

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190079

干旱胁迫环境中黄栌叶功能性状变异与 产地地理-气候因子的关系

李金航 朱济友 Catherine Mhae B. Jandug 赵凯 徐程扬
(北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 干旱、半干旱地区森林培育和森林生态系统
国家林业局重点实验室, 北京林业大学城市林业研究中心, 北京 100083)

摘要:【目的】分析持续干旱胁迫环境中不同产地黄栌幼苗叶功能性状的变异规律及差异, 并探究产地地理-气候因子对叶功能性状变异的影响。【方法】采用田间模拟试验方法, 选取来自 5 个产地的黄栌 1 年生幼苗作为供试材料, 设置对照(CK, 土壤田间持水量的 75%~80%)、中度胁迫(MS, 土壤田间持水量的 55%~65%)和重度胁迫(SS, 土壤田间持水量的 35%~45%)3 个土壤水分含量梯度, 分析干旱胁迫、产地及其二者的交互作用对叶功能性状的影响, 并结合主成分分析(PCA)和冗余分析(RDA)分别研究产地分布与地理-气候因子的关系以及产地地理-气候因子对叶功能性状变异程度(TVD)的影响。【结果】(1)干旱胁迫对幼苗叶功能性状均具有显著影响, 其中, SS 环境中, 叶绿素含量(LChI)、叶相对含水量(RWC)、比叶面积(SLA)和叶片面积比例(LAR)分别比对照低 17.61%($P < 0.001$)、3.71%($P < 0.001$)、10.89%($P = 0.002$)和 17.22%($P = 0.001$), 叶干物质含量(LDMC)、叶组织密度(LD)分别比对照高 9.04%($P < 0.001$)和 14.52%($P = 0.009$)。(2)黄栌叶功能性状之间的相关性在干旱胁迫环境中具有增强的趋势。其中, SLA 与 LDMC 和 LD 均呈极显著($P < 0.01$)的负相关关系, LDMC 和 LD 之间具有极显著($P < 0.01$)的正相关关系, RWC 与 LChI($P < 0.01$)、SLA($P < 0.01$)和 LAR($P < 0.05$)呈极显著或显著的正相关关系。(3)干旱胁迫环境中不同产地叶功能性状具有显著差异。MS 处理时, SLA($P = 0.002$)、LChI($P = 0.025$)和 LD($P = 0.026$)在产地间具有显著差异; SS 处理时, LChI($P < 0.001$)、LAR($P < 0.001$)和 RWC($P = 0.005$)存在显著的产地差异。(4)来自北京延庆区幼苗的叶功能性状平均变异程度(所有性状变异程度的平均值)最大, 为 17.57%, 而来自山西运城绛县幼苗的最小, 为 6.97%。(5)经 RDA 筛选, 最干燥月份降水量(DMP, $P = 0.002$)、生长季月降水量平均差(GSPD, $P = 0.008$)、最热月份的最高气温(WMT, $P = 0.016$)和年平均降水量(ANP, $P = 0.036$)对幼苗叶功能性状变异程度影响显著, 其中, DMP 与所有性状的变异程度之间均具有不同程度的负相关关系, 但与 LDMC 和 LD 变异程度之间的负相关性更为显著, GSPD 和 ANP 与 SLA 和 LAR 变异程度的负相关性较为显著, WMT 与 LChI 变异程度的正相关性极为密切。【结论】黄栌叶功能性状在不同干旱胁迫环境中、不同产地间均具有显著差异。产地气候(尤其是 DMP、GSPD、WMT 和 ANP)是导致干旱逆境中不同产地黄栌叶功能性状发生遗传变异的重要原因。5 产地中, 山西运城绛县的 DMP 最高, GSPD 和 ANP 较为适宜, WMT 较低, 且来自该产地的黄栌叶功能性状在干旱胁迫中的平均变异程度最小, 因此较适合引种至华北地区的干旱区域。

关键词: 黄栌; 叶功能性状; 地理-气候因子; 干旱胁迫; 产地

中图分类号: S793.9 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522-(2020)02-0001-11

引文格式: 李金航, 朱济友, Catherine Mhae B. Jandug, 等. 干旱胁迫环境中黄栌叶功能性状变异与产地地理-气候因子的关系 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(2):1-11. Li Jinhang, Zhu Jiyou, Catherine Mhae B. Jandug, et al. Relationship between leaf functional trait variation of *Cotinus coggygria* and location geographical-climatic factors under drought stress [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(2): 1-11.

收稿日期: 2019-02-25 修回日期: 2019-05-05

基金项目: 北京市教委科学研究与研究生培养共建项目。

第一作者: 李金航。主要研究方向: 树木生理生态。Email: ljhbju@163.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。

责任作者: 徐程扬, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 城市林业, 生态林与城市森林培育理论与技术。Email: cyxu@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

Relationship between leaf functional trait variation of *Cotinus coggygia* and location geographical-climatic factors under drought stress

Li Jinhang Zhu Jiyou Catherine Mhae B. Jandug Zhao Kai Xu Chengyang

(Key Laboratory for Forest Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Key Laboratory for Silviculture and Forest Ecosystem in Arid and Semi-arid Areas of State Forestry Administration, Research Center for Urban Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] This study aims to identify leaf functional variation patterns and differences of *Cotinus coggygia* seedlings from different locations and to analyse the influences of different geographic-climatic factors on leaf functional variations under continuous drought environment. [Method] A standard continuous drought stress experiment was carried out using one-year-old *C. coggygia* seedlings from five different locations within China. Three levels of water regimes were set: control (CK, 75% ~ 80% of soil field capacity), moderate stress (MS, 55% ~ 65% of soil field capacity) and severe stress (SS, 35% ~ 45% of soil field capacity). ANOVA was used to identify the effects of drought, location and their interaction on leaf functional traits. On the other hand, the principal component analysis (PCA) and the redundancy analysis (RDA) were used to measure the relationship between location distribution of the species and the geographical-climatic factors and the influences of geographical-climatic conditions on leaf functional trait variation degree (TVD), respectively. [Result] (1) Drought stress had significant effects on all the leaf functional traits. Seedlings under SS had lower leaf function traits in terms of leaf chlorophyll content (LChl, 17.61%, $P < 0.001$), relative water content (RWC, 3.71%, $P < 0.001$), specific leaf area (SLA, 10.89%, $P = 0.002$), and leaf area ratio (LAR, 17.22%, $P = 0.001$) compared to the seedlings under CK. However, seedlings under SS had higher leaf dry matter content (LDMC) and leaf density (LD) than control by 9.04% ($P < 0.001$) and 14.52% ($P = 0.009$), respectively. (2) Correlations among leaf functional traits became stronger in drought environment, which showed that SLA had significantly ($P < 0.01$) negative links with LDMC and LD, LDMC and LD had a significant ($P < 0.01$) and positive relation, and RWC had significantly positive correlations with LChl ($P < 0.01$), SLA ($P < 0.01$) and LAR ($P < 0.05$). (3) The leaf functional traits showed significant differences among *C. coggygia* locations under drought treatments. SLA ($P = 0.002$), LChl ($P = 0.025$) and LD ($P = 0.026$) were significantly different under MS treatment, and LChl ($P < 0.001$), LAR ($P < 0.001$) and RWC ($P = 0.005$) were significantly different under SS treatment. (4) Among the five different locations, *C. coggygia* seedlings from Yanqing County in Beijing had the highest average trait variation degree (the mean values of all trait variation degrees) of 17.57%, while the lowest was from Jiang County of Yuncheng City in Shanxi Province of 6.97%. (5) After the screening of RDA, precipitation of the driest month (DMP, $P = 0.002$), growing season mean monthly precipitation difference (GSPD, $P = 0.008$), Max. temperature of the warmest month (WMT, $P = 0.016$) and average annual precipitation (ANP, $P = 0.036$) had significant effects on leaf functional trait variation degree. Particularly, DMP had negative relationships with all trait variation degree, but had more significantly negative correlations with the variation degree of LDMC and LD. GSPD and ANP had significantly negative correlations with the variation degree of SLA and LAR. WMT was closer to the variation degree of LChl. [Conclusion] Significant differences were found for leaf functional traits of *C. coggygia* among different drought treatments and different locations. The local climate (especially DMP, GSPD, WMT and ANP) was the main cause of leaf functional trait variation of *C. coggygia* from different locations under drought stress. Among seedlings from the five locations explored in our study, seedlings from Jiang County of Yuncheng City in Shanxi Province were more suitable to be introduced to the arid areas in northern China, as a result of a relatively high DMP, a proper GSPD and ANP, a relatively low WMT, and a low average leaf functional trait variation degree under drought stress.

