



南亚热带常绿阔叶林4个树种对增温的生理生态适应能力比较

李旭 吴婷 程严 谭钠丹 蒋芬 刘世忠 褚国伟 孟泽 刘菊秀*

中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650

摘要 以红枝蒲桃(*Syzygium rehderianum*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)和木荷(*Schima superba*) 4种南亚热带常绿阔叶林典型树种为研究对象, 采用红外-箱式增温的方法, 研究4个树种叶片气孔性状(表征气孔调节能力)、叶片解剖结构(表征叶片组织调节能力)和光合特征(表征养分维持能力)对增温的响应情况, 比较不同树种在增温背景下的生理生态适应能力, 为预测该地区森林植物在全球变暖情形下的生长变化趋势提供理论依据。结果表明: 增温后, 红枝蒲桃叶片海绵组织厚度减小, 且光合氮利用效率(*PNUE*)和光合磷利用效率(*PPUE*)降低; 海南红豆气孔导度增大、气孔密度减小以及叶片厚度和栅栏组织厚度减小, 同时光合速率、*PNUE*和*PPUE*升高; 红锥气孔大小缩小, 但光合速率不变; 木荷气孔增大而密度减小, 栅栏组织厚度减小, 光合速率、*PNUE*和*PPUE*降低。综上所述, 红枝蒲桃、海南红豆和木荷能够通过降低叶片厚度来适应高温环境, 不同物种的气孔调节、养分维持、光合速率和光合养分利用效率对增温的响应存在差异。增温有利于固氮植物海南红豆的生长, 但不利于传统优势树种木荷和红枝蒲桃的生长。因此, 在未来气候变暖的情况下, 固氮植物海南红豆由于具有较强的适应能力, 在南亚热带常绿阔叶林中可能会取代木荷和红枝蒲桃等成为新的优势树种。

关键词 模拟增温; 气孔大小; 气孔密度; 叶片解剖; 光合作用; 亚热带植物

李旭, 吴婷, 程严, 谭钠丹, 蒋芬, 刘世忠, 褚国伟, 孟泽, 刘菊秀 (2020). 南亚热带常绿阔叶林4个树种对增温的生理生态适应能力比较. 植物生态学报, 44, 1203–1214. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0318

Ecophysiological adaptability of four tree species in the southern subtropical evergreen broad-leaved forest to warming

LI Xu, WU Ting, CHENG Yan, TAN Na-Dan, JIANG Fen, LIU Shi-Zhong, CHU Guo-Wei, MENG Ze, and LIU Ju-Xiu*

Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract

Aims The subject of this study was to investigate warming effects on leaf stomatal traits, anatomical structure and photosynthetic traits of four common tree species in subtropical evergreen broad-leaved forest of southern China, and to compare their physiological adaptability to warming. Our study aims to provide a theoretical basis for better predicting the tree growth of native forests in a warming climate.

Methods One-year-old seedlings of *Syzygium rehderianum*, *Ormosia pinnata*, *Castanopsis hystrix* and *Schima superba* were selected and exposed to two levels of temperature (ambient temperature and infrared heater warming). Leaf stomatal traits, anatomical structure and photosynthetic characteristics were measured to represent the abilities of stomatal regulation, leaf tissue regulation and nutrient maintenance, respectively.

Important findings For *Syzygium rehderianum*, warming decreased its leaf sponge tissue thickness, photosynthetic nitrogen-use efficiency (*PNUE*) and photosynthetic phosphorous-use efficiency (*PPUE*). Seedling of *O. pinnata* exposed to warming showed increased stomatal conductance, photosynthetic rate, *PNUE* and *PPUE*, but decreased stomatal density, leaf thickness and palisade tissue thickness. For *C. hystrix*, warming decreased the stomata size, but did not affect its photosynthetic rate. Seedling of *Schima superba* exposed to warming showed lower stomata density, leaf palisade tissue thickness, photosynthetic rate, *PNUE* and *PPUE*, but higher stomata

收稿日期Received: 2020-09-21 接受日期Accepted: 2020-11-04

基金项目: 国家自然科学基金(41977287和41991285)和广东省财政专项林业项目(环境变化对野生植物多样性影响的监测研究)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41977287 and 41991285), and the Special Forestry Project of Guangdong Province (Monitoring and Research on the Impact of Environmental Change on wild Plant Diversity).

* 通信作者Corresponding author (ljxiu@scbg.ac.cn)

size. These results suggested that *O. pinnata*, *Syzygium rehderianum* and *Schima superba* could reduce their leaf thickness to acclimate to warming conditions. The abilities of stomatal regulation, nutrient maintenance, photosynthetic rate and *PNUE* varied among these tree species. Warming would be beneficial for the growth of *O. pinnata* due to increased photosynthetic rate, *PNUE* and *PPUE*, while not for *Syzygium rehderianum* and *Schima superba*, the two dominant tree species of native forests. This study indicated that, with projected climate change, *O. pinnata* may replace *Syzygium rehderianum* and *Schima superba* as a new dominant tree species in the subtropical evergreen broad-leaved forest for its stronger adaptability to warming.

Key words infrared heating; stomatal size; stomatal density; leaf anatomical structure; photosynthesis; subtropical tree species

Li X, Wu T, Cheng Y, Tan ND, Jiang F, Liu SZ, Chu GW, Meng Z, Liu JX (2020). Ecophysiological adaptability of four tree species in the southern subtropical evergreen broad-leaved forest to warming. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1203–1214. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0318

气候模型预测, 21世纪全球气温将升高1.0–4.0 °C, 其中, 亚热带地区的大气温度升幅将高于全球平均升温(IPCC, 2018), 近50年来我国亚热带地区升温约1.0 °C (Zhou *et al.*, 2011; 丁一汇和王会军, 2016)。研究表明热带亚热带地区森林植被对热适应的生态位相对高纬度地区较窄, 其适应生态位温度范围外的能力较弱(Dusenge & Way, 2017), 而热带亚热带地区净生态系统生产力的变异性几乎是其他地区的3倍(Cavaleri *et al.*, 2015)。因此, 研究该地区森林植物对增温的响应情况, 比较不同树种在增温背景下的适应策略, 对预测全球变暖情形下的热带亚热带植物的生长变化趋势及在未来生境下变化特征具有重要意义。

叶片是植物体的重要器官, 叶片性状对气候变化敏感, 可以反映植物对环境的高度适应能力和在复杂生境下的自我调控能力, 具体表现在叶片气孔、栅栏组织、海绵组织和表皮细胞等解剖结构的差异(胡建莹等, 2008; 李伟等, 2020)。通常情况下, 气孔越小对环境的变化反应越快, 从而促进植物的水分利用效率(Hetherington & Woodward, 2003; Franks & Farquhar, 2007)。多数植物受到轻度的水分亏缺时, 会通过减小气孔的大小, 增加气孔密度来应对碳同化与水分散失的平衡, 但是当植物受到水分胁迫时, 减少水分散失是植物首要选择, 叶片气孔大小与密度均降低(Zheng *et al.*, 2013)。结构是功能的基础, 叶片结构的变化将不可避免地影响生理和生态功能。故以植物叶片为研究对象, 更能反映植物对气候变化的响应与适应机制(Royer *et al.*, 2010; Scoffoni *et al.*, 2011)。

植物叶片的光合能力由气孔的大小和密度决定, 单位面积的气孔面积是植物光合能力的直接反映(Franks & Farquhar, 2007)。最大净光合速率综合反

映植物对资源的获取和利用, 较高的净光合速率表明植物具有快速获取资源的能力(Slot & Winter, 2017)。植物光合作用对增温的响应有增强(Tang *et al.*, 2016; 叶旺敏等, 2019), 减弱(Stinziano *et al.*, 2015; Wu *et al.*, 2018)和无显著变化(Sigurdsson *et al.*, 2013), 响应结果的多样化意味着其机理的复杂程度。光合作用是决定森林生产力的主要因素, 也是森林生态系统碳汇的唯一途径(叶旺敏等, 2019)。因此, 增温通过改变植物光合能力进一步影响植物的生长生理过程, 在未来全球气候变暖大背景下可能会对亚热带地区森林植被造成剧烈影响。

