热带亚热带植物学报
JOURNAL OF TROPICAL AND SUBTROPICAL BOTANY

自然热浪下重庆常见园林树种叶片受损率与叶片耐热性和结构性状的关系研究

张浩萍, 闫瑜琦, 宁秋蕊, 李强, 金益, 于慧, 刘慧

引用本文:
张浩萍, 闫瑜琦, 宁秋蕊, 等. 自然热浪下重庆常见园林树种叶片受损率与叶片耐热性和结构性状的关系研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(6): 607–619.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.11926/jtsb.4965

热带亚热带植物学报 2025, 33(6): 607 ~ 619
Journal of Tropical and Subtropical Botany

自然热浪下重庆常见园林树种叶片受损率与叶片耐热性和结构性状的关系研究

张浩萍[1,2], 闫瑜琦[1,3,4], 宁秋蕊[1,4], 李强[5], 金益[6], 于慧[1,4], 刘慧[1,4*]

(1. 广东省应用植物学重点实验室，华南植物迁地保护与利用国家林业和草原局重点实验室，中国科学院华南植物园，广州 510650；2. 东莞市第一中学，广东 东莞 523000；3. 中国科学院大学，北京 100049；4. 华南国家植物园，广州 510650；5. 海南医学院，热带医学院，海口 571199；6. 江西省碳中和与生态系统碳汇重点实验室，中国科学院庐山植物园，江西 九江 332900)

摘要：频发的极端高温和热浪事件严重威胁着城市园林植物的生长与存活，植物叶片耐热性能够反映植物对热胁迫的耐受性和适应能力。探究城市园林树种叶片耐热性与叶片结构性状的关系，可以揭示城市植物在热胁迫下的生态适应策略，从而提高对园林树种响应和适应高温的预测能力。该研究以重庆市 10 种常见园林树种[桑科(Moraceae)榕属(*Ficus*)植物 3 种、木兰科(Magnoliaceae)木兰属(*Magnolia*)植物 4 种和蔷薇科(Rosaceae)植物 3 种]为研究对象，比较了 3 类树种在 2022 年热浪事件下的叶片受损率、叶片耐热性和结构性状，并分析了其不同的热适应策略。结果表明，自然热浪下叶片受损率与叶片耐热性存在显著负相关关系。桑科榕属植物的叶片耐热性较高，因此其叶片受损率较低；而木兰科植物和蔷薇科植物叶片耐热性较低，但在热浪下可能会通过改变叶倾角、脱落叶片等适应策略来躲避热胁迫。同时，叶片耐热性与叶片面积、叶片上表皮厚度和栅栏海绵组织厚度比存在显著负相关关系，这些性状可以较好预测叶片的耐热性。因此，热浪下 3 类典型园林木本植物的热适应策略研究，对城市耐热树种的选择和树木在热胁迫下的损伤风险预测具有重要意义。

关键词：叶片耐热性；叶片功能性状；榕属；木兰属；自然热浪

doi: 10.11926/jtsb.4965 CSTR:32235.14.jtsb.4965

Relationship Among Leaf Damage Rate, Leaf Heat Resistance, and Structural Traits of Common Garden Plants in Chongqing Under Natural Heat Waves

ZHANG Haoping[1,2], YAN Yuqi[1,3,4], NING Qiurui[1, 4], LI Qiang[5], JIN Yi[6], YU Hui[1,4], LIU Hui[1,4*]

(1. *Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany*, *Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Plant Conservation and Utilization in Southern China*, *South China Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China; 2. *Dongguan No. 1 Middle School*, Dongguan 523000, Guangdong, China; 3. *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China; 4. *South China National Botanical Garden*, Guangzhou 510650, China; 5. *School of Tropical Medicine*, *Hainan Medical University*, Haikou 571199, China; 6. *Jiangxi Provincial Key Laboratory of Carbon Neutrality and Ecosystem Carbon Sink*, *Lushan Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Jiujiang 332900, Jiangxi, China)

Abstract: Frequent extreme high temperature and heat waves seriously threaten the growth and survival of urban plants. The heat resistance of leaves can reflect the tolerance and adaptability of plants to heat stress. Exploring the relationship between leaf heat tolerance and their structural traits in urban garden tree species can reveal the

收稿日期: 2024-09-04 **接受日期:** 2024-11-07

基金项目：国家重点研发计划项目(2023YFE0107400)；国家自然科学基金项目(32371575)；广东省基础与应用基础研究基金项目(2024B1515020067)；中国博士后科学基金项目(2022M723192)；中国科学院青年创新促进会项目(Y2023093)资助

This work was supported by the National Key R&D Program of China (Grant No. 2023YFE0107400), the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32371575), the Project for Basic and Applied Basic Research in Guangdong (Grant No. 2024B1515020067), the Project for China Postdoctoral Science (Grant No. 2022M723192), and the Project for Youth Innovation Promotion Association of Chinese Academy of Sciences (Grant No. Y2023093).

作者简介：张浩萍(1999 年生)，女，硕士研究生，主要从事植物生理生态学研究。E-mail: chunbaiping@163.com

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

ecological adaptation strategies of urban plants under heat stress, thereby enhancing the predictive ability of their responses and adaptations to high temperatures. This study took 10 common urban garden tree species in Chongqing (3 species of *Ficus* from Moraceae, 4 species of *Magnolia* from Magnoliaceae, and 3 species from Rosaceae) as research subjects, comparing their leaf damage rates, heat tolerance, and structural traits during the 2022 heatwave event, and analyzing their different heat adaptation strategies. The results showed that there was a significant negative correlation between leaf damage rate and heat tolerance under natural heatwaves. The leaves of *Ficus* species from Moraceae had higher heat tolerance, resulting in lower leaf damage rates; while *Magnolia* species and Rosaceae species had lower heat tolerance, but they might avoid heat stress through adaptation strategies such as changing leaf inclination angles and shedding leaves during heatwaves. Additionally, heat tolerance was significantly negatively correlated with leaf area, upper epidermis thickness, and the ratio of palisade to spongy tissue thickness. These traits can predict leaf heat tolerance relatively well. Therefore, the study of heat adaptation strategies of three typical urban garden woody plants under heatwaves is of great significance for the selection of heat-tolerant tree species in cities and the prediction of damage risks to trees under heat stress.
Key words: Leaf heat tolerance; Leaf functional trait; *Ficus*; *Magnolia*; Natural heat wave

热浪事件是指在某地区发生的连续一段时间气温超过历史高温极值或极端阈值(近 20 a 日平均气温 95%分位值)的高温事件，气象上一般指最高气温大于或等于 35 ℃，且持续 3 d 或以上的事件[1]。自 1950 年以来，全球各地区热浪事件发生的频率与强度都呈上升趋势[2]。这种频繁的极端高温事件对植物生长构成了严峻挑战，因为它们会削弱光合作用、增强呼吸作用，并干扰气孔的正常功能[3–5]。在高温环境下，植物叶片温度升高，促使植物必须通过调节蒸腾作用来实现降温，以减少热胁迫的伤害，这一过程对于植物在热浪中的存活至关重要。同时，热岛效应导致城市环境增温更显著，进一步加剧了植物所遭受的热胁迫[6]。近年来，热浪事件导致的城市树种冠层叶片损伤和枯梢现象时有发生[7–8]，这不仅破坏了城市绿化建设，也影响了居民的生活环境。然而，在气候变化的背景下，植物对极端高温与热浪事件的响应机制尚不明确。

叶片光合耐热性是反映叶片对热胁迫敏感性和耐受性的关键指标。光系统 II 是植物细胞利用光能的主要场所，对温度极为敏感。当环境温度升高到一定阈值，光系统 II 将受到不可逆损伤，导致植物叶片无法维持基本的生理功能[9]。光系统 II 最大量子效率(Fv/Fm)是研究植物光合生理状态的重要叶绿素荧光参数，叶片光合耐热性通常以热诱导下 Fv/Fm 的变化来进行量化[10]。叶片耐热性常用的具体指标是 T_{crit} (Fv/Fm 降低 15%对应的温度，表征光系统 II 受损的起始温度)和 T_{50} (Fv/Fm 降低 50%时对应的温度，表征光系统 II 半数受损时的温度)[11]。T_{crit} 与 T_{50} 作为衡量植物在高温环境下存活能力的关键指标，在叶片耐热性研究中得到了广泛的应用。虽然叶片耐热性反映了植物耐受高温的能力，但仅仅通过测量 T_{crit} 与 T_{50} 还不足以全面评估植物在热胁迫下的安全性(热安全性)[12]。目前，热力安全边际(thermal safety margin, TSM)受到了许多研究者的关注，TSM 是 T_{crit} 或 T_{50} 与植物叶片最高温度($T_{leaf\ max}$)之间的差值，表征叶片光系统 II 的热安全性。

