

DOI: 10.5846/stxb202112243645

倪榕蔚, 甘玉婷, 杨桂梅, 黄柳菁*, 刘兴诏, 闫淑君. 热岛效应下亚热带城市植被叶气孔权衡特征及其与叶功能性状的关系. 生态学报, 2023, 43(13): 5336-5346.

Ni R W, Gan Y T, Yang G M, Huang L J, Liu X Z, Yan S J. Trade-off characteristics of stomata of subtropical urban vegetation and its relationship with leaf functional traits under heat island effect. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(13): 5336-5346.

热岛效应下亚热带城市植被叶气孔权衡特征及其与叶功能性状的关系

倪榕蔚, 甘玉婷, 杨桂梅, 黄柳菁*, 刘兴诏, 闫淑君

福建农林大学风景园林与艺术学院, 福州 350002

摘要: 叶片气孔不仅是植物平衡光合-蒸腾关系的重要门户, 也是影响大气碳循环与水循环的关键结构。分析热岛效应下福州市乔木、灌木、草本 3 种生活型和常绿、落叶 2 种叶习性植物的气孔性状间的差异及其与其他叶功能性状间的权衡关系有助于探究不同类型植物在热环境下的适应策略。以福州市区的自然和半自然植被为研究对象, 测定 441 个植物样本的气孔特征、化学计量特征和形态特征, 结果表明: (1) 3 种生活型、2 种叶习性植物的气孔长度 (SL)、气孔密度 (SD) 差异显著 ($P < 0.05$), 潜在气孔导度指数 (PCI) 不存在显著差异 ($P > 0.05$)。草本的 SL 高于灌木和乔木, 乔木的 SD 最高, 灌木次之, 草本最低; 落叶植物的 SL 高于常绿植物, SD 低于常绿植物。(2) SL 与 SD 间的权衡关系稳定存在于 3 种生活型和 2 种叶习性植物中, 且随着不同生活型和落叶习性植物的生态策略而呈现各异的权衡特征, 即当 SL 一定时, 乔木的 SD 最大, 灌木的 SD 最小, 常绿植物的 SD 大于落叶植物。(3) 气孔性状和叶片形态、化学计量特征紧密联系, SL 与比叶面积 (SLA) 正相关 ($P < 0.01$), 与叶面积 (LA) 负相关 ($P < 0.01$); SD 与叶氮含量 (LNC)、叶磷含量 (LPC)、 SLA 负相关 ($P < 0.01$), 与 LA 正相关 ($P < 0.01$); PCI 与 LNC 、 SLA 负相关 ($P < 0.01$), 与叶厚度 (LT) 正相关 ($P < 0.05$)。(4) 复杂的环境是气孔性状变异的重要驱动因素, SL 、 PCI 均与年均温 (MAT) 负相关 ($P < 0.05$)。

关键词: 叶气孔特征; 热岛效应; 城市植被; 生活型; 叶习性; 叶片功能性状

Trade-off characteristics of stomata of subtropical urban vegetation and its relationship with leaf functional traits under heat island effect

NI Rongwei, GAN Yuting, YANG Guimei, HUANG Liuqing*, LIU Xingzhao, YAN Shujun

College of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Abstract: Stomata is not only an important gateway for plants to balance the relationship between photosynthesis and transpiration, but also a key structure affecting atmospheric carbon and water cycling. Analyzing the differences of stomatal traits among three life forms of trees, shrubs and herbs and two leaf habits of evergreen and deciduous plants in Fuzhou under heat island effect and their trade-off relationship with other leaf functional traits will be helpful to explore the adaptation strategies of plants in the thermal environment. We measured stomatal traits, stoichiometric traits and morphological traits of 441 plant samples in natural and semi-natural vegetation in Fuzhou City. The results showed that: (1) there were significant differences in stomatal length (SL) and stomatal density (SD) between the three life forms and the two leaf habit plants ($P < 0.05$), but no significant differences in potential stomatal conductance index (PCI) between the three life forms and the two leaf habit plants ($P > 0.05$). The SL of herbs was higher than that of shrubs and trees, and

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (32071578); 福建省自然科学基金面上项目 (2021J01133)

收稿日期: 2021-12-24; **网络出版日期:** 2023-03-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huanglj@fafu.edu.cn

SD of trees was the highest, followed by shrubs and herbs. The *SL* of deciduous plants was higher than that of evergreen plants, but *SD* of deciduous plants was lower than that of evergreen plants. (2) The trade-off between *SL* and *SD* existed stably in the three life forms and two leaf habit plants, and showed different trade-off characteristics with the ecological strategies. When *SL* was constant, *SD* of trees was the largest, *SD* of shrubs was the smallest, and *SD* of evergreen plants was larger than that of deciduous plants. (3) The stomatal traits were closely related to leaf morphology and stoichiometric characteristics. *SL* was positively correlated with specific leaf area (*SLA*) ($P < 0.01$) and negatively correlated with leaf area (*LA*) ($P < 0.01$). *SD* was negatively correlated with leaf nitrogen content (*LNC*), leaf phosphorus content (*LPC*), *SLA* ($P < 0.01$), and positively correlated with *LA* ($P < 0.01$). *PCI* was negatively correlated with *LNC* and *SLA* ($P < 0.01$), and positively correlated with leaf thickness (*LT*) ($P < 0.05$). (4) The complex environment was an important driving factor for variation of stomatal traits. *SL* and *PCI* were negatively correlated with mean annual temperature (*MAT*) ($P < 0.05$).

Key Words: leaf stomatal traits; heat island effect; urban vegetation; life forms; leaf habits; leaf functional traits

对全球气候变化的预测表明,未来 100 年内气温将继续上升,城市热岛效应(Urban heat island effect)愈发严重^[1]。城市植被是缓解城市热岛效应的重要因素之一,同时热环境也深刻影响着植物的生长发育及功能性状。气孔作为土壤—植物—大气连续系统的枢纽,其性状的变化将直接影响植物光合作用和蒸腾作用的效率及全球碳氧平衡^[2]。气孔特征的建成是植物长期适应外界环境的结果,与植物能量利用和资源分配的能力密切相关^[3]。植物面对不断变化的环境,一方面通过气孔开闭行为对短时间内环境的变化快速做出反应以实现保护防御或能量收益,另一方面,在长期适应环境的过程中通过调整气孔密度和大小使得个体碳收益和水供给能力与环境条件相匹配^[4-5]。在极端气候不断加剧的背景下,分析气孔性状对热环境的响应和适应机制有助于进一步了解植物在全球气候变化下的生存对策及其维持生态系统碳-水循环平衡的策略。

