

中文核心期刊 中国科技核心期刊 中国科学引文数据库(CSCD)来源期刊 首批林草科技重点期刊

ISSN 1000-3142 CN 45-1134/Q CODEN GUZHEI





第43卷 第9期 Vol. 43 No. 9 2023年9月





出版



广西壮族自治区 中国科学院广西植物研究所广西植物学会 主办

Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences Guangxi Society of Botany





http://www.guihaia-journal.com





《广西植物》是广西壮族自治区、中国科学院广西植物研究所和广西植物学会联合主办、科学出版社出版、国 内外公开发行的植物学综合性学术期刊,为《科技期刊世界影响力指数(WJCI)报告》收录期刊、《中文核心期 刊要目总览》收录的"中文核心期刊"、中国科学引文数据库收录的"CSCD来源期刊"、中国科技论文统计源 期刊收录的"中国科技核心期刊"、国家林业和草原局"林草科技重点期刊"。本刊纸质出版平均发表周期为 4~5个月,网络在线数字出版(录用定稿网络首发为2周内、本刊网站预发表为2周内)。

特色栏目内容(包括但不限于): 喀斯特(岩溶/洞穴/天坑)植物研究;环境植物学-污染或受损环境的植物 修复研究;全球变化与生态环境研究;海岛与海岸植物研究;"一带一路"和东盟沿线植物多样性研究;生物多 样性保护与可持续利用研究;植物-微生物(内生菌)、植物-动物相互作用;重要/特色植物遗传资源及其种质创 新研究;珍稀濒危植物、特有植物与极小种群研究;入侵植物生物学研究及其防治技术;民族药用植物与大健康 研究;植物功能物质及其有效利用研究;国家重点保护野生植物研究;苦苣苔科植物研究;兰科植物研究;西藏 植物研究。

固定栏目内容:植物分类学、植物生态学、植物生理学、植物化学、植物地理学、植物资源学、植物细胞 学、植物遗传学、植物保护学、植物营养学、植物病理学、系统与进化植物学、植物发育与生殖学、植物化学生 物学、民族植物学、分子生物学、生物信息学。



了五種物 GUANGXI ZHIWU

2023年9月 第43卷第9期 (月刊)

目 次

ABA 调控种子发育的研究进展 …………………………………… 宋松泉, 唐翠芳, 雷华平, 费思恬, 陈海波(1553)

全球变化与生态环境 专栏

广西金钟山细叶云南松径向生长及其对气候因子的响应 …… 余碧云,唐金利,韦海勇,胡宝清,苏宏新(1568) 九寨沟两种常见藓类植物对模拟氮沉降的生理响应 …… 雷 春,邹佳城,杜 杰,文庄海,罗 治,雷泞菲(1578) 水葱和香蒲叶经济性状对模拟增温和 CO₂浓度倍增的响应 …… 余洪艳,孙 梅,冯春慧,许俊萍,陈弘毅,刘振亚(1588) …… 余洪艳,孙 梅,冯春慧,许俊萍,陈弘毅,刘振亚(1588) …… 仓明慧,方中平,胡来庭,南 歌,徐高福,于明坚(1600) …… 包明慧,方中平,胡来庭,南 歌,徐高福,于明坚(1600) …… 付慧蓉,程模香,谢双全,王秀爽,郝兴明,庄 丽(1611) 中亚热带赤皮青冈天然种群表型多样性分析 …… 秦之旷,刘 娜,周 霞,李志辉,曹福亮,李 何(1622) 乌鲁木齐达坂城山区地衣生态位特征的研究 …… 春之旷,刘 娜,周 霞,李志辉,曹福亮,李 何(1622) 乌鲁木齐达坂城山区地衣生态位特征的研究 …… 秦之旷,刘 娜,周 霞,李志辉,曹福亮,李 何(1622) 乌鲁木齐达坂城山区地衣生态位特征的研究 …… 秦之旷,刘 娜,周 霞,李志辉,曹福亮,李 何(1626) 宝内 CO₂浓度、温湿度和光照变化对碰碰香挥发物释放量的影响 …… 崔静娴,刘 慧,刘 红(1646) 土壤与大气 Cu 处理下迎春的耐性和富集特征研究 …… 王夭琪,徐瑞瑞,侯立娜,阮坤非,毕宁宁,刘忠华(1656) 竹茶混交模式对表层土壤有机碳储量及组分的影响 …… 曹 意,丁苏雅,覃云斌,何昕诺,马姜明(1668)

国家公园

综述

海南潜在世界自然遗产地的突出普遍价值初探 …… 黄佳欣, 杜彦君, 李东海, 龙文兴, 汪继超, 汤炎非(1678) 2015—2020年间海南热带雨林国家公园景观格局变化 ……… 陈圣天, 付 晖, 杜彦君, 付 广, 陈 杰(1688)

遗传与育种

生态与生物地理

责任编辑	周翠鸣	李 莉	蒋巧媛	邓斯丽	
责任校对	邓斯丽	蒋巧媛	李 莉	周翠鸣	王登惠
英文编辑/校对	李 莉	周翠鸣	邓斯丽	蒋巧媛	王登惠
封面/版式设计	蒋巧媛	王登惠	李 莉	周翠鸣	邓斯丽

期刊基本参数: CN 45-1134/Q*1981*m*A4*206*zh+en*P*¥45.00*1200*19*2023-09

封面说明:守宫木属(*Sauropus*)为叶下珠科(Phyllanthaceae)常绿灌木,稀为草本或攀缘灌木。本属全世界约 81 种,分布于毛里求斯、马达加斯加、斯里兰卡、印度尼西亚至马来西亚半岛、菲律宾、印度尼西亚和澳大利 亚等;中国有 15 种(4 种特有种,1 种外来种)。多支守宫木枝叶无毛,叶片膜质,总状花序 3~5 支聚生于老 茎下部的小枝脱落处,蒴果扁球状,红色,极易与守宫木属其他种区分;因其多支花序聚生于老枝而取名为多 支守宫木。多支守宫木的发现丰富了中越边境地区植物物种的多样性,体现了中越边境地区是全球生物多 样性热点地区和生物多样性保护的关键区域。 照片示:多支守宫木。1. 雄花;2. 果序;3. 花序;4. 雌花正面;5. 雌花背面;6. 雄花背面;7. 雄花正面。照片 由胡仁传提供。相关内容详见本期正文1721~1724 胡仁传等的文章。



GUIHAIA

CONTENTS

Review

Special Column: Global Change and Ecological Environment

Radial growth of Pinus yunnanensis var. tenuifolia and its response to climatic factors in Jinzhongshan, Guangxi Physiological responses of two common mosses to simulated nitrogen deposition in Jiuzhaigou LEI Rui, ZOU Jiacheng, DU Jie, WEN Zhuanghai, LUO Zhi, LEI Ningfei(1578) Responses of leaf economic traits of Scirpus validus and Typha orientalis to simulated warming and CO₂ concentration Basic characteristics and influencing factors of seed rain of woody plant in fragmented habitats in the Thousand Island Lake BAO Minghui, FANG Zhongping, HU Laiting, NAN Ge, XU Gaofu, YU Mingjian (1600) Damage characteristics of photosynthetic system of two typical ephemeral plants in Mosuowan area caused by temperature and light ····· FU Huirong, CHENG Moxiang, XIE Shuangquan, WANG Xiushuang, HAO Xingming, ZHUANG Li(1611) Phenotypic diversity of Quercus gilva natural populations in middle subtropical China QIN Zhikuang, LIU Na, ZHOU Xia, LI Zhihui, CAO Fuliang, LI He(1622) Niche characteristics of lichen in Dabancheng mountainous area, Urumqi LI Zuosen, TUMUR Anwar (1636) Effects of indoor CO₂ concentration, temperature, humidity and light variation on volatile organic compounds released by Plectranthus hadiensis var. tomentosus CUI Jingxian, LIU Hui, LIU Hong(1646) Tolerance and enrichment characteristics of Jasminum nudiflorum under copper treatment from soil and atmosphere WANG Tianqi, XU Ruirui, HOU Lina, RUAN Kunfei, BI Ningning, LIU Zhonghua(1656) Effects of bamboo-tea mixed model on surface soil organic carbon storage and components CAO Yi, DING Suya, QIN Yunbin, HE Xinnuo, MA Jiangming(1668)

National Park

Genetics and Breeding

Ecology and Biogeography

Cover images: Sauropus racemosus. 1. Male flowers; 2. Infructescence; 3. Inflorescence; 4. Female flower frontal view; 5. Female flower back view; 6. Male flower back view; 7. Male flower frontal view. Cover images are provided by HU Renchuan. For details, please see the text by HU Renchuan et al. on page 1721–1724.

1					
_			4	5	
				6	7
_	2			3	

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202303053

宋松泉, 唐翠芳, 雷华平, 等, 2023. ABA 调控种子发育的研究进展 [J]. 广西植物, 43(9): 1553-1567. SONG SQ, TANG CF, LEI HP, et al., 2023. Research progress on seed development regulated by ABA [J]. Guihaia, 43(9): 1553-1567.



http://www.guihaia-journal.com

ABA 调控种子发育的研究进展

宋松泉1,2*, 唐翠芳1,3, 雷华平1, 费思恬1, 陈海波1

 (1. 湘南学院南岭现代种业研究院,湖南郴州 423099;2. 中国科学院植物研究所, 北京 100093;3. 湖南师范大学 生命科学学院,长沙 410081)

摘 要:种子发育是一个复杂的生物学过程,受各种遗传和外界因素的调节,显著影响农作物特别是禾谷类 作物的种子活力和产量与质量。脱落酸(ABA)是调控种子发育和萌发最重要的植物激素之一,其活性水 平、信号转导及其 LAFL 网络在种子发育包括胚胎发生和成熟过程的调控中起关键作用。该文主要综述了 近年来 ABA 调控种子发育的研究取得的重要进展,包括 ABA 代谢和信号转导对种子发育的调控,ABA 与 种子成熟转录因子(AFL-B3、FUS3、ABI3、LEC2 等)的作用,以及 ABA 在种子发育中的作用机制,并提出了 需要进一步研究的科学问题,为深入理解种子发育的分子机制提供参考,从而提高种子的活力、产量和 质量。

关键词: ABA 代谢, 脱落酸, 转录因子网络, 种子发育, 信号转导 中图分类号: 0944 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2023)09-1553-15

Research progress on seed development regulated by ABA

SONG Songquan^{1,2*}, TANG Cuifang^{1,3}, LEI Huaping¹, FEI Sitian¹, CHEN Haibo¹

(1. Nanling Research Institute for Modern Seed Industry, Xiangnan University, Chenzhou 423099, Hunan, China; 2. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 3. College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, China)

Abstract: Seed development is a complex biological process that is controlled by various genetic and external factors, and significantly affects the seed vigor, yield and quality of crops, especially cereal plant crops. Abscisic acid (ABA) is one of the most important phytohormones that regulate seed development and germination, and plays a key role in regulation of seed development through its activity level, signaling, and LAFL network, including embryogenesis and maturation process. In recent years, important progresses have been acquired in the research of seed development regulated by ABA. In the present paper, we have mainly reviewed the research achievements in this field, including the regulation of ABA metabolism and signaling on seed development, the action between ABA and transcription factors of seed maturation (AFL-B3, FUS3, ABI3, LEC2, etc.), and the action mechanism of ABA in seed development. In addition, we also propose some scientific questions that need to be further investigated in this field to provide some

收稿日期: 2023-05-20

基金项目:国家科技支撑计划项目(2012BAC01B05);郴州国家可持续发展议程创新示范区建设省级专项(2022sfq06)。

第一作者: 宋松泉(1957-),博士,研究员,研究方向为种子生理与生物技术,(E-mail) sqsong2019@163.com

通信作者

information for deeply understanding the molecular mechanism of seed development, so as to improve seed vigor and increasing yield and quality.

Key words: abscisic acid (ABA) metabolism, abscisic acid, network of transcription factor, seed development, signaling

在大多数被子植物中,种子是双受精(double fertilization)过程的产物,其中一个精核与卵细胞 融合产生二倍体的合子,另一个精核与双核中央 细胞融合形成三倍体的初生胚乳核(Baroux & Grossniklaus, 2019)。随后,单细胞合子经过细胞 分裂和分化发育成为胚(Verma et al., 2021): 而初 生胚乳核通过一系列有丝分裂发育成为多核细胞 后,细胞化成为胚乳(Li & Berger, 2012; Batista et al., 2019)。种皮由胚珠的珠被发育而成,外珠被 形成外种皮,内珠被形成内种皮。种子发育(seed development)过程可分为胚胎发生(embryogenesis) 和成熟(maturation)两个主要阶段(Ali et al., 2022; Kozaki & Aoyanagi, 2022)。胚胎发生包括 胚、胚乳和种皮(母体来源)的形成与结构发育,其 特征是高度协调的细胞分裂与分化(Kozaki & Aoyanagi, 2022)。种子成熟从胚胎发生结束时开 始,当种子在生理上独立于亲本植物时结束(Ali et al., 2022)。种子成熟显著地影响农作物特别是 禾谷类作物种子的活力和产量与质量。

种子发育是一个复杂的生物学过程,包括储 藏物(如碳水化合物、蛋白和脂类)的积累、耐脱水 性(desiccation tolerance)的获得、生长停滞和进入 休眠(dormancy) (Bewley et al., 2013; Jo et al., 2019)。研究表明,种子发育受各种遗传和外界因 素的调节,其中植物激素在种子发育调控中起关 键作用(Shu et al., 2016: Kozaki & Aoyanagi, 2022)。在胚胎发生早期,生长素(auxin)通过影 响顶端-基底端极性(apical-basal polarity)的形成 和维管发育在拟胚体(embryonic body)建立中起重 要作用。细胞分裂素(cytokinin)与生长素一起通 过细胞分裂、发育和分化促进生长。油菜素内酯 (brassinosteroid)调节胚珠的数量、种子的大小和 形状,拮抗 ABA 的抑制作用也参与种子的萌发 (Kozaki & Aoyanagi, 2022)。脱落酸(abscisic acid, ABA) 和赤霉素 (gibberellin, GA) 被认为是 拮抗调节种子发育的主要激素(Shu et al., 2016; Sano & Marion-Poll, 2021)。研究表明, GA 在种子 的正常发育中起重要作用。豌豆(Pisum sativum)

GA 缺陷突变体不能产生正常的种子(Swain et al., 1997)。豌豆 GA 2-氧化酶(GA 2-oxidase, GA2ox) 基因在拟南芥(Arabidopsis thaliana)种子中的过表 达引起种子败育(seed abortion) (Singh et al., 2010)。番茄(Solanum lycopersicu)果实中 GA2ox 的过表达导致果实重量、种子数量和萌发率降低 (Chen et al., 2016)。核心 GA 信号转导途径主要 由 GA 受体 GID1 (GA INSENSITIVE DWARF1)、 DELLA (Asp-Glu-Leu-Leu-Ala) 蛋白、F-box 蛋白和 DELLA 调控的靶因子组成 (Nelson & Steber, 2016)。当 GA 缺乏时, DELLA 蛋白比较稳定, 可 抑制 GA 的反应;当 GA 存在时,GID1 与 GA 的结 合促进 GID1-GA-DELLA 复合物的形成,从而促进 其与 SLY1 (SLEEPY 1)/GID2 F-box 蛋白结合和 多泛素化 DELLA, 并通过 26S 蛋白酶体靶向降解 DELLA。这样就解除了 GA 反应的 DELLA 抑制 (Nelson & Steber, 2016: 宋松泉等, 2020: Sohn et al., 2021)。在拟南芥 DELLA 因子中, RGL2 (REPRESSOR OF GA-LIKE2)在抑制种子萌发中 起主要作用(Sohn et al., 2021)。

近年来,植物激素 ABA 在调控种子发育中的研 究取得了重要进展(Sano & Marion-Poll, 2021; Smolikova et al., 2021; Ali et al., 2022; Verma et al., 2022)。本文主要综述了本领域的研究成果,包 括 ABA 代谢和信号转导对种子发育的调控, ABA 与种子成熟转录因子的作用,以及 ABA 在种子发育 中的作用机制,并提出了在本领域需要进一步研究 的科学问题,为深入理解种子发育的分子机制提供 参考,从而提高种子活力和增加产量与质量。

1 ABA代谢与信号转导对种子发 育的调控

1.1 种子发育过程中 ABA 水平的变化

在拟南芥种子发育过程中,整个果实(长角果)和种子中的 ABA 水平在发育中期(约开花后9d)达到峰值,随后下降;但果实中的 ABA 水平在

开花后 12 d 又开始增加直到发育后期(约开花后 21 d)(Kanno et al., 2010; Kozaki & Aoyanagi, 2022)。然而,当合子组织缺乏 ABA 时,母体组织 中合成的 ABA 会被转移到合子组织的胚中(Kanno et al., 2010)。合子组织中合成的 ABA 的 主要作用是诱导和/或维持种子休眠;母体来源的 ABA 影响拟南芥成熟种子吸胀时释放的黏液层厚 度(Kanno et al., 2010)。

在小麦(Triticum aestivum)种子发育过程中, ABA的水平有 2 个峰值,其中发育后期(授粉后 35~40 d)合成的 ABA 与种子的休眠水平相关 (Tuan et al., 2018)。水稻(Oryza sativa)和小黑麦 (triticale)种子发育过程中的 ABA 水平只有一个峰 值。在水稻种子中,与休眠诱导有关的 ABA 积累发 生在种子发育的早期和中期(授粉后 10~20 d),比 小麦种子早(Gu et al., 2011; Liu et al., 2014)。在 小黑麦种子中,ABA 积累的峰值约为授粉后 35 d, 在种子水分大量丧失之前(Fidler et al., 2016)。

1.2 ABA 代谢对种子发育的调控

活性 ABA 通过一条间接的途径从叶黄素 (xanthophyll) [例如玉米黄质(zeaxanthin)、紫黄质 (violaxanthin) 和新黄质(neoxanthin)] 合成 (Marion-Poll & Leung, 2006)。3 个关键酶负责 ABA 生物合成的连续步骤,如玉米黄质环氧化酶 (zeaxanthin epoxidase, ZEP)、9-顺式-环氧类胡萝 卜素双加氧酶(9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, NCED)和脱落醛氧化酶(abscisic aldehyde oxidase, ABAO) (Dejonghe et al., 2018)。

ZEP 基因最初在拟南芥和皱叶烟草(Nicotiana plumbaginifolia)中被鉴定出来。其 ABA 缺陷突变 体(aba1/aba2)在玉米黄质氧化为环氧玉米黄质 (antheraxanthin)和紫黄质中受损,这被认为是 ABA 生物合成的初始步骤(Sano & Marion-Poll, 2021)。在水稻中,在 ABA 合成过程中玉米黄质 的氧化存在缺陷,发现了一个具有胎萌的突变体 Tos17(Ali et al., 2022)。通过遗传筛选在玉米 (Zea mays)中鉴定的其他 ABA 营养缺陷型突变体 (vp2、vp5、vp7 和 vp9)存在 ZEP 活性缺陷,阻碍了 类胡萝卜素生物合成的早期步骤(Ali et al., 2022)。综上表明,玉米黄质氧化是植物中 ABA 合成的一个重要且保守的阶段。目前,从全反式 紫黄质(all-trans-violaxanthin)和全反式新黄质(alltrans-neoxanthin)到 9-顺式紫黄质(oll-trans-violaxanthin)和 violaxanthin)和9-顺式新黄质(9-cis-neoxanthin)的转化还不清楚。然而,North等(2007)发现ABA4负责从全反式紫黄质转化为全反式新黄质,为这些转化的研究提供了一些线索。

ABA 生物合成的第二个关键基因 NCED 最初 在玉米胎生突变体 vp14 (viviparous 14)中被克隆。 vp14 突变体在 ABA 生物合成的步骤中存在 9-顺 式-环氧类胡萝卜素的氧化缺陷,并在干种子中表 现出 ABA 含量降低(Tan et al., 1997)。在拟南芥 中,NCED2、NCED3、NCED5、NCED6 和 NCED9 被 认为是 VP14 的同源基因,参与 ABA 生物合成的 限速步骤(Nambara & Marion-Poll, 2005)。此外, 分别从大豆(Glycine max)、番茄和二穗短柄草 (Brachypodium distachyon)中鉴定出的 PvNCED1、 LeNCED1 和 BdNCED1 也在 ABA 生物合成和种子 发育过程中具有重要作用(Barrero et al., 2012)。 综上表明,叶黄素的氧化裂解是 ABA 生物合成的 主要步骤,可调节种子的发育。

脱落醛(abscisic aldehyde)的氧化是 ABA 生物 合成的最后步骤,其中脱落醛被氧化成为 ABA (Dejonghe et al., 2018)。在番茄中鉴定的脱落醛 氧化为 ABA 的缺陷突变体是 *flacca* 和 *sitiens* (Taylor et al., 1988)。在拟南芥中鉴定的脱落醛 氧化酶 3 (abscisic aldehyde oxidase 3, AAO3),在 种子中的 ABA 生物合成的最后两个步骤中起作 用,其表达也在种子成熟中后期的胚维管组织中 被观察到(Seo et al., 2004)。

1.3 ABA 信号转导对种子发育的调控

核心 ABA 信号转导组分包括 ABA 受体 PYR/ PYL/RCAR (pyrabactin resistance 1/pyrabactin resistance 1-like/regulatory components of ABA receptor)家族、A 组 2C 型蛋白磷酸酶(Group A Type 2C protein phosphatase, PP2C)和蔗糖非发酵-1-相关的蛋白激酶 2 (sucrose non-fermenting-1related protein kinase 2, SnRK2) (Nonogaki, 2019a, b; Lim et al., 2022)(图 1)。

在拟南芥中,PYR/PYL/RCAR 蛋白家族的 14 个成员被证明在种子中具有重要作用,例如 pyr1/ prl1/prl2/prl4 四重突变体和 pyl 十二重突变体表 现出种子休眠变弱,对 ABA 不敏感(Ma et al., 2009; Zhao et al., 2018)。此外,水稻中 ospyl 七重 突变体在种子萌发过程中对 ABA 不敏感(Miao et al., 2018)。



PP2C 由 ABI1 和 ABI2 基因编码。萌发延迟 1(DOG1)信号转导的关键组分是血红素分子和由 AHG1 和 AHG3 基因编码的 PP2C。 PCAR-ABA-PP2C 和/或 DOG1-HEME-PP2C 的三重复合物阻断 PP2C 与 SnRK2 的结合。活化的 SnRK2 磷酸化与 ABA 控制基因 的启动子(Pro)结合的 ABI3 和 ABI5。在种子中,平行的 ABA 和 DOG1 信号转导途径激活棉子糖家族寡糖的合成、LEA 和 HSP 基 因的表达,从而调控耐脱水性的开始和向休眠过渡。

PP2C is encoded by *ABI*1 and *ABI*2 genes. The key elements of delay of germination 1 (DOG1) signaling are heme molecule and PP2C encoded by *AHG*1 and *AHG*3 genes. Triplex complexes of PCAR-ABA-PP2C and/or DOG1-HEME-PP2C block the binding of PP2C to SnRK2. The active SnRK2 phosphorylates ABI3 and ABI5 which bind to the promoters (Pro) of ABA-controlled genes. In seeds, the parallel ABA and DOG1 signaling pathways activate synthesis of raffinose family oligosaccharide, expression of *LEA* and *HSP* genes, thus regulating the onset of desiccation tolerance and transit to dormancy.

图 1 种子中的脱落酸(ABA)和萌发延迟 1 (DOG1)信号转导途径

Fig. 1 Abscisic acid (ABA) and delay of germination 1 (DOG1) signaling pathways in seeds (Smolikova et al., 2021)

在 ABA 缺乏时, PYL 蛋白释放 PP2C, 并激活 其磷酸酶功能(Ma et al., 2009)。PP2C 蛋白包括 ABA 不敏感 1/2 (ABA-INSENSITIVE 1/2, ABI1/2) 和 ABA 过敏感萌发 1/3 (ABA-HYPERSENSITIVE GERMINATION 1/3, AHG1/3),通过蛋白磷酸化抑 制下游 ABA 信号转导蛋白的活性,从而阻断下游 ABA 信号转导网络的功能(Park et al., 2009)。 因此, PP2C 在 ABA 信号转导系统中起负调控因 子的作用, 而在敲除突变体时则表现出对 ABA 过敏感和种子休眠减弱(Yoshida et al., 2006)。 研究表明, EAR1 (ENHANCER OF ABA CO-RECEPTOR 1)能与 PP2C 蛋白(即 ABI1/2、 HAB1/2 (Hypersensitive to ABA 1/2) 和 AHG1/3) 一起作用来增加 PP2C 的活性(Wang et al., 2018)。与 EAR1 一样, PR5K2 (PR5 receptor-like kinase 2)通过增加 ABI1/2 的磷酸化来抑制 ABA 信号转导(Baek et al., 2019)。此外, DOG1 (DELAY OF GERMINATION 1)与血红素结合,并 与 AHG1 相互作用以阻止其磷酸酶功能,并增加 种子休眠程度(Nishimura et al., 2018)。综上表 明, PP2C 能够被 PYL 受体或被其他蛋白调节,但 在种子发育过程中 PP2C、PYL 与其他调控因子 (DOG1、PR5K2 和 EAR1)之间的相互关系尚不 清楚。

在 ABA 存在时, PYR/PYL/RCAR 蛋白与 ABA 和 PP2C 蛋白结合,以抑制 PP2C 的磷酸酶活 性,从而释放 SnRK2 并使其发挥功能。研究表明, 拟南芥 PYL 蛋白家族的所有成员都能与 PP2C 家 族成员相互作用,并在 ABA 介导的反应中起作用 (Zhao et al., 2013)。在拟南芥中,总共3种 SnRK2 (SnRK2.2、SnRK2.3 和 SnRK2.6) 被发现作 为 ABA 信号转导网络的正调控因子参与种子发育 的许多过程,如脱绿(de-greening)、种子储藏产物 的积累、耐脱水性的获得和萌发(Finkelstein et al., 2008)。ABA 信号转导终止子 (ABA signaling terminator, ABT) 是一种 WD40 蛋白, 能够有效地 阻断 ABA 信号转导,在种子萌发和幼苗建立中起 重要作用。ABT 以 PYR1/PYL/RCAR-PP2C 依赖 的方式被 ABA 诱导,并与 PYR1/PYPL/RCAR 和 PP2C 蛋白相互作用,干扰 PYR1/4 和 ABI1/2 之 间的相互作用,从而阻断 ABA 信号转导(Wang et al., 2020)

此外, SnRK2 的主要靶点是 ABF 「ABRE (ABA RESPONSIVE ELEMENT) binding factor ABF 家族由 9 个成员组成,包括 ABF1、ABF2/ AREB1 (ABRE BINDING PROTEIN 1), ABF3, ABF4/AREB2、AREB3、ABI5、bZIP15、bZIP67 和 bZIP 亚家族 EEL,主要参与 ABA 介导的转录调控 (Nakashima et al., 2009)。ABI5 的转录能够被 SnRK2 通过与 ABI5 启动子中的 ABRE 顺式元件专 一地结合来激活,进而在拟南芥种子成熟后期和 吸胀的种子中激活 ABA 介导的转录活性。此外, 另一个关键因子 ABI3 与 ABI5 转录因子相互作 用,并与 ABI5 共同作用以促进下游 ABA 反应基 因的转录,这两个基因均能被 RAV1 (RELATED TO ABI3/VP1) 通过与其启动子结合进行调控(Ali et al., 2022)。有趣的是, ABI5 也通过与 PYL11 和 PYL12 的启动子结合来调节 ABA 的反应,从而直 接调控萌发过程中的转录。当 ABI5 突变时,由 PYL11 和 PYL12 过表达所引起的 ABA 过敏感反应 被完全或部分受损(Zhao et al., 2020)。

2 ABA 与种子成熟转录因子

通过遗传筛选发现,LAFL 基因在 ABA 介导的 种子发育中起重要作用。LAFL 基因包括 AFL-B3 (AFL clade of B3 domain plant-specific transcription factor)、FUS3 (FUSCA3)、ABI3、LEC2 (LEAFY COTYLEDON 2),以及 CBF (CCAAT-binding transcription factor)或 NF-Y (nuclear factor Y)的 HAP3 亚基、LEC1 和 L1L (LEC1-LIKE) (Smolikova et al., 2021; Kozaki & Aoyanagi, 2022) (图 2)。LAFL 基因的突变影响种子发育的许多方 面,如种子成熟时储藏物含量下降,耐脱水性和 ABA 水平降低以及休眠变弱(Holdsworth et al., 2008; Jia et al., 2014)。除种子发育外,LAFL 网 络还调控一些与植物发育有关的基因,如锌指因 子(zinc finger factor) PEI1、AP2 (APETALA2)家 族因子 BBM (BABY BOOM)、NAC 因子 CUC1 (CUP-SHAPED COTYLEDON 1)和 MADS box 因子 FLC (FLOWERING LOCUS C)的基因(Jia et al., 2014)。

AFL 因子通过 RY 顺式元件(RY cis-element) 激活靶基因, RY 顺式元件被 B3-DNA 结合结构域 识别(Braybrook et al., 2006)。LEC1 和 L1L 作为 NF-Y 复合物的一个亚基,与 CCAAT DNA 基序结 合(Miller, 2016)。对拟南芥和大豆靶基因上游区 域 LEC1 结合位点的全基因组分析表明, LEC1 除 了调控 CCAAT 基序外,还在种子成熟过程中调控 基因的启动子中富含 G-box、ABRE-like、RY 和 BPC1 顺式元件,表明 LEC1 通过与一些其他种类 的转录因子相互作用来调节靶基因(Jo et al., 2019)。

遗传分析表明,在 LAFL 基因之间的相互作用 比较复杂(图 2)。LEC1 能够激活 ABI3、FUS3 和 LEC2 的表达,而 LEC2 的异位表达能够上调 LEC1、ABI3 和 FUS3 (To et al., 2006; Stone et al., 2008)。ABI3 和 FUS3 相互正向调控,并调控自身 的表达(To et al., 2006; Mönke et al., 2012)。此 外,L1L 被 FUS3 调控(Yamamoto et al., 2010)。 ChIP (chromatin immunoprecipitation)分析表明, LEC1 调控 L1L (Junker et al., 2012),而 FUS3 调 控 LEC1、FUS3 和 ABI3 (Wang & Perry, 2013)。

除了 LAFL 基因外, ABI5 及其相关的 bZIP 转 录因子也与 ABRE 结合, 参与种子成熟的调控。 ABI5 是 ABA 信号转导的关键参与者(Collin et al., 2021)。种子成熟过程中一组 LAFL 调控的重要基 因包括胚胎发生晚期丰富(LATE EMBRYOGENESIS ABUNDANT, LEA) 基因, 其启动 子中具有 RY 和 ABRE 基序, 并被 ABI3 和 ABI5 相



箭头和钝线分别表示激活和抑制。ABI3 和 ABI5 之间的黑线表示这两个蛋白的相互作用。LEC1、LEC2 和 FUS3(由粗黑线包围) 参与耐脱水性的获得,所有 LAFL 蛋白都参与休眠的调控。LEC1 与 GA 信号转导有关,ABI3 和 ABI5 与 ABA 信号转导有关。 Arrows and blunted lines indicates activation and repression, respectively. Black line between ABI3 and ABI5 indicates the interaction of these two proteins. LEC1, LEC2, and FUS3 (surrounded by the thick black line) are involved in acquisition of desiccation tolerance and all LAFL proteins are involved in the regulation of dormancy. LEC1 is related to GA signaling, and ABI5 are related to ABA signaling.

图 2 LAFL 网络调控种子发育

Fig. 2 LAFL network regulates seed development (Kozaki & Aoyanagi, 2022)

关的 bZIP 转录因子的组合调控(Alonso et al., 2009)。因此, ABA 信号转导被 ABI5 及其相关的 bZIP 因子通过与 ABI3 的 N-端 COAR (co-activator/co-represso)结构域物理相互作用整合到 LAFL 网络中(Alonso et al., 2009)。在其他 LAFL 因子的靶基因启动子中也发现了 ABRE, 表明 LAFL 的其他组分可能被 ABA 共同调控(Junker et al., 2012; Wang & Perry, 2013)。

在拟南芥中,外源 ABA 增加 FUS3 的表达 (Kagaya et al., 2005),以及 FUS3 诱导 ABA 的增 加(Gazzarrini et al., 2004)。因此, FUS3 和 ABA 是相互的正调控因子(Braybrook & Harada, 2008)。此外, FUS3 的表达也能够被生长素正向 调控(Gazzarrini et al., 2004)。

3 ABA 在种子发育中的功能

3.1 储藏物的积累

在种子成熟过程中,储藏化合物如种子储藏 蛋白(seed storage protein, SSP)、脂质和碳水化合 物的积累与 ABA 的水平和信号转导密切相关 (Finkelstein, 2013)(表1)。ABA 信号转导组分 如 PYL 和 SnRK2 的突变通常表现为种子储藏物减 少(Nakashima et al., 2009; Zheng et al., 2010; Zhao et al., 2018)。SnRK2.6 失活导致种子的含 油量降低,而 SnRK2.6 过表达则增加整个种子的 重量(Zheng et al., 2010)。SnRK2 三重突变体 (snrk2.2/3/6)和 pyl 十二重突变体通常表现出种 子储藏物减少,如12S球蛋白(Nakashima et al., 2009; Zhao et al., 2018)。玉米和水稻中的淀粉 生物合成受蔗糖和ABA的协同调控(Huang et al., 2016; Chen et al., 2019)。

LAFL 基因参与储藏物积累的调控。LEC1 和 FUS3 在成熟过程中以 ABA 依赖的方式控制 ABI3 的积累,并相互作用调控储藏蛋白[包括拟南芥储 藏蛋白 3 (At2S3)和菜籽蛋白 C (cruciferin C, CRC)]的积累、花青素的合成以及叶绿素和脂质 的积累(Mu et al., 2008; Zhang et al., 2016)。 LEC1 通过与 bZIP67 的直接相互作用激活 CRC (Yamamoto et al., 2010)。

FUS3 负调控 TTG1 (TRANSPARENT TESTA GLABRA1)的表达,TTG1 编码一种抑制拟南芥中 SSP 和油积累的转录因子(Chen et al., 2015)。 ttg1 突变体的特征是储藏物显著增加,如 SSP 和油 (Baud et al., 2008)。FUS3 可能通过抑制 TTG1 导致储藏物的积累(Chen et al., 2015)。FUS3 与 LEC2 结合也诱导 WRI1 (WRINKLED 1)的表达; WRI1 编码 AP2 转录因子,并通过增加脂肪酸合成 和糖降解基因的表达来调控种子中的含糖量和含 油量(Yamamoto et al., 2010)。FUS3 与抑制 TTG1 表达和增加 WRI1 表达一起促进储藏油的积累。 这种储藏油的积累通过激活 WRI1 被 LEC1 和 AFL 基因调控(Mu et al., 2008)。此外, LEC2 通过激 活编码油体蛋白(oleosin)的基因 OLE1 和编码 2S 和 12S 储藏蛋白的基因表达来调控油和蛋白的积 累(Braybrook et al., 2006)。

在种子成熟过程中,除了 LAFL 基因外,其他 因子也参与储藏物的积累。bZIP67 与 L1L 和 NF-YC2 (NUCLEAR FACTOR-YC2) 一起调控 FAD3 (FATTY ACID DESATURASE 3),该酶在种子成熟 期间对 ω -3 脂肪酸的储藏具有一定作用(Mendes et al., 2013)。DOGL4 (DOG1-LIKE4)基因的表达 被 ABA 诱导,在种子成熟过程中调控一些种子储 藏蛋白的表达,包括 CRC、白蛋白和油体蛋白(Sall et al., 2019)。

3.2 耐脱水性的获得

种子的耐脱水性是植物在长期进化过程中 保证物种生存和繁衍的适应性机制,在农作物种 子保存和植物种质资源长期保存中起关键作用 (Smolikova et al., 2021; 宋松泉等, 2022)。种 子的耐脱水性机制在种子成熟后期被激活,以及 与 LEA 蛋白、小分子量热休克蛋白(small heat shock protein, sHSP)、非还原性寡糖和不同化学 性质的抗氧化物的积累有关(Smolikova et al., 2021; 宋松泉等, 2022)。成熟和耐脱水性的主 要调控因子是 ABA 和 DOG1 蛋白,它们控制转录 因子网络,包括 LEC1、LEC2、FUS3、ABI3、ABI5、 AGL67、PLATZ1、PLATZ2 (Smolikova et al., 2021)(图 2)。

LEA 基因的表达被 ABI3 和 ABI5 调控(Bies-Ethève et al., 2008)。ABI3 也调控种子专一的热 休克因子(heat shock factor) HSFA9 的表达(Kotak et al. 2007)。LEA 和 HSP 基因的表达被 DOG1 通过 ABI5/ABI3 增加;以及它们的表达增加种子 中含 N 化合物的储藏,从而促进种子休眠和提高 种子生活力(Dekkers et al., 2016)。研究表明,在 种子成熟过程中 DOG1 的表达分别被 bZIP67 和 ERF12 (ETHYLENE RESPONSE FACTOR 12) 负 调控或正调控(Bryant et al., 2019; Li et al., 2019)。在蒺藜苜蓿(Medicago truncatula)和豌豆 中,ABI3、ABI4和ABI5被认为是调控种子耐脱水 性获得的主要中枢,以调控与棉子糖家族寡糖 (raffinose family oligosaccharide, RFO)代谢和 LEA 蛋白合成有关的基因(Zinsmeister et al., 2016) (表1)。

LEC1、ABI3 或 FUS3 的突变显著地影响种子的耐脱水性,表明激活种子的耐脱水性都需要这3种转录因子的(Roscoe et al., 2015)。LEC2 通过诱导 EEL (ENHANCED EM LEVEL) bZIP 转录因子的基因表达来影响 LEA、EM1 (THE EARLY METHIONINE 1)和 EM6 基因的表达,从而参与耐脱水性的建立(Bentsink et al., 2006)。EEL bZIP 转录因子是拟南芥中 EM 蛋白的负调控因子(Braybrook et al., 2006)。

3.3 种子初生休眠的诱导与维持

休眠是一种暂时的静止状态,是野生植物种 子在不利环境条件下避免萌发和确保下一代繁衍 的重要特征;而对于栽培作物,具有迅速和整齐萌 发的种子被选择以获得作物高产与优质。此外, 种子休眠特别是收获休眠(harvest dormancy)的缺 乏是不理想的农艺性状,因为它可能导致收获前 萌发(preharvest sprouting, PHS),这是禾谷类作物 栽培中所面临的严重问题,以及非休眠突变体可 能降低种子的寿命(Finkelstein et al., 2008; Tuan Table 1 Functions of ABA biosynthesis, signaling and transcription factors involved in maturation in seed development

基因/转录因子 Gene/transcription factor	功能描述 Function description	参考文献 Reference
储藏物积累 Accumulat	tion of storage product	
SnRK2.6	活性失活导致种子含油量降低,过表达增加整个种子的重量 Inactivation of <i>SnRK2</i> .6 results in reduction of seed oil content, while overexpression of <i>SnRK2</i> .6 increases overall seed products	Zheng et al., 2010
PYL, SnRK2	基因突变通常表现出种子储藏物减少,如 12S 球蛋白 Mutations in <i>PYL</i> and <i>SnRK</i> 2 often exhibit a reduced seed storage products, such as 12S globulin	Zheng et al., 2010; Zhao et al., 2018
LEC1	通过与 bZIP67 直接相互作用激活菜籽蛋白 C 基因 LEC1 activates <i>Cruciferin C</i> via a direct interaction with bZIP67	Yamamoto et al., 2010
LEC2	通过激活编码油体蛋白的基因 OLE1 和编码 2S 和 12S 储藏蛋白的基因的表达来调控 油和蛋白的积累 LEC2 regulates oil and protein accumulation by activating the expressions of OLE1, oleosin and genes encoding 2S and 12S storage proteins	Braybrook et al., 2006
FUS3	负调控 TTG1 的表达,正调控 WRI 的表达 The expressions of TTG1 and WRI1 are regulated by FUS3 negatively and positively, respectively	Muet al., 2008; Chen et al., 2015
LEC1, FUS3	以 ABA 依赖的方式控制 ABI3 的积累,并相互作用调控储藏蛋白的积累、花青素的合成 以及叶绿素和脂质的积累 LEC1 and FUS3 control the accumulation of ABI3 and function with each other to regulate the accumulation of storage proteins, anthocyanin synthesis, and accumulation of chlorophyll and lipid in an ABA-dependent manner	Mu et al., 2008; Zhang et al., 2016
LEC2, FUS3	FUS3 与 LEC2 结合来诱导 WR/1 的表达; WR/1 编码 AP2 转录因子,并通过增加脂肪酸 合成和糖降解基因的表达来调控含糖量和含油量 FUS3, in combination with LEC2, induces the expression of WR/1, which encodes AP2 transcription factor and regulates sugar and oil contents by increasing the gene expression for fatty acid synthesis and sugar degradation	Yamamoto et al., 2010
TTG1	TTC1 编码一种抑制种子储藏蛋白(SSPs)和油积累的转录因子,突变体 $ttg1$ 的特征是储藏物显著增加,如油和 SSP TTC1 encodes a transcription factor that suppresses the accumulation of seed storage proteins (SSPs) and oils. Mutant $ttg1$ is characterized by a dramatic increase in storage reserves, such as oils and SSPs	Baud et al., 2008; Chen et al., 2015
耐脱水性 Desiccation t	olerance	
ABI3, ABI4, ABI5	ABI3, ABI4, ABI5 调控种子耐脱水性的获得,控制与棉子糖家族寡糖的代谢和 LEA 蛋白合成有关的基因 ABI3, ABI4, and ABI5 regulate acquisition of desiccation tolerance and control genes involved in raffinose family oligosaccharide metabolism and LEA proteins synthesis	Zinsmeister et al., 2016
LEC1, ABI3, FUS3	LEC1, ABI3, FUS3 基因突变显著地影响种子的耐脱水性 Mutations of LEC1, ABI3 and FUS3 significantly affect the desiccation tolerance of the seeds	Roscoe et al., 2015
bZIP67, ERF12	负或正控制 DOG1 的表达 The expression of DOG1 gene is controlled by bZIP67 and RF12 negatively or positively, respectively	Bryant et al., 2019; Li et al., 2019
LEC2	通过诱导 EEL bZIP 转录因子的基因表达来影响 LEA、EM1 和 EM6 基因的表达 LEC2 affects the expression of LEA, EM1 and EM6 genes by inducing the expression of the gene for ENHANCED EM LEVEL (EEL) bZIP	Bentsink et al., 2006
EEL bZIP	EM 蛋白的负调控因子 A negative regulator of the EM (early methionine) proteins	Braybrook et al., 2006
种子初生休眠的诱导和	口维持 Induction and maintenance of primary seed dormancy	
AtNCED6/ AtNCED9	AtNCED6 和 AtNCED9 突变体的成熟干燥种子表现出 ABA 水平和休眠程度降低 Mutants of AtNCED6 and AtNCED9 show a decreased ABA level and dormancy in mature dry seeds	Lefebvre et al., 2006
PvNCED1	在吸胀的烟草种子中 PvNCED1 异位表达和过表达增加 ABA 水平,引起种子萌发延迟 Ectopic expression and overexpression of PvNCED1 in imbibed tobacco seeds increased ABA	Ali et al., 2022

level, resulting in delayed germination of seeds

续表1							
基因/转录因子 Gene/transcription factor	功能描述 Function description	参考文献 Reference					
LeNCED1	基因过表达增加种子的 ABA 水平和休眠 Overexpression of <i>LeNCED</i> 1 increases ABA level and dormancy of seeds	Ali et al., 2022					
TsNCED1	增加 ABA 含量和对收获前萌发(PHS)的抗性 <i>TsNCED</i> 1 increases ABA content and the resistance to preharvest sprouting (PHS)	Fidler et al., 2016					
TaABA8'OH1A/ TaABA8'-OH1D	AtCYP707 的同源基因,其突变导致 ABA 水平和休眠程度增加 The homologs of AtCYP707, their mutation results in an increased ABA level and dormancy degree	Chono et al., 2013					
ospyl, snrk2.2/3/6	ospyl 和 snrk2.2/3/6 基因突变导致水稻和拟南芥种子的成熟前萌发 A mutation in ospyl and snrk2.2/3/6 genes lead to premature germination in rice and Arabidopsis seeds	Nakashima et al., 2009; Miao et al., 2018					
aba1, aba2/3	ABA 缺陷突变体(例如 <i>aba</i> 1 和 <i>aba</i> 2/3)种子表现出休眠水平降低 Seeds of ABA-deficient mutants (such as <i>aba</i> 1 and <i>aba</i> 2/3) show reduced dormancy levels	Kozaki & Aoyanagi, 2022					
AtMYB96	直接激活 ABA 合成基因(AtNCED2, 5, 6 和 9),以及失活 GA 生物合成基因 (AtGA3ox1 和 AtGA20ox1),诱导种子初生休眠 AtMYB96 directly activates ABA synthesis genes (AtNCED2, 5, 6, and 9) and inactivates GA biosynthesis genes (AtGA3ox1 and AtGA20ox1) to induce primary seed dormancy	Lee et al., 2015					
AtABI4	直接与 AtNECD6 的启动子区域相互作用以增加 ABA 的生物合成,与 GA 失活基因 AtGA2ox7 的启动区域相互作用以抑制 GA 的积累;增加种子休眠 AtABI4 increases seed dormancy through direct interaction with promoter regions of AtNECD6 to increase ABA biosynthesis, and with promoter regions of AtGA2ox7, a GA inactivation gene, to inhibit GA accumulation	Shu et al., 2013, 2016					
VP1	其突变导致 PHS 和胚的成熟中断,引起休眠水平和对 ABA 的敏感性变弱 A mutation in VP1 leads to PHS and disruption of embryo maturation, and causes a reduced dormancy level and sensitivity to ABA	Kozaki & Aoyanagi, 2022					
PLA3	水稻 VP8 的同源基因, PLA3 突变表现出休眠降低 The mutation of PLA3, a VP8 homolog in rice, exhibits a reduced dormancy phenotype	Griffifiths et al., 2011					
DOG1	独立于植物激素起作用,包括 ABA;抑制 PP2C 磷酸酶(AHG1 和 AHG3),促进和维持种子休眠;其突变完全解除种子休眠 DOG1 functions independently of the plant hormones, including ABA; and inhibits PP2C phosphatases (AHG1 and AHG3), as well as promotes and maintains seed dormancy; mutation of <i>DOG</i> 1 can completely abolish seed dormancy	Nakabayashi et al., 2012; Née et al., 2017; Carrillo-Barral et al., 2020					
RD05	RDO5 是 PP2C 蛋白磷酸酶家族的一个成员,但不表现出磷酸酶活性;独立于植物激素起作用(包括 ABA);其突变可减少种子休眠 RDO5 is a member of the PP2C protein phosphatase family, but does not show phosphatase activity, which functions independently of the plant hormones (including ABA); mutation of RDO5 could reduce seed dormancy	Nakabayashi et al., 2012; Née et al., 2017; Carrillo-Barral et al., 2020					
AtSDR4L	AtSDR4L 通过调节 DOG1 和 GA 途径中的 RGA-LIKE2 (编码 DELLA 蛋白 RGL2)来 调控种子体眠与萌发 AtSDR4L regulates seed dormancy and germination through regulation of DOG1 and RGA-LIKE2 (RGL2 encoding DELLA protein) in the GA pathway	Cao et al., 2019					
AtODR1	AtODR1 作为 OsSDR4 的直系同源基因,与 bHLH57 一起作用,并在 AtNCED6 和 AtNCED9 的上游起作用,以控制 ABA 合成和种子休眠 AtODR1, an ortholog of OsSDR4, acts together with bHLH57 and functions upstream of AtNCED6 and AtNCED9 to control ABA synthesis and seed dormancy	Liu et al., 2020					
种子脱绿 Seed de-gree	ning						
SnRK2, ABI3	SnRK2 和 ABI3 是脱绿过程的重要组分 SnRK2 and ABI3 are important components of the de-greening process	Delmas et al., 2013					
snrk2.2/snrk2.3/ snrk2.6	三重突变体 <i>snrk</i> 2.2/3/6 的种子具有绿色种皮,对 ABA 不敏感 The seeds of the triple mutant <i>snrk</i> 2.2/3/6 have greenish seed coats, and are insensitive to ABA	Nakashima et al., 2009; Zhao et al., 2018					
abi3-6	突变体种子表现出缺乏脱绿,以及 ABI3 通过调控 SGR 的表达来控制胚的脱绿 The mutant seeds exhibit a lack of de-greening, and ABI3 control embryo de-greening through regulating the expression of SGR gene	Armstead et al., 2007; Delmas et al., 2013					

et al., 2018)。种子在储藏物合成后和成熟结束时开始脱水,并储存新合成的ABA,进入休眠。一些证据表明,ABA 是这些过程的关键调控因子(Finkelstein et al., 2008; Nambara et al., 2010)。 ABA 生物合成、感知和信号转导的突变影响种子休眠(Nakashima et al., 2009; Zhao et al., 2018)(表1)。

拟南芥 AtNCED6 和 AtNCED9 突变体的成熟 干燥种子表现出 ABA 水平和休眠程度降低 (Lefebvre et al., 2006),其他的 ABA 缺陷突变体, 如 aba1 和 aba2/3,也显示出休眠水平降低(Kozaki & Aoyanagi, 2022)。 拟南芥 ODR1 [suppressor of RDO5 (REDUCED DORMANCY 5)] 与 bHLH57 一 起作用,并在 NCED6 和 NCED9 的上游起作用,控 制 ABA 合成与种子休眠(Liu et al., 2020)。大豆 PvNCED1 基因在吸胀的烟草(Nicotiana tabacum) 种子中异位表达和过表达提高了 ABA 水平,并引 起种子萌发延迟。在番茄中,LeNCED1 的过表达 也通过提高种子中的 ABA 水平来增加休眠(Ali et al., 2022)。在小麦中,2个 TaABA8' OH1 同源基 因(TaABA8'OH1A 和 TaABA8'-OH1D;AtCYP707 的 同源基因)的突变导致 ABA 含量和休眠程度的增 加(Chono et al., 2013)。TsNCED1 也与较高的 ABA 含量和 PHS 抗性增加有关(Fidler et al., 2016)。ABA 信号转导组分的突变,如水稻 ospyl 七重突变体和 snrk2.2/3/6 三重突变体,也导致水 稻和拟南芥种子的成熟前萌发(Nakashima et al., 2009; Miao et al., 2018)

在拟南芥中, AtMYB96 直接激活 ABA 合成基 因(NCED2、NCED5、NCED6 和 NCED9)和失活 GA 生物合成基因(AtGA3ox1 和 AtGA20ox1)来诱导种 子的初生休眠(Lee et al., 2015)。AtABI4 通过直 接与 AtNECD6 的启动子区域相互作用增加 ABA 的生物合成, 与 GA 失活基因 AtGA2ox7 的启动区 域相互作用抑制 GA 的积累来增加种子休眠(Shu et al., 2013, 2016)。

LAFL 基因的成员也参与休眠的获得。成熟种 子中胚的生长停滞由 FUS3、LEC1 和 LEC2 控制, 它们的突变体都不能完全使胚的生长停止,并表 现出成熟前萌发(Gubler et al., 2005)。玉米 VP1 基因是拟南芥 ABI3 的同源基因,是最早鉴定和表 征的一种 ABA 信号转导的关键组分。VP1 突变导 致玉米收获前萌发和胚的成熟中断。小麦、水稻 和高粱(Sorghum bicolor)的 VP1 基因也与休眠的 水平以及对 ABA 和收获前萌发的敏感性有关 (Kozaki & Aoyanagi, 2022)。在玉米中, LAFL 基 因的成员被 VP8 (编码一种假定的肽酶)调控 (Suzuki et al., 2008)。水稻中 VP8 同源基因 PLA3 (PLATOCHRON 3/GO (COLIATH))和拟南芥中 AMP1 (ALTERDMERISTEM PROGRAM 1)的突变 表现出休眠变弱(Griffifiths et al., 2011)。ABI5 在 小麦和豌豆种子成熟过程中也具有重要的休眠诱 导作用(Zinsmeister et al., 2016; Yamasaki et al., 2017; Utsugi et al., 2020)。在高粱中, SbABI4 和 SbABI1 通过直接与 SbGA2ox3 的启动子结合增强 其转录,从而延长种子休眠(Cantoro et al., 2013)。

DOG1 和 RDO5 已经被鉴定是两个主要的休 眠基因,似乎独立于植物激素包括 ABA 起作用 (Bentsink et al., 2006; Xiang et al., 2014; Carrillo-Barral et al., 2020)。RDO5 是 PP2C 蛋白磷酸酶 家族的一个成员,但不表现出磷酸酶活性(Xiang et al., 2014),而 DOG1 是一个功能未知的蛋白 (Carrillo-Barral et al., 2020)。DOG1 和 RDO5 的 突变分别完全解除或减少种子休眠(Bentsink et al., 2006; Xiang et al., 2014)。遗传分析表明, DOG1 和 ABA 对于正常的种子休眠都是必需的 (Bentsink et al., 2006; Nakabayashi et al., 2012)。

DOG1 与 4 种磷酸酶相互作用,其中 2 种属于 A 分支 2C 型蛋白磷酸酶,即 AHG1 和 AHG3(图 1)。ABA 途径和 DOG1 途径在 PP2C 磷酸酶水平 上汇合:DOG1 抑制 AHG1 和 AHG3,而 ABA 抑制 其他的 PP2C 磷酸酶和 AHG3。通过抑制 PP2C 磷 酸酶,ABA 和 DOG1 促进和维持种子休眠(Antoni et al., 2012; Née et al., 2017)。DOG1 也是种子 成熟的许多过程所必需的,部分是通过干扰 ABA 信号转导组分(Dekkers et al., 2016)。

OsSDR4 (SEED DORMANCY 4)被认为是一种与种子体眠有关的调控因子,在水稻中具有未知的功能(Sugimoto et al., 2010)。在拟南芥中, AtSDR4L (SDR4-LIKE)通过调节 DOG1 和 GA 途径中的 *RGA-LIKE2* (编码 DELLA 蛋白 RGL2)来调控休眠释放和萌发(Cao et al., 2019)。Liu等(2020)推测,AtODR1(用于逆转 rdo5)是 OsSDR4的一个 直系同源基因,与 bHLH57 一起在 AtNCED6和 AtNCED9的上游起作用,以控制拟南芥中的 ABA 合成和种子休眠。

3.4 种子脱绿

在种子成熟过程中, SnRK2 和 ABI3 基因被鉴 定为脱绿过程的重要组分(Delmas et al., 2013)。 snrk2.2/snrk2.3/snrk2.6 三重突变体在种子发育过 程中表现为对 ABA 不敏感,并产生绿色种子 (Nakashima et al., 2009; Zhao et al., 2018)。研究 发现, 拟南芥 abi3-6 突变体表现出缺乏脱绿, ABI3 通过调控 SGR (STAY GREEN, AtSGR1 和 AtSGR)基因的表达来控制胚的脱绿,这些基因是 由 Mendel I 位点编码的 SGR 基因的同源基因 (Armstead et al., 2007; Delmas et al., 2013)。 ABI5 也调控豆科植物种子的脱绿和种子寿命 (Verdier et al., 2013; Zinsmeister et al., 2016)。

4 结束语

种子发育是一个复杂的过程,包括胚胎发生 和成熟阶段,主要特征是储藏物的积累、耐脱水性 的获得、生长停滞和获得休眠,并显著地影响种子 活力和产量与质量(Kozaki & Aoyanagi, 2022)。 植物激素 ABA 对种子发育的调控主要是通过 ABA 代谢、信号转导及其 LAFL 网络实现的 (Sano & Marion-Poll, 2021; Ali et al., 2022)。尽管近年来 ABA 调控种子发育的研究已取得了重要进展,但 是仍然有一些重要的科学问题尚不清楚。例如, 内源 ABA 水平的调节通过类胡萝卜素途径合成, 通过 8'-羟基化作用(8'-hydroxylation)失活; ABA 葡糖基转移酶(ABA glucosyltransferase)能将 ABA 转化成为 ABA-葡糖酯 (ABA-glucose ester, ABA-GE),作为 ABA 的储存池; ABA-GE 又能被β-葡糖 苷酶 (β-glucosidase) 水 解 成 为 ABA 和 葡 萄 糖 (Sano & Marion-Poll, 2021)。这些酶及其基因如 何响应发育或者环境变化以维持种子发育所需的 正常 ABA 水平尚不清楚。

种子成熟和耐脱水性的主要调控因子是 ABA 和 DOG1 蛋白,它们控制转录因子网络,如 LEC1、 LEC2、FUS3、ABI3、ABI5、AGL67、PLATZ1、PLATZ2 (Smolikova et al., 2021)。核心 ABA 途径和 DOG1 途径在 PP2C 汇合。值得注意的是,在整合发育条 件或者环境信号时 PP2C 优先响应哪一条途径,以 及这两条途径怎样协调也还不够清楚。虽然 DOG1 是种子休眠的主要调控因子之一,但其分子 功能仍然没有被确定(Nonogaki, 2019a; Sano &

Marion-Poll, 2021) 。

在种子成熟过程中,GA的水平被 FUS3 和 LEC2 下调,从而抑制与生物活性 GA 合成有关的 酶(Kozaki & Aoyanagi, 2022)。在拟南芥中, GA 信号转导通过激活 LEC1 以增加胚胎发生晚期生 长素的积累来促进胚的发育。GA 信号转导抑制 因子 DELLA 与 LEC1 相互作用,从而促进 YUC (YUCCA)基因的表达,并通过增加生长素的积累 来促进胚胎发生。GA 触发 DELLA 的降解,以解 除其对 LEC1 的抑制,导致激活胚胎发生所必需的 基因(Hu et al., 2018)。然而, GA 在胚胎发生中 的详细功能尚不清楚(Kozaki & Aovanagi, 2022)。 生长素促进 ABI3 的表达, ABI3 通过激活 ARF (AUXIN RESPONSE FACTOR) 基因诱导胚胎同一 性基因(Kozak & Aoyanagi, 2022)。同样,生长素 通过诱导 ABI3 表达来刺激 ABA 信号转导,从而控 制种子休眠(Liu et al., 2013)。因此,其他植物激 素及其与 ABA 的相互作用对种子发育的调控值得 进一步研究。

目前,虽然许多参与种子成熟的转录因子已 经在分子和遗传水平上被鉴定和表征,但对早期 胚胎发生的转录调控研究仍然很少。此外,转录 因子的活性被一些遗传和表观遗传因素的严格控 制,然而对这些因素的了解也不完整(Verma et al., 2022)。这些问题的深入研究将有助于理解 种子发育的分子机制,从而为提高种子活力和增 加产量与质量提供新知识和新技术。

参考文献:

- ALI F, QANMBER G, LI F, et al., 2022. Updated role of ABA in seed maturation, dormancy, and germination [J]. J Adv Res, 35: 199–214.
- ALONSO R, OÑATR-SÁNCHEZ L, WELTMEIER F, et al., 2009. A pivotal role of the basic leucine zipper transcription factor bZIP53 in the regulation of Arabidopsis seed maturation gene expression based on heterodimerization and protein complex formation [J]. Plant Cell, 21 (6): 1747–1761.
- ANTONI R, GONZALEZ-GUZMAN M, RODRIGUEZ L, et al., 2012. Selective inhibition of clade A phosphatases type 2C by PYR/PYL/RCAR abscisic acid receptors [J]. Plant Physiol, 158(2): 970–980.
- ARMSTEAD I, DONNISON I, AUBRY S, et al., 2007. Crossspecies identification of Mendel's I locus [J]. Science,

1564

- BAEK D, KIM MC, KUMAR D, et al., 2019. AtPR5K2, a PR5-like receptor kinase, modulates plant responses to drought stress by phosphorylating protein phosphatase 2Cs [J]. Front Plant Sci, 10: 1146.
- BAROUX C, GROSSNIKLAUS U, 2019. Seeds An evolutionary innovation underlying reproductive success in flowering plants [M]. Curr Top Dev Biol, 131: 605-642.
- BARRERO JM, JACOBSEN JV, TALBOT MJ, et al., 2012. Grain dormancy and light quality effects on germination in the model grass *Brachypodium distachyon* [J]. New Phytol, 193(2): 376-86.
- BATISTA RA, MORENO-ROMERO J, QIU Y, et al., 2019. The MADS-box transcription factor PHERES1 controls imprinting in the endosperm by binding to domesticated transposons [J]. eLife, 8: e50541.
- BAUD S, DUBREUCQ B, MIQUEL M, et al., 2008. Storage reserve accumulation in Arabidopsis: Metabolic and developmental control of seed filling [J]. Arab Book Am Soc Plant Biol, 6: e0113.
- BENTSINK L, JOWETT J, HANHART CJ, et al., 2006. Cloning of *DOG*1, a quantitative trait locus controlling seed dormancy in Arabidopsis [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 103(45): 17042-17047.
- BEWLEY JD, BRADFORD KJ, HILHORST HWM, et al., 2013. Seed: physiology of development, germination and dormancy [M]. 3rd ed. New York: Springer.
- BIES-ETHÈVE N, GAUBIER-COMELLA P, DEBURES A, et al., 2008. Inventory, evolution and expression profiling diversity of the LEA (late embryogenesis abundant) protein gene family in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Mol Biol, 67(1/2): 107–124.
- BRAYBROOK SA, HARADA JJ, 2008. LECs go crazy in embryo development [J]. Trends Plant Sci, 13(12): 624-630.
- BRAYBROOK SA, STONE SL, PARK S, et al., 2006. Genes directly regulated by Leafy Cotyledon 2 provide insight into the control of embryo maturation and somatic embryogenesis [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 103(9): 3468–3473.
- BRYANT FM, HUGHES D, HASSANI-PAK K, et al., 2019. Basic LEUCINE ZIPPER TRANSCRIPTION FACTOR 67 transactivates DELAY OF GERMINATION1 to establish primary seed dormancy in Arabidopsis [J]. Plant Cell, 31(6): 1276-1288.
- CANTORO R, CROCCO CD, BENECH-ARNOLD RL, et al., 2013. In vitro binding of Sorghum bicolor transcription factors ABI4 and ABI5 to a conserved region of a GA 2-OXIDASE promoter: Possible role of this interaction in the expression of seed dormancy [J]. J Exp Bot, 64(18): 5721-5735.
- CAO H, HAN Y, LI J, et al., 2019. Arabidopsis thaliana SEED DORMANCY 4-LIKE regulates dormancy and

germination by mediating the gibberellin pathway [J]. J Exp Bot, 71(3): 919-933.

- CARRILLO-BARRAL N, DEL CARMEN RODRÍGUEZ-GACIO M, MATILLA AJ, 2020. Delay of germination 1 (DOG1): A key to understanding seed dormancy [J]. Plants, 9(4): 480.
- CHEN T, LI G, ISLAM MR, et al., 2019. Abscisic acid synergizes with sucrose to enhance grain yield and quality of rice by improving the source-sink relationship [J]. BMC Plant Biol, 19(1): 525.
- CHEN S, WANG X, ZHANG L, et al., 2016. Identification and characterization of tomato gibberellin 2-oxidases (GA2oxs) and effects of fruit-specific SIGA2ox1 overexpression on fruit and seed growth and development [J]. Hortic Res, 3: 16059.
- CHEN M, ZHANG B, LI C, et al., 2015. TRANSPARENT TESTA GLABRA 1 regulates the accumulation of seed storage reserves in Arabidopsis [J]. Plant Physiol, 169(1): 391-402.
- CHONO M, MATSUNAKA H, SEKI M, et al., 2013. Isolation of a wheat (*Triticum aestivum* L.) mutant in ABA 8'hydroxylase gene: Effect of reduced ABA catabolism on germination inhibition under field condition [J]. Breed Sci, 63(1): 104-115.
- COLLIN A, DASZKOWSKA-GOLEC A, SZAREJKO I, 2021. Updates on the role of ABSCISIC ACID INSENSITIVE 5 (ABI5) and ABSCISIC ACID-RESPONSIVE ELEMENT BINDING FACTORs (ABFs) in ABA signaling in different developmental stages in plants [J]. Cells, 10(8): 1996.
- DEJONGHE W, OKAMOTO M, CUTLER SR, 2018. Small molecule probes of ABA biosynthesis and signaling [J]. Plant Cell Physiol, 59(8): 1490-1499.
- DEKKERS BJ, HE H, HANSON J, et al., 2016. The Arabidopsis DELAY OF GERMINATION 1 gene affects ABSCISIC ACID INSENSITIVE 5 (ABI5) expression and genetically interacts with ABI3 during Arabidopsis seed development [J]. Plant J, 85(4): 451–465.
- DELMAS F, SANKARANARAYANAN S, DEB S, et al., 2013. ABI3 controls embryo degreening through Mendel's I locus [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 110(40): E3888 -E3894.
- FIDLER J, ZDUNEK-ZASTOCKA E, PRABUCKA B, et al., 2016. Abscisic acid content and the expression of genes related to its metabolism during maturation of triticale grains of cultivars differing in pre-harvest sprouting susceptibility [J]. J Plant Physiol, 207: 1–9.
- FINKELSTEIN R, 2013. Abscisic acid synthesis and response [J]. Arab Book, 11: e0166.
- FINKELSTEIN R, REEVES W, ARIIZUMI T, et al., 2008. Molecular aspects of seed dormancy [J]. Ann Rev Plant Biol, 59: 387–415.

- GAZZARRINI S, TSUCHIYA Y, LUMBA S, et al., 2004. The transcription factor FUSCA3 controls developmental timing in Arabidopsis through the hormones gibberellin and abscisic acid [J]. Dev Cell, 7(3): 373–385.
- GRIFFIFITHS J, BARRERO JM, TAYLOR J, et al., 2011. ALTERED MERISTEM PROGRAM 1 is involved in development of seed dormancy in Arabidopsis [J]. PLoS ONE, 6: e20408.
- GU XY, FOLEY ME, HORVATH DP, et al., 2011. Association between seed dormancy and pericarp color is controlled by a pleiotropic gene that regulates abscisic acid and flavonoid synthesis in weedy red rice [J]. Genetics, 189(4): 1515-1524.
- GUBLER F, MILLAR AA, JACOBSEN JV, 2005. Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting [J]. Curr Opin Plant Biol, 8(2): 183–187.
- HOLDSWORTH MJ, BENTSINK L, SOPPE WJ, 2008. Molecular networks regulating Arabidopsis seed maturation, after-ripening, dormancy and germination [J]. New Phytol, 179(1): 33-54.
- HU Y, ZHOU L, HUANG M, et al., 2018. Gibberellins play an essential role in late embryogenesis of Arabidopsis [J]. Nat Plants, 4(5): 289-298.
- HUANG H, XIE S, XIAO Q, et al., 2016. Sucrose and ABA regulate starch biosynthesis in maize through a novel transcription factor, ZmEREB156 [J]. Sci Rep, 6: 27590.
- JIA H, SUZUKI M, MCCARTY DR, 2014. Regulation of the seed to seedling developmental phase transition by the LAFL and VAL transcription factor networks [J]. Wiley Interdiscipl Rev Dev Biol, 3(1): 135–145.
- JO L, PELLETIER JM, HARADA JJ, 2019. Central role of the LEAFY COTYLEDON 1 transcription factor in seed development [J]. J Integr Plant Biol, 61(5): 564–580.
- JUNKER A, MÖNKE G, RUTTEN T, et al., 2012. Elongationrelated functions of LEAFY COTYLEDON 1 during the development of Arabidopsis thaliana [J]. Plant J, 71(3): 427-442.
- KAGAYA Y, OKUDA R, BAN A, et al., 2005. Indirect ABAdependent regulation of seed storage protein genes by FUSCA3 transcription factor in Arabidopsis [J]. Plant Cell Physiol, 46(2): 300–311.
- KANNO Y, JIKUMARU Y, HANADA A, et al., 2010. Comprehensive hormone profiling in developing Arabidopsis seeds: Examination of the site of ABA biosynthesis, ABA transport and hormone interactions [J]. Plant Cell Physiol, 51(12): 1988–2001.
- KOTAK S, VIERLING E, BAUMLEIN H, et al., 2007. A novel transcriptional cascade regulating expression of heat stress proteins during seed development of Arabidopsis [J]. Plant Cell, 19(1): 182–195.
- KOZAKI A, AOYANAGI T, 2022. Molecular aspects of seed

development controlled by gibberellins and abscisic acids [J]. Int J Mol Sci, 23(3): 1876.

- LEE HG, LEE K, SEO PJ, 2015. The Arabidopsis MYB96 transcription factor plays a role in seed dormancy [J]. Plant Mol Biol, 87(4/5): 371-381.
- LEFEBVRE V, NORTH H, FREY A, et al., 2006. Functional analysis of Arabidopsis *NCED*6 and *NCED*9 genes indicates that ABA synthesized in the endosperm is involved in the induction of seed dormancy [J]. Plant J, 45(3): 309-319.
- LI J, BERGER F, 2012. Endosperm: Food for humankind and fodder for scientific discoveries [J]. New Phytol, 195(2): 290-305.
- LI XY, CHEN TT, LI Y, et al., 2019. ETR1/RDO3 regulates seed dormancy by relieving the inhibitory effect of the ERF12-TPL complex on DELAY OF GERMINATION 1 expression [J]. Plant Cell, 31(4): 832-847.
- LIM J, LIM CW, LEE SC, 2022. Core components of abscisic acid signaling and their post-translation modification [J]. Front Plant Sci, 13: 895698.
- LIU Y, FANG J, XU F, et al., 2014. Expression patterns of ABA and GA metabolism genes and hormone levels during rice seed development and imbibition: A comparison of dormant and non-dormant rice cultivars [J]. J Genet Genom, 41(6): 327-338.
- LIU F, ZHANG H, DING L, et al., 2020. REVERSAL OF RDO5 1, a homolog of rice seed dormancy 4, interacts with bHLH57 and controls ABA biosynthesis and seed dormancy in Arabidopsis [J]. Plant Cell, 32(6): 1933–1948.
- LIU X, ZHANG H, ZHAO Y et al., 2013. Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated ABI3 activation in Arabidopsis [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 110(38): 15485–15490.
- MA Y, SZOSTKIEWICZ I, KORTE A, et al., 2009. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors [J]. Science, 324(5930): 1064–1068.
- MARION-POLL A, LEUNG J, 2006. Abscisic acid synthesis, metabolism and signal transduction [M]//HEDDEN P, THOMAS SG. Plant hormone signalling. Ann Plant Rev, 24: 1-35.
- MENDES A, KELLY AA, VAN ERP H, et al., 2013. bZIP67 regulates the omega-3 fatty acid content of Arabidopsis seed oil by activating fatty acid desaturase 3 [J]. Plant Cell, 25(8): 3104-3116.
- MIAO C, XIAO L, HUA K, et al., 2018. Mutations in a subfamily of abscisic acid receptor genes promote rice growth and productivity [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 115(23): 6058-6063.
- MILLER M, 2016. Interactions of CCAAT/enhancer-binding protein β with transcriptional co-regulators [J]. Postepy Biochem, 62: 343–348.
- MÖNKE G, SEIFERT M, KEILWAGEN J, et al., 2012.

Toward the identification and regulation of the Arabidopsis thaliana ABI3 regulon [J]. Nucl Acids Res, 40 (17): 8240-8254.

- MU J, TAN H, ZHENG Q, et al., 2008. LEAFY COTYLEDON 1 is a key regulator of fatty acid biosynthesis in Arabidopsis [J]. Plant Physiol, 148(2): 1042–1054.
- NAKABAYASHI K, BARTSCH M, XIANG Y, et al., 2012. The time required for dormancy release in Arabidopsis is determined by DELAY OF GERMINATION 1 protein levels in freshly harvested seeds [J]. Plant Cell, 24(7): 2826-2838.
- NAKASHIMA K, FUJITA Y, KANAMORI N, et al., 2009. Three Arabidopsis SnRK2 protein kinases, SRK2D/ SnRK2.2, SRK2E/SnRK2.6/OST1 and SRK2I/SnRK2.3, involved in ABA signaling are essential for the control of seed development and dormancy [J]. Plant Cell Physiol, 50(7): 1345–1363.
- NAMBARA E, MARION-POLL A, 2005. Abscisic acid biosynthesis and catabolism [J]. Ann Rev Plant Biol, 56: 165–185.
- NAMBARA E, OKAMOTO M, TATEMATSU K, et al., 2010. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination [J]. Seed Sci Res, 20(2): 55-67.
- NÉE G, KRAMER K, NAKABAYASHI K, et al., 2017. DELAY OF GERMINATION 1 requires PP2C phosphatases of the ABA signalling pathway to control seed dormancy [J]. Nat Commun, 8: 72.
- NELSON SK, STEBER CM, 2016. Gibberellin hormone signal perception: Down-regulating DELLA repressors of plant growth and development [M]//HEDDEN P, THOMAS SG. The gibberellins. Ann Plant Rev, 49: 153–187.
- NISHIMURA N, TSUCHIYA W, MORESCO JJ, et al., 2018. Control of seed dormancy and germination by DOG1-AHG1 PP2C phosphatase complex via binding to heme [J]. Nat Commun, 9: 2132.
- NONOGAKI H, 2019a. Seed germination and dormancy: The classic story, new puzzles, and evolution [J]. J Integr Plant Biol, 61(5): 541-563.
- NONOGAKI H, 2019b. ABA responses during seed development and germination [J]. Adv Bot Res, 92: 171-217.
- NORTH HM, DE ALMEIDA A, BOUTIN JP, et al., 2007. The Arabidopsis ABA-deficient mutant *aba*4 demonstrates that the major route for stress-induced ABA accumulation is via neoxanthin isomers [J]. Plant J Cell Mol Biol, 50(5): 810–824.
- PARK SY, FUNG P, NISHIMURA N, et al., 2009. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins [J]. Science, 324(5930): 1068-1071.
- ROSCOE TT, GUILLEMIINOT J, BESSOULE JJ, et al., 2015. Complementation of seed maturation phenotypes by

ectopic expression of ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3, FUSCA3 and LEAFY COTYLEDON 2 in Arabidopsis [J]. Plant Cell Physiol, 56(6): 1215-1228.

- SALL K, DEKKERS BJW, NONOGAKI M, et al., 2019. DELAY OF GERMINATION 1-LIKE 4 acts as an inducer of seed reserve accumulation [J]. Plant J, 100(1): 7–19.
- SANO N, MARION-POLL A, 2021. ABA metabolism and homeostasis in seed dormancy and germination [J]. Int J Mol Sci, 22(10): 5069.
- SEO M, AOKI H, KOIWAI H, et al., 2004. Comparative studies on the Arabidopsis aldehyde oxidase (AAO) gene family revealed a major role of AAO3 in ABA biosynthesis in seeds [J]. Plant Cell Physiol, 45(11): 1694–1703.
- SHU K, CHEN Q, WU Y, et al., 2016. ABI4 mediates antagonistic effects of abscisic acid and gibberellins at transcript and protein levels [J]. Plant J, 85(3): 348-361.
- SHU K, ZHANG H, WANG S, et al., 2013. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in Arabidopsis [J]. PLoS Genet, 9(6): e1003577.
- SINGH DP, FILARDO FF, STOREY R, et al., 2010. Overexpression of a gibberellin inactivation gene alters seed development, KNOX gene expression, and plant development in Arabidopsis [J]. Physiol Plant, 138(1): 74–90.
- SMOLIKOVA G, LEONOVA T, VASHURINA N, et al., 2021. Desiccation tolerance as the basis of long-term seed viability [J]. Int J Mol Sci, 22(1): 101.
- SOHN SI, PANDIAN S, KUMAR TS, et al., 2021. Seed dormancy and pre-harvest sprouting in rice — An updated overview [J]. Int J Mol Sci, 22(21): 11804.
- SONG SQ, LIU J, HUANG H, et al., 2020. Gibberellin metabolism and signaling and its molecular mechanism in regulating seed germination and dormancy [J]. Sci Sin Vitae, 50(6): 599-615. [宋松泉, 刘军, 黄荟, 等, 2020. 赤霉素代谢与信号转导及其调控种子萌发与休眠的分子机制[J]. 中国科学: 生命科学, 50(6): 599-615.]
- SONG SQ, LIU J, TANG CF, et al., 2022. Research progress on the physiology and its molecular mechanism of seed desiccation tolerance [J]. Sci Agric Sin, 55(6): 1047-1063. [宋松泉, 刘军, 唐翠芳, 等, 2022. 种子耐脱水性 的生理及分子机制研究进展 [J]. 中国农业科学, 55(6): 1047-1063.]
- STONE SL, BRAYBROOK SA, PAULA SL, et al., 2008. Arabidopsis LEAFY COTYLEDON 2 induces maturation traits and auxin activity: Implications for somatic embryogenesis [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 105(8): 3151-3156.
- SUGIMOTO K, TAKEUCHI Y, EBANA K, et al., 2010. Molecular cloning of Sdr4, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice [J]. Proc Natl Acad Sci

USA, 107(13): 5792-5797.

- SUZUKI M, LATSHAW S, SATO Y, et al., 2008. The maize Viviparous 8 locus, encoding a putative ALTERED MERISTEM PROGRAM1-like peptidase, regulates abscisic acid accumulation and coordinates embryo and endosperm development [J]. Plant Physiol, 146(3): 1193-1206.
- SWAIN SM, REID JB, KAMIYA Y, 1997. Gibberellins are required for embryo growth and seed development in pea [J]. Plant J, 12(6): 1329-1338.
- TAN BC, SCHWARTZ SH, ZEEVAART JA, et al., 1997. Genetic control of abscisic acid biosynthesis in maize [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 94(22): 12235-12240.
- TAYLOR IB, LINFORTH RST, AL-NAIEB RJ, et al., 2010. The wilty tomato mutants *flacca* and *sitiens* are impaired in the oxidation of ABA aldehyde to ABA [J]. Plant Cell Environ, 11(8): 739-745.
- TO A, VALON C, SAVION G, et al., 2006. A network of local and redundant gene regulation governs Arabidopsis seed maturation [J]. Plant Cell, 18(7): 1642–1651.
- TUAN PA, KUMAR R, REHAL PK, et al., 2018. Molecular mechanisms underlying abscisic acid/gibberellin balance in the control of seed dormancy and germination in cereals [J]. Front Plant Sci, 9: 668.
- UTSUGI S, ASHIKAWA I, NAKAMURA S, et al., 2020. TaABI5, a wheat homolog of *Arabidopsis thaliana* ABA insensitive 5, controls seed germination [J]. J Plant Res, 133(2): 245-256.
- VERDIER J, LALANNE D, PELLETIER S, et al., 2013. A regulatory network-based approach dissects late maturation processes related to the acquisition of desiccation tolerance and longevity of *Medicago truncatula* seeds [J]. Plant Physiol, 163(2): 757–774.
- VERMA S, ATTULURI VPS, ROBERT HS, 2021. An essential function for auxin in embryo development [J]. Cold Spring Harbor Perspect Biol, 13(4): a039966.
- VERMA S, ATTULURI VPS, ROBERT HS, 2022. Transcriptional control of Arabidopsis seed development [J]. Planta, 255(4): 90.
- WANG K, HE J, ZHAO Y, et al., 2018. EAR1 negatively regulates ABA signaling by enhancing 2C protein phosphatase activity [J]. Plant Cell, 30(4): 815–834.
- WANG F, PERRY SE, 2013. Identification of direct targets of FUSCA3, a key regulator of Arabidopsis seed development [J]. Plant Physiol, 161(3): 1251–1264.
- WANG Z, REN Z, CHENG C, et al., 2020. Counteraction of ABA mediated inhibition of seed germination and seedling

establishment by ABA signaling terminator in Arabidopsis [J]. Mol Plant, 13(9): 1284-1297.

- XIANG Y, NAKABAYASHI K, DING J, et al., 2014. REDUCED DORMANCY 5 encodes a protein phosphatase 2C that is required for seed dormancy in Arabidopsis [J]. Plant Cell, 26(11): 4362–4375.
- YAMAMOTO A, KAGAYA Y, USUI H, et al., 2010. Diverse roles and mechanisms of gene regulation by the Arabidopsis seed maturation master regulator FUS3 revealed by microarray analysis [J]. Plant Cell Physiol, 51(12): 2031–2046.
- YAMASAKI Y, GAO F, JORDAN MC, et al., 2017. Seed maturation associated transcriptional programs and regulatory networks underlying genotypic difference in seed dormancy and size/weight in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. BMC Plant Biol, 17: 154.
- YOSHIDA T, NISHIMURA N, KITAHATA N, et al., 2006. ABA hypersensitive germination 3 encodes a protein phosphatase 2C (AtPP2CA) that strongly regulates abscisic acid signaling during germination among Arabidopsis protein phosphatase 2Cs [J]. Plant Physiol, 140(1): 115–126.
- ZHANG YQ, LU X, ZHAO FY, et al., 2016. Soybean GmDREBL increases lipid content in seeds of transgenic Arabidopsis [J]. Sci Rep, 6: 34307.
- ZHAO Y, CHAN Z, XING L, et al., 2013. The unique mode of action of a divergent member of the ABA-receptor protein family in ABA and stress signaling [J]. Cell Res, 23(12): 1380–1395.
- ZHAO H, NIE K, ZHOU H, et al., 2020. ABI5 modulates seed germination via feedback regulation of the expression of the PYR/PYL/RCAR ABA receptor genes [J]. New Phytol, 228(2): 596-608.
- ZHAO Y, ZHANG Z, GAO J, et al., 2018. Arabidopsis duodecuple mutant of PYL ABA receptors reveals PYL repression of ABA-independent SnRK2 activity [J]. Cell Rep, 23(11): 3340–3351.
- ZHENG Z, XU X, CROSLEY RA, et al., 2010. The protein kinase SnRK2. 6 mediates the regulation of sucrose metabolism and plant growth in Arabidopsis [J]. Plant Physiol, 153(1): 99–113.
- ZINSMEISTER J, LALANNE D, TERRASSON E, et al., 2016. ABI5 is a regulator of seed maturation and longevity in legumes [J]. Plant Cell, 28(11): 2735-2754.

(责任编辑 李 莉 王登惠)

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1568-1577

余碧云, 唐金利, 韦海勇, 等, 2023. 广西金钟山细叶云南松径向生长及其对气候因子的响应 [J]. 广西植物, 43(9): 1568-1577.

http://www.guihaia-journal.com

YU BY, TANG JL, WEI HY, et al., 2023. Radial growth of *Pinus yunnanensis* var. *tenuifolia* and its response to climatic factors **D** in Jinzhongshan, Guangxi [J]. Guihaia, 43(9): 1568–1577.

广西金钟山细叶云南松径向生长及其对气候因子的响应

余碧云1,唐金利1,韦海勇2,胡宝清1,苏宏新1*

(1.北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室/广西地表过程与智能模拟重点实验室,南宁师范大学, 南宁 530001;2.广西金钟山黑颈长尾雉国家级自然保护区管理中心,广西 百色 533000)

摘 要:为探究广西金钟山细叶云南松径向生长及其对气候的响应,该文建立了细叶云南松树木年轮标准 年表,采用响应分析探讨了径向生长与气候因子的关系,并使用逐步回归和方差分解量化了不同气候因子 对径向生长的影响。结果表明:(1)响应分析结果显示,上一年1月、8月、9月、11月的日照时数以及上一 年10月的平均最低气温和平均气温与标准年表年轮宽度均呈显著正相关,而上一年6月降雨量>10 mm 的 天数与年轮宽度呈显著负相关;当年2月的降雨量、3月的空气相对湿度和平均最低气温、6月的日照时数 以及9月的平均气温和平均最高气温均与年轮宽度呈显著正相关。(2)逐步回归最终模型的方差分解结果 显示,上一年10月的平均最低气温对细叶云南松径向生长的影响最大(方差解释量达23.35%),其次是当 年9月的平均最高气温(方差解释量为10.39%);上一年1月和11月的日照时数分别解释了径向生长变异 的3.94%和6.58%。综上表明,秋季的温度和冬季的光照条件是限制细叶云南松径向生长最主要的气候因 子,早春干旱和雨季大降雨量会降低细叶云南松的径向生长。

关键词: 径向生长, 气候响应, 相对贡献率, 细叶云南松, 广西金钟山 中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2023)09-1568-10

Radial growth of *Pinus yunnanensis* var. *tenuifolia* and its response to climatic factors in Jinzhongshan, Guangxi

YU Biyun¹, TANG Jinli¹, WEI Haiyong², HU Baoqing¹, SU Hongxin^{1*}

(1. Key Laboratory of Environment Change and Resources Use in Beibu Gulf (Ministry of Education)/Guangxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Intelligent Simulation, Nanning Normal University, Nanning 530001, China; 2. Guangxi Jinzhongshan Syrmaticus Humiae National Nature Reserve Management Center, Baise 533000, Guangxi, China)

Abstract: In order to explore the radial growth of *Pinus yunnanensis* var. *tenuifolia* in Jinzhongshan of Guangxi and its response to climate, a standard tree-ring chronology of *P. yunnanensis* var. *tenuifolia* was established, response analysis

收稿日期: 2022-11-14

基金项目: 广西自然科学基金(2018GXNSFAA281277); 南宁师范大学科研启动经费项目(20220513); 广西地表过程与智能模拟 重点实验室系统基金(GTEU-KLOP-X1802)。

第一作者:余碧云(1989-),博士,副研究员,研究方向为森林生态学,(E-mail)biyunyu1989@126.com。

^{*} 通信作者:苏宏新,博士,副研究员,研究方向为生态学,(E-mail)hxsu@nnnu.edu.cn。

was used to explore the relationship between radial growth and climatic factors, and stepwise regression and variance decomposition were used to quantify the effects of climatic factors on radial growth of *P. yunnanensis* var. *tenuifolia*. The results were as follows: (1) Sunshine duration in January, August, September and November, and the mean minimum temperature and the mean temperature in October of the previous year were significantly positively correlated with tree-ring width of standard chronology. By contrast, there was a significant negative correlation between the number of days with the amount of precipitation >10 mm in June of the previous year and tree-ring width. Precipitation in February, relative air humidity and the mean minimum temperature in March, sunshine duration in June, and the mean maximum temperature and mean temperature in September of the current year were positively correlated with tree-ring width. (2) The variance decomposition results of the final stepwise regression model revealed that the mean minimum temperature in October of the previous year and tree-ring width (2) The variance), followed by the mean maximum temperature in September of the current year (explaining 23.35% of the variance). Sunshine duration in January and November of the previous year explained 3.94% and 6.58%

of the variation in radial growth of *P. yunnanensis* var. *tenuifolia*, respectively. In conclusion, autumn temperature and winter light condition are the main climatic factors limiting the radial growth of *P. yunnanensis* var. *tenuifolia* in Jinzhongshan. In addition, both drought in early spring and heavy rainfall in rainy season can reduce the radial growth of *P. yunnanensis* var. *tenuifolia*.

Key words: radial growth, climate response, relative contribution rate, *Pinus yunnanensis* var. *tenuifolia*, Jinzhongshan, Guangxi

全球变化下,森林碳汇已成为碳中和的一项 有效途径(Lewis et al., 2019)。树木径向生长(即 树木年轮形成)是树木乃至森林最重要的碳吸收 和贮存的过程之一,其动态变化很可能会影响树 木和森林的碳汇(Sass-Klaassen, 2015;Rossi et al., 2016)。树木年轮是树木在径向生长过程中,因受 到气候交替变化影响而形成的轮状结构(Fritts, 1976),其宽度既代表树木每年的生长状况也反映 了与温度、降水和太阳辐射等气候因子的关系,可 作为研究气候变化的一个重要参数(范玮熠和王 孝安,2004;Fonti et al., 2010)。因此,研究树木年 轮与气候因子之间的关系是探讨全球变化背景下 树木和森林碳汇的重要指标(Fonti et al., 2010)。

目前,树木年轮与气候因子关系的研究区域 主要集中于中高纬度地区(Żywiec et al., 2016; Babst et al., 2019;Camarero et al., 2021),而对亚 热带等地区的研究相对较少(Luo et al., 2017; Huang et al., 2018;Liang et al., 2019)。亚热带森 林是全球森林生态系统的重要组成部分,具有较 高的固碳潜力(Locosselli et al., 2020),对全球气 候调控发挥着不可或缺的作用(Yu et al., 2014)。 近年来,因气候变化而导致亚热带地区旱季降水 频率减少和雨季强降雨事件频发(Zhou et al., 2011, 2013)。为探讨气候变化对亚热带森林的 影响,亟需开展该地区树木径向生长与气候关系的研究。由于亚热带地区气候较适宜树木生长,树木年轮的界限相对不明显,因此限制了该地区树木径向生长-气候关系的研究。尽管已有学者对亚热带树木径向生长与气候的关系进行了调查,但研究树种主要集中于马尾松(Pinus massoniana)和木荷(Schima superba)等少数树种(董志鹏等,2014;Luo et al., 2017;Liang et al., 2019)。因此,为更准确地预测未来亚热带森林树木的生长和碳汇,还需扩大对不同树种的相关研究。

广西金钟山黑颈长尾雉国家级自然保护区 (以下简称金钟山保护区)位于广西壮族自治区最 西端,属云贵高原边缘,对云贵高原与广西丘陵之 间的物种扩散交流具有重要意义(姜灿荣,2008)。 金钟山保护区地处南亚热带西部,具有亚热带常 绿阔叶林东部湿润区向西部半湿润区过渡的特 点,其独特地理位置和植物区系在科学研究上具 有重要价值。细叶云南松(Pinus yunanensis var. tenuifolia)属松科松属常绿树种,是金钟山保 护区唯一的天然针叶林-暖性针叶林的单一优势 树种(黄元河等,2006)。目前,影响和制约金钟山 细叶云南松径向生长的气候因子以及未来气候变 化下其碳汇能力的变化情况尚不清楚。厘清这些 问题对了解未来金钟山保护区天然针叶林的碳汇 和发展具有重要意义。因此,本研究将从树木年 轮学角度探讨金钟山保护区细叶云南松径向生长 对气候的响应,以期为将来金钟山保护区天然针 叶林的保护和管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 样地概况

金钟山保护区(104°46′13″—105°00′46″E、 24°32′44″--24°43′07″N)位于广西西北部、云贵 高原东南缘。该保护区地处南亚热带西部,受来 自云南高原焚风影响,具有干湿季明显的气候特 点,属南亚热带季风气候区。境内平均气温 17.1 ℃, 霜期短。最冷月和最暖月分别为1月和7月。 年降雨量1200 mm,属广西降水量较少区域之一, 雨量集中分布于 5-9月,约占全年降水量的 80%。土壤质地干硬,呈垂直分布,其中中山针阔 混交林的土壤为山地黄壤。受云南高原焚风的影 响,金钟山保护区具有亚热带常绿阔叶林东部湿 润区向西部半湿润区过渡的特点,属亚热带常绿 阔叶林西部半湿润区,其森林类型及组成和东部 大不相同(苏宗明,1998)。暖性针叶林是金钟山 保护区重要的森林类型之一,以细叶云南松为单 优势种(苏宗明,1998;黄元河等,2006)。

1.2 树木年轮样品处理及数据获取

1.2.1 树木年轮样品采集与处理 本研究在细叶 云南松分布较为集中的中山地段(1100~1300 m) 采样点随机选取样树,使用内径为5.12 mm的树 木生长锥在树木胸高处(1.3 m)钻取树芯样本。 每棵立木采集1个树木年轮样芯。样本的预处理 过程依照传统方法(Stokes & Smiley, 1968)进行, 待树芯样品自然风干后,将树芯白乳胶固定在带 有槽沟的木槽上。将固定好的样芯依次采用100、 280、320、600 和 800 目的磨砂纸进行打磨,直至样 芯的年轮界限在显微镜下清晰可辨。测量前根据 样本最后一年的解剖学特征确定靠近树皮最外的 年轮形成年,用铅笔从树皮开始按照倒推式的时 间顺序进行年份初步标记。

1.2.2 树木年轮宽度测定及交叉定年 将所有样 条通过 LINTAB 6 树木年轮宽度测量平台,使用 TSAP-Win[™]程序测量宽度,精度为 0.001 mm。使 用 COFECHA 软件,对树木年轮可视化交叉定年后 的数据进行校正,利用 50 年窗口 25 年重叠的滑动 相关系数作为检验指标。根据 COFECHA 程序检 验结果和样芯实际生长情况,将所有可能存在定 年问题,如缺轮、伪轮和断裂丢失片段等的样芯在 显微镜下逐一检查和校对,并将未能定年的样芯 剔除,最终获得 36 根成功定年的样芯用于后续 分析。

1.3 气象数据获取

用于年轮对气候响应分析的气象数据从国家 气象信息中心(http://data.cma.cn/)下载,选取离 样点最近气象站(105°07′E、24°07′N)的月值数 据集进行分析。气象数据包括月平均最高气温 (Tmax)、月平均最低气温(Tmin)、月平均气温 (Tmean)、月降雨量(precipitation)、月降雨量>10 mm的天数(Pre10)、月平均空气相对湿度(relative air humidity, RH)和月日照时数(sunshine duration, SD)。

1.4 统计分析

1.4.1 干旱指数计算和气候因子的年际变化趋势 标准化降水蒸散指数(standardized 分析 precipitation evapotranspiration index, SPEI) 是应用 最为广泛的干旱指数之一,综合考虑了降水和温 度对干旱发生的共同效应以及不同时间尺度的降 水和温度因素的累加效应,具有多时间尺度特性 (Vicente-Serrano et al., 2010)。 气象站逐月的 SPEI 采用 R 语言程序包 SPEI1.7 (https://cran. rproject. org/web/packages/SPEI/) 计算。其中,1 个月尺度 SPEI 值(SPEI.1) 对短时间内的干旱变 化情况比较敏感,能较为清晰地反映旱涝的细微 性变化,3个月尺度 SPEI 值(SPEI.3)可以反映季 节的干旱发生情况,2个月尺度 SPEI 值(SPEI.2) 介于 SPEI.1 和 SPEI.3 之间。采用线性回归分析 各气候因子的月值数据随年份的变化趋势。

1.4.2 树木年轮标准年表建立 由于年际间的树 木年轮宽度同时受到气候和树木本身遗传因子的 影响,因此在分析气候因子对树木径向生长的影 响前需要除去树木本身的遗传信号,即年轮去趋 势(Cook, 1985)。采用R软件"dplR"包的 "detrend"函数对COFECHA交叉定年后的树木年 轮宽度序列进行去趋势化(Bunn, 2008)。去趋势 的方法采用平滑样条函数(67%样芯长度步长)进 行,采用R软件"dplR"包的"chron"函数建立年 表。此外,由于年表的可信度随着复本量而变化, 即复本量越低可信度越低,因此为增加差值年表 的可信度,选取样本量大于5根样芯且群体表达 信号(express population signal, EPS)大于0.85的 树木年轮宽度数据来建立年表,并记录年表的主 要特征参数,如平均敏感度(mean sensitivity, MS)、信噪比(signal to noise ratio, SNR)和样芯间 相关系数(mean inter-series correlation, rbar)等 参数。

1.4.3 树木年轮对气候的响应分析 树木径向生 长在很大程度上受到气候因子的影响,尤其是温 度和降雨。本研究采用 R 软件中"treeclim"包的 "dcc"函数来分析树木年轮生长与气候因子的关 系。由于考虑到气候因子对树木年轮生长的影响 具有滞后效应(Fritts, 1976),并且亚热带地区细 叶云南松为常绿树种,因此研究选取先前一年生 长季(1-12月)以及当年生长季(1-12月)每月 的气象数据(时间跨度为24个月)进行树木年轮 与气候关系的分析。为进一步量化气候因子对树 木径向生长的影响,将筛选出与树木年轮标准年 表有显著相关的气候因子,采用R"MASS"包中的 "stepAIC"函数进行逐步回归,建立气候因子与树 木年轮年表的线性模型。逐步回归从全模型开 始.采用膨胀系数(VIF<4)对具有共线性的气候 因子变量进行筛除,使用"stepAIC"函数对剔除共 线性变量的模型进行逐步递减气候因子变量,依 据AIC最小原则选择最终模型。采用R中的 "relaimpo"包对最终模型进行方差分解,使用 "boot.relimp"函数进行1000次重复抽样计算置信 区间,得出每个气候因子变量的方差解释量即对 树木径向生长的贡献率。

本研究所有数据分析和图的绘制均使用 R 4.2.0 进行。

2 结果与分析

2.1 气象因子特征

金钟山 1969—2020 年的月值气象数据如图 1 所示。6—8 月的月平均最低气温和月平均最高气 温和月降雨量均高于一年中的其他月份,12 月至 次年 2 月的月平均最低气温和月平均最高气温相 比其他月份值要低(图 1:A)。SPEI.1 在 2 月和 10 月较其他月份值要低,而 SPEI.2 和 SPEI.3 分别在 11 月和 12 月最低(图 1:B)。11 月到次年 3 月的 月降雨量(图 1:C)和降雨量>10 mm的天数(图 1:E)以及 3—4月的平均空气相对湿度(图 1:D) 在全年中相对其他月份值要低。1月和 10月的月 平均日照时数在一年中最短(图 1:F)。线性回归 拟合 1969—2020年月值气象数据随年际的变化 趋势见表 1。表 1结果显示,5—9月和 11月的月 平均最高气温和全年(1—12月)月平均最低气温 随年显著升高;与气温相反,5—9月和 11月的弓 气相对湿度则随年呈显著下降趋势;11月的日照 时数随年有显著增加趋势,而同期的 SPEI.1、 SPEI.2、SPEI.3和降雨量>10 mm的天数则有显著 减少趋势。

2.2 树木年轮年表统计特征

样树的年轮序列时间跨度为1910—2021年, 平均年轮序列长度为49.25年。为使树木年轮标 准年表具有区域代表性,选取样本数大于5且群 体表达信号大于0.85的区间段进行分析(图2,表 2)。年表公共区间时间跨度为1972—2020。在公 共区间段内,样芯平均敏感度为0.34,表明年轮时 间序列对气候信息的敏感程度相对较高,符合树 木年轮研究标准;一阶自相关系数(AR1)为0.45, 表明前一年气候对当年年轮宽生长有一定影响; 群体间表达信号为0.86,达到区域代表性的标准。

2.3 树木年轮年表对气候的响应特征

树木年轮年表和气候因子的相关分析结果 (图 3)显示,前一年的气候因子对树木年轮生长 有显著影响,其中上一年 1 月、8 月、9 月和 11 月 的日照时数(SD)、上一年 10 月的平均最低气温 (Tmin)和平均气温(Tmean)与树木年轮年表宽度 呈显著正相关,而上一年 6 月降雨量>10 mm 的天 数(Pre10)与树木年轮年表宽度呈显著负相关。 当年 2 月的降雨量(Precipitation)、3 月的空气相对 湿度(RH)和平均最低气温(Tmin)、6 月的日照时 数(SD)及 9 月的平均最高气温(Tmax)和平均气 温(Tmean)均与树木年轮年表宽度呈显著正相关。

气候因子对细叶云南松树木径向生长的贡献 率(即模型方差总解释量)为44.27%(图4)。气 温是影响细叶云南松树木年轮宽度最显著的气候 因子,其中上一年10月的平均最低气温(Tmin. prev.oct.)影响最大(方差解释量达23.35%),其次 是当年9月的平均最高气温(Tmax.curr.sep.),其 方差解释量为10.39%。光照是影响细叶云南松 树木径向生长的另一个重要气象因子,其总体贡



图 1 金钟山月值气象数据(1969—2020年) Fig. 1 Monthly meteorological data of Jinzhongshan (1969-2020)

献率达 10.52%,其中上一年 1 月的日照时数 (SD.prev.jan.)和 11 月的日照时数(SD.prev.nov.) 分别解释了细叶云南松径向生长变异的 3.94% 和 6.58%。可见,气温是影响金钟山细叶云南松径向 生长最主要的气候因子,其次是光照。

3 讨论

树木的径向生长不仅受到树木本身遗传因素的影响,还可能受到各种气候因子的调控(Fritts,

表 1 金钟山气象因子的显著年际

变化趋势(1969-2020年)

Table 1Significant inter-annual variation trend ofmeteorological factors of Jinzhongshan (1969-2020)

气象变量 Meteorological factor	月份 Month	t值 t value	P值 P value	R^2
降雨量>10 mm 的天数 Pre10	5	-2.84	0.007	0.139
降雨量>10 mm 的天数 Pre10	9	-2.46	0.017	0.108
降雨量>10 mm 的天数 Pre10	11	-2.78	0.008	0.133
空气相对湿度 RH	4	-2.11	0.040	0.082
空气相对湿度 RH	5	-4.58	< 0.001	0.296
空气相对湿度 RH	6	-3.20	0.002	0.170
空气相对湿度 RH	7	-4.74	< 0.001	0.310
空气相对湿度 RH	8	-5.02	< 0.001	0.335
空气相对湿度 RH	9	-4.86	< 0.001	0.321
空气相对湿度 RH	11	-4.14	< 0.001	0.255
日照时数 SD	3	-2.19	0.033	0.087
日照时数 SD	4	-2.32	0.024	0.097
日照时数 SD	10	-2.44	0.018	0.106
日照时数 SD	11	2.72	0.009	0.129
日照时数 SD	12	-2.34	0.024	0.098
标准化降水蒸散指数 SPEI.1	11	-2.86	0.006	0.141
标准化降水蒸散指数 SPEI.2	5	-2.41	0.019	0.104
标准化降水蒸散指数 SPEI.2	11	-2.14	0.038	0.084
标准化降水蒸散指数 SPEL3	9	-2.03	0.048	0.076
标准化降水蒸散指数 SPEL3	11	-2.19	0.033	0.088
月平均最高气温 Tmax	5	2.50	0.016	0.111
月平均最高气温 Tmax	6	4.72	< 0.001	0.308
月平均最高气温 Tmax	7	3.01	0.004	0.153
月平均最高气温 Tmax	8	4.04	< 0.001	0.246
月平均最高气温 Tmax	9	3.14	0.003	0.165
月平均最高气温 Tmax	11	5.01	< 0.001	0.334
月平均最低气温 Tmin	1	3.62	< 0.001	0.207
月平均最低气温 Tmin	2	2.45	0.018	0.108
月平均最低气温 Tmin	3	3.15	0.003	0.166
月平均最低气温 Tmin	4	4 35	< 0.001	0.275
月平均最低气温 Tmin	5	2 55	0.014	0.115
月平均最低气温 Tmin	6	6.60	< 0.001	0.466
月平均最低气温 Tmin	7	6.81	< 0.001	0.481
月平均最低气温 Tmin	8	6.18	< 0.001	0.433
月平均最低气温 Tmin	9	4.30	< 0.001	0.270
月平均最低气温 Tmin	10	4.85	< 0.001	0.320
月平均最低气温 Tmin	11	3 68	< 0.001	0.213
月平均最低气温 Tmin	12	3.23	0.002	0.173
月平均气温 Tmean	1	2.02	0.049	0.075
日 平 均 写 沮 Tmean	1	2.02	0.049	0.106
日平均气温 Tmean	5	2.44	0.006	0.141
日平均气温 Tmean	6	5 59	< 0.000	0.384
日平均气温 Tmean	7	5.37	<0.001	0.369
日 平 均 写 沮 Tmean	8	6.73	<0.001	0.305
月平均气温 Tmean	0	4 67	< 0.001	0 303
日平均与温 Tmean	10	3 56	0.001	0.203
月平均气温 Tmean	11	5.07	< 0.001	0.340
/ / / / um incan	11	5.07	CO.001	0.540



灰色折线表示年轮宽度指数;红色平滑曲线表示以30年 为窗口的年轮宽度指数的平滑曲线;灰色阴影部分表示样 本量。

Gray broken line represents the ring width index (RWI); red smooth curve shows the smooth curve of RWI with a window of 30 years; gray shade represents the sample size.

图 2 金钟山细叶云南松树木年轮标准年表

Fig. 2 Standard chronology of *Pinus yunnanensis* var. *tenuifolia* in Jinzhongshan

表 2 金钟山细叶云南松树木年轮标准年表公共区间分析

 Table 2
 Analysis of common intervals of tree-ring standard chronology of *Pinus yunnanensis* var. *tenuifolia* in Jinzhongshan

年表公共区间分析 Chronological common interval analysis	数值 Value
 时间跨度 Time span	1972-2020
平均敏感度 Mean sensitivity (MS)	0.34
一阶自相关 First-order auto-correlation	0.45
样本树数量 Number of sampled trees (n.trees)	36
样芯间相关系数 Mean inter-series correlation (rbar)	0.18
群体表达信号 Express population signal (EPS)	0.86
信噪比 Signal to noise ratio (SNR)	5.92

1976; Plomion et al., 2001; Rathgeber et al., 2016)。本研究发现,前一年的温度和光照对细叶云南松树木年轮生长有显著滞后效应;气候因子中对细叶云南松径向生长变异贡献最大的为上一年10月的平均最低气温,其次是当年9月的平均最高气温以及上一年1月和11月的日照时数。

3.1 温度是影响细叶云南松径向生长的主要气候 因子

温度是影响树木径向生长最主要的气候因子之一(Delpierre et al., 2019)。树木径向生长常常



横坐标中 prev. 和 curr. 分别表示上一年和当年的月份。 * 表示显著性差异 (P<0.05)。 The prev. and curr. in horizontal axis indicate the months of the previous and current years, respectively. * indicates significant differences (P<0.05).

图 3 金钟山云细叶南松树木年轮标准年表与气候因子的相关关系 Fig. 3 Correlation between the tree-ring standard chronology of *Pinus yunnanensis*







Dot is the mean value; two ends of the line represent the lowest and highest values of the 95% confidence interval calculated after 1 000 repetitions of sampling.



受益于生长季早期温度的升高。一方面,树木径 向生长所需的非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)的产生依赖于叶片光合作用 (Michelot et al., 2012),而光合作用依赖于叶绿素 和光合酶的作用,生长季温度的升高可加快光合酶的功能(Shi et al., 2015),增加木质部生长所需的碳水化合物累积。另一方面,生长季早期温度的升高可以通过增强树木根系的活力,如增强对营养物质和水分的吸收来促进树木对营养物质的吸收以及加速蒸腾、增大气孔导度等,最终促进光合同化作用,有利于碳水化合物累积(Poorter et al., 2012;Urban et al., 2017)。本研究发现,金钟山细叶云南松与当年3月(生长季早期)的月平均最低气温呈显著正相关,这与Yang等(2022)研究发现气候干冷条件下云南松(Pinus yunnanensis)径向生长主要受低温限制的结果相似。

本研究还发现,上一年10月的平均最低气温 和当年9月的平均最高气温均与细叶云南松的树 木年轮宽度呈正相关,并且两者对树木年轮宽度 生长的贡献率在气候因子中最大。Huang等 (2018)对与细叶云南松同属不同种的南亚热带森 林马尾松的研究发现,进入干季后,广东省鼎湖山 和石门台国家自然保护区的马尾松木质部的生长 速率最快,在干季(10月至次年3月)分别形成 58%和39%的年轮宽度,显示了较高的碳积累,表 明南亚热带干季适宜的温湿条件相对于湿季更有

利于马尾松径向生长。这与中国亚热带森林的净 生态系统生产力估算结果相似,即干旱年(2004 年)中国亚热带森林系统的碳汇积累量比湿润年 (2008年)高出 81.4%,这可能与湿季雨水较多导 致树木呼吸增加,从而降低碳水化合物累积有关 (Yan et al., 2013)。因此,南亚热带干季的温湿 条件可能较湿季更适合树木进行碳累积。本研究 区 9—10 月温度升高可能有助于产生干季相对适 宜的环境来促进树木的碳累积,该阶段气温与细 叶云南松径向生长呈正相关。此外,树木年轮宽 度的一部分可由贮藏的 NSC 支撑(Skomarkova et al., 2006)。前人研究发现,树木径向生长对前一 年的环境条件做出响应(Fonti & Garcia-Gonzalez, 2004),在很大程度上归因于 NSC 对木质部生长的 限制作用(Michelot et al., 2012)。本研究上一年 10月温度的升高可潜在地增加 NSC 的累积和贮 存,提高下一年早材形成所需的物质和能量储备。 因此,上一年10月温度对当年的树木年轮宽度具 有促进作用。

3.2 光照对细叶云南松径向生长的影响

光合作用的能量驱动来自光照,日照时数是 影响树木径向生长的另一个重要气候因素(Huang et al., 2020)。日照时数增加会导致植物吸收的 热量增加(陆佩玲,2006)。在温度较低的环境中, 径向生长过程中形成层的活动与日照时数同步, 即光照时间越长生长季早期形成层分裂速度越快 (Duchesne et al., 2012)。本研究区1月的日照时 数短、温度低,阴冷环境会限制树木的光合作用; 寒冷条件下针叶树发芽之前木质部形成的主要能 量来源于前一年储藏的非结构碳(Rossi et al., 2009; Huang et al., 2014), 使得生长季早期光合作 用固定的碳水化合物对树木生长起重要作用 (Hansen & Beck, 1994)。因此,上一年1月份的 日照时数与细叶云南松径向生长呈正相关。同 样,上一年11月份的日照时数与细叶云南松径向 生长呈正相关,这可能与11月较低的光照和温度 会限制树木的光合作用有关。此外,在降雨高峰 期,由于光照相对缺乏,影响了树木蒸腾作用和碳 吸收,会降低树木径向生长所需的碳水化合物产 量,因此6月日照时数与细叶云南松径向生长呈 正相关。

3.3 降雨对细叶云南松径向生长的影响

由于可供树木生长利用的水分主要来自降

水,地下水补给的作用较小(Ehleringer, 1985),因 此降雨成为限制植物生长的另一个关键气候要素 (Żywiec et al., 2016)。一方面,通过降雨影响光 合速率和碳分配间接影响细胞分裂和扩大 (Zweifel et al., 2006),导致土壤水分增加,促进树 干对水分的运输,有利于光合作用(Myburg & Sederoff, 2001)。另一方面,降雨过程进入树木体 内的水分直接参与形成层活动和细胞扩大 (Barbaroux & Breda, 2002;Steppe et al., 2015),通 过增加形成层分裂时细胞壁弯曲所需的膨压,促 进木质部细胞的分化和延伸(Turcotte et al., 2009; Steppe et al., 2015)。Yang 等(2022)研究表 明,干燥环境下云南松径向生长受生长季早期的 水分有效性限制。由于本研究区2月份的降雨量 较少,加上不断升高的温度使研究区相对较干 (SPEI.1 较低),因此该阶段的降雨量增加有利于 树木径向生长,这可能是本研究中当年2月份降 雨量与树木径向生长呈正相关的一个原因。而本 研究发现,上一年6月降雨量>10 mm 的天数与细 叶云南松径向生长量呈显著负相关。过量的降雨 会增加叶片湿润状态,使气孔关闭(Aparecido et al., 2017),从而导致进入叶片气孔的二氧化碳浓 度降低;同时,降雨过多会导致光照缺乏,影响树 木蒸腾作用和光合作用,降低树木生长所需的碳 水化合物产量。此外,降雨量过多还会导致土壤 因过于潮湿而不利于根系对水分和无机盐吸收 (董志鹏等,2014),最终对树木径向生长产生负面 影响。这可能是本研究中雨季6月降雨量>10 mm 的天数与细叶云南松径向生长呈负相关以及6月 日照时数与细叶云南松径向生长呈正相关的原 因。这与 Yang 等(2022)的研究结果一致,即在温 湿区域云南松径向生长受制于过量的水分。

综上所述,金钟山细叶云南松径向生长既得 益于秋季的升温又受限于秋季和春季的低温。秋 季温度是影响细叶云南松径向生长最主要的气候 因子,其次为冬季光照。在降雨量相对缺乏的早 春,降雨和空气湿度增加有利于金钟山细叶云南 松的径向生长,而雨季过多的降雨则会限制细叶 云南松的径向生长。此外,由于金钟山地区秋季 气温具有增加趋势,预计未来在气温继续增加的 背景下,细叶云南松的径向生长将得到促进,金钟 山天然针叶林的碳汇也将有所增加。 **致谢** 本研究野外树木年轮采样工作得到广 西金钟山黑颈长尾雉国家级自然保护区的大力支 持,室内年轮样品处理得到南宁师范大学本科生 卢湫水、唐莉莎、邓江梅和顾悦的支持,同时也得 到广西第八批特聘专家专项(2019B16)资助,在此 一并表示感谢!

参考文献:

- APARECIDO LM, MILLER GR, CAHILL AT, et al., 2017. Leaf surface traits and water storage retention affect photosynthetic responses to leaf surface wetness among wet tropical forest and semiarid savanna plants [J]. Tree Physiol, 37(10): 1285–1300.
- BABST F, BOURIAUD O, POULTER BI, et al., 2019. Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth [J]. Sci Adv, 5(1): eaat4313.
- BARBAROUX C, BREDA N, 2002. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees [J]. Tree Physiol, 22(17): 1201-1210.
- BUNN AG, 2008. A dendrochronology program library in R (dplR) [J]. Dendrochronologia, 26(2): 115-124.
- CAMARERO JJ, GAZOL A, SÁNCHEZ-SALGUERO R, et al., 2021. Global fading of the temperature-growth coupling at alpine and polar treelines [J]. Glob Change Biol, 27(9): 1879–1889.
- COOK ER, 1985. A time series analysis approach to tree ring standardization [D]. Tucson: University of Arizona.
- DELPIERRE N, LIREUX S, HARTIG F, et al., 2019. Chilling and forcing temperatures interact to predict the onset of wood formation in Northern Hemisphere conifers [J]. Glob Change Biol, 25(3): 1089–1105.
- DONG ZP, ZHENG HZ, FANG KY, et al., 2014. Responses of tree-ring width of *Pinus massoniana* in Sanming, Fujian Province to climate change [J]. J Subtrop Res Environ, 9(1): 1-7. [董志鹏, 郑怀舟, 方克艳, 等, 2014. 福建三 明马尾松树轮宽度对气候变化的响应 [J]. 亚热带资源 与环境学报, 9(1): 1-7.]
- DUCHESNE L, HOULE D, D'ORANGEVILLE L, 2012. Influence of climate on seasonal patterns of stem increment of balsam fir in a boreal forest of Québec, Canada [J]. Agric For Meteorol, 162/163: 108–114.
- EHLERINGER J, 1985. Annuals and perennials of warm deserts [M]//CHABOT BF, MOONEY HA. Physiological ecology of North American plant communities [C]. New York: Chapman and Hall: 162–180.
- FAN WY, WANG XA, 2004. Advances in studies on the

relationships between tree-ring width and climatic factors [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 24(2): 345-351. [范 玮熠, 王孝安, 2004. 树木年轮宽度与气候因子的关系研 究进展 [J]. 西北植物学报, 24(2): 345-351.]

