

不同生活型和气孔分布类型植物叶片气孔特征 差异及其与叶资源经济性状关联

刘禹含¹ 李婷婷¹ 杨柳¹ 李特¹ 刘刚¹ 王秀伟^{1,2*}

(1. 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040; 2. 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室(东北林业大学), 哈尔滨 150040)

摘要 为探究不同生活型(乔木、灌木)和气孔分布类型(单面气孔型、双面气孔型)植物气孔特征差异及其与叶资源经济性状的相关关系, 该研究于2023年7—8月以东北林业大学校园内常见的22个树种为研究对象, 通过相关分析和标准化主轴分析发现: (1)生活型和气孔分布类型都显著影响气孔特征, 乔木的气孔密度(D_s)显著高于灌木($P<0.05$), 而气孔开度(A_s)较低; 单面气孔型植物的 D_s 和气孔相对面积(A_{sr})显著高于双面气孔型植物($P<0.05$); (2)气孔特征之间的关系在不同的生活型和气孔分布类型中存在差异, D_s 与气孔大小(S_s)和 A_{sr} 呈负相关关系, 且仅在乔木和单面气孔型植物中达到显著水平($P<0.05$); S_s 和 A_s 呈正相关关系, 且仅在单面气孔型植物中达到显著水平($P<0.05$); (3)气孔特征与其他叶资源经济性状关系紧密, D_s 和 A_{sr} 都与比叶面积(A_{sl})和叶片氮含量(N_L)负相关, 与干物质含量(C_{LDM})正相关($P<0.05$), A_s 与 N_L 负相关。叶片性状间的协同关系在乔木和单面气孔型植物中更加稳定, 而在灌木和双面气孔型植物中更趋向于独立发展。研究结果有助于进一步了解不同类别植物的气孔发育策略。

关键词 生活型; 双面气孔型; 气孔特征; 叶资源经济性状

中图分类号: S718.45 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2026.01.012

Differences in Leaf Stomatal Traits across Plant Life Forms and Stomatal Distribution Types and Their Associations with Leaf Economic Traits

LIU Yuhan¹ LI Tingting¹ YANG Liu¹ LI Te¹ LIU Gang¹ WANG Xiuwei^{1,2*}

(1. School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040; 2. Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education(Northeast Forestry University), Harbin 150040)

Abstract To explore the differences in stomatal traits between different life forms (trees vs. shrubs) and stomatal distribution types (hypostomatous vs. amphistomatous), and their relationships with leaf economic traits, this study was conducted from July to August 2023 using 22 common tree species on the campus of Northeast Forestry University. Through correlation analysis and standardized major axis analysis, the following findings were obtained: (1) Both life forms and stomatal distribution types significantly influenced stomatal traits. Trees exhibited significantly higher stomatal density (D_s) ($P<0.05$) but lower stomatal aperture (A_s) than shrubs. Hypostomatous leaves showed significantly higher D_s and stomatal relative area (A_{sr}) than amphistomatous leaves. (2) Relationships among stomatal traits varied by life form and leaf type. Negative correlations between D_s and stomatal size (S_s) or A_{sr} were statistically significant ($P<0.05$) only in trees and hypostomatous leaves, while the positive correlation between S_s and A_s reached significance ($P<0.05$) exclusively in hypostomatous leaves. (3) Stomatal traits were closely linked to the other leaf economic traits. Both D_s and A_{sr} were negatively correlated with specific leaf area (A_{sl}) and leaf nitrogen content (N_L), but positively correlated with leaf dry matter content (C_{LDM}). A_s showed a negative correlation with N_L . Trait coordination was more stable in trees and hypostomatous leaves, whereas shrubs and amphistomatous leaves exhibited more independent trait variations. The results of this research help to further understand the stomatal

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32471710)。

第一作者简介: 刘禹含(2001—), 女, 硕士研究生, 主要从事树木生理生态学研究。

* 通信作者: E-mail: wxgreat@nefu.edu.cn。

收稿日期: 2025年7月21日。

development strategies of different types of plants.

Key words life form; amphistomatous leaves; stomatal traits; leaf economic traits

植物从海洋环境向陆地环境过渡的关键在于气孔的发育和形成^[1],气孔由一对保卫细胞组成,随着膨压或激素的变化被动或主动打开^[2],是控制细胞内部与外部环境进行CO₂和水分交换的重要通道,进而影响植物的蒸腾、呼吸和光合作用^[3]。作为植物叶片的重要结构,气孔与植物的抗旱能力和水分利用效率紧密相关^[4],同时,对个体碳增益和生态系统的净初级生产力的积累具有显著影响^[5]。气孔特征的形成是气孔响应外界环境因子而进行短期改变和长期演化的结果^[6],气孔会根据外界环境变化进行调整和适应,从而影响植物个体的生长和功能^[7-8]。因此,探究不同类型植物的气孔特征,能够更好地理解植物在复杂变化环境下的适应机制。

作为衡量植物对不同环境适应程度的重要指标^[9],气孔密度(D_s)和气孔大小(S_s)现已成为植物生物学研究的重要内容之一^[10]。气孔数量、大小和开度是植物蒸腾和光合作用的关键决定因素,这些性状的变化可以影响植物的生长和生产力^[11]。研究^[4,8-9]表明, D_s 和 S_s 存在稳定的负相关关系,这种相关关系也在物种和功能类群水平上得到了证实^[12]。气孔相对面积(A_{sr})是 D_s 和 S_s 的乘积,是代表叶片最大气孔气体交换值(maximum stomatal gas exchange)的解剖学约束指标, A_{sr} 越大意味着植物拥有更高的生产力和竞争力^[13]。气孔开度(A_s)作为一个动态指标,影响着光合作用对CO₂吸收和水分流失的平衡;已有研究^[14]证实:较小的气孔可以更加灵活地调控 A_s ,但获得的碳同化产物低于较大气孔,因此, S_s 与 A_s 的权衡关系会影响植物碳收益。目前,对气孔特征的研究主要集中在 D_s 和 S_s ,对 A_{sr} 和 A_s 的分析及与其他气孔特征之间关系的探究相对较少。

气孔特征在不同物种和植物功能类群间存在显著差异,这种差异反映了植物功能群适应环境的不同策略,如乔木的气孔密度高于灌木,而气孔大小则相反^[12,15-16]。多数植物的气孔仅分布在叶片下表皮,如生长在阴凉环境中具有较大且无毛叶片的木本植物;部分快生长的一年生草本植物和慢生长的多年生灌木和乔木的叶片两侧都有气孔分布^[17-18],这种双面气孔型叶片的气孔与叶肉细胞之间的平均距离更小,更有利于CO₂的扩散,从

而拥有更高的最大光合速率和蒸腾速率^[19]。此外,在叶片两侧,叶片下表皮的 D_s 通常比上表皮更大。当环境逐渐恶劣时,植物倾向于调节下表皮的气孔性状来提高抗逆性,下表皮气孔是降低气孔比(叶片下表皮与上表皮 D_s 的比值)从而适应干旱胁迫的主要贡献者^[20]。近年来,对气孔特征差异的研究主要集中在不同生活型和叶习性中,但在单面与双面气孔型植物之间的差异尚不明确。气孔特征在不同类群中产生差异主要源于植物对环境变化的差异化响应,作为重要的水力结构,气孔通过调节水分利用策略,其形态变异通常与叶资源经济性状(如比叶面积、叶片氮含量)协同变异,共同反映植物的生存策略^[21-22]。作为叶片经济谱(leaf economic spectrum, LES)中的重要组成部分,比叶面积(A_{sl})、叶面积(A_L)、叶片氮含量(N_L)和叶绿素(Chl)含量等与气孔特征关系紧密^[22-23]。植物对环境变化的反应和适应是一系列复杂的过程,近年来,部分研究也揭示性状间的耦合关系并非恒定。如Li等^[21]在热带—亚热带木本植物中研究发现,叶片经济性状(如比叶重、叶氮含量)与水力性状(D_s 、脉密度)存在解耦现象,表明植物可能通过独立的性状维度来适应多维环境梯度。与此相反,Yin等^[24]在黄土高原干旱区的研究表明,水分胁迫会促使叶片经济性状与水力性状耦合,反映出植物应对干旱的特化适应策略。Liu等^[25]的跨尺度研究进一步证实,气孔特征与叶资源经济性状的关联强度随生活型(乔木、灌木、草本)呈现显著分化。这些发现共同指出,植物性状关联模式受多维环境梯度(如水分、光照和养分可利用性)的调控,而植物通过经济性状与水力性状的协同或独立变异来适应异质生境。这种适应性反应既体现了叶片功能具有一定的环境可塑性^[26],也反映了不同生活型植物在长期适应过程中形成的多样化资源分配策略。未来研究需进一步解析性状关联网络的环境驱动机制及其在植物适应策略谱系中的生态意义。

