



基于叶片解剖性状探究29种植物对热带珊瑚岛的适应策略

周雨珩, 刘慧, 张世柯, 刘芳延, 刘楠

引用本文:

周雨珩,刘慧,张世柯,刘芳延,刘楠. 基于叶片解剖性状探究29种植物对热带珊瑚岛的适应策略[J]. 热带亚热带植物学报, 2023, 31(6): 747-756.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4735>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[三种适生植物对热带珊瑚岛胁迫生境的生理生化响应](#)

Physiological and Biochemical Responses of Three Species to Environment Stresses of Tropical Coral Islands

热带亚热带植物学报. 2017, 25(6): 562-568 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3755>

[滨豇豆的生态生物学特征](#)

Ecological and Biological Characteristics of *Vigna marina*

热带亚热带植物学报. 2019, 27(1): 83-89 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3923>

[热带滨海植物红厚壳的抗逆生物学特性](#)

Stress Resistance Characteristics of *Calophyllum inophyllum*, A Tropical Beach Plant

热带亚热带植物学报. 2019, 27(4): 391-398 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4043>

[榄仁树的生理和生物学特性](#)

Physiological and Biological Characteristics of *Terminalia catappa*

热带亚热带植物学报. 2018, 26(1): 40-46 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3801>

[海刀豆的抗逆生理生化特征分析](#)

Physiology and Biochemical Characteristics of *Canavalia maritima* under Stress

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 157-163 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3961>

向下翻页, 浏览PDF全文

基于叶片解剖性状探究 29 种植物对热带珊瑚岛的适应策略

周雨珩^{1,2}, 刘慧^{1,3}, 张世柯^{1,2}, 刘芳延^{1,2}, 刘楠^{1,3*}

(1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院海岛与海岸带生态修复工程实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 华南国家植物园, 广州 510650)

摘要: 为探究植物对热带珊瑚岛高温、强光照、干旱、盐碱等极端环境的适应策略, 分别以生长于海南文昌苗圃和移栽至热带珊瑚岛的 29 种植物为研究对象, 对其叶片性状进行测定和比较分析。结果表明, 与海南文昌的同种植物相比, 热带珊瑚岛的草本植物除干物质含量增加外其他性状均无显著改变; 而木本植物的比叶面积显著下降, 叶片厚度和叶片干物质含量显著增加, 海绵组织更厚且栅栏组织排列更紧密, 但气孔长度、气孔密度及气孔面积指数无显著差异。岛上木本植株采取慢速投资-收益的资源获取策略, 将更多的资源投入到叶片构建中从而增强逆境下的适应性, 并且通过非气孔调节的方式提高光合与储水的潜力以抵御胁迫。栽植于热带珊瑚岛的 29 种植物能够采用更保守的资源利用策略, 较好地适应干旱、强光照等胁迫环境, 可用于热带珊瑚岛植被构建。

关键词: 珊瑚岛; 生态适应性; 功能性状; 叶片结构

doi: 10.11926/jtsb.4735

Adaptation Strategies of 29 Species to Tropical Coral Islands Based on Leaf Anatomical Traits

ZHOU Yuheng^{1,2}, LIU Hui^{1,3}, ZHANG Shike^{1,2}, LIU Fangyan^{1,2}, LIU Nan^{1,3*}

(1. Engineering Laboratory for Vegetation Ecosystem Restoration on Islands and Coastal Zones, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. South China National Botanical Garden, Guangzhou 510650, China)

Abstract: In order to explore the adaptation strategies of plants to extreme environments such as drought, strong light, saline alkali and barren soil in tropical coral islands, leaf anatomical traits of 29 species grown in Wenchang, Hainan, and transplanted to tropical coral islands were measured and compared. The results showed that compared with the same species in Wenchang, Hainan, the herbaceous plants transplanted to the tropical coral island had no significant changes except for the increase of dry matter content; while the specific leaf area (SLA) of woody plants decreased significantly, the leaf thickness and dry matter content of leaves (LDMC) increased significantly, the spongy tissue was thicker and the palisade tissue was arranged more closely, but there was no significant difference in length, density and area index of stomata. Woody plants on the island adopt the resource acquisition strategy of slow investment income, put more resources into leaf construction to enhance adaptability under stress,

收稿日期: 2022-10-19 接受日期: 2023-01-17

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFC3100401); 中国科学院青年创新促进会(2019339); 中国科学院华南植物园青年人才项目(QNXM-01); 中国科学院重点部署项目(KGFZD-135-19-08)资助

This work was supported by the National Key R&D Program of China (Grant No. 2021YFC3100401), the Project for Youth Innovation Promotion Association of Chinese Academy of Sciences (Grant No. 2019339), and the Young Talents Project of South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (Grant No. QNXM-01), and the Key Research Program of the Chinese Academy of Sciences (Grant No. KGFZD-135-19-08).

作者简介: 周雨珩(1999年生), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态学。E-mail: Zhouyuheng@scbg.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liunan@scbg.ac.cn

and improve the potential of photosynthesis and water storage to resist stress through non stomatal regulation. In conclusion, the 29 plant species on tropical coral islands had stronger resource utilization ability, could adopt more conservative resource utilization strategies, better adapt to drought, strong light and other stress environments, and could be used for vegetation construction of tropical coral islands.

Key words: Coral island; Ecological adaptability; Functional trait; Leaf structure

我国南海海域分布着 200 多个热带珊瑚岛、珊瑚礁和沙洲, 这些珊瑚岛具有重要的战略地位和开发利用潜力^[1], 受到诸多海洋生态学家和自然资源保护者的关注。以南海诸岛为代表的中国热带珊瑚岛缺少常规土壤结构, 基质主要由珊瑚砂构成, 保水保肥能力差且养分贫瘠, 其环境具有高盐、高温、强碱、强光以及季节性干旱明显等极端环境特点, 植被极易退化^[2]。植被作为海岛的三大基本组成要素之一, 具有供给、调节、文化和支持服务等生态系统服务功能, 是人类和其它动物赖以生存的基础, 也是海岛宜居和可持续发展的基础。因此, 对热带珊瑚岛植被进行人为恢复确有必要且具有重要意义^[3]。由于热带珊瑚岛的极端环境, 选取适应性强的树种可有效提高植被恢复效率^[4]。