- FONTI P, GARCIA-GONZALEZ I, 2004. Suitability of chestnut earlywood vessel chronologies for ecological studies [J]. New Phytol, 163(1): 77–86.
- FONTI P, VON ARX G, GARCIA-GONZALEZ I, et al., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings [J]. New Phytol, 185(1): 42-53.
- FRITTS HC, 1976. Tree ring and climate [M]. London: Academic Press.
- HANSEN J, BECK E, 1994. Seasonal changes in the utilization and turnover of assimilation products in 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees [J]. Trees, 8(4): 172–182.
- HUANG JG, DESLAURIERS A, ROSSI S, 2014. Xylem formation can be modeled statistically as a function of primary growth and cambium activity [J]. New Phytol, 203(3): 831-841.
- HUANG JG, GUO X, ROSSI S, et al., 2018. Intra-annual wood formation of subtropical Chinese red pine shows better growth in dry season than wet season [J]. Tree Physiol, 38(8): 1225-1236.
- HUANG JG, MA Q, ROSSI S, et al., 2020. Photoperiod and temperature as dominant environmental drivers triggering secondary growth resumption in Northern Hemisphere conifers [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 117(34): 20645–20652.
- HUANG YH, TANG SQ, LU ZY, et al., 2006. Characteristics of main vegetation types in Jinzhongshan Nature Reserve, Guangxi Province [J]. J Trop Subtrop Bot, 14(6): 499-503. [黄元河, 唐绍清, 卢贞燕, 等, 2006. 广西金钟山自 然保护区主要植被类型的特征 [J]. 热带亚热带植物学 报, 14(6): 499-503.]
- JIANG CR, 2008. On protection value of Guangxi Jinzhongshan National Nature Reserve [J]. Cent S For Invent Plan, 27 (4): 37-39. [姜灿荣, 2008. 论广西金钟山国家级自然 保护区的保护价值 [J]. 中南林业调查规划, 27(4): 37-39.]
- LEWIS SL, WHEELER CE, MITCHARD E, et al., 2019. Regenerate natural forests to store carbon [J]. Nature, 568(7750): 25-28.
- LIANG HX, HUANG JG, MA QQ, et al., 2019. Contributions of competition and climate on radial growth of *Pinus massoniana* in subtropics of China [J]. Agric For Meteorol, 274: 7-17.
- LOCOSSELLI GM, BRIENEN RJW, LEITE MS, et al., 2020. Global tree-ring analysis reveals rapid decrease in tropical tree longevity with temperature [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 117(52): 33358-33364.

- LU PL, 2006. Study of the response of main woody plant phenology to climate change in China [D]. Beijing: Beijing Forestry University. [陆佩玲, 2006. 中国木本植物物候对 气候变化的响应研究 [D]. 北京:北京林业大学.]
- LUO DW, HUANG JG, JIANG XY, et al., 2017. Effect of climate and competition on radial growth of Pinus massoniana and Schima superba in China's subtropical monsoon mixed forest [J]. Dendrochronologia, 46: 24-34.
- MICHELOT A, SIMARD S, RATHGEBER C, et al., 2012. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (Fagus sylvatica, Quercus petraea and Pinus sylvestris) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics [J]. Tree Physiol, 32(8): 1033-1045.
- MYBURC AA, SEDEROFF RR, 2001. Xvlem structure and function [M/OL]//Encyclopedia of Life Sciences. Nature Publishing Group. http://dx. doi. org/10. 1038/npg. els.0001302.
- PLOMION C. LEPROVOST GG. STOKES A. 2001. Wood Formation in Trees [J]. Plant Physiol, 127(4): 1513-1523.
- POORTER H, NIKLAS KJ, REICH PB, et al., 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots; meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. New Phytol, 193(1): 30-50.
- RATHGEBER CB, CUNY HE, FONTI P, 2016. Biological basis of tree-ring formation: A crash course [J]. Front Plant Sci. 7: 734.
- ROSSI S, ANFODILLO T, CUFAR K, et al., 2016. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere [J]. Glob Change Biol, 22(11): 3804-3813.
- ROSSI S, RATHGEBER CBK, DESLAURIERS A, 2009. Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy [J]. Ann For Sci, 66(2): 206-206.
- SASS-KLAASSEN U, 2015. Tree physiology: Tracking tree carbon gain [J]. Nat Plants, 1: 15175.
- SHI CG, SILVA LCR, ZHANG HX, et al., 2015. Climate warming alters nitrogen dynamics and total non-structural carbohydrate accumulations of perennial herbs of distinctive functional groups during the plant senescence in autumn in an alpine meadow of the Tibetan Plateau, China [J]. Agric For Meteorol, 200: 21-29.
- SKOMARKOVA MV, VAGANOV EA, MUND M, et al., 2006. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (Fagus sylvatica) growing in Germany and Italy [J]. Trees, 20(5): 571-586.
- STEPPE K, STERCK F, DESLAURIERS A, 2015. Diel growth

dynamics in tree stems: linking anatomy and ecophysiology [J]. Trends Plant Sci, 20(6): 335-343.

- STOKES MA, SMILEY TL, 1968. An introduction to tree-ring dating [M]. Chicago: The University of Chicago Press: 73.
- SU ZM, 1998. The classified system of natual vegetation in Guangxi [J]. Guihaia, 18(3): 237-246. [苏宗明, 1998. 广西天然植被类型分类系统 [J]. 广西植物, 18(3): 237-246.
- TURCOTTE A, MORIN H, KRAUSE C, et al., 2009. The timing of spring rehydration and its relation with the onset of wood formation in black spruce [J]. Agric For Meteorol, 149(9): 1403 - 1409.
- URBAN J. INGWERS M. MCGUIRE MA, et al., 2017. Stomatal conductance increases with rising temperature [J]. Plant Signal Behav, 12(8); e1356534.
- VICENTE-SERRANO SM. BEGUERÍA S. LÓPEZ-MORENO JI, 2010. A multiscalar drought index sensitive to global warming: The standardized precipitation evapotranspiration index [J]. J Clim. 23(7) · 1696-1718.
- YAN JH, LIU XZ, TANG XL, et al., 2013. Substantial amounts of carbon are sequestered during dry periods in an old-growth subtropical forest in South China [J]. J For Res. 18(1): 21-30.
- YANG RQ, FU PL, FAN ZX, et al., 2022. Growth-climate sensitivity of two pine species shows species-specific changes along temperature and moisture gradients in southwest China [J]. Agric For Meteorol, 318: 108907.
- YU GR, CHEN Z, PIAO SL, et al., 2014. High carbon dioxide uptake by subtropical forest ecosystems in the East Asian monsoon region [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 111(13): 4910-4915.
- ZHOU GY, PENG CH, LI YL, et al., 2013. A climate changeinduced threat to the ecological resilience of a subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest in Southern China [J]. Glob Change Biol, 19(4): 1197–1210.
- ZHOU GY, WEI XH, WU YP, et al., 2011. Quantifying the hydrological responses to climate change in an intact forested small watershed in Southern China [J]. Glob Change Biol, 17(12): 3736-3746.
- ZWEIFEL R, ITEM H, HÄSLER R, 2006. Link between diurnal stem radius changes and tree water relations [J]. Tree Physiol, 21: 869-877.
- ŻYWIEC M, MUTER E, ZIELONKA T, et al., 2016. Longterm effect of temperature and precipitation on radial growth in a threatened thermo-Mediterranean tree population [J]. Trees, 31(2): 491–501.

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1578-1587

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202203060

雷睿, 邹佳城, 杜杰, 等, 2023. 九寨沟两种常见藓类植物对模拟氮沉降的生理响应 [J]. 广西植物, 43(9): 1578-1587. LEI R, ZOU JC, DU J, et al., 2023. Physiological responses of two common mosses to simulated nitrogen deposition in Jiuzhaigou [J]. Guihaia, 43(9): 1578-1587.



九寨沟两种常见藓类植物对模拟氮沉降的生理响应

雷 睿1,邹佳城1,杜 杰2,文庄海1,罗 治1,雷泞菲1*

(1. 成都理工大学 生态环境学院,成都 610051; 2. 九寨沟国家级自然保护区管理局,四川 阿坝藏族羌族自治州 623400)

摘 要:为探讨氮沉降对九寨沟藓类植物的影响,该研究以当地优势藓类植物锦丝藓(Actinothuidium hookeri) 和塔藓(Hylocomium splendens)为对象,以NH₄NO₃为氮源,设置对照(0 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、低浓度(20 kg N· hm⁻²·a⁻¹)、高浓度(50 kg N·hm⁻²·a⁻¹)3种处理,开展为期6个月的氮沉降模拟实验。结果表明:(1)氮沉降 处理导致两种藓类植物的活性氧、丙二醛、叶绿素、脯氨酸和可溶性蛋白含量显著增加,同时锦丝藓过氧化氢 酶、过氧化物酶、超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶活性增加。(2)对于生长旺期和生长末期的塔藓,氮沉 降导致其过氧化物酶、过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶活性降低。(3)锦丝藓的综合隶属函数值随氮沉降浓 度增大而增加,在生长旺期和生长末期,塔藓综合隶属函数值对氮沉降的响应存在差异。综上认为,两种藓类 植物对氮沉降处理的生理响应存在差异,高浓度氮沉降能促进锦丝藓生长,塔藓在自然氮沉降条件下能正常 生长且能承受一定程度的氮沉降,但当氮沉降过高时则会对其造成伤害,新陈代谢下降,生长受到抑制,长时 期的氮沉降可能导致未来九寨沟藓类植物群落发生改变。

关键词:氮沉降,锦丝藓,塔藓,生理特征,硝酸铵 中图分类号:Q945 文献标识码:A 文章编号:1000-3142(2023)09-1578-10

Physiological responses of two common mosses to simulated nitrogen deposition in Jiuzhaigou

LEI Rui¹, ZOU Jiacheng¹, DU Jie², WEN Zhuanghai¹, LUO Zhi¹, LEI Ningfei^{1*}

(1. Chengdu University of Technology, College of Ecological Environment, Chengdu 610051, China; 2. Jiuzhaigou National Nature Reserve Administration, Aba Tibetan and Qiang Autonomous Prefecture 623400, Sichuan, China)

Abstract: In order to explore the effect of nitrogen deposition on physiological response of mosses in Jiuzhaigou, Sichuan Province, the local dominant mosses *Actinothuidium hookeri* and *Hylocomium splendens* were taken as the research objects, and NH_4NO_3 was used as the nitrogen source. Nitrogen deposition treatments were applied with control (0 kg $N \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$), low (20 kg $N \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$) and high (50 kg $N \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$). The experiment lasted six months. The

收稿日期: 2022-11-10

基金项目:四川省灾后重建遗产保护恢复专项(5132202019000128);九寨沟湖泊沼泽化及河道生态恢复研究项目(N5132112022000246)。

第一作者: 雷睿(1999-),硕士研究生,主要从事植物与环境响应机制研究,(E-mail)1605755697@qq.com。

^{*}通信作者: 雷泞菲,博士,教授,主要从事生态修复研究工作,(E-mail)470226504@qq.com。

results were as follows: (1) The contents of reactive oxygen species, malondialdehyde, chlorophyll, proline and soluble protein were significantly increased by application of NH_4NO_3 solution. At the same time, the activities of its catalase, peroxidase, superoxide dismutase and ascorbate peroxidase were significantly increased when *Actinothuidium hookeri* was subjected to nitrogen deposition. (2) During the vigorous and late periods, the activities of its catalase, peroxidase and ascorbate peroxidase were significantly decreased when *Hylocomium splendens* was subjected to similar nitrogen deposition. (3) During the experiment, subordinate function value of *Actinothuidium hookeri* significantly increased with increase of NH_4NO_3 solution concentration. Response pattern of subordinate function value was different when *Hylocomium splendens* was subjected to different concentrations of NH_4NO_3 solution in the vigorous and late growth periods. In conclusion, physiological responses are different between two mosses subjected to nitrogen deposition. High concentration of nitrogen deposition can promote the growth of *Actinothuidium hookeri*. *Hylocomium splendens* can grow normally under the natural nitrogen deposition conditions and can withstand a certain degree of nitrogen deposition, but when the nitrogen deposition is too high, it will cause damage to it, the metabolism decreases and its growth is inhibited. Long-term nitrogen deposition may lead to future change of moss community composition in Jiuzhaigou, Sichuan Province.

Key words: nitrogen deposition, Actinothuidium hookeri, Hylocomium splendens, physiological trait, NH4NO3

自工业革命以来,全球氮沉降速率一直在上升,预计到2050年将增加1~2倍(Garcia et al., 2008)。我国氮沉降速率在过去40年里也一直在 增加,已成为世界上仅次于欧洲和美国的第三大 氮沉降区域(Valliere et al., 2017)。有研究表明, 我国平均氮沉降速率在1980年到2000年间从 13.2 kg N·hm⁻²·a⁻¹增长到21.1 kg N·hm⁻²·a⁻¹, 在20年间增长了约8 kg N·hm⁻²·a⁻¹(Liu et al., 2013)。因此,在氮沉降全球化背景下,研究和预 测氮沉降对森林生态系统的影响极为重要(王晓 荣等,2016)。

氮沉降对植物光合作用、有机质分解、营养结 构状况、生物多样性、抗逆性等多方面均有影响 (李德军等,2005; Reay et al., 2008; Zhao et al., 2010)。不同植物对氮的响应机制不同,氮沉降在 一定范围内能够刺激植物生长,但超过一定浓度 时可使生长受到抑制。钱燕萍和祝遵凌(2016)比 较不同氮素水平对欧洲鹅耳枥(Carpinus betulus) 幼苗生长及光合特性的影响发现,鹅耳枥幼苗苗 高、叶片数、各部分生物量、净光合速率、蒸腾速率 等指标均随氮沉降增加呈先上升后下降的趋势, 在施氮量为每株 200 mg 时达到最佳。王晓荣等 (2016)发现氮素的增加显著增加了麻栎(Quercus acutissima)、栓皮栎(Q. variabilis)和短柄枹栎 (Q. glandulifera var. brevipetiolata)的地径和株高, 但不同树种的生长对氮沉降响应具有明显的差异 性。李德军等(2005)对木荷(Schima superba)和 黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)的研究表明,0~ 150 kg N·hm⁻²·a⁻¹氮处理可促进黄果厚壳桂幼 苗的生长,在 300 kg N·hm⁻²·a⁻¹高氮处理下,两 种植物幼苗生长均受到抑制。

藓类植物作为森林生态系统的重要组成部 分,有着二氧化碳固定、水土保持、森林更新和养 分循环等作用(吴玉环等,2003)。大多数藓类植 物的叶状体是由单层细胞构成,没有蜡质角质层 保护,可直接从空气和雨水中吸收养分,因而对氮 沉降非常敏感(胡人亮,1987)。不同种类的藓对 氮沉降的耐受程度不同,氮沉降的加剧会改变藓 类植物的群落结构,进而影响整个森林生态系统 (Tomassen et al., 2003; Paulissen et al., 2005) 刘滨扬等(2009)研究发现,0~60 kg N・hm⁻²・a⁻¹ 氮施加可促进大灰藓(Hypnum plumaeforme)生长, 刺边小金发藓拟刺亚种 (Pogonatum cirratum subsp. fuscatum)在施氮超过 40 kg N·hm⁻²·a⁻¹时 其生长就受到抑制,这表明不同浓度处理后的大 灰藓和刺边小金发藓拟刺亚种具有不同的响应。 有研究证明,低氮沉降浓度增加藓类叶绿素含量 和可溶性蛋白含量,抗氧化酶活性一般随氮沉降 浓度增加而升高,适量的氮沉降可促进藓类生长, 但过量则会抑制其生长,甚至死亡(Skrindo & Kland, 2002; Belnap et al., 2007; 周晓兵等, 2016)

九寨沟国家级自然保护区,植被覆盖率超过 80%,是我国重要的森林生态系统之一。20102011年九寨沟全氮沉降年通量速率已经大于10 kg N・hm⁻²・a⁻¹(乔雪等,2014)。氮沉降已经对九 寨沟森林生态系统产生了负面影响,如植物枯死、 藻类生产力下降和钙华退化等(Qiao et al., 2015),未来九寨沟氮沉降问题可能进一步加剧。 关于氮沉降对九寨沟藓类植物的影响未见报道。 本研究以九寨沟常见的两种藓类植物锦丝藓 (Actinothuidium hookeri)和塔藓(Hylocomium splendens)为实验材料,模拟不同浓度的氮沉降,探 究氮沉降对两种藓类植物的影响,并采用隶属函 数法综合评价两种藓类植物对氮沉降的生理响应特 征,同时预测了随氮沉降增加两种藓类植物的变 化趋势,旨在为进一步评估全球变化背景下森林 生态系统的发展和演替动态提供理论证据。

1 材料与方法

1.1 材料

两种藓类:锦丝藓、塔藓;实验地点位于九寨 沟自然保护区内(103°55′22″E、33°04′13″N)。 海拔约3000 m,气候类型属于高原湿润气候,夏 天平均气温为19~22 C,秋天昼夜温差大,气温 为7~18 C,10月下旬后出现冻土,温度多在 0 C左右。选择具有相似林型、相距200 m的两片 冷杉林,并且藓类种类分别以锦丝藓和塔藓为主, 盖度大于95%,两种藓类各选择面积1 m×1 m的 15 个样方。

1.2 方法

按照1980—2000年我国平均氮沉降速率增加 趋势,现在九寨沟氮沉降速率可能超过20 kg N・ hm⁻²・a⁻¹。实验以硝酸铵(NH₄NO₃)为氮源,设置 N₀(纯净水对照)、N₁(低浓度,20 kg N・hm⁻²・ a⁻¹)、N₂(高浓度,50 kg N・hm⁻²・a⁻¹)3种浓度处 理,每个处理设置5个重复(刘滨杨等,2009, 2011)。当地藓类植物生长期一般为每年5—10 月,于2021年5—10月将一年的氮沉降量平均分 成6次进行喷施处理,每次将准确称量的硝酸铵 溶于1L纯净水中进行均匀喷施。分别于8月和 11月取藓类植物尖端1~5 cm 的绿色生长部分 进行生理指标测定,样品用液氮速冻后置于-80 ℃超低温冰箱中保存。

为综合评价两种藓类抗逆性强弱,使用模糊

数学的隶属函数对所有生理指标进行定量转换, 并计算隶属函数值,各生理指标隶属函数值总和 为综合隶属函数值,该值越大表示抗逆性越强(张 幸幸,2020)。隶属函数值算法如下:

当生理指标与抗逆性呈正相关时:

$$Z_{ij} = (X_{ij} - X_{i\min}) / (X_{i\max} - X_{i\min})$$
(1)
当生理指标与抗逆性呈负相关时.

$$\mathcal{L}_{ij}(\mathcal{I}_{\mathcal{I}}) = 1 - (\Lambda_{ij} - \Lambda_{i\min}) / (\Lambda_{i\max} - \Lambda_{i\min})$$
(2)

$$X_{i} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^{n} Z_{ij}$$
(3)

式中:Z_{ij}表示i藓类植物j指标的抗逆性隶属函数值;X_{ij}表示i藓类植物j指标的测定值;X_{imax}、X_{imin}分别表示各指标的最大测定值和最小测定值;X_i表示i藓类植物综合隶属函数值。

1.3 指标测定

采用过氧化氢法测定过氧化氢酶(CAT)活性,采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定超氧化物 歧化酶(SOD)活性,采用愈创木酚法测定过氧化 物酶(POD)活性,采用硫代巴比妥酸法测定丙二 醛(MDA)含量,采用羟胺法测定超氧阴离子 (O_2^{-} ·)含量,采用生化法测定抗坏血酸过氧化物 酶(APX)活性,采用丙酮法测定叶绿素含量,采用 茚三酮法测定游离脯氨酸含量,采用考马斯亮蓝 G-250染色法测定可溶性蛋白含量,采用氯化钛法 测定过氧化氢含量。

1.4 数据分析

采用软件 Excel、SPSS、Origin 对实验数据进行 分析和绘图处理。

2 结果与分析

2.1 不同氮浓度对锦丝藓和塔藓叶绿素含量的 影响

叶绿素作为光合色素,其含量高低可以反映 植物光合能力的强弱。由图 1 可知,氮沉降可以 提高锦丝藓和塔藓的叶绿素含量(P < 0.05)。在生 长旺盛期锦丝藓和塔藓的叶绿素含量上升,尤其 在 N_1 浓度下,相对于 N_0 分别提高了 121.2%、 26.3%,在 N_2 浓度下,与 N_0 相比分别提高了 85.1%、20.3%。

在生长末期九寨沟已经进入冬天,昼夜温差 大,温度最低可到0℃以下,对藓类植物形成低温 胁迫。锦丝藓叶绿素含量随氮浓度增高而增高, 分别增加 42.7%、82.5%, 而塔藓叶绿素含量呈先 增加后降低趋势, 先增加 15.6% 后降低 5.6%。可 见, 施氮能显著增加两种藓类的叶绿素含量, 但在 生长末期高浓度 N, 会降低塔藓叶绿素含量。



相同小写字母表示差异不显著,不同小写字母表示差异显 著(P < 0.05)。A、B、A₁、B₁分别表示生长旺盛期锦丝藓、生 长旺盛期塔藓、生长末期锦丝藓、生长末期塔藓。N₀、N₁、 N₂分别表示对照处理、20、50 kg N·hm²·a⁻¹处理。下同。 The same lowercase letters indicate no significant differences, and different lowercase letters indicate significant differences, and different lowercase letters indicate the moss in the vigorous growth period of *Actinothuidium hookeri*, the moss in the vigorous growth period of *Actinothuidium hookeri*, and the moss in the late growth period of *Hylocomium splendens*, the moss in the late growth period of *Hylocomium splendens* treatments, respectively. N₀, N₁ and N₂ indicate the control treatment, 20 and 50 kg N·hm⁻²·a⁻¹ treatments, respectively. The same below.

图 1 不同浓度施氮处理对两种藓类植物不同阶段 叶绿素含量的影响

Fig. 1 Effects of nitrogen application treatments at different concentrations on chlorophyll contents of two mosses at different periods

2.2 不同氮浓度对锦丝藓和塔藓丙二醛含量的 影响

由图 2 可知,在生长旺盛期,锦丝藓和塔藓丙 二醛含量变化不同,锦丝藓丙二醛含量先增加后 小幅减小, N₁、N₂浓度下相对于 N₀分别增加了 50.8%、42.7%,而塔藓丙二醛含量随氮浓度增加 而增加, N₁浓度下增加不显著, N₂浓度下增加了 135.3%。在生长末期,锦丝藓丙二醛含量相对于 N₀,在 N₁浓度下增加了 58.3%, N₂浓度下降低了 17.2%;而氮沉降增加了塔藓丙二醛含量,在 N₁、 N₂浓度下分别增加了 49.6%、49.7%。



图 2 不同浓度施氮处理对两种藓类植物 不同阶段丙二醛含量的影响



2.3 不同氮浓度对锦丝藓和塔藓渗透调节物质脯 氨酸和可溶性蛋白含量的影响

脯氨酸可作为渗透调节物质、酶类保护物等 来降低环境胁迫对植物的损伤,清除体内的 ROS, 维持氧化还原动态平衡(Xiao & Veste, 2017)。由 图 3 可知,在生长旺盛期,锦丝藓和塔藓脯氨酸含 量变化随氮浓度增加具有不同变化趋势,氮沉降 显著增加了锦丝藓脯氨酸含量,而塔藓脯氨酸含 量先减少后显著增加。与 No相比, N1、N,浓度下锦 丝藓分别增加了 119.4%、104.6%, 塔藓在 N₁浓度 下降低了9.6%,N,浓度下增加了75.7%;在生长末 期,锦丝藓和塔藓脯氨酸含量均增加,N₁、N₂浓度 下锦丝藓脯氨酸含量分别增加了 42.6%、48.6%, 塔藓脯氨酸含量分别增加了 29.8%、30.9%。在生 长旺盛期,锦丝藓可溶性蛋白含量只在 N₁浓度时 显著增加,增加了33.2%,塔藓可溶性蛋白含量增 加不明显。在生长末期,锦丝藓和塔藓可溶性蛋 白相对 N₀显著增加,锦丝藓在 N₁、N₂浓度处理下 分别增加了 170.1%、390.7%, 塔藓在 N₁、N₂浓度 处理下分别增加了 225.4%、305.7%。

2.4 不同氮浓度对锦丝藓和塔藓活性氧含量的 影响

由图4可知,不同时期锦丝藓和塔藓超氧阴离 子生产速率随氮浓度不同而具有不同的变化趋势。在生长旺盛期,氮沉降对锦丝藓超氧阴离子





osmotic regulator contents of two mosses at different periods





生产速率影响不明显,而塔藓超氧阴离子生产速率显著下降,N₁、N₂浓度下比N₀分别下降了 17.2%、14.9%。在生长末期,锦丝藓超氧阴离子 生产速率在N₁、N₂浓度下分别增加了42.9%、 30.6%,而塔藓只有N₂浓度下才显著增加了 34.6%。对于过氧化氢含量而言,在生长旺盛期,锦 丝藓过氧化氢含量随氮浓度增加呈先上升再下降 趋势,塔藓为上升趋势(不显著)。在生长末期,两 种藓类过氧化氢含量比N₀显著上升,锦丝藓在 N₁、N₂浓度下分别增加了66.7%、47.7%,塔藓在 N₁、N₂浓度下分别增加了74.8%、21.7%。

2.5 不同氮浓度对锦丝藓和塔藓抗氧化酶的影响

由图 5 可知,在生长旺盛期,不同浓度对锦丝 藓和塔藓 SOD 活性影响不显著,其中塔藓 SOD 活 性随施氮浓度增加而增加。在生长末期,锦丝藓 SOD 活性在 N₁浓度下比 N₀增加了 8.6%,塔藓 SOD 活性随施氮浓度增加而显著增加,N₁、N₂浓度 下比 N₀分别增加了 43.3%、30.7%。

在生长旺盛期,锦丝藓 POD 活性在 N₁、N₂浓 度下 比 N₀显著 增加,分别增加了 340.4%、 381.9%;塔藓 POD 活性随施氮浓度增加而显著降 低,N₁、N₂浓度下分别降低了 11.3%、36.9%。在生





长末期,锦丝藓 POD 活性在 N₁、N₂浓度下分别增加了 303.4%、386.2%,塔藓只在 N₂浓度下显著增加了 101.9%。

在生长旺盛期,锦丝藓 CAT 活性在 N₁浓度下显著增加了 36.1%,塔藓 CAT 活性随氮浓度增加 而增加,N₁、N₂浓度下分别增加了 14.0%、24.7%。 在生长末期,氮沉降显著增加了锦丝藓 CAT 活性, N₁、N₂浓度下分别增加了 261.3%、288.3%,而塔藓 CAT 活性显著降低,N₁、N₂浓度下比 N₀分别降低 了47.2%、46.9%。

在生长旺盛期,锦丝藓和塔藓 APX 活性都在 N₁浓度下下降,分别下降了 17.3%、34.6%。在生 长末期,氮沉降显著增加了锦丝藓 APX 活性,N₁、 N₂浓度分别增加了 70.1%、285.7%,塔藓 APX 活 性随氮沉降浓度增加而下降,N₁、N₂浓度下分别下 降了 15.7%、46.9%。

2.6 不同氮浓度对锦丝藓和塔藓的综合效果

为探究氮沉降对锦丝藓和塔藓生长影响的 综合效果,采用隶属函数法对两种藓类的各项生 理指标进行分析,综合隶属函数值越大表明施氮 处理对其生长越有利。由表1可知,锦丝藓在整 个生长周期综合隶属函数值均随氮沉降浓度增 加而增加。塔藓在生长旺盛期综合隶属函数值 随氮沉降浓度增加而增加,但是在生长末期综合 隶属函数值随氮浓度增加而降低。不同氮浓度 条件对塔藓和锦丝藓形态影响也较大(图 6)。 在 N₁浓度下,塔藓能适应环境的变化,长势较 好,锦丝藓叶片出现轻微发黄现象;而在 N₂浓度 下,塔藓叶片出现明显发黄现象,锦丝藓则叶片 转绿,长势较好。



图 6 不同施氮处理下锦丝藓(A)和塔藓(B)形态比较

Fig. 6 Morphological comparison of Actinothuidium hookeri (A) and Hylocomium splendens (B) under different nitrogen application treatments

化与工具	隶属函数值 Subordinate function value											
佰孙 Index	A-N ₀	A-N ₁	A-N ₂	B-N ₀	B-N ₁	B-N ₂	$\mathbf{A}_1\textbf{-}\mathbf{N}_0$	$A_1 - N_1$	A_1 - N_2	B_1 - N_0	B_1 - N_1	B ₁ -N ₂
超氧化物歧化酶活性 SOD activity	0.58	0.52	0.42	0.30	0.53	0.75	0.25	0.65	0.18	0.10	0.65	0.49
过氧化物酶活性 POD activity	0.02	0.86	0.96	0.92	0.67	0.09	0.04	0.74	0.93	0.07	0.04	0.95
过氧化氢酶活性 CAT activity	0.20	0.81	0.35	0.06	0.46	0.77	0.05	0.80	0.87	0.94	0.06	0.06
抗坏血酸过氧化物酶活性 APX activity	0.56	0.20	0.91	0.63	0.22	0.69	0.02	0.25	0.94	0.95	0.65	0.05
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	0.11	0.56	0.14	0.42	0.41	0.56	0.01	0.42	0.95	0.04	0.66	0.88
脯氨酸含量 Proline content	0.05	0.85	0.75	0.18	0.11	0.74	0.08	0.69	0.77	0.13	0.72	0.74
叶绿素含量 Chlorophyll content	0.09	0.90	0.66	0.19	0.85	0.70	0.06	0.44	0.79	0.49	0.80	0.38
丙二醛含量 MDA content	0.85	0.07	0.20	0.91	0.86	0.08	0.74	0.09	0.92	0.83	0.16	0.16
超氧阴离子生产速率 0_2 ·production rate	0.80	0.74	0.59	0.34	0.55	0.52	0.91	0.21	0.41	0.79	0.82	0.21
过氧化氢含量 H_2O_2 content	0.54	0.12	0.87	0.81	0.46	0.31	0.90	0.21	0.41	0.79	0.14	0.60
综合隶属函数值 Total of subordinate function values	3.81	5.64	5.85	4.76	5.11	5.22	3.07	4.49	7.18	5.12	4.71	4.53

表 1 不同氮浓度对两种藓类植物的综合效果 Table 1 Comprehensive effects of different nitrogen concentrations on two mosses

注: $A \setminus B \setminus A_1 \setminus B_1$ 分别表示生长旺盛期锦丝藓、生长旺盛期塔藓、生长末期锦丝藓、生长末期塔藓。 $N_0 \setminus N_1 \setminus N_2$ 分别表示对照处理、 20 \s0 kg N · hm⁻² · a⁻¹处理。

Note: A, B, A_1 and B_1 indicate the mosses in the vigorous growth period of *Actinothuidium hookeri*, in the vigorous growth period of *Hylocomium splendens*, in the late growth period of *Actinothuidium hookeri*, and in the late growth period of *Hylocomium splendens*, respectively. N_0 , N_1 and N_2 indicate the control treatment, 20 kg N \cdot hm⁻² \cdot a⁻¹ and 50 kg N \cdot hm⁻² \cdot a⁻¹ treatments, respectively.
3 讨论

植物光合作用受有效氮的强烈影响,大量研 究表明,适宜浓度的氮沉降能使植物叶绿素含量 升高,光合能力增强,但是过量的氮沉降反而会抑 制其光合能力(樊后保和黄玉梓,2006)。本研究 发现,低浓度氮可以显著增加锦丝藓和塔藓的叶 绿素含量,但是高浓度氮的添加使其含量下降,这 与董向楠(2016)和周晓兵等(2016)的研究结果 一致。在生长旺盛期,两种藓类叶绿素含量均高 于生长末期,但高浓度的氮抑制其生长,生长末期 其叶绿素含量降低,主要是由于九寨沟昼夜温差 大,最低可达零下,受低温影响,生长变缓,其叶绿 素含量均有所降低,但锦丝藓叶绿素含量下降幅 度要小于塔藓,其光合能力强于塔藓,依旧具有一 定的生长能力,长势好于塔藓。

丙二醛(MDA)含量的高低可以反映植物在受 胁迫下生物膜的损伤程度(赵晓玉等,2014;阮志 平等,2016)。活性氧(ROS)的生产和清除是一种 动态平衡,当植物处于环境胁迫时其体内 ROS 含 量升高,相应的抗氧化酶(SOD、CAT、POD、APX 等)活性会升高以清除 ROS.从而缓解或消除其对 植物体所产生的损伤,保护细胞免受自由基诱发 的损害(王强等,2012; Hashempour et al., 2014; 李静静等,2016)。本研究中,只有生长旺盛期塔 藓的 POD 和生长末期的 CAT、APX 活性降低,其 余时期两种藓类 SOD、POD、CAT、APX 活性均升 高。这也表明氮沉降对两种藓类产生了膜脂过氧 化和其他氧化损伤,降低塔藓和锦丝藓抗氧化能 力,而且塔藓抗氧化能力降低幅度强于锦丝藓。 随着氮浓度增加,塔藓不能适应高浓度氮,叶片出 现发黄现象,部分塔藓死亡。锦丝藓中4种酶活 性均升高,其抗氧化能力增加,保护植物体免受损 伤,因此锦丝藓在高浓度氮处理下生长仍然较好, 这与何刚(2014)和Liu等(2015)的研究结果 一致。

渗透调节物质在一定程度上能缓解植物的氧 化损伤(Koranda et al., 2007),可溶性蛋白可以反 映植物的氮代谢水平以及对环境变化的响应,周 先容等(2012)研究表明,氮沉降可以增加植物叶 片中的可溶性蛋白含量,一般而言,可溶性蛋白含 量越高表明生长状况越好,同时可溶性蛋白也可 以提高植物的抗逆能力。本研究发现,随氮浓度 增加,锦丝藓和塔藓的脯氨酸和可溶性蛋白含量 显著增加,而且锦丝藓增加幅度大于塔藓,这与陶 晨悦等(2019)和徐瑞阳等(2013)的研究结果一 致。两种藓类脯氨酸和可溶性蛋白含量的增加能 促进蛋白质的合成,增强其渗透调节能力和清除 ROS 的能力,由于锦丝藓的抗氧化酶活性高于塔 藓,因此其缓解 ROS 对膜脂过氧化损伤能力强,更 能适应高浓度氮的环境。

通过隶属函数值法发现,锦丝藓在整个生长 周期综合隶属函数值随氮浓度增加而增加,塔藓 在生长旺盛期与锦丝藓一致,而在生长末期随氮 浓度增加而降低,并且在高浓度氮下,锦丝藓综合 隶属函数值始终高于塔藓,表明锦丝藓对氮沉降 耐受能力强于塔藓。

植物对不同形态的氮素响应不尽相同,NO₃⁻和 NH₄⁺是氮沉降过程中的主要成分,受植物种 类、形态建成、性别、代谢情况等影响(马道承等, 2022)。王铖等(2015)用3种氮源[硝态氮为 Ca(NO₃)₂,铵态氮为 NH₄ HCO₃,硝铵态氮为 NH₄NO₃]对桧叶白发藓进行处理,研究结果表明, 3种氮源均使桧叶白发藓的叶绿素、可溶性蛋白、 脯氨酸等含量先上升后下降,但对硝态氮胁迫的 响应比铵态氮和硝铵态氮敏感。潭鹰等(2012)研 究大灰藓对硝态氮和硝铵态氮的生理响应发现, 施加硝铵态氮有利于大灰藓对氮的同化利用并降 低对植物造成的威胁,效果优于硝态氮。由此可 见,植物对不同氮源胁迫响应有所差异,本研究中 不同形态的氮源处理对锦丝藓和塔藓有何影响还 需进一步研究。

4 结论

在目前氮沉降的条件下,人工施氮明显促进 了九寨沟锦丝藓的生长,在施氮量为 50 kg N · hm⁻² · a⁻¹时,锦丝藓各项生理指标均呈现出本实验 组内的最佳状态。塔藓在自然氮沉降条件下能正 常生长且能承受一定程度氮浓度的升高,但当氮 浓度过高时则会对塔藓造成伤害,使植物整体新 陈代谢水平下降,抑制其生长。若九寨沟氮沉降 问题继续加剧,而锦丝藓对高浓度氮的耐受能力 高于塔藓,锦丝藓将能很好地适应高浓度氮的环 境,塔藓则可能不再成为九寨沟优势藓类,这可能 会改变九寨沟藓类的群落结构进而影响九寨沟森 林生态系统的稳定性。

参考文献:

- BELNAP J, PHILLIPS SL, FLINT SD, et al., 2007. Global change and biological soil crusts: Effects of ultraviolet augmentation under altered precipitation regimes and nitrogen additions [J]. Glob Change Biol, 14(3): 670-686.
- DONG XN, 2016. Effects of nitrogen addition on bryophytes in Taiyue Mountain of Shanxi [D]. Beijing: Beijing Forestry University: 29-31. [董向楠, 2016. 氮素添加对山西太岳 山苔藓植物的影响 [D]. 北京: 北京林业大学: 29-31.]
- FAN HB, HUANG YZ, 2006. Ecophysiological mechanism underlying the impacts of nitrogen saturation in terrestrial ecosystems on plants [J]. J Plant Physiol Mol Biol, 32(4): 395-402. [樊后保, 黄玉梓, 2006. 陆地生态系统氮饱和 对植物影响的生理生态机制 [J]. 植物生理与分子生物 学学报, 32(4): 395-402.]
- GARCIA R, OCHOA V, HINOJOSA MB, et al., 2008. Suitability of enzyme activities for the monitoring of soil quality improvement in organic agricultural systems [J]. Soil Biol Biochem, 40(9): 2137-2145.
- HASHEMPOUR A, GHASEMNEZHAD M, GHAZVINI RF, et al., 2014. Olive (*Olea europaea* L.) freezing tolerance related to antioxidant enzymes activity during cold acclimation and non acclimation [J]. Acta Physiol Plant, 36(12): 3231-3241.
- HE G, 2014. Physiological responses of bryophytes to warming and nitrogen deposition in alpine ecosystems [D]. Chengdu: Sichuan Normal University: 57-69. [何刚, 2014. 高山生态 系统苔藓植物对升温和氮沉降的生理响应 [D]. 成都: 四川师范大学: 57-69.]
- HU RL, 1987. Bryology [M]. Beijing: Higher Education Press: 440-442. [胡人亮, 1987. 苔藓植物学 [M]. 北京: 高等教育出版社: 440-442.]
- KORANDA M, KERSCHBAUM S, WANEK W, et al., 2007. Physiological responses of bryophytes *Thuidium tamariscinum* and *Hylocomium splendens* to increased nitrogen deposition [J]. Ann Bot, 99(1): 161–169.
- LI DJ, MO JM, FANG YT, et al., 2005. Effects of simulated nitrogen deposition on seedling biomass and allocation of two species of trees in subtropical Asia [J]. Chin J Plant Ecol, 29 (4): 543 – 549. [李德军,莫江明,方运霆,等, 2005. 模拟氮沉降对南亚热带两种乔木幼苗生物量及其 分配的影响 [J]. 植物生态学报, 29(4): 543–549.]
- LI JJ, CHEN YJ, ZHANG L, et al., 2016. Effects of waternitrogen interaction on physiological-biochemical indexes and

turf quality of *Poa pratensis* L. [J]. Chin J Grassl, 38(4): 42-48. [李静静, 陈雅君, 张璐, 等, 2016. 水氮交互作用 对草地早熟禾生理生化与坪用质量的影响 [J]. 中国草 地学报, 38(4): 42-48.]

- LIU BY, LEI CY, JIN JH, et al., 2015. Physiological responses of two moss species to the combined stress of water deficit and elevated N deposition (II): Carbon and nitrogen metabolism [J]. Int J Plant Sci, 176(5): 446–457.
- LIU BY, LIU WQ, LEI CY, et al., 2009. Physiological responses of three bryophytes to simulated N deposition [J]. Chin J Plant Ecol, 33(1): 141-149. [刘滨扬, 刘蔚 秋, 雷纯义, 等, 2009. 三种苔藓植物对模拟 N 沉降的生 理响应 [J]. 植物生态学报, 33(1): 141-149.]
- LIU BY, LIU WQ, ZHANG YS, et al., 2011. Physiological responses of bryophytes experienced low temperature stress to simulated nitrogen deposition [J]. Chin J Plant Ecol, 35(3): 268 – 274. [刘滨扬,刘蔚秋,张以顺,等, 2011. 低温胁迫后苔藓植物对模拟氮沉降条件的生理响 应[J]. 植物生态学报, 35(3): 268–274.]
- LIU XJ, ZHANG Y, HAN WX, et al., 2013. Enhanced nitrogen deposition over China [J]. Nature, 494(7438): 459-462.
- MA DC, PANG YP, TIAN X, et al., 2022. The molecular mechanism of nitrogen absorption and fertilization with different nitrogen form ratio in plants: A review [J]. J W Chin For Sci, 51(5): 165–166. [马道承, 庞艳萍, 田湘, 等, 2022. 植物不同氮素形态配比施肥及其分子机制研究 进展 [J]. 西部林业科学, 51(5): 165–166.]
- PAULISSEN MPCP, BESALU LEA, DE BRUIJN H, et al., 2005. Contrasting effects of ammonium enrichment on fen bryophytes [J]. J Bryol, 27(2): 109-117.
- PEARCE ISK, WOODINS SJ, VAN DWR, 2003. Physiological and growth responses of the montane bryophyte *Racomitrium lanuginosum* to atmospheric nitrogen deposition [J]. New Phytol, 160: 145–155.
- QIAN YP, ZHU ZL, 2016. Effects of nitrogen nutrition on growth and photosynthetic characteristics of *Carpinus betulus* seedlings [J]. J NW A & F Univ, 44(6): 71-77. [钱燕 萍, 祝遵凌, 2016. 氮素营养对欧洲鹅耳枥幼苗生长及光 合特性的影响 [J]. 西北农林科技大学学报, 44(6): 71-77.]
- QIAO X, JIANG LJ, TANG Y, et al., 2014. The fluxes and possible aquatic impacts of atmospheric nitrogen, sulfur and phosphorous deposition in Jiuzhaigou [J]. Mt Res, 32(5): 633-640. [乔雪, 江丽君, 唐亚, 等, 2014. 九寨沟大气 氮、磷和硫沉降的通量及水环境意义 [J]. 山地学报, 32(5): 633-640.]
- QIAO X, XIAO WY, JAFFE D, et al., 2015. Atmospheric wet deposition of sulfur and nitrogen in Jiuzhaigou national nature

reserve, Sichuan Province, China [J]. Sci Total Environ, 511(1): 28-36.

- REAY DS, DENTENER F, SMITH P, et al., 2008. Global nitrogen deposition and carbon sinks [J]. Nat Geosci, 1(7): 430–437.
- RUAN ZP, TANG YJ, ZENG MJ, 2016. Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and activity of antioxidant enzymes of four species of palm seedlings [J]. Chin J Trop Crops, 37(10): 1914–1919. [阮志平, 唐源江, 曾美涓, 2016. 干旱胁迫对 4 种棕榈植物幼苗光合 特性及抗氧化酶活性的影响 [J]. 热带作物学报, 37(10): 1914–1919.]
- SKRINDO A, KLAND RH, 2002. Effects of fertilization on understorey vegetation in a Norwegian *Pinus sylvestris* forest [J]. Appl Veg Sci, 5(2): 167–172.
- TAN Y, SHU T, ZHAO YJ, et al., 2012. Physiological responses of *Hypnum plumaeforme* to different inorganic nitrogen forms [J]. Chin J Ecol, 31(11): 2823-2827. [谭 鹰, 舒婷, 赵艳君, 等, 2012. 大灰藓对硝态氮及混合态 氮的生理响应 [J]. 生态学杂志, 31(11): 2823-2827.]
- TAO CY, SHAO SL, SHI WH, et al., 2019. Effects of nitrogen deposition on biomass and protective enzyme activities of *Phyllostachys edulis* seedlings under drought stress [J]. Sci Silv Sin, 55(9): 31-40. [陶晨悦, 邵珊璐, 史文辉, 等, 2019. 氮沉降对干旱胁迫下毛竹实生苗生物量和保护酶 活性的影响 [J]. 林业科学, 55(9): 31-40.]
- TOMASSEN H, SMOLDERS A, LAMERS L, et al., 2003. Stimulated growth of *Betula pubescens* and *Molinia caerulea* on ombrotrophic bogs: role of high levels of atmospheric nitrogen deposition [J]. J Ecol, 91(3): 357-370.
- VALLIERE JM, IRVINE IC, SANTIAGO L, et al., 2017. High N, dry: Experimental nitrogen deposition exacerbates native shrub loss and nonnative plant invasion during extreme drought [J]. Glob Change Biol, 23(10): 4333–4345.
- WANG C, YIN LJ, ZHU RL, 2015. Growth and physiological responses of *Leucobryum jiniperoideum* to different nitrogen stresses [J]. Guihaia, 35(4): 520-525. [王铖, 尹丽娟, 朱瑞良, 2015. 桧叶白发藓对不同氮源胁迫的形态和生理 响应 [J]. 广西植物, 35(4): 520-525.]
- WANG Q, JIN ZX, PENG LQ, 2012. Effects of nitrogen deposition on leaf physiological and ecological characteristics of *Lindera aggregata* seedlings [J]. Chin J Appl Ecol, 23(10): 2766-2772. [王强, 金则新, 彭礼琼, 2012. 氮沉 降对乌药幼苗生理生态特性的影响 [J]. 应用生态学报, 23(10): 2766-2772.]
- WANG XR, PAN L, PANG HD, et al., 2016. Effects of simulated nitrogen deposition on growth, biomass accumulation and photosynthetic characteristics responses of

Quercus seedlings in mid-subtropics of China [J]. J Cent S Univ For & Technol, 36(1): 78-85. [王晓荣,潘磊,庞宏 东,等, 2016. 模拟氮沉降对亚热带栎属树种幼苗生长、 生物量累积及光合特性的影响 [J]. 中南林业科技大学 学报, 36(1): 78-85.]

- WU YH, CHENG GD, GAO Q, 2003. The ecological function of bryophytes and their role in vegetation restoration and reconstruction [J]. J Desert Res, 23(3): 215-220. [吴玉 环,程国栋,高谦, 2003. 苔藓植物的生态功能及在植被 恢复与重建中的作用 [J]. 中国沙漠, 23(3): 215-220.]
- XIAO B, VESTE M, 2017. Moss-dominated biocrusts increase soil microbial abundance and community diversity and improve soil fertility in semi-arid climates on the Loess Plateau of China [J]. Appl Soil Ecol, 117(7): 165–177.
- XU RY, BAI L, WANG XH, et al., 2013. Effects of simulated nitrogen deposition on nitrogen assimilation accumulation in two grassland plants [J]. Pratac Sci, 30(4): 501–505. [徐 瑞阳, 白龙, 王晓红, 等, 2013. 模拟氮沉降对两种草地 植物氮同化物积累的影响 [J]. 草业科学, 30(4): 501–505.]
- ZHANG XX, 2020. Cold resistance and comprehensive evaluation of nine evergreen pine tree species [D]. Jinzhong: Shanxi Agricultural University: 15-16. [张幸幸, 2020. 九种常绿针叶乔木树种抗寒性及其综合评价 [D]. 晋中: 山西农业大学: 15-16.]
- ZHAO CS, HU CX, HUANG W, et al., 2010. A lysimeter study of nitrate leaching and optimum nitrogen application rates for intensively irrigated vegetable production systems in central China [J]. J Soils Sediments, 10(1): 9–17.
- ZHAO XY, XUE X, LU CF, et al., 2014. Signal transduction and detection methods of reactive oxygen species in plants [J]. J Chin Electron Microse Soc, 33(2): 188-196. [赵晓 玉,薛娴, 卢存福,等, 2014. 植物中活性氧信号转导及其 检测方法研究进展 [J]. 电子显微学报, 33(2): 188-196.]
- ZHOU XB, YIN BF, ZHANG YM, 2016. Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthetic physiology of different types of biological soil crusts [J]. Acta Ecol Sin, 36(11): 3197–3205. [周晓兵, 尹本丰, 张元明, 2016. 模 拟氮沉降对不同类型生物土壤结皮生长和光合生理的影 响 [J]. 生态学报, 36(11): 3197–3205.]
- ZHOU XR, WANG JH, ZHANG H, et al., 2012. Effects of elevated CO₂ and nitrogen deposition on leaf nutrient quality of *Fargesia rufa* Yi [J]. Acta Ecol Sin, 32(24): 7644-7653. [周先容, 汪建华, 张红, 等, 2012. CO₂浓度升高和 模拟氮沉降对青川箭竹叶营养质量的影响 [J]. 生态学 报, 32(24): 7644-7653.]

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1588-1599

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202202022

余洪艳, 孙梅, 冯春慧, 等, 2023. 水葱和香蒲叶经济性状对模拟增温和 CO₂浓度倍增的响应 [J]. 广西植物, 43(9): 1588-1599.



YU HY, SUN M, FENG CH, et al., 2023. Responses of leaf economic traits of *Scirpus validus* and *Typha orientalis* to simulated warming and CO_2 concentration multiplication [J]. Guihaia, 43(9): 1588-1599.

水葱和香蒲叶经济性状对模拟增温 和 CO,浓度倍增的响应

余洪艳1,孙 梅1,2*,冯春慧1,许俊萍1,2,陈弘毅1,刘振亚3

(1. 云南省高原湿地保护修复与生态服务重点实验室,昆明 650224; 2. 西南林业大学,国家高原湿地研究中心, 昆明 650224; 3. 云南滇池湿地生态系统国家定位观测研究站,云南 晋宁 650600)

摘 要: 气候变化是国际社会共同关注的环境问题,植物对气候变化的响应反映了植物应对气候变化的生长和生存策略。叶经济性状与植物对资源的获取、利用和储存直接相关,并且受到温度条件和 CO₂浓度的显著影响。该文采用人工环境控制系统封顶式生长室研究广布湿地植物水葱(Scirpus validus)和香蒲(Typha orientalis)的叶经济性状对模拟增温(现行环境温度+2℃)和 CO₂浓度倍增(增至 850 µmol · mol⁻¹)的响应。结果表明:(1)增温处理下,水葱净光合速率、氮含量和磷含量显著降低,但其胞间 CO₂浓度和比叶重显著增加;CO₂浓度倍增处理下,水葱净光合速率、氮含量和磷含量显著降低,但比叶重显著增加。(2)增温处理下香蒲的比叶重显著增加,而氮含量和磷含量显著降低;香蒲的光合参数、氮含量和磷含量在 CO₂浓度倍增处理下均显著降低,而比叶重显著增加。(3)水葱的比叶重、氮含量、磷含量、净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂浓度与主成分分析的两个环境变量相关;而香蒲的经济性状均与两个环境变量相关,表明这些经济性状在香蒲响应增温和 CO₂浓度变化过程中发挥重要作用。(4)除碳含量外,水葱和香蒲的其他经济性状参数包括净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂浓度、氮含量、磷含量和比叶重均在响应增温和 CO₂浓度倍增过程中发挥重要作用。总体而言,该研究结果反映了水葱和香蒲在功能性状上对增温和 CO₂浓度倍增的响应策略。两种植物的光合能力和养分含量在两种处理下虽然均受到显著的抑制作用,但是其抗逆能力升高,表明增温和 CO₂浓度升高不利于水葱和香蒲的生长。

关键词: 气候变化, 挺水植物, 植物经济性状, 元素含量, 环境响应策略 中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2023)09-1588-12

Responses of leaf economic traits of *Scirpus validus* and *Typha orientalis* to simulated warming and CO₂ concentration multiplication

YU Hongyan¹, SUN Mei^{1,2*}, FENG Chunhui¹, XU Junping^{1,2}, CHEN Hongyi¹, LIU Zhenya³

收稿日期: 2022-04-09

基金项目:国家自然科学基金(31760115);云南省教育厅科学研究基金(2019Y0142);云南省高原湿地保护修复与生态服务重点实验室(培育)开放基金(202105AG070002)。

第一作者: 余洪艳(1996-),硕士研究生,研究方向为湿地生态学,(E-mail)yhy199610@163.com。

^{*}通信作者:孙梅,博士,助理研究员,研究方向为植物生理生态学,(E-mail)sm0510215@163.com。

(1. Yunnan Key Laboratory of Plateau Wetland Conservation, Restoration and Ecological Services, Kunning 650224, China; 2. National Plateau Wetlands Research Center, Southwest Forestry University, Kunning 650224, China; 3. National Wetland Ecosystem Fixed Research Station of Yunnan Dianchi, Jinning 650600, Yunnan, China)

Abstract: Climate change is an environmental issue of common concern to the international community. The response of plants to climate change reflects the growth and survival strategies of plants in response to climate change. Leaf economic traits are directly related to the resource acquisition, utilization and storage of plant, and are significantly affected by temperature conditions and CO, concentration. A capped growth chamber with an artificial environment control system was used to study the response of the leaf economic traits of the widely spread wetland plants Scirpus validus and Typha orientalis to the simulated warming (current ambient temperature +2 °C) and doubled CO, concentration (increased to 850 μ mol · mol⁻¹). The results were as follows: (1) The net photosynthetic rate, contents of N and P Scirpus validus were significantly reduced, but the intercellular CO₂ concentration and leaf mass per area increased significantly under increased temperature treatment. Both the intercellular CO₂ concentration and net photosynthetic rate of S. validus were significantly reduced, but the leaf mass per area was significantly increased under the treatment of doubled CO, concentration. (2) Similar to S. validus, the leaf mass per area of Typha orientalis also increased significantly, while the contents of N and P were significantly reduced under warming treatment; in addition, the photosynthetic parameters, contents of N and P of T. orientalis were significantly reduced, while the leaf mass per area increased significantly under the treatment of doubled CO₂ concentration. (3) The leaf mass per area, contents of N and P, net photosynthetic rate, stomatal conductance, and intercellular CO₂ concentration of Scirpus validus were significantly correlated with the first two axes of the principal component analysis; while all the studied leaf economic traits of Typha orientalis were related to two environment variables, indicating that these traits played an important role in the response of plants to changes in temperature and CO₂ concentration. (4) In addition to C content, other economic trait parameters of Scirpus validus and Typha orientalis including net photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate, intercellular CO₂ concentration, contents of N and P and leaf mass per area were all played important roles in response to increasing temperature and doubled CO₂ concentration. Overall, these results reflect the response strategies of Scirpus validus and Typha orientalis on functional traits to increasing temperature and doubled CO₂ concentration. The photosynthetic capacity and nutrient contents of the two species are significantly inhibited under the two treatments, but their resistance to stress increased, indicating that the increase in temperature and CO₂ concentration are not conducive to the growth of the two species.

Key words: climatic change, water-holding plants, plant economic traits, elemental content, environment response policy

全球气候变化及其对人类和生态系统的影响 已成为世界共同关注的科学问题。气候变暖和大 气 CO₂浓度升高是全球气候变化的两大主要特征。 政府间气候变化专门委员会(International Panel on Climate Change, IPCC)第五次报告指出,预计在 21 世纪末,全球平均地表温度在 1986—2005 年的基 础上将升高 0.3~4.8 ℃,大气 CO₂浓度将达 540~ 970 µmol·mol⁻¹,这些变化趋势还将进一步加剧 (IPCC, 2013)。气候变化势必会对地球生态系统 的结构和特征产生显著影响。湿地生态系统为生 态和人类社会提供了很多关键的服务,对气候变 化十分敏感,因此,了解气候变化对湿地的影响尤 其是对湿地关键物种的影响十分重要(Dang et al., 2021)。植物的叶经济性状与植物对资源的 获取、利用和储存直接相关,反映了从保守型到获 得型的一系列对资源利用的策略梯度,主要包括 叶氮含量、叶磷含量、比叶重、光合速率等植物性 状(Wright et al., 2004; Reich, 2014)。环境变化显 著影响叶经济性状的表现,因此这些性状的变化 有效地反映了植物在不同环境条件下的生长和生 存策略(Reich, 2014)。通过对全球 151 项研究的 365 个湿地的植物研究进行总结,以及对我国陕西 38 个点的 60 种湿地植物和 85 种陆生植物不同结 构经济性状的比较研究均发现,与非湿地植物相 比,湿地植物聚集在叶较薄的一端,即资源获得型 一端,比叶重较低,叶氮和磷较高,光合速率更快, 叶寿命更短(Zhang et al., 2017; Pan et al., 2020)。 这些研究为了解湿地植物经济性状提供了重要基础,但是湿地植物的经济性状如何适应气候环境 变化尚不明确。

作为全球气候变化的重要环境因子之一,不 断增加的 CO,浓度对植物的经济性状产生了深远 影响。光合作用则是植物对高 CO,浓度响应最敏 感的指标之一。短期大气 CO,浓度升高通常会增 强植物的光合能力(许俊萍等,2016;金殿玉等, 2022);而长期暴露在高 CO,浓度环境下的植物光 合作用则可能回落到正常 CO,浓度时的水平,甚至 发生下调(王晓等,2021),这种现象被称为"光合 下调"(程杰山等,2014; Tobita et al., 2021);也有 研究发现大气 CO,浓度增加并未对植物的净光合 速率产生显著影响(郑云普等,2019)。大气 CO, 浓度的升高同时会致使植物其他经济性状的变 化。较高的 CO,浓度导致气孔的张开度缩小,降低 植物的气孔导度和单位叶面积的蒸腾速率,提高 植物的水分利用效率(蒋跃林等,2006;金奖铁等, 2019)。CO,浓度升高也会增加植物的比叶重,并 且使植物体内氮、磷等矿质养分含量降低(金奖铁 等,2019;Li et al., 2021)。可见,大气 CO2浓度升 高可以通过影响植物的比叶重、气孔形态和敏感 度、元素含量等性状,进而影响植物的光合生理和 其他生态功能,这些影响均存在种间差异(蒋跃林 等,2006;金奖铁等,2019;金殿玉等,2022),且在 不同生态系统中的影响程度也不同。温度是影响 植物经济性状变化的另一关键因素。石福孙等 (2009)对川西北高寒草甸的两种植物研究发现, 增温不同程度地增加了单子叶草本植物发草 (Deschampsia caespitosa)的净光合速率、气孔导度、 蒸腾速率和胞间 CO,浓度,却使双子叶草本植物遏 蓝菜(Thlaspi arvense)的净光合速率、气孔导度和 蒸腾速率都显著降低。Xu 等(2018) 对典型湿地 植物水葱和香蒲的光合能力响应短期增温的研究 发现,温度升高显著提高了水葱的光合速率,而对 香蒲的光合速率无显著影响。在一项对全球2 500 多种植物的研究中发现,气温越高、太阳辐射越强 的地方,植物比叶重和叶氮含量越高,叶寿命越 短,光合能力越弱(Wright et al., 2005)。而另一 项对全球 452 个地点 1 280 多种植物的观察比较 结果显示,越靠近赤道,即随着温度的增高和生长 季的延长,叶片氮、磷含量减少,氮磷比增加

(Reich et al., 2004)。较低的温度会限制叶片的 扩展,导致较小、较厚的叶片和较高的比叶重 (Gentili et al., 2021)。相反,也有研究发现增温 显著增加了植物比叶重而降低了植物叶片氮含量 (祁秋艳等,2012)。此外,植物对增温的响应有一 定的有效幅度,适度增温能提高植物的光合能力, 但环境温度超过植物最适生长温度范围时,温度 升高将会对植物光合作用产生抑制作用(高文娟 等,2010)。针对不同的植物类群往往会得到不同 的研究结果,反映了植物对温度变化的不同响应 策略。温度和 CO,浓度都是影响植物性状和功能 的关键变量。由于二者之间相互伴随,并且 CO,浓 度升高影响着全球所有温度范围内的生物群落, 因此温度和 CO,浓度交互作用对植物碳平衡、光合 生长及生物量积累等方面的影响也是全球生态学 研究的热点(Gao et al., 2019)。有研究发现,温度 升高总体上对湿地植物产生不利影响,而 CO,浓度 升高却可以增加湿地植物的光合速率(Short et al., 2016)。也有研究认为温度和 CO,浓度升高的 交互作用有协同促进作用(马娉等,2020)。增温 和 CO,浓度倍增的交互作用使白令海峡浮游植物 群落的最大生物量和标准化光合速率分别增加了 2.6 倍和 3.5 倍,并且使植物群落组成由硅藻类逐 渐改变为微型浮游植物(Hare et al., 2007)。而 Lopes 等(2018) 对亚马孙流域大型水生植物溪边 芋(Montrichardia arborescens)的研究又发现,增温 和 CO,浓度升高的交互作用使溪边芋的光合碳同 化能力及生物量均显著下降。当前研究模拟增温 与 CO,浓度升高对植物性状影响的交互作用已有 不少报道,虽然未得出一致的结论,但这些研究仍 然具有较高的参考价值。

根据以上研究背景,本研究围绕湿地植物对 气候变化的响应这一科学问题,从叶经济学角度 探讨了湿地植物叶经济性状对增温和 CO₂浓度升 高的响应策略。以湿地典型广布植物水葱(*Scirpus validus*)和香蒲(*Typha orientalis*)为研究对象,根据 IPCC 预测的 CO₂浓度和温度未来变化趋势,采用 闭合式人工控制气候模拟实验系统进行模拟增温 2 ℃ 和 CO₂浓度倍增的控制实验。通过观测模拟 增温和 CO₂浓度倍增处理下水葱和香蒲的叶经济 性状的变化情况,拟探讨:(1)湿地植物水葱和香 蒲的叶经济性状对增温和 CO₂浓度倍增有怎样的 响应趋势;(2)在响应增温和 CO₂浓度倍增过程 中,水葱和香蒲的哪些叶经济性状发挥的作用更强;(3)性状间表现出怎样的功能协调关系。通过 对上述问题的阐释,认识湿地植物叶经济性状对 环境变化的响应策略,为应对气候变化和加强湿 地保护提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点概况

本研究的实验材料从云南省昆明市晋宁区滇 池湿地生态定位站附近的滇池湖滨带 (102°35′54″— 102° 40′ 08″ E, 24° 39′ 59″— 24°42′17″N)移栽,移植点海拔1888m。滇池位 于云南省昆明市西南郊,平均海拔1891m,常年 水域面积(不含海口以下流域面积)2 960 km²,平 均水深4.5 m。属于北纬低纬度亚热带高原山地 季风气候区,干湿季分明。年温差小,年均气温 15 ℃,年均日照2 200 h 左右,无霜期达 240 d 以 上,≥10 ℃ 年有效积温4 494.0 ℃。年平均降雨 量1 450 mm。湖水终年不结冰,年平均水温 17.03 ℃,最高月均温 22.40 ℃,适宜多种水生植物的生 长,鸟类和鱼类资源也十分丰富。其湖滨带分布 着大量的挺水植物,以禾本科植物芦苇 (Phragmites australis)和香蒲科植物香蒲(Typha orientalis)为主,另分布有很多其他常见湿地挺水 植物如水葱(Scirpus validus)、茭草(Zizania latifolia)、水凤仙(Impatiens aquatillis)、莲(Nelumbo nucifera)、粉绿狐尾藻(Myriophyllum aquaticum)等 以及人工种植木本植物中山杉 (Taxodium 'Zhongshanshan') 。

1.2 实验设计

根据最新的 IPCC 预测的温度和 CO₂浓度增加 的趋势,在云南省昆明市国家高原湿地研究中心 的实验地建立人工环境控制系统封顶式生长室 (图1)。设定1个生长室内为正常环境,作为对照 组(CK);另设2个生长室,其中1个生长室设定增 温2℃,作为增温(ET)处理,另1个生长室的 CO₂ 浓度设定为 850 μmol・mol⁻¹作为 CO₂浓度倍增 (EC)处理,其他环境因子保持一致。生长室下部 近似圆柱体,共有 11个面构成,用浮法玻璃密封, 上部近似球缺,高约 1.5 m,由双层中空 PC 板将其 密封,总体积约 24.5 m³(图 1)。通过压缩机的制 冷功能和与其相连接的热交换器、电阻加热器以 及新风量控制阀等控制生长室内温度,在球缺顶 部装有 2 个自垂式单向开启调压扇和 1 个手动窗 口来维持生长室内气压平衡和避免特殊事件(如 停电、空调故障)造成生长室内温度升高,生长室 内 CO₂ 浓 度 控 制 的 硬 件 是 由 CO₂ 传 感 器 (GMT222)、控制模块(LT/ACR-2002)、电磁阀、流 量计、减压阀和 CO₂钢瓶构成,要达到稳定的 CO₂ 浓度目标需要传感器、控制模块和流量计等协调 实现,每个生长室具有独立、自控的特点,模拟控 制监控系统维持生长室运行状态和数据采集稳步 进行。



图 1 环境模拟控制实验系统封顶式生长室 Fig. 1 Sealed-top chamber of artificial environment simulation control experiment system

在 2015 年 4 月,选择滇池湖滨带生长健康、长 势均匀的水葱和香蒲移栽到口径 35 cm、高 25 cm 的实验装置内,原位采集滇池湖滨带土壤作为栽 培基质,且土量一致。自然条件下缓苗 15 d 后,随 机放置于 3 个人工封顶式控制生长室(STC)中,每 室均放置 4 盆。为光照条件均一和排除棚内边缘 效应,每个生长室中的植株安置均以控制室中心 点为圆心,在圆半径 0.85 m 处(生长室半径 1.7 m)随机安置。整个植物培养期内,每周浇水 2 次, 使各生长室内植物淹水深度和环境生长条件均 一。本研究于 2019 年 7—9 月开展植物叶经济性 状的测定,植物经过长达 4 年的生长,已经充分适 应了增温和 CO₂浓度倍增的生长环境,本研究结果 反映了水葱和香蒲对增温和 CO₂浓度倍增的长期 响应结果。在本实验结束后,对 2019 年生长室内 水葱和香蒲生长季 3—10 月的温度和 CO₂浓度数 据进行导出处理。生长季内,增温生长室内的月 平均温度相比于对照升高了 1.995 ℃,CO,浓度倍 增处理生长室内的大气 CO₂浓度为 840.05 μmol・mol⁻¹,表明闭合式人工模拟控制系统实现了显著的环境控制作用,且模拟效果比较理想(图 2)。



图 2 2019 年生长季 ET 组空气温度(A)和 EC 组 CO₂浓度(B)与对照组(CK)的比较 Fig. 2 Comparison of air temperature of ET group(A) and CO₂ concentration of EC group(B) to the control group(CK) during growing season in 2019

1.3 叶经济性状测定

将不同组的两种植物各选取 3 株作为研究对 象。在 2019 年植物生长盛期(7—9月),于晴朗天 气的上午 9:00—11:30,使用 Li-6800XT 便携式光 合作用测定仪(LI-6800, LI-COR, Nebraska, USA) 原位测定不同生长室内植物的净光合速率(net photosynthetic rate, P_n , µmol·m⁻²·s⁻¹)及其对应 的气孔导度(stomatal conductance, G_s , mol·m⁻²· s⁻¹)、胞间 CO₂浓度(intercellular CO₂ concentration, C_i ,µmol·mol⁻¹)和蒸腾速率(transpiration rate, T_r , mmol·m⁻²·s⁻¹)等光合生理参数。每个生长室内 的每株植物均选择 2 片健康、全展的成熟叶片并 排进行测定。测定时叶室内部光强设置为 1 500 µmol·m⁻²·s⁻¹, * 比室 CO₂浓度 设置为 425 µmol·mol⁻¹。

剪下测定光合参数后的叶片,并迅速放置于 保鲜盒内,带回环境控制室旁边的实验室进行其 他叶经济性状的测定。在实验室内,将叶片从中 间部分截取15 cm 左右,放置在扫描仪上扫描,处 理成图像格式后用 Image J(v. 1.48; http://rsb. info.nih.gov/ij/)图片处理软件测量植物叶面积。 将扫描后的叶片置于牛皮信封内并做好标记后放 入烘箱进行烘干至少 48 h 至植物材料达到恒重, 烘箱温度设置为 75 ℃。植物叶片烘干至恒重后 用电子天平称量其干重,并做记录。比叶重(leaf mass per area, LMA, g·m⁻²)计算为单位叶面积的 叶干重。

将不同处理下的两种植物的地上部分分别刈 割 3~5 株,将叶用清水洗净后放入 75 ℃烘箱烘干 至恒重后用植物粉碎机将植物叶片磨碎,并过口 径为 0.25 mm 的筛子。将过筛后的粉末用密封袋 装好,并放置在 4 ℃冰箱中冷藏保存。将磨碎后 的植物样品称取 3 mg 用锡纸包好,采用德国 Elementar 公司的 vario TOC select 总有机碳分析仪 测定植物叶的总碳(C)含量(total C content, TC, g・kg⁻¹)。称取 0.2 g 植物叶片粉末用硫 H₂SO₄-H₂O₂消解法消煮后,定容并取出滤液用 AA3 连续 流动分析仪测定植物叶片的总氮(N)含量(total N content, TN, g・kg⁻¹)和总磷(P)含量(total P content, TP, g・kg⁻¹)。

1.4 数据分析

本该研究应用 R(v. 3.01; https://cran.rproject.org)统计分析软件进行所有的统计分析。 采用"vegan"程序包首先进行单因素方差分析 (one-way ANOVA),检验对照、增温、CO₂倍增3组 处理间叶经济性状的差异,显著性水平为P<0.05。运用主成分分析(PCA)来进一步筛选对植物适应 增温和 CO₂倍增的主要经济性状。本研究采用 Sigmaplot (v. 10.0; https://systatsoftware.com/)绘 图软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 叶经济性状对模拟增温和 CO₂浓度倍增的 响应

与对照组(CK)相比,增温(ET)处理下,水葱 的净光合速率(P_a)显著降低,但其胞间 CO_a浓度 (C_i)显著增加;CO₃浓度倍增(EC)处理下,水葱的 C_i 和 P_a 均显著降低; 气孔导度(G_i)和蒸腾速率 (T_c)在3组之间均不存在显著差异(图3)。与水 葱不完全相同,EC 处理对香蒲光合性状的影响更 加明显。与CK相比,ET处理下香蒲的光合性状 均未产生显著变化,但4个光合参数在 EC 处理下 均显著降低(图3)。ET处理下,水葱的 P,显著低 于,而C。显著高于EC处理:香蒲的4个光合参数 在 ET 处理下均显著高于 EC 处理下的对应值(图 3)。该结果表明水葱的光合能力对增温和 CO,浓 度升高均具有较高的敏感度;香蒲的光合能力则 对 CO,浓度升高较为敏感,但对温度变化敏感度较 低。水葱和香蒲的 P_n在增温条件下的下降可能是 气孔限制和叶肉细胞同化能力降低共同作用的 结果。

相较于 CK,两种植物的比叶重(LMA)在 ET 和 EC 处理下均显著增加,而其 C 含量在两组处理 下均与对照组无显著差异(图 4)。水葱的 N 和 P 含量在 ET 处理下均显著低于对照组,而在 EC 处 理下与对照组均无显著差异(图 4)。与对照组相 比,香蒲的 N 和 P 含量在 ET 和 EC 处理下均显著 降低,但二者在 ET 和 EC 处理间不存在显著差异 (图 4)。这表明水葱和香蒲的 LMA 对增温和 CO₂ 浓度升高均具有较高的敏感度;水葱的 N 和 P 含 量对增温具有较高的敏感度,但对 CO₂浓度升高的 响应较弱;香蒲的 N 和 P 含量对增温和 CO₂浓度 升高均具有较强的响应。

2.2 叶经济性状间的性状关联

对水葱叶经济性状进行主成分分析,前两个 主轴对总体变异的贡献率分别为 49.42% 和 25.73%,合计 75.15%(图 5:A)。其中,第一主轴 (PC 1)与 TN、TP、 P_n 和 T_r 显著正相关,但与 C_i 显 著负相关;第二主轴(PC 2)与 G_s 显著正相关,而与 LMA 显著负相关(表 1)。对香蒲叶经济性状的主 成分分析显示,前两主轴对总体变异的贡献率分 别为 66.12%和 15.91%,合计 82.03%(图 5:B)。 其中,PC 1与 G_s 、 P_n 、 T_r 、TN、 C_i 和 TP 显著正相关, 但与 LMA 显著负相关;PC 2与 TC 显著正相关(表 1)。结果表明这些经济性状在香蒲响应增温和 CO₂浓度倍增过程中发挥了重要作用。

3 讨论与结论

本研究发现,增温不利于水葱和香蒲的光合生 产,二者的净光合速率和 N、P 含量在增温条件下均 显著降低,CO₂浓度升高不利于香蒲的光合生产,香 蒲的净光合速率和 N、P 含量在 CO₂浓度倍增条件 下也显著降低,但两种植物的比叶重在增温和 CO₂ 浓度倍增条件下均显著升高。这一结果体现了水 葱和香蒲对环境变化响应的差异,其中,水葱的光 合参数和营养元素对增温较为敏感,而对 CO₂浓度 变化敏感度较低,而香蒲光合参数和营养元素则对 增温和 CO₂浓度升高均具有较高的敏感度。

温度作为影响植物功能性状的关键因子,外 界环境温度是否达到植物生长所需的最适光合温 度对植物的光合速率有重要影响。植物光合特征 对温度升高可能存在正向响应(任洁等,2014),负 向响应(祁秋艳等,2012),或无响应(Dovis et al., 2021),且与植物的种类和生长阶段等因素密切相 关(Yamori et al., 2014)。在短期增温处理的研究 中,我们发现水葱和香蒲对短期增温均表现出光 合能力显著升高的趋势(Xu et al., 2018)。但是 长期适应增温之后,本研究发现水葱和香蒲的光 合性状对增温响应的程度虽然不同,但趋势一致, 均呈负向响应,表明从长期来看,增温2℃超过了 水葱和香蒲的最适温度,使二者的光合酶活性下 降,光合生产力随之降低,因此,长期增温对于这 两种植物来说属于逆境。研究表明,增温对光合 作用的负向影响有两个原因。第一,可能是因为 气孔限制导致,增温条件下水葱和香蒲的G。均略 有下降,气孔导度下降限制了 CO,进入叶片内部, 导致光合作用原料减少,进而使 P_a降低。第二,增 温条件下,水葱和香蒲的C_i均升高,与P_n的变化方 向相反。Chikov 等(2016)认为,如果 P_n 和 C_i 变化



图中每个物种对应的性状参数柱上方不同字母表示差异显著(*P*<0.05),相同字母代表差异不显著(*P*>0.05)。下同。 Different letters above the columns of the trait parameters corresponding to each species in the figure indicate significant differences (*P*<0.05), and the same letters indicate no significant differences (*P*>0.05). The same below.

图 3 水葱和香蒲的光合性状在 3 个不同处理间的差异(平均值±标准误差) Fig. 3 Differences in photosynthetic traits of *Scirpus validus* and *Typha orientalis*

between three different treatments $(\bar{x} \pm s_{\bar{x}})$

方向相反,那么气孔限制会减小,则 P_n的下降可以 归因于叶肉细胞同化能力的降低。因此,本研究 中水葱和香蒲 P_n在增温条件下的下降可能是气孔 限制和叶肉细胞同化能力降低共同作用的结果。 另外,一般情况下,增温会使植物叶内外的水汽浓 度差增大,进而促进植物的蒸腾失水,T_r升高。而 水葱的 G_s和 T_r随温度的升高反而略有降低,可能 是水葱适应增温条件的一项有效策略。增温产生 高温胁迫可能导致植物过度的内部水分散失,造 成生理水分亏缺,而 G_s和 T_r的降低可以有效提高 叶片的水分利用效率,防止叶片内部过度的水分 散失。同时,由于 G_s和 T_r的降低,植物的水汽交换能力下降,P_n也降低。

植物为了适应逆境,在经济性状收支方面也 进行了权衡。增温条件下,水葱和香蒲通过对酶 活性、反应介质等的影响来减少 N、P 等主要养分 的供应,进而降低 P_n,这与一些前期的研究结果一 致(Reich et al., 2014;孙胜楠等,2017)。比叶重 反映的是植物获取生长资源的能力,受叶密度和 厚度的正向影响(Wright et al., 2004)。本研究中 两种植物的比叶重均随着温度的升高显著增加, 可能是植物为了适应增温条件,防止生理缺水,在





叶片结构性状上做出的一种保水适应策略。无论 增加叶密度还是厚度(粗度)均能有效延长水在叶 内部的传输距离和滞留时间,防止叶过度失水 (Zwieniecki et al., 2007;Sack et al., 2012)。

CO₂是光合作用的底物,因此大气 CO₂浓度升 高可能直接引起植物光合能力的改变。在几乎所 有短期实验中,植物的光合能力(尤其是 C3 植物) 均随前期的 CO₂浓度的增加而增加(马娉等, 2022;郭大港等,2022)。本研究材料水葱在前期 的 CO₂浓度倍增短期响应时,也呈现出光合能力显 著升高趋势(许俊萍等,2016)。然而本研究中水 葱在 CO₂浓度倍增的条件下适应4年后,其光合参 数在 CO₂浓度倍增下与对照组间无显著差异,而香 蒲的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_i 在 CO₂浓度倍增条件下都显著 降低,表明在长期大气 CO₂浓度升高的环境下,水 葱和香蒲均出现了"光合下调"。植物体内光合作 用的 Rubisco 活化酶活力会随着 C_i 增加而提高,进 而使 P_n 增大,但长期处于高 CO₂浓度下, Rubisco 含量和总活性会比 CO₂浓度初始增加时降低,导致 "光合下调"(王建林等,2012)。此外,大气 CO₂浓 度的升高会导致植物 C_i 增加,为维持胞间 CO₂分 压始终位于大气 CO₂分压之下,植物必须通过降低 G_s 来降低植物叶片的 C_i (潘鸿等,2022)。植物的 G_s 在高 CO₂浓度下降低,进入气孔的 CO₂减少,导



图 5 水葱(A)和香蒲(B)叶经济性状的主成分分析 Fig. 5 Principal component analysis for leaf economic traits of *Scirpus validus*(A) and *Typha orientalis*(B)

表 1 两种植物叶经济性状与主成分 前两个主轴的相关性

Table 1 Correlations of leaf economic traits of the two species to the first two axes of principal component analysis

叶经济性状 Leaf economic	水葱 Scirpus validus		香蒲 Typha orientalis	
trait	PC 1 PC 2	PC 2	PC 1	PC 2
比叶重 LMA	0.049	-0.940***	-0.926***	0.018
总 N 含量 Total N content	0.912***	0.367	0.836**	-0.290
总 P 含量 Total P content	0.895***	-0.021	0.728*	-0.504
总C含量 Total C content	-0.484	0.574	-0.323	0.682*
净光合速率 P_n	0.744*	0.506	0.908***	-0.136
气孔导度 <i>G</i> ,	-0.464	0.672*	0.938***	0.261
胞间 CO ₂ 浓度 C ₄	-0.947***	0.054	0.786*	0.461
蒸腾速率 <i>T</i> ,	0.648*	-0.010	0.882**	0.411

注:*表示 P<0.05; **表示 P<0.01; ***表示 P<0.001。

Note: * indicates P < 0.05; ** indicates P < 0.01; *** indicates P < 0.001.

致其 P_n 下降。本研究中 CO_2 浓度倍增处理下香蒲和水葱的 P_n 和 G_s 以及 C_i 都有降低的趋势,因此其

净光合速率降低可能是气孔因素引起的。而较小的 *G*_s也会增加植物细胞内的水分向外扩散的阻力,进而导致香蒲的蒸腾速率显著降低。

大气 CO,浓度的升高会使植物碳同化速率的 积累以及分配发生变化,致使植物体内 C_N ,P 浓 度发生变化(洪江涛等,2013)。研究发现高 CO, 浓度环境下,稻米内 K、Mg、P、S、Zn 含量均降低 (童楷程等,2020)。香蒲叶的 N、P 含量在 CO,浓 度倍增环境下均显著降低,这与乔匀周等(2007) 对红桦幼苗的研究一致。目前 CO,浓度升高导致 植物养分含量降低的机理尚不明确。有研究认为 是稀释效应,即CO,浓度升高会造成植物生长速度 增快,植株增大,体内淀粉含量积累致使植物体内 的养分含量降低(Reich et al., 2014);也有研究指 出高 CO₂浓度导致植物体内 N 含量降低是因为高 CO_x 浓度导致 G_x 降低,致使植物对硝酸盐等矿物质 的吸收降低而导致的(洪江涛等,2013);还有可能 是因为大气 CO,浓度升高,使 Rubisco 对 CO,的敏 感度增强,同化率所需的 Rubisco 减少,导致光合 作用酶所需 N 含量减少,从而使更多的 N 可以分 配到其他的组织及过程中去,进而导致叶片 N 含 量相对降低(张璐等,2021)。本研究中 CO,浓度 升高对两种植物的 C 含量无显著改变, 而 CO, 浓 度使水葱的 N、P 含量相对于对照都有一定程度的 提高,但差异不显著,这可能意味着较香蒲而言,

水葱对 CO₂浓度升高的环境适应性更强。

植物功能性状随环境的变化表现出较强可 塑性,并且通过性状间的调整组合,形成充分适 应环境变化的功能性状集(Rodríguez-Rodríguez et al., 2018)。除了水葱的 C 含量外,其他性状在 水葱和香蒲适应增温和 CO,浓度升高过程中均 具有重要意义,这些性状共同形成了植物在适应 环境变化过程中的"经济学谱"性状集。性状间 并不是孤立的,而是存在显著的关联性(孙梅等, 2017),反映了植物对生存环境的适应性策略 (Kembel et al., 2011)。本研究表明,水葱和香 蒲的 TN、TP 及 P。均分布在主成分第一主轴正 轴,并与第一主轴显著正相关,且二者的 LMA 均 与 TN、TP、P。的分布方向相反。这些性状及其关 系与过去对全球尺度和很多个案的研究结果一 致,这体现了性状间密切的功能关联(Chaturvedi et al., 2011; Pérez-Harguindeguy et al., 2013),表 明湿地植物水葱和香蒲也符合"叶经济学"的基 本性状关系。

综上所述,增温显著降低了水葱和香蒲的 P。 πN_P 含量,并且也在一定程度上致使二者的 G 和T,有一定下降,但LMA 增加。CO,浓度升高对 水葱的营养元素影响不显著,但显著降低了香蒲 的光合能力和 N、P 含量。光合性状、LMA 和 N、P 含量对水葱和香蒲适应温度和 CO。浓度变化均起 到重要作用,但C含量在这一过程中发挥的作用 不大。水葱和香蒲经济性状间存在显著的功能关 联,反映出植物对生存环境的适应性策略。这与 过去的很多研究结果一致,表明湿地植物水葱和 香蒲也符合"叶经济学"的基本性状关系。本研究 结果为湿地植物应对气候变化的适应性研究提供 了案例。然而,本研究的增温和CO,浓度倍增控制 组均仅设置了一个控制室,并且未设置增温和 CO, 浓度的交互作用,这是本研究的局限,可能会导致 实验结果具有一定误差。根据增温和 CO₂浓度升 高对本研究中植物经济性状分别造成的影响趋 势,二者的交互作用可能会进一步降低水葱和香 蒲的光合能力和营养元素含量,但由于水葱的多 数经济性状对 CO,浓度的响应不明显,因此交互作 用对香蒲的作用可能比水葱更加显著。未来仍要 针对更多植物来加大研究的广度,并设置足够的 研究重复量和控制组交互作用,加大研究的深度 和精确度。

参考文献:

- CHATURVEDI RK, RAGHUBANSHI AS, SINGH JS, 2011. Leaf attributes and tree growth in a tropical dry forest [J]. J Veg Sci, 22(5): 917-931.
- CHENG JS, WANG LJ, JIANG AL, et al., 2014. Research progress of photosynthetic mechanism regulated by leaf end products accumulation in fruit trees after sink-source manipulation [J]. Chin Agric Sci Bull, 30 (19): 75 -80. [程杰山, 王利军, 蒋爱丽, 等, 2014. 果树库源关系 改变对源叶光合作用的影响机制研究进展 [J]. 中国农 学通报, 30(19): 75-80.]
- CHIKOV VI, ABDRAKHIMOV FA, BATASHEVA SN, et al., 2016. Characteristics of photosynthesis in maize leaves (C4 plants) upon changes in the level of illuminance and nitrate nutrition [J]. Russ J Plant Physiol, 63(5): 620–625.
- DANG LH, ZHAO LP, LI YQ, et al., 2021. Bolothrips bicolor (Heeger) (Thysanoptera: Idolothripinae): a genus and species newly recorded from China [J]. Acta Zootaxon Sin, 46(3): 264-268.
- DOVIS VL, ERISMANN NM, MACHADO EC, et al., 2021. Biomass partitioning and photosynthesis in the quest for nitrogen-use efficiency for citrus tree species [J]. Tree Physiol, 41(2): 163-176.
- GAO K, BEARDALI J, HÄDER DP, et al., 2019. Effects of ocean acidification on marine photosynthetic organisms under the concurrent influences of warming, UV radiation, and deoxygenation [J]. Front Mar Sci, 6: 322.
- GAO WJ, HUANG H, 2010. Simulating the effect of temperature increase on plant growth and development [J]. Crop Res, 24(3): 205 208. [高文娟,黄璜, 2010. 模拟增温对植物生长发育的影响 [J]. 作物研究, 24(3): 205–208.]
- GENTILI R, AMBROSINI R, AUGUSTINUS BA, et al., 2021. High phenotypic plasticity in a prominent plant invader along altitudinal and temperature gradients [J]. Plants, 10(10): 2144.
- GUO DG, LI F, GAO XD, et al., 2022. Effects of CO₂ concentration increase and water deficit on photosynthetic performance and water use efficiency of typical green manure plants [J]. Chin J Appl Ecol, 33(4): 995-1002. [郭大港, 李菲, 高晓东, 等, 2022. CO₂浓度增加和水分亏缺对典 型绿肥植物光合性能及水分利用效率的影响 [J]. 应用 生态学报, 33(4): 995-1002.]
- HARE CE, LEBLANC K, DITULLIO GR, et al., 2007.
 Consequences of increased temperature and CO₂ for phytoplankton community structure in the Bering Sea [J]. Mar Ecol Prog Ser, 352(12): 9–16.

- HONG JT, WU JB, WANG XD, 2013. Effects of global climate change on the C, N, and P stoichiometry of terrestrial plants [J]. Chin J Appl Ecol, 24(9): 2658-2665. [洪江涛, 吴 建波, 王小丹, 2013. 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生 态化学计量学特征的影响 [J]. 应用生态学报, 24(9): 2658-2665.]
- IPCC, 2013. Climate change 2013: The Physical Science Basis
 [M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- JIANG YL, ZHANG QG, YANG SY, et al., 2006. Ecophysiological responses of 28 species of garden plants to atmospheric CO₂ enrichment [J]. J Plant Resour Environ, 15(2): 1-6. [蒋跃林, 张庆国,杨书运,等, 2006. 28 种 园林植物对大气 CO₂浓度增加的生理生态反应 [J]. 植 物资源与环境学报, 15(2): 1-6.]
- JIN JT, LI Y, LI RJ, et al., 2019. Advances in studies on effects of elevated atmospheric carbon dioxide concentration on plant growth and development [J]. J Plant Physiol, 55(5): 558-568. [金奖铁, 李扬, 李荣俊, 等, 2019. 大 气二氧化碳浓度升高影响植物生长发育的研究进展 [J]. 植物生理学报, 55(5): 558-568.]
- JING DY, XIE LY, ZHAO HL, 2022. Impacts of barnyard grass on photosynthesis and physiology of rice under elevated atmospheric CO₂ concentration [J]. Chin J Agrometeorol, 43(3): 204-214. [金殿玉,谢立勇,赵洪亮,等, 2022. 大 气 CO₂浓度升高条件下稻稗共生系统中稗草对水稻光合生 理的影响 [J]. 中国农业气象, 43(3): 204-214.]
- KEMBEL SW, CAHILL JF, ANDREW H, 2011. Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities [J]. PLoS ONE, 6(6): e19992.
- LI L, WANG YS, LIU FL, 2021. Alternate partial root-zone Nfertigation increases water use efficiency and N uptake of barley at elevated CO₂ [J]. Agric Water Manage, 258: 107168.
- LOPES A, FERREIRA AB, PANTOJA PO, et al., 2018.
 Combined effect of elevated CO₂ level and temperature on germination and initial growth of *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae): a microcosm experiment [J]. Hydrobiologia, 814(1): 19-30.
- MA P, LI RN, WANG B, et al., 2020. Responses of net assimilation rate to elevated atmospheric CO₂ and temperature at different growth stages in a double rice cropping system [J]. Chin J Appl Ecol, 31(3): 872 882. [马娉, 李如楠, 王斌, 等, 2020. 双季稻不同生育期 净同化速率对大气 CO₂浓度和温度升高的响应 [J]. 应 用生态学报, 31(3): 872-882.]
- PAN H, CAO JX, CHEN Z, 2022. Effects of elevated CO₂ concentration on photosynthetic characteristics of *Schima superba* seedlings [J]. Chin J Ecol, 41(5): 865-872. [潘 鸿,曹吉鑫,陈展,等, 2022. CO₂浓度升高对木荷幼苗光

合特征的影响 [J]. 生态学杂志, 41(5): 865-872.]

- PAN YJ, CIERAAD E, ARMSTRONG J, et al., 2020. Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands [J]. Nat Commun, 11(1): 1–9.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, et al., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. Aust J Bot, 61(3): 167-234.
- QI QY, YANG SH, ZHONG QC, et al., 2012. Responses of photosynthetic characteristics of *Phragmites australis* to simulated temperature enhancement in Eastern Chongming Island, China [J]. J E Chin Nor Univ (Nat Sci Ed), (6): 29-38. [祁秋艳, 杨淑慧, 仲启铖, 等, 2012. 崇明东滩芦 苇光合特征对模拟增温的响应 [J]. 华东师范大学学报(自然科学版), (6): 29-38.]
- QIAO JZ, WANG KY, ZHANG YB, 2007. Effects of elevated CO₂ on the growth and nutrient contents of *Betula albosinensis* seed lings with two planting densities [J]. Chin J Ecol, 26(3): 301-306. [乔匀周, 王开运, 张远彬, 2007. CO₂浓度升高对两个种植密度下红桦生长和养分含 量的影响 [J]. 生态学杂志, 26(3): 301-306.]
- REICH PB, 2014. The world-wide "fast-slow" plant economics spectrum: a traits manifesto [J]. J Ecol, 102(2): 275-301.
- REICH PB, HOBBIE SE, LEE TD, 2014. Plant growth enhancement by elevated CO₂ eliminated by joint water and nitrogen limitation [J]. Nat Geosci, 7(12): 920–924.
- REICH PB, OLEKSYN J, 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 101(30): 11001–11006.
- REN J, WANG HM, WANG WJ, et al., 2014. Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence of leaf and bark chlorenchyma to elevated temperature [J]. Bull Bot Res, 34(6): 758-764. [任洁,王慧梅,王文杰,等, 2014. 温 度升高对杨树树皮绿色组织和叶片光合作用、叶绿素荧 光特性的影响 [J]. 植物研究, 34(6): 758-764.]
- RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ D, MARTÍNEZ-VEGA J, 2018. Protected area effectiveness against land development in Spain [J]. J Environ Manage, 215: 345–357.
- SACK L, SCOFFONI C, MCKOWN AD, et al., 2012. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns [J]. Nat Commun, 3(1): 1–10.
- SHI FS, WU N, WU Y, et al., 2009. Effect of simulated temperature enhancement on growth and photosynthesis of *Deschampsia caespitosa* and *Thlaspi arvense* in Northwestern Sichuan, China [J]. Chin J Appl Environ Biol, 15(6): 750-755. [石福孙, 吴宁, 吴彦, 等, 2009. 模拟增温对川 西北高寒草甸两种典型植物生长和光合特征的影响

[J]. 应用与环境生物学报, 15(6): 750-755.]

- SHORT FT, KOSTEN S, MORGAN PA, et al., 2016. Impacts of climate change on submerged and emergent wetland plants [J]. Aquat Bot, 135: 3–17.
- SUN M, TIAN K, ZHANG Y, et al., 2017. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation [J]. Plant Sci J, 35(6): 940-949. [孙梅, 田昆, 张贇, 等, 2017. 植物叶片功能性状及其环境适应研究 [J]. 植物科 学学报, 35(6): 940-949.]
- SUN SN, WANG Q, SUN CC, et al., 2017. Response and adaptation of photosynthesis of cucumber seedlings to high temperature stress [J]. Chin J Appl Ecol, 28(5): 1603– 1610. [孙胜楠, 王强, 孙晨晨, 等, 2017. 黄瓜幼苗光合 作用对高温胁迫的响应与适应 [J]. 应用生态学报, 28(5): 1603–1610.]
- TOBITA H, KITAO M, UEMURA A, et al., 2021. Speciesspecific nitrogen resorption efficiency in *Quercus mongolica* and ascer mono in response to elevated CO₂ and soil N deficiency [J]. Forests, 12(8): 1034.
- WANG JL, WEN XF, ZHAO FH, et al., 2012. Effects of doubled CO₂ concentration on leaf photosynthesis, transpiration and water use efficiency of eight crop species [J]. Chin J Plant Ecol, 36(5): 438-446. [王建林, 温学发, 赵风华, 等, 2012. CO₂浓度倍增对 8 种作物叶片光 合作用、蒸腾作用和水分利用效率的影响 [J]. 植物生态学报, 36(5): 438-446.]
- WANG X, WEI XL, WU GY, 2021. Effects of different nitrogen forms and supply on photosynthetic characteristics and growth of *Phoebe bournei* seedlings under elevated CO₂ concentration [J]. Sci Silv Sin, 57(4): 173–181. [王晓, 韦小丽, 吴高殷, 等, 2021. CO₂浓度升高条件下不同氮 素供应对闽楠幼苗光合特性及生长的影响 [J]. 林业科 学, 57(4): 173–181.]

- WRIGHT IJ, REICH PB, CORNELISSEN JHC, et al., 2015. Assessing the generality of global leaf trait relationships [J]. New Phytol, 166(2): 485-496.
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 428(6985): 821–827.
- XU JP, SUN M, WANG H, et al., 2018. Photosynthetic response of *Scirpus validus* and *Typha orientalis* to elevated temperatures in Dianchi Lake, Southwestern China [J]. J Mt Sci, 15(12): 2666–2675.
- XU JP, TIAN K, SUN M, et al., 2016. The growth response of *Scirpus validus* to elevated CO₂[J]. J SW For Univ, 36(5): 84-88. [许俊萍,田昆,孙梅,等, 2016. 水葱构件生长对 大气 CO₂浓度升高的响应 [J]. 西南林业大学学报, 36(5): 84-88.]
- YAMORI W, HIKOSAKA K, WAY DA, 2014. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation [J]. Photosynth Res, 119(1): 101-117.
- ZHANG L, ZHANG W, CHEN XP, 2021. The effects and mechanism of climate change on vegetables quality: a review [J]. Chin J Eco-Agric, 29(12): 2034-2045. [张璐,张伟,陈新平, 2021. 气候变化对蔬菜品质的影响及其机制 [J]. 中国生态农业学报, 29(12): 2034-2045.]
- ZHANG W, HUANG W, ZHANG SB, 2017. The study of a determinate growth orchid highlights the role of new leaf production in photosynthetic light acclimation [J]. Plant Ecol, 218(8): 997-1008.
- ZHENG YP, LI F, HOU YK, et al., 2019. Effect of increasing CO₂ concentration on photosynthesis and leaf water use efficiency of crops [J]. Transact Chin Soc Agric Eng, 35(10): 91-98. [郑云普, 李菲, 侯毅凯, 等, 2019. 大气 CO₂浓度增加对作物光合性能及叶片水分利用效率的影 响 [J]. 农业工程学报, 35(10): 91-98.]
- ZWIENIECKI MA, BRODRIBB TJ, HOLBROOK NM, 2007. Hydraulic design of leaves: insights from rehydration kinetics [J]. Plant Cell Environ, 30(8): 910-921.

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202203070

包明慧,方中平,胡来庭,等,2023.千岛湖片段化生境中木本植物种子雨基本特征及其影响因子 [J]. 广西植物,43(9):1600-1610.



BAO MH, FANG ZP, HU LT, et al., 2023. Basic characteristics and influencing factors of seed rain of woody plant in fragmented **L** habitats in the Thousand Island Lake [J]. Guihaia, 43(9): 1600–1610.

千岛湖片段化生境中木本植物种子雨 基本特征及其影响因子

包明慧1,方中平2,胡来庭3,南 歌4,徐高福2,于明坚1*

(1. 浙江大学 生命科学学院,杭州 310058; 2. 淳安县新安江生态开发集团有限公司,浙江 淳安 311700;
 3. 淳安县林业局,浙江 淳安 311700; 4. 渭南初级中学,陕西 渭南 714000)

摘 要:为探究片段化生境中木本植物种子雨的基本特征,该研究根据 2015—2020年(研究期间)在千岛 湖样岛上的植物群落长期监测样地内每月收集的种子雨数据,采用 Kruskal-Wallis 检验对木本植物的种子 雨密度进行年际差异分析,对不同传播方式物种的种子雨密度进行月份间差异性分析,并利用线性混合效 应模型,探究岛屿空间特征(岛屿面积、距最近岛屿的距离、距大陆的距离)以及气候因子(0℃以上积温、降 水量)对木本植物以及不同传播方式物种的种子雨密度的影响。结果表明:(1)2015—2020年6年间,在29 个样岛用 240 个收集器共收集到 877 178 粒木本植物的成熟种子,属于 26 科 40 属 52 种。(2)动物传播是 木本植物主要的种子传播方式,不同传播方式物种的种子雨时间动态存在较大差异。(3) 木本植物的种子 雨年密度与岛屿面积和年积温呈显著正相关,与年降水量呈显著负相关。(4) 自主传播物种的种子雨月密 度与距最近岛屿的距离呈显著正相关,而动物传播物种的种子雨月密度则与距大陆的距离呈显著正相关, 风力传播物种的种子雨月密度与月积温呈极显著正相关。综上表明,生境片段化通过岛屿空间特征影响了 木本植物种子雨的时间动态。

Basic characteristics and influencing factors of seed rain of woody plant in fragmented habitats in the Thousand Island Lake

BAO Minghui¹, FANG Zhongping², HU Laiting³, NAN Ge⁴, XU Gaofu², YU Mingjian^{1*}

 (1. College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 2. Xin' an Jiang Ecological Development Group Co., LTD of Chun' an, Chun' an 311700, Zhejiang, China; 3. Chun' an County Forestry Bureau, Chun' an 311700, Zhejiang, China; 4. Weinan Junior High School, Weinan 714000, Shaanxi, China)

收稿日期: 2022-05-02

基金项目:国家自然科学基金 (31930073, 31870401);国家重点研发计划政府间国际科技创新合作专项 (2018YFE0112800); 浙江省自然科学基金重大项目(LD19C030001)。

第一作者:包明慧(1997-),硕士研究生,从事植物生态学研究,(E-mail)yuannnbao@163.com。

[&]quot;通信作者:于明坚,博士,教授,研究方向为植物生态学和生物多样性,(E-mail)fishmj@zju.edu.cn。

Abstract; Seed rain can affect species composition, forest community diversity, and plant population and community renewal. Studying the characteristics of seed rain is of great significance for in-depth research on regeneration strategies and restoration of plant population. In order to explore the basic characteristics of seed rain in fragmented habitats, this study used monthly seed rain data collected from 2015 to 2020, and used the Kruskal-Wallis test to analyze the annual difference of the seed rain density of woody plant, and to analyze the monthly difference of the seed rain density of species with different dispersal syndromes. Then we used linear mixed-effect models to test the relationships among island spatial attributes (i. e., island area, the distance to the mainland, and the distance to the nearest island), climatic factors (i. e., accumulated temperature above 0 degrees, precipitation) and seed rain density of woody plant and species with different dispersal syndromes. The results were as follows: (1) During the six years of 2015-2020, a total of 877 178 mature seeds of woody plant were collected from 240 seed traps in 29 study islands, belonging to 26 families, 40 genera and 52 species. (2) Zoochory was the major dispersal syndrome in the Thousand Island Lake, there were great differences in the temporal dynamics of seed rain in different dispersal syndromes. (3) The annual density of seed rain of woody plant was significantly positively correlated with island area and annual accumulated temperature, and significantly negatively correlated with annual precipitation. (4) The monthly density of seed rain of autochory was significantly positively correlated with the distance to the nearest island, while that of zoochory was significantly positively correlated with the distance to the mainland, and that of anemochory was significantly positively correlated with the monthly accumulated temperature. In conclusion, habitat fragmentation affect the temporal dynamics of the seed rain of woody plant through island spatial attributes.

Key words: seed rain, dispersal syndrome, habitat fragmentation, temporal dynamic, woody plant

种子雨是指种子植物的种子或果实从母树向 地表散落的过程(杜彦君和马克平,2012a)。种子 雨是森林种群和群落更新的关键因子之一(Perini et al., 2019)。种子雨的时间动态是种子雨的基 本特征之一,主要表现为群落、种群和个体水平上 的季节动态和年际变化(于顺利等,2007; Wang et al., 2017)。由于种子受环境中生物因子和非生 物因子的影响,这些因子包括温度和降水等非生 物因子以及物种自身生物学-生态学特征如种子 传播方式等,因此种子雨可作为种群和群落动态 的指标(Rahbek, 2005; Barrett, 2013; Zhang et al., 2013)。del Cacho 等(2013)发现,温度升高、 年降雨量增加提升了多花欧石楠(Erica multiflora) 的种子雨产量。Muller-Landau 等(2008)对 BCI (Barro Colorado Island) 50 hm²森林动态监测样地 中41个树种的研究发现,种子传播方式相同的不 同物种,其种子越重传播距离越近。

种子传播方式可分为自主传播和借物传播。 其中,借物传播又可分为水力传播、风力传播和动 物传播三大类;自主传播是指种子通过本身的构 造机能,经由重力、弹跳或旋钻等方式离开母体甚 或入土。种子因动物的携带而传播到他处称为动 物传播。靠风力传播的传播方式称为风力传播 (郭华仁,2019)。种子雨的季节性动态由不同的 种子传播策略驱动(Li et al., 2012)。风力传播的 物种倾向于在干季果实成熟传播,动物传播的物 种倾向于在雨季果实成熟传播,这一结论已在多 项研究中得到验证,如厄多瓜尔的季节性干旱热 带森林(Jara-Guerrero et al., 2020)、巴西卡廷加旱 生热带林(Griz & Machado, 2001)。种子传播对维 持种群和群落结构等功能至关重要,但在片段化 生境中,它是被破坏最严重的过程之一(Burns, 2005; McConkey et al., 2012; Emer et al., 2018)。

生境片段化是指连续的生境被分割成多个相 互隔离的小斑块(片段)(Wilcove et al., 1986),及 其带来的生境面积减小、生境隔离度增加和边缘 效应增强等过程(Fischer, 2006)。生境片段化通 常会导致生物同质化,从而导致群落以喜光和耐 旱物种为主(Lobo et al., 2011),并加剧物种之间 的竞争,减少了物种多样性(Bregman et al., 2015)。此外,生境片段化还会导致种子传播者的 多度和丰富度的改变,尤其是大型种子扩散者的 减少(Hagen et al., 2012),破坏了动物对种子的有 效传播,减少了动物传播植物的补员率(Cordeiro & Howe, 2003; Lehouck et al., 2009),并导致植物灭 绝概率最高可达 10 倍(Caughlin et al., 2014)。

在森林群落演替中,种子雨的动态是植物种 群更新的限制因子(Barnes, 2001)。探究种子雨 基本特征及其影响因子,对深入了解植物种群更 新和群落演替趋势具有重要意义。目前,片段化 生境中种子雨的研究主要集中在种子雨基本特 征、种子雨的物种属性(如丰富度、生活型、扩散方 式、演替状态和种子重量等),以及是否与片段化 生境下斑块的空间特征(斑块的面积、数量以及边 缘梯度)有关等(Burns, 2005; Jesus et al., 2012; Knorr & Gottsberger, 2012; McConkey et al., 2012; Freitas et al., 2013; Emer et al., 2018; Arreola et al., 2020; Camargo et al., 2020)。但是,从种子雨 密度出发,探究生境片段化对不同传播方式物种 的种子雨密度影响的研究仍然较少(San-Jose et al., 2020)。位于我国亚热带区域的千岛湖,其水 库大坝建设形成了1000多个相互隔离的陆桥岛 屿,是研究生境片段化对植物种群更新和群落演 替影响的理想平台。本文以千岛湖片段化生境为 研究区域,利用 2015—2020 年间的种子雨数据, 使用非参数检验以及线性混合模型等统计方法, 拟探讨:(1)千岛湖岛屿上木本植物种子雨基本概 况:(2)种子雨的时间动态:(3)气候因子以及生 境片段化对种子雨的时间动态的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究地点位于浙江省杭州市淳安县境内新安 江水库(118°34′—119°15′E、29°22′—29°50′N), 亦称千岛湖,是 1959年新安江水电站建设蓄水形 成的大型水库,水域面积约540 km²。该地区为典 型的亚热带季风气候,温暖湿润,四季分明,雨热 同期。年平均气温17℃,年最高气温41.8℃,年 最低气温-7.6℃,年平均降水量1430 mm(钟雨 辰,2020)。水库大坝建设后岛上的原有森林基本 被砍伐,同步开始次生演替,至今已有60余年(Liu et al., 2020)。森林覆盖率大于88.5%,主要为次 生马尾松(*Pinus massoniana*)林。马尾松为建群 种,林下以檵木(*Loropetalum chinense*)、短尾越橘 (*Vaccinium carlesii*)和杜鹃(*Rhododendron simsii*)等 小乔木和灌木为主(Liu et al., 2020)。

1.2 种子雨收集器的布置

选取 29 个人为干扰较少且以马尾松林为主的

岛屿作为植物群落样岛(图1)。2009-2010年, 在样岛上建立了共12.7 hm² 的植物群落长期监测 样地,对样地内胸径1 cm 以上的木本植物进行挂 牌和调查,并于 2014—2015 年完成第一次复查工 作。在 29 个岛屿的样地内,间距 10~15 m 的每个 5 m × 5 m 小样方中设置一个种子雨收集器。种 子雨收集器由 0.71 m × 0.71 m(0.5 m²)的 PVC 框 和 1 mm 网目的尼龙网组成,用 4 个高 0.8 m 的 PVC 管固定(南歌,2017)。29 个样岛的样地内共 设置 240 个种子雨收集器。2015 年 1 月至 2020 年12月,每月对种子雨收集器内果实、种子进行 一次收集,带回实验室用烘箱 80 ℃烘 48 h 后,将 收集物分成8类,分别为成熟果实、成熟种子、果 皮果荚、碎片、未成熟的果实、花、动物咬过的果 实、动物咬过的种子,对照花、果实、种子图谱进行 物种识别,记数并称重(如果果实中含有1颗以上 的种子,那么果实里的种子数要进行计数)(杜彦 君和马克平,2012b)。成熟果实主要根据体积、形 状、色泽等决定;若无法由外观决定,则可通过胚 的形态和质地决定(杜彦君和马克平,2012a)。

1.3 数据分析和处理

本研究数据为 2015 年 1 月至 2020 年 12 月间 收集的 71 次种子雨数据(2020 年 8-9 月只收集 1次数据)。根据果实类型、种子特征且结合野外 实地观察及文献参考(杜彦君和马克平,2012b; Liu et al., 2019a),确定每个物种种子(果实)的传 播方式。将物种分为动物传播、自主传播和风力 传播三大类。种子雨密度用每平方米收集到的种 子数量表达,即种子雨密度(seeds \cdot m⁻²)=该物种 在某岛屿上收集到的种子总粒数/对应岛屿的收 集器总面积。气象数据为 2015—2020 年淳安县 气象数据。由于种子雨密度不满足正态性和方差 齐性,因此采用 Kruskal-Wallis 检验对木本植物的 种子雨密度进行年际差异分析,对不同传播方式 物种的种子雨密度进行月份间差异分析,并用线 性混合效应模型,探究岛屿空间特征(岛屿面积、 距最近岛屿的距离、距大陆的距离)和气候因子 (0℃以上积温、降水量)对木本植物以及不同传 播方式物种种子雨密度的影响。考虑到种子雨数 据在不同月份和不同岛屿上的非独立性,在探究 种子雨月密度变化的影响因子时将月份和岛屿编 号作为随机截距项,而在探究种子雨年密度变化 的影响因子时则将岛屿编号作为随机截距项。以



编号表示岛屿号。 Code indicates island number.

图 1 千岛湖样岛的分布图 Fig. 1 Distribution map of study islands in the Thousand Island Lake

上非参数检验以及线性混合效应模型的分析,均 对种子雨密度、岛屿面积进行了 log 对数转化。因 为0℃以上积温与温度显著相关(Pearson 相关性 检验:r=0.99,P<0.001),故只选择了积温作为固 定项进行分析。线性混合效应模型用 lmer 软件包 完成,作图使用 ggplot 2 软件包完成,以上分析均 在 R 4.1.0 软件(R Core Team, 2021)中完成。

2 结果与分析

2.1 种子雨概况

在 2015—2020 年的 6 年间,在 29 个岛屿用 240 个收集器共收集到 877 178 粒木本植物的成 熟种子,属于 26 科 40 属 52 种 [其中,金樱子 (Rosa laevigata)、楝 (Melia azedarach)、构 树 (Broussonetia papyrifera)为样地调查没记录到的物 种]。在 2014—2015 年样地复查中,在 29 个岛屿 的样地内共记录到 74 种木本植物,其中共有 25 个 物种没有收集到成熟种子。收集到种子数最多的 10 个 物 种 分 别 为 毛 果 南 烛 (Lyonia ovalifolia var. hebecarpa)、短 尾 越 橘、格 药 柃 (Eurya muricata)、马银花(Rhododendron ovatum)、马尾松、 枫 香 树 (Liquidambar formosana)、牡 荆 (Vitex negundo var. cannabifolia)、檵木、刺柏(Juniperus formosana)和木荷(Schima superba)。种子雨收集 到的果实类型主要为核果和蒴果(表1)。从种子 传播方式来看,动物传播的物种数量远高于风力 传播与自主传播,分别占物种总数的73.58%、 13.21%、13.21%(表2)。因此,动物传播是千岛湖 马尾松林木本植物主要的种子传播方式。

2.2 种子雨时间动态

2.2.1 木本植物种子雨的年际变化 Kruskal-Wallis 检验结果表明,2017 年和 2018 年的种子雨密度均 显著高于 2015 年的种子雨密度(P<0.05),其余年 份之间差异不显著(图 2)。

2.2.2 不同传播方式物种种子雨季节变化 不同 传播方式物种的种子雨时间动态存在较大差异。 动物传播物种的种子雨密度在 8 月至翌年 1 月期 间达到高峰,在 3—5 月间到达低谷;风力传播的 种子雨密度在 1—2 月间达到高峰,在 6—8 月间到 达低谷;自主传播的种子雨密度在 2—6 月虽呈上 升趋势,但相较于其他传播方式变异幅度较大,没 有显著的高峰或低谷(图 3)。

2.3 影响种子雨时间动态的因子

2.3.1 木本植物种子雨时间动态的影响因子 线性 混合效应模型结果表明, 木本植物的种子雨年密度

表 1 研究期间千岛湖 29 个样岛种子雨收集物种基本信息

Table 1 Basic informations on species collected from seed rain on 29 study islands

in the Thousand Island Lake during the study period

物种 Species	科 Family	传播方式 Dispersal unit	果实类型 Fruit type	种子质量 Seed mass (g)
檵木 Loropetalum chinense	金缕梅科 Hamamelidaceae	自主传播 Autochory	蒴果 Capsule	0.026 411
短尾越橘 Vaccinium carlesii	杜鹃花科 Ericaceae	动物传播 Zoochory	浆果 Berry	0.000 327
马尾松 Pinus massoniana	松科 Pinaceae	风力传播 Anemochory	_	0.010 894
杜鹃 Rhododendron simsii	杜鹃花科 Ericaceae	自主传播 Autochory	蒴果 Capsule	0.000 089
格药柃 Eurya muricata	山茶科 Theaceae	动物传播 Zoochory	浆果 Berry	0.000 649
黄檀 Dalbergia hupeana	豆科 Fabaceae	风力传播 Anemochory	荚果 Pod	0.013 088
毛果南烛 Lyonia ovalifolia var. hebecarpa	杜鹃花科 Ericaceae	自主传播 Autochory	蒴果 Capsule	0.000 025
短柄枹 Quercus serrata	壳斗科 Fagaceae	动物传播 Zoochory	坚果 Nut	0.247 040
乌饭树 Vaccinium bracteatum	杜鹃花科 Ericaceae	动物传播 Zoochory	浆果 Berry	0.000 455
刺柏 Juniperus formosana	柏科 Cupressaceae	动物传播 Zoochory	球果 Cone	0.019 493
白栎 Quercus fabri	壳斗科 Fagaceae	动物传播 Zoochory	坚果 Nut	0.422 160
木荷 Schima superba	山茶科 Theaceae	风力传播 Anemochory	蒴果 Capsule	0.005 059
石斑木 Rhaphiolepis indica	蔷薇科 Rosaceae	动物传播 Zoochory	梨果 Pome	0.096 600
毛花连蕊茶 Camellia fraterna	山茶科 Theaceae	动物传播 Zoochory	蒴果 Capsule	0.373 615
乌药 Lindera aggregata	樟科 Lauraceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.048 720
杉木 Cunninghamia lanceolata	杉科 Taxodiaceae	风力传播 Anemochory	_	0.003 096
冬青 Ilex chinensis	冬青科 Aquifoliaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.002 768
江南越橘 Vaccinium mandarinorum	杜鹃花科 Ericaceae	动物传播 Zoochory	浆果 Berry	0.000 094
马银花 Rhododendron ovatum	杜鹃花科 Ericaceae	风力传播 Anemochory	蒴果 Capsule	0.000 052
石栎 Lithocarpus glaber	壳斗科 Fagaceae	动物传播 Zoochory	坚果 Nut	0.141 060
苦槠 Castanopsis sclerophylla	壳斗科 Fagaceae	动物传播 Zoochory	坚果 Nut	0.726 440
白檀 Symplocos paniculata	山矾科 Symplocaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.021 640
麻栎 Quercus acutissima	壳斗科 Fagaceae	动物传播 Zoochory	坚果 Nut	1.005 520
枫香树 Liquidambar formosana	金缕梅科 Hamamelidaceae	风力传播 Anemochory	蒴果 Capsule	0.014 201
山矾 Symplocos sumuntia	山矾科 Symplocaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.001 287
白花龙 Styrax faberi	安息香科 Styracaceae	自主传播 Autochory	核果 Drupe	0.075 796
野柿 Diospyros kaki var. silvestris	柿树科 Ebenaceae	动物传播 Zoochory	浆果 Berry	0.333 891
山合欢 Albizia kalkora	豆科 Fabaceae	自主传播 Autochory	荚果 Pod	0.022 301
栀子 Gardenia jasminoides	茜草科 Rubiaceae	动物传播 Zoochory	蒴果 Capsule	0.002 300
牡荆 Vitex negundo var. cannabifolia	马鞭草科 Verbenaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.001 500
老鼠矢 Symplocos stellaris	山矾科 Symplocaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.034 900
长叶冻绿 Rhamnus crenata	鼠李科 Rhamnaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.018 520
山胡椒 Lindera glauca	樟科 Lauraceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.027 560
铁冬青 Ilex rotunda	冬青科 Aquifoliaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.004 215
青冈栎 Cyclobalanopsis glauca	壳斗科 Fagaceae	动物传播 Zoochory	坚果 Nut	0.606 660
垂珠花 Styrax dasyanthus	安息香科 Styracaceae	自主传播 Autochory	核果 Drupe	0.087 089
赤楠 Syzygium buxifolium	桃金娘科 Myrtaceae	动物传播 Zoochory	浆果 Berry	0.099 340
茶荚蒾 Viburnum setigerum	忍冬科 Caprifoliaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.039 020
盐肤木 Rhus chinensis	漆树科 Anacardiaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.009 780
樟 Cinnamomum camphora	樟科 Lauraceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.153 300
乌柏 Triadica sebifera	大戟科 Euphorbiaceae	动物传播 Zoochory	蒴果 Capsule	0.178 413

· · · · · · · · · · · · · · · ·				
物种 Species	科 Family	传播方式 Dispersal unit	果实类型 Fruit type	种子质量 Seed mass (g)
毛八角枫 Alangium kurzii	八角枫科 Alangiaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.085 000
杨梅 Myrica rubra	杨梅科 Myricaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.249 800
化香树 Platycarya strobilacea	胡桃科 Juglandaceae	风力传播 Anemochory	翅果 Samara	0.007 334
枸骨 Ilex cornuta	冬青科 Aquifoliaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	0.024 823
小构树 Broussonetia kazinoki	桑科 Moraceae	动物传播 Zoochory	瘦果 Achene	0.000 970
白背叶 Mallotus apelta	大戟科 Euphorbiaceae	动物传播 Zoochory	蒴果 Capsule	0.008 671
豆梨 Pyrus calleryana	蔷薇科 Rosaceae	动物传播 Zoochory	梨果 Pome	0.008 331
山鸡椒 Litsea cubeba	樟科 Lauraceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	_
构树 Broussonetia papyrifera	桑科 Moraceae	动物传播 Zoochory	瘦果 Achene	_
金樱子 Rosa laevigata	蔷薇科 Rosaceae	自主传播 Autochory	蒴果 Capsule	0.028 345
楝 Melia azedarach	楝科 Meliaceae	动物传播 Zoochory	核果 Drupe	_

注: 一表示该物种没有种子质量数据或该裸子植物没有果实。

Note: - indicates that the species doesn't have seed mass data or the gymnosperm has no fruit.

