

DOI: 10.20103/j.stxb.202506031389

陈媛媛, 毛雨虹, 王启喜, 邓艳, 王慧婧, 蔡俊杰, 王业好, 谭小宇. 亚热带裸露型和覆盖型岩溶区乔木枝-叶性状分异及其适应策略. 生态学报, 2026, 46(4): 1645-1657.

Chen Y Y, Mao Y H, Wang Q X, Deng Y, Wang H J, Cai J J, Wang Y H, Tan X Y. Divergence in leaf-branch traits and adaptive strategies of arbor species in subtropical exposed and covered Karst habitats. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(4): 1645-1657.

亚热带裸露型和覆盖型岩溶区乔木枝-叶性状分异及其适应策略

陈媛媛^{1,2,3}, 毛雨虹^{1,2}, 王启喜^{1,2}, 邓艳^{1,2,3,*}, 王慧婧^{1,2,3}, 蔡俊杰^{1,2,3}, 王业好^{1,2,3}, 谭小宇^{1,2,3}

1 广西师范大学环境与资源学院, 桂林 541004

2 广西师范大学广西生态脆弱区环境过程与修复重点实验室, 桂林 541004

3 广西师范大学漓江流域绿色治理与低碳发展广西高校工程研究中心, 桂林 541004

摘要:以亚热带区裸露型和覆盖型岩溶生境中的 5 种优势乔木为研究对象, 分析其 18 项功能性状指标, 旨在探讨不同岩溶环境下物种的生态适应策略。结果表明, (1) 18 个性状的变异程度存在差异。叶性状变异系数为 16.9%—97.4%, 其中比叶面积变异系数最大(97.4%), 叶干物质含量变异系数最小(16.9%); 木质部性状变异系数为 24.4%—90.9%, Carlquist 脆弱性指数变异系数最大(90.9%), 边材密度变异系数最小(24.4%)。(2) 覆盖型岩溶乔木性状变异程度(17.1%—101.4%) 高于裸露型岩溶(14.2%—69.0%)。比叶面积、保卫细胞长度、气孔面积指数、海绵组织厚度、上表皮厚度及叶片厚度在两类生境间均存在显著差异($P < 0.05$)。(3) 两类生境下叶片表现出不同的性状协同策略, 而枝条却呈现出趋同的协同模式; 覆盖型岩溶区乔木枝-叶性状协同紧密, 裸露型岩溶区则呈现显著的枝-叶性状解耦现象。(4) 主成分分析显示, 裸露型岩溶区乔木叶片性状在经济-水力维度上表现出功能整合, 覆盖型岩溶区乔木叶片则实现了经济-水力-解剖结构的多维分化; 两类生境下枝条性状均呈现相同的双维度结构, 以水力维度优先, 解剖结构次之。该研究揭示了裸露型岩溶生境下乔木倾向于采取保守型生存策略, 而覆盖型岩溶生境下乔木则倾向于资源获取型策略, 二者枝叶性状存在显著分异。

关键词:水力性状; 解剖结构; 经济性性状; 枝-叶性状分异; 岩溶区

Divergence in leaf-branch traits and adaptive strategies of arbor species in subtropical exposed and covered Karst habitats

CHEN Yuanyuan^{1,2,3}, MAO Yuhong^{1,2}, WANG Qixi^{1,2}, DENG Yan^{1,2,3,*}, WANG Huijing^{1,2,3}, CAI Junjie^{1,2,3}, WANG Yehao^{1,2,3}, TAN Xiaoyu^{1,2,3}

1 School of Environment and Resources, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China

2 Guangxi Key Laboratory of Environmental Processes and Restoration in Ecologically Fragile Areas, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China

3 University Engineering Research Center of Green Remediation and Low Carbon Development for Lijiang River Basin, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China

Abstract: Karst regions are characterized by exposed rock, shallow soil, and poor water retention. A comparative analysis of tree traits in exposed versus covered karst habitats is essential for understanding species-specific ecological adaptation strategies in heterogeneous karst environments. Previous studies have primarily focused on contrasts between karst and non-

基金项目: 国家自然科学基金(42272298); 广西重点基金(2022GXNSFDA035067)

收稿日期: 2025-06-03; 采用日期: 2025-10-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dydesk@163.com

karst ecosystems, with limited attention given to habitat heterogeneity within karst landforms. This study aims to elucidate the differences in economic, hydraulic, and anatomical traits of trees in exposed and covered karst habitats. We selected five dominant tree species from typical subtropical exposed karst (bedrock-exposed) and covered karst (soil-covered) areas: *Cinnamomum burmannii*, *Liquidambar formosana*, *Osmanthus fragrans*, *Eriobotrya japonica*, and *Cinnamomum camphora*. The measured traits included: (1) leaf traits, which are comprised of Huber value (Hv), leaf dry matter content (LDMC), specific leaf area (SLA), stomatal density (SD), guard cell length (GCL), stomatal area index (SAI), upper epidermis thickness (UET), palisade tissue thickness (PT), spongy tissue thickness (ST), lower epidermis thickness (LET), total epidermis thickness (ET), and leaf thickness (LT); (2) branch traits, which consist of wood density (WD), sapwood water content (SWC), vessel density (VD), hydraulically weighted vessel diameter (D_h), theoretical maximum branch hydraulic conductivity (K_{th}), and Carlquist vulnerability index (VI). Key findings include: (1) Variation in the 18 measured traits differed substantially. For leaf traits, coefficients of variation (CV) ranged from 16.9% (leaf dry matter content) to 97.4% (leaf area). For woody tissue traits, CVs ranged from 24.4% (sapwood density) to 90.9% (Carlquist fragility index). (2) Trait variability was generally higher in trees from covered karst habitats (CVs : 17.1% to 101.4%) compared to those from exposed karst habitats (CVs : 14.2% to 69.0%). Significant differences ($P < 0.05$) between habitat types were found for specific leaf area, guard cell length, stomatal area index, spongy tissue thickness, upper epidermis thickness, and leaf thickness. (3) Leaves exhibited divergent trait covariation strategies between the two habitats, whereas branches showed convergent patterns. Branch-leaf trait covariation was closely coupled in covered karst trees but significantly decoupled in exposed karst trees. (4) Principal component analysis (PCA) revealed distinct trait integration patterns. In exposed karst habitats, leaf traits were functionally integrated along an economic-hydraulic dimension. In contrast, leaf traits in covered karst habitats achieved multidimensional differentiation across economic, hydraulic, and anatomical structure dimensions. Branch traits in both habitats exhibited a consistent two-dimensional structure, with the hydraulic dimension prioritized over the anatomical structure dimension. This study demonstrates that trees in exposed karst habitats predominantly adopt a conservative survival strategy, while those in covered karst habitats favor a resource-acquisition strategy. This divergence is reflected in significant differentiation in branch and leaf traits between the two habitat types.

Key Words: hydraulic traits; anatomical structure; economic traits; branch-leaf trait differentiation; Karst region

中国岩溶地貌约占全球陆地面积的 15%^[1], 中国西南岩溶地区是全球三大岩溶集中分布区中面积最大、岩溶发育最为强烈的区域, 覆盖面积约为 45.2 万 km²^[2]。岩溶生态系统是我国六大脆弱生态系统之一, 具有环境承载力低、土层浅薄且分布不连续、储水能力差、抗旱性弱等特点^[3], 按照碳酸岩的出露形式和岩性等将中国南方岩溶区划分为裸露型、覆盖型、埋藏型和断陷盆地型 4 个大类^[4], 根据地质云提供的桂林市岩溶类型分布图可知, 桂林市岩溶分布面积为 10497.1 km², 其中裸露型岩溶面积为 6830.1 km², 覆盖型岩溶为 2379.1 km²。裸露型(基岩广泛出露)和覆盖型(表土连续覆盖)岩溶区的环境差异最为突出。裸露型岩溶由于基岩裸露导致土层浅薄且分布不连续、水分渗透快、有机质含量低, 根系常沿岩缝延伸以获取水分, 导致植被覆盖度低, 呈斑块状分布, 群落层次单一; 覆盖型岩溶土层较厚且分布连续、水分渗透较慢, 植物可以直接从土壤中获取水分和养分。不同的岩溶地质背景下植物面临差异性养分限制和季节性干旱。因此, 探索植物对岩溶环境地质特征的差异性适应机制, 对西南岩溶区差异性生态恢复具有重要的理论和现实意义。