叶片功能性状是植物在与外界环境长期相互作用下形成的形态结构和生理生态等特征, 是植物响应外界胁迫的重要组成部分, 具有较强的可塑性, 常用于反映植物的生长状况和环境适应性^[5]。植物在长期演化过程中, 不断适应周边的复杂生长环境, 产生了一系列适合自身生长发育的生理生态行为。以干旱逆境为例, 大量研究表明干旱条件下植物的叶片厚度、栅栏组织与海绵组织厚度以及二者之比均显著增加, 同时气孔导度、气孔密度降低^[6-8]。其中, 叶片厚度是反映植物抗旱性的重要指标, 较厚的叶片可以降低水分散失, 并提高保水能力^[9]。高度发达的栅栏组织在避免植物叶肉细胞过度失水的同时又可有效利用衍射光进行光合作用^[10], 排列紧密的海绵组织是植物适应干旱与强光环境的基础^[11-12]。因此, 旱生植物的比叶面积(SLA)较低, 其叶片较厚, 比叶面积偏低, 在减少蒸腾面积的同时也降低了光资源竞争能力, 叶肉倾向于向提高光合效能的方向发展。气孔是植物与外界进行气体交换的主要通道, 其大小和密度对植物水分状况有着重要影响, 较低的气孔密度和气孔长度有利于减少蒸发丧失的水分从而增加植物的抗旱能力^[13]。这些在逆境胁迫下植物叶片形态结构特征的变化反映了植物的抗逆性。因此, 叶片功能

性状是研究植物响应逆境机制的重要切入点。

目前有大量关于植物功能性状与环境因子关系的研究, 但较少聚焦于热带珊瑚岛的极端环境。关于植物在该环境条件下的适应性研究, 多为对个别生物物种进行比较^[4,8-9,14], 难以揭示植物对热带珊瑚岛极端环境普适的适应机制。基于叶片形态解剖结构分析植物的适应性研究较多^[15-16], 但针对退化生态系统植被恢复及物种选择方面的植物适应性分析较少, 还有待进一步深入。本研究以生长于海南文昌苗圃和移栽到热带珊瑚岛 2 种不同生境的 29 种热带海岛及海岸带常见植物为研究对象, 希望回答如下的科学问题: 相对于环境条件良好的苗圃, 移栽到热带珊瑚岛上的植物, 如何通过调节叶片解剖性状适应干旱、强光等极端环境? 相关研究结果将为热带珊瑚岛植被新建物种的选择与利用提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

海南省文昌市(110°45' E、19°31' N), 地势低平, 海拔约 10 m, 属热带海洋性季风气候; 年均气温约 24 °C, 年降雨量约 1 800 mm, 土壤类型为滨海沉积物沙壤土。热带珊瑚岛位于海南省三沙市, 海拔约 5 m, 属热带季风海洋性气候。太阳辐射约 6 000 MJ/m², 年均温约 28 °C, 年降雨量约 2 800 mm, 降雨量充沛但分配不均, 每年 6 月—11 月为湿季, 12 月—翌年 5 月为干季, 雨季旱季明显; 基质为珊瑚砂, 保水保肥性差, 盐碱度高, 养分贫瘠^[2]。

1.2 试验材料

本研究以前期西沙群岛植被调查为基础^[1], 参照《热带珊瑚岛礁植被恢复工具种图谱》^[7], 选取了 29 种全球热带海洋岛屿共有优势物种作为研究对象(表 1), 包括椰子(*Cocos nucifera*)、木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)、草海桐(*Scaevola sericea*)、扶桑(*Hibiscus rosa-sinensis*)等 19 种木本物种, 以及滨豇豆(*Vigna mrina*)、海刀豆(*Canavalia biflora*)等 10 种草藤本植物。

表 1 热带珊瑚岛 29 种植物基本信息

Table 1 Information of 29 common species in tropical coral islands, China

序号 No.	植物 Species	科 Family	属 Genus	生活型 Life form
1	木麻黄 <i>Casuarina equisetifolia</i>	木麻黄科 Casuarinaceae	木麻黄属 <i>Casuarina</i>	乔木 Tree
2	椰子 <i>Cocos nucifera</i>	棕榈科 Palmae	椰子属 <i>Cocos</i>	乔木 Tree
3	银叶树 <i>Heritiera littoralis</i>	梧桐科 Sterculiaceae	银叶树属 <i>Heritiera</i>	乔木 Tree
4	莲叶桐 <i>Hernandia sonora</i>	莲叶桐科 Hernandiaceae	莲叶桐属 <i>Hernandia</i>	乔木 Tree
5	黄槿 <i>Hibiscus tiliaceus</i>	锦葵科 Malvaceae	木槿属 <i>Hibiscus</i>	乔木 Tree
6	海滨木巴戟 <i>Morinda citrifolia</i>	茜草科 Rubiaceae	巴戟天属 <i>Morinda</i>	乔木 Tree
7	桑树 <i>Morus alba</i>	桑科 Moraceae	桑属 <i>Morus</i>	乔木 Tree
8	水黄皮 <i>Pongamia pinnata</i>	蝶形花科 Papilionaceae	水黄皮属 <i>Pongamia</i>	乔木 Tree
9	黄蝉 <i>Allemanda nerifolia</i>	夹竹桃科 Apocynaceae	黄蝉属 <i>Allemanda</i>	灌木 Shrub
10	长春花 <i>Catharanthus roseus</i>	夹竹桃科 Apocynaceae	长春花属 <i>Catharanthus</i>	灌木 Shrub
11	假茉莉 <i>Clerodendrum inerme</i>	马鞭草科 Verbenaceae	大青属 <i>Clerodendrum</i>	灌木 Shrub
12	灰莉 <i>Fagraea ceilanica</i>	马钱科 Loganiaceae	灰莉属 <i>Fagraea</i>	灌木 Shrub
13	扶桑 <i>Hibiscus rosa-sinensis</i>	锦葵科 Malvaceae	木槿属 <i>Hibiscus</i>	灌木 Shrub
14	琴叶珊瑚 <i>Jatropha integerrima</i>	大戟科 Euphorbiaceae	麻风树属 <i>Jatropha</i>	灌木 Shrub
15	黄金香柳 <i>Melaleuca bracteata</i>	桃金娘科 Myrtaceae	白千层属 <i>Melaleuca</i>	灌木 Shrub
16	夹竹桃 <i>Nerium indicum</i>	夹竹桃科 Apocynaceae	夹竹桃属 <i>Nerium</i>	灌木 Shrub
17	阔苞菊 <i>Pluchea indica</i>	菊科 Asteraceae	阔苞菊属 <i>Pluchea</i>	灌木 Shrub
18	草海桐 <i>Scaevola sericea</i>	草海桐科 Goodeniaceae	草海桐属 <i>Scaevola</i>	灌木 Shrub
19	单叶蔓荆 <i>Vitex rotundifolia</i>	马鞭草科 Verbenaceae	牡荆属 <i>Vitex</i>	灌木 Shrub
20	花生 <i>Arachis hypogaea</i>	豆科 Leguminosae	落花生属 <i>Arachis</i>	草本 Herb
21	文殊兰 <i>Crinum asiaticum</i>	石蒜科 Amaryllidaceae	文殊兰属 <i>Crinum</i>	草本 Herb
22	狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	禾本科 Gramineae	狗牙根属 <i>Cynodon</i>	草本 Herb
23	厚藤 <i>Ipomoea pes-caprae</i>	旋花科 Convolvulaceae	番薯属 <i>Ipomoea</i>	草本 Herb
24	芒草 <i>Miscanthus sinensis</i>	禾本科 Gramineae	芒属 <i>Miscanthus</i>	草本 Herb
25	鬃刺 <i>Spinifex littoreus</i>	禾本科 Gramineae	鬃刺属 <i>Spinifex</i>	草本 Herb
26	菊雷草 <i>Thuarea involuta</i>	禾本科 Gramineae	菊雷草属 <i>Thuarea</i>	草本 Herb
27	滨豇豆 <i>Vigna marina</i>	蝶形花科 Papilionaceae	豇豆属 <i>Vigna</i>	草本 Herb
28	李花螞蟥菊 <i>Wedelia biflora</i>	菊科 Asteraceae	螞蟥菊属 <i>Wedelia</i>	草本 Herb
29	海刀豆 <i>Canavalia maritima</i>	蝶形花科 Papilionaceae	刀豆属 <i>Canavalia</i>	藤本 Vine

