



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  
RCCSE中国核心学术期刊  
首批林草科技重点期刊

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

# 广西植物

## GUIHAIA



第44卷 第5期 Vol. 44 No. 5  
2024年5月 May 2024

全球变化与生态环境 专栏



广西壮族自治区 广西植物研究所 广西植物学会 主办  
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



科学出版社 出版  
Science Press

5  
2024

<http://www.guihaia-journal.com>

## 《广西植物》文末参考文献新模板

本刊采用“著者，出版年”制。详情见本刊网站 (<http://gxzw.ijournals.cn>) 工具条“作者指南”下的“写作指南：11. 参考文献”以及网站首页左栏“下载中心”模块之“稿件新模板”。

期刊的卷、期、页需完整，不可缺少任意一项；中文文献须有英文对照；中英文标点符号请勿混用，英文用英文状态下符号，中文用中文状态下符号；英文逗号后空一格，中文逗号后不空，圆点和冒号等后面均空一格。文献中的拉丁名均为斜体，命名人均为正体。

### 文献中的英文刊名均为全称，不用缩写。

书写格式如下：

#### A. 期刊

著者（姓字母均大写），年份. 文题 [J]. 刊名（不用缩写），卷(期)：起止页码。

#### B. 专著

著者（姓字母均大写），年份. 书名（第一个单词首字母大写，专有名词除外）：其他题名信息（第 \* 卷） [M]. 其他责任者（姓字母均大写）. 版本项. 出版社所在城市：出版社：起止页码。

#### C. 学位论文

著者（姓字母均大写），年份. 标题（第一个单词首字母大写，专有名词除外） [D]. 大学所在城市：大学：起止页码。

#### D. 析出文献

析出文献主要责任者（姓字母均大写），年份. 析出文献题名[文献类型标识] //专著主要责任者（姓字母均大写）. 专著题名：其他题名信息. 版本项. 出版地（城市）：出版者：析出文献的页码。

文献不需编号，以著者姓名字母为序。

示例：

- BAI SN, 1998. Study on flowering of plants [M]// LI CS. Advances in plant science. Beijing: Higher Education Press: 146-163. [白书农, 1998. 植物开花研究 [M]//李承森. 植物科学进展. 北京: 高等教育出版社: 146-143.]
- BOYDEN S, BINKLEY D, SHEPPERD W, 2005. Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an old-growth ponderosa pine forest in the Colorado Front Range [J]. *Forest Ecology and Management*, 219(1): 43-55.
- CHEN QF, 2001. Karyotype analysis of five *Fagopyrum* species native to China [J]. *Guihaia*, 21(2): 107-110. [陈庆富, 2001. 五个中国荞麦种的核型分析 [J]. 广西植物, 21(2): 107-110.]
- HU HQ, WANG G, ZHANG YZ, et al., 2001. The resistance and mechanism of pre-harvest sprouting in spring wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 21(3): 13-17. [胡汉桥, 王罡, 张艳贞, 等, 2001. 春小麦穗发芽抗性鉴定及机理研究 [J]. 麦类作物学报, 21(3): 13-17.]
- INGLE RA, COLLETT H, COOPER K, et al., 2008. Chloroplast biogenesis during rehydration of the resurrection plant *Xerophyta humilis*: parallels to the etioplast-chloroplast transition [J]. *Plant Cell Environment*, 31(12): 1813-1824.
- LIU M, 2004. The anatomy introduction of seed plant [M]. Beijing: Science Press: 25-28. [刘穆, 2004. 种子植物形态解剖学导论 [M]. 北京: 科学出版社: 25-28.]
- NIINEMETS Ü, KULL K, 2003. Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees [J]. *Acta Oecologica*, 24(4): 209-219.
- REICH PB, OLEKSYN J, 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30): 11001-11006.
- WANG Y, WANG X, GUO N, 2019. Analysis of components in potato and functional properties of potato starch [J]. *Biotechnology*, 29(6): 600-604. [王颖, 王雪, 郭娜, 2019. 马铃薯成分分析及其淀粉功能特性探究 [J]. 生物技术, 29(6): 600-604.]
- WEI ZX, WANG H, 2001. Studies on pollen morphology of four genera of *Trilliaceae* [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 23(4): 451-456. [韦仲新, 王红, 2001. 延龄草科四属花粉形态的研究 [J]. 云南植物研究, 23(4): 451-456.]

目次

专栏：全球变化与生态环境

高黎贡山南段海拔梯度森林乔木层时空动态 ..... 罗亚皇, 马梁梁, 高连明, 王兴杰, 赵 玮, 杨兴亮, 马绍宾, 施晓春, 刘 杰(793)

浙江龙王山森林群落物种多度分布特征及其与海拔的关系 ..... 刘金亮, 刘维勇, 金姗姗, 杨中杰, 鲁益飞, 张爱英, 于明坚(806)

热带北缘鹅凰嶂季雨林四种群落特征及成熟度分析 ..... 刘 悦, 于耀泓, 吴妙兰, 王艺颖, 陶玉柱, 林子湛, 周 庆, 莫其锋(815)

十万大山山地常绿阔叶林群落物种组成与结构特征 ..... 姜冬冬, 罗应华, 何巧萍, 覃 林, 林建勇, 零雅茗(829)

不同含铬废水对薏苡人工湿地残根分解及铬化学形态的影响 ..... 王倩云, 方紫蕊, 彭 姿, 李素丽, 程夕冉, 王学礼, 李志刚(840)

皖北淮河平原幼龄‘中山杉 118’根际与非根际细菌特征分析 ..... 成彦丽, 陈 鸿, 杨 溪, 韩永友, 徐 晨, 张远兵(852)

木棉树形结构和叶性状对生境要素的响应研究 ..... 毛开泽, 高漫娟, 吴 睿, 张月萍, 程希平(863)

两个种源木荷幼苗对干旱-复水的生理生态响应 ..... 王德福, 赵 楠, 邱万滨, 桑栋鑫, 黄国敏, 刘文飞, 沈芳芳, 段洪浪(873)

猫儿山三种森林类型林下植物叶片与土壤化学计量特征 ..... 邓丽丽, 秦惠珍, 史艳财, 韦 霄, 吕仕洪(885)

氮磷钾添加对罗汉松土壤微生物功能多样性的影响 ..... 林 婷, 招礼军, 朱粟琼, 黄相玲, 魏国余(895)

2000—2020年广西植被生态质量变化及驱动力分析 ..... 莫建飞, 周希源, 莫伟华, 陈燕丽(907)

污泥施用下团花与鹅掌藤鲜叶和凋落叶重金属变化 ..... 鲍利安, 董晓全, 赖明丽, 朱会军, 吴嘉希, 曾曙才, 吴道铭(925)

遗传与育种

Pre-miR172 及 miR172 调控油菜 AP2 基因表达的规律分析 ..... 刘 芳, 郝小花, 陈中元, 何 昊(936)

檀香 NDH 脱氢酶基因的克隆、定位与启动子分析 ..... 闫海锋, 吕金凤, 熊发前, 丘立杭, 周慧文, 陈兴隆, 马国华(951)

生理与发育

‘曼赛龙柚’种子不同发育期高温耐性研究 ..... 安雪姣, 杨 兰, 文 彬, 陈利钢(961)

氮磷钾肥对有柄石韦生理及绿原酸合成积累的影响 ..... 步园园, 潘志芳, 崔祥祥, 周 笑, 陈建桦, 黄荣韶, 李良波(972)

根肿菌侵染下菘蓝生物碱合成机制 ..... 赵淑丽, 李国栋, 张丽琴, 赵明智, 施建莲, 刘家佳(981)

新类群与新发现

中国苦苣苔科一新记录属——四轮苣苔属 ..... 熊 驰, 陈 彬, 李政隆, 赵 琼, DO Van Truong, 温 放(998)

中国石斛属(兰科)植物新资料 ..... 李孟凯, 余应鹏, 王 伟, 邢 震, 陈学达(1003)

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

期刊基本参数: CN 45-1134/Q \* 1981 \* m \* A4 \* 216 \* zh+en \* P \* ¥45.00 \* 1200 \* 19 \* 2024-05

封面说明: 十万大山地处我国南部沿海地区,是广西南部重要的气候分界线,也是广西南部的最高山地,山地境内有广西生长最好的热带季雨林。十万大山国家级自然保护区是十万大山地区生物多样性的核心区域,保护区内保存了许多孑遗、古老植物及种群,分布着许多珍稀濒危动植物种,拥有许多中国或广西特有以及十万大山地区特有种,是我国热带地区常绿阔叶林植物重要的基因库与水源涵养林,是全球生物多样性研究和保护的关键地区和热点区域。

照片示: 十万大山部分物种 1. 雪下红; 2. 龙珠果; 3. 绶草; 4. 石斑木。照片由林建勇提供。相关内容详见本期正文 829~839 姜冬冬等的文章。

CONTENTS

Special Column: Global Change and Ecological Environment

Spatiotemporal dynamics of forest arbor layer along an elevational gradient in southern Gaoligong Mountains ..... LUO Yahuang, MA Liangliang, GAO Lianming, WANG Xingjie, ZHAO Wei, YANG Xingliang, MA Shaobin, SHI Xiaochun, LIU Jie(793)

Species abundance distribution characteristics of forest communities and its relationship with elevation in Longwangshan, Zhejiang ..... LIU Jinliang, LIU Weiyong, JIN Shanshan, YANG Zhongjie, LU Yifei, ZHANG Aiyong, YU Mingjian(806)

Characteristics and maturity level analysis of four communities in Ehuangzhang tropical monsoon forests of northern edge ..... LIU Yue, YU Yaohong, WU Miaolan, WANG Yiyong, TAO Yuzhu, LIN Zizhan, ZHOU Qing, MO Qifeng(815)

Species composition and structural characteristics of mountain evergreen broad-leaved forest community in Shiwandashan, Guangxi ..... JIANG Dongdong, LUO Yinghua, HE Qiaoping, QIN Lin, LIN Jianyong, LING Yaming(829)

Effects of different chromium containing wastewater on residue decomposition and chromium chemical forms in *Coix lacryma-jobi* constructed wetland ..... WANG Qianyun, FANG Zirui, PENG Zi, LI Suli, CHENG Xiran, WANG Xueli, LI Zhigang(840)

Rhizosphere and non-rhizosphere bacterial characteristics analysis of young *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’ in Huaihe Plain of North Anhui ..... CHENG Yanli, CHEN Hong, YANG Xi, HAN Yongyou, XU Chen, ZHANG Yuanbing(852)

Tree shape structure and leaf trait responses to habitat elements of *Bombax ceiba* ..... MAO Kaize, GAO Manjuan, WU Rui, ZHANG Yueping, CHENG Xiping(863)

Eco-physiological responses of *Schima superba* seedlings from two provenances to drought and rewatering ... WANG Defu, ZHAO Nan, QIU Wanbin, SANG Dongxin, HUANG Guomin, LIU Wenfei, SHEN Fangfang, DUAN Honglang(873)

Stoichiometric characteristics of understory plant leaves and soil of three forest types in Mao’ershan ..... DENG Lili, QIN Huizhen, SHI Yancai, WEI Xiao, LÜ Shihong(885)

Effects of nitrogen, phosphorus and potassium additions on functional diversity of soil microorganisms in *Podocarpus macrophyllus* ..... LIN Ting, ZHAO Lijun, ZHU Liqiong, HUANG Xiangling, WEI Guoyu(895)

Analysis of vegetation ecological quality change and its driving forces in Guangxi from 2000 to 2020 ..... MO Jianfei, ZHOU Xiyuan, MO Weihua, CHEN Yanli(907)

Changes of heavy metal in fresh and litter leaves of *Neolamarckia cadamba* and *Schefflera arboricola* under sewage sludge application ... BAO Li’an, DONG Xiaoquan, LAI Mingli, ZHU Huijun, WU Jiayi, ZENG Shucui, WU Daoming(925)

Genetics and Breeding

Analysis of expression regulation of *AP2* gene by pre-miR172 and miR172 in rape ..... LIU Fang, HAO Xiaohua, CHEN Zhongyuan, HE Hao(936)

Molecular cloning, location and promoter analysis of *NDH* dehydrogenase gene from *Santalum album* ..... YAN Haifeng, LÜ Jinfeng, XIONG Faqian, QIU Lihang, ZHOU Huiwen, CHEN Xinglong, MA Guohua(951)

Physiology and Development

High-temperature tolerance of *Citrus maxima* ‘Mansailong’ seeds at different developmental stages ..... AN Xuejiao, YANG Lan, WEN Bin, CHEN Ligang(961)

Effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers on physiology and chlorogenic acid synthesis and accumulation of *Pyrosia petiolosa* ..... BU Yuanyuan, PAN Zhifang, CUI Xiangxiang, ZHOU Xiao, CHEN Jianhua, HUANG Rongshao, LI Liangbo(972)

Mechanism of alkaloid synthesis in *Isatis indigotica* infected by *Plasmodiophora brassicae* ..... ZHAO Shuli, LI Guodong, ZHANG Liqin, ZHAO Mingzhi, SHI Jianlian, LIU Jiajia(981)

New Taxa and New Discoveries

*Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke, a newly recorded genus of Gesneriaceae from China ..... XIONG Chi, CHEN Bin, LI Zhenglong, ZHAO Qiong, DO Van Truong, WEN Fang(998)

Newrecords of *Dendrobium* (Orchidaceae) from China ..... LI Mengkai, YU Yingpeng, WANG Wei, XING Zhen, CHEN Xueda(1003)

Cover images: Partial species in Shiwandashan. 1. *Ardisia villosa*; 2. *Passiflora foetida*; 3. *Spiranthes sinensis*; 4. *Rhaphiolepis indica*. Cover images are provided by LIN Jianyong. For details, please see the text by JIANG Dongdong et al. on pages 829–839.

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202302040

罗亚皇, 马梁梁, 高连明, 等, 2024. 高黎贡山南段海拔梯度森林乔木层时空动态 [J]. 广西植物, 44(5): 793–805.  
LUO YH, MA LL, GAO LM, et al., 2024. Spatiotemporal dynamics of forest arbor layer along an elevational gradient in southern Gaoligong Mountains [J]. *Guihaia*, 44(5): 793–805.



## 高黎贡山南段海拔梯度森林乔木层时空动态

罗亚皇<sup>1,5,6</sup>, 马梁梁<sup>1,2</sup>, 高连明<sup>1,6</sup>, 王兴杰<sup>3</sup>, 赵 玮<sup>4</sup>, 杨兴亮<sup>4</sup>,  
马绍宾<sup>3</sup>, 施晓春<sup>4\*</sup>, 刘 杰<sup>1,5\*</sup>

(1. 中国科学院昆明植物研究所 中国科学院东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 云南大学 生命科学学院, 昆明 650091; 4. 高黎贡山国家级自然保护区保山管理局, 云南 保山 678000; 5. 中国科学院昆明植物研究所 中国西南野生生物种质资源库, 昆明 650201; 6. 中国科学院昆明植物研究所 丽江森林生态系统国家野外科学观测研究站, 云南 丽江 674100)

**摘 要:** 研究群落物种组成和多样性的时空动态对揭示生物多样性的分布规律以及预测全球变化情景下生物多样性的变化趋势具有重要意义。然而, 在山地生态系统中, 不同海拔梯度的森林群落物种多样性和系统发育多样性如何随着时间尺度的变化仍不清楚。该研究以高黎贡山南段东、西坡海拔梯度(960~2 878 m)森林群落固定监测样带的 17 个样方为研究对象, 基于 2004、2008 和 2013 年乔木层(DBH ≥ 5 cm)重调查数据, 分析样方内物种组成、物种多样性和系统发育多样性的时空动态变化。结果表明:(1) 沿着海拔梯度, 物种多样性呈现单峰分布格局, 系统发育多样性呈现上升的趋势, 系统发育结构呈现聚集到离散或者随机的结构。(2) 在时间尺度上, 森林乔木层在物种多样性和系统发育多样性上并未发生显著性变化。然而, 系统发育结构随着时间的推移呈现更加聚集的趋势。(3) 在海拔梯度上, 东坡低海拔区域(960~1 381 m)的森林群落样方呈现显著的物种丧失, 其植被完全被耕地所替代。其中, 诃子(*Terminalia chebula*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、清香木(*Pistacia weinmanniifolia*)、枳椇(*Hovenia acerba*)和假香冬青(*Ilex wattii*)等为主要丧失物种。相反, 物种获得主要集中在西坡低海拔的样方, 群落中丰富度显著增加的物种主要为曼青冈(*Cyclobalanopsis oxyodon*)、华山矾(*Symplocos chinensis*)和台湾杉(*Taiwania cryptomerioides*)等。据此, 我们推测高黎贡山海拔梯度森林乔木层的群落结构和多样性的动态变化在中高海拔受群落演替和气候变化的制约, 而在低海拔主要受人类活动的影响。该研究结果加深了对高黎贡山亚热带常绿阔叶林植物群落动态变化的认识, 也有助于该地区精准保护策略的制定。

**关键词:** 群落动态, 海拔梯度, 高黎贡山, 物种多样性, 系统发育多样性, 时空尺度

**中图分类号:** Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2024)05-0793-13

收稿日期: 2023-08-22 接受日期: 2023-11-10

基金项目: 国家自然科学基金(41971071, 32071541); 中国科学院从“0 到 1”原始创新项目(ZDBS-LY-7001); 云南省万人计划“青年拔尖”人才项目(YNWR-QNBJ-2018-146); 云南省应用基础研究计划项目(202101AT070168); 中国科学院“西部之光”人才项目。

第一作者: 罗亚皇(1987—), 博士, 副研究员, 主要从事群落生态学研究, (E-mail) luoyahuang@mail.kib.ac.cn。

\*通信作者: 刘杰, 博士, 副研究员, 主要从事植物多样性起源演化和保护研究, (E-mail) liujie@mail.kib.ac.cn; 施晓春, 高级工程师, 主要从事植物学和民族植物学研究, (E-mail) shixc@126.com。

# Spatiotemporal dynamics of forest arbor layer along an elevational gradient in southern Gaoligong Mountains

LUO Yahuang<sup>1,5,6</sup>, MA Liangliang<sup>1,2</sup>, GAO Lianming<sup>1,6</sup>, WANG Xingjie<sup>3</sup>, ZHAO Wei<sup>4</sup>,  
YANG Xingliang<sup>4</sup>, MA Shaobin<sup>3</sup>, SHI Xiaochun<sup>4\*</sup>, LIU Jie<sup>1,5\*</sup>

( 1. Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Chinese Academy of Sciences, Kunming Institute of Botany, CAS, Kunming 650201, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. School of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, China; 4. Gaoligongshan National Nature Reserve Baoshan Bureau, Baoshan 678000, Yunnan, China; 5. The Germplasm Bank of Wild Species, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 6. Lijiang National Field Station of Forest Ecosystem Research, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Lijiang 674100, Yunnan, China )

**Abstract:** A better understanding of the spatiotemporal dynamics of species composition and biodiversity provides significant insights into the distribution patterns of biodiversity and the prediction of biodiversity fate in a global change context. However, how species and phylogenetic diversity change along elevational gradient with temporal scale in mountain ecosystems is still unknown. In this study, we used census data (2004, 2008 and 2013) of an elevational transect (elevational range 960 – 2 878 m) covering eastern and western slopes of Gaoligong Mountains, SW China, to investigate the spatiotemporal dynamics of forest arbor layer (DBH  $\geq$  5 cm) species composition, species diversity and phylogenetic diversity. The results were as follows: (1) Species diversity was hump-shaped along the elevational gradient, while the phylogenetic diversity increased with increasing elevation. Clustering phylogenetic structure was observed at low elevations, and over dispersed or random structure was detected at high elevations. (2) Overall, temporal species and phylogenetic beta diversity analysis showed no significant difference among these three investigation time points. However, we found a higher clustering of phylogenetic structure along the temporal scale. (3) Spatial beta diversity showed that there was a significant loss of species at low elevations (960 – 1 381 m) on the eastern slope, where the vegetation had been disturbed or completely converted into farmland. The main lost species including *Terminalia chebula*, *Quercus acutissima*, *Pistacia weinmanniifolia*, *Hovenia acerba* and *Ilex wattii*. In contrast, the change in the western slope was mild at low elevations, only observing species abundance increasing, which including *Cyclobalanopsis oxyodon*, *Symplocos chinensis*, and *Taiwania cryptomerioides*. Therefore, we speculated that the dynamic changes in species and phylogenetic diversity of the arbor layer of subtropical evergreen broadleaf forest might be related to communities succession process and climatic change in middle and high elevations, while the communities at low elevations were seriously impacted by human activities in Gaoligong Mountains. The results deepen the understanding of the mechanisms of plant community dynamics in Gaoligong Mountains, and provide new insights to guide precise conservation strategies in the region.

**Key words:** community dynamic, elevational gradient, Gaoligong Mountains, species diversity, phylogenetic diversity, spatiotemporal scale

森林在全球碳汇、气候调节、生物多样性保护等方面具有重要的生态系统功能和服务 (Liang et al., 2016; Hisano et al., 2018)。在气候变暖和人类活动等全球变化背景下,森林生态系统的多样性受到威胁,森林群落结构和多样性将发生剧烈变化 (Freeman et al., 2018; Esquivel-Muelbert et al., 2019; Salick et al., 2019)。从植物群落物种组成和多样性变化的角度研究森林群落的动态变化,在森林生态系统的保护和恢复过程中可以提供重要的

理论价值和实践指导 (McDowell et al., 2020; 丁晖等, 2021)。尽管森林群落多样性的动态变化和背后的生态学机制对林业管理和多样性保护策略制定具有重要意义,但是研究群落的动态变化需要多年持续的样方监测数据,目前还相对匮乏。

山地生态系统中,生物多样性沿海拔梯度的分布模式及其成因一直是生态学家关注的热点问题之一 (Peters et al., 2019; Rahbek et al., 2019)。多样性沿海拔梯度的分布规律受到区域

地质历史、气候、能量、面积和人类活动等因素的影响 (Antonelli et al., 2018; Peters et al., 2019; Hu et al., 2020), 尤其是自工业革命以来, 受到人口数量激增和土地利用快速改变等影响, 许多山地低海拔区域大量的原生植被农田和耕地取代, 急剧改变了山地生物多样性的原有分布规律 (Guo et al., 2018)。因此, 沿海拔梯度的生物多样性分布格局受到了人类活动和气候等要素的综合影响 (Peters et al., 2019)。人类活动和气候变化等可加剧物种的垂直迁移、分布区面积的变化甚至植被的变迁等 (祖奎玲和王志恒, 2022)。例如, 美洲钦博拉索山 (Chimborazo), 过去 200 年间植被平均向上爬升超过了 500 m (Morueta-Holme et al., 2015); 欧洲阿尔卑斯山的百余种植物物种向高海拔迁移 (Steinbauer et al., 2018; Rumpf et al., 2018); 过去 70 多年间中国 29 个山地生态系统中很多植物同样呈现往高海拔迁移的趋势 (Zu et al., 2021, 2023)。与此同时, 除物种多样性维度外, 系统发育多样性将物种之间的亲缘关系和进化历史信息考虑其中, 在群落构建机制和生物多样性保护等领域具有重要的应用价值 (Webb et al., 2002; 罗亚皇等, 2013; 刘杰等, 2017)。尽管沿海拔梯度森林群落的系统发育结构和多样性有大量的报道 (Qian et al., 2014; Xu et al., 2017; Luo et al., 2019a), 但是海拔梯度上系统发育多样性如何随时间尺度的变化却鲜见报道, 亟待开展深入的研究 (Li D et al., 2020)。

亚热带常绿阔叶林是我国亚热带山地生态系统中最具代表性、最重要的植被类型, 其作为全球常绿阔叶林的主体部分, 是植物多样性和特有性最为丰富的植被类型, 也是重要的生态系统服务功能区域 (中国植被编辑委员会, 1980; 宋永昌, 2013)。高黎贡山呈南北走向, 是我国生物多样性的关键地区, 连接着东喜马拉雅地区、横断山地区和印-缅地区 3 个全球生物多样性热点区 (Mittermeier, 2004; Liu et al., 2022), 是我国西南生态安全的重要屏障 (Luo et al., 2023)。高黎贡山沿海拔梯度分布着季风常绿阔叶林、半湿润常绿阔叶林、中山湿性常绿阔叶林和山顶苔藓矮林等完整垂直带谱 (李恒等, 2000), 是研究亚热带常绿阔叶林沿海拔梯度多样性分布格局和动态的天然实验室。前期有研究表明高黎贡山种子植物的物种丰富度沿海拔梯度呈单峰分布格局, 这种格局与温度、降水及干扰程度

等因素关联 (Wang et al., 2007; 徐成东等, 2008; Yue & Li, 2021)。然而, 这些工作仅基于志书文献或通过一次调查解析了一个时间剖面的植物物种多样性分布格局, 基于森林样方的监测, 区域内典型的森林群落的物种组成、物种多样性和系统发育多样性随时空的动态变化过程如何, 不同坡向变化趋势是否一致等问题尚待回答。

本研究以高黎贡山南段东西坡设立的海拔梯度固定监测样地为研究对象, 基于 2004、2008 和 2013 年 3 次系统的群落调查数据, 分析了不同海拔、时间、坡向乔木层 ( $DBH \geq 5$  cm) 的物种组成、物种多样性和系统发育多样性的变化趋势。拟探讨以下 3 个科学问题: (1) 高黎贡山南段森林乔木层的物种多样性和系统发育多样性沿海拔梯度分布格局如何, 不同时期的格局是否一致; (2) 随着时间推移, 物种多样性和系统发育多样性有无显著的变化; (3) 空间尺度上, 不同海拔和坡向的物种组成变化趋势如何, 其主要贡献的物种有哪些。本研究试图在全球变化背景下为高黎贡山亚热带常绿阔叶林的生物多样性保护、生态系统管理及植被恢复等提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区域概况和样带设置

高黎贡山位于我国西南地区, 主体位于云南省西部, 北迄西藏自治区东南部, 其范围是怒江和伊洛瓦底江的分水岭, 行政区域主要包括我国云南省盈江、梁河、龙陵、腾冲全境、隆阳、泸水、福贡、贡山的西部和西藏自治区察隅南部以及缅甸北部克钦邦, 区域面积  $4.39 \times 10^4$  km<sup>2</sup> (Luo et al., 2023)。在地质过程和河流侵蚀的作用下, 塑造了高黎贡山巨大的海拔落差, 沿海拔分布有亚热带、温带和寒温带等气候带类型。气候上, 高黎贡山主要受印度洋季风的影响, 表现出干湿分明的季节特征, 即 5—10 月为雨季, 11 月至翌年 4 月为旱季。

本研究地点位于高黎贡山南段, 属云南高黎贡山国家级自然保护区保山管护局辖区, 东坡位于保山市隆阳区, 由隆阳分局管理, 西坡则位于保山市腾冲市境内, 归腾冲分局管辖。2004 年, 云南高黎贡山国家级自然保护区保山管护局在百花岭—南斋公房—林家铺一线沿海拔梯度设立了 17 个固定监测样方 (表 1, 图 1), 其中东坡的海拔跨

表 1 样地的基本信息及分布的优势树种 (物种丰富度和多度为 2004 年调查的数据)

Table 1 Basic information and dominant species of each plot (species richness and abundance were obtained from year 2004)

样地编号 Plot ID	坡向 Aspect	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Elevation (m)	优势物种 Dominant species	林权归属 Ownership of forest	干扰强度 Disturbance intensity	物种丰富度 Species richness	多度 Abundance
E1	东 Eastern	98°49'42" E	25°16'08" N	960	诃子 <i>Terminalia chebula</i>	集体林 Communal forest	中 Medium	1	1
E2	东 Eastern	98°49'17" E	25°16'32" N	1 180	麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	集体林 Communal forest	中 Medium	4	18
E3	东 Eastern	98°48'25" E	25°17'26" N	1 375	红木荷 <i>Schima wallichii</i>	农田边缘 Field edge	强 Intense	1	1
E4	东 Eastern	98°48'05" E	25°17'18" N	1 381	红木荷 <i>S. wallichii</i>	咖啡地边缘 Coffee agroforest edge	强 Intense	1	1
E5	东 Eastern	98°47'22" E	25°17'38" N	1 860	元江锥、银木荷、香花木 姜子 <i>Castanopsis orthacantha</i> , <i>Schima argentea</i> , <i>Litsea</i> <i>panamanja</i>	集体林 Communal forest	中 Medium	21	118
E6	东 Eastern	98°47'18" E	25°17'43" N	1 928	元江锥、高山锥 <i>Castanopsis orthacantha</i> , <i>C. delavayi</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	10	44
E7	东 Eastern	98°47'14" E	25°17'49" N	2 021	元江锥、硬壳柯 <i>Castanopsis orthacantha</i> , <i>Lithocarpus hancei</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	13	118
E8	东 Eastern	98°46'40" E	25°17'48" N	2 273	元江锥、瑞丽润楠、翅柄 紫茎 <i>Castanopsis orthacantha</i> , <i>Machilus shweliensis</i> , <i>Stewartia pteropetiolata</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	12	75
E9	东 Eastern	98°45'24" E	25°18'03" N	2 486	白穗柯、云南木犀榄 <i>Lithocarpus leucostachyus</i> , <i>Olea tsoongii</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	8	98
E10	东 Eastern	98°45'52" E	25°18'14" N	2 653	银木荷、马缨杜鹃、西桦 <i>Schima argentea</i> , <i>Rhododendron delavayi</i> , <i>Betula alnoides</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	7	207
E11	东 Eastern	98°44'35" E	25°17'26" N	2 878	白穗柯、云南铁杉 <i>Lithocarpus leucostachyus</i> , <i>Tsuga dumosa</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	9	132
W1	西 Western	98°41'42" E	25°17'21" N	2 096	滇木荷、华山矾、台 湾杉 <i>Schima noronhae</i> , <i>Symplocos chinensis</i> , <i>Taiwania cryptomerioides</i>	集体林 Communal forest	中 Medium	2	54
W2	西 Western	98°42'05" E	25°17'42" N	2 200	滇木荷、西藏虎皮楠 <i>Schima noronhae</i> , <i>Daphniphyllum himalense</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	7	26
W3	西 Western	98°42'00" E	25°16'05" N	2 238	硬壳柯、曼青冈 <i>Lithocarpus hancei</i> , <i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	10	63
W4	西 Western	98°42'24" E	25°17'16" N	2 511	硬壳柯、坚木山矾 <i>Lithocarpus hancei</i> , <i>Symplocos dryophila</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	10	51
W5	西 Western	98°42'38" E	25°17'11" N	2 710	马缨杜鹃、腾冲柳、华 山松 <i>Rhododendron delavayi</i> , <i>Salix tengchongensis</i> , <i>Pinus armandii</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	7	144
W6	西 Western	98°43'45" E	25°17'25" N	2 860	白穗柯、乔木茵芋 <i>Lithocarpus leucostachyus</i> , <i>Skimmia arborescens</i>	保护区 Protected area	弱 Weak	6	54

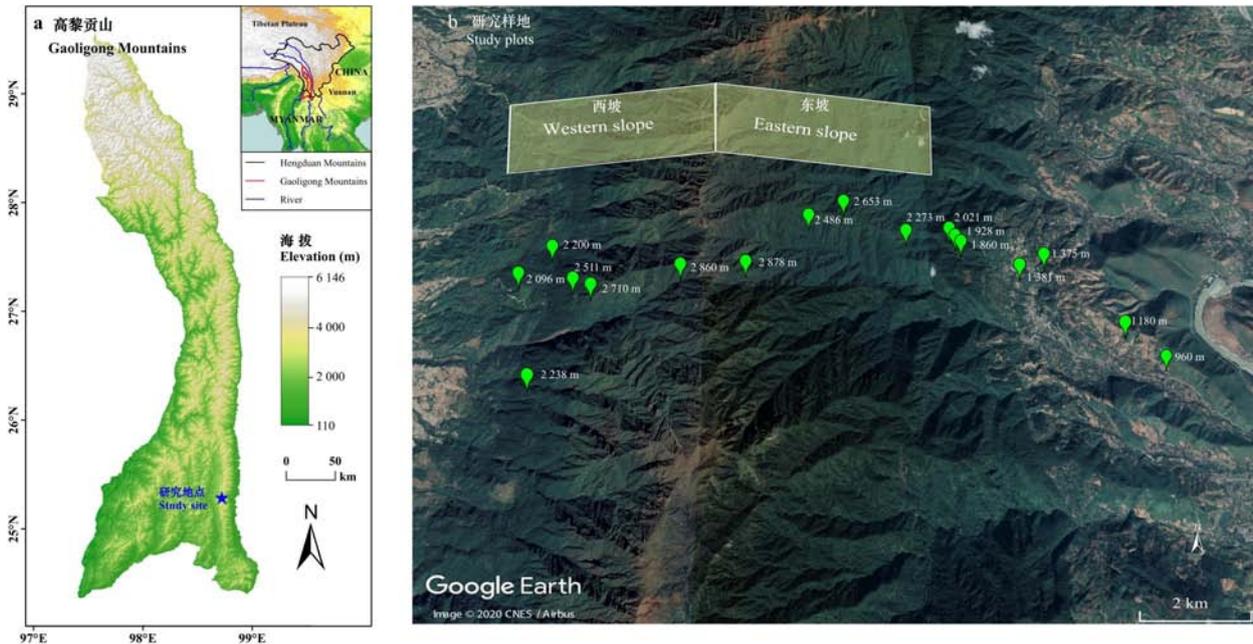


图 1 研究区域和不同坡向设置的海拔梯度样方

Fig. 1 Study area and plot distribution along elevational gradients at different aspects

度为 960~2 878 m, 设置 11 个样方, 西坡的海拔跨度为 2 096~2 860 m, 包括 6 个样方, 每个样方的面积大小为 400 m<sup>2</sup> (20 m × 20 m)。本研究设置的森林样方兼顾研究区域代表性的植被类型和海拔梯度, 值得注意的是, 本研究中东坡低海拔的 4 个样地 (E1-E4) 位于人类干扰很强的区域, 以残存的片段化次生林为主, 乔木层的物种数和个体稀少, 但是本研究将其纳入监测体系中, 试图掌握这些次生林中的物种和个体的动态变化。

### 1.2 群落调查

本研究将森林群落内的乔木层定义为群落内胸径 (DBH) ≥ 5 cm 的植株, 这些个体涵盖了区域内的典型植被类型的优势树种 (表 1)。分别于 2004、2008 和 2013 年对样地内的乔木树种进行调查统计, 对样方内每棵胸径 ≥ 5 cm 的乔木进行挂牌编号和每木调查, 在复查期间对新增个体进行补挂牌和调查。调查内容包括物种、胸高直径、高度、冠幅等植物群落调查指标。统计 3 次调查出现的所有乔木物种的种类和个体数, 然后用于下述分析。

### 1.3 物种多样性和物种组成

本研究使用物种丰富度 (species richness,  $S$ )、Shannon-Wiener 指数 ( $H$ ) (Shannon & Weaver,

1949) 和 Simpson 指数 ( $D$ ) (Simpson, 1949) 表征物种多样性。

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

$$D = 1/P_i^2。$$

式中:  $P_i$  为第  $i$  个物种的个体数占样方内的总个体数的比率;  $S$  为样方出现的物种数。

我们利用非度量多维尺度方法 (non-metric multi-dimensional scaling, NMDS) 分析样方内的物种组成, 分析采取基于多度的 Bray-Curtis 法 (Anderson et al., 2011), 选取第 1 和第 2 维度展示排序结果。

### 1.4 系统发育多样性

用 R 语言中的 V.PhyloMaker 包中的 Scenario 3 方法根据其所在科或属的系统位置添加到相应的科或属中, 对样方内的 83 个木本植物构建系统发育树, V.PhyloMaker 整合了全球 74 533 种维管植物的系统发育关系 (Jin & Qian, 2019), 若进化树上没有本研究中涉及的物种, 我们将物种在属一级进行随机整合到系统发育树中。选用系统发育多样性 (phylogenetic diversity, PD)、平均配对距离 (mean pairwise distance, MPD) 和平均最近邻体距离 (mean nearest taxonomic distance, MNTD) 3 个

指数。其中,PD反映了群落内分类单元谱系分支长度占谱系中所有分支长度的比例(Faith, 1992);MPD反映了群落内物种之间的平均系统发育距离;MNTD反映群落内最近邻体系统发育距离(Webb et al., 2002)。本研究将3个系统发育指数进行标准化处理,即将每个群落内的系统发育多样性指标与零模型进行比较。本研究零模型采用系统发育树末端的物种随机置换999次(Gotelli, 2000),获得SES.PD、SES.MPD、SES.MNTD,当SES大于0时表示离散,小于0时表示聚集(Webb et al., 2002)。计算公式如下:

$$SES.PD = \frac{PD_{obs} - \text{mean}(PD_{random})}{sd(PD_{random})};$$

$$SES.MPD = \frac{MPD_{obs} - \text{mean}(MPD_{random})}{sd(MPD_{random})};$$

$$SES.MNTD = \frac{MNTD_{obs} - \text{mean}(MNTD_{random})}{sd(MNTD_{random})}。$$

式中:obs表示实际观测的值;mean表示随机模拟的平均值;sd表示随机模拟的标准方差。

### 1.5 数据分析

为了分析沿海海拔梯度物种多样性和系统发育多样性的分布格局,本研究按3个调查时间点分别进行分析,基于响应变量的数据分布特点,研究采用广义线性混合模型(generalized linear mixed model, GLME)分析海拔对物种和系统发育多样性的影响。其中,物种丰富度采用Poisson分布,其余响应变量采用Gaussian分布(Luo et al., 2023)。将海拔梯度设置为固定效应,随机效应为海拔|坡向,计算模型参数和解释度,其中marginal  $R^2$  ( $R_m^2$ )仅包含固定效应的 $R^2$ ,conditional  $R^2$ 包含固定效应和随机效应的 $R^2$ (Nakagawa & Schielzeth, 2013)。因海拔梯度生物多样性的变化可能是非线性变化,我们同时用一次项和二次项分别进行拟合,然后将AICc越小的模型定义为更优的模型。

为了分析时间尺度上高黎贡山森林群落乔木层物种多样性和系统发育多样性的变化趋势,本研究采用配对的t检验分别比较3个时间点物种多样性和系统发育多样性的差异性。为了探讨空间尺度上不同海拔和坡向的森林群落在物种组成上的变化趋势及有主要贡献的物种,本研究采用Legendre和Condit(2019)的方法,基于Temporal Beta Indices (TBI)指数,然后检验其显著性。具体而言,该方法可以比较每个样方在T1和T2时间点

的物种组成的差异性,其包含两个组分,即物种散失(species loss)和物种获得(species gain),这两个组分将进一步用于生成变化趋势图。该方法可以用于比较这两个组分在每个样地或者整体样方的差异性检验。我们分别比较2004、2008和2013年3个时间点的差异,该方法用adespatial包中的TBI函数和plot.TBI函数完成(Dray et al., 2019)。上述所有分析均在R 3.6.3(The R Development Core Team, 2019)中完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 乔木层物种多样性和系统发育多样性的海拔梯度格局

在样方内共调查到DBH ≥ 5 cm的乔木物种83种,依据APG IV系统,隶属于54属30个科。沿海海拔梯度物种多样性(物种丰富度、Shannon-Wiener指数和Simpson指数)呈现单峰分布格局,中海拔多样性最大(图2)。通过与物种的亲缘关系随机化的零模型进行比较,发现标准化的系统发育多样性(SES.PD、SES.MPD、SES.MNTD)沿海海拔梯度呈上升的趋势,低海拔系统发育呈聚集的结构,高海拔呈随机或离散的结构(图3)。

### 2.2 物种和系统发育多样性随时间尺度的变化

时间尺度上,配对的t检验结果表明,2004—2008—2013年整体的森林群落乔木层在物种多样性和系统发育多样性上并未发生显著性变化(图4)。但是,系统发育结构随着时间的推移呈现更加聚集的趋势(图4)。

### 2.3 海拔梯度上不同坡向物种组成的变化

2004年共调查到71个物种1205个植株个体,2008年调查到76个物种1190个植株个体,2013年调查到76个物种1164个植株个体。不同坡向和不同海拔在物种组成上差异较大。海拔梯度上,东坡低海拔(960~1381 m)区域内的4个样方呈现显著的物种完全丧失(图5),其植被完全被耕地所替代。其中,麻栎(*Quercus acutissima*)、清香木(*Pistacia weinmanniifolia*)、枳椇(*Hovenia acerba*)和假香冬青(*Ilex wattii*)等为主要丧失物种(表2)。相反,基于多度的β多样性分析表明,物种获得主要集中在西坡低海拔的3个样方(图5),群落中丰富度显著增加的物种主要为曼青冈(*Cyclobalanopsis oxyodon*)、华山矾

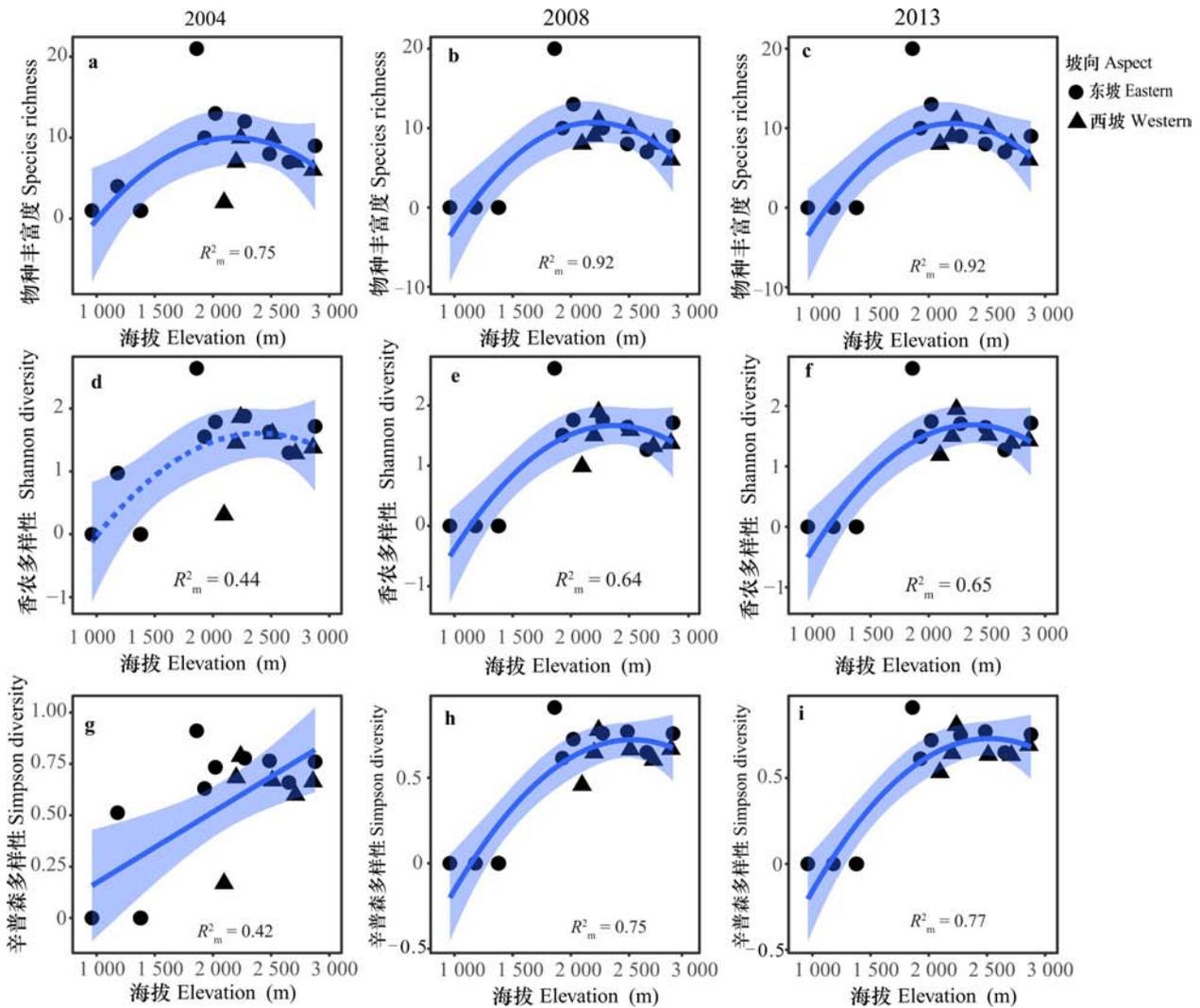


图 2 高黎贡山南段森林乔木层物种多样性沿海拔梯度的变化趋势

Fig. 2 Variation trend of species diversity of forest arbor layer along elevational gradients in southern Gaoligong Mountains

(*Symplocos chinensis*) 和台湾杉 (*Taiwania cryptomerioides*) 等(表 2)。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 物种多样性和系统发育多样性的海拔梯度格局

大量的研究表明植物多样性沿海拔梯度的分布样式呈现单峰分布格局且峰值位于研究山体海拔梯度中间偏下的位置(Guo et al., 2013)。然而,气候变化和人类活动等要素可能改变这种山地植物多样性的垂直分布格局(Hisano et al., 2018; Peters et al., 2019)。本研究中沿海拔梯度

物种多样性呈现单峰分布格局,与高黎贡山原生林调查的海拔梯度格局(单峰递减)(Luo et al., 2023)表现不一致,归其原因,本研究中包含了更大的海拔跨度,推测包含低海拔强烈人为干扰的样方可能是形成单峰分布格局的主要原因。不同调查时间的结果表明,物种多样性的单峰分布格局并未发生显著改变,表明中海拔的森林群落中乔木层的物种组成和多样性基本保持稳定。与物种多样性相比,系统发育多样性将进化历史信息和物种间的亲缘关系纳入其中,在群落构建和生物多样性保护等研究领域得到了广泛应用(Faith, 1992; Donoghue, 2008; Cavender-Bares et al., 2009)。此前对马来西亚热带雨林森林群落沿海

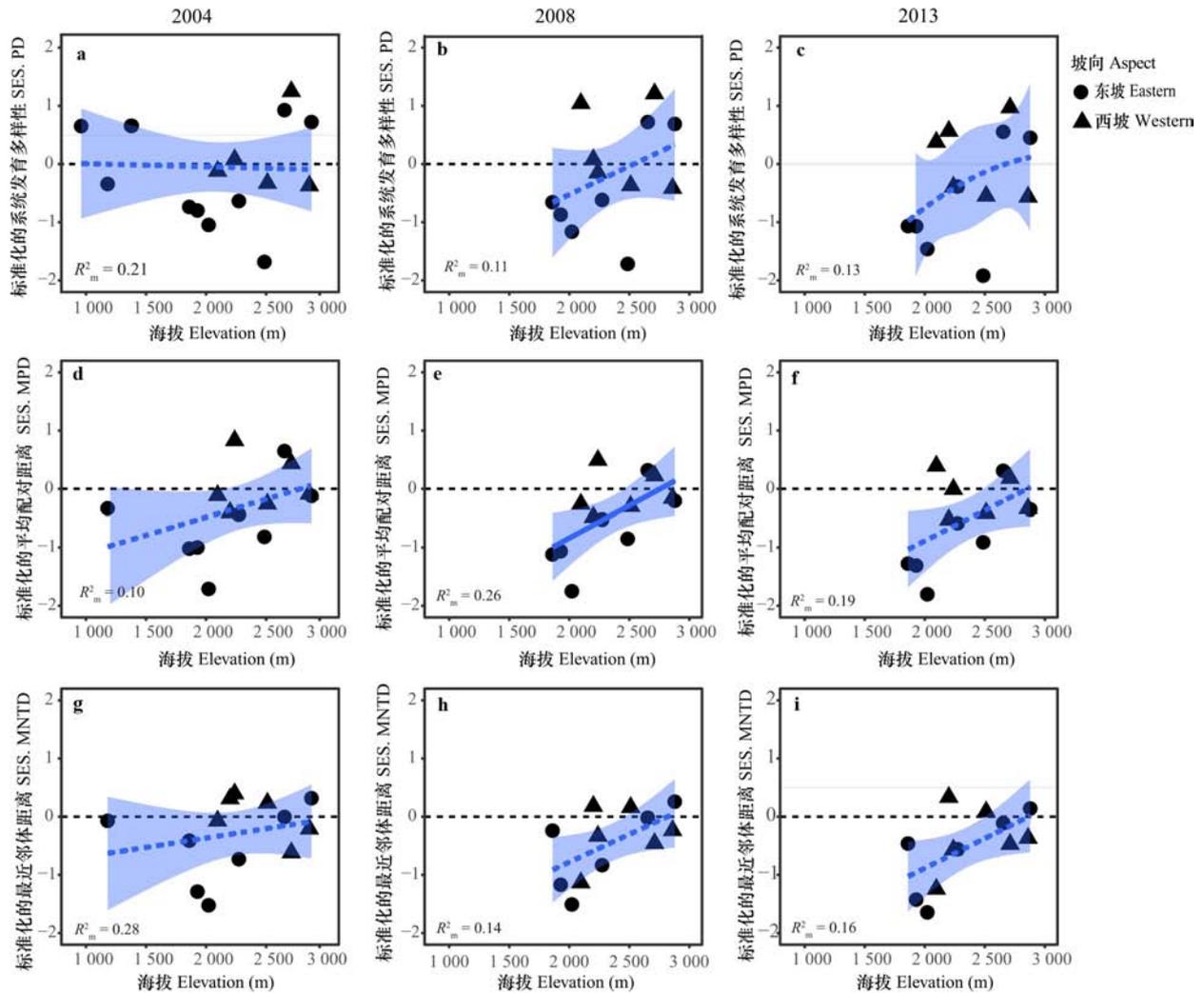


图 3 高黎贡山南段森林乔木层系统发育多样性沿着海拔梯度的变化趋势

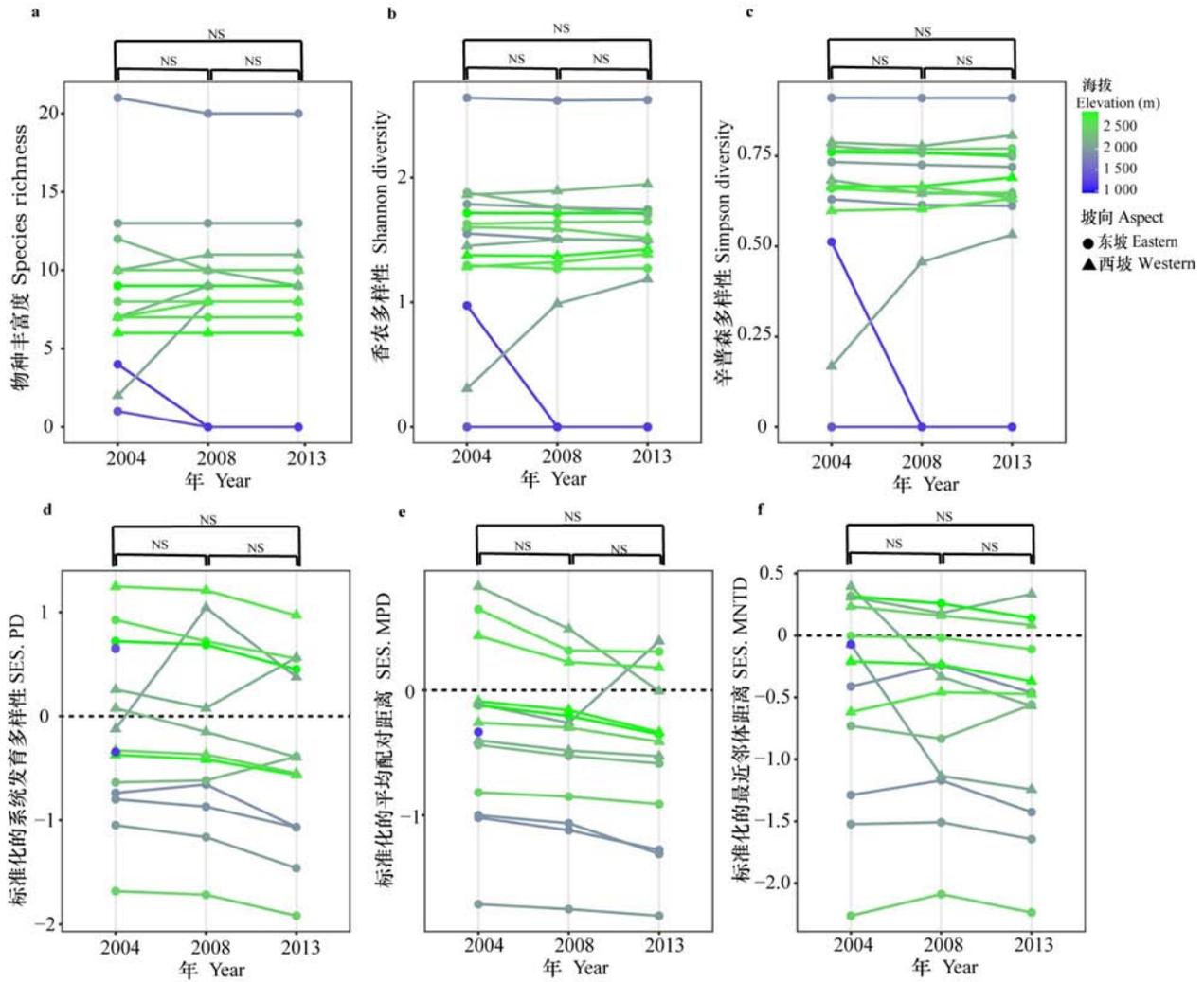
Fig. 3 Variation trend of phylogenetic diversity of forest arbor layer along elevational gradients in southern Gaoligong Mountains

拔梯度的研究显示,在高海拔可能因性状的趋同作用致使群落系统发育结构呈离散趋势,而位于山麓和丘陵的群落的系统发育结构则呈聚集分布 (Culmsee & Leuschner, 2013),与该研究相似,本研究中高海拔乔木层的系统发育呈离散或者随机的结构,研究结果不支持热带生态位保守性假说 (tropical niche conservatism hypothesis) (Wiens & Donoghue, 2004),这可能由于高海拔地区的物种对资源利用趋同导致其分化,也有可能与扩散限制相关。与高黎贡山北段的植物系统发育结构沿海拔梯度从离散到聚集的结果不同 (Yue & Li, 2021),我们推测,人为的干扰和低海拔河谷区域

的干热环境可能是造成系统发育聚集的主要原因,这也暗示高黎贡山南部和北部在区域人口密度和气候环境要素等方面存在较大差异。

### 3.2 物种多样性和系统发育多样性的时间动态变化

时间尺度上对森林样地实施长期监测,对于理解生物多样性的变化、生态系统功能的转变以及森林生态系统的有效管理均具有重要意义 (Liang et al., 2016)。整合分析的结果表明,低海拔森林覆盖度的改变是影响植物分布海拔范围改变的关键驱动力 (Guo et al., 2018)。类似地,本研究中,整体的森林群落物种多样性和系统发育多样性并未呈现显著的改变,究其原因,高黎贡山



颜色梯度表示不同的海拔(蓝色表示低海拔,绿色表示高海拔); NS表示配对的 *t* 检验不显著( $P > 0.05$ )。

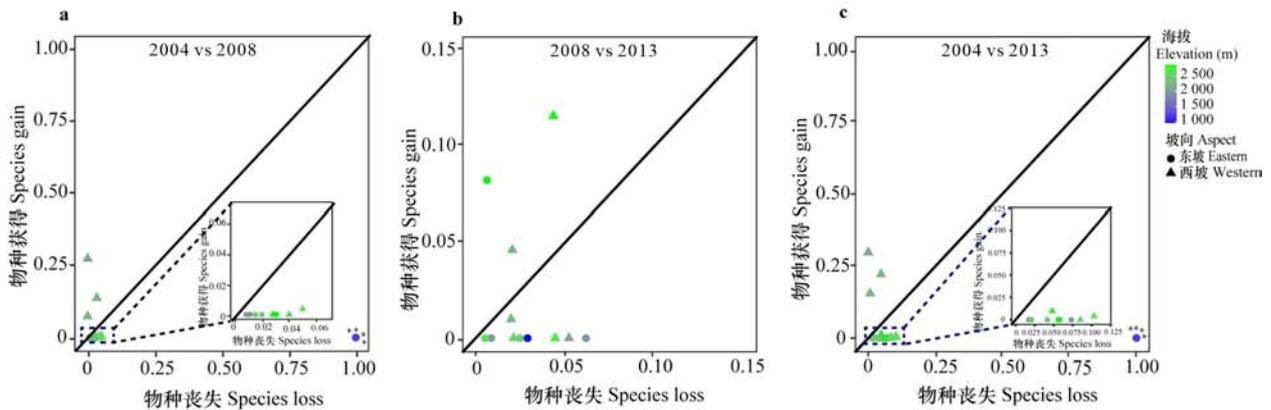
Color gradients indicate different elevations (blue indicates low elevation and green indicates high elevation); NS indicates no significant difference based on *t*-tests ( $P > 0.05$ ).

图 4 高黎贡山南段森林乔木层海拔梯度不同调查年份物种多样性和系统发育多样性的差异

Fig. 4 Differences of species diversity and phylogenetic diversity of forest arbor layer across different census years along elevational gradients in southern Gaoligong Mountains

中高海拔分布有大量完整的亚热带常绿阔叶林原生植被,是我国亚热带常绿阔叶林最为集中、完整且典型的区域,中高海拔区域内的物种组成在时间尺度上变化较小,群落结构相对稳定,可能受制于自然的演替过程,因此整体上随时间呈现出稳定的群落组成。但是,处于保护区以外的次生林或者残存的片段化次生林,例如东坡 960~1 381 m 海拔区域的森林样地,因处于保护区以外,一方面,土地利用的改变(开垦农田和种植经济作物等)直接造成森林乔木树种多样性的完全散失;另

一方面,距离村庄较近,人类活动较为频繁,砍伐和旅游开发等不可避免地造成物种多样性下降。与之相反,西坡物种多样性在时间尺度上呈上升的趋势,一方面西坡较低海拔区域处于干扰后的演替恢复阶段;另一方面,与较低海拔区域进行退耕还林等活动密切相关。可见,东西坡低海拔区域的森林群落受到较强烈的人为干扰,这种干扰直接改变了森林乔木层的物种组成和多样性。值得一提的是,1983年,高黎贡山建立自然保护区,1986年升为国家级自然保护区,保护区内人为砍



东坡低海拔 4 个样地均呈现显著性差异 (\* 表示显著性差异)。

Four plots in low elevation of eastern slope exhibit significant differences (\* indicates significant differences).

图 5 高黎贡山南段森林乔木层沿海拔梯度不同年间物种组成的变化(物种丧失和获得)趋势

Fig. 5 Variation trend of species composition (species loss and gain) of forest arbor layer across different census years along elevational gradients in southern Gaoligong Mountains

伐、干扰程度等随之下降,当地居民保护意识逐渐增强,伴随着群落演替的进行,即便在低海拔区域,从 2008 年以后物种组成和物种多样性变化较小,暗示区域内的物种多样性和生态系统功能正处于积极的恢复过程中,整体看来保护区群落的稳定性得到进一步加强。

在时间尺度上,系统发育多样性的变化趋势的研究主要集中在草地生态系统中,例如有研究表明随着时间梯度(2000—2018 年),持续的干旱驱动了美洲草地的系统发育多样性下降(Li D et al., 2020)。然而,在森林群落中,尤其是海拔梯度上森林群落的系统发育多样性变化未见报道。本研究证实了高黎贡山 2004 至 2013 年森林群落的系统发育多样性呈下降的趋势,暗示群落中的物种亲缘关系更为接近,而造成系统发育多样性下降的驱动力是人类活动、气候变化亦或是其他因素还有待研究。与此同时,本研究仅包含了乔木层 2004—2013 年的变化趋势,2013 年后这些森林群落又发生了如何变化,仍需结合新一轮的调查数据开展分析和深入探讨,未来的研究中将值得重点关注。

### 3.3 不同坡向和海拔的物种组成变化

在山地生态系统中,坡向往往是影响植物组成和多样性分布差异的一个关键地形因子,各坡向在土壤、水分、热量和光照因子等可能存在较大差异(Winkler et al., 2016; Dearborn & Danby,

2017)。南北走向的高黎贡山受到西南方向印度洋季风的影响(An, 2014),具有典型的焚风效应,与东坡相比,西坡往往具有较高的降水(李恒等,2000),这可能进一步驱动东西坡物种组成的变化。例如,怒山山脉作为隔离障碍,耦合了季风背景下的降水和温度变化,驱动了东西坡喜马拉雅红豆杉(*Taxus wallichiana*)的物种分化,导致了东西坡分布有不同的物种(Liu et al., 2013)。这种微进化的过程循环往复,将导致不同坡向植物区系组成的分异。本研究结果表明,东西坡向上物种组成存在很大差异,在中高海拔相同海拔段内,西坡的物种多样性高于东坡。我们推测这可能与西坡具有较大的降水量有关,一方面,较充沛的降水可能孕育更高的植物物种库,另一方面降低局域群落内的水分胁迫,促进更多的物种共存(Jiménez-Alfaro et al., 2018)。值得注意的是,由于东坡低海拔样地土地利用类型的改变,一些干热河谷分布的物种如诃子、麻栎、清香木、枳椇和假香冬青等于 2008 年后在片段化次生林乔木层中消失。因此,下一步的生物多样性保护中这些物种需要在区域尺度进行关注和监测。相反,西坡低海拔的样方,群落中丰富度显著增加的物种主要为曼青冈、华山矾和台湾杉等,其中曼青冈和华山矾的个体数增加可能与群落演替进程相关联,两者属于该演替阶段的优势种;然而,台湾杉是人工栽培,属于人为影响的结果。此外,西坡低

表 2 不同调查年份(2004—2008—2013年)乔木层物种丰富度的变化信息

Table 2 Changes of species abundance of forest arbor layer among different census years in our study plots (2004–2008–2013)

物种 Species	科名 Family	2004	2008	2013
清香木 <i>Pistacia weinmannifolia</i>	漆树科 Anacardiaceae	1	0	0
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	壳斗科 Fagaceae	12	0	0
枳椇 <i>Hovenia acerba</i>	鼠李科 Rhamnaceae	2	0	0
假香冬青 <i>Ilex wattii</i>	冬青科 Aquifoliaceae	1	1	0
诃子 <i>Terminalia chebula</i>	使君子科 Combretaceae	1	0	0
盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	漆树科 Anacardiaceae	0	2	0
团香果 <i>Lindera latifolia</i>	樟科 Lauraceae	0	1	0
厚叶柯 <i>Lithocarpus pachyphyllus</i>	壳斗科 Fagaceae	0	1	0
构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	桑科 Moraceae	0	0	1
灯台树 <i>Cornus controversa</i>	山茱萸科 Cornaceae	0	0	2
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	柏科 Cupressaceae	0	0	2
红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>	木兰科 Magnoliaceae	0	0	1
曼青冈 <i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	壳斗科 Fagaceae	0	4	14
小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	木樨科 Oleaceae	0	1	1
毛叶木姜子 <i>Litsea mollis</i>	樟科 Lauraceae	0	1	2
华山矾 <i>Symplocos chinensis</i>	山矾科 Symplocaceae	0	2	5
台湾杉 <i>Taiwania cryptomerioides</i>	柏科 Cupressaceae	0	1	4

海拔地区开展了系列珍稀濒危物种 [如红花木莲 (*Manglietia insignis*)、大树杜鹃 (*Rhododendron protistum* var. *giganteum*)] 的保护和恢复措施,这将有利于该区域森林群落的抚育和植被恢复。本研究中,我们进一步发现东西坡向上位于中高海拔的森林样方整体呈现物种丧失、驱动这种变化的关键生物(如物种之间的竞争等)和非生物(如持续的干旱、极端天气等)过程还有待深入开展长期监测研究。

### 3.4 山地生物多样性保护启示

山地是一个复杂的生态系统,是人类社会发展的自然福祉和生物多样性的摇篮,蕴藏着丰富的生态系统服务功能 (Antonelli et al., 2018; Luo et al., 2019b; Hu et al., 2020)。随着人类活动对自然生态系统影响的加剧和极端气候的频发,山地生物多样性的保护面临极大挑战。目前,亚洲山地低海拔区域保护区的覆盖度远远低于生物多样性公约 17% 的“爱知目标 11” (Elsen et al., 2018),这种不足将进一步受到全球和区域海拔梯度依赖的变暖过程影响 (Pepin et al., 2015; Li B et al., 2020),尤其是低海拔地区。在高黎贡山,中高海拔保护区内的群落组成和结构随时间尺度表现稳定,表明保护成效显著。然而,拥有独特的物种组成和系统发育多样性的低海拔区域,因未在保护区内,在不到 10 年时间,植被发生了彻底的改变,4 个样地被耕地替换,这将导致大量生物多样性和生态系统功能的丧失。实际上,在整个高黎贡山乃至云南的多数山地,当前自然植被垂直分布格局多呈“锅盖头”样式,即高海拔是残存的自然植被,低海拔区域的原生植被多由耕地或人工林所替代。这种格局也得到了大尺度研究的证实,在 2001 年到 2018 年间,全球山地毁林面积达 7.1%,在海拔梯度上,山地毁林主要集中在中低海拔 (<1 000 m) 区域 (He et al., 2023)。我们建议针对上述危机,在低海拔地区抢救性地增设保护小区 (microreserves),以增加整个保护区对山体生态系统完整性的覆盖。此外,本研究所使用的长期群落动态监测结合多维度生物多样性指标(如物种多样性和系统发育多样性)的策略可以在其他保护区中予以尝试,鼓励可进一步囊括遗传多样性和功能多样性等维度。

**致谢** 特别感谢高黎贡山国家自然保护区隆阳分局和腾冲分局协助开展野外调查。感谢朱光福先生协助绘制图 1,感谢 Moses Wambulwa 博士协助修改英文摘要。

### 参考文献:

- AN ZS, 2014. Late Cenozoic climate change in Asia: loess, monsoon and monsoon-arid environment evolution [M]. Dordrecht: Springer.
- ANDERSON MJ, CRIST TO, CHASE JM, et al., 2011.

- Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist [J]. *Ecol Lett*, 14(1): 19–28.
- ANTONELLI A, KISSLING WD, FLANTUA SG, et al., 2018. Geological and climatic influences on mountain biodiversity [J]. *Nat Geosci*, 11(10): 718–725.
- CAVENDER-BARES J, KOZAK KH, FINE PV, et al., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology [J]. *Ecol Lett*, 12(7): 693–715.
- CULMSEE H, LEUSCHNER C, 2013. Consistent patterns of elevational change in tree taxonomic and phylogenetic diversity across Malesian mountain forests [J]. *J Biogeogr*, 40(10): 1997–2010.
- DEARBORN KD, DANBY RK, 2017. Aspect and slope influence plant community composition more than elevation across forest-tundra ecotones in subarctic Canada [J]. *J Veg Sci*, 28(3): 595–604.
- DING H, CHEN SF, XU H, 2022. Dynamics of arbor layer in the subtropical evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2013–2018 [J]. *Acta Ecol Sin*, 42(8): 3458–3469. [丁晖, 陈水飞, 徐辉, 等, 2022. 2013—2018年武夷山亚热带常绿阔叶林乔木层动态 [J]. *生态学报*, 42(8): 3458–3469.]
- DONOGHUE MJ, 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 (Suppl. 1): 11549–11555.
- DRAY S, BAUMAND, BLANCHET G, et al., 2019. *adespatial*: Multivariate multiscale spatial analysis [CP]. R package version 0.3–3.
- ELSEN PR, MONAHAN WB, MERENLENDER AM, 2018. Global patterns of protection of elevational gradients in mountain ranges [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115(23): 6004–6009.
- ESQUIVEL-MUELBERT A, BAKER TR, DEXTER KG, et al., 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change [J]. *Glob Change Biol*, 25(1): 39–56.
- FAITH DP, 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity [J]. *Biol Conserv*, 61(1): 1–10.
- FREEMAN BG, LEE-YAW JA, SUNDAY JM, et al., 2018. Expanding, shifting and shrinking: The impact of global warming on species' elevational distributions [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 27(11): 1268–1276.
- GOTELLI NJ, 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns [J]. *Ecology*, 81(9): 2606–2621.
- GUO F, LENOIR J, BONEBRAKE TC, 2018. Land-use change interacts with climate to determine elevational species redistribution [J]. *Nat Commun*, 9(1): 1315.
- GUO Q, KELT DA, SUN Z, et al., 2013. Global variation in elevational diversity patterns [J]. *Sci Rep*, 3: 3007.
- HE X, ZIEGLER AD, ELSEN PR, et al., 2023. Accelerating global mountain forest loss threatens biodiversity hotspots [J]. *One Earth*, 6: 303–315.
- HISANO M, SEARLE EB, CHEN HYH, 2018. Biodiversity as a solution to mitigate climate change impacts on the functioning of forest ecosystems [J]. *Biol Rev*, 93(1): 439–456.
- HU A, WANG J, SUN H, et al., 2020. Mountain biodiversity and ecosystem functions: interplay between geology and contemporary environments [J]. *ISME J*, 14(4): 931–944.
- JIMÉNEZ-ALFARO B, GIRARDELLO M, CHYTRÝ M, et al., 2018. History and environment shape species pools and community diversity in European beech forests [J]. *Nat Ecol Evol*, 2(3): 483–490.
- JIN Y, QIAN H, 2019. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants [J]. *Ecography*, 42(8): 1353–1359.
- LEGENDRE P, CONDIT R, 2019. Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama [J]. *For Ecosyst*, 6(1): 1–11.
- LI B, CHEN Y, SHI X, 2020. Does elevation dependent warming exist in high mountain Asia? [J]. *Environ Res Lett*, 15(2): 024012.
- LI D, OLDEN JD, LOCKWOOD JL, et al., 2020. Changes in taxonomic and phylogenetic diversity in the Anthropocene [J]. *Proc Roy Soc B-Biol Sci*, 287(1929): 20200777.
- LI H, GUO HJ, DAO ZL, 2000. *Flora of Gaoligong Mountain* [M]. Beijing: Science Press. [李恒, 郭辉军, 刀志灵, 2000. *高黎贡山植物* [M]. 北京: 科学出版社.]
- LIANG J, CROWTHER TW, PICARD N, et al., 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests [J]. *Science*, 354(6309): aaf8957.
- LIU J, LUO YH, LI DZ, et al., 2017. Evolution and maintenance mechanisms of plant diversity in the Qinghai-Tibet Plateau and adjacent regions: retrospect and prospect [J]. *Biodivers Sci*, 25(2): 41–45. [刘杰, 罗亚皇, 李德铢, 等, 2017. 青藏高原及毗邻区植物多样性演化与维持机制: 进展及展望 [J]. *生物多样性*, 25(2): 41–45.]
- LIU J, MILNE RI, ZHU GF, et al., 2022. Name and scale matters: clarifying the geography of Tibetan Plateau and adjacent mountain regions [J]. *Glob Planet Change*, 215: 103893.
- LIU J, MOLLER M, PROVAN J, et al., 2013. Geological and ecological factors drive cryptic speciation of yews in a biodiversity hotspot [J]. *New Phytol*, 199(4): 1093–1108.
- LUO YH, CADOTTE MW, BURGESS KS, et al., 2019a. Forest community assembly is driven by different strata-dependent mechanisms along an elevational gradient [J]. *J Biogeogr*, 46(10): 2174–2187.
- LUO YH, CADOTTE MW, BURGESS KS, et al., 2019b. Greater than the sum of the parts: how the species composition in different forest strata influence ecosystem function [J]. *Ecol Lett*, 22(9): 1449–1461.
- LUO YH, LIU J, GAO LM, et al., 2013. Applications and advances of DNA barcoding in ecological studies [J]. *Plant Divers Resour*, 35(6): 761–768. [罗亚皇, 刘杰, 高连

- 明,等,2013. DNA 条形码在生态学中的应用与展望 [J]. 植物分类与资源学报, 35 (6): 761-768.]
- LUO YH, MA LL, SEIBOLD S, et al., 2023. The diversity of mycorrhiza-associated fungi and trees shapes subtropical mountain forest ecosystem functioning [J]. *J Biogeogr*, 50(4): 715-729.
- MCDOWELL NG, ALLEN CD, ANDERSON-TEIXEIRA K, et al., 2020. Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world [J]. *Science*, 368(6494): eaaz9463.
- MITTERMEIER RA, GIL, PR, HOFFMAN M, et al., 2004. Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions [M]. Chicago: University of Chicago Press.
- MORUETA-HOLME N, ENGEMANN K, SANDOVAL-ACUNA P, et al., 2015. Strong upslope shifts in Chimborazo's vegetation over two centuries since Humboldt [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112(41): 12741-12745.
- NAKAGAWA S, SCHIELZETH H, 2013. A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models [J]. *Methods Ecol Evol*, 4 (2): 133-142.
- PEPIN N, BRADLEY RS, DIAZ H, et al., 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world [J]. *Nat Clim Change*, 5 (5): 424-430.
- PETERS MK, HEMP A, APPELHANS T, et al., 2019. Climate-land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions [J]. *Nature*, 568(7750): 88-92.
- QIAN H, HAO Z, ZHANG J, 2014. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China [J]. *J Plant Ecol*, 7 (2): 154-165.
- RAHBEK C, BORREGAARD MK, COLWELL RK, et al., 2019. Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? [J]. *Science*, 365(6458): 1108-1113.
- RUMPF SB, HÜLBER K, KLONNER G, et al., 2018. Range dynamics of mountain plants decrease with elevation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115(8): 1848-1853.
- SALICK J, FANG Z, HART R, 2019. Rapid changes in eastern Himalayan alpine flora with climate change [J]. *Am J Bot*, 106 (4): 520-530.
- SHANNON CE, WEAVER W, 1949. The mathematical theory of communication [M]. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- SIMPSON EH, 1949. Measurement of diversity [J]. *Nature*, 163 (4148): 688.
- SONG YC, 2013. Evergreen broad-leaved forests in China: classification-ecology-conservation [M]. Beijing: Science Press. [宋永昌, 2013. 中国常绿阔叶林: 分类·生态·保育 [M]. 北京: 科学出版社.]
- STEINBAUER MJ, GRYNES JA, JURASINSKI G, et al., 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming [J]. *Nature*, 556(7700): 231-234.
- The Editorial Committee of Vegetation of China, 1980. *Vegetation of China* [M]. Beijing: Science Press. [中国植被编辑委员会, 1980. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社.]
- WANG Z, TANG Z, FANG J, 2007. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China [J]. *Divers Distrib*, 13 (6): 845-854.
- WANG ZH, CHEN AP, PIAO SL, et al., 2004. Pattern of species richness along an altitudinal gradient on Gaoligong Mountains, Southwest China [J]. *Biodivers Sci*, 12 (1): 82-88. [王志恒, 陈安平, 朴世龙, 等, 2004. 高黎贡山种子植物物种丰富度沿海拔梯度的变化 [J]. 生物多样性, 12 (1): 82-88.]
- WEBB CO, ACKERLY DD, MCPEEK MA, et al., 2002. Phylogenies and community ecology [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 33 (1): 475-505.
- WIENS JJ, DONOGHUE MJ, 2004. Historical biogeography, ecology and species richness [J]. *Trends Ecol Evol*, 19: 639-644.
- WINKLER M, LAMPRECHT A, STEINBAUER K, et al., 2016. The rich sides of mountain summits - a pan-European view on aspect preferences of alpine plants [J]. *J Biogeogr*, 43 (11): 2261-2273.
- XU CD, FENG JM, WANG XP, et al., 2008. Vertical distribution patterns of plant species diversity in northern Mt. Gaoligong, Yunnan Province [J]. *Chin J Ecol*, 27 (3): 323-327. [徐成东, 冯建孟, 王襄平, 等, 2008. 云南高黎贡山北段植物物种多样性的垂直分布格局 [J]. 生态学杂志, 27 (3): 323-327.]
- XU J, CHEN Y, ZHANG L, et al., 2017. Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation [J]. *Ecol Evol*, 7 (14): 5056-5069.
- YUE J, LI R, 2021. Phylogenetic relatedness of woody angiosperm assemblages and its environmental determinants along a subtropical elevational gradient in China [J]. *Plant Divers*, 43 (2): 111-116.
- ZU KL, LENOIR J, FANG JY, et al., 2023. Elevational shift in seed plant distributions in China's mountains over the last 70 years [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 32: 1098-1112.
- ZU KL, WANG ZH, 2022. Research progress on the elevational distribution of mountain species in response to climate change [J]. *Biodivers Sci*, 30(5): 21451. [祖奎玲, 王志恒, 2022. 山地物种海拔分布对气候变化响应的研究进展 [J]. 生物多样性, 30(5): 21451.]
- ZU KL, WANG ZH, ZHU XY, et al., 2021. Upward shift and elevational range contractions of subtropical mountain plants in response to climate change [J]. *Sci Total Environ*, 783: 146896.

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202210049

刘金亮, 刘维勇, 金姗姗, 等, 2024. 浙江龙王山森林群落物种多度分布特征及其与海拔的关系 [J]. 广西植物, 44(5): 806–814.

LIU JL, LIU WY, JIN SS, et al., 2024. Species abundance distribution characteristics of forest communities and its relationship with elevation in Longwangshan, Zhejiang [J]. *Guihaia*, 44(5): 806–814.



## 浙江龙王山森林群落物种多度分布特征及其与海拔的关系

刘金亮<sup>1\*</sup>, 刘维勇<sup>1</sup>, 金姗姗<sup>2</sup>, 杨中杰<sup>3</sup>, 鲁益飞<sup>4</sup>, 张爱英<sup>3</sup>, 于明坚<sup>4</sup>

(1. 温州大学 生命与环境科学学院, 浙江 温州 325035; 2. 浙江省测绘科学技术研究院, 杭州 311110;  
3. 中国计量大学 生命科学学院, 杭州 310018; 4. 浙江大学 生命科学学院, 杭州 310058)

**摘要:** 虽然大量研究已利用模型拟合的方法对植物群落的物种多度分布 (SAD) 进行了不同数学模型拟合, 但对 SAD 形状 (曲线的偏斜度) 如何在环境梯度上连续变化的研究仍然不足; 尤其是森林群落, 同一地区不同植被类型群落 SAD 的模型拟合和形状变化是否一致, 仍无明确定论。该研究针对安吉小鲵国家级自然保护区中分布的主要森林植被类型, 采用样方调查法, 记录了 28 个 20 m × 20 m 样方中的物种组成及其个体多度。通过对数级数和对数正态模型对样方中的 SAD 曲线进行拟合, 选择最优模型, 并通过 Gambin 模型中的  $\alpha$  值和 Weibull 模型中的  $\eta$  值反映 SAD 的形状, 以及 Weibull 模型中  $\lambda$  值反映 SAD 的变化尺度 (物种间个体多度的差异程度), 分析海拔高度与 SAD 的形状和变化尺度之间的关系。结果表明: (1) 该地区的森林群落物种多度分布主要符合对数级数模型。(2) 当包含所有样方时,  $\alpha$  值和  $\eta$  值与海拔高度无显著相关性,  $\lambda$  值与海拔呈显著正相关。(3) 针对不同的植被类型, 常绿与落叶阔叶混交林中  $\alpha$  值和  $\eta$  值与海拔高度呈负相关, 但在落叶阔叶林中  $\lambda$  值与海拔高度之间具有正相关关系, 而  $\alpha$  值和  $\eta$  值与海拔高度之间均无显著相关性。该研究结果表明, 不同植被类型 SAD 的形状变化与海拔之间的关系存在差异, 说明海拔对不同植被类型中各物种多度分布具有不同影响。因此, 在关于植物群落的物种多度分布及其与影响因子关系的研究中, 需要考虑区分不同的植被类型。

**关键词:** 亚热带森林, 群落结构, 物种多度分布, 模型, 植被类型, 龙王山

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0806-09

## Species abundance distribution characteristics of forest communities and its relationship with elevation in Longwangshan, Zhejiang

LIU Jinliang<sup>1\*</sup>, LIU Weiyong<sup>1</sup>, JIN Shanshan<sup>2</sup>, YANG Zhongjie<sup>3</sup>,  
LU Yifei<sup>4</sup>, ZHANG Aiyong<sup>3</sup>, YU Mingjian<sup>4</sup>

收稿日期: 2022-03-04 接受日期: 2023-08-21

基金项目: 浙江省“尖兵”“领雁”研发攻关计划(2023C03137); 百山祖国家公园科学研究项目(2021KFLY10)。

第一作者: 刘金亮(1989—), 副教授, 主要从事群落生态学和生物多样性保护等研究, (E-mail) jinliang.liu@foxmail.com。

\*通信作者

( 1. College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou 325035, Zhejiang, China; 2. Zhejiang Academy of Surveying and Mapping, Hangzhou 311110, China; 3. College of Life Sciences, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China; 4. College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China )

**Abstract:** Species abundance distribution (SAD) combines species richness with species abundance in a community and is an important indicator of community structure. Although many studies have applied mathematical models to fit the SADs of plant communities, there are still few studies on the changes in the shape of SAD (i.e., the skewness of the SAD curves) along the environmental gradient. Especially for forest communities, it is still unclear whether the model fitting and shape change of SADs are consistent in different vegetation types. Here, 28 plots of 20 m × 20 m were set up in *Hynobius amjiensis* National Nature Reserve according to the main forest vegetation types. The species composition and abundance of each species were surveyed in each plot. The logseries model and the lognormal model were fitted to the SAD in each plot, and then the best-fit model was selected based on the corrected Akaike's Information Criteria (AICc). The  $\alpha$  value in Gambin model and the  $\eta$  value in Weibull model were calculated to reflect the shape of SAD in each plot. The  $\lambda$  value in Weibull model was calculated to reflect the scale of SAD (i.e., the range observed in abundance). The relationship between altitude and the shape and scale of SAD was analyzed. The results were as follows: (1) The logseries model fitted SAD better than the lognormal model. (2) When all plots were included, there was no significant correlation between SAD shape ( $\alpha$  and  $\eta$ ) and altitude, but there was a significant positive correlation between the  $\lambda$  value and altitude. (3) There was a negative correlation between altitude and  $\alpha$  and  $\eta$  values in the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forests, and there was a significant positive correlation between the  $\alpha$  value and altitude in the deciduous broad-leaved forests, while there was no significant correlations between both  $\alpha$  value and  $\eta$  value and altitude. The results indicate that the model fitting and shape change of SADs along the environmental gradient are related to the vegetation types of the forest community. Therefore, it is necessary to consider the vegetation types when analyzing the relationship between SAD and impact factors in plant communities.

**Key words:** subtropical forests, community structure, species abundance distribution, models, vegetation types, Longwangshan

物种多度分布 (species abundance distribution, SAD) 自提出以来,关于物种多度分布模型的研究一直以来是生态学家们的研究热点之一 (Fisher et al., 1943; Bazzaz, 1975; Magurran, 2005; Ulrich et al., 2022), 并且在保护生物学、应用生物学和生物地理学等研究领域扩展 (Matthews & Whittaker, 2015; Whittaker et al., 2017)。SAD 同时结合了群落中物种丰富度和物种相对多度等信息, 是生态群落定量分析的重要工具, 能够提供更多物种多度分布的信息 (如常见种和非常见种的比例等) (Mcgill et al., 2007; Ulrich et al., 2010)。因此, 分析 SAD 在理解群落构建过程、物种多样性保护和生物多样性管理等方面具有更重要的意义和应用价值。

一般而言, 群落内的物种组成和多度受到扩散和定殖率、灭绝率、环境过滤或选择、物种形成等生态过程的影响 (Vellend, 2016; 刘金亮和于明坚, 2019)。已有研究认为可以根据群落内 SAD

的形状所拟合的模型, 能够反映上述中性过程和生态位过程等的影响 (Ulrich et al., 2016a; Arellano et al., 2017; Wang et al., 2018)。在针对物种多度分布曲线模型拟合研究中, 最广泛使用的为对数正态分布模型 (lognormal model) (Sukhanov, 1991) 和对数级数分布模型 (logseries model) (Fisher et al., 1943)。在资源贫乏、环境不稳定的群落中, 受扩散过程和生态漂变等中性过程的影响, SAD 一般符合对数级数模型; 而在资源丰富、环境相对稳定和成熟的群落中, 主要受到种间相互作用和环境过滤等生态位过程的影响, 该类群落的 SAD 一般符合对数正态模型 (Ugland et al., 2007; Ulrich et al., 2016a; Arellano et al., 2017)。对于森林群落, 受气候因子的影响将形成不同的森林植被类型, 如常绿阔叶林群落主要分布在亚热带和热带等气温较高和气候变化相对稳定的环境中, 而落叶阔叶林主要分布在温度相对较低和气候变化较大的环境中。目前, 虽然国内

外已对何种模型能更好地拟合植物群落的 SAD 进行了大量理论研究(Ulrich et al., 2010),但尚未考虑不同森林植被型间的 SAD 的差异,主要针对某一个地区的某一种植被类型,如对数正态模型对长白山北坡云冷杉阔叶混交林的物种多度格局拟合效果最好(郭跃东等, 2021);在不同的空间尺度上探讨 SAD 的最优拟合模型,如程佳佳等(2011)发现不同模型对不同尺度上亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布拟合效果不同。但是,对于何种模型更能拟合何种植被类型的 SAD,尚未获得统一的认识,限制了我们对不同森林植被类型中 SAD 差异及其驱动因子的理解。

通过利用 SAD 的最优拟合模型推测群落构建过程,长期以来存在争议,但随着 SAD 模型的进一步发展,关于 SAD 的研究已从前期模型拟合(Bazzaz, 1975; Ulrich et al., 2010),以及对生态位理论或随机过程的检验(Chisholm & Pacala, 2010; Matthews & Whittaker, 2014; Wang et al., 2018)逐渐转移到 SAD 在空间和时间上的形状变化及其影响因子的研究上(Ulrich et al., 2016a, 2022; Arellano et al., 2017; Whittaker et al., 2017)。因此,更深入地理解 SAD 形状的变化以及驱动 SAD 形状变化的背后机制,不但具有理论意义,而且有助于生物多样性管理(Matthews & Whittaker, 2015)。然而,目前探讨影响植物群落 SAD 形状在空间尺度上的生态驱动因素的实证研究仍然较少。在全球尺度上,研究发现木本植物(Ulrich et al., 2018; Matthews et al., 2019b)和旱地植物(Ulrich et al., 2016b)的 SAD 形状显著受到气候变异性和环境选择作用。海拔梯度通过对温度和湿度等气候因子的影响显著影响森林群落的 SAD 形状变化(Arellano et al., 2017),尤其是森林植被类型的分布受到海拔梯度的影响。例如,在亚热带低海拔地区主要分布常绿阔叶林、常绿针叶林、常绿针叶与阔叶混交林等;而在高海拔地区主要分布落叶阔叶林等。但是,部分研究在分析海拔等影响因子与 SAD 形状之间的关系时,并未区分不同的植被类型(Ulrich et al., 2016b; Arellano et al., 2017),而海拔高度如何影响不同植被类型中 SAD 形状的变化,尚缺乏系统研究。

本研究选择分布于亚热带浙江安吉小鲵国家级自然保护区内的落叶阔叶林、常绿针叶林和常绿与落叶阔叶混交林等植被类型,针对各植被类

型设置森林固定监测样地,结合各样地中记录到的物种组成和个体多度数据,通过拟合对数级数模型和对数正态模型以及计算用以反映 SAD 的形状的模型参数,分析不同森林植被类型中 SAD 形状与样地所在海拔之间的关系,拟解决以下科学问题:(1)不同的森林植被类型中 SAD 的模型拟合是否一致;(2)亚热带森林群落 SAD 形状变化(曲线的偏斜度)与海拔高度之间的关系如何,以及在不同森林植被类型中是否存在差异。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

浙江安吉小鲵国家级自然保护区(119°23'48"—119°26'38" E、30°22'32"—30°25'12" N),原名为安吉龙王山省级自然保护区,位于浙江省北部的安吉县境内,处于中国东部中亚热带北缘地带,与天目山国家级自然保护区毗邻,是长三角地区生物多样性最丰富的地区之一。最高峰海拔1 587.4 m,气候垂直变化明显,植被垂直分布明显,沿海拔梯度形成了比较完整的自然植被类型,以栎类为常见种的落叶阔叶林、常绿与落叶阔叶混交林为主;另外,也存在部分以小叶青冈(*Quercus gracilis*)、褐叶青冈(*Q. stewardiana*)等常见种的中山地带常绿阔叶林,以及以黄山松(*Pinus taiwanensis*)等为主的常绿针叶林和常绿针叶与阔叶混交林等。保护区属亚热带海洋性季风气候,年均温 15.5 °C,年极端最高温 39.9 °C,极端最低温-11.7 °C,无霜期 225 d。年平均降水量1 640 mm,主要集中在 6—7 月(徐建等, 2014)。

### 1.2 样地设置和调查方法

选择安吉小鲵国家级自然保护区内分布的主要森林植被类型,为保证各植被类型在海拔梯度上取样的充分性,由低海拔到最高海拔,根据各植被类型的分布均匀设置样方,共设置 28 个 20 m × 20 m 大小的森林固定监测样地(表 1)。采用激光测距仪和罗盘仪进行样方的标定,并在样方的 4 个角用水泥桩做永久标记,建成森林固定监测样地。每个 20 m × 20 m 的样地分为 16 个 5 m × 5 m 的小样方,以 5 m × 5 m 小样方为基本单元,定位并挂牌标记里面所有胸径(DBH) ≥ 1 cm 的木本植物个体,记录物种名、DBH、高度和生长状况等信息。参考郭柯

等(2020)对植被类型划分方法,利用样方内调查到物种的重要值大小和生活型,将调查到的森林植被类型划分为常绿阔叶林( evergreen broad-leaved forest, EBLF)、常绿与落叶阔叶混交林( mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest, EDBLF)、常绿针叶林( evergreen coniferous forest, ECF)、常绿针叶与阔叶混交林( mixed evergreen coniferous and broad-leaved forest, ECBLF)、常绿针叶与落叶阔叶混交林( mixed evergreen coniferous and deciduous broad-leaved forest, ECDBLF)、落叶阔叶林( deciduous broad-leaved forest, DBF)、落叶针叶林( deciduous coniferous forest, DCF),其中各植被类型分别包含 1、5、6、2、1、12、1 个样方(附表 1)。

### 1.3 环境因子测量

利用手持 GPS 仪在样方的中心位置处测量每个样方所在经纬度、海拔高度、坡位和坡向等信息。

### 1.4 统计分析

利用非参数检验( Mann-Whitney 检验)方法,分析不同植被类型间物种数的差异。

对样方内所有调查到的  $DBH \geq 1$  cm 的木本植物进行计数,获得每个物种的多度,并对样方内的物种按照多度水平从高到低排序,可获得物种-多度曲线图,即 Whittaker 图( Whittaker, 1965)。结合物种-多度曲线可用于后续 SAD 模型的拟合分析。

为解决不同的森林植被类型中 SAD 的模型拟合是否一致这一科学问题,在 Whittaker 图中,已有多个模型可以用来拟合物种多度分布,本研究中选取最常用的两个模型,即对数正态模型( Sukhanov, 1991)和对数级数模型( Fisher et al., 1943),分别拟合每个样方中的物种-多度分布曲线(程佳佳等, 2011)。具体模型如下。

$$\text{对数正态模型: } A_i = e^{\log(\mu) + \log(\delta)N} \quad (i = 1, 2, 3, \dots) \quad (1)$$

$$\text{对数级数模型: } E_n = \alpha X^n / n \quad (n = 1, 2, 3, \dots) \quad (2)$$

$$S/N = [-\ln(1-X)] [(1-X)/X] \quad (3)$$

$$\alpha = N(1-X)/X \quad (4)$$

式中:对数正态模型中, $\mu$  和  $\delta$  分别表示正态分布的均值和方差, $N$  表示正态偏差, $A_i$  表示样方中第  $i$  个种的多度  $A_i$ ;对数级数模型中, $E_n$  表示样方中第  $n$  个物种的多度  $E_n$ , $\alpha$  和  $X$  为参数,分别有

(3)和(4)获得, $S$  为样方中的总物种数, $N$  为样方中总个体数。

为分析物种多度分布数据对对数级数和对数正态分布的拟合效果,采用对小样本进行修正的赤池信息量准则( Corrected Akaike's Information Criteria, AICc)选择最优拟合模型( Burnham & Anderson, 2002)。当两个模型进行比较时,具有最小 AICc 值的模型为该多度数据分布的最优拟合模型。

本研究中为了解决 SAD 形状变化(曲线的偏斜度)与海拔高度之间的关系,通过采用模型拟合的方法,利用 Gambin 模型和 Weibull 模型中可以反映 SAD 曲线的偏斜度和物种多度差异程度的参数表示 SAD 的形状。利用 R 软件“gambin”包中的“fit\_abundances( )”命令对每个样方中的 SAD 拟合 Gambin 模型( Matthews et al., 2014),并计算该模型中可以反映曲线偏斜度的参数  $\alpha$  值。Gambin 模型结合了伽马分布中的二项取样方法( Ugland et al., 2007),该模型对不同的数据均有很好的拟合效果,并且该模型提供的  $\alpha$  参数,可以很好地反映所拟合曲线的形状( Matthews et al., 2014, 2019a)。一般而言, $\alpha$  值越大,SAD 越趋向于对数正态分布;而  $\alpha$  值越小,SAD 曲线越趋向于对数级数分布,此时 SAD 曲线的偏斜程度越大,偶见种(样地内个体相对多度和出现频率较低的物种)比例较大,常见种(样地内个体相对多度高且出现频率较高的物种)比例较小( Ugland et al., 2007)。另外,我们也同时使用另一个常用于 SAD 研究的 Weibull 模型中的参数( $\eta$  和  $\lambda$ )反映 SAD 形状。利用“sads”包中的“fitsad( )”命令拟合 Weibull 模型并计算该模型中的参数  $\eta$  和  $\lambda$ ( Ulrich et al., 2018, 2022)。Weibull 模型中的参数  $\eta$  表示模型拟合曲线的形状,与 Gambin 模型中的  $\alpha$  值具有相同的生态学意义。 $\eta$  值越小,SAD 曲线的偏斜度增加;当  $\eta=2$  时,被认为更接近对数正态分布;当  $\eta=1$  时,接近对数级数分布。Weibull 模型中的参数  $\lambda$  表示物种多度的变化尺度范围, $\lambda$  值越大,表示群落中物种多度的差异程度越大,可以衡量一个群落中物种多度的变化范围。当前,Weibull 模型中的这两个参数可以作为模拟物种多度分布模型的通用工具,对于不同植物群落的物种多度分布形状有很好的拟合能力( Ulrich et al., 2018, 2022)。

为了使模型的拟合结果更加准确,物种数应

高于 10 种。因此,我们并未将物种数低于 10 种的样方,即常绿针叶与落叶阔叶混交叶的 1 个样方,置于最后的分析中(Ulrich & Gotelli, 2010)。最终,27 个样方的数据满足分析要求(表 1)。

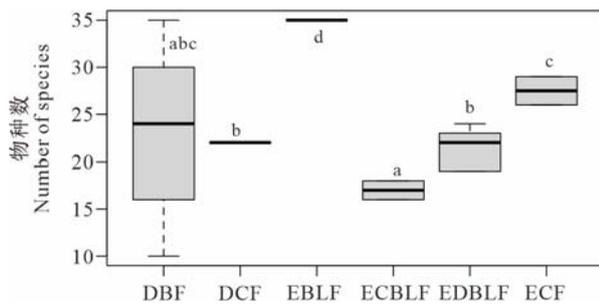
为明确 SAD 形状变化与海拔高度之间关系以及在不同森林植被类型中是否存在差异,本研究利用线性回归模型,针对所有样方和至少包含 6 个样方的常绿针叶林、常绿与落叶阔叶混交林以及落叶阔叶林,分别分析了物种多度分布模型各参数( $\alpha$ 、 $\eta$  和  $\lambda$  值)与海拔高度之间的关系。

本研究中的所有分析均在 R 软件中进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 植被类型和物种组成情况

通过对安吉小鲵国家级自然保护区内的主要森林植被进行调查,共发现木本植物 166 种,其中不同植被类型中,物种数最丰富的为常绿阔叶林,其次为常绿针叶林、常绿与落叶阔叶混交林、常绿针叶与落叶混交林等(图 1)。



DBF. 落叶阔叶林; ECF. 常绿针叶林; EDBLF. 常绿与落叶阔叶混交林; ECBLF. 常绿针叶与阔叶混交林; EBLF. 常绿阔叶林; DCF. 落叶针叶林。植被类型间具有不同的小写字母时表示物种数具有显著差异( $P < 0.05$ )。

DBF. Deciduous broad-leaved forest; ECF. Evergreen coniferous forest; EDBLF. Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest; ECBLF. Mixed evergreen coniferous and broad-leaved forest; EBLF. Evergreen broad-leaved forest; DCF. Deciduous coniferous forest. Different lowercase letters among vegetation types indicate significant differences in the numbers of species ( $P < 0.05$ ).

