北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

城市热岛强度对不同叶片质地绿化树种叶片水分相关性状的影响

徐景亮 朱济友 闫香如 徐程扬

Effects of urban heat island intensity on leaf water-relevant traits of greening tree species with different leaf textures

Xu Jingliang, Zhu Jiyou, Yan Xiangru, Xu Chengyang

引用本文:
徐景亮, 朱济友, 闫香如, 徐程扬. 城市热岛强度对不同叶片质地绿化树种叶片水分相关性状的影响[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(9):97–106. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230254
Xu Jingliang, Zhu Jiyou, Yan Xiangru, Xu Chengyang. Effects of urban heat island intensity on leaf water–relevant traits of greening tree species with different leaf textures[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(9):97–106. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230254

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230254

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同叶片质地行道树枝叶功能性状对冠下硬化地表覆盖的响应

Response of functional characters of street trees with different leaf textures to impervious land coverage under canopy

北京林业大学学报, 2022, 44(6): 34–43. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210262

下垫面覆盖类型变化对城市热岛的影响

Effects of land surface type changes on urban heat island: a case study of Chaoyang District, Beijing

北京林业大学学报, 2020, 42(3): 99–109. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190045

胡杨叶功能性状的协同与权衡及对树龄、土壤因子的响应

Coordination and trade–off of leaf functional traits in *Populus euphratica* and their response to tree age and soil factors

北京林业大学学报, 2024, 46(5): 82–92. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220522

小兴安岭不同径级白桦枝叶性状变异及权衡

Variations and trade–offs of twig–leaf traits for *Betula platyphylla* with different diameter classes in Xiaoxing’an Mountains of northeastern China

北京林业大学学报, 2023, 45(12): 32–40. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210463

北京百花山落叶阔叶林群落内木本植物的叶片功能性状变异特征

Variation characteristics in leaf functional traits of woody plants in deciduous broadleaved forest community in Baihua Mountain of Beijing

北京林业大学学报, 2024, 46(4): 40–51. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220462

青黑杨全同胞杂种功能叶片及气孔性状变异的倍性、基因型和性别效应解析

Ploidy, genotype and gender effects of functional leaf and stomatal traits on short branches in full–sib hybrids between section Tacamahaca and sect. Aigeiros of *Populus*

北京林业大学学报, 2020, 42(9): 11–18. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200095

DOI:10.12171/j.1000−1522.20230254

城市热岛强度对不同叶片质地绿化树种叶片水分相关性状的影响

徐景亮[1]　朱济友[2]　闫香如[1]　徐程扬[1]
（1. 北京林业大学林学院，北京 100083；2. 南开大学环境科学与工程学院，天津 300350）

摘要:【目的】了解两种不同质地叶片水分相关性状对城市热岛的响应，揭示不同质地叶片对城市热岛的适应方式是否有所区别。**【方法】**在北京市 4 个典型热岛强度地块中，以常见纸质叶和革质叶绿化树种为对象，研究与树木水分过程相关的叶脉、气孔性状以及叶表皮厚度的变化。**【结果】**(1) 纸质叶的叶脉密度、气孔密度、气孔长度、最大气孔导度、上表皮厚度在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势，叶脉直径在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势；(2)革质叶的叶脉密度、叶脉直径、气孔长度在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势，气孔密度、最大气孔导度、上表皮厚度在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势；(3)不同质地叶片表现出了不同的水分相关性状相关性，但两者均表现出气孔密度与最大气孔导度呈正相关($p < 0.05$)，两种质地叶片通过调整水分相关性状之间不同的关系来适应城市热岛的胁迫。**【结论】**城市热岛会显著影响树木叶片的水分相关性状，不同质地的叶片应对城市热岛环境所采取的适应策略有所区别。纸质叶采取了加大水分供应，提高蒸腾作用，帮助植物体降温的策略；革质叶采取了提高水分的运输，减小蒸腾水分耗散的策略。两种叶片质地树种的叶脉与气孔均存在协同进化的现象。对于处于较高热岛强度的城市公园，应参考水分相关性状等指标选择耐高温树种，并且在高温季节采取加大灌溉量和人工降温等措施。

关键词：热岛效应；叶片质地；叶片水分相关性状；权衡策略；城市林业
中图分类号：S732　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)09−0097−10
引文格式：徐景亮，朱济友，闫香如，等. 城市热岛强度对不同叶片质地绿化树种叶片水分相关性状的影响［J］. 北京林业大学学报，2024，46(9)：97−106. Xu Jingliang, Zhu Jiyou, Yan Xiangru, et al. Effects of urban heat island intensity on leaf water-relevant traits of greening tree species with different leaf textures[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(9): 97−106.

Effects of urban heat island intensity on leaf water-relevant traits of greening tree species with different leaf textures

Xu Jingliang[1]　Zhu Jiyou[2]　Yan Xiangru[1]　Xu Chengyang[1]
(1. School of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. School of Environmental Science and Engineering, Nankai University, Tianjin 300350, China)

Abstract:［**Objective**］This paper aims to explore the response of water content correlation between two different leaf textures to urban heat islands, and to reveal whether there are differences in the adaptation methods of varied leaf textures to urban heat islands.［**Method**］In four typical heat island intensity plots in Beijing, common chartaceous and coriaceous leaf greening tree species were used as objects to study the changes in leaf vein, stomatal traits, and leaf epidermal thickness related to tree water processes.［**Result**］(1) The leaf vein density, stomatal density, stomatal length, maximum stomatal conductivity, and upper epidermal thickness of chartaceous leaves showed an increasing trend in the strong heat island area

收稿日期: 2023−09−23　**修回日期:** 2024−01−15
基金项目: 北京市自然科学基金项目 (8222067)，中央高校基本科研业务费专项(63231130)。
第一作者: 徐景亮。主要研究方向：城市林业。Email：562161256@qq.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。Email：cyxu@bjfu.edu.cn　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

compared with the strong cold island area, while the leaf vein diameter showed a decreasing trend in the strong heat island area compared with strong cold island area. (2) The vein density, vein diameter, and stomatal length of coriaceous leaves showed an increasing trend in the strong heat island area compared with strong cold island area, while the stomatal density, maximum stomatal conductivity, and upper epidermal thickness showed a decreasing trend in the strong heat island area compared with strong cold island area. (3) Different leaf textures showed varied water related correlations, but both showed a positive correlation between stomatal density and maximum stomatal conductance ($p < 0.05$). The two types of leaf textures adapted to urban heat island stress by adjusting the different relationships between water related traits. [**Conclusion**] Urban heat islands significantly affect the water related traits of tree leaves, and different textures of leaves adopt different adaptation strategies to the urban heat island environment. Chartaceous leaves adopt a strategy of increasing water supply, improving transpiration, and helping plants cool down. The coriaceous leaves adopt a strategy of increasing water transportation and reducing transpiration water dissipation. There is a phenomenon of co-evolution between the leaf veins and stomata of two tree species with different leaf textures. For urban parks with high heat island intensity, high-temperature resistant tree species should be selected based on indicators such as water correlation, and measures such as increasing irrigation and artificial cooling should be taken during the high-temperature season.

