

DOI: 10. 11913/PSJ. 2095-0837. 2016. 50790

曹敬婷, 朱师丹, 文印, 曹坤芳. 润楠属广布种和狭域种幼苗生理生态特征[J]. 植物科学学报, 2016, 34(5): 790-797

Cao JT, Zhu SD, Wen Y, Cao KF. Eco-physiological traits of leaves from basal angiosperm *Machilus* species with localized and wide-spread distribution[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(5): 790-797

润楠属广布种和狭域种幼苗生理生态特征

曹敬婷, 朱师丹, 文印, 曹坤芳*

(广西大学林学院, 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004)

摘要: 润楠属植物属于基部被子植物类群, 大部分物种局限分布于热带亚热带森林的潮湿生境, 但也有些物种分布范围较广。本研究以润楠属 11 个物种的幼苗为材料, 测定了一系列植物叶片水力学性状和解剖结构, 包括: 比叶重、叶片密度、气孔密度、叶脉密度、膨压丧失点水势、栅栏组织和海绵组织厚度等。结果表明: 与其它分布在热带亚热带地区的被子植物相比, 润楠属植物的叶脉密度较低, 推测叶脉密度受强烈的进化限制; 该属植物叶脉密度与气孔密度、栅栏和海绵组织的比值呈显著的正相关, 表明该属植物能够维持叶片水平的水分供需平衡; 广布种比狭域种具有更低的叶片膨压丧失点和更高的叶片密度, 耐旱能力更强, 但是比叶重差异不显著; 叶片的膨压丧失点与物种的最大树高呈反比, 即更高的物种叶片耐失水能力更强, 说明植物叶片耐旱性与植物本身的遗传特性有关。本研究结果显示, 叶片水力学性状可以较好地用于解释润楠属植物的地理分布。

关键词: 润楠属; 膨压丧失点; 地理分布; 叶片解剖; 水分平衡

中图分类号: Q945.17

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2016)05-0790-08

Eco-Physiological Traits of Leaves from Basal Angiosperm *Machilus* Species with Localized and Widespread Distribution

CAO Jing-Ting, ZHU Shi-Dan, WEN Yin, CAO Kun-Fang*

(State Key Laboratory of Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, College of Forestry, Guangxi University, Nanning, Guangxi 530004, China)

Abstract: *Machilus* species are basal angiosperms, which are mostly distributed in humid tropical and subtropical forest habitats, though a few species are widely distributed. In this study, we measured hydraulic-related traits of sapling leaves from 11 *Machilus* species, which included leaf mass per area, leaf density, stomatal density, vein density, leaf turgor loss point, and palisade and spongy tissue thickness. We found that, on average, *Machilus* species had lower vein density compared with that of other tropical and subtropical angiosperms, indicating this trait was strongly influenced by evolution. Leaf vein density was positively and significantly correlated with stomatal density and the ratio of palisade to spongy tissue thickness, indicating the balance between leaf water transpirational demand and supply. Compared with localized species, widespread species were more drought-tolerant and exhibited lower turgor loss point and higher leaf density. Turgor loss point was negatively and significantly correlated with maximum tree height across species, indicating that leaf drought resistance was controlled by genetics. Our study suggests that leaf hydraulic traits can be used to explain the geographical distribution of *Machilus* species.

收稿日期: 2016-03-31, 退修日期: 2016-04-18。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31470469)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31470469).

作者简介: 曹敬婷(1990-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态(E-mail: caojti@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: kunfangcao@gxu.edu.cn)。

Key words: *Machilus* species; Turgor loss point; Geographical distribution; Leaf anatomy; Water balance

植物的分布很大程度受水分条件的影响, 由于植物本身对干旱的耐受性存在差异, 使得一些植物分布范围广泛, 另一部分只能分布在特定的狭窄区域^[1-3]。在水分亏缺的条件下, 植物具有不同的抗旱策略, 有些可以通过关闭气孔提高耐旱性; 有些植物自身具有较强的储水能力, 能较长时间维持叶片的气孔开放和生理功能^[4,5]。目前全球气候变化导致世界范围内干旱事件频发, 植物对干旱的耐受性不仅决定植物当前的分布格局, 也对其未来的分布起着重要的指示作用^[6-13]。叶片的膨压丧失点、叶片密度、叶脉密度和气孔密度等, 都是反映植物水分关系的重要指标^[14-16]。膨压丧失点表征了叶片细胞的耐失水能力, 它决定了植物在干旱时期细胞结构的完整性、新陈代谢能力和整个植物体的行为^[17]。叶片密度越高, 植物细胞壁可能越厚, 细胞较小, 排列比较紧密, 能使渗透物质有效的积累, 因此叶片密度高的植物抗旱性较强^[18-20]。叶脉系统是叶片运输水分的主要通道, 向叶片细胞输送营养及水分, 控制整个叶片的水分供应^[21]。气孔则是植物在光合作用过程中与外界环境进行气体交换的通道, 气孔的大小以及密度与叶片的水分散失有直接的关系^[22,23]。生长在干旱环境下的植物具有比较高的气孔密度和相对较小的气孔, 而生长在湿润环境下的植物则具有较大的气孔^[21,24]。气孔和叶脉特征对维持叶片水分具有重要意义, 它们之间存在一定的联系, 而这种联系可能对植物适应外界环境具有重要作用^[21]。

