

东北玉簪和白玉簪叶片水分利用效率的差异及原因分析

康伟健^{1*}, 刘东焕^{2*}, 赵世伟², 高辉远^{1,**}

¹山东农业大学生命科学学院/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018; ²北京市植物园, 北京市花卉园艺工程技术研究中心/城乡生态环境北京实验室, 北京100083

摘要: 本研究比较了东北玉簪和白玉簪气孔形态对气孔功能和水分利用效率的影响。结果表明, 东北玉簪的气孔密度远高于白玉簪, 但气孔孔径略小于后者。强光下, 东北玉簪的光合速率、气孔导度和水分利用效率均高于白玉簪, 但弱光下差异较小。水分胁迫下, 两者的光合速率和气孔导度等均迅速降低, 强光能够增强水分胁迫下两种玉簪水分利用效率的差异, 且东北玉簪的气孔对强光和水分胁迫的交互作用更加敏感。据此, 玉簪种间气孔形态差异对水分利用效率的影响在很大程度上受光环境的调控, 东北玉簪较小的气孔、较大的气孔密度以及较强的气孔敏感性对其在强光与水分胁迫下维持较高的水分利用效率起重要作用。

关键词: 玉簪; 气孔密度; 气孔敏感性; 气孔导度; 水分利用效率

水分利用效率是植物节水特性评价的重要内容之一, 是目前生物节水研究的热点问题。众所周知, 气孔是叶片光合作用过程中控制水分和二氧化碳交换的重要通道(Damour等2010; 余耀等2015)。尽管叶片总气孔面积不到叶面积的3%, 但是其控制着大约98%的水分散失和CO₂吸收(Lawson和Blatt 2014; Lawson等2014; Fanourakis等2015)。所以, 气孔可以通过影响水分散失和光合速率进而调节植物水分利用效率。

实际上, 除环境因素外, 气孔形态(包括密度和大小)很大程度上影响其功能(Medeiros等2015)。使用气孔密度的突变体证明随着气孔密度增加, 气孔导度随之增加; 气孔密度降低时, 气孔导度也随之降低(Schlüter等2003; Fanourakis等2015)。一般情况下, 植物叶片拥有较高的气孔导度能够为其光合作用提供更充足的CO₂底物, 所以较高的气孔导度往往伴随着高的光合速率(Schlüter等2003)。虽然通过基因突变增加气孔密度能够明显提高气孔导度、蒸腾速率和光合速率, 但水分利用效率却不一定增加, 或者说高的光合速率很可能是以牺牲水分利用效率为代价的(Tanaka等2013; Fanourakis等2015)。除突变体外, 不同物种、同一物种不同种质资源或不同基因型之间的研究也表明气孔密度确实影响气孔导度、蒸腾速率、光合速率和水分利用效率。使用糜子的研究显示, 有些气孔密度高的种质资源其气孔导度较高, 而水分利用效率偏低(王瑞云等2014)。但是, 王卫锋和张岁岐(2015)的实验研究认为, 不同小麦种质资源之间气孔密度增加未必一定提高气孔导度而导致水分利

用效率降低; 相反, 甚至有些高气孔密度的小麦种质资源还可能保持高的水分利用效率。因此, 植物种质资源或不同品种间关于气孔密度与气孔导度以及水分利用效率之间的关系似乎与使用突变体证明的规律并不完全相符, 甚至存在一些矛盾; 但是, 这些差异或矛盾的原因尚不清楚。

此外, 研究还表明, 叶片气孔密度较大时往往气孔孔径较小; 相反, 气孔密度较小时气孔孔径则相对较大(Fanourakis等2015)。从功能上看, 有观点认为气孔密度减小时气孔孔径增大可以一定程度上能够补偿气孔导度的下降(Doheny-Adams等2012)。因此, 气孔孔径与气孔密度两者共同作用可以有效调节气孔功能。近期研究还证明气孔孔径还影响气孔对环境因子的敏感性, 而气孔敏感性也会通过影响气孔导度、蒸腾速率和光合速率, 进而影响水分利用效率(Hetherington和Woodward 2003; Franks和Farquhar 2007)。所以, 我们推测与形态相关的气孔敏感性可能也有助于调节或改善水分利用效率。

因此, 为进一步明确植物种质资源或不同品种间气孔形态与对气孔导度和水分利用效率的影响, 我们以气孔形态差异显著的两个玉簪品种为材料进行了细致研究。玉簪作为典型的地被植物在北方城市园林绿化中发挥着重要作用(Liu和Zhao 2013)。因为玉簪叶片大且绿期长, 所以耗水

