

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第10期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.10.007

论文标题： 元江干热河谷常见木本植物叶功能性状及其系统发育信号

作　　者： 秦科超，陈芳芳，和澳祥，等

收稿日期： 2025-08-06

引文格式： 秦科超,陈芳芳,和澳祥,等.元江干热河谷常见木本植物叶功能性状及其系统发育信号[J].中南林业科技大学学报,2026,46(10):82-91.

Qin K C, Chen F F, He A X, et al. Leaf functional traits and their phylogenetic signals in common woody species of Yuanjiang dry-hot valley[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(10):82-91.

相关论文推荐

Recommended articles

桂西北干热河谷典型森林类型土壤质量综合评价

Comprehensive evaluation of soil quality of typical forests in dry-hot valley of northwest Guangxi

金沙江干热河谷不同植被类型植物叶片碳氮磷生态化学计量特征

Ecological stoichiometry of leaf C, N and P of different vegetation types in the dry-hot valley of the Jinsha river

桂西南岩溶区植物叶性状的系统发育信号及其关联分析

Phylogenetic signals of plant leaf traits and their correlation analysis in the karst region of southwestern Guangxi

福建平潭岛豺皮樟叶功能性状及其对环境因子的响应

Leaf functional traits of *Litsea rotundifolia* var. *oblongifolia* and its response to environmental factors

青冈叶片功能性状对不同海拔梯度的响应与适应

Response and adaptation of *Quercus glauca* leaf functional traits to different altitudinal gradients

闽楠演替过程中叶功能性状特征及其可塑性

Characteristics and plasticity indexes of leaf functional traits during the natural regeneration of *Phoebe bournei*

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.10.007
http: //qks.csuft.edu.cn

元江干热河谷常见木本植物叶功能性状及其系统发育信号

秦科超[1]，陈芳芳[1]，和澳祥[1]，陈　超[2, 3]，赵雪利[1]

（1. 西南林业大学 a. 云南省森林灾害预警与控制重点实验室；b. 西南山地森林资源保育与利用教育部重点实验室，云南 昆明 650224；2. 中国科学院西双版纳热带植物园元江干热河谷生态站，云南 玉溪 653300；3. 云南省森林生态系统稳定性与全球变化响应重点实验室，云南 勐腊 666303）

摘　要：【目的】探究元江干热河谷常见木本植物叶功能性状特征之间的相关关系及其系统发育信号，为该区域植物保护提供数据支撑。【方法】采集该区域 32 种常见不同生活型的木本植物叶片，测定叶面积（LA）、叶干物质含量（LDMC）和比叶面积（SLA）等 8 个叶功能性状，用 *t* 检验分析性状差异，用 Pearson 相关性分析叶性状的相关性，并检测叶功能性状的系统发育信号。【结果】不同生活型间性状差异显著：常绿树种 LA、LCC、LPC 低于落叶树种（$P < 0.05$），但 LDMC 和 N∶P 较高；乔木 LA、LT、LCC、LPC 高于灌木（$P < 0.05$），而 LDMC、SLA 和 N∶P 较低。不同生活型植物的部分叶功能性状相关性显著：常绿树种中，LNC 和 LPC、LDMC 和 SLA 呈正相关（$P < 0.05$），LT 和 LNC、N∶P 则呈负相关（$P < 0.05$）；落叶树种中，LT 与 LA、LNC 与 N∶P 呈正相关（$P < 0.05$），LT 与 LDMC、SLA 呈负相关（$P < 0.05$）；乔木树种的 LCC 和 LNC、N∶P 正相关（$P < 0.05$）；灌木树种的 LT 与 LDMC、LNC 和 LCC 呈正相关（$P < 0.05$）。PCA 结果显示，LA、LT、LCC 是重要的叶功能性状指标；基于性状组合可将 32 种植物划分为 4 个功能组，即高 LNC、N∶P、SLA 组，高 LA、LCC、LPC 组，高 LT 组和高 LDMC 组。所有叶功能性状均能检测到系统发育信号（$0 < K < 1$, P=0.01），但系统发育对性状演化的影响较弱；相较于遗传历史，环境选择对叶功能性状的影响更显著。【结论】常绿和灌木植物通过高 LDMC 和高 LT 的组合适应干热环境，表现出保守的资源利用策略；落叶和乔木植物则通过大 LA、高 C、N、P 和 SLA 的组合实现快速资源获取。LA、LT、LCC 可作为其适应策略的指示性状。遗传历史对叶功能性状演化的影响较弱，本研究结果可以为解析干热河谷植物的环境适应机制提供功能性状层面的证据。

关键词：木本植物；叶功能性状；不同生活型；系统发育；元江干热河谷

中图分类号：S718.43　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)10-0082-10

Leaf functional traits and their phylogenetic signals in common woody species of Yuanjiang dry-hot valley

Qin Kechao[1], Chen Fangfang[1], He Aoxiang[1], Chen Chao[2,3], Zhao Xueli[1]

(1. a.Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control in Yunnan Province; b. Key Laboratory for Forest Resources Conservation and Utilization in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China; 2. Yuanjiang Savanna Ecosystem Research Station, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Yuxi 653300, Yunnan, China; 3.Yunnan Key Laboratory of Forest Ecosystem Stability and Global Change, Mengla 666303, Yunnan, China)

Abstract:【Objective】To investigate the correlations among leaf functional traits and their phylogenetic signals in common woody species of Yuanjiang dry-hot valley, and to provide a scientific basis for regional vegetation conservation.【Method】Leaves from 32

收稿日期（Received）：2025-08-06　　**修订日期**（Revised）：2025-11-13

基金项目：云南省“兴滇英才支持计划”青年人才项目（XDYC-QNRC-2023-0228）；西南林业大学林学云南省一流建设学科项目（LXXK-2025M26）。

第一作者：秦科超（2536047240@qq.com），硕士研究生。

通信作者：赵雪利（zhaoxueli@swfu.edu.cn），副教授，博士，硕士研究生导师。

引文格式：秦科超 , 陈芳芳 , 和澳祥 , 等 . 元江干热河谷常见木本植物叶功能性状及其系统发育信号 [J]. 中南林业科技大学学报 , 2026,46(10):82-91.