Key words: *Cotinus coggygia*; leaf functional trait; geographical-climatic factor; drought stress; location

叶片是植物对非生物胁迫响应最敏感的器官之一^[1-2],与光能资源的捕获和转化,物质能量的生产、积累和利用关系密切^[3-4]。叶功能性状(leaf functional traits, LFTs)是联系植物叶片与外界环境的纽带,也是影响生态系统过程和功能的重要表征^[5],易受气温、降水等环境因素的影响^[6-7]。叶功能性状及其相互关系对环境改变所表现出的可塑性变化,是植物在长期进化与演变过程中,与生长环境相互作用,逐渐形成适应环境策略的表现^[4],将直接改变植物的形态、生理、生化代谢、发育机制等,能够最大程度地削减由逆境导致的不利影响^[5,8],进而影响植物的生存繁衍^[8-9],是植物应对异质环境的重要策略^[10]。

黄栌(*Cotinus coggyria*)漆树科(Anacardiaceae)黄栌属(*Cotinus*)落叶灌木或小乔木,又名“烟树”(smoke tree),是华北地区著名的园林绿化彩叶树种^[11]和优良的荒山造林先锋树种^[12-13]。黄栌分布范围较广,主要分布于北京、河北、山东、湖北、四川等地。黄栌对不同生境表现出较强的适应能力,具备耐酸碱、耐盐、抗旱抗寒等特性^[14-15],对于干旱半干旱区的植被景观构建以及土壤环境改良具有一定的生态效益。然而,前期研究发现,在全球气候变暖大背景下,黄栌的生长发育受到干旱的明显抑制,不同产地黄栌苗木的根系形态特征^[16]和叶片光合速率^[17]等对持续干旱胁迫环境的响应具有显著差异,说明黄栌产地间存在地理遗传分化^[18],这是各产地黄栌长期适应地区气候的结果,是因原产地地理环境差异而导致的种内遗传性变异^[19-21]。

水分是干旱半干旱地区限制植物生长发育的关键因素^[22],也是影响植物功能性状的最为显著的环境因子之一^[10]。华北地区地处全年降水量较少的干旱半干旱地带,对全球气候变暖反应敏感^[23],数年来干旱灾害频发^[24],也已成为我国增温最为明显的区域以及显著干化的区域之一^[23,25]。所以,揭示影响干旱逆境中黄栌苗木叶片适应性变化的关键地理-气候因子,筛选适合的黄栌种苗来源,对于华北地区应对未来气候至关重要。鉴于此,本文在北方黄栌分布区内,收集具有代表性的 5 个产地的地理气候特征资料,以水分亏缺条件中叶片功能性状的变异程度为切入点,探讨持续干旱胁迫环境中黄栌叶功能性状的变化趋势及其变异程度的产地差异,对叶功能性状变异具有显著影响的产地地理-气候因子,以期为华北地区黄栌科学合理引种奠定理论基础。

1 研究地概况与研究方法

1.1 试验地概况

试验地设置在北京市海淀区西北郊北安河乡境

内北京林业大学的普昭院实验苗圃基地(39°54' N、116°28' E)。该区域属典型的暖温带半湿润大陆性季风气候,年平均气温 12.1 °C,年平均最高气温 39.7 °C,年平均最低气温-19.6 °C,≥ 10 °C 有效积温 4 200 °C 左右。年均降雨量 644 mm,其中 7—9 月份的降水量占全年降水量的 70% 以上。年平均日照时数 2 769 h,植物生长期 222 d,无霜期 180 d。试验区土壤属山地淤积母质淋溶褐土,pH 约 7.6,土壤有机质含量 1.66%~1.96%,全氮、速效磷、速效钾含量分别为 770、5.4、180 mg/kg。

1.2 试验材料

供试材料为来自 5 个不同产地的黄栌 1 年生实生苗:北京延庆区(L1,苗高:32.99 cm,地径:4.08 mm)、河北石家庄赞皇县(L2,苗高:35.89 cm,地径:4.54 mm)、山东泰安高新区(L3,苗高:32.12 cm,地径:3.97 mm)、山西运城绛县(L4,苗高:34.17 cm,地径:4.15 mm)和河南三门峡陕州区(L5,苗高:33.24 cm,地径:4.27 mm),产地地理位置及气候条件(数据来源:国家气象局气象信息中心,<http://data.cma.cn/>)见表 1。

于 2013 年 12 月,对在各产地林业站采集的野生黄栌种子消毒后进行层积催芽处理,2014 年 2 月,将萌发的种子播至苗圃温室育苗穴盘,2014 年 4 月,将生长良好且相对一致(苗高 10±2 cm)的黄栌幼苗移栽至苗圃基地试验大田内,缓苗期后,每隔 5~7 d 对幼苗进行充分灌溉,使土壤含水量维持在田间持水量附近。

1.3 持续干旱胁迫处理

于 2014 年 6 月 15 日起对 5 产地黄栌幼苗进行为期 90 d 的持续干旱胁迫处理,根据预试验结果,设置 3 个水分梯度:对照(CK,土壤田间持水量的 75%~80%)、中度胁迫(MS,土壤田间持水量的 55%~65%)和重度胁迫(SS,土壤田间持水量的 35%~45%)等 3 个土壤水分含量梯度。干旱胁迫处理前充足浇水 3 d,使土壤含水量达到田间持水量的 80% 以上,此后每天傍晚根据预试验土壤水分蒸发散失情况,并结合称重法进行定量补水,以确保各处理土壤水分含量保持在 3 个水分梯度水平。试验区面积 432 m²(24 m×18 m),每个水分处理面积 144 m²,幼苗按株行距 1.5 m×1.5 m 进行栽植,共栽植 180 株(各处理每个产地 12 株,每个产地共计 36 株),试验区周围设置保护行,3 个水分处理在试验区内随机布局,5 产地幼苗在各干旱处理地块内随机排列。在试验区搭建遮雨棚,遮雨棚主体材料为不锈钢架与硬质透明塑料布,晴朗时分将塑料布卷起,阴雨天气则迅速展开塑料布以防外界雨水干

