

濒危植物花榈木叶功能性状对植株大小和环境梯度的适应策略

郭志文¹, 周成钊¹, 赵耀², 钟浔¹, 温兆捷¹, 卢清华³, 程玉娜³, 刘丽婷^{1*}

(1. 江西省林业科学院, 南昌 330013; 2. 南昌大学生命科学学院流域生态研究所, 南昌 330031; 3. 赣州市林业发展中心, 江西 赣州 341100)

摘要: 为阐明濒危植物花榈木 (*Ormosia henryi*) 叶功能性状对环境变化及生长发育阶段的响应机制, 该研究选取江西省内 24 个野生种群的 105 个个体为对象, 通过测定其叶厚度 (LT)、比叶面积 (SLA)、叶干物质含量 (LDMC) 和叶组织密度 (LTD) 4 个关键叶性状, 结合植株胸径、气候与土壤数据, 采用相关性分析、主成分分析与线性混合效应模型, 系统解析了花榈木叶性状变异的主要驱动因素。研究表明: (1) 花榈木不同叶性状的变异程度存在差异, 其中 SLA 变异程度最高 ($CV=30.87\%$), LDMC 最为稳定 ($CV=8.03\%$)。 (2) 植株大小是 LT、SLA 和 LTD 变异的主要驱动因素, 而气候因子对 LDMC 影响最大。 (3) 随着植株增大, 花榈木由“获取”策略向“保守”策略转变, 具体表现为比叶面积下降, 而叶厚度、叶干物质含量和叶组织密度显著升高。 (4) 在气候梯度上, 年降水量与降水季节性的增加, 或年均温升高温度季节性降低, 均可能促使花榈木表现出更“保守”的叶性状组合。该研究明确了花榈木叶性状变异受植株发育过程 (个体大小) 与环境因子的共同调控, 揭示了其独特的生态适应策略, 尤其是随着个体增大, 以及年降水量与降水季节性增加或年均温升高伴随温度季节性降低时, 花榈木均可能倾向于采取更“保守”的资源利用策略, 为理解该物种的濒危机理与制定针对性保护措施提供了理论依据。

关键词: 濒危植物, 花榈木, 叶片性状, 植株大小, 环境梯度, 适应策略

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号:

Adaptation strategy of leaf functional traits in the

基金项目: 国家自然科学基金 (32560331); 江西省自然科学基金 (20242BAB20256); 央财林草生态修复保护资金花榈木保护与扩繁回归项目 (2025); 江西省林业科学院基础研究与人才专项 (2023521202, 2024521201, 2025521201)。

第一作者: 郭志文 (1992—), 博士, 助理研究员, 从事多样性保护与恢复生态学研究, (E-mail) zhiwen@jxlyky.cn。

***通信作者:** 刘丽婷, 博士, 研究员, 研究方向为森林经理学, (E-mail) more_tree@163.com。

endangered plant *Ormosia henryi* to plant size and environmental gradients

GUO Zhiwen¹, ZHOU Chengchuan¹, ZHAO Yao², ZHONG Xun¹, WEN Zhaojie¹;

LU Qinghua³, CHENG Yuna³, LIU Liting^{1*}

(1. Jiangxi Academy of Forestry, Nanchang 330032; 2. Institute of Watershed Ecology, School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031; 3. Ganzhou Forestry Development Service Center, Ganzhou 464000, Jiangxi)

Abstract: To clarify how leaf functional traits of the endangered plant *Ormosia henryi* respond to environmental changes and ontogenetic processes, our study selected 105 individuals from 24 wild populations in Jiangxi Province. Four key traits—leaf thickness (LT), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), and leaf tissue density (LTD)—were measured. By integrating data on tree diameter at breast height (DBH), climate, and soil properties, and employing correlation analysis, principal component analysis, and linear mixed-effects models, our study systematically analyzed the primary drivers of leaf trait variation in *O. henryi*. The results were as follows: (1) The variation differs among leaf traits of *O. henryi* exhibited significant variation. SLA was the most variable trait ($CV = 30.87\%$), whereas LDMC was the most conservative ($CV = 8.03\%$). (2) Variation in LT, SLA, and LTD was primarily driven by plant size (DBH), whereas LDMC was most sensitive to climatic factors. (3) As plant size increased, the ecological strategy of *O. henryi* shifted from an "acquisitive" to a "conservative" strategy, characterized by a significant decrease in SLA and significant increases in LT, LDMC, and LTD; (4) Along climatic gradients, increased annual precipitation and precipitation seasonality, as well as increased mean annual temperature and reduced temperature seasonality, were associated with a more conservative trait syndrome in *O. henryi*. Our study demonstrates that leaf trait variation in *O. henryi* is co-regulated by plant ontogeny (size) and environmental factors, revealing its unique ecological adaptation strategy. Specifically, *Ormosia henryi* tends to adopt a more conservative resource-use strategy as individuals grow larger and under conditions of higher precipitation (and its seasonality) or warmer temperatures with reduced thermal seasonality. These findings provide a

theoretical foundation for understanding the endangerment mechanisms of *O. henryi* and for developing targeted conservation measures.

Key words: endangered plant, *Ormosia henryi*, leaf functional traits, tree size, environmental gradients, adaptation strategy

花榈木 (*Ormosia henryi*) 是红豆属常绿乔木, 为我国特有的珍贵用材和园林观赏树种, 属于国家二级保护植物。此外, 花榈木在维持森林群落结构、提供生态服务等方面发挥重要作用, 也是我国重要的储备林树种之一。然而, 由于其自身对环境适应性较差、自然更新能力有限, 加上栖息地破坏、过度采伐等人为干扰持续加剧, 花榈木野生种群正面临严峻的生存挑战 (韦小丽等, 2014; 刘鹏等, 2019; 桂平 和 龙鹏, 2021)。研究植物功能性状的权衡关系能够揭示其生态适应策略 (Violle et al., 2007; Díaz et al., 2016), 对濒危植物花榈木的保护与恢复具有特殊意义。

