



西双版纳热带季节雨林优势树种叶片干旱耐受和机械抗性的协同关系

张志钢, 杨丽, 戴芳煜, 张树斌

引用本文:

张志钢, 杨丽, 戴芳煜, 等. 西双版纳热带季节雨林优势树种叶片干旱耐受和机械抗性的协同关系[J]. 热带亚热带植物学报, 2026, 34(4): 365–374.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.5041>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同原生境的6种棕榈科植物叶片水力性状的对比研究

Comparative Studies on Leaf Hydraulic Traits of Six Palm (Arecaceae) Species Originally Distributed in Different Habitats

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 472–478 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4199>

榄仁树的生理和生物学特性

Physiological and Biological Characteristics of Terminalia catappa

热带亚热带植物学报. 2018, 26(1): 40–46 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3801>

黔中喀斯特9种木质藤本叶功能性状研究

Studies on Leaf Functional Traits of Nine Woody Lianas in the Karst Area of Central Guizhou Province

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 455–464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4328>

南亚热带森林2种菌根类型树木水分传导和养分利用策略的对比研究

Comparison Studies on Water Transport and Nutrient Acquisition of Trees with Different Mycorrhiza Types in Subtropical Forest

热带亚热带植物学报. 2021, 29(6): 589–596 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4385>

滨豇豆的生态生物学特征

Ecological and Biological Characteristics of Vigna marina

热带亚热带植物学报. 2019, 27(1): 83–89 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3923>

向下翻页, 浏览PDF全文

西双版纳热带季节雨林优势树种叶片干旱耐受和机械抗性的协同关系

张志钢¹, 杨丽², 戴芳煜^{3,4}, 张树斌^{4*}

(1. 云南农业大学热带作物学院, 云南 普洱 665099; 2. 普洱学院生物与化学学院, 云南 普洱 665000; 3. 西南林业大学生态与环境学院, 云南省高原湿地保护修复与生态服务重点实验室, 昆明 6500224; 4. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303))

摘要: 全球气候变化导致的区域性干旱对植物的生存构成了严峻挑战, 植物抗旱性和机械抗性是其生长存活的关键影响因素。热带森林作为地球上生物多样性和生产力最高的陆地生态系统, 但其优势树种叶片干旱耐受性与机械抗性之间的关系尚不清楚。本研究以西双版纳热带季节雨林优势树种为研究对象, 通过测定叶片压力-容积曲线、叶片机械抗性(LMR)、单位叶面积干重(LMA)和干物质含量(LDMC)等关键形态、结构和水力性状指标, 结合系统发育分析, 探讨了叶片干旱耐受性和机械抗性之间的关系及其驱动机制。结果表明, 热带季节雨林树种叶片的形态、水力性状和机械抗性具有较大的变异, 且不受显著系统发育约束; 叶片抗旱能力和机械抗性与 LMA 和 LDMC 均呈显著正相关; 叶片干旱耐受能力和机械抗性间也呈显著正相关, 且这一共变关系受到叶片结构投资的调控。这揭示了热带季节雨林优势树种叶片抗旱性和机械抗性间存在协同关系, 为理解该地区植物生态适应策略、预测气候变化下森林群落动态提供了科学依据。

关键词: 西双版纳; 热带季节雨林; 膨压丧失点; 叶片抗旱性; 叶片机械抗性

doi: 10.11926/jtsb.5041 CSTR:32235.14.jtsb.5041

Coordination Relationship Between Drought Tolerance and Mechanical Resistance of Leaves of Dominant Tree Species, in Xishuangbanna Tropical Seasonal Rainforest, Southwest China

ZHANG Zhigang¹, YANG Li², DAI Fangyu^{3, 4}, ZHANG Shubin^{4*}

(1. School of Tropical Crops, Yunnan Agricultural University, Puer 665099, Yunnan, China; 2. College of Biology and Chemistry, Puer University, Puer 66500, Yunnan, China; 3. Yunnan Key Laboratory of Plateau Wetland Conservation, Restoration and Ecological Services, College of Ecology and Environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 4. Xishuangbanna tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China)

Abstract: Regional droughts caused by global climate change pose a severe challenge to plant survival. Plant drought resistance and mechanical resistance are key factors determining their growth and survival. Tropical forests, as the terrestrial ecosystems with the highest biodiversity and productivity on Earth, however, the relationship between drought tolerance and mechanical resistance of their dominant tree species leaves remains unclear. This study took the dominant tree species in the tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna as the research object. By measuring key morphological and hydraulic traits such as the pressure-volume curve of leaves,

收稿日期: 2025-06-26 接受日期: 2025-10-21

基金项目: 云南省重点研发计划项目(202403AC100028); 云南省中青年学术和技术带头人后备人才项目(202405AC350012); 云南省“兴滇英才支持计划”高端外国专家项目(XDYC-GDWZ-2024-0018); 中国科学院西双版纳热带植物园“十四五”科技创新规划项目(XTBG-1450102)资助

This work was supported by the Key R&D Program of Yunnan (Grant No. 202403AC100028), the Program for Youth Academic and Technical Leading Talent Reserve in Yunnan (Grant No. 202405AC350012), the Project for High-end Foreign Experts of “Xingdian Talents Support Program” in Yunnan (Grant No. XDYC-GDWZ-2024-0018), and the Project for “14th Five-Year Plan” Science and Technology Innovation in Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (Grant No. XTBG-1450102).

作者简介: 张志钢(2002年生), 男, 本科生, 研究方向为森林生态学。E-mail: 19987214050@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangshubin@xtbg.ac.cn

leaf mechanical resistance (LMR), leaf dry matter content (LDMC), and leaf mass per area (LMA), and combining phylogenetic analysis to explore evolutionary relationships, the relationship between leaf drought tolerance and mechanical resistance and its driving mechanism were further analyzed. The results showed that the morphological, hydraulic traits and mechanical resistance of leaves of tropical seasonal rainforest tree species varied greatly and were not significantly constrained by phylogeny; leaf drought resistance and mechanical resistance were significantly positively correlated with LMA and LDMC; leaf drought tolerance and mechanical resistance were also significantly positively correlated, and this co-variation relationship was regulated by leaf structural investment. This reveals a synergistic relationship between leaf drought resistance and mechanical resistance in dominant tree species of tropical seasonal rainforests, providing a scientific basis for understanding the ecological adaptation strategies of plants in this region and predicting the dynamics of forest communities under climate change.

