

DOI: 10.5846/stxb202204090934

王青, 刘聪聪, 何念鹏, 侯继华. 内蒙古高原植物气孔性状的空间变异及其适应机制. 生态学报, 2023, 43(9): 3766-3777.

Wang Q, Liu C C, He N P, Hou J H. Spatial variations and adaptive mechanisms of plant stomatal traits on the Inner Mongolian Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(9): 3766-3777.

# 内蒙古高原植物气孔性状的空间变异及其适应机制

王 青<sup>1</sup>, 刘聪聪<sup>2</sup>, 何念鹏<sup>2,3</sup>, 侯继华<sup>1,\*</sup>

1 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083

2 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, 北京 100101

3 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

**摘要:** 气孔是植物与大气进行水气交换的阀门, 调节着植物的蒸腾与光合作用。因此, 气孔性状的变异影响着植物功能, 并能够反映植物对环境的适应。目前, 内蒙古高原草地植物气孔性状的空间变异及其对环境的响应尚未被探究。于 2018 年在内蒙古高原草原区沿降水梯度设置了 10 个受人为干扰较少的天然草地样地, 采集每个样地及周围的植物, 并对每个物种叶片上、下表皮的的气孔性状进行了测量和计算。结果表明: (1) 气孔密度 ( $SD$ )、气孔大小 ( $SS$ ) 和气孔相对面积 ( $SRA$ ) 的均值分别为 262.29 个/ $\text{mm}^2$ 、378.84  $\mu\text{m}^2$  和 8.10%; 下表皮与上表皮的气孔密度比 ( $R.SD$ )、大小比 ( $R.SS$ ) 和相对面积比 ( $R.SRA$ ) 的均值分别为 1.54、1.04 和 1.61。(2) 由于草地生境开阔, 气孔形态性状在不同生活型 (草本与木本植物、一二年生与多年生草本) 间没有显著差异 ( $P>0.05$ )。(3) 从草甸草原到荒漠草原, 叶片  $SD$  和  $SRA$  减小,  $SS$  增大, 气孔性状变异的主要驱动因素是年降水。(4) 气孔综合指标  $SRA$  主要受  $SD$  驱动, 降低叶片  $SD$  是内蒙古高原草地植物提高耐旱性的重要机制之一。(5) 植物还可以通过降低气孔比来适应干旱胁迫, 下表皮气孔是内蒙古高原植物气孔比降低的主要贡献者。研究结果有助于进一步了解草地植物叶片气孔独特的气候适应机制, 还可为生态预测模型提供基础数据。

**关键词:** 气孔性状; 气孔分布; 气候变化; 适应策略; 内蒙古

## Spatial variations and adaptive mechanisms of plant stomatal traits on the Inner Mongolian Plateau

WANG Qing<sup>1</sup>, LIU Congcong<sup>2</sup>, HE Nianpeng<sup>2,3</sup>, HOU Jihua<sup>1,\*</sup>

1 School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

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

3 College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Stomata are the valves for water and  $\text{CO}_2$  exchange between plants and the surrounding environment, regulating plant transpiration as well as photosynthesis to some extent. Therefore, the spatial variation of stomatal traits affects plant functions and reflects the adaptation of plants to their environments. The stomatal traits have attracted scientists' attention for a long time. However, spatial variation in the stomatal traits of grassland plants on the Inner Mongolia Plateau and their responses to the environment has not yet been explored. In this study, we set up 10 study sites, with low levels of human disturbance, along the precipitation gradient on the Inner Mongolian Plateau. In 2018, we collected nearly all the plant species that were present within a 1 km $\times$ 1 km area of each site. The stomatal density ( $SD$ ), stomatal size ( $SS$ ), and the stomatal relative area ( $SRA$ ) of the adaxial and abaxial epidermis of each species were measured. Meanwhile, the ratio of

**基金项目:** 国家科技基础调查项目 (2019FY101300); 国家自然科学基金项目 (31872683, 31988102, 31961143022)

**收稿日期:** 2022-04-09; **采用日期:** 2022-08-15

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: houjihua@bjfu.edu.cn

stomatal traits between the abaxial and adaxial epidermis was calculated. Results showed that the mean *SD*, *SS*, and the *SRA* were 262.29 stomata/mm<sup>2</sup>, 378.84 μm<sup>2</sup>, and 8.10%, respectively. The mean stomatal density ratio (*R.SD*), the stomatal size ratio (*R.SS*), and the stomatal relative area ratio (*R.SRA*) were 1.54, 1.04, and 1.61, respectively. Due to the open grassland habitat, there were no significant differences in leaf stomatal morphological traits among the different life forms, namely herbs vs woody plants and annual or biennial herbs vs perennial herbs ( $P>0.05$ ). With the increase in the degree of drought, the leaf *SD* and *SRA* decreased, and the *SS* increased. The mean annual precipitation was the main driving factor of stomatal variation, and the mean annual temperature and photosynthetically active radiation had no significant effect on stomatal traits. The *SRA* was mainly driven by the *SD*, and it was one of the most important mechanisms of reducing leaf *SD* to improve the drought tolerance of grassland plants on the Inner Mongolian Plateau. Plants can also adapt to drought by reducing the stomatal ratio. The stomata in the abaxial epidermic were the main contributor to the decrease in the stomatal ratio on the Inner Mongolian Plateau. These new findings help us further understand the unique climate adaptation mechanisms of plant stomata in natural grassland communities and provide these ecological process models as baseline data.

**Key Words:** stomatal traits; stomatal distribution; climate change; adaptive strategy; Inner Mongolia

气孔是植物在不断进化过程中保留下来的一种微观结构,由一对环绕中心孔的保卫细胞组成<sup>[1-2]</sup>。通过气孔植物可以与周围环境进行水气交换,调控光合作用与蒸腾作用<sup>[3]</sup>,进而影响生态系统的净初级生产力和水分利用效率<sup>[4]</sup>。随着全球气候变化的加剧,植物气孔在碳增益与水分损失之间的权衡面临着巨大的选择压力。短期内植物可以通过调节气孔开闭来应对环境变化,而在长期条件下则需要协调气孔的形态与分布来适应异质环境<sup>[5-6]</sup>。因此,探究植物叶片气孔形态性状对环境尤其是极端环境的响应至关重要,这将有助于预测在未来气候情景下植物的适应策略。

在气孔形态性状中,最常用的气孔指标是气孔密度(*SD*)和气孔大小(*SS*),二者呈显著的负相关关系<sup>[7]</sup>。气孔相对面积(*SRA*)作为 *SD* 和 *SS* 乘积的产物,代表着气孔在叶片上所占据的总面积。研究发现,*SD* 和 *SS* 之间的权衡关系并不能补偿形成稳定的 *SRA*<sup>[8]</sup>。*SRA* 是理论最大气孔导度的物理限制,与实际气孔导度呈正相关关系<sup>[9]</sup>。在响应环境变化时,植物除了改变气孔形态特征外,还可以通过改变气孔分布来适应异质生境。气孔比是指气孔性状在叶片下表皮和上表皮之间的比值,代表着气孔在叶片上、下表皮间分布的均匀程度<sup>[10]</sup>,反映了植物最大光合作用与上表皮适应成本之间权衡<sup>[11]</sup>。近年来,气孔密度和气孔大小已得到了广泛研究,但关于气孔相对面积的研究还相对较少,气孔分布参环境变化的适应机制也尚不明确。