1.3 研究方法

本试验中的 29 种苗木原先种植于海南省文昌市苗圃基地, 苗圃位于海南省文昌市郊区, 水肥管理采用常规的养护方式, 提供充足的水肥, 保证植株生长情况良好。然后选取大小及长势一致, 生长情况良好的部分植株于 2015 年 5 月移植至热带珊瑚岛, 在 3 d 内完成种植, 施入客土, 浇水定根。

在苗木移栽后的第 2 年进行两地植物叶片形态解剖性状的测定, 选择胁迫严重的 3 月完成叶片采集。采集时排除幼叶和残缺叶, 选取枝条顶端长势良好、完全展开的叶片, 每种植物选择 5 株苗木, 每株苗木选择 3~5 片叶片。采集后将样品分别装袋密封低温保存, 一并带回实验室, 测定其形态学特征、解剖结构和气孔特性等指标(表 2), 每个指标测量 10 个重复值。

1.3.1 形态学特征测定

采用电子天平称量植物叶片鲜重(FW), 然后置

于 65 °C 的烘箱中烘干, 称量叶片的干重(DW), 计算叶片干物质含量 $LDMC=DW/FW$ 和比叶面积 $SLA=LA/DW$ ^[24]。

1.3.2 解剖结构特征测定

叶片解剖结构的观察采用徒手切片法, 选取健康植株成熟完整的叶片, 参照常英俏等^[25]的方法制作横切面切片。将切片置于显微镜(Leica DM 4000B)下, 测量并记录叶片的厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度、栅栏组织宽度及海绵组织厚度, 并计算栅栏海绵比 $PST=$ 栅栏组织厚度/海绵组织厚度。

1.3.3 叶片气孔特性测定

采用指甲油印膜法^[26]观察叶片气孔特性, 将无色指甲油涂于植物叶片下表面, 待指甲油干后取下表皮制成临时切片。将切片置于光学显微镜(Leica DM 4000B)下, 选取合适视野进行观察记录。统计 300 $\mu\text{m} \times 300 \mu\text{m}$ 视野中的气孔数量, 测量气孔长度,

表 2 性状指标及其生态学意义

Table 2 Character index and its ecological significance

项目 Item	性状 Trait	生态意义 Ecological significance
形态学 Morphology	比叶面积 Specific leaf area (cm^2/g)	综合反映植物利用资源的能力, 以及植物对不同生境变化的适应 ^[18] 。较低的比叶面积可有效减少蒸腾和叶片过度失水, 同时避免强光辐射 ^[4] 。
	叶片干物质含量 Leaf dry matter content (%)	反映植物对养分利用和保存的能力 ^[19] , 叶片干物质含量较高表明植物对恶劣生境适应性较强 ^[20] 。
解剖结构 Anatomical structure	叶片厚度 Leaf thickness (μm)	叶片及上下表皮较厚有助于减少水分的蒸腾, 提高保水能力及光合效能, 是植物适应干旱生境的重要特征 ^[8] 。与环境资源有效性呈负相关关系 ^[21] 。
	上表皮厚度 Thickness of upper epidermis (μm)	
	栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue (μm)	发达的栅栏组织能够提高植物的光能利用效率, 是阳生植物和旱生植物的典型特征 ^[8,22] 。
	栅栏组织宽度 Width of palisade tissue (μm)	
	海绵组织厚度 Thickness of spongy tissue (μm)	与植物气体交换及蒸腾作用相关, 排列紧密的海绵组织是植物适应干旱与强光环境的结构基础 ^[11-12] 。
气孔 Stomata	栅栏组织/海绵组织 Palisade tissue/spongy tissue	较小的栅栏组织与海绵组织厚度比值可以减弱叶片对光的吸收, 减少过剩光能对植物的破坏 ^[14] 。
	气孔长度 Stomatal length (μm)	气孔特性反映植物控制气体交换的能力。气孔长度越短, 最大蒸腾和光合潜力越低, 抗旱能力越强 ^[23] 。
	气孔密度 Stomatal density (n/mm^2)	较低的气孔密度有利于减少水分丧失, 增强植物抗旱能力 ^[13] 。
	气孔面积指数 Stomatal area index	气孔面积指数降低有利于减少蒸腾耗水, 提高植株水分利用效率从而抵御干旱胁迫 ^[8] 。

计算气孔密度。根据气孔长度(SL)及气孔密度(SD)计算气孔面积指数 $\text{SPI} (\%) = \text{SD} \times \text{SL}^2 \times 10^{-4}$ ^[21]。每片叶随机选取 10~15 个视野进行观察。

1.4 数据分析

采用 SPSS 18.0 软件对生长在不同生境的同种苗木的性状进行成对 *t* 检验, 比较木本植物和草藤本植物在不同生境下的叶片解剖性状差异。采用 Pearson 相关系数检验木本和草藤本植物在不同生境下 SLA 和 LDMC 间的相关关系, 利用 Origin 2019b 进行作图。

2 结果和分析

2.1 叶片形态学特征

与海南文昌植株相比, 热带珊瑚岛地区木本和

草藤本植物的 LDMC 均显著上升($P < 0.05$), 木本植物的 SLA 显著下降($P < 0.01$), 但草藤本植物未有显著变化(图 1)。

2.2 叶片解剖结构特征

从图 2 可见, 热带珊瑚岛木本植物的叶片厚度极显著高于海南文昌的($P < 0.001$), 栅栏组织厚度和海绵组织厚度也显著上升($P < 0.05$), 但栅栏海绵组织比、栅栏组织宽度及上表皮厚度无显著变化。草藤本植物的叶片解剖结构性状在两地间均无显著差异($P > 0.05$)。