收稿 2017-01-04 修定 2017-03-01

资助 北京市科技计划(Z141100006014036和D151100005415003)。

* 并列第一作者。

** 通讯作者(E-mail: gaohy@sdau.edu.cn)。

量大;而且,一些玉簪品种经受轻微干旱胁迫时叶片颜色往往泛黄,直接影响观赏价值。因此,理解玉簪叶片的水分利用规律和调节机制,筛选水分利用效率高和抗旱性强的品种可以有效节省灌溉用水,对发展城市园林节水灌溉技术具有重要意义。所以,本研究中我们希望了解玉簪种质资源或不同品种间水分利用效率的差异,进一步阐述水分利用效率差异与气孔形态和气孔敏感性的可能关系,丰富气孔调节研究,并为玉簪的抗旱节水评价提供实验支持。

材料与方法

1 材料种植与试验设计

试验于2015年6~8月在北京市植物园基地进行。玉簪采用盆栽,盆高27 cm,内径31 cm;基质为森林腐殖质、有机肥和珍珠岩组成,比例为1:1:1,基质最大持水量为46%~48%。试验期间玉簪置于弱光(遮阴网透光率为10%左右)下培养,网内午间最大光强在200~225 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右。以白玉簪 [*Hosta plantaginea* (Lam.) Aschers]和东北玉簪 (*Hosta ensata* F. Maekawa)为材料,植株快速生长期正常水分管理;于6月中旬选取生长状态相对一致的植株分为3组,使用土壤水分测量仪($\Delta\text{T-WET}$ Sensor, UK)测量土壤持水量,并根据土壤持水量与相对含水量绘制模拟曲线,进行定量浇水,将3组的土壤相对含水量分别控制在70%~80%、50%~60%和30%~40%,对应正常浇水(CK)、中度干旱(MD)和重度干旱(SD)三种处理。处理10 d后选取各处理前刚刚发育成熟的叶片进行各项指标的测定。

2 气孔密度的测定

气孔密度测定采用透明指甲油法(Coupe等2006)。每个处理随机选取5个叶片样本,在每个样本上随机选取6个视野,在Photoshop软件中数出每个视野的气孔数目,同时度量气孔长轴。用气孔的长轴值表示气孔的大小。

3 相对含水量和水势测定

叶片相对含水量采用称重法测定,取下离体叶片,立即称出鲜重,然后浸入蒸馏水中,浸泡12 h,饱和至恒重,取出擦干,称出饱和鲜重,放入烘箱105°C杀青15 min,然后85°C烘干12 h,取出称干重。用公式 $\text{LRWC}=(\text{鲜重}-\text{干重})/(\text{饱和鲜重}-\text{干重})\times 100\%$ 求得叶片相对含水量。每个处理测3个重复。

重) $\times 100\%$ 求得叶片相对含水量。每个处理测3个重复。

使用HR-33T露点微伏压计(Wescor, USA)测量水势,用打孔器打下叶圆片(直径6 mm),立即放入叶室中,拧紧叶室,平衡1 h后测量。每个处理测3个重复。

4 气体交换参数的测定

选择6~7月份晴朗的上午8:00~11:00进行气体交换参数的测定,用CIRAS-2型便携式光合作用测定系统(PP-Systems, UK)分别测定正常浇水(CK)、中度干旱(MD)和重度干旱(SD)玉簪叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(E)和细胞间隙二氧化碳浓度(C_i)等参数。测定光强顺序为:1 200、800、600、400、200、100、50和0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶室温度控制在28~33°C之间,湿度控制在70%~80%之间,大气 CO_2 浓度控制在400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。水分胁迫条件下光合速率的测定分别使用100和800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强,叶室温度和湿度控制同上。水分利用效率为光合速率与气孔导度之比(Penuelas等1998)。每个处理测定6个重复。

5 数据分析

采用统计分析软件SPSS (Version 19.0, for Windows)分析不同处理平均值之间的差异显著性, Sigmaplot 12.5作图。

实验结果

1 玉簪品种间叶片水分和气孔形态的差异

水分胁迫处理10 d后,白玉簪和东北玉簪的叶片相对含水量和水势均下降,严重干旱时下降程度最大(图1)。与白玉簪相比,东北玉簪的叶片相对含水量和水势下降程度相对较小。上述结果说明水分处理导致两种玉簪发生了水分胁迫。