表 2 研究期间千岛湖 29 个样岛不同 传播方式物种的种子雨概况

Table 2Basic informations of seed rain of species with
different dispersal syndromes on 29 study islands in
the Thousand Island Lake during the study period

传播方式 Dispersal syndrome	物种数 Number of species	物种百分比 Percentage of species (%)	种子总数 Number of seeds	种子总数 百分比 Percentage of total seeds (%)
动物传播 Zoochory	39	73.58	332 430	37.90
风力传播 Anemochory	7	13.21	106 120	12.10
自主传播 Autochory	7	13.21	438 628	50.00
合计 Total	53	100	877 178	100

与岛屿面积和年积温呈显著正相关(P<0.05),而 与年降水量呈显著负相关(P<0.05)(图4)。

2.3.2 不同传播方式物种种子雨时间动态的影响 因子 线性混合效应模型结果显示,不同传播方 式物种的种子雨月密度对月积温、月降水量、岛 屿面积、距最近岛屿的距离以及距大陆的距离均 有不同程度的响应。自主传播物种的种子雨密 度与距最近岛屿的距离呈显著正相关(P< 0.05),风力传播物种的种子雨密度与月积温呈 极显著正相关(P<0.001),动物传播物种的种子 雨密度与距大陆的距离呈显著正相关(P<0.05) (图 5)。



*表示 P<0.05。不同字母表示差异显著(P<0.05)。误差 棒代表 95% 的置信区间。

* indicates P<0.05. Different letters indicate significant differences (P<0.05). Error bars represent 95% confidence intervals.

图 2 研究期间木本植物的种子雨年密度 Fig. 2 Annual density of seed rain of woody plant during the study period

3 讨论

本研究在 2015—2020 年的 6 年间,通过种子 雨共收集到 52 个木本物种的种子,占千岛湖样地 木本植物物种总数的 67%。有 33%的物种未收集



*** 表示 P<0.001。不同字母表示差异显著 (P<0.05)。误差棒代表 95% 的置信区间。 *** indicates P<0.001. Different letters indicate significant differences(P<0.05). Error bars represent 95% confidence intervals.

图 3 研究期间不同传播方式物种的种子雨月密度

Fig. 3 Monthly density of seed rain of species with different dispersal syndromes during the study period



实心表示该固定项显著,空心表示该固定项不显著。下同。 Solids indicate that the fixed item is significant, and hollows indicate that the fixed item is not significant. The same below.

图 4 木本植物种子雨时间动态的影响因子 Fig. 4 Influencing factors of the temporal dynamics of seed rain of woody plant

到种子,其主要原因是存在种子限制(肖静等, 2019),即扩散限制和源限制(Luo et al., 2013)。



图 5 不同传播方式物种种子雨时间动态的影响因子 Fig. 5 Influencing factors of the temporal dynamics of seed rain of species with different dispersal syndromes

扩散限制是指种子不可能到达每个能支持萌发的 地方;源限制是指因母树的种子产量低而影响幼 苗的增补(Schupp et al., 2002)。这些未收到种子 的物种,在样地中存在多度较低(仅占物种总多度

1607

的 0.2%)、缺少母树、种子产量低的情况。同时, 这些物种超过半数为灌木,树高较低(平均树高在 1.7~3.3 m之间),种子的扩散距离有限,难以被收 集。几年后,这些未收集到种子的物种更新会十 分困难。

3.1 不同传播方式物种种子雨的季节动态

动物传播是千岛湖马尾松林木本植物主要的 种子传播方式,这与其他亚热带森林种子雨研究 结果一致(Du et al., 2009),也与热带森林种子雨 研究结果一致(Frankie et al., 1974; Lieberman, 1982)。在千岛湖的马尾松林中,动物传播者主要 是鸟类和啮齿类动物,并且鸟类传播物种数要大 于哺乳动物传播物种数(Liu et al., 2019a)。这是 因为鸟类通常是片段化森林中最重要的种子传播 者,在森林恢复的早期参与种子传播(Pejchar et al., 2008; Garcia et al., 2010; Carlo & Morales, 2016; Martinez & Garcia, 2017)。例如,墨西哥的 一项研究表明,在实验性次生林中增补物种大多 数是鸟类或蝙蝠扩散的物种(de la Pena-Domene et al., 2014)。

植物往往倾向于在对其传播有利的时候进入 繁殖期,以此最大幅度地提高种子扩散率和幼苗 萌发率。本研究结果显示,风力传播与动物传播 的物种均在秋冬季节达到种子雨密度的高峰。这 种在秋冬季节出现结实高峰的现象,可以通过幼 苗的建立来解释。例如,秋冬季风力更强,可使种 翅充分展开,有利于翅果的传播(Sharpe & Fields, 1982)。如果亚热带森林中大部分种子在雨水较 为充沛的夏季传播,那么种子将会很快发芽,幼苗 也将经历漫长的冬季,这不利于幼苗的建立。在 秋冬扩散的种子,因受水分与温度的限制而无法 立刻萌发。到了翌年的3-4月,种子获得足够的 水分和适宜的温度而萌发,接着经历几个月的生 长,幼苗变得足够强壮,能抵挡翌年冬天的干旱和 低温(杜彦君和马克平,2012b),这与华南地区香 港灌丛繁殖物候的研究结果相似(Corlett & Richard, 1993)。同时,种子经过冬天的低温层 积,可打破种子的休眠,从而增加种子的萌发率。

3.2 影响种子雨时间变化的因子

本研究表明,木本植物种子雨的年密度与岛 屿面积呈显著正相关。Liu等(2019b)对千岛湖植 物分布的研究表明,耐阴种的生物量与岛屿面积 呈显著正相关,而非耐阴种则没有这种变化趋势。 本研究中,耐阴植物种子数占种子雨总产量的 40%,而树木的生物量在一定范围内与种子产量 呈正比(Greene & Johnson, 1994)。由于耐阴种的 生物量随着岛屿面积增加而增加,提高了耐阴种 的种子产量,因此木本植物的种子雨密度随着面 积增加而增加。同时,受边缘效应的影响,面积较 小的岛屿更容易受到周围环境或基质干扰的影 响,如水土流失严重(邬建国,2000),进而导致面 积较小的岛屿种子产量下降。

种子产量与开花期有关(del Cacho et al., 2013)。影响开花期3个主要气候因子是温度、光 周期和降水量,温度和降水量会因气候变化而显 著改变(Rathcke & Lacey, 1985),从而导致开花物 候的变化,进而使种子产量受到影响(Penuelas et al., 2002; Llorens & Penuelas, 2005; Ogaya & Penuelas, 2004, 2007)。千岛湖木本植物的种子 雨年密度与年降水量呈显著负相关。Niklas (1985)的研究表明,空气湿度增加可以降低花粉 的传播能力,从而影响种子产量。因此,降水量的 增加会影响植物传粉,进而对种子雨密度产生负 效应。千岛湖木本植物的种子雨年密度与年积温 之间呈显著正相关,可从温度对植物的性能产生 影响这一角度来解释。一方面,温度升高可以缓 解开花期较低的温度对植物的负面影响,以此来 提高植物繁殖能力(del Cacho et al., 2013)。另一 方面,实验性地升高温度会促进植物的营养生长 (Penuelas et al., 2004; Penuelas et al., 2007)。因 此,在开花期提高温度会促进植物的营养生长和 繁殖能力,从而提高种子的产量(del Cacho et al., 2013)

本研究表明,动物传播物种的种子雨月密度 与距大陆的距离呈显著正相关,即岛屿离大陆距 离越近,岛屿上动物传播物种的种子雨密度越低, 这可根据岛屿生物地理学中的"距离效应"来解 释,即岛屿距离大陆越近,则物种的迁入率越高, 反之越低(Macarthur & Wilson, 1963; MacArthur et al., 1967)。迁入率越高则意味着有更多的植物 和动物迁入岛屿,越多的哺乳动物迁入岛屿,导致 越多的动物传播物种的种子被哺乳动物取食或散 播(García & Chinea, 2014),而我们设立的种子雨 收集器收集到的大多是直接从树上掉落的果实和 种子以及一部分鸟类取食果实后排出的种子。因 此,哺乳动物取食或散播种子越多,种子雨收集器 收集到的种子数量越低。

本研究发现,自主传播物种的种子雨月密度 与距最近岛屿的距离成正比。Liu等(2020)的研 究表明,在千岛湖片段化生境中,同种个体的空间 作用强度,即它们之间的负相互作用随着距最近 岛屿距离的增加而增加。这是因为在片段化生境 中,植物及其天敌具有较高的扩散限制,因此导致 宿主-天敌之间的相互作用或种内竞争更加激烈 (Adler & Muller-Landau, 2005)。自主传播的扩散 限制较强(雷霄,2014),在这种激烈的相互作用与 种内竞争背景下,植物会通过增加种子产量、降低 种子质量等方式来提高物种的存活率(Leslie et al., 2017)。因此,自主传播物种的种子雨月密度 与距最近岛屿的距离成正比。

千岛湖风力传播物种的种子雨月密度与月 积温呈极显著正相关,而积温对自主传播和动物 传播产生负效应。种子产量的变化是因温度、降 水等环境因子的改变而产生的一种进化策略 (Walter & Johannes, 2000),不同生存策略的植物 在种子数量变化上有不同体现:大种子植物往往 会选择产出质量更大、数量更少的种子,而小种子 植物则往往会选择产出质量更小、数量更多的种 子 (Leishman et al., 1995: Moles & Westoby, 2004)。风力传播物种种子平均质量最小,动物传 播物种种子平均质量最大。因此,温度增加时,风 力传播植物会选择产生更多更小的种子,而对动 物传播植物来说,会产生更少更大的种子,自主传 播植物的种子平均质量介于二者之间,可能选择 的是产生更少更大的种子。本研究中,动物传播 与自主传播的种子雨密度分别与距大陆的距离和 距最近岛屿的距离呈显著正相关,从而导致积温 对动物传播与自主传播的种子雨密度的负效应不 显著。

4 结论

动物传播为千岛湖地区木本植物主要的种子 传播方式;木本植物以及不同传播方式物种的种 子雨密度对气候因子和岛屿空间特征的响应程度 不同,生境片段化通过岛屿空间特征影响了种子 雨的时间动态。本研究仅使用了6年的种子雨监 测数据,后期可继续对千岛湖种子雨进行监测,同 时将种子雨与后续生活史阶段进行比较研究,进 一步探究片段化生境中植物群落的更新机制。

致谢 感谢浙江省淳安县新安江生态开发集 团有限公司和淳安县林业局对本项目实施提供的 支持;感谢巫东豪、阮振,千岛湖当地姜成仙、严建 春、姜泉桂、周国娥以及童丽英等村民对种子雨收 集和分类做出的贡献;感谢刘娟、韦博良、仲磊和 刘金亮等对文章的撰写提出的宝贵意见。

参考文献:

- ADLER FR, MULLER-LANDAU HC, 2005. When do localized natural enemies increase species richness? [J]. Ecol Lett, 8(4): 438-447.
- ARREOLA FC, QUINTANA-ASCENCIO PF, RAMIREZ-MARCIAL N, et al., 2020. Seed rain and establishment in successional forests in Chiapas, Mexico [J]. Acta Bot Mex, 127(3): e1618.
- BARRETT SCH, 2013. The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible? [J]. Proc Roy Soc B-Biol Sci, 280(1765): 20130913.
- BARNES ME, 2001. Seed predation, germination and seedling establishment of *Acacia erioloba* in northern Botswana [J]. J Arid Environ, 49(3): 541–554.
- BREGMAN TP, LEES AC, SEDDON N, et al., 2015. Species interactions regulate the collapse of biodiversity and ecosystem function in tropical forest fragments [J]. Ecology, 96(10): 2692–2704.
- BURNS KC, 2005. A multi-scale test for dispersal filters in an island plant community [J]. Ecography, 28(4): 552-560.
- CAMARGO P, PIZO MA, BRANCALION PHS, et al., 2020. Fruit traits of pioneer trees structure seed dispersal across distances on tropical deforested landscapes: Implications for restoration [J]. J Appl Ecol, 57(12): 2329-2339.
- CARLO TA, MORALES JM, 2016. Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal [J]. Ecology, 97(7): 1819-1831.
- CAUGHLIN TT, FERGUSON JM, LICHSTEIN JW, et al., 2014. Loss of animal seed dispersal increases extinction risk in a tropical tree species due to pervasive negative density dependence across life stages [J]. Proc Roy Soc B-Biol Sci Ser B, 282(1798): 20142095.
- CORDEIRO NJ, HOWE HF, 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 100(24): 14052–14056.
- CORLETT RT, 1993. Reproductive phenology of Hong Kong shrubland [J]. J Trop Ecol, 9(4): 501.
- DE LA PENA-DOMENE M, MARTINEZ-GARZA C, PALMAS-PEREZ S, et al., 2014. Roles of birds and bats in

early tropical-forest restoration $[\ J\].$ PLoS ONE, $9\,(\,8\,)\,;$ 1–6.

- DEL CACHO M, ESTIARTE M, PENUELAS J, et al., 2013. Inter-annual variability of seed rain and seedling establishment of two woody Mediterranean species under field-induced drought and warming [J]. Popul Ecol, 55(2): 277–289.
- DU YJ, MI XC, LIU XJ, et al., 2009. Seed dispersal phenology and dispersal syndromes in a subtropical broad-leaved forest of China [J]. For Ecol Manag, 258(7): 1147–1152.
- DU YJ, MA KP, 2012a. Advancements and prospects in forest seed rain studies [J]. Biodivers Sci, 20(1):94-107. [杜 彦君, 马克平, 2012a. 森林种子雨研究进展与展望 [J]. 生物多样性, 20(1):94-107.]
- DU YJ, MA KP, 2012b. Temporal and spatial variation of seed rain in a broad-leaved evergreen forest in Gutianshan Nature Reserve of Zhejiang Province, China [J]. Chin J Plant Ecol, 36(8): 717-728. [杜彦君, 马克平, 2012b. 浙江 古田山自然保护区常绿阔叶林种子雨的时空变异 [J]. 植物生态学报, 36(8): 717-728.]
- EMER C, GALETTI M, PIZO MA, et al., 2018. Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes — a metanetwork approach [J]. Ecol Lett, 21(4): 484–493.
- FISCHER J, 2006. Habitat fragmentation and landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis [M]. Washington, DC: Island Press: 89-120.
- FRANKIE GW, BAKER HG, OPLER PA, 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica [J]. J Ecol, 62(3): 881–919.
- FREITAS CG, DAMBROS C, CAMARGO JLC, 2013. Changes in seed rain across Atlantic Forest fragments in Northeast Brazil [J]. Acta Oecol, 53(11): 49–55.
- GARCÍA AA, CHINEA D, 2014. Seed rain under native and nonnative tree species in the Cabo Rojo National Wildlife Refuge, Puerto Rico [J]. Rev Biol Trop, 62(3): 1129–1136.
- GARCIA D, ZAMORA R, AMICO GC, 2010. Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes [J]. Conserv Biol, 24(4): 1070–1079.
- GUO HR, 2019. Seed biology [M]. Beijing: Beijing United Publishing Co., Ltd: 176-181. [郭华仁, 2019. 种子学 [M]. 北京:北京联合出版公司: 176-181.]
- GREENE DF, JOHNSON EA, 1994. Estimating the mean annual seed production of trees [J]. Ecology, 75(3): 642–647.
- GRIZL MS, MACHADO ICS, 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil [J]. J Trop Ecol, 17(2): 303–321.
- HAGEN M, KISSLING WD, RASMUSSEN C, et al., 2012. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world [M]. San Diego: Advances in Ecological Research: 89–210.
- JARA-GUERREROA, ESPINOSA CI, MENDEZ M, et al.,

2020. Dispersal syndrome influences the match between seed rain and soil seed bank of woody species in a Neotropical dry forest [J]. J Veg Sci, 31(6): 995–1005.

- JESUS FM, PIVELLO VR, MEIRELLES ST, et al., 2012. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments [J]. J Veg Sci, 23(6): 1126–1136.
- KNORR UC, GOTTSBERGER G, 2012. Differences in seed rain composition in small and large fragments in the northeast Brazilian Atlantic Forest [J]. Plant Biol, 14(5): 811–819.
- LEHOUCK V, SPANHOVE T, COLSON L, et al., 2009. Habitat disturbance reduces seed dispersal of a forest interior tree in a fragmented African cloud forest [J]. Oikos, 118(7): 1023-1034.
- LEISHMAN MR, WESTOBY M, JURADO E, 1995. Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras [J]. J Ecol, 83(3): 517-529.
- LEI X, 2014. The temporal and spatial distribution characteristics of seed rain by different dispersal modes in an evergreen broad-leaved forest in Tiantong, Zhejiang Province, Eastern China [D]. Shanghai: East China Normal University: 1-62. [雷霄, 2014. 浙江天童常绿阔叶林不同 传播方式物种种子雨时空分布特征 [D]. 上海: 华东师 范大学: 1-62.]
- LESLIE AB, BEAULIEU JM, MATHEWS S, 2017. Variation in seed size is structured by dispersal syndrome and cone morphology in conifers and other nonflowering seed plants [J]. New Phytol, 216(2): 429-437.
- LI BH, HAO ZQ, BIN Y, et al., 2012. Seed rain dynamics reveals strong dispersal limitation, different reproductive strategies and responses to climate in a temperate forest in northeast China [J]. J Veg Sci, 23(2): 271–279.
- LIEBERMAN D, 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana [J]. J Ecol, 70(3): 791-806.
- LIU JL, MATTHEWS TJ, ZHONG L, et al., 2020. Environmental filtering underpins the island species-area relationship in a subtropical anthropogenic archipelago [J]. J Ecol, 108(2): 424-432.
- LIU JJ, SLIK F, COOMES DA, et al., 2019a. The distribution of plants and seed dispersers in response to habitat fragmentation in an artificial island archipelago [J]. J Biogeogr, 46(6): 1152-1162.
- LIU JJ, COOMES DA, HU G, et al., 2019b. Larger fragments have more late-successional species of woody plants than smaller fragments after 50 years of secondary succession [J]. J Ecol, 107(2): 582–594.
- LLORENS L, PENUELAS J, 2005. Experimental evidence of future drier and warmer conditions affecting flowering of two co-occurring Mediterranean shrubs [J]. Int J Plant Sci, 166(2): 235-245.
- LOBO D, LEAO T, MELO FPL, et al., 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization [J]. Divers Distrib, 17(2): 287–296.
- LUO Y, HE F, YU SX, 2014. Recruitment limitation of

dominant tree species with varying seed masses in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. Commun Ecol, 14(2): 189–195.

- MACARTHUR RH, WILSON EO, 1963. Equilibrium-theory of insular zoogeography [J]. Evolution, 17(4): 373-387.
- MACARTHUR RH, WILSON EO, MACARTHU RRH, et al., 1967. The theory of island biogeography [M]. New Jersey: Princeton University Press: 8-18.
- MARTINEZ D, GARCIA D, 2017. Role of avian seed dispersers in tree recruitment in woodland pastures [J]. Ecosystems, 20(3): 616–629.
- MCCONKEY KR, PRASAD S, CORLETT RT, et al., 2012. Seed dispersal in changing landscapes [J]. Biol Conserv, 146(1): 1–13.
- MOLES AT, WESTOBY M, 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature [J]. J Ecol, 92(3): 372-383.
- MULLER-LANDAU HC, WRIGHT SJ, CALDERON O, et al., 2008. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest [J]. J Ecol, 96(4): 653-667.
- NAN G, 2017. Composition and dynamics of seed rain and soil seed bank in fragmented masson pine forests in the Thousand Island Lake region [D]. Jinhua: Zhejiang Normal University: 1-67. [南歌, 2017. 千岛湖库区马尾松林内种 子雨和土壤种子库组成及动态 [D]. 金华:浙江师范大 学: 1-67.]
- NIKLAS KJ, 1985. The aerodynamics of wind pollination [J]. Bot Rev, 51(3): 328-386.
- OGAYA R, PENUELAS J, 2004. Phenological patterns of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* growing under a field experimental drought [J]. Ecoscience, 11(3): 263–270.
- OGAYA R, PENUELAS J, 2007. Species-specific drought effects on flower and fruit production in a Mediterranean holm oak forest [J]. Forestry, 80(3): 351-357.
- PEJCHAR L, PRINGLE RM, RANGANATHAN J, et al., 2008. Birds as agents of seed dispersal in a human-dominated landscape in southern Costa Rica [J]. Biol Conserv, 141(2): 536-544.
- PENUELAS J, FILELLA I, COMAS P, 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region [J]. Glob Change Biol, 8(6): 531–544.
- PENUELAS J, FILELLA I, ZHANG XY, et al., 2004. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes [J]. New Phytol, 161(3): 837-846.
- PENUELAS J, PRIETO P, BEIER C, et al., 2007. Response of plant species richness and primary productivity in shrublands along a north-south gradient in Europe to seven years of experimental warming and drought: reductions in primary productivity in the heat and drought year of 2003 [J]. Glob Change Biol, 13(12): 2563-2581.
- PERINI M, DIAS HM, KUNZ SH, 2019. The role of

environmental heterogeneity in the seed rain pattern [J]. Floresta Ambiente, 26(1): 1-10.

- RAHBEK C, 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns [J]. Ecol Lett, 8(2): 224-239.
- RATHCKE B, LACEY EP, 1985. Phenological patterns of terrestrial plants [J]. Ann Rev Ecol Syst, 16(6): 179–214.
- SAN-JOSE M, ARROYO-RODRIGUEZ V, MEAVE JA, 2020. Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal [J]. Ecol Appl, 30(2): 1-12.
- SCHUPP EW, JORDANO P, GÓMEZ JM, 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review [J]. New Phytol, 188(2): 333-353.
- SHARPE DM, FIELDS DE, 1982. Integrating the effects of climate and seed fall velocities on seed dispersal by wind: A model and application [J]. Ecol Model, 17(3/4): 297–310.
- WANG Y, ZHANG J, LAMONTAGNE JM, et al., 2017. Variation and synchrony of tree species mast seeding in an oldgrowth temperate forest [J]. J Veg Sci, 28(2): 413–423.
- WALTER DK, JOHANNES MHK, 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: A global perspective [J]. Am Nat, 155(1): 59–69.
- WU JG, 2000. Landscape ecology concepts and theories [J]. Chin J Ecol, 19 (1): 42-52. [邬建国, 2000. 景观生 态学——概念与理论 [J]. 生态学杂志, 19(1): 42-52.]
- WILCOVE DS, MCLELLAN CH, DOBSON AP, 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone [M]. Sunderland: Sinauer Associates Inc: 237–256.
- XIAO J, HUANG L, YANG C, et al., 2019. Composition and spatial-temporal variation of the seed rain in an evergreen broad-leaved forest on Jinyun Mountain [J]. Sci Silv Sin, 55 (7): 163-169. [肖静,黄力,杨超,等, 2019. 缙云山常 绿阔叶林种子雨组成及其时空动态 [J]. 林业科学, 55(7): 163-169.]
- YU SL, LANG NJ, PENG MJ, et al., 2007. Research advances in seed rain [J]. Chin J Ecol, 26(10): 1646-1652. [于顺 利, 郎南军, 彭明俊, 等, 2007. 种子雨研究进展 [J]. 生 态学杂志, 26(10): 1646-1652.]
- ZHANG J, KISSLING WD, HE F, 2013. Local forest structure, climate and human disturbance determine regional distribution of boreal bird species richness in Alberta, Canada [J]. J Biogeogr, 40(6): 1131–1142.
- ZHONG YC, 2020. Patterns and influencing factors of seed predation, dispersal and germination, and early-stage seedling establishment in a fragmented landscape, eastern China [D]. Hangzhou: Zhejiang University: 1-73. [钟雨 辰, 2020. 片段化生境中种子捕食、扩散、萌发和幼苗早期 建成模式及其影响因素 [D]. 杭州:浙江大学: 1-73.]

(责任编辑 蒋巧媛 王登惠)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202206070

付慧蓉,程模香,谢双全,等,2023. 温度和光照对莫索湾地区两种典型短命植物光合系统的损伤特征研究 [J]. 广西植物,43(9):1611-1621.



FU HR, CHENG MX, XIE SQ, et al., 2023. Damage characteristics of photosynthetic system of two typical ephemeral plants in Dosuowan area caused by temperature and light [J]. Guihaia, 43(9): 1611–1621.

温度和光照对莫索湾地区两种典型短命植物 光合系统的损伤特征研究

付慧蓉1,程模香1,谢双全1,王秀爽1,郝兴明2,庄 丽1*

(1.石河子大学生命科学学院,新疆石河子 832003;2.荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 中国科学院新疆生态与地理研究所,乌鲁木齐 830011)

摘 要:为探究莫索湾地区 2 种优势短命植物对光照和温度的光合适应机制,该文测定了卷果涩芥(*Malcolmia scorpioides*)和硬萼软紫草(*Arnebia decumbens*)在不同温度下(25~60℃)及恒定常温(25℃)与胁迫高温(50℃)下不同光强间(80~400 μmol·m⁻²·s⁻¹)的叶绿素荧光参数,以探讨其光损伤情况和光合活性变化。结果表明:(1)随温度升高,2 种短命植物的光合效率和电子传递速率先升后降,40 ℃时达到最高值,其后快速下降,并伴随着光系统 II (PS II)非调节性能量耗散的量子产量 [*Y*(NO)]和光系统 I(PS I)受体端热耗散效率 [*Y*(NA)]的上升,受体端激发压积累,光合系统受损。(2)在 80~400 μmol·m⁻²·s⁻¹的光照范围内,常温下,光合效率随光照强度增加而增加;而高温下,光照与高温对植物产生了联合胁迫,造成光合活性下降,PS II 调节性能量耗散的量子产量 [*Y*(NPQ)]降低,并且当光强达 320 μmol·m⁻²·s⁻¹时,环式电子传递流逐渐消失。综上所述,一定范围内的光照和温度能够提升 2 种短命植物的光合活性,激活热耗散和环式电子传递流,减少光抑制,但温度增加及高温下光强的增加会使 2 种短命植物的适应能力减弱,光保护机制消失,其主要原因为 PS I 受体侧激发压积累和调节性热耗散保护能力不足使植物光合系统受损。 关键词:短命植物,光合作用,光保护,光抑制,联合胁迫

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2023) 09-1611-11

Damage characteristics of photosynthetic system of two typical ephemeral plants in Mosuowan area caused by temperature and light

FU Huirong¹, CHENG Moxiang¹, XIE Shuangquan¹, WANG Xiushuang¹, HAO Xingming², ZHUANG Li^{1*}

(1. College of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi 832003, Xinjiang, China; 2. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China)

收稿日期: 2022-09-30

基金项目:荒漠与绿洲生态国家重点实验室开放基金项目(KH0054)。

第一作者: 付慧蓉(1998-),硕士研究生,主要从事荒漠植物生态生理方面的研究,(E-mail)2498701911@ qq.com。

^{*} 通信作者: 庄丽,博士,教授,主要从事植物生态方面的研究,(E-mail)2585463349@ qq.com。

Abstract; To explore the photosynthetic system adaptation mechanism of two dominant ephemeral plants, including Malcolmia scorpioides and Arnebia decumbens, to light and temperature, this study measured the chlorophyll fluorescence parameters and discussed their light damage and the change of photosynthetic activities under different temperatures (25 -60 °C) and constant room temperature (25 °C) and high temperature and different illumination (80-400 µmol · m⁻² · s^{-1}). The results were as follows: (1) The photosynthetic efficiency and electron transport rate increased first and then decreased with the increase of temperature, reached the highest value at 40 °C and then rapidly decreased, the quantum vield of non-regulated energy dissipation in PS II [Y(NO)] and PS I receptor side heat dissipation efficiency [Y(NA)]increased, and the photosynthetic system was damaged due to the accumulation of excitation pressure at the receptor terminal. (2) Under the light range of $80-400 \ \mu \text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ and room temperature, the photosynthetic efficiency increased with the enhancement of light intensity; under high temperature, the combined stress of light and high temperature on plants descended the photosynthetic activities of plants and the quantum yield of regulatory energy dissipation in PS II [Y(NPQ)], and when the light intensity reached 320 μ mol \cdot m⁻² \cdot s⁻¹, the ring electron transport flow disappeared. In conclusion, light and temperature within a certain range can improve the photosynthetic activity, activate heat dissipation and ring electron transport flow and reduced photoinhibition. However, with the increase of temperature and light intensity at high temperature, the adaptation ability of the two ephemeral plants decrease and the photoprotective mechanism disappeared. The main reason is the accumulation of PS I receptor side excitation pressure and the failure of regulatory heat dissipation.

Key words: ephemeral plants, photosynthesis, photoprotection, photoinhibition, combined stress

近年来,全球气候变暖,植物生长繁殖受到严 重影响。有研究者表示,如果全球平均气温升高 超过1.5~2.5℃,将会有20%~30%的物种面临灭 绝(郑立平,2009),这使环境脆弱的荒漠生态系统 受到了巨大威胁。荒漠生态系统生物多样性单 一,结构简单,生境破碎化严重,导致荒漠化程度 进一步加剧(Peng et al., 2022)。短命植物作为荒 漠区初夏的主要植被类群,对控制土壤荒漠化扩 张,维持生态系统稳定有着重要作用。据统计,古 尔班通古特沙漠中短命植物种类数量占该地植物 总数的37.1%,春季绿色产量占群落产量的60% 以上(张立运和陈昌笃,2002)。因此,探究短命植 物光合生理生态特性,对荒漠生态环境植被的保 护与恢复具有重要意义。

短命植物是一类利用雪水或春季雨水于每年 3—5月迅速完成生活周期,具有特殊生态型的草 本植物群体(毛祖美和张佃民,1994),在我国新疆 和东北等地多有分布(杨公甫和赖晓辉,2020)。 常年来短命植物为适应恶劣的荒漠环境,逐渐缩 短生命周期,其解剖结构和生理特性也进化出了 独特的适应方式——高光效性(毛美祖,1992;司 雯等,2020)。有研究者表示,短命植物虽属于C3 植物,但叶片具有与C4 植物类似的维管束鞘结 构,光合速率较其他植物高,且叶绿体富含电子传 递成分和光合酶(John et al., 1983;刘彭, 2007;齐 鲁壮,2007)。另外,Recchia等(2017)表示短命植 物有着较高的电子传递速率 (electron transport rate, ETR)和半饱和光子通量密度;在胁迫环境 下,高的 PsbS 蛋白含量和非光化学淬灭机制(nonphotochemical quenching, NPQ)能够很好地保护光 合系统 (Correa-galvis et al., 2016; Son et al., 2020);高光环境下光系统内天线(CP47)可调节 其能量分配,避免光系统损伤(Wu et al., 2020)。 以上研究对短命植物的光合适应性有了很好的解 释,但相对其他非短命植物而言,短命植物光合作 用方面的研究依然很少,并且不同植物对不同环 境条件的光合适应机制存在差异,卷果涩芥 (Malcolmia scorpioides) 和硬萼软紫草(Arnebia decumbens)作为莫索湾地区的优势短命植物,其对 光照和温度的光合特性和光合适应机制尚不清 楚。因此,本文可概括其光合特性,拓宽人们对短 命植物光合适应机制的认识,为保护和利用短命 植物资源,恢复荒漠植被提供关键信息。

本研究以莫索湾地区 2 种优势短命植物卷果 涩芥和硬萼软紫草为研究对象,利用叶绿素荧光 技术分别对低光处理下不同温度间及恒定常温和 胁迫高温下不同光照间的叶绿素荧光参数进行测 定,拟探讨:(1)莫索湾地区 2 种优势短命植物在 不同温度与光照下的光合适应机制;(2)2种短命 植物光系统对光照与温度的敏感程度;(3)胁迫条 件下2种短命植物的光合效率和能量分配规律, 明确热耗散和循环电子传递流是否能有效保护光 合系统免受温度和光照的伤害。旨在为荒漠环境 植被恢复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于新疆维吾尔自治区古尔班通古特 沙漠南缘(86°03'36" E.45°18'00" N.海拔 364~ 359 m)的莫索湾研究站。夏季干旱少雨,冬季寒 冷少雪,年降水量为115 mm,年潜在蒸发量为 1 942 mm, 年平均气温为 4~6 ℃, 4—5 月的平均 气温为 27 ℃,极端温度可达 36 ℃,昼夜温差极 大,年平均日照时间为3100~3200h(王永兵和 李亚萍,2020),光热资源丰富,属于典型的干旱或 半干旱大陆性气候:土壤类型以风沙土和灰漠土 为主: 主要分布物种有核核 (Haloxylon ammodendron)、沙拐枣(Calligonum mongolicum)等 木本植物及卷果涩芥(Malcolmia scorpioides)、硬萼 软紫草(Arnebia decumbens)和牻牛儿苗(Erodium stephanianum)等草本短命植物。其中卷果涩芥和 硬萼软紫草经过前期野外物种调查发现分别占该 地区短命植物总数的56.5%与16.6%,是该区典型 的优势短命植物。

1.2 试验材料和设计

于 2021 年 5 月 9 日、5 月 11 日和 5 月 13 日的 清晨,在莫索湾沙漠研究站附近随机选择长势良 好且叶片完整的卷果涩芥和硬萼软紫草植株,挖 取植株及距植株根部 5 cm 以内的所有根际土壤, 一并放入铺有湿润滤纸的黑色塑料袋中,并用隔 热箱带回实验室,其后将待测植株和湿润滤纸分 装到适宜器皿中,放入设置好相应温度与光照强 度的光照培养箱中进行试验处理。

采样植株用于 3 组试验,分别为温度处理组、 常温光照处理组和高温光照处理组。第一组(温 度处理组):光照强度设置为恒定的 80 μ mol・ m⁻²・s⁻¹,温度分别为 25、30、40、50、60 ℃;第二组 (常温光照处理组):温度设置为恒定的 25 ℃,光 照强度分别为 80、160、240、320、400 μ mol・m⁻²・ s⁻¹;第三组(高温光照处理组):将第一组试验中测 定得到的数据进行初步整理分析,得到2种短命 植物受温度胁迫的温度点(50℃),将此温度点作 为第三组试验的恒定高温,光强梯度与第二组的 设定保持一致。其上每一组的每一梯度均处理 1h,且每一梯度均重复3次。

1.3 光系统 Ⅱ (PS Ⅱ) 和光系统 I(PS I) 量子产率 的测定

植株经温度、光照处理后,选择完全伸展且成 熟、健康的叶片,夹上暗适应专用夹,暗适应 20 min,使用德国 Walz 公司的脉冲调制双通道叶 绿素荧光仪(Dual-PAM-100),参照 Dual-PAM-100 使用说明及 Kramer 等(2004)的方法,测定相关的 叶绿素荧光参数。先设定参数,点击 ML,打开测 量光,记录暗适应后的初始荧光(F_a),之后打开饱 和脉冲光(10 000 µmol·m⁻²·s⁻¹)持续 600 ms 测 定暗适应后的最大荧光(F_m),打开光化光,并在光 化光开始后每隔 20 s 给予一个持续时间为 300 ms 的饱和脉冲光,以确定光化光下最大荧光信号 $(F_{m'})$ 和最大 P700 信号 $(P_{m'})$ 。 P_{m} 与 $P_{m'}$ 的测定 方法相似,但需用远红光代替光化光,等待光系统 达到动态平衡时,关闭光化光。根据以上参数使 用计算机自动计算光系统 Ⅱ(PS Ⅱ)与光系统 I (PSI)的量子产量及 PS Ⅱ最大光化学效率(F/ F_m),公式如下。

PS Ⅱ的最大光合效率 *F_v*/*F_m* = (*F_m*-*F_o*)/*F_m*; PS Ⅱ 的 实 际 光 合 效 率 *Y*(Ⅱ) = (*F_m*' - *F_s*)/*F_m*';

PS II 非调节性能量耗散的量子产量 $Y(NO) = F_s/F_m$;

PS Ⅱ调节性能量耗散的量子产量 *Y*(NPQ)= 1-*Y*(Ⅱ)-*Y*(NO);

Y(|| |) + Y(NPQ) + Y(NO) = 1;

PS I 的实际光合效率 $Y(I) = (P_m' - P)/P_m;$

PS I 供体侧限制引起的非光化学能量耗散的 量子产量 $Y(ND) = P / P_m$;

PS I 受体侧限制引起的非光化学能量耗散的量 子产量 $Y(NA) = (P_m - P_m')/P_m;$

Y(I) + Y(NA) + Y(ND) = 1;

PS I 环式电子传递量子产量 Y(CEF) = Y(I) - Y(Ⅱ);

PSI环式电子传递量子产量 Y(CEF) 与 PS II 实际光合效率 Y(II) 比率 [Y(CEF)/Y(II)],常 用于评价环式电子传递速率的高低。

1.4 PS Ⅱ的相对电子传递速率的测定

叶绿素荧光参数测定完成后,更换 Light Curve 模式进行 PS II 相对电子传递速率的测定,设定 10 个光合有效辐射(photosynthetic active radiation, PAR)梯度,分别为 29、37、55、113、191、233、349、 520、778、1 197 μmol · m⁻² · s⁻¹,每个梯度持续 30 s,饱和脉冲光设为 10 000 μmol · m⁻² · s⁻¹,照射 300 ms,5 min 后得到快速光响应曲线,保存图像, 记录数据,并通过计算机自动计算 PS II 的相对电 子传递速率 [*rETR*(II)]。计算公式为 *rETR*(II) = *PAR*× Y(II)× 0.84× 0.5。

1.5 数据处理

用 Microsoft Excel 2019 软件整理数据,用 SPSS 26.0 软件进行数据的单因素方差分析(oneway ANOVA), LSD 法进行多重比较,差异显著性 为P<0.05,用 Origin 2018 软件制图。

2 结果与分析

2.1 不同光照与温度对 2 种短命植物 PS II 最大光 合效率 (F_v/F_m) 的影响

由图 1 可知,2 种短命植物 F_v/F_m 受温度影响 较大。在 80 µmol · m⁻² · s⁻¹的光强下,25~30 ℃的 温度间, F_v/F_m 均大于 0.8;但当温度超过 40 ℃时, F_v/F_m 显著下降,50 ℃时卷果涩芥和硬萼软紫草分 别下降了 30.9%和 66.26%, 是 F_v/F_m 下降率最高 的温度点(图 1: A),为 2 种短命植物的温度敏 感点。

相同光照范围内(80~400 μ mol·m⁻²·s⁻¹), 恒定常温(25 °C)下,2 种短命植物 F_v/F_m 对光照 变化不敏感,均大于 0.8(图 1:B);恒定高温(50 °C)下,随着光照强度的增加 2 种短命植物 F_v/F_m 显著下降,且当光强超过 240 μ mol·m⁻²·s⁻¹时,卷 果涩芥 F_v/F_m 趋于 0(图 1:C)。以上结果表明相 同光照范围内,处于常温的植株不会伴随光照强 度的增加而受到影响;但高温下,植株会受到温度 与光照的协同作用,加速 F_v/F_m 的下降。

2.2 不同光照和温度对 2 种短命植物 PS Ⅱ 激发能 分配的影响

在温度持续增加的处理下,2种短命植物的 Y(II)逐渐降低,Y(NO)增加,即用于光化学反应 的能量递减(图 2:A,G);而 2种短命植物的 Y(NPQ)呈2种不同趋势(图 2:D),硬萼软紫草 Y(NPQ)在 25~40 ℃时上升,其后显著下降,卷果 涩芥 Y(NPQ)随温度上升而持续上升。表明当温 度超过 40 ℃时硬萼软紫草调节性热耗散的量子 产量下降,光保护能力降低,而卷果涩芥持续上 升。进一步观察在恒定高温下 80~400 µmol・ m⁻²·s⁻¹的光照范围内卷果涩芥 Y(NPQ)可发现, 此时卷果涩芥的 Y(NPQ)从图 2:D 中的增加转变 为下降,且 2 种短命植物的 Y(NO)均增加(图 2: F,I),Y(II)降低(图 2:C)。表明光照和高温产生 了协同作用,促使 2 种短命植物光合效率进一步 下降,并且卷果涩芥的热耗散保护能力也在光强 增加的情况下逐渐下降。另外将 2 种短命植物 Y(II)和 Y(NPQ)的下降速率进行比较可发现, 硬萼软紫草的光合效率下降速率比卷果涩芥快, 说明卷果涩芥的光保护能力较硬萼软紫草强。

常温(25 ℃)下,2 种短命植物 Y(I)随光照 强度的增加而增加(图 2:B),Y(NPQ)和 Y(NO)总体趋于平稳(图 2:E,H),表明常温下,80~400 µmol·m⁻²·s⁻¹内的光照强度增加促进了 2 种短命 植物的光化学反应;然而,高温下,光照强度的增 加会增加 2 种短命植物的胁迫程度,Y(I)会进一 步下降(图 2:C),Y(NO)增加(图 2:I)。表明 2 种 短命植物对温度较光照敏感,且进一步证实了高 温胁迫下光照强度的增加会加剧光合速率的 下降。

2.3 不同光照、温度对 2 种短命植物 PS I 激发能分配的影响

PSI能量分配与 PS II 能量分配规律相似,受 温度影响较大。2种短命植物 Y(I) 随着温度升高 呈先上升后下降趋势,在 25~30 °C下,卷果涩芥和 硬萼软紫草 Y(I) 逐渐上升,分别在 40 °C 和 30 °C 时达到最高,其后显著下降,且 Y(NA) 显著增加 (图 3:A,G),表明适宜温度内温度的增加提高了 2种短命植物 PSI的光合效率,但当温度超过一 定值时(卷果涩芥:40 °C,硬萼软紫草:30 °C), PSI光合效率下降。

常温下,随着光照强度的增加2种短命植物的 Y(I)逐渐增加,Y(ND)减少,Y(NA)一直保持较小 数值(图 3:B,E,H),卷果涩芥和硬萼软紫草在 400 μ mol·m⁻²·s⁻¹光强下的Y(I)相较80 μ mol· m⁻²·s⁻¹下分别增加了41.5%和34%,表明常温下, 光照强度的增加提高了2种短命植物的PSI光合 效率;进一步观察,高温下,随着光照强度的增加



温度处理组:恒定光照为 80 µmol·m⁻²·s⁻¹;常温光照处理组:恒定常温为 25 ℃;高温光照处理组:恒定高温为 50 ℃。下同。 Temperature treatment group: Constant light is 80 µmol·m⁻²·s⁻¹; Normal temperature light treatment group: Constant normal temperature is 25 ℃; High temperature light treatment group: Constant high temperature is 50 ℃. The same below.

图 1 不同温度和光照对 2 种短命植物 PS Ⅱ 最大光化学效率(F₁/F₁)的影响

Fig. 1 Effects of different temperatures and lights on PS II maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of two ephemeral plants

Y(I)进一步下降, Y(NA) 增加(图 3:C,I), 说明 2 种短命植物的 PS I 与 PS Ⅱ 相同, 高温下光照强度的增加会加大 PS I 光合效率的下降程度。

2.4 不同光照和温度对 2 种短命植物 PS I 环式电子传递流的影响

由图4:A可知,2种短命植物环式电子传递量 子产量与PS Ⅱ 实际量子产量的比值 [Y(CEF)/ *Y*(Ⅱ)]随温度升高而升高。当温度达 50 ℃时,卷 果涩芥和硬萼软紫草 Y(CEF)/Y(Ⅱ)分别升高至 1.16 和 1.40,表明 PS I 环式电子传递速率随温度上 升被逐渐提高;60 ℃时,2 种短命植物 Y(CEF)/Y (Ⅱ)出现异常(图 4:A)。常温下 2 种短命植物的 Y(CEF)/Y(Ⅱ)曲线在 80~400 µmol·m⁻²·s⁻¹的光 照范围内波动微小,随光照强度的增加而缓慢下降 (图4:B),表明此范围内光照强度的增加促进了 PS Ⅱ实际光合效率和线性电子传递速率的增加。 进一步观察可知,在高温 50 ℃下, Y(CEF) / Y(Ⅱ) 随光照强度的增加而增加,当光强增加到 320 μmol · m⁻² · s⁻¹和 400 μmol · m⁻² · s⁻¹时,卷果涩芥 和硬萼软紫草的 Y(CEF)/Y(Ⅱ)相继出现异常(图 4:C),说明在恒定高温(50 ℃)下,光照强度的增强 可促进环式电子传递速率升高,但当光强增加到一 定阈值时,光照与高温会产生协同作用,使环式电 子传递流速率下降直至消失(图4:C)。

2.5 不同光照和温度对 2 种短命植物 PS Ⅱ 的相对 电子传递速率 [*rETR*(Ⅱ)]的影响

温度与光照对 2 种短命植物 PS II 相对电子 传递速率 [*rETR*(II)]的影响与对光合效率的影 响相似,*rETR*(II)随着温度增高而下降,温度上升 至 60 ℃时,2 种短命植物 *rETR*(II)下降至 0(图 5:A),说明温度升高使 2 种短命植物的电子传递 速率降低,60 ℃时,下降至 0。进一步比较常温和 高温下光照强度的变化对 *rETR*(II)的影响,常温 下 2 种短命植物 *rETR*(II)随着光照强度增加而 增加(图 5:B),但高温下,*rETR*(II)随光照强度的 增加而下降,且当光照升至 320 µmol·m⁻²·s⁻¹时, 卷果涩芥 *rETR*(II)降为 0(图 5:C),说明常温下 光照强度的增加可提高 2 种短命植物的相对电子 传递速率,而高温下光强的增加使 PS II 电子传递 受阻,相对电子传递速率下降,且植株受严重胁迫 时降至 0。

3 讨论

3.1 不同温度和光照下 2 种短命植物的光抑制情况

高温导致植物光抑制,而光照与高温的协同 作用会加剧光抑制,造成光系统不可逆损伤(张强 皓等,2020)。*F_w/F_m*是衡量植物光抑制的典型指 标,可以反映植物潜在的最大光能转换效率(刘丽



图 2 不同温度和光照对 2 种短命植物 PS II 能量分配的影响 Fig. 2 Effects of different temperatures and lights on PS II energy distribution of two ephemeral plants

娟和高辉,2018),值常处于 0.8~0.85 之间,在受 环境胁迫时会显著降低(唐钢梁等,2013;武洪敏 等,2021)。在本研究中,光照强度的增加未引起 F_v/F_m 的变化, $Y(\Pi)$ 和 Y(I)随着光照强度的增加 而增加,说明该光照强度为 2 种短命植物的适宜 光照条件,可利于电子传递速率和光合活性的提 升。 $Y(\Pi)$ 和 Y(I)是 PS Ⅱ和 PS I 的实际原初光 能捕获效率,可作为植物光合电子传递速率快慢 的相对指标(董益等,2021),这可在本研究中 $rETR(\Pi)$ 的变化趋势得到充分证实。在温度处理 中,高温使 F_v/F_m 、Y(I)和 $Y(\Pi)$ 显著降低,植物叶 片光化学反应受到抑制,且抑制程度在光照和高 温的协同作用下逐渐加大,这与在高温环境下 PS Ⅱ和 PS I 损伤指标 Y(NO)和 Y(NA)显著升高结 果一致(Kim et al., 2005;Lu et al., 2017)。

PS II 的损伤主要由 Y(NPQ)的下降引起。 Y(NPQ)是 PS II 调节性能量耗散的量子产量,可 以反映 PS II 通过调节性非光化学淬灭机制耗散 的热量比例及植物耗散过剩光能的能力,即光保 护能力(张翼飞等,2013)。在 25~40 ℃间,2 种 短命植物的 Y(NPQ)均维持在较高水平,Y(II)和 rETR(II)也未受温度变化影响,说明 2 种短



图 3 不同温度和光照对 2 种短命植物 PS I 能量分配的影响 Fig. 3 Effects of different temperatures and lights on PS I energy distribution of two ephemeral plants

命植物的光合活性在热耗散机制的保护下均较高,且光合系统未受损伤。但温度超过40℃及50℃时,光照强度的增加使Y(NPQ)下降,Y(NO)增加,植物光保护能力下降,PSⅡ超复合物受损程度加大,光合活性急速降低。这与陈梅和唐运来(2013)对苋菜的研究结果一致,该研究表示高温导致苋菜光合活性下降,造成光合系统损伤,其主要原因可能是高温导致植物光系统捕光天线和反应中心结构发生改变或分离,引起能量传递受阻。董连清等(2014)曾对野生型拟南芥、PsbS缺失的突变体 npq4 以及 PsbS 过表达的L17 进行 NPQ 的测定发现,高光条件下植物激发

能的淬灭与 PsbS 含量呈正相关,高 PsbS 含量, 可提高电子传递速率,降低光破坏,维持 PS II活 性(Dong et al., 2015)。而 NPQ 的激活依赖于植 物类囊体腔酸化产生的质子梯度(ΔpH),此梯度 可诱导光保护蛋白 PsbS 的激活和叶黄素循环产 物玉米黄质的产生,这对Y(NPQ)的提高起着重 要作用(陈玮,2003;Leuenberger et al., 2017;Son et al., 2020)。因此,推测本研究中 Y(NPQ)下 降的原因可能是试验处理中温度过高造成了 PsbS 的降解或叶黄素循环关键酶 VDE(紫黄质 脱环氧化酶)的失活。另外,观察光照与温度对 PS I 的影响可发现,PS I 的活性变化和能量分配



图 4 不同温度和光照对 2 种短命植物环式电子流 [Y(CEF)/Y(II)]的影响 Fig. 4 Effects of different temperatures and lights on ring electron flow [Y(CEF)/Y(II)] of two ephemeral plants

规律与 PS Ⅱ 相似。但 PS I 的损伤主要由 Y (NA)升高所致。高温胁迫下,Y(I)降低,PS I 光 合活性受到抑制,而此时 Y(ND)一直维持在较低 水平,Y(NA)明显升高,说明 PS I 供体端未受光 损伤,而受体端结构可能因为激发压的过度积累 而受损。Zhao 等(2022)曾表示 Y(NA)的升高原 因除供体端和受体端的结构改变或受损以外,还 可能受 Calvin-Benson 循环和循环关键酶活性的 影响(袁世力等,2018)。这与 PS Ⅱ 中Y(NPQ) 下降原因相似,但高温下短命植物各循环关键酶 活性变化情况还需进一步研究。

3.2 高温下 2 种短命植物 PS I 环式电子传递流被 高度激活

环式电子传递流是高等植物正常生长必需的 光保护机制之一,可参与 ATP 的合成,降低 PS II 和 PS I 的光抑制(Campbell et al., 1998)。在本研 究中,温度上升初期环式电子传递流被逐渐激活, 对光合系统产生了良好的保护作用,Y(II)和Y(I)被维持在较高水平。Rumeau 等(2007)研究表明, 环式电子传递流的激活可稳定放氧复合体的结 构,缓解 PS I 电子受体的过度还原。然而,在温度 上升后期和高温下光照强度逐渐增加时,Y(II)和 Y(I)逐渐下降,环式电子传递速率的增加也无法 保证 PS II 和 PS I 的高光合活性,这与 Y(NPQ)的 下降有关。研究表明,在胁迫环境下,环式电子传 递流可通过电子从 PS I 传递至 PQ 处建立高的类 囊体膜质子梯度(ΔpH),而这一梯度可促进调节 性能量耗散,提高 Y(NPQ),保护 PS II、PS I 免受 伤害(Munekage et al., 2002;肖飞等, 2017),并诱 导更多 ATP 的合成,便于光损伤的 PS Ⅱ 亚单位修 复(Deng et al., 2014)。但在本研究中,温度上升 后期环式电子传递流的激活并未引起 Y(NPQ)的 上升,因此结合讨论 3.1 中提到的 PS Ⅱ 损伤原因, 推测 2 种短命植物光合活性下降主要原因为调节 性热耗散保护能力不足。另外,当温度达到 60 ℃ 和 50 ℃及光照达到 320 μ mol · m⁻² · s⁻¹时, $Y(\Pi)$ 趋于 0, $Y(CEF) / Y(\Pi)$ 出现异常,说明可能是试 验处理中温度过高,植株已死亡。

4 结论

综上所述,80~400 μmol・m⁻²・s⁻¹为2种短命 植物的适宜光照范围,卷果涩芥和硬萼软紫草的 适宜温度范围分别为25~40℃与25~30℃,当温 度超过此范围后2种短命植物的光合效率与电子 传递速率快速下降,发生明显的光抑制,并在50℃ 高温环境下,PS Ⅱ和PSI受到严重损伤,且热耗 散和环式电子传递流无法有效保护光合系统,其 主要原因是调节性热耗散保护能力不足及PSI受 体端激发压积累。在野外环境中,虽然短命植物 常受正午短时间内高温强光的胁迫,但植株依然 能正常存活,这可能与植物的光修复有关,因此, 可在高温强光下对短命植物光损伤的核心原因, 如 VDE 活性和 PsbS 降解等,以及光修复机制等方 面进行进一步的研究,有助于更加全面了解短命 植物光合适应机理。





A. Temperature treatment group; B. Normal temperature light treatment group; C. High temperature light treatment group.

图 5 不同温度和光照对 2 种短命植物 PS II 相对电子传递速率 rETR(II)的影响

Fig. 5 Effects of different temperatures and lights on PS II relative electron transport rate rETR(II) of two ephemeral plants

参考文献:

- CAMPBELL D, HURRY V, CLARKE AK, et al., 1998. Chlorophyll fluorescence analysis of cyanobacterial photosynthesis and acclimation [J]. Microbiol Mol Biol Rev, 62(3): 667-683.
- CHEN M, TANG YL, 2013. Chlorophyll fluorescence characteristics of *Amaranthus tricolor* L. under high temperature stress [J]. Chin J Ecol, 32 (7): 1813 – 1818. [陈梅, 唐运来, 2013. 高温胁迫下苋菜的叶绿素荧 光特性 [J]. 生态学杂志, 32(7): 1813–1818.]
- CHEN W, 2003. Studies on violaxanthin de-epoxidase activity in wheat plants and its relations to the xanthophylls-cycledepending thermal dissipation under environmental stress [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University. [陈玮, 2003. 逆境条件下小麦紫黄质脱环氧化酶活性及其与叶 黄素循环热耗散关系的研究 [D]. 泰安:山东农业 大学.]
- CORREA-GALVIS V, POSCHMANN G, MELZER M, et al., 2016. PsbS interactions involved in the activation of energy dissipation in *Arabidopsis* [J]. Nat Plants, 2(2): 15225.
- DENG CN, PAN XL, WANG SZ, et al., 2014. Cu²⁺ inhibits photosystem II activities but enhances photosystem I quantum yield of *Microcystis aeruginosa* [J]. Biol Trace Elem Res, 160(2): 268-275.
- DONG Y, CHEN JW, XIE SQ, et al., 2021. Adaptation of *Pinellia ternate* photoreaction system to diurnal changes of light and temperature [J]. Guihaia, 41(9): 1486-1496. [董益, 陈 军文, 谢世清, 等, 2021. 半夏光系统对光照和温度日变化 的适应 [J]. 广西植物, 41(9): 1486-1496.]
- DONG LQ, 2014. Study on the regulating function of PsbS on the dynamic lattice structure of photosystem II supramolecular complex [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. [董连清, 2014. PsbS 对光系统II超分子复合物 动态晶格结构的调节功能研究 [D]. 北京:中国科学院 大学.]
- DONG LQ, TU WF, LIU K, et al., 2015. The PsbS protein plays important roles in photosystem II supercomplex remodeling under elevated light conditions [J]. J Plant Physiol, 172: 33-41.
- HAILIANG Z, ZICUN Z, YI Z, et al., 2022. Melatonin reduces photoinhibition in cucumber during chilling by regulating the Calvin-Benson Cycle [J]. Sci Hortic, 299: 111007.
- JOHN WS, JOSEPH AB, JEFFREY RS, 1983. Tolerance of photosynthesis to high temperature in desert [J]. Plant Physiol, 74(84): 786–790.
- KIM JH, KIM SJ, CHO SH, et al., 2005. Photosystem I acceptor side limitation is a prerequisite for the reversible

decrease in the maximum extent of P700 oxidation after short-term chilling in the light in four plant species with different chilling sensitivities [J]. Phy Plantarum, 123(1): 100-107.

- KRAMER DM, JOHNSON G, KIIRATS O, et al., 2004. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes [J]. Photosynth Res, 79(2): 209-218.
- LEUENBERGER M, MORRIS JM, CHAN AM, et al., 2017. Dissecting and modeling zeaxanthin- and lutein-dependent nonphotochemical quenching in *Arabidopsis thaliana* [J]. Proc Natl Acad Sci, 114(33); E7009–E7017.
- LIU LJ, GAO H, 2018. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Ophiopogon japonicus* (L.F.) ker-gawl under different shade conditions [J]. Biotechnol Bull, 34(6): 96-101. [刘丽娟, 高辉, 2018. 不同遮阴条 件下麦冬光合和叶绿素荧光特性研究 [J]. 生物技术通 报, 34(6): 96-101.]
- LIU P, 2007. Comparative studies on dissection structure and localization of key photosynthetic enzyme among two ephemeral plants, C3 and C4 plant [D]. Urumqi: Xinjiang University. [刘彭, 2007. 两种短命植物与典型的 C3 和 C4 植物在结构及光合关键酶定位方面的比较研究 [D]. 乌 鲁木齐: 新疆大学.]
- LU T, MENG Z, ZHANG G, et al., 2017. Sub-high temperature and high light intensity induced irreversible inhibition on photosynthesis system of tomato plant (*Solanum lycopersicum* L.) [J]. Front Plant Sci, 8: 365.
- MAO ZM, 1992. Floristic characteristics of spring ephemeral [J]. Arid Zone Res, 9(1): 11-12. [毛祖美, 1992. 早春 短命植物区系特点 [J]. 干旱区研究, 9(1): 11-12.]
- MAO ZM, ZHANG DM, 1994. The conspectus of ephemeral flora in northern Xinjiang [J]. Arid Zone Res, 11(3): 1-26. [毛祖美,张佃民, 1994. 新疆北部早春短命植物区系 纲要 [J]. 干旱区研究, 11(3): 1-26.]
- MUNEKAGE Y, HOJO M, MEURER J, et al., 2002. PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in Arabidopsis [J]. Cell, 110(3): 361-371.
- PENG MW, HE H, WANG ZK, et al., 2022. Responses and comprehensive evaluation of growth characteristics of ephemeral plants in the desert-oasis ecotone to soil types [J]. J Environ Manage, 316: 115288.
- QI LZ, 2007. Comparative studies on photosynthesis of two desert ephemeral plants *Eremurus inderiensis* (M. Bieb) Regel and *E. anisopterus* (Kar. et Kir) Regel [D]. Shihezi: Shihezi University. [齐鲁壮, 2007. 沙生短命植物粗柄独 尾草和异翅独尾草光合特性的比较 [D]. 石河子: 石河 子大学.]
- RECCHIA I, SPARLA FS, PUPILLO P, 2017. Photosynthetic properties of spring geophytes assessed by chlorophyll fluorescence analysis [J]. Plant Physiol Biochem, 118: 510-518.
- RUMEAU D, PELTIER G, COURNAC L, 2007. Chlororespiration and cyclic electron flow around PS I during photosynthesis and plant stress response [J]. Plant Cell Environ, 30(9): 1041–1051.
- SI W, ZHUANG DL, ZHANG YW, et al., 2020. Ecological adaptability of ephemeral plants and evolutionary significance [J]. Guangdong Sericult, 54(10):13-17.[司雯,庄达淋, 张彦文,等, 2020. 短命植物的生态适应性及其进化意义 [J]. 广东蚕业, 54(10):13-17.]
- SON MJ, PINNOLA A, SCHLAU-COHEN GS, 2020. Zeaxanthin independence of photophysics in light-harvesting complex II in a membrane environment [J]. BBA-Bioenergetics, 1861 (5-6): 148115.
- TANG GL, LI XY, LIN LS, et al., 2013. Effects of short-term phloem girdling on physiology in two desert plants in the southern edge of the Taklimakan Desert [J]. Chin J Plant Ecol, 37(12): 1101-1113. [唐钢梁,李向义,林丽莎, 等, 2013. 短期环割对塔克拉玛干沙漠南缘两种荒漠植物 的生理影响 [J]. 植物生态学报, 37(12): 1101-1113.]
- WANG YB, LI YP, 2020. Soil particle size differentiation of *Haloxylon ammodendron* sand-break forest in southern margin of Gurbantunggut Desert [J]. Bull Soil Water Conserv, 40(3): 75-80. [王永兵, 李亚萍, 2020. 古尔班通古特沙 漠南缘梭梭固沙林土壤粒度的分异规律 [J]. 水土保持 通报, 40(3): 75-80.]
- WU HM, SHUANG SP, ZHANG JY, et al., 2021. Photodamage to photosystem in a typically shade-tolerant species *Panax notoginseng* exposed to a sudden increase in light intensity [J]. Chin J Plant Ecol, 45(4): 404 – 419. [武洪敏, 双升普, 张金燕, 等, 2021. 短期生长环境 光强骤增导致典型阴生植物三七光系统受损的机制 [J]. 植物生态学报, 45(4): 404–419.]
- WU LS, ZHANG L, TU W, et al., 2020. Photosynthetic inner antenna CP47 plays important roles in ephemeral plants in adapting to high light stress [J]. J Plant Physiol,

251: 153189.

- XIAO F, YANG YL, WANG YT, et al., 2017. Effects of low temperature on PS I and PS II photoinhibition in cotton leaf at boll stage [J]. Acta Agron Sin, 43(9): 1401–1409. [肖飞, 杨延龙, 王娅婷, 等, 2017. 棉花花铃期低温对叶片 PS I 和 PS II光抑制的影响 [J]. 作物学报, 43(9): 1401–1409.]
- YANG GP, LAI XH, 2020. Research progress on cold resistance of spring ephemeral [J]. Mod Agric Sci Technol, 13(2):167-168. [杨公甫, 赖晓辉, 2020. 早春短命植物 抗寒性研究进展 [J]. 现代农业科技, 13(2):167-168.]
- YUAN SL, LIU XC, FAN NN, et al., 2018. Effects of magnesium on growth and photosynthetic system of alfalfa (*Medicago sativa* L.) under aluminum stress [J]. Chin J Grassl, 40(5): 29-35. [袁世力,刘星辰,樊娜娜,等, 2018. 镁对铝胁迫紫花苜蓿幼苗生长和光合系统的影响 [J]. 中国草地学报, 40(5): 29-35.]
- ZHANG LY, CHEN CD, 2002. On the general characteristics of plant diversity of Gurbantunggut Sandy Desert [J]. Acta Ecol Sin, 22 (11): 1923 – 1932. [张立运,陈昌笃, 2002. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点 [J]. 生态学报, 22(11): 1923–1932.]
- ZHANG QH, ZHANG JY, CUN Z, et al., 2020. Effect of light and temperature on photosystem activitivies of *Panax notoginseng* [J]. Plant Physiol J, 56(5): 1064-1072. [张 强皓,张金燕,寸竹,等, 2020. 光强和高温对三七光系 统活性的影响 [J]. 植物生理学报, 56(5): 1064-1072.]
- ZHANG YF, YU S, LI CF, et al., 2013. Response characteristics of plant growth and leaf photochemical activity of sugar beet seedlings to different nitrogen application levels [J]. J Nucl Agric Sin, 27(9): 1391-1400. [张翼飞, 于 崧, 李彩凤, 等, 2013. 甜菜幼苗生长及叶片光化学活性 对氮素的响应特征 [J]. 核农学报, 27(9): 1391-1400.]
- ZHENG LP, 2009. Low carbon economy: the inevitable choice of scientific development [J]. Jiangnan Forum, 8(1): 4-6. [郑立平, 2009. 低碳经济:科学发展的必然选择 [J]. 江南论坛, 8(1): 4-6.]

(责任编辑 周翠鸣)

9 期

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1622-1635

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202205046

秦之旷, 刘娜, 周霞, 等, 2023. 中亚热带赤皮青冈天然种群表型多样性分析 [J]. 广西植物, 43(9): 1622-1635. QIN ZK, LIU N, ZHOU X, et al., 2023. Phenotypic diversity of *Quercus gilva* natural populations in middle subtropical China [J]. Guihaia, 43(9): 1622-1635.



http://www.guihaia-journal.com

中亚热带赤皮青冈天然种群表型多样性分析

秦之旷1,刘 娜1,周 霞1,李志辉1,曹福亮2,李 何1*

(1. 中南林业科技大学林学院,长沙 410004; 2. 南京林业大学林学院,南京 210037)

摘 要:赤皮青冈(Quercus gilva)是我国中亚热带地区极具经济价值的珍贵用材树种。为揭示其表型多样性与变异规律以及影响表型变异的关键地理气候因子,该研究以14个赤皮青冈天然种群115个单株为材料,对其15个树体和叶片性状进行测量,并采用巢式方差分析、表型分化系数分析、多样性指数分析、相关性分析、主成分分析以及聚类分析等方法,探究赤皮青冈的表型变异规律及其与地理气候因子的相关性。结果表明:(1)赤皮青冈表型多样性水平较高,15个表型性状的变异系数和Shannon-Wiener指数平均值分别为35.070%和1.998,14个种群的变异系数在14.94%(洞口)~35.56%(龙山)之间、Shannon-Wiener指数在1.127(松阳)~1.980(常宁)之间。(2)15个表型性状在种群间和种群内均存在极显著差异(P<0.01),种群平均表型分化系数为41.491%,表型变异主要来源于种群内。(3)相关性分析发现,赤皮青冈部分性状间存在显著或极显著相关性,表型性状与地理因子间相关性不明显,降水是影响赤皮青冈表型性状的主要气候因子。(4)主成分分析发现,基于11个表型可提炼出4个主成分,累计贡献率为82.961%。(5)根据聚类分析可将14个种群分为三类,分别为小叶片小叶柄类、大叶片大叶柄类和中叶片小叶柄类,种群的聚类结果与其地理位置间无明显相关性。该研究结果为赤皮青冈种质资源的保护和利用提供了科学依据,为其良种选育奠定了重要基础。**关键词:**赤皮青冈,珍贵树种,种质资源,表型性状,变异规律

中图分类号: Q948.12 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2023) 09-1622-14

Phenotypic diversity of *Quercus gilva* natural populations in middle subtropical China

QIN Zhikuang¹, LIU Na¹, ZHOU Xia¹, LI Zhihui¹, CAO Fuliang², LI He^{1*}

(1. College of Forestry, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China;
 2. College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: *Quercus gilva* is a precious timber tree species in middle subtropical China. In order to investigate the phenotypic diversity, phenotypic variation pattern and the major geographic and climatic factors influencing phenotypic variation of *Q. gilva* populations, 15 growth and leaf traits of 115 individuals from 14 natural populations were measured,

收稿日期: 2022-09-15

基金项目:国家自然科学基金(32201589);湖南省自然科学基金(2021JJ41069);湖南省林业科技创新资金项目(XLKY202218); 福建省公益类科研院所专项(2022R1010007)。

第一作者:秦之旷(1997-),硕士,研究方向为林木育种,(E-mail)1667830341@qq.com。

[&]quot;通信作者: 李何,博士,讲师,硕士研究生导师,研究方向为林木育种,(E-mail)lihecsuft@126.com。

and then the phenotypic diversity, variation pattern and the correlation between phenotypic variation and geographic and climatic factors were studied using nested analysis of variance, phenotypic differentiation coefficient, diversity index, correlation analysis, principal component analysis and cluster analysis. The results were as follows: (1) The average variation coefficient and the average Shannon-Wiener index of 15 phenotypic traits were 35.070% and 1.998, respectively. Variation coefficient and Shannon-Wiener index of 14 populations ranged from 14.94% (Dongkou) to 35.56% (Longshan) and from 1.127 (Songyang) to 1.980 (Changning), respectively. These results indicated that O. gilva showed a relatively high level of phenotypic diversity. (2) Significant differences in 15 phenotypic traits were found among and within populations (P < 0.01), with an average phenotypic differentiation coefficient of 41.491%. This result elucidated that the phenotypic variation within populations was greater than that among populations. (3) Correlation analysis showed that there were significant or entremely significant correlations among parts of the traits, whereas no correlation was found between phenotypic traits and geographic factors. Precipitation was the major factor that influenced the phenotypic traits of Q. gilva. (4) Principle component analysis indicated that the first four principal components explained 82.961% of total phenotypic contribution rate of *Q. gilva*. (5) Cluster analysis revealed that 14 Q. gilva populations were divided into three groups according to their different leaf and petiole size, such as small-leaved micropetiole, large-leaved macropetiole and medium-leaved micropetiole, which was not related to the geographic distribution of populations. This study provides scientific basis for the protection and utilization of O. gilva germplasm resources, and lays an important foundation for its improved variety breeding.

Key words: Quercus gilva, precious tree species, germplasm resources, phenotypic traits, variation pattern

赤皮青冈(Quercus gilva)是壳斗科青冈属常 绿乔木,其树干通直,边材呈黄褐色,心材呈暗红 褐色,纹理优美具有光泽,强韧有弹性,有独特香 味,抗虫蛀,不易腐蚀,是我国亚热带地区极具经 济价值和发展前景的珍贵用材树种之一(端木, 1995; Zaynab et al., 2018)。其树体高大,为深根 性树种,在水土保持和涵养水源方面有良好的表 现,从而具有很高的生态价值(夏蝉,2021)。赤皮 青冈在我国中亚热带地区分布较广,主要分布于 湖南、福建、浙江、江西、贵州、台湾等省(Zeng et al., 2019;欧阳泽怡等, 2021)。然而,从 20 世纪 开始,赤皮青冈天然群落受到明显的人为干扰,绝 大部分赤皮青冈天然林被过度采伐,采伐迹地用 于城乡发展、筑路修桥或人工林营造,导致大多赤 皮青冈处于散生和小群落生存状态,其种质资源 大量流失(Deng et al., 2018)。

种质资源既是遗传多样性的载体,也是种质创新和林木遗传改良的物质基础,阐明种质资源的多样性是对其合理保护和利用的前提(Bai et al., 2019)。植物表型是遗传因子和环境在长期过程中共同作用的结果,表型多样性是遗传多样性的直接体现(李洪果等,2019;郭燕等,2022)。利用植物的表型性状检测遗传多样性具有简便、快捷的特点(尚帅斌等,2015),是长期以来最基本和最直接的

方法。近年来,种质资源的表型性状分析已在闽楠 (Phoebe bournei)(Li et al., 2018;欧汉彪等,2021)、 黑杨(Populus nigra)(陈存等,2021)、板栗(Castanea mollissima)(郭燕等,2022)、茶条槭(Acer ginnala) (武艳虹等, 2018)、唐古特白刺(Nitraria tanguticum)(吉德娟等,2021)等林木上开展,通过 分析各表型性状,揭示了表型多样性和变异,挖掘 了影响表型变异的关键因子,为相关树种种质资源 的保护和利用奠定了重要基础。

目前,赤皮青冈天然种群仍处于持续减少的 状态,天然种质资源不断流失,调查与阐明天然种 质的多样性以合理制定其保护和利用策略是当前 亟待开展的重要研究。但是,关于赤皮青冈种质 资源的相关研究非常有限,仅谢健(2011)和林文 俊等(2017)对赤皮青冈天然群落进行了调查,并 且调查群落仅分布在闽清和擎天岩村,很难具有 代表性。在分子层面,虽然有基于 ISSR 分子标记 技术(朱品红,2014)和叶绿体基因组测序技术 (Sugiura et al., 2015)的赤皮青冈遗传多样性和遗 传结构的相关报道,但所调查的种群分布较集中, 不足以揭示我国赤皮青冈种质的遗传多样性;在 表型层面,仅谢健(2021)对4个种源赤皮青冈幼 林的生长性状进行了分析。树高、胸径、材积和干 型等是用材树种的重要经济性状,而叶片是植物 进行光合和蒸腾作用的重要媒介,其形态直接影响生长发育和繁殖特性,并最终影响树种的适应和进化(郭燕等,2022)。

本研究以具有代表性的、基本覆盖赤皮青冈 在大陆地区分布范围的 14 个赤皮青冈天然种群 115 个单株为材料,对其 15 个树体和叶片性状进 行测量,采用巢式方差分析、表型分化系数分析、 多样性指数分析、相关性分析、主成分分析以及聚 类分析等方法,通过分析表型多样性和变异及其 地理变化,拟探讨:(1)赤皮青冈天然种群表型多 样性水平;(2)赤皮青冈表型多样性呈现的变异规 律;(3)赤皮青冈表型变异与地理气候因子之间的 相关性。以期为赤皮青冈种质资源的收集、保护 和利用提供科学依据,为其良种选育奠定重要 基础。

1 材料与方法

1.1 材料

基于前期对赤皮青冈天然分布区内种质资源 的调查,2021年5月至2022年3月对14个赤皮 青冈天然种群共115个单株进行了调查和样本采 集,采样种群基本覆盖了我国中亚热带赤皮青冈 天然分布区,各种群的地理气候信息和样本数量 如表1所示。对样本数大于10个的种群,随机选 取10株样本,并确保样本间较大的距离;由于部 分种群样本较少或采样困难,因此对样本数小于 10株的种群,则采集种群内的所有样本。用GPS 记录各样本的经度和纬度,利用测高仪、胸径尺等 工具测量且记录树体性状。用高枝剪等工具在当 地12:00—14:00时树冠中下层的阳面,获取健康 枝条,随机采集成熟叶片(李珊等,2016),并选取 10片无病虫害的完整叶片进行集中拍照、记录。

1.2 气候数据的获取

从全球气候数据网 WorldClim (https://www. worldclim.org/)下载当前时期气候数据,共下载与 温度和降水相关的 19 个气候因子,数据精度为 2.5',版本为 2.1(Fick & Hijmans, 2017),使用 R 包 Raster 中 extract 函数提取种群所在位置的气候 数据。在 19 个气候因子中,由于一些因子间可能 存在高度相关性,因此用 prcomp 函数对种群所在 地的气候因子进行主成分分析,提取前三个主成 分中载荷大于 0.8 的气候因子,得到 5 个气候因子 (表1),用于相关性分析。

1.3 表型性状的测定

对各种质的树高、胸径、冠径等树体性状进行 测量,其中冠径为东西冠径和南北冠径的平均值, 每个性状重复测量3次,取平均值作为实测值。

计算各种质的单株材积(v),公式为 $v=0.4\pi \times \left(\frac{d1.3}{2}\right)^2 \times (h+3) \times 10^4$ (式中,d1.3为胸径,h为树高)(林昌庚,1964)。

记录树干干型情况,对这一非数值性状由3人 分别进行1~10赋值统计。根据刘雨等(2011)的 研究且结合赤皮青冈实际情况进行以下赋值:有 明显主干无分枝,树干通直记为10;有明显主干无 分枝,但树干轻微弯曲记为9;有明显主干无分枝, 但树干弯曲明显记为8;有明显主干且出现1个分 岔,但分岔和主干较为通直记为7;有明显主干和 1个分岔,树干较为弯曲记为6;有明显主干和多 个分岔,主干分枝较直记为5;有主干但第1个分 岔较早,枝下高小于1.3 m,主干分枝较直记为4; 有主干但第1个分岔较早,枝下高小于1.3 m,主 干分枝较弯曲记为3;无明显主干,但主要枝条较 直记为2;无明显主干,枝条较弯曲记为1。

使用 ImageJ 图像分析软件分析各种质的叶片 图像,测量获取叶片的叶长、叶宽、叶面积、叶柄 长、叶柄宽、叶柄面积、锯齿数等数据,重复3次, 取平均值作为实测值。通过测量值计算叶长宽 比、叶柄长宽比和叶脉间距。其中,叶脉间距计算 公式为叶脉间距=叶长/(单边叶脉数+1)(郭燕 等,2020)。

1.4 数据的处理和分析

1.4.1 巢式方差分析和多重比较 在 SPSS 26 软件 中,采用巢式设计模型对赤皮青冈的 15 个表型性 状进行巢式方差分析,其线性模型为 $Y_{ijk} = m + a_i + b_{j(i)} + e_{ijk}$ 。式中, Y_{ijk} 为第 i 个种群的第 j 个单株的 第 k 个观测值, m 为总体平均值, a_i 为第 i 个种群 的效应值, $b_{j(i)}$ 为第 i 个种群的第 j 个单株的效应 值, e_{iik} 为第 ijk 个观测值的试验误差。

1.4.2 多样性指数分析 在 Excel 软件中,通过公 式 $CV = \delta/\bar{x} \times 100\% \pi V_{sT} = \delta_t^2 / (\delta_t^2 + \delta_s^2)$ 计算各性状 的变异系数(CV)及表型分化系数(V_{sT})(葛颂等, 1988)。式中, δ_t^2 表示种群间方差, δ_s^2 表示种群内方 差。在 Past 4.09 中计算各种群表型性状的 Shannon-Wiener 多样性指数,先根据平均值(mean,

表 1 赤皮青冈 14 个种群的地理位置及主要气候因子

Table 1 Geographic locations and main climatic conditions for 14 populations of Quercus gilva

种群 Population	样本数 Sample No.	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	最冷月份 最低温 Minimum temperature of the coldest month (℃)	最湿季度 平均温 Mean temperature of the wettest quarter (℃)	最湿月份 降水量 Precipitation of the wettest month (mm)	最湿季度 降水量 Precipitation of the wettest quarter (mm)	最暖季度 降水量 Precipitation of the warmest quarter (mm)
湖南保靖 HNBJ	10	109.67°	28.88°	1.508	24.085	245	637	569
湖南凤凰 HNFH	10	109.71°	28.06°	1.896	21.026	227	595	497
湖南靖州 HNJZ	3	109.49°	26.71°	1.484	20.517	213	573	468
湖南通道 HNTD	10	109.82°	26.36°	1.916	20.693	234	630	490
湖南正板 HNZB	6	109.98°	26.52°	1.512	20.427	232	630	482
湖南插柳 HNCL	10	110.29°	26.59°	1.512	20.217	236	641	477
湖南洞口 HNDK	10	110.48°	27.14°	0.380	19.417	227	632	477
湖南安化 HNAH	6	111.32°	28.49°	0.644	20.025	215	602	490
湖南龙山 HNLS	10	109.50°	29.09°	1.596	23.625	243	641	583
湖南常宁 HNCN	10	112.52°	26.38°	2.824	22.661	216	613	425
江西婺源 JXWY	10	117.91°	29.19°	1.268	20.969	298	781	554
浙江普陀 ZJPT	10	122.39°	30.01°	4.018	18.600	164	405	392
福建周宁 FJZN	7	119.35°	27.07°	2.112	18.704	301	745	659
浙江松阳 ZJSY	3	119.19°	28.30°	1.596	23.625	243	641	583

 \bar{x})和标准差(SD, δ)将所有性状数据分成 10 级, 转换为质量性状,第一级为< \bar{x} -2 δ ,中间每级增加 0.5 δ ,直到第 10 级为 $\geq \bar{x}$ +2 δ ,再计算 Shannon-Wiener 多样性指数。

1.4.3 相关性分析、主成分分析与聚类分析 使用 SPSS 26 软件,通过 Pearson 相关系数分析法,研究 赤皮青冈各表型性状间以及性状与地理位置和气 候因子间的相关性。在R软件中,先通过 prcomp 函 数表型数据进行标准化,再进行主成分分析。基于 主成分得分系数矩阵,提取贡献率最大的第一和第 二主成分,采用平方欧式距离和组间连接法进行种 群间聚类分析。赤皮青冈天然种群受破坏较严重, 大多种群内样本数量较少,并且种群间树龄结构差 异较大,靖州和松阳种群仅由3株古树和少量次生 幼树组成,保靖、通道、正板、插柳、安化、龙山和周 宁等种群内仅存几株古树和中龄赤皮青冈,凤凰、 洞口、常宁、婺源和普陀种群为树龄较大的同龄林。 因此,在进行主成分分析、聚类分析以及表型性状 与地理和气候因子相关性分析时,剔除树高、胸径、 冠径和材积4个受树龄影响较大的表型性状,使用 其余11个表型性状进行分析。

2 结果与分析

2.1 赤皮青冈表型性状变异

赤皮青冈15个表型性状的变异系数平均值为 35.070%(表2)。其中,材积的变异系数最大(为 152.606%),变异幅度为0.05~58.72 m³。叶片长 宽比变异幅度最小(为11.868%),变异幅度为 2.540~4.534。15个表型性状的变异系数由大到 小依次为材积>胸径>冠径>树高>叶柄面积>叶面 积>叶柄长宽比>叶柄长>叶脉间距>锯齿数> 叶长>叶柄宽>叶宽>干型>叶长宽比。这说明赤 皮青冈树体性状变异更加丰富。

15个表型性状的多样性指数(H)在1.543~ 2.142之间,平均值为1.998(表2)。其中,材积的 多样性指数最低(为1.543),叶宽的多样性指数最 高(为2.142)。15个表型性状的多样性由高到低 分别为叶宽>叶脉间距>叶长>叶长宽比>锯齿数> 叶柄宽>树高>叶柄长>叶面积>叶柄长宽比>叶柄 面积>冠径>胸径>干型>材积。这说明赤皮青冈 在个体水平上存在较为丰富的表型变异。

广 西 植 物

表 2 赤皮青冈表型性状变异

43 卷

Та	uble 2 V	ariation in	phenotypic	traits of (Quercus gi	ilva	
性状 Trait	平均值 Mean	标准差 SD	极大值 Max.	极小值 Min.	极差 Range	变异系数 CV(%)	多样性指数 H
树高 Tree height (m)	19.377	6.683	40.200	7.200	33.000	34.489	2.079
胸径 DBH (cm)	66.032	45.546	238.000	11.100	226.900	68.976	1.819
材积 Volume (m ³)	5.602	8.549	58.724	0.046	58.624	152.606	1.543
干型 Trunk form	8.784	1.120	10.000	2.000	8.000	12.750	1.777
冠径 Crown diameter (m)	10.364	6.127	30.000	1.500	28.500	59.118	1.953
叶长 Leaf length (mm)	99.003	16.312	143.219	63.842	79.377	16.476	2.092
叶宽 Leaf width (mm)	29.354	4.256	38.988	18.698	20.29	14.499	2.142
叶长宽比 Leaf length/width	3.404	0.404	4.534	2.540	1.994	11.868	2.091
叶面积 Leaf area (mm ²)	1 943.373	529.767	3 352.470	969.960	2 382.51	27.260	2.058
叶柄长 Petiole length (mm)	11.789	2.805	20.817	5.156	15.661	23.793	2.067
叶柄宽 Petiole width (mm)	1.934	0.284	2.643	1.135	1.508	14.685	2.083
叶柄长宽比 Petiole length/width	6.185	1.517	12.442	3.262	9.180	24.524	2.048
叶柄面积 Petiole area (mm ²)	19.904	5.915	42.061	7.616	34.445	29.718	2.019
叶脉间距 Spacing length of veins (mm)	7.301	1.366	10.984	4.356	6.628	18.630	2.106
锯齿数 Sawtooth No.	16.937	2.821	24.200	9.400	14.800	16.656	2.089
平均值 (标准差) Mean (SD)	_	—	—	_	—	35.070 (35.309)	1.998 (0.158)

2.2 赤皮青冈表型变异来源及种群变异规律

赤皮青冈15个表型性状在种群间和种群内的 方差分析结果见表3。由表3的F检验结果可知, 无论是在种群间还是种群内15个表型性状都存 在极显著差异(P<0.01),说明赤皮青冈的树体和 叶片性状在种群间和种群内的变异都较为丰富。

由表4可知,保靖、插柳、安化、龙山、婺源、周 宁、松阳种群的树高、胸径、冠径和干型等树体指 标值都较大,其中松阳种群的树高、材积、冠径、干 型均为最大,表现为树形高大通直的特征;靖州种 群的胸径最大;凤凰、洞口、常宁、普陀种群的平均 材积相对较小,与各种群实际树龄结构相符。靖 州、常宁、普陀种群的叶长宽比较小,叶片表现为 短而宽的叶形;保靖、龙山、婺源种群的叶长宽比 较大,叶片呈细长型;插柳种群的叶长和叶面积最 大;正板赤皮青冈的叶片锯齿数最多,叶面积较 大,表现为叶片大且锯齿多的特点。

2.3 赤皮青冈种群内表型变异特征

变异系数(CV)表示种群内表型性状的变异情况,变异系数越大表明表型的离散程度越大。由表5可知,14个种群的变异系数在14.94%(洞口)~35.56%(龙山)之间,平均值为23.07%,说明

在种群水平上赤皮青冈的表型性状变异水平较高;14个种群中,仅洞口种群的15个表型性状变 异系数平均值未超过15%,说明该种群赤皮青冈 表型变异水平较低;15个表型性状中干型、叶长、 叶宽、叶长宽比、叶柄宽和锯齿数的变异系数平均 值都未超过15%,说明这6个性状较为稳定。与 表2结果一致,除干型外,树高、胸径、冠径和材积 等树体性状的变异系数平均值大于叶片性状的变 异系数平均值,说明赤皮青冈天然种质的树体性 状受树龄影响过高而表现出较高变异水平。

2.4 赤皮青冈种群内表型多样性

Shannon-Wiener 多样性指数反映不同表型性状的丰富和均匀程度,14个种群的15个表型性状的多样性指数见表6。由表6可知,Shannon-Wiener指数在1.127(松阳)~1.980(常宁)之间,14个种群的多样性指数从高到低依次为常宁>普陀>洞口>插柳>保靖>凤凰>周宁>通道>婺源>龙山>安化>正板>靖州>松阳。Shannon-Wiener多样性指数与种群内样本数量大小有一定的关系,靖州、安化、松阳等样本较少的种群表现出较低的Shannon-Wiener指数,在种质资源收集和保护工作中应重视。

表 3 赤皮青冈种群间和种群内各表型性状的方差分析

Table 3 Variance analysis of phenotypic traits in among and within Quercus gilva populations

		均方 Mean square		Ĩ	7
性状 Trait -	种群间 Among populations	种群内 Within populations	随机误差 Random error	种群间 Among populations	种群内 Within populations
树高 Tree height (m)	635.630	69.812	0.239	9.105**	292.649**
胸径 DBH (cm)	33 335.144	2 732.639	1.655	12.199**	1 650.859**
材积 Volume (m ³)	830.382	141.072	0.044	5.886**	3 227.187**
干型 Trunk form	15.564	2.264	0.362	6.687**	6.625**
冠径 Crown diameter (m)	559.364	56.247	0.071	9.945**	790.433**
叶长 Leaf length (mm)	10 925.149	1 597.245	77.681	6.840**	20.562**
叶宽 Leaf width (mm)	612.402	125.660	9.166	4.873**	13.709**
叶长宽比 Leaf length/width	6.293	1.034	0.095	6.086**	10.835**
叶面积 Leaf area (mm ²)	9 970 314.357	1 884 462.580	106 933.494	5.291**	17.623**
叶柄长 Petiole length (mm)	101.521	31.454	3.654	3.216**	8.607**
叶柄宽 Petiole width (mm)	1.931	0.203	0.046	9.485**	4.396**
叶柄长宽比 Petiole length/width	36.054	8.275	0.883	4.341**	9.375**
叶柄面积 Petiole area (mm ²)	561.206	125.471	21.011	4.458**	5.972**
叶脉间距 Spacing length of veins (mm	n) 34.330	5.985	0.696	5.716**	8.605**
锯齿数 Sawtooth No.	105.582	32.259	4.813	3.262**	6.703**

注: ** 表示在 0.01 水平上显著相关, *表示在 0.05 水平上显著相关。下同。

Note: ** means significant correlation at 0.01 level, * means significant correlation at 0.05 level. The same below.

2.5 赤皮青冈表型性状变异来源及种群间表型分化

表型分化系数(*V*_{sr})是种群间表型变异占总 表型的百分比,用于评估种群间的表型分化情况。 由表7可知,15个赤皮青冈表型性状的分化系数 在23.420%(叶柄长)~57.359%(胸径)之间。赤 皮青冈种群间表型方差分量占总表型变异的 31.682%,种群内占44.677%,表型分化系数为 41.491%,说明种群内的变异在赤皮青冈表型变异 中起主要作用。

2.6 赤皮青冈表型性状间的相关性及其与地理和 气候因子间的相关性

15个赤皮青冈表型性状间的相关性结果如表 8 所示。其中,部分性状间存在显著或极显著相关 性。树高与胸径、材积、干型、冠径、叶长宽比呈极 显著正相关性,与叶长和叶脉间距呈显著正相关, 说明较高的赤皮青冈往往具有较大的胸径、较优 良的干型和冠形,叶片也较为狭长。干型与胸径、 材积、冠径均呈极显著正相关,说明优良的干型在 一定程度上可以提高赤皮青冈的生长潜力。叶面 积与叶长宽比无明显相关性,说明不同种质的叶 长宽比表现出一定程度的稳定性。叶宽与叶柄 长、叶柄宽、叶柄面积均呈极显著正相关,叶长和 叶面积与叶柄宽和叶柄面积呈极显著正相关,说 明大的叶片通常伴随叶柄粗长的特征。叶脉间距 仅与锯齿数呈极显著负相关,说明锯齿越多叶脉 间距越小。

11 个表型性状与种群所在地的地理和气候因 子的相关性分析结果如表 9 所示。赤皮青冈表型 性状与地理气候因子间的相关性不明显。干型与 最湿月份降水量、最湿季度降水量和最暖季度降 水量呈显著正相关,叶宽与最暖季度降水量呈显 著负相关,叶柄宽与最湿月份降水量和最暖季度 降水量呈显著负相关;经度、纬度、最冷月份最低 温度和最湿季度平均温度与赤皮青冈表型性状间 无相关性。这表明降水对赤皮青冈表型性状的影 响大于温度和地理因子。

2.7 赤皮青冈表型性状的主成分分析和聚类分析

对赤皮青冈 11 个表型性状进行主成分分析, 得到 4 个特征根大于 1 的主成分,累计贡献率为 82.961%(表 10)。由表 10 可知, PC1 特征值为

表 4 14 个赤皮青冈天然种群 15 个表型性状的平均值、标准差及多重比较(平均值 ± 标准差)

Table 4 Phenotypic traits and multiple comparison of 14 Quercus gilva populations $(\bar{x} \pm s)$

								性状 Trai	t						
种群 Population	树高 Tree height (m)	胸径 DBH (cm)	材积 Volume (m ³)	干型 Trunk form	冠径 Crown diameter (m)	叶长 Leaf length (mm)	叶宽 Leaf width (mm)	叶长宽比 Leaf length/ width	中面积 Leaf area (mm ²)	叶柄长 Petiole length (mm)	叶柄宽 Petiole width (mm)	叶柄面积 Petiole area (mm ²)	叶柄 长宽比 Petiole length/ width	叶脉间距 Spacing length of veins (mm)	锯齿数 Sawtooth No.
湖南保靖 HNBJ	28.00± 3.53a	$\begin{array}{c} 100.93 \pm \\ 17.89 \mathrm{bc} \end{array}$	$\begin{array}{c} 10.33 \pm \\ 4.19 \mathrm{bc} \end{array}$	9.87± 0.24a	15.90± 3.18bc	104.73± 6.72abc	27.44± 3.18bc	3.85± 0.34a	1 961.84± 385.23bc	10.96± 3.69c	2.00± 0.24abcd	19.72± 7.75bc	5.36± 1.39cd	7.92± 1.21b	18.08± 2.39abcd
湖南凤凰 HNFH	$\substack{14.50 \pm \\ 4.14 \mathrm{e}}$	35.06± 9.43ef	$\begin{array}{c} 0.76 \pm \\ 0.50 \mathrm{de} \end{array}$	$\substack{8.71 \pm \\ 0.73 \mathrm{bcd}}$	8.40± 4.35fgh	79.34± 6.63d	24.04± 2.81c	$3.33\pm$ 0.38bcd	$^{1\ 328.89\pm}_{186.82\rm d}$	10.90± 1.19c	1.74± 0.17e	16.61± 2.61cd	6.29± 0.63bcd	$\begin{array}{c} 5.91 \pm \\ 0.52 \mathrm{d} \end{array}$	$\substack{16.52 \pm \\ 1.30 \mathrm{bcde}}$
湖南靖州 HNJZ	23.33± 7.57abc	155.67± 20.65a	20.98± 10.20a	9.10± 0.35abc	$\begin{array}{c} 14.50 \pm \\ 2.78 \mathrm{bcde} \end{array}$	$\begin{array}{c} 94.78 \pm \\ 2.34 \mathrm{bc} \end{array}$	32.95± 3.24a	$2.89 \pm 0.22 e$	$2 102.10 \pm 249.66 ab$	15.35± 5.64a	$\substack{2.12\pm\\0.06\mathrm{abc}}$	27.69± 10.22a	7.22± 2.52ab	8.13± 1.69ab	$\begin{array}{c} 15.87 \pm \\ 2.61 \mathrm{cde} \end{array}$
湖南通道 HNTD	$\begin{array}{c} 21.73 \pm \\ 7.73 \mathrm{bc} \end{array}$	$\begin{array}{c} 50.49 \pm \\ 30.61 \mathrm{def} \end{array}$	$\begin{array}{c} 3.63 \pm \\ 6.90 \mathrm{cde} \end{array}$	$\substack{8.40\pm\\0.67\mathrm{cde}}$	$\substack{8.23\pm\\6.47\mathrm{fgh}}$	$\substack{105.83 \pm \\ 15.16 \mathrm{ab}}$	31.50± 3.44ab	3.36± 0.33bcd	${}^{2}_{530.19ab}$	11.22± 2.02c	1.95± 0.19bcde	$\substack{18.03 \pm \\ 3.45 \mathrm{cd}}$	5.81± 1.16bcd	$\begin{array}{c} 7.45 \pm \\ 1.09 \mathrm{bc} \end{array}$	$\substack{16.58 \pm \\ 2.14 \mathrm{bcde}}$
湖南正板 HNZB	17.50 ± 7.4 cde	$\begin{array}{c} 85.58 \pm \\ 55.09 \mathrm{bcd} \end{array}$	$\begin{array}{c} 7.52 \pm \\ 5.89 \mathrm{bcde} \end{array}$	9.05± 0.50abc	$\begin{array}{c} 9.71 \pm \\ 5.51 \mathrm{defg} \end{array}$	105.95± 1.73ab	31.76± 2.08ab	3.32± 0.40bcd	${}^{2}_{481.34ab}$	11.32± 1.34c	2.16± 0.17ab	$\begin{array}{c} 21.26 \pm \\ 2.32 \mathrm{bc} \end{array}$	$\begin{array}{c} 5.27 \pm \\ 0.74 \mathrm{cd} \end{array}$	$\begin{array}{c} 7.43 \pm \\ 1.40 \mathrm{bc} \end{array}$	20.13± 2.57a
湖南插柳 HNCL	23.50± 6.19ab	$\substack{109.80\pm\\55.08\mathrm{b}}$	13.71± 16.79ab	9.30± 0.45abc	$\substack{14.80 \pm \\ 5.71 \mathrm{bcd}}$	112.62± 11.00a	32.33± 2.41a	3.49± 0.27abc	2 619.79± 393.10a	14.73± 3.13ab	2.22± 0.24a	27.64± 7.58a	$6.64 \pm 1.06 \mathrm{bc}$	9.17± 1.15a	$\substack{16.40 \pm \\ 1.46 \mathrm{bcde}}$
湖南洞口 HNDK	$\begin{array}{c} 12.07 \pm \\ 2.35 \mathrm{e} \end{array}$	$\begin{array}{c} 31.77 \pm \\ 4.68 \mathrm{ef} \end{array}$	$\begin{array}{c} 0.50 \pm \\ 0.20 \mathrm{e} \end{array}$	9.23± 0.51abc	5.13± 0.70gh	105.79± 14.78ab	31.55± 3.19ab	3.37± 0.41bcd	$2 227.88 \pm 526.98 ab$	12.94± 1.40abc	1.97± 0.14bcde	22.13± 3.36abc	$6.60 \pm 0.75 \mathrm{bc}$	7.10± 0.86bcd	19.14± 2.78ab
湖南安化 HNAH	$\begin{array}{c} 20.13 \pm \\ 3.63 \mathrm{bcd} \end{array}$	74.17± 34.49bcd	$\begin{array}{c} 5.18 \pm \\ 6.02 \mathrm{cde} \end{array}$	$\substack{8.47\pm\\0.57\mathrm{cde}}$	$\substack{13.38\pm\\4.50\mathrm{bcdef}}$	99.29± 15.63abc	30.16± 4.17ab	3.31± 0.41bcd	$\begin{array}{c} 1 \ 954.73 \pm \\ 512.91 \mathrm{bcd} \end{array}$	10.48± 1.52c	2.01± 0.38abcd	18.23± 4.30cd	5.37± 1.26cd	7.36± 1.13bc	$\begin{array}{c} 17.00 \pm \\ 2.82 \mathrm{bcde} \end{array}$
湖南龙山 HNLS	$\begin{array}{c} 22.05 \pm \\ 4.7 \mathrm{bc} \end{array}$	$\begin{array}{c} 51.62 \pm \\ 45.27 \mathrm{def} \end{array}$	4.36± 8.11cde	7.71± 2.28de	$\begin{array}{c} 11.28 \pm \\ 5.35 \mathrm{cdef} \end{array}$	$\begin{array}{c} 102.39 \pm \\ 16.44 \mathrm{abc} \end{array}$	$\begin{array}{c} 27.35 \pm \\ 4.22 \mathrm{bc} \end{array}$	3.75± 0.20a	$\begin{array}{c} 1 \ 779.41 \pm \\ 526.73 \mathrm{bcd} \end{array}$	10.14± 1.81c	$\begin{array}{c} 1.87 \pm \\ 0.14 \mathrm{cde} \end{array}$	16.57± 3.35cd	5.45± 1.11cd	$\begin{array}{c} 7.36 \pm \\ 0.98 \mathrm{bc} \end{array}$	$\begin{array}{c} 14.52 \pm \\ 2.34 \mathrm{e} \end{array}$
湖南常宁 HNCN	$\begin{array}{c} 15.29 \pm \\ 2.06 \mathrm{de} \end{array}$	23.43± 3.52f	0.33± 0.11e	7.96± 0.66de	4.16± 1.26h	$\begin{array}{c} 89.37 \pm \\ 10.80 \mathrm{cd} \end{array}$	29.67± 4.38ab	$\begin{array}{c} 3.03 \pm \\ 0.30 \mathrm{de} \end{array}$	$\begin{array}{c} 1 \ 817.06 \pm \\ 479.35 \mathrm{bcd} \end{array}$	13.16± 3.17abc	1.79± 0.21de	$\begin{array}{c} 20.04 \pm \\ 5.18 \mathrm{bc} \end{array}$	7.39± 1.71ab	6.13± 1.01cd	17.74± 3.87abcd
江西婺源 JXWY	$\begin{array}{c} 20.55 \pm \\ 5.36 \mathrm{bcd} \end{array}$	67.16± 9.38cde	$\begin{array}{c} 3.48 \pm \\ 1.54 \mathrm{cde} \end{array}$	9.25± 0.60abc	$\begin{array}{c} 9.45 \pm \\ 1.94 \mathrm{efg} \end{array}$	113.36± 13.62a	30.79± 3.86ab	3.69± 0.27ab	$^{2\ 086.80\pm}_{\rm 446.78b}$	$\begin{array}{c} 11.97 \pm \\ 2.05 \mathrm{bc} \end{array}$	1.93± 0.13bcde	$\begin{array}{c} 19.99 \pm \\ 4.18 \mathrm{bc} \end{array}$	6.22± 0.97bcd	7.34± 1.21bc	$\begin{array}{c} 18.30 \pm \\ 2.46 \mathrm{abc} \end{array}$
浙江普陀 ZJPT	12.67± 2.76e	30.17± 13.63f	0.57± 0.56e	7.53± 0.83e	4.90± 1.94gh	$\begin{array}{c} 89.27 \pm \\ 10.97 \mathrm{cd} \end{array}$	29.87± 4.15ab	$\begin{array}{c} 3.01 \pm \\ 0.30 \mathrm{de} \end{array}$	${}^{1}_{266.43\rm bcd}^{108.80\pm}$	10.26± 2.70c	2.13± 0.21ab	$\begin{array}{c} 19.61 \pm \\ 4.96 \mathrm{bc} \end{array}$	4.86± 1.25d	$7.84 \pm 1.45 \mathrm{b}$	$\begin{array}{c} 15.14 \pm \\ 2.40 \mathrm{cde} \end{array}$
福建周宁 FJZN	$\begin{array}{c} 20.71 \pm \\ 4.46 \mathrm{bcd} \end{array}$	$^{103.71\pm}_{37.95\mathrm{b}}$	9.17± 7.15bcd	9.73± 0.24ab	17.43± 7.02ab	$\begin{array}{c} 78.94 \pm \\ 12.93 \mathrm{d} \end{array}$	24.70± 3.85c	3.20± 0.22cde	$^{1\ 452.66\pm}_{423.59\rm cd}$	10.47± 2.60c	1.32± 0.19f	$\begin{array}{c} 13.20 \pm \\ 3.70 \mathrm{d} \end{array}$	8.20± 2.41a	$\begin{array}{c} 6.07 \pm \\ 0.99 \mathrm{cd} \end{array}$	15.06± 1.18de
浙江松阳 ZJSY	28.00± 1.73a	145.96± 23.96a	21.39± 8.54a	10.00± 0.00a	21.83± 3.55a	$\begin{array}{c} 96.65 \pm \\ 10.74 \mathrm{bc} \end{array}$	28.99± 2.86ab	3.34± 0.31bcd	$1792.28 \pm 379.35 \text{bcd}$	14.35± 1.09ab	1.96± 0.27bcde	24.43± 4.46ab	7.38± 0.92ab	$\begin{array}{c} 7.31 \pm \\ 0.98 \mathrm{bc} \end{array}$	$\begin{array}{c} 15.93 \pm \\ 5.00 \mathrm{cde} \end{array}$

注:种群间不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Note: Different letters indicate significant differences among populations at 0.05 level.

