广西植物 Guihaia Jan. 2026, 46(1): 137-149 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202411047

蒋惠中, 吴虹佳, 王阳艳, 等, 2026. 珍稀濒危树种坡垒不同径级个体枝叶性状的变异性研究 [J]. 广西植物, 46(1): 137-149.

JIANG H Z, WU H J, WANG Y Y, et al., 2026. Variation in branch and leaf traits among different diameter classes of the rare and endangered tree species *Hopea hainanensis* [J]. Guihaia, 46(1): 137-149.

珍稀濒危树种坡垒不同径级个体枝叶性状的变异性研究

蒋惠中[1], 吴虹佳[1], 王阳艳[1], 张 军[1], 张 辉[2], 张子婧[2], 朱师丹[1*]

(1. 广西大学 林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 广西高校亚热带人工林培育与利用重点实验室, 南宁 530004; 2. 海南大学 热带农林学院, 海口 570228)

摘 要: 坡垒(*Hopea hainanensis*)是国家一级保护植物,其枝叶功能性状及其种内变异被广泛用于分析植物的环境适应性,了解该种不同生长阶段的适应策略对制定迁地保护措施至关重要。然而,关于坡垒功能性状的相关研究比较少见。为探究坡垒不同径级枝叶结构的适应性,该研究选择不同时期种植在海南兴隆热带花园的坡垒个体(胸径 1~17 cm),测定其冠层枝条木质部结构性状(导管腔比例、导管壁比例、轴向薄壁组织比例、射线组织比例、纤维组织比例、导管密度、导管壁加固系数)、水力性状(水力导管直径、理论导水率)、叶片形态解剖特征(叶片各组织厚度、比叶面积)和机械抗性,并采用 Pearson 相关性分析和主成分分析探讨性状与径级之间以及枝叶性状之间的相关关系。结果表明:(1)随着径级增大,单位枝条木质部横切面的导管腔比例和导管壁比例以及木质部薄壁组织比例、水力导管直径、理论导水率均显著增加,而纤维组织比例、导管密度、导管壁加固系数却显著降低。(2)叶片各组织(表皮、角质层、叶肉组织)厚度和机械抗性随着径级的增大而显著增加。(3)在个体水平上,枝条木质部水分运输能力与叶片厚度呈显著正相关。综上认为,坡垒大径级个体通过调整枝条木质部结构以增强水分运输能力,同时增加叶片厚度减少蒸腾耗水,枝叶结构的协同有利于维持水分平衡。该研究结果揭示了坡垒个体冠层枝叶结构随着径级增大(蒸腾需水、光照强度、水汽压亏缺增加)的适应性变化规律,为该种的保护与栽培管理提供了理论依据。

关键词: 木质部组织, 水分运输, 叶片厚度, 机械抗性, 种内变异

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2026)01-0137-13

Variation in branch and leaf traits among different diameter classes of the rare and endangered tree species *Hopea hainanensis*

JIANG Huizhong[1], WU Hongjia[1], WANG Yangyan[1], ZHANG Jun[1], ZHANG Hui[2], ZHANG Zijing[2], ZHU Shidan[1*]

(1. *Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Key Laboratory of Subtropical Artificial Forest Cultivation and Utilization of Guangxi Higher Education Institutions, College of Forestry, Guangxi University*, Nanning 530004, China;

收稿日期: 2025-07-12 **接受日期:** 2025-10-11

基金项目: 广西自然科学基金(2023GXNSFFA026008); 广西研究生教育创新计划项目(YCBZ2024057)。

第一作者: 蒋惠中(2000—),硕士研究生,研究方向为植物生理生态,(E-mail)13878966329@163.com。

*通信作者: 朱师丹,博士,教授,研究方向为植物生理生态,(E-mail)zhushidan@gxu.edu.cn。

2. *Institute of Tropical Agriculture and Forestry*, *Hainan University*, Haikou 570228, China)

Abstract: *Hopea hainanensis* is a national first-class protected plant species in China. Functional traits of branches and leaves and their intraspecific variation are widely used to analyze plants' environmental adaptability. Understanding its adaptive strategies across different growth stages is critical for formulating effective *ex situ* conservation measures. However, research on the functional traits of *H. hainanensis* remains scarce. To investigate the adaptability of branch and leaf structures at different diameter classes in *H. hainanensis*, in this study, we selected individuals planted at different time in the Xinglong Tropical Garden, Hainan, China, with diameter at breast height (DBH ranged from 1 cm to 17 cm), and measured canopy branch xylem structural traits (vessel lumen proportion, vessel wall proportion, axial parenchyma proportion, ray parenchyma proportion, fiber proportion, vessel density, vessel wall reinforcement coefficient), hydraulic traits (hydraulic vessel diameter, theoretical hydraulic conductivity), leaf morphological and anatomical traits (thickness of leaf tissues and specific leaf area), and mechanical resistance. Pearson correlation analysis and principal component analysis were used to explore the correlation between traits and diameter classes, as well as among branch and leaf traits. The results were as follows: (1) As the DBH increased, the proportion of vessel lumen and wall, and parenchyma cell per branch xylem cross-section area, hydraulically-weighted vessel diameter, and theoretical hydraulic conductivity significantly increased, while the fiber tissue proportion, vessel density, and vessel wall reinforcement coefficient significantly decreased. (2) The thickness of individual leaf tissues (epidermis, cuticle, and mesophyll) and the mechanical resistance of the leaf blade increased significantly with DBH. (3) At the individual level, the branch hydraulic efficiency was positively correlated with leaf tissue thickness. In conclusion, large diameter individuals of *H. hainanensis* enhance their xylem hydraulic capacity by adjusting branch xylem structure, while increacing leaf thickness to reduce transpirational water loss. The structural coordination between branch and leaf could maintain water balance. The results reveal the adaptive adjustment of branch and leaf structure with increasing DBH (corresponding to increasing transpirational water demand, light intensity, and vapor pressure deficit) in *H. hainanensis*, thus offering valuable implications for the species' conservation and cultivation.

Key words: xylem tissue, water transport, leaf thickness, mechanical resistance, intraspecific variation

植物的功能性状是植物在长期对环境的适应进化过程中形成的核心属性,能够影响植物对环境的耐受度,进而决定植物的生存、繁殖与分布(Díaz & Cabido, 2001; Bakker et al., 2011)。叶片经济学谱系表征植物以资源投资-收益权衡为基础的一类功能性状,比叶面积较大的植物具有较高的光合速率(Pan et al., 2020),但机械抗性较低,易遭受非生物因素(如强风)和生物因素(如虫食)造成的机械损伤(Enrico et al., 2016; 韦伊等, 2022)。木材经济学谱系表明,拥有较高木质部导水率(导管密度和管腔直径较大)的树种能够更高效地进行水分传输,从而支持更快的生长速度及更高的生产力(Eller et al., 2017),但会降低木质部栓塞抗性、薄壁组织的储存以及纤维组织的支撑功能(倪鸣源等,2021; Aguirre et al., 2024)。植物不同器官之间也呈现协同或权衡关系,能够优化资源利用效率,减少环境变化带来的不利影响(Westoby et al., 2002)。因此,综合分析枝叶性状及其相关关系能更全面地了解植物的适应策略(Alon et al., 2024)。

前期观点认为植物性状的种间变异程度显著超过种内变异(Díaz et al., 2004);关于植物枝叶功能性状的研究集中在种间变异上,主要用于比较不同物种或功能群的生态策略(Standen & Baltzer, 2023; Ferrara et al., 2024)。然而,Albert 等(2010)研究表明,植物功能性状变异中约有 30%源自种内差异。在分析欧洲干燥草原 5 种共生植物的 14 种功能性状时,有 9 种性状的种内变异性超过了种间变异水平,表明种内变异是塑造植物群落结构和动态的关键因素之一(Tautenhahn et al., 2019)。近年来的研究还广泛揭示了植物枝叶性状间同样具有显著的种内变异性,并在植物响应环境变化方面发挥关键作用(Xu et al., 2020; Zhao et al., 2022)。例如,通过分析胡杨(*Populus euphratica*)不同径级个体的枝叶形态数量性状发现,随着径级增大,叶片