校园树种作为城市人工绿化的典型代表,其功能性状研究能反映城市环境下植物适应性,便于长期监测,同时可为城市树种选择提供一些参考。本研究以东北林业大学校园内的常见树种为研究对象,测定并分析其气孔形态特征和叶资源

经济性状,旨在揭示城市人工绿化条件下树种的功能性状差异及其生态学意义。为此,提出以下科学假说:(1)树木的气孔分布类型显著影响气孔特征;(2)气孔特征之间的相关关系在不同生活型与气孔分布类型中表现出可塑性,即相关斜率、截距存在显著差异;(3)叶片的气孔特征与叶资源经济性状(如 A_{SL} 、 N_L 等)具有显著关联,这种关系在不同生活型和气孔分布类型下的表现存在差异。通过回答以上3个假说,本研究结果将为理解各生活型和气孔分布类型植物的气孔形态结构特征及其与叶片资源利用策略的协同关系提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

哈尔滨市(44° 4' ~46° 40' N, 125° 42' ~130° 10' E)位于黑龙江省南部,市区地域平坦,东部县(市)多山及丘陵地;东南临张广才岭支脉丘陵,北部为小兴安岭山区,中部有松花江通过,山势不高,河流纵横,平原辽阔。全市年均气温约为4.25 °C,年降水量约为524.4 mm,属于中温带大陆性季风气候。市区土壤类型较多,主要包括黑土、

黑钙土和草甸土等,植物资源丰富。

1.2 样品采集

本研究以哈尔滨市东北林业大学校园内同一区域的22种常见木本植物为研究对象,包括17种乔木和5种灌木(表1),每个树种选择5株(小叶杨为4株)。所有样树均生长在土壤条件均一的区域内,灌溉和整形修剪由专业园林公司实施标准化管理,主要做绿化观赏使用,光照充足且互不遮挡。试验于2023年7—8月的晴天进行采样,取样时间为上午08:00—10:00,选择生长状况一致且健康成熟的个体,用胸径尺测量每棵树的胸径(灌木测量在地面以上10 cm处地径),使用高枝剪剪取受光充足的树木枝条,并摘下成熟且无病虫害的叶片。每株共采集大约40枚叶片于9号自封袋密封保存,放入冷藏储存箱中立即带回实验室。样品带回实验室后按测定项目立即分样处理:(1)用于气孔特征和叶绿素含量测定的叶片,在采样当天完成所有制备与测定;(2)用于形态指标测定的叶片,亦于当天开始处理;(3)其余叶片样品于105 °C杀青30 min后,在80 °C下烘干至恒质量,研磨过0.149 mm筛,装入密封袋干燥保存,用于化学指标测定。

表1 22种常见树木概况

Table 1 A summary of 22 common tree species investigated

气孔分布类型 Stomatal distribution type	科 Family	属 Genus	种 Species	生活型 Life form	胸径 DBH/cm	地径 DGL/cm
	无患子科 Sapindaceae	槭属 <i>Acer</i>	色木槭 <i>Acer pictum</i>	乔木 Tree	9.2~15.0	
	无患子科 Sapindaceae	槭属 <i>Acer</i>	糖槭 <i>Acer saccharum</i>	乔木 Tree	14.5~19.0	
	豆科 Fabaceae	紫穗槐属 <i>Amorpha</i>	紫穗槐 <i>Amorpha fruticosa</i>	灌木 Shrub		1.0~2.3
	桦木科 Betulaceae	桦木属 <i>Betula</i>	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	乔木 Tree	20.2~25.6	
	蔷薇科 Rosaceae	山楂属 <i>Crataegus</i>	山楂 <i>Crataegus pinnatifida</i>	乔木 Tree	9.6~18.5	
	木樨科 Oleaceae	栲属 <i>Fraxinus</i>	水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	乔木 Tree	32.3~37.2	
	蔷薇科 Rosaceae	苹果属 <i>Malus</i>	海棠 <i>Malus spectabilis</i>	乔木 Tree	6.1~8.2	
	木兰科 Magnoliaceae	天女花属 <i>Oyama</i>	天女木兰 <i>Oyama sieboldii</i>	乔木 Tree	3.3~5.7	
单面气孔型 Hypostomaty	蔷薇科 Rosaceae	稠李属 <i>Padus</i>	紫叶稠李 <i>Padus virginiana</i> 'Canada Red'	乔木 Tree	9.1~18.3	
	绣球科 Hydrangeaceae	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	东北山梅花 <i>Philadelphus schrenkii</i>	灌木 Shrub		1.7~2.9
	蔷薇科 Rosaceae	李属 <i>Prunus</i>	稠李 <i>Prunus padus</i>	乔木 Tree	17.5~34.2	
	蔷薇科 Rosaceae	李属 <i>Prunus</i>	榆叶梅 <i>Prunus triloba</i>	灌木 Shrub		1.3~2.9
	壳斗科 Fagaceae	栎属 <i>Quercus</i>	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	乔木 Tree	12.3~15.4	
	荚蒾科 Viburnaceae	接骨木属 <i>Sambucus</i>	接骨木 <i>Sambucus williamsii</i>	灌木 Shrub		4.0~5.9
	蔷薇科 Rosaceae	花楸属 <i>Sorbus</i>	花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	乔木 Tree	12.1~16.8	
	锦葵科 Malvaceae	椴属 <i>Tilia</i>	紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	乔木 Tree	9.1~10.9	
	锦葵科 Malvaceae	椴属 <i>Tilia</i>	辽椴 <i>Tilia mandshurica</i>	乔木 Tree	12.3~22.1	

续表

气孔分布类型 Stomatal distribution type	科 Family	属 Genus	种 Species	生活型 Life form	胸径 DBH/cm	地径 DGL/cm
双面气孔型 Amphistomaty	杨柳科 Salicaceae	杨属 <i>Populus</i>	钻天杨 <i>Populus nigra</i> var. <i>italica</i>	乔木 Tree	22.3~28.6	
	杨柳科 Salicaceae	杨属 <i>Populus</i>	小叶杨 <i>Populus simonii</i>	乔木 Tree	50.5~55.5	
	杨柳科 Salicaceae	柳属 <i>Salix</i>	旱柳 <i>Salix matsudana</i>	乔木 Tree	28.5~33.5	
	木樨科 Oleaceae	丁香属 <i>Syringa</i>	暴马丁香 <i>Syringa reticulata</i>	乔木 Tree	3.6~9.0	
	木樨科 Oleaceae	丁香属 <i>Syringa</i>	丁香 <i>Syringa oblata</i>	灌木 Shrub		3.2~6.7

注:物种名录根据《中国植物志》(<https://www.iplant.cn/>)整理。

Note: The species list was compiled by Flora Reipublicae Popularis Sinicae (<https://www.iplant.cn/>).