濒危植物通常分布范围狭窄、种群规模小, 对环境变化敏感, 其功能性状的变异特征往往直接反映了物种的适应能力与濒危机理 (McGill et al., 2006; Laughlin, 2024)。因此, 深入探究花榈木功能性状对环境变化与生长发育阶段的响应机制, 不仅是理解其生态适应策略的关键, 也是制定有效保护措施的科学基础。近些年来关于花榈木的研究主要聚焦于比较不同种源花榈木的种子和幼苗性状 (王小东等, 2018; 金念情等, 2021; 苏石诚等, 2021; 韦秋思等, 2023), 以及从基因组层面揭示其遗传多样性与适应机制 (Zhou et al., 2023; Zhou et al., 2025)。由于对其叶性状变异及生态策略的研究仍较为缺乏, 从而严重阻碍了花榈木的保护与恢复等工作。

叶片是植物进行光合作用的重要器官, 其所合成的有机化合物是生长发育的物质基础。以往研究表明, 植物叶性状变异主要受两类驱动因素影响: 环境条件与个体发育。在环境梯度上, 随着水热条件与土壤肥力等资源可利用性提高, 植物常由资源“保守”策略转向“获取”策略 (钟巧连等, 2018; Ordonez et al., 2009; Gong & Gao, 2019; Wang et al., 2021), 主要表现为比叶面积增大、叶厚度与叶干物质含量降低。在个体发育过程中, 随着植株增大, 植物根据生长和生存所需进行资源权衡, 其资源利用策略可能由“获取”策略转向“保守”策略 (耿梦娅等, 2018; Funk et al., 2020; 王英鲲等, 2021; Havrilla et al., 2021), 具体表现为比叶面积减小、叶干物质含量增加等。然而, 也有研究发现, 随植株个体增大, 叶片由资源“保守”策略转向“获取”策略 (王思琦 和 金光泽, 2024)。目前对于生长发育和环境条件如何共同影响植物叶性状变异仍存在争议, 一些观点认为发育阶段 (或个体大小) 是影响叶性状变异

的主要因素，而气候条件、土壤肥力和水分有效性等环境因子对性状变异的影响较小 (Barton, 2023; Liu et al., 2020)。另一种观点认为叶性状受个体大小和环境条件共同调节，但个体大小对叶性状变异的解释小于环境因子 (Zheng et al., 2022)。通过研究生长发育和环境因子如何影响花榈木叶性状变异及其相对贡献，不仅有助于澄清“生长发育主导”与“环境因子主导”争议在特定濒危植物中的具体表现，而且能够阐明该物种在生长发育过程中以及环境梯度上所采取的资源利用策略与适应机制。

以往的研究表明江西是花榈木的现存和未来核心分布区之一，兼具当前种群存续和未来扩展潜力 (宋颖等, 2021)，为研究该树种叶性状变异提供了理想的自然场所。本研究以江西省 24 个野生种群的 105 个花榈木 (*Ormosia henryi*) 个体为研究对象，采用主成分分析、混合效应模型等统计方法，通过量化环境条件与植株大小对花榈木叶性状变异的影响，拟探讨以下问题：（1）花榈木叶性状随生长发育（植株大小）和环境因子如何变化？（2）环境因子与植株大小对叶性状变异的相对重要性如何？（3）花榈木叶资源利用策略对生长发育和环境梯度的响应如何？通过系统解析上述问题，旨在阐明花榈木在异质生境中的资源利用策略与适应机制，从而为理解其生态适应性、预测其对环境变化的响应，以及制定基于功能性状的针对性保护与恢复措施提供理论与实证依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究以分布于江西省九江市、宜春市、赣州市、景德镇市和上饶市等地的花榈木野生群落为研究对象（图 1）。研究区地处北纬 $24^{\circ}29' \sim 30^{\circ}05'$ ，东经 $113^{\circ}35' \sim 118^{\circ}29'$ ，为我国东部湿润森林区的主要组成部分，境内广布丘陵和山地 (刘仁林等, 2021)。本研究区为我国亚热带季风区的重要组成部分，气候特征总体表现为气温适中，四季分明，无霜期长，平均气温在 18°C ，最热为夏季的七月，平均温度 28.8°C ，最低平均温度为 6.1°C 。日照充足，光照资源丰富。省内雨量丰沛，平均降水达到 1675 mm ，降水不平均，东部地区雨量高于西部地区，而中部地区最少，表现为“夏多冬少”的分布特点 (尚丽君等, 2021)。