岩溶区植物主要通过生态和生理的调控来适应岩溶干旱, 环境异质性塑造了乔木的枝-叶性状分异, 其分异规律可揭示植物对异质生境的适应策略^[5]。研究表明, 岩溶区植物通过增厚叶片、形成发达的栅栏组织、加厚角质层等解剖特征减少水分流失, 同时枝条木质部导管趋于小管腔、厚管壁及木材密度较大以增强抗栓塞能力, 从而应对干旱胁迫^[6-7]。例如, 黄冬柳等发现热带和亚热带木本植物普遍存在“脆弱性分割”机制,

即叶片比茎干更易发生栓塞,这一特性在岩溶区植物中可能进一步强化,以保护高碳成本的枝干水力功能^[8],万春燕等发现了岩溶区树种的叶光合速率、蒸腾作用显著高于非岩溶区,而岩溶区乔木具有比非岩溶区小的气孔安全边界,倾向采取“异水策略”适应岩溶干旱生境^[9]。Wright 等对全球 175 个地区 2548 种植物叶片性状进行了研究,提出了著名的叶片经济谱(leaf economics spectrum, LES),认为“缓慢投资-收益”型物种的资源利用成本高、叶片寿命长及光合速率慢等,而“快速投资-收益”型物种的构建成本低、寿命短,光合速率快等^[10],岩溶区树种则倾向于构建“快速投资-收益”模式来适应水分胁迫。当前,针对枝-叶性状的研究多集中于单一生境类型、单一功能属性或对岩溶与非岩溶区进行对比,缺乏对岩溶生境下的裸露型与覆盖型乔木枝-叶形态、结构及生理性状的系统比较。尽管部分学者揭示了岩溶植物叶片和枝条木质部栓塞抗性 etc 局部特征^[11-13],但枝、叶性状间的功能整合规律及其对岩溶异质生境的响应阈值仍不明确。

本文以裸露型和覆盖型岩溶区乔木作为研究对象,开展在不同岩溶生境下的枝叶性状对比分析,以探究在不同岩溶生境下乔木的适应策略,因此提出以下两个科学问题:(1)植物在不同岩溶环境下性状如何变化?(2)在岩溶环境下植物的资源获取策略是什么?本文假设:(1)枝-叶性状在不同岩溶生境下的变化存在显著差异;(2)不同岩溶生境下的枝、叶性状主成分分析存在差异;(3)在裸露型岩溶区乔木的资源获取策略偏向“快速投资-收益”模式,而覆盖型岩溶区乔木的资源获取策略则偏向“缓慢投资-收益”模式。研究结果可以深入理解岩溶区乔木的适应策略,对选取合适植物进行岩溶区植被恢复具有重要意义。

1 研究区概况

研究区位于广西壮族自治区桂林市,位于东经 109°36′至 111°29′、北纬 24°15′至 26°23′(图 1),平均海拔 150 m,属于亚热带季风气候,降水季节分布不均,干湿季分明,年平均气温约为 18.8 °C,年均降雨量约为 1900 mm,旱季为 9—3 月(次年),雨季为 4—8 月^[14]。在研究区内选择裸露型与覆盖型岩溶样地进行植物样本的采集(表 1)。其中,裸露型岩溶区位于桂林市七星区的丫吉试验场,是典型的南方岩溶峰丛洼地地貌,总面积约 2 km²,试验场内岩性单一,主要出露上泥盆统融县组(D3r)浅灰至灰白色纯中厚层状亮晶颗粒灰岩,结构致密,孔隙度为 0.12—3.29%,平均值为 0.68%。土壤呈零星破碎分布,其中坡地土壤浅薄、分布不连续,厚度为 0.3—1.5 m,洼地土层较厚,一般在 1—2 m^[15]。土层从上往下依次:疏松的深棕色粉粘土、浅棕色粘土、接

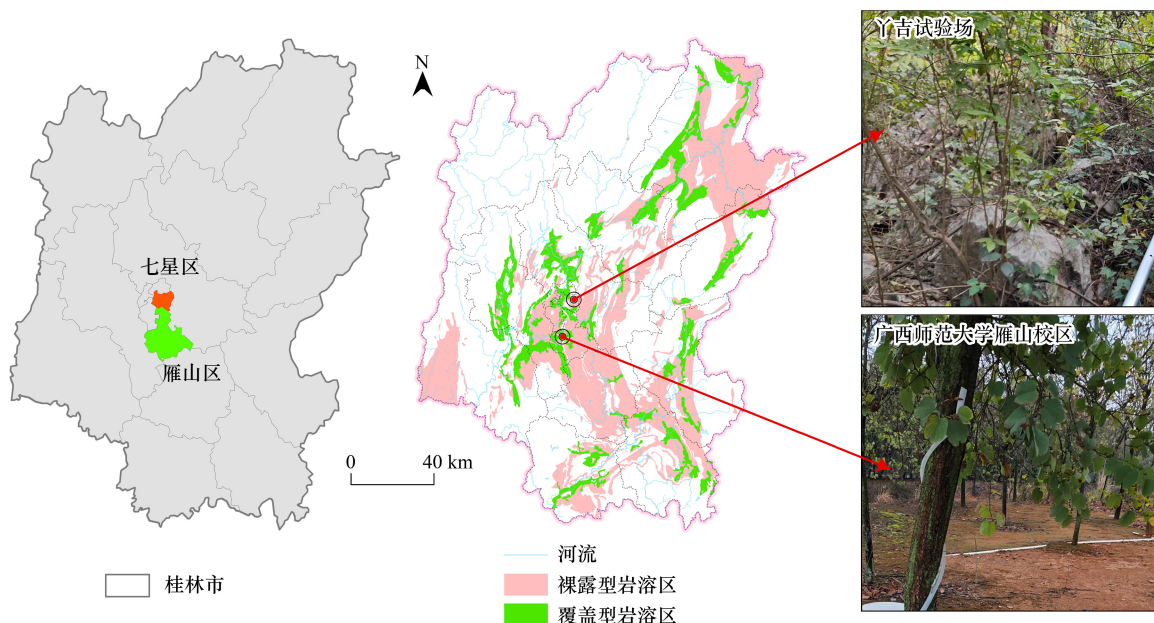


图 1 研究区概况图

Fig.1 Overview map of the study area

近基岩处为粘度较高的黄泥土为主。植被类型主要以常绿-落叶混交林为主,除了研究树种(表 2)外,还有云实(*Caesalpinia decapetala*)、香椿(*Toona sinensis*)等常见树种。覆盖型岩溶区位于桂林市雁山区的广西师范大学,属于浅覆盖型岩溶地基,覆盖岩土层自上而下分别为:耕植土、粉质黏土、粉砂、含圆砾粉质黏土、下石炭统大塘阶灰岩,土壤颜色主要为黄褐色,且连续大面积分布,耕植土厚度约为 0.2—0.8 m^[16]。植被类型主要以人工绿化植物为主,涵盖乔木、灌木、草本和藤本植物。除了研究树种外(表 2)外,还有落羽杉(*Taxodium distichum*)、秋枫(*Bischofia javanica*)等常见树种。

表 1 裸露型与覆盖型岩溶的基本特征

Table 1 Basic characteristics of exposed and covered karsts

岩溶类型 Karst types	经纬度 Latitude and longitude	海拔/m Altitude	坡向 Airection	坡度/(°) Gradient	土壤条件 Soil conditions	岩石裸露率/% Exposure rate
裸露型 Exposed	25°10'N, 110°15'E	50—600	东南	5—10	土层较薄,零星分布	> 80
覆盖型 Covered	25°09'N, 110°29'E	170—190	南	2—8	土层较厚,连续分布	< 10