植物功能性状是其对特定环境适应性的反映[13]。研究表明，叶片的结构性状在一定程度上决定了叶片耐热性。一方面，叶片形态结构性状能够影响其升温速率[14–15]。具有较大边界和面积的叶片与周围空气的热交换较慢，导致叶片温度与空气温度解耦程度较高[14]，从而在叶片与空气间形成较大的温差，进而影响叶片对高温的响应。尽管如此，叶片面积与耐热性之间的关系在不同研究中并不一致。多数研究并未发现叶片面积和耐热性(如 T_{50})之间存在直接关联[16–17]。然而，也有研究表明，在亚洲红树林植物和城市园林落叶植物中，叶片耐热性与叶片面积存在正相关关系[18–19]。相反，在干热生境中，小叶片可能比大叶片更能适应高温环境[20]。叶片比叶重(leaf mass area, LMA)是另一个衡量植物叶片结构特征的重要指标。理论上，LMA 较高的叶片可能通过延迟叶片升温[21]来维持较低的叶片温度，因而不需要较高的耐热性也能够应对一定程度的热胁迫[21–22]。然而，一些研究表明 LMA 与叶片耐热性 T_{50} 之间存在正相关关系[16,23–24]，这可能是由于高 LMA 的叶片通常具有更大的组织密度，

能在高温下为叶片提供更多保护。另一方面，叶片的解剖结构性状也能够影响叶片的耐热性。较高的气孔密度和较大的气孔可能增强植物的蒸腾，从而对叶片起到降温作用[25]。从叶横切面解剖结构来看，厚的叶上表皮层可以有效地减少热量向叶肉组织传递，减轻对叶片光系统的损害。高的栅栏海绵组织厚度比有助于植物在强辐射环境下保持高光合能力[26]，其光系统更不易受损伤，理论上会具有更高的耐热性。总的来说，叶片功能性状对耐热性的影响是多方面的，叶片形态、解剖结构性状如何影响叶片耐热性值得进一步研究。

在面对高温胁迫时，除了采取“耐热”策略，植物还可能采取“避热”策略，主要包括：(1) 通过改变叶倾角来降低叶片受到的辐射量[11]；(2) 通过叶片的蒸腾降温来避免高温对类囊体膜流动性的破坏[27–28]；(3) 通过落叶来减少树冠蒸腾面积[29]。因此，在当前热浪频发的背景下，系统研究植物在自然热浪下的受损情况和生态适应策略是十分必要的。然而，目前对城市常见树种的叶片耐热性研究多局限于其与叶片形态特征的关联性分析，或针对单一科属的探讨，城市树种间叶片耐热性的对比研究及其与叶片各功能性状间关系鲜有报道。重庆市位于中国西南部，夏季受副热带高压影响，加之城市热岛效应，常年遭受高温热浪的频繁侵袭，本研究选取了重庆市 3 类典型树种(桑科榕属植物 3 种、木兰科木兰属植物 4 种和蔷薇科植物 3 种)为研究对象，通过测定 2022 年自然热浪下叶片受损率、叶片耐热性和叶片结构性状等指标，旨在分析 3 类典型树种叶片耐热性的差异及其与高温胁迫下叶片受损情况的关系；叶片形态结构和解剖结构性状的差异及其对叶片耐热性的影响，从而探究不同植物在热胁迫下生理生态适应策略，以期为城市园林植物的热损伤风险评估与耐热树种的选择提供科学参考。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

本研究在重庆市万州区(30°49′ N, 108°22′ E)开展，该地属亚热带季风性气候，年平均气温为 18.80 ℃, 1 月平均气温为 7.90 ℃，7 月平均气温为 28.30 ℃，年均降水量为 1 077 mm，干湿季明显，4 月至 9 月为湿季，10 月至次年 3 月为旱季，80%的降水集中在湿季。在 2022 年夏季，中国长江流域发生了自 1961 年有完整气象观测记录以来，综合强度最强的区域性高温事件[30]。作为著名的火炉城市，重庆在 2022 年夏季气温超历史极值，发生了多次热浪事件。热浪期间研究地区的日最高温为 43.1 ℃，并且热浪时间持续了 32 d (图 1)，这为了解热浪下植物叶片损伤状况和热适应策略提供了良好的机会。

1.2 材料

本研究地点选择在重庆市内受热浪影响明显、人为管理较少、植物多样性较高的太白岩公园中，于第 2 次热浪后的 8 月 27 日—28 日开展采样工作(共 10 种常见园林树种，其中桑科榕属植物 3 种、木兰科木兰属植物 4 种、蔷薇科植物 3 种；表 1)。每种树选择 3~5 株个体，对每株采样个体在 12:00—15:00 分别剪取树木暴露在阳光下的冠层外部的叶片，迅速将叶片装入装有湿纸巾的自封袋中，再装入黑色塑料袋(避光，暗适应)，带回实验室测定叶片光系统 II 活性。

1.3 方法

本实验测定了叶片受损情况、叶片耐热性和叶片结构性状等 18 个功能性状。所有性状均在 2022 年的 8 月—9 月测定完成。

1.3.1 植物受损情况测定

叶片受损率(leaf damage rate, LDR)　为了量化热浪引起的叶片组织损伤，根据前人目测评估的方法，记录每种植物个体冠层中受损叶片的百分比，即受损叶片占整个植株冠层的百分比。具体来说，叶子表面出现褐色的灼伤区域被认为是叶子损伤，2 个人对每棵树的叶片受损率进行评估，两者结果相近则取平均值，差异较大则请第 3 人进行估计，每物种选取 5 株个体，最终取平均值代表该种的叶片受损率。

叶片光系统 II 活性　使用 Fv/Fm (光系统 II 最大量子效率)表示。在每株采样个体中随机抽取 4~7 片叶片，以确保每物种有 20 片叶片重复，将采到的叶片室温暗处理 2 h 后，使用多通道连续监测荧光仪(Monitoring-PAM, Walz, Germany)测定室温下的 Fv/Fm。

1.3.2 叶片耐热性与叶片最高温度的测定

将采回的叶片剪成 2 cm×2 cm 的小片(每物种需要约 60 块小片)，每个自封袋内装入 5~6 块小片，叶片不要堆叠，将袋中的空气排出并封好防止漏水。

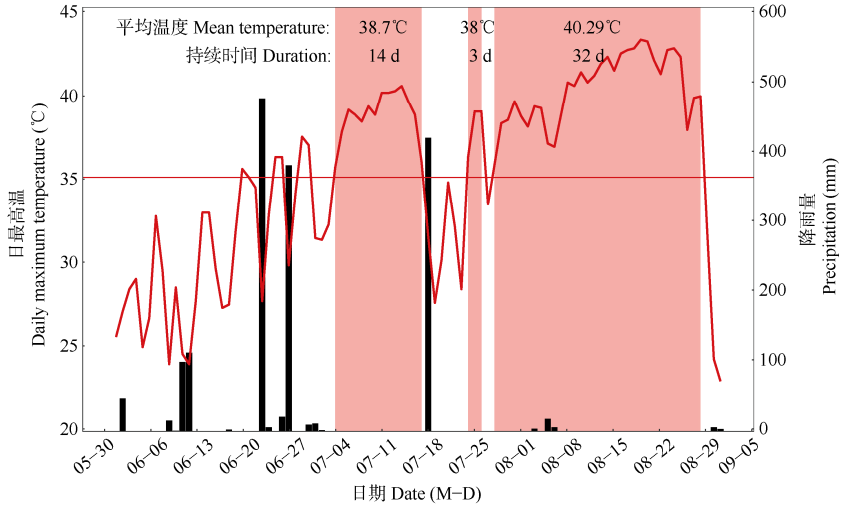

图 1 2022 年夏季重庆市日最高温和降水量

Fig. 1 Daily maximum temperature and precipitation in Chongqing during summer of 2022