Qin K C, Chen F F, He A X, et al. Leaf functional traits and their phylogenetic signals in common woody species of Yuanjiang dry-hot valley[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(10):82-91.

woody species representing different life forms were collected, and eight leaf functional traits were measured, including leaf area (LA), leaf dry matter content (LDMC), and specific leaf area (SLA). Trait differences were analyzed using *t*-tests, Pearson correlation was employed to assess trait relationships, and phylogenetic signals were quantified using Blomberg's *K*.【Result】Significant interspecific trait variations were observed across life forms. Evergreen species exhibited lower LA, leaf carbon content (LCC), and leaf phosphorus content (LPC) but higher LDMC and N ： P ratios compared to deciduous species ($P < 0.05$). Trees showed higher LA, leaf thickness (LT), LCC, and LPC, but lower LDMC, SLA, and N ： P than shrubs ($P < 0.05$). Trait correlations varied by life form: In evergreens, LNC and LPC, as well as LDMC and SLA, were positively correlated ($P < 0.05$), while LT and LNC, and N ： P were negatively correlated ($P < 0.05$). In deciduous species, LT and LA, and LNC and N ： P showed positive correlations ($P < 0.05$), whereas LT and LDMC, and SLA were negatively correlated ($P < 0.05$). Trees displayed positive correlations between LCC and LNC, and N ： P ($P < 0.05$), while shrubs showed positive correlations between LT and LDMC, and LNC and LCC ($P < 0.05$). Principal component analysis (PCA) identified LA, LT, and LCC as key trait indicators, classifying the 32 species into four functional groups: high LNC, N ： P, SLA; high LA, LCC, LPC; high LT, and high LDMC. All traits exhibited detectable but weak phylogenetic signals ($0 < K < 1$, P=0.01), suggesting environmental selection outweighs phylogenetic constraints in trait evolution.【Conclusion】Evergreen and shrub species adapt to the dry-hot environment through high LDMC and LT, reflecting conservative resource-use strategies, while deciduous and tree species employ large LA, high C, N, P, and SLA for rapid resource acquisition. LA, LT, and LCC serve as diagnostic traits for these adaptive strategies. Phylogenetic history weakly influences trait variation, these findings provide functional evidence for understanding plant adaptation mechanisms in dry-hot valleys.

Keywords: woody species; leaf functional traits; different life forms; phylogeny; Yuanjiang dry-hot valley

随着全球气候变化日益显著，植被与环境互作机制解析逐渐成为林学和生态科学领域研究的核心问题之一 [1]。植物通过可量化的表型特征响应环境变化，这类特征统称为植物功能性状 [2]。植物功能性状的形成源于长期环境选择压力下的适应性进化，能够有效表征植被对气候变化的响应策略和生态适应机制。在众多植物功能性状中，叶功能性状是植物适应环境的关键表征，直接反映其资源获取能力与生存策略，是植物功能性状研究的核心内容之一 [3]。叶片作为连接植物与环境的桥梁，是植物进行光合作用和水分交换的核心器官，其形态结构、生理特征及化学性状的变异直接影响植物的资源获取效率和生存策略 [4]。植物叶功能性状指标中的叶面积（Leaf area，LA）与叶碳含量（Leaf carbon content，LCC）、叶氮含量（Leaf nitrogen content，LNC）、叶磷含量（Leaf phosphorus content，LPC）是植物功能性状的重要表征指标 [5]，N∶P 可以指示植物的 N、P 限制 [6-7]，而比叶面积（Specific leaf area，SLA）和叶干物质含量（Leaf dry-matter content，LDMC）能够综合反映植物利用资源的能力 [8]。

生活型是植物为适应环境所形成的稳定形态特征，体现了物种在环境压力下的进化响应策略 [9]。不同生活型植物往往具有不同的叶功能性状组合，以应对特定的环境压力。一般情况下乔木具有较大的叶面积和叶厚（Leaf thickness，LT），以获取更多的光照和储存更多水分；灌木则具有较小的叶面积和较薄的叶片，以减少水分蒸发从而适应干旱环境 [10-11]。在干旱区植被研究中，落叶树种的叶面积和比叶面积较常绿树种大，但 LDMC 较小 [12]。乔木具有显著的 N、P 等养分富集与存储优势，且 LNC 和 SLA 存在显著差异，通常乔木的 LNC、SLA 均高于灌木，但也有研究发现灌木的 SLA 大于乔木 [13]。在干热河谷等极端生境中，高温、干旱和强辐射等环境胁迫会显著影响植物的生存和分布，而叶功能性状的变异则是植物适应这些胁迫的重要生态策略之一 [14]。

植物系统发育解析了物种的进化历史及其亲缘关系网络，反映不同植物类群之间的进化关系及其在系统发育树上的位置。通过构建系统发育树，能够追溯植物的起源与分化过程，并揭示不同分类单元之间的进化关系。通过分析系统发育关系，可以预测不同物种间功能性状的相关性，从而检验功能性状的系统发育信号 [15]。高林浩等 [8] 对长白山乔灌木的研究中发现，SLA 受到系统发育的影响，亲缘关系较近的物种 SLA 表现出较强的系统发育信号；在欧洲植物研究中发现叶片化学计量特征表现出系统发育保守性。李文君等 [16] 的研究中也发现乔木植物的 LNC 和 C∶N，灌木的 LCC 表现出较强的系统发育信号。因此，研究植物功能性状与系统发育关系，不仅能够揭示植物性状变异背后的进化历史约束，还有助于区分环境选择与遗传因素对性状变异的相对贡献。

元江干热河谷作为红河流域极具代表性的极端生境类型，具有高温、干旱和土壤贫瘠等显著特征 [17]。独特的地理环境和气候条件造就了元江干热河谷独特的植被类型和丰富的生物多样性，使其成为研究植物适应极端环境的天然实验室 [18]。本研究以元江干热河谷不同生活型木本植物为对

象，分析不同生活型木本植物叶功能性状的特征，并探讨叶功能性状的相关性及系统发育关系，以期为该区域植被保护策略的制定提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

元江干热河谷国家自然保护区位于云南省中南部（101°21′24″～102°21′12″E，23°19′12″～23°46′12″N），年平均气温为 23.7 ℃。年蒸发量是降水量的 3.4 倍，属于云南少雨区之一，焚风效应显著。主要植被类型为稀树灌草丛（半萨王纳植被）、肉质多刺灌丛和季雨林植被，有着“中国的萨王纳”之称 [19]。主要植物有心叶木 *Haldina cordifolia*、余甘子 *Phyllanthus emblica*、清香木 *Pistacia weinmannifolia* 等。土壤主要为紫色砂壤土和燥红土，土层薄，保水保肥能力低。元江干热河谷以其独特的气候条件、典型的植被类型和特殊的土壤特征，成为生态学研究的重要基地。

1.2 材料采集和处理

以云南元江干热河谷主要常见植物为研究对象（表 1），将其分为不同生活型（常绿、落叶、乔木、灌木）。每种植物选择 3 棵大小一致的植株，在每棵树上从树冠外围中上层东南西北 4 个方向采集 10～20 片发育完全、无病虫害的当年生成熟叶片。将采集好的叶片装入塑料自封袋内，并对其编号，然后放入便携式冷藏箱中避免叶片失水卷缩，带回实验室内进行叶片功能性状的测定。