数量逐渐减少，而枝条粗度却呈现增加趋势，能够更大效率地为叶片提供水分和矿质元素（翟军团等，2023）。随着水分可利用性的下降，白榆（*Ulmus pumila*）叶面积和木质部导管直径均显著降低，枝叶相关性状的协同变化能提高该种的干旱适应性（赵宇航等，2023）。因此，对枝叶性状的种内变异性研究有助于理解植物的生态位宽度及其对环境变化的响应（Siefert et al.，2015；Lu et al.，2024）。

坡垒（*Hopea hainanensis*）属于龙脑香科坡垒属的高大乔木，是热带雨林的标志性物种之一，具有重要的经济价值和生态价值（肖云学等，2023）。然而，由于严重的盗伐行为，野生坡垒数量已急剧下降，因此在热带雨林中已变为罕见种（张丽等，2019）。为有效保护这一濒危树种，开展迁地种植保护已成为当前的重要保育措施。目前，针对坡垒的研究包括种群多样性（何巧萍等，2024）、物候特征（黄仕训等，2008），以及种子萌发（陈侯鑫等，2015）等方面，相关结果为坡垒的保护提供了重要参考。但是，关于该种枝叶功能性状及其种内变异性方面的研究尚未见报道。为进一步了解坡垒不同生长阶段的适应策略，本文以海南兴隆热带花园坡垒不同径级个体（种植年限不同）为研究对象，制作冠层枝木质部和叶横切切片，测定木质部各解剖特征、水力性状以及叶片各组织厚度，同时测定比叶面积和机械抗性，并利用 Pearson 相关性分析与主成分分析揭示坡垒不同径级枝叶的适应性特征，以期通过系统分析坡垒枝叶功能性状在不同生长阶段的种内变异特征，为该种的迁地保护措施提供理论依据。本研究拟探讨：（1）坡垒枝叶性状如何适应径级变化；（2）坡垒枝叶功能性状的相关性。

1　材料与方法

1.1 地理概况

研究样地位于海南岛东部的万宁市兴隆热带花园（110°13′07″E、18°01′30″N），该地年平均气温 24.4 ℃，最冷月（1 月）的平均气温 18.7 ℃，最高气温 38.8 ℃，夏季常发生高温胁迫事件（黄红英等，2009；刘宇等，2018）。年平均降水量2 141.4 mm，12 月至次年 3 月为旱季，旱季降水量占全年降水量的 10%～30%（刘建波等，2009）。该花园土壤主要由花岗岩砖红壤及少数花岗岩赤红壤组成，土壤全氮含量和全磷含量的平均值分别为 2.80 g · kg^{-1} 和 0.16 g · kg^{-1}，pH 值 4.9（赖齐贤，2001）。

1.2 实验材料

海南兴隆热带花园由郑文泰先生于 1992 年创建，目的是开展热带雨林植被恢复。园内树种选种及补种主要参考热带雨林群落结构与演替过程，优先选用龙脑香科乔木种（陈曦和潘鄱，2007）。2022 年调查结果显示，现存坡垒个体胸径为 1～17 cm，树高为 1.5～9.0 m。在人工恢复群落中，大径级坡垒个体占据冠层，群落冠层郁闭度约为 0.6。雨季时，按胸径差异选取 33 株健康个体进行采样，使用自制最长可达 17 m 的可伸缩高枝剪，从每株冠层采集 1 根带叶健康阳生枝条带回实验室测定枝叶性状（表 1）。

1.3 测定方法

1.3.1 枝条解剖性状测定　从每根枝条上剪取长度为 5 cm 的枝段（直径 5～10 mm）作为解剖样品，编号后放入装有 FAA 固定液的样本管中，冷藏至软化。将软化后的样品采用石蜡切片法进行永久切片，自然风干后使用光学显微镜（Leica，DM 3000 LED，Germany）分别在 20×和 40×视野下随机拍摄 3 张图片。利用 ImageJ 软件（v.1.52n）对图片进行分析处理，得出以下指标：导管腔比例、导管壁比例、轴向薄壁组织比例、射线组织比例、纤维组织比例（图 1），并计算导管密度（Perez-Harguindeguy et al.，2013）、导管壁加固系数（Hacke et al.，2001）。根据木质部导管结构特征进一步计算以下水力学参数。

参照 Tyree 和 Zimmermann（2002）的方法计算水力导管直径（D_h）和理论导水率（K_t），公式如下：

$$D_h = \sqrt[4]{\frac{\sum_{i=1}^{n} b_i^4}{n}}\ ;$$

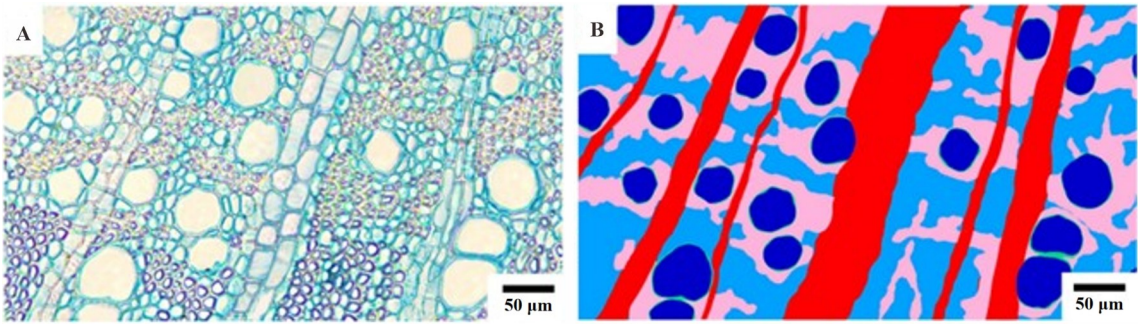
$$K_t = \frac{\rho\pi}{128\eta} \times Vd \times {D_h}^4 。$$

式中：b_i 表示单个导管中长短轴直径的平均值；n 表示导管数量；Vd 表示导管密度；D_h 表示水力导管直径；ρ 表示 20 ℃下水的密度（998.2 kg · m^{-3}）；η 表示 20 ℃下水的黏度（1.002 × 10^{-9} MPa · s）。

表 1 本研究测定的枝叶性状及其生态学意义

Table 1 Branch and leaf traits measured in this study and their ecological significance