气孔大小和气孔密度对温度、降水、辐射、CO<sub>2</sub>浓度等的响应目前尚未得出一致结论<sup>[5,12-14]</sup>,表明气孔性状对环境变化的适应机制十分复杂。随着全球变化的加剧,温度将会升高,干旱程度和干旱频率增加<sup>[15]</sup>。温度升高将会导致植物增强蒸腾作用以减轻热效应的影响,而干旱胁迫则会导致植物降低气孔导度以减少水分损失。研究表明,通过增加 *SD* 和减小 *SS* 可增大总的气孔面积以提高最大气孔导度<sup>[16-17]</sup>,但也有研究发现,气孔导度主要由 *SS* 调控,*SD* 主要驱动其在叶片两侧的分配<sup>[9]</sup>。那么,在面对未来可能频繁发生的干旱和高温时,植物将如何权衡 *SD* 和 *SS* 来调整水气交换,气孔导度主要受哪一气孔指标调控? 双面气孔型植物的气孔在叶片上、下表皮将如何重新分配?

内蒙古高原是对全球变化最为敏感的地区之一,具有独特的降水梯度,从东往西依次分布着草甸草原、典型草原和荒漠草原,且分布的植物约 2/3 为双面气孔型<sup>[13]</sup>,为探究在全球气候变化背景下植物如何通过调节气孔性状来平衡光合增益与水分损失提供了理想平台。根据中国东北草原样带的特点<sup>[18]</sup>,在内蒙古高原设置 10 个样地,采集每个样地 1 km×1 km 范围内几乎所有物种,并分别测定了每个物种上、下表皮的气孔形态特征,以探究内蒙古高原植物叶片气孔对环境变化的适应机制。本研究旨在验证如下科学假设:(1)、在不同草地类型和不同植物功能群间植物叶片气孔性状存在显著差异。(2)、在双面气孔型植物中,植物主要通过

调节叶片下表皮的气孔来改变气孔比以适应环境变化。(3)、内蒙古高原的环境限制因子年降水是叶片气孔性状变异的驱动因素,降低气孔密度可以提高植物的抗旱性。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

本研究主要选取内蒙古地区的中东部草原(43°—45°N,112°—125°E),海拔为 144 m—1272 m,年均温、年降水和光合有效辐射的范围分别为 1.43—6.75°C、183—425 mm 和 21.88—25.13 mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>,属大陆性季风气候。该区域地势自东往西逐渐升高,植被类型依次为草甸草原、典型草原和荒漠草原<sup>[19]</sup>,土壤类型依次为黑钙土、栗钙土、棕钙土,优势物种包括针茅(*Stipa capillata*)、羊草(*Leymus chinensis*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、羽茅(*Achnatherum sibiricum*)等。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样带布设

于 2018 年 7 月和 8 月在内蒙古高原进行野外调查和采样。本研究根据东北样带的调查点沿降水梯度选取了 10 个人为干扰较少的天然草地样点,自东向西依次为草甸草原、典型草原和荒漠草原(3:4:3)(图 1)。在每个样地 1 km×1 km 范围内平行布设两排共 8 个 1 m×1 m 的小样方,各样方间隔 50 m 左右。调查时进行物种鉴定,并记录每个样地的群落结构以及经度、纬度和海拔<sup>[20]</sup>。各样点详情见表 1。

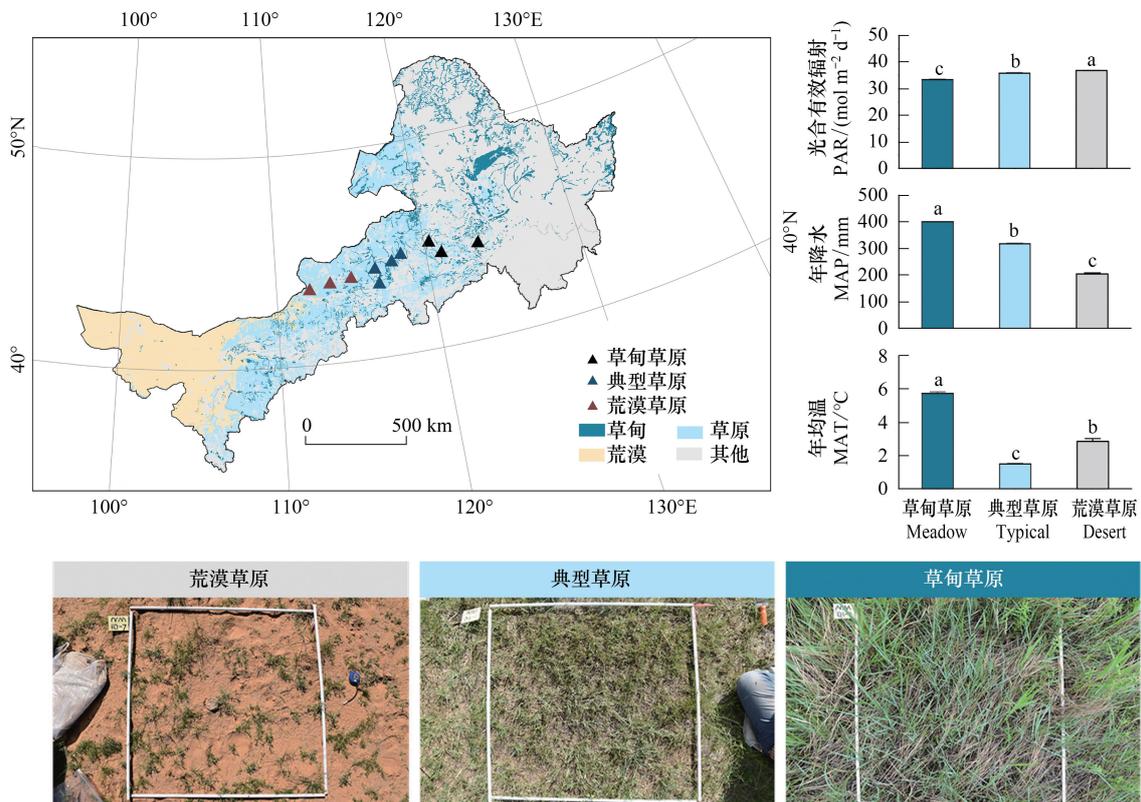


图 1 内蒙古高原草地样点分布图

Fig.1 Locations of sampling sites across the grassland on the Inner Mongolian Plateau

PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation; MAP: 年降水 Mean annual precipitation; MAT: 年均温 Mean annual temperature; 小写字母不同表示差异显著( $P < 0.05$ )

#### 1.2.2 野外采样

与以往大部分研究只采集优势种不同,本研究系统性地采集了每个样地 1 km×1 km 范围内几乎所有物

种的健康完整叶片,其中每种草本植物约采集 5—30 株,灌木采集 3—4 株其顶端冠层叶片。采集后立即封进密封袋中,然后放入装有冰的保温箱带回实验室<sup>[21-22]</sup>。一共采集了植物 145 种,隶属 42 个科,107 个属。