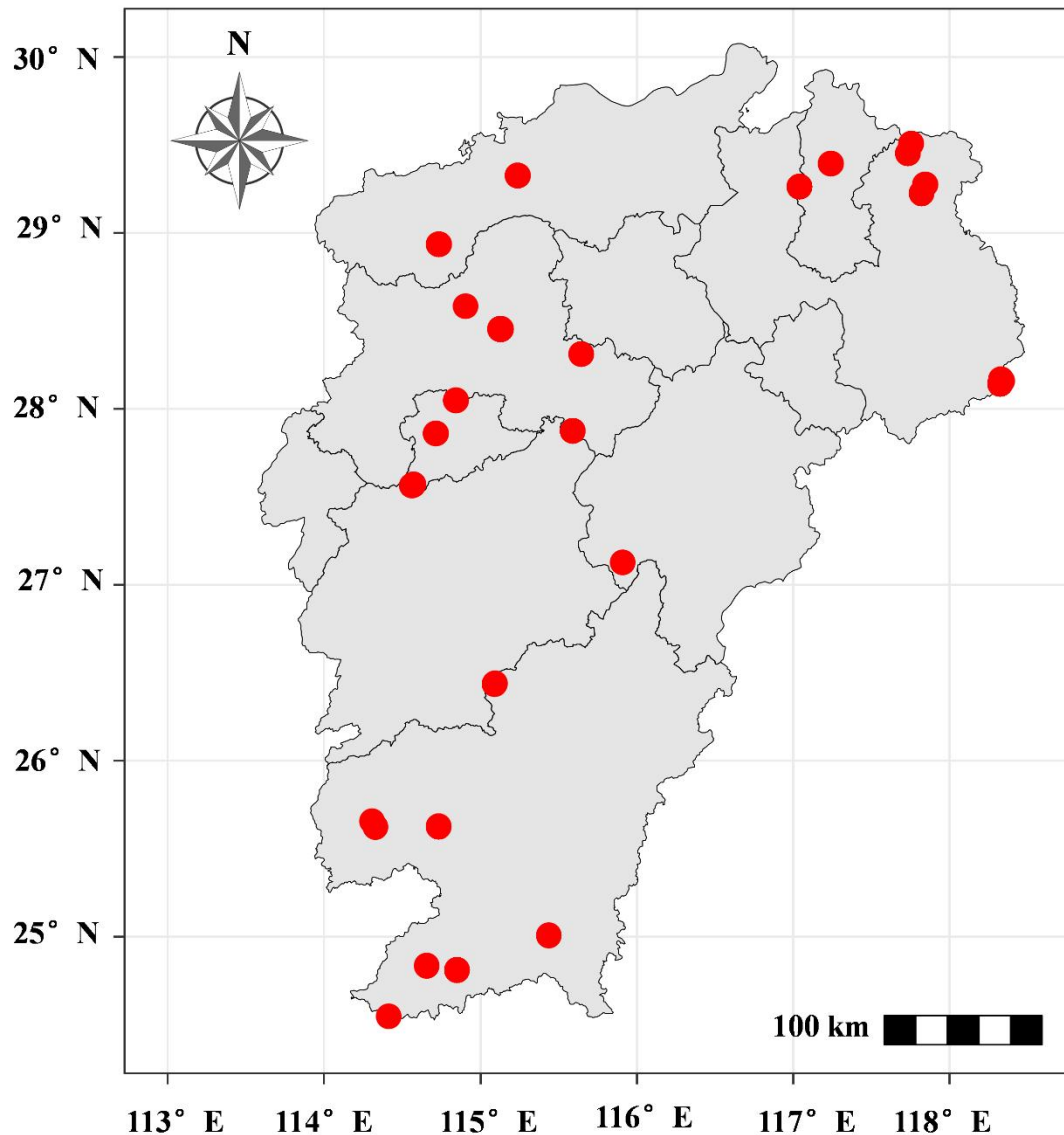


图 1 江西省花榈木采样点分布图

Fig. 1 Distribution of sampling sites for *Ormosia henryi* in Jiangxi Province

1.2 野外采样

本研究基于前期与各地林业部门沟通确定江西省内现存的花榈木资源，并于 2024 年 8-10 月对花榈木进行采集。本研究共采集了 24 个野生种群的 105 个个体的叶片样品（图 1）。用 GPS 记录每个种群的经、纬度和海拔，用于后续提取气候和土壤数据。用胸径尺测定每个个体的胸径（diameter at breast height, DBH）作为植株大小指标。在以往研究中，表征植物大小通常采用胸径或树高来表示，间接反映植物的生长发育阶段 (Price et al., 2014)。每个

个体从东、西、南、北 4 个方向采集生长于树冠外侧、伸展完全且无虫害的完整羽状叶 3~5 片（幼树采集 3 片）。将采集到的叶片装入自封袋，再放入冰盒保存，邮寄回实验室后进行后续测量。

1.3 叶性状测定

使用 CanoScan LiDE 120 扫描仪进行叶片扫描，并使用 imageJ 软件计算叶面积。由于花榈木羽状叶过大，不使用小型扫描仪直接扫描，本研究将小叶取下进行扫描 (Pérez-Harguindeguy et al., 2013)。扫描后的叶片用 0.001 g 的电子天平称量叶鲜重（不含羽状叶的主脉），并用游标卡尺（精度为 0.01 mm）对 10 枚小叶的上、中、下部进行测量，计算 3 次数据的平均值后除以 10 作为单个叶片的叶厚度，测量时需要避开小叶的一级、二级主叶脉。将已扫描的叶片寄回实验室置于烘箱内进行 105 °C 杀青 2 h，再用 80 °C 烘干 48 h 至恒重，用 0.001 g 的电子天平称干重。本研究选择了叶厚度（leaf thickness, LT）、叶干物质含量（leaf dry matter content, LDMC）、比叶面积（specific leaf area, SLA）和叶组织密度（leaf tissue density, LTD）共 4 个指标进行测定，这 4 个指标能很好地反映植物的资源利用策略 (Fantinato et al., 2025; Kelly et al., 2021)。叶性状的公式计算如下：

$$\text{比叶面积 (SLA, cm}^2\cdot\text{g}^{-1}\text{)} = \text{叶面积 (cm}^2\text{)} / \text{叶干重 (g)}$$

$$\text{叶干物质含量 (LDMC, g}\cdot\text{g}^{-1}\text{)} = \text{叶干重 (g)} / \text{叶鲜重 (g)}$$

$$\text{叶组织密度 (LTD, g}\cdot\text{cm}^{-3}\text{)} = \text{叶干重 (g)} / (\text{叶面积 (cm}^2\text{)} \times \text{叶厚度 (cm)})$$

1.4 土壤和气候数据

以往的研究表明水热条件和土壤肥力差异是驱动叶性状变异的关键因素 (Bruehlheide et al., 2018; Joswig et al., 2021; Wright et al., 2017)。本研究选取的气候指标包括年平均气温（mean annual temperature, MAT）、平均年降水（mean annual precipitation, MAP）、温度季节性（temperature seasonality, TS）和降水季节性（precipitation seasonality, PS），而土壤肥力指标选取了碱解氮（alkali-hydrolysable nitrogen, AN）、速效磷（available phosphorus, AP）、速效钾（available potassium, AK）和阳离子交换容量（cation exchange capacity, CEC），以上这些指标是评价水热条件和土壤养分的关键参数，也是影响叶性状变异的重要环境因子 (Fantinato et al., 2025; Moore et al., 2020)。本研究的气候数据来源于 WorldClim 数据库 (<http://www.worldclim.org>) (Fick & Hijmans, 2017)，空间分辨率为 30 弧秒，该数据集已在全球及区域尺度的生态学与气候变化研究中得到广泛应用和验证，具有较高的可靠性。土壤