基部被子植物是被子植物系统中原始类群的简称, 包括最基部 ANITA 类群和进化稍晚的木兰类植物^[25-27]。基部被子植物水分运输系统比较原始, 导致它们的生态适应能力较差, 现存基部被子植物常生长于水分状况良好、阴暗的林下生境^[26,28], 成年植株多为具有多分枝的灌木或小乔木^[29,30]。被子植物在进化过程中, 叶脉密度逐渐提高, 降低了水分运输过程中的阻力, 因而能更快地提高光合能力^[21]。这种水分运输系统的进化使得被子植物在与其它物种的竞争中获得优势^[23,30,31]。虽然光

环境、水分梯度对植物叶脉密度有微小的影响, 但是植物叶脉密度主要受进化或系统发育的影响^[20,31]。樟科 (Lauraceae) 属于木兰类植物, 是基部被子植物较进化的类群, 该科的润楠属 (*Machilus*) 是分布较广、种类较多的属之一, 大部分物种是热带及亚热带森林的表征种。润楠属以常绿乔木或灌木为主, 世界上约有 100 种, 我国约 68 种 3 变种, 集中分布在长江以南各省区^[32]。润楠属各物种的分布区域差别较大, 一些种分布范围很窄, 只存在特定的区域, 例如潮湿阴暗的环境或水源旁, 而某些种可以分布在相对较广的区域。气候改变和森林片段化已经对狭域种的生存造成严重威胁^[17]。

本研究以在同质园盆栽的 11 种润楠属植物幼苗为研究对象, 通过测定幼苗叶片的膨压丧失点、气孔密度及大小、叶脉密度、叶片密度和叶片厚度等指标, 以期探明润楠属植物叶片水分供应能力以及叶片水力和解剖特征之间的关系, 比较广布种和狭域种叶片水力特征的差异。本研究可为从植物生理生态学的角度解释润楠属植物的地理分布提供依据。

1 材料与与方法

1.1 研究地点及实验材料

研究地点为地处中国热带北缘地区的云南省勐腊县勐仑镇中国科学院西双版纳热带植物园 (21°41'N, 101°25'E, 海拔 570 m), 该地区年降雨量 1561 mm, 年平均温度为 21.7°C。最冷月份是 1 月, 平均气温 16°C; 最热月份为 7 月, 平均气温 25.7°C^[33]。本实验在雨季 5 ~ 9 月完成。

选取从各地收集的种植在西双版纳热带植物园内的润楠属植物幼苗, 共 11 种 (表 1)。其中 2 种植物通过形态学特征未能鉴定出具体种名。每种选取 3 ~ 5 株树龄在 1 ~ 2 年、高 0.5 ~ 1.3 m 的盆栽幼苗, 每株个体选取 2 ~ 4 片阳生、健康的叶片进行膨压丧失点、叶片形态特征 (比叶重)、解剖特征 (气孔大小与密度、叶脉密度、叶片横切) 等指标的测定。

表 1 本研究选取的 9 种润楠属植物
Table 1 Nine *Machilus* species selected in this study

种名 Species	分布 Distribution	生境 Habitat	生活型 Life form	最大树高 Maximum height (m)
狭域分布种 Localized distribution				
簇序润楠 <i>M. fasciculata</i> H. W. Li	云南东南部	常绿阔叶混交林	灌木至小乔木	10
暗叶润楠 <i>M. melanophylla</i> H.W. Li	云南南部	次生林潮湿处	乔木	15
赛短花润楠 <i>M. parabreviflora</i> H. T. Chang	广西南部	低地森林	灌木	2
小花润楠 <i>M. minutiflora</i> H.W. Li	云南南部	山坡或疏密林或灌丛	乔木	15
瑞丽润楠 <i>M. shweliensis</i> W. W. Sm	云南西部	山坡灌丛或疏林	灌木至乔木	12
广布种 Wide distribution				
粗壮润楠 <i>M. robusta</i> Kosterm	云南南部、贵州南部、两广	常绿阔叶林或开旷灌丛	乔木	20
建润楠 <i>M. oreophila</i> Hance	福建、两广、湖南南部、贵州南部	山谷林边水旁或河边	灌木或乔木	8
滇润楠 <i>M. yunnanensis</i> Lec	云南中部、西部至西北部和四川西部	山地常绿阔叶林	乔木	30
柳叶润楠 <i>M. salicina</i> Hance	两广、贵州南部、云南南部	低海拔地区的溪畔	灌木	5

注：最大树高数据引自《中国植物志》^[32]。2 种未确定种名的树种没有列出。

Notes: Maximum height is according to the *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*^[32]. Two unidentified species are not listed.