1.3 室内测定

1.3.1 气孔特征测定

每棵树随机选取3枚叶片,每片叶子做3个重复装片,用透明指甲油印迹法^[27],将透明指甲油分别涂抹在叶片的上、下表皮,尽量避开主脉,待指甲油晾干后用透明胶带粘下并固定到载玻片上制成临时装片,用以观察气孔特征。将装片置于配有摄像装置的光学显微镜下观察(目镜10×,物镜10×、20×、40×)。每个装片随机选择5个视野进行拍照,同时利用配套的分析软件(Image View)计算每张照片的视野面积(S, mm^2)、气孔器长度($L_s, \mu\text{m}$)、气孔器宽度($W_s, \mu\text{m}$)及气孔孔隙宽度($W_{sp}, \mu\text{m}$;定义为2个保卫细胞中间缝隙的最窄处宽度)。在图像分析阶段,仅将孔隙清晰可见、保卫细胞明显分离的开放气孔纳入测量,关闭或半关闭气孔予以排除。基于上述测量值,根据文献^[16,20]计算以下气孔指标:

$$D_s = n/S \quad (1)$$

$$S_s = (\pi L_s W_s)/4 \quad (2)$$

$$A_{SR} = S_s S_D 10^{-4} \quad (3)$$

$$A_s = (W_{sp}/W_s) \times 100 \quad (4)$$

式中: D_s 为气孔密度($\text{No.} \cdot \text{mm}^{-2}$); n 为计数的气孔数量; S_s 为气孔大小(μm^2); A_{SR} 为气孔相对面积(%); A_s 为气孔开度(%)。

1.3.2 叶片形态指标和干物质含量的测定

每棵树随机选取5~10枚叶片,整齐地擦在一起,避开主脉和大型侧脉,选择叶片的叶肉区域的不同位置,使用游标卡尺(精确到0.01 mm)重复测量5次叶片总厚度,取5次随机测量的平均值为叶片厚度(T_L, mm)。每棵树随机选取4~6枚叶片,使用万分之一电子天平称量叶片鲜质量(m_{f_0}, g)并换算为(m_f, kg)。使用扫描仪(Epson Perfection V19,

中国)扫描得到叶片图片,使用Photoshop CS软件(Adobe Systems, San Jose, USA)计算叶面积(A_L, m^2),将扫描后的叶片放入烘箱内在80 °C下烘干48 h至恒质量后称量叶片干质量(m_{D_0}, g)并换算为(m_D, kg)。比叶面积($A_{SL}, \text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)^[28]和干物质含量(C_{LDM})^[29]计算公式为

$$A_{SL} = \frac{A_L}{m_D} \quad (5)$$

$$C_{LDM} = \frac{m_D}{m_f} \quad (6)$$

1.3.3 叶绿素含量测定

使用分光光度法^[30],于采样当天,每棵树随机选取5枚新鲜叶片,将选取的叶片剪碎混匀后称取0.25 g放入研钵中,加入石英砂、碳酸钙粉和80%丙酮充分研磨后过滤,定容至25 mL。在波长645 nm和663 nm下测定吸光度,以80%丙酮为空白计算叶片叶绿素含量(公式中记作 $\omega(\text{Chl})$; $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)。所有样品的研磨、提取和吸光度测定均在采样后12 h内完成,以避免叶绿素降解。计算公式为

$$C_{a+b} = 20.2A_{645} + 8.02A_{663} \quad (7)$$

$$\omega(\text{Chl}) = \frac{C_{a+b} \times V}{m \times 1000} \quad (8)$$

式中: C_{a+b} 是叶绿素a和b($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$); A_{645} 和 A_{663} 分别为叶绿素提取液在645 nm和663 nm波长下的吸光度; V 是提取液体积(mL); m 是称取的鲜叶质量(g)。

1.3.4 叶片氮含量测定

将用于生理测定的叶片样品于105 °C杀青30 min后,在80 °C下烘干至恒质量,研磨过筛备用。称取0.1 g烘干磨细的叶片样品,使用 $\text{H}_2\text{O}_2\text{-H}_2\text{SO}_4$ 法消煮,利用凯氏定氮仪,蒸馏消煮后用盐酸标准溶液滴定并计算叶片氮含量($N_L, \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)^[31]。

1.4 数据处理

使用 R 4.3.2 进行数据分析,使用 Origin 2021 作图。将测量和计算获得的各气孔参数平均值作为树种的气孔特征指标,并对气孔特征、叶片形态和化学性状数据进行以 10 为底的对数转换以满足正态分布。通过独立样本 t 检验和双因素方差分析分析生活型(乔木、灌木)和气孔分布类型(单面气孔型、双面气孔型)对叶片下表皮气孔特征参数的影响;采用配对样本 t 检验比较双面气孔型植物叶片上、下表皮气孔特征的差异。计算叶片下表皮气孔特征间及其与叶资源经济性状的 Pearson 相关系数后,对显著相关的性状组合,利用 lmodel2 包进行标准化主轴分析(standardized major axis, SMA)计算斜率,并通过 smatr 包检验斜率与 1.0

(或-1.0)的差异,同时分析不同生活型和气孔分布类型下叶资源经济性状关系的异质性。

2 结果与分析

2.1 叶片气孔基本特征

22 个树种(生活型与气孔类型见表 1)叶片气孔特征变异幅度较大(表 2),叶片上表皮的 D_s 、 S_s 、 A_{sr} 和 A_s 的变化范围分别为 10.11~97.69 No.·mm⁻²、248.82~605.41 μm²、0.35%~2.47% 和 38.49%~55.85%,其中 D_s 的变异系数最大($C_v=0.60$), A_s 的变异系数最小($C_v=0.08$)。叶片下表皮的 D_s 、 S_s 、 A_{sr} 和 A_s 的变化范围分别为 68.82~1 057.21 No.·mm⁻²、126.50~1 386.50 μm²、2.11%~22.49% 和 24.30%~60.21%,其中 D_s 的变异系数最大($C_v=0.82$), A_s 的变异系数最小($C_v=0.16$)。

表 2 22 种常见树种叶片气孔特征

Table 2 Leaf stomata traits of 22 common tree species investigated

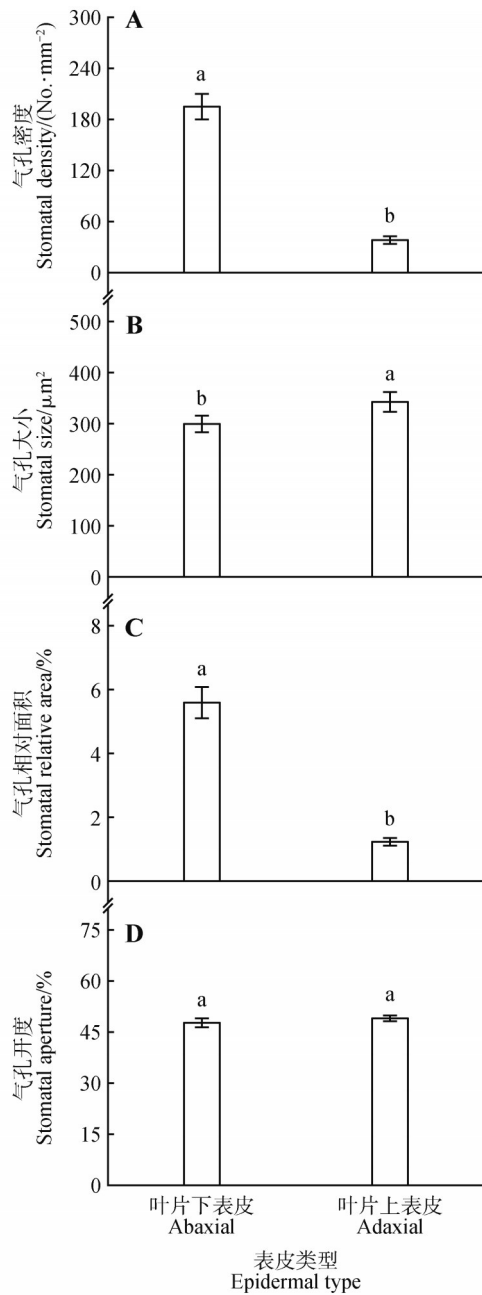
统计指标 Statistical index	上表皮 Adaxial epidermis				下表皮 Abaxial epidermis			
	气孔密度 $D_s/(No.·mm^{-2})$	气孔大小 $S_s/μm^2$	气孔相对面积 $A_{sr}/%$	气孔开度 $A_s/%$	气孔密度 $D_s/(No.·mm^{-2})$	气孔大小 $S_s/μm^2$	气孔相对面积 $A_{sr}/%$	气孔开度 $A_s/%$
样本量 Sample size	24	24	24	24	109	109	109	109
平均值 Mean	38.06	342.87	1.22	48.53	276.75	347.95	7.41	46.14
最小值 Minimum	10.11	248.82	0.35	38.49	68.82	126.50	2.11	24.30
最大值 Maximum	97.69	605.41	2.47	55.85	1 057.21	1 386.50	22.49	60.21
标准误差 Standard error	4.67	18.56	0.12	0.81	21.69	21.47	0.40	0.72
偏度 Skewness	1.18	1.27	0.61	-0.74	1.70	2.55	1.50	-0.32
峰度 Kurtosis	0.63	1.52	-0.77	0.76	2.07	8.13	2.39	-0.26
变异系数 Coefficient of variation	0.60	0.27	0.50	0.08	0.82	0.64	0.57	0.16