4.205,解释总变异的 38.231%, 主要包括叶长、叶 宽、叶面积(载荷的绝对值>0.8),主要表征叶片大 小;PC2 的特征值为 2.447,解释了 22.248%的总 变异,主要包括叶柄长和叶柄长宽比,与叶柄性状 相关;PC3 特征值为 1.344,主要表征干型,解释了 12.214%的总变异;PC4 特征值为 1.129,主要表征 锯齿数,解释了 10.268%的总变异。由图 1 可知, 赤皮青冈表型性状未呈现出明显的地理变异规 律,其中湖南凤凰和福建周宁种群以其较低的 PC1 得分与其他种群区分开来。

以平方欧式距离为 14 个赤皮青冈种群间的 距离,采用组间连接法进行聚类(图 2)。当平方 欧式距离为 15 时,根据 11 个表型性状可将 14 个种群分为三类(与主成分分析结果相符):第一 类为湖南凤凰和福建周宁,主要特征为叶长、叶 宽、叶面积、叶柄长、叶柄宽、叶柄面积和叶脉间 距值均最小(表4),表现为小叶片小叶柄类;第 二类为湖南靖州、浙江松阳和湖南插柳,其叶宽、 叶面积、叶柄长、叶柄宽、叶柄面积和叶脉间距的 值最大,叶长宽比值最低,说明第二类呈现出叶 片大、叶宽且叶柄粗长的特征,表现为大叶片大 叶柄类;第三类包括湖南保靖、湖南通道、湖南正 板、湖南洞口、湖南安化、湖南龙山、湖南常宁、江 西婺源和浙江普陀9个种群,属于第一类和第二 类的衔接部分,叶片形态接近第二类,叶长、叶 宽、叶面积的值普遍较大,但叶柄形态更接近第 一类,普遍较小,总体表现为中叶片小叶柄类。 通过比较种群的聚类结果和地理位置之间的关 系,发现二者关联并不显著,说明赤皮青冈表型 性状与地理因子间的相关性不明显。

表 5 14 个赤皮青冈种群的表型性状变异系数

Table 5 Variation coefficients of phenotypic traits of 14 Quercus gilva populations

%

								性状	Trait							
种群 Population	树高 Tree height	胸径 DBH	材积 Volume	干型 Trunk form	冠径 Crown diameter	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶长 宽比 Leaf length/ width	叶面积 Leaf area	叶柄长 Petiole length	叶柄宽 Petiole width	叶柄 面积 Petiole area	叶柄 长宽比 Petiole length/ width	锯齿数 Sawtooth No.	叶脉间距 Spacing length of veins	平均值 Mean
湖南保靖 HNBJ	12.60	17.73	40.59	2.39	19.99	6.42	11.64	8.91	19.64	33.65	11.93	39.30	25.88	13.19	15.31	18.61
湖南凤凰 HNFH	28.57	26.88	65.27	8.36	51.80	8.36	11.69	11.40	14.05	10.92	9.59	15.70	10.09	7.89	8.82	19.29
湖南靖州 HNJZ	32.45	13.26	48.64	3.81	19.20	2.48	9.88	7.71	11.87	36.74	2.67	36.89	34.86	16.45	20.79	19.85
湖南通道 HNTD	35.57	60.64	190.15	8.04	78.64	14.32	10.95	9.70	24.23	17.99	9.76	19.15	19.98	12.89	14.67	35.11
湖南正板 HNZB	42.26	64.38	78.27	5.49	56.78	16.37	6.58	12.18	21.89	11.88	7.81	10.91	14.11	12.76	18.80	25.36
湖南插柳 HNCL	26.33	50.16	122.48	4.89	38.59	9.75	7.47	7.77	15.00	21.27	10.98	27.44	16.00	8.89	12.52	25.30
湖南洞口 HNDK	19.46	14.74	39.93	5.48	13.65	13.95	10.06	12.12	23.65	10.81	7.17	15.18	11.30	14.52	12.07	14.94
湖南安化 HNAH	18.01	46.50	116.18	6.75	33.60	15.76	13.86	12.27	32.65	14.54	18.78	23.57	23.41	16.57	15.41	27.19
湖南龙山 HNLS	21.31	87.70	185.90	29.51	47.49	16.06	15.44	5.36	29.60	17.87	7.28	20.21	20.32	16.14	13.26	35.56
湖南常宁 HNCN	13.44	15.01	34.18	8.27	30.28	12.08	14.79	9.85	26.39	24.09	11.93	25.87	23.09	21.79	16.46	19.17
江西婺源 JXWY	26.10	13.97	44.12	6.45	20.48	12.02	12.56	7.19	21.42	17.14	6.65	20.91	15.66	13.46	16.43	16.97
浙江普陀 ZJPT	21.80	45.18	98.57	11.02	39.61	12.29	13.91	10.14	15.59	26.29	10.05	25.27	25.67	15.88	18.46	25.98
福建周宁 FJZN	21.54	36.59	77.94	2.43	40.28	16.38	15.56	6.72	29.14	24.85	14.35	27.99	29.39	7.81	16.38	24.49
浙江松阳 ZJSY	6.19	16.42	39.91	0.00	16.25	11.11	9.88	9.35	21.17	7.62	13.64	18.25	12.50	31.39	13.44	15.14
平均值 Mean	23.26	36.37	84.44	7.35	36.19	11.95	11.73	9.33	21.88	19.69	10.19	23.33	20.16	14.97	15.20	23.07

3 讨论与结论

3.1 赤皮青冈表型性状的多样性

表型性状的变异是环境和遗传因子共同影响 下的表达(曹德美等,2021),尤其是赤皮青冈这类 珍稀植物,种质资源流失严重且面临复杂的生存 环境和长期的地理隔离,极易发生树体和叶片等 表型性状的变异。

本研究结果表明,赤皮青冈 15 个表型性状的 Shannon-Wiener 多样性指数在 1.543~2.142 之间, 平均值为 1.998。高于濒危植物云南黄连(1.634~ 1.839)(Coptis chinensis)(杨维泽等,2013),与濒 危植物格木(Erythrophleum fordii)(2.027 8)(李洪 果等,2019)相近,低于四川珙桐(2.360)(Davidia involucrata)(张腾驹等,2019)。这表明赤皮青冈 虽面临种质资源流失的问题,仍表现出较高的多 样性水平,特别是叶长、叶宽和叶脉间距等性状。 叶片的形态直接影响叶片生长发育特性,间接影 响植物的适应能力,赤皮青冈叶片表型性状的多 样性说明其具有较强的环境适应性。

本研究中,赤皮青冈 15 个表型性状的极大值 是极小值的 1.78(叶长宽比)~1 174.40(材积) 倍,其中树体性状的极大值与极小值的比值普遍 大于叶片性状,表明树体性状较叶片性状更易受 到树龄本身的影响。本研究中,赤皮青冈 15 个表 型性状的变异系数在 11.868%~152.606%之间, 天然种质间表型性状差异较大,尤其是树高、胸 径、冠径和材积等受树龄影响大的树体性状;剔除 以上 4 个性状后,其余 11 个表型性状的变异系数 为 11.868%~29.718%,与灰楸(*Catalpa fargesii*) (9.66%~30.39%)(于晓池等,2021)和板栗

Table 6 Shannon-Wiener indexes of phenotypic traits of 14 Quercus gilva populations

								性状	Trait							
种群 Population	树高 Tree height	胸径 DBH	材积 Volume	干型 Trunk form	冠径 Crown diameter	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶长宽比 Leaf length/ width	叶面积 Leaf area	叶柄长 Petiole length	叶柄宽 Petiole width	叶柄面积 Petiole area	叶柄 长宽比 Petiole length/ width	锯齿数 Sawtooth No.	叶脉间距 Spacing length of veins	平均值 Mean
湖南保靖 HNBJ	1.946	1.618	1.946	0.375	1.998	1.559	1.893	1.946	2.134	1.946	1.998	2.375	1.859	1.998	1.946	1.836
湖南凤凰 HNFH	1.946	2.134	1.705	1.946	1.430	1.893	1.893	1.189	1.671	1.757	2.134	2.187	1.946	1.705	1.998	1.836
湖南靖州 HNJZ	0.803	1.432	1.432	0.803	1.432	1.632	0.803	1.432	0.803	1.432	1.432	1.432	1.432	1.432	0.803	1.236
湖南通道 HNTD	1.671	1.318	0.739	1.946	1.318	1.946	1.946	2.134	2.134	1.671	1.946	2.187	1.946	1.946	2.187	1.802
湖南正板 HNZB	1.580	1.178	1.580	1.894	1.368	1.492	1.580	1.492	1.894	1.58	1.894	1.492	1.492	1.492	1.492	1.567
湖南插柳 HNCL	1.671	1.671	1.371	1.757	1.893	1.859	2.375	1.559	1.998	2.134	1.998	1.859	2.048	1.757	1.998	1.863
湖南洞口 HNDK	1.618	2.134	1.998	1.946	1.705	1.705	1.705	2.134	1.618	1.618	2.187	2.187	1.705	2.187	1.893	1.889
湖南安化 HNAH	1.580	1.492	1.178	0.534	1.894	1.580	1.492	1.894	1.894	1.894	1.894	1.492	1.492	1.58	1.894	1.586
湖南龙山 HNLS	1.671	1.318	1.344	1.318	1.946	1.705	1.618	2.048	1.998	2.134	1.757	1.946	1.757	1.559	1.998	1.741
湖南常宁 HNCN	1.371	2.187	1.859	1.946	1.859	1.998	1.859	2.187	1.946	1.893	2.187	1.946	2.134	2.375	1.946	1.980
江西婺源 JXWY	1.508	1.671	1.671	1.671	1.998	1.705	1.946	1.893	1.946	1.705	2.187	1.671	1.671	1.559	1.671	1.765
浙江普陀 ZJPT	1.946	1.859	1.382	1.318	2.134	2.134	1.946	1.998	2.048	1.859	2.048	1.671	2.375	1.946	2.187	1.923
福建周宁 FJZN	2.105	1.836	1.836	1.099	2.105	2.105	1.836	1.836	1.836	1.566	1.761	2.105	1.566	1.836	1.836	1.818
浙江松阳 ZJSY	0.803	0.803	0.803	0.000	1.432	0.803	0.803	1.432	1.432	1.432	1.432	1.432	1.432	1.432	1.432	1.127

(Castanea mollissima)(8.68%~32.73%)(郭燕等, 2022)相近。这说明赤皮青冈干型和叶片性状变 异丰富,在不同环境因子和遗传因子的影响下做 出相应的改变,这与 Shannon-Wiener 多样性指数 的结论一致,表明赤皮青冈在复杂生长环境中表 现出较强的适应能力。

3.2 赤皮青冈表型性状的变异来源和分化

本研究中,赤皮青冈 15 个表型性状在种群间 和种群内都表现出较丰富的变异,而种群内的表 型变异更为丰富(平均表型分化系数 V_{sr} = 41.491%)。这与大多数林木种质资源的表型研究 结果基本一致,如小果白刺(*Nitraria sibirica*) (40.71%)(董昕等,2017)、香椿(*Toona sinensis*) (40.209%)(吴军等,2018)等树种均存在较为丰 富的表型变异。这表明赤皮青冈叶片等表型性状 在种群间的遗传分化程度相对较低,可能是本研 究所调查种群均位于我国亚热带地区,分布区内 土壤理化性质和气候环境等条件差别不大,并且 赤皮青冈在自然分布范围内呈碎片化分布的时间 较短,暂未因生殖隔离而形成较大的差异。

本研究中,赤皮青冈 11 个叶片及干型性状无 论是在种群间还是在种群内都存在极显著差异, 而种群内的表型变异为主要变异来源(表型分化 系数在 23.420%~56.757%之间)。同时,14 个种 群的 11 个叶片及干型性状的变异系数平均值在 7.35%(干型)~23.33%(叶柄面积)之间,并且同 一表型性状的 Shannon-Wiener 指数在种群间存在 较大差异,提示该物种较易发生种群分化。本研 究所调查的赤皮青冈天然种群大多零散分布于村 落周围,虽然个别天然种群保存较为完整,但大部 分种群因受人为干扰较严重而造成天然生境的改 变,加上生境不连续、样本较少的零散分布,种群 间的基因流受阻,从而引起种群分化和表型性状 变异。

表 7 赤皮青冈表型性状的方差分量及种群间与种群内表型分化系数

Table 7 Variance components and differentiation coefficients of phenotypic traits among and within Quercus gilva populations

kh vis –	Va	方差分量 riance componer	nt	方 Percentage of	onent (%)	表型分化 系数 Differentiation	
性状 – Trait	种群间 Among populations	种群内 Within populations	随机误差 Random error	种群间 Among populations	种群内 Within populations	随机误差 Random error	coefficient of phenotypic trait (V_{ST}) (%)
树高 Tree height (m)	23.139	23.191	0.239	49.688	49.799	0.513	49.944
胸径 DBH (cm)	1 251.456	930.328	1.655	57.316	42.608	0.076	57.359
材积 Volume (m ³)	28.189	47.010	0.044	37.464	62.478	0.058	37.486
干型 Trunk form	0.544	0.634	0.362	35.325	41.169	23.506	46.180
冠径 Crown diameter (m)	20.574	18.725	0.071	52.258	47.562	0.180	52.352
叶长 Leaf length (mm)	114.436	151.956	77.681	33.259	44.164	22.577	42.958
叶宽 Leaf width (mm)	5.971	11.649	9.166	22.291	43.489	34.219	33.888
叶长宽比 Leaf length/width	0.065	0.094	0.095	25.591	37.008	37.402	40.881
叶面积 Leaf area (mm ²)	99 198.657	177 752.909	106 933.494	25.841	46.304	27.856	35.818
叶柄长 Petiole length (mm)	1.716	5.611	3.654	15.627	51.097	33.276	23.420
叶柄宽 Petiole width (mm)	0.042	0.032	0.046	35.000	26.667	38.333	56.757
叶柄长宽比 Petiole length/width	0.681	1.492	0.883	22.284	48.822	28.894	31.339
叶柄面积 Petiole area (mm ²)	10.678	21.085	21.011	20.233	39.953	39.813	33.618
叶脉间距 Spacing length of veins (mm)	0.695	1.068	0.696	28.264	43.432	28.304	39.421
锯齿数 Sawtooth No.	1.796	5.540	4.813	14.783	45.600	39.616	24.482
平均值 Mean	—	_	_	31.682	44.677	23.642	41.491

3.3 赤皮青冈表型变异与地理气候因子间的相关性

不同物种对环境因子的敏感度和适应力有一 定的差异,其表型性状呈现出不同的地理变异规 律,如板栗(郭燕等,2022)的叶片由南向北表现出 长宽比变小的趋势,唐古特白刺(吉德娟等,2021) 的叶片厚度与海拔呈正相关, 青杨 (Populus cathayana)(曹德美等,2021)的侧脉数与经纬度呈 极显著正相关。本研究中,在适宜赤皮青冈生长 的环境下,经纬度和温度对赤皮青冈表型性状的 影响不显著,而降水与赤皮青冈表型性状间存在 一定的相关性。这与姜小龙(2020)的研究结果类 似,降水是影响南岭青冈(Quercus championii)和福 建青冈(Q. chungii)分布最大的气候因子。本研究 发现,气候因子中最湿月份降水量、最湿季度降水 量以及最暖季度降水量仅与赤皮青冈干型呈正相 关,而最湿月份降水量和最暖季度降水量与叶宽 和叶柄宽呈负相关。在适宜的降水范围内,降水 量的增加会促进维管形成层的活动,有助于树干 的均匀增粗,从而表现出优良的干型。随着降水 量的增加, 栎类树种的叶片和叶柄倾向于长条状 发展(李东胜等, 2013), 叶宽和叶柄宽表现出减小 的趋势, 该现象与苦楝(Melia azedarach)(陈丽君 等, 2016)、板栗(郭燕等, 2022)等的研究结果相 似。因此, 降水是影响赤皮青冈表型和分布最主 要的因子, 这为赤皮青冈的资源圃和人工林基地 建设提供了科学依据。

3.4 赤皮青冈的保护与开发利用策略

赤皮青冈天然种群的生境不连续、跨度较大、 碎片化较为严重,目前大多天然种群处于被孤立 状态且包含的种质数量较少。赤皮青冈种子为顽 拗性种子,外形较大,自然扩散距离十分有限,并 且花粉的传播受到我国南方复杂地形的阻碍,长 此以往,高片段化分布的种群间基因流受阻(姜小 龙,2020),加上环境异质性的影响,从而引起种群 分化和表型性状变异。因此,仅开展就地保护既 不能有效地为赤皮青冈种群间的基因交流提供廊 道,也不利于种群的延续和遗传多样性的维持。 为了更好地保护、管理和利用赤皮青冈种质资源,

表 8 赤皮青冈表型性状间的相关性分析

Table 8 Correlation analysis between phenotypic traits in Quercus gilva

								性状 Trait							
性状 Trait	树高 Tree height	胸径 DBH	材积 Volume	干型 Trunk form	冠径 Crown diameter	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶长宽比 Leaf length/ width	叶面积 Leaf area	锯齿数 Sawtooth No.	叶柄长 Petiole length	叶柄宽 Petiole width	叶柄 面积 Petiole area	叶柄 长宽比 Petiole length/ width	叶脉间距 Spacing length of veins
树高 Tree height	1														
胸径 DBH	0.711**	1													
材积 Volume	0.657**	0.923**	1												
干型 Trunk form	0.364**	0.412**	0.292**	1											
冠径 Crown diameter	0.711**	0.798**	0.696**	0.427**	1										
叶长 Leaf length	0.200*	0.072	0.073	0.092	0.007	1									
叶宽 Leaf width	-0.018	0.012	0.045	-0.050	-0.145	0.707**	1								
叶长宽比 Leaf length/width	0.291**	0.076	0.047	0.171	0.167	0.492**	-0.257**	1							
叶面积 Leaf area	0.122	0.125	0.137	0.104	-0.024	0.851**	0.817**	0.144	1						
锯齿数 Sawtooth No.	-0.032	-0.015	-0.096	0.118	-0.101	0.124	0.111	0.030	0.152	1					
叶柄长 Petiole length	-0.027	0.193	0.102	0.137	0.074	0.168	0.368**	-0.235*	0.299**	0.123	1				
叶柄宽 Petiole width	0.049	0.034	0.031	-0.054	-0.071	0.490**	0.539**	0.006	0.574**	0.158	0.341**	1			
叶柄面积 Petiole area	0.000	0.147	0.106	0.107	0.054	0.321**	0.507**	-0.191*	0.477**	0.141	0.895**	0.670**	1		
叶柄长宽比 Petiole length/width	-0.053	0.133	0.910	0.166	0.163	-0.193*	-0.022	-0.259**	-0.095	0.013	0.745**	-0.336**	0.417**	1	
叶脉间距 Spacing length of veins	0.225*	0.205*	0.227*	0.019	0.122	0.721**	0.564**	0.297**	0.667**	-0.263**	0.096	0.520**	0.319**	-0.275**	s 1

表 9 赤皮青冈表型性状与地理气候因子的相关性分析

Table 9 Correlation analysis between phenotypic traits and geographic and climatic factors in Quercus gilva

表型性状 Phenotypic trait	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	最冷月份 最低温 Minimum temperature of the coldest month	最湿季度 平均温 Mean temperature of the wettest quarter	最湿月份 降水量 Precipitation of the wettest month	最湿季度 降水量 Precipitation of the wettest quarter	最暖季度 降水量 Precipitation of the warmest quarter
干型 Trunk form	0.047	-0.200	-0.501	0.117	0.593*	0.572*	0.578*
叶长 Leaf length	-0.316	-0.023	-0.503	0.185	0.144	0.275	-0.055
叶宽 Leaf width	-0.189	-0.333	-0.209	-0.200	-0.310	-0.158	-0.549*
叶长宽比 Leaf length/width	-0.245	0.375	-0.434	0.520	0.502	0.507	0.530
叶面积 Leaf area	-0.379	-0.375	-0.420	-0.076	-0.055	0.101	-0.302
锯齿数 Sawtooth No.	-0.328	-0.290	-0.423	0.004	0.079	0.236	-0.232
叶柄长 Petiole length	-0.123	-0.480	-0.213	0.109	-0.057	0.058	-0.203
叶柄宽 Petiole width	-0.268	0.058	-0.104	0.042	-0.566*	-0.466	-0.603*
叶柄面积 Petiole area	-0.175	-0.278	-0.197	0.069	-0.297	-0.190	-0.393
叶柄长宽比 Petiole length/width	0.198	-0.504	-0.063	-0.038	0.443	0.445	0.345
叶脉间距 Spacing length of veins	-0.157	0.059	-0.133	-0.004	-0.245	-0.222	-0.231

表 10 赤皮青冈表型性状的主成分分析

Table 10 Principal component analysis of phenotypic traits of Quercus gilva

							性	状 Trait						
主成分 Principal compo- nence	干型 Trunk form	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶长 宽比 Leaf length/ width	叶面积 Leaf area	锯齿数 Sawtooth No.	叶柄长 Petiole length	叶柄宽 Petiole width	叶柄 面积 Petiole area	叶柄 长宽比 Petiole length/ width	叶脉 间距 Spacing length of veins	特征值 Eigen value	贡献率 Contri- bution rate (%)	累计 贡献率 Cumulative contribution rate (%)
PC1	0.088	0.832	0.845	0.094	0.900	0.138	0.534	0.767	0.736	-0.009	0.735	4.205	38.231	38.231
PC2	0.119	-0.392	0.026	-0.582	-0.171	0.148	0.799	-0.074	0.580	0.857	-0.417	2.447	22.248	60.480
PC3	0.748	0.233	-0.274	0.643	0.053	0.308	0.112	-0.239	-0.016	0.265	-0.055	1.344	12.214	72.694
PC4	-0.051	-0.034	0.071	-0.134	0.039	0.895	-0.125	0.239	-0.017	-0.285	-0.381	1.129	10.268	82.961





应加强对现有天然种群和单株的保护力度,特别 是单株数量稀少的种群;加快开展种质资源收集 工作,鉴于赤皮青冈种群内表型变异水平较高,要 注重对种群内每个单株的收集;应将赤皮青冈作 为乡土树种在其天然分布区内推广造林,以适应 能力较强的大叶片大叶柄类的靖州、松阳和插柳 种群为种源进行采种育苗和造林,既可提高赤皮 青冈的适应性,又可改善种群片段化分布的现状, 为种群间的交流提供廊道,帮助该物种的延续。

参考文献:

BAI QS, CAI YL, HE BX, et al., 2019. Core set construction and association analysis of *Pinus massoniana* from Guangdong Province in southern China using SLAF-seq [J]. Sci Rep, 9: 13157.

- CAO DM, ZHANG YH, CHENG XQ, et al., 2021. Genetic variation of leaf phenotypic traits in different populations of *Populus cathayana* [J]. Sci Silv Sin, 57(8): 56-67. [曹德 美,张亚红,成星奇,等, 2021. 青杨不同种群叶片表型 性状的遗传变异 [J]. 林业科学, 57(8): 56-67.]
- CHEN C, DING CJ, HUANG QJ, et al., 2021. Construction of phenotypic core collection of *Populus deltoides* [J]. For Res, 34(2): 1-11. [陈存, 丁昌俊, 黄秦军, 等, 2021. 美洲黑杨表型核心种质库构建[J]. 林业科学研究, 34(2): 1-11.]
- CHEN LJ, LIU MQ, LIAO BY, et al., 2016. Variation of leaf morphological characters of *Melia azedarach* from different provenances [J]. J SW For Univ, 36(5): 16-20. [陈丽君, 刘明骞, 廖柏勇, 等, 2016. 苦楝不同种源叶片性状变异 研究 [J]. 西南林业大学学报, 36(5): 16-20.]
- DENG M, JIANG XL, HIPP AL, et al., 2018. Phylogeny and biogeography of East Asian evergreen oaks (*Quercus* section *Quercus*; Fagaceae): Insights into the Cenozoic history of evergreen broad-leaved forests in subtropical Asia [J]. Mol Phylogenet Evol, 119: 170–181.
- DONG X, WANG L, LU YZ, et al., 2017. Phenotypic variation of *Nitraria sibirica* natural populations in Shandong [J]. For Res, 30(2): 293-299. [董昕, 王磊, 鲁仪增, 等, 2017. 山东稀有植物小果白刺天然群体表型变异研究 [J]. 林业科学研究, 30(2): 293-299.]
- DUAN M, 1995. Comprehensive utilization of *Quercus* resources in China [J]. J Beijing For Univ, 17(2): 109–110. [端木, 1995. 我国青冈属资源的综合利用 [J]. 北京林业大学学报, 17(2): 109–110.]
- FICK SE, HIJMANS RJ, 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas [J]. Int J Clim, 37(12): 4302–4315.
- GE S, WANG MX, CHEN YW, 1988. An analysis of population genetic structure of Masson pine by isozyme technique [J]. Sci Silv Sin, 24(4): 399-409. [葛颂, 王明庥, 陈岳武, 1988. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构 [J]. 林业科学, 24(4): 399-409.]



使用平均联结(组间)的谱系图 Pedigree diagram using average connection (between groups)

图 2 基于表型性状的赤皮青冈种群聚类关系

Fig. 2 Cluster diagram of Quercus gilva populations based on phenotypic traits

- GUO Y, ZHANG SH, LI Y, et al., 2022. Diversity analysis of 36 leaf phenotypic traits of Chinese chestnut [J]. Sci Agric Sin, 55(5): 991-1009. [郭燕, 张树航, 李颖, 等, 2022. 中国板栗 36个叶片表型性状的多样性 [J]. 中国 农业科学, 55(5): 991-1009.]
- GUO Y, ZHANG SH, LI Y, et al., 2020. Studies on the leaf morphology, anatomical structure and drought resistance evaluation of 238 Chinese chestnut varieties (Strains) [J]. Acta Hortic Sin, 47(6): 1033–1046. [郭燕, 张树航, 李颖, 等, 2020. 中国板栗 238 份品种(系)叶片形态、解 剖结构及其抗旱性评价 [J]. 园艺学报, 47(6): 1033–1046.]
- JIANG XL, 2020. Phylogenetic relationship and population

genetic structure of *Quercus chungii* and *Q. championii* [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology. [姜小龙, 2020. 福建青冈和岭南青冈系统发育关系及居群遗传结构 [D]. 长沙:中南林业科技大学.]

- JI DJ, ZHANG DF, YU Q, 2021. Phenotypic diversity of *Nitraria tangutorum* Bobr. in Qaidam basin [J]. J Centr S Univ For Technol, 41(10): 57-66. [吉德娟, 张得芳, 于 倩, 2021. 柴达木盆地唐古特白刺的表型多样性 [J]. 中 南林业科技大学学报, 41(10): 57-66.]
- LIN CG, 1964. Stem control in forest volume measurement technology [J]. Sci Silv Sin, (4): 87-97. [林昌庚, 1964. 林木蓄积量测算技术中的干形控制问题 [J]. 林业

科学, (4): 87-97.]

- LI YG, LIU XH, MA JW, et al., 2018. Phenotypic variation in *Phoebe bournei* populations preserved in the primary distribution area [J]. J For Res, 29(1); 35-44.
- LI DS, SHI ZM, FENG QH, et al., 2013. Response of leaf morphometric traits of *Quercus* species to climate in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China [J]. Acta Phytoecol Sin, 37(9): 793-802. [李东胜, 史作 民, 冯秋红, 等, 2013. 中国东部南北样带暖温带区栎属 树种叶片形态性状对气候条件的响应 [J]. 植物生态学 报, 37(9): 793-802.]
- LI S, GAN XH, HAN HY, et al., 2016. Leaf phenotypic traits of *Tetracentron sinense*, an endangered plant species [J]. For Res, 29(5): 687-697. [李珊, 甘小洪, 憨宏艳, 等, 2016. 濒危植物水青树叶的表型性状变异 [J]. 林业科学研究, 29(5): 687-697.]
- LIU Y, LI DW, QIN YS, et al., 2011. Phenotypic diversity for natural populations of *Juniperus rigida* in the Helan Mountains of Ningxia [J]. J Zhejiang A & F Univ, 28(4): 619-627. [刘雨,李登武,秦廷松,等, 2011. 宁夏贺兰山 杜松天然群体的表型多样性 [J]. 浙江农林大学学报, 28(4): 619-627.]
- LIN WJ, LIU QY, LUO X, et al., 2017. Research on species diversity and niche of natural small population of *Quercus* glauca [J]. Fujian For, (6): 38-41. [林文俊, 刘沁月, 罗萧,等, 赤皮青冈天然小居群物种多样性与生态位研 究 [J]. 福建林业, (6): 38-41.]
- OU HB, DONG LJ, LI J, et al., 2021. Relationship between phenotypic diversity of *Phoebe bournei* deed traits and environmental geographical factors [J]. J NE For Univ, 49(8): 45-50. [欧汉彪, 董利军, 李娟, 等, 2021. 闽楠 种实性状表型多样性与环境地理因子的关系 [J]. 东北 林业大学学报, 49(8): 45-50.]
- OUYANG ZY, OUYANG SL, WU JY, et al., 2021. Research progress of precious commercial tree species *Quercus gilva* [J]. Hunan For Sci Technol, 48(6): 74-79. [欧阳泽怡, 欧阳硕龙, 吴际友, 等, 2021. 珍贵用材树种赤皮青冈研究进展 [J]. 湖南林业科技, 48(6): 74-79.]
- SHANG SB, 2015. Genetic diversity in natural populations of Vatica mangachapoi on Hainan Island, China [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [尚帅斌, 2015. 海南岛青梅 天然居群遗传多样性 [D]. 北京:中国林业科学研 究院.]
- SUGIURA N, TANG DQ, KUROKOCHI H, et al., 2015. Genetic structure of *Quercus gilva* Blume in Japan as revealed by chloroplast DNA sequences [J]. Botany, 93(12): 873–880.
- WU J, ZHONG ZZ, LOU J, et al., 2018. A study on phenotypic diversity of cone and seed in natural populations of *Toona sinensis* [J]. Acta Agric Univ Jiangxi, 40(2): 248-256. [吴军, 钟志真, 楼军, 等, 2018. 香椿天然群体 种实性状表型多样性研究 [J]. 江西农业大学学报,

40(2): 248-256.]

- WU YH, FAN ZL, LI J, et al., 2018. Phenotypic diversity of seeds and fruits in natural populations of *Acer ginnala* in China [J]. Guihaia, 38(6): 795-803. [武艳虹, 樊泽璐, 李佳, 等, 2018. 茶条槭自然种群种子和果实表型多样性 研究 [J]. 广西植物, 38(6): 795-803.]
- XIA C, 2021. Effects of shading on the growth and physiological characteristics of *Quercus gilva* seedlings [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology. [夏婵, 2021. 遮阴对赤皮青冈幼苗生长及生理特性的影响 [D]. 长沙: 中南林业科技大学.]
- XIE J, 2021. Variations in growth traits and provenance selection of *Quercus gilv* [J]. J Fujian Agric For Univ (Nat Sci Ed), 50(5): 636-640. [谢健, 2021. 不同种源赤皮青 冈幼林生长性状变异及种源选择 [J]. 福建农林大学学 报(自然科学版), 50(5): 636-640.]
- XIE J, 2011. Research on population ecology of *Quercus gilvs* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [谢健, 2011. 赤皮青冈种群生态学研究 [D]. 福州: 福建农林大学.]
- YANG WZ, JIN H, LI WY, et al., 2013. Phenotypic diversity of different populations of endangered plant *Coptis yunnanensis* [J]. J Yunnan Univ (Nat Sci Ed), 35(5): 719-726. [杨维泽, 金航, 李晚谊, 等, 2013. 濒危植物云 南黄连不同居群表型多样性研究 [J]. 云南大学学报(自 然科学版), 35(5): 719-726.]
- YU XC, LI F, OU Y, et al., 2021. Construction of core germplasm of *Sorbus mandshurica* based on phenotype [J]. For Res, 34(6): 38-45. [于晓池, 李凤, 欧阳, 等, 2021. 基于表型的灰楸核心种质构建 [J]. 林业科学研 究, 34(6): 38-45.]
- ZAYNAB M, PAN D, NOMAN A, et al., 2018. Transcriptome approach to address low seed germination in *Quercus gilva* to save forest ecology [J]. Biochem Syst Ecol, 81: 62–69.
- ZENG QM, LIU B, LIU RQ, et al., 2019. The complete chloroplast genome sequence of *Quercus gilva* (Fagaceae) [J]. Mitchondrial DNA B, 4(2): 2493-2494.
- ZHANG TJ, CHEN XH, KANG XK, et al., 2019. Phenotypic diversity of leaf morphologic traits of *Davidia involucrata* natural populations in Sichuan Province [J]. Sin J Acta Ecol, 38(1): 35-43. [张腾驹,陈小红,康喜坤,等, 2019. 四川省珙桐天然种群叶表型多样性 [J]. 生态学杂志, 38(1): 35-43.]
- ZHU PH, 2014. Analysis on genetic diversity and genetic structure of *Quercus gilva* population [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology. [朱品 红, 2014. 赤皮青冈居群遗传多样性与遗传结构分析 [D]. 长沙: 中南林业科技大学.]

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1636-1645

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202203046

李作森, 艾尼瓦尔·吐米尔, 2023. 乌鲁木齐达坂城山区地衣生态位特征的研究 [J]. 广西植物, 43(9): 1636-1645. LI ZS, TUMUR A, 2023. Niche characteristics of lichen in Dabancheng mountainous area, Urumqi [J]. Guihaia, 43(9): 1636-1645.



乌鲁木齐达坂城山区地衣生态位特征的研究

李作森,艾尼瓦尔·吐米尔*

(新疆大学生命科学与技术学院,乌鲁木齐 830046)

摘要:为揭示达坂城山区地农对生境资源的利用状况及竞争程度,该研究在野外设置30个样方并调查其物种盖度数据,利用生态位宽度、生态位重叠指数及排序分析,探讨达坂城山区地衣的生态位特征及环境影响因子。结果表明:(1)达坂城山区生态位最宽的为丽黄鳞衣(Rusavskia elegans)和内卷野粮衣(Circinaria contorta),对不同环境具有较强的适应性,其他地衣物种生态位宽度较窄,对环境资源利用程度低。(2)物种间生态位重叠值整体偏低,生态位重叠值较高的物种对极少,地衣物种生态位分化程度高,物种间竞争不激烈。(3)生态位较宽的物种与多数物种之间都存在生态位重叠,但重叠值较低;一些生态位较窄的物种与其他物种之间的生态位重叠值较高;生态位重叠和生态位宽度之间并无直接的线性关系。(4)地衣物种为海拔梯度分布具有差异,海拔、光照强度、湿度、风速和人为干扰是本地区地衣群落物种生态位特征差异的主导环境因子。综上所述,达坂城山区地衣物种由于生境资源的竞争占据各自独特的生态位,形成了生态位的分化,群落较为稳定,沿海拔梯度的生境条件差异是物种差异分布的重要原因。该研究可为地衣群落构建研究提供理论依据,并对该地区地衣物种的多样性和生境保护具有重要意义。

关键词:地衣,生态位宽度,生态位重叠,海拔梯度,达坂城山区 中图分类号:0948 文献标识码:A 文章编号:1000-3142(2023)09-1636-10

Niche characteristics of lichen in Dabancheng mountainous area, Urumqi

LI Zuosen, TUMUR Anwar*

(College of Life Sciences and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China)

Abstract: In order to reveal the status of habitat resource utilization and the degree of competition among lichens in Dabancheng mountainous areas. In this work, 30 plots were sampled in the field and the species cover data of the plots were investigated, and the niche characteristics and environmental factors of lichen community species were analyzed by using niche width, niche overlap index and ordination analysis in this Dabancheng mountainous area. The results were as follows: (1) The niche width of *Rusavskia elegans* and *Circinaria contorta* were the widest in Dabancheng mountainous area, indicating that they were more adaptable to different environments. The niche widths of other lichen species were narrow, indicating that the species used the environmental resources to a less extent. (2) The niche overlap value

收稿日期: 2022-05-07

基金项目:国家自然科学基金(32160046,31660009)。

第一作者: 李作森(1996-),硕士研究生,主要从事地衣生态学研究,(E-mail)751886659@qq.com。

[·]通信作者: 艾尼瓦尔・吐米尔,博士,教授,主要从事地衣生态学研究,(E-mail)anwartumursk@xju.edu.cn。

differentiation between lichen species was high, indicating that the competition between species was not intense. (3) Although niche overlap was common among species with wider niche widths, niche overlap values were lower. However, some species with narrower niche widths had higher niche overlap values with other species. As a result, there was no clear linear relationship between niche overlap and niche width. (4) The distribution of lichen species varied along the altitudinal gradient, and altitude, light intensity, humidity, wind speed, and human disturbance were the dominant environmental factors for the different niche characteristics of lichen community species in the study area. In conclusion, as a result of habitat resource competition in Dabancheng mountainous area, lichen species occupied their own distinct niches, resulting in niche differentiation and relatively stable communities. The distribution of species differed significantly due to differences in habitat conditions along the altitudinal gradient. The results of this paper provides a theoretical basis for the study of lichen community assembly, which are of great significance to the conservation of lichen species diversity and habitat in the region.

Key words: lichen, niche width, niche overlap, altitudinal gradient, Dabancheng mountainous area

生态位理论一直是群落生态学的主流理论,对 物种生态位特征的研究能够反映物种在群落中的 地位和作用。Johnson(1910)首次使用"生态位"概 念,但并未定义生态位,Grinnell(1917)正式定义生 态位为不同的种或亚种在不同环境中所占据的位 置特征。国外学者开始系统地研究生态位的定义 和定量计测方法(Gause, 1934; Keddy, 1992; Vannette & Fukami, 2014),对生态位理论进行了多 方面的阐述和验证,认为生态位分化是物种共存的 基础。尽管生态位的定义、量化和计测方法在生态 学研究进程中经历诸多波折,但生态位理论在群落 生态学的研究中已取得了诸多成果(Sales et al., 2021;牛克昌等,2022),是研究群落物种共存和多 样性维持机制的重要理论。

生态位的定量研究主要是通过计算生态位宽 度和生态位重叠值,反映物种在群落中的资源利 用能力和相似程度(庞久帅等,2022)。目前,国内 外有大量研究量化分析群落中物种占据的空间范 围和利用生境资源的能力,从而探讨群落物种共 存的生态位机制,多集中于草本、灌木、乔木和苔 藓等高等植物群落(陈旭等,2009;Sun et al., 2021;曹华等,2021;庞久帅等,2022)。早期关于 地衣群落生态学的研究,主要集中于用传统的物 种多样性指数探讨群落物种分布格局。此外,由 于其特殊的结构,对环境及气候变化的高度敏感, 一些研究通过地衣物种多样性和空气污染、环境 气候变化及干扰之间的关系来评估森林、城市、保 护区等区域的污染程度、气候变化及干扰程度的 情况 (Lubek et al., 2018; Koch et al., 2019; Lucheta et al., 2019)。随着生态位特征量化方法 在高等植物中的广泛应用,此方法逐渐应用于地 衣,但研究较少(艾尼瓦尔·吐米尔等,2012; Giordani et al., 2015; 靳文婷和艾尼瓦尔・吐米 尔.2017: Rolshausen et al., 2018: 李作森等, 2021: 田雅楠和艾尼瓦尔・吐米尔,2021)。田雅楠和艾 尼瓦尔·吐米尔(2021)通过计算地衣生态位宽度 和重叠值,分析了博格达峰北坡地衣生态位特征, 发现由于资源利用能力的差异导致地衣形成了生 态位分化。拜合提妮萨・依明等(2022)分析了天 山一号冰川岩面生地衣的生态位特征,表明物种 资源利用能力差异较小,物种间存在普遍的竞争 关系。综上表明,地衣物种生态位可能受种间竞 争和环境作用的影响,但并未结合具体的环境因 子分析物种生态位特征,而种群生态位受人类活 动等生物因子和非生物环境因子的影响(孙成等, 2022),并且地衣对外界环境变化敏感。因此,环 境因子对地衣生态位可能具有重要的影响。

达坂城山区为严重的干旱半干旱区,相较于 其他研究区,光照较强,裸露岩石居多。地衣被认 为是荒漠拓荒者,在植物群落演替早期阶段具有 重要的作用。在该地区植被中地衣占据绝对优 势,尤其在高等植物无法生长的岩石表面上可见 大量地衣覆盖,因此,地衣在该地区生态系统中具 有重要作用。本研究通过计算达坂城山区地衣生 态位宽度和生态位重叠值,结合环境因子,定量分 析地衣的生态位特征,以期揭示以下科学问题: (1) 地衣物种的生态位有何特征:(2) 环境因子对 物种生态位特征有何影响。在传统的地衣物种多 样性、物种分布格局的基础上,从生态位角度探讨 地衣物种多样性的维持机制,从物种与环境、物种 之间和物种自身特性方面提供更全面的信息,以 期为该地区地衣物种的多样性保护提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

达坂城区位于西天山和东天山最高峰博格达峰南麓之间,在乌鲁木齐市的南郊,距乌鲁木齐市 区 86 km,为三面环山的半封闭谷地。达坂城区北 部山区为东天山最高峰博格达峰南坡,北部山区 约占辖区总面积的三分之一,位于 88°19′—88°32′ E、 44°21′—44°38′ N。该地区地形地貌比较复杂,山 势呈西南向东北升高,随着海拔高度的变化,其气 候变化差异显著。由于山体构造差异,导致达坂 城山区海拔 1 800 m 以下遭受严重的荒漠影响,属 中温带大陆性干旱气候,四季干旱少雨,属于严重 干旱、半干旱地区,为欧亚大陆腹地典型的荒漠、 半荒漠区,也是乌鲁木齐的重要生态屏障和生态 恢复带,由于其特殊的气候条件,使该地区生物呈 现出特殊的荒漠气候适应机制(Thomas et al., 2003;任泉等,2011)。

1.2 研究方法

1.2.1 野外调查和采样 在达坂城区 6 个地点进 行。在海拔1500~3500 m之间,选择30个面积 为 20 m × 20 m 的样地。在样地内随机设置 5 个 1 m×1 m的小样方,筛查样方内所有地衣种类, 并记录基物类型。用 50 cm × 50 cm 的铁筛计测 每种地衣所占的网格数,根据网格所占比例得出 样地中每种地衣的平均盖度。依据地衣和植被分 布带特点,将采样区域分为4个海拔分布区域,即 低海拔(<2000 m,9个样方)、中低海拔(2000~ 2500 m,9 个样方)、中高海拔(2500~3000 m, 3个样方)、高海拔(>3000m,9个样方)。将采集 的地衣带回实验室制成标本,在实验室用形态学 和解剖学,并结合化学显色反应等鉴定地衣种类。 标本鉴定参考新疆地衣(阿不都拉・阿巴斯和吴 继农,1998),中国地衣综览第二版和北美地衣,以 及最新发表文献等鉴定物种。所采集的标本保存 在新疆大学地衣标本馆(XJU-L)。

1.2.2 Levins 生态位宽度和 Shannon-Wiener 生态位 宽度 根据张金屯(2004)的方法计算其宽度值, 计算公式如下。

$$B_{\alpha} = \frac{1}{\sum_{j=1}^{r} (P_{ij})^{2}};$$

$$B_{i} = -\sum_{j=1}^{r} (P_{ij} \ln P_{ij})_{\circ}$$

式中: B_{α} 为种 *i* 的 Levins 生态位宽度; B_i 为种 *i* 的 Shannon-Wiener 生态位宽度; $P_{ij} = n_{ij}/N_{i+}$, 代表 种 *i* 在第 *j* 个资源状态下的个体数占该种所有个体数的比例, n_{ij} 为种群 *i* 利用资源状态 *j* 的数量(以 种 *i* 在第 *j* 个样方中的物种盖度表示), N_i 为种群 *i* 的总数量; *r* 为样方数。

1.2.3 Pianka 生态位重叠 生态位重叠值的计算参考张金屯(2004)的方法,计算公式如下。

$$O_{ik} = \sum_{j=1}^{r} \frac{P_{ij} P_{kj}}{\sqrt{P_{ij}^{2} \sum_{j=1}^{r} P_{kj}^{2}}} \circ$$

式中: O_{ik} 为种 i 和种 k 间的生态位重叠值, 具 有值域 [0,1]; $P_{kj} = n_{kj}/N_{k+}$, 代表种 k 在第 j 个资 源状态下的个体数占该种所有个体数的比例, n_{kj} 为种群 k 利用资源状态 j 的数量, N_k 为种群 k 的总 数量; r 为样方数。样地全部种群间生态位重叠值 的总平均值=样地内全部种群间生态位重叠值总 数/总种对数。

1.2.4 物种丰富度(S)、Shannon-Wiener 多样性指数(H)、Simpson 指数(D)和 Pielou 均匀度指数(J)
4 个参数值的计算参考张金屯(2004)的方法,计算公式如下。

$$H = -\sum_{i=1}^{S} (P_i \ln P_i);$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{s} P_i^{2};$$

$$J = \frac{H}{\ln(S)} \circ$$

式中: S 为样方中的物种数,即物种丰富度; P_i 表示第 i 个种的多度比例,即 $P_i = N_i / N_0$, N_i 为种 群 i 的总数量, N_0 为 S 个物种的数量之和。

1.3 数据处理

生态位宽度值和生态位重叠值,物种多样性 指数的计算及聚类分析均在R4.0.2软件中的 "spaa"和"cluster"包完成。生态位特征与环境因 子的 CCA 排序、RDA 排序和 PCoA 排序分析均在 CANOCO 5.0软件中完成。

2 结果与分析

2.1 达坂城山区地衣的生态位宽度

达坂城山区地衣物种的 Levins 生态位宽度 (B_{α})和 Shannon-Wiener 生态位宽度(B_i)的趋势一 致(表1)。Levins 生态位最宽的物种为内卷野粮 衣(*Circinaria contorta*), Levins 和 Shannon-Wiener 生态位宽度值分别为 B_{α} = 12.093 4 和 B_i = 2.600 7; Shannon-Wiener 生态位宽度最宽的物种为丽黄 鳞衣(*Rusavskia elegans*), Levins 和 Shannon-Wiener 生态位宽度值分别为 B_{α} = 11.665 5 和 B_i = 2.692 9。这两个种的生态位最宽,在所调查的大多数样 方中分布,分布范围广,对环境资源的利用充分。 生态位次宽的物种为碎茶渍(*Lecanora argopholis*)、方斑网衣(*Lecidea tessellata*)、怀俄明黄 梅(*Xanthoparmelia wyomingica*)、莲座微孢衣 (*Acarospora rosulata*)、粉瓣茶衣(*Lobothallia alphoplaca*)、盾原类梅(*Protoparmeliopsis peltata*) 等,适应范围较广,能够较充分地利用生境资源。

生态位较窄的物种有泡状微孢衣(Acarospora bullata)、斯塔妃微孢衣(A. stapfiana)、朝鲜黄梅 (Xanthoparmelia coreana)、软鹿石蕊(Cladonia mitis)、矮石蕊(C. humilis)等38个物种,其Levins 和 Shannon-Wiener 生态位宽度值分别为 B_{α} = 1.000 0和 B_i = 0.000 0,他们在调查中仅出现在1 个样方中,其生态适应范围窄。

统计不同生态位宽度的物种数, Levins 生态位 宽度 $B_{\alpha} < 2.0000$ 的物种共有 64种, Shannon-Wiener 生态位宽度 $B_i < 1.0000$ 的物种有 69种(表 2),由此可知,达坂城山区大多数地衣生态位宽度 较小,生态适应范围窄,资源利用能力较弱,他们 分布在不同环境区域的个别样方中,分布相对集 中,导致其生态位宽度指数较低。

2.2 达坂城山区地衣的生态位重叠

达坂城山区地衣物种间的重叠值偏低,生态 位重叠值小于0.100的种对占所有种对的 80.07%,其中生态位重叠值为0.000的种对占所 有种对的66.81%,生态位重叠值在0.100~0.500 之间的种对占所有种对的15.51%,生态位重叠 值在0.500~1.000之间的种对仅占4.42%。这 说明不同地衣种群间资源利用的相似程度较低, 各物种对生境资源的适应存在差异,物种在生境 资源的利用上形成了生态位的分化,种间竞争不 激烈。

一般认为,生态位较宽的物种分布越广,与其他物种之间生态位重叠的机会就大,越容易出现较大的生态位重叠。Levins 生态位最宽的内卷野粮衣与77个种之间存在生态位重叠,但重叠值小于0.650,Shannon-Wiener 生态位最宽的丽黄鳞衣与94个物种之间都存在生态位重叠,与黑小极衣(*Lichinella nigritella*)的生态位重叠值为0.840,但与其他物种之间的重叠值较低。生态位较窄的物

种仅与较少物种之间存在生态位重叠,但生态位 重叠值都较高。这说明生态位宽的物种与其他物 种间出现重叠的概率较大,但重叠值不一定较高, 而生态位宽度较窄的物种与其他物种出现重叠的 概率较小,但重叠值可能较高。

以生态位重叠值为指标,对达坂城山区调查的111种地衣物种进行聚类分析和排序分析,将 聚类结果与 PCoA 排序结果相结合,可将达坂城山 区的111种地衣物种划分为3个生态类群(图1)。

第一个生态类群,包括丽黄鳞衣、内卷野粮 衣、碎茶渍、莲座黄茶渍、垫微孢衣等55种地衣, 这些地衣在所调查的不同海拔区域的样方中均有 分布,分布范围较广且Levins生态位最宽的内卷 野粮衣和Shannon-Wiener生态位最宽的丽黄鳞衣 也属于该生态类群,与大部分地衣物种之间都存 在生态位重叠。第二个生态类群,包括鳞饼衣、亚 兰灰平茶渍、桃红平茶渍、疣平茶渍等27种地衣, 这些地衣大部分主要分布在3000m以上的高海拔 区域,无人为干扰,风速较强、湿度较高、光照较弱 的向阴区域。第三个生态类群,包括方斑网衣、盾 原类梅、淡肤根石耳、金黄茶渍、亚洲多孢衣等29 种地衣,这些地衣主要分布在2500~3000m的中 高海拔区域,具有较弱的人为干扰且湿度较高的 区域。

由此可知,达坂城山区地衣物种在不同海拔 区域之间具有差异,主要是由不同海拔区域生境 条件的差异而导致。该地区低海拔区域较为干 旱,光照较强,随着海拔的升高,湿度增加,能够提 供更多的生态位供物种生存。

2.3 不同海拔梯度地衣物种的分布

在达坂城山区采样海拔区域范围之间,根据本 地区植被分布带和样地分布特点,以 500 m 间隔将 采样区域分为4个海拔分布区域,分析不同海拔范 围地衣的物种多样性及分布格局。基于达坂城山 区 30个样方中111个物种的盖度数据,计算样地间 的 Bray-Curtis 距离,利用 PCoA 主坐标分析并绘制 排序图(图 2)。由图 2 可知,第一轴和第二轴解释 了总方差的 34%,不同海拔样地沿第一轴和第二轴 有序排列,低海拔样地之间离散程度较大,高海拔 区域分布相对聚集,说明低海拔区域各样地地衣群 落物种差异性较大。但是,该地区低海拔区域至高 海拔区域样地沿第一轴有序排列,高低海拔梯度间 样地地衣群落物种之间具有差异。

计算不同海拔区域地衣物种的多样性指数, 并进行单因素方差分析,结果见图 3。由图 3 可

表 1 达坂城山区地衣生态位宽度

Table 1 Niche width of lichens in Dabancheng mountainous area

物种 编号 Species code	种名 Species name	Levins 生态位 宽度 Levins niche width (B_{α})	Shannon- Wiener 生态位 宽度 Shannon- Wiener niche width (B _i)	物种 编号 Species code	种名 Species name	Levins 生态位 宽度 Levins niche width (B _a)	Shannon- Wiener 生态位 宽度 Shannon- Wiener niche width (B _i)
S1	爱琴海微孢衣 Acarospora aeginaica	1.536 1	0.533 4	S44	淡泡鳞衣,中亚亚种 T. tristis subsp. asiae-centralis	2.447 7	0.982 8
S2	包氏微孢衣 A. bohlinii	4.507 4	1.686 1	S45	Thalloidima sedifolium	1.000 0	0.000 0
S3	泡状微孢衣 A. bullata	1.000 0	0.000 0	S46	阿勒泰柄盘衣 Anamylopsora altaica	2.900 7	1.081 6
S4	间隔微孢衣 A. interrupta	1.679 6	0.730 2	S47	Anamylopsora sp.	1.000 0	0.000 0
S5	被膜微孢衣 A. molybdina	2.229 5	1.041 1	S48	黑灰雪花衣 Anaptychia roemeri	1.000 0	0.000 0
S6	垫微孢衣 A. pulvinata	5.103 5	2.131 6	S49	伴藓大孢衣 Physconia muscigena	3.200 3	1.448 1
S7	莲座微孢衣 A. rosulata	7.281 8	2.197 6	S50	灰色大孢衣 P. grisea	4.485 9	1.561 0
S 8	斯塔妃微孢衣 A. stapfiana	1.000 0	0.000 0	S51	黑蜈蚣衣 Phaeophyscia nigricans	1.000 0	0.000 0
S9	糙伏毛微孢衣 A. strigata	2.477 7	1.267 0	S52	类栗饼干衣 Rinodina castanomelodes	1.000 0	0.000 0
S10	天山微孢衣 A. tianshanica	1.509 8	0.520 6	S53	Phaeorrhiza sareptana	1.000 0	0.000 0
S11	糙聚盘衣 Glypholecia scabra	1.628 6	0.722 3	S54	鳞饼衣 Dimelaena oreina	5.372 3	1.864 4
S12	小管厚枝衣 Allocetraria madreporiformis	1.790 1	0.775 0	S55	蜡美衣 Calogaya biatorina	1.000 0	0.000 0
S13	雪黄岛衣 Flavocetraria nivalis	2.715 2	1.047 3	S56	类锈美衣 C. ferrugineoides	1.000 0	0.000 0
S14	绿皮黄梅 Xanthoparmelia chlorochroa	4.533 5	1.640 1	S57	小美衣 C. pusilla	1.000 0	0.000 0
S15	科罗拉多黄梅 X. coloradoensis	3.182 5	1.269 3	S58	蜡黄橙衣 Caloplaca cerina	1.000 0	0.000 0
S16	朝鲜黄梅 X. coreana	1.000 0	0.000 0	S59	Xanthomendoza trachyphylla	1.000 0	0.000 0
S17	荒漠黄梅 X. desertorum	1.658 2	0.586 2	S60	缠结茸枝衣 Seirophora contortuplicata	1.918 3	0.924 8
S18	杜瑞氏黄梅 X. durietzii	2.952 6	1.251 8	S61	丽黄鳞衣 Rusavskia elegans	11.665 5	2.692 9
S19	淡腹黄梅 X. mexicana	2.584 8	1.009 1	S62	粉芽黄鳞衣 R. sorediata	2.081 2	0.994 1
S20	齿裂黄梅 X. protomatrae	1.427 1	0.476 2	S63	耳盘网衣 Lecidea auriculata	1.000 0	0.000 0
S21	狭叶黄梅 X. stenophylla	3.176 4	1.259 0	S64	汇合网衣 L. confluens	1.000 0	0.000 0
S22	菊叶黄梅 X. somloensis	1.000 0	0.000 0	S65	岩网衣 L. lapicida	1.000 0	0.000 0
S23	拟菊叶黄梅 X. taractica	3.075 5	1.238 1	S66	石生网衣 L. lithophila	1.000 0	0.000 0
S24	韦伯黄梅 X. weberi	1.610 2	0.566 7	S67	珠光网衣 L. perlatolica	1.000 0	0.000 0
S25	怀俄明黄梅 X. wyomingica	7.977 4	2.175 3	S68	方斑网衣 L. tessellata	8.971 7	2.308 3
S26	茸刺山褐梅 Montanelia tominii	1.763 3	0.624 5	S69	伊朗沉衣 Immersaria iranica	2.869 5	1.097 0
S27	莲座石蕊 Cladonia pocillum	1.740 1	0.858 1	S70	美国平茶渍 Aspicilia americana	3.261 6	1.368 3
S28	软鹿石蕊 C. mitis	1.000 0	0.000 0	S71	亚洲平茶渍 A. asiatica	1.485 3	0.508 1
S29	矮石蕊 C. humilis	1.000 0	0.000 0	S72	青灰色平茶渍 A. caesiopruinosa	1.980 9	0.688 3
S30	碎茶渍 Lecanora argopholis	10.175 6	2.506 2	S73	青蓝色平茶渍 A. cyanescens	1.690 0	0.598 4
S31	散生多盘衣 Myriolecis dispersa	1.210 2	0.362 2	S74	杜金平茶渍 A. dudinensis	2.075 8	0.927 0
S32	凹盘原类梅 Protoparmeliopsis laatokkaensis	1.627 3	0.590 8	S75	拟亚洲平茶渍 A. hartliana	1.021 7	0.059 4
S33	石墙原类梅 P. muralis	1.000 0	0.000 0	S76	桃红平茶渍 A. persica	2.630 5	1.233 4
S34	盾原类梅 P. peltata	6.697 6	2.052 5	S77	斐亚平茶渍 A. phaea	6.050 8	1.841 6
S35	破小网衣 Lecidella carpathica	1.705 9	0.604 3	S78	亚兰灰平茶渍 A. subcaesia	5.625 6	1.910 1
S36	垫脐鳞 Rhizoplaca melanophthalma	2.693 1	1.036 6	S79	疣平茶渍 A. verrucigera	1.666 2	0.861 5
S37	异脐鳞 R. subdiscrepans	1.000 0	0.000 0	S80	荒漠平茶渍 A. desertorum	6.346 1	1.963 2
S38	厚癞屑衣 Lepraria crassissima	1.000 0	0.000 0	S81	内卷野粮衣 Circinaria contorta	12.093 4	2.600 7
S39	灰白癞屑衣 L. incana	1.000 0	0.000 0	S82	斑点野粮衣 C. maculata	1.000 0	0.000 0
S40	软骨鳞茶渍 Squamarina cartilaginea	1.000 0	0.000 0	S83	赭白野粮衣 C. ochraceoalba	1.000 0	0.000 0
S41	黑亚网衣 Micarea melaena	1.000 0	0.000 0	S84	扭曲野粮衣 C. tortuosa	1.000 0	0.000 0
S42	红鳞网衣 Psora decipiens	2.248 5	0.943 7	S85	粉瓣茶衣 Lobothallia alphoplaca	6.786 6	2.066 5
S43	淡棕泡鳞衣 Toninia alutacea	1.998 7	0.692 8	S86	贺兰瓣茶衣 L. helanensis	1.000 0	0.000 0

			() () () () () () () () () () () () () (衣 1			
物种 编号 Species code	种名 Species name	Levins 生态位 宽度 Levins niche width (B_{α})	Shannon- Wiener 生态位 宽度 Shannon- Wiener niche width (B _i)	物种 编号 Species code	种名 Species name	Levins 生态位 宽度 Levins niche width (B _a)	Shannon- Wiener 生态位 宽度 Shannon- Wiener niche width (B_i)
S87	厚瓣茶衣 L. crassimarginata	1.212 1	0.318 2	S100	鸡冠胶衣 Collema cristatum	1.569 1	0.548 8
S88	酒石肉疣衣 Ochrolechia tartarea	1.000 0	0.000 0	S101	地卷 Peltigera rufescens	1.745 1	0.618 2
S89	聚黄茶渍 Candelariella aggregata	1.000 0	0.000 0	S102	皮果衣 Dermatocarpon miniatum	2.531 1	1.010 0
S90	金黄茶渍 C. aurella	5.021 6	1.813 5	S103	长根皮果衣 D. moulinsii	1.000 0	$0.000 \ 0$
S91	柠檬黄茶渍 C. citrina	3.176 1	1.421 4	S104	盾鳞衣 Placidium squamulosum	2.542 6	0.996 9
S92	莲座黄茶渍 C. rosulans	6.159 6	2.134 2	S105	黑棕瓶口衣 Verrucaria fusconigrescens	1.000 0	0.000 0
S93	斯普拉黄茶渍 C. spraguei	3.844 0	1.367 0	S106	粉芽盾衣 Peltula euploca	4.837 0	1.804 9
S94	蛋黄茶渍 C. vitellina	1.894 8	0.828 9	S107	黑小极衣 Lichinella nigritella	5.9997	1.910 7
S95	灰地图衣 Rhizocarpon disporum	1.000 0	0.000 0	S108	地生同层枝衣 Peccania terricola	3.883 9	1.511 0
S96	地图衣 R. geographicum	2.699 1	1.318 7	S109	网脊石耳 Umbilicaria decussata	1.000 0	0.000 0
S97	亚洲多孢衣 Sporastatia asiatica	3.059 8	1.522 1	S110	淡肤根石耳 U. virginis	3.565 8	1.528 6
S98	S. crassulata	1.122 6	0.221 3	S111	双缘衣 Diploschistes scruposus	1.517 9	0.524 6
S99	龟甲多孢衣 S. testudinea	5.143 4	1.851 1				

表 2 达坂城山区不同生态位宽度的物种数

Table 2Species number of different niche widths
in Dabancheng mountainous area

Levins 生态位宽度 Levins niche width (B_{α})	物种数 Number of species	Shannon-Wiener 生态位宽度 Shannon-Wiener niche width (B _i)	物种数 Number of species		
$B_{\alpha} = 1$	38	$B_i = 0$	38		
$1 < B_{\alpha} \leq 5$	26	$0 < B_i \le 1$	31		
$5 < B_{\alpha} \le 10$	14	$1 < B_i \leq 2$	32		
$B_{\alpha} > 10$	3	$B_i > 2$	10		

知,物种丰富度在3000 m 以上的高海拔区域最高,低海拔区域(<2000 m)最低。Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数在 中高海拔区域(2500~3000 m)较高,在低海拔 (<2000 m)和高海拔区域(<3000 m)较低。单 因素方差分析表明,Pielou 均匀度指数在3000 m 以上区域和2500 m 以下海拔区域之间差异显著 (P<0.05),其他物种多样性指数在不同海拔区域 之间无显著差异(P>0.05)。

2.4 生态位特征的环境解释

分别对不同样方地衣群落物种的生态位宽度 和生态位重叠值与环境因子进行 DCA 分析,结果 显示生态位宽度第一排序轴的梯度长度介于 3~4 之间,并且 RDA 前四排序轴累计方差解释率均比



图中物种编号同表 1。下同。 Species codes in the figure are the same as Table 1. The same below.

图 1 基于生态位重叠值的 PCoA 排序

Fig. 1 Principal coordinates analysis based on niche overlap values

CCA 排序大,因此生态位宽度和环境因子的关系 用 RDA 分析,而生态位重叠第一排序轴的梯度长 度大于 4,因此选择 CCA 排序,并用二维投影图显 示(图 4)。

由生态位宽度的 RDA 排序图(图 4:A)可知,



Numbers in the figure are the codes of sampling plots.

图 2 基于地衣群落的样方 PCoA 排序



海拔、风速和湿度与生态位宽度呈正相关,光照强 度、干扰和坡向与生态位宽度呈负相关。由生态 位重叠的 CCA 排序图(图 4:B)可知,光照强度和 干扰与生态位重叠呈正相关,海拔、湿度、风速和 坡向与生态位重叠值呈负相关。总体来看,与地 衣群落物种生态位宽度和生态位重叠相关性最强 的环境因子为海拔,其次为光照强度、风速、湿度、 干扰程度、坡向,其中,坡向对生态特征的影响不 显著。

3 讨论与结论

生态位宽度量化反映了物种对生境资源利用 的多样化水平或特化水平,以及对环境的适应状 况差异(聂莹莹等,2021)。也就是说,生态位宽度 越宽,对环境资源的利用能力越强,往往会形成群 落中的优势物种(孙成等,2022)。本研究发现,丽 黄鳞衣广泛分布于不同海拔和生境中的岩石表 面,对不同的环境具有较强的适应性,为该地区的 优势物种,这与丽黄磷衣自身对环境的高耐受性 有关。丽黄鳞衣对污染元素等具有较高的富集能 力(赵丽丽等,2019),对恶劣生境具有耐受性,致 使其泛化程度较高,对生境资源利用充分。此外, 内卷野粮衣生态位宽度也较大,这可能是在生态 位研究中将群落调查中的每个取样样地作为资源 状态,从而反映物种对资源的综合利用状况(罗文 等,2021),内卷野粮衣分布在大部分样地中,虽然 其多度较低,但同样能利用不同的生境资源,说明 这两个物种对生存环境要求较低,能够适应该地 区较恶劣的生境,对该地区地衣群落构建起着重 要的作用。该地区大部分地衣生态位宽度较窄, 这与该地区生境条件有密切联系,低海拔区域荒 漠化严重,物种多为耐干旱的岩面生地衣,而在高 海拔区域,具有显著较高比例的叶状地衣等,不同 生境中生态需求相似物种的聚集分布,致使其特 化程度较高,对环境资源利用程度低。

生态位重叠侧重反映了物种在空间中资源利 用的交叉重叠程度,以及物种间的生物和生态学 特性的相似度,可在一定程度上解释物种间的共 生和竞争作用(肖艳梅等,2021)。生态位重叠值 越高,种间资源需求越相似,种间竞争越激烈。本 地区地衣种对间生态位重叠值整体偏低,说明地 衣物种的生态位普遍存在差异,生态位分化程度 高,物种间竞争不激烈,群落较稳定。虽然研究区 整体干旱,生境异质性较低,但由于地衣生物体极 小,小生境对其极为重要,地衣会占据自身独特的 小生境,使种间关系处于协调和稳定状态。Gause (1934)认为,生态位重叠仅仅是物种竞争的一个 不必要的前提条件,即物种间是否存在竞争要取 决于具体生境,只有在资源缺乏或不足的生境条 件下,生态位重叠才会产生竞争排斥。该地区整 体环境较为恶劣,资源相对匮乏,可以认为地衣物 种在定殖早期由于资源争夺竞争激烈,随后,物种 逐渐占据各自适宜的生态资源位,形成了生态位 分化,导致其重叠值整体偏低。另外,由于将调查 样地视为生境资源位的综合,物种分布的交错程 度较大也会导致其较低的生态位重叠值(宗宁等, 2021)

物种生态位宽度值越大,分布范围越广,越容 易与其他物种发生生态位重叠(景升利等,2020)。 该地区地衣物种大都为岩面生壳状地衣,对环境 适应能力强,分布在不同海拔区域,与其他物种之 间出现生态位重叠的概率较大。如生态位较宽的 内卷野粮衣和丽黄鳞衣与多数物种之间都存在生 态位重叠,但重叠值较低;而一些生态位较窄的物 种,如软鹿石蕊、矮石蕊、小美衣、蜡黄橙衣、斑点 野粮衣等,由于其特殊的生境需求,主要分布在无 人为干扰,较高湿度的高海拔区域,本研究中只在 9期



不同小写字母表示差异显著(*P*<0.05),相同字母表示无显著差异(*P*>0.05)。 Different letters indicate significant differences (*P*<0.05), the same letters indicate no significant differences (*P*>0.05).

图 3 达坂城山区不同海拔梯度上物种多样性指数





图 4 不同样方地衣群落物种生态位宽度与环境因子 RDA 排序图(A)和生态位重叠与环境因子的 CCA 排序图(B) Fig. 4 RDA analysis ordination of niche width and environmental factors (A) and CCA analysis ordination of niche overlap and environmental factors (B) of lichen communities under different plots

单个样方中有记录,却与其他物种之间存在较高的生态位重叠。这与 Sun 等(2021)的一些研究结果一致,认为生态位重叠和生态位宽度之间并没有直接的线性关系,这可能与物种的生物学和生态学特性有关(郭永清等,2009),导致生境资源利用的互补性,或是因为其只在同一样方中存在。

生态位特征的差异是群落各环境因子共同作 用的结果,已有研究表明,地衣物种分布与光照、 湿度、温度、海拔(Baniya et al., 2010; Sahu et al., 2019: Nascimento et al., 2021) 等环境因素有关。 达坂城山区荒漠化严重,生境干旱,资源较为匮 乏。通过排序分析可以看出海拔是地衣生态位特 征的重要影响因素。随着海拔的升高,湿度增加, 人为干扰减弱,更适宜物种定殖。同时,水分增加 更利于叶状和枝状等水分需求较高的地衣生长 (Gauslaa, 2014), 在 2 500~3 000 m 中高海拔区 域,物种多样性最高。在高海拔区域,地衣物种多 样性降低,主要是由于高海拔地区生境条件严酷, 风速较强,可能不利于地衣生长(Pottier et al., 2013)。本研究发现,海拔、湿度、光照强度对地衣 物种生态位特征的影响较大,主要是由于海拔影 响湿度和光照条件,因此,沿海拔梯度的生境条件 的差异导致物种生态位差异。总体而言,达坂城 山区地衣物种沿海拔梯度分布具有差异,物种间 由于生境资源竞争形成了生态位的分化,群落较 为稳定。但是,由于相对恶劣的生境条件,群落较 为脆弱,物种对外部干扰较为敏感,干扰可能会影 响地衣物种多样性,从而影响该地区生态系统稳 定。因此,避免对该地区进行较大的人为干扰,对 该地区的荒漠生境研究和生态环境的保护具有重 要意义。

参考文献:

- ABBAS A, WU JN, 1998. Lichens of Xinjiang [M]. Urumqi: Xinjiang Science-Technology and Health Publishing House: 1-161. [阿不都拉・阿巴斯, 吴继农, 1998. 新疆地衣 [M]. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社: 1-161.]
- BANIYA CB, SOLHØY T, GAUSLAA Y, et al., 2010. The elevation gradient of lichen species richness in Nepal [J]. Lichenologist, 42(1): 83–96.
- CAO H, ZHANG CY, GONG XF, et al., 2021. Niche characteristics and interspecific associations of dominant tree species in secondary evergreen broad leaf forest of Suichang County [J]. J Zhejiang Sci Technol, 41(5): 15-21. [曹 华,张川英, 龚笑飞, 等, 2021. 遂昌县次生常绿阔叶林 主要物种的生态位特征及种间联结 [J]. 浙江林业科技,

41(5): 15-21.]

- CHEN X, BU ZJ, WANG SZ, et al., 2009. Niches of seven bryophyte species in Hani peat land of Changbai Mountains [J]. Chin J Appl Ecol, 20(3): 574-578. [陈旭, 卜兆君, 王升忠,等, 2009. 长白山哈泥泥炭地七种苔藓植物生态 位[J]. 应用生态学报, 20(3): 574-578.]
- GAUSE GF, 1934. The struggle for existence [M]. New York: Hafner: 12-26.
- GAUSLAA Y, 2014. Rain, dew, and humid air as drivers of morphology, function and spatial distribution in epiphytic lichens [J]. Lichenologist, 46(1): 1-16.
- GRINNELL J, 1917. The niche-relationships of the California Thrasher [J]. Auk, 34(4): 427-433.
- GUO YQ, LANG NJ, JIANG QC, et al., 2009. Niche characteristics of the plants in the dry and hot valley of Yuanmou County [J]. J NW For Univ, 24(2): 13-17. [郭 永清, 郎南军, 江期川, 等, 2009. 元谋干热河谷植物生态位特征研究 [J]. 西北林学院学报, 24(2): 13-17.]
- GIORDANI P, BENESPERI R, MARIOTTI MG, 2015. Local dispersal dynamics determine the occupied niche of the redlisted lichen *Seirophora villosa* (Ach.) Frödén in a mediterranean Juniperus shrubland [J]. Fungal Ecol, 13: 77-82.
- IMIN B, LI ZS, TUMUR A, 2022. Niche characteristics of saxicolous lichens in Tianshan No. 1 Glacier, Xinjiang, China [J]. J Arid Land Resour Environ, 36(1): 159-166. [拜合提妮萨・依明, 李作森, 艾尼瓦尔・吐米尔, 2022. 天山一号冰川岩面生地衣群落主要种群生态位特 征的研究 [J]. 干旱区资源与环境, 36(1): 159-166.]
- JIN WT, TUMUR A, 2017. Niche of saxicolous lichens communities in Tomur Peak National Nature Reserve in Xinjiang, China [J]. Ecol Sci, 36(1): 89-94. [靳文婷, 艾尼瓦尔・吐米尔, 2017. 托木尔峰国家级自然保护区岩 生地衣群落生态位研究 [J]. 生态科学, 36(1): 89-94.]
- JING SL, YANG HL, WANG JT, 2020. Niche characteristics of plant communities in shallow mountain plantations inloess alpine region [J]. Open J Soil Water Conserv, 8(4): 23-37. [景升利,杨海龙,王佳庭, 2020. 黄土高寒区浅山人 工林植物群落生态位特征研究 [J]. 水土保持, 8(4): 23-37.]
- KEDDY PA, 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology [J]. J Veg Sci, 3(2): 157-164.
- KOCH NM, MATOS P, BRANQUINHO C, et al., 2019. Selecting lichen functional traits as ecological indicators of the effects of urban environment [J]. Sci Total Environ, 654(1): 705-713.
- LI ZS, LUO P, TUMUR A, 2021. Niche of saxicolous lichens in Haxionggou Forest Park in Xinjiang, China [J]. J NW For Univ, 36(4): 257-265. [李作森, 雒鹏, 艾尼瓦尔· 吐米尔, 2021. 新疆哈熊沟森林公园岩面生地衣生态位的 研究 [J]. 西北林学院学报, 36(4): 257-265.]
- LUBEK A, KUKWA M, JAROSZEWICZ B, et al., 2018. Changes in the epiphytic lichen biota of Białowieża Primeval

Forest are not explained by climate warming [J]. Sci Total Environ, 643: 468-478.

- LUO W, ZHONG YF, XUE SL, et al., 2021. The study on niche of *Cinnamomum rigidissimum* and dominant populations in different communities in Jianfengling [J]. For Resour Manage, 5: 160-167. [罗文,钟育飞,薛少亮, 等, 2021. 尖峰岭不同群落的卵叶桂与优势种群的生态位 研究 [J]. 林业资源管理, 5: 160-167.]
- LUCHETA F, KOCH NM, KFFER MI, et al., 2019. Lichens as indicators of environmental quality in southern Brazil: an integrative approach based on community composition and functional parameters [J]. Ecol Indicators, 107: 105587.
- NASCIMENTO E, MAIA LC, CÁCERES M, et al., 2021. Phylogenetic structure of lichen meta communities in Amazonian and Northeast Brazil [J]. Ecol Res, 36(3): 440-463.
- NIE YY, CHEN JQ, XIN XP, et al., 2021. Responses of niche characteristics and species diversity of main plant populations to duration of enclosure in the Hulun Buir meadow steppe [J]. Acta Pratacul Sin, 30(10): 15-25. [聂莹莹, 陈金强, 辛晓平, 等, 2021. 呼伦贝尔草甸草原区主要植物种群生态位特征与物种多样性对封育年限响应 [J]. 草业 学报, 30(10): 15-25.]
- NIU KC, CHU CJ, WANG ZH, 2022. Dynamic niche: a new foundation for rebuilding theory of community ecology [J]. Sci Sin (Vit), 52(3): 403-417. [牛克昌, 储诚进, 王志恒, 2022. 动态生态位:构建群落生态学理论的新框架[J]. 中国科学: 生命科学, 52(3): 403-417.]
- PANG JS, YUAN YC, ZHOU MM, et al., 2022. Species niche of *Clematis acerifolia* Maxim. community [J]. Acta Ecol Sin, 42(8): 3449-3457. [庞久帅, 原阳晨, 周苗苗, 等, 2022. 槭叶铁线莲(*Clematis acerifolia* Maxim.)群落中物种 生态位研究 [J]. 生态学报, 42(8): 3449-3457.]
- REN Q, CAI XT, MA WH, 2011. Changing features of temperature and precipitation in recent 52 years in Dabancheng region [J]. J Arid Land Resour Environ, 25(10): 116-121. [任泉, 蔡新婷, 马文惠, 2011. 新疆达 坂城地区 52a 来气温和降水变化特征分析 [J]. 干旱区资 源与环境, 25(10): 116-121.]
- POTTIER J, DUBUIS A, PELLISSIER LC, et al., 2013. The accuracy of plant assemblage prediction from species distribution models varies along environmental gradients [J]. Glob Ecol Biogeogr, 22(1): 52-63.
- ROLSHAUSEN G, DAL GF, SADOWSKA-DEŚ AD, et al., 2018. Quantifying the climatic niche of symbiont partners in a lichen symbiosis indicates mutualist-mediated niche expansions [J]. Ecography, 41(8): 1380-1392.
- SAHU N, SINGH SN, SINGH P, et al., 2019. Microclimatic variations and their effects on photosynthetic efficiencies and lichen species distribution along elevational gradients in Garhwal Himalayas [J]. Biodivers Conserv, 28: 1953–1976.
- SALES LP, HAYWARD MW, LOYOLA R, 2021. What do you mean by "niche"? modern ecological theories are not coherent on rhetoric about the niche concept [J]. Acta

Oecol, 110: 103701.

- SUN C, QIN FC, LI L, et al., 2022. Environmental interpretation of ecological niche characteristic of herbaceous populations under different site types of *Pinus tabuliformis* forest in feldspathic sandstone region [J]. Acta Ecol Sin, 42(9): 3613-3623. [孙成,秦富仓,李龙,等, 2022. 砒 砂岩区不同立地类型人工油松林下草本种群生态位特征 及其环境解释 [J]. 生态学报, 42(9): 3613-3623.]
- SUN JC, LI YH, DENG DT, et al., 2021. Niche analysis of dominant species in alpine desert grassland communities in qaidam basin [J]. E3S Web Conf, 257(3): 03021.
- THOMAS CD, CAMERON A, GREEN RE, et al., 2003. Extinction risk from climate change [J]. Nature, 427: 145-148.
- TIAN YN, TUMUR A, 2021. Niche characteristics of saxicolous crustose lichens in the northern slope of Bogda peak, Xinjiang [J]. J Arid Land Resour Environ, 35(1):108-113. [田雅楠, 艾尼瓦尔·吐米尔, 2021. 新疆博格达峰 北坡岩面生壳状地衣的生态位特征 [J]. 干旱区资源与 环境, 35(1):108-113.]
- TUMUR A, SATTAR M, MUHAMAT M, et al., 2012. Niche of ground lichens in southern mountainous region of Urumqi, Xinjiang, China [J]. J Arid Land Resour Environ, 26(7): 116-120. [艾尼瓦尔・吐米尔, 买买提・沙塔尔, 马衣 拉·莫合买德, 等, 2012. 新疆乌鲁木齐南部山区地面生 地衣生态位研究 [J]. 干旱区资源与环境, 26(7): 116-120.]
- VANNETTE RL, FUKAMI T, 2014. Historical contingency in species interactions: towards niche-based predictions [J]. Ecol Lett, 17(1): 115–124.
- XIAO YM, XIE JY, YAO YP, et al., 2021. Niche dominant species in arbor layer of evergreen deciduous broad-leaved mixed forest in karst hills of Guilin, southwestern China [J]. Acta Ecol Sin, 41(20): 8159-8170. [肖艳梅, 解婧 媛,姚义鹏, 等, 2021. 桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交 林乔木层优势物种生态位研究 [J]. 生态学报, 41(20): 8159-8170.]
- ZHANG JT, 2004. Quantitative ecology [M]. Beijing: Science Press: 94-130. [张金屯, 2004. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社: 94-130.]
- ZHAO LL, YANG MJ, LUO ZD, et al., 2019. Lichen (Xanthoria elegans) biomonitoring of harmful element pollution in Taiyue Mountains, Shanxi Province, China [J]. Life Sci Res, 23(1): 28-34. [赵丽丽,杨梦杰,罗治 定,等, 2019. 山西省太岳山区有害元素大气污染的地衣 (丽石黄衣)监测[J]. 生命科学研究, 23(1): 28-34.]
- ZONG N, SHI PL, ZHU JT, 2021. Changes of plant community composition and niche characteristics during desertification process in an alpine steppe [J]. Ecol Environ Sci, 30(8): 1561-1570. [宗宁, 石培礼, 朱军涛, 2021. 高寒草地沙 化过程植物群落构成及生态位特征变化 [J]. 生态环境 学报, 30(8): 1561-1570.]

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1646-1655

崔静娴, 刘慧, 刘红, 2023. 室内 CO₂浓度、温湿度和光照变化对碰碰香挥发物释放量的影响 [J]. 广西植物, 43(9): 1646-1655.

http://www.guihaia-journal.com

CUI JX, LIU H, LIU H, 2023. Effects of indoor CO_2 concentration, temperature, humidity and light variation volatile organic ecompounds released by *Plectranthus hadiensis* var. *tomentosus* [J]. Guihaia, 43(9): 1646–1655.

室内 CO₂ 浓度、温湿度和光照变化对 碰碰香挥发物释放量的影响

崔静娴¹, 刘 慧^{1,2}*, 刘 红^{1,2}

(1.北京航空航天大学生物与医学工程学院环境生物学与生命保障技术研究所,北京100191;2.北京航空航天大学空天生物技术与医学工程国际联合研究中心,北京100191)

摘 要:碰碰香(*Plectranthus hadiensis* var. tomentosus)的芳香气味具有改善身心健康的作用,但其挥发物的释放易受到室内环境影响而降低效果。为探究碰碰香挥发物对常见室内环境变化的响应,并为其高效稳定地应用于构建舒适的亲生物环境提供科学依据,该研究采用混合正交设计,使用动态顶空和气相色谱质谱联用技术测定了碰碰香挥发物对温度、湿度、CO₂浓度及光照这4种常见室内环境因素的响应。结果表明:(1)在温度、湿度、CO₂浓度和光照4个环境因素中,CO₂浓度和温度对碰碰香植株挥发物释放量的影响较大,而湿度和光照的影响较弱。(2)正常光周期下培养的碰碰香,在夜晚无光照时,CO₂浓度 500 μmol・mol⁻¹、温度 25 ℃和湿度 60%的环境条件最适于碰碰香植株释放挥发物。此环境条件下碰碰香挥发物的释放总量为 86.23 μg・L⁻¹・kg⁻¹,具有改善身心健康的活性成分含量为 78.03 μg・L⁻¹・kg⁻¹。综上所述,应用碰碰香构建室内亲生物环境,维持或改善人员身心健康时,应主要注意控制 CO₂浓度和温度相关的环境条件,从而充分高效地发挥碰碰香的园艺效益。

Effects of indoor CO₂ concentration, temperature, humidity and light variation on volatile organic compounds released by *Plectranthus hadiensis* var. *tomentosus*

CUI Jingxian¹, LIU Hui^{1,2*}, LIU Hong^{1,2}

 (1. Institute of Environmental Biology and Life Support Technology, School of Biological Science and Medical Engineering, Beihang University, Beijing 100191, China; 2. International Joint Research Center of Aerospace Biotechnology & Medical Engineering, Beihang University, Beijing 100191, China)

第一作者: 崔静娴(1996-),硕士研究生,研究方向为特殊环境园艺疗法,(E-mail)cuijingxian@buaa.edu.cn。

"通信作者:刘慧,博士,副研究员,研究方向为特殊环境园艺疗法,(E-mail)liuhui87@buaa.edu.cn。

收稿日期: 2022-06-26

基金项目:国家自然科学基金青年科学基金(82001996)。

Abstract; The aromatic odor of Plectranthus hadiensis var. tomentosus has been found to have the potential to improve physical and mental health of people in indoor environment, but its effectivess is reduced for that the release of volatile organic compounds from plants is susceptible to indoor environmental changes. The purpose of this study was to investigate the response of volatile organic compounds released by P. hadiensis var. tomentosus to common indoor environmental changes, and to provide a scientific basis for its efficient and sustainable application in building a comfortable pro-biotic environment to improve the physical and mental health of indoor personnel. Thus, the effects of four typical indoor environmental factors, such as air temperature, air relative humidity, CO₂ concentration and light variation, on the release of volatile organic compounds from P. hadiensis var. tomentosus were investigated in this study. And the dynamic headspace and gas chromatography-mass spectrometry techniques were used to analyze the volatile organic compounds in different indoor environments with an environmental control device based on mixed-level orthogonal array design. The results were as follows: (1) Among the four typical indoor environmental factors of air temperature, air relative humidity, CO₂ concentration and light condition, CO₂ concentration and air temperature had greater effects on the release of volatile organic compounds from P. hadiensis var. tomentosus, while the effects of air relative humidity and light were weak. (2) For P. hadiensis var. tomentosus cultivated under normal photoperiod, an environmental condition with CO₂ concentration of 500 μmol · mol⁻¹, air temperature of 25 °C and air relative humidity of 60% was the most suitable for releasing volatile organic compounds from P. hadiensis var. tomentosus in the absence of light. Under this environmental condition, the total amount of volatile organic compounds released by P. hadiensis var. tomentosus was 86.23 μ g · L⁻¹ · kg⁻¹, and the content of biological active components with potentials for the positive intervention of physical and mental health was 78.03 μ g \cdot L⁻¹ \cdot kg⁻¹. In summary, the results suggest that when the aroma plant P. hadiensis var. tomentosus is used to build an indoor pro-biotic environment to maintain or improve the physical and mental health of people in indoor, the environmental conditions should be controlled properly, especially CO₂ concentration and air temperature, so as to fully and efficiently produce the positive health benefits from *P. hadiensis* var. tomentosus.

Key words: *Plectranthus hadiensis* var. *tomentosus*, volatile organic compounds, temperature, relative humidity, CO₂ concentration, light condition, mixed horizontal orthogonal test

药食同源的芳香植物碰碰香 (Plectranthus hadiensis var. tomentosus)是唇形科延命草属的多年 生灌木状草本植物,原产自西南亚地区及非洲好 望角(张玉晶和王连君,2020),为花卉市场常见的 小型香草盆栽,常用于装饰室内或工作环境(赵小 珍等,2016)。植株茎叶不仅可以作为食用香料在 炒菜或凉拌时提味,还可以泡茶、泡酒(张旋等, 2019)。植株芳香浓郁,其香气已被证明可显著改 善紧张焦虑情绪(荆小洁等,2020)。现代人类 80%的时间在室内度过,久处于室内的人们情绪 和睡眠问题日益凸显(Mazlan & Abas, 2021)。近 年来,新型冠状病毒(COVID-19)的隔离防控措施 限制了户外活动,并使人们焦虑、抑郁的情绪分别 增长了 16% 和 28% (Rajkumar, 2020)。将碰碰香 应用于构建对身心健康有益的室内环境,是一种 用于维护久居室内人群的生理和心理健康的行之 有效的方法。

然而, 芳香植物挥发物 (volatile organic

compounds, VOCs)的合成与释放是一个受多种因 素影响的复杂生理过程,与光周期、温湿度等影响 生理状态的外界环境因素密切相关,许多植物 VOCs 释放在不同环境下存在较大差异。李莹莹(2012) 研究发现,矮牵牛中的苯环类物质在夜间释放,而 一些香气物质如异丁子香酚仅在白天释放,白玉兰 鲜花在低温下仅释放几种挥发物,大多数萜烯类化 合物为痕量或不释放。此外,高光强、高温或湿度 增加在一定程度上会刺激植物释放 VOCs (Holopainen & Gershenzon, 2010),环境湿度增加可 使赤松和云杉释放的 VOCs 成分发生改变,并且湿 度增加与芳香物质 α-蒎烯的释放呈显著正相关(李 洪远等,2015)。然而,也有研究显示一些植物的 VOCs释放对于高湿度并不敏感,甚至会受到抑制 (李洪远等,2015)。大气中 CO,浓度对植物 VOCs 释放的影响可能因物种而异,目前尚未有统一观 点,如高浓度的 CO,使花旗松 VOCs 释放量显著降 低,而令洋葱的 VOCs 释放量显著升高(Jasoni et

al., 2018)。因此,不同植物的 VOCs 释放对环境变 化的响应存在较大差异,需进一步研究。

室内环境与通风方式、人员密度、季节更替等 密切相关。常见的室内环境具有空间较小、光照 强度低、CO,浓度高等特点。室内 CO,浓度最低值 为 573 µmol · mol⁻¹. 最高值达 4 991 µmol · mol⁻¹ (姬长发等,2019);室内平均居住温度在 19.78~ 31.18 ℃范围内,室内相对湿度季节性变化强,冬 季最低,夏季最高,并与室内空气温度密切相关 (Tamerius et al., 2013)。环境变化是碰碰香在实 际室内应用中需要考虑的主要潜在影响因素,可 能会通过影响碰碰香 VOCs 的释放,进而影响其对 生理心理健康的干预效果。但是,以往尚未针对 室内环境因素对碰碰香 VOCs 释放的影响展开系 统的研究。本研究采用混合正交试验方法,探究 温度、湿度、CO,浓度及光照条件等室内主要环境 因素对碰碰香植株 VOCs 释放的影响,旨在明确影 响碰碰香植株 VOCs 释放的主要因素,进而提供其 VOCs 高效稳定释放的最佳环境条件,以便针对性 地在日常室内工作和生活环境中使用碰碰香植 株,充分发挥其应用价值。

1 材料与方法

1.1 实验材料及装置

碰碰香 3 盆,种植在泥炭土的圆形花盆(直径 27 cm,高 18 cm)中,培养环境为碰碰香生长较适 宜的环境,即温度(25 ± 2) ℃、空气相对湿度 (50 ± 10)%、光周期为12 h 光照/12 h 黑暗(8:00 打开光源,20:00 关闭光源)。照明光源采用红白 LED 光源,光谱中红白光比例为1:1,光强120 μ mol·m⁻²·s⁻¹。培养碰碰香株高至16~18 cm 时开展所有的实验处理。

1.2 常见室内环境的实验因素水平设计

经文献调研(王茜等,2019),确定温度、湿度、 光照条件、CO₂浓度为可能影响碰碰香的 VOCs 释放 的典型室内环境因素。依据室内通风状态及人员 密度,室内实地测量结合文献调研(Tamerius et al., 2013;姬长发等,2019),确定变化范围为温度 20~30 ℃,湿度 40%~80%。CO₂浓度 500~4 500 μ mol· mol⁻¹,光照强度为光照 20 μ mol·m⁻²·s⁻¹或黑暗 0 μ mol·m⁻²·s⁻¹。各个环境因子的水平设置见表 1。

根据混合正交试验设计原理,选择相近的

L18.3.6.6.1 正交表,使用拟水平法进行正交试验 设计(武凯等,2021),测试顺序随机,每个处理设 置3个重复,结果取平均值。

表 1 常见室内办公或居家环境的 实验因素水平设置

 Table 1
 Experimental factor level design of common indoor office or home environment

水平 Level	光照条件 Light condition	温度 Temperature (℃)	湿度 Humidity (%)	$CO_2 浓度 \\ CO_2 \\ concentration (µmol · mol ^1)$
1	光照 Light	20	40	500
2	黑暗 Dark	25	60	1 500
3		30	80	2 500
4				3 500
5				4 500

1.3 碰碰香 VOCs 采样方法

用于碰碰香 VOCs 采集的实验装置(图1)上 部为有机玻璃罩,在植物茎基部使用有机玻璃板 和聚四氟乙烯薄膜将土壤上部的植株与下方的土 壤隔开,用硅胶圈密封固定(Daussy & Staudt, 2020),构成上方密封空间以避免土壤 VOCs 的干 扰。采样时间为每日9:00—16:00,采样前先将碰 碰香放置在实验装置中,使用经过过滤的空气冲 洗(4 L·min⁻¹)有机玻璃罩 10 min,以消除安装过 程中残留的 VOCs。空气的过滤净化使用 GDX-101 和活性炭两种吸附管(Li et al., 2019),以避 免外界空气中 VOCs 的干扰。

环境条件控制通过向装置内通入不同温度、湿度、CO₂浓度的空气,以及控制外界光源的开闭来实现。使用温湿度控制器来控制温湿度,气体流量调 节器控制装置内 CO₂气体的浓度。当装置内 CO₂传 感器示数保持相对稳定不变 3 min 以上时,判定植 株已适应了此环境条件,即此环境下碰碰香植株的 光合作用强度已经达到稳定状态,继续稳定 30 min 后进行 VOCs 吸附采样(Daussy & Staudt, 2020)。 在装置出气口接 Tenax-TA 吸附管,以 100 mL · min⁻¹的恒定流量采样 30 min,重复 3 次。采样结束 后,称量碰碰香植株地上部分鲜重质量,用于计算 碰碰香植株单位鲜重生物量的 VOCs 释放量。

1.4 GC-MS 检测与 VOCs 成分分析

采集的样品使用热解析仪(TD-20,中国)进行



图 1 用于测量碰碰香 VOCs 释放的装置 Fig. 1 Device for measuring VOCs released by *Plectranthus hadiensis* var. *tomentosus*

热脱附,进行气相色谱质谱联用分析(QP2020 气 质联用仪,日本)。具体条件如下:HP-5MS 色谱柱 (60 m × 0.25 mm × 0.25 μ m),初始温度 50 ℃,保 持 10 min,以 5 ℃ · min⁻¹速率程序升温到 250 ℃, 保持 5 min;载气为高纯氦气(99.999 9%)。MS 离 子源在 70 eV、200 ℃,全扫描模式下运行,质量扫 描范围为 30~800 amu。通过 NIST 化合物数据库, 具有保留指数或将质谱与已发表的数据进行比较 来鉴定化合物。使用北京坛墨质检标准物质中心 的混合 VOCs 作为标样并绘制标准曲线,进行现化 合物的定量计算。

依据网络药理学方法(钟钰等,2019),利用 TCMSP 中药系统药理学数据库(http://tcmspw. com/tcmsp.php)、Pubchem 有机小分子生物活性数 据库(https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/)、TGSC 香 料信息数据库(http://www.thegoodscentscompany. com/)预测筛选碰碰香 VOCs 中具有抗焦虑抑郁,镇静催眠等生理活性的成分。

1.5 统计分析

根据混合正交试验设计原理,计算极差 R 并 按大小进行排序,筛选出最佳适用环境条件(武凯 等,2021),计算分析各环境因素的影响趋势: I、 Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ分别为每个环境因素不同水平的实 验值之和。K1~K5分别是每个因素第1至第5个 水平的值,根据各个因素的2个、3个或5个的水 平值设置,分析该因素对试验指标的影响趋势。

2 结果与分析

2.1 VOCs 释放总量及其主要成分的变化

表 2 为不同环境组合下碰碰香植株 VOCs 释 放总量的结果,光照(A)、温度(B)、湿度(C)和

表 2 不同环境对碰碰香 VOCs 释放 总含量影响的正交试验结果

 Table 2
 Orthogonal test results of different environment effects on total content in VOCs released by

Plectranthus hadiensis var. tomentosus

处理 Treat- ment	A 光照 条件 Light condition	B 温度 Temperature (℃)	C 湿度 Humidity (%)	D CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration (μ mol · mol ⁻¹)	VOCs 总含量 Total VOCs (µg・L ⁻¹ ・ kg ⁻¹)
1	光照 Light	20	40	500	8.10
2	黑暗 Dark	25	60	500	86.23
3	光照 Light	20	60	1 500	11.71
4	黑暗 Dark	25	80	1 500	58.84
5	黑暗 Dark	20	80	2 500	37.75
6	光照 Light	25	40	2 500	39.73
7	光照 Light	30	80	3 500	4.16
8	黑暗 Dark	30	40	3 500	10.34
9	光照 Light	30	60	4 500	7.79
10	黑暗 Dark	20	80	4 500	33.64
11	黑暗 Dark	30	80	500	37.15
12	光照 Light	30	40	1 500	6.22
13	黑暗 Dark	30	60	2 500	11.75
14	光照 Light	25	80	3 500	5.23
15	光照 Light	25	40	4 500	26.67
16	黑暗 Dark	20	40	2 500	8.48
17	黑暗 Dark	20	60	3 500	15.83
18	光照 Light	25	60	500	70.38
Ι	179.98	115.52	99.54	201.86	I + II + III + III + IV + V =
П	300.03	287.07	203.70	76.77	480.00
Ш		77.41	176.77	97.71	
IV				35.56	
V				68.10	
K1	20.00	19.25	16.59	50.46	
K2	33.34	47.85	33.95	25.59	
К3		12.90	29.46	24.43	
K4				8.89	
К5				22.70	
最大 Max	33.34	47.85	33.95	50.46	
最小 Min	20.00	12.90	16.59	8.89	
R	13.34	34.94	17.36	41.57	
因素主次 Primary and secondary factors		:	D>B>C>A		
最优方案 Optimal scheme	§ A1/A2	B2	C2	D1	

 CO_{2} 浓度(D)的极差 $R_{p}>R_{p}>R_{c}>R_{s}$,说明 CO_{2} 浓 度对碰碰香 VOCs 释放总含量的影响最大,其次 是温度和湿度,而光照对 VOCs 释放的影响较小。 各环境因素对 VOCs 释放总含量的影响趋势如图 2:A。黑暗条件下碰碰香 VOCs 释放量要高于有 光照环境下。碰碰香 VOCs 的释放总量先随温 度、湿度的升高而增加,但是当温湿度超过一定 限度时, VOCs释放总量会明显降低。随着 CO, 浓度的升高,碰碰香 VOCs 的释放总量呈降低的 趋势,释放量在 500 μmol·mol⁻¹ CO,浓度时最 高,在3500 µmol·mol⁻¹时最低,在4500 µmol· mol⁻¹时表现出明显的升高趋势,但仍低于 500 μmol·mol⁻¹时 VOCs 的释放量。由图 2:A 可 知,促使碰碰香 VOCs 释放的较佳环境条件为 A2B2C2D1, 即黑暗、温度 25 ℃、湿度 60%、 CO₂浓度 500 µmol·mol⁻¹, 碰碰香 VOCs 释放总 量可达到 86.23 μg·L⁻¹·kg⁻¹,即每千克碰碰香 植物释放到每升空气中的挥发物质量为 86.23 μg_o

由表3可知,不同环境条件下碰碰香植株释放的 VOCs 成分差异较大。在黑暗条件下,大多数实验组 VOCs 中含量最多的物质均为 *d*-柠檬烯,且部分处理组的柠檬烯含量超过了 50%(组2、组4、组5、组17),推测可能在黑暗条件下碰碰香 VOCs 中*d*-柠檬烯的合成与释放较为稳定。

2.2 VOCs 中有效活性成分含量的变化

利用相关数据库,结合文献(Zhang & Yao, 2019)预测筛选出抗焦虑抑郁或镇静催眠的有效 活性成分,得到碰碰香 VOCs 中与身心健康相关的 41 种有效活性成分,见表 4。由表 4 可知,在筛选 得到的有效活性成分中,多数为既可以缓解失眠 症状亦可以缓解焦虑抑郁情绪的单萜类或倍半萜 类物质,如含氧单萜烯(α-松油醇,芳樟醇等),单 环单萜烯(*d*-柠檬烯,伞花烃等)等。

碰碰香 VOCs 中有效活性成分含量的变化与总含量变化趋势总体相似(表 5,图 2:B),黑暗条件下有效活性成分的释放量要高于光照条件。各环境因素的极差 $R_D > R_B > R_C > R_A$,说明 CO₂浓度对 VOCs 中的活性成分合成和释放影响最大。由表 5 可知,在黑暗、温度 25 °C、湿度 60%、CO₂浓度 500 μ mol·mol⁻¹环境下,碰碰香植株释放的 VOCs 中有效活性成分含量最高,为 78.03 μ g·L⁻¹·kg⁻¹。

表 3 不同环境条件下碰碰香植株释放的 VOCs 中含量前三的成分及其百分含量

 Table 3
 Components and percentages of the top three in VOCs released by *Plectranthus hadiensis* var. tomentosus under different environmental conditions

<i>b</i> ト 7田	各组含量前三的成分及其百分含量 Components and percentages of the top three in each group								
处理 — Treatment	化合物 Compound	百分含量 Percentage (%)	化合物 Compound	百分含量 Percentage (%)	化合物 Compound	百分含量 Percentage (%)			
1	肉桂烯 Styrene	6.67	对伞花烃 p-Cymene	5.16	顺式-对-薄荷二烯醇 cis-Mentha-2,8-dien-1-ol	4.39			
2	d-柠檬烯 d-Limonene	55.67	萜品油烯 Terpinolene	5.98	芳樟醇 Linalool	4.72			
3	桧烯 Sabinene	9.21	2-乙基己醇 2-Ethyl-1-hexanol	8.36	β-蒎烯 β-Pinene	6.32			
4	d-柠檬烯 d-Limonene	53.55	桧烯 Sabinene	6.39	β-蒎烯 β-Pinene	4.80			
5	d-柠檬烯 d-Limonene	53.60	桧烯 Sabinene	7.41	4-蒈烯 4-Carene	6.60			
6	正癸醛 Decanal	11.91	萜品油烯 Terpinolene	8.57	芳樟醇 Linalool	8.54			
7	萜品油烯 Terpinolene	11.12	芳樟醇 Linalool	9.62	4-蒈烯 4-Carene	8.04			
8	桉叶油醇 Eucalyptol	6.71	芳樟醇 Linalool	5.97	(-)-乙酸冰片酯 (-)-Bornyl acetate	5.85			
9	丁基癸醚 Butyl decyl ether	15.14	d-柠檬烯 d-Limonene	13.65	4-蒈烯 4-Carene	7.50			
10	d-柠檬烯 d-Limonene	29.41	月桂酸 Dodecanoic acid	5.79	4-蒈烯 4-Carene	4.89			
11	d-柠檬烯 d-Limonene	41.80	α-蒎烯 α-Pinene	5.45	桧烯 Sabinene	5.31			
12	4-蒈烯 4-Carene	11.49	乙酸乙酯 Ethyl acetate	10.72	(-)-乙酸冰片酯 (-)-Bornyl acetate	8.29			
13	d-柠檬烯 d-Limonene	13.99	4-蒈烯 4-Carene	7.80	(-)-乙酸冰片酯 (-)-Bornyl acetate	6.29			
14	月桂酸 Dodecanoic acid	6.33	芳樟醇 Linalool	6.06	乙酸乙酯 Ethyl acetate	5.95			
15	2,2,4-三甲基戊二醇异丁酯 2,2,4-Trimethyl-1, 3-pentanediol diisobutyrate	21.95	月桂酸 Dodecanoic acid	5.68	反式-对-2,8-1-薄荷二烯醇 trans-p-Mentha-2,8-dien-1-ol	3.81			
16	d-柠檬烯 d-Limonene	11.49	4-蒈烯 4-Carene	8.98	2-乙基己醇 2-Ethyl-1-hexanol	7.25			
17	d-柠檬烯 d-Limonene	57.29	桧烯 Sabinene	6.84	萜品油烯 Terpinolene	5.04			
18	芳樟醇 Linalool	8.52	驱蛔萜 Ascaridole	6.84	柠檬烯 Limonene	5.85			

3 讨论

常见芳香盆栽碰碰香的香气广受人们喜爱 (荆小洁等,2020),具有改善情绪和睡眠的巨大 应用潜力(赵小珍等,2016; Zhang & Yao,2019)。 但是,针对不同室内的环境条件,碰碰香 VOCs 的 释放量可能存在较大变化(李洪远等,2015)。本 研究从碰碰香 VOCs 组分及其释放量变化的角度, 探究了温度、湿度、CO₂浓度及光照条件等典型室 内环境对其 VOCs 释放的影响。结果发现碰碰香 VOCs 的释放对 CO₂浓度和温度较为敏感,而对湿 度变化和有无光照的敏感度较低。

大气中 CO₂浓度的升高会一定程度上抑制碰

碰香光合作用速率和 VOCs 的释放。推测高浓度 CO₂抑制碰碰香 VOCs 释放可能归因于两方面:一 方面, 萜类物质合成之后需储存于特定的分泌器 官中, 此类器官的分化和维护的代谢成本较大 (Staudt et al., 2001); 另一方面, 高浓度 CO₂提升 了光合速率, 初级代谢增加, 引起次生代谢物的糖 基化和氧化, 从而降低了碰碰香萜类化合物的挥 发性(Yazaki et al., 2017)。碰碰香 VOCs 中的单 萜物质芳樟醇, 经 Cyt P450s 氧化为 8-羟代、8-氧 代或 8-羧基芳樟醇, 从而挥发性降低, 以非挥发性 物质的形式积累在叶片中(Yazaki et al., 2017)。 此外, 糖基化和氧化反应可能导致亲水性和分子 质量的增加, 同时引起叶片干物质密度增加, 含水 率降低等变化。CO,浓度过高甚至可以改变叶绿

表 4 应用网络药理学方法预测和筛选出碰碰香植株释放的 VOCs 中有效活性成分

Table 4 Prediction and screening of effectively active components in VOCs released by

Plectranthus hadiensis var. tomentosus using a network pharmacology method

对应症状 Corresponding symptom				化合物 Compound				
抑郁 Depression	1	邻伞花烃 o-Cymene						
失眠、焦虑 Insomnia, anxiety	1	顺式-对-薄荷二烯醇 <i>cis</i> -Mentha-2,8-dien-1-ol	9	桧烯 Sabinene	17	驱蛔萜 Ascaridole	25	衣兰烯 Ylangene
	2	萜品油烯 Terpinolene	10	莰烯 Camphene	18	β-瑟林烯 β-Selinene	26	t-杜松醇 t-Cadinol
	3	金合欢烷 Farnesane	11	4-蒈烯 4-Carene	19	d-香芹酮 d-Carvone	27	β-水芹烯 β-Phellandrene
	4	芳樟醇 Linalool	12	月桂烯 β-Myrcene	20	乙酸龙脑酯 Bornyl acetate	28	桃醛 γ-Undecalactone
	5	α-荜澄茄油萜 α-Cubebene	13	长叶烯 Longifolene	21	d-柠檬烯 d-Limonene	29	环己酮 Cyclohexanone
	6	对薄荷-1,3,8-三烯 1,3,8-p-Menthatriene	14	γ-萜品烯 γ-Terpinene	22	α-古巴烯 α-Copaene		
	7	(+)-二氢香芹酮 (+)-Dihydrocarvone	15	桉叶油醇 Eucalyptol	23	马鞭草烯酮 Verbenone		
	8	乙酸小茴香酯 Fenchyl acetate	16	α-松油醇 α-Terpineol	24	(-) -香芹酮 (-) -Carvone		
失眠、焦虑、抑郁 Insomnia, anxiety, depression	1	(-)-乙酸冰片酯 (-)-Bornyl acetate	5	石竹烯 Caryophyllene	9	α-水芹烯 α-Phellandrene		
	2	(1R, 5R)-rel-香 芹 醇 cis-Carveol (1R,5R)-5-isopropenyl- 2-methylcy cloher-2-enol	6	异丁香烯 Isocaryophyllene	10	α-律草烯 α-Humulene		
	3	香芹酮 Carvone	7	冰片 Borneol	11	大牻牛儿烯 Germacrene		
	4	γ-杜松烯 γ-Cadinene	8	β-蒎烯 β-Pinene				

注:预测筛选有效活性成分依据 TCMSP 中药系统药理学数据库、Pubchem 有机小分子生物活性数据库、TGSC 香料信息数据库。 Note: Prediction and screening of effectively active components according to database of TCMSP, Pubchem and TGSC.

体的超微结构,造成植物叶片损伤(Velikova et al., 2009)。此外,室内 CO₂浓度升高也会对情绪和睡眠造成负面影响,显著降低睡眠质量(Zhang et al., 2021)。因此,室内保持较低水平的 CO₂浓度既有利于碰碰香 VOCs 的稳定释放,亦能维持具有较高人体舒适感的活动环境。

温度是 CO₂浓度之外另一个影响碰碰香 VOCs 释放的重要环境因素。碰碰香 VOCs 主要成分为 萜烯类物质,其可能是由萜烯合酶超家族(terpene synthase superfamily, TPSs)进行催化合成;TPSs 酶将顺式或反式异戊二烯二磷酸酯转化为多种单 萜或倍半萜(Muchlinski et al., 2019),然后释放到 空气中。碰碰香 VOCs 中β-蒎烯、月桂烯、柠檬烯 和β-水芹烯等萜类物质明显依赖于温度水平 (Kopaczyk et al., 2020),可能是由于低温或高温 直接影响到 TPSs 酶活性,即随温度上升 VOCs 合 成和释放速率逐渐增加;当温度超过一定限度之 后,高温降低 TPSs 酶活性,碰碰香 VOCs 合成和释 放速率也随之降低(李洪远等, 2015),甚至持续 的高温可能对 TPSs 酶造成不可逆转的结构损伤。 温度还可能通过提高碰碰香萜烯的蒸气压和降低 排放途径的阻力,进而提高大多数萜烯物质的排 放速率(Llusia et al., 2012)。此外,低温还可能通 过影响碰碰香初级代谢,导致次级代谢过程底物

表 5 碰碰香植株释放的 VOCs 中有效活性 成分含量正交试验结果

Table 5Results of orthogonal test on effectively
active components in VOCs released by
Plectranthus hadiensis var. tomentosus

处理 Treat- ment	A 光照条件 Light condition	B 温度 Tempera- ture (℃)	C 湿度 Humidity (%)	D CO ₂ 浓度 CO ₂ conce- ntration (µmol· mol ⁻¹)	有效活性 成分释放量 Effectively active component release $(\mu g \cdot L^{-1} \cdot kg^{-1})$
1	光照 Light	20	40	500	2.46
2	黑暗 Dark	25	60	500	78.03
3	光照 Light	20	60	1 500	6.10
4	黑暗 Dark	25	80	1 500	50.39
5	黑暗 Dark	20	80	2 500	31.77
6	光照 Light	25	40	2 500	21.99
7	光照 Light	30	80	3 500	2.53
8	黑暗 Dark	30	40	3 500	4.69
9	光照 Light	30	60	4 500	3.80
10	黑暗 Dark	20	80	4 500	21.04
11	黑暗 Dark	30	80	500	27.10
12	光照 Light	30	40	1 500	3.06
13	黑暗 Dark	30	60	2 500	7.13
14	光照 Light	25	80	3 500	1.99
15	光照 Light	25	40	4 500	7.10
16	黑暗 Dark	20	40	2 500	4.14
17	黑暗 Dark	20	60	3 500	14.05
18	光照 Light	25	60	500	43.01
Ι	92.04	79.56	43.45	150.60	I + II + III + III + IV + V =
П	238.34	202.51	152.12	59.54	330.37
Ш		48.31	134.82	65.04	
IV				23.25	
V				31.94	
K1	10.23	13.26	7.24	37.65	
K2	26.48	33.75	25.35	19.85	
К3		8.05	22.47	16.26	
K4				5.81	
К5				10.65	
最大 Max	26.48	33.75	25.35	37.65	
最小 Min	10.23	8.05	7.24	5.81	
R	16.26	25 70	18 11	31.84	
因素主次 Primary and secondary factors	10.20		D>B>C>A	51.04	
最优方案 Optimal scheme	A1/A2	B2	C2	D1	

不足,从而影响 VOCs 合成这一次级代谢过程 (Kopaczyk et al., 2020)。因此,碰碰香植株在实际的应用中,低温或过于闷热的环境均可能通过 降低碰碰香 VOCs 的释放,进而降低其园艺干预效 果,应尽量保持室内温度稳定适宜,避免高温对碰 碰香植物可能造成的损伤。

在本研究中,碰碰香 VOCs 的释放对湿度变化 的响应敏感度较低,这可能是由于碰碰香 VOCs 储 存在如油腺和腺毛等特殊类型的组织中,而环境 中空气相对湿度主要影响碰碰香叶片气孔的开闭 (李佳佳等,2020),而对储存 VOCs 的油腺无影响 (Yazaki et al., 2017)。有无光照是碰碰香 VOCs 释放响应不敏感的另外一个环境变化因素。推测 这可能是因为其 VOCs 的成分多数为单萜或者倍 半萜类物质。碰碰香叶片内萜类合成酶的活性受 光照强度的影响较小(李洪远等, 2015),有无光 照通常不影响碰碰香 VOCs 中倍半萜物质的释放 (Leung et al., 2010),因此在本研究中碰碰香植株 VOCs的释放对有无光照的响应较小。此外,在黑 暗条件下碰碰香 VOCs 中含量最高的成分基本稳 定为一种具有镇静催眠作用的物质 d-柠檬烯(Lu et al., 2020), 推测在黑暗条件下 d-柠檬烯的合成 与释放较为稳定,可能比较适合应用于夜晚室内 环境改善睡眠,高效地发挥其对身心健康干预 效用。

4 结论

在室内环境中,影响碰碰香植株 VOCs 释放的 关键环境因素为 CO₂浓度和温度。碰碰香植株应 用于构建亲生物环境,改善人员身心健康时,最佳 的环境条件为黑暗、CO₂浓度 500 µmol·mol⁻¹、温 度 25 ℃和湿度 60%。此环境条件下碰碰香植株 VOCs 释放量较高且稳定,其释放总量为 86.23 µg·L⁻¹·kg⁻¹,活性成分含量为 78.03 µg·L⁻¹· kg⁻¹。本研究为碰碰香植株应用于室内亲生物构 建的环境控制提供了科学依据,同时补充了芳香 类植物 VOCs 释放的理论知识。

参考文献:

DAUSSY J, STAUDT M, 2020. Do future climate conditions change volatile organic compound emissions from *Artemisia*





Fig. 2 Influence trend of each factor on the VOCs released by Plectranthus hadiensis var. tomentosus

annua? Elevated CO_2 and temperature modulate actual VOC emission rate but not its emission capacity [J]. Atmos Environ, 7: 100082.

- HOLOPAINEN JK, GERSHENZON J, 2010. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs [J]. Trends Plant Sci, 15(3): 176–184.
- JASONI R, KANE C, GREEN C, et al., 2018. Altered leaf and root emissions from onion (*Allium cepa* L.) grown under elevated CO₂ conditions [J]. Environ Exp Bot, 51(3): 273-280.
- JI CF, XU YZ, LI L, et al., 2019. Monitoring and analyzing of carbon dioxide concentration in classrooms of a university in Xi'an [J]. Build Energ Environ, 38(3): 28-31. [姬长发, 徐逸哲, 李亮, 等, 2019. 西安某高校教室内二氧化碳浓 度监测分析 [J]. 建筑热能通风空调, 38(3): 28-31.]
- JING XJ, ZHAO YH, LI H, et al., 2020. Effects of VOCs from the stems and leaves of *Plectranthus hadiensis* var. *tomentosus* and *Galium odoratum* on mouse behavior [J]. J NW For

Univ, 35(1): 189-195. [荆小洁, 赵玉花, 李辉, 等, 2020. 碰碰香, 车轴草茎叶挥发物对小白鼠自发行为的影响 [J]. 西北林学院学报, 35(1): 189-195.]

- KOPACZYK JM, WARGUŁA J, JELONEK T, 2020. The variability of terpenes in conifers under developmental and environmental stimuli [J]. Environ Exp Bot, 180: 104197.
- LEUNG DYC, WONG P, CHEUNG BKH, et al., 2010. Improved land cover and emission factors for modeling biogenic volatile organic compounds emissions from Hong Kong [J]. Atmos Environ, 44(11): 1456-1468.
- LI HY, WANG F, XIONG SG, et al., 2015. Research review on the role and the influential factors of the biogenic volatile organic compounds [J]. J Saf Environ, 15(2): 292 – 296. [李洪远, 王芳, 熊善高, 等, 2015. 植物挥发性有机 物的作用与释放影响因素研究进展 [J]. 安全与环境学 报, 15(2): 292–296.]
- LI JJ, YANG ZQ, WEI TT, et al., 2020. Effect of high temperature and different air humidity on stomatal

characteristics for tomato leaves [J]. N Hortic, (6): 23-31. [李佳佳,杨再强,韦婷婷,等, 2020. 高温与空气湿 度交互对番茄叶片气孔特性的影响 [J]. 北方园艺,(6): 23-31.]

- LI L, GUENTHER AB, XIE S, et al., 2019. Evaluation of semi-static enclosure technique for rapid surveys of biogenic volatile organic compounds (BVOCs) emission measurements [J]. Atmos Environ, 212: 1–5.
- LI YY, 2012. The main composition and affecting factors of aroma volatiles in flowers [J]. N Hortic, (6): 184-187. [李 莹莹, 2012. 花香挥发物的主要成分及其影响因素 [J]. 北方园艺, (6): 184-187.]
- LLUSIA J, PEÑUELAS J, SECO R, et al., 2012. Seasonal changes in the daily emission rates of terpenes by *Quercus ilex* and the atmospheric concentrations of terpenes in the natural park of Montseny, NE Spain [J]. J Atmos Chem, 69(3): 215–230.
- LU ZG, WANG JZ, QU LN, et al., 2020. Reactive mesoporous silica nanoparticles loaded with limonene for improving physical and mental health of mice at simulated microgravity condition [J]. Bioact mater, 5(4): 1127–1137.
- MAZLAN SM, ABAS A, 2021. Systematic review on ecosystem services for indoor environment towards livable human indoor environment [J]. Fresen Environ Bull, 30(4A): 4177-4188.
- MUCHLINSKI A, CHEN X, LOVELL JT, et al., 2019. Biosynthesis and emission of stress-induced volatile terpenes in roots and leaves of switchgrass (*Panicum virgatum* L.) [J]. Front Plant Sci, 10: 1144.
- RAJKUMAR RP, 2020. COVID-19 and mental health: A review of the existing literature [J]. Asian J Psychiatr, 52: 102066.
- STAUDT M, JOFFRE R, RAMBAL S, et al., 2001. Effect of elevated CO₂ on monoterpene emission of young *Quercus ilex* trees and its relation to structural and ecophysiological parameters [J]. Tree Physiol, 21(7): 437–445.
- TAMERIUS JD, PERZANOWSKI MS, ACOSTA LM, et al., 2013. Socioeconomic and outdoor meteorological determinants of indoor temperature and humidity in New York City dwellings [J]. Weather Clim Soc, 5(2): 168–179.
- VELIKOVA V, TSONEV T, BARTA C, et al., 2009. BVOC emissions, photosynthetic characteristics and changes in chloroplast ultrastructure of *Platanus orientalis* L. exposed to elevated CO₂ and high temperature [J]. Environ Poll, 157(10): 2629–2637.
- WANG Q, REN BB, ZHANG ZX, 2019. Influence mechanism

of volatiles release from garden plants [J]. Rural Pract Technol, (8): 87-88. [王茜, 任彬彬, 张中霞, 2019. 园 林植物挥发物释放的影响机理 [J]. 农村实用技术, (8): 87-88.]

- WU K, XIONG KS, SU C, et al., 2021. Mixed horizontal orthogonal test of composite air separation technology [J]. Ind Technol Innov, 8(2): 125-131. [武凯, 熊开胜, 苏冁, 等, 2021. 复合式风分技术的混合水平正交试验 [J]. 工业技术创新, 8(2): 125-131.]
- YAZAKI K, ARIMURA G, OHNISHI T, 2017. 'Hidden' terpenoids in plants: Their biosynthesis, localization and ecological roles [J]. Plant Cell Physiol, 58(10): 1615-1621.
- ZHANG YJ, WANG LJ, 2020. Cultivation and management techniques of potted *Plectranthus tomentosa* in Northeast China [J]. Jilin Veg, (2): 77. [张玉晶, 王连君, 2020. 东 北地区盆栽碰碰香的栽培管理技术 [J]. 吉林蔬菜, (2): 77.]
- ZHANG N, YAO L, 2019. Anxiolytic effect of essential oils and their constituents: A review [J]. J Agric Food Chem, 67(50): 13790-13808.
- ZHANG X, LUO G, XIE J, et al., 2021. Associations of bedroom air temperature and CO₂ concentration with subjective perceptions and sleep quality during transition seasons [J]. Indoor Air, 31(4): 1004–1017.
- ZHANG X, QI SY, SI QIN GRL, et al., 2019. The influence of pretreatment methods on the volatile components in *Plectranthus tomentosa* [J]. J Shenyang Agric Univ, 50(5): 621-627. [张旋, 祁姝旖, 斯琴格日乐, 等, 2019. 前处理 方法对碰碰香挥发性成分的影响 [J]. 沈阳农业大学学 报, 50(5): 621-627.]
- ZHAO XZ, LI C, CUI XD, et al., 2016. Chemical composition and antimicrobial activity of *Plectranthus tomentosa* essential oil [J]. Nat Prod Res Dev, 28(3): 377-381. [赵小珍, 李 晨, 崔晓东, 等, 2016. 绒毛香茶菜精油化学成分的 GC-MS 分析及其抑菌活性鉴定 [J]. 天然产物研究与开发, 28(3): 377-381.]
- ZHONG Y, ZHENG Q, HU PY, et al., 2019. Sedative and hypnotic effects of inhalation of compound anshen essential oil and GC-MS analysis of chemical constituents [J]. Nat Prod Res Dev, 31(9): 1528–1536. [钟钰,郑琴, 胡鹏翼,等, 2019. 复方安神精油吸入给药的镇静催眠作用及化学成分的 GC-MS 分析 [J]. 天然产物研究与开发, 31(9): 1528–1536.]

(责任编辑 李 莉 邓斯丽)

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1656-1667

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202205013

王天琪, 徐瑞瑞, 侯立娜, 等, 2023. 土壤与大气 Cu 处理下迎春的耐性和富集特征研究 [J]. 广西植物, 43(9): 1656-1667. WANG TQ, XU RR, HOU LN, et al., 2023. Tolerance and enrichment characteristics of *Jasminum nudiflorum* under copper treatment from soil and atmosphere [J]. Guihaia, 43(9): 1656-1667.



土壤与大气 Cu 处理下迎春的耐性和富集特征研究

王天琪^{1,2},徐瑞瑞^{1,2},侯立娜^{1,2},阮坤非^{1,2},毕宁宁^{1,2},刘忠华^{1,2}*

 (1. 林木育种国家工程实验室,林木、花卉遗传育种教育部重点实验室,树木花卉育种生物工程国家林业和 草原局重点实验室,北京 100083; 2. 北京林业大学 生物科学与技术学院,北京 100083)

摘 要:作为北京市常见园林灌木树种之一,迎春(Jasminum nudiflorum)因其在早春独特的观赏性而深受市 民喜爱。Cu 污染是北京市较为严重的重金属污染类型之一。为探讨迎春对城市 Cu 污染的修复作用,该文通 过模拟北京市土壤和大气 Cu 污染条件,采用盆栽试验,设置 9 种不同浓度的土壤和大气 Cu 处理,以验证迎春 Cu 富集能力及生理生长特性。结果表明:(1)土壤和大气沉降处理均能显著增加迎春根、茎、叶中的 Cu 含量, 其中土壤贡献率为 63.48%~96.99%。各处理中 Cu 含量均表现为根>茎>叶。(2)大气处理下光化学转化效率 (*F_e/F_m*)和相对叶绿素含量(SPAD 值)提高,初始荧光(*F*₀)降低,光合能力增强,而土壤处理及土壤和大气双 重处理则对迎春的光合作用产生抑制影响。(3)与大气处理相比,土壤处理及土壤和大气双重处理导致活性 氧(ROS)积累增多,膜脂过氧化作用加剧,丙二醛(MDA)含量大幅升高,抗氧化酶活性与脯氨酸(PRO)含量 逐渐下降,造成生物膜系统损伤。(4)低浓度 Cu 处理对迎春生长有促进作用,而高浓度 Cu 处理(SHAL、 SHAH)则抑制迎春生长,迎春根系耐性指数(TI)最小值为 69.19%,属于高耐受型植物。综上认为,在模拟北 京市 Cu 污染处理下,迎春可以在维持自身正常生理生长活动的同时,有效吸收土壤和大气中的 Cu。该研究 结果为北京市 Cu 污染防治、生态环境修复提供一定的理论依据。

关键词: Cu 处理, 迎春, 土壤和大气沉降处理, 耐性, 富集 中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2023)09-1656-12

Tolerance and enrichment characteristics of *Jasminum nudiflorum* under copper treatment from soil and atmosphere

WANG Tianqi^{1,2}, XU Ruirui^{1,2}, HOU Lina^{1,2}, RUAN Kunfei^{1,2}, BI Ningning^{1,2}, LIU Zhonghua^{1,2*}

(1. National Engineering Laboratory for Tree Breeding, Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education, Tree and Ornamental Plant Breeding and Biotechnology Laboratory of National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100083, China; 2. College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

收稿日期: 2022-10-21

基金项目:国家林业和草原局项目(2020104020);北京市园林绿化局计划项目(2021-STBHXFC-04-11)。

第一作者: 王天琪(1999-),硕士研究生,研究方向为植物逆境生理学,(E-mail)wangtianqi0817@163.com。

^{*}通信作者:刘忠华,博士,副教授,研究方向为树木生长发育及其调控,(E-mail)liuzh6@ bjfu.edu.cn。
Abstract; As one of the common garden shrub species in Beijing, Jasminum nudiflorum is very popular among citizens for its unique ornamental properties in early spring. Copper (Cu) pollution is one of the most serious heavy metal pollution types in Beijing. To explore the remediation effect of J. nudiflorum on urban copper pollution. By simulating the soil and atmospheric copper pollution conditions in Beijing, pot experiments were conducted to set up nine different concentrations of soil and atmosphere Cu treatments to verify the Cu enrichment ability and physiological growth characteristics of J. nudiflorum. The results were as follows: (1) Soil treatment and atmospheric deposition treatment and were able to significantly increase Cu content in root, stem and leaf of J. nudiflorum, among them, the contribution of soil ranged from 63.48% to 96.99%. The Cu content in each treatment showed the order of root>stem>leaf. (2) Under atmospheric treatment, photochemical conversion efficiency (F_v/F_m) and relative chlorophyll content (SPAD value) were increased, initial fluorescence (F_0) was decreased, and photosynthetic capacity was promoted. The photosynthesis of J. nudiflorum was inhibited by soil treatment and co-treatment with soil and atmosphere. (3) Compared with atmospheric single factor treatment, soil single factor treatment and co-treatment with soil and atmosphere resulted in increased accumulation of reactive oxygen species (ROS), increased membrane lipid peroxidation, increased malondialdehyde (MDA) content, and decreased antioxidant enzyme activity and proline (PRO) content, and finally led to damage of the biofilm system. (4) The low-concentration Cu treatment promoted the growth of J. nudiflorum, while the high-concentration copper treatments (SHAL, SHAH) inhibited the growth of J. nudiflorum. The minimum value of the root tolerance index (TI) of J. nudiflorum was 69.19%, which indicated that J. nudiflorum belonged to a highly tolerant plant. In conclusion, under the simulated treatment of soil and atmosphere Cu pollution in Beijing, J. nudiflorum can effectively absorb and enrich Cu in soil and atmosphere while maintaining its own normal physiological and growth activities. This conclusion provides a certain theoretical basis for the prevention and control of Cu pollution and the maintenance and restoration of the ecological environment in Beijing.

