

DOI: 10.5846/stxb201411042162

王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋凤, 赵宁, 徐志伟. 气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律: 以长白山为例. 生态学报, 2016, 36(8): - .

Wang R L, Yu G R, He N P, Wang Q F, Zhao N, Xu Z W. Altitudinal variation in the covariation of stomatal traits with leaf functional traits in Changbai Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(8): - .

气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律: 以长白山为例

王瑞丽^{1,2}, 于贵瑞¹, 何念鹏^{1,*}, 王秋凤¹, 赵宁^{1,2}, 徐志伟^{1,2}

1 中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 中国生态系统研究网络 (CERN) 综合研究中心, 北京 100101

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 气孔是陆生植物与外界环境进行水分和气体交换的主要通道, 控制着植物的光合作用和蒸腾过程。植物往往通过多种性状的组合来适应变化的环境, 叶片功能性状之间的紧密关系已经在不同尺度得到证实。然而, 植物气孔特征与叶片其它功能性状是否存在关联性以及这种关联性是否会受到环境变化梯度的影响仍鲜少报道。本研究沿长白山北坡 6 个海拔梯度, 测定了 150 种植物的气孔特征和叶片功能性状。结果发现, 气孔密度 (SD) 与比叶面积 (SLA) 负相关, 与单位面积的叶氮含量 (N_{area}) 正相关; 除了 SLA 和 N_{area} 外, 气孔长度 (SL) 与 SLA、叶片厚度 (LT) 和单位质量的叶氮含量 (N_{mass}) 均存在显著的相关性 ($P < 0.05$)。然而, 气孔特征与叶片功能性状的相关性只在部分海拔梯度存在。此外, 我们发现 SD 与 SL 之间存在稳定一致的负相关关系。这些结果表明, 植物气孔特征与叶片形态和化学特征对环境变化的适应存在一定的协同变异性, 但这种关系不具有普适性, 主要与气孔特征和叶片功能性状的选择压力存在差异以及物种分布范围相关。未来仍需要在更多物种和不同区域内来验证气孔特征与植物功能性状之间的关联关系。

关键词: 气孔密度; 气孔长度; 协同变异; 叶片功能性状; 海拔梯度

Altitudinal variation in the covariation of stomatal traits with leaf functional traits in Changbai Mountain

WANG Ruili^{1,2}, YU Guirui¹, HE Nianpeng^{1,*}, WANG Qiufeng¹, ZHAO Ning^{1,2}, XU Zhiwei^{1,2}

1 Synthesis Research Center of Chinese Ecosystem Research Network, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Stomata, small pores on the surfaces of plant leaves and stalks, act as turgor-operated valves to control gas (e.g. water vapor and carbon dioxide) exchange between plant tissues and the atmosphere. Stomata therefore play a major role in the regulation of water and carbon cycling. Generally, plants adapt to changing environments through the combination of multiple traits. The strong relationships between leaf morphological, chemical, and physiological traits have been documented within and across plant species, biomes, and even globally. Despite the importance of leaf stomata, little is known about interspecific covariation in stomatal traits and their relations with other leaf functional traits on a large scale, partly due to a lack of data on leaf stomata in most studies. In the present study, we measured stomatal and leaf functional traits, including stomatal density (SD), stomatal length (SL), specific leaf area (SLA), leaf area (LA), leaf thickness

基金项目: 国家自然科学基金重大项目 (31290221); 中科院地理所可桢杰出青年学者计划 (2013RC102)

收稿日期: 2014-11-01; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: henp@igsnrr.ac.cn

(LT), and nitrogen content (mass- and area-based, N_{mass} and N_{area}) of 150 plant species along an altitudinal gradient (540—2357 m) in Changbai Mountain, China. Our results showed that, for all species, the average values of SD and SL were $155.91 \text{ stomata mm}^{-2}$ and $34.51 \mu\text{m}$, respectively; the average values of SLA, LA, and LT were $33.58 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, 3291.30 mm^2 , and 0.14 mm , respectively; the mean values of N_{mass} and N_{area} were 24.48 g/kg and 1.07 g/m^2 . There were significant relationships between stomatal traits and other leaf functional traits ($P < 0.05$). Specifically, SD was negatively correlated with SLA, and positively correlated with N_{area} ($P < 0.05$); SL was negatively correlated with LA and N_{mass} , and positively correlated with LT (all $P < 0.05$). Additionally, SL was negatively correlated with SD ($P < 0.05$). Standardized major axis (SMA) analysis showed that these significant relationships between stomatal traits and morphological and chemical traits of leaves differed among different altitudes. However, the strong relationship between SD and SL was observed at all altitudes. Furthermore, although no significant difference ($P > 0.05$) was found among these slopes of SD-SL relationships, the y-intercepts differed significantly ($P < 0.05$), in which the maximum occurred at 1,286 m, and the minimum at 2,357 m, indicating plants with larger stomata (higher SL) at any given SD occurred at 1,286 m than those with smaller stomata (lower SL) at 2,357 m. These findings suggest that there is a covariation between stomatal traits and leaf morphological and chemical traits. However, this may not be universal for all plants due to different stress responses between stomata and other leaf structures. Moreover, the narrow taxonomic range at each altitude may also restrict the expression of bivariate relationships. Future research needs to verify the relationships between stomatal traits and plant functional traits in more plant species from different areas. Finally, our findings highlight the trade-off between SD and SL, which regulates the short-term (plastic) and long-term (evolutionary) strategies in plant adaptation to the external environment. These data provide a basis for revealing adaptation strategies in plants, and help us predict their responses to future climate changes.