2 材料与方法

2.1 试验材料

2024 年 11 月到次年 1 月,在研究区分别选取生长状况良好的 5 种乔木作为目标物种(表 2)。在晴朗的 8:00—11:00,选择不同岩溶生境中胸径、树高、树龄等相近的同一物种 3—5 株,每株随机采集树冠朝阳的 3—5 根无病虫害的末端枝条,采集的枝条切面用湿纸巾包裹迅速放入黑色塑料袋中,在 2 h 内带回实验室进行功能性状和解剖结构的测定。

表 2 样本的基本概况

Table 2 Basic Information of Samples

物种名称 Species name	科名 Family name	生活型 Life form	生长性 Growth form	裸露型/覆盖型岩溶分布 karst distribution
阴香 <i>Cinnamomum burmanni</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	乔木	常绿	常见/常见
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	金缕梅科 <i>Hamamelidaceae</i>	乔木	落叶	常见/常见
桂花 <i>Osmanthus fragrans</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	小乔木	常绿	偶见/常见
枇杷 <i>Eriobotrya japonica</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	乔木	常绿	偶见/常见
樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	乔木	常绿	常见/常见

2.2 研究方法

2.2.1 叶片性状

本研究选择 12 个叶性状指标进行分析,包括胡伯尔值(Hv , cm^2/dm^2)、叶干物质含量(LDMC, g/g)、比叶面积(SLA, dm^2/g)、气孔密度(SD , $\text{个}/\text{mm}^2$)、保卫细胞长度(GCL, μm)、气孔面积指数(SAI, —)、上表皮厚度(UET, μm)、栅栏组织厚度(PT , μm)、海绵组织厚度(ST , μm)、下表皮厚度(LET, μm)、总表皮厚度(ET , μm)、叶片厚度(LT , μm)。采用游标卡尺测量边材直径,计算其边材面积(A_s),将所测枝条末端所有叶片用扫描仪扫描获得总叶面积(A_1)。每个树种随机选择 3 个枝条,每个枝条选择 3 片完整的叶片,测定 3 张叶片的叶面积(A),再将叶片密封复水一夜,测定其吸水饱和后的饱和鲜质量(m_0),最后将叶片在 75 °C 下干燥 48 h,测量其叶干质量(m)。叶片各项水力结构与功能性状的计算公式如下:

$$Hv = A_s / A_1 \quad (1)$$

$$\text{LDMC} = m / m_0 \quad (2)$$

$$\text{SLA} = A / m \quad (3)$$

采用指甲油印迹法^[17]测定气孔大小和密度,利用 ImageJ 软件统计视野内的所有气孔个数和气孔保卫细

胞长度(GCL, μm),根据单位面积内的气孔个数计算出气孔密度(SD , 个/ mm^2),再根据 SD 和 GCL 计算气孔面积指数(SAI, —):

$$SAI = SD \times GCL^2 \quad (4)$$

最后采用石蜡切片法^[18]得到叶片横切切片,在光学显微镜下观察并拍照保存,利用 ImageJ 图像处理软件分析照片,计算上表皮厚度(UET, μm)、栅栏组织厚度(PT , μm)、海绵组织厚度(ST , μm)、下表皮厚度(LET, μm)、总表皮厚度(ET , μm)和叶片厚度(LT , μm)。

2.2.2 枝条性状

本研究选择 6 个枝条性状指标进行分析,分别为边材密度(WD , g/cm^3)、边材饱和含水率(SWC, %)、导管密度(VD , 个/ mm^2)、水力加权直径(D_h , μm)、枝条理论最大导水率(K_{th} , $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$)和 Carlquist 脆弱性指数(VI , mm/m^2)。截取长度约 5 cm 的枝条,将木材样品浸入水中过夜至饱和,使用电子天平测定饱和和质量(SM , g),利用排水法确定该段枝条的体积(V , cm^3),然后装入信封置于 70 °C 的烘箱中烘干 72 h 后测定干重(DW , g),每个物种重复测定 5 段边材。边材密度(WD , g/cm^3)为干重与新鲜体积的比值^[19],木材饱和含水量(SWC, %)为重量减去干重得到储存水重量后再除以干重,是枝条水分储存能力的指标。再将 2 cm 左右的枝条固定在滑动切片机上切片,然后在光学显微镜下观察木质部切片并拍摄图像,再利用 ImageJ 图像处理软件分析图片,计算导管密度(VD)、水力加权直径(D_h)以及枝条的理论最大导水率(K_{th})。水力加权直径(D_h)计算公式为:

$$D_h = \left(\frac{\sum D^4}{N} \right)^{\frac{1}{4}} \quad (5)$$

其中, D 为导管等效圆直径(μm), N 为所测导管数量(个)^[20]。

根据哈根-泊肃叶定律(Hagen-Poiseuille law)计算通过单个导管的理论流速进而获得枝条的理论最大导水率(theoretical conductance, K_{th} , $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$)^[21],反映木质部水分运输的有效性:

$$K_{th} = \frac{D_h^4 \pi \rho}{128 \eta} \times VD \quad (6)$$

其中, η 为水在 25 °C 的黏度($0.8937 \times 10^{-9} \text{MPa s}$), ρ 为水在 25 °C 的密度($997.1 \text{kg}/\text{m}^3$)。

Carlquist 脆弱性指数常用来评估木质部栓塞风险, VI 值越小表明木质部水分运输的安全性越高,其计算公式为^[22]:

$$VI = \frac{D_h/1000}{VD/1000000} \quad (7)$$

2.3 数据分析

数据采用 R 软件(version 4.3.1)进行分析和作图,对不同岩溶生境下性状的差异进行独立样本 t 检验(显著水平设为 $\alpha = 0.05$),植物性状之间的关系采用 Pearson 相关性分析(显著性检验阈值 $\alpha = 0.05$),对乔木的枝叶性状进行主成分分析(PCA)排序,并据此分析植物性状分布情况。

3 结果与分析

3.1 植物性状总体特征

岩溶样地优势乔木的性状表现出广泛的种内变异。如表 3 所示,叶水力结构和功能性状变异系数为 16.9%—97.4%,其中比叶面积变异系数最高(97.4%),叶干物质含量变异系数最低(16.9%);叶片解剖性状变异系数为 17.3%—46.4%,栅栏组织厚度变异系数最大(46.4%),保卫细胞长度变异系数最低(17.2%);木质部性状变异系数为 24.4%—90.9%,Carlquist 脆弱性指数变异系数最大(90.9%),边材密度变异系数最小(24.4%)。

表 3 优势乔木性状总特征

Table 3 Total characteristics of dominant tree traits

性状 Trait	平均值±标准差 Mean ±Standard error	最大值 Maximum	最小值 Minimum	变异系数/% Coefficient of variation
H_v /(cm^2/dm^2)	0.04±0.03	0.11	0.01	63.0
LDMC/(g/g)	0.47±0.08	0.60	0.28	16.9
SLA/(dm^2/g)	1.63±1.59	7.65	0.50	97.4
SD/(个/ mm^2)	539.76±128.83	755.43	207.74	23.9
GCL/ μm	19.96±3.43	27.08	13.53	17.2
SAI	0.22±0.08	0.46	0.10	38.1
UET/ μm	20.80±9.19	42.30	5.84	44.2
PT/ μm	68.57±31.78	159.74	18.82	46.4
ST/ μm	102.29±31.32	178.16	12.06	45.7
LET/ μm	12.88±3.68	20.77	4.28	28.6
ET/ μm	33.62±11.24	58.16	11.51	33.4
LT/ μm	204.57±64.34	386.75	61.41	31.5
WD/(g/cm^3)	0.55±0.13	0.98	0.19	24.4
SWC/(%)	0.94±0.27	1.63	0.52	28.5
VD/(个/ mm^2)	263.56±187.26	597.69	58.51	71.1
D_h / μm	28.09±8.69	48.09	18.66	30.9
K_{th} /($\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$)	3.70±3.07	12.53	0.73	82.8
VI/(mm/m^2)	219.81±199.70	666.89	32.32	90.9