表 1 样点基本情况

Table 1 The basic information of the sampling sites

样点 Sites	经度/(°) Longitude	纬度/(°) Latitude	年降水/mm MAP	年均温/°C MAT	光合有效辐射 PAR/ (mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	草地类型 Grassland type	优势种 Dominant species	相对盖度 Relative coverage/%
MP01	123.51	44.59	425	6.083	21.875	草甸草原	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	46.593
MP02	121.04	44.52	393	6.650	23.595	草甸草原	草麻黄 <i>Ephedra sinica</i>	11.681
MP03	120.33	45.11	387	3.908	23.729	草甸草原	羊草 <i>L. Chinensis</i>	39.372
MP04	118.36	44.77	345	1.442	24.145	典型草原	羊草 <i>L. chinensis</i>	25.562
MP05	116.52	44.26	283	1.075	24.517	典型草原	针茅 <i>Stipa capillata</i>	39.819
MP06	116.67	43.55	321	0.975	24.760	典型草原	羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	28.828
MP07	117.68	44.51	319	1.583	24.031	典型草原	羊草 <i>L. chinensis</i>	43.959
MP08	114.89	44.01	228	1.800	24.811	荒漠草原	羊草 <i>L. chinensis</i>	31.014
MP09	113.50	43.84	199	2.775	25.134	荒漠草原	蒺藜 <i>Tribulus terrestris</i>	25.470
MP10	112.15	43.63	183	3.808	24.804	荒漠草原	猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	41.043

MAP:年降水 Mean annual precipitation;MAT:年均温 Mean annual temperature;PAR:光合有效辐射 Photosynthetically active radiation

### 1.2.3 室内测定

将采集的叶片沿主脉切取 1.0 cm×0.5 cm 的小块 5 至 10 片,浸入 FAA 溶液(75%酒精:福尔马林:冰醋酸:甘油=90:5:5:5)中进行固定。样品带回实验室后,置试管中于阴凉通风处晾干,然后每个物种随机挑取叶片正反面各 3 小块粘贴到样品台上,镀膜后使用扫描电子显微镜(S-3400N,日立,日本)进行观察,每片小块随机重复拍摄两个视野,各物种正反面各拍摄 6 张照片。导出后记录每张照片的面积( $S$ )和气孔的数量( $N$ ),然后每张照片随机选取 5 个气孔,利用 MIPS 系统(Optical Instrument Co., Ltd, Chongqing, China)测量其气孔长度( $SL, \mu\text{m}$ )和气孔宽度( $SW, \mu\text{m}$ )。

各气孔形态性状的计算公式为:

$$SD = \frac{N}{S} \quad (1)$$

$$SS = (\pi \times SL \times SW) / 4 \quad (2)$$

$$SRA = SS \times SD \times 10^{-4} \quad (3)$$

$$SD_{\text{tot}} = SD_{\text{aba}} + SD_{\text{ada}} \quad (4)$$

$$SS_{\text{tot}} = (SS_{\text{aba}} + SS_{\text{ada}}) / 2 \quad (5)$$

$$SRA_{\text{tot}} = SRA_{\text{aba}} + SRA_{\text{ada}} \quad (6)$$

$$R.SD = \frac{SD_{\text{aba}}}{SD_{\text{ada}}} \quad (7)$$

$$R.SS = \frac{SS_{\text{aba}}}{SS_{\text{ada}}} \quad (8)$$

$$R.SRA = \frac{SRA_{\text{aba}}}{SRA_{\text{ada}}} \quad (9)$$

式中, $SD$  为气孔密度(个/ $\text{mm}^2$ )、 $SS$  为气孔大小( $\mu\text{m}^2$ )、 $SRA$  为气孔面积分数(%);下标“tot”表示叶片整体,“aba”表示叶片下表皮,“ada”表示叶片上表皮; $R.SD$ 、 $R.SS$ 、 $R.SRA$  分别为叶片下表皮与上表皮的气孔密度、气孔大小和气孔相对面积的比值,代表气孔在叶片上下表皮的分布情况<sup>[23]</sup>。

### 1.2.4 气候数据的获取

导出 GPS 记录的每个样点的经纬度坐标,从 World Climate(空间分辨率 30 arc-seconds resolution)

(<https://www.worldclim.org/>)提取年均温(MAT)和年降水(MAP)数据,光合有效辐射(PAR)数据则来自“中国重建的光合有效辐射数据集(1961—2014)<sup>[24]</sup>”。

### 1.2.5 数据分析

在进行分析之前,先对气孔数据进行以 10 为底的 log 转化,以获得残差的近似正态性和同质性。采用配对样本 T 检验比较双面气孔型植物叶片上下表皮气孔性状的差异;采用独立样本 T 检验比较叶片气孔性状在不同植物功能群(双子叶和单子叶植物、木本与草本植物、一年生和多年生草本植物)间的差异;采用单因素方差分析(ANOVA)和 Scheffe 事后检验比较不同草原类型植物叶片气孔性状的差异。为了更精准的量化 *SD* 与 *SS* 何者驱动 *SRA*,使用分层方差分析划分了 *SD* 和 *SS* 对 *SRA* 的独立贡献。使用线性混合效应模型进一步探讨气候因子对气孔性状的影响,为消除气候因子量纲的影响,对每个气象数据进行 Z-score 标准化,在模型中,固定效应项为气候因子,随机效应为物种和样点。显著性水平为  $P=0.05$ 。所有的数据分析在 R(version 4.1.1, R Development Core Team 2021) 中完成,作图在 Origin 2021(OriginLab Corporation, Northampton, MA, USA)中完成。使用的 R 软件包包括“hier.part”、“Matrix”、“lme4”、“lmerTest”和“MuMIn”。

## 2 结果与分析

### 2.1 内蒙古高原草地植物的叶片气孔特征

叶片气孔性状有很大的变异幅度,气孔密度(*SD*)、气孔大小(*SS*)和气孔相对面积(*SRA*)的变化范围分别为 25.80—1057.79 个/mm<sup>2</sup>、70.06—1866.28 μm<sup>2</sup>和 0.48%—42.51%,平均值分别为 262.29 个/mm<sup>2</sup>、378.84 μm<sup>2</sup>和 8.10%。上、下表皮的的气孔密度比(R.SD)、气孔大小比(R.SS)和气孔相对面积比(R.SRA)的变化范围分别是 0.29—8.67、0.52—2.66、0.28—12.89,平均值分别为 1.54、1.04 和 1.61(表 2)。

表 2 内蒙古高原植物叶片气孔形态特征

Table 2 Leaf stomata morphological characteristics of plants on the Inner Mongolian Plateau

