

热带季雨林不同小生境大戟科植物幼树的叶片结构、耐旱性和光合能力之间的相关性

孙善文^{1,2} 章永江³ 曹坤芳^{4*}

¹中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³Department of Organismic and Evolutionary Biology, Cambridge 02138, USA; ⁴广西大学林学院, 南宁 530004

摘 要 植物的叶片结构和功能性状受到自身、环境和系统发育的影响。该研究选取西双版纳20 hm²热带雨林动态监测大样地内18种分布格局不同的大戟科植物, 测量了幼树叶片的解剖结构、水分关系特征、最大光合能力和暗呼吸, 主要探讨了叶片结构对植物耐旱性和光合能力的影响, 耐旱性和光合能力之间的权衡关系, 以及环境水分条件对植物功能性状相关性的影响。结果表明: 1) 生境内植物表现出一定的结构和功能的趋同性, 分布在山脊和山坡的种比沟谷种具有更强的耐失水能力; 2) 去除了系统发育的影响后, 一些关键性状(特别是叶片密度和膨压丧失点时的水势、饱和渗透势等)之间存在跨生境尺度上的相关关系, 植物叶片结构同时影响了植物的耐失水能力和光合能力, 植物叶片自身的结构限制导致了植物的耐旱性(高的叶片密度、比叶质量)和光合能力(低的叶片密度、比叶质量)存在反向进化关系; 3) 如果研究的植物类群亲缘关系较近, 传统的Pearson相关分析不能很好地揭示其性状间的相关关系, 因而必须采用系统发育独立对照差作相关分析。大戟科植物的结构和功能在水分梯度和光梯度上的生态位分化也从功能性状的角度为热带季雨林能维持高生物多样性, 保持植物物种长期共存提供了一个可能的解释。

关键词 暗呼吸, 生境, 叶片解剖结构, 光合作用, 压力-容积曲线

Correlations among leaf structure, drought tolerance and photosynthetic capacity in saplings of Euphorbiaceae from different micro-habitats in a seasonal tropical rainforest

SUN Shan-Wen^{1,2}, ZHANG Yong-Jiang³, and CAO Kun-Fang^{4*}

¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Department of Organismic and Evolutionary Biology, Cambridge 02138, USA; and ⁴College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China

Abstract

Aims Leaf structural and functional traits have been extensively studied to explain community assembly mechanisms, species distributions, niche differentiations, and even ecosystem services functions. However, these traits are influenced by both environment and phylogeny, showing correlations or trade-offs among them. In this study, we assessed the impacts of leaf structure on drought tolerance and photosynthetic potential, and the trade-off between drought tolerance and photosynthetic capacity, to provide an explanation for species coexistence and the maintenance of high biodiversity in tropical rainforests.

Methods We chose 18 species in the Euphorbiaceae family differing in distribution patterns along topographic gradients in a 20 hm² forest dynamics monitoring plot (FDP) in Xishuangbanna. We measured leaf anatomy, leaf water relations characteristics, maximum photosynthetic rate, and dark respiration, and used two different methods—the traditional Pearson correlation and phylogenetic independent contrasts—to analyze the relationships among those traits.

Important findings We found that: 1) species showed convergence in structures and functions within specific habitat; species on ridge or slope had a stronger water loss-tolerance abilities than species in the valley. 2) Correlations among some key traits (specifically, leaf density, water potential at turgor loss point, and water potential at full turgor, etc.) were found among habitats; plants adjusted leaf structure to influence simultaneously plant water loss-tolerance abilities and photosynthetic capability, which may result in a trade-off between drought tolerance (high leaf density, leaf mass per area) and photosynthetic capability (low leaf density, leaf mass per area). 3) The phylogenetic independent contrasts must be used when analyzing correlations among the traits of genetically

related species due to the weakness of traditional Pearson analysis. The ecological niche differentiation to water and light gradients as revealed by the present study provides a potential explanation for the high diversity of the seasonal tropical rainforest.

Key words dark respiration, habitat, leaf structure, photosynthesis, pressure-volume curve

植物功能性状反映了植物对环境的适应性和资源利用效率。目前,植物功能性状被用于探讨群落的组装机制、植物分布、生态位分化,以及生态系统服务功能的研究。植物功能性状发育受自身结构、遗传和环境资源条件(如水分条件)的限制,并且不同结构特征或功能性状之间相互制约,所以植物在适应环境的过程中往往表现出一些功能性状之间的相关性和权衡关系(Meinzer, 2003; Reich *et al.*, 2003; Bucci *et al.*, 2004; Swenson & Enquist, 2007)。比如比叶重较高的叶片,叶片较致密且厚,一般具有更强的抗干旱能力(Poorter *et al.*, 2009; Markesteijn *et al.*, 2011; Fu *et al.*, 2012),但是这种叶片不利于内部气体的扩散,同时也会稀释单位质量光合组织的浓度,从而降低其光合作用能力。因此叶片抗干旱能力和光合能力之间可能存在一定的权衡关系,并受到叶片密度和厚度的制约。

叶片解剖结构特征对植物的生理功能和在特定环境中的适应性有重要影响(Tomas *et al.*, 2013),能够直接影响植物叶片的光合潜力(Niinemets *et al.*, 2009; Scafaro *et al.*, 2011; Terashima *et al.*, 2011)。叶片的上表皮影响进入叶肉的光量子总量(Brodersen & Vogelmann, 2007),且多数上表皮细胞具有凸面,能够聚集通过它们的光(Poulson & Vogelmann, 1990; Vogelmann, 1993; Vogelmann *et al.*, 1996)。有些植物叶片中维管束向叶表皮方向的扩展可以将光传递到叶片的深层(Nikolopoulos *et al.*, 2002),地中海地区的硬叶植物叶片上表皮细胞中的石细胞也可以将光传递到叶片的内部,起到光纤的作用(Karabourniotis *et al.*, 1994; Karabourniotis, 1998)。而柱状的栅栏组织细胞具有光线通道的作用,将光线传播到叶肉深层(Vogelmann & Martin, 1993)。球状的海绵组织细胞排列不规则,使得光线散射多次,在叶肉中的传播路径延长,使光量子得到充分吸收(DeLucia *et al.*, 1996; Evans *et al.*, 2004)。

生长地点的水分条件可以导致植物的解剖结构发生改变(Chartzoulakis *et al.*, 2002)。旱生植物叶片一般都具有较低的面积/体积比(Karabourniotis &

Bornman, 1999; Richardson & Berlyn, 2002),较厚的角质层(Richardson & Berlyn, 2002)和上下表皮(Bacelar *et al.*, 2004)以及较小的叶肉细胞和细胞间隙(Mediavilla *et al.*, 2001)。干旱生境中,植物叶片表面的毛状体可以减少水分蒸腾(Bacelar *et al.*, 2004),增加边界层阻力(Savé *et al.*, 2000),从而提高水分利用效率。同时还可以增加植物对小降水量和冷凝水的利用(Savé *et al.*, 2000)。植物叶片忍耐低水势的能力决定了植物在旱季的存活能力以及植物的分布模式(Kursar *et al.*, 2009)。植物压力-容积曲线参数是植物叶片耐失水能力的指标。膨压丧失点时的叶片水势(π_{lp})与植物生长地点的降水量有很强的相关性,是代表植物耐旱性的一个很有效的功能性状(Bartlett *et al.*, 2012b)。

热带雨林是生物多样性最丰富的陆地生态系统,其物种共存机制是研究的热点。近年来,我国学者对热带雨林的生物多样性维持机制开展了大量研究,主要集中在利用模型探讨中性理论、生态位分化、密度依赖等解释物种分布和共存的机制(Lan *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2013)。但是,把植物功能性状特别是植物抗逆性性状用于物种共存机制的研究还很少,一个原因是因为测定这些抗逆性性状很费工费时。本研究选取了西双版纳热带季雨林在水分条件不同的几个生境(山脊、山坡、沟谷)中分布的18种大戟科植物。测量了其幼树叶片的叶片解剖结构、水分关系特征、最大光合能力和暗呼吸。大戟科是热带雨林很重要的一个科,其重要值在西双版纳热带雨林20 hm²样地排第三(兰国玉等, 2008)。此外,同一个科内的物种进化历史相近,在探讨性状的关联进化时可以排除进化历史差异较大带来的影响。本研究主要探讨:1)热带季雨林不同生境分布的植物功能性状之间的适应性差异;2)植物叶片解剖结构和植物光合以及水分关系特征之间的关系。从而为解释植物分布和共存机制提供依据。因为亲缘关系较近的物种之间存在进化上的自相似性,从而导致用传统的统计方法检验性状之间的相关关系时会产生偏差(Felsenstein, 1985),所以本研

究利用系统发育独立对照差的方法, 考虑了系统发育的影响, 分析亲缘关系相近的植物类群性状的关联进化(Felsenstein, 1985; Garland *et al.*, 1992)。