由于条件限制, 多数增温实验主要集中在高纬度地区农田、冻原和草原, 而对于作为全球陆地碳循环主体的森林生态系统的野外生态学控制实验报道尚不多见(牛书丽等, 2007; Li *et al.*, 2013; 刘菊秀等, 2013)。低纬度地区由于研究的缺乏, 热带亚热带森林植被对未来全球气候变暖的响应仍存在许多不确定性。亚热带常绿阔叶林是我国亚热带区域顶极植被类型, 可部分反映出亚热带森林碳汇变化情况(Zhou *et al.*, 2013)。木荷(*Schima superba*)和红枝蒲桃(*Syzygium rehderianum*)是亚热带常绿阔叶林中主要优势树种(Wu *et al.*, 2018)。红锥(*Castanopsis hystrix*)是我国特有的优势阔叶硬木树种, 其竞争力和生长率高于华南地区其他共存树种(Chen *et al.*, 2019), 海南红豆(*Ormosia pinnata*)是亚热带常绿阔叶林主要的林下树种, 具有很高的生态、观赏和经济价值(栗娟等, 1995)。本研究基于鼎湖山自然保护区, 选取以上4个亚热带常绿阔叶林典型树种, 利用红外-箱式增温法研究叶片气孔结构、解剖结构和光合特征对增温的响应, 并研究叶片解剖结构与光合特性的关系, 旨在揭示: (1)增温对亚热带4个树种气孔结构和叶片解剖性

状的影响; (2) 气孔结构和叶片解剖性状的调整如何影响4个树种碳同化能力。研究结果对该地区森林植被演化和预测其在未来生境下变化特征具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究地位于广东省肇庆市鼎湖山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 地理坐标为112.51°–112.56° E, 23.16°–23.19° N。该区域属亚热带季风型气候, 年平均气温21.4 °C, 最热月(7月) 28.0 °C, 最冷月(1月) 12.6 °C。年降水量为1 927 mm, 主要集中在4–9月, 约占全年降水量的80%; 年蒸发量1 115 mm, 年平均相对湿度80.3%。南亚热带常绿阔叶林为我国南亚热带区域顶极植被类型。从该森林群落垂直结构来看, 乔木上层优势种为木荷和红锥等, 乔木中层优势种为红枝蒲桃等, 下层物种多样性高, 成分较为复杂。

1.2 实验设计

在鼎湖山海拔30 m处选择空旷地带修建了6个开顶箱(OTC), 其中3个OTC做增温处理, 另外3个作为对照。每个OTC内径深0.8 m、长3 m、宽3 m, 坑底部先用碎石填埋, 再铺上水泥, 最后将底部及四周都贴上瓷砖。样方内的土壤采自南亚热带常绿阔叶林的赤红壤, 按照0–20、20–40和40–70 cm土层进行采集, 再分别按照对应土层填埋进每个OTC中。选取基径和树高基本一致的6种具有代表性的南亚热带常绿阔叶林典型树种一年生幼苗(木荷、红锥、红枝蒲桃、海南红豆、短序润楠(*Machilus breviflora*)和九节(*Psychotria asiatica*))在南亚热带常绿阔叶林内统一位置驯化一年后, 每个树种选取生理生长状况相近的6株幼苗, 按照相同行距在每个OTC内随机种植, 以确保地上部分的统一性(刘菊秀等, 2013)。本研究选择长势良好的4个树种: 红枝蒲桃、海南红豆、红锥和木荷。其中, 海南红豆为豆科植物, 红枝蒲桃、红锥和木荷为非豆科植物。

2015年6月20日开始对OTC进行增温处理。实施对照处理的OTC外围自然敞开, 实施增温处理的OTC则用透明玻璃围起(铝合金框架高3.5 m), 顶部全开, 其增温设备由4根200 cm长、功率为1 000 W的红外加热管、2台混气风扇和1台控制器组成, 采用每隔10 min加热10 min的不间断定时增温模式。

每次通电启动加热的同时, 启动安装于OTC对角的两台混气风扇, 停止加热时同步断开电风扇的动力。加热管安装于OTC四边, 下倾45°向内加热, 安装高度为OTC内植物平均树高2/3高处, 混气风扇安装在低于加热管50–80 cm处, 以均匀OTC内空气和温度。样地同时设置了微气象和水文观测系统, 对每个样方的土壤温度、湿度以及降水量、蒸发量等地面气象因子进行实时连续观测(刘菊秀等, 2013; Wu *et al.*, 2018)。

1.3 气体交换参数测定

分别在2018年6月14日和2019年6月26日晴天的9:00–11:00, 每个树种选择3–5个成熟、健康和向阳的叶片, 用LI-6400 XT便携式光合仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定叶片净光合速率(P_n , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 气孔导度(G_s , $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和蒸腾速率(T_r , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)等性状。基于预实验的结果, 将测定时的光强设定为1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 叶室内温度控制为28 °C, CO_2 浓度设定为400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。同一树种的气体交换参数测定在同一天内完成。记录数据前, 保持叶片在叶室内稳定5–10 min使各气体交换参数达到稳定状态。叶片水平的水分利用效率(WUE , $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)的计算公式为: $WUE = P_n / T_r$ 。

1.4 叶片光合氮、磷利用效率的测定

在2018年6月17日和2019年6月29日, 每个树种选择3–5个成熟健康个体采集阳生枝条, 每个个体选择20–30片完全展开、健康成熟叶片, 去除叶柄后擦净放入叶面积仪(LI-3000A, LI-COR, Lincoln, USA)测定叶片面积(LA , cm^2)。然后将叶片置入烘箱, 设定65 °C烘干至恒质量, 测定叶片干质量(M_d , g), 随后干燥保存样品。用于测定比叶面积等性状后干燥保存的叶片, 经烘干去湿、磨碎和过筛后, 采用凯氏测氮法进行全氮(N)含量测定(Bremner & Mulvaney, 1982), 采用钼蓝比色法测定进行全磷(P)含量测定。

单位面积叶片N和P含量(N_a , $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 P_a , $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)通过单位质量叶片N和P含量与比叶面积计算后转化得到。光合氮利用效率($PNUE$, $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)为光合速率与单位面积叶片N含量的比值, 即 $PNUE = P_n / N_a$; 光合磷利用效率($PPUE$, $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)为光合速率与单位面积叶片P含量的比值, 即 $PPUE = P_n / P_a$ (Feng *et al.*, 2008)。采用 P_n 、 $PNUE$ 和 $PPUE$ 等光合特征表征养分维持能力。

1.5 叶片解剖结构观察

测定叶片气体交换后, 每个物种选择3–5片来自不同个体的新鲜叶片, 带回实验室用刀片沿叶片边缘向中间位置剥离下表皮制成显微切片, 在带有数码相机的显微镜及配套电脑图像分析系统软件(YS100, Nikon, Tokyo, Japan)下观测气孔数目。每个切片在10倍显微镜下, 随机选取3个视野进行观察并计算气孔密度(SD , $\text{No.}\cdot\text{mm}^{-2}$)(Sack *et al.*, 2003)。采用稀释的甲苯胺对切下的叶片上表皮进行染色、漂洗, 盖上盖玻片放在显微镜下进行拍照(YS100), 每个叶片取3个视野, 每个个体选3个叶片, 每个处理选3个个体。气孔密度和保卫细胞的长宽利用图片处理软件(OPTPro 2012 4.0, Optec XTS20, 重庆奥特光学仪器有限公司, 重庆)测定。气孔大小的计算方法是保卫细胞长度乘以2倍保卫细胞宽度(Franks & Beerling, 2009)。采用刀片进行叶片横切面的组织切片, 在图片处理软件下测定叶片厚度(LT)、栅栏组织厚度(PT)、海绵组织厚度(ST)、上下表皮厚度(UET 和 LET)以及角质层厚度(CT)(图1)。采用叶片气孔密度和气孔大小表征气孔调节能力, 采用叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、上表皮厚度、下表皮厚度和角质层厚度表征叶片组织调节能力。