表中数据为平均值±标准差;变异系数: $CV = (\text{标准差}/\text{平均值}) \times 100\%$; H_v : 胡伯尔值 Huber value; LDMC: 叶干物质含量 leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 specific leaf area; SD: 气孔密度 stomatal density; GCL: 保卫细胞长度 guard cell length; SAI: 气孔面积指数 stomatal area index; UET: 上表皮厚度 upper epidermis thickness; PT: 栅栏组织厚度 palisade tissue thickness; ST: 海绵组织厚度 spongy tissue thickness; LET: 下表皮厚度 lower epidermis thickness; ET: 总表皮厚度 epidermis thickness; LT: 叶片厚度 leaf thickness; WD: 边材密度 wood density; SWC: 边材饱和含水率 sapwood saturated water content; VD: 导管密度 vessel density; D_h : 水力加权直径 hydraulically weighted diameter; K_{th} : 枝条理论最大导水率 stem theoretical maximum hydraulic conductivity; VI: Carlquist 脆弱性指数 carlquist vulnerability index

3.2 裸露型和覆盖型岩溶环境下性状变异特征

由表 4 知, 5 种优势乔木的枝叶性状在不同岩溶生境下(裸露型与覆盖型)存在较大差异。裸露型岩溶下性状变异幅度为 14.2%—97.0%, 覆盖型岩溶下性状变异幅度为 17.1%—101.4%。覆盖型岩溶区乔木的 H_v 、SLA、GCL、SAI、PT、ST、LET、LT、 D_h 、 K_{th} 、VI 性状均值大于裸露型岩溶。就变异性而言, 覆盖型岩溶下优势乔木的 LDMC、SLA、SD、GCL、SAI、PT、ST、LT、SWC、VD、 D_h 、 K_{th} 性状变异程度高于裸露型岩溶。不同生境之间, SLA、GCL、SAI、ST、LET、LT 性状差异达到显著水平($P < 0.05$), 其余性状均未达到显著水平。

3.3 枝叶性状的协同性分析

性状相关性分析表明(图 2), 岩生乔木的水力性状、经济性状和解剖性状之间存在微弱而显著的相关性($P < 0.05$), 而木质部的解剖性状与水力性状之间基本不存在相关性。叶片水力性状与枝条水力性状之间存在显著正相关, 但叶片的解剖性状与枝条水力性状之间解耦, 基本不存在相关性。

叶片性状关联性表明, 裸露型岩溶区与覆盖型岩溶区的乔木表现出不同的性状协同策略(图 2)。覆盖型岩溶区, 胡伯尔值(H_v)与比叶面积(SLA)呈显著正相关($r = 0.76$, $P < 0.01$), 而与气孔密度(SD)呈显著负相关($r = -0.48$, $P < 0.01$), 表明叶片水分输导效率与光合资源投资存紧密关联。此外, 叶干物质含量(LDMC)与保卫细胞长度(GCL)显著正相关($r = 0.72$, $P > 0.01$; 图 3B), 而 SLA 与 GCL 呈显著负相关($r = -0.79$, $P < 0.01$), 反应了叶片结构-功能性状的协同调控。相比之下, 裸露型岩溶区的性状关联性较弱, 仅 LDMC 与 SLA 表现出显著负相关($r = -0.62$, $P < 0.01$), 而 H_v 和其他性状均无显著关联($P > 0.05$), 暗示该生境下乔木可能通过更独立的性状组合适应环境胁迫。

表 4 不同岩溶生境下乔木平均性状值的差异统计结果

Table 4 Statistical results of differences in mean trait values of trees in different karst habitats

性状 Trait	裸露型岩溶 Exposed karst	覆盖型岩溶 Covered karst	裸露型岩溶变异系数/% CV in exposed karst	覆盖型岩溶变异系数/% CV in covered karst
$H_v/(cm^2/dm^2)$	0.03±0.02a	0.05±0.03a	64.6	59.0
LDMC/(g/g)	0.47±0.07a	0.47±0.09a	14.7	19.2
SLA/(dm ² /g)	1.19±0.59b	2.07±2.10a	49.6	101.4
SD/(个/mm ²)	546.93±113.64a	532.58±144.45a	20.8	27.1
GCL/μm	18.64±2.65b	21.29±3.67a	14.2	17.1
SAL/(—)	0.19±0.05b	0.24±0.10a	26.0	41.0
UET/μm	21.88±10.15a	19.60±7.93a	46.4	40.4
PT/μm	63.01±23.97a	74.71±37.93a	38.0	50.8
ST/μm	89.10±24.33b	117.12±31.88a	38.6	42.7
LET/μm	12.14±3.76b	13.69±3.45a	31.0	25.2
ET/μm	33.92±12.19a	33.30±10.23a	35.9	30.7
LT/μm	187.78±48.64b	222.74±74.15a	25.9	33.3
WD/(g/cm ³)	0.58±0.15a	0.52±0.11a	25.7	21.6
SWC/(%)	1.00±0.28a	0.89±0.25a	27.9	28.6
VD/(个/mm ²)	274.86±189.79a	252.88±189.69a	69.0	75.0
$D_h/μm$	27.46±7.19a	28.68±10.08a	26.2	35.1
$K_{th}/(kg\ m^{-1}\ MPa^{-1}\ s^{-1})$	3.12±1.37a	4.26±4.05a	44.0	95.0
VI/(mm/m ²)	207.12±200.99a	231.79±203.54a	97.0	87.8

表中数据为平均值±标准差;不同字母代表不同岩溶生境下性状呈显著差异($P < 0.05$)

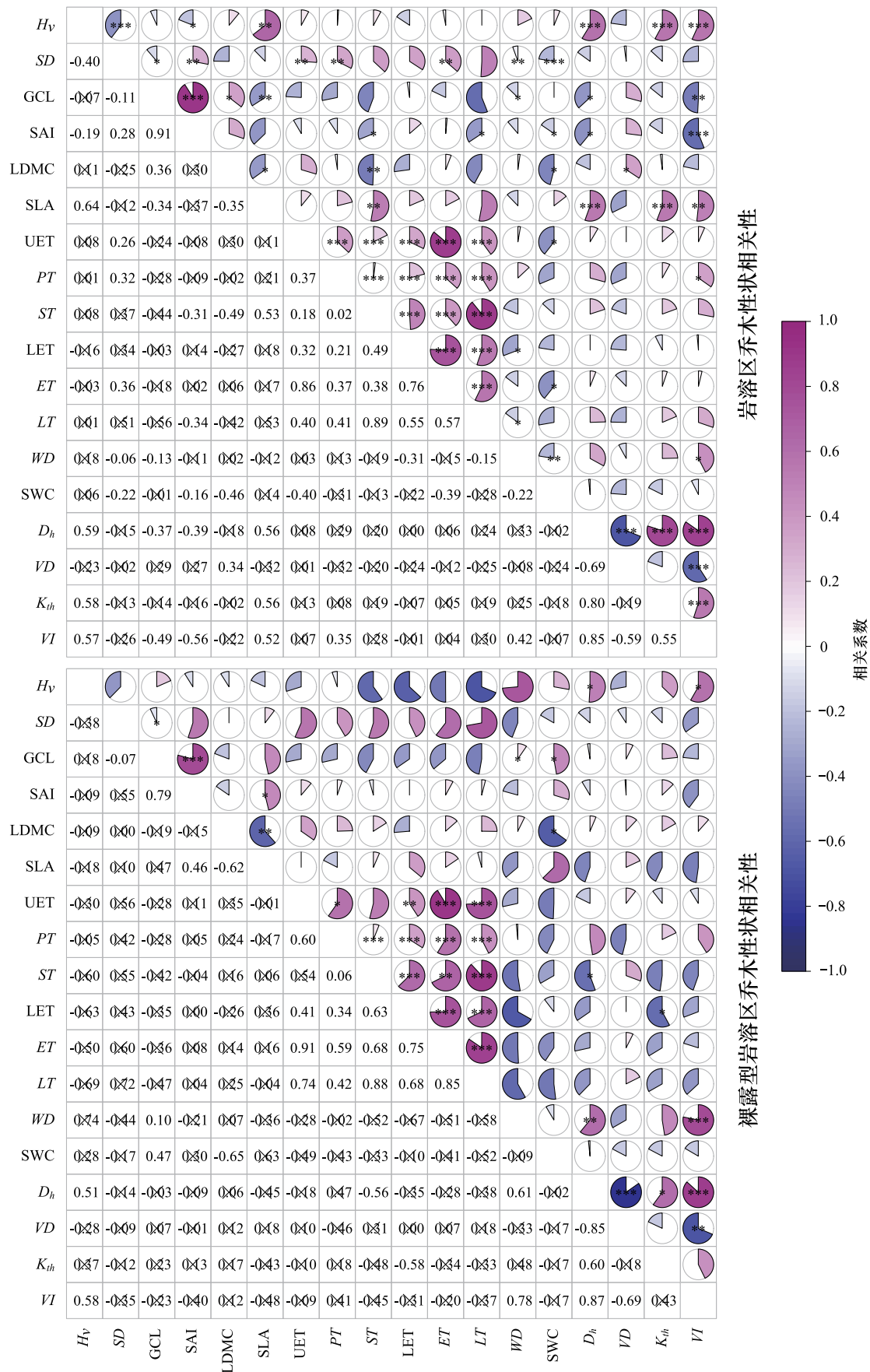
木质部性状分析显示,虽然岩溶类型不同,但乔木的水力性状均表现出相似的适应模式(图 2),水力加权直径(D_h)与理论最大导水率(K_{th})均呈显著正相关(裸露型: $r=0.60, P<0.05$;覆盖型: $r=0.89, P<0.001$),而与导管密度(VD)呈显著负相关(裸露型: $r=-0.85, P<0.001$;覆盖型: $r=-0.60, P<0.01$)。这种趋同的性状关联模式表明,尽管两类岩溶环境差异显著,乔木木质部水力效率的优化策略遵循着相似的进化路径。