1.2 叶片解剖学指标测定

剪取叶片中部组织进行徒手切片，于显微镜下拍照，利用软件 ImageJ 进行叶片解剖指标的测量，包括叶片厚度 (leaf thickness, LT)、海绵组织厚度 (spongy thickness, ST) 和栅栏组织厚度 (palisade thickness, PT) 等。气孔密度使用印迹法测量，采用显微镜观测叶片下表皮气孔分布并拍照，测定气孔大小 (保卫细胞长度)、气孔密度。气孔密度测定在 10 倍镜下完成，保卫细胞长度测定在 40 倍镜下用微米尺完成。叶脉密度的测定参照 Brodribb 等^[23]提出的方法，剪取面积约为 2 cm² 的叶片，置于浓度 7% 的 NaOH 溶液中煮沸 20 ~ 30 min，当叶脉网络出现时，取出材料放入纯净水中漂洗 30 min，后转移到浓度为 5% 的 NaClO 中漂白 10 min，最后用纯净水浸泡 30 min，显微镜下对叶脉拍照。叶脉总长度利用 ImageJ 软件测量，单位叶面积的叶脉总长度即为叶脉密度 (vein density, VD)。

1.3 比叶重和叶片密度测定

每种植物选取 3 ~ 5 株个体，每株个体选取顶

端成熟的叶片 5 片，采用 LI-3000A 叶面积仪 (LI-COR, USA) 测定叶片面积，然后将叶片置于烘箱中烘干 48 h，然后用分析天平称量干重 (Dry weight, DW)。干重与叶片面积的比即为叶片叶质比 (Leaf mass per area, LMA)。叶片密度 (Leaf density, LD) 为比叶重与叶片厚度的比值。

1.4 膨压丧失点测定

利用 VAPOR 渗透压仪进行膨压丧失点测定。重复测定多次，当前后两次测量值差小于 5 时，即认为达到稳定值，以标准液为基准，进行数据转换计算，得到膨压丧失点时的水势。

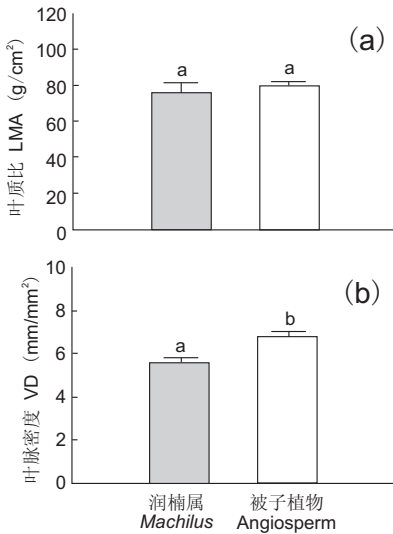
1.5 数据分析

使用 R 软件 (<http://www.r-project.org>, R core team, 2013) 对数据进行统计分析，分析前对数据进行方差齐性及正态分布检验。比较润楠属不同分布类群间叶片膨压丧失点和比叶重的差异；比较它们与 Li 等^[35]研究的其它分布在热带亚热带的乔木和灌木总共 85 种被子植物叶片的比叶重、叶脉密度和气孔密度性状特征的差异。以上分析采用独立

样本 *t* 检验。采用直线回归法分析叶片性状之间的相关性, SigmaPlot 软件作图。

2 结果与分析

润楠属植物的比叶重和气孔密度与我国热带亚热带地区被子植物的平均值相比均无显著差异(图 1)。但是润楠属植物的平均叶脉密度(5.58 mm/mm^2)要显著的低于热带亚热带地区被子植物的平均值(图 1)。

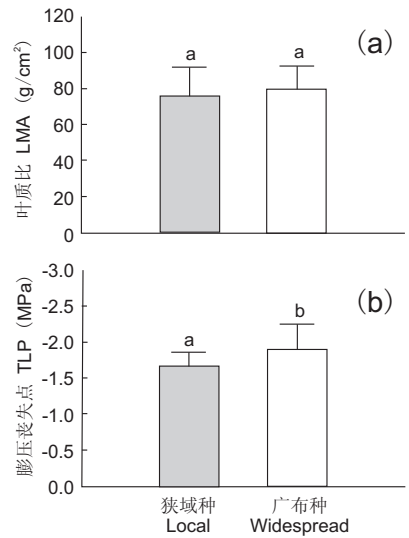


不同字母表示显著性差异 ($P < 0.05$)。Different letters indicate significant difference at $P < 0.05$.