数据来源于中国土壤特性数据集 (CSDLv2)，该数据集系统整合了我国大量的土壤剖面调查与实验室分析数据，覆盖深度为 0~30 cm，空间分辨率为 30 弧秒 (Shi et al., 2024)，是针对中国陆地生态系统、具有良好地面验证基础的高空间分辨率土壤属性产品，能可靠地表征研究区域的土壤肥力状况。由于本研究选取的 24 个种群间隔均超过 1 km，上述数据的分辨率与空间分布特点相匹配，能够有效支持本研究的环境因子分析。

1.5 数据分析

本研究采用变异系数 (coefficient of variation, CV) 量化各叶性状的变异程度。为提高数据的正态性，本研究对所有数据进行了以 10 为底的对数 (\log_{10}) 转换。采用最大似然 (maximum likelihood, ML) 方法构建线性混合模型分析叶性状与植株大小、环境因子 (气候因子和土壤肥力) 的双变量关系，并进一步分析植株大小和环境因子对叶性状综合影响，其中种群为随机因子。使用“car”包中的 VIF 函数检测自变量间的共线性，剔除 $VIF < 5$ 的自变量。由于 MAP 与其他自变量存在高度共线性，未保留在最终模型中。为了评估数据中可能存在的空间自相关性，使用“spdep”包中的 moran.test 函数计算基于距离的空间权重矩阵的 Moran's I 统计量，同时使用 geary.test 函数计算 Geary's C 进行稳健性检验，结果表明所有叶性状数据均不存在显著的空间自相关。利用“FactoMineR”包中的 PCA 函数对叶性状数据和环境因子进行 PCA 分析，并分析叶性状 PCA 轴与植株大小、环境因子 PCA 轴的相关关系。所有数据处理与分析均在 R 软件 (版本 4.4.2) 中完成 (R Core Team, 2024)。

2 结果与分析

2.1 花榈木叶性状的总体变异特征

通过对花榈木的 4 个叶性状变异程度进行量化分析 (表 1)，结果发现，比叶面积 (SLA) 的变异程度最高 (变异系数 $CV = 30.87\%$)，而叶干物质含量 (LDMC) 变异最小 ($CV = 8.03\%$)。叶厚度 (LT) 与叶组织密度 (LTD) 的变异系数相近 (分别为 17.85% 和 19.36%)。以上结果表明，濒危植物花榈木不同叶性状的可塑性程度存在较大差异。

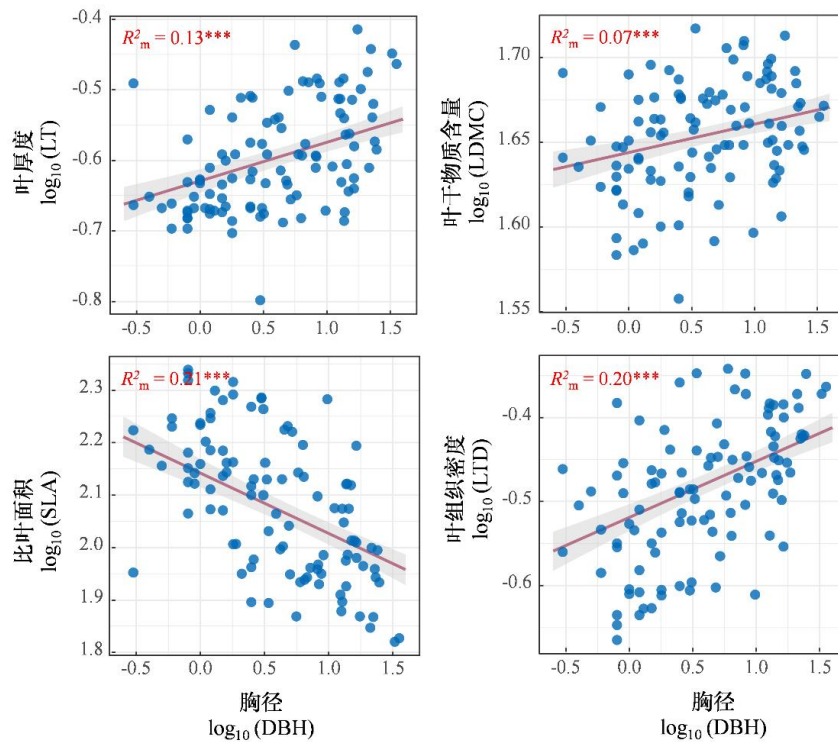
表 1 江西花榈木叶性状变异特征

Table 1 Variation characteristics of leaf traits of *Ormosia henryi* in Jiangxi Province

性状 Traits	平均值±标准偏差 Mean ± SD	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数 Coefficient of variation (%)
叶厚度 Leaf thickness (cm)	0.03±0.01	0.02	0.04	17.85
比叶面积 Specific leaf area (cm ² ·g ⁻¹)	126.75±39.14	66.12	218.22	30.87
叶干物质含量 Leaf dry matter content (g·g ⁻¹)	45.19±3.63	36.10	62.11	8.03
叶组织密度 Leaf tissue density (g·cm ⁻³)	0.33±0.06	0.22	0.59	19.36

2.2 花榈木叶性状随植株大小的变化

混合效应模型（种群为随机效应）结果表明，植株大小对 4 个测定叶性状均具有显著影响（图 2）。具体而言，随着个体大小的增大，花榈木的叶厚度（LT）、叶干物质含量（LDMC）及叶组织密度（LTD）均显著上升，而比叶面积（SLA）则显著下降。以上结果表明，个体发育阶段是驱动花榈木叶性状协同变化，从而引致其整体资源利用策略转变的关键内因。