表 1 植物名录及生活型
Table 1 Plant list and life forms

序号 No.	种名 Species	科 Family	属 Genus	生活型 Life form
1	余甘子 *Phyllanthus emblica*	大戟科 Euphorbiaceae	叶下珠属 *Phyllanthus*	常绿灌木
2	鞍叶羊蹄甲 *Bauhinia brachycarpa*	豆科 Leguminosae	羊蹄甲属 *Bauhinia*	常绿灌木
3	石山羊蹄甲 *Bauhinia comosa*	豆科 Leguminosae	羊蹄甲属 *Bauhinia*	常绿灌木
4	假虎刺 *Carissa spinarum*	夹竹桃科 Apocynaceae	假虎刺属 *Carissa*	常绿灌木
5	假杜鹃 *Barleria cristata*	爵床科 Acanthaceae	假杜鹃属 *Barleria*	常绿灌木
6	野迎春 *Jasminum mesnyi*	木犀科 Oleaceae	素馨属 *Jasminum*	常绿灌木
7	虾子花 *Woodfordia fruticosa*	千屈菜科 Lythraceae	虾子花属 *Woodfordia*	常绿灌木
8	白皮乌口树 *Tarenna depauperata*	茜草科 Rubiaceae	乌口树属 *Tarenna*	常绿灌木
9	圆叶美登木 *Maytenus orbiculatus*	卫矛科 Celastraceae	牛杞木属 *Maytenus*	常绿灌木
10	车桑子 *Dodonaea viscosa*	无患子科 Sapindaceae	车桑子属 *Dodonaea*	常绿灌木
11	九里香 *Murraya exotica*	芸香科 Rutaceae	九里香属 *Murraya*	常绿灌木
12	细基丸 *Huberantha cerasoides*	番荔枝科 Annonaceae	暗罗属 *Polyalthia*	常绿乔木
13	清香木 *Pistacia weinmannifolia*	漆树科 Anacardiaceae	黄连木属 *Pistacia*	常绿乔木
14	皱枣 *Ziziphus rugosa*	鼠李科 Rhamnaceae	枣属 *Ziziphus*	常绿乔木
15	疏序黄荆 *Vitex negundo*	唇形科 Lamiaceae	牡荆属 *Vitex*	落叶灌木
16	心叶宿萼木 *Strophioblachia glandulosa*	大戟科 Euphorbiaceae	宿萼木属 *Strophioblachia*	落叶灌木
17	阔叶笕子梢 *Campylotropis latifolia*	豆科 Leguminosae	笕子梢属 *Campylotropis*	落叶灌木
18	白虫豆 *Cajanus niveus*	豆科 Leguminosae	木豆属 *Cajanus*	落叶灌木
19	椭圆叶木蓝 *Indigofera cassioides*	豆科 Leguminosae	木蓝属 *Indigofera*	落叶灌木
20	蒙自木蓝 *Indigofera mengtzeana*	豆科 Leguminosae	木蓝属 *Indigofera*	落叶灌木
21	蛇婆子 *Waltheria indica*	锦葵科 Malvaceae	蛇婆子属 *Waltheria*	落叶灌木
22	华西小石积 *Osteomeles schweriniae*	蔷薇科 Rosaceae	小石积属 *Osteomeles*	落叶灌木
23	麻疯树 *Jatropha curcas*	大戟科 Euphorbiaceae	麻疯树属 *Jatropha*	落叶乔木
24	四蕊朴 *Celtis tetrandra*	大麻科 Cannabaceae	朴属 *Celtis*	落叶乔木
25	山槐 *Albizia kalkora*	豆科 Leguminosae	合欢属 *Albizia*	落叶乔木
26	白菊木 *Leucomeris decora*	菊科 Asteraceae	白菊木属 *Leucomeris*	落叶乔木
27	白枪杆 *Fraxinus malacophylla*	木犀科 Oleaceae	梣属 *Fraxinus*	落叶乔木
28	三叶漆 *Searsia paniculata*	漆树科 Anacardiaceae	三叶漆属 *Terminthia*	落叶乔木
29	豆腐果 *Buchanania latifolia*	漆树科 Anacardiaceae	山楂子属 *Buchanania*	落叶乔木
30	厚皮树 *Lannea coromandelica*	漆树科 Anacardiaceae	厚皮树属 *Lannea*	落叶乔木
31	心叶木 *Haldina cordifolia*	茜草科 Rubiaceae	心叶木属 *Haldina*	落叶乔木
32	滇榄仁 *Terminalia franchetii*	使君子科 Combretaceae	榄仁属 *Terminalia*	落叶乔木

1.3　叶功能性状的测定

将采集的叶片用剪刀去除叶柄后，用扫描仪（CanoScan LiDE 400）扫描叶片得到图片，将图片导入 ImageJ 中，提取叶边缘，输入比例尺后即可得到 LA。用精密电子天平（YP1002-20002，精度 0.001 g）称量新鲜叶片得到叶鲜质量（Leaf fresh weight，LFW）。用千分尺测厚仪（JC-YHD-1）避开叶片主脉，测量 3 个不同部位求其平均值作为整片叶的 LT。将叶片装入信封内，并在信封上编号后放入 105 ℃的烘箱中杀青 30 min，将烘箱温度降至 80 ℃继续烘 48 h 至恒质量。取出信封中的叶片用精密电子天平称量得到叶干质量（Leaf dry weight，LDW）。用小型磨粉机将烘干叶片磨碎后过 0.172 mm 孔径筛，用于 C、N、P 含量的测定。LCC 采用重铬酸钾 - 外加热法测定，LNC 通过奈氏比色法测定，LPC 通过钼锑抗比色法测定。SLA 为 LA 与 LDW 的比值，LDMC 为 LDW 与 LFW 的比值。

1.4　数据处理分析

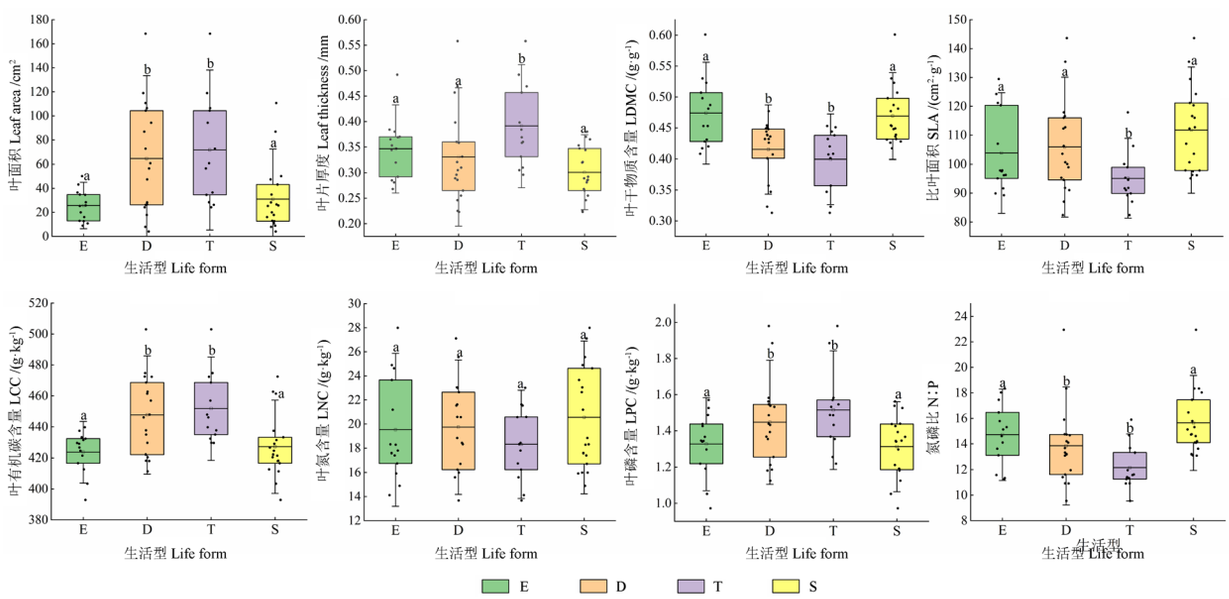
使用 SPSS 27.0 软件进行数据的正态分布检验，若数据不符合正态分布则对其转换，之后采用独立样本 *t* 检验比较不同生活型木本植物叶功能性状的差异显著性。使用 Origin 2024 软件进行相关性和主成分分析。绘图在 Origin 2024 和 GraphPad Prism 软件中完成。