图 1 不同植被类型中的物种数

Fig. 1 Numbers of species in different vegetation types

### 2.2 不同植被类型的物种多度分布模型

通过对不同样方中的物种多度分布拟合对数级数模型和对数正态模型,几乎所有样方中的物

种多度分布曲线都能更好地拟合对数级数模型,仅常绿针叶林中的 1 个样方能更好地拟合对数正态分布模型(表 1)。

### 2.3 物种多度分布模型与海拔的关系

Gambin 模型中的  $\alpha$  参数和 Weibull 模型中的  $\eta$  参数均反映物种多度分布曲线的形状。在本研究中  $\alpha$  值和  $\eta$  值之间存在显著的相关性(图 2;  $R^2 = 0.372, P < 0.001$ ),表明两个模型中的参数在反映物种多度曲线形状的变化上具有一致性。

当包含所有样方时,反映物种多度分布曲线形状的 Gambin 模型的  $\alpha$  值[图 3: A ( $R^2 = 0.005, P > 0.05$ )]和 Weibull 模型的  $\eta$  值[图 3: B ( $R^2 = 0.025, P > 0.05$ )]与海拔高度之间无显著相关性,而反映物种多度分布差异程度的 Weibull 模型的值与海拔高度之间呈显著正相关[图 3: C ( $R^2 = 0.14, P = 0.05$ )]。

不同植被类型中,常绿针叶林的物种多度分布的形状( $\alpha$  值和  $\eta$  值)与海拔之间无显著相关性。常绿与落叶阔叶混交林中, $\alpha$  值与海拔高度之间呈显著负相关;海拔高度与  $\eta$  值间同样呈负相关,且具有较高的解释度。对于落叶阔叶林, $\lambda$  值与海拔高度呈显著正相关,而  $\alpha$  值和  $\eta$  值与海拔高度之间均无显著相关性(表 2)。

## 3 讨论与结论

### 3.1 对数级数模型和对数正态模型对森林群落 SAD 的拟合

通过对安吉小鲵国家级自然保护区中森林群落物种多度分布(SAD)分别进行对数级数和对数正态模型地拟合,结果发现,对数级数模型比对数正态模型能更好地拟合各样方中的 SAD。另外,本研究还发现,Weibull 模型中的值  $\eta$  均小于 2,说明样方中的 SAD 能更好地拟合对数级数分布。Ulrich 等(2016b)在全球尺度上针对旱地植物群落,对数正态模型能更好地拟合旱地植物群落的物种多度,表明对数生态模型与年降水量少、干旱度高和气候变异性高等环境不稳定的群落 SAD 相关。同时,Ulrich 等(2022)在草地上的研究发现,对数正态模型在极端的干旱环境下普遍适用,而对数级数模型适用于土壤肥沃、水分充足并具有高物种丰富度的群落。不同于旱地植物群落的研究结果(Whittaker, 1965),在热带和温带森林的研

表 1 不同森林植被类型中设置的样方数量及物种多度分布的最优拟合模型为对数级数模型或对数正态模型的样方数

Table 1 Number of plots in different forest types and the number of SADs optimal fitting lognormal model or logseries model

植被类型 Vegetation type	样方数 Number of plots	海拔范围 Range of elevation (m)	对数级数模型 Logseries model	对数正态模型 Lognormal model
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	12	649~1 450	12	0
常绿针叶林 Evergreen coniferous forest	6	618~1 483	5	1
常绿与落叶阔叶混交林 Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest	5	656~848	5	0
常绿针叶与阔叶混交林 Mixed evergreen coniferous and broad-leaved forest	2	675~717	2	0
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	1	753	1	0
落叶针叶林 Deciduous coniferous forest	1	639	1	0

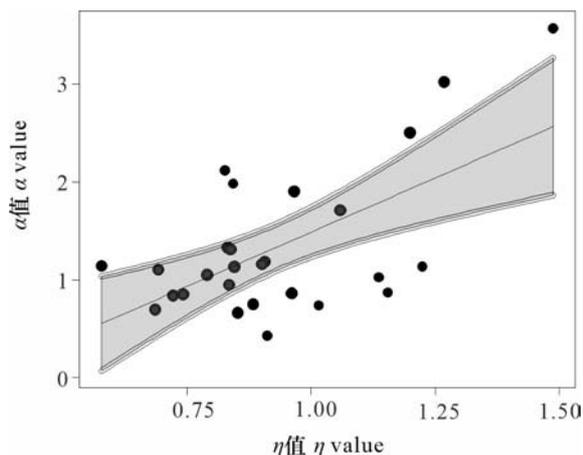


图 2 Gambin 模型中  $\alpha$  值和 Weibull 模型中的  $\eta$  值间的线性关系

Fig. 2 Linear relationship between  $\alpha$  value in Gambin model and  $\eta$  value in Weibull model

究中,大量的研究也发现对数级数模型比对数正态模型能更好地拟合森林群落的 SAD (Morlon et al., 2009; Ulrich et al., 2016a)。Wu 等 (2019) 在亚热带次生林中也发现在不同尺度上对数级数模型可以较好地拟合 SAD。本研究结果也显示对数级数模型能更好地拟合北亚热带区域中各植被类型的 SAD。综上表明,对数级数模型对于森林各植被类型更加适用。另外,对数级数模型也反映研究森林群落中存在大量的偶见种和少量的常见种 (Preston, 1948), 与祝燕等 (2008) 研究发现亚热带地区的森林群落中能够维持较多偶见种的结论相一致。

### 3.2 森林群落 SAD 形状与海拔高度之间的关系

虽然研究区域的森林群落中对数级数模型对 SAD 均具有更好的拟合效果,但是受气候条件、生境异质性等因子的影响,随着环境梯度的变化, SAD 形状可能会存在连续变化 (Ulrich et al., 2016a, 2018; Arellano et al., 2017)。已有研究发现,海拔和生境异质性 (Arellano et al., 2017)、气候和土壤因子 (Matthews et al., 2019b; Ulrich et al., 2022)、地形和景观 (Matthews et al., 2017; Ibanez et al., 2020) 等环境因子以及历史干扰 (Matthews & Whittaker, 2015) 等均会显著影响 SAD 的形状。例如,随着海拔梯度的变化,森林群落的 SAD 由接近对数级数模型的形状逐渐变为接近对数正态模型,即曲线的偏斜度降低 (Arellano et al., 2017)。然而在本研究中,当包含所有的样方时,并未发现 SAD 的形状与海拔梯度之间的变化关系,但是反映群落内物种多度变化尺度范围的  $\lambda$  值随海拔高度的增加而增加。这说明随着海拔梯度的增加,物种在多样性水平上对环境的响应,即随着海拔高度的增加,适应于高海拔的物种个体相对多度显著增加,而不适应于高海拔的物种的相对多度降低。Arellano 等 (2014) 在热带森林中发现,在海拔梯度上群落中常见种的比例与物种库的大小密切相关,与植被类型等无关。但是,本研究针对不同的森林类型时,对于常绿与落叶阔叶混交林群落,随着海拔梯度的增加, $\alpha$  值和  $\eta$  值均减少,说明随海拔高度的增加,常见种的比例减少,偶见种的比例增加。这可能是由于随海拔高度的增加,常绿阔叶树种逐渐不适应于高海

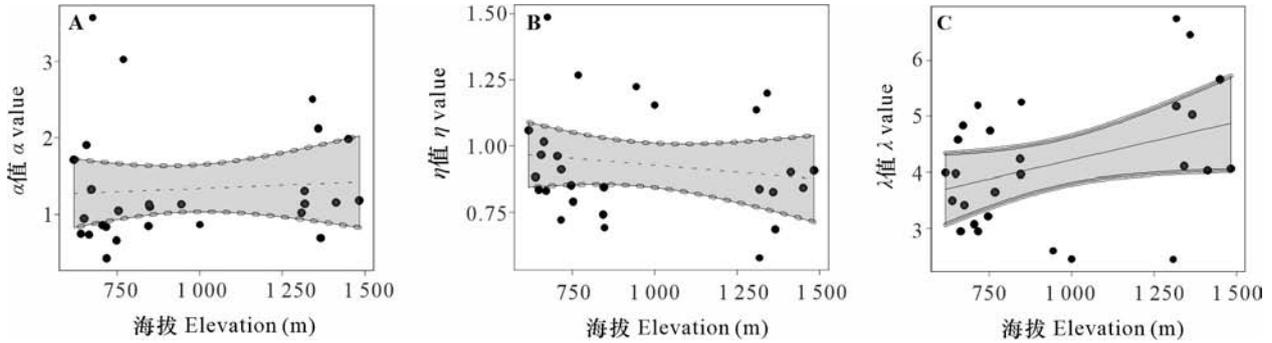


图 3 Gambin 模型的参数  $\alpha$  值 (A)、Weibull 模型的参数  $\eta$  值 (B) 和  $\lambda$  值 (C) 与海拔之间的线性关系

Fig. 3 Relationships between altitude and  $\alpha$  value in Gambin model (A),  $\eta$  value in Weibull model (B) and  $\lambda$  value in Weibull model (C)

表 2 不同植被类型中 Gambin 模型参数  $\alpha$  值、Weibull 模型参数  $\eta$  值和  $\lambda$  值与海拔之间线性关系模型的结果

Table 2 Results of linear relationship between  $\alpha$  value in Gambin model,  $\eta$  value and  $\lambda$  value in Weibull model and altitude in different vegetation types

	估计值 Estimated value	标准差 Standard deviation	t 值 t value	R <sup>2</sup> 值 R <sup>2</sup> value
常绿针叶林 Evergreen coniferous forest				
$\alpha$	0.001	0.001	0.735	0.118
$\eta$	0.001	0.001	-0.038	0.001
$\lambda$	0.001	0.001	1.880	0.469
常绿与落叶阔叶混交林 Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest				
$\alpha$	-0.003	0.001	-2.644	0.699*
$\eta$	-0.001	0.001	-1.952	0.559*
$\lambda$	-0.001	0.003	-0.397	0.050
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest				
$\alpha$	0.001	0.001	0.290	0.008
$\eta$	-0.001	0.001	-1.089	0.106
$\lambda$	0.002	0.001	1.755	0.235*

注: \*表示  $P < 0.10$ 。

Note: \* indicates  $P < 0.10$ .

海拔的生境,成为偶见种。此外,我们发现本研究区中主要分布的落叶阔叶林随着海拔梯度的增加, $\alpha$  值和  $\lambda$  值增加(偏向于对数正态分布),说明随着

海拔高度的增加,群落内物种的个体多度分布更加均匀,即常见种的比例增加,表明落叶阔叶林随着海拔梯度的增加,群落将变得更为稳定。

### 3.3 森林植被的保护和管理

本研究同时结合物种丰富度和物种多度的信息,利用物种多度分布模型,发现亚热带安吉小鲵国家级自然保护区中的森林群落 SAD 主要符合对数级数模型的预测,说明此区域中森林群落中的物种主要以偶见种(个体多度相对较少)为主,提醒我们该森林的保护和管理不能仅通过抚育、间伐等方式维持森林中的常见种或优势种,更应该关注偶见种。另外,针对不同 SAD 的形状和尺度变化,海拔高度会显著影响 SAD 的尺度变化,并且对于不同的植被类型,海拔高度对 SAD 形状的变化影响不同。因此,针对不同的植被类型在不同的海拔梯度上应采取不同的保护管理措施。例如,对于物种较为丰富的森林群落,如落叶与常绿阔叶混交林,随海拔高度增加, $\alpha$  值和  $\eta$  值均减少,说明其偶见种比例增加,因此高海拔地区的混交林更应该得到保护;而对于落叶阔叶林,随海拔高度的增加, $\alpha$  值和  $\lambda$  值增加,说明低海拔分布的落叶阔叶林中包含有更多的偶见种,则应重点关注低海拔区域的群落。基于上述结果可以看出,利用 SAD 形状的变化,能更深入地分析物种丰富度和多度等多维度多样性对环境因子的响应;相较于仅考虑物种丰富度或物种多度,能够提供群落结构更多的信息,更有助于森林群落多样性现状、变化规律、森林的管理等研究和决策。

致谢 感谢浙江农林大学的金孝锋教授,浙

江理工大学的胡广教授、吴莹和赵馨玉等、中国计量大学的郑磊、浙江大学的仲磊、毛志斌和尤镁等人参与野外调查工作,温州大学的龙丹在论文修改过程中提供帮助以及丁炳扬教授帮助疑难物种的鉴定和参与部分野外工作。

## 参考文献:

- ARELLANO G, CAYOLA L, LOZA I, et al., 2014. Commonness patterns and the size of the species pool along a tropical elevational gradient: Insights using a new quantitative tool [J]. *Ecography*, 37(6): 536–543.
- ARELLANO G, UMAÑA MN, MACÍA MJ, et al., 2017. The role of niche overlap, environmental heterogeneity, landscape roughness and productivity in shaping species abundance distributions along the amazon-andes gradient [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 26(2): 191–202.
- BAZZAZ FA, 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern illinois [J]. *Ecology*, 56(2): 485–488.
- BURNHAM KP, ANDERSON DR, 2002. Model selection and multi-model inference: A practical information theoretic approach [M]. Berlin: Springer.
- CHENG JJ, MI XC, MA KP, et al., 2011. Responses of species-abundance distribution to varying sampling scales in a subtropical broad-leaved forest [J]. *Biodivers Sci*, 19(2): 168–177. [程佳佳, 米湘成, 马克平, 等, 2011. 亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布格局对取样尺度的响应 [J]. *生物多样性*, 19(2): 168–177.]
- CHISHOLM RA, PACALA SW, 2010. Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107(36): 15821–15825.
- FISHER R, CORBET A, WILLIAMS C, 1943. The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample from an animal population [J]. *J Anim Ecol*, 12: 42–58.
- GUO K, FANG JY, WANG GH, et al., 2020. A revised scheme of vegetation classification system of China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 44(2): 111–127. [郭柯, 方精云, 王国宏, 等, 2020. 中国植被分类系统修订方案 [J]. *植物生态学报*, 44(2): 111–127.]
- GUO YD, ZHANG HR, LU J, et al., 2021. Species abundance distribution of spruce-fir broad-leaved tree species mixed forest in northern slope of Changbai Mountain in China [J]. *Sci Silv Sin*, 57(5): 93–107. [郭跃东, 张会儒, 卢军, 等, 2021. 长白山北坡云冷杉阔叶混交林的物种多度格局 [J]. *林业科学*, 57(5): 93–107.]
- LIU JL, YU MJ, 2019. Community assembly processes in fragmented forests and its testing methods [J]. *Chin J Plant Ecol*, 43(11): 929–945. [刘金亮, 于明坚, 2019. 片段化森林群落构建的生态过程及其检验方法 [J]. *植物生态学报*, 43(11): 929–945.]
- IBANEZ T, KEPPEL G, BAIDER C, et al., 2020. Tropical cyclones and island area shape species abundance distributions of local tree communities [J]. *Oikos*, 129(12): 1856–1866.
- MAGURRAN AE, 2005. Species abundance distribution: Pattern or process [J]. *Funct Ecol*, 19: 117–181.
- MATTHEWS TJ, BORGES PAV, DE AZEVEDO EB, et al., 2017. A biogeographical perspective on species abundance distributions: Recent advances and opportunities for future research [J]. *J Biogeogr*, 44(8): 1705–1710.
- MATTHEWS TJ, BORREGAARD MK, GILLESPIE CS, et al., 2019a. Extension of the gambin model to multimodal species abundance distributions [J]. *Methods Ecol Evol*, 10(3): 432–437.
- MATTHEWS TJ, SADLER JP, KUBOTA Y, et al., 2019b. Systematic variation in north american tree species abundance distributions along macroecological climatic gradients [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 28(5): 601–611.
- MATTHEWS TJ, BORREGAARD MK, UGLAND KI, et al., 2014. The gambin model provides a superior fit to species abundance distributions with a single free parameter: Evidence, implementation and interpretation [J]. *Ecography*, 37(10): 1002–1011.
- MATTHEWS TJ, WHITTAKER RJ, 2014. Neutral theory and the species abundance distribution: Recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives [J]. *Ecol Evol*, 4(11): 2263–2277.
- MATTHEWS TJ, WHITTAKER RJ, 2015. On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management [J]. *J Appl Ecol*, 52(2): 443–454.
- MCGILL BJ, ETIENNE RS, GRAY JS, et al., 2007. Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework [J]. *Ecol Lett*, 10(10): 995–1015.
- MORLON H, WHITE EP, ETIENNE RS, et al., 2009. Taking species abundance distributions beyond individuals [J]. *Ecol Lett*, 12(6): 488–501.
- PRESTON FW, 1948. The commonness and rarity of species [J]. *Ecology*, 29: 254–283.
- SUKHANOV VV, 1991. Lognormal species abundance

- distribution - estimation of parameters [J]. *Zool Zh*, 70(3): 157-160.
- UGLAND KI, LAMBSHEAD FJD, MCGILL B, et al., 2007. Modelling dimensionality in species abundance distributions: Description and evaluation of the gambin model [J]. *Evol Ecol Res*, 9(2): 313-324.
- ULRICH W, GOTELLI NJ, 2010. Null model analysis of species associations using abundance data [J]. *Ecology*, 91(11): 3384-3397.
- ULRICH W, OLLIK M, UGLAND KI, 2010. A meta-analysis of species-abundance distributions [J]. *Oikos*, 119 (7): 1149-1155.
- ULRICH W, KUSUMOTO B, SHIONO T, et al., 2016a. Climatic and geographic correlates of global forest tree species-abundance distributions and community evenness [J]. *J Veg Sci*, 27(2): 295-305.
- ULRICH W, SOLIVERES S, THOMAS AD, et al., 2016b. Environmental correlates of species rank-abundance distributions in global drylands [J]. *Perspect Plant Ecol*, 20: 56-64.
- ULRICH W, NAKADAI R, MATTHEWS TJ, et al., 2018. The two-parameter weibull distribution as a universal tool to model the variation in species relative abundances [J]. *Ecol Complex*, 36: 110-116.
- ULRICH W, MATTHEWS TJ, BIURRUN I, et al., 2022. Environmental drivers and spatial scaling of species abundance distributions in palaeartic grassland vegetation [J]. *Ecology*, 103: e3725.
- VELLEND M, 2016. *The theory of ecological communities* [M]. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press.
- WANG XZ, ELLWOOD MDF, AI DXC, et al., 2018. Species abundance distributions as a proxy for the niche-neutrality continuum [J]. *J Plant Ecol*, 11(3): 445-452.
- WHITTAKER RH, 1965. Dominance and diversity in land plant communities-numerical relations of species express importance of competition in community function and evolution [J]. *Science*, 147: 250-260.
- WHITTAKER RJ, FERNANDEZ-PALACIOS JM, MATTHEWS TJ, et al., 2017. Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories [J]. *Science*, 357 (6354): eaam8326.
- WU A, DENG X, HE H, et al., 2019. Responses of species abundance distribution patterns to spatial scaling in subtropical secondary forests [J]. *Ecol Evol*, 9(9): 5338-5347.
- XU J, WEI XL, WANG J, et al., 2014. Intraspecific and interspecific competition of dominant species in a deciduous, broadleaf forest of Longwang Mountain [J]. *J Zhejiang A & F University*, 31(6): 868-876. [徐建, 韦新良, 王敬, 等, 2014. 龙王山落叶阔叶林优势树种的种内种间竞争 [J]. *浙江农林大学学报*, 31(6): 868-876.]
- ZHU Y, ZHAO GF, ZHANG LW, et al., 2008. Community composition and structure of gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 32(2): 262-273. [祝燕, 赵谷风, 张俐文, 等, 2008. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构 [J]. *植物生态学报*, 32(2): 262-273.]

(责任编辑 李 莉 王登惠)

本文附录请到本刊网站 ([http://www.guihaia-journal.com/gxzw/ch/reader/view\\_abstract.aspx?file\\_no=240503&flag=1](http://www.guihaia-journal.com/gxzw/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=240503&flag=1)) 下载。

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202209026

刘悦, 于耀泓, 吴妙兰, 等, 2024. 热带北缘鹅凰嶂季雨林四种群落特征及成熟度分析 [J]. 广西植物, 44(5): 815–828.  
LIU Y, YU YH, WU ML, et al., 2024. Characteristics and maturity level analysis of four communities in Ehuangzhang tropical monsoon forests of northern edge [J]. *Guihaia*, 44(5): 815–828.



## 热带北缘鹅凰嶂季雨林四种群落特征及成熟度分析

刘悦<sup>1</sup>, 于耀泓<sup>1</sup>, 吴妙兰<sup>1</sup>, 王艺颖<sup>1</sup>, 陶玉柱<sup>3</sup>, 林子湛<sup>4</sup>, 周庆<sup>1,2</sup>, 莫其锋<sup>1,2\*</sup>

(1. 华南农业大学 林学与风景园林学院, 广州 510642; 2. CFERN 广东鹅凰嶂野外科学观测研究站, 广东 阳江 529631;  
3. 广东省林业科学研究院, 广州 510520; 4. 广东阳春鹅凰嶂省级自然保护区管理处, 广东 阳江 529631)

**摘要:** 为分析我国热带北缘季雨林的演替阶段的群落特征, 该研究对广东阳春鹅凰嶂典型季雨林中 4 种 (A、B、C、D) 不同植物群落展开调查, 对群落的物种组成、多样性和空间结构等进行分析, 判断成熟度差异, 预测演替方向, 并提出优化建议。结果表明: (1) 4 种群落林层单一, 小径级木与下层木占主体地位, 具有 1~3 种明显的优势树种。 (2) Shannon-Wiener 指数为 2.72~3.74, Simpson 指数为 0.90~0.97, Pielou 均匀度指数为 0.74~0.89, 各群落多样性特征差异显著。 (3) 4 种群落乔木胸径大小比数为 0.49~0.51, 角尺度为 0.56~0.61, 混交度为 0.54~0.83, 林分空间结构指数为 60.57~71.44, 林分空间结构距离为 53.15~68.53。 (4) 综合群落基本特征、多样性和空间结构特征的分析得出, 各群落的成熟度排名为 D>A>C>B。 综上所述, 4 种群落都处于演替前期或中期, 乔木个体胸径和树高发展空间较大; 群落整体处于中庸生长状态, 个体均呈轻微聚集分布, 树种表现为中度、强度或极强度混交, 空间结构与理想林分存在一定距离。 随着成熟度的增加, 4 种群落都继续以阳性树种作为主要优势树种进行演替, 并初步具备该区域地带性顶极群落的典型植被特征; 季雨林群落物种多样性提高, 并向混交度增加、空间结构优化、稳定性增强的趋势演替。 该研究结果为群落构建机制和森林结构优化等提供科学依据。 未来应对该区域加强监管与保护, 同时应对该地区的植被生态学和生物多样性保护展开广泛监测与深入研究。

**关键词:** 高降雨量, 演替, 重要值, 群落结构, 物种多样性, 空间结构

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0815-14

## Characteristics and maturity level analysis of four communities in Ehuangzhang tropical monsoon forests of northern edge

LIU Yue<sup>1</sup>, YU Yaohong<sup>1</sup>, WU Miaolan<sup>1</sup>, WANG Yiyi<sup>1</sup>, TAO Yuzhu<sup>3</sup>,  
LIN Zizhan<sup>4</sup>, ZHOU Qing<sup>1,2</sup>, MO Qifeng<sup>1,2\*</sup>

收稿日期: 2023-01-17 接受日期: 2023-06-13

基金项目: 广东林业生态监测网络平台建设项目 (2020-KYXM-09, 2021CG530, 2022CG647)。

第一作者: 刘悦 (1999—), 硕士研究生, 研究方向为森林生态学, (E-mail) 243362019@qq.com。

\*通信作者: 莫其锋, 博士, 副教授, 硕士生导师, 研究方向为森林生态学, (E-mail) moqifeng@scau.edu.cn。

( 1. College of Forestry and Landscape Architecture of South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. CFERN Guangdong Ehuangzhang National Field Observation and Research Station, Yangjiang 529631, Guangdong, China; 3. Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China; 4. Guangdong Yangchun Ehuangzhang Provincial Nature Reserve Management Office, Yangjiang 529631, Guangdong, China )

**Abstract:** To analyze the community characteristics of tropical monsoon forests with different succession stages, four different plant communities named A, B, C, and D were investigated in this study, respectively, in a typical monsoon forest of Ehuangzhang in Yangchun, Guangdong Province. The species composition, biodiversity and spatial structure were analyzed, their maturity levels' differences were determined, succession direction was predicted, and suggestions for optimization were put forward. The results were as follows: (1) The forest layers of the four communities were single. Small diameter at breast height (DBH) class trees and lower forest dominated these communities, owning 1–3 obvious dominant species. (2) The Shannon-Wiener index ranged from 2.72 to 3.74, Simpson index from 0.90 to 0.97, and Pielou evenness index from 0.74 to 0.89, suggesting that their diversity characteristics were significant differences. (3) Their dominance ranged from 0.49 to 0.51, uniform angle from 0.56 to 0.61, mingling from 0.54 to 0.83, forest spatial structure index from 60.57 to 71.44, forest spatial structure distance from 53.15 to 68.53. (4) The analysis of community basic characteristics, diversity characteristics and spatial structural characteristics indicated that the maturity levels in all community ranked  $D > A > C > B$ . In conclusion, four communities are currently in the pre- or mid-term succession stages and the development space of DBH and tree height is large. The four communities are in the moderate growth state. All trees show a slight aggregated distribution, and the tree species are moderately, strongly or very strongly mingling. Besides, there is a distance in spatial structure between four communities and ideal forest with the development of maturity levels. The four communities continue to succession with intolerant tree species as the main dominant tree species, and gradually and preliminarily have the typical vegetation characteristics of the district forest climax community. With the development of maturity levels, the four communities' biodiversity and mingling will increase, the spatial structure will be optimized and the stability will be enhanced. The results of this study provide scientific basis for community construction mechanism and forest structure optimization. In the future, Ehuangzhang tropical monsoon forests should be more regulated and protected, while the ecology of vegetation and biodiversity conservation in the area should be widely monitored and studied in depth.

**Key words:** high rainfall, succession, importance value, community structure, biodiversity, spatial structure

植物群落是环境长期变化下不同植物相互作用和适应的生态复合体 (Jernvall & Fortelius, 2004)。群落结构决定其功能与稳定性,群落的物种组成、径级结构和多样性指数等组成非空间结构,反映群落结构变化,是研究植被生态学的基础 (刘静等, 2016)。对植物群落特征的深入分析和研究,可以评价群落的发展现状及预测其演替进程。目前,关于我国热带季雨林的群落特征已有部分研究结果报道。例如,杜家贤等 (2020) 指出海南锥+黄牛木群落正处于演替初期阶段,并且在无人破坏的情况下将演替为地带性山地雨林;谭一波等 (2015) 研究发现红锥天然林处于稳定增长阶段,正向地带性顶极群落演替,进程接近于西双版纳热带山地雨林。

目前,对于群落演替进程的划分,相关研究常

用非空间结构与叶级谱和生活型 (易慧琳等, 2017) 等参数进行结合分析,然而在演替过程中空间结构起到了重要作用。森林空间结构是指林木的分布格局及其属性在空间上的排列方式,与非空间结构共同构成林分结构 (惠刚盈, 2013), 依靠角尺度、混交度、大小比数和密集度等指标,量化地反映林木的空间生态位、竞争势以及群落内各物种的空间关系。空间结构不仅很大程度上决定了森林生态系统的功能与稳定 (惠刚盈和 Gadow, 2003), 还能够揭示森林生态系统演替规律 (邵芳丽等, 2011), 为森林结构优化及可持续经营提供科学依据 (惠刚盈和 Gadow, 2003)。例如,张亚昊等 (2021) 指出马尾松人工林群落内的物种隔离程度 (混交度) 随着演替的进行而增大;袁星明等 (2022) 结合空间结构综合指数得出湿地松-樟树

混交林分经过 42 年的自然更新后,群落整体向混交度增大、稳定性增强的趋势发展。因此,通过非空间结构(群落基本特征和多样性特征等)与空间结构(角尺度、大小比数、混交度等)能够对不同林分的演替进程进行划分。

热带季雨林是在具有明显干、湿季变化的热带季风气候下发育而成的一种热带落叶森林植被,是介于热带雨林与热带稀树草原之间的一个过渡类型(朱华等,2015)。已有研究表明,降水对植物群落有重要影响(Jaramillo et al., 2010;王童彝等,2021),能够增加植物多样性(Zelnik & Carni, 2013)和提高物种多样性指数(吕安琪等,2021),进而影响森林的空间结构(张亚昊等,2021;向钦等,2022)。受各地独特的气候、地形等因素的影响,我国热带季雨林群落结构呈现多样化的特征。然而,该类研究通常将季雨林视作一个整体进行分析,并且忽略了群落发展具有连续性的特点(张建宇,2018),导致针对同一演替阶段不同时间尺度(即成熟度)的群落构建差异鲜有研究(练琚愉等,2015)。相较于整个漫长的森林群落演替阶段,研究群落在同一演替阶段发育进程中结构随时间的演变规律,对进一步揭示森林群落构建机制和生物多样性维持具有重要意义(练琚愉等,2015)。

广东阳春鹅凰嶂是我国季风热带与南亚热带的分水岭,处于“广东第一降雨中心”,年均降雨量为 3 428.9 mm,最高为 5 521 mm。鹅凰嶂的地质演化历史古老,独特的古气候条件,尤其是其独特的地理位置和复杂的自然条件孕育了该区丰富多样的生态环境和生物资源(王发国等,2003)。目前,该地研究方向集中于野生植物资源(王发国等,2004)、植物区系(王发国等,2003)、珍稀植物(罗晓莹等,2008;潘发光等,2021),虽然对保护区整体的群落结构有初步研究(王登峰等,2004),但不同成熟度群落结构特征的对比及群落演替方向的预测等研究鲜有报道。鉴于此,本研究在鹅凰嶂典型季雨林中根据植被分布的差异,设置 4 块 30 m × 40 m 的典型样地,探究不同群落的物种多样性、胸径和树高分布、空间结构等指标,拟探讨以下问题:(1)热带季雨林不同成熟度植物群落在非空间结构和空间结构上存在哪些异同;(2)群落成熟度划分后如何理解和预测短期的演替进程。以期解析高降雨量背景下不同成熟度的热带季

雨林群落构建机制、森林结构优化和植被恢复等提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

样地设置在广东阳春鹅凰嶂省级自然保护区(111° 21' 29"—111° 36' 03" E、21° 50' 36"—21° 58' 40" N)内。保护区地处广东省阳江市阳春西南部,西部与电白区接壤,南部和阳西县相连,是广东西南部沿海地区面积最大、唯一的热带北缘气候类型保护区,总面积 14 751 hm<sup>2</sup>。该区属于中山地貌,最高峰鹅凰嶂海拔 1 337.6 m。区内大部分成土母质由花岗岩组成,土壤主要为红壤、赤红壤和山地黄壤,土壤 pH 值 4~6,有机质含量为 39.19 g · kg<sup>-1</sup>,全氮为 0.95 g · kg<sup>-1</sup>,全磷为 0.12 g · kg<sup>-1</sup>,速效磷为 2.62 mg · kg<sup>-1</sup>,全钾为 9.04 g · kg<sup>-1</sup>。年均温度 22.1 °C,年均降雨量 3 428.9 mm,最高纪录 5 521 mm(仙家洞水库气象站记录),降雨期长,降雨量大,被认为是“广东第一降雨中心”。该区曾长期受人类生产活动干扰,已不存在原生性森林群落,现存植被类型由各种不同演替阶段的次生林群落,包括次生山地雨林和常绿季雨林等,以壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)、桃金娘科(Myrtaceae)、山茶科(Theaceae)为主要优势科(王登峰等,2004),代表植物有大头茶(*Polyspora axillaris*)、海南杨桐(*Adinandra hainanensis*)、大果五加(*Diplopanax stachyanthus*)、琼桂润楠(*Machilus foonchewii*)等。

### 1.2 样地设置和调查方法

根据群落外观及植被的组成,于广东阳春鹅凰嶂省级自然保护区中设置 4 块 30 m × 40 m 的热带季雨林长期固定监测样地,代表 4 种不同的典型常绿季雨林群落,各群落年龄皆为 30~40 年生,优势树种主要是革叶铁榄(*Sinosideroxylon wightianum*)、琼桂润楠、鹅掌柴(*Schefflera heptaphylla*)、鼎湖血桐(*Macaranga sampsonii*)等阳性树种,样地命名与坐标分别为 A(111° 31' 25" E、21° 55' 11" N、海拔 100 m)、B(111° 33' 51" E、21° 54' 55" N、海拔 150 m)、C(111° 32' 08" E、21° 55' 04" N、海拔 120 m)、D(111° 29' 12" E、21° 53' 44" N、海拔 350 m)。每个样方的 4 个顶角均用 PVC 管或水泥桩固定标记。经测算,4 种群

落种-面积曲线末端斜率较小,说明样地大小基本满足最小取样面积(图 1)。

对每块 30 m × 40 m 的样地进一步划分为 10 m × 10 m 的小样地开展调查,使用胸径尺、高枝

剪、铁钉、标签、喷漆、记录表、记录笔等对所有胸径大于 1 cm 的植株进行定位调查并标记,记录物种名称、相对坐标位置、胸径、树高和冠幅、枝下高等,录入电脑后进行计算分析。

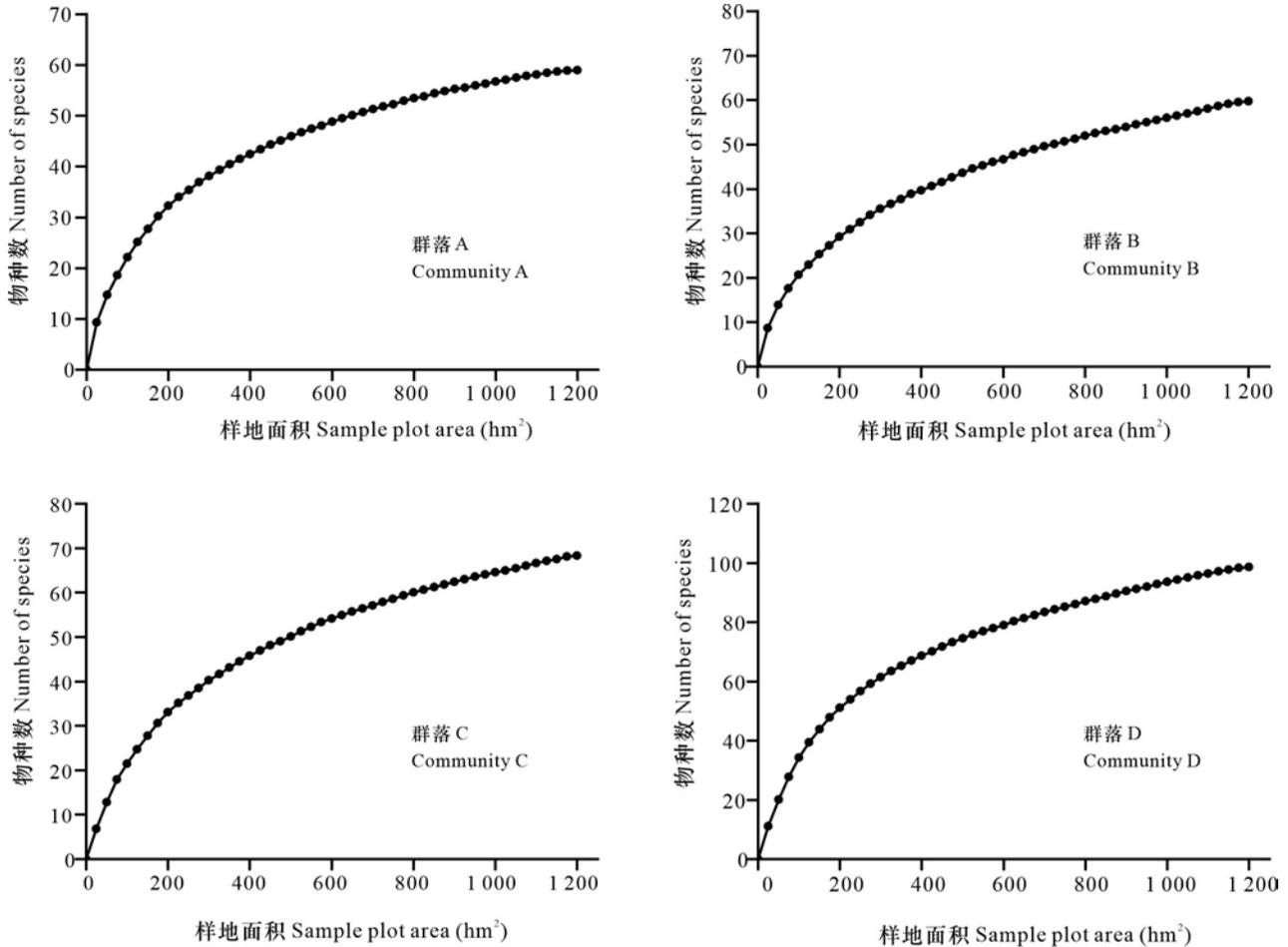


图 1 季雨林 4 种群落乔木树种-面积曲线

Fig. 1 Tree's species-area curve of four communities in monsoon forest

### 1.3 群落结构划分

对于径级结构,采用上限排外法,以 2 cm 为径阶距,对所有胸径大于等于 1 cm 的植株进行分级,同时结合实际情况,以 5 个径级为步长,将植株分为小径级木(2~10 cm 径级)、中径级木(12~20 cm 径级)、大径级木( $\geq 22$  cm 径级)。

对于树高结构,参考惠刚盈等(2007)的林层数理论,以 10、16 m 为分割点将树高(height of tree, h)结构分为 3 层,其中  $h < 10.0$  m 的林木属于下层木,  $10.0 \text{ m} \leq h < 16.0$  m 的林木属于中层木,  $h \geq 16.0$  m 的林木属于上层木。上层木组成上层林,中层木组成中层林,下层木组成下层林。

### 1.4 群落特征值及 $\alpha$ 多样性指数测度

重要值(%) = 相对多度 + 相对频度 + 相对显著度;

$$\text{Shannon-Wiener 指数}(H') = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i;$$

$$\text{Pielou 均匀度指数}(E) = H' / \ln S;$$

$$\text{Simpson 指数}(P) = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2.$$

式中: S 为样地中物种的总数;  $P_i$  为物种  $i$  的个体数占总个体数的比例(Magurran, 1988; 方精云等, 2009)。

### 1.5 林分空间结构参数测度

采用惠刚盈和 Gadow(2003)以相邻木关系为

基础的森林空间结构量化分析方法,即以参照树及其 4 株最近相邻木构成空间结构单元,选取大小比数  $U_i$ 、角尺度  $W_i$ 、混交度  $M_i$  3 个参数对林分空间结构进行分析。为了消除林木边际效应以提高森林空间结构分析的准确性,样地四周各设置 5 m 缓冲带,分析林分空间结构时仅将核心区 (25 m × 35 m) 的林木作为参照树,处于缓冲区的林木仅作为相邻木处理。

#### (1) 大小比数 $U_i$

大小比数  $U_i$  表征林木大小差异,指大于参照树的相邻木数占所考察的 4 株最近相邻木的比例。许文秀等 (2018) 研究得出以胸径和树高为指标计算的大小比数结果一致,而以冠幅为指标的大小比数计算结果存在一定差异,因此本研究将使用胸径作为指标计算大小比数  $U_i$ , 计算公式如下:

$$U_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 k_{ij};$$

$$\bar{U} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n U_i。$$

$$\text{式中: } k_{ij} = \begin{cases} 0, & \text{当相邻木 } j \text{ 比参照树 } i \text{ 小时} \\ 1, & \text{当 } j \text{ 大于等于 } i \text{ 时} \end{cases};$$

$n$  为参照树的总株数;  $U_i$  的可能取值为 0、0.25、0.50、0.75、1.00, 分别代表参照树处于优势、亚优势、中庸、劣势、绝对劣势。 $\bar{U}$  反映群落水平的优势木比例。

#### (2) 角尺度 $W_i$

角尺度  $W_i$  可用于研究林木的分布格局,通过判断和统计由参照树  $i$  与其相邻木  $j$  构成的夹角  $\alpha$  是否大于标准角  $\alpha_0$  (本研究  $\alpha_0$  取  $72^\circ$ ), 描述相邻木围绕参照树的均匀性, 计算公式如下:

$$W_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 z_{ij};$$

$$\bar{W} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n W_i。$$

$$\text{式中: } z_{ij} = \begin{cases} 1, & \text{当第 } j \text{ 个 } \alpha \text{ 角小于标准角 } \alpha_0 \text{ 时} \\ 0, & \text{当第 } j \text{ 个 } \alpha \text{ 角大于等于 } \alpha_0 \text{ 时} \end{cases};$$

$n$  为参照树的总株数;  $W_i$  的可能取值为 0、0.25、0.50、0.75、1.00, 分别代表相邻木在参照树周围很均匀、均匀、随机、不均匀、很不均匀分布。 $\bar{W}$  反映群落水平分布格局。

#### (3) 混交度 $M_i$

混交度  $M_i$  可用于表达树种的混交程度或说明树种的空间隔离程度,指参照树  $i$  的 4 株最近相邻

木  $j$  中与参照树不属于同种的个体所占比例,计算公式如下:

$$M_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 v_{ij};$$

$$\bar{M} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n M_i。$$

$$\text{式中: } v_{ij} = \begin{cases} 1, & \text{当参照树 } i \text{ 与第 } j \text{ 株相邻木非同种时} \\ 0, & \text{当参照树 } i \text{ 与第 } j \text{ 株相邻木同种时} \end{cases};$$

$n$  为参照树的总株数;  $M$  的可能取值为 0、0.25、0.50、0.75、1.00, 分别代表相邻木与参照树零度、弱度、中度、强度、极强混交。 $\bar{M}$  反映群落水平的混交程度。

#### (4) 林分空间结构指数 ( $I_{\text{FSS}}$ )

林分空间结构指数 (forest spatial structure index, FSSI) 用于定量化的研究、分析和综合评价天然林林分空间结构的状态和变化动态 (董灵波等, 2013), 具体公式如下:

$$I_{\text{FSS}} = \begin{cases} [M(100 - U) \times 2W]^{1/3}, & W \leq 50 \\ [M(100 - U) \times 2(100 - W)]^{1/3}, & W > 50 \end{cases}$$

式中:  $0 \leq I_{\text{FSS}} \leq 100, 0 \leq M \leq 100, 0 \leq U \leq 100, 0 \leq W \leq 100$ ;  $I_{\text{FSS}}$  越大, 林分结构越理想, 即  $I_{\text{FSS}} = 100, M = 100, U = 0, W = 50$  时, 林分结构处于最理想状态。

#### (5) 林分空间结构距离 ( $D_{\text{FSS}}$ )

林分空间结构距离 (forest spatial structure distance, FSSD) 指现实林分的空间结构向理想结构点逼近或者远离的趋势可以通过不同林分条件下林分空间结构点到理想结构点的距离来定量表达 (董灵波等, 2013), 具体公式如下:

$$D_{\text{FSS}} = \sqrt{(M - 100)^2 + U^2 + (W - 50)}$$

式中:  $0 \leq D_{\text{FSS}} \leq 150, 0 \leq M \leq 100, 0 \leq U \leq 100, 0 \leq W \leq 100$ ;  $D_{\text{FSS}}$  越小, 林分结构越理想, 即  $M = 100, U = 0, W = 50$  时,  $D_{\text{FSS}}$  达到最小值, 为 0, 从现实林分到理想林分的距离最短。

### 1.6 成熟度划分

成熟度主要针对处于同一演替阶段的不同群落而言。径级结构和树高分布对群落结构的形成及演替具有重要作用 (漆良华等, 2009)。在自然更新良好、平均胸径和树高较小的前提下, 中大径级和中上层林木的比例越大, 表示该群落发育更好, 径级结构和树高结构分化更明显, 对光照、温度、土壤养分等资源的利用更加充分, 能更快地进入下一演替阶段。在演替前期或中期, 对于非空

间结构,随演替进行,群落多样性指数增加(汪殿蓓,2003;韩泽民,2021;张亚昊等,2021);对于空间结构,天然林经过漫长的自然更新和演替,趋向于形成异龄、极强度混交、随机分布更优的结构、稳定性更强的群落(张家城等,1999;马洪婧等,2013;王志鸣等,2019;袁星明等,2022),此时 FSSI 将逐渐增大而 FSSD 逐渐减小,现实林分结构逐渐优化,与理想林分距离逐渐缩小。因此,本研究结合林分空间结构和非空间结构分析结果,根据其在正向演替中的普遍变化规律,为处于同一演替阶段的 4 种群落的成熟度进行排序,即中大径级和中上层林木的比例越大、多样性指数越高、FSSI 越大、FSSD 越小,表明该群落成熟度越高。

### 1.7 数据处理

采用 SPSS 22.0 对胸径、树高、 $\alpha$  多样性数据进行单因素方差分析和 LSD 多重比较法差异性分析,如数据不符合正态分布且方差不齐性,则使用非参数检验中的 Kruskal-Wallis 单因素 ANOVA 及多重比较;采用 R 4.1.2 的 vegan 包(Dixon,2003)计算群落的种-面积曲线和  $\alpha$  多样性指数,forestSAS 包(柴宗政,2016)计算林分空间结构参数;采用 OriginPro 2021 制作柱状图。

## 2 结果与分析

### 2.1 季雨林不同群落植被的基本特征及群落结构分析

由表 1 可知,B 群落的株数密度为 11 558 plants · hm<sup>-2</sup>,显著高于其他 3 个群落,但 B 群落乔木平均胸径显著低于 A、C、D 群落且小径级个体比例在 4 种群落中数量最多,说明 B 群落自然演替阶段较其他 3 个群落更早。相反,虽然 D 群落株数密度偏高,但中、大径级株数占比明显高于其他 3 个群落,说明 D 群落较为成熟,已分化出少部分处于更加优势地位的林木。

由图 2 可知,各群落个体数最多的径阶都出现在 2 cm 径级,并且 B 群落 2 cm 径级的株数远高于其他 3 种群落,只有 D 群落有部分个体径级超过 30 cm,4 种群落的径级结构都呈明显的倒“J”型分布,说明 4 种群落幼树储备充足,天然更新良好,但大径级林木极少,各群落整体仍处于稳定增长阶段。

由表 2 可知,D 群落个体平均树高与 A 群落无显著差异,但显著高于 B、C 群落,C 群落个体平

均高度显著高于 B 群落。4 种群落的个体高度大部分处于下层林水平,而 D 群落有更多个体高度处于中、上层林水平,然后依次是 A、C、B 群落,说明 D 群落处于更高的演替阶段。

### 2.2 季雨林不同群落的物种组成及重要值

由表 3 可知,A 群落的乔木共有 57 种,隶属于 32 科 49 属,优势科为大戟科(Euphorbiaceae)、山榄科(Sapotaceae)、樟科、五加科(Araliaceae)、山茶科等;B 群落的乔木共有 59 种,隶属于 35 科 53 属,优势科为山榄科、山茶科、鼠刺科(Iteaceae)、五加科、樟科等;C 群落的乔木共有 69 种,隶属于 36 科 57 属,优势科为大戟科、樟科、五加科、藤黄科(Guttiferae)、山茶科等;D 群落的乔木共有 99 种,隶属于 38 科 68 属,优势科为壳斗科、樟科、山茶科、山榄科、桃金娘科等。

由表 4 可知,各优势树种相对频度差异并不明显,优势树种的分布特点主要可以分为以下 3 种: I. 胸径较大而数量较少; II. 胸径较小而数量较多; III. 胸径不小且数量不少。具体如下: A 群落中,前 4 种优势树种的重要值变化较大,后 6 种优势树种的重要值较接近。分布特点上,革叶铁榄和鹅掌柴为 I 型,尖连蕊茶为 II 型。B 群落中,除了琼桂润楠和小盘木的重要值较接近,其他优势树种重要值变化较大。分布特点上,革叶铁榄、鼠刺、鹅掌柴、黄杞为 I 型,尖连蕊茶依然为 II 型。C 群落中,鹅掌柴优势最明显,处于第一档,小盘木、琼桂润楠、岭南山竹子、鼎湖血桐优势相当且处在第二档,其他优势相当且处在第三档。鹅掌柴为 I 型,小盘木为 II 型,剩下 7 种优势树种为 III 型。D 群落中,黄杞、烟斗柯、粉绿柯优势最大,处在第一档;其他七种优势树种重要值变化较平缓,处在第二档。分布特点上,黄杞为 I 型,红枝蒲桃、革叶铁榄和绢毛杜英都为 II 型。

### 2.3 季雨林不同群落的 $\alpha$ 多样性比较

由表 5 可知,不同群落的 Shannon-Wiener 指数表现为 D>C>A>B, Simpson 指数表现为 D>A>C>B, Pielou 均匀度指数表现为 D>A>C>B, 并且 A 与 C 的 3 种指数都非常接近。可见, D 群落物种数最多且各物种个体数量最接近,数量分布最均匀; A 群落物种数最少,但数量分布均匀程度排第二; C 群落虽物种数排第二位,但数量分布均匀程度次于 A 群落; 物种数较少且数量分布最不均匀的是 B 群落。

表 1 季雨林 4 种群落乔木株数密度、平均胸径及径级株数占比

Table 1 Plant density, average DBH and percent of each diameter class of four communities in monsoon forest

群落 Community	A	B	C	D
总株数 No. of total plants	767	1 387	780	857
平均胸径 Average DBH (cm)	4.66±0.15a	3.68±0.09b	4.48±0.13a	5.50±0.21a
株数密度 Plant density (plants · hm <sup>-2</sup> )	6 392	11 558	6 500	7 142
2~10 cm 径级株数占比 Plant proportion of 2-10 cm diameter class (%)	90.48	95.10	93.85	83.90
12~20 cm 径级株数占比 Plant proportion of 12-20 cm diameter class (%)	8.87	4.47	5.38	12.60
22~34 cm 径级株数占比 Plant proportion of 22-34 cm diameter class (%)	0.65	0.43	0.77	3.50

注:同一行中不同小写字母代表不同群落之间差异显著。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between plots in the same row. The same below.

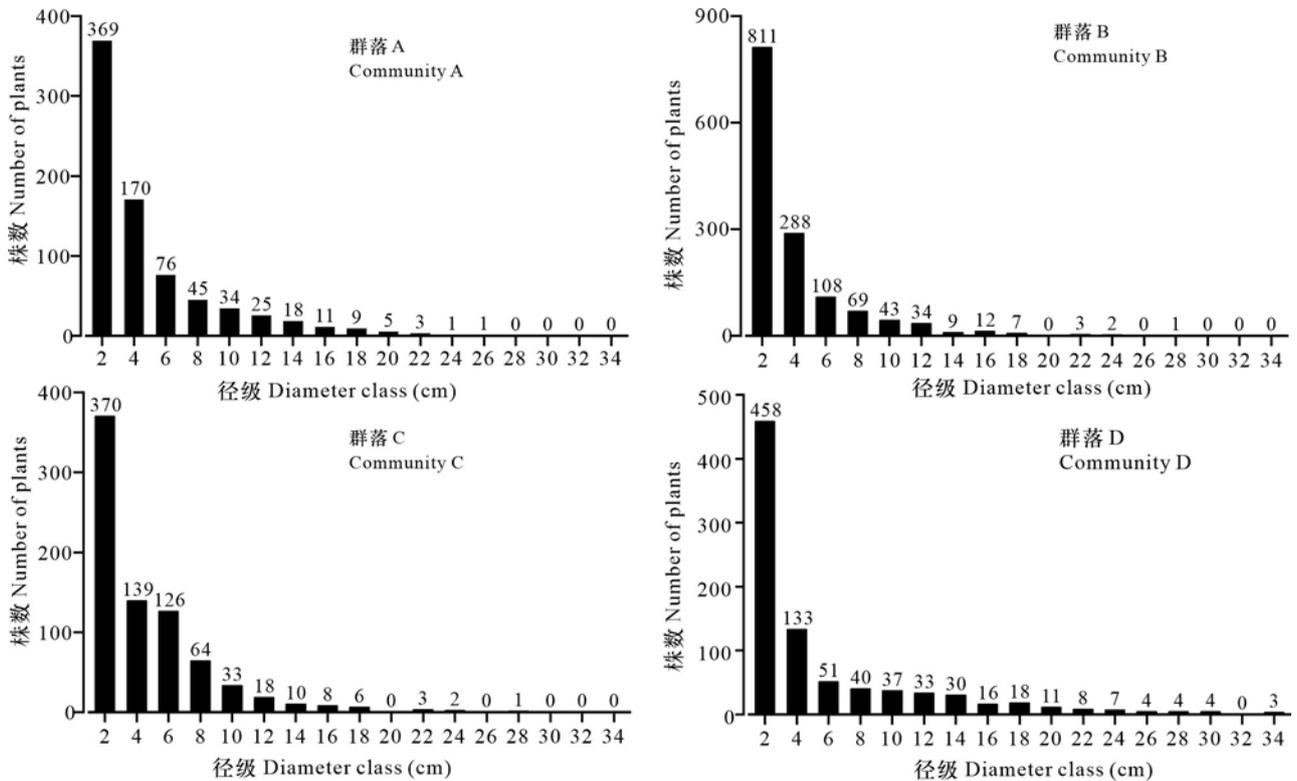


图 2 季雨林 4 种群落乔木的径级结构

Fig. 2 Tree DBH structure of four communities in monsoon forest

#### 2.4 季雨林不同群落的空间结构特征比较

由表 6 可知,鹅凰嶂季雨林 4 种群落的林分平均胸径大小比数相近,说明 4 种群落中各参照树与相邻木胸径大小差异不明显,林分整体呈中庸的生长状态。4 种群落的平均角尺度都大于 0.5,

说明群落内水平分布格局都出现轻微聚集的现象且 D 群落聚集程度最低。4 种群落的平均混交度存在明显差异,D 群落表现为极强度混交,其他群落表现为中、强度混交,说明 D 群落树种隔离程度最高,同种聚集发生概率较低,整体混交程度最好。

表 2 季雨林 4 种群落乔木树高分布特点

Table 2 Tree height distribution characteristics of four communities in monsoon forest

群落 Community	林层 Forest layer									平均树高 Average tree height (m)
	下层林 Lower forest			中层林 Middle forest			上层林 Upper forest			
	平均树高 Average tree height (m)	株数 No. of plants	比例 Percentage (%)	平均树高 Average tree height (m)	株数 No. of plants	比例 Percentage (%)	平均树高 Average tree height (m)	株数 No. of plants	比例 Percentage (%)	
A	4.84	672	87.61	11.48	93	12.13	16.00	2	0.26	5.675a
B	4.47	1 288	92.86	11.03	99	7.14	0.00	0	0.00	4.934c
C	4.78	745	95.51	11.07	35	4.49	0.00	0	0.00	5.063b
D	4.85	713	83.20	11.75	129	15.05	17.63	15	1.75	6.113a

注: 同一列中不同小写字母代表不同群落之间差异显著。下同。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between plots. The same below.

表 3 季雨林 4 种群落科属种数量

Table 3 Number of families, genera and species of four communities in monsoon forest

分类 Classification	群落 Community			
	A	B	C	D
科 Family	32	35	36	38
属 Genus	49	53	57	68
种 Species	57	59	69	99

根据 FSSI 及 FSSD 结果表明,在向理想林分结构演替的进程上 D 群落最领先,然后依次是群落 A、C、B。

### 2.5 季雨林不同群落的成熟度综合比较

由表 7 可知,群落基本特征、多样性特征和空间结构特征排名基本都为  $D > A > C > B$ 。根据演替规律,可认为同一演替阶段下, D 群落成熟度最高,然后依次是 A、C、B。

## 3 讨论

### 3.1 鹅凰嶂季雨林非空间结构特征随成熟度的变化

研究同一演替阶段不同成熟度下的群落特征和林分结构,有助于充分了解群落的发展现状和预测演替方向。本研究中,4 种群落均处于演替的前期或中期,林层较为单一,下层木与小径级木占

群落主体地位,中庸的林分平均大小比数说明 4 种群落的树高和胸径有较大发展空间(袁星明等, 2022);先锋树种如粗毛野桐和阳性树种如黄杞、鹅掌柴、显脉天料木、鼎湖血桐等在上层主导群落,下层耐荫或稍耐荫树种如 D 群落的红楠、红枝蒲桃等重要值较小,尚未发展壮大。尽管 D 群落成熟度最高,但还未到达中性或耐荫树种成为第一优势树种的顶极群落阶段(张家城等, 1999)。因此,短期内 4 种群落都将继续以阳性树种为第一且主要优势树种这一趋势进行演替。

与热带雨林不同,热带季雨林常有较明显的优势种(刘万德等, 2009)。本研究中,在成熟度最低的 B 群落中,前 3 种种重要值较接近,共同作为群落内的优势种,虽然尖连蕊茶的重要值排名第三,但其主要分布在林冠下层,相对频度较大而胸高断面面积较小,对群落演替发展影响较有限(陈金磊等, 2019),这与其在 A 群落中的地位相类似;随着成熟度的提高, A 群落和 C 群落开始出现较明显的优势种,如革叶铁榄和鹅掌柴;而 D 群落中黄杞的重要值没有明显优势,从本研究的调查数据发现黄杞种群小径级个体比例较低,而大径级个体数则占主导地位,说明径级结构呈衰退趋势,随群落的演替黄杞将会被新的优势种替代(袁星明等, 2022)。

热带季雨林多分布于岩石裸露度较高等生境条件较差的区域(刘万德等, 2009)。吕安琪等(2021)研究表明生境显著影响群落物种组成,同

表 4 季雨林 4 种群落优势树种的重要值

Table 4 Importance value of dominant species of four communities in monsoon forest

群落 Community	物种 Species	相对频度 Relative frequency	相对显著度 Relative prominence	相对多度 Relative abundance	重要值 Importance value (%)
A	革叶铁榄 <i>Sinosideroxylon wightianum</i>	7.04	21.06	5.11	33.21
A	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	4.56	15.98	4.26	24.80
A	尖连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i>	13.69	3.36	5.11	22.16
A	粗毛野桐 <i>Hancea hookeriana</i>	8.74	3.20	4.26	16.19
A	小盘木 <i>Microdesmis caseariifolia</i>	5.74	1.58	4.26	11.57
A	显脉天料木 <i>Homalium phanerophlebium</i>	4.43	3.67	3.40	11.51
A	白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	3.26	4.21	3.40	10.87
A	罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	5.35	1.10	4.26	10.70
A	鼎湖血桐 <i>Macaranga sampsonii</i>	3.52	3.37	2.98	9.87
A	黄椿木姜子 <i>Litsea variabilis</i>	2.74	2.71	4.26	9.71
B	革叶铁榄 <i>Sinosideroxylon wightianum</i>	9.52	25.04	5.31	39.87
B	鼠刺 <i>Itea chinensis</i>	10.24	19.42	4.87	34.53
B	尖连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i>	19.11	5.66	5.31	30.07
B	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	9.59	12.45	5.31	27.35
B	琼桂润楠 <i>Machilus foonchewii</i>	9.44	3.50	4.87	17.82
B	小盘木 <i>Microdesmis caseariifolia</i>	9.44	3.14	4.42	17.01
B	岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	3.53	5.60	3.98	13.12
B	黄杞 <i>Engelhardia roxburghiana</i>	0.65	8.59	0.44	9.68
B	罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	3.75	0.95	3.10	7.79
B	竹节树 <i>Carallia brachiata</i>	1.37	0.59	4.87	6.83
C	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	8.08	23.11	4.71	35.89
C	小盘木 <i>Microdesmis caseariifolia</i>	12.56	3.48	3.14	19.18
C	琼桂润楠 <i>Machilus foonchewii</i>	9.62	3.80	4.71	18.12
C	岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	6.03	7.70	4.31	18.04
C	鼎湖血桐 <i>Macaranga sampsonii</i>	7.56	6.64	2.35	16.56
C	绢毛杜英 <i>Elaeocarpus nitentifolius</i>	3.97	2.67	4.31	10.96
C	细齿叶柃 <i>Eurya nitida</i>	4.49	2.58	3.14	10.20
C	革叶铁榄 <i>Sinosideroxylon wightianum</i>	2.95	3.50	2.75	9.19
C	粗毛野桐 <i>Hancea hookeriana</i>	2.69	3.88	2.35	8.93
C	黄椿木姜子 <i>Litsea variabilis</i>	3.46	1.50	3.92	8.89
D	黄杞 <i>Engelhardia roxburghiana</i>	1.75	15.44	1.98	19.17
D	烟斗柯 <i>Lithocarpus corneus</i>	4.90	8.63	4.14	17.67
D	粉绿柯 <i>L. glaucus</i>	4.67	10.44	2.34	17.45
D	红枝蒲桃 <i>Syzygium rehderianum</i>	6.18	1.24	4.50	11.93
D	木荷 <i>Schima superba</i>	2.10	6.28	1.98	10.37
D	紫荆木 <i>Madhuca pasquieri</i>	2.68	4.07	3.06	9.82
D	革叶铁榄 <i>Sinosideroxylon wightianum</i>	5.48	0.41	3.78	9.67
D	绢毛杜英 <i>Elaeocarpus nitentifolius</i>	3.73	0.59	4.14	8.47
D	白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	2.22	3.96	1.80	7.98
D	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	1.63	3.88	2.16	7.68

表 5 季雨林 4 种群落  $\alpha$  多样性特征Table 5  $\alpha$  diversity characteristics of four communities in monsoon forest

群落 Community	物种 丰富度 Species richness	Shannon- Wiener 指数 Shannon- Wiener index	Simpson 指数 Simpson index	Pielou 均匀度 指数 Pielou evenness index
A	57	3.14±0.21b	0.94±0.02a	0.87±0.03a
B	59	2.72±0.11c	0.90±0.02b	0.74±0.03c
C	69	3.21±0.03b	0.94±0.01a	0.84±0.03b
D	99	3.74±0.05a	0.97±0.00a	0.89±0.01a

表 6 季雨林 4 种群落空间结构特征

Table 6 Spatial structure characteristics of four communities in monsoon forest

群落 Community	平均 胸径大小 比数 Average dominance	平均 角尺度 Average uniform angle	平均 混交度 Average mingling	林分空间 结构指数 Forest spatial structure index	林分空间 结构距离 Forest spatial structure distance
A	0.49	0.58	0.63	64.65	61.94
B	0.50	0.59	0.54	60.57	68.53
C	0.51	0.61	0.64	62.89	63.12
D	0.50	0.56	0.83	71.44	53.15

时群落中优势种对群落生境起着决定性作用。随着演替进行,群落的水热条件改善(卜文圣, 2013),土壤质量提高且空间异质性下降,耐瘠薄、喜阳树种逐渐被喜肥、耐荫树种取代(陈金磊等, 2019)。本研究中,在成熟度最低的 B 群落中,草叶铁榄、鼠刺、鹅掌柴、岭南山竹子等耐瘠薄、喜阳树种作为先锋树种定居群落、改善环境,岭南山竹子和黄杞等树种特性表明,B 群落初步显现出热带季雨林植被特征。A 群落中,常生于溪边湿润环境的白颜树、罗伞树、黄春木姜子等作为优势树种,反映了溪流对该群落物种组成有较大影响,体现了 A 群落优势树种对水分富余环境的适应性(吕安琪等, 2021)以及溪流带来的水分胁迫减少了不耐水湿树种的生存空间(Punchi-Manage et al., 2013)。随着成熟度的增加,D 群落中重要值最大的热带季雨林常见种黄杞主导群落,常绿阔叶林常见树种烟斗柯和粉绿柯、热带树种红枝蒲桃、喜肥树种紫荆木等重要值的增加,反映了随成

表 7 季雨林 4 种群落成熟度指标排名

Table 7 Maturity level indices' rank of four communities in monsoon forest

指标 Index	排名 Rank			
	1	2	3	4
平均胸径 Average DBH	D	A	C	B
中、大径级林木比例 Percentage of trees in middle and large diameter class	D	A	C	B
平均树高 Average tree height	D	A	C	B
中、上层林木比例 Percentage of trees in middle and upper layers	D	A	B	C
物种丰富度 Species richness	D	C	B	A
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	D	C	A	B
Simpson 指数 Simpson index	D	A	C	B
Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index	D	A	C	B
平均混交度 Average mingling	D	C	A	B
林分空间结构距离 Forest spatial structure distance	D	A	C	B
林分空间结构指数 Forest spatial structure index	D	A	C	B

熟度的增加,群落生境得到改善,群落物种组成更具季雨林或常绿阔叶林植被典型特征,说明生境进一步改变该群落的物种组成(吕安琪等, 2021)。

有研究发现,物种丰富度指数随演替进行而变化。例如,张亚昊等(2021)研究表明随着演替的进行,乔木层的物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数均逐渐增大。Howard 和 Lee(2003)和 Chazdon(2008)认为一些群落物种丰富度呈现单调下降,或先增加至演替中期峰值后不变的规律。本研究的 4 种季雨林群落林龄为 30~40 年,整体处于演替前中期阶段,群落内部为了占据更多的生态位以更充分利用现有资源,物种多样性正不断上升(韩泽民等, 2021),即目前 4 种群落都处于物种多样性随演替进行而上升阶段,符合多样性随演替进行的变化特征。然而,A 群落生境存在小面积的溪流且林窗较大,林内光照和水分充足,促进林内阳性树种幼苗更快向中径级生长(梁晓东和叶万辉, 2001),

因此 A 群落成熟度高于 C 群落。同时,溪流的存在在一定程度上减少了林下幼苗的生存空间,降低了 A 群落物种丰富度及分布均匀程度。此外,许晴等(2011)研究得出,Shannon-Wiener 指数比 Simpson 指数对物种丰富度更敏感,而 Simpson 指数比 Shannon-Wiener 指数对物种均匀度敏感。因此,C 群落的 Shannon-Wiener 指数较 A 群落高而其他指数较 A 群落低归因于 C 群落较高的物种丰富度。

鹅凰嶂热带季雨林 4 种群落的多样性指数接近或高于大部分其他区域的雨林(李庆辉等,2007;苏红华等,2018;杜家贤等,2020)。Zhang 等(2016)研究表明,年降水量和温度稳定性是物种多样性的主要影响因子,不同生物地理区域的主要环境驱动因子不同,如我国西南部主要受地形和温度稳定性影响,我国东南部主要受降水影响。广东南岭低山丘陵常绿阔叶林凭借久远的地质年代、古老的植被起源以及稳定的气候,促使其多样性指数在 5.0 以上(谢正生等,1998);而鹅凰嶂热带季雨林具有优越的年降水量,同时古老的地质结构和稳定的湿热气候为许多孑遗植物提供了良好的庇护条件(王发国等,2003),这可能是鹅凰嶂热带季雨林 4 种群落多样性指数较高的原因。

### 3.2 鹅凰嶂季雨林空间结构特征随成熟度的变化

结合空间结构来分析群落结构,有助于揭示森林生态系统演替规律,并能为森林结构优化提出建议。群落混交度指示空间结构单元内的树种隔离程度。本研究中,随着成熟度的增加,群落混交度逐渐增加,这与周梦雨等(2016)的研究结果相一致。对此,毛沂新等(2019)认为在演替过程中,种内个体由于对生境适应和利用的趋同性导致了激烈的种内竞争,在资源有限的情况下,形成了优胜劣汰而自疏的现象,这使得近距离内同种个体数目减少,在群落内趋向于分散分布。相较于热带雨林,热带季雨林岩石裸露程度较高,更易受水分供应异质性的影响(Lundholm & Larson, 2003)。因此随着成熟度的提高,鹅凰嶂季雨林群落中旱季水分资源的有限可能加剧了种内竞争,促使不同水分利用策略的树种发育以缓解水分竞争(刘自强等,2016),从而提高了群落的混交度。一般认为,天然林中种源扩散和林内开放空间的形式决定了林木在演替初期会呈明显的聚集分布,在竞争随演替进行而更激烈时,自疏过程促使

林分朝着随机分布格局发展(廖彩霞,2007)。本研究中 4 种季雨林群落角尺度相差较小,均呈轻微聚集分布,尚未发现明显规律,后续可针对优势树种角尺度的多元分布分析展开深入研究(袁星明等,2022)。鹅凰嶂热带季雨林林分空间结构指数随着成熟度的增加而增加,表明其稳定性随之增强。在成熟度增加的过程中,随着林内环境逐渐改善,会有更适应环境的树种定居和发育,进而丰富群落结构,提升稳定性(马洪婧等,2013),但与理想的空間结构仍存在一定差距,群落尚未达到最稳定状态(彭玉华等,2020)。

另外,本研究中 D 群落物种多样性指数、混交度、FSSD 和 FSSI 远高于 B 群落,角尺度等其他指标也高于 B 群落,说明不同成熟度之间群落物种多样性以及空间结构存在较大差异且具有一定的可塑性(张亚昊等,2021;向钦等,2022)。已有研究表明,当中庸级别的林木个体比例远高于其他级别,劣势级别的林木越少时越接近理想林分(郑小贤,2014),针对顶极树种或主要伴生树种,可调节大小比数至不大于 0.25,使参照树在个体大小上不受挤压威胁,巩固其优势地位(惠刚盈,2013)。对于团状分布或均匀分布的林木,要尽量调整至随机分布状态(赵中华等,2013)。此外,还可以适当引入、补植成熟度较高群落特有的优势树种和耐荫树种,提高物种多样性的同时达到促进正向演替的目的(陈金磊等,2019)。

综上所述,鹅凰嶂季雨林群落符合演替的一般规律,有效地支撑了成熟度的划分结果。群落成熟度的划分对短期演替进程的理解和预测具有重要意义,然而本研究在成熟度的划分方法及样地的选择上存在局限性,下一步应根据各指标重要性引入权重等,同时应充分考虑环境因子如海拔等带来的影响,并适当扩大样地面积,进一步突出群落的代表性及拓宽研究的空间尺度。

## 4 结论

综合群落的基本特征、多样性特征和空间结构特征进行分析,得出 4 种群落成熟度排名依次为  $D > A > C > B$ 。鹅凰嶂季雨林群落符合演替一般规律,有效地支撑了成熟度的划分结果。目前 4 种群落都处于演替前期或中期,胸径和树高发展空间较大,群落整体处于中庸的生长状态,个体均

呈轻微聚集分布,树种表现为中度、强度或极强度混交。随着成熟度的增加,4种群落都继续以阳性树种作为主要优势树种进行演替,并逐渐初步具备该区域地带性顶极群落的典型植被特征。随着成熟度的增加,季雨林群落物种多样性提高,并以混交度增加、空间结构优化、稳定性增强的趋势演替。未来应对该区域加强监管与保护,同时应对该地区植被生态学和生物多样性保护展开广泛监测与深入研究。

### 参考文献:

- BU WS, 2013. The relationships between biodiversity and ecosystem functioning in natural tropical forests of Hainan Island, China [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry: 77. [卜文圣, 2013. 海南岛热带天然林生物多样性与生态系统功能关系的研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院: 77.]
- CHAI ZZ, 2016. Quantitative evaluation and R programming of forest spatial structure based on the relationship of neighborhood trees [D]. Xianyang: Northwest A & F University: 92-101. [柴宗政, 2016. 基于相邻木关系的森林空间结构量化评价及 R 语言编程实现 [D]. 咸阳: 西北农林科技大学: 92-101.]
- CHAZDON RL, 2008. Chance and determinism in tropical forest succession [M]//CARSON WP, SCHNITZE SA. Tropical forest community ecology. Oxford: Wiley-Blackwell: 384-408.
- CHEN JL, FANG X, GU X, et al., 2019. Composition, structure, and floristic characteristics of two forest communities in the central-subtropical China [J]. *Sci Silv Sin*, 55(2): 159-172. [陈金磊, 方晰, 辜翔, 等, 2019. 中亚热带 2 种森林群落组成、结构及区系特征 [J]. *林业科学*, 55(2): 159-172.]
- DIXON P, 2003. VEGAN, a package of R functions for community ecology [J]. *J Veg Sci*, 14(6): 927-930.
- DONG LB, LIU ZG, MA Y, et al., 2013. A new composite index of stand spatial structure for natural forest [J]. *J Beijing For Univ*, 35(1): 16-22. [董灵波, 刘兆刚, 马妍, 等, 2013. 天然林林分空间结构综合指数的研究 [J]. *北京林业大学学报*, 35(1): 16-22.]
- DU JX, LIU C, YIN CM, et al., 2020. Characteristics of the *Castanopsis hainanensis* + *Oratoxylum cochinchinense* community in Mt. Mihouling Nature Reserve, Hainan, China [J]. *Plant Sci J*, 38(5): 609-617. [杜家贤, 刘闯, 殷崇敏, 等, 2020. 海南猕猴岭自然保护区海南锥+黄牛木群落特征研究 [J]. *植物科学学报*, 38(5): 609-617.]
- FANG JY, WANG XP, SHEN ZH, et al., 2009. Methods and protocols for plant community inventory [J]. *Biodivers Sci*, 17(6): 533-548. [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等, 2009. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范 [J]. *生物多样性*, 17(6): 533-548.]
- HAN ZM, LI Y, WANG X, et al., 2021. Effects of biodiversity on biomass of *Pinus massoniana* plantation under different succession degrees [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 38(2): 246-252. [韩泽民, 李源, 王熊, 等, 2021. 不同演替程度下马尾松人工林生物多样性对生物量的影响 [J]. *浙江农林大学学报*, 38(2): 246-252.]
- HOWARD LF, LEE TD, 2003. Temporal patterns of vascular plant diversity in southeastern New Hampshire forests [J]. *For Ecol Manage*, 185(1): 5-20.
- HUI GY, 2013. Studies on the application of stand spatial structure parameters based on the relationship of neighborhood trees [J]. *J Beijing For Univ*, 35(4): 1-9. [惠刚盈, 2013. 基于相邻木关系的林分空间结构参数应用研究 [J]. *北京林业大学学报*, 35(4): 1-9.]
- HUI GY, GADOW KV, 2003. Quantitative analysis of forest spatial structure [M]. Beijing: China Science and Technology Press: 1-33. [惠刚盈, GADOW KV, 2003. 森林空间结构量化分析方法 [M]. 北京: 中国科学技术出版社: 1-33.]
- HUI GY, HU YB, XU H, 2007. Structure-based forest management [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 140-160. [惠刚盈, 胡艳波, 徐海, 2007. 结构化森林经营 [M]. 北京: 中国林业出版社: 140-160.]
- JARAMILLO C, OCHOA D, CONTRERAS L, et al., 2010. Effects of rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary on neotropical vegetation [J]. *Science*, 330(6006): 957-961.
- JERNVALL J, FORTELIUS M, 2004. Maintenance of trophic structure in fossil mammal communities: Site occupancy and taxon resilience [J]. *Am Nat*, 164(5): 614-624.
- LI QH, ZHU H, WANG H, et al., 2007. A community ecology study on deciduous monsoon forest of lower reaches of Luozha River in Yunxian County [J]. *Acta Bot Yunnan*, 29(6): 687-693. [李庆辉, 朱华, 王洪, 等, 2007. 云县罗扎河下游落叶季雨林的群落生态学研究 [J]. *云南植物研究*, 29(6): 687-693.]
- LIAN JY, CHEN C, HUANG ZL, et al., 2015. Community composition and stand age in a subtropical forest, southern China [J]. *Biodivers Sci*, 23(2): 174-182. [练琚愉, 陈灿, 黄忠良, 等, 2015. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林不同成熟度群落特征的比较 [J]. *生物多样性*, 23(2): 174-182.]
- LIANG XD, YE WH, 2001. Advances in study on forest gaps [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 9(4): 355-364. [梁晓东, 叶万辉, 2001. 林窗研究进展(综述) [J]. *热带亚热带植物学报*, 9(4): 355-364.]
- LIAO CX, 2007. The study of stand spatial structure for *Mongolian pine* plantation [D]. Harbin: Northeast Forestry University: 7-10. [廖彩霞, 2007. 樟子松人工林空间结构的研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学: 7-10.]
- LIU J, MA KM, QU LY, 2016. Species composition and community structure of dominant mangrove forests in

- Zhanjiang Mangrove National Nature Reserve, Guangdong Province [J]. *Ecol Sci*, 35(3): 1-7. [刘静, 马克明, 曲来叶, 2016. 广东湛江红树林国家级自然保护区优势乔木群落的物种组成及结构特征 [J]. *生态科学*, 35(3): 1-7.]
- LIU WD, ZANG RG, DING Y, 2009. Community features of two types of typical tropical monsoon forests in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island [J]. *Acta Ecol Sin*, 29(7): 3465-3476. [刘万德, 臧润国, 丁易, 2009. 海南岛霸王岭两种典型热带季雨林群落特征 [J]. *生态学报*, 29(7): 3465-3476.]
- LIU ZQ, YU XX, JIA GD, et al., 2016. Water use characteristics of *Platycladus orientalis* and *Quercus variabilis* in Beijing mountain area [J]. *Sci Silv Sin*, 52(9): 22-30. [刘自强, 余新晓, 贾国栋, 等, 2016. 北京山区侧柏和栓皮栎的水分利用特征 [J]. *林业科学*, 52(9): 22-30.]
- LUNDHOLM JT, LARSON DW, 2003. Temporal variability in water supply controls seedling diversity in limestone pavement microcosms [J]. *J Ecol*, 91(6): 966-975.
- LUO XY, MO LJ, TANG GD, et al., 2008. The community characteristics of China's endangered and endemic species *Camellia changii* [J]. *J Fujian For Sci Technol*, 35(4): 63-68. [罗晓莹, 莫罗坚, 唐光大, 等, 2008. 中国特有濒危植物杜鹃红山茶群落特征初步研究 [J]. *福建林业科技*, 35(4): 63-68.]
- LÜ AQ, LI DH, YANG XB, et al., 2021. Plant community diversity and inter-specific relationship of coastal rain forest, semi-deciduous monsoon forest to deciduous monsoon forest in coastal hills of Sanya City, Hainan Province [J]. *Guihaia*, 41(3): 384-395. [吕安琪, 李东海, 杨小波, 等, 2021. 海南三亚滨海雨林、半落叶季雨林到落叶季雨林的植物群落多样性及种间联结研究 [J]. *广西植物*, 41(3): 384-395.]
- MA HJ, LI RX, YUAN FY, et al., 2013. Stability of *Platycladus orientalis* mixed forest communities at different successional stages [J]. *Chin J Ecol*, 32(3): 558-562. [马洪婧, 李瑞霞, 袁发银, 等, 2013. 不同演替阶段栎树混交林群落稳定性 [J]. *生态学杂志*, 32(3): 558-562.]
- MAGURRAN AE, 1988. Ecological diversity and its measurement [M]. New Jersey: Princeton University Press; 101-153.
- MAO YX, ZHANG HD, WANG RZ, et al., 2019. Spatial structure characteristics of the main tree species in a mixed broadleaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest in a mountainous area of eastern Liaoning Province, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 30(9): 2933-2940. [毛沂新, 张慧东, 王睿照, 等, 2019. 辽东山区原始阔叶红松林主要树种空间结构特征 [J]. *应用生态学报*, 30(9): 2933-2940.]
- PAN FG, LIN XP, GU HY, et al., 2021. Analysis on interspecific association of *Paphiopedilum purpuratum* community in Ehuangzhang Provincial Nature Reserve of Yangchun in Guangdong [J]. *J Plant Resour Environ*, 30(1): 52-60. [潘发光, 林喜珀, 顾惠怡, 等, 2021. 广东阳春鹅凰嶂省级自然保护区紫纹兜兰群落种间联结性分析 [J]. *植物资源与环境学报*, 30(1): 52-60.]
- PENG YH, ZENG J, SHEN WH, et al., 2020. Analysis of species composition and spatial structure characteristics of evergreen broad-leaved forest in Jiuwan mountain [J]. *J Cent S Univ For Technol*, 40(12): 17-25. [彭玉华, 曾健, 申文辉, 等, 2020. 九万山常绿阔叶林物种组成及空间结构特征分析 [J]. *中南林业科技大学学报*, 40(12): 17-25.]
- PUNCHI-MANAGE R, GETZIN S, WIEGAND T, et al., 2013. Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest [J]. *J Ecol*, 101(1): 149-160.
- QI LH, ZHANG XD, ZHOU JX, et al., 2009. Community structures of *Machilus pingii* secondary forestry after vegetation restoration on erosion yellow soil slope region in the middle subtropics [J]. *J Huazhong Agric Univ*, 28(2): 226-232. [漆良华, 张旭东, 周金星, 等, 2009. 中亚热带侵蚀黄壤坡地润楠次生林的群落结构特征 [J]. *华中农业大学学报*, 28(2): 226-232.]
- SHAO FL, YU XX, SONG SM, et al., 2011. Spatial structural characteristics of natural *Populus davidiana* - *Betula platyphylla* secondary forest [J]. *Chin J Appl Ecol*, 22(11): 2792-2798. [邵芳丽, 余新晓, 宋思铭, 等, 2011. 天然杨-桦次生林空间结构特征 [J]. *应用生态学报*, 22(11): 2792-2798.]
- SU HH, WANG H, CHEN ZJ, et al., 2018. The characteristics of species composition, structure and diversity of tropical semi-deciduous forest in Jianfengling, Hainan Island [J]. *For Environ Sci*, 34(6): 21-27. [苏红华, 王红, 陈宗杰, 等, 2018. 海南尖峰岭热带半落叶季雨林物种组成、结构及其多样性特征 [J]. *林业与环境科学*, 34(6): 21-27.]
- TAN YB, SHEN WH, ZHENG W, et al., 2015. Species composition and community structure characteristics of *Castanopsis hystrix* natural forest in Rongxian County, Guangxi Province [J]. *J Cent S Univ For Technol*, 35(5): 98-102. [谭一波, 申文辉, 郑威, 等, 2015. 广西容县红锥天然林物种组成与群落结构特征 [J]. *中南林业科技大学学报*, 35(5): 98-102.]
- WANG DF, YE HG, CAO HL, 2004. A preliminary study on the vegetation of E Huang Zhang Nature Reserve in Yangchun City, Guangdong Province [J]. *For Environ Sci*, 20(4): 27-31. [王登峰, 叶华谷, 曹洪麟, 2004. 广东阳春鹅凰嶂自然保护区植被初步研究 [J]. *林业与环境科学*, 20(4): 27-31.]
- WANG DP, JI SY, CHEN FP, et al., 2003. A study on the species diversity and succession situation of natural forest communities in Nanshan District, Shenzhen City [J]. *Acta Ecol Sin*, 23(7): 1415-1422. [汪殿蓓, 暨淑仪, 陈飞鹏, 等, 2003. 深圳南山区天然森林群落多样性及演替现状 [J]. *生态学报*, 23(7): 1415-1422.]
- WANG FG, YE HG, XING FW, et al., 2004. Resources of the

- wild vascular plants in E'huangzhang Natural Reserve [J]. Guihaia, 24(2): 102-106. [王发国, 叶华谷, 邢福武, 等, 2004. 鹅凰嶂自然保护区野生维管植物资源 [J]. 广西植物, 24(2): 102-106.]
- WANG FG, YE HG, ZHAO NX, 2003. Studies on the spermatophytic flora of E'huangzhang Nature Reserve in Yangchun of Guangdong Province [J]. Guihaia, 23(6): 495-504. [王发国, 叶华谷, 赵南先, 2003. 广东阳春鹅凰嶂自然保护区种子植物区系研究 [J]. 广西植物, 23(6): 495-504.]
- WANG TB, ZHU Q, HOU XW, et al., 2021. Community characteristics of *Juniperus przewalskii* along annual precipitation gradients [J]. Arid Zone Res, 38(6): 1695-1703. [王童犇, 朱琴, 侯晓巍, 等, 2021. 祁连圆柏群落特征沿年降水量梯度的变化格局 [J]. 干旱区研究, 38(6): 1695-1703.]
- WANG ZM, GUO QJ, AI XR, et al., 2019. Structure characteristics of *Pinus massoniana* natural secondary forest at different altitude of Enshi [J]. J SW For Univ, 39(1): 114-122. [王志鸣, 郭秋菊, 艾训儒, 等, 2019. 恩施州不同海拔马尾松天然次生林林分结构特征研究 [J]. 西南林业大学学报, 39(1): 114-122.]
- XIANG Q, GUO QJ, AI XR, et al., 2022. Variations on stand spatial structure and species diversity in different spatial scales [J]. For Res, 35(3): 151-160. [向钦, 郭秋菊, 艾训儒, 等, 2022. 林分空间结构与物种多样性随空间尺度变化的规律研究 [J]. 林业科学研究, 35(3): 151-160.]
- XIE ZS, GU YK, CHEN BG, et al., 1998. Species diversity of the natural forest communities in Nanling National Nature Reserve, Guangdong [J]. J S Chin Agric Univ, 19(3): 61-66. [谢正生, 古炎坤, 陈北光, 等, 1998. 南岭国家级自然保护区森林群落物种多样性分析 [J]. 华南农业大学学报, 19(3): 61-66.]
- XU Q, ZHANG F, XU ZQ, et al., 2011. Some characteristics of Simpson index and the Shannon-Wiener index and their dilution effect [J]. Pratac Sci, 28(4): 527-531. [许晴, 张放, 许中旗, 等, 2011. Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数若干特征的分析及“稀释效应” [J]. 草业科学, 28(4): 527-531.]
- XU WX, WU JZ, LIN WS, et al., 2018. Study on the stand spatial structure of Korean pine and broad-leaved mixed forests at different age groups and interactive mechanism among the influencing factors [J]. J Cent S Univ For Technol, 38(10): 106-111. [许文秀, 吴金卓, 林文树, 等, 2018. 不同演替阶段红松阔叶混交林空间结构研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 38(10): 106-111.]
- YI HL, GUO YT, LIU L, et al., 2017. A comparative study on the community main morphological characteristics of three lower subtropical monsoon evergreen broad-leaved forests [J]. Ecol Sci, 36(6): 137-146. [易慧琳, 郭颖涛, 刘玲, 等, 2017. 3 个亚热带季风常绿阔叶林群落主要性状特征比较 [J]. 生态科学, 36(6): 137-146.]
- YUAN XM, ZHU NH, ZHOU GY, et al., 2022. Spatial structure of the 42-year-old *Pinus elliottii* - *Cinnamomum camphora* mixed plantation in the karst area of western Hunan [J]. J Cent S Univ For Technol, 42(4): 49-58. [袁星明, 朱宁华, 周光益, 等, 2022. 湘西喀斯特地区 42 年生湿地松-樟树人工混交林空间结构研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 42(4): 49-58.]
- ZELNIK I, CARNI A, 2013. Plant species diversity and composition of wet grasslands in relation to environmental factors [J]. Biodivers Conserv, 22(10): 2179-2192.
- ZHANG JC, CHEN L, GUO QS, et al., 1999. Research on the change trend of dominant tree population distribution patterns during development process of climax forest communities [J]. Chin J Plant Ecol, 23(3): 256-268. [张家城, 陈力, 郭泉水, 等, 1999. 演替顶极阶段森林群落优势树种分布的变动趋势研究 [J]. 植物生态学报, 23(3): 256-268.]
- ZHANG JY, 2018. Characteristics of plant diversity and community structure in Daxing'anling Forests and association analysis [D]. Harbin: Northeast Forestry University: 98. [张建宇, 2018. 大兴安岭森林植物多样性、群落结构特征及耦合关系分析 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学: 98.]
- ZHANG MG, SLIK JW, MA KP, 2016. Using species distribution modeling to delineate the botanical richness patterns and phytogeographical regions of China [J]. Sci Rep, 6: 22400.
- ZHANG YH, DIAN YY, HUANG GT, et al., 2021. Effects of spatial structure on species diversity in *Pinus massoniana* plantation of different succession stages [J]. Chin J Ecol, 40(8): 2357-2365. [张亚昊, 佃袁勇, 黄光体, 等, 2021. 不同演替阶段马尾松林分空间结构对物种多样性的影响 [J]. 生态学杂志, 40(8): 2357-2365.]
- ZHAO ZH, HUI GY, HU YB, et al., 2013. Application of structure-based forest management in broadleaved Korean pine mixed forest [J]. For Res, 26(4): 467-472. [赵中华, 惠刚盈, 胡艳波, 等, 2013. 结构化森林经营方法在阔叶红松林中的应用 [J]. 林业科学研究, 26(4): 467-472.]
- ZHENG XX, 2014. The forest research in Changbai Mountain of China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 78-119. [郑小贤, 2014. 长白山森林研究 [M]. 北京: 中国林业出版社: 78-119.]
- ZHOU ML, ZHANG Q, KANG XG, et al., 2016. Study on the stability of forest communities based on the spatial structure index [J]. Plant Sci J, 34(5): 724-733. [周梦丽, 张青, 亢新刚, 等, 2016. 基于空间结构指数的不同森林群落稳定性研究 [J]. 植物科学学报, 34(5): 724-733.]
- ZHU H, WANG H, LI BG, et al., 2015. Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna [J]. Plant Sci J, 33(5): 641-726. [朱华, 王洪, 李保贵, 等, 2015. 西双版纳森林植被研究 [J]. 植物科学学报, 33(5): 641-726.]