Key words: Xishuangbanna; Tropical seasonal rainforest; Turgor loss point; Leaf drought resistance; Leaf mechanical resistance

在全球气候变化背景下, 极端高温和区域性干旱频发^[1], 已致使全球范围内的森林树木出现大规模死亡^[2]。干旱不仅直接影响叶片光合作用和水分运输功能, 还通过改变碳水权衡策略深刻影响植物生长和分布格局^[3-4]。叶片作为植物个体功能实现的核心器官, 具有 2 个关键功能: 一方面, 它是植物光合作用的主要场所, 通过光合作用合成有机物, 为植物生长发育提供能量和物质基础, 是植物维持生命活动的根本保障。同时, 叶片是植物进行碳水耦合权衡的重要场所, 其干旱耐受性直接关系到植物的存活能力^[5]; 另一方面, 叶片作为植物响应干旱胁迫的关键器官, 它既是水分运输的潜在瓶颈, 也是应对水力失调的安全阀门, 能在干旱条件下调节水分平衡^[6-7]。此外, 生物胁迫(如病虫害)和非生物胁迫(如极端天气)共同作用下, 叶片结构的完整性受到严峻挑战。叶片韧性(即抵御机械损伤的能力)是植物力学性能的重要指标, 直接影响植物的抗逆性^[8]。因此, 深入研究叶片干旱耐受机制及力学特性, 对于理解植物在环境变化中的生存策略具有重要意义。

叶片的干旱耐受性通常以膨压丧失点水势(Ψ_{tp})来表示, 它指植物在受到干旱胁迫时细胞失水至膨压消失时的叶渗透势。通常, 更耐旱的植物具有更负的 Ψ_{tp} 值, 意味着它们可以在更低的叶片水势下维持细胞膨胀以及光合、蒸腾等关键生理功能^[9]。而 Ψ_{tp} 的变异并非孤立存在, 以往的研究表明, Ψ_{tp} 与叶片经济型谱(LES)密切相关。LES 是植物叶片在资源获取与保守的权衡策略下形成的功能性状集合, 其核心性状包括单位叶面积干重(LMA)、光

合速率、叶片寿命等^[10]。其中, 资源保守型物种倾向于通过高 LMA、长叶片寿命提升资源利用效率; 相反资源获取型物种则以低 LMA、高光合速率快速获取资源^[10]。随着 LMA 增加, 叶片倾向于投资更多资源产生更多结构物质(如纤维素、半纤维素和木质素), 这些物质通过增强细胞壁的机械抗性, 使细胞在失水时更难收缩变形, 需更低水势才能导致膨压丧失^[11-12], 因此高 LMA 物种通常具有更负的 Ψ_{tp} 、更强干旱耐受性。同时, LMA 的升高也影响着叶片的构建成本与机械抗性, 叶片干物质的积累需要消耗更多能量与养分, 因此 LMA 与叶片构建成本呈正相关; 而高构建成本(高 LMA)的叶片提升了叶片机械抗性, 使其具有更厚的角质层、高致密的纤维组织等结构。叶片机械抗性常通过穿刺力或单位厚度穿刺力来量化, 这类叶片通常具有更强的抗穿刺能力, 在面对机械损伤和虫害时具有更强的直接防御能力^[8]。因此, 高 LMA 调控的构建成本与机械抗性和以 Ψ_{tp} 为介导的核心耐旱策略为物种适应干旱提供资源获取与结构保护的功能体系, 其中, Ψ_{tp} 是决定干旱耐受性的关键水力性状指标。已有研究表明, 叶片的机械力学性状与水力性状(如导水率、抗栓塞能力)存在共变关系, 植物增强叶片生物力学抗性可能需要消耗更多的资源, 导致水力效率的降低^[13], 这种关联又可能受到叶片密度的调节, 高密度的叶片往往具有高的机械抗性但是低的水力导度^[14], 然而, 叶片干旱耐受性状与机械抗性之间的协同关系如何形成, 以及这种协同模式是否受叶片经济型谱等关键性状调控, 目前尚不清楚。

植物在干旱环境选择压力下形成的表型适应

与生态策略, 不仅受到当前环境筛选, 还受到物种进化历史(即系统发育关系)的影响, 后者同样是塑造植物功能性状格局的关键驱动因子^[15]。系统发育是指生物类群(如物种或属)之间的进化关系, 通过追溯共同祖先的分化历程, 揭示不同类群在演化时间尺度上的亲缘关系和分化模式, 以系统发育树的形式呈现物种间的分支关系与进化距离。基于全球 892 种种子植物的系统发育与水力性状数据研究表明: 15 种叶片干旱耐受性状与木质部干旱耐受性状均呈中至高水平显著系统发育信号, 且木质部性状进化保守性更强, 表现出显著的系统发育信号, 这意味着这些性状的变异模式与物种的进化历史密切相关, 亲缘关系较近的物种在水力性状上更相似, 而亲缘关系较远的物种则差异更显著^[16]。近年来, 探讨功能性状的关联进化成为生态学研究热点之一, 而系统发育独立比较方法充分考虑了物种的进化历史和系统发育在时间序列上存在自相关, 常常被用于探讨植物功能性状的关联进化研究^[17]。然而, 目前尚缺乏从系统发育角度探讨叶片干旱耐受性状和机械力学特性的关联进化的研究。

热带森林作为地球上生物多样性最丰富、生产力最高的生态系统之一, 储存着全球约 56% 的植物生物量^[18-19], 其生态功能对全球碳循环与气候稳定至关重要^[20]。热带季节雨林是热带森林的重要组成部分, 往往面临着双重胁迫压力: 季节性干旱导致土壤水分剧烈波动, 强对流天气引发的机械损伤(如暴雨、狂风)与高强度的虫食进一步威胁树木的生存。以往研究表明, 热带森林树木的生长不仅需要有效的水分运输系统, 也需要强大的机械力学支撑。比如, 木质部的水力传导效率与断裂模量和弹性模量之间存在权衡关系^[21]。然而, 中国西南部的西双版纳地处热带北缘, 是我国唯一发育完整的热带季节雨林区域, 拥有占全国 1/4 的高等植物种类, 被国际公认为全球生物多样性保护的关键热点区域^[22-23]。然而, 目前对该植被优势树种叶片干旱耐受性与机械抗性的关联研究仍属空白, 尤其是两者在适应策略中的协同进化或权衡关系亟待揭示。

本研究以云南西双版纳热带季节雨林的 12 种优势树种作为研究对象, 通过测定叶片的水力性状、叶片机械抗性, 以及形态结构性状, 拟解决以下科学问题: (1) 西双版纳热带季节雨林优势树种叶片的干旱耐受性与机械抗性之间的关系及其驱动机制是什么? (2) 西双版纳热带季节雨林优势树种叶