1.6 数据分析

文中所有数据均运用Microsoft Excel 2010和

SPSS 20.0统计软件进行分析, 图表采用Microsoft Excel 2010及SigmaPlot 12.5软件完成。采用一元线性回归分析光合速率和气孔导度之间的关系。采用双因素方差分析对不同处理、树种及其交互作用对叶片气孔特征、解剖性状与光合特征的影响(G_s 、 SD 、 SS 、 LT 、 PT 、 ST 、 UET 、 LET 、 CT 、 P_n 、 T_r 、 WUE 、 $PNUE$ 和 $PPUE$)进行分析。用Pearson相关性检验分别分析4个树种叶片解剖性状和光合生理参数的关系。采用 t 检验分析了增温和对照各参数的显著性差异, 显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

2.1 增温对大气温度、土壤温度及土壤含水量的影响

2016年1月至2019年7月, 对照组和增温组的样方年平均气温分别为(21.47 ± 0.04)和(23.49 ± 0.02) $^{\circ}\text{C}$ 。增温处理显著升高了年平均气温和最高气温, 增幅分别为2.01和8.74 $^{\circ}\text{C}$ ($p < 0.05$)(图2)。对照组和增温组的样方土壤平均温度(0–5 cm)分别为(22.09 ± 0.02)和(22.91 ± 0.02) $^{\circ}\text{C}$ 。增温处理显著升高了土壤平均温度0.83 $^{\circ}\text{C}$ ($p < 0.05$)。对照组和增温组的OTC平均土壤体积含水量(0–5 cm)分别为(0.16 ± 0.00)和(0.15 ± 0.00) $\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ 。增温处理显著降低了土壤体积含水量(1.38%)($p < 0.05$)。

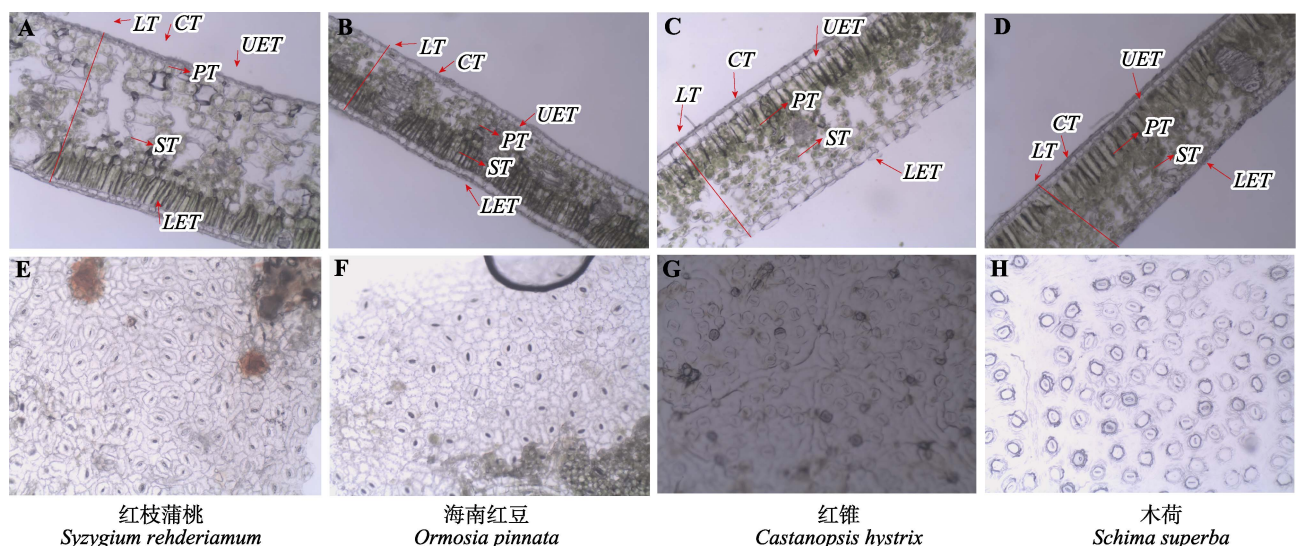


图1 南亚热带常绿阔叶林4个树种的叶片解剖性状和气孔特征。CT, 角质层厚度; LT, 叶片厚度; LET, 下表皮厚度; PT, 栅栏组织; ST, 海绵组织厚度; UET, 上表皮厚度。

Fig. 1 Leaf anatomical structure and stomatal characteristics of four tree species in southern subtropical evergreen broad-leaved forest. CT, cuticle thickness; LET, lower epidermis thickness; LT, leaf thickness; PT, palisade tissue thickness; ST, spongy tissue thickness; UET, upper epidermis thickness.

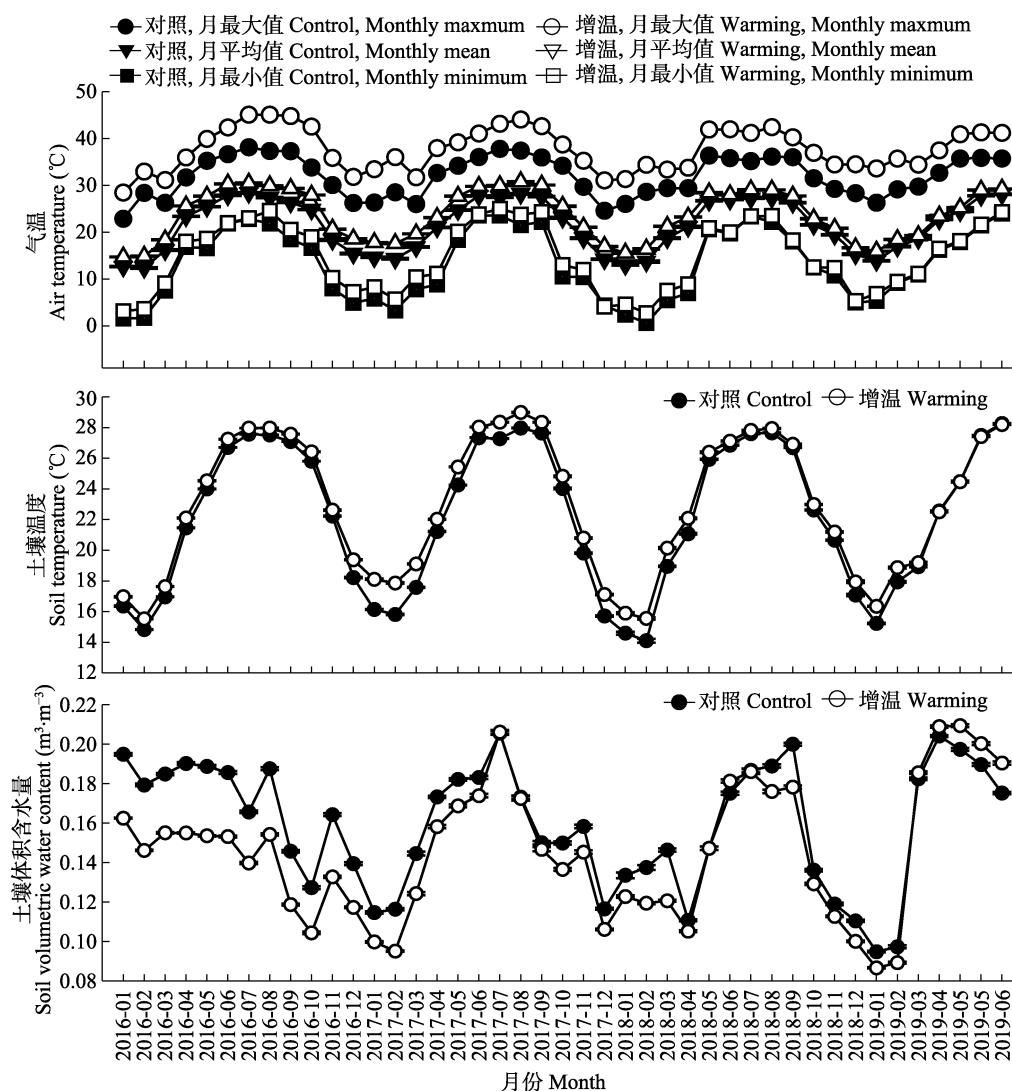


图2 对照和增温环境下大气温度、土壤温度和土壤体积分水量的变化(平均值±标准误差)。

Fig. 2 Dynamics of air temperature, soil temperature and soil volumetric water content at 5 cm depth in the control and warming sites (mean \pm SE).