(责任编辑 邓斯丽)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202210081

姜冬冬, 罗应华, 何巧萍, 等, 2024. 十万大山山地常绿阔叶林群落物种组成与结构特征 [J]. 广西植物, 44(5): 829–839.  
JIANG DD, LUO YH, HE QP, et al., 2024. Species composition and structural characteristics of mountain evergreen broad-leaved forest community in Shiwandashan, Guangxi [J]. *Guihaia*, 44(5): 829–839.



# 十万大山山地常绿阔叶林群落物种组成与结构特征

姜冬冬<sup>1</sup>, 罗应华<sup>1,2,3\*</sup>, 何巧萍<sup>1</sup>, 覃林<sup>1</sup>, 林建勇<sup>4</sup>, 零雅茗<sup>5</sup>

(1. 广西大学 林学院, 南宁 530004; 2. 广西大学 林学院 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; 3. 来宾金秀大瑶山森林生态系统广西野外科学观测研究站, 广西 来宾 546100; 4. 广西壮族自治区林业科学研究院, 南宁 530002; 5. 防城港市十万大山国家级自然保护区管理局, 广西 防城港, 538000)

**摘要:** 十万大山是广西生物多样性热点区域之一,其主要植被类型是山地常绿阔叶林。为了解区域内山地常绿阔叶林的群落现状及优势种群结构的发展现状,该文以十万大山山地常绿阔叶林 1 hm<sup>2</sup> 固定监测样地中胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的木本植物为研究对象,分析其物种组成、径级结构、树高结构并用  $g(r)$  函数分析优势种的空间分布格局。结果表明:(1)群落中 DBH ≥ 1 cm 的木本植物共计 7 517 株,隶属 52 科 108 属 153 种;群落的优势种有云南桫欏树 (*Clethra delavayi*)、银木荷 (*Schima argentea*)、毛折柄茶 (*Hartia villosa*)、红锥 (*Castanopsis hystrix*)、黄杞 (*Engelhardtia roxburghiana*)、罗伞树 (*Ardisia quinquegona*)、鼠刺 (*Itea chinensis*)、腺叶山矾 (*Symplocos adenophylla*)、假杨桐 (*Eurya subintegra*)、毛冬青 (*Ilex pubescens*),但优势种的优势地位不明显。(2)群落整体平均 DBH 为 5.51 cm,径级、树高分布呈近似倒“J”型;优势种的径级分布多呈倒“J”型或“L”型,群落有较强的更新能力。(3)群落优势种稳定共存;优势种在样地中呈聚集分布,但优势种间聚集分布的位置有差异。总体而言,群落目前更新状态良好,群落中已有顶极群落优势种的存在,但群落具有一定的次生性特征,还未到达稳定的顶极群落状态,优势种间能稳定共存,有向稳定顶极群落演替的潜力,应继续加强管护,促进十万大山山地常绿阔叶林群落的更新与生存。

**关键词:** 山地常绿阔叶林, 物种组成, 径级结构, 空间分布格局

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0829-11

## Species composition and structural characteristics of mountain evergreen broad-leaved forest community in Shiwandashan, Guangxi

JIANG Dongdong<sup>1</sup>, LUO Yinghua<sup>1,2,3\*</sup>, HE Qiaoping<sup>1</sup>, QIN Lin<sup>1</sup>,  
LIN Jianyong<sup>4</sup>, LING Yaming<sup>5</sup>

收稿日期: 2023-03-04 接受日期: 2023-05-29

基金项目: 广西自然科学基金(2021JJA130126); 广西林草种质资源普查与收集(桂林科字[2021]第34号)。

第一作者: 姜冬冬(1998—), 硕士研究生, 主要从事森林生态学研究, (E-mail) 2442664272@qq.com。

\*通信作者: 罗应华, 博士, 副教授, 主要从事森林生态学研究, (E-mail) liliceaeluo@163.com。

( 1. College of Forestry, Guangxi University, Nanning, 530004, China; 2. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning, 530004, China; 3. Laibin Jinxiu Dayaoshan Forest Ecosystems Observation and Research Station of Guangxi, Laibin 546100, Guangxi, China; 4. Guangxi Zhuang Autonomous Region Forestry Research Institute, Nanning, 530002, China; 5. Fangchenggang Shiwandashan National Nature Reserve Administration Bureau, Fangchenggang, Guangxi, 538000, China )

**Abstract:** Shiwandashan is one of the hotspots of biodiversity in Guangxi, and its main vegetation type is mountain evergreen broad-leaved forest. In order to understand the current community status and the development status of dominant species population structure of mountain evergreen broad-leaved forests in the region, this study was conducted in a fixed monitoring sample plot of 1 hm<sup>2</sup> established within the evergreen broad-leaved forest community in the Shiwandashan. Woody plants with diameter at breast height (DBH)  $\geq 1$  cm in the sample plot community were used as the research objects to analyze their species compositions, diameter class structures, tree height structures, and the spatial distribution patterns of dominant species using the  $g(r)$  function. The results were as follows: (1) There were 7 517 woody plants with DBH  $\geq 1$  cm in the community, belonging to 52 families, 108 genera and 153 species. The dominant species in the community were *Clethra delavayi*, *Schima argentea*, *Hartia villosa*, *Castanopsis hystrix*, *Engelhardtia roxburghiana*, *Ardisia quinqueгона*, *Itea chinensis*, *Symplocos adenophylla*, *Eurya subintegra*, *Ilex pubescens*, but the dominant position of dominant species was not obvious. (2) The overall average DBH of the community was 5.51 cm, and the distribution of diameter class and tree height was approximately an inverted “J” shape. The diameter class distribution of dominant species was mostly an inverted “J” or “L” shape, and the community had a large number of small and medium-sized diameter class standing trees, indicating a strong self-renewal ability of the community. (3) Dominant species coexisted stably in the community; the dominant species exhibited aggregated distribution in the sample plot, but there were differences in the location of aggregated distribution among dominant species. Overall, the community is currently in a good state of renewal, with the existence of dominant species in the top level community. However, the community has certain secondary characteristics and has not yet reached a stable top level community state. The dominant species can coexist stably and have the potential to inherit towards a stable top level community. Therefore, it is necessary to continue to strengthen management and promote the renewal and survival of the evergreen broad-leaved forest community in the Shiwandashan areas.

**Key words:** mountain evergreen broad-leaved forest, species composition, diameter class structure, spatial distribution pattern

森林是陆地生态系统的主体,植物群落是森林生态系统的生产者,在维持系统稳定与发展上的作用尤为重要(钱海源等,2018;俞月凤等,2019)。植物群落两个最基本的特征是物种组成和群落结构。物种组成是群落形成的基础,年龄结构可以判断种群更新能力、生长现状、种群动态和群落演替趋势;群落结构是群落更新状态体现的是不同个体之间的配置情况及与环境的相互关系的反映(赵广东等,2021)。研究物种组成与群落结构可以揭示物种多样性的形成与维持机制,为群落的时空动态格局变化提供理论依据(Loreau et al., 2001)。种群空间分布格局是种群个体在群落生境水平上的分布或配置状况(Eduardo et al., 2016),是群落结构与物种共存的关键,在一定程度上解释了群落空间上的动态变化,反映了

动态变化与演替趋势(Kubota et al., 2007)。群落物种组成、生物多样性及结构可以有效地反映一个群落的稳定程度、种间关系和环境对物种生存与生长的影响(赵广东等,2021)。因此,在研究物种更新、群落演替和生物多样性维持等方面有重要作用。

广西南部的十万大山地处北热带与南亚热带交汇处,保存面积较大的常绿阔叶林,蕴含着丰富的生物资源,是我国热带地区重要的基因库与水源涵养林(张德楠等,2016);受海拔、土壤、气候、水分条件等环境因子的综合影响,其植被类型复杂多样,有典型的季雨林、沟谷雨林,还有发生在垂直带上的山地常绿阔叶林和山顶矮林,但由于长期的人为干扰,现存的常绿阔叶林多为次生林(谭伟福等,2005)。此前,关于十万大山的研究更

多关注的是其丰富的植物资源(和太平等,2004;魏倩倩等,2018),对其森林群落特征鲜有报道。近年来,我国基于固定动态监测样地分析群落的物种组成、区系成分、群落结构与动态等方面有大量研究。浙江的古田山(祝燕等,2008),福建的武夷山(丁晖等,2015),云南的哀牢山(温韩东等,2018),广东的鼎湖山(叶万辉等,2008)和车八岭(吴智宏等,2021),广西的猫儿山(竺琳等,2009)、大明山(朱宏光等,2011)、九万山(彭玉华等,2020)和岑王老山(梁洁洁等,2020)等均建立了永久性的固定动态监测样地,这些研究的对象基本上是保存较为完好的原生性或恢复年限较长的老龄常绿阔叶林。山地常绿阔叶林是十万大山地区的主要植被类型,其物种组成与群落结构与邻近地区有何差异,群落现状与发展趋势如何,这些问题是开展区域自然保护的基础。基于此,本研究以广西大学联合十万大山国家级自然保护区管理局参照 CTFS 森林监测技术规范建立的十万大山山地常绿阔叶林固定动态监测样地为研究对象,通过对样地群落的物种组成与生物多样性、径级结构、树高结构和空间分布格局特征进行分析,比较群落物种组成、结构与原始林或老龄林的差异性,旨在阐明十万大山山地常绿阔叶林群落与植物种群发展现状、自然更新能力及未来发展趋势。

## 1 研究区概况与研究方法

### 1.1 研究区概况

十万大山地处广西南部,濒临北部湾海岸,最高峰海拔 1 462 m,是广西南部的最高山地,属于北热带季雨林气候区,冬季短夏季长,季风气候明显,雨热同季,干湿季节明显,是广西南部重要的气候分界线(谭伟福等,2005)。研究区域年均气温 26 °C,1 月平均气温 6 °C,7 月平均气温 33 °C;年均降雨量 2 600 mm,降雨量集中于 6—9 月,7 月最多。该区域土壤类型有赤红壤、山地红壤、山地黄壤,植被类型有沟谷雨林、季雨林、山地常绿阔叶林、山顶矮林(谭伟福等,2005)。

### 1.2 样地概况

在十万大山国家级自然保护区内,经踏查于扶隆镇白石牙水库附近选择具有典型代表性的区域布设样地,样地为正方形,面积 1 hm<sup>2</sup>,样地中心

坐标为 108°01′02.71″ E、21°51′57.79″ N。样地海拔由东北向西南逐渐升高,最低海拔 410.00 m,最高海拔 513.18 m,海拔高度差为 103.18 m,样地地形图如图 1 所示。样地内土壤为砂页岩发育的山地红壤,林下凋落物层厚度 1~2 cm。群落外貌为终年常绿,郁闭度 0.7~0.8,垂直结构可分为乔木上层(高度 10~15 m)、乔木下层(高度 5~10 m)、灌木层(高度 2~5 m,覆盖度 60%~80%)和草本层(高度 2 m 以下,覆盖度 20%~30%),群落中藤本植物和附生植物较少。

### 1.3 样地设置与调查方法

参照 CTFS 森林监测技术规范(Condit, 1998),以样地西南角为原点,把样地分成 25 个 20 m × 20 m 的样方,每个样方再分为 16 个 5 m × 5 m 的小样方。调查样方中胸径(diameter at breast height, DBH)大于 1 cm 的所有植株并编号挂牌,记录其种名、DBH、高度和相对坐标。

### 1.4 研究方法

通过计算物种的相对显著度、相对密度、相对频度,获得各物种的重要值(叶万辉等,2008),重要值=(相对显著度+相对密度+相对频度)/3。参照丁晖等(2015)对常见种、偶见种、稀有种的划分:多度大于 10 plants · hm<sup>-2</sup>为常见种;2~10 plants · hm<sup>-2</sup>为偶见种;小于 1 plants · hm<sup>-2</sup>为稀有种。

参考徐学红等(2005)对不同生活型植物的径级划分方法将群落木本植物划分乔木、小乔木或灌木 2 类,再各分为 4 个径级。乔木:1 cm ≤ DBH ≤ 5 cm、5 cm < DBH ≤ 12.5 cm、12.5 cm < DBH ≤ 22.5 cm、DBH > 22.5 cm。小乔木或灌木:1 cm ≤ DBH ≤ 2.5 cm、2.5 cm < DBH ≤ 7.5 cm、7.5 cm < DBH ≤ 12.5 cm、DBH > 12.5 cm。

空间分布格局用 Ripley's  $g(r)$  函数分析(何增丽等,2017),使用 R 软件的“spatstat”包,尺度 0~100 m,步长为 1 m,基于完全空间随机模型(CSR)对群落的优势种的种群分布格局进行分析,通过 99 次 MonteCarlo 随机模拟,分别利用模拟的最大值和最小值生成上下两条包迹线,计算 95% 的置信区间。若实际分布的  $g(r)$  值落在包迹线内,为随机分布;若在包迹线之上,则为聚集分布;若在包迹线之下,则为均匀分布。

全部统计分析与绘图均在 Excel 和 R 4.0.5 软件中完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 物种组成及其多样性

2.1.1 优势科组成 群落中  $DBH \geq 1$  cm 的木本植物共计 7 517 株, 隶属 52 科 108 属 153 种。物种优势度较大的科有樟科(6 属 18 种)、大戟科(9 属 11 种)、茜草科(9 属 9 种)、山茶科(6 属 9 种)、冬青科(1 属 6 种)、蔷薇科(5 属 6 种)、桑科(2 属 6 种)。群落总胸高断面积为  $30.87 \text{ m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$ , 重要值排名前 10 科的个体数、重要值和胸高断面积分别占总的 74.94%、72.73% 和 75.62%。由表 1 和图 2 可知, 山茶科、樟科、壳斗科是群落优势科, 其重要值、多度、累计胸高断面积大, 种类多。茜草科和冬青科虽然重要值小, 均不超过 4, 但物种数较多; 桫欏科仅 1 种, 但重要值较大, 这些科是群落的次优势科。

2.1.2 物种组成 重要值前 10 的物种是乔木树种银木荷 (*Schima argentea*)、毛折柄茶 (*Hartia villosa*)、红锥 (*Castanopsis hystrix*)、黄杞 (*Engelhardtia roxburghiana*)、腺叶山矾 (*Symplocos adenophylla*)、小乔木或灌木树种云南桫欏树 (*Clethra delavayi*)、罗伞树 (*Ardisia quinquegona*)、鼠刺 (*Itea chinensis*)、假杨桐 (*Eurya subintegra*)、毛冬青 (*Ilex pubescens*) (表 2), 上述物种占总重要值、多度和总胸高断面积的 44.64%、48.80% 和 50.70% (表 2、图 3)。由表 2 和图 3 可知, 云南桫欏树、银木荷、毛折柄茶、罗伞树个体数较多, 占总多度的 31.74%。其中, 云南桫欏树个体数最多, 共有 809 株; 红锥、黄杞个体数较少, 但平均 DBH 较大, 在胸高断面积上占有优势。这些种是群落的共建种, 一起构成了十万大山山地常绿阔叶林, 其间的重要值相差不大, 群落中没有绝对的优势种。

2.1.3 物种多样性 对群落物种多样性进行分析, 经计算得出各指数分别为物种丰富度指数 ( $S$ ) 153、辛普森多样性指数 ( $D$ ) 0.963、Shannon-Wiener 指数 ( $H$ ) 3.873、Pielou 均匀度指数 ( $P$ ) 0.77。对群落物种的数量分布特征进行分析可知, 群落中稀有种和偶见种数量较多, 物种数占比 50.32%, 其中稀有种有 24 种, 偶见种有 53 种 (表 3), 可见十万大山山地常绿阔叶林的物种丰富度较高, 群落物种优势度不明显。

### 2.2 结构特征

群落木本植物平均 DBH 为 5.51 cm, 红锥 DBH 最大, 为 40.8 cm; 群落中  $DBH > 32.5$  cm 的个体仅有 8 株。以 DBH 1 cm 为一个径级, 树高 1 m 为一个高度级, 分析群落的径级和树高结构, 由图 4 可知, 群落的径级和树高结构均呈近似倒“J”型。从径级结构上看, 群落以  $1 \text{ cm} \leq DBH \leq 5 \text{ cm}$  个体数量最多, 共有 4 633 株, 占总个体数的 61.63%;  $5 \text{ cm} < DBH \leq 12.5 \text{ cm}$ 、 $12.5 \text{ cm} < DBH \leq 22.5 \text{ cm}$ 、 $DBH > 22.5 \text{ cm}$  的个体数占比分别为 30.28%、6.85%、1.24%。可见, 群落以小径级木本植物占绝对优势, 处于正常生长状态。

群落垂直成层明显, 群落木本植物树高 (tree height, TH) 数量分布以  $TH \leq 5 \text{ m}$  个体数最多, 共计 4 583 株, 占总个体数的 60.97%;  $5 \text{ m} < TH \leq 8 \text{ m}$ 、 $TH > 8 \text{ m}$  的个体数分别为 2 113 株、821 株。乔木上层平均树高约 12 m, 优势种较为明显, 红锥、黄杞占优势; 乔木下层平均树高约 8 m, 常见种有银木荷、黄杞、红锥、毛折柄茶、鬘蒴锥 (*Castanopsis fissa*)、黄樟 (*Cinnamomum parthenoxylon*) 等。灌木层 ( $TH \leq 5 \text{ m}$ ) 主要以小乔木、灌木或乔木的幼树组成, 常见种有云南桫欏树、罗伞树、银木荷、假杨桐、毛折柄茶、毛冬青。

以不同的径级划分标准, 分析优势种的径级结构 (图 5), 可归为 4 种类型: (1) 倒“J”型, 以径级 I 的个体数最多, 随径级递增个体数逐渐减少, 这类树种更新个体丰富, 树种天然更新较好, 如腺叶山矾; (2) “L”型, 以 I、II 径级为主, III、IV 径级缺失或数量极少, 如银木荷、罗伞树、毛冬青; (3) “泊松”型, 它们多为次林层的优势种, 以径级 II 为主, 缺乏大径级个体, 如云南桫欏树、毛折柄茶、鼠刺、假杨桐; (4) 线性分布型, 种群结构稳定性介于倒“J”型和“泊松”型之间, 此类树种为主林层的优势种, 各径级数量变化不大, 径级分布图近似线性, 存在更新个体不足以补充到大径级的可能性, 如红锥和黄杞。

### 2.3 优势种的空间分布格局

对群落优势种进行空间分布格局分析 (图 6、图 7), 发现云南桫欏树和银木荷的聚集程度明显高于其他物种, 云南桫欏树、银木荷、毛折柄茶、鼠刺、腺叶山矾在 1~25 m 尺度上聚集分布, 假杨桐在 1~17 m 尺度上聚集分布, 红锥、黄杞、罗伞树在 1~11 m 尺度上呈聚集分布, 毛冬青在 2~15 m、

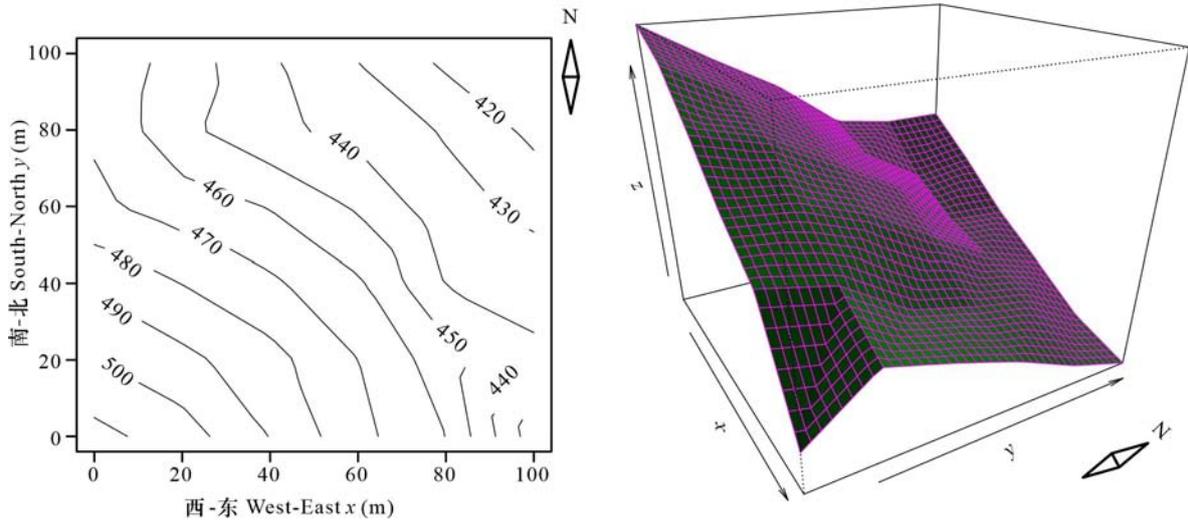


图 1 样地地形图

Fig. 1 Contour map of the plot

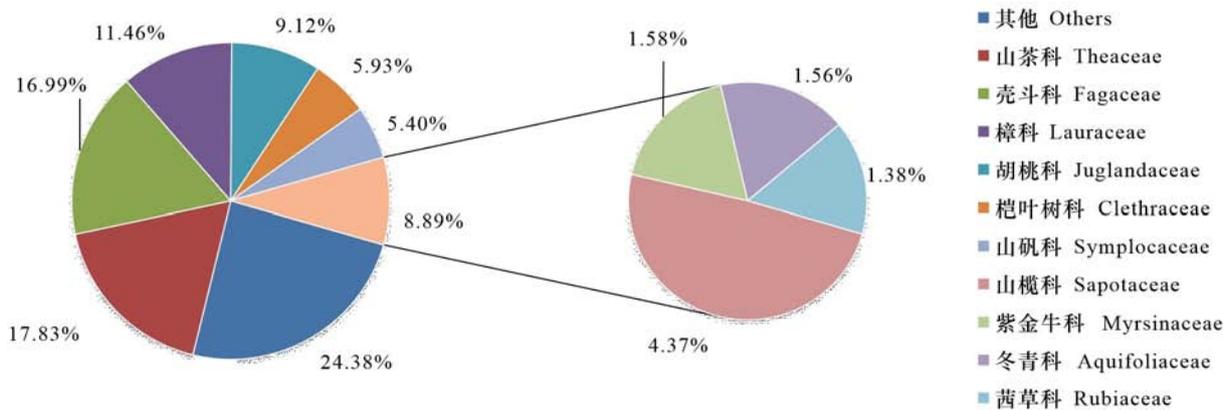


图 2 木本植物重要值前 10 科的累计胸高断面积

Fig. 2 Cumulative basal area at breast height for the Top 10 families of importance values of woody plants

20~25 m 尺度上聚集分布,其余尺度随机分布。云南椴木和银木荷在样地的西南侧较高海拔区域聚集分布,而红锥、黄杞、罗伞树分区趋向样地东北侧较低海拔区域,毛折柄茶聚集分布于样地中部,鼠刺聚集分布于样地西侧,腺叶山矾在样地西北方向中高海拔区域有聚集分布。综上所述,优势种均表现出不同程度的聚集分布,不同树种在样地聚集分布位置有异,树种的聚集分布差异可能与生境条件相关。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 物种组成及其多样性

十万大山研究样地群落无论是在物种多度、

胸高断面积还是重要值上,均以山茶科、樟科、壳斗科为主,山茶科、樟科、壳斗科是群落优势科,与我国其他常绿阔叶林主要科类相同。十万大山山地常绿阔叶林研究样地的立木密度达  $7\ 517\ \text{plants} \cdot \text{hm}^{-2}$ ,高于岑王老山、大明山、鼎湖山、车八岭、古田山等原生性或老龄常绿阔叶林样地,说明群落次生性较强,处于向老龄林恢复阶段,与张田田等(2019)在浙江古田山的研究结果相同。对比样地的物种丰富度可以发现,研究样地群落物种非常丰富,高于同等面积的其他区域常绿阔叶林样地。群落 Shannon-Wiener 指数、辛普森多样性指数均大于鼎湖山、岑王老山和大明山,说明次生林物种  $\alpha$  多样性指数大于老龄林。十万大山是我国非常重要的生物多样性热点区域,区域内本身

表 1 木本植物重要值前 10 的科  
Table 1 Top 10 families of the importance values of woody plants

科 Family	个体数 Number of individuals	属数 Number of genera	物种数 Number of species	重要值 Importance value (%)
山茶科 Theaceae	1 671	6	9	18.658
樟科 Lauraceae	718	6	18	11.002
壳斗科 Fagaceae	338	2	3	8.797
椴木科 Clethraceae	809	1	1	7.448
紫金牛科 Myrsinaceae	642	3	3	5.709
山矾科 Symplocaceae	410	1	4	5.589
胡桃科 Juglandaceae	153	1	1	4.397
茜草科 Rubiaceae	348	9	9	3.967
山榄科 Sapotaceae	255	4	4	3.921
冬青科 Aquifoliaceae	289	1	6	3.246
其他 Others	1 884	74	95	27.266
总计 Total	7 517	108	153	100.000

物种就非常丰富,但其物种丰富度高的原因可能还与干扰和演替阶段有关。

优势种不明显是次生林的特征,从重要值上看,样地群落中未有重要值大于 10 的物种,与九万山(彭玉华等,2020)和武夷山(丁晖等,2015)群落结构相似,多个物种在相对密度、相对频度、相对显著度上分散了优势种的优势度,共建种间相互制衡,从而使得优势种的优势特征不明显,而古田山、哀牢山、鼎湖山等老龄林均有优势地位明显的优势种。

### 3.2 群落结构特征

径级结构是能衡量群落植物群落稳定性、生长和发育状况的重要指标(叶万辉等,2008)。群落径级或树高级呈现倒“J”型,说明群落可以实现自我更新,有利于群落的稳定发展(温韩东等,2018)。本研究群落整体径级结构呈近似倒“J”型,群落 10 个优势种的径级数量分布多呈倒“J”型、“L”型,其中 DBH 为 1~5 cm 的个体数占总个体数的 61.63%,群落主要以灌木树种及乔木幼树组成,较高比例的幼龄个体有助于维持群落动态平衡,群落自我更新能力更强。总体上,十万大山山地常绿阔叶林群落为“增长型”,天然更新和林分发育良好,群落种群能稳定更新与生长。

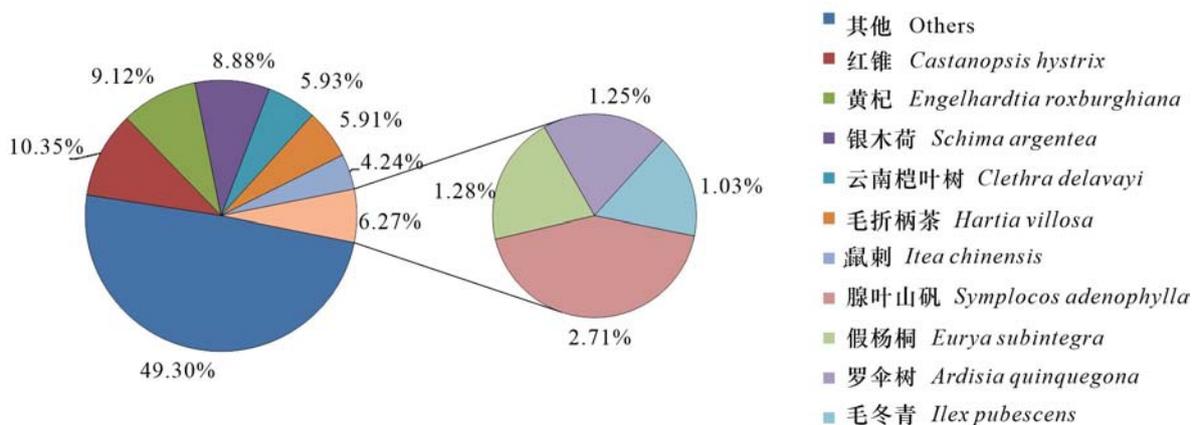


图 3 木本植物重要值前 10 种的累计胸高断面积

Fig. 3 Cumulative basal area at breast height for the Top 10 species of importance values of woody plants

从优势种空间分布格局上看,10 个优势种空间分布均存在不同程度的聚集性且表现出生境关联性。影响种群空间分布格局的因素较多,如生境异质性、物种生物学特性、干扰程度等(Harms et

al., 2001; Boyden et al., 2005)。不同物种在群落中会适应一定的环境条件,占据不同的生态空间,物种自身生物学特性、干扰程度和海拔可能是影响十万大山群落优势种空间分布的因素。由于样

表 2 木本植物重要值前 20 的物种  
Table 2 Top 20 species of importance values of woody plants

物种 Species	多度 Abundance	平均 胸径 Mean DBH (cm)	平均树高 Average tree height (m)	重要值 Importance value (%)
云南桫欏树 <i>Clethra delavayi</i>	809	4.35	4.44	7.45
银木荷 <i>Schima argentea</i>	618	6.32	5.87	6.98
毛折柄茶 <i>Hartia villosa</i>	527	5.92	5.91	5.85
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	119	15.44	9.04	4.55
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	153	13.12	8.45	4.40
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	430	2.30	3.26	3.43
鼠刺 <i>Itea chinensis</i>	214	7.40	5.56	3.19
腺叶山矾 <i>Symplocos adenophylla</i>	255	5.11	5.43	3.13
假杨桐 <i>Eurya subintegra</i>	291	3.75	4.32	2.99
毛冬青 <i>Ilex pubescens</i>	252	3.46	4.16	2.67
黄樟 <i>Cinnamomum parthenoxylon</i>	79	13.74	8.54	2.37
肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	155	6.68	5.43	2.33
密花树 <i>Myrsine seguinii</i>	210	3.34	4.11	2.26
黧蒴锥 <i>Castanopsis fissa</i>	108	10.23	7.22	2.22
卵叶新木姜子 <i>Neolitsea ovatifolia</i>	136	6.81	6.44	2.05
厚斗柯 <i>Lithocarpus elizabethae</i>	111	7.80	6.49	2.03
细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	155	5.19	5.18	1.88
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	148	3.41	4.21	1.54
锈毛梭子果 <i>Eberhardtia aurata</i>	92	7.27	5.94	1.50
红鳞蒲桃 <i>Syzygium hancei</i>	112	3.33	4.01	1.30
小计 Subtotal	4 974	5.69	5.26	64.12
其余物种 Other species (133 种)	2 543	5.15	4.96	35.88
总计 Total	7 517	5.51	5.16	100.00

地西侧距离道路较近,干扰程度相较于样地中下部大且样地西南侧海拔较高,光照条件好,因此喜光树种银木荷主要分布于样地西南区域,而小乔木云南桫欏叶树、鼠刺作为伴生树种在样地西南侧亦有聚集。因为样地下坡位郁闭度较高,林下光照条件较弱,红锥、黄杞幼苗期耐阴能力强,所以红锥、黄杞在坡下聚集,灌木罗伞树、毛冬青耐阴,常作为伴生种在下坡位聚集。毛折柄茶在样地中部有聚集分布,腺叶山矾在样地西北侧聚集分布。由此推测,海拔和干扰可能是影响样地种群空间分布格局的主要影响因子。群落的生境异质性有利于不同生境需求的物种共存(Chesson, 2000),群落中不同种群在样地中占据不同的空间位置,种群间的空间分离减少了种间竞争,有利于群落物种的共存。

### 3.3 群落演替

从物种组成上看,红锥和黄杞是顶极群落的优势种,但其在群落中的优势地位不如小乔木树种云南桫欏叶树和阳生性树种银木荷。从径级结构和平均树高上看,红锥和黄杞中、大径级木比例较高,乔木上层红锥个体数最多,其次为黄杞;银木荷 I、II 径级个体密度较大,缺乏大径级立木,但其在乔木下层个体数最多,其次为红锥、黄杞,而云南桫欏叶树受生物学特性限制乔木层个体数量较少。银木荷是阳生性树种,亦是亚热带常绿阔叶林群落的代表树种(罗连等,2019),在样地群落中银木荷幼苗幼树储备量充足,红锥、黄杞幼苗幼树远不及银木荷,预测在未来的一段时间内,群落会向以银木荷为主要优势种的方向发展。群落中 DBH 最大的一株红锥仅为 40.8 cm,阳性树种比例高、个体密度大、优势种不明显,说明群落自然恢复时间较短,仍具有较强的次生性;顶极群落优势种在乔木上层占据优势,说明群落正在向着顶极群落发展,群落整体上处于干扰后自然演替的中期阶段。

群落种群的空间分布格局与群落的演替阶段有密切关系,群落到达稳定阶段时,种群的分布格局多趋于随机分布(Loreau et al., 2001; Yang et al., 2019)。十万大山山地常绿阔叶林优势种的分布格局多呈聚集分布,说明群落未到达稳定阶段。群落优势种在样地中占据不同的空间位置,群落具有生态位分化的特征,说明群落物种能稳定共存。

表 3 木本植物数量分布特征

Table 3 Quantitative distribution characteristics of woody plants

科 Family	多度 Abundance	占比 Proportion (%)	物种 Species	占比 Proportion (%)
常见种 Common species (>10 plants · hm <sup>-2</sup> )	7 266	96.66	76	49.67
偶见种 Occasional species (2-10 plants · hm <sup>-2</sup> )	227	3.02	53	34.64
稀有种 Rare species (1 plants · hm <sup>-2</sup> )	24	0.32	24	15.69
总计 Total	7 517	100.00	153	100.00

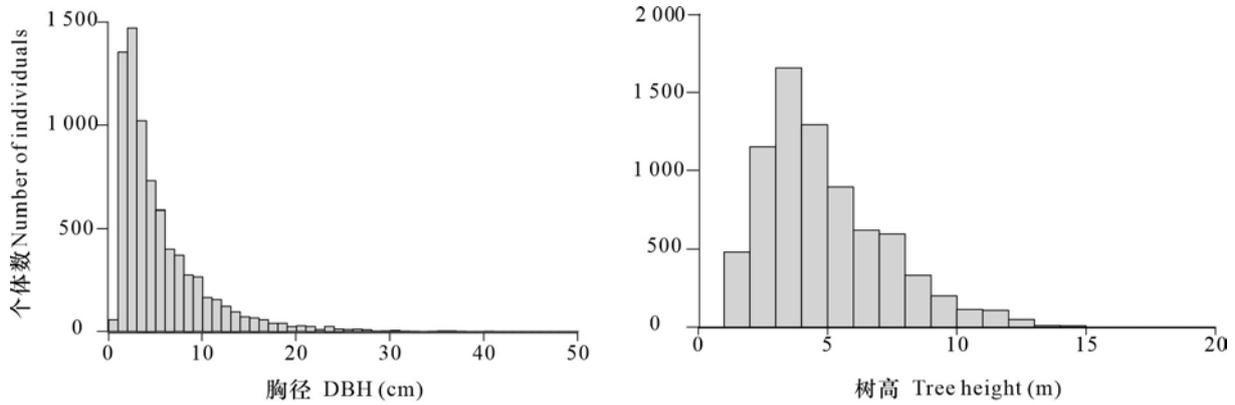
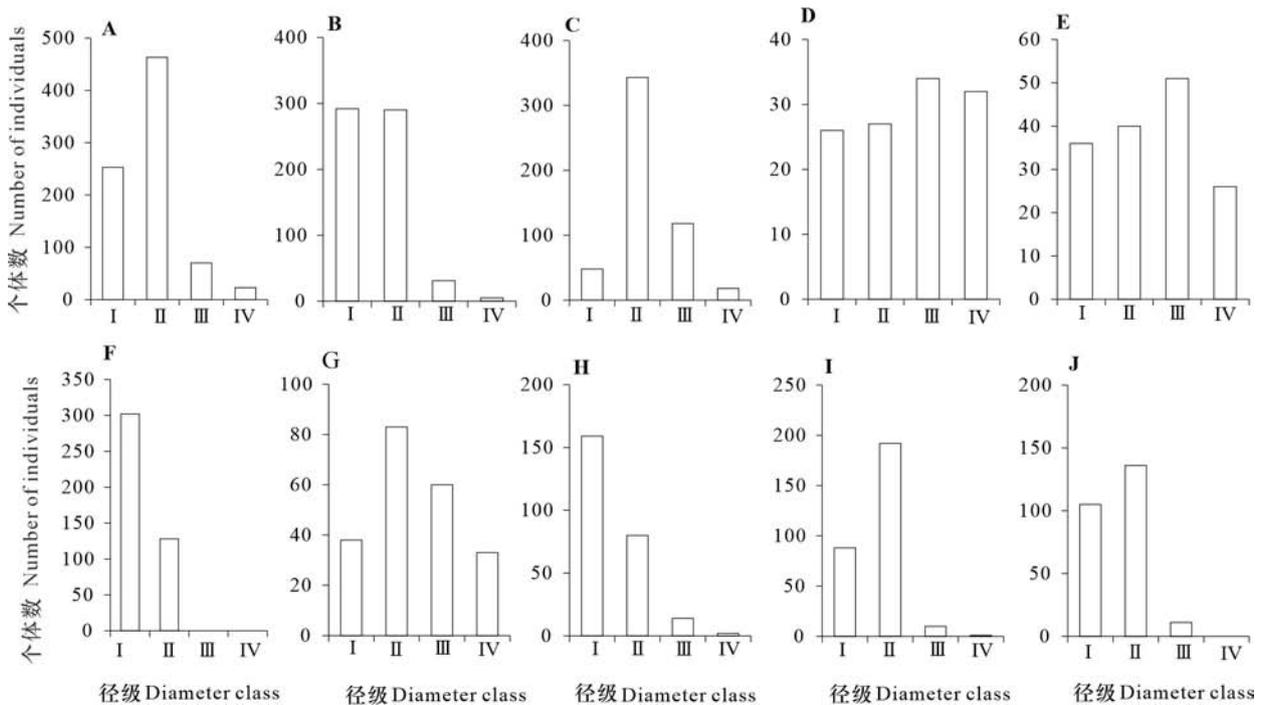


图 4 群落整体胸径、树高数量分布图

Fig. 4 Quantitative distribution maps of DBH and tree heights of the community



A. 云南桫欏树; B. 银木荷; C. 毛折柄茶; D. 红锥; E. 黄杞; F. 罗伞树; G. 鼠刺; H. 腺叶山矾; I. 假杨桐; J. 毛冬青。下同。  
A. *Clethra delavayi*; B. *Schima argentea*; C. *Hartia villosa*; D. *Castanopsis hystrix*; E. *Engelhardtia roxburghiana*; F. *Ardisia quinquegona*; G. *Itea chinensis*; H. *Symplocos adenophylla*; I. *Eurya subintegra*; J. *Ilex pubescens*. The same below.

图 5 优势种的径级数量分布图

Fig. 5 Quantitative distribution maps of diameter classes of dominant species

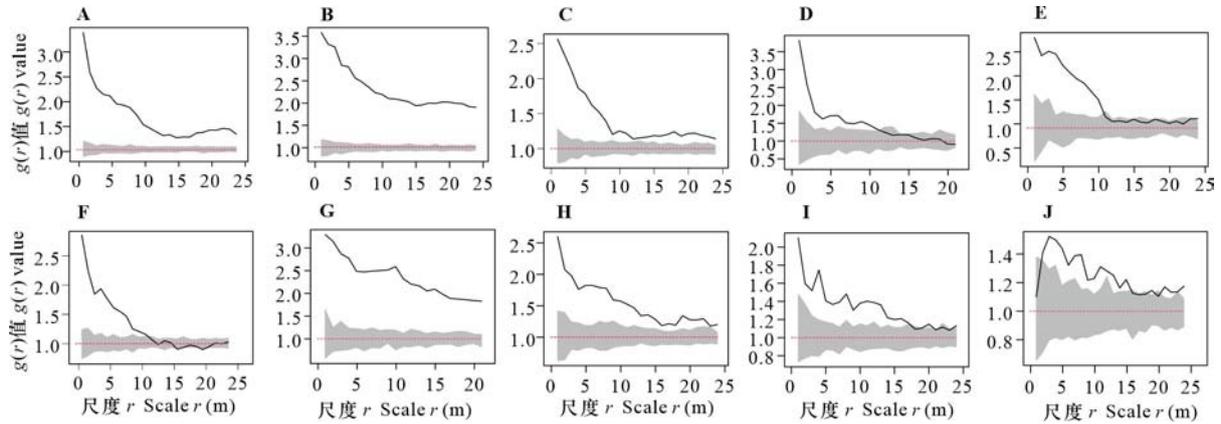


图 6 优势种的种群空间分布格局

Fig. 6 Spatial distribution patterns of populations of dominant species

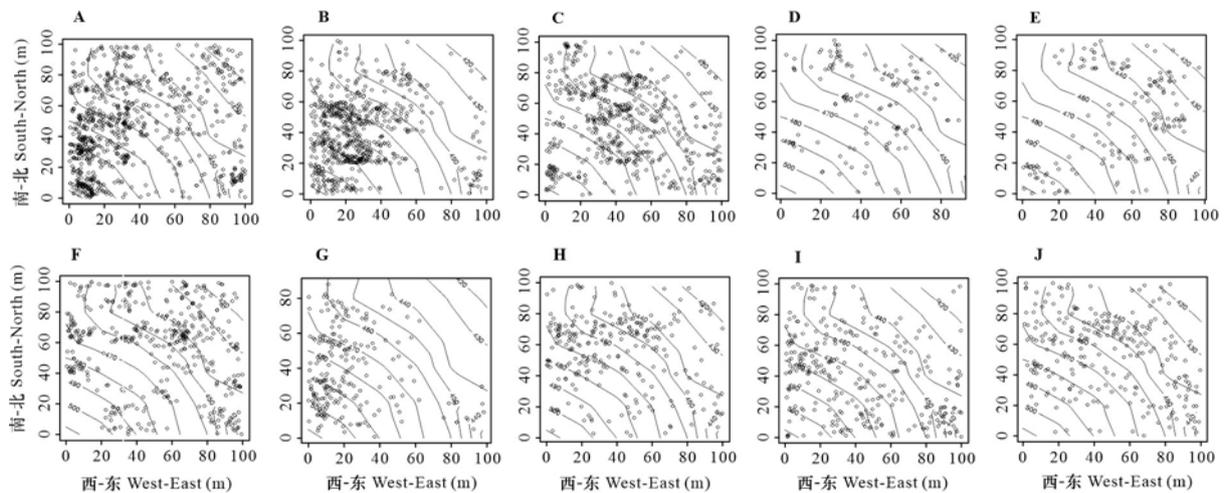


图 7 优势种的种群空间分布图

Fig. 7 Spatial distribution maps of populations of dominant species

### 3.4 结论

本文以十万大山国家级自然保护区山地常绿阔叶林群落为研究对象,分析了群落的物种组成、径级结构与优势种的空间分布格局。本研究表明,群落整体径级结构、树高结构呈近似倒“J”型,说明该群落能稳定发展且具有自我维持和更新能力。群落优势种的空间分布格局呈聚集分布,阳生性树种银木荷的优势地位及群落中大量小径级个体的存在,表明群落自然恢复时间较短。群落中已有顶极群落优势种存在,但其优势地位不明显,说明群落仍处于干扰后恢复阶段,具有向稳定顶极群落发展的潜力,应继续加强保育,开展森林长期监测,探究群落演替过程中物种数量组成的变化规律。

### 参考文献:

- BOYDEN S, BINKLEY D, SHEPPERD W, 2005. Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an old-growth ponderosa pine forest in the Colorado Front Range [J]. *For Ecol Manage*, 219(1): 43-55.
- CHESSON P, 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 31: 343-366.
- CONDIT R, 1998. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots [M]. Berlin: Springer Science & Business Media: 15-97.
- DING H, FANG YM, YANG Q, et al., 2015. Community characteristics of subtropical evergreen broad-leaved forest sample plot in Wuyi Mountain [J]. *Biodivers Sci*, 23(4): 479-492. [丁晖, 方炎明, 杨青, 等, 2015. 武夷山中亚热带

表 4 其他常绿阔叶林群落特征分析

Table 4 Community characteristics analysis of other evergreen broad-leaved forests

样地 Sample plot	面积 Area ( $\text{hm}^2$ )	物种数 No. of species	个体密度 Individual density ( $\text{plants} \cdot \text{hm}^{-2}$ )	Shannon- Wiener 指数 Shannon- Wiener index	Simpson 多样性指数 Simpson diversity index
十万大山 Shiwandashan	1.00	153.0	7 517.0	3.87	0.96
古田山 Gutianshan (祝燕等,2008;芦伟等,2018)	24.00	159.0/91.8	5 862.5	3.41	—
哀牢山 Ailaoshan (温韩东等,2018)	20.00	104.0	2 208.0	3.32	—
鼎湖山 Dinghushan (练琚愉等,2015)	11.80	141.0	2 732.0	2.67	0.89
鼎湖山塔吊样地 Dinghushan Tower Crane Plot (桂旭君等,2019)	1.44	121.0	2 875.0	—	—
车八岭 Chebaling (吴智宏等,2021;栾福臣等,2022)	20.00	230.0/122.0~134.0	4 275.0	—	—
猫儿山 Mao'ershan (竺琳等,2009)	2.00	123.0	2 118.5	—	—
大明山 Damingshan (朱宏光等,2011)	3.20	282.0	2 738.0	3.19	0.93
岑王老山 Cenwanglaoshan (梁洁洁等,2020)	1.00	149.0~196.0	2 114.0~4 646.0	2.67~3.21	0.87~0.94

注:物种数 159/91.8, /前是整个样地物种数, /后是单位面积物种数。

Note: Number of species 159/91.8, before / is the number of species in the whole sample plot, and after / is the number of species per unit area.

带常绿阔叶林样地的群落特征 [J]. 生物多样性, 23(4): 479-492.]

EDUARDO V, ISABEL M, STEPHAN G, et al., 2016. An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology [J]. Ecography, 39(11): 1042-1055.

GUI XJ, LIAN JY, ZHANG RY, et al., 2019. Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broad-leaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China [J]. Biodivers Sci, 27(6): 619-629. [桂旭君, 练琚愉, 张入匀, 等, 2019. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征 [J]. 生物多样性, 27(6): 619-629.]

HARMS KE, CONDIT R, HUBBELL SP, et al., 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot [J]. J Ecol, 6(89): 947-959.

HE TP, WEN YG, WEN XF, et al., 2004. Plant resources of Guangxi Shiwandashan Nature Reserve [J]. Chin Wild Plant Resour, 23(1): 23-26. [和太平, 温远光, 文祥凤, 等, 2004. 广西十万大山自然保护区植物资源 [J]. 中国野生植物资源, 23(1): 23-26.]

HE ZL, XU H, QIN XS, et al., 2017. Spatial distribution pattern and correlation of two oleander species in the tropical mountain rain forest of Jianfengling, Hainan [J]. Biodivers Sci, 25(10): 1065-1074. [何增丽, 许涵, 秦新生, 等, 2017. 海南尖峰岭热带山地雨林 2 种夹竹桃科植物的空间分布格局与关联性 [J]. 生物多样性, 25(10): 1065-1074.]

KUBOTA Y, KUBO H, SHIMATANI K, et al., 2007. Spatial pattern dynamics over 10 years in a conifer/broadleaved forest, Northern Japan [J]. Plant Ecol, 190(1): 143-157.

LIAN JY, CHEN C, HUANG ZL, et al., 2015. Community

composition and stand age in a subtropical forest, Southern China [J]. Biodivers Sci, 23(2): 174-182. [练琚愉, 陈灿, 黄忠良, 等, 2015. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林不同成熟度群落特征的比较 [J]. 生物多样性, 23(2): 174-182.]

LIANG JJ, ZHOU XG, WEN YG, et al., 2020. Species composition and diversity characteristics in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests of Mt. Cenwanglaoshan [J]. Guangxi Sci, 27(2): 136-144. [梁洁洁, 周晓果, 温远光, 等, 2020. 岑王老山常绿落叶阔叶混交林的物种组成及多样性特征 [J]. 广西科学, 27(2): 136-144.]

LOREAU M, NAEEM S, INCHAUSTI P, et al., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges [J]. Science, 294(5543): 804-808.

LU W, YU JP, REN HB, et al., 2018. Spatial variations in species diversity of mid-subtropical evergreen broad-leaved forest community in Gutianshan National Nature Reserve [J]. Biodivers Sci, 26(9): 1023-1028. [芦伟, 余建平, 任海保, 等, 2018. 古田山中亚热带常绿阔叶林群落物种多样性的空间变异特征 [J]. 生物多样性, 26(9): 1023-1028.]

LUAN FC, LU LR, SHU ZF, et al., 2022. Diversity & distribution pattern of tree species in evergreen broad-leaved forest of Chebaling, Guangdong [J]. J Shaoguan Univ, 43(3): 47-51. [栾福臣, 卢李荣, 束祖飞, 等, 2022. 广东车八岭常绿阔叶林物种多样性及分布格局 [J]. 韶关学院学报, 43(3): 47-51.]

LUO L, SONG HZ, LIU ZC, et al., 2019. *Schima argentea* communities in the middle Luoxiao Mountains [J]. Guihaia, 39(7): 986-996. [罗连, 宋含章, 刘忠成, 等, 2019. 罗霄山脉中段地区银木荷群落研究 [J]. 广西植物, 39(7):

- 986-996.]
- PENG YH, ZENG J, SHEN WH, et al., 2020. Analysis of species composition and spatial structure characteristics of evergreen broad-leaved forest in Jiuwan Mountain [J]. J Centr S Univ For Technol, 40(12): 17-25. [彭玉华, 曾健, 申文辉, 等, 2020. 九万山常绿阔叶林物种组成及空间结构特征分析 [J]. 中南林业科技大学学报, 40(12): 17-25.]
- QIAN HY, ZHANG TT, CHEN SW, et al., 2018. Community structures and biodiversities of broad-leaved forest and two types of plantations in Gutianshan National Nature Reserve, Zhejiang Province [J]. Guihaia, 38(10): 1371-1381. [钱海源, 张田田, 陈声文, 等, 2018. 古田山自然保护区阔叶林与两种人工林的群落结构和生物多样性 [J]. 广西植物, 38(10): 1371-1381.]
- TAN WF, LI DQ, WEN YG, et al., 2005. Biodiversity and its protection system in Guangxi Shiwandashan Nature Reserve [M]. Beijing: China Environment Science Press: 1-40. [谭伟福, 黎德丘, 温远光, 等, 2005. 广西十万大山自然保护区生物多样性及其保护体系 [M]. 北京: 中国环境科学出版社: 1-40.]
- WEI QQ, ZHANG BY, LI M, et al., 2018. Newly recorded species of mosses in Guangxi, China [J]. Guihaia, 38(3): 388-396. [魏倩倩, 章博远, 李敏, 等, 2018. 广西藓类植物新记录的报道 [J]. 广西植物, 38(3): 388-396.]
- WEN HD, LIN LX, YANG J, et al., 2018. Species composition and community structure of 20 hm<sup>2</sup> dynamic sample plot of moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain, Yunnan [J]. Chin J Plant Ecol, 42(4): 419-429. [温韩东, 林露湘, 杨洁, 等, 2018. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林 20 hm<sup>2</sup> 动态样地的物种组成与群落结构 [J]. 植物生态学报, 42(4): 419-429.]
- WU ZH, WANG Z, LUAN FC, et al., 2021. Community composition and floral characteristics of the Chebaling 20 hm<sup>2</sup> forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. For Environ Sci, 37(3): 86-91. [吴智宏, 王梓, 栾福臣, 等, 2021. 车八岭 20 hm<sup>2</sup> 中亚热带常绿阔叶林监测样地群落物种组成和区系特征 [J]. 林业与环境科学, 37(3): 86-91.]
- XU XH, YU MJ, HU ZH, et al., 2005. Population structure and dynamics of *Castanopsis eyrei* in Gutianshan Nature Reserve, Zhejiang Province [J]. Acta Ecol Sin, 25(3): 645-653. [徐学红, 于明坚, 胡正华, 等, 2005. 浙江古田山自然保护区甜槠种群结构与动态 [J]. 生态学报, 25(3): 645-653.]
- YANG M, CAI T, JU C, et al., 2019. Evaluating spatial structure of a mixed broad-leaved/Korean pine forest based on neighborhood relationships in Mudanfeng National Nature Reserve, China [J]. J For Res, 30(4): 1375-1381.
- YE WH, CAO HL, HUANG ZL, et al., 2008. Community structure of a 20 hm<sup>2</sup> lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan, China [J]. Chin J Plant Ecol, 32(2): 274-286. [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 等, 2008. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究 [J]. 植物生态学报, 32(2): 274-286.]
- YU YF, HE TG, DU H, et al., 2019. Changes in species composition and diversity of vegetation communities along degradation in karst area of Northwest Guangxi [J]. Guihaia, 39(2): 178-188. [俞月凤, 何铁光, 杜虎, 等, 2019. 桂西北喀斯特地区不同退化程度植被群落物种组成及多样性特征 [J]. 广西植物, 39(2): 178-188.]
- ZHANG DN, XU GP, ZHANG ZF, et al., 2016. Seasonal dynamics of soil enzymes and microbial activities in a typical secondary broad-leaved forest at Shiwan Mountain, South China [J]. Guihaia, 36(2): 200-207. [张德楠, 徐广平, 张中峰, 等, 2016. 十万大山地区典型次生阔叶林土壤微生物数量及酶活性的季节动态 [J]. 广西植物, 36(2): 200-207.]
- ZHANG TT, WANG X, REN HB, et al., 2019. A comparative study on the community characteristics of secondary and old-growth evergreen broad-leaved forests in Gutianshan, Zhejiang Province [J]. Biodivers Sci, 27(10): 1069-1080. [张田田, 王璇, 任海保, 等, 2019. 浙江古田山次生与老龄常绿阔叶林群落特征的比较 [J]. 生物多样性, 27(10): 1069-1080.]
- ZHAO GD, CHEN J, XU GX, et al., 2021. Species composition and community structure of Miyaluo subalpine dark coniferous forest dynamic plot in western Sichuan, China [J]. Chin J Ecol, 40(11): 3501-3511. [赵广东, 陈健, 许格希, 等, 2021. 川西米亚罗亚高山暗针叶林动态样地物种组成与群落结构 [J]. 生态学杂志, 40(11): 3501-3511.]
- ZHU HG, LI YQ, WEN YG, et al., 2011. The dynamics of the structure and plant species diversity of evergreen broadleaved forests in Damingshan National Nature Reserve after a severe ice storm damage in 2008, China [J]. Acta Ecol Sin, 31(19): 5571-5577. [朱宏光, 李燕群, 温远光, 等, 2011. 特大冰冻灾害后大明山常绿阔叶林结构及物种多样性动态 [J]. 生态学报, 31(19): 5571-5577.]
- ZHU L, CAO HL, LUO YZ, et al., 2009. Dynamics of plant composition in permanent plots Guangxi Mao'ershan National Nature Reserve, China [J]. J Anhui Agric Sci, 37(30): 15006-15008. [竺琳, 曹洪麟, 罗远周, 等, 2009. 广西猫儿山 2 块 1 hm<sup>2</sup> 永久样地乔木组成动态分析 [J]. 安徽农业科学, 37(30): 15006-15008.]
- ZHU Y, ZHAO GF, ZHANG LW, et al., 2008. Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in mid-subtropical evergreen broad-leaved forest East China [J]. Chin J Plant Ecol, 32(2): 262-273. [祝燕, 赵谷凤, 张俐文, 等, 2008. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构 [J]. 植物生态学报, 32(2): 262-273.]

(责任编辑 李莉 王登惠)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202301012

王倩云, 方紫蕊, 彭姿, 等, 2024. 不同含铬废水对薹苳人工湿地残根分解及铬化学形态的影响 [J]. 广西植物, 44(5): 840–851.

WANG QY, FANG ZR, PENG Z, et al., 2024. Effects of different chromium containing wastewater on residue decomposition and chromium chemical forms in *Coix lacryma-jobi* constructed wetland [J]. Guihaia, 44(5): 840–851.

## 不同含铬废水对薹苳人工湿地残根分解及铬化学形态的影响

王倩云<sup>1</sup>, 方紫蕊<sup>1</sup>, 彭姿<sup>2</sup>, 李素丽<sup>1</sup>, 程夕冉<sup>1</sup>, 王学礼<sup>1</sup>, 李志刚<sup>1\*</sup>

(1. 广西大学 农学院, 南宁 530003; 2. 广西科技师范学院, 广西 来宾 546199)

**摘要:** 为探讨生活污水与营养液两种不同的水源对六价铬[Cr(VI)]污染人工湿地残根分解及铬化学形态转化的影响, 该研究通过构建微型薹苳人工湿地处理含铬废水 [分别以生活污水(DWS)和1/2 Hoagland营养液(HNS)配制含0、20、40 mg·L<sup>-1</sup>Cr(VI)的配制液作为模拟含铬废水], 采用埋根分解法, 研究残根的分解动态, 以及铬化学形态转化规律。结果表明: (1) 20、40 mg·L<sup>-1</sup>Cr(VI)胁迫下, 薹苳的生长均受到抑制, HNS处理株高和茎径均大于DWS处理, 但HNS处理的株高和茎径受Cr(VI)抑制程度大于DWS处理。(2) 薹苳残根分解速率随Cr(VI)处理浓度的提高而降低, HNS处理残根分解速率大于DWS处理。分解60 d后, DWS处理条件下, 20、40 mg·L<sup>-1</sup>Cr(VI)处理残根铬含量比埋根初期分别降低了11.70%、8.09%, HNS处理下分别下降了15.80%、18.42%。20、40 mg·L<sup>-1</sup>Cr(VI)处理薹苳残根的残渣态铬占比均随埋根时间的延长而降低, 而乙醇提取态铬和去离子水提取态铬占比增大, 醋酸结合态铬占比则显著增大。(3) 残根分解初期, HNS和DWS处理出水中的COD、TN、NH<sub>4</sub>-N以及总铬含量均有提高, 而后降低, 变化趋势与残根分解进程一致, HNS处理人工湿地对废水中铬的去除效率更高。该研究结果表明在人工湿地植物收割后, 根系分解可短时间内提高出水中铬含量, 适当改善污水中营养状况, 可以促进残根分解和湿地对铬的去除。

**关键词:** 铬, 人工湿地, 铬化学形态, 残根分解, 水质

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0840-12

## Effects of different chromium containing wastewater on residue decomposition and chromium chemical forms in *Coix lacryma-jobi* constructed wetland

WANG Qianyun<sup>1</sup>, FANG Zirui<sup>1</sup>, PENG Zi<sup>2</sup>, LI Suli<sup>1</sup>,  
CHENG Xiran<sup>1</sup>, WANG Xueli<sup>1</sup>, LI Zhigang<sup>1\*</sup>

(1. College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530003, China; 2. Guangxi Science &amp; Technology Normal University, Laibin 546199, Guangxi, China)

收稿日期: 2023-04-19 接受日期: 2023-05-23

基金项目: 国家自然科学基金(21167002, 41867023); 广西自然科学基金(2018GXNSFAA281214)。

第一作者: 王倩云(1998—), 硕士研究生, 主要从事重金属污染研究, (E-mail) 2274651377@qq.com。

\*通信作者: 李志刚, 教授, 主要从事植物逆境生理生态研究, (E-mail) lizhigangnn@163.com。

**Abstract:** To investigate the effects of two different water sources, domestic sewage and nutrient solution, on residue decomposition and the transformation of chromium chemical forms in Cr (VI) contaminated constructed wetlands, a micro *Coix lacryma-jobi* constructed wetland was constructed to treat chromium containing wastewater [using domestic sewage (DWS) and 1/2 Hoagland nutrient solution (HNS) as simulated solutions containing 0, 20, 40 mg · L<sup>-1</sup> Cr (VI), respectively]. By using the buried root decomposition method, the decomposition dynamics of residual roots and the transformation pattern of chromium chemical forms were studied. The results were as follows: (1) Under 20 and 40 mg · L<sup>-1</sup> Cr (VI) stress, the growth of *C. lacryma-jobi* was inhibited. The plant height and stem diameter of HNS treatment were greater than those of DWS treatment, but the plant height and stem diameter of HNS treatment were more inhibited by Cr (VI) than those of DWS treatment. (2) The decomposition rate of *C. lacryma-jobi* residual roots decreased with the increase of Cr (VI) concentration, and the decomposition rate of HNS treatment was higher than that of DWS treatment. After 60 d of decomposition, under DWS treatment, the residual root chromium content of 20 and 40 mg · L<sup>-1</sup> Cr (VI) treatment decreased by 11.70% and 8.09% respectively compared with that at the initial stage of root burial, while under HNS treatment, the residual root chromium content decreased by 15.80% and 18.42% respectively. The percentage of residual chromium in *C. lacryma-jobi* root residues at 20 and 40 mg · L<sup>-1</sup> treatments decreased with the extension of root burial time, while the percentage of ethanol-extracted chromium and deionized water extracted chromium increased, and the percentage of acetic acid bound chromium increased significantly. (3) In the early stage of residue decomposition, the COD, TN, NH<sub>4</sub>-N, and total chromium content in the effluents treated with HNS and DWS increased, and then decreased. The trend of change was consistent with the residue decomposition process. HNS treated constructed wetlands were more efficient in removing chromium from wastewater. The research results indicate that after harvesting plants in constructed wetlands, root decomposition can quickly increase the chromium content in the effluent, and appropriately improve the nutritional status in wastewater, which can promote residue decomposition and removal of chromium by wetlands.

**Key words:** chromium, constructed wetland, chemical form of chromium, residue decomposition, water quality

铬在地壳中极其丰富,在染料、石油精炼、皮革、木材、纺织、纸浆等行业被广泛应用 (Norouzi et al., 2018)。工业活动造成大量铬释放到环境中,导致铬在土壤、水体中积累。铬具有很多种氧化态,六价铬 [Cr (VI)] 和三价铬 [Cr (III)] 是自然环境中最常见和最稳定的 (Ashraf et al., 2017), 其中六价铬被认为是高毒性、高可携带性的自然污染物 (Chen et al., 2016)。

对含铬废水进行处理是减少铬污染传播的重要途径。与传统的物理修复、化学修复相比,人工湿地处理有高效、低耗、简单、低成本等优势 (Bhaduri & Fulekar, 2012; Ren et al., 2016; Ojuederie & Babalola, 2017), 在重金属污染废水的处理中得到了广泛应用。人工湿地对鞣革、电镀等工业废水中的铬均有较好的去除效果 (Shanker et al., 2005), 如人工湿地对制革废水中铬的去除效率高达 98% 以上 (Zapana et al., 2020; Githuku et al., 2021)。有机质与微生物对于人工湿地处理含铬废水非常重要 (Fang et al., 2022)。例如, Lin 等 (2019) 的研究发现, 在污水中富含有机质、微生物

等条件下,人工湿地对废水中铬的去除效果显著提高;李志刚等 (2018) 研究发现添加生活污水可以提高薹苳人工湿地对含铬废水的处理效果;李恺等 (2014) 的研究发现,在重金属污染废水中添加生活污水可提高人工湿地对重金属的处理能力,生活污水浓度越高,处理能力越强;李帅 (2016) 在含铬废水中分别添加生活污水和 1/2 Hoagland 营养液,发现添加生活污水可缓解 Cr<sup>6+</sup> 对薹米的抑制,但随着铬处理时间的延长,基质中有机质与微生物随之积累,1/2 Hoagland 营养液人工湿地植物受抑制程度减轻,植物生长及处理效果均提高,并优于纯生活污水的处理。因此,我们认为,较好的营养条件更利于人工湿地的长期可持续高效运行。

人工湿地植物的根部是重金属积累的重要部位,在人工湿地处理含铬废水过程中,根系积累的铬占植物吸收量的 80% 以上 (李志刚等, 2010; Li et al., 2021), 植物生长到一定阶段,部分细根会发生脱落、分解,导致根系吸收的铬释放到环境中 (Cao et al., 2018)。周期性收割地上部分是人工湿地处理铬污染废水的重要措施,当地上部分收

割后,残根脱落分解的进程加快,其所吸收的重金属将重新释放,并可能影响到人工湿地对重金属污染废水的处理。Pereira 等(2007)的研究表明,重金属污染条件下,植物细根分解导致重金属的释放。枯落物分解后向环境释放铬,导致环境中铬化学形态的转化(Xu & Wu, 2019)。彭姿等(2015)的研究发现,生活污水条件下的残根分解引起残根中铬的释放,并导致出水铬含量的变化。李帅(2016)的研究也表明,1/2 Hoagland 营养液条件能提高人工湿地对含铬废水的处理效果,但改善营养条件下,人工湿地残根分解对人工湿地处理含铬废水有何影响,尚未见有报道。

本研究采用埋根分解法,通过构建薏苡垂直流人工湿地,分别以生活污水和 1/2 Hoagland 营养液配制不同浓度 Cr(VI) 的含铬废水,拟探讨以下问题:(1)人工湿地处理含 Cr(VI) 废水过程中,残根分解规律及铬释放规律;(2)残根分解过程中铬化学形态及含量变化;(3)在人工湿地处理含 Cr(VI) 废水过程中,残根分解对水质指标的影响。本研究结果为人工湿地高效处理铬废水提供一定的理论支持。

## 1 材料与方 法

### 1.1 供试材料

以广西野生薏苡(*Coix lacryma-jobi*)作为人工湿地植物,由广西农业科学院作物品种资源研究所提供。薏苡为湿生性植物,适应性强,喜温暖气候,忌高温闷热,不耐寒,对土壤要求不严,可以在富营养化的水体中生长,根系发达,常被用于人工湿地处理污水工程中。

### 1.2 研究地点

在广西大学科研基地(22°84' N、108°30' E)进行试验。试验地属于亚热带季风气候区和热带季风气候区,年平均气温 16.5~23.1 °C,年平均日照 1 800~1 940 h,年均降雨量为 1 300~2 000 mm。

### 1.3 试验设计

2020 年在广西大学农学院教学科研基地进行试验,参考李志刚等(2008)的方法构建微型模拟垂直流薏苡人工湿地,使用上端口直径 71 cm、下端口直径 45 cm、桶高 61 cm 的大塑料桶作为湿地单元,桶内从下至上依次填入 10 cm 厚的鹅卵石(直径 3~5 cm),之后填入 40 cm 厚的河沙(粒径

0.25~0.35 mm),并在距桶底 10 cm 处安装水龙头用于排水。人工湿地构筑后,以 1/2 Hoagland 营养液灌溉人工湿地系统,并种植长势一致的薏苡幼苗,每个湿地单元 6 株,当苗高长至 60 cm 后,用于处理含 Cr(VI) 废水[分别用 1/2 Hoagland 营养液(Hoagland nutrient solution, HNS)和生活污水(domestic sewage, DWS)配制,生活污水的主要指标:化学需氧量(chemical oxygen demand, COD, 105.50~110.50 mg·L<sup>-1</sup>),总氮(total nitrogen, TN, 6.41~8.61 mg·L<sup>-1</sup>),氨氮(ammonia nitrogen, NH<sub>4</sub>-N, 4.71~6.09 mg·L<sup>-1</sup>),根据李志刚等(2008, 2010)和彭姿等(2015)的研究方法,铬处理浓度设为 0、20、40 mg·L<sup>-1</sup> Cr(VI),每个湿地单元每次进水量为 30 L,重复 3 次。参考李志刚等(2008, 2010)的方法,采用间歇式进水方式,即进水后水停留 3 d,之后落干 4 d,每 7 d 为一个循环。运行至 2021 年 2 月 5 日,此后仅进水以保证薏苡苗存活,于 2021 年 3 月 5 日剪掉地上部分,同时继续进行 0、20、40 mg·L<sup>-1</sup> Cr(VI) 处理,因薏苡植株根量较大,在各重复所有植株根 3 cm 附近处,等量采集部分细根,以保证再生苗能够均匀、正常生长,根清洗干净后挑去发黄的老根,剪成 5 cm 长根段,取 7 g 装袋(鲜样);另取部分根烘干,取 3 g 装袋(干样),用于埋根试验。待再生苗的苗高为 60 cm 左右时,在 4 月 5 日继续进行铬胁迫试验,并参考彭姿等(2015)的方法,进行埋根试验。

### 1.4 样品采集

参考彭姿等(2015)的方法,分别于埋根后 30、45、60 d 取样,每次在每个投放点取回 3 袋鲜样和 3 袋干样,洗净,鲜样吸干根表面的水后直接称重,干样 70 °C 下烘干至恒重再称重。干样用于分析根残留率,鲜样用于铬形态的测定。

### 1.5 根分解系数测定

参考(Benfield & Webster, 1985)的方法,用残留率和分解系数表示。根分解过程中干物质残留率的变化可以用指数衰减模型来描述(Olson, 1963),即  $X_t = X_0 e^{-kt}$ ; 残留率 =  $\frac{X_t}{X_0} \times 100\%$ ; 铬释放量 =  $(M_t - M_0) \times (X_0 - X_t)$ 。式中:  $X_t$  为分解  $t$  时间后根的残留量(g);  $X_0$  为根的初始质量(g);  $k$  为分解速率常数(d<sup>-1</sup>);  $t$  为分解时间(d)。  $M_t$  为分解  $t$  时间后的铬含量(mg·kg<sup>-1</sup>),  $M_0$  为根的初始

铬含量( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ),对分解残留率数据进行自然对数转化后,线性拟合得到回归方程和参数。

### 1.6 根中铬含量测定

参照王爱云等(2012)的方法,准确称取0.300 0 g干样,用硝酸和高氯酸(4:1, V/V)浸泡过夜。消化完成后,用0.2%稀硝酸定容至50 mL容量瓶,用0.45  $\mu\text{m}$ 水系滤膜进行过滤,使用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-5000,北京聚光科技有限公司)测定样品中铬含量。

### 1.7 根中铬形态测定

参照杨居荣和贺建群(1995)的方法,提取残根中不同形态的重金属。准确称取3.000 g鲜样,用液氮快速冷冻研磨成粉,加入30 mL提取剂后转入离心管,5 000 g离心,取上清液转移至锥形瓶中,用电热板蒸至近干(约剩1 mL),加入4 mL  $\text{HNO}_3$ 、1 mL  $\text{HClO}_4$ ,并盖上漏斗消解至剩1~2 mL且溶液澄清,残渣态直接使用残渣加混合强酸消解,以10%  $\text{HNO}_3$ 定容至25 mL容量瓶,用0.45  $\mu\text{m}$ 水系滤膜进行过滤,采用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-MS, Nexion350X, PE, USA)。不同处理下根内不同形态铬含量按照其金属活性将其分为6种化学形态,即乙醇提取态(F1)、去离子水结合态(F2)、氯化钠提取态(F3)、醋酸结合态(F4)、盐酸提取态(F5)、残渣态(F6)(陈东东和童土唐,2014;彭姿等,2015)。

### 1.8 薏苡农艺性状测量

于2021年收割后13、48、76、90 d,分别测量薏苡的茎径(以茎中间节位为茎径)和株高(从基部至顶部第一个可见叶环)。

### 1.9 水样采集和水质测定

2021年4月8日,即进水后3 d采集水样,而后间隔30、45、60 d分别进行水质测定。早上8:00于人工湿地距桶底部10 cm的出水口取水。测定的指标有COD、TN、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 和总铬。

COD采用重铬酸钾法(陈丽琼和胡勇,2009),TN采用碱性过硫酸钾消解-紫外分光光度法(李学莲,2018), $\text{NH}_4\text{-N}$ 采用纳氏试剂分光光度法(HJ 535—2009),总铬采用高锰酸钾氧化法(GB 7466—87)。

### 1.10 统计方法

采用Origin 2021进行绘图,采用Excel 2019整理数据,利用SPSS Statistics 25进行计算和统计分析,并用Duncan检验法对显著性差异( $P<0.05$ )进行多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同进水下Cr(VI)处理对薏苡生长的影响

由表1可知,薏苡的株高和茎径均随着铬处理时间的延长而提高,但添加Cr(VI)处理的株高、茎径增加量均显著低于 $0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  Cr(VI)处理的。

表1 不同进水下Cr(VI)处理对薏苡株高、茎径的影响

Table 1 Effects of Cr(VI) treatment on plant height and stem diameter of *Coix lacryma-jobi* under different influents

处理 Treatment	铬浓度 Cr concentration ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )	时间 Time (d)	株高 Plant height (cm)	茎径 Stem diameter (mm)
DWS	0	13	21.97±0.78b	7.49±0.15a
	20		19.88±0.14c	7.16±0.55b
	40		18.43±0.19d	6.96±0.60cd
HNS	0	13	23.13±0.51a	7.64±0.11a
	20		19.63±0.35c	7.07±0.05bc
	40		18.01±0.13d	6.83±0.08d
DWS	0	48	79.56±0.64b	10.79±0.05b
	20		64.48±1.89d	9.51±0.05c
	40		61.46±1.49e	8.90±0.042e
HNS	0	48	87.85±2.14a	10.92±0.04a
	20		67.23±2.91b	9.36±0.07d
	40		64.14±1.02d	8.72±0.03f
DWS	0	76	123.62±5.07a	11.67±0.15b
	20		103.13±1.00b	11.04±0.08c
	40		82.55±0.26d	10.25±0.05e
HNS	0	76	128.48±3.53a	11.88±0.03a
	20		103.37±1.32b	10.90±0.05d
	40		94.15±1.08c	10.20±0.01e
DWS	0	90	129.98±5.54a	13.05±0.11a
	20		108.47±2.01b	11.95±0.23b
	40		91.46±2.02c	10.72±0.06c
HNS	0	90	136.11±1.57a	13.39±0.16a
	20		110.88±1.79b	12.46±0.59b
	40		101.46±1.34d	10.96±0.24c

注:数据为平均值±标准差,同列中不同小写字母表示相同天数不同处理间差异显著( $P<0.05$ )。下同。

Note: Data are  $\bar{x} \pm s$ . Different lowercase letters in the same column represent significant differences between different treatments on the same day ( $P<0.05$ ). The same below.

HNS 处理下, 薹苡株高显著大于 DWS 处理。相同进水条件下, 与  $0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理相比,  $20$ 、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理薹苡株高和茎径均受到显著抑制,  $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理株高和茎径抑制率分别为  $9.51\% \sim 23.47\%$  和  $4.34\% \sim 19.33\%$ ,  $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理抑制率分别为  $16.11\% \sim 32.8\%$  和  $7.04\% \sim 20.14\%$ , 受抑制程度随  $\text{Cr}(\text{VI})$  处理浓度的提高而显著提高, 茎径受抑制程度小于株高。不同进水处理相比较, HNS 处理的株高和茎径均高于 DWS, 但其株高和茎径的受抑制程度也大于 DWS 处理。

## 2.2 不同进水下 $\text{Cr}(\text{VI})$ 处理残根分解过程中干物质残留率的影响

由图 1 可知, 两种含铬废水人工湿地薹苡残根干物质残留率变化趋势一致, 均随铬处理浓度提高而显著提高, 随着铬处理时间的延长而下降。相同铬处理浓度下, DWS 处理残根干物质残留率高于 HNS 处理。埋根 30 d, 残留率为  $72.16\% \sim 81.23\%$ , 埋根 45 d, 残留率为  $66.43\% \sim 79.52\%$ , 埋根 60 d, 残留率为  $60.34\% \sim 77.38\%$ 。埋根 0~30 d, 所有处理残根的分解都比较迅速, 此时为快速损失阶段; 埋根 30~60 d, 残根分解速率变慢, 残留率变化不大; 之后根分解缓慢为慢速损失阶段。不同铬处理浓度相比较,  $0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  残根干重残留率在  $60.34\% \sim 74.23\%$  之间,  $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理残留率在  $71.78\% \sim 78.27\%$  之间,  $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理残留率在  $74.93\% \sim 81.23\%$  之间, 不同浓度  $\text{Cr}(\text{VI})$  处理之间残根干重残留率差异显著。

表 2 表示不同处理下残根分解残留率经过指数模型分析其  $R^2 > 0.99$  ( $P < 0.05$ ), 符合 Olson 单指数分解模型, 可求出 DWS 处理和 HNS 处理下的分解常数 ( $k$ )。DWS 处理下,  $0$ 、 $20$ 、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理残根的分解常数分别为  $0.0047$ 、 $0.0024$ 、 $0.0016$ , HNS 处理下分解常数分别为  $0.0069$ 、 $0.0030$  和  $0.0022$ , DWS 和 HNS 的分解常数差异显著 ( $P < 0.05$ )。由分解常数可以推算薹苡残根分解 50% 和 95% 所需的时间, 可见相同  $\text{Cr}(\text{VI})$  处理浓度下, DWS 处理比 HNS 处理的薹苡根系分解所需时间更长。

## 2.3 不同进水下 $\text{Cr}(\text{VI})$ 处理残根分解过程中根内 $\text{Cr}$ 含量以及积累量的变化动态

在 2 种处理 (DWS、HNS) 和 3 种铬浓度 ( $0$ 、

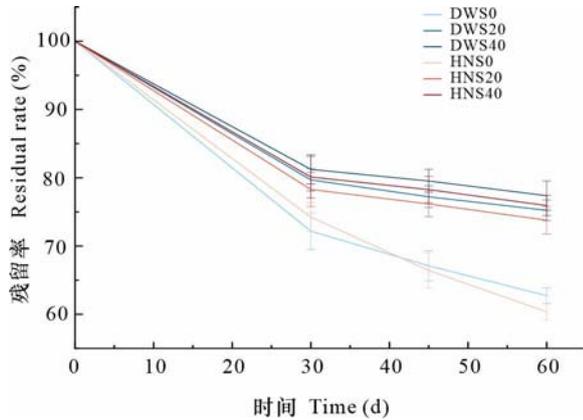
$20$ 、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 条件下, 薹苡残根分解过程中 60 d 内总铬含量的变化。由图 2 可知, DWS 处理和 HNS 处理的湿地残根铬含量均随着分解时间的延长而呈先升高后降低的趋势。埋根 30、45 d 时,  $20$ 、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理残根中铬含量均显著大于埋根前的初始浓度 ( $P < 0.05$ ), DWS 处理残根中铬含量显著大于 HNS 处理 ( $P < 0.05$ )。DWS 处理下,  $20$ 、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理残根中铬含量分别比根初始铬含量增大了  $98.87\%$  和  $26.31\%$ ; HNS 处理下,  $20$ 、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理残根中铬含量分别比根初始铬含量增大了  $90.60\%$  和  $37.45\%$ 。在分解 60 d 时, 不同浓度处理下根的铬含量均差异显著 ( $P < 0.05$ ), 残根的铬含量均小于根的初始含量, DWS 处理下,  $20$ 、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理残根铬含量分别比埋根初始铬含量降低了  $11.70\%$  和  $8.09\%$ ; HNS 处理下,  $20$ 、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理残根铬含量分别比埋根初始铬含量降低了  $15.8\%$  和  $18.4\%$ 。这表明薹苡残根中的铬发生了净释放, 不同处理下残根铬绝对量变化过程为固持阶段 (0~45 d) 和释放阶段 (45~60 d)。

由表 3 可知, 随着分解时间的延长, DWS 和 HNS 处理的释放量均呈现上升的趋势。在 DWS 和 HNS 处理人工湿地中, 除  $0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  外,  $20$ 、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  处理下, 30、45、60 d 的 DWS 和 HNS 处理铬释放量均差异显著 ( $P < 0.05$ ), 均为  $\text{HNS} > \text{DWS}$ 。不同处理相比较, 释放量大小依次为  $\text{HNS}_{40} > \text{DWS}_{40} > \text{HNS}_{20} > \text{DWS}_{20} > \text{HNS}_0 > \text{DWS}_0$ 。

## 2.4 不同进水下 $\text{Cr}(\text{VI})$ 处理残根铬形态含量的影响

由图 3 可知, 埋根初期, 两种进水条件下,  $0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理下, 随着埋根时间的延长, 残根中 F1、F2、F3、F4 和 F5 占比逐渐降低, 而 F6 的比例不断提高。埋根 0 d 时, DWS 和 HNS 中 F6 均占总量  $36\%$ , F1、F2 之和占总量  $41\%$  和  $42\%$ ; 残根分解 60 d, DWS 和 HNS 处理 F6 占总量比例分别显著提高至  $77\%$  和  $63\%$ , 而 F1、F2 之和占比则分别显著降至  $7\%$  和  $13\%$ , F3、F4、F5 含量占比变化不明显。

而在  $20$ 、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理下, 两种处理条件下残根中铬形态分布变化规律比较一致, 埋根前期以 F1、F2、F6 形态为主, 后期则以 F3、F4、F5 形态为主。与 0 d 相比, 分解 60 d 后 F1、F2 占比均显著下降, F6 占比下降, 而 F4 占比提高, 与埋根前相比均差异显著 ( $P < 0.05$ ), 分解 60 d 时 F4 占比最大。  $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cr}(\text{VI})$  处理 0 d, DWS 处



DWS0、DWS20 和 DWS40 分别代表生活污水条件下添加 0、20、40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  Cr (VI) 处理, HNS0、HNS20 和 HNS40 分别代表营养液条件下添加 0、20、40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  Cr (VI) 处理。下同。  
DWS0, DWS20, and DWS40 represent the addition of 0, 20, 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  Cr (VI) under domestic sewage conditions, while HNS0, HNS20, and HNS40 represent the addition of 0, 20, 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  Cr (VI) under nutrient solution conditions. The same below.

图 1 不同进水下 Cr (VI) 处理残根分解过程中干物质残留率变化动态

Fig. 1 Dynamic changes in dry matter residual rate during the decomposition process of residual roots treated with Cr (VI) under different influents

理和 HNS 处理残根中 F4 占比分别为 4% 和 5%, F6+F1+F2 占比之和分别为 71% 和 76%, 差异不显著; Cr (VI) 处理 60 d, DWS 和 HNS 处理 F4 占比分别为 50% 和 34%, DWS 处理增幅显著大于 HNS 处理, 而 F6+F1+F2 占比之和在两种处理条件下相同。

在 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  Cr (VI) 处理下, 0 d 时, DWS 处理和 HNS 处理中 F4 占比均为 5%, F6+F1+F2 之和分别占比 80% 和 71%; 60 d 时, DWS 处理和 HNS 处理中 F4 占比均为 37%, DWS 处理中 F6+F1+F2 占比为 35%, DWS 降低幅度略大于 HNS 处理 (36%), F3、F5 占比变化不明显。埋根 30、45 d, 相同 Cr (VI) 浓度处理下, 埋根 Cr 形态总量均表现为 HNS>DWS; 但在埋根 60 d 时, 薹苳残根铬形态总量处理表现均为 DWS>HNS。

## 2.5 不同进水下 Cr (VI) 处理残根分解过程中出水中 COD、TN、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 和总铬含量的影响

由表 4 可知, DWS 和 HNS 下所有处理中的 COD、TN 和  $\text{NH}_4\text{-N}$  的含量均随残根分解时间的延长呈先降低后提高趋势, 而总铬的含量则是降低后升高又继续降低的趋势。在 3 d 时, 因为埋根后不久, 所以 COD、TN 和 Cr 的含量均处于较高状

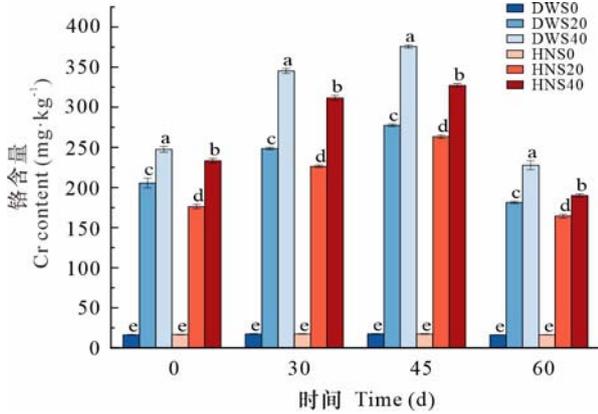
表 2 薹苳根残留率自然对数 (y) 和分解时间 (t) 的回归方程和参数

Table 2 Regression equation and parameters of natural logarithm (y) and decomposition time (t) of *Coix lacryma-jobi* root residual rate

处理 Treatment	铬浓度 Cr concentration ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )	回归方程 Regression equation	$k$ ( $\text{d}^{-1}$ )	$R^2$	50% 分解时间 50% decomposition time (d)	95% 分解时间 95% decomposition time (d)
DWS	0	$y = -0.0047t - 0.1872$	0.0047	0.9995	108	598
	20	$y = -0.0024t - 0.1735$	0.0024	0.9953	216	1175
	40	$y = -0.0016t - 0.1582$	0.0016	0.9948	334	1773
HNS	0	$y = -0.0069t - 0.0933$	0.0069	0.9983	87	420
	20	$y = -0.0030t - 0.2397$	0.0030	0.9983	151	918
	40	$y = -0.0022t - 0.1562$	0.0022	0.9978	244	1290

态, 在 30、45、60 d 时, 3 个铬浓度处理的 COD 含量与残根分解进程变化趋势类似, 残根分解 30~45 d, 出水中 COD 含量显著提高, 但在 45~60 d 时则变化不大, DWS 处理的 COD 含量显著大于 HNS 处理的 ( $P < 0.05$ ), 但从 COD 的提高幅度来看, 残

根分解过程中, HNS 处理的 COD 含量大于 DWS 处理的。在 0、20、40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  Cr (VI) 处理下, DWS 和 HNS 处理中 TN 在同一时间段没有显著差异性, 在 60 d 时 DWS 处理中  $\text{NH}_4\text{-N}$  含量显著大于 HNS 处理的。在 30、45、60 d 时, 3 个铬浓度处理

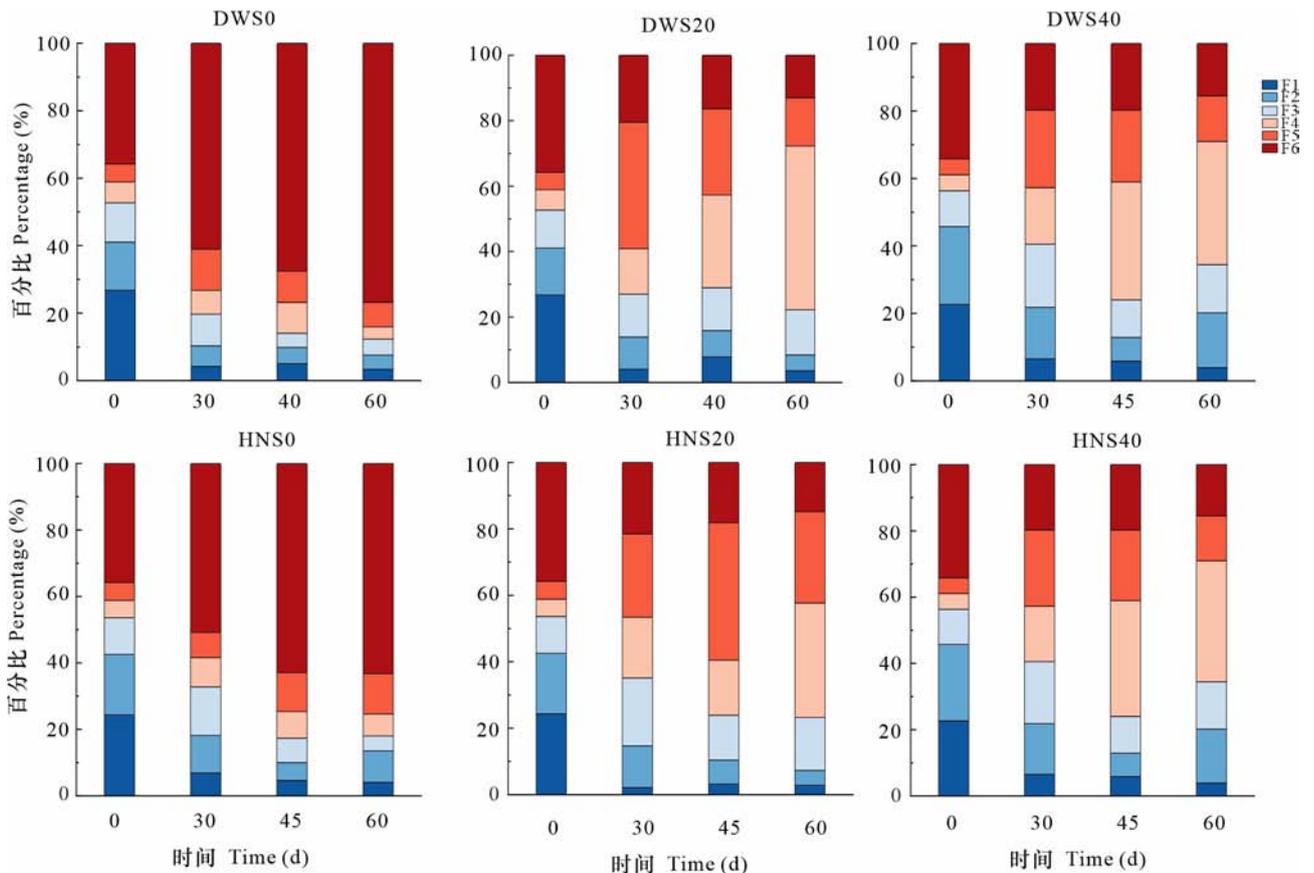


每个条形图上方的不同字母表示在 0.05 水平上存在显著差异。  
Different letters above each bar graph indicate significant differences at 0.05 level.