Key words: copper (Cu) treatment, Jasminum nudiflorum, soil and atmospheric deposition treatment, tolerance, enrichment

《"十四五"规划纲要》提出:推动绿色发展, 促进人与自然和谐共生;要深入打好污染防治攻 坚战,推进城乡生活环境治理工作。随着城镇化 进程加快、工业化迅猛发展以及城市人口激增,城 市生态环境正面临日益严峻的考验。其中,重金 属污染一直是危害城市生态安全不可忽视的问 题。铜(copper,Cu)、铬(chromium,Cr)等重金属 污染物在城市生态环境中滞留时间长,难以降解, 从而不断积累,影响土壤、大气及水质安全,进而 威胁人类健康(Leveque et al.,2014)。北京市作为 我国政治、经济中心城市,市区内 Cu 污染分布广 且程度高(陈同斌等,2004;李婧等,2019;顾家伟, 2019),亟须治理修复。

植物生长生理指标能体现土壤 Cu 污染程度, 并且植物通过对土壤中 Cu 的富集,可以实现生态 修复(王庆仁等,2001;李永杰,2010)。曾巧英等 (2019)研究了不同浓度 Cu 胁迫对甘蔗 (*Saccharum officinarum*)生长指标、叶绿素含量及 抗氧化酶活性的影响。黄国勇(2018)通过对 Cu 胁迫下蓖麻(Ricinus communis)富集重金属部位、 形态及亚细胞分布的研究,系统解析了蓖麻对 Cu 的积累和转移机制。以往对植物修复重金属污染 的报道多集中于土壤污染,但有研究表明,工业废 气、煤炭燃烧、汽车尾气的排放致使大气重金属含 量上升并在沉降后进一步导致土壤重金属含量升 高(杨忠平等,2009;熊秋林等,2021)。章明奎等 (2010)研究发现, 露天生长的白菜 (Brassica rapa var. glabra) 中镉(cadmium,Cd)含量较覆膜条件下 高约1.5倍。Zhang等(2018)通过对工业区附近 农田土壤和水稻(Oryza sativa)中汞(mercury, Hg) 含量的研究发现,土壤与水稻中 Hg 污染与当地主 导风向有关。由此可见,土壤、大气污染协同治理 将是城市重金属治理的工作重点,但目前此方向 的植物修复研究却相对较少。实践证实,草本植 物在重金属修复过程中存在生物量小且需反复种 植收割等弊端,而木本植物因其生物量大、根系发 达、寿命长、造型美观等优势,正逐步成为城市重 金属污染植物修复的热点(朱健等,2016;朱成豪 等,2019)。园林灌木是城市绿化广泛应用的木本 植物类型,研究土壤和大气 Cu 污染下园林灌木的 耐性及富集能力,对城市重金属污染防治工作具 有重要意义。

迎春(Jasminum nudiflorum)是北京市常见园 林灌木树种之一。迎春即迎春花,为木樨科 (Oleaceae)素馨属(Jasminum)落叶灌木:其小枝绿 色;三出复叶对生;花黄色,单生,花冠常6裂;早 春叶前开花,易成活且有较强的观赏价值。郑滨 洁等(2014)和林星宇等(2019)研究发现,迎春对 城市环境中的 Cu 有较好的滞留和吸收作用,但目 前迎春在 Cu 处理下自身调节机制、耐受能力及富 集能力的研究还尚未见报道。因此,本研究以2 年生迎春为试验对象,依托北京市土壤和大气 Cu 污染研究进展,采用盆栽法,通过探究土壤和大气 沉降双重处理对迎春 Cu 含量积累、叶绿素荧光参 数、生理响应以及生长指标的影响,拟探讨以下问 题:(1)迎春能否有效富集土壤和大气中的 Cu 污 染;(2)Cu处理下,迎春的生理响应机制;(3)迎春 对Cu处理的耐受能力。以期为北京市土壤和大 气 Cu 污染地区园林灌木树种的选择和城市 Cu 污 染植物修复技术及其改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及试验设计

本试验供试苗木为2年生迎春实生苗,购自江 苏省宿迁市苗木园艺场,由北京林业大学刘忠华 副教授经植物形态学鉴定为木犀科素馨属植物迎 春。盆栽试验场地为北京林业大学苗圃温室。土 壤类型为沙壤土(河沙+壤土1:1混匀)。供试土 壤基本理化性质:pH 5.0,有机质 15%,氮 (nitrogen,N)300 mg・kg⁻¹,磷(phosphorus,P)150 mg・kg⁻¹,钾(potassium,K)255 mg・kg⁻¹,铜(Cu) 20 mg・kg⁻¹。每盆装土 4.5 kg,移栽苗木 1 株,盆 下放置托盘,以防重金属流失及试验造成污染。

苗木移栽1个月后,挑选生长状态一致的苗木 进行土壤和大气沉降双因素 Cu 处理,外源铜为 CuSO₄·5H₂O(分析纯),每个因素分别设置对照、 低浓度和高浓度3个梯度。土壤处理的模拟浓度 参考北京市土壤重金属污染研究进展(刘玲玲, 2016;康帅,2020),以 Cu²⁺溶液的形式加入其中, 对照组使用等体积去离子水代替。大气沉降的模 拟浓度参考北京市大气沉降重金属污染研究进展 (许栩楠等,2016;熊秋林,2021),大气沉降分为干 沉降与湿沉降(Pan et al.,2015),其中湿沉降占主 导地位且易被植物吸收(Liu et al.,2019)。本研究 参照 Cui J等(2019)和 Cao等(2020)的研究方法, 采用喷洒重金属溶液的形式,以湿沉降代表大气 沉降,按大气沉降通量设置为对照(0 mg·m⁻²· d⁻¹)、低浓度(0.04 mg·m⁻²·d⁻¹)、高浓度(0.4 mg· m⁻²·d⁻¹),换算成喷洒溶液的浓度为0、0.024、0.24 mg·L⁻¹。具体土壤、大气处理设计见表1。

大气沉降溶液喷洒周期为5d,每盆喷洒量为 250 mL。喷洒时不同处理组之间用塑料膜进行遮 挡,避免干扰。根据苗木生长状况补充等量水分。 每个处理设3个重复,共27盆。处理60d后,测 定各项生理生长指标。

1.2 试验方法

叶绿素荧光参数的测定:每组处理中随机选取3个重复,使用 PAM-2500 便携式调制叶绿素荧 光仪和 SPAD-502Plus 叶绿素含量测量仪分别测 定荧光参数(何童童,2018)及相对叶绿素含量(用 SPAD 值表示)。

生理指标的测定:每组处理中选取 3 份生长状 况相近的新鲜叶片 0.1 g,分别加入 0.9 mL 磷酸缓 冲液(phosphate buffer solution, PBS, pH = 7.4、0.1 mol·L⁻¹、4 ℃预冷)研磨成匀浆后离心,取上清液 备用。丙二醛(malonaldehyde, MDA)含量、脯氨酸 (proline, PRO)含量以及超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)的 活性均使用南京建成生物公司出品的试剂盒 测定。

生长指标的测定:采集迎春完整植株后,清水 冲净,再用去离子水清洗3次,以去除附着在表面 的杂质。吸水纸吸干表面水分后,测量株高和最 大根长。称量根、茎、叶鲜重,70℃烘干后记录干 重。根冠比及根系耐性指数(root tolerance index, TI)计算公式如下(Lux et al.,2004):

根冠比=地下部鲜重(g)/地上部鲜重(g);

根系耐性指数(%)=处理组的根长(cm)/对 照组的根长(cm)×100。

植物 Cu 含量的测定:烘干的根、茎、叶样品研磨成粉,土壤样品室内风干后过 100 目筛。采用 微波消解法 (HNO₃-H₂O₂),电感耦合等离子质谱

表 1 土壤与大气 Cu 处理实验设计

Table 1 Experimental design for soil and

atmosphere Cu treatments

编号 Code	土壤 Cu 浓度 Cu concentration of soil (mg・kg ⁻¹)	大气沉降溶液 Cu 浓度 Cu concentration of atmospheric deposition solution (mg・L ⁻¹)
СК	20	0
AL	20	0.024
AH	20	0.240
SL	55	0
SLAL	55	0.024
SLAH	55	0.240
SH	100	0
SHAL	100	0.024
SHAH	100	0.240

注: CK. 对照组; AL. 大气低浓度处理; AH. 大气高浓度处 理; SL. 土壤低浓度处理; SLAL. 土壤低浓度大气低浓度双重 处理; SLAH. 土壤低浓度大气高浓度双重处理; SH. 土壤高浓 度处理; SHAL. 土壤高浓度大气低浓度双重处理; SHAH. 土 壤高浓度大气高浓度双重处理。CK、AL、AH 中的土壤 Cu 浓 度为供试土壤中 Cu 浓度,而非试验处理添加。下同。

Note: CK. Control group; AL. Low atmosphere concentration treatment; AH. High atmosphere concentration treatment; SL. Low soil concentration treatment; SLAL. Low soil concentration and low atmosphere concentration co-treatment; SLAH. Low soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; SH. High soil concentration treatment; SHAL. High soil concentration and low atmosphere concentration co-treatment; SHAH. High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment. The soil Cu concentration in CK, AL and AH is the Cu concentration in the test soil, not added by the experimental treatments. The same below.

仪 (inductively coupled plasma-mass spectrometry, ICP-MS)测定样品 Cu 含量。迁移系数(translocation factor, TF)及富集系数(bioconcentration factor, BCF) 计算公式如下(Baker et al., 1994):

迁移系数=地上部重金属含量 $(mg \cdot kg^{-1})/地$ 下部重金属含量 $(mg \cdot kg^{-1});$

地上部(地下部)富集系数=地上部(地下 部)重金属含量(mg・kg⁻¹)/土壤中重金属含量 (mg・kg⁻¹)。

1.3 数据分析处理

试验数据均以 3 个平行独立试验的平均值± 标准差表示,使用 SPSS 26.0 进行双因素方差分 析、多重比较及相关性分析,使用 Excel 2019 以及 Origin 8.0 进行数据处理和制图。

双因素方差分析贡献率计算公式如下:

贡献率(%) = [某一因素的离差平方和(SS)-该因素的自由度(*df*)×误差的均方(MS_e)]/ 总离差平方和×100。

2 结果与分析

2.1 土壤与大气沉降处理下 Cu 在迎春体内的富集

由图 1 可知,随着土壤和大气 Cu 处理浓度的 升高,迎春根、茎、叶中 Cu 含量均有不同程度的增加,各处理中 Cu 含量表现为根>茎>叶。土壤和大 气沉降双重处理组(SLAL、SLAH、SHAL、SHAH)中 各器官 Cu 含量随处理浓度增加而显著提高(P< 0.05),并且根、茎、叶 Cu 含量均在 SHAH 处理组 达到最大值,分别为对照组的 13.54、4.30 及 3.25倍。



CK. 对照组; AL. 大气低浓度处理; AH. 大气高浓度处理; SL. 土壤低浓度处理; SLAL. 土壤低浓度大气低浓度 双重处理; SLAH. 土壤低浓度大气高浓度双重处理; SH. 土壤高浓度处理; SHAL. 土壤高浓度大气低浓度双重 处理; SHAH. 土壤高浓度大气高浓度双重处理。桂上不 同小写字母表示各处理之间差异显著(P<0.05)。下同。

CK. Control group; **AL.** Low atmosphere concentration treatment; **AH.** High atmosphere concentration treatment; **SL.** Low soil concentration treatment; **SLAL.** Low soil concentration and low atmosphere concentration co-treatment; **SLAH.** Low soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration treatment; **SHAL.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration and high atmosphere concentration co-treatment; **SHAH.** High soil concentration concentration co-t

图 1 不同处理组的迎春中 Cu 的含量

Fig. 1 Cu contents in *Jasminum nudiflorum* of different treatment groups 由表2可知,土壤处理、大气沉降处理对迎春根、茎、叶Cu含量均有显著影响(P<0.05),并且两者之间存在着显著的交互作用(P<0.05)。虽然各器官富集的Cu主要来源于土壤处理(63.48%~96.99%),但是大气沉降也是植株中Cu富集的重要因素,在茎和叶中,大气沉降贡献率分别为19.22%和14.22%。

由表3可知,随着Cu²⁺浓度升高,地下部富集系

数呈现先上升后下降的趋势,在 SLAH 处理组达到 最大值 0.749,显著高于其他处理组(P<0.05)。除 AH 处理组外,其他处理组地下部富集系数均高于 对照组。地上部富集系数则随 Cu 浓度的增加基本 呈下降趋势且各处理组中地上部富集系数均小于地 下部富集系数。迁移系数范围为 0.097~0.545,均小 于 1,与对照组相比, AL、AH 迁移系数变化不显著 (P>0.05), SL、SH 处理组则显著下降(P<0.05)。

						5	
	源 Source	离差平方和 SS	自由度 df	均方 MS	F	Р	贡献率 Contribution rate (%)
根	土壤 Soil	276 946.797	2	138 473.399	65 258.289	0.00	96.99
Root	大气 Air	5 948.098	2	2 974.049	1 401.579	0.00	2.08
	土壤 × 大气 Soil × Air	2 604.308	4	651.077	306.833	0.00	0.91
	误差 Error	38.195	18	2.122			0.02
	总计 Total	285 537.398	26				
茎	土壤 Soil	519.924	2	259.962	895.775	0.00	63.48
Stem	大气 Air	157.464	2	78.732	271.294	0.00	19.22
	土壤 × 大气 Soil × Air	136.444	4	34.111	117.540	0.00	16.66
	误差 Error	5.224	18	0.290			0.64
	总计 Total	819.056	26				
叶	土壤 Soil	290.836	2	145.418	463.932	0.00	77.57
Leat	大气 Air	53.302	2	26.651	85.025	0.00	14.22
	土壤 × 大气 Soil × Air	25.131	4	6.283	20.044	0.00	6.70
	误差 Error	5.642	18	0.313			1.51
	总计 Total	374.911	26				

表 2 迎春 Cu 含量双因素方差分析结果

Table 2 Results of two-factor analysis of variance for Cu content in Jasminum nudiflorum

2.2 土壤与大气沉降处理下 Cu 对迎春叶绿素荧光 参数的影响

*F*₀为暗适应状态下最小初始荧光,表示光系 统Ⅱ反应中心全部开放时叶绿素荧光产量。由图 2 可知,各处理组 *F*₀整体呈先降后升的趋势但不 显著(*P*>0.05)。AL、AH 和 SL 处理组中 *F*₀低于对 照组,说明低浓度 Cu 处理在一定程度上促进迎春 的光合作用。

 F_v/F_m 是 PS II 最大量子效率,反映 PS II 所捕 获的光量子转化成化学能的效率,间接反映潜在 光合能力。高等植物 F_v/F_m 正常范围为 0.75 ~ 0.85,各处理组均在此范围内。大气单一处理中 F_v/F_m 随处理浓度增加而上升,在 AH 处理组达到 最高且呈显著性差异。在 SLAL、SLAH、SHAL、 SHAH 处理组中, F_v/F_m 随处理浓度的增加呈下降 趋势,但降幅变化不显著(P>0.05)。

SPAD 值与叶绿素实际含量呈正相关。试验中 SPAD 值的变化趋势与 *F*_w/*F*_m类似, AH 处理时最高达对照组的 1.19 倍。土壤和大气双重处理组的 SPAD 值呈轻微下降趋势且均低于对照组。

2.3 土壤与大气沉降处理下 Cu 对迎春生理指标的 影响

MDA 是膜脂过氧化的产物,可反映植物体过 氧化强度及生物膜系统受损程度(张利红等, 2005)。由图3可知,MDA含量在大气单一处理组 中与对照组相比显著降低(P<0.05),在土壤单一

表 3 土壤与大气 Cu 处理下迎春的

富集系数和迁移系数

 Table 3
 BCF and TF of Jasminum nudiflorum

 under soil and atmosphere Cu treatments

处理 Treatment	地上部富集系数 Aboveground BCF	地下部富集系数 Underground BCF	迁移系数 TF
СК	$0.318{\pm}0.026\mathrm{b}$	$0.587 {\pm} 0.005 { m e}$	$0.542 \pm 0.049a$
AL	$0.342 \pm 0.015 a$	$0.627{\pm}0.015\mathrm{d}$	0.545±0.017a
AH	$0.250{\pm}0.014{\rm c}$	$0.487 \pm 0.006 f$	0.514±0.030a
SL	$0.126{\pm}0.008\mathrm{d}$	$0.628{\pm}0.004\mathrm{d}$	$0.200{\pm}0.013\mathrm{b}$
SH	$0.068 \pm 0.001 \mathrm{g}$	$0.707{\pm}0.002{\rm b}$	$0.097{\pm}0.002{\rm d}$
SLAL	$0.102{\pm}0.001{\rm ef}$	$0.672{\pm}0.006{\rm c}$	$0.152{\pm}0.002{\rm c}$
SLAH	$0.113{\pm}0.005{\rm de}$	$0.749 \pm 0.009 a$	$0.150{\pm}0.005{\rm c}$
SHAL	0.067 ± 0.003 g	$0.663{\pm}0.006{\rm c}$	$0.101{\pm}0.003{\rm d}$
SHAH	$0.089{\pm}0.001{\rm fg}$	$0.588{\pm}0.005{\rm e}$	$0.151{\pm}0.003{\rm c}$

注: 表中数据均为平均值±标准差(n=3),同列数据后不同 小写字母表示各处理之间差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Data in the table are $\bar{x}\pm s$ (n=3), and different lowercase letters after the data in the same column indicate significant differences between treatments (P<0.05). The same below.

处理及土壤和大气双重处理组中逐渐升高,其中SH、SHAL、SHAH处理组的 MDA 含量均显著高于对照组(P<0.05),分别为对照组的 1.07、1.43 和 1.62 倍。

CAT 活性在大气单一处理时呈升高趋势,最高 值为944.879 U·g⁻¹,而后显著下降(P<0.05),在土 壤和大气沉降双重处理组中显著低于对照组(P< 0.05)。POD 活性呈现小幅度升降,除 AH 处理组 外,均无显著差异(P>0.05)。SOD 活性变化趋势与 CAT 类似,但各处理组 SOD 活性均高于对照组,并 且 AH 处理组显著高于其他处理(P<0.05)。

各处理组 PRO 含量均与对照组呈显著性差异 (P<0.05),土壤低浓度处理组(SL、SLAL、SLAH)中 PRO 含量较高,分别为对照组的 2.68、2.60 和 1.94 倍。而土壤高浓度处理(SH、SHAL、SHAH)条件下 PRO 含量随 Cu浓度升高显著降低(P< 0.05)。

2.4 土壤与大气沉降处理下 Cu 对迎春生长的影响

生长指标可以评价植物重金属胁迫下的响应 能力。由表4可知,与对照组相比,大气单一处理 组(AL、AH)的株高、根长、地上部鲜重及地上部干 重与对照组相比均有所增加,这表明低浓度 Cu 处 理有利于迎春的生长。但 是,随着土壤和大气 Cu 处理浓度的升高,迎春的生长也逐渐受到抑制。





Fig. 2 Effects of Cu treatments in soil and atmosphere on chlorophyll fluorescence parameters of *Jasminum nudiflorum*

SHAH 处理组中株高和根长显著低于对照组(P< 0.05),降幅分别为15.79%和31.70%。此外,迎春鲜重、干重和根冠比也在 SHAH 处理组达到最小值。

根系耐性指数(TI)可以反映植物根系对胁迫

7



数检验。由图 5 可知, 土壤浓度与根、茎、叶 Cu 含量和 MDA 含量呈显著正相关(P < 0.05), 与株高、根长、耐性指数、 F_v/F_m 、SPAD 值、CAT 活性呈显著负相关(P < 0.05)。大气浓度与茎 Cu 含量呈显著正相关(P < 0.05), 与叶 Cu 含量、 F_0 以及 MDA 含量呈正相关但不显著(P > 0.05), 与其他各项参数均无显著性相关(P > 0.05)。

3 讨论

3.1 土壤与大气沉降 Cu 处理对迎春 Cu 富集的 影响

园林灌木在修复城市重金属污染的同时兼顾 美化环境、净化空气功能,并且成本低廉、普遍适 用,不会通过食物链进入人体。本试验中迎春吸 收土壤和大气中的 Cu 并在根部大量富集,从而达 到清除 Cu 污染的目的。土壤处理是根、茎、叶 Cu 富集的主要来源,但大气沉降也能显著提升迎春 Cu含量。大气沉降中 Cu 通过气孔吸附和角质层 渗透等方式进入植株(Säumel et al., 2012),影响 植物对 Cu 的富集,从而增加重金属含量(Xiong et al.,2016,2019;刘楚藩等,2020)。植物的富集系 数和迁移系数是评价植物修复效果的重要标准。 本研究中处理组地下部富集系数基本高于对照 组,但迎春的富集系数均小于1,这说明迎春对Cu 具有富集作用,但未达到超富集水平。土壤和大 气双重处理组的迁移系数基本小于土壤、大气单 一处理组,说明双重处理中根系吸收的 Cu 较单一 处理相比更难迁移至地上部。目前,尚无对 Cu 在 迎春根部富集转运机理的研究报道。但有研究表 明,木本植物在受到 Cu 胁迫时根部细胞壁产生大 量多糖和蛋白质,与Cu²⁺结合形成沉淀,将其固 定在细胞壁及液泡中,根细胞Cu²⁺转运蛋白表达





的耐受程度。AL、AH、SL的TI均大于100%,说明 在这3个处理组浓度下,迎春根系生长得到促进。 Lux等(2004)依据耐性指数将植物分为敏感型 (TI<35)、中等敏感型(35≤TI≤60)和高耐受型 (TI>60)。由图4可知,SHAH处理组中TI达到最 小值69.19%,说明迎春在本试验最高Cu处理浓 度下仍具较强耐性。

表 4 土壤与大气处理下 Cu 对迎春生长的影响

Table 4 Effects of Cu on the growth of Jasminum nudiflorum under soil and atmosphere treatments

			生长	。 参数 Growth parar	neter		
处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	根长 Root length (cm)	地上部鲜重 Aboveground fresh weight (g)	地下部鲜重 Underground fresh weight (g)	地上部干重 Aboveground dry weight (g)	地下部干重 Underground dry weight (g)	根冠比 Root-shoot ratio
СК	$49.20{\pm}1.60{\rm cd}$	$13.03{\pm}1.88{\rm bc}$	$6.82{\pm}0.78{\rm bcd}$	$5.03{\pm}1.60{\rm abc}$	$2.64 \pm 1.32 abc$	1.76±0.19ab	0.76±0.34a
AL	$53.67{\pm}1.80{\rm ab}$	$14.60 \pm 1.95 \mathrm{abc}$	8.91±1.05ab	$4.96{\pm}0.82{\rm abc}$	3.46±0.61ab	$1.54 \pm 0.63 \mathrm{abc}$	0.56±0.03a
AH	54.73±1.32a	$17.07 \pm 1.50a$	9.32±1.76a	6.82±1.87a	3.66±1.09a	2.28 ± 0.74 a	0.77±0.33a
SL	$52.57{\pm}3.13{\rm abc}$	$15.97{\pm}1.82{\rm ab}$	$7.15{\pm}1.63{\rm abc}$	5.46±1.41ab	$1.94{\pm}0.90{\rm bc}$	1.84 ± 0.14 ab	0.82±0.40a
SH	$50.67{\pm}2.37{\rm bc}$	$12.27{\pm}1.78\mathrm{cd}$	5.10 ± 1.12 cd	$4.57{\pm}2.00{\rm abc}$	$2.04{\pm}0.26{\rm bc}$	$1.69{\pm}0.34{\rm ab}$	0.95±0.46a
SLAL	$51.07{\pm}2.61{\rm bc}$	12.73 ± 2.78 bed	$6.17{\pm}1.48{\rm cd}$	$4.71{\pm}0.74{\rm abc}$	$2.38{\pm}0.51{\rm abc}$	1.72 ± 0.34 ab	0.77±0.06a
SLAH	$50.60{\pm}1.04{\rm bc}$	$11.80{\pm}1.25{\rm cde}$	5.53 ± 1.21 cd	$4.51{\pm}1.68{\rm abc}$	$1.92{\pm}1.04{\rm bc}$	$1.86 \pm 0.35 \mathrm{ab}$	0.83±0.31a
SHAL	$46.90{\pm}1.28\mathrm{d}$	$9.47{\pm}1.95{\rm de}$	$5.22{\pm}1.40{\rm cd}$	$3.61{\pm}1.34{\rm bc}$	$2.35{\pm}0.50{\rm abc}$	$1.23{\pm}0.43{\rm bc}$	$0.71 \pm 0.28a$
SHAH	$41.43 \pm 0.91 e$	$8.90 \pm 0.53 e$	$4.40{\pm}1.38{\rm d}$	$2.49{\pm}1.02{\rm c}$	$1.68 \pm 0.53 \mathrm{c}$	$0.79 \pm 0.23 \mathrm{c}$	0.55±0.06a





Fig. 4 Root tolerance indexes of *Jasminum nudiflorum* in different treatment groups

被抑制,限制 Cu²⁺跨膜运输,阻止 Cu²⁺向地上部转运(Yang et al.,2015;王子诚等,2021)。因此当迎春吸收过量 Cu²⁺时,根系可能会启动防御,减少进入茎、叶的重金属含量,将 Cu²⁺截留在根部,这可能是迎春缓解 Cu 毒害作用的机制之一。

3.2 土壤与大气沉降 Cu 处理对迎春叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光参数是描述植物光合生理状况的参数,可反映植物重金属胁迫下的受损程度。本试验发现随土壤和大气处理浓度的增加,F₀先降

低后升高, F_v/F_m 与 SPAD 值先上升后下降。这是 由于 Cu 是叶绿体中的重要组成元素,适量的 Cu 促进叶绿素合成,增强光合作用,但过量的 Cu 则 导致叶绿素蛋白失活,类囊体结构受损,叶绿素含 量降低。此外,Cu 胁迫下 1,5-二磷酸核酮糖羧化 酶/加氧酶(RuBisCu)效率降低,进而导致电子传 递受 阻,光化学效率被抑制,光合活性下降 (Boussadia et al.,2015;许喆等,2019)。另外,过 量的 Cu²⁺还会替代叶绿素中的 Mg²⁺,引发叶绿体 膜的过氧化作用(Aly et al.,2012)。尽管试验中 叶绿素荧光参数变化不显著,但双重处理下迎春 叶绿素含量和光化学转换效率仍受到影响,最终 表现为生物量的下降。这与 Rodriguez(2012)和 Shahbaz 等(2010)的研究相近。

3.3 土壤与大气沉降 Cu 处理对迎春生理指标的 影响

重金属胁迫下,植物会产生过量活性氧 (ROS),导致膜脂过氧化,生物膜选择透性降低 (刘文英,2015)。MDA 是膜脂过氧化的产物,能 够引起生物大分子间的交联聚合,加剧膜结构的 损伤(张博宇和滕维超,2020)。当 ROS 累积过量 时,植物通过增加抗氧化酶系统活性来降低 ROS 造成的细胞损伤(Venkatachalam et al.,2017)。其 中,SOD 将 O_2^{-} 转化为 H_2O_2 和 O_2 ,CAT 与 POD 将 H_2O_2 催化分解为 H_2O 和 O_2 ,从而保护细胞免受氧 化毒害(刘朝荣等,2020)。PRO 积累可以调节渗

表 5 迎春叶绿素荧光参数、生理指标及生长参数双因素方差分析结果

Table 5 Results of two-factor analysis of variance for chlorophyll fluorescence parameters,

physiological indexes and growth parameters of Jasminum nudiflorum

	土壤 Soil		大气 Atmosphere		土壤 × 大气 Soil × Atmosphere	
Index	F	Р	F	Р	F	Р
初始荧光 F ₀	5.265	0.016	1.694	0.212	1.636	0.209
PSII最大量子效率 F_v/F_m	8.959	0.002	0.015	0.985	4.664	0.009
叶绿素相对含量 SPAD	15.015	0.000	3.509	0.052	9.195	0.000
丙二醛 MDA	478.785	0.000	40.954	0.000	97.039	0.000
过氧化氢酶 CAT	1 010.611	0.000	8.969	0.002	216.733	0.000
过氧化物酶 POD	126.971	0.000	109.930	0.000	291.497	0.000
超氧化物歧化酶 SOD	18.562	0.000	1.029	0.377	19.964	0.000
脯氨酸 PRO	981.107	0.000	55.456	0.000	148.584	0.000
株高 Plant height	26.515	0.000	2.539	0.107	11.375	0.000
根长 Root length	15.941	0.000	1.688	0.213	4.734	0.009
地上部鲜重 Aboveground fresh weight	15.042	0.000	0.244	0.786	2.094	0.124
地下部鲜重 Underground fresh weight	4.639	0.024	0.395	0.680	1.548	0.231
地上部干重 Aboveground dry weight	6.472	0.008	0.921	0.416	0.589	0.675
地下部干重 Underground dry weight	6.106	0.009	0.895	0.426	2.537	0.076
根冠比 Root-shoot ratio	0.339	0.717	0.776	0.475	0.574	0.685

透平衡,维持细胞膨压和质膜完整,减轻胁迫伤害 (Mattioli et al.,2009)。本研究中,大气单一处理 下 MDA 含量降低,抗氧化酶活性提升,PRO 含量 增加,有效清除 ROS 并减缓膜脂过氧化作用。然 而,土壤单一处理及土壤和大气双重处理导致 MDA 含量大幅升高,抗氧化酶活性与 PRO 含量逐 渐降低,这与刘建宏(2014)的研究一致。迎春体 内酶系统功能紊乱,细胞膜透性增加,细胞器被破 坏,渗透调节物质合成受阻影响植物生理代谢活 动,这可能是迎春生长受到抑制的原因之一。

3.4 土壤与大气沉降 Cu 处理对迎春生长的影响

生长指标的变化可以综合反映植株对重金属 胁迫的响应。本研究中,迎春各生长指标在大气 单一处理组中基本高于对照组且呈上升趋势。在 土壤单一处理及土壤和大气双重处理组中,生长 指标则出现了低浓度促进、高浓度抑制的变化规 律。适宜浓度的 Cu 可以促进迎春微量元素吸收, 有利于生长;而过量的 Cu 则会导致迎春根系生长 被抑制,株高降低,生物量下降。Cui YC 等 (2019)研究表明,Cu 在植物根细胞中积累,会减 少生长素、细胞分裂素等植物激素的分泌,抑制根 部酶活性,减缓细胞增殖速度,从而影响根系生长 发育及地上部生长。根系是植物吸收重金属污染 的重要器官,根系耐性指数是反映植物对重金属 耐受程度的重要参数。本试验中,迎春耐性指数 最小值大于高耐受型标准(TI>60),说明迎春属于 高耐受型植物并对 Cu 有较强适应性。

3.5 迎春响应土壤与大气 Cu 处理参数的综合分析

双因素方法分析及 Pearson 相关性分析表明, 迎春对 Cu 的富集和生理生长响应主要受到土壤 Cu 处理的影响,而大气沉降的影响则相对较小。 各项参数与 Cu 处理的浓度和方式密切相关,通过 相关性分析得出各参数彼此间亦存在一定相关 性,可从中选择相关性较强的因素,作为评定迎春 对土壤及大气 Cu 处理响应的重要指标。

4 结论

(1)土壤 Cu 处理是迎春根、茎、叶 Cu 含量增加的主要因素,但大气处理也能显著增加迎春各



黑色×表示在 0.05 水平上的差异不显著。 Black × means no significant differences at 0.05 level.

图 5 土壤和大气 Cu 处理下迎春响应参数的相关性分析

Fig. 5 Correlation analysis of response parameters of Jasminum nudiflorum under soil and atmosphere Cu treatment

部位 Cu 含量,两者交互作用对茎、叶中 Cu 含量的 贡献率分别为 16.66% 和 6.70%。迎春各器官 Cu 富集含量表现为根>茎>叶,植株整体表现出对土 壤和大气 Cu 污染较强的富集特征。

(2)迎春在适量 Cu 处理下可以通过提升光合 能力、维持活性氧平衡、积累渗透调节物质等方 式,来促进生理代谢以及生长情况,但超出耐受界 限后,就会造成生理生长损伤。

(3)试验中迎春根系耐性指数最小值高于高 耐受型(TI>60)标准,说明迎春属于高耐受型植物 并对 Cu 有较强适应性。

(4)迎春花色鲜亮,枝条婀娜,在模拟北京市 土壤和大气 Cu浓度处理下,能有效富集土壤和大 气中 Cu 污染,并仍维持良好的生长状态,兼顾美观性与植物修复实用性。这为北京市 Cu 污染治理工作及园林灌木树种选育工作提供了理论参考。

参考文献:

- ALY AA, MOHAMED AA, 2012. The impact of copper ion on growth, thiol compounds and lipid peroxidation in two maize cultivars(*Zea mays* L.) grown '*in vitro*' [J]. Aust J Crop Sci, 6(3): 541–549.
- BAKER AJM, MCGRATH SP, SIDOLI CMD, et al., 1994. The possibility of *in situ* heavy metal decontamination of polluted soils using crops of metal-accumulating plants

[J]. Resour Conserv Recyc, 11(1/4): 41-49.

- BOUSSADIA O, STEPPE K, VAN LABEKE MC, et al., 2015. Effects of nitrogen deficiency on leaf chlorophy II fluorescence parameters in two olive tree cultivars 'Meski' and 'Koroneiki' [J]. J Plant Nutr, 38(14): 2230-2246.
- CAO XY, TAN CY, WU LH, et al., 2020. Atmospheric deposition of cadmium in an urbanized region and the effect of simulated wet precipitation on the uptake performance of rice [J]. Sci Total Environ, 700: 134513.
- CHEN TB, ZHENG YM, CHEN H, et al., 2004. A systematic study on the background values of heavy metals in soils in Beijing [J]. Environ Sci, 25(1): 117-122. [陈同斌, 郑袁明, 陈煌, 等, 2004. 北京市土壤重金属含量背景值的系统研究 [J]. 环境科学, 25(1): 117-122.]
- CUI J, WANG W, PENG Y, et al., 2019. Effects of simulated Cd deposition on soil Cd availability, microbial response, and crop Cd uptake in the passivation-remediation process of Cd-contaminated purple soil [J]. Sci Total Environ, 683: 782-792.
- CUI YC, WANG ML, YIN XM, et al., 2019. OsMSR3, a small heat shock protein, confers enhanced tolerance to copper stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. Int J Mol Sci, 20(23): 6096.
- GU JW, 2019. Research progress and trend of heavy metal pollution in urban atmospheric particulate matter in my country [J]. Earth Environ, 47(3): 385-396. [顾家伟, 2019. 我国城市大气颗粒物重金属污染研究进展与趋势 [J]. 地球与环境, 47(3): 385-396.]
- HE TT, 2018. Physiological response and enrichment capacity of *Celosia argentea* and *Celosia japonica* to copper stress [D]. Wuhan: University of Chinese Academy of Sciences (Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences). [何童童, 2018. 青葙和鸡冠花对铜胁迫的生理 响应和富集能力研究 [D]. 武汉:中国科学院大学(中国 科学院武汉植物园).]
- HUANG GY, 2018. Mechanism of copper accumulation in castor (*Ricinus communis* L.) and its application on remediation of copper contaminated soil [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [黄国勇, 2018. 蓖麻(*Ricinus communis* L.)富集铜的机制及其对铜污染土壤的修复 [D]. 武汉:华中农业大学.]
- KANG S, 2020. Research progress on heavy metal pollution in Beijing urban green space soil [J]. Contemp Hortic, 43 (21): 27-31. [康帅, 2020. 北京城市绿地土壤重金属污 染研究进展 [J]. 现代园艺, 43(21): 27-31.]
- LEVEQUE T, CAPOWIEZ Y, SCHRECK E, et al., 2014. Earthworm bioturbation influences the phytoavailability of metals released by particles in cultivated soils [J]. Environ Pollut, 191: 199-206.
- LI J, LI SY, SUN XY, et al., 2019. Distribution characteristics and influencing factors of soil heavy metals in green space in Chaoyang District (inside the Fifth Ring Road) of Beijing [J]. Res Soil Water Conserv, 26(3): 311–317. [李婧, 李 素艳, 孙向阳, 等, 2019. 北京市朝阳区(五环内)绿地土 壤重金属分布特征及其影响因素 [J]. 水土保持研究,

26(3): 311-317.]

- LI YJ, 2010. Physiological response and tolerance evaluation on six urban greening seedlings under soil Cu and Pb contamination [D]. Beijing: Beijing Forestry University. [李永杰, 2010. 6 种城市绿化树种苗木对土壤 Cu、Pb 污 染的生理响应及耐性评价 [D]. 北京:北京林业大学.]
- LIN XY, LI HM, LI YH, et al., 2019. Relationship between dust retention ability and the heavy metal content of shrubs [J]. Jiangsu Agric Sci, 47(15): 180–183. [林星宇, 李海 梅, 李彦华, 等, 2019. 灌木滞尘能力与重金属含量间的 关系 [J]. 江苏农业科学, 47(15): 180–183.]
- LIU CF, XIAO RB, HUANG F, et al., 2020. Accumulation and physiological response of *Amaranthus tricolor* L. seedlings to lead under soil and atmospheric stress [J]. Acta Ecol Sin, 40(24): 9174-9183. [刘楚藩,肖荣波,黄飞,等, 2020. 土壤与大气双重胁迫下苋菜幼苗对铅的累积与生 理响应 [J]. 生态学报, 40(24): 9174-9183.]
- LIU CR, ZHANG LQ, YANG Y, et al., 2021. Responses of physiological and biochemical indexes of Dove tree seedlings to heavy metal lead and cadmium stress [J]. Guihaia, 41(9): 1401–1410. [刘朝荣,张柳青,杨艳,等, 珙桐幼 苗生理生化指标对重金属铅、镉胁迫的响应 [J]. 广西植 物, 41(9): 1401–1410.]
- LIU HL, ZHOU J, LI M, et al., 2019. Study of the bioavailability of heavy metals from atmospheric deposition on the soil-pakchoi (*Brassica chinensis* L.) system [J]. J Hazard Mat, 362: 9–16.
- LIU JH, 2014. Tolerance and enrichment characteristics of two species of eucalyptus under cadmium, copper, lead and zinc stress [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University. [刘健 宏, 2014. 两种桉树在镉、铜、铅和锌胁迫下的耐性和富集 特征研究 [D]. 雅安:四川农业大学.]
- LIU LL, 2020. Evaluation and risk assessment of heavy metal pollution in surface soils of urban parks in Beijing [D]. Hefei: Anhui University. [刘玲玲, 2020. 北京城市公园表 层土壤重金属污染评价及风险评估 [D]. 合肥: 安徽 大学.]
- LIU WY, 2015. Plant adversity and genes [M]. Beijing: Beijing Institute of Technology Press. [刘文英, 2015. 植物 逆境与基因 [M]. 北京:北京理工大学出版社.]
- LUX A, OTTNIKOVA A, OPATMA J, et al., 2004. Differences in structure of adventitious roots in salix clones with contrasting characteristics of cadmium accumulation and sensitivity [J]. Physiol Plant, 120(4): 537–545.
- MATTIOLI R, COSTANTINO P, TROVATO M, 2009. Proline accumulation in plants [J]. Plant Sign Behav, 4(11): 1016-1018.
- PAN YP, WANG YS, 2015. Atmospheric wet and dry deposition of trace elements at 10 sites in Northern China [J]. Atmos Chem Phys, 15(2): 951–972.
- RODRIGUEZ E, SANTOS C, AZEVEDO R, et al., 2012. Chromium (VI) induces toxicity at different photosynthetic levels in pea [J]. Plant Physiol Biochem, 53: 94–100.
- SAUMEL I, KOTSYUK I, HOLSCHER M, et al., 2012. How healthy is urban horticulture in high traffic areas? Trace

metal concentrations in vegetable crops from plantings within inner city neighbourhoods in Berlin, Germany [J]. Environ Pollut, 165: 124–132.

- SHAHBAZ M, MEI HT, STUIVER CEE, et al., 2010. Copper exposure interferes with the regulation of the uptake, distribution and metabolism of sulfate in Chinese cabbage [J]. J Plant Physiol, 167(6): 438.
- VENKATACHALAM P, JAYALAKSHMI N, GEETHA N, et al., 2017. Accumulation efficiency, genotoxicity and antioxidant defense mechanisms in medicinal plant *Acalypha indica* L. under lead stress [J]. Chemosphere, 171: 544–553.
- WANG QR, CUI YS, DONG YT, 2001. Phytoremediation: an effective approach to remediation of heavy metal contaminated soils [J]. Acta Ecol Sin, 21(2): 326-331. [王庆仁, 崔岩山, 董艺婷, 2001. 植物修复——重金属污染土壤整治有效途径 [J]. 生态学报, 21(2): 326-331.]
- WANG ZC, CHEN MX, YANG YX, et al., 2021. Research progress on the effects of copper stress on plant growth and development and the mechanism of plant copper tolerance [J]. J Plant Nutr Fertil, 27(10): 1849–1863. [王子诚, 陈 梦霞, 杨毓贤, 等, 2021. 铜胁迫对植物生长发育影响与 植物耐铜机制的研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 27(10): 1849–1863.]
- XIONG QL, 2021. Characteristics of dustfall elements and causes of heavy metal pollution in Beijing [J]. Acta Geod et Cartograph Sin, 50(2): 281. [熊秋林, 2021. 北京降尘元素特征与重金属污染成因分析 [J]. 测绘学报, 50(2): 281.]
- XIONG QL, XIAO HW, CHENG PG, et al., 2021. Distribution of heavy metal pollution in Beijing's topsoil and its contribution to atmospheric deposition [J]. Ecol Environ Sci, 30(4): 816-824. [熊秋林,肖红伟,程朋根,等, 2021. 北京表层土壤重金属污染分布及大气沉降贡献 [J]. 生态环境学报, 30(4): 816-824.]
- XIONG T, AUSTRUY A, PIERART A, et al., 2016. Kinetic study of phytotoxicity induced by foliar lead uptake for vegetables exposed to fine particles and implications for sustainable urban agriculture [J]. J Environ Sci, 46: 16–27.
- XIONG T, ZHANG T, DUMAT C, et al., 2019. Airborne foliar transfer of particular metals in *Lactuc sativa* L.: translocation, phytotoxicity, and bioaccessibility [J]. Environ Sci Pollut Res, 26(20): 20064–20078.
- XU XN, ZENG LM, ZHANG YH, et al., 2016. Analysis of heavy metal pollution in winter in Huairou District, Beijing [J]. Environ Chem, 35(12): 2460-2468. [许栩楠, 曾立 民, 张远航, 等, 2016. 北京市怀柔区冬季大气重金属污 染状况分析 [J]. 环境化学, 35(12): 2460-2468.]
- XU Z, REN J, TIAN Y, et al., 2019. Effects of exogenous ABA on photosynthetic characteristics of perennial ryegrass under drought stress [J]. Acta Agr Sin, 27(5): 1243 1249. [许喆, 任健, 田英, 等, 2019. 外源 ABA 对干旱胁 迫下多年生黑麦草光合特性的影响 [J]. 草地学报, 27(5): 1243–1249.]
- YANG JL, CHEN Z, WU SQ, et al., 2015. Overexpression of the

Tamarix hispida ThMT3 gene increases copper tolerance and adventitious root induction in *Salix matsudana* Koidz [J]. Plant Cell Tiss Organ Cult (PCTOC), 121(2): 469–479.

- YANG ZP, LU WX, LONG YQ, 2009. Characteristics of atmospheric dry and wet dustfall of heavy metals in Changchun City [J]. Res Environ Sci, 22(1): 28-34. [杨 忠平, 卢文喜, 龙玉桥, 2009. 长春市城区重金属大气干 湿降尘特征 [J]. 环境科学研究, 22(1): 28-34.]
- ZENG QY, LING QP, YANG ZD, et al., 2019. Effects of copper stress on growth and antioxidant enzymes in sugarcane [J]. Guihaia, 39(7): 951–958. [曾巧英, 凌秋平, 杨湛 端, 等, 铜胁迫对甘蔗生长及抗氧化酶活性的影响 [J]. 广西植物, 39(7): 951–958.]
- ZHANG BY, TENG WC, 2020. Effects of lead stress on growth and physiology of *Tabebuia chrysantha* seedlings [J]. J NE For Univ, 48(7): 7-10. [张博宇, 滕维超, 2020. 铅胁迫 对黄花风铃木幼苗生长和生理指标的影响 [J]. 东北林 业大学学报, 48(7): 7-10.]
- ZHANG LH, LI PJ, LI XM, et al., 2005. Effects of cadmium stress on the growth and physiological characteristics of wheat seedlings [J]. Chin J Ecol, 24(4): 458-460. [张利红, 李 培军, 李雪梅, 等, 2005. 镉胁迫对小麦幼苗生长及生理 特性的影响 [J]. 生态学杂志, 24(4): 458-460.]
- ZHANG YX, WANG M, HUANG B, et al., 2018. Soil mercury accumulation, spatial distribution and its source identification in an industrial area of the Yangtze Delta, China [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 163: 230–237.
- ZHANG MK, LIU ZY, ZHOU C, 2010. The effect of atmospheric deposition on heavy metal accumulation in vegetable crop near a lead-zinc mine [J]. J Zhejiang Univ (Agric Life Sci Ed), 36(2): 221-229. [章明奎, 刘兆云, 周翠, 2010. 铅锌矿区附近大气沉降对蔬菜中重金属积累 的影响 [J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 36(2): 221-229.]
- ZHENG BJ, HAN YC, TANG W, et al., 2014. The influence on urban river water quality and characteristic of pollutants captured by vine-like shrubs along the bank [J]. Environ Eng, 32(S1):95-98. [郑滨洁,韩轶才,唐伟,等, 2014. 岸边藤状灌木滞留污染物特征及对城市河道水质 的影响 [J]. 环境工程, 32(S1):95-98.]
- ZHU CH, TANG JM, GAO LM, et al., 2019. Effects of combined stress of heavy metals Cu, Zn and Cd on physiology and biochemistry of *Jatropha curcas* seedlings [J]. Guihaia, 39(6): 752 - 760. [朱成豪, 唐健民, 高丽梅, 等, 2019. 重金属铜、锌、镉复合胁迫对麻疯树幼苗生理生化 的影响 [J]. 广西植物, 39(6): 752-760.]
- ZHU J, WANG P, JIA SS, et al., 2016. Tolerance, accumulation, translocation and stress response of *Salix matsudana* Koidz to lead [J]. Acta Sci Circumst, 36(10): 3876-3886. [朱健, 王平, 夹书珊, 等, 2016. 旱柳(*Salix matsudana* Koidz)对 Pb 的耐性、富集、转运与胁迫响应研 究 [J]. 环境科学学报, 36(10): 3876-3886.]

(责任编辑 李 莉 王登惠)

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1668-1677

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202206015

曹意,丁苏雅,覃云斌,等,2023. 竹茶混交模式对表层土壤有机碳储量及组分的影响 [J]. 广西植物,43(9):1668-1677. CAO Y, DING SY, QIN YB, et al., 2023. Effects of bamboo-tea mixed model on surface soil organic carbon storage and components [J]. Guihaia, 43(9): 1668-1677.



竹茶混交模式对表层土壤有机碳储量及组分的影响

曹 意^{1,2,3},丁苏雅^{1,2,3},覃云斌^{1,2,3}*,何昕诺^{1,2,3},马姜明^{1,2,3}

(1.珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室(广西师范大学),广西 桂林 541004;2.广西漓江流域景观资源保育与 可持续利用重点实验室,广西 桂林 541006;3.广西师范大学可持续发展创新研究院,广西 桂林 541006)

摘 要:为探究毛竹林下种植茶树对土壤有机碳储量与碳组分的影响,该研究以毛竹纯林、竹茶混交林和常 绿阔叶林为研究对象,采集这3种林分类型的表层(0~10 cm)土壤,测定土壤有机碳(SOC)、碳组分、生物 与非生物因素指标。结果表明:(1)竹茶混交林林下植物多样性相较于毛竹纯林显著降低,但其土壤有机碳 密度(22.54±2.09) t・hm⁻²、碳组分与毛竹纯林无显著差异(P>0.05)。竹茶混交林的矿物结合态有机碳 (MOC)为(20.13±1.83)g・kg⁻¹,占总有机碳的92.66%。常绿阔叶林土壤有机碳密度比竹茶混交林和毛竹 纯林高土壤有机碳密度分别高41.15%和41.00%(P<0.05)。(2)3种林分类型土壤微生物量碳(MBC)含量 范围为0.58~3.08g・kg⁻¹,土壤16S rRNA 丰度范围为2.18×10¹⁰~5.65×10¹⁰copies・g⁻¹,固碳基因 cbbL 丰度 范围为0.37×10⁸~1.10×10⁸ copies・g⁻¹,土壤微生物碳利用效率范围为0.03~0.28;3种林分类型之间微生 物相关指标不存在显著差异(P>0.05)。(3)3种林分类型 SOC 与土壤 pH、砂粒含量和地上凋落物生物量 呈显著负相关,与土壤黏粒含量、粉粒含量、总氮、C:N、总磷和铵态氮含量呈显著正相关(P<0.05)。(4) 就不同碳组分而言,颗粒有机碳(POC)和 MOC 均与土壤 pH、砂粒含量和根系生物量呈显著负相关,与土壤 含水量、黏粒含量、粉粒含量、总氮、C:N、总磷和铵态氮含量呈显著正相关(P<0.05)。(4) 或不同碳组分而言,颗粒有机碳(POC)和 MOC 均与土壤 pH、砂粒含量和根系生物量呈显著负相关,与土壤 含水量、黏粒含量、粉粒含量、总氮、C:N、总磷和铵态氮含量呈显著正相关(P<0.05)。(4) 或无同碳组分而言,颗粒含量、总氮、C:N、总磷和铵态氮含量呈显著正相关(P<0.05)。(4)

关键词:颗粒有机碳,矿物结合有机碳,土壤有机碳密度,毛竹林,竹茶混交林 中图分类号:Q948 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-3142(2023)09-1668-10

Effects of bamboo-tea mixed model on surface soil organic carbon storage and components

CAO Yi^{1,2,3}, DING Suya^{1,2,3}, QIN Yunbin^{1,2,3}*, HE Xinnuo^{1,2,3}, MA Jiangming^{1,2,3}

(1. Key Laboratory of Ecology and Environmental Protection of Rare and Endangered Animals and Plants, Ministry of Education (Guangxi Normal University), Guilin 541004, Guangxi, China; 2. Guangxi Key Laboratory for Conservation and Sustainable Utilization of Landscape Resources in Lijiang River Basin, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. Institute of Sustainable Development and Innovation, Guangxi Normal University, Guilin 541006, Guangxi, China)

收稿日期: 2022-07-10

基金项目: 广西科技重大专项课题(桂科 AA20161002-1); 广西重点研发计划项目(桂科 AB21220057); 广西科技基地和人才专项(桂科 AD21220163)。

第一作者: 曹意(1996-),硕士研究生,主要从事恢复生态学研究,(E-mail) cywiyii@163.com。

^{*}通信作者: 覃云斌,博士,主要从事森林生态学研究,(E-mail) shuibaoqinyunbin@ 163.com。

Abstract: In order to explore the effects of planting tea trees under Phyllostachys edulis forest on soil organic carbon storage and carbon components, we took pure bamboo forest, bamboo-tea mixed forest and evergreen broad-leaved forest as the study objects, collected the surface soil (0-10 cm) of these three forest types, and measured soil organic carbon (SOC), carbon components, biotic and abiotic factors. The results were as follows: (1) The diversity of understory plants in bamboo-tea mixed forest was significantly lower than that in pure bamboo forest, but there was no significant differences in soil organic carbon density $[(22.54 \pm 2.09) t \cdot hm^{-2}]$ and carbon composition between bamboo-tea mixed forest and pure bamboo forest (P > 0.05). Mineral-associated organic carbon (MOC) was (20.13 ± 1.83) g \cdot kg⁻¹, accounting for 92.66% of total organic carbon. The soil organic carbon density of evergreen broad-leaved forest was 41.15% and 41.00% higher than that of bamboo-tea mixed forest and pure bamboo forest (P>0.05). (2) Soil microbial biomass carbon (MBC) content, 16S rRNA gene abundance, cbbL gene abundance and microbial carbon use efficiency of these forest types were (0.58 - 3.08) g · kg⁻¹, $(2.18 \times 10^{10} - 5.65 \times 10^{10})$ copies · g⁻¹, $(0.37 \times 10^8 - 1.10 \times 10^8)$ copies $\cdot g^{-1}$, 0.03 – 0.28, respectively. But there were significant differences about these microbial indicators between three forest types (P>0.05). (3) SOC of the three forest types was significantly negatively correlated with soil pH. gravel content and aboveground litter biomass, and significantly positively correlated with soil clay content, silt content, total nitrogen, C : N, total phosphorus and ammonium nitrogen (P < 0.05). (4) In terms of different carbon fractions, particulate organic carbon (POC) and MOC were significantly negatively correlated with soil pH, gravel content and root biomass, and significantly positively correlated with soil water content, clay content, silt content, total nitrogen, C:N, total phosphorus and ammonium nitrogen (P < 0.05). In conclusion, the mixed transformation of bamboo and tea will cause the decrease of understory vegetation diversity in the original pure bamboo forest, but it will not cause the decrease of soil carbon storage; compared with evergreen broad-leaved forest, it is necessary to improve the management measures of bamboo to improve its carbon sink efficiency.

Key words: particulate organic carbon, mineral-associated organic carbon, soil orgnaic carbon density, *Phyllostachys* edulis forest, bamboo-tea mixed forest

随着"碳中和"目标的提出,未来40年中国会 实施更有力的政策减少碳排放、增加碳汇。但是, 合理政策的制定依赖于对增汇减排的科学认知。 土壤是陆地最大碳储存库,通过增加土壤碳储量 被认为是实现"碳中和"目标的有效途径(杨元合 等,2022)。近自然造林以及植被恢复的土壤碳汇 效应已经被广泛认知(Don et al., 2011; Lu et al., 2018),如何提升经济林的土壤碳汇效益已成为当 前关注的热点(Yang et al., 2021b; Villa et al., 2022)。

毛竹(*Phyllostachys edulis*)是我国价值较高的 竹类品种,广泛分布于南方山地丘陵地区,约占全 国竹林面积的74%,其主要经济价值在于生产竹 材与竹笋(杨传宝等,2020)。毛竹在经济林种植 中占据重要地位,以及快速生长特性,使其碳汇效 益受到了广泛关注。毛竹地上部分的年均固碳量 较高,为(8.13±2.15)Mg·hm⁻²(Yen & Lee, 2011)。目前,主要围绕毛竹入侵与经营管理措施 两个方面开展毛竹土壤碳库研究。相较于常绿阔 叶林,毛竹的种植与入侵往往会造成对土壤碳储 量的下降(Wang et al., 2019;祁雪连等,2021),同 时引起颗粒有机碳(particulate organic carbon, POC)与矿物结合态有机碳(mineral-associated organic carbon, MOC)含量与占比的变化(Yang et al., 2021b)。不同的管理措施(如间伐、林下植被 清除)和混交模式(如竹-杉木混交)会对毛竹林 土壤碳库产生不同的影响(漆良华等,2013;李光 敏等,2019;Yang et al., 2021a)。Yang等(2021a) 在浙江安吉的研究表明,粗放经营的毛竹林比无 经营和集约经营的毛竹林具有更高的团聚体稳定 性和有机碳储量。生物与非生物因素对毛竹土壤 碳库影响因研究地区与经营管理措施不同也存在 差异性(张厚喜等,2019;Yang et al., 2021a)。

目前,毛竹单一的经济收入模式难以满足农 民收入水平提高的热切需求。同时,近年来受竹 材加工业低迷的影响,毛竹种植户的积极性也备 受打击。因此,发展林下经济成为了增加农户收 入、推动毛竹产业可持续发展的重要举措(蔡春菊

等,2018;Zhang et al., 2019)。在关注毛竹林林下 种植经济效益的同时,其生态效益也是研究的重 点,涉及土壤养分、微生物、水土保持等方面(蔡泽 字等,2017:王勤等,2020:曹小青等,2022)。王勤 等(2020)对不同毛竹-多花黄精复合模式的研究 显示,低毛竹立竹密度的竹-药复合模式土壤有机 碳(soil organic carbon, SOC)含量要比高密度毛竹 立竹模式高13%。曹小青等(2022)的研究结果显 示,随着套种年限的增加,毛竹-白及复合模式的 土壤微生物多样性逐渐提高。但是目前,毛竹林 下复合经营的生态效益评估研究有限,并且多是 关注毛竹与中草药复合经营带来的变化,缺乏对 毛竹与茶树复合经营的碳汇/源作用研究。同时, 竹茶种植模式同样是提升毛竹经济效益的重要林 下经济举措,特别是具有特色茶资源的竹产区。 因此,开展竹茶混交模式的土壤碳库变化研究对 增进该改造模式的生态效益认知、促进毛竹林改 造的经济与生态效益协同提升建设具有重要 意义。

目前,竹茶混交改造对毛竹林土壤碳库储量 及其碳组分的影响研究相对缺乏。鉴于此,本文 以广西猫儿山地区毛竹纯林、竹茶混交林和天然 常绿阔叶林为研究对象,探究竹茶混交模式对毛 竹林土壤碳储量的影响,分析 POC 与 MOC 含量及 其占比变化,揭示影响土壤碳储量与碳组分变化 的关键因素。基于土壤碳储量与碳组分评估,本 研究成果可为提高毛竹林林下竹茶改造提供理论 依据与技术支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西桂林市华江瑶族乡,地处 110°27′E、25°48′N,海拔在 300~500 m 之间,属 于中亚热带山地气候,年均气温 16.40 ℃,年均降 水量在 2 100 mm 以上。成土母质主要为花岗岩 风化母质,土壤主要以红壤和黄壤为主。华江瑶 族乡是全国十大毛竹生产基地之一,拥有毛竹林 面积约(1.53×10⁴)hm²且毛竹林面积有逐年扩张 的趋势,该地区野生药用植物和野生茶树资源丰 富(宜丽娜等,2012)。在乡村振兴的背景下,当地 依托特色茶资源开展竹茶复合经营的毛竹纯林改 造,以提升毛竹的经济效益。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 本研究共设置 3 种林分样地类 型,分别为毛竹纯林(pure bamboo forest, PBF)、竹 茶混交林(bamboo-tea mixed forest, BMF)和天然常 绿阔叶林(evergreen broad-leaved forest, EBF)。每 种林分类型设置 6 个立地条件接近的重复样方 (20 m × 20 m),并进行群落学调查。常绿阔叶林 与毛竹林分布在相同的海拔位置。3种林分类型 的样地之间至少间隔1000m,重复样方之间至少 间隔 500 m。选取的毛竹纯林样地一直为单一种 植毛竹,每年都会进行周期性的间伐与林下植被 清耕。选取的竹茶混交林样地的乔木层为单一毛 竹,每年会进行毛竹间伐;其林下茶树为自然生长 的野生茶树,不存在人为管理,但每年春季会进行 采茶,茶树因有一定经济价值得以保留。本研究 以该自然存在的竹茶混交林作为毛竹纯林改造的 参照对象。3种林分样地基本信息见表1。

1.2.2 样地调查与样品采集 在 2021 年 11 月对样 地进行调查与采样。调查内容包括海拔、坡度、坡 向、植物组成、经营措施等。其中,乔灌植物调查 采用每木检尺,草本植物调查采用小样方法。土 壤样品采集则采用土钻在每个样方内随机采集 5 个 0~10 cm 子土样,再混合成一个土样,作为该样 地的土样。同时,在每个采样点附近收集土壤测 定土壤容重,用铝盒收集土壤测定含水率。在样 方内随机设置 5 个 50 cm × 50 cm 的小样方收 集 0~10 cm 层土壤根系。收集的土样带回实验室 后,一部分自然风干,一部分保存在 4 ℃冰箱用于 鲜土实验测定,一部分保存在-80 ℃下以便进行 微生物 DNA 提取。

1.2.3 土壤理化性质与微生物碳代谢相关指标测 定 土壤全碳与总氮含量采用碳氮元素分析仪 (Elementar Vario EL Ⅲ,德国)测定。土壤容重采 用环刀法测定。pH采用电位法测定(水土质量比 为 2.5:1)。总磷(total phosphorus, TP)含量采用 钼锑 钪 比 色 法 测 定。土壤 速 效 磷 (available phosphorus, AP)采用 1/2 硫酸消煮法然后用钼锑 抗比色法测定。土壤铵态氮(NH₄⁺-N)与硝态氮 (NO₃⁻-N)含量,采用 2 mol·L⁻¹ KCl 溶液浸提及 SKALAR SAN++连续流动分析仪测定。土壤机械 组成测定采用比重计法,即 50 g 风干土样混合分 散剂煮沸后,过滤至 1 000 mL 沉降筒内,采用比重

		Table 1 Dasie	mormation or a	sample plots	
层次 Layer	林分类型 Forest type	Simpson 指数 Simpson index	胸径 DBH (cm)	密度 Density (plants・hm ⁻²)	主要植物 Main plant
乔木层 Tree layer	毛竹纯林 PBF	—	10.05±1.58a	6 400±1 518.00a	毛竹 Phyllostachys edulis
	竹茶混交林 BMF	—	10.25±1.21a	5.067 ± 700.00 b	毛竹 Phyllostachys edulis
	阔常绿叶林 EBF	0.79±0.150	12.55±1.44a	817±354.00c	润楠、黑壳楠、肉桂 Machilus nanmu, Lindera megaphylla, Cinnamomum cassia
灌木层 Shrub layer	毛竹纯林 PBF	$0.73 \pm 0.066 \mathrm{b}$	—	_	白背叶、杜茎山、玉叶金花 Mallotus apelta , Maesa japonica , Mussaenda pubescens
	竹茶混交林 BMF	$0.15{\pm}0.170{\rm c}$	_	10 133±2 215.00	茶 Camellia sinensis
	常绿阔叶林 EBF	0.90±0.085a	_	_	巴豆、毛冬青、润楠 Croton tiglium, Ilex pubescens, Machilus nanmu
草本层 Herbaceous layer	毛竹纯林 PBF	0.81±0.093a	—	_	络石、淡竹叶 Trachelospermum jasminoides, Lophatherum gracile
	竹茶混交林 BMF	0.82±0.051a	—	_	金星蕨、荩 Parathelypteris glanduligera , Arthraxon hispidus
	常绿阔叶林 EBF	0.88±0.065a	—	—	金毛狗 \海金沙 \狗脊 Cibotium barometz, Lygodium japonicum, Woodwardia japonica

表 1 样地基本信息 Table 1 Basic information of sample plots

注:不同字母代表同一层次内不同林分类型间存在显著性差异(P<0.05)。表中数据为平均值±标准偏差(n=6)。

Note: Different letters indicate significant differences between different forest types in the same layer (P < 0.05). Data in the table are $\bar{x} \pm s$ (n=6).

计进行测定。采用国际制将土壤机械组成划分为 砂粒、粉粒和黏粒。土壤有机碳含量采用浓硫酸-重铬酸钾高温外加热氧化法测定。地上凋落物与 根系生物量采用烘干法测定。采用六偏磷酸钠分 散法区分土壤颗粒态有机碳和矿物结合态有机 碳。具体方法如下:自然风干的土壤样品加入 0.5%的六偏磷酸钠溶液(土液质量比1:3)和玻 璃珠,振荡后充分分散;利用53 μm 筛过滤分组为 矿物结合态有机质(<53 μm)和颗粒态有机质(> 53 μm);分离后的组分用去离子水洗后 60 °C 烘 干,待测;结合土层厚度、容重等土壤理化性质来 计算土壤有机碳密度(soil organic carbon density, SOCD),公式如下。

 $SOCD = SOC \times \rho \times D \times 10 \tag{1}$

式中: SOC 为土壤有机碳的平均含量(g・kg⁻¹); D 为土层厚度(cm); ρ 为土壤容重(g・cm⁻³)。

土壤微生物量碳 (microbial biomass carbon,

MBC)含量采用氯仿熏蒸法测定(汪亚芳等, 2022)。16S rRNA与 *cbbL*基因采用 qPCR 测定, 引物序列分别为 F515/R907和 K2f/V2f(Qin et al., 2020)。采用 H_2^{18} O标记土壤样品中的微生 物,测定微生物碳利用效率(carbon use efficiency, CUE),参考 Zheng 等(2019)方法。

1.2.4 数据处理与分析 采用 Excel 2016、SPSS 25 和 Origin 2021 进行数据整理与分析。采用单因素 方差分析(ANOVA)分析不同处理组间变量显著 性差异。采用 Pearson 相关分析揭示变量间相互 关系,通过多元线性回归模型逐步法揭示土壤理 化因素与微生物指标对土壤有机碳的影响。所有 统计的显著性水平设置为 P<0.05。

2 结果与分析

2.1 不同林分类型土壤理化性质差异

3种林分类型中土壤 pH, 黏粒和砂粒含量, 总

磷及硝态氮含量均存在显著差异(P<0.05)。其中,3种林分类型的土壤均为酸性土壤且竹茶混交林的土壤pH值最高。毛竹纯林的土壤含水率最低且土壤的砂粒含量显著高于其他2个林分类型(P<0.05),其土壤养分含量(包括总磷和硝态氮)均低于竹茶混交林和常绿阔叶林。竹茶混交林及毛竹纯林的根系生物量、C:N、总氮和铵态氮含量无显著差异,但与常绿阔叶林存在显著差异(P<0.05)。其中,二者的根系生物量显著高于常绿阔叶林,而其他指标则显著低于常绿阔叶林(P<0.05)(表2)。

2.2 不同林分类型 SOC 与 SOCD 变化特征

竹茶混交林表层 SOC 为(22.95±1.91)g・ kg⁻¹,与毛竹纯林 SOC 不存在显著差异(P>0.05), 比常绿阔叶林(39.74±5.82)g・kg⁻¹低42.25%(P< 0.05)。3种林分类型 SOCD 变化范围为(19.65~ 44.09)t・hm⁻²。其中,竹茶混交林与毛竹纯林表 层 SOCD 分别为(22.54±2.09)、(22.60±2.53)t・ hm⁻²,均显著低于常绿阔叶林(38.31±5.40)t・hm⁻² (P<0.05)(图1)。

2.3 不同林分类型有机碳组分含量变化特征

3 种林分类型土壤均以矿物结合态有机碳为 主,MOC 的范围为 17.98~36.83 g·kg⁻¹,对 SOC 的贡献占 90.19%~94.40%,剩余贡献部分为 POC;不同林分类型之间 POC 和 MOC 对 SOC 的贡 献不存在显著差异(P>0.05)。由表 3 相关性分析 显示,SOC 与 POC、MOC 呈极显著正相关,相关系 数分别为 0.95、0.97(P<0.05)。常绿阔叶林土壤 POC 和 MOC 分别为(3.14±0.42)g·kg⁻¹和 (32.09±3.54)g·kg⁻¹,均分别显著高于其毛竹纯 林和竹茶混交林(P<0.05)。竹茶混交林 POC 和 MOC 分别为(1.59±0.32)g·kg⁻¹和(20.13±1.83) g·kg⁻¹,与毛竹纯林不存在显著差异(P>0.05) (图 2)。

2.4 不同林分类型微生物碳代谢相关指标变化 特征

3种林分类型土壤微生物量碳含量范围为 0.58~3.08g·kg⁻¹,其与SOC之间相关性并不明 显(P>0.05)(表3)。不同林分类型之间微生物量 碳含量不存在显著差异(P>0.05),其中竹茶混交 林土壤微生物量碳含量为(1.47±0.34)g·kg⁻¹。 竹茶混交林土壤 16SrRNA 丰度平均为 3.91×10¹⁰ copies·g⁻¹;固碳基因 *cbb*L 丰度为 0.76×10⁸ copies·

表 2 研究区内不同林分类型土壤理化性质

Table 2Soil physicochemical properties of different
stand types in the study area

指标	毛竹纯林	竹茶混交林	常绿阔叶林
Index	PBF	BMF	EBF
土壤 pH	$\begin{array}{c} 4.56 \pm \\ 0.079 \mathrm{b} \end{array}$	4.68±	4.28±
Soil pH		0.048a	0.053c
土壤含水率	30.91±	40.44±	40.65±
Soil water content (%)	2.36b	1.83a	3.59a
黏粒占比	13.41±	19.17±	27.54±
Clay proportion (%)	0.91c	1.94b	1.69a
粉粒占比	18.37±	21.50±	27.98±
Particle proportion (%)	2.06b	2.67b	2.54a
砂粒占比	68.06±	59.33±	44.65±
Sand proportion (%)	1.64a	1.21b	1.52c
土壤总氮	0.23±	0.23±	$\begin{array}{c} 0.34 \pm \\ 0.020 \mathrm{b} \end{array}$
Soil total nitrogen (%)	0.015a	0.008a	
碳氮比	10.21±	9.42±	11.64±
C:N	0.69b	0.34b	1.16a
土壤总磷 Soil total phosphorus (g・kg ⁻¹)	0.15± 0.009c	0.21± 0.043b	0.33± 0.049a
土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen (mg・kg ⁻¹)	7.48± 1.15c	27.88± 10.79a	$\begin{array}{c} 18.14 \pm \\ 4.69 \mathrm{b} \end{array}$
土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen (mg • kg ⁻¹)	1.77± 0.77b	$1.40\pm$ 0.14b	5.78± 2.13a
土壤速效磷 Soil available phosphorus (mg・kg ⁻¹)	0.46± 0.31a	0.55± 0.36a	0.55± 0.28a
地上凋落物 Aboveground litter (kg・m ⁻²)	1.73± 0.17a	2.15± 0.74a	1.42± 0.33a
根系生物量	0.75±	0.76±	$\begin{array}{c} 0.37 \pm \\ 0.08 \mathrm{b} \end{array}$
Root biomass (kg・m ⁻²)	0.24a	0.14a	

注:不同字母代表同一层次内不同林分类型间存在显著差 异(P<0.05)。表中数据为平均值±标准偏差(n=6)。

Note: Different letters indicate significant differences between different forest types in the same layer (P < 0.05). Data in the table are $\bar{x} \pm s$ (n=6).

g⁻¹,占总细菌丰度的 0.21%。竹茶混交林与毛竹 纯林和常绿阔叶林在 16S rRNA 丰度和 *cbbL* 丰度 上不存在显著差异(*P*>0.05)。3 种林分类型土壤 微生物碳利用效率范围为 0.03~0.28,3 种林分类 型之间微生物碳利用效率(carbon use efficiency, CUE)不存在显著差异(*P*>0.05)(表 4)。

2.5 各有机碳组分与环境因子相关性

由表 5 可知,3 种林分类型 SOC 与土壤 pH、砂 粒含量和地上凋落物生物量呈显著负相关, 与土



误差棒为标准差,不同字母代表不同林分类型间存在显著差异(P<0.05)。下同。

Error bars are standard deviations, and different letters indicate significant differences between different forest types (P<0.05). The same below.





图 2 不同林分类型内 POC(A)与 MOC(B)变化特征 Fig. 2 Variation characteristics of POC(A) and MOC(B) in different forest types

表 3 SOC 与 MBC、POC、MOC 的相关关系

 Table 3
 Correlations between SOC and MBC, POC and MOC

类型 Type	SOC	POC	MOC	MBC
SOC	1.00			
POC	0.95**	1.00		
MOC	0.97**	0.95**	1.00	
MBC	0.016	-0.077	-0.025	1.00

注:**表示在 0.01 水平上显著相关。下同。

Note: ** indicates significant correlation at 0.01 level. The same below.

壤黏粒含量、粉粒含量、总氮、C:N、总磷和铵态氮 含量呈显著正相关(P<0.05)。就不同碳组分而 言,POC和MOC均与土壤pH、砂粒含量和根系生 物量呈显著负相关,与土壤含水率、黏粒含量、粉 粒含量、总氮、C:N、总磷和铵态氮含量呈显著正 相关(P<0.05)(表5)。多元线性回归结果显示, 土壤总氮含量与C:N是预测土壤碳密度的关键 因素,可解释土壤碳密度变化的97%,公式如下。

 $y = -22.12 + 11.66C_{\rm N} + 1.81R_{\rm C:N} (R^2 = 0.97, P < 0.01)$ (2)

式中:y 为土壤碳密度($t \cdot hm^{-2}$); C_N 为总氮 含量($g \cdot kg^{-1}$); $R_{G,N}$ 为碳氮质量比。

Table 4 Changes of microbial carbon	metabolism
---	------------

process in different forest types

类型 Type	CUE	MBC (g⋅kg ⁻¹)	16S rRNA 丰度 16S rRNA abundance (×10 ¹⁰ copies・ g ⁻¹)	cbbL丰度 cbbL abundance (×10 ⁸ copies・ g^{-1})	cbbL:16S rRNA cbbL:16S rRNA (%)
毛竹纯林	0.13±	1.54±	3.88±	$0.64 \pm 0.14a$	0.17±
PBF	0.093a	0.82a	1.10a		0.048a
竹茶混交林	0.11±	1.47±	3.91±	0.76±	0.21±
BMF	0.073a	0.34a	1.18a	0.23a	0.074a
常绿阔叶林	0.14±	1.38±	3.16±	0.52±	0.17±
EBF	0.078a	0.61a	0.70a	0.14a	0.067a

注:不同字母代表不同林分类型间存在显著性差异(P<0.05)。

Note: Different letters indicate significant differences between different forest types (P < 0.05).

3 讨论

3.1 毛竹林改造对土壤碳储量和组分的影响

在研究区内开展毛竹纯林的竹茶混交模式改 造,从长期来看并不会引起土壤有机碳储量的下 降。研究结果显示,毛竹纯林与竹茶混交林 SOCD 不存在显著差异。以往对乔木树种与林下植被多 样性研究表明,物种多样性与土壤碳储量多呈正 相关(Zhao et al., 2014; Chen et al., 2020)。这种 差异性可能是由于毛竹纯林与竹茶混交林的碳循 环均主要受毛竹的支配。这两种林分类型乔木层 只有毛竹,而毛竹根系发达,占据着表层土壤,影 响着土壤有机碳与其他养分循环。刘骏等(2013) 研究表明,毛竹林细根生物量是常绿阔叶林的 5.86 倍。虽然竹茶模式改造使毛竹的株密度下降 了约20%,但两者的表层土壤根系生物量并不存 在显著性差异。竹茶混交改造遗留的地下空间会 迅速被其他毛竹根系占据。此外在毛竹砍伐期 间,种植者会清除林下植被,这种周期性更新也削 弱了毛竹纯林内植物源 SOC 的输入与积累。李光 敏等(2019)的研究结果显示,毛竹林林下植被清 除2年后其SOC与对照组之间不存在显著差异。 在毛竹的支配性地位与当前管理方式的影响下, 毛竹纯林的竹茶混交模式改造对表层土壤碳储量 的影响有限。

表 5 不同林分类型 SOC、POC、MOC 与土壤理化指标相关性

Table 5 Correlations between SOC, POC, MOC and soil physicochemical indexes of different forest types

指标 Index	SOC	POC	MOC
土壤 pH Soil pH	-0.83**	-0.85**	-0.85**
土壤含水率 Soil water content(%)	0.37	0.49*	0.49*
黏粒占比 Clay proportion(%)	0.84**	0.85**	0.88**
粉粒占比 Particle proportion(%)	0.75**	0.78**	0.76**
砂粒占比 Sand proportion(%)	-0.86**	-0.88**	-0.89**
土壤总氮 Soil total nitrogen(%)	0.96**	0.95**	0.96**
碳氮比 C:N	0.89**	0.79**	0.83**
土壤总磷 Soil total phosphorus(g・kg ⁻¹)	0.80**	0.87**	0.86**
土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen(N mg・kg ⁻¹)	-0.04	0.01	0.01
土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen(N mg・kg ⁻	0.74** 1)	0.81**	0.80**
土壤速效磷 Soil available phosphorus(mg・kg ⁻¹	0.16	0.23	0.15
地上凋落物 Aboveground litter(kg・m ⁻²)	-0.38	-0.30	-0.28
根系生物量 Root biomass(kg・m ⁻²)	-0.70**	-0.73**	-0.71**

注:*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著相关。

Note: * and ** indicate significant correlations at 0.05 level and 0.01 level, respectively.

虽然毛竹林林下改造不会造成土壤碳储量的 下降,但这种种植模式并不利于 SOC 的固持。本 研究显示,毛竹纯林与竹茶混交林的 SOCD 分别比 常绿阔叶林低 41.15%和 41.00% (P<0.05)。这 说明将常绿阔叶林转化为毛竹纯林和竹茶混交林 均会造成土壤碳储量的流失,这与其他地区的研 究结果一致(Lin et al., 2018; Wang et al., 2019; 祁 雪连等,2021)。Lin 等(2018)通过对常绿阔叶林 转为毛竹林的对比研究表明,这种土地变化会使 0~40 cm 层土壤碳储量下降 12%。毛竹经营管 理、乔木层树种差异及其影响下的土壤理化性质 差异是造成毛竹纯林、竹茶混交林与常绿阔叶林 土壤碳储量存在差异的主要原因。因此,在竹茶 混交改造过程中探索如何提高土壤有机碳储量十 分必要。

本研究表明,竹茶混交改造不会引起毛竹林 土壤有机碳组分含量与占比的显著性变化。3种 林分类型土壤均以 MOC 为主,占总有机碳的比例 高达90%以上。这说明这些林地土壤有机碳库以 稳定性碳为主,但也反映出 POC 较难保留。每年 植物会通过地上凋落物、根系分泌物等形式向土 壤释放碳源,再经分解转化为POC:而3种林分类 型 POC 占比极小,大部分新输入的碳不可能马上 转化为稳定性的 MOC,极可能是被损失掉。POC 的损失可能由该地区充沛的降雨造成。较强的降 水既能将植物凋落物冲走,减少其原地转化为 POC 的可能,同时也能将不稳定的 POC 随径流带 走,减少其保留。董玉清等(2020)在猫儿山相近 海拔的常绿阔叶林研究中,也发现 POC 占总有机 碳的比例在 1.26%~14.44%之间。因此,有必要 在这个地区开展碳示踪研究,以揭示碳的转化 归趋。

3.2 影响土壤有机碳及其组分变化的主要因素

土壤有机碳的转化和积累与生物、非生物因 素存在密切联系。本研究中土壤有机碳及其组分 与总氮、C:N、总磷和铵态氮含量呈极显著正相关 (P<0.01),并且回归分析显示总氮是影响有机碳 及其组分的最关键因素。微生物生长需要氮源, 当氮源缺乏时其会选择降解凋落物与有机质以获 取氮源。这个过程会造成有机碳含量的下降(Frey et al., 2014; Lu et al., 2021)。因此,充足的氮源 有助于 SOC 的积累。在一些研究中,同样发现土 壤总氮和无机氮含量与有机碳含量呈正相关的现 象(李萍,2010; Yang et al., 2021b)。李萍(2010) 对江西大岗山毛竹林的研究同样发现土壤总氮是 影响土壤有机碳变化的最大因素且彼此之间呈正 相关。因此,在毛竹的管理中可以适当添加氮肥, 改变毛竹林土壤有机碳较低的现象,以提高土壤 碳汇能力。

整体而言,3种林分类型 SOC 和各碳组分含 量与土壤 pH 呈极显著负相关(P<0.01)。这说明 pH 越低越有利于土壤有机碳的积累。土壤 pH 可 以通过影响微生物群落结构与活性而影响有机碳 的分解与转化。pH 过高与过低均不利于微生物 的生长与活动,从而抑制有机碳的分解转化 (Zhang et al., 2019)。张厚喜等(2019)对武夷山 不同海拔梯度毛竹林土壤有机碳特征及影响因素 中也发现相同现象。本研究中 SOC 及其组分与土 壤黏粒含量、粉粒含量呈极显著正相关(P<0.01)。 这主要是因为粉粒和黏粒对 SOC 存在保护作用, 减少碳的矿化分解与流失(Lehmann & Kleber, 2015; Kasmerchak et al., 2018)。但是, 竹茶混交林 比毛竹纯林具有更高的黏粒和粉粒含量,而两者 之间的 SOCD 并无显著差异。这说明黏粒和粉粒 含量可能需要达到一定阈值才会影响到有机碳的 积累,也可能是其他关键因素抵消了竹茶混交林 黏粒和粉粒对有机碳积累的贡献。因此,毛竹林 林下种植茶树至少可以改善土壤机械组成,朝有 利于有机碳积累的方向发展。

土壤微生物是影响土壤碳循环的关键因素, 参与 SOC 的积累与分解。但是,基于对土壤微生 物量碳含量、固碳基因丰度、碳利用效率指标的 分析显示,本研究区内微生物活动不是影响土壤 有机碳储量变化的决定因素。汪亚芳等(2022) 研究同样发现毛竹林与常绿阔叶林土壤微生物 量之间不存在显著差异。此外,Bai等(2016)的 研究还发现毛竹入侵阔叶林会造成 SOC 储量下 降,但微生物量碳得到了提高。因此,还需要开 展动态和多季节性研究来揭示微生物对土壤碳 库的影响。

4 结论

本研究结果表明,相较于毛竹纯林,毛竹林林 下种植茶树会显著提高土壤 pH、含水率、黏粒、粉 粒含量、总磷与硝态氮含量。毛竹林下茶树的种 植会造成林下灌木层植物多样性下降,但不会造 成土壤有机碳密度的下降,以及有机碳组分比例 的改变。毛竹纯林与竹茶混交林的土壤有机碳储 量显著低于常绿阔叶林。3种林分的碳组分均以 矿物结合态有机碳为主。因此,需要改进现有的 毛竹纯林与竹茶混交林经营管理模式,在提升经 济效益的同时,注重碳汇效益的协同发展。此外, 本研究从土壤碳汇的角度反映生态效益,既有一 定的代表性,也有一定的局限性。未来还需要开 展更多元的生态效益评估,以揭示竹茶改造模式 对毛竹纯林生态系统功能的影响,从而为竹茶改 造模式提供科学依据与指导。

参考文献:

- BAI SB, CONANT RT, ZHOU GM, et al., 2016. Effects of Moso bamboo encroachment into native, broad-leaved forests on soil carbon and nitrogen pools [J]. Sci Rep, 6(1): 31480.
- CAI CJ, FAN SH, LIU GL, et al., 2018. Research and development advance of compound management of bamboo forests [J]. World Bamboo Ratt, 16(5): 47-52. [蔡春菊, 范少辉, 刘广路, 等, 2018. 竹林复合经营研究和发展现 状[J]. 世界竹藤通讯, 16(5): 47-52.]
- CAI ZY, ZHANG JF, SUN SY, et al., 2017. Influence of *Phyllostachy edulis* stand improvement on runoff and nitrogen and phosphorus losses in Anji, Zhejiang, China [J]. J Soil Water Conserv, 31(6): 46-51. [蔡泽宇, 张建锋, 孙士 咏, 等, 2017. 安吉毛竹林分改造对地表径流及氮磷流失 的影响[J]. 水土保持学报, 31(6): 46-51.]
- CAO XQ, WANG L, SUN MY, et al., 2022. Soil microbial community diversity in *Phyllostachys pubescens-Bletilla striata* ecosystems with different intercropping years[J]. Soil Fert Sci Chin, (1): 147-154. [曹小青, 王亮, 孙孟瑶, 等, 2022. 不同年限毛竹-白及复合系统土壤微生物群落 多样性特点[J]. 中国土壤与肥料, (1): 147-154.]
- CHEN XL, CHEN HYH, CHEN C, et al., 2020. Effects of plant diversity on soil carbon in diverse ecosystems: a global meta-analysis [J]. Biol Rev, 95: 167-183.
- DON A, SCHUMACHER J, FREIBAUER A, 2011. Impact of tropical land-use change on soil organic carbon stocks — a meta-analysis [J]. Glob Change Biol, 17(4): 1658-1670.
- DONG YQ, GUAN P, LU Y, et al., 2020. Fractions and contents of soil organic carbon at different elevations in Maoer Mountain [J]. Chin J Soil Sci, 51(5): 1142-1151. [董玉清, 官鹏, 卢瑛, 等, 2020. 猫儿山不同海拔 土壤有机碳组分构成及含量特征 [J]. 土壤通报, 51(5): 1142-1151.]
- FREY SD, OLLINGER S, NADELHOFFER K, et al., 2014. Chronic nitrogen additions suppress decomposition and sequester soil carbon in temperate forests [J]. Biogeochemistry, 121(2): 305–316.
- KASMERCHAK CS, MASON JA, LIANG MY, 2018. Laser diffraction analysis of aggregate stability and disintegration in forest and grassland soils of northern Minnesota, USA [J]. Geoderma, 338: 430–444.
- LEHMANN J, KLEBER M, 2015. The contentious nature of soil

organic matter [J]. Nature, 528: 60-68.

- LI GM, CHEN FS, XU ZW, et al., 2019. Effects of thinning and understory removal on soil labile organic carbon in moso plantation [J]. Acta Agric Univ Jiangxi, 41(4): 733-740. [李光敏, 陈伏生, 徐志文, 等, 2019. 间伐和林下植 被剔除对毛竹林土壤活性有机碳的影响 [J]. 江西农业 大学学报, 41(4): 733-740.]
- LI P, 2010. Soil organic carbon and its relationship with soil properties in *Phyllostachys* forests [D]. Beijing: Beijing Forestry University. [李萍, 2010. 毛竹林土壤有机碳变化 及其与土壤性质的关系[D]. 北京:北京林业大学.]
- LIN ZW, LI YF, TANG CX, et al., 2018. Converting natural evergreen broadleaf forests to intensively managed Moso bamboo plantations affects the pool size and stability of soil organic carbon and enzyme activities [J] Biol Fert Soils, 54(4): 467-480.
- LIU J, YANG QP, YU DK, et al., 2013. Contribution of fine root to soil nutrient heterogeneity at two sides of the bamboo and broadleaved forest interface [J]. Chin J Plant Ecol, 37 (8): 739-749. [刘骏, 杨清培, 余定坤, 等, 2013. 细根 对竹林-阔叶林界面两侧土壤养分异质性形成的贡献 [J]. 植物生态学报, 37(8): 739-749.]
- LU F, HU HF, SUN WJ, et al., 2018. Effect of national ecological restoration projects on carbon sequestration in China from 2001 to 2010 [J]. PNAS, 115: 4039-4044.
- LU XK, VITOUSEK PM, MAO QG, et al., 2021. Nitrogen deposition accelerates soil carbon sequestration in tropical forests [J]. PNAS, 118(16): e2020790118.
- QI LH, FAN SH, DU MY, et al., 2013. Vertical distribution and seasonal dynamicsof soil organic carbon in *Phyllostachy edulis* plantations and *P. edulis-Cunninghamia lanceolata* mixed forests in the hilly region of Central Hunan, Southern China[J]. Sci Silv Sin, 49(3): 17-24. [漆良华, 范少辉, 杜满义, 等, 2013. 湘中丘陵区毛竹纯林、毛竹-杉木混交 林土壤有机碳垂直分布与季节动态[J]. 林业科学, 49(3): 17-24.]
- QI XL, GE XM, QIAN ZZ, et al., 2021. Differences of soil properties between natural mixed coniferous and broad-leaved forest and Moso bamboo plantation in Wuyi Mountains [J]. Ecol Environ Sci, 30(8): 1599-1606. [祁雪连, 葛晓敏, 钱壮壮, 等, 2021. 武夷山天然针阔混交林与毛竹人工林土壤性质差异[J]. 生态环境学报, 30(8): 1599-1606.]
- QIN YB, CHEN ZH, DING BJ, et al., 2020. Impact of sand mining on the carbon sequestration and nitrogen removal ability of soil in the riparian area of Lijiang River, China [J]. Environ Poll, 261: 114220.
- VILLA MVE, CRISSTIANO PM, DE D, et al., 2022. Do

selective logging and pine plantations in humid subtropical forests affect aboveground primary productivity as well as carbon and nutrients transfer to soil? [J]. For Ecol Manage, 503(1): 119736.

- WANG Q, SUN MY, DI JH, et al., 2020. Effects of different *Phyllostachys pubescens-Polygonatum sibiricum* intercropping models on soil physicochemical properties [J]. Ecol Sci, 39 (6): 54-59. [王勤, 孙梦瑶, 遆建航, 等, 2020. 毛竹-多 花黄精复合经营模式对土壤理化特性的影响[J]. 生态科 学, 39(6): 54-59.]
- WANG YF, LIU ZY, ZHANG BG, et al., 2022. Effects of invasive Moso bamboo removal on soil microbial biomass and enzyme activities in subtropical forests [J]. Chin J Appl Ecol, 33(5): 1233-1239. [汪亚芳, 刘宗悦, 张宝刚, 等, 2022. 入侵毛竹皆伐对亚热带森林土壤微生物生物量和 酶活性的影响 [J]. 应用生态学报, 33(5): 1233-1239.]
- WANG HB, JIN J, YU PY, et al., 2019. Converting evergreen broad-leaved forests into tea and Moso bamboo plantations affects labile carbon pools and the chemical composition of soil organic carbon [J]. Sci Total Environ, 711(1): 135225.
- YANG CB, NI HJ, SU WH, et al., 2020. Effects of management measures on organic carbon, nitrogen and chemical structure of different soil fractions in *Phyllostachys edulis* plantations [J]. Chin J Appl Ecol, 31(1): 25-34. [杨传宝, 倪惠菁, 苏文会, 等, 2020. 经营措施对毛 竹林土壤不同组分有机碳、氮及化学结构的影响 [J]. 应 用生态学报, 31(1): 25-34.]
- YANG CB, WANG AK, ZHU ZX, et al., 2021a. Impact of extensive management system on soil properties and carbon sequestration under an age chronosequence of Moso bamboo plantations in subtropical China [J]. For Ecol Manage, 497(1): 119535.
- YANG CB, ZHANG XP, NI HJ, et al., 2021b. Soil carbon and associated bacterial community shifts driven by fine root traits along a chronosequence of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) plantations in subtropical China [J]. Sci Total Environ, 752(15): 142333.

- YANG YH, SHI Y, SUN WJ, et al., 2022. Terrestrial carbon sinks in China and around the world and their contribution to carbon neutrality [J]. Sci Sin (Vit), 52(4): 534–574. [杨 元合,石岳,孙文娟,等, 2022. 中国及全球陆地生态系 统碳源汇特征及其对碳中和的贡献 [J]. 中国科学(生命 科学), 52(4): 534–574.]
- YEN TM, LEE JS, 2011. Comparing aboveground carbon sequestration between Moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*) and China fir (*Cunninghamia lanceolata*) forests based on the allometric model [J]. For Ecol Manage, 261(6): 995–1002.
- YI LN, BAI KD, LI MX, et al., 2012. Comparison of physiology and biochemical index of some evergreen and deciduous broad-leaved species in Mao'er Mountain, Guangxi, China [J]. J Guangxi Norm Univ (Nat Sci Ed), 30(1): 83-88. [宜丽娜, 白坤栋, 李明霞, 等, 2012. 猫 儿山常绿和落叶阔叶树抗性生理生化指标的比较 [J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 30(1): 83-88.]
- ZHAO FZ, KANG D, HAN XH, et al., 2014. Soil stoichiometry and carbon storage in long-term afforestation soil affected by understory vegetation diversity [J]. Ecol Eng, 74: 415–422.
- ZHANG HX, LIN C, CHENG H, et al., 2019. Variation of soil organic carbon content of Moso bamboo forest along altitudinal gradient in Wuyi Mountain in China [J]. Soils, 51(4): 821-828. [张厚喜,林丛,程浩,等, 2019. 武夷 山不同海拔梯度毛竹林土壤有机碳特征及影响因素 [J]. 土壤, 51(4): 821-828.]
- ZHANG XP, GUO GB, WU ZZ, et al., 2019. Agroforestry alters the rhizosphere soil bacterial and fungal communities of Moso bamboo plantations in subtropical China [J]. Appl Soil Ecol, 143: 192–200.
- ZHENG Q, HU YT, ZHENG SS, et al., 2019. Growth explains microbial carbon use efficiency across soils differing in land use and geology [J]. Soil Biol Biochem, 128: 45-55.

(责任编辑 李 莉 王登惠)

了步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1678-1687

黄佳欣, 杜彦君, 李东海, 等, 2023. 海南潜在世界自然遗产地的突出普遍价值初探 [J]. 广西植物, 43(9): 1678-1687. HUANG JX, DU YJ, LI DH, et al., 2023. Exploration on the outstanding universal values of Hainan potential world natural heritage site [J]. Guihaia, 43(9): 1678-1687.



http://www.guihaia-journal.com

海南潜在世界自然遗产地的突出普遍价值初探

黄佳欣1,杜彦君1,4*、李东海2,龙文兴1,4,汪继超3,汤炎非4

(1. 海南大学林学院,海口 570228; 2. 海南大学 生态与环境学院,海口 570228;3. 海南师范大学 生命科学学院,海口 571158; 4. 海南国家公园研究院,海口 570100)

摘 要:世界自然遗产地是全球最具有保护价值的自然保护地,强调全球突出普遍价值的完整性和在全球的 唯一性。世界自然遗产有助于更好地保护生态系统的完整性和原真性,促进人类与自然的可持续发展。该研 究在大量文献资料的基础上,以海南潜在世界自然遗产地(海南热带雨林国家公园)原生动植物及植被群落 (亚洲北缘热带雨林)为研究对象,从植被类型、物种多样性、区系组成、特有种等生物生态过程方面,评估海 南潜在世界自然遗产地的全球突出普遍价值。结果表明:(1)海南潜在世界自然遗产地分布有 3 653 种野生 维管植物,资源植物种类丰富。陆栖脊椎动物有 540 种,各类野生动物占全国的比例高达 10% ~ 30%,生物多 样性极高。(2)植物区系独特,海南岛的热带雨林植被区划属于印度-马来雨林群系,属马来区的部分呈现出 热带性和与中国华南大陆的共源性显示出明显的热带边缘性质,为中国华南植物区系与亚洲热带雨林的过渡 类型。(3)植物区系中的植物物种特有性较低,特有属仅有 7 个,特有种仅约占岛内植物的 1/10,较低的特有 性表明了其大陆起源特征,是生物多样性不可替代的元素,具有鲜明的环境指示特色。该研究明确了海南潜 在世界自然遗产地在全球背景下的突出普遍价值,为海南未来申遗提供科学依据和技术支撑。 关键词:自然保护地,世界遗产地,海南热带雨林国家公园,物种多样性,突出普遍价值 中图分类号:Q948 文献标识码:A 文章编号:1000-3142(2023)09-1678-10

Exploration on the outstanding universal values of Hainan potential world natural heritage site

HUANG Jiaxin¹, DU Yanjun^{1,4}*, LI Donghai², LONG Wenxing^{1,4}, WANG Jichao³, TANG Yanfei⁴

(1. College of Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China; 2. College of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou 570228, China;
3. College of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158, China; 4. Hainan Institute of National Park, Haikou 570100, China)

Abstract: World natural heritage sites are some of the most important and valuable protected areas in the world, and their designation aims to give recognition to the uniqueness and protect the integrity of the sites, which are of global

收稿日期: 2023-02-19

基金项目:海南省自然科学基金(320RC504)。

第一作者:黄佳欣(1997-),硕士研究生,主要从事自然保护地研究,(E-mail)1040830490@qq.com。

[&]quot;通信作者:杜彦君,博士,教授,主要从事生物多样性和自然保护地研究,(E-mail)yanjundu1981@gmail.com。

outstanding universal value. Understanding the global uniqueness and value of natural heritage will help to better manage and protect them, support the functioning of ecosystems, and promote sustainable development of humans and nature. A systematic review was conducted to determine the potential for the Hainan tropical rainforest to become a world natural heritage site. Based on a large number of literatures, we took the native plants, animals and vegetation communities of Hainan's potential natural world heritage site (Hainan Tropical Rainforest National Park) as the research objects, and evaluated the global outstanding universal value of Hainan's potential natural world heritage site from the aspects of biological ecological processes such as vegetation types, species diversity, fauna composition and endemic species. The results are as follows: (1) Hainan potential world natural heritage site has 3 653 vascular plant species. There are 540 species of terrestrial vertebrates, which account for 10%-30% of the wild animal species in the country. This indicates that biodiversity in this area is extremely high. (2) The flora found in the Hainan tropical rainforest is unique. Vegetation on Hainan Island can be categorized in the Indo-Malay rainforest group, and within the Malay region, and vegetation is tropical in nature and has a common origin with the South China mainland. This is indicative of the transition between the South China flora into the Asian rainforest. (3) The plant species specificity of flora is lower, there are only seven endemic genera in the flora, and about one out of every 10 species is endemic to the island. Lower specificity shows some characteristics of continental origin and the flora on the island are an irreplaceable element of biodiversity, and make up a valuable ecosystem. This study clarifies the outstanding universal values of the Hainan tropical rainforest and makes the case using empirical scientific evidence for nominating this area as a world natural heritage site.

Key words: nature reserve, world heritage site, Hainan Tropical Rainforest National Park, species diversity, outstanding universal value

世界自然遗产地是在一定面积内具有一种或 多种特殊自然价值的区域,与其他国家级或省级 保护区以及森林公园相比,是全球最具有保护价 值的自然保护地(Primack 和马克平, 2010: 谢宗强 等,2017),其强调了全球突出普遍价值的唯一性 和完整性(宋峰等,2009;Xu et al., 2012)。世界 自然遗产和普通的"保护地"不是独立的管理类 型,仅仅表示某些保护地的国际地位,实际上与其 他类型保护区存在交叉等(陈耀华和刘强,2012)。 世界自然遗产有助于更好地保护生态系统的完整 性和原真性,促进人类与自然的可持续发展。突 出普遍价值(outstanding universal value, OUV)是世 界遗产最为核心的内容,它意味着遗产本身具有 高度的代表性和杰出性,强调的是全球意义-"指罕见的、超越了国家界限的、对全人类的现在 和未来均具有普遍的重要意义的文化和/或自然 价值"(樊大勇等,2017)。保护世界遗产的本质和 意义就是保护并延续突出普遍价值(谢宗强等, 2017) .

目前,国内一些国家公园试点区已经是世界自 然遗产,如神农架国家公园、武夷山国家公园、大熊 猫国家公园、三江源国家公园。世界自然遗产地与 国家公园有以下共同点:(1)两者必须有保护属性。 在中国,都是依托自然保护区和风景名胜区;国家 公园诞生后,部分自然保护区被整合为国家公园, 因此,有一部分国家公园和世界自然遗产地存在交 叉重叠的关系。(2)就保护能力而言,两者不存在 本质区别。两者在保护对象、保护目标等方面有不 同之处:世界自然遗产旨在保护那些具有突出普遍 价值的自然景观和/或文物古迹,而国家公园则旨 在保护除了突出普遍价值的其他重要生物或自然 景观。(3)在中国,国家公园被赋予最严格的保护, 而在世界范围内,世界自然遗产则是最高级别的保 护,受全人类监督。世界遗产受全人类认可,具有 全球意义,是超越国界的人类共同财富;而国家公 园具有国家象征,申报成功世界自然遗产地将使国 家公园超越国界成为全球意义的遗产,获得至高无 上的国际荣誉。同时,国家公园的保护和利用也将 受到全球经验分享。海南岛被确定为全球 34 个生 物多样性热点区之一,拥有我国分布最集中、保存 最完好、连片面积最大的热带雨林,是全球热带雨 林重要组成之一,有着国家代表性和全球性保护意 义(臧润国等,2002;夏斐,2019;杨小波等,2021)。

根据我们前期的调研,专家们认为海南潜在 世界自然遗产地的生物多样性和生态过程使其满 足申请世界自然遗产的要求,符合世界自然遗产 标准(ix)(陆地、淡水、海岸和海洋生态系统及动 植物群落演变和发展中的重要生态和生物过程的 突出例证和标准)和标准(x)(生物多样性原址保 护的最重要的自然栖息地,包括在科学和保护层 面上具有突出普遍价值的濒危物种栖息地)。例 如,以目前世界上仅存的36只国家一级珍稀濒危 动物海南长臂猿(Nomascus hainanus)为代表的众 多珍稀濒危动植物,生存于热带雨林国家公园的 原始热带雨林中。因此,我们应该积极推进海南 世界自然遗产申报工作,更好地保护热带野生动 植物。此外,海南岛作为全国生态文明试验区,还 没有一个世界自然遗产,与其在国家的生态地位 不匹配。

本研究以整个海南热带雨林国家公园为研究 区域,依托实施《世界遗产公约》操作指南,通过收 集整理海南热带雨林的历史文献资料,从植被类 型、物种多样性、区系组成、特有种等生物生态过 程方面,拟探讨:(1)海南潜在世界自然遗产地是 否代表着陆地生态系统及动植物群落和海洋动植 物原始生态群落中正在进行的、重大的自然环境 与动植物进化进程中的突出实例;(2)海南潜在世 界自然遗产地是否在所属生物地理省拥有独一无 二的动植物物种多样性,是否是濒危物种的主要 分布区。本研究分析论证了海南热带雨林国家公 园的突出普遍价值,以期为海南申报世界自然遗 产提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

海南热带雨林国家公园于 2021 年正式获批, 是海南岛的生物多样性聚集区,森林覆盖率高达 95.85%,海南天然林和原始林的覆盖面积达到 55%和 95%以上(许涵等,2021),最有可能成为未 来的世界自然遗产地,因此本研究以整个海南热 带雨林国家公园划定的范围为研究对象。海南热 带雨林国家公园位于岛内中部,呈穹窿构造(图 1),地处 108°44′32″—110°04′43″ E、18°33′16″— 19°14′16″ N,包括霸王岭、尖峰岭、吊罗山等 19 个 国家级和省级自然保护区、国家级和省级森林公 园,还有毛瑞等国有林场,总面积4 269 km²(龙文 兴等,2021)。

根据国际通用的世界遗产区域分类标准——

Udvardy(1975)生物地理系统,海南热带雨林国家 公园处于全球8个生物地理界之一的印马界(The Indo-Malayan Realm),属于193个生物地理省中的 中国南部雨林生物地理省。

1.2 研究方法

收集整理了国内外学者公开发表和出版的关 于海南热带雨林国家公园生物生态、地质地貌等 方面的重要研究论文和论著。查阅海南热带雨林 国家公园的鸟类、昆虫、哺乳动物等的物种多样性 数据。利用现有的相关著作和论文,收集海南热 带雨林国家公园的动植物物种名录、物种分布数 据、植被类型、濒危物种海南长臂猿等资料,凝练 其独特性和代表性。研究海南热带雨林国家公园 被世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN) 红色名录列为濒危级 物种有多少,被收录在《濒危野生动植物种国际贸 易公约》(Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES) 的动植物种各有多少,现有多少种国家级保护野 生动植物。由于还没有公开发表的基于海南热带 雨林国家公园的动物资源本底调查,因此本研究 所用的动物资源数据均为海南岛的数据。相关指 标与同一生物地理省的世界自然遗产地进行比较 分析。

2 结果与分析

2.1 植被类型

海南岛梯状环形(中高周低)的地形结构,对 岛内的植被分布有一定影响。植被类型包括低地 雨林、热带季雨林、山地雨林、高山云雾林、热带针 叶林和山顶灌丛等(李意德,1995,1997;杨小波, 2015;杨小波等,2019)。海南热带雨林的植被垂 直分布带明显:在水平地带性上有热带雨林和季 雨林;垂直地带性上,从低至高海拔依次形成了4 种不同的植被类型(表1),拥有完整的植被垂直 带谱(杨小波等,2019)。

低地雨林,也称热带湿润雨林(含低地沟谷雨林),是海南最具代表性的地带性植被,优势物种 主要由青梅(Vatica mangachapoi)、细仔龙 (Amesiodendron chinense)、蝴蝶树(Heritiera parvifolia)、鸡毛松(Podocarpus imbricatus)、海南柿 (Diospyros hainanensis)、荔枝(Litchi chinensis)等组



图 1 海南热带雨林国家公园范围及保护区分布图 Fig. 1 Distribution map of Hainan Tropical Rainforest National Park and protected areas

成。不同保护区的低地雨林海拔分布范围有一定的差异。例如,根据《海南植被志》(杨小波等,2019),尖峰岭的低地雨林主要分布在海拔400~700 m的坡面和沟谷,而五指山的低地雨林主要分布在海拔700~1000 m的沟谷或坡面(杨小波等,2019)。

山地雨林是海南地带性植被类型之一,与低地 雨林共同构成海南岛热带雨林。山地雨林在海南 山区几乎都有分布,但在不同保护区略有差异。例 如,在吊罗山和五指山等多分布在海拔1000~ 1400 m 地段,黎母山在海拔800~1300 m 地段,霸 王岭、尖峰岭主要分布在800~1200 m 地段。优势 物种包括陆均松(Dacrydium pectinatum)、鸡毛松、海 南紫荆木(Madhuca hainanensis)、鱼骨木(Canthium dicoccum)、琼崖柯(Lithocarpus fenzelianus)、竹叶青 冈 (Cyclobalanopsis bambusifolia)、线 枝 蒲 桃 (Syzygium araiocladum)等(杨小波等, 2019)。

高山云雾林也称高山矮林,分布在更高海拔,

植物相对矮小、弯曲,树干上苔藓发达。海南岛的高山云雾林分布在各保护区,海拔分布范围也有差异,但大部分分布在海拔1200m以上的山顶或山脊,优势物种包括广东松(Pinus kwangtungensis)、硬斗柯(Lithocarpus hancei)、赤楠蒲桃(Syzygium buxifolium)、细刺栲(Castanopsis tonkinensis)、丛花灰木(Symplocos poilanei)等(龙文兴等,2011)。

山顶灌丛为海南唯一的地带性原始灌丛,主 要分布在1700m以上,物种组成较简单,优势植 物包括南华杜鹃(Rhododendron simiarum)、红脉南 烛(Lyonia rubrovenia)、崖柿(Diospyros chunii)、鸭 脚木(Schefflera octophylla)、卷边冬青(Ilex rotunda)等(余世孝等,2001)。

2.2 植物多样性

海南热带雨林国家公园分布有 3 653 种野生 维管植物,约占全国总数量的 11.7%。其中,野生 蕨类植物共计 522 种 (包括种下等级),约占全国

表 1 海南潜在世界自然遗产地植被垂直带谱

Table 1 Altitudinal belts of vegetation in Hainan potential world natural heritage site

编号 Code	海拔 Altitude (m)	植被类型 Vegetation type	优势物种 Dominant species
Ι	0~1 000	低地雨林 Lowland rainforest	青梅、蝴蝶树、鸡毛松、细仔龙、海南柿、荔枝等 Vatica mangachapoi, Heritiera parvifolia, Podocarpus imbricatus, Amesiodendron chinense, Diospyros hainanensis, Litchi chinensis, etc.
Ш	800~1 400	山地雨林 Mountain rainforest	陆均松、鸡毛松、海南紫荆木、鱼骨木、琼崖柯、竹叶青冈、线枝蒲桃等 Dacrydium pectinatum, Podocarpus imbricatus, Madhuca hainanensi, Canthium dicoccum, Lithocarpus fenzelianus, Cyclobalanopsis bambusaefolia, Syzygium araiocladum, etc.
Ш	1 200~1 700	高山云雾林 Mountain cloud forest	广东松、硬斗柯、赤楠蒲桃、细刺栲、丛花灰木等 Pinus kwangtungensis, Lithocarpus hancei, Syzygium buxifolium, Castanopsis tonkinensis, Symplocos poilanei, etc.
IV	>1 700	山顶灌丛 Hilltop scrub	南华杜鹃、红脉南烛、崖柿、鸭脚木、卷边冬青等 Rhododendron simiarum, Lyonia rubrovenia, Diospyros chunii, Schefflera octophylla, Ilex rotunda, etc.

20%;裸子植物 6 科 10 属 26 种,约占全国 10%;被 子植物 172 科 1 027 属 3 105 种,约占全国 20%。 国家重点 I 级保护植物有 7 种,国家重点 II 级保 护植物有 142 种。国家公园内的资源植物也非常 丰富,如药用植物 1 303 种,约占全国 30%;具有较 高观赏价值的野生植物共有 1 390 种,其中观赏花 卉 550 种(包括野生兰花 258 种)、观果植物 210 种、观叶观株型植物 630 种(海南国家公园研究 院,http://www.hinp.org.cn/)。

五指山国家级自然保护区的种子植物有1887 种,蕨类植物有 259 种(杨小波, 2021);鹦哥岭国 家级自然保护区共有种子植物2034种,蕨类植物 多样性丰富,有289种,在海南热带雨林国家公园 范围内的所有保护区中最为丰富,是中国蕨类植 物自然保护区的重点区域(杨逢春等,2007),拥 有国家级重点保护植物 32 种, CITES 附录的物种 达到147种,《中国物种红色名录》有145种,IUCN 红色名录有14种;霸王岭国家级自然保护区的野 生维管植物有2523种;吊罗山国家级自然保护区 记录有维管植物 239 科 959 属 2 127 种;尖峰岭分 局的野生维管植物和常见的栽培植物有2849种, 包括蕨类 150 种、裸子植物 56 种、被子植物 2 643 种,其中野生维管植物2286种。从维管植物数量 来看,霸王岭国家级自然保护区维管植物的多样 性要高于海南热带雨林国家公园范围内的其他保 护区(表 2;海南国家公园研究院, http://www. hinp.org.cn/) 。

2.3 动物多样性

海南热带雨林国家公园迄今已记录有陆栖脊

椎动物 540 种,占全国的 18.62%,包括海南特有 的、比大熊猫还珍贵的海南长臂猿(海南热带雨林 国家公园,http://www.hntrnp.com)。蝴蝶达 600 多种,占全国总数的 29%,比誉为"蝴蝶王国"的台 湾岛还要多,包括唯一的国家一级重点保护蝴 蝶——金斑喙凤蝶(*Teinopalpus aureus*)(李中文, 2008)。昆虫 5 840 种,约占全国已知昆虫种类的 10%(黄复生等,2002)。总之,海南岛陆地面积占 全国的 0.35%(极小比例),分布着各类野生动物 占全国的比例高达 10%~30%,生物多样性极高。

五指山国家级自然保护区目前已记录有兽类 60种,鸟类283种,两栖和爬行类52种,鱼类67 种,昆虫1700余种,蝴蝶200多种。其中,有59 种为国家级重点保护动物(Ⅰ级有9种,Ⅱ级有50 种)(王献溥等,2015:海南热带雨林国家公园, http://www.hntrnp.com)。鹦哥岭国家级自然保护 区已经记录有陆生脊椎动物 512 种,其中,有 74 种为国家级重点保护动物(Ⅰ级有9种,Ⅱ级有65 种) (海南热带雨林国家公园, http://www. hntrnp.com),而且不少是在这里被首次发现,如鹦 哥岭树蛙(Zhangixalus yinggelingensis)、周氏睑虎 (Goniurosaurus zhoui)等珍稀物种。鹦哥岭国家级 自然保护区比海南其他热带雨林动物多样性更 高,具有极高的物种丰富度,森林原生性较强,还 有大量未被认识的物种。尖峰岭国家级自然保护 区有陆生脊椎动物 400 种,其中国家 I 级保护动 物9种。霸王岭国家级自然保护区内分布有陆生 脊椎动物 416 种, 鸟类 130 余种, 昆虫 2 100 多种。

表 2 海南潜在世界自然遗产地植物物种组成

Fable	2	Plant	species	composition	in	Hainan	potential	world	natural	heritage	site
-------	---	-------	---------	-------------	----	--------	-----------	-------	---------	----------	------

公 在17	野生维 Wild vase	管植物 cular plant	野生蕨 Wild pte	类植物 eridophyta	种子植物 Seed plant	
ガル区 Distribution area	种数 Species	比例 Percentage (%)	种数 Species	比例 Percentage (%)	种数 Species	比例 Percentage (%)
海南热带雨林国家公园 Hainan Tropical Rainforest National Park	3 653	11.7	522	≥20	3 131	9.7
五指山国家级自然保护区 Wuzhishan National Nature Reserve	2 146	6.8	259	9.9	1 887	5.8
鹦哥岭国家级自然保护区 Yinggeling National Nature Reserve	2 323	7.4	289	11.1	2 034	6.3
尖峰岭国家级自然保护区 Jianfengling National Nature Reserve	2 286	7.3	—	_	—	_
霸王岭国家级自然保护区 Bawangling National Nature Reserve	2 523	8	—	_	—	_
吊罗山国家级自然保护区 Diaoluoshan National Nature Reserve	2 127	6.8	217	8.3	1 910	5.9

注: 一代表暂无数据。下同。

Note: - means no data available. The same below.