气孔大小与密度的组合与权衡共同影响着植物的最大气孔导度,也反映了不同植物为减轻蒸腾失水而采取的防御策略^[6-7]。不同生活型植物的气孔特征各异,且性状间存在稳定的权衡机制,例如乔木的气孔小而密,草本的气孔大而疏^[6,8]。乔木小而密的气孔有利于植物提高碳同化速率,控制蒸腾作用,并根据外界环境的变化灵敏调控气孔开闭,但也需要植物投入更高的气孔建设成本和开闭成本^[9]。而林下草本植物获得的能量有限,生命周期短暂,因此通常具有较大的气孔,通过牺牲灵活的气孔调节行为来换取高效的光合作用,以满足自身生长需要^[10]。此外,由于碳收益方式和水力结构的差异,常绿植物的抗旱与抗栓塞能力强于落叶植物^[11]。已有研究表明,高气孔密度(*SD*)是常绿植物应对恶劣环境的策略之一,因此常绿植物的 *SD* 通常高于较落叶植物^[12-13]。而对于常绿和落叶植物气孔大小的差异性,目前尚未有一致性结论。杨克彤等^[11]研究表明常绿植物的气孔长度(*SL*)、气孔宽度(*SW*)普遍大于落叶植物,而 Liu 等^[14]未发现常绿植物和落叶植物的气孔大小存在明显差异。且目前针对常绿、落叶 2 种叶习性植物气孔性状的研究多停留于气孔大小或密度的比较,缺乏对气孔性状随叶习性的变化而呈现出的权衡特征的探究。

植物常通过多性状组合的方式适应生长环境,气孔作为叶性状的重要性状之一,其性状与比叶面积(*SLA*)^[15]、叶面积(*LA*)^[16]和叶绿素含量等^[17]叶功能性状间关系密切,这种性状间的协同关联或权衡关系可以被量化为“叶经济谱”^[18-19]。气孔长度与密度直接影响气孔导度的大小^[20],研究表明,不同生境类型中植物的气孔导度与 *SLA*、净光合速率(P_n)、叶氮含量(*LNC*)存在相关关系,这体现了光合体系中植物性状的权衡关系和趋同进化的生态策略^[21-22]。此外,气孔性状与植物的水力结构和传导机制息息相关,其与叶脉密度的关联性进化影响着植物在保持水分供需平衡上的水力结构进化^[23]。然而,叶气孔性状与其他叶功能性状的协同关联或权衡关系易受到外界多变环境的影响,目前相关研究多集中于小部分物种或郊野森林样带中,亚热带城市环境下植物气孔性状与其他叶气孔性状的关系尚不明确。

福州市是热岛效应显著的典型城市之一,快速的城市化进程伴随着大量极端环境现象,夏季极端高温、极端降水、强日照等因素共同驱动着城区植物的适应策略^[24]。自然和半自然植被作为在城市这个高强度干扰

环境中不断适应演替的植被类型,更能反映城市内植物功能性状分布规律及其与城市生态环境变化的关系。因此,本研究以福州市城区自然和半自然植被为研究对象,测定气孔形态特征并结合环境因子,试图回答以下问题:(1)不同生活型、叶习性植物的气孔特征是否存在差异?(2)气孔性状在3种生活型(乔木、灌木、草本)和2种叶习性(常绿、落叶)植物间是否存在权衡关系?这种权衡特征在不同类型植物间是否存在差异?(3)植物气孔性状与其他叶功能性状是否存在关联?

1 研究区概况

福州市(25°15′—26°39′N、118°08′—120°31′E)位于我国东南沿海的闽江河口盆地,四面环山,属亚热带季风气候,是热岛效应较为严重的城市之一。全市常年均温 19.1—20.1℃,年均降雨量 1200—1740 mm,夏季常出现极端高温与降雨,近年来极端天气有增加趋势^[25]。土壤类型多为红壤土和水稻土,偏酸性,较高山地分布有松软肥沃的山地草甸土。市内水道密布,水资源丰富,拥有闽江、鳌江等多条水系^[26]。福州市自然植被类型丰富,多为常绿阔叶林和常绿落叶阔叶混交林。本文研究区的范围在《福州市城市总体规划(2011—2020)》中确定的福州市中心城区以内,主要包括仓山区、鼓楼区、闽侯县、晋安区和马尾区的部分地区,是福州市经济发展的核心区域。于研究区范围内设置 12 个样点,选择立地条件相似,能自行生态演替的自然和半自然群落(表 1),调查群落中乔木以樟(*Cinnamomum camphora*)、龙眼(*Dimocarpus longan*)、榕树(*Ficus microcarpa*)为代表,灌木以杜鹃(*Rhododendron simsii*)、苧麻(*Boehmeria nivea*)为代表,草本以鬼针草(*Bidens pilosa*)、藿香蓟为代表(*Ageratum conyzoides*)。

表 1 福州市区 12 个取样点基本情况
Table 1 Basic charactersitics of 12 sampling sites in Fuzhou

所处行政区县 Districts and counties	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude/m	植被类型 Vegetation type	年降水量 Mean annual precipitation/mm	年均温 Mean annual temperature/℃	土壤总碳 Soil total C/(mg/g)	土壤总氮 Soil total N/(mg/g)	土壤总磷 Soil total P/(mg/g)
仓山区	119°13'55"	26°04'31"	21.18	常绿落叶混交林	1336.50	20.42	23.34	1.34	0.52
鼓楼区	119°16'32"	26°05'49"	33.03	常绿落叶混交林	1353.00	20.48	11.46	0.78	0.56
鼓楼区	119°16'08"	26°07'12"	115.23	常绿落叶混交林	1381.50	20.19	12.59	0.96	0.24
仓山区	119°16'59"	26°01'27"	19.90	常绿落叶混交林	1362.25	20.44	9.53	0.58	0.31
闽侯县	119°10'40"	26°08'14"	14.28	常绿落叶混交林	1380.00	20.24	13.78	1.06	0.50
晋安区	119°20'05"	26°07'54"	16.25	落叶阔叶林	1382.50	19.96	9.07	0.53	0.29
仓山区	119°15'49"	26°03'10"	8.43	常绿落叶混交林	1376.00	20.53	10.03	0.66	0.33
闽侯县	119°13'14"	26°06'57"	14.75	常绿落叶混交林	1381.00	20.37	8.85	0.70	0.28
闽侯县	119°14'50"	26°07'29"	17.47	落叶灌丛	1357.00	20.33	31.67	1.95	0.63
晋安区	119°20'14"	26°05'41"	48.93	常绿落叶混交林	1380.00	20.50	8.39	0.53	0.18
马尾区	119°27'25"	25°59'19"	38.28	常绿阔叶林	1316.25	19.90	12.74	1.15	0.72
晋安区	119°22'08"	26°05'40"	4.43	一年生草本群落	1402.00	19.51	13.10	0.52	2.07