Key Words: stomatal density; stomatal length; covariation; leaf functional trait; altitude

叶片气孔是植物与外界环境交换水分和 CO_2 的主要通道,直接控制着植物的光合和蒸腾作用^[1-2]。因此,研究植物的气孔特征对于理解植物和大气之间的气体交换以及植物对气候变化的适应具有重要作用。植物通过气孔的打开和关闭对短时间环境变化做出快速反应,而气孔形态特征则是植物在进化过程中对外界环境长期适应的结果^[3-4]。气孔密度(SD, stomatal density)和气孔大小是表征气孔形态特征的两个重要参数,并且二者之间存在稳定的负相关关系^[2, 5-6]。

植物往往通过多种性状的组合来适应变化的环境^[7-8],叶片功能性状之间关系紧密^[7-9]。Wright 等^[8]在全球尺度上的研究结果表明,比叶面积(SLA, specific leaf area)、光合作用能力、呼吸速率、叶片氮(N)和磷(P)含量之间正相关,而它们与叶寿命呈负相关。这些性状共同组成了全球叶片经济学谱(leaf economic spectrum),反映了植物采取不同的生态学策略来平衡叶片构建成本的投入与收益^[10-11]。尽管气孔在叶片功能中具有重要作用,但由于气孔特征观测数据不足,我们对气孔特征和其他叶片功能性状的关系知之甚少^[12-13]。已有研究证实气孔特征与其他叶片功能性状之间存在联系,如SD的增加提高了叶片的光合速率^[14]。Loranger 和 Shipley^[12]发现SD随SLA和叶绿素含量的增加而降低、随叶片厚度(LT, leaf thickness)增加而增加,并认为SD的种间变异可能是叶片经济学谱系的一部分。Zhang 等^[15]的研究结果表明,兜兰属(*Paphiopedilum*)植物的叶脉密度与气孔长度(SL, stomatal length)、SD显著相关,气孔和叶脉在发育和功能上是协同的。这些研究都表明气孔特征与其他叶片功能性状之间存在关联性。然而,目前关于叶片气孔特征与叶片功能性状之间关系的研究只包括少数几个物种或仅在小范围内进行,我们无法得知气孔特征与叶片功能性状的关系是否会受到不同环境的影响。

海拔梯度包含了温度、湿度、光照和土壤等诸多环境因子的剧烈变化,使其成为研究植物对环境变化响应的理想场所^[16-17]。为了研究气孔特征与叶片功能性状的关系在不同环境梯度下的变化,我们选择具有明显

植被垂直分布的长白山北坡为研究地点,沿海拔梯度(结合植被类型)设置了 6 个调查样点,分析了其常见物种的气孔特征(SD 和 SL)与叶片的形态(SLA、叶片面积(LA, Leaf area)、LT)和化学特征(叶片 N 含量),具体所要解决的科学问题包括:(1)气孔特征与叶片功能性状是否存在明显的关联关系?(2)如果上述关系存在,它们是否会在不同海拔梯度间存在差异?

1 研究区概况

长白山(41°23′—42°36′N, 126°55′—129°00′E)位于我国吉林省的东南部,为典型的大陆性温带季风气候。从山脚到山顶,年降水量变幅在 630—1154 mm 之间,年均温度在-4.8—2.9℃之间。山体下部和上部气候和土壤条件的巨大差异,使长白山的植被垂直带十分明显,在长白山北坡,从山脚到山顶依次为落叶阔叶林、针阔混交林、针叶林、岳桦林和高山苔原带。其中,500 m 以下为落叶阔叶林,土壤为暗棕色森林土,主要树种为蒙古栎(*Quercus mongolica*)、山杨(*Populus davidiana*)等;500—1100 m 为针阔混交林,土壤多为暗棕色森林土,主要树种有红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、花曲柳(*Fraxinus rhynchophylla*)及多种槭树等;1100—1800 m 为针叶林带,土壤为山地棕色针叶林土,主要树种有红松、云杉(*Picea jezoensis*)、冷杉(*Abies nephrolepis*)、落叶松(*Larix olgensis*)等;1700—2000 m 为岳桦(*Betula ermanii*)林带,是针叶林带和高山苔原带之间的过渡林带;海拔 2000 m 以上为高山苔原带,土壤是在石块石砾层上形成的山地苔原土,土层薄、有机质分解慢,有泥炭化和潜育化现象。植被为矮小的灌木和多年生草本、苔藓及地衣,主要植物为牛皮杜鹃(*Rhododendron chrysanthum*)、笃斯越桔(*Vaccinium myrtillus*)和宽叶仙女木(*Dryas octopetala*)等^[18]。本文沿长白山北坡的海拔梯度设置了 6 个取样地点,取样地点的气候和土壤理化性质(0—10 cm 土壤)见表 1。

表 1 沿长白山海拔高度 6 个取样点的基本情况

Table 1 Basic characteristics of six sampling sites along altitudinal gradient in Changbai Mountain

海拔 Altitude/(m)	植被类型 Vegetation type	年降水量 Mean annual precipitation/(mm)	年均温 Mean annual temperature/(℃)	土壤总氮 Soil total N/ (g/kg)	土壤总碳 Soil total C/ (g/kg)
540	落叶阔叶林	632	2.9	10.5a	132.2a
753	针阔混交林	691	2.6	7.6b	97.1b
1286	针叶林	811	0.3	1.2d	26.2c
1812	岳桦林	967	-2.3	5.2c	75.7b
2008	高山苔原带	1038	-3.3	3.9c	64.6b
2357	高山苔原带	1154	-4.8	2.9d	42.6b

年均温和年降水量数据引自 Shen 等^[18];同列不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