从 NCBI 网站下载研究对象 19 科 32 种的 ITS 序列，利用 MAFFT v7.505[20] 进行比对，参数为默认。通过 BioEdit v7.0.9[21] 进行人工校对和调整。将处理后的序列在 IQ-TREE v2.2.0[22] 中进行系统发育树构建，最佳模型为 TIM3e+G4，使用 ModelFinder[23] 并基于贝叶斯信息量准则（Bayesian information criterion，BIC）进行推导。基于物种叶功能性状指标的平均值，使用 R 语言中 phytools 工具包进行 8 个叶功能性状特征的系统发育信号（Blomberg's *K*）分析。

2　结果与分析

2.1　不同生活型木本植物叶功能性状特征

不同生活型木本植物叶功能性状指标分析结果如图 1 所示，常绿树种的 LA、LCC、LPC 显著低于落叶树种（$P < 0.05$），LDMC、N ∶ P 则显著高于落叶树种（$P < 0.05$），而 SLA、LT 和 LNC 无明显差异；但落叶树种相较于常绿树种具有更大的 LA 和较高的 LCC、LPC，而 LDMC 和 N ∶ P 较低。乔木树种的 LA、LT、LCC 和 LPC 显著高于灌木树种（$P < 0.05$），LDMC、SLA 和 N ∶ P 显著低于灌木树种（$P < 0.05$），乔木树种和灌木树种的 LNC 无明显差异。相较于灌木树种，乔木树种具有较大的 LA 以及较高的 LT、LCC 和 LPC，但 LDMC、N ∶ P 和 SLA 较低。所有植物中，厚皮树的 LA（168.361 cm^2）最大，华西小石积的 LA（4.022 cm^2）最小；LT 最大和最小的分别是豆腐果（0.558 mm）和椭圆叶木蓝（0.216 mm）；



不同小写字母表示差异显著（$P < 0.05$），E 代表常绿，D 代表落叶，T 代表乔木，S 代表灌木。
Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$), E: Evergreen, D: Deciduous, T: Arbor, S: Shrub.

图 1　不同生活型植物叶功能性状差异比较
Fig. 1　Comparison of leaf functional traits among different plant life forms

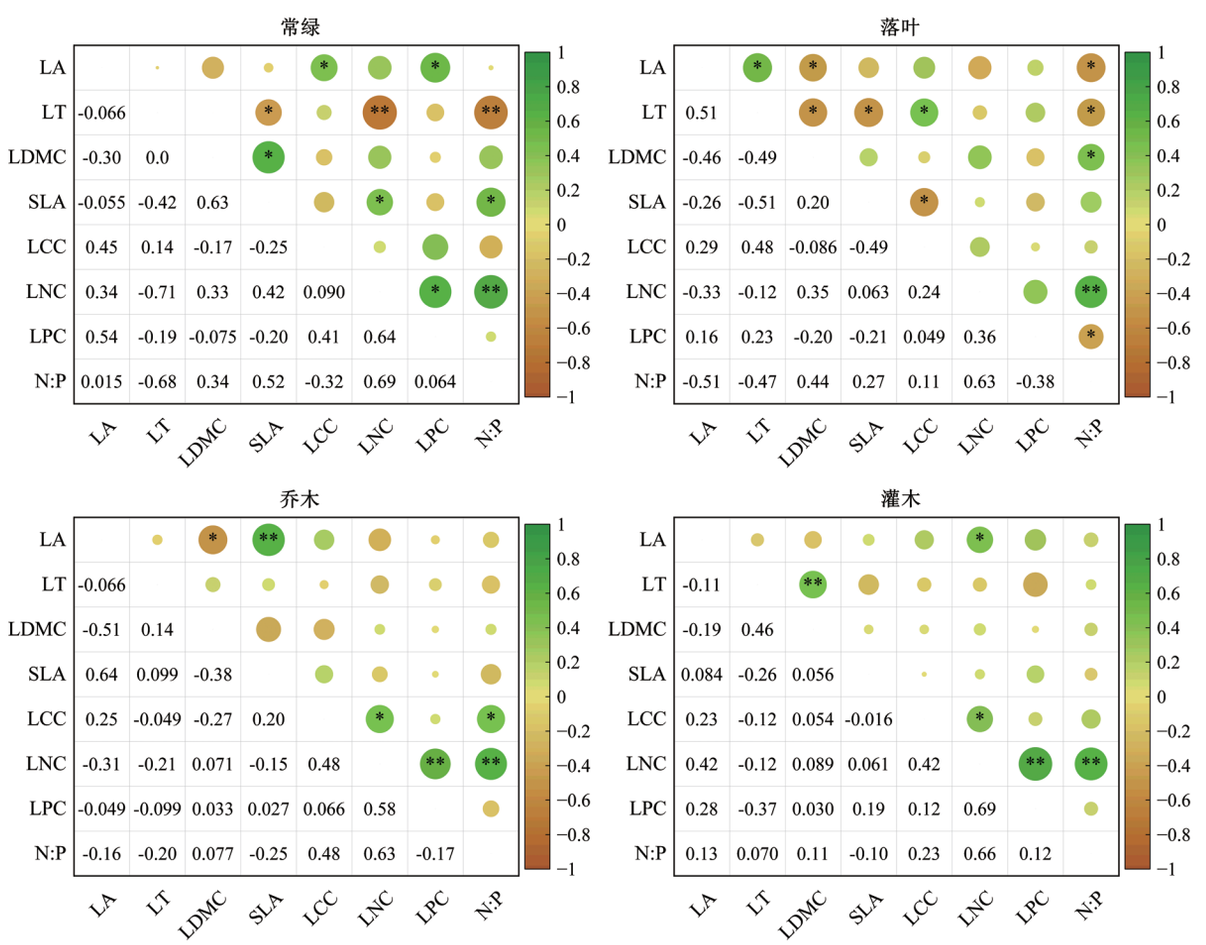
LDMC 最大和最小的分别是九里香（0.601）和白菊木（0.313）；SLA 最大和最小的分别是华西小石积（143.625 cm^2/g）和山槐（82.367 cm^2/g）；LCC、LNC、LPC、N ： P 最高的分别是厚皮树（503.025 g/kg）、白虫豆（27.985 g/kg）、四蕊朴（1.980 g/kg）和阔叶笃子梢（22.947），最低的分别是假杜鹃（392.861 g/kg）、麻疯树（13.669 g/kg）、假虎刺（0.972 g/kg）和麻疯树（9.544）。