片结构投资、水力性状以及叶片机械抗性三者之间的变异程度如何, 这些性状的变异是否受系统发育历史的显著约束? 本研究旨在揭示热带季节雨林树种机械防御与干旱耐受的生态策略, 为深入解析热带季节雨林植物叶片的干旱耐受与机械强度的相互关系, 并为了预测气候变化下的森林群落动态提供关键科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究地点位于云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇(21°55' N, 101°16' E), 该地区属于热带季风气候, 有明显的干湿两季, 年均气温 21.4 °C, 年均降雨量达 1 539 mm, 全年可分为干热季、湿热季和雾凉季, 每年的 5 月—10 月为雨季, 集中了全年降水的 85%, 11 月到翌年 4 月为旱季。土壤类型为砖红壤, 母岩为白垩系砂岩。由于该地独特的地理位置、地形及气候条件, 使这里形成了多样的森林植被类型, 成为我国生物多样性最丰富的地区之一。热带季节雨林成为该地区典型的植被类型, 群落高度在 30~50 m, 优势树种为望天树(*Parashorea chinensis*)和番龙眼(*Pometia pinnata*)等。

1.2 材料

根据兰国玉等^[22]和胡跃华等^[24]对西双版纳热带季节雨林的树种组成的调查, 选取了 12 种优势树种(表 1)作为研究材料, 试验物种涵盖了热带季节雨林顶层优势树种望天树和番龙眼, 也包括热带季节雨林的先锋树种中平树(*Macaranga denticulata*)。每树种选择 3 株成熟个体, 每个个体采集 2 个顶层带有成熟健康叶片的阳生枝条用于性状测定。

1.3 压力-容积曲线测定

叶片压力-容积曲线的测定于 2024 年的雨季中期(7 月—8 月)进行。傍晚时, 从每个植株上各采集 2 根阳生枝条, 切口处用湿润纸巾包裹后装入黑色采样袋, 迅速运回实验室。随后用黑色塑料袋覆盖枝条并复水过夜。次日取出枝条, 用便携式压力室水势仪(PMS Instrument Company, Oregon, USA)测定水分饱和和状态下对应的叶水势和饱和鲜重。之后, 在缓慢干燥过程中, 以 0.3~0.5 MPa 的周期间隔反复测量叶片水势和饱和鲜重(SW), 直至叶水势不再下降或出现回升趋势时停止测定(测定 12~15 次)。测定结束后, 利用扫描仪(Epson Perfection V850 pro)

表 1 物种信息

植物 Species	科 Family	习性 Habit	生活型 Life form
破布叶 <i>Microcos paniculata</i>	锦葵科 Malvaceae	常绿	小乔木
香花木姜子 <i>Litsea panamanja</i>	樟科 Lauraceae	常绿	乔木
思茅白崖豆 <i>Imbralyx leptobotrya</i>	豆科 Fabaceae	常绿	小乔木
披针叶楠 <i>Phoebe lanceolata</i>	樟科 Lauraceae	常绿	乔木
印度锥 <i>Castanopsis indica</i>	壳斗科 Fagaceae	常绿	乔木
簇花蒲桃 <i>Syzygium fruticosum</i>	桃金娘科 Myrtaceae	常绿	乔木
番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	无患子科 Sapindaceae	常绿	乔木
洋紫荆 <i>Bauhinia variegata</i>	豆科 Fabaceae	落叶	乔木
铁力木 <i>Mesua ferrea</i>	红厚壳科 Calophyllaceae	常绿	乔木
望天树 <i>Parashorea chinensis</i>	龙脑香科 Dipterocarpaceae	常绿	乔木
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	漆树科 Anacardiaceae	落叶	乔木
中平树 <i>Macaranga denticulata</i>	大戟科 Euphorbiaceae	落叶	乔木

表 2 本研究测定的叶片性状、缩写及其单位

性状 Trait	缩写 Abbreviation	单位 Unit
叶片面积 Leaf area	LA	cm ²
叶片厚度 Leaf thickness	LT	mm
单位叶面积干物质质量 Leaf mass per area	LMA	g/m ²
叶片干物质含量 Leaf dry matters content	LDMC	%
饱和含水量 Saturated water content	SWC	g/g
饱和渗透势 Osmotic potential at full turgor	Ψ_o	–MPa
膨压丧失点 Turgor loss point	Ψ_{lp}	–MPa
膨压丧失点的相对含水量 Relative water content at the turgor loss	RWC _{TLP}	%
细胞壁弹性模量 Elasticity of cell wall	ε	MPa
叶片机械抗性 Leaf mechanical resistance	LMR	MN/m ²

和图像分析软件(ImageJ)计算叶面积,然后在 75 ℃ 温度下烘干 48 h,记录干重(DW)。参照 Bartlett 等^[9]的标准方法,计算得到叶片的饱和渗透势(Ψ_o)、膨压丧失点时的水势(Ψ_{lp})、膨压丧失点时的相对含水量(RWC_{lp})、弹性模量(ε)、饱和含水量(SWC)等水力性状参数,其中饱和含水量计算为 $SWC=(SW-DW)/DW$ 。

1.4 叶片形态性状测定

从每个枝条的相同位置采集 6 片叶子,用分析天平称取叶片的鲜重(FW),并用扫描仪扫描叶片的面积(LA),再把叶片放入蒸馏水中复水 30 min 之后,测量饱和鲜重(SW)。之后将样品置于 70 ℃ 烘箱中烘干至少 72 h,并记录干重(DW)。计算单位叶面积干重(LMA)和叶片干物质含量(LDMC), $LMA=DW/LA$ 和 $LDMC=DW/FW\times 100\%$ 。

1.5 叶片机械抗性测定

利用以上测定水力性状和形态结构性状的叶片,用千分尺分别在同一叶片的上中下不同位置测

量叶片厚度,划取 2 cm×2 cm 叶片(避开主脉和次脉),使用小型拉力试验机(精度为 0.001N, ZQ-990, 乐清, 中国)测定叶片的穿刺力。将叶片在万能拉力试验机压盘上,用直径 2.0 mm 的平头针穿透叶片,记录穿透叶片所需的最大力(F_{max})。利用叶片的厚度进行标准化,计算单位叶片的穿刺强度,表征叶片的机械抗性(LMR)^[25]。

1.6 系统发育树

用 R 语言中的“V.Phylomaker2”软件包构建物种水平的系统发育树^[26]。该软件包实现了更新的 GBOTB.extended mega-tree 中的超系统发育树,涵盖了 482 科 10 597 属 74 529 种维管束植物^[27]。利用该软件包很好地构建了本研究的 12 种热带季节雨林树种的系统发育树(图 1)。