表 1 自然热浪下选择的 10 种常见园林树种

Table 1 Ten common horticultural tree species selected under natural heatwaves

科 Family	属 Genus	植物 Species	缩写 Abbreviation	平均树高 Mean height (m)	平均胸径 Mean DBH (cm)
桑科 Moraceae	榕属 *Ficus*	小叶榕 *F. concinna*	Fc	18.0	44.0
	榕属 *Ficus*	尖叶榕 *F. henryi*	Fh	8.5	35.0
	榕属 *Ficus*	黄葛树 *F. virens*	Fv	9.0	21.0
木兰科 Magnoliaceae	木兰属 *Magnolia*	乐昌含笑 *M. chapensis*	Mc	15.0	30.0
	木兰属 *Magnolia*	紫玉兰 *M. liliiflora*	Ml	11.0	33.5
	木兰属 *Magnolia*	白玉兰 *M. denudata*	Md	10.0	12.0
	木兰属 *Magnolia*	广玉兰 *M. grandiflora*	Mg	7.0	11.0
蔷薇科 Rosaceae	枇杷属 *Eriobotrya*	枇杷 *E. japonica*	Ej	2.5	12.0
	李属 *Prunus*	日本晚樱 *P. serrulata*	Ps	6.0	12.0
	李属 *Prunus*	桃 *P. persica*	Pp	9.0	15.5

设置其中一个自封袋的样品为室温(25 ℃)，直接放入黑色塑料袋中进行暗处理 24 h。水浴锅设置温度梯度为 36 ℃、41 ℃、46 ℃、50 ℃、52 ℃、54 ℃、56 ℃和 60 ℃，对应温度的水浴锅中分别放入样品进行处理 15 min，确保样品完全浸没水中以充分加热。处理完成后将装有叶片的自封袋取出，迅速装到黑色塑料袋中室温避光保存 24 h。然后在暗室中使用多通道连续监测荧光仪测定 Fv/Fm。叶片水浴处理的温度和对应 Fv/Fm 之间关系的拟合曲线即为植物叶片的耐热性曲线，使用 R 语言中“*fitplc*”包的 Weibull 函数进行拟合[24]。根据拟合曲线得到叶片 Fv/Fm 下降 15%时对应的温度为 T_{crit}，下降 50%时的温度为 T_{50}。

另外，在实验当天的 12:00—14:00 (气温最高的时段)使用红外热像仪(FLIR ONE Pro, Teledyne FLIR, America)对物种的向阳冠层叶片进行多次测温(每物种 3~5 株个体重复)，以记录叶片最高温度($T_{leaf\,max}$)，并计算 2 个热力安全边际(TSM)指标为叶片 T_{50} (或 T_{crit})与叶片最高温度的差值($TSM_{50}=T_{50}-T_{leaf\ max}$; $TSM_{crit}=T_{crit}-T_{leaf\,max}$)。

1.3.3 叶片结构性状测定

使用扫描仪(CanoScan LiDE 100; Canon, Japan)扫描叶片，并利用软件 Image J 测定叶面积(leaf area, LA, cm^2)，然后将叶片置于 70 ℃烘箱中 72 h，测定叶片的干重(leaf dry weight, W_{dry}, g)。叶片比叶重(leaf mass per area, LMA, g/m^2)为叶片干重与叶片面积的比值。

叶片厚度相关性状采用徒手切片法制作切片，从叶片中部主脉两侧剪取 0.5 cm×0.5 cm 的方块，用刀片切割叶片方块，每次切下一片后，轻轻从刀口取下，置于载玻片上，加入一滴清水，盖上盖玻片，制成临时装片。然后在带有数码相机的显微镜及配

套电脑图像分析系统软件下进行观察拍照，利用软件 Image J 测量叶片厚度(leaf thickness, LT, μm)，上、下表皮细胞厚度(thickness of upper epider- mis, T_{up}; thickness of lower epidermis, T_{low}, μm)，栅栏组织厚度(thickness of palisade tissue, T_p, μm)，海绵组织厚度(thickness of spongy tissue, T_s, μm)等叶片解剖结构指标，并计算叶片栅栏和海绵组织厚度比(palisade to spongy mesophyll thickness ratio, P/S)，每个指标重复测量 5 组数据。

叶片气孔相关性状的测定采用了指甲油印迹法。先将叶片表面擦拭干净，随后在其表面均匀涂抹一层透明的指甲油。待指甲油完全干燥后，迅速使用透明胶带粘附并撕下指甲油所形成的薄膜层，再将薄膜层剪成 1.0 cm×1.0 cm 方块，置于载玻片上展平，盖好盖玻片做上标记。在带有数码相机的显微镜及配套电脑图像分析系统软件下进行观察拍照，在 100 倍镜视野下利用软件 Image J 统计气孔数目，计算气孔密度(stomatal density, SD, n/mm^2; 气孔密度=气孔数目/视野面积)；在 400 倍镜视野下随机选取气孔，测量保卫细胞长度(guard cell length, GCL, μm)并计算气孔指数(stomatal pore index, SPI)公式。气孔指数的计算方法是气孔密度乘以保卫细胞的平方(SPI=GCL^2×SD)。每个物种制作 3 个切片，每个切片观测 3 个视野。

1.4 数据分析

所有分析均使用 R 语言(Version 4.3.2)实现[31]。首先利用 Shapiro-Wilkinson 法进行残差分布的正态性检验，利用 Levene's 法进行方差齐性的检验，对于不满足的数据进行对数转换，以满足参数检验的基本要求。

利用 R 中的“agricolae”包，通过单因素方差分析(One-Way ANOVA)和多重比较(least significant difference test, LSD)对比 3 类典型植物叶片受损情况、叶片耐热性与结构解剖性状的差异。使用 Pearson 线性相关分析叶片耐热性与叶片受损情况、叶片结构性状的关系。利用 R 中的“factoextra”和“FactoMineR”包，通过主成分分析(principal component analysis, PCA)对测定性状进行降维，找出影响不同科属植物叶片耐热性的结构性状。

2 结果和分析

2.1 叶片受损率、耐热性和叶片结构性状的差异

3 类典型园林树种的叶片受损率、部分耐热性状和结构性状存在显著差异(图 1，表 2)。在 10 种常见园林树种中，蔷薇科植物的叶片受损率显

表 2 自然热浪下 3 类典型树种叶片损伤情况、叶片耐热性和结构性状的多重比较

Table 2 LSD-tests of leaf damage status, heat tolerance and structural traits of three typical plants under natural heat waves

性状 Trait	桑科 (n=3) Moraceae	木兰科 (n=4) Magnoliaceae	蔷薇科 (n=3) Rosaceae
叶片受损 Leaf damage rate, LDR /%	2.50±2.50b	30.63±25.53ab	60.00±20.00a
光系统 II 最大量子效率 Maximum quantum efficiency of photosystem II, Fv/Fm	0.73±0.04a	0.69±0.11a	0.75±0.03a
叶片最高温度 Maximum leaf temperature, $T_{leaf\ max}$ (℃)	36.03±6.16a	42.98±4.71a	39.83±2.16a
叶片耐热性 Leaf heat tolerance, T_{crit} (℃)	46.63±3.72a	45.27±1.85a	42.69±1.60a
叶片耐热性 Leaf heat tolerance, T_{50} (℃)	53.31±2.10a	50.66±1.49ab	49.42±2.33a
热力安全边际 Thermal safety margin, TSM_{crit} (℃)	10.59±9.81a	2.29±6.12a	4.62±4.41a
热力安全边际 Thermal safety margin, TSM_{50} (℃)	17.27±7.61a	7.68±5.55b	9.58±0.91ab
叶片比叶重 Leaf mass per area, LMA (g/m^2)	88.17±20.93a	83.18±40.31a	111.92±67.19a
叶片面积 Leaf area, LA (cm^2)	55.78±42.31a	84.29±38.76a	76.93±76.86a
叶片厚度 Leaf thickness, LT (μm)	227.91±116.87a	289.91±91.99a	227.07±83.29a
上表皮细胞厚度 Thickness of upper epidermis, T_{up} (μm)	42.71±19.94a	27.23±10.51a	23.15±6.62a
下表皮细胞厚度 Thickness of lower epidermis, T_{low} (μm)	21.91±17.51a	20.12±7.93a	16.85±2.61a
栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue, T_p (μm)	98.15±49.34a	122.22±40.45a	102.08±44.64a
海绵组织厚度 Thickness of spongy tissue, T_s (μm)	97.72±65.85a	120.35±36.57a	85.00±41.09a
栅栏和海绵组织厚度比 Palisade to spongy mesophyll thickness ratio, P/S	0.85±0.09b	1.06±0.13ab	1.24±0.10a
保卫细胞长度 Guard cell length, GCL (μm)	18.15±1.39a	21.62±7.23a	22.11±3.24a
气孔密度 Stomatal density, SD (n/mm^2)	497.23±278.78a	354.51±128.64a	326.08±76.86a
气孔指数 Stomatal pore index, SPI	0.16±0.07a	0.15±0.06a	0.16±0.01a