2.3 叶片气孔特性

两地 29 种植物木本和草藤本植物的叶片气孔长度、气孔密度和气孔面积指数的差异均未达显著水平($P > 0.05$)(图 3)。

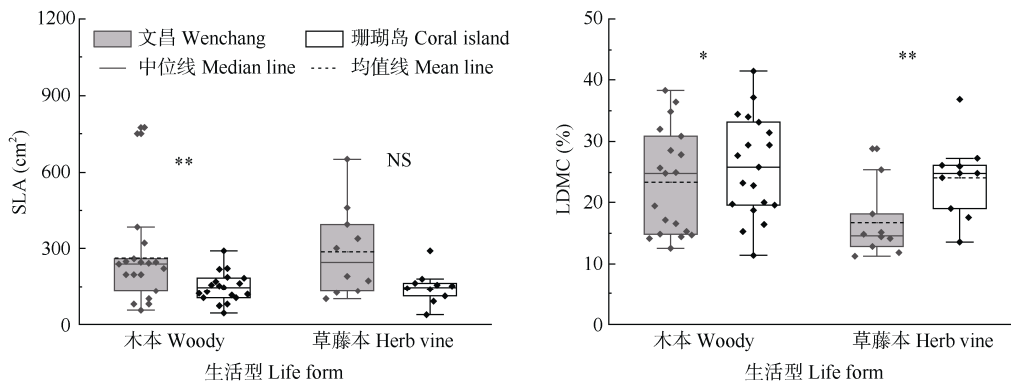


图 1 两地植物的比叶面积(SLA)和叶片干物质含量(LDMC)比较。***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$; NS: $P > 0.05$ 。下同

Fig. 1 Comparison of specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) of plants in two places. ***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$; NS: $P > 0.05$.

The same below

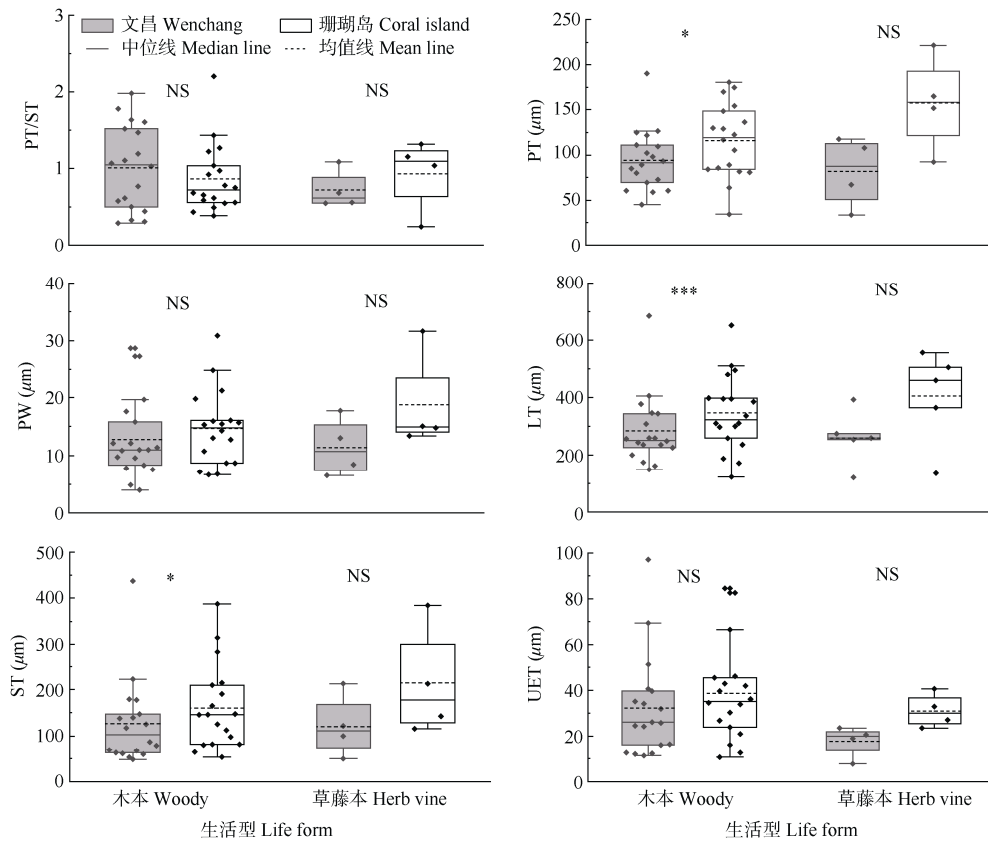


图 2 两地植物的叶片解剖结构性状的比较。LT: 叶片厚度; UET: 上表皮厚度; PT: 栅栏组织厚度; PW: 栅栏组织宽度; ST: 海绵组织厚度。

Fig. 2 Comparison of leaf structure traits of plants in two places. LT: Leaf thickness; UET: Thickness of upper epidermis; PT: Thickness of palisade tissue; PW: Width of palisade tissue; ST: Thickness of spongy tissue.

2.4 植物 SLA 与 LDMC 的关系

对两地木本植物与草藤本植物的 SLA 和 LDMC 进行相关分析, 结果表明, 海南文昌地区木本植物与热带珊瑚岛地区木本植物的 SLA 和 LDMC 间的相关系数分别为-0.535 和-0.572, 呈显著负相关($P < 0.05$), 而两地草藤本植物的 SLA 与 LDMC 间的相关系数分别为-0.298 和-0.182, 负相关关系均不显著($P > 0.05$)。

3 结论和讨论

3.1 热带珊瑚岛生境对植物功能性状的影响及其生存策略

热带珊瑚岛的极端生境(高温、强光、季节性干旱和盐碱)对植物的生存和生长具有重要影响^[4]。水分、光照强度、土壤养分是影响热带珊瑚岛植被恢复的重要生态因子。本研究表明, 移栽至热带珊瑚岛地区的 21 种植物的 SLA 显著降低, 叶片厚度和 LDMC 显著增加, 表明热带珊瑚岛的极端环境促

使植物将更多的能量用于叶片的构建, 降低 SLA 以提高对胁迫的适应性。其余植物形态学特征未有显著变化, 主要通过改变栅栏组织厚度、海绵组织厚度等叶片解剖结构特征, 以适应热带珊瑚岛的胁迫环境。

已有研究表明, SLA 较小的植物, 叶片通常较厚, 具有较强的贮水能力, 能够更好地适应干旱环境^[27-28]。本研究中种植于热带珊瑚岛植物的平均 SLA 为 $146 \text{ cm}^2/\text{g}$, 低于干旱地带植物 SLA 平均值 $158 \text{ cm}^2/\text{g}$ ^[29], 表明移栽后的植株经过一段时间的适应后抗旱能力有所提高, 能够通过降低 SLA 较好地适应热带珊瑚岛土壤保水能力差和季节性干旱等不利条件。LDMC 常被用于资源利用分类轴上植物种类的划分定位, 不仅比较稳定且易于测定^[19,30-31]。研究表明适应性较强的植物 LDMC 通常较高, 耐旱树种新疆杨(*Populus alba* var. *pyramidalis*)的 LDMC [$420.378 \pm 68.046 \text{ mg/g}$]极显著高于二白杨 [*P. gansuensis*, ($301.107 \pm 32.647 \text{ mg/g}$)]和小叶杨 [*P. simonii*, ($287.678 \pm 72.055 \text{ mg/g}$)]^[32]。本研究中, 移栽至热带