1.7 数据的统计分析

首先用 Microsoft Excel 2016 对数据进行初步整理,饱和渗透势和膨压丧失点的原始值为负值,为了便于比较,本研究取其绝对值表示。对不满足正

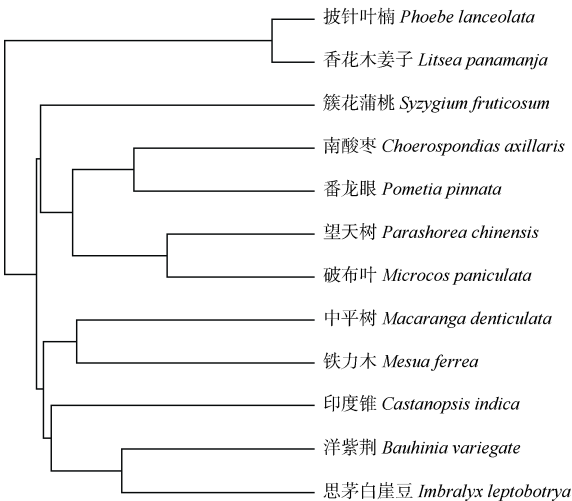


图 1 本研究植物的系统发育树
Fig. 1 Phylogeny tree of species in this study

态分布的性状进行对数转化,以改进数据的正态性。为了检测性状之间的多元关系,对所有功能性状进行主成分分析(PCA)。叶片功能性状之间的关系采用 Pearson 相关分析,相关性的显著水平设为 0.05。

另外,为了检测性状的变异是否受到系统发育的影响,利用 R 软件包 PICANTE 计算性状的 Blomberg's *K* 统计量,并通过 1 000 次随机置换检验检测每个性状系统发育信号的显著性^[28]。当 *K*>1 表示性状进化保守性更强,信号强度高,表明其变异受系统发育显著调控;当 *K* 接近 0 表示无显著的系统发育信号。另

外,为了检测性状间的关联进化关系,采用系统发育独立对比方法(PICs)检测性状间的相关关系。

2 结果和分析

2.1 性状值及其系统发育信号

12 种热带季节雨林树种叶片的形态性状、水力性状和叶片机械抗性存在较大的变异(表 3),其中叶片面积(LA)的变异系数最大(51.2%),膨压丧失点的相对含水量(RWC_{tip})变异系数最小(5.0%)。膨压丧失点(Ψ_{tip})为-2.21 MPa [披针叶楠(*Phoebe lanceolata*)]~-1.58 MPa [香花木姜子(*Litsea panamanja*)],平均为-1.92 MPa; 叶片机械抗性(LMR)为 1.15 (香花木姜子)~3.14 MN/m² [印度锥(*Castanopsis indica*)],平均为 2.10 MN/m²。另外,从系统发育信号来看,所有功能性状的 Blomberg's *K* 统计量均小于 1,且相应的 *P* 值均大于 0.05,叶片功能性状均没有显著的系统发育信号,这表明性状变异主要受环境选择压力驱动,而非物种的进化历史的影响。

2.2 叶片性状的主成分分析

从图 2 可见,主成分分析的第一和第二主成分共计解释了 77.6%的性状变异,其中,第一主成分轴解释了总变异的 62.9%,第一轴正轴方向主要与叶片 SWC 和 LA 相关,而第一轴负值方向与叶片

表 3 植物的性状和变异系数(CV)以及系统发育信号检测

植物 Species	LA	LT	LMA	LDMC	SWC	Ψ_o	Ψ_{tip}	RWC _{tip}	ϵ	LMR
破布叶 <i>Microcos paniculata</i>	46.3	0.12	56.2	41.1	1.47	1.85	2.03	90.4	18.6	2.07
香花木姜子 <i>Litsea panamanja</i>	90.4	0.25	65.3	28.3	2.64	1.36	1.58	80.7	8.2	1.15
思茅白崖豆 <i>Imbralyx leptobotrya</i>	33.0	0.12	53.1	40.9	1.46	1.63	1.87	92.7	23.3	2.10
披针叶楠 <i>Phoebe lanceolata</i>	39.2	0.16	89.7	48.8	1.06	1.72	2.21	95.8	43.8	2.30
印度锥 <i>Castanopsis indica</i>	39.5	0.17	110.1	49.6	1.03	1.74	2.19	91.3	20.6	3.14
簇花蒲桃 <i>Syzygium fruticosum</i>	35.6	0.20	77.1	40.8	1.47	1.29	1.69	92.9	17.0	1.69
番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	44.0	0.12	93.2	47.8	1.12	1.73	2.05	87.2	12.9	2.56
洋紫荆 <i>Bauhinia variegata</i>	102.2	0.17	45.9	35.2	1.91	1.42	1.72	87.6	14.0	1.88
铁力木 <i>Mesua ferrea</i>	29.2	0.19	102.8	52.5	0.92	1.71	2.06	89.9	17.8	2.95
望天树 <i>Parashorea chinensis</i>	50.0	0.15	76.7	43.1	1.35	1.65	1.96	90.4	18.7	2.22
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	17.6	0.16	80.0	36.5	1.77	1.51	1.83	93.1	20.4	1.53
中平树 <i>Macaranga denticulata</i>	75.9	0.19	78.6	38.8	1.67	1.40	1.81	82.2	8.6	1.57
均值 Mean	50.3	0.17	77.4	42.0	1.49	1.58	1.92	89.5	18.7	2.10
CV /%	51.2	23.3	25.5	16.5	31.8	11.5	10.4	5.0	49.2	28.0
<i>K</i>	0.562	0.527	0.797	0.39	0.347	0.57	0.368	0.332	0.285	0.581
<i>P</i>	0.785	0.907	0.435	0.968	0.967	0.822	0.987	0.994	0.996	0.828

性状缩略词和单位见表 2。下同
Trait abbreviations and their units see Table 2. The same below

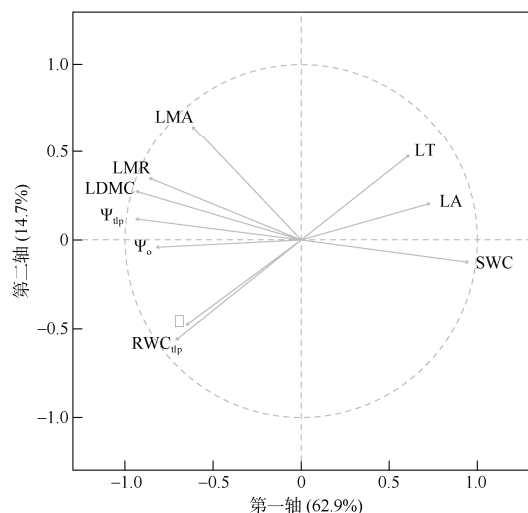


图 2 植物叶片性状的主成分分析

Fig. 2 Principal component analysis of leaf traits

Ψ_o)以及叶片机械抗性(LMR)相关。第二主成分轴解释了 14.7%的性状变异,没有性状明显沿第二轴分布。

2.3 叶片膨压丧失点和叶片结构性状的分析

Pearson 相关分析结果表明, LMA 与 Ψ_{tp} 呈显著正相关(图 3: A), 这意味着 LMA 越高, 抗旱性越强。LDMC 与 Ψ_{tp} 呈极显著强正相关(图 3: B), 即 LDMC 越高, 叶片干旱耐受能力越强。利用系统发育对比分析方法(PICs)的相关关系表明 Ψ_{tp} 与 LMA 和 LDMC 均呈现正相关关系(图 3: C, D, $P < 0.05$)。