吊罗山记录有野生脊椎动物 5 纲 35 目 115 科 369 种。近年在海南热带雨林国家公园的科学考察 中,人们还在不断发现新物种,海南岛物种多样性 数据还在增加,海南潜在世界自然遗产地动物物 种受威胁情况统计也在不断更新(表 3)。

2.4 区系组成

海南岛约在两亿年前的中生代三叠纪中期与 北部陆块相连,约2000万年前的新生代第三至第 四纪发生了地质活动,大面积的升降和移动活动 后逐渐形成琼州海峡,与内陆大地分开后形成了 一个独立的岛屿(黄复生等,2002;许涵,2010)。 海南岛的热带雨林植被区划属于印度-马来雨林 群系(朱华,2017b),但由于纬度偏北,并受季风影 响,群落上层树种部分表现出干湿季节变化,林下 藤本植物多,树木有大板根。

岛上的植物属东南亚热带植物成分,热带种占 83%,与越南相同的植物有 70%,少数植物与中国台湾和菲律宾相同,大部分与中国两广及云南南部的植物相同。海南属马来区的部分呈现出热带性和与中国华南大陆的共源性显示出明显的热带边缘性质,为中国华南植物区系与亚洲热带雨林的过渡类型(林泽钦,2016)。

2.5 特有种

海南岛独特的岛屿型地理环境和海洋性气候,进化出一些特有物种。根据国内学者研究表

表 3 海南潜在世界自然遗产地动物物种受威胁情况统计

Table 3 Threatened animal species composition in

Hainan potential world natural heritage site

分布区 Distribution area	国家保 Natio prote lev	护等级 onal ction rel	IUCN 红色名录 IUCN red list	CITES 附录 CITES appendix
	Ι	П		
海南热带雨林国家公园 Hainan Tropical Rainforest National Park	14	131	9	39
五指山国家级自然保护区 Wuzhishan National Nature Reserve	9	50	9	39
鹦哥岭国家级自然保护区 Yinggeling National Nature Reserve	9	65	—	—
尖峰岭国家级自然保护区 Jianfengling National Nature Reserv	9 re	—	—	—
霸王岭国家自然保护区 Bawangling National Nature Reserve	10 e	64	—	—
吊罗山国家级自然保护区 Diaoluoshan National Nature Reserv	11 ve	63	—	—

明,海南植物区系中的植物物种特有性较低,特有 属仅有7个,特有种也仅约占岛内植物的1/10,较 低的特有性表明了其大陆起源特征(朱华,2020)。 在3653种维管植物中,419种为海南岛特有种。 由于岛屿地理隔离,海南岛陆栖脊椎动物区系发 生分化,产生了与相邻大陆不同的种与亚种,这些 种类主要分布在海南岛中部地区。

海南岛有陆生脊椎动物 698 种,其中 23 种为海 南特有种。在两栖动物中,海南发现了14种特有 种。2021年,研究人员发现了新种——海南小姬蛙 (Micryletta immaculata)。此外,海南两栖动物特有 种还有海南疣螈(Tylototriton hainanensis)、海南拟髭 蟾(Leptobrachium hainanensis)和鹦哥岭树蛙等。海 南岛有7种特有爬行动物,其中有印度马来生物地 理区的代表属——睑虎属中的3种,即霸王岭睑虎 (Goniurosaurus bawanglingensis)、海南睑虎(G. hainanensis)和周氏睑虎,特有爬行动物还有海南脆 蛇蜥(Ophisaurus hainanensis)、海南脊蛇(Achalinus hainanus)、粉链蛇(Lycodon rosozonatus)等。在鸟 类中也发现了海南山鹧鸪(Arborophila ardens)、海 南柳莺(Phylloscopus hainanus)、海南孔雀雉 (Polyplectron katsumatae) 和海南画眉(Garrulax owstoni)4种特有种。还有6种特有哺乳类动物,即 海南长臂猿、海南新毛猬(Neohylomys hainanensis)、 小缺齿鼹海南亚种 (Mogera insularis hainana)、海南 白腹鼠(Niviventer lotipes)、海南兔(Lepus hainanus) 和海南鼯鼠(Petaurista hainana)。

除了特有种之外,海南岛动物区系中还有众 多特有亚种,如海南岛鸟类有原鸡海南亚种 (Gallus gallus jabouillei)等50多个特有亚种,哺乳 类有海南坡鹿(Cervus eldii hainanus)、穿山甲海南 亚种(Manis pentadactyla pusilla)等30多个特有亚 种。海南岛多样的热带生态环境为生物演化提供 了生态位,岛屿也对生物的扩散产生了生态隔离。 随着时间推移,海南岛的特有亚种将继续分化成 独立的特有种。这些特有种类是生物多样性不可 替代的元素,具有鲜明的环境指示特色(蒋志刚和 姜恩宇,2021)。

3 讨论与结论

3.1 海南潜在世界自然遗产地符合世界自然遗产 的评价标准 (ix)

海南热带雨林是全国最典型的原始热带雨林,被专家称为我国分布最集中、保存最完好、连 片面积最大的热带雨林(田蜜等,2019)。在海南 岛的热带雨林中,动植物种类极其丰富,堪称中国 热带地区的物种基因库。海南岛陆地面积仅占全 国总面积的 0.35%,各类野生动植物占全国的比 例高达 10%~30%,包括全国总数量 11.7%的野生 维管植物,约占全国 18.6%的陆生脊椎动物,还有 全国已知昆虫种类的 10%(黄复生等,2002;海南 热带雨林国家公园,http://www.hntmp.com)。

海南岛热带雨林既具有大陆动植物区系特征,也经过2000万年的岛屿隔离演化,有岛屿区 系特性,具有热带雨林向亚热带常绿阔叶林过渡 特征。海南植物区系同时有一定比例的亚热带和 温带的科,标志着海南热带植物区系从热带向亚 热带过渡性质。其植物区系有着明显的热带亚洲 亲缘关系,在生物地理划分上同属于古热带植物 区系(朱华,2008,2018),还具有热带北部边缘性 质,在热量、水分和海拔分布上形成了极限条件的 热带雨林类型。植物区系划分上,海南热带雨林 属于古热带植物、马来亚植物亚区,又具有华夏区 系的亚热带成分与古老成分(罗文等,2010)。海 南区系具有丰富的热带成分,但其起源属温带性 质,区系划分应归属于东亚植物区。

动物区系与原来相邻的大陆有密切联系,但 又有独特之处。以鸟类区系为例,海南的鸟类都 是富含热带雨林和亚热带常绿阔叶林特色,以果、 虫、花蜜为主要食物,与两广、闽台、滇南等地有很 大的共同点。中国海南的哺乳动物和越南的联系 最为紧密,同样表现出了和植物区系相似的生物 地理格局(朱华,2017a)。

与国内其他热带雨林如西双版纳热带雨林相 比,海南热带雨林物种多样性更高;在植物区系划 分上,海南热带雨林与西双版纳热带雨林也不相 同,前者归属于东亚植物区,后者属于热带亚洲植 物区(朱华和周虹霞,2002)。

与国外其他热带雨林的世界遗产地相比,如 澳大利亚的昆士兰湿热带地区(Wet Tropics of Queensland)、哥斯达黎加的科科斯岛国家公园 (Cocos Island National Park)、厄瓜多尔的桑盖国家 公园(Sangay National Park)、厄瓜多尔的桑盖国家 公园(Sangay National Park)、洪都拉斯的雷奥普拉 塔诺生物圈保护区(Ray Oprah Napolitano Biosphere Reserve)、印度尼西亚的乌戎库隆国家公园(Ujung Kulon National Park)和苏门答腊热带雨林(Tropical Rainforest Heritage of Sumatra)、巴拿马与哥斯达黎 加共有的塔拉曼卡山脉阿米斯塔德保护区/阿米 斯塔德国家公园(Talamanca Range-La Amistad Reserves / La Amistad National Park)、斯里兰卡的 辛哈拉加森林保护区(Sinharaja Forest Reserve),海 南潜在世界自然遗产地的独特之处如下:(1)有热

1685

带雨林向亚热带常绿阔叶林的过渡特征;(2)大陆 性岛屿型热带雨林:背靠中国大陆,同时兼具岛屿 的动植物特征。因此,海南潜在世界自然遗产地 应该基于申遗标准(ix)(是陆地生态系统及动植 物群落演变和发展中的重要生态和生物过程的突 出例证)进行深入挖掘。

3.2 海南潜在世界自然遗产地符合世界自然遗产 的评价标准(x)

第一,海南热带雨林物种丰富,具有很多特有物种。海南岛的热带雨林既有东南亚热带雨林的 亲缘性,又有大陆的共源性。国外同类的其他世 界自然遗产地,如分布在热带雨林地区印度尼西 亚的洛伦茨国家公园、厄瓜多尔的桑盖国家公园 等,还有热带季雨林地区,如塔拉曼卡仰芝一拉阿 米斯泰德保护区(哥斯达黎加+巴拿马)和秘鲁的 玛努国家公园,都至少符合世界自然遗产评定的 其中一项标准。海南潜在世界自然遗产评定的 其中一项标准。海南潜在世界自然遗产评定的 就带雨林,相比东南亚等地热带雨林,因其受 台风影响,海南岛的热带雨林冠层较低。

与国内其他地区的热带雨林相比,海南热带 雨林资源相对更加丰富,保护地更完善,其最大特 点是独有的岛屿生态系统,孕育了非常多海南热 带雨林动植物特有种,是中国热带生物多样性保 护的重要地区,还是全球重要的种质资源基因库 和生物多样性保护热点地区之一(陈建伟,2022)。 相比云南西双版纳热带雨林,海南岛具有不同的 地质历史,西双版纳的地质基础主要来自冈瓦纳 古陆,而海南则是属于劳亚古陆的印度支那板块 的一部分(朱华和周虹霞,2002)。特殊的地质历 史和独有的岛屿生态系统,造就了海南热带雨林 具有独特的动植物物种和群落外貌。

第二,海岛型热带雨林具有特殊的、罕见的、 不可替代的生态优势,同时也是濒危的(王琳等, 2018),一旦被破坏,就很难恢复,有着濒危热带雨 林的生态脆弱性,具有极高的保护价值。

优越的气候条件、独特的地理地貌特征使得 海南热带雨林国家公园拥有显著的生物多样性和 大量古老、濒危、特有种,为众多模式标本产地,是 中国热带雨林植物最丰富的地区,具有突出普遍 的保护价值和科学价值。海南岛为丰富生物多样 性的避难所,以不到 0.35% 的国土面积保护了中 国 11.7%的维管束植物和全国约 20%的两栖类、 33%的爬行类、20%的兽类、29%的蝴蝶和 10%的 昆虫,成为中国热带雨林物种最为显著的生境区 域。海南热带雨林国家公园挂牌仅 3 年多已发现 19 个新物种,其中 9 个植物新种、5 个动物新种、5 个大型真菌新种,说明海南热带雨林国家公园还 有很多未知动植物有待探索。

海南热带雨林国家公园是极度濒危物种海南 长臂猿和海南特有种、国家一级保护动物海南山 鹧鸪和海南孔雀雉的唯一栖息地。海南长臂猿是 中国特有种、海南岛特有种,仅分布在霸王岭(范 朋飞,2012)。海南长臂猿个体数量从 20 世纪 50 年代初的 2 000 多只降到 80 年代的 7 只(吴巍, 2007),进入 21 世纪后有所回升,现存 5 群 36 只, 绝对种群数量依然未脱离灭绝风险。海南长臂猿 的保护等级被 IUCN 评定为极危(critically endangered, CR),且在全球濒危灵长类物种中排第 一。海南长臂猿作为热带雨林中的旗舰物种,其 生存状况能直观说明热带雨林生态系统的健康 状况。

IUCN 公开数据显示,全球长臂猿的种群数量 都在减少,只有海南长臂猿的种群数量在稳定缓 慢地增加。海南长臂猿对海南的生物生态保护有 重要意义,对全球有保护示范意义,海南长臂猿的 成功保护可以为全球濒危物种和生态环境保护提 供可借鉴的"中国模式""海南模式"和"霸王岭模 式"。

海南山鹧鸪的保护等级被 IUCN 评定为易危(vulnerable, VU),是海南特有种,属于国家一级保护动物,常见于山地雨林中(海南热带雨林国家公园,http://www.hntrnp.com)。

海南孔雀雉,由于其张开尾羽像孔雀,收起尾 羽像野鸡,故名孔雀雉。海南孔雀雉是珍稀濒危 雉类之一,是海南特有种,非常稀少,属中国国家 一级保护动物(蒋志刚等,2016)。海南孔雀雉栖 息于海南岛的热带雨林里,主要生活在霸王岭、尖 峰岭和黎母山等林区。

因此,海南潜在世界自然遗产地应该基于标准(x)(是生物多样性原址保护的最重要的自然栖息地,包括在科学和保护层面上具有突出普遍价值的濒危物种栖息地)进行深入的研究。

3.3 结论

海南潜在世界自然遗产地有着优越的气候条

件、独特的地理地貌特征,拥有显著的生物多样性 和大量古老、濒危、特有种,是极度濒危物种海南 长臂猿的唯一栖息地,是中国热带雨林植物最丰 富的地区。以不到 0.35% 的国土面积保护了中国 11.7%的维管植物,珍稀濒危植物比重大,成为中 国热带雨林物种最为显著的生境区域,有完整的 热带植被类型,动植物区系复杂,原始和特有种丰 富,具有突出普遍的保护价值和科学价值,是人类 的财富。然而,海南作为全国生态文明试验区、国 内唯一的热带雨林国家公园,还没有一处世界自 然遗产地,与其在国内的生态地位不符。因此,海 南迫切需要申请世界自然遗产,助力热带雨林国 家公园建设。对于突出普遍价值的研究,不能仅 仅靠一篇论文,建议尽快成立申遗文本编辑团队, 进行实地调研、国际国内专家多次论证,尽快完成 申遗文本编制。

致谢 感谢海南大学生态与环境学院杨小波 教授对初稿的修改;感谢国家林草局世界遗产委 员会副秘书长刘保党对本文提的宝贵意见;感谢 海南国家公园研究院的大力支持。

参考文献:

- CHEN JW, 2022. Hainan Tropical Rain Forest National Park comes from behind the "special treatmen" [J]. MAB, 134(2):60-62. [陈建伟, 2022. 海南热带雨林国家公园 后来居上的"特别礼遇" [J]. 人与生物圈, 134(2):60-62.]
- CHEN YH, LIU Q, 2012. The value system and its protection and utilization of natural and cultural heritage in China [J]. Geogr Res, 31(6): 1111-1120. [陈耀华, 刘强, 2012. 中国自然文化遗产的价值体系及保护利用 [J]. 地 理研究, 31(6): 1111-1120.]
- FAN DY, GAO XM, DU YJ, et al., 2017. Diversity and representativeness of deciduous woody plants in Shennongjia World Natural Heritage Site, China [J]. Biodivers Sci, 25(5): 498 - 503. [樊大勇,高贤明,杜彦君,等, 2017. 神农架世界自然遗产地落叶木本植物多样性及其 代表性[J]. 生物多样性, 25(5): 498-503.]
- FAN PF, 2012. Taxonomy and conservation status of gibbons in China [J]. Acta Theriol Sin, 32(3): 248-258. [范朋飞, 2012. 中国长臂猿科动物的分类和保护现状 [J]. 兽类学报, 32(3): 248-258.]
- HUANG FS, WU J, ZENG R, et al., 2002. Forest insects in Hainan Province and analysis on the epidemic factors of insect pests [J]. For Pest Dis, 21(1): 36-41. [黄复生, 吴坚, 曾睿, 等, 2002. 热带森林昆虫及害虫猖獗因子的 分析 [J]. 中国森林病虫, 21(1): 36-41.]

- 林与人类,(10):31-33.] JIANG ZG, JIANG JP, WANG YZ, et al., 2016. Red list of China's vertebrates [J]. Biodivers Sci, 24(5):501-551. [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 等, 2016. 中国脊椎动物 红色名录 [J]. 生物多样性,24(5):501-551.]
- LI YD, 1995. Biodiversity of tropical forest and its protection strategies in Hainan Island, China [J]. Sci Silv Sin, 8(4): 455–461. [李意德, 1995. 海南岛热带森林的变迁及生物 多样性的保护对策 [J]. 林业科学研究, 8(4): 455–461.]
- LI YD, 1997. Community characteristics of tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island [J]. J Trop Subtrop Bot, 5(1): 18-26. [李意德, 1997. 海南岛尖峰岭 热带山地雨林的群落结构特征 [J]. 热带亚热带植物学 报, 5(1): 18-26.]
- LI ZW, 2008. Butterfly resources and sustainable development in Hainan Island [J]. For By-Prod Spec Chi, 92(1):72-74. [李中文, 2008. 海南岛蝶类资源及其可持续利用策 略 [J]. 中国林副特产, 92(1):72-74.]
- LIN ZQ, 2016. Flora of vascular plants and the composition characteristics & distribution features of endemic plants in Hainan [D]. Haikou: Hainan University: 23-28. [林泽钦, 2016. 海南维管植物区系及特有种的组成特征和分布特点[D]. 海口: 海南大学: 23-28.]
- LONG WX, DING Y, ZANG RG, et al., 2011. Environmental characteristics of tropical cloud forests in the rainy season in Bawangling National Nature Reserve on Hainan Island, South China [J]. Chin J Plant Ecol, 35(2): 137-146. [龙 文兴, 丁易, 臧润国, 等, 2011. 海南岛霸王岭热带云雾 林雨季的环境特征 [J]. 植物生态学报, 276(4): 54-57.]
- LONG WX, DU YJ, HONG XJ, et al., 2021. The experiences of Hainan Tropical Rainforest National Park pilot [J]. Biodivers Sci, 29 (3): 328-330. [龙文兴, 杜彦君, 洪小 江, 等, 2021. 海南热带雨林国家公园试点经验 [J]. 生 物多样性, 29(3): 328-330.]
- LUO W, SONG XQ, XU H, et al., 2010. Floristic analysis of pteridophytes in Jianfengling Nature Reserve Hainan Island [J]. J Wuhan Bot Res, 28(3): 294-302. [罗文, 宋希强, 许涵, 等, 2010. 海南尖峰岭自然保护区蕨类植物区系分 析[J]. 武汉植物学研究, 28(3): 294-302.]
- PRIMACK RB, MA KP, 2010. A brief tutorial on conservation biology [M]. Beijing: Higher Education Press: 177.
 [PRIMACK RB, 马克平, 2010. 保护生物学简明教程 [M]. 北京:高等教育出版社: 177.]
- SONG F, ZHU JJ, LI YF, et al., 2009. Retrospection on the "integrity" principle of World Heritage — Review of the 4 Concepts of the Operational Guidelines for the Implementation of the World Heritage Convention [J]. Chin J Electr Pub, 25(5): 14-18. [宋峰,祝佳杰,李雁飞, 等, 2009. 世界遗产"完整性"原则的再思考——基于《实 施世界遗产公约的操作指南》中 4 个概念的辨析 [J]. 中 国园林, 25(5): 14-18.]

- TIAN M, CHEN YQ, CHEN ZZ, et al., 2019. The problems and countermeasures of tourism develoment in tropical rainforest national park [J]. Trop For, 47(4): 73-76. [田 蜜, 陈毅青, 陈宗铸, 等, 2019. 热带雨林国家公园旅游 发展存在的问题及对策 [J]. 热带林业, 47(4): 73-76.]
- UDVARDY MD, UDVARDY MDF, 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world (8) [M]. Morges: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- WANG L, FU Y, WEAVER D, et al., 2018. Constructing Hainan Tropical Rainforest National Park to realize the harmony and unity of ecological protection and coordinated development [J]. Hainan Today, (7): 29-31. [王琳, 傅 轶, WEAVER D, 等, 2018. 建设海南热带雨林国家公园 实现生态保护与协调发展和谐统一 [J]. 今日海南, (7): 29-31.]
- WANG XP, YU SL, LI DF, et al., 2015. Conservation value and effective management of Wuzhishan Reserve in Hainan Province [J]. Beijing Agric, (36): 187-190. [王献溥, 于 顺利,李单凤,等, 2015. 海南省五指山保护区的保护价 值和有效管理 [J]. 北京农业, (36): 187-190.]
- WU W, 2007. Hainan black crested gibbon (*Nomascus* sp. cf. *nasutus hainanus*) conservation biology status and conservation strategy [D]. Shanghai: East China Normal University: 5-9. [吴巍, 2007. 海南黑冠长臂猿(*Nomascus* sp. cf. *nasutus hainanus*)保护生物学现状及保护对策 [D]. 上海: 华东师范大学: 5-9.]
- XIA F, 2019. Exploring the connotation and realization path of National Park Brand Value — Some thoughts on the protection and utilization of National Park based on brand concept [J]. Hainan Today, (7): 24-26. [夏斐, 2019. 国 家公园品牌价值内涵与实现路径探索——基于品牌理念 的国家公园保护利用的几点思考 [J]. 今日海南, (7): 24-26.]
- XIE ZQ, SHEN GZ, ZHOU YB, et al., 2017. The outstanding universal value and conservation of the Shennongjia World Natural Heritage Site [J]. Biodivers Sci, 25(5): 490-497. [谢宗强, 申国珍, 周友兵, 等, 2017. 神农架世界自然遗产地的全球突出普遍价值及其保护 [J]. 生物多样 性, 25(5): 490-497.]
- XU XL, YANG ZP, SAIKEN A, et al., 2012. Natural heritage value of Xinjiang Tianshan and global comparative analysis [J]. Mt Sci, (9): 262–273.
- XU H, 2010. The spatial-temporal variation of species diversity in the natural tropical forest of Jianfengling on Hainan Island, South China [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry Sciences: 4-11. [许涵, 2010. 海南尖峰岭热带天 然林物种多样性时空变化规律研究 [D]. 北京: 中国林 业科学研究院: 4-11.]
- XU H, LI YP, HONG XJ, et al., 2021. Hainan Tropical Rainforest National Park is the most beautiful pristine tropical rainforest in China [J]. For Human, (11): 98-113. [许涵,李艳朋,洪小江,等, 2021. 海南热带雨林国 家公园中国最美的原始热带雨林 [J]. 森林与人类, (11): 98-113.]
- YANG FC, HU XW, YOU LL, et al., 2007. Geographical

distribution and floristic composition of pteridophytes in Hainan Island [J]. Acta Bot Yunnan, 29(2): 155-160. [杨逢春, 胡新文, 尤丽莉, 等, 2007. 海南蕨类植物 自然 分 布 及 区 系 组 成 [J]. 云 南 植 物 研 究, 29(2): 155-160.]

- YANG XB, GU XJ, LI TP, et al., 2021. Hainan typical tropical rainforest in China [J]. For Human, (10): 22-27. [杨小波,顾晓军,李天平,等, 2021. 海南中国典型 热带雨林 [J]. 森林与人类, (10): 22-27.]
- YANG XB, CHEN ZZ, LI DH, et al., 2019. Vegetation of Hainan (Vol. I) [M]. Beijing: Science Press. [杨小波, 陈 宗铸, 李东海, 等, 2019. 海南植被志(第一卷) [M]. 北 京:科学出版社.]
- YANG XB, 2015. Flora of Hainan (Vol. I) [M]. Beijing: Science Press. [杨小波, 2015. 海南植物图志(第一卷) [M]. 北京:科学出版社.]
- YU SX, ZANG RG, JIANG YX, et al., 2001. Spatial analysis of species diversity in the tropical vegetations along the vertical belt at Bawangling Nature Reserve, Hainan Island [J]. Chin J Ecol, 21(9): 1438-1443. [余世孝, 臧润国, 蒋有绪, 等, 2001. 海南岛霸王岭垂直带热带植被物种多 样性的空间分析 [J]. 生态学报, 21(9): 1438-1443.]
- ZANG RG, JIANG YX, YU SX, et al., 2002. The forest cycle and tree species diversity dynamics in a tropical montane rain forest of Hainan Island, South China [J]. Chin J Ecol, 22(1): 24-32. [臧润国, 蒋有绪, 余世孝, 等, 2002. 海 南霸王岭热带山地雨林森林循环与树种多样性动态 [J]. 生态学报, 22(1): 24-32.]
- ZHU H, 2008. Distribution patterns of genera of Yunnan seed plants with references to their biogeographical significances [J]. Prog Geogr, 23(8): 830. [朱华, 2008. 云南种子植 物区系地理成分分布格局及其意义 [J]. 地球科学进展, 23(8): 830.]
- ZHU H, 2017a. Families and genera of seed plants in relation to biogeographical origin on Hainan Island [J]. Biodivers Sci, 25(8): 816-822. [朱华, 2017a. 探讨海南岛生物地理起 源上有意义的一些种子植物科和属 [J]. 生物多样性, 25(8): 816-822.]
- ZHU H, 2017b. Tropical flora of southern China [J]. Biodivers Sci, 25(2): 204-217. [朱华, 2017b. 中国南部热带植物 区系 [J]. 生物多样性, 25(2): 204-217.]
- ZHU H, 2018. Suggestions for the northern boundary of the tropical zone in China [J]. J Plant Sci, 36(6): 893-898. [朱华, 2018. 中国热带生物地理北界的建议 [J]. 植 物科学学报, 36(6): 893-898.]
- ZHU H, 2020. On the biogeographical origin of Hainan Island in China [J]. J Plant Sci, 38(6): 839-843. [朱华, 2020. 论 中国海南岛的生物地理起源 [J]. 植物科学学报, 38(6): 839-843.]
- ZHU H, ZHOU HX, 2002. A comparative study on the tropical rain forests in Xishuangbanna and Hainan [J]. Acta Bot Yunnan, 24(1): 1-13. [朱华, 周虹霞, 2002. 西双版纳 热带雨林与海南热带雨林的比较研究 [J]. 云南植物研 究, 24(1): 1-13.]

广步植物 Guihaia Sept. 2023, **43**(9): 1688-1699

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202210003

陈圣天, 付晖, 杜彦君, 等, 2023. 2015—2020 年间海南热带雨林国家公园景观格局变化 [J]. 广西植物, 43(9): 1688-1699.

CHEN ST, FU H, DU YJ, et al., 2023. Landscape pattern changes of Hainan Tropical Rainforest National Park from 2015 to 2020 [J]. Guihaia, 43(9): 1688-1699.

2015-2020年间海南热带雨林国家公园景观格局变化

陈圣天,付 晖*,杜彦君,付 广,陈 杰

(海南大学林学院,海口 570228)

摘 要:海南热带雨林国家公园森林资源富集,探究该地区景观格局时空演变特征,对维护海南岛生态安全 屏障具有重要意义。该研究依托 2015 年和 2020 年海南热带雨林国家公园地表覆盖数据,建立景观分布格 局体系,采用景观格局指数、单一景观动态度和景观转移矩阵的方法,分析海南热带雨林国家公园 10 类土 地覆盖类型的景观格局变化特征,探究其变化的影响因素。结果表明:(1)2015—2020 年,海南热带雨林国 家公园整体景观破碎度呈现降低趋势,空间集聚性增加,综合动态度较小,景观类型整体较稳定。(2)雨林 优势种常绿阔叶林面积不断增加,破碎度减小,呈正向增长态势;针叶林与灌木林面积减少;部分水体转化 为湿地等,面积减小;其余景观类型面积占比较小,按自然演替方向发展变化。(3)景观格局演变主要以雨 林自然演替为主,其次受政策、气候等因素综合影响。综上所述,自开展海南热带雨林国家公园体制试点以 来,其景观格局趋于稳定。政策引导发挥着重要的正向作用,有针对性地开展热带雨林景观保护及修复工 作,有助于海南热带雨林国家公园可持续发展。

关键词:景观格局,演变,海南热带雨林国家公园,影响因素,自然保护地 中图分类号:0948 文献标识码:A 文章编号:1000-3142(2023)09-1688-12

Landscape pattern changes of Hainan Tropical Rainforest National Park from 2015 to 2020

CHEN Shengtian, FU Hui*, DU Yanjun, FU Guang, CHEN Jie

(College of Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: Hainan Tropical Rainforest National Park is located in the middle mountainous region of Hainan Province, and it has a diverse landscape with 95.56% forest coverage. Studying the evolutionary aspects of the landscape pattern in time and space in Hainan Tropical Rainforest National Park is extremely important for preserving and enhancing Hainan Province's ecological security barrier. The landscape pattern index, single-motion landscape dynamic attitude and landscape transfer matrix were used to examine the geographical and temporal evolution features of the landscape pattern of 10 land cover patterns in Hainan Tropical Rainforest National Park between 2015 and 2020. This study used ground

收稿日期: 2023-03-12

基金项目:海南省自然科学基金(421QN264);海南大学教务管理改革研究项目(hdxfz2204);海南大学 2022—2023 学年基层党 建研究专项课题(hddj43)。

第一作者: 陈圣天(1998-),硕士研究生,研究方向为景观生态规划,(E-mail)omoyatt@163.com。

^{&#}x27;通信作者: 付晖,博士,副教授,研究方向为景观生态规划,(E-mail)iflying@126.com。

cover data from the Hainan Tropical Rainforest National Park between 2015 and 2020 to develop a landscape pattern distribution system based on actual ecological situations. Other elements that affected the evolution of the landscape pattern in Hainan Tropical Rainforest National Park included policies, climate and other natural and human factors. The results were as follows: (1) The overall landscape fragmentation of Hainan Tropical Rainforest National Park reduced from 2015 to 2020, increasing spatial agglomeration of the landscape, decreasing integrated dynamic attitude, and generally steady development of landscape patterns. (2) The area of evergreen broad-leaved forest in the tropical rainforest increased in five years, with an increase of 531.38 km², a decrease in fragmentation, and a positive growth trend, and the landscape tends to be concentrated in patches; on the other hand, the area of needle-leaved forest and shrubwood significantly reduced, with losses of 189.53 km² and 294.74 km² respectively; there was also a partial transformation of water, and the area of the water landscape had been somewhat reduced, and the patches tended to be concentrated and spread; the remainder of the landscape patterns accounted for a relatively modest amount, and developed and changed in the direction of natural succession. (3) The landscape pattern evolution of Hainan Tropical Rainforest National Park was primarily based on natural succession of the rainforest, followed by a comprehensive impact of policy, climate and other factors, which reduced human factors on the tropical rainforest landscape interference and was conducive to improving the rainforest ecosystem's self-healing capacity. To summarize, the landscape pattern of Hainan Tropical Rainforest National Park has been stable since the commencement of the pilot project, and policy direction has played an essential constructive role. The targeted conservation and restoration of the tropical rainforest landscape will help to the Hainan Tropical Rainforest National Park's sustainable development.

Key words: landscape pattern, evolution, Hainan Tropical Rainforest National Park, influencing factors, nature conservation land

景观格局是大小形状各异的景观嵌块体在空间上的排列情况,既是景观异质性的具体表现,又反映了自然和人为因素在时空上的共同作用结果(McGarigal et al., 2018;曹嘉铄等,2021)。城镇化活动频繁、全球气候变化等是影响全球景观变化的重要驱动因素之一(Plieninger & Bieling, 2012)。随着时间的推移,人类加速环境变化,生态景观趋于破碎化发展,一旦超出其所能承受的限度,生态系统的各项生态功能及自我修复力将显著降低(Beller et al., 2019),土壤质量下降、生物多样性丧失等问题层出不穷(Scheffer et al., 2015;Li et al., 2020;Zhang et al., 2020)。加强景观格局时空变化规律的研究,广泛开展景观变化监测和保护,对维护区域生态安全具有重要意义(Manolaki et al., 2021)。

随着遥感技术和地理信息系统的发展,众多 学者运用景观格局指数等方法定量描述和监测景 观结构的变化特征(Turner & Ruscher, 1988; Szilassi et al., 2017),分析影响景观变化的驱动机 制(Tzanopoulos & Vogiatzakis, 2011; You et al., 2023),抑或借助 CLUE 模型进行多层次、多尺度 的土地利用动态变化模拟(Das et al., 2019),全过 程探讨景观格局时空演变特征。但是,由于热带 雨林的自身复杂性以及深入调查的困难性,现有 研究中对热带雨林地区的景观演变研究较少。

2018年,习近平总书记在"4·13"重要讲话中 强调,"要积极开展国家公园体制试点,建设热带雨 林等国家公园,构建归属清晰、权责明确、监管有效 的自然保护地体系。"目前,我国对国家公园的研究 尚在起步阶段,主要侧重于管理体制的建立、法律 机制的完善等方面(黄宝荣等,2018),仍存在一些 尚未解决的问题和困难(臧振华等,2020)。因此, 借鉴国内外优秀经验,对国家公园景观格局破碎化 程度展开细致评估(Muhammed & Elias, 2021; Zhang et al., 2022),对维护典型生态系统的完整性 至关重要。海南热带雨林国家公园于 2021 年 10 月 12日入选我国第一批国家公园。早前研究主要侧 重于群落植物组成及多样性变化格局(Chen et al., 2014; Liu et al., 2020),景观格局研究对象主要为 各国家级自然保护区或主要林区(Lan et al., 2020),对土地利用结构及景观格局进行监测,宏观 把握林地动态演变规律(肖智等,2010;刘晓双, 2010; 宋晓丽等, 2013), 运用空间分析等方法探究 保护区景观脆弱性(韦庆高和孟伟,2015),亦有学

者对热带雨林国家公园土地利用变化与生态系统 服务价值进行了相关性分析(Li et al., 2022)。但 以往的研究尚缺少对海南热带雨林国家公园景观 格局演变驱动力的探讨,并忽视了对各保护区外部 联结地带的全域景观格局分析。常绿阔叶林是海 南热带雨林国家公园的优势种群,寻找林地景观薄 弱地区,有针对性地提高保护工作,定量评估自然 与人为因素对景观破碎程度的影响,是开展热带雨 林生态修复的重要基础。

基于此,本研究以海南热带雨林国家公园全 范围为对象,依托 2015 年和 2020 年的精细地表 覆盖产品,采用景观格局指数和景观动态变化模 型的方法,拟探讨以下问题:(1)近5 年热带雨林 国家公园景观格局变化特征;(2)影响热带雨林国 家公园景观变化的因素。本研究以期为海南热带 雨林国家公园规划和可持续发展提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

海南热带雨林国家公园(以下简称"研究 区"),位于海南省中部山区(108°44′—110°04′E、 18°33′—19°14′N).东起吊罗山国家森林公园.西 至尖峰岭国家级自然保护区,南至保亭县毛感乡, 北至黎母山省级自然保护区,是亚洲热带雨林和 世界季风常绿阔叶林交错带上唯一的"大陆性岛 屿型"热带雨林。总面积为4000多平方千米,约 占海南岛陆域面积的1/7。气候类型为热带海洋 性季风气候,全年高温多雨,多年平均气温为 24.67 ℃,降雨量为1759 mm。土壤主要为砖红 壤、赤红壤等。研究区地势中间高四周低,以五指 山、鹦哥岭等为最高核心,海拔逐渐降低,最高海 拔为五指山1867m。拥有丰富的动植物种类及 种质资源,如海南梧桐(Firmiana hainanensis)、海 南长臂猿(Nomascus hainanus)等海南特有物种,森 林覆盖率高达 95.56%。

1.2 数据来源及处理

本研究选用国家公园设立前后 2015 年和 2020 年两期全球 30 m 精细地表覆盖产品(GLC_FCS30-2015、GLC_FCS30-2020),数据来源于中国科学院空天信息创新研究院刘良云研究员团队(http://data.casearth.cn)。降雨、温度等气象数据来源于中国天气网(http://www.weather.com.

cn/);台风数据来源于国家环境信息中心 (https://www.noaa.gov/);研究区范围由《海南热 带雨林国家公园总体规划(2019—2025)》规划边 界矢量化生成。

将基础数据导入 ENVI 5.3 软件进行几何校正 和图像镶嵌处理,运用 ArcGIS 软件根据海南热带 雨林国家公园矢量边界进行裁剪,得到研究区 2015年、2020年土地覆盖类型图。本研究参照国际 IGBP 的 LUCC 分类体系和 GLC_FCS30 的 30 类 土地覆盖类型,结合研究区实际景观情况和研究 目的将研究区景观类型分为旱地、草本植物、灌溉 农田、常绿阔叶林、落叶阔叶林、针叶林、灌木林、 湿地、不透水层、水体 10 类(图 1)。

1.3 景观格局分析方法

1.3.1 景观格局指数 景观格局揭示了形状大小 各异的景观要素在空间上排列组合情况,景观格 局指数采用定量分析的方法,高度浓缩概括景观 空间结构的动态变化特征(俞飞和李智勇,2020; 贾艳艳等,2020)。基于研究区景观植被特征,本 研究从类型和景观2个尺度进行研究。类型水平 选取斑块占景观面积比例(PLAND)、斑块数量 (NP)、斑块密度(PD)、平均斑块面积(AREA_ MN)、最大斑块指数(LPI)、景观形状指数(LSI)、 斑块结合度指数(COHESION):景观水平选择斑 块数量(NP)、蔓延度指数(CONTAG)、聚合度指 数(AI)、香农多样性指数(SHDI)、香农均匀度指 数(SHEI)。计算基于 Fragstats 4.2 软件完成。 1.3.2 景观动态变化模型 景观动态变化分析可综 合反映某个时间范围内景观格局变化情况,对比较 景观格局变化的区域差异和预测景观格局未来趋 势具有积极作用(李丹等,2020)。为充分研究5年 间研究区景观格局变化特征,本研究引入单一景观 动态度和景观转移矩阵构建景观动态变化模型。

单一景观动态度能准确反映某个时间范围内 研究区景观变化的活跃程度及数量情况(王秀兰, 2000),其计算公式如下:

$$K = \frac{U_b - U_a}{U_a} \times \frac{1}{T} \times 100\% \tag{1}$$

式中:K为研究时段内某景观单一动态度; $U_a \ U_b$ 分别为研究期初及研究期末某一种景观类型的面积(km^2);T为研究时段长(a)。

景观转移矩阵模拟景观从一种状态向另一种 状态转移的动态过程,能够定量地解释各景观格



B. 2020年研究区景观类型 Landscape pattern of study area in 2020



局之间的具体转换方向,具有重要统计学意义(杨 钦等,2020),其数学表达式如下:

$$S_{ij} = \begin{cases} S_{11} & S_{21} & \cdots & S_{n1} \\ S_{12} & S_{22} & \cdots & S_{n2} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ S_{1n} & S_{2n} & \cdots & S_{nn} \end{cases}$$
(2)

式中:S为各景观的面积;n为转移前后景观 格局的类型数;i和j分别为研究期初及研究期末 的景观类型。

2 结果与分析

2.1 海南热带雨林国家公园景观结构特征

由表1可知,研究区属于典型热带雨林环境,景观类型丰富。主导景观为常绿阔叶林,其次为灌木林,两种景观类型总占比由89.34%上升至94.72%。 2015年和2020年常绿阔叶林面积占比均超过 50%,5年间面积增长 531.38 km²,表明随着保护力 度的不断增强,研究区常绿阔叶林增长趋势显著。 主要变化区域为五指山核心保护区、吊罗山核心保 护区及猕猴岭周边地区。灌木林比重降低,向常绿 阔叶林转化,面积减少 294.73 km²,主要分布于五指 山康运岭及什寨岭。落叶阔叶林、湿地、不透水层 面积呈快速增长趋势,而旱地、草本植物、灌溉农 田、针叶林、水体景观面积则趋于减少。湿地景观 占比最小,主要分布于大广坝水库及昌化江流域。 2020 年景观类型面积大小关系依次为常绿阔叶林> 灌木林>针叶林>水体>旱地>灌溉农田>草本植物>

2.2 海南热带雨林国家公园景观指数变化特征

从类型尺度分析,由表2可知,5年间研究区 景观NP及PD总体呈下降趋势,仅落叶阔叶林、 湿地和不透水层稍有增长,说明三者景观破碎度 增加。常绿阔叶林NP显著下降,但其面积逐年增 加,AREA_MN增长量最高,表示斑块连接成片集

表 1 2015 年和 2020 年海南热带雨林国家公园 各景观类型面积及占比

Table 1Landscape pattern area and proportion of HainanTropical Rainforest National Park in 2015 and 2020

	20	15	20	2020				
景观类型 Landscape pattern	面积 Area (km ²)	占比 Propor- tion (%)	面积 Area (km ²)	占比 Propor- tion (%)				
旱地	53.05	1.21	47.71	1.09				
Rainfed land								
草本植物	49.13	1.12	6.67	0.15				
Herbaceous plant								
灌溉农田	10.12	0.23	8.56	0.19				
Irrigated cropland								
常绿阔叶林	2 476.45	56.36	3 007.83	68.45				
Evergreen broad-leaved forest								
落叶阔叶林	1.62	0.04	6.46	0.15				
Deciduous broad-leaved forest								
针叶林	288.11	6.56	98.58	2.24				
Needle-leaved forest								
灌木林 Shrubwood	1 449.22	32.98	1 154.49	26.27				
湿地 Wetland	0.09	0.00	1.05	0.02				
不透水层 Impervious layer	1.28	0.03	2.39	0.05				
水体 Water	64.98	1.48	60.32	1.37				

中分布,异质性和破碎度减弱。草本植物 PD 呈下 降趋势,景观破碎度降低。水体 AREA_MN 最大 且呈现增长态势,主要分布于大广坝水库,但其 NP 较小,表明水体斑块趋于集中。常绿阔叶林 LPI 最高且增长速率最快,表明常绿阔叶林是研究 区的主要景观类型,抵御干扰能力较强;其次灌木 林LPI 较高,但5年间灌木林面积趋于减少,LPI 显著降低,景观优势度减弱,说明人类活动等外因 干扰对灌木林演替造成一定影响。灌木林 LSI 最 高,说明研究区灌木林斑块形状较不规则,边际效 应显著。除落叶阔叶林、湿地和不透水层外,5年 间各景观类型 LSI 均呈现下降趋势, 斑块形状趋于 规则,与外界产生交互作用的可能性减弱。除湿 地外,研究区各景观类型 COHESION 均较高,其中 常绿阔叶林和水体 COHESION 数值趋于 100%,这 表明常绿阔叶林和水体的景观连通性极高。湿地 景观分布较为分散,连通性较弱。

从景观尺度分析,由表3可知,受优势景观常 绿阔叶林影响,研究区整体 NP 显著下降,景观破 碎度降低。5年间整体景观 CONTAG 和 AI 较高且 呈现增长趋势,表示研究区景观空间聚集性增强, 优势景观常绿阔叶林将整体景观串联,形成了较 高的连接度。SHDI和 SHEI 数值较低且 5 年间呈现下降趋势,说明研究区各景观类型比例差异增强,景观丰富度较低,优势度增强。

2.3 海南热带雨林国家公园整体景观类型动态转移

由面积变化和动态度分析(表4)可知,(1)常 绿阔叶林、灌木林及针叶林占据主导,其余景观面 积变化较少。面积变化绝对值从大到小依次为常 绿阔叶林>灌木林>针叶林>草本植物>旱地>落叶 阔叶林>水体>灌溉农田>不透水层>湿地。(2)动 态度绝对值从高到低依次为湿地>落叶阔叶林>不 透水层>草本植物>针叶林>常绿阔叶林>灌木林> 灌溉农田>旱地>水体。动态度受初始面积影响, 仅有常绿阔叶林、落叶阔叶林、湿地及不透水层面 积为正向增长,动态度为正值。湿地动态度变化 值最大,水体变化最小。

由景观类型转化方向(表5)可知:(1)转移量 最大为常绿阔叶林,主要由灌木林和针叶林转化而 来,转化面积分别为 512.965、203.970 km²,占面积 总量的比例依次为17.05%、6.78%。针叶林转化区 域主要集中分布于亚恩村旧址、五指山及吊罗山保 护区核心区。(2)依水灌溉农田,导致近岸水体硬 化,水体向湿地、旱地和灌溉农田转化,转化面积分 别为 0.581、1.940、2.340 km²,转化比例依次为 0.89%、2.99%、3.60%,转化区域主要分布于大广坝 水库两岸和昌化江什运乡段。(3)草本植物主要转 化为灌木林,转化面积为 37.576 km²,转化比例为 76.49%。转化区域主要分布于霸王岭核心区白沙 县。(4)旱地与常绿阔叶林部分转化为落叶阔叶 林,转化面积分别为 1.409、1.717 km²,转化比例依 次为 21.83%、26.59%。(5) 旱地主要与灌木林相互 转化。灌溉农田和不透水层转移变化较小。

计算综合动态度可以从整体角度统筹分析热 带雨林国家公园及各保护区景观类型的变化情况, 2015—2020年间热带雨林国家公园综合动态度为 2.45%。参照刘纪远等(2014)的相关研究,研究区 综合动态度属于极缓慢变化型,景观类型变化缓 慢,景观类型维持基本稳定,受人为因素的干扰较 小,景观植被自然演替,生态系统稳定性较好。

3 景观格局变化影响因素

3.1 政策因素

自1998年"天保工程"在海南实施以来,海南
表 2 2015 年和 2020 年海南热带雨林国家公园类型水平景观指数

Table 2 Landscape indices of Hainan Tropical Rainforest National Park in 2015 and 2020

年份 Year	景观类型 Landscape pattern	PLAND	NP	PD (nes • hm ⁻²)	AREA_MN	LPI	LSI	COHESION
2015	早地 P.: C.L.L.L	1.250	9 352	2.13	0.59	0.035 6	124.00	85.15
	Kainfed land 草本植物 Herbaceous plant	1.252	22 617	5.14	0.24	0.007 1	168.21	60.53
	灌溉农田 Irrigated cropland	0.239	2 999	0.68	0.35	0.010 7	65.59	74.43
	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	56.036	36 591	8.32	6.73	15.914 1	258.90	99.81
	落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	0.041	958	0.22	0.19	0.003 6	33.43	54.84
	针叶林 Needle-leaved forest	6.753	28 020	6.37	1.06	0.568 6	174.92	96.21
	灌木林 Shrubwood	32.928	41 054	9.34	3.53	7.422 6	314.07	99.44
	湿地 Wetland	0.002	82	0.02	0.13	0.000 1	9.09	19.76
	不透水层 Impervious layer	0.029	273	0.06	0.46	0.004 3	18.75	74.99
	水体 Water	1.471	264	0.06	24.50	1.331 4	13.05	99.43
2 020	旱地 Rainfed land	1.111	5 891	1.34	0.83	0.039 6	95.89	87.34
	草本植物 Herbaceous plant	0.168	3 717	0.85	0.20	0.004 1	64.59	49.16
	灌溉农田 Irrigated cropland	0.200	2 738	0.62	0.32	0.007 3	63.56	69.78
	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	67.995	15 455	3.51	19.35	28.999 9	172.67	99.91
	落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	0.155	2 635	0.60	0.26	0.003 3	56.50	60.07
	针叶林 Needle-leaved forest	2.378	14 267	3.24	0.73	0.119 0	134.16	89.08
	灌木林 Shrubwood	26.543	37 617	8.55	3.10	1.060 2	261.15	98.25
	湿地 Wetland	0.025	566	0.13	0.19	0.000 9	25.91	45.37
	不透水层 Impervious layer	0.057	795	0.18	0.31	0.003 3	30.71	62.69
	水体 Water	1.369	196	0.04	30.72	1.220 8	11.61	99.38

注: PLAND. 斑块占景观面积比例; NP. 斑块数量; PD. 斑块密度; AREA_MN. 平均斑块面积; LPI. 最大斑块指数; LSI. 景观 形状指数; COHESION. 斑块结合度指数。下同。

Note: PLAND. Patch accounts for the proportion of landscape area; NP. Number of patches; PD. Patch density; AREA_MN. Average patch area; LPI. Maximum patch index; LSI. Landscape shape index; COHESION. Patch cohesion index. The same bellow.

省天然林得到了有效保护,森林蓄积量和覆盖率连 年攀升。2013年海南省政府发布《海南省绿化宝岛 大行动工程建设总体规划》,进一步加强天然林保 护。此外,海南省自2006年建立生态公益林地方配 套机制以来,补偿标准逐年攀升,从2006年每 666.67 m² 3 元提升至2017年每666.67 m² 18 元,大 大提升了农民参与生态保护的积极性。为保护区 天然林安全稳定生长提供生态保障,有效防控重大 危险性林业有害生物危害林业发展,2015年4月, 五指山等周边四市县森防站共同签订了《林业有害 生物联防联治协议》。自2016年以来,海南省法院 先后在鹦哥岭、霸王岭等保护区设立巡回法庭,为 珍稀热带雨林环境资源和野生动植物保护提供了 有力的司法保障。一系列政策举措彰显了海南政府

表 3 2015 年和 2020 年海南热带雨林 国家公园景观水平景观指数

Table 3Landscape indices of landscape level in HainanTropical Rainforest National Park in 2015 and 2020

年份 Year	NP	CONTAG (%)	AI (%)	SHDI	SHEI
2015	142 210	63.45	79.34	1.06	0.46
2020	83 877	71.69	85.68	0.85	0.37

注: CONTAG. 蔓延度指数; AI. 聚合度指数; SHDI. 香农 多样性指数; SHEI. 香农均匀度指数。下同。

Note: **CONTAG**. Sprawl index; **AI**. Aggregation index; **SHDI**. Shannon diversity index; **SHEI**. Shannon uniformity index. The same bellow.

致力于保护热带雨林生态环境的决心与毅力,促 使热带雨林国家公园范围内违法砍伐现象逐年减 少,生态修复工作有序开展,天然林地面积不断增 加,景观连绵成片,破碎化程度减小。

此外,为解决长臂猿等珍稀野生动物食源植物补充和栖息地破碎化的问题,自2013年起,海南省林业部门在霸王岭自然保护区采用人工干预的方式修建生态廊道,通过在南叉河地区改造26.67 hm² 松树林,种植长臂猿食源植物,修建混交林区(彭文成等,2022)。这也是研究区尤其是霸王岭片区阔叶林面积增长的重要原因之一。

3.2 人类活动因素

热带雨林国家公园范围内人为活动较少,本 研究选取居民点及道路分布情况表征人类活动的 强度,探究人类活动对景观格局变化的影响。对 研究区内18个集中居民点进行多环缓冲区分析, 表示不同人类活动强度的影响(图2:A)。在研究 区范围创建1 km×1 km渔网,提取 2020 年研究 区及周边5 km 范围内的各级道路和铁路,进行道 路密度分析,计算公式为道路密度=道路长度/网 格面积(图2:B)。对居民点及道路影响进行加权 分析,得到综合人类活动强度等级分布图(图2: C)。结果表明,人类活动高强度区主要位于什运 乡、钱铁村、同甲村等交通便利、海拔较低的地区, 此类地区主要以旱地与灌木林之间的转化为主。 以什运乡为例,其位于鹦哥岭山脚,地势平坦,周 边有 G224 国道与 G9811 海三高速等琼中重要交 通通道,受人类活动干扰严重,在该地区灌木林向 旱地、草本植物、灌溉农田等多种地类的转化较为 显著,生态系统趋于逆向演替。反之,灌木林向常

绿阔叶林的正向演替主要发生在蛙岭等高海拔、 人类活动中低强度地区。

3.3 气候因素

基于 2015—2020 年研究区 9 个县区月平均降 水量和温度数据,分析海南热带雨林国家公园的 气候变化。由表 6 可知,2015 年研究区年均气温 为 24.55 ℃,年降水量为 130.89 mm, 2020 年年均 气温为 24.80 ℃, 年降水量为 145.97 mm。总体而 言,5年间研究区降水量及气温均呈现上升趋势, 平均增温 0.25 ℃,降水量平均增加 15.08 mm,一 定程度上有利于形成促进植被生长的水热条件, 况且研究区范围内土壤以富含有机质的红壤为 主,有利于热带雨林优势种群常绿阔叶林景观正 向积极演替。此外,台风过境等恶劣气候对雨林 植被生长会产生如林冠层破坏等负面影响,产生 大量林窗、风倒木和山体滑坡等现象。2015— 2020年间共有3次强热带风暴席卷海南热带雨林 国家公园,其中2016年登陆的3号台风"银河"与 2018年登陆的9号台风"山神",伴随8~9级大风 及强降雨东西向穿越五指山核心保护区和尖峰岭 核心保护区,对大径级乔木层植株造成损害,甚至 改变区域景观优势种,这可能是五指山片区针叶 林减少的原因之一。同时,台风过境形成的林窗, 一定程度上促进了幼木层和下木层植被的生长, 有利于雨林植被更新(许涵,2010)。

3.4 地形因素

将研究区高程图与景观转移图叠加分析(表 7) 可知, 针叶林转入常绿阔叶林总面积为 203.923 km²,在海拔 801~1 400 m 的区域转化率较高,共 有 143.654 km²,占比为 70.45%,主要分布于五指 山核心保护区、霸王岭核心保护区、吊罗山核心保 护区、青春岭、蛙岭以及猕猴岭。灌木林转入常绿 阔叶林总面积为 512.453 km², 主要分布于 201~ 800 m 的低海拔山地, 面积为 409.859 km², 占比 79.98%。草本植物转入灌木林总面积为37.446 km²,在400 m 以下的低海拔丘陵地带转化率较 高,面积共有 21.995 km²,占比 58.74%,上述转化 的分布地区与植被自然生长规律较为符合。对研 究区进行坡度坡向分析,结果表明在坡度较为平 缓、西北向、低海拔山地的背坡地带,降雨量较小, 灌木林向旱地转化较为显著。研究区地势复杂, 相较于坡度与地貌,高程对景观类型变化影响较 大,三者的交互作用均呈现非线性增强特征。

表 4 2015—2020 年海南热带雨林国家公园景观类型动态度

Table 4 Dynamic degrees of landscape patterns in Hainan Tropical Rainforest National Park from 2015-2020

景观类型 Landscape pattern	2015 面积 Area of 2015 (km ²)	2020 面积 Area of 2020 (km ²)	面积变化 Area change (km ²)	动态度 Dynamic degree (%)
旱地 Rainfed land	53.05	47.71	-5.34	-2.01
草本植物 Herbaceous plant	49.13	6.67	-42.45	-17.28
灌溉农田 Irrigated cropland	10.12	8.56	-1.56	-3.09
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	2 476.45	3 007.83	531.38	4.29
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	1.62	6.46	4.83	59.55
针叶林 Needle-leaved forest	288.11	98.58	-189.53	-13.16
灌木林 Shrubwood	1 449.22	1 154.49	-294.74	-4.07
湿地 Wetland	0.09	1.05	0.95	204.39
不透水层 Impervious layer	1.28	2.39	1.11	17.33
水体 Water	64.98	60.32	-4.66	-1.44

表 5 2015—2020 年海南热带雨林国家公园景观转移矩阵

Table 5 Landscape transfer matrix for Hainan Tropical Rainforest National Park from 2015 to 2020

 km^2

						2020					
2015	旱地 Rainfed land	草本植物 Herbaceous plant	灌溉农田 Irrigated land	常绿 阔叶林 Evergreen broad- leaved forest	落叶 阔叶林 Deciduous broad- leaved forest	针叶林 Needle- leaved forest	灌木林 Shrubwood	湿地 Wetland	不透水层 Impervious layer	水体 Water	总计 Total
旱地 Rainfed land	20.973	1.099	2.266	1.376	1.409	2.424	21.777	0.157	0.993	0.576	53.050
草本植物 Herbaceous plant	3.792	1.821	0.803	3.384	0.610	0.725	37.576	0.068	0.176	0.171	49.127
灌溉农田 Irrigated cropland	3.906	0.427	1.970	0.069	0.441	0.340	1.164	0.195	0.385	1.226	10.123
常绿阔叶林 Evergreen broad- leaved forest	2.159	0.315	0.096	2 285.653	1.717	14.791	171.676	0.001	0.032	0.011	2 476.451
落叶阔叶林 Deciduous broad- leaved forest	0.329	0.014	0.009	0.349	0.046	0.024	0.837	0.001	0.014	_	1.623
针叶林 Needle-leaved forest	0.251	0.153	0.073	203.970	0.335	77.601	5.686	0.008	0.005	0.023	288.107
灌木林 Shrubwood	13.873	2.210	0.888	512.965	1.346	2.401	914.979	0.028	0.309	0.223	1 449.223
湿地 Wetland	0.014	0.008	0.011	0.007	0.005	0.013	0.017	0.003	0.005	0.011	0.093
不透水层 Impervious layer	0.477	0.008	0.103	0.004	0.004	0.005	0.066	0.001	0.461	0.151	1.281
水体 Water	1.940	0.618	2.340	0.057	0.543	0.256	0.710	0.581	0.010	57.927	64.982
总计 Total	47.714	6.675	8.560	3 007.834	6.456	98.579	1 154.488	1.045	2.391	60.320	4 394.061

4 讨论与结论

4.1 海南热带雨林国家公园景观格局演变规律

海南热带雨林国家公园属于典型热带雨林环

境,以常绿阔叶林为主要优势景观(Li et al., 2022),其次为灌木林。随着保护和宣传政策的不 断加强,海南热带雨林面积逐年增加,主要表现如 下:位于五指山核心保护区和吊罗山核心保护区 及猕猴岭周边地区的常绿阔叶林面积增长,景观



43 卷





Fig. 2 Analysis of human activity intensity in Hainan Tropical Rainforest National Park

表 6 2015 和 2020 年各气象站点 年平均气温及隆水量统计表

Table 6 Annual average temperature and precipitation of each meteorological station in 2015 and 2020

气象站点名称 Meteorological station name	2015年 平均气温 Average temperature in 2015 (℃)	2015 年 降水量 Precipitation in 2015 (mm)	2020 年 平均气温 Average temperature in 2020 (℃)	2020 年 降水量 Precipitation in 2020 (mm)
昌江 Changjiang	24.58	130.04	24.94	143.93
保亭 Baoting	24.98	138.01	25.16	162.69
万宁 Wanning	25.28	146.14	25.42	159.70
乐东 Ledong	24.70	123.43	25.00	137.97
陵水 Lingshui	25.35	135.91	25.51	154.88
五指山 Wuzhisha	n 22.53	126.82	22.91	152.00
东方 Dongfang	25.71	74.68	25.85	86.16
琼中 Qiongzhong	23.78	148.63	24.05	158.91
白沙 Baisha	24.04	154.38	24.37	157.52
平均值 Average value	24.55	130.89	24.80	145.97

优势度增强,破碎度减小,连接成片集中分布。常 绿阔叶林主要是由灌木林、针叶林转化,以致灌木 林和针叶林面积显著降低,其中,分布于五指山康 运岭和什寨岭的灌木林面积大幅缩减,但其景观 形状指数最高,斑块形状不规则,边际效应显著。 在海南省生态补偿和原住民生态搬迁的政策引导 下,旱地向灌木林、阔叶林正向演替;大广坝水库 近岸区域水体向湿地、农田等景观负向转化。湿 地景观单一动态度最高,表明其变化活跃,呈显著 正向增长态势,但湿地景观疏散分布,连通性差, 破碎化程度增加;水体景观小幅缩减,但斑块趋于 聚集。早前有学者对海南岛景观格局展开了调 查,研究表明霸王岭等片区林地面积正在缓速增 长(刘晓双等,2010;周亚东和周兆德,2015),而 本研究着眼于海南热带雨林国家公园试点区成立 前后5年时间,详尽探究了研究区景观格局变化 规律,进一步论证了在政策宏观调控之下,海南热 带雨林得到了良好的保护,景观破碎度持续降低, 雨林生态修复能力提升。

4.2 海南热带雨林国家公园景观格局变化因素分析

海南热带雨林国家公园景观格局演变主要受 政策因素影响,其次为气候、地形及人类活动干扰 等因素。在过去的几十年中,由于经济农林热潮 的不断涌现(Feintrenie & Levang, 2009),热带地 区的原始雨林正以每年2%~20%的速度消失 (Potapov et al., 2017),印度尼西亚热带雨林遭到 严重污染(Sahide et al., 2015),中国西双版纳人 工经济林面积增长超20倍,阔叶林、针叶林面积 均显著减少30%,雨林碳储量锐减,天然林景观格 局趋于破碎化(Liu et al., 2017)。得益于海南省 "天保工程"和绿化宝岛行动,持续开展的热带雨 林天然林封育保护使得阔叶林面积显著增长,并 且在我国退耕还林政策引导下,原住民陆续搬迁 出海南热带雨林国家公园核心区,避免了人类活 动对雨林生态的影响,在雨林生态系统的自我修 复下,研究区内原有耕地逐步转变为林地 (Privadarshini & Abhilash, 2020)。海拔较高的山 地雨林以正向自然演替为主,林地面积持续增长, 空间聚集性增强。在人类活动较为频繁的地区, 雨林生态系统趋于逆向演替,景观破碎化严重,本 研究与中国西双版纳热带森林景观变化较为一致 (魏莉莉等,2018)。与亚洲地区不同,刚果热带雨 林景观变化的主要驱动因素为气候,这是因为非 洲地区受气候降水影响严重,降水量的细微变化 都可能导致雨林景观与草原发生转化 (Giresse et

高程 Elevation	针叶林转入常绿阔叶林 Needle-leaved forest into evergreen broad-leaved forest		灌木林转入 Shrubwood i broad-lea	常绿阔叶林 into evergreen aved forest	草本植物转入灌木林 Herbaceous plant into shrubwood		
(m) —	面积 Area (km²)	占比 Proportion (%)	面积 Area (km ²)	占比 Proportion (%)	面积 Area(km²)	占比 Proportion(%)	
<200	0.506	0.248	10.908	2.129	4.553	12.159	
201~400	4.711	2.310	109.305	21.330	17.442	46.578	
401~600	14.762	7.239	159.069	31.041	11.398	30.438	
601~800	29.880	14.653	141.485	27.609	2.278	6.085	
801~1 000	58.840	28.854	75.201	14.675	1.206	3.219	
1 001~1 200	56.454	27.684	15.148	2.956	0.465	1.242	
1 201~1 400	28.360	13.907	1.205	0.235	0.100	0.268	
1 401~1 600	8.536	4.186	0.127	0.025	0.001	0.004	
>1 600	1.874	0.919	0.005	0.001	0.003	0.007	
总计 Total	203.923	100	512.453	100	37.446	100	

表 7 景观格局转化与高程分析 Table 7 Landscape pattern transformation and elevation analysis

al., 2020);不恰当的人类活动也是造成非洲地区 雨林危机的重要因素之一(Berhanu et al., 2023)。 建立国家公园是我国生态文明建设的重要一步, 通过政策调控,逐步减少人为因素对热带雨林景 观的干扰,保障海南热带雨林生态系统的原真性, 对日后中国生态环境保护与发展具有一定的借鉴 和指导意义。

4.3 海南热带雨林国家公园未来发展

2019年海南热带雨林国家公园体制试点设 立,2021年其入选为我国第一批国家公园,海南省 亦不断加强对热带雨林国家公园的宣传推广工 作。一方面,通过广泛的科教宣传,提高了广大群 众对热带雨林景观的保护意识;另一方面,生态游 憩规划建设将提上日程。研究区未来将趋于多元 化发展,核心保护区强调对雨林生态系统进行严 格保护,遵循自然演替规律;一般控制区则一定程 度面向公众开放,挖掘绿水青山的生态经济价值。 为平衡保护与利用的关系,需加强对海南热带雨 林国家公园景观的实时监测管理,倡导保护性开 发、生态性开发,严禁一切可能破坏雨林景观的建 设活动:一般控制区倡导生态宜居化发展,从不同 尺度探索具有保护潜力的 HML (human modified landscapes)结构,优化景观组成,探索热带雨林保 护的关键生态阈值(Wies et al., 2021),学习国外 优秀经验,引入生态系统服务付费等森林治理机 制体制,从法律制度方面减少对雨林的无序破坏 (Edwards & Giessen, 2014; Berhanu et al., 2023) $_{\circ}$

热带雨林国家公园是海南三大河流的发源 地,拥有海南第二大水库大广坝水库,水资源丰 富。但5年间研究区水体景观面积呈现下降趋 势,与逐年增长的降水量变化不相符。应着重加 强河流发源地保护力度,建立水源保护区,优化水 源涵养布局,增强研究区景观完整性与连通性 (Wang et al., 2020)。此外,在人类活动较强的什 运乡、毛瑞等地区,生态环境较为脆弱,应尽快恢 复建设用地(如高速公路用地)周边植被环境,以 建立绿带等形式划分道路缓冲区,形成生态安全 屏障,减小对生态环境的影响。热带雨林国家公 园生物多样性丰富,是我国至关重要的热带种质 基因库,并且霸王岭保护区是全球濒危灵长类动 物海南长臂猿的唯一栖息地(Du et al., 2020)。 为进一步提高雨林植被丰富度,为珍稀动物提供 优质栖息环境,应不断建立健全生态修复制度,搭 建景观生态廊道,种植防护效益较好的树种,加强 各保护区之间的连通性,以形成连续的森林生态 网络系统。

本研究时间跨度仅为热带雨林国家公园确立 前后的5年,未能全面揭示研究区景观格局演变 特征及影响因素,在后续研究中将考虑增加时间 跨度,讨论研究20世纪90年代各保护区成立之前 景观状况,综合探究研究区整体保护成效。此外, 研究区属于海南省重点保护地区,部分详尽的气 象、植被数据较难获取,而政策、人类活动因素的 影响较难量化统计,后续研究中将扩大选取指标, 加大实地调研,进一步挖掘研究区景观格局演变的驱动因素。

参考文献:

- BELLER EE, SPOTSWOOD EN, ROBINSON AH, et al., 2019. Building ecological resilience in highly modified landscapes [J]. Bioscience, 69(1): 80-92.
- BERHANU Y, DALLE G, SINTAYEHU DW, et al., 2023. Land use/land cover dynamics driven changes in woody species diversity and ecosystem services value in tropical rainforest frontier: A 20-year history [J]. Heliyon, 9(2): e13711.
- CAO JS, DENG ZY, HU YD, et al., 2021. Spatial and temporal evolution and driving forces of the landscape pattern in Shennongjia Forestry District [J]. J Zhejiang A & F Univ, 38(1): 155-164. [曹嘉铄,邓政宇,胡远东,等, 2021. 神农架林区景观格局时空演变及其驱动力分析 [J]. 浙江农林大学学报, 38(1): 155-164.]
- CHEN YK, YANG Q, MO YN, et al., 2014. A study on the niches of the state's key protected plants in Bawangling, Hainan Island [J]. Chin J Plant Ecol, 38(6): 576.
- DAS P, BEHERA MD, PAL S, et al., 2019. Studying land use dynamics using decadal satellite images and Dyna-CLUE model in the Mahanadi River basin, India [J]. Environ Monit Assess, 191(Suppl. 3): 804.
- DU YJ, LI DF, YANG XB, et al., 2020. Reproductive phenology and its drivers in a tropical rainforest national park in China: Implications for Hainan gibbon (*Nomascus hainanus*) conservation [J]. Glob Ecol Conserv, 24: e01317.
- EDWARDS P, GIESSEN L, 2014. Global forest governance Discussing legal scholarship from political science perspectives [J]. For Policy Econ, 38: 30-31.
- FEINTRENIE L, LEVANG P, 2009. Sumatra's rubber agroforests: advent, rise and fall of a sustainable cropping system [J]. Small-scale For, 8(3): 323-335.
- GIRESSE P, MALEY J, CHEPSTOW-LUSTY A, 2020. Understanding the 2500 yr BP rainforest crisis in West and Central Africa in the framework of the Late Holocene: Pluridisciplinary analysis and multi-archive reconstruction [J]. Glob Planet Change, 192: 103257.
- HUANG BR, WANG Y, SU LY, et al., 2018. Pilot programs for national park system in China: progress, problems and recommendations [J]. Bull Chin Acad Sci, 33(1): 76-85. [黄宝荣, 王毅, 苏利阳, 等, 2018. 我国国家公园体 制试点的进展、问题与对策建议 [J]. 中国科学院院刊, 33(1): 76-85.]
- LAN GY, WU ZX, YANG C, et al., 2020. Tropical rainforest conversion into rubber plantations results in changes in soil fungal composition, but underling mechanisms of community assembly remain unchanged [J]. Geoderma, 375: 114505.
- JIA YY, TANG XL, TANG FL, et al., 2020. Spatial temporal evolution of landscape pattern in the middle and lower

reaches of the Yangtze River basin from 1995 to 2015 [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 44(3): 185-194. [贾艳艳, 唐晓岚, 唐芳林, 等, 2020. 1995—2015 年 长江中下游流域景观格局时空演变 [J]. 南京林业大学 学报(自然科学版), 44(3): 185-194.]

- LI D, ZHAN DQ, MENG QW, et al., 2020. Spatiotemporal variation characteristics of forest land in Heilongjiang Province from 1980 to 2015 [J]. J Heilongjiang Inst Technol, 34(6): 1-5. [李丹, 战大庆, 孟庆武, 等, 2020. 1980—2015 黑龙江省林地时空变化特征 [J]. 黑龙 江工程学院学报, 34(6): 1-5.]
- LI LM, TANG HN, LEI JR, et al., 2022. Spatial autocorrelation in land use type and ecosystem service value in Hainan Tropical Rain Forest National Park [J]. Ecol Indic, 137: 108727.
- LI SC, XIAO W, ZHAO YL, et al., 2020. Incorporating ecological risk index in the multi-process MCRE model to optimize the ecological security pattern in a semi-arid area with intensive coal mining: A case study in northern China [J]. J Clean Prod, 247: 119143.
- LIU HD, CHEN Q, LIU X, et al., 2020. Variation patterns of plant composition/diversity in *Dacrydium pectinatum* communities and their driving factors in a biodiversity hotspot on Hainan Island, China [J]. Glob Ecol Conserv, 22: e01034.
- LIU JY, KUANG WH, ZHANG ZX, et al., 2014. Spatiotemporal characteristics, patterns and causes of land use changes in China since the late 1980s [J]. Acta Geogr Sin, 69(1): 3-14. [刘纪远, 匡文慧, 张增祥, 等, 2014. 20世纪 80 年代末以来中国土地利用变化的基本特 征与空间格局 [J]. 地理学报, 69(1): 3-14.]
- LIU SL, YIN YJ, LIU XH, et al., 2017. Ecosystem services and landscape change associated with plantation expansion in a tropical rainforest region of Southwest China [J]. Ecol Model, 353: 129–138.
- LIU XS, HUANG JW, JU HB, 2010. Dynamic analysis of landscape pattern in natural forest protection project area of Bawangling, Hainan Province [J]. J Fujian Coll For, 30(1): 28-33. [刘晓双,黄建文,鞠洪波, 2010. 海南省 霸王岭天然林保护工程区景观格局动态分析 [J]. 福建 林学院学报, 30(1): 28-33.]
- LIU XS, 2010. The study on remote sensing technology of natural forest change monitoring in Hainan Bawangling [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry: 75. [刘晓双, 2010. 海南省霸王岭天然林变化的遥感监测技术研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院: 75.]
- MANOLAKI P, CHOURABI S, VOGIATZAKIS IN, 2021. A rapid qualitative methodology for ecological integrity assessment across a Mediterranean island's landscapes [J]. Ecol Complex, 46: 100921.
- MCGARIGAL K, COMPTON BW, PLUNKETT EB, et al., 2018. A landscape index of ecological integrity to inform landscape conservation [J]. Landscape Ecol, 33 (7): 1029–1048.
- MUHAMMED A, ELIAS E, 2021. Class and landscape level habitat fragmentation analysis in the Bale mountains national

park, southeastern Ethiopia [J]. Heliyon, 7(7): e07642.

- PENG WC, YANG J, HUANG SQ, et al., 2022. Effect of close-to-nature management on growth regeneration and species diversity in *Acacia mangium* plantation [J]. Trop For, 50(4): 13-17. [彭文成,杨佳,黄士绮,等, 2022. 近自然改造对马占相思人工林生长更新及物种多 样性影响 [J]. 热带林业, 50(4): 13-17.]
- PLIENINGER T, BIELING C, 2012. Resilience and the cultural landscape — understanding and managing change in human shaped environments [J]. Landscape Ecol, 28(9): 1841-1843.
- POTAPOV P, HANSEN MC, LAESTADIUS L, et al., 2017. The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013 [J]. Sci Adv, 3(1): e1600821.
- PRIYADARSHINI P, ABHILASH PC, 2020. Fostering sustainable land restoration through circular economygoverned transitions [J]. Restor Ecol, 28(4): 719–723.
- SAHIDE MAK, NURROCHMAT DR, GIESSEN L, 2015. The regime complex for tropical rainforest transformation: Analysing the relevance of multiple global and regional land use regimes in Indonesia [J]. Land Use Policy, 47: 408-425.
- SCHEFFER M, BARRETT S, CARPENTER SR, et al., 2015. Creating a safe operating space for iconic ecosystems [J]. Science, 347(6228): 1317-1319.
- SONG XL, HAO ZJ, LI XQ, 2013. Analysis of land use change impacts in the forest area of Jianfengling, Hainan Province [J]. Anhui Agric Sci Bull, 19(13): 109. [宋晓丽, 郝志 军,黎兴强, 2013. 海南尖峰岭林区土地利用变化影响分 析 [J]. 安徽农学通报, 19(13): 109.]
- SZILASSI P, BATA T, SZABÓ S, et al., 2017. The link between landscape pattern and vegetation naturalness on a regional scale [J]. Ecol Indic, 81: 252–259.
- TURNER MG, RUSCHER CL, 1988. Changes in landscape patterns in Georgia, USA [J]. Landscape Ecol, 1(4): 241-251.
- TZANOPOULOS J, VOGIATZAKIS IN, 2011. Processes and patterns of landscape change on a small Aegean island: The case of Sifnos, Greece [J]. Landscape Urban Plan, 99(1): 58-64.
- WANG LT, WANG SX, ZHOU Y, et al., 2020. Landscape pattern variation, protection measures, and land use/land cover changes in drinking water source protection areas: A case study in Danjiangkou Reservoir, China [J]. Glob Ecol Conserv, 21: e00827.
- WANG XL, 2000. Analysis on demographic factors and land use/land cover change [J]. Resour Sci, 22(3): 39-42. [王 秀兰, 2000. 土地利用/土地覆盖变化中的人口因素分析 [J]. 资源科学, 22(3): 39-42.]
- WEI LL, KOU WL, XIANG LL, et al., 2018. Topographic difference analysis of tropical forest landscape fragmentation in Xishuangbanna [J]. J SW For Univ(Nat Sci), 38(2): 95-102. [魏莉莉, 寇卫利, 向兰兰, 等, 2018. 西双版纳 热带森林景观破碎化地形差异性分析 [J]. 西南林业大 学学报(自然科学), 38(2): 95-102.]

- WEI QG, MENG W, 2015. Yinggeling landscape pattern changes vulnerability [J]. Trop For, 43(2): 40-44. [韦庆 高, 孟伟, 2015. 鹦哥岭景观格局脆弱性动态变化研究 [J]. 热带林业, 43(2): 40-44.]
- WIES G, ARZETA SN, RAMOS MM, 2021. Critical ecological thresholds for conservation of tropical rainforest in Human Modified Landscapes [J]. Biol Conserv, 255: 109023.
- XU H, 2010. The spatial-temporal variation of species diversity in the natural tropical forests of Jianfengling on Hainan Island, south China [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry: 164. [许涵, 2010. 海南尖峰岭热带天然林物种 多样性时空变化规律研究 [D]. 北京:中国林业科学研 究院: 164.]
- XIAO Z, SHI JK, YUE P, et al., 2010. Analysis of land cover change and landscape pattern in the district of Wuzhi Mountain of Hainan Province [J]. J Anhui Agric Sci, 38(16): 8597-8599. [肖智, 史建康, 岳平, 等, 2010. 海 南岛五指山规划区土地覆被变化与景观格局分析 [J]. 安徽农业科学, 38(16): 8597-8599.]
- YANG Q, HU P, WANG JH, et al., 2020. Landscape pattern change and response analysis in Zhalong wetland and the Wuyuer River Basin, 1980-2018 [J]. Hydrogeol J, 41(5): 77-88. [杨钦, 胡鹏, 王建华, 等, 2020. 1980-2018 年扎 龙湿地及乌裕尔河流域景观格局演变及其响应 [J]. 水 生态学杂志, 41(5): 77-88.]
- YOU M, ZOU ZD, ZHAO W, et al., 2023. Study on land use and landscape pattern change in the Huaihe River Ecological and Economic Zone from 2000 to 2020 [J]. Heliyon, 9(3): e13430.
- YU F, LI ZY, 2020. Forests landscape pattern changes and driving forces in Mount Tianmu [J]. J Zhejiang A & F Univ, 37(3): 439-446. [俞飞, 李智勇, 2020. 天目山林区景观 格局时空变化及驱动因素分析 [J]. 浙江农林大学学报, 37(3): 439-446.]
- ZANG ZH, ZHANG D, WANG N, et al., 2020. Experiences, achievement, problems and recommendations of the first batch of China's national park system pilots [J]. Acta Ecol Sin, 40(24): 8839-8850. [臧振华,张多, 王楠, 等, 2020. 中国首批国家公园体制试点的经验与成效、问题与 建议 [J]. 生态学报, 40(24): 8839-8850.]
- ZHANG M, WANG JM, LI SJ, et al., 2020. Dynamic changes in landscape pattern in a large-scale opencast coal mine area from 1986 to 2015: A complex network approach [J]. Catena, 194: 104738.
- ZHANG XY, NING XG, WANG H, et al., 2022. Quantitative assessment of the risk of human activities on landscape fragmentation: A case study of Northeast China Tiger and Leopard National Park [J]. Sci Total Environ, 851: 158413.
- ZHOU YD, ZHOU ZD, 2015. Study on forest landscape patterns based on GIS and Fragstats in Hainan Province [J]. J Cent S For Technol Univ, 35(5): 78-83. [周亚东,周兆德, 2015. 基于 GIS 与 Fragstats 的海南岛森林景观格局研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 35(5): 78-83.]

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1700-1709

杨娜, 叶琴霞, 魏卓, 等, 2023. EMS 诱导红阳猕猴桃耐寒突变体的筛选及转录组分析 [J]. 广西植物, 43(9): 1700-1709. YANG N, YE QX, WEI Z, et al., 2023. Screening and transcriptome analysis of EMS-induced cold-tolerant mutants in Hongyang kiwifruit [J]. Guihaia, 43(9): 1700-1709.



http://www.guihaia-journal.com

EMS 诱导红阳猕猴桃耐寒突变体的筛选及转录组分析

杨 娜,叶琴霞,魏 卓,张汉尧*

(西南林业大学西南山区森林资源保护与利用教育部重点实验室,昆明 650224)

摘 要: 红阳猕猴桃(Actinidia chinensis var. chinensis 'Hongyang')具有较高的经济价值和营养价值,以及较好的市场开发前景。但近年红阳猕猴桃产区如云南、四川等多地多次遭遇倒春寒等极端天气,其抗寒性差的缺点限制了发展空间。该研究通过在组培的过程中使用甲基磺酸乙酯(EMS)诱导红阳猕猴桃突变体,进而筛选出耐寒突变体,并通过转录组分析探究其胁迫响应机制。该研究以红阳猕猴桃叶片为实验材料,在组培时(4.4g・L⁻¹ MS+4.5g・L⁻¹ 琼脂+1.5 mg・L⁻¹ 6-BA+0.1 mg・L⁻¹ NAA+15g・L⁻¹ 蔗糖+0.01~0.10g・L⁻¹ EMS)利用 EMS 诱导技术诱导突变体,并在低温环境下筛选出耐寒突变体。选出的耐寒突变体和正常红阳猕猴桃组培苗先进行 4 ℃ 12 h 寒胁迫处理,再进行转录组测序分析。结果表明:(1)通过初步的表型鉴定,当 EMS 处理浓度为 0.06g・L⁻¹时诱导的部分突变体具有一定的耐寒性;(2)在转录组测序数据 GO 功能富集分析中,富集条目最多的是生物学过程;(3)利用 KEGG 数据库分析时,共筛选到 21 个差异表达基因在 15 条通路中得到注释且均为上调表达,其中内质网中的蛋白质加工通路(ath04141)中富集的差异表达基因最多,并且该通路内的 sHSF 、Hsp70 和 NEF 可能与耐寒机制调控有关。综上研究结果为红阳猕猴桃耐寒种质资源的研究与利用提供了材料基础及理论依据。

关键词:猕猴桃,甲基磺酸乙酯(EMS),耐寒突变体,转录组,热激蛋白 中图分类号:0943 文献标识码:A 文章编号:1000-3142(2023)09-1700-10

Screening and transcriptome analysis of EMS-induced cold-tolerant mutants in Hongyang kiwifruit

YANG Na, YE Qinxia, WEI Zhuo, ZHANG Hanyao*

 (Key Laboratory of Forest Resources Conservation and Utilization of the Ministry of Education in Southwest China, Southwest Forestry University, Kunning 650224, China)

Abstract: The Hongyang kiwifruit (*Actinidia chinensis* var. *chinensis* 'Hongyang') has high economic and nutritional values and good prospects for market development. However, in recent years Hongyang kiwifruit production areas such as Yunnan and Sichuan have been subjected to extreme weather such as inversions on several occasions, and its poor cold resistance has limited its scope for development. In this study, ethyl methanesulfonate (EMS) was used to induce mutants of Hongyang kiwifruit in a tissue culture process, which led to the screening of cold-tolerant mutants and the

收稿日期: 2022-07-10

基金项目:国家自然科学基金(32160556)。

第一作者:杨娜(1999-),硕士研究生,主要从事遗传育种研究,(E-mail)yangna1999@swfu.edu.cn。

^{&#}x27;通信作者:张汉尧,教授,博士生导师,从事植物和微生物分子遗传研究,(E-mail)zhanghanyao@swfu.edu.cn。

investigation of their stress response mechanisms through transcriptome analysis. In this study, mutants were induced using EMS induction technology using Hongyang kiwifruit leaves as experimental material in tissue culture (4.4 g · L⁻¹ MS + 4.5 g · L⁻¹ agar + 1.5 mg · L⁻¹ 6-BA + 0.1 mg · L⁻¹ NAA + 15 g · L⁻¹ sucrose + 0.01–0.10 g · L⁻¹ EMS) and screened for cold-tolerant mutants under low temperature. Selected cold-tolerant mutants and normal Hongyang kiwifruit tissue culture seedlings were subjected to 4 °C 12 h cold stress treatment, while later, transcriptome sequencing analysis was performed. The results were as follows: (1) According to the preliminary phenotypic identification, some of the mutants induced by the 0.06 g · L⁻¹ EMS were phenotypically resistant to cold; (2) In the GO functional enrichment analysis of transcriptome sequencing data, the most enriched entries were in the biological processes; (3) When using KEGG database analysis, a total of 21 differentially expressed genes (DEGs) were annotated in 15 pathways, and which were all up-regulated. The protein processing pathway (ath04141) in the endoplasmic reticulum had the most DEGs, and *sHSF*, *Hsp*70, and *NEF* in this pathway may be related to the regulation of cold-tolerant mechanisms. The above findings provide a material basis and theoretical rationale for the research and utilization of cold-tolerant germplasm resources of Hongyang kiwifruit.

Key words: kiwifruit, ethyl methanesulfonate (EMS), cold-tolerant mutant, transcriptome, heat shock protein

红阳猕猴桃 (Actinidia chinensis var. chinensis 'Hongyang')果心呈血红色放射状,味甜可口,含 有较高的维生素 C、维生素 E、多种游离氨基酸及 矿物质成分,且含有独特的花青素,是兼具保健及 美容功能于一体的重要经济作物(张维等,2021)。 红阳猕猴桃属于早熟型品种,对低温尤为敏感(马 秋诗,2014)。红阳猕猴桃对种植区环境要求较 高,需要达到夏季无酷暑、冬季无严寒(黄永红等, 2016)。南方多省市近年日降温幅度都超过 10 ℃,不断刷新历史气温最低值,这些气候变化导 致温度骤降,对猕猴桃产业产生一定影响,严重时 导致猕猴桃树体直接冻死(李化龙等,2021)。随 着红阳猕猴桃生产的迅速发展和种植面积的不断 扩大,气候的异常变化严重制约其发展,低温胁迫 成为影响其生长、果实质量和产量的主要因素之 一。因此,培育出耐寒性强的红阳猕猴桃种质资 源已成为生产中的重要研究内容之一。

近年来,耐寒诱变育种已经被广泛运用于各 个植物遗传育种中的抗寒品种选育中,技术也趋 于成熟(陈祥韦,2017)。其中,甲基磺酸乙酯 (ethyl methanesulfonate, EMS)是目前世界上公认 最有效的用于抗性品种选育的化学诱变剂之一, 其具有使用方便、特殊性较好、诱变所产生的后代 遗传性状比其他诱变育种的后代更稳定等优点 (王元东等,1999;彭波等,2007)。王小华等 (2010)对柱花草愈伤组织进行化学诱变处理,并 通过筛选抗寒突变体选育出优良种质资源。陈祥 韦(2017)利用 EMS 诱变技术处理海雀稗愈伤组 织,并对再生植株进行耐寒性鉴定,进而筛选出耐寒材料获得海雀稗耐寒突变体。曹冠男(2018)筛选出 EMS 诱变小麦的最适处理组合,在所构建的突变群体中筛选出丰富的表型变异。孙慧(2019)以海滨木槿为材料,利用不同浓度 EMS 进行诱变处理,选择合适的诱变浓度和时间,通过对后期幼苗变异表型的观察、生理指标的测定以及亚显微结构的比较进行抗寒性的筛选与鉴定,获得了海滨木槿抗寒新品种。胡松梅等(2019)在设置0℃的光照培养箱中培养经 EMS 诱导后的铁皮石斛突变体,筛选出 20 株耐寒能力较高的突变体。

植物转录组学研究是基于 RNA 水平对某一特定植物器官或组织在某种特定条件下进行其细胞内发生的基因转录、转录后调控、调控后表达的研究,是目前研究基因组水平变化最直接和最常用的方式(崔凯等,2019)。周鹤莹(2020)利用冬枣和金丝小枣冷冻胁迫的转录组数据分析差异表达基因,揭示了 ZJDREB1 和 ZJSOD1 在提高枣抗冻过程中的作用。杨宁等(2020)利用 EMS 诱导技术与转录组测序技术相结合,对矮化性状及其调控的相关基因进行了一系列分析。如今,RNA 测序方法已成为分子生物学研究植物抗性功能的重要手段,达到商业化水平并广泛应用于我国相关 农林业的研究中,但采用 EMS 诱导技术与转录组测序技术相结合运用到猕猴桃中还鲜有报道。

红阳猕猴桃营养丰富,经济价值高,但抗寒性 差限制了其发展空间,因此通过 EMS 诱变及筛选, 选育出红阳猕猴桃耐寒种质资源,有利于红阳猕猴 桃种植产业的发展。中华猕猴桃基因组序列的公 布使得深入研究红阳猕猴桃耐寒生物学成为可能。 基于已知基因组序列基础上的转录组测序,在基因 的挖掘及表达调控方面具有强大的功能,也是研究 猕猴桃生长发育及优良性状形成过程中相关基因 科学高效的方法。为解决当前红阳猕猴桃抗寒性 差,及相关抗寒相关机理不清的问题,本研究拟在 组织培养过程中的低温环境下筛选出红阳耐寒突 变体并进行转录组水平分析,为选育红心猕猴桃优 良种质资源及研究耐寒机理提供了科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究采用西南林业大学温室大棚种植的红 阳猕猴桃植株健康叶片为实验材料。

1.2 实验方法

1.2.1 组织培养体系建立 按照师万源等(2021)的 方法取红阳猕猴桃幼嫩叶片作为外植体,经流水冲 洗30 min, 于超净工作台内用75% C, H, OH 消毒 20 s,再用 0.1% HgCl,溶液消毒 5 min。叶片切成约 1 cm × 1 cm 的大小放到 4.4 g · L⁻¹ MS + 4.5 g · L⁻¹ 琼脂 + 15 g · L⁻¹ 蔗糖 + 2.0 mg · L⁻¹ TDZ + 0.5 g · L¹IBA 培养基中培养诱导愈伤组织,每瓶放置 3~4 片切好的叶片。待愈伤组织诱导分化不定芽时培 养基更换为 4.4 g · L⁻¹ MS + 4.5 g · L⁻¹ 琼脂 + 15 $g \cdot L^{-1}$ 蔗糖 + 0.3 mg · L⁻¹ NAA + 3.0 mg · L⁻¹ 6-BA_o 1.2.2 EMS 诱导与筛选体系建立 突变体诱导时将 EMS 溶液经 0.22 µm 的过滤器抽滤灭菌,过滤灭菌 后将 EMS 加入高温灭菌后的培养基(4.4g·L⁻¹ MS+ 4.5 g · L⁻¹琼脂+1.5 mg · L⁻¹6-BA+0.1 mg · L⁻¹NAA+ 15g·L⁻¹ 蔗糖) 中, EMS 培养基配制成 0.01~0.10 g·L¹诱变浓度,并以不含 EMS 的培养基为对照组。 每个处理分别接种 45 瓶,接种后将全部培养瓶放置 于光照强度 2 000 lx、培养温度(26 ± 1) ℃、日照 15 h的培养室内,观察并记录统计外植体存活率,以及 筛选出 50%半致死剂量(LD50)。将 EMS 诱变的红 阳猕猴桃植株与未经诱变植株放在4℃冰箱中处理 12 h,取出后开始观察其生长状况及进行形态鉴定, 初步筛选出耐寒突变植株。

1.3 转录组测序

设置对照组 A_1 、 A_2 、 A_3 3 瓶正常红阳猕猴桃植 株组培苗和实验组 B_1 、 B_2 、 B_3 3 瓶红阳猕猴桃耐寒

突变植株组培苗经过4℃下12h寒胁迫处理,对 其进行取样并用锡箔纸包装并标号,将6个样品 寄达陕西博瑞德公司进行转录组测序分析。 1.3.1 测序数据处理 根据实验材料的基因信息 和参考基因组,按照过滤标准过滤原始转录组数 据中的低质量序列(质量≤20的碱基数占整个 Reads 的 50% 以上的低质量 Reads)、杂质和接头。 1.3.2 参考基因组序列对比 将 RNA- Seg 测序所 得 Clean reads 与其参考基因组序列进行序列对比, 得到 Reads 定位信息。通过对比可以得到测序数据 利用率及测序样品与参考基因组亲缘关系的远近。 1.3.3 基因表达量分析及差异表达基因检测 通过 bowtie2 工具将获得的 Clean reads 与参考转录组序 列进行对比,并统计基因对比率。使用 RSME 分析 统计对比结果,获得每个样注释到参考转录组序列 的 Reads 数目,并计算其 FPKM 值,计算 Fragment 统 计转录并通过 FDR 检验差异表达基因 P value 数 值,并检验校正 P value 阈值。差异检验的 FDR 值 越小,其差异倍数越大,所表达差异越显著。 1.3.4 差异表达基因的 GO 功能富集分析 GO

(Gene Ontology)富集分析按照国际标准分类分为3 大类,即生物学过程、细胞组成和分子功能。把差 异表达基因注释到 GO 数据库中,将 FDR 值≤0.05 的差异表达基因作为显著富集的基因本位条目。

1.3.5 差 异 表 达 基 因 KEGG 富 集 分 析 KEGG (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)是关于 Pathway 的公共基因库,其全称为京都基因与基因 组数据库,KEGG 主要包括 KEGG Pathway、KEGG 基因 组、KEGG 基 因 组、KEGG 反 应 过 程 等 分 类。 Pathway 富集分析是以 KEGG 途径为单位,将差异 表达基因进行注释分类,并运用超几何检验,使用 R 语言进行富集分析及 P value 矫正。

1.4 数据处理

生理指标数据采用 Excel 2003 软件进行数据 比较分析,差异表达基因表达量使用 SPSS 22.0 软 件进行显著性检验(P<0.05)。

2 结果与分析

2.1 EMS 诱导体系

2.1.1 不同 EMS 处理对红阳猕猴桃愈伤组织死亡 率的影响 红阳猕猴桃叶片经愈伤组织诱导后, 对其进行不同浓度 10 个梯度 EMS 培养,并设置未 添加 EMS 培养基作为对照组。由表 1 可知, EMS 对红阳猕猴桃生长的抑制作用随 EMS 浓度增加而 增强。当 EMS 浓度为 0.06 g·L⁻¹时, 死亡率为 51.1%, 与 50%半致死率最为接近, 作为 LD50 进 行下一步诱变试验。

衣 I EMIS 防守对红阳猕猴桃介值冲死亡华彰	表 1	EMS 诱导对红阳猕猴桃外植体死亡率影	响
--------------------------	-----	---------------------	---

Table 1 Effects of EMS induction on the

death rate of Hongyang kiwifruit explants

EMS 浓度 Concentration of EMS (g・L ⁻¹)	处理总数(瓶) Number of processing (bottle)	死亡数(瓶) Number of death (bottle)	死亡率 Death rate (%)
0.00 (CK)	45	0	0
0.01	45	4	8.9
0.02	45	6	13.3
0.03	45	10	22.2
0.04	45	17	37.8
0.05	45	19	42.2
0.06	45	23	51.1
0.07	45	26	57.8
0.08	45	31	68.9
0.09	45	37	82.2
0.10	45	40	88.9

2.1.2 突变结果分析 红阳猕猴桃叶部的突变:将 EMS 共培养后存活的红阳猕猴桃愈伤组织培养 30 d,选取不同类型的突变性状进行统计。在叶片中 观察到,与 CK(图 1:A)相比,突变类型有叶形、叶 柄、叶色、叶缘和被毛共 5 种突变,具体见图 1。

红阳猕猴桃株形突变:经 EMS 处理后的红阳 猕猴桃的生长能力与对照组相比较弱,表现在株 高较矮、叶片发黄等方面。由图 2 可知,EMS 红阳 猕猴桃株型突变主要有株高变矮突变、株型稀疏 突变、株型紧凑突变和株型松散突变。株高变矮 突变植物生长过程较缓慢,叶片颜色较正常植株 叶片颜色绿(图 2:J);株型稀疏突变和松散突变植 株株型较为松散,叶片数量有所减少(图 2:K, M);株型紧凑突变植株叶片呈包裹状,无法伸展 开来,叶片数量较多(图 2:L)。

2.1.3 红阳猕猴桃耐寒突变体筛选及鉴定 将3瓶 EMS 诱变的红阳猕猴桃植株与3瓶未经诱变植株 放在4℃冰箱中处理12h后取出。培养7d时, 发现红阳猕猴桃突变体叶片与对照组叶片相比, 红阳猕猴桃突变体叶片仍能保持绿色,对照组叶 片边缘部分出现褐化现象,具体见图3:N。



A. 正常叶(CK),心形; B. 叶柄叶脉粗大,叶片加厚,呈圆形; C. 叶片黄化卷曲,叶柄加粗; D. 叶片黄化,叶柄加长,叶缘重锯齿; E. 主脉加粗,基本无侧脉; F. 叶片针型羽状裂; G. 叶脉加长,叶片长卵形; H. 叶片细长,光滑无毛; I. 叶基偏斜,叶片矩圆形。 A. Normal leaf (CK), heart-shaped; B. Thick petiole veins, thickened leaves, circular; C. Yellowing and crimping leaves with thick petioles; D. Leaf yellow, petiole lengthened, leaf margin double serrate; E. Main veins are thick, basically without lateral veins; F. Leaf blade needle-shaped pinnate; G. Elongated veins, long ovate leaves; H. Leaves slender, smooth and hairless; I. Blade base is slanted and the blade is rectangular circular.

图 1 红阳猕猴桃叶片和叶柄突变 Fig. 1 Leaf and petiole mutation of Hongyang kiwifruit



CK. 正常植株; J. 株高变矮突变; K. 株型稀疏突变; L. 株型紧凑突变; M. 株型松散突变。 CK. Normal plant; J. Dwarf plant mutation; K. Sparse plant mutation; L. Compact plant mutation; M. Loose plant mutation.

图 2 红阳猕猴桃株型突变 Fig. 2 Plant type mutation of Hongyang kiwifruit



N. 在 4 ℃冰箱中处理 12 h; O. 寒胁迫后培养 15 d; 1. 经 EMS 诱变的红阳猕猴桃植株; 2. 正常植株。
N. 12 h treatment in a refrigerator at 4 ℃; O. 15 d of incubation after cold stress; 1. Hongyang kiwifruit plants mutagenized by EMS;
2. Normal plants.

图 3 红阳猕猴桃抗性突变



经15 d 后,3 瓶 EMS 诱变的红阳猕猴桃植株 (表2序号1、2、3)叶片有部分复绿,有新芽长出, 而未经诱变处理植株(表2序号4、5、6)枯萎死亡, 无新芽长出,具体见图 3:0 和表 2,由此可推测经 EMS 诱变的部分红阳猕猴桃植株获得了一定的耐 寒性。

2.2 转录组测序

2.2.1 测序数据处理 为了保证能够有效保证数 据分析的信息准确性和数据质量及其数据可靠 性,需要对原始数据进行过滤。由表 3 可知,共获 得 43.27 G 的 Clean bases,其中 6 个样品的 Q₂₀和 Q₃₀的碱基在 Clean data 中所占的百分比均超过 94%,

表 2 EMS 诱变耐寒处理统计 c

Table 2	Statistics of cold-tolerant treatment mutagenized by EMS
序号	新生芽数(个)
Number	Number of new shoots (pcs)
1	2
2	2
3	1
4	0
5	0
6	0

表 3 样品测序数据质量评估

Quality evaluation of sample sequencing data Table 3

样品名称 Sample name	原始数据 Raw reads	过滤后 碱基数目 Clean bases (G)	Q ₂₀ (%)	Q ₃₀ (%)	GC (%)
A ₁	56 845 122	8.33	99.14	94.40	46.39
A_2	51 882 920	7.62	98.27	94.65	46.05
A_3	52 140 672	7.72	98.21	94.49	46.34
\mathbf{B}_{1}	43 077 866	6.26	98.18	94.52	46.10
B_2	44 489 414	6.28	98.31	94.80	46.47
B_3	47 765 538	7.06	98.23	94.57	46.30

注: Q_n. 测序碱基质量值≥20 水平的碱基数目及占 Clean reads 的百分比; Q₄₀. 测序碱基质量值≥30 水平的碱基数目及占 Clean reads的百分比; GC. 过滤后 GC 碱基所占的比例。

Note: \mathbf{Q}_{20} . Number of bases with sequencing base quality value ≥ 20 level and the percentage of Clean reads; $\boldsymbol{Q}_{\boldsymbol{30}}.$ Number of bases with sequencing base quality value ≥ 30 level and the percentage of Clean reads; GC. Percentage of GC bases after filtering.

Clean reads 中 G 与 C 各项碱基之间的百分比均在 46%~47%之间:6个样品均未检测到未知碱基。 综合分析证明测序质量良好,符合建库要求,可进 行下一步分析。

2.2.2 差异表达基因的筛选 同一生物在不同环 境条件下其基因表达存在显著差异。由图 4 可 知,结果共筛选出 294 条差异表达基因,其中上调 差异表达基因为 254 条,占比为 86.4%,下调差异 表达基因为40条,仅占比13.65%。由此可见,低 温胁迫 12 h 内有大量的冷胁迫响应基因被成功激 活,而一部分基因则受到抑制。

2.2.3 GO 功能分析 对红阳猕猴桃处理组与对照 组进行 GO 功能性的分类以及丰富性的分析。GO 功能分析主要划分为生物学过程、分子功能和细



图中横坐标为 log2(FoldChange) 值(基因在处理组和对照 组中的表达倍数变化);纵坐标为- $\log 10(P \text{ value})(基因在$ 处理组和对照组中的表达差异的显著性水平);红色圆点 表示上调基因:绿色圆点表示下调基因:灰色圆点表示无 显著性差异基因。

The abscissa is the log2 (FoldChange) value (the change of gene expression multiple in the treatment group and the control group); the ordinate is $-\log 10(P \text{ value})$ (significant level of difference in gene expression between the treatment group and the control group); the red dots represent up-regulated genes; the green dots indicate down-regulated genes; the gray dots indicate genes with no significant differences.

图 4 差异基因表达结果

Fig. 4 Results of differential gene expression

胞组成3个方面。GO功能富集以显著性值<0.05 作为显著性富集的阈值,结果见图 5。从 GO 富集 的数据分析统计结果可知,生物学过程部分富集 127个功能分类,分子功能部分为104个功能分 类,细胞组成部分共富集19个功能分类,3个方面 的差异表达基因分别为104条、135条、25条,共 264条。其中生物学过程部分富集功能分类最多, 位于前五的富集差异表达基因序列条目为多细胞 类生物发育、发展过程、解剖学结构的发展、胞吐 作用、细胞分泌作用;其次是分子功能部分,位于 前五的富集差异表达基因序列条目为活性血红素 酶的结合机理作用示例、四吡咯酶的结合机理作 用、转移氧化酶活性作用、氧化酶的还原酶活性、



 丝氨酸肽链内切酶-类型活动; 2. 丝氨酸水解酶活性;
 3. 丝氨酸-类型肽酶的活动; 4. 碳水化合物结合; 5. 伴侣 蛋白结合; 6. 铁离子结合; 7. 氧化还原酶活性; 8. 转移酶 活性,转移己糖基团; 9. 四吡咯结合; 10. 血红素结合;
 11. 蛋白质复合体; 12. 核膜; 13. 核孔; 14. 膜的固定成 分; 15. 细胞周边; 16. 拴系综合体; 17. 细胞质区; 18. 细 胞皮层部分; 19. 细胞皮层; 20. 胞外; 21. 多细胞生物的 过程; 22. 单一-生物体发育过程; 23. 单一-多细胞生物过 程; 24. 应激反应; 25. 内分泌; 26. 细胞分泌作用; 27. 胞 吐作用; 28. 解剖学结构的发展; 29. 发展过程; 30. 多细 胞类生物发育。

Serine-type endopeptidase activity;
 Serine hydrolase activity;
 Serine-type peptidase activity;
 Carbohydrate binding;
 Chaperone binding;
 Iron ion binding;
 Oxidoreductase activity;
 Transferase activity, transferring hexosyl groups;
 Tetrapyrrole binding;
 Heme binding;
 Nuclear pore;
 Anchored component of membrane;
 Cell periphery;
 Tethering complex;
 Cytoplasmic region;
 Cell cortex;
 Exocyst;
 Multicellular organism process;
 Secretion;
 Secretion by cell;
 Exocytosis;
 Anatomical structure development;
 Developmental process;
 Multicellular organism development.

图 5 GO 富集图

Fig. 5 GO enrichment dot graph



内质网中的蛋白质加工; 2. 硫代谢; 3. 植物激素信号转导; 4. MAPK 信号传导途径—植物; 5. 色氨酸代谢; 6. 2-氧代羧酸代谢; 7. 甘油脂代谢; 8. 半胱氨酸和甲硫氨酸代谢; 9. RNA 降解; 10. mRNA 监测途径; 11. 胞吞作用;
 12. RNA 转运; 13. 剪接体; 14. 碳代谢; 15. 氨基酸的生物合成。

Protein processing in endoplasmic reticulum; 2. Sulfur metabolism; 3. Plant hormone signal transduction; 4. MAPK signaling pathway – plant; 5. Tryptophan metabolism; 6. 2-Oxocarboxylic acid metabolism; 7. Glycerolipid metabolism;
 8. Cysteine and methionine metabolism; 9. RNA degradation;
 10. mRNA surveillance pathway; 11. Endocytosis; 12. RNA transport; 13. Spliceosome; 14. Carbon metabolism; 15. Biosynthesis of amino acids.

图 6 KEGG 富集图



铁离子的氧化结合机理作用;富集条目最少的是 细胞组成部分。这些富集差异表达基因的条目均 可能与红阳猕猴桃突变体耐寒性相关。

2.2.4 差异表达基因 Pathway 功能分析 进行 KEGG 生物通路分类及富集分析可以确定差异表达基因 主要参与的信号传导及生化代谢途径。本研究以

表 4 与内质网中蛋白质加工相关的差异表达基因表达量

 Table 4
 Expression of differentially expressed genes

(DEGs) associated with protein processing

in the endoplasmic reticulum

处理组 Treatment	差异表达基因表达量 Expression of DEGs				
group	sHSF	Hsp70	NEF		
A	$10.11 \pm 4.72 \mathrm{b}$	$59.42{\pm}14.57\mathrm{b}$	18.12±1.66b		
В	259.29±33.36a	225.54±22.76a	33.73±0.92a		

注:表中数值使用平均值±标准误差表示;同一列不同小写 字母表示差异显著(P<0.05)。

Note: Values in the table are expressed using the $\bar{x}\pm s_{\bar{x}}$; different lowercase letters in the same column indicate significant differences (*P*<0.05).

P<0.05 作为显著性富集的阈值,利用 KEGG 数据 库对红阳猕猴桃两个处理组合中的差异表达基因 进行生物通路分析,结果见图 6。21 个差异表达 基因在 KEGG 通路中得到注释,共富集到 15 条通 路中,且都为上调差异表达基因。其中呈极显著 富集(P<0.01)的通路是内质网中的蛋白质加工, 共富集9条差异表达基因,呈显著富集(P<0.05) 的通路是硫代谢和激素信号转导,分别富集2个 和3个差异表达基因;其次为 MAPK 信号传导途 径--植物,共富集2个差异表达基因;只富集1个 差异表达基因的通路为色氨酸代谢、2-氧代羧酸代 谢、甘油酯代谢、半胱氨酸和甲硫氨酸代谢、RNA 降解、mRNA 监测途径、胞吞作用、RNA 转运、剪接 体、碳代谢和氨基酸的生物合成。由于内质网中 的蛋白质加工通路呈极显著富集,推测其富集的 差异表达基因与耐寒性相关性较高。

2.2.5 内质网中的蛋白质加工通路分析 在红阳 猕猴桃突变体与对照组应答冷胁迫中,内质网蛋 白质加工通路中差异表达基因富集最多,这9个 基因全部富集在内质网相关降解(endoplasmic reticulum associated degradation, ERAD)过程中且 均为上调表达。通路富集差异表达基因表达量见 表4,其中与植物温度胁迫相关的热激转录因子(small Heat Shock Factor,sHSF)富集了7个差异表达基因,其表达量最高增加了25.65倍,显著高于 未诱导耐寒突变体的对照组(P<0.05);与蛋白质 聚合有关的热激蛋白70B(Heat shock protein 70, Hsp70)富集了1个差异表达基因,其表达量高于 未诱导处理的3.8倍,差异达显著水平(P<0.05);

Hsp70 互作蛋白(NEF)富集了1个差异表达基因, 其表达量高于未诱导处理的1.86倍,差异达显著 水平(P<0.05)。

3 讨论

由于温室气体排放等原因,近年地球气候变 化加剧,植物受到高温、低温胁迫的情形更加普 遍。低温胁迫通常会致使植物细胞酶活性的降 低、膜系统的破坏和细胞的失水等,进而导致其细 胞代谢紊乱,甚至是细胞死亡,对作物的产量乃至 其生存造成重大影响。因此,选育抗寒或耐寒品 种及进行耐寒机理研究成了当今研究的热点(孙 慧,2019;胡松梅等,2019;周鹤莹,2020)。近年来 在选育优良品种的过程中,使用植物组织培养与 诱变技术相结合的离体诱变技术开始逐渐受到人 们的关注(王小华等,2010;陈祥韦,2017;胡松梅 等,2019)。本研究利用 EMS 诱变剂处理红阳猕 猴桃愈伤组织,发现 EMS 诱变剂处理可加大植物 变异范围,丰富种质资源,通过筛选也获得了耐寒 突变体,这与前人的研究结果一致(陈祥韦,2017; 孙慧,2019)。

此外,本研究对红阳猕猴桃愈伤组织进行不同浓度梯度的 EMS 诱变时,观察到部分突变体的 生长能力比对照组弱,主要表现在株高较矮、叶片 发黄等方面。这可能是由于 EMS 是非定向诱变剂 所致。突变可分为有害突变、有利突变和中性突 变,本研究中观察到部分突变体的生长能力变弱, 应是有害突变。本研究将 EMS 诱变的红阳猕猴桃 植株与未经诱变植株进行寒胁迫处理,结果表明 EMS 诱变的部分红阳猕猴桃植株叶片有新芽长 出,而对照植株全部枯萎死亡,说明部分经 EMS 诱 变的红阳猕猴桃突变植株具有一定的抗寒性,这 应是有利突变。这也进一步证实了 EMS 诱导的突 变是不定向的,有可能导致有害突变,也可以导致 有利突变,要得到有用的突变,关键在于筛选。

当植物在遭受寒冷胁迫时,低温会促进细胞 内活性氧的产生,同时生物大分子也会受到破坏 (张健等,2020)。如在内质网中,蛋白质可以通过 内腔伴侣发生折叠,正确折叠后,蛋白质经过包装 后进入运输小泡,然后运输到高尔基体中,而在胁 迫下发生错误折叠后,蛋白质和分子伴侣作用使 之在内质网腔内保留下来(Meusser et al., 2005;

李瑞,2015)。随后内质网膜上的"分子伴侣"重链 结合蛋白(Bip)和错误折叠后的蛋白质相结合,并 在 ERAD 过程中的蛋白酶体发生降解(Mccracken & Brodsky, 2010)。在本研究的内质网加工通路 中,猕猴桃植株在受到冷胁迫后,差异基因在 ERAD 过程呈上调状态,则可能说明该植物分解 末端错误折叠的蛋白质功能增强,压力扰乱蛋白 质折叠,从而导致错误折叠或聚集蛋白质的超积 累,这种被破坏的蛋白质沉积导致损害细胞组成 的蛋白毒性应激,因此生物体必须重新折叠或移 除错误折叠的蛋白质才能维持健康生长(Izumi, 2019)。已知, sHSF 最初在高温响应中被发现, 参与应激反应和"记忆",而现在普遍认为它们也 参与低温响应(Stief et al., 2014)。根据张宁等 (2019)通过对比过表达小热激蛋白的番茄 (Lycopersicon esculentum) 植株和正常植株,发现 小热激蛋白能够积极调动起来以对抗逆境胁迫, 达到提高番茄耐寒性的目的。史洁玮等(2020) 发现低温胁迫下,诱导番茄小热激蛋白基因 CI-HSP17.7 含量上升,并通过糖含量的变化使番茄 果实的耐寒性增强。Waters 等(1996)证实了寒 胁迫能诱导植物 Hsp70 的 mRNA 与蛋白质的合 成。宫伟娜等(2009)发现紫茎泽兰(Ageratina adenophora)在冷胁迫下,不同分子量热激蛋白基 因通过保护功能蛋白的活性进而增强紫茎泽兰 的低温适应能力。同时,在水稻(Oryza sativa)的 相关研究中发现,冷胁迫前后热激水稻幼苗的胚 根可以明显提升幼苗胚根的耐寒性(Saltveit, 2001)。而 NEF 是一种 Hsp70 结合蛋白, 通过介 入体内分子伴侣体系使之具有稳定细胞质 Hsp70 的功能,其缺失可导致 Hsp70 的降解(刘霞霞等, 2017)。进一步推测出,受到冷胁迫后的红阳猕 猴桃耐寒突变体植株蛋白酶体降解能力加强,这 可能是由于蛋白质与在胁迫下形成的热激蛋白 大分子寡聚物 sHSF 相互作用,从而使蛋白质的 进一步聚合得到抑制,并与Hsp70、NEF等其他分 子伴侣在一定条件下帮助蛋白重新折叠,进而维 持蛋白质的正常结构和功能,从而达到增强其抗 寒性的目的。结合 EMS 诱导红阳猕猴桃耐寒突 变体及转录组分析,以上研究结果为红阳猕猴桃 耐寒种质资源选育及耐寒分子机制研究提供了 一定的实验材料及理论参考依据。

4 结论

本研究利用 EMS 诱导出叶型和株型共 12 种 突变体,最终通过寒胁迫处理筛选出耐寒突变 体。进一步将初步筛选出的耐寒突变体与正常 红阳猕猴桃植株进行转录组技术分析,结果表 明,进行寒胁迫处理的红阳猕猴桃耐寒突变体与 对照组红阳猕猴桃正常植株相比,共有差异表达 基因 294条,其中上调表达 254条,下调表达 40 条。差异表达基因注释到 250个 GO 功能分类和 15条 KEGG 通路中,分析结果显示,内质网中蛋 白质加工通道呈极显著富集了 9条差异表达基 因,且均为上调表达,发现了 3类耐寒相关基因, 通过分析推测出红阳猕猴桃通过提升 sHSF、 Hsp70、NEF 的表达量来提升其耐寒性。

参考文献:

- CHEN XW, 2017. Obtaining cold-tolerant mutants of Puffin tares using EMS mutagenesis [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [陈祥韦, 2017. 利用 EMS 诱变技术获得海雀稗耐寒突变体 [D]. 南京:南京农业大学.]
- GONG WN, 2009. The role of heat stress protein genes in the invasive plant *Zingiber officinale* during low temperature stress [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [宫伟娜, 2009. 低温胁迫过程中入侵植物紫茎 泽兰热激蛋白基因的作用 [D]. 北京:中国农业科学院.]
- HU SM, ZHOU YS, KANG HY, 2019. Mutagenesis screening of cold-tolerant mutants in *Dendrobium ferruginum* by diethyl sulfate [J]. Jiangxi Agric, (18): 114–115. [胡松梅, 周永 胜, 康和英, 2019. 硫酸二乙酯诱变筛选铁皮石斛耐寒突 变体的研究 [J]. 江西农业, (18): 114–115.]
- HUANG YH, SHI XZ, LI GY, et al., 2016. Investigation and analysis of freezing damage to kiwifruit at the southern foot of Taishan in 2016 [J]. Deciduous Fruits, 48(6): 17-19. [黄永红, 史修柱, 李桂云, 等, 2016. 2016 年泰山南麓猕猴桃冻害调查与分析 [J]. 落叶果树, 48(6): 17-19.]
- IZUMI M, 2019. Heat shock proteins support refolding and shredding of misfolded proteins [J]. Plant Physiol, 180(4): 1777-1778.
- LI HL, WANG JH, ZHANG WM, et al., 2021. Frost damage indicators of fruiting mother branches of the dominant variety kiwifruit under simulated low temperature [J]. J Appl Meteorol Climatol, 32(5): 618-628. [李化龙, 王景红, 张 维敏, 等, 2021. 模拟低温下主产品种猕猴桃结果母枝冻 害指标 [J]. 应用气象学报, 32(5): 618-628.]

- LI R, 2015. The regulatory effect of GAAP1 to endoplasmic reticulum stress in *Arabidopsis* [D]. Shanghai: East China Normal University. [李瑞, 2015. 拟南芥 GAAP1 对内质网 胁迫的调控作用 [D]. 上海: 华东师范大学.]
- LI W, 1996. Study on the mechanism of cold resistance of citrus protoplasts and the screening and culture of cold-resistant protoplasts [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [李卫, 1996. 柑桔原生质体抗寒机理及抗寒 原生质体筛选培养的研究 [D]. 武汉:华中农业大学.]
- LIU FX, 2018. Polyploidy induction and cold resistance mutant screening in Xinjiang Kulle balsam pear [D]. Yangling: Northwest A & F University. [刘凤霞, 2018. 新疆库尔勒 香梨多倍体诱导和抗寒突变体筛选 [D]. 杨凌: 西北农 林科技大学.]
- LIU XX, YANG Y, FU C, et al., 2017. C-terminal is an essential functional domain of plant *Fes1* protein [J]. J Univ Jinan (Sci Nat Ed), 31(4): 304-310. [刘霞霞,杨颖,付灿,等, 2017. C 末端是植物 *Fes1* 蛋白的必需功能域 [J]. 济南大学 学报(自然科学版), 31(4): 304-310.]
- MA QS, 2014. Effect of temperature pretreatment on postharvest chilling injury and the expression of CBF transcription factor in 'Hongyang' kiwifruit [D]. Yangling: Northwest A & F University. [马秋诗, 2014. 温度预处理对采后'红阳'猕 猴桃果实冷害及其冷诱导转录因子 CBF 表达的影响 [D]. 杨凌:西北农林科技大学.]
- MEUSSER B, HIRSCH C, JAROSCH E, et al., 2005. ERAD: the long road to destruction [J]. Nat Cell Biol, 7(8): 766–772.
- MCCRACKEN AA, BRODSKY JL, 2010. Evolving questions and paradigm shifts in endoplasmic-reticulum-associated degradation (ERAD) [J]. Bioessays, 25(9): 868-877.
- PENG B, XU QG, LI HL, et al., 2007. Advances in crop chemical mutagenesis breeding research [J]. Crop Res, 21 (B12): 517-519. [彭波, 徐庆国, 李海林, 等, 2007. 农 作物化学诱变育种研究进展 [J]. 作物研究, 21(B12): 517-519.]
- SALTVEIT ME, 2001. Chilling injury is reduced in cucumber and rice seedlings and in tomato pericarp discs by heatshocks applied after chilling [J]. Postharvest Biol Technol, 21(2): 169–177.
- SHI JW, 2020. Functional study of *CI-HSP*17.7 in tomato under low temperature stress [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University. [史洁玮, 2020. 低温胁迫下番茄 中 *CI-HSP*17.7 的功能研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学.]
- SHI WY, XU HD, WEI ZH, et al., 2021. Leaf induction into seedling expansion technology of 'XU XIANG' kiwifruit [J]. N Horticul, (24): 16-22. [师万源, 徐红达, 魏卓, 等, 2021. '徐香'猕猴桃叶片诱导成苗扩繁技术 [J]. 北 方园艺, (24): 16-22.]
- 宋扬, 1994. 北国抗寒大果桃的新星——血寒一号桃 [J].北京农业, (3): 5.