2.2 增温对叶片气孔特征和解剖结构的影响

双因素方差分析表明, 增温、不同树种以及增温和不同树种交互作用对叶片气孔密度影响显著 ($p < 0.05$)(表1)。增温条件下, 海南红豆的气孔导度在2018和2019年分别升高88.06%和68.89%, 气孔密度在2018和2019年分别降低37.97%和30.11% ($p < 0.01$)(图3)。红锥在增温条件下气孔大小降低, 且气孔导度在2018年显著升高了37.35%, 气孔大小在2018年显著降低23.87% ($p < 0.05$)(图3)。木荷在增温条件下气孔密度降低但气孔大小增加, 且气孔导度和气孔密度在2019年显著降低50.34%和23.39%, 而气孔大小在2019年显著升高8.73% ($p < 0.001$)(图3)。

研究发现红枝蒲桃叶片厚度和海绵组织厚度在

增温条件下降低, 且2018年的叶片厚度和海绵组织厚度显著降低10.47%和10.75% ($p < 0.05$)(图4), 海南红豆叶片厚度和栅栏组织厚度在增温条件下呈降低趋势, 且2018年的叶片厚度显著降低9.20%, 而叶片下表皮厚度升高27.41% ($p < 0.05$)(图4, 图5)。木荷叶片厚度和栅栏组织厚度在增温条件下呈现降低趋势, 且2018年的叶片厚度和栅栏组织厚度显著降低9.53%和23.65% ($p < 0.05$)(图4)。

2.3 增温对叶片光合特征的影响

双因素方差分析表明, 增温、不同树种以及它们的交互作用对 P_n 影响显著, 增温和不同树种交互作用对 T_r 、 $PNUE$ 和 $PPUE$ 影响显著 ($p < 0.05$)(表1)。增温条件下, 红枝蒲桃的 P_n 在2018和2019年降低35.89%和24.95%, T_r 在2019年降低56.33%, $PNUE$ 在

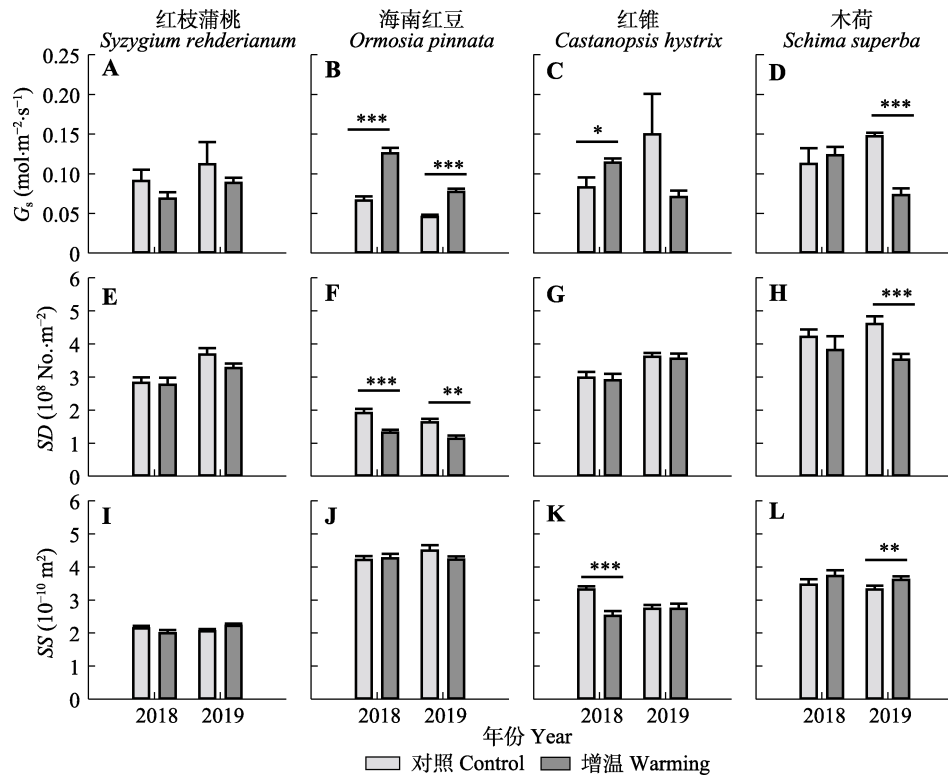


图3 增温对亚热带常绿阔叶林4个树种的气孔导度(G_s)、气孔密度(SD)和气孔大小(SS)的影响(平均值+标准误差, $n = 6$)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 3 Effects of warming on stomatal conductance (G_s), stomatal density (SD), and stomatal size (SS) of four tree species in southern subtropical evergreen broad-leaved forest (mean + SE, $n = 6$). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

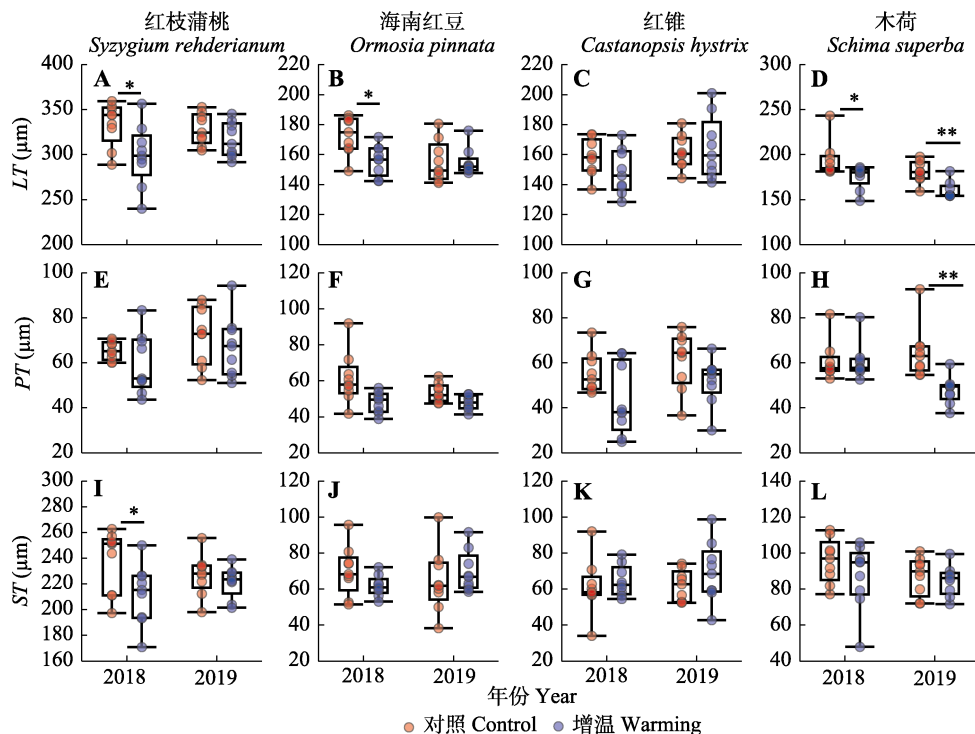


图4 增温对亚热带常绿阔叶林4个树种叶片厚度(LT)、栅栏组织厚度(PT)和海绵组织厚度(ST)的影响的箱型图。图中的数据节点依次为上限、上四分位数、中位数、下四分位数和下限。圆圈为数据点。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$; $n = 9$ 。

Fig. 4 Box plots illustrating the effects of warming on leaf thickness (LT), palisade tissue thickness (PT) and sponge tissue thickness (ST) of four tree species in southern subtropical evergreen broad-leaved forest. Whiskers of box plots indicates upper extreme, upper quartile, median, lower quartile and lower extreme, respectively. Each circle represents one individual tree. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$; $n = 9$.