年降水量和年均温数据来自 WorldClim Version 2.1,使用 ArcGIS 10.2 提取样点数据

2 研究方法

2.1 野外取样

参照方精云等^[27]的植物群落清查的方法和技术规范开展群落调查工作。对乔木和灌木,挑选生长均匀、成熟、无虫害、健康的植株,每种植物选择 3—5 个个体,利用高枝剪选取能最大程度接收阳光照射、完全成熟、无病虫害损坏的叶片共 20 片。对于草本植物,进行全株采集。土壤采集使用土钻取样,在清理土壤表面后,每个样地使用梅花五点法取 3 个直径为 5 cm,长度为 20 cm 的土样,每个样地所取样品混合均匀。

2.2 室内测定

气孔密度的测定采用透明指甲油印迹法。每一物种选择三个叶片,每片叶子做3个重复装片,将透明指甲油涂抹在叶片的下表皮,尽量避开主脉,制成临时切片。将切片置于配有摄像装置的光学显微镜下,在40倍物镜和10倍目镜的条件下观察。每个装片随机选择10个视野进行拍照,同时统计每张照片的气孔数量和 SL ,根据气孔数量计算 SD 。采用佳能Lide300扫描仪进行叶面积扫描,配合使用ImageJ(64位)软件进行叶面积计算。样品的碳和氮含量测定使用元素分析仪,磷含量测定采用消煮比色法。潜在气孔导度指数(PCI)计算公式为^[28]:

$$PCI(\%) = SL^2 \times SD \times 10^{-4}$$

2.3 数据分析

首先,对单个物种气孔和叶片功能性状实测数据的均值以10为底进行对数转换,使数据满足标准化正态分布,并计算各性状间及性状与环境因子间的Pearson相关系数。其次,采用单因素方差分析检验生活型和叶习性对气孔性状参数的影响,用最小显著差异法(LSD)对不同生活型和叶习性植物的气孔性状进行多重比较。最后,对气孔性状做线性回归,并针对具有良好线性关系的性状采用标准化主轴估计方法(SMA)进一步分析在不同生活型和叶习性间的差异,该分析在软件(S)MATR Version 2.0中完成。统计、计算分析采用Microsoft Excel 2016软件,作图采用Origin 2019软件,其余分析在SPSS 26.0中完成。

3 结果和分析

3.1 气孔的基本特征

福州市自然与半自然植被气孔性状概况见图1。其中, SL 、 SD 均值分别为20.25 μm 、328.18 个/ mm^2 ,变化范围为7.94—50.77 μm 、66.67—1487.50 个/ mm^2 。其中, SD 的变异程度($CV=0.58$)大于 SL ($CV=0.31$)。 PCI 的变化范围为2.27—32.24%,平均值为11.41%,变异系数为0.37。

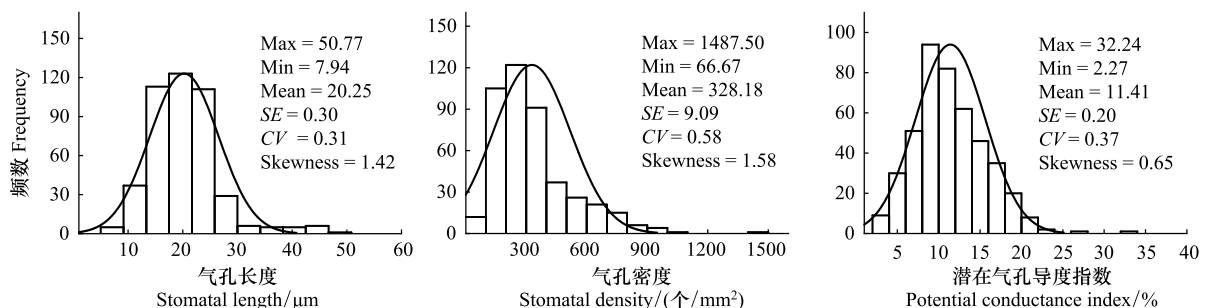


图1 研究区植物气孔性状统计特征

Fig.1 Statistics of stomatal traits in research area

Max;最大值 Maximum;Min;最小值 Minimum;SE;标准误差 Standard Error;CV;变异系数 Coefficient of variation;Skewness;偏态

3.2 生活型和叶习性对气孔特征的影响

ANOVA和LSD结果表明, SL 、 SD 、 PCI 在乔木、灌木、草本3种生活型和常绿、落叶2种叶习性植物间存在程度不同的差异性(图2)。草本植物 SL 显著大于乔木和灌木($P<0.05$),而乔木和灌木 SL 无显著差异($P>0.05$);草本植物 SD 显著小于乔木和灌木($P<0.05$),且灌木 SD 显著小于乔木($P<0.05$)。叶习性显著影响了 SL 和 SD ,常绿植物 SL 显著小于落叶植物($P<0.05$), SD 显著大于落叶植物($P<0.05$)。此外, PCI 在乔木、灌木、草本3种生活型和常绿、落叶2种叶习性植物间均不存在显著差异($P>0.05$)。

3.3 气孔的权衡关系

SL 与 SD 的标准化主轴回归斜率为-0.406($R^2=-0.406$, $P<0.001$),两者间存在明显的负相关关系,即随着 SL 的增加, SD 呈线性降低,这表明了 SD 与 SL 的权衡关系在不同植物功能型中表现稳定,而 SL 、 SD 与 PCI