图 2 不同进水下 Cr (VI) 处理残根总铬含量的变化动态  
Fig. 2 Dynamic changes in total chromium contents in residual roots treated with Cr (VI) under different influents

表 3 不同进水下 Cr (VI) 处理残根铬的释放量  
Table 3 Release amount of residual chromium from Cr (VI) treated roots under different influents

处理 Treatment	铬浓度 Cr concentration (mg · L <sup>-1</sup> )	释放量 Release amount (mg)		
		30 d	45 d	60 d
DWS	0	0.64±0.12e	1.36±0.04e	1.18±0.14e
	20	26.98±4.45d	32.46±2.92d	39.57±2.57d
	40	42.50±1.52b	55.76±1.39b	65.21±2.29b
HNS	0	1.60±0.09e	2.86±0.06e	2.50±0.10e
	20	33.49±2.04c	37.76±1.15c	48.26±2.56c
	40	55.25±4.50a	65.33±2.61a	80.14±4.36a



F1 为乙醇提取态, F2 为去离子水结合态, F3 为氯化钠提取态, F4 为醋酸结合态, F5 为盐酸提取态, F6 为残渣态。  
F1 is ethanol extracted state, F2 is deionized water bound state, F3 is sodium chloride extracted state, F4 is acetic acid bound state, F5 is hydrochloric acid extracted state, and F6 is residue state.

图 3 不同进水下 Cr (VI) 处理残根内铬形态含量的变化动态  
Fig. 3 Dynamic changes in chromium form content in residual roots treated with Cr (VI) under different influents

表 4 不同 Cr (VI) 浓度对出水中 COD、TN、NH<sub>4</sub>-N 和总铬含量的影响Table 4 Effects of different Cr (VI) concentrations on COD, TN, NH<sub>4</sub>-N and total chromium content in effluent

指标 Indicator	处理 时间 Treatment time (d)	DWS 处理下铬浓度 Cr concentration under DWS treatment (mg · L <sup>-1</sup> )			HNS 处理下铬浓度 Cr concentration under HNS treatment (mg · L <sup>-1</sup> )		
		0	20	40	0	20	40
COD	3	6.46±0.34e	11.41±0.13c	13.92±0.78a	5.52±0.32f	10.52±0.69d	12.49±0.41b
	30	5.46±0.25e	9.29±0.14c	12.84±1.09a	4.22±0.13f	8.11±0.04d	10.48±0.15b
	45	8.48±0.11e	12.71±0.94c	15.48±0.13a	6.48±0.11f	11.37±0.36d	13.61±0.14b
	60	9.06±0.55e	14.43±0.41c	19.71±0.63a	7.33±0.72f	11.76±0.81d	16.71±0.38b
TN	3	6.35±0.32d	7.02±0.15c	7.81±0.16b	6.77±0.15e	7.49±0.11b	8.42±0.67a
	30	4.38±0.21c	5.77±0.03b	7.01±0.34a	4.99±0.66c	6.19±0.31b	7.52±0.35a
	45	5.30±0.08f	6.72±0.05d	8.53±0.37b	5.92±0.37e	7.19±0.12c	9.37±0.04a
	60	8.81±0.80f	11.39±0.36d	13.58±0.49b	9.81±0.08e	12.39±0.34c	15.58±0.49a
Cr	3	0.26±0.02c	16.30±0.84b	33.10±0.78a	0.24±0.05c	15.53±0.31b	32.18±0.89a
	30	0.19±0.05e	10.43±0.35c	13.28±0.22a	0.21±0.07e	9.33±0.21d	11.24±0.36b
	45	0.45±0.05e	14.52±0.14c	17.67±0.11a	0.39±0.07e	12.58±0.20d	15.29±0.12b
	60	0.34±0.05e	4.73±0.25c	8.27±0.21a	0.31±0.07e	3.40±0.19d	6.02±0.14b
NH <sub>4</sub> -N	3	3.27±0.45d	5.07±1.01b	6.71±1.46a	2.17±0.69d	4.22±0.39c	5.43±1.67b
	30	2.81±0.78d	4.06±0.99c	5.13±0.75a	2.35±0.21d	3.76±0.22c	4.56±0.61b
	45	4.38±0.26c	6.55±1.08b	8.43±2.53a	3.41±0.52c	5.85±0.61b	7.18±0.71a
	60	5.86±0.75e	8.78±0.51c	10.89±1.33a	4.85±0.84f	7.41±0.73d	9.49±0.73b

中总铬的含量都表现出 DWS 处理的显著大于 HNS 处理的 ( $P < 0.05$ )。埋根 60 d 时, DWS 处理下, 20、40 mg · L<sup>-1</sup> Cr (VI) 处理出水中铬含量分别比 30 d 下降了 54% 和 37%, HNS 处理下, 20、40 mg · L<sup>-1</sup> Cr (VI) 处理出水中铬含量分别比 30 d 下降了 63% 和 47%。

### 3 讨论

#### 3.1 不同进水类型对 Cr (VI) 处理薹苳生长的影响

人工湿地植物的生长状况与污水处理效果有密切关系 (Kim & Geary, 2001)。重金属胁迫下, 植物的生长受抑制程度与重金属浓度及营养状况密切相关, 充足的氮磷钾等营养有利于缓解重金属对植物的抑制作用 (黄益宗, 2004)。铬胁迫下, 生活污水处理下湿地中薹苳的生长受到抑制 (李志刚等, 2018; Li et al., 2021), 本研究中, 20、40 mg · L<sup>-1</sup> Cr (VI) 处理均对薹苳的生长有抑制作用, 但 1/2

Hoagland 营养液营养条件下薹苳长势优于生活污水条件, 与前人的研究一致。本研究中生活污水条件下薹苳生长受抑制程度低于 1/2 Hoagland 营养液处理, 但随 Cr (VI) 处理时间的延长, 营养液条件下薹苳受抑制程度降低, 可能与胁迫初期生活污水中丰富的微生物及有机质, 而营养液条件下微生物群落及有机质缺乏有密切关系。胁迫后期, 1/2 Hoagland 营养液具有的丰富营养, 以及人工湿地基质有机质大量的积累和微生物群落丰度的提高 (黄建祥, 2012; 李帅, 2016), 都有利于缓解 Cr (VI) 对植物的毒害, 而微生物通过对重金属离子的生物吸附和富集作用等途径, 改变重金属在土壤中的贮存形式 (马莹等, 2013; Kumar, 2020), 降低铬的植物吸收率 (Mandal et al., 2017; Yang et al., 2019), 这可能是不同生活污水与营养液条件下植物生长受抑制程度有差异的重要原因。

#### 3.2 不同进水类型对 Cr (VI) 处理残根分解的影响

通过收割植株地上部分可以带走一部分重金

属,但植物吸收的重金属主要集中在根系(Mustapha et al., 2018)。李志刚等(2018)研究发现人工湿地处理含铬废水时,薹苳根系中积累的铬显著大于其他部位。当地上部分收割后,残根必然会脱落分解,并导致残根中积累的重金属释放(Cao et al., 2018),凋落物的分解速率与重金属Cu、Cd、Zn、Pb的含量均呈现明显的负相关(迟国梁等,2009;薛银婷等,2018)。彭姿等(2015)研究发现,以生活污水为水源灌溉的人工湿地,地上部收割后,根系脱落分解导致铬的释放,但较高浓度下,残根分解速率下降。本研究表明,在两种进水条件下,残根的分解速率均随铬处理浓度的提高而下降,与前人的研究结果一致,可能是高铬浓度条件下会抑制微生物的活动,从而抑制残根的分解(Duarte et al., 2004;李帅,2016)。本研究中,HNS处理残根分解速率大于DWS处理,可能与HNS处理营养丰富,利于微生物群落活动有密切关系,Guo等(2021)研究发现凋落物分解与营养物质含量(如氮和磷)呈正相关,本研究所用生活污水的N、P、K等元素含量显著低于HNS处理且养分不平衡。而营养丰富的生态系统,有利于微生物的活动,从而导致凋落物的高衰减率(Corstanje et al., 2006;Grasset et al., 2017)。Jani等(2015)研究表明,氮添加促进了土壤微生物的生长,从而促进了红三叶草(*Trifolium incarnatum*)和毛野豌豆(*Vicia villosa*)细根的分解。本研究HNS处理中残根分解更快,可能是丰富的氮促进了微生物的活动,从而促进了残根的分解。

### 3.3 不同进水类型对Cr(VI)处理残根分解过程中残根内Cr化学形态及含量的影响

在凋落物分解过程中,必然伴随着元素的释放,杨继松等(2006)研究发现小叶章枯落物分解促进了Mg、Mn、Fe的释放和积累。Xu和Wu(2019)研究表明,人工湿地中的枯落物分解初期铬含量升高,但随着分解程度的增强,铬的含量逐渐降低并低于初始浓度,说明分解过程中湿地植物凋落物重金属变化动态与枯落物的分解程度有关。本研究发现分解前期根残体的铬含量均升高,可能与薹苳残根的铬主要分布在中柱导管中,而韧皮部分布相对较少,导致不同部位分解进程不同有关(Li et al., 2021)。随着分解时间的延长,铬含量较高部位逐渐分解,导致铬含量逐渐降低并低于初始含量,与关亚楠等(2020)发现的两

种淹水条件下芦苇和盐地碱蓬凋落物中Pb和Zn在分解期间均呈现出不同程度的净归还的结果一致。本研究中,HNS中的铬释放量显著大于DWS的,但DWS处理残根中的铬显著高于HNS的( $P < 0.05$ )。表明铬释放量与营养水平有关(Kang et al., 2019),HNS处理具有较好的营养状况,可能是HNS处理残根分解快,铬释放量大的重要原因。

铬的化学形态直接体现铬的生物有效性(彭姿等,2015)。本研究表明,残根分解初期,铬的化学形态均以F6为主,这可能与残根中高铬浓度的积累和较低的生物利用度有关(Lytle et al., 1998)。其次为F1和F2,F1和F2形态的铬,生物活性高,在植物体内容易被迁移和转化(Zeng et al., 2011)。本研究中,残根F1、F2均随分解时间的延长而大幅度降低,随着残根分解时间的延长,残根中的醋酸结合态(F4)增加,残渣态(F6)降低,可能是磷酸盐、草酸盐以及难溶性高分子量化合物把一部分铬固定在残根中,说明在铬胁迫下残根分解过程中没有提高根残留体内铬的生物活性。

### 3.4 不同进水类型根系分解对出水水质的影响

人工湿地主要依靠微生物吸收及转化作用、基质吸附和湿地植物吸收作用对污水中的重金属进行净化。而基质中有机质的变化动态则与重金属等污染物的去除关系极为密切。Paredes等(2007)研究表明,人工湿地基质中添加有机质可以提高铬的去除率,而脱落根系是人工湿地有机质的重要来源,有机质的官能团如羧基、醇羟基、烯醇羟基等,可以通过吸附、螯合、络合等多种作用方式影响到重金属在土壤中的迁移行为(马闯等,2022),戴晓娟等(2021)研究发现龙须菜的分解导致短期内水体中氮、磷浓度升高。芦苇凋落物分解,导致环境中As、Cr和Cu的含量增加(关亚楠等,2020),彭姿等(2015)的研究表明,铬污染下,残根分解过程中铬的释放非常活跃。本研究中,残根分解过程中,人工湿地出水中COD、总铬的含量均提高,对出水中TP含量影响不大,但TN、NH<sub>4</sub>-N的去除率有所下降,TN、NH<sub>4</sub>-N的含量均随着铬处理浓度的增加而增加,可能是因为高浓度铬条件下导致湿地中薹苳和微生物产生毒害作用,抑制湿地对TN及NH<sub>4</sub>-N的去除,与杨玲丽等(2022)的研究在铜胁迫下人工湿地对TN的去除能力下降,从而影响到TN的去除的研究结果一致。

随着分解的进行, DWS 处理和 HNS 处理的水中总铬含量先升高后降低, 原因可能是残根分解时部分铬释放到水体中, 到了分解后期, 释放到水体中的铬趋向于稳定, 一部分铬被湿地中的薹苳植株吸收, 一部分被湿地中的微生物群体转化成不同形式的铬。薹苳人工湿地对生活污水中铬的净化效果较好(李志刚等, 2018), 但生活污水营养失衡, 薹苳生长不良, 最终导致植株过早老化, 不利于人工湿地中含铬废水的高效处理(Li et al., 2021)。因此, 尽管 HNS 处理残根分解较快, 会向环境释放出更多的铬, 但由于 HNS 处理植物长势较好, 有较高的生物量, 仍能保持较高的对 Cr(VI) 去除的能力。

## 4 结论

Cr(VI) 胁迫下, 薹苳残根分解速率随 Cr(VI) 处理浓度的提高而降低, HNS 处理残的根分解速率大于 DWS 处理的。薹苳根残留体的残渣态百分比随埋根时间的延长而减小, 乙醇提取态、去离子水提取态占比增大, 醋酸结合态的比重大幅度增大。残根分解初期, 人工湿地出水中 COD、TN 及总铬的含量增大, 之后则稳定不变, 较好的营养条件可以促进残根的分解及残根中铬的释放, 并有利于植物的生长和对铬的吸收, 提高人工湿地处理含铬废水的效果。

## 参考文献:

- ASHRAF A, BIBI I, NIAZI N, et al., 2017. Chromium(VI) sorption efficiency of acid-activated banana peel over organo-montmorillonite in aqueous solutions [J]. *Int J Phytoremed*, 19(7): 605–613.
- BENFIELD EF, WEBSTER JR, 1985. Shredder abundance and leaf breakdown in an Appalachian Mountain stream [J]. *Freshwater Biol*, 15(1): 113–120.
- BHADURI A, FULEKAR M, 2012. Antioxidant enzyme responses of plants to heavy metal stress [J]. *Rev Environ Sci Biotechnol*, 11(1): 55–69.
- CAO C, LIU SQ, MA ZB, et al., 2018. Dynamics of multiple elements in fast decomposing vegetable residues [J]. *Sci Total Environ*, 616: 614–621.
- CHEN DD, TONG ST, 2014. Comparative assessment of two sequential chemical extraction schemes for fractionation of chromium in polluted soil [J]. *Chin J Environ Eng*, 8(9): 4022–4026. [陈东东, 童士唐, 2014. 2 种分步浸提方法对土壤中 Cr 形态提取效果的比较 [J]. *环境工程学报*, 8(9): 4022–4026.]
- CHEN LQ, HU Y, 2009. Present status and research progress of detection method of chemistry oxygen demand [J]. *Environ Sci Guide*, 28(增刊 1): 114–118. [陈丽琼, 胡勇, 2009. 化学需氧量测定方法的现状及研究动态 [J]. *环境科学导刊*, 28(Suppl. 1): 114–118.]
- CHEN T, CHANG QR, LIU J, et al., 2016. Identification of soil heavy metal sources and improvement in spatial mapping based on soil spectral information: A case study in northwest China [J]. *Sci Total Environ*, 565: 155–164.
- CHI GL, ZHAO Y, GUAN ZY, et al., 2009. Responses of leaf-litter decomposition rate to acid mine drainage pollution [J]. *Chin J Ecol*, 28(12): 2579–2585. [迟国梁, 赵颖, 官昭瑛, 等, 2009. 树叶凋落物的分解速率对酸性矿山废水污染的响应 [J]. *生态学杂志*, 28(12): 2579–2585.]
- CORSTANJE R, REDDY K, PORTIER K, 2006. *Typha latifolia* and *Cladium jamaicense* litter decay in response to exogenous nutrient enrichment [J]. *Aquat Bot*, 84(1): 70–78.
- DAI XJ, HU R, LUO HT, et al., 2021. Effects of the decomposition of *Gracilaria lemaneiformis* on seawater quality [J]. *J Trop Oceanogr*, 40(1): 91–98. [戴晓娟, 胡韧, 罗洪添, 等, 2021. 大型海藻龙须菜凋落物分解对水质的影响 [J]. *热带海洋学报*, 40(1): 91–98.]
- Department of Science and Technology Standards, Ministry of Environmental Protection, 2010. Water quality — Determination of ammonia nitrogen — Nessler's reagent spectrophotometry: HJ 535–2009 [S]. Beijing: Standards Press of China: 1–6. [环境保护部科技标准司, 2010. 水质氨氮的测定 纳氏试剂分光光度法: HJ 535—2009 [S]. 北京: 中国标准出版社: 1–6.]
- DUARTE S, PASCOAL C, CASSIO F, 2004. Effects of zinc on leaf decomposition by fungi in streams: studies in microcosms [J]. *Microb Ecol*, 48(3): 366–374.
- FANG ZR, WANG QY, ZHANG CQ, et al., 2022. Effects of Cr<sup>6+</sup> stress on chromium chemical speciation distribution and bacterial community structure in the *Coix lacryma-jobi* L. constructed wetlands [J]. *Environ Poll Bioavail*, 34(1): 433–445.
- GITHUKU CR, MUSYOKA NJ, SALIM WR, et al., 2021. Treatment potential and phytoextraction capacity of *Phragmites australis* in the removal of heavy metals from constructed wetlands [J]. *Int J Environ Waste Manage*, 27(3): 310–344.
- GRASSET C, LEVREY L, DELOLME C, et al., 2017. The interaction between wetland nutrient content and plant quality controls aquatic plant decomposition [J]. *Wetlands Ecol Manage*, 25(2): 211–219.

- GUAN YN, BAI JH, WANG W, et al., 2020. Litter decomposition and heavy metal return characteristics of *Phragmites australis* and *Suaeda salsa* under different flooding conditions in the Yellow River Delta, China [J]. *J Nat Resour*, 35(2): 472-479. [关亚楠, 白军红, 王伟, 等, 2020. 黄河三角洲不同淹水条件下芦苇和盐地碱蓬凋落物的分解与重金属归还特征 [J]. *自然资源学报*, 35(2): 472-479.]
- GUO LL, DENG MF, YANG S, et al., 2021. The coordination between leaf and fine root litter decomposition and the difference in their controlling factors [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 30(11): 2286-2296.
- HUANG JX, 2012. Mechanism of responding to *Coix aquatica* Roxb constructed wetland under nutrient solution containing Cr (VI) [D]. Nanning: Guangxi University. [黄建祥, 2012. 薏米人工湿地在含铬(VI)营养液处理下的响应机理 [D]. 南宁: 广西大学.]
- HUANG YZ, 2004. Interactions between cadmium and phosphorus, zinc, iron, calcium and their ecological effects [J]. *Chin J Ecol*, 23(2): 92-97. [黄益宗, 2004. 镉与磷、锌、铁、钙等元素的交互作用及其生态学效应 [J]. *生态学杂志*, 23(2): 92-97.]
- JANI A, GROSSMAN J, SMYTH T, et al., 2015. Influence of soil inorganic nitrogen and root diameter size on legume cover crop root decomposition and nitrogen release [J]. *Plant Soil*, 393(1/2): 57-68.
- KANG MX, TIAN YM, PENG S, et al., 2019. Effect of dissolved oxygen and nutrient levels on heavy metal contents and fractions in river surface sediments [J]. *Sci Total Environ*, 648: 861-870.
- KIM SY, GEARY PM, 2001. The impact of biomass harvesting on phosphorus uptake by wetland plants [J]. *Water Sci Technol*, 44(11/12): 61-67.
- KUMAR D, 2020. Chromium removal efficiency of plant, microbe and media in experimental VSSF constructed wetlands under monocropped and co-cropped conditions [J]. *Mathematical Res Lett*, 27(2): 2071-2086.
- LI K, GU C, LIU J, et al., 2014. Experiment on treatment of sewage containing heavy metal by *Leersia hexandra* Swartz [J]. *Environ Sci & Technol*, 37(11): 151-155. [李恺, 顾晨, 刘杰, 等, 2014. 李氏禾净化含重金属生活污水的实验 [J]. *环境科学与技术*, 37(11): 151-155.]
- LI LX, LI Q, TANG YJ, et al., 2021. Effects of different nutritional conditions on accumulation and distribution of Cr in *Coix lacryma-jobi* L. in Cr<sup>6+</sup>-contaminated constructed wetland [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 225: 112763.
- LI S, 2016. The purification mechanism study of *Coix aquatica* constructed wetland on domestic sewage contain hexavalent chromium [D]. Nanning: Guangxi University. [李帅, 2016. 薏米人工湿地对含铬(VI)污水的净化机理研究 [D]. 南宁: 广西大学.]
- LI XL, 2018. Determination of total nitrogen in water sample by ultraviolet spectrophotometry with alkaline potassium persulfate digestion [J]. *Chem Manage*, (31): 1. [李学莲, 2018. 碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法测定水样中的总氮 [J]. *化工管理*, (31): 1.]
- LI ZG, HUANG HL, LI SL, et al., 2010. Effects of chromium purification of domestic wastewater and its accumulation in constructed wetlands [J]. *J Agro-Environ Sci*, 29(7): 1362-1368. [李志刚, 黄海连, 李素丽, 等, 2010. 铬对人工湿地净化生活污水的影响及铬积累规律 [J]. *农业环境科学学报*, 29(7): 1362-1368.]
- LI ZG, JIANG YH, LI SL, et al., 2008. Effect of wastewater treatment on leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence properties of three plant species in constructed wetland [J]. *Ecol Environ*, 17(6): 2187-2191. [李志刚, 蒋越华, 李素丽, 等, 2008. 人工湿地污水处理对三种植物光合作用及叶绿素荧光特性的影响 [J]. *生态环境*, 17(6): 2187-2191.]
- LI ZG, YANG Y, AN RC, et al., 2018. Accumulation and distribution of chromium in *Coix lacryma-jobi* in constructed wetland treated with domestic sewage [J]. *Guihaia*, 38(6): 681-686. [李志刚, 杨幽, 安芮辰, 等, 2018. 铬污染人工湿地薏米对铬的积累和分布 [J]. *广西植物*, 38(6): 681-686.]
- LIN H, YOU SH, LIU LH, 2019. Characterization of microbial communities, identification of Cr (VI) reducing bacteria in constructed wetland and Cr (VI) removal ability of *Bacillus cereus* [J]. *Sci Rep*, 9: 12873.
- LYTLE C, LYTLE F, YANG N, et al., 1998. Reduction of Cr (VI) to Cr (III) by wetland plants: Potential for in situ heavy metal detoxification [J]. *Environ Sci Technol*, 32(20): 3087-3093.
- MA C, WANG YY, ZHOU T, et al., 2022. Enrichment characteristics and desorption behavior of cadmium and zinc in particulate organic matter of polluted soil [J]. *J Ecol Environ*, 31(9): 1892-1900. [马闯, 王雨阳, 周通, 等, 2022. 污染土壤颗粒态有机质镉锌富集特征及其解吸行为研究 [J]. *生态环境学报*, 31(9): 1892-1900.]
- MA Y, LUO YM, TENG Y, et al., 2013. Effects of endophytic bacteria enhancing phytoremediation of heavy metal contaminated soils [J]. *J Soil Sci*, 50(1): 195-202. [马莹, 骆永明, 滕应, 等, 2013. 内生细菌强化重金属污染土壤植物修复研究进展 [J]. *土壤学报*, 50(1): 195-202.]
- MANDAL S, SARKAR B, BOLAN N, et al., 2017. Enhancement of chromate reduction in soils by surface modified biochar [J]. *J Environ Manage*, 186(Pt. 2): 277-284.
- MUSTAPHA H, VAN BRUGGEN J, LENS P, 2018. Fate of

- heavy metals in vertical subsurface flow constructed wetlands treating secondary treated petroleum refinery wastewater in Kaduna, Nigeria [J]. *Int J Phytoremed*, 20: 44–53.
- NOROUZI S, HEIDARI M, ALIPOUR V, et al., 2018. Preparation, characterization and Cr (VI) adsorption evaluation of NaOH-activated carbon produced from Date Press Cake; an agro-industrial waste [J]. *Bioresour Technol*, 258: 48–56.
- OJUADERIE OB, BABALOLA OO, 2017. Microbial and plant-assisted bioremediation of heavy metal polluted environments: A review [J]. *Int J Environ Res Public Health*, 14: 1504.
- OLSON JS, 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems [J]. *Ecology*, 44(2): 322–331.
- PAREDES D, VELEZ M, KUSCHK P, et al., 2007. Effects of type of flow, plants and addition of organic carbon in the removal of zinc and chromium in small-scale model wetlands [J]. *Water Sci Technol*, 56: 199–205.
- PEGN Z, LI ZG, HE B, et al., 2015. Root decomposition of *Coix aquatica* Roxb in constructed wetlands and release and changes in chemical form of chromium [J]. *J Environ Sci*, 35(1): 238–244. [彭姿, 李志刚, 何冰, 等, 2015. 薹米人工湿地根系分解及其铬元素的释放和化学形态变化 [J]. *环境科学学报*, 35(1): 238–244.]
- PENG Z, LI ZG, LI S, et al., 2014. The effect of hexavalent chromium on purifying effect of ammonia nitrogen with different water depth and total phosphorus in *Coix aquatica* constructed wetlands [J]. *Environ Sci & Technol*, 37(120): 146–149. [彭姿, 李志刚, 李帅, 等, 2014. 六价铬对薹米人工湿地净化生活污水的影响 [J]. *环境科学与技术*, 37(120): 146–149.]
- PEREIRA P, CACADOR I, VALE C, et al., 2007. Decomposition of belowground litter and metal dynamics in salt marshes (Tagus Estuary, Portugal) [J]. *Sci Total Environ*, 380: 93–101.
- Planning Standards Division, National Environmental Protection Agency, 1987. Water quality—Determination of total chromium; GB 7466–87 [S]. Beijing: Standards Press of China. [国家环境保护局规划标准处, 1987. 水质 总铬的测定: GB 7466—87 [S]. 北京: 中国标准出版社.]
- REN J, GAO SX, TAO L, et al., 2016. Pb removal using mixed substrates in a constructed laboratory-scale unvegetated vertical subsurface-flow wetland [J]. *Polish J Environ Stud*, 25(1): 283–290.
- SHANKER A, CERVANTES C, LOZA-TAVERA H, et al., 2005. Chromium toxicity in plants [J]. *Environ Int*, 31(5): 739–753.
- WANG AY, HUANG SS, ZHONG GF, et al., 2012. Effect of Cr (VI) stress on growth of three herbaceous plants and their Cr uptake [J]. *Environ Sci*, 33(6): 2028–2037. [王爱云, 黄姗姗, 钟国锋, 等, 2012. 铬胁迫对 3 种草本植物生长及铬积累的影响 [J]. *环境科学*, 33(6): 2028–2037.]
- XU L, WU X, 2019. Decomposition of plant litter under chromium pollution and associated characteristics of chromium release [J]. *Polish J Environ Stud*, 28(4): 2941–2948.
- XUE YT, LIN YH, HE XB, et al., 2018. Effects of lead on the decomposition of *Phyllostachys pubescens* leaf litter in western Hu'nan Province [J]. *J Chongqing Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 35(1): 117–123. [薛银婷, 林永慧, 何兴兵, 等, 2018. 铅污染对湘西地区毛竹凋落物分解的影响 [J]. *重庆师范大学学报(自然科学版)*, 35(1): 117–123.]
- YANG JR, HE JQ, 1995. Tolerance mechanism of crops to Cd pollution [J]. *J Appl Ecol*, 6(1): 5. [杨居荣, 贺建群, 1995. 农作物对 Cd 毒害的耐性机理探讨 [J]. *应用生态学报*, 6(1): 5.]
- YANG JS, LIU JS, YU JB, et al., 2006. Dynamics of major elements in *Deyeuxia angustifolia* litter during its decomposition in Sanjiang Plain [J]. *Chin J Ecol*, 25(6): 597–602. [杨继松, 刘景双, 于君宝, 等, 2006. 三江平原小叶章湿地枯落物分解及主要元素变化动态 [J]. *生态学杂志*, 25(6): 597–602.]
- YANG LL, MA L, LIU W, et al., 2022. Purification performance of rural livestock and poultry breeding tail water by constructed wetland Cu and SMZ combined pollution [J]. *J Hydrobiol*, 46(10): 1484–1493. [杨玲丽, 马琳, 刘伟, 等, 2022. 铜和磺胺甲唑复合污染下人工湿地对禽畜养殖尾水的处理效果 [J]. *水生生物学报*, 46(10): 1484–1493.]
- YANG Y, PENG YM, YANG ZS, et al., 2019. The kinetics of aging and reducing processes of Cr (VI) in two soils [J]. *Bull Environ Contam Toxicol*, 103: 82–89.
- ZAPANA JSP, ARAN DS, BOCARDO EF, et al., 2020. Treatment of tannery wastewater in a pilot scale hybrid constructed wetland system in Arequipa, Peru [J]. *Int J Environ Sci Technol*, 17(11): 4419–4430.
- ZENG FR, ZHOU WH, QIU BY, et al., 2011. Subcellular distribution and chemical forms of chromium in rice plants suffering from different levels of chromium toxicity [J]. *J Plant Nutr Soil Sci*, 174(2): 249–256.

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202208043

成彦丽, 陈鸿, 杨溪, 等. 2024. 皖北淮河平原幼龄‘中山杉 118’根际与非根际细菌特征分析 [J]. 广西植物, 44(5): 852–862.

CHENG YL, CHEN H, YANG X, et al., 2024. Rhizosphere and non-rhizosphere bacterial characteristics analysis of young *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’ in Huaihe Plain of North Anhui [J]. *Guihaia*, 44(5): 852–862.



## 皖北淮河平原幼龄‘中山杉 118’根际 与非根际细菌特征分析

成彦丽<sup>1</sup>, 陈 鸿<sup>1</sup>, 杨 溪<sup>2</sup>, 韩永友<sup>2</sup>, 徐 晨<sup>1</sup>, 张远兵<sup>1\*</sup>

(1. 安徽科技学院 建筑学院, 安徽 蚌埠 233100; 2. 宿州市园林管理服务中心, 安徽 宿州 234000)

**摘 要:** 为探究生态景观绿化树种‘中山杉 118’对皖北淮河平原土壤生态系统的影响, 该研究分析了其根际与非根际土壤养分差异、微生物类群及其影响因子。结果表明: (1) 4年生‘中山杉 118’根际对大量元素的富集能力较弱, 水解性氮和有效磷出现亏欠现象, 全氮与非根际持平, 对全磷、全钾和速效钾有低程度的富集; ‘中山杉 118’根际对微量元素铁、铜、锰的富集能力较强, 其中根际有效锰含量显著高于非根际; ‘中山杉 118’根际与非根际土壤均为碱性, 根际 pH 略小于非根际, 而根际的电导率则大于非根际, 根际对速效钠、速效镁、速效钙有一定程度的富集, 对有机碳和有机质也有一定的富集性。(2) Anosim 组间群落结构差异显著性检验  $R$  值为 0.224 ( $P=0.022$ ),  $R$  值显著大于 0, 表明‘中山杉 118’根际与非根际细菌群落差异显著。‘中山杉 118’根际与非根际共有 5 283 个 OTUs, 根际特有 1 307 个, 非根际特有 1 265 个。(3) 根际细菌多样性略小于非根际, 两者的优势菌种为厚壁菌门、变形菌门、酸杆菌门、拟杆菌门、绿弯菌门、粘球菌门、放线菌门、泉古菌门, 其中仅酸杆菌门与有效磷呈显著正相关, 丰度较高的菌种中厚壁菌门、拟杆菌门在根际的含量分别为 17.94%、5.21%, 高于非根际 1.84%、3.90%, 并且两者与环境因子相关性不显著; 梭菌纲、拟杆菌纲和芽孢杆菌纲在根际的丰度比非根际分别高出 14.05%、1.32%、2.06%。(4) UPGMA 聚类树表明, ‘中山杉 118’根际 R4 样品独聚一枝, 非根际样品 NR4 和 NR5 聚为一枝, NR1、NR2 和 NR3 与根际 R1、R2、R3、R5 聚为一枝, R4 的物种多样性及物种丰度明显低于其他样品且分布不均匀。综上认为, 尽管幼龄‘中山杉 118’根际效应较弱, 但其是根际厚壁菌门和拟杆菌门富集的主要因素, 栽培过程中应多补充微量元素, 适量补充大量元素。

**关键词:** ‘中山杉 118’, 根际, 非根际, 细菌, 土壤养分, 高通量测序

中图分类号: Q948.12 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0852-11

## Rhizosphere and non-rhizosphere bacterial characteristics analysis of young *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’ in Huaihe Plain of North Anhui

收稿日期: 2023-04-05 接受日期: 2023-07-22

基金项目: 安徽省高校自然科学基金项目(KJ2021A0861); 宿州市国家生态园林城市创建及既有公共绿地养护管理提升研究项目(880456); 安徽科技学院校级人才引进自然科学基金项目(JZYJ202001)。

第一作者: 成彦丽(1990—), 博士, 讲师, 研究方向为园林植物与应用, (E-mail) 122489527@qq.com。

\*通信作者: 张远兵, 教授, 研究方向为园林植物与应用, (E-mail) 1264307813@qq.com。

CHENG Yanli<sup>1</sup>, CHEN Hong<sup>1</sup>, YANG Xi<sup>2</sup>, HAN Yongyou<sup>2</sup>,  
XU Chen<sup>1</sup>, ZHANG Yuanbing<sup>1\*</sup>

( 1. College of Architecture, Anhui Science and Technology University, Bengbu 233100, Anhui, China;  
2. Suzhou Garden Management Service Center, Suzhou 234000, Anhui, China )

**Abstract:** In order to explore the effects of ecological landscaping tree species *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’ on soil microbial ecosystem in Huaihe Plain of north Anhui Province, the differences in soil nutrients levels, microbial communities structures and their influencing factors between the rhizosphere (R) and non-rhizosphere (NR) were analyzed. The results were as follows: (1) The 4-year-old *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’ rhizosphere had a low enrichment capacity for macronutrients, resulting in a deficiency of hydrolyzable nitrogen and available phosphorus. The R had similar levels of total nitrogen, and lower levels of total phosphorus, total potassium and available potassium than the NR soil. The R had a strong enrichment ability for microelements (iron, copper, manganese). And the available manganese content in the R was significantly higher than that in the NR. Both the R and the NR soils of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’ were alkaline. The R had a slightly lower pH and a higher electrical conductivity than the NR. The R had a certain degree of enrichment for available sodium, available magnesium and available calcium, as well as for organic carbon and organic matter. (2) Based on the Anosim analysis of community structure between groups, the *R* value was 0.224 ( $P=0.022$ ), which was significantly greater than 0, indicating significant differences between the bacterial communities of the R and the NR of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’. The total number of OTUs in the R and the NR was 5 283. There were 1 307 unique OTUs in R and 1 265 OTUs in NR. (3) The R had a slightly lower bacterial diversity than the NR. The dominant phylum in both the R and the NR were Firmicutes, Proteobacteria, Acidobacteriota, Bacteroidetes, Chloroflexi, Myxococcota, Actinobacteria, and Crenarchaeota. Among them, only Acidobacteriota showed a significant positive correlation with available phosphorus. The R had higher abundances of Firmicutes (17.94%) and Bacteroidetes (5.21%) than the NR (1.84% and 3.90%), respectively. Neither of them had a significant correlation with environmental factors. The R had higher abundances of Clostridia, Bacteroidia and Bacilli than the NR by 14.05%, 1.32% and 2.06%, respectively. (4) The UPGMA clustering analysis showed that R4 was isolated from the other samples. NR4 and NR5 formed a cluster, NR1, NR2 and NR3 clustered with R1, R2, R3 and R5. R4 had lower species diversity and abundance than the other samples, and had an uneven distribution of taxa. In conclusion, despite the weak rhizosphere effect of young *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’, it was the main factor for the enrichment of Firmicutes and Bacteroidetes in the rhizosphere. And more microelements and a moderate amount of macroelements should be applied in the cultivation process.

**Key words:** *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’, rhizosphere, non-rhizosphere, bacterial, soil nutrients, high throughput sequencing

皖北淮河平原地处亚热带北缘和以北地区,地势平坦,耕地较多。由于园林绿化植物和农作物在气候不稳定的年份易遭受极端天气如冻害、寒害的破坏,造成巨大的经济损失,因此需种植高大乔木和农田防护林来维护生态系统的稳定。应用于该地区城乡绿化、农林林网等的速生乔木主要有杨树、法国梧桐、枫香等,种类十分有限,不利于形成稳定、完整的造林结构。中山杉(*Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’)是落羽杉(*T. distichum*)、池杉(*T. ascendens*)、墨西哥落羽杉(*T. mucronatum*)杂交获得的优良无性系后代的总称。该类林木品种

生长迅速,年胸径、高生长量分别为 1.5~2 cm、1.5~2 m,最终可形成高 30~50 m、形如宝塔的通直大树(殷云龙等,2014;Cheng et al.,2015)。同时,其叶色在生长季为深绿,在秋冬为橘黄色,病虫害较少,抗 12 级台风,无病虫害,寿命长可达三千年,是一种优良的生态绿化景观树种(王紫阳等,2015;Wang et al. 2016)。中山杉速生的林学性状与其对生长土壤中水分和养分的利用效率关系密切,其中植物的根际和非根际微生物对土壤养分的分解和转化有着显著的促进作用(刘子雄等,2005)。

根际是指植物根系周围 14 mm 的微域,超过

这个范围被视作非根际土壤。根际是植物根系与土壤的一个特殊界面。在这个特殊的微域,植物、土壤、微生物三者之间的物质与能量交换最为活跃,对生态系统中的养分循环具有重要作用。土壤细菌是土壤生态系统的重要组成部分,占土壤微生物总量的70%~90%(李新等,2016;徐丽霞和何永吉,2019;伍文宪等,2020)。有研究表明,根际促植物生长细菌(PGPR)可以通过自身代谢活动将土壤营养物质分解、转化为植物可吸收利用的形态,从而促进植物生长(Bhattacharyya & Jha, 2012;李岩等,2018)。由于部分细菌分泌的酶、激素等物质可提高植物的适应性,如抗干旱、盐碱以及病原体侵害等,为植物健康生长提供保障,因此根际微生物与植物生长和健康密切联系(邱洁等,2019)。同时,植物又可通过根系活动改变根际土壤的养分含量及其他理化性质,进而改变根际微生物群落的组成,使得根际与非根际土壤微生物群落组成和多样性具有差异(葛应兰和孙廷,2020;郭辉和唐卫平,2020)。

‘中山杉118’[(*Taxodium distichum* × *Taxodium mucronatum*) × *Taxodium mucronatum*]是‘中山杉302’与其父本墨西哥落羽杉回交得到的优良品种,是国家林业和草原局林木良种审定委员会认定的良种(编号:国 R-SC-TD-001-2006)(殷云龙等,2019)。“中山杉118”具有速生、观赏价值高、耐盐碱、耐水湿等优点,已经广泛应用于园林绿化、农田林网和河湖滩涂等生态系统(马林等,2011)。目前,关于‘中山杉118’的研究主要集中在优良品种的引种应用、繁育栽培、杂交育种、杂交优势利用与机理分析、耐水淹胁迫机理、材质等方面,而对其与土壤生态系统的互作鲜有报道。因此,本文以4年生‘中山杉118’根际和非根际土壤为研究对象,基于16S rRNA高通量测序技术,揭示两者土壤细菌的群落结构、物种组成和差异及其与土壤理化因子的关系,明确‘中山杉118’对土壤质量和土壤微生物的影响,以期探究‘中山杉118’速生林学性状与土壤理化性质和微生物的关系提供基础数据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 样品采集

采样地位于安徽省宿州市埇桥区宿州植物园

(116°09′—118°10′ E, 33°18′—34°38′ N),地处安徽北部,淮河平原腹地。‘中山杉118’种植基地大小为100 m × 200 m,地势平坦,立地条件一致,土壤类型为黄壤土。供试材料‘中山杉118’(1年生扦插苗)购于江苏靖江,现为4年生幼苗。对‘中山杉118’在大田种植过程中采用人工除草,适时浇水、施肥,所施肥料为尿素。2020年6月下旬,避开园路,随机选取一块大小为50 m × 50 m的样地,先基于对角线选取中心样点,再在对角线上选取4个与中心样点距离相等的点作为样点,即采用五点法选取‘中山杉118’土壤样品;分别在5个采样点上挖取‘中山杉118’的完整根系,去除根部大块土壤,晃动根部落下来的松散土壤作为非根际土壤样品,分别标记为NR1、NR2、NR3、NR4和NR5,使用无菌刷收集相对应的根部残留的土壤作为根际土壤样品,分别标记为R1、R2、R3、R4和R5。

### 1.2 方法

1.2.1 土壤理化性质测定 用玻璃电极法测定土壤pH;电极法测定电导率;重铬酸钾氧化-外加加热法测定土壤有机碳及有机质含量;硫酸-加速剂消解,凯氏法测定全氮含量;采用NaOH碱熔,钼锑抗分光光度法测定土壤全磷含量,原子吸收分光光度法测定土壤全钾含量;碱解扩散法测定水解性氮含量;碳酸氢钠浸提,钼锑抗比色法测定土壤速效磷含量;乙酸铵浸提-原子吸收法测定土壤速效钾含量;DTPA-TEA浸提法,ICP-AES测定土壤有效铜铁锰;乙酸铵浸提-ICP-AES测定土壤速效钠镁钙含量(薛会英等,2021;张金波等,2022)。每个指标均重复测定3次。

1.2.2 基因组DNA提取、PCR扩增及序列分析 采用CTAB法提取样本基因组DNA,并检测其纯度和浓度。使用高效高保真酶Phusion<sup>®</sup> High-Fidelity PCR Master Mix with GC Buffer,基于引物515F:5'-GTGCCAGCMGCCGCGG-3',806R:5'-GGACTACHVG GGTWCTAAT-3'扩增细菌16S V4区。回收目标产物后构建文库,检测合格后上机测序。使用FLASH version 1.2.7(<http://ccb.jhu.edu/software/FLASH/>)和Qiime version 1.9.1([http://qiime.org/scripts/split-libraries\\_fastq.html](http://qiime.org/scripts/split-libraries_fastq.html))对Illumina NovaSeq测序的下机数据(Raw PE)进行拼接和质控得到Clean Tags,利用vsearch version 1.3.0(<https://github.com/torognes/vsearch/>)进行嵌合体过滤,得到用于后续分析的有效数据(Effective Tags)。利用

Uparse version 7.0.1001 (<http://www.drive5.com/uparse/>) 软件先将 97% 一致的有效数据进行聚类, 再采用 Mothur 方法 (Edgar, 2013) 与 SILVA138 的 SSUrRNA (<http://www.arb-silva.de/>) 数据库对 OTUs 的序列进行物种注释。

1.2.3 数据分析 基于 R 软件对‘中山杉 118’根际与非根际的土壤理化因子进行独立样本 *t* 检验, 计量数据以  $\bar{x} \pm s_x$  表示,  $P < 0.05$  表示差异有统计学意义。通过根际富集率  $E$  (enrichment ratio) 反映养分的富集程度, 计算公式为  $E = [(\text{根际含量} - \text{非根际含量}) / \text{非根际含量}] \times 100\%$  (杨阳和刘秉儒, 2015; 马源等, 2019)。

使用 Qiime Version 1.9.1 软件统计各样本的多样性指数, 通过 R 软件中的函数对根际与非根际的多样性差异进行秩和检验。基于 R vegan 包的

Anosim 函数完成根际与非根际组间差异显著性检测, 组间差异程度用  $R$  值表示,  $R > 0$  表示组间差异大于组内差异,  $R < 0$  表示组间差异小于组内差异,  $P$  值则表示差异是否显著。用 Qiime 软件计算 Unifrac 距离, 构建 UPGMA 样本聚类树。先用 R 软件中 psych 包分析环境因子与微生物丰富度之间 Spearman 相关系数, 系数介于  $-1 \sim 1$  之间, 其大于 0 为正相关, 而小于 0 则为负相关, 再用 pheatmap 包对结果进行可视化。

## 2 结果与分析

### 2.1 根际与非根际土壤理化性质分析

由表 1 可知, 宿州市植物园‘中山杉 118’种植土壤为碱性土壤, 样品根际土壤 (R) pH 值均略低

表 1 ‘中山杉 118’根际/非根际土壤的理化性质  
Table 1 Physicochemical properties of R and NR soils of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’

土壤类型和编号 Soil type and code	根际 R						非根际 NR						富集率 $E$ (%)
	R1	R2	R3	R4	R5	平均值 Mean	NR1	NR2	NR3	NR4	NR5	平均值 Mean	
酸碱值 pH	8.68	8.42	8.53	8.48	8.23	8.47±0.07a	8.71	8.51	8.72	8.56	8.32	8.56±0.07a	—
电导率 Electrical conductivity ( $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ )	159.9	175.9	162.3	185.2	203	177.3±7.91a	158.5	162.6	146.7	169.3	183.1	164.0±6.02a	—
干湿比 Dry/wet (%)	99.16	97.55	98.69	98.12	96.34	97.97±0.49a	98.67	97.93	98.96	98.19	95.80	97.91±0.56a	—
有机碳 Soil organic carbon ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	1.92	4.05	3.08	3.06	8.27	4.08±1.10a	2.46	3.21	1.48	3.53	8.17	3.77±1.16a	8.22
有机质 Soil organic matter ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	3.31	6.98	5.31	5.27	14.25	7.03±1.90a	4.25	5.53	2.56	5.09	14.08	6.50±2.01a	8.15
全氮 Total nitrogen ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	0.26	0.48	0.33	0.19	0.97	0.44±0.14a	0.28	0.44	0.14	0.46	0.86	0.44±0.12a	0.00
全磷 Total phosphorus ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	0.46	0.46	0.44	0.48	0.60	0.49±0.03a	0.40	0.48	0.43	0.45	0.54	0.46±0.02a	6.52
全钾 Total potassium ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	18.98	19.79	20.10	20.44	20.74	20.01±0.30a	19.28	18.70	18.46	19.55	21.07	19.41±0.46a	3.09
水解性氮 Hydrolyzable nitrogen ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	25.15	39.66	18.86	43.65	71.46	39.76±9.14a	26.86	40.74	26.91	27.01	81.65	40.63±10.60a	-2.14
有效磷 Available phosphorus ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	2.41	1.98	1.81	1.14	3.59	2.19±0.41a	5.87	3.60	1.40	1.95	3.89	3.34±0.79a	-34.43
速效钾 Available potassium ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	48.65	85.05	55.71	100.44	117.36	81.44±13.04a	56.32	87.84	50.56	76.58	121.27	78.51±12.63a	3.73
有效铁 Available iron ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	11.10	19.42	17.51	17.26	34.38	19.93±3.87a	10.53	13.30	11.46	12.39	21.41	13.82±1.95a	44.21
有效锰 Available manganese ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	10.98	8.44	8.47	10.42	11.46	9.95±0.63a	7.97	7.28	5.99	8.61	9.47	7.86±0.59b	26.59
有效铜 Available copper ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	0.53	1.04	0.67	0.84	2.28	1.07±0.31a	0.53	0.83	0.61	0.75	1.47	0.84±0.17a	27.38
有效锌 Available zinc ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	0.79	1.06	0.48	1.22	1.02	0.91±0.13a	2.82	0.54	0.80	0.52	0.66	1.07±0.44a	-14.95
速效钠 Available sodium ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	29.86	39.28	23.86	44.65	47.78	37.09±4.49a	24.22	25.78	22.80	37.26	39.60	29.93±3.52a	23.92
速效钙 Available calcium ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	3.92	4.87	4.17	4.58	6.04	4.71±0.37a	3.87	4.61	3.81	4.38	5.94	4.52±0.39a	4.20
速效镁 Available magnesium ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	230.17	341.17	232.49	391.12	437.54	326.61±41.74a	231.85	289.81	119.40	348.75	446.12	303.18±54.90a	7.73

注: 同行数据后不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference in the same row ( $P < 0.05$ ). The same below.

于非根际土壤(NR),土壤电导率均大于非根际土壤。基于 R 语言的独立样本 *t* 检验表明,根际与非根际的土壤除有效锰显著大于非根际之外( $P < 0.05$ ),其他理化因子差异均不显著( $P > 0.05$ )。通过平均值和根际富集率分析发现,‘中山杉 118’根际对有效铁(44.21%)、有效铜(27.38%)、有效锰(26.59%)、速效钠(23.92%)、有机碳(8.22%)、有机质(8.15%)、速效镁(7.73%)、全磷(6.52%)、速效钙(4.20%)、速效钾(3.73%)、全钾(3.09%)均有一定的富集性,其中有效铁、有效锰和有效铜的富集程度较高;全氮在根际与非根际土壤之间持平;而水解性氮、有效锌、有效磷出现赤贫现象,分别亏欠 2.14%、14.95% 和 34.43%。

## 2.2 根际与非根际土壤微生物多样性分析

本研究测序深度指数变化范围为 0.980 ~ 0.997, Q20 的变化范围为 98.79% ~ 99.44%, GC 含量的变化范围为 52.77% ~ 57.43%, Effective Tags 的数目与 Raw PE 数目的百分比(Effective%)的变化范围为 70.44% ~ 81.23%, 表明测序深度大、质量高。整体分析表明,‘中山杉 118’根际土壤微生物物种数目、Chao1、ACE、Simpson、Shannon 和 PD whole tree 指数的平均值分别为 240、

3 828.033、3 733.681、0.984、9.157、186.018, 均略低于非根际 3 743、4 096.895、4 151.882、0.997、10.019、213.703, 根际与非根际之间的多样性指数差异不显著(表 2)。就单个样品而言,根际样品 R4 的物种多样性及物种丰度明显低于其他样品,并且分布十分不均匀(表 2,图 1)。

## 2.3 土壤微生物群落结构分析

基于 Anosim 组间群落结构差异显著性检验结果,组间差异 *R* 值为 0.224 ( $P = 0.022$ ), *R* 值显著大于 0,说明‘中山杉 118’根际与非根际微生物群落之间差异显著。‘中山杉 118’根际与非根际共有 5 283 个 OTUs。根际特有 1 307 个 OTUs,占根际总 OTUs 总数的 19.97%,非根际特有 1 265 个 OTUs,占非根际总 OTUs 总数的 19.45%,根际特有 OTUs 大于非根际。对 OTUs 注释后发现‘中山杉 118’根际和非根际所涉及微生物来自细菌界和古细菌界,可归属为 89 门 182 纲 371 目 489 科 735 属,能具体鉴定到种级别的微生物有 313 种。UPGMA 聚类树表明,‘中山杉 118’根际 R4 样品独聚一枝,非根际样品 NR4 和 NR5 聚为一枝,NR1、NR2 和 NR3 与其他根际样品聚为一枝(图 1)。

表 2 Alpha 多样性指数  
Table 2 The indices of Alpha diversity

样品名称 Sample name	物种数目 Number of species	Chao1 指数 Chao1 index	ACE 指数 ACE index	辛普森指数 Simpson index	香农指数 Shannon index	PD whole tree 指数 PD whole tree index
R1	4 042	4 475.417	4 502.899	0.998	10.264	220.855
R2	3 603	3 999.709	4 069.242	0.995	9.596	199.184
R3	3 869	4 204.005	4 270.841	0.997	10.066	221.739
R4	832	894.962	921.858	0.931	5.839	71.929
R5	3 856	5 566.073	4 903.564	0.998	10.022	216.382
R	3 240±606.157a	3 828.033±781.461a	3 733.681±716.513a	0.984±0.013a	9.157±0.837a	186.018±28.811a
NR1	3 847	4 267.635	4 282.559	0.998	10.149	211.211
NR2	4 145	4 550.628	4 613.376	0.998	10.270	226.754
NR3	3 874	4 172.541	4 229.885	0.998	10.138	231.122
NR4	3 494	3 843.646	3 913.216	0.997	9.806	211.532
NR5	3 357	3 650.026	3 720.376	0.996	9.731	187.894
NR	3 743±3.521a	4 096.895±158.836a	4 151.882±154.806a	0.997±0.000a	10.019±0.105a	213.703±7.585a

## 2.4 土壤微生物群落组成

由图 2:A 可知,‘中山杉 118’根际与非根际土

壤细菌群落中的优势类群虽一致,但所占比例不同。‘中山杉 118’优势细菌有厚壁菌门

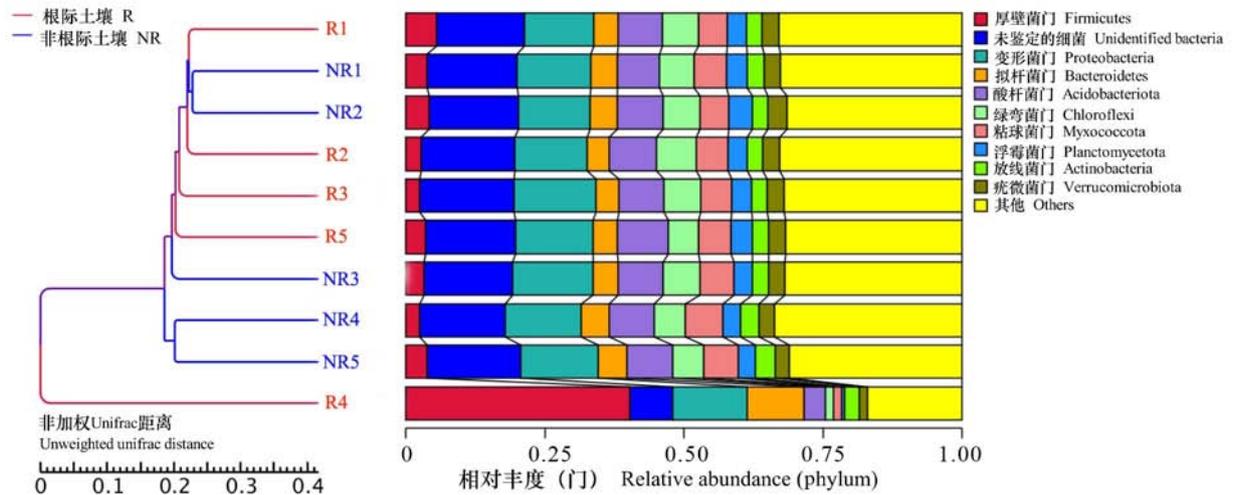


图 1 ‘中山杉 118’根际与非根际样品聚类图

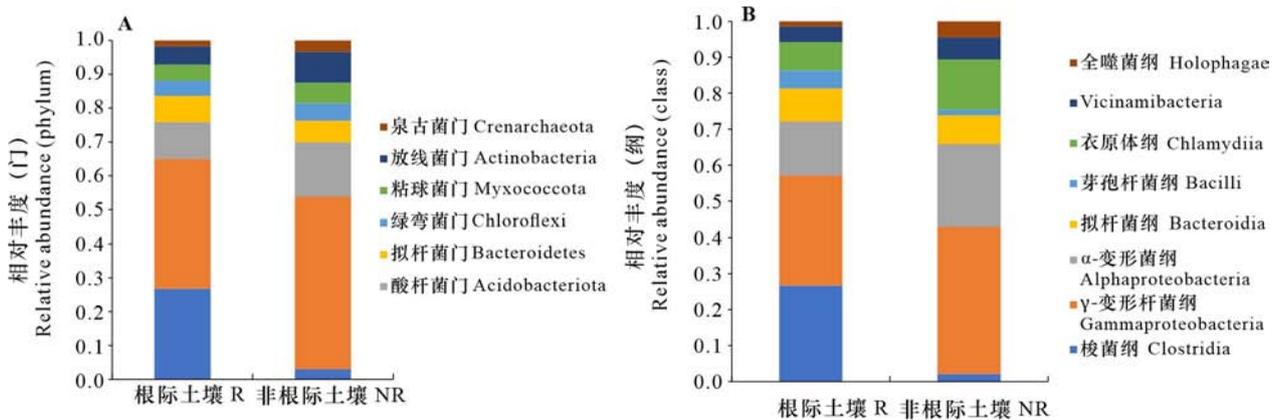
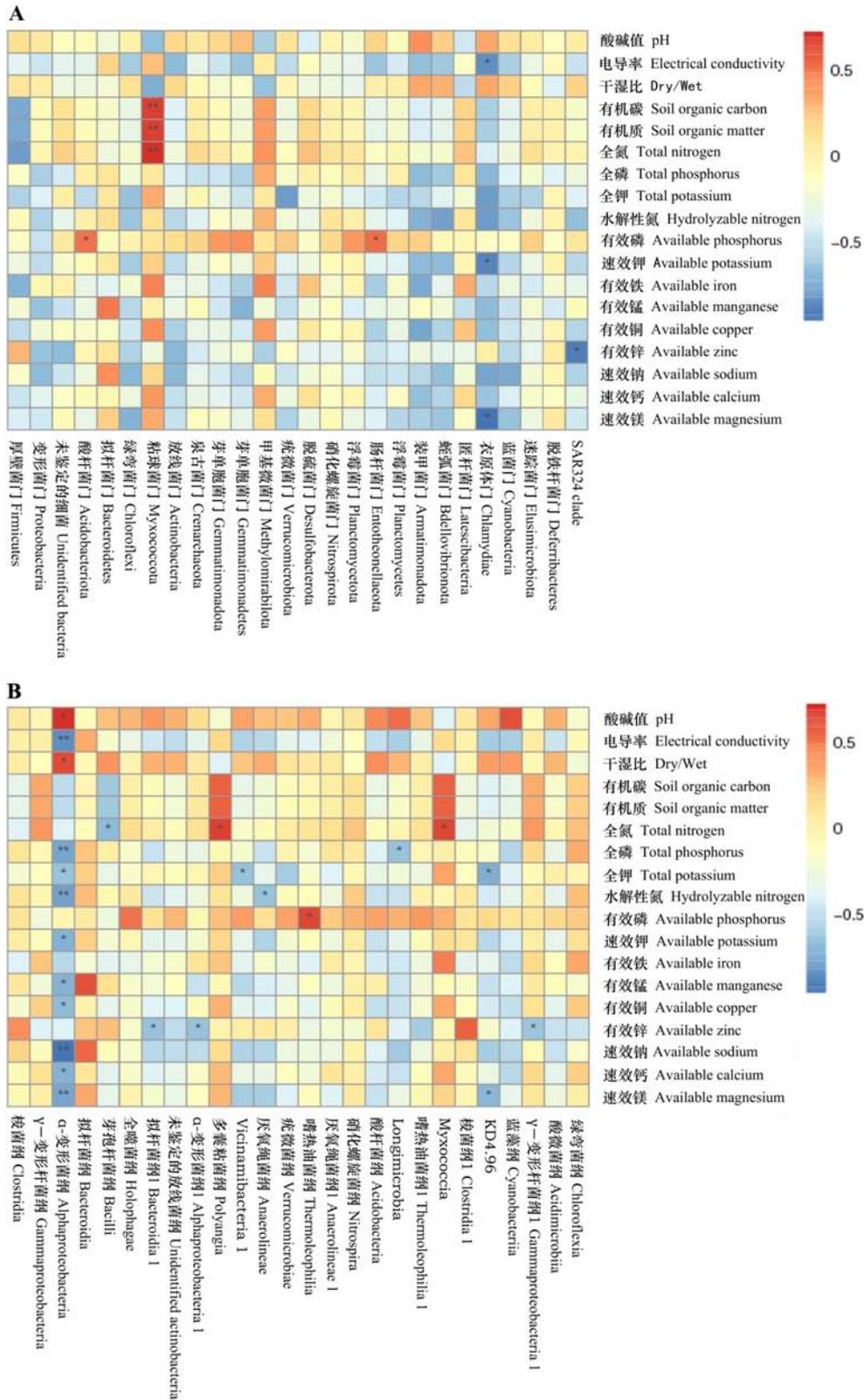
Fig. 1 Cluster tree of R and NR samples of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’

图 2 ‘中山杉 118’根际与非根际细菌群落的组成

Fig. 2 Composition of R and NR bacteria communities of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’

(Firmicutes)、变形菌门 (Proteobacteria)、酸杆菌门 (Acidobacteriota)、拟杆菌门 (Bacteroidetes)、绿弯菌门 (Chloroflexi)、粘球菌门 (Myxococota)、放线菌门 (Actinobacteria)、泉古菌门 (Crenarchaeota), 在根际与非根际土壤中占其总细菌门类的比例分别是 17.94%、25.61%、7.29%、5.21%、3.03%、3.14%、3.63%、1.19% 和 1.84%、30.98%、9.81%、3.90%、3.12%、3.71%、5.55%、2.08%。其中, 厚壁菌门、拟杆菌门在根际的丰度比非根际分别高出 16.19% 和 1.31%。R4 样品中厚壁菌门作为主要细菌类群, 占其总细菌门类的比例为 76.77% (图 1)。

梭菌纲 (Clostridia)、 $\gamma$ -变形杆菌纲 (Gammaproteobacteria)、 $\alpha$ -变形杆菌纲 (Alphaproteobacteria)、拟杆菌纲 (Bacteroidia)、芽孢杆菌纲 (Bacilli)、衣原体纲 (Chlamydia)、Vicinamibacteria、全噬菌纲 (Holophagae) 在‘中山杉 118’根际与非根际土壤中占其总细菌纲类的比例分别是 15.08%、17.14%、8.47%、5.19%、2.82%、4.46%、2.44%、0.83% 和 1.03%、19.88%、11.09%、3.87%、0.76%、6.79%、2.98%、2.18% (图 2: B)。梭菌纲、拟杆菌纲和芽孢杆菌纲在根际的丰度比非根际分别高出 14.05%、1.32%、2.06%。R4 样品中梭菌纲



A. 门; B. 纲; \* 表示显著相关 ( $P < 0.05$ ); \*\* 表示极显著相关 ( $P < 0.01$ )。  
A. Phylum; B. Class; \* indicates significant correlation ( $P < 0.05$ ); \*\* indicates highly significant correlation ( $P < 0.01$ ).

图 3 ‘中山杉 118’ 土壤理化因子与微生物关系图

Fig. 3 Relationship between soil physicochemical factors and microorganisms of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 118’

占其总细菌纲类的比例为 66.73%。

### 2.5 微生物与环境因子的相关分析

Spearman 分析表明,有机碳、有机质、全氮和粘球菌门呈极显著正相关,有效磷与酸杆菌门和肠杆菌门呈显著正相关,衣原体门(*Chlamydiae*)与电导率、速效钾和速效镁呈显著负相关,有效锌与 SAR324 clade 呈显著负相关(图 3:A)。 $\alpha$ -变形菌纲与 pH、干湿比呈显著正相关,与电导率、全磷、全钾、水解性氮、速效钾、有效锰、有效铜、速效钠、速效钙和速效镁呈显著负相关,全氮与芽孢杆菌纲呈显著负相关,有效锌与拟杆菌纲 1、 $\alpha$ -变形菌纲 1 和  $\gamma$ -变形杆菌纲 1 呈显著负相关,全氮与多囊粘菌纲(*Polyangia*)和 *Myxococcia* 呈显著正相关,全钾与 *Vicinamibacteria* 1 呈显著负相关,水解性氮与厌氧绳菌纲(*Anaerolineae*)呈显著负相关,有效磷与嗜热油菌纲(*Thermoleophilia*)呈显著正相关,全磷与 *Longimicrobia* 呈显著负相关,全钾和速效镁与 KD4.96 呈显著负相关(图 3:B)。

## 3 讨论与结论

### 3.1 根际与非根际土壤理化性质差异分析

土壤理化性质可以反映土壤质量,土壤质量对于植物的生长和发育至关重要,长期种植特定植物会反作用于土壤质量和土壤生态系统(葛艺等,2019;全利红等,2019)。幼龄‘中山杉 118’根际的水解性氮和有效磷出现亏欠现象,全氮与非根际土壤持平,对全磷、全钾和速效钾有一定程度的富集,但富集程度较低。这表明幼龄‘中山杉 118’在生长旺期对土壤中大量元素的富集能力较弱。‘中山杉 118’根际土壤中的有效锰含量显著高于非根际,有效锰是指土壤中植物可以直接利用的锰,锰元素与植物的光合作用、酶的代谢和植物糖类物质的积累等生理生化过程有着密切联系。同时,‘中山杉 118’对有效铁、有效铜也有着高水平的富集,铁在植物光合作用与养分积累过程中起着重要作用,铜具有可以稳定叶绿素的功能,参与植物的呼吸代谢,这表明在常规栽培条件下幼龄‘中山杉 118’对微量元素铁、锰、铜表现出较强的根际正效应以满足自身的生长需求。‘中山杉 118’对速效钠、速效镁、速效钙的富集程度较低,并且根际的电导率略高于非根际,表明‘中山杉 118’体内不仅可以积累少量的  $\text{Na}^+$ ,还可以选

择性的吸收和运输  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{K}^+$ ,以保持与  $\text{Na}^+$  间的平衡,进而提高其耐盐性(马海燕等,2008;於朝广等,2016)。有机碳和有机质可以表示土壤的肥沃程度,‘中山杉 118’根际对其有一定的富集性,表明‘中山杉 118’根际潜在的肥力高于非根际。

幼龄‘中山杉 118’根际与非根际土壤间的理化性质,仅有效锰差异显著。这表明‘中山杉 118’幼树根系对土壤理化性质的影响力不大,根际效应不强。童琪等(2019)对不同龄组南酸枣根际与非根际土壤养分特征分析表明,3 年生的南酸枣仅对全氮有富集作用,并且只有全氮含量在根际与非根际土壤间存在显著性差异,15 年生和 30 年生的南酸枣对土壤全氮、全磷、水解性氮、有效磷、全钾、速效钾均存在富集作用,即幼龄南酸枣的根际效应较弱。宋鑫等(2014)对青藏高原 1、2、3 龄紫穗槐根际与非根际土壤养分变化分析发现,幼龄植物根际与非根际的土壤理化因子差异较小,随着种植年限的增加,紫穗槐培肥土壤效果明显。处于生长旺季的幼龄‘中山杉 118’根际对大量元素氮、磷、钾的富集程度较低,对微量元素铁、锰、铜的富集程度较高,对  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+$  有一定程度的富集,可为‘中山杉 118’栽培施肥提供参考。

### 3.2 根际与非根际土壤细菌差异分析

‘中山杉 118’根际与非根际土壤细菌群落间差异显著,根际细菌多样性略低于非根际,根际特有 1 307 个 OTUs。该趋势与毛竹林等植物的研究结果一致,推测是植物根系主动过滤与抑制部分微生物,从而导致根际微生物低于非根际(李怡等,2019)。另有研究表明,干旱、低温、高温、高湿等环境因子引发了刺槐林、鬼箭锦鸡儿、梧桐山毛棉杜鹃等植物根系分泌物增加,根际细菌选择性增强,最终导致根际微生物多样性低于非根际(丁新景等,2017;李媛媛等,2022;彭金根等,2022)。2020 年 6 月,宿州地区的平均降雨量为 45.6 mm,多云 12 d、降雨 10 d、晴 4 d、阴 4 d,白天平均温度为 30.2  $^{\circ}\text{C}$ ,夜间平均温度为 20.5  $^{\circ}\text{C}$ ,高温高湿促进了土壤细菌的增殖,而植物根系的分泌物使根际选择与抑制部分微生物的增长,最终导致细菌在根际形成负效应。

‘中山杉 118’根际菌类丰度较高的细菌类别中厚壁菌门、拟杆菌门的含量高于非根际且两者与环境因子不相关,植物类别是其富集的主要因

素。厚壁菌门主要包括芽孢杆菌纲和梭菌纲 (Wolf, 2004; 曹护群等, 2019; 陈蒙恩等, 2021)。芽孢杆菌纲可用于降解土壤中难溶化合物、降解原油、固定空气中的氮素、防治植物病虫害、处理工业废水等 (宋兆齐等, 2015; 张成明等, 2021; 吕睿等, 2022)。梭菌纲一般为专性厌氧菌, 主要分布在动物肠道、高温堆肥以及沼气发酵系统等无氧环境中, 往往具有很强的降解能力和代谢活性, 已成为各种工业酶及重要代谢产物的优良生产菌株 (彭柯等, 2021)。拟杆菌门具有更多的植物促生菌, 是玉米秸秆固态厌氧消化过程中的主要菌类 (吕燕红等, 2020; 董浩等, 2021)。*‘中山杉 118’* 根际土壤富集的厚壁菌门、拟杆菌门的细菌类群可能促进了土壤养分的快速积累, 并转化为植物可吸收的营养成分。Spearman 分析表明根际与非根际丰度均较高的酸杆菌门仅与有效磷呈显著正相关, 土壤理化性质分析表明有效磷在根际含量较低, 这与酸杆菌门在根际丰度较低一致。在丹麦全尺寸活性污泥污水处理厂 (WWTP) 中, 酸杆菌门类群丰富, 潜在参与了氮和磷的去除和铁的还原 (Kristensen et al., 2021)。有机碳、有机质、全氮和粘球菌门呈极显著正相关。进一步研究相关环境因子对微生物丰度调节方式, 可应用于 *‘中山杉 118’* 栽培实践中。

*‘中山杉 118’* 作为速生树种, 一般 5~6 年即可进入速生期, 本研究选择 4 年生 *‘中山杉 118’* 幼龄林的根际和非根际土壤作为研究对象, 仅可为幼龄 *‘中山杉 118’* 根际与非根际细菌的结构、类型、分布特征和影响因素提供基础数据和参考。因此, 进一步研究应考虑 *‘中山杉 118’* 不同林龄根际与非根际土壤微生物的特征和影响因素, 为其营造可持续经营的人工林提供理论基础。同时, 应展开 *‘中山杉 118’* 水淹与正常条件下根际与非根际的土壤微生物特征研究, 进一步综合探讨其耐水淹机制。

## 参考文献:

- BHATTACHARYYA P, JHA D, 2012. Plant growth-promoting rhizobacteria (pgpr): emergence in agriculture [J]. *World J Microb Biot*, 28(4): 1327-1350.
- CAO HQ, HE MC, SHU YS, et al., 2019. Effects of canine-derived compound probiotics on cecal microflora in splenic qi asthenia canines [J]. *Chin J Anim Nutr*, 31(8): 3810-3820. [曹护群, 贺濛初, 舒迎霜, 等, 2019. 犬源复合益生菌对脾气虚犬盲肠菌群的影响 [J]. *动物营养学报*, 31(8): 3810-3820.]
- CHEN ME, ZHAO C, HAN SN, et al., 2021. High-throughput sequencing reveals the microbial community structure in Taorong-type *Daqu* [J]. *Food Sci*, 42(8): 106-113. [陈蒙恩, 赵聪, 韩素娜, 等, 2021. 基于高通量测序的陶融型大曲微生物群落结构分析 [J]. *食品科学*, 42(8): 106-113.]
- CHENG YL, YANG Y, WANG ZY, et al., 2015. Development and characterization of EST-SSR markers in *Taxodium ‘zhongshansa’* [J]. *Plant Mol Biol Rep*, 33(6): 1804-1814.
- DING XJ, JING RY, HUANG YL, et al., 2017. Bacterial structure and diversity of rhizosphere and bulk soil of *Robinia pseudoacacia* forests in Yellow River Delta [J]. *Acta Pedol Sin*, 54(5): 1293-1302. [丁新景, 敬如岩, 黄雅丽, 等, 2017. 黄河三角洲刺槐根际与非根际细菌结构及多样性 [J]. *土壤学报*, 54(5): 1293-1302.]
- DONG H, LÜ YC, REN LW, et al., 2021. Microbial community structure of activated sludge in neomycin sulfate waste water [J]. *Chem Bioeng*, 38(8): 25-31. [董浩, 吕育财, 任立伟, 等, 2021. 硫酸新霉素废水活性污泥的微生物群落结构解析 [J]. *化学与生物工程*, 38(8): 25-31.]
- EDGAR RC, 2013. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads [J]. *Nat Methods*, 10(10): 996-998.
- GE E, XU SH, XU Y, 2019. Review on influencing factors of rhizosphere microbiome assemblage [J]. *Acta Agric Zhejiangensis*, 31(12): 2120-2130. [葛艺, 徐绍辉, 徐艳, 2019. 根际微生物组构建的影响因素研究进展 [J]. *浙江农业学报*, 31(12): 2120-2130.]
- GE YL, SUN T, 2020. Soil microbial community structure and diversity of potato in rhizosphere and non-rhizosphere soil [J]. *Ecol Environ*, 29(1): 141-148. [葛应兰, 孙廷, 2020. 马铃薯根际与非根际土壤微生物群落结构及多样性特征 [J]. *生态环境学报*, 29(1): 141-148.]
- GUO H, TANG WP, 2020. Enzyme Activity and microbial community diversity in rhizosphere and non-rhizosphere soil of *Larix principis-rupprechtii* [J]. *Ecol Environ*, 29(11): 2163-2170. [郭辉, 唐卫平, 2020. 不同林龄华北落叶松根际与非根际土壤酶和土壤微生物研究 [J]. *生态环境学报*, 29(11): 2163-2170.]
- KRISTENSEN JM, SINGLETON C, CLEGG L A, et al., 2021. High diversity and functional potential of undescribed

- “Acidobacteriota” in Danish wastewater treatment plants [J]. *Front Microbiol*, (12): 643950.
- LI X, JIAO Y, DAI G, et al., 2016. Soil bacterial community diversity under different degrees of saline alkaline in the Hetao Area of Inner Mongolia [J]. *China Environ Sci*, 36(1): 249–260. [李新, 焦燕, 代钢, 等, 2016. 内蒙古河套灌区不同盐碱程度的土壤细菌群落多样性 [J]. *中国环境科学*, 36(1): 249–260.]
- LI Y, HE XM, YANG XD, et al., 2018. The microbial community diversity of the rhizosphere and bulk soils of *Lycium ruthenicum* in different habitats [J]. *Acta Ecol Sin*, 38(17): 5983–5995. [李岩, 何学敏, 杨晓东, 等, 2018. 不同生境黑果枸杞根际与非根际土壤微生物群落多样性 [J]. *生态学报*, 38(17): 5983–5995.]
- LI Y, ZENG C, XIAO FP, et al., 2019. Bacterial structure and diversity of rhizosphere and bulk soil of *Phyllostachys edulis* forest [J]. *S For Sci*, 47(5): 20–23. [李怡, 曾春, 肖福平, 等, 2019. 毛竹林地根际与非根际土壤细菌结构及多样性 [J]. *南方林业科学*, 47(5): 20–23.]
- LI YY, XU TT, AI Z, et al., 2023. Diversity and predictive functional of *Caragana jubata* bacterial community in rhizosphere and non-rhizosphere soil at different elevations [J]. *Environ Sci*, 44(4): 2304–2314. [李媛媛, 徐婷婷, 艾喆, 等, 2023. 不同海拔鬼箭锦鸡儿根际和非根际土壤细菌群落多样性及 PICRUSt 功能预测 [J]. *环境科学*, 44(4): 2304–2314.]
- LIU ZX, ZHU TH, ZHANG J, 2005. Research advances in root exudates and rhizosphere microorganisms of forest trees [J]. *World For Res*, 18(6): 25–31. [刘子雄, 朱天辉, 张建, 2005. 林木根系分泌物与根际微生物研究进展 [J]. *世界林业研究*, 18(6): 25–31.]
- LÜ R, CHANG F, ZHANG XC, et al., 2022. Responses of soil bacterial and fungal community structure and diversity to microbial bran organic manure in the Loess Plateau [J]. *Environ Ecol*, 4(2): 40–49. [吕睿, 常帆, 张兴昌, 等, 2022. 黄土高原土壤细菌和真菌群落结构及其多样性对菌糠有机肥响应机制研究 [J]. *环境生态学*, 4(2): 40–49.]
- LÜ YH, ZHAO Y, ZHANG YP, 2020. Research on the distribution characteristics of soil bacteria communities under the influence of two main sand-fixing plants in Minqin desert area of Gansu Province [J]. *Ecol Environ*, 29(4): 717–724. [吕燕红, 赵瑛, 张艳萍, 2020. 甘肃民勤荒漠区两种主要固沙植物影响下的土壤细菌群落分布特征研究 [J]. *生态环境学报*, 29(4): 717–724.]
- MA HY, LIN SM, XU YC, et al., 2008. Salt (NaCl) stress on growth, ion uptake and transport of (*Taxodium distichum* × *T. mucronatum*) × *T. mucronatum* ‘Zhongshanshan’ breeding clones [J]. *J Zhejiang For Coll*, 25(3): 319–323. [马海燕, 林松明, 徐迎春, 等, 2008. 氯化钠胁迫对 2 个中山杉无性系生长及离子吸收运输的影响 [J]. *浙江林学院学报*, 25(3): 319–323.]
- MA L, YANG HM, ZHONG H, et al., 2011. Introduction research progress of *Ascendens Mucronatum* and its application in Kunming [J]. *For Inv Plan*, 36(1): 19–25. [马林, 杨红明, 钟华, 等, 2011. 中山杉引种研究进展及其在昆明地区的应用现状 [J]. *林业调查规划*, 36(1): 19–25.]
- MA Y, LI LZ, ZHANG DG, et al., 2019. Distribution characteristics of nutrients and microbial biomass in rhizosphere and non-rhizosphere soils of dominant plants in degraded alpine meadow [J]. *Acta Agr Sin*, 27(4): 797–804. [马源, 李林芝, 张德罡, 等, 2019. 退化高寒草甸优势植物根际与非根际土壤养分及微生物量的分布特征 [J]. *草地学报*, 27(4): 797–804.]
- PENG JG, GONG JY, FAN YH, 2022. Diversity of soil microbial communities in rhizosphere and non-rhizosphere of *Rhododendron moulmianense* [J]. *Sci Silv Sin*, 58(2): 89–99. [彭金根, 龚金玉, 范玉海, 等, 2022. 毛棉杜鹃根际与非根际土壤微生物群落多样性 [J]. *林业科学*, 58(2): 89–99.]
- PENG K, DONG Z, DI YM, et al., 2021. Contrasting analysis of microbial community composition in the water and sediments of the north canal based on 16s rRNA high-throughput sequencing [J]. *Environ Sci*, 42(11): 5424–5432. [彭柯, 董志, 邸琰茗, 等, 2021. 基于 16S rRNA 高通量测序的北运河水体及沉积物微生物群落组成对比分析 [J]. *环境科学*, 42(11): 5424–5432.]
- QIU J, HOU YL, XU LL, et al., 2019. High throughput sequencing analysis of rhizosphere soil bacteria diversity in different mulberry varieties [J]. *J S Agric*, 50(3): 585–592. [邱洁, 侯怡铃, 徐丽丽, 等, 2019. 不同品种桑树根际土壤细菌多样性的高通量测序分析 [J]. *南方农业学报*, 50(3): 585–592.]
- SONG X, ZHANG LJ, DAI WA, et al., 2014. Effects of *Amorpha fruticosa* planting on soil nutrient characteristics at rhizosphere and non-rhizosphere in Tibetan Plateau [J]. *Pratac Sci*, 31(7): 1226–1232. [宋鑫, 张丽静, 代万安, 等, 2014. 青藏高原不同株龄紫穗槐根际与非根际土壤养分变化特征 [J]. *草业科学*, 31(7): 1226–1232.]
- SONG ZQ, WANG L, LIU XH, et al., 2015. Diversities of firmicutes in four hot springs in Yunnan and Tibet [J]. *Biotechnology*, 25(5): 481–486. [宋兆齐, 王莉, 刘秀花, 等, 2015. 云南和西藏四处热泉中的厚壁菌门多样性

- [J]. 生物技术, 25(5): 481-486.]
- TONG LH, GAO J, JIN YS, 2019. Dynamic changes of microorganisms in the rhizosphere of strawberry during different growth stages [J]. J Beijing Agric Coll, 34(4): 10-15. [仝利红, 高洁, 靳永胜, 2019. 草莓不同生育期根际微生物的动态变化 [J]. 北京农学院学报, 34(4): 10-15.]
- TONG Q, CHEN MT, LONG JQ, et al., 2019. Research on soil nutrient characteristics at rhizosphere and nonrhizosphere for different age groups of *Choerospondias axillaris* [J]. J Cent S Univ For Technol, 39(12): 108-113. [童琪, 陈玫婷, 龙菁琦, 等, 2019. 不同龄组南酸枣根际与非根际土壤养分特征研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 39(12): 108-113.]
- WANG ZY, CHENG YL, YIN YL, et al., 2016. Genetic linkage map construction and QTL mapping of seedling height, basal diameter and crown width of *Taxodium 'Zhongshanshan 302' × T. mucronatum* [J]. Springerplus, 5(1): 936.
- WANG ZY, XU JH, LI HG, et al., 2015. Rooting capabilities for *Taxodium 'Zhongshanshan' 302*, 118, and 405 [J]. J Zhejiang A & F Univ, 32(4): 648-654. [王紫阳, 徐建华, 李火根, 等, 2015. 中山杉优良无性系 302, 118, 405 扦插生根能力比较 [J]. 浙江农林大学学报, 32(4): 648-654.]
- WOLF M, 2004. Phylogeny of *Firmicutes* with special reference to mycoplasma (*Mollicutes*) as inferred from phosphoglycerate kinase amino acid sequence data [J]. Int J Syst Evol Microbiol, 54(3): 871-875.
- WU WX, HUANG XQ, ZHANG L, et al., 2020. Crucifer clubroot disease changes the microbial community structure of rhizospheresoil [J]. Acta Ecol Sin, 40(5): 1532-1541. [伍文宪, 黄小琴, 张蕾, 等, 2020. 十字花科作物根肿病对根际土壤微生物群落的影响 [J]. 生态学报, 40(5): 1532-1541.]
- XU LX, HE YJ, 2019. Comparison of Bacterial diversity between rhizosphere and non-rhizosphere soil of Maize based on 16S rDNA high-throughput sequencing [J]. J Shanxi Agric Sci, 47(7): 1212-1216. [徐丽霞, 何永吉, 2019. 基于 16S rDNA 高通量测序的玉米根际与非根际土壤细菌多样性比较 [J]. 山西农业科学, 47(7): 1212-1216.]
- XUE HY, GUO WW, QU XL, et al., 2021. Structure and diversity of soil nematode community in soil under *Tsuga dumosa* forest in Galongla Mountain [J]. Acta Pedol Sin, 58(1): 246-258. [薛会英, 郭文文, 屈兴乐, 等, 2021. 嘎隆拉山铁杉林土壤线虫群落结构与多样性研究 [J]. 土壤学报, 58(1): 246-258.]
- YANG Y, LIU BR, 2015. Distribution of soil nutrient and microbial biomass in rhizosphere versus non-rhizosphere area of different plant species in desertified steppe [J]. Acta Ecol Sin, 35(22): 7562-7570. [杨阳, 刘秉儒, 2015. 荒漠草原不同植物根际与非根际土壤养分及微生物量分布特征 [J]. 生态学报, 35(22): 7562-7570.]
- YIN YL, YU CG, HUA JF, 2019. Breeding utilization and related research progress of *Taxodium 'Zhongshanshan'* [J]. J Plant Resour Environ, 28(4): 99-106. [殷云龙, 於朝广, 华建峰, 2019. '中山杉'的选育和利用及相关研究进展 [J]. 植物资源与环境学报, 28(4): 99-106.]
- YIN YL, YU CG, HUA JF, et al., 2014. A trial on the silviculture of *Taxodium* hybrid 'Zhongshanshan118' planted in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir within the Wanzhou district area of Chongqing City [J]. J For Eng, 28(2): 110-114. [殷云龙, 於朝广, 华建峰, 等, 2014. 重庆万州三峡库区消落带中山杉造林试验 [J]. 林业科技开发, 28(2): 110-114.]
- YU CG, LI Y, XIE YF, et al., 2016. Effects of NaCl stress on growth and absorption, transportation and distribution of ions in *Zhongshanshan* seedlings [J]. Plant Physiol J, 52(9): 1379-1388. [於朝广, 李颖, 谢寅峰, 等, 2016. NaCl 胁迫对中山杉幼苗生长及离子吸收、运输和分配的影响 [J]. 植物生理学报, 52(9): 1379-1388.]
- ZHANG CM, LI YF, DONG BC, et al., 2021. Effect of alkali treatment on microbial community structure in solid-state anaerobic digestion of corn straw [J]. Food Ferment Ind, 48(4): 1-8. [张成明, 李砚飞, 董保成, 等, 2021. 碱处理对玉米秸秆固态厌氧消化过程中菌群结构的影响 [J]. 食品与发酵工业, 48(4): 1-8.]
- ZHANG JP, HUANG T, HUANG XQ, et al., 2022. Experimental basis of soil science [M]. Beijing: Science Press: 17-128. [张金波, 黄涛, 黄新琦, 等, 2022. 土壤学实验基础 [M]. 北京: 科学出版社: 17-128.]

(责任编辑 蒋巧媛 王登惠)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202211012

毛开泽, 高漫娟, 吴睿, 等, 2024. 木棉树形结构和叶性状对生境要素的响应研究 [J]. 广西植物, 44(5): 863–872.

MAO KZ, GAO MJ, WU R, et al., 2024. Tree shape structure and leaf trait responses to habitat elements of *Bombax ceiba* [J]. Guihaia, 44(5): 863–872.



## 木棉树形结构和叶性状对生境要素的响应研究

毛开泽<sup>1</sup>, 高漫娟<sup>1</sup>, 吴睿<sup>1</sup>, 张月萍<sup>1</sup>, 程希平<sup>1,2\*</sup>

( 1. 西南林业大学 地理与生态旅游学院, 昆明 650224; 2. 国家林业和草原局西南生态文明研究中心, 昆明 650224 )

**摘要:** 植物形态结构是植物本身与外部环境共同作用的结果。为了分析木棉树形结构与叶性状的相关关系, 探索地形、土壤和气象要素对木棉生长的影响, 以及揭示木棉的生长策略和适应机制, 该文以云南省西双版纳国家级自然保护区内 230 棵木棉为研究对象, 测定 6 个树形结构指标, 8 个叶性状指标以及所在区域地形、气象、土壤养分等生境要素, 使用结构方程模型和方差分解分析各生境要素对木棉树形结构和叶性状的影响和解释度。结果表明: (1) 木棉树形结构各观测指标之间、叶性状各观测指标之间存在相关性 ( $P < 0.05$ )。 (2) 生境要素各观测指标对木棉生长具有较强影响, 其中年均降雨量、坡度、平均温度对木棉生长指标的解释率较高, 是影响木棉生长的主要生境指标。 (3) 从标准化路径系数看, 3 个生境要素对木棉树形结构和叶性状影响具有一致性, 均表现为地形要素 > 气象要素 > 土壤要素。 (4) 3 个生境要素叠加解释了树形结构和叶性状分别为 43.5% 和 12.3%, 表现出树形结构对生境环境的响应大于叶性状对环境响应的特点。研究结果初步探明了木棉不同生长指标对环境要素的适应策略, 为木棉在异质生境的培育、繁殖以及木棉人工林高效经营等提供了理论依据和实践参考。

**关键词:** 木棉, 生境要素, 树形结构, 叶性状, 冗余分析, 结构方程模型

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0863-10

## Tree shape structure and leaf trait responses to habitat elements of *Bombax ceiba*

MAO Kaize<sup>1</sup>, GAO Manjuan<sup>1</sup>, WU Rui<sup>1</sup>, ZHANG Yueping<sup>1</sup>, CHENG Xiping<sup>1,2\*</sup>

( 1. School of Geography and Ecotourism, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Southwest Research Center for Eco-Civilization, National Forestry and Grassland Administration, Kunming 650224, China )

**Abstract:** Morphology and structure of plants are the results from the joint action of itself and the external environment. In order to analyze the correlation between tree shape structure and leaf trait of *Bombax ceiba*, and to explore the influence of topographic, soil, and meteorological elements on its growth shape, and to reveal its growth strategy and adaptation mechanism, we studied 230 *B. ceiba* trees in Xishuangbanna National Nature Reserve of Yunnan

收稿日期: 2023-04-05 接受日期: 2023-06-29

基金项目: 国家自然科学基金(31860206)。

第一作者: 毛开泽(1997—), 硕士研究生, 研究方向为植物地理, (E-mail) 1965567607@qq.com。

\*通信作者: 程希平, 博士, 教授, 研究方向为森林生态学, (E-mail) xipingcheng2012@163.com。

Province and measured six tree shape structure indexes, eight leaf trait indexes, and habitat elements of regional topographic, meteorology, and soil. The effects and explanation of habitat elements on tree shape structure and leaf trait of *B. ceiba* were analyzed by structural equation model and variation decomposition. The results were as follows: (1) There were correlations among the indexes of tree shape structure and among the indexes of leaf trait ( $P < 0.05$ ). (2) The observed indexes of habitat elements had a strong influence on the growth indexes of *B. ceiba* leaves. The mean annual precipitation, slope and average temperature had a higher interpretation rate on the growth indexes of *B. ceiba* leaves, and were the dominant habitat indexes affecting the growth of *B. ceiba*. (3) According to the standardized path coefficient, the three habitat elements had the same effects on tree shape structure and leaf trait of *B. ceiba*, and all of them were in the order of topographic element > meteorological element > soil element. (4) The superposition of three habitat elements explained that tree shape structure and leaf trait were 43.5% and 12.3%, respectively, indicating that the response of tree shape structure to habitat environment was greater than that of leaf trait to environment. The results of this study preliminarily explore the adaptation strategies of different growth indexes to environmental elements of *B. ceiba*, which provides theoretical basis and practical reference for the cultivation and propagation of *B. ceiba* in heterogeneous habitats and efficient management of *B. ceiba* plantation.