- STIEF A, ALTMANN S, HOFFMANN K, et al., 2014. Arabidopsis miR156 regulates tolerance to recurring environmental stress through SPL transcription factors [J]. Plant Cell, 26: 1792–1807.
- SUN H, 2019. Preliminary study on EMS mutagenesis of seaside hibiscus and screening of cold-resistant mutants [D]. Jinan: Shandong Normal University. [孙慧, 2019. EMS 诱变海滨 木槿及抗寒突变体筛选的初步研究 [D]. 济南: 山东师 范大学.]
- WANG XH, ZHUANG NS, WANG Y, et al., 2010. Combination of DES mutagenesis and *in vitro* culture for screening of cold-resistant mutants in columnaris [J]. Acta Pratac Sin, 19(1): 263-267. [王小华, 庄南生, 王英, 等, 2010. DES 诱变与离体培养结合筛选柱花草抗寒突变 体的研究 [J]. 草业学报, 19(1): 263-267.]
- WANG YD, ZHAO JR, GUO JL, et al., 1999. Application of mutagenesis breeding in creating new maize germplasm [J]. Beijing Agric Sci, 17(2): 12-16. [王元东,赵久然, 郭景伦,等, 1999. 诱变育种在创造玉米新种质中的应用 [J]. 北京农业科学, 17(2): 12-16.]
- WATERS ER, LEE GJ, VIERLING E, 1996. Evolution, structure and function of the small heat shock proteins in plants [J]. J Exp Bot, 47(3): 325-338.
- YANG N, 2020. Analysis of EMS mutagenic dwarf mutants of 'Heinz 1706' tomato [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University. [杨宁, 2020. 'Heinz 1706'番茄 EMS 诱变矮化突变体分析 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学.]
- ZHANG J, TANG L, RAN QF, et al., 2020. Advances in transcriptome sequencing of plants in response to low temperature stress [J]. Mol Plant Breed, 18(6): 1849-1866. [张健, 唐露, 冉启凡, 等, 2020. 植物响应低温胁 迫转录组测序研究进展 [J]. 分子植物育种, 18(6): 1849-1866.]
- ZHANG N, 2019. Functional analysis of small heat stress protein SIHSP17.7 in tomato fruits in response to low temperature stress [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University. [张宁, 2019. 小热激蛋白 SIHSP17.7 在番茄果 实响应低温胁迫中的功能分析 [D]. 沈阳: 沈阳农业 大学.]
- ZHANG W, FU FH, LUO SN, et al., 2021. Quality evaluation and comprehensive analysis of Hunan red heart kiwifruit varieties [J]. Food Ferment Ind, 47(5): 201-210. [张维, 付复华, 罗赛男, 等, 2021. 湖南红心猕猴桃品种品质评 价及综合分析 [J]. 食品与发酵工业, 47(5): 201-210.]
- ZHOU HY, 2020. Transcriptome analysis of jujube freezing stress and functional study of related genes [D]. Beijing: Beijing Forestry University. [周鹤莹, 2020. 枣冷冻胁迫转 录组分析及相关基因的功能研究 [D]. 北京:北京林业 大学.]

(责任编辑 周翠鸣)

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1710-1720

刘雄盛, 尹国平, 肖玉菲, 等, 2023. 枫香叶片变色期全长转录组测序及分析 [J]. 广西植物, 43(9): 1710-1720. LIU XS, YIN GP, XIAO YF, et al., 2023. Sequencing and analysis of full-length transcriptome from *Liquidambar formosana* leaves in discoloration stage [J]. Guihaia, 43(9): 1710-1720.



http://www.guihaia-journal.com

枫香叶片变色期全长转录组测序及分析

刘雄盛,尹国平,肖玉菲,蒋燚,王仁杰,黄荣林,姜 英,王 勇*

(广西壮族自治区林业科学研究院,广西优良用材林资源培育重点实验室,南宁 530002)

摘 要:枫香因其树形优美,人秋后叶色红艳或橙黄,极具观赏价值,是优良的景观生态树种。为了解枫香叶片变色及其次级代谢过程的遗传基础,该文以枫香 5 个叶片变色期叶片混合样品为材料,利用单分子实时测序技术(PacBio 平台)对其进行全长转录组测序。结果表明:(1)全长转录组测序共获得 41.04 Gb 的高质量数据,从中鉴定出全长非嵌合序列 563 180条,通过聚类和去冗余,获得 27 269条高质量全长转录本。在 27 269条全长转录本中预测到 2 035条长链非编码 RNA(lncRNA),并检测出 14 892个简单重复序列(SSR)位点和1 856个转录因子。(2)基因注释结果表明,NR、GO、COG、KEGG 等 8 个数据库共注释了 24 857条转录本,KEGG数据库共获得了 124 个条代谢途径,主要有核糖体、碳代谢、氨基酸生物合成等,在类黄酮和叶绿素代谢途径中分别有 49 和 71个转录本参与。上述结果初步揭示了枫香叶片变色期转录组信息以及功能特性,为后续研究枫香叶片变色分子机制、色素代谢合成途径和调控、相关功能基因克隆以及 叶色改良提供基础数据。

Sequencing and analysis of full-length transcriptome from Liquidambar formosana leaves in discoloration stage

LIU Xiongsheng, YIN Guoping, XIAO Yufei, JIANG Yi, WANG Renjie, HUANG Ronglin, JIANG Ying, WANG Yong*

> (Guangxi Key Laboratory of Superior Trees Resource Cultivation, Guangxi Zhuang Autonomous Region Forestry Research Institute, Nanning 530002, China)

Abstract: *Liquidambar formosana* is an excellent landscape ecological tree species because its beautiful tree shape and red or orange leaves in autumn. In order to understand the genetic basis of discoloration and secondary metabolism of *L. formosana* leaves, the mixed samples of *L. formosana* leaves in five leaf discoloration stages were used for full-length transcriptome sequencing using single-molecule real-time sequencing technology (PacBio platform). The results were as

收稿日期: 2022-06-04

基金项目: 广西优良用材林资源培育重点实验室自主课题(2019-A-03-02);广西林业科技推广示范项目(桂林科研 [2021]26 号)。

第一作者:刘雄盛(1988-),硕士,副研究员,主要从事林木遗传育种研究,(E-mail)517261654@qq.com。

^{*}通信作者:王勇,硕士,高级工程师,主要从事森林生态研究,(E-mail)12084474@qq.com。

follows: (1) High-quality 41.04 Gb data were obtained by full-length transcriptome sequencing, from which 563 180 full-length non-chimeric sequences were identified, and 27 269 high-quality full-length transcripts were obtained by clustering and de-redundancy. In 27 269 full-length transcripts, 2 035 long-chain non-coding RNA (lncRNA) were predicted, and 14 892 simple sequence repeat (SSR) sites and 1 856 transcription factors were detected. (2) The results of gene annotation showed that a total of 24 857 transcripts were annotated in eight databases such as NR, GO, COG and KEGG, etc., 124 metabolic pathways were obtained in KEGG database, including ribosome, carbon metabolism, amino acid biosynthesis and so on, and 49 and 71 transcripts were involved in flavonoid and chlorophyll metabolism respectively. The above results preliminarily reveal the transcriptome information and functional characteristics of *L. formosana* leaves during the leaf discoloration stage, and provide basic data for the follow-up study of the molecular mechanism of leaf discoloration, the pathway and regulation of pigment metabolism and synthesis, the cloning of related functional genes and the improvement of leaf color.

Key words: Liquidambar formosana, leaf discoloration stage, single-molecule real-time sequencing technology, fulllength transcriptome, gene function annotation

随着人们对观赏植物需求的日益增加,彩叶 树种因其色相丰富、色泽艳丽、观赏价值高等特点 备受关注(王振兴等,2016)。彩叶树种叶色变化 机制及其影响因素也随之成了研究的热点(李卫 星等,2017)。近年来,学者们对彩叶树种叶色变 化做了大量研究,研究内容逐渐从叶片变色过程 中表型形态和细胞结构变化(杜文文等,2019;梁 玲等.2020)、生态适应意义(Menzies et al., 2016; 陈颖卓和黄至欢,2016)和生理生化特征(Junker & Ensminger, 2016; 冯露等, 2017; 赵东辉等, 2019) 到叶色变化分子调控机制(陆小雨等,2020;Gao et al., 2021)。叶片内叶绿素、花青素、类胡萝卜素 等色素含量变化是彩叶植物叶色变化的直接原因 (Jiang et al., 2016;李卫星等, 2017)。目前, 叶色 变化分子机制研究主要集中在叶绿素、类胡萝卜 素和花青素等色素合成与调控有关基因、转录因 子、miRNA(MicroRNA)及其靶基因的表达模式和 功能等方面(Guan et al., 2014; Yang et al., 2015; Li et al., 2015;Gao et al., 2020),为植物叶色形成 的遗传和基因组研究、叶色调控以及彩叶植物资 源开发奠定了基础。

枫香(Liquidambar formosana)隶属金缕梅科 (Hamamelidaceae)枫香树属(Liquidambar),为落 叶乔木,主要分布于中国秦岭和淮河以南各省 (区)海拔1000 m以下的低山次生林内,在越南 北部、老挝和朝鲜南部亦有分布(黄宁等,2021)。 枫香适应性强,天然易更新,适宜红、黄壤土,有荒 山先锋树种之称(罗紫东等,2016)。入秋后,枫香 叶片逐渐变为红色或橙黄,极具观赏价值(王冬雪 等,2017),然而,在不同区域枫香叶色表现差异较 大,具明显区域性,推测枫香叶色可能具有特异的 调控机制。目前,对于枫香叶色变化的研究主要 集中在叶色变化过程中的光合作用(罗紫东等, 2016)、色素含量(刘儒等,2017;王冬雪等,2019) 等生理生化方面。在分子生物学方面,Wen等 (2014)利用二代测序技术对枫香秋叶衰老时基因 表达谱进行了研究,并对秋季变色和叶片衰老过 程中可能的基因调控进行了讨论。然而,由于二 代测序技术读取序列短,拼接时无法提供长转录 本,且会丢失可变剪接等重要信息。因此,目前, 对于枫香叶片变色分子机制的研究仍然缺乏遗传 信息,限制了枫香叶色资源的开发利用。

PacBio 单分子实时 (single-molecule real-time, SMRT)测序技术测序读长远超 Illumina 等二代测序 技术,因此可以对完整的 mRNA 直接进行从头测 序,从而得到转录本的全长信息,具有发现更多可 变剪切序列和新功能基因,改善基因组注释,鉴定 更多的长链非编码 RNA (long-chain non-coding RNA, lncRNA)以及准确定位融合基因等特点(Tian et al., 2018;夏丽飞等, 2020), 广泛应用于转录组 学、表观遗传学和大型基因组组装等领域(赵陆滟 等,2019;吴志铭等,2020)。夏丽飞等(2020)利用 PacBio 单分子实时测序技术获得紫鹃茶树 (*Camellia sinensis* var. *assamica*) 全长转录本信息, 为其变色机制研究提供基础数据。Jia 等(2020)对 高山杜鹃(Rhododendron lapponicum)进行全长转录 组测序,获得75002个高质量全长转录本,为其花 色形成机制研究提供参考。本研究通过 PacBio 的

单分子实时测序技术进行枫香叶片变色期全长转 录组测序,获取高质量全长转录本进行分析和功能 注释,旨在为后续研究枫香叶片变色分子机制、色 素代谢合成途径和调控、相关功能基因的克隆以及 叶色改良提供遗传基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

枫香叶片变色期材料采自广西壮族自治区百 色市德保县红叶森林公园(23°21′19″E、106°39′5″ N),采用平均木法,选取5株生长健壮的枫香植 株。在每株枫香树上选取东、南、西、北4个方向 的枝条做好标记,自2018年9月底开始,每15~ 20d采集样品1次,每次采样时在每株枫香的每 个枝条上采集5片完整叶片进行混合,共采集了5 次样品。各时期叶片颜色如图1所示。

1.2 RNA 提取和 cDNA 文库构建

采用 Trizol 试剂提取枫香各时期叶片样品的总 RNA(ribonucleic acid),用 1.2%的琼脂糖凝胶电泳 检测 RNA 降解和污染情况。使用 NanoDrop 2000 分光光度计测量 RNA 的纯度、浓度和吸收峰。进一 步用 Aligent Bioanalyzer 2100 检测 RNA 质量。RNA 检测合格后,取各时期 28S/18S>1,且 RIN>6.5 的 RNA 等量混合,使用 SMARTer[™] PCR cDNA Synthesis Kit 合成 mRNA(messenger RNA)的全长 cDNA(complementary DNA),通过 PCR(polymerase chain reaction)扩增放大全长 cDNA 进行末端修复, 并连接 SMRT 哑铃型接头进行核酸外切酶消化,获 得一个 1~6 kb 的文库。在 Pacific Bioscience RS II 平台上进行 SMRT 测序(委托百迈客生物科技有限 公司)。

1.3 测序数据的质量控制和序列聚类

将原始序列中长度小于 50 bp 的片段和准确 性小于 0.90 的序列过滤,获取到过滤后的测序数 据。根据序列中的接头,将序列转换成环形一致 序列 CCS(circular con-sensus),再根据 CCS 判断是 否有 3'引物、5'引物以及 PolyA,将序列分成全长 和非全长序列。将来自同一转录本的全长序列聚 类,相似的聚成一簇,每个簇得到一条一致序列, 校正后,获得用于后续分析的高质量序列(丁玉梅 等,2020)。

1.4 转录组完整性评估和结构分析

使用 CD-HIT(Cluster Database at High Identity with Tolerance)软件去除转录本中的冗余序列,获 得非冗余转录本序列;利用 BUSCO(Benchmarking Universal Single-Copy Orthologs)对去冗余后的转录 本进行完整性评估;使用 TransDecoder 软件进行转 录本编码区序列及对应氨基酸序列预测;利用 CPC(Coding Potential Calculator)分析、CNCI (Coding-Non-Coding Index)分析、Pfam(Protein Families)蛋白结构域分析、CPAT(Coding Potential Assessment Tool)分析4种方法预测 lncRNA;筛选 500 bp 以上的转录本,利用 MISA(MIcroSAtellite identification tool)软件做 SSR(simple sequence repeat)分析。

1.5 转录本功能注释

使用 BLAST (Basic Local Alignment Search Tool)软件将得到的非冗余转录本序列与 NR(Non-Redundant Protein Sequence Database)、Swiss-Prot (Swiss-Prot Protein Sequence Database)、GO (Gene Ontology)、COG (Clusters of Orthologous Groups of Proteins)、KOG (Clusters of Orthologous Groups for Eukaryotic Complete Genomes)、eggNOG (Evolutionary Genealogy of Genes: Non-supervised Orthologous Groups Database)、Pfam、KEGG (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)数据库进行比对,获得转录本的注释 信息(邹智等, 2021);利用 iTAK (Plant Transcription Factor & Protein Kinase Identifier and Classifier)软件鉴定转录因子。

2 结果与分析

2.1 枫香叶片变色期全长转录组文库构建

使用 2 个 SMRT cell 进行全长转录组测序,获 得 41.04 Gb 清洁数据。从中提取到 731 849 条 CCS,约计 1 178 416 098 bp。CCS 平均长度为 1 610 bp(图 2: A),测序平均深度为 46×(图 2: B)。从 731 849 条 CCS 中鉴定出全长非嵌合序列 FLNC(full length reads non-chimeric)563 180 条,占 比为 76.95%,其长度分布如图 2: C 所示。对 FLNC 进行聚类,获得 50 736 条一致序列,校正后, 共得到 50 282 条(99.11%)高质量一致序列,长度 分布如图 2: D 所示。对获得的高质量一致序列去 冗余,得到 27 269 条全长转录本。



A. 第1次采样; B. 第2次采样; C. 第3次采样; D. 第4次采样; E. 第5次采样。
A. The first sampling; B. The second sampling; C. The third sampling; D. The fourth sampling; E. The fifth sampling.

图 1 不同变色期枫香叶片 Fig. 1 Leaves of *Liquidambar formosana* at different discoloration stages



A. CCS 长度分布; B. 生成 CCS 的 full passes 数分布; C. FLNC 长度分布; D. 高质量一致序列长度分布。
 A. Length distribution of CCS; B. Number distribution of full passes for CCS extraction; C. Length distribution of FLNC; D. Length distribution of polished high-quality consensus sequences.

图 2 枫香叶片变色期全长转录组序列分布

Fig. 2 Sequence distribution of the full-length transcriptome in leaf discoloration stage of Liquidambar formosana

2.2 编码区序列、IncRNA 和 SSR 分析

通过编码区序列及对应氨基酸序列的预测,共 获得 25 408 个开放阅读框 ORF (open reading frame), 其中, 20 281 条 ORF 是完整的, 占比 79.57%。lncRNA 预测分析中, CPC、CNCI、CPAT 和

Pfam 分别预测到 3 028、2 848、5 132 和 6 406 条 lncRNA.2 035 条为共有序列(图 3:A)。利用 MISA 软件筛选 500 bp 以上的转录本,共获得14 892个 SSR 位点,其中单碱基 SSR 有 5 124 个,数目最多, 其平均密度约为每 Mb 43.5 个(图 3:B)。



A. lncRNA 预测维恩图; B. SSR 密度分布; c. 混合 SSR; c*. 带有重合碱基的混合 SSR; p1. 单碱基 SSR; p2. 双碱基 SSR; p3. 三 碱基 SSR; p4. 四碱基 SSR; p5. 五碱基 SSR; p6. 六碱基 SSR。

A. Venn diagram of predicted lncRNA; B. Density distribution of SSR; c. Compound SSR; c*. Compound SSR with overlapping bases; p1. Mononucleotide SSR; p2. Di-nucleotide SSR; p3. Tri-nucleotide SSR; p4. Tetra-nucleotide SSR; p5. Penta-nucleotide SSR; p6. Hexa-nucleotide SSR;

图 3 枫香叶片变色期转录本的 IncRNA 预测和 SSR 分析

Fig. 3 lncRNA prediction and SSR analysis of transcripts in leaf discoloration stage of Liquidambar formosana

2.3 转录本功能注释

8个数据库的功能注释结果显示(表1),共注 释 24 857 条序列,占总转录本的 91.15%。在 NR 注释的物种中,葡萄(Vitis vinifera)占比最高,为 36.39%,其次是可可树(Theobroma cacao, 7.09%)、 莲 (Nelumbo nucifera, 6.71%)、麻枫树 (Jatropha curcas, 3.41%)等(图4)。

表 1 注释转录本的统计情况

Table 1 Statistics o	f transcripts annotated
所注释数据库 Annotated database	转录本数量 Number of transcripts
NR	24 726
GO	17 535
COG	10 809
KEGG	10 666
KOG	15 286
Pfam	20 455
Swiss-Prot	17 910
eggNOG	24 158
合计 Total	24 857



图 4 NR 注释同源种分布统计 Fig. 4 Statistics of NR annotation homologous species distribution

GO 注释的 17 535 个转录本中,包含生物过程 (49 314)、细胞组分(36 008)、分子功能(21 366) 3大类51个亚类。其中,生物过程中代谢过程和 细胞过程占比较高,分别为 69.4% 和 59.1%;细胞 组分中细胞区域和细胞占比较高,分别为47.1% 和46.8%;分子功能中催化活性和结合功能占比 较高,分别为53.3%和47.8%(图5)。

COG 注释中, 一般功能预测(20.11%)所占比



1. 细胞组分; 2. 细胞; 3. 细胞器; 4. 膜结构; 5. 细胞器部分; 6. 高分子配合物; 7. 细胞膜组分; 8. 胞外区域部分; 9. 细胞连接; 10. 膜封闭内腔; 11. 类核; 12. 胞外区部分; 13. 病毒体; 14. 病毒体组分; 15. 细胞外基质; 16. 催化活性; 17. 结合活性; 18. 转运活性; 19. 结构分子活性; 20. 电子载体活性; 21. 核酸结合转录因子活性; 22. 分子转导活性; 23. 抗氧化活性; 24. 酶调节活性; 25. 受体活性; 26. 结合蛋白转录活性; 27. 蛋白标签; 28. 营养贮存活性; 29. 金属伴侣蛋白活性; 30. 鸟嘌呤核苷酸交换因子活性; 31. 翻译调节活性; 32. 代谢进程; 33. 细胞进程; 34. 单组织生物过程; 35. 应激反应; 36. 生物调节; 37. 定位; 38. 细胞组织部分; 39. 发育进程; 40. 多细胞进程; 41. 信号传导; 42. 有机体进程; 43. 繁殖进程; 44. 免疫系统进程; 45. 生长; 46. 繁殖; 47. 节律进程; 48. 生物相; 49. 生物附着; 50. 细胞活动; 51. 细胞失活。

Cell part; 2. Cell; 3. Organelle; 4. Membrane; 5. Organelle part; 6. Macromolecular complex; 7. Membrane part; 8. Extracellular region; 9. Cell junction; 10. Membrane-enclosed lumen; 11. Nucleoid; 12. Extracellular region part; 13. Virion; 14. Virion part; 15. Extracellular matrix; 16. Catalytic activity; 17. Binding; 18. Transporter activity; 19. Structural molecule activity; 20. Electron carrier activity; 21. Nucleic acid binding transcription factor activity; 22. Molecular transducer activity; 23. Antioxidant activity; 24. Enzyme regulator activity; 30. Guanyl-nucleotide exchange factor activity; 31. Translation regulator activity; 32. Metabolic process; 33. Cellular process; 34. Single-organism process; 35. Response to stimulus; 36. Biological regulation; 37. Localization; 38. Cellular component organization or biogenesis; 39. Developmental process; 40. Multicellular organismal process; 41. Signaling; 42. Multi-organism process; 43. Reproductive process; 44. Immune system process; 45. Growth; 46. Reproduction; 47. Rhythmic process; 48. Biological phase; 49. Biological adhesion; 50. Locomotion; 51. Cell killing.

图 5 转录本 GO 功能分类统计

Fig. 5 Statistics of transcript GO function classification

例最高,其次为转录(9.34%)、转录信号转导机制(8.81%)以及复制、重组和生物发生(8.29%)等(图 6)。

9期

KEGG数据库中共注释 10 666 个转录本,根 据代谢途径分为机体系统(289)、代谢(6 596)、遗 传信息处理(2 920)、环境信息处理(304)、细胞过 程(542)5个一级代谢通路和 18个二级代谢通路 以及 124个三级代谢通路(图 7)。其中,碳水化合 物代谢(1 919)、翻译(1 735)、全局和概述图 (1 318)、氨基酸代谢(1 167)以及折叠、分类、降 解(1 044)等二级代谢通路注释的转录本较多。 三级代谢通路中核糖体(693)、碳代谢(617)、氨 基酸的生物合成(473)、内质网中的蛋白质加工 (437)、剪接体(348)、糖酵解/糖异生(296)、氧化 磷酸化(292)、RNA运转(269)、光合生物体中的 碳固定(239)、植物激素信号转导(235)等注释的 转录本较多。

2.4 转录因子

使用 iTAK 软件共预测得到转录因子 1 856 个,分属 159 个 基因 家 族。其中, RLK-Pelle_ LRK10L-2 家族转录因子最多,为 97 个,其次为 RLK-Pelle_DLSV,为 66 个。图 8 显示了转录因子 数排名前 20 的基因家族。

3 讨论与结论

近年来, SMRT 测序已成为全长转录组研究的 最可靠、有效的策略, 特别是对于没有参考基因组



功能分类 Function class A. RNA 加工与修饰: 108(0.66%); B. 染色体结构和活力: 104(0.64%); C. 能量生成和转换: 849(5.18%); D. 细胞周期 控制、蛋白质折叠和分子伴侣: 152(0.93%); E. 氨基酸运输 和代谢: 915(5.59%); F. 核苷酸运输和代谢: 131(0.80%); G. 碳水化合物运输和代谢: 949(5.80%); H. 辅酶运输和代 谢: 321(1.96%); I. 脂质运输和代谢: 490(2.99%); J. 翻译、 核糖体结构和生物合成:1114(6.80%); K. 转录:1530 (9.34%); L. 重复、重组和修饰: 1 357(8.29%); M. 细胞壁膜 生物合成: 334(2.04%); N. 细胞运动: 14(0.09%); O. 翻译 后修饰、蛋白质折叠和分子伴侣:1265(7.72%); P. 矿脂运输 和代谢: 651(3.98%); Q. 次生代谢物合成、运输和代谢: 553 (3.38%); R. 一般功能预测: 3 293(20.11%); S. 功能未知: 332(2.03%); T. 信号传导机制: 1 442(8.81%); U. 细胞内转 运、分泌和小泡运输: 212 (1.29%); V. 防卫机制: 153 (0.93%); W. 胞外结构: 0(0.00%); Y. 核结构: 0(0.00%); Z. 细胞构架: 107(0.65%)。

A. RNA processing and modification: 108 (0. 66%); **B**. Chromatin structure and dynamics: 104 (0.64%); **C**. Energy production and conversion: 849 (5.18%); D. Cell cycle control, cell division, chromosome partitioning: 152 (0.93%); E. Amio acid transport and metabolism: 915 (5.59%); F. Nucleotide transport and metabolism: 131 (0.80%); G. Carbohydrate transport and metabolism: 949 (5.80%); H. Coenzyme transport and metabolism: 321 (1.96%); I. Lipid transport and metabolism: 490 (2.99%); J. Translation, ribosomal structure and biogenesis: 1 114 (6.80%); K. Transcription: 1 530 (9.34%); L. Replication, recombination and repair: 1 357 (8.29%); M. Cell wall/membrane/envelope biogenesis: 334 (2.04%); N. Cell motility: 14 (0.09%); O. Posttranslational modification, protein turnover, chaperones: 1 265 (7.72%); P. Inorganic ion transport and metabolism: 651 (3.98%); Q. Secondary metabolites biosynthesis, transport and catabolism: 553 (3.38%); R. General function prediction only: 3 293 (20.11%); S. Function unknown; 332 (2.03%); T. Signal transduction mechanisms: 1 442 (8.81%); U. Intracellular trafficking, secretion, and vesicular transport: 212 (1.29%); V. Defense mechanisms: 153 (0.93%); W. Extracellular structures: 0 (0.00%); Y. Nuclear structure: 0 (0.00%); Z. Cytoskeleton: 107 (0.65%).

图 6 COG 注释分类

Classification of COG annotation Fig. 6

序列的非模式植物(潘敏等,2020;邹智等,2021)。 本研究应用 SMRT 测序技术,在 PacBio RS II 平台 上对枫香叶片变色期进行了研究,总共产生了 41.04 Gb 的测序数据,从中共提取到 731 849 条全 长序列,全长非嵌合序列占76.95%,测序质量较 好.能够满足后续挖掘基因信息的需要。SMRT 测 序技术获得的转录本的长度比下一代高通量测序 技术获得的转录本的长度要长(Jia et al., 2020)。 本研究中,枫香叶片变色期转录本的平均长度为 1 610 bp,远高于 Wen 等(2014)利用 Illumina 测序 技术得到的枫香绿叶和红叶转录本长度(165 bp),这说明 PacBio SMRT 测序技术是获取转录本 序列,特别是获取长转录本序列的有效方法。

lncRNA 是一类转录本长度大于 200 nt 的 RNA 分子,参与调节植物的发育和生长、次生代 谢和植物的逆境反应(Liu et al., 2019)。本研究 中,我们用4种方法在枫香变色期全长转录组中 获得 2 035 条 lncRNAs,这些 lncRNAs 将为进一 步研究枫香叶色变化分子机制奠定基础。SMRT 测序获得的转录本开发 SSR 标记是一种有效可 行的方法(夏丽飞等,2020)。本研究分析枫香叶 片变色期全长转录组,共检测到 14 892 个 SSR 位点,单碱基 SSR 数量最多。枫香分布范围广, 抗逆性强,叶片呈色特异。因此,上述 SSR 位点 为枫香遗传多样性研究、比较基因组学研究、基 因作图研究、种群遗传学研究和其他类型的遗传 研究提供有价值的遗传工具(李文燕等,2020; Wu et al., 2020)

在 8 个数据库中, 有 24 857 个枫香叶片变色 期转录本通过序列比对进行了注释,注释转录本 比例为 91.15%, 远高于 Wend 等(2014) 利用二代 测序技术注释的转录本比例(56%)。这表明本研 究鉴定到大量枫香叶片中的基因。剩下的2412 个转录本没有 BLAST 匹配,可能代表了枫香叶片 特异的基因或未知基因。NR 注释结果表明,枫香 叶片全长转录组序列信息与葡萄最相似 (36.39%),与Wend 等(2014)的研究结果一致。 GO、COG 和 KEGG 分类结果表明,大量转录本参 与转录、复制、重组和修复,并具有催化活性,具有 不同的分子功能,有10666份转录本被分配到特 定的途径,参与多种生物学途径。因此,我们的研 究结果为进一步开展枫香叶色变化的分子研究提 供了丰富的遗传信息。



图 7 KEGG 注释分类 Fig. 7 Classification of KEGG annotation

植物叶片内叶绿素、花青素以及类胡萝卜素 含量比例和分布决定了叶片的颜色,而色素代谢 主要受结构基因和转录因子调控(Becker et al., 2014;李卫星等,2017;陈璇等,2020)。相关研究 表明,叶绿素含量降低,花色素苷大量积累是导致 枫香叶片变红的直接原因(刘儒等,2017; Yin at al., 2022)。前人研究表明, HEMA1 (glutamyltRNA reductase 1), CAO (chlorophyllide a oxygenase)等基因是调控叶绿素合成的重要基因 (Wu et al., 2007), NYC1(non vellow coloring 1)和 NOL(non yellow coloring1-like) 基因在叶绿素降解 过程中起关键作用(Sato et al., 2007), HD-Zip、 WRKY 和 GATA 家族的转录因子可调控叶绿素含 量(An et al., 2014; 李卫星等, 2017)。在本研究 的叶绿素代谢途径中,有27个转录本被注释为 HEMA (glutamyl-tRNA reductase), *PPOX* (protoporphyrinogen oxidase), CHLD (magnesium chelatase subunit D), CHLM (magnesium chelatase subunit M)、*POR*(light-dependent protochlorophyllide reductase)、*CAO*、*NYC1*、*NOL*、*HCAR* [7-Hydroxymethylchlorophylla (hmchl) reductase]基因,有17、55、19个转录本分别属于HD-Zip、WRKY和GATA家族。尤其是在叶绿素降解过程中起关键作用的*NYC1*和*NOL*基因,可能是调控枫香叶片叶绿素含量的关键基因。

C4H(cinnamate 4-hydroxylase)、CHS(chalcone synthase)、F3H(flavanone 3-hydroxylase)、F3'H (flavonoid 3'-hydroxylase)、F3'5'H(flavonoid-3',5'hydroxylase)、DFR(dihydroflavonol-4-reductase)和 ANS(anthocyanidin synthase)是调控植物花青素生 物合成的关键酶,直接影响花青素合成(许倩等, 2020;Jia et al., 2020),MYB和bHLH家族的转录 因子通过调节花青素生物合成中基因的表达起着 关键作用(刘恺媛等,2021)。本研究中,有49个 转录本参与类黄酮生物合成途径,在花青素合成 途径中,有31个转录本被注释为编码C4H、HCT



转录因子 Transcription factor



(shikimic acid/quinic acid hydroxy cinnamyl transferase)、CYP98A(cytochrome P450)、C3'H(p-coumaroyl shikimate/quinate 3'-hydroxylas)、CHS、F3H、CYP75B1(cytochrome P450 75B1)、DFR、ANS的关键基因,有36和46个转录本分别属于MYB和bHLH家族。这些参与叶绿素代谢和花青素生物合成的基因将有助于后续进一步理解枫香的叶色调控机制。

综上所述,本研究枫香叶片变色期全长转录 组测序共获得 41.04 Gb 的高质量数据,获得 27 269条高质量全长转录本,并注释了 24 857 条 转录本,还预测到 2 035 条 lncRNA,检测出 14 892 个 SSR 位点和 1 856 个转录因子。初步揭示枫香 叶片变色期转录组信息以及功能特性,为后续开 展枫香叶色变化分子调控机制以及叶色改良研究 提供基础数据。

参考文献:

AN Y, HAN X, TANG S, et al., 2014. Poplar GATA

transcription factor PdGNC is capable of regulating chloroplast ultrastructure, photosynthesis, and vegetative growth in *Arabidopsis* under varying nitrogen levels [J]. Plant Cell, 119(2): 313-327.

- BECKER C, KLAERING HP, KROH LW, et al., 2014. Coolcultivated red leaf lettuce accumulates cyanidin-3-O-(6-Omalonyl)-glucoside and caffeoylmalic acid [J]. Food Chem, 146: 404-411.
- CHEN YZ, HUANG ZH, 2016. A mini review on adaption of young leaf redness [J]. Biodivers Sci, 24(9): 1062-1067. [陈颖卓,黄至欢, 2016. 红色幼叶的适应意义探讨 [J]. 生物多样性, 24(9): 1062-1067.]
- CHEN X, XIE J, YUE YZ, et al., 2020. Advances in research on leaf coloration mechanism of colored leaf plants
 [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 40(2): 358-364. [陈 璇,谢军,岳远征,等, 2020. 彩叶植物叶片呈色分子机 制研究进[J]. 西北植物学报, 40(2): 358-364.]
- DU WW, CUI GF, WANG JH, et al., 2019. Effects of foliar variegation structure on leaf color in *Begonia gulinqingensis*[J]. Guihaia, 39(6): 812-820. [杜文文, 崔光芬, 王继 华, 等, 2019. 古林箐秋海棠叶斑结构对叶色的影响
 [J]. 广西植物, 39(6): 812-820.]
- DING YM, GAO T, BAO HH, et al., 2020. The identification

and key genes analysis of NBS type disease-resistance gene from *Cucurbita fcifotia* [J]. Plant Physiol J, 56(9): 1833–1844. [丁玉梅,高婷,暴会会,等, 2020. 黑籽南瓜 NBS 类抗病基因的鉴别及关键基因分析 [J]. 植物生理学 报, 56(9): 1833–1844.]

- FENG L, WU JY, JU YQ, et al., 2017. Leaf color characteristics and photosynthetic characteristics of purpleleafed *Lagerstroemia indica* 'Ebony Ember' [J]. J Beijing For Univ, 39(12): 93-101. [冯露, 吴际洋, 鞠易倩, 等, 2017. 紫叶紫薇呈色生理及光合特性研究 [J]. 北京 林业大学学报, 39(12): 93-101.]
- GAO TM, WEI SL, CHEN J, et al., 2020. Cytological, genetic, and proteomic analysis of a sesame (*Sesamum indicum* L.) mutant Siyl-1 with yellow-green leaf color [J]. Genes Genom, 42(1): 25-39.
- GAO YF, ZHAO DH, ZHANG JQ, et al., 2021. De novo transcriptome sequencing and anthocyanin metabolite analysis reveals leaf color of *Acer pseudosieboldianum* in autumn [J]. BMC Genomics, 22(1): 383.
- GUAN XY, PANG MX, NAH G, et al., 2014. MiR828 and miR858 regulate homoeologous MYB2 gene functions in *Arabidopsis* trichome and cotton fibre development [J]. Nat Commun, 5(1): 3050–3059.
- HUANG N, LIU GN, YANG JS, et al., 2021. Effects of gibberellin concentration and soaking seed time on seed germination of *Liquidambar formosana* Hance [J]. Seed, 40(3):97-101. [黄宁, 刘革宁, 杨继生, 等, 2021. 赤 霉素浓度和浸种时间对枫香种子萌发的影响 [J]. 种 子, 40(3):97-101.]
- JIA XP, TANG L, MEI XY, et al., 2020. Single-molecule long-read sequencing of the full-length transcriptome of *Rhododendron lapponicum* L. [J]. Sci Rep, 10(1): 6755.
- JIANG XR, PENG JG, JIA MX, et al., 2016. Relationship between leaf reddening, ROS and antioxidants in *Buxus microphylla* during overwintering [J]. Acta Physiol Plant, 38: 199.
- JUNKER LV, ENSMINGER I, 2016. Relationship between leaf optical properties, chlorophyll fluorescence and pigment changes in senescing *Acer saccharum* leaves [J]. Tree Physiol, 36(6): 694–711.
- LI WY, CUI BY, LIU QJ, 2020. Full-length transcriptome sequencing, annotation and SSR prediction of Job's tears (*Coix lachryma-jobi*) seedling leaves [J]. Mol Plant Breed, 18(15): 4855-4870. [李文燕, 崔百元, 刘勤坚, 2020. 薏苡苗期叶片全长转录组测序、注释及 SSR 预测 [J]. 分子植物育种, 18(15): 4855-4870.]
- LI WX, YANG XB, HE ZC, et al., 2017. Research advances in the regulatory mechanisms of leaf coloration [J]. Acta Hortic Sin, 44(9): 1811-1824. [李卫星,杨舜博, 何智

冲,等,2017. 植物叶色变化机制研究进展 [J]. 园艺学报,44(9):1811-1824.]

- LI Y, ZHANG ZY, WANG P, et al., 2015. Comprehensive transcriptome analysis discovers novel candidate genes related to leaf color in a *Lagerstroemia indica* yellow leaf mutant [J]. Genes Genom, 37(10): 851-863.
- LIANG L, HUANG YQ, CHEN XH, 2020. Anatomical structure and pigment content of *Davidia involucrate* leaves and bracts with different colors [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 40(9): 1539-1548. [梁玲, 黄玉琼, 陈小 红, 2020. 不同色彩珙桐叶片和苞片解剖结构及色素含 量比较研究 [J]. 西北植物学报, 40(9): 1539-1548.]
- LIU KY, WANG ML, XIN HB, et al., 2021. Anthocyanin biosynthesis and regulate mechanisms in plants: a review [J]. Chin Agric Sci Bull, 37(14): 41-51. [刘恺媛, 王茂良, 辛海波, 等, 2021. 植物花青素合成与调控研究进展 [J]. 中国农学通报, 37(14): 41-51.]
- LIU R, YUAN QQ, YUAN XP, et al., 2017. The relationship with change of pigment content in leaves of different *Liquidambar formosana* families and change of leaf color [J]. S Chin For Sci, 45(4): 46-49. [刘儒, 原勤勤, 袁 小平, 等, 2017. 不同枫香家系叶片色素含量变化及其 与叶色变化的关系 [J]. 南方林业科学, 45(4): 46-49.]
- LIU S, WU L, QI HR, et al., 2019. LncRNA/circRNAmiRNA-mRNA networks regulate the development of root and shoot meristems of *Populus* [J]. Ind Crop Prod, 133: 333-347.
- LU XY, CHEN Z, TANG F, et al., 2020. Combined transcriptomic and metabolomic analysis reveals mechanism of anthocyanin changes in red maple (*Acer rubrum*) leaves [J]. Sci Silv Sin, 56(1): 38-54. [陆小雨,陈竹,唐菲, 等, 2020. 转录组与代谢组联合解析红花槭叶片中花青素苷变化机制 [J]. 林业科学, 56(1): 38-54.]
- LUO ZD, GUAN HD, ZHANG XP, et al., 2016. Changes in photosynthetic capacity during leaf senescence of *Liquidambar formosana* [J]. Chin J Appl Ecol, 27(10): 3129-3136. [罗紫东,关华德,章新平,等, 2016. 枫香 叶片衰老过程中光合能力的变化 [J]. 应用生态学报, 27(10): 3129-3136.]
- MENZIES IJ, YOUARD LW, LORD JM, et al., 2016. Leaf colour polymorphisms: a balance between plant defence and photosynthesis [J]. J Ecol, 104(1): 104-113.
- PAN M, YU XD, CAI ZP, et al., 2020. Transcriptome data analysis of Artocarpus heterophyllus stems and leaves [J]. Chin J Trop Crop, 41(7): 1288-1297. [潘敏, 于旭 东,蔡泽坪,等, 2020. 菠萝蜜茎叶全长转录组分析 [J]. 热带作物学报, 41(7): 1288-1297.]
- SATO Y, MORITA R, NISHIMURA M, et al., 2007. Mendel's

gene cotyledon gene encodes a positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 104(35): 14169–14174.

- TIAN JY, FENG SJ, LIU YL, et al., 2018. Single-molecule long-read sequencing of Zanthoxylum bungeanum Maxim. transcriptome: identification of aroma-related genes [J]. Forests, 9(12): 765–777.
- WANG DX, DE YJ, SHI X, et al., 2017. Change of leaf color of four *Liquidambar formosana* families under different environmental conditions [J]. For Res, 30(3): 503 – 510. [王冬雪,德永军,施翔,等, 2017. 4个枫香家系 在不同环境下的叶色变化 [J]. 林业科学研究, 30(3): 503-510.]
- WANG DX, SUN HJ, DE YJ, et al., 2019. Change of leaf color of *Liquidambar formosana* seedlings under different light quality treatments [J]. For Res, 32(4): 158-164. [王冬雪, 孙海菁, 德永军, 等, 2019. 不同光质处 理对枫香幼苗叶色的影响 [J]. 林业科学研究, 32(4): 158-164.]
- WANG ZX, YU YF, CHEN L, et al., 2016. Advances in leaf pigment composition, structure and photosynthetic characteristics of colored-leaf plants [J]. Plant Physiol J, 52(1):1-7.[王振兴,于云飞,陈丽,等, 2016.彩叶植物叶片色素组成、结构以及光合特性的研究进展[J]. 植物生理学报, 52(1):1-7.]
- WEN CH, LIN SS, CHU FH, 2014. Transcriptome analysis of a subtropical deciduous tree: autumn leaf senescence gene expression profile of Formosan Gum [J]. Plant Cell Physiol, 56(1): 163–174.
- WU ZM, ZHANG X, HE B, 2007. A chlorophyll deficient rice mutant with impaired chlorophyllide esterification in chlorophyll biosynthesis [J]. Plant Physiol, 145(1): 29–40.
- WU QC, ZANG FQ, XIE XM, et al., 2020. Full-length transcriptome sequencing analysis and development of EST-SSR markers for the endangered species *Populus wulianensis* [J]. Sci Rep, 10(1): 16249.
- WU ZM, FENG YH, YANG ZQ, 2020. Preliminary analysis of SNPs related to rosin formation in *Pinus massoniana* based on transcriptome sequencing [J]. Guangxi For Sci, 49(2):

157-160. [吴志铭, 冯源恒, 杨章旗, 2020. 基于马尾松 转录组测序的产脂相关 SNPs 初步分析 [J]. 广西林业 科学, 49(2): 157-160.]

- XIA LF, SUN YN, SONG WX, et al., 2020. Full-length transcriptome analysis of Zijuan tea (*Camellia sinensis* var. assamica (Masters) kitamura) base on PacBio platform [J]. Genom Appl Biol, 39(6): 2646-2658. [夏 丽飞, 孙云南, 宋维希, 等, 2020. 基于 PacBio 平台的 紫娟茶树全长转录组分析 [J]. 基因组学与应用生物 学, 39(6): 2646-2658.]
- XU Q, ZHANG C, WU JW, et al., 2020. Research progress in biosynthesis of anthocyanins [J]. Chem Ind For Prod, 40(3):1-11. [许倩, 张晨, 吴嘉维, 等, 2020. 花青素 的生物合成研究进展 [J]. 林产化学与工业, 40(3): 1-11.]
- YANG YX, CHEN XX, XU B, et al., 2015. Phenotype and transcriptome analysis reveals chloroplast development and pigment biosynthesis together influenced the leaf color formation in mutants of *Anthurium andraeanum* 'Sonate' [J]. Front Plant Sci, 6: 139–155.
- ZHAO DH, GAO YF, RONG LP, et al., 2019. Study on physiological change of Acer pseudo-sieboldianum leaf color in autumn [J]. Non-wood For Res, 37(2): 114-119. [赵 东辉,高玉福,荣立苹,等, 2019. 紫花槭秋季叶片呈色 生理变化研究 [J]. 经济林研究, 37(2): 114-119.]
- ZHAO LY, CAO SY, LONG YS, et al., 2019. Applications and research progresses of full-length transcriptome sequencing in plants [J]. J Plant Genet Resour, 20(6): 1390-1398. [赵陆滟,曹绍玉,龙云树,等, 2019. 全长转录组 测序在植物中的应用研究进展 [J]. 植物遗传资源学报, 20(6): 1390-1398.]
- ZOU Z, ZHAO YG, ZHANG L, et al., 2021. Single-molecule real-time (SMRT)-based full-length transcriptome analysis of tigernut (*Cyperus esculentus* L.) [J]. Chin J Oil Crop Sci, 43(2): 229-235. [邹智,赵永国,张丽,等, 2021. 基于单分子实时测序的油莎豆全长转录组分析 [J]. 中国油料作物学报, 43(2): 229-235.]

(责任编辑 周翠鸣)

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1721-1724

http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202103012

胡仁传, 吴望辉, 黄俞淞, 等, 2023. 多支守宫木在中国的发现及其补充描述 [J]. 广西植物, 43(9): 1721-1724. HU RC, WU WH, HUANG YS, et al., 2023. Discovery of *Sauropus racemosus* (Phyllanthaceae) from China with supplementary description [J]. Guihaia, 43(9): 1721-1724.



多支守宫木在中国的发现及其补充描述

胡仁传1,吴望辉2,黄俞淞3,吴剑峰4,黄云峰1*

 (1. 广西中药质量标准研究重点实验室,广西壮族自治区中医药研究院,南宁 530022; 2. 广西壮族自治区林业勘测设计院,南宁 530000;
 3. 广西喀斯特植物保育和恢复生态学重点实验室,广西壮族自治区 中国科学院

4. 崇左市广西弄岗国家级自然保护区管理中心, 广西 崇左 532400)

摘 要:在多次野外调查、标本采集及大量文献查阅的基础上,我们确定了叶下珠科(Phyllanthaceae)1种中国新 记录植物——多支守宫木(*Sauropus racemosus* Beille)。其为多年生常绿灌木,枝叶无毛,叶片膜质,总状花序 3~ 5 支聚生于老茎下部的小枝脱落处,蒴果扁球状,红色,果皮 6 爿裂,极易与守宫木属其他种区分,因其多支花序 聚生于老枝而取名为多支守宫木。该文详细描述了多支守宫木的形态特征,并提供了植物彩色照片、分布信息, 并基于 IUCN 的评估标准对该种的濒危等级进行了评估。多支守宫木的发现再次丰富了中越边境地区植物物 种的多样性,不仅体现了中越边境地区是全球生物多样性热点地区和生物多样性保护的关键区域,同时也体现 了该地区的植物调查尚不够充分,还需进一步深入调查研究。

关键词: 叶下珠科, 新记录, 中国植物, 广西, 植物资源 中图分类号: 0949 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2023)09-1721-04

Discovery of *Sauropus racemosus* (Phyllanthaceae) from China with supplementary description

HU Renchuan¹, WU Wanghui², HUANG Yusong³, WU Jianfeng⁴, HUANG Yunfeng^{1*}

(1. Guangxi Key Laboratory of Traditional Chinese Medicine Quality Standards, Guangxi Institute of Traditional Medical and Pharmaceutical Sciences, Nanning 530022, China; 2. Guangxi Forest Inventory & Planning Institute, Nanning 530000, China; 3. Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China; 4. Chongzuo Guangxi National

Nature Reserve Management Center, Chongzuo 532400, Guangxi, China)

Abstract: Based field works, specimen collections and lots of literatures reading, we found a newly recorded species of Phyllanthaceae from China——Sauropus racemosus Beille. It differs from other species of Sauropus in having glabrous young branches, glabrous leaves, racemoses 3 to 5 clustered on the lower part of the old stem branchlets. In this paper, a detailed description, color photographs and geographical distribution of *S. racemosus* are given. In addition, we consider

收稿日期: 2021-05-06

基金项目:国家自然科学基金(32000264);广西自然科学基金(2018GXNSFBA281162);广西重点实验室建设项目(19-185-7)。

第一作者: 胡仁传(1988-),硕士,副研究员,主要从事民族植物学研究和植物地理学研究,(E-mail)hrcgxmi@163.com。

[·]通信作者:黄云峰,硕士,副研究员,主要从事植物资源和中药鉴定学研究,(E-mail)huangyunfeng2000@126.com。

广 西 植 物

S. racemosus as 'Endangered' (EN) based on the IUCN categories and criteria. The discovery of S. racemosus enriched the diversity of plant species in the Sino-Vietnanese border area. It reflects that the Sino-Vietnanese border area are biodiversity hotspots in the world and key areas for biodiversity conservation. It also shows that the plant investigation in this area is not enough, and further investigation and research are needed.

Key words: Phyllanthaceae, new record, Flora of China, Guangxi, plant resources

守 宮 木 属 (*Sauropus* Blume) 为 叶 下 珠 科 (Phyllanthaceae) 常绿灌木,稀为草本或攀缘灌木 (APG, 2016)。本属全世界约 81 种,分布于毛里求 斯、马达加斯加、斯里兰卡、印度尼西亚至马来西亚半岛、菲律宾、印尼和澳大利亚等;中国有 15 种(4 种特 有种,1 种外来种)(Welzen & Peter, 2003; Li & Michael, 2008; APG, 2016; Kato & Kawakita, 2017; World Flora Online Consortium, 2021)。

2011年11月作者在对中国桂西南龙州县的弄 岗国家级自然保护区进行植物多样性综合考察时,发 现一种果序生于老茎上,子房3室,每室2粒胚珠,果 皮成熟后红色,深裂成不规则六角形,形态非常特殊 的叶下珠科植物,由于当时没有发现开花植株,故无 法给予准确鉴定;随后我们进行了多次跟踪调查,于 2020年5月采集并拍摄了其雌雄花的标本和照片:此 外,我们还于2015年在中国百色那坡县百南乡发现 其分布。通过相关文献(Lecomte, 1927; Pham, 2000; Welzen & Peter, 2003; Li & Michael, 2008;韦 毅刚, 2018)、标本馆标本(IBK, GXMI, GXMG, GUN, PE, IBSC, HITBC 等)和在线植物学相关网站,如 http://www.worldfloraonline.org/, http://www. tropicos.org/, http://www.cvh.ac.cn/search, https:// plants. jstor. org/, http://www. plant. csdb. cn/, https://www.ipni.org/的查阅鉴定,确认该种为多支 守宫木(Sauropus racemosus Beille)。多支守宫木原记 载仅产于越南河内的巴维国家公园(Bavi National Park),中国首次记录。根据模式标本和文献,我们对 其进行了详细的中文描述,同时补充增加了雌花和果 的描述,并提供了该物种的彩色图版。

多支守宫木 (新拟) 图版 I

Sauropus racemosus Beille in Lec. Fl. Gen. Indo-Chine 5: 648 - 649. 1927. Cây cỏ Việt Nam: An illustrated Fl. of Vietnam. 215. 2000.

灌木高 2~4 m;老枝表皮灰色,有皮孔,幼枝具 棱,绿色;全株无毛。叶片膜质,长椭圆形、卵状披针 形或倒披针形,长 8~15 cm,宽 3~4.5 cm,顶端骤尖,

基部阔楔形,上面深绿色,下面浅绿色;侧脉 5~6 对, 斜升至叶缘前弯曲连结:叶柄长 3~4 mm:托叶剑形. 长 2~4 mm,着生于叶柄基部两侧。总状花序 3~5 支 聚生于老茎下部的小枝脱落处,花序长7~30 cm,常 下垂,梗上疏被腺毛,雌雄同序或异序;花序梗基部均 有13~15 枚覆瓦状排列的苞片,苞片三角形,革质,渐 尖,长2~7 mm;雄花和雌花单生或2~4 朵聚生在花 序梗的远端;每朵花基部1枚苞片及3枚小苞片,苞 片长三角形,革质,长约6mm,小苞片三角形,长2~5 mm, 膜质。雄花: 花梗长 1~1.3 cm, 花盘碟状, 密布淡 红色条状斑点,直径约1 cm,6 浅裂,覆瓦状排列,三 角形裂片二次浅裂,向内弯曲成碟状:雄花3,无花盘: 花丝合生呈短柱状,花药外向,2室,纵裂;花盘腺体 6,与萼片对生。雌花:花梗长 2~3 mm;萼片 6,淡绿 色带淡红色斑点,呈2轮分布;外轮萼片卵形,5~6× 5~6 mm,顶端渐尖,基部渐狭而成短爪;内轮萼片宽 卵形.3~4×4~5 mm.顶端渐尖,基部阔楔形:无花 盘。雌蕊近圆柱形,直径约1.5 mm,高1 mm,子房3 室,每室2颗胚珠,花柱3,顶端2裂呈羊角状内弯。 蒴果扁球状,直径约1.8 cm,高约1 cm,红色;宿存花 萼淡黄色,密布淡红色斑点;果皮6 爿裂;果梗长约2 mm;种子三棱状,长约7 mm,黑色。花期 4-5 月,果 期9—12月。

多支守宫木为多年生常绿灌木,枝叶无毛,叶片 膜质,总状花序 3~5 支聚生于老茎下部的小枝脱落 处,蒴果扁球状,红色,果皮 6 爿裂,极易与守宫木属 其他种区分,因其多支花序聚生于老枝而取名为多支 守宫木。

分布:中国广西(龙州县、那坡县),越南河内(巴 维国家公园)。中国新记录。

凭证标本:广西壮族自治区崇左市龙州县上龙乡 陇呼,广西弄岗国家级自然保护区,胡仁传, HRC200509001,2020-05-09;广西壮族自治区百色市 那坡县百南乡弄民村,广西老虎跳省级自然保护区, 汤欢,80173,2015-4-26。

多支守宫木为多年生常绿灌木,茎秆较直,分枝



A. 植株; B. 花序; C. 果序; D. 雄花侧面; E. 雌花侧面; F. 雌花正面; G. 雌花背面; H. 雄花正面; I. 雄花背面。
A. Plants; B. Inflorescence; C. Infructescence; D. Male flowers lateral view; E. Female flowers lateral view; F. Female flower frontal view;
G. Female flower back view; H. Male flower frontal view; I. Male flower back view.

图版 I 多支守宫木 Plate I Sauropus racemosus Beille

少,在中越边境地区生于亚北热带喀斯特季雨林林下,其群落乔木层物种主要有人面子 (Dracontomelon duperreanum Pierre)、董棕(Caryota obtusa Griffith)、灰岩棒柄花(Cleidion bracteosum Gagnep.)、海南菜豆树(Radermachera hainanensis Merr.)等,同层灌木层植物主要为凹脉金花茶 (Camellia impressinervis Chang et S. Y. Liang),草本 层主要有广州蛇根草(Ophiorrhiza cantoniensis Hance)、石柑子[Pothos chinensis (Raf.) Merr.]、广 东万年青(Aglaonema modestum Schott ex Engl.)、昌 感秋海棠(Begonia cavaleriei Lévl.)、狭眼凤尾蕨 (Pteris biaurita L.)等。通过查阅 IBK、GXMI、 GXMG、PE、KUN 等标本馆守宫木属的标本,结合 野外调查,作者在广西弄岗国家级保护区分布点 共发现有 21 株,仅分布于约 400 m²的山弄内;广 西那坡百南乡分布点居群仅发现 11 株,分布于约 200 m²的山坡上。虽然两个分布点都位于保护区 内,种群得到较好的保护,但由于两个分布点都未 发现幼苗,种群群落稳定性仍面临一定威胁。根 据 IUCN 评估标准,我们将国内的多支守宫木评估 为濒危(EN)(IUCN, 2020)。

多支守宫木的发现再次丰富了中越边境地区 植物物种的多样性。近年来国内专家学者在该地 区发现和发表了许多中越边境特有的新种,如南 溪蛛毛苣苔 (Paraboea nanxiensis Lei Cai & Gui L. Zhang) (Zhang et al., 2020)、盾叶虎皮楠 (Daphniphyllum peltatum Yan Liu & T. Meng) (Meng et al., 2020)、淑美安息香(Styrax hwangiae M. Tang & W.B. Xu) (Xu et al., 2020)、中越万寿竹 (Disporum sinovietnamicum R. C. Hu & Y. Feng Huang) (Hu et al., 2016)、德保金花茶 (Camellia debaoensis R. C. Hu & Y. Q. Liufu) (Hu et al., 2019)等:同时还有许多中国新记录物种的报道, 如微花蛛毛苣苔(Paraboea minutiflora D.J. Middleton) (陆昭岑等, 2020)、红柱开口箭 (Tupistra cardinalis Aver.)(农东新等, 2020)等。 这一情况,不仅体现了中越边境地区是全球生物 多样性热点地区和生物多样性保护的关键区域 (陆昭岑等,2020;张贵良等,2020),同时也体现了 该地区的植物调查尚不够充分,还需进一步深入 调查研究。

致谢 野外考察得到了崇左市广西弄岗国家 级自然保护区管理中心刘晟源、曾维波、农祝光, 中国热带农业科学研究院汤欢的协助,在此谨致 谢意!

参考文献:

- APG, 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV [J]. Bot J Linn Soc, 181: 1–20.
- WELEN V, PETER C, 2003. Revision of the Malesian and Thai species of *Sauropus* (Euphorbiaceae: Phyllanthoideae) [J]. Blumea-Biodivers, 48(2): 319–391.
- HU RC, WEI SJ, LIUFU YQ, et al., 2019. *Camellia debaoensis* (Theaceae), a new species of yellow camellia from limestone karsts in southwestern China [J]. PhytoKeys, 135(3): 49–58.
- HU RC, XU WB, HUANG YF, 2016. Disporum sinovietnamicum sp. nov. (Colchicaceae) from southwestern Guangxi, China [J]. Nord J Bot, 34(2): 152–155.
- IUCN, 2020. The IUCN red list of threatened species [EB/ OL]. (2020 - 2) [2021 - 05 - 06]. https://www.

iucnredlist.org.

- KATO M, KAWAKITA A, 2017. Obligate pollination mutualism [M]. Tokyo: Springer. https://doi.org/10.1007/ 978-4-431-56532-1.
- LECOMTE MT, 1927. Flore Générale de l' Indo-Chine [M]. Paris: Masson, 5: 648-649.
- LI BT, QIU HX, MA JS, et al., 2008. Euphorbiaceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 18: 244-401.
- LU ZC, LIU ED, HAN MQ, et al., 2020. Discovery of Paraboea minutiflora (Gesneriaceae) from Southeast Yunnan, China with supplementary description [J]. Guihaia, 40(10): 1438-1444. [陆昭岑, 刘恩德, 韩孟奇, 等, 2020. 微花蛛毛苣苔在中国云南的发现及其补充描述 [J]. 广西植物, 40(10): 1438-1444.]
- MENG T, NONG DX, YUAN Q, et al., 2020. Daphniphyllum peltatum, a new species of Daphniphyllaceae from limestone areas in southwestern Guangxi, China [J]. Taiwania, 65(2): 232-236.
- NONG DX, PENG YD, YU LY, et al., 2020. Notes on *Tupistra* (Asparagaceae) in Guangxi [J]. Guihaia, 40(7): 921–925. [农东新, 彭玉德, 余丽莹, 等, 2020. 广西长柱 开口箭属(天门冬科)植物小志[J]. 广西植物, 40(7): 921–925.]
- PHAM HH, 2000. Cây có Việ t Nam: An illustrated Flora of Vietnam [M]. Nhà Xuấ t Bản Trẻ: 215.
- WEI YG, 2018. The distribution and conservation status of native plants in Guangxi, China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 236. [韦毅刚, 2018. 广西本土 植物及其濒危现状[M]. 北京: 中国林业出版社: 236.]
- World Flora Online Consortium, 2021. World flora online [EB/ OL]. (2021 - 01 - 06) [2021 - 05 - 06]. http://www. worldfloraonline. org/search? query = Sauropus&limit = 24&start=0&sort=.
- XU WB, YANG P, HUANG YS, et al., 2020. Styrax hwangiae (Styracaceae), a new species endemic to limestone areas of Guangxi, China [J]. Phytotaxa, 478(1). https://doi.org/ 10.11646/phytotaxa.478.1.13.
- ZHANG GL, CAI L, WANG YZ, et al., 2020. Paraboea nantiensis (Gesneriaceae), a new species from southeastern Yunnan Province, China [J]. Guihaia, 40(10): 1423 – 1428. [张贵良, 蔡磊, 王逸之, 等, 2020. 云南东南部苦 苣苔科植物一新种——南溪蛛毛苣苔 [J]. 广西植物, 40(10): 1423-1428.]

(责任编辑 周翠鸣)

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1725-1736

李文杨,张光辉,李月凤,等,2023.不同光质与光周期对粗肋草生长、叶片色素和颜色的影响 [J]. 广西植物,43(9):1725-1736.

LI WY, ZHANG GH, LI YF, et al., 2023. Effects of different light qualities and photoperiods on the growth, leaf pigment and color of Aglaonema commutatum [J]. Guihaia, 43(9): 1725–1736.

不同光质与光周期对粗肋草生长、叶片色素和颜色的影响

李文杨1,张光辉1,李月凤2,梁祥鹏1,尹 娟1*

(1. 信阳农林学院林学院/信阳市林木遗传育种重点实验室,河南信阳 464000;2. 信阳市林业科学研究所,河南信阳 464031)

摘 要:为改良粗肋草叶色和优化粗肋草设施栽培体系,该研究以粗肋草品种'吉利红'的水培苗为材料, 设置6种光质(白光、R:B=1:1、R:B=1:2、R:B=2:1、R:B=1:3、R:B=3:1,其中 R、B 分别代表 红光、蓝光)和2种光周期(8、12h·d⁻¹)交叉培养,测定粗肋草的生长量、生物量、土壤和作物分析仪器开发 (SPAD)值、花色素苷含量和叶片颜色参数(色相值 a*、色相值 b*、明度值 L*、色调角 h*),研究粗肋草对 红蓝光质和光周期互作的响应。结果表明:(1)12h·d⁻¹光周期更有利于粗肋草生物量的积累,其中 LP11 (R:B=1:3×12h·d⁻¹)处理的粗肋草苗木干重、鲜重均为最高,最有利于植物生长及生物量积累;其次是 LP5(R:B=1:3×8h·d⁻¹)处理。(2)相同光质条件下,8h·d⁻¹光周期处理的粗肋草叶片 SPAD 值比 12 h·d⁻¹光周期处理高,12h·d⁻¹光周期处理的粗肋草叶片花色素苷含量高于8h·d⁻¹光周期的处理,LP11处 理叶片 SPAD 值最低,花色素苷含量最高。12h·d⁻¹光周期培养的粗肋草叶片颜色参数a*、b*值比8h·d⁻¹ 光周期高,h*值比8h·d⁻¹光周期低。(3)主成分分析结果表明,LP11处理在促进粗肋草生长及叶色改良 方面效果最好。综上认为,12h·d⁻¹光周期更有利于粗肋草的生长和叶片颜色变化,其中 LP11处理为最佳 光质和光周期组合。

关键词:光质,光周期,粗肋草,叶色参数,色素含量 中图分类号:Q945 文献标识码:A 文章编号:1000-3142(2023)09-1725-12

Effects of different light qualities and photoperiods on the growth, leaf pigment and color of Aglaonema commutatum

LI Wenyang¹, ZHANG Guanghui¹, LI Yuefeng², LIANG Xiangpeng¹, YIN Juan^{1*}

(1. College of Forestry, Xinyang Agriculture and Forestry University/Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding in Xinyang, Xinyang 464000, Henan, China; 2. Forest Science Research Institute of Xinyang, Xinyang 464031, Henan, China)



收稿日期: 2023-07-15

基金项目:河南省高等学校重点科研项目(19A22005);信阳农林学院大别山林业资源创新理论与技术科技创新团队项目 (XNKJTD-004)。

第一作者:李文杨(1984-),硕士,副教授,主要从事经济林丰产栽培及逆境生理研究,(E-mail)wylee126@126.com。

^{*}通信作者: 尹娟,硕士,副教授,主要从事园林植物栽培与应用研究,(E-mail)wyxtkt@126.com。

Abstract; In order to improve the leaf color and optimize the facility of cultivation system of Aglaonema commutatum 'Big apple', its hydroponic seedlings were used as the test material in this study, six light qualities (white light, R: B = 1:1, R:B = 1:2, R:B = 2:1, R:B = 1:3, R:B = 3:1, in which R and B represent red light and blue light, respectively) and two photoperiods (8 h \cdot d⁻¹, 12 h \cdot d⁻¹) were cross cultured to determine the growth amount, biomass, soil and plant analyzer development (SPAD) value, anthocyanin content and leaf color parameters (hue value a^* , hue value b^* , luminosity L^* and hue angle h^*), and to investigate its response to red and blue light qualities and photoperiodic interactions. The results were as follows: (1) The dry weight and fresh weight of A. *commutatum* seedlings treated with LP11 ($R : B = 1 : 3 \times 12 h \cdot d^{-1}$) were the highest, which was most conducive to plant growth and biomass accumulation; followed by LP5 ($R : B=1:3\times 8 h \cdot d^{-1}$) treatment. (2) Under the same light quality condition, the SPAD value of 8 h \cdot d⁻¹ photoperiod was higher than that of 12 h \cdot d⁻¹ photoperiod, the anthocyanin content of 12 h \cdot d⁻¹ photoperiod was higher than that of 8 h \cdot d⁻¹ photoperiod, the SPAD value of LP11 treatment was the lowest and the anthocyanin content was the highest. The leaf color parameters a^* and b^* of A. *commutatum* cultured in 12 h \cdot d⁻¹ photoperiod were higher than those in 8 h \cdot d⁻¹ photoperiod, and the value of h * was lower than that in 8 h \cdot d⁻¹ photoperiod. (3) The principal component analysis showed that the LP11 treatment was the most effective in promoting the growth and leaf color improvement of A. commutatum. In conclusion, 12 h \cdot d⁻¹ photoperiod is more conducive to the growth and leaf color change of A. commutatum, and LP11 treatment is the best combination of light quality and photoperiod.

Key words: light quality, photoperiod, Aglaonema commutatum, leaf color parameters, pigment content

光是影响植物生长发育最重要的环境信号之 一,主要通过光质、光周期及光强对植物形态建成 以及植物生长发育的各个阶段起到显著作用(王 冬雪等,2019)。光质会影响植物对营养物质的吸 收以及气孔导度(Kim et al., 2004), 不同波长的光 对植物的影响不同(张水木等,2016;Shafiq et al., 2021),与其他光质相比,红蓝光被认为是对植物 光合作用的最佳光谱(陈钢,2020)。植物开花对 昼夜周期的适应反应称为光周期现象。虽然植物 处在昼夜交替的环境中,但在光周期诱导中光期 和暗期的作用是不相等的,是影响植物生长发育 的关键因素。Hayama 和 Coupland (2004) 研究表 明,一般长日照能促进植物生长,短日照可抑制枝 的伸长生长,促进芽的形成,影响植物开花。光质 与光周期互作会造成斑叶植物的植株形态改变及 叶斑形成的差异, 使植物的叶色出现变化 (Mohamed, 2016; Wang et al., 2016; 刘敏竹等, 2021)。有研究发现,不同光质及光周期可以提高 叶山白兰(Paramichelia baillonii)叶片面积(韦秋 梅,2018);光质×补光时间互作能有效提高东方百 合(Lilium oriental)植株叶片光合色素含量和抗氧 化酶活性(胡绍泉,2018);不同光周期处理对草莓 (Fragaria × ananassa) 光合特性影响不同, 草莓叶 片的气孔导度和叶片色素含量随着光周期的增加

而增加(刘庆,2015);不同光质与光照时间配比, 对冰菜(Mesembryanthemum crystallinum)生长形态、 光合色素、光合参数等有重要作用(赵明伟, 2020)。由此可见,调控适宜植物生长的光环境是 苗木培育和规模化生产的关键环节。

粗肋草(Aglaonema commutatum)是天南星科 (Araceae)粗肋草属(Aglaonema)多年生草本植物, 原产于亚洲热带地区,品种多样,株型和叶色丰 富,并具有净化空气、少病害、观赏期长等优点,是 一种优良的可在室内外种植的观叶植物,深受人 们喜爱,市场需求量大(李林山等,2022)。目前, 粗肋草的生产以无性繁殖设施栽培为主,其中组 织培养是有效的繁殖手段之一,可以快速获得大 量试管苗。粗肋草叶片色彩及条纹美丽,但光照 过弱、过强都不利于它的生长,会表现出长势不 良、枝叶徒长或衰弱、叶色变淡、焦枯等现象,降低 其观赏价值。光作为重要的环境因子对植物叶色 转变过程和鲜艳程度具有非常重要的影响(郭力 字等,2018)。不同品种粗肋草的特征特性多体现 为叶色的差异(王树茵等,2017),所需适宜受光条 件不同,有针对性地筛选光环境来调控粗肋草植 株的生长发育和形态建成、缩短培养周期、提高组 培苗质量,减少能耗,降低成本,是为了满足市场 对优质粗肋草的迫切需求。目前关于粗肋草的研

究主要集中在新品种培育(李冬梅等,2022)、离体 培养及快繁体系的建立和优化(周佐葡等,2018) 等方面,光质与光周期互作对粗肋草品种'吉利 红'(Aglaonema commutatum 'Big apple') 生长发 育及叶片颜色的变化研究较少。本研究以'吉利 红'水培苗为对象,采用发光二极管(light emitting diode, LED) 光源设置 6 种不同光质组合和 2 种光 周期的方法,测定粗肋草的形态指标、生物量、土 壤和作物分析仪器开发(soil and plant analyzer development, SPAD)值、花色素苷含量和叶片颜色 参数。拟探讨以下问题:(1)不同光质和光照时间 对粗肋草生长和叶片颜色的影响以及叶色变化规 律:(2)改良粗肋草生长和叶色的最佳光质和光周 期组合,优化粗肋草设施栽培体系。本研究以期 为叶色对光质与光周期的响应机理提供理论 依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以生长发育良好且长势一致的粗肋草品种 '吉利红'(平均地径为3.98 mm,平均苗高为 54.35 mm)为研究对象,使用定植篮(规格为内径 43.5 mm、外径60 mm、高50 mm)培养在装有水培 液(史丹利植物营养液,水培液:水=1:500, V/ V)的培养瓶中,进行LED光源[高度为(50±5) cm]光照培养处理,为防止不同光源相互干扰,不 同处理之间均设挡光材料。试验在河南省信阳农 林学院、信阳市林木遗传育种重点实验室培养间 进行,温度(25±2)℃,湿度(50±5)%。

1.2 试验设计

试验采用双因素交叉式分组设计,设置6个光 质和2个光周期配比。光质分别为红光(red)、蓝 光(blue),记为R、B,光质配比为白光(white,记为 W)、R:B=1:1、R:B=1:2、R:B=2:1、R: B=1:3、R:B=3:1;光周期为8、12h·d⁻¹;两两 组合共12个处理(LP1:W×8h·d⁻¹,LP2:R:B= 1:1×8h·d⁻¹,LP3:R:B=1:2×8h·d⁻¹,LP4: R:B=2:1×8h·d⁻¹,LP5:R:B=1:3×8h·d⁻¹,LP4: R:B=2:1×8h·d⁻¹,LP5:R:B=1:2×12h·d⁻¹, LP6:R:B=3:1×8h·d⁻¹,LP7:W×12h·d⁻¹, LP8:R:B=1:1×12h·d⁻¹,LP9:R:B=1:2×12 h·d⁻¹,LP10:R:B=2:1×12h·d⁻¹,LP11:R: B=1:3×12h·d⁻¹,LP12:R:B=3:1×12h·d⁻¹), 每个处理 10 株粗肋草,重复 3 次。光周期调控采用 定时器调控,8 h · d⁻¹光周期光照时间为 9:00— 17:00,12 h · d⁻¹光周期光照时间为7:00—19:00。

1.3 指标测定与处理

1.3.1 生长量、生物量指标 叶长、叶宽采用 0.01 mm 电子数显游标卡尺测量,测量粗肋草植株最大 叶的叶长、叶宽。生物量的测量:每个处理随机选 取 3 株粗肋草,将其从水培液中取出,冲洗干净, 并用滤纸吸干粗肋草表面水分后,用 0.01 g 电子 天平分别称量全株、根、茎、叶的鲜重,烘干至恒重 后再次称量。计算公式如下:

叶重比=叶干重/全株干重;根重比=根干重/ 全株干重;茎重比=茎干重/全株干重;根冠比=根 干重/(茎干重+叶干重)。

1.3.2 色素含量

1.3.2.1 叶绿素相对含量的测定 选取植株叶面干净、生长正常的叶片,用 LYS-B 便携式叶绿素测定 仪测定粗肋草叶片叶绿素相对含量,用 SPAD 值 表示。

1.3.2.2 花色素苷的提取与测定 参考李力 (2016)的方法,称取粗肋草样品 0.5 g,研磨至粉 末状后置于 10 mL 具塞试管中,加入 5 mL 的 1% 盐酸乙醇,摇匀,确保全部粉末都被完全浸泡,盖 上试管塞,于 32 ℃恒温水浴锅中避光提取 4 h。 将提取液倒入离心管中,5 000 r・s⁻¹离心 10 min, 上清液即为花色素苷提取液。以 1% 盐酸乙醇为 空白对照,使用分光光度计在 520 nm 波长下测定 粗肋草提取液的吸光度(*OD*)值。以叶片在 10 mL 提取液中改变 0.1 个 *OD* 值作为一个色素单位 U,

则花色素苷相对含量 $A = \frac{OD_{520}}{0.1FW} (\mathbf{U} \cdot \mathbf{g}^{-1})_{\circ}$

式中:*OD*₅₂₀为在 520 nm 波长下测定提取液的 *OD* 值;*FW* 为鲜叶片质量(g)。

1.3.3 叶片颜色参数 利用 NR110 色差仪测定叶 片正面主脉与叶缘中间位置两侧脉间区域,测定 明度值 L*、色相值 a*、色相值 b*、色度值 c*和色 调角 h*5 个参数。其中,L*是颜色明度和暗度的 指标(取值范围为 0~100);a*是红度和绿度的指 标,其为+时表示偏红,为-时表示偏绿(取值范围 为-128~127);b*是衡量黄蓝程度的指标,其为+ 时表示偏黄色,为-时表示偏蓝色,绝对值越大表 示黄色或蓝色越深(取值范围为-128~127);c*是 衡量色彩饱和度的指标,c*越大,颜色越纯;h*表 示在色环中的颜色(孙彦琳等,2021)。

1.3.4 数据处理 采用 Microsoft Excel 2016 软件对 数据进行整理汇总与制图,采用 SPSS 22.0 软件进 行数据分析。双因素方差分析使用一般线性模型 方法,定义固定因子和因变量,其中光质和光周期 为固定因子,粗肋草生长、叶片色素和颜色指标为 因变量。各处理之间采用 Duncan 检验法进行多 重比较和差异显著性分析。对粗肋草生物量、叶 片 SPAD 值和叶片颜色参数测量指标进行 Pearson 相关性分析:在这些指标间均具有一定的相关性 的基础上,对与粗肋草主要生长性状及叶色性状 相关的12个测量指标进行主成分分析。根据累 积贡献率选出了前3个主成分,分别构建这3个主 成分与原12项指标的线性组合方程,之后依据这 3个主成分的方差贡献率,对这3个主成分进行线 性加权从而构建粗肋草生长发育状况综合评价函 数,用该函数计算各处理组粗肋草的综合评价得 分,分值越高说明其改良效果越好(谢慈江等, 2023;陶红等,2023)。

2 结果与分析

2.1 不同光质与光周期处理对粗肋草生长量、生物量的影响

2.1.1 不同光质、光周期下粗肋草生长量、生物量 的差异 在相同光周期下,不同光质对粗肋草生 长量、生物量影响差异显著(表1)。当光周期为8 h・d⁻¹时,LP4(R:B)=2:1光质下粗肋草叶长、 叶宽和叶重比最大,LP2(R:B)=1:1光质下粗 肋草茎重比最大。当光周期为12h・d⁻¹时,LP9 (R:B)=1:2光质下粗肋草叶长最大,LP11 (R:B)=1:3光质下粗肋草叶宽、叶重比最大, LP12(R:B)=3:1光质下粗肋草茎重比最大。 当光周期为8、12h・d⁻¹时,根重比和根冠比均在 白光条件下最大。

在相同光质下,12 h · d⁻¹光周期粗肋草的鲜 重、干重均大于8 h · d⁻¹光周期的处理,说明12 h · d⁻¹光周期处理更有利于粗肋草生物量的积累; 粗肋草在8 h · d⁻¹光周期和12 h · d⁻¹光周期的鲜 重和干重均在光质为 R : B=1 : 3 时达到最大值; 其中12 h · d⁻¹光周期条件下 LP11 处理的鲜重和 干重最高,说明光质、光周期交互作用下 LP11 处 理最有利于粗肋草生物量积累,在促进生物量积

累中表现出优势。

2.1.2 不同光质、光周期及其交互作用对粗肋草生 长量、生物量的双因素方差分析 光质、光周期及 光质×光周期交互作用对粗肋草叶片生长量、生 物量的影响不同。光质对粗肋草叶片生长量、生 物量的影响不同。光质对粗肋草叶长、叶宽、鲜 重、干重、叶重比、根重比的影响极显著(P< 0.01);光周期对粗肋草鲜重的影响达到极显著 水平(P<0.01),对粗肋草干重的影响达到显著 水平(P<0.05);光质×光周期交互作用对粗肋草 叶长、叶宽、鲜重、叶重比的影响达到极显著水平 (P<0.01),对根重比的影响达到显著水平(P< 0.05),对干重、茎重比和根冠比影响不显著(P> 0.05)(表2)。

2.2 光质与光周期对粗肋草叶片色素含量的影响

2.2.1 不同光质、光周期下粗肋草叶片色素含量的 差异 相同光周期培养 50 d,不同光质对粗肋草 SPAD 值、花色素苷含量的影响差异显著(表 3)。 当光周期为 8 h · d⁻¹时,R:B=2:1 光质下粗肋 草叶片 SPAD 值最低,而此时粗肋草叶片花色素苷 的含量最高。光周期为 12 h · d⁻¹时,R:B=1:3 光质下粗肋草叶片 SPAD 值最低,花色素苷含量最 高。在相同光质下,不同光周期对粗肋草叶片 SPAD 值、花色素苷含量的影响同样存在差异。在 相同光质下,12 h · d⁻¹光周期处理下粗肋草叶片 SPAD 值均低于 8 h · d⁻¹光周期的,而粗肋草叶片 花色素苷含量均高于 8 h · d⁻¹光周期的。

光质×光周期交互作用下粗肋草叶片 SPAD 值、花色素苷含量存在显著差异。粗肋草叶片 SPAD 值按照从高到低依次为 LP1>LP7>LP2> LP8>LP6>LP3>LP12>LP9>LP5>LP4>LP10> LP11;粗肋草叶片花色素苷含量按照从高到低依 次为 LP11>LP10>LP4>LP9>LP3>LP8>LP2> LP5>LP7>LP12>LP1>LP6;LP11 处理的 SPAD 值最低,花色素苷含量最高。

2.2.2 光质、光周期及其交互作用对叶片色素含量的双因素方差分析 由表4可知,光质、光周期均极显著影响粗肋草叶片 SPAD 值和花色素苷含量 (P<0.01),而光质与光周期的交互作用对 SPAD 值的影响极显著(P<0.01),对花色素苷的影响显著(P<0.05)。

2.2.3 不同光质、光周期下粗肋草叶片 SPAD 值的 变化 由图 1 可知,随着培养时间的延长,LP1、 LP2、LP6、LP8、LP9 处理的粗肋草叶片 SPAD 值逐
表 1 光质、光周期对粗肋草生长量、生物量的影响

Table 1 Effects of light quality and photoperiod on growth amount and biomass of Aglaonema commutatum

处理 Treatment	LL (mm)	LW (mm)	FW (g)	DW (g)	LB	RB	SB	R/T
LP1	27.15 ± 0.22 g	$22.00{\pm}1.15\mathrm{de}$	$3.24 \pm 0.25 h$	$0.25{\pm}0.04{\rm e}$	$0.15{\pm}0.01{\rm cde}$	0.39±0.16a	$0.46 \pm 0.16c$	$0.72{\pm}0.47{\rm b}$
LP2	$28.73{\pm}1.16{\rm efg}$	$20.71{\pm}0.25{\rm e}$	$4.56 \pm 0.23 g$	$0.34{\pm}0.04{\rm de}$	$0.13{\pm}0.02{\rm e}$	$0.20{\pm}0.06{\rm cd}$	0.68 ± 0.04 a	$0.25{\pm}0.09{\rm b}$
LP3	$31.48{\pm}1.53{\rm bc}$	$23.03{\pm}0.89{\rm cd}$	$5.66 \pm 0.15 f$	$0.47{\pm}0.02{\rm cde}$	$0.21{\pm}0.02{\rm b}$	$0.22{\pm}0.01{\rm bcd}$	$0.56{\pm}0.03{\rm abc}$	$0.29{\pm}0.01{\rm b}$
LP4	$34.03 \pm 0.65 a$	$24.93{\pm}0.97{\rm bc}$	$7.08{\pm}0.18{\rm de}$	$0.51{\pm}0.07{\rm abcd}$	0.29±0.01a	$0.17{\pm}0.02{\rm d}$	$0.54{\pm}0.01{\rm abc}$	$0.20{\pm}0.03{\rm b}$
LP5	33.64±0.99a	$24.05{\pm}0.67{\rm bc}$	$9.46 \pm 0.57 \mathrm{b}$	$0.67{\pm}0.06{\rm ab}$	$0.22{\pm}0.02{\rm b}$	$0.24{\pm}0.02{\rm bcd}$	$0.54{\pm}0.03{\rm abc}$	$0.31{\pm}0.03{\rm b}$
LP6	$31.32{\pm}0.63{\rm cd}$	$20.67 \pm 1.30e$	4.42 ± 0.40 g	$0.41{\pm}0.04{\rm cde}$	$0.14{\pm}0.01{\rm de}$	$0.26{\pm}0.07{\rm bcd}$	$0.60{\pm}0.08{\rm abc}$	$0.36{\pm}0.13{\rm b}$
LP7	$30.88{\pm}0.59{\rm cd}$	$21.90{\pm}0.43{\rm de}$	$5.73 \pm 0.40 f$	$0.33{\pm}0.41{\rm de}$	$0.21{\pm}0.02{\rm b}$	$0.33 {\pm} 0.02 {\rm ab}$	$0.46 \pm 0.02 c$	$0.49 \pm 0.04 \mathrm{ab}$
LP8	$29.40{\pm}1.19{\rm def}$	$21.85{\pm}0.40{\rm de}$	$6.39 \pm 0.45 \mathrm{ef}$	$0.44{\pm}0.02{\rm cde}$	$0.19{\pm}0.02{\rm bcd}$	$0.30{\pm}0.02{\rm abc}$	$0.51{\pm}0.04{\rm bc}$	$0.43 \pm 0.04 \mathrm{ab}$
LP9	$33.42 \pm 0.96 \mathrm{ab}$	$25.21{\pm}1.00{\rm ab}$	$7.09{\pm}0.18{\rm de}$	$0.55 {\pm} 0.03 { m abcd}$	$0.19{\pm}0.02{\rm bcd}$	$0.20{\pm}0.02{\rm cd}$	$0.61{\pm}0.03{\rm abc}$	$0.25{\pm}0.03{\rm b}$
LP10	$32.14{\pm}0.81{\rm abc}$	$21.24{\pm}1.24{\rm de}$	$7.63{\pm}0.46{\rm d}$	$0.65{\pm}0.06{\rm abc}$	$0.20{\pm}0.01{\rm bc}$	$0.33 {\pm} 0.02 {\rm ab}$	$0.50{\pm}0.05{\rm bc}$	$0.48 \pm 0.03 \mathrm{ab}$
LP11	$30.71{\pm}1.18{\rm cde}$	26.11±1.11a	11.34±0.48a	$0.76 \pm 0.06a$	$0.23{\pm}0.07{\rm b}$	$0.29{\pm}0.06{\rm abcd}$	$0.49{\pm}0.14{\rm bc}$	0.41±0.13ab
LP12	28.00 ± 1.49 fg	$21.63{\pm}1.41\mathrm{ed}$	$8.47{\pm}0.40{\rm c}$	$0.52{\pm}0.06{\rm abcd}$	$0.15{\pm}0.02{\rm cde}$	$0.22{\pm}0.07{\rm bcd}$	0.63±0.09ab	$0.30{\pm}0.12{\rm b}$

注: LL. 叶长; LW. 叶宽; FW. 鲜重; DW. 干重; LB. 叶重比; RB. 根重比; SB. 茎重比; R/T. 根冠比。不同小写字母表示显 著差异(P<0.05)。下同。

Note: LL. Leaf length; LW. Leaf width; FW. Fresh weight; DW. Dry weight; LB. Leaf biomass ratio; RB. Root biomass ratio; SB. Stem biomass ratio; R/T. Root-shoot ratio. Different little letters represent significant differences (P<0.05). The same below.

表 2 光质、光周期及其交互作用对粗肋草生长量、 生物量的双因素方差分析

Table 2Two-factor analysis of variance of light quality,photoperiod and their interaction on growth amountand biomass of Aglaonema commutatum

处理 Treatment	光/ Light q	贡 uality	光质 Photop	期 period	光质 × 光周期 Light quality × Photoperiod		
	F	Р	F	Р	F	Р	
LL	19.889	0.000**	0.788	0.384	11.754	0.000**	
LW	16.178	0.000**	1.730	0.201	7.503	0.000**	
FW	179.678	0.000**	270.808	0.000**	14.990	0.000**	
DW	8.420	0.000**	5.556	0.027*	0.050	0.998	
LB	13.630	0.000**	0.151	0.701	7.664	0.000**	
RB	4.016	0.009**	2.507	0.126	3.211	0.023*	
SB	3.746	0.012*	1.447	0.241	1.520	0.221	
R/T	3.508	0.016*	0.520	0.478	2.155	0.093	

注:*和**分别表示显著差异(P<0.05)和极显著差异(P<0.01)。下同。

Note: * and ** indicate significant differences (P < 0.05) and extremely significant differences (P < 0.01). The same below.

渐增加,在R:B=1:1光质下,8h·d⁻¹光周期和 12h·d⁻¹光周期粗肋草叶片 SPAD 值趋于一致,无 明显变化;LP3、LP7、LP12 处理的粗肋草叶片 SPAD 值存在先降低后逐渐上升趋势;LP10、LP11 处理粗肋草叶片 SPAD 值逐渐降低,其中在 LP11 处理(R:B=1:3 光质 12 h・d⁻¹光周期)下,粗肋 草叶片 SPAD 值降幅均最大,粗肋草叶片 SPAD 值 减少 25.08%。

2.2.4 不同光质、光周期下粗肋草叶片花色素苷含量的变化 在白光光质下,8h·d⁻¹光周期和12h· d⁻¹光周期粗肋草叶片花色素苷含量趋于平稳,无明显变化。红蓝光质组合中LP4、LP8、LP9、LP11处理下粗肋草叶片花色素苷含量随培养时间的增加 而逐渐增加。培养50d,不同光质处理中LP11的 粗肋草叶片花色素苷含量增加最高,增加了 100.95%,其次是LP4处理,粗肋草叶片花色素苷含量增加了98.92%;LP2、LP5、LP10处理的粗肋草叶 片花色素苷含量除在培养20d突然降低外,整体呈上升趋势;LP6、LP12处理的粗肋草叶片花色素苷 含量随时间的变化先增加后降低(图2)。

2.3 不同光质与光周期对粗肋草叶片颜色参数的影响 2.3.1 不同光质、光周期影响下粗肋草叶片颜色参 数 由表 5 可知,不同光质对粗肋草叶片明度值 L*、色相值 a*、色相值 b*、色调角 h*的影响存在 显著差异,对色度值 c*影响不显著。8 h・d⁻¹光周 期和 12 h・d⁻¹光周期处理,R:B=1:3 光质下粗肋

表 3 光质、光周期对粗肋草 SPAD 值、 花色素苷含量的影响

Table 3Effects of light quality and photoperiod on SPADvalue and anthocyanin content of Aglaonema commutatum

处理 Treatment	光周期 Photoperiod (h・d ⁻¹)	光质 Light quality	SPAD	$\begin{array}{c} AC \\ (mg \cdot g^{-1}) \end{array}$
LP1	8	W	20.26±0.46a	$3.70 \pm 0.60 \mathrm{d}$
LP2	8	R : B = 1 : 1	$17.46{\pm}0.62{\rm b}$	$4.90{\pm}0.53{\rm c}$
LP3	8	R : B = 1 : 2	$15.65 \pm 0.51 \text{cd}$	5.13±0.61c
LP4	8	R : B = 2 : 1	$11.22 \pm 1.04 e$	6.17±0.60ab
LP5	8	R : B = 1 : 3	$14.72{\pm}0.79\mathrm{d}$	4.73±0.61c
LP6	8	R : B = 3 : 1	$16.37{\pm}0.60{\rm bc}$	$3.00{\pm}0.40{\rm d}$
LP7	12	W	19.38±0.96a	$3.73{\pm}0.60{\rm d}$
LP8	12	R : B = 1 : 1	$16.47{\pm}0.62{\rm bc}$	$4.93{\pm}0.35{\rm c}$
LP9	12	R : B = 1 : 2	$15.42{\pm}0.68{\rm cd}$	$5.53{\pm}0.51{\rm bc}$
LP10	12	R : B = 2 : 1	$10.62 \pm 0.57 \mathrm{ef}$	6.30 ± 0.60 ab
LP11	12	R : B = 1 : 3	$9.74 \pm 0.70 f$	7.03±0.45a
LP12	12	R : B = 3 : 1	$15.59{\pm}0.56{\rm cd}$	$3.73 \pm 0.65 \mathrm{d}$

注: SPAD. SPAD 值; AC. 花色素苷含量。下同。

Note: **SPAD**. SPAD value; **AC**. Anthocyanin content. The same below.

表 4 光质、光周期及其交互作用对粗肋草叶片 色素含量的双因素方差分析

Table 4Two-factor analysis of variance of light quality,
photoperiod and their interaction on pigment contents
in Aglaonema commutatum leaves

名称 Name	光质 Light quality		光居 Photop]期 period	光质 × 光周期 Light quality× Photoperiod		
	F	Р	F	Р	F	Р	
SPAD	129.295	0.000**	36.902	0.000**	9.678	0.000**	
AC	26.393	0.000**	10.860	0.003**	3.759	0.012*	

草叶片的色相值 a*、b*均最高。在相同光质下, 不同光周期对粗肋草叶片色相值 a*、b*的影响同 样存在差异。在相同光质下,12 h・d⁻¹光周期处理 下粗肋草叶片色相值 a*、b*均高于 8 h・d⁻¹光周 期的。粗肋草叶片色相值 a*从大到小依次为 LP11>LP10>LP9>LP5>LP12>LP4>LP6>LP8>LP3 >LP2>LP7>LP1,粗肋草叶片色相值 b*从大到小 依次为 LP11>LP5>LP12>LP6>LP10>LP9>LP7> LP8>LP4>LP3>LP2>LP1。在相同光质下,12 h· d⁻¹光周期处理下粗肋草叶片色调角 h* 均小于 8 h·d⁻¹光周期处理下粗肋草叶片色调角 h*;在光 质与光周期交互作用下,粗肋草叶片色调角 h*,从 小到大依次为 LP11<LP10<LP4<LP5<LP12<LP9< LP6<LP3<LP8<LP7<LP2<LP1,LP11 处理下叶片 色调角 h*最低,此时叶片偏向橙色(40°< h* \leq 75°)。

2.3.2 不同光质、光周期及其交互作用对叶片参数 的双因素方差分析 基于不同光质与光周期的双 因素方差分析结果(表6)表明,本试验中光质、光 周期及光质×光周期交互作用对粗肋草叶片颜色 参数的影响不同。可见,光质、光周期及光质×光 周期交互作用对粗肋草叶片颜色参数 L*、a*、b*、 h*的影响均极显著(P<0.01),而对色度值 c*的影 响均不明显(P>0.05)。

2.4 粗肋草生物量、叶片色素含量和叶片颜色参数 的相关性分析和主成分分析

2.4.1 粗肋草生物量、叶片色素含量和叶片颜色参数的相关性分析 粗肋草生物量、叶片色素含量和叶片颜色参数存在相关性:粗肋草叶长与叶重比呈极显著正相关,与色度值c*呈显著相关,相关系数分别为0.714 和0.606;粗肋草叶宽与干重、鲜重、叶重比和花色素苷含量均呈显著正相关,与明度值L*和色调角h*呈显著负相关;粗肋草干重和鲜重均与明度值L*呈极显著负相关,与花色素苷含量、色相值a*和色相值b*呈显著正相关;叶片SPAD值与干重、鲜重、叶重比、花色素苷含量、色相值b*呈显著负相关,与明度值L*和色调角h*呈显著正相关(表7)。

2.4.2 粗肋草生长性状和叶色性状相关指标的主 成分分析 对粗肋草 12 个指标的主成分分析结 果(表 8)表明,前 3 个主成分的贡献率分别为 63.645%、12.266%和 8.808%,累积贡献率达到 84.719%,从而表明这 3 个综合指标可以反映原指 标的绝大部分信息,可以代替原来 12 个单项指标 对不同处理下粗肋草生长发育状况进行综合评 价,并且各综合指标所代表的信息不再重叠。根 据各综合指标的标准化特征向量值及各单项指标 的标准化值(X_i),可得到粗肋草生长发育指标的 3 个主成分与原 12 项指标的线性组合方程: F_1 = 0.231 X_1 +0.253 X_2 +0.352 X_3 +0.329 X_4 = 0.144 X_5 = 0.330 X_6 +0.276 X_7 = 0.347 X_8 +0.336 X_9 +0.290 X_{10} +



图 1 不同光质、光周期下粗肋草叶片 SPAD 值 Fig. 1 SPAD values of *Aglaonema commutatum* leaves under different light qualities and photoperiods

0. $102X_{11} - 0.341X_{12}$; $F_2 = 0.550X_1 + 0.002X_2 - 0.065X_3 - 0.223X_4 - 0.429X_5 + 0.009X_6 - 0.094X_7 + 0.097X_8 - 0.171X_9 - 0.073X_{10} + 0.635X_{11} + 0.049X_{12}$; $F_3 = -0.130X_1 - 0.415X_2 + 0.121X_3 + 0.098X_4 + 0.283X_5 + 0.130X_6 - 0.493X_7 - 0.142X_8 + 0.146X_9 + 0.498X_{10} + 0.396X_{11} + 0.008X_{12}$

2.4.3 不同光质、光周期下粗肋草生长发育状况的 综合评价 以各主成分对应的方差贡献率作为权 重,对主成分得分和相应的权重进行线性加权,构 建粗肋草的生长发育状况评价函数为 F=0.751F₁+ 0.145F₂+0.104F₃,计算不同处理下粗肋草的生长 发育状况综合评价得分,分值越高表示该处理下 粗肋草的生长发育状况越好。本研究结果表明, 在所有处理中,LP11 的生长发育状况综合评价得 分最高,LP1 的生长发育状况综合评价得分最低。 由此可见,光质与光周期交互作用下 LP11(R: B=1:3×12 h・d⁻¹)处理对促进粗肋草生长发育 效果最好(表9)。

3 讨论

3.1 光质、光周期对粗肋草生长的影响

光环境对植物的影响贯穿植物的整个生命周 期。本研究发现光质显著影响粗肋草生长量及生 物量的积累,光周期对粗肋草鲜重、干重的影响显 著,在相同光质下,光周期为12h·d⁻¹的粗肋草鲜 重、干重比8h·d⁻¹光周期培养的更大,与12h· d⁻¹光周期更有利于萝卜(*Raphanus sativus*)幼苗鲜 重、干重积累的研究报道是一致的(刘文科和姜偲 倩,2016)。这可能是不同植物对日照长短的需求 不同,延长光周期可以提高植物光系统 II 反应中 心的活性(姚宁等,2022),促进植物光能利用效 率;光周期变短会降低植物的原初光能转化效率, 使叶片的转化能力降低,从而导致植株生物量的 差异。红蓝光质不同组合对粗肋草生物量积累均 有促进作用,不同红蓝光质配比与不同光周期交



图 2 不同光质、光周期下粗肋草叶片的花色素苷含量

Fig. 2 Anthocyanin contents of Aglaonema commutatum leaves under different light qualities and photoperiods

互作用提高植物生长量的效果不同。8 h・d⁻¹光周 期和 12 h・d⁻¹光周期的粗肋草鲜重、干重均在光 质 R : B=1:3 达到最大值,表明红光和蓝光比例 为1:3 时最能促进粗肋草生物量的积累。不同光 质对植物光合作用的影响不同,红蓝光处理下植 株叶片的气孔导度、光系统Ⅱ的实际光化学效率、 净光合速率等均高于单色光的处理(任毛飞等, 2023)。蓝光的非光化学猝灭系数最高,其光系统 Ⅱ 在暗适应和光适应下的最大光化学效率等叶绿 素荧光特性均高于其他单色光源(Gao et al., 2020);光系统 II 的适宜光源,能促进细胞分裂和 生长(Li et al., 2020)。因此,粗肋草生物量在蓝光 比例最高的光质配比处理下积累最多。

3.2 光质、光周期对粗肋草叶片色素含量和颜色的 影响

本研究中光照时间和光质均显著影响粗肋草 叶片 SPAD 值的变化,其中白光 8 h · d⁻¹光周期条 件下的粗肋草 SPAD 值最高。SPAD 值与叶绿素

表 5 光质、光周期对粗肋草叶片颜色参数的影响

Table 5 Effects of light quality and photoperiod on leaf color parameters of Aglaonema commutatum

处理 Treatment	明度值 L* Luminosity L*	色相值 a* Hue value a*	色相值 b [*] Hue value b [*]	色度值 c* Chromatic value c*	色调角 h [*] Hue angle h [*]
LP1	35.62±0.80a	-5.71±0.12h	11.52±0.29g	14.44±1.55a	110.20±0.79a
LP2	34.61±0.60a	-3.83 ± 0.24 g	13.03±0.39f	15.71±5.69a	$103.36{\pm}1.42\mathrm{b}$
LP3	$30.95 \pm 1.01 \mathrm{b}$	-3.15 ± 0.19 g	$13.77 \pm 0.45 \text{ef}$	18.42±1.36a	$96.59{\pm}1.25{\rm de}$
LP4	$28.06{\pm}0.73{\rm de}$	$-1.71 \pm 0.11 e$	$13.84 \pm 0.33 \text{ef}$	16.36±6.19a	$74.72 \pm 1.09 h$
LP5	$26.15 \pm 1.56 \text{ef}$	2.20±1.11c	17.79±0.50a	18.78±1.49a	84.69±1.26g
LP6	$30.16 \pm 0.99 \mathrm{bc}$	$-2.04 \pm 0.18e$	$15.86 \pm 0.69 \mathrm{bc}$	19.55±5.36a	93.81±1.01e
LP7	30.92 ± 0.21 b	-3.97 ± 0.20 g	$14.36 \pm 0.51 de$	16.62±0.94a	$100.36 \pm 4.66c$
LP8	$28.86{\pm}1.53{\rm cd}$	-2.28±0.21eg	$14.36 \pm 0.33 de$	14.07±1.62a	$98.92{\pm}1.88{\rm cd}$
LP9	$27.98{\pm}1.61\mathrm{def}$	$3.29{\pm}1.48{\rm cd}$	$15.27{\pm}0.50{\rm cd}$	14.94±0.25a	90.51±0.99f
LP10	$26.05 \pm 0.84 f$	$4.26{\pm}0.94{\rm b}$	15.72±1.21c	17.22±1.45a	70.87 ± 0.60 i
LP11	21.27±1.10h	7.51±1.31a	18.35±0.18a	16.64±5.15a	62.83±1.33j
LP12	$29.34{\pm}1.26{\rm bcd}$	$-0.52{\pm}0.67{\rm de}$	$16.75 \pm 0.55 \mathrm{b}$	13.09±2.19a	90.04±0.39f

表 6 光质、光周期及其交互作用对粗肋草 叶片颜色参数的双因素方差分析

Table 6 Two-factor analysis of variance of light quality, photoperiod and their interaction on leaf parameters of Aglaonema commutatum

名称 Name	光质 Light quality		光周 Photop	期 eriod	光周期 × 光质 Light quality× Photoperiod		
	F	Р	F	Р	F	Р	
L*	57.936	0.000**	92.733	0.000**	4.506	0.005**	
a*	124.810	0.000**	227.002	0.000**	15.279	0.000**	
b *	67.762	0.000**	66.204	0.000**	3.156	0.025*	
c *	0.515	0.762	2.196	0.151	1.164	0.355	
h*	369.008	0.000**	204.563	0.000**	24.358	0.000**	

总含量、叶绿素 a、叶绿素 b 含量呈显著正相关(项 情等,2022)。叶绿素作为绿色植物生长发育的指 标之一,不同光质配比和光周期调控绿色植物光 合色素的形成。对杉木(Cunninghamia lanceolata) (汪星星等,2022)和西瓜(Citrullus lanatus)(秦伟 等,2018)的研究均发现白光下幼苗的叶绿素含量 比红蓝光组合处理高。白光更有利于粗肋草叶绿 素的合成,但光照时间过长,会降低叶绿素合成。 这可能是植物面对光周期不足的环境时可以通过 提高光合色素合成来增强光合作用抵抗逆境;光 周期过长会对植物叶绿素含量产生逆境效应,阻碍叶绿素合成;同时,植物具有表型可塑性,可以随着光环境的变化调整其形态和光合生理,以提高对光能捕捉的能力和利用效率(Lei et al., 2013)。

在相同红蓝光质配比条件下,光周期 12 h · d⁻¹更有利于粗肋草叶片花色素苷含量提高,当红 蓝光质为 R:B=1:3 时,花色素苷含量最高。这 可能与促进花色素苷合成最有效的是蓝光和紫外 光有关(高飞等,2014)。光作为一种环境因子,其 调控花色素苷合成主要通过对相关酶基因的直接 或间接调控来完成(Jaakola, 2013)。红光可以显 著增加草莓果实花色素苷的含量和相关酶的活性 (Miao et al., 2016); 蓝紫光可以诱导茶树花青苷 关键合成酶查尔酮合成酶、类黄酮-3-羟化酶和二 氢黄酮醇还原酶的表达,红光调控花色素苷合成 酶(李智,2014)。光照条件为 16 h・d⁻¹的甘薯 (Ipomoea batatas)叶片类黄酮合成途径中结构基 因的表达量和花色素苷含量比 8 h · d⁻¹的高(魏永 赞等,2017)。因此,在长时间光照条件下,蓝光为 粗肋草的花色素苷合成和转录调控的主要效能光 质,以信号转导途径调控花色素苷合成和转运相 关基因的高效表达,加强花色素苷的积累。本研 究中不同处理下粗肋草的 L* 均为正值,L* 与花色 素苷含量呈显著负相关,与 SPAD 值呈极显著正相

广 西 植 物

1734

表 7 粗肋草生物量、叶片色素含量和叶片颜色参数的相关关系

Table 7 Correlations between biomass, leaf pigment content and leaf color parameters of Aglaonema commutatum

名称 Name LL LW DW FW LB RB SB R/T SPAD AC L* a* b* c* h* LL 1 0.550 0.545 0.381 0.714** -0.456 -0.022 -0.546 0.453 -0.546 0.446 0.366 0.606 -0.553 LW 1 0.608* 0.645* 0.715** -0.316 -0.216 -0.289 -0.537 0.655* -0.636* 0.573 0.385 0.603 -0.577* DW 1 0.608* 0.476 -0.225 -0.059 -0.334 -0.869* 0.695* -0.914* 0.947* 0.851* 0.257 -0.896* FW 1 0.428 -0.209 -0.210 -0.218 -0.51* 0.613* -0.914* 0.870* 0.867* 0.034 -0.820* LB 1 -0.229 -0.450 0.234 -0.211 0.113 -0.080 -0.16 0.332 0.198 0.231 <																
$ \begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	名称 Name	LL	LW	DW	FW	LB	RB	SB	R/T	SPAD	AC	L^*	a^*	\mathbf{b}^{*}	c^{*}	h*
$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	LL	1	0.550	0.545	0.381	0.714**	-0.456	-0.021	-0.522	-0.546	0.453	-0.546	0.446	0.366	0.606*	-0.553
DW 1 0.925** 0.476 -0.225 -0.059 -0.334 -0.869** 0.695* -0.941** 0.947** 0.851** 0.257 -0.896** FW 1 0.488 -0.200 -0.120 -0.298 -0.748** 0.613* -0.914** 0.870** 0.867** 0.034 -0.820** LB 1 -0.229 -0.450 -0.261 -0.585* 0.623* -0.560 0.332 0.198 0.251 -0.603* RB 1 -0.229 -0.450 -0.261 -0.585 0.623* -0.090 -0.166 -0.120 0.188 SB 1 -0.757** 0.976** 0.288 -0.211 0.113 -0.090 -0.166 -0.120 0.188 SPAD 1 -0.728** 0.976** 0.281 -0.233 0.299 -0.168 0.234 -0.093 0.041 -0.035 0.168 R/T 1 -0.826** 0.843** -0.818** -0.599* -0.233 0.969** AC 1 -0.826** 0.843** -0.818** -0.853*	LW		1	0.608*	0.645*	0.715**	-0.316	-0.216	-0.289	-0.537	0.655*	-0.636*	0.573	0.385	0.063	-0.577*
$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	DW			1	0.925**	0.476	-0.225	-0.059	-0.334	-0.869**	0.695*	-0.941**	0.947**	0.851**	0.257	-0.896**
LB 1 -0.229 -0.450 -0.261 -0.585* 0.623* -0.60 0.332 0.198 0.251 -0.603* RB 1 -0.757** 0.976** 0.288 -0.211 0.113 -0.080 -0.166 -0.120 0.188 SB 1 -0.757** 0.976** 0.057 -0.168 0.234 -0.093 0.041 -0.035 0.168 R/T 1 -0.728** 0.057 -0.168 0.239 -0.189 -0.293 -0.192 0.281 SPAD 1 -0.826** 0.843** -0.818** -0.599* -0.233 0.969** AC 1 -0.666* 0.693* 0.277 0.035 -0.763** L* 1 -0.666* 0.693* 0.277 0.035 -0.872** b* 1 -0.922**-0.853* -0.235 0.905** 1 0.276 -0.701* c* - - - - - 1 0.266 0.178 -0.235 0.905** h* - - - <td< td=""><td>FW</td><td></td><td></td><td></td><td>1</td><td>0.488</td><td>-0.200</td><td>-0.120</td><td>-0.298</td><td>-0.748**</td><td>0.613*</td><td>-0.914**</td><td>0.870**</td><td>0.867**</td><td>0.034</td><td>-0.820**</td></td<>	FW				1	0.488	-0.200	-0.120	-0.298	-0.748**	0.613*	-0.914**	0.870**	0.867**	0.034	-0.820**
RB1 $-0.757 * 0.976 * 0.976 * 0.288$ -0.211 0.113 -0.080 -0.166 -0.120 0.188 SB1 $-0.728 * 0.057$ -0.168 0.234 -0.093 0.041 -0.035 0.168 R/T1 0.374 -0.263 0.239 -0.189 -0.293 -0.192 0.281 SPAD1 $-0.826 * 0.843 * -0.818 * -0.599 * -0.233$ $0.969 * 0.969 * 0.233$ $0.969 * 0.966 * 0.693 * 0.277$ 0.035 $-0.763 * 0.966 * 0.693 * 0.277$ 0.035 $-0.763 * 0.976 * 0.976 * 0.995 * 0.905 *$	LB					1	-0.229	-0.450	-0.261	-0.585*	0.623*	-0.560	0.332	0.198	0.251	-0.603*
$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	RB						1	-0.757**	• 0.976**	0.288	-0.211	0.113	-0.080	-0.166	-0.120	0.188
R/T1 0.374 -0.263 0.239 -0.189 -0.293 -0.192 0.281 SPAD1 $-0.826*$ $0.843*$ $-0.818*$ $-0.599*$ -0.233 $0.969*$ AC1 $-0.666*$ $0.693*$ 0.277 0.035 $-0.763*$ L*1 $-0.922*-0.853*$ -0.235 $0.905*$ a*1 $0.826**$ 0.178 $-0.872**$ b*1 0.276 $-0.701*$ c*1 0.276 $-0.701*$ h*1 -0.253 1	SB							1	-0.728**	0.057	-0.168	0.234	-0.093	0.041	-0.035	0.168
SPAD1 $-0.826 \approx 0.843 \approx -0.818 \approx -0.599 \approx -0.233$ $0.969 \approx$ AC1 $-0.666 \approx 0.693 \approx 0.277$ $0.035 \approx -0.763 \approx$ L*1 $-0.922 \approx -0.853 \approx -0.235$ $0.905 \approx$ a*1 $0.826 \approx 0.178 \approx -0.872 \approx$ b*1 $0.276 \approx -0.701 \approx$ c*1 $0.276 \approx -0.701 \approx$ h*1 $0.276 \approx -0.233 = 10$	R/T								1	0.374	-0.263	0.239	-0.189	-0.293	-0.192	0.281
AC 1 -0.666* 0.693* 0.277 0.035 -0.763** L* 1 -0.922**-0.853* -0.235 0.905** a* 1 0.826** 0.178 -0.872** b* 1 0.276 -0.701* c* 1 0.276 -0.701* h* 1 0.276 1	SPAD									1	-0.826**	0.843 **	-0.818**	-0.599*	-0.233	0.969**
L* 1 -0.922**-0.853** -0.235 0.905** a* 1 0.826** 0.178 -0.872** b* 1 0.276 -0.701* c* 1 0.276 -0.701* h* 1 -0.253	AC										1	-0.666*	0.693*	0.277	0.035	-0.763**
a* 1 0.826** 0.178 -0.872** b* 1 0.276 -0.701* c* 1 -0.253 1 -0.253 h* 1 1 1 -0.253	L^*											1	-0.922**	-0.853**	-0.235	0.905**
b* 1 0.276 -0.701* c* 1 -0.253 h* 1	a*												1	0.826**	0.178	-0.872**
c [*] 1 -0.253 h [*] 1	\mathbf{b}^{*}													1	0.276	-0.701*
h° 1	с *														1	-0.253
	h*															1

表 9 各处理组粗肋草的生长发育状况综合评价表

 Table 9
 Comprehensive evaluation table of growth and development status of Aglaonema commutatum in each treatment group

项目	主成分	Principal co	mponent
Item	1	2	3
特征向量			
Feature vector			
LL	0.231	0.550	-0.130
LW	0.253	0.002	-0.415
DW	0.352	-0.065	0.121
\mathbf{FW}	0.329	-0.223	0.098
R/T	-0.144	-0.429	0.283
SPAD	-0.330	0.009	0.130
AC	0.276	-0.094	-0.493
Γ_*	-0.347	0.097	-0.142
a^*	0.336	-0.171	0.146
\mathbf{b}^{*}	0.290	-0.073	0.498
c^{*}	0.102	0.635	0.396
h *	-0.341	0.049	0.008
特征值	7.637	1.472	1.057
Eigenvalue			
贡献率	63.645	12.266	8.808
Contribution			
rate (%)			
累积贡献率	63.645	75.911	84.718
Cumulative			
contribution			
rate (%)			

处理 Treatment	F1	F2	F3	评价得分 Evaluation score	位次 Rank
LP1	-4.827 2	-1.438 7	-0.277 7	-3.862 7	12
LP2	-2.708 6	0.320 9	-0.736 0	-2.064 2	11
LP3	-0.651 3	1.401 1	-0.468 5	-0.334 7	6
LP4	1.754 4	1.146 7	-1.952 3	1.280 8	4
LP5	2.498 6	0.984 3	1.144 6	2.138 2	2
LP6	-1.325 6	1.675 1	1.824 9	-0.562 9	8
LP7	-2.239 0	0.269 6	0.579 0	-1.582 1	10
LP8	-1.198 7	-1.111 3	-0.288 2	-1.091 3	9
LP9	1.346 6	0.401 5	-1.112 4	0.953 8	5
LP10	2.385 8	-0.380 7	0.523 8	1.791 0	3
LP11	5.272 4	-1.575 8	0.139 0	3.745 6	1
LP12	-0.307 5	-1.692 8	0.623 9	-0.411 5	7

表 8 主成分分析结果 Table 8 Results of principal component analysis 关;色相值 a* 与花色素苷含量呈显著正相关,与 SPAD 值呈显著负相关,这与郭欢欢等(2017)对黄 连木(*Pistacia chinensis*)叶色研究的结果一致。不 同红蓝光质×光周期组合下培养的粗肋草叶片 SPAD 值和花色素苷的色素含量不同,叶片呈现的 颜色也不同,其中 LP11 处理的粗肋草叶片花色素 苷含量最高,SPAD 值最低,L*最小,色度值 a*、 b*最大,实际观察到此处理的粗肋草叶片色泽的影 响,主要通过提高叶片花色素苷含量和降低叶绿 素含量的变化来实现。在粗肋草设施栽培中可以 通过控制光周期和红蓝光在光源中所占比例,影 响叶片花色素苷和叶绿素的含量,从而改变叶色。

4 结论

本试验从不同光质与光周期交互作用对粗肋 草叶片颜色影响的角度,证明了不同光质和光周期 交互作用对粗肋草叶片颜色影响显著。在相同光 质下,12 h・d⁻¹光周期比8 h・d⁻¹光周期对提高粗肋 草生物量和花色素苷含量、降低叶绿素含量的作用 更显著。从提高植物生长量和改良叶色角度来考 虑,光质与光周期交互作用下LP11(R:B=1:3× 12 h・d⁻¹)处理对粗肋草生长量、生物量和叶片颜 色的改变最大,为最佳光质和光周期组合。

参考文献:

- CHEN G, 2020. Effects of different light quality ratios on photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* seedling Clones [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [陈钢, 2020. 不同光质配比对杉木幼苗优良无 性系光合特性的影响 [D]. 福州; 福建农林大学.]
- GAO F, KE L, JIN T, et al., 2014. Effects of light on anthocyanin synthesis in plants [J]. Chin Agric Sci Bull, 30(34): 6-10. [高飞, 柯燚, 金韬, 等, 2014. 光照对植物合成花色素苷的影响研究进展 [J]. 中国农学通报, 30(34): 6-10.]
- GAO S, LIU XN, LIU Y, et al., 2020. Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of Welsh onion (*Allium fistulosum* L.) grown under different LED wavelengths [J]. BioMed Cent, 2: 78.
- GUO HH, LIU Y, YAO F, et al., 2017. Relationship between pigment contents and leaf color parameters of *Pistacia chinensis* Bunge of different provenances in autumn [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 37(10): 2003-2009. [郭欢欢, 刘勇, 姚飞, 等, 2017. 不同种源黄连木秋季色素含量与叶色参数

的关系 [J]. 西北植物学报, 37(10): 2003-2009.]