Key words: heat island effect; leaf texture; water-relevant traits of leaf; trade-off and strategy; urban forestry

城市森林为全球一半以上的人口提供了环境和社会经济效益，然而气候变化将威胁到城市森林所提供的效益[1]。在全球变暖的背景下，城市热岛强度也在增强，预计超过 55% 的城市树木处于温度升高和降水量降低的风险之中[2]。所以，全球变暖直接影响了城市植被的生存、生长和发育[3]。城市树木生长速度通常因平均气温较高、生长期延长[4]而高于城郊个体[5]，然而高温也会加速城市树木的衰老[6]，持续高温则导致树木非正常落叶，甚至死亡。正是由于气候变化、不透水地面阻碍土壤水分入渗、高温引起的植被蒸腾强度提高[7]等原因，干旱成为 21 世纪以来城市频发的灾害。热岛效应会加剧干旱压力，从而导致更大的水汽亏缺和植物蒸发需求[7]，而植物的水分状况受到空气湿度、降水量的影响。因此，城市热岛可能会对城市树木中与水分相关的功能性状产生一定影响。树种对气候的忍耐能力取决其天然分布范围的气候条件和其功能性状的可塑性[8]，在形态和生理上具有高度可塑性是树木能够适应气候等变化的重要特点。

气孔是植物与外界进行气体交换的通道，在协调植物水分与光合作用之间的关系中扮演着重要角色[9]，与植株体内的光合效率、水分平衡以及作物的生产性能直接相关。叶脉是植物水分输导的重要结构，叶脉密度决定了提供水分和养分的能力，并且在一定程度上能够反映植物适应环境胁迫的能力，是研究植物对环境适应的重要指标。叶脉性状与气孔性状均是植物水分相关性状的重要组成部分。树木在适应城市胁迫环境过程中，叶片水分相关性状通常会发生相应的变化。有研究发现：随着城市温度的升高、土壤水分含量的降低，植物叶片的叶脉密度总体上增大，叶片水力导度相应提高[10]，气孔导度升高[11]，气孔和面积减小[12]，上表皮厚度变薄[13]，植物叶片的气孔分布在一定程度上随着温度升高趋于均匀[14]。所以，叶片是植株与环境进行水气交换及调控的重要器官之一，叶片的功能结构特征能有效反映植物在不同环境条件下的适应性及其生态权衡策略[15]。因此，研究叶片水分相关性状变化与植物适应干旱、高温环境的机制对揭示树木适应城市环境机制具有重要意义。

虽然气候变化对陆地和水生自然生态系统的影响已被广泛研究[16]，但对城市森林生态系统的潜在影响知之甚少[1]。一般来说，革质叶树种对环境胁迫的防御能力比纸质叶树种更强[17]，但是两种叶片质地树种对城市热岛效应的适应敏感性是否存在显著差异尚未得出一致结论。国内外学者对城市森林群落的气孔调节行为、气孔响应环境因子的方式和气孔的开闭调控机制等水分相关性状存在许多争论，对于影响水分相关性状的因素的研究主要集中在光照、温度和降水等条件[18]，而对于城市热岛效应究竟会对城市森林植物与水分相关的叶片功能性状产生怎样的影响，至今尚缺乏明确的答案。因此，叶片水分相关性状和热岛强度之间的关系需要有更多的试验证据。

基于以上科学问题，本研究选取北京市内热导强度有较大差别的数个公园，选择 6 个树种作为研究对象，分析热岛强度对叶片水分相关功能性状的

影响，并比较这些性状在不同叶片质地树种之间的差异。由于常绿和落叶两种生活型植物叶片在一些功能性状上有显著差异[19]，为避免生活型因素对功能性状结果产生干扰，本试验 6 个树种均选择落叶乔木。论文研究拟解决以下问题：(1)落叶乔木树种叶片的水分相关性状是否受热岛强度的显著影响；(2)不同质地叶片对城市热岛的适应方式是否有所区别。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况与树种选择

北京市地处华北地区，暖温带半湿润半干旱季风气候，夏季高温多雨，冬季寒冷干燥，受城市热岛效应影响大。基于刘施含等[20]2004 年、2009 年和 2017 年 3 期城市热岛的研究结果，在北京市内分别选取处于稳定强热岛区的五棵松公园和蓝靛厂公园、处于稳定中热岛区的海淀公园和曙光教育防灾公园、处于稳定冷岛区的船营公园和中坞公园、处于稳定强冷岛区的奥森北园和奥森南园以及东小口公园作为研究地点。选取革质叶树种玉兰（*Yulania denudata*）和毛白杨（*Populus tomentosa*），纸质叶树种洋白蜡（*Fraxinus pennsylvanica*）、元宝枫（*Acer truncatum*）、栾树（*Koelreuteria paniculata*）、国槐（*Styphnolobium japonicum*）作为研究树种。

1.2　叶片取样方法

于 2022 年 7 月中旬树木旺盛生长期，选取公园内部远离道路的生境作为样地，在样地的大面积土壤而非树池中，每个树种选取 30 株生长良好，胸径相似的健康成熟植株作为样木，采取朝南向、靠外侧，且光照条件好、无病虫害的中冠层处成熟叶片作为研究样品，每株树木选取 5 片叶子。

1.3　叶片功能性状指标测定

气孔与叶片蒸腾作用密切相关[21]，叶脉与水分在叶片中的流动密切相关，而叶片上表皮厚度与叶片在干旱环境中抵御水分损失密切相关[22]。所以，本文将这些性状统称为“叶片水分相关性状”。