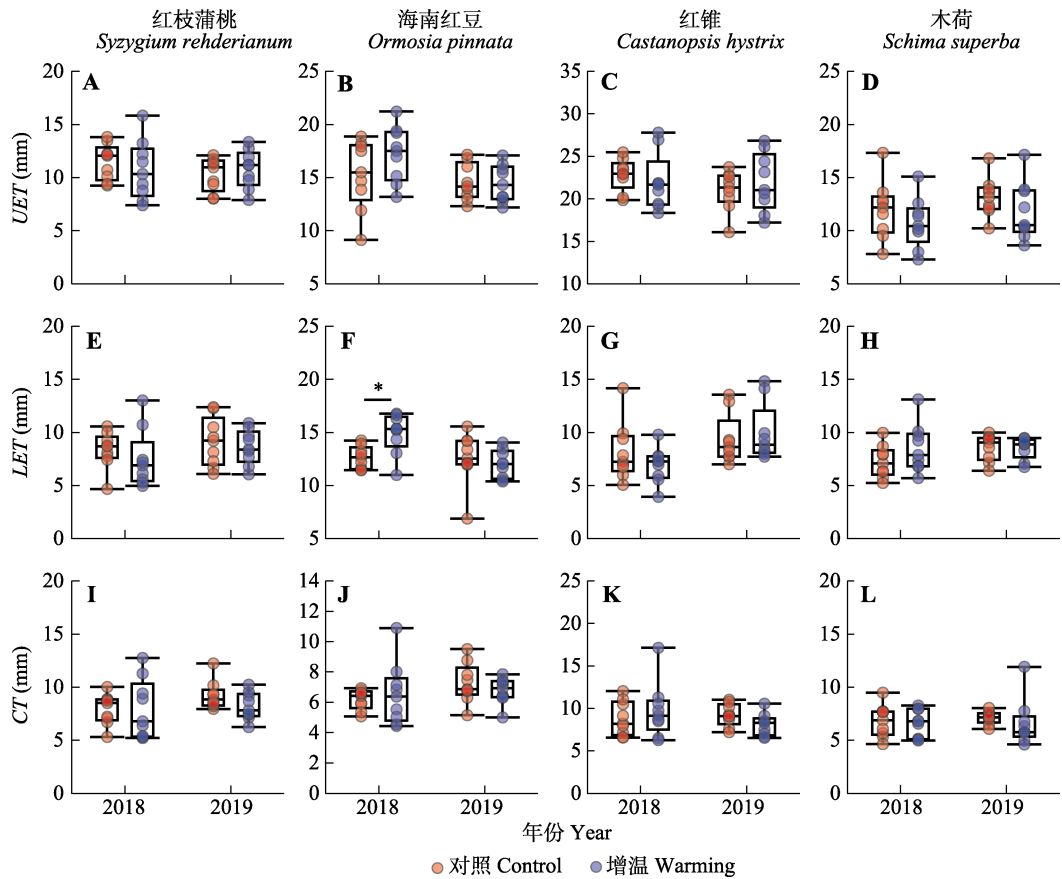


图5 增温对南亚热带常绿阔叶林4个树种叶片上、下表皮厚度(UET、LET)和角质层厚度(CT)的影响的箱型图。图中的数据节点依次为上限、上四分位数、中位数、下四分位数和下限。圆圈为数据点。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$; $n = 9$ 。
Fig. 5 Box plots illustrating the effects of warming on leaf upper epidermis thickness (UET), lower epidermis thickness (LET) and cuticle thickness (CT) of four tree species in southern subtropical evergreen broad-leaved forest. Whiskers of box plots indicates upper extreme, upper quartile, median, lower quartile and lower extreme, respectively. Each circle represents one individual tree. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$; $n = 9$.

表1 增温(W)、树种(S)及其交互作用对南亚热带常绿阔叶林4个树种叶片解剖结构和光合特性的双因素方差分析
Table 1 Effects of warming (W), tree species (S) and their interactions on the leaf anatomical structure and photosynthetic characters of four tree species in southern subtropical evergreen broad-leaved forest

因子 Item	气孔导度 G_s	气孔密度 SD	气孔大小 SS	叶片厚度 LT	栅栏组织 厚度 PT	海绵组织 厚度 ST	上表皮 厚度 UET	下表皮 厚度 LET	角质层 厚度 CT	光合 速率 P_n	蒸腾 速率 T_r	水分利用 效率 WUE	光合氮利 用效率 $PNUE$	光合磷利 用效率 $PPUE$
W	0.838	6.385*	0.156	5.248*	14.160***	0.000	1.358	0.147	0.177	6.973*	3.558	0.370	3.692	4.172
S	4.670*	377.401***	115.697***	0.572	1.176	0.678	82.049***	64.682***	23.588***	9.032**	1.878	19.357***	2.250	0.001
W × S	8.638**	12.526***	0.075	1.187	0.022	3.409	0.005	2.552	0.056	17.443***	9.874**	0.186	8.099*	20.012***

CT, cuticle thickness; G_s , stomatal conductance; LET, lower epidermis thickness; LT, leaf thickness; P_n , photosynthetic rate; PNUE, photosynthetic nitrogen-use efficiency; PPUE, photosynthetic phosphorous-use efficiency; PT, palisade tissue thickness; SD, stomatal density; SS, stomatal size; ST, sponge tissue thickness; T_r , transpiration rate; UET, upper epidermis thickness; WUE, water use efficiency. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

2018和2019年降低41.43%和20.15%, PPUE在2018年降低41.20% ($p < 0.05$)(图6, 图7)。增温条件下, 海南红豆的 P_n 在2019年升高140.36%, 叶片 T_r 在2018和2019年分别降低5.10%和68.54%, WUE在2018年降低30.28%, 但2019年WUE升高42.56%, PNUE和PPUE在2019年分别升高116.87%和161.61% ($p < 0.05$)(图6, 图7)。增温条件下, 木荷的 P_n 和 T_r 在2019年降低37.39%和35.92%, WUE在2019年升高46.57%, PNUE和PPUE在2019年降低35.69%和28.59% ($p < 0.05$)(图6, 图7)。

以 P_n 与 G_s 线性回归的斜率作为植物的光合敏感性(Wu *et al.*, 2018)。回归分析表明增温改变了

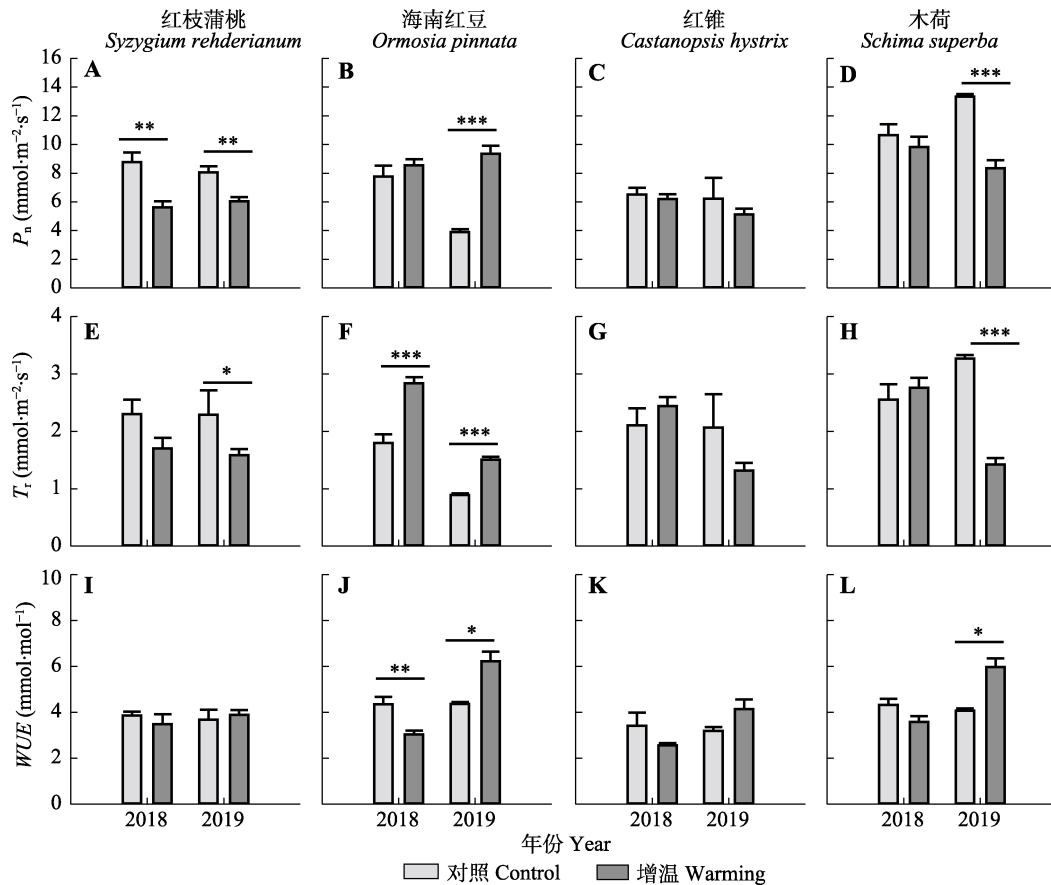


图6 增温对亚热带常绿阔叶林4个树种的光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)的影响(平均值+标准误差, $n = 6$)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 6 Effects of warming on photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), and water use efficiency (WUE) of four tree species in southern subtropical evergreen broad-leaved forest in 2018 and 2019 (mean + SE, $n = 6$). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