2.2 不同生活型木本植物叶功能性状的相关性

不同生活型木本植物叶功能性状 Pearman 相关性分析结果如图 2 所示，可以看出，常绿树种 的 LNC 和 LPC、N ∶ P，LA 和 LPC，LDMC 和 SLA 呈显著正相关关系（$P < 0.05$），LT 和 LNC、N ∶ P 呈显著负相关关系（$P < 0.05$），落叶树种的 LT 与 LA、LCC，LNC 与 N ∶ P 呈显著正相关关系（$P < 0.05$），LT 与 LDMC、SLA、N ∶ P，SLA 与 LCC 呈显著负相关关系（$P < 0.05$）；乔木树种的 LA 和 SLA、LCC 和 LNC、N ∶ P 呈显著正相关（$P < 0.05$）。灌木树种的 LT 与 LDMC，LNC 和 LCC、LA 呈显著正相关（$P < 0.05$）；乔木树种和灌木树种的 LNC 均与 LPC 和 N ∶ P 呈显著正相关（$P < 0.05$）。

2.3 不同生活型木本植物叶功能性状的主成分分析

主成分分析（PCA）结果如图 3 所示，2 个主成分累计方差贡献率为 74.8%。说明这 2 个主成分可以作为叶功能性状的关键指标。第 1 主成分的方差贡献率为 52.5%，其中贡献率最高的是 LA，其次是 LT 和 LCC；第 2 主成分的方差贡献率为 22.3%，其中贡献率最高的是 LNC，其次是 N ∶ P。将 32 种植物划分为 4 个功能组。第 1 功能组植物具有较高的 LNC、N ∶ P 和 SLA；第 2 功能组植物具有较大的 LA、较高的 LCC 和 LPC；第 1 和第 2 功能组植物具有较强的资源获取和生产能力，主要通过提高光合作用和 N 利用效率来适应环境。第 3 功能组植物具有较高的 LT；第 4 功能组植物具有较高的 LDMC。第 3 和第 4 功能组植物通过增加叶片结构投资来增强抗逆性，将更多的物质储存在



* 表示 $P < 0.05$，** 表示 $P < 0.01$. * indicates $P < 0.05$, ** indicates $P < 0.01$.

图 2 不同生活型植物叶功能性状相关性热图

Fig. 2 Correlation heatmap of leaf functional traits across plant life forms

叶片内，从而增强对干热环境的适应，体现其保守的资源利用策略。这些功能组的划分清晰地揭示了干热河谷植物在资源获取与抗逆性之间的差异，不同功能组植物通过特定的性状组合形成了对干热河谷特殊生境的适应对策。

2.4　叶功能性状的系统发育信号分析

对植物的叶功能性状进行系统发育信号分析，结果显示 8 个叶功能性状的系统发育信号 $0 < K < 1$（表 2），表明叶功能性状的进化受系统发育历史的影响整体较弱，即近缘物种的叶功能性状并未表现出强烈的相似性。这一结果表明，在干热河谷木本植物的叶性状演化过程中，环境选择比物种间的系统发育关系发挥了更重要的作用，即相较于遗传因素，环境对植物叶功能性状变异产生的影响更大。相对于其他科，漆树科的 LA、LCC 较大、豆科的 LNC 较高，其他科物种的叶功能性状无明显变异（图 4）。

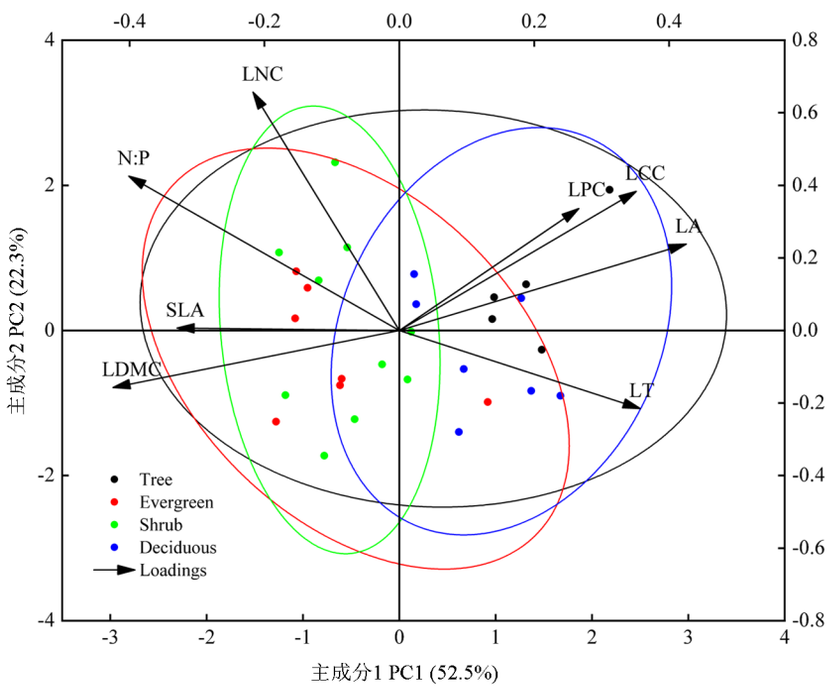


图 3　不同生活型植物叶功能性状主成分分析

Fig. 3　Principal components analysis of leaf functional traits across plant life forms

表 2　叶功能性状的系统发育信号

Table 2　Phylogenetic signals in leaf functional traits

叶功能性状 Leaf functional traits	LA	LT	LDMC	SLA	LCC	LNC	LPC	N∶P
K	0.47	0.43	0.58	0.77	0.49	0.82	0.34	0.38
P	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01

3　讨　论

3.1　不同生活型木本植物叶功能性状差异及适应策略

不同生活型植物在叶片结构、生理特性上呈现显著差异，植物会通过不同的功能性状组合适应不同的生境，这是植物与环境相互选择的结果 [24-25]。本研究发现，元江干热河谷不同生活型木本植物叶功能性状之间呈现显著差异，其中落叶树种具有较高的 LA、LCC、LPC，但 LDMC 和 N∶P 显著低于常绿树种。这表明落叶树种通过高 LCC、LPC 和较大 LA 的策略快速从环境中获取资源以支持自身快速生长的资源需求。而常绿树种通过高 LDMC、N∶P 实现叶片的长寿命和抗逆性，从而适应生长地的土壤贫瘠和干热胁迫环境。这与前人关于常绿植物采取“慢速”资源利用策略的研究结果一致 [26]。这种性状组合使其能够在贫瘠土壤和干热胁迫环境中维持较长的叶片寿命，提高资源利用效率 [27]。常绿和落叶两类树种的 SLA 和 LNC 无显著差异，这可能是由于两类植物在氮利用效率方面存在趋同进化或环境选择压力强于