分析叶片气孔密度可以观察到,白玉簪气孔密度约50个 $\cdot\text{mm}^{-2}$,而东北玉簪气孔密度约140个 $\cdot\text{mm}^{-2}$,显然后者的气孔密度高(图2-A)。而且由于叶片成熟后开始水分处理,所以对照叶片与水分处理叶片间气孔密度的差异很小。虽然严重水分胁迫时白玉簪和东北玉簪的气孔密度略有增加,但均差异未达到显著水平。测量气孔器的长度,我们观察到东北玉簪的气孔的长度较小,而白玉簪的气孔长度则相对较大(图2-B)。因此,上述结

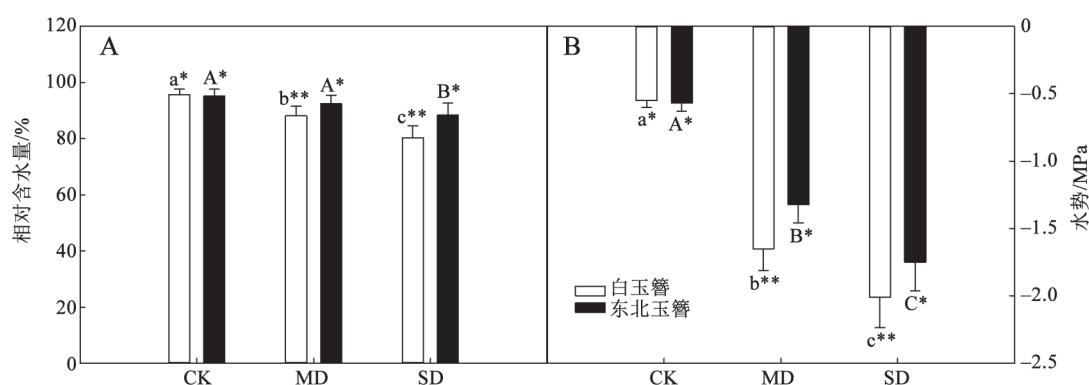


图1 白玉簪和东北玉簪叶片相对含水量和水势的变化

Fig.1 Changes of relative water content and water potential in *H. ensata* and *H. plantaginea* leaves

图中不同字母表示相同品种玉簪不同处理之间达到显著性差异($P < 0.05$), 不同数目的“*”表示相同处理不同品种玉簪之间达到显著性差异($P < 0.05$), 以下各图相同。

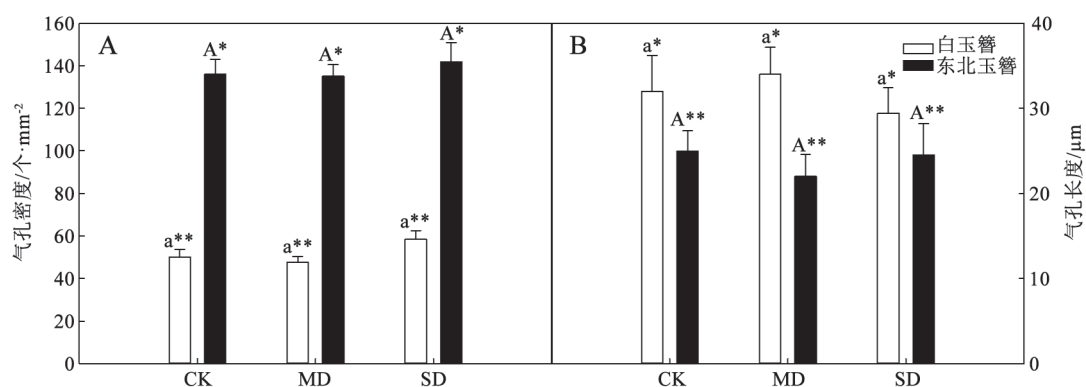


图2 白玉簪和东北玉簪叶片气孔密度和气孔长度的差异

Fig.2 Differences of stomatal density and stomatal length in *H. ensata* and *H. plantaginea* leaves

果表明两个玉簪品种间气孔形态, 包括密度和气孔大小, 均有明显差异。

2 光强对玉簪气体交换和水分利用效率的影响

为研究气孔功能对光强的响应, 我们测定了光响应曲线(图3)。随光强增加, 白玉簪和东北玉簪的光合速率和气孔导度均迅速增加, 而细胞间隙二氧化碳浓度下降。光强低于 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 两个玉簪品种之间的光合速率、气孔导度和细胞间隙二氧化碳浓度的差异相对较小; 当光强大于 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后, 东北玉簪的光合速率、气孔导度和细胞间隙二氧化碳浓度均明显比白玉簪高(图3-A~C)。同时, 计算水分利用效率发现, 光强小于 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时白玉簪和东北玉簪的水分利用效率几乎没有差异; 而光强大于 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后, 白玉簪水分利用效率明显大于东北玉簪(图