图 1 润楠属植物与热带亚热带被子植物叶片性状平均值的比较(数据引自 Li 等^[35])
Fig. 1 Comparison of mean values of leaf traits between *Machilus* species and tropical/subtropical angiosperms (data from Li *et al.*^[35])

润楠属叶片性状的种间变异较大, 广布种和狭域种在叶片解剖结构和气孔密度等性状参数上无显著差异; 狭域种的膨压丧失点与广布种相比数值更低, 说明广布种的耐失水能力较强; 两者在比叶重方面无显著差异(图 2, 表 2)。

Pearson 相关分析结果显示, 植物栅栏组织和海绵组织的厚度比与叶脉密度呈正相关, 而叶脉密度与气孔密度呈显著正相关, 反映了植物叶片水分供需的协调一致性(图 3); 膨压丧失点与栅栏组织的厚度呈负相关, 而与物种能够达到的最大树高呈负相关, 表明植物叶片耐失水能力与叶片结构和植物自身的遗传因素有相关性(图 4)。



不同字母表示显著性差异 ($P < 0.05$)。Different letters indicate significant difference at $P < 0.05$.

图 2 广布种和狭域种润楠属植物的膨压丧失点和比叶重的比较
Fig. 2 Comparison of leaf water potential at turgor loss point (TLP) and leaf mass per area (LMA) between widespread and localized distribution *Machilus* species

3 讨论

本研究发现, 润楠属植物叶脉密度比较低, 表明其具有原始特征^[26,36]。润楠属植物是基部被子植物中较为进化的类群, 本研究选取的 11 种植物, 叶脉密度范围为 $2.9 \sim 6.4 \text{ mm/mm}^2$, 稍高于现存最原始基部被子植物的叶脉密度, 但是与更为进化的双子叶和单子叶植物相比有较大差距($7 \sim 20 \text{ mm/mm}^2$)^[26,37]。在植物的进化过程中, 叶脉密度逐渐增大^[29]。水分利用叶脉维管系统运输的阻力远小于叶片组织间, 叶脉密度高表明维管系统在叶片内分布范围广, 水分从叶脉到气孔的距离变小, 叶片水力导度提高, 有利于水分更有效地到达气孔, 维持其开张度^[38]。因此叶脉密度的提高, 可以增强叶片的供水能力, 进而提高光合能力^[21]。

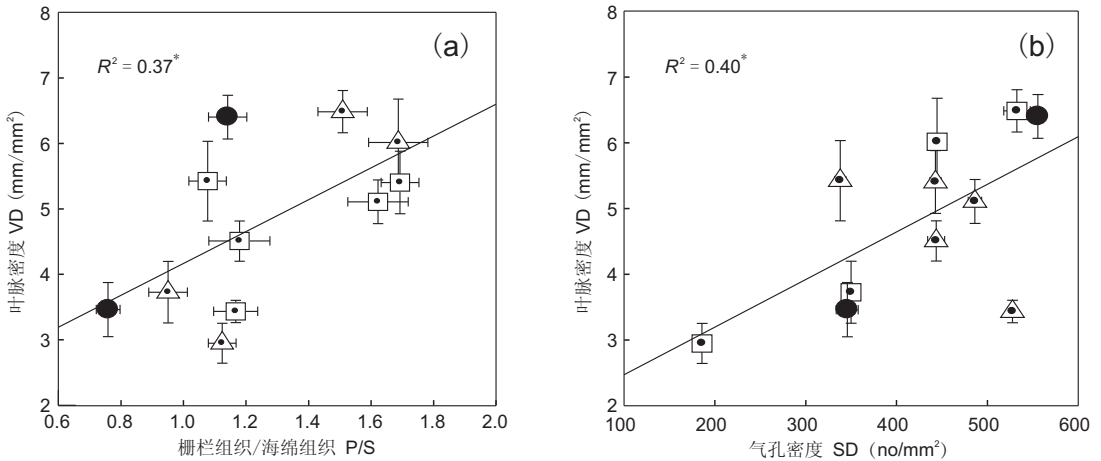
润楠属植物广布种具有更低的膨压丧失点, 表明其抗旱能力增强。膨压丧失点对植物具有重要意义, 一旦叶片达到膨压丧失点, 植物气孔关闭, 光合作用将会严重受阻^[34]。因此, 膨压丧失点反映了叶片组织在干旱情况下维持正常生理功能的能力, 并且与叶片其它抗旱性特征密切相关^[34,39]。