性状 Trait	缩写 Abbreviation	单位 Unit	生态学意义 Ecological significance
导管腔比例 Vessel lumen proportion	Vs	%	导管腔总面积占单位边材横截面积的比例,与水分运输有关 Proportion of the total area of vessel lumina to the unit cross-sectional area of sapwood is related to water transport
导管壁比例 Vessel wall proportion	Vwf	%	导管壁总面积占单位边材横截面积的比例,与机械支持和抗性有关 Proportion of the total area of vessel walls to the unit cross-sectional area of sapwood is associated with mechanical support and resistance
导管密度 Vessel density	Vd	No. · mm^{-2}	单位视野内导管数量,与水分运输能力有关 Number of vessels per unit viewing area is related to water transport capacity
轴向薄壁组织比例 Axial parenchyma proportion	Apf	%	轴向薄壁组织占单位边材横截面积的比例,与储存能力有关 Proportion of axial parenchyma to the unit cross-sectional area of sapwood is associated with storage capacity
射线组织比例 Ray parenchyma proportion	Rpf	%	射线组织占单位边材横截面积的比例,与横向物质传输和储存能力有关 Proportion of ray tissue to the unit cross-sectional area of sapwood is related to radial transport and storage capacity
纤维组织比例 Fiber proportion	Fb	%	纤维组织占单位边材横截面积的比例,与机械支持有关 Proportion of fiber tissue to the unit cross-sectional area of sapwood is associated with mechanical support
水力导管直径 Hydraulic vessel diameter	D_h	μm	单位视野内的导管直径的加权平均值,与水分运输有关 Weighted average of vessel diameters per unit viewing area is associated with water transport efficiency
导管壁加固系数 Vessel wall reinforcement coefficient	t/b	–	导管壁厚度(t)与导管腔大小(b)的比值,与抗栓塞能力有关 Ratio of vessel wall thickness (t) to vessel lumen diameter (b) is associated with embolism resistance
理论导水率 Theoretical hydraulic conductivity	K_t	kg · m^{-1} · s^{-1} · MPa^{-1}	木质部理论水分运输能力 Theoretical water transport capacity of xylem
叶片厚度 Leaf thickness	LT	μm	叶片各组织厚度之和,与抗性有关 Sum of thicknesses of all leaf tissue layers is associated with stress resistance
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	PT	μm	位于上表皮之下的绿色同化组织,与光能的吸收利用有关 Green assimilatory tissue located beneath the upper epidermis is associated with light energy absorption and utilization
海绵组织厚度 Spongy tissue thickness	ST	μm	栅栏组织和下表皮之间的绿色同化组织,与光合能力和气体交换有关 Green assimilatory tissue located between the palisade tissue and lower epidermis is associated with photosynthetic capacity and gas exchange
栅栏组织厚度/海绵组织厚度 Palisade tissue thickness / Spongy tissue thickness	PT/ST	–	栅栏组织与海绵组织厚度的比值,与光合能力有关 Ratio of palisade tissue thickness to spongy tissue thickness is correlated with photosynthetic performance
比叶面积 Specific leaf area	SLA	cm^2 · g^{-1}	与叶片构建成本和光合速率有关 It is associated with leaf construction cost and photosynthetic rate
叶片穿刺力 Leaf punching force	F_p	kN · m^{-1}	表征叶片机械抗性 It denotes leaf mechanical strength
上、下表皮的厚度 Upper epidemis thickness, lower epidemis thickness	UET、LET	μm	表皮细胞是覆盖叶片最外层的活细胞,主要起保护作用 Epidermis cells are living cells covering the outermost layer of leaves, primarily acting as a protective barrier
上、下角质层的厚度 Upper cuticle thickness, lower cuticle thickness	UCT、LCT	μm	角质层是覆盖在表皮细胞外壁表面的一层非细胞结构,主要起保护作用 Stratum corneum is a non-cellular layer covering the outer surface of epidermis cells, primarily providing protective functions



A. 坡垒木质部染色切片；**B**. 绘制后的木质部组织结构分布图（**深蓝色**. 导管管腔；**绿色**. 导管壁；**粉色**. 薄壁组织；**红色**. 木射线；**浅蓝色**. 纤维组织）。

A. Cross-section of *Hopea hainanensis* xylem stained; **B**. Drawn diagram of the xylem tissue structure distribution (**Dark blue**. Vessel lumen; **Green**. Vessel wall; **Pink**. Parenchyma; **Red**. Xylem ray; **Light blue**. Fiber tissue).

图 1　坡垒木质部（胸径 2 cm）的解剖结构

Fig. 1　Anatomical structure of xylem (DBH=2 cm) in *Hopea hainanensis*

1.3.2 叶片性状测定　对每根枝条选择 3 片健康成熟新鲜叶片，在叶片中部（避开主脉和边缘）位置进行徒手切片，制成临时切片后在 40×的光学显微镜下随机拍摄 3 个视野，用 ImageJ 软件（v.1.52n）对图片进行分析处理，测定叶片厚度和上、下角质层的厚度及上、下表皮的厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度，并进一步计算栅栏组织厚度与海绵组织厚度的比值（PT/ST）（Higuchi et al., 1999）。

采用直径为 0.5 mm 的平端金属棒，用精度为 0.000 1 N 的小型拉力试验机（ZQ-990A-9，广东东莞，中国），以 80 mm · min^{-1} 的测试速度在叶片中上部（避开主脉）进行穿刺。每片叶片重复测定 3 次，仪器所记录的最大力 F_1 与平端金属棒的比值，即为穿刺力（F_p）（Onoda et al., 2011）。

另选 5 片完整的成熟叶片，清除其表面污物，并切除叶柄。采用叶面积测量仪（LI-3000A, LI-COR, Lincoln, USA）测量叶片面积，随后将叶片装入信封中，并置于 70 ℃的恒温烘箱中烘 48 h，最后测量其干重，并计算比叶面积（specific leaf area, SLA）（Gower et al., 1999）。由于部分叶片样品因存放时间过久而无法测定，故个体数量较少。

1.3.3 数据统计分析　利用 Excel 计算各个性状数据的平均值；利用 Pearson 相关性分析检验各性状与胸径之间的相关关系以及枝叶性状之间的相关关系（显著性水平：$P<0.05$）；利用 Origin 2024 安装包中的“Principal Component Analysis v1.50”插件对枝叶性状数据及胸径数据进行主成分分析。所有绘图均由 Origin 2024 完成。