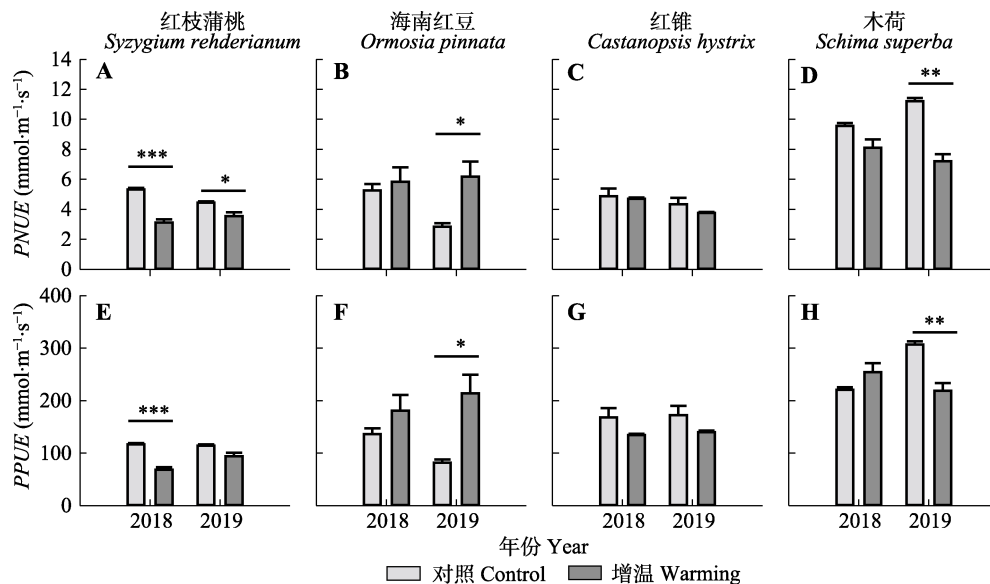


图7 增温对亚热带常绿阔叶林4个树种的光合氮利用效率($PNUE$)和光合磷利用效率($PPUE$)的影响(平均值+标准误差, $n = 6$)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 7 Effects of warming on the photosynthetic nitrogen-use efficiency ($PNUE$) and photosynthetic phosphorous-use efficiency ($PPUE$) of four tree species in southern subtropical evergreen broad-leaved forest in 2018 and 2019 (mean + SE, $n = 6$). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

4个树种的光合敏感性(表2), 增温下海南红豆和红锥的光合敏感性由显著相关($p < 0.05$)变为不相关, 增温下红枝蒲桃和木荷的光合敏感性有降低的趋势, 但未达到显著水平。

2.4 叶片解剖结构和光合特征的相关性

对4个树种的叶片解剖结构与光合特征进行了相关分析, 我们发现光合速率和气孔密度呈显著正相关关系, 与下表皮厚度呈显著负相关关系; 水分利用效率和海绵组织厚度呈显著负相关关系; $PNUE$ 和下表皮厚度呈显著负相关关系; $PPUE$ 和气孔密度呈显著正相关关系, 与下表皮厚度呈显著负相关关系($p < 0.05$)(表3)。

3 讨论

在适应外界环境过程中, 叶片是植物暴露在地面环境中最多的器官, 其对环境因子的变化非常敏感, 具有较大的变异性 and 可塑性(Mendez-Alonzo *et al.*, 2019)。植物叶片形态解剖学特征和光合生理特

征等指标比较容易观察和测量, 可用来反映植物对逆境胁迫的适应性(黄绢等, 2017)。通常叶片厚度增加、表皮结构发达和栅栏组织发达是适应强光和旱生叶片的典型特征, 而叶片变薄、表皮结构发达和海绵组织疏松则是叶片适应弱光和水分供给充足环境的一种适应特性(James & Bell, 2000)。本研究采用红外-箱式方法对南亚热带常绿阔叶林进行模拟增温, 取得了良好的增温效果, 增温处理显著升高了气温 $2.01\text{ }^{\circ}\text{C}$, 同时显著降低了土壤体含水量(1.38%)(图2)。我们发现增温条件下红枝蒲桃的叶片厚度和海绵组织厚度降低, 海南红豆和木荷的叶片厚度和栅栏组织厚度呈现降低趋势, 红锥的叶片解剖结构无显著变化。这说明红枝蒲桃的策略是叶片贮藏水分的能力减弱但同时通过降低海绵组织厚度来提升抗旱性, 海南红豆作为灌木, 叶片厚度和栅栏组织厚度的降低是对林下弱光环境的一种适应(Slot & Winter, 2017)。而木荷的策略是叶片贮藏水分的能力减弱但同时通过调节栅栏组织厚度来实现

表2 增温和对照条件下南亚热带常绿阔叶林4个树种光合速率和气孔导度的关系(一元线性回归)

Table 2 Relationship between photosynthesis rate and stomatal conductance under control and warming environments of four tree species in southern subtropical evergreen broad-leaved forest (unary linear regression)

树种 Species	处理 Treatment	斜率 Slope	截距 Intercept	R^2	p
红枝蒲桃 <i>Syzygium rehderianum</i>	对照 Control	20.057	6.463	0.319	0.109
	增温 Warming	20.178	4.252	0.162	0.076
海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i>	对照 Control	123.374	-0.843	0.492	0.021
	增温 Warming	-8.698	9.819	0.039	0.490
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	对照 Control	20.228	4.090	0.530	0.007
	增温 Warming	18.066	3.978	0.159	0.070
木荷 <i>Schima superba</i>	对照 Control	31.071	7.561	0.462	0.009
	增温 Warming	35.576	5.570	0.410	0.003

表3 南亚热带常绿阔叶林4个树种叶片解剖结构特征与光合特征相关关系

Table 3 Correlations between leaf anatomical structure and photosynthetic characters of four tree species in southern subtropical evergreen broad-leaved forest

变量 Variable	光合速率 P_n	气孔导度 G_s	蒸腾速率 T_r	水分利用效率 WUE	光合氮利用效率 $PNUE$	光合磷利用效率 $PPUE$
气孔密度 SD	0.350*	0.080	0.113	-0.198	0.270	0.337*
气孔大小 SS	-0.241	-0.126	-0.155	0.018	-0.146	-0.100
叶片厚度 LT	-0.033	0.217	0.159	-0.079	-0.203	-0.159
栅栏组织厚度 PT	-0.010	0.212	0.154	-0.015	-0.177	-0.124
海绵组织厚度 ST	-0.077	0.145	0.065	-0.396**	-0.262	-0.189
上表皮厚度 UET	0.095	-0.199	-0.075	0.035	0.252	0.054
下表皮厚度 LET	-0.400**	-0.115	-0.208	-0.121	-0.359*	-0.364*
角质层厚度 CT	0.166	0.163	0.088	-0.006	0.111	-0.011