- GUO LY, SHI M, WU YF, et al., 2018. Shading responses to leaf color and physiology during discoloration period of *Carpinus betulus* [J]. J Cent S Univ For Technol, 38(8): 26-34. [郭力宇, 施曼, 吴驭帆, 2018. 遮阴对欧洲鹅耳 枥变色期叶色及生理的影响 [J]. 中南林业科技大学学 报, 38(8): 26-34.]
- HAYAMA R, COUPLAND G, 2004. The molecular basis of diversity in the photoperiodic flowering responses of *Arabidopsis* and rice [J]. Plant Physiol, 135(2): 677-684.
- HU SQ, 2018. Effects of supplemental light quality and durations of illumination on growth, physiological characteristics of *Lilium oriental* [D]. Hangzhou: Zhejiang University. [胡绍泉, 2018. 不同光质及补光时间对东方 百合生长及生理特性的影响 [D]. 杭州:浙江大学.]
- JAAKOLA L, 2013. New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits [J]. Trends Plant Sci, 9(18): 477-483.
- KIM HH, GOINS GD, WHEELER RM, et al., 2004. Stomatal conductance of lettuce grown under or exposed to different light qualities [J]. Ann bot, 94: 691–697.
- LEI G, BO L, LIU WY, et al., 2013. Inhibition effects of daughter ramets on parent of clonal plant *Eichhornia crassipes* [J]. Aquatic Bot, 107: 47–53.
- LI DM, ZHAN QC, HUANG D, et al., 2022. A new *Aglaonema* cultivar 'Baibaoshi' [J]. Acta Hortic Sin, 49(S1):157-158. [李冬梅, 詹启成, 黄丹, 等, 2022. 粗 肋草属花卉新品种'白宝石'[J]. 园艺学报, 49(S1):157-158.]
- LI L, 2016. Study on the formation and regulation of leaf color from *Acer rubrum* L. [D]. Chongqing: Southwest University. [李力, 2016. 北美红枫呈色生理机制及叶色 调控[D]. 重庆:西南大学.]
- LI LS, ZHAI YM, ZHANG L, 2022. Effect of light regulation on callus induction system of test-tube plantlets of *Aglaonema commutatum* Schott [J]. Mol Plant Breed, 20(14): 4755– 4764. [李林山, 翟懿铭, 张黎, 2022. 光调控对粗肋草试 管苗愈伤组织诱导的影响 [J]. 分子植物育种, 20(14): 4755–4764.]
- LI YF, LI L, LIU JG, et al., 2020. Light absorption and growth response of *Dunaliella* under different light qualities [J]. J Appl Phycol, 32 (2): 1041-1052.
- LI Z, 2014. Effect of the main environmental factors on anthocyanin content and related genes expression of purple tea shoots [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University. [李智, 2014. 不同环境因子调控茶树紫色芽 叶形成的分子机制研究 [D]. 泰安:山东农业大学.]
- LIU MZ, LI Q, YANG C, et al., 2021. Effect of LED light quality on growth and development and chlorophyll fluorescence characteristics of red orange seedlings [J]. S Chin Fruits, 50(2): 1-7. [刘敏竹,李强,杨超,等, 2021. LED 光质对红桔幼苗生长发育和叶绿素荧光特性 的影响 [J]. 中国南方果树, 50(2): 1-7.]
- LIU Q, 2015. Effects of different photoperiods and different light quality on the physiological characteristic and quality in strawberry [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University. [刘庆, 2015. 不同光周期及光质对草莓生理

特性及品质的影响 [D]. 泰安: 山东农业大学.]

- LIU WK, JIANG SQ, 2016. Effects of light quality and intensity of LEDs on growth and biomass accumulation of radish seedlings [J]. Chin Light Light, 381(12): 24-26. [刘文科,姜偲倩, 2016. LED 红蓝光质及其光周期对萝卜苗生长及生物量的影响 [J]. 中国照明电器, 381(12): 24-26.]
- MIAO LX, ZHANG YC, YANG XF, et al., 2016. Colored light-quality selective plastic films affect anthocyanin content, enzyme activities, and the expression of flavonoid genes in strawberry (*Fragaria* × *ananassa*) fruit [J]. Food Chem, 207: 93–100.
- MOHAMED NMA, 2016. The effects of light intensity and time on plant growth [D]. Fuzhou: Fujian Agricultural and Forestry University. [MOHAMED NMA, 2016. The effects of light intensity and time on plant growth [D]. 福州: 福建 农林大学.]
- QIN W, CHEN K, ZHAO YF, et al., 2018. Effects of different LED light sources on SPAD value, photosynthetic parameters and physiological quality of watermelon seedlings [J]. Tianjin Agric Sci, 24(11): 8-10. [秦伟,陈昆,赵跃锋, 等, 2018. 不同 LED 光源对西瓜幼苗 SPAD 值、光合参数 及生理品质的影响 [J]. 天津农业科学, 24(11): 8-10.]
- REN MF, MAO GL, LIU SZ, et al., 2023. Research progress on the effects of light quality on plant growth and development, photosynthesis, carbon and nitrogen metabolism [J]. Acta Phytophysiol Sin, 59 (7): 1221 – 1228. [任毛飞,毛桂玲,刘善振,等, 2023. 光质对植物 生长发育、光合作用和碳氮代谢影响的研究进展 [J]. 植 物生理学报, 59(7): 1221–1228.]
- SHAFIQ I, HUSSAIN S, RAZA MA, et al., 2021. Crop photosynthetic response to light quality and light intensity [J]. J Integr Agric, 20(1): 4-23.
- SUN YL, CHENG BX, ZHOU LJ, et al., 2021. Studies on the correlation between leaf coloration and flower coloration in F1 population of *Rosa* spp. [J]. J Sichuan Agric Univ, 39(2): 173-179. [孙彦琳, 程璧瑄, 周利君, 等, 2021. 现代月季 F1 代群体叶色与花色相关性研究 [J]. 四川农业大学学 报, 39(2): 173-179.]
- TAO H, HANG H, FENG TM, et al., 2023. Adaptability evaluation of *Prunus persica* cultivars in Gansu province based on principal component analysis [J]. Non-Wood For Res, 41(1): 236-244. [陶红,韩宏,冯廷敏,等,2023. 基 于主成分分析的不同碧桃品种在甘肃地区的适应性评价 [J]. 经济林研究,41(1): 236-244.]
- WANG DX, SUN HJ, DE YJ, et al., 2019. Change of leaf color of *Liquidambar formosana* seedlings under different light quality treatments [J]. For Res, 32(4): 158-164. [王 冬雪,孙海菁,德永军,等, 2019. 不同光质处理对枫香 幼苗叶色的影响 [J]. 林业科学研究, 32(4): 158-164.]
- WANG SA, WANG XD, SHI XB, et al., 2016. Red and blue lights significantly affect photosynthetic properties and ultrastructure of mesophyll cells in senescing grape leaves [J]. Hortic Plant J, 2(2): 82–90.
- WANG SY, LIU JM, ZHAO CY, et al., 2017. Chromosome numbers analyses of *Aglaonema* cultivars [J]. Chin J Trop Crops, 38(3): 456-462. [王树茵, 刘金梅, 赵超艺, 等,

2017. 粗肋草品种的染色体数目分析 [J]. 热带作物学 报, 38(3): 456-462.]

- WANG XX, CHEN G, CAO GQ, et al., 2022. Effect of different photo qualities on antioxidase activity and chlorophyll content of Chinese fir seedlings [J]. J Gansu Agric Univ, 57(4): 137-146. [汪星星,陈钢,曹光球, 等, 2022. 不同光质对杉木幼苗抗氧化酶活性和叶绿素含 量的影响 [J]. 甘肃农业大学学报, 57(4): 137-146.]
- WEI QM, 2018. Effect of LED light quality and photoperiods on growth and photosynthetic characteristics of *Paramichelia baillonii* seedlings [D]. Nanning: Guangxi University. [韦秋梅, 2018. LED 不同光质及光周期对山白兰苗木生长及光合特性的影响 [D].南宁:广西大学.]
- WEI YZ, LI WC, DONG C, et al., 2017. Regulation and mechanism of light on anthocyanin biosynthesis in plants [J]. Acta Phytophysiol Sin, 53(9): 1577-1585. [魏永赞, 李伟才,董晨,等, 2017. 光照对植物花色素苷生物合成 的调控及机制 [J]. 植物生理学报, 53(9): 1577-1585.]
- XIANG Q, WU L, XU RH, et al., 2022. Correlation between SPAD and chlorophyll content in infected tomato leaves at different temperatures [J]. Acta Hortic Sin, 513(18): 8– 15. [项倩, 吴磊, 徐若涵, 等, 2022. 不同温度下染病番 茄叶片 SPAD 和叶绿素含量的相关性 [J]. 北方园艺, 513(18): 8–15.]
- XIE CJ, HE FY, LIU L, et al., 2023. Effects of light quality and photoperiod on the growth and physiology of *Paramichelia baillonii* seedlings [J/OL]. Guihaia: 1-14 [2023-07-26]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45. 1134.Q.20221227.1646.008.html. [谢慈江,何福英,刘莉, 等, 2023. 光质和光周期对山白兰苗木生长、生理的影响 [J/OL]. 广西植物: 1-14 [2023-07-26]. http://kns. cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20221227.1646.008.html.]
- YAO N, LIU JF, JIANG ZP, et al., 2022. Effects of photoperiod and light quality on seedling growth and chlorophyll fluorescence kinetics of *Quercus* L. [J]. For Res, 35(1): 59-69. [姚宁,刘建锋,江泽平,等, 2022. 光周 期与光质对栎属幼苗生长及叶绿素荧光的影响 [J]. 林 业科学研究, 35(1): 59-69.]
- ZHANG SM, PENG YY, LI L, 2016. Effect of different light quality treatments of leaf color change of *Selaginella uncinata* [J]. Acta Hortic Sin, 363(12):75-79. [张水木, 彭媛媛, 李林, 2016. 不同光质处理对翠云草叶色变化的影响 [J]. 北方园艺, 363(12):75-79.]
- ZHAO MW, 2020. Effects of different temperature, light quality and light time on the growth and quality of ice plant [D]. Shihezi: Shihezi University. [赵明伟, 2020. 不同温 度、光质和光照时间对冰菜生长及品质的影响 [D]. 石河 子:石河子大学.]
- ZHOU ZP, SHI SL, SONG T, et al., 2018. Optimization of callus and multiple shoots induction medium of *Aglaonema commutatum* Schott 'Red Valentine' [J]. Genom Appl Biol, 37(12): 5429-5436. [周佐葡, 施苏丽, 宋婷, 等, 2018. 如意皇后粗肋草愈伤组织及丛生芽诱导培养基优 化[J]. 基因组学与应用生物, 37(12): 5429-5436.]

(责任编辑 邓斯丽 蒋巧媛)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202204092

王琳, 欧阳明, 宋述望, 等, 2023. 常绿阔叶林植物叶片 N、P 化学计量特征对毛竹扩张的响应 [J]. 广西植物, 43(9): 1737-1746.



WANG L, OUYANG M, SONG SW, et al., 2023. Response of N and P stoichiometric characteristics of evergreen broad-leaved forest plant leaf to *Phyllostachys edulis* expansion [J]. Guihaia, 43(9): 1737–1746.

常绿阔叶林植物叶片 N、P 化学计量 特征对毛竹扩张的响应

王 琳^{1,2},欧阳明³,宋述望^{1,2},曾小霞^{1,2},宋庆妮^{1,2}, 刘 骏^{1,2},方 熊⁴,栾丰刚^{1,2},杨清培^{1,2}*

(1. 江西农业大学林学院,南昌 330045; 2. 江西农业大学江西省竹子种质资源与利用重点实验室,南昌 330045;
3. 北京大学城市与环境学院,北京 100871; 4. 江西农业大学国土资源与环境学院,南昌 330045)

摘 要:为从生态化学计量内平衡角度解释常绿阔叶林不同层次植物对毛竹(*Phyllostachys edulis*)扩张的生存响应差异性,该研究采用空间代替时间的方法,在江西井冈山国家级自然保护区沿毛竹扩张方向选取典型毛竹-常绿阔叶林界面,依次设置毛竹林、竹阔混交林和常绿阔叶林样地,比较分析了毛竹扩张方向上样地内不同乔木层、灌木层、草本层植物叶片及土壤 N、P 含量及比例。结果表明:(1)从毛竹林到阔叶林,土壤 N 含量上升,P 含量下降,N:P 上升(*P*<0.05);乔木层树种[红楠(*Machilus thunbergii*)、赤杨叶(*Alniphyllum fortunei*)及交让木(*Daphniphyllum macropodum*)]叶片P含量下降,N:P 上升(*P*<0.05);除灌木层的红果山胡椒(*Lindera erythrocarpa*)外,各林分中的灌木层和草本层植物 N、P 含量及比例变化较小。(2)土壤 N:P 与乔木层、草本层和灌木层植物叶片 N:P 分布呈显著正相关、负相关与不相关。(3)在各林分中,毛竹叶片 N、P 含量及比例较稳定。综上认为,毛竹通过改变土壤 N、P 化学计量特征进行扩张,引起植物体 N、P 元素化学计量特征发生变化。灌木及草本植物受土壤异质性影响较小,但是乔木层植物 N、P 元素化学计量特征却因此失衡,这可能是阔叶林乔木层树种存亡受威胁的重要原因。

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2023)09-1737-10

Response of N and P stoichiometric characteristics of evergreen broad-leaved forest plant leaf to *Phyllostachys edulis* expansion

WANG Lin^{1,2}, OUYANG Ming³, SONG Shuwang^{1,2}, ZENG Xiaoxia^{1,2}, SONG Qingni^{1,2}, LIU Jun^{1,2}, FANG Xiong⁴, LUAN Fenggang^{1,2}, YANG Qingpei^{1,2*}

(1. College of Forest, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. Jiangxi Provincial Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Utilization, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 3. College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; 4. College of Land Resources and Environment, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

收稿日期: 2022-07-10

基金项目:国家自然科学基金(32060319,41807028);江西省"千人计划"引进类创新领军人才长期青年项目(jxsq2020101079)。

第一作者:王琳(1997-),硕士研究生,研究方向为森林资源开发与利用,(E-mail)WangLLin962464@163.com。

^{*}通信作者:杨清培,博士,教授,研究方向为竹林生态与养分管理,(E-mail)Qingpeiyang@126.com。

Abstract: In order to explain the difference of survival response of plants at different levels in evergreen broad-leaved forest to the *Phyllostachys edulis* expansion from the perspective of ecological stoichiometry homeostasis, this study used the method of space-time substitution, a typical P. edulis evergreen broad-leaved forest interface including P. edulis forest, P. edulis broad-leaved mixed forest and evergreen broad-leaved forest was selected in Jinggangshan National Nature Reserve, Jiangxi Province. The N and P contents of soil and leaves of P. edulis, broad-leaved trees, shrubs and herbaceous layer plants in each forest were compared and analyzed. The results were as follows: (1) From bamboo forest to evergreen broad-leaved forest, the soil N content and N: P increased, while soil P content decreased; the leaf P contents of tree species (Machilus thunbergii, Alniphyllum fortunei and Daphniphyllum macropodum) decreased and the N: P increased. Unlike the trees, the leaf N and P stoichiometric characteristics of plants both in shrub and herbaceous layers showed no significant change, except the shrub tree Lindera erythrocarpa. (2) The soil N: P was positively correlated with the leaf N: P of trees, negatively correlated with that of shrubs and had no correlation with that of herbaceous plants, respectively. (3) The leaf N and P contents and N: P for P. edulis remained stable. In conclusion, P. edulis expansion changes plant leaf N and P stoichiometric characteristics by altering the soil N and P stoichiometric characteristics. Shrubs and herbaceous plants are less affected, however, it causes the imbalance of plant N and P stoichiometric characteristics of tree layer plants, which may be an important reason for the survival of tree species in evergreen broad-leaved forest.

Key words: *Phyllostachys edulis* expansion, plant diversity, ecological stoichiometry homeostasis, soil N : P, Jiangxi Jinggangshan National Nature Reserve

毛竹(Phyllostachys edulis)是一种高大乔木状竹 类植物,其凭借克隆繁殖、生理整合的内禀优势以 及灵活的细根竞争策略,可向邻近次生群落迅速扩 张(杨清培等,2015;李伟成等,2018;陈才榜, 2022),并排斥其他树种,成为群落优势物种,严重 地影响了当地森林景观(Ying et al., 2016)和生态 系统功能(Okutomi et al., 1996),引起了生态学界 的广泛关注。常绿阔叶林是亚热带地区的地带性 植被,是生物多样性的重要组成部分(陈婷婷等, 2018;杨起帆等,2021;黄雍容等,2021)。常绿阔叶 林分布区是毛竹的适生区,其遭受破坏演变成次生 林后经常受到毛竹扩张的严重威胁,不仅使群落组 成和结构简化,而且导致物种多样性下降(欧阳明 等,2016;赵雨虹等,2017;童冉等,2019)。有研究发 现,不同层次植物多样性对毛竹扩张的响应表现出 明显差异,如欧阳明等(2016)和白尚斌等(2013)均 表示毛竹扩张导致常绿阔叶林乔木层的物种丰富 度显著降低,而对灌木层和草本层的物种丰富度的 影响并不显著。那么,为什么不同层次植物的生存 对毛竹扩张的响应会有所不同?

生态化学计量学理论认为,有机体的生存生 长与体内元素化学比例紧密相关,在漫长的进化 过程中,有机体已经形成特有的元素化学组成与 比例,只有保持体内化学计量内平衡才能生存 (Chen et al., 2005;蒋龙等,2019; Zhang et al., 2020;黄雍容等,2021)。N、P 是植物体内重要限制性营养因素,两者协同影响植物生存生长(王洪 义等,2020;陈文等,2020)。植物体 N、P 含量及 其比例易受植物类群和土壤 N、P 化学计量特征的 影响(刘超等,2012;刘岑薇等,2017;刘小玉, 2020)。刘骏等(2013)研究表明毛竹扩张导致了 竹阔界面两侧土壤 N、P 的异质性。然而,常绿阔 叶林不同层次的植物对毛竹扩张引起的土壤异质 性的响应程度尚不清楚。

为此,本研究采用时空替代法,在江西井冈山 国家级自然保护区选择典型毛竹-常绿阔叶林界面 (以下简称竹阔界面),对比分析毛竹林、竹阔混交 林和常绿阔叶林样地土壤、不同植物叶片 N、P 含量 及其比例。拟解决以下问题:(1)毛竹扩张对常绿 阔叶林土壤 N、P 的化学计量特征的影响;(2)毛竹 扩张过程中毛竹自身以及常绿阔叶林中不同层次 植物叶片 N、P 化学计量特征;(3)土壤与植物间的 N、P 化学计量特征的关系。通过比较不同植物 N、 P 化学计量特征对毛竹扩张的敏感性,揭示群落不 同层次植物对毛竹扩张生存响应差异的生理机制。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

江西井冈山国家级自然保护区(114°04′--

114°16′E、26°38′—26°40′N)处于中国大陆东南 丘陵盆地区,属于中亚热带季风气候(张继平等, 2014),四季分明,水热条件充沛,年平均气温14.2 ℃。最热为7月,平均气温23.9℃,极端高温36.7 ℃;最冷为1月,平均气温3.4℃,极端低温 -11.0℃;年平均降水量1889.8 mm;海拔202~ 2120.4 m(欧阳明等,2016)。土壤以山地黄壤为 主,土层厚度一般为50~80 cm,土质疏松、肥沃、 湿润(向琳等,2019)。该区地带性植被为常绿阔 叶林,是毛竹的适生区。由于长期的人为采伐和 自然干扰,毛竹不断向邻近的常绿阔叶林扩张,因 此形成大量竹阔混交林甚至毛竹林,这为本试验 提供了理想研究场所(刘骏等,2013)。

1.2 样地设置

在保护区海拔为850~950 m处,选择典型的 毛竹向常绿阔叶林扩张的样地,沿毛竹扩张方向 设置大小为 20 m × 30 m 的毛竹林 (Phyllostachys edulis forest. PEF)、竹阔混交林(P. edulis broadleaved mixed forest, PBMF)和常绿阔叶林 (evergreen broad-leaved forest, EBF)样方,3次重 复,总计9个样方。常绿阔叶林为正在恢复中的 次生常绿阔叶林,乔木层平均高度 17.0 m、胸径 15.8 cm、密度1000 plants · hm⁻²、郁闭度 0.85,优 势种主要为红楠(Machilus thunbergii),林龄 40~50 年,伴生树种主要有交让木 (Daphniphyllum macropodum)、赤杨叶(Alniphyllum fortunei)等;竹 阔混交林为毛竹向阔叶林扩张 6~7 年后形成的混 交林,竹木数量比为8:1,其中毛竹高约15m,密 度约4 200 plants · hm⁻². 郁闭度 0.8: 毛竹林为约 30年前自然生长形成的纯林,密度约5200 plants · hm⁻²,平均胸径 10.0 cm,平均高度 14.0 m。 1.3 样品采集和指标测定

2014年8月,在毛竹林、竹阔混交林样方中沿 东南西北4个方向分别采集健康成熟的毛竹鲜 叶,然后将样品进行混合;以同样的方法在毛竹 林、竹阔混交林和常绿阔叶林样方中采集其他植 物鲜叶[乔木层:红楠、交让木、赤杨叶;灌木层: 格药柃(Eurya muricata)、油茶(Camellia oleifera)、 朱砂根(Ardisia crenata)和红果山胡椒(Lindera erythrocarpa);草本层:狗脊(Woodwardia japonica)、 寒莓(Rubus buergeri)和淡竹叶(Lophatherum gracile)]。每个样方选择每种树种4株,共384份 样品。将所有样品带回实验室后105℃杀青,磨 成粉,过60目筛备用。

在每块样方中沿"S"路线选取 15 个采样点, 用内径 5 cm 土钻,取 0~15 cm 的土壤样品,然后 将样品混合成 3 份,9 个样方,共 27 个样品。将采 集的样品,装入密封袋,带回实验室,自然风干后 过 100 目筛备用。样品全氮、全磷测定分别采用 靛酚蓝比色法、钼锑抗比色法,具体步骤参考《土 壤农业化学分析》(鲁如坤,2000)。

1.4 数据处理与分析

采用一般线性模型(general linear model, GLM)单因素方差分析毛竹林、竹阔混交林和常绿 阔叶林的土壤 N、P 含量及 N:P 的差异(α = 0.05);采用 Fisher 最小显著差异法(LSD)对不同 群落间植物叶片 N、P 含量及 N:P 进行差异显著 性检验;采用 Pearson 相关分析法分析土壤与植物 叶片 N、P 含量及 N:P 的关系。上述分析由软件 SPSS 19.0 完成,数据整理与制图由软件 Excel 2007 和软件 Origin 9.0 实现。

2 结果与分析

2.13种林分土壤 N、P 含量比较

毛竹林、竹阔混交林和常绿阔叶林的土壤 N 含量分别为 3.45、3.90、4.58 mg · g⁻¹,土壤 P 含量 分别为 0.56、0.53、0.49 mg · g⁻¹, N : P 分别为 6.16、7.36、9.35,即从阔叶林到毛竹林,毛竹林土 壤 N 含量和 N : P 分别下降了 24.67%和 34.12%, P 含量升高了 14.29%(图 1)。

2.2 3 种林分乔木层叶片 N、P 化学计量特征

红楠和赤杨叶的叶片 N 含量在不同林分之间 差异不显著,而 P 含量和 N:P 差异显著(图 2)。 例如,毛竹林、竹阔混交林和常绿阔叶林中红楠叶 片 P 含量分别为 0.82、0.77、0.63 mg・g⁻¹,N:P 分 别为 15.55、15.64、21.29,前两者的 P 含量在阔叶 林基础上的增幅分别为 30.16%和 22.22%,N:P 的降幅分别为 26.96%和 26.54%。赤杨叶叶片 P 含量在毛竹林和竹阔混交林中相比阔叶林分别增 加了 30.00%和 13.33%,而 N:P 分别下降了 20.07%和 3.75%。交让木叶片 N、P 含量在 3 种群 落中差异不显著,而 N:P 差异显著,其叶片 N:P 在毛竹林、竹阔混交林和阔叶林中分别为 15.85、 18.11 和 20.04,即交让木叶片 N:P 下降了 20.91% (图 2)。



不同字母表示不同群落间差异显著(P<0.05)。下同。

Different letters indicate significant differences between different communities (P < 0.05). The same below.







2.3 3 种林分林下层叶片 N、P 化学计量特征

灌木层植物叶片 N、P 化学计量特征的变化不一致,其中油茶、朱砂根和格药柃的变化较小,红 果山胡椒 N 含量和 N:P 发生较大改变(图 3)。 油茶的叶片 N、P 含量及 N:P 在 3 种群落中的变 化范围分别为 9.40~10.82 mg·g⁻¹、0.62~0.69 mg·g⁻¹和 14.03~16.81,相对比较稳定。红果山胡 椒叶片 N 含量在毛竹林、竹阔混交林和常绿阔叶 林分别为 20.86、23.65、24.85 mg·g⁻¹,P 含量分别 为 1.20、1.33、1.15 mg·g⁻¹,叶片 N:P 分别为 17.38、17.78、21.61,即 N 含量和 N:P 分别下降 了 16.06%和 19.57%,而 P 含量变化较小。此外, 草本层植物(狗脊、寒莓、淡竹叶)叶片 N、P 含量 及比例在3个群落中差异均不显著(图4),即草木 层植物 N、P 化学计量特征在3个林分中的变化 较小。

2.4 毛竹叶片 N、P 化学计量特征

由图 5 可知,在毛竹向阔叶林扩张过程中,其叶 片 N、P 化学计量特征变化稳定,毛竹林和竹阔混交 林叶片 N、P 含量及 N:P 在 22.18~24.25 mg · g⁻¹、 1.45~1.55 mg · g⁻¹和 15.29~15.65 变化范围内,平 均值分别为 23.22、1.50 mg · g⁻¹和 15.47。

2.5 竹阔界面植物叶片与土壤 N、P 化学计量特征 的相关性分析

由表1可知,在土壤与植物的关系中,土壤N、 P含量与乔木层植物叶片N、P含量及N:P的关

1741







图 4 3 种林分草本层植物叶片 N(A)、P(B)含量及 N:P(C)

Fig. 4 Leaf N (A) , P (B) contents and N : P (C) of herbaceous layer plants in three stands



图 5 毛竹叶片 N(A)、P(B)含量及 N:P(C) Fig. 5 Leaf N(A), P(B) contents and N:P(C) of Phyllostachys edulis

ł	between plant leaves and soil							
层次 Layer	指标 Index	叶片 N Leaf N	叶片 P Leaf P	叶片 N:P Leaf N:P				
乔木层 Tree layer	土壤 N Soil N	0.03	-0.26	0.29				
	土壤 P Soil P	-0.30	-0.09	-0.19				
	土壤 N:P Soil N:P	0.20	-0.21	0.39*				
灌木层 Shrub layer	土壤 N Soil N	0.10	0.00	0.05				
	土壤 P Soil P	0.40**	0.39**	-0.16				
	土壤 N:P Soil N:P	-0.13	-0.21	0.13				
草本层 Herbaceous layer	土壤 N Soil N	0.08	0.58**	-0.38*				
	土壤 P Soil P	0.49**	0.49**	0.14				
	土壤 N:P Soil N:P	-0.18	0.28	-0.43**				

表 1 植物叶片与土壤 N:P的 Pearson 相关性分析 Table 1 Pearson correlation analysis for N:P

注:*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著相关。

Note: * and ** indicate significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

系均不显著,仅土壤 N:P与叶片 N:P呈显著正 相关。土壤 N含量、N:P与灌木层植物叶片 N、P 含量及 N:P关系均不显著,仅土壤 P含量与叶片 N、P含量均为极显著正相关。土壤 N含量与草本 层植物叶片 P含量、N:P分别呈极显著正相关、 显著负相关;土壤 P含量与叶片 N、P含量均呈极 显著正相关;土壤 N:P与叶片 N:P呈极显著负 相关。

3 讨论

3.1 毛竹扩张使土壤 N 含量下降, P 含量上升

本研究发现,毛竹扩张使常绿阔叶林土壤 N 含量和 N:P显著下降,P含量显著上升,此研究 结果与前人研究结果基本相似。Song等(2017)和 Li等(2017)发现江西大岗山和江西庐山自然保护 区毛竹向邻近阔叶林扩张,减少了土壤总 N含量; 王奇赞等(2009)比较天目山自然保护区毛竹林、 竹阔混交林和阔叶林土壤 P含量发现,毛竹林土 壤 P含量最高(0.42 mg·g⁻¹),混交林次之(0.38 $mg \cdot g^{-1}$), 阔叶林最低(0.34 mg $\cdot g^{-1}$); Dassonvile 等(2008)发现欧洲西北部7种常见植物的入侵显 著增加土壤 P 含量; Chapuis-Lardy 等(2006)证实, 早生一枝黄花(Solidago gigantea)的扩张提高了土 壤表层无机 P 的含量。土壤中总 N、P 含量主要取 决于输入与输出两个过程。凋落物回归和植物吸 收是影响土壤 N 流动的主要方式。Song 等 (2017)研究发现,毛竹林凋落物 N 回归量低于常 绿阔叶林,而植物N吸收量显著高于常绿阔叶林, 这两个过程会共同导致土壤总N含量减少。土壤 P 来源于岩石的风化, 而土壤 N 除了受土壤母质 的影响外,还受枯落物的分解以及植物吸收利用 的影响。因此, P的变化规律与 N有一定的差异。 毛竹林细根年生长量、周转率均高于常绿阔叶林 (刘骏等,2013)。毛竹具有庞大的地下鞭系统、旺 盛的细根生物量、较高的根系周转速率,这有利于 土壤 P 积累。土壤酸化会促进 P 的矿化(周强等, 2021)。植物可吸收的无机 N 主要为 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N,但植物对这两种 N 形态的利用策略不同。 宋庆妮等(2013)研究发现,毛竹具有喜 NH₄⁺-N 的 习性,在其扩张过程中,吸收大量 NH4+-N 的同时 释放出 H⁺,这将导致根系微环境 pH 值下降,这一 变化促进土壤 P 的风化,使土壤 P 含量升高。

3.2 毛竹扩张对阔叶林植物叶片 N、P 化学计量特 征的影响

本研究通过分析发现,毛竹扩张使乔木层树 种的叶片 P 含量升高,导致叶片 N:P 下降,这与 土壤 N、P 供应变化密切相关。有研究发现,叶片 养分含量与土壤养分供应有关(李虹谕等,2021; 陈小花等,2021)。Fan 等(2015)的研究结果表 明,在亚热带森林生态系统内,土壤与植物的N: P显著相关。邬畏(2010)研究发现土壤 N:P的 变化是植物体内 N:P 变化的基础。项琦(2021) 指出,互花米草(Spartina alterniflora)入侵改变了 土壤 N、P 化学循环,从而导致植株 N、P 含量及生 态化学计量特征也随之改变,并存在入侵时间越 长,土壤与植株养分元素含量及计量比的相关性 越高的规律。本研究中,虽然毛竹扩张降低了土 壤 N 含量,但是乔木层植物叶片 N 含量变化较小, 这可能是因为植物 N 含量具有更高的自我调控系 数,表现出较强的化学内稳态(李贵才等,2003)。 Koerselman 和 Meuleman (1996) 提出,当植物

N: P<14时,植物生长倾向于受到N限制;当植物 N: P>16时,植物生长倾向于受到 P 限制:当植物 N:P处于14~16时,植物生长可能受到N和P 的共同限制或不受它们的限制。在本研究中,乔 木层植物叶片 N:P 均大于 16,因此,乔木层植物 生长倾向于受到 P 限制。本研究发现,毛竹扩张 增加了土壤 P 含量。Perring 等(2008)表示土壤 养分差异对植物化学计量特征具有重要影响,即 土壤 P 含量增加可提高 P 的可利用性,以此促进 受 P 限制植物的生长,增加其组织内的 P 浓度以 维持正常生理活动,这是叶片 P 含量增加而 N:P 降低的原因之一。通过分析土壤与乔木层植物叶 片化学计量特征之间的关系发现,叶片 P 含量与 土壤 P 含量呈显著负相关,这与 Garnier(1998)的 研究结果不一致,他认为若植物生长受某元素限 制,其叶片相应元素含量会与土壤对该养分的供 应能力呈正相关。本研究对象为自然保护区常绿 阔叶林,植物组成多样,群落结构复杂,不适于用 具体物种的研究结果来解释。

本研究发现,与乔木层植物叶片不同,毛竹向 阔叶林扩张对灌木层大部分植物和草本层植物的 化学计量特征影响不明显。以往许多研究表明灌 木及草本植物 N、P 化学计量内稳性较高,受土壤 供给的影响相对较小(罗艳等,2017;勒佳佳等; 2020;阿里木·买买提等,2022)。冶松(2021)研 究草本植物 N 含量对 N 添加的响应发现,草本植 物叶片 N 含量在不同 N 处理间均无显著差异。张 亚琴等(2022)表示,马尾松(Pinus massoniana)林 下4种灌木植物化学计量特征主要受自身遗传影 响,与土壤 N、P 含量及其比例无显著关系。李家 湘等(2017)表示,中国南方灌丛植物叶的 N 含量 主要由不同生活型植物生长需求决定,而 P 含量 受气候、土壤和植物生活型共同决定。郭子豪等 (2021)指出,植物的N可能更倾向于是一种物种 性状,与土壤养分无关。因此,毛竹扩张对灌木层 大部分植物和草本层植物自身化学计量特征影响 较小的原因可能是N、P含量及其比例是灌木与草 本植物自身固有的性状特征,它们对外界土壤 N、 P 的变化响应不敏感。

3.3 毛竹扩张中其自身叶片的 N:P 较稳定

本研究发现,毛竹在扩张过程中其自身叶片的 N、P 化学计量特征变化不大,这与他人的研究 结果一致。程艳艳(2014)在对毛竹及其入侵林分 主要优势树种的 N、P 添加试验中表明,毛竹的内 稳性指数在各物种中最高。这可能与毛竹与克隆 植物具强大的养分生理整合功能密切相关(赵建 诚等,2016)。Li 等(2000)发现未施肥地段的竹 笋通过生理整合作用从施肥地段的母竹中吸收养 分,实现了资源共享。石艳等(2015)表示在生境 资源丰富时,克隆植物利用具有营养贮藏功能的 连接结构可以吸收储存多余的资源,在资源缺乏 季节释放以供植株利用,这样可使克隆植物生长 受异质性环境的影响降低。生理整合功能使毛竹 与其他阔叶树在争夺水、光、空间等资源时始终保 持自身稳定状态,获得更大的优势,从而有助于其 成功入侵周边的森林生态系统。

4 结论

毛竹向邻近常绿阔叶林扩张会导致土壤 P 含 量显著升高及土壤 N:P 显著下降。土壤 N:P 的大幅下降对乔木层、灌木层和草本层 3 层植物 叶片 N、P 化学计量特征的影响不一致。灌木层和 草本层植物由于具有较强的内稳性,因此受毛竹 扩张引起的土壤异质性的影响并不显著。然而, 乔木层植物叶片 P 的内稳性较低,受土壤 P 变化 影响较大,导致乔木层植物 N、P 化学特征失衡,不 利于其正常生长。在扩张过程中,毛竹自身叶片 N、P 化学计量特征保持稳定,这可能成为毛竹能 够成功扩张,并对乔木层树种的生存构成威胁的 重要原因。

参考文献:

- ALIM · MAMAT, LI X, KAHLMAN · CHAYIZADAN, et al., 2022. Nutrient and stoichiometric characteristics of dominant herbaceous in spruce forests on the northern slope of Tianshan Mountains [J]. J NW For Univ, 37(2): 68-74. [阿里木 · 买买提, 李翔, 卡哈尔曼 · 恰依扎旦, 等, 2022. 天山云杉林下优势草本植物化学计量内稳性特征 [J]. 西北林学院学报, 37(2): 68-74.]
- BAI SB, ZHOU GM, WANG YX, et al., 2013. Plant species diversity and dynamics in forests invaded by Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) in Tianmu Mountain Nature Reserve [J]. Biodivers Sci, 21(3): 288-295. [白尚斌,周国模, 王懿祥,等, 2013. 天目山保护区森林群落植物多样性对 毛竹入侵的响应及动态变化 [J]. 生物多样性, 21(3):

288-295.]

- CHAPUIS-LARDY L, VANDERHOEVEN S, DASSONVILLE N, et al., 2006. Effect of the exotic invasive plant *Solidago* gigantea on soil phosphorus status [J]. Biol Fert Soils, 42(6): 481-489.
- 陈才榜, 2022. 毛竹纯林与竹阔混交林土壤肥力比较研究 [J]. 安徽农学通报, 28(4): 68-69.
- CHEN TT, XU H, YANG Q, et al., 2018. Spatial distribution characteristics of an evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China [J]. Acta Ecol Sin, 38(5): 1817-1825. [陈婷婷, 徐辉, 杨青, 等, 2018. 武夷山常绿阔叶林空间结构参数分布特征 [J]. 生态学报, 38(5): 1817-1825.]
- CHEN W, WANG JH, CHEN XY, et al., 2020. The carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of invasive species *Rhynchelytrum repens* and their nutrition strategy [J]. J Ecol Rural Environ, 36 (10): 1293 – 1300. [陈文, 王桔红, 陈晓芸, 等, 2020. 入侵植物红毛 草碳、氮、磷化学计量特征及其营养策略 [J]. 生态与农 村环境学报, 36(10): 1293-1300.]
- CHEN XH, CHEN ZZ, WU TT, et al., 2021. C, N and P stoichiometric characteristics of leaf and soil for two typical forest in Hainan Island [J]. For Environ Sci, 37(5): 102-108. [陈小花,陈宗铸, 吴庭天, 等, 2021. 海南岛不同林 分植物叶片-土壤生态化学计量特征 [J]. 林业与环境科 学, 37(5): 102-108.]
- CHEN YH, HAN WX, TANG LY, et al., 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New Phytol, 168(2): 377–385.
- CHENG YY, 2014. Study on the relationship between stoichiometric homeostasis and stability of forest ecosystem invaded by Moso bamboo [D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University: 1-48. [程艳艳, 2014. 化学计量内稳性与毛竹 入侵生态系统稳定性关系的研究 [D]. 杭州: 浙江农林 大学: 1-48.]
- DASSONVILLE N, VANDERHOEVEN S, VANPARYS V, et al., 2008. Impacts of alien invasive plants on soil nutrients are correlated with initial site conditions in NW Europe [J]. Oecologia, 157(1): 131–140.
- FAN HB, WU JP, LIU WF, et al., 2015. Linkages of plant and soil C : N : P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations [J]. Plant Soil, 392(1/2): 127–138.
- GUO ZH, ZHU XW, CHEN QW, et al., 2021. Ecological stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in main shrubs in central Yunnan [J]. J For Environ, 41(4): 358-365. [郭子豪,朱秀雯,陈钱炜, 等, 2021. 滇中地区主要灌丛碳氮磷生态化学计量特征 [J]. 森林与环境学报, 41(4): 358-365.]

- GARNIER E, 1998. Population biology of grasses: interspecific variation in plasticity of grasses in response to nitrogen supply [M]. Cambridge: Cambridge University Press: 155–181.
- HUANG YR, GAO W, HUANG SD, et al., 2021. Ecostoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in Fujian evergreen broad-leaved forest [J]. Acta Ecol Sin, 41(5): 1991-2000. [黄雍容,高伟,黄石德, 等, 2021. 福建三种常绿阔叶林碳氮磷生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 41(5): 1991-2000.]
- JIANG L, XU ZF, WU FZ, et al., 2019. Stoichiometric characteristics of C, N, and P in soil and plant leaves in three typical evergreen forest types in subtropical zone [J]. Chin J Appl Environ Biol, 25(4): 759-767. [蒋龙, 徐振锋, 吴福忠, 等, 2019. 亚热带 3 种典型常绿森林土 壤和植物叶片碳氮磷化学计量特征 [J]. 应用与环境生 物学报, 25(4): 759-767.]
- KOERSELMAN W, MEULEMAN AFM, 1996. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. J Appl Ecol, 33(6): 1441–1450.
- LE JJ, SU Y, LUO Y, et al., 2020. Effects of enclosure on leaves of four plants and soil stoichiometry in an alpine grassland of Tianshan Mountains [J]. Acta Ecol Sin, 40(5): 1621-1628. [勒佳佳,苏原,罗艳,等, 2020. 围 封对天山高寒草原 4 种植物叶片和土壤化学计量学特征 的影响 [J]. 生态学报, 40(5): 1621-1628.]
- LI GC, HAN XG, HUANG JH, et al., 2003. Dynamics of soil inorganic nitrogen in middle mountain moist evergreen broadleaf forest under different disturbance intensities in Ailao Mountain [J]. Chin J Appl Ecol, 14(8): 1251 – 1256. [李贵才, 韩兴国, 黄建辉, 等, 2003. 哀牢山中山 湿性常绿阔叶林不同干扰强度下土壤无机氮的变化 [J]. 应用生态学报, 14(8): 1251–1256.]
- LI HY, YANG HX, BAI RF, et al., 2021. Advances research of ecological stoichiometry characteristics in terrestrial plants: a review [J]. Liaoning For Sci Technol, (5): 66-68. [李虹谕,杨会侠,白荣芬,等, 2021. 陆地植物生态 化学计量学特性研究进展 [J]. 辽宁林业科技, (5): 66-68.]
- LI JX, XU WT, XIONG GM, et al., 2017. Leaf nitrogen and phosphorus concentration and the empirical regulations in dominant woody plants of shrub lands across southern China [J]. Chin J Plant Ecol, 41(1): 31-42. [李家湘, 徐文婷, 熊高明, 等, 2017. 中国南方灌丛优势木本植物叶的氮、 磷含量及其影响因素 [J]. 植物生态学报, 41(1): 31-42.]
- LI R, WERGER MJA, KROON HD, et al., 2000. Interactions between shoot age structure, nutrient availability and physiological integration in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens* [J]. Plant Biol, 2(4): 437–446.

- LI WC, SHENG HY, CHEN WJ, et al., 2018. Variation of soil bacterial diversity after the invasion of *Phyllostachys edulis* into *Pinus massoniana* forest [J]. Chin J Appl Ecol, 29(12): 3969-3976. [李伟成,盛海燕,陈伟杰,等, 2018. 毛竹入侵马尾松林的土壤菌群多样性变化 [J]. 应 用生态学报, 29(12): 3969-3976.]
- LI ZZ, ZHANG L, DENG BL, et al., 2017. Effects of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) invasions on soil nitrogen cycles depend on invasion stage and warming [J]. Environ Sci Pollut Res Int, 24(32): 24989–24999.
- LIU C, WANG Y, WANG N, et al., 2012. Advances research in plant nitrogen, phosphorus and their stoichiometry in terrestrial ecosystems: a review [J]. Chin J Plant Ecol, 36(11): 1205-1216. [刘超, 王洋, 王楠, 等, 2012. 陆地 生态系统植被氮磷化学计量研究进展 [J]. 植物生态学 报, 36(11): 1205-1216.]
- LIU CW, ZHENG XL, WANG JH, et al., 2017. Reviews on ecological stoichiometry characteristics of CNP in terrestrial and aquatic plants [J]. Chin Agric Sci Bull, 33(17): 70– 75. [刘岑薇, 郑向丽, 王俊宏, 等, 2017. 陆生和水域生 态系统植物的 C、N、P 生态化学计量特征研究综述 [J]. 中国农学通报, 33(17): 70–75.]
- LIU J, YANG QP, YU DK, et al., 2013. Contribution of fine root to soil nutrient heterogeneity at two sides of the bamboo and broad-leaved forest interface [J]. Chin J Plant Ecol, 37(8): 739-749. [刘骏, 杨清培, 余定坤, 等, 2013. 细 根对竹林-阔叶林界面两侧土壤养分异质性形成的贡献 [J]. 植物生态学报, 37(8): 739-749.]
- LIU J, YANG QP, SONG QN, et al., 2013. Strategy of fine root expansion of *Phyllostachys pubescens* population into evergreen broad-leaved forest [J]. Chin J Plant Ecol, 37(3): 230-238. [刘骏, 杨清培, 宋庆妮, 等, 2013. 毛 竹种群向常绿阔叶林扩张的细根策略 [J]. 植物生态学 报, 37(3): 230-238.]
- LIU XY, 2020. Effects of bamboo invasion on C, N, P, Si reserves and stoichiometry of evergreen boradleaved forests [D]. Fuzhou: Fujian Agricultural and Forestry University: 1-64. [刘小玉, 2020. 毛竹向常绿阔叶林扩张对碳氮磷 硅储量及其化学计量特征影响研究 [D]. 福州: 福建农 林大学: 1-64.]
- LU RK, 2000. Methods of soil agricultural chemistry analysis [M]. Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press: 146-185. [鲁如坤, 2000. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业出版社: 146-185.]
- LUO Y, GONG L, ZHU ML, et al., 2017. Stoichiometry characteristics of leaves and soil of four shrubs in the upper reaches of the Tarim River Desert [J]. Acta Ecol Sin, 37(24): 8326-8335. [罗艳, 贡璐, 朱美玲, 等, 2017. 塔 里木河上游荒漠区 4 种灌木植物叶片与土壤生态化学计

量特征 [J]. 生态学报, 37(24): 8326-8335.]

- OKUTOMI K, SHINODA S, FUKUDA H, et al., 1996. Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan [J]. J Veg Sci, 7(5): 723-728.
- OUYANG M, YANG QP, CHEN X, et al., 2016. Effects of the expansion of *Phyllostachys edulis* on species composition, structure and diversity of the secondary evergreen broadleaved forests [J]. Biodivers Sci, 24(6): 649-657. [欧阳 明,杨清培,陈昕,等, 2016. 毛竹扩张对次生常绿阔叶 林物种组成、结构与多样性的影响 [J]. 生物多样性, 24(6): 649-657.]
- PERRING MP, HEDIN LO, LEVIN SA, et al., 2008. Increased plant growth from nitrogen addition should conserve phosphorus in terrestrial ecosystems [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 105(6): 1971–1976.
- SHI Y, LI Y, MAO SL, et al., 2015. Ecological consequences of clonal integration in plants [J]. Shaanxi For Sci Technol, (5): 76-80. [石艳, 李阳, 毛少利, 等, 2015. 植物克隆 整合的生态学效应研究概述 [J]. 陕西林业科技, (5): 76-80.]
- SONG QN, LU H, LIU J, et al., 2017. Accessing the impacts of bamboo expansion on NPP and N cycling in evergreen broadleaved forest in subtropical China [J]. Sci Rep, 7: 40383.
- SONG QN, YANG QP, LIU J, et al., 2013. Effects of *Phyllostachys edulis* expansion on soil nitrogen mineralization and its availability in evergreen broadleaf forest [J]. Chin J Appl Ecol, 24(2): 338-344. [宋庆妮, 杨清培, 刘骏, 等, 2013. 毛竹扩张对常绿阔叶林土壤氮素矿化及有效性 的影响 [J]. 应用生态学报, 24(2): 338-344.]
- TONG R, ZHOU BZ, JIANG LN, et al., 2019. Influence of Moso bamboo invasion on forest plants and soil: a review [J]. Acta Ecol Sin, 39(11): 3808-3815. [童冉, 周本智, 姜丽娜, 等, 2019. 毛竹入侵对森林植物和土壤的影响研 究进展[J]. 生态学报, 39(11): 3808-3815.]
- WANG HY, DING R, WANG ZH, et al., 2020. Effects of nitrogen and phosphorus addition on C : N : P ecological stoichiometry in leaves and roots of different canopy species in Hulunbuir grassland [J]. Acta Pratac Sin, 29(8): 37-45. [王洪义, 丁睿, 王智慧, 等, 2020. 氮、磷添加对草地 不同冠层植物叶片和根系生态化学计量特征的影响 [J]. 草业学报, 29(8): 37-45.]
- WANG QZ, XU QF, JIANG PK, et al., 2009. DGGE analysis of PCR of 16S rDNA V3 fragments of soil bacteria community in soil under natural broadleaf forest invaded by *Phyllostachys pubescens* in Tianmu Mountain Nature Reserve [J]. Acta Pedol Sin, 46(4): 662–669. [王奇赞, 徐秋芳, 姜培坤, 等, 2009. 天目山毛竹入侵阔叶林后土壤细菌群 落 16S rDNA V3 区片段 PCR 的 DGGE 分析 [J]. 土壤学

报,46(4):662-669.]

- WU W, 2010. Primary study on influence of soil N/P ratio on plants [D]. Tianjin: Nankai University: 1-67. [邬畏, 2010. 土壤氮/磷比对植物影响的初步研究 [D]. 天津: 南开大学: 1-67.]
- XIANG L, CHEN FQ, GENG MY, et al., 2019. Response of leaf functional traits of shrubs to altitude in *Rhododendron latoucheae* communities in Mt. Jinggangshan, Jiangxi, China [J]. J Trop Subtrop Bot, 27(2): 129-138. [向琳, 陈芳 清, 耿梦娅, 等, 2019. 井冈山鹿角杜鹃群落灌木层植物 叶功能性状对海拔梯度的响应 [J]. 热带亚热带植物学 报, 27(2): 129-138.]
- XIANG Q, 2021. Effects of *Spartina alterniflora* invasion on ecological stoichiometry characteristics of soil and plant carbon, nitrogen and phosphorus in Tidal Flat Wetlands, Hangzhou Bay [D]. Jinhua: Zhejiang Normal University: 1-80. [项琦, 2021. 互花米草入侵对杭州湾潮滩湿地土壤 及植物碳、氮、磷生态化学计量特征的影响 [D]. 金华: 浙江师范大学: 1-80.]
- YANG QF, XIONG Y, YU ZP, et al., 2021. Characteristics of soil active nitrogen fractions in evergreen broad-leaved forests at different altitudes in Guanshan mountain of eastern China [J]. J Cent S Univ For Technol, 41(9): 138–147. [杨起 帆, 熊勇, 余泽平, 等, 2021. 江西官山不同海拔常绿阔 叶林土壤活性氮组分特征 [J]. 中南林业科技大学学报, 41(9): 138–147.]
- YANG QP, YANG GY, SONG QN, et al., 2015. Ecological studies on bamboo expansion: process, consequence and mechanism [J]. Chin J Plant Ecol, 39(1): 110-124. [杨 清培,杨光耀,宋庆妮,等, 2015. 竹子扩张生态学研究: 过程、后效与机制 [J]. 植物生态学报, 39(1): 110-124.]
- YING W, JIN JX, JIANG H, et al., 2016. Satellite-based detection of bamboo expansion over the past 30 years in Mount Tianmushan, China [J]. Int J Remot Sens, 37(13): 2908-2922.
- YE S, 2021. Response of carbon, nitrogen and phosphorus distribution of herbaceous plants in natural secondary forest to nitrogen addition [D]. Harbin: Heilongjiang University:

1-62. [冶松, 2021. 天然次生林草本植物碳氮磷分配对 氮添加的响应 [D]. 哈尔滨: 黑龙江大学: 1-62.]

- ZHANG JP, ZHANG LB, WANG FY, et al., 2014. Spatial variation of soil nutrient contents in the Jinggangshan National Nature Reserve [J]. Soils, 46(2): 262-268. [张 继平,张林波,王风玉,等, 2014. 井冈山国家级自然保 护区森林土壤养分含量的空间变化 [J]. 土壤, 46(2): 262-268.]
- ZHAO JC, LIU GL, FAN SH, et al., 2016. Clonal growth of whip bamboo and its influence on adjacent system [J]. World For Res, 29(1): 24-28. [赵建诚, 刘广路, 范少辉, 等, 2016. 鞭生竹克隆生长及其对相邻系统的影响 [J]. 世界林业研究, 29(1): 24-28.]
- ZHANG K, LI MM, SU YZ, et al., 2020. Stoichiometry of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus along a geographic, climatic, and soil gradients in temperate desert of Hexi Corridor, northwest China [J]. J Plant Ecol, 13 (1): 114-121.
- ZHANG YQ, GUO QQ, LUO SQ, et al., 2022. Stoichiometry characteristics of leaves and soil of four shrubs under *Pinus massoniana* plantations [J]. J Cent S Univ For Technol, 42(1): 129-137. [张亚琴, 郭其强, 罗丝琼, 等, 2022. 马尾松林下 4 种灌木植物叶片与土壤生态化学计 量特征 [J]. 中南林业科技大学学报, 42(1): 129-137.]
- ZHAO YH, FAN SH, LUO JD, 2017. The influence of *Phyllostachys edulis* expanding into evergreen broadleaf forest on soil property and its related analysis [J]. For Res, 30(2): 354-359. [赵雨虹,范少辉,罗嘉东, 2017. 毛竹 扩张对常绿阔叶林土壤性质的影响及相关分析 [J]. 林 业科学研究, 30(2): 354-359.]
- ZHOU Q, JIANG YB, HAO JH, et al., 2021. Advances in the study of biogeochemical cycles of phosphorus [J]. Geol J Chin Univ, 27(2): 183-199. [周强,姜允斌,郝记华, 等, 2021. 磷的生物地球化学循环研究进展 [J]. 高校地 质学报, 27(2): 183-199.]

(责任编辑 邓斯丽 李 莉)

广步植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1747-1758

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202205019

赵奂敦,李春辉,艾训儒,等,2023.鄂西南五种野生荚蒾属植物种群结构与动态特征研究 [J]. 广西植物,43(9): 1747-1758.



ZHAO HD, LI CH, AI XR, et al., 2023. Population structure and dynamic characteristics of five wild *Viburnum* plants in **D** Southwest Hubei, China [J]. Guihaia, 43(9): 1747-1758.

鄂西南五种野生荚蒾属植物种群结构与动态特征研究

赵奂敦1,李春辉2*,艾训儒1,薛卫星1,徐来仙1,向 钦1,周 云1

(1. 湖北民族大学林学园艺学院,湖北恩施445000;2. 恩施土家族苗族自治州农业农村局,湖北恩施445000)

摘 要:为探明鄂西南地区野生荚蒾属(Viburnum)植物的种群数量特征及区域分布状况,并揭示官昌荚蒾 (V. erosum)、桦叶荚蒾(V. betulifolium)、合轴荚蒾(V. sympodiale)、茶荚蒾(V. setigerum)、荚蒾(V. dilatatum) 5种荚蒾属植物种群的生存现状及发展趋势,在鄂西南金子山国有林场、木林子国家级自然保护区及七姊 妹山国家级自然保护区,共布设27 hm²固定动态监测样地对荚蒾属植物进行调查,通过对5种荚蒾属植物 种群进行年龄结构、动态量化分析和静态生命表以及相关曲线等研究,探讨荚蒾属植物种群结构与动态特 征及未来发展潜力。结果表明:(1)鄂西南荚蒾属植物在分布区域及种群数量大小上均存在明显差异。 (2)种群结构与动态分析显示,5种荚蒾属植物种群年龄结构呈现为金字塔型,幼龄阶段种群个体数量较 多,具有较强的增长潜力,但对外界干扰均具有较强的敏感性。(3)静态生命表显示,5种荚蒾属植物存活 量均随着龄级的增加而单调递减:消失率与死亡率曲线变化趋势相似,但不同植物消失率与死亡率曲线波 动具有差异性;种群存活曲线均趋近于 Deevey-II 型。(4)4 个生存函数曲线表明,5 种荚蒾属植物种群均表 现出前期大量减少、中期趋于稳定、后期衰退的特点。综上认为,鄂西南荚蒾属植物资源丰富,对其属植物 的合理开发具有一定的科学性和可行性,幼龄阶段时可适当进行人工疏伐,提高保存率;中龄稳定阶段时可 筛选观赏性状优势种进行适当开发利用;部分物种则需要加强保护,以维持该地区生物多样性。 关键词:荚蒾属,种群结构,动态量化分析,静态生命表,生存函数 中图分类号: Q948 文献标识码:A 文章编号: 1000-3142(2023) 09-1747-12

Population structure and dynamic characteristics of five wild *Viburnum* plants in Southwest Hubei, China

ZHAO Huandun¹, LI Chunhui²*, AI Xunru¹, XUE Weixing¹, XU Laixian¹, XIANG Qin¹, ZHOU Yun¹

(1. School of Forestry and Horticulture, Hubei Minzu University, Enshi 445000, Hubei, China; 2. Agriculture and Rural Affairs Bureau of Enshi Tujia and Miao Autonomous Prefecture, Enshi 445000, Hubei, China)

Abstract: To explore the population quantitative characteristics and regional distribution of wild *Viburnum* plants in Southwest Hubei, and reveal the survival status and development trend of the following five *Viburnum* species: *V. erosum*, *V. betulifolium*, *V. sympodiale*, *V. setigerum* and *V. dilatatum*. A total of 27 hm² dynamic monitoring stands were

收稿日期: 2022-11-14

基金项目:中国生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006);湖北省林业科学研究院委托项目(H20064)。

第一作者:赵奂敦(1996-),硕士研究生,主要从事森林生态系统结构与功能研究,(E-mail)2429989761@qq.com。

通信作者:李春辉,高级农艺师,主要从事植物生态及生物资源开发利用研究,(E-mail)1106125155@qq.com。

set up in Jinzi Mountains National Forest Farm, Mulinzi National Nature Reserve and Qizimei Mountains National Nature Reserve in Southwest Hubei. The age structure, dynamic quantitative analysis and static life table of five Viburnum species were used to explore the population structure, dynamic characteristics and future development potential of Viburnum plants. The results were as follows: (1) The distribution area and population size of Viburnum plants in Southwest Hubei were significantly different. (2) The age structure of the five Viburnum species displayed as the pyramidal type summarized from population structure and dynamic analysis. The number of individuals of each population was large at the young stage (89.48% of V. erosum in Jinzi Mountains, 76.38% of V. betulifolium, 67.24% of V. erosum in Mulinzi, 62.11% of V. dilatatum, 56.53% of V. sympodiale, 58.44% of V. setigerum), and only a small proportion of individuals (0.18% of V. erosum in Jinzi Mountains, 0.85% of V. betulifolium, 3.29% of V. erosum in Mulinzi, 3.97% of V. dilatatum, 8.37% of V. sympodiale, 2.79% of V. setigerum) at the old stage. The young stage plants of five Viburnum species all had strong growth potentials but were sensitive to external disturbances. (3) The survival quantity of the five Viburnum species was decreasing monotonically with increasing age class presented by static life tables. Except for V. setigerum, the life expectancy reached peak at the young age, all the other Viburnum species populations reached the peak at the middle age. The change trend of mortality rate and vanish rate were similar, but the fluctuation of vanish rate and mortality rate curves were different among different species. The survival curves were tended to be Deevev-II type. (4) The four survival function curves showed that all five Viburnum species populations exhibited a substantial decrease at the early stage, stabilization at the middle stage, and decline at the late stage. To sum up, plant resources of Viburnum species are abundant in Southwest Hubei. Therefore, it is scientific and feasible to exploit Viburnum plants rationally. At the young stage, artificial thinning can be carried out appropriately to improve the preserving rate. During the stable middle stage, the dominant species which have good ornamental characters can be selected for appropriate development and utilization. However, some species need to be protected to maintain biodiversity in this area. Key words: Viburnum, population structure, dynamic quantitative analysis, static life table, survival function

种群是物种和植物群落的基本单位,对种群 的重要属性即种群结构与动态进行研究也一直是 种群生态学研究的主要内容(Condit et al., 2000; Manabe et al., 2000;牛翠娟等, 2015;刘浩栋等, 2020)。种群结构与动态既能反映种群在特定阶 段的数量分布和配置情况,又能揭示种群与环境 之间的关系、种群动态变化及预测未来发展趋势, 对植物资源的保护和利用具有重要价值(金慧等, 2017;何斌等,2020)。种群统计是研究种群结构 与动态的基本方法,主要包括种群年龄结构、动态 量化分析、静态生命表、存活曲线、生存函数分析 等核心内容(王卓等,2009)。其中,种群年龄结构 及动态量化分析不仅可以揭示种群在各龄级阶段 的现存数量、种群的更新繁殖能力及种群未来发 展的稳定性,还能在一定程度上反映种群在所处 环境中的适应能力及种群在该群落中的地位和作 用(刘普幸,2011;拓锋等,2021)。种群动态量化 分析是对种群结构动态分析中等级归类划分粗放 等缺点进行弥补(陈晓德,1998)。静态生命表可 以直观地展现种群的存活率、死亡率及生命期望 等重要种群特征,是研究种群结构与动态变化的 主要手段,其与生存函数结合对种群进行分析,对 揭示种群的生命过程、生存现状及种群在一定条 件下生存、繁衍及变化的可能性具有重要意义(罗 西等,2021;拓锋等,2021)。因此,综合利用各种 群结构与动态的研究方法,更有助于人们深入了 解种群的现状、动态特征及演替规律,预测种群未 来发展趋势,对种群的保护与利用具有重要指导 意义(解婷婷等,2014)。

荚蒾 属 (Viburnum) 植 物 隶 属 于 五 福 花 科 (Adoxaceae),全球约200种,是亚热带森林生态系 统重要的组成部分,也是极具开发价值的观赏灌 木属.在国际上被誉为"万能绿化灌木"。湖北省 分布有荚蒾属植物 43 种, 仅鄂西南恩施州就有 28 种(含22种6变种)(艾训儒等,2018)。因为该区 域最具代表性的植被类型为亚热带常绿落叶阔叶 混交林,所以目前有关群落中植物种群结构与动 态的研究主要集中在优势种(姚兰等,2017;朱强 等,2019;王进等,2020)、濒危植物(杨心兵等, 2000;林勇等,2017;罗西等,2021)等相关研究,而 极少涉及在群落中较为劣势却具有较高观赏价值 的荚蒾属植物。据报道,国内约90%的荚蒾属植 物资源仍处于野生状态(吕文君等,2019),并且对 该属的研究主要集中在常见种的种子休眠与萌发 特性(肖月娥等.2007:杨轶华等.2015)、扦插繁殖 (黄增艳和宋蕾,2007)、化学成分及元素含量测定 (白长财等,2011;孙晓蕾等,2020)等方面,因此查 清荚蒾属植物资源的野生分布现状,探究优势荚 蒾属植物的生存现状与更新潜力,这对荚蒾属植 物原生种种质资源的调查、保护及开发栽培利用 等具有重要意义。

本研究以鄂西南金子山国有林场、木林子国 家级自然保护区及七姊妹山国家级自然保护区内 的荚蒾属植物种群为研究对象,基于荚蒾属植物 资源野外调查数据,筛选出 5 个种群个体数量较 为优势的荚蒾属植物为代表进行种群结构与动态 特征分析。通过对 5 种优势荚蒾属植物的种群个 体数量特征、分布现状、种群结构与动态特征、野 外生存现状、自然更新与发展趋势等进行分析讨 论,以期为国内荚蒾属植物资源的开发利用等提 供一定理论基础,同时为鄂西南地区生物多样性 的保护与维持提供一定科学依据。

1 研究区概况

鄂西南地处云贵高原与东部低山丘陵的过渡 区域,与重庆、湖南相邻,主要组成部分是恩施土家 族苗族自治州,地势起伏大,地形复杂多样,主要为 喀斯特地貌,境内小气候丰富,主要为亚热带大陆 性季风湿润气候,具有丰富的野生动植物资源。研 究样地位于鄂西南金子山国有林场、木林子国家级 自然保护区和七姊妹山国家级自然保护区的常绿 落叶阔叶混交林内,总面积为 27 hm²,土壤类型主 要为棕壤或黄棕壤,年均气温为 12.7 ~ 15.5 ℃,年 均降水量为 1 475.0 ~ 1 667.5 mm,年日照时数为 1 212~1 300 h,无霜期约为 4 个月(王进等,2020); 样地中木植被有明显垂直分层,群落物种组成多样 (姚兰等,2017;朱强等,2019)(表 1,图 1)。

2 研究方法

2.1 样地建设及野外调查

2014年4月至2016年9月,通过实地调查, 在金子山国有林场、木林子国家级自然保护区、七 姊妹山国家级自然保护区中选择植被保存较为完 整的天然林,利用全站仪按照CTFS(Center for Tropical Forest Science)样地建设标准(Condit, 1998)布设固定监测样地,面积共27 hm²,包含 675个20m×20m的固定样地,其中木林子大样 地为15 hm²,包含375个20m×20m的固定样 地;金子山及七姊妹山大样地均为6 hm²,分别包 含 150 个 20 m × 20 m 的固定样地(王进等, 2020)。野外调查以 20 m × 20 m 的固定样地为基 本单元,用红色油漆对样地中所有胸径(DBH)≥ 1 cm 的木本植物个体在距离地面 1.3 m 处的树干 上进行标记,并挂上特制的具有唯一编号的铝牌; 进行物种学名(科、属、种)鉴定,测定并记录符合 要求的木本植物个体的胸径(DBH)、冠幅、树高 (H)及生长状况等信息;根据设定的坐标原点,记 录样地中所有木本植物个体的相对坐标值(*X*, *Y*)。基于野外调查数据,对所有样地中的荚蒾属 植物进行统计,并分析各荚蒾属植物种群个体数 量及在各样地中的分布情况。结合样地及各荚蒾 属植物种群个体数量等实际情况,挑选 5 个种群 个体数量较为优势的荚蒾属植物进行种群结构与 动态特征分析。

2.2 种群结构划分

采用径级代替龄级的方法,结合样地内5种荚 蒾属植物的径级特征,以5 mm 为步长,按照荚蒾属 植物胸径将大小级划分为9个径级: Ⅰ级,1 cm ≤ DBH<1.5 cm; Ⅱ级, 1.5 cm ≤ DBH<2 cm, Ⅲ级, 2 cm≤DBH<2.5 cm; Ⅳ级, 2.5 cm≤DBH<3 cm; V 级.3 cm≤DBH<3.5 cm; Ⅵ级.3.5 cm≤DBH<4 cm; Ⅶ级,4 cm≤DBH<4.5 cm; Ⅷ级,4.5 cm≤DBH<5</p> cm; IX级, DBH≥5 cm。根据径级将所有个体划分 为幼龄(Ⅰ级,Ⅱ级)、低龄(Ⅲ级,Ⅳ级)、中龄(Ⅴ 级, VI级)和高龄(VI级以上)4个阶段。采用陈晓 德(1998)的种群结构动态量化分析方法,对5种荚 蒾属植物种群结构进行定量分析。其中, V"和 V"" 分别为不考虑和考虑外部干扰因素下整个种群结 构的数量变化动态指数, $P_{wt}(P_{max})$ 为种群随机干 扰风险极大值。V_n、V_{pi}、V'_{pi}取正、0、负值时分别反映 种群个体数量的增长、稳定、衰退的结构动态关系。

2.3 种群静态生命表及存活曲线

静态生命表及存活曲线在研究种群的结构与 动态特征中具有重要作用,能直观地展现种群在 不同径级的实际生存个体数、死亡数量及存活趋 势,由于所研究的荚蒾属植物均为野生种群,为避 免生命表中出现死亡率为负的情况,因此采用匀 滑技术对数据进行处理(江洪,1992;吴承祯等, 2000)。将5种荚蒾属植物种群全部个体按照大 小级编制静态生命表,并以大小级为横坐标,绘制 5种荚蒾属植物的死亡率曲线、消失率曲线及存活 曲线;采用 Hett 和 Louckst(1976)提出的指数函数 模型 $N_x = N_0 e^{-bx}$ (代表 Deevey- II 型曲线)与幂函数 模型 $N_x = N_0 x^{-b}$ (代表 Deevey- II 型曲线)对种群存 表 1 研究区概况

Table 1 General of study area							
区域 Region	乔木层优势种	亚乔木层优势种	灌木层优势种				
	Dominant species	Dominant species	Dominant species				
	in tree layer	in sub-tree layer	in shrub layer				
金子山 Jinzi Mountains	锥栗 Castanea henryi	异叶榕 Ficus heteromorpha	翅柃 Eurya alata				
(109°04′24″E, 30°17′24″N)	川陕鹅耳枥 Carpinus fargesiana	桦叶荚蒾 Viburnum betulifolium	青荚叶 Helwingia japonica				
木林子 Mulinzi	川陕鹅耳枥 Carpinus fargesiana	宜昌木姜子 Litsea ichangensis	翅柃 Eurya alata				
(110°12′48″ E, 30°03′20″ N)	亮叶桦 Betula luminifera	尖叶四照花 Cornus elliptica	盐肤木 Rhus chinensis				
七姊妹山 Qizimei Mountains	川陕鹅耳枥 Carpinus fargesiana	交让木 Daphniphyllum macropodum	翅柃 Eurya alata				
(109°43'44″E, 30°02'11″N)	多脉青冈 Cyclobalanopsis multinervis	异叶梁王茶 Nothopanax davidii	茶荚蒾 Viburnum setigerum				



图 1 区位及样地分布图 Fig. 1 Distribution map of stands location

活曲线进行检验。引入生存函数 $S_{(i)}$ 、i 表示大小级、累积死亡率函数 $F_{(i)}$ 、死亡密度函数 $f_{(i)}$ 和危险率函数 $\lambda_{(ii)}$ ii 表示种群生存时间 4 个生存分析函数对 5 种荚蒾属植物种群结构进行分析, h_i 为区间长度(李金昕等, 2016)。

2.4 数据处理

采用 Excel 对文中的数据进行处理及分析,使用 Origin 2021 软件绘制死亡率与消失率曲线、存活曲线及生存函数曲线,并用 SPSS 软件对各种群大小级进行 Kolomogorov-Smirnov 检验(简称 KS 检验)。

3 结果与分析

3.1 荚蒾属植物种群数量特征及分布现状

据调查所得(表 2),鄂西南 3 个区域荚蒾属植物共 13 种,分别为巴东荚蒾(Viburnum henryi)、茶荚蒾(V. setigerum)、桦叶荚蒾(V. betulifolium)、荚蒾(V. dilatatum)、宜昌荚蒾(V. erosum)、水红木

(V. cylindricum)、合轴荚蒾(V. sympodiale)、球核 荚蒾 (V. propinguum)、短序荚蒾 (V. brachybotryum)、粉团(V. plicatum)、蝴蝶戏珠花 (V. plicatum)、少花荚蒾(V. oliganthum)和陕西荚 蒾(V. schensianum),各荚蒾属植物的分布状况及 种群个体数量存在显著差异。其中,合轴荚蒾分 布在金子山、木林子样地,球核荚蒾分布在金子 山、七姊妹山样地,少花荚蒾和陕西荚蒾仅分布在 金子山样地,短序荚蒾和粉团仅分布在木林子样 地,蝴蝶戏珠花仅分布在七姊妹山样地,其余荚蒾 属植物则在3个调查样地均有分布。样地中荚蒾 属植物共有8198株,个体总数为金子山 > 木林 子 > 七姊妹山,其中种群个体数量较为优势的有 桦叶荚蒾、茶荚蒾、荚蒾、宜昌荚蒾、合轴荚蒾等, 其余荚蒾属植物种群个体数量均比较少,因此本 研究以这5种优势种为主要研究对象。

3.2 5 种荚蒾属植物种群结构特征及动态变化分析

对3个区域中各荚蒾属植物种群大小级个体数

量进行分析,结果见图 2。由图 2 可知,5 种荚蒾属 植物种群个体数量均随大小级的增加而总体呈现 下降趋势。5种荚蒾属植物种群在幼龄阶段的个体 数量占比均较大,但相较于其他区域中荚蒾属植物 种群各大小级个体数量分布情况,金子山宜昌荚 蒾、桦叶荚蒾种群在幼龄阶段个体数量变化更明 显,说明在该样地中官昌荚蒾和桦叶荚蒾种群在幼 龄阶段对环境的适应能力较弱。除了木林子样地 中合轴荚蒾种群个体数量在高龄阶段占比大于中 龄阶段且种群大小级结构呈现为不规则的金字塔 型以外,其他荚蒾属植物种群在高龄阶段的个体数 量占比均最小且种群大小级结构均呈现为高度规 则的金字塔型。由此可知,5种荚蒾属植物种群均 具有大量的幼龄树,种群的增长状态稳定,表明鄂 西南地区5种荚蒾属植物种群具有长期稳定的自我 发展能力及维持持续繁衍更新的能力。对各荚蒾 属植物种群的大小级进行精确性 KS 检验得到, 宜 昌荚蒾(金子山)、桦叶荚蒾、宜昌荚蒾(木林子)、荚 蒾、合轴荚蒾及茶荚蒾的 KS 值分别为0.160、0.429、 0.466、0.537、0.405和 0.748,不同种群呈现为正态分 布,显著性值均大于0.05。

对3个区域中各荚蒾属植物进行动态量化分 析,结果见表3。由表3可知,5种荚蒾属植物种 群均在IX级出现负值的情况,呈现衰退状态,但5 种荚蒾属植物种群数量动态变化指数 V_n(不考虑 外部干扰)和 V'_{ni} (考虑外部干扰)均显示 $V_{ni}>V'_{ni}>$ 0,说明5种荚蒾属植物种群总体属于增长型,这 与种群大小级结构分析结果一致。木林子的荚 蒾、合轴荚蒾种群及七姊妹山的茶荚蒾种群 V'。指 数均不大于1,说明在考虑外界干扰情况下,这3 个荚蒾属植物种群的动态变化趋势处于增长型与 稳定型之间,各种群动态变化指数值由大到小为 茶荚蒾、荚蒾、合轴荚蒾种群;金子山宜昌荚蒾、桦 叶荚蒾种群及木林子宜昌荚蒾种群 V'"指数均大 于1。种群结构对随机干扰的敏感性指数(P_{max}) 均大于0,说明5种荚蒾属植物种群稳定性受到外 界环境干扰的敏感性强,并且敏感性最高的是金 子山宜昌荚蒾,最低的是木林子合轴荚蒾。

3.3 5 种荚蒾植物种群静态生命表及存活曲线

对 3 个区域中 5 种荚蒾属植物种群的数据进 一步整理并计算得到种群静态生命表,结果见表 4。由表 4 可知,随着大小级的增加,5 种荚蒾属植 物种群的标准化存活个数(l_x)逐渐减小,符合物种 的生物学特性。种群个体的期望寿命(e_x)除七姊 妹山茶荚蒾种群外均在 V 级处出现最高峰值,其

表 2 样地荚蒾属植物分布现状

Table 2 Distribution status of Viburnum

in different sample sites

	植株数量 Number of plants					
物种名 Species name	e he 金子山 Jinzi Mountains Colium 2 697 204 24 88 n 16 1 259 n 561 638 1 812 le 44 1 8 35 38 0 10 0 5 10 0 10 0 10 0 10 0 10 0 10 0 10 1 10 0 10	七姊妹山 Qizimei Mountains	总数 Total			
桦叶荚蒾 Viburnum betulifolium	2 697	204	3	2 904		
茶荚蒾 V. setigerum	24	88	1 362	1 474		
荚蒾 V. dilatatum	16	1 259	36	1 311		
宜昌荚蒾 V. erosum	561	638	53	1 252		
合轴荚蒾 V. sympodiale	1	812	0	813		
水红木 V. cylindricum	44	1	167	212		
巴东荚蒾 V. henryi	8	35	95	138		
陕西荚蒾 V. schensianum	38	0	0	38		
球核荚蒾 V. propinquum	27	0	1	28		
蝴蝶戏珠花 V. plicatum	0	0	14	14		
少花荚蒾 V. oliganthum	10	0	0	10		
粉团 V. plicatum	0	3	0	3		
短序荚蒾 V. brachybotryum	0	1	0	1		
总计 Total	3 426	3 041	1 731	8 198		

中合轴荚蒾种群的期望寿命值最大,且5种荚蒾 属植物种群的期望寿命值均在Ⅲ级时偏低,说明 在Ш级时各种群已处于生理衰退期。5种荚蒾属 植物种群消失率(K_x)与死亡率(q_x)曲线变化趋势 一致(图3),但不同荚蒾属植物种群的死亡率与 存活率曲线波动具有较大差异。金子山宜昌荚 蒾、桦叶荚蒾种群的死亡率与存活率分别在Ⅱ级、 I级时段达到第一次峰值,其中,宜昌荚蒾种群死 亡率与消失率在 I~V级呈现先上升后下降的趋 势,而桦叶荚蒾种群死亡率与消失率在 I~V级呈 现先降后升的趋势,但2种荚蒾属植物种群的期 望寿命值总体均呈现上升的趋势。木林子3种荚 蒾属植物的死亡率与存活率则在Ⅰ级和Ⅱ级达到 第一次峰值,3种荚蒾属植物种群死亡率与消失率 在 I~V级呈现先升后降的趋势,期望寿命值则先 减后增;在V级后,3种荚蒾属植物种群死亡率与

%



A. 宜昌荚蒾(金子山); B. 桦叶荚蒾; C. 宜昌荚蒾(木林 子); D. 荚蒾; E. 合轴荚蒾; F. 茶荚蒾。下同。

A. Viburnum erosum (Jinzi Mountains);
B. V. betulifolium;
C. V. erosum (Mulinzi);
D. V. dilatatum;
E. V. sympodiale;
F. V. setigerum. The same below.

图 2 5 种荚蒾属植物种群大小级结构

Fig. 2 Size class structure of five Viburnum species

表 3 5 种荚蒾属植物种群动态变化指数

 Table 3 Dynamic index value of five species of Viburnum

种群动态 指数级 - Dynamic index class	金子 Jinz Mount	山 :i ains		七姊妹山 Qizimei Mountain		
	宜昌 荚蒾 Viburnum erosum	桦叶 荚蒾 V. betu- lifolium	宜昌荚兹 V. ero- sum	善荚蒾 V. dila- tatum	合轴荚蒾 V. sym- podiale	茶荚蒾 V. seti- gerum
V_1	59.78	62.21	21.99	23.48	17.13	35.88
V_2	72.22	38.05	39.89	30.68	32.69	16.40
V_3	70.00	52.57	57.52	51.91	37.86	46.54
V_4	66.67	56.02	58.33	49.56	65.52	38.85
V_5	50.00	65.75	65.00	61.40	6.67	48.24
V_6	100.00	52.00	28.57	36.36	32.14	61.36
V_7	0.00	66.67	20.00	42.86	36.84	70.59
V_8	-100.00	-42.86	-66.67	-71.43	-67.57	-68.75
$P_{_{\mathrm{max}}}$	11.11	2.78	2.78	1.39	0.93	2.22
$V_{_{pi}}$	63.81	55.22	36.73	34.10	28.43	34.99
V'_{pi}	7.09	1.53	1.02	0.47	0.26	0.78

消失率变化较为缓慢,但期望寿命值下降明显。 七姊妹山样地中茶荚蒾种群死亡率与消失率在 Ⅰ~Ⅲ级的变化较为平缓,期望寿命值在Ⅱ级时达 到峰值,之后整体呈下降趋势。综上认为,5种荚 速属植物在幼龄、低龄阶段种群易受到竞争、环境 筛选等作用的影响,但在中龄阶段后,除茶荚蒾以 外,其他荚蒾属植物受到的环境筛选和竞争压力 相对减弱,环境适应能力增强,并且合轴荚蒾、荚 蒾在样地中有更好的生存能力。

不同样地的荚蒾属植物种群的存活曲线趋势 变化不一致,结果见图 4。由图 4 可知,其中木林 子3种荚蒾属植物种群及金子山宜昌荚蒾种群的 变化趋势整体呈现为"凸-凹-凸"型,但七姊妹山 茶荚蒾种群则在整体呈现出"凹-凸-凹"的变化 趋势,而金子山桦叶荚蒾种群则呈现为"凹-凸-凹-凸-凹"的变化趋势。总体而言,5种荚蒾属植 物种群的存活曲线介于"Deevey-Ⅱ"和"Deevey-Ⅲ"型之间。结合 Helt 和 Louckst 提出的指数函数 和对数函数,对5种荚蒾属植物种群存活曲线进 行检验(表5),对比拟合的两种模型的 R²,各荚蒾 属植物种群的指数模型 R^2 值均大于幂函数模型, 且 P 值均小于 0.001,结合静态生命表和存活曲线 分析认为,可以明显得出5种荚蒾属植物种群存 活曲线与"Deevey-Ⅱ"型相近,种群存活曲线的变 化趋势和模型检验的结果保持一致,说明各荚蒾 属植物种群结构总体处于稳定状态,但不同种群 存在一定差异性。

3.45种荚蒾属植物种群生存分析

基于种群静态生命表,对5种荚蒾属植物种群 的生存分析结果(图 5)显示,各荚蒾属植物种群 累积死亡率随大小级单调递增,生存率随大小级 单调递减,并且均表现为幼龄、低龄阶段变化幅度 大,在中龄及高龄阶段变化幅度小,说明天然条件 下5种荚蒾属植物幼龄阶段死亡率都较高,这与 静态生命表的分析结果一致。木林子3种荚蒾属 植物种群及七姊妹山样地茶荚蒾种群的生存率与 累积死亡率均在Ⅱ级时达到平衡,而金子山宜昌 荚蒾、桦叶荚蒾种群的累积死亡率则一直高于生 存率,这说明金子山宜昌荚蒾、桦叶荚蒾种群在幼 龄阶段之前已经进入衰退,木林子及七姊妹山荚 蒾属植物种群进入衰退期的时间则在幼龄阶段时 期。5种荚蒾属植物的死亡密度曲线均随着大小 级的增加而呈现波动下降的趋势且在幼龄及低龄 阶段的值相对较高,说明5种荚蒾属植物种群个 体数量在幼龄及低龄阶段大量锐减。5种荚蒾属 植物种群的危险率在 I~V级随大小的增长而单 调递增,进一步说明5种荚蒾属植物种群个体数 量在幼龄及低龄阶段随着龄级的增加而减少,之 后危险率变化趋势则随着大小级的增加而逐渐趋

表 4 5 种荚蒾属植物种群静态生命表

Table 4 Static life table of five Viburnum species

物种 Species	龄级 Age class	A_x	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln l_x$	K _x	S_x
宜昌荚蒾	Ι	358	358	1 000	598	0.60	701	1 077	1.08	6.91	0.91	0.40
(金子山)	П	144	144	402	291	0.72	257	376	0.93	6.00	1.28	0.28
Viburnum erosum	Ш	40	40	112	78	0.70	73	119	1.06	4.72	1.20	0.30
(Jinzi Mountains)	IV	12	12	34	22	0.67	22	46	1.38	3.51	1.10	0.33
	V	4	4	11	3	0.25	10	24	2.13	2.41	0.29	0.75
	VI	2	3	8	3	0.33	7	14	1.67	2.13	0.41	0.67
	VII	0	2	6	3	0.50	4	7	1.25	1.72	0.69	0.50
	VII	0	1	3	0	0.00	3	3	1.00	1.03	0.00	1.00
	IX	1	1	3	_	_	_	_	_	1.03	_	_
桦叶苹莱	Ī	1 495	1 495	1 000	622	0.62	689	1 352	1.35	6.91	0.97	0.38
V. betulifolium	Î	565	565	378	144	0.38	306	663	1.75	5.93	0.48	0.62
j	Ш	350	350	234	123	0.53	173	357	1.52	5.46	0.75	0.02
	IV.	166	166	111	62	0.55	80	184	1.66	4 71	0.82	0.44
	V	73	73	49	11	0.23	43	104	2 14	3 89	0.02	0.77
	vi vi	25	56	37	11	0.25	32	61	1.63	3.62	0.27	0.70
	VI	12	30	26	11	0.30	20	20	1.05	3.26	0.50	0.76
	VIII	12	22	15	11	0.77	20	0	0.61	2.60	1.48	0.30
	VШ IX	7	5	3		0.77	<i>,</i>	<i>,</i>	0.01	1.21	1.40	0.25
合旦茶萍	I	241	241	1 000	220	0.22	800	2 255	2.26	6.01	0.25	0.78
(太林子)	П	199	100	780	211	0.22	624	1 265	1.75	6.66	0.23	0.78
V erosum	ш	100	100	/60	270	0.40	224	741	1.75	6.15	0.51	0.00
(Mulinzi)	Ш Т/	115	115	409	116	0.58	141	/41	2.04	5.20	0.80	0.42
()	IV V	40	48	199	110	0.38	141	407	2.04	5.29	0.88	0.42
	V XЛ	20	20	83 75	0	0.10	79	200	5.20	4.42	0.11	0.90
	VI VII	1	18	15	8	0.11	/1	18/	2.50	4.31	0.12	0.89
	VII VIII	5	10	50	8	0.13	62	110	1.75	4.20	0.15	0.88
	VШ IV	4	14	58	8	0.14	54	54	0.93	4.06	0.15	0.86
-++++-		12	12	50				-		3.91		
夹迷 V 11 · · ·	1	443	443	1 000	235	0.23	883	2 503	2.50	6.91	0.27	0.77
V. dilatatum	Ш	339	339	765	235	0.31	648	1 621	2.12	6.64	0.37	0.69
	Ш	235	235	530	275	0.52	393	973	1.83	6.27	0.73	0.48
	IV	113	113	255	126	0.50	192	580	2.27	5.54	0.68	0.50
	V	57	57	129	16	0.12	121	388	3.02	4.86	0.13	0.88
	VI	22	50	113	16	0.14	105	267	2.37	4.73	0.15	0.86
	VII	14	43	97	16	0.16	89	163	1.67	4.58	0.18	0.84
	VIII	8	36	81	16	0.19	73	73	0.90	4.40	0.22	0.81
		28	29	65						4.18		
合轴荚迷	I T	251	251	1 000	171	0.17	914	2 693	2.69	6.91	0.19	0.83
V. sympodiale	Ш	208	208	829	271	0.33	693	1 779	2.15	6.72	0.40	0.67
	Ш	140	140	558	211	0.38	452	1 086	1.95	6.32	0.48	0.62
	IV	87	87	347	227	0.66	233	633	1.83	5.85	1.06	0.34
	V	30	30	120	12	0.10	114	400	3.35	4.78	0.11	0.90
	VI	28	27	108	8	0.07	104	287	2.67	4.68	0.08	0.93
	VII	19	25	100	8	0.08	96	183	1.84	4.60	0.08	0.92
	VIII	12	23	92	8	0.09	88	88	0.96	4.52	0.09	0.91
	IX	37	21	84	—	—	—	—	—	4.43	—	—
茶荚蒾	1	485	485	1 000	359	0.36	821	2 351	2.35	6.91	0.44	0.64
V. dilatatum	1	311	311	641	105	0.16	589	1 530	2.39	6.46	0.18	0.84
	Ш	260	260	536	249	0.47	411	941	1.76	6.28	0.63	0.53
	IV	139	139	287	111	0.39	231	530	1.85	5.66	0.49	0.61
	V	85	85	175	70	0.40	140	299	1.71	5.17	0.51	0.60
	VI	44	51	105	35	0.33	88	159	1.51	4.66	0.41	0.67
	VII	17	34	70	35	0.50	53	71	1.01	4.25	0.69	0.50
	VIII	5	17	35	33	0.94	19	19	0.53	3.56	2.83	0.06
	IX	16	1	2			_			0.72		

注: A_x . 实际存活数; a_x . 修正后存活数; l_x . 标准化存活数; d_x . 标准化死亡数; q_x . 死亡率; L_x . x 到 x+1 大小级级间隔期平均存 活的个体数; T_x . x 到超过 x 大小级的个体总数; e_x . 生命期望值; $\ln l_x$. 存活数的自然对数; K_x . 消失率; S_x . 存活率。

Note: A_x . Actual survival number; a_x . Correction value of A_x ; I_x . Standardized survival number; d_x . Standardized deaths; q_x . Mortality rate; L_x . Average number of survived individuals during the interval from x to x+1 size class; T_x . Total number of individuals from x to over x size class; e_x . Life expectancy value; $\ln I_x$. Natural logarithm of survival number; K_x . Vanish rate; S_x . Survival rate.



图 3 5 种荚蒾属植物种群死亡率 (q_x) 和消失率 (K_x) 曲线







于平缓。4个生存函数曲线表明,5种荚蒾属植物 种群均表现为前期个体数大量减少,中期趋于稳 定,后期衰退的状态。 表 5 存活曲线模型拟合

Table 5 Survival curve fitting model

区域 Region	种名 Specific name	指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ Exponential equation $N_x = N_0 e^{-bx}$	幂函数方程 $N_x = N_0 x^{-b}$ Power function equation $N_x =$ $N_0 x^{-b}$
金子山	宜昌荚蒾	$y = 9.582 \ 1e^{-0.257x}$	$y = 9.899x^{-0.927}$
Jinzi Mountains	Viburnum erosum	$R^2 = 0.983 \ 7$	$R^2 = 0.881 \ 3$
	桦叶荚蒾 V. betulifolium	$y = 9.174 e^{-0.177x}$	$y = 8.950 \ 9x^{-0.606}$
		$R^2 = 0.860.9$	$R^2 = 0.693.6$
木林子 Mulinzi	宜昌荚蒾 V. erosum	$y = 7.394 5e^{-0.079x}$ $R^2 = 0.922 6$	$y = 7.620 \ 5x^{-0.298}$ $R^2 = 0.910 \ 9$
	荚蒾	$y = 7.361 \ 6e^{-0.067x}$	$y = 7.517 \ 8x^{-0.251}$
	V. dilatatum	$R^2 = 0.954 \ 3$	$R^2 = 0.918 \ 1$
	合轴荚蒾	$y = 7.348 \ 9e^{-0.064x}$	$y = 7.516 \ 7x^{-0.24}$
	V. sympodiale	$R^2 = 0.902$ 7	$R^2 = 0.882 \ 0$
七姊妹山 Qizimei	茶荚蒾 V. dilatatum	$y = 11.256 e^{-0.197x}$	$y = 10.127 x^{-0.617}$
Mountains		$R^2 = 0.600 8$	$R^2 = 0.409 \ 7$



 $S_{(i)}$. 生存率; $F_{(i)}$. 累积死亡率; $f_{(ii)}$. 死亡密度; $\lambda_{(ii)}$. 危险率。 $S_{(i)}$. Survival rate; $F_{(i)}$. Cumulative mortality rate; $f_{(ii)}$. Mortality density; $\lambda_{(ii)}$. Hazard rate.

图 5 5 种荚蒾属植物种群生存函数曲线 Fig. 5 Survival function curve of five *Viburnum* plant populations

4 讨论

4.1 样地中荚蒾属植物种群数量特征及分布现状

种群数量特征可以表征种群个体数量及分配 状况,对于揭示群落的形成和维持机制具有重要 意义(费世民等,2008)。对鄂西南3个区域荚蒾 属植物个体数量对比分析得到,单位面积内荚蒾 属植物个体数量排序依次为金子山>七姊妹山> 木林子。3个区域中荚蒾属植物均为灌木或小乔 木,在群落中基本处于中下层,各区域地理位置及 气候相近,受水热条件差异的影响较小,但群落演 替阶段存在差异性,群落演替程度为木林子>七 姊妹山>金子山(艾训儒等,2018;王进等,2020; 李玮宜等,2021),这说明各区域荚蒾属植物个体 数量受到群落演替阶段的影响。从鄂西南各荚蒾 属植物种群个体数量来看,单位面积内种群个体 数量大小为桦叶荚蒾 > 茶荚蒾 > 荚蒾 > 宜昌荚 蒾 > 合轴荚蒾等。由此可见,不同荚蒾属植物在 同一地区的种群大小存在明显差异,这可能与不 同种群对环境适应能力、繁殖及生存能力的差异 性有关。对5种荚蒾属植物优势种群的分布情况 进行分析,桦叶荚蒾主要分布于金子山,茶荚蒾主 要分布于七姊妹山,荚蒾与合轴荚蒾主要分布在 木林子,宜昌荚蒾则在金子山与木林子均有分布。 一般而言,同属物种具有相似的进化特征和生态 适应性,导致其对环境资源的利用也可能具有相 似性,因此它们可能会面临更强烈的种间竞争,进 而影响共存(Ackerly & Donoghue, 1998)。综上所 述,鄂西南野生荚蒾属植物资源丰富,但各荚蒾属 植物种群个体数量及分布情况均存在明显的差异 性。因此,对于种群较为优势的物种,可考虑进行 开发利用,并加强对其自身生物学性状、竞争能力 及环境影响因素等的进一步研究;而较为劣势或

稀少的种群则需加强其野生种质资源的保护。

4.2 5 种荚蒾属植物种群结构特征

种群的径级结构可以替代种群年龄结构来反 映种群发展对生境的适应与种群的生存状态(陈 育等,2014)。本研究对3个区域中5种荚蒾属植 物的种群结构与动态特征分析显示.各荚蒾属植 物种群的个体数量均随着大小级的增大而逐渐减 小,总体均呈现为金字塔结构,这与李功麟等 (2021)对固沙灌木种群年龄结构的研究结果相 似,种群幼龄阶段数量多,可以适应当地生境,通 过大量繁殖幼苗的策略来维持种群稳定性,但高 龄阶段种群个体数量相对较少,反映各荚蒾属植 物种群在高龄阶段的植株生存较为困难的现象。 对各种群的大小级进行 KS 检验,得出各种群均呈 现正态分布。种群中个体对环境的适应能力可以 通过种群数量动态来反映(Bierzychudek, 2014)。 本研究对各荚蒾属植物种群动态量化分析显示.5 种荚蒾属植物都对外部环境具有较高的敏感性, 表现为种群整体均呈现为稳定增长、后期衰退的 趋势。结合样地中实际调查情况,荚蒾属植物在 森林群落中主要位于中下层的位置,在群落中属 于相对劣势的物种,光照等环境因素也在一定程 度上影响其种群增长的稳定性,同层种间资源竞 争压力大,并且随着幼龄个体的逐步增长,需要从 环境中获得更多的资源,因此种内竞争也逐渐加 剧。在不考虑和考虑外部干扰时,各荚蒾属植物 种群增长潜力均为宜昌荚蒾(金子山)>桦叶荚蒾 > 宜昌荚蒾(木林子)> 茶荚蒾 > 荚蒾 > 合轴荚 蒾,但在考虑外部干扰时,宜昌荚蒾及桦叶荚蒾种 群具有更大的增长潜力:其他荚蒾属植物的动态 变化为处于增长型和稳定型之间的过渡阶段,这 进一步反映各荚蒾属植物种群增长及动态变化趋 势的差异性可能是受到其生境及植物自身性状的 影响。

4.3 5 种荚蒾属植物种群动态变化趋势

静态生命表、存活曲线、生存函数分析等不仅 能反映种群的生存状况及环境对其的影响程度, 还可以预测种群未来的发展趋势(陈晓德,1998)。 本研究对3个区域内荚蒾属植物种群数量进行统 计,并编制种群静态生命表以及相关曲线等来分 析种群的生存状态及发展趋势。5种荚蒾属植物 种群存活曲线均趋近于 Deevey-II 曲线,说明各荚 蒾属植物种群具有相对稳定的发展趋势,存活量 随大小级的增加而减少。七姊妹山荼荚蒾种群的 期望寿命值在 II 级时出现最高峰,其他荚蒾属植 物种群的期望寿命值均在V级处出现最高峰且合 轴荚蒾种群期望寿命值最大,说明七姊妹山茶荚 速种群在幼龄阶段时能够更好地适应生存环境; 而其他荚蒾属植物则在中龄阶段时对环境的适应 能力较好,其中合轴荚蒾的适应能力最强,但随着 大小级的增加,各荚蒾属植物种群在高龄阶段均 处于生理衰退期。这可能与七姊妹山样地处于干 扰后的中期阶段且样地中主要物种的大径级个体 在空间分布上表现出特定的生境偏好有关(姚良 锦等,2017)。

5种荚蒾属植物种群的死亡率与存活率曲线 研究结果显示,各荚蒾属植物种群的死亡率与存 活率曲线变化趋势较为接近,但不同荚蒾属植物 种群的死亡率与存活率曲线波动差异较为明显, 这可能与环境的筛选作用及各荚蒾属植物的资源 竞争力有关。各荚蒾属植物种群的死亡率与存活 率均在幼龄或低龄阶段达到第一次峰值,由于各 荚蒾属植物种群在幼龄和低龄个体密度大,随着 生长过程中对资源和空间的需求增加,种内及种 间竞争能力增强,因此由密度制约效应引发的种 群自疏和他疏作用导致种群有较高的死亡率(韩 文轩和方精云,2008;何斌等,2020)。

生存函数能够更直观、具体地说明种群的结构和动态变化(李文英等,2018)。本研究生存函数分析结果与静态生命表分析结果一致,5种荚蒾属植物种群均表现为前期幼龄及低龄阶段个体数大量减少,中期趋于稳定,后期衰退的状态,这说明在天然更新下,虽然各荚蒾属植物种群在幼龄阶段死亡率较高,种群个体数量急剧下降,但大量的幼龄及低龄树依旧对种群中龄阶段具有较强的贡献,表明通过环境筛选及密度制约而存活的树种对环境具有较强的适应及资源竞争能力,有助于维持种群的平稳发展,而在高龄阶段,各荚蒾属植物则进入生理衰退时期(李文英等,2018)。

目前,国内关于野生荚蒾属植物野外资源的 研究较少,对荚蒾属植物的认知严重不足,虽然本 研究掌握了鄂西南部分地区荚蒾属植物的基础数 据,并揭示了部分较为优势的荚蒾属植物种群结 构与动态特征,但各荚蒾属植物的功能性状、繁殖 更新能力、种内及种间关系等还有待进一步研究。 因此,建议查明该地区其他荚蒾属植物种群较为 弱势的原因及其种群结构与动态变化,并加强对 该地区各荚蒾属植物的监测与系统性研究,明确 各荚蒾属植物自身生物学特性及空间分布特征, 为维护鄂西南地区的生物多样性提供帮助,也为 国内其他地区的荚蒾属植物资源的研究及开发利 用提供科学依据。

5 结论

鄂西南地区是中国荚蒾属植物分布的主要区 域,荚蒾属植物受到物种自身性状、种间关系及群 落演替阶段的影响,在分布情况及种群个体数量 方面都具有明显差异。研究区内个体数量较多的 5种荚蒾属植物为桦叶荚蒾、宜昌荚蒾、荚蒾、茶荚 速和合轴荚蒾;5种荚蒾属植物种群大小级结构呈 现为金字塔型,种群增长稳定,幼龄个体数量多, 自我更新能力较强,具有较大的开发潜力,但种群 又易受到外界环境干扰、物种的更新能力及资源 竞争力等因素的影响,尤其是各种群在高龄阶段 时均受到较强的影响。因此,考虑该属植物对环 境资源需求的前提下,在对鄂西南荚蒾属植物资 源保护利用过程中,幼龄阶段时可适当进行人工 疏伐,提高保存率;中龄稳定阶段时可筛选性状优 势种进行适当开发利用。

参考文献:

- AI XR, HUANG S, YAO L, et al., 2018. Flora of Enshi [M]. Beijing: Science Press, 4: 103-116. [艾训儒, 黄 升, 姚兰, 等, 2018.《恩施植物志》[M]. 北京: 科学出 版社, 4: 103-116.]
- ACKERLY DD, DONOGHUE MJ, et al., 1998. Leaf size, sapling allometry, and Corner's Rules: phylogeny and correlated evolution in maples [J]. Am Nat, 152(6): 767.
- BAI CC, HAN L, ZHAO YS, 2011. Determination of 12 inorganic elements in Viburnum betulifolium of fruit [J]. Asia-Pacific Trad Med, 7(10): 18-19. [白长财, 韩璐, 赵云生, 2011. 桦叶荚蒾果实中 12 种无机元素含量测定 [J]. 亚太传统医药, 7(10): 18-19.]
- BIERZYCHUDEK P, 2014. Plant biodiversity and population dynamics [M]//MONSON RK. Ecology and the Environment. New York: Springer, 8: 29-65.
- CONDIT R, ASHTON PS, BAKER P, et al., 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J]. Science, 288(5470): 1414-1418.
- CONDIT R, 1998. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots [M]. Berlin: Springer: 23–55.
- CHEN XD, 1998. A study on the method of quantitative analysis for population and community structural dynamics [J]. Acta Ecol Sin, 18(2): 104–107. [陈晓德, 1998. 植物种群与 群落结构动态量化分析方法研究 [J]. 生态学报, 18 (2): 104–107.]
- CHEN Y, YANG J, ZHANG PJ, et al., 2014. Population

structure and spatial point pattern of *Helianthemum* soongoricum in West Ordos, Inner Mongolia, China [J]. J Desert Res, 34(1): 75-82. [陈育,杨劼,张璞进,等, 2014. 西鄂尔多斯半日花(*Helianthemum soongoricum*)种 群结构和点格局分析 [J]. 中国沙漠, 34(1): 75-82.]

- FEI SM, HE YP, CHEN XM, et al., 2008. Quantitative features of populations of *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii* regenerated following water damage at Qinling Mountain, China [J]. Chin J Plant Ecol, 32(1): 95-105. [费世民,何亚平,陈秀明,等, 2008. 秦岭水灾迹地 油松和华山松更新种群数量特征 [J]. 植物生态学报, 32(1): 95-105.]
- HE B, LI Q, CHEN QL, et al., 2020. Quantitative characteristics and population dynamics of *Pinus massoniana* plantation in northwest Guizhou Province [J]. J Centr S Univ For Technol, 40(11): 129-137. [何斌, 李青, 陈群利, 等, 2020. 贵州省 西北部马尾松人工林种群数量特征与动态 [J]. 中南林业 科技大学学报, 40(11): 129-137.]
- HETT JM, LOUCKS OL, 1976. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock [J]. J Ecol, 3(64): 1029–1044.
- HAN WX, FANG JY, 2008. Self-thinning law in plant population: -3/2 vs -4/3? [J]. J Peiking Univ(Nat Sci Ed), 44(4): 661-668. [韩文轩, 方精云, 2008. 植物种 群的自然稀疏规律—— -3/2 还是-4/3? [J]. 北京大学 学报(自然科学版), 44(4): 661-668.]
- JIN H, ZHAO Y, YIN H, et al., 2017. Quautitative characteristics and dynamic analysis of the endangered species *Rhododendron chrysamium* population in Changbai Mountain [J]. Chin J Ecol, 36(10): 3123-3130. [金慧, 赵莹, 尹航, 等, 2017. 长白山濒危植物牛皮杜鹃 (*Rhododendron chrysanthum*)种群数量特征与动态分析 [J]. 生态学杂志, 36(11): 3123-3130.]
- JIANG H, 1992. *Picea asperata* population ecology [M]. Beijing: China Foresty Press: 11-12. [江洪, 1992. 云杉种 群生态学 [M]. 北京:中国林业出版社: 11-12.]
- LIU HD, CHEN Q, XU ZY, et al., 2020. Natural population structure and spatial distribution pattern of rare and endangered species of *Dacrydium pectinatum* [J]. Acta Ecol Sin, 40(9): 2985-2995. [刘浩栋,陈巧,徐志扬,等, 2020. 珍稀濒危树种陆均松天然种群结构与空间分布格 局 [J]. 生态学报, 40(9): 2985-2995.]
- LIU PX, 2011. Study on population structure and dynamics of *Populus euphratica* in the middle and lower reaches of the Shule River Basin Oasis, Hexi Corridor [J]. J Nat Resour, 26(3): 429-439. [刘普幸, 2011. 疏勒河中下游绿洲胡杨种群结构与动态研究 [J]. 自然资源学报, 26(3): 429-439.]
- LUO X, GUO QJ, YAO L, et al., 2021. Characteristics of natural population structure of endangered plant *Liriodendron chinense* [J]. J Centr S Univ For Technol, 41(7): 115-123. [罗西, 郭秋菊, 姚兰, 等, 2021. 濒危植物鹅掌楸的 天然种群结构特征 [J]. 中南林业科技大学学报, 41(7): 115-123.]
- LIN Y, AI XR, YAO L, et al., 2017. Population structure and dynamics of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees [J]. Chin J Ecol, 36(6): 1531-1538. [林勇, 艾训儒, 姚

兰,等,2017.水杉原生母树种群结构与动态 [J]. 生态 学杂志,36(6):1531-1538.]

- LÜ WJ, LIU HT, XIA BS, et al., 2019. Viburnum resources and their application to landscaping [J]. World For Res, 32 (3): 36-41. [吕文君, 刘宏涛, 夏伯顺, 等, 2019. 荚蒾 属植物资源及其园林应用 [J]. 世界林业研究, 32(3): 36-41.]
- LI JX, WU DJ, ZHANG SP, et al., 2016. Life table and dynamic analysis of *Fagus hayatae* population in Micangshan Nature Reserve, Sichuan Province, China [J]. Bull Bot Res, 36(1): 68-74. [李金昕, 吴定军, 章世鹏, 等, 2016. 四川米仓山自然保护区台湾水青冈种群生命表及 动态分析 [J]. 植物研究, 36(1): 68-74.]
- LI GL, ZHANG DH, ZHANG ZS, et al., 2021. Population dynamics of main sand-fixing shrubs in Gurbantunggut Desert [J]. J Desert Res, 41(2): 129-137. [李功麟, 张定海, 张志山, 等, 2021. 古尔班通古特沙漠沙丘主要灌木的种 群数量动态 [J]. 中国沙漠, 41(2): 129-137.]
- LI WY, LI X, GAN XH, 2018. Population structure and dynamics of endangered plant *Tetracentron sinense* [J]. Subtrop Plant Sci, 47(3): 222-228. [李文英, 李欣, 甘小洪, 2018. 濒危植物水青树的种群结构与数量动态 [J]. 亚热带植物科学, 47(3): 222-228.]
- LI WY, AI XR, YAO L, et al., 2021. Biodiversity evaluation of three national nature reserves in Southwest Hubei [J]. Hubei Fore Sci Technol, 50(2):18-22. [李玮宜, 艾 训儒, 姚兰, 等, 2021. 鄂西南 3 个国家级自然保护区生 物多样性评价 [J].湖北林业科技, 50(2):18-22.]
- MANABE T, NISHIMURA N, MIURA M, et al., 2000. Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan [J]. Plant Ecol, 151(2): 181-197.
- NIU CJ, LOU AR, SUN RY, et al., 2015. Foundations in ecology [M]. Beijing: Higher Education Press: 64-65. [牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 等, 2015. 基础生态学(第3版) [M]. 北京:高等教育出版社: 64-65.]
- SUN XL, ZHANG SY, CHEN WH, et al., 2020. Chemical constituents research progress of the genus *Viburnum* [J]. Chin J Mod Appl Pharm, 37(15): 1907-1913. [孙晓蕾, 张 世尧,陈文华,等, 2020. 荚蒾属植物化学成分的研究进展 [J]. 中国现代应用药学, 37(15): 1907-1913.]
- HUANG ZY, SONG L, 2007. The softwood-cutting propagation of *Viburnum* × *carlcehalum* [J]. Hubei Agris Sci, 46(6): 950–952. [黄增艳, 宋蕾, 2007. 红蕾雪球荚蒾嫩枝扦插 的繁殖技术 [J]. 湖北农业科学, 46(6): 950–952.]
- TA F, LIU XD, HUANG DL, et al., 2021. Quantitative dynamics of *Picea crassifolia* population in Dayekou basin of Qilian Mountains [J]. Acta Ecol Sin, 41 (17): 6871 – 6882. [拓锋, 刘贤德, 黄冬柳, 等, 2021. 祁连山大野口 流域青海云杉种群数量动态 [J]. 生态学报, 41 (17): 6871-6882.]
- WANG Z, HUANG RF, WANG LH, et al., 2009. Analysis on life table of natural *Sabina vulgaris* population in MU Us Sandy Land [J]. J Desert Res, 29(1): 118-124. [王卓, 黄荣凤, 王林和, 等, 2009. 毛乌素沙地天然臭柏种群生

命表分析 [J]. 中国沙漠, 29(1): 118-124.]

- WANG J, YAO L, AI XR, et al., 2020. Structure and dynamic characteristics of *Betula luminifera* populations in different regions of Southwest Hubei Province, China [J]. Chin J Appl Ecol, 31(2): 357–365. [王进, 姚兰, 艾训儒, 等, 2020. 鄂西南不同区域亮叶桦种群结构与动态特征 [J]. 应用生态学报, 31(2): 357–365.]
- WU CZ, HONG W, XIE JS, et al., 2000. Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population [J]. Chin J Appl Ecol, 11 (3): 333-336. [吴承祯, 洪伟, 谢金寿, 等, 2000. 珍稀 濒危植物长苞铁杉种群生命表分析 [J]. 应用生态学报, 11(3): 333-336.]
- XIE TT, SU PX, ZHOU ZJ, et al., 2014. Structure and dynamic characteristics of *Calligonum mongolicum* population in the desertoasis ecotone [J]. Acta Ecol Sin, 34(15): 4272-4279. [解婷婷,苏培玺,周紫鹃,等, 2014. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征 [J]. 生态学报, 34(15): 4272-4279.]
- XIAO YE, ZHOU XY, ZHANG XQ, et al., 2007. Advance in research on dormancy and germination of *Viburnum* seed [J]. Seed, 26(6): 56-59. [肖月娥, 周翔宇, 张宪权, 等, 2007. 荚蒾属(*Viburnum*)种子休眠与萌发特性研究进展[J]. 种子, 26(6): 56-59.]
- YAO L, AI XR, YI YM, et al., 2017. Structure and dynamics of dominant populations in the mixed forest of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved tree species in the Southwest of Hubei Province [J]. Sci Silv Sin, 53(2): 10-18. [姚兰, 艾训儒, 易咏梅, 等, 2017. 鄂西南亚热带常 绿落叶阔叶混交林优势种群的结构与动态特征 [J]. 林 业科学, 53(2): 10-18.]
- YANG XB, LIU SX, YANG FS, 2000. A study on the structure of *Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* population in Houhe, Hubei Province [J]. J Biol, 17(1): 16-18. [杨心 兵,刘胜祥,杨福生, 2000. 湖北省后河自然保护区光叶 珙桐种群结构的研究 [J]. 生物学杂志, 17(1): 16-18.]
- YANG YH, GONG W, LI H, et al., 2015, Study on seed germination characteristics of 4 species of *Viburnum* [J]. Territ Nat Res Stud, (1): 88–90. [杨轶华, 宫伟, 李 虹, 等, 2015. 4 种荚蒾种子萌发特性研究 [J]. 国土与自 然资源研究, (1): 88–90.]
- YAO LJ, YAO L, YI YM, et al., 2017. Species composition and communty structure of a 6-ha subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest dynamics plot in the Qizimei Mountains, Hubei Province [J]. Biodivers Sci, 25 (3): 275-284. [姚良锦,姚兰, 易咏梅,等, 2017. 湖北 七姊妹山亚热带常绿落叶阔叶混交林的物种组成和群落 结构 [J]. 生物多样性, 25(3): 275-284.]
- ZHU Q, AI XR, YAO L, et al., 2019. Structure and dynamics of *Carpinus fargesiana* population in southwest Hubei Province [J]. J Centr S Univ For Technol, 39(8): 93-100. [朱强, 艾训儒, 姚兰, 等, 2019. 鄂西南川陕鹅耳枥 种群结构与动态 [J]. 中南林业科技大学学报, 39(8): 93-100.]

(责任编辑 李 莉 王登惠)

《广西植物》继续入选为中国科技核心期刊

中国科技核心期刊是由中国科学技术信息研究所根据核心总被引频次、核心影响因 子、文献选出率、综合评价总分、扩散指标等多项学术计量指标,经过严格的定量和定 性分析选取的重要的能反映各学科发展水平的科技期刊。

9月20日,中国科学技术信息研究所在北京召开"2023年中国科技论文统计结果 发布会暨中国一流科技论文世界影响力评价论坛",会上发布了《2023年中国科技论文 统计报告》和《2023年中国科技核心期刊目录》。经过多项学术指标综合评定及同行专 家评议推荐,《广西植物》继续入选为中国科技核心期刊。



广西植物 被国际和国内重要数据库收录:

- ☆ 俄罗斯《文摘杂志》(AJ, VINITI, Abstract Journal)
- ☆ 美国《化学文摘》(CA, Chemical Abstracts)
- ☆ 英国《国际农业与生物科学研究中心 (全文库)》(CABI)
- ☆ 英国《全球健康》(Global Health)
- ☆ 美国《剑桥科学文摘》(CSA: NS)
- ☆ 波兰《哥白尼索引精选数据库》 (ICI Journals Master List)
- ☆ 日本《日本科学技术振兴机构数据库》(JST, Japan Science and Technology Agency)
- ☆ 美国《乌利希国际期刊指南》(Ulrich's, PD)
- ☆ 美国《史蒂芬斯全文数据库—艾博思科数据库》(EBSCOhost)
- ☆ 英国《邱园索引》(Index Kewensis)
- ☆ 美国《柯尔比科学文化信息中心》(CICSC)
- ☆ 中国《中文核心期刊要目总览》一中文核心期刊
- ☆ 中国科技论文统计与分析数据库(CSTPCD)—中国科技核心期刊
- ☆ 中国科学引文数据库(CSCD)、科学引文数据库 (SCD)
- ☆ 中国生物学文献数据库(CBAD)、中国生物学文摘(CBA)
- ☆ 中国学术期刊文摘数据库(CSAD)、中国化学化工文摘(网络版)
- ☆ 中国期刊全文数据库(CJFD)
- ☆ 中国学术期刊综合评价数据库(CAJCED)
- ☆ 中国知识资源总库—中国科技期刊精品数据库(http://epub.cnki.net)
- ☆ 中国知网《中国学术期刊(网络版)》(CAJ-N)首批收录期刊(http://navi.cnki.net/knavi/JournalDetail?pcode=CJFD&pykm=GXZW)
- ☆ 中文科技期刊数据库 (SWIC) (http://www.cqvip.com)
- ☆ 中国核心期刊(遴选)数据库(http://wanfangdata.com.cn)
- ☆ 中国生物医学文献服务系统(SinoMed) (http://www.sinomed.ac.cn)
- ☆ 中国台湾华艺中文电子期刊服务资料库一思博网(CEPS)(http://www.ceps.com.tw)
- ☆ 博看网(http://www.bookan.com.cn)、龙源期刊网(http://www.qikan.com.cn)
- ★ 中国科学院科技论文预发布平台(ChinaXiv)(http://chinaxiv.org)
- ☆ 中国科学院科技期刊开放获取平台(CAS-OAJ)(http://www.oaj.cas.cn)
- ☆ 国家科技期刊开放平台 (http://doaj.istic.ac.cn)

广西植物

月刊,1981年创刊 第43卷 第9期 2023年9月

GUIHAIA

Monthly, Started in 1981

Vol. 43 No. 9 Sept. 2023

主管单位: 广西科学院 **主办单位**:广西壮族自治区 广西植物研究所 中国科学院 西植物学 슺 Г 名誉主编: 马克平 编: 李先琨 ± 副主编: 蒋巧媛(常务) 李莉 编辑单位:《广西植物》编辑部 址:桂林市雁山 邮编:541006 地 电话/传真: (0773) 3550074 电子信箱: guihaia@gxib.cn XX 址: http://www.guihaia-journal.com 出版单位:斜 学 出 版 社 (北京东黄城根北街16号 邮编: 100717) 印刷装订: 桂林日报印刷厂 订购处:全国各地邮局 总发行:斜学出版社 国内发行:中国邮政集团公司桂林市分公司 海外总发行:中国国际图书贸易集团有限公司 (北京399信箱)

(北京399信箱) <u>ISSN 1000-3142</u> CN 45-1134/Q 国内邮发代号: 48-43 国外发行代号: MO-5054

国内外公开发行