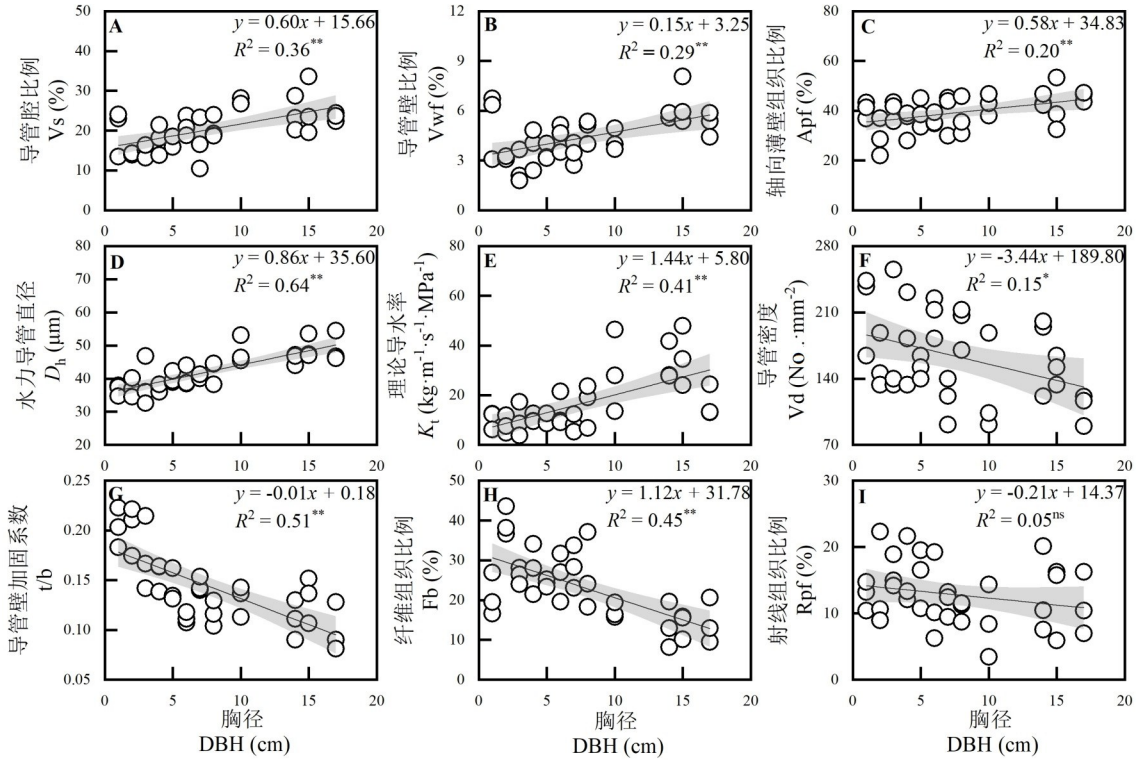
2　结果与分析

2.1 坡垒不同径级枝条木质部解剖结构特征

由图 2 可知，随着坡垒径级的增大，大部分木质部解剖结构特征呈现出一系列显著变化趋势。在导管结构方面，单位横切面积内的导管腔比例、水力导管直径、理论导水率均显著增加（$P<0.05$），而导管密度则显著下降（$P<0.05$）。这说明大径级坡垒倾向于形成数量更少但管径更大的导管。尽管导管壁加固系数显著降低（$P<0.05$），但导管壁厚度却显著增厚（$P<0.05$）。在其他组织构成方面，轴向薄壁组织比例随径级增大而显著上升，而纤维组织比例则显著下降，但射线组织比例与径级之间无显著相关关系（$P>0.05$）。

2.2 坡垒不同径级叶片形态性状特征

由图 3 可知，坡垒叶片总厚度、上、下表皮的厚度、上、下角质层的厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度均与径级呈显著正相关（$P<0.05$），表明随着径级的增加，叶片整体结构趋于增厚。此外，叶片穿刺力与径级呈显著正相关（$P<0.05$），说明大径级个体的叶片结构更加坚韧，具有更强的物理防御功能。然而，比叶面积、栅栏组织厚度/海绵组织厚度的比值与径级之间无显著相关关系（$P>0.05$），表明不同径级大小个体叶片与光获取和光



阴影部分代表 95%的置信区间；** 表示 $P<0.01$；* 表示 $P<0.05$；ns 表示 $P>0.05$。性状缩写见表 1。下同。
Shaded area represents the 95% confidence interval; ** indicates $P<0.01$; * indicates $P<0.05$; ns indicates $P>0.05$. Trait abbreviations are shown in Table 1. The same below.

图 2 胸径与木质部各性状之间的相关关系

Fig. 2 Correlation between diameter at breast height (DBH) and xylem traits

合能力相关的结构性状保持相对稳定。

2.3 坡垒枝叶性状主成分分析与相关性分析

由图 4 可知，第 1 主成分轴和第 2 主成分轴总共解释了 72.9%的变异率。其中，第 1 主成分轴解释了 62.3%的变异，主要与 K_t、LT、PT、ST、F_p 呈正相关，与 Fb、t/b 呈负相关；第 2 主成分轴解释了 10.6%的变异，主要与 Vd、Vwf 呈正相关。DBH 主要与第 1 主成分轴的性状相关，说明个体径级变化主要影响木质部水分运输能力与叶片结构性状。Pearson 相关性分析结果（图 5）发现，坡垒的枝叶性状之间存在明显关联，尤其是 *K*t 与 LT 之间呈显著正相关。

3 讨论

3.1 坡垒不同径级个体木质部结构特征的变异性

随着径级的增加，坡垒枝条木质部导管组织比例和水分运输效率显著增加，这与龙脑香科青梅（*Vatica mangachapoi*）（邢勇，2004）、亚热带杉木（*Cunninghamia lanceolata*）（黄小艳等，2023）的研究结果一致。这表明在湿润的生境中，乔木大径级个体倾向于通过提高水分运输效率以满足更高的蒸腾需求（陈志成等，2017；Trueba et al.，2019）。而与以上结果不同的是，云南元江干热河谷优势乔木厚皮树（*Lannea coromandelica*）的不同径级个体间的枝条导水率无显著性差异（彭晓容等，2024），并且黄土高原半干旱区刺槐（*Robinia pseudoacacia*）的大径级个体甚至表现出更小的导管面积和更低的水分运输效率（刘青等，2023），这是树种大径级个体在相对干旱的生境中需要采取保守的水分运输策略以降低水力风险。本研究发现，随着径级的增加，坡垒木质部薄壁组织比例增大，说明大径级个体的木质部储存能力在提高。值得注意的是，尽管本研究样地位于典型的热带

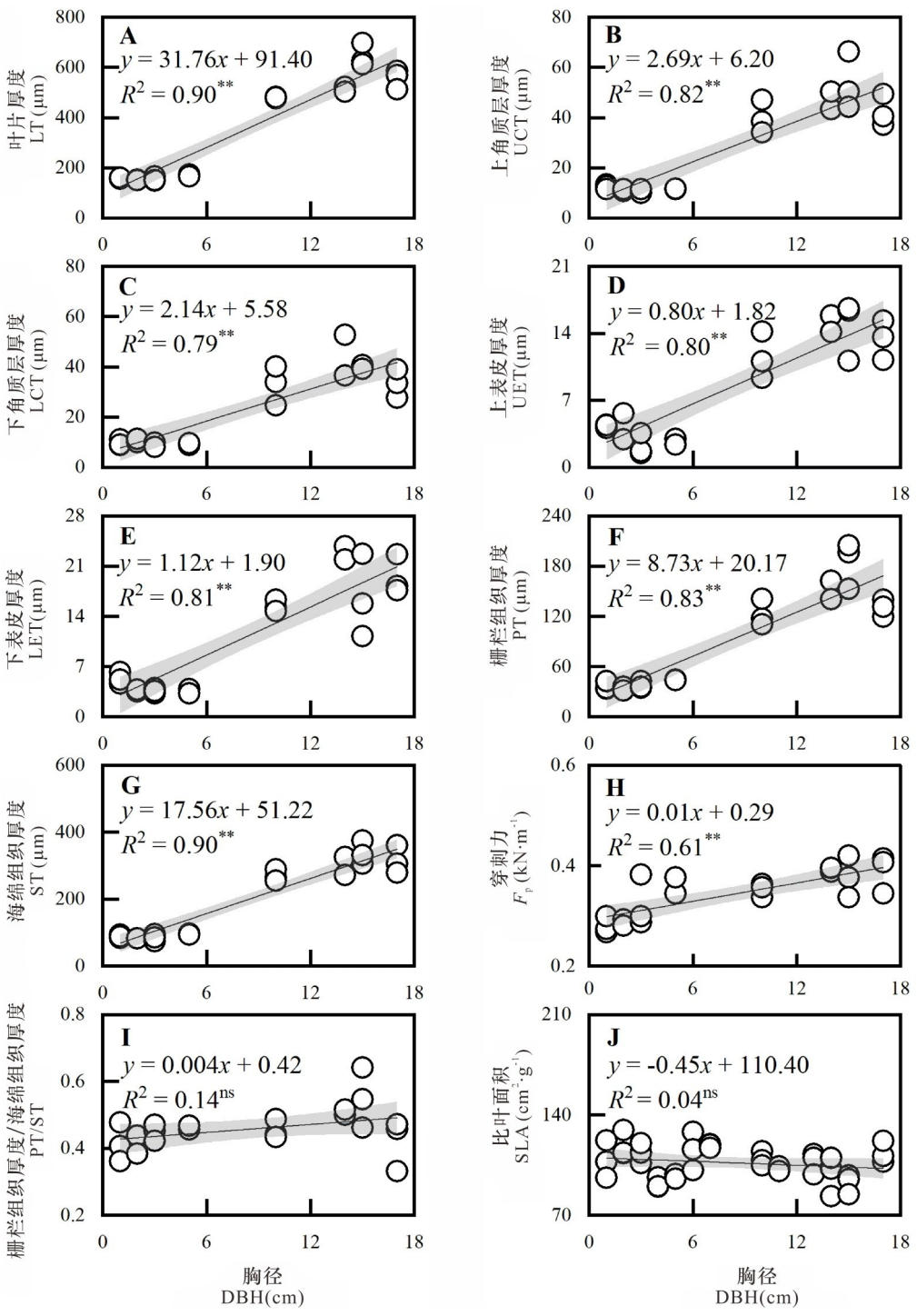


图 3　胸径与叶片各性状之间的相关关系

Fig. 3　Correlation between diameter at breast height (DBH) and various leaf traits

