

DOI: 10.5846/stxb201712302359

于文英,高燕,逢玉娟,王鸢,卞福花.山东银莲花叶片形态结构对异质生境和海拔变化的响应.生态学报,2019,39(12): - .

Yu W Y, Gao Y, Pang Y J, Wang Z, Bian F H. Response of leaf morphology and structure of *Anemone shikokiana* to heterogeneous habitats and altitude changes. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(12): - .

山东银莲花叶片形态结构对异质生境和海拔变化的响应

于文英¹, 高 燕², 逢玉娟³, 王 鸢³, 卞福花^{3,*}

1 烟台大学光电信息科学技术学院, 烟台 264005

2 烟台市昆崙山林场, 烟台 264112

3 烟台大学生命科学学院, 烟台 264005

摘要: 山东银莲花为一分布极其狭域的稀有物种, 对海拔 600 m 以上的针阔混交林和山顶灌丛两种异质的生境都具有较高的适应性。为探索其适应策略, 选择两种异质生境中的 5 个海拔梯度样带, 采用常规石蜡切片法和显微观察技术, 对叶片进行观察、分析和测量, 通过比较叶片外部形态特征参数和内部解剖结构的差异, 推测其叶片适应海拔和异质生境的响应策略。结果表明: 为适应阴暗、潮湿的针阔混交林和干旱、强光照的山顶灌丛两种不同环境, 山东银莲花分别表现出不同的适应策略。针阔混交林下, 叶片的背腹表皮毛密度、比叶面积和气孔相对开度较山顶灌丛的大, 而气孔密度、叶片厚度、栅栏组织和海绵组织的厚度较山顶灌丛的小; 山顶灌丛植株叶片栅栏组织细胞排列较林下更加整齐紧密。两种生境中叶片腹面表皮毛的长度、气孔相对开度都随海拔的升高而减小, 且差异明显; 而叶片厚度、比叶面积、气孔指数等对 600 m 以上海拔变化未表现出明显的规律性。本研究将为山东银莲花的保护和利用提供理论基础及依据, 为其他植物的相关研究提供参考。

关键词: 山东银莲花; 海拔; 异质生境; 叶片; 响应机制

Response of leaf morphology and structure of *Anemone shikokiana* to heterogeneous habitats and altitude changes

YU Wenying¹, GAO Yan², PANG Yujuan³, WANG Zhi³, BIAN Fuhua^{3,*}

1 School of Opto-electronic Information Science and Technology, Yantai University, Yantai 264005, China

2 Kunyushan Forest Farm, Yantai 264112, China

3 College of Life Sciences, Yantai University, Yantai 264005, China

Abstract: *Anemone shikokiana* is a rare species adapted to two heterogeneous habitats including conifer and broad-leaf mixed forest and shrubs of mountaintop at higher than 600 m elevation. In the present study, we chose five sample transects to explore the response mechanism of this species to heterogeneous habitats and altitude gradients. Leaves, which are plant organs with the largest surface area exposed to the sun and air, are the main photosynthetic organs and sensitive organs to environmental changes. The morphology and anatomical structure of the leaves in *A. shikokiana* were analyzed by the paraffin section method and microscopic technique. We observed the morphological characteristics of the leaves and epidermal hairs, measured the thickness of the leaves and mesophyll tissue, calculated their anatomical indices and stomatal parameters, and analyzed the correlation between these characteristics and the heterogeneous habitats or altitude. Compared with those of leaves from mountaintop shrubs, the density of upper and lower epidermal hairs, specific leaf area, and relative opening of

基金项目: 山东省自然科学基金(ZR2018MC003)

收稿日期: 2017-12-30; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fh_bian@163.com

the stoma of leaves from the conifer and broad-leaf mixed forest were greater, whereas stoma density, leaf thickness and palisade and spongy tissue thickness were lower. The length of upper epidermal hairs and relative opening of the stoma gradually decreased with increasing altitude. However, there was no obvious regularity between the other parameters measured and different altitude, such as palisade and spongy tissue thickness, specific leaf area, and stomatal index. This study provides a theoretical foundation for the protection and utilization of *A. shikokiana* and provide references for related research in other plants.