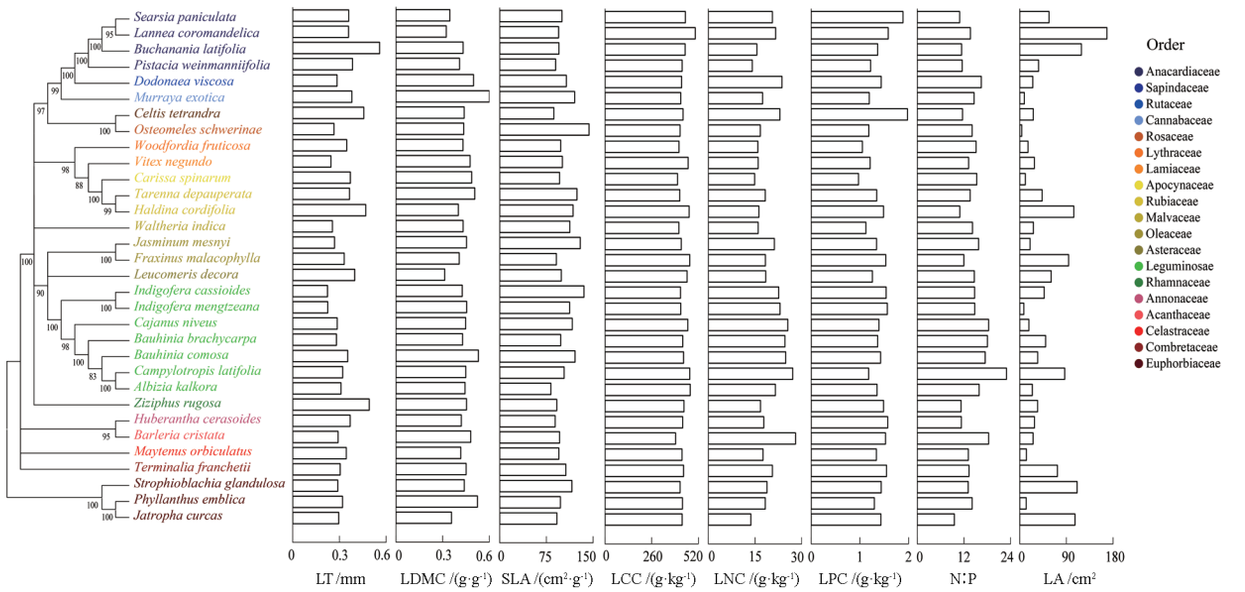


图 4　系统发育树和叶功能性状
Fig. 4　Phylogenetic tree and leaf functional traits

生活型差异。乔木树种具有较大的 LA 和较高的 LCC、LPC，而灌木树种的 LDMC 和 N∶P 却较高。这一差异与植物生长策略有关，较大的 LA 和较高的 LCC、LPC 可以支持乔木树种快速生长的需求，在有限寿命内尽可能合成更多有机物质 [28]。而灌木具有更高的 LDMC 和 N∶P，体现了其通过提高叶片组织密度和养分利用效率增强抗逆性，以更好地适应干热和贫瘠的环境 [29-30]。

3.2　不同生活型木本植物叶功能性状的相关性

植物的功能表达并不是单一的，大部分植物通过性状组合来适应环境变化 [31]。本研究发现常绿树种的 LNC 与 LPC、N ∶ P 呈显著正相关，表明其 N、P 代谢存在协同作用，这与植物在贫瘠环境中维持养分平衡的适应策略一致。LT 与 LNC、N ∶ P 的负相关关系进一步揭示了常绿植物在结构防御与养分利用间的协调，较厚的叶片可能会通过增加机械组织减少氮的分配 [32]。落叶树种 LT 与 LA、LCC 呈正相关，反映其可以通过更大更厚的叶片来增强光合能力，而 LT 与 LDMC 的负相关则暗示其通过降低组织密度来促进快速生长。本研究还发现，落叶树种有较高的 N∶P，可能指示其生长受到 P 的限制，这与前人关于落叶植物在快速生长时对 P 需求增加的结论相符 [33]。乔木和灌木树种中 N 与 P 呈正相关，说明 N、P 在乔灌木中表现出协同利用。灌木的 LT 与 LDMC 呈正相关，说明其通过增加叶片组织密度来增强抗逆性的策略 [34]。这种差异反映了不同生活型植物对环境胁迫的适应性进化。

3.3　叶功能性状的系统发育信号特征

ITS 序列是种子植物中应用广泛的 DNA 条形码 [35]。ITS 序列在同一物种的不同个体间高度保守，种内变异远小于种间变异，两侧保守的编码区使其具有通用性 [36]。随着测序技术的普及与分子系统学研究的积累，NCBI 数据库已有大量物种的 ITS 序列，其覆盖度与可靠性为宏观进化生态学的研究提供了强有力的基础，同时也节约了研究成本。现有研究表明，基于 NCBI 数据库的序列构建的系统发育树能准确应用于解决宏观进化生态学的问题 [8,37]。本研究构建的系统发育关系，在科水平上的支持率均高于 95%，属水平上均高于 85%，种水平上均高于 80%，且与现有的分子系统学研究结果一致 [38]，这为本研究中叶功能性状系统发育信号分析的准确性奠定了基础。*K* 值（Blomberg's *K*）是用于量化系统发育信号的统计指标，通过比较观测性状变异与布朗运动模型的预期差异，量化系统发育信号的强度 [39]。$K > 1$ 表明性状受强烈系统发育保守性驱动，近缘物种性状相似性高于随机预期；$K=1$ 符合中性进化假设，性状变异完全由谱系关系决定；$0 < K < 1$ 则反映环境筛选或适应性进化导致的性状趋异，系统发育约束较弱 [40]。本研究中，植物的 8 个叶功能性状 *K* 值均小于 1，表明叶功能性状在进化过程中受系统发育的影响较小；研究结果与 Yang 等 [41] 对干热河谷 75 种植物根毛性状与系统发育关系的研究结果一致，也与李文君等 [16] 对桂林会仙不同生长型植物化学计量特征与系统发育关系研究的

结果一致。从类群上看，漆树科的 LCC 较高可能与其叶结构防御策略有关，LA 偏大可能受光资源捕获因素影响，豆科的 LNC 较高可能是因为高效的固氮作用使 LNC 显著增加。其他物种的叶功能性状无明显变化，规律与 Yang 等 [41] 的研究结果一致。

4　结　论

元江干热河谷不同生活型木本植物叶功能性状间存在显著差异，在叶功能性状组合上，常绿树种具有较高的 LDMC 和 N∶P，表现出典型的保守型资源利用策略，该性状组合有利于在贫瘠环境中维持长期生存。而落叶树种则表现出较大的 LA 和较高的 LCC、LPC，体现其快速获取资源的生长策略。相较于灌木树种，乔木树种具有较高的 LA、LT、LCC 和 LPC，以及较低的 LDMC、SLA 和 N∶P。乔木和灌木在 N、P 利用上均存在协同效应，灌木植物通过增加 LT 和 LDMC 增加叶片结构稳定性，以适应干热、贫瘠环境；落叶植物通过构建较大较厚的叶片来提升光合面积和效率，从而促进生长。LA、LT、LCC 是重要的叶功能性状指标。系统发育信号分析结果表明，元江干热河谷常见木本植物叶功能性状的系统发育信号 *K* 值均大于 0 小于 1，系统发育历史对叶功能性状特征的影响较弱，环境选择在叶功能性状演化过程中发挥着更关键的作用。上述研究结果为理解干热河谷植物的环境适应机制提供了参考，也可为该区域植被恢复与保护提供科学依据。

参考文献：

[1] 白岩松 , 张雨鉴 , 秦倩倩 , 等 . 大兴安岭典型灌木叶片功能性状对环境因子的响应 [J]. 生态学杂志 ,2024,43(1):131-139.
Bai Y S, Zhang Y J, Qin Q Q, et al. Responses of leaf functional traits in typical shrubs to environmental factors in the Daxing'an mountains, northeast China[J]. Chinese Journal of Ecology,2024,43(1):131-139.