1 材料和方法

1.1 实验样地与材料

本研究在西双版纳热带季雨林20 hm²动态监测样地内进行, 样地位于云南省西双版纳傣族自治州勐腊县蚌蚌村南贡山东部斑马山脚, 地理位置为101.57°–101.58° E, 21.61°–21.62° N (兰国玉等, 2008)。该地区属于热带季风气候, 5到10月为雨季, 11月到翌年4月为旱季(Cao *et al.*, 2006)。平均年降水量为1 493 mm, 其中雨季占84%, 旱季降水稀少(Cao *et al.*, 2006)。物种分布和物种的生境类型划分参照对该样地地形特征和物种分布的基础调查(Lan *et al.*, 2012), 选取了样地内不同生境(山脊、山坡、沟谷)的18种大戟科植物的幼树(1.0 cm <胸径(DBH) < 5.0 cm), 树高介于1.0–2.5 m之间(种名、丰度(每hm²样地内的个体数)及分布见表1), 其中广布种是在3个生境内均匀分布的种。林下小树因为根系相对较浅, 所以对生境水分条件变化更为敏感(Becker & Wong, 1994)。实验选取的3个生境存在显著的水分差异。沟谷常年有小溪存在, 而山脊和山坡无地表水积存。这种水分差异在旱季尤为明显。3个生境的

光环境也有所不同, 沟谷两侧的林下郁闭度高, 而山脊比较空旷, 有明显的林窗存在。山坡林下的光环境介于二者之间。

1.2 压力-容积曲线的测定

压力-容积曲线的测定在旱季进行。每个种分别随机抽取6个个体, 广布种在各个生境内各选取4个个体。每个个体在傍晚时采集一根枝条, 用湿润的纸巾包裹住切口, 装入黑色采样袋内, 带回室内, 复水一夜。第二天, 用刀片将带叶柄的叶片从枝条上切下, 放入Whirl-Pak (Nasco, Fort Atkinson, Wisconsin, USA)袋中, 使用Model 1000压力势仪(PMS Instrument Company, Oregon, USA)进行叶片水势的测定。通过压力-容积曲线, 使用标准方法(Bartlett *et al.*, 2012a), 计算得到饱和含水量(*SWC*)、饱和渗透势(π_o)、膨压丧失点时的水势(π_{tp})、膨压丧失点时的相对含水量(*RWC_{tp}*)、弹性模数(ϵ)。在计算过程中, 表示过饱和的共质体含水量的数据点被剔除(Kubiske & Abrams, 1990; Sack & Pasquet-Kok, 2011)。

1.3 气体交换的测定

使用LI-6400便携式光合仪(LI-COR, Lincoln, USA)配合红/蓝光源, 从每个种的幼树中随机抽取的6个个体(广布种幼树的选取同1.2), 测定其相对阳生且完全展开的叶片的气体交换状况。初始得到的值为单位面积的值, 随后乘以比叶面积(*SLA*)转

表1 样地内18种大戟科植物物种名、分布及丰度

Table 1 A list of names, distributions, and abundance of the 18 plant species of the Euphobiaceae within study plot

种 Species	分布 Distribution	丰度 Abundance (Ind.·hm ⁻²)
长梗三宝木 <i>Trigonostemon thyrsoideus</i>	沟谷 Valley	40.45
粉绿野桐 <i>Mallotus garrettii</i>	沟谷 Valley	34.15
勐腊核果木 <i>Drypetes hoensis</i>	沟谷 Valley	28.35
棒柄花 <i>Cleidion brevipetiolatum</i>	沟谷 Valley	48.55
秋枫 <i>Bischofia javanica</i>	沟谷 Valley	1.65
缅甸桐 <i>Sumbaviopsis albicans</i>	山坡 Slope	23.00
轮叶戟 <i>Lasiococca comberi</i>	山坡 Slope	9.20
风轮桐 <i>Epiprinus siletianus</i>	山坡 Slope	6.20
网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>	山坡 Slope	1.50
土蜜树 <i>Bridelia tomentosa</i>	山坡 Slope	1.05
木奶果 <i>Baccaurea ramiflora</i>	遍及整个样地 Throughout the entire sample plot	160.60
山地五月茶 <i>Antidesma montanum</i>	遍及整个样地 Throughout the entire sample plot	22.75
日本五月茶 <i>Antidesma japonicum</i>	遍及整个样地 Throughout the entire sample plot	13.75
尾叶血桐 <i>Macaranga kurzii</i>	山脊 Ridge	0.40
越南巴豆 <i>Croton kongensis</i>	山脊 Ridge	7.35
银背巴豆 <i>Croton argyratus</i>	山脊 Ridge	3.00
椴叶山麻杆 <i>Alchornea tiliifolia</i>	山脊 Ridge	18.75
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	山脊 Ridge	26.40

化为单位质量的值。每天9:30–11:30进行最大光合速率的测定, 光强设定为 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。使用外接 CO_2 小钢瓶来减少林下环境波动对测定的影响, CO_2 浓度设定为 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。暗呼吸的测定在20:30–22:30进行。最大光合速率和暗呼吸速率(R)的测定均采用原地活体测量。由于暗呼吸速率的值为负值, 为表述方便取其绝对值将其转化为正值。

1.4 叶片解剖结构和功能性状的测定

每个个体选取3片健康、相对阳生且无明显缺损的叶片, 使用显微镜(MD 2500; Leica Microsystems Ltd., Wetzlar, Germany)对叶片顶端、中部和底部的横切切片进行叶片各结构成分(上表皮厚度(UET)、栅栏组织厚度(PT)、海绵组织厚度(ST)、下表皮厚度(LET)和叶片厚度(LT))的测定。使用便携式叶面积仪(LI-3000A; Lincoln, USA)测量叶片面积, 随后将叶片装入信封中, 放入烘箱中 $80\ ^\circ\text{C}$ 烘干48 h。用分析天平(AL204; Mettler Toledo Group, 上海)测定叶片干质量。 SLA = 叶片面积/叶片干质量。比叶质量(LMA) = 叶片干质量/叶片面积。叶片密度(LD) = LMA/LT 。栅栏组织厚度/海绵组织厚度(P/S) = PT/ST 。

1.5 系统发育树的构建

我们在属水平上利用 $rbcL$ 和 $matK$ DNA序列构建系统发育树。山地五月茶(*Antidesma montanum*)、越南巴豆(*Croton kongensis*)、银背巴豆(*Croton argyratus*)、网脉核果木(*Drypetes perreticulata*)、风轮桐(*Epiprinus siletianus*)和轮叶戟(*Lasiococca comberi*)的 $rbcL$ 和 $matK$ DNA序列来自西双版纳热带植物园DNA Barcoding项目。棒柄花(*Cleidion brevipetiolatum*)的 $matK$ 序列和勐腊核果木(*Drypetes hoensis*)、酸味子(*Antidesma japonicum*)的 $rbcL$ 序列也来自这个项目。白叶桐(*Sumbaviopsis albicans*)、秋枫(*Bischofia javanica*)、土蜜树(*Bridelia tomentosa*)、木奶果(*Baccaurea ramiflora*)、云南银柴(*Aporosa yunnanensis*)、长梗三宝木(*Trigonostemon thyrsoideus*)、粉绿野桐(*Mallotus garrettii*)、尾叶血桐(*Macaranga Kurzii*)和椴叶山麻杆(*Alchornea tiliifolia*)的 $rbcL$ 和 $matK$ DNA序列从GenBank获得。由于木奶果、云南银柴、长梗三宝木、粉绿野桐、尾叶血桐和椴叶山麻杆其序列无法获得, 我们使用同属种的基因序列代替。利用Mega 5.2 (Tamura *et al.*, 2011)进行系统发育树的构建, 算法采用最大似然

法(maximum likelihood method)。

1.6 统计方法

分别采用Pearson相关分析和系统发育独立对照差相关分析, 对各性状间的相关关系进行了研究。各类群之间的差异采用单因素方差分析(one-way ANOVA)进行检验, 对差异显著的性状用Tukey HSD法进行多重比较。使用R 3.0.2进行上述统计分析。

2 实验结果

2.1 各类群植物间的性状差异

从表2可见, 广布种具有最大的 SWC 。山脊和山坡分布种的 π_o 和 π_{lp} 显著低于沟谷分布种和广布种。山脊分布种的 RWC_{up} 最小, 沟谷分布种的 RWC_{up} 最大。广布种具有最大的 UET 。山坡分布种的 LD 显著高于沟谷分布种。山脊分布种的 R 最大, 山坡分布种的 R 最小。其余的性状各类群间无显著性差异。其中, 广布种具有最大的 LT 、 PT 、 ST 和最小的 ε 和单位叶片干质量的最大净光合速率(A_m), 而山坡分布种具有最小的 LT 、 PT 、 ST 和最大的 ε 、 LMA 。山脊分布种具有最大的 P/S 和单位叶面积的最大光合速率(A_a)、 A_m 。沟谷分布种则具有最小的 LMA 、 P/S 和 A_a 。山脊分布种和山坡分布种的 LET 比沟谷分布种和广布种小。山脊分布种和沟谷分布种的 R_m 比广布种和山坡分布种大。

2.2 LT 、 LD 和 LMA 之间的相关关系

两种相关分析结果显示 LT 与 LMA 不存在相关关系(表3)。控制了系统发育的影响后, LD 与 LMA 存在正相关关系(表3)。

2.3 叶片解剖和水分关系特征之间的相关关系

传统Pearson相关分析结果显示, LT 、 UET 、 ST 、 LET 与 SWC 、 π_o 和 π_{lp} 存在正相关关系(表3; 图1)。 LD 与 SWC 、 π_o 和 π_{lp} 存在负相关关系, 与 ε 存在正相关关系(表3; 图2)。尽管 PT 与 SWC 存在正相关关系, 但是与 π_o 和 π_{lp} 不存在相关关系(表3)。