2 研究方法

2.1 野外取样

2012 年 7 月沿长白山北坡的 6 个海拔梯度,包括 5 种典型的植被类型(表 1)。在每个垂直植被带内布设 4 个 30 m × 40 m 样地,对样地内常见物种的叶片进行取样,共选取了 150 个物种,隶属于 47 科,105 属,部分出现在不同地点的相同物种进行了重复测定。在 6 个不同海拔上所取的物种数目具体见表 2。对于乔木植物,每种植物选择 3—5 个大小为样方内平均胸径的个体,每个个体选取位于树冠外围、能最大程度地接收阳光照射、完全成熟、无病虫害损坏的叶片 20 片;对于林下植被(包括灌木和草本),选择样地内常见植物,收集叶片 10—20 片。每个海拔梯度的 4 个样地内同一物种叶片形成混合样品,装入 10 号自封袋内,带回实验室放入冰箱。同时,在每个样地内进行土壤样品的采集。在去除土壤表面的枯枝落叶层后,利用内径 6 cm 的土钻对 0—10 cm 的土层进行取样,每个样地内随机设置 30 个取样点,除去根系和石砾后混合均匀。待土壤样品风干后全部过 2 mm 筛,利用元素分析仪(Elementar, Vario Max CN, Germany)测定土壤总碳和总氮含量。

表 2 沿长白山不同海拔高度选取的不同植物生长型物种数目

Table 2 Number of sampled species of different plant growth types at each site along altitude in Changbai Mountain

海拔 Altitude (m)	乔木 Tree		灌木 Shrub		草本 Herb
	落叶 Deciduous	常绿 Evergreen	落叶 Deciduous	常绿 Evergreen	
540	13 (28.26)	2 (4.35)	11 (23.91)	0	20 (43.48)
753	15 (20.83)	1 (1.39)	12 (16.67)	0	44 (61.11)
1286	4 (18.18)	9 (40.91)	3 (13.64)	0	6 (27.27)
1812	4 (10.53)	4 (10.53)	3 (7.89)	1 (2.63)	26 (68.42)
2008	0	0	0	2 (16.67)	10 (83.33)
2357	0	0	0	2 (25)	6 (75)

括号内为每一海拔内不同生长型物种数目占总物种数目的百分比(%)。

2.2 室内测定

比叶面积 SLA 的测定:随机选取 5—10 个叶片,将叶片平铺在坐标纸上,用透明塑料板压平,确保叶片完全伸张,用扫描仪进行扫描得到图片,利用 Photoshop CS 软件(Adobe Systems, San Jose, USA) 计算叶面积 LA。将扫描后的叶片放入纸信封内,在 80℃ 的烘箱内烘干 48 h,用万分之一天平称重。SLA(m²/kg)= LA(m²)/干重(kg)。

叶片厚度 LT 的测定:使用游标卡尺测量(精确到 0.01 mm),随机选取 10 片叶,同时避开叶脉,并尽量选择叶片中心部位进行测量,每个个体在不同部位测量 5 次,最后取平均值为该个体叶片厚度。

叶氮含量测定(N_{mass} 和 N_{area}):叶片放入 80 ℃ 烘箱内烘干至恒重,采用元素分析仪(Vario MAX CN Elemental Analyzer,Elementar, Germany)测定植物氮含量(N_{mass},g/kg)。N_{area}(g/m²)= N_{mass}/SLA。

气孔密度 SD 的测定采用印迹法^[19-20]。每一个物种随机选择 3 个叶片,首先使用透明指甲油涂在叶片下表皮(大约 1 cm²,注意避开主脉和大的次级脉),静置待指甲油干透后小心用镊子撕下,制作成临时切片。样品带回实验室后使用显微镜(型号:COIC XSZ—HS3,产地:重庆)及配置的摄像装置(型号:YH—300,产地:上海)进行观测,在 40 倍物镜、10 倍目镜条件下拍照,每一样品上随机选择 3—5 个视野记录气孔数目,根据视野内的气孔数量计算 SD。同时,在每个视野图片中随机选择 3 个气孔,利用配套的分析软件进行气孔大小 SL 的测定,本文以气孔器保卫细胞的长轴长度(μm)代表气孔大小。以高山龙胆(*Gentiana algida*)的气孔图片为例(图 1),气孔个数为 6,视野面积为 62685.285 μm²,

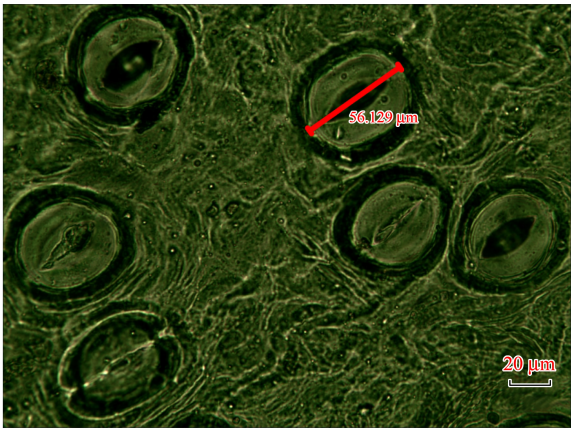


图 1 高山龙胆叶片表皮图片
Fig. 1 Leaf epidermal image of *G. algida*

因此 SD 为: $SD(stomata/mm^2) = \frac{6}{62685.285 \times 10^{-6}} = 95.72\ stomata/mm^2$, SL 为 56.129 μm。