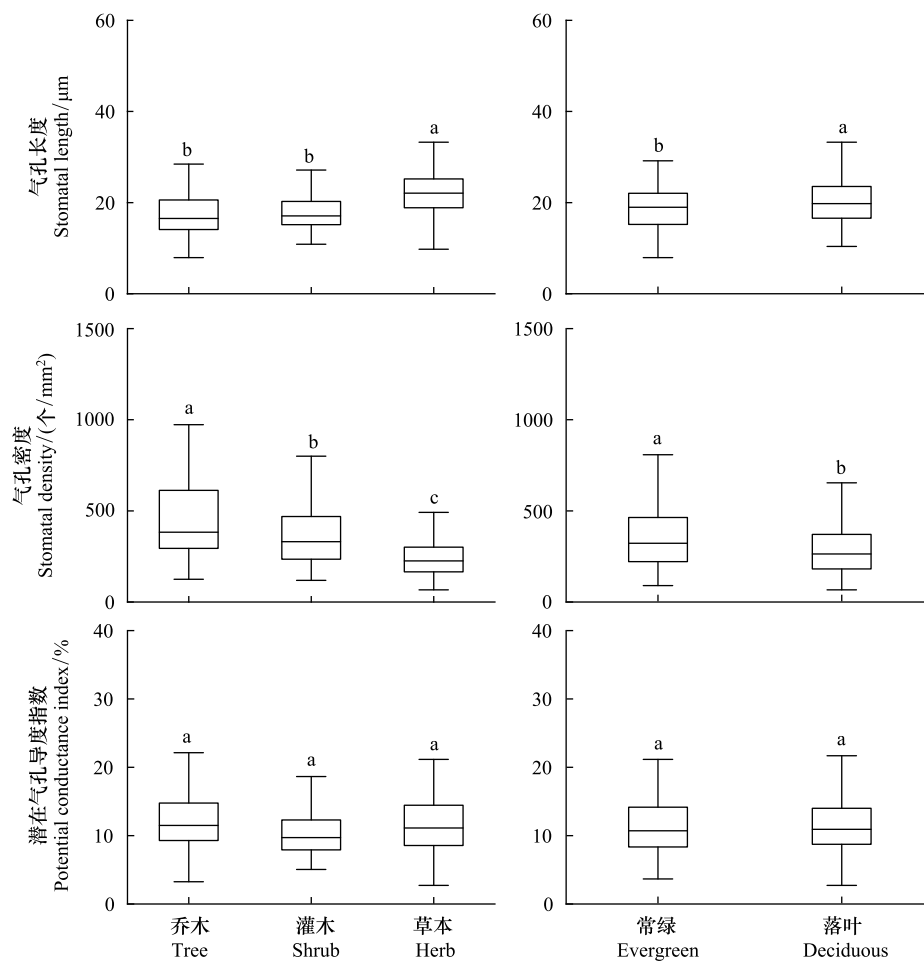


图2 不同植物生活型和叶习性之间的气孔性状

Fig.2 Box plots of stomatal characters across different plant life forms and leaf habits

不同小写字母表示不同生活型或叶习性植物的气孔特性差异显著 ($P < 0.05$), 相同小写字母表示不同生活型或叶习性的气孔特性差异不显著 ($P > 0.05$)

没有表现出明显的线性关系(图3)。

进一步分析不同生活型和叶习性植物的 SL 与 SD 之间的关系,发现 SL 与 SD 的权衡关系稳定存在于不同生活型和叶习性植物中(图4、表2)。乔木、灌木和草本三种生活型植物的 SL 与 SD 都存在良好的线性关系 ($P < 0.001$),不同生活型植物 SL 与 SD 关系直线的斜率没有明显差异 ($P > 0.05$),且三者 y 轴截距上也没有显著差异 ($P > 0.05$),而在 x 轴上的截距极显著差异 ($P < 0.001$),说明在 SL 一定条件下,乔木具有最大的 SD ,草本次之,而灌木的 SD 相对最小。 SL 与 SD 的线性关系同样存在于常绿和落叶植物中,且线性关系间的斜率没有明显差异 ($P > 0.05$),在 y 轴截距上没有明显差异 ($P > 0.05$),而在 x 轴上的截距发生了极显著差异 ($P < 0.001$),说明在 SL 一定条件下,常绿植物具有较高的 SD 。

3.4 气孔特征与叶片形态、化学特征的关系

如表3所示, SL 存在叶片化学计量特征和形态特征的关系中,与 SLA 、 LA 达到了极显著水平 ($P < 0.01$)。其中, SL 与 SLA 正相关、与 LA 负相关。相较而言, SD 与叶片养分和形态特征之间的关系更加紧密。除了 LT 外, SD 与 LNC 、 LPC 、 SLA 和 LA 均存在极显著的相关性 ($P < 0.01$)。其中, SD 与 LA 正相关,而与 LNC 、 LPC 和 SLA 呈负相关。 PCI 与 LNC 和 SLA 存在极显著相关性 ($P < 0.01$),与 LT 存在显著相关性 ($P < 0.05$),其中,与 LNC 和 SLA 为负相关,与 LT 为正相关。