用系统发育独立对照差相关分析排除系统发育的影响后, 得到如下结果: (1) LT 、 UET 、 ST 、 P/S 与 SWC 、 π_o 和 π_{lp} 存在正相关关系; (2) LD 与 SWC 、 π_o 和 π_{lp} 存在负相关关系(表3; 图1–3), 与 ε 的相关关系消失(表3); (3) PT 和 SWC 的相关关系消失; (4) LET 与 SWC 存在正相关关系, 而与 π_o 和 π_{lp} 的相关关系消失(表3); (5) LMA 与 SWC 不存在相关关系, 但是与 π_o 和

表2 大戟科植物不同小生境分布类群的叶片性状及方差分析结果(平均值±标准误差)
Table 2 Traits values of the Euphobiaceae plants in different habitats and summary of ANOVA analysis (mean ± SD)

性状 Trait	山脊 Ridge	山坡 Slope	沟谷 Valley	广布种 Cosmopolitan species
SWC (%)	2.660 ± 0.840 ^{ab}	1.860 ± 0.330 ^a	3.280 ± 1.110 ^{ab}	4.260 ± 0.770 ^b
π _o (MPa)	-1.670 ± 0.180 ^a	-1.740 ± 0.250 ^a	-1.190 ± 0.220 ^b	-1.190 ± 0.040 ^b
π _{up} (MPa)	-1.950 ± 0.180 ^a	-1.990 ± 0.220 ^a	-1.400 ± 0.270 ^b	-1.400 ± 0.020 ^b
ε (MPa)	15.21 ± 6.540 ^a	22.32 ± 7.480 ^a	18.70 ± 6.300 ^a	11.88 ± 2.190 ^a
RWC _{up} (%)	84.62 ± 5.280 ^a	90.70 ± 4.600 ^{ab}	92.61 ± 3.560 ^b	86.99 ± 0.810 ^{ab}
LT (mm)	0.670 ± 0.380 ^a	0.540 ± 0.140 ^a	0.900 ± 0.300 ^a	1.100 ± 0.460 ^a
UET (mm)	0.069 ± 0.036 ^a	0.061 ± 0.010 ^a	0.083 ± 0.017 ^a	0.164 ± 0.053 ^b
PT (mm)	0.240 ± 0.130 ^a	0.150 ± 0.060 ^a	0.190 ± 0.090 ^a	0.280 ± 0.060 ^a
ST (mm)	0.300 ± 0.230 ^a	0.260 ± 0.100 ^a	0.540 ± 0.220 ^a	0.550 ± 0.340 ^a
LET (mm)	0.063 ± 0.022 ^a	0.063 ± 0.015 ^a	0.080 ± 0.018 ^a	0.101 ± 0.023 ^a
P/S (%)	1.214 ± 0.611 ^a	0.670 ± 0.345 ^a	0.432 ± 0.270 ^a	0.618 ± 0.208 ^a
LD (g·cm ⁻³)	940.4 ± 391.2 ^{ab}	1 175.0 ± 385.5 ^a	514.2 ± 94.2 ^b	529.5 ± 171.1 ^{ab}
LMA (g·cm ⁻²)	51.36 ± 12.810 ^a	59.56 ± 14.080 ^a	44.91 ± 14.750 ^a	53.49 ± 6.640 ^a
A _a (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	10.380 ± 2.310 ^a	8.400 ± 3.410 ^a	7.690 ± 1.520 ^a	7.710 ± 0.750 ^a
A _m (nmol·g ⁻¹ ·s ⁻¹)	0.210 ± 0.150 ^a	0.160 ± 0.110 ^a	0.190 ± 0.110 ^a	0.150 ± 0.030 ^a
R (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	0.600 ± 0.074 ^a	0.470 ± 0.074 ^b	0.500 ± 0.064 ^{ab}	0.480 ± 0.046 ^{ab}
R _m (nmol·g ⁻¹ ·s ⁻¹)	0.012 ± 0.003 ^a	0.008 ± 0.003 ^a	0.012 ± 0.006 ^a	0.009 ± 0.001 ^a

ε, 弹性模数; π_o, 饱和渗透势; π_{up}, 膨压丧失点时的水势; A_a, 单位叶面积最大光合速率; A_m, 单位叶干质量最大光合速率; LD, 叶片密度; LET, 下表皮厚度; LMA, 比叶质量; LT, 叶片厚度; P/S, 栅栏组织厚度/海绵组织厚度; PT, 栅栏组织厚度; R, 单位叶面积暗呼吸速率; R_m, 单位叶干质量暗呼吸速率; RWC_{up}, 膨压丧失点时的相对含水量; ST, 海绵组织厚度; SWC, 饱和含水量; UET, 上表皮厚度。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。
ε, modulus of elasticity at full turgor; π_o, osmotic potential at full turgor; π_{up}, water potential at turgor loss point; A_a, maximum photosynthesis rate per leaf area; A_m, maximum photosynthesis rate per leaf dry mass; LD, leaf density; LET, lower epidermis thickness; LMA, leaf mass per area; LT, leaf thickness; P/S, palisade thickness/spongy thickness; PT, palisade tissue thickness; R, dark respiration rate per leaf area; R_m, dark respiration rate per leaf dry mass; RWC_{up}, relative water content at turgor loss point; ST, spongy tissue thickness; SWC, saturated water content; UET, upper epidermis thickness. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

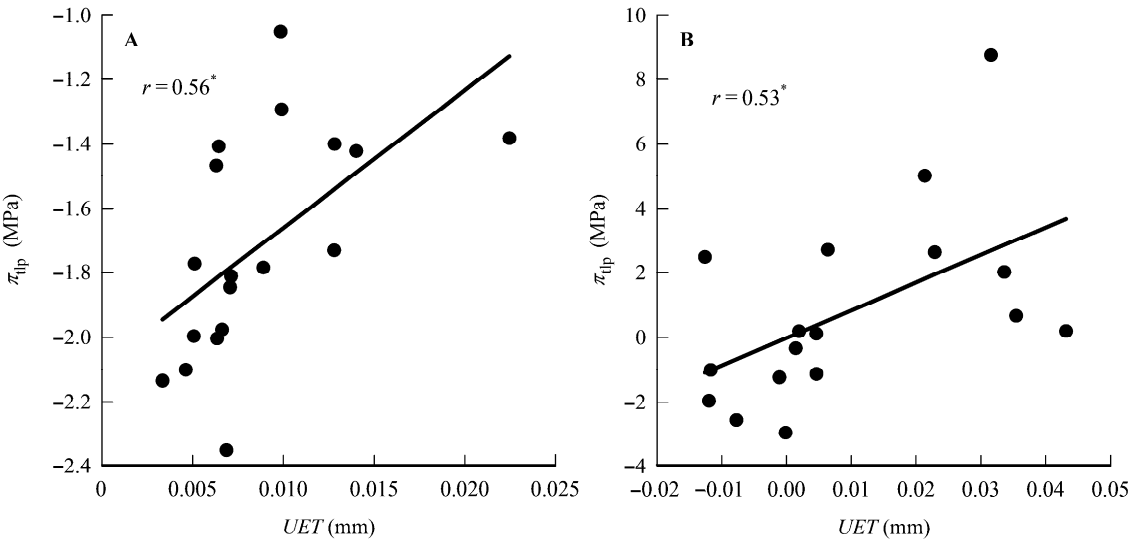


图1 上表皮厚度(UET)与膨压丧失点时的水势(π_{up})的相关关系。A, 传统Pearson相关。B, 系统发育独立性比较。*, 0.01 < p < 0.05。
Fig. 1 Correlations between upper epidermis thickness (UET) and water potential at turgor loss point (π_{up}). A, Traditional Pearson correlation. B, Correlation given by the phylogenetic independent contrasts analysis. *, 0.01 < p < 0.05.

表3 大戟科植物叶片各性状间的相关关系。左下为传统Pearson相关, 右上为系统发育独立性比较后的相关

Table 3 Correlations among leaf traits in plant species of the Eupobiaceae. The lower left corner shows conventional Pearson correlation, and the upper right corner shows correlations given by the phylogenetic independent contrasts analysis