1.3.1　气孔指标测定

采用“透明指甲油印迹法”制片，样品的采集工作在上午 09:00—10:00，此时气孔开张度最大。取鲜叶用脱脂棉蘸酒精擦拭其表皮灰尘后，在叶片远轴面均匀涂上一层指甲油，等指甲油完全晾干后，避开一级脉撕下印迹膜，将其制成临时装片。利用生物显微镜（Leica DM2500）放大 40 倍进行气孔图像拍摄，每张叶片选取 2 个点（图 1），这 2 个点均在主脉中点两侧，每个点选取 3 个视野，因此每个树种在每个热岛环境下一共选取 900 个视野。然后使用 ImageJ 1.53K 软件获得视野里的所有气孔相关数据。气孔密度指视野中单位面积叶片内的气孔数量，单位为个/cm^2；气孔长度的单位为 μm。气孔聚集度采用平均最近邻分析的方法，在 Arcgis Desktop 10.8 的 Toolbox 中完成计算，如果最近邻指数大于 1，则为随机分布；如果最近邻指数小于 1，则为集聚分布。最大气孔导度（g_{smax}，mol/(m^2·s)）根据以下公式计算[20]。

$$g_{smax}=\frac{d\alpha L_S D_S}{v(0.5+0.627\sqrt{\alpha})}$$

式中：d 为水在空气中的扩散系数（m^2/s），在 25 ℃ 环境下取值 2.49 × 10^{-5} m^2/s；L_S 为气孔长度；D_S 为气孔密度；v 为空气的摩尔体积（m^3/mol），在 25 ℃、101.3 kPa 环境下取 2.24 × 10^{-2} m^3/mol；系数 α 取平均值 0.12。

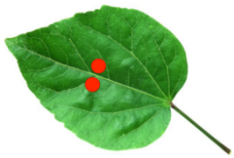


图 1　叶片取样点的示意图

Fig. 1　Schematic diagram of leaf selection sample points

1.3.2　叶脉指标测定

将野外采集的成熟叶片先放置于浓度为 5% 的 NaOH 溶液中，浸泡 2 ~ 5 d，并且每隔 1 ~ 2 d 更换一次溶液，当颜色有明显褪去时，取出材料放于体积比为 1∶1 的双氧水与冰醋酸溶液中浸泡数天，直至叶片变得透明。取出材料用纯净水漂洗，用 1% 番红染色 20 min。最后置于载玻片上，盖好盖玻片完成制片，在生物显微镜下放大 10 倍观察叶脉并拍照。每张叶片选取 2 个点（图 1），这 2 个点均在主脉中点两侧，每个点取 5 mm × 5 mm 的区域，并且每个点均选取 3 个视野，因此每个树种在每个热岛环境下一共选取 900 个视野。使用 ImageJ 1.53K 软件测量视野中所有叶脉的总长度和直径，并计算叶脉直径（VD，μm）、叶脉密度（单位面积叶片的叶脉总长度，VDN，mm/mm^2）。

1.3.3　叶片上表皮厚度测定

采用 He 等[23]方法界定上表皮。叶片在野外采集后立即放入 FAA 固定液，回实验室将叶片从固定液中取出，剪取叶片中段，用 70% 酒精冲洗叶片，将固定液去除。然后使用 50% 酒精、30% 酒精和蒸馏水依次逐级复水，每级处理 30 min。复水之后的样品用苯胺番红溶液整染。染色完成后经 30%、50%、70%、85%、95%、100% 酒精依次逐级脱水，然后经浸蜡、包埋、切片、粘片、脱蜡、固绿复染、封片、烤

片等步骤制作石蜡切片，切片厚度为 10 μm[24]。使用生物显微镜对石蜡切片观察并拍照，然后使用 ImageJ 1.53K 软件测量图片中的上表皮厚度(UT，μm)，测量过程中避开主叶脉[25]。每个树种在每个热环境中取 50 个样本，每个样本制作 2 张切片，在每张切片上均匀选取 3 个视野进行测量，每个树种在一个热岛环境下共计选择 300 个视野。

1.4 数据分析

采用 Excel 2019 进行数据统计和处理，以每个树种在强冷岛区各性状的平均值为基准，对数据进行均值化的无量纲化处理，以消除各项指标之间因量纲不同以及物种遗传因素造成的差异[26]，并且求算个体性状算术平均值与标准差，进行方差齐性与正态性分布检验。对于部分不满足正态分布和方差齐性检验的数据采用对数转换。利用 SPSS 26 进行双因素方差分析、Duncan 多重比较法分析、独立样本 t 检验、Pearson 相关分析。利用 OriginPro 2021 绘制相关性热力图、柱状图、箱线图，进行主成分分析并绘制成分矩阵图。

2 结果与分析

2.1 热岛强度、叶片质地对树木叶片水分相关性状的影响

本研究所使用的 7 个叶片功能性状在不同热岛环境和不同叶片质地间的变化幅度普遍较大，尤其以叶脉直径、叶脉密度、气孔密度、最大气孔导度和上表皮厚度的变化较为突出，性状的变异系数超过了 22% 以上(表 1)。其中，叶脉直径的变化幅度最大，变异系数达到了 57.98%；热岛强度对叶脉直径、叶脉密度有显著影响($p < 0.001$)；叶片质地对叶脉密度和上表皮厚度有极显著影响($p < 0.001$)，对叶脉直径和气孔长度也有显著影响($p < 0.05$)。

2.2 不同质地树种叶片水分相关性状对热岛强度响应的差异

在不同的热岛强度环境下，不同叶片质地的水分相关性状变化趋势也表现出一些相似与差异(图 2)。纸质叶与革质叶的叶脉密度在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势。而对于叶脉直径、气孔密度、最大气孔导度、上表皮厚度，两种叶片质地变化趋势相反：革质叶叶脉直径在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势，纸质叶叶脉直径在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势；革质叶的气孔密度、最大气孔导度与上表皮厚度在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势，纸质叶气孔密度、最大气孔导度和上表皮厚度在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势。革质叶的气孔聚集度在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势，即趋于随机分布；纸质叶气孔分布变化不明显。两种质地叶片的气孔长度在强热岛区相对于强冷岛区均表现出增大的趋势。从树种整体上来看，叶脉密度、气孔密度、最大气孔导度、上表皮厚度在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势，叶脉直径在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势(图 2)。

在相同的热岛强度下，不同叶片质地的水分相关性状也表现出一些相似与差异(图 2)。在强冷岛区，各水分相关性状在两种质地叶片上均没有表现出显著差异；在冷岛、中热岛、强热岛热岛强度下，两种质地叶片的叶脉直径、叶脉密度、上表皮厚度中均表现出显著差异($p < 0.05$)；在中热岛、强热岛热岛强度下，两种质地叶片的气孔长度表现出显著差异；两种质地的气孔聚集度只在冷岛区表现出显著差异；最大气孔导度与气孔密度在 4 个热岛强度下两种质地中均没有表现出显著差异。