Key Words: *Anemone shikokiana*; elevation; heterogeneous habitat; leaf; response mechanism

全球变暖和日益增加的水资源短缺是农林业可持续发展面临的两个重大问题,植物如何适应复杂多变的自然环境一直是植物学家们致力研究的核心与重点^[1]。生物适应环境同时影响环境,二者相互影响、相互依赖、相辅相成,在漫长的进化过程中,逐步形成了各种有效适应环境的机制。研究植物对环境的适应策略对其保护、栽培和引种等都具有重要的实际应用价值。

山东银莲花(*Anemone shikokiana* (Makino) Makino)是胶东半岛和日本四国岛特有、狭域、间断分布的极小种群。在中国间断分布于山东昆崙山和崂山,包含两个典型的异质环境:如昆崙山海拔 650—800 m 湿润、阴暗的针阔混交次生林和海拔 800 m 以上干旱、强光照的山顶灌丛^[2]。异质的生境中细胞学水平、DNA 水平和蛋白质水平具有较高的多样性^[3-5],表明该物种对两种差异明显的生境表现出极强的适应性。山东银莲花仅有地下根状茎,无地上茎,只有基生叶,叶片是植物进行光合作用以及外界环境进行物质、能量交换的主要器官,因此叶片是该种响应异质生境的最佳部位,研究叶片的外部形态及其内部解剖结构的变化对揭示其适应策略具有重要意义,为将来研究其适应机制提供基础。

本研究通过对不同海拔、不同生境中山东银莲花叶片外部形态和内部结构特征的研究,揭示该种植物对不同海拔和异质生境的响应机制,为将来分子水平上揭示其适应机制打下基础,以达到更好的保护和利用之目的。

1 取样地点与策略

昆崙山位于山东省东部的胶东半岛,属于暖温带季风气候,兼有海洋性气候,四季分明,季风显著,雨量充沛,空气湿润,光照充足。年平均气温 11—12℃,年降雨量 800—1000 mm,主要集中在 6—9 月,全年无霜期 200 d 左右,最高海拔为 923 m,植被类型为暖温带落叶阔叶林。

山东银莲花在昆崙山多见于 680 m 以上针阔混交林下和山顶灌丛,自 700 m 开始,海拔梯度每垂直升高 50 m 设置一条样带,共 5 个样带:700、760、800、850、900 m,前 3 个代表林下生境,后两个代表山顶生境。每条样带内平行随机选取多年生植株 3—5 棵,每棵采集一片相同位置、成熟、没有明显病菌症状或者动物咬噬的叶片,编号、装入自封袋,当天带回实验室,冰箱冷藏保存备用。同时选择每棵植株上另一片相同位置的叶片,自中部剪取 2—3 个 1 cm×1 cm 小块,直接放入 FAA 固定液中固定保存,用于石蜡包埋切片和叶片上、下表皮及气孔观察。

2 研究方法

2.1 山东银莲花叶片形态学研究

2.1.1 叶片表面附属结构的差异

用 leica 体视显微镜系统观察不同生境内不同海拔山东银莲花叶片背、腹两面的附属结构,自叶缘至叶片中部随机选择 3 个区域,每个区域观察 3 个视野,拍照并用系统自带软件统计其长短、大小、密度等。

2.1.2 叶片形态的差异

扫描仪扫描叶片,同时加标尺作为叶片长宽参照,保存图像。利用 ImageJ 图像处理软件测定叶片的长、

宽和面积。最后将叶片放入 65℃ 烘箱直至恒重,用万分位的电子天平称其干重,计算比叶面积,比叶面积=叶面积/叶干重。

2.2 山东银莲花叶片解剖结构的研究

2.2.1 气孔及表皮细胞的差异

取 FAA 中固定的叶片小块,用清水冲洗后,放入 10% 的次氯酸钠溶液中浸泡至叶片发白,取出并用蒸馏水清洗,采用离析刮制法制取叶片上、下表皮,进行酒精梯度脱水、二甲苯透明、染色,制成临时装片,显微镜观察、拍照。

随机选择 3 个视野,分别统计上、下表皮气孔数量和表皮细胞数量,用显微系统自带软件计算上、下表皮的气孔密度(个/mm²)、表皮细胞密度(个/mm²);计算气孔指数,气孔指数=100×气孔密度/(气孔密度+表皮细胞密度);每个视野随机选择 3 个气孔放大拍照,显微镜自带测量系统,同时目镜测微尺辅助测其长、宽,计算相对开度,气孔相对开度=气孔宽/气孔长。