2.4 叶片机械抗性和叶片结构性状的分析

Pearson 相关分析结果表明叶片机械抗性(LMR)与 LMA 呈显著正相关(图 4: A), 意味着 LMA 越高, 叶片机械抗性越强。同时, LDMC 与 LMR 呈极显著强正相关(图 4: B), 即 LDMC 越高, LMR 越强。

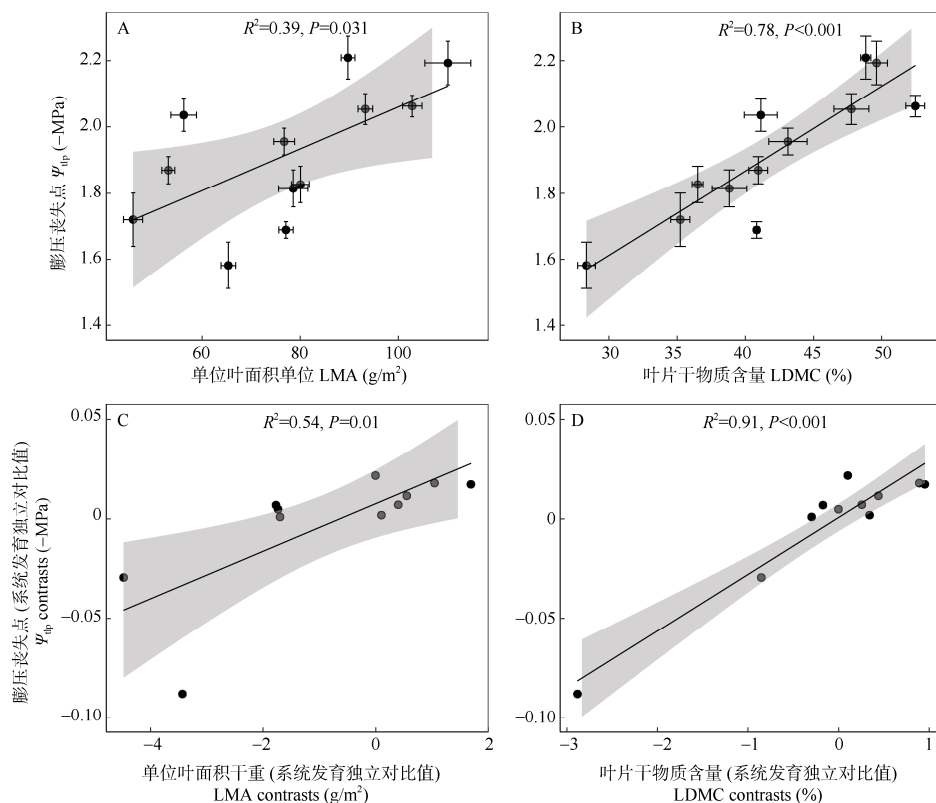


图 3 叶片膨压丧失点和叶片结构性状的 Pearson 相关(A, B)和系统发育独立对比方法(C, D)

Fig. 3 Pearson correlations (A, B) and phylogenetically independent contrast (PICs) (C, D) between turgor loss point (Ψ_{tp}) and leaf structural traits

利用系统发育对比分析方法(PICs)相关关系表明, LMR 与 LMA 和 LDMC 均呈现极显著的正相关关系(图 4: C, D)。

2.5 叶片膨压丧失点和机械抗性的关系

Pearson 相关分析结果表明 LMR 与 Ψ_{tp} 呈显著正相关(图 5: A); 经系统发育独立对比校正后, LMR

与 Ψ_{tp} 仍呈显著正相关(图 5: B)。

3 讨论和结论

本研究结果表明, 叶片的结构投资性状(LMA 和 LDMC)与干旱耐受能力显著正相关, 反映了植

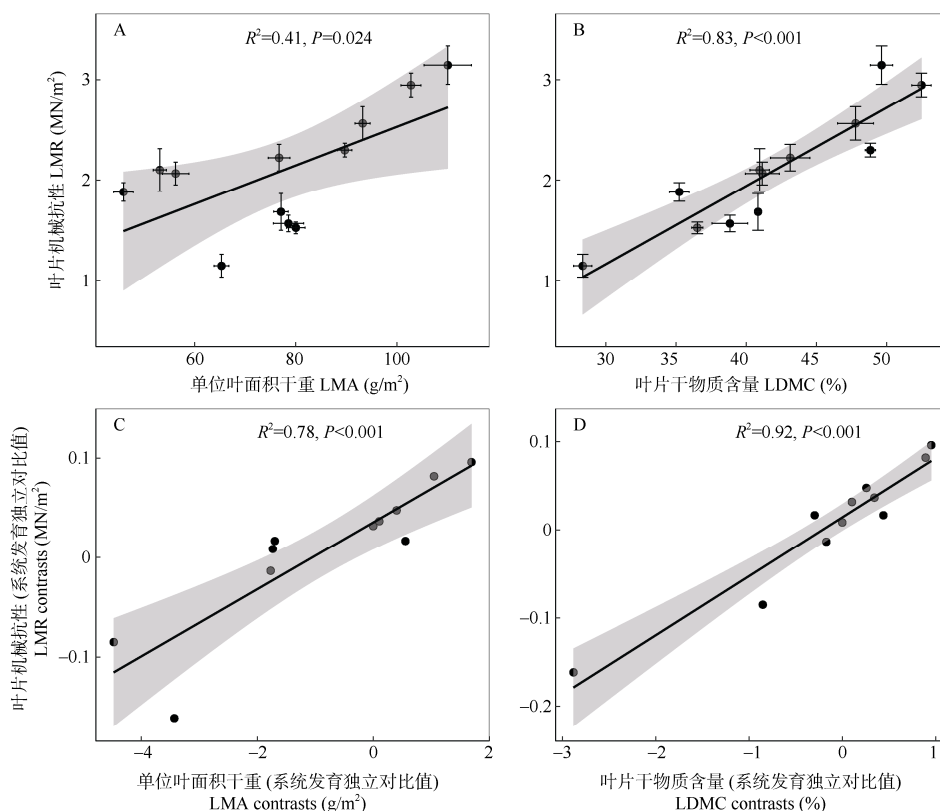


图4 叶片机械抗性和结构性状 Pearson 相关(A, B)和系统发育独立对比相关(C, D)