表1 黄栌5产地地理位置及气候特征

Tab. 1 Geographic locations and climatic characteristics of the five *C. coggygia* locations

产地 Location	产地 编号 Location code	纬度 Latitude	经度 Longitude	年平均 降水量 Average annual precipitation/ mm	生长季平均 降水量 Mean precipitation in growing season/mm	最湿润月份 降水量 Precipitation of the wettest month/mm	最干燥月份 降水量 Precipitation of the driest month/mm	生长季月降水 量平均差 Mean monthly precipitation difference in growing season/mm
北京延庆区 Yanqing District in Beijing	L1	40°21'00"N	116°01'12"E	435	427.6	122.5	2.0	19.2
河北石家庄赞皇县 Zanhuang County of Shijiazhuang City in Hebei Province	L2	37°39'00"N	114°22'48"E	508.9	497.6	123.2	2.6	28.8
山东泰安高新区 Gaoxin District of Tai'an City in Shandong Province	L3	30°04'12"N	117°10'12"E	686.5	664	205.9	5.3	37.6
山西运城绛县 Jiang County of Yuncheng City in Shanxi Province	L4	35°28'48"N	111°34'12"E	573.5	550.5	108.6	6.3	28.3
河南三门峡陕州区 Shanzhou District of Sanmenxia City in Henan Province	L5	34°43'12"N	111°06'00"E	549.6	532.1	107.2	4.8	27.0

产地 Location	产地 编号 Location code	平均相 对湿度 Mean relative humidity/%	年平均气温 Average annual temperature/°C	生长季平 均气温 Mean temperature in growing season/°C	生长季平均 气温日较差 Mean daily temperature difference in growing season/°C	最热月份 的最高气温 Max. temperature of the warmest month/°C	最冷月份 的最低气温 Min. temperature of the coldest month/°C
北京延庆区 Yanqing District in Beijing	L1	55	9.7	14.7	11.9	39.2	-26.2
河北石家庄赞皇县 Zanhuang County of Shijiazhuang City in Hebei Province	L2	60	13.6	18.2	11.1	43.4	-16.2
山东泰安高新区 Gaoxin District of Tai'an City in Shandong Province	L3	66	13.3	17.7	11.2	42.1	-20.7
山西运城绛县 Jiang County of Yuncheng City in Shanxi Province	L4	61	11.9	16.3	10.2	39.4	-20.5
河南三门峡陕州区 Shanzhou District of Sanmenxia City in Henan Province	L5	61	14.4	18.6	10.3	41.4	-12.8

扰。每个水分梯度之间以及试验区四周用 PVC 板材隔开, 以免不同水分处理之间、试验区以内和试验区以外之间土壤水分的相互影响。

1.4 叶功能性状的测定与计算

于胁迫第 90 d, 在各水分处理不同产地植株的中上部, 随机选取 3 片成熟鲜叶剪去叶柄, 迅速在电子天平(精度 0.000 1 g)上称取叶片鲜质量后, 利用游标卡尺(精度 0.01 mm)测量叶片同侧沿主叶脉方向上、中、下 3 个部位的厚度(避开主叶脉), 取 3 个部位的平均值作为单叶厚度, 随后将其置于 5 °C 黑暗环境中浸泡 12 h 后, 称取叶饱和鲜质量, 放入 105 °C 烘箱中杀青, 并在 65 °C 下烘至恒质量, 称取叶干质量。烘干前, 利用 Epson Expression 1680 扫描仪

和 WinRhizo Pro 2004a 分析软件(Regent Instruments Inc., Canada)扫描并测定叶面积。叶相对含水量(relative water content, RWC) = (叶鲜质量 - 叶干质量)/(叶饱和鲜质量 - 叶干质量) × 100, %^[26]; 叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC) = 叶干质量/叶饱和鲜质量, g/g; 叶组织密度(leaf density, LD) = 叶干质量/(叶面积 × 叶厚度), g/cm³; 比叶面积(specific leaf area, SLA) = 叶面积/叶干质量, cm²/g^[27]。

在每个水分处理中, 每个产地随机选取 3 株幼苗进行整株收获, 测定全株叶面积, 将植物样品装于牛皮纸信封内, 置于 65 °C 下烘至恒质量, 并用电子天平称其质量, 测得干质量和整株干质量。叶面积

比例(leaf area ratio, LAR) = 植株总叶面积/植株总干质量, cm^2/g ^[28]。

叶绿素含量(leaf chlorophyll content, LChl, mg/g)采用乙醇-丙酮 1:1 浸提法进行测定^[27]。

1.5 数据分析

利用 Origin 9.1 完成柱形图的绘制, 并进行差异显著性检验(显著性水平 $\alpha = 0.05$): 首先采用双因素方差分析方法(Two-way ANOVA)探究干旱胁迫、产地及其二者的交互作用对叶功能性状的影响, 然后采用 LSD 法对差异显著($P \leq 0.05$)的性状进行多重比较。在 SPSS 25.0 中分析黄栌叶功能性状之间的 Pearson 相关系数。

利用 Canoco for Windows 软件进行产地分布与地理-气候因子之间关系的主成分分析(PCA)。

为筛选对黄栌叶功能性状变异具有显著影响的地理-气候变量, 利用 Canoco for Windows 软件的预选模块(the forward selection of the environmental variables)进行分析, 将筛选后的地理-气候主导变量进行后续的 RDA(redundancy analysis)排序, 以了解其对性状变异程度的独立解释量和贡献率, 期间利用 499 次蒙特卡洛置换检验(Monte Carlo permutation test)对地理-气候变量的显著性进行检验。

叶功能性状的变异程度(trait variation degree, TVD) = (性状的最大平均值 - 性状的最小平均值)/性状的最大平均值 $\times 100$ ^[29]。

2 结果与分析

2.1 持续干旱胁迫、产地及其交互作用对叶功能性状的影响

干旱胁迫对所有叶功能性状均产生显著影响, 尤其对幼苗的叶绿素含量(LChl)、叶相对含水量(RWC)、叶干物质含量(LDMC)和叶面积比例(LAR)具有极显著影响($P < 0.001$), 产地对 LChl ($P < 0.001$)、RWC($P < 0.01$)、LAR($P < 0.01$)和比叶面积(SLA)($P < 0.05$)具有显著影响, 而二者的交互作用对 RWC($P < 0.01$)、LAR($P < 0.01$)和 SLA($P < 0.05$)具有显著影响。根据 F 值, 干旱胁迫、产地及二者的交互作用对不同叶功能性状的影响程度大小不一, 干旱胁迫对所有性状的作用均强于产地及二者的交互作用(表 2)。具体地, 干旱胁迫和产地对 LChl 的作用均较强烈, 且远大于二者的交互作用; 干旱胁迫对 LDMC 和 RWC 的影响远大于产地和二者的交互作用; 干旱胁迫、产地及其交互作用对 LAR、SLA 和叶组织密度(LD)的影响程度相差不大(表 2)。