2.2.2 叶肉组织的差异

常规石蜡包埋组织切片,显微镜观察,随机选择 3 个视野拍照。显微镜自带测量系统,同时目镜测微尺辅助测量叶片厚度、上下表皮厚度、栅栏组织和海绵组织厚度,每项每个视野测量三次。

2.3 数据统计分析方法

所有数据用 Excel 记录整理,并计算平均数及标准差,SPSS 17.0 软件进行统计分析和差异显著性检验($P<0.05$)。

3 结果与分析

3.1 叶片表面附属结构

利用体视镜观察发现,山东银莲花叶片背面的表皮毛分布均匀,纤细、不分枝;叶片腹面的表皮毛短、硬,分布不均匀,主要密集于叶脉,尤其是较大的叶脉内侧,朝向于一个方向,非叶脉处毛稀疏、细且短。

图 1 是 5 个海拔梯度样带内山东银莲花背、腹两面表皮毛长短和密度的比较。由图可知,叶片背面毛的长度长于叶片的腹面,与海拔差异无关。腹面毛长度随海拔升高而略微缩短,700 m 处表皮毛明显最长;背面毛的长度与海拔没有明显的关系。腹面表皮毛密度 850 m 以上表现出增加的趋势;背面表皮毛密度在 800 m 以下逐渐增加,850 m 下降并趋于平稳。

700—800 m 林下和 850—900 m 山顶两种不同生境中,叶片背面毛的长度总是长于叶片的腹面,林下(700、760、800 m)叶片腹面表皮毛比山顶(850、900 m)腹面表皮毛长;林下叶片表皮毛的密度背、腹两面都略大于山顶的密度,表明生境对表皮毛的影响大于海拔对它的影响。

3.2 叶干重和比叶面积

从图 2 可以看出,叶长、宽、面积对不同生境和海拔变化不敏感,未表现出明显的差异,山顶(850、900 m)叶面积与林下(700、760、800 m)叶面积大小差异不大,叶干重 760 m 以上随海拔升高而增加,山顶叶干重明显高于林下,比叶面积山顶明显低于林下,并且差异性显著($P<0.05$)。

3.3 表皮气孔

显微观察发现,上、下表皮细胞形状不规则、排列紧密、彼此嵌合。5 个海拔梯度内的叶片上表皮均没有气孔(图 3a、3b),下表皮具有无规则型的气孔(图 3c、3d),同一生境不同海拔的叶片气孔排列差别不明显,山顶较林下气孔排列紧密整齐。

图 4 是 5 个海拔梯度样带内山东银莲花气孔密度、气孔相对开度和气孔指数的比较。气孔相对开度与海拔负相关,随海拔升高而减小,差异性显著($P<0.05$);而气孔密度和气孔指数与海拔没有明显的相关性,差异性不显著($P>0.05$)。山顶与林下相比较,气孔密度和气孔指数有升高的趋势,表明山东银莲花气孔对生境比对海拔的变化更敏感。