CT , cuticle thickness; G_s , stomatal conductance; LET , lower epidermis thickness; LT , leaf thickness; P_n , photosynthetic rate; $PNUE$, photosynthetic nitrogen-use efficiency; $PPUE$, photosynthetic phosphorous-use efficiency; PT , palisade tissue thickness; SD , stomatal density; SS , stomatal size; ST , sponge tissue thickness; T_r , transpiration rate; UET , upper epidermis thickness; WUE , water use efficiency. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

对增温的适应。此外增温下红锥的叶片解剖结构无显著变化,说明红锥的耐受性较好。前人研究发现油橄榄(*Olea europaea*)栅栏组织厚度、栅栏和海绵组织比与净光合速率极显著正相关,在一定时期和范围内可作为判断光合能力的重要指标(刘露, 2016),但本研究中未发现光合速率、气孔导度、蒸腾速率、*PNUE*和*PPUE*与叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度间具有明显相关关系,仅水分利用效率和海绵组织厚度呈显著负相关关系。

多数植物在面临水分亏缺时通过减小气孔大小来减少水分的散失,由于较小的气孔对干旱的反应迅速,可以使植物避免气穴化栓塞(Franks & Beerling, 2009)。通常情况下,较低的气孔密度能降低蒸腾从而减少水分散失(Hepworth *et al.*, 2015),但是同时也使其光合速率相应下降(Upadhyay *et al.*, 2013)。例如:叶片具有较低的气孔密度,单位叶面积能提供CO₂和H₂O交换的面积就会相应减少,从而降低气孔导度与光合速率(Tanaka *et al.*, 2013)。此外,由于气孔导度与气孔半径的平方成正比,较小的气孔使更少的CO₂进入叶片(Parkhurst, 1994)。但更小的气孔使植物对外界环境有更快的反应,以提高植物碳同化能力(Hetherington & Woodward, 2003; Franks & Beerling, 2009)。这种调整机制有利于植物在水分亏缺条件下CO₂的同化。Wu等(2018)研究发现增温显著降低了木荷的光合速率、气孔导度和水分利用效率,而红枝蒲桃的光合速率、气孔导度和水分利用效率均无显著变化,表明木荷是采用了降低气孔密度的策略,而红枝蒲桃采用的是降低气孔大小的策略。我们发现增温条件下亚热带常绿阔叶林4个典型树种表现出不同的气孔策略,海南红豆通过调节气孔导度以及减小气孔密度的策略,并在增温下光合速率显著升高,表现出较好的适应性。红锥通过减小气孔的大小应对增温环境,使其在减少水分散失的同时能维持其光合速率不变,表现出保守的气孔调整策略。木荷是降低气孔密度增加气孔大小,并在增温下光合速率显著降低,表现出较差的适应性。而除了气孔的调整之外,由于红锥和木荷是主要冠层乔木树种,而海南红豆是林下灌木树种,各树种生长环境的不同导致其具有不同的最适生长温度,使其应对增温的策略不同(Slot & Winter, 2017)。有研究表明不同叶龄叶片净光合速率对增温的响应不同(叶旺敏, 2019)。我们发现对照

组各指标在2018与2019年差异都不大,但海南红豆光合速率、蒸腾速率、*PNUE*和*PPUE*两年间差别较大,这可能是由于2018年9月的台风“山竹”对枝条较为脆弱的海南红豆造成一定的损伤,而增温组的海南红豆有玻璃墙保护,使得对照组的海南红豆的光合速率、蒸腾速率、*PNUE*和*PPUE*在2018与2019年差异较大。

由于在自然生态系统中常常缺乏可利用的N,对植物的生长造成限制(Onoda *et al.*, 2017),因此具有较高*PNUE*的植物常常具有更高的生长速率(Robinson *et al.*, 2001)及在生态系统中较强的竞争能力,同时高*PNUE*也有利于植物的进化(Reich *et al.*, 1994)。而较低*PNUE*的植物叶片则常常具有较高的耐受环境胁迫的能力(Ellsworth & Reich, 1996; van Ommen *et al.*, 2012)及较高的叶片寿命(Onoda *et al.*, 2017),能够使得叶片在整个生命周期中充分利用其内部的N进行光合作用(Escudero & Mediavilla, 2003)。我们发现增温条件下红枝蒲桃和木荷的*PNUE*和*PPUE*降低,红锥的*PNUE*和*PPUE*无显著变化,而海南红豆的*PNUE*和*PPUE*升高,这表明红枝蒲桃和木荷为适应高温环境,采取了降低*PNUE*和*PPUE*的策略,而海南红豆却表现出对高温环境的良好适应性,在未来气候变暖的情况下在该生态系统中可能具有较强的竞争能力。基于鼎湖山站长期的原位监测也发现,在全球气候变化下亚热带常绿阔叶林有向灌丛化演替的趋势(Zhou *et al.*, 2013)。此外,由于海南红豆是豆科植物,较好的N吸收能力也可能是其*PNUE*升高的原因(Liu *et al.*, 2013)。

然而,本研究仅对亚热带常绿阔叶林4个树种的生长季进行观测,在不同季节里,植物对全球气候变暖的响应亦不同,需要进一步验证。由于时间有限,本研究只对进行了2–3年短期的增温的结果进行分析讨论,长期增温和短期增温的结果是否一致,有待进一步研究。此外,本研究是以模拟亚热带常绿阔叶林在模拟增温环境下做的实验,研究结果是否和自然条件下的相同,需要进一步验证。

4 结论

本研究采用红外-箱式方法对亚热带常绿阔叶林进行模拟增温,取得了良好的增温效果。我们发现植物叶片在适应增温环境主要有两种方式,分

别是调节气孔适应能力和调节叶片组织适应能力。仅调节叶片组织适应能力, 可能会以减弱养分维持能力为代价, 表现为较被动的适应策略, 例如红枝蒲桃、红锥和木荷。同时增加气孔适应能力和叶片组织适应能力, 从而提高养分维持能力, 表现为积极的适应策略, 例如海南红豆。综上所述, 增温条件下 4 个树种表现出不同的适应能力, 其中海南红豆在气孔调节能力、叶片组织调节能力和养分维持能力方面均有增强; 红锥气孔调节能力略有增强, 但养分维持能力保持不变; 而木荷和红枝蒲桃的气孔适应能力、叶片组织适应能力和养分维持能力均有所减弱。在未来气候变暖的情况下, 豆科树种海南红豆由于具有较强的适应能力, 在南亚热带常绿阔叶林中可能会取代木荷和红枝蒲桃等成为新的优势树种。