显著性水平：* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

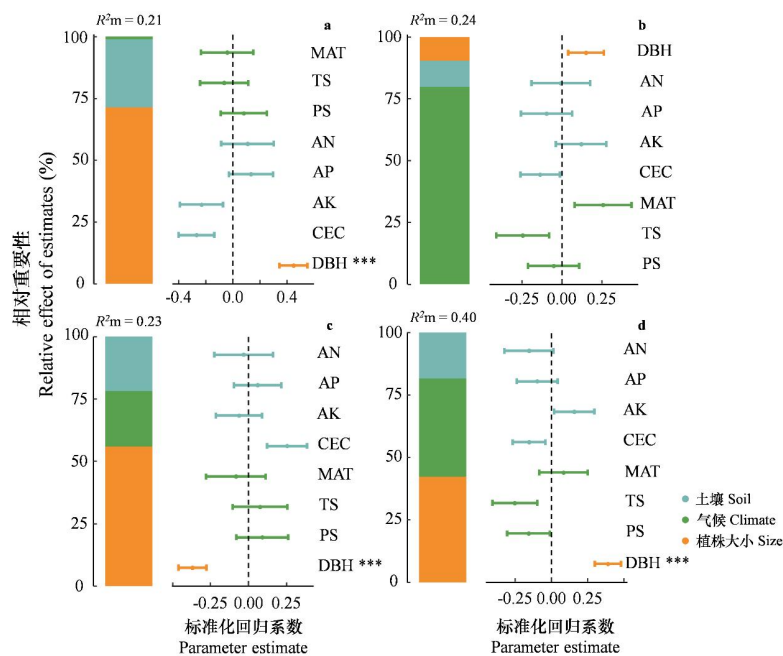
Significance level: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

图 2 线性混合效应模型估计植株大小对花榈木叶性状的影响

Fig. 2 Linear mixed-effects model estimates the effect of plant size on leaf traits of *Ormosia henryi*

2.3 环境因子和植株大小对花榈木叶性状变异的相对重要性

通过进一步分析环境因子和植株大小对花榈木叶性状变异的综合影响（图 3），结果表明：植株大小是叶厚度（LT）、比叶面积（SLA）和叶组织密度（LTD）变异的主要驱动因子，而气候因子则对叶干物质含量（LDMC）的变异起主导作用。从各性状的变异解释来看，植株大小与环境因子共同解释叶厚度变异的 23%，其中植株大小的相对解释率最高（71.37%，图 3：a），土壤肥力与气候因子对叶厚度变异的贡献较低（分别为 27.55%和 1.08%，图 3：a）；环境因子和植株大小对叶干物质含量变异的总体解释率为 24%，气候因子的相对解释力最强（79.77%，图 3：b），土壤因子和植株大小次之（分别为 10.59%和 9.64%，图 3：b）；对比叶面积变异的总解释力为 23%，其中植株大小贡献了 55.89%（图 3：c），而气候和土壤因子分别贡献了 22.20%和 21.25%；对叶组织密度变异的总解释力为 40%，其中植株大小是主要驱动因素（贡献了 42.2%，图 3：d），气候因子和土壤因子的贡献分别为 39.39%和 18.41%（图 3：d）。以上结果说明，花榈木叶性状的变异机制存在性状特异性，其中植株大小可能是驱动叶性状关键因素，其次是气候因子。此外，所有模型对叶性状变异的解释率仅有 23%~40%，表明仍有相当比例的变异未被纳入的因子所解释，可能涉及未被测量的微环境因子、种群遗传结构、植物生理状态或随机过程。



a. 叶厚度; b. 叶干物质含量; c. 比叶面积; d. 叶组织密度。显著性水平: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。
a. leaf thickness, b. leaf dry matter content, c. specific leaf area, d. leaf tissue density. Significance level: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

图 3 环境条件（气候和土壤因子）对花榈木叶性状变异的相对影响

Fig. 3 Relative effects of predictors on leaf trait of *Ormosia henryi*

2.4 花榈木叶性状随植株大小和环境梯度的变化规律

通过对环境因子和叶性状进行 PCA 分析，进一步分析植株大小和环境因子对花榈木叶片资源利用策略的影响（图 4，附图 S1），结果发现：叶性状 PC1 轴随植株大小增加显著上升，表明随着植株大小的增加，花榈木逐渐由“获取”策略转向“保守”策略（图 4：a）。在环境因子方面，叶性状 PC1 轴与气候 PC1 轴呈显著正相关，而与气候 PC2 轴呈显著负相关（图 4：b、c，附表 S1）。以上结果表明，花榈木叶片资源利用策略（由叶性状 PC1 轴表征）同时受到个体发育阶段与气候因子的显著调控，且气候条件则通过水分的时空变异格局（降水总量与季节性）以及热量的分配特征（温度水平与季节性）调节其性状组合。

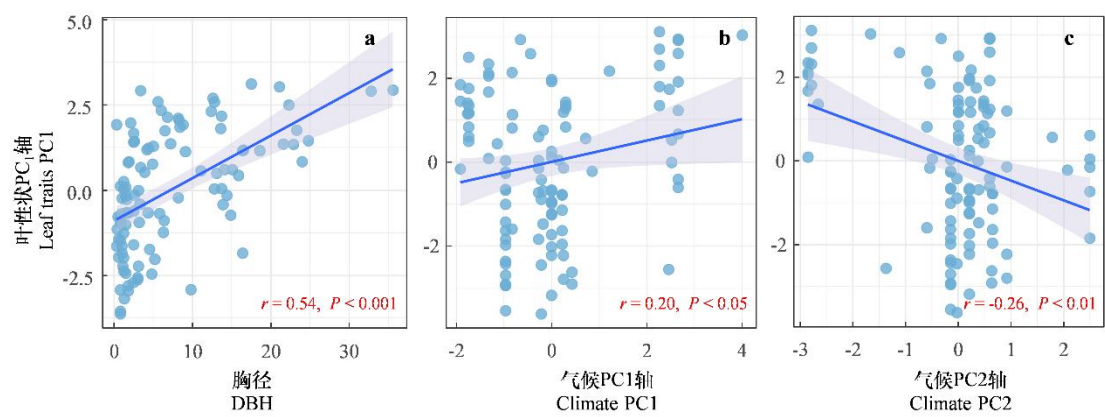


图 4 花榈木叶资源利用策略随植株大小和环境因子的变化规律

Fig 4 Leaf resource utilization strategies of *Ormosia henryi* change with plant size and environmental factors