2.3 数据分析

首先,对气孔和叶片功能性状的属性值进行以 10 为底的对数转换,使数据满足标准化正态分布,计算各性状之间的 Pearson 相关系数;其次,对不同海拔的植物气孔和叶片功能性状之间进一步做线性回归,针对存在显著关系的性状关系采用标准化主轴法(SMA, standardized major axis)来分析性状关系在不同海拔梯度的差异,即利用方程 $y = bx^a$ 表示不同性状之间的关系,线性转换即为 $\log(y) = \log(b) + a \log(x)$,其中 x 和 y 代表不同的性状, a 为性状关系的斜率(slope), b 为截距(elevation)。该分析由软件(S)MATR Version 2.0^[21]完成,对不同海拔之间线性关系的斜率进行异质性测试^[22],并且在斜率同质(homogeneity)时计算共同斜率,

截距和斜率的差异利用多重比较检验。其他数据处理与分析在 SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA, 2004) 中完成。

3 结果

3.1 长白山植物叶片形态、化学和气孔特征概况

长白山地区 150 个植物物种叶片形态、化学和气孔特征的概况见图 2。叶片形态特征中,SLA、LA 和 LT 的变化范围分别为 2.75—84.05 m²/kg、13.15—33881.53 mm²和 0.01—0.91 mm,平均值分别为 33.58 m²/kg、3291.30 mm²和 0.14 mm。叶片形态特征中存在较大的变异性,其中 LA 的变异最大(CV = 1.25),SLA 最小(CV = 0.51)(图 2a—c);

叶片氮含量 N_{mass} 和 N_{area} 的变化范围分别为 10.99—41.25 g/kg、0.38—4.05 g/m²,平均值为 24.48 g/kg、1.07 g/m²,N_{area} 的变异(CV = 0.58)大于 N_{mass} (CV = 0.26)(图 2d, e)。

叶片气孔特征中,SD 和 SL 的均值分别为 155.91 stomata/mm²和 34.51 μm,变化范围为 24.82—634.51 stomata/mm²和 11.83—80 μm,SD 的变异程度(CV = 0.66)大于 SL(CV = 0.39)(图 2f, g)。

3.2 气孔特征与叶片形态、化学特征的关系

如表 3 所示,SD 与叶片形态和化学特征的关系中,只有与 SLA 和 N_{area} 的关系达到了显著水平($P < 0.05$)。其中,SD 与 SLA 负相关,与 N_{area} 正相关。相比较而言,SL 与叶片形态和养分特征之间的关系更加紧密。除了 SLA 和 N_{area} 外,SL 与 LA、LT 和 N_{mass} 均存在显著的相关性($P < 0.05$)。其中,SL 与 LT 正相关,而与 LA 和 N_{mass} 之间为负相关。此外,SD 和 SL 之间存在极显著的负相关关系($P < 0.01$)。

表 3 叶片形态、化学和气孔特征之间的 Pearson 相关系数

Table 3 Pearson's correlation coefficients among leaf morphological, chemical, and stomatal traits

特征 Trait	形态特征 Morphological trait			化学特征 Chemical trait		气孔特征 Stomatal trait	
	SLA	LA	LT	N _{mass}	N _{area}	SD	SL
SLA	1						
LA	0.51 **	1					
LT	-0.69 **	-0.37 **	1				
N _{mass}	0.65 **	0.53 **	-0.56 **	1			
N _{area}	-0.92 **	-0.44 **	0.58 **	-0.29 **	1		
SD	-0.30 **	0.002	0.01	-0.05	0.30 **	1	
SL	-0.14	-0.19 *	0.37 **	-0.24 **	0.11	-0.67 **	1

* , $P < 0.05$; ** , $P < 0.01$ 。SLA:比叶面积 Specific leaf area;LA:叶片面积 Leaf area;LT:叶片厚度 Leaf thickness;N_{mass}:单位质量的叶氮含量 Leaf nitrogen content on mass base;N_{area}:单位面积的叶氮含量 Leaf nitrogen content on area base;SD:气孔密度 Stomatal density;SL:气孔大小 Stomatal length。

3.3 海拔梯度对气孔特征与叶片功能性状关联性的影响

针对存在显著关系的性状(表 3),采用标准化主轴法来分析性状关系之间在不同海拔生境下是否存在一致性,结果发现气孔特征与叶片形态、化学特征之间的关系会随着环境的不同而发生变化,其关联性只在部分海拔条件下达到了显著水平($P < 0.05$)(图 3 和图 4)。

如图 3 所示,SD 与 SLA 的负相关关系只在海拔 2008 m 处达到了显著水平(图 3a, $P < 0.05$),SD 与 N_{area} 之间的正相关性仅在海拔 753 m 处达到了显著水平(图 3b, $P < 0.05$)。

SL 与 LA 和 N_{mass} 之间的关系均只在海拔 1286 m 处达到显著水平(图 4a, c, $P < 0.05$),而 SL 与 LT 在 540 m、1286 m 和 1812 m 处均达到了显著水平(图 4b, $P < 0.05$),并且 1286 m 处的斜率显著高于 540 m 和 1286 m 处(图 4b, $P < 0.05$)。