3-D)。上述结果表明, 玉簪品种间水分利用效率的差异很大程度上与测定光强有关。

3 光强和水分胁迫交互作用对玉簪气体交换和水分利用效率的影响

为研究光强和水分胁迫交互作用对气孔功能的影响, 分别使用强光和弱光对不同水分处理的两种玉簪进行了测定。随着水分胁迫的加剧, 无论强光还是弱光下白玉簪和东北玉簪光合速率和气孔导度都迅速降低(图4); 弱光下光合速率和气孔导度的降低幅度较小(图5)。尽管对照玉簪叶片的细胞间隙二氧化碳浓度较高, 但随着水分胁迫的加剧细胞间隙二氧化碳浓度逐步降低; 两种光强条件下, 强光导致的下降幅度更大。白玉簪与东北玉簪相比, 水分胁迫下东北玉簪的细胞间隙二氧化碳浓度略低。

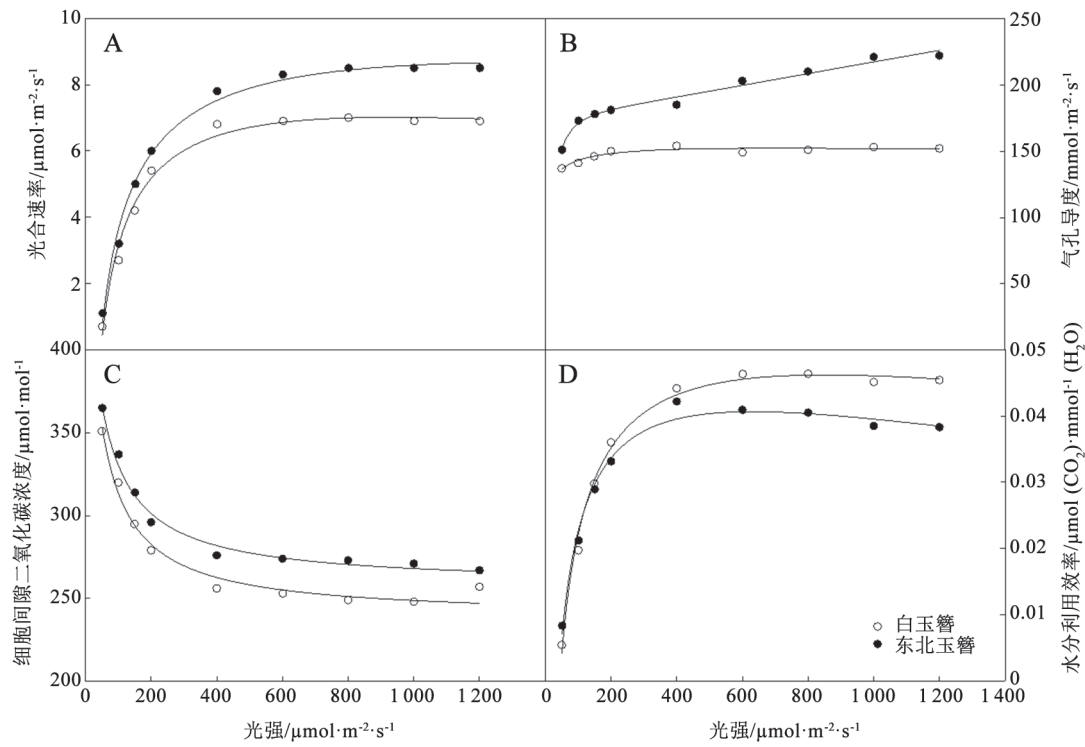


图3 光强对白玉簪和东北玉簪叶片光合速率(A)、气孔导度(B)、细胞间隙二氧化碳浓度(C)和水分利用效率(D)的影响
Fig.3 Effects of light intensity on photosynthetic rate (P_n) (A), stomatal conductance (G_s) (B), intercellular CO_2 concentration (C) and water use efficiency (D) in *H. ensata* and *H. plantaginea* leaves