地区,但是会发生季节性干旱,坡垒大径级个体(蒸腾需求高)可能面临潜在的水力风险。遭遇季节性干旱时,木质部薄壁细胞通过释放水分既能在一定程度上减缓坡垒大径级个体的蒸腾耗水压力,也可能通过释放可溶性物质进入导管参与栓塞修复(Secchi et al., 2017; Santiago et al., 2018;

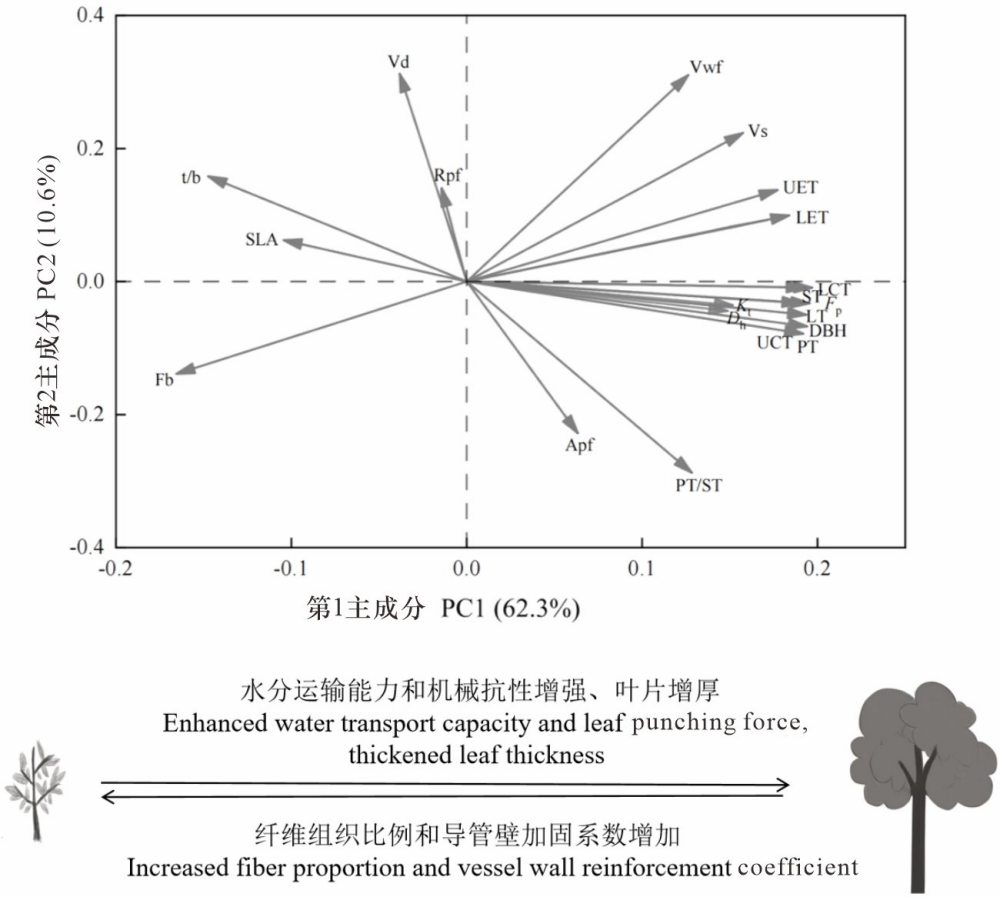


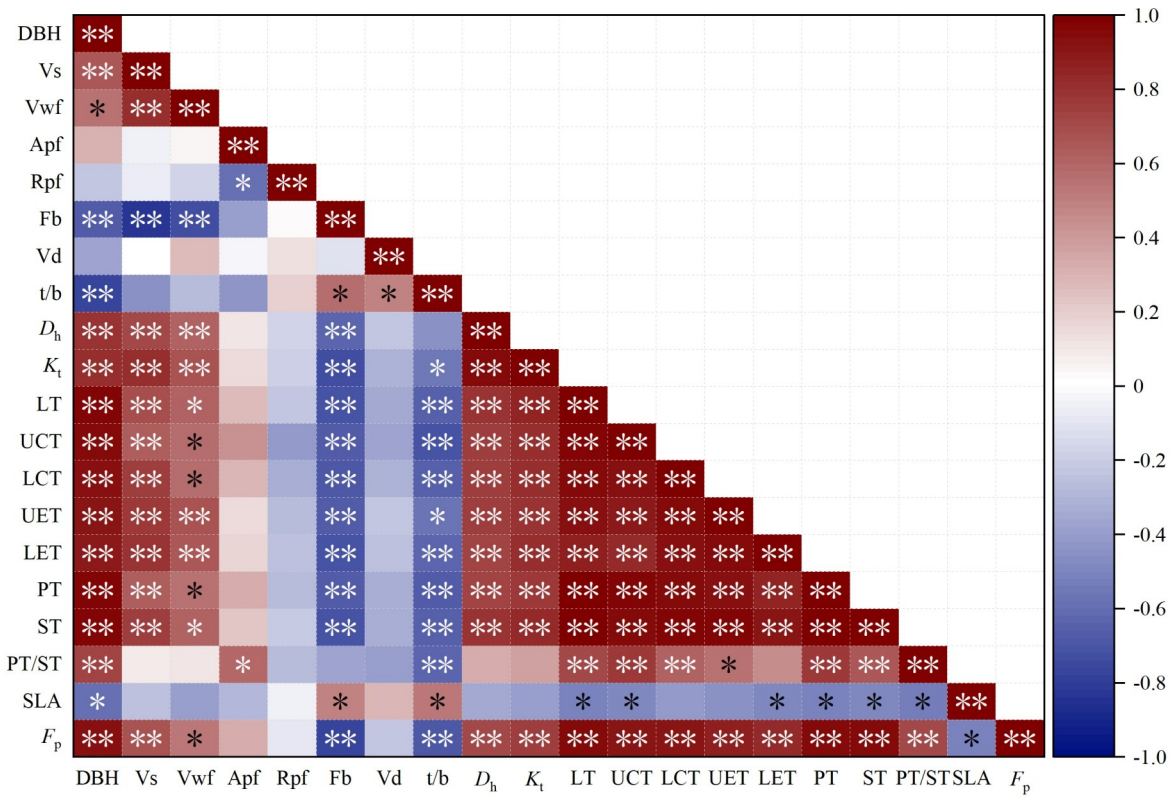
图 4 坡垒不同径级个体的枝叶 20 个功能性状的主成分分析

Fig. 4 Principal component analysis of 20 functional traits of leaves and branches in *Hopea hainanensis* individuals of different diameter classes

Rosner et al., 2019)。由于木质部各组织之间的权衡关系,因此坡垒大径级个体的纤维组织比例显著减少,可能导致机械支撑能力降低。然而,进一步分析发现,坡垒大径级个体木质部导管壁显著增厚,一方面替代纤维组织的机械支持功能,另一方面降低导管在干旱条件下发生坍塌的风险(Jacobsen et al., 2005; Echeverría et al., 2022)。与大径级个体相比,坡垒小树的蒸腾需求较小,这与其较弱的木质部输水和储水能力相匹配。同时,小个体根系较浅,在季节性干旱时期可能遭受一定的水分胁迫,其较强的抗栓塞能力(较高的导管壁加固系数)有助于降低水力失败的风险。

