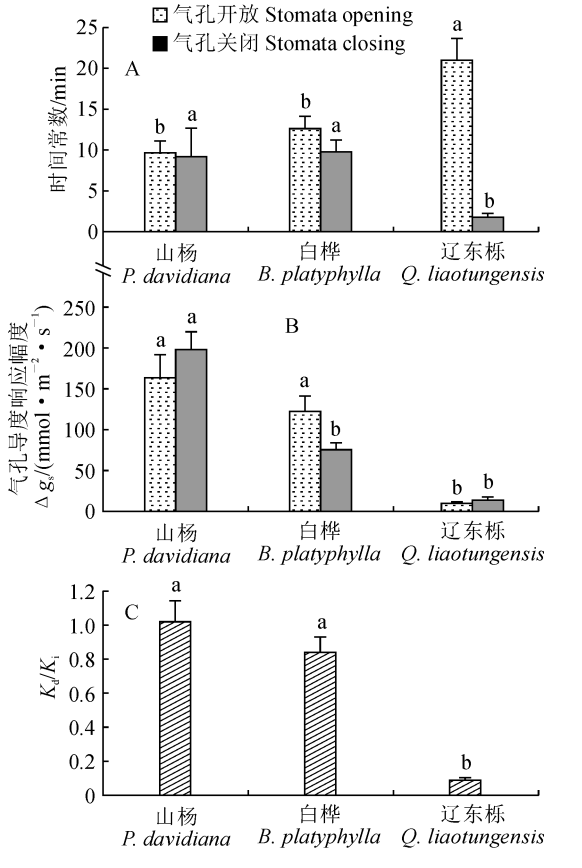


灰色部分为 100 mol·m^{-2}·s^{-1} 的弱光,白色部分为 1 200 mol·m^{-2}·s^{-1} 的强光

图 1 3 种树种光诱导的气孔导度动力学曲线

Grey and white color correspond to 100 and 1 200 mol·m^{-2}·s^{-1} PPFD, respectively

Fig. 1 Light-induced stomatal conductance dynamics in three typical species



不同小写字母代表处理间在 0.05 水平下差异显著,下同

图 2 3 种树种气孔开放和气孔关闭过程中光诱导的气孔导度动力学参数

The different normal letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level. The same as below.

Fig. 2 Dynamic parameters of stomatal conductance during light-induced stomatal opening and closing in three species

表 1　3 种树种叶的气孔解剖特征

Table 1　Stomata anatomical traits in leaves of three species

物种 Species	气孔密度 Stomatal density /mm^{-2}	气孔长 Stomatal length /μm	气孔宽 Stomatal width/μm	气孔面积 Stomatal area/μm^2	气孔指数 Stomatal index /%
山杨 *P. davidiana*	114±15b	35.49±0.30a	20.29±0.44a	89.25±1.29a	9.93±0.27c
白桦 *B. platyphylla*	189±8b	31.77±1.28b	19.21±0.51a	85.97±3.64a	11.22±0.23b
辽东栎 *Q. liaotungensis*	578±36a	17.84±0.06c	11.46±0.21b	53.30±0.47b	19.23±0.26a

表 2　3 种树种叶光合能力与 $\delta^{13}C$ 值

Table 2　Leaf photosynthetic capacity and $\delta^{13}C$ of three species

物种 Species	叶面积 Leaf area /cm^{-2}	比叶质量 Leaf mass per area /(g·m^{-2})	最大光合速率 A_{air} /(μmol·m^{-2}·s^{-1})	最大羧化效率 V_{cmax} /(μmol·m^{-2}·s^{-1})	最大电子传递速率 J_{max} /(μmol·m^{-2}·s^{-1})	叶碳同位素比率 $\delta^{13}C$ /‰
山杨 *P. davidiana*	5.11±0.71a	319.18±30.26ab	18.04±1.26a	119.85±5.68a	316.72±15.64a	−26.75±0.10a
白桦 *B. platyphylla*	8.19±1.35a	249.41±17.53b	14.45±0.98b	123.25±8.95a	268.84±20.45b	−27.20±0.15b
辽东栎 *Q. liaotungensis*	8.31±0.91a	367.02±20.88a	5.31±0.78c	49.36±4.36b	126.95±12.36c	−28.07±0.09c