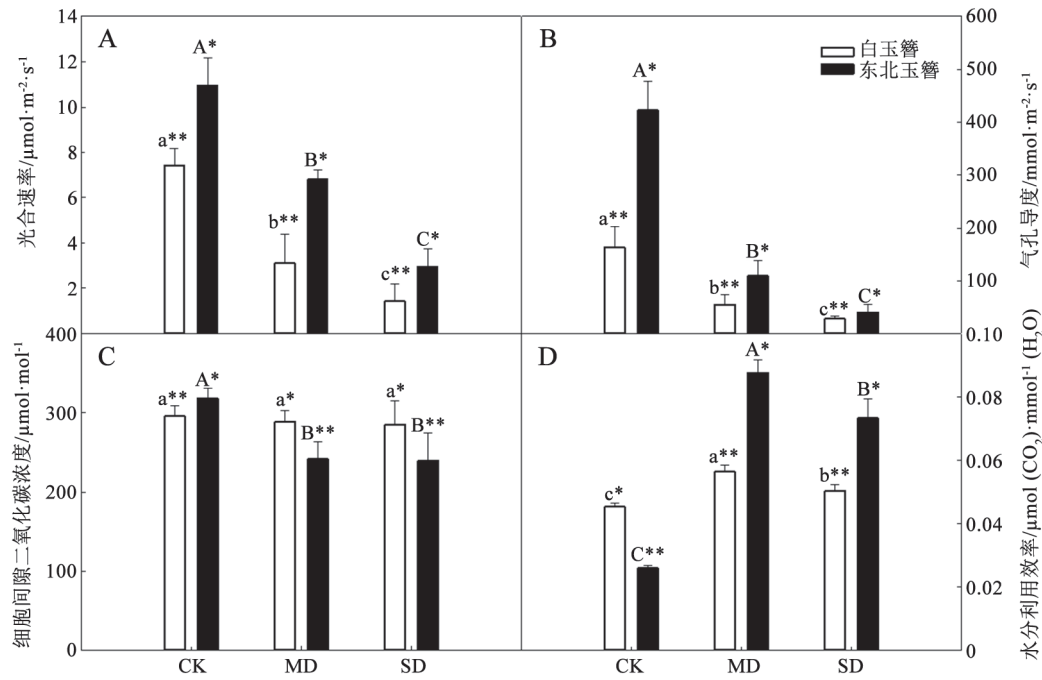


图4 强光和水胁迫交互作用对白玉簪和东北玉簪气体交换和水分利用效率的影响
Fig.4 Effects of strong light and water stress on gas exchange and water use efficiency in *H. ensata* and *H. plantaginea* leaves
A: 光合速率; B: 气孔导度; C: 细胞间隙二氧化碳浓度; D: 水分利用效率。图5同此。

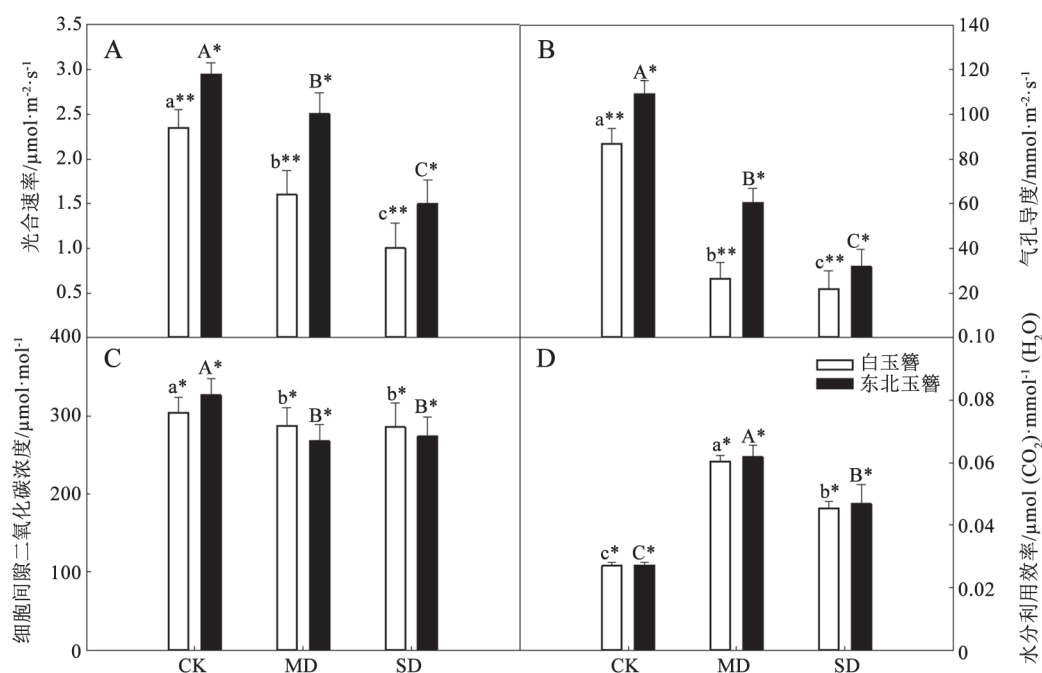


图5 弱光与水分胁迫交互作用对白玉簪和东北玉簪气体交换和水分利用效率的影响

Fig.5 Effects of weak light and water stress on gas exchange and water use efficiency in *H. ensata* and *H. plantaginea* leaves