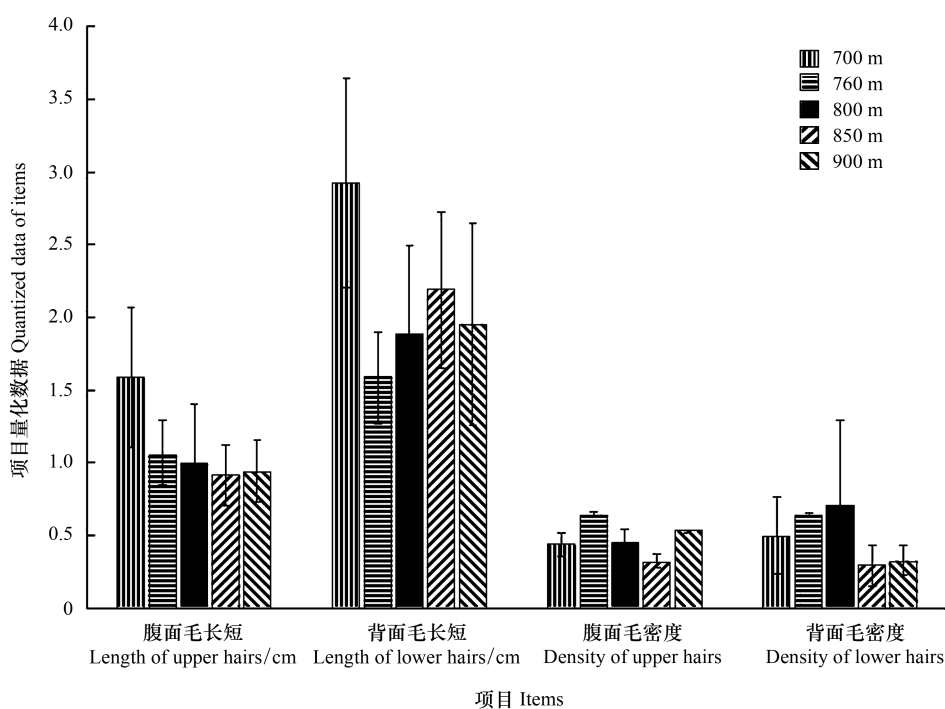


图 1 不同海拔山东银莲花叶片表皮毛长度和密度的比较

Fig.1 Comparison of length and density of epidermal hairs in leaf blade of *A. shikokiana* from different elevation gradients

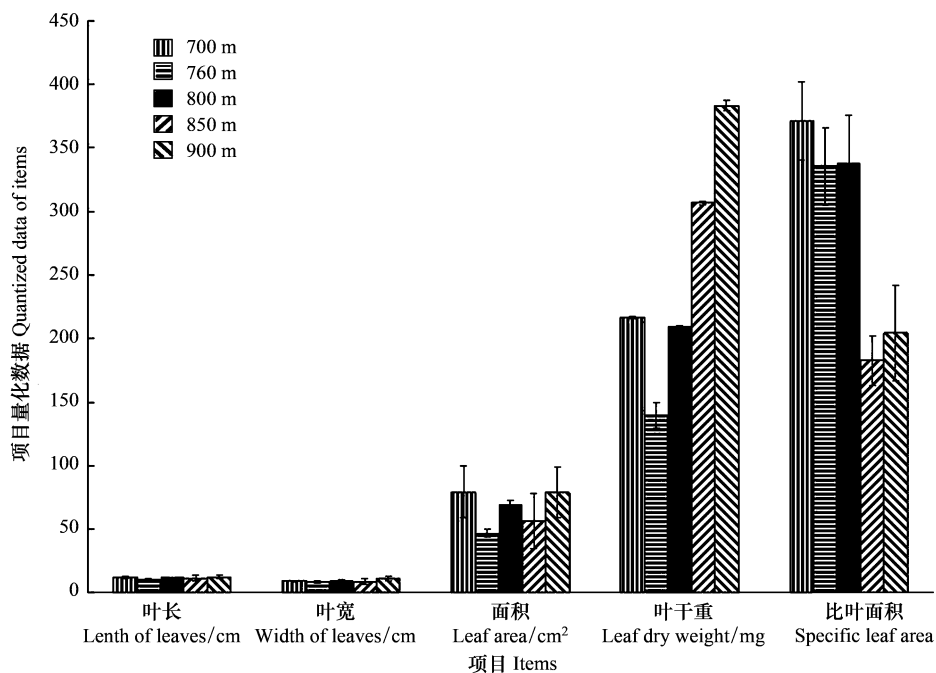


图 2 不同海拔山东银莲花叶片形态比较

Fig.2 Comparison of leaf morphology of *A. shikokiana* from different elevation gradients

3.4 叶片厚度

林下栅栏组织细胞排列不整齐、疏松,山顶栅栏组织仍是一层细胞,但是排列更加紧密、整齐,较林下更

厚,海绵组织山顶较林下更加发达(图5),同一生境内不同海拔梯度的叶肉细胞差异不明显。

图6是5种海拔梯度样带内山东银莲花叶片厚度、上下表皮厚度、栅栏组织和海绵组织厚度的比较。海拔变化对各单因素参数引起的差异不显著($P>0.05$),山顶与林下比较,叶片厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度均增加,差异显著;上下表皮厚度没有明显差异($P>0.05$),表明表皮细胞对海拔变化和生境变化不敏感。山顶叶片加厚的主要因素在于叶肉组织的改变,尤其是海绵组织厚度的增加从而增加了叶片的厚度。