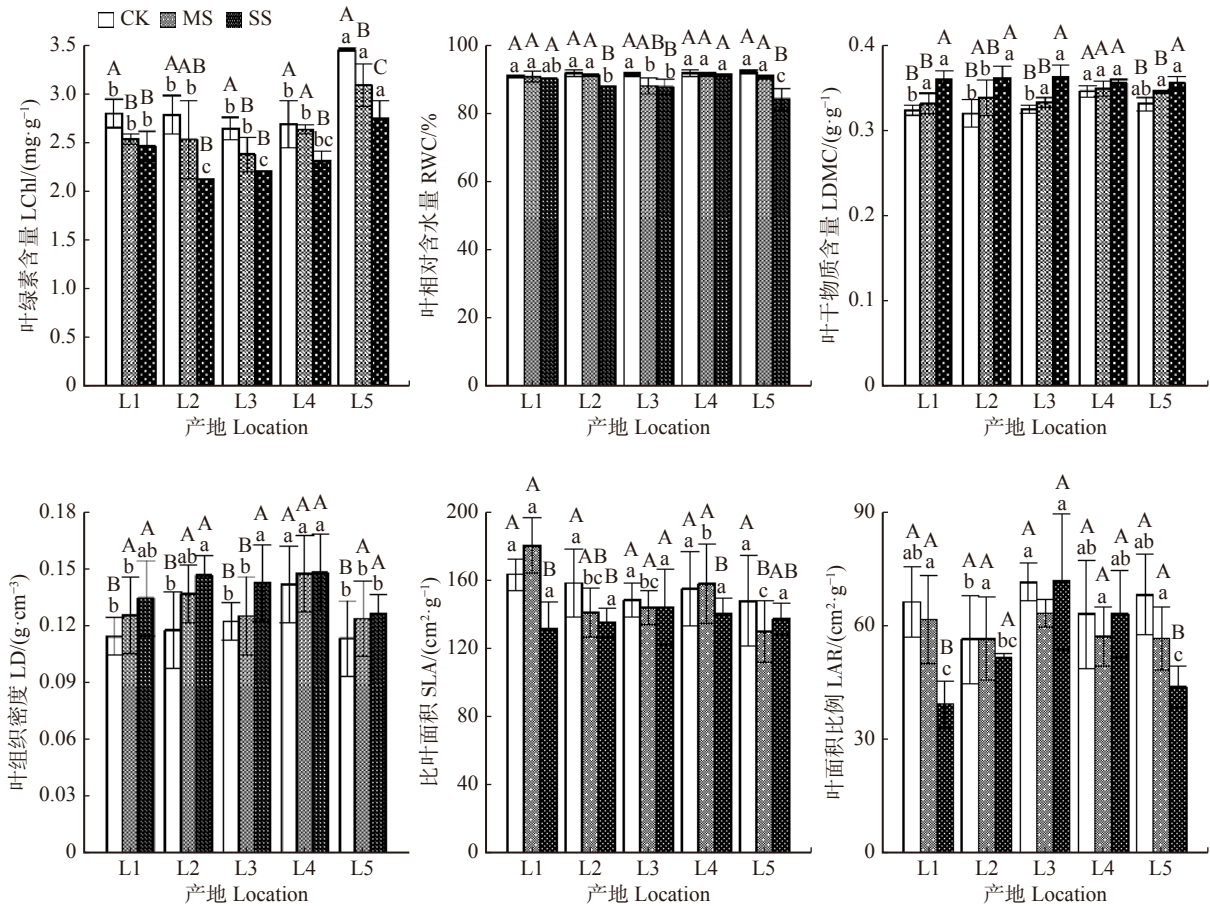
表 2 干旱胁迫、产地及其交互作用对黄栌幼苗叶功能性状影响的方差分析

Tab. 2 ANOVA of the influences of drought stress and location on the leaf functional traits of *C. coggygia* seedlings

变异来源 Source of variation	df	叶绿素含量 Leaf chlorophyll content (LChl)		叶相对含水量 Relative water content (RWC)		叶干物质含量 Leaf dry matter content (LDMC)	
		F	P	F	P	F	P
干旱胁迫 Drought stress	2	32.43	0.000	26.10	0.000	30.53	0.000
产地 Location	4	22.64	0.000	5.83	0.001	1.82	0.152
干旱胁迫 \times 产地 Drought stress \times location	8	1.01	0.449	5.34	0.003	1.35	0.258
变异来源 Source of variation	df	叶组织密度 Leaf density (LD)		比叶面积 Specific leaf area (SLA)		叶面积比例 Leaf area ratio (LAR)	
		F	P	F	P	F	P
干旱胁迫 Drought stress	2	3.79	0.034	7.01	0.002	7.98	0.000
产地 Location	4	2.62	0.055	3.01	0.025	5.17	0.001
干旱胁迫 \times 产地 Drought stress \times location	8	1.22	0.346	2.47	0.022	3.04	0.006

LChl、RWC、SLA 和 LAR 均随胁迫程度的加剧而显著降低, 而 LDMC 和 LD 则显著上升(图 1)。MS 和 SS 处理时, LChl、RWC、SLA 和 LAR 分别比 CK 低 8.41% ($P = 0.034$) 和 17.61% ($P < 0.001$), 1.30% ($P = 0.106$) 和 3.71% ($P < 0.001$), 2.53% ($P = 0.464$) 和 10.89% ($P = 0.002$), 9.25% ($P = 0.080$) 和 17.22% ($P = 0.001$), LDMC 和 LD 则分别比 CK 高 3.09% ($P = 0.018$) 和 9.04% ($P < 0.001$), 8.07% ($P = 0.136$) 和 14.52% ($P = 0.009$)。

不同产地黄栌的叶功能性状对水分处理响应的敏感性存在差异(图 1)。各产地幼苗的 LChl 和 RWC 均随胁迫程度的加剧而逐渐降低, LDMC 和 LD 则随胁迫程度的加剧而显著增加, 而 SLA 和 LAR 的变化趋势不一。L3($P = 0.012$)、L4($P = 0.047$) 和 L5($P = 0.005$) 的 LChl, L2($P < 0.001$) 和 L5($P = 0.004$) 的 RWC, L1($P = 0.010$)、L3($P = 0.007$) 和 L5($P = 0.009$) 的 LD, L1 的 SLA($P < 0.001$), 以及 L1($P = 0.001$) 和 L5($P = 0.002$) 的 LAR 在不同处理



采用 LSD 检验, 在 $\alpha = 0.05$ 水平上执行单因素方差分析, 误差棒代表标准差。大写字母表示同一产地不同水分处理之间的差异显著性, 小写字母则表示同一水分处理时产地之间的差异显著性。One-way ANOVA was performed with Fisher LSD-test at $P < 0.05$ level. The error bars represent error of means. The capital letters indicate differences between water treatments in one location and the lowercase letters indicate differences among locations under the same treatment.