数据后不同字母表示差异显著(P<0.05, LSD 多重比较)。下同

Data followed different letters indicate significant differences at 0.05 level by LSD multiple comparison. The same below

著高于木兰科木兰属植物和桑科榕属植物，且桑科榕属植物的叶片受损率最低，其中小叶榕(*Ficus concinna*)热浪下的叶片受损率为 0%。与之相匹配，桑科榕属植物的叶片耐热性 T_{50} 显著高于木兰科木兰属植物和蔷薇科植物，其中叶片受损率为 0%的小叶榕 T_{50} 最高，为 54.59 ℃，蔷薇科植物的 T_{50} 最低(图 2)。3 类植物叶片的热力安全边际 TSM_{50} 存在显著差异(图 3)，桑科榕属植物的 TSM_{50} 显著高于木兰科木兰属植物和蔷薇科植物，木兰科的 TSM_{50} 最低，但三者 T_{crit}、TSM_{crit} 的差异并不显著。

在叶片的结构性状方面，3 类植物的栅栏和海绵组织厚度比(P/S)存在显著差异，蔷薇科植物的 P/S 最高。此外，三者的叶片面积、比叶重和其他叶片厚度相关的性状(LT, Tup, Tlow, Tp, Ts)与气孔相关的性状差异均不显著。

PCA 结果表明桑科榕属植物、木兰科木兰属植物和蔷薇科植物可以在 2 个 PC 轴定义空间内明显区分。前 2 个主成分解释了叶片功能性状总变异的 66.2% (PC1：39.7%；PC2：26.5%；图 4)。其中叶片耐热性、热力安全边际和叶片受损率对 PC1 有较高的贡献率，其中叶片受损率(LDR)和叶片面积(LA)为第一主成分的正值端最高值，叶片耐热性(T_{crit}、T_{50})和热力安全边际(TSM_{crit}、TSM_{50})为负值端最高值；而叶片厚度(LT)、叶片下表皮厚度(T_{low})和海绵

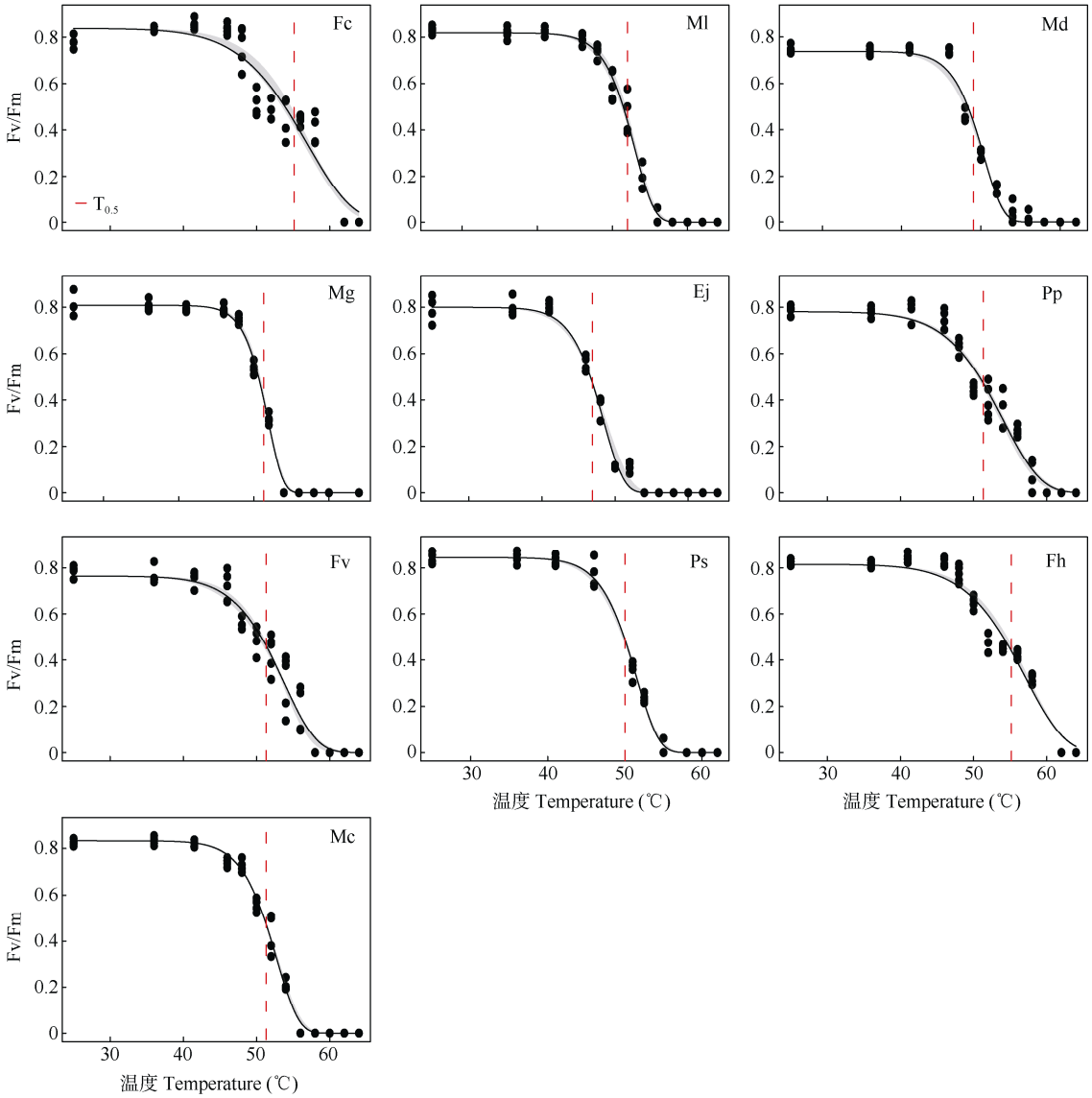

图 2 自然热浪下 10 种常见园林树种叶片耐热性拟合曲线。Fv/Fm: 光系统 II 最大量子效率; T_{50}: 叶片耐热性; 物种缩写见表 1。下同

Fig. 2 Fitted curves of leaf heat resistance for 10 common garden tree species under natural heatwaves. Fv/Fm: Maximum quantum efficiency of photosystem II; T_{50}: Leaf heat tolerance; Species abbreviations see Table 1. The same below