枝-叶性状关联模式在两类生境间表现显著分异(图 3)。覆盖型岩溶区乔木展现出紧密的枝-叶协同关系,包括 H_v-K_{th} 、LDMC-VD、SLA- D_h 等 9 组关键性状均存在显著关联($P<0.05$),反应了叶片与枝条性状的系统性协同适应。而裸露型岩溶区则呈现显著的枝-叶性状解耦现象,这可能是源于裸露生境的强环境筛选导致性状独立进化、资源限制下性状间的权衡被打破等因素。该结果显示,覆盖型生境中乔木采用整合式性状协同策略,而裸露生境更倾向模块化独立适应,反应了不同的生态进化路径。

3.4 性状的主成分分析

主成分分析表明(图 3),叶经济、水力和解剖性状呈现明显的模块化分布格局。岩溶区前三个主成分累计解释率达 70.94%。其中,PC1(39.07%)主要受解剖特征驱动,反应叶片结构投资策略;PC2(16.36%)表征经济性状变异,体现了资源获取-保存权衡;PC3(15.51%)由水力特征主导,反应了水分传输效率差异。覆盖岩溶区在三类性状上均表现出显著负载分离,显示经济-水力-解剖性状的协同分化;而裸露型岩溶区叶片经济与水力性状在 PCA 空间重叠,暗示其功能策略的整合适应性。

主成分结果显示(图 4),枝条性状变异呈现显著的双维度结构。岩溶区 PC1(44.48%)主要由水力驱动性状(K_{th} 、 D_h 、VD 荷载较高),表征导管的输导效率变异;PC2(27.99%)以解剖特征为主导(WD、SWC 荷载显著),反应枝条结构投资策略。两类岩溶生境(裸露型、覆盖型)在维度重要性排序上表现一致:水力功能(PC1)>解剖结构(PC2),反应岩溶植物普遍以水分输导为关键适应轴。这种水力优先的共性模式,体现了岩溶生境中水分有效性的关键选择压力。



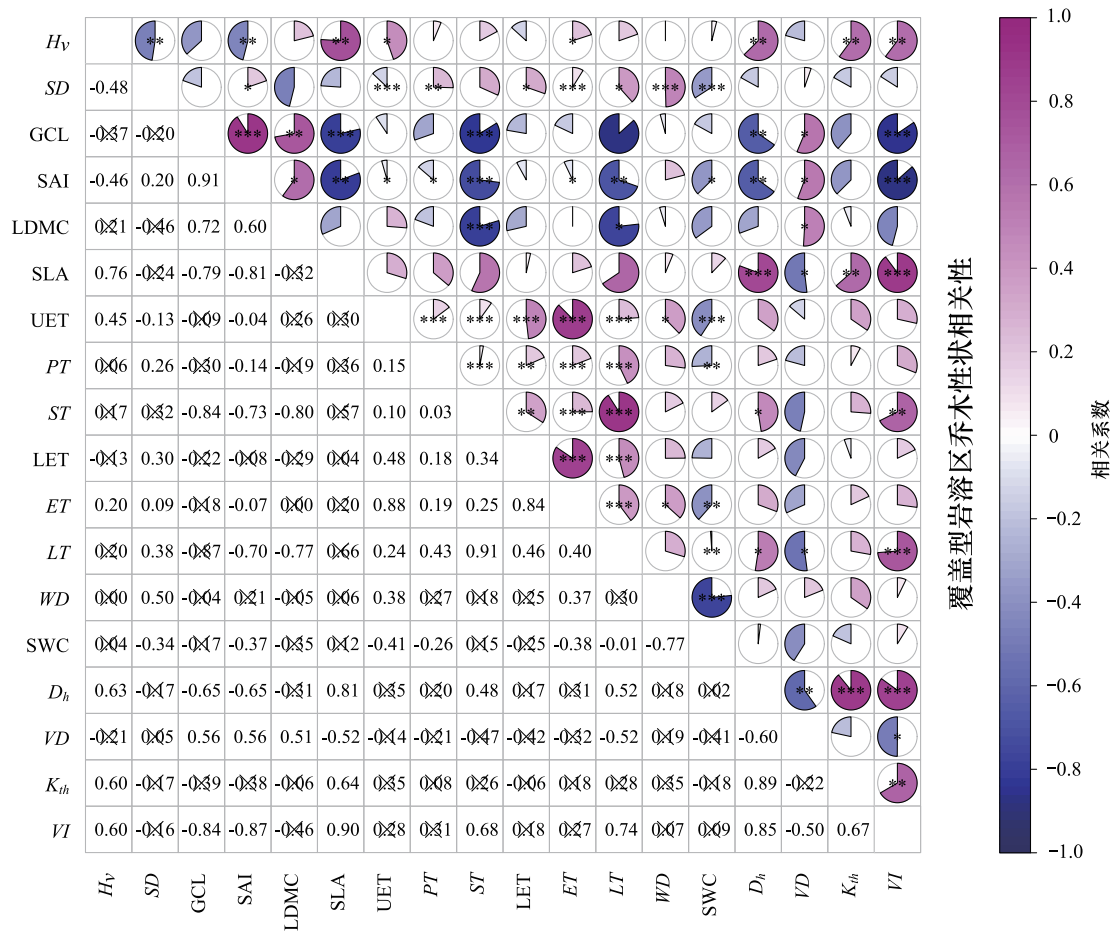


图 2 枝叶性状间相关性分析

Fig.2 Correlation Analysis of Branch and Leaf Traits

* 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$; *** 表示 $P < 0.001$; H_v : 胡伯尔值 Huber value; LDMC: 叶干物质含量 leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 specific leaf area; SD: 气孔密度 stomatal density; GCL: 保卫细胞长度 guard cell length; SAI: 气孔面积指数 stomatal srea index; UET: 上表皮厚度 upper epidermis thickness; PT: 栅栏组织厚度 palisade tissue thickness; ST: 海绵组织厚度 spongy tissue thickness; LET: 下表皮厚度 lower epidermis thickness; ET: 总表皮厚度 epidermis thickness; LT: 叶片厚度 leaf thickness; WD: 边材密度 wood density; SWC: 边材饱和含水率 sapwood saturated water content; VD: 导管密度 vessel density; D_h : 水力加权直径 hydraulically weighted diameter; K_{th} : 枝条理论最大导水率 stem theoretical maximum hydraulic conductivity; VI: Carlquist 脆弱性指数 carlquist vulnerability index