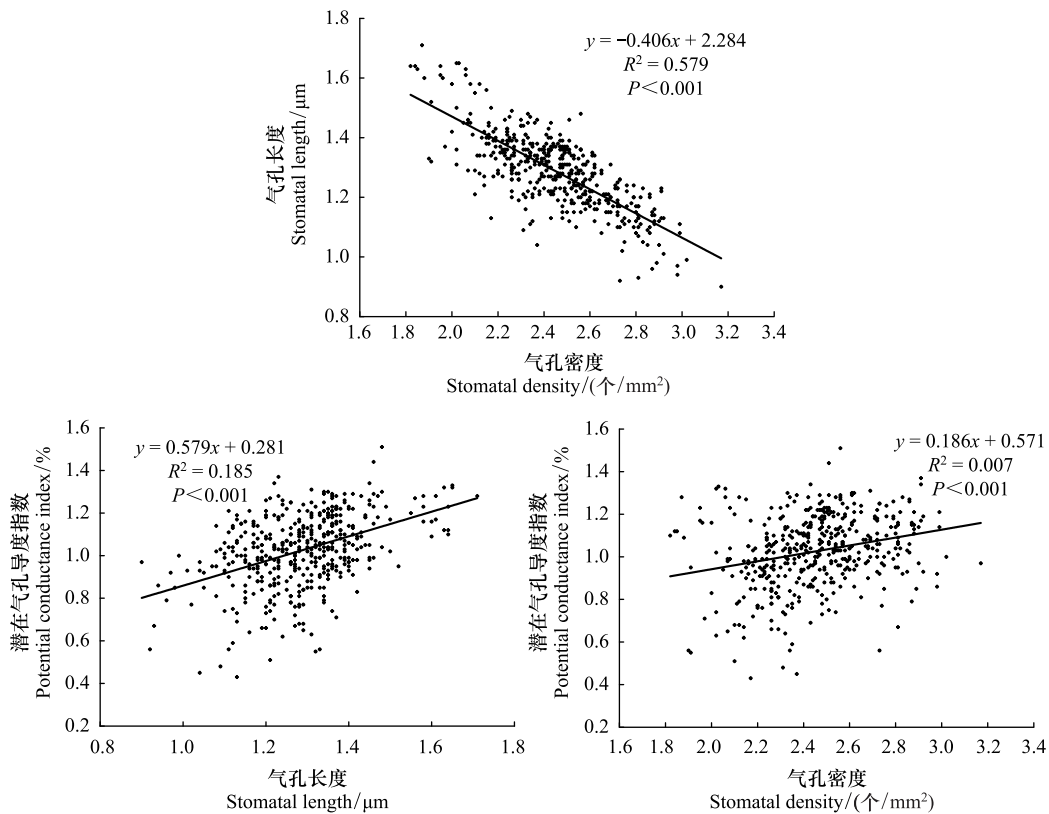


图3 物种气孔性状间的关系

Fig.3 Relationships between stomatal traits of species

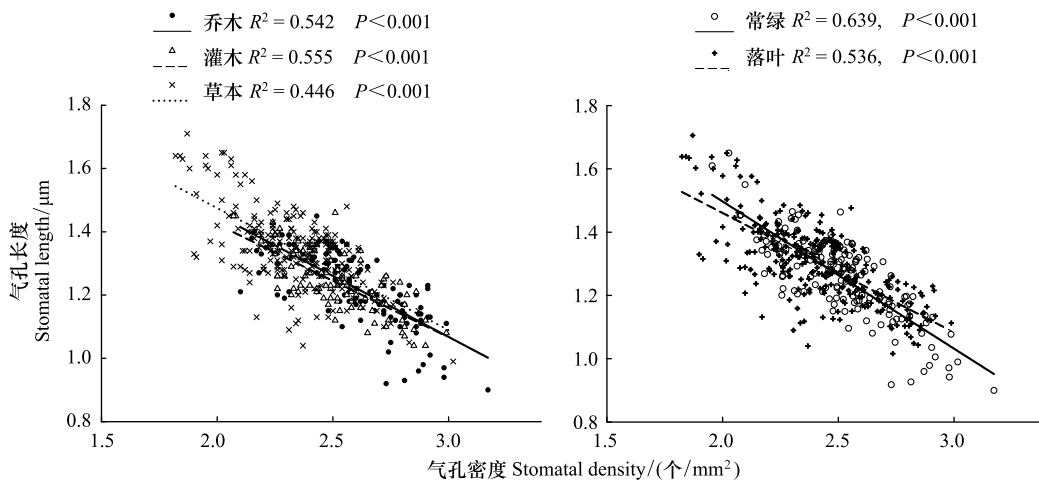


图4 不同生活型和叶习性植物气孔长度和气孔密度间标准化主轴分析

Fig.4 Standardized major axis (SMA) regressions between stomatal length (SL) and stomatal density (SD) across different life forms and leaf habit groups

3.5 叶片气孔性状与环境因子的关系

3.5.1 气候因子

气孔性状与气候因子的相关性分析显示(表4),随着年均温的升高,SL和PCI均产生了不同程度的降低。然而,各环境因子对气孔密度的影响均未达到显著水平($P > 0.05$)。

表 2 不同生活型和叶习性植物气孔长度和气孔密度间标准化主轴分析结果

Table 2 Standardized maior axis(SMA) regression analyses for lg-lg transformed relationships between stomatal length(SL) and stomatal density(SD) across different life forms and leaf habit groups

物种组 Group	样本量 Number	相关系数 R^2	显著水平 P	斜率 Slope	斜率 95% 置信区间 Slope 95% CIs	斜率 间差异 Heterogeneity of slope	截距 Intercept	沿 x 轴方 向的移动 Shifts along the common slope	共同斜率 Common slope
生活型 Life form									
乔木 Tree	120	0.542	0.001	-0.524	(-0.593, -0.463)	P = 0.122	2.624a	P<0.001	-0.5392
灌木 Shrub	91	0.555	0.001	-0.4842	(-0.557, -0.421)		2.597c		
草本 Herb	230	0.446	0.001	-0.5785	(-0.637, -0.525)		2.606b		
叶习性 Leaf habit									
常绿 Evergreen	148	0.639	0.001	-0.5816	(-0.642, -0.527)	P = 0.061	2.617a	P<0.001	-0.5406
落叶 Deciduous	293	0.536	0.001	-0.5157	(-0.477, -0.478)		2.610b		

不同小写字母表示截距差异显著 ($P<0.001$)

表 3 气孔特征与叶片化学计量特征、形态特征间的相关性

Table 3 Peason's correlation among stomatal traits, stoichiometric traits and morphological traits

特征 Traits	化学计量特征 Stoichiometric traits		形态特征 Morphological traits		
	LNC	LPC	SLA	LA	LT
气孔长度 $SL/\mu\text{m}$	0.010	0.085	0.141 **	-0.242 **	0.020
气孔密度 $SD/(\text{个}/\text{mm}^2)$	-0.152 **	-0.141 **	-0.251 **	0.277 **	0.063
潜在气孔导度指数 $PCI/\%$	-0.196 **	-0.069	-0.140 **	0.026	0.118 *

LNC: 叶氮含量 Leaf nitrogen content/(mg/g); LPC: 叶磷含量 Leaf phosphorus content/(mg/g); SLA: 比叶面积 Specific leaf area/(m^2/kg); LA: 叶面积 Leaf area(cm^2); LT: 叶厚度 Leaf thickness/mm; *, $P<0.05$; **, $P<0.01$; SL: 气孔长度 Stomatal length; SD: 气孔密度 Stomatal density; PCI: 潜在气孔导度指数 Potential conductance index

表 4 气孔性状与环境因子间相关关系

Table 4 The relationships between stomatal traits and environmental factors

环境因子 Environmental factors	年均温度 MAT/ $^{\circ}\text{C}$	年均降水量 MAP/mm	土壤总碳 Soil total C/(mg/g)	土壤总氮 Soil total N/(mg/g)	土壤总磷 Soil total P/(mg/g)
气孔长度 SL	-0.104 *	-0.02	-0.024	-0.045	0.056
气孔密度 SD	0.004	0.046	0.068	0.028	-0.03
潜在气孔导度指数 PCI	-0.149 **	0.035	0.058	-0.028	0.042

MAT: 年均温 Mean annual temperature; MAP: 年降水量 Mean annual precipitation; *, $P<0.05$; **, $P<0.01$

3.5.2 土壤因子

气孔性状与土壤因子相关分析结果如表 4 所示。土壤总 C、N、P 等因子对气孔性状均无显著影响 ($P>0.05$)。

4 讨论

4.1 气孔性状与生活型和叶习性的关系

气孔性状的分异规律展现了植物在适应环境过程中的最佳策略,这种分异是在环境驱动下兼容了个体特征、进化历程、资源权衡等多种因素在内的最优表征^[11]。植物的生长形态是气孔性状强有力的影响因素,不同生活型和叶习性植物的生态策略各异,其气孔特征因此也存在显著差异^[29]。本研究中的 SL 和 SD 在乔木、灌木、草本 3 种生活型和常绿、落叶 2 种叶习性植物中均表现出显著差异。群落垂直方向上的成层现象使得光照、温度、水分等环境因子在群落内部分化,环境的异质性使得占领不同生态位的植物演化出独特的气孔性状调节机制^[30]。不同于灌木和草本,群落中冠层植物的叶片往往能获得相对充足的光照和热量,长期的强光