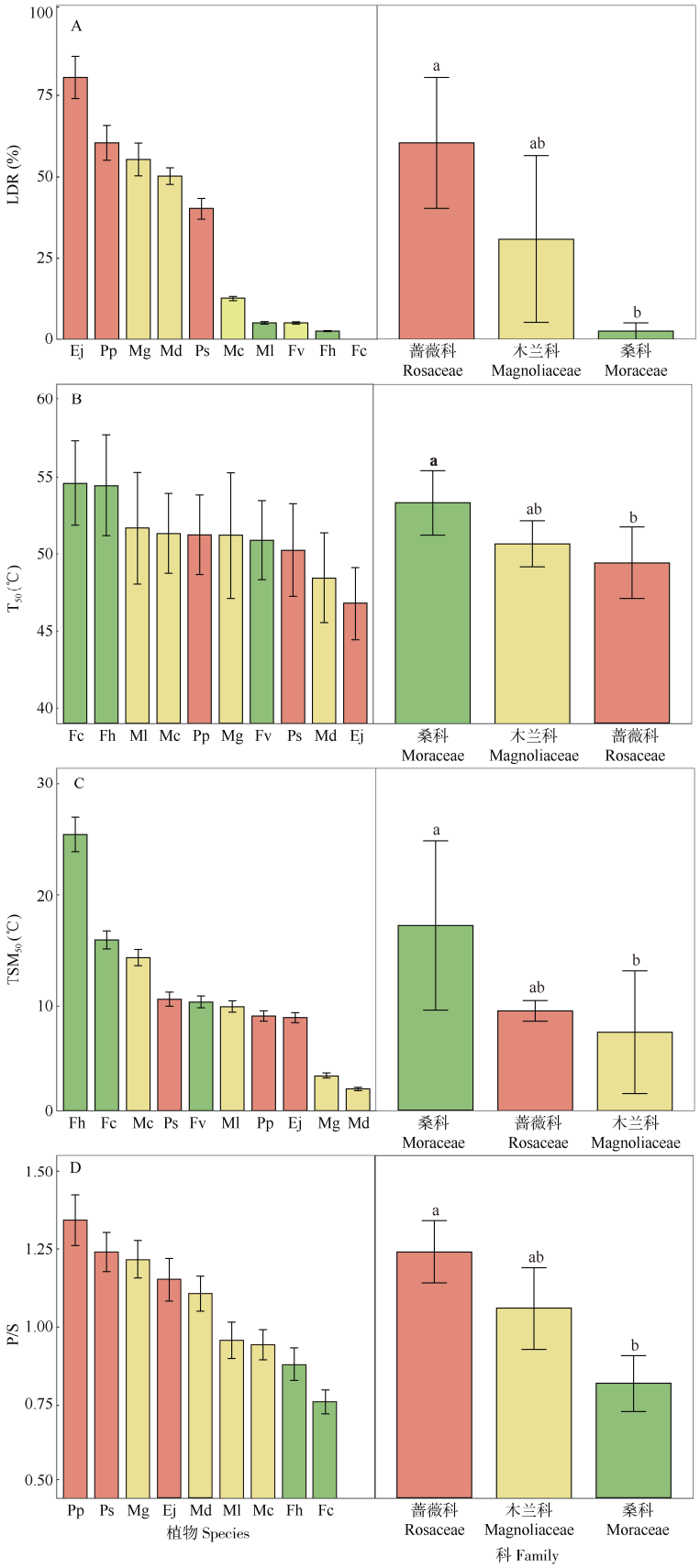

图 3　自然热浪下 10 种常见园林树种的叶片受损率(LDR)、叶片耐热性(T_{50})、热力安全边际(TSM_{50})和叶片栅栏海绵组织厚度比(P/S)。

Fig. 3 Leaf damage ratio (LDR), leaf heat tolerance (T_{50}), leaf thermal safety margin (TSM_{50}) and ratio of palisade to spongy mesophyll thickness (P/S) among ten garden tree species under natural heatwaves.

组织厚度(T_s)对 PC2 的贡献率较高，均为第二主成分的正值端。总体来说，以 PC1 轴的正负两端代表叶片受损率高低两端，可以发现桑科榕属植物具有较低的叶片受损率、较高的叶片耐热性，而木兰科木兰属植物和蔷薇科植物具有更高的叶片受损率、更低的叶片耐热性，表明在自然热浪下桑科榕属植物采取“耐热”策略应对高温胁迫，而木兰科木兰属植物和蔷薇科植物则更可能采取“避热”策略。

2.2 热浪下叶片受损率与叶片耐热性的关系

叶片耐热性(T_{crit}、T_{50})、热力安全边际 TSM_{50} 与叶片受损率呈显著的负相关关系(图 5)，虽然 T_{crit} 与叶片受损率之间的负相关关系不显著，但呈现出

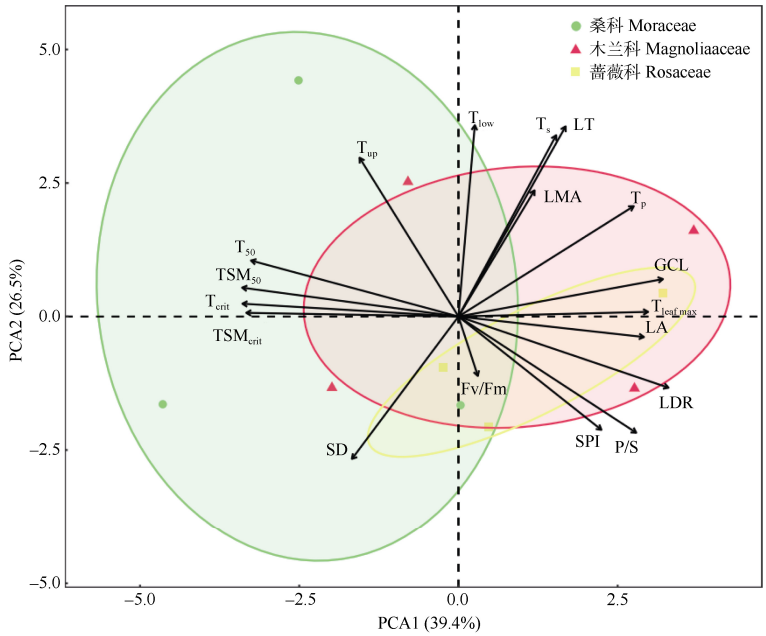

图 4 自然热浪下 3 类典型园林木本植物基于 18 个功能性状的主成分分析。性状缩写见表 2。下同

Fig. 4 Principal component analysis of ten garden tree species from three typical plants based on 18 leaf functional traits under natural heatwaves. Trait abbreviation see Table 2. The same below

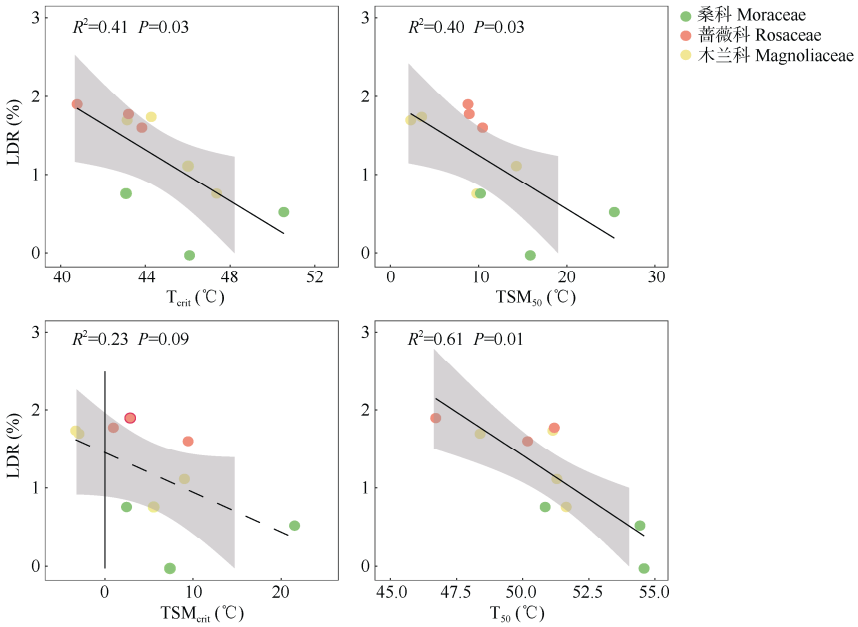

图 5 热浪下叶片受损率(LDR)与叶片耐热性(T_{50}、T_{crit})、热力安全边际(TSM_{50}、TSM_{crit})的关系

Fig. 5 Relationships between leaf damage rate (LDR) and leaf heat tolerance (T_{50}, T_{crit}), thermal safety margin (TSM_{50}, TSM_{crit}) under heatwaves