对双面气孔型植物的叶片上、下表皮气孔特征进行比较发现(图 1),植物叶片下表皮的 D_s 和 A_{sr} 均显著高于上表皮,而 S_s 显著低于上表皮($P<0.05$); A_s 在叶片上、下表皮间无显著差异。

2.2 生活型和气孔分布类型对气孔特征的影响

对所有样株叶片下表皮气孔特征进行分析发现,生活型与气孔分布类型对部分性状有显著影

响。就生活型而言,乔木和灌木的 D_s 分别为 308.01、163.47 No.·mm⁻², A_s 分别为 45.26%、49.15%。乔木的 D_s 显著高于灌木(图 2A)($P<0.05$),而 A_s 显著低于灌木(图 2D)($P<0.05$)。 S_s 和 A_{sr} 在两者之间没有显著差异($P>0.05$)。就气孔分布类型而言,单面气孔型植物和双面气孔型植物的 D_s 分别为 299.86、191.18 No.·mm⁻², A_{sr} 分别为 7.93% 和



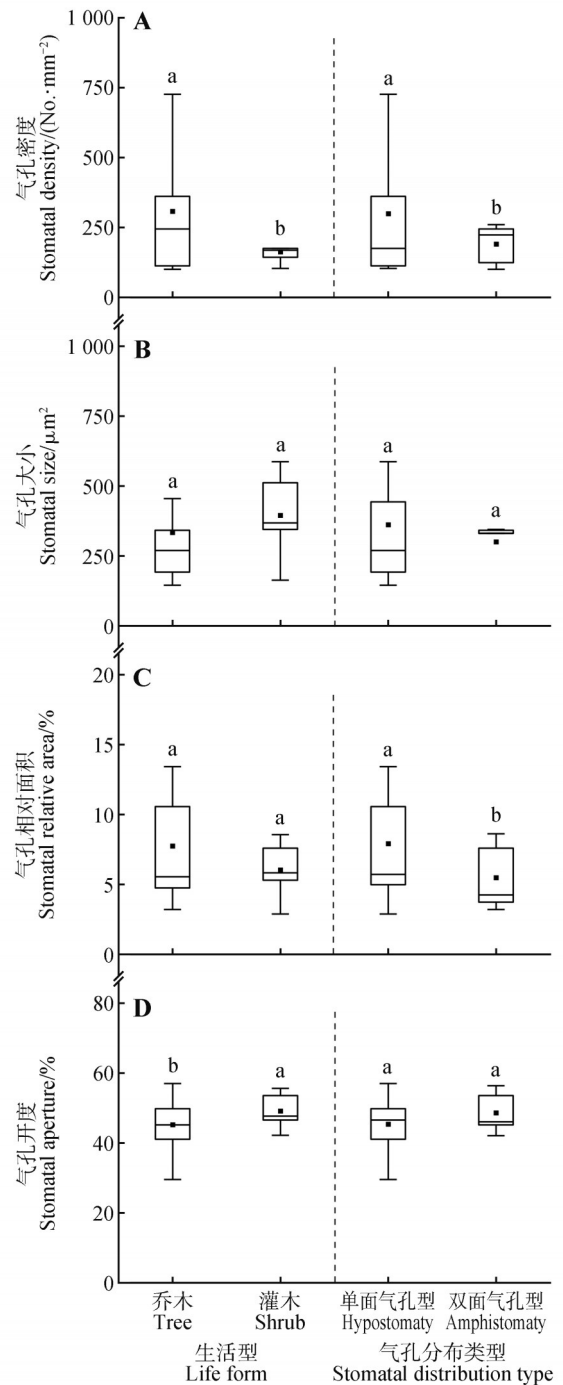
不同小写字母代表差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters represented significant difference ($P < 0.05$).

图1 双面气孔型植物叶片上、下表皮气孔形态特征的差异
Fig.1 Differences in stomatal traits between adaxial and abaxial epidermis of amphistomatous leaves

5.49%。单面气孔型植物的 D_s 和 A_{sr} 显著高于双面气孔型植物 (图 2A、2C) ($P < 0.05$), 而 S_s 和 A_{sr} 无明显差异。

根据双因素方差分析结果 (表 3), 生活型与气孔分布类型及其交互作用对不同气孔特征的影响各异。具体表现为生活型对 D_s 与 A_s 均有显著影响 ($P < 0.05$), 而气孔分布类型仅对 A_s 与 A_{sr} 有显著影



箱型图包括中位数 (水平线) 和均值 (黑点), 不同小写字母代表差异显著 ($P < 0.05$)。

Boxplots included the median (horizontal line within boxes) and the mean (black dot within boxes), different lowercase letters represented significant difference ($P < 0.05$).

图2 不同生活型和气孔分布类型植物的气孔特征
Fig.2 Stomatal traits of plants with different life forms and stomatal distribution types

响 ($P < 0.05$)。此外, 二者的交互作用对 D_s 与 A_{sr} 的影响也达到显著水平 ($P < 0.05$)。相比之下, 所有因素对 S_s 均无显著影响 ($P > 0.05$)。

表3 生活型与气孔分布类型对气孔特征影响的双因素方差分析结果

Table 3 Two-way ANOVA results of the effects of life form and stomatal distribution type on stomatal traits

性状 Trait	效应 Effect	自由度 d_f	F	P
气孔密度 D_s	生活型 Life form	1	7.91	**
	气孔分布类型 Stomatal distribution type	1	2.31	0.13
	气孔分布类型×生活型 Stomatal distribution type×Life form	1	5.44	*
气孔大小 S_s	生活型 Life form	1	3.40	0.07
	气孔分布类型 Stomatal distribution type	1	0.40	0.53
	气孔分布类型×生活型 Stomatal distribution type×Life form	1	0.01	0.93
气孔相对面积 A_{SR}	生活型 Life form	1	3.50	0.07
	气孔分布类型 Stomatal distribution type	1	7.50	**
	气孔分布类型×生活型 Stomatal distribution type×Life form	1	10.70	**
气孔开度 A_s	生活型 Life form	1	5.86	*
	气孔分布类型 Stomatal distribution type	1	3.95	*
	气孔分布类型×生活型 Stomatal distribution type×Life form	1	0.23	0.63

注:*. $P<0.05$;**. $P<0.01$ 。Note: *. $P<0.05$;**. $P<0.01$.

2.3 气孔特征与叶资源经济性状之间的关系

对所有样株的混合数据进行分析,气孔特征与叶资源经济性状的关系如下(表4), D_s 和 A_{SR} 都与 A_{SL} 和 N_L 显著负相关,与 C_{LDM} 显著正相关

($P<0.05$); A_s 仅与 N_L 的关系达到显著水平($P<0.05$)。

此外, D_s 与 S_s 和 A_s 显著负相关,与 A_{SR} 显著正相关($P<0.05$); S_s 与 A_s 之间存在显著正相关关系($P<0.01$)。

表4 气孔特征与叶资源经济性状之间的 Pearson 相关系数

Table 4 Pearson's correlation coefficients among stomatal traits and leaf economic traits

特征 Trait	叶资源经济性状 Leaf economic traits						气孔特征 Stomatal traits			
	比叶面积 A_{SL}	叶面积 A_L	叶片厚度 T_L	叶绿素含量 Chl	叶片氮含量 N_L	干物质含量 C_{LDM}	气孔密度 D_s	气孔大小 S_s	气孔相对面积 A_{SR}	气孔开度 A_s
气孔密度 D_s	-0.31**	0.03	-0.04	-0.03	-0.19*	0.51**	1			
气孔大小 S_s	-0.03	0.73	-0.01	-0.14	-0.18	-0.13	-0.44**	1		
气孔相对面积 A_{SR}	-0.37**	0.13	0.05	-0.15	-0.36**	0.42**	0.77**	0.12	1	
气孔开度 A_s	-0.18	-0.04	0.07	0.01	-0.21*	0.07	-0.20*	0.40**	0.10	1