图1 不同产地黄栌幼苗叶功能性状对持续干旱胁迫的响应

Fig. 1 Responses of leaf functional traits of *C. coggyria* seedlings from different locations to continuous drought stress

之间具有显著差异。

相同水分处理时, 5 产地的叶功能性状有所不同 (图 1)。CK 环境中, LChl ($P < 0.001$)、LD ($P = 0.016$) 和 LDMC ($P = 0.036$) 在产地间存在显著差异, L5 的 LChl 显著高于其他产地, L4 的 LD 和 LDMC 在 5 产地中均为最高。MS 环境中, SLA ($P = 0.002$)、LChl ($P = 0.025$) 和 LD ($P = 0.026$) 在不同产地之间具有显著差异, 其中, L1 的 SLA 和 L5 的 LChl 显著高于其他产地, L4 的 LD 为最高, 但与 L2 之间差异不显著。SS 环境中, LChl ($P < 0.001$)、LAR ($P < 0.001$) 和 RWC ($P = 0.005$) 存在显著的产地差异, 其中, L5 的 LChl 显著高于其他产地, L3 的 LAR 为最高, 但与 L4 之间无显著差异, L4 的 RWC 和 LD 在 5 产地中均为最高。

2.2 叶功能性状之间的相关关系

相较水分充足的环境, 干旱胁迫处理时, 黄栌幼苗叶功能性状之间的相关性具有增强的趋势 (表 3)。其中, LChl 与 LDMC 和 LD 之间呈极显著负相关 ($P < 0.01$); RWC 与 LDMC 和 LD 呈极显著 ($P <$

0.01) 负相关, 与 LChl ($P < 0.01$)、SLA ($P < 0.01$) 和 LAR ($P < 0.05$) 呈显著或极显著正相关; LDMC 与 LD 之间呈极显著的正相关关系 ($P < 0.01$); LDMC 和 LD 均与 SLA 和 LAR 呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。

2.3 产地分布与地理-气候因子的关系

对所研究产地的地理-气候因子进行主成分分析 (PCA), 第 1 主成分 PC1 (57.42%) 和第 2 主成分 PC2 (25.87%) 共计解释了总环境变异的 83.29% (图 2), 由此可知, 前两轴能够有效反映产地与地理-气候因子的关系, 并且主要由第 1 排序轴 PC1 决定。

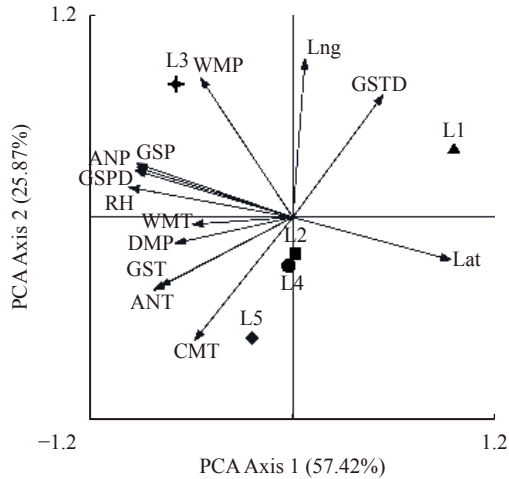
纬度 (Lat) 与 PC1 呈正相关, 平均相对湿度 (RH)、生长季降水量平均差 (GSPD)、年平均降水量 (ANP)、生长季平均降水量 (GSP)、最热月份的最高气温 (WMT)、最干燥月份降水量 (DMP)、生长季平均气温 (GST) 和年平均气温 (ANT) 与 PC1 呈负相关; 经度 (Lng)、生长季平均气温日较差 (GSTD) 和最湿润月份降水量 (WMP) 与 PC2 呈正相关, 最冷月份的最低气温 (CMT) 与 PC2 呈负相关 (图 2)。本文选取与 PC1 和 PC2 相关关系相对紧密且对 PC1 和

表 3 水分充足环境和干旱胁迫环境中黄栌幼苗叶功能性状之间的 Pearson 相关系数

Tab. 3 Pearson's correlation coefficients among leaf functional traits of *C. coggygia* in well-irrigated and drought stress environments

叶功能性状 Leaf functional trait	叶绿素含量 Lchl	叶相对含水量 RWC	叶干物质含量 LDMC	叶组织密度 LD	比叶面积 SLA
对照处理 CK					
叶相对含水量 RWC	0.353				
叶干物质含量 LDMC	-0.037	-0.102			
叶组织密度 LD	-0.357	-0.312	0.286		
比叶面积 SLA	0.140	0.017	-0.080	-0.227	
叶面积比例 LAR	0.185	0.220	-0.111	-0.019	0.194
干旱胁迫 Drought stress					
叶相对含水量 RWC	0.316**				
叶干物质含量 LDMC	-0.424**	-0.455**			
叶组织密度 LD	-0.481**	-0.321**	0.467**		
比叶面积 SLA	0.102	0.337**	-0.398**	-0.325**	
叶面积比例 LAR	0.102	0.280*	-0.320**	-0.330**	0.371**

注: **表示 $P < 0.01$, *表示 $P < 0.05$ 。Notes: ** and * represent $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively.



Lat. 纬度 Latitude; Lng. 经度 Longitude; ANP. 年平均降水量 Average annual precipitation; GSP. 生长季平均降水量 Growing season precipitation; WMP. 最湿润月份降水量 Precipitation of the wettest month; DMP. 最干燥月份降水量 Precipitation of the driest month; GSPD. 生长季月降水量平均差 Growing season mean monthly precipitation difference; RH. 平均相对湿度 Mean relative humidity; ANT. 年平均气温 Average annual temperature; GST. 生长季平均气温 Mean temperature in growing season; GSTD. 生长季平均气温日较差 Mean daily temperature difference in growing season; WMT. 最热月份的最高气温 Max. temperature of the warmest month; CMT. 最冷月份的最低气温 Min. temperature of the coldest month

图 2 产地分布与地理-气候因子的关系

Fig. 2 Relationship between location distribution and geographical-climatic factors

PC2 贡献相对较大的因子, 即: Lat、Lng、ANP、GSP、GSPD、DMP、RH、ANT、GST 和 WMT, 探讨其对黄栌叶功能性状变异的影响。

2.4 叶功能性状的变异程度

黄栌幼苗叶功能性状在干旱逆境中的平均

TVD(5 产地的平均值)从大到小依次为: LAR (21.23%) > Lchl(15.48%) > SLA(13.56%) > LD (12.67%) > LDMC(8.27%) > RWC(3.70%)(图 3)。