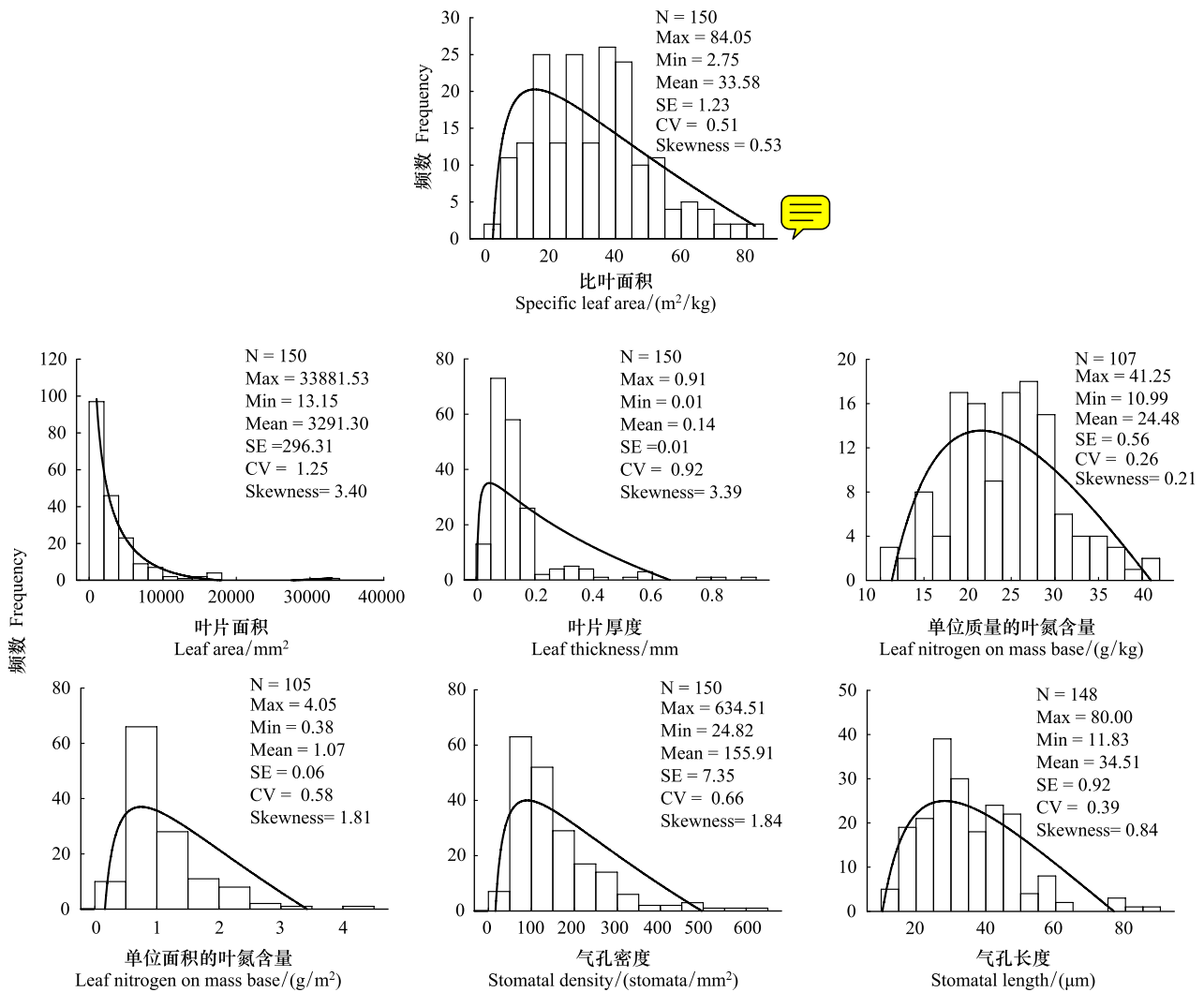


图2 叶片气孔、形态和化学特征的统计特征

Fig. 2 Statistical characteristics of leaf stomatal, morphological, and chemical traits in Changbai Mountain

N: 物种数量 Number; Max: 最大值 Maximum; Min: 最小值 Minimum; Mean: 平均值; SE: 标准误 Standard error; CV: 变异系数 Coefficient of variation; Skewness: 偏度。

SD 与 SL 之间存在稳定的负相关关系,这种负相关关系在 6 个海拔梯度之间均存在(图 5),并且斜率之间差异不显著(SMA 共同斜率为-1.42, $P > 0.05$),但截距在不同海拔地区存在显著的差异($P < 0.05$),其中 753 m 处的截距最大,2357 m 处的截距最小。

4 讨论

4.1 气孔特征与叶片其他功能性状的关系

叶片功能性状在不同物种间存在较大差异,且易受到外部环境的影响,但多种叶片功能性状之间关系紧密,植物往往通过性状组合的动态变化来适应所在环境^[7-8],这些“特征综合体”反映了植物对环境的适应以及资源利用策略^[7, 11, 23]。植物的气孔和叶片结构分别与植物的调节、贮存和维持功能相关^[15]。以往的研究已证明,SD 随 SLA 和叶绿素含量的增加而降低、随 LT 增加而异速增加^[12]。与之类似,本研究中 SD 与 SLA 呈负相关关系,但我们没有发现 SD 与 LT、LA 存在显著的关系(表 2)。Zhang 等^[15]也认为厚叶植物并不总是具有较多的气孔,这主要是由于选择压力或限制因素不同,许多因素影响 LT,而这些因素并不一定对 SD 有影响。与 SD 相比,SL 与叶片形态和氮含量的关系更紧密,这可能是由于 SD 对环境变化比较敏感^[15],具有较高