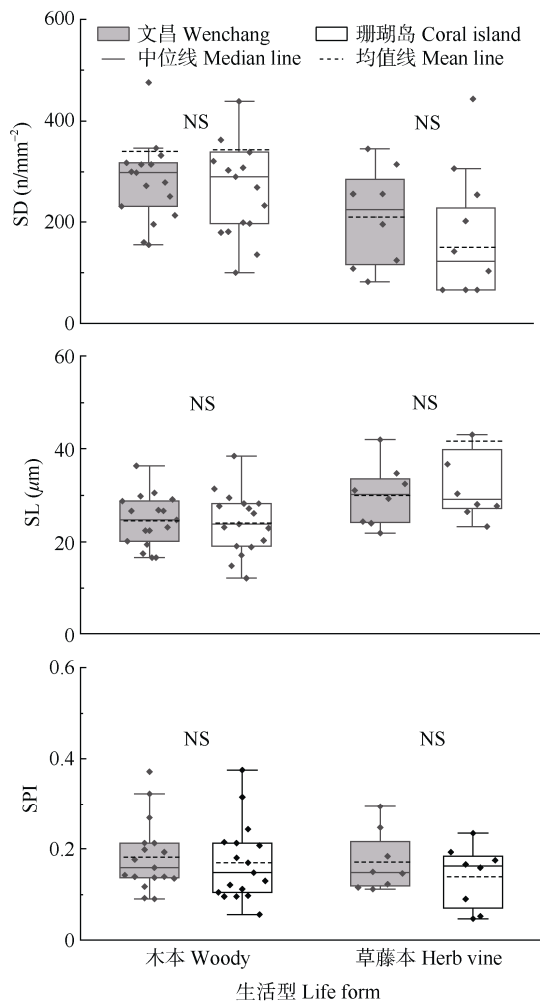


图 3 两地植物叶片气孔性状的比较。SL: 气孔长度; SD: 气孔密度; SPI: 气孔面积指数。

Fig. 3 Comparison of leaf stomatal traits of plants in two places. SL: Stomatal length; SD: Stomatal density; SPI: Stomatal area index.

珊瑚岛植物的 LDMC 均显著高于生长于海南文昌的, 表明其对热带珊瑚岛养分贫瘠的恶劣生境适应性较强。

植物叶片性状的变化并不是孤立的, 而是紧密相关的。SLA 与 LDMC 常用于综合反映植物对资源的利用能力及策略^[31,33]。一般而言, 采取资源获取型策略的植物通常具有较高的 SLA 和较低的 LDMC, 叶片寿命较短但光合能力较强, 养分循环较快, 适应于养分资源丰富和湿润的环境; 而采取资源保守型利用策略的植物通常具有较低的 SLA 和较高的 LDMC, 叶片寿命较长且具有很好的保水能力, 养分循环较慢, 能更好地适应养分贫瘠和干旱的环境^[33-34]。本研究中的热带珊瑚岛养分贫瘠, 降水分布不均, 存在严重的季节性干旱。相较于文昌苗圃的植物, 生

长于热带珊瑚岛的木本植物 SLA 显著降低, LDMC 显著提高, 说明热带珊瑚岛木本植物通过不断权衡资源配置, 采取慢速投资-收益的资源获取策略, 将更多的资源投入到叶片构建中, 提高保水能力, 有效防止水分流失和维持渗透压^[31]。这是木本植物适应热带珊瑚岛土壤保水能力差和季节性干旱环境的结果, 也是其在干旱环境中长期生存的保水策略。而草本植物 SLA 的降低并不显著, 说明其可能更倾向于采取快速投资-收益策略以应对热带珊瑚岛的胁迫环境。

以往的诸多研究均表明, SLA 与 LDMC 间呈现负相关关系^[19,35-37]。随着 LDMC 的增加, 叶组织密度增加, 从而导致 SLA 降低。这也体现出植物在长期进化过程中, 通过自身不同功能间的调整权衡, 形成一系列组合性状以适应外界环境的变化^[32]。本研究结果与其一致, 生长于海南文昌地区的木本植物及移栽至热带珊瑚岛地区的木本植物 SLA 和 LDMC 均呈显著负相关($P < 0.05$)。而草本植物的 SLA 与 LDMC 的负相关关系在两地均不显著($P > 0.05$)。这可能是由于相较 SLA, LDMC 受叶片含水量(LWC)的影响较大^[38-39]。不同植物对水分胁迫的适应方式不同, 叶片性状对环境变化的响应是差异性的^[29,40]。肉质和硬化是植物叶片适应低水分可利用性的不同方法, 硬叶植物和肉质植物的 SLA 均较低, 但硬叶植物的 LWC 较低, 表现出相对较强的耐失水能力, 而肉质植物的 LWC 较高, 表现出相对较强的保水能力^[18,31]。在热带珊瑚岛的干旱胁迫下, 不同物种间 LWC 存在差异, 这导致 LDMC 在计算时存在较大的波动区间, 从而削弱了 LDMC 与 SLA 之间的相关性^[29,41]。

3.2 植物对热带珊瑚岛强光环境的适应

光是植物生长发育的必需资源, 光合作用是大多数维管植物唯一的碳吸收机制, 而水分亏缺在很大程度上限制光合作用的进行^[42]。热带珊瑚岛光照强烈且干旱严重, 对植物的光合作用以及生长发育存在较大影响。

相较于文昌苗圃的植物, 移栽至热带珊瑚岛的木本植物叶片厚度增加, 栅栏组织和海绵组织更加发达, 栅栏组织与海绵组织的比值呈下降趋势。表明木本植物叶片受热带珊瑚岛高温、强光照的环境胁迫, 叶肉形成一定的适应性, 具有较高的光合潜能和光能利用效率^[22]。而发达的栅栏组织以及排列紧密的海绵组织既可避免干旱地区强烈光照对叶肉细胞的灼烧, 又可有效利用衍射光进行光合作用^[10],

是植物适应强光生境的结构基础^[11]。

此外, 气孔在植物光合作用过程中也起着重要作用, 较小的气孔面积和较高的气孔密度有利于提高水分利用效率, 减少植物光合过程中的蒸腾失水^[43]。对青藏高原地区 25 种耐旱树种的研究显示, 胡颓子(*Elaeagnus pungens*)等灌木的气孔密度为 57.27~360.05 n/mm²^[44]。而本研究中移栽至热带珊瑚岛的植物平均气孔密度仅为 279.58 n/mm², 密度较小且大小一般, 有利于植物在提高光合能力的同时避免因蒸腾作用而过度失水^[14], 体现了植物光合作用与蒸腾作用之间的协同关系。