3.2 径级大小与叶片性状的相关性

坡垒的叶片厚度会随着胸径增粗而增厚,这是大径级个体为了防止过度蒸腾失水的结构调整。随着大树冠层叶片所受的水汽压亏缺逐渐增大,较厚的叶片(表皮和角质层也较厚)可增加水汽扩散阻力和表皮阻力,减少较大径级个体冠层叶片水分的过度散失(李群等,2017;何斌等,2020)。同样,通过比较龙脑香科植物望天树(*Parashorea chinensis*)冠层和下层叶片结构的差异发现,冠层顶部叶片变得更小更厚(Jin et al., 2024),进一步佐证了冠层叶片增厚的适应性意义。然而,并非所有树种的叶片厚度都随生长而持续增厚,如 Bin 等(2022)发现亚热带季风常绿阔叶林部分树种叶片厚度在达到某一树高临界点后才出现显著增厚现象,这种非线性变化规律主要受到光照环境的影响。由于风力等外部因素的影响,高大乔木冠层相邻叶片会发生摩擦,并且坡垒大径级个体冠层叶片具有较高的机械抗性,因此有效地避免了磨损受伤(Onoda et al., 2011)。比叶面积与植物的碳投资策略和光合能力有关



** 表示 $P<0.01$；* 表示 $P<0.05$。
** indicates $P<0.01$; * indicates $P<0.05$.

图 5　坡垒枝叶性状的 Pearson 相关性分析

Fig. 5　Pearson correlation analysis of branch and leaf traits of *Hopea hainanensis*

(Agudelo et al., 2019; Zhang et al., 2020; Leng et al., 2023)。对亚马逊热带森林树种 *Alchornea triplinervia* 的研究发现，其比叶面积与树龄呈显著正相关(Loureiro & Sansevero, 2025)；与之相反，亚热带常绿阔叶林树种黄丹木姜子(*Litsea elongata*)的幼树具有更高的比叶面积(He & Yan, 2018)。本研究中，坡垒不同径级个体比叶面积之所以无显著性差异，是因为比叶面积受到叶片厚度和密度的影响，这说明植物叶片通过增加组织厚度适应冠层生境，但同时降低叶片密度(增加叶肉导度)以维持碳收益。这在望天树的研究中已得以证实，即不同冠层高度叶片的比叶重和光合速率均无显著性差异(Jin et al., 2024)。虽然不同树种比叶面积在个体生长过程中的变化趋势各异，但均反映了植物为适应所处环境所采取的适应策略。由于栅栏组织与海绵组织的分化通常受到光照条件的强烈影响，因此在光照分布不均匀的森林环境中，不同生长阶段树木的栅栏组织/海绵组织表现出显著的种内变异性，这反映了植物对光资源的适应(杨美玲等，2015)。然而，本研究中栅栏组织/海绵组织在不同径级间未表现出显著的种内变异性，造成这一结果的原因可能是研究样地郁闭度并不高，坡垒小径级个体顶端叶片也能接受到充分光照，从而减弱了因光环境差异而导致的叶片解剖结构变化。

3.3 坡垒枝叶性状的相关性

通过对坡垒不同径级个体性状的相关分析发现，其枝叶结构特征间密切关联，尤其枝条理论导水率与叶片厚度呈显著正相关。在植物体内的水分运输通路中，虽然叶片的运输路径较短，但叶片水分运输阻力达到了整个植株的 30%～80%，是水分运输的瓶颈部位和调节水分散失的安全阀(Sack & Holbrook, 2006)。枝叶水力和结构性状的协同说明坡垒大树在增加木质部水分运输能力

的同时在结构上加强了叶片的控制能力,有利于维持冠层枝叶的水分平衡(Sack et al., 2003; 欧晓岚和刘艳红, 2017)。这与 Méndez-Alonzo 等(2012)对热带森林 15 种乔木树种的研究结果一致,即干旱期枝条木质部导水率与叶片形态结构性状(如叶片厚度、叶面积)显著相关,较高的导水率保障叶片的水分供应,同时叶片增厚、叶面积变小可降低单位面积蒸腾速率,从而形成“高供给-低消耗”的水分平衡模式。与之形成对比的是,亚热带地区的落羽杉(*Taxodium distichum* var. *imbricatum*)和池杉(*Taxodium ascendens*)在生长过程中,随着冠层高度的增加,其枝条导水率与叶片蒸腾速率之间并未表现出显著的相关性,这可能与它们生长在湿生环境有关(汤璐瑶等,2023)。而坡垒则通过协同调节枝条导水率与叶片厚度有效控制水分丧失,从而增强其适应干旱或高温环境的能力。此外,本研究还发现,理论导水率与比叶面积无显著相关性,说明水分运输与碳收益性状解耦,这与前期基于种间水平的研究结论不一致(Xiong & Nadal, 2020; Zhang-Zheng et al., 2023)。可能的原因是,随着坡垒径级的增加,水分运输能力并不是制约碳收益的关键因素,由于本研究样地土壤全磷平均含量较低,因此推测养分供应(尤其磷素)可能是限制坡垒大径级个体叶片光合能力的关键因子(Hou et al., 2020; Ellsworth et al., 2022)。

4 结论

本研究结果揭示了坡垒枝叶性状随着径级增加的变化规律,即小径级坡垒木质部更倾向于提高水力安全以应对季节性干旱,大径级坡垒木质部倾向于提高水分运输效率,但会产生较厚的叶片以减少水分丧失,这进一步证实了枝叶协同有利于维持水分平衡。尽管幼树阶段冠层光获取能力未受显著限制,但是其较低的木质部水分运输效率可能会影响水分供应。建议:在栽培过程中,应对林分冠层枝叶进行适度修剪以控制郁闭度,这样既能避免因光照过强而导致水分过度蒸腾,从而减少失水风险,又能为幼树生长提供必要的光能;另外,对坡垒的大径级个体,还应通过合理水肥管理以促进其生长。

参考文献:

AGUDELO C M, BENAVIDES A M, TAYLOR T, et al., 2019. Functional composition of epiphyte communities in the Colombian Andes [J]. Ecology, 100(12): e02858.

AGUIRRE N M, OCHOA M E, HOLMLUND H I, et al., 2024. How megadrought causes extensive mortality in a deep-rooted shrub species normally resistant to drought-induced dieback: The role of a biotic mortality agent [J]. Plant, Cell & Environment, 47(4): 1053-1069.

ALBERT C H, THUILLER W, YOCCOZ N G, et al., 2010. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits [J]. Functional Ecology, 24(6): 1192-1201.

ALON A, GINZBURG N, ZEMACH H, et al., 2024. Growing at the arid edge: Anatomical variations in leaves are more extensive than in stems of five Mediterranean species across contrasting moisture regimes [J]. American Journal of Botany, 111(10): e16407.

BAKKER M A, CARREÑO-ROCADADO G, POORTER L, 2011. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types [J]. Functional Ecology, 25(3): 473-483.

BIN Y, LI Y P, RUSSO S E, et al., 2022. Leaf trait expression varies with tree size and ecological strategy in a subtropical forest [J]. Functional Ecology, 36(4): 1010-1022.

CHEN H X, HUANG C T, HE F, et al., 2015. Review on research progress of *Hopea hainanensis* [J]. Tropical Forestry, 43(4): 4-6. [陈侯鑫, 黄川腾, 何芬, 等, 2015. 坡垒研究进展综述 [J]. 热带林业, 43(4): 4-6.]