**Key words:** *Bombax ceiba*, habitat elements, tree shape structure, leaf trait, redundancy analysis, structural equation model

近百年来,全球气候呈现显著的变暖趋势,使得全球平均气温、平均降水量都在发生改变(苑丹阳等,2020)。《IPCC 全球升温 1.5 °C 特别报告》指出,未来全球气温仍持续升高,干旱程度会加剧(IPCC, 2018),气候的变化使得树木生长受到不同程度的影响(Deslauriers et al., 2007),从而改变了森林生态系统的结构和功能(Bonan, 2008)。因此,在气候变化背景下,明确树木生长指标对环境因子的响应,有助于更好地了解森林生态系统的变化趋势,为植物生长、保护和管理提供理论依据。

目前,对植物功能性状的研究不再局限于对单一或成组性状水平的研究,而是越来越多地关注性状间的内在联系与权衡关系(Wright et al., 2004)。明晰植物功能性状与环境、生态系统的内在联系,有助于揭示植物的生长策略及资源分配模式,探讨其生理生态过程的内在机制,可以为研究生态系统的能量流动和物质循环提供更加可靠的背景数据以及更准确地预测气候变化对植物群落的影响(Wright et al., 2004; 何芸雨等,2019)。树形结构能够描述森林生长状况,反映其生长、竞争、更新等自然过程以及受人类活动的影响,其中,胸径和树高是预测群落发展趋势的两个指标(李晨笛等,2023)。木棉在其形态构建过程中往往会受到外部环境的影响。温度是影响树木树形结构的气候因子之一(Delpierre et al., 2019)。树

木的径向生长常常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化合物的产生依赖于叶片光合作用,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),从而可增加木质部生长所需的碳水化合物的累积。另一方面,肥沃的土壤能为植物的生长提供更多的营养物质(尤其是可利用性 N、P),影响植物的生产力及其他生物学过程,促进树木生长。海拔梯度差异使得温度、湿度、光照等诸多环境因子发生剧烈变化,成为影响树木生长的一个重要指标(蔡礼蓉等,2017)。叶片作为植物的基本结构和功能单位,是植物、土壤、大气能量和物质交换的重要器官,叶片性状对环境变化的敏感性直接或间接影响着植物的生理生态过程。土壤养分是植物叶片性状构建过程中生长物质和能量的来源,海拔的变化会间接影响温度、降水、光照等因子产生再分配,导致气候环境的空间异质性,影响植物的生长发育并对植物功能性状的变化产生间接作用(Cornelissen et al., 2003)。由于环境的微小变化会使植物表现出不同的外部形态差异,因此探究环境要素对同种植物的不同性状影响具有重要意义。尽管已有学者对植物功能性状与环境关系进行了调查,但研究树种主要集中于胡杨(魏圆慧等,2021; 石义强等,2023)和锦鸡儿(罗源林等,2022; 杨建红等,2023)等少数树种。因此,为更

准确地探究植物功能性状与环境之间的相关关系,还需要扩大对不同树种的研究。

本研究以云南省西双版纳国家级自然保护区内 230 棵木棉 (*Bombax ceiba*) 为研究对象,测定 6 个树形结构指标、8 个叶性状指标以及所在区域的地形、气象、土壤养分等生境要素。通过相关性分析、冗余分析 (redundancy analysis, RDA)、主成分分析 (principal component analysis, PCA)、结构方程模型 (structural equation model, SEM) 分析以及变差分解 (variation decomposition) 检验研究,拟探讨以下问题:(1) 树形结构各观测指标、叶性状各观测指标有无相关性;(2) 不同生境观测指标对木棉生长影响差异;(3) 树形结构和叶性状对同一生境不同生境要素响应差异。通过以上问题的研究,为实现木棉野外种群的建立和保护提供科学依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区概况

试验区位于云南省西双版纳国家级自然保护区 (100°50′—101°06′ E, 21°08′—22°25′ N), 海拔在 480~1 400 m 之间,以山原盆地和山丘沟谷镶嵌交错为主。该区域温湿适宜,拥有充沛的光热水资源,全年降雨量为 1 200~1 600 mm,年平均气温为 21.8 °C,日照时数为 2 293.4 h。西双版纳是中国热带雨林集中分布的重要区域,土壤类型主要由砖红壤与红壤组成,土壤呈酸性(马顺容等,2020),全磷、硝态氮含量较为丰富。保护区地处热带生物区系向亚热带生物区系过渡的生物地理群落交错带上(朱华等,2015),森林植被复杂,乔木层物种丰富,同时林下物种多样,形成了我国独特的热带雨林生态系统。主要伴生树种有相思树 (*Celtis timorensis*)、大药树 (*Antiaris toxicaria*)、耳草 (*Hedyotis auricularia*)、南山花 (*Prismatomeris connate*) 等。

### 1.2 木棉生长指标测定

通过野外实地调查,对西双版纳国家级自然保护区范围内自然生长状况下的 230 株木棉分别进行形态结构和生境要素的测定。

使用丈量尺测量每棵木棉的树高 (height, H)、胸径 (diameter at breast height, DBH)、冠幅 (crown breadth, CB)、枝下高 (height to crown base, HCB);从

东南西北四个方位数分枝数 (number of branches, NB);利用等比例关系求出削尖度 (taperingness, T)。每株木棉从东南西北四个方位的冠层中部外圈摘取充分伸展且健康完整的 20 枚叶片。利用 CID 便携式激光叶面积仪 (CID CI-202, USA) 测定每片叶的叶长 (leaf length, LL)、叶宽 (leaf width, LW)、叶面积 (leaf area, LA)、周长 (perimeter, P);通过岛津分析天平 (ATY124, Japan) 称其叶片的鲜重 (leaf fresh weight, LFW)、饱和重 (leaf saturated weight, LSW)、干重 (leaf dry weight, LDW),其中叶片含水量 (leaf water content, LWC) 计算公式为  $LWC(\%) = (LFW - LDW) / LDW \times 100$ 。

### 1.3 生境要素测定

利用手持式 GPS 仪实测出每株木棉所在地的经纬度、海拔 (altitude, A)、坡向 (exposure, E) 等数据,再利用地质罗盘测其坡度 (slope, S)。对所测坡向进行数量化处理,坡向数据的测量以面朝东方开始,按顺时针方向旋转至东北方向赋值为 1~8,后将各项观测指标进行标准化和归一化处理(陈莹等,2019)。根据 5 点取样法在木棉生长区域采取土样,均匀混合每样方同一层 5 个点表土层 0~20 cm 的土样放进布袋带回实验室,将土壤风干、研磨、过筛,带入实验室测定全氮 (total nitrogen, TN)、全磷 (total phosphorus, TP)、有效磷 (available phosphorus, AP)、铵态氮 (ammonium nitrogen, AN)、硝态氮 (nitrate nitrogen, NN) 的化学指标(刘蕾等,2021),5 项指标均进行 3 次重复。气象数据来自中国地面气象站勐腊站 (101°35′ E, 21°28′ N),获取 2009 至 2018 年 10 年的平均气温 (average temperature, AT)、平均相对湿度 (mean relative humidity, MRH)、年均降雨量 (mean annual precipitation, MAP) (<http://data.cma.cn/>),样地基本特征如表 1 所示。

### 1.4 数据处理

采用 Excel 2016、SPSS 22.0、Amos 21.0 和 Canoco 5.0 软件对数据进行统计分析。首先,在  $\alpha=0.01$  的显著性水平下,采用 Pearson 法分别对木棉树形结构各指标、叶性状各指标进行相关分析。然后,对树形结构各指标、叶性状各指标、土壤要素、地形要素以及气象要素分别做主成分分析,利用第 1 主成分轴载荷因子除以相应主成分特征值的平方根作为各观测变量的系数。在 Amos 21.0 统计软件中使用结构方程模型拟合,使用卡

表 1 木棉生长指标和生境要素的测定

Table 1 Determination of growth indexes and habitat elements *Bombax ceiba*

潜变量 Latent variable	观测变量 Observed variable	取值范围 Value range	平均值 Average	标准偏差 Standard deviation
叶性状指标 Leaf trait index	叶面积 LA (cm <sup>2</sup> )	29.73~72.95	54.81	11.24
	叶长 LL (cm)	9.74~18.41	14.17	1.98
	叶宽 LW (cm)	4.81~6.84	5.78	0.64
	周长 P (cm)	22.68~46.49	35.16	5.39
	叶鲜重 LFW (g)	0.97~2.93	1.76	0.47
	饱和重 LSW (g)	1.03~3.04	1.84	0.46
	叶干重 LDW (g)	0.24~1.16	0.62	0.22
树形结构指标 Tree shape structure index	含水量 LWC (g)	0.56~0.79	0.65	0.06
	树高 H (m)	0.89~21.10	12.18	8.11
	胸径 DBH (cm)	1.10~112.00	41.49	32.07
	冠幅 CB (m)	0.62~25.07	9.45	7.22
	枝下高 HCB (m)	0.18~10.14	4.74	3.22
	分枝数 NB	5.00~27.00	15.67	5.90
	削尖度 T (%)	76.40~124.60	97.27	13.15
地形要素 Topographic element	海拔 A (m)	492.00~523.00	503.00	7.91
	坡度 S (°)	2~10	5.40	1.76
	坡向 E	1~8	4.23	1.96
土壤要素 Soil element	全氮 TN (g·kg <sup>-1</sup> )	0.95~2.23	1.76	0.46
	硝态氮 NN (mg·kg <sup>-1</sup> )	15.11~34.30	27.71	0.73
	全磷 TP (g·kg <sup>-1</sup> )	0.76~1.08	0.93	0.11
	有效磷 AP (mg·kg <sup>-1</sup> )	0.47~6.51	4.23	0.21
	铵态氮 AN (mg·kg <sup>-1</sup> )	1.24~4.58	2.73	0.13
气象要素 Meteorological element	平均温度 AT (°C)	21.82~22.50	22.07	0.21
	平均相对湿度 MRH (%)	78.00~85.60	81.42	2.61
	年均降雨量 MAP (mm)	1 224.50~1 943.60	1 544.57	207.80

方值/自由度 (Chi-square/df) 进行拟合优度比较; CFI 值和 GFI 值大于 0.9 以上为理想(董灵波等, 2021)。最后,采用 Canoco 5.0 软件进行冗余分析 (RDA) 和变差分解,得到不同生境要素对木棉形态影响大小以及对木棉形态结构的解释率。

## 2 结果与分析

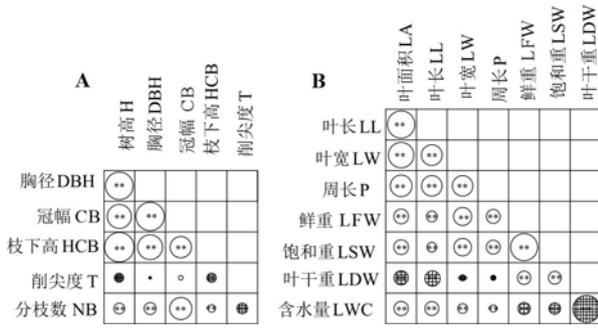
### 2.1 树形结构指标、叶性状指标相关性分析

皮尔逊相关分析表明,树高与胸径、冠幅、枝下高、分枝数呈极显著正相关,胸径与冠幅、枝下高、分枝数呈极显著正相关,冠幅与枝下高、分枝

数呈极显著正相关,削尖度与树高、枝下高呈极显著负相关,整体上木棉树形结构各观测指标之间相关性较强。对叶性状各指标进行相关性分析可知,叶面积、叶长、叶宽与叶干重呈极显著负相关,与其余各指标呈极显著正相关;周长与叶干重呈显著负相关,与其他各指标呈极显著正相关;鲜重、饱和重、干重与含水量呈极显著负相关,与其他各指标呈极显著正相关(图 1)。

### 2.2 生境要素、木棉指标权重分析

对 3 个生境要素指标和木棉形态各指标进行冗余分析 (RDA)。前两轴分别解释总方差的 60.52% 和 8.01%,共解释了 68.53%,说明 RDA 的



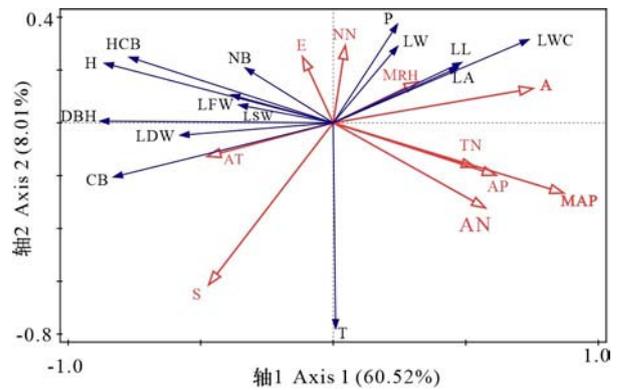
**图 1** 木棉生长指标的相关性分析  
Fig. 1 Correlation analysis of growth indexes of *Bombax ceiba*

结果可靠。环境因子对木棉生长指标解释大小依次为年均降雨量(46.4%)>坡度(7.9%)>平均温度(5.7%)>海拔(4.3%)>全氮(1.9%)>有效磷(1.5%)>硝态氮(1.4%)>铵态氮(1.3%)>平均相对湿度(1.2%)>坡向(0.5%)(图 2)。

应用主成分分析(PCA)可有效表征结构方程模型(SEM)中观测变量和对应潜变量的关系。计算 3 个生境要素以及两类木棉生长指标进行权重系数,发现树高、胸径、冠幅 3 个指标在树形结构权重中所占比重较大,其系数分别为 0.241、0.287、0.316。叶面积、叶长、叶宽、叶片含水量在叶性状中权重占比较大,其系数分别为 0.254、0.255、0.217、0.221。全氮、全磷、有效磷在土壤要素中所占权重较大,权重系数分别为 0.252、0.243、0.250。平均相对湿度在气象要素中权重占比最大,系数为 0.467,而坡度在地形要素中所占权重最大,系数为 0.580(表 2)。

**2.3 生境要素对木棉树形结构、叶性状路径分析**

利用结构方程模型(SEM)检验气象要素、土壤要素及地形要素对木棉树形结构与叶性状的效应,最优模型与数据之间具有较高匹配度(GFI=



**图 2** 生境要素与木棉生长指标的 RDA 分析

Fig. 2 RDA analysis of habitat elements and growth indexes of *Bombax ceiba*

**表 2** 潜变量的 PCA 表达式

Table 2 Expression of PCA for latent variable

潜变量 Latent variable	PCA 表达式 Expression of PCA
树形结构 Tree shape structure	$0.241H + 0.287DBH + 0.225HCB + 0.162T + 0.001NB + 0.316CB$
叶性状 Leaf trait	$0.254LA + 0.255LL + 0.217LW + 0.203P + 0.037LFW + 0.038LSW - 0.057LDW + 0.221LWC$
土壤要素 Soil element	$0.252TN + 0.243TP + 0.250AP + 0.211AN - 0.176NN$
气象要素 Meteorological element	$0.467MRH - 0.44AT + 0.389MAP$
地形要素 Topographic element	$0.580S - 0.529A + 0.271E$

0.998; AGFI=0.968; SRMR<0.005)。木棉树形结构与叶性状呈极显著负相关(P<0.01),相关系数为-0.47。地形要素、气象要素和土壤要素三者相关性较强,呈极显著正相关(P<0.01)。由路径分析可得,地形要素、气象要素、土壤要素对木棉树形结构均为正向影响,其中地形要素和气象要素产生极显著正向影响(P<0.01),路径系数分别为 0.47 和 0.39,土壤要素影响较小,路径系数为 0.12。3 个生境要素对木棉树形结构和叶性状影响存在差异,地形要素对叶性状具有极显著负向影响,路径系数为-0.32,而气象要素、土壤要素两者对木棉叶性状无显著影响(图 3)。

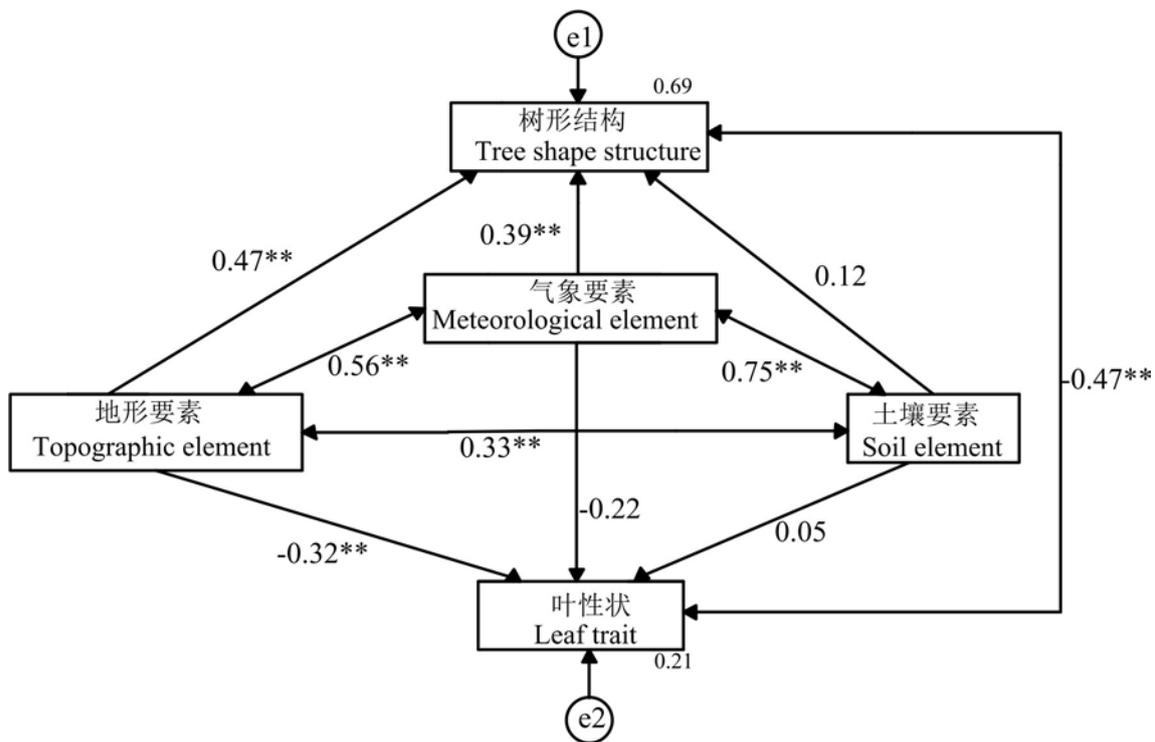


图3 生境要素和树形结构、叶性状的路径效应

Fig. 3 Path effects of habitat elements, tree shape structure, and leaf trait

#### 2.4 生境要素对树形结构、叶性状解释分析

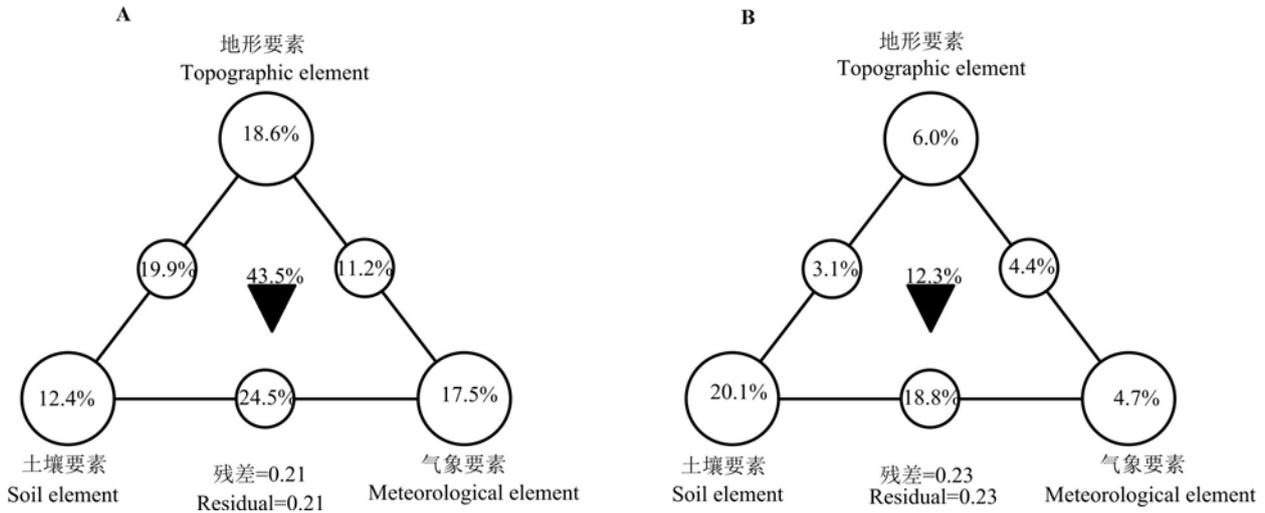
气象要素、地形要素和土壤要素是生境要素的重要组成部分,对植物的生长具有重要意义。利用方差分解分析量化地形要素、气象要素和土壤要素单独及交互作用对木棉树形结构与叶性状的贡献(图4)。结果表明,3个生境要素的总叠加作用解释了木棉树形结构的43.5%。其中,地形要素解释最大,为18.6%;其次是气象要素,解释了树形结构的17.5%;土壤要素解释度最小,仅为12.4%。相较于树形结构解释而言,土壤要素、地形要素以及气象要素对叶性状的总解释度低于树形结构,总解释度为12.3%。地形要素、土壤要素和气象要素3个生境要素对木棉树形结构解释度分别为6.0%、20.1%和4.7%。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 木棉树形结构对生境要素的响应

树形结构与环境生境要素具有较强的相关性。本研究中,3个生境要素对树形结构具有较大

影响,其中地形要素对木棉树形结构解释度最高,气象要素次之,而土壤要素解释最小。可见,在热带雨林中地形对木棉的生长影响最大。雷静品等(2012)探讨了不同海拔梯度上气候变化对树木径向生长的影响,结果显示随着海拔的变化限制青海云杉径向生长的气候因子从降水转变为温度,不同季节的限制因子也发生变化,与本文研究结果存在差异,原因可能是地形的变化引起木棉生长区水分和湿度产生变化,当海拔较低时木棉可以从地面汲取较多水分以及土壤养分,但随着海拔的升高,气温下降,大气压降低,光强增加,直接影响植物的代谢和调节过程,限制了树木的生长(Pan et al., 2009),故表现出地形解释较大的特点。同时,本研究结果与Hu和Fan(2016)研究结果相似,即树干半径增量与相对湿度和降雨量呈正相关,而与日最高气温呈负相关。研究发现,木棉树高、胸径、冠幅3个生长指标具有显著正相关( $P < 0.01$ ),应对环境时表现出一致性,这可能是木棉内部基因、外部环境两者共同作用所造成。王婷等(2010)在伏牛山地区对华山松生长研究发现,



▼为共同解释度。A. 树形结构；B. 叶性状。

▼ is the common of explanatory degree. A. Tree shape structure; B. Leaf trait.

图 4 生境要素对木棉树形结构、叶性状影响的解释度

Fig. 4 Explanatory degree of habitat elements to tree shape structure and leaf trait of *Bombax ceiba*

5、6 月份气温升高,蒸发增强,容易造成土壤水分亏缺,进而影响华山松的生长,这一研究结果与本文研究结果存在差异,原因可能在于春夏之交的高温对华山松生长有显著的限制作用,而本研究区位于热带地区,不仅温度较高,而且水分充足,水分能够通过影响细胞的压缩进而影响细胞分裂和生长 (Muller et al., 2011),较高的温度有利于增强木棉的光合作用,有利于生成更多的碳水化合物用于木棉树的生长,从而更好地进行树形结构的构建。

### 3.2 木棉叶性状对生境要素的响应

树木的叶性状不仅受到树木本身遗传因素的影响,同时还可能受到各种环境因子的调控 (Rathgeber et al., 2016)。研究发现,土壤要素对叶性状解释度最大,地形要素其次,而气象要素最小。同时,路径分析表明地形要素与气象要素对木棉叶性状具有负向影响且地形要素影响大于气象要素。而木棉叶面积、周长、叶片含水量、叶宽、叶长与硝态氮、全氮、有效磷呈正相关,反映出木棉生长过程中将更多土壤养分用于叶片性状构建,本研究结果与黄磊等 (2021) 对杉木生长与土壤养分的关系研究一致,表明当土壤养分越高 (如本研究的有效磷) 的提高,木棉叶性状倾向于有更大的周长、叶面积和更高的比叶面积。因此,在养

分更充足的情况下,西双版纳的木棉倾向于快速投资型生长策略,本研究结果与很多研究结果相似 (罗达等, 2021; 刘思文等, 2021; 黄郑雯等, 2022)。气象要素对叶性状影响会因环境差异而变化。在本研究中,叶面积、周长、叶片含水量、叶长、叶宽与年均降水量、平均相对湿度呈正相关,与平均气温呈负相关。这表明空气湿度与土壤湿度对木棉叶性状具有促进作用,而高温对叶性状起到抑制作用,表现为温度升高会使叶片气孔关闭,减少光合作用,进而影响木棉生物量的积累,该位置处于热带季风气候影响区域,4 月中旬正值当地旱季 (枯水期后期),光照充足,温度较高对叶片影响较显著,体现为高温对叶性状的抑制,但树形结构相较于叶性状而言,对于环境变化敏感度较小,夏季温度升高对自身养分传输与形态构建影响不大,使得在标准化路径系数中表现为正向影响,研究结果与前人研究结果一致,即干旱缺水环境对植物生长具有抑制作用 (施钦等, 2019)。

### 3.3 木棉树形结构与叶性状的相关性及其对环境条件的适应策略

植物形态结构能够客观表达植物对外部环境的适应 (孟婷婷等, 2007)。大尺度上,气候要素对植物功能性状的分布起决定性作用;在中等尺度上,土地利用和干扰起主要作用;在小尺度或局地

范围内,地形要素和土壤要素决定性状的表达(Venn et al., 2011)。本研究表明,气象要素、地形要素以及土壤要素三者具有极显著相关关系( $P < 0.01$ ),但对木棉形态结构表现出不同影响,其中地形要素对树形结构和叶性状影响最大,其次为气象要素,土壤要素影响最小。这表明木棉生长指标受种源地的温度、水分以及土壤养分共同作用,而不是由温度或水分单独决定(Barboni et al., 2004)。气象要素决定着木棉生长所需的温度和水分,海拔、坡度和坡向等地形要素则通过影响水、热、光的分配进而改变区域温、湿状况,而土壤受到温度、降水、生物活动以及地质变化等影响,能够营造适合植物生长的物质层,该层蕴含植物生长所需的养分、能量以及合适的土壤酸碱性,最终影响其生长(Huang et al., 2018; 刘宪钊等, 2021)。本研究发现,树形结构与叶性状具有极显著负相关关系,而3个生境要素对树形结构解释度(43.5%)高于叶性状(12.3%),表明木棉在不同生长阶段会依据自身需求进行资源分配。本研究结果与前人研究一致,当木棉处于幼苗发育阶段时,为使其自身的快速生长获得营养,通过增大叶面积、比叶面积进而增强捕获光合能力,同时吸收大量水分,满足其旺盛生长活动,以此提高幼苗阶段生存力(杨巧等, 2022)。当木棉进入生长稳定期或停滞期时,通过减小叶面积、比叶面积来降低植物的蒸腾作用,减少叶片消耗过多的营养以及水分;叶片含水率的减少有利于木棉发育稳定期间代谢的减少,保障积累更多资源,有效保障木棉树形结构扩展,对于木棉构建优势种群提供便利条件(Wright et al., 2002; 丁曼等, 2014; 刘媛霜等, 2020)。当然,木棉生长指标不仅包括树形结构与叶性状,能集中反映对光照吸收和水分汇集的年轮性状以及枝条与主干的夹角等在生长过程中具有重要参与作用,未来应该进一步增加更多生长指标对环境要素响应的研究,使其更具合理性。

本研究结果表明,木棉树形结构各指标、叶性状各指标广泛且半数以上可达到极显著相关水平,体现出同一生境下木棉树形结构、叶性状自身调整具有相似性的特征。3个环境要素对木棉树形结构与叶性状影响存在差异,表现出对树形结构影响更大的特点。当然,木棉在生长过程中为应对生境环境的变化,树形结构与叶性状之间采

取负相关关系,这是树形结构与叶性状形成不同组合来应对环境的变化结果。

### 参考文献:

- BARBONI D, HARRISON SP, BARTLEIN PJ, et al., 2004. Relationships between plant traits and climate in the mediterranean region: a pollen data analysis [J]. *J Veg Sci*, 15(5): 635-646.
- BONAN GB, 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests [J]. *Science*, 320: 1444-1449.
- CAI LR, KUANG X, FANG S, et al., 2017. Factors influencing tree radial growth of three common species in broad-leaved Korean pine mixed forests in Changbai Mountains, China. [J]. *Chin J Appl Ecol*, 28(5): 1407-1413. [蔡礼蓉, 匡旭, 房帅, 等, 2017. 长白山阔叶红松林3个常见树种径向生长的影响因素 [J]. *应用生态学报*, 28(5): 1407-1413.]
- CHEN Y, DONG LB, LIU ZG, 2019. Optimal species composition for the main forest types of secondary forest in Maoershan Mountain, northeastern China [J]. *J Beijing For Univ*, 41(5): 118-126. [陈莹, 董灵波, 刘兆刚, 2019. 帽儿山天然次生林主要林分类型最优树种组成 [J]. *北京林业大学学报*, 41(5): 118-126.]
- CORNELISSEN JHC, LAVOREL S, GARNIER E, et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot*, 51(4): 335-380.
- 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 Chang Biol*, 25(3): 1089-1105.
- DESLAURIERS A, ANFODILLO T, ROSSI, et al., 2007. Using simple causal modeling to understand how water and temperature affect daily stem radial variation in trees [J]. *Tree Physiol*, 27(8): 1125-1136.
- DING M, WEN ZM, ZHENG Y, 2014. Scale change and dependence of plant functional traits in hilly areas of the loess region [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(9): 2308-2315. [丁曼, 温仲明, 郑颖, 2014. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖 [J]. *生态学报*, 34(9): 2308-2315.]
- DONG LB, TIAN DY, CHEN Y, et al., 2021. Clarifying the factors affecting *Larix gmelinii* forest regeneration based on structural equation model [J]. *Chin J Appl Ecol*, 32(8): 2763-2772. [董灵波, 田栋元, 陈莹, 等, 2021. 基于结构方程模型的兴安落叶松天然林更新影响因素 [J]. *应用*

- 生态学报, 32(8): 2763-2772.]
- HE YY, GUO SL, WANG Z, 2019. Research progress of trade-off relationships of plant functional traits [J]. *Plant Sci J*, 43(12): 1021-1035. [何芸雨, 郭水良, 王喆, 2019. 植物功能性状权衡关系的研究进展 [J]. *植物生态学报*, 43(12): 1021-1035.]
- HU LF, FAN ZX, 2016. Stem radial growth in response to microclimate in an asian tropical dry karst forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(5): 401-409.
- 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 L, WANG G, YANG B, et al., 2021. Relationship between Chinese fir timber, topography and soil nutrient [J]. *J Fujian Agric For Univ (Nat Sci Ed)*, 50(5): 619-623. [黄磊, 王港, 杨冰, 等, 2021. 杉木大径材成材与地形、土壤养分的关系 [J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 50(5): 619-623.]
- HUANG ZW, YANG L, WANG YJ, et al., 2022. The characteristics of tree shape structure and the influencing factors of *Bombax ceiba* L. in different habitats [J]. *Chin J Ecol*, 41(8): 1552-1559. [黄郑雯, 杨霖, 王玉洁, 等, 2022. 不同生境下木棉树形结构特征及其影响因子 [J]. *生态学杂志*, 41(8): 1552-1559.]
- IPCC, 2018. Global warming of 1.5 °C IPCC special report [R]. Korea: Incheon. [IPCC, 2018. 2018 年 IPCC 全球升温 1.5 °C 特别报告 [R]. 韩国: 仁川.]
- KOSAKA K, LAMONT BB, LEE T, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428: 821-827.
- LEI JP, FENG XH, SHI Z, et al., 2012. Stability of relationship between climate and *Picea crassifolia* radial growth in different elevations [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 32(12): 2518-2529. [雷静品, 封晓辉, 施征, 等, 2012. 海拔梯度上青海云杉径向生长与气候关系稳定性研究 [J]. *西北植物学报*, 32(12): 2518-2529.]
- LI CD, YANG XB, LI DH, et al., 2023. Changes of community structure and diversity of natural forests in the central area of Hainan Island [J]. *Chin J Ecol*, 42(3): 513-523. [李晨笛, 杨小波, 李东海, 等, 2023. 海南中部山区天然林群落结构与多样性变化 [J]. *生态学杂志*, 42(3): 513-523.]
- LIU L, XU M, ZHANG GY, et al., 2021. Seasonal variations of arbuscular mycorrhizal fungal community in greenhouse soil under different rotation systems [J]. *Chin J Appl Ecol*, 32(11): 4095-4106. [刘蕾, 徐梦, 张国印, 等, 2021. 不同轮作模式下设施土壤丛枝菌根真菌群落结构的季相变化 [J]. *应用生态学报*, 32(11): 4095-4106.]
- LIU SW, AI YB, LIU YH, 2021. Variations in leaf functional traits along the altitude gradient of *Pinus tabulaeformis* and its environmental explanations in Beijing Songshan Mountain [J]. *J Beijing For Univ*, 43(4): 47-55. [刘思文, 艾也博, 刘艳红, 2021. 北京松山油松叶功能性状沿海拔梯度的变化及其环境解释 [J]. *北京林业大学学报*, 43(4): 47-55.]
- LIU XZ, HAN WB, GAO RD, et al., 2021. Potential impacts of environmental types on geographical distribution of *Larix principis-rupprechtii* [J]. *Acta Ecol Sin*, 41(5): 1885-1893. [刘宪钊, 韩文斌, 高瑞东, 等, 2021. 不同环境类型对华北落叶松分布的潜在影响 [J]. *生态学报*, 41(5): 1885-1893.]
- LIU YS, WAN JN, ZHOU YD, et al., 2020. Research progress on *Adansonia* [J]. *Plant Sci J*, 38(4): 558-564. [刘媛霜, 万俊男, 周亚东, 等, 2020. 猴面包树属植物的研究进展 [J]. *植物科学学报*, 38(4): 558-564.]
- LUO D, SHI YJ, SONG FH, et al., 2021. Variation and correlation of leaf functional traits and photosynthetic characteristics of 38 hazelnut germplasm resources [J]. *Chin J Ecol*, 40(1): 11-22. [罗达, 史彦江, 宋锋惠, 等, 2021. 38 个榛种质资源叶功能性状与光合特征变异及其相关性 [J]. *生态学杂志*, 40(1): 11-22.]
- LUO YL, MA WH, ZHANG XY, et al., 2022. Variation of functional traits of alternative distribution of *Caragana* species along environmental gradients in Nei Mongol, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 46(11): 1364-1375. [罗源林, 马文红, 张芯毓, 等, 2022. 内蒙古锦鸡儿属植物地理替代分布种的功能性状沿环境梯度的变化 [J]. *植物生态学报*, 46(11): 1364-1375.]
- MA SR, LIN YJ, LU TP, et al., 2020. Effects of exogenous phosphorus addition on soil ecological stoichiometry in Xishuangbanna tropical rainforest [J]. *Chin J Ecol*, 39(10): 3194-3202. [马顺容, 林永静, 卢同平, 等, 2020. 外源磷添加对西双版纳热带雨林土壤生态化学计量特征的影响 [J]. *生态学杂志*, 39(10): 3194-3202.]
- MENG TT, NI J, WANG GH, 2007. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning [J]. *Chin J Plant Ecol*, 31(1): 150-165. [孟婷婷, 倪健, 王国宏, 2007. 植物功能性状与环境及生态系统功能 [J]. *植物生态学报*, 31(1): 150-165.]
- MULLER B, PANTIN F, GENARD M, et al., 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs [J]. *J Exp Bot*, 62(6): 1715-1729.
- PAN HL, LI MH, CAI XH, et al., 2009. Responses of growth

- and ecophysiology of plants to altitude [J]. *Ecol Environ Sci*, 18(2): 722–730.
- RATHGEBER CB, CUNY HE, FONTI P, 2016. Biological basis of tree-ring formation: A crash course [J]. *Front Plant Sci*, 7: 734.
- 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.
- SHI Q, BAO XW, HUA JF, et al., 2019. Effects of drought stress and recovery on photosynthesis and physiological characteristics of *Hibiscus hamabo* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 30(8): 2600–2606. [施钦, 包学文, 华建峰, 等, 2019. 干旱胁迫及复水对海滨木槿光合作用和生理特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 30(8): 2600–2606.]
- SHI YQ, ABULIZI R, HALIK U, et al., 2023. Differences in leaf functional traits of *Populus euphratica* at different growth stages and its relationship with tree shape factors [J]. *J For Environ*, 43(1): 1–7. [石义强, 热孜也木·阿布力孜, 玉米提·哈力克, 等, 2023. 胡杨叶功能性状差异及其与树形因子的关系 [J]. *森林与环境学报*, 43(1): 1–7.]
- VENN SE, GREEN K, PICKERING CM, et al., 2011. Using plant functional traits to explain community composition across a strong environmental filter in Australian alpine snow patches [J]. *Plant Ecol*, 212(9): 1491–1499.
- WANG T, SHEN LF, YE YZ, et al., 2010. Response analysis between climate change and tree-ring widths of *Pinus armandi* in Funiu Mountain [J]. *Henan Sci*, 28(12): 1549–1551. [王婷, 沈连峰, 叶永忠, 等, 2010. 伏牛山华山松径向生长对气候变化的响应 [J]. *河南科学*, 28(12): 1549–1551.]
- WEI YY, LIANG WZ, HAN L, et al., 2021. Leaf functional traits of *Populus euphratica* and its response to groundwater depths in Tarim extremely arid area [J]. *Acta Ecol Sin*, 41(13): 5368–5376. [魏圆慧, 梁文召, 韩路, 等, 2021. 胡杨叶功能性状特征及其对地下水埋深的响应 [J]. *生态学报*, 41(13): 5368–5376.]
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The world wide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428(6985): 821–827.
- WRIGHT IJ, WESTOBY M, REICH PB, 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span [J]. *J Ecol*, 90(3): 534–543.
- YANG JH, ZHAO CY, LI N, et al., 2023. Temporal variation of leaf functional traits of dominant shrub species in the middle section of Qilian Mountains [J]. *Acta Ecol Sin*, 43(2): 709–718. [杨建红, 赵传燕, 李娜, 等, 2023. 祁连山中部优势灌木物种叶功能性状参数变化特征 [J]. *生态学报*, 43(2): 709–718.]
- YANG Q, ZHU RJ, YANG CY, et al., 2022. Variation in leaf functional traits of *Bombax ceiba* Linnaeus communities based on tree structure [J]. *Acta Ecol Sin*, 42(7): 2834–2842. [杨巧, 朱润军, 杨畅宇, 等, 2022. 基于树形结构的木棉叶功能性状差异性研究 [J]. *生态学报*, 42(7): 2834–2842.]
- YUAN DY, ZHAO HY, LI ZS, et al., 2020. Radial growth of *Pinus koraiensis* and *Picea koraiensis* response to climate change in Yichun City, Heilongjiang Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 40(4): 1150–1160. [苑丹阳, 赵慧颖, 李宗善, 等, 2020. 伊春地区红松和红皮云杉径向生长对气候变化的响应 [J]. *生态学报*, 40(4): 1150–1160.]
- ZHU H, WANG H, LI BG, et al., 2015. Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna [J]. *Plant Sci J*, 33(5): 641–726. [朱华, 王洪, 李保贵, 等, 2015. 西双版纳森林植被研究 [J]. *植物科学学报*, 33(5): 641–726.]

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202205011

王德福, 赵楠, 邱万滨, 等, 2024. 两个种源木荷幼苗对干旱-复水的生理生态响应 [J]. 广西植物, 44(5): 873–884.

WANG DF, ZHAO N, QIU WB, et al., 2024. Eco-physiological responses of *Schima superba* seedlings from two provenances to drought and rewating [J]. Guihaia, 44(5): 873–884.

## 两个种源木荷幼苗对干旱-复水的生理生态响应

王德福<sup>1,2,3</sup>, 赵楠<sup>1</sup>, 邱万滨<sup>1</sup>, 桑栋鑫<sup>1</sup>, 黄国敏<sup>1</sup>, 刘文飞<sup>1</sup>, 沈芳芳<sup>1</sup>, 段洪浪<sup>1,4\*</sup>

(1. 南昌工程学院 江西省退化生态系统修复与流域生态水文重点实验室, 南昌 330099; 2. 中国科学院华南植物园 退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650; 3. 四川文理学院 四川革命老区发展研究中心, 四川 达州 635000; 4. 贵州大学 贵州省森林资源与环境研究中心, 贵阳 550025)

**摘要:** 为探讨不同种源树木对干旱-复水的生理生态响应, 该研究以广东与福建种源木荷为对象, 通过盆栽控水方式模拟干旱及复水条件, 研究两个种源木荷的水力及碳生理特征、脯氨酸(Pro)及超氧化物歧化酶(SOD)对干旱-复水的响应。结果表明: (1) 对照情况下, 广东种源木荷的茎木质部水势( $\Psi_{\text{sylem}}$ )、叶片相对含水量(RWC)、光合速率( $A_{\text{sat}}$ )与气孔导度( $G_s$ )均低于福建种源木荷的。(2) 两个种源木荷的水力特征、Pro与SOD对干旱-复水的响应呈一致趋势, 其中 $\Psi_{\text{sylem}}$ 、RWC与Pro均能较快恢复至对照水平, 而茎木质部栓塞程度与SOD未恢复至对照水平。(3) 福建种源木荷叶片的 $A_{\text{sat}}$ 对干旱的敏感性较广东种源的高且复水后恢复至对照水平需要更长时间。(4) 复水后福建种源木荷非结构性碳水化合物(NSC)的恢复速率高于广东种源木荷。综上认为, 福建与广东两个种源木荷均不能通过短期复水(30 d)来修复被栓塞的木质部。尽管广东种源木荷的光合速率能够更快地恢复至对照水平, 但其光合速率低于福建种源木荷, 并且其NSC的恢复能力较福建种源木荷的低。因此, 在未来干旱加剧背景下, 广东种源木荷的生长及存活可能受到更大威胁。该研究结果有助于了解种源地气候条件对树木抗旱性的影响, 为未来森林的经营与管理提供了理论参考。

**关键词:** 干旱-复水, 光合特征, 水力特征, 木荷, 种内差异

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0873-12

## Eco-physiological responses of *Schima superba* seedlings from two provenances to drought and rewating

WANG Defu<sup>1,2,3</sup>, ZHAO Nan<sup>1</sup>, QIU Wanbin<sup>1</sup>, SANG Dongxin<sup>1</sup>, HUANG Guomin<sup>1</sup>,  
LIU Wenfei<sup>1</sup>, SHEN Fangfang<sup>1</sup>, DUAN Honglang<sup>1,4\*</sup>

(1. Jiangxi Provincial Key Laboratory for Restoration of Degraded Ecosystems & Watershed Ecohydrology, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, China; 2. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 3. Research Center for Sichuan Old Revolutionary Base Areas Development, Sichuan University of Arts and Science, Dazhou 635000, Sichuan, China; 4. Institute for Forest Resources and Environment of Guizhou, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

收稿日期: 2023-02-26 接受日期: 2023-03-29

基金项目: 国家自然科学基金(31760111); 四川文理学院高层次人才科研启动项目(2023RC002Z)。

第一作者: 王德福(1993—), 博士, 讲师, 研究方向为植物生理生态学, (E-mail) wangdefu16@163.com。

\*通信作者: 段洪浪, 博士, 教授, 研究方向为植物生理生态学, (E-mail) hlduan@gzu.edu.cn。

**Abstract:** In the context of global climate change, the research on eco-physiological responses to drought and rewatering among provenances of trees species will help to understand the effect of climate conditions of provenances on drought resistance of trees, further providing theoretical references for cultivation and management of forests in the future. In this study, *Schima superba* from two provenances in southern China were selected. Potted seedlings were subjected to simulated drought and rewatering conditions. Eco-physiological traits (photosynthesis traits, hydraulic traits, non-structural carbohydrates-NSC, proline concentrations-Pro and superoxide dismutase-SOD activity) of seedlings were examined. The results were as follows: (1) Under well-watered condition, stem xylem water potential ( $\Psi_{\text{xylem}}$ ), leaf relative water content (RWC), photosynthetic rate ( $A_{\text{sat}}$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) were lower in seedlings from Guangdong provenance compared with Fujian provenance. (2) Responses of hydraulic traits, Pro and SOD to drought and rewatering were consistent between the two provenances.  $\Psi_{\text{xylem}}$ , RWC and Pro could recover to control values rapidly, while percent of stem xylem embolism and SOD could not recover to control values in the end. (3)  $A_{\text{sat}}$  was more sensitive to drought from Fujian provenance than Guangdong provenance, and it took more time to recover to control in Fujian provenance. (4) The recovery rate of NSC from Fujian provenance was faster than Guangdong provenance. Collectively, seedlings from both provenances could not repair their embolized xylem in the short-term rewatering period (30 days). Although photosynthesis rate in Guangdong provenance could recover to control faster than from Fujian provenance, it was lower than that from Fujian provenance. Furthermore, the recovery rate of NSC was slower in Guangdong provenance than Fujian provenance, indicating that growth and survivals of seedlings from Guangdong provenance may experience greater risk in future characterized with increasing drought stress.

**Key words:** drought-rewatering, photosynthetic traits, hydraulic traits, *Schima superba*, intra-specific differences

全球气候变化背景下,未来降水格局将会发生变化,干旱强度与持续时间均可能增加(Pachauri & Reisinger, 2014)。干旱胁迫会威胁树木的存活,进而引起群落结构与功能的改变(Barros et al., 2019; Brodribb et al., 2020)。此外,在树木的生命历程中,经常会出现多次干旱及干旱-复水现象,树木也会通过自身调节来应对干旱环境(段娜等,2019; Gessler et al., 2020)。但是,树木响应干旱-复水的生理生态机制是否存在种内差异还具有很大的不确定性。因此,在全球降水格局变化背景下,研究树木对干旱-复水生理生态响应策略的种内差异,可为研究树木如何响应干旱-复水以及生态模型的优化提供基础数据支撑,也为未来森林的经营与管理提供理论参考。

干旱胁迫通常会抑制树木生长、导致叶片水势与光合速率降低、进一步加剧木质部栓塞(Yan et al., 2017; Duan et al., 2019; 吕朝燕等,2021),还会引起树木叶片脯氨酸(Pro)的积累与超氧化物歧化酶(SOD)活性的增强,有助于缓解水分亏缺对植物细胞造成的损伤(Duan et al., 2020; Sun et al., 2020)。此外,干旱胁迫也会改变非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)的含量(He et al., 2020)。He等(2020)研究表明干

旱对树木 NSC 的影响与干旱强度和持续时间有关,轻度干旱下叶片可溶性糖未发生显著变化,而重度干旱使叶片可溶性糖显著升高。

干旱胁迫后树木生理生态指标的恢复能力是评价树木适应干旱的重要依据。其中,木质部导水率是否能在短期内恢复以及恢复能力的种间差异已成为近年来的研究热点。叶片水势能够较快地恢复至对照水平,而与叶片水势相比,光合速率与木质部导水率恢复较慢(Duan et al., 2019; Ruehr et al., 2019)。此外,NSC在维持树木水力功能及茎木质部栓塞修复过程中均发挥着重要作用,栓塞修复时往往伴随NSC的消耗(Tomasella et al., 2019)。前人研究发现,树木光合与水分生理指标对干旱-复水的响应不仅因物种不同而存在差异,同一物种不同分布地或种源对干旱-复水的响应也存在差异(刘菲等,2018;陈梦园等,2019);刘菲等(2018)研究发现福建种源油杉的抗旱性大于贵州种源的。然而,树种不同种源生理生态指标的旱后恢复能力是否有差异仍不清楚,特别是木质部导水率恢复的种内差异仍鲜有报道。

木荷(*Schima superba*)是山茶科(Theaceae)木荷属(*Schima*)大乔木,在我国福建、江西、湖南、广东等南方地区广泛分布,是亚热带常绿阔叶林的

优势树种,也是绿化和造林的常用树种。此外,木荷也是良好的防火树种,既与其他树木混种,也可单独种植作为防火林带。然而,不同种源的木荷对于旱-复水的生理生态响应差异还不清楚。以往的研究发现,植物的抗旱能力与当地气候条件(如年均降雨量)有关(Liang et al., 2019),说明植物对原生地气候条件具有一定的适应性,并且不同种源的植物对于旱的响应可能存在差异。因此,本研究选取来自具有一定气候差异的两个种源木荷作为研究对象,通过盆栽控制干旱与复水条件,研究两个种源木荷幼苗对于旱-复水的生理生态响应。我们提出的假设:两个种源木荷的气体交换与水力特征对于旱-复水的响应存在差异,其中降水量低的种源具有更强的抗旱性。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料和实验设计

在南昌工程学院瑶湖校区(116°01'50.16" E, 28°41'17.12" N)开展本实验。该地区属亚热带季风气候,年均降雨量 1 600~1 700 mm(4—6 月约占 50%,7—9 月约占 19%)。从福建尤溪九阜山自然保护区(118° 01' 58"—118°07'16" E、26°03'37"—26°06'59" N)、广东化陈禾洞自然保护区(113° 49' 30"—114° 01' 50" E、23°43'02"—23°48'10" N)两地分别采集木荷种子,两个种源地的年均降水量分别为 1 665、1 801 mm,年均温分别为 19.6 °C、22.8 °C。2018 年 4 月对种子进行播种,2019 年 3 月将幼苗移栽至 7.6 L 的花盆中,每盆 1 株,盆栽所用土壤为砖红壤。之后,将所有盆栽搬至遮雨棚(长×宽×高为 20 m × 4 m × 3 m)下进行自然生长。遮雨棚顶部所用材料为透明 PVC 板,遮光率为 15%,四周通风良好。实验开始前所有盆栽的土壤保持在田间持水量,并且每周向土壤施可溶性营养肥料(施可得园艺肥料有限公司,武汉产, $N \geq 30 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ , $P_2O_5 \geq 14 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ , $K_2O \geq 16 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ , $Fe \geq 0.14 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ , $Mn \geq 0.06 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ )的稀释液 1 次,每次 200 mL,使幼苗保持良好生长。

待幼苗生长 4 个月后,对每个种源选取长势良好、高度一致的幼苗 50 株作为本实验的研究对象。实验设置 2 个水分处理,即(1)对照:选取 20 株幼苗,实验期间保持土壤湿度在田间持水量;(2)干旱-复水:每个种源剩余的 30 株幼苗,在实

验处理开始后不浇水,使土壤自然变干。期间,监测茎木质部水势变化情况,当水势达到前期研究测定的木质部导水率曲线预测以及茎木质部栓塞在 88%[木质部导水率下降 88%,通常表示严重干旱(Uril et al., 2013; Duan et al., 2021)]的水势附近时,收割样品,并测定茎木质部栓塞程度(方法见 1.2.2)。当茎木质部栓塞程度为 88%左右时,对所有幼苗进行复水,使土壤湿度达到并保持在田间持水量,直到实验结束。

### 1.2 指标测定方法

1.2.1 叶片气体交换参数测定 使用 Li-6400 便携式气体交换系统(LI-Cor, Inc, Lincoln, NE, USA)测定植物的气体交换参数。分别于干旱的第 0 天、第 2 天、第 4 天、第 5 天和第 6 天及复水后的第 3 天、第 7 天和第 15 天的上午 9:00—11:00 对气体交换参数进行测定。每个种源的每个处理选取 4 株幼苗(每株选取 1 片当年生成熟叶片)测定叶片饱和光强光合速率( $A_{sat}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s$ ,  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率( $E$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。光源采用人工红蓝光源(6400-2B),光强设置为  $1\ 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,二氧化碳浓度设为  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,空气温度控制在  $(31.1 \pm 0.2) \text{ } ^\circ\text{C}$ ,相对湿度控制在 60%~80%。

### 1.2.2 水力特征参数测定

1.2.2.1 水势 于正午测定茎木质部水势,测定之前用保鲜膜与锡箔纸包裹叶片(保鲜膜在内,锡箔纸在外)1 h 以上,以保证叶片与木质部之间的水势平衡(可以用此时的叶片水势代替茎木质部水势)。之后,采集叶片于自封袋中并放入保温箱内保存,带回实验室。利用 PMS-Model 1505D 数显便携式植物水势压力室(PMS instruments, Corvallis, Oregon USA)测定干旱的第 0 天、第 4 天、第 6 天、第 7 天、第 9 天与复水后的第 3 天和第 7 天的茎木质部水势( $\Psi_{\text{xylem}}$ , MPa)。每个种源的每个处理选取 4 株幼苗(每株选取 2 片当年生成熟叶片)。

1.2.2.2 叶片相对含水量(relative water content, RWC) 首先,将叶片从枝条上取下后,称量叶片鲜重。然后,于水下用剪刀剪掉一段叶柄,在黑暗处将叶柄浸没于水中 12 h,待叶片充分吸收水分后,将叶片取出,用纸巾擦干表面水分,称量叶片饱和鲜重。最后,将叶片放入 70 °C 烘箱中烘至恒重,称取叶片干重。叶片相对含水量=(叶片鲜

重-叶片干重)/(叶片饱和鲜重-叶片干重)×100%。叶片相对含水量的测定时间与水势测定同步。

1.2.2.3 茎木质部栓塞程度 (percentage loss of conductivity, PLC) 先将盆栽放入装满水的水桶中,于水下用枝剪将茎取下,用封口膜将切口缠紧;再迅速将茎的下端浸没于另一水桶中,并用黑色塑料袋罩住。为减少人为因素造成的木质部栓塞,将样品带到实验室后,于水下从茎底部剪掉 5 cm,并用黑色塑料袋罩住整个植株 1 h 左右(茎底部依然浸没于水中),使木质部张力释放 (Wheeler et al., 2013)。待叶片水势恢复至大于 -1 MPa 时,取 5~10 cm 长的茎 (Creek et al., 2018),用 XYL'EM 木质部栓塞测量仪测定茎木质部初始导水率(此过程中茎木质部始终被水浸没)。随后用 100 kPa 的压力冲洗木质部(约 30 min),当木质部末端不再有气泡出现时停止冲洗,之后用 XYL'EM 木质部栓塞测量仪测定茎木质部的最大导水率(此过程中茎木质部始终被水浸没)。测定导水率与冲洗木质部所用溶液为 2 mmol·L<sup>-1</sup> 的 KCl 溶液,测定导水率时的压力梯度为 5.4 kPa。茎木质部栓塞程度=(最大导水率-初始导水率)/最大导水率×100%,具体实验参照 Cochard 等(2002)的方法。本研究分别测定了复水后的第 0 天与第 30 天的茎木质部栓塞程度,每个种源的每个处理选取 3~4 株幼苗的茎进行测定。

1.2.3 生化指标测定 非结构性碳水化合物 (NSC) [包括可溶性糖 (soluble sugar, SS) 与淀粉 (starch, ST)] 含量的测定采用恩酮法。将复水后第 0 天(干旱临界点)与第 30 天的植物各器官样品烘干并磨成粉末,分别称取 0.05 g 于 15 mL 离心管中,加入 4 mL 80% 的酒精,漩涡振荡。之后置于 80 °C 水浴锅中加热 30 min,待冷却后以 10 000 r·min<sup>-1</sup> 离心 8 min,收集上清液于 15 mL 离心管中(重复 3 次)。上层清液用于可溶性糖测定,下层残渣用于淀粉测定(王德福,2019)。每个种源的每个处理选取 4 片当年生成熟叶片进行测定。

脯氨酸 (proline, Pro) 含量测定采用酸性茚三酮显色法(李合生等,2000)。超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 活性测定采用氮蓝四唑比色法 (Giannopolitis & Ries, 1977)。每个种源的每个处理选取 4 片当年生成熟叶片进行测定。

### 1.3 数据处理

首先,对数据进行正态性及方差齐性检验,如果不符合,则进行数据转换。然后,利用 SPSS 19.0 (SPSS Inc. USA) 对指标进行单因素方差分析,通过 Duncan 法进行数据之间的差异显著性检验。最后,利用重复度量来检验种源、水分与时间对各指标的影响。所有结果中  $P < 0.05$  即显著,采用 Sigmaplot 12.5 作图。图中所有结果均为平均值±标准误 ( $\bar{x} \pm s_x$ )。

## 2 结果与分析

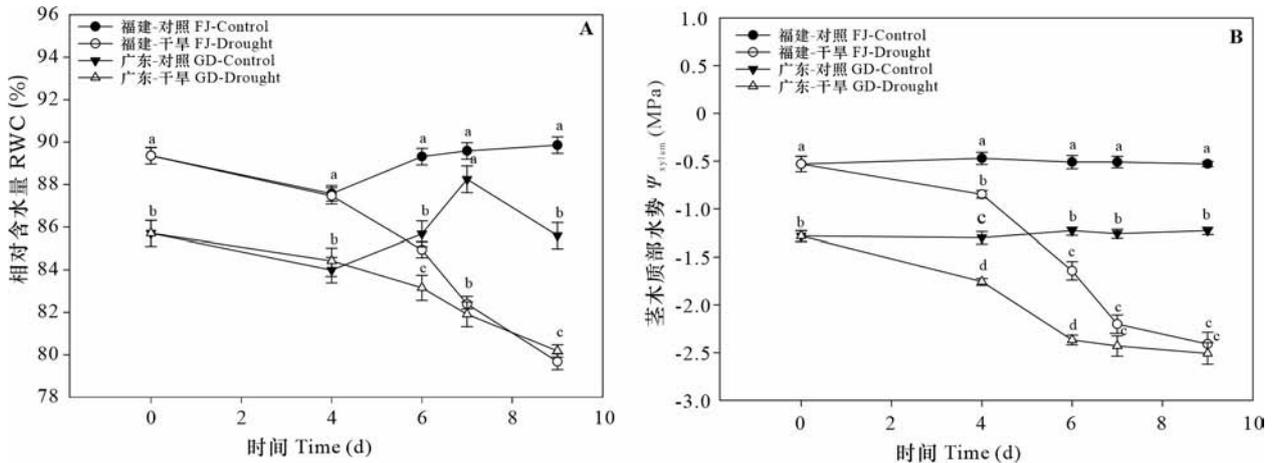
### 2.1 两个种源木荷幼苗对干旱胁迫的生理生态响应

2.1.1 水力特征 由图 1 可知,干旱胁迫下,两个种源木荷叶片相对含水量 (RWC) 与茎木质部水势 ( $\Psi_{\text{xylem}}$ ) 均呈下降趋势。在干旱的第 4 天,  $\Psi_{\text{xylem}}$  均显著低于对照水平。干旱的第 6 天, RWC 均显著低于对照水平。干旱的第 9 天(复水 0 d) 时,  $\Psi_{\text{xylem}}$  均已远低于对照水平,其中福建种源木荷的  $\Psi_{\text{xylem}}$  降至 -2.4 MPa, 广东种源木荷的  $\Psi_{\text{xylem}}$  降至 -2.5 MPa。此外,干旱的第 9 天,福建与广东两个种源木荷的茎木质部栓塞程度 (PLC) 分别为 94%、90%,均已达到 88%,达到复水临界点(图 4)。在对照条件下,广东种源木荷的  $\Psi_{\text{xylem}}$  与 RWC 比福建的低。

2.1.2 光合特征 由图 2 可知,干旱胁迫下,福建种源木荷的光合速率 ( $A_{\text{sat}}$ )、气孔导度 ( $G_s$ ) 及蒸腾速率 ( $E$ ) 较广东种源的先下降,于干旱胁迫的第 4 天起,叶片的  $A_{\text{sat}}$ 、 $G_s$ 、 $E$  (5.99、0.06、1.67) 均显著低于对照水平 (11.64、0.19、3.93)。广东种源的木荷,于干旱胁迫的第 6 天起,叶片的  $A_{\text{sat}}$ 、 $G_s$ 、 $E$  (0.16、0.01、0.27) 均显著低于对照水平 (2.66、0.03、0.90) (图 2)。此外,在对照条件下,广东种源木荷叶片的  $A_{\text{sat}}$ 、 $G_s$  始终处于较低水平,并远低于福建种源木荷的。

### 2.2 两个种源木荷幼苗对旱后复水的生理生态响应

2.2.1 水力特征 复水后,两个种源木荷的  $\Psi_{\text{xylem}}$  与 RWC 均升高,于复水后的第 3 天起,  $\Psi_{\text{xylem}}$  与 RWC 均恢复至对照水平(图 3)。广东种源木荷的  $\Psi_{\text{xylem}}$  与 RWC 均显著低于福建种源木荷的。种源对  $\Psi_{\text{xylem}}$  与 RWC 产生显著影响(表 1)。



同一时间下,不同字母表示数据之间存在显著性差异( $P<0.05$ )。下同。

Different letters indicate significant differences at each sampling time ( $P<0.05$ ). The same below.

图 1 两个种源木荷幼苗叶片相对含水量(RWC)与茎木质部水势( $\Psi_{\text{xylem}}$ )对干旱胁迫的响应

Fig. 1 Responses of leaf relative water content (RWC) and stem xylem water potential ( $\Psi_{\text{xylem}}$ ) of *Schima superba* seedlings from two provenances to drought stress

相对于  $\Psi_{\text{xylem}}$  与 RWC, PLC 恢复较慢。复水的第 30 天, 福建与广东种源木荷的 PLC (分别为 83%、93%) 仍显著高于对照水平 (分别为 23%、30%), 表明茎木质部栓塞未恢复 (图 4)。复水的第 0 天与第 30 天, 在对照与复水条件下, 两个种源木荷的 PLC 之间均不存在显著差异。

**2.2.2 光合特征** 复水后, 福建种源木荷叶片的  $A_{\text{sat}}$ 、 $G_s$ 、 $E$  均呈上升趋势, 于第 15 天均恢复至对照水平 (图 5)。对于广东种源的木荷, 复水的第 3 天, 叶片的  $A_{\text{sat}}$ 、 $G_s$ 、 $E$  均恢复至对照水平, 但随着复水的进行, 叶片的  $A_{\text{sat}}$ 、 $G_s$  出现小幅波动 (图 5)。总体分析, 在两个种源木荷中, 广东种源木荷叶片的光合特征恢复较快。这说明种源对叶片  $A_{\text{sat}}$ 、 $G_s$  和  $E$  产生显著影响 (表 1)。

**2.2.3 生化特征** 由图 6 可知, 复水后, 福建种源木荷的根、茎与叶的可溶性糖 (SS)、淀粉 (ST) 以及 NSC 含量均升高, 并恢复至或高于对照水平。与福建种源木荷不同, 广东种源木荷茎与根的 SS、ST 以及 NSC 的含量均降低, 叶片的 ST 与 NSC 含量呈升高趋势 (图 6), 但各器官 NSC 含量仍显著低于对照水平。这说明种源对叶片 ST、NSC 及根茎 SS、ST 和 NSC 产生显著影响 (表 1)。

复水后, 两个种源木荷叶片的超氧化物歧化酶 (SOD) 与脯氨酸 (Pro) 表现出一致的变化。其

中, SOD 活性虽逐渐升高, 但仍显著低于对照水平; Pro 含量逐步降低, 于第 15 天恢复至对照水平 (图 7)。这说明种源对叶片 Pro 和 SOD 产生显著影响 (表 1)。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 两个种源木荷幼苗对干旱胁迫的生理生态响应

通常在干旱胁迫下, 植物水势与相对含水量会降低, 茎木质部栓塞程度显著升高 (José et al., 2018; Romy et al., 2020)。本研究也发现, 干旱胁迫显著降低了两个种源木荷茎木质部水势与叶片相对含水量, 茎木质部栓塞程度显著升高。此外, 木荷叶片的气孔导度、光合速率与蒸腾速率也随干旱的进行而降低, 与以往其他的研究结果类似 (陈梦圆等, 2019; 邓秀秀等, 2020)。但是, 在本研究中, 福建种源木荷的光合速率、气孔导度及蒸腾速率对于旱更敏感, 较广东种源的先下降, 有助于减少水分的散失。两个种源木荷的光合生理对于旱的响应存在差异, 可能与两个种源地的年均降雨量 (福建的年均降雨量低于广东地区) 有关, 是植物适应生境的一种策略 (Liang et al., 2019)。非结构性碳水化合物能够反映植物的碳平衡状态

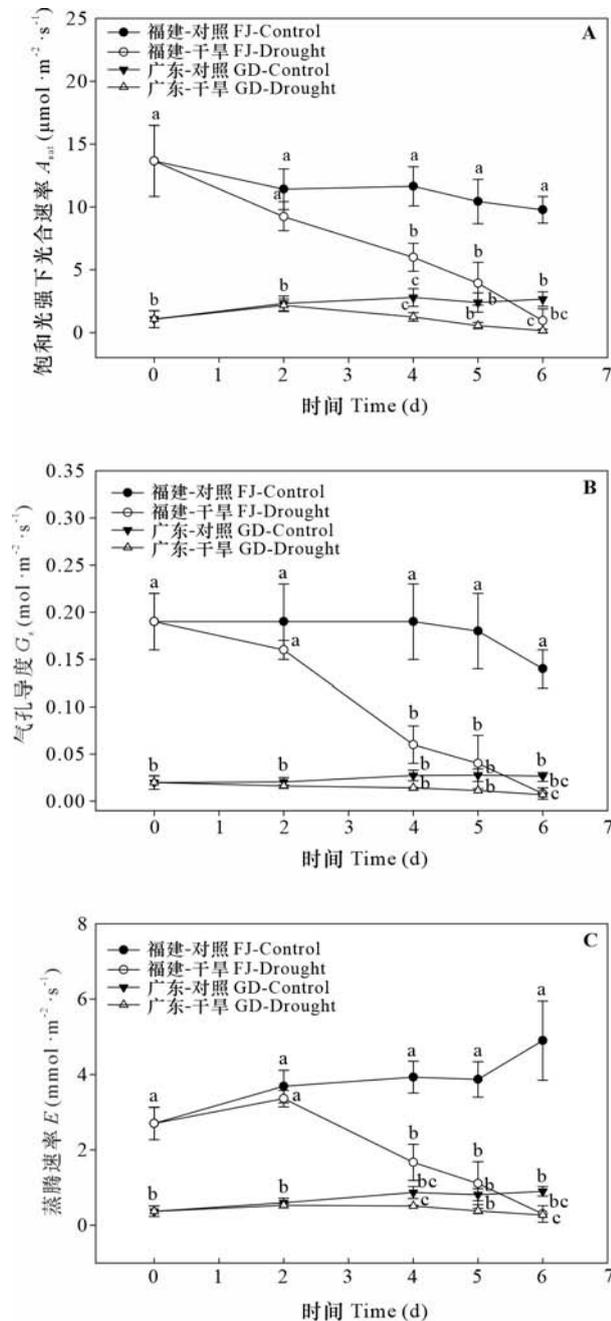


图2 两个种源木荷幼苗叶片光合特征对干旱胁迫的响应

Fig. 2 Response of leaf photosynthetic traits to drought stress of *Schima superba* seedlings from two provenances

(郑云普等, 2014)。在干旱胁迫过程中, 当树木呼吸消耗的能量高于光合速率累积的能量时, 则会引起树木体内非结构性碳水化合物的降低 (McDowell, 2011), 进一步干旱可能会导致碳饥饿

的发生。本研究中, 干旱胁迫显著降低了两个种源木荷叶片、茎和根的可溶性糖、淀粉及非结构性碳水化合物浓度, 表明干旱胁迫下植物处于负的碳平衡状态。在各器官中, 福建种源木荷根的非结构碳水化合物降低最多, 而广东种源木荷叶的非结构性碳水化合物降低最多, 说明干旱胁迫对树木非结构性碳水化合物的影响因器官、种源的不同而存在差异 (Li et al., 2018)。

当植物遭受干旱胁迫时, 细胞内的脯氨酸含量通常会升高以调节渗透, 并对酶、蛋白质起保护作用 (Sun et al., 2020)。王曦等 (2018) 研究发现, 干旱胁迫下桢楠 (*Phoebe zhennan*) 幼苗叶片的脯氨酸含量显著升高, 本研究也发现两个种源木荷的叶片脯氨酸含量均显著升高以应对干旱胁迫。干旱胁迫还会引起植物体活性氧的增加, 活性氧的存在不仅会对植物的光合系统产生不利影响, 还会造成细胞的脂质过氧化与细胞死亡 (Xu et al., 2010; Sun et al., 2020)。然而, 植物会通过增强活性氧清除酶的活性, 如超氧化物歧化酶可清除过多活性氧, 减少对植物的伤害 (Xu et al., 2010; 刘菲等, 2018), 但也有研究发现干旱胁迫使超氧化物歧化酶活性降低 (Zhang et al., 2017; 吴玲等, 2017)。本研究中, 干旱胁迫下叶片的超氧化物歧化酶活性显著降低, 可能是木荷叶片超氧化物歧化酶的活性容易遭到活性氧的破坏而下降 (吴志华等, 2004; 吴玲等, 2017)。

### 3.2 两个种源木荷幼苗对旱后复水的生理生态响应

干旱复水后, 植物水分状态与细胞膨压恢复, 有助于后期代谢的恢复 (Ruehr et al., 2019)。本研究中, 两个种源木荷的茎木质部水势与叶片相对含水量均于复水后第3天恢复至对照水平, 表明两个种源木荷的枝条与叶片具有同样的恢复水分状态的能力 (Yan et al., 2017)。复水后叶片相对含水量快速恢复, 表明木质部仍具有水分运输能力 (Ruehr et al., 2019)。相比于相对含水量与水势而言, 两个种源木荷叶片的光合速率、气孔导度的恢复较为滞后, 可能是由脱落酸 (Duan et al., 2020)、乙烯 (Yao et al., 2020) 的抑制作用引起的。本研究发现, 广东种源木荷叶片的光合速率恢复速率高于福建种源木荷的, 表明不同种源木荷叶片的光合速率对复水的响应存在差异。两个种源木荷叶片气体交换参数恢复速率不一致, 可能与以下原因有关; 第一, 以往研究发现叶片导水率在旱后的恢复能力会影响

表 1 种源、水分与时间对木荷幼苗各指标影响的双因素重复度量方差分析  
Table 1 Summary of two-way repeated measures ANOVA on provenances, water and time on parameters of *Schima superba* seedlings

指标 Index	<i>P</i> 值或 <i>F</i> 值 <i>P</i> or <i>F</i> value	种源 Provenance	水分 Water	时间 Time	种源×水分 Provenance× Water	种源×时间 Provenance× Time	水分×时间 Water× Time	种源×水分×时间 Provenance× Water×Time
饱和光强下光合速率 $A_{\text{sat}}$	<i>P</i>	<0.001	0.002	<0.001	0.031	0.001	0.001	0.008
	<i>F</i>	138.793	19.451	22.014	6.551	8.089	8.101	4.834
气孔导度 $G_s$	<i>P</i>	<0.001	0.002	<0.001	0.020	<0.001	0.003	0.006
	<i>F</i>	103.662	18.309	21.152	7.971	12.294	6.134	5.106
蒸腾速率 $E$	<i>P</i>	<0.001	0.001	0.020	0.019	0.139	0.022	0.037
	<i>F</i>	99.300	24.287	3.865	8.198	1.994	6.251	5.055
相对含水量 RWC	<i>P</i>	0.007	0.004	<0.001	0.358	0.045	<0.001	0.018
	<i>F</i>	10.499	12.564	46.168	0.915	4.507	82.032	6.533
茎木质部水势 $\Psi_{\text{ylem}}$	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	0.633	<0.001	<0.001	<0.001
	<i>F</i>	38.274	27.436	276.840	0.239	11.539	276.336	12.029
茎木质部栓塞程度 PLC	<i>P</i>	0.705	<0.001	0.915	0.948	0.216	0.695	0.746
	<i>F</i>	0.151	280.703	0.012	0.005	1.747	0.163	0.111
脯氨酸 Pro	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	0.975	<0.001	<0.001	0.278
	<i>F</i>	1 897.788	81.323	9.125	0.001	7.856	15.707	1.335
超氧化物歧化酶 SOD	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.524	<0.001	0.025	<0.001	<0.001
	<i>F</i>	1 859.340	2 892.839	0.760	1 325.394	3.499	14.862	15.800
叶可溶性糖 Leaf SS	<i>P</i>	0.154	<0.001	0.012	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
	<i>F</i>	2.313	235.704	8.805	95.891	38.968	26.530	40.469
叶淀粉 Leaf ST	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.879	<0.001	0.021
	<i>F</i>	168.074	28.508	109.934	47.019	0.024	118.815	7.008
叶非结构性碳水化合物 Leaf NSC	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.002	<0.001	<0.001
	<i>F</i>	117.125	144.797	51.528	107.082	16.007	77.658	30.023
茎可溶性糖 Stem SS	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.086	<0.001	0.001	0.079	<0.001
	<i>F</i>	121.048	82.654	3.486	58.977	21.316	3.679	23.075
茎淀粉 Stem ST	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.430	0.219	0.001	0.777	0.003
	<i>F</i>	27.200	34.107	0.666	1.682	17.804	0.084	13.381
茎非结构性碳水化合物 Stem NSC	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.207	<0.001	<0.001	0.356	0.001
	<i>F</i>	273.476	240.338	1.778	76.193	24.465	0.920	21.142
根可溶性糖 Root SS	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.238	0.002	<0.001	0.486	<0.001
	<i>F</i>	205.299	24.501	1.557	15.896	37.269	0.519	32.390
根淀粉 Root ST	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
	<i>F</i>	47.322	780.765	286.678	130.698	237.255	152.426	173.745
根非结构性碳水化合物 Root NSC	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
	<i>F</i>	320.464	569.509	176.782	133.717	297.953	117.898	228.152

注: 表中 *P* 值小于 0.05 表示显著影响。

Note: Significant effect is considered when *P* value in the table is less than 0.05.

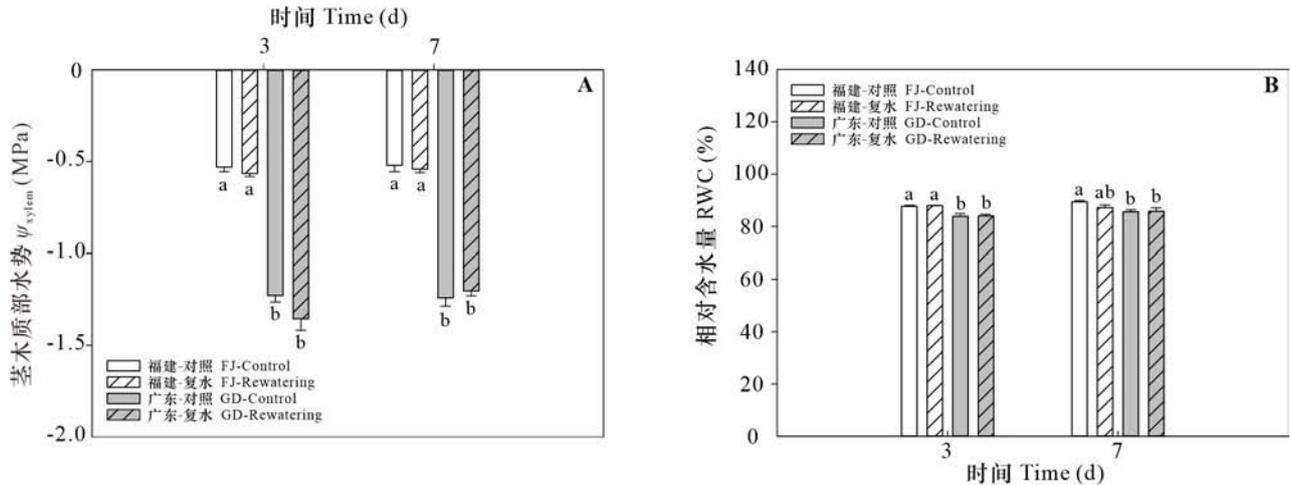


图 3 两个种源木荷幼苗茎木质部水势 ( $\Psi_{xylem}$ ) 与叶片相对含水量 (RWC) 对旱后复水的响应

Fig. 3 Response of stem water potential ( $\Psi_{xylem}$ ) and relative water content (RWC) of *Schima superba* seedlings from two provenances to rewatering

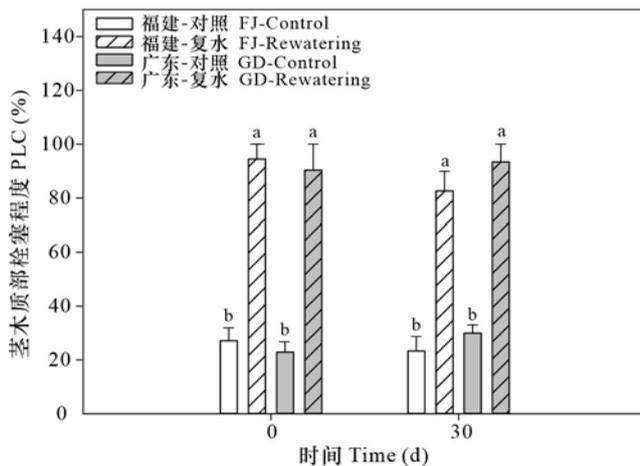


图 4 两个种源木荷幼苗茎木质部栓塞程度对旱后复水的响应

Fig. 4 Response of PLC to rewatering of *Schima superba* seedlings from two provenances

气体交换参数的恢复能力 (Blackman et al., 2009), 因此我们推测本研究中两个种源木荷气体交换参数的旱后恢复能力差异与其叶片导水率的恢复有关。第二, 脱落酸与乙酸会对气体交换参数的恢复产生影响 (Duan et al., 2020; Yao et al., 2020), 本研究中两个种源木荷气体交换参数的旱后恢复能力差异可能与植物体内的激素水平有关。因此, 在

未来的研究中, 需要考虑叶片导水率与激素 (如脱落酸) 水平在复水后的变化情况, 为解释植物气体交换对复水响应的种间差异提供新的机制。

干旱复水后, 虽然植物可以通过木质部栓塞修复或长出新的木质部进而恢复导水率 (Cardoso et al., 2020), 但木质部栓塞修复所需时间往往高于长出新的木质部所需时间 (Brodrribb et al., 2010; Martorell et al., 2014)。本研究发现复水 30 d 后, 两个种源木荷茎木质部栓塞程度仍显著高于对照水平, 表明复水后茎木质部栓塞未修复至对照水平, 可能需要更长时间的修复或通过长出新的木质部进行导水率的恢复。此外, 复水 30 d 后福建种源木荷各器官的非结构性碳水化合物逐步恢复至或超过对照水平, 而广东种源木荷的则呈相反趋势。非结构性碳水化合物对复水后导水率的恢复具有重要贡献, 可以提供渗透调节物质与能量 (Tomasella et al., 2019)。因此, 相比于福建种源木荷, 广东种源木荷较低的非结构性碳水化合物浓度可能不利于后期茎木质部导水率的恢复。复水后, 随着叶片相对含水量的提高, 植物体内渗透调节能力逐渐降低 (周欢欢等, 2019)。本研究发现, 复水后两个种源木荷的叶片脯氨酸含量逐步降低, 并恢复至对照水平; 而两个种源木荷叶片的超氧化物歧化酶活性均逐步升高, 可能原因是活性氧在复水后减少, 进而对超氧化物歧化酶的破坏降低 (吴志华等, 2004; Naya et al., 2007)。

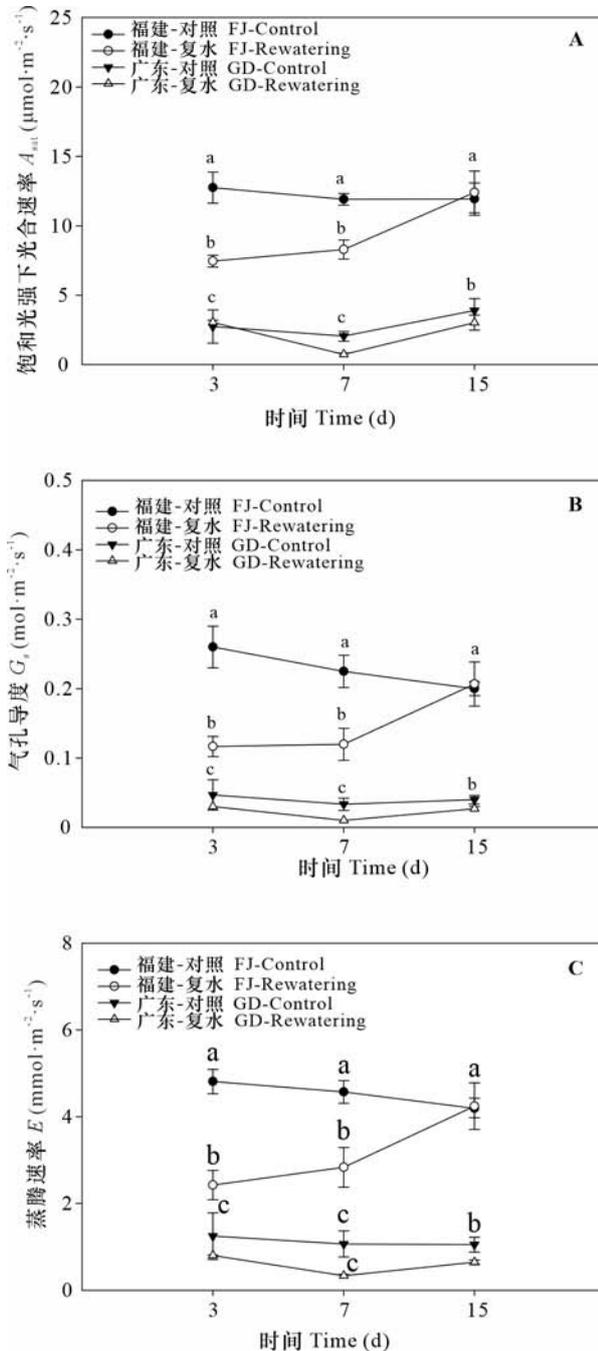


图 5 两个种源木荷幼苗光合特征对旱后复水的响应  
Fig. 5 Response of photosynthetic traits to rewatering of *Schima superba* seedlings from two provenances

本研究测定了两个种源木荷的生理生态(光合特征、水力特征、NSC、脯氨酸与超氧化物歧化酶)在极端干旱(茎木质部导水率下降 88%左右)及复水中的变化情况。研究结果表明:(1)两个种源木荷均通过关闭气孔与提高脯氨酸含量来响应

干旱胁迫;(2)两个种源木荷的茎木质部水势、叶片 RWC、Pro、SOD 以及茎 PLC 对干旱复水的响应呈一致趋势,并且茎 PLC 在复水 30 d 后未恢复至对照水平;(3)福建种源木荷的光合速率较广东种源的先下降且复水后恢复至对照水平需要更长时间;(4)福建种源木荷的 NSC 恢复速率高于广东种源木荷的。综上所述,在未来干旱加剧背景下,福建与广东两个种源木荷均不能通过短期复水(30 d)来修复被栓塞的木质部。尽管广东种源木荷的光合速率能够更快地恢复至对照水平,但其光合速率低于福建种源木荷的,并且其 NSC 的恢复能力较福建种源的低。因此,在未来干旱加剧背景下,广东种源木荷的生长及存活可能受到更大威胁。

#### 参考文献:

- BARROS FDV, BITTENCOURT PRL, BRUM M, et al., 2019. Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought [J]. *New Phytol*, 223(3): 1253-1266.
- BLACKMAN CJ, BRODRIBB TJ, JORDAN, GJ, 2009. Leaf hydraulics and drought stress: response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species [J]. *Plant Cell Environ*, 32(11): 1584-1595.
- BRODRIBB TJ, BOWMAN D, NICHOLS S, et al., 2010. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit [J]. *New Phytol*, 188(2): 533-542.
- BRODRIBB TJ, POWERS J, COCHARD H, et al., 2020. Hanging by a thread? forests and drought [J]. *Science*, 368(6488): 261-266.
- CARDOSO AA, BILLON LA, BORGES AF, et al., 2020. New developments in understanding plant water transport under drought stress [J]. *New Phytol*, 227(4): 1025-1027.
- CHEN MY, LI YC, WANG LB, et al., 2019. Photosynthetic responses to drought and subsequent re-watering in seedlings from two different provenances of *Quercus variabilis* Bl [J]. *Chin J Ecol*, 38(10): 2950-2958. [陈梦园, 李迎超, 王利兵, 等, 2019. 2 个种源栓皮栎对于干旱及复水的光合生理响应 [J]. *生态学杂志*, 38(10): 2950-2958.]
- COCHARD H, COLL L, ROUX XL, et al., 2002. Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut [J]. *Plant Physiol*, 128(1): 282-290.

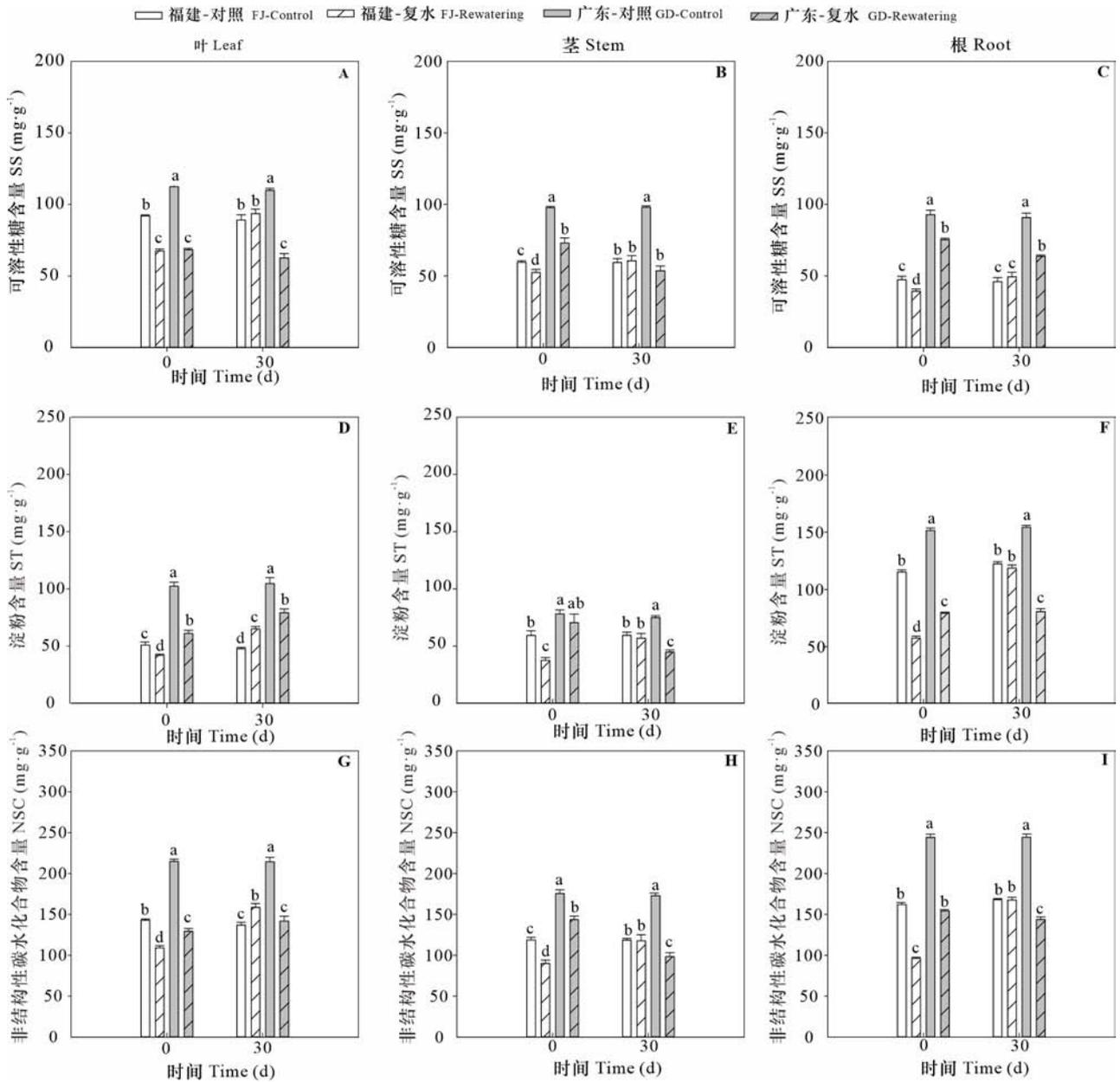


图 6 两个种源木荷幼苗各器官非结构性碳水化合物 (NSC) 含量对旱后复水的响应  
 Fig. 6 Response of non-structural carbohydrates (NSC) content in each organ to rewetting  
 of *Schima superba* seedlings from two provenances

CREEK D, BLACKMAN C, BRODRIBB TJ, et al., 2018. Coordination between leaf, stem, and root hydraulics and gas exchange in three arid-zone angiosperms during severe drought and recovery [J]. *Plant Cell Environ*, 41(12): 2869–2881.

DENG XX, SHI Z, XIAO WF, et al., 2020. Effects of drought and shading on growth and photosynthetic characteristics of *Pinus massoniana* seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 40(8):

2735–2742. [邓秀秀, 施征, 肖文发, 等, 2020. 干旱和遮荫对马尾松幼苗生长和光合特性的影响 [J]. *生态学报*, 40(8): 2735–2742.]

DUAN HL, DE DIOS VR, WANG DF, et al., 2021. Testing the limits of plant drought stress and subsequent recovery in four provenances of a widely distributed subtropical tree species [J]. *Plant Cell Environ*, 45(4): 1187–1203.

DUAN HL, LI YY, XU Y, et al., 2019. Contrasting drought

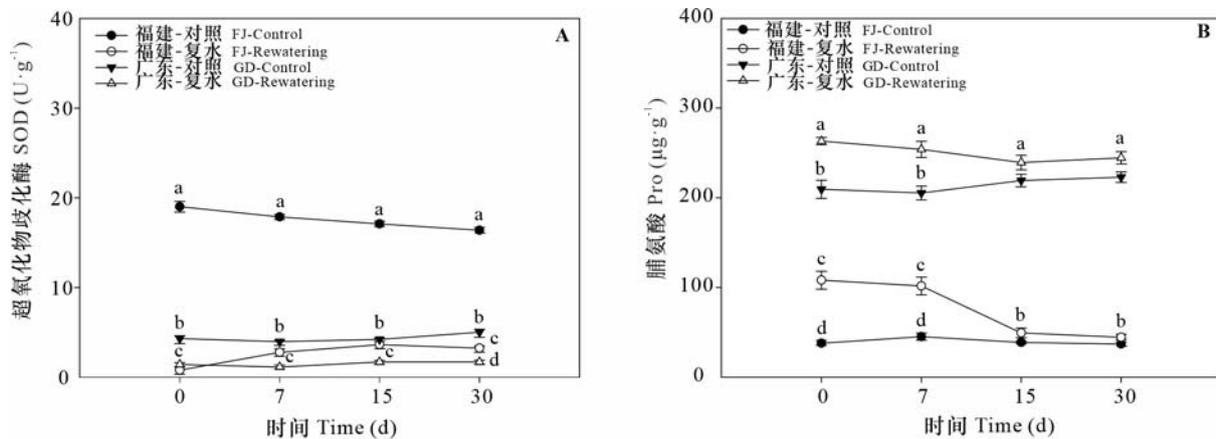


图 7 两个种源木荷幼苗叶片 SOD 活性与脯氨酸含量对旱后复水的响应

Fig. 7 Response of SOD activity and proline content to rewetting of *Schima superba* seedlings from two provenances

sensitivity and post-drought resilience among three co-occurring tree species in subtropical China [J]. *Agric For Meteorol*, 272/273: 55–68.

DUAN HL, WANG DF, WEI, XH, et al., 2020. The decoupling between gas exchange and water potential of *Cinnamomum camphora* seedlings during drought recovery and its relation to ABA accumulation in leaves [J]. *J Plant Ecol*, 13(6): 683–692.

DUAN N, XU J, CHEN HL, et al., 2019. Effects of drought stress on phenotypic plasticity of *Cerasus humilis* [J]. *Guihaia*, 39(9): 1159–1165. [段娜, 徐军, 陈海玲, 等, 2019. 干旱胁迫对欧李幼苗表型可塑性的影响 [J]. *广西植物*, 39(9): 1159–1165.]