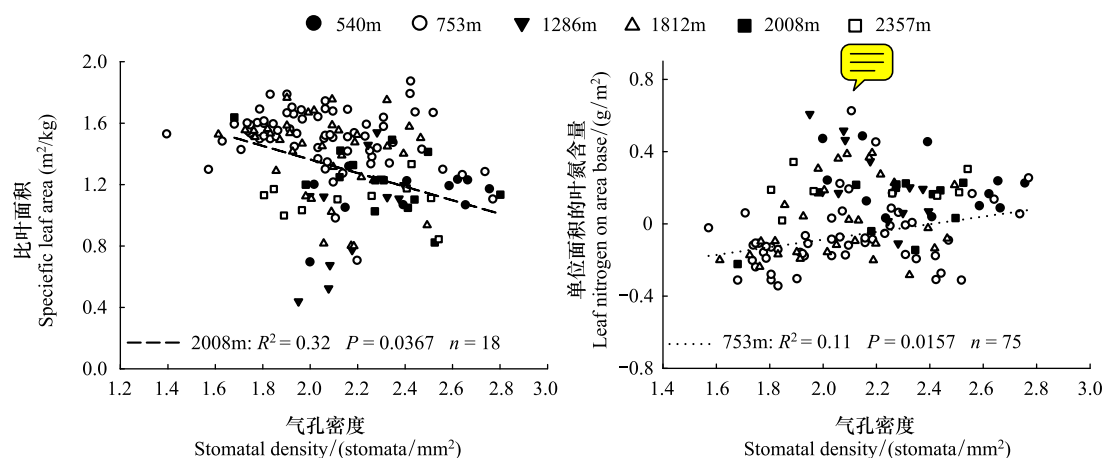


图3 不同海拔下气孔密度与比叶面积(a)和叶氮含量(b)的标准化主轴回归关系

Fig. 3 SMA regressions between SD and SLA (a) and N_{area} (b) across all species from different altitudes

只列出显著的回归关系($P<0.05$)。

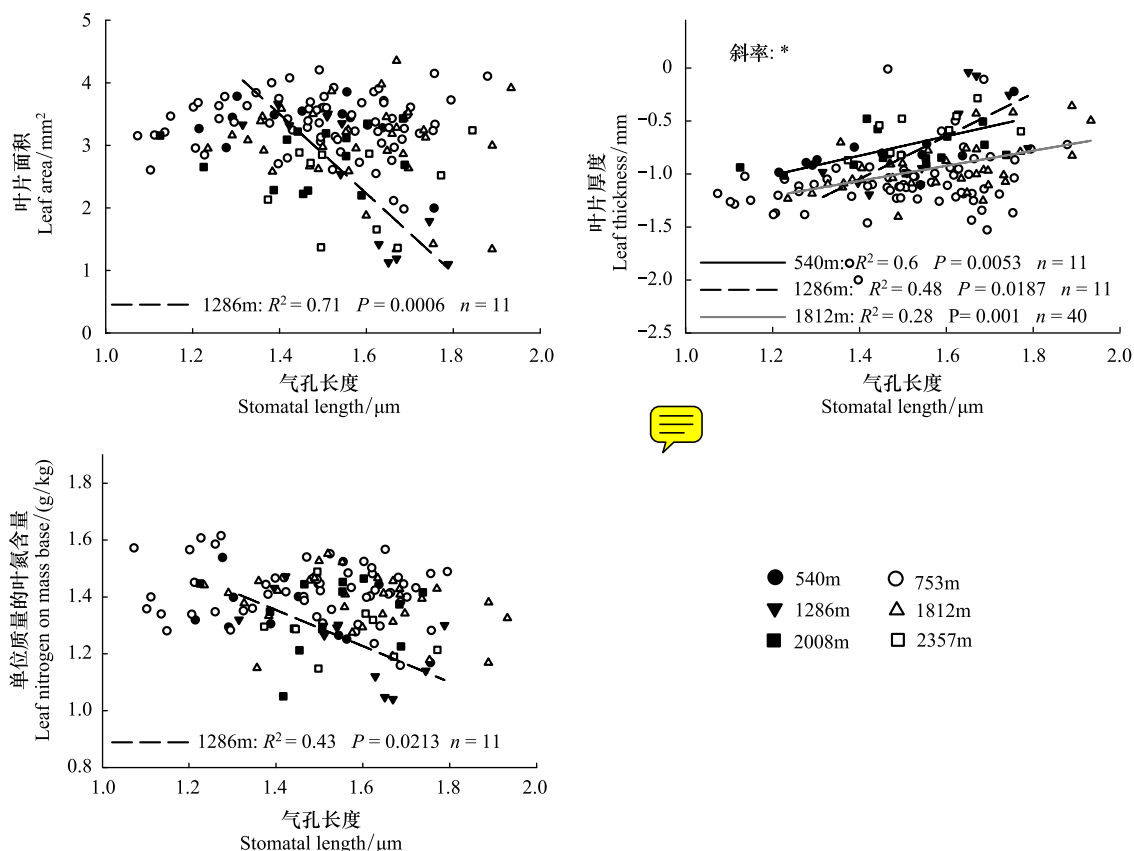


图4 不同海拔气孔长度与叶面积(a)、叶厚度(b)和叶氮含量(c)的标准化主轴回归关系

Fig. 4 SMA regressions between SL and LA (a), LT (b) and N_{mass} (c) across all species from different altitudes

只列出显著的回归关系($P<0.05$)。*, $P<0.05$ 。

的变异性。

叶片功能性状具有较大的环境可塑性^[15],如叶片大小的改变,能够允许叶片适应不同的光合条件下的蒸腾速率,保持水分供应和蒸腾需求之间的有效平衡^[24-25],但不是所有物种的叶片大小与SD都具有相关关系。Murphy等^[24]对不同光环境下的4种木本植物的研究表明,只有*Toona ciliata*和*Cenarrhenes nitida*的SD与LA

具有显著的正相关关系 ($P < 0.05$)。SD 或 SL 与叶片大小的关系较弱在温带落叶树种中也有观察到^[26], 表明气孔特征的变化并不一定与叶片大小成比例。单位面积的质量较高 (SLA 低)、氮含量高的叶片能够较好地储存水分, 干旱时期能够保持更加稳定的水分供应^[27-28]。因此, SLA 降低, N_{area} 增加, 是对高海拔地区生理干旱和低氮环境的一种适应策略。同时, 随着海拔升高, 灌木和草本植物逐渐从林下植被成为优势植物 (表 2), CO_2 偏压和光照环境的改变使得高海拔地区植物 SD 的增加^[29]。因此, 在本研究中, SD 表现出与 SLA 负相关, 而与 N_{area} 正相关。