无论强光还是弱光下,水分胁迫均导致两种玉簪的水分利用效率迅速提高(图4-D、图5-D)。与对照相比,中度水分胁迫的水分利用效率最高,严重水分胁迫次之。此外,我们还观察到强光和水分胁迫交互作用下东北玉簪的水分利用效率明显高于白玉簪;而弱光与水分胁迫交互作用时两个玉簪品种间的水分利用效率差异较小。

讨 论

1 玉簪气孔形态对水分利用效率的影响依赖光强

我们的结果表明东北玉簪气孔密度大约为白玉簪的3倍,气孔器大小前者仅仅较后者小15%左右;而强光下东北玉簪的气孔导度接近白玉簪的2倍。因为气孔形态影响导度(Dow等2014;陆雯芸等2016),所以东北玉簪高的气孔导度很显然主要取决于其高的气孔密度。与白玉簪相比,东北玉簪不仅气孔导度高,细胞间隙二氧化碳浓度也较高(图3)。所以,东北玉簪气孔密度的增加能够通过提高气孔导度,改善二氧化碳供应,从而有助于其维持较高的光合能力。

两种玉簪在较弱光强下测定时光合速率和气孔导度差异很小,所以其水分利用效率也非常接

近。本研究中,白玉簪和东北玉簪都是在弱光下(午间最大光强200~225 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右)培养,且长势良好。尽管该条件下两者气孔密度存在巨大差异,但白玉簪和东北玉簪相似的气孔导度和水分利用效率说明生长光强下气孔密度对气孔导度和水分利用效率的影响很小。也就是说,植物在其生长条件下无论气孔密度高或者低都可以很好的调控气孔导度适应所处环境,从而不至于在光合作用过程中过多消耗水分。

但是,随着测定光强提高东北玉簪饱和光合速率较白玉簪仅高20%左右,而前者的气孔导度却比后者高近50% (图3),因此东北玉簪的水分消耗明显要高,或者说东北玉簪高的光合速率是以牺牲水分利用效率为代价的。这可能是东北玉簪强光下水分利用效率低的重要原因。因为东北玉簪的气孔密度远远大于白玉簪,所以高的气孔密度可能仅仅在植物暴露于强光下时才能有效发挥作用并有助于维持高的气孔导度和光合速率。因此,玉簪品种间气孔密度差异对水分利用效率的影响与光环境有关,水分利用效率的比较需要注明测定光强。

尽管前人也曾针对不同植物种质资源比较过

水分利用效率,但结果并不完全一致。分析这些文献不难发现以往研究均未充分考虑光强的影响,如未提供测定时的光强数据。实际上,气孔密度越大的种质资源、基因型或品种其气孔导度和水分利用效率受光强的影响越大。但是,田间条件下可能由于测定光强不够强而很容易导致高气孔密度种质资源的气孔导度被低估,而水分利用效率的计算则很可能偏高。这可能是前人研究结果不一致的重要原因。

2 光强与水分胁迫交互作用影响玉簪水分利用效率的原因

水分胁迫下,东北玉簪和白玉簪的气孔导度均迅速降低,但是前者气孔导度大于后者,所以东北玉簪的细胞间隙二氧化碳浓度相对较高,这与其在水分亏缺条件下维持高的光合速率是一致的(图4和5)。由于水分胁迫导致气孔导度的降低幅度大于光合速率,所以东北玉簪和白玉簪水分利用效率都提高。严重水分胁迫比中度胁迫时水分利用效率低可能是由于其光合速率降幅更大所致。

尽管弱光和水分胁迫交互作用下东北玉簪和白玉簪水分利用效率差异很小,但东北玉簪的气孔导度比白玉簪高意味着其水分消耗也较大,所

以该条件下东北玉簪的水分利用效率还与其较高的光合速率有关。不过,强光和水分胁迫交互作用下东北玉簪的水分利用效率明显高于白玉簪。此时,两者气孔导度差异较小,尤其是强光与严重水分胁迫交互作用时气孔导度差异很小,所以东北玉簪高的水分利用效率主要取决于其较高的光合速率。