不同产地黄栌幼苗叶功能性状在持续干旱胁迫环境中的变异程度表现出显著差异(图 4)。其中, L1 产地 LAR(40.54%)和 SLA(27.16%)的 TVD 均高于其他产地; L2 产地 Lchl(23.81%)、LD(19.89%)和 LDMC(11.49%)的 TVD 均为最高; L4 产地幼苗的 LAR(9.22%)、LD(4.16%)、LDMC(2.81%)和 RWC(0.61%)的 TVD 均较低。5 产地的平均 TVD (所有叶功能性状 TVD 的平均值)从大到小依次为: L1(17.57%) > L5(14.03%) > L2(13.87%) > L3(9.98%) > L4(6.97%)。

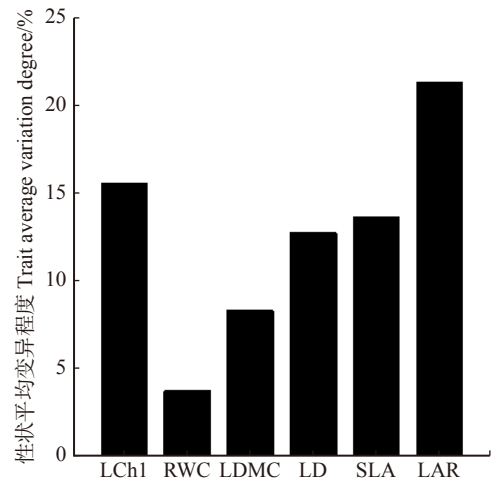


图 3 黄栌幼苗叶功能性状在持续干旱胁迫环境中的平均变异程度
Fig. 3 Average plasticity indices of leaf functional traits of *C. coggygia* seedlings under continuous drought stress

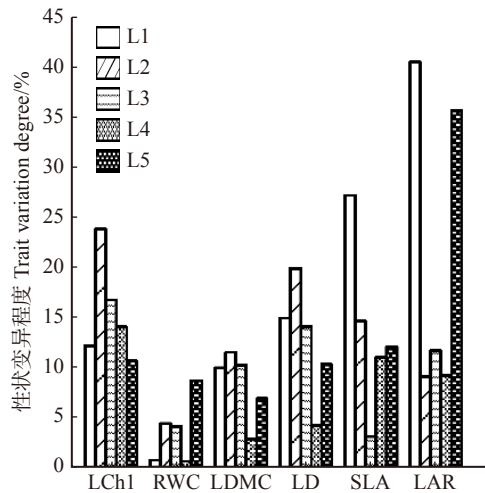


图4 不同产地黄栌幼苗叶功能性状在持续干旱胁迫环境中的变异程度

Fig. 4 Plasticity indices of leaf functional traits of different *C. coggygia* locations under continuous drought stress

2.5 叶功能性状的变异程度与产地地理-气候因子的关系

由于5产地RWC的变异程度均较小(图4),且RWC的平均TVD在各指标中最低(图3),故在探

讨叶功能性状变异程度与产地地理-气候因子关系的过程中,未将该指标纳入分析。Forward Selection分析表明,产地的地理-气候因子对黄栌叶片功能性状变异程度影响的显著性排序为:DMP > GSPD > WMT > ANP(表4)。结合RDA排序图分析知(图5),产地地理-气候因子对黄栌叶功能性状变异程度的前两轴累积解释量占总变异的89.92%,第1轴和第2轴分别解释了总变异的50.17%和39.75%,说明该RDA排序图能够较好地反映叶功能性状变异程度与产地地理-气候因子之间关系的主要信息。图5中,根据射线之间的夹角,DMP与LDMC、LD、SLA、LAR和LCh1变异程度之间均具有不同程度的负相关关系,但与LDMC和LD变异程度之间的负相关性更为显著,GSPD和ANP与SLA和LAR变异程度的负相关性较为显著,GSPD和ANP与LCh1变异程度之间存在一定的正相关关系,而WMT与LCh1变异程度的正相关性极为密切;综合产地在图中的落点分布及其与代表性状变异的射线之间的关系,L4产地黄栌的性状表现相较其他产地稳定,与该产地平均TVD最小的结果相一致(图4)。

表4 RDA筛选出的地理-气候因子对叶片功能性状变异程度解释的贡献率(从大到小)

Tab. 4 Contribution of the explanation of the selected geographical-climatic factors in RDA analysis to leaf functional trait variation degree (from high to low)

地理-气候因子 Geographical-climatic factors	贡献率 Contribution/%	F	P
最干燥月份降水量 Precipitation of the driest month (DMP)	41.3	19.8	0.002
生长季月降水量平均差 Growing season mean monthly precipitation difference (GSPD)	38.7	12.1	0.008
最热月份的最高气温 Max. temperature of the warmest month (WMT)	17.4	6.3	0.016
年平均降水量 Average annual precipitation (ANP)	2.6	2.1	0.036

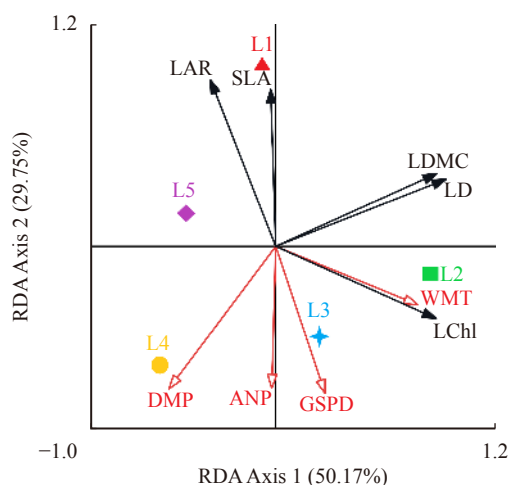


图5 叶功能性状的变异程度与黄栌产地地理-气候因子之间关系的RDA分析

Fig. 5 RDA analysis of the relationships between leaf functional trait variation degree and geographical-climatic factors of *C. coggygia* locations

3 讨论与结论

(1)同一物种不同地理来源的植物,因长期适应来源地生境的气候,导致同一叶功能性状差异显著^[5,21]。北京延庆区、河南三门峡陕州区和河北石家庄赞皇县苗木叶功能性状的平均变异均较高,而山西运城绛县幼苗叶功能性状的平均变异在5产地中为最低(图4),表明黄栌存在明显的地理遗传变异及分化,具备较大的抗旱苗木产地选择潜力^[1,18]。

干旱胁迫显著降低各产地黄栌叶绿素含量(图1),说明干旱环境中黄栌叶片对光能的拦截吸收降低,碳同化能力因而显著降低^[21,30],这种光合生理可塑性是黄栌适应干旱的重要机制^[17]。叶相对含水量植物维持体内原生质水分平衡能力的体现^[22,31],各产地黄栌在不同程度胁迫中均维持了较高的叶相对含水量(图1),不仅有利于叶片光合作用^[7,32],还进一步说明黄栌叶片具有良好的保水力和干旱适应性。