2.3 叶片水分相关性状对热岛强度响应的协同和权衡性

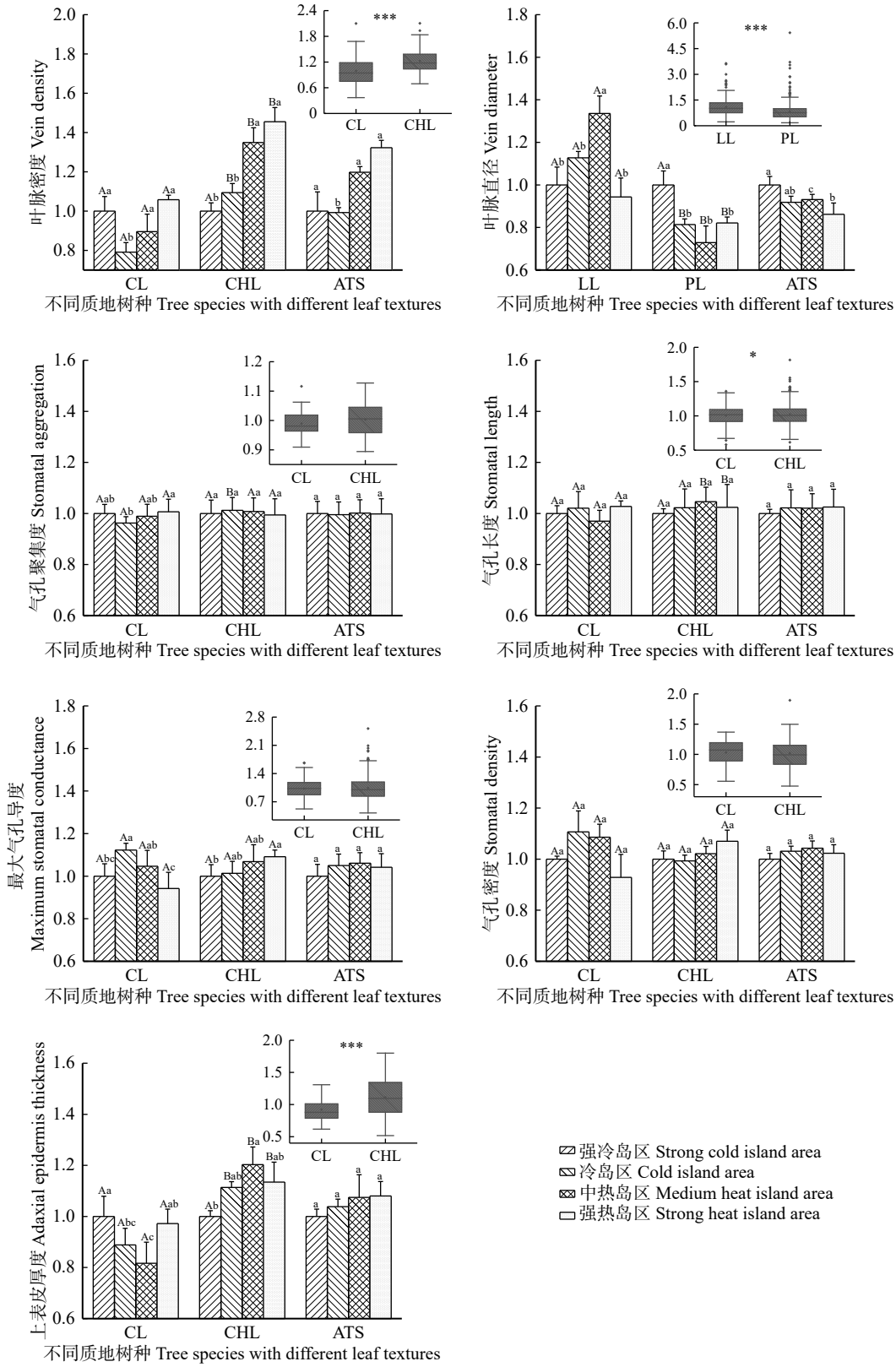
2.3.1 不同叶片质地叶片水分相关性状相关性分析

叶片水分相关功能性状间的相关性因叶片质地变化而异(图 3)。图 3 显示：在革质叶中，叶脉直径与上表皮厚度呈显著负相关($p < 0.05$)，最大气孔导

表 1 热岛强度和叶片质地对叶片水分相关功能性状影响的方差分析

Tab. 1 Variance analysis on effects of heat island intensity and leaf textures on water-relevant traits of leaves of tree species

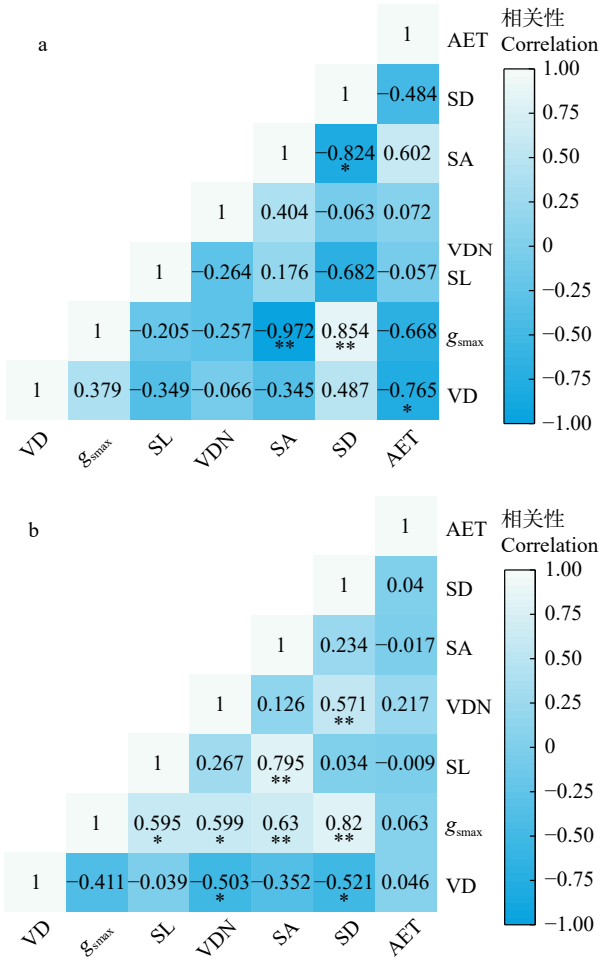
项目 Item	指标 Index	叶脉直径 Vein diameter	叶脉密度 Vein density	气孔密度 Stomatal density	气孔聚集度 Stomatal aggregation	最大气孔导度 Maximum stomatal conductance	气孔长度 Stomatal length	上表皮厚度 Adaxial epidermis thickness
热岛强度 Heat island intensity	F	8.503	14.156	0.436	0.366	1.617	2.458	0.505
	p	< 0.001	< 0.001	0.727	0.778	0.184	0.062	0.679
叶片质地 Leaf texture	F	5.716	21.591	0.041	1.882	1.783	5.922	29.794
	p	0.017	< 0.001	0.840	0.173	0.182	0.015	< 0.001
变异系数 Variation coefficient/%		57.98	28.38	22.61	5.24	25.71	15.25	25.54