4 讨论

4.1 山东银莲花对异质生境的响应

植物适应环境的选择压力是非常复杂的过程,为了适应环境,必须调整自身的相应机制,启动相关的信号系统满足需要。叶片是植物暴露在空气中进行同化作用的主要器官,其组织结构对周围环境反应敏锐,其形态结构在外界生态因素的长期作用下具有很大的变异

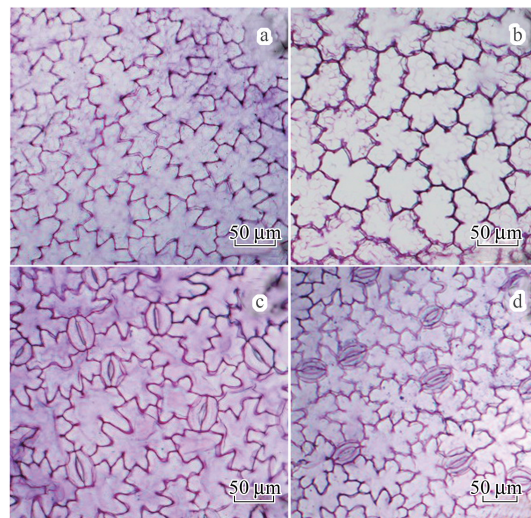


图3 针阔混交林下和山顶灌丛山东银莲花叶片上、下表皮(含气孔)比较

Fig.3 Comparison of the upper and lower leaf epidermises (including the stomata) in *A. shikokiana* from conifer and broad-leaf mixed forest and shrubs of mountaintop

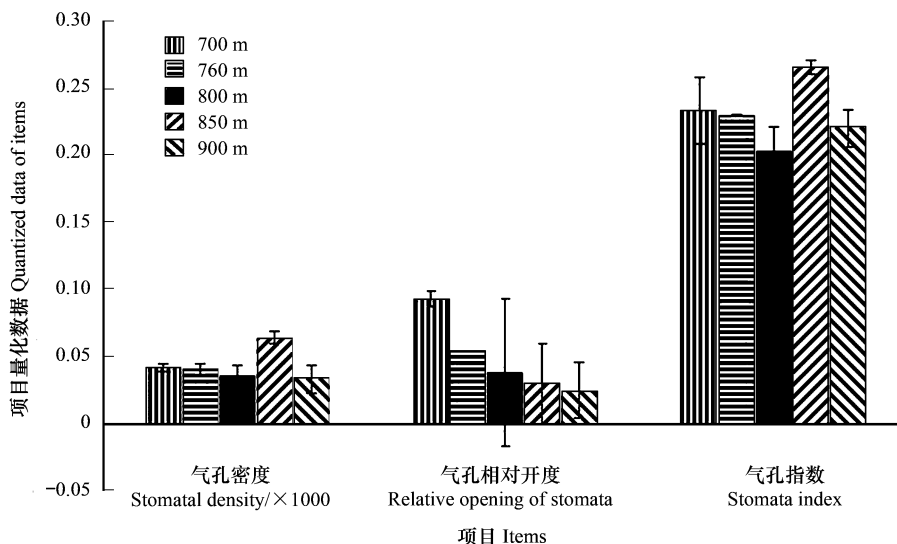


图4 不同海拔山东银莲花叶片气孔的比较

Fig.4 Comparison of leaf stomata of *A. shikokiana* from different elevation gradients

性和可塑性,与植物生长对策及利用资源的能力紧密相关^[6]。针阔混交林下水分充足、营养丰富,但是缺少光照,山顶灌丛光照充足,但是水分亏缺。山东银莲花为了适应两种不同的生活环境,叶片形态和内部解剖结构表现出明显的差异,以获取最大利益满足自身需求。

(1) 比叶面积 比叶面积与植物相对生长速率、光合速率、叶氮含量有关,可用来反映植物的碳获取策略,是生理过程权衡的最佳指标^[7]。比叶面积较大的植物叶片资源捕获面积大,具有较高的净光合速率,一般光照越弱、叶片越薄、单位面积的干重越小,比叶面积则越大。本研究混交林下的山东银莲花接受较弱的光照,具有明显大于山顶的比叶面积,符合植物叶片适应弱光照的一般规律。比叶面积较低的植物将更多的物质用于构建保卫构造或者增加叶肉细胞密度,可以有效的减小蒸腾和防止叶片过度失水^[8],更好的适应资源