3.3 植物对热带珊瑚岛干旱胁迫的适应

植物适应干旱环境的机制包括气孔调节和非气孔调节两种方式。气孔通过生理学途径对蒸腾作用实现的调节作用统称为气孔调节, 主要表现在气孔特征构造差异和气孔对环境诱导的反馈机制上^[45]。非气孔调节则主要通过改变叶片导水率、叶肉组织、比叶面积等来实现^[4]。干旱胁迫下, 叶片的形态结构会发生变化, 主要朝着保持水分吸收和减少水分丧失两个方面发展以维持体内的水分平衡^[46]。李芳兰等^[47]对白刺花(*Sophora davidii*)响应干旱胁迫的研究表明, 叶肉组织厚度的变化与植物的生长及水分利用间关系密切。发达的机械组织与极端干旱生境之间存在着明显的相关性, 能够缓解干旱胁迫造成的损伤和失水的不利影响。从叶片形态解剖学特征来看, 移栽至热带珊瑚岛的木本植物叶片厚度、栅栏组织厚度以及海绵组织厚度显著增加。这表明移栽至热带珊瑚岛的木本植物表现出明显的耐旱特征^[48], 能够通过增加叶片厚度和叶肉组织等非气孔调节方式来防止过度失水, 提高水分利用效率, 从而在热带珊瑚岛干旱等不利条件下保持正常的生长发育。

此外, 本研究结果还表明, 移栽至热带珊瑚岛的木本植物和草藤本植物在干旱胁迫下生长良好, 而叶片气孔数量和密度未发生显著变化。前人^[43]研究表明, 适度的水分亏缺增加植物叶片的气孔密度, 而重度水分胁迫使气孔密度降低, 气孔调节能力下降。韩刚等对西北干旱半干旱地区 6 种抗旱植物的研究发现, 抗旱性强的物种气孔密度低^[49]。因此, 本试验结果中气孔调节失效可能是由于热带珊瑚岛地区的季节性干旱所致, 即气孔调节需要在一定的土壤水分范围内, 过度干旱时气孔的调节能力下降^[50], 植物通过非气孔调节的方式来提高抗旱能

力以适应热带珊瑚岛干旱的气候条件。为更深入的探究植物对热带珊瑚岛干旱胁迫的适应, 未来需要进一步对气体交换参数进行研究。

相较于文昌苗圃植物, 移栽至热带珊瑚岛的草本植物除干物质含量增加外其他性状均无显著改变; 而木本植物则采取慢速投资-收益的资源获取策略, 将更多的资源投入到叶片构建中。热带珊瑚岛木本植物的比叶面积、叶片干物质含量显著下降、叶片厚度显著增加、海绵组织更厚且栅栏组织排列更紧密, 表现出明显的旱生结构和阳生结构, 这些形态解剖特征使植物能够更为有效地利用珊瑚岛生境中的光照和水分资源; 采取非气孔调节方式, 对珊瑚岛干旱、强光、高盐碱度的胁迫生境表现出良好的生态适应性。因此, 从水分胁迫和光照胁迫的角度考虑, 相对于草本植物, 本研究选择的 19 种木本植物可通过自身调节充分适应热带珊瑚岛的逆境胁迫, 研究结果对我国热带珊瑚岛植被恢复和重建提供物种选择具有重要的理论和实践价值。

参考文献

- [1] REN H, JIAN S G, ZHANG Q M, et al. Plants and vegetation on South China Sea Islands [J]. *Ecol Environ Sci*, 2017, 26(10): 1639–1648. [任海, 简曙光, 张倩媚, 等. 中国南海诸岛的植物和植被现状 [J]. *生态环境学报*, 2017, 26(10): 1639–1648. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2017.10.001.]
- [2] ZHAO H T, WANG L R, YUAN J Y. Natural environment, resources and development of the South China Sea Islands: The 70th anniversary of recovery of the South China Sea Islands (3) [J]. *Trop Geogr*, 2017, 37(5): 659–680. [赵焕庭, 王丽荣, 袁家义. 南海诸岛的自然环境、资源与开发——纪念中国政府收复南海诸岛 70 周年(3) [J]. *热带地理*, 2017, 37(5): 659–680. doi: 10.13284/j.cnki.rddl.002983.]
- [3] CHEN H Y, TANG K X, SUN Y M, et al. Drought-tolerant plants screening and drought-resistant technology research for island vegetation restoration [J]. *J Appl Oceanogr*, 2016, 35(2): 223–228. [陈慧英, 汤坤贤, 孙元敏, 等. 海岛植被修复中的耐旱植物筛选及抗旱技术研究 [J]. *应用海洋学学报*, 2016, 35(2): 223–228. doi: 10.3969/J. ISSN.2095-4972.2016.01.011.]
- [4] LUO Q, LIU H, WU G L, et al. Using functional traits to evaluate the adaptability of five plant species on tropical coral islands [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, 38(4): 1256–1263. [罗琦, 刘慧, 吴桂林, 等. 基于功能性状评价 5 种植物对热带珊瑚岛环境的适应性 [J]. *生态学报*, 2018, 38(4): 1256–1263. doi: 10.5846/stxb201612152597.]
- [5] VIOLLE C, NAVAS M L, VILE D, et al. Let the concept of trait be