水平 Level	性状 Traits	个数 Numbe	平均值 Mean	最小值 Minimum	最大值 Maximum	标准误差 Standard error	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变异系数 Coefficient of variation
总体 Total	<i>SD</i> <sub>tot</sub>	260	262.29	25.80	1057.79	11.58	1.40	2.34	0.71
	<i>SS</i> <sub>tot</sub>	260	378.84	70.06	1866.28	15.42	2.22	6.84	0.66
	<i>SRA</i> <sub>tot</sub>	260	8.10	0.48	42.51	0.33	1.95	7.96	0.66
下表皮 Abaxial	<i>SD</i> <sub>aba</sub>	166	165.12	19.35	725.62	8.75	1.75	4.64	0.68
	<i>SS</i> <sub>aba</sub>	166	354.27	104.36	1677.43	16.48	2.95	12.93	0.60
	<i>SRA</i> <sub>aba</sub>	166	5.18	0.43	21.64	0.28	1.80	4.71	0.69
上表皮 Adaxial	<i>SD</i> <sub>ada</sub>	166	130.77	19.35	461.17	6.40	1.60	3.47	0.63
	<i>SS</i> <sub>ada</sub>	166	354.47	104.50	2055.13	17.08	3.66	22.58	0.62
	<i>SRA</i> <sub>ada</sub>	166	3.98	0.48	11.93	0.18	1.32	2.22	0.57
上表皮:下表皮 Abaxial/Adaxial	R.SD	166	1.54	0.29	8.67	0.10	2.63	8.16	0.85
	R.SS	166	1.04	0.52	2.66	0.02	2.07	7.86	0.28
	R.SRA	166	1.61	0.28	12.89	0.12	3.66	18.37	0.99

*SD*<sub>tot</sub>: 整体气孔密度 Total stomatal density; *SS*<sub>tot</sub>: 整体气孔大小 Total stomatal size; *SRA*<sub>tot</sub>: 整体气孔相对面积 Total stomatal relative area; *SD*<sub>aba</sub>: 下表皮气孔密度 Abaxial stomatal density; *SS*<sub>aba</sub>: 下表皮气孔大小 Abaxial stomatal size; *SRA*<sub>aba</sub>: 下表皮气孔相对面积 Abaxial stomatal relative area; *SD*<sub>ada</sub>: 上表皮气孔密度 Adaxial stomatal density; *SS*<sub>ada</sub>: 上表皮气孔大小 Adaxial stomatal size; *SRA*<sub>ada</sub>: 上表皮气孔相对面积 Adaxial stomatal relative area; R.SD: 气孔密度比 Ratio of stomatal density; R.SS: 气孔大小比 Ratio of stomatal size; R.SRA: 气孔面积比 Ratio of stomatal relative area

比较双面气孔型植物叶片上下表皮的气孔性状发现,内蒙古高原植物叶片下表皮的 *SD*(165.12 个/mm<sup>2</sup>) 和 *SRA*(5.18%) 均显著高于上表皮 *SD*(130.77 个/mm<sup>2</sup>) 和 *SRA*(3.98%) ( $P<0.05$ ),气孔大小在叶片上、下表皮间无显著差异(图 2)。*SRA* 是 *SD* 和 *SS* 乘积的产物,分层方差分析结果表明,*SRA* 主要受 *SD* 驱动(图 3)。

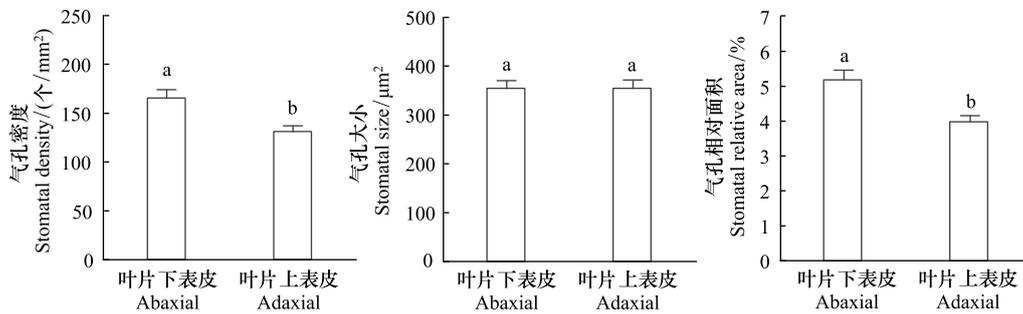


图2 内蒙古高原双面气孔型植物叶片上下表皮气孔形态特征的差异

Fig.2 Differences in stomatal morphology between abaxial and adaxial epidermis of amphistomatic plant leaves on the Inner Mongolian Plateau

小写字母不同表示上、下表皮气孔性状差异显著 ( $P < 0.05$ ); 图中数据为平均值  $\pm 1$  标准误

## 2.2 内蒙古高原草地植物叶片气孔性状的变异

单子叶植物与双子叶植物的叶片  $SD$  分别为 291.36、161.19 个/mm<sup>2</sup>,  $SS$  分别为 315.65、601.23 μm<sup>2</sup>。与单子叶植物相比, 双子叶植物的气孔更小更密,  $SRA$  在两者之间没有显著差异 ( $P > 0.05$ ), 叶片上、下表皮气孔性状差异与整体一致。对于不同生活型的植物, 草本植物与木本植物、生长迅速的一年生或二年生草本与生长缓慢的多年生草本的气孔性状均没有显著性差异 ( $P > 0.05$ ); 但在双面气孔型物种中发现, 一、二年生草本植物的  $SD_{aba}$ 、 $SD_{ada}$  分别为 199.52 个/mm<sup>2</sup>、148.92 个/mm<sup>2</sup>, 多年生草本的  $SD_{aba}$ 、 $SD_{ada}$  分别为 166.21 个/mm<sup>2</sup>、120.30 个/mm<sup>2</sup>。相比于多年生草本, 一年生或二年生的草本叶片气孔密度更高 (图 4)。

叶片气孔性状在不同草原间存在显著的差异。在整体水平上, 草甸草原和典型草原的  $SD$  分别为 276.25 个/mm<sup>2</sup> 和 275.59 个/mm<sup>2</sup>, 显著大于荒漠草原的 184.82 个/mm<sup>2</sup>。草甸草原植物  $SS$  (338.24 μm<sup>2</sup>) 显著小于荒漠草原 (447.44 μm<sup>2</sup>) ( $P < 0.05$ ), 典型草原的  $SRA$  (8.71%) 显著大于荒漠草原 (6.41%) ( $P < 0.05$ )。综上所述, 草甸草原的植物分化出小而密的气孔, 荒漠草原分化出大而疏的气孔, 典型草原植物叶片  $SRA$  最大。对于内蒙古高原双面气孔型植物来说, 草甸草原的  $SD_{aba}$  和典型草原的  $SD_{aba}$  分别为 169.00 和 176.64 个/mm<sup>2</sup>, 显著大于荒漠草原的 112.87 个/mm<sup>2</sup>。 $SS_{aba}$  和  $SS_{ada}$  在不同草原类型之间都没有显著地差异 ( $P > 0.05$ ), 而  $SRA$  都是在典型草原最大 ( $P < 0.05$ ),  $SRA_{ada}$  和  $SRA_{aba}$  分别为 4.51% 和 5.58% (图 5)。草甸草原和典型草原的  $R.SD$  和  $R.SRA$  显著大于荒漠草原 ( $P < 0.05$ ),  $R.SS$  在不同草原类型间无显著差异 ( $P > 0.05$ )。随着干旱程度的增加,  $R.SD$  和  $R.SRA$  都逐渐降低, 但  $R.SD$  的降低主要是由叶片下表皮的  $SD$  减小导致的, 而  $R.SRA$  的降低是由下表皮  $SRA$  减小幅度大于上表皮  $SRA$  增加导致的 (图 6)。