Fig. 4 Pearson correlations (A, B) and phylogenetically independent contrast (PICs) (C, D) between mechanical resistance (LMR) and structural traits of leaf

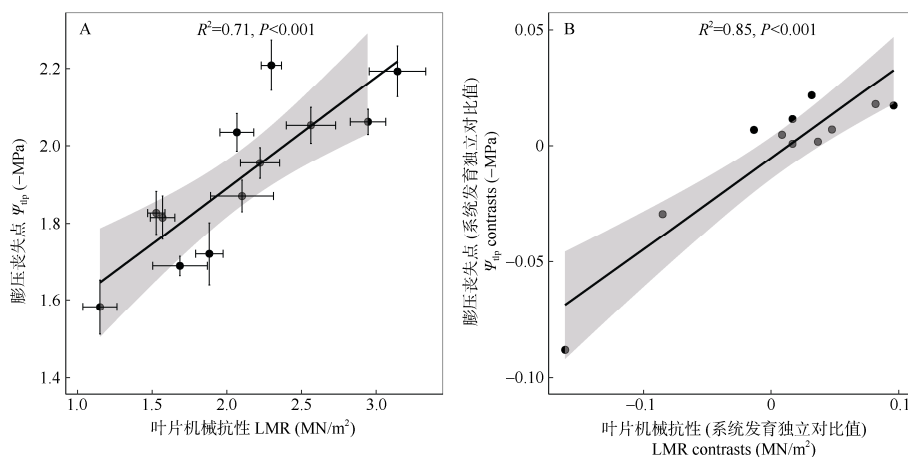


图5 叶片膨压丧失点(Ψ_{tp})和机械抗性(LMR)的 Pearson 相关(A)和系统发育独立对比方法(B)

Fig. 5 Pearson correlations (A) and phylogenetically independent contrast (PICs) (B) between turgor loss point (Ψ_{tp}) and mechanical resistance (LMR) of leaf

物在资源分配与干旱适应之间的功能权衡。从生理机制上看,高 LMA 和 LDMC 通常对应叶片的形态解剖特征,如较厚的细胞壁和较高的细胞密度^[29-30]。Zhu 等^[12]对热带森林物种的研究表明, Ψ_{tp} 与 LMA、LDMC 呈显著正相关,即结构投资更高的叶片往往具有更负的 Ψ_{tp} ,表明其能在更低水势下维持细胞膨压,这与细胞壁的机械支撑和细胞内溶质积累能

力密切相关。从功能生态学角度看,高 LMA 和 LDMC 的叶片通过 2 种途径增强抗旱性:一方面,厚壁细胞和致密的组织架构可减少水分丧失速率。Han 等^[31]认为泰国热带森林乔木的 LD 显著高于藤本植物,干季条件下,乔木的叶片干重损失率也显著低于藤本,表明乔木叶片在干旱胁迫下能更持久维持高含水量、减少干物质损伤,水分丧失速率显

著低于藤本, 与其更强的抗旱性匹配, 这可能归因于树木叶片中更高的木质素和纤维素含量, 这些成分通过增强细胞壁刚性减少细胞失水时的损伤^[9]。另一方面, 叶片干物质的积累能提升组织的机械抗性, 降低叶片在干旱胁迫下的萎蔫风险。在热带森林树种叶片功能适应研究中, Brodribb 等^[32]认为叶片结构投资的增加可维持干旱条件下的气孔开放, 从而在干旱时持续进行光合作用, 这与高 LMA 叶片中更发达的维管束系统有关, 其能通过提升水分运输效率维持蒸腾, 形成叶片结构和功能的协同适应。Choong 等^[33]对 42 种热带森林树种的分析表明, 叶片断裂韧性与硬叶化指数显著正相关, 且叶脉密度高、维管束鞘纤维束延伸发达的树种叶片韧性更强, 直接表明叶片结构对干旱耐受与机械抗性的调控作用; Kenzo 等^[34]针对 103 种热带雨林树种的研究, 则揭示维管束鞘延伸与高 LMA 可共同优化叶片水力安全与机械支撑能力, 使其在高光强及潜在干旱胁迫下兼顾抗旱性与抗风折能力, 明确了热带树种水力与叶片韧性的耦合适应策略。

叶片机械抗性与结构性状的关联, 反映了植物机械防御策略在形态结构上的具体表达, 通常通过增加细胞壁厚度、叶片厚度及 LMA 等实现^[8]。具体而言, 叶片通过增加木质素、纤维素积累及细胞致密排列提升其机械抗性, LMA 每增加 10%, 可使叶片断裂力提升 12%~15%, 这与厚壁细胞形成的支撑网络直接相关^[8,35]。此外, 叶片构建成本的增加也能显著增强其机械抗性, 能有效抵御生物与非生物胁迫^[36-38], 而脉网分布、表皮结构及角质层等解剖特征也通过影响组织致密性调节生物力学强度^[30,40]。尽管上述结构投资会增加碳构建成本, 但通过延长叶片寿命、降低逆境损伤风险, 植物在资源受限的生境中形成了一种适应性权衡^[35]。

同时, 本研究结果还表明 Ψ_{tp} 与 LMR 之间存在显著的共变协作关系, 进一步分析表明 Ψ_{tp} 、LMR 均与叶片结构性状(LMA、LDMC)紧密关联, 揭示叶片的结构投资是驱动两者共变的核心因素。这与 Wright 等^[10]提出的“叶片经济型谱”理论一致, 高 LMA 的叶片通过增加细胞壁木质素积累同步增强抗旱性与机械抗性。Méndez-Alonzo 等^[40]对地中海灌木的研究亦证实, 叶片密度同时调控叶片的干旱耐受和机械抗性^[14]。细胞壁厚度与主脉密度通过优化水力安全与机械支撑实现功能耦合。综上, 叶片结构特性通过调控细胞壁刚性与细胞渗透压, 成为