与高温环境需要植物及时调节蒸腾速率以维持正常的叶表温度,而具有灵活动态特性的小气孔对外部环境具有更灵敏的响应能力,因此乔木在长期进化中发育出小而密的气孔性状以增强对蒸腾作用的控制调节能力,同时提高叶片的长期水分利用效率^[5]。而灌木和草本作为林下植物,生长环境的光照强度低,相对湿度高,植物受光的限制大于水分限制,因此不灵敏的气孔响应反而有利于增大光的利用效率,大而疏的气孔性状使得植物以较低的蒸腾成本获取较大的光合收益^[31]。

由于植物水分利用策略和碳收益方式以及叶片生长和存活时间的不同,导致了常绿植物和落叶植物在叶习性上的显著差异^[32]。本研究中常绿植物的 SL 小于落叶植物, SD 大于落叶植物(图 2)。此结果与王瑞丽^[33]在中国东部南北样带的植物气孔性状统计结果一致,而与杨克彤等^[11]的研究结果相异,这可能与研究区的气候条件有关。通常来说,落叶植物具有更高的水分传导效率和光合能力,常绿树种具有更高的抗栓塞能力^[34]。而福州市常年温暖的气候条件使得常绿植物免于由低温胁迫造成的光合系统损伤,终年高效的光合速率和保守的水分利用策略使得常绿植物比落叶植物积累了更多的光合产物,促使其在群落中成为资源获取的优势方^[35]。在漫长的群落演替过程中,常绿植物逐渐占据群落更高层空间,因此具有灵活响应能力的气孔特征,以机动调节植物光合水分利用效率。

4.2 气孔长度与气孔密度的权衡关系

SD 与 SL 的发育深刻影响着植物的生理生态过程,且在植物生活史中发挥重要遗传作用^[36]。研究表明,在植物进化的上亿年时间里, SD 与 SL 间建成了强烈的相关关系^[8,37]。物理限制假说和能量限制假说解释了 SD 与 SL 为适应环境变化而表现出的相互平衡的功能性状组合^[38],这样的权衡关系在叶经济谱中可以被量化为植物的资源权衡策略^[19]。本研究中叶片的 SD 与 SL 存在着显著负相关关系($P < 0.001$),这种关系在不同生活型和叶习性的物种中仍稳定存在,且 SD 与 SL 的关系斜率在不同生活型和叶习性物种中没有显著差异($P > 0.05$),但在 x 轴截距上存在显著差异($P < 0.001$)(图 4,表 2)。这表明 SL 一定时,在不同生活型植物中,乔木具有最大的 SD ,灌木和草本具有相对较小的 SD ,在不同叶习性植物中,常绿植物具有更大的 SD 。研究表明,气孔作为植物能量合成与水分传输的代谢终端,其密度对植物的蒸腾速率、净光合速率等有显著影响^[5,39],决定了植物的水分运输与光照利用能力。而乔木作为群落中个体较大的物种,需要较高的水分传输效率和养分合成速率以满足其生理需求,林冠种具优势的光利用与水运输生理过程造成了其与群落其他物种在光水利用生态位上的差异,进一步影响群落垂直结构的构建过程^[40]。此外,在 SL 一定时,常绿植物相对具有更高的 SD ,这可能与样地中常绿植物在群落中更占优势,需通过光合作用进行更多的能量转化有关。

SD 与 SL 的权衡关系是植物平衡光合作用和蒸腾作用的最优化生态策略,体现了植物对碳收益和水分供给的生理调控机制。潮湿、荫蔽环境中的植物通常具有密度低的大气孔,在没有水分限制的环境下,这种气孔性状的组合更有利于植物利用有限的光照资源进行碳同化。而小气孔面临环境的变化能快速作出开闭反应,与高密度的气孔分布组合,有利于增大 CO_2 传输速度,增加气孔导度和光合速率^[5]。自然选择下植物生理生态特征的调整是对环境变化的响应与适应机制, SL 与 SD 不同的组合是植物适应不同生境条件而表现出的权衡策略,气孔性状复杂的反馈与权衡机制影响着植物的抗胁迫能力和生产能力,对于维持群落和生态系统碳、水循环稳定有重要意义。

4.3 气孔性状与其他叶功能性状的关系

叶功能性状能敏感响应气候变迁^[41],多个性状指标间通常相互关联,且通过动态组合的策略模式适应生长环境^[21],这些性状组合体现了叶片在适应环境过程中不断优化的资源分配机制,也是自然选择下具有竞争力的“树叶投资策略”^[19]。Loranger 和 Shipley 的研究表明, SD 与其他叶功能性状存在种间协变关系, SD 随着 SLA 的增加而异速降低,随 LT 的增加而异速增加^[17]。与前人的研究结果相类似,本研究中 SD 与 SLA 呈负相关关系(表 3),这可能是由于 SLA 较低的叶片通常具有较低的叶肉导度^[42],因此需要与高 SD 相耦合以增加气孔导度,从而降低叶片温度,增强植株干旱胁迫能力^[43]。而本研究未发现 SD 与 LT 的显著相关关系,这与 Beerling 和 Kelly 的研究结论一致,植物的进化趋势受大气 CO_2 浓度、水分状况、光照强度等多环境因素影

响,而 SD 和 LT 分别受不同环境因子的作用,相异的环境选择压力和限制因素使得性状间的相关性不明显^[44]。叶片大小影响着植物的光合能力和初级生产力,其较高的可塑性反映了植物对环境的灵敏响应和个体间的遗传差异^[45]。本研究中的 SD 和 SL 都与 LA 有相关关系,一方面,叶片大小的建成是植物根据环境条件而平衡生物量投资和植物水分供需的结果,与植物在不同光合水平条件下维持叶脉供水和气孔蒸腾的能力息息相关^[45-46];另一方面,这可能也与本研究中的所采集样本植物中具有较高 SD 的乔木叶片偏大,而具有相对较低 SD 的灌木与草本的叶片相对较小有一定联系。

植物氮、磷含量等生态化学计量的研究对于理解植物和生态系统的生理生态过程以及评估个体和群落的养分限制情况具有重要理论和现实意义^[47]。叶的化学计量特征与植物的碳经济息息相关,由其构成的经济性状与气孔性状、叶片导水率等构成的水力性状间相互平衡,共同调节植物的碳-水投资比^[48]。本研究中的 SD 相比于 SL ,与叶片化学计量特征具有更紧密的联系,这可能是由于 SD 具有较高变异性,对环境变化具有更灵敏的响应能力^[46]。此外, SD 与 LNC 、 LPC 在本研究中的显著相关性验证了植物叶片经济性状与水力性状的耦合关系。然而也有研究表明,植物经济性状和水力性状并不是一直都存在耦合关系,这可能与环境中可利用水分的含量有关。例如 Li^[49]等在湿润的热带和亚热带生境进行采样实验得出两组性状间的结论与尹秋龙在^[48]黄土高原采样实验得出的结论不一致,前者认为性状间独立变化,而后者认为干旱环境使得植物采取经济性状和水力性状的稳定组合策略,以促进植物建成水分供给与碳收益平衡的最佳生理机制。而本研究所处采样区域城市热岛效应明显,高温使得叶表温度偏高,增加了植物蒸腾作用的压力,有限的可利用水分使得植物积极权衡经济性状和水力性状间的关系,以更好的适应高温环境。