3 讨论与结论

本研究发现，花榈木叶性状变异是个体生长发育（以个体大小为表征）与气候、土壤等环境因子共同作用的结果，但不同性状的关键驱动因素存在差异。具体而言，植株大小是叶厚度（LT）、比叶面积（SLA）和叶组织密度（LTD）变异的关键驱动力，而叶干物质含量（LDMC）则主要受气候因子的调控。这一结果表明，在研究植物功能性状的种内变异时，必须同时考虑个体发育进程和外部环境条件，且不同性状对不同驱动因素的响应存在差异。这一发现支持了当前功能生态学的一个重要观点：性状变异是多重因子共同作用的产物，其相对重要性因性状的生态功能而异 (Bruehlheide et al., 2018; Dayrell et al., 2018; Joswig et al., 2021)。比叶面积常用于表征植物对光照、温度以及水资源的利用效率，而叶干物质含量反映植物适应外界环境的变化以及对环境资源的利用能力，叶厚度与植物自身的资源获取和利

用有极大关系 (Dai et al., 2025; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Vile et al., 2005)。叶组织密度主要反映植物水分保持及防御外界的能力 (何雅琴等, 2022)。这 4 个叶性状在资源吸收和利用中发挥了核心的、互补的功能, 共同构成了植物在“获取”与“保守”策略之间进行权衡的关键维度。本研究中, 4 个叶性状对生长发育和环境因子响应的差异也证实了它们在植物生存策略中承担的不同角色。

此外, 本研究发现花榈木叶性状随着个体增大表现出系统性的转变: SLA 显著下降, 而 LT、LDMC 和 LTD 显著增加。根据经典的叶经济谱 (leaf economics spectrum, LES) 理论: 高 SLA、低 LDMC 和低 LTD 代表“获取”策略, 旨在快速捕获资源用于生长; 反之则代表“保守”策略, 旨在提高耐受性和个体存活 (Reich & Cornelissen, 2014; Wright et al., 2004)。因此, 本研究揭示了花榈木在生长发育过程中, 其资源利用策略可能经历了从“获取”向“保守”策略的根本性转变。这一发现与以往对乔木和灌木的研究结论一致 (耿梦娅等, 2018; 王英鲲等, 2021; Ji et al., 2021; Mason et al., 2013)。例如, 对王桉 (*Eucalyptus regnans*) 的研究发现, 随着树龄增加, SLA 减小而叶厚度增加 (England & Attiwill, 2006)。对濒危植物如长柄双花木 (*Disanthus cercidifolius* var. *longipes*)、蛛网萼 (*Platy crater arguta*) 的研究也发现了在生长发育过程中, 植物资源利用策略由“获取”向“保守”转变 (耿梦娅等, 2018; 王英鲲等, 2021)。这种转变的内在机理可能源于资源分配优先级随生长发育过程的调整 (Dayrell et al., 2018; Chen et al., 2024; Kozłowski, 1992)。在幼苗和幼树阶段, 个体较小, 处于林下层, 面临光照竞争和较高的生存风险。此时, 将有限资源优先投资于构建单位质量下光合面积最大 (高 SLA)、构建成本低的叶片, 有利于最大化光合同化速率, 实现快速生长以突破竞争、进入主林冠, 这是一种典型的“机会主义”策略 (Mediavilla et al., 2013)。同时, 较薄的叶片和较低的组织密度也减少了初期构建成本。随着植株长大, 成为林冠层或亚冠层树木, 其获取光资源的能力增强, 但同时也面临更大的物理胁迫 (如风、蒸腾) 和更长的叶片寿命需求。

本研究发现叶性状 PC₁ 轴与气候 PC₁ 轴呈显著正相关, 而与气候 PC₂ 轴呈显著负相关。结合叶性状和气候因子 PCA 分析结果可知, 叶性状 PC₁ 轴代表“获取”和“保守”策略权衡, 而气候 PC₁ 轴主要代表年降水量和降水季节性, 气候 PC₂ 轴则主要反映温度及其季节性变化。以上结果表明, 在降水及降水变异性较高的环境中, 以及在年均温度高而季节波动小的条件下, 花榈木均可能倾向于采取“保守”策略。以上结果似乎与传统叶经济谱理论及许多大尺度研究相悖, 以往的观点认为水热条件改善通常促使植物采取高 SLA、低 LDMC 的“获取”策略以充分利用资源 (Wright et al., 2004; Ordonez et al., 2009)。例如, 全球或大区域尺度研究

常报道 SLA 随年均温和年降水量增加而升高 (Xing et al., 2021), 在资源丰富生境植物多表现为“获取”策略 (Wang et al., 2021)。本研究结果与经典理论预期的差异, 可归因于植物对环境资源时间动态格局的响应, 而非单纯依赖于资源总量效应。“高降水量+高降水季节性”意味着水分供应在时间上高度不均, 存在旱季胁迫; 而“高年均温+低温度季节性”虽热量稳定, 却可能因持续高温加剧旱季水分压力。对于常绿的花榈木, 两者均构成周期性水分胁迫风险。为此, 其通过增加叶片厚度、密度及干物质含量 (转向“保守”策略), 以增强抗旱性与叶片存活力, 保障全年生存。这表明驱动保守策略的关键并非单一胁迫, 而是水热条件的季节性波动与复合胁迫风险。该结果呼应了植物在波动环境中采取保守策略的观点 (Putz et al., 2021), 强调未来应更关注气候季节性格局变化对常绿树种的影响。

综上所述, 本研究阐明了花榈木叶性状变异受个体发育与环境因子共同驱动, 揭示了其随植株增大由“获取”向“保守”策略转变的规律, 以及在季风区水热波动下趋于保守的独特响应模式。这一结果为该濒危物种的保护与实践提供了直接指导, 即在育苗期需提供充足资源以满足其快速生长需求, 并且在迁地保护时应优先选择水热均衡的生境以规避季节性胁迫。同时, 本研究揭示了未来气候波动加剧可能迫使花榈木采取过度保守策略, 进而限制其生长与竞争。因此, 保护策略须具备前瞻性, 结合多性状整合与长期监测, 以制定更具韧性的适应性管理方案。