协调干旱耐受与机械抗性共变的关键枢纽。

本研究中, Ψ_{tp} 、 Ψ_{O} 和 LMR 均无显著系统发育信号。植物通过增加 LMA 来提升干旱耐受能力与机械抗性, 体现了环境压力下的功能趋同, 在环境压力相似的情况下, 不同树种仍呈现性状与策略分异, 主要源于遗传背景、微生境异质性及生物互作的综合作用, 即使在系统发育信号较弱时, 这些因素仍可驱动趋异进化^[41-42]。值得注意的是, 叶片结构性状与干旱耐受、机械抗性的显著关联不受系统发育信号影响, 进一步佐证了环境选择的主导作用。西双版纳热带季节雨林地处热带北缘, 每年有长达半年以上的干季, 季节性干旱成为该地区热带季节雨林树种生态策略最重要的选择压力^[43]。叶片的干旱耐受和机械抗性的趋同适应可能源于“生态适应优先于系统发育保守”的模式^[44-45], 表现出热带季节雨林树种应对干旱与机械损伤双重胁迫的适应性策略, 以达到碳收益与抗逆需求的平衡。在林业管理指导方面, 对于易发生干旱等环境胁迫和生态退化的区域, 在生态恢复树种选择方面, 应优先挑选那些叶片干旱耐受性状和机械抗性表现良好的树种。在森林规划时, 可以充分考量不同树种在干旱耐受和机械抗性上的差异, 进行合理布局, 将耐旱性强且机械抗性高的树种种植在干旱风险较大的区域, 如山顶、山脊等易缺水地段; 而对于水分条件相对较好的区域, 则可适当配置对水分需求稍高、但其他生态价值突出的树种, 以此提高森林生态系统的整体稳定性与抗干扰能力。同时, 在森林抚育过程中, 可针对不同树种的特性采取相应措施。对于通过增加 LMA 来提升抗性的树种, 要注重保护其叶片生长环境, 避免过度干扰导致叶片结构受损, 进而影响其干旱耐受和机械抗性性能。此外, 该研究也为森林树种的引种提供了关键理论依据。在从其他地区引入树种时, 需对比当地与引入地的环境压力, 分析拟引入树种的叶片干旱耐受和机械抗性性状, 判断其是否能适应西双版纳的季节性干旱环境, 防止因盲目引种导致树种难以存活或生长不良。未来还可深入探讨树木在不同生境中的性状进化轨迹, 进一步揭示系统发育与生态适应的交互作用在植物干旱耐受和机械支撑方面的贡献, 从而为林业管理的长期规划与科学决策持续提供坚实的理论支撑。

本研究测定了西双版纳热带季节雨林优势树种叶片的形态结构、水力性状与机械抗性, 并分析

了这些性状的系统发育信号及其关联进化。结果表明, 叶片功能性状的变异主要受季节性干旱的选择压力驱动, 未表现出显著的系统发育保守性。同时, 叶片的干旱耐受性和机械抗性之间存在显著的协同关系, 且这种协同关系受到叶片结构投资性状的调控。本研究揭示了热带季节雨林树种叶片抗旱性与机械抗性之间的协同进化机制及其内在驱动因素, 不仅为理解该地区植物的生态适应性策略提供了重要的理论依据, 也为预测气候变化背景下该地区森林群落的动态变化提供了关键科学支撑。