4.4 气孔性状与环境的关系

植物对温度和水分等环境变化的反应机制是复杂的,性状可塑性和植物的耐受性体现了个体面临气候变化的响应和适应机制及不同的生态策略,通过研究气孔特征和环境变量之间的关系,可以了解植物在生态系统尺度上的适应机制^[50]。不同的研究对环境因子与气孔性状间关系的结论各有不同,这可能与环境交互作用的复杂性及不同种植物的生理生态机制有关^[51]。本研究中 MAT 与 SL 存在显著负相关关系($P < 0.05$),这与张立荣等^[52]发现矮蒿草(*Kobresia humilis*)等高寒草甸植物在群落增温的情况下出现 SL 降低的研究结果一致,而左闻韵等^[53]在严格的环境因子控制实验中发现不同草本植物的 SL 对温度增加的反应各不相同。本文基于野外群落实验开展研究,不同于室内实验中对控制变量的严格把控,自然群落中环境因子复杂多变,极易出现环境因子间的交互影响作用,因此需要考虑温度升高对其他环境因子造成的影响。群落温度的升高对群落中空气和土壤湿度等环境因素有直接影响,本研究区域福州常年温度较高,除春夏交替的雨季外,其余季节降雨偏少,植物可能面临着高温缺水的环境,因此温度升高造成的湿度降低可能会使得植物面临水分胁迫,而在水分因子限制下的植物通常趋向于减小其 SL ,以此在水分亏缺环境下灵活调整气孔开闭状态,因此极有可能是温度上升造成的环境水分亏缺使得植物拥有相对较小的 SL ,植物在温度和水分变化的影响下促使气孔作出适应性的性状改变。这进一步说明了群落环境条件的复杂性,气孔性状的分异是在多环境因子的综合作用下形成的,体现了植物响应和适应复杂多变环境的灵活性。此外,温度变化下 SL 的增加或降低也与植物的种类关系密切,物种间叶片结构或生理特性各有不同,且不同植物的气孔分化机制或敏感程度不尽相同,因此这可能也是本研究结果与前人研究结果相异的原因之一。除此之外,本研究中 PCI 对 MAT 的变化也有较为敏感的响应能力($P < 0.01$), PCI 与 SL 、 SD 联系紧密,而与 SL 相比,温度变化下的 SD 具有相对强的保守性,即 SD 与 MAT 不存在显著相关性($P > 0.05$),因此 MAT 与 PCI 的负相关关系极有可能是通过 MAT 对 SL 的影响而导致的结果。研究中土壤因子(土壤总碳、总氮、总磷)与气孔性状的关系在本研究中不显著,可能是研究区内土壤理化性质变化不明显,对气孔性状作用不显著。

5 结论

本研究中,乔木、灌木、草本 3 种生活型和常绿、落叶 2 种叶习性植物的 SL 、 SD 均存在显著差异($P <$

0.05),而潜在气孔导度指数(PCI)不存在显著差异($P>0.05$)。草本的 SL 高于乔木和灌木,落叶植物的 SL 高于常绿植物。对于 SD ,表现为乔木最高,草本最低,且常绿植物高于落叶植物。群落内部环境的异质性促使占领不同生态位的植物演化出独特的气孔特征。

SL 、 SD 的线性权衡关系在乔木、灌木、草本 3 种生活型和常绿、落叶 2 类叶习性植物中均稳定存在,且随着不同生活型和落叶习性植物的生态策略而呈现各异的权衡特征,即当 SL 一定时,乔木的 SD 最大,灌木的 SD 最小,常绿植物的 SD 大于落叶植物的 SD 。植物 SL 、 SD 的不同组合形式与生境中不同类型植物的光合水分利用机制有关,体现了植物在环境变化下的资源权衡策略。

以气孔性状为代表的水力性状和以叶片形态、化学计量特征为代表的经济性性状紧密联系, SL 与 SLA 正相关($P<0.01$),与 LA 负相关($P<0.01$); SD 与 LNC 、 LPC 、 SLA 负相关($P<0.01$),与 LA 正相关($P<0.01$); PCI 与 LNC 、 SLA 负相关($P<0.01$),与 LT 正相关($P<0.05$),植物通过性状间的协同与权衡实现最经济的生态策略,稳定的性状组合使得植物实现水分供给与碳收益的平衡。

复杂的环境是气孔性状变异的重要驱动因素, SL 、 PCI 均与 MAT 负相关($P<0.05$),今后的研究还需进一步分析气孔性状在大尺度自然环境梯度下的变异情况以及气孔性状在群落尺度上对环境的响应机制,深入探讨气候变化下植物与环境的互作机制。

参考文献 (References):