为进一步比较东北玉簪和白玉簪在水分胁迫过程中气孔功能的差异,以气孔导度对叶片水势作图,如图6所示。从图中可以看出,无论是弱光还是强光条件下,随着叶片水势的下降东北玉簪的气孔导度下降较快,而白玉簪的气孔导度则降低相对较慢。但是,这种差异在弱光与水分胁迫交互作用下较小,而在强光下更明显。因此,东北玉簪与白玉簪气孔形态不同导致的功能差异更多的体现在强光与水分胁迫的交互作用下。考虑到东北玉簪气孔密度大、孔径小,这可能导致其对强光和水分胁迫的交互作用更加敏感。所以,该条件下东北玉簪维持较高的水分利用效率一方面与其较高的光合速率有关,另一方面较强的气孔敏感性可能也是其维持较高水分利用效率的重要原因。

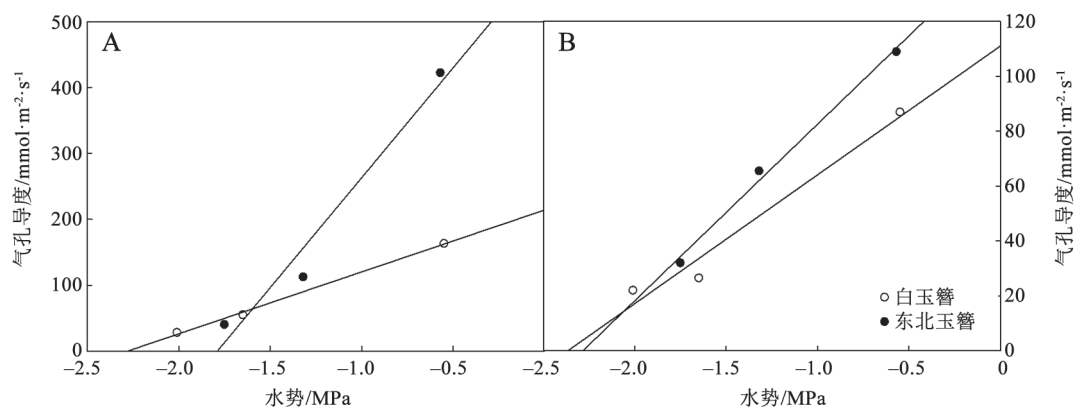


图6 白玉簪和东北玉簪叶片气孔导度与水势的关系

Fig.6 Relationship between stomatal conductance and water potential in *H. ensata* and *H. plantaginea* leaves

A: 强光条件; B: 弱光条件。

基于上述研究,我们认为两个玉簪品种间气孔形态差异对水分利用效率的影响很大程度上依赖光环境;东北玉簪较小的气孔、较大的气孔密度以及强的气孔敏感性可能对其在强光与水分胁迫交互作用下保持较高的水分利用效率起重要作用。

参考文献

- Coupe SA, Palmer BG, Lake JA, Overy SA, Oxborough K, Woodward FI, Gray JE, Quick WP (2006). Systemic signaling of environmental cues in Arabidopsis leaves. *J Exp Bot*, 57 (2): 329-341
- Damour G, Simonneau T, Cochard H, Urban L (2010). An overview of