CHEN X, PAN P, 2007. Ecological design of Xinglong Tropical Garden [J]. Journal of South China University of Tropical Agriculture, 13(4): 58-62. [陈曦, 潘鄱, 2007. 兴隆热带花园生态设计研究与探讨 [J]. 华南热带农业大学学报, 13(4): 58-62.]

CHEN Z C, LIU C, LIU X J, et al., 2017. Effects of irradiation and tree size on the carbon-water balances of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 53(9): 18-25. [陈志成, 刘畅, 刘晓静, 等, 2017. 光强和树体大小对锐齿栎树木水、碳平衡的影响 [J]. 林业科学, 53(9): 18-25.]

DÍAZ S, CABIDO M, 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes [J]. Trends in Ecology and Evolution, 16(11): 646-655.

DÍAZ S, HODGSON J G, THOMPSON K, et al., 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents [J]. Journal of Vegetation Science, 15(3): 295-304.

ECHEVERRÍA A, PETRONE-MENDOZA E, SEGOVIA-

RIVAS A, et al., 2022. The vessel wall thickness-vessel diameter relationship across woody angiosperms [J]. American Journal of Botany, 109(6): 856-873.

ELLER C B, BARROS F D V, BITTENCOURT P R L, et al., 2017. Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth [J]. Plant, Cell & Environment, 41(3): 548-562.

ELLSWORTH D S, CROUS K Y, KAUWE M G, et al., 2022. Convergence in phosphorus constraints to photosynthesis in forests around the world [J]. Nature Communications, 13(1): 5005.

ENRICO L, DÍAZ S, WESTOBY M, et al., 2016. Leaf mechanical resistance in plant trait databases: comparing the results of two common measurement methods [J]. Annals of Botany, 117(1): 209-214.

FERRARA A, BRICCA A, ALBERTI D, et al., 2024. Elevation differentially shapes functional diversity patterns in understorey forest communities when considering intraspecific and interspecific trait variability [J]. Journal of Vegetation Science, 35(3): e13277.

GOWER S T, KUCHARIK C J, NORMAN J M, 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, fAPAR, and net primary production of terrestrial ecosystems [J]. Remote Sensing of Environment, 70(1): 29-51.

HACKE U G, SPERRY J S, POCKMAN W T, et al., 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure [J]. Oecologia, 126: 457-461.

HE B, LI Q, FENG T, et al., 2020. Variation in leaf functional traits of different-aged *Pinus massoniana* communities and relationships with soil nutrients [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 44(2): 181-190. [何斌, 李青, 冯图, 等, 2020. 不同林龄马尾松人工林针叶功能性状及其与土壤养分的关系 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 44(2): 181-190.]

HE D, YAN E R, 2018. Size-dependent variations in individual traits and trait scaling relationships within a shade-tolerant evergreen tree species [J]. American Journal of Botany, 105(7): 1165-1174.

HE Q P, LUO Y H, JIANG D D, et al., 2024. Species diversity of the *Hopea chinensis* community [J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 44(2): 50-55. [何巧萍, 罗应华, 姜冬冬, 等, 2024. 珍稀濒危物种狭叶坡垒群落物种多样性研究 [J]. 热带农业科学, 44(2): 50-55.]

HIGUCHI H, SAKURATANI T, UTSUNOMIYA N, 1999. Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) trees [J]. Scientia Horticulturae, 80(1/2): 91-104.

HOU E Q, LUO Y Q, KUANG Y W, et al., 2020. Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems [J]. Nature Communications, 11(1): 637.

HUANG S X, CHEN H, TANG W X, et al., 2008. Biological and ecological characteristics of *Hopea chinensis*, a plant endemic to Guangxi [J]. Biodiversity Science, 16(1): 15-23. [黄仕训, 陈泓, 唐文秀, 等, 2008. 狭叶坡垒生物生态学特征及致濒原因研究 [J]. 生物多样性, 16(1): 15-23.]

HUANG X Y, ZOU Z G, ZHOU L L, et al., 2023. Xylem hydraulic functional characteristics in different diameter roots and their correlations with anatomical structures of Chinese fir sapling [J]. Chinese Journal of Applied Environmental Biology, 29(3): 647-653. [黄小艳, 邹志广, 周丽丽, 等, 2023. 杉木不同径级根系木质部的水力功能性状及其与解剖结构的关联性 [J]. 应用与环境生物学报, 29(3): 647-653.]

HUANG Y H, DOU X Y, DENG B, et al., 2009. Responses of different secondary provenances of *Jatropha curcas* to heat stress [J]. Scientia Silvae Sinicae, 45(7): 150-155. [黄红英, 窦新永, 邓斌, 等, 2009. 不同次生种源麻疯树对高温胁迫的响应 [J]. 林业科学, 45(7): 150-155.]

JACOBSEN A L, EWERS F W, PRATT R B, et al., 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? [J]. Plant Physiology, 139: 546-556.

JIN N, YU X C, DONG J L, et al., 2024. Vertical variation in leaf functional traits of *Parashorea chinensis* with different canopy layers [J]. Frontiers in Plant Science, 15: 1335524.

LAI Q X, 2001. A report on plant introduction in Xinglong tropical garden of Hainan [J]. Journal of Hainan Normal University (Natural Science), 14(2): 72-74. [赖齐贤, 2001. 海南兴隆热带花园引种工作初报 [J]. 海南师范学院学报 (自然科学报), 14(2): 72-74.]

LENG H B, WAN N H, LIU Q L, 2023. Effects of light environments within *Cinnamomum camphora* canopy on leaf functional traits and photosynthetic characteristics [J]. The Journal of Applied Ecology, 34(8): 2113-2122.

LI Q, ZHAO C Z, ZHAO L C, et al., 2017. Empirical relationship between specific leaf area and thermal dissipation of *Phragmites australis* in salt marshes of Qinwangchuan [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 41(9): 985-994. [李群, 赵成章, 赵连春, 等, 2017. 秦王川盐沼湿地芦苇比叶面积与叶片热耗散的关联性分析 [J]. 植物生态学报, 41(9): 985-994.]

LIU J B, PENG Y, CHEN Q B, 2009. Climate suitability and regionalization of sugar cane cultivation in Hainan [J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 30 (Suppl. 2): 254. [刘建波, 彭懿, 陈秋波, 2009. 海南甘蔗种植的气候适宜性分析及区划 [J]. 中国农业气象, 30(增

2)：254.]

LIU Q, WANG Y X, ZENG Y, et al., 2023. Anatomical structure and physiological characteristics of *Robinia pseudoacacia* of different stand ages [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 34(12)：3256-3262.[刘青, 王云霞, 曾岩, 等, 2023. 不同林龄刺槐解剖结构及生理特性[J]. 应用生态学报, 34(12)：3256-3262.]

LIU Y, SONG X Q, SHI Y H, et al., 2018. Physiological responses comparison of *Rhododendron hainanense* and *Rhododendron mucronatum* (Blume) G. Don under high temperature stress [J]. Molecular Plant Breeding, 16(17)：5827-5834.[刘宇, 宋希强, 史佑海, 等, 2018. 高温胁迫下海南杜鹃和白花杜鹃的生理响应比较分析[J]. 分子植物育种, 16(17)：5827-5834.]

LOUREIRO N, SANSEVERO J, 2025. Intraspecific variation of leaf traits in tree plantings of different ages in a tropical forest [J]. Flora, 325：152700.

LU S H, WANG J Z, LIU A, et al., 2024. Intraspecific transitioning of ecological strategies in *Pinus massoniana* trees across restoration stages [J]. Ecology and Evolution, 14(5)：e11305.