负相关趋势(P=0.09)。其中木兰科木兰属 2 种植物的叶片热力安全边际 TSM_{crit} 为负值，即叶片最高温度超过了 T_{crit}。

2.3 热浪下叶片耐热性与叶片结构性状的关系

叶片 T_{50} 与叶片面积(LA)呈显著的负相关关系，而与叶片上表皮厚度(T_{up})存在显著正相关关系(图 6)。叶片耐热性 T_{50} 主要受叶片面积(LA)和叶片上表皮厚度(T_{up})的显著影响，而叶片耐热性 T_{crit} 主要受叶片栅栏和海绵组织厚度比(P/S)的显著影响(图 7)。P/S 与 T_{50} 之间的相关关系并不显著，但与 T_{crit} 存在显著负相关关系。此外，叶片 T_{crit}、T_{50} 与叶片的其他结构性状无显著相关关系。

3 讨论和结论

3.1 自然热浪下 3 类典型树种的耐热性和结构性状差异

本研究表明与木兰科、蔷薇科植物相比，桑科榕属植物叶片耐热性 T_{50} 最高，叶片受损率最低。桑科榕属植物较高的叶片耐热性 T_{50} 导致了其热力安全边际较宽(即 TSM_{50} 值较高)，因为叶片最高温度在 3 种典型科植物之间没有显著差异，这说明在

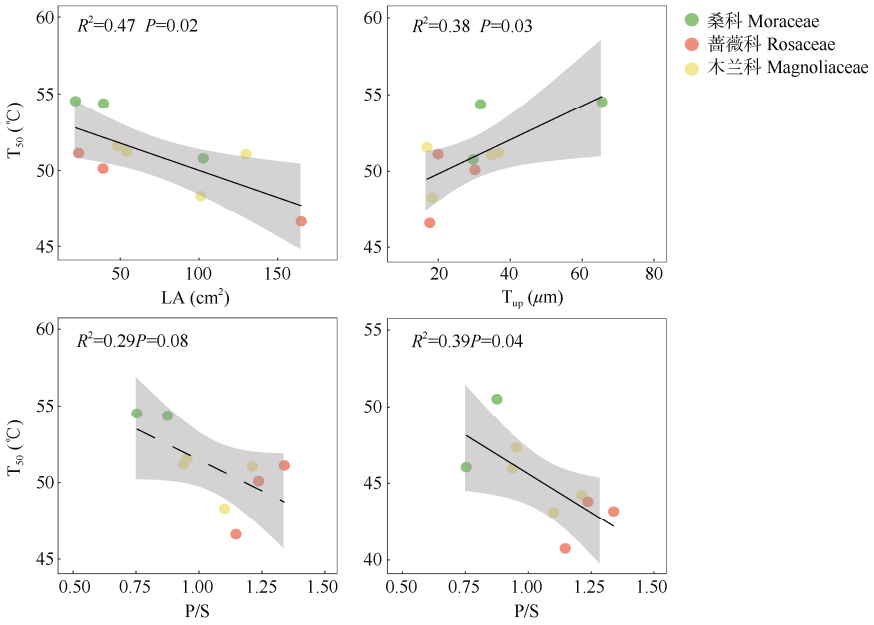

图 6 热浪下叶片耐热性(T_{50}、T_{crit})与叶片面积(LA)、叶片上表皮厚度(T_{up})、叶片栅栏海绵组织厚度比(P/S)的关系

Fig. 6 Relationships between leaf heat tolerance (T_{50}, T_{crit}) and leaf area (LA), thickness of leaf upper epidermis (T_{up}) and ratio of palisade to spongy mesophyll thickness (P/S) under heat waves

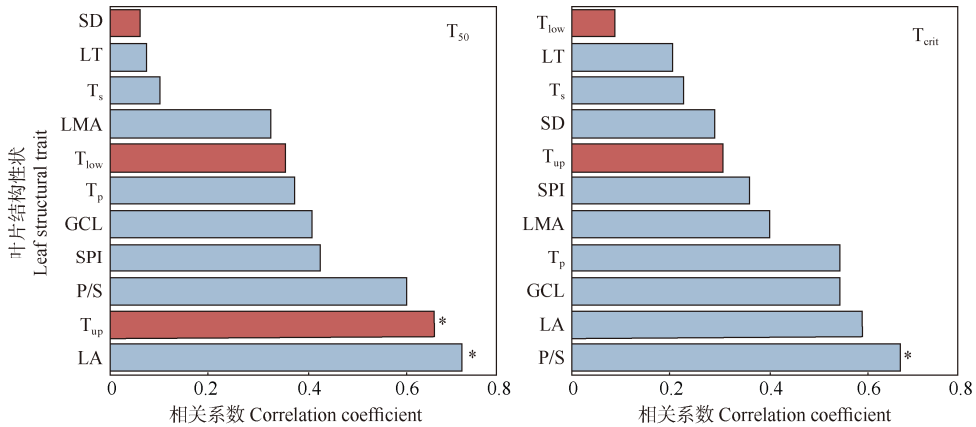

图 7 热浪下叶片耐热性 T_{50}、T_{crit} 与叶片结构性状的相关性。红色：正相关关系；蓝色：负相关关系；*: P<0.05。性状缩写见表 2.

Fig. 7 Correlations between T_{50}, T_{crit} and leaf structural traits. Red: Positive correlation; Blue: Negative correlation; *: P<0.05. Abbreviations of traits see Table 2.

同一环境条件下，桑科榕属植物更不易受到高温胁迫的影响。尽管三者的 T_{crit} 没有表现出显著差异，但值得注意的是，本研究中桑科榕属植物叶片的 T_{crit} 平均值为 46.63 ℃，略高于木兰科(平均 45.26 ℃)和蔷薇科植物(平均 42.69 ℃)，与热带森林植物的 T_{crit} (平均 46.70 ℃)相似[32]。作为热带与亚热带常绿阔叶林中代表性的植物类群，桑科榕属植物较强的叶片耐热性可能是其长期适应热带高温气候的结果，全国广布的木兰科植物叶片耐热性居中，而作为温带地区代表性的蔷薇科植物在高温下叶片受损率最高。

叶片的结构性状方面，蔷薇科植物叶片的栅栏和海绵组织厚度比(P/S)高于木兰科、桑科榕属植物，且 P/S 数值均高于 1，即其叶片栅栏组织厚度大于海绵组织厚度。而桑科榕属植物则相反，其 P/S 数值均低于 1，这与前人对 8 种榕属植物叶片解剖性状的分析结果一致[33]。这种结构上的差异可能与植物对光照、温度和水分等环境因素的适应有关。栅栏组织通常位于叶片上表皮下方，含有大量的叶绿体，有利于光的吸收和光合作用的进行，栅栏组织较厚的叶片可能在高光照条件下更有效地进行光合作用。而海绵组织较厚的叶片可能具有更好的水分保持能力，从而保持较低的叶片温度。然而，三者在叶片比叶重、叶片面积以及其他叶片厚度和气孔相关的性状方面没有显著差异，原因可能与本研究同一科属内不同物种的叶片结构性状变异性较大有关。

3.2 自然热浪下 3 类典型树种的不同热适应策略

本研究表明这 10 种常见园林木本植物的叶片耐热性(T_{crit}、T_{50})、热力安全边际(TSM_{crit}、TSM_{50})均与叶片受损率呈显著负相关，这与前人[8,34]在温室与野外实验的结果一致。桑科榕属植物具有较高的叶片耐热性，在热浪下叶片变黄或叶片脱落的程度较轻，表明桑科榕属植物在面对高温胁迫时可能偏向采用“耐热”策略。