速率显著高于白桦。3 种树种的叶 $\delta^{13}C$ 值之间均存在显著性差异，表现为山杨＞白桦＞辽东栎。以上结果提示相对于演替后期种辽东栎，演替早期种山杨和白桦具有更高的光合能力和长期水分利用效率。

3　讨　论

3.1　不同演替时期树种光诱导的气孔导度动力学参数间差异

本研究结果表明：在光诱导的气孔开放过程中，演替早期种山杨和白桦气孔开放明显快于演替后期种辽东栎，而气孔关闭过程则相反，演替后期种辽东栎的气孔关闭更快。一般认为，气孔的快速开放有助于叶快速达到最大光合速率，从而减轻气孔开放过程中气孔导度对光合作用的限制，而气孔关闭过程中快速的气孔关闭则有助于保持水分，从而减轻碳摄取降低时水分的无效消耗[3,6,10]。本研究中，演替早期种山杨和白桦一般生长在山坡底部，土壤水分条件较好且具有高的光合速率，因而快速的气孔开放反应有助于减轻气孔开放过程中的气孔限制，同时一定程度上补偿了演替早期种高蒸腾导致的水力梯度增大的缺陷[4]，反映了演替早期种对演替早期变化的光环境的适应性。演替后期种辽东栎一般生长在水分限制的山坡上，因而快速的气孔关闭有助于维持水分。

植物气孔开放和气孔关闭的速率不同，一些植物气孔关闭快于气孔开放，如在 McAusland 等研究[3]的 15 种植物中，有 7 种的 K_d 显著小于 K_i，在禾本科植物水稻[6]和小麦[10]也发现气孔关闭比气孔开放快，这种不对称性可能与这些植物水分保持优先于碳同化的策略有关。演替早期种山杨和白桦 K_d/K_i 值接近于 1，气孔开放与气孔关闭快慢相近，可能与其生境中水分相对充足，植物优先碳同化来维持高生长速率有关，辽东栎气孔低的 K_d/K_i 值表明其在受水分限制的植被演替过程中，选择了保水优先于 CO_2 摄取的策略，这种策略有助于增加其对长期水分亏缺的适应。

3.2　不同演替时期树种气孔动力学参数和气孔解剖特征之间的关系

由于研究的物种少（n＝3），我们无法建立物种间气孔动力学参数与气孔解剖特征间的相关关系。前人研究表明：气孔密度大、气孔小及气孔指数高的物种其气孔反应更快[4,17]。从本研究看，演替后期种辽东栎气孔密度大、气孔小且气孔指数高，但其气孔开放最慢。其次，山杨和白桦的气孔长和气孔指数也具有一定差异，但二者气孔开放和气孔关闭快慢并无显著差异。因而我们认为，气孔特征之间的差异可能不是影响 3 种物种间气孔动力学快慢的主要因素，其他因素如副卫细胞数量和大小、叶生物化学、离子通道相关基因表达等可能影响更大[2,20]。

3.3　不同演替时期树种气孔动力学参数与水分利用效率间关系

气孔动力学研究显示：演替早期种山杨和白桦的气孔开放快于辽东栎，而气孔关闭过程中辽东栎

的气孔关闭更快。演替早期种山杨和白桦同时具有更高的光合能力。快速的气孔开放有助于植物利用光斑,从而最大化光合作用[21],但在小麦上的研究表明稳态光合能力与气孔开放和关闭的时间常数呈正相关,即稳态光合能力越强,气孔开放越慢,稳态光合能力与气孔开闭快慢之间存在一种妥协关系[10]。本研究中演替早期种山杨和白桦快速的气孔开放可能有助于其取得更高的光合能力,但其慢速的气孔关闭则增加了气孔关闭过程中的蒸腾耗水,不利于水分利用效率的提高。叶片长期水分利用效率与气孔开放与关闭过程中光合速率和蒸腾速率变化均有关,尽管山杨和白桦气孔关闭过程中失水增加,但气孔开放过程中光合增加,导致其具有更高的水分利用效率。一些研究认为:快速的气孔关闭有助于保持水分,从而提高叶器官水平水分利用效率[3,6,10],但从本研究看,辽东栎快速的气孔关闭反应并未增加其水分利用效率,相反其长期水分利用效率低于山杨和白桦,原因可能与辽东栎慢速的气孔开放限制了其光合速率有关。