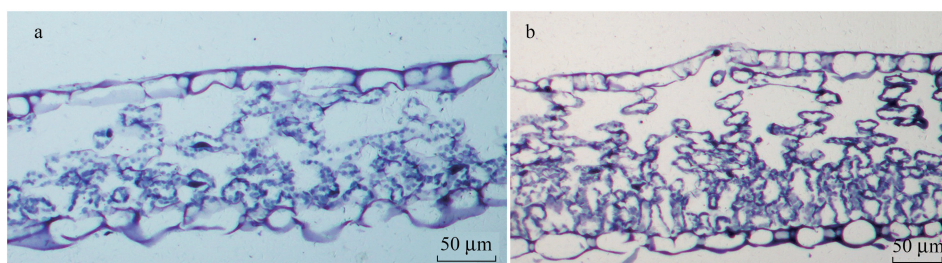


图5 针阔混交林下和山顶灌丛山东银莲花叶片厚度的比较

Fig.5 Comparison of the leaf thickness in *A. shikokiana* from conifer and broad-leaf mixed forest and shrubs of mountaintop

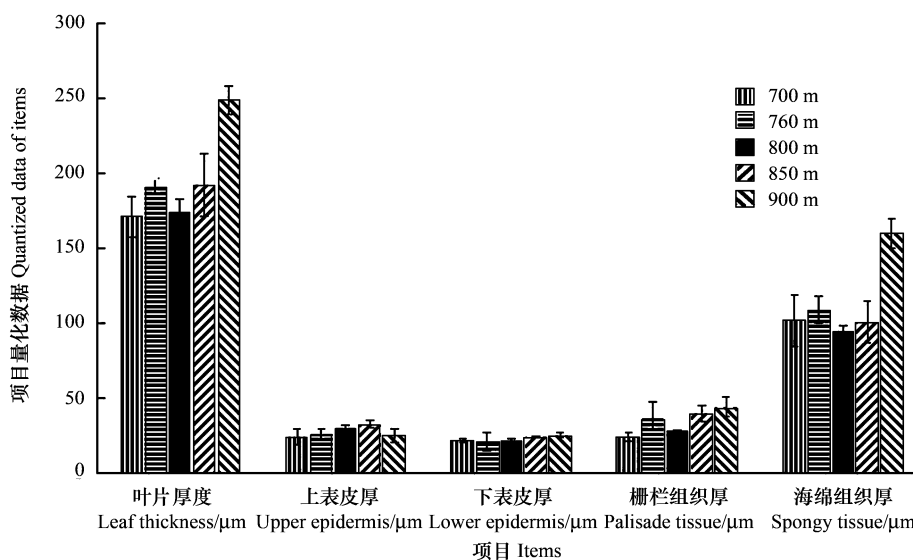


图6 不同海拔山东银莲花叶片厚度的比较

Fig.6 Comparison of the leaf thickness in *A. shikokiana* from different elevation gradients

贫瘠和干旱的环境。山顶山东银莲花具有较低的比叶面积,一定程度上可以保持叶片水分,增强抗旱能力。

(2) 叶片厚度 山顶的山东银莲花叶片增厚,尤其是栅栏组织的增厚能够减少水分的散失;林下山东银莲花具有较薄的叶片以缩短光线到达叶绿体的距离,使其最大量地吸收微弱的光线满足光合作用之所需。干旱条件下黄瓜叶片因栅栏组织和海绵组织厚度的减小使其总厚度减小^[9],与本研究结果不一致。叶片厚度与资源获取、水分保存和同化有关,较厚的栅栏组织增加叶片内部水分向叶片表面扩散的距离和对水流的阻力,减小水的蒸腾,提高水的利用效率,更好的适应干旱胁迫^[10-11],这是对本研究山顶叶片厚度增加最好的解释。

(3) 气孔 气孔是植物适应水分、光照的主要限制因子之一,是植物气体交换的微型阀门,控制着空气和水分的进出,旱生植物的气孔有助于植物在缺水时保持较高的光合速率^[12-14],表现在气孔大小、密度、开度等方面。山顶植株气孔密度增加,但是减小了气孔大小甚至关闭从而减少过度蒸腾,与 LIU 等的研究结果一致^[9]。林下的山东银莲花为了更加顺畅的进行气体交换,满足光合作用需要,并排出多余的水分,具有较大的气孔相对开度以适应林下的环境。