CL 为革质叶树种，CHL 为纸质叶树种，ATS 为所有树种。大写字母表示同一热岛梯度上的两种质地叶片性状在 $p < 0.05$ 水平上差异显著，小写字母则表示同种叶片质地树木叶片性状在不同热岛梯度间在 $p < 0.05$ 水平上存在显著差异。*和***分别代表纸质叶与革质叶的性状指标间在 $p < 0.05$ 和 $p < 0.001$ 水平存在显著差异。下同。CL, coriaceous leaf species; CHL, chartaceous leaf species; ATS, all tree species. Capital letters indicate significant differences in leaf traits of tree species with coriaceous leaf and chartaceous leaf in the same heat island gradient at the level of $p < 0.05$, while lowercase letters indicate significant differences among different heat island gradients for leaf traits of tree species with the same leaf texture at the level of $p < 0.05$. * and *** represent significant differences between mean values of chartaceous and coriaceous leaves at the levels of $p < 0.05$ and $p < 0.001$, respectively. Same as below.

图 2　热岛强度对不同叶片质地树木叶片水分相关性状的影响

Fig. 2　Effects of heat island intensity on water-relevant traits of tree leaves with different leaf textures



*和**分别代表纸质叶与革质叶的性状指标在 $p < 0.05$ 和 $p < 0.01$ 水平存在显著差异。VD. 叶脉直径；g_{smax}. 最大气孔导度；SL. 气孔长度；VDN. 叶脉密度；SA. 气孔聚集度；SD. 气孔密度；AET. 上表皮厚度。下同。* and ** represent significant differences between mean values of coriaceous and chartaceou leaves at the levels of $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively. VD, vein diameter; g_{smax}, maximum stomatal conductance to water vapour; SL, stomatal length; VDN, vein density; SA, stomatal aggregation; SD, stomatal density; AET, adaxial epidermis thickness. Same as below.

图 3 革质叶(a)和纸质叶(b)树种叶片水分相关性状的 Pearson 相关性

Fig. 3 Pearson correlations of leaf water related traits in tree species with coriaceous (a) and chartaceou (b) leaves

度与气孔密度呈极显著正相关($p < 0.01$)，与气孔聚集度呈极显著负相关($p < 0.01$)，气孔聚集度与气孔密度呈显著负相关($p < 0.05$)；在纸质叶中，叶脉直径与气孔密度、叶脉密度呈显著负相关($p < 0.05$)，气孔长度与气孔聚集度呈极显著正相关($p < 0.01$)，最大气孔导度与气孔长度、叶脉密度呈显著正相关($p < 0.05$)，与气孔密度、气孔聚集度呈极显著正相关($p < 0.01$)，叶脉密度与气孔密度呈极显著正相关($p < 0.01$)。

2.3.2 主成分分析

图 4 显示：PC1 和 PC2 分别解释了 7 个水分相关性状变异总方差的 38.8% 和 23.3%，总解释度为

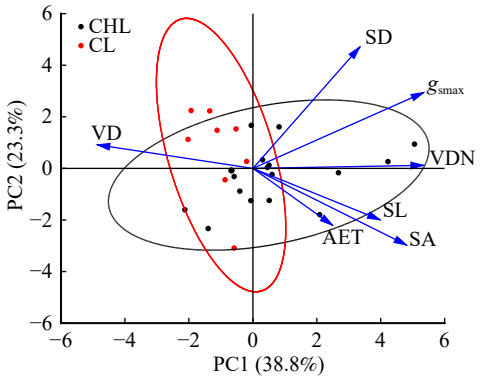


图 4 全部树种叶片水分相关功能性状的主成分分析

Fig. 4 Principal component analysis of water-relevant traits of leaves of all tree species

62.1%。PC1 与叶脉性状，即与水分的输导高度相关，PC2 与气孔密度、气孔聚集度高度相关，即与气孔的分布高度相关。总体上，城市树木在响应和适应热岛环境过程中，叶脉直径和叶脉密度间有较强的权衡性，叶脉直径和气孔性状间也存在着权衡关系(图 4)。纸质叶树种的叶片水分相关性状明显向更高的叶脉密度、气孔密度、最大气孔导度和上表皮厚度、更小的叶脉直径组合模式演变，而革质叶树种总体上沿着更大的叶脉直径、更小的上表皮厚度发生变化，但规律性不强。

3 讨 论

3.1 热岛强度对不同质地树木叶片水分相关性状的影响

在叶脉性状中，两种质地叶片的叶脉密度与革质叶的叶脉直径在强热岛区相对于强冷岛区均表现出增大的趋势。叶脉密度反映了植物供给与运输水分的能力，叶脉密度的增加使得叶脉间的距离减小，叶脉末端到叶肉细胞的距离越短，就越能快速满足植物生理活动所需的水分需求，植物体能进行更优的蒸腾作用[27]；较粗叶脉直径具有较高的水分运输效率[28]。因此当热岛强度增强时，植物通过拥有更高的叶脉密度和更大的叶脉直径以满足更强的蒸腾需求，从而避免叶脉栓塞的风险以维持高光合速率[29]，并使得叶片处于适宜的温度[27]。纸质叶叶脉直径在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势，变化趋势与革质叶相反，可能原因是纸质叶树种对胁迫环境的防御能力较革质叶树种更弱[17]，当温度升高时，纸质叶片表面的蒸腾作用增强，导致水分的蒸发速率增加。这会引起叶片内部的水分压力下降，使得叶脉内的水分流速减慢，从而导致叶脉直径减小。

革质叶最大气孔导度在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势。这与王颖等[30]的研究结果一致，当外界温度到达一个阈值，蒸腾速率升高到一定

程度，此时进一步增温，会导致蒸腾作用过强，保卫细胞失水而气孔关闭，叶片水势降低，气孔导度减小[11]。革质叶上表皮厚度变化趋势与先前关于枣的研究结论相一致[13]，枣叶片也为革质。而纸质叶的上表皮厚度变化趋势与革质叶相反：革质叶的上表皮厚度在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势，纸质叶的上表皮厚度在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势。植物的水分散失途径包括气孔蒸腾和角质蒸腾[31]，在高温干旱的环境中，植物气孔常常倾向于关闭状态，此时植物水分散失的主要方式是角质蒸腾[32]。并且有学者指出角质层含量与角质蒸腾呈显著负相关关系，说明角质层能够作为疏水屏障来限制植物的角质蒸腾[33]。由于革质叶较厚，它们通常可以储存更多的水分和养分。因此当热岛强度提高时，革质叶植物通过减小上表皮厚度来提高角质蒸腾，使得叶片处于适宜的温度；而纸质叶通过增大角质层厚度来减少角质蒸腾，以避免叶片过度失水，同时还能防止光照灼伤叶肉细胞。因此，这种结构也有利于植物叶片在胁迫环境下与外界进行气体交换，体现出叶片对高温环境的一种响应机制[34]。