- [1] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [2] 王媛媛, 马素辉, 蔡琼, 安丽华, 吉成均. 青藏高原和内蒙古高原典型草地植物叶片肾型和哑铃型气孔器气孔特征及其与环境的关系. 西北植物学报, 2018, 38(6): 1048-1057.
- [3] 温婧雯, 陈昊轩, 滕一平, 张硕新, 王瑞丽. 太白山栎属树种气孔特征沿海拔梯度的变化规律. 生态学报, 2018, 38(18): 6712-6721.
- [4] Casson S A, Hetherington A M. Environmental regulation of stomatal development. Current Opinion in Plant Biology, 2010, 13(1): 90-95.
- [5] 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.
- [6] Zhang L R, Wang S P, Yang X X, Cui X Y, Niu H S. An intrinsic geometric constraint on morphological stomatal traits. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 658702.
- [7] Henry C, John G P, Pan R H, Bartlett M K, Fletcher L R, Scoffoni C, Sack L. A stomatal safety-efficiency trade-off constrains responses to leaf dehydration. Nature Communications, 2019, 10(1): 3398.
- [8] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature, 2003, 424(6951): 901-908.
- [9] 刘聪聪. 森林植物叶片气孔性状的变异与演化[D]. 北京: 中国科学院大学, 2020.
- [10] 温婧雯. 太白山植物气孔性状沿海拔梯度的变化[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [11] 杨克彤, 常海龙, 陈国鹏, 俞筱押, 鲜骏仁. 兰州市主要绿化植物气孔性状特征. 植物生态学报, 2021, 45(2): 187-196.
- [12] Rahman A A N S, Rahman M, Shimanto M H, Kibria M G, Islam M. Stomatal size and density trade-off varies with leaf phenology and species shade tolerance in a South Asian moist tropical forest. Functional Plant Biology, 2022, 49(3): 307-318.
- [13] Wang R L, Yu G R, He N P, Wang Q F, Zhao N, Xu Z W, Ge J P. Latitudinal variation of leaf stomatal traits from species to community level in forests: linkage with ecosystem productivity. Scientific Reports, 2015, 5: 14454.
- [14] Liu C C, He N P, Zhang J H, Li Y, Wang Q F, Sack L, Yu G R. Variation of stomatal traits from cold temperate to tropical forests and association with water use efficiency. Functional Ecology, 2018, 32(1): 20-28.
- [15] Al Afas N, Marron N, Ceulemans R. Variability in *Populus* leaf anatomy and morphology in relation to canopy position, biomass production, and varietal taxon. Annals of Forest Science, 2007, 64(5): 521-532.
- [16] Peel J R, Sánchez M C M, Portillo J L, Golubov J. Stomatal density, leaf area and plant size variation of *Rhizophora mangle* (Malpighiales: Rhizophoraceae) along a salinity gradient in the Mexican Caribbean. Revista de Biología Tropical, 2017, 65(2): 701-712.
- [17] Loranger J, Shipley B. Interspecific covariation between stomatal density and other functional leaf traits in a local flora. Botany, 2010, 88(1): 30-38.
- [18] 孙梅, 田昆, 张贇, 王行, 管东旭, 岳海涛. 植物叶片功能性状及其环境适应研究. 植物科学学报, 2017, 35(6): 940-949.
- [19] 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 M L, Niinemets Ü, 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.
- [20] 裔传祥. 基于遥感信息的植被冠层气孔导度参数化模型研究[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2018.
- [21] 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.
- [22] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, 15(4): 423-434.
- [23] 张亚, 杨石建, 孙梅, 曹坤芳. 基部被子植物气孔性状与叶脉密度的关联进化. *植物科学学报*, 2014, 32(4): 320-328.
- [24] 徐瑶璐. 基于热岛效应的福州市主城区通风格局规划策略研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2016.
- [25] 郑玉萍, 高路, 张江燕, 朱芸. 福州市极端气候变化趋势研究. *福建师范大学学报: 自然科学版*, 2017, 33(2): 96-104, 116.
- [26] 中国人民政治协商会议福建省福州市委员会文史资料工作组. 福州地方志. 福州: 中国人民政治协商会议福建省福州市委员会文史资料工作组, 1979.
- [27] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 2009, 17(6): 533-548.
- [28] Holland N, Richardson A D. Stomatal length correlates with elevation of growth in four temperate species. *Journal of Sustainable Forestry*, 2009, 28(1/2): 63-73.
- [29] Liu W S, Zheng L, Qi D H. Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(15): 8166-8175.
- [30] 楼一恺, 范忆, 戴其林, 王铮屹, 库伟鹏, 赵明水, 余树全. 天目山常绿落叶阔叶林群落垂直结构与群落整体物种多样性的关系. *生态学报*, 2021, 41(21): 8568-8577.
- [31] 熊慧, 马承恩, 李乐, 曾辉, 郭大立. 不同生境条件下蕨类和被子植物的气孔形态特征及其对光强变化的响应. *植物生态学报*, 2014, 38(8): 868-877.
- [32] Vargas G G, Brodribb T J, Dupuy J M, González-M R, Hulshof C M, Medvigy D, Allerton T A P, Pizano C, Salgado-Negret B, Schwartz N B, van Bloem S J, Waring B G, Powers J S. Beyond leaf habit: generalities in plant function across 97 tropical dry forest tree species. *New Phytologist*, 2021, 232(1): 148-161.
- [33] 王瑞丽. 中国东部南北样带森林植物叶片和细根功能属性的纬度变化研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [34] 张树斌. 元江干热河谷木本植物水力结构和光合水分关系[D]. 北京: 中国科学院大学, 2016.
- [35] 白坤栋, 蒋得斌, 曹坤芳, 万贤崇, 廖德宝. 哀牢山和猫儿山中山常绿和落叶阔叶树光合特性对季节温度变化的响应. *生态学报*, 2010, 30(4): 905-913.
- [36] 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.
- [37] Tian M, Yu G R, He N P, Hou J H. Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: mechanisms and influencing factors. *Scientific Reports*, 2016, 6: 19703.
- [38] 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.
- [39] Cowan I R. Stomatal behaviour and environment. *Advances in Botanical Research*, 1978, 4: 117-228.
- [40] 杨晓东. 常绿阔叶林植物光线利用和水分运输能力对树木构型垂直层次性的影响[D]. 上海: 华东师范大学, 2014.
- [41] 吴雅华, 王伟耀, 张增可, 甘玉婷, 倪榕蔚, 黄柳菁. 基于 CiteSpace 分析植物功能性状对气候变化的响应研究进展. *应用与环境生物学报*, 2022, 28(1): 254-266.
- [42] Wu J, Serbin S P, Ely K S, Wolfe B T, Dickman L T, Grossiord C, Michaletz S T, Collins A D, Detto M, McDowell N G, Wright S J, Rogers A. The response of stomatal conductance to seasonal drought in tropical forests. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 823-839.
- [43] Du B M, Zhu Y H, Kang H Z, Liu C J. Spatial variations in stomatal traits and their coordination with leaf traits in *Quercus variabilis* across Eastern Asia. *Science of the Total Environment*, 2021, 789: 147757.
- [44] Beerling D J, Kelly C K. Evolutionary comparative analyses of the relationship between leaf structure and function. *New Phytologist*, 1996, 134(1): 35-51.
- [45] Carins Murphy M R, 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.
- [46] 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.
- [47] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 682-713.
- [48] 尹秋龙. 黄土高原木本植物叶经济性状和水力性状研究[D]. 西安: 西北大学, 2019.
- [49] Li L, McCormack M L, Ma C G, Kong D L, Zhang Q, Chen X Y, Zeng H, Niinemets Ü, Guo D L. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecology Letters*, 2015, 18(9): 899-906.
- [50] 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.
- [51] 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.
- [52] 张立荣, 牛海山, 汪诗平, 李英年, 赵新全. 增温与放牧对矮蒿草甸 4 种植物气孔密度和气孔长度的影响. *生态学报*, 2010, 30(24): 6961-6969.
- [53] 左闻韵, 贺金生, 韩梅, 吉成均, Flynn D F B, 方精云. 植物气孔对大气 CO₂ 浓度和温度升高的反应——基于在 CO₂ 浓度和温度梯度中生长的 10 种植物的观测. *生态学报*, 2005, 25(3): 565-574.