4 讨论

4.1 岩溶生境驱动乔木性状变异的生态适应机制

本研究结果表明,岩溶生境下乔木种内枝叶性状变异显著,且不同岩溶生境间部分性状存在明显差异。岩溶环境下,叶水力与功能性状(16.9%—97.4%)及木质部性状(24.4%—90.9%)表现出较高的种内变异,而叶片解剖性状变异相对较小(17.3%—46.4%)。其中,比叶面积(SLA)变异系数高达97.4%,显著高于温带森林^[23],岩溶生境可能通过特殊的选择压力驱动了更广泛的性状分异。叶水力与功能性状变异最大,呼应岩溶区“丰水-干旱”快速转换的水文特征,例SLA(97.4%)的高变异,反映岩溶区乔木在雨季高投资扩张叶片(高SLA)与旱季保守缩叶(低SLA)的可塑性博弈,揭示了“表型可塑性”是岩溶植物应对水分波动的关键策略,而非遗传分化。这与Ramírez-Valiente^[24]的研究结果一致。叶解剖性状的稳定性则体现了关键结构的强遗传约束,例如保卫细胞长度变异最低(17.2%),因气孔发育受高度保守的基因网络调控^[25],虽然保障了基本功

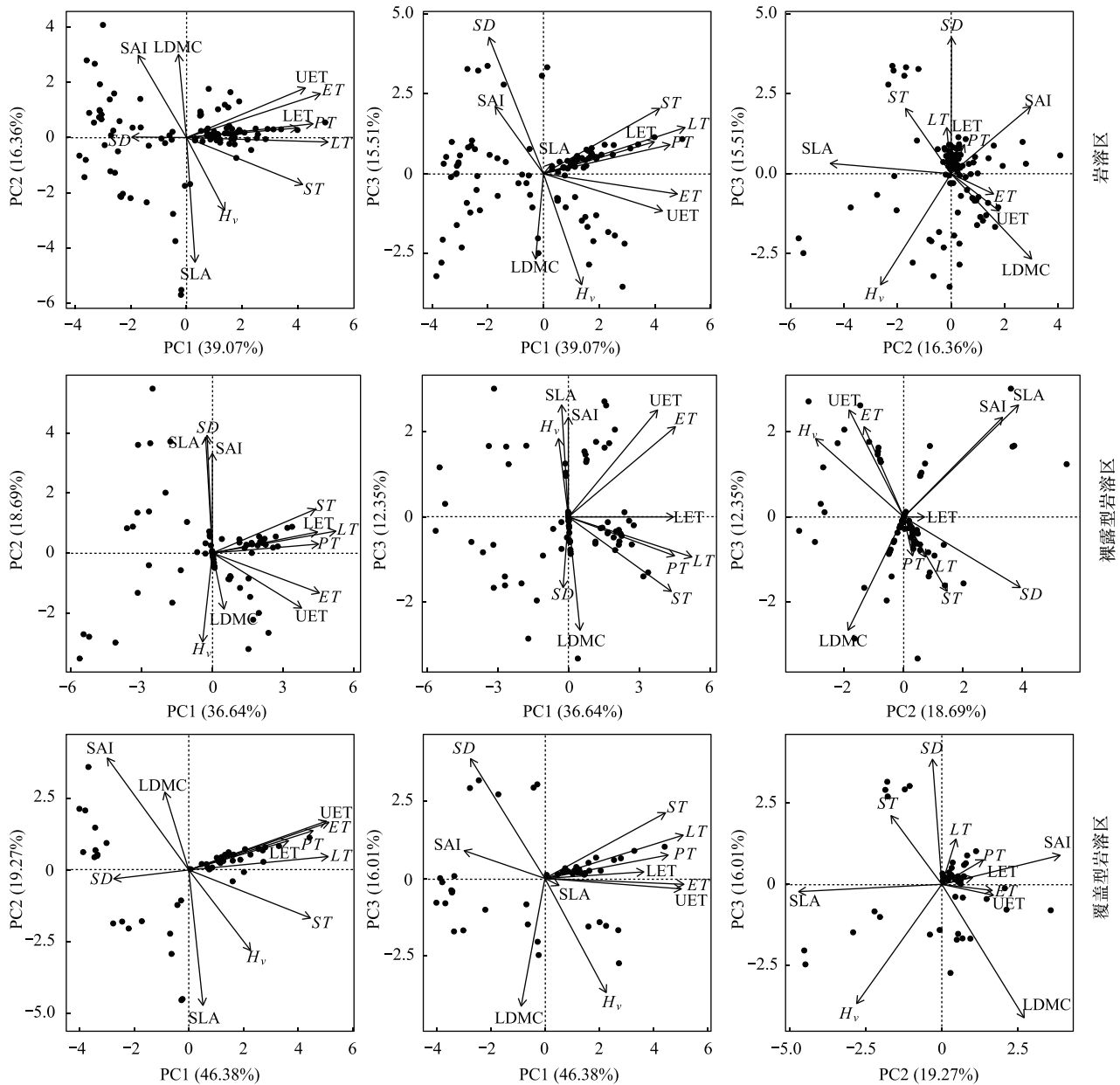


图3 叶性状主成分分析

Fig.3 Principal component analysis of leaf traits

其中, UET、PT、ST、LET、ET、LT 为解剖特征; LDMC、SLA 为经济特征; SD、 H_v 、SAI 为水力特征

能,但也限制了气孔对环境波动的响应精度,为了弥补这个缺陷,岩生乔木采取了“数量代替质量”的冗余策略,通过提升气孔密度变异幅度(24%)实现气孔导度的动态调节,该策略本质上是进化权衡(Evolutionary Trade-off)的体现^[26],以可塑性资源的高效再分配,换取气孔系统在保守发育框架下的胁迫响应弹性。

覆盖型岩溶区乔木性状变异幅度和大部分性状均值均高于裸露型岩溶区乔木。这可能源于土壤全氮、土壤温度、土壤含水量等在样地尺度上对植物功能性状变异具有最显著的影响^[27],覆盖型岩溶区因腐殖质层较厚增强了水分滞留能力,土壤氮含量显著高于裸露型,为植物性状分化提供了资源基础,而裸露型生境土层浅薄、有机质贫瘠、土壤含水量低,迫使植物将资源集中投入防御结构(如增厚叶片、降低比叶面积),导致性状趋同、变异幅收窄。通常高 SLA 表明树种采用资源获取策略,裸露型岩溶区乔木拥有较小的 SLA,偏向于资源保守型策略,覆盖型岩溶则偏向于资源获取型策略^[3]。裸露型岩溶区乔木的低 SLA 与高 LDMC 的协同