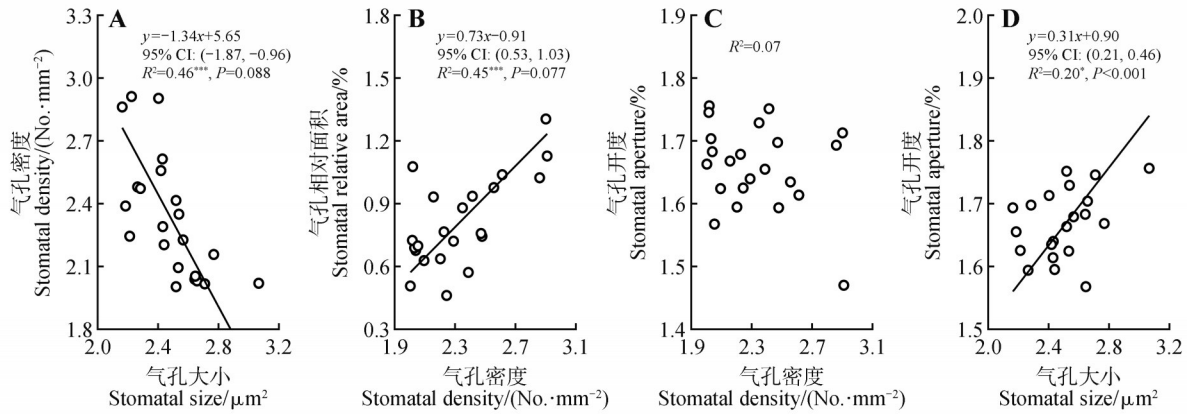
注:*. $P<0.05$;**. $P<0.01$ 。Note: *. $P<0.05$;**. $P<0.01$.

2.4 气孔特征之间的关系

叶片各气孔特征之间只有 A_s 和 S_s 之间存在显著的异速生长关系, A_s 和 S_s 的回归斜率为0.31(图3D),显著小于1.0($P<0.001$),说明二者为异速生长关系,且 A_s 的增长速率小于 S_s 。 D_s 与 S_s 的标准化主轴回归斜率为-1.34(图3A),二者存在显著的负相关关系, D_s 随 S_s 的增大而减小,但斜率与-1.0差异不显著($P=0.088$),表明 D_s 与 S_s 之间不存在异速生长关系。 D_s 与 A_{SR} 之间的回归斜率为0.73(图3B),斜率与1.0差异不显著($P=0.077$)。 D_s 与

A_s 间的主轴回归关系不显著(图3C, $P>0.05$)。

气孔特征之间的关联强度在不同的生活型和气孔分布类型植物中不同,部分性状之间的关联性仅在乔木和单面气孔型植物中达到显著水平。对存在显著关系的气孔特征(表5),进行标准化主轴分析(SMA),结果表明: D_s 与 S_s 、 D_s 与 A_{SR} 的关联性在乔木和单面气孔型植物中达到显著水平($P<0.05$); A_s 与 S_s 的关联性仅在单面气孔型植物中达到显著水平($P<0.05$)。



所有性状均进行对数转换以满足正态性假设。图中CI为斜率的95%置信区间;R²后的星号(*)表示标准化主轴回归(SMA)的显著性水平(*. P<0.05;***. P<0.001);P为斜率与1(或-1)的差异性检验结果,二者分别对应不同的统计检验过程。

All traits were log-transformed to meet the normality assumption. The CI represented the 95% confidence interval for the slope, the asterisks after R² (*) indicated significance levels of SMA regression (*. P<0.05;***. P<0.001); values in parentheses showed P for testing slope deviation from 1(or -1), these represented two distinct statistical tests.

图3 叶片气孔特征间的异速生长关系

Fig.3 Allometric relations of leaf stomatal traits

表5 不同生活型和气孔分布类型植物气孔特征的标准化主轴分析

Table 5 SMA regressions of stomatal traits of different life forms and stomatal distribution types

性状 Trait	生活型 Life form				气孔分布类型 Stomatal distribution type			
	乔木 Tree		灌木 Shrub		单面气孔型 Hypostomaty		双面气孔型 Amphistomaty	
	R ²	P	R ²	P	R ²	P	R ²	P
D _s -S _s	0.50	**	0.27	0.37	0.53	***	0.16	0.50
D _s -A _{SR}	0.53	***	0	0.95	0.45	**	0.46	0.21
A _s -S _s	0.16	0.11	0.36	0.28	0.25	*	0.09	0.62

注:D_s.气孔密度;S_s.气孔大小;A_{SR}.气孔相对面积;A_s.气孔开度。*. P<0.05;**. P<0.01;***. P<0.001。

Note:D_s.Stomatal density; S_s.Stomatal size; A_{SR}.Stomatal relative area; A_s.Stomatal aperture.*. P<0.05;** P<0.01;***. P<0.001.

2.5 生活型和气孔分布类型对气孔特征与叶资源经济性性状关联性的影响

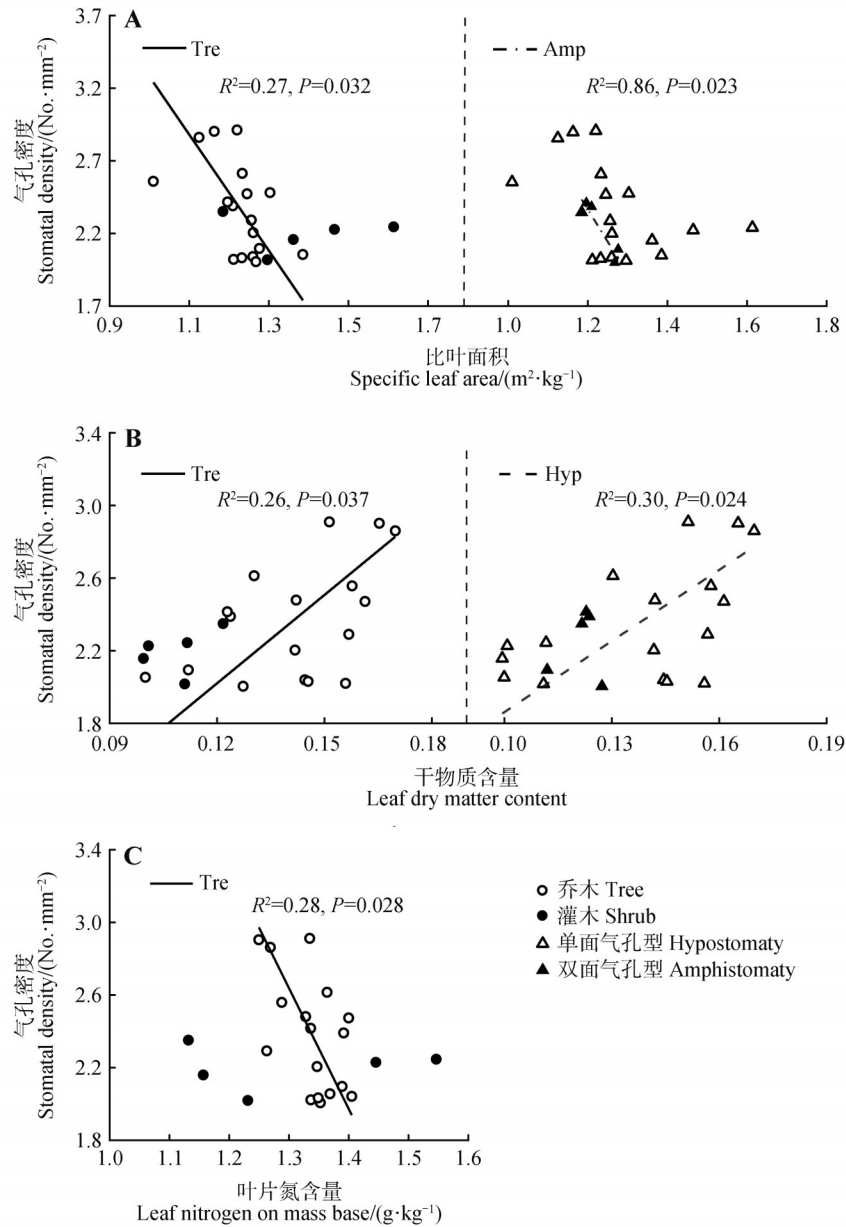
采用标准化主轴法(SMA)分析结果表明:D_s与A_{SL}的负相关关系在乔木和双面气孔型植物中显著,与N_L的负相关关系仅在乔木中显著,与C_{LDM}的正相关关系在乔木和单面气孔型植物中达到显著水平(图4, P<0.05)。A_{SR}与A_{SL}和N_L的负相关关系和在乔木和单面气孔型植物中显著,与C_{LDM}的正相关关系仅在乔木中达到显著水平(图5, P<0.05)。