GESSLER A, BOTTERO A, MARSHALL J, et al., 2020. The way back: recovery of trees from drought and its implication for acclimation [J]. *New Phytol*, 228(6): 1704–1709.

GIANNOPOLITIS CN, RIES SK, 1977. Superoxide dismutases, 1: occurrence in higher plants [Corn, oats, peas] [J]. *Plant Physiol*, 59(2): 309–314.

HE W, LIU H, QI Y, et al., 2020. Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration [J]. *Glob Change Biol*, 26(6): 3627–3638.

JOSÉ PP, ÓSCAR MH, EUSTAQUIO GP, et al., 2018. Cavitation limits the recovery of gas exchange after severe drought stress in Holm Oak (*Quercus ilex* L.) [J]. *Forests*, 9(8): 443–455.

LIU F, ZHOU LT, JIANG Y, et al., 2018. Physiological response from different provenances of *Keteleeria fortunei* seedlings to drought stress [J]. *J Centr S Univ For Technol*, 38(11): 35–45. [刘菲, 周隆腾, 蒋焱, 等, 2018. 不同种

源江南油杉幼苗对干旱胁迫的生理响应 [J]. *中南林业科技大学学报*, 38(11): 35–45.]

LI HS, SUN Q, ZHAO SJ, et al., 2000. Principle and technology of plant physiological and biochemical experiment [M]. Beijing: Higher Education Press: 164–261. [李合生, 孙群, 赵世杰, 等, 2000. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社: 164–261.]

LI W, HENRIK H, ADAMS HD, et al., 2018. The sweet side of global change-dynamic responses of non-structural carbohydrates to drought, elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization in tree species [J]. *Tree Physiol*, 38(11): 11–28.

LIANG XY, HE PC, LIU H, et al., 2019. Precipitation has dominant influences on the variation of plant hydraulics of the native *Castanopsis fargesii* (Fagaceae) in subtropical China [J]. *Agric For Meteorol*, 271: 83–91.

LÜ CY, GAO ZX, YAN Y, et al., 2021. Effects of drought-rewatering on leaf water potential of two *Dendrobium* plants [J]. *Guihaia*, 41(2): 177–182. [吕朝燕, 高智席, 严羽, 等, 2021. 干旱-复水对两种石斛属植物叶水势的影响 [J]. *广西植物*, 41(2): 177–182.]

MARTORELL S, DIAZ-ESPEJO A, MEDRANO H, et al., 2014. Rapid hydraulic recovery in *Eucalyptus pauciflora* after drought: linkages between stem hydraulics and leaf gas exchange [J]. *Plant Cell Environ*, 37(3): 617–626.

MCDOWELL NG, 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality [J]. *Plant Physiol*, 155(3): 1051–1059.

NAYA L, LADREA R, RAMOS J, et al., 2007. The response of carbon metabolism and antioxidant defenses of *Alfalfa*

- nodules* to drought stress and to the subsequent recovery of plants [J]. *Plant Physiol*, 144(2): 1104–1114.
- PACHAURI R, REISINGER A, 2014. Climate change 2014: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [J]. *J Romance Stud*, 4(2): 85–88.
- ROMY R, ANGELICA C, MARCUS Z, et al., 2020. Drought-induced xylem embolism limits the recovery of leaf gas exchange in *Scots pine* [J]. *Plant Physiol*, 184(2): 852–864.
- RUEHR NK, RÜDIGER G, STEFAN M, et al., 2019. Beyond the extreme: recovery of carbon and water relations in woody plants following heat and drought stress [J]. *Tree Physiol*, 1(8): 1–15.
- SUN Y, WANG C, CHEN HYH, et al., 2020. Response of plants to water stress: a meta-analysis [J]. *Front Plant Sci*, 11(4): 978–985.
- TOMASELLA M, PETRUSSA E, PETRUZZELLIS F, et al., 2019. The possible role of non-structural carbohydrates in the regulation of tree hydraulics [J]. *Int J Mol Sci*, 21(1): 144–163.
- URIL M, PORTE AJ, COCHARD H, et al., 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees [J]. *Tree Physiol*, 33(7): 672–683.
- WANG DF, 2019. The effect of drought and water-logging stresses on eco-physiology of *Cinnamomum camphora* seedlings [D]. Nanchang: Nanchang Institute of Technology: 10–11. [王德福, 2019. 干旱与水淹胁迫对樟树幼苗生理生态特征的影响 [D]. 南昌: 南昌工程学院: 10–11.]
- WANG X, HU HL, HU TX, et al., 2018. Effects of drought stress on the osmotic adjustment and active oxygen metabolism of *Phoebe zhennan* seedlings and its alleviation by nitrogen application [J]. *Chin J Plant Ecol*, 42(2): 240–251. [王曦, 胡红玲, 胡庭兴, 等, 2018. 干旱胁迫对桢楠幼树渗透调节与活性氧代谢的影响及施氮的缓解效应 [J]. *植物生态学报*, 42(2): 240–251.]
- WHEELER JK, HUGGETT BA, TOFTE AN, et al., 2013. Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism [J]. *Plant Cell Environ*, 36(11): 1938–1949.
- WU L, LI ZH, WU JY, et al., 2017. Response of drought stress on chlorophyll content and anti-oxidant enzyme of *Cyclobalanopsis glauca* provenance clone seedlings [J]. *J Centr S Univ For Technol*, 37(6): 51–55. [吴玲, 李志辉, 吴际友, 等, 2017. 干旱胁迫对青冈栎种源叶绿素含量与抗氧化酶活性的影响 [J]. *中南林业科技大学学报*, 37(6): 51–55.]
- WU ZH, ZENG FH, MA SJ, et al., 2004. A review of advances in active oxygen metabolism in plants under water stress [J]. *Subtrop Plant Sci*, 33(2): 77–80. [吴志华, 曾富华, 马生健, 等, 2004. 水分胁迫下植物活性氧代谢研究进展 (综述 1) [J]. *亚热带植物科学*, 33(2): 77–80.]
- XU Z, ZHOU G, SHIMIZU H, 2010. Plant responses to drought and rewatering [J]. *Plant Signal Behav*, 5(6): 649–654.
- YAN W, ZHENG S, ZHONG Y, et al., 2017. Contrasting dynamics of leaf potential and gas exchange during progressive drought cycles and recovery in *Amorpha fruticosa* and *Robinia pseudoacacia* [J]. *Sci Rep*, 7(1): 4470–4481.
- YAO GQ, LI FP, NIE ZF, et al., 2020. Ethylene, not ABA, is closely linked to the recovery of gas exchange after drought in four *Caragana* species [J]. *Plant Cell Environ*, 44(2): 399–411.
- ZHANG C, LI X, HE YF, et al., 2017. Physiological investigation of C<sub>4</sub>-phosphoenolpyruvate-carboxylase-introduced rice line shows that sucrose metabolism is involved in the improved drought tolerance [J]. *Plant Physiol Biochem*, 115: 328–342.
- ZHENG YP, WANG HX, LOU X, et al., 2014. Changes of non-structural carbohydrates and its impact factors in trees: A review [J]. *Chin J Appl Ecol*, 25(4): 1188–1196. [郑云普, 王贺新, 娄鑫, 等, 2014. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展 [J]. *应用生态学报*, 25(4): 1188–1196.]
- ZHOU HH, FU LC, MA L, et al., 2019. Physiological characteristics of *Osmanthus fragrans* ‘Boyejingui’ with drought stress and rewatering [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 36(4): 687–696. [周欢欢, 傅卢成, 马玲, 等, 2019. 干旱胁迫及复水对‘波叶金桂’生理特性的影响 [J]. *浙江农林大学学报*, 36(4): 687–696.]

(责任编辑 蒋巧媛 王登惠)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202303044

邓丽丽, 秦惠珍, 史艳财, 等, 2024. 猫儿山三种森林类型林下植物叶片与土壤化学计量特征 [J]. 广西植物, 44(5): 885–894.

DENG LL, QIN HZ, SHI YC, et al., 2024. Stoichiometric characteristics of understory plant leaves and soil of three forest types in Mao'ershan [J]. *Guihaia*, 44(5): 885–894.



## 猫儿山三种森林类型林下植物叶片与土壤化学计量特征

邓丽丽<sup>1</sup>, 秦惠珍<sup>2</sup>, 史艳财<sup>1</sup>, 韦 霄<sup>1</sup>, 吕仕洪<sup>1\*</sup>

(1. 广西壮族自治区 广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 广西大学 林学院, 南宁 530004 )  
中国科学院

**摘 要:** 为探究猫儿山不同森林类型林下植物叶片与土壤化学计量特征,揭示其林下植物适应策略。该文对猫儿山针阔混交林(ZK)、常绿阔叶次生林(CLC)和常绿阔叶林(CL)林下草本层和灌木层主要植物叶片与土壤的化学元素含量进行测定,分析其化学计量特征及其相互之间的内在联系。结果表明:(1)从总体上看,草本层和灌木层植物叶片的C、N含量差异不显著,草本层植物叶片P、K含量极显著高于灌木层,N:P显著低于灌木层;草本层植物更易受N限制,灌木层植物更易受P限制且其N和P利用效率更高;不同森林类型之间的灌木层植物叶片化学计量差异不显著,草本层植物叶片N含量、C:N和C:P差异显著,针阔混交林草本层植物的养分利用效率较高。(2)3种森林类型的土壤C、N含量显示,CL>CLC>ZK且彼此之间差异极显著,针阔混交林土壤的P含量最高而C:P、N:P最低。(3)针阔混交林的土壤显著影响林下植物部分叶片化学计量,另外2种森林类型的土壤影响不显著。综上认为,猫儿山不同森林类型的土壤化学计量存在显著或极显著差异,林下不同层次的植物对营养元素的需求以及环境适应策略不同;针阔混交林土壤对林下植物叶片化学计量影响较强,由于有机质分解效率较低导致土壤受N限制,因此应加强针阔混交林的N素管理。该研究结果为森林管理提供了数据支持。

**关键词:** 猫儿山, 森林类型, 土壤, 草本层, 灌木层, 化学计量特征

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0885-10

## Stoichiometric characteristics of understory plant leaves and soil of three forest types in Mao'ershan

DENG Lili<sup>1</sup>, QIN Huizhen<sup>2</sup>, SHI Yancai<sup>1</sup>, WEI Xiao<sup>1</sup>, LÜ Shihong<sup>1\*</sup>

(1. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China*; 2. *College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China*)

**Abstract:** Exploring the stoichiometric characteristics of understory plants' leaves and soils in different forest types in Mao'ershan can reveal the adaptation strategies of understory plants in Mao'ershan, and provide data support for forest management. In this paper, coniferous and broad-leaved mixed forest (ZK), evergreen broad-leaved secondary forest

收稿日期: 2023-09-12 接受日期: 2023-10-17

基金项目: 广西青年科学基金(2020GXNSFBA297153); 国家自然科学基金(31960241); 国家林业和草原局重点研发项目(GLM[2021]037号)。

第一作者: 邓丽丽(1992—), 硕士, 助理研究员, 研究方向为森林生态学, (E-mail) denglilimini@163.com。

\* 通信作者: 吕仕洪, 副研究员, 研究方向为植物资源利用与恢复生态学, (E-mail) lshh@gxib.cn。

(CLC) and evergreen broad-leaved forest (CL) in Mao'ershan were selected as three forest types, the leaf stoichiometry of main plants in herb layer and shrub layer, and the soil stoichiometry under three forest types were measured and analyzed. The results were as follows: (1) There was no significant difference in leaf C and N contents between herb layer and shrub layer, but P and K contents in herb layer were extremely significantly higher than that in shrub layer, and N : P was significantly lower than that in shrub layer. Plants in herb layer was more likely to be restricted by N, plants in shrub layer was more likely to be restricted by P and the utilization efficiency of N and P were higher. There was no significant difference in leaf stoichiometry of plants in shrub layer among different forest types, but there were significant differences in leaf N content, C : N, C : P of plants in herb layer among different forest types. Plants in herb layer of ZK had higher nutrient use efficiency. (2) The soil C and N contents of the three forest types showed that CL > CLC > ZK, and there were extremely significant differences among the three forest types. The soil P content of ZK were the highest, while that of C : P and N : P were the lowest. (3) Soil in ZK significantly affected some leaf stoichiometry of plants in herb layer and shrub layer, while the other two forest types had no significant effect on underforest plants. To sum up, there are significant or extremely significant differences in soil stoichiometry among different forest types in Mao'ershan. The nutrient requirements and environmental adaptation strategies of plants in herb layer and shrub layer are different. The soil of ZK has a strong influence on the leaf stoichiometry of understory plants, and the soil with low decomposition efficiency of organic matter in this forest type, and the soil is limited by N due to the low decomposition efficiency of organic matter, so the management of N in the mixed forest should be strengthened.

**Key words:** Mao'ershan, forest type, soil, herb layer, shrub layer, stoichiometric characteristics

生态化学计量学是分析多重化学元素质量平衡及其对生态交互作用影响的理论和科学,化学计量特征研究对揭示物种的生态策略和适应性具有重要的生理学意义(李秀等,2023)。叶片作为植物最敏感的器官,对环境变化敏感、可塑性强,其功能性状承载较多的环境变化信息,与植物生物量及其资源获取和利用密切相关(Niinemets & Kull, 2003; Wright et al., 2004),从叶片化学计量角度研究植物的环境适应性已成为生态学研究的热点之一。慕宗杰等(2020)认为植物叶片功能性状与土壤的关系最为密切,植物通过凋落物分解来改善土壤质量,而土壤质量对植被生长及群落演替速度和方向等有重要影响。研究植物叶片与土壤化学计量的响应关系,对揭示植物的生态适应策略具有重要意义。

林下植物主要包括森林冠层下的灌木、草本、藤本和乔木幼树等,是森林生态系统的重要组成部分,不同生活型植物占据不同的空间环境(朱喜等,2014; 张乃木等,2020)。近年来,森林生态系统 C、N、P 化学计量的研究多集中于乔木层或乔木-凋落物-土壤耦合系统(王珂等,2023; 余雅尧等,2023),对林下植物的研究相对较少。然而,有研究表明不同生活型植物叶片的 C、N、P 含量及其计量比差异显著(巴格登等,2023),灌木植物 P 含量显著低于一年生和多年生草本植物(刘小菊等,

2020)。林下植物作为森林的更新与补充,在森林发展过程中发挥着重要作用,对不同森林类型草本层和灌木层植物的叶片化学计量进行研究,可了解不同森林类型林下植物对营养环境的适应策略。

猫儿山国家级自然保护区现存有较大面积的原始森林植被及垂直带谱,尤其是原生性亚热带常绿阔叶林,具有巨大的生态服务价值和很高的科研价值。但是,由于人为干扰的影响,部分原生植被已退化为常绿阔叶次生林、针阔混交林、灌丛和草丛等,因此对其森林生态系统功能造成了较大的影响。Holl(2017)认为原生林退化威胁着生物多样性和生态安全。目前,猫儿山森林植物与土壤的响应研究大部分是针对森林上层优势植物开展的,林下植物对土壤因子的响应研究较少(黄金铃和蒋得斌,2002; 朱彪等,2004)。因此,本文结合猫儿山森林现状,以针阔混交林(ZK)、常绿阔叶次生林(CLC)和常绿阔叶林(CL)3种不同森林类型的林下植物为研究对象,测定植物叶片和土壤的化学元素含量,分析其化学计量特征及其相互之间的内在联系,旨在探讨:(1)猫儿山不同森林类型之间同一林下层(草本层和灌木层)植物以及同一森林类型不同林下层之间植物叶片化学计量的差异;(2)猫儿山不同森林类型之间土壤化学计量的差异;(3)猫儿山不同森林类型草本层和

灌木层植物叶片与土壤化学计量的相关性。以期揭示该区不同森林类型林下植物的生态适应策略,并为猫儿山森林管理提供基础数据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区概况

猫儿山国家级自然保护区位于广西东北部,地理坐标为 110°20′—110°35′ E、25°48′—25°58′ N,总面积为 17 008.5 hm<sup>2</sup>,主峰猫儿山海拔为 2 141.5 m。猫儿山属中亚热带山地气候,山顶年均温 7℃,最高温 23℃,最低温-1.9℃,山脚年均温为 16~18℃,大于 10℃的年积温在 6 000℃左右,年降水量在 2 500 mm 以上。该区常绿阔叶林和常绿针阔混交林带分布在海拔 300~1 200 m 之间(黄金铃和蒋得斌,2002;朱彪等,2004),本研究选取该林带内 3 种不同类型的森林(针阔混交林、常绿阔叶次生林和常绿阔叶林),分析和比较其林下草本层和灌木层植物叶片及土壤化学计量特征。

### 1.2 取样和处理方法

2019 年 8 月,在上述 3 种森林类型中,参考张增可等(2019)和喻理飞等(2000)的方法,各设置一个 20 m × 20 m 的临时样地(表 1)。根据方格法选取样地 4 个边角及中心设立 5 个 5 m × 5 m 的方格样方,在样方中选择草本层和灌木层盖度较大或数量较多、能满足采样要求的植物作为叶片采集对象,草本层包括草本及草质藤本,灌木层包括灌木、木质藤本和不高于 5 m 的乔木幼树(表 2)。采集其成熟、形状和叶色正常且无病虫害的叶片,5 个样方中重复出现的植物分别取样后混合为 1 份样品,每种植物叶样鲜重不少于 100 g,带回实验室后将叶片在烘箱内 120℃杀青 30 min,之后在 80℃下烘干至恒重并研磨粉碎,过 100 目筛以备叶片养分含量测定。

在各森林类型的 5 个样方内分别用土钻钻取 0~20 cm 的土壤,将所采土样做好记录并带回实验室风干,拣除石块和细根等杂质后研磨,使其过 100 目筛备用。

表 1 样地的基本情况  
Table 1 Basic condition of plots

森林类型 Forest type	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	郁闭度 Canopy density
针阔混交林 ZK	110°29′37″ E	25°51′46″ N	865	30	0.80
常绿阔叶次生林 CLC	110°29′16″ E	25°53′06″ N	1 125	25	0.70
常绿阔叶林 CL	110°29′11″ E	25°52′50″ N	1 113	28	0.85

### 1.3 样品分析

叶片元素含量测定包括碳(leaf carbon content, LC)、氮(leaf nitrogen content, LN)、磷(leaf phosphorus content, LP)和钾(leaf potassium content, LK)的含量,并计算其碳氮比(LC:LN)、碳磷比(LC:LP)、氮磷比(LN:LP)和钾磷比(LK:LP)。土壤元素含量测定包括碳(soil carbon content, SC)、氮(soil nitrogen content, SN)和磷(soil phosphorus content, SP)的含量,并计算其碳氮比(SC:SN)、碳磷比(SC:SP)和氮磷比(SN:SP)。

根据吴陶红等(2023)的测定方法,LC、LN 和 SN 采用元素分析仪(德国 Elementar Vario Macro cube)测定,LP、LK、SC 和 SP 分别采用钼锑抗比色法、火焰光度法、重铬酸钾容量法-外加加热法和氢氧化钠熔融法-钼锑抗比色法测定。

### 1.4 数据统计分析

使用 Excel 进行数据整理。数据整理时,为满足正态分布要求和 ANOVA 假设,使用  $\ln(x+1)$  将各类数据进行自然对数转换,使用 SPSS 23.0 软件进行 *t* 检验和单因素方差分析(one-way ANOVA),并对不同森林类型的各指标参数进行显著性检验(Duncan 法,显著性水平为 0.05),使用 Person 系数对林下植物叶片化学计量与土壤因子进行相关性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同森林类型的林下植物叶片化学计量特征

根据 3 种森林类型林下草本层和灌木层植物叶片化学计量的分析结果(表 3),从总体上来看,

表 2 不同森林类型的林下主要植物

Table 2 Dominant plants under the forest of different forest types

样地编号 Plot No.	林下层 Understory	主要植物种类 Dominant plant species
ZKH	针阔混交林草本层 Herb layer of coniferous and broad-leaved mixed forest	淡竹叶, 五节芒, 山姜 <i>Lophatherum gracil</i> , <i>Miscanthus sinensis</i> , <i>Alpinia japonica</i>
ZKS	针阔混交林灌木层 Shrub layer of coniferous and broad-leaved mixed forest	栲, 黄檀, 杨桐, 竹叶木姜子, 南方荚蒾, 大青, 算盘子, 朱砂根, 地稔, 草珊瑚, 周毛悬钩子, 南五味子 <i>Castanopsis fargesii</i> , <i>Dalbergia hupeana</i> , <i>Adinandra milletii</i> , <i>Litsea pseudoelongata</i> , <i>Viburnum fordiae</i> , <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i> , <i>Glochidion puberum</i> , <i>Ardisia crenata</i> , <i>Melastoma dodecandrum</i> , <i>Sarcandra glabra</i> , <i>Rubus amphidasys</i> , <i>Kadsura longipedunculata</i>
CLCH	常绿阔叶次生林草本层 Herb layer of evergreen broad-leaved secondary forest	紫菊, 白苞蒿, 牛尾菜, 日本薯蓣, 黄金凤 <i>Notoseris macilenta</i> , <i>Artemisia lactiflora</i> , <i>Smilax riparia</i> , <i>Dioscorea japonica</i> , <i>Impatiens siculifer</i>
CLCS	常绿阔叶次生林灌木层 Shrub layer of evergreen broad-leaved secondary forest	闽楠, 细枝椴, 香港四照花, 团叶杜鹃, 云锦杜鹃, 紫麻, 广西悬钩子, 常春藤 <i>Phoebe bournei</i> , <i>Eurya loquaiana</i> , <i>Cornus hongkongensis</i> , <i>Rhododendron orbiculare</i> , <i>R. fortunei</i> , <i>Oreocnide frutescens</i> , <i>Rubus kwangsiensis</i> , <i>Hedera nepalensis</i>
CLH	常绿阔叶林草本层 Herb layer of evergreen broad-leaved forest	异药花, 赤车, 香港双蝴蝶 <i>Fordiophyton faberi</i> , <i>Pellionia radicans</i> , <i>Tripterispermum chinense</i>
CLS	常绿阔叶林灌木层 Shrub layer of evergreen broad-leaved forest	黄丹木姜子, 薄叶山矾, 山矾, 多花山矾, 异叶榕, 常山, 寒莓 <i>Litsea elongata</i> , <i>Symplocos anomala</i> , <i>S. sumuntia</i> , <i>S. ramosissima</i> , <i>Ficus heteromorpha</i> , <i>Dichroa febrifuga</i> , <i>Rubus buergeri</i>

LP、LK、LC：LP 和 LN：LP 在 2 个林下层之间均差异极显著, 草本层 LP 和 LK 极显著高于灌木层, LC：LP 和 LN：LP 极显著低于灌木层, LC：LN 显著低于灌木层, 两者之间的 LN、LC、LK：LP 和 LN：LK 差异不显著。

通过比较不同森林类型、同一林下层植物叶片化学计量特征的结果显示, 常绿阔叶次生林草本层植物 LN 显著高于针阔混交林, 但与常绿阔叶林差异不显著; 针阔混交林的草本层植物 LC：LN (21.953) 显著高于另外 2 种森林类型, 常绿阔叶林和针阔混交林的草本层植物 LC：LP 显著高于常绿阔叶次生林, 3 种森林类型之间的灌木层植物化学计量特征差异不显著。

比较同一森林类型、不同林下层植物叶片化学计量的分析结果, 常绿阔叶林中各项指标在不同林下层间均差异不显著, 常绿阔叶次生林的草本层植物 LN、LP、LK 均显著或极显著高于灌木层, 而 LC：LN、LC：LP、LN：LP、LN：LK 则显著或极显著低于灌木层; LC 和 LK：LP 在 2 个林下层之间差异不显著, 针阔混交林中仅灌木层 LN：LP 显著高于草本层, 其他指标差异不显著。

## 2.2 不同森林类型的土壤化学计量特征

土壤化学计量分析结果(表 4)显示, 3 种森林类型的 SN 和 SC 均为 CL>CLC>ZK, 其中 SN 相互

之间差异极显著, 常绿阔叶林 SC 极显著高于针阔混交林, 但与常绿阔叶次生林差异不显著, 针阔混交林 SP 极显著高于另外 2 种森林类型, SC：SP 和 SN：SP 均表现为针阔混交林极显著低于另外 2 种森林类型, SC：SN 在 3 种森林类型之间差异不显著。

## 2.3 林下植物叶片与土壤之间化学计量特征的相关性

由表 5 可知, 常绿阔叶次生林与常绿阔叶林中的草本层植物叶片与土壤化学计量间的相关性均未达到显著水平, 针阔混交林中 LP 与 SP 呈显著负相关, LC：LN 与 SN：SP 呈显著正相关。

根据表 6 的分析结果, 针阔混交林灌木层植物的 LN：LK 与 SN 呈显著负相关但与 SC：SP 呈显著正相关, LK：LP 与 SC：SN 呈显著负相关; 常绿阔叶林灌木层植物的 SN 与 LK：LP 呈显著正相关。

## 3 讨论与结论

### 3.1 不同森林类型不同林层植物叶片化学计量特征的差异

C、N、P 和 K 元素共同影响着植物的生长且彼此间相互影响, 同时元素含量的动态平衡及其化

表 3 林下植物的叶片化学计量变化规律  
Table 3 Variation in leaf stoichiometry of forest understory plants

指标 Index	总体草本层 Total herb layer	总体灌木层 Total shrub layer	CLH	CLS	CLCH	CLCS	ZKH	ZKS
LN ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	24.597± 4.600	20.703± 5.702	23.720± 1.193ab	22.576± 5.687	28.049± 2.990* a	21.110± 5.025*	19.721± 4.458b	19.215± 6.259
LP ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	1.881± 0.732**	1.100± 0.369**	1.489± 0.173	1.100± 0.511	2.423± 0.794**	1.205± 0.361**	1.371± 0.178	1.024± 0.279
LK ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	20.219± 15.676**	10.466± 4.853**	10.532± 5.418	11.750± 6.421	30.199± 17.492*	12.271± 4.595*	13.273± 11.194	8.335± 3.257
LC ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	404.317± 18.552	417.817± 39.225	403.110± 20.119	393.937± 37.496	395.716± 12.816	424.620± 46.684	419.858± 20.934	428.066± 30.424
LC : LN	17.106± 4.068*	21.800± 6.609*	17.010± 0.869b	18.373± 4.463	14.255± 1.772* b	21.341± 6.237*	21.953± 4.488a	24.314± 7.394
LC : LP	240.019± 74.651**	419.338± 130.071**	272.509± 25.281a	418.449± 157.011	179.359± 65.237** b	381.564± 116.968**	308.629± 29.486a	447.376± 126.177
LN : LP	13.909± 2.923**	19.451± 3.784**	16.017± 1.142	22.164± 4.517	12.347± 3.229*	17.997± 3.202*	14.405± 2.728*	18.781± 3.005*
LK : LP	10.281± 5.705	9.896± 4.507	6.999± 3.098	11.107± 5.278	12.089± 3.447	10.786± 4.780	10.552± 10.244	8.477± 3.767
LN : LK	1.855± 1.198	2.394± 1.227	2.698± 1.400	2.399± 1.313	1.092± 0.386*	1.910± 0.681*	2.283± 1.456	2.743± 1.443

注: \* 表示同一森林类型草本层和灌木层差异显著 ( $P<0.05$ ); \*\* 表示同一森林类型草本层和灌木层差异极显著 ( $P<0.01$ )。不同小写字母表示同一林层不同森林类型间差异显著 ( $P<0.05$ )。

Note: \* indicates significant differences between herb layer and shrub layer in the same forest type ( $P<0.05$ ); \*\* indicates extremely significant differences between herb layer and shrub layer in the same forest type ( $P<0.01$ ). Different lowercase letters indicate significant differences between different forest types of the same layer ( $P<0.05$ ).

表 4 不同森林类型土壤化学计量特征的变化规律  
Table 4 Variation of soil stoichiometric characteristics  
of different forest types

指标 Index	森林类型 Forest type		
	ZK	CLC	CL
SN ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	2.693± 0.892C	3.758± 0.437B	5.163± 0.747A
SP ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	0.358± 0.089A	0.131± 0.031B	0.185± 0.041B
SC ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	73.112± 15.193B	99.671± 19.955AB	126.545± 18.006A
SC : SN	29.888± 14.276	26.659± 5.350	24.890± 4.778
SC : SP	212.702± 65.655B	779.617± 148.603A	711.858± 176.914A
SN : SP	7.489± 1.270B	29.427± 3.733A	28.332± 2.109A

注: 同行不同大写字母表示不同森林类型之间差异极显著 ( $P<0.01$ )。

Note: In the same row, different uppercase letters in the table indicate extremely significant differences in different forest types ( $P<0.01$ ).

学计量特征是植物生产力和土壤肥力的直接影响因素(俞月凤等, 2014; 董雪等, 2019)。本研究中, 林下植物叶片的 C 含量为  $411.067 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 低于全球植物叶片的平均水平 ( $464 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) 以及云南季风常绿阔叶林植物叶片 C 平均含量 ( $470.3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) (He et al., 2000; 刘万德等, 2010)。这可能是由于本研究的研究对象为林下植物, 森林中上层优势植物具有竞争优势, 因此限制了林下植物对资源获取和利用, 从而导致 C 储存能力较弱。由于林下草本层和灌木层植物多为生长速率较快的植物, 本研究中林下植物的叶片 N 含量 ( $22.650 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) 均略高于全球尺度的 N 平均含量 ( $20.10 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )。任书杰等 (2007) 研究表明中国的植物叶片 P 含量低于全球尺度, 本研究中叶片 P 含量与其结果一致。植物的 C : N 与 C : P 通常能反映出植物对 N、P 的利用效率, 可在一定程度上判断环境对植物生长的 N、P 养分供应状况 (王绍强和于贵瑞, 2008), 本研究叶片 C : N 均低于全球水

表 5 草本层叶片与土壤化学计量特征的相关性分析结果

Table 5 Results of correlation analysis between leaf and soil stoichiometric characteristics in herb layer

指标 Index		LN	LP	LK	LC	LC : LN	LC : LP	LN : LP	LK : LP	LN : LK
ZK	SN	-0.841	-0.886	0.927	-0.578	0.699	0.975	-0.336	0.924	-0.986
	SP	-0.449	<b>-0.999*</b>	0.989	-0.913	0.237	0.952	0.190	0.990	-0.934
	SC	0.949	0.195	-0.290	-0.273	-0.995	-0.439	0.944	-0.283	0.487
	SC : SN	0.976	0.671	-0.741	0.260	-0.903	-0.838	0.641	-0.735	0.867
	SC : SP	0.881	0.847	-0.895	0.512	-0.753	-0.954	0.409	-0.891	0.969
	SN : SP	-0.959	-0.229	0.324	0.239	<b>0.998*</b>	0.470	-0.932	0.316	-0.518
CLC	SN	0.184	0.564	0.650	-0.569	-0.296	-0.546	-0.618	0.479	-0.703
	SP	0.382	0.661	0.760	-0.594	-0.469	-0.634	-0.656	0.558	-0.768
	SC	-0.361	0.163	-0.174	-0.489	0.178	-0.226	-0.412	-0.524	0.059
	SC : SN	-0.293	-0.197	-0.504	-0.008	0.240	0.141	0.073	-0.675	0.471
	SC : SP	-0.349	-0.305	-0.569	0.115	0.318	0.253	0.192	-0.659	0.531
	SN : SP	-0.586	-0.702	-0.809	0.553	0.631	0.666	0.621	-0.596	0.754
CL	SN	0.805	0.950	0.666	0.899	0.061	-0.749	-0.993	0.484	-0.543
	SP	0.816	0.956	0.651	0.891	0.042	-0.762	-0.995	0.467	-0.527
	SC	-0.352	-0.044	0.899	0.665	0.977	0.434	-0.158	0.974	-0.956
	SC : SN	-0.856	-0.653	0.434	0.059	0.898	0.899	0.488	0.623	-0.567
	SC : SP	-0.914	-0.742	0.318	-0.066	0.837	0.947	0.593	0.520	-0.46
	SN : SP	-0.917	-0.996	-0.482	-0.779	0.163	0.878	0.994	-0.276	0.342

注: \* 表示在 0.05 级别 (双尾) 相关性显著。下同。

Note: \* indicates the correlation is significant at 0.05 level (double tails). The same below.

平的 22.5, 也低于浙江天童山常绿阔叶林 (39.9) 和常绿针叶林 (48.1); 叶片 C : P 略高于全球平均水平 (232), 但低于浙江天童山常绿阔叶林 (758.0) 和常绿针叶林 (677.9), 说明本研究区林下植物的 N、P 利用效率较低 (Elser et al., 2000; 阎恩荣等, 2010)。由于 N : P 临界值会因生态系统类型、植物种类组成的不同而产生差异, 因此不能单独运用某一 N : P 阈值判定不同生态系统的限制元素。但是, N : P 比值较低一般反映该植物群落更易受 N 限制, 反之 N : P 比值较高则反映更易受 P 限制 (蒋龙等, 2019)。因此, 本研究中, 草本层植物 N : P 低于灌木层植物, 说明草本层植物更易受 N 限制, 而灌木层植物则更易受 P 限制。

在对同一森林类型的不同林下层间的比较分析中, 林下植物整体和常绿阔叶次生林植物叶片化学计量的变化相似, 草本层植物叶片 C 含量在不同林层间差异不显著, 叶片 P、K 含量显著或极显著高于灌木层, 这可能是由于草本植物寿命短、生长速度快, 因此需要更多的 N、P 进行生长和繁殖 (张雨鉴等, 2019; 刘小菊等, 2020)。在不同的

林下层之间, 常绿阔叶林和针阔混交林中几乎所有化学计量差异不显著, 而常绿阔叶次生林中绝大多数化学计量差异显著或极显著, 这是否是植物对人为干扰后的适应性反应尚待深入研究。由于植物内的 C 元素含量变异较小, 因此 P 元素的变化影响 C : P 的变化, 使其在草本层和灌木层间均存在显著或极显著差异, 这与前人的研究结果类似 (Reich et al., 2004; Hedin, 2004)。生长速率假说认为植物 C : N、C : P 越高, 其生长速率越慢 (张蕾蕾等, 2016), 本研究 C : N、C : P 均表现为灌木层高于草本层, 并在整体和常绿阔叶次生林中表现显著或极显著差异, 说明灌木层植物叶片的 N 和 P 利用效率较高, 但生长缓慢, 这也说明同一生境中, 不同林层植物采取了不同的养分利用策略。在常绿阔叶林和针阔混交林中, 不同林层间的植物叶片化学计量存在差异但未达显著水平, 而常绿阔叶次生林林下植物大多数叶片化学计量在草本层和灌木层均存在显著或极显著差异, 这可能是由于人为干扰引起了林下空间及光资源等的改变, 同时引起了林下优势物种的变化, 因此

表 6 林下灌木层叶片与土壤化学计量特征的相关性分析结果

Table 6 Results of correlation analysis between leaf and soil stoichiometric characteristics in shrub layer

指标 Index		LN	LP	LK	LC	LC : LN	LC : LP	LN : LP	LK : LP	LN : LK
ZK	SN	-0.452	-0.325	0.406	0.180	0.407	0.265	-0.403	0.922	<b>-0.998*</b>
	SP	0.064	0.202	0.815	-0.345	-0.115	-0.263	-0.812	0.597	-0.825
	SC	0.978	0.940	0.457	-0.879	-0.967	-0.917	-0.461	-0.880	0.677
	SC : SN	0.733	0.632	-0.065	-0.510	-0.698	-0.582	0.061	<b>-0.999*</b>	0.959
	SC : SP	0.522	0.398	-0.333	-0.258	-0.478	-0.340	0.329	-0.950	<b>1.000**</b>
	SN : SP	-0.971	-0.928	-0.426	0.862	0.957	0.903	0.429	0.896	-0.703
CLC	SN	0.674	0.091	-0.480	-0.556	-0.696	-0.228	0.510	-0.453	0.611
	SP	0.787	0.265	-0.480	-0.505	-0.768	-0.393	0.398	-0.563	0.655
	SC	-0.158	-0.168	-0.064	-0.337	0.012	0.082	0.085	0.045	-0.018
	SC : SN	-0.538	-0.074	0.322	0.181	0.471	0.115	-0.388	0.306	-0.445
	SC : SP	-0.629	-0.129	0.390	0.266	0.568	0.194	-0.404	0.400	-0.527
	SN : SP	-0.878	-0.422	0.489	0.434	0.816	0.539	-0.281	0.673	-0.694
CL	SN	-0.463	-0.504	0.336	-0.504	0.421	0.478	0.474	<b>0.892*</b>	-0.675
	SP	-0.641	-0.629	0.182	-0.652	0.590	0.605	0.532	0.834	-0.584
	SC	0.677	0.456	0.707	0.327	-0.684	-0.444	-0.094	0.409	-0.449
	SC : SN	0.814	0.687	0.258	0.593	-0.788	-0.66	-0.409	-0.355	0.170
	SC : SP	0.845	0.730	0.208	0.664	-0.810	-0.703	-0.471	-0.460	0.241
	SN : SP	0.830	0.758	0.062	0.764	-0.778	-0.738	-0.580	-0.670	0.390

注: \*\* 表示在 0.01 级别 (双尾) 相关性显著。

Note: \*\* indicates the correlation is significant at 0.01 level (double tails).

导致植物改变养分利用策略。

在对同一林层不同森林类型间林下植物叶片化学计量的分析中,3 个森林类型的灌木层之间不存在显著差异,说明不同森林类型的灌木层植物对养分的利用较为稳定。从总体来看,常绿阔叶次生林林下植物叶片呈现较高的 N、P、K 含量,可能是经过人为干扰的次生林上层植被被砍伐,林下植物能获取的资源增多利于林下植物快速生长,从而表现出更高的 N、P、K 含量。叶片 C : N 和 C : P 比在一定程度上能反映植物对营养的利用效率(原雅楠等,2019; 巴格登等,2023); 邢雪荣等(2000)认为植物在养分元素供应不足或过剩的情况下会表现出较高或较低的养分利用效率; 本研究中,针阔混交林 2 个林层植物叶片 C : N 和 C : P 均高于另外 2 种森林类型,说明针阔混交林林下植物有更高的养分利用效率,结合土壤分析结果显示,可能是土壤遭受 N 限制,从而导致该森林类型林下植物养分利用效率更高。

### 3.2 不同森林类型森林土壤化学计量特征的差异

C、N、P 是土壤养分的主要组成元素,显著影响

生态系统的生产力(宋莉群等,2019); 本研究中,3 种类型森林的 SN 和 SC 均显示 CL>CLC>ZK,常绿阔叶林土壤的 C、N 含量比针阔混交林分别提高了 1.7 倍和 1.9 倍; 主要是土壤 C、N 含量主要来源于地表森林枯枝落叶层的分解补充和积累,常绿阔叶林林下土壤湿润,阔叶落叶植物凋落物多且分解较快,可提高土壤养分,而针阔混交林中的针叶树种采取保守的生态策略,归还土壤的养分少,并且松针枯枝等凋落物分解难,养分释放较慢(欧阳学军等,2007; 张增可等,2019)。土壤 P 含量表现为针阔混交林极显著高于另外 2 种森林类型,原因是土壤 P 主要来源于岩石分化,主要受成土母质影响,仅有少部分来源于植物回归。

土壤 C、N、P 化学计量比可反映土壤释放 N、P 元素的能力,常用于预测和衡量土壤有机质组成及分解速率(Tian et al., 2010)。土壤 C : N 既能反映土壤 C、N 营养的平衡状况,也能反映土壤 N 元素的矿化能力(王振等,2013)。本研究中,3 种森林类型的 SC : SN 在 24.890~29.888 之间,彼此差异不显著,说明在土壤养分输入输出过程中,土壤 C、N 的

比值能保持相对稳定;3种森林类型的 SC : SN 显示为 ZK>CLC>CL 且均高于全球均值水平(12.4),表明3种类型森林的土壤矿化速率均较慢,针阔混交林的有机质分解效率在3种森林类型中最慢。土壤 C : P 是反映土壤微生物释放养分以及从土壤环境中吸收 P 素能力的重要标准,土壤 C : P 与土壤 P 矿化速率成反比(朱秋莲等,2013;李梦天等,2018);3种森林类型 SC : SP 显示 CLC>CL>ZK,表明针阔混交林土壤 P 矿化效率在三者中最高,这可能是针阔混交林中 SP 高于其他2种森林类型的原因之一。土壤 N : P 可以反映 N、P 矿化速率及养分库容量,从而确定群落养分限制水平(张剑等,2019);Bui 和 Henderson(2013)研究发现,土壤 N : P 小于 10 时,土壤受到 N 限制,本研究中针阔混交林的土壤 N : P 值为 7.489,低于 Bui 和 Henderson(2013)研究中的土壤 N : P 值(10),也低于 Tian 等(2010)研究的全国土壤平均 N : P 值(8),说明该森林类型土壤 N 含量相对较低,植物生长受 N 限制影响,在管理上可通过人为补充氮肥来提高土壤养分促进植物生长。

### 3.3 叶片与土壤化学计量特征间的影响关系

前人研究表明,植物体中化学元素的含量高低与土壤中含量密切相关(蒋龙等,2019;巴格登等,2023);本研究中,同一类型森林的不同林下层植物叶片与土壤化学计量相关性存在差异,草本层和灌木层植物叶片与土壤化学计量的相关性在3种森林类型中呈现相似性趋势,即3种森林类型中,针阔混交林土壤对林下层植物叶片化学计量的影响更为强烈,而在常绿阔叶次生林和常绿阔叶林中植物叶片受土壤化学计量影响不显著,这可能是由于针阔混交林土壤的 C、N 含量显著低于另外2种森林类型,土壤营养不足更容易影响林下植物的生长,而常绿阔叶次生林和常绿阔叶林土壤中相对充足的营养能为植物提供所需生长条件,因此对林下草本层和灌木层的植物生长影响较小。

### 参考文献:

BA GD, WANG WD, XU ZL, et al., 2023. C, N, P stoichiometric characteristics of tree, shrub, herb leaves and soil in Kanas natural forests of Xinjiang Province, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 43(21): 1-10. [巴格登, 王文栋, 许仲林, 等, 2023. 喀纳斯天然林乔灌草叶片及土壤

碳氮磷化学计量特征 [J]. *生态学报*, 43(21): 1-10.]  
 BUI EN, HENDERSON BL, 2013. C : N : P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors [J]. *Plant Soil*, 373(1/2): 553-568.  
 DONG X, XIN XM, HUANG YR, et al., 2019. Soil stoichiometry in typical shrub communities in the Ulan Buh Desert [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(17): 6247-6256. [董雪, 辛智鸣, 黄雅茹, 等, 2019. 乌兰布和沙漠典型灌木群落土壤化学计量特征 [J]. *生态学报*, 39(17): 6247-6256.]  
 ELSER JJ, STERNER RW, GOROKHOVA E, et al., 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. *Ecol Lett*, 3(6): 540-550.  
 HE JS, FANG JY, WANG ZH, et al., 2006. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China [J]. *Oecologia*, 149(1): 115-122.  
 HEDIN LO, 2004. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101(30): 10849-10850.  
 HOLL KD, 2017. Restoring tropical forests from the bottom up [J]. *Science*, 355(6324): 455-456.  
 HUANG JL, JIANG DB, 2002. Comprehensive scientific investigation of Mao'ershan Nature Reserve in Guangxi [M]. Changsha: Hunan Science & Technology Press: 167-181. [黄金铃, 蒋得斌, 2002. 广西猫儿山自然保护区综合科学考察 [M]. 长沙: 湖南科学技术出版社: 167-181.]  
 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.]  
 LI MT, QIN YY, CAO JJ, et al., 2018. Effects of grassland management patterns on soil stoichiometry on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Chin J Ecol*, 37(8): 2262-2268. [李梦天, 秦燕燕, 曹建军, 等, 2018. 青藏高原草地管理方式对土壤化学计量特征的影响 [J]. *生态学杂志*, 37(8): 2262-2268.]  
 LI X, ZHAI JT, SONG ZL, et al., 2023. Sex differences in morphological and stoichiometric characteristics of *Populus euphratica* Oliv. branches and leaves [J]. *Chin J Ecol*, 42(7): 1586-1594. [李秀, 翟军团, 宋照龙, 等, 2023. 胡杨枝叶形态及化学计量特征的性别差异 [J]. *生态学杂志*, 42(7): 1586-1594.]

- LIU WD, SU JR, LI SF, et al., 2010. Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon ever green broad-leaved forest in Pu'er, Yunnan Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 30(23): 6581–6590. [刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等, 2010. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征 [J]. *生态学报*, 30(23): 6581–6590.]
- LIU XJ, SHAN Q, LI YY, 2020. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in 72 understory plants in Kanastaiga [J]. *Ecol Environ Sci*, 29(7): 1302–1309. [刘小菊, 单奇, 李园园, 2020. 喀纳斯泰加林下 72 种植物叶片的碳、氮、磷化学计量特征 [J]. *生态环境学报*, 29(7): 1302–1309.]
- MU ZJ, LIU GH, GUI R, et al., 2020. Dynamic changes of plant community structure at different recovery stages of aerial-seeding region in Otindag Sandy Land [J]. *J Huazhong Agric Univ*, 39(4): 46–56. [慕宗杰, 刘果厚, 桂荣, 等, 2020. 浑善达克沙地飞播区不同恢复阶段植物群落结构动态变化 [J]. *华中农业大学学报*, 39(4): 46–56.]
- NIINEMETS Ü, KULL K, 2003. Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees [J]. *Acta Oecol*, 24(4): 209–219.
- OUYANG XJ, ZHOU GY, WEI SG, et al., 2007. Soil organic carbon and nitrogen mineralization along a forest successional gradient in Southern China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 18(8): 1688–1694. [欧阳学军, 周国逸, 魏识广, 等, 2007. 南亚热带森林植被恢复演替序列的土壤有机碳氮矿化 [J]. *应用生态学报*, 18(8): 1688–1694.]
- 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 SJ, YU GR, TAO B, et al., 2007. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC [J]. *Environ Sci*, 28(12): 2665–2673. [任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等, 2007. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究 [J]. *环境科学*, 28(12): 2665–2673.]
- SONG LQ, WANG YD, LI DC, et al., 2019. Long-term effects of natural restoration on C : N : P ecological stoichiometry in aggregates of red soil [J]. *Chin J Ecol*, 38(6): 1707–1715. [宋莉群, 王义东, 李冬初, 等, 2019. 长期退耕对红壤团聚体碳氮磷生态化学计量特征的影响 [J]. *生态学杂志*, 38(6): 1707–1715.]
- TAO Y, WU GL, ZHANG YM, et al., 2016. Leaf N and P stoichiometry of 57 plant species in the Karamon Mountain Ungulate Nature Reserve, Xinjiang, China [J]. *J Arid Land*, 8(6): 935–947.
- TIAN HQ, CHEN GS, ZHANG C, et al., 2010. Pattern and variation of C : N : P ratios in China's soils: a synthesis of observational data [J]. *Biogeochemistry*, 98(1): 139–151.
- WANG K, YIN YZ, ZHANG MH, et al., 2023. Effects of stand age on ecological stoichiometric characteristics of C, and P in leaves, litter and soil of *Pinus koraiensis* plantation [J]. *J W Chin For Sci*, 52(2): 55–61. [王珂, 尹昀洲, 张明辉, 等, 2023. 林龄对红松人工林叶片-凋落物-土壤 C、N、P 生态化学计量特征的影响 [J]. *西部林业科学*, 52(2): 55–61.]
- WANG SQ, YU GR, 2008. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements [J]. *Acta Ecol Sin*, 28(8): 3937–3947. [王绍强, 于贵瑞, 2008. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征 [J]. *生态学报*, 28(8): 3937–3947.]
- WANG Z, WANG ZY, HAN QF, et al., 2013. Soil carbon and nitrogen variation characteristics of alfalfa grassland in Loess Plateau Area [J]. *Acta Agr Sin*, 21(6): 1073–1079. [王振, 王子煜, 韩清芳, 等, 2013. 黄土高原苜蓿草地土壤碳、氮变化特征研究 [J]. *草地学报*, 21(6): 1073–1079.]
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428(6985): 821–827.
- WU TH, LONG CL, XIONG L, et al., 2023. Relationship between plant leaf functional traits and soil factors at different succession stages in karst forest of Maolan [J]. *Guihaia*, 43(3): 463–472. [吴陶红, 龙翠玲, 熊玲, 等, 2023. 茂兰喀斯特森林不同演替阶段植物叶片功能性状与土壤因子的关系 [J]. *广西植物*, 43(3): 463–472.]
- XING XR, HAN XG, CHEN LZ, 2000. A review on research of plant nutrient use efficiency [J]. *Chin J Appl Ecol*, 11(5): 785–790. [邢雪荣, 韩兴国, 陈灵芝, 2000. 植物养分利用效率研究综述 [J]. *应用生态学报*, 11(5): 785–790.]
- YAN ER, WANG XH, GUO M, et al., 2010. C : N : P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China [J]. *J Plant Ecol*, 34(1): 48–57. [阎恩荣, 王希华, 郭明, 等, 2010. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C : N : P 化学计量特征 [J]. *植物生态学报*, 34(1): 48–57.]
- YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2000. A study on evaluation of natural restoration for degraded karst forest [J]. *Sci Silv*

- Sin, 36(6): 12-19. [喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 等, 2000. 退化喀斯特森林自然恢复评价研究 [J]. 林业科学, 36(6): 12-19.]
- YU YF, HE TG, DU H, et al., 2019. Changes in species composition and diversity of vegetation communities along degradation in karst area of Northwest Guangxi [J]. *Guihaia*, 39(2): 178-188. [俞月凤, 何铁光, 杜虎, 等, 2019. 桂西北喀斯特地区不同退化程度植被群落物种组成及多样性特征 [J]. 广西植物, 39(2): 178-188.]
- YU YF, PENG WX, SONG TQ, et al., 2014. Stoichiometric characteristics of plant and soil C, N and P in different forest types in depressions between karst hills, southwest China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 25(4): 947-954. [俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 等, 2014. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征 [J]. 应用生态学报, 25(4): 947-954.]
- YU YY, XU XL, LIU C, et al., 2023. Differences of ecological stoichiometry of plant-litter-soil in four typical forests on Luo Mountains, Ningxia Province [J/OL]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*: 1-10. [2023-09-19]. <https://ifgy2b08d79e045e4fd4hbbbwp5pvq5uv65vxficg.res.gxlib.org/kcms/detail/32.1161.S.20230404.1735.004.html>. [余雅尧, 徐雪蕾, 刘超, 等, 2023. 宁夏罗山 4 种典型森林群落植物-凋落物-土壤生态化学计量特征 [J/OL]. 南京林业大学学报(自然科学版): 1-10. [2023-09-19]. <https://ifgy2b08d79e045e4fd4hbbbwp5pvq5uv65vxficg.res.gxlib.org/kcms/detail/32.1161.S.20230404.1735.004.html>.]
- YUAN YN, LI ZC, WANG B, et al., 2019. Stoichiometric characteristics of C, N and P in different varieties of *Torreya grandis* [J]. *For Res*, 32(6): 73-79. [原雅楠, 李正才, 王斌, 等, 2019. 榿树种内 C、N、P 生态化学计量特征研究 [J]. 林业科学研究, 32(6): 73-79.]
- ZHANG J, SU L, WANG LP, et al., 2019. The effect of vegetation cover on ecological stoichiometric ratios of soil carbon, nitrogen and phosphorus: A case study of the Dunhuang Yangguan wetland [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(2): 1-9. [张剑, 宿力, 王利平, 等, 2019. 植被盖度对土壤碳、氮、磷生态化学计量比的影响研究—以敦煌阳关湿地为例 [J]. 生态学报, 39(2): 1-9.]
- ZHANG LL, ZHONG QL, CHENG DL, et al., 2016. Biomass relative growth rate of *Machilus pauhoi* in relation to leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry properties [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(9): 2607-2613. [张蕾蕾, 钟全林, 程栋梁, 等, 2016. 刨花楠不同相对生长速率下林木叶片碳氮磷的适应特征 [J]. 生态学报, 36(9): 2607-2613.]
- ZHANG NM, WANG KQ, SONG YL, et al., 2020. Eco-stoichiometric characteristics of understory vegetation and litter layer of subalpine forest in central Yunnan, China [J]. *For Res*, 33(4): 127-134. [张乃木, 王克勤, 宋娅丽, 等, 2020. 滇中亚高山森林林下植被和凋落物生态化学计量特征 [J]. 林业科学研究, 33(4): 127-134.]
- ZHANG YJ, WANG KQ, SONG YL, et al., 2019. Ecological stoichiometry of soil carbon, nitrogen and phosphorus in five forest types in subalpine of middle Yunnan Province [J]. *Ecol Environ Sci*, 28(1): 73-82. [张雨鉴, 王克勤, 宋娅丽, 等, 2019. 滇中亚高山 5 种林型土壤碳氮磷生态化学计量特征 [J]. 生态环境学报, 28(1): 73-82.]
- ZHANG ZK, ZHENG XX, LIN HZ, et al., 2019. Summary of changes in plant functional traits and environmental factors in different successional stages of island plants [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(10): 3749-375. [张增可, 郑心炫, 林华贞, 等, 2019. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律 [J]. 生态学报, 39(10): 3749-3758.]
- ZHU B, CHEN AP, LIU ZL, et al., 2004. Changes in floristic composition community structure and tree species diversity of plant communities along altitudinal gradients on Mt. Mao'er Guangxi China [J]. *Biodivers Sci*, 12(1): 44-52. [朱彪, 陈安平, 刘增力, 等, 2004. 广西猫儿山植物群落物种组成、群落结构及树种多样性的垂直分布格局 [J]. 生物多样性, 12(1): 44-52.]
- ZHU QL, XING XY, ZHANG YH, et al., 2013. Soil ecological stoichiometry under different vegetation area on loess hilly gully region [J]. *Acta Ecol Sin*, 33(15): 4674-4682. [朱秋莲, 邢肖毅, 张一宏, 等, 2013. 黄土丘陵沟壑区不同植被区土壤生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 33(15): 4674-4682.]
- ZHU X, HE ZB, DU J, et al., 2014. Function and composition of understory vegetation: Recent advances and trends [J]. *World For Res*, 27(5): 24-30. [朱喜, 何志斌, 杜军, 等, 2014. 林下植被组成和功能研究进展 [J]. 世界林业研究, 27(5): 24-30.]

(责任编辑 蒋巧媛 王登惠)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202210059

林婷, 招礼军, 朱栗琼, 等, 2024. 氮磷钾添加对罗汉松土壤微生物功能多样性的影响 [J]. 广西植物, 44(5): 895–906.  
LIN T, ZHAO LJ, ZHU LQ, et al., 2024. Effects of nitrogen, phosphorus and potassium additions on functional diversity of soil microorganisms in *Podocarpus macrophyllus* [J]. *Guihaia*, 44(5): 895–906.



## 氮磷钾添加对罗汉松土壤微生物功能多样性的影响

林 婷<sup>1</sup>, 招礼军<sup>1\*</sup>, 朱栗琼<sup>2</sup>, 黄相玲<sup>1</sup>, 魏国余<sup>3</sup>

( 1. 广西大学 林学院, 南宁 530004; 2. 广西农业职业技术大学, 南宁 530009; 3. 广西壮族自治区国有高峰林场, 南宁 530001 )

**摘 要:** 为揭示罗汉松土壤微生物对不同氮磷钾养分水平的响应及规律, 该研究以两年生罗汉松 (*Podocarpus macrophyllus*) 幼苗为试验树种, 采用 L9 正交试验控制盆栽土壤的氮磷钾养分水平梯度, 使用稀释平板涂布法和 Biolog-ECO 微平板法探讨不同土壤氮磷钾养分水平对罗汉松土壤微生物量和群落多样性及其对 6 种碳源的利用特征。结果表明: (1) 随氮添加量的增加, 土壤细菌 ( $P < 0.05$ ) 和放线菌数量 ( $P < 0.001$ ) 减少, 真菌 ( $P < 0.001$ ) 及固氮菌数量 ( $P < 0.01$ ) 显著增加, 土壤微生物群落的 Pielou 指数 ( $P < 0.001$ ) 降低, Simpson 指数 ( $P < 0.05$ ) 和 McIntosh 指数 ( $P < 0.001$ ) 升高, 从而降低了土壤微生物对 6 种碳源的利用强度, 特别是对难利用碳源胺类 ( $P < 0.001$ )、羧酸 ( $P < 0.001$ )、聚合物 ( $P < 0.001$ ) 及其他化合物 ( $P < 0.001$ ) 的利用强度显著降低。(2) 磷添加量的增加显著降低了土壤微生物群落的 Shannon 指数 ( $P < 0.05$ )。(3) 钾添加量的增加显著降低了土壤微生物群落的 Shannon 指数和 Pielou 指数及微生物群落对碳水化合物和氨基酸 ( $P < 0.01$ ) 两类易利用碳源的强度。综上所述, 氮添加和钾添加是影响罗汉松土壤微生物群落功能多样性的主要因素, 在罗汉松培育时应注意少量多次施肥, 降低氮和钾的添加量, 适当提高磷添加量, 以促进罗汉松的生长及其可持续培育。该研究从微生物的角度为罗汉松施肥及管护提供了理论依据。

**关键词:** L9 正交试验, Biolog-ECO, 罗汉松施肥, 碳源利用, 微生物群落功能多样性

**中图分类号:** Q948.12 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2024)05-0895-12

## Effects of nitrogen, phosphorus and potassium additions on functional diversity of soil microorganisms in *Podocarpus macrophyllus*

LIN Ting<sup>1</sup>, ZHAO Lijun<sup>1\*</sup>, ZHU Liqiong<sup>2</sup>, HUANG Xiangling<sup>1</sup>, WEI Guoyu<sup>3</sup>

( 1. College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. Guangxi Vocational University of Agriculture, Nanning 530009, China; 3. Guangxi Gaofeng State Owned Forest Farm, Nanning 530001, China )

**Abstract:** The purpose of the study was to characterize the response, as well as the regularity of soil microorganisms in *Podocarpus macrophyllus* to different levels of nitrogen (N), phosphorus (P), and potassium (K). Using two-year old

收稿日期: 2023-03-04 接受日期: 2023-09-13

基金项目: 国家自然科学基金(31560061)。

第一作者: 林婷(1996—), 硕士研究生, 研究方向为土壤生态学, (E-mail) gxulinting@163.com。

\*通信作者: 招礼军, 博士, 教授, 研究方向为森林生态学, (E-mail) zhlj-70@163.com。

*P. macrophyllus* seedlings as the test species, the researchers controlled the gradients of N, P and K nutrient levels using the L9 orthogonal test in the potted soil. The dilution plate coating method and Biolog-ECO microplate method were used to explore the effects of different soil nutrient levels on the amount and community diversity of *P. macrophyllus* soil microorganisms and their utilization characteristics of six carbon sources. The results were as follows: (1) The number of soil bacteria ( $P < 0.05$ ) and actinomycetes ( $P < 0.001$ ) decreased while the number of fungi ( $P < 0.001$ ) and nitrogen-fixing bacteria ( $P < 0.01$ ) increased significantly when different levels of N were added. Additionally, the Pielou index ( $P < 0.001$ ) of the soil microbial community decreased, and the Simpson index ( $P < 0.05$ ) and McIntosh index ( $P < 0.001$ ) increased with increasing N addition. This reduced the intensity of utilization of six carbon sources by soil microorganisms, especially the intensity of utilization of difficult carbon sources such as amines ( $P < 0.001$ ), carboxylic acids ( $P < 0.001$ ), polymers ( $P < 0.001$ ) and other compounds ( $P < 0.001$ ). (2) The increase in P addition significantly reduced the Shannon index of soil microbial community ( $P < 0.05$ ). (3) The increase in K addition significantly reduced the Shannon index ( $P < 0.05$ ) and Pielou index ( $P < 0.05$ ) of the soil microbial community and the intensity of utilization of two easily available carbon sources, carbohydrates ( $P < 0.001$ ) and amino acids ( $P < 0.01$ ), by the microbial community. In conclusion, N addition and K addition are the main factors affecting the functional diversity of soil microbial communities of *P. macrophyllus*. Attention should be paid to the cultivation of *P. macrophyllus* by applying fertilizer in small amounts and multiple times, reducing the addition of N and K, and appropriately increasing the addition of P to promote the growth of *P. macrophyllus* and its sustainable cultivation.

**Key words:** L9 orthogonal test, Biolog-ECO, *Podocarpus macrophyllus*, fertilization, carbon source utilization, microbial community functional diversity

罗汉松 (*Podocarpus macrophyllus*) 是罗汉松科 (Podocarpaceae) 罗汉松属 (*Podocarpus*) 的多年生常绿针叶乔木, 主要分布在我国长江以南的各个省区 (Mill, 2003), 被广泛用于园林绿化、盆景观赏和医药行业, 具有较高的经济价值 (霍灿灿等, 2023)。近年来, 随着人们生活水平的提高, 罗汉松盆景也越来越受欢迎。罗汉松生长缓慢, 常需要很长时间才能培养成景 (Dickie, 2011), 科学施肥不但能促进罗汉松苗木快速生长, 缩短成景时间, 还对其苗木质量及其可持续培育具有重要意义。

施肥不仅可以促进苗木生长, 提升土壤肥力, 还对土壤微生物的群落数量和结构具有重要的调控作用 (李茂等, 2021)。土壤微生物作为土壤生态系统最敏感也是最重要组成部分 (Bardgett et al., 2005), 在很大程度上决定了物质循环的快慢, 并在一定程度上反映土壤状况 (Kramer et al., 2013), 包括有机质的分解和简单物质的再合成能力 (Cusack et al., 2011)、养分循环、生物固氮等重要作用 (Hemkemeyer et al., 2021)。土壤微生物对碳源代的利用强度高是衡量土壤的质量和健健康程度、评价土壤生态系统稳定性的重要指标 (Yang et al., 2013)。研究表明, 土壤中氮磷钾养分含量的添加能显著提高植物土壤微生物量 (Jangid et al., 2008; Li et al., 2015)、微生物多样

性 (Kracmarova et al., 2020)、平均颜色变化率及其对碳源的利用强度 (Jiang et al., 2019)。

目前, 有关养分添加对罗汉松土壤微生物群落功能多样性的影响研究鲜少有见。为明确不同氮磷钾添加量在罗汉松苗木培育中的效果并确定氮磷钾的最佳施用量, 本研究依托广西大学林学院教学科研基地, 采用 L9 正交试验设计 (Jiang et al., 2021)、稀释平板涂布法和 Biolog-ECO 微平板法 (黄相玲, 2019; 李万年等, 2022; Ochieno, 2022) 对不同氮磷钾添加处理下土壤微生物群落的碳源利用活性进行研究, 并结合 L9 极差分析、冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 和典型关联分析 (canonical correlation analysis, CCA) 对土壤微生物群落功能多样性进行分析, 以期从微生物的角度为罗汉松施肥及管护提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验地概况

试验地位于中国广西南宁市广西大学内林学院教学科研基地 (108°12' E, 22°50' N), 属南亚热带季风气候, 全年日照充足, 年均温度约 21.8 °C, 年降雨量约 1 350 mm, 平均相对湿度 76%。

## 1.2 试验设计

本试验采用盆栽法,以两年生罗汉松实生苗为试材,平均株高 50 cm,平均地径 0.5 cm。盆栽盆规格高 45 cm,内径 20 cm。供试土壤为森林生土与河砂 1:1 混合,森林生土较为贫瘠,能较好地说明养分添加后对土壤微生物功能多样性的影响。2018 年 3 月,每盆装土 8 kg,植苗一株。采用 L9 正交试验设计(Jiang et al., 2021),将氮磷钾添加量各设置 3 个水平梯度,每个处理 15 个重复。氮添加选用尿素(N $\geq$ 46%),磷添加选用过磷酸钙(P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> $\geq$ 12%),钾添加选用氯化钾(K<sub>2</sub>O $\geq$ 60%),均为速效肥。将肥料与土壤按表 1 中的设置混合后置于盆中,每周对盆栽进行补水 3 次,保证苗木的正常生长。2018 年 7 月,测量株高地径,取 0~20 cm 层盆土,每 5 盆土合成一个土样,消除个体差异,每个处理共 3 个混合样供测量。试验土样 pH 值和有机质、全氮、全磷、全钾、碱解氮、速效磷、速效钾分别为 7.5 和 23.540、0.850、0.336、12.680、0.110、0.007、0.054 g·kg<sup>-1</sup>。

## 1.3 土壤微生物量碳、氮的测定

土壤微生物量碳(microbial carbon, MBC)、微生物量氮(microbial nitrogen, MBN)采用氯仿熏蒸法(Könönen et al., 2018)测定。称取 10 g 新鲜土样于 27 °C、65%湿度的培养箱内培养 24 h 后取出置于密封性完好的真空干燥器中,同时放入盛有 10 mL 氯仿的小烧杯和一个盛有 50 mL 稀 NaOH 溶液的小烧杯,真空泵抽真空使氯仿剧烈沸腾 5 min 后关闭,于 25 °C 培养箱黑暗培养 24 h。对照为未熏蒸处理。培养结束后每个样品加入 50 mL 0.5 mol·L<sup>-1</sup> K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 溶液,充分振荡后过滤,澄清溶液立即使用 TOC 仪测定微生物生物量碳、氮。计算公式如下。

$$B_C = \frac{E_C - E_0}{K_{EC}};$$

$$B_N = \frac{E_N - E_1}{K_{EN}}.$$

式中:  $B_C$  为微生物量碳;  $E_C$  为熏蒸样的微生物量碳;  $E_0$  为未熏蒸样的微生物量碳;  $K_{EC}$  为转换系数 0.40;  $B_N$  为微生物量氮;  $E_N$  为熏蒸样的微生物量氮;  $E_1$  为未熏蒸样的微生物量氮;  $K_{EN}$  为转换系数 0.45。

## 1.4 土壤微生物数量测定

土壤微生物量测定采用稀释平板涂布法测定,主要测量细菌(bacterium)、真菌(fungus)、放线

表 1 正交试验设计表

Table 1 Orthogonal test design table

处理 Treatment	养分添加量 Nutrient supplementation		
	N (g·kg <sup>-1</sup> )	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (g·kg <sup>-1</sup> )	K <sub>2</sub> O (g·kg <sup>-1</sup> )
A	0.070	0.035	0.040
B	0.070	0.070	0.080
C	0.070	0.140	0.160
D	0.140	0.035	0.080
E	0.140	0.070	0.160
F	0.140	0.140	0.040
G	0.280	0.035	0.160
H	0.280	0.070	0.080
I	0.280	0.140	0.040
CK	0	0	0

菌(antibacteria, ACT)和固氮菌(nitrogen-fixing bacterium, NFB)的数量。细菌用牛肉膏蛋白胨培养基培养,放线菌用高氏 1 号培养基培养,真菌用马丁氏培养基培养,固氮菌用甘露醇琼脂培养基培养。细菌培养 1~2 d,真菌 3~5 d,固氮菌 4~5 d,放线菌 5~7 d,培养结束后取出平板计数。

## 1.5 土壤微生物功能多样性的测定

使用 Biolog-ECO 微平板法测定土壤微生物群落功能多样性。将 10 g 已处理的土样加入灭菌处理的生理盐水中充分振荡,取上层清液稀释得到 10<sup>-3</sup> 的菌悬液后接种到 Biolog 生态板中,置于 25 °C 黑暗条件下培养,每间隔 24 h 用微生物自动鉴定仪上测定 590 nm 和 720 nm 的吸光值。测定完成后分别计算每个时间的土壤颜色平均变化率(average well color development, AWCD)。待培养稳定后分别计算 Shannon index ( $H$ )、Simpson index ( $D$ )、McIntosh index ( $U$ ) 和 Pielou index ( $E$ ),评估土壤微生物群落常见种优势度、物种丰富度和均匀度(吴则焰等, 2013)。计算公式如下。

$$H = -\sum P_i \times \ln(P_i);$$

$$D = 1 - \sum (P_i)^2;$$

$$U = \sqrt{(\sum N_i^2)};$$

$$E = \frac{H}{\ln S};$$

$$AWCD = [\sum (C_i - R)] / 31.$$

式中:  $C_i$  为 31 个碳源孔吸光值;  $R$  为对照孔吸光值;  $P_i$  为每孔吸光值除以所有孔的吸光值;  $N_i$  为第  $i$  个孔的相对吸光值;  $S$  为被微生物利用的碳源种类。

### 1.6 株高和地径的测定

株高使用钢尺测量;地径使用游标卡尺测量。

### 1.7 统计分析

采用 Excel 2010 对原始数据进行整理与统计,利用 SPSS 21.0 进行 Turkey 检验分析,用 Origin 2021 制图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同氮磷钾添加水平的罗汉松土壤微生物量

由图 1 可知,养分添加处理对土壤 MBC、MBN、MBC/MBN 影响显著,养分添加处理都显著高于对照(CK)处理。由图 2 可知,罗汉松土壤微生物数量由高到低依次为细菌、放线菌、真菌、固氮菌,数量级依次达到了  $10^7$ 、 $10^6$ 、 $10^4$ 、 $10^3$ 。罗汉松土壤中的细菌是主要菌群,占土壤微生物总数的 80% 以上,其次为放线菌为 15%~20%,真菌及固氮菌数量相对占比较小,只占千分之几。细菌与放线菌数量在不同氮磷钾养分水平添加影响下差异不大,真菌与固氮菌数量在不同氮磷钾养分水平添加下显著高于对照处理。由图 3 可知,土壤 MBC 指标中磷(P)添加的 T 值最大,说明土壤 MBC 受 P 添加影响最大(下同),氮(N)添加与钾(K)添加的影响程度相当。MBN 受土壤 N 添加和 K 添加的影响最大,P 添加影响最小。N 添加对细菌影响最大,其次为 P 添加,K 添加影响最小。N 添加对放线菌、真菌和放线菌影响最大,P 添加和 K 添加影响较小,可忽略不计。总体而言,罗汉松土壤 MBC 与 MBN 受不同养分调控,其中 P 添加是影响 MBC 的主要因子,而 N 添加和 K 添加则是罗汉松土壤 MBN 的主要影响因子。

### 2.2 不同氮磷钾添加水平的罗汉松土壤微生物多样性指数

由表 2 可知,与对照比较,氮磷钾添加显著提高了罗汉松土壤微生物 Shannon 指数、Simpson 指数、McIntosh 指数、Pielou 指数。由图 4 可知,在微生物多样性的 4 项指标中,不同养分添加对土壤微生物的影响程度不同。N、P、K 添加均对 Shannon 指数起到较大的影响作用,其中 T 值最大

的为 N 和 P 添加,K 添加的 T 值最小。在 Simpson 指数和 McIntosh 指数指标中,N 添加的 T 值最大,P 和 K 添加的 T 值较小,可忽略不计。在 Pielou 指数指标中,N、P、K 添加均对其起到较大的影响作用,其中 T 值最大为 N 添加,其次为 P 添加,最小为 K 添加。

### 2.3 不同氮磷钾添加水平的罗汉松土微生物群落不同碳源利用特征

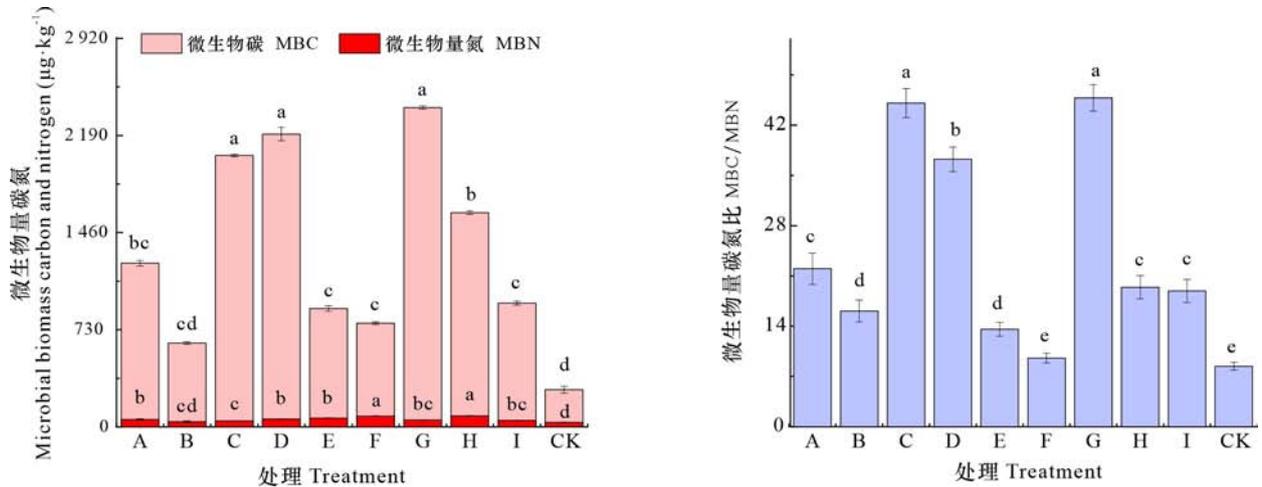
由图 5 可知,养分水平的 AWCD 在培养 24 h 后进入快速增长期,在培养 120 h 将 Biolog 的碳源消耗后逐渐趋于稳定。A 处理 5 类土壤微生物碳源利用显著高于其他处理。Biolog 微平板上有 96 个微孔,共 31 种碳源,将其按照化学基团性质分为 6 类,即胺类(amines)、羧酸类(carboxylic acids, CAA)、多聚物类(polymers)、碳水化合物类(carbohydrate)、氨基酸类(amino acids, AMA)以及其他化合物(other compounds, OC)。由图 6 可知,A 处理土壤养分水平下微生物对所有碳源的利用较高。碳水化合物类、氨基酸类、羧酸类、多聚物和其他化合物在 I 处理处利用特征最低。对照处理对氨基酸类和碳水化合物碳源利用程度最低,对其余碳源利用均表现较好。

### 2.4 不同氮磷钾添加水平的罗汉松幼苗株高和地径增量

由表 3 可知,罗汉松株高及地径增量受土壤养分水平影响趋势与微生物群落功能多样性响应趋势一致。养分添加处理高于对照处理,N 添加对罗汉松株高生长影响最大,其次为 P 添加,K 添加影响最小;N 添加对罗汉松地径生长影响最大,其次为 K 添加,P 添加影响最小。

### 2.5 氮磷钾添加对罗汉松土壤微生物群落功能多样性的影响分析

由图 7 和图 8 可知,氮磷钾养分添加对罗汉松土壤微生物群落功能多样性有显著影响,其中 N 添加是影响罗汉松土壤微生物群落功能多样性的主导因子。罗汉松土壤真菌数量( $P < 0.001$ )、固氮菌数量( $P < 0.01$ )、Simpson 指数( $P < 0.05$ )、McIntosh 指数( $P < 0.001$ )均与 N 添加量呈显著正相关,细菌数量( $P < 0.05$ )、放线菌数量( $P < 0.001$ )、AWCD( $P < 0.001$ )、Pielou 指数( $P < 0.001$ )、MBC/N( $P < 0.05$ )、胺类碳源利用强度( $P < 0.001$ )、羧酸类碳源利用强度( $P < 0.001$ )、多聚物碳源利用强度( $P < 0.001$ )、其他化合物碳源利用



不同大写字母表示不同试验处理,不同小写字母表示处理间差异显著( $P<0.05$ )。下同。

Different capital letters indicate different experimental treatments, and different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $P<0.05$ ). The same below.

图 1 不同氮磷钾养分水平对罗汉松土壤微生物量氮和微生物碳及其比值的影响

Fig. 1 Effects of N, P and K nutrient levels on soil microbial N and C and their ratios of *Podocarpus macrophyllus*

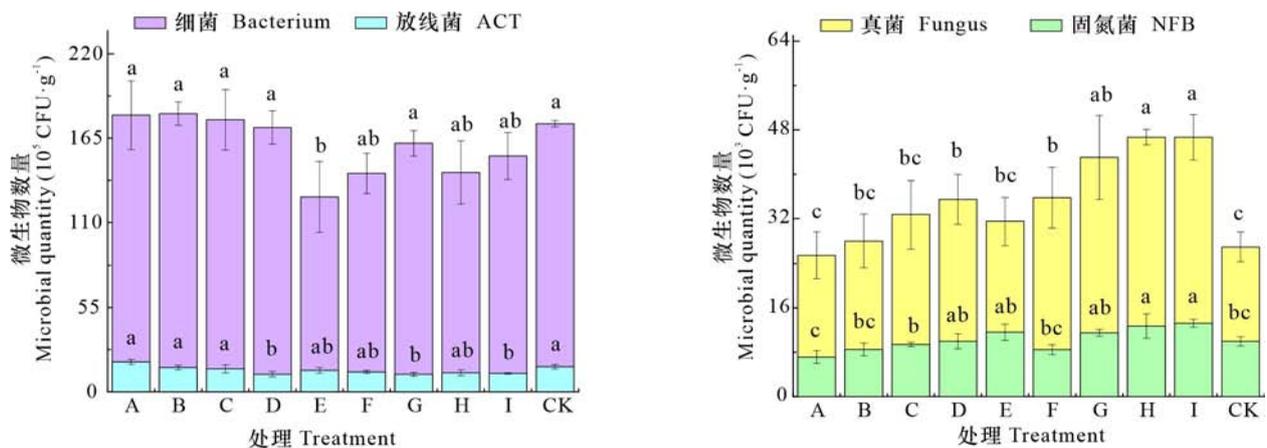


图 2 不同氮磷钾养分水平对罗汉松土壤 4 个种类微生物数量影响

Fig. 2 Effects of N, P and K nutrient levels on microbial populations of four species of *Podocarpus macrophyllus* soils

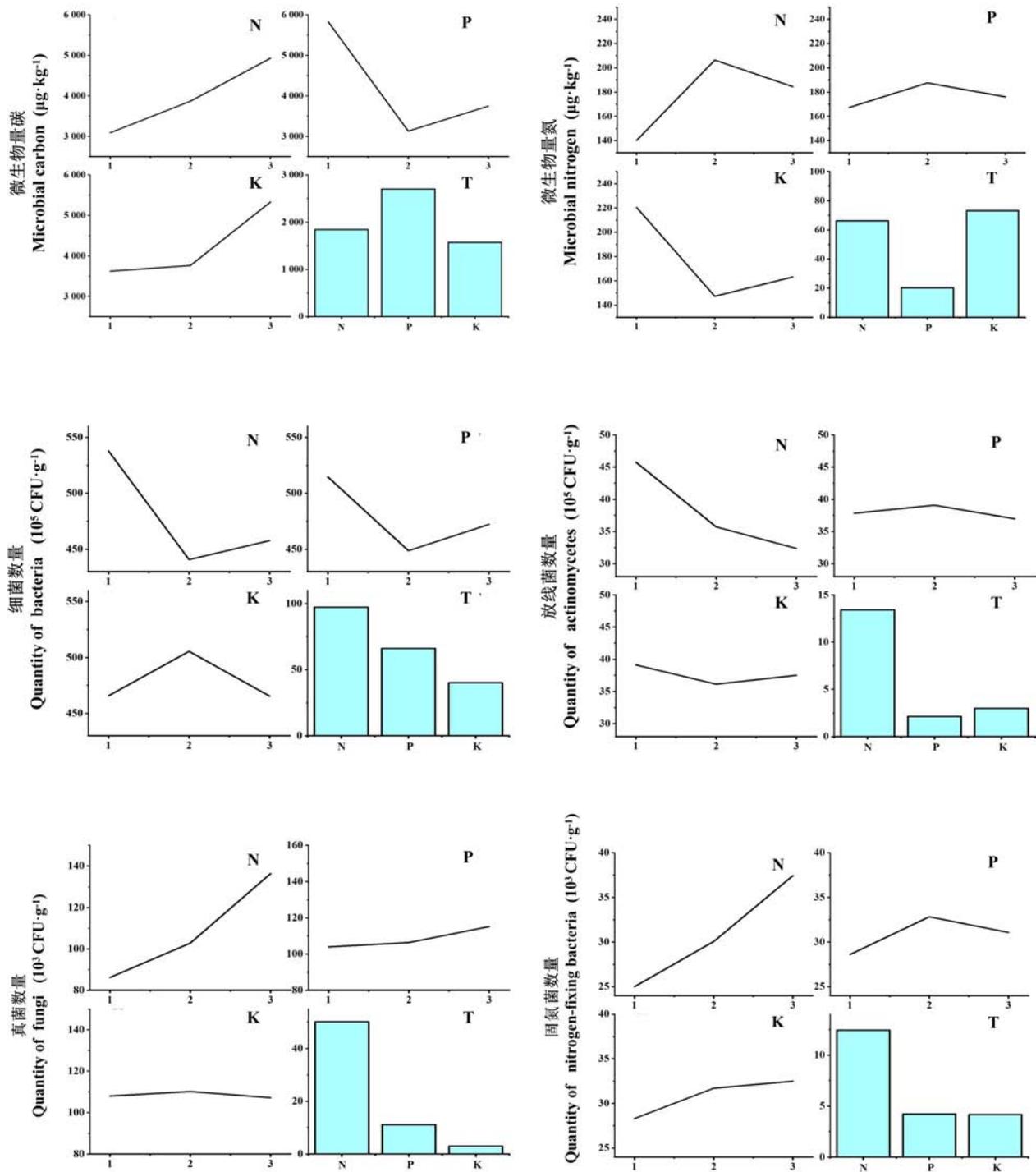
强度 ( $P<0.001$ ) 均与 N 添加量呈显著负相关。Shannon 指数 ( $P<0.05$ ) 与 P 添加量呈显著负相关。Shannon 指数 ( $P<0.05$ )、Pielou 指数 ( $P<0.05$ )、氨基酸类碳源利用强度 ( $P<0.01$ )、碳水化合物类碳源利用强度 ( $P<0.001$ ) 与 K 添加量呈显著负相关。罗汉松株高增量和地径增量与 N 添加呈负相关,与 K 添加呈正相关,但均未达到显著水平,而罗汉松的株高增量 ( $P<0.001$ ) 和地径增量 ( $P<0.01$ ) 与 P 添加量呈显著正相关。由图 8 可知,微生物功能多样性指标之间存在不同程度的相关性。细菌和放线菌

数量及微生物群落丰富度和均匀度与 6 种碳源利用强度呈不同程度正相关,而真菌和固氮菌数量及微生物群落一致性和优势度则与 6 种碳源利用强度呈不同程度负相关。

### 3 讨论

#### 3.1 氮磷钾添加对罗汉松土壤微生物量及其多样性的影响

本研究中罗汉松土壤中的细菌是主要菌群,



折线走势代表该指标随土壤氮磷钾养分梯度变化趋势,柱状图中T代表氮磷钾极差值,数值越大代表该因素影响越大。1、2、3分别表示低、中、高氮磷钾养分水平。下同。

Folded line represents the trend of the indicator with the soil N, P and K gradient, T value in the histogram represents the extreme difference of N, P and K, the larger the value means the greater the influence of the factor. 1, 2, 3 indicate low, medium, high N, P and K nutrient level, respectively. The same below.

图3 土壤养分水平对土壤微生物量影响极差图

Fig. 3 Polar difference of soil nutrient levels on soil microbial load

表 2 不同氮磷钾养分水平罗汉松土壤的微生物多样性指数

Table 2 Microbial diversity indices of *Podocarpus macrophyllus* soils with different nutrient levels of N, P and K

处理 Treatment	Shannon 指数 Shannon index	Simpson 指数 Simpson index	McIntosh 指数 McIntosh index	Pielou 指数 Pielou index
A	0.753±0.345a	0.978±0.006b	0.985±0.357c	0.024±0.003a
B	0.569±0.201bc	0.983±0.002b	0.904±0.339c	0.018±0.001a
C	0.552±0.208c	0.990±0.003a	0.964±0.214c	0.018±0.009ab
D	0.608±0.293b	0.993±0.001a	1.081±0.073c	0.020±0.006a
E	0.375±0.098e	0.998±0.003a	0.997±0.21c	0.012±0.004b
F	0.483±0.137d	0.999±0.004a	1.035±0.242c	0.016±0.007ab
G	0.557±0.101c	0.997±0.011a	1.357±0.266b	0.008±0.005c
H	0.589±0.104bc	0.995±0.007a	1.563±0.146a	0.009±0.001c
I	0.497±0.154d	0.991±0.009a	1.641±0.236a	0.016±0.004ab
CK	0.303±0.245e	0.904±0.014d	0.721±0.124d	0.010±0.005c

注：不同大写字母表示不同试验处理，不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。

Note: Different capital letters indicate different experimental treatments, and different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $P<0.05$ ).

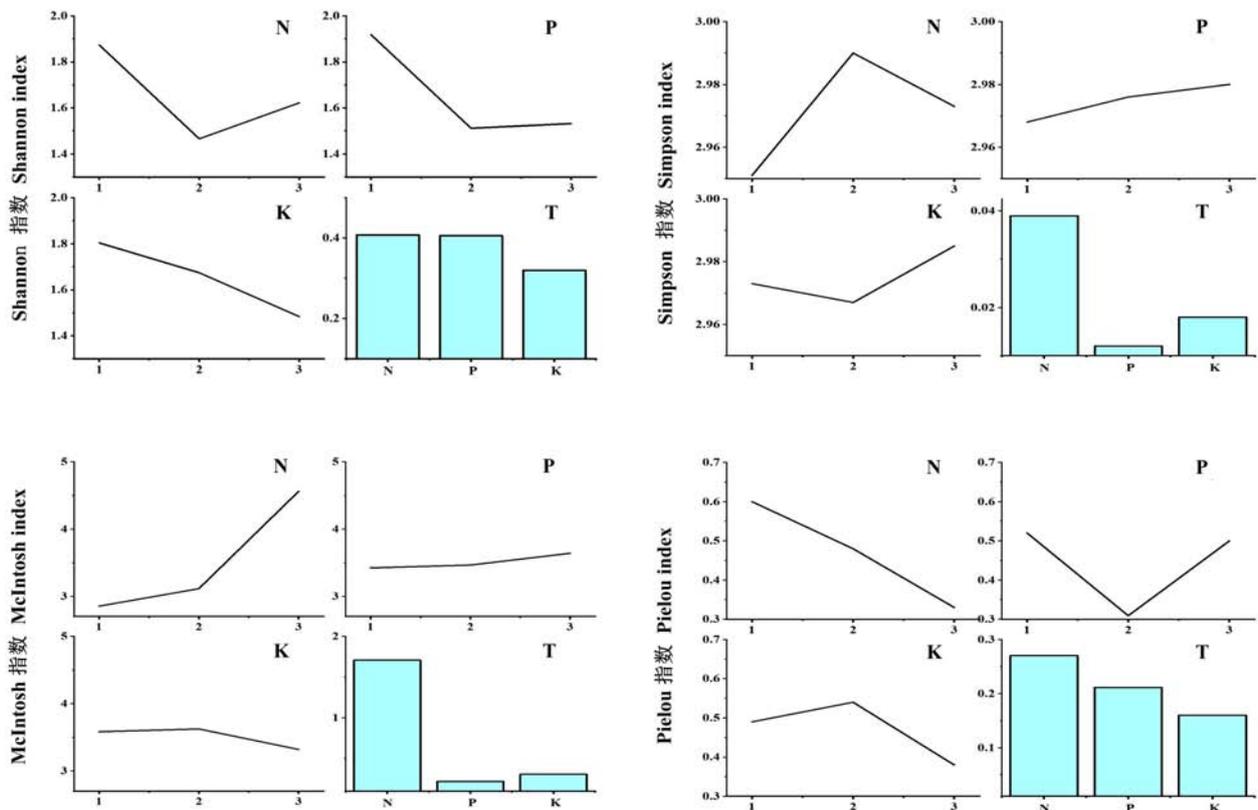


图 4 土壤养分水平对土壤微生物多样性影响极差图

Fig. 4 Polar difference of soil nutrient levels on soil microbial diversity

占土壤微生物总数的 80% 以上，其次为放线菌，为 15%~20%，真菌及固氮菌数量相对占比较小，只

占千分之几，与张笑宇 (2018) 研究结论一致。本研究中，养分添加尤其是 N 添加显著增加了真菌

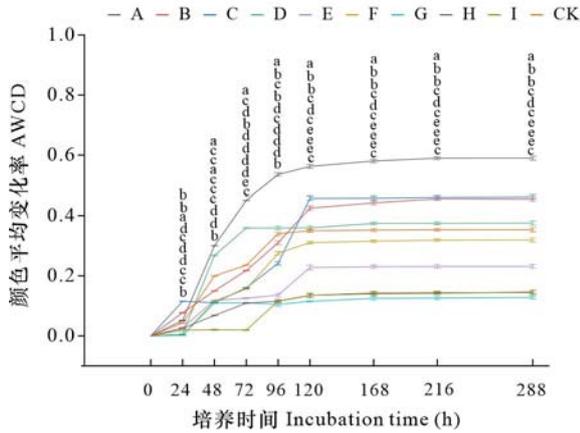
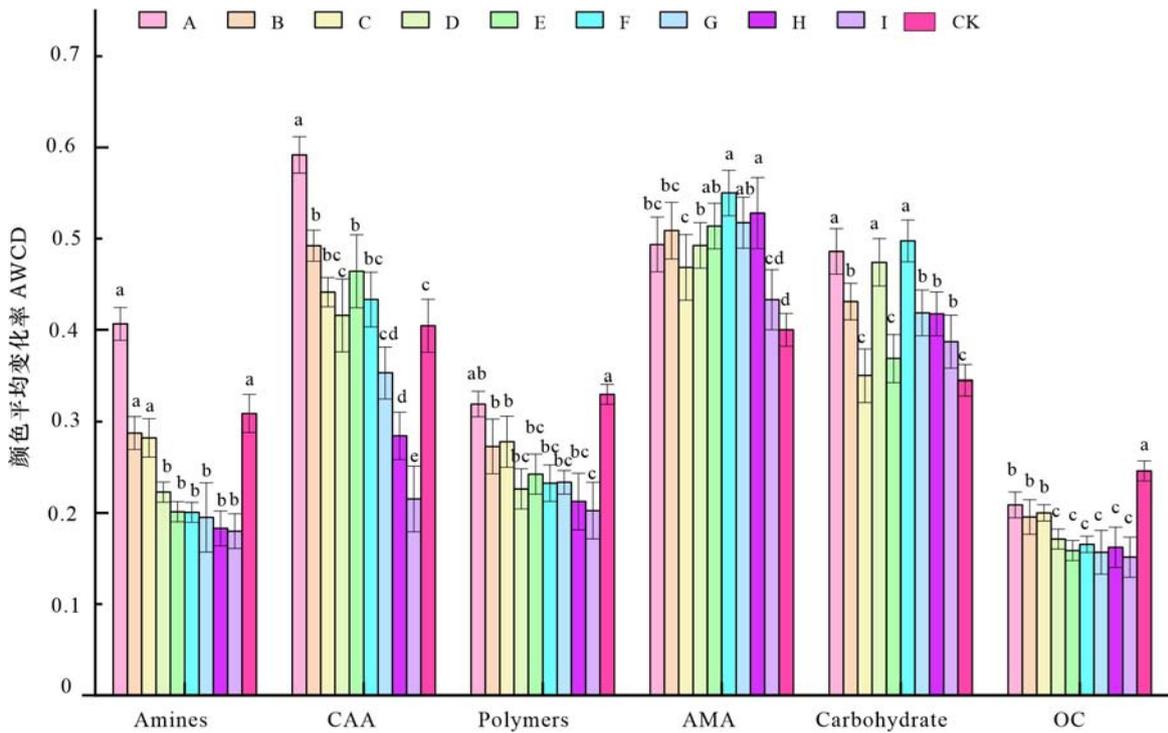


图 5 不同养分水平土壤微生物群落颜色平均变化率随时间变化图

Fig. 5 Changes of soil nutrient level on soil microbial community AWCD with time

的数量,可能与真菌的适应性有关,研究表明真菌更适应在氮磷钾添加的环境中生长 (Zhou et al., 2016; Fang et al., 2019)。同时,N 添加会导致植物根系或土壤微生物对 P 需求的增加,导致土壤磷酸酶活性的升高,从而间接提高了土壤真菌的数量 (Norisada et al., 2006; Ushio et al., 2010)。罗汉松土壤中的固氮菌数量可观, Li YY 等 (2019) 研究表明土壤 N 添加会引起固氮菌与其他微生物竞争从而降低土壤固氮菌的数量。本研究中, N 添加显著提高了罗汉松土壤固氮菌的数量。孙琪琪等 (2022) 研究表明 N 添加对不具固氮功能的结瘤根系中的固氮菌起促进作用,而罗汉松根部存在的大量根瘤,可能是罗汉松土壤固氮菌随 N 添加增加的原因。固氮菌的固氮作用能提高土壤有效氮的含量 (Huang et al., 2014),从而与土壤 N 添加形成正反馈关系,更加强了 N 添加对土壤微生物功能多样性的影响。本研究中,高养分添加



Amines. 胺类; CAA. 羧酸类; Polymers. 多聚物类; Carbohydrate. 碳水化合物类; AMA. 氨基酸类; OC. 其他化合物。

Amines. Amines; CAA. Carboxylic acids; Polymers. Polymers; Carbohydrate. Carbohydrates; AMA: Amino acids; OC. Other compounds.