	SWC	π_o	π_{lip}	ε	RWC_{lip}	LT	UET	PT	ST	LET	P/S	LD	LMA	A_a	A_m	R	R_m
SWC	1	0.81***	0.82***	-0.25	0.07	0.62**	0.61**	-0.05	0.70**	0.60*	-0.81***	-0.71***	-0.44	0.25	0.51*	0.19	0.57*
π_o	0.70**	1	0.98***	-0.25	0.20	0.59*	0.52*	-0.23	0.74***	0.37	-0.76***	-0.71***	-0.86***	0.27	0.63**	-0.11	0.66**
π_{lip}	0.77***	0.98***	1	-0.20	0.28	0.55*	0.53*	-0.24	0.69**	0.41	-0.82***	-0.70**	-0.79***	0.18	0.57**	-0.17	0.61**
ε	-0.47	-0.68**	-0.57*	1	0.81***	-0.65**	-0.45	0.01	-0.74***	-0.44	0.43	0.24	0.66**	-0.65**	-0.74***	-0.37	-0.69***
RWC_{lip}	-0.05	-0.26	-0.10	0.77***	1	-0.31	-0.18	-0.05	-0.34	-0.06	-0.12	-0.13	0.47	-0.56*	-0.54*	-0.44	-0.52*
LT	0.64**	0.60**	0.60**	-0.13	0.25	1	0.84***	0.74***	0.95***	0.91***	-0.56*	-0.78***	0.33	0.01	-0.25	-0.03	-0.33
UET	0.66**	0.55*	0.56*	-0.31	0	0.71**	1	0.71***	0.69**	0.85***	-0.45	-0.62**	0.23	-0.06	-0.23	-0.10	-0.28
PT	0.65**	0.42	0.43	-0.23	-0.06	0.51*	0.27	1	0.49*	0.69**	0.20	-0.61**	0.23	0.40	0.05	0.36	-0.08
ST	0.50*	0.56*	0.55*	-0.03	0.37	0.95***	0.66**	0.23	1	0.82***	-0.70**	-0.73***	0.32	-0.13	-0.33	-0.17	-0.37
LET	0.54*	0.52*	0.54*	-0.20	0.20	0.83***	0.63**	0.60*	0.71**	1	-0.50*	-0.76***	0.34	-0.03	-0.25	-0.16	-0.38
P/S	-0.21	-0.37	-0.37	-0.37	-0.68**	-0.54*	-0.30	-0.00	-0.70**	-0.57*	1	0.69**	0.44	-0.21	-0.45	0.06	-0.41
LD	-0.70**	-0.89***	-0.87***	0.75***	0.36	-0.75**	-0.56*	-0.10	-0.81***	-0.60*	0.48*	1	0.76***	-0.53*	-0.81***	-0.23	-0.82***
LMA	-0.16	-0.29	-0.27	0.31	0.33	-0.29	-0.24	0.40	-0.47	0	-0.37	0.14	1	-0.22	-0.77***	0.16	-0.75**
A_a	0.16	0	-0.04	-0.39	-0.42	0.69**	0.22	0.58*	0.61**	0.54*	0.35	-0.20	-0.28	1	0.77***	0.76***	0.44
A_m	0.14	0.10	0.10	-0.37	-0.37	0.60*	0.27	0.18	0.62**	0.40	0.44	-0.18	-0.68**	0.80***	1	0.49*	0.87***
R	0.20	-0.08	-0.14	-0.41	-0.56*	0.53*	0.10	0.70**	0.38	0.52*	0.48*	-0.18	-0.24	0.59**	0.52*	1	-0.62**
R_m	0.16	0.12	0.12	-0.36	-0.40	0.50*	0.25	0.04	0.56*	0.30	0.49*	-0.15	-0.86***	0.58*	0.92***	-0.45	1

弹性模数; π_0 , 饱和渗透率; τ_{0ip} , 膨压丧失点时的水势; A_m , 单位叶面积最大光合速率; A_m , 单位叶面积最大光合速率; LD , 叶片密度; LET , 下表皮厚度; $LM4$, 比叶质量; LT , 叶片厚度; PIS , 栅栏组织厚度/海绵组织厚度; PT , 栅栏组织厚度; R , 单位叶面积暗呼吸速率; R_{ms} , 单位叶干质量暗呼吸速率; RWC_{ip} , 膨压丧失点时的相对含水量; ST , 海绵组织厚度; SWC , 饱和含水量; UET , 上表皮厚度。*, $0.01 < p < 0.05$; **, $0.001 < p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

E , modulus of elasticity at full turgor; π_{fo} , osmotic potential at full turgor; π_{fop} , water potential at full turgor; A_{fo} , maximum photosynthesis per leaf dry mass; LD , leaf density; LET , lower epidermis thickness; LMA , leaf mass per area; LT , leaf thickness; P/S , palisade thickness/spongy thickness; PT , palisade tissue thickness; R , dark respiration per leaf area; R_{m} , dark respiration per leaf dry mass; RWC_{fo} , relative water content at full turgor; ST , spongy tissue thickness; SWC , saturated water content; UET , upper epidermis thickness. *, $0.01 < p < 0.05$; **, $0.001 < p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

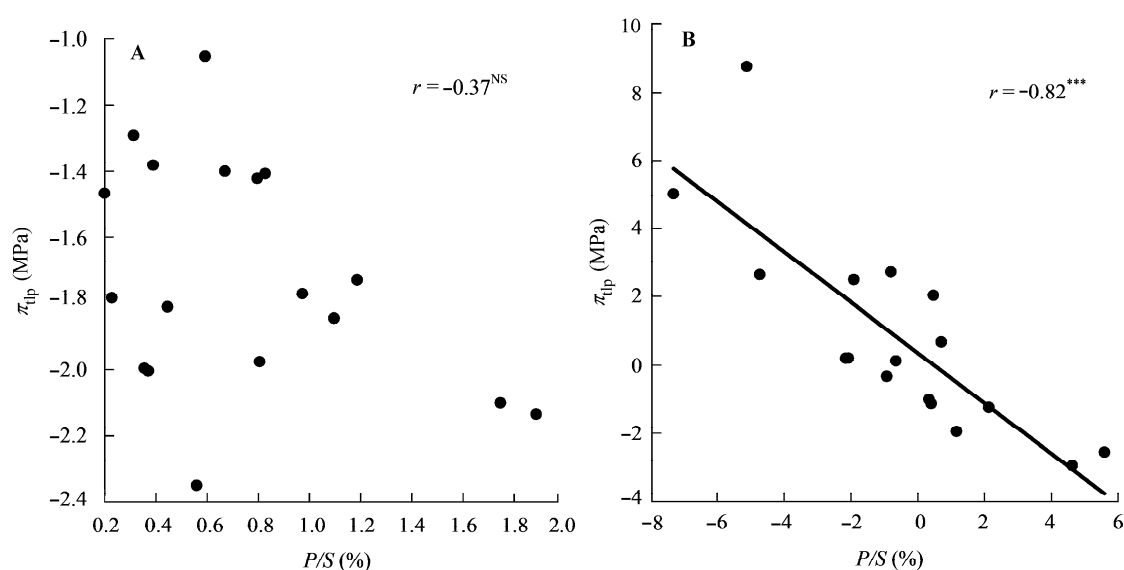


图2 栅栏组织厚度/海绵组织厚度(P/S)与膨压丧失点时的水势(π_{tlp})的相关关系。**A**, 传统Pearson相关。**B**, 系统发育独立性比较。***, $p < 0.001$; NS, $p > 0.05$ 。

Fig. 2 Correlations between the palisade thickness/spongy thickness (P/S) and water potential at turgor loss point (π_{tlp}). **A**, Traditional Pearson correlation. **B**, Correlation given by the phylogenetic independent contrasts analysis. ***, $p < 0.001$; NS, $p > 0.05$.

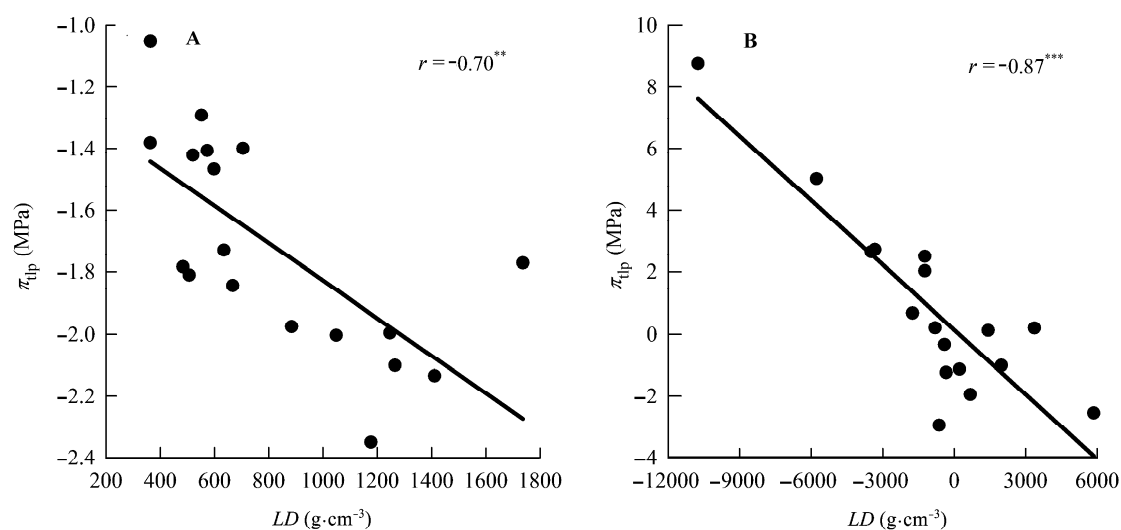


图3 叶片密度(LD)与膨压丧失点时的水势(π_{tlp})的相关关系。**A**, 传统Pearson相关。**B**, 系统发育独立性比较。**, $0.001 < p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 3 Correlations between leaf density (LD) and water potential at turgor loss point (π_{tlp}). **A**, Traditional Pearson correlation. **B**, Correlation given by the phylogenetic independent contrasts analysis. **, $0.001 < p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

π_{tlp} 存在负相关关系(图4); (6) ε 与 LT 和 ST 存在负相关关系, 与 LMA 存在正相关关系(表3)。

2.4 叶片解剖结构和气体交换特征之间的相关关系

在传统Pearson相关分析中, A_a 与 LT 、 PT 、 ST 和 LET 存在正相关关系(表3); A_m 与 LT 、 ST 存在正相关关系, 但与 LMA 存在负相关关系(表3; 图5)。 R 与 LT 、