革质叶气孔在强热岛区相对于强冷岛区表现出更趋于随机分布的趋势，这与此前的研究结果不一致[35]，可能原因是环境条件不一致，此前的试验每周定期浇水，土壤水分充足，而在城市中的树木可能面临干旱胁迫。叶片上气孔的分布越规则，气体交换的有效面积就会较大[36]，叶片的气体交换效率越高。有研究指出，植物可以通过改变气孔在叶片上的分布，来调控叶片的气孔导度，以适应外界环境因子的改变[37]。在本试验中，强热岛区相对于强冷岛区的热岛强度更强，植物叶片为了维持体内水分平衡，气孔分布趋于随机，以此降低叶片气体交换效率。

纸质叶树种的气孔密度在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势。有研究报道，植物叶片的水分蒸腾散失量与气孔密度呈显著正相关关系，所以一般来说，较高的气孔密度代表较高的气孔导度[38]。因此在本试验中，强热岛区相对于强冷岛区的热岛强度更强，纸质叶树种的蒸腾需求提高，从而导致气孔密度增大。革质叶的气孔密度在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势，这表明革质叶树种通过气孔趋于随机分布的同时还依靠减少叶片上气孔的个数来进一步降低由于叶片内水分过度散失而带来的伤害[35]。

一般来说，越大的气孔对外界环境因子做出开闭反应的速度越慢。较小的气孔能够较快响应强光、高热环境，以避免植物体过度失水[38]。两种质地叶片的气孔长度在强热岛区相对于强冷岛区均表现出增大的趋势，可能原因是叶片为了吸收足够的二氧化碳来进行光合作用，并通过调节其他性状来维持叶片含水量的动态平衡。

3.2　不同质地叶片适应城市热岛的差异

由于每个树种的水分相关性状都以强冷岛区平均值为基准做了无量纲化处理，因此两种质地叶片的水分相关性状在强冷岛区均无显著差异，而在其他 3 个热岛强度中出现显著差异（$p < 0.05$）。从两种质地叶片的整体来看，随着热岛强度的增大，纸质叶的叶脉密度、上表皮厚度的相对值显著高于革质叶（$p < 0.001$），而纸质叶的叶脉直径、气孔长度的相对值显著低于革质叶（$p < 0.05$）。革质叶相对较厚且角质层发达，角质层能减少植物气孔开张度，增大气孔阻力，降低蒸腾速度，可以帮助植物减少水分蒸发[31]，因此革质叶的保水能力较强，可以更长时间地保持水分。随着热岛强度的增加，由于纸质叶保水能力较弱，因此需要更大的叶脉密度以提供更多的水分；纸质叶气孔长度相对值小于革质叶，因为长度较小的气孔能够对温度变化做出更快的调整，以保持植物体内的水分平衡[38]。

3.3　叶片水分相关性状间的相互关系与生态策略

叶片的水分平衡是指叶片水分的供应与蒸腾之间的平衡关系，对植物生理功能的正常运转十分重要[39]，叶脉与气孔共同维持着植物体水分的平衡。纸质叶的叶脉密度与气孔密度呈极显著正相关（$p < 0.01$），这与其他学者的研究一致[40]，这种现象说明在纸质叶片中，叶脉与气孔存在协同进化的现象，体现了植物体内存在调控水分供需平衡的机制[41]，植物在环境胁迫下趋向于以散失最少的水分来换取最大的碳同化速率[38]，表明植物形态结构是在适应环境变化过程中进化出的生存策略[42]。

两种质地叶片的气孔聚集度均与最大气孔导度表现出了极显著相关性（$p < 0.01$），但二者却表现出了相反的相关性。在革质叶中，随着气孔趋于随机分布，最大气孔导度减小，这与此前学者研究结果一致[36]。而在纸质叶中，当气孔趋于随机分布时，最大气孔导度增大。可能原因是纸质叶的气孔聚集度与气孔长度呈极显著正相关（$p < 0.01$），而最大气孔导度由气孔长度推导而得[18]，气孔长度是影响最大气孔导度的关键因素，因此纸质叶的气孔聚集度均与最大气孔导度表现出了极显著正相关（$p < 0.01$）。其他研究发现：革质叶树种具有高比叶面积、低叶厚度和叶干物质含量的特点，位于叶经济谱中快速投资–收益型物种的一端；而纸质叶则相反，位于缓慢投资–收益型物种的一端[17]。说明革质叶树种在遭遇热岛效应威胁时，倾向于将更多的能量养分用于防御机

制的构建从而提升防御能力，并通过更大的叶脉密度、叶脉直径，更小的气孔密度、最大气孔导度、上表皮厚度，气孔趋于随机分布的策略以提高自身的防御、抗压能力；而纸质叶倾向于将资源更多地分配到叶片资源获取的组织建成上，通过增大叶脉密度、气孔密度、最大气孔导度、上表皮厚度，减小叶脉直径的策略来适应环境。这种结果表明不同质地叶片在面临热岛胁迫时，采取了不同的投资模式，根据其功能需求在自身性状之间进行资源权衡配置[15]，也验证了植物具有应对环境变化的可塑性调节机制[43]。

此外，还有研究指出，气温的升高会导致饱和水汽压差上升[44]，而饱和水汽压差也是驱动植被蒸腾作用的因素之一，平衡着气孔 CO_2 吸收与水分交换[45]。所以当城市热岛强度增加时，植物不仅受到高温胁迫，还可能受到干旱胁迫。有学者指出饱和水汽压差对叶片气孔导度有直接影响：一般来说，当饱和水汽压差过高时，植物气孔导度将降低，以防止失水过多[46]。大气温度还与土壤蓄水量呈显著负相关($p < 0.05$)[47]，城市热岛效应会加剧城市土壤干旱。干旱的生境会导致植物叶片厚度、比叶重增大，甚至革质化，因为较厚的叶片通常具有较好的保水性，可以提高植物对水分的利用效率，单位叶面积上较高的投入有助于植物在这种干旱胁迫下维持正常的生理活动[48]。并且干旱也会影响植物气孔性状，使得气孔的长度趋向于变大、气孔密度趋向于减小[49]。因此当研究城市热岛对植物水分相关性状的影响时，还应进一步研究温度与环境水分的交互作用对叶片水分相关性状的影响。