图 6 不同养分水平罗汉松土壤微生物对碳源的利用情况

Fig. 6 Utilization of six carbon sources by soil microorganisms of *Podocarpus macrophyllus*

降低了细菌和放线菌的数量,但降低的幅度较小,说明养分添加对细菌和放线菌影响较小,这一结

果与 Li YL 等 (2019) 研究一致。碳氮比是影响土壤微生物结构的重要因素 (Williamson et al., 2005),

表 3 土壤养分水平对罗汉松株高和地径增量影响  
Table 3 Effects of soil nutrient level on height and ground diameter increment of *Podocarpus macrophyllus*

处理 Treatment	株高增量 Plant height increment (HI)	地径增量 Ground diameter increment (DI)
A	19.29±2.33	2.18±0.25
B	23.92±1.42	2.56±0.25
C	25.65±2.27	2.38±0.24
D	23.03±3.04	2.61±0.30
E	19.73±3.29	2.09±0.15
F	26.97±2.35	2.64±0.22
G	15.67±2.07	1.96±0.27
H	21.11±3.40	1.94±0.12
I	17.79±2.62	2.04±0.14
CK	14.03±3.00	1.54±0.12
NT	3.79	0.50
PT	3.20	0.16
KT	2.11	0.30

注: NT、PT、KT 分别表示罗汉松株高和地径增量的极差。

Note: NT, PT, KT denote extreme differences in the increments of height and ground diameter of *Podocarpus macrophyllus* respectively.

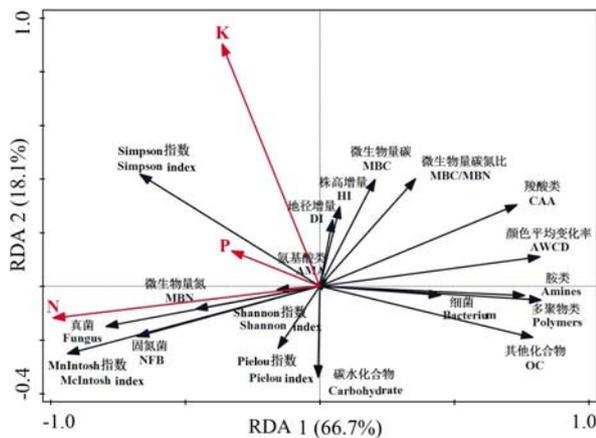


图 7 氮磷钾养分添加水平影响下  
主要指标冗余分析图

Fig. 7 RDA of main indicators under the influence of N, P and K addition level

说明在土壤有机碳不变的情况下,氮添加量是影响土壤微生物结构的主要因素。

Shannon 指数体现了微生物群落的丰富度、Simpson 指数展现其优势度、McIntosh 指数表征基于群落物种多维空间距离的多样性指数,简单而

言就是微生物群落的一致性,Pielou 指数说明其均匀度。本研究中,微生物群落的多样性主要受到 N 的影响,结合 N 添加对细菌和放线菌的抑制作用及对真菌和固氮菌的促进作用。在未添加有机养分的情况下,N 添加可能通过改变了土壤有机物的组成,从而改变了土壤食物链中有机物的流通,影响了微生物的代谢活性(苏丹等,2015),N 添加量的增加可能降低或抑制罗汉松土壤中敏感性较高的微生物的数量及多样性(王慧颖等,2018),并使土壤中的优势菌群更具优势,一致性更高。例如,土壤中的腐生真菌尤其是担子菌与养分添加呈正相关(Wang et al., 2017)。同时,该真菌的竞争力和数量的提高导致其他微生物种类生长缓慢甚至消失。久而久之,土壤微生物多样性严重下降,菌群单一,不利于罗汉松生长与发育。

### 3.2 氮磷钾添加对罗汉松土壤微生物碳源利用特征及功能多样性的影响

不同氮磷钾添加量对罗汉松土壤微生物碳源利用强度影响显著,而土壤微生物群落对不同碳源利用能力反映了土壤微生物群落功能多样性变化(田雅楠和王红旗,2011)。本研究中,土壤微生物对碳源的利用强度与养分添加及土壤微生物的多样性有显著的相关性,与苏煜和黄劭理(2022)的研究一致。不同的养分添加会对罗汉松幼苗产生不同影响从而影响其分根系的分泌物种类及数量,本研究中氮磷钾添加的氨基酸和碳水化合物类的利用强度显著高于对照处理,说明氨基酸和碳水化合物是罗汉松根系的主要分泌物,而这些分泌物是土壤微生物较易利用和利用强度最大的碳源(Chapin et al., 1993; Zhang et al., 2020),被微生物转化后合成植物生长所需的调节剂能被植物吸收利用,促进植物生长(李茂等,2021)。胺类、羧酸、聚合物和其他化合物是土壤碳源中受特异性微生物影响的类型(Hiraishi & Khan, 2003; Zhalnina et al., 2018; 张胜男等,2020),这类难利用碳源随着养分添加量的增加显著下降,可能由于 N、P、K 添加量的增加提高了土壤的盐浓度(Zhou et al., 2017)而导致土壤微生物对碳源的利用强度显著下降(Wang et al., 2020; Wang et al., 2022)。本研究还表明,N 添加通过降低土壤细菌和放线菌的数量和提高土壤真菌和固氮菌的数量,降低了微生物群落的丰富度、均匀度并提高了微生物群落一致性和优势度,从而间接

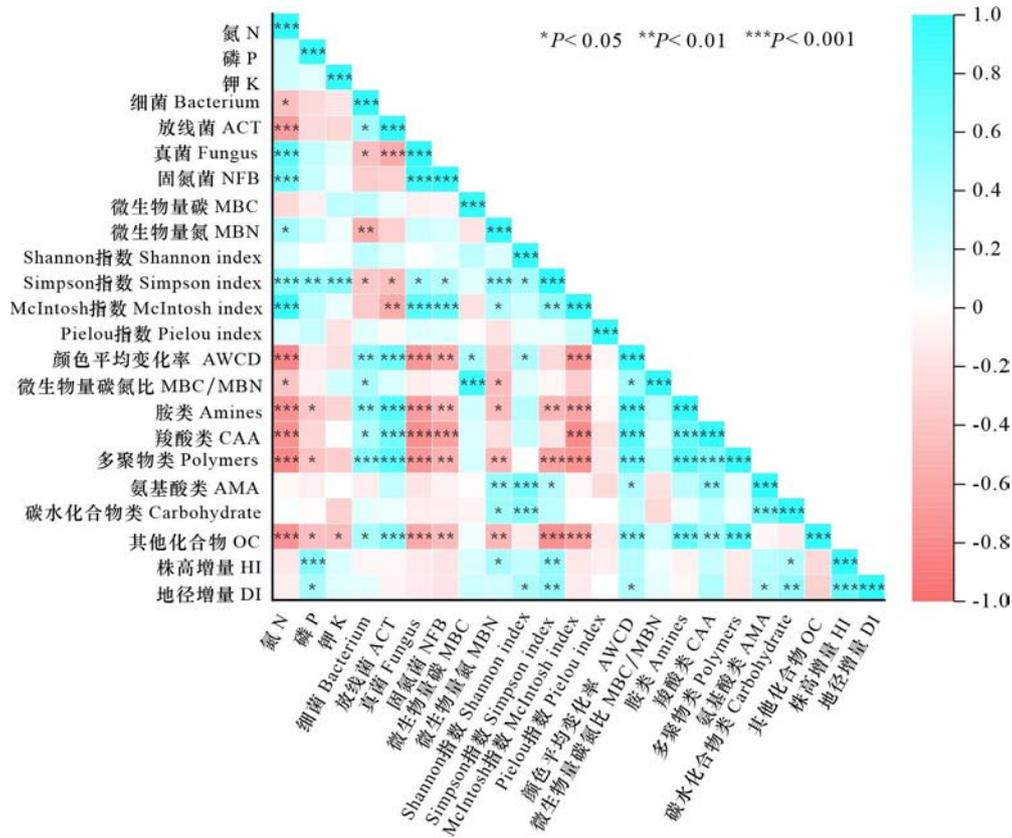


图 8 罗汉松各指标相关性热图

Fig. 8 Correlation heatmap of *Podocarpus macrophyllus* indexes

地降低土壤微生物群落对难利用碳源的强度,进而导致罗汉松土壤质量及土壤生态系统稳定性的下降,不利于罗汉松的生长发育。本研究中,罗汉松株高增量和地径增量与 P 添加呈显著正相关,体现出盆栽罗汉松对 P 元素的偏好。本文中的 L9 极差分析和相关性分析结论较为一致,具有较高的可信度,但本研究为盆栽试验,供试苗木为两年生罗汉松幼苗,试验时间也只有 4 个月,具有一定的局限性,适用于人工栽培环境,在野外是否具有相似结论仍需要实地进一步探究。

#### 4 结论

不同养分添加水平对土壤微生物功能多样性具有显著影响。总体而言,养分添加对罗汉松的土壤微生物群落功能多样性及其生长普遍高于对照组,说明罗汉松生长喜肥。但是,各指标随氮磷钾各个元素添加量的不同出现了不同的响应情

况。其中,N 添加是影响其变化的主导因子。N 添加量的增加显著降低了土壤细菌和放线菌的数量、微生物群落的丰富度和均匀度,增加了土壤真菌和固氮菌的数量、微生物群落的优势度和一致性,从而降低了罗汉松土壤微生物对难利用碳源的强度,而固氮菌与氮含量的正反馈效应加深了该项影响。P 添加量的增加显著降低了土壤微生物群落的丰富度。K 添加量的增加显著降低了土壤微生物群落的丰富度和均匀度及微生物群落对易利用碳源的强度。因此,在罗汉松培育中仍需要进行施肥管护,但在施肥时应注意少量多次,并适当减少 N 和 K 的添加量,增加 P 添加量,为罗汉松的生长营造良好的土壤生态环境,以促进罗汉松的生长及其可持续培育。

#### 参考文献:

BARDGETT RD, BOWMAN WD, KAUFMANN R, et al.,

2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology [J]. *Trends Ecol Evol*, 20(11): 634–641.
- CHAPIN FS, MOILANEN LH, KIELLAND K, 1993. Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge [J]. *Nature*, 361: 150–153.
- CUSACK D, SILVER W, TORN M, et al., 2011. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests [J]. *Ecology*, 92: 621–632.
- DICKIE I, 2011. Ecology of the *Podocarpaceae* in tropical forests: *Podocarp* roots, mycorrhizas, and nodules [M]. Washington, DC: Smithsonian Institution Scholarly Press: 168–176.
- FANG XM, ZHANG XL, CHEN FS, et al., 2019. Phosphorus addition alters the response of soil organic carbon decomposition to nitrogen deposition in a subtropical forest [J]. *Soil Boil Biochem*, 133: 119–128.
- HEMKEMEYER M, SCHWALB S, HEINZE S, et al., 2021. Functions of elements in soil microorganisms [J]. *Microbiol Res*, 252: 126832.
- HIRAIISHI A, KHAN ST, 2003. Application of polyhydroxyalkanoates for denitrification in water and wastewater treatment [J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 61(2): 103–109.
- HUANG XL, 2019. Effects of fertilization on soil enzyme activity and microbial community function diversity of *Podocarpus macrophyllus* [D]. Nanning: Guangxi University. [黄相玲, 2019. 施肥对罗汉松土壤酶活性及微生物群落功能多样性的影响 [D]. 南宁: 广西大学.]
- HUANG XM, LIU SR, WANG H, et al., 2014. Changes of soil microbial biomass carbon and community composition through mixing nitrogen-fixing species with *Eucalyptus urophylla* in subtropical China [J]. *Soil Boil Biochem*, 73: 42–48.
- HUO CC, ZHU LQ, ZHAO LJ, et al., 2023. Functional diversity of rhizosphere soil microbial communities of three species of *Pinus koraiensis* [J]. *Chin J Trop Agric*, 43(2): 1–7. [霍灿灿, 朱栗琼, 招礼军, 等, 2023. 三种罗汉松根际土壤微生物群落功能多样性 [J]. *热带农业科学*, 43(2): 1–7.]
- JANGID K, WILLIAMS MA, FRANZLUEBBERS AJ, et al., 2008. Relative impacts of land-use, management intensity and fertilization upon soil microbial community structure in agricultural systems [J]. *Soil Boil Biochem*, 40(11): 2843–2853.
- JIANG B, XIA WJ, WU T, et al., 2021. The optimum proportion of hygroscopic properties of modified soil composites based on orthogonal test method [J]. *J Cleaner Prod*, 278: 123828.
- JIANG J, WANG YP, YANG YH, et al., 2019. Interactive effects of nitrogen and phosphorus additions on plant growth vary with ecosystem type [J]. *Plant Soil*, 440(1): 523–537.
- KÖNÖNEN M, JAUHAINEN J, STRAKOVÁ P, et al., 2018. Deforested and drained tropical peatland sites show poorer peat substrate quality and lower microbial biomass and activity than unmanaged swamp forest [J]. *Soil Boil Biochem*, 123: 229–241.
- KRACMAROVA M, KRATOCHVILOVA H, UHILK O, et al., 2020. Response of soil microbes and soil enzymatic activity to 20 years of fertilization [J]. *Agronomy*, 10(10): 1542.
- KRAMER S, MARHAN S, HASLWIMMER H, et al., 2013. Temporal variation in surface and subsoil abundance and function of the soil microbial community in an arable soil [J]. *Soil Boil Biochem*, 61: 76–85.
- LI J, LI ZA, WANG FM, et al., 2015. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil microbial community in a secondary tropical forest of China [J]. *Biol Fertil Soils*, 51(2): 207–215.
- LI M, LIN KM, ZHENG MM, et al., 2021. Effects of nitrogen fertilization on microbial functional diversity in a light-medium for *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook seedlings [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 27(1): 54–61. [李茂, 林开敏, 郑鸣鸣, 等, 2021. 指数施肥对杉木苗期基质中微生物功能多样性的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 27(1): 54–61.]
- LI WN, LUO YM, HUANG ZY, et al., 2022. Effects of mixed young plantations of *parashorea chinensis* on soil microbial functional diversity and carbon source utilization [J]. *Chin J Plant Ecol*, 46(9): 1109–1124. [李万年, 罗益敏, 黄则月, 等, 2022. 望天树人工幼林混交对土壤微生物功能多样性与碳源利用的影响 [J]. *植物生态学报*, 46(9): 1109–1124.]
- LI YY, PAN FX, YAO HY, 2019. Response of symbiotic and asymbiotic nitrogen-fixing microorganisms to nitrogen fertilizer application [J]. *J Soils Sediments*, 19: 1948–1958.
- LI YL, TREMBLAY J, BAINARD LD, et al., 2019. Long-term effects of nitrogen and phosphorus fertilization on soil microbial community structure and function under continuous wheat production [J]. *Environ Microbiol*, 22(3): 1066–1088.
- MILL RR, 2003. Towards a biogeography of the *Podocarpaceae* [J]. *Acta Hort*, 615: 137–147.
- NORISADA M, MOTOSHIGE T, KOJIMA K, et al., 2006. Effects of phosphate supply and elevated CO<sub>2</sub> on root acid phosphatase activity in *Pinus densiflora* seedlings [J]. *J Plant Nutr Soil Sci*, 169: 274–279.
- OCHIENO D, 2022. Soil microbes determine outcomes of pathogenic interactions between *Radopholus similis* and *Fusarium oxysporum* v5w2 in tissue culture banana rhizospheres starved of nitrogen, phosphorus, and potassium [J]. *Front Sustain Food Syst*, 6: 706072.
- SU D, ZHANG K, CHEN FL, et al., 2015. Effects of nitrogen

- application on carbon metabolism of soil microbial communities in eucalyptus plantations with different levels of soil organic carbon [J]. *Acta Ecol Sin*, 35 (18): 5940–5947. [苏丹, 张凯, 陈法霖, 等, 2015. 施氮对不同有机碳水平桉树林土壤微生物群落碳代谢的影响 [J]. *生态学报*, 35(18): 5940–5947.]
- SUN QQ, ZHENG YM, YU TY, et al., 2022. Responses of soil diazotrophic diversity and community composition of nodulating and non-nodulating peanuts (*Arachis hypogaea* L.) to nitrogen fertilization [J]. *Acta Agron Sin*, 48(10): 2575–2587. [孙棋棋, 郑永美, 于天一, 等, 2022. 施氮对不同结瘤特性花生土壤固氮菌多样性和群落组成的影响 [J]. *作物学报*, 48(10): 2575–2587.]
- SU Y, HUANG SL, 2022. Effects of bio-organic fertilizer on flue-cured tobacco photosynthetic characteristics and rhizosphere soil microorganism [J]. *J Agric Sci Technol*, 24 (1): 164–171. [苏煜, 黄劭理, 2022. 增施生物有机肥对烤烟光合特性及根际土壤微生物的影响 [J]. *中国农业科技导报*, 24(1): 164–171.]
- TIAN YN, WANG HQ, 2011. Application of biolog to study of environmental microbial function diversity [J]. *Environ Sci Technol*, 34(3): 50–57. [田雅楠, 王红旗, 2011. Biolog 法在环境微生物功能多样性研究中的应用 [J]. *环境科学与技术*, 34(3): 50–57.]
- USHIO MK, KITAYAMA TC, BALSER, 2010. Tree species effects on soil enzyme activities through effects on soil physicochemical and microbial properties in a tropical montane forest on Mt. Kinabalu, Borneo [J]. *Pedobiologia*, 53: 227–233.
- WANG HY, XU MG, ZHOU BK, et al., 2018. Response and driving factors of bacterial and fungal community to long-term fertilization in black soil [J]. *Sci Agric Sin*, 51(5): 914–925. [王慧颖, 徐明岗, 周宝库, 等, 2018. 黑土细菌及真菌群落对长期施肥响应的差异及其驱动因素 [J]. *中国农业科学*, 51(5): 914–925.]
- WANG JC, SONG Y, MA TF, et al., 2017. Impacts of inorganic and organic fertilization treatments on bacterial and fungal communities in a paddy soil [J]. *Appl Soil Ecol*, 112: 42–50.
- WANG Z, WANG S, BIAN T, et al., 2022. Effects of nitrogen addition on soil microbial functional diversity and extracellular enzyme activities in greenhouse cucumber cultivation [J]. *Agriculture*, 12(9): 1366.
- WANG WJ, TAN JD, WANG Y, et al., 2020. Responses of the rhizosphere bacterial community in acidic crop soil to pH: Changes in diversity, composition, interaction, and function [J]. *Sci Total Environ*, 700: 134418.
- WILLIAMSON WM, WARDLE DA, YEATES GW, 2005. Changes in soil microbial and nematode communities during ecosystem decline across a long-term chron [J]. *Soil Boil Biochem*: 1289–1301.
- WU ZY, LIN WX, CHEN ZF, et al., 2013. Variations of soil microbial community diversity along an elevational gradient in mid-subtropical forest [J]. *Chin J Plant Ecol*, 37(5): 397–406.
- WU ZH, LIN WX, CHEN ZF, et al., 2013. Variations of soil microbial community diversity along an elevational gradient in mid-subtropical forest [J]. *Chin J Plant Ecol*, 37(5): 397–406. [吴则焰, 林文雄, 陈志芳, 等, 2013. 中亚热带森林土壤微生物群落多样性随海拔梯度的变化 [J]. *植物生态学报*, 37(5): 397–406.]
- YANG Y, WU L, LIN Q, et al., 2013. Responses of the functional structure of soil microbial community to livestock grazing in the Tibetan alpine grassland [J]. *Glob Chang Biol*, 19: 637–648.
- ZHALNINA K, LOUIE KB, HAO Z, et al., 2018. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly [J]. *Nat Microbiol*, 3: 470–480.
- ZHANG SN, YAN DR, HUANG HG, et al., 2020. Effects of short-term fencing on soil microbial community structure in *Ulmus pumila* scattered woodland of Horqin Sandy Land [J]. *Chin J Ecol*, 39(9): 2860–2867. [张胜男, 闫德仁, 黄海广, 等, 2020. 短期封育对科尔沁沙地榆树疏林土壤微生物群落结构的影响 [J]. *生态学杂志*, 39(9): 2860–2867.]
- ZHANG XY, 2018. Analysis of soil microbial characteristics of tobacco fields and their influencing factors [D]. Zhengzhou: Zhengzhou University. [张笑宇, 2018. 烟田土壤微生物特征及其影响因素分析 [D]. 郑州: 郑州大学.]
- ZHOU J, JIANG X, ZHOU BK, et al., 2016. Thirty four years of nitrogen fertilization decreases fungal diversity and alters fungal community composition in black soil in northeast China [J]. *Soil Boil Biochem*, 95: 135–143.
- ZHOU Z, WANG C, ZHENG M, et al., 2017. Patterns and mechanisms of responses by soil microbial communities to nitrogen addition [J]. *Soil Biol Biochem*, 115: 433–441.

(责任编辑 李 莉 王登惠)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202302048

莫建飞, 周希源, 莫伟华, 等, 2024. 2000—2020年广西植被生态质量变化及驱动力分析 [J]. 广西植物, 44(5): 907–924.  
MO JF, ZHOU XY, MO WH, et al., 2024. Analysis of vegetation ecological quality change and its driving forces in Guangxi from 2000 to 2020 [J]. *Guihaia*, 44(5): 907–924.



## 2000—2020年广西植被生态质量变化及驱动力分析

莫建飞<sup>1,2</sup>, 周希源<sup>3</sup>, 莫伟华<sup>1,2\*</sup>, 陈燕丽<sup>1,2</sup>

(1. 广西壮族自治区气象科学研究所, 南宁 530022; 2. 广西壮族自治区生态气象和卫星遥感中心, 南宁 530022; 3. 桂林市气象局, 广西 桂林 541001)

**摘要:** 为掌握广西植被生态质量的时空变化特征及其驱动机制, 该文以植被生态质量指数 (ecological quality index, EQI) 为评价指标, 基于气象、地形、土壤和遥感等多源数据, 利用线性趋势分析、相关性分析、地理探测器等方法, 分析了 2000—2020 年广西植被生态质量的时空变化特征及其驱动力。结果表明: (1) 2000 年以来广西植被生态质量指数呈显著增加趋势, 区域植被生态明显改善。植被生态质量发展经历了缓慢增长、迅速增长、显著提升等演变阶段。在空间上, 广西植被生态质量指数呈现四周高, 中间低的特征, 高值区逐渐由东部向西部和北部扩展。(2) 广西植被生态质量时空演变影响因素差异显著。随海拔高度上升植被生态质量总体变化呈“增加—下降—稳定—上下波动”的趋势。壤土的植被生态质量高, 砂土的植被生态质量低。森林和灌草的生态质量较高, 农田植被的生态质量较低。植被生态质量与气候驱动因素呈显著正相关关系, 受气温和降水共同影响, 其中以气温为主要驱动 (T) 的区域面积最广, 降水为主要驱动 (P) 的区域面积次之, 气温降水强驱动 ( $[T+P]^+$ ) 和弱驱动 ( $[T+P]^-$ ) 的区域面积较小。(3) 广西植被生态质量变化驱动力受地形、土壤、植被、气候、自然灾害和人类活动的共同影响。自然影响因子解释力排序为植被 > 地形 > 土壤 > 气候, 其中植被净初级生产力和植被覆盖度是影响植被生态质量时空分异的最主要因素。自然因子对广西植被生态质量变化的影响存在交互作用, 均呈非线性增强及双因子增强关系, 其中地形与植被、土壤与植被、气候与植被因子交互作用最明显。自然灾害和人类活动加剧了植被生态质量变化的影响, 其中干旱和低温冷害等气象灾害抑制了植被生态质量的改善, 而林业生态工程等人为活动促进了植被生态质量的提升。该研究结果为合理制定广西植被生态保护与修复措施提供了科学理论依据和技术支撑。

**关键词:** 植被生态质量, 时空演变, 驱动力, 遥感, 广西

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0907-18

## Analysis of vegetation ecological quality change and its driving forces in Guangxi from 2000 to 2020

MO Jianfei<sup>1,2</sup>, ZHOU Xiyuan<sup>3</sup>, MO Weihua<sup>1,2\*</sup>, CHEN Yanli<sup>1,2</sup>

(1. *Guangxi Institute of Meteorological Sciences*, Nanning 530022, China; 2. *Guangxi Ecological Meteorology and Satellite Remote Sensing Center*, Nanning 530022, China; 3. *Guilin Meteorological Bureau*, Guilin 541001, Guangxi, China)

收稿日期: 2023-10-22 接受日期: 2023-11-27

基金项目: 广西重点研发计划项目 (桂科 AB23026052, 桂科 AB21238010); 广西气象局重点项目 (桂气科 2023Z03)。

第一作者: 莫建飞 (1978—), 硕士, 正高级工程师, 主要从事生态遥感与 GIS 应用研究, (E-mail) mojfei@163.com。

\*通信作者: 莫伟华, 硕士, 正高级工程师, 主要从事生态气象监测评估与应用研究, (E-mail) mwh-0419.@163.com。

**Abstract:** In order to grasp the spatiotemporal variation characteristics and driving mechanism of vegetation ecological quality in Guangxi, based on multi-source data such as meteorology, terrain, soil and remote sensing, and using the ecological quality index (EQI) as an evaluation indicator, linear trend analysis, correlation analysis and geographical detector method were used to analyze the spatiotemporal variation and driving mechanisms from 2000 to 2020. The results were as follows: (1) Since 2000, the vegetation EQI of Guangxi had significantly increased, and the regional vegetation ecology had improved significantly. The development of vegetation ecological quality had experienced stages of slow growth, rapid growth and significant improvement. In terms of space, the vegetation EQI in Guangxi showed a characteristic of high in four directions and low in the middle, with the high-value areas gradually expanding from the east to the west and north. (2) The influencing factors of spatiotemporal evolution of vegetation ecological quality in Guangxi were significantly different. The overall change of vegetation ecological quality at different altitudes showed a trend of ‘increase–decrease–stability–fluctuation’. The vegetation ecological quality in different soil types was high in loam soil and low in sandy soil. The ecological quality of forest and shrub-grass was high, and the ecological quality of farmland vegetation was low. There was a significant positive correlation between vegetation ecological quality and climate driving factors, which was affected by both temperature and precipitation. The area mainly driven by temperature (T) was the widest, followed by the area mainly driven by precipitation (P). The areas driven strongly ( $[T+P]^+$ ) and weakly ( $[T+P]^-$ ) by temperature and precipitation were smaller. (3) The driving force of changes in vegetation ecological quality change of Guangxi was affected by terrain, soil, vegetation, climate, natural disasters and human activities. The order of explanatory power of natural influencing factors was vegetation > terrain > soil > climate, in which the vegetation net primary productivity and vegetation coverage were the most important factors affecting the spatiotemporal variation of vegetation ecological quality. The effects of natural factors on vegetation ecological quality in Guangxi was interactive, showing a nonlinear enhancement and two-factor enhancement relationship, and the interaction between terrain and vegetation, soil and vegetation, and climate and vegetation were the most obvious. Natural disasters and human activities aggravated the impact of vegetation ecological quality change. Among them, meteorological disasters such as drought and low temperature damage inhibited the improvement of vegetation ecological quality, while human activities such as forestry ecological engineering promoted the improvement of vegetation ecological quality. The research results provide a scientific theoretical reference and technical support for making reasonable measures of vegetation ecological protection and restoration in Guangxi.

**Key words:** vegetation ecological quality, temporal and spatial evolution, driving force, remote sensing, Guangxi

植被是生态系统的重要组成部分,在反映区域生态环境质量及其变化方面充当“指示器”的作用。植被变化及其驱动力一直是国内外生态学领域研究的热点问题(金凯等,2020)。广西位于中国南部,地势呈西北向东南倾斜状,地形错综复杂,喀斯特地貌发育典型、分布广泛,石漠化严重,是我国生态脆弱地区之一(陈燕丽等,2019a),也是生态文明建设和生态扶贫的重点关注区域。近年来社会经济的快速发展,人类活动加强,使广西植被生态变化十分复杂。开展长时间序列的广西植被变化综合监测及其驱动力研究,对掌握植被生态演变驱动机制,维护区域生态安全具有十分重要的作用。

归一化植被指数(normalized difference vegetation index, NDVI)和植被净初级生产力(net

primary productivity, NPP)在表征植被状况方面具有优势,其中NDVI能很好地反映植被覆盖、生物量及生态系统参数的变化(赵英时,2003),已被广泛用于植被变化及其驱动力研究,NPP则是评估生态系统功能以及生态环境质量的有效指标(刘刚等,2017;王芳等,2018)。以NDVI为指标,韦振锋等(2013)研究发现1999—2010年(12年)广西NDVI增加趋势显著,并且桂南和桂西北地区NDVI增幅较大,植被对降水响应的敏感性强于气温。廖春贵等(2018)研究表明,2007—2016年(10年)广西植被NDVI增加,NDVI与降水、气温的负偏相关区域面积大于正偏相关。相似研究表明,2006—2016年(11年)广西植被NDVI波动性明显,温度和降水与植被覆盖呈正相关关系,人工造林是广西NDVI上升的主要原因(张敏等,2019)。更长时间遥感序列

的研究显示,2000—2018 年(19 年)广西植被 NDVI 呈增加趋势,在不同地形条件下 NDVI 变化不同,高程增加,植被 NDVI 先增加再减少,坡度增加,植被 NDVI 呈先增加至稳定再减小,气温和降水对植被 NDVI 为正影响(杨艳萍等,2021)。以 NPP 为指标,周爱萍等(2014)研究表明,2001—2010 年(10 年)广西植被 NPP 显著下降,NPP 与气温和降水显著相关,坡度、经度、地貌特征、纬度和降水是影响 NPP 空间格局的主要因素;相近时段的研究表明,2000—2011 年(12 年)广西 NPP 总体呈增加趋势,NPP 与降水显著正相关,而与温度相关性不显著,海拔越大,植被 NPP 越高,人类活动是影响 NPP 变化的主要因素(李燕丽等,2014);更长时间段的研究表明,2000—2015 年(16 年)广西植被 NPP 波动下降,植被 NPP 对气温降水变化响应不显著,不同土壤类型条件下植被 NPP 变化趋势差异较大,其中红壤、石灰土、粗骨土地区的植被 NPP 下降,而砖红壤地区的植被 NPP 增加,随着海拔高度的上升,植被 NPP 呈“增加—下降—增加—下降”变化(熊小菊等,2019)。综上所述,采用单一遥感监测指标研究表明,2000 年以来广西植被 NDVI(廖春贵等,2018;张敏等,2019;杨艳萍等,2021;徐勇等,2023)和植被覆盖度(何鑫茹,2018;黄冬梅等,2022;李同艳,2019)显著增加,但植被 NPP 显著下降(周爱萍等,2014;荣检等,2017;熊小菊等,2019)。可见,广西植被变化特征及其驱动力受数据时间序列、遥感监测指标等的影响,研究结果存在较大的差异,具有局限性。植被生态质量是植被地理分布、生产力和生态服务的综合体现(汲玉河等,2021)。NDVI 和 NPP 只能反映陆地生态系统服务功能或植被生态质量的一个方面(钱拴等,2020)。因此,采用单一遥感监测指标评价植被生态质量变化及其驱动影响因素,结果都可能不够全面。

植被生态质量指数(ecological quality index, EQI)同时考虑了植被覆盖度和植被 NPP 两个指标,可反映植被在单位面积上覆盖状况和生产能力的综合能力,较大程度地解决了因采用 NDVI、植被覆盖度、NPP 等单一遥感指标而导致植被生态质量监测结果差异问题,已被证实适用于全国植被生态质量监测评价(钱拴等,2020)。EQI 可较好反映植被时空变化特征(曹云等,2022;戴芳筠等,2022;韩静等,2022),但在驱动力研究方面,现有研究主要集中在气温和降水等气象因子对植

被生态质量的影响,植被、地形、土壤因素等的影响涉及较少,针对广西地区,尚未见利用以 EQI 为指标进行植被生态质量变化及其驱动力研究的报道。本研究以广西植被为研究对象,基于 2000—2020 年 MODIS NDVI 遥感资料和逐日气象数据,以 EQI 为评价指标,采用线性趋势分析、相关性分析、地理探测器等方法,通过分析 21 年的广西植被生态质量的时空变化特征及其影响因素,拟探讨:(1)分析广西复杂多变的植被生态变化特征;(2)探索广西植被生态演变的驱动机制。旨在为合理开发利用与保护广西植物资源、推动广西生态绿色发展提供科学理论依据和技术支撑。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区概况

广西位于中国华南地区,分布于 104°26′—112°04′ E、20°54′—26°24′ N 之间,北部接南岭山地,南部临北部湾,西北部处于第二阶梯中的云贵高原东南边缘,属云贵高原向东南沿海丘陵过渡地带。地势由桂西、桂西北、桂东北部逐步向桂中、桂东南倾斜。地形四周高中部低,形似盆地。地貌总体呈现山地连绵、丘陵起伏、平原狭小、河流众多、岩溶广布等特征。气候类型属中亚热带季风气候和南亚热带季风气候,雨热同期,降水量时空分布不均,夏季时间长、气温高、降水多,冬季时间短、天气干暖(广西壮族自治区气候中心编著,2007)。受西南暖湿气流和北方变性冷气团的交替影响,干旱、暴雨洪涝、低温冷(冻)害等气象灾害发生频繁。植被类型多样,包括针叶林、阔叶林、灌丛、草丛、农田栽培植被等。针叶林、阔叶林主要分布在桂西北、桂东南山地地区,灌草多分布在岩溶石山区,农田栽培植被广泛种植于广西盆地中的平原、台地和丘陵地区。土壤类型丰富,包括红壤、黄壤、黄棕壤、紫色土、石灰岩土、水稻土、潮土等。其中,石灰岩土主要分布于喀斯特地区,水稻土主要分布在平原和三角洲及盆地、山间谷地地区。

### 1.2 数据源及处理

研究数据主要包括植被生态参数、气象、地形、土壤、基础地理信息等资料,栅格数据统一空间分辨率为 250 m × 250 m,投影方式为 CGCS2000\_GK\_Zone\_18。

1.2.1 植被生态参数数据 利用 NASA 提供的 MOD13Q1 级植被指数产品,采用最大值合成法(maximum value composition, MVC),合成为月尺度的 NDVI 数据,采用三次样条插值法(Spline),处理云污染像元,重构高质量 NDVI 数据序列。利用像元线性分解模型(苏文豪等,2018),计算 2000—2020 年广西植被覆盖度(fractional vegetation cover, FVC)。基于植被光能利用原理(Yan et al., 2015),利用重构高质量 NDVI 数据,结合地面气象观测资料,估算 2000—2020 年广西植被净初级生产力(NPP),计算公式如下。

$$NPP_{ij} = GPP_{ij} - R_{ij} \quad (1)$$

$$GPP_{ij} = \varepsilon_{ij} \times FPAR \times PAR_{ij} \quad (2)$$

式中:  $NPP_{ij}$ 、 $GPP_{ij}$ 、 $R_{ij}$  分别为第  $i$  年第  $j$  月的植被净初级生产力、总初级生产力和呼吸消耗量( $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ );  $\varepsilon_{ij}$  为第  $i$  年第  $j$  月的实际光能利用率;  $FPAR$  为植被吸收光合有效辐射的比例,是随植被生长而变化的量,本文利用逐月 NDVI 估测逐月  $FPAR$ 。  $PAR_{ij}$  为第  $i$  年第  $j$  月的入射光合有效辐射( $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ ),采用联合国粮农组织推荐的方法由全国气象站日照时数计算太阳总辐射,然后根据入射光合有效辐射占太阳总辐射的比例 0.48 计算  $PAR_{ij}$ 。

1.2.2 气象数据 气象数据来源于广西气象信息中心,选取 2000—2020 年广西境内 92 个气象站点的逐日平均气温、降水等数据,计算其月值、年值,采用反距离权重法插值生成  $250 \text{ m} \times 250 \text{ m}$  的气象要素栅格数据。

1.2.3 地形数据 地形数据为分辨率 30 m 的广西数字高程模型(digital elevation model, DEM)数据,来源于地理空间数据云,经几何校正、拼接、镶嵌、裁剪和投影变换处理获得广西海拔高度、坡度等地形数据。

1.2.4 土壤数据 土壤数据主要包括土壤类型数据和土壤质地数据,来源于世界土壤数据库(Harmonized World Soil Database, HWSD),经裁剪和投影变换处理获得广西土壤类型、土壤质地数据。

1.2.5 植被类型 基于 Landsat TM/ETM/OLI 卫星遥感数据,参照不同植被的光谱特征,确定不同植被的遥感分类特征参数,采用最大似然法(孙家柄,2003)、决策树分层等提取方法,获取 2000、2005、2010、2015、2020 年广西森林、灌草、农田植被类型信息数据。

### 1.3 方法

1.3.1 植被生态质量评价方法 基于植被净初级生产力和植被覆盖度,采用权重加权法构建植被生态质量指数,作为评价指标,定量反映 2000—2020 年广西植被生态质量变化特征。植被生态质量指数计算公式如下(钱栓等,2020)。

$$Q_i = 100(f_1 \times \frac{NPP_i}{NPP_m} + f_2 \times FVC_i) \quad (3)$$

式中:  $Q_i$  为第  $i$  年植被综合生态质量指数;  $FVC_i$  为第  $i$  年平均植被覆盖度,由全年 12 个月植被覆盖度取平均值获得;  $NPP_i$  为第  $i$  年植被净初级生产力,由全年 12 个月累加值获得;  $NPP_m$  为某时段年植被  $NPP$  的历史最高值,即空间区域范围内相应时段最好气候条件下的年植被  $NPP$ ;  $f_1$ 、 $f_2$  分别为权重系数( $f_1 = 0.5$ ,  $f_2 = 0.5$ )。

1.3.2 植被动态变化度计算方法 采用时空变化模型,计算广西植被动态变化度,公式如下(毕宝德,2006)。

$$K = \frac{U_b - U_a}{U_a} \times \frac{1}{T} \times 100\% \quad (4)$$

式中:  $K$  为植被动态度(%);  $U_a$  和  $U_b$  代表研究初期和末期的植被面积( $\text{km}^2$ );  $T$  为研究时段长(a)。

1.3.3 趋势分析法 采用一元线性回归方法,对 2000—2020 年广西植被生态质量指数变化趋势进行时间序列分析,以趋势率表示植被生态质量指数在该时间段内的增加或减少的速率。趋势率计算公式如下(张月丛等,2008)。

$$\theta_{\text{slope}} = \frac{n \times \sum_{i=1}^n i \times Q_i - (\sum_{i=1}^n i) [\sum_{i=1}^n Q_i]}{n \times \sum_{i=1}^n i^2 - [\sum_{i=1}^n i]^2} \quad (5)$$

式中:  $\theta_{\text{slope}}$  为趋势率;  $Q_i$  为第  $i$  年的年植被生态质量指数;  $n$  为要评价的年限。  $\theta_{\text{slope}} > 0$  表示在某段时间研究区域植被生态质量为增加趋势,植被生态改善;反之表示区域植被生态质量为减少趋势,植被退化。

1.3.4 相关分析法 利用 GIS 技术和相关分析法,分析广西植被生态质量变化与地形、土壤、气候条件的相关性。将植被生态质量指数空间分布图与地形高程图、坡度图相对应,高程以 10 m 为步长、坡度以  $1^\circ$  为步长,分别统计每 10 m 高程、 $1^\circ$  坡度区间内 2000—2020 年不同时段广西植被生态质

量指数的平均值,分析地形条件对植被生态质量影响。同样将植被生态质量指数空间分布图与土壤类型图、土壤质地图、植被类型图相对应,统计每类土壤类型、土壤质地类型、植被类型的 2000—2020 年不同时段广西植被生态质量指数的平均值,分析土壤、植被类型对植被生态质量影响。基于 2000—2020 年广西年平均植被生态质量指数与同期气温、降水量数据,利用偏相关和复相关分析法(穆少杰等,2012),分别计算基于像元尺度的广西植被生态质量年际变化与各气候因子的相关系数,并采用  $T$  和  $F$  检验法分别对偏相关系数和复相关系数的显著性进行检验。参考相关研究成果(曹磊等,2014),相关系数通过 0.05 水平的显著性检验,则认为其相关性达到显著水平;相关系数通过 0.01 水平的显著性检验,则认为其相关性达到极显著水平,以此分析气候条件对植被生态质量变化的响应。

1.3.5 驱动力分析法 地理探测器是探测要素的空间分异性,并揭示其背后驱动力的统计学方法(王劲峰和徐成东,2017)。其核心思想为假设某个自变量对某个因变量有重要影响,那么自变量和因变量的空间分布应该具有相似性。其解释力用  $q$  值度量,公式如下(Wang et al., 2010)。

$$q = 1 - \frac{\sum_{h=1}^L N_h \sigma_h^2}{N \sigma^2} \quad (6)$$

式中:  $h = 1, 2, \dots; L$  为因变量( $Y$ )和自变量( $X$ )的分层;  $N_h$  和  $N$  分别为层  $h$  内和区域内的单元数;  $\sigma_h^2$  和  $\sigma^2$  是层  $h$  和全区的  $Y$  值的方差。地理探测器  $q$  统计量的值域为  $[0, 1]$ ,  $q$  值越大说明因变量的空间分异性越明显,各项自变量因子对因变量的解释力越强。

利用王劲峰和徐成东(2017)提出的数据离散化方法,将植被生态质量变化因变量和自变量进行离散化处理,利用因子分析和交互探测,计算各自然因素对植被生态质量变化的影响力  $q$  及其相互作用关系,分析植被生态质量变化的驱动力。

## 2 结果与分析

### 2.1 广西植被生态质量时空变化特征分析

2.1.1 时间变化特征 2000—2020 年广西年植被生态质量指数在时间上呈现波动式增加趋势,植

被生态改善明显(图 1)。2000—2020 广西年平均植被生态质量指数为 50~80,趋势率达到 6.3/10 a ( $P < 0.05$ )。2005 年最低(62.72),2017 年最高(77.75)。2000—2005 年、2006—2010 年、2011—2015 年、2016—2020 年 4 个时段广西年均植被生态质量指数分别为 66.29、68.40、71.45、76.82。表明广西年平均植被生态质量指数逐步增加,但 2006—2010 时段平均植被生态质量指数增长稍偏慢,可能与 2006—2010 时段严重少雨干旱、低温寒冻灾害频发相关。2011—2015 时段开始跳跃式增长,尤其从 2013 年开始呈现明显上升趋势;2016—2020 时段较 2000—2005 时段的广西年均植被生态质量指数提高了 14.62%,生态环境总体提升显著,植被生态呈现好转态势。

2.1.2 空间变化特征 2000—2020 年广西年植被生态质量空间分异明显(图 2)。2000 年以来,广西年均植被生态质量指数呈现四周高,中间低的特征,高值区逐渐由东部和南部向西部和北部扩展。2000—2005 年、2006—2010 年两个时段空间分布格局相似,分别有 78.21%、82.89% 区域植被生态质量指数为高值区(大于 70),主要分布在东部的梧州市,南部的防城港市。2011—2015 年,广西植被生态质量继续改善,高值区扩展至玉林市、钦州市、崇左市,占比为 89.86%。2016—2020 年广西植被生态质量提升明显,高值区扩展至百色市、河池市,占比为 95.31%,大部分植被生态质量总体趋向好的态势发展。

2.1.3 时空变化趋势 基于广西植被生态质量指数,以 2000 年为基准,计算 2000—2020 年广西植被生态植被变化趋势率( $\theta_{\text{slope}}$ )。利用自然断点法,结合植被生态改善的实际情况,将  $\theta_{\text{slope}}$  划分为明显变差( $\theta_{\text{slope}} \leq -1.0$ )、变差( $-1.0 < \theta_{\text{slope}} \leq -0.5$ )、略变差( $-0.5 < \theta_{\text{slope}} \leq 0.0$ )、略变好( $0.0 < \theta_{\text{slope}} \leq 0.5$ )、变好( $0.5 < \theta_{\text{slope}} \leq 1.0$ )、明显变好( $\theta_{\text{slope}} > 1.0$ )6 个等级,并利用  $F$  检验法对  $\theta_{\text{slope}}$  进行显著性检验(图 3)。2000—2020 年广西总体有 98.83% 区域的植被生态质量呈变好趋势,88.71% 区域通过显著性增加检验,植被生态改善显著,主要分布在来宾市中南部、南宁市南部、钦州市中南部;仅有 1.17% 区域的植被生态质量呈下降趋势,0.45% 区域通过显著性减少检验,主要分布在南宁市、柳州市、梧州市、玉林市等城镇开发区。

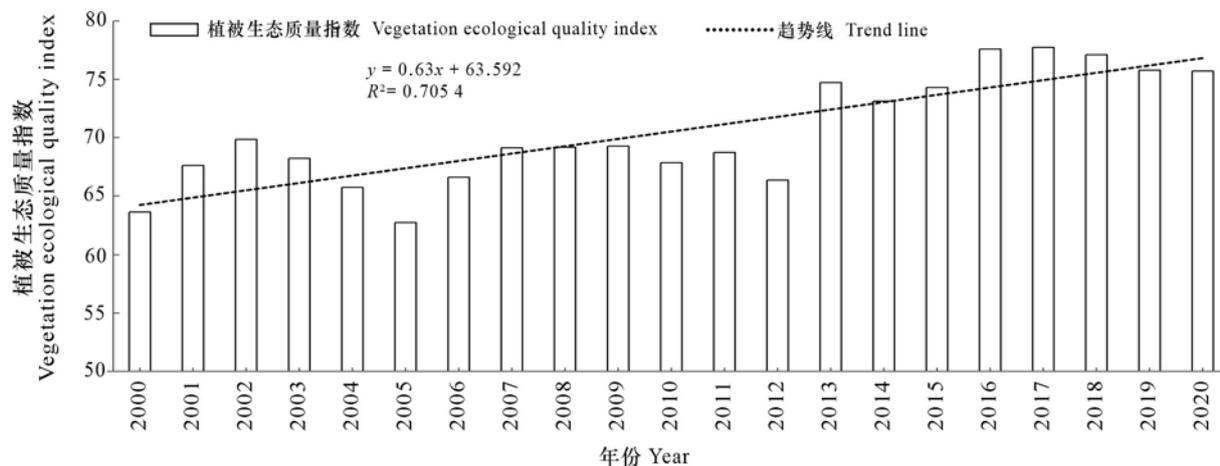


图 1 2000—2020 年广西植被生态质量指数变化图

Fig. 1 Variation of vegetation ecological quality index in Guangxi from 2000 to 2020

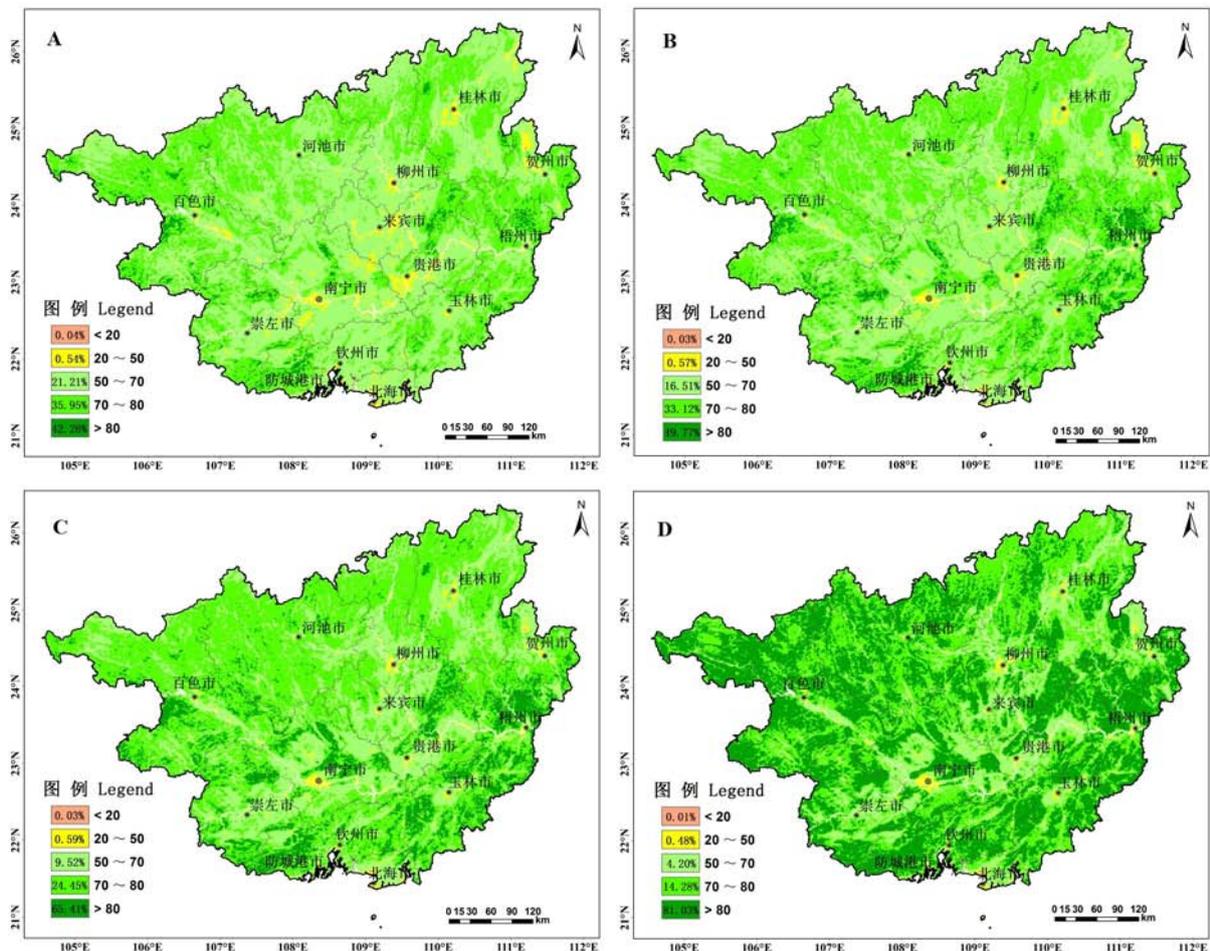
## 2.2 广西植被生态质量变化驱动因素分析

**2.2.1 地形对植被生态质量的影响** 2000—2020 年不同时段广西年均植被生态质量指数随地形环境的变化趋势如图 4 所示。从海拔可以看出, 0 m 至 200 m, 广西年均植被生态质量指数随着海拔增加上升速度最快; 200 m 至 400 m, 随着海拔增加呈现缓慢上升趋势; 400 m 至 800 m, 随着海拔增加呈现降低趋势; 800 m 至 1 200 m, 随着海拔的上升几乎保持不变的趋势; 1 200 m 至 1 600 m, 随着海拔的上升呈现缓慢下降趋势; 1 600 m 至 2 000 m, 随着海拔的上升呈现出较强的上下波动趋势。从坡度可以看出, 0° 至 15°, 植被生态质量随着坡度的上升而增加的趋势明显; 15° 至 25°, 随着坡度的上升呈现缓慢趋势; 25° 至 45°, 随着坡度的上升呈现略下降趋势; 45° 至 60° 随着坡度的上升呈现几乎保持不变的趋势; 60° 至 80°, 随着坡度的上升出现“上升—下降—上升”波动趋势。从不同时段可以看出, 在海拔 0~800 m、坡度 0° 至 25° 范围内, 4 个时段广西植被生态质量均逐步提升, 但在 1 200~1 600 m 海拔范围内, 2006—2010 年、2011—2015 年较 2000—2005 年时段的植被生态质量指数降低, 可能与复杂地形和自然灾害有关; 2016—2020 年时段全区不同地形环境下植被生态质量均得到了大幅度的提升。

**2.2.2 土壤对植被生态质量的影响** 2000—2020 年不同时段广西年均植被生态质量指数随土壤环境的变化趋势如图 5 所示。对于不同土壤类型而

言, 广西黄壤的平均植被生态质量指数最高, 为 75.6; 其次是黄红壤, 为 75.0; 石灰土和紫色土基本相同, 为 70.1; 潮土、水稻土较低, 分别为 64.9、55.3。对于不同土壤质地而言, 广西平均植被生态质量指数壤土最高, 平均为 68.5; 其次是粘土, 平均为 65.1; 砂土最低, 平均为 62.4。对于不同时段而言, 除砂质壤土、粉砂质粘土 2006—2010 年时段较 2000—2005 年时段植被生态质量指数有下降趋势, 其余土壤质地类型均呈现上升趋势; 2016—2020 年时段全区域土壤质地植被生态质量均得到了大幅度的提升。

**2.2.3 植被类型对植被生态质量的影响** 利用 2000 年、2005 年、2010 年、2015 年、2020 年广西植被类型信息, 分别统计 2000—2005 年、2006—2010 年、2011—2015 年、2016—2020 年广西植被类型动态及其生态质量指数平均值(表 1)。结果表明, 广西森林、灌草、农田植被动态变化及其生态质量差异明显。从植被动态变化看, 2000—2020 年 4 个时段森林、灌草的动态均大于 0, 其中, 森林的动态最大, 4 个时段的年平均增长率为 1.30%, 是广西植被面积演变的主导因子, 灌草的动态次之, 年平均增长率为 0.56%, 呈现逐年增长趋势, 农田植被的动态均小于 0, 呈减少趋势, 年平均减少率为 2.64% 且在 2010 年以后减少最为剧烈。从不同植被类型植被生态质量看, 森林平均植被生态质量较好, 为 74.38, 灌草次之, 为 72.19, 农田植被最低, 为 64.93。从不同时间段



A. 2000—2005; B. 2006—2010; C. 2011—2015; D. 2016—2020。

图 2 2000—2020 年各时段广西植被生态质量空间变异分布图

Fig. 2 Distribution of spatial variation of vegetation ecological quality in Guangxi in each period from 2000 to 2020

看,2000—2010 年广西农田植被生态质量指数年均增速最快,森林次之,灌草较慢;2011—2020 年,森林植被生态质量指数年均增速最快,灌草次之,农田较慢(图 6)。

2.2.4 气候对植被生态质量变化的影响 2000—2020 年广西年均气温的变化范围为 20.25~21.77℃,多年均值为 20.96℃,呈现上升趋势;年降水量的变化范围为 1 224.05~1 920.32 mm,多年均值为 1 547.51 mm,呈现上升趋势(图 7)。广西气温、降水量变化与植被生态质量指数的正相关特征明显(图 8)。气温与植被生态质量指数的偏相关系数为-0.69~0.92,平均值为 0.32。正、负相关区域分别占总面积的 94.26%、5.74%。其中,显著

正相关区域占比为 39.90%,主要分布在桂东北的桂林市、柳州市、河池市的东部和西部,桂西北百色市北部,桂南的钦州市东北部、防城港市东部,桂中来宾市东北部;显著负相关区域仅占 0.24%,主要分布在梧州南部。降水量与植被生态质量指数的偏相关系数为-0.64~0.89,平均值为 0.34。正、负相关的区域分别占总面积的 96.57%、3.43%。其中,显著正相关区域占比为 44.38%,主要分布在百色市东南部和西北部,崇左市、南宁市、梧州市的大部分,河池市东南部,桂林市东南部和东北部,贺州市北部,钦州市东北部;显著负相关区域仅占 0.04%。气温降水量与植被生态质量指数的复相关系数为 0.00~0.92,平均值为 0.49。

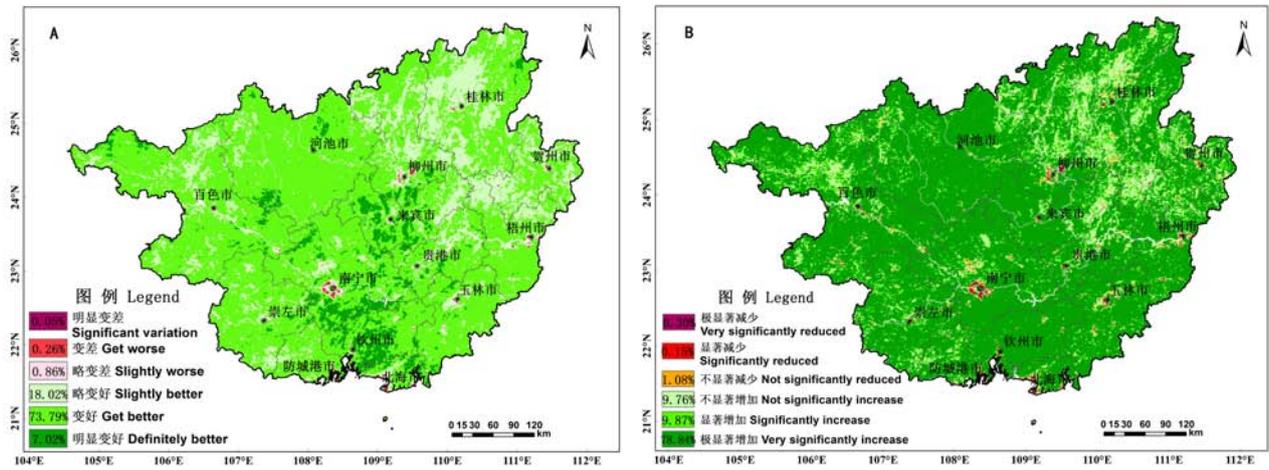
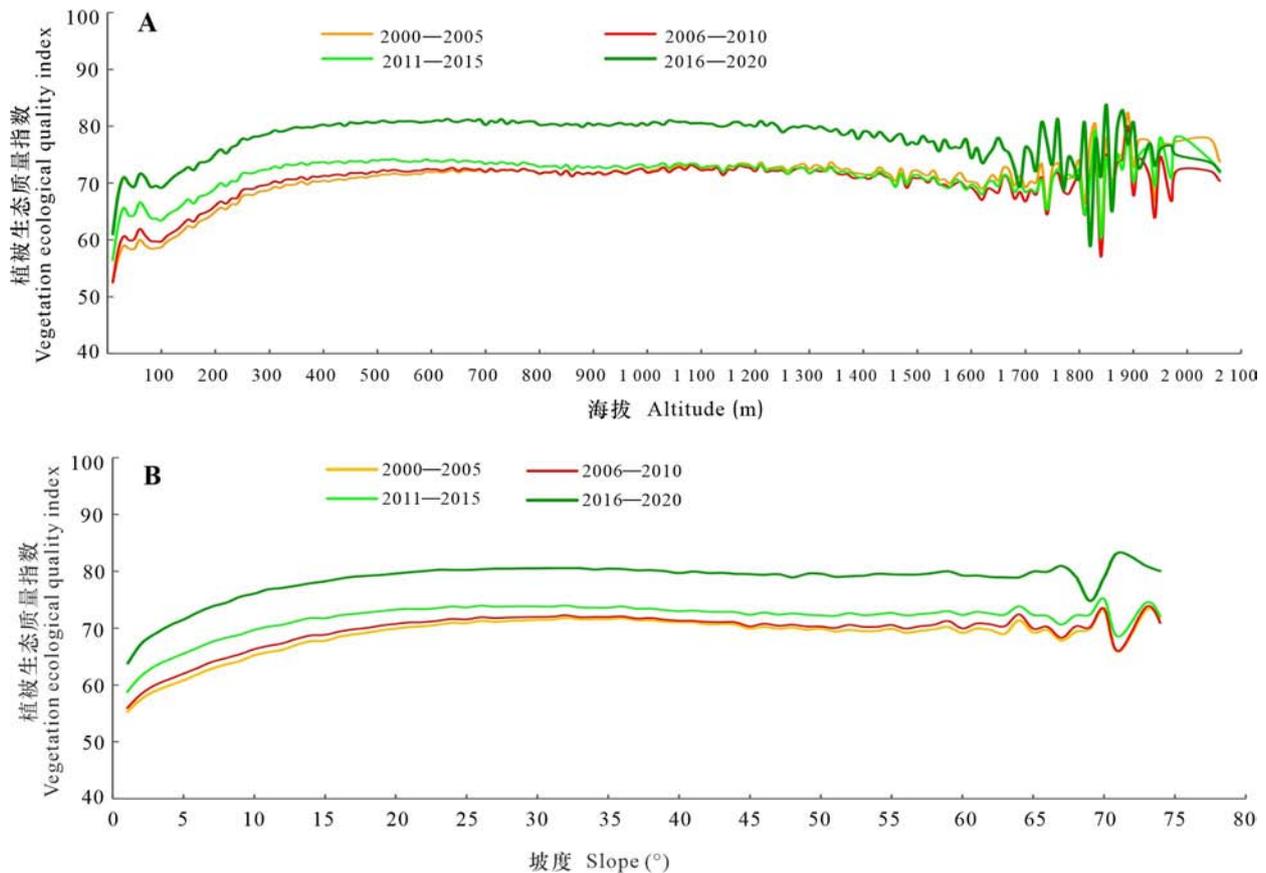


图 3 2000—2020 年广西植被生态质量空间变化趋势 (A) 及显著性检验 (B)

Fig. 3 Spatial variation trend (A) and significance test (B) of vegetation ecological quality in Guangxi from 2000 to 2020

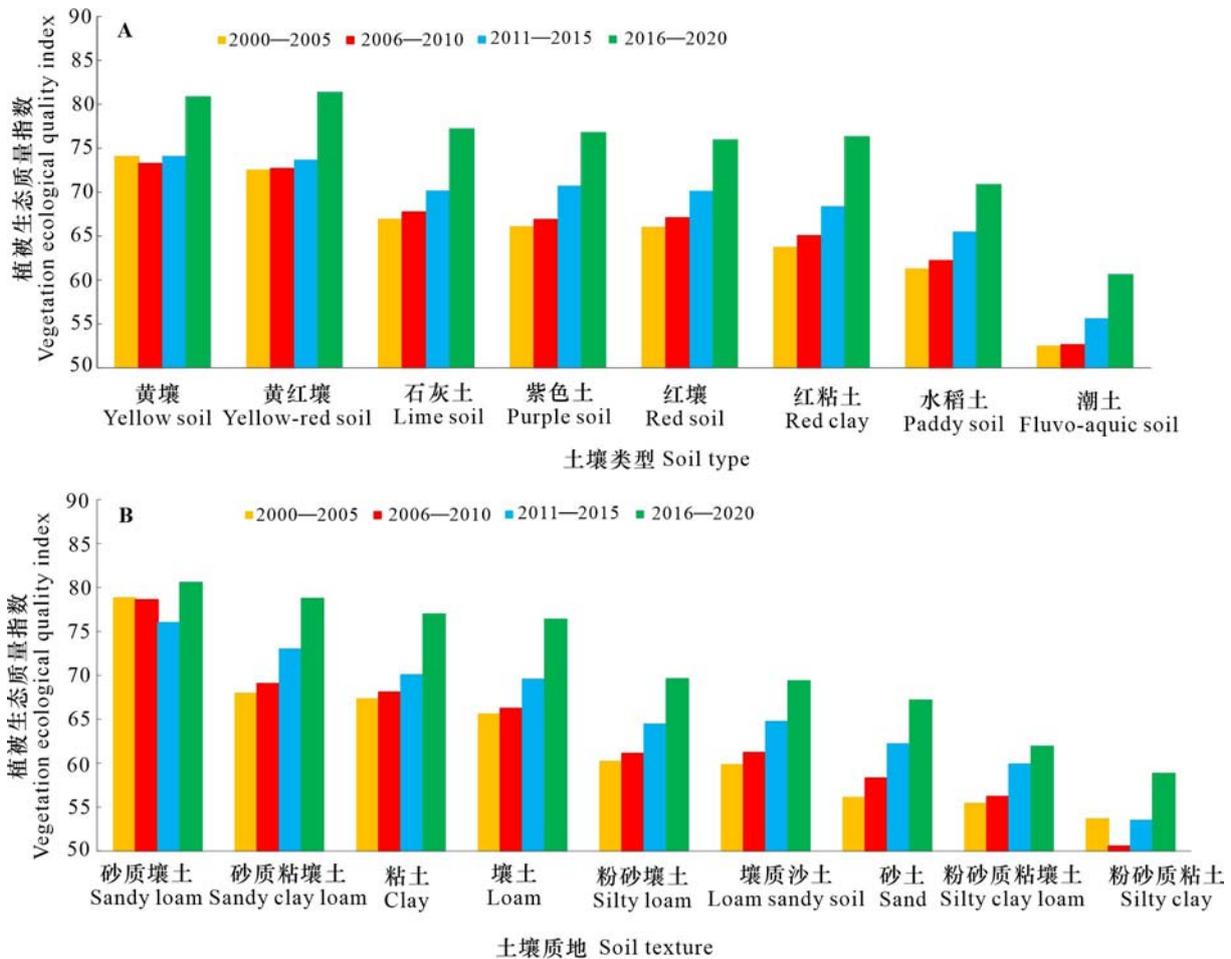


A. 海拔; B. 坡度。

A. Altitude; B. Slope.

图 4 2000—2020 年不同时段广西植被生态质量指数随地形变化趋势图

Fig. 4 Variation trend of vegetation ecological quality index with topography in Guangxi in different periods from 2000 to 2020



A. 土壤类型; B. 土壤质地。

A. Soil type; B. Soil texture.

图 5 2000—2020 年不同时段广西植被生态质量指数随土壤环境变化趋势图

Fig. 5 Variation trend of vegetation ecological quality index with soil environment in Guangxi in different periods from 2000 to 2020

表 1 2000—2020 年广西不同植被类型植被生态质量指数变化

Table 1 Variation of vegetation ecological quality index of different vegetation types in Guangxi from 2000 to 2020

植被类型 Vegetation type	2000—2005		2006—2010		2011—2015		2016—2020	
	动态度 Dynamic attitude (%)	平均值 Average						
森林 Forest	1.20	70.76	2.46	71.77	0.65	74.89	0.88	80.11
灌草 Shrub-grass	0.17	68.16	0.32	70.02	0.74	72.97	0.99	77.59
农田 Farmland	-1.50	60.68	-3.47	63.11	-3.11	65.24	-2.49	70.69

复相关性较强区域(系数大于 0.4)较大, 占总面积的 73.19%, 显著区域占比为 44.14%, 主要分布在

柳州市东北部、河池市东部、桂林市西南部、百色市西北部和东南部、崇左市西部、南宁市西北部、

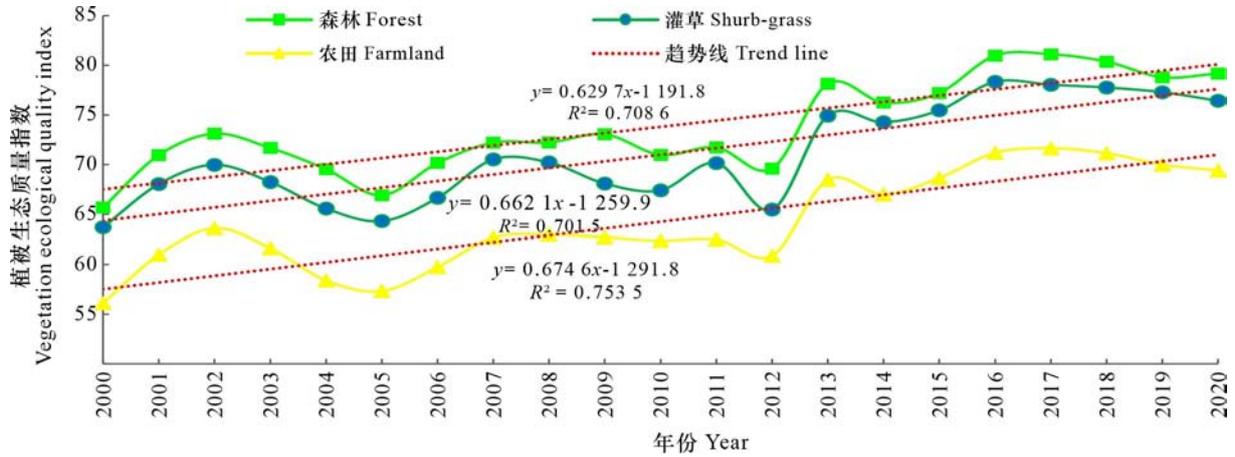


图 6 2000—2020 年广西不同植被类型植被生态质量指数变化图

Fig. 6 Variation of vegetation ecological quality index of different vegetation types in Guangxi from 2000 to 2020

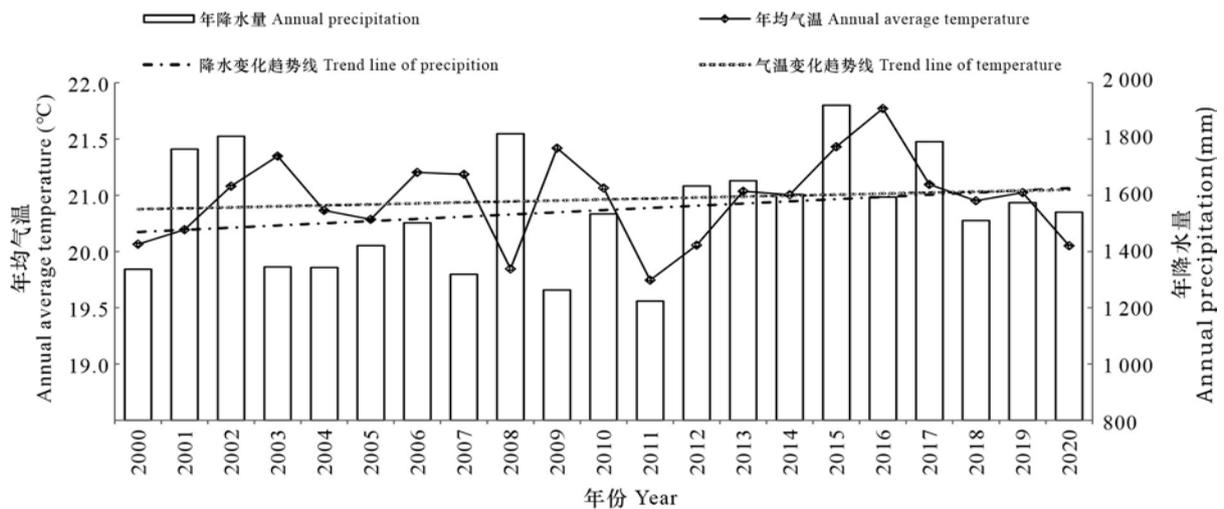


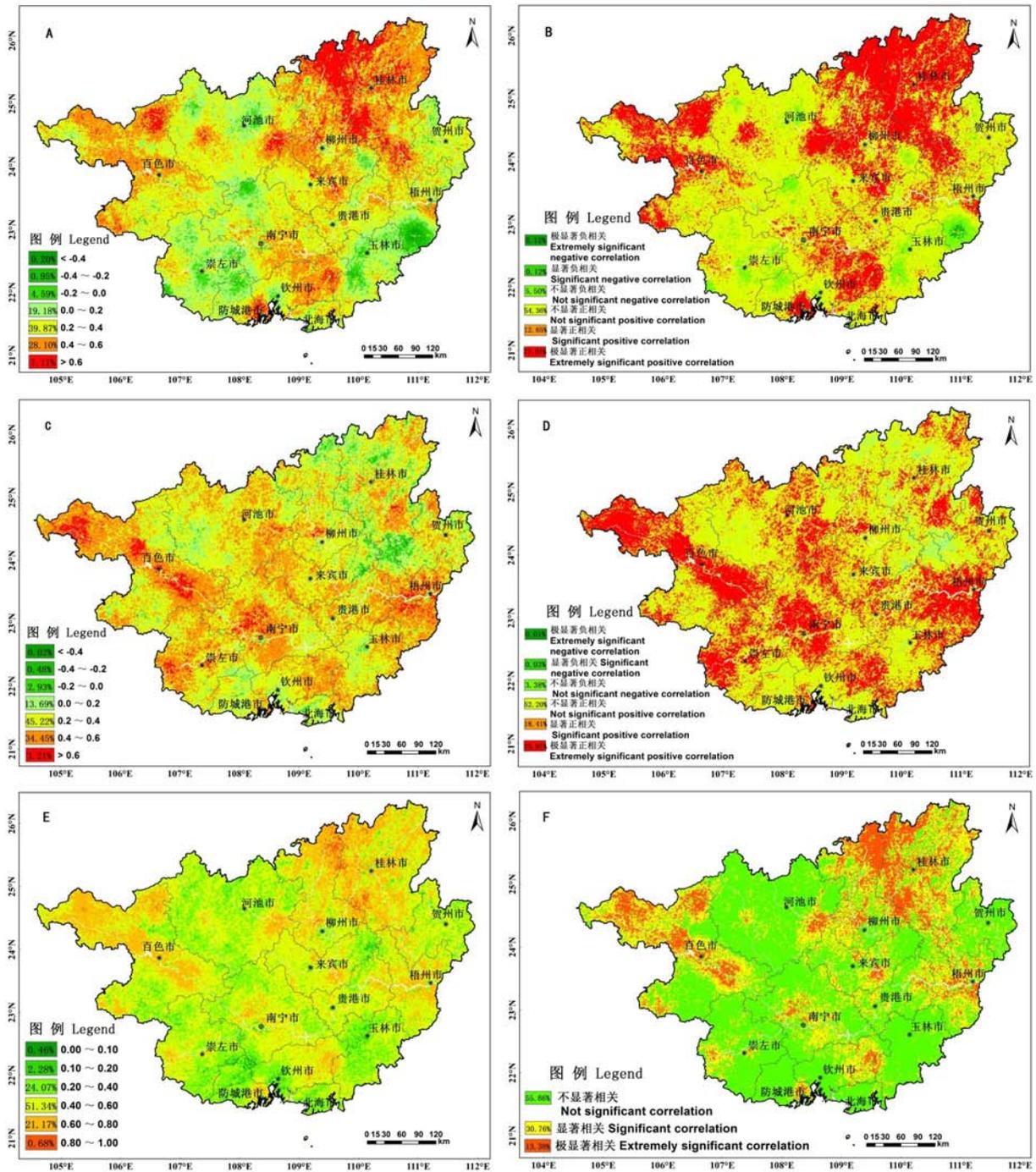
图 7 2000—2020 年广西年均气温、年降水量变化趋势图

Fig. 7 Variation trend of annual average temperature and annual precipitation in Guangxi from 2000 to 2020

钦州市东部和梧州市中部。其余大部分为不显著区域,占比为 55.86%。

基于广西植被生态质量变化与各气候因子的相关性及其显著性检验,采用植被定量因子变化的驱动分区方法,构建广西植被生态质量演变气候驱动因素分区指标(表 2)。气温降水强驱动([T+P]<sup>+</sup>):R<sub>1</sub>和 R<sub>2</sub>均满足 |t| > t<sub>0.01</sub>且 R<sub>3</sub>满足 F > F<sub>0.05</sub>。气温为主要驱动(T):R<sub>1</sub>满足 |t| > t<sub>0.01</sub>且 R<sub>3</sub>满足 F > F<sub>0.05</sub>。降水为主要驱动(P):R<sub>2</sub>满足 |t| > t<sub>0.01</sub>且 R<sub>3</sub>满足 F > F<sub>0.05</sub>。气温降水弱驱动([T+P]<sup>-</sup>):R<sub>1</sub>和 R<sub>2</sub>均满足 |t| ≤ t<sub>0.01</sub>且 R<sub>3</sub>满足 F > F<sub>0.05</sub>。非气候驱动(NC):R<sub>3</sub>满足 F ≤ F<sub>0.05</sub>。

根据驱动力分区指标,利用 GIS 技术,划分广西植被生态质量演变驱动力分区(图 9)。2000—2020 年广西植被生态质量演变驱动力主要分为气候驱动力与非气候驱动力,占比分别为 44.14%、55.86%。气候驱动力以气温为主要驱动(T)的区域面积最大,占比为 17.86%,主要分布在柳州市的三江县、柳江区、融水县,桂林市大部分,百色市乐业县,贺州市昭平县,该地区地处云贵高原边缘山地地区,降水充沛,年均降水为 1 633.2 mm,高于全区年均降水量 5.54%,但地形复杂,平均海拔为 472.1 m,平均坡度为 20.7°,因此植被生态质量变化对气温较为敏感。降水为主要驱动(P)的区



A. 气温偏相关; B. 气温偏相关显著性; C. 降水量偏相关; D. 降水量偏相关显著性; E. 气温和降水量复相关; F. 气温和降水量复相关显著性。  
 A. Partial correlation with temperature; B. Significance of partial correlation with temperature; C. Partial correlation with precipitation; D. Significance of partial correlation with precipitation; E. Complex correlation with temperature and precipitation; F. Significance of complex correlation with temperature and precipitation.

图 8 广西植被生态质量与气候相关及其显著性空间分布图

Fig. 8 Spatial distribution of correlation between vegetation ecological quality and climate and its significance in Guangxi

表 2 广西植被生态质量变化气候驱动分区指标  
Table 2 Climate-driven zoning index of vegetation ecological quality change in Guangxi

变化驱动因素 Changes driving factor		分区指标 Zoning indicator		
		$R_1$	$R_2$	$R_3$
气候因子 Climate factor	$[T+P]^+$	$ t  > t_{0.01}$	$ t  > t_{0.01}$	$F > F_{0.05}$
	T	$ t  > t_{0.01}$		$F > F_{0.05}$
	P		$ t  > t_{0.01}$	$F > F_{0.05}$
非气候因子 Non-climate factor	$[T+P]^-$	$ t  \leq t_{0.01}$	$ t  \leq t_{0.01}$	$F > F_{0.05}$
	NC			$F \leq F_{0.05}$

注:  $R_1$  为植被生态质量与气温偏相关的  $T$  显著性检验;  $R_2$  为植被生态质量与降水偏相关的  $T$  显著性检验;  $R_3$  为植被生态质量与气温、降水复相关的  $F$  显著性检验。

Note:  $R_1$  is the  $T$ -significance test of the partial correlation between vegetation ecological quality and temperature;  $R_2$  is the  $T$ -significance test of the partial correlation between vegetation ecological quality and precipitation;  $R_3$  is the  $F$ -significance test of the compound correlation between vegetation ecological quality and temperature and precipitation.

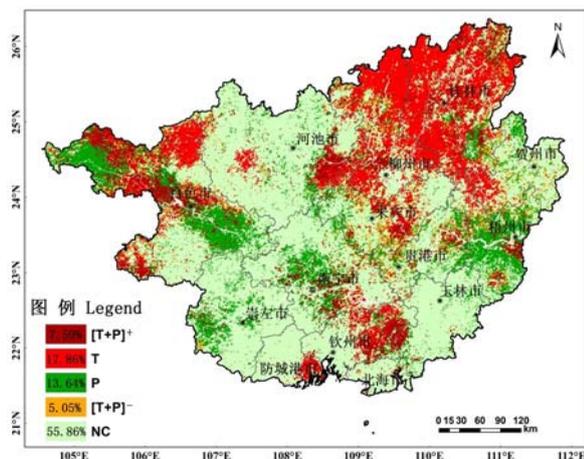


图 9 广西植被生态演变驱动力分区图

Fig. 9 Distribution of driving forces of vegetation ecological change in Guangxi

域面积次之,占比为 13.64%,主要集中在百色市隆林县、西林县、田东县、田阳县,崇左市龙州县,南宁市武鸣区,贺州市富川县,桂林市平乐县,梧州市藤县、苍梧县,该地区地处广西丘陵地区,平均海拔为 365.2 m,平均坡度为 18.7°,热量充足,年均气温为 21.3 °C,但该地年均降水量相对较少,

为 1 422.9 mm,低于全区年均降水量的 8.05%,气象干旱风险较大,因此植被生态质量变化对降水量较为敏感。气温降水强驱动( $[T+P]^+$ )、气温降水弱驱动( $[T+P]^-$ )的区域面积较小,占比分别为 7.59%、5.05%,气候条件均介于 T 型和 P 型之间,空间分布上, $[T+P]^+$ 型主要集中在河池市宜州区,柳州市柳江区、柳城县,桂林市恭城县、平乐县、全州县,百色市隆林县、田林县,来宾市武宣县,钦州市浦北县,梧州市龙圩区; $[T+P]^-$ 型零散分布在柳州市融安县、来宾市兴宾区。其余大部分地区属于非气候驱动(NC)的区域,该地区大部分属于喀斯特地貌,地形复杂,植被以灌木、灌丛为主,土壤以石灰土为主,土层薄,土地贫瘠,石漠化严重,易受自然灾害的影响,是广西生态恢复治理重点关注区域。

### 2.3 广西植被生态质量变化驱动力分析

基于广西植被生态质量变化的驱动因素分析,利用数据离散化方法,将地形、土壤、植被、气候因子进行分类。其中,地形因子,选择高程( $X_1$ )按照<200 m、200~400 m、400~800 m、800~1 200 m、1 200~1 600 m、>1 600 m分为6类,坡度( $X_2$ )按照<15°、15°~25°、25°~45°、45°~60°、>60°分为5类;土壤因子,选择土壤类型( $X_3$ )按照黄壤、红壤、黄红壤、红粘土、石灰土、紫色土、潮土、水稻土分为8类,土壤质地( $X_4$ )按照砂质壤土、砂质粘壤土、粘土、壤土、粉砂壤土、壤质沙土、砂土、粉砂质粘壤土、粉砂质粘土分为9类;植被因子,选择植被类型( $X_5$ )按照森林、灌草、农田、其他分为4类,年均植被覆盖度( $X_6$ )按照<30%、30%~45%、45%~60%、60%~75%、>75%分为5类,年均植被净初级生产力( $X_7$ )按照<600 gC·m<sup>-2</sup>、600~800 gC·m<sup>-2</sup>、800~1 000 gC·m<sup>-2</sup>、1 000~1 200 gC·m<sup>-2</sup>、>1 200 gC·m<sup>-2</sup>分为5类;气候因子,选择年均降水量( $X_8$ )按照<1 200 mm、1 200~1 400 mm、1 400~1 600 mm、1 600~1 800 mm、1 800~2 000 mm、>2 000 mm分为6类,年均气温( $X_9$ )按照<19 °C、19~20 °C、20~21 °C、21~22 °C、>22 °C分为5类。以年均植被生态质量指数为因变量,地形、土壤、植被、气候等因子为自变量,利用 ArcGIS 的渔网点工具生成等间距(0.025°)的采样点,并对因变量及各自变量的栅格数据进行信息提取,采用地理探测器分析 2000—2020 年各阶段广西植被生态质量变化驱动机制。

2.3.1 单因子驱动力探测结果 广西植被生态质量变化单因子探测结果表明(表 3),各驱动因子对广西植被生态质量时空分布的影响程度有明显差异。各生态环境因素对应的平均  $q$  值大小排序为植被>地形>土壤>气候。从单影响因子解释力的角度来看,年均植被净初级生产力和植被覆盖度的解释力均在 70%以上,是影响广西植被生态质量时空分异的最主要因素;高程、坡度、植被类型的解释力在 20%~60%之间,是影响广西植被生态质量时空分异的次要因素;土壤类型、土壤质地、年均降水量和气温的解释力均小于 10%,对广西植被生态质量的空间分异特征影响最小。从分时间段来看,2000—2020 年广西植被生态质量变化的地形、土壤、气候单影响因子  $q$  值均呈下降趋势,而植被单影响因子呈上升趋势,表明地形、土壤、气候单影响因子对植被生态质量空间分布的解释力逐步减弱,而植被单影响因子的解释力逐步增强。

2.3.2 因子交互作用探测结果 广西植被生态质量变化因子交互作用探测结果表明(表 4),广西植被生态质量时空分异特征的形成并非只受单一因子影响,而是各因子共同作用的结果;各影响因子间的交互作用对广西植被生态质量的影响呈非线性增强及双因子增强关系,不存在相互独立或减弱的情况。从不同类型因子的解释力而言,地形与植被、土壤与植被、气候与植被因子交互作用最明显,平均解释力在 60%以上,其中坡度与植被净初级生产力( $q=0.8843$ )、高程与植被净初级生产力( $q=0.8750$ )、气温与植被净初级生产力( $q=0.8611$ )、土壤类型与植被净初级生产力( $q=0.8523$ )、土壤质地与植被净初级生产力( $q=0.8520$ )、降水量与植被净初级生产力( $q=0.8516$ )、土壤类型与植被覆盖度( $q=0.8049$ )的交互作用最强,平均解释力在 80%以上;高程与植被覆盖度( $q=0.7891$ )、气温与植被覆盖度( $q=0.7861$ )、土壤类型与植被覆盖度( $q=0.7849$ )、土壤质地与植被覆盖度( $q=0.7848$ )、降水量与植被覆盖度( $q=0.7828$ )的交互作用次之,平均解释力为 60%~80%;土壤类型与降水量( $q=0.0955$ )、土壤类型与气温( $q=0.0935$ )、土壤质地与气温( $q=0.0836$ )、土壤质地与降水量( $q=0.0692$ )的交互作用最弱,解释力小于 10%。从同类型因子的解释力而言,植被因子交互作用较明

显,其中植被覆盖度与植被净初级生产力( $q=0.9288$ )、植被类型与植被净初级生产力( $q=0.8632$ )、植被类型与植被覆盖度( $q=0.7917$ )的交互作用最强,平均解释力达 70%以上;高程与坡度( $q=0.4839$ )、土壤类型与土壤质地( $q=0.1180$ )的交互作用次之,平均解释力为 10%~50%;降水量与气温( $q=0.0722$ )的交互作用最弱,平均解释力小于 10%。

### 3 讨论

基于不同评价指标的植被生态质量时空变化特征存在差异。本研究选择基于植被覆盖度和净初级生产力共同构建的生态质量指数(EQI)为评价指标,研究结果表明,2000—2020 年广西植被 EQI 波动增加,植被生态明显改善,这与全国尺度以植被综合生态质量指数 QI(钱栓等,2020)为指标的评估结果相符。与单独以植被 NPP 为评价指标的评估结果不相符(周爱萍等,2014;荣检等,2017;熊小菊等,2019)。主要原因是本研究依据植被生态学原理,不但采用了决定植被分布与量度内在与外在原因的植被生产力表征,还采用了植被对自然生态过程或生态平衡所做出的以经济贡献作为评价指标的植被覆盖度表征,以此构建的植被综合生态质量模型分析植被生态质量时空分布特征,结果较单因子评价客观全面。此外,本研究结果显示,广西植被生态质量改善存在较大的空间异质性,EQI 呈现四周高、中间低的特征,这与研究区植被覆盖度(王永锋等,2017;杨艳萍等,2021)、植被 NPP(荣检等,2017;熊小菊等,2019)分布格局基本一致,主要原因是与广西地形呈周高中低、形似盆地特征有密切相关。EQI 以植被覆盖度指标表征植被生态功能,植被 NPP 表征植被生产功能,两者的权重系数可以根据研究地区及植被类型进行调整,这对于气候梯度、植被生态系统类型地域差异明显的中国不同地区具有很好的适用性,但植被覆盖度和植被 NPP 的两者权重等参数本地化需深入研究。

植被生态质量受到气象灾害和人类活动影响显著。干旱、洪涝及极端气温变化等极端气象灾害会降低森林覆盖率和森林质量(王剑波等,2012),如 2008 年低温雨雪冰冻灾害导致广西大量林木被损毁,生态环境受到严重影响(王祝雄

表 3 单影响因子  $q$  值  
Table 3  $q$  values of single impact factor

时段 Period	地形 Terrain		土壤 Soil		植被 Vegetation			气候 Climate	
	$X_1$	$X_2$	$X_3$	$X_4$	$X_5$	$X_6$	$X_7$	$X_8$	$X_9$
2000—2005	0.350 8	0.532 5	0.070 6	0.047 5	0.188 5	0.765 2	0.814 4	0.016 2	0.037 5
2006—2010	0.251 1	0.472 0	0.065 5	0.046 0	0.249 1	0.769 8	0.827 4	0.014 7	0.014 8
2011—2015	0.221 8	0.444 6	0.052 8	0.049 2	0.254 0	0.772 4	0.851 5	0.009 0	0.007 1
2016—2020	0.246 5	0.465 7	0.055 4	0.048 1	0.291 7	0.806 0	0.895 6	0.011 0	0.014 1
平均值 Average	0.267 6	0.478 7	0.061 1	0.047 7	0.245 8	0.778 3	0.847 2	0.012 7	0.018 4

表 4 影响因子交互作用  $q$  值  
Table 4  $q$  values of interaction impact factors

影响因子 Impact factor	$X_1$	$X_2$	$X_3$	$X_4$	$X_5$	$X_6$	$X_7$	$X_8$	$X_9$
$X_1$	0.267 6								
$X_2$	0.483 9	0.478 7							
$X_3$	0.313 4	0.515 7	0.061 1						
$X_4$	0.363 3*	0.523 1	0.118 0*	0.047 7					
$X_5$	0.418 9	0.564 0	0.289 1	0.281 9	0.245 8				
$X_6$	0.789 1	0.804 9	0.784 9	0.784 8	0.791 7	0.778 3			
$X_7$	0.875 0	0.884 3	0.852 3	0.852 0	0.863 2	0.928 8	0.847 2		
$X_8$	0.320 5*	0.515 4*	0.095 5*	0.069 2*	0.266 4*	0.782 8	0.851 6	0.012 7	
$X_9$	0.335 6*	0.518 9*	0.093 7*	0.083 6*	0.268 8*	0.786 1	0.861 1	0.072 2*	0.018 4

注：\* 代表非线性增强关系；无 \* 代表双因子增强关系。

Note: \* represents a non-linear enhancement relationship; no \* represents a two-factor enhancement relationship.