3 讨论

3.1 不同生活型和气孔分布类型对叶片下表皮气孔特征的影响

气孔特征作为衡量叶片响应环境的重要指

标,在不同生活型和气孔分布类型中的表现反映了植物适应不同环境的自我调节机制。本研究结果表明:叶片下表皮的D_s和A_s在不同生活型之间存在显著差异,具体而言,乔木叶片下表皮的D_s大于灌木,这与Li等^[12]的研究结果一致。灌木的A_s显著大于乔木,这与杨克彤等^[16]的结果不同,其研究仅发现草本植物的A_s显著大于乔木,而乔木和灌木之间并未发现差异。这种差异可能与本研究所涉及的物种组成及其所处的生长环境条件不同有关。通常认为较低的D_s可以减少蒸腾,较大的S_s可以弥补低密度导致的光合损失^[20],因此,在陆生高等植物中,气孔发育倾向于增大S_s而降低D_s,以在气体交换与水分利用之间取得平衡^[14]。在本研究中,并未发现乔木和灌木之间的S_s和A_{SR}有显



所有性状均进行对数转换以满足正态性假设。仅列出显著的回归关系($P < 0.05$)。

All traits were log-transformed to meet the normality assumption. Only significant regression relationships were listed ($P < 0.05$).

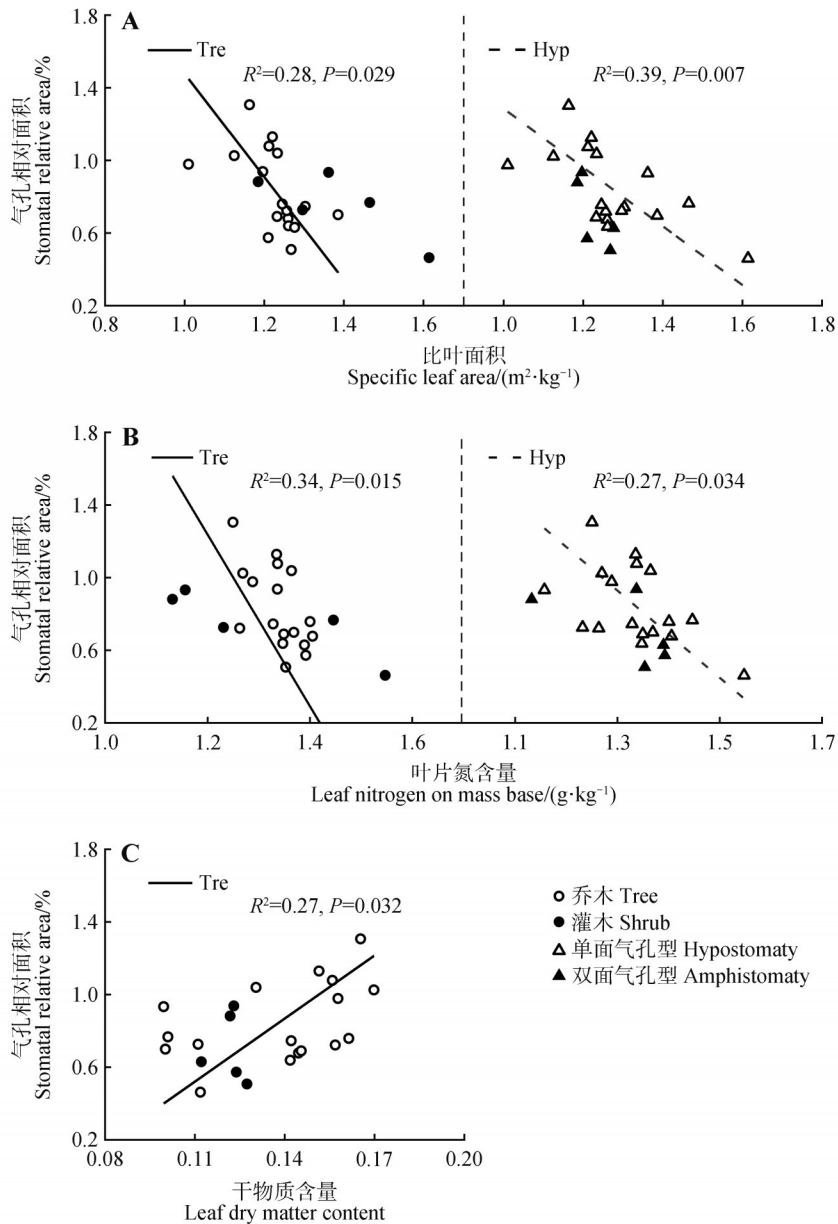
图4 不同生活型和气孔分布类型植物气孔密度与比叶面积、叶片氮含量和干物质含量的标准化主轴回归关系

Fig.4 SMA regressions between stomatal density and specific leaf area, leaf nitrogen on mass base and leaf dry matter content of plants with different life forms and stomatal distribution types

著差异,这可能与城市绿化环境中植株间距较大、竞争压力较小有关,植物可能不需要通过分化更大的气孔来优化碳获取。然而,城市环境中的其他因素(如大气污染、土壤或水体污染等)也可能对气孔发育产生潜在影响,这些复杂因子的综合作用或许是导致本研究中观测到的气孔特征无显著差异的原因。

气孔分布类型并不严格受生活型限制。乔木

与灌木中均存在双面气孔型物种,这意味着气孔分布模式无法单纯通过植物的一年生或多年生植物、乔木或草本植物来界定^[17]。因此,有必要从单、双面气孔型角度进一步探讨其气孔特征差异。一般认为,仅在叶片下表皮分布气孔是较常见的分布模式,而上、下表面均具气孔则常见于强光生境植物,被视为一种对高光、高蒸腾环境的适应性策略^[17,32]。这种分布模式不仅有助于增加叶片对



所有性状均进行对数转换以满足正态性假设。仅列出显著的回归关系($P < 0.05$)。

All traits were log-transformed to meet the normality assumption. Only significant regression relationships were listed ($P < 0.05$).

图5 不同生活型和气孔分布类型植物气孔相对面积与比叶面积、叶片氮含量和干物质含量的标准化主轴回归关系

Fig.5 SMA regressions between stomatal relative area and specific leaf area, leaf nitrogen on mass base and leaf dry matter content of plants with different life forms and stomatal distribution types

CO₂的最大导度,还赋予植物较高的光合速率和持续利用土壤水分的能力^[33]。在比较单、双面气孔型植物叶片下表皮气孔特征时,发现单面气孔型植物的 D_s 和 A_{sr} 均更大。这可能与其在光照强烈或水分受限条件下的适应策略有关:通过增加下表皮气孔密度以提升CO₂吸收效率^[8-9]。同时,尽管单、双面气孔型植物在 A_s 上的差异不显著,但单面型植物表现出较低的趋势。较多且集中分布于

下表皮的的气孔可在保证气体交换的同时,使单个气孔维持较小的开度,从而在一定程度上减少水分散失并提高水分利用效率^[14]。已有研究^[34-36]表明,当气孔同时分布于叶片的两侧时,叶片的边界层电导通常更高,有助于缩短CO₂的扩散路径并降低边界层阻力;同时,气孔在上表皮的存在也可增加与叶肉空气空间接触的表面积,从而提升气体运输效率。因此,双面气孔型植物凭借充足的气