4 结　　论

本研究根据设置的不同热岛强度的梯度，分析纸质叶与革质叶水分相关性状对热岛强度的响应特征与机制，研究得出：(1)城市树木整体和纸质叶的叶脉密度、气孔密度、气孔长度、最大气孔导度、上表皮厚度在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势，叶脉直径在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势，采取了加大水分供应，提高蒸腾作用，帮助植物体降温的策略；(2)革质叶的叶脉密度、叶脉直径、气孔长度在强热岛区相对于强冷岛区表现出增大的趋势，气孔密度、最大气孔导度、上表皮厚度在强热岛区相对于强冷岛区表现出减小的趋势，气孔趋于随机分布，采取了提高水分的运输，减小蒸腾水分耗散的策略；(3)两种叶片质地树种的叶脉与气孔均存在协同进化的现象，表现出植物形态结构是植物在适应环境胁迫时进化出的生存策略。

根据以上结论，在对城市绿化树木进行树种配置与养护管理时，对于处于较高热岛强度的城市公园，应参考水分相关性状等指标选择耐高温树种，并且在高温季节采取加大灌溉量和人工降温等措施，以此将城市热岛对城市树木生长的不利影响降至最低，并最大限度地发挥城市树木的生态服务功能。在城市化地区，城市树木显著改变了叶脉和气孔特性，这表明为了应对环境胁迫，城市树木的水分相关性状可能会发生变化，而且不同树种可能采取不同的生态对策。通过这些变化，城市树木的水分相关性状可以用来指示城市环境条件，也可用于景观美化和城市生态评估。植物的蒸腾作用具有潜在的降温潜力，因而通过适当的选择和战略规划，城市绿化可以缓解城市热岛效应。这些结果有助于选择合适的城市化发展模式，实现可持续发展。本研究仅从热岛强度的角度对革质叶和纸质叶适应城市热岛的机制进行初步探究，日后还应从水分、污染、光照等其他环境因子及其综合叠加作用对不同质地叶片的水分相关性状进行更加深入的研究，进而更深刻地揭示城市森林对城市环境的适应方式。

参 考 文 献

[1] Esperon-Rodriguez M, Baumgartner J B, Beaumont L J, et al. Climate-change risk analysis for global urban forests[J]. Cold Spring Harbor Laboratory, 2021. DOI: 10.1101/2021.05.09.443030.

[2] Esperon-Rodriguez M, Tjoelker M G, Lenoir J, et al. Climate change increases global risk to urban forests[J]. Nature Climate Change, 2022, 12(10): 950−955.

[3] Valpine D, Perry H. Plant responses to experimental warming in a montane meadow[J]. Ecology, 2001, 82(3): 637−648.

[4] Penuelas J, Filella I. Responses to a warming world[J]. Science, 2001, 294: 793−795.

[5] Moser A, Uhl E, Thomas R, et al. Effects of climate and the urban heat island effect on urban tree growth in Houston[J]. Open Journal of Forestry, 2017, 7(4): 428−445.

[6] Smith I A, Dearborn V K, Hutyra L R. Live fast, die young: accelerated growth, mortality, and turnover in street trees[J]. PLoS One, 2019, 14(5): e0215846.

[7] Han H, Xi B, Wang Y, et al. Lack of phenotypic plasticity in leaf hydraulics for 10 woody species common to urban forests of North China[J]. Tree Physiology, 2022, 42(6): 1203−1215.

[8] Esperon-Rodriguez M, Ordoñez C, van Doorn N S, et al. Using climate analogues and vulnerability metrics to inform urban tree species selection in a changing climate: the case for Canadian cities[J]. Landscape and Urban Planning, 2022, 228: 104578.

[9] Brodribb T J, Jordan G J. Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves[J]. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(11): 1557−1564.

[10] Sack L, Scoffoni C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past,

present and future[J]. New Phytologist, 2013, 198(4): 983−1000.

[11] 狄丽俊. 水稻不同叶位叶片气孔导度对 CO_2 浓度和温度升高的响应 [D]. 南京: 南京农业大学, 2018.
Di L J. Response of stomatal conductance of rice leaves at different leaf positions to elevated carbon dioxide concentration and temperature[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2018.

[12] Zhu J, Zhu H, Cao Y, et al. Effect of simulated warming on leaf functional traits of urban greening plants[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 139.

[13] 陈丽华, 宋丽华, 谢云. “灵武长枣”生长和叶片解剖结构对大气增温的响应 [J]. 北方园艺, 2020(20): 1−8.
Chen L H, Song L H, Xie Y. Responses of elevated temperature on growth and leaf anatomy of jujube cultivar ‘Lingwu Long Jujube’[J]. Northern Horticulture, 2020(20): 1−8.

[14] 朱济友, 于强, 徐程扬, 等. 植物功能性状及其叶经济谱对硬化地表的响应 [J]. 农业机械学报, 2019, 50(3): 204−211.
Zhu J Y, Yu Q, Xu C Y, et al. Response of plant functional traits and its leaf economics spectrum to urban pavement[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2019, 50(3): 204−211.

[15] Funk J L, Cornwell W K. Leaf traits within communities: context may affect the mapping of traits to function[J]. Ecology, 2013, 94(9): 1893−1897.

[16] Lenoir J, Bertrand R, Comte L, et al. Species better track climate warming in the oceans than on land[J]. Nature Ecology & Evolution, 2020, 4(8): 1−16.

[17] 岳阳, 韦柳端, 徐程扬, 等. 不同叶片质地行道树枝叶功能性状对冠下硬化地表覆盖的响应 [J]. 北京林业大学学报, 2022, 41(23): 9492−9501.
Yue Y, Wei L D, Xu C Y, et al. Response of functional characters of street trees with different leaf textures to impervious land coverage under canopy[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 41(23): 9492−9501.

[18] 潘莹萍, 陈亚鹏. 叶片水力性状研究进展 [J]. 生态学杂志, 2014, 33(10): 2834−2841.
Pan Y P, Chen Y P. Recent advances in leaf hydraulic traits[J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(10): 2834−2841.

[19] 刘宏伟. 两种不同生态系统中植物叶片功能性状及养分再吸收比较研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2014.
Liu H W. The comparative study on leaf functional traits and nutrient resorption in two different ecosystems of Chongqing[D]. Chongqing: Southwest University, 2014.

[20] 刘施含, 曹银贵, 贾颜卉, 等. 北京市海淀区热岛特征及形成原因分析 [J]. 资源与产业, 2020, 22(5): 86−95.
Liu S H, Cao Y G, Jia Y H, et al. Analysis on the characteristics and causes of heat island in Haidian District of Beijing[J]. Resources and Industry, 2020, 22(5): 86−95.

[21] Buckley T N. How do stomata respond to water status?[J]. New Phytologist, 2019, 224(1): 21−36.

[22] Selvi F, Massimo B. Leaf surface and anatomy in Boraginaceae tribe Borageineae with respect to ecology and taxonomy[J]. Flora, 2001, 196(4): 269−285.