PT 、 LET 和 P/S 存在正相关关系(表3); R_m 与 LT 、 ST 和 P/S 存在正相关关系, 与 LMA 存在负相关关系(表3; 图5)。排除系统发育的影响后, A_a 、 A_m 和 R_m 与 LD 存在负相关关系(表3; 图6); A_m 和 R_m 与 LMA 存在负相关关系(表3; 图5)。

2.5 叶片水分关系特征与气体交换之间的相关关系

RWC_{tlp} 与 R 在传统Pearson相关分析中存在负相

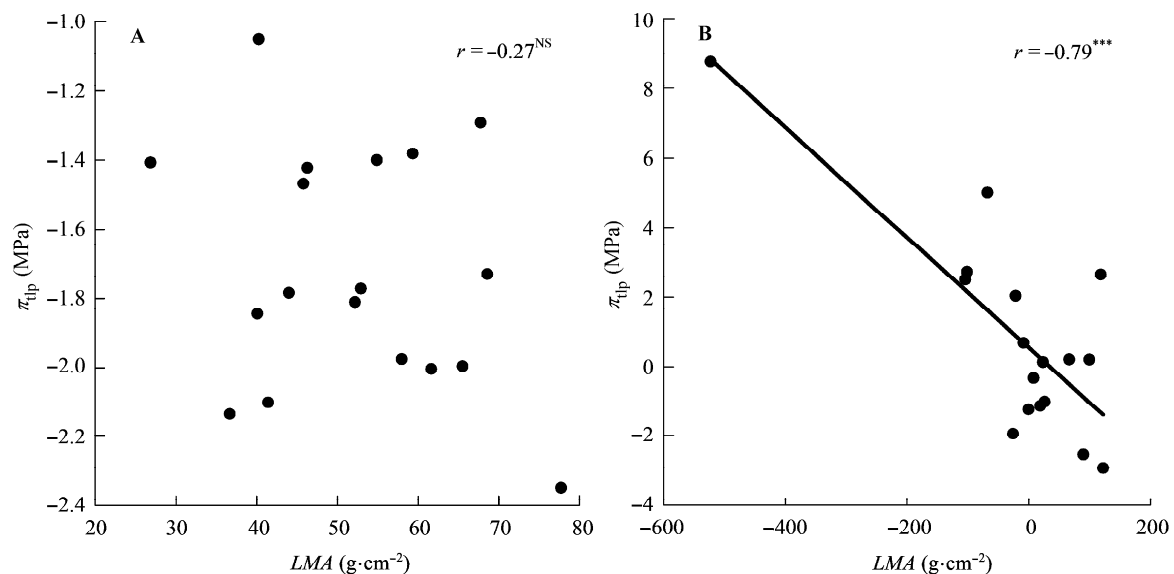


图4 比叶质量(LMA)与膨压丧失点时的水势(π_{tlp})的相关关系。**A**, 传统Pearson相关。**B**, 系统发育独立性比较。***, $p < 0.001$; NS, $p > 0.05$ 。

Fig. 4 Correlations between leaf mass per area (LMA) and water potential at turgor loss point (π_{tlp}). **A**, Traditional Pearson correlation. **B**, Correlation given by the phylogenetic independent contrasts analysis. ***, $p < 0.001$; NS, $p > 0.05$.

关系(表3)。但是排除系统发育的影响,这两个参数就不存在相关关系(表3)。通过系统发育独立对照差相关分析,我们发现SWC、 π_o 和 π_{tlp} 与 A_m 和 R_m 存在正相关关系(表3;图7),但是与 A_a 和 R 不存在相关关系。 ε 和 RWC_{tlp} 与 A_a 、 A_m 和 R_m 存在负相关关系(表3)。

3 讨论

本研究发现,生境内大戟科植物幼树表现出了一定的结构和功能的趋同性,分布在山脊和山坡的种与分布在沟谷的种和广布种相比具有更低的膨压丧失点和饱和渗透势,以及更高的光合能力和 P/S (表2);植物的耐失水能力与植物的光合能力之间存在权衡关系(图7)。因此,植物在耐失水能力和光合能力方向上的分化和二者之间的权衡关系可能为大戟科植物的共存机制和分布格局提供了解释。有研究表明,植物叶片耐失水能力是植物耐旱性的一个重要指标(Bartlett *et al.*, 2012b; Fu *et al.*, 2012)。分布在山脊和山坡的种具有较低的膨压丧失点和饱和渗透势,表明它们具有更强的耐失水能力,能够避免日间和干旱季节膨压丧失造成的气孔关闭所引起的光合气体交换受限,从而有利于它们占据相对干旱的生境。与山脊和山坡相比,沟谷生境常年有地表水流,水分条件较好,很少受旱季缺水的影响。但是沟谷林下光环境较差,植物叶片的 P/S 较小(表2),

即海绵组织比例较大,使得光线多次反射,光路径延长(Vogelman *et al.*, 1996; Smith *et al.*, 1997),增加了林下光谱的主要成分—绿光的吸收(Terashima *et al.*, 2011)。同时,较低的 R (表2)减少了植物维持的消耗,增加了光合产物的积累,提高了植物的耐阴性,从而能够将耐旱的植物从郁闭生境排挤出去。相关研究表明,植物的抗逆性和光合、生长之间总是存在权衡关系。例如,叶片N向防御方面的投资与光合方面的投资存在权衡关系(Feng *et al.*, 2009);木质部抗冰冻-解冻引起的栓塞化的能力和光合能力之间存在权衡关系(Choat *et al.*, 2011);植物的耐阴性和光合能力之间存在权衡关系(Walters & Reich, 2000)。本研究结果支持了植物耐旱性和光合能力之间的权衡关系(Aranda *et al.*, 2005)。尽管Lan等(2012)、Lin等(2012)发现中性过程自身或者与生态位分化相结合影响了西双版纳地区热带雨林物种的分布和共存,但是我们的结果显示植物的叶片结构和功能表现出对不同小生境光和水分条件的适应,植物的耐失水能力与光合能力之间存在权衡关系,表明物种在环境水分梯度和光梯度上产生了生态位的分化。因此更加支持生态位分化对该热带雨林高的生物多样性维持和大量物种的长期共存所起的重要作用(Brown *et al.*, 2013)。

我们发现植物的耐失水能力和光合能力之间

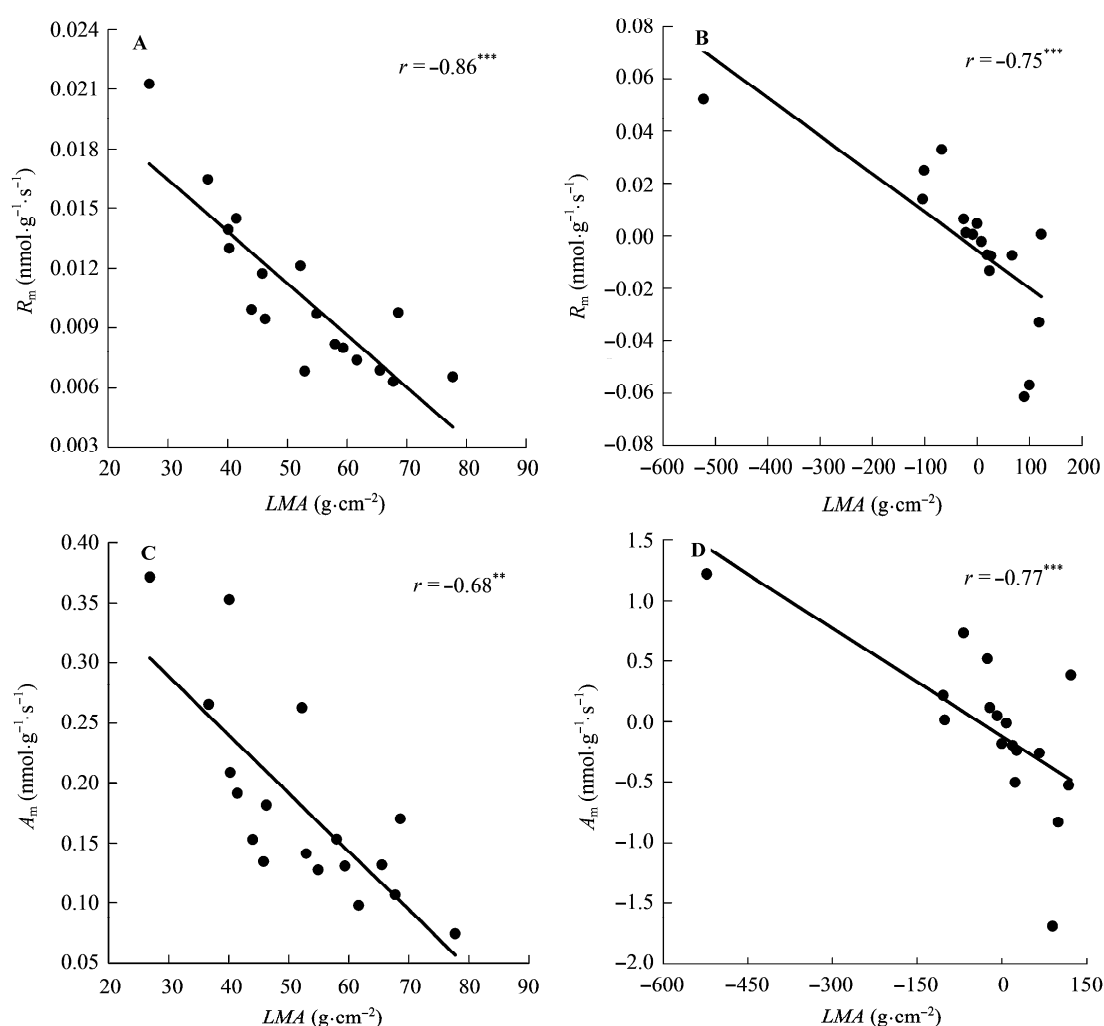


图5 比叶质量(LMA)与单位叶干质量最大光合速率(A_m)和单位叶干质量暗呼吸速率(R_m)的相关关系。A, B, 传统Pearson相关。C, D, 系统发育独立性比较。**, $0.001 < p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 5 Correlations of leaf mass per area (LMA) with maximum photosynthesis per leaf dry mass (A_m) and dark respiration per leaf dry mass (R_m). A, B, Traditional Pearson correlation. C, D, Correlation given by the phylogenetic independent contrasts analysis. **, $0.001 < p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