除“耐热”策略外，在面对高温胁迫时植物还有可能采用“避热”策略。首先，前人[35]研究表明部分木兰科植物可以通过改变叶倾角来减少叶片受阳光照射的面积，从而降低叶片温度，减少入射光对叶片光系统的损伤，如广玉兰(*Magnolia grandiflora*)、白玉兰(*M. denudata*)。然而，在本研究的 4 种木兰科树种中，叶片耐热性 T_{50} 较低的白玉兰(48.45 ℃)的叶片受损率较高(50%)，表明通过改变叶倾角的“避热”策略的效果可能并不显著，耐热性较低的树种仍会在热浪中受到较大的热损伤。其次，叶片蒸腾降温也是植物的一种“避热”策略，气孔的蒸腾调节作用对于热浪期间叶片温度的调节十分重要[36–37]，但本研究 3 类树种具有相似的气孔性状，其蒸腾调节潜力可能也相似，这也许部分解释了 3 类树种叶片温度的相似性。同时，研究地重庆在 2022 年 6 月至 8 月多次发生热浪事件，并且最高温度达 43.1 ℃，即使植物在热浪开始时利用蒸腾作用，降低了叶片温度，但是随着温度的上升，植物也会很快关闭气孔以减少热浪期间的水分流失[6]，这也削弱了不同植物叶片温度之间的差异。前人研究也表明，随着气温和大气饱和水汽压差的增加，植物的气孔会关闭[29]，甚至某些物种的气孔导度在 42 ℃时几乎为零[6]。这意味着在高强度热浪期间气孔对叶片温度的调节可能失效，植物无法通过叶片蒸腾降温来达到“避热”的目的。第三，本研究中还观察到蔷薇科的日本晚樱(*Prunus lannesiana*)在热浪期间选择“脱落部分叶片”以躲避热胁迫，它在热浪发生期间脱落了许多叶片，并在热浪结束一段时间后重新长出了新叶片。因此，在热浪期间，与桑科榕属植物相比，叶片耐热性较低的木兰科与蔷薇科植物可能会采取“避热”策略来应对高温胁迫。

3.3 热浪下树种叶片面积、叶片厚度与叶片耐热性的关系

本研究表明叶片面积越大的植物，其叶片耐热性 T_{50} 越低，与前人[18–19]对红树林植物或落叶园林植物的研究结果并不一致。但全球尺度上，在干热环境中小叶片比大叶片更能适应高温环境[20]。这可能因为叶片面积越大，叶片边界层越厚，阻碍了叶片与外界的热量交换[14]，导致大叶片的温度与周围环境温度解耦。而小叶片可以快速响应环境温度的变化，在高温下小叶片的叶片温度较高，可能需要更高的叶片耐热性以维持正常的生理活动。高的叶片比叶重(LMA)意味着较高的叶片构建成本，可能具有更高的耐热性[24,38]。但本研究并未揭示 LMA 与叶片耐热性之间显著的相关关系，这与对中国元江干热河谷稀树灌丛[39]和热带山地森林植物[40]的研究结果一致，可能与植物受高温和干旱的影响以及多次热浪事件导致叶片耐热性的可塑性变化有关[19,41–42]。

在叶片厚度相关性状方面，本研究表明叶片上表皮厚度与叶片耐热性 T_{50} 之间存在显著正相关关

系，可能是在热浪期间厚的叶上表皮层减少了到达叶肉组织的热量[25,43]，减轻了高温对叶片光系统的损害，从而使植物获得较高的叶片耐热性。另外，本研究结果表明叶片耐热性 T_{crit} 与栅栏海绵组织厚度比(P/S)存在显著负相关关系，这与对红树林植物的研究结果[18]一致。较小的 P/S 有利于植物在高温胁迫中存储水分以保证正常生理活动的进行[44-45]，从而表现出更高的叶片耐热性。虽然有研究指出，高 P/S 的植物在强辐射环境下可以保持较高的光合能力[26]，其光系统更不易受损伤，叶片会具有更高的耐热性。但也有研究认为海绵组织厚度与叶片耐热性之间有显著的正相关关系[46]，即海绵组织越厚，叶片耐热性越高，这意味着在极端高温下，海绵组织在叶片耐热以及植物热适应上可能起到了重要的作用。因此，在未来的研究中还需更加关注高温条件下叶片厚度各组分对植物生理生态的影响，特别是栅栏组织、海绵组织与叶片耐热性的关系。

综上，本研究通过对比 3 类典型树种的叶片受损率、叶片耐热性和结构性状，结果表明热浪下叶片受损率与叶片耐热性存在负相关关系。桑科榕属植物的叶片耐热性较高，因此其叶片受损率较低；而叶片耐热性较低的木兰科植物和蔷薇科植物在热浪下可能会通过改变叶倾角、脱落叶片等适应策略来躲避热胁迫。此外，本研究表明叶片耐热性与叶片面积、叶片上表皮厚度和栅栏海绵组织厚度比存在显著相关关系，这些性状可以作为城市耐热树种的选择指标。本研究有助于深入对自然热浪下 3 类典型树种叶片耐热性与生态适应策略的认识，为城市耐热树种的选择和树木热损伤风险的可预测性方面提供数据支持和理论依据。

参考文献

[1] SHI Z T, JIA G D, ZHOU Y Y, et al. Amplified intensity and duration of heatwaves by concurrent droughts in China [J]. Atmos Res, 2021, 261: 105743. doi: 10.1016/j.atmosres.2021.105743.

[2] PERKINS-KIRKPATRICK S E, LEWIS S C. Increasing trends in regional heatwaves [J]. Nat Commun, 2020, 11(1): 3357. doi: 10.1038/s41467-020-16970-7.

[3] ATKIN O K, TJOELKER M G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature [J]. Trends Plant Sci, 2003, 8(7): 343–351. doi: 10.1016/S1360-1385(03)00136-5.

[4] JORDAN D B, OGREN W L. The CO_2/O_2 specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase-dependence on ribulosebisphosphate concentration, pH and temperature [J]. Planta, 1984, 161(4): 308–313. doi: 10.1007/BF00398720.

[5] MATHUR S, AGRAWAL D, JAJOO A. Photosynthesis: Response to high temperature stress [J]. J Photochem Photobiol B: Biol, 2014, 137: 116–126. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2014.01.010.

[6] ESPERON-RODRIGUEZ M, POWER S A, TJOELKER M G, et al. Contrasting heat tolerance of urban trees to extreme temperatures during heatwaves [J]. Urban For Urban Greening, 2021, 66: 127387. doi: 10.1016/j.ufug.2021.127387.

[7] SANUSI R, LIVESLEY S J. London Plane trees (*Platanus* × *acerifolia*) before, during and after a heatwave: Losing leaves means less cooling benefit [J]. Urban For Urban Greening, 2020, 54: 126746. doi: 10.1016/j.ufug.2020.126746.

[8] MARCHIN R M, ESPERON-RODRIGUEZ M, TJOELKER M G, et al. Crown dieback and mortality of urban trees linked to heatwaves during extreme drought [J]. Sci Total Environ, 2022, 850: 157915. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.157915.

[9] KOLE C. Genomics and Breeding for Climate-Resilient Crops, Vol. 1 Concepts and Strategies [M]. Berlin: Springer, 2013: 285–330. doi: 10.1007/978-3-642-37045-8.

[10] BAKER N R. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo* [J]. Annu Rev Plant Biol, 2008, 59(1): 89–113. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759.

[11] TARVAINEN L, WITTEMANN M, MUJAWAMARIYA M, et al. Handling the heat-photosynthetic thermal stress in tropical trees [J]. New Phytol, 2022, 233(1): 236–250. doi: 10.1111/nph.17809.

[12] KITUDOM N, FAUSET S, ZHOU Y Y, et al. Thermal safety margins of plant leaves across biomes under a heatwave [J]. Sci Total Environ, 2022, 806: 150416. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.150416.

[13] BONGERS F J, SCHMID B, SUN Z K, et al. Growth-trait relationships in subtropical forest are stronger at higher diversity [J]. J Ecol, 2020, 108(1): 256–266. doi: 10.1111/1365-2745.13242.

[14] JONES H G. Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology [M]. 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. doi: 10.1017/CBO9780511845727.

[15] TSEREJ O, FEELEY K J. Variation in leaf temperatures of tropical and subtropical trees are related to leaf thermoregulatory traits and not geographic distributions [J]. Biotropica, 2021, 53(3): 868–878. doi: 10.1111/btp.12919.