## 2.3 气孔形态性状与气候因子的关系

不同叶片气孔性状与环境因子之间的关系不同。线性混合效应模型结果表明, 整体气孔密度只与年降水有显著的正相关关系 ( $P = 0.03$ ), 整体气孔大小只与年降水有显著的负相关关系 ( $P = 0.01$ )。随着降水的减少, 植物叶片呈现出  $SD$  逐渐降低而  $SS$  逐渐增大的趋势。在内蒙古高原, 年均温和光合有效辐射与所有叶片

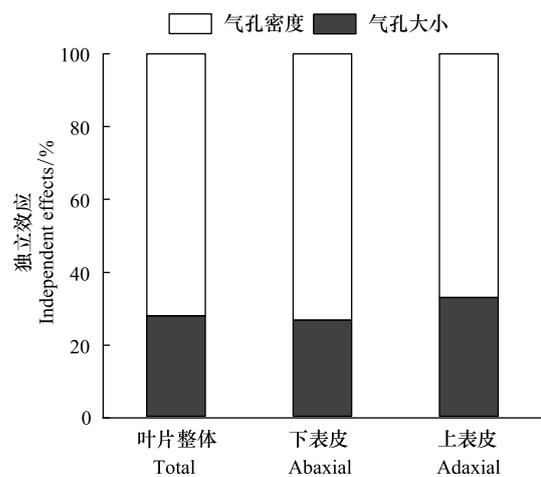


图3 内蒙古高原植物叶片  $SD$  和  $SS$  对  $SRA$  的相对重要性

Fig.3 Relative importance of  $SD$  and  $SS$  to  $SRA$  of plant leaves on the Inner Mongolian Plateau

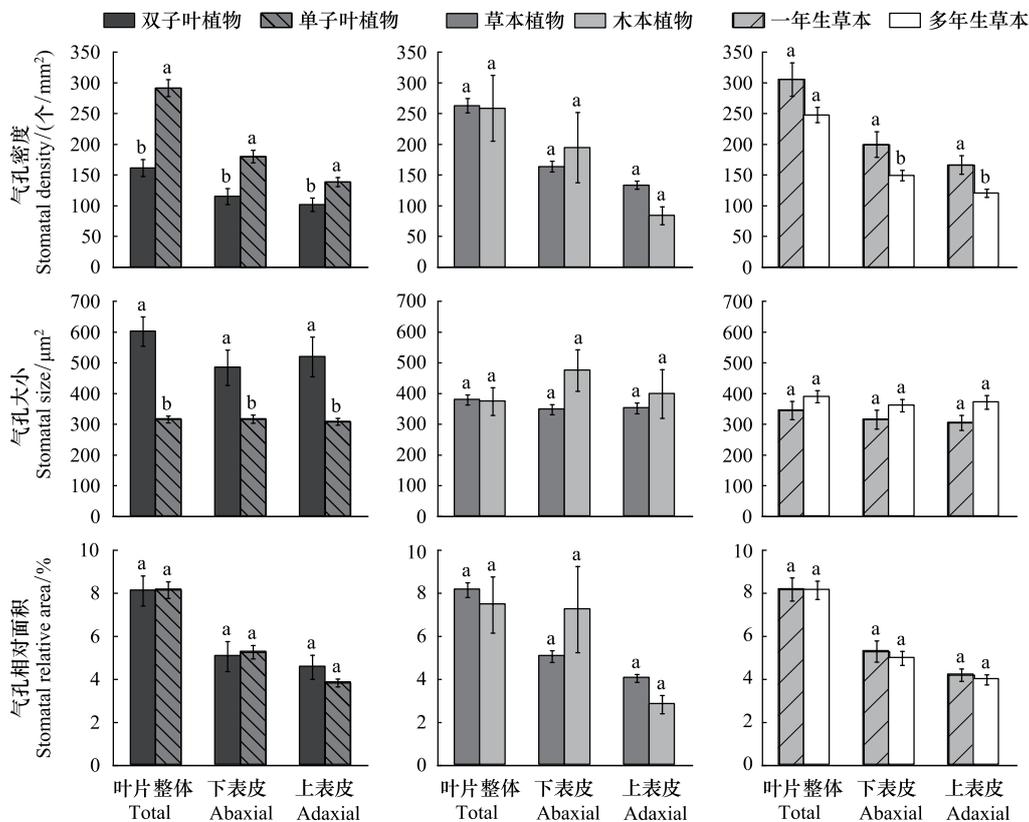


图4 内蒙古高原不同植物功能群叶片气孔形态特征的差异

Fig.4 Differences in leaf stomatal morphology traits among different plant functional groups on the Inner Mongolian Plateau

小写字母不同表示差异显著 ( $P < 0.05$ ); 图中数据为平均值  $\pm 1$  标准误

气孔性状均没有显著的线性关系 ( $P > 0.05$ ) (图 7)。

### 3 讨论

#### 3.1 内蒙古高原草地植物叶片气孔特征及其空间变异

以往的研究认为,不同生活型的植物有着不同的气孔形态特征,木本植物的  $SD$  和  $SRA$  显著大于草本,草本植物的  $SS$  显著大于木本<sup>[4,23]</sup>。然而本研究发现,草本植物和木本植物的气孔性状并没有显著差异。这可能是因为以往的研究大多是在森林生态系统中展开的,成层现象导致森林中的乔木、灌木和草本层处于不同的光照、温度和水分条件下。占据上层的乔木层由于强光照蒸腾作用更强,因此分化出小而密的气孔来进行水气交换;处于下层的草本层由于生境潮湿且光照不足,因此分化出大而疏的气孔<sup>[25]</sup>。而在内蒙古高原,草地植物的冠层结构较为单一,局域环境差异不大,故分化出的气孔没有显著差异。在整体水平上,不同寿命草本植物的气孔性状也没有显著差异。虽然多年生草本可以依赖地下部分在来年延续生命,但其光合作用和蒸腾作用都依赖当年的叶片完成<sup>[26]</sup>,即使是多年生草本也需要快速生长储存能量,因此不同寿命的草本植物也没有分化出具有显著差异的气孔性状。单子叶植物分化出了比双子叶植物更大更疏的气孔,这可能是单子叶植物和双子叶植物在生理上的差异导致的<sup>[27]</sup>。

从轻度干旱的草甸草原到重度干旱的荒漠草原,草地植物的叶片  $SD$  降低,  $SS$  增加,这与在欧亚北极地区对莎草气孔的观察结果一致<sup>[28]</sup>。然而, Xu 等<sup>[12]</sup>通过对草本植物的研究发现了不一样的结果,随着干旱程度的加重,  $SD$  呈现出先增加后降低的趋势。这可能是因为适度干旱限制了植物叶片的生长,叶片面积减小从而导致气孔密度增加<sup>[29]</sup>;而重度干旱不仅限制叶片生长还抑制了保卫细胞的产生,从而导致气孔密度降低,气