的权衡关系是由叶片自身结构的限制所决定的。一方面叶片结构影响植物的耐失水能力。 SWC 随 LT 、 UET 、 PT 、 ST 以及 LET 的增加而增加(表3)。而由于表皮细胞体积的99%由液泡所占据(Winter *et al.*, 1993), 同时液泡中的氨基酸浓度比细胞基质和叶绿体中的低一个数量级(Winter *et al.*, 1993)。因此表皮细胞越小, 植物叶片的 π_o 越低(表3), 植物的 π_{lp} 也就越低(图1)。这一结果与之前的研究一致(Cutler *et al.*, 1977; Moore *et al.*, 2008), 表明植物细胞的减小是植物耐旱的一个重要机制(Cutler *et al.*, 1977), 植物通过对叶片细胞大小的调整来影响植物的 π_o , 从而适应不同的水分环境。 P/S 是植物耐旱性的一个特征(Cao, 2000)。它与 SWC 、 π_o 和 π_{lp} 有很强的负相关

关系(图2; 表3)。我们推测 P/S 对植物叶片水分关系的影响, 可能是由 P/S 与叶脉密度的正相关关系所决定的(Sack & Frole, 2006)。较小的LMA意味着植物叶片的蒸腾表面积小, 减少了植物在干旱条件下对水分的需求(Poorter *et al.*, 2009)。LMA与 SWC 、 π_o 和 π_{lp} 存在负相关关系(图4; 表3)。这可能是由LD引起的(图3; 表3), 因为具有较高LD的叶片, 细胞较小, 排列紧密, 细胞壁厚(Niinemets, 2001), 能够有效地积累渗透物质(Morgan, 1984)。因此, 在跨生境的尺度上, 叶片结构特征差异特别是致密程度很好地解释了水分特征的差异, 也就是说, LD是植物耐旱性的一个重要指标。尽管在传统的Pearson相关分析中我们并没有发现LMA与 ε 有相关关系, 但是在

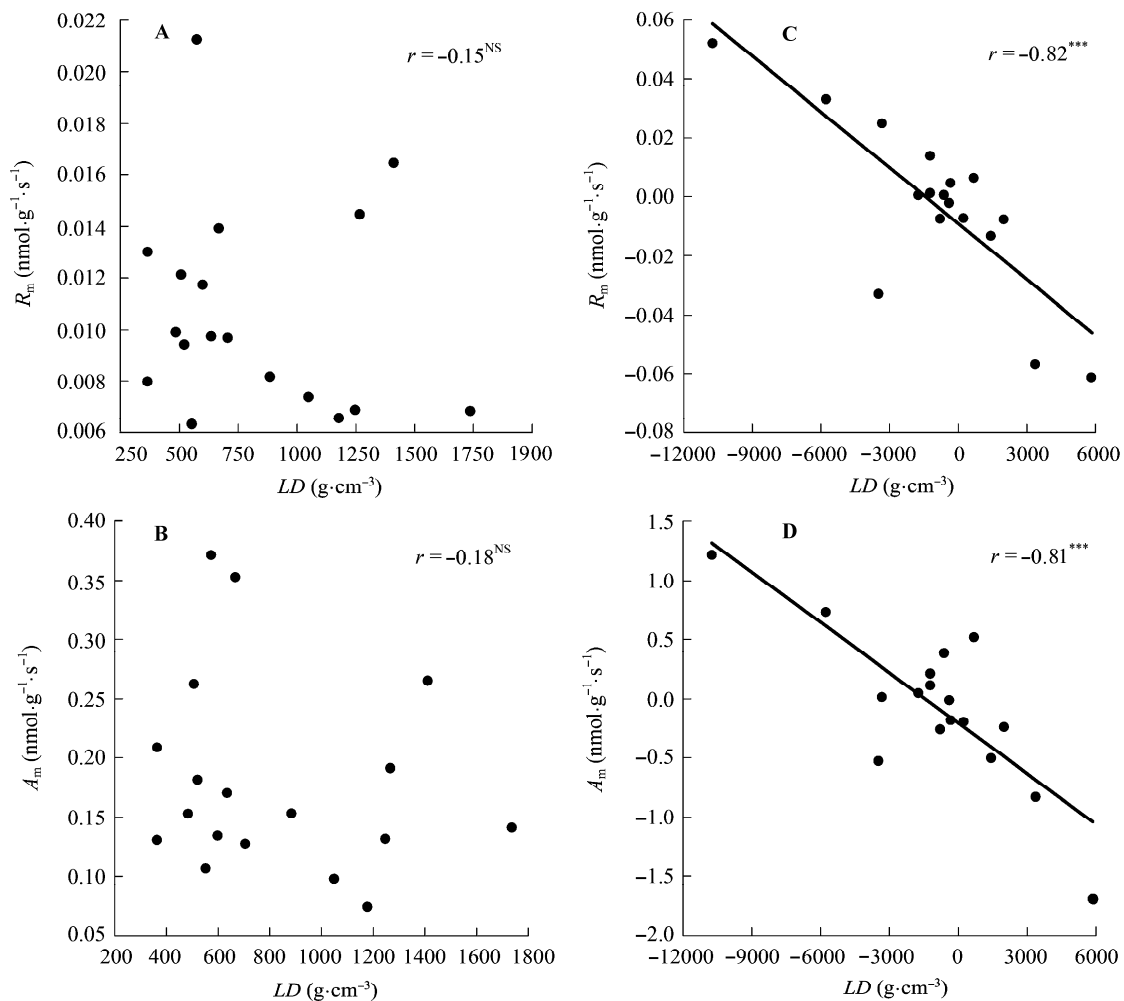


图6 叶片密度(LD)与单位叶干质量最大光合速率(A_m)和单位叶干质量暗呼吸速率(R_m)的相关关系。A, B, 传统Pearson相关。C, D, 系统发育独立性比较。***, $p < 0.001$; NS, $p > 0.05$ 。

Fig. 6 Correlations of leaf density (LD) with maximum photosynthesis per leaf dry mass (A_m) and dark respiration per leaf dry mass (R_m). A, B, Traditional Pearson correlation. C, D, Correlation given by the phylogenetic independent contrasts analysis. ***, $p < 0.001$; NS, $p > 0.05$.

排除了系统发育亲缘关系的影响后, LMA 与 ϵ 存在正相关关系(表3)。说明二者之间的关系受系统发育影响, 存在关联进化。具有较高的 ϵ 的叶片在组织含水量变化一定的情况下水势改变较大。因此, 虽然叶片损失的水分较少, 但是叶片和土壤之间的水势梯度却较大(Niinemets, 2001; Bartlett *et al.*, 2012b), 从而使植物能够从干旱的土壤中吸收水分。

另一方面, 叶片结构能够影响植物的光合能力, 不同的叶片结构对光合能力的影响不同。表皮细胞可以聚焦光线(Vogelman *et al.*, 1996a; Smith *et al.*, 1997; Brodersen & Vogelmann, 2007), 栅栏组织将光线传递到叶片深层(Vogelman *et al.*, 1996b; Smith *et al.*, 1997)、吸收红蓝光(Terashima *et al.*,

2011), 海绵组织则多次反射光线(Vogelman *et al.*, 1996b; Smith *et al.*, 1997), 使得光线特别是绿光得到充分吸收(Terashima *et al.*, 2011)。叶片厚度与 A_a 存在正相关关系, 与 R 存在负相关关系(表3)。叶片厚度的增加使得 CO_2 的扩散阻力变大(Hanba *et al.*, 1999), 因此需要较大的单位叶面积暴露在细胞间隙的叶肉面积(S_{mes})来增加 CO_2 的溶解面积和扩散途径(Terashima *et al.*, 2011)。而这主要是通过栅栏组织的增加来实现的(Parkhurst, 1994)。此外, 叶片栅栏组织厚度增加, 植物的捕光能力和光合酶的单位面积浓度也增加。因此, 植物很可能是通过调节栅栏组织结构来影响 A_a 。有研究表明, LD 越大, CO_2 气相阶段的扩散阻力也越大(Niinemets, 1999; Fu *et*