本研究发现 SD、SL 与叶片形态和化学特征存在一定的协同变异关系, 然而这种协同性并非在 6 个海拔梯度中都存在 (图 3 和图 4), 可能的原因包括: (1) 选择压力不同。沿着海拔梯度植物功能性状的分布受到了许多环境胁迫的共同影响, 对叶片形态和化学特征具有影响的因素并不一定是决定气孔特征变化的主要因子^[15, 17]; (2) 单个海拔梯度的叶片性状值的变化范围较小。有相同生态习性的植物类群通常有相似的叶片特征, 可能会限制性状之间关系的表达, 如同一植物群

落内叶片寿命与叶片形态和生态特征的关系可能就不那么紧密^[30]。但是, 当叶片寿命、SLA、叶 N 含量和净光合速率等性状的变化范围较大时, 这些特征之间的总体性的相关性规律就会表现出来^[31]。

4.2 SD 与 SL 之间的权衡关系

SD 和 SL 直接影响着植物的光合速率和蒸腾速率, 调节气孔的发育和运动使这两个相互矛盾的需求达到最优化是植物适应环境的关键^[3]。气孔对叶片气孔导度和蒸腾作用的调控作用, 在短时间内, 是通过气孔的开闭行为来实现的, 反映了植物对生长环境的短期可塑性; 在较长时间内, 则表现为气孔形态、分布和数量的变化, 这反映了植物气孔自身的进化或生态适应性^[3-4]。长白山垂直梯度中植物叶片的 SD 与 SL 之间存在着显著稳定的负相关关系, SL 随着 SD 增加呈线性减低 (图 5, 取对数后), 该研究结果与其他研究中多物种和不同地质时间尺度的结果一致^[2, 5-6]。气孔数量与大小之间的这种权衡关系, 调控了植物气孔形态特征对生长环境的短期可塑性与长期的适应性进化^[6]。同时, 我们发现 SD 与 SL 的关系斜率在 6 个海拔梯度内没有显著差异 ($P > 0.05$), 但截距之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 表明在 SD 一定时, 生长在 1286 m 的植物具有最大的气孔, 而生长在 2357 m 的植物具有最小的气孔。气孔大小具有重要的生态学意义。与大气孔相比, 小气孔具有较短的反应时间, 能够快速打开和关闭来应对环境变化。同时, 小的气孔往往与高的 SD 相连, 这能够快速增加叶片的气孔导度, 在适宜条件下最大化叶片之间的 CO_2 扩散速率, 当环境不利时也能够通过关闭气孔来降低气孔导度^[5, 32]。高海拔地区 (2357 m) 生境恶劣, 如低温、大风和高 UV-B 辐射, 小的气孔有利于植物快速打开和关闭以快速应对多变的环境条件; 而生长在海拔 1286 m 的优势植物主要为针叶裸子植物 (表 2), 相对于被子植物, 裸子植物往往具有较大的气孔^[33]。

环境胁迫驱动下的自然选择使得植物倾向于以最小的水分散失来获得最大的碳同化速率^[5]。另一方面, 植物也可通过调整自身生理特征和解剖结构来适应不同的生境条件。我们的研究结果证明, 处于不同生境条件下的植物会通过调整 SD 与 SL 之间的权衡关系来适应其生存的环境条件。

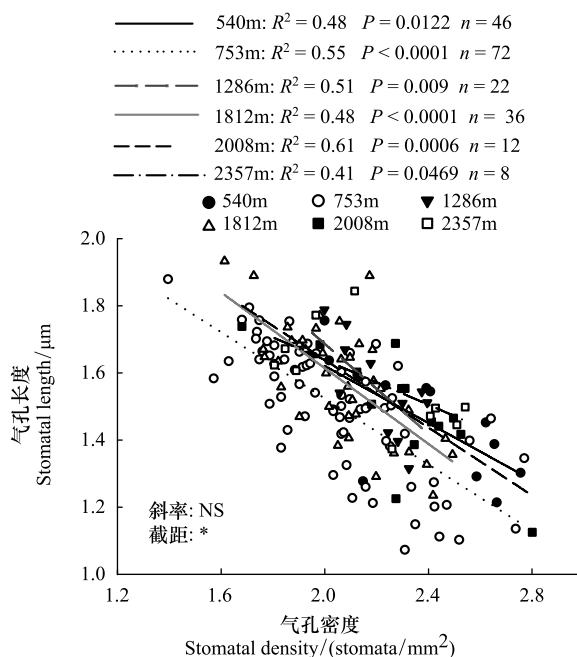


图 5 不同海拔气孔密度与气孔长度的标准化主轴回归关系
Fig. 5 SMA regressions between SD and SL across all species from different altitudes

只列出显著的回归关系 ($P < 0.05$); NS, $P > 0.05$; *, $P < 0.05$ 。

5 结论

(1) 长白山地区 150 个植物物种气孔特征中,SD 和 SL 的均值分别为 155.91 stomata/mm²和 34.51 μm;形态特征中,SLA、LA 和 LT 的均值分别为 33.58 m²/kg、3291.30 mm²和 0.14 mm;叶片氮含量 N_{mass} 和 N_{area} 的平均值为 24.48 g/kg、1.07 g/m²。