虽然山东银莲花叶片的多数特征表现出与生境的高度适应,但是,某些特征却表现出与环境条件不匹配的“非适应性”。

(1) 表皮毛 林下植株为充分接受微弱的光照一般具有较短的表皮毛和较低的密度,山顶为减少蒸腾多具有较长的表皮毛和较高的表皮毛密度,而实验结果却相反。可能的原因是叶片背光面表皮毛对光照的影响不大,主要作用可能只是避免害虫咬噬起保护作用;上表皮虽然接受阳光照射,但是表皮毛主要密集于叶脉内

侧,而且短、硬、沿叶脉方向倾倒,不影响叶肉细胞接受光照。

(2)气孔密度 山顶为保持水分多具有较低的气孔密度,而本研究山顶气孔密度较大,但是气孔相对开度较低、光照较强的时间段多数关闭以减少水分的散失。有研究表明气孔孔径大小随气压和温度的升高而下降^[15],本研究气孔开度是否也受气压和温度影响,有待进一步研究。而且植物叶片气孔密度越大,有利于短时间内充分利用有效水分进行光合作用^[16]。多数植物在中度干旱胁迫下,气孔密度增加,而在重度干旱胁迫下,气孔密度减少^[17-18],因此可能山顶只是处于中度干旱胁迫。Zhao 等认为水分亏缺刺激了气孔生成,导致气孔密度增加^[19]。但 Sam 等认为干旱胁迫下植物较高的气孔密度与叶面积减小有关^[20]。此外,杨惠敏和王根轩的研究结果发现干旱条件下,植物气孔减小,密度增大,分布趋向均匀,在保持光合的同时减小水分的散失^[21],与本实验结果一致。由此看出,各种植物适应环境的特征和机制有共性也有其各自的特性,结果不具有普适性。

4.2 山东银莲花对海拔变化的响应

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,气温、气压、CO₂浓度等环境因子随海拔升高而降低,而光照强度则随海拔升高而增加^[22]。近年来,通过海拔梯度上植物叶片性状与环境因子相互关系来研究环境变化,已成为研究全球气候变化的热点之一^[23-24]。

本研究只有叶片腹面表皮毛的长度和气孔相对开度与海拔梯度表现出负相关性,随海拔升高而逐渐减小,更好地满足其生活需要。其余叶片特征如栅栏组织和海绵组织厚度、气孔密度、比叶面积等对海拔变化均未表现出明显的规律性,即对海拔变化不敏感。可能的原因在于本研究由于两个生境海拔相差不大,每个生境再分成不同的海拔梯度,可能对结果无明显影响。

某些单一叶片特征与海拔不具有明显的相关性,但是将两个或多个特征因素综合考虑,可以看出它们存在协同关系。如比叶面积与气孔密度,二者对海拔变化均未表现出规律性变化,但是二者之间具有彼此消长的关系,以此适应不同环境。ROMERO-MUNAR 等也发现叶片可塑性和气孔调节相互协调、相互配合共同决定植物适应水分胁迫的能力^[25]。植物气孔特征与叶片形态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相关^[26]。

5 总结

生境复杂多变,生活在其中的植物改变生理、形态与结构做出响应,通过多种性状的组合来适应变化的环境。植物对环境的响应是一个复杂的、综合的过程,是各个功能性状相互协调、相互配合的过程。不同种植物或同一种植物叶片对环境中的生态因子敏感程度有所不同,对环境变化的适应具有多样性。

林下的山东银莲花具有更高的光合能力,山顶的具有更好的水分利用效率和保水能力,都能有效协调碳同化和水分利用,表现出良好的适应能力。

山东银莲花分布狭域、稀有、种群小,具有重要价值,存在两种对比鲜明的异质生境,是理想的研究生态适应策略和适应机制的非模式植物材料。对它的研究既能为今后的保护和利用服务,同时为将来研究山东银莲花适应性的分子机制打下基础,为其他植物的研究提供理论参考。

参考文献 (References):

- [1] Araus J L, Slafer G A, Reynolds M P, Royo C. Plant breeding and drought in C₃ cereals: what should we breed for? *Annals of Botany*, 2002, 89 (7): 925-940.
- [2] 臧德奎. 山东珍稀濒危植物. 北京: 中国林业出版社, 2017: 186-186.
- [3] 王鸢, 逢玉娟, 刘传林, 庄树宏, 卞福花. 稀有植物山东银莲花 (*Anemone shikokiana* (Makino) Makino) 的核型分析及其生境对染色体变异的影响. *植物学研究*, 2013, 2(5): 113-116.
- [4] Bian F H, Pang Y J, Wang Z, Liu C L, Zhuang S H. Genetic diversity of the rare plant *Anemone shikokiana* (Makino) Makino (Ranunculaceae) inferred from AFLP markers. *Plant Systematics and Evolution*, 2015, 301(2): 677-684.