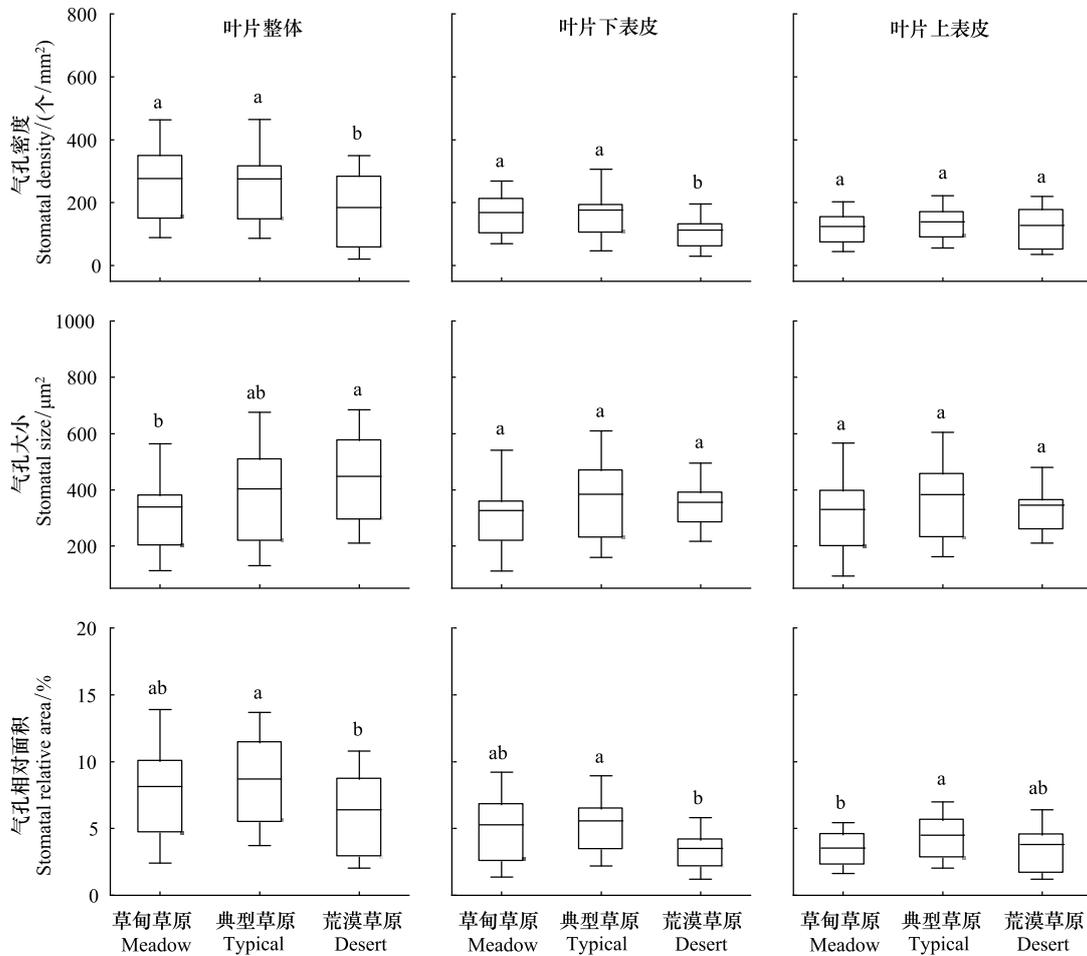


图 5 内蒙古高原不同草原叶片气孔形态特征的差异

Fig.5 Differences in leaf stomatal morphological traits among different grassland on the Inner Mongolian Plateau  
箱形图中间的实线代表平均值,误差棒为 1 标准差;小写字母不同表示不同草原间气孔性状差异显著 ( $P < 0.05$ )

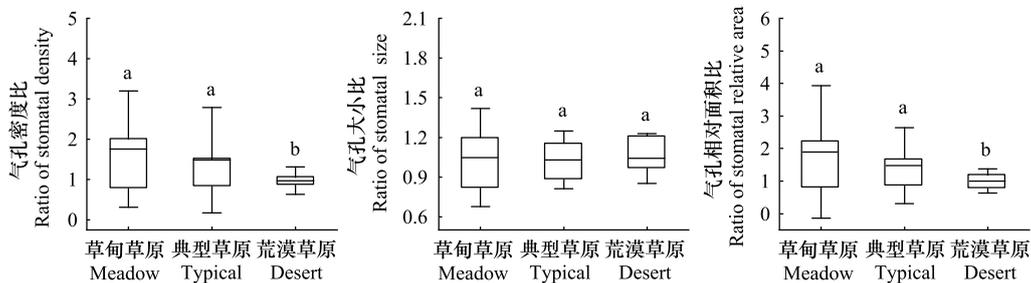


图 6 内蒙古高原不同草原叶片气孔比的差异

Fig.6 Differences in leaf stomatal ratio among different grassland on the Inner Mongolian Plateau

R.SD:气孔密度比 Ratio of stomatal density;R.SS:气孔大小比 Ratio of stomatal size;R.SRA:气孔面积比 Ratio of stomatal relative area;箱形图中间的实线代表平均值,误差棒为 1 标准差;小写字母不同表示不同草原间气孔性状差异显著 ( $P < 0.05$ )

孔形态特征的变异是植物在气孔产生和叶片生长之间权衡的结果。此外,在重度干旱时,相对较低的 *SD* 还可以减少蒸腾损失以提高植物的水分利用效率,增加叶片 *SS* 弥补了 *SD* 下降导致的光合速率降低。令人意外的是,本研究发现 *SRA* 在水分中等的典型草原最大,这可能是因为典型草原的年均温最低,同时受干旱胁迫

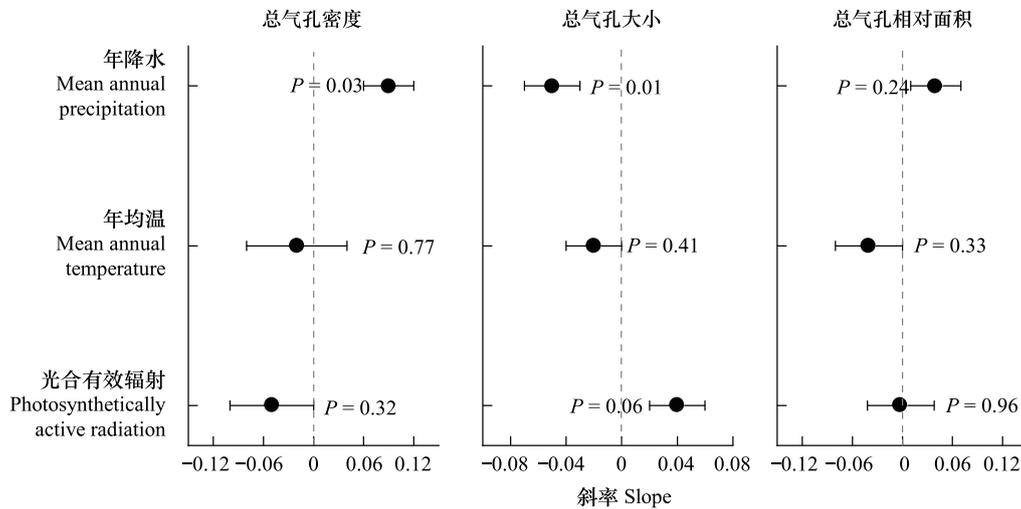


图 7 不同气候因子与叶片气孔性状间线性关系的斜率

Fig.7 Slope of linear relationship between different climatic factors and stomatal traits of leaves