参考文献

- Barton K E, 2023. The ontogenetic dimension of plant functional ecology [J]. *Functional Ecology*, 38(1): 98-113.
- Bruehlheide H, Dengler J, Purschke O, et al., 2018. Global trait–environment relationships of plant communities [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2(12): 1906-1917.
- Chen R F, Xiao S P, Dong C C, et al., 2024. Ontogenetic shifts in leaf biomass allocation in crop plants [J]. *National Science Review*, 11(10): nwae349
- Dai D C, Yu D L, Gao W C, et al., 2025. Leaf dry matter content is phylogenetically conserved and related to environmental conditions, especially wildfire activity [J]. *Ecology Letters*, 28(1): e70056.
- Dayrell R L C, Arruda A J, Pierce S, et al., 2018. Ontogenetic shifts in plant

ecological strategies [J]. *Functional Ecology*, 32(12): 2730-2741.

Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, et al., 2016. The global spectrum of plant form and function [J]. *Nature*, 529(7585): 167-173.

England J R, Attiwill P M, 2006. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell [J]. *Trees*, 20(1): 79-90.

Fantinato E, Manente S, Gastaldi E, et al., 2025. Linking leaf economic spectrum to floral resources along an environmental gradient [J]. *Journal of Ecology*, 113(7): 1659-1671.

Fick S E, Hijmans R J, 2017. WorldClim 2: new 1 - km spatial resolution climate surfaces for global land areas [J]. *International Journal of Climatology*, 37(12): 4302-4315.

Funk J L, Larson J E, Vose G, 2020. Leaf traits and performance vary with plant age and water availability in *Artemisia californica* [J]. *Annals of Botany*, 127(4): 495-503.

Geng M Y, Chen F Q, Lu K, *et al.*, 2025. Effects of developmental stage on the leaf functional traits of the endangered shrub species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* [J]. *Plant Science Journal*, 36(6): 851-858. [耿梦娅, 陈芳清, 吕坤, 等, 2018. 濒危植物长柄双花木叶功能性状随生长发育阶段的变化 [J]. *植物科学学报*, 36(6):851-858.]

Gong H D, Gao J, 2019. Soil and climatic drivers of plant SLA (specific leaf area) [J]. *Global Ecology and Conservation*, 20: e00696.

Gui P, Long P, 2021. Research progress on rare tree species of *Ormosia henryi* [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 49(7): 98-106. [桂平, 龙鹏, 2021. 珍稀树种花榈木研究进展 [J]. *贵州农业科学*, 49(7): 98-106.]

Havrilla C A, Munson S M, Yackulic E O, et al., 2021. Ontogenetic trait shifts: Seedlings display high trait variability during early stages of development [J]. *Functional Ecology* 35: 2409-2423.

- He Y Q, Shi X J, Chen G J, et al., 2021. Response and adaptation of leaf functional traits of *Eurya emarginata* to environmental factors [J]. *Aca Ecological Sinica*, **42(6)**: 2418-2429. [何雅琴, 史晓洁, 陈国杰, 等, 2022. 滨桉叶功能性状对环境因子的响应 [J]. *生态学报*, 42(6): 2418-2429.]
- Ji M, Jin G, Liu Z, 2021. Effects of ontogenetic stage and leaf age on leaf functional traits and the relationships between traits in *Pinus koraiensis* [J]. *Journal of Forestry Research*, 32(6): 2459-2471.
- Jin N Q, Yang B, Wei X L, et al., 2021. Comparison of growth and physiological characteristics of *Ormosia henryi* seedlings from different provenances [J]. *Guihaia*, **41**:2051-2060. [金念情, 杨彬, 韦小丽, 等, 2021. 不同种源花榈木苗期生长及生理特性比较 [J]. *广西植物*, 41(12): 2051-2060.]
- Joswig J S, Wirth C, Schuman M C, et al., 2021. Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 6(1): 36-50.
- Kelly R, Healy K, Anand M, et al., 2021. Climatic and evolutionary contexts are required to infer plant life history strategies from functional traits at a global scale [J]. *Ecology Letters*, 24(5): 970-983.
- Kozlowski J, 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(1): 15-19.
- Laughlin D C, 2024. Unifying functional and population ecology to test the adaptive value of traits [J]. *Biological Reviews*, 99(6): 1976-1991.
- Liu P, He WC, Huang XC, et al., 2019. Research status and conservation strategy of *Ormosia henryi* [J]. *South China Forestry Science*, 45(3): 45-48. [刘鹏, 何万存, 黄小春, 等, 2019. 花榈木研究现状及保护对策 [J]. *南方林业科学*, 45(3): 45-48.]
- Liu R L, Liu J F, Xie Y F, 2021. Analysis and historical comparison of vegetation

types in Jiangxi Province [J]. *Scientia Sinica Vitae*, 51(3): 314-320. [刘仁林, 刘剑锋, 谢宜飞, 2021. 江西植被类型及其历史比较 [J]. 中国科学: 生命科学, 51(3): 314-320.]

Liu X J, Ma K P, 2015. Plant functional traits — concepts, applications and future directions [J]. *Scientia Sinica Vitae*, 45(4): 325-339. [刘晓娟, 马克平, 2015. 植物功能性状研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 45(4): 325-339.]

Liu Z L, Hikosaka K K, Li F R, et al., 2020. Variations in leaf economics spectrum traits for an evergreen coniferous species: Tree size dominates over environment factors [J]. *Functional Ecology*, 34(2): 458-467.

Mason C M, Mcgaughey S E, Donovan L A, 2013. Ontogeny strongly and differentially alters leaf economic and other key traits in three diverse *Helianthus* species [J]. *Journal of Experimental Botany*, 64(13): 4089-4099.

Mcgill B J, Enquist B J, Weiher E, et al., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4): 178-185.