表 2 11 种润楠属植物的叶片性状
Table 2 Leaf traits of 11 *Machilus* species

种名 Species	比叶重 LMA (g/cm ²)	叶片 密度 LD (g/cm ³)	保卫细 胞长度 GCL (μm)	气孔 密度 SD (no./mm ²)	膨压丧 失点 TLP (MPa)	叶片 厚度 LT (μm)	上表皮 厚度 UET (μm)	栅栏 组织 PT (μm)	海绵 组织 ST (μm)	栅栏/ 海绵 P/S	叶脉密度 VD (mm/ mm ²)
粗壮润楠	68.46 ± 14.59	272.89 ± 49.59	17.80 ± 2.51	185.74 ± 36.1	-2.07 ± 0.10	180.31 ± 5.14	16.11 ± 4.95	75.15 ± 17.04	66.86 ± 15.19	1.17 ± 0.28	2.95 ± 0.3
建润楠	59.42 ± 18.90	369.15 ± 100.82	19.91 ± 2.00	532.67 ± 46.99	-1.87 ± 0.24	135.63 ± 12.24	14.61 ± 4.98	62.31 ± 9.59	41.29 ± 7.01	1.56 ± 0.39	6.48 ± 0.71
滇润楠	68.7 ± 10.72	534.72 ± 28.24	21.63 ± 2.86	444.69 ± 39.17	-1.97 ± 0.20	164.70 ± 7.70	14.26 ± 2.78	83.98 ± 10.02	49.79 ± 3.04	1.81 ± 0.64	6.01 ± 0.33
小花润楠	67.92 ± 8.55	351.89 ± 60.17	14.8 ± 1.48	345.67 ± 66.31	-1.71 ± 0.11	182.52 ± 11.69	13.82 ± 2.17	63.54 ± 12.96	83.70 ± 12.93	0.78 ± 0.22	3.46 ± 0.41
赛短花润楠	64.3 ± 10.87	378.47 ± 60.91	24.34 ± 2.05	486.30 ± 36.99	-1.74 ± 0.18	148.57 ± 11.05	18.03 ± 3.32	73.04 ± 8.43	45.03 ± 9.78	1.71 ± 0.49	5.11 ± 0.35
簇序润楠	83.91 ± 10.85	363.28 ± 50.24	18.144 ± 2.14	337.90 ± 30.91	-1.81 ± 0.13	124.33 ± 7.39	18.49 ± 8.46	48.85 ± 6.87	45.35 ± 9.35	1.13 ± 0.29	5.42 ± 0.61
瑞丽润楠	96.99 ± 11.62	496.51 ± 40.10	21.93 ± 3.14	442.93 ± 31.85	-1.72 ± 0.12	151.80 ± 13.42	14.62 ± 3.24	74.16 ± 8.00	43.82 ± 7.70	1.75 ± 0.30	5.40 ± 0.48
暗叶润楠	73.36 ± 18.92	270.42 ± 26.13	20.53 ± 2.01	527.66 ± 27.59	-1.85 ± 0.06	173.52 ± 15.41	19.33 ± 3.96	72.87 ± 11.10	62.44 ± 11.87	1.21 ± 0.34	5.52 ± 0.79
柳叶润楠	96.70 ± 6.04	595.34 ± 52.57	20.16 ± 2.76	349.93 ± 33.26	-1.68 ± 0.05	128.82 ± 23.95	12.34 ± 2.09	49.09 ± 7.94	51.61 ± 9.26	0.99 ± 0.30	3.72 ± 0.47
未确定种 1	78.89 ± 8.91	518.86 ± 64.84	22.00 ± 1.78	555.73 ± 29.82	-1.55 ± 0.09	120.51 ± 3.24	15.16 ± 3.15	46.81 ± 7.11	41.01 ± 5.70	1.17 ± 0.29	6.40 ± 0.33
未确定种 2	55.38 ± 18.90	382.17 ± 102.67	19.03 ± 1.94	443.68 ± 31.85	-1.83 ± 0.08	134.48 ± 11.76	15.68 ± 3.28	54.99 ± 11.68	46.65 ± 14.11	1.40 ± 0.54	4.51 ± 0.31