[16] SASTRY A, GUHA A, BARUA D. Leaf thermotolerance in dry tropical forest tree species: relationships with leaf traits and effects of drought [J]. AoB Plants, 2017, 10(1): plx070. doi: 10.1093/aobpla/

plx070.

[17] SLOT M, CALA D, ARANDA J, et al. Leaf heat tolerance of 147 tropical forest species varies with elevation and leaf functional traits, but not with phylogeny [J]. Plant Cell Environ, 2021, 44(7): 2414–2427. doi: 10.1111/pce.14060.

[18] LI X, WEN Y, CHEN X, et al. Correlations between photosynthetic heat tolerance and leaf anatomy and climatic niche in Asian mangrove trees [J]. Plant Biol, 2022, 24(6): 960–966. doi: 10.1111/plb.13460.

[19] YUAN J L, CHI T Q, LI Y Y. Leaf photosynthetic thermotolerance in 16 urban tree species and its relationship with leaf morpho-anatomical structure [J]. Chin J Ecol, 2023, 42(7): 1561–1567. [袁家梁, 迟天淇, 李秧秧. 16 种城市园林落叶树种光合耐热性及其与叶形态、解剖结构的关系 [J]. 生态学杂志, 2023, 42(7): 1561–1567. doi: 10.13292/j.1000-4890.202307.012]

[20] WRIGHT I J, DONG N, MAIRE V, et al. Global climatic drivers of leaf size [J]. Science, 2017, 357(6354): 917–921. doi: 10.1126/science.aal4760.

[21] LEIGH A, SEVANTO S, BALL M C, et al. Do thick leaves avoid thermal damage in critically low wind speeds? [J]. New Phytol, 2012, 194(2): 477–487. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04058.x.

[22] GODOY O, DE LEMOS-FILHO J P, VALLADARES F. Invasive species can handle higher leaf temperature under water stress than Mediterranean natives [J]. Environ Exp Bot, 2011, 71(2): 207–214. doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.12.001.

[23] CURTIS E M, LEIGH A, RAYBURG S. Relationships among leaf traits of Australian arid zone plants: Alternative modes of thermal protection [J]. Aust J Bot, 2012, 60(6): 471–483. doi: 10.1071/BT11284.

[24] DRAKE J E, TJOELKER M G, VÅRHAMMAR A, et al. Trees tolerate an extreme heatwave *via* sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance [J]. Glob Change Biol, 2018, 24(6): 2390–2402. doi: 10.1111/gcb.14037.

[25] WANG X J. Plant Physiology [M]. 8th ed. Beijing: Higher Education Press, 2019: 336–337. [王小菁. 植物生理学 [M]. 第 8 版. 北京: 高等教育出版社, 2019：336-337.]

[26] GONZALEZ-PALEO L, RAVETTA D A. Relationship between photosynthetic rate, water use and leaf structure in desert annual and perennial forbs differing in their growth [J]. Photosynthetica, 2018, 56(4): 1177–1187. doi: 10.1007/s11099-018-0810-z.

[27] APARECIDO L M T, WOO S, SUAZO C, et al. High water use in desert plants exposed to extreme heat [J]. Ecol Lett, 2020, 23(8): 1189–1200. doi: 10.1111/ele.13516.

[28] REHSCHUH R, RUEHR N K. Diverging responses of water and carbon relations during and after heat and hot drought stress in *Pinus sylvestris* [J]. Tree Physiol, 2022, 42(8): 1532–1548. doi: 10.1093/treephys/tpab141.

[29] TESKEY R, WERTIN T, BAUWERAERTS I, et al. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events [J]. Plant Cell Environ, 2015, 38(9): 1699–1712. doi: 10.1111/pce.12417.

[30] SUN B, WANG H J, HUANG Y Y, et al. Characteristics and causes of the hot-dry climate anomalies in China during summer of 2022 [J]. Trans Atmos Sci, 2023, 46(1): 1–8. [孙博, 王会军, 黄艳艳, 等. 2022 年夏季中国高温干旱气候特征及成因探讨 [J]. 大气科学学报, 2023, 46(1): 1–8. doi: 10.13878/j.cnki.dqkxxb.20220916003.]

[31] R Core Team. R: A language and environment for statistical computing [EB/OL]. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2023. https://www.R-project.org/.

[32] DOUGHTY C E, KEANY J M, WIEBE B C, et al. Tropical forests are approaching critical temperature thresholds [J]. Nature, 2023, 621(7977): 105–111. doi: 10.1038/s41586-023-06391-z.

[33] ZHU L Q, WANG Y, ZHAO L J, et al. Quantitative analysis on leaf anatomical structures and their stress resistance of eight *Ficus* species [J]. Guangxi Sci, 2012, 19(1): 88–92. [朱栗琼, 王勇, 招礼军, 等. 8 种榕属植物叶片解剖构造及抗逆性的数量分析 [J]. 广西科学, 2012, 19(1): 88–92. doi: 10.13656/j.cnki.gxkx.2012.01.023.]

[34] MARCHIN R M, BACKES D, OSSOLA A, et al. Extreme heat increases stomatal conductance and drought-induced mortality risk in vulnerable plant species [J]. Global Change Biol, 2022, 28(3): 1133–1146. doi: 10.1111/gcb.15976.

[35] PEREZ T M, FEELEY K J. Photosynthetic heat tolerances and extreme leaf temperatures [J]. Funct Ecol, 2020, 34(11): 2236–2245. doi: 10.1111/1365-2435.13658.

[36] BLASINI D E, KOEPKE D F, BUSH S E, et al. Tradeoffs between leaf cooling and hydraulic safety in a dominant arid land riparian tree species [J]. Plant Cell Environ, 2022, 45(6): 1664–1681. doi: 10.1111/pce.14292.

[37] LUJÁN R, LLEDÍAS F, MARTÍNEZ L M, et al. Small heat-shock proteins and leaf cooling capacity account for the unusual heat tolerance of the central spike leaves in *Agave tequilana* var. *weber* [J]. Plant Cell Environ, 2009, 32(12): 1791–1803. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02035.x.

[38] SASTRY A, BARUA D. Leaf thermotolerance in tropical trees from a seasonally dry climate varies along the slow-fast resource acquisition spectrum [J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 11246. doi: 10.1038/s41598-017-11343-5.

[39] ZHANG J L, POORTER L, HAO G Y, et al. Photosynthetic thermoto-

lerance of woody savanna species in China is correlated with leaf life span [J]. Ann Bot, 2012, 110(5): 1027–1033. doi: 10.1093/aob/mcs172.

[40] SLOT M, WINTER K. *In situ* temperature response of photosynthesis of 42 tree and liana species in the canopy of two Panamanian lowland tropical forests with contrasting rainfall regimes [J]. New Phytol, 2017, 214(3): 1103–1117. doi: 10.1111/nph.14469.

[41] AHRENS C W, CHALLIS A, BYRNE M, et al. Repeated extreme heatwaves result in higher leaf thermal tolerances and greater safety margins [J]. New Phytol, 2021, 232(3): 1212–1225. doi: 10.1111/nph.17640.

[42] KULLBERG A T, FEELEY K J. Limited acclimation of leaf traits and leaf temperatures in a subtropical urban heat island [J]. Tree Physiol, 2022, 42(11): 2266–2281. doi: 10.1093/treephys/tpac066.

[43] KRÖBER W, HEKLAU H, BRUELHEIDE H. Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits [J]. Plant Biol, 2015, 17(2): 373–383. doi: 10.1111/plb.12250.

[44] LEIGH A, SEVANTO S, CLOSE J D, et al. The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: Does theory hold up under natural conditions? [J]. Plant Cell Environ, 2017, 40(2): 237–248. doi: 10.1111/pce.12857.

[45] LIN H, CHEN Y J, ZHANG H L, et al. Stronger cooling effects of transpiration and leaf physical traits of plants from a hot dry habitat than from a hot wet habitat [J]. Funct Ecol, 2017, 31(12): 2202–2211. doi: 10.1111/1365-2435.12923.

[46] ZHANG H P, NING Q R, LI Q, et al. Contrasting heat tolerance of evergreen and deciduous urban woody species during heat waves [J]. Funct Ecol, 2024, 38(7): 1649–1660. doi: 10.1111/1365-2435.14562.