Mediavilla S, Herranz M, González-Zurdo P, et al., 2013. Ontogenetic transition in leaf traits: a new cost associated with the increase in leaf longevity [J]. *Journal of Plant Ecology*, 7(6): 567-575.

Moore T E, Jones C S, Chong C, et al., 2020. Impact of rainfall seasonality on intraspecific trait variation in a shrub from a Mediterranean climate [J]. *Functional Ecology*, 34(4):865-876.

Ordóñez J C, Van Bodegom P M, Witte J P M, et al., 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2): 137-149.

Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian Journal of Botany*, 61(3): 167-234.

Price C A, Wright I J, Ackerly D D, et al., 2014. Are leaf functional traits ‘invariant’ with plant size and what is ‘invariance’ anyway? [J]. *Functional Ecology*, 28(6):

1330-1343.

Putz T R, Urza A K, Hankin L E, et al., 2021. Seasonal water availability drives trait variation in isolated Basin and Range *Pinus ponderosa* [J]. *Forest Ecology and Management*, 488: 119022.

R Core Team, 2024. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Reich P B, Cornelissen H, 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto [J]. *Journal of Ecology*, 102(2): 275-301.

Shang L J, Liao H M, Tu Z, 2021. Variations of temperature extremes in Poyang Lake Basin and its association with atmospheric circulation [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 30(1): 160-171. [尚丽君, 廖花妹, 涂浙, 等, 2021. 鄱阳湖流域 1960 ~ 2018 年极端气温变化及其与大气环流的关系 [J]. *长江流域资源与环境*, 30(1): 160-171.]

Shi G, Sun W, Wei S G, et al., 2024. A China dataset of soil properties for land surface modeling (version 2) [J]. *Earth System Science Data*, 17(2): 517-543.

Song Y, Zhang G L, Jia Q Q, 2021. Prediction of potential distribution of *Ormosia henryi* in China under climate change [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 36(6):108-115. [宋颖, 张港隆, 贾全全, 等, 2021. 气候变化下花榈木在我国的潜在分布区预测[J]. *西北林学院学报*, 36(6): 108-115.]

Su S C, Wei X L, Yang B, 2021. Comparison of seed traits and growth characteristics at seedling stage in different *Ormosia henryi* provenances [J]. *Seed*, 40(3): 9-14. [苏石诚, 韦小丽, 杨彬, 等, 2021. 不同种源花榈木种子性状和苗期生长特性比较 [J]. *种子*, 40(3): 9-14.]

Vile D, Garnier É, Shipley B, et al., 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in Laminar leaves [J]. *Annals of Botany*, 96(6):1129-1136.

Violle C, Navas M-L, Vile D, et al., 2007. Let the concept of trait be functional! [J]. *Oikos*, 116(5):882-892.

- Wang S Q, Jin G Z, 2024. Variation and trade-offs in leaf, branch, and root traits at different life history stages of *Acer pictum* subsp. *mono* [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 48(11): 1510-1523. [王思琦, 金光泽, 2024. 五角槭不同生活史阶段叶枝根性状的变异与权衡 [J]. 植物生态学报, 48(11): 1510-1523.]
- Wang S, Wang W, Wang S, et al., 2021. Intraspecific variations of anatomical, morphological and chemical traits in leaves and absorptive roots along climate and soil gradients: a case study with *Ginkgo biloba* and *Eucommia ulmoides* [J]. Plant and Soil, 469: 73-88.
- Wang X D, Liu P, Liu M J, 2018. Biology and ecology research status of *Ormosia* species in China [J]. Plant Science Journal, 36(3):440-451. [王小东, 刘鹏, 刘美娟, 等, 2018. 中国红豆属植物生物与生态学特征研究现状 [J]. 植物科学学报, 36(3): 440-451.]
- Wang Y K, Lu K, Wu Y, et al., 2021. Changes in the functional traits of *Platycrater arguta* Sieb. et Zucc. leaves with plant growth and development [J]. Journal of Northwest Forestry University, 39(5): 526-534. [王英鲲, 吕坤, 吴宇, 等, 2021. 蛛网萼叶功能性状随植物生长发育进程的变化 [J]. 植物科学学报, 39(5): 526-534.]
- Wei Q S, Chen H Y, Liu S N, et al., 2023. Effect of shade on growth and physiology of *Ormosia henryi* seedlings [J]. Journal of Beihua University (Natural Science), 24(4): 513-521. [韦秋思, 陈华园, 刘世男, 等, 2023. 遮阴对花榈木幼苗生长和生理的影响 [J]. 北华大学学报(自然科学版), 24(4): 513-521.]
- Wei X L, Meng X S, DENG Z, 2014. Relation between being endangered and seed reproductive ecology of a rare species *Ormosia henryi* [J]. Seed, 33(1): 82-86. [韦小丽, 孟宪帅, 邓兆, 2014. 珍稀树种花榈木种子繁殖生态学特性与濒危的关系 [J]. 种子, 33(1): 82-86.]
- Wright I J, Dong N, Maire V, et al., 2017. Global climatic drivers of leaf size [J].

Science, 357(6354): 917-921.

Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 428(6985): 821-827.

Xing K, Niinemets U, Rengel Z, et al., 2021. Global patterns of leaf construction traits and their covariation along climate and soil environmental gradients [J]. New Phytologist, 232(4): 1648-1660.

Zheng J, Jiang Y, Qian H, et al., 2022. Size-dependent and environment-mediated shifts in leaf traits of a deciduous tree species in a subtropical forest [J]. Ecology and Evolution, 12(1): e8516.

Zhong Q L, Liu L B, Xu X, 2018. 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, 42(5): 562-572. [钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 等, 2018. 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, 42(5): 562-572.]

Zhou C C, Wen Q, Zeng D, et al., 2025. Chromosome-level genome assembly of the endangered tree species *Ormosia henryi* Prain [J]. Scientific Data, 12(1): 1065.

Zhou C C, Xia S Q, Wen Q, et al., 2023. Genetic structure of an endangered species *Ormosia henryi* in southern China, and implications for conservation [J]. BMC Plant Biology, 23(1): 22.