注：数据为平均值 ± 标准差。

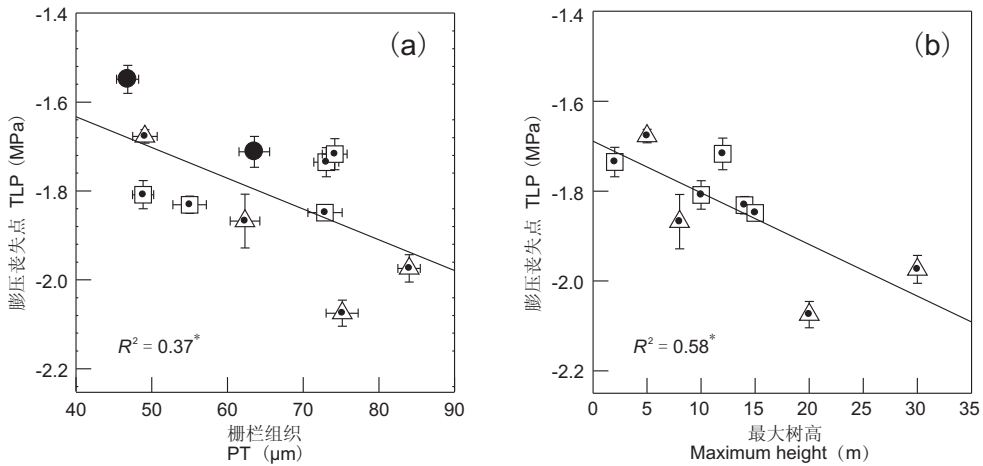
Notes: Data in the table are means ± standard deviations. GCL: guard cell length, SD: stomatal density, TLP: turgor loss point, UET: upper epidermis thickness, P/S: palisade/spongy.



△: 广布种; □: 狭域种; ●: 未确定种。误差线为标准误, N = 3 ~ 5。* 表示显著性差异 (P < 0.05)。
△: Widespread distribution; □: Local distribution; ●: Unidentified species. Error bars indicate SE (N = 3 - 5).
* indicates significant differences (P < 0.05).

图 3 润楠属植物叶脉密度与气孔密度以及栅栏与海绵组织比值的相关性

Fig. 3 Correlations between leaf vein density (VD) and stomatal density (SD) and palisade/spongy tissue thickness (P/S) in *Machilus* species



△：广布种；□：狭域种；●：未确定种。误差线为标准误，N = 3 ~ 5。* 表示显著性水平 $P < 0.05$ 。
 △：widespread distribution；□：local distribution；●：unidentified species. Error bars indicate SE (N = 3 - 5).
 * indicates significant differences ($P < 0.05$).

图4 润楠属植物的叶片膨压丧失点和栅栏组织厚度(11种)以及最大树高(9种)之间的相关性
 Fig. 4 Correlations between water potential at turgor loss point (TLP) and palisade tissue thickness (PT; 11 species) and maximum tree height (9 species) of *Machilus*

广布种分布的生境差异较大，一些居群可能会遭遇干旱胁迫，广布种具有较低的膨压丧失点，为它们能够广泛分布、适应多样的环境奠定了基础^[40-43]。

润楠属植物的气孔密度和叶脉密度呈显著正相关，这与张亚等^[36]有关基部被子植物的研究结果一致，表明该属植物能够维持叶片水平的水分供需平衡。如柳叶润楠生长在低海拔地区的溪畔旁，这里水分供应充足，水分不是限制其生长的主要因素，因而叶脉密度较低。当润楠属植物向更广阔的区域扩张时，如建润楠和滇润楠，它们的气孔密度和叶脉密度逐渐升高，这可能为这些植物高的光合能力提供保证^[44,45]。栅栏组织与海绵组织的比值是植物耐旱性的重要指标^[1]，且该比值与叶脉密度成正相关，这与 Sack 和 Frole^[45]的研究结果相一致。较厚的栅栏组织和较高的气孔密度，能使植物获得较强的光合能力，这些条件在一些基部被子植物类群中普遍存在，但叶脉的进化是植物获得高光合能力最重要的途径，并且能使植物在更广阔的环境下生存^[29]。润楠属植物气孔密度大，与很多较进化的被子植物密度相当，但叶脉密度却很低，而且润楠属无论是广布种还是狭域种多分布在近水源和林下湿润处，提示早期被子植物可能更适宜生活在潮湿阴暗的环境中。

润楠属植物的膨压丧失点与栅栏组织厚度呈正相关。栅栏组织结构紧密，细胞相对较小，且栅栏

组织厚度增加，植物捕获光的能力以及单位叶面积上光合酶的浓度也相应增加；而低的膨压丧失点，能避免植物叶片在日间和干旱季节关闭气孔，从而使广布种在竞争中占据有利条件^[44,46]。另外，膨压丧失点与物种的最大树高呈正相关。植物能够达到的最大树高，由植物本身的遗传特性决定，植株越高，则顶端叶片越易遭受水分胁迫。叶片低的膨压丧失点，有利于树木顶端的叶片保持气孔开放，这种遗传特性，在树木幼苗期就有明显的体现。