植物叶长期水分利用效率不仅与动态光强下气孔的反应有关,与稳态光下气孔的反应亦有关。在火炬松(*Pinus taeda*)上的研究表明:动态光下慢速的气孔导度响应对总的日蒸腾速率、碳同化及水分利用效率影响不大[22],说明稳态光下气孔的反应可能更重要。此外,叶水分利用效率也受气孔对其他因素,如土壤水分、温度、蒸汽压亏缺和风等敏感性的影响。因此,今后需要通过气孔对环境因子的综合响应研究,以揭示 3 种植物气孔调节和叶水分利用效率差异的生理机制。

参考文献:

[1] LAWSON T, BLATT M R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency[J]. *Plant Physiology*, 2014,**164**(4): 1 556-1 570.

[2] LAWSON T, VIALET-CHABRAND S. Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency[J]. *New Phytologist*, 2019,**221**(1): 93-98.

[3] MCAUSLAND L, VIALET-CHABRAND S, DAVEY P, *et al*. Effects of kinetics of light-induced stomatal responses on photosynthesis and water use efficiency[J]. *New Phytologist*, 2016,**211**(4): 1 209-1 220.

[4] DRAKE P L, FROEND R H, FRANKS P J. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013,**64**(2): 495-505.

[5] ELLIOTT-KINGSTONC, HAWORTHM, YEARSLEYJ M, *et al*. Does size matter? Atmospheric CO_2 may be a stronger driver of stomatal closing rate than stomatal size in taxa that diversified under low CO_2[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016,**7**: 1 253.

[6] QU M N, HAMDANI S, LI W Z, *et al*. Rapid stomatal response to fluctuating light: An under explored mechanism to improve drought tolerance in rice[J]. *Functional Plant Biology*, 2016,**43**(8): 727-738.

[7] DURAND M, BRENDEL O, BURÉ C, *et al*. Altered stomatal dynamics induced by changes in irradiance and vapour-pressure deficit under drought: impacts on the whole plant transpiration efficiency of poplar genotypes[J]. *New Phytologist*, 2019,**222**(4): 1 789-1 802.

[8] DURAND M, BRENDEL O, BURÉ C, *et al*. Changes in irradiance and vapour pressure deficit under drought induce distinct stomatal dynamics between glasshouse and field-grown poplars[J]. *New Phytologist*, 2020,**227**(2): 392-406.

[9] ZHANG Q Q, PENG S B, LI Y. Increase rate of light-induced stomatal conductance is related to stomatal size in the genus *Oryza*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019,**70**(19): 5 259-5 269.

[10] FARALLI M, COCKRAM J, OBER E, *et al*. Genotypic developmental and environmental effects on the rapidity of g_s in wheat: Impacts on carbon gain and water use efficiency[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019,10: 492.

[11] GERARDIN T, DOUTHE C, FLEXAS J, *et al*. Shade and drought growth conditions strongly impact dynamic responses of stomata to variations in irradiance in *Nicotiana tabacum*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018,**153**: 188-197.

[12] XIONG D L, DOUTHE C, FLEXAS J. Differential coordination of stomatal conductance, mesophyll conductance, and leaf hydraulic conductance in response to changing light across species[J]. *Plant Cell and Environment*, 2018,**41**(2): 436-450.

[13] 李庆康,马克平. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化[J]. 植物生态学报, 2002,**26**(S1): 9-19.
LI Q K, MA K P. Advances in plant succession ecophysiology[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002,**26**(S1): 9-19.

[14] BRAATNE J H, BLISS L C. Comparative physiological ecology of lupines colonizing early successional habitats on mount St. Helens[J]. *Ecology*, 1999,**80**(3): 891-907.