- models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant Cell Environ*, 33 (9): 1419–1438
- Doheny-Adams T, Hunt L, Franks PJ, Beerling DJ, Gray JE (2012). Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 367 (1588): 547–555
- Dow GJ, Bergmann DC, Berry JA (2014). An integrated model of stomatal development and leaf physiology. *New Phytol*, 201 (4): 1218–1226
- Fanourakis D, Giday H, Milla R, Pieruschka R, Kjaer KH, Bolger M, Vasilevski A, Nunes-Nesi A, Fiorani F, Ottosen CO (2015). Pore size regulates operating stomatal conductance, while stomatal densities drive the partitioning of conductance between leaf sides. *Ann Bot*, 115 (4): 555–565
- Franks PJ, Farquhar GD (2007). The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. *Plant Physiol*, 143 (1): 78–87
- Hetherington AM, Woodward FI (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424 (6951): 901–908
- Lawson T, Blatt MR (2014). Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant Physiol*, 164 (4): 1556–1570
- Lawson T, Simkin AJ, Kelly G, Granot D (2014). Mesophyll photosynthesis and guard cell metabolism impacts on stomatal behaviour. *New Phytol*, 203 (4): 1064–1081
- Liu DH, Zhao SW (2013). The impacts of light levels on growth and ornamental characteristics of *Hosta*. *Acta Hort*, 977 (20): 183–188
- Lu WY, Fang K, Bian HW, Zhu MY (2016). Advances in stomatal development and its regulation factors. *Plant Physiol J*, 52 (6): 782–788 (in Chinese with English abstract) [陆雯芸, 房克, 边红武, 朱睦元(2016). 气孔发育及其调控因素的研究进展. *植物生理学报*, 52 (6): 782–788]
- Medeiros DB, Daloso DM, Femie AR, Nikoloski Z, Araújo WL (2015). Utilizing systems biology to unravel stomatal function and the hierarchies underpinning its control. *Plant Cell Environ*, 38 (8): 1457–1470
- Penuelas J, Filella I, Llusia J, Siscart D, Pinol J (1998). Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *J Exp Bot*, 49 (319): 229–238
- Schlüter U, Muschak M, Berger D, Altmann T (2003). Photosynthetic performance of an Arabidopsis mutant with elevated stomatal density (*sdd1-1*) under different light regimes. *J Exp Bot*, 54 (383): 867–874
- Tanaka Y, Sugano SS, Shimada T, Hara-Nishimura I (2013). Enhancement of leaf photosynthetic capacity through increased stomatal density in Arabidopsis. *New Phytol*, 198 (3): 757–764
- Wang RY, Ji X, Liu XH, Yang Y, Xu FJ, Cheng JN (2014). Diversity of leaf traits and photosynthetic characteristics in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) germplasms among different ecotype zone of China. *J Shanxi Agric Univ (Nat Sci Edn)*, 34 (2): 97–102 (in Chinese with English abstract) [王瑞云, 季煦, 刘晓欢, 杨阳, 徐凤杰, 程冀南(2014). 不同生态区糜子种质间叶片及光合特性的多样性分析. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 34 (2): 97–102]
- Wang WF, Zhang SQ (2015). Changes of stomatal features with leaf position and its effects on water use efficiency in wheat of different ploidy. *Plant Physiol J*, 51 (4): 459–464 (in Chinese with English abstract) [王卫锋, 张岁岐(2015). 不同倍性小麦气孔特征随叶位变化及其对水分利用效率的调控. *植物生理学报*, 51 (4): 459–464]
- Yu Y, Wang JB, Ding B, Wu TW, Yu P, Ren B, Xie XD (2015). Effect of low atmospheric humidity on stomatal features in wheat. *Plant Physiol J*, 51(11): 1991–1996 (in Chinese with English abstract) [余耀, 王俊斌, 丁博, 吴天文, 余鹏, 任柏林, 谢晓东(2015). 低空气湿度对小麦气孔特性的影响. *植物生理学报*, 51 (11): 1991–1996]

Causes of differences in water use efficiency between *Hosta ensata* and *H. plantaginea* leaves

KANG Wei-Jian^{1,*}, LIU Dong-Huan^{2,*}, ZHAO Shi-Wei², GAO Hui-Yuan^{1,**}

¹State Key Laboratory of Crop Biology, College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China; ²Beijing Floriculture Engineering Technology Research Centre, Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment, Beijing Botanical Garden, Beijing 100093, China

Abstract: The effects of stomatal morphology on stomatal function and water use efficiency were compared between two *Hosta* varieties (*Hosta ensata* and *Hosta plantaginea*). The results showed that the stomatal density of *Hosta ensata* was much higher than that of *Hosta plantaginea*, but the stomatal aperture was slightly smaller than the latter. The obvious differences of photosynthetic rate, stomatal conductance and water use efficiency were observed in strong light, but not in weak light. The photosynthetic rate and stomatal conductance decreased rapidly under water stress, and strong light enhanced the difference of water use efficiency between the *Hosta ensata* and *Hosta plantaginea*. The stomata of *Hosta ensata* were more sensitive to the interaction between light and water stress than that of *Hosta plantaginea*. Based on the results, the differences of stomatal morphology between *Hosta* varieties affect water use efficiency, which depends on light intensity greatly. The smaller stomata, larger stomatal density and stronger stomatal sensitivity of *Hosta ensata* may play an important role in maintaining high water use efficiency under strong light and water stress.

Key words: *Hosta*; stomatal density; stomatal sensitivity; stomatal conductance; water use efficiency

Received 2017-01-04 Accepted 2017-03-01

This work was supported by Beijing Municipal Science and Technology Project (Grant Nos. Z141100006014036 and D151100005415003).

*Co-first authors.

**Corresponding author (E-mail: gaohy@sdau.edu.cn).