综上所述，本文关于润楠属植物叶片功能性状的研究结果进一步证实 Field^[26]提出的假说，即早期基部被子植物可能生活在阴暗潮湿的林下环境。同时，研究还发现润楠属广布种和狭域种的地理分布不是随机的，而是由它们本身的生理生态特征决定，而植物的水力学性状可以作为预测润楠属植物地理分布的关键性状^[46,47]。

致谢：感谢中国科学院西双版纳热带植物园宋钰为本研究提供实验材料和实验帮助。同时，感谢该园植物生理生态研究组及张教林研究员为本研究实验期间提供了办公场所和仪器设备。

参考文献：

[1] Cao KF. Water relations and gas exchange of tropical saplings during a prolonged drought in a Bornean heath forest, with reference to root architecture[J]. *J Trop Ecol*, 2000, 16(4) : 101-116.
 [2] Tyree MT, Engelbrecht BMJ, Vargas G, Kursar TA. Desic-

- cation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance[J]. *Plant Physiol*, 2003, 132(3): 1439–1447.
- [3] Carins Murphy, Jordan GJ, Brodribb TJ. Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata[J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37(1): 124–131.
- [4] Drake PL, Froend RH, Franks PJ. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance[J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(2): 495–505.
- [5] Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E. Temperate forest trees and stands under severe drought: review of eco-physiological responses, adaptation processes and long-term consequences[J]. *Ann For*, 2006, 63(6): 625–644.
- [6] Bonan GB. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests[J]. *Science*, 2008, 320(5882): 1444–1449.
- [7] Baslam M, Qaddoury A, Goicoechea N. Role of native and exotic mycorrhizal symbiosis to develop morphological, physiological and biochemical responses coping with water drought of date palm, *Phoenix dactylifera*[J]. *Tree*, 2014, 28(1): 161–172.
- [8] Engelbrecht BMJ, Kursar TA. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants[J]. *Oecologia*, 2003, 136(3): 383–393.
- [9] Engelbrecht BMJ, Comita LS, Condit R, Kursar TA, Tyree MT, Turner BL, Hubbell SP. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests[J]. *Nature*, 2007, 447(7140): 80–82.
- [10] Barbara LI, Rafael V, Lourens P. Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species[J]. *Acta Oecol*, 2014, 56(4): 10–18.
- [11] Baltzer JL, Davies SJ, Bunyavejchewin S, Noor NSM. The role of desiccation tolerance in determining tree species distributions along the Malay-Thai Peninsula [J]. *Funct Ecol*, 2008, 22(2): 221–231.
- [12] Baltzer JL, Gregoire DM, Bunyavejchewin S, Noor NSM, Davies SJ. Coordination of foliar and wood anatomical traits contributes to tropical tree distributions and productivity along the Malay-Thai peninsula[J]. *Am J Bot*, 2009, 96(12): 2214–2223.
- [13] Anderegg WR, Kane J, Eregg LD. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress[J]. *Nat Clim*, 2013, 3(1): 30–36.
- [14] Niinemets U, Keenan TF, Hallik L. A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types[J]. *New Phytol*, 2015, 205(1): 973–993.
- [15] Sack L, Cowan PD, Jaikummar N, Holbrook NM. The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species[J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26(8): 1343–1356.
- [16] Sheffield J, Wood EF. Global trends and variability in soil moisture and drought characteristics, 1950 – 2000, from observation-driven simulations of the terrestrial hydrologic cycle[J]. *J Clim*, 2008, 21(3): 432–458.
- [17] Megan K, Bartlett CS, Sack L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis[J]. *Ecol Lett*, 2012, 15(5): 393–405.
- [18] Witkowski ETF, Lamont B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness[J]. *Oecologia*, 1991, 88(4): 486–493.
- [19] Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs [J]. *Ecology*, 2001, 82(2): 453–469.
- [20] Hovenden MJ, Vander Schoor JK, Osanai Y. Relative humidity has dramatic impacts on leaf morphology but little effect on stomatal index or density in *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae) [J]. *Aust J Bot*, 2012, 60(8): 700–706.
- [21] Brodribb TJ, Feild TS. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification[J]. *Ecol Lett*, 2010, 13(2): 175–183.
- [22] Brodribb TJ, Holbrook NM. Leaf physiology does not predict leaf habit, examples from tropical dry forest [J]. *Trees*, 2005, 19(3): 290–295.
- [23] Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics[J]. *Plant Physiol*, 2007, 144(4): 1890–1898.
- [24] Brodribb TJ, Holbrook NM. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits [J]. *Plant Physiol*, 2003, 132: 2166–2173.
- [25] Crane PR, Friis EM, Pedersen KR. The origin and early diversification of angiosperms [J]. *Am J Bot*, 2004, 91(10): 1614–1626.
- [26] Field TS, Arens NC, Doyle JA, Dawson TE, Donoghue MJ. Dark and disturbed: an image of early angiosperm ecology[J]. *Paleobiology*, 2004, 30(1): 82–107.
- [27] Soltis DE, Smith SA, Cellinese N. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa [J]. *Am J Bot*, 2011, 98(4): 704–730.
- [28] Sack L. Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation[J]. *Oikos*, 2004, 107(1): 110–127.
- [29] Field TS, Brodribb TJ. Ancestral xerophobia: a hypothesis on the whole plant ecophysiology of early angiosperms [J]. *Geobiology*, 2009, 7(2): 237–264.
- [30] Field TS, Brodribb TJ, Jaffre T, Holbrook NM. Acclimation of leaf anatomy, photosynthetic light use and xylem hy-