图中数据为均值 $\pm 1$ 标准误;在气孔性状与气候因子的线性混合效应模型中,气候因子为固定因素,物种和样点为随机因素

迫较小。研究表明,CO<sub>2</sub>的扩散能力在低温下会降低<sup>[30]</sup>,因此在典型草原的植物分化出较大的SRA,以适当的水分散失为代价来补偿CO<sub>2</sub>扩散速率的降低,促进光合作用。

### 3.2 下表皮气孔是内蒙古高原植物气孔比变异的主要贡献者

内蒙古高原的植物大多为双面气孔型,相较于单面气孔,双面气孔的分布可以缩短CO<sub>2</sub>在叶肉中的扩散距离,提高光合速率<sup>[31]</sup>,具有更好的适应性。研究表明,由于叶片上下表皮间存在一定程度的水力隔离,植物可以分别调控不同叶片表面的气孔<sup>[32]</sup>,强光条件下,暴露于阳光下那一侧的叶片气孔关闭程度更高<sup>[11]</sup>。在内蒙古高原双面气孔型植物中,往往叶片下表皮分布更多的气孔,这是因为植物叶片上表皮会受到更高的温度和辐射<sup>[33]</sup>,因此水分更容易从上表皮溢出,下表皮分布更多的气孔可以减少水散失提高水分利用效率。

气孔比代表着植物最大光合作用与上表皮适应成本之间权衡,是古生态学和未来作物改良的一个重要潜在功能性状<sup>[11]</sup>。本研究发现,从草甸草原到荒漠草原双面气孔植物的R.SS没有显著变化,但R.SD和R.SRA逐渐降低。R.SD的减小主要是由下表皮SD降低引起,而R.SRA的减小由下表皮SRA降低大于上表皮SRA增加所导致。这表明当环境逐渐恶劣时,植物更倾向于调节下表皮的气孔性状来提高抗逆性。Yan等<sup>[34]</sup>在对全球1854个数据进行分析时也有类似的发现,干旱对植物叶片上表皮的SD没有显著影响,但增加了所有物种下表皮的SD。在对小麦的研究中也发现,在水分胁迫下小麦叶片下表皮的的气孔比上表皮气孔减少的更多<sup>[35]</sup>。

然而也有研究发现,在增强光照<sup>[11,36]</sup>或人工驯化<sup>[37]</sup>的条件下,植物叶片主要通过增加上表皮的气孔来增大整体气孔密度。这是因为在较有优势的环境下,叶片通常会通过增加气孔密度来增强光合作用以提高生长率。如果植物在上表皮增加气孔,不仅可以使气孔在叶片上、下表面间的分布更为均匀,增强CO<sub>2</sub>在叶片内的扩散速率提高光合能力<sup>[38]</sup>,还可避免下表皮气孔过于拥挤而导致气孔功能紊乱<sup>[11,37]</sup>。相反,在干旱胁迫的恶劣环境下,植物需要降低叶片整体的SD和SRA,以降低生长率为代价来换取减少水分损失。这时,主要降低植物叶片下表皮的SD和SRA,不仅与叶片整体气孔性状的变化相协调,还可以使下表皮的的气孔分布更加分散,上下表皮间气孔分布更加均匀,既减少了水分散失又保证了CO<sub>2</sub>的吸收,这与在优势环境下植物主要增加上表皮SD的策略不谋而合。据此推测:在水分、光照等资源充足的环境中,植物主要通过增加上表皮气孔来改变气孔比,而在干旱等不利环境中,植物主要通过减少下表皮的的气孔来改变气孔比以适应环境变化。

### 3.3 降低气孔密度是内蒙古高原植物提高耐旱性的重要机制之一

由于气孔密度和气孔大小之间普遍存在显著的负相关关系,许多学者认为SD和SS之间的权衡是一种

替代效应<sup>[16,39]</sup>。但研究表明,不同物种间 *SD* 和 *SS* 的负相关性具有很大的差异,植物可以通过调节 *SD* 和 *SS* 来保持或增大 *SRA*,改变扩散路径,最终影响植物的气孔导度以适应周围环境<sup>[40]</sup>。较小的气孔可以缩短  $\text{CO}_2$  的扩散距离,对外界刺激的反应也更加灵敏,能够快速调整气孔导度以减少水分散失<sup>[41]</sup>,但较低的气孔密度也可以通过减弱蒸腾作用来提高水分利用效率。近年来,关于叶片气孔性状在不同环境梯度下的变化展开了大量研究<sup>[5,12-14]</sup>,但没有得出一致结论,气孔性状对环境变化的响应具有环境和物种特异性。

在本研究中,内蒙古高原草地植物叶片 *SD* 和 *SS* 的主要驱动因素是年降水,而年均温与光合有效辐射对叶片气孔性状没有显著影响。随着干旱胁迫的加重,植物通过降低叶片 *SD* 和增大 *SS* 来限制蒸腾作用,从而提高其抗旱能力。相较于 *SS*,*SD* 对气孔导度变化的影响更大。从中度干旱的典型草原到重度干旱的荒漠草原,气孔综合指标 *SRA* 显著降低,而 *SRA* 主要由 *SD* 驱动也证实了这一点。以往的一些研究也得出类似的结论,例如 Wang 等<sup>[42]</sup>通过转基因技术改善杨树的抗旱能力,发现转基因杨树系 *SD* 减少了 28%,尽管 *SS* 增加,但蒸腾作用依旧减少了 30%。在水分限制条件下,*SD* 较低的杨树植株具有较高的水分利用效率和抗旱性。Hepworth 等<sup>[43]</sup>也发现,*SD* 较低的植物可以显著提高植物对干旱的耐受性,同时对氮和磷的吸收没有不利影响。转基因大麦在干旱胁迫的处理下也会采取降低 *SD* 来改善水分利用,同时不影响小麦的生长和产量<sup>[44]</sup>。综上所述,降低气孔密度可以提高内蒙古高原草地植物的抗旱性。此外,气孔并不是提高植物抗旱性的唯一结构,毛状体、角质层和角质层蜡等在保护植物减少水分散失时也发挥着重要作用<sup>[45]</sup>。

#### 4 结论

本研究报道了内蒙古高原草地植物气孔形态和分布的空间变异,并探讨了其适应机制。由于草地冠层结构单一,不同生活型的植物叶片气孔性状没有表现出显著差异。从草甸草原到荒漠草原,植物叶片 *SD* 显著降低而 *SS* 增大,年降水是内蒙古高原草地植物叶片 *SD* 和 *SS* 变异的主要驱动因素,年均温与光合有效辐射对气孔性状的影响较小。气孔综合指标 *SRA* 主要受 *SD* 调控,降低气孔密度可以提高内蒙古高原植物的抗旱性。植物对环境变化的适应除了改变气孔形态特征外,还可以通过改变气孔在叶片上、下表皮的分布来实现。降低气孔密度比和气孔面积比也可以提高植物的耐旱性,叶片下表皮的气孔是内蒙古高原草地植物气孔比变异的主要贡献者。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Bessey C E. Some considerations upon the functions of stomata. *Science*, 1898, 7(158): 13-16.
- [ 2 ] Salisbury E J. I. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 1928, 216(431/432/433/434/435/436/437/438/439): 1-65.
- [ 3 ] Chaerle L, Saibo N, van der Straeten D. Tuning the pores: towards engineering plants for improved water use efficiency. *Trends in Biotechnology*, 2005, 23(6): 308-315.
- [ 4 ] 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.
- [ 5 ] Woodward F I. Stomatal numbers are sensitive to increases in  $\text{CO}_2$  from pre-industrial levels. *Nature*, 1987, 327(6123): 617-618.
- [ 6 ] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 2003, 424(6951): 901-908.
- [ 7 ] 王瑞丽,于贵瑞,何念鹏,王秋风,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.
- [ 8 ] Sun J G, Liu C C, Hou J H, He N P. Spatial variation of stomatal morphological traits in grassland plants of the Loess Plateau. *Ecological Indicators*, 2021, 128: 107857.
- [ 9 ] Fanourakis D, Giday H, Milla R, Pieruschka R, Kjaer K H, Bolger M, Vasilevski A, Nunes-Nesi A, Fiorani F, Ottosen C O. Pore size regulates operating stomatal conductance, while stomatal densities drive the partitioning of conductance between leaf sides. *Annals of Botany*, 2014, 115(4): 555-565.