参考文献

- Bremner J, Mulvaney C (1982). Nitrogen-total/Page AL. *Methods of Soil Analysis, Part 2: Chemical and Microbiological Properties*. 2nd ed. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison.
- Cavaleri MA, Reed SC, Smith WK, Wood TE (2015). Urgent need for warming experiments in tropical forests. *Global Change Biology*, 21, 2111–2121.
- Chen L, Wen YG, Zeng J, Wang H, Wang JX, Dell B, Liu SR (2019). Differential responses of net N mineralization and nitrification to throughfall reduction in a *Castanopsis hystrix* plantation in Southern China. *Forest Ecosystems*, 6, 1–11.
- Ding YH, Wang HJ (2016). Newly acquired knowledge on the scientific issues related to climate change over the recent 100 years in China. *Chinese Science Bulletin*, 61, 1029–1041. [丁一汇, 王会军 (2016). 近百年中国气候变化科学问题的新认识. 科学通报, 61, 1029–1041.]
- Dusenge ME, Way DA (2017). Warming puts the squeeze on photosynthesis—Lessons from tropical trees. *Journal of Experimental Botany*, 68, 2073–2077.
- Ellsworth DS, Reich PB (1996). Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology*, 77, 581–594.
- Escudero A, Mediavilla S (2003). Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *Journal of Ecology*, 91, 880–889.
- Feng YL, Fu GL, Zheng YL (2008). Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation, and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. *Planta*, 228, 383–390.
- Franks PJ, Beerling DJ (2009). Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 10343–10347.
- Franks PJ, Farquhar GD (2007). The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. *Plant Physiology*, 143, 78–87.
- Hepworth C, Doheny-Adams T, Hunt L, Cameron DD, Gray JE (2015). Manipulating stomatal density enhances drought tolerance without deleterious effect on nutrient uptake. *New Phytologist*, 208, 336–341.
- Hetherington AM, Woodward FI (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901–908.
- Hu JY, Guo K, Dong M (2008). Variation of leaf structure of two dominant species in alpine grassland and the relationship between leaf structure and ecological factors. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 32, 370–378. [胡建莹, 郭柯, 董鸣 (2008). 高寒草原优势种叶片结构变化与生态因子的关系. 植物生态学报, 32, 370–378.]
- Huang J, Chen C, Zhang WX, Ding CJ, Su XH, Huang QJ (2017). Effects of drought stress on anatomical structure and photosynthetic characteristics of transgenic JERF36 *Populus alba* × *P. berolinensis* seedling leaves. *Scientia Silvae Sinicae*, 53(5), 8–15. [黄绢, 陈存, 张伟溪, 丁昌俊, 苏晓华, 黄秦军 (2017). 干旱胁迫对转JERF36银中杨苗木叶片解剖结构及光合特性的影响. 林业科学, 53(5), 8–15.]
- IPCC (2018). *Summary for Policymakers*. [2020-09-21]. https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/2/2019/05/SR15_SP_M_version_report_HR.pdf.
- James SA, Bell DT (2000). Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances. *Tree Physiology*, 20, 1007–1018.
- Li DJ, Zhou XH, Wu LY, Zhou JZ, Luo YQ (2013). Contrasting responses of heterotrophic and autotrophic respiration to experimental warming in a winter annual-dominated prairie. *Global Change Biology*, 19, 3553–3564.
- Li W, Fu Z, Hao XZ, Li QY, Zhang CP (2020). Leaf anatomical structure and photosynthetic characteristics of *Megaskepasma erythrochlamys* and *Pachystachys lutea* in greenhouse. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 36, 58–61. [李伟, 符喆, 郝晓哲, 李秋雨, 张翠萍 (2020). 温室内赤苞花和黄虾花叶片解剖结构及光合特性研究. 中国农学通报, 36, 58–61.]
- Liu L (2016). *Study on the Photosynthetic Characteristics of Liangshan Introduced Olive (Olea europaea L.) Cultivars*. Master degree dissertation, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan. [刘露 (2016). 凉山引进油橄榄品种的光合特性研究. 硕士学位论文, 四川农业大学, 四川雅安.]
- Liu JX, Huang WJ, Zhou GY, Zhang DQ, Liu SZ, Li YY (2013). Nitrogen to phosphorus ratios of tree species in response to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in subtropical forests. *Global Change Biology*, 19, 208–216.
- Liu JX, Li YL, Liu SZ, Li YY, Chu GW, Meng Z, Zhang DQ

- (2013). An introduction to an experimental design for studying effects of air temperature rise on model forest ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 558–565. [刘菊秀, 李跃林, 刘世忠, 李义勇, 褚国伟, 孟泽, 张德强 (2013). 气温上升对模拟森林生态系统影响实验的介绍. 植物生态学报, 37, 558–565.]
- Méndez-Alonzo R, Ewers FW, Jacobsen AL, Pratt RB, Scoffoni C, Bartlett MK, Sack L (2019). Covariation between leaf hydraulics and biomechanics is driven by leaf density in Mediterranean shrubs. *Trees*, 33, 507–519.
- Niu SL, Han XG, Ma KP, Wan SQ (2007). Field facilities in global warming and terrestrial ecosystem research. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 262–271. [牛书丽, 韩兴国, 马克平, 万师强 (2007). 全球变暖与陆地生态系统研究中的野外增温装置. 植物生态学报, 31, 262–271.]
- Onoda Y, Wright IJ, Evans JR, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M (2017). Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 214, 1447–1463.
- Parkhurst DF (1994). Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. *New Phytologist*, 126, 449–479.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Uhl C (1994). Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. *Oecologia*, 97, 62–72.
- Robinson DE, Wagner RG, Bell FW, Swanton CJ (2001). Photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and water-use efficiency of jack pine seedlings in competition with four boreal forest plant species. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 2014–2025.
- Royer DL, Miller IM, Peppe DJ, Hickey LJ (2010). Leaf economic traits from fossils support a weedy habit for early angiosperms. *American Journal of Botany*, 97, 438–445.
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM (2003). The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1343–1356.
- Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L (2011). Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 156, 832–843.
- Sigurdsson BD, Medhurst JL, Wallin G, Eggertsson O, Linder S (2013). Growth of mature boreal Norway spruce was not affected by elevated [CO₂] and/or air temperature unless nutrient availability was improved. *Tree Physiology*, 33, 1192–1205.
- Slot M, Winter K (2017). Photosynthetic acclimation to warming in tropical forest tree seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 68, 2275–2284.
- Stinziano JR, Hüner NPA, Way DA (2015). Warming delays autumn declines in photosynthetic capacity in a boreal conifer, Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology*, 35, 1303–1313.
- Su J, Sun B, Wang DZ (1995). The biological characteristics and ornamental value of *Ormosia pinnata*. *Forest Research*, 8, 677–681. [栗娟, 孙冰, 王德祯 (1995). 海南红豆生物学特性和观赏价值. 林业科学研究, 8, 677–681.]
- Tanaka Y, Sugano SS, Shimada T, Hara-Nishimura I (2013). Enhancement of leaf photosynthetic capacity through increased stomatal density in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, 198, 757–764.
- Tang B, Yin CY, Wang YJ, Sun YY, Liu Q (2016). Positive effects of night warming on physiology of coniferous trees in late growing season: leaf and root. *Acta Oecologica*, 73, 21–30.
- Upadhyay RK, Soni DK, Singh R, Dwivedi UN, Pathre UV, Nath P, Sane AP (2013). SIERF36, an EAR-motif-containing ERF gene from tomato, alters stomatal density and modulates photosynthesis and growth. *Journal of Experimental Botany*, 64, 3237–3247.
- van Ommen Kloeke AEE, Douma JC, Ordoñez JC, Reich PB, van Bodegom PM (2012). Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 224–235.
- Wu GL, Liu H, Hua L, Luo Q, Lin YX, He PC, Feng SW, Liu JX, Ye Q (2018). Differential responses of stomata and photosynthesis to elevated temperature in two co-occurring subtropical forest tree species. *Frontiers in Plant Science*, 9, 467. DOI: 10.3389/fpls.2018.00467.
- Ye WM, Xiong DC, Yang ZJ, Zhu YG, Zhang QF, Liu XF, Lin WS, Xu C, Zhang J, Yang YS (2019). Effect of soil warming on growth and photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* saplings. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 2501–2509. [叶旺敏, 熊德成, 杨智杰, 朱益广, 张秋芳, 刘小飞, 林伟盛, 胥超, 张景, 杨玉盛 (2019). 模拟增温对杉木幼树生长和光合特性的影响. 生态学报, 39, 2501–2509.]
- Ye WM (2019). *Effects of Simulated Warming on Photosynthetic Characteristics and Product Distribution of Cunninghamia lanceolata*. Master degree dissertation, Fujian Normal University, Fuzhou. [叶旺敏 (2019). 模拟增温对杉木光合特性及产物分配的影响. 硕士学位论文, 福建师范大学, 福州.]
- Zheng YP, Xu M, Hou RX, Shen RC, Qiu S, Ouyang Z (2013). Effects of experimental warming on stomatal traits in leaves of maize (*Zea mays* L.). *Ecology and Evolution*, 3, 3095–3111.
- Zhou GY, Peng CH, Li YL, Liu SZ, Zhang QM, Tang XL, Liu JX, Yan JH, Zhang DQ, Chu GW (2013). A climate change-induced threat to the ecological resilience of a subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest in Southern China. *Global Change Biology*, 19, 1197–1210.
- Zhou GY, Wei XH, Wu YP, Liu SG, Huang YH, Yan JH, Zhang DQ, Zhang QM, Liu JX, Meng Z, Wang CL, Chu GW, Liu SZ, Tang XL, Liu XD (2011). Quantifying the hydrological responses to climate change in an intact forested small watershed in Southern China. *Global Change Biology*, 17, 3736–3746.

特邀编委: 蔡靖 责任编辑: 李敏