叶干物质含量较高的植物具有较强的保守已获取资源的能力及其利用环境资源的能力^[2,33],叶组织密度反映了植物叶片的承载力,与叶片周转生长速度密切相关^[27],叶组织密度高的植物具有较高的细胞壁密度和次级代谢产物浓度^[33],黄栌的叶干物质含量和叶组织密度均随胁迫程度的加剧而显著增加(图1),说明增强叶片的生产力、养分保有力以及储水能力是黄栌适应干旱的重要方式。幼苗的比叶面积和叶面积比例均随土壤含水量的下降而显著降低(图1),说明干旱逆境中黄栌可通过增加叶肉细胞密度或构建叶片保卫构造,增加叶片内部水分向叶表扩散的距离与阻力^[2,6,22],同时减少了由叶片蒸腾作用导致的水分过分散失^[28,35],避免了木质部栓塞的可能性^[33],有效地维持了体内水分平衡。

植物功能性状之间的关系也易受环境因子影响^[4,10],在遭受环境胁迫时,植物会根据所处的生境条件,通过调整或牺牲其他功能性状构建及其功能发挥而平衡或补偿自身功能^[35]。胁迫环境中,黄栌叶功能性状之间的相关性呈现显著增强的趋势:比叶面积与叶干物质含量和叶组织密度之间均呈极显著的负相关关系,而叶干物质含量和叶组织密度之间呈极显著的正相关关系(表3),表明为保证叶片资源利用效率,黄栌能够通过比叶面积、叶干物质含量和叶组织密度的协同变化而调整叶片形态结构^[2],这种协变性是植物在生物量产出与资源储存之间进行权衡的结果^[36];叶相对含水量与叶绿素含量、比叶面积和叶面积比例呈极显著或显著的正相关关系(表3),说明黄栌根据土壤含水量的变化不断调整自身对光资源的获取与利用对策,提高了水分利用率,从而增强其抗旱能力^[1]。

(2)植物叶功能性状随生境气候因子的变化而发生改变,是植物对气候异质性适应能力的反映^[6,19],也是该物种遗传多样性的体现^[18]。当把同一物种不同产地的植物栽植到相同环境中,产地气候即成为导致种内发生遗传变异的主要因素^[20]。本研究中,最干燥月份降水量、生长季月降水量平均差、最热月份的最高气温和年平均降水量是显著影响黄栌幼苗叶功能性状变异程度的气候因子组合(图5),而产地的经纬度与叶功能性状变异程度的相关性不明显,说明黄栌叶功能性状并未表现出规律的随经纬度变化的地理变异格局,在华北地区进行黄栌产地选择工作时,应重点分析与降水量和气温相关的因子。最干燥月份降水量对RDA排序图总信息解释的贡献率最大(表4),且该因子与所有叶功能性状的变异程度均呈负相关(图5),因此,产地最干燥月份的降水量是黄栌引种时首要考虑的气候因子,该

值越大,表示幼苗叶功能性状在干旱环境中的变异程度越小;此外,该因子与叶干物质含量和叶组织密度负相关性尤为显著(图5),说明来自最干燥月份降水量较大产地的黄栌,其叶片对养分的保守能力、对环境资源的利用能力以及对外界环境变化的承载和防御能力表现更为稳定^[30]。生长季月降水量平均差的贡献率仅次于最干燥月份降水量(表4),与比叶面积和叶面积比例的变异程度具有显著的负相关关系(图5),说明该因子主要通过影响黄栌叶面积变化而改变叶片对光能资源的获取能力^[19,33]。年平均降水量也是影响比叶面积和叶面积比例变异程度的显著因素,产地生长季各月降水量越均一,年平均降水量越大,叶片在吸收利用光能方面的表现越稳定,对干旱的适应性越强。最热月份的最高气温与叶绿素含量变异程度的正相关关系极为紧密(图5),说明产地最热月份的最高气温越高,苗木叶片光合能力的波动越大,越不利于黄栌适应土壤水分亏缺。本研究涉及的5个产地中,山西运城绛县的最干燥月份降水量最高,生长季月降水量平均差和年降水量较为适宜,而最热月份的最高气温较低,且干旱环境中该产地叶功能性状的平均变异程度最小,因此,该产地的黄栌苗木适合引种至华北地区较为干旱的区域,引种后,不仅能够保证叶片的正常生长发育,黄栌叶片的观赏价值亦能够得到稳定发挥。

在未来华北地区黄栌引种栽培实践中,除本文所选取的经纬度及与降水量、气温相关的地理环境因子外,还应综合分析海拔、坡向、光照、土壤理化特性等因素,也应从更广的地理分布范围内筛选优良植株进行人工驯化与栽培。

参 考 文 献

- [1] 余华,钟全林,黄云波,等.不同种源刨花楠林下幼苗叶功能性状与地理环境的关系[J].应用生态学报,2018,29(2):449-458.
Yu H, Zhong Q L, Huang Y B, et al. Relationships between leaf functional traits of *Machilus pauhoi* understory seedlings from different provenances and geographical environmental factors[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(2): 449-458.
- [2] 张慧文,马剑英,孙伟,等.不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系[J].生态学报,2010,30(21):5747-5758.
Zhang H W, Ma J Y, Sun W, et al. Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana* var. *tianshanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, Northwest China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(21): 5747-5758.
- [3] 陈莹婷,许振柱.植物叶经济谱的研究进展[J].植物生态学报,2014,38(10):1135-1153.
Chen Y T, Xu Z Z. Review on research of leaf economics spectrum[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(10): 1135-1153.
- [4] 王玉平,陶建平,刘晋仙,等.不同光环境下6种常绿阔叶林树