(2) SD 与 SLA 负相关,与 N_{area} 正相关;除了 SLA 和 N_{area} 外,SL 与 LA、LT 和 N_{mass} 均存在显著的相关性($P < 0.05$)。其中,SL 与 LT 正相关,而与 LA 和 N_{mass} 之间为负相关。

(3) 气孔特征与叶片形态、化学特征之间的关系会随着环境的不同而发生变化,其关联性只在部分海拔生境下达到了显著水平($P < 0.05$),表明气孔特征与叶片形态、化学特征之间存在协同进化只是“一般性的”结论,而不是“广泛”或“普适性”的,这仍需要在不同区域和更多物种内来验。

(4) SD 与 SL 之间存在稳定一致的负相关关系,植物通过调整 SD 和 SL 之间的权衡关系来适应环境变化。

参考文献(References):

- [1] Taylor S H, Franks P J, Hulme S P, Spriggs E, Christin P A, Edwards E J, Woodward F I, Osborne C P. Photosynthetic pathway and ecological adaptation explain stomatal trait diversity amongst grasses. *New Phytologist*, 2012, 193(2): 387-396.
- [2] Franks P J, Beerling D J. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(25): 10343-10347.
- [3] Casson S A, Hetherington A M. Environmental regulation of stomatal development. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13(1): 90-95.
- [4] Haworth M, Elliott-Kingston C, McElwain J C. Stomatal control as a driver of plant evolution. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2419-2423.
- [5] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 2003, 424(6951): 901-908.
- [6] Franks P J, Drake P L, Beerling D J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(12): 1737-1748.
- [7] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, Vose J M, Gresham C, Volin J C, Bowman W D. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 1999, 80(6): 1955-1969.
- [8] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [9] 冯秋红, 史作民, 董莉莉, 刘世荣. 南北样带温带区栎属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 619-627.
- [10] Donovan L A, Maherali H, Caruso C M, Huber H, de Kroon H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution*, 2011, 26(2): 88-95.
- [11] Freschet G T, Cornelissen J H C, van Logtestijn R S P, Aerts R. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 362-373.
- [12] Loranger J, Shipley B. Interspecific covariation between stomatal density and other functional leaf traits in a local flora. *Botany*, 2010, 88(1): 30-38.
- [13] Yang X X, Yang Y, Ji C J, Feng T, Shi Y, Lin L, Ma J J, He J S. Large-scale patterns of stomatal traits in Tibetan and Mongolian grassland species. *Basic and Applied Ecology*, 2014, 15(2): 122-132.
- [14] Tanaka Y, Sugano S S, Shimada T, Hara-Nishimura I. Enhancement of leaf photosynthetic capacity through increased stomatal density in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, 2013, 198(3): 757-764.
- [15] Zhang S B, Guan Z J, Sun M, Zhang J J, Cao K F, Hu H. Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, *Orchidaceae*. *Plos One*, 2012, 7(6): e40080.
- [16] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in ecology and evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [17] 宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪. 植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展. *地理科学进展*, 2011, 30(11): 1431-1439.

- [18] Shen C C, Xiong J B, Zhang H Y, Feng Y Z, Lin X G, Li X Y, Liang W J, Chu H Y. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, 57: 204-211.
- [19] Beaulieu J M, Leitch I J, Patel S, Pendharkar A, Knight C A. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. *New Phytologist*, 2008, 179(4): 975-986.
- [20] Miller-Rushing A J, Primack R B, Templer P H, Rathbone S, Mukunda S. Long-term relationships among atmospheric CO₂, stomata, and intrinsic water use efficiency in individual trees. *American Journal of Botany*, 2009, 96(10): 1779-1786.
- [21] Falster D, Warton D, Wright I. SMATR: Standardised major axis tests and routines, ver 2.0. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>.
- [22] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 2002, 44(2): 161-174.
- [23] Baraloto C, Paine C E T, Poorter L, Beauchene J, Bonal D, Domenach A M, Herault B, Patino S, Roggy J C, Chave J. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1338-1347.
- [24] Murphy M R C, Jordan G J, Brodribb T J. Differential leaf expansion can enable hydraulic acclimation to sun and shade. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(8): 1407-1418.
- [25] Ashton P M S, Berlyn G P. Leaf adaptations of some shorea species to sun and shade. *New Phytologist*, 1992, 121(4): 587-596.
- [26] Sack L, Melcher P J, Liu W H, Middleton E, Pardee T. How strong is intracanalopy leaf plasticity in temperate deciduous trees? *American Journal of Botany*, 2006, 93(6): 829-839.
- [27] Wang R Z, Huang W W, Chen L, Ma L N, Guo C Y, Liu X Q. Anatomical and physiological plasticity in *Leymus chinensis* (Poaceae) along large-scale longitudinal gradient in northeast China. *Plos One*, 2011, 6(11): e26209.
- [28] Luo J X, Zang R G, Li C Y. Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in the mountains of southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 2006, 221(1/3): 285-290.
- [29] Wang R L, Yu G R, He N P, Wang Q F, Xia F C, Zhao N, Xu Z W, Ge J P. Elevation-related variation in leaf stomatal traits as a function of plant functional type: evidence from Changbai Mountain, China. *Plos One*, 2014, 9(12): e115395.
- [30] Reich P B. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: 'the blind men and the elephant retold'. *Functional Ecology*, 1993, 7(6): 721-725.
- [31] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [32] Drake P L, Froend R H, Franks P J. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(2): 495-505.
- [33] Lammertsma E I, de Boer H J, Dekker S C, Dilcher D L, Lotter A F, Wagner-Cremer F. Global CO₂ rise leads to reduced maximum stomatal conductance in Florida vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(10): 4035-4040.