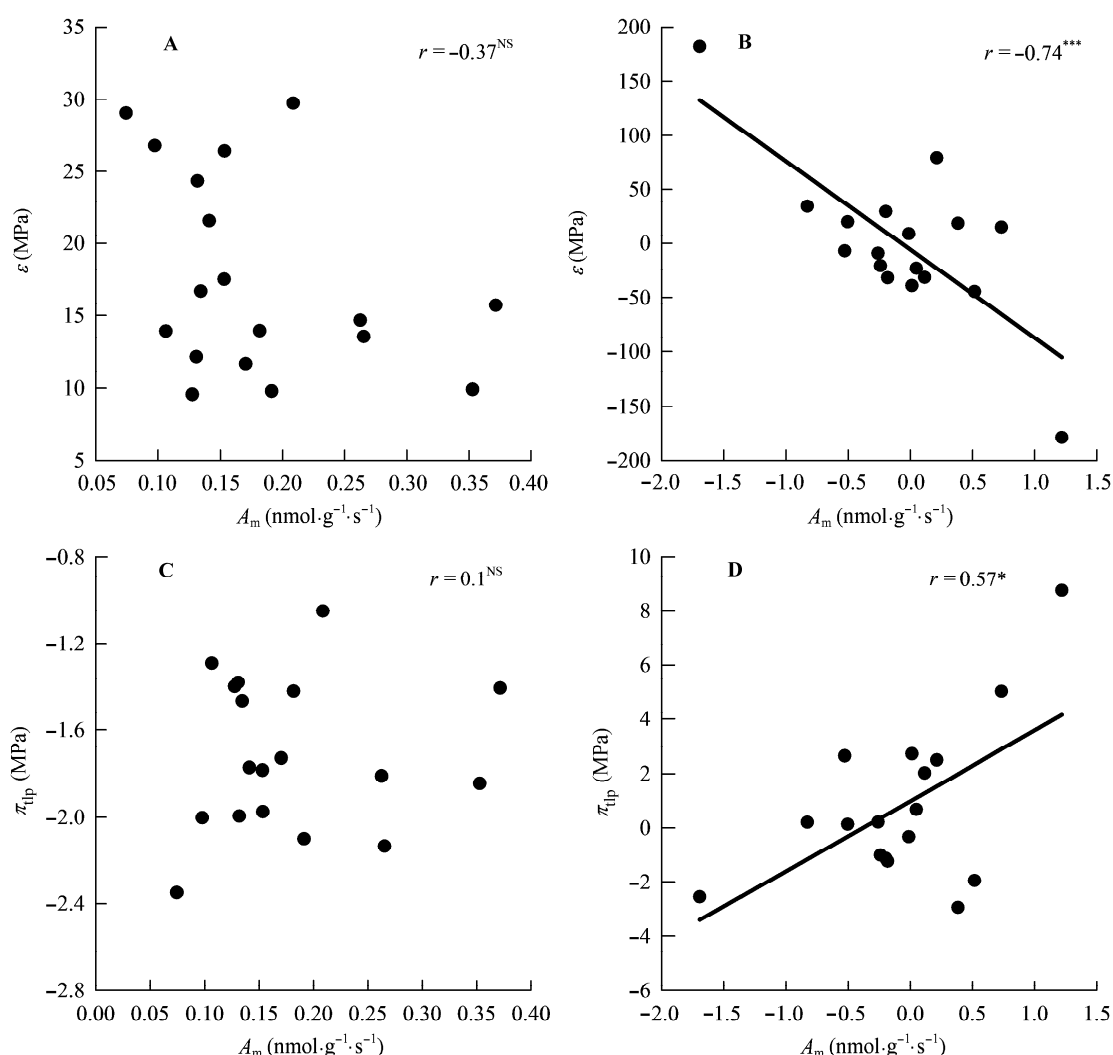


图7 单位叶干质量最大光合速率(A_m)与膨压丧失点时的水势(π_{tlp})和叶片弹性模数(ϵ)的相关关系。A、B, 传统Pearson相关。C、D, 系统发育独立性比较。*, $0.01 < p < 0.05$; ***, $p < 0.001$; NS, $p > 0.05$ 。

Fig. 7 Correlations of maximum photosynthesis per leaf dry mass (A_m) with water potential at turgor loss point (π_{tlp}) and modulus of elasticity at full turgor (ϵ). A, B, Traditional Pearson correlation. C, D, Correlation given by the phylogenetic independent contrasts analysis. *, $0.01 < p < 0.05$; ***, $p < 0.001$; NS, $p > 0.05$.

al., 2012)。LD的增加是由细胞壁和其他木质化的结构成分的增加引起的, 因此LD与单位质量的氮含量(N_m)负相关(Niinemets, 1999), LD越大, 植物叶片的光合组织越少。这些都导致了LD与 A_m 的负相关关系, 与 R_m 正相关关系的存在(图6)。同时与Wright等(2004)和Hassiotou等(2010)结果类似, LMA与 A_m 存在负相关关系, 与 R_m 存在正相关关系(图5), 这些关系受系统发育的影响, 存在关联进化。高LMA的植物叶片, CO_2 从气孔到叶绿体的扩散路径长, 低层的叶绿体受到内部的遮阴严重, 使得叶片在相同蛋白质含量的情况下 A_m 值较低(Parkhurst, 1994)。而且, 高LMA的植物可能会将N更多地投向非光合的叶片组

织(Poorter & Evans, 1998; Green & Kruger, 2001)。

本研究表明植物在耐失水能力上的投入可能同时在结构和养分投入上限制了植物的光合能力。尽管 A_a 和 R 与 π_o 和 π_{tlp} 不存在相关关系, 但是在去除了系统发育的影响后, A_m 与 π_o 和 π_{tlp} 存在正相关关系, R_m 与 π_o 和 π_{tlp} 存在正相关关系(表3; 图7)而 ϵ 与 A_m 存在负相关关系(图7), 这表明植物的耐失水能力与植物的光合能力在进化上存在权衡关系。 π_{tlp} 主要是由 π_o 所决定的(表3) (Bartlett *et al.*, 2012b), 低的 π_o 需要高浓度的渗透物质, 这些物质在细胞质内一方面促进水分的吸收和保留, 另一方面保护大分子和膜系统免受干旱引起的损伤(Hessini *et al.*, 2009)。然而这

些兼容性的渗透物质的生产成本很高(Patakas *et al.*, 2002)。与此同时, 高的 ϵ 需要厚的细胞壁, 导致N向光合组织的投资减少(Onoda *et al.*, 2004; Feng *et al.*, 2009)。这使得LD和LMA值增加(图3, 图4), CO₂扩散阻力增加(Tomas *et al.*, 2013)从而导致了植物光合能力的下降(表3; 图7)和维持成本的增加。因此, 我们推断由于叶片自身结构的限制使得植物在提高耐失水能力(高的P/S、LMA、LD)的同时限制了植物光合能力的增加(低的LD、LMA), 植物的这种沿水分梯度和光梯度的结构和功能的分化可能是大戟科植物在热带雨林中分布格局的形成和物种共存的重要机制(Smith & Huston, 1989)。

研究中我们还发现, 有些性状之间的相关关系无论是用传统的Pearson相关分析还是用系统发育独立对照差相关分析, 都存在一致的相关关系, 如UET与 π_{up} 之间的正相关关系(图1), LD与 π_{up} 之间的负相关关系(图2)。对于这类性状, 这两种相关分析方法都能够很好地揭示它们之间的关系。有些性状, Pearson相关分析并不显示它们之间有相关关系存在, 而用系统发育独立对照差相关分析则显示了相关关系的存在, 如P/S与 π_{up} (图2)、LD与R_m (图6A、6C)、LD与A_m (图6B、6D)等。对于这类性状如果用Pearson相关分析则犯了I类错误(type I error)。还有些性状用Pearson相关分析发现它们之间存在相关关系, 用系统发育独立对照差相关分析发现这种相关关系消失, 如PT与R和A_a等(表3)。对于这类性状用Pearson相关分析则犯了II类错误(type II error)。因此, 这些结果表明对于亲缘关系较近的植物类群, 必须要使用系统发育独立对照差相关分析(Felsenstein, 1985)。否则, 其结果可信度会受到质疑。

综上所述, 小生境内大戟科植物幼树表现出了一定结构和功能的趋同性, 且植物的耐失水能力与植物的光合能力之间存在权衡关系。由于植物叶片结构的限制, 植物在水分梯度和光梯度上发生生态位分化, 从而使物种能够共存、热带雨林能够维持较高的生物多样性。此外, 本研究还表明, 在研究亲缘关系较近的植物类群的性状相关关系时, 使用系统发育独立对照差相关分析是十分必要的。

基金项目 国家自然科学基金(31170399)。

致谢 感谢中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站提供的帮助和数据支持。

参考文献

- Aranda I, Castro L, Pardos M, Gil L, Pardos JA (2005). Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, 210, 117–129.
- Bacelar EA, Correia CM, Moutinho-Pereira JM, Goncalves BC, Lopes JJ, Torres-Pereira JM (2004). Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology*, 24, 233–239.
- Bartlett MK, Scoffoni C, Ardy R, Zhang Y, Sun SW, Cao KF, Sack L (2012a). Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 880–888.
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L (2012b). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15, 393–405.
- Becker P, Wong M (1994). Drought induced mortality in tropical heath forest. *Journal of Tropical Sciences*, 5, 416–417.
- Brodersen CR, Vogelmann TC (2007). Do epidermal lens cells facilitate the absorbance of diffuse light? *American Journal of Botany*, 94, 1061–1066.
- Brown C, Burslem DFRP, Illian JB, Bao L, Brockelman W, Cao M, Chang LW, Dattaraja HS, Davies S, Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN, Huang J, Kassim AR, LaFrankie JV, Lian J, Lin L, Ma K, Mi X, Nathalang A, Noor S, Ong P, Sukumar R, Su SH, Sun IF, Suresh HS, Tan S, Thompson J, Uriarte M, Valencia R, Yap SL, Ye W, Law R (2013). Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20130502.
- Bucci S, Goldstein G, Meinzer F, Scholz F, Franco A, Bustamante M (2004). Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology*, 24, 891–899.
- Cao KF (2000). Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a bornean heath forest. *Canadian Journal of Botany*, 78, 1245–1253.
- Cao M, Zou XM, Warren M, Zhu H (2006). Tropical forests of Xishuangbanna, China. *Biotropica*, 38, 306–309.
- Chartzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, Bosabalidis A, Nastou A (2002). Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*, 95, 39–50.
- Choat B, Medek DE, Stuart SA, Pasquet-Kok J, Egerton JGG, Salari H, Sack L, Ball MC (2011). Xylem traits mediate a