MÉNDEZ-ALONZO R, PAZ H, ZULUAGA R C, et al., 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees [J]. Ecology, 93(11)：2397-2406.

NI M Y, ARITSARA A N A, WANG Y Q, et al., 2021. Analysis of xylem anatomy and function of representative tree species in a mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest of mid-subtropical karst region [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 45(4)：394-403.[倪鸣源, ARITSARA A N A, 王永强, 等, 2021. 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[J]. 植物生态学报, 45(4)：394-403.]

ONODA Y, WESTOBY M, ADLER P B, et al., 2011. Global patterns of leaf mechanical properties [J]. Ecology Letters, 14：301-312.

OU X L, LIU Y H, 2017. Effect of age, slope aspects and diameter classes on leaf functional traits of *Pinus tabulaeformis* in Songshan, Beijing [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 41(4)：80-88.[欧晓岚, 刘艳红, 2017. 不同坡向及径级油松异龄叶的功能性状[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 41(4)：80-88.]

PAN Y, CIERAAD E, ARMSTRONG J, et al., 2020. Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands [J]. Nature Communications, 11(1)：4519.

PENG X R, YANG D, WANG Q, et al., 2024. Patterns of variation in hydraulic traits of *Lannea coromandelica* with different diameters at breast height in Yuanjiang, Yunnan Province [J]. Guihaia, 44(8)：1607-1616.[彭晓容, 杨达, 王琴, 等, 2024. 云南元江不同胸径厚皮树的水力性状变异格局[J]. 广西植物, 44(8)：1607-1616.]

PEREZ-HARGUINDEGUY N, DIAZ S, GARNIER E, et al., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. Australian Journal of Botany, 61：167-234.

ROSNER S, HEINZE B, SAVI T, et al., 2019. Prediction of hydraulic conductivity loss from relative water loss：new insights into water storage of tree stems and branches [J]. Physiologia Plantarum, 165(4)：843-854.

SACK L, COWAN P D, JAIKUMAR N, et al., 2003. The 'hydrology' of leaves：co-ordination of structure and function in temperate woody species [J]. Plant, Cell & Environment, 26(8)：1343-1356.

SACK L, HOLBROOK N M, 2006. Leaf hydraulics [J]. Annual Review of Plant Biology, 57(1)：361-381.

SANTIAGO L S, GUZMAN M E, BARALOTO C, et al., 2018. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species [J]. New Phytologist, 218：1015-1024.

SECCHI F, PAGLIARANI C, ZWIENIECKI M A, 2017. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. [J]. Plant, Cell & Environment, 40(6)：858-871.

SIEFERT A, VIOLLE C, CHALMANDRIER L, et al., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities [J]. Ecology letters, 18(12)：1406-1419.

STANDEN K M, BALTZER J L, 2023. Greater variation in boreal plant community composition and community-level traits at local- than regional-scale [J]. Journal of Vegetation Science, 34(5)：e13206.

TANG L Y, FANG J, QIAN H R, et al., 2023. Variation and coordination in functional traits along the tree height of *Taxodium distichum* and *Taxodium distichum* var. *imbricatum* [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 47(11)：1561.[汤璐瑶, 方菁, 钱海蓉, 等, 2023. 落羽杉和池杉功能性状随高度的变异与协同[J]. 植物生态学报, 47(11)：1561.]

TAUTENHAHN S, GRÜN-WENZEL C, JUNG M, et al., 2019. On the relevance of intraspecific trait variability — A synthesis of 56 dry grassland sites across Europe [J]. Flora, 254：161-172.

TRUEBA S, DELZON S, ISNARD S, et al., 2019. Similar hydraulic efficiency and safety across vesselless angiosperms and vessel-bearing species with scalariform perforation plates [J]. Journal of Experimental Botany, 70(12)：3227-3240.

TYREE M T, ZIMMERMANN M H, 2002. Xylem structure and

the ascent of sap [M]. 2nd ed. Berlin: Springer Heidelberg

WEI Y, LIU H, HE P C, et al., 2022. Coordination between leaf construction cost and mechanical resistance of dominant woody species in subtropical forests at different successional stages [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 30(4): 483-491. [韦伊, 刘慧, 贺鹏程, 等, 2022. 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, 30(4): 483-491.]

WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al., 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 33(1): 125-159.

XIAO Y X, YIN L H, YU W B, et al., 2023. Study on population structure and seedling regeneration of *Hopea hainanensis* Merr. & Chun under *ex situ* conservation in Xishuangbanna Tropical Botanical Garden [J]. Plant Science Journal, 41(5): 604-612. [肖云学, 殷霖昊, 郁文彬, 等, 2023. 迁地栽培坡垒的种群结构与幼苗更新研究 [J]. 植物科学学报, 41(5): 604-612.]

XING Y, 2004. A primary anatomical study on the wood of *Vatica astrotricha* plantation [J]. Bulletin of Botanical Research, 24(2): 162-165, 259. [邢勇, 2004. 人工林青梅木材构造的初步研究 [J]. 植物研究, 24(2): 162-165, 259.]

XIONG D L, NADAL M, 2020. Linking water relations and hydraulics with photosynthesis [J]. The Plant Journal, 101(4): 800-815.

XU W M, TOMLINSON K W, LI J, 2020. Strong intraspecific trait variation in a tropical dominant tree species along an elevational gradient [J]. Plant Diversity, 42(1): 1-6.

YANG M L, YAN X N, YU W W, et al., 2015. Characteristics of leaf anatomical structure of *Malus sieversii* in different geographical distribution and plant age [J]. Bulletin of Botanical Research, 35(4): 509-514. [杨美玲, 闫秀娜, 于玮玮, 等, 2015. 新疆野苹果不同地理分布与树龄的叶片解剖结构特征 [J]. 植物研究, 35(4): 509-514.]

ZHAI J T, CHEN X X, LI X, et al., 2023. Sex-specific differences in allometric relationships of branch and leaf growth of *Populus euphratica* across developmental stages and canopy heights [J]. Journal of Desert Research, 43(1): 116-127. [翟军团, 陈向向, 李秀, 等, 2023. 胡杨(*Populus euphratica*)枝叶异速生长关系随发育阶段及冠层高度变化的性别差异 [J]. 中国沙漠, 43(1): 116-127.]

ZHANG L, YANG X B, NONG S Q, et al., 2019. Comparative study on population development characteristics of *Hopea hainanensis* based in two different protection modes [J]. Acta Ecologica Sinica, 39(10): 3740-3748. [张丽, 杨小波, 农寿千, 等, 2019. 两种不同保护模式下坡垒种群发育特征比较研究 [J]. 生态学报, 39(10): 3740-3748.]

ZHANG S H, ZHANG Y, XIONG K N, et al., 2020. Changes of leaf functional traits in karst rocky desertification ecological environment and the driving factors [J]. Global Ecology and Conservation, 24: e01381.

ZHANG-ZHENG H Y, MALHI Y, GVOZDEVAITE A, et al., 2023. Photosynthetic and water transport strategies of plants along a tropical forest aridity gradient: a test of optimality theory [J]. BioRxiv, 10.523419.

ZHAO L J, XIANG W H, LI J X, et al., 2022. "Realistic strategies" and neutral processes drive the community assembly based on leaf functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. Ecology and Evolution, 12: e9323.

ZHAO Y H, GONG X W, NING Q R, et al., 2023. Plasticity and coordination of branch and leaf traits in *Ulmus pumila* along a precipitation gradient [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 34(2): 324-332. [赵宇航, 龚雪伟, 宁秋蕊, 等, 2023. 沿降水梯度白榆的枝叶性状可塑性与协同变异 [J]. 应用生态学报, 34(2): 324-332.]

(责任编辑　蒋巧媛　王登惠)