- functional! [J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882–892. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.
- [6] DU H D, XU C H, LIU P, et al. Foliar anatomical structures and ecological adaptabilities of dominant plants in the north Shaanxi Loess Plateau [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*, 2010, 30(2): 293–300. [杜华栋, 徐翠红, 刘萍, 等. 陕北黄土高原优势植物叶片解剖结构的生态适应性 [J]. *西北植物学报*, 2010, 30(2): 293–300.]
- [7] LI G H, ZHANG K, LIU F Z, et al. Morphological and physiological traits of leaf in different drought resistant peanut cultivars [J]. *Sci Agric Sin*, 2014, 47(4): 644–654. [厉广辉, 张昆, 刘凤珍, 等. 不同抗旱性花生品种的叶片形态及生理特性 [J]. *中国农业科学*, 2014, 47(4): 644–654. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2014.04.004.]
- [8] ZHOU W M, LIU N, CAI H Y, et al. Ecophysiological adaptability of *Hernandia nymphaeifolia* to tropical coral islands [J]. *Guihaia*, 2021, 41(6): 897–904. [周婉敏, 刘楠, 蔡洪月, 等. 莲叶桐对热带珊瑚岛环境的生理生态适应性 [J]. *广西植物*, 2021, 41(6): 897–904. doi: 10.11931/guihaia.gxzw202007030.]
- [9] XU B B, LIU N, REN H, et al. Stress resistance biological characteristics of *Scaevola sericea* in Paracel Islands [J]. *Guihaia*, 2018, 38(10): 1277–1285. [徐贝贝, 刘楠, 任海, 等. 西沙群岛草海桐的抗逆生物学特性 [J]. *广西植物*, 2018, 38(10): 1277–1285. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201711012.]
- [10] YAN L, LI H, HE X, et al. Ecological anatomy of nine priority species in Alasan area [J]. *J Inner Mongolia Agric Univ*, 2000, 21(3): 65–71. [燕玲, 李红, 贺晓, 等. 阿拉善地区 9 种珍稀濒危植物营养器官生态解剖观察 [J]. *内蒙古农业大学学报*, 2000, 21(3): 65–71.]
- [11] CAI Y L, SONG Y C. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China: I. Leaf anatomical characters [J]. *Acta Phytocool Sin*, 2001, 25(1): 90–98. [蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学: I. 叶片解剖特征的比较 [J]. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 90–98.]
- [12] KLICH M G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity [J]. *Environ Exp Bot*, 2000, 44(3): 171–183. doi: 10.1016/s0098-8472(00)00056-3.
- [13] LIAO M C, LIU N, JIAN S G. Ecophysiological adaptability of *Chromolaena odorata* to tropical coral islands [J]. *Guihaia*, 2021, 41(6): 905–913. [廖蒙承, 刘楠, 简曙光. 飞机草对热带珊瑚岛的生理生态适应性 [J]. *广西植物*, 2021, 41(6): 905–913. doi: 10.11931/guihaia.gxzw202009050.]
- [14] CAI H Y, LIU N, WEN M H, et al. Ecological and biological characteristics of *Tournefortia argentea* in Xisha Islands [J]. *Guihaia*, 2020, 40(3): 375–383. [蔡洪月, 刘楠, 温美红, 等. 西沙群岛银毛树(*Tournefortia argentea*)的生态生物学特性 [J]. *广西植物*, 2020, 40(3): 375–383. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201808021.]
- [15] ZHANG S K, HUANG Y, JIAN S G, et al. Stress resistance characteristics of *Calophyllum inophyllum*, a tropical beach plant [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2019, 27(4): 391–398. [张世柯, 黄耀, 简曙光, 等. 热带滨海植物红厚壳的抗逆生物学特性 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(4): 391–398. doi: 10.11926/jtsb.4043.]
- [16] LI X Y, LIU D M, JIAN S G, et al. Biological characteristics of drought resistance of *Guettarda speciosa* [J]. *Guihaia*, 2021, 41(6): 914–921. [李晓盈, 刘东明, 简曙光, 等. 海岸桐的抗旱生物学特性 [J]. *广西植物*, 2021, 41(6): 914–921. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201908017.]
- [17] JIAN S G, REN H. Atlas on Tool Species for Vegetation Restoration on Tropical Coral Islands [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2017: 2–119. [简曙光, 任海. 热带珊瑚岛礁植被恢复工具种图谱 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2017: 2–119.]
- [18] VENDRAMINI F, DÍAZ S, GURVICH D E, et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species [J]. *New Phytol*, 2002, 154(1): 147–157. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00357.x.
- [19] LIU J H, ZENG D H, LEE D K. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin Sandy Land [J]. *Chin J Ecol*, 2006, 25(8): 921–925. [刘金环, 曾德慧, LEE D K. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系 [J]. *生态学杂志*, 2006, 25(8): 921–925.]
- [20] QIU D, WU G L, LIU L, et al. Spatial-temporal variation of leaf dry matter content and specific leaf area of *Cinnamomum camphora* in urban area [J]. *J Yunnan Univ (Nat Sci)*, 2019, 41(3): 609–618. [邱东, 吴甘霖, 刘玲, 等. 城市香樟叶片干物质含量及比叶面积的时空变异 [J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 2019, 41(3): 609–618. doi: 10.7540/j.ynu.20180178.]
- [21] CUNNINGHAM S A, SUMMERHAYES B, WESTOBY M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients [J]. *Ecol Monogr*, 1999, 69(4): 569–588. doi: 10.1890/0012-9615(1999)069[0569:EDILSA]2.0.CO;2.
- [22] REN Y Y, LIU Y P, WANG N, et al. The relationship between leaf anatomic structure and drought resistance of nine broadleaf plants [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci)*, 2014, 38(4): 64–68. [任媛媛, 刘艳萍, 王念, 等. 9 种屋顶绿化阔叶植物叶片解剖结构与抗旱性的关系 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2014, 38(4): 64–68. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2014.04.012.]
- [23] LI B, CHEN X M, LI T Y, et al. Comparison of the anatomical structures of the leaves of two different drought resistant *Agropyron cristatum* [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2015, 43(9): 247–249. [李波, 陈雪梅, 李铁缘, 等. 2 种不同抗旱性冰草叶片解剖结构的比较 [J]. *江苏农*