[23] He N, Liu C, Tian M, et al. Variation in leaf anatomical traits from tropical to cold-temperate forests and linkage to ecosystem functions[J]. Functional Ecology, 2018, 32(1): 10−19.

[24] 李和平. 植物显微技术 [M]. 北京: 科学出版社, 2009.
Li H P. Plant microscopy technology[M]. Beijing: Science Press, 2009.

[25] Zhang S B, Guan Z J, Sun M, et al. Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, Orchidaceae[J]. PLoS One, 2012, 7(6): e40080.

[26] 徐程扬. 紫椴幼苗、幼树对光的响应与适应研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2005.
Xu C Y. Responses and adaptations of *Tilia Amurensis* seedlings and saplings to light rgimes[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2005.

[27] 李乐, 曾辉, 郭大立. 叶脉网络功能性状及其生态学意义 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(7): 691−698.
Li L, Zeng H, Guo D L. Leaf venation functional traits and their ecological significance[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(7): 691−698.

[28] Givnish T J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints[J]. New Phytologist, 1987, 106(S1): 131−160.

[29] Zhang Y J, Cao K F, Lawren S, et al. Extending the generality of leaf economic design principles in the cycads, an ancient lineage[J]. New phytologist, 2015, 206(2): 817−829.

[30] 王颖, 许艺, 陈秉初, 等. 探究环境因素对植物气孔开闭的影响 [J]. 生物学通报, 2019, 54(1): 39−42.
Wang Y, Xu Y, Chen B C, et al. The effect of environmental factors on stomatal opening and closing of plants[J]. Bulletin of Biology, 2019, 54(1): 39−42.

[31] 白万鹏, 李虎军, 刘林波, 等. 植物气孔与角质层蜡质响应非生物胁迫的研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2020, 48(22): 14−18, 46.
Bai W P, Li H J, Liu L B, et al. Research progress of plant stomata and cuticular wax in response to abiotic stress[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2020, 48(22): 14−18, 46.

[32] Hasanuzzaman M, Davies N W, Shabala L, et al. Residual transpiration as a component of salinity stress tolerance mechanism: a case study for barley[J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1): 107.

[33] Premachandra G S, Hirofumi S, Kounosuke F, et al. Leaf water relations, osmotic adjustment, cell membrane stability, epicuticular wax load and growth as affected by increasing water deficits in sorghum[J]. Journal of Experimental Botany, 1992, 43(12): 1569−1576.

[34] 朱广龙, 魏学智. 酸枣叶片结构可塑性对自然梯度干旱生境的适应特征 [J]. 生态学报, 2016, 36(19): 6178−6187.
Zhu G L, Wei X Z. Leaf morphological plasticity of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* in response to natural drought gradient ecotopes[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(19): 6178−6187.

[35] 朱玉, 黄磊, 郑云普, 等. 高温对高丛越橘叶片气孔特征和气体交换参数的影响 [J]. 果树学报, 2016, 33(4): 444−456.

Zhu Y, Huang L, Zheng Y P, et al. Effects of high temperatures on leaf stomatal traits and gas exchanges of highbush blueberries[J]. Journal of Fruit Science, 2016, 33(4): 444−456.

[36] 郑云普, 徐明, 王建书, 等. 玉米叶片气孔特征及气体交换过程对气候变暖的响应 [J]. 作物学报, 2015, 41(4): 601−612.
Zheng Y P, Xu M, Wang J S, et al. Responses of the stomatal traits and gas exchange of maize leaves to climate warming[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(4): 601−612.

[37] 闫润杰, 李菲, 张茜茜, 等. 秸秆还田下不同水肥对玉米气孔形态特征及其分布格局的影响 [J]. 节水灌溉, 2021(10): 71−77.
Yan R J, Li F, Zhang X X, et al. Effects of irrigation and fertilization on the morphological traits and distribution pattern of stomata of maize leaves under straw returning[J]. Water Saving Irrigation, 2021(10): 71−77.

[38] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. Nature, 2003, 42: 901−908.

[39] Zhang S B, Sun M, Cao K F, et al. Leaf photosynthetic rate of tropical ferns is evolutionarily linked to water transport capacity[J]. PLoS One, 2014, 9(1): e84682.

[40] 司怀通. 红树林植物气孔对环境因子的响应特点 [D]. 南宁: 广西大学, 2017.
Si H T. The characteristics of stomatal response to environmental factors in mangrove forest[D]. Nanning: Guangxi University, 2017.

[41] 张亚, 杨石建, 孙梅, 等. 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 S J, Sun M, et al. Stomatal traits are evolutionarily associated with vein density in basal angiosperms[J]. Plant Science Journal, 2014, 32(4): 320−328.

[42] 李林鑫, 陶长铸, 林景泉, 等. 不同杉木无性系叶片解剖结构对大气增温的响应 [J]. 生态学报, 2022, 42(20): 8385−8397.
Li L X, Tao C Z, Lin J Q, et al. Response of needle anatomical structure of different Chinese fir clones to atmospheric warming[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(20): 8385−8397.

[43] 王姝, 周道玮. 植物表型可塑性研究进展 [J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8161−8169.
Wang S, Zhou D W. Research on phenotypic plasticity in plants: an overview of history, current status, and development trends[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(24): 8161−8169.

[44] Qin M, Hao L, Sun L, et al. Climatic controls on watershed reference evapotranspiration varied during 1961−2012 in southern China[J]. Journal of the American Water Resources Association, 2019, 55(1): 189−208.

[45] Almeida A C, Landsberg J J. Evaluating methods of estimating global radiation and vapor pressure deficit using a dense network of automatic weather stations in coastal Brazil[J]. Agricultural & Forest Meteorology, 2003, 118(34): 237−250.

[46] Williams L E, Baeza P. Relationships among ambient temperature and vapor pressure deficit and leaf and stem water potentials of fully irrigated, field-grown grapevines[J]. American Journal of Enology & Viticulture, 2007, 58(2): 173−181.

[47] 黄志刚, 李锋瑞, 曹云, 等. 南方红壤丘陵区杜仲人工林土壤水分动态 [J]. 应用生态学报, 2007, 18(9): 1937−1944.
Huang Z G, Li F R, Cao Y, et al. Dynamics of soil water under *Eucommia ulmoides* plantation in hilly red soil region of southern China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(9): 1937−1944.

[48] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. Global Ecology Biogeography, 2010, 15(5): 411−421.

[49] 陈展宇. 旱稻抗旱解剖结构及其生理特性的研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2008.
Chen Z Y. Research on anatomic structure of drought resistance and physiological characteristic of upland rice[D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2008.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 马履一）