[15] NOGUEIRA A, MARTINEZ C A, FERREIRA L L, *et al*. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation[J]. *Photosynthetica*, 2004,**42**(3): 351-356.

[16] HUC R, FERHI A, GUEHL J M. Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guiana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential[J].

Oecologia, 1994, **99**(3-4): 297-305.

[17] KARDIMAN R, RÆBILD A. Relationship between stomatal density, size and speed of opening in Sumatran rainforest species[J]. *Tree Physiology*, 2018, **38**(5): 696-705.

[18] SHARKEY T D, BERNACCHI C J, FARQUHAR G D, *et al*. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C_3 leaves[J]. *Plant Cell and Environmant*. 2007, **30**(9): 1 035-1 040.

[19] VIALET-CHABRAND S R M, MATTHEWS J S A, MCAUSLAND L, *et al*. Temporal dynamics of stomatal behavior: Modeling and implications for photosynthesis and water use[J]. *Plant Physiology*, 2017, **174**(2): 603-613.

[20] FRANKS P J, FARQUHAR G D. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control[J]. *Plant Physiology*, 2007, **143**(1): 78-87.

[21] VICO G, MANZONI S, PALMROTH S, *et al*. Effects of stomatal delays on the economics of leaf gas exchange under intermittent light regimes[J]. *New Phytologist*, 2011, **192**(3): 640-652.

[22] WHITEHEAD D, TESKEY R O. Dynamic response of stomata to changing irradiance in loblolly pine (*Pinus taeda* L.)[J]. *Tree Physiology*, 1995, **15**(4): 245-251.

（编辑：裴阿卫）

《西北植物学报》论文写作要求

• 题名与标题

论文题名务求简明、确切、新颖，与文章内容一致，不用副题，一般不超过 **20** 字，且中、英文题名表述一致。题名请勿使用非公知的缩写词、字符、代号等。中文各级标题用阿拉伯数字连续编号，如：**1**，**1.1**，**1.1.1**；**2**，**2.1**，**2.1.1**……，层次划分一般不超过 **3** 级。

• 摘要与关键词

摘要应完整准确概括论文的实质性内容，包含研究目的、材料、方法、结果、结论等要素（要求结果叙述具体、结论明确）。摘要应具有独立性和自明性，应是一篇完整的短文，但不分段，不用图、表、公式和参考文献。英文摘要内容应与中文摘要一致。中、英文摘要下方应分别列出相对应的关键词 **3～8** 个。

• 引言

简要评价国内外有关本研究方面的研究现状、进展和未解决的问题，说明本研究的目的。

• 材料和方法

植物名称在文中首次出现要注拉丁文学名，实验方法若与前人所用相同，只需注明文献；有改进之处要交代清楚；若为新方法必须详细说明。

• 结果与分析

图和表要求清晰，具有自明性，数量关系尽量用图表示，对图表数据的分析说明和归纳要叙述准确、层次清晰，但文字部分应避免罗列与图、表重复的数据叙述。分析论述要符合逻辑关系，并明确概括说明研究结果所要表达的深刻内涵以及所要解决的问题。图用电脑绘制，大小要适中（半栏图宽≤**7.5** cm，通栏图宽≤**16.0** cm），图例差异明显，主辅线分明，标注完整；照片要求图像清晰，整幅图版要求照片排列整齐，按宽 **15** cm、高≤**20** cm 拼版，图版说明要具体、准确。表采用三线表设计，表题明确。图、表内容应与正文相一致，图题、表题以及图表的横竖标目、注释均采用中英文对照；量和单位请使用法定计量单位、书写（大小写、正斜体）必须规范。

• 讨　论

重点突出，观点鲜明，密切结合本研究结果和前人研究结果，明确说明本研究的创新点（与前人研究的不同之处或填补研究空白），并进行论述。避免简单重复实验结果或缺乏依据的过远、过多的推论及泛论。

• 参考文献

参考文献应为公开发表的资料，按文献在文中引用的先后顺序编号，在正文中引用的相应位置右上角，用[文献序号]标出。参考文献著录格式请查阅本刊网页。