- [5] Bian F H, Pang Y J, Wang Z, Liu C L. Genetic diversity of *Anemone shikokiana* (Makino) Makino analyzed using the proteomics-based approach. *Current Proteomics*, 2015, 12(1): 4-13.
- [6] 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.
- [7] 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.
- [8] 盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 梁士楚, 陆志任, 黄宇欣, 倪鸣源, 覃彩丽, 刘润红. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应. *生态学报*, 2018, 38(5): 1581-1589.
- [9] Liu B B, Li M, Li Q M, Cui Q Q, Zhang W D, Ai X Z, Bi H G. Combined effects of elevated CO₂ concentration and drought stress on photosynthetic performance and leaf structure of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. *Photosynthetica*, 2018, 56(3): 942-952.
- [10] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较. *生态学报*, 2005, 25(5): 994-999.
- [11] Gonzalez-Paleo L, Ravetta D A. Relationship between photosynthetic rate, water use and leaf structure in desert annual and perennial forbs differing in their growth. *Photosynthetica*, 2018, 56(4): 1177-1187.
- [12] Berryman C A, Eamus D, Duff G A. Stomatal responses to a range of variables in two tropical tree species grown with CO₂ enrichment. *Journal of Experimental Botany*, 1994, 45(5): 539-546.
- [13] Shimada T, Sugano S S, Hara-Nishimura I. Positive and negative peptide signals control stomatal density. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2011, 68(12): 2081-2088.
- [14] Ding H, Liu D, Liu X, Li Y, Kang J, Lv J, Wang G. Photosynthetic and stomatal traits of spike and flag leaf of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit. *Photosynthetica*, 2018, 56(2): 687-697.
- [15] Mendes K R, Marengo R A. Stomatal opening in response to the simultaneous increase in vapor pressure deficit and temperature over a 24-h period under constant light in a tropical rainforest of the central Amazon. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 2017, 29(4): 187-194.
- [16] 李周, 赵雅洁, 宋海燕, 张静, 陶建平, 刘锦春. 不同水分处理下喀斯特土层厚度异质性对两种草本叶片解剖结构和光合特性的影响. *生态学报*, 2018, 38(2): 721-732.
- [17] Fu Q S, Yang R C, Wang H S, Zhao B, Zhou C L, Ren S X, Guo Y D. Leaf morphological and ultrastructural performance of eggplant (*Solanum melongena* L.) in response to water stress. *Photosynthetica*, 2013, 51(1): 109-114.
- [18] Xu Z Z, Zhou G S. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(12): 3317-3325.
- [19] Zhao W S, Sun Y L, Kjellgren R, Liu X P. Response of stomatal density and bound gas exchange in leaves of maize to soil water deficit. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37: 1704.
- [20] Sam O, Jeréz E, Dell'Amico J, Ruiz-Sanchez M C. Water stress induced changes in anatomy of tomato leaf epidermes. *Biologia Plantarum*, 2000, 43(2): 275-277.
- [21] 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. *植物生态学报*, 2001, 25(3): 312-316.
- [22] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [23] Willis C G, Ruhfel B, Primack R B, Miller-Rushing A J, Davis C C. Phylogenetic patterns of species loss in Thoreau's woods are driven by climate change. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2008, 105(44): 17029-17033.
- [24] Gedan K B, Bertness M D. Experimental warming causes rapid loss of plant diversity in New England salt marshes. *Ecology Letters*, 2009, 12(8): 842-848.
- [25] Romero-Munar A, Baraza E, Cifre J, Achir C, Gullás J. Leaf plasticity and stomatal regulation determines the ability of *Arundo donax* plantlets to cope with water stress. *Photosynthetica*, 2018, 56(2): 698-706.
- [26] 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): 2175-2184.