- [10] Muir C D. Making pore choices: repeated regime shifts in stomatal ratio. *Proceedings Biological Sciences*, 2015, 282(1813): 20151498.
- [11] Muir C D. Light and growth form interact to shape stomatal ratio among British angiosperms. *New Phytologist*, 2018, 218(1): 242-252.
- [12] 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.
- [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] 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.
- [15] Greve P, Orłowsky B, Mueller B, Sheffield J, Reichstein M, Seneviratne S I. Global assessment of trends in wetting and drying over land. *Nature Geoscience*, 2014, 7(10): 716-721.
- [16] Franks P J, Beerling D J. Maximum leaf conductance driven by CO<sub>2</sub> 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.
- [17] Franks P J, Farquhar G D. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. *Plant Physiology*, 2006, 143(1): 78-87.
- [18] 张新时, 高琼, 杨莫安, 周广胜, 倪健, 王权. 中国东北样带的梯度分析及其预测. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39(9): 785-799, 889.
- [19] Li Q Y, Hou J H, Yan P, Xu L, Chen Z, Yang H, He N P. Regional response of grassland productivity to changing environment conditions influenced by limiting factors. *PLoS One*, 2020, 15(10): e0240238.
- [20] Liu Z G, Dong N, Zhang H X, Zhao M, Ren T T, Liu C C, Westerband A, He N P. Divergent long- and short-term responses to environmental gradients in specific leaf area of grassland species. *Ecological Indicators*, 2021, 130: 108058.
- [21] Zhang Y, Li Y, Wang R M, Xu L, Li M X, Liu Z G, Wu Z L, Zhang J H, Yu G R, He N P. Spatial variation of leaf chlorophyll in Northern Hemisphere grasslands. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1244.
- [22] Ren T T, He N P, Liu Z G, Li M X, Zhang J H, Li A, Wei C Z, Lü X, Han X G. Environmental filtering rather than phylogeny determines plant leaf size in three floristically distinctive plateaus. *Ecological Indicators*, 2021, 130: 108049.
- [23] Li Q, Hou J H, He N P, Xu L, Zhang Z H. Changes in leaf stomatal traits of different aged temperate forest stands. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(3): 927-936.
- [24] 唐利琴, 刘慧, 胡波, 肖天贵, 刘广仁, 王跃思, 史莹莹. 1961—2014 年中国光合有效辐射重构数据集. *中国科学数据*, 2017, 2(3): 40-51.
- [25] 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.
- [26] 任昱, 魏春光, 郭小宇. 6 种荒漠植物叶片气孔性状比较分析. *内蒙古农业大学学报: 自然科学版*, 2021, 42(2): 21-26.
- [27] 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.
- [28] Stenström A, Jónsdóttir I S, Augner M. Genetic and environmental effects on morphology in clonal sedges in the Eurasian Arctic. *American Journal of Botany*, 2002, 89(9): 1410-1421.
- [29] 朱玉怀, 张大才, 李双智. 西藏东达山 3 种嵩草属植物气孔特征沿海拔的变化. *西北植物学报*, 2017, 37(4): 728-736.
- [30] Sack L, Cowan P D, Jaikumar N, Holbrook N M. The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(8): 1343-1356.
- [31] Mott K A, Gibson A C, O'Leary J W. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant, Cell & Environment*, 1982, 5(6): 455-460.
- [32] Richardson F, Brodribb T J, Jordan G J. Amphistomatic leaf surfaces independently regulate gas exchange in response to variations in evaporative demand. *Tree Physiology*, 2017, 37(7): 869-878.
- [33] Drake P L, de Boer H J, Schymanski S J, Veneklaas E J. Two sides to every leaf: water and CO<sub>2</sub> transport in hypostomatous and amphistomatous leaves. *New Phytologist*, 2019, 222(3): 1179-1187.
- [34] Yan W M, Zhong Y, Shangguan Z P. Contrasting responses of leaf stomatal characteristics to climate change: a considerable challenge to predict carbon and water cycles. *Global Change Biology*, 2017, 23(9): 3781-3793.
- [35] Lu Z M. Ratio of stomatal resistance on two sides of wheat leaves as affected by soil water content. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1989, 49(1): 1-7.
- [36] Peat H J, Fitter A H. A comparative study of the distribution and density of stomata in the British flora. *Biological Journal of the Linnean Society*,

- 1994, 52(4): 377-393.
- [37] Milla R, de Diego-Vico N, Martín-Robles N. Shifts in stomatal traits following the domestication of plant species. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(11): 3137-3146.
- [38] Haworth M, Scutt C P, Douthe C, Marino G, Gomes M T G, Loreto F, Flexas J, Centritto M. Allocation of the epidermis to stomata relates to stomatal physiological control: Stomatal factors involved in the evolutionary diversification of the angiosperms and development of amphistomaty. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 151: 55-63.
- [39] Bucher S F, Auerswald K, Grün-Wenzel C, Higgins S I, Garcia Jorge J, Römermann C. Stomatal traits relate to habitat preferences of herbaceous species in a temperate climate. *Flora*, 2017, 229: 107-115.
- [40] Bertolino L T, Caine R S, Gray J E. Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 225.
- [41] Lawson T, Blatt M R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant Physiology*, 2014, 164(4): 1556-1570.
- [42] Wang C P, Liu S, Dong Y, Zhao Y, Geng A K, Xia X L, Yin W L. *PdEPF1* regulates water-use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density in poplar. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(3): 849-860.
- [43] Hepworth C, Doheny-Adams T, Hunt L, Cameron D D, Gray J E. Manipulating stomatal density enhances drought tolerance without deleterious effect on nutrient uptake. *New Phytologist*, 2015, 208(2): 336-341.
- [44] Hughes J, Hepworth C, Dutton C, Dunn J A, Hunt L, Stephens J, Waugh R, Cameron D D, Gray J E. Reducing stomatal density in barley improves drought tolerance without impacting on yield. *Plant Physiology*, 2017, 174(2): 776-787.
- [45] 刘玉冰, 李新荣, 李蒙蒙, 刘丹, 张雯莉. 中国干旱半干旱区荒漠植物叶片(或同化枝)表皮微形态特征. *植物生态学报*, 2016, 40(11): 1189-1207.