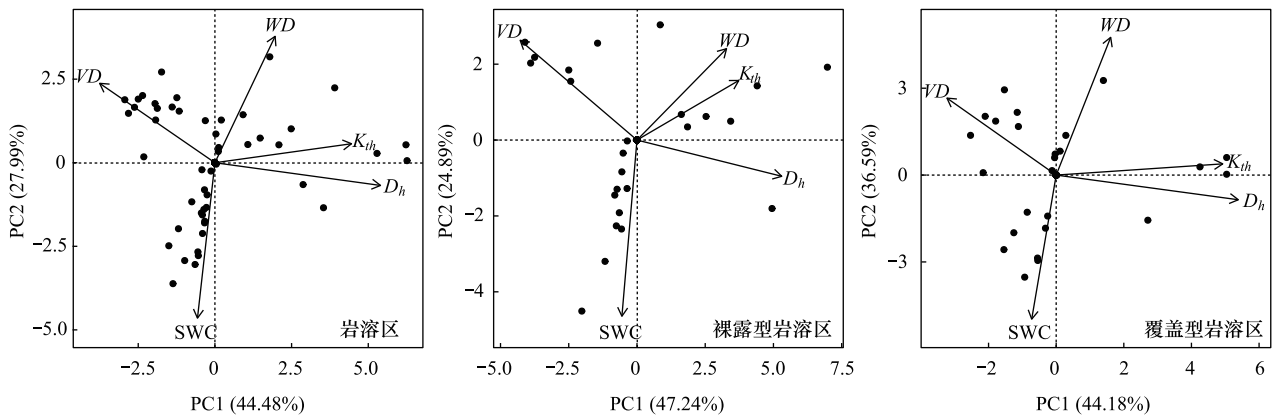


图4 木质部性状主成分分析

Fig.4 Principal component analysis of xylem traits

其中, D_h 、 K_{th} 、 VD 为水力性状; WD 、 SWC 为解剖性状

变化符合“叶片经济型谱”理论^[5], 干旱胁迫下植物倾向于投资耐久性叶片以降低更新成本, 而覆盖型岩溶区高 SLA 则通过高效光能捕获支持快速生长。叶片的寿命会随着 SLA 的增加而增加, 较厚或较密的叶片寿命越长^[28], 覆盖型岩溶区的叶片具有高 SLA 和高 LT , 其寿命较裸露型长。覆盖型岩溶区具有稳定的水分供应, 植物通过调节气孔开度 (SAI) 灵活性响应环境波动, 而裸露型岩溶因受限于水分胁迫, 气孔调控策略趋于保守。本研究的裸露型岩溶区乔木具有较高的 SD 和较小的 GCL , 与 Brodribb^[29] 的研究结果一致, 更适宜生存在水分亏缺的条件下。 D_h 和 K_{th} 表征植物的导水效率, VI 则反映水分运输安全性^[30], 结果进一步表明, 覆盖型岩溶区乔木采取效率优先的资源获取型策略 (高水力效率), 而裸露型岩溶区乔木则采取安全优先的保守型策略 (高水力安全性)。

4.2 不同岩溶生境下乔木性状协同与解耦的生态进化机制

本研究揭示了岩溶区乔木在裸露型与覆盖型生境下截然不同的性状协同策略, 覆盖型岩溶生境通过资源缓冲维持经典经济谱的协同性, 裸露型岩溶生境则因强环境筛驱动性状解耦。物种在一定的环境中长期生存, 各性状之间会形成一系列适应特定环境的最佳功能性状组合^[31]。覆盖型岩溶生境中, H_v 与 SLA 的正相关、 H_v 与 SD 的负相关以及 LDMC 与 GCL 的正相关等表明其叶片水分输导效率、光合资源投资及结构功能性状之间存在系统性协调。这一结果与桂西南岩溶区植物叶性状的研究一致, 该研究发现常绿植物倾向于选择小叶、高组织密度的资源保守型策略, 而落叶植物则倾向于大叶、低组织密度的资源获取型策略^[32]。相比之下, 裸露型岩溶区性状关联性较弱 (仅 LDMC-SLA 显著负相关), 而 H_v 与其他性状无显著关联, 暗示该生境下乔木可能通过更独立的性状组合适应环境胁迫, 这种差异可能与裸露型岩溶区更强的水分限制和土壤贫瘠度有关, 导致植物性状的模块化独立进化, 而非系统性协同适应。这种“模块化适应”本质上是植物在生境破碎化下的进化妥协, 当土壤含水量下降 60.4%、养分异质性增强时^[33], 植物无法承担多性状协同的资源成本, 转而通过打破权衡关系实现快速资源捕获, 形成“快速投资-收益”为主导的生态策略。

不同岩溶生境下, 木质部水力效率的优化路径却高度趋同, 揭示了植物通过导管结构优化实现水分高效运输的核心策略^[34]。两类生境中 D_h - K_{th} 正相关与 D_h - VD 负相关的普适模式, 说明导管构型对导水效率的调控具有跨生境保守性, 这与全球旱生植物水力安全-效率权衡的研究结论一致^[35], 也得到了国内研究的支持, 如蚬木在干旱胁迫下通过增大导管直径提升导水率, 同时降低导管密度以避免栓塞风险^[36], 表明岩溶植物在面对地质性干旱时, 优先满足水分输导系统的基础优化, 而枝-叶协同的分异则更多受局域资源异质性驱动。

4.3 不同岩溶生境下性状模块化与整合策略

主成分分析结果显示, 覆盖岩溶区资源异质性支持多维协同以优化生态位分化, 而裸露区强胁迫则驱动

功能整合以提升生存阈值。PCA 结果揭示的叶片经济-水力-解剖性状模块化格局,印证了植物通过多维功能空间响应岩溶生境异质性的进化策略。其中,覆盖型岩溶区叶片性状的显著负载分离,反映了经济-水力-解剖性状的协同分化,这与亚热带常绿林植物通过多维性状组合实现生态位分化的模式一致^[37]。例如,PC1 (39.07%)由解剖特征主导,驱动叶片结构投资,支持了覆盖区植物在资源充足时优先构建低成本抗逆结构的策略;PC2 (16.36%)的经济性状权衡和 PC3 (15.51%)的水力分异,则共同构成“缓慢投资-收益”型策略的协同网络。这种多维协同本质上是生境资源斑块化对植物功能整合的促进作用,当水分、养分异质性增强时,植物可通过多性状组合优化资源利用效率。性状的不同环境敏感性(即可塑性)可能导致其跨环境整合的变化^[38],裸露型岩溶区的叶片经济与水力性状在 PCA 空间重叠,暗示了这种胁迫生境驱动性状整合。这与黄土高原上得到的叶经济和水利性状耦合结论一致,在热带-亚热带地区获得的结果相反。干旱地区的资源(特别是水)不足,与热带和亚热带森林地区相比,植物遭受更大的选择压力。由于叶片水力性状主要在水分运输中起作用,叶片经济性状与水利性状的相关性可能是干旱条件下的一种适应机制^[39]。而枝条性状 PCA 进一步凸显了岩溶适应中水力功能的核心地位,无论覆盖型或裸露型生境,枝条性状均以水力维度为最优轴,解剖结构次之。岩溶植物在有限资源分配中,优先保障高效、安全的水分运输系统,而将结构投资置于相对次要地位,深刻反映了水分有效性是塑造该生态系统植物功能性状的最关键选择压力^[40],揭示了岩溶区枝条性状以“水力优先”的共性,为理解植物适应极端异质生境的机制提供了关键证据,也强调了在未来气候变化加剧干旱的情景下,植物水力性状变异对预测群落动态和生态系统功能的核心地位。

5 结论

岩溶区植物通过多维功能性状的分异与协同,形成对裸露型和覆盖型异质生境的差异化适应策略。裸露型岩溶区乔木倾向于保守型生存策略,而覆盖型岩溶区乔木则采取资源获取型策略。两类生境中的乔木通过“稳定储存-灵活运输”协同策略应对水分异质性。

参考文献 (References):