参考文献

- [1] DAI A G. Increasing drought under global warming in observations and models [J]. *Nat Climate Chang*, 2013, 3(1): 52–58. doi: 10.1038/nclimate1633.
- [2] ALLEN C D, MACALADY A K, CHENCHOUNI H, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests [J]. *For Ecol Manag*, 2010, 259(4): 660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001.
- [3] CHAVES M M, FLEXAS J, PINHEIRO C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell [J]. *Ann Bot*, 2009, 103(4): 551–560. doi: 10.1093/aob/mcn125.
- [4] CHENG L, LI Y L, NING Z Y, et al. Response mechanisms of woody plants to drought stress: A review based on plant hydraulic traits [J]. *Acta Ecol Sin*, 2024, 44(7): 2688–2705. [程莉, 李玉霖, 宁志英, 等. 木本植物应对干旱胁迫的响应机制: 基于水力学性状视角 [J]. *生态学报*, 2024, 44(7): 2688–2705. doi: 10.20103/j.stxb.202305201065.]
- [5] MARÉCHAUX I, BARTLETT M K, SACK L, et al. Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest [J]. *Funct Ecol*, 2015, 29(10): 1268–1277. doi: 10.1111/1365-2435.12452.
- [6] MEINZER F C, MCCULLOH K A, LACHENBRUCH B, et al. The blind men and the elephant: The impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency [J]. *Oecologia*, 2010, 164(2): 287–296. doi.org/10.1007/s00442-010-1734-x.
- [7] JIN Y, WANG C K. Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, 39(10): 1021–1032. [金鹰, 王传宽. 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2015, 39(10): 1021–1032. doi: 10.17521/cjpe.2015.0099.]
- [8] ONODA Y, WESTOBY M, ADLER P B, et al. Global patterns of leaf mechanical properties [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(3): 301–312. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01582.x.
- [9] BARTLETT M K, SCOFFONI C, SACK L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis [J]. *Ecol Lett*, 2012, 15(5): 393–405. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x.
- [10] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827. doi: 10.1038/nature02403.
- [11] NADAL M, CLEMENTE-MORENO M J, PERERA-CASTRO A V, et al. Incorporating pressure-volume traits into the leaf economics spectrum [J]. *Ecol Lett*, 2023, 26(4): 549–562. doi: 10.1111/ele.14176.
- [12] ZHU S D, CHEN Y J, YE Q, et al. Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics traits [J]. *Tree Phys*, 2018, 38(5): 658–663. doi: 10.1093/treephys/tpy013.
- [13] WANG Y Q, NI M Y, ZENG W H, et al. Co-ordination between leaf biomechanical resistance and hydraulic safety across 30 sub-tropical woody species [J]. *Ann Bot*, 2021, 128(2): 183–191. doi: 10.1093/aob/mcab055.
- [14] MÉNDEZ-ALONZO R, EWERS F W, JACOBSEN A L, et al. Covariation between leaf hydraulics and biomechanics is driven by leaf density in Mediterranean shrubs [J]. *Trees*, 2019, 33(2): 507–519. doi: 10.1007/s00468-018-1796-7.
- [15] ACKERLY D D, DUDLEY S A, SULTAN S E, et al. The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions [J]. *Bioscience*, 2000, 50(11): 979–995. doi: 10.1641/0006-3568(2000)050[0979:TEOPET]2.0.CO;2.
- [16] SANCHEZ-MARTINEZ P, MARTÍNEZ-VILALTA J, DEXTER K G, et al. Adaptation and coordinated evolution of plant hydraulic traits [J]. *Ecol Lett*, 2020, 23(11): 1599–1610. doi: 10.1111/ele.13584.
- [17] WRIGHT I J, ACKERLY D D, BONGERS F, et al. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests [J]. *Ann Bot*, 2007, 99(5): 1003–1015. doi: 10.1093/aob/mcl066.
- [18] PAN Y D, BIRDSEY R A, FANG J Y, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests [J]. *Science*, 2011, 333(6045): 988–993. doi: 10.1126/science.1201609.
- [19] SULLIVAN M J P, LEWIS S L, AFFUM-BAFFOE K, et al. Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests [J]. *Science*, 2020, 368(6493): 869–874. doi: 10.1126/science.aaw7578.
- [20] BENAYAS J M R, NEWTON A C, DIAZ A, et al. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: A meta-analysis [J]. *Science*, 2009, 325(5944): 1121–1124. doi: 10.1126/science.1172460.
- [21] ZHANG S B, WEN G J, QU Y Y, et al. Trade-offs between xylem hydraulic efficiency and mechanical strength in Chinese evergreen and deciduous savanna species [J]. *Tree Phys*, 2022, 42(7): 1337–1349. doi: 10.1093/treephys/tpac017.
- [22] LAN G Y, HU Y H, CAO M, et al. Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: Species compositions and spatial distribution patterns [J]. *J Plant Ecol*, 2008, 32(2): 287–298. [兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 等. 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 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(2): 287–298. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.02.006.]
- [23] ZHU H, WANG H, LI B G, et al. Research on the tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, south Yunnan [J]. Guihaia, 1998(4): 58–71. [朱华, 王洪, 李保贵, 等. 西双版纳热带季节雨林的植物群落结构 [J]. 广西植物, 1998(4): 58–71.]
- [24] HU Y H, CAO M, LIN L X. Dynamics of tree species composition and community structure of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, southwest China [J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30(4): 949–957. [胡跃华, 曹敏, 林露湘. 西双版纳热带季节雨林的树种组成和群落结构动态 [J]. 生态学报, 2010, 30(4): 949–957. doi: 10.20103/j.stxb.2010.04.013.]
- [25] ONODA Y, SCHIEVING F, ANTEN N P R. Effects of light and nutrient availability on leaf mechanical properties of *Plantago major*: A conceptual approach [J]. Ann Bot, 2008, 101(5): 727–736. doi: 10.1093/aob/mcn013.
- [26] JIN Y, QIAN H. V. PhyloMaker2: An updated and enlarged R package that can generate very large phylogenies for vascular plants [J]. Plant Divers, 2022, 44(4): 335–339. doi: 10.1016/j.pld.2022.05.005.
- [27] SMITH S A, BROWN J W. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny [J]. Am J Bot, 2018, 105(3): 302–314. doi: 10.1002/ajb2.1019.
- [28] BLOMBERG S P, GARLAND T JR. Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods [J]. J Evol Biol, 2002, 15(6): 899–910. doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x.
- [29] DING Y T, ZHANG Y X, ZHENG Q S, et al. Pressure–volume curves: Revisiting the impact of negative turgor during cell collapse by literature review and simulations of cell micromechanics [J]. New Phytol, 2014, 203(2): 378–387. doi: 10.1111/nph.12829.
- [30] ONODA Y, WRIGHT I J, EVANS J R, et al. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum [J]. New Phytol, 2017, 214(4): 1447–1463. doi: 10.1111/nph.14496.
- [31] HAN L, TINPRABAT P, MAENPUEN P, et al. Lianas exhibit lower leaf drought resistance than trees in both tropical dry and wet forests in Thailand [J]. Flora, 2025, 327: 152730. doi: 10.1016/j.flora.2025.152730.
- [32] BRODRIBB T J, SKELTON R P, MCADAM S A M, et al. Visual quantification of embolism reveals leaf vulnerability to hydraulic failure [J]. New Phytol, 2016, 209(4): 1403–1409. doi: 10.1111/nph.13846.
- [33] CHOONG M F, LUCAS P W, ONG J S Y, et al. Leaf fracture toughness and sclerophylly: Their correlations and ecological implications [J]. New Phytol, 1992, 121(4): 597–610. doi: 10.1111/j.1469-8137.1992.tb01131.x.
- [34] KENZO T, MOHAMAD M, ICHIE T. Leaf toughness increases with tree height and is associated with internal leaf structure and photosynthetic traits in a tropical rain forest [J]. Front For Glob Change, 2022, 5: 1002472. doi.org/10.3389/ffgc.2022.1002472.
- [35] WRIGHT I J, CANNON K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora [J]. Funct Ecol, 2001, 15(3): 351–359. doi: 10.1046/j.1365-2435.2001.00522.x.
- [36] READ J, STOKES A. Plant biomechanics in an ecological context [J]. Am J Bot, 2006, 93(10): 1546–1565. doi: 10.3732/ajb.93.10.1546.
- [37] MENG Y Y, XIANG W, WEN Y, et al. Correlations between leaf economics, mechanical resistance and drought tolerance across 41 cycad species [J]. Ann Bot, 2022, 130(3): 345–354. doi: 10.1093/aob/mcab146.
- [38] WEI Y, LIU H, HE P C, et al. Coordination between leaf construction cost and mechanical resistance of dominant woody species in subtropical forests at different successional stages [J]. J Trop Subtrop Bot, 2022, 30(4): 483–491. [韦伊, 刘慧, 贺鹏程, 等. 南亚热带不同演替阶段森林优势树种叶片构建成本与机械抗性的协同关系 [J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(4): 483–491. doi: 10.11926/jtsb.4502.]
- [39] PEETERS P J, SANSON G, READ J. Leaf biomechanical properties and the densities of herbivorous insect guilds [J]. Funct Ecol, 2007, 21(2): 246–255. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01223.x.
- [40] XIE L L, ZHANG X L, YU D P, et al. Research progress in the coordination between leaf mechanical structure and drought tolerance [J]. Acta Ecol Sin, 2025, 45(4): 1539–1548. [谢路路, 张秀龙, 于大炮, 等. 植物叶片机械强度与抗旱性耦合机制研究进展 [J]. 生态学报, 2025, 45(4): 1539–1548. doi: 10.20103/j.stxb.202404230912.]
- [41] HE Y Y, JUNKER R R, XIAO J H, et al. Genetic and environmental drivers of intraspecific variation in foliar metabolites in a tropical tree community [J]. New Phytol, 2025, 246(6): 2551–2564. doi: 10.1111/nph.70146.
- [42] XU W Q, REN C Q, ZHANG X Y, et al. Genome sequences and population genomics reveal climatic adaptation and genomic divergence between two closely related sweetgum species [J]. Plant J, 2024, 118(5): 1372–1387. doi: 10.1111/tpj.16675.
- [43] FU P L, JIANG Y J, WANG A Y, et al. 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 [J]. Ann Bot, 2012, 110(1): 189–199. doi: 10.1093/aob/mcs092.
- [44] LIU H, YE Q, SIMPSON K J, et al. Can evolutionary history predict plant plastic responses to climate change? [J]. New Phytol, 2022, 235(3): 1260–1271. doi: 10.1111/nph.18194.
- [45] XU G Q, KANDLIKAR G S, VAZ M C. Evolutionary lability underlies drought adaptation of Australian shrubs along aridity gradients [J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 949531. doi: 10.3389/fpls.2022.949531.