- draulics to light in *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) [J]. *Int J Plant Sci*, 2001, 162(5): 999–1008.
- [31] Sack L, Scoffoni C. Measurement of Leaf hydraulic conductance and stomatal conductance and their responses to irradiance and dehydration using the evaporative flux method (EFM) [J]. *J Vis Exp*, 2012, 70(70): 249–250.
- [32] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第31卷, 第2分册[M]. 北京: 科学出版社, 1982.
Editorial Board of Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Flora Reipublicae Popularis Sinicae: Vol. 31, No. 2[M]. Beijing: Science Press, 1982.
- [33] 朱华, 王洪, 李保贵, 周仕顺, 张建侯. 西双版纳森林植被研究[J]. 植物科学学报, 2015, 33(5): 641–726.
Zhu H, Wang H, Li BG, Zhou SS, Zhang JH. Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna[J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(5): 641–726.
- [34] Bartlett MK, Zhang Y, Yang J. Drought tolerance as a driver of tropical forest assembly: resolving spatial signatures for multiple processes [J]. *Ecology*, 2016, 97(2): 503–514.
- [35] Li L, McCormack ML, Ma CG, Kong DL, Zhang Q, Chen XY, Zeng H, Niinemets Ülo, Guo D. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests [J]. *Ecol Lett*, 2015, 18(9): 899–906.
- [36] 张亚, 杨石建, 孙梅, 曹坤芳. 基部被子植物气孔性状与叶脉密度的关联进化 [J]. 植物科学学报, 2014, 32(4): 320–328.
Zhang Y, Yang SJ, Sun M, Cao KF. Stomatal traits are evolutionarily associated with vein density in basal angiosperms [J]. *Plant Science Journal*, 2014, 32(4): 320–328.
- [37] Gaele G, Christine S, Lawren S. Combined impacts of irradiance and dehydration on leaf hydraulic conductance: insights into vulnerability and stomatal control [J]. *Plant Cell Environ*, 2012, 35(5): 857–871.
- [38] Boyce CK, Brodribb TJ, field TS, Zwieniecki MA. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative [J]. *Proc Biol Sci*, 2009, 276(1663): 1771–1776.
- [39] Bartlett MK, Zhang Y, Kreidler N, Sun SW, Ardy R, Cao KF, Sack L. Global analysis of plasticity in turgor loss point a key drought tolerance trait [J]. *Ecol Lett*, 2014, 17(12): 1580–1590.
- [40] Mouillot D, Mason NW, Wilson JB. Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities [J]. *Oecologia*, 2007, 15(2): 729–737.
- [41] Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot [J]. *J Ecol*, 2001, 89(6): 947–959.
- [42] Tyree MT, Vargas G, Engelbrecht BMJ, Kursar TA. Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree *Licania platyptus* (Hemsl.) Fritsch [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(378): 2239–2247.
- [43] Deligoz A, Gur M. Morphological, physiological and biochemical responses to drought stress of stone pine (*Pinus pinea* L.) seedlings [J]. *Acta Physiol Plant*, 2015, 37(11): 1–8.
- [44] Barbara LI, Rafael V, Lourens P. Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species [J]. *Acta Oecol*, 2014, 56(4): 10–18.
- [45] Sack L, Frole K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees [J]. *Ecology*, 2006, 87(2): 483–491.
- [46] Bonan GB. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests [J]. *Science*, 2008, 320(5882): 1444–1449.
- [47] Aasamaa K, Sober A, Rahi M. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees [J]. *Aust J Plant Physiol*, 2001, 45(1): 765–774.