[2] 刘润红 , 白金连 , 包含 , 等 . 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联 [J]. 植物生态学报 ,2020,44(8):828-841.
Liu R H, Bai J L, Bao H, et al. Variation and correlation in functional traits of main woody plants in the *Cyclobalanopsis glauca* community in the karst hills of Guilin, southwest China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2020,44(8):828-841.

[3] 闫风辰 , 朱江 , 艾训儒 , 等 . 青冈叶片功能性状对不同海拔梯度的响应与适应 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2025,45(10):115-123.
Yan F C, Zhu J, Ai X R, et al. Response and adaptation of *Quercus glauca* leaf functional traits to different altitudinal gradients[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2025,45(10):115-123.

[4] 刘阳 , 许丽颖 , 魏统超 , 等 .4 种槭树叶功能性状及其关系对季节变化的响应 [J]. 植物研究 ,2023,43(2):242-250.
Liu Y, Xu L Y, Wei T C, et al. Response of leaf functional traits and their relationships to seasonal changes in four *Acer* species[J]. Bulletin of Botanical Research,2023,43(2):242-250.

[5] Poloshevets T V, Onipchenko V G, Sandalova E V, et al. Leaf functional traits and strategies of plants in subalpine *Calamagrostis* meadows of the northwestern Caucasus[J]. Moscow University Biological Sciences Bulletin,2024,79(1):9-14.

[6] 鞠雯 , 黄志群 , 傅彦榕 , 等 . 亚热带幼林树木功能性状与叶片氮磷重吸收率的关系 [J]. 应用生态学报 ,2022,33(12):3229-3236.
Ju W, Huang Z Q, Fu Y R, et al. Relationships between tree functional traits and leaf nitrogen and phosphorus resorption efficiencies in subtropical young plantations[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2022,33(12):3229-3236.

[7] 陈文燕 , 张雪 , 王奕璇 , 等 . 荒漠植物狭叶锦鸡儿不同地理居群叶片化学计量特征及其影响因子 [J]. 应用生态学报 , 2025,36(1):31-38.
Chen W Y, Zhang X, Wang Y X, et al. Leaf C∶N∶P stoichiometry and influencing factors of different geographic populations of *Caragana stenophylla* in desert[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2025,36(1):31-38.

[8] 高林浩 , 孙晗 , 白雪卡 , 等 . 气候、系统发育对长白山乔灌木比叶面积与叶元素含量关系的影响 [J]. 北京林业大学学报 , 2020,42(2):19-30.
Gao L H, Sun H, Bai X Q, et al. Effects of climate and phylogeny on the relationship between specific leaf area and leaf element concentration of trees and shrubs in Changbai mountain of northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University,2020,42(2):19-30.

[9] 王进 , 朱江 , 艾训儒 , 等 . 湖北星斗山地形变化对不同生活型植物叶功能性状的影响 [J]. 植物生态学报 ,2019,43(5):447-457.
Wang J, Zhu J, Ai X R, et al. Effects of topography on leaf functional traits across plant life forms in Xingdou mountain, Hubei, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2019,43(5):447-457.

[10] Wang L, He Y J, Umer M, et al. Strategic differentiation of subcommunities composed of evergreen and deciduous woody species associated with leaf functional traits in the subtropical mixed forest[J]. Ecological Indicators,2023,150:110281.

[11] 杜英杰 , 范爱连 , 王雪 , 等 . 亚热带天然常绿阔叶林乔木树种与林下灌木树种根 - 叶功能性状协调性及差异 [J]. 植物生态学报 ,2025,49(4):585-595.
Du Y J, Fan A L, Wang X, et al. Coordination and differences in root-leaf functional traits between tree species and understory shrub species in a subtropical natural evergreen broadleaf forest[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2025,49(4):585-595.

[12] 周会萍 , 姜金矜 , 黄艳丽 , 等 . 两种生活型木本植物叶功能性状变异特征研究 [J]. 沈阳农业大学学报 ,2024,55(3):298-305.
Zhou H P, Jiang J J, Huang Y L, et al. Variation of leaf functional traits of two life forms of woody plants[J]. Journal of Shenyang Agricultural University,2024,55(3):298-305.

[13] 许雪晴 , 李文君 , 周雪雯 , 等 . 亚热带常绿阔叶林林下不同生活型植物叶片生态化学计量特征 [J]. 热带亚热带植物学报 , 2024,32(6):725-736.
Xu X Q, Li W J, Zhou X W, et al. Leaf ecological stoichiometry in understory plants with different life forms in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany,2024,32(6):725-736.

[14] 王琪 , 容丽 , 王梦洁 , 等 . 黔中木本植物叶功能性状对退化喀斯特土壤特性的响应 [J]. 地球与环境 ,2022,50(5):639-647.
Wang Q, Rong L, Wang M J, et al. Response of leaf functional traits of woody plants to degraded karst soil in central Guizhou[J]. Earth and Environment,2022,50(5):639-647.

[15] Prinzing A, Durka W, Klotz S, et al. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism[J]. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences,2001, 268:2383-2389.

[16] 李文君 , 许雪晴 , 周雪雯 , 等 . 桂林会仙喀斯特湿地不同生长型植物叶片化学计量及其与系统发育的关系 [J]. 广西科学 , 2024,31(6):1112-1120.
Li W J, Xu X Q, Zhou X W, et al. Chemical stoichiometry of leaves from plants with different growth forms and relationship with phylogeny in the Huixian karst wetland of Guilin[J]. Guangxi Sciences,2024,31(6):1112-1120.

[17] 杨开业 , 巩合德 , 李敬 , 等 . 元江干热河谷稀树灌草丛生态系统土壤呼吸动态特征 [J]. 浙江农林大学学报 ,2020,37(5):849-859.
Yang K Y, Gong H D, Li J, et al. Dynamic characteristics of soil respiration of savanna ecosystem in dry hot valley of Yuanjiang[J]. Journal of Zhejiang A & F University,2020,37(5):849-859.