- trade-off between resistance to freeze-thaw-induced embolism and photosynthetic capacity in overwintering evergreens. *New Phytologist*, 191, 996–1005.
- Cutler J, Rains D, Loomis R (1977). The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiologia Plantarum*, 40, 255–260.
- DeLucia EH, Nelson K, Vogelmann TC, Smith WK (1996). Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. *Plant, Cell & Environment*, 19, 159–170.
- Evans J, Vogelmann T, Williams W, Gorton H (2004). Chloroplast to leaf. In: Smith W, Vogelmann T, Critchley C eds. *Photosynthetic Adaptation*. Springer, New York. 178. 15–41.
- Felsenstein J (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125, 1–15.
- Feng YL, Lei YB, Wang RF, Callaway RM, Valiente-Banuet A, Inderjit, Li YP, Zheng YL (2009). Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 1853–1856.
- Fu PL, Jiang YJ, Wang AY, Brodribb TJ, Zhang JL, Zhu SD, Cao KF (2012). Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany*, 110, 189–199.
- Garland T, Harvey PH, Ives AR (1992). Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology*, 41, 18–32.
- Green DS, Kruger EL (2001). Light-mediated constraints on leaf function correlate with leaf structure among deciduous and evergreen tree species. *Tree Physiology*, 21, 1341–1346.
- Hanba YT, Miyazawa SI, Terashima I (1999). The influence of leaf thickness on the CO₂ transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperate forests. *Functional Ecology*, 13, 632–639.
- Hassiotou F, Renton M, Ludwig M, Evans JR, Veneklaas EJ (2010). Photosynthesis at an extreme end of the leaf trait spectrum: How does it relate to high leaf dry mass per area and associated structural parameters? *Journal of Experimental Botany*, 61, 3015–3028.
- Hessini K, Martínez JP, Gandour M, Albouchi A, Soltani A, Abdelly C (2009). Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora*. *Environmental and Experimental Botany*, 67, 312–319.
- Hu YH, Sheng DY, Xiang YZ, Yang ZJ, Xu DP, Zhang NN, Shi LL (2013). The environment, not space, dominantly structures the landscape patterns of the richness and composition of the tropical understory vegetation. *PLoS ONE*, 8, e81308.
- Karabourniotis G (1998). Light-guiding function of foliar sclereids in the evergreen sclerophyll *phillyrea latifolia*: a quantitative approach. *Journal of Experimental Botany*, 49, 739–746.
- Karabourniotis G, Bornman JF (1999). Penetration of UV-A, UV-B and blue light through the leaf trichome layers of two xeromorphic plants, olive and oak, measured by optical fibre microprobes. *Physiologia Plantarum*, 105, 655–661.
- Karabourniotis G, Papastergiou N, Kabanopoulou E, Fasseas C (1994). Foliar sclereids of *Olea europaea* may function as optical fibres. *Canadian Journal of Botany*, 72, 330–336.
- Kubiske ME, Abrams MD (1990). Pressure-volume relationships in non-rehydrated tissue at various water deficits. *Plant, Cell & Environment*, 13, 995–1000.
- Kursar TA, Engelbrecht BMJ, Burke A, Tyree MT, Omari BE, Giraldo JP (2009). Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology*, 23, 93–102.
- Lan GY, Getzin S, Wiegand T, Hu YH, Xie GS, Zhu H, Cao M (2012). Spatial distribution and interspecific associations of tree species in a tropical seasonal rain forest of China. *PLoS ONE*, 7, e46074.
- Lan YG, Hu YH, Cao M, Zhu H, Wang H, Zhou SS, Deng SS, Deng XB, Cui JY, Huang JG, Liu LY, Xu HL, Song JP, He YC (2008). Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: species compositions and spatial distribution patterns. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 287–298. (in Chinese with English abstract) [兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才 (2008). 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. *植物生态学报*, 32, 287–298.]
- Lin LX, Comita LS, Zheng Z, Cao M (2012). Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 100, 905–914.
- Markestijn L, Poorter L, Paz H, Sack L, Bongers F (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment*, 34, 137–148.
- Mediavilla S, Escudero A, Heilmeyer H (2001). Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology*, 21, 251–259.
- Meinzer FC (2003). Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, 134, 1–11.
- Moore JP, Vitré-Gibouin M, Farrant JM, Driouich A (2008). Adaptations of higher plant cell walls to water loss: drought vs desiccation. *Physiologia Plantarum*, 134, 237–245.
- Morgan JM (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35, 299–319.

- Niinemets Ü (1999). Research review. Components of leaf dry mass per area-thickness and density-alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144, 35–47.
- Niinemets Ü (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82, 453–469.
- Niinemets Ü, Diaz-Espejo A, Flexas J, Galmes J, Warren CR (2009). Role of mesophyll diffusion conductance in constraining potential photosynthetic productivity in the field. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2249–2270.
- Nikolopoulos D, Liakopoulos G, Drossopoulos I, Karabourniotis G (2002). The relationship between anatomy and photosynthetic performance of heterobaric leaves. *Plant Physiology*, 129, 235–243.
- Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T (2004). Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 18, 419–425.
- Parkhurst DF (1994). Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. *New Phytologist*, 126, 449–479.
- Patakas A, Nikolaou N, Zioziou E, Radoglou K, Noitsakis B (2002). The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science*, 163, 361–367.
- Poorter H, Evans JR (1998). Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116, 26–37.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565–588.
- Poulson ME, Vogelmann TC (1990). Epidermal focussing and effects upon photosynthetic light-harvesting in leaves of oxalis. *Plant, Cell & Environment*, 13, 803–811.
- Reich P, Wright I, Cavender-Bares J, Craine J, Oleksyn J, Westoby M, Walters M (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S143–S164.
- Richardson AD, Berlyn GP (2002). Changes in foliar spectral reflectance and chlorophyll fluorescence of four temperate species following branch cutting. *Tree Physiology*, 22, 499–506.
- Sack L, Frole K (2006). Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology*, 87, 483–491.
- Sack L, Pasquet-Kok J (2011). Leaf pressure-volume curve parameters. <http://prometheuswiki.publish.csiro.au/tiki-index.php?page=Pressure-volume+curves>. Cited: 23 Dec. 2013.
- Savé R, Biel C, de Herralde F (2000). Leaf pubescence, water relations and chlorophyll fluorescence in two subspecies of *Lotus creticus* L. *Biologia Plantarum*, 43, 239–244.
- Scafaro AP, von Caemmerer S, Evans JR, Atwell BJ (2011). Temperature response of mesophyll conductance in cultivated and wild oryza species with contrasting mesophyll cell wall thickness. *Plant, Cell & Environment*, 34, 1999–2008.
- Smith T, Huston M (1989). A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Plant Ecology*, 83, 49–69.
- Smith WK, Vogelmann TC, DeLucia EH, Bell DT, Shepherd KA (1997). Leaf form and photosynthesis. *BioScience*, 47, 785–793.
- Swenson NG, Enquist BJ (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94, 451–459.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S (2011). MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28, 2731–2739.
- Terashima I, Hanba YT, Tholen D, Niinemets U (2011). Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiology (Rockville)*, 155, 108–116.
- Tomas M, Flexas J, Copolovici L, Galmes J, Hallik L, Medrano H, Ribas-Carbo M, Tosens T, Vislap V, Niinemets Ü (2013). Importance of leaf anatomy in determining mesophyll diffusion conductance to CO₂ across species: quantitative limitations and scaling up by models. *Journal of Experimental Botany*, 64, 2269–2281.
- Vogelmann TC (1993). Plant tissue optics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 44, 231–251.
- Vogelmann TC, Bornman JF, Yates DJ (1996a). Focusing of light by leaf epidermal cells. *Physiologia Plantarum*, 98, 43–56.
- Vogelmann TC, Martin G (1993). The functional-significance of palisade tissue—Penetration of directional versus diffuse light. *Plant, Cell & Environment*, 16, 65–72.
- Vogelmann TC, Nishio JN, Smith WK (1996b). Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in Plant Science*, 1, 65–70.
- Walters M, Reich P (2000). Trade-offs in low-light CO₂ exchange: a component of variation in shade tolerance among cold temperate tree seedlings. *Functional Ecology*, 14, 155–165.
- Winter H, Robinson DG, Heldt HW (1993). Subcellular volumes and metabolite concentrations in barley leaves. *Planta*, 191, 180–190.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JH, Diemer M (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.

责任编辑: 任海 责任编辑: 李敏