- [1] Liu Q, Deng D P, Yao B J, Liao Q D. Analysis of the karst springs' supply sources in rocky desertification area of Guanling-Huajiang, Guizhou, China. *Carbonates and Evaporites*, 2020, 35(3): 90.
- [2] 白晓永, 张思蕊, 冉晨, 吴路华, 杜朝超, 代磊, 杨兴艺, 李姿霖, 薛盈盈, 龙明康, 李明会, 杨姝, 罗青, 张小芸, 沈晓倩, 陈飞, 李琴, 邓元红, 胡泽银, 李朝君. 我国西南喀斯特生态修复的十大问题与对策. *中国科学院院刊*, 2023, 38(12): 1903-1914.
- [3] 隆庆之, 杜虎, 苏樾, 曾馥平, 连子文, 彭晚霞, 刘坤平, 谭卫宁. 喀斯特常绿落叶阔叶林木本植物功能性状变异及其适应策略. *生态学报*, 2023, 43(21): 8875-8883.
- [4] 郭芳, 姜光辉, 蒋忠诚. 中国南方岩溶石山地区不同岩溶类型的地下水与环境地质问题. *地质科技情报*, 2006, 25(1): 83-87.
- [5] 刘文倩, 李家湘, 龚俊伟, 赵丽娟, 项文化, 程幸, 王维嘉, 张意灵, 柯-青冈常绿阔叶林优势树种叶片性状变异及适应策略. *生态学报*, 2022, 42(17): 7256-7265.
- [6] 黄甫昭, 李健星, 李冬兴, 陈婷, 王斌, 陆树华, 李先琨. 岩溶木本植物对于干旱的生理生态适应. *广西植物*, 2021, 41(10): 1644-1653.
- [7] Jacobsen A L, Pratt R B, Davis S D, Ewers F W. Cavitation resistance and seasonal hydraulics differ among three arid Californian plant communities. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(12): 1599-1609.
- [8] Huang D L, Zhang F, Qie Y D, Wang Y Q, Wan C Y, Yu J R, Zhang J, Gan J X, Zhu S D. Vulnerability segmentation is vital to hydraulic strategy of tropical-subtropical woody plants. *Journal of Ecology*, 2024, 112(12): 2798-2812.
- [9] 万春燕, 余俊瑞, 朱师丹. 喀斯特与非喀斯特森林乔木叶性状及其相关性网络的差异. *植物生态学报*, 2023, 47(10): 1386-1397.
- [10] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [11] 马琳, 巢林, 何雨莎, 李忠国, 王爱华, 刘晟源, 胡宝清, 刘艳艳. 热带喀斯特季节性雨林 12 个树种木质部栓塞抗性与其解剖结构及相关性状间的关系. *植物生态学报*, 2024, 48(7): 888-902.
- [12] Aritsara A N, Ni M Y, Wang Y Q, Yan C L, Zeng W H, Song H Q, Cao K F, Zhu S D. Tree growth is correlated with hydraulic efficiency and safety across 22 tree species in a subtropical karst forest. *Tree Physiology*, 2023, 43(8): 1307-1318.
- [13] Yan C L, Ni M Y, Cao K F, Zhu S D. Leaf hydraulic safety margin and safety-efficiency trade-off across angiosperm woody species. *Biology Letters*, 2020, 16(11): 20200456.
- [14] Yi F, Deng Y, Li Y Q. Responses of plant sap flow rate to epikarst water availability under different karst water-bearing media. *Journal of Hydrology*, 2023, 626: 130373.

- [15] 邓艳, 蒋忠诚, 徐焯, 岳祥飞, 李旭尧, 梁锦桃. 典型表层岩溶泉域植被对降雨的再分配研究. *中国岩溶*, 2018, 37(5): 714-721.
- [16] 牛宏亮, 魏浩, 王恒. 广西桂林市雁山新城区防洪工程(二期)堤防工程地质与水文条件分析及工程实践. *资源信息与工程*, 2023, 38(5): 69-73, 77.
- [17] Pathoumthong P, Zhang Z, Roy S J, El Habi A. Rapid non-destructive method to phenotype stomatal traits. *Plant Methods*, 2023, 19(1): 36.
- [18] Graham E T. Double embedding broad thin leaves in paraffin. *Biotechnic & Histochemistry*, 1999, 74(4): 169-171.
- [19] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167-234.
- [20] Zhang K Y, Yang D, Zhang Y B, Liu Q, Wang Y S D, Ke Y, Xiao Y, Wang Q, Dossa G G O, Schnitzer S A, Zhang J L. Vessel dimorphism and wood traits in lianas and trees among three contrasting environments. *American Journal of Botany*, 2023, 110(4): e16154.
- [21] De Sterck H, Falgout R D, Nolting J W, Yang U M. Distance-two interpolation for parallel algebraic multigrid. *Journal of Physics: Conference Series*, 2007, 78(1): 012017.
- [22] Schuldt B, Knutzen F, Delzon S, Jansen S, Müller-Haubold H, Burlett R, Clough Y, Leuschner C. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *The New Phytologist*, 2016, 210(2): 443-458.
- [23] 刘可佳, 何念鹏, 侯继华. 中国温带典型森林植物比叶面积的空间格局及其影响因素. *生态学报*, 2022, 42(3): 872-883.
- [24] Ramírez-Valiente J A, González-Martínez S C, Robledo-Arnuncio J J, Matesanz S, Anadon-Rosell A, Martínez-Vilalta J, López R, Cano-Martín F J. Genetically based trait coordination and phenotypic plasticity of growth, gas exchange, allometry, and hydraulics across the distribution range of *Pinus pinaster*. *The New Phytologist*, 2025, 246(3): 984-1000.
- [25] Falchetto-Gomes P, Silva W J, Siqueira J A, Araújo W L, Nunes-Nesi A. From epidermal cells to functional pores: Understanding stomatal development. *Journal of Plant Physiology*, 2024, 292: 154163.
- [26] Haworth M, Marino G, Materassi A, Raschi A, Scutt C P, Centritto M. The functional significance of the stomatal size to density relationship: Interaction with atmospheric [CO₂] and role in plant physiological behaviour. *Science of the Total Environment*, 2023, 863: 160908.
- [27] 税伟, 郭平平, 朱栗锋, 冯洁, 孙祥, 李慧. 云南喀斯特退化天坑木本植物功能性状变异特征及适应策略. *地理科学*, 2022, 42(7): 1295-1306.
- [28] Wang H, Prentice I C, Wright I J, Warton D I, Qiao S C, Xu X T, Zhou J, Kikuzawa K, Stenseth N C. Leaf economics fundamentals explained by optimality principles. *Science Advances*, 2023, 9(3): eadd5667.
- [29] Brodribb T J, Feild T S. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters*, 2010, 13(2): 175-183.
- [30] 徐龙, 贺鹏程, 张统, 刘慧, 叶清. 不同原生境的 6 种棕榈科植物叶片水力性状的对比研究. *热带亚热带植物学报*, 2020, 28(5): 472-478.
- [31] Wang Y, Zhang L M, Chen J, Feng L, Li F B, Yu L F. Study on the relationship between functional characteristics and environmental factors in karst plant communities. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(9): e9335.
- [32] 庞世龙, 欧芷阳, 申文辉, 叶斯进, 黄宝珍, 凌福诚, 陆国导. 桂西南岩溶区植物叶性状的系统发育信号及其关联分析. *中南林业科技大学学报*, 2024, 44(7): 1-9.
- [33] 李梦妮, 蒋勇军, 程钰瑞, 吴泽, 贺秋芳, 李佳彬, 赵春峰, 钱凤. 岩溶区不同石漠化生境优势木本植物叶片功能性状变异及适应策略. *应用生态学报*, 2025, 36(3): 762-770.
- [34] Blackman C J, Halliwell B, Hartill G E, Brodribb T J. Petiole XLA (xylem to leaf area ratio) integrates hydraulic safety and efficiency across a diverse group of eucalypt leaves. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 47(1): 49-58.
- [35] Li S, Wang J, Lu S, Lu S, Salmon Y, Liu P, Guo J. Trade-off between hydraulic safety and efficiency in plant xylem and its influencing factors. *Forests*, 2023, 14(9): 1817.
- [36] 倪鸣源, Aina A, 王永强, 黄冬柳, 项伟, 万春燕, 朱师丹. 中亚热带喀斯特常绿落叶阔叶混交林典型树种的木质部解剖与功能特征分析. *植物生态学报*, 2021, 45(4): 394-403.
- [37] Liu C C, Li Y., Xu L, Chen Z, He N P. Variation in leaf morphological, stomatal, and anatomical traits and their relationships in temperate and subtropical forests. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 5803.
- [38] Matesanz S, Blanco-Sánchez M, Ramos-Muñoz M, de la Cruz M, Benavides R, Escudero A. Phenotypic integration does not constrain phenotypic plasticity: differential plasticity of traits is associated to their integration across environments. *The New Phytologist*, 2021, 231(6): 2359-2370.
- [39] Yin Q, Wang L, Lei M, Dang H, Quan J, Tian T, Chai Y, Yue M. The relationships between leaf economics and hydraulic traits of woody plants depend on water availability. *Science of the Total Environment*, 2018, 621: 245-252.
- [40] Sumner E, Venn S. Plant responses to Changing Water Supply and Availability in High Elevation Ecosystems: A Quantitative Systematic Review and Meta-Analysis. *Land*, 2021, 10(11): 1150.