孔生长空间的的优势,其气孔生长发育倾向于形成调控能力更为灵活的分模式。这也验证了前人的观点,即单、双面气孔型植物在适应不同环境压力时采取了差异化的策略:单面型更倾向于通过高密度气孔实现“节水型”适应,而双面型则依靠分布灵活与导度优势实现“高效型”适应^[17,33,35]。同时,就双面气孔型植物个体而言,气孔特征在叶片上表皮(近轴侧)和下表皮(远轴侧)之间也存在显著差异。本研究中,叶片下表皮比上表皮拥有更大的 D_s 和 A_{sr} ,这与王青等^[20]的研究结果一致。此外,还发现双面气孔型植物的叶片上表皮比叶片下表皮拥有更大的 S_s ;这可能是因为近光面受到的光照胁迫更强^[17],叶片上表皮气孔需要更大的面积使水分及时逸出从而降低叶温^[37],并且较低的 D_s 也可以防止水分过度蒸发造成植物萎蔫或死亡。

3.2 气孔特征之间的关系

气孔特征通过不同的组合来优化自身以维持生存和能量积累的平衡,气孔在生长发育过程中在多个维度间存在权衡^[38],通过异速生长分析可以在微观尺度中探究气孔特征间的资源优化、协调^[39]。本研究发现, A_s 与 S_s 之间存在异速生长关系, A_s 随着 S_s 的增大而增大,但增速小于 S_s 。较大的 A_s 有利于 CO_2 的进入,从而可能提高光合碳同化速率,但其调节能力没有小气孔灵活^[14],关闭速度较慢,在水分亏缺的环境中可能有更大的水力功能障碍。同时,当 A_s 较大时,气孔开闭的阻力更大、需要的能量更多^[8]。因此,在叶片发育过程中, A_s 增速小于 S_s 增速反映了植物在趋向高碳收益同时尽量降低耗能的气孔发育策略。随着叶片的生长发育,气孔生长也总是朝着获取最大光合收益的形式发展^[16]。 D_s 与 S_s 和 A_{sr} 都存在相关关系,但并没发现他们之间具有显著的异速生长关系。这可能是因为不同植物的气孔在不同的环境下发育和变异存在差异,植物具有强大的可塑性来适应环境,但这种可塑性只存在于各性状保持功能协调的情况下^[38]。

气孔特征之间的相关关系在不同生活型和气孔分布类型中具有不同的表现,多数稳定存在于乔木和单面气孔型植物中。有研究^[15]表明, D_s 与 L_s 的负相关关系稳定存在于乔木、灌木和草本植物中,且在相同的 L_s 水平下乔木拥有更大的 D_s 。在本研究中, D_s 与 S_s 间相关关系并没有在灌木中

被发现,仅稳定存在于乔木中。在气孔特征的比较中,也发现乔木的 D_s 显著大于灌木,但二者的 S_s 并没有显著差异。这可能是由于生态环境中处于相对劣势的灌木,在气孔生长发育过程中面临资源获取与能量消耗矛盾时有不同的适应性反应。从叶片类型的角度看, D_s 与 S_s 及 A_{sr} 、 A_s 与 S_s 的关系都稳定存在于单面气孔型植物中。这可能与气孔集中分布在叶片下表皮有关。该分布格局可能会削弱气孔之间的干扰,减少同一叶片不同区域气孔之间对水分和 CO_2 的竞争,有助于提高叶片内部环境的稳定性,从而使得气孔对内部水分和 CO_2 浓度的变化更为敏感而不是对外部环境的波动,因此气孔特征之间的关系相对稳定^[34]。相比之下,双面气孔型植物在强光和高蒸腾环境中更为常见。这种分布能够提高 CO_2 的扩散导度和光合速率,但同时也可能带来水分消耗的增加,气孔性状之间往往表现出更为复杂的关联关系^[17,32]。

3.3 气孔特征与叶资源经济性状之间的关系

叶资源经济性状与植物的代谢类型和光合性能相关^[40],且各性状之间关系紧密^[41];通过功能性状之间的相互关系,构建了性状协调网络,反映了植物基于性状的适应策略^[42]。气孔作为叶片的重要结构,已在许多研究中被证实与叶片性状存在相关性。Loranger和Shipley^[43]研究发现 D_s 与 A_{sl} 负相关,与 T_L 正相关;在本研究中同样发现 D_s 与 A_{sl} 存在负相关关系,但与 A_L 和 T_L 没有显著相关关系,这与王瑞丽等^[28]的研究结果一致,说明在应对环境变化时 D_s 、 A_L 和 T_L 可能受不同的环境因子驱动,从而导致性状间相关关系不显著^[44]。Wright等^[22]认为较小的 A_{sl} 常常伴随着较高的 C_{LDM} 和 N_L ,这样的性状组合和较大的 D_s 可以使植物在干旱环境中更好地储存水分^[28,45]。本研究发现,较大的 D_s 和 A_{sr} 伴随着较低的 A_{sl} 、 N_L 和较高的 C_{LDM} ,说明在非干旱区的植物适生策略与干旱区不同。一方面 D_s 较大的植物通常比较高,生长在上层空间,光照更强烈^[46],因而叶片 A_{sl} 偏小、 N_L 含量相对较低,同时较高的 C_{LDM} 有助于提高养分保持能力^[29]。另一方面,本研究样地位于同质园区,该环境具备良好的水肥管理,选择压力相对较小,这也可能在一定程度上削弱了水分和养分胁迫对气孔特征与叶资源经济性状关系的影响。

在本研究中,气孔特征与叶资源经济性状之间的相关关系多数稳定存在于乔木和单面气孔型

植物中, D_s 与 A_{st} 的负相关关系仅存在于双面气孔型植物中。有研究^[21]发现, 部分气孔特征和叶资源经济性状的协同性在水热充足的亚热带森林中会出现解耦现象, 在不同海拔梯度和光环境下性状之间的相关性也会发生变化^[28], 说明气孔特征和叶资源经济性状的相关关系并不是普遍且稳定存在的, 不同的生长环境和物种自身特性都会对其产生影响。乔木通常在生态环境中处于优势地位, 竞争压力较小, 叶片内部各组成部分协同关系更稳定, 这可能是乔木中的气孔与叶片形态和化学性状紧密相关的原因之一。而双面气孔型植物的叶片上表面的气孔在吸收额外 CO_2 的同时会造成更多的水分损失, 因此, 在植物个体的生长过程需要对叶片水分运输组织进行额外的投资^[17]。在平衡高收益和低能耗的过程中, 气孔之间的权衡策略可能与单面气孔型植物不同, 造成这种差异的驱动因子还需在未来进一步探究。

单面气孔型乔木气孔特征与叶资源经济性状的协同关系更稳定^[9], 在城市绿化中可优先选择, 其可预测的生理响应有助于降低长期管理成本^[47]。而双面气孔型灌木的气孔特征更趋向于独立发展, 可能反映其对异质性环境(如干旱、污染等)的灵活调控能力, 尽管其驱动机制尚不明确, 但这一特性使其在需要快速绿化的区域(如临时绿地或逆境生境)具有潜在优势。未来研究可进一步解析性状独立性与环境适应性的关联, 以优化树种选择策略。

4 结论

本研究表明生活型和气孔分布类型都会对气孔特征产生影响, 同时揭示了单面气孔型和双面气孔型叶片的气孔策略差异。双面气孔型叶片的气孔分布于上、下表皮, 这种分布模式有助于形成更大的气孔开度和更低的气孔密度, 从而优化其在多变环境中的碳-水权衡; 而单面气孔型乔木则表现出气孔特征(如 D_s 、 A_{sr})与叶片经济性状(C_{LDM} 、 N_L)的稳定协同关系。然而, 本研究仅限于特定区域和物种, 未来需在更广泛的地理和气候条件下验证本研究的结论, 并结合更多环境因子和物种, 进一步解析性状独立性与生态适应性的关联机制。