[18] 朱华 , 谭运洪 , 杨永平 . 中国西南干热河谷萨王纳植被综述 [J]. 植物科学学报 ,2024,42(5):682-696.
Zhu H, Tan Y H, Yang Y P. Review on savanna vegetation in the dry hot river valleys of southwestern China[J]. Plant Science Journal,2024,42(5):682-696.

[19] 刘英豪 , 解明恩 , 秦才江 . 云南元江干热河谷萨王纳气候特征与成因 [J]. 云南地理环境研究 ,2023,35(5):61-69.
Liu Y H, Xie M E, Qin C J. Climate characteristics and genesis of savanna in the dry hot valley of Yuanjiang, Yunnan[J]. Yunnan Geographic Environment Research,2023,35(5):61-69.

[20] Katoh K, Standley D M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability[J]. Molecular Biology and Evolution,2013,30(4):772-780.

[21] Hall T A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT[J]. Nucleic Acids Symposium Series,1999,41:95-98.

[22] Nguyen L T, Schmidt H A, Von Haeseler A, et al. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies[J]. Molecular Biology and Evolution, 2014,32(1):268-274.

[23] Kalyaanamoorthy S, Minh B Q, Wong T K F, et al. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates[J]. Nature Methods,2017,14(6):587-589.

[24] 夏霁晖 , 冶佩霞 , 杨海 , 等 . 大别山北缘不同生活型木本植物叶功能性状及其耦合关系 [J]. 浙江农林大学学报 ,2024,41(5): 970-977.
Xia J H, Ye P X, Yang H, et al. Leaf functional traits and their coupling relationships of woody plants with different life forms in the northern Dabie mountains[J]. Journal of Zhejiang A & F University,2024,41(5):970-977.

[25] 隆庆之 , 杜虎 , 苏樑 , 等 . 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 [J]. 生态学报 ,2023,43(21):8875-8883.
Long Q Z, Du H, Su L, et al. Variation of plant functional traits and adaptive strategies in karst evergreen deciduous broad-leaved forest[J]. Acta Ecologica Sinica,2023,43(21):8875-8883.

[26] Zhang M X, Ji C J, Zhu J L, et al. Comparison of wood physical and mechanical traits between major gymnosperm and angiosperm tree species in China[J]. Wood Science and Technology,2017,51:1405-1419.

[27] 阮长明 , 唐国勇 , 孙永玉 , 等 . 金沙江干热河谷不同植被类型植物叶片碳氮磷生态化学计量特征 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023,43(9):97-104.
Ruan C M, Tang G Y, Sun Y Y, et al. Ecological stoichiometry of leaf C, N and P of different vegetation types in the dry-hot valley of the Jinsha river[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2023,43(9):97-104.

[28] 巴格登 , 王文栋 , 许仲林 , 等 . 喀纳斯天然林乔灌草叶片及土壤碳氮磷化学计量特征 [J]. 生态学报 ,2023,43(21):8749-8758.
Ba G D, Wang W D, Xu Z L, et al. C, N, P stoichiometric characteristics of tree, shrub, herb, leaves and soil in Kanas natural

forests of Xinjiang, China[J]. Acta Ecologica Sinica,2023,43(21): 8749-8758.

[29] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, et al. The global spectrum of plant form and function[J]. Nature,2016,529:167-171.

[30] 张鹏 , 沈艳 , 张小菊 , 等 . 宁夏荒漠草原优势植物叶片 C、N、P 生态化学计量特征及群落稳定性研究 [J]. 中国草地学报 ,2022,44(6):18-26.
Zhang P, Shen Y, Zhang X J, et al. Study on leaf carbon, nitrogen and phosphorus eco-stoichiometric characteristics and community stability of dominant plants in Ningxia desert steppe[J]. Chinese Journal of Grassland,2022,44(6):18-26.

[31] 王怀宾 , 胥晓 , 杨万勤 , 等 . 城市园林不同生活型植物叶片碳、氮、磷生态化学计量特征及其对台风的响应 [J]. 生态学报 ,2021,41(22):8931-8938.
Wang H B, Xu X, Yang W Q, et al. The ecological stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in urban garden plants with different life forms and its response to typhoon Hagupit[J]. Acta Ecologica Sinica,2021,41(22):8931-8938.

[32] 李永宁 , 宗鹏 . 植物功能性状对环境的响应及在森林经营中的应用 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2024,44(6):1-10.
Li Y N, Zong P. The response of plant functional traits to the environment and their application in forest management[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2024,44(6):1-10.

[33] Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis[J]. New Phytologist,2009,182:565-588.

[34] 钟巧连 , 刘立斌 , 许鑫 , 等 . 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略 [J]. 植物生态学报 ,2018,42(5):562-572.
Zhong Q L, Liu L B, Xu X, et al. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou Province, southwestern China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2018,42(5):562-572.

[35] 向小果 , 王伟 . 植物 DNA 条形码在系统发育研究中的应用 [J]. 生物多样性 ,2015,23(3):281-282.
Xiang X G, Wang W. Plant DNA barcodes: implications for phylogenetics[J]. Biodiversity Science,2015,23(3):281-282.

[36] 赵志礼 , 徐珞珊 , 董辉 , 等 . 核糖体 DNA ITS 区序列在植物分子系统学研究中的价值 [J]. 植物资源与环境学报 ,2000,9(2): 50-54.
Zhao Z L, Xu L S, Dong H, et al. Evaluation of ITS sequence of nrDNA in plant molecular systematics[J]. Journal of Plant Resources and Environment,2000,9(2):50-54.

[37] 孙传伯 , 李姚碧琪 , 马洋山 , 等 . 基于 ITS 序列分析霍山石斛及其近缘物种之间的亲缘关系 [J]. 应用与环境生物学报 , 2021,27(2):472-477.
Sun C B, Li Y B Q, Ma Y S, et al. Interspecific relationships among *Dendrobium huoshanense* and its related species based on ITS sequences[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology,2021,27(2):472-477.

[38] Byng J W, Chase M W, Christenhusz M J M, et al. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV[J]. Botanical Journal of the Linnean Society,2016,181:1-20.

[39] 李海文 , 刘香楠 , 杨赵平 . 中国柽柳属植物的系统发育关系和形态演化研究 [J]. 塔里木大学学报 ,2025,37(1):19-28.
Li H W, Liu X N, Yang Z P. Phylogenetic relationships and morphological evolution of *Tamarix* in China[J]. Journal of Tarim University,2025,37(1):19-28.

[40] 彭书婷 , 王秋雪 , 王洁 , 等 . 基于功能性状及系统发育的闽江福州段湿地植物群落构建 [J]. 生态学报 ,2024,44(15):6783-6794.
Peng S T, Wang Q X, Wang J, et al. Exploring the plant community assembly of the wetland in Fuzhou section of the Minjiang river based on functional traits and phylogeny[J]. Acta Ecologica Sinica,2024,44(15):6783-6794.

[41] Yang Y, McCormack M L, Li F L, et al. Variation in root hair traits in 75 xerophytic species: constraints of phylogeny, trait trade-offs and environment[J]. Functional Ecology,2025,39(6):1594-1605.

[本文编校：吴　彬]