- 业科学, 2015, 43(9): 247–249. doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2015.09.082.]
- [24] GOWER S T, KUCHARIK C J, NORMAN J M. Direct and indirect estimation of leaf area index, f_{PAR} , and net primary production of terrestrial ecosystems [J]. *Remote Sens Environ*, 1999, 70(1): 29–51. doi: 10.1016/s0034-4257(99)00056-5.
- [25] CHANG Y Q, XU W Y, MU L Q, et al. Effects of drought stress on anatomical structure of leaves of three species of shrubs and their drought resistances [J]. *J NE For Univ*, 2012, 40(3): 36–40. [常英俏, 徐文远, 穆立蕾, 等. 干旱胁迫对 3 种观赏灌木叶片解剖结构的影响及抗旱性分析 [J]. *东北林业大学学报*, 2012, 40(3): 36–40. doi: 10.3969/j.issn.1000-5382.2012.03.010.]
- [26] FU Q S, LI H L, CUI J, et al. Effects of water stress on photosynthesis and associated physiological characters of *Capsicum annuum* L. [J]. *Sci Agric Sin*, 2009, 42(5): 1859–1866. [付秋实, 李红岭, 崔健, 等. 水分胁迫对辣椒光合作用及相关生理特性的影响 [J]. *中国农业科学*, 2009, 42(5): 1859–1866. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2009.05.046.]
- [27] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S, et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf lifespan: A test across biomes and functional groups [J]. *Oecologia*, 1998, 114(4): 471–482. doi: 10.1007/s004420050471.
- [28] ZHONG Y M, WANG W J, WANG J M, et al. Leaf functional traits of oasis plants in extremely arid areas and its response to soil water and salt factors [J]. *J Beijing For Univ*, 2019, 41(10): 20–29. [钟悦鸣, 王文娟, 王健铭, 等. 极端干旱区绿洲植物叶功能性状及其对土壤水盐因子的响应 [J]. *北京林业大学学报*, 2019, 41(10): 20–29. doi: 10.13332/j.1000-1522.20190128.]
- [29] CHEN L, YANG X G, SONG N P, et al. A study on variations in leaf trait of 35 plants in the arid region of middle Ningxia, China [J]. *Acta Pratac Sin*, 2014, 23(1): 41–49. [陈林, 杨新国, 宋乃平, 等. 宁夏中部干旱带主要植物叶性状变异特征研究 [J]. *草业学报*, 2014, 23(1): 41–49. doi: 10.11686/cyxb20140106.]
- [30] ZHANG L, LUO T X, DENG K M, et al. Vertical variations in specific leaf area and leaf dry matter content with canopy height in *Pinus yunnanensis* [J]. *J Beijing For Univ*, 2008, 30(1): 40–44. [张林, 罗天祥, 邓坤枚, 等. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律 [J]. *北京林业大学学报*, 2008, 30(1): 40–44. doi: 10.13332/j.1000-1522.2008.01.019.]
- [31] WILSON P J, THOMPSON K, HODGSON J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies [J]. *New Phytol*, 1999, 143(1): 155–162. doi: 10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x.
- [32] GAO J L, LUO F M, ZHAO Y M, et al. Specific leaf area and leaf dry matter content of three kinds of poplar in Ulan Buh Desert Oasis [J]. *J NW For Univ*, 2016, 31(1): 15–20. [高君亮, 罗凤敏, 赵英铭, 等. 乌兰布和沙漠绿洲 3 种杨树比叶面积和叶干物质含量研究 [J]. *西北林学院学报*, 2016, 31(1): 15–20. doi: 10.3969/j.issn.1001-7461.2016.01.03.]
- [33] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827. doi: 10.1038/nature02403.
- [34] ZHANG L, LUO T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2004, 28(6): 844–852. [张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844–852. doi: 10.17521/cjpe.2004.0110.]
- [35] ACKERLY D D, KNIGHT C A, WEISS S B, et al. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses [J]. *Oecologia*, 2002, 130(3): 449–457. doi: 10.1007/s004420100805.
- [36] LI S J, SU P X, ZHANG H N, et al. Characteristics and relationships of foliar water and leaf functional traits of desert plants [J]. *Plant Physiol J*, 2013, 49(2): 153–160. [李善家, 苏培玺, 张海娜, 等. 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系 [J]. *植物生理学报*, 2013, 49(2): 153–160. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2013.02.011.]
- [37] ZHANG Z G, WEI H X. Specific leaf area and leaf dry matter content of main plant species in red lotus wetland of Weishan Lake [J]. *Acta Agric Jiangxi*, 2021, 33(5): 63–69. [张治国, 魏海霞. 微山湖红荷湿地主要植物种比叶面积和叶干物质含量研究 [J]. *江西农业学报*, 2021, 33(5): 63–69. doi: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2021.05.010.]
- [38] SAURA-MAS S, SHIPLEY B, LLORET F. Relationship between post-fire regeneration and leaf economics spectrum in Mediterranean woody species [J]. *Funct Ecol*, 2009, 23(1): 103–110. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01474.x.
- [39] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot*, 2003, 51(4): 335–380. doi: 10.1071/bt02124.
- [40] WRIGHT J P, SUTTON-GRIER A. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? [J]. *Funct Ecol*, 2012, 26(6): 1390–1398. doi: 10.1111/1365-2435.12001.
- [41] GUO X X, ZUO X A, YUE P, et al. Responses of leaf morphological traits of three dominant plants to water and nitrogen in desert steppe of Inner Mongolia [J]. *J Desert Res*, 2021, 41(1): 137–144. [郭新新, 左小安, 岳平, 等. 内蒙古荒漠草原沙生针茅(*Stipa glareosa*)、碱韭(*Allium polyrhizum*)和骆驼蓬(*Peganum harmala*)叶形态性状对土壤水氮耦合的响应 [J]. *中国沙漠*, 2021, 41(1): 137–144.]

- [42] SANTIAGO L S, GOLDSTEIN G, MEINZER F C, et al. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees [J]. *Oecologia*, 2004, 140(4): 543–550. doi: 10.1007/s00442-004-1624-1.
- [43] XU Z Z, ZHOU G S. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass [J]. *J Exp Bot*, 2008, 59(12): 3317–3325. doi: 10.1093/jxb/em185.
- [44] PAN X, QIU Q, LI J Y, et al. Drought resistance evaluation based on leaf anatomical structures of 25 shrubs on the Tibetan Plateau [J]. *J S China Agric Univ*, 2015, 36(2): 61–68. [潘昕, 邱权, 李吉跃, 等. 基于叶片解剖结构对青藏高原 25 种灌木的抗旱性评价 [J]. *华南农业大学学报*, 2015, 36(2): 61–68. doi: 10.7671/j.issn.1001-411X.2015.02.011.]
- [45] XI R C, MA L Y, WANG R H, et al. Research advances in water consumption controlling mechanisms of forest tree species [J]. *Chin J Ecol*, 2006, 25(6): 692–697. [奚如春, 马履一, 王瑞辉, 等. 林木耗水调控机理研究进展 [J]. *生态学杂志*, 2006, 25(6): 692–697.]
- [46] LI J Y. Mechanisms of drought tolerance in plants [J]. *J Beijing For Univ*, 1991(3): 92–100. [李吉跃. 植物耐旱性及其机理 [J]. *北京林业大学学报*, 1991(3): 92–100.]
- [47] LI F L, BAO W K, WU N. Morphological and physiological responses of current *Sophora davidii* seedlings to drought stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, 29(10): 5406–5416. [李芳兰, 包维楷, 吴宁. 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应 [J]. *生态学报*, 2009, 29(10): 5406–5416.]
- [48] XUE Z D, HAN R L, HOU Q C, et al. Anatomical study of xeromorphism of leaves in cutting for five brushes in Yan'an region [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*, 2004, 24(7): 1200–1206. [薛智德, 韩蕊莲, 侯庆春, 等. 延安地区 5 种灌木叶旱性结构的解剖研究 [J]. *西北植物学报*, 2004, 24(7): 1200–1206.]
- [49] HAN G, LI S X, XU P, et al. Analysis of drought resistance on anatomical structure of leave of six species of shrubs [J]. *J NW For Univ*, 2006, 21(4): 43–46. [韩刚, 李少雄, 徐鹏, 等. 6 种灌木叶片解剖结构的抗旱性分析 [J]. *西北林学院学报*, 2006, 21(4): 43–46.]
- [50] ZHU Y H, KANG H Z, LIU C J. Affecting factors of plant stomatal traits variability and relevant investigation methods [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2011, 22(1): 250–256. [朱燕华, 康宏樟, 刘春江. 植物叶片气孔性状变异的影响因素及研究方法 [J]. *应用生态学报*, 2011, 22(1): 250–256. doi: 10.13287/j.1001-9332.2011.0011.]