参 考 文 献

- [1] RAVEN J A. Selection pressures on stomatal evolution[J]. *New Phytologist*, 2002, 153(3):371-386.
- [2] MCADAM S A M, BRODRIBB T J. Linking turgor with ABA biosynthesis: implications for stomatal responses to vapor pressure deficit across land plants[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(3):2008-2016.
- [3] MARTIN C, GLOVER B J. Functional aspects of cell patterning in aerial epidermis[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(1):70-82.
- [4] LIU C C, SACK L, LI Y, *et al.* Relationships of stomatal morphology to the environment across plant communities[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1):6629.
- [5] MIYASHITA K, TANAKAMARU S, MAITANI T, *et al.* Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, 53(2):205-214.
- [6] CASSON S A, HETHERINGTON A M. Environmental regulation of stomatal development[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13(1):90-95.
- [7] HAWORTH M, ELLIOTT-KINGSTON C, MCELWAIN J C. Stomatal control as a driver of plant evolution[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8):2419-2423.
- [8] HETHERINGTON A M, WOODWARD F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. *Nature*, 2003, 424(6951):901-908.
- [9] FRANKS P J, BEERLING D J. Maximum leaf conductance driven by CO_2 effects on stomatal size and density over geologic time[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(25):10343-10347.
- [10] SACK L, BUCKLEY T N. The developmental basis of stomatal density and flux[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(4):2358-2363.
- [11] PATHOUMTHONG P, ZHANG Z, ROY S J, *et al.* Rapid non-destructive method to phenotype stomatal traits[J]. *Plant Methods*, 2023, 19(1):36.
- [12] LI Q, HOU J H, HE N P, *et al.* Changes in leaf stomatal traits of different aged temperate forest stands[J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(3):927-936.
- [13] BUCHER S F, KÖNIG P, MENZEL A, *et al.* Traits and climate are associated with first flowering day in herbaceous species along elevational gradients[J]. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(2):1147-1158.
- [14] DRAKE P L, FROEND R H, FRANKS P J. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(2):495-505.
- [15] 倪榕蔚, 甘玉婷, 杨桂梅, 等. 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[J].生态学报,2023,43(13):5336-5346.
- NI R W, GAN Y T, YANG G M, *et al.* Trade-off characteristics of stomata of subtropical urban vegetation and its relationship with leaf functional traits under heat island effect [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43 (13) : 5336-5346.
- [16] 杨克彤,常海龙,陈国鹏,等.兰州市主要绿化植物气孔性状特征[J].植物生态学报,2021,45(2):187-196.
- YANG K T, CHANG H L, CHEN G P, *et al.* Stomatal traits of main greening plant species in Lanzhou [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(2) : 187-196.
- [17] DRAKE P L, DE BOER H J, SCHYMANSKI S J, *et al.* Two sides to every leaf: water and CO₂ transport in hypostomatous and amphistomatous leaves [J]. *New Phytologist*, 2019, 222(3) : 1179-1187.
- [18] MUIR C D. Making pore choices: repeated regime shifts in stomatal ratio [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, 282(1813) : 20151498.
- [19] BUCKLEY T N, JOHN G P, SCOFFONI C, *et al.* How does leaf anatomy influence water transport outside the xylem? [J]. *Plant Physiology*, 2015, 168(4) : 1616-1635.
- [20] 王青,刘聪聪,何念鹏,等.内蒙古高原植物气孔性状的空间变异及其适应机制[J].生态学报,2023,43(9):3766-3777.
- WANG Q, LIU C C, HE N P, *et al.* Spatial variations and adaptive mechanisms of plant stomatal traits on the Inner Mongolian Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(9) : 3766-3777.
- [21] LI L, MCCORMACK M L, MA C G, *et al.* Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests [J]. *Ecology Letters*, 2015, 18(9) : 899-906.
- [22] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985) : 821-827.
- [23] BUCHER S F, AUERSWALD K, GRÜN-WENZEL C, *et al.* Stomatal traits relate to habitat preferences of herbaceous species in a temperate climate [J]. *Flora*, 2017, 229 : 107-115.
- [24] YIN Q L, WANG L, LEI M L, *et al.* The relationships between leaf economics and hydraulic traits of woody plants depend on water availability [J]. *Science of The Total Environment*, 2018, 621 : 245-252.
- [25] LIU C C, LI Y, XU L, *et al.* Variation in leaf morphological, stomatal, and anatomical traits and their relationships in temperate and subtropical forests [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1) : 5803.
- [26] ZHANG S B, GUAN Z J, SUN M, *et al.* Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, Orchidaceae [J]. *PLoS One*, 2012, 7(6) : e40080.
- [27] TRICKER P J, TREWIN H, KULL O, *et al.* Stomatal conductance and not stomatal density determines the long-term reduction in leaf transpiration of poplar in elevated CO₂ [J]. *Oecologia*, 2005, 143(4) : 652-660.
- [28] 王瑞丽,于贵瑞,何念鹏,等.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[J].生态学报,2016,36(8):2175-2184.
- WANG R L, YU G R, HE N P, *et al.* Altitudinal variation in the covariation of stomatal traits with leaf functional traits in Changbai Mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(8) : 2175-2184.
- [29] 车应弟,刘旻霞,李俐蓉,等.基于功能性状及系统发育的亚高寒草甸群落构建[J].植物生态学报.2017,41(11):1157-1167.
- CHE Y D, LIU M X, LI L R, *et al.* Exploring the community assembly of subalpine meadow communities based on functional traits and community phylogeny [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41 (11) : 1157-1167.
- [30] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta Vulgaris* [J]. *Plant Physiology*, 1949, 24(1) : 1-15.
- [31] 张韫.土壤·水·植物理化分析教程[M].北京:中国林业出版社,2011.
- ZHANG Y. Soil, water and plant physicochemical analysis course [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2011.
- [32] XIONG D L, FLEXAS J. From one side to two sides: the effects of stomatal distribution on photosynthesis [J]. *New Phytologist*, 2020, 228(6) : 1754-1766.
- [33] MOTT K A, GIBSON A C, O'LEARY J W. The adaptive significance of amphistomatic leaves [J]. *Plant, Cell & Environment*, 1982, 5(6) : 455-460.
- [34] HARRISON E L, CUBAS L A, GRAY J E, *et al.* The influence of stomatal morphology and distribution on photosynthetic gas exchange [J]. *The Plant Journal*, 2020, 101(4) : 768-779.
- [35] PARKHURST D F. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves [J]. *Journal of Ecology*, 1978, 66(2) : 367-383.
- [36] PATHARE V S, KOTEYEVA N, COUSINS A B. Increased adaxial stomatal density is associated with greater mesophyll surface area exposed to intercellular air spaces and mesophyll conductance in diverse C₄ grasses

- [J]. *New Phytologist*, 2020, 225(1): 169-182.
- [37] 吴冰洁, 刘玉军, 姜闯道, 等. 叶片生长进程中气孔发育对叶温调节的影响[J]. *植物生理学报*, 2015(1): 119-126.
- WU B J, LIU Y J, JIANG C D, *et al.* Effects of stomatal development on leaf temperature during leaf expansion[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015(1): 119-126.
- [38] BRODRIBB T J, JORDAN G J, CARPENTER R J. Unified changes in cell size permit coordinated leaf evolution[J]. *New Phytologist*, 2013, 199(2): 559-570.
- [39] 杨克彤, 陈国鹏, 李广, 等. 兰州市典型绿化树种叶性状间的权衡关系[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(5): 1518-1526.
- YANG K T, CHEN G P, LI G, *et al.* Trade-off among leaf traits of typical greening tree species in Lanzhou[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(5): 1518-1526.
- [40] SMITH W K, VOGELMANN T C, DELUCIA E H, *et al.* Leaf form and photosynthesis[J]. *BioScience*, 1997, 47(11): 785-793.
- [41] FAJARDO A, SIEFERT A. Phenological variation of leaf functional traits within species[J]. *Oecologia*, 2016, 180(4): 951-959.
- [42] XIE J B, WANG Z Y, LI Y. Stomatal opening ratio mediates trait coordinating network adaptation to environmental gradients[J]. *New Phytologist*, 2022, 235(3): 907-922.
- [43] LORANGER J, SHIPLEY B. Interspecific covariation between stomatal density and other functional leaf traits in a local flora[J]. *Botany*, 2010, 88(1): 30-38.
- [44] BEERLING D J, KELLY C K. Evolutionary comparative analyses of the relationship between leaf structure and function[J]. *New Phytologist*, 1996, 134(1): 35-51.
- [45] 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[J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, 221(1/2/3): 285-290.
- [46] FRANKS P J, FARQUHAR G D. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(1): 78-87.
- [47] SJÖMAN H, MORGENROTH J, SJÖMAN J D, *et al.* Diversification of the urban forest: can we afford to exclude exotic tree species?[J]. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2016, 18: 237-241.