- 种苗期的叶片功能性状[J]. *林业科学*, 2012, 48(11): 23-29.
- Wang Y P, Tao J P, Liu J X, et al. Response of leaf functional traits to different light regimes in an evergreen broad-leaved forest in the Jinyun Mountain[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2012, 48(11): 23-29.
- [5] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150-165.
- Meng T T, Ni J, Wang G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(1): 150-165.
- [6] 李颖, 姚婧, 杨松, 等. 东灵山主要树种在不同环境梯度下的叶功能性状研究[J]. *北京林业大学学报*, 2014, 36(1): 72-77.
- Li Y, Yao J, Yang S, et al. Leaf functional traits of main tree species at different environmental gradients in Dongling Mountain, Beijing[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2014, 36(1): 72-77.
- [7] Males J, Griffiths H. Functional types in the Bromeliaceae: relationships with drought-resistance traits and bioclimatic distributions[J]. *Functional Ecology*, 2017, 31: 1868-1880.
- [8] Sánchez-Gómez D, Zavala M A, Valladares F. Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species[J]. *Annals of Forest Science*, 2008, 65(3): 311.
- [9] Donovan L A, Maherali H, Caruso C M, et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum[J]. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 2011, 26(2): 88-95.
- [10] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用[J]. *林业科学*, 2008, 44(4): 125-131.
- Feng Q H, Shi Z M, Dong L L. Response of plant functional traits to environment and its application[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(4): 125-131.
- [11] 陈文书, 李娟娟, 雷新彦, 等. 观赏植物黄栌快繁技术研究[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2005, 33(9): 117-120.
- Chen S W, Li J J, Lei X Y, et al. Study on rapid propagation technique for ornamental of *Cotinus coggygia*[J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2005, 33(9): 117-120.
- [12] 孙鹏, 李金航, 刘海轩, 等. 黄栌根系结构与个体健康程度的关系[J]. *西北林学院学报*, 2016, 31(2): 20-27.
- Sun P, Li J H, Liu H X, et al. Relationship between root structure and health level of *Cotinus coggygia* trees[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2016, 31(2): 20-27.
- [13] Deng Z J, Hu X F, Ai X R, et al. Dormancy release of *Cotinus coggygia*, seeds under a pre-cold moist stratification: an endogenous abscisic acid/gibberellic acid and comparative proteomic analysis[J]. *New Forests*, 2016, 47(1): 105-118.
- [14] 陆秀君, 董胜君, 毛红玉. 黄栌容器育苗及其对苗木耐旱性的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2001, 23(增刊): 30-31.
- Lu X J, Dong S J, Mao H Y. Study on container seedling-raising of *Cotinus coggygia* var. *pubescens* and its effect on seedling's drought resistance[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2001, 23(Suppl.): 30-31.
- [15] 李红云, 李焕平, 杨吉华, 等. 4种灌木林地土壤物理性及抗侵蚀性能的研究[J]. *水土保持学报*, 2006, 20(3): 13-16.
- Li H Y, Li H P, Yang J H, et al. Study on soil physical properties and anti-erosion capability under four kinds of shrubbery[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2006, 20(3): 13-16.
- [16] 李金航, 齐秀慧, 徐程扬, 等. 华北4产地黄栌幼苗根系形态对干旱胁迫的短期响应[J]. *北京林业大学学报*, 2014, 36(1): 48-54.
- Li J H, Qi X H, Xu C Y, et al. Short term responses of root morphology to drought stress of *Cotinus coggygia* seedlings from four varied locations in northern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2014, 36(1): 48-54.
- [17] 李金航, 齐秀慧, 徐程扬, 等. 黄栌幼苗叶片气体交换对干旱胁迫的短期响应[J]. *林业科学*, 2015, 51(1): 29-41.
- Li J H, Qi X H, Xu C Y, et al. Short-term responses of leaf gas exchange characteristics to drought stress of *Cotinus coggygia* seedlings[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, 51(1): 29-41.
- [18] 杨晓霞, 冷平生, 郑健, 等. 暴马丁香不同种源种子和幼苗的表型性状变异及其与地理-气候因子的相关性[J]. *植物资源与环境学报*, 2016, 25(3): 80-89.
- Yang X X, Leng P S, Zheng J, et al. Variation of phenotypic traits of seed and seedling of *Syringa reticulata* subsp. *amurensis* from different provenances and their correlations with geographic-climatic factors[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2016, 25(3): 80-89.
- [19] 安海龙, 谢乾瑾, 刘超, 等. 水分胁迫和种源对黄柳叶功能性状的影响[J]. *林业科学*, 2015, 51(10): 75-84.
- An H L, Xie Q J, Liu C, et al. Effects of water stress and provenance on leaf functional traits of *Salix gordejewii*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, 51(10): 75-84.
- [20] 白雪卡, 刘超, 纪若璇, 等. 种源地气候对蒙古莢光响应特性的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(23): 8425-8433.
- Bai X K, Liu C, Ji R X, et al. Effects of origin climate on light response characteristics of *Caryopteris mongholica*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(23): 8425-8433.
- [21] Ramirez-Valiente J A, Koehler K, Cavenderbares J. Climatic origins predict variation in photoprotective leaf pigments in response to drought and low temperatures in live oaks (*Quercus* series *Virentes*)[J]. *Tree Physiology*, 2015, 35(5): 521-534.
- [22] 李永华, 卢琦, 吴波, 等. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 88-98.
- Li Y H, Lu Q, Wu B, et al. A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaption characteristics in arid ecosystems[J]. *China Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(1): 88-98.
- [23] 靳泽辉, 苗峻峰, 张永端, 等. 华北地区极端降水变化特征及多模式模拟评估[J]. *气象科技*, 2017, 45(1): 91-100.
- Jin Z H, Miao J F, Zhang Y D, et al. Characteristics of extreme precipitation and its multi-model simulation evaluation in North China[J]. *Meteorological Science and Technology*, 2017, 45(1): 91-100.
- [24] 刘大川, 周磊, 武建军. 干旱对华北地区植被变化的影响[J]. 北

- 京师范大学学报(自然科学版), 2017, 53(2): 222-228.
- Liu D C, Zhou L, Wu J J. Drought impacts on vegetation changes in North China[J]. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 2017, 53(2): 222-228.
- [25] 王涛, 罗艳, 钟亦鸣, 等. 西北与华北地区现代降水变化趋势的对比[J]. *水文*, 2017, 45(1): 91-100.
- Wang T, Luo Y, Zhong Y M, et al. Comparison of recent precipitation tendency between Northwest and North China[J]. *Journal of China Hydrology*, 2017, 45(1): 91-100.
- [26] 李岚, 王厚领, 赵琳, 等. 异源表达 *Peu-miR473a* 增强拟南芥的抗旱性[J]. *北京林业大学学报*, 2015, 37(5): 30-39.
- Li L, Wang H L, Zhao L, et al. Heterogeneous expression of *Peu-miR473a* gene confers drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, 37(5): 30-39.
- [27] 朱济友, 于强, 刘亚培, 等. 植物功能性状及其叶经济谱对城市热环境的响应[J]. *北京林业大学学报*, 2018, 40(9): 72-81.
- Zhu J Y, Yu Q, Liu Y P, et al. Response of plant functional traits and leaf economics spectrum to urban thermal environment[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2018, 40(9): 72-81.
- [28] Masada P H, Fernández R J. Growth potential limits drought morphological plasticity in seedlings from six *Eucalyptus* provenances[J]. *Tree Physiology*, 2016, 36(2): 243.
- [29] Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala M A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications[J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94(6): 1103-1116.
- [30] 朱济友, 于强, Di Y, et al. 叶生态特征及其相关性对下垫面热效应的生态权衡[J]. *农业机械学报*, 2018, 49(1): 201-209.
- Zhu J Y, Yu Q, Di Y., et al. Ecological balance of leaf ecological characteristics and their correlation to thermal effects of underlying surfaces[J]. *Transactions of The Chinese Society of Agricultural Machinery*, 2018, 49(1): 201-209.
- [31] Gholami M, Rahemi M, Rastegar S. Use of rapid screening methods for detecting drought tolerant cultivars of fig (*Ficus carica* L.)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 143: 7-14.
- [32] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant[J]. *Functional Plant Biology*, 2003, 30: 239-264.
- [33] Marron N, Dreyer E. Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus × canadensis* (Moench) clones, 'Dorskamp' and 'Lusisa_Avanzo' [J]. *Tree Physiology*, 2003, 23(18): 1225-1235.
- [34] Anderegg L D L, Hillerislambers J. Drought stress limits the geographic ranges of two tree species via different physiological mechanisms[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22: 1029-1045.
- [35] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [36] Volaire F. Plant traits and functional types to characterise drought survival of pluri-specific perennial herbaceous swards in Mediterranean areas[J]. *European Journal of Agronomy*, 2008, 29: 116-124.

(责任编辑 范娟
责任编辑 孙向阳)