等,2008)。本研究发现 2000—2010 年广西植被 EQI 较低,可能原因是在这期间 2004、2005、2006、2009 年广西区域旱情严重(陈燕丽等,2019b),导致植被绿度和生产力降低,影响植被生态质量,因此研究结果与实际灾情相符。此外,人类活动对植被 EQI 的影响也不可忽视。自 1999 年以来,国家实施多项退耕还林和石漠化治理工程,增加对林草植被保护的投入(马华等,2014),以林业生态建设为中心的石漠化治理工程对减少石漠化起到了显著效果,2012 年广西石漠化减少面积在全国 8 个石漠化省区中最多,全区森林覆盖率达 61.4%,跃居全国第三(黄文华等,2013)。可见,人类活动增加了植被覆盖度,提升了植被生产力,进而改善了植被生态质量。本研究也发现森林和

灌草动态度大于 0,面积递增,而农田植被动态度小于 0,面积减少,2013 年广西植被 EQI 开始跳跃式增长,植被生态明显改善。这说明广西森林和灌草面积增加,农田面积减少,植被类型之间均存在相互转移变化。联系实际,植被类型变化转移原因可能与国家石漠化治理“退耕还林还草”政策、城市化进程建设项目占用或非农活动导致耕地减少、农村劳动人口外出务工导致耕地丢荒等原因有关。本研究对 2000—2020 年广西各阶段植被生态变化的因子驱动力进行探测,结果也表明地形、土壤、气候影响因子对植被生态质量时空分异的解释力逐步减弱,而植被影响因子的解释力逐步增强,说明人类活动降低了地形、土壤、气候对植被生态质量空间分异的影响。因此,未来

广西生态环境保护应着重考虑自然灾害、人类活动对植被的影响,同时也应考虑多种自然因子之间的协同作用,从多视角、多维度探究各因子对植被生态质量的影响,合理制定植被生态保护与修复措施。

地形、土壤、植被、气候对植被生态的影响存在较大的空间差异。对于地形而言,其涵盖了高程、坡度等多维变量,通过水热和土壤条件影响植被生长(邓元杰等,2020)。本研究发现,在高程 $<400\text{ m}$ 、坡度 $<25^\circ$ 的区域,EQI 较低且波动性强,可能原因是该区域为人类活动密集区人类活动较多,同时由于该区域为平原和丘陵过渡地带,植被类型不稳定,农田向灌草、森林转变频率较高,因而 EQI 变化较明显,杨艳萍等(2021)对广西地区植被 NDVI 随地形变化特征的研究中得出相似结论。在 $1\ 600\text{ m}<\text{高程}<2\ 000\text{ m}$ 、 $60^\circ<\text{坡度}<80^\circ$ 的区域,EQI 随高程和坡度波动性也较强,可能与该区域的地貌有关,该区域主要包括喀斯特和山地丘陵两种地貌类型,喀斯特地貌即岩溶石山区,植被以灌草、灌木为主,EQI 相对较低,山地丘陵以木本、藤本植物为主,EQI 相对较高。另外,该区域多为山峰顶端,坡度较大,多数植被附着力低,极易发生水土流失,导致 EQI 稳定性较差。土壤方面,由于结构、质地、肥力等方面的差异,不同土壤类型条件下植被的生长速度和长势不同。本研究发现壤土植被 EQI 较高,砂土植被 EQI 较低。已有研究也表明壤土通气透水、蓄水保肥,适宜植被生长,而砂土土温高、有机质不易积累、腐殖质含量低,不利于植被生长。气候方面,已经证实气温和降水等气象因子是植被生长的重要驱动力,但两者的响应规律则因研究时段、遥感参数和研究方法有一定的差异。对于广西地区植被而言,杨艳萍等(2021)研究发现在居民用地和未利用土地上植被对气温响应较剧烈,而在林地上植被对降水响应较剧烈;李燕丽等(2014)发现广西植被 NPP 与降水正相关,与温度相关性不显著;而荣检等(2017)认为年尺度上广西植被 NPP 与降水负相关,与气温正相关;熊小菊等(2019)提出广西植被 NPP 对气温降水变化响应不显著。说明不同植被类型受降水和温度的影响大小具有较大差异性(王永锋等,2017),两者的作用大小尚需深入研究(韦振锋等,2013;张敏等,2019)。本研究采用偏相关方法分析两者的响应特征,发现广西植被 EQI

在气温和降水共同影响下具有较强空间异质性,EQI 与气温、降水均显著正相关,对于海拔较高、降水丰富的山地,植被 EQI 对气温响应更敏感,对于海拔较低、降水相对偏少的丘陵,植被 EQI 对降水响应更敏感。可能原因是对于山地地区,若降水丰富,则提供了充足的水分来源,一定程度上削弱了降水对植被的直接效应,而由于海拔较高,温度变化较大,影响不同植被的光合作用,因而植被 EQI 对气温响应更敏感;对于丘陵地区,若热量充足,则提供了稳定的热量,一定程度上削弱了气温对植被的直接效应,而由于水分偏少,从而抑制不同植被的生长,因而植被 EQI 对降水响应更敏感。这与前人研究的在半湿润和湿润区,温度对植被的影响要高于降水,而在半干旱区,降水对植被的影响要高于温度的结论基本一致(Hua et al., 2017;张顾萍等,2021)。

植被生态质量时空演变驱动力存在一定的耦合关系。本研究对广西植被 EQI 变化气候驱动力分区的结果表明,以气温、降水为主要驱动的区域面积较大,而单因子探测结果表明,气温和降水量对广西植被 EQI 的空间分异特征影响较小。因子交互作用探测结果进一步表明,与单一生态环境因子相比,气候与生态环境因子之间的协同作用增强了其对植被 EQI 时空分异的解释能力,气温、降水量与植被覆盖度、植被 NPP 的交互作用的解释力均超过 70%。已有相关研究也表明,植被与水热组合条件变化的响应与适应将对植被的生理生态过程、物质积累与分配以及生态系统的结构和功能产生巨大影响(Butler et al., 2012;吕晓敏等,2015)。同时,气温可以直接影响土壤温度,从而影响植物的水肥吸收和传输,进而影响植被的生长(康红梅等,2020)。但是,本研究发现气温、降水与土壤类型、土壤质地交互作用较弱,说明对于亚热带地区,较高的气温可能会导致土壤温度升高,不利于土壤对水肥吸收,抑制植被生长,弱化了对植被生态质量空间分异解释力。该结论与半湿润、半干旱地区的研究结果不同,对于该地区气温和土壤类型交互作用最强,适宜的气温利于土壤吸收养分,促进植被生长,增强了对植被生态质量空间分异解释力(王金杰等,2021)。

总体而言,2000 年以来,广西植被生态质量变化驱动力是地形、土壤、植被、气候、自然灾害和人类活动的共同驱动的结果。虽然目前地理探测器

对影响因子的空间分区还没有明确的划分标准,但是本研究主要基于植被生态质量变化驱动因素分析的基础上进行因子的空间分区。因此,其因子解释力具有一定的客观性。同时,本研究仅从地形、土壤、植被、气候等方面定量分析了自然因子对广西植被生态质量时空分异的驱动机制,尚未研究出植被生态质量变化的气候影响率、气象灾害定损、人类活动贡献率定量化评价。进一步地,在此基础上,研究基于气象模型和生态模型,构建植被生态质量变化气象条件、气象灾害、人类活动贡献率评价技术方法有待深入研究。

## 4 结论

本文以生态质量指数为评价指标,分析了2000—2020年广西植被生态质量时空分布特征及其驱动力,得到以下结论。

(1)2000年以来广西植被生态质量指数呈显著增加趋势,区域植被生态明显改善。植被生态质量发展经历了缓慢增长、迅速增长、显著提升等演变阶段。在空间上,广西植被生态质量指数呈现四周高,中间低的特征,高值区逐渐由东部向西部、北部扩展。

(2)广西植被生态质量时空演变影响因素差异显著。随着海拔高度的上升植被生态质量总体变化呈“增加—下降—不变—上下波动”的趋势。就不同土壤类型的植被生态质量整体而言,壤土的植被生态质量高,砂土的植被生态质量低。不同植被类型的生态质量表现如下:森林和灌草的动态度均大于0,面积呈递增变化状态,生态质量较高;而农田植被的动态度小于0,面积呈减少变化状态,生态质量较低。不同气候特征下的植被生态质量与气温、降水均呈显著正相关关系,受气温、降水共同影响,其中以气温为主要驱动的区域面积最广,降水为主要驱动的区域面积次之,气温降水强驱动和弱驱动的区域面积较小。

(3)广西植被生态质量变化驱动力受地形、土壤、植被、气候、自然灾害和人类活动的共同影响。自然影响因子解释力排序为植被>地形>土壤>气候,其中植被净初级生产力和植被覆盖度是影响植被生态质量时空分异的最主要因素。自然因子对广西植被生态质量变化的影响存在交互作用,均呈非线性增强及双因子增强关系,其中地形与

植被、土壤与植被、气候与植被因子交互作用最明显。自然灾害、人类活动加剧了植被生态质量变化的影响,其中干旱、低温冷害等气象灾害抑制了植被生态质量的改善,而林业生态工程等人为活动促进了植被生态质量的提升。

## 参考文献:

- BI BD, 2006. Economic geography [M]. Beijing: Renmin University of China Press. [毕宝德, 2006. 经济地理学 [M]. 北京: 中国人民大学出版社.]
- BUTLER SM, MELILLO JM, JOHNSON JE, et al., 2012. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: Implications for ecosystem function and structure [J]. *Oecologia*, 168(3): 819–828.
- CAO L, 2014. Spatiotemporal variation characteristics and impact factors of NDVI in Jiangsu Province [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [曹磊, 2014. 江苏省植被 NDVI 动态变化及其与气候因子的关系 [D]. 南京: 南京农业大学.]
- CAO Y, SUN YL, CHEN ZX, et al., 2022. Dynamic changes of vegetation ecological quality in the Yellow River Basin and its response to extreme climate during 2000—2020 [J]. *Acta Ecol Sin*, 42(11): 4524–4535. [曹云, 孙应龙, 陈紫璇, 等, 2022. 2000—2020年黄河流域植被生态质量变化及其对极端气候的响应 [J]. *生态学报*, 42(11): 4524–4535.]
- CHEN YL, MENG LL, HUANG XH, 2019a. Temporal and spatial distributions of drought in Guangxi karst area during 1971—2017 based on standardized precipitation evapotranspiration index [J]. *J Arid Meteorol*, 37(3): 353–362. [陈燕丽, 蒙良莉, 黄肖寒, 2019a. 基于 SPEI 的广西喀斯特地区 1971—2017 年干旱时空演变 [J]. *干旱气象*, 37(3): 353–362.]
- CHEN YL, MENG LL, HUANG XH, et al., 2019b. Spatial and temporal evolution characteristics of drought in Guangxi during sugarcane growth period based on SPEI [J]. *Transact Chin Soc Agric Eng*, 35(14): 149–158. [陈燕丽, 蒙良莉, 黄肖寒, 等, 2019b. 基于 SPEI 的广西甘蔗生育期干旱时空演变特征分析 [J]. *农业工程学报*, 35(14): 149–158.]
- DAI FY, LI BZ, ZHAN MJ, et al., 2022. Spatio-temporal distribution of vegetation ecological quality and its relationship with climate factors in Jiangxi Province from 2000 to 2021 [J]. *Meteorol Disaster Reduct Res*, 45(2): 125–133. [戴芳筠, 李柏贞, 占明锦, 等, 2022. 2000—2021 年江西省植被生态质量时空分布及其与气候因子的关系 [J]. *气象与减灾研究*, 45(2): 125–133.]
- DENG YJ, YAO SB, HOU MY, et al., 2020. Temporal and spatial variation of vegetation NDVI and its topographic differentiation effect in the middle and upper reaches of the

- Yangtze river basin[J]. Resour Environ Yangtze Basin, 29(1): 66-78. [邓元杰, 姚顺波, 侯孟阳, 等, 2020. 长江流域中上游植被 NDVI 时空变化及其地形分异效应[J]. 长江流域资源与环境, 29(1): 66-78.]
- Guangxi Climate Center Edited, 2007. The Climate of the Guangxi Zhuang Autonomous Region [M]. Beijing: Meteorology Press. [广西壮族自治区气候中心编著, 2007. 广西气候[M]. 北京: 气象出版社.]
- HAN J, ZHANG GF, LI WG, et al., 2022. Analysis on the change characteristics of vegetation ecological quality in Hainan Island in recent 20 years[J]. Ecol Sci, 41(1): 20-30. [韩静, 张国峰, 李伟光, 等, 2022. 近 20 年海南岛植被生态质量变化特征分析[J]. 生态科学, 41(1): 20-30.]
- HE XR, 2018. Analysis of spatial temporal evolution and influential factors of vegetation coverage in Guangxi [D]. Beijing: China University of Geosciences. [何鑫茹, 2018. 广西植被覆盖度时空变化及影响因素分析[D]. 北京: 中国地质大学.]
- HUA WJ, CHEN HS, ZHOU LM, et al., 2017. Observational quantification of climatic and Human influences on vegetation greening in China[J]. Remote Sensing, 9(5): 425.
- HUANG DM, CHEN YL, MO JF, et al., 2022. Vegetation coverage change characteristics of typical landforms in Guangxi with topography [J]. Guangxi For Sci, 51(5): 626-633. [黄冬梅, 陈燕丽, 莫建飞, 等, 2022. 广西典型地貌植被覆盖度随地形的变化特征[J]. 广西林业科学, 51(5): 626-633.]
- HUANG WH, LIU JK, 2013. 10 major events and 10 most influential tasks of Guangxi forestry in 2012 [J]. Guangxi For, 4: 7. [黄文华, 刘家开, 2013. 2012 年广西林业 10 件大事及最具影响力的 10 项工作[J]. 广西林业, 4: 7.]
- JI YH, ZHOU GS, WANG SD, et al., 2021. Evolution characteristics and its driving forces analysis of vegetation ecological quality in Qinling Mountains region from 2000 to 2019[J]. Chin J Plant Ecol, 45(6): 617-625. [汲玉河, 周广胜, 王树东, 等, 2021. 2000—2019 年秦岭地区植被生态质量演变特征及驱动力分析[J]. 植物生态学报, 45(6): 617-625.]
- JIN K, WANG F, HAN JQ, et al., 2020. Contribution of climatic change and human activities to vegetation NDVI change over China during 1982—2015 [J]. Acta Geograph Sin, 75(5): 961-974. [金凯, 王飞, 韩剑桥, 等, 2020. 1982—2015 年中国气候变化和人类活动对植被 NDVI 变化的影响[J]. 地理学报, 75(5): 961-974.]
- KANG HM, LI HH, XU DH, et al., 2020. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on *Caragana jubata* (alpine shrub) growth and antioxidant systems [J]. Acta Ecol Sin, 40(1): 367-376. [康红梅, 李花花, 徐当会, 等, 2020. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度及温度升高对高山灌木鬼箭锦鸡儿 (*Caragana jubata*) 生长及抗氧化系统的影响[J]. 生态学报, 40(1): 367-376.]
- LI TY, 2019. Spatio-temporal characteristics and influence factors of vegetation coverage in the southwest China [D]. Kunming: Yunnan University. [李同艳, 2019. 西南地区植被覆盖度时空变化特征及其影响因素研究[D]. 昆明: 云南大学.]
- LI YL, PAN XZ, WANG CK, et al., 2014. Changes of vegetation net primary productivity and its driving factors from 2000 to 2011 in Guangxi, China [J]. Acta Ecol Sin, 34(18): 5220-5228. [李燕丽, 潘贤章, 王昌昆, 等, 2014. 2000—2011 年广西植被净初级生产力时空分布特征及其驱动因素[J]. 生态学报, 34(18): 5220-5228.]
- LIAO CG, HU BQ, XIONG XJ, et al., 2018. Spatial-temporal variation of vegetation and relations with climate change in Guangxi [J]. J For Environ, 38(2): 178-184. [廖春贵, 胡宝清, 熊小菊, 等, 2018. 广西植被时空变化及其对气候响应[J]. 森林与环境学报, 38(2): 178-184.]
- LIU G, SUN R, XIAO ZQ, et al., 2017. Analysis of spatial and temporal variation of net primary productivity and climate controls in China from 2001 to 2017 [J]. Acta Ecol Sin, 37(15): 4936-4945. [刘刚, 孙睿, 肖志强, 等, 2017. 2001—2014 年中国植被净初级生产力时空变化及其与气象因素的关系[J]. 生态学报, 37(15): 4936-4945.]
- LÜ XM, WANG YH, ZHOU GS, et al., 2015. Interactive effects of changing precipitation and elevated temperatures on plant biomass and its allocation of *Stipa breviflora* [J]. Acta Ecol Sin, 35(3): 752-760. [吕晓敏, 王玉辉, 周广胜, 等, 2015. 温度与降水协同作用对短花针茅生物量及其分配的影响[J]. 生态学报, 35(3): 752-760.]
- MA H, WANG YQ, WANG L, 2014. Vegetation cover and climate change and rural economic development in relations during last 20 Years in Karst region of Guangxi [J]. Mount Res, 32(1): 38-45. [马华, 王云琦, 王力, 2014. 近 20 a 广西石漠化区植被覆盖度与气候变化和农村经济发展的耦合关系[J]. 山地学报, 32(1): 38-45.]
- MU SJ, LI JL, CHEN YZ, et al., 2012. Spatial differences of variations of vegetation coverage in Inner Mongolia during 2001-2010 [J]. Acta Geograph Sin, 67(9): 1255-1268. [穆少杰, 李建龙, 陈奕兆, 等, 2012. 2001—2010 年内蒙古植被覆盖度时空变化特征[J]. 地理学报, 67(9): 1255-1268.]
- QIAN S, YAN H, WU MX, et al., 2020. Dynamic monitoring and evaluation model for spatio-temporal change of comprehensive ecological quality of vegetation [J]. Acta Ecol Sin, 40(18): 6573-6583. [钱拴, 延昊, 吴门新, 等, 2020. 植被综合生态质量时空变化动态监测评价模型[J]. 生态学报, 40(18): 6573-6583.]
- RONG J, HU BQ, YAN Y, 2017. Spatial-temporal distribution and its influencing factors of vegetation net primary productivity in Guangxi Xijiang River basin [J]. Chin J Ecol, 36(4): 1020-1028. [荣检, 胡宝清, 闫妍, 2017. 广东西江流域植被净初级生产力时空分布特征及其影响因素[J]. 生态学杂志, 36(4): 1020-1028.]
- SU WH, GAN S, YUAN XP, et al., 2018. Changes of vegetation coverage and its driving factors in SIMAO basin in recent 30 years [J]. J Henan Univ (Nat Sci), 48(5): 574-580. [苏文豪, 甘淑, 袁希平, 等, 2018. 近 30 a 思茅坝

- 区植被覆盖度变化及其影响因素[J]. 河南大学学报(自然科学版), 48(5): 574-580.]
- SUN JB, 2003. Principles and applications of remote sensing [M]. Wuhan: Wuhan University Press. [孙家柄, 2003. 遥感原理与应用[M]. 武汉: 武汉大学出版社.]
- WANG F, WANG Z, ZHANG Y, 2018. Spatio-temporal variations in vegetation net primary productivity and their driving factors in Anhui Province from 2000 to 2015 [J]. Acta Ecol Sin, 38(8): 2754-2767. [王芳, 汪左, 张运, 2018. 2000—2015年安徽省植被净初级生产力时空分布特征及其驱动因素[J]. 生态学报, 38(8): 2754-2767.]
- WANG JB, WU BH, ZENG YY, 2012. Forestry and natural disaster: Toward the ecosystem-based approaches for integrate risk management [J]. For Econ, (11): 24-29. [王剑波, 吴柏海, 曾以禹, 2012. 林业与极端天气灾害: 走基于生态系统的综合风险管理之路[J]. 林业经济, (11): 24-29.]
- WANG JF, LI XH, CHRISTAKOS G, et al., 2010. Geographical detectors-based health risk assessment and its application in the neural tube defects study of the Heshun region, China[J]. Internat J Geograph Inform Sci, 24(1): 107-127.
- WANG JF, XU CD, 2017. Geodetector: Principle and prospective[J]. Acta Geograph Sin, 72(1): 116-134. [王劲峰, 徐成东, 2017. 地理探测器: 原理与展望[J]. 地理学报, 72(1): 116-134.]
- WANG JJ, ZHAO AZ, HU XF, 2021. Spatiotemporal distribution of vegetation net primary productivity in Beijing-Tianjin-Hebei and natural driving factors [J]. Ecol Environ Sci, 30(6): 1158-1167. [王金杰, 赵安周, 胡小枫, 2021. 京津冀植被净初级生产力时空分布及自然驱动因子分析[J]. 生态环境学报, 30(6): 1158-1167.]
- WANG YF, JING JL, 2017. Spatial-temporal variations of vegetation cover and its response to climate factors in Guangxi over the past 15 Years [J]. Res Agric Mod, 38(6): 1086-1096. [王永锋, 靖娟利, 2017. 广西近 15a 植被覆盖变化及其对气候因子的响应[J]. 农业现代化研究, 38(6): 1086-1096.]
- WANG ZX, YAN HW, MO M, 2008. Do a good job in post-disaster assessment survey scientific organizations reconstruction — Research report on forestry restoration after Guangxi Zhuang Nature Reserve disaster [J]. For Econ, (4): 21-24. [王祝雄, 闰宏伟, 莫沫, 2008. 做好灾后调查评估科学组织灾后重建——广西壮族自治区灾后林业恢复重建调研报告[J]. 林业经济, (4): 21-24.]
- WEI ZF, REN ZY, ZHANG C, 2013. Research on vegetation response to temperature and precipitation in Guangxi in recent 12 years [J]. Res Soil Water Conserv, 20(5): 33-38. [韦振锋, 任志远, 张翀, 2013. 近 12 年广西植被覆盖与降水和气温的时空响应特征[J]. 水土保持研究, 20(5): 33-38.]
- XIONG XJ, LIAO CG, HU BQ, et al., 2019. Spatial and temporal variability in the net primary production and its driving factors base on MODIS data in Guangxi, China [J]. J Guangxi Norm Univ (Nat Sci Ed), 37(3): 187-195. [熊小菊, 廖春贵, 胡宝清, 等, 2019. 基于 MODIS 的广西植被 NPP 时空分异及驱动力分析[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 37(3): 187-195.]
- XU Y, DAI QY, HUANG WT, et al., 2023. Spatio-temporal variation in vegetation cover and its driving mechanism exploration in Southwest China from 2000 to 2020 [J]. Environ Sci, 44(1): 323-335. [徐勇, 戴强玉, 黄雯婷, 等, 2023. 2000—2020 年西南地区植被 NDVI 时空变化及驱动机制探究[J]. 环境科学, 44(1): 323-335.]
- YAN H, WANG SQ, BILLESBACH D, 2015. Improved global simulations of gross primary product based on a new definition of water stress factor and a separate treatment of C3 and C4 plants [J]. Ecol Modl, 297: 42-59.
- YANG YP, CHEN JJ, QIN QT, et al., 2021. Temporal and spatial variation of vegetation and its response to topography, climate and land use in Guangxi during 2000—2018 [J]. Transact Chin Soc Agric Eng, 37(17): 234-241. [杨艳萍, 陈建军, 覃巧婷, 等, 2021. 2000—2018 年广西植被时空变化及其对地形、气候和土地利用的响应[J]. 农业工程学报, 37(17): 234-241.]
- ZHANG GP, CHEN GM, SHAO HY, et al., 2021. Analyzing variation characteristics of vegetation net primary productivity (NPP) in Guangxi [J]. Resour Environ Yangtze Basin, 30(7): 1638-1648. [张顾萍, 陈国民, 邵怀勇, 等, 2021. 近 16 年金沙江流域植被覆盖时空特征及其对气候的响应[J]. 长江流域资源与环境, 30(7): 1638-1648.]
- ZHANG M, CAO CX, CHEN W, 2019. Remotely sensed diagnosing temporal and spatial variation of vegetation coverage in Guangxi based on MODIS NDVI data [J]. Sci Silv Sin, 55(10): 27-37. [张敏, 曹春香, 陈伟, 2019. 基于 MODIS NDVI 数据的广西植被覆盖时空变化遥感诊断[J]. 林业科学, 55(10): 27-37.]
- ZHANG YC, ZHAO ZQ, LI SC, 2008. Indicating variation of surface vegetation cover using SPOT NDVI in the northern part of north China [J]. Geograph Res, 27(4): 745-754. [张月丛, 赵志强, 李双成, 2008. 基于 SPOT NDVI 的华北北部地表植被覆盖变化趋势[J]. 地理研究, 27(4): 745-754.]
- ZHAO YS, 2003. The principle and method of remote sensing application and analysis [M]. Beijing: Science Press. [赵英时, 2003. 遥感应用分析原理与方法[M]. 北京: 科学出版社.]
- ZHOU AP, XIANG WS, YAO YF, et al., 2014. Analyzing variation characteristics of vegetation net primary productivity (NPP) in Guangxi [J]. Guihaia, 34(5): 622-628. [周爱萍, 向悟生, 姚月锋, 等, 2014. 广西植被净初级生产力(NPP)时空演变及主要影响因素分析[J]. 广西植物, 34(5): 622-628.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202211032

鲍利安, 董晓全, 赖明丽, 等, 2024. 污泥施用下团花与鹅掌藤鲜叶和凋落叶重金属变化 [J]. 广西植物, 44(5): 925–935.  
BAO LA, DONG XQ, LAI ML, et al., 2024. Changes of heavy metal in fresh and litter leaves of *Neolamarckia cadamba* and *Schefflera arboricola* under sewage sludge application [J]. *Guihaia*, 44(5): 925–935.



## 污泥施用下团花与鹅掌藤鲜叶和凋落叶重金属变化

鲍利安, 董晓全, 赖明丽, 朱会军, 吴嘉希, 曾曙才, 吴道铭\*

(华南农业大学 林学与风景园林学院, 广州 510642)

**摘要:** 该研究通过单种鹅掌藤 (*Schefflera arboricola*)、单种团花 (*Neolamarckia cadamba*) 和混种团花与鹅掌藤的大根箱实验, 跟踪分析表施 2% (W/W) 污泥后 3 个月 (2020 年 9 月、10 月和 11 月) 的鲜叶和凋落叶 Cu、Zn、Cd 和 Hg 含量以及凋落叶产量变化, 分析鲜叶与凋落叶重金属含量关系以及凋落叶重金属回归量变化。结果表明: (1) 污泥施用下团花鲜叶和凋落叶 Cu 含量均显著高于鹅掌藤, 而 Zn 和 Cd 含量均显著低于鹅掌藤。(2) 鹅掌藤鲜叶 Zn 含量在 11 月最低, 而 Hg 含量在 11 月最高。(3) 单种和混种团花鲜叶 Zn、Cd 和 Hg 含量在 11 月最高。(4) 混种的团花凋落叶 Hg 含量随污泥施用时间延长而显著增加, 而 Cu、Zn 和 Cd 含量变化不明显。(5) 9 月和 11 月鹅掌藤鲜叶 Cd 含量均与凋落叶 Hg 和 Cd 含量显著正相关。(6) 鹅掌藤和团花凋落叶产量及 Cu、Zn、Cd 和 Hg 回归量分别在污泥施用 1 个月后 (9 月) 和 2 个月后 (10 月) 最高。综上所述, 污泥施用时间对团花和鹅掌藤的鲜叶重金属含量影响较大, 而对凋落叶重金属含量影响较小; 鹅掌藤鲜叶 Cd 含量与凋落叶 Cd 和 Hg 含量存在正相关; 鹅掌藤和团花分别在污泥施用 1 个月后 (9 月) 和 2 个月后 (10 月) 凋落叶重金属污染风险较高。该研究为污泥园林利用和凋落叶的合理处置提供了借鉴。

**关键词:** 污泥资源利用, 重金属, 园林植物, 凋落叶, 混种

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0925-11

## Changes of heavy metal in fresh and litter leaves of *Neolamarckia cadamba* and *Schefflera arboricola* under sewage sludge application

BAO Li'an, DONG Xiaoquan, LAI Mingli, ZHU Huijun,  
WU Jiaxi, ZENG Shucai, WU Daoming\*

(College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** This study conducted a large root box experiment with *Schefflera arboricola* monoculture, *Neolamarckia cadamba* monoculture, and co-planting of *Schefflera arboricola* and *Neolamarckia cadamba*. The dynamic changes in Cu, Zn, Cd, and Hg contents in fresh and litter leaves of *Schefflera arboricola* and *Neolamarckia cadamba* and their litter

收稿日期: 2023-03-04 接受日期: 2023-05-23

基金项目: 国家自然科学基金(42177011, 41807112, 31971629); 广东省自然科学基金(2021A1515011407, 2022A1515010909); 广州市科技计划项目(202201010419)。

第一作者: 鲍利安(1997—), 硕士研究生, 研究方向为森林生态学, (E-mail) 1317230455@qq.com。

\*通信作者: 吴道铭, 博士, 副教授, 硕士生导师, 研究方向为森林生态学, (E-mail) dmwu@scau.edu.cn。

leaves yield were analyzed for three months (September, October, and November 2020) after the surface application of 2% (W/W) sewage sludge (SS). The relationship between the heavy metal contents of fresh and litter leaves and the changes in the heavy metal return amount in litter leaves were further analyzed. The results were as follows: (1) *N. cadamba* had significantly higher Cu contents in fresh and litter leaves than those of *S. arboricola*, while had significantly lower Zn and Cd contents than those of *S. arboricola*. (2) The fresh leaves of *S. arboricola* had the lowest Zn content and the highest Hg content in November. (3) The fresh leaves of monoculture and co-planting *Neolamarckia cadamba* had the highest Zn, Cd, and Hg contents in November. (4) The Hg content in the litter leaves of co-planting of *N. cadamba* increased significantly with the time of SS application, while those of Cu, Zn, and Cd contents showed no significance. (5) The Cd content in fresh leaves was significantly and positively correlated with the Hg and Cd contents of litter leaves in *Schefflera arboricola* in both September and November. (6) The highest yield of litter leaves and the highest return amount of Cu, Zn, Cd, and Hg in *S. arboricola* occurred one month after SS application (September), while those in *Neolamarckia cadamba* occurred two months after SS application (October). In summary, the application time of SS showed a greater effect on the heavy metal contents in fresh leaves of *N. cadamba* and *Schefflera arboricola* than those in litter leaves; there was a positive correlation between the Cd content in the fresh leaves and the Cd and Hg contents in the litter leaves of *S. arboricola*; the heavy metal pollution risk of the litter leaves of *S. arboricola* and *Neolamarckia cadamba* was easy to occur in one month (September) and two months (October) after SS application, respectively. This study provides a reference for safe SS utilization and reasonable litter disposal in the landscape.

**Key words:** sewage sludge utilization, heavy metal, landscape plant, litter leaf, co-planting

科学处置城市污泥,降低污泥处置带来的环境风险,成为亟待解决的市政及生态环境建设问题(陈伊豪等,2018)。园林利用是污泥资源化利用的重要方式。污泥富含有机质、N、P、K及多种微量营养元素,可用作土壤肥料,改善土壤物理、化学、生物特性并促进植物生长(Bai et al., 2017)。然而,污泥含有多种污染物特别是重金属,一定程度影响植物生长,对园林土壤也存在潜在污染风险(Chu et al., 2018)。如何降低污泥园林利用带来的重金属污染风险备受关注。

植物在土壤重金属清除中扮演着重要角色。植物萃取(phytoextraction)是利用对重金属具有富集能力的植物,通过根系从土壤中吸收重金属,并将其转移、贮存到地上部,然后通过收割地上部以清除重金属的方法,是降低土壤重金属污染的重要措施,也是目前重点发展的重金属修复技术(Mohsin et al., 2022; Yang et al., 2022)。在施用污泥的园林土壤上合理种植园林植物,可以有效吸收转移污泥中的重金属,进而实现园林绿化建设、资源处置污泥并降低土壤重金属污染风险的三重效果(Wu et al., 2017, 2021)。产生凋落叶是植物适应季节更替或躲避恶劣外界环境的主要表现(刘强和彭少麟,2010;袁方等,2018)。为减轻体内重金属等有害物质毒害,植物加速了这些物质向老化叶片迁移

或者加快遭受毒害叶片的老化凋落。因此,植物修复过程中所产生的凋落叶含有一定量重金属,如不及时清理回收,将对土壤造成二次污染(Maunoury-Danger et al., 2018; Al Souki et al., 2020)。例如,孙慧珍等(2011)分析不同类型人工林落叶层重金属,发现9种人工林落叶层的Pb、Cd、Cu和Zn含量均高于土壤层,落叶对土壤有潜在重金属污染风险。另外,不同季节产生的凋落物存在差异,而凋落物的季节性输入影响森林土壤和水文系统的重金属储量变化,如森林溪流的上、中、下游中Cd储量均在秋季凋落物产生的高峰期最高(蒋雨芮等,2020)。探讨污泥施用后园林植物鲜叶和凋落叶的重金属含量变化规律,有利于提高重金属植物提取效率和降低凋落物二次重金属污染风险。遗憾的是,目前尚无研究关注污泥施用条件下园林植物的鲜叶和凋落叶重金属变化,也不清楚污泥对凋落叶的重金属产生何种影响以及鲜叶重金属与凋落叶重金属存在何种关系。

此外,植物混种在一定程度上影响植物对重金属吸收积累。例如,混种显著提高了蜈蚣草(*Pteris vittata*)对As和Pb的吸收(Yang et al., 2017);鹅掌藤(*Schefflera arboricola*)与秋枫(*Bischofia javanica*)混种显著提高了秋枫的Cd、Ni和Cu积累量(赖明丽等,2022)。混种可能通过改

变根际环境并影响重金属活性,形成更加协调的根系吸收网络,提高植物重金属耐性等来提高植物重金属吸收效率(Wang et al., 2018; Yeboah et al., 2020; Bian et al., 2021),而混种是否影响污泥施用下植物叶片重金属含量尚无相关报道。团花(*Neolamarckia cadamba*)作为茜草科团花属落叶乔木,具有生物量大、生命周期长、生长速度快等优点,对污泥耐受能力较强,具有一定的重金属积累能力(Chu et al., 2018);鹅掌藤作为华南地区广泛种植的园林绿化植物,已被证实对重金属具有较强的吸收富集能力(孙曦等,2021)。这两种植物的生长速率、叶片重金属累积和凋落叶产生量均存在很大差异。团花与鹅掌藤混种可以形成深浅协同的根系吸收网络,有利于提高其重金属清除效率(Wu et al., 2021)。基于此,本研究选用团花与鹅掌藤作为供试植物,开展大型土培根箱污泥表施试验,拟探讨以下问题:(1)污泥施用后两种植物鲜叶和凋落叶的重金属含量如何变化;

(2)两种植物的鲜叶重金属与凋落叶重金属含量之间存在何种关系;(3)污泥园林施用是否产生凋落叶重金属污染风险;(4)两种植物混种如何影响植物叶片重金属含量。

## 1 材料与方 法

### 1.1 供试材料

供试基质:土壤为广州市郊区的绿地赤红壤,污泥为广东省清远市绿由环保科技有限公司的市政堆置污泥,两者自然风干,过 1 cm 网筛以去除杂物备用。基本化学性质见表 1。

供试植物:试验选取长势一致、无病虫害、苗高约为 20 cm 的速生乔木团花以及园林绿化植物鹅掌藤作为供试植物,团花苗龄 3 个月,鹅掌藤苗龄 5 个月;两种植物分别购自华南农业大学林学与风景园林学院陈晓阳教授课题组和广州市芳村苗木市场。

表 1 供试土壤和污泥化学性质

Table 1 Chemical properties of experimental soil and sewage sludge

项目 Item	土壤 Soil	污泥 Sewage sludge	污泥限值 Allowable values for sewage sludge
pH	6.14	7.34	≥6.50
电导率 Electric conductivity (mS · cm <sup>-1</sup> )	0.14	8.79	—
有机质 Organic matter (g · kg <sup>-1</sup> )	5.88	102.10	—
碱解氮 Alkali-hydrolyzale nitrogen (mg · kg <sup>-1</sup> )	24.27	553.05	—
速效磷 Available phosphorus (mg · kg <sup>-1</sup> )	2.44	205.00	—
速效钾 Available potassium (mg · kg <sup>-1</sup> )	56.47	381.88	—
总铜 Total Cu (mg · kg <sup>-1</sup> )	14.92	153.00	<1 500.00
总锌 Total Zn (mg · kg <sup>-1</sup> )	94.60	883.33	<4 000.00
总镉 Total Cd (mg · kg <sup>-1</sup> )	0.16	4.35	<20.00
总汞 Total Hg (mg · kg <sup>-1</sup> )	0.56	4.49	<15.00
总镍 Total Ni (mg · kg <sup>-1</sup> )	12.70	30.90	<200.00
总铅 Total Pb (mg · kg <sup>-1</sup> )	34.66	50.83	<1 000.00
总铬 Total Cr (mg · kg <sup>-1</sup> )	49.43	164.33	<1 000.00
总砷 Total As (mg · kg <sup>-1</sup> )	11.70	15.10	<75.00

注:污泥限值参考《中华人民共和国国家标准—GB/T 23486—2009》(住房和城乡建设部,2009)。

Note: Allowable values for sewage sludge refer to the National Standard of the People's Republic of China — GB/T 23486—2009 (Ministry of Housing and Urban-Rural Development, 2009).

### 1.2 试验设计及试验过程

试验设置处理如下:鹅掌藤单种(S),每个根

箱种植鹅掌藤 6 株;团花单种(N),每个根箱种植团花 2 株;鹅掌藤(SNS)与团花(SNN)混种(SN),

每个根箱种植鹅掌藤 3 株和团花 1 株。采用随机区组试验设计,每个根箱按照处理设置种植植物;每种处理有 5 个独立根箱,每个根箱为单个生物学重复。试验在华南农业大学生态农场露天场地开展。先模拟自然土层将试验用土填充根箱,具体做法为先将郊外采集 30~60 cm 土层的土壤填充根箱 30~60 cm 土层,浇透水自然沉降 1 天;再将郊外采集 0~30 cm 土层的土壤填充根箱 0~30 cm 土层,并且浇透水自然沉降和平衡 1 个月;1 个根箱填土大约 1 000 kg。完成土壤平衡处理后,于 2019 年 10 月按照处理设置将团花和鹅掌藤移栽至根箱中,让其自然生长 10 个月。2020 年 8 月,按照质量比 2% 于各根箱表层追施污泥(污泥用量依据标准 CJ/T 262-2011 限定的林地污泥施用累积量小于  $30 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ,折合质量比为 1.2%~2.1%),种植期间根据天气状况每 3~5 d 浇 1 次水,每次每个根箱浇水 5~10 L;施用污泥后每天收集供试植物凋落叶并清理分区内其他植物枯枝落叶、杂草等,保证各处理不受其他因素干扰。

### 1.3 样品采集

凋落叶:在施用污泥 1 个月后,每天按根箱收集供试植物凋落叶,辨别和归类后,清洗叶片以去除表面泥土,分处理装于尼龙网袋,自然风干;待收集叶片满 1 个月后分处理将其置于信封,65 °C 烘箱烘干至恒重。考虑到 12 月团花凋落叶产量非常少,本实验主要连续收集 2020 年 9 月、10 月和 11 月的凋落叶。2020 年 9 月收集的混种鹅掌藤凋落叶样品遗失,导致无法获取相关数据。

鲜叶:为了分析鲜叶和凋落叶的重金属含量差异,本实验也对应收集 2020 年 9 月、10 月和 11 月的鲜叶。每月最后一天按根箱分别收集团花和鹅掌藤的鲜叶。于团花植株中部东南西北 4 个方位收集完全展开的绿色健康叶片各 1 片,于鹅掌藤植株中部东南西北 4 个方位收集完全展开的绿色健康叶片各 3 片。叶片杀青后烘干备用。

### 1.4 指标测定

凋落叶干重:用百分之一天平分别称量每月收集烘干的每个根箱凋落叶质量。单株团花/鹅掌藤凋落叶产量=某根箱团花/鹅掌藤凋落叶总质量÷该根箱的团花/鹅掌藤的株数。

凋落叶及鲜叶重金属含量:污泥中各种重金属含量均低于污泥园林用限值;由于本实验供试土壤和污泥中总 Pb、Cr、Ni 和 As 含量较低,而总

Cu、Zn、Cd 和 Hg 含量相对较高,本实验主要分析鲜叶和凋落叶 Cu、Zn、Cd 和 Hg 含量。植物叶片烘干后,粉碎,过 60 目网筛备用。称取粉碎叶片样品 0.5 g 于微波消解罐中,加入 5 mL 硝酸,按 120 °C→160 °C→180 °C 的次序进行微波消解。待消解液冷却后,蒸馏水定容至 25 mL。消解液 Cu、Zn、Cd 含量采用原子吸收火焰分光光度计测定,Hg 含量采用原子荧光分光光度法测定。计算叶片重金属含量比值,以获知凋落叶重金属由鲜叶转移情况,叶片重金属含量比值=凋落叶重金属含量÷鲜叶重金属含量。计算凋落叶重金属归还量,获知凋落叶二次重金属污染情况,凋落叶重金属归还量=凋落叶干重×凋落叶重金属含量。

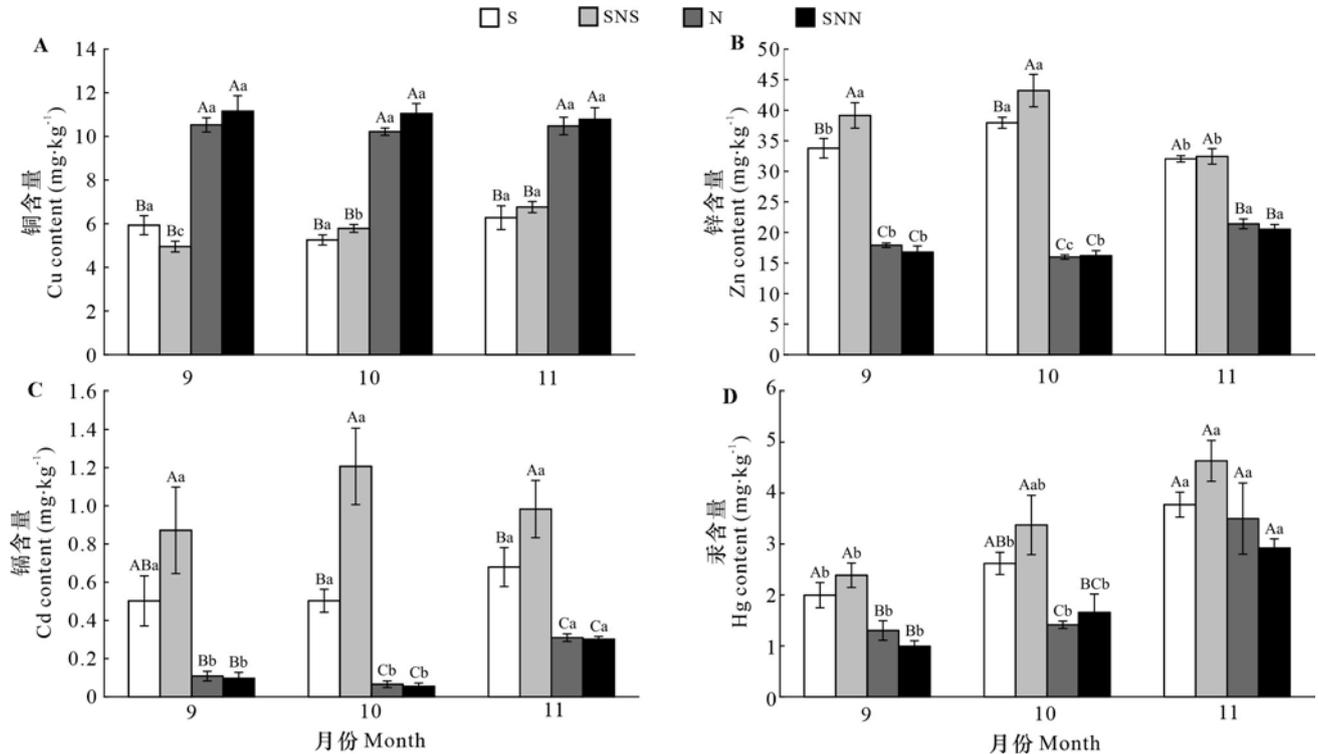
### 1.5 数据处理与统计分析

所有数据均使用 Microsoft Excel 2016 进行整理,使用 R 软件(version 4.20)“stats”程序包中的“shapiro.test”函数、“kruskal.test”函数进行正态性、方差齐性检验;对非正态、方差不齐数据先进行对数或平方根变换以满足分析前提条件,再使用 R 软件“agricolae”程序包进行单因素方差分析(one-way ANOVA),并采用 Duncan 法进行多重比较( $\alpha=0.05$ );使用 R 软件“stats”程序包中的“t.test”函数进行 *t* 检验;使用 R 软件“corrplot”程序包进行 Pearson 相关性检验,并绘制相关性热图;使用 R 软件“ggplot2”程序包进行直方图绘制。图表数据均为平均值±标准误差( $n=5$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 鲜叶重金属含量变化

不同月份新鲜团花叶片的 Cu 含量均显著高于鹅掌藤( $P<0.05$ ),而 Cd 和 Zn 含量显著低于鹅掌藤( $P<0.05$ )(图 1)。施用污泥 1 个月后(9 月)团花的叶片 Hg 含量显著低于鹅掌藤( $P<0.05$ )。与各自单种相比,混种处理显著提高了鹅掌藤 9 月和 10 月的 Zn 含量;施用污泥 2 个月和 3 个月(10 月和 11 月)显著提高了鹅掌藤 Cd 含量(分别提高了 139.90%和 44.72%)。混种处理的鹅掌藤叶片 Cu 含量随时间延长显著增加,但单种鹅掌藤叶片 Cu 含量变化不明显;单种和混种鹅掌藤的叶片 Zn 含量在 11 月最低,而 Hg 含量在 11 月最高,Cd 含量则变化不明显;单种和混种团花叶片的 Zn、Cd 和 Hg 含量在 11 月最高。



S. 鹅掌藤单种; SNS. 鹅掌藤混种; N. 团花单种; SNN. 团花混种。不同大写字母表示同月份不同处理间差异显著,不同小写字母表示同处理下不同月份间差异显著 ( $P < 0.05$ , Duncan's 法)。下同。

S. *Schefflera arboricola* monoculture; SNS. *S. arboricola* co-planting; N. *Neolamarkia cadamba* monoculture; SNN. *N. cadamba* co-planting. Different capital letters indicate significant differences among different treatments in the same month, different lowercase letters indicate significant differences among different months in same treatment ( $P < 0.05$ , Duncan's test). The same below.

图 1 鲜叶片重金属含量变化

Fig. 1 Changes of heavy metal contents in fresh leaves

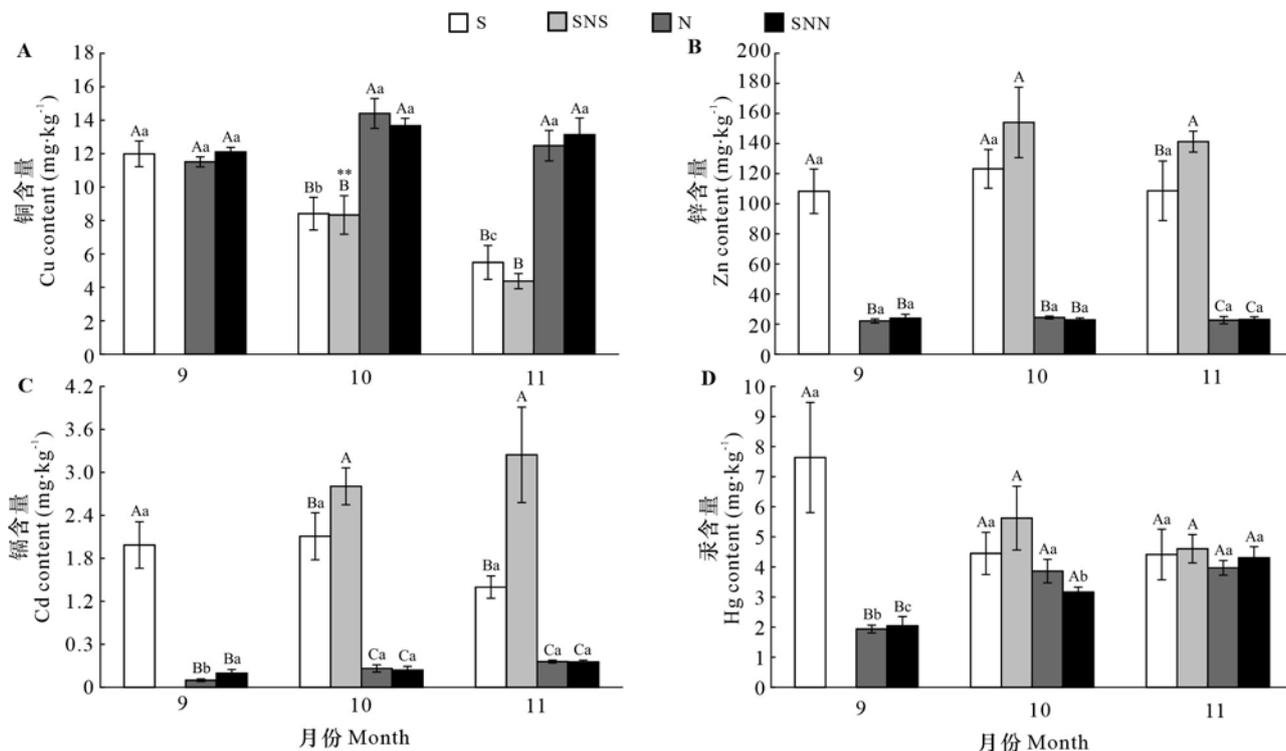
## 2.2 凋落叶重金属含量变化

2种植物不同处理下凋落叶重金属含量如图2所示,10月和11月团花凋落叶的Cu含量均显著高于鹅掌藤,而Zn和Cd含量均显著低于鹅掌藤,两者Hg含量差异不显著;与各自单种相比,混种处理对2种植物凋落叶的Cu和Hg含量影响不明显,但在11月,显著提高了鹅掌藤的Zn含量(提高了30.10%, $P < 0.05$ ),在10月和11月,显著提高了鹅掌藤的Cd含量(分别提高了33.10%和94.48%, $P < 0.05$ )。单种和混种处理的鹅掌藤凋落叶Cu含量随污泥施用时间延长显著下降( $P < 0.05$ ),而Zn、Cd和Hg含量均未随污泥施用时间延长发生明显变化;混种处理的团花凋落叶Hg含量随污泥施用时间延长显著增加( $P < 0.05$ ),而Cu、Zn和Cd含量变化不明显。

## 2.3 凋落叶与鲜叶重金属含量的相关性分析

鹅掌藤鲜叶与凋落叶重金属含量间的相关性

如图3所示,不同月份鲜叶Cu含量与4种重金属含量相关性均不显著。9月鲜叶Zn含量与9月凋落叶Zn含量显著负相关( $r = -0.669$ ;  $P = 0.035$ ;  $t = -2.544$ ),9月鲜叶Zn、Hg含量与10月凋落叶Hg含量及9月鲜叶Cd含量与11月凋落叶Hg含量均显著正相关( $r = 0.722, 0.647, 0.740$ ;  $P = 0.018, 0.043, 0.014$ ;  $t = 2.951, 2.398, 3.113$ ),9月鲜叶Zn含量与11月凋落叶Cd含量及9月鲜叶Cd含量与10月和11月凋落叶Hg含量均极显著正相关( $r = 0.806, 0.849, 0.740$ ;  $P = 0.005, 0.002, 0.014$ ;  $t = 3.853, 4.551, 3.113$ );10月鲜叶Zn、Hg含量与10月凋落叶Hg含量均显著正相关( $r = 0.680, 0.687$ ;  $P = 0.031, 0.028$ ;  $t = -0.997, 1.492$ );11月鲜叶Cd含量与11月凋落叶Cd、Hg含量均显著正相关( $r = 0.644, 0.730$ ;  $P = 0.045, 0.016$ ;  $t = 2.379, 3.025$ )。鹅掌藤同月份凋落叶不同重金属含量间的相关性结果显示,9月凋落叶Zn含量与Cd、Hg



\*\* 表示鹅掌藤的相同处理 10 月和 11 月在 0.01 水平差异显著 ( $t$  检验)。

\*\* indicates significant differences between the same treatment of *Schefflera arboricola* at 0.01 level in October and November ( $t$ -test).

图 2 凋落叶重金属含量变化

Fig. 2 Changes of heavy metal contents in litter leaves

含量均显著正相关 ( $r = 0.764, 0.660; P = 0.010, 0.038; t = 3.353, 2.483$ ), Cu 含量与 Zn、Cd、Hg 含量以及 Hg 含量与 Cd 含量均极显著正相关 ( $r = 0.946, 0.909, 0.863, 0.932; P = 0.000, 0.000, 0.001, 0.024; t = 8.264, 6.161, 4.838, 7.252$ ); 10 月和 11 月 Cu 含量与 Hg 含量均显著正相关 ( $r = 0.682, 0.647; P = 0.030, 0.044; t = 2.639, 2.387$ ) (图 3)。

团花鲜叶与凋落叶重金属间的相关性如图 4 所示, 9 月鲜叶 Cd 含量与 9 月凋落叶 Hg 含量、9 月鲜叶 Hg 含量与 9 月凋落叶 Cu 含量均极显著负相关 ( $r = -0.819, -0.851; P = 0.004, 0.002; t = -4.040, -4.591$ ), 9 月鲜叶 Hg 含量与 9 月凋落叶 Zn 含量显著负相关 ( $r = -0.656; P = 0.030; t = -2.456$ ), 9 月鲜叶 Hg 含量与 10 月凋落叶 Hg 含量极显著正相关 ( $r = 0.869; P = 0.001; t = 4.957$ ); 10 月鲜叶 Cu 含量与 11 月凋落叶 Cu 含量显著正相关 ( $r = 0.734; P = 0.016; t = 3.053$ ); 11 月鲜叶 Cd 含量与 11 月凋落叶 Cd 含量显著负相关 ( $r = -0.658; P = 0.039; t = -2.473$ )。不同重金属间的相关性结果显示, 9 月凋

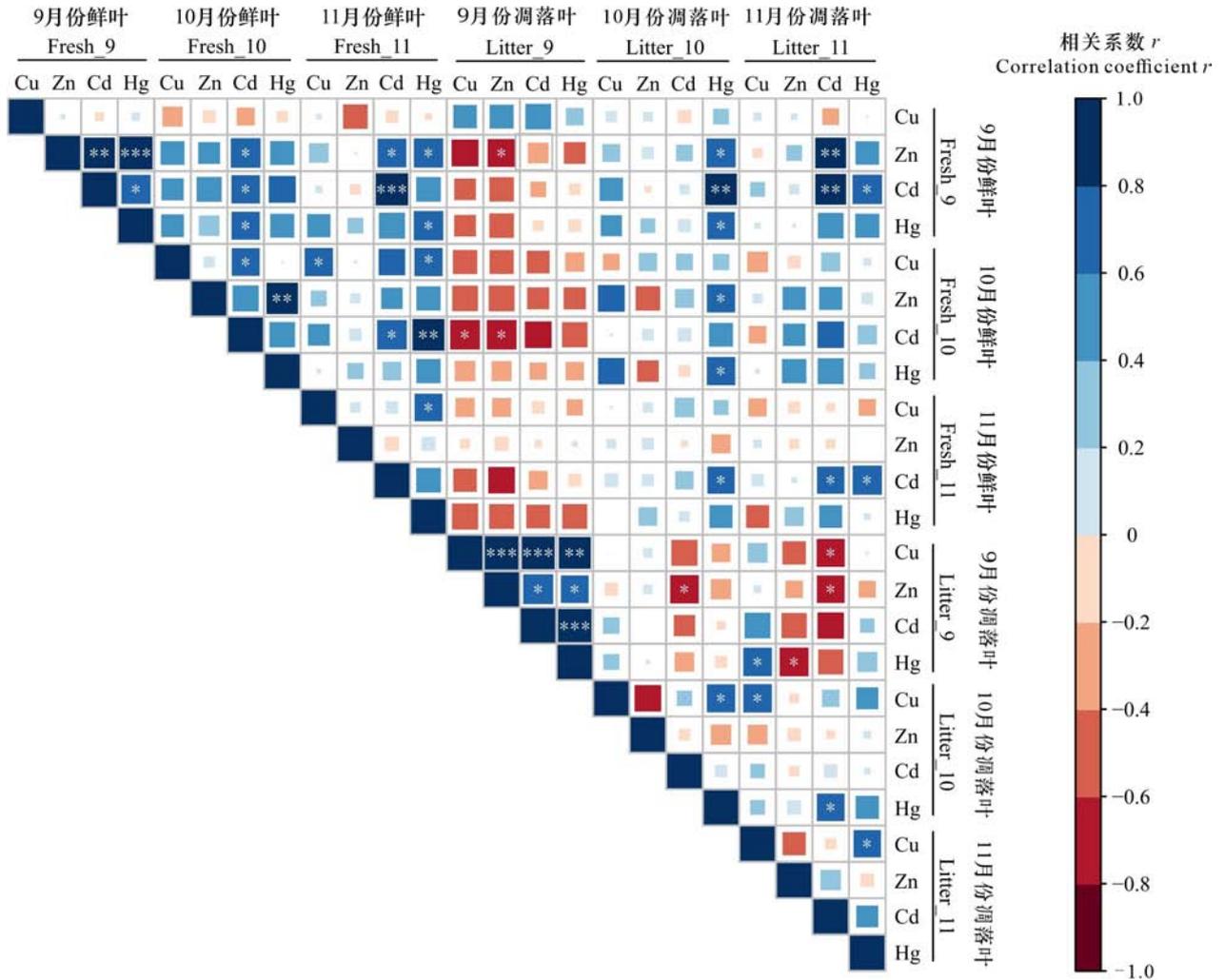
落叶 Zn 含量与 Cd 含量极显著正相关 ( $r = 0.771; P = 0.009; t = 3.425$ ); 11 月 Cu 含量与 Zn 含量极显著正相关 ( $r = 0.874; P = 0.001; t = 5.098$ ) (图 4)。

#### 2.4 凋落叶产量变化

鹅掌藤凋落叶产量随污泥施用时间延长呈递减趋势 (表 2), 单种鹅掌藤的凋落叶产量在 11 月最低, 显著低于 10 月 (下降了 82.1%,  $P < 0.05$ ); 而单种和混种团花凋落叶产量均在 10 月最高 (较 9 月分别增加了 223.7% 和 169.7%), 在 11 月最低 (较 9 月分别降低了 72.1% 和 72.6%)。

#### 2.5 凋落叶重金属回归量变化

不同月份团花凋落叶 Cu、Zn、Cd 及 Hg 回归量均显著高于鹅掌藤 (表 3)。与各自单种相比, 混种处理在 11 月显著提高了鹅掌藤的 Cd 回归量 (提高了 71.23%,  $P < 0.05$ ), 在 10 月显著降低了团花的 Hg 回归量 (降低了 27.27%,  $P < 0.05$ )。单种鹅掌藤凋落叶 4 种重金属回归量及单种团花凋落叶 Hg 回归量均在 9 月最高, 单种或混种团花凋落叶 Cu、Zn、Cd 及 Hg 回归量均在 10 月最高。



\* 表示在 0.05 水平差异显著；\*\* 表示在 0.01 水平差异显著；\*\*\* 表示在 0.001 水平差异显著 ( $t$  检验)。下同。  
 \* indicates significant differences at 0.05 level; \*\* indicates significant differences at 0.01 level; \*\*\* indicates significant differences at 0.001 level ( $t$ -test). The same below.

图 3 不同月份鹅掌藤鲜叶与凋落叶重金属含量之间的 Pearson 相关性

Fig. 3 Pearson's correlation between heavy metal contents of fresh and litter leaves of *Schefflera arboricola* in different months

### 3 讨论与结论

不同植物在污泥施用土壤中表现出不同的重金属吸收能力。在之前的研究中, Wu 等 (2021) 关注到与团花相比, 鹅掌柴根系的 Zn 和 Cd 吸收能力更强而 Cu 吸收能力较弱。较多研究发现, 根系重金属吸收差异影响地上部重金属累积 (Chu et al., 2018; Mohsin et al., 2022; Yang et al., 2022)。本研究进一步发现团花鲜叶和凋落叶 Zn

和 Cd 含量均显著低于鹅掌藤, 而 Cu 含量均显著高于鹅掌藤, 这表明根系重金属吸收能力差异不仅影响植物鲜叶重金属含量, 也影响凋落叶重金属含量。

本研究还发现鹅掌藤鲜叶和凋落叶 Zn、Cd 和 Hg 含量以及团花鲜叶和凋落叶 Cu、Zn 和 Cd 含量并未随污泥施用时间变化表现出明显的动态变化, 只有鹅掌藤凋落叶 Cu 含量显著下降而团花凋落叶 Hg 含量显著增加。这种差异可能与不同元素的毒害性及植物排毒避害机制有关 (Cui et al.,

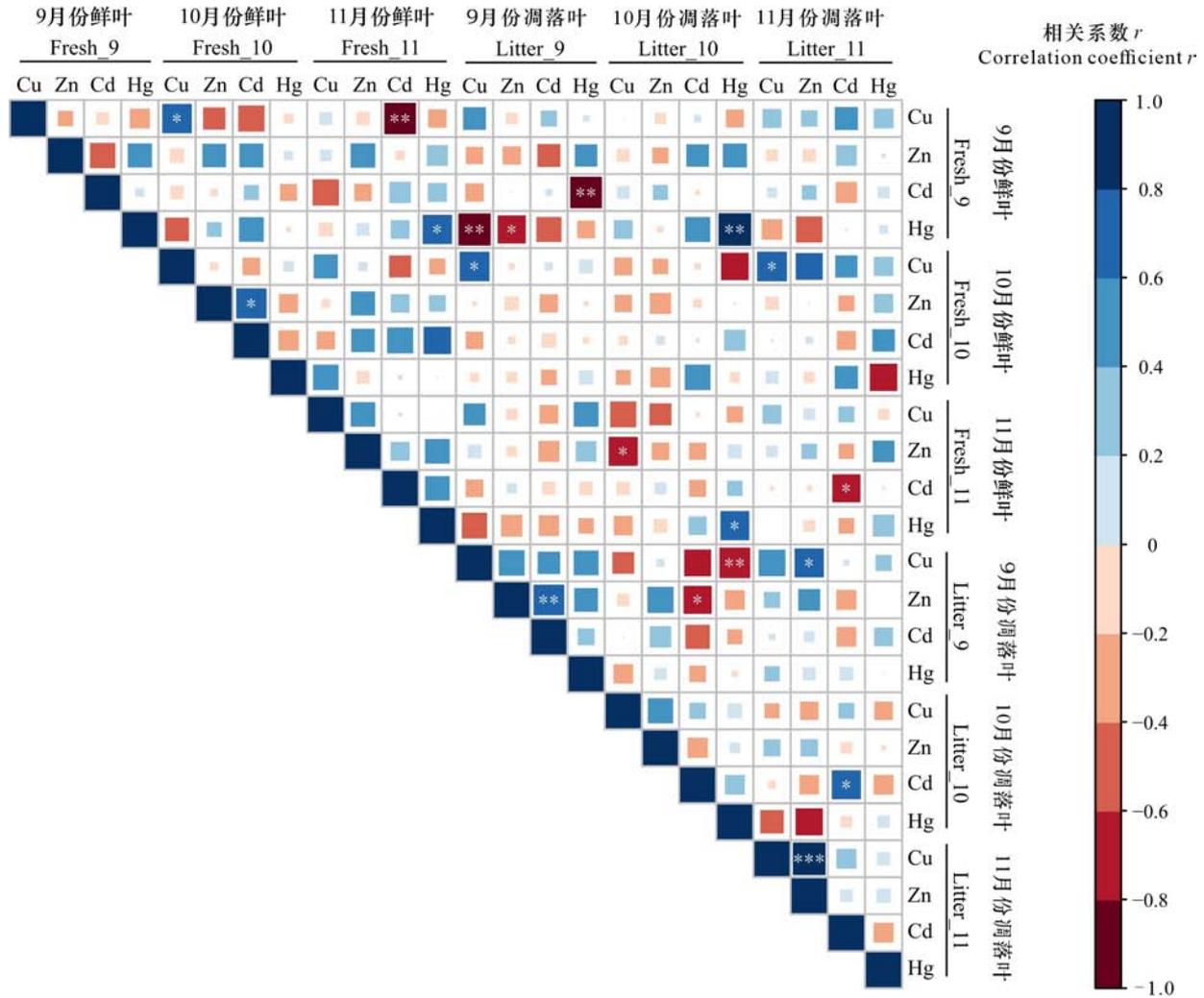


图 4 不同月份团花鲜叶与凋落叶重金属含量之间的 Pearson 相关性

Fig. 4 Pearson's correlation between heavy metal contents of fresh and litter leaves of *Neolamarckia cadamba* in different months

2013)。与 Cd 和 Hg 对植物的直接毒害作用不同, Zn 和 Cu 均为植物生长必需的微量元素,只有在高浓度时对植物产生毒害 (Sturikova et al., 2018; Kumar et al., 2021)。植物将 Cd 和 Hg 有害元素转移到凋落叶中以减轻其毒害 (Li et al., 2016), 但对于 Zn 和 Cu 等养分元素,植物在叶片老化凋落前将其重吸收再利用 (Killingbeck, 1986; Aerts, 1996; Yan et al., 2016)。本研究中鹅掌藤鲜叶 Zn 浓度较高,可能和 Cd、Hg 一样对鲜叶产生不利影响,故将其转移至凋落叶以减轻其对鲜叶的毒害;而鲜叶 Cu 含量尚未达到毒害浓度,需重吸收利用。彭清清等 (2023) 研究表明,不同类型森林叶片对 Cr、Cd 和 Pb 的重吸收作用不同,并且 Cr、Cd

和 Pb 在叶片的变化动态存在一定相关性,进而导致不同类型森林的鲜叶和凋落叶重金属含量出现差异。本研究进一步分析鲜叶重金属与凋落叶重金属的相关性以探讨凋落叶重金属含量变化的具体原因。有趣的是,鹅掌藤不同月份新鲜叶 Cu 含量均没有影响凋落叶重金属含量,而不同月份新鲜叶 Cd 含量对凋落叶 Cd 和 Hg 的正向影响较突出,表明叶片 Cu 含量的变化尚未激发鹅掌藤将重金属转移至凋落叶,而 Cd 含量激发了排毒避害机制并诱发鹅掌藤将 Cd 和 Hg 转移至凋落叶以减轻毒害。与鹅掌藤不同,团花鲜叶重金属与凋落叶重金属的相关性较弱。主要原因可能是,相比鹅掌藤,团花生物量大且重金属稀释效应强 (储双双

表 2 污泥施用 3 个月的凋落叶干重变化

Table 2 Changes of dry weight of litter leaves during three months with sewage sludge application

处理 Treatment	凋落叶干重 Dry weight of litter leaf (g · plant <sup>-1</sup> )		
	9 月 September	10 月 October	11 月 November
	S	13.35±4.45a	5.01±1.35ab
SNS	—	1.57±0.62	1.26±0.79
N	131.20±9.94b	424.70±23.38a	36.64±12.66c
SNN	142.62±11.51b	384.63±42.51a	39.13±5.83c

注: S. 鹅掌藤单种; SNS. 鹅掌藤混种; N. 团花单种; SNN. 团花混种。由于 2020 年 9 月收集的混种鹅掌藤凋落叶样品遗失, 导致无法获取相关数据, 故标—。不同小写字母表示同处理下不同月份间差异显著 ( $P < 0.05$ , Duncan's 法)。相同植物单种和混种以及 SNS 处理的 10 月和 11 月份数据均采用  $t$  检验进行分析, 结果均无显著性差异。下同。

Note: S. *Schefflera arboricola* monoculture; SNS. *S. arboricola* co-planting; N. *Neolamarckia cadamba* monoculture; SNN. *N. cadamba* co-planting. — indicates the data loss of the litter leaf samples of *Schefflera arboricola* co-planting in September 2020. Different lowercase letters indicate significant differences among different months in the same treatment ( $P < 0.05$ , Duncan's test). Data from monoculture and co-planting of the same plant and SNS treatment in October and November are analyzed by  $t$ -test, which shows no significant difference. The same below.

等, 2017), 其叶片重金属浓度尚无法激发排毒避害机制。

蒋雨芮等 (2020) 发现落叶高峰期产生的重金属回归风险高, 并且大部分植物落叶产生的重金属回归风险主要受季节变化影响。值得注意的是, 在本研究中鹅掌藤和团花产生的凋落叶重金属回归风险时间不同。鹅掌藤在施用污泥后 1 个月内 (9 月) 凋落叶产生量较大, 出现较高凋落叶重金属回归风险, 而团花在施用污泥后第 2 个月内 (10 月) 产生了较多凋落叶和出现较高凋落叶重金属回归风险。考虑到 (1) 常绿灌木鹅掌藤没有季节性落叶; (2) 污泥堆肥养分含量和盐分较高且短期内易产生氨挥发 (许俊香等, 2015); (3) 鹅掌藤株型较矮, 我们猜测施用污泥短时间内产生的盐分胁迫和氨毒害是导致鹅掌藤大量落叶和产生重金属回归风险的重要原因。与此不同, 因为团花株型高且生物量大, 不易遭受污泥产生的盐分胁迫和氨毒害, 但其存在季节性落叶 (华南地区主要在 10 月落叶), 所以其产生重金属回归风险主要在落叶季节。这表明, 要降低利用园林植物

表 3 污泥施用 3 个月的凋落叶重金属回归量变化

Table 3 Changes of the return amount of heavy metals in litter leaves during three months with sewage sludge application

指标 Item	处理 Treatment	回归量 Return amount ( $\mu\text{g} \cdot \text{plant}^{-1}$ )		
		9 月 September	10 月 October	11 月 November
		Cu	S	161.71± 49.79Ba
	SNS	—	12.27± 4.37B	5.21± 3.07B
	N	1 509.62± 120.90Ab	6 067.40± 306.57Aa	481.05± 168.04Ac
	SNN	1 720.50± 127.42Ab	5 248.29± 569.01Aa	505.14± 72.20Ac
Zn	S	1 535.83± 532.59Ba	670.44± 183.59Bab	237.01± 114.25Bb
	SNS	—	262.34± 103.86B*	157.97± 91.15B
	N	2 912.60± 335.38Ab	10 280.20± 359.85Aa	895.20± 318.23Ac
	SNN	3 354.72± 313.98Ab	8 881.16± 1 208.09Aa	887.25± 138.48Ac
Cd	S	28.63± 11.51Aa	8.87± 1.15Bab	2.92± 1.35Bb
	SNS	—	4.26± 1.77B	5.00± 2.88AB
	N	12.59± 2.00Ab	109.65± 21.37Aa	13.02± 4.31Ab
	SNN	27.58± 6.29Ab	90.07± 23.82Aa	13.85± 2.17Ab
Hg	S	0.10± 0.03Ba	0.02± 0.01Cb	0.01± 0.00Bb
	SNS	—	0.01± 0.00C	0.01± 0.00B
	N	0.25± 0.02Ab	1.65± 0.22Aa	0.14± 0.05Ab
	SNN	0.28± 0.03Ab	1.20± 0.11Ba	0.17± 0.03Ab

注: 不同大写字母表示同月份不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ , Duncan's test)。

Note: Different capital letters indicate significant differences among different treatments in the same month ( $P < 0.05$ , Duncan's test).

清除污泥施用产生的凋落叶二次重金属污染风险, 不仅要关注凋落叶的季节变化, 还要注意污泥直接毒害产生大量落叶。

植物间混种不仅能充分利用空间结构、土壤肥力和光照条件, 还可以实现多种植物协同提取土壤多种重金属, 是典型的植物修复措施 (曾鹏等, 2018; Zeng et al., 2019)。与 Yang 等 (2017)

发现混种可以促进植物重金属吸收不同,本研究发现混种在短期内提高了鹅掌藤鲜叶和凋落叶 Zn 和 Cd 含量,但对团花叶片重金属含量影响不明显,意味着鹅掌藤与团花混种有利于提高鹅掌藤重金属提取能力,并且能促进鲜叶重金属向凋落叶转移。结合根系重金属吸收与凋落叶重金属含量变化以及鲜叶重金属与凋落叶重金属的相关性分析,我们猜测混种影响了鹅掌藤鲜叶和凋落叶的 Zn 和 Cd 含量变化与鹅掌藤根系 Zn 和 Cd 吸收能力有关。然而,混种团花促进鹅掌藤根系 Zn 和 Cd 吸收的机制仍有待深入挖掘。后续研究需要关注两种植物混种后根际生理生态变化,如是否会改变根际有机酸含量和促生菌表达丰度。

综上所述,本文发现污泥施用条件下鹅掌藤鲜叶和凋落叶的 Zn 和 Cd 含量均显著高于团花,而 Cu 含量均显著低于团花。随污泥施用时间变化,鹅掌藤凋落叶 Cu 含量显著下降而团花凋落叶 Hg 含量显著增加。鹅掌藤不同月份凋落叶 Cd 和 Hg 受鲜叶 Cd 含量影响较大。鹅掌藤和团花凋落叶重金属回归风险分别在施用污泥第 1 个月内和第 2 个月内较高。团花与鹅掌藤混种可提高鹅掌藤鲜叶和凋落叶的 Zn 和 Cd 含量。考虑到污泥园林利用限量标准(GB/T 23486-2009),本研究重点选用了重金属含量相对较低的污泥开展研究,相关结果对当前污泥在园林上安全利用和凋落叶的合理处置有借鉴意义。后续研究可以进一步探讨重金属含量较高的污泥产生的影响,进而更全面地了解污泥施用下鲜叶和凋落叶的重金属变化。

## 参考文献:

- AERTS R, 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? [J]. *J Ecol*, 84(4): 597.
- AL SOUKI KS, LINE C, LOUVEL B, et al., 2020. *Miscanthus × giganteus* culture on soils highly contaminated by metals: Modelling leaf decomposition impact on metal mobility and bioavailability in the soil-plant system [J]. *Ecotox Environ Safe*, 199: 110654.
- BAI Y, ZANG C, GU M, et al., 2017. Sewage sludge as an initial fertility driver for rapid improvement of mudflat salt-soils [J]. *Sci Total Environ*, 578: 47-55.
- BIAN F, ZHONG Z, LI C, et al., 2021. Intercropping improves heavy metal phytoremediation efficiency through changing properties of rhizosphere soil in bamboo plantation [J]. *J Hazard Mat*, 416: 125898.
- CHEN YH, LI FL, XU XY, et al., 2018. Research progress on utilization of sludge landscaping and heavy metal control [J]. *Environ Eng*, 36(6): 150-154. [陈伊豪, 李非里, 徐信阳, 等, 2018. 污泥园林绿化资源化利用及其重金属控制研究进展 [J]. *环境工程*, 36(6): 150-154.]
- CHU SS, TONG X, WANG WR, et al., 2017. Effects of sewage sludge compost on the growth and element uptake of *Neolamarkia cadamba* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 28(5): 1550-1556. [储双双, 童馨, 王文瑞, 等, 2017. 污泥堆肥对黄梁木幼苗生长和元素吸收的影响 [J]. *应用生态学报*, 28(5): 1550-1556.]
- CHU SS, JACOBS DF, LIAO D, et al., 2018. Effects of landscape plant species and concentration of sewage sludge compost on plant growth, nutrient uptake, and heavy metal removal [J]. *Environ Sci Pollut Res*, 25(35): 35184-35199.
- CUI S, ZHANG TJ, ZHAO SL, et al., 2013. Evaluation of three ornamental plants for phytoremediation of Pb-contaminated soil [J]. *Int J Phytoremediat*, 15(4): 299-306.
- JIANG YR, ZHOU J, LI H, et al., 2020. Dynamic characteristics of cadmium storage and distribution in the subalpine forest streams [J]. *Acta Ecol Sin*, 40(13): 4436-4444. [蒋雨芮, 周蛟, 李晗, 等, 2020. 亚高山森林溪流镉储量与分配的动态变化特征 [J]. *生态学报*, 40(13): 4436-4444.]
- KILLINGBECK KT, 1986. The terminological jungle revisited: Making a case for use of the term resorption [J]. *Oikos*, 46(2): 263.
- KUMAR V, PANDITA S, SIDHU GPS, et al., 2021. Copper bioavailability, uptake, toxicity and tolerance in plants: A comprehensive review [J]. *Chemosphere*, 262: 127810.
- LAI ML, DONG XQ, XIE SY, et al., 2022. Plant adaptability and heavy metals accumulation of different landscape plants in soil with sewage sludge application [J]. *J S China Agric Univ*, 43(4): 47-57. [赖明丽, 董晓全, 谢姍宴, 等, 2022. 污泥施用下园林植物生长适应性和重金属吸收 [J]. *华南农业大学学报*, 43(4): 47-57.]
- LI JR, WEI XZ, YU PL, et al., 2016. Expression of *cadR* enhances its specific activity for Cd detoxification and accumulation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 57(8): 1720-1731.
- LIU Q, PENG SL, 2010. *Plant litter ecology* [M]. Beijing: Science Press. [刘强, 彭少麟, 2010. *植物凋落物生态学* [M]. 北京: 科学出版社.]
- MAUNOURY-DANGER F, FELTEN V, BOJIC C, et al., 2018. Metal release from contaminated leaf litter and leachate toxicity for the freshwater crustacean *Gammarus fossarum* [J]. *Environ Sci Pollut Res*, 25(12): 11281-11294.

- Ministry of Housing and Urban-Rural Development, 2009. GB/T 23486—2009 National Standards of the People's Republic of China — Disposal of sludge from municipal wastewater treatment plant — Quality of sludge used in gardens or parks [S]. Beijing: Standards Press of China. [住房和城乡建设部, 2009. GB/T 23486—2009 中华人民共和国国家标准城镇污水处理厂污泥处置 园林绿化用泥质 [S]. 北京: 中国标准出版社.]
- MOHSIN M, SALAM MMA, NAWROT N, et al., 2022. Phytoextraction and recovery of rare earth elements using willow (*Salix* spp.) [J]. *Sci Total Environ*, 809: 152209.
- PENG QQ, ZHANG YY, ZHANG HL, et al., 2023. The resorption and accumulation of abiotic heavy metal elements in leaves from four types of forests in mid-subtropical China [J]. *Chin J Ecol*, 42(12): 2828–2835. [彭清清, 张耀艺, 张慧玲, 等, 2023. 中亚热带 4 种类型森林叶片非生物重金属元素重吸收及累积动态 [J]. *生态学杂志*, 42(12): 2828–2835.]
- STURIKOVA, KRYSSTOFOVA O, HUSKAD, et al., 2018. Zinc, zinc nanoparticles and plants [J]. *J Hazard Mat*, 349: 101–110.
- SUN HZ, WANG Y, LU XJ, et al., 2011. Heavy metal concentration in litter layer of different types of plantations in Harbin [J]. *J NE For Univ*, 39(3): 61–64. [孙慧珍, 王岩, 陆小静, 等, 2011. 哈尔滨市不同类型人工林枯枝落叶层重金属质量分数特征 [J]. *东北林业大学学报*, 39(3): 61–64.]
- SUN X, LI Z, PENG HL, et al., 2021. Root interactions and effects on growth and cadmium/zinc uptake by *Sedum plumbizincicola* and *Schefflera arboricola* in intercropping system [J]. *Soils*, 53(4): 771–778. [孙曦, 李柱, 彭洪柳, 等, 2021. 伴矿景天和鹅掌柴间作系统中根系相互作用对植物生长和镉锌吸收的影响 [J]. *土壤*, 53(4): 771–778.]
- WANG L, LIN H, DONG Y, et al., 2018. Effects of cropping patterns of four plants on the phytoremediation of vanadium-containing synthetic wastewater [J]. *Ecol Eng*, 115: 27–34.
- WU DM, CHU SS, LAI C, et al., 2017. Application rate and plant species affect the ecological safety of sewage sludge as a landscape soil amendment [J]. *Urban For Urban Green*, 27: 138–147.
- WU DM, YU XL, LAI ML, et al., 2021. Diversified effects of co-planting landscape plants on heavy metals pollution remediation in urban soil amended with sewage sludge [J]. *J Hazard Mat*, 403: 123855.
- XU JX, LIU BS, SUN QP, et al., 2015. Effects of zeolite addition on ammonia volatilization and influence factors in sludge composting [J]. *J Agric Resour Environ*, 32(1): 81–86. [许俊香, 刘本生, 孙钦平, 等, 2015. 沸石添加剂对污泥堆肥过程中的氨挥发及相关因素的影响 [J]. *农业资源与环境学报*, 32(1): 81–86.]
- YAN T, LU X, YANG K, et al., 2016. Leaf nutrient dynamics and nutrient resorption: a comparison between larch plantations and adjacent secondary forests in Northeast China [J]. *J Plant Ecol*, 9(2): 165–173.
- YANG JX, YANG J, HUANG J, 2017. Role of co-planting and chitosan in phytoextraction of As and heavy metals by *Pteris vittata* and castor bean — A field case [J]. *Ecol Eng*, 109: 35–40.
- YANG Z, YANG F, LIU J, et al., 2022. Heavy metal transporters: Functional mechanisms, regulation, and application in phytoremediation [J]. *Sci Total Environ*, 809: 151099.
- YEBOAH A, LU J, GU S, et al., 2020. The utilization of *Ricinus communis* in the phytomanagement of heavy metal contaminated soils [J]. *Environ Rev*, 28(4): 466–477.
- YUAN F, HUANG L, WEI YJ, et al., 2018. Litterfall production and its relationships with climatic factors in Chinese natural forests [J]. *Chin J Ecol*, 37(10): 3038–3046. [袁方, 黄力, 魏玉洁, 等, 2018. 中国天然林凋落物量特征及其与气候因子的关系 [J]. *生态学杂志*, 37(10): 3038–3046.]
- ZENG P, GUO ZH, XIAO XY, et al., 2019. Complementarity of co-planting a hyperaccumulator with three metal (loid)-tolerant species for metal (loid)-contaminated soil remediation [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 169: 306–315.
- ZENG P, GUO ZH, XIAO XY, et al., 2018. Intercropping *Arundo donax* with woody plants to remediate heavy metal-contaminated soil [J]. *Environ Sci*, 39(11): 5207–5216. [曾鹏, 郭朝晖, 肖细元, 等, 2018. 芦竹和木本植物间种修复重金属污染土壤 [J]. *环境科学*, 39(11): 5207–5216.]

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202305065

刘芳, 郝小花, 陈中元, 等. 2024. Pre-miR172 及 miR172 调控油菜 AP2 基因表达的规律分析 [J]. 广西植物, 44(5): 936–950.

LIU F, HAO XH, CHEN ZY, et al., 2024. Analysis of expression regulation of AP2 gene by pre-miR172 and miR172 in rape [J]. *Guihaia*, 44(5): 936–950.



## Pre-miR172 及 miR172 调控油菜 AP2 基因表达的规律分析

刘芳<sup>1,2</sup>, 郝小花<sup>1</sup>, 陈中元<sup>1,3</sup>, 何昊<sup>1,2\*</sup>

(1. 湖南文理学院 生命与环境科学学院, 湖南 常德 415000; 2. 常德市农业生物大分子研究中心, 湖南 常德 415000; 3. 水生动物重要疫病分子免疫技术湖南省重点实验室, 湖南 常德 415000)

**摘要:** 为探究油菜 miR172 前体 (pre-miR172) 及成熟体 (miR172) 对 AP2 基因的调控功能, 该研究通过生物信息学方法对 miR172 和 AP2 启动子进行调控元件预测, 分析 6 条油菜 AP2 基因的进化关系及 miR172 与 AP2 的靶向关系; 通过 qRT-PCR 方法检测 AP2、miR172 和 pre-miR172 在早熟和晚熟油菜不同组织的表达规律; 比较分析 miR172 丰度和 AP2 表达量间的相关关系, 以及比较分析 pre-miR172 和 miR172 在表达水平上的相关关系; 通过过表达 pre-miR172, 再次验证 pre-miR172 对成熟体 miR172 及 AP2 的作用。结果表明: (1) miR172 和 AP2 启动子区均存在调控花发育的顺式元件。(2) 6 条 AP2 序列均经历了强烈的纯化选择, 均具备 miR172 的结合位点, 属 miR172 的靶基因。(3) miR172 家族成员均可促进早熟油菜 AP2 表达, 但 miR172d 作用不明显。在晚熟油菜中, miR172a 和 miR172c 作用微弱, miR172b 和 miR172d 二者共同发挥作用降低 AP2 的表达水平。(4) pre-miR172 家族对于早熟油菜中 miR172 家族的表达水平均有促进作用; 在晚熟油菜中 pre-miR172a 和 pre-miR172b 对其成熟序列的形成发挥正调控作用, pre-miR172c 和 pre-miR172d 则对于其成熟序列的形成发挥负调控作用。过表达 pre-miR172 后, miR172 和 AP2 表达规律与上述结果保持一致, 证实 pre-miR172 对 miR172 及 AP2 的调控功能。该研究结果丰富了油菜 AP2 基因的功能调控路径, 为基因的调控功能研究提供了新的思路。

**关键词:** 油菜, AP2, miR172, pre-miR172, 表达规律

中图分类号: Q943 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0936-15

## Analysis of expression regulation of AP2 gene by pre-miR172 and miR172 in rape

LIU Fang<sup>1,2</sup>, HAO Xiaohua<sup>1</sup>, CHEN Zhongyuan<sup>1,3</sup>, HE Hao<sup>1,2\*</sup>

(1. College of Life and Environmental Science, Hunan University of Arts and Science, Changde 415000, Hunan, China; 2. Changde Research Centre Agricultural Biological Macromolecule, Changde 415000, Hunan, China; 3. Hunan Provincial Key Laboratory for Molecular Immunity Technology of Aquatic Animal Diseases, Changde 415000, Hunan, China)

收稿日期: 2023-09-12 接受日期: 2023-11-30

基金项目: 国家自然科学基金(32071930); 湖南省自然科学基金(2022JJ40288); 湖南文理学院博士科研启动项目(19BSQD22)。

第一作者: 刘芳(1988—), 博士, 讲师, 研究方向为油菜分子育种, (E-mail) g5n2a5f@163.com。

\*通信作者: 何昊, 博士, 讲师, 研究方向为果树栽培, (E-mail) 271285785@qq.com。

**Abstract:** The appropriate flowering time is of great significance for crop yield. In the cropping pattern of “rice-rice-oil” in southern region, researching on the flowering period of *Brassica napus* can provide a theoretical basis for the breeding of early maturing rape varieties. The AP2 family transcription factors in rape are widely involved in the growth and development and play an important role during flower development. However, there are few studies exploring the regulation of AP2 at the microRNA level. In order to investigate the regulatory functions of the miR172 precursor (pre-miR172) and mature body (miR172) on AP2 gene in rape, the regulatory elements of miR172 and AP2 promoters were predicted based on bioinformatics, then the evolutionary relationship of six rape AP2 genes and the targeting relationship between miR172 and AP2 were analyzed, and the expression patterns of AP2, miR172 and pre-miR172 in different tissues of early and late maturing rape were detected by qRT-PCR. Finally, the correlation between miR172 abundance and AP2 expression level was studied, as well as the correlation between pre-miR172 and miR172. The results were as follows: (1) Both miR172 and AP2 promoter regions had cis-elements that regulated flower development. (2) The six AP2 sequences holded the strong purification selection, and they were the target genes of miR172 based on their binding sites for miR172. (3) miR172 family could promote the flowering of early maturing rape by increasing AP2 expression levels, except for miR172d. In late maturing rape, miR172a and miR172c performed weakly in flowering, while miR172b and miR172d worked together to reduce the expression level of AP2 to inhibit flowering. (4) The pre-miR172 family had a promoting effect on the expression level of miR172 family in early maturing rape; in late maturing rape, pre-miR172a and pre-miR172b exerted positive regulation on the formation of their mature bodies, while pre-miR172c and pre-miR172d exerted the opposite effects. After overexpression of pre-miR172, the expression patterns of miR172 and AP2 remained consistent with the above results, confirming the regulatory function of pre-miR172 on miR172 and AP2. The results of this study enrich the functional regulation pathway of rape AP2 gene, and provide new ideas for the study of gene regulatory function.

**Key words:** rape, AP2, miR172, pre-miR172, expression pattern

MicroRNA (miRNA) 是一类内源性非编码小 RNA, 一般长度为 18~36 个核苷酸, 参与基因转录水平的调控(张幸媛等, 2021)。有研究表明, miRNA 可以通过调控靶基因来调节植物生长发育(Huijser & Schmid, 2011)、开花时间(Spanudakis & Jackson, 2014)和逆境胁迫(Liu & Axtell, 2015)。miRNA 的形成先经过 RNA 聚合酶转录产生初级 miRNA 前体(primary miRNA precursor, pri-miRNA), 再经 DCL1 切割后保留 70~500 个核苷酸序列形成茎环二级结构, 即 miRNA 前体(miRNA precursor, pre-miRNA), 最后 pre-miRNA 通过相似剪切后形成成熟 miRNA(Phillips et al., 2007)。可见 pre-miRNA 对于成熟体 miRNA 的形成具有重要意义。

miR172 广泛存在于植物中, 最早在拟南芥中被克隆出来, 其对植物的生长发育起基础作用(Park et al., 2002), 在植物的生殖转换、花发育、响应胁迫机制等方面具有重要作用(王幼宁等, 2016; 赵晓晖等, 2017)。拟南芥中 miR172 过表达抑制 AP2 蛋白水平, 同时抑制成花因子 TOE1 和 TOE2, 导致拟南芥提前开花(Aukerman & Sakai, 2003)。在水稻中光敏色素可降低 miR172d 的表达, 从而抑制 AP2 家

族中 *OsIDS1* 基因和 *SNB* 基因的表达, 诱导开花(Lee et al., 2014)。Li 等(2019)在大岩桐中发现 miR172 过表达导致 *SsAP2-like* 基因表达量下降, 促使其提前开花。此外, miR172 通过靶向 AP2 类基因可以调控花器官形态的建成, 如藏红花(Tsaftaris et al., 2012)、芥菜(Shivaraj & Singh, 2016)、玉米(Chuck et al., 2007)、水稻(Hu et al., 2009)、月季(François et al., 2018)、苧麻(马鑫, 2017)等, 可见 miR172-AP2 在花器官发育中发挥着重要作用(Ji et al., 2011)。

AP2 亚家族是 AP2/ERF 转录因子家族成员之一, 包含 2 个重复的 AP2 保守结构域, 主要参与植物的生长发育过程(Trupiano et al., 2013; Zhao et al., 2015; Neogy et al., 2019)。最早, AP2 结构域在拟南芥中发现, 其与花发育相关(Jofuku et al., 1994), 此后, 陆续在水稻(Nakano et al., 2006)、油菜(Ghorbani et al., 2020)、苹果(Cheng et al., 2020)、葡萄(Licausi et al., 2010)等多个物种中发现, 其参与花发育过程, 但功能不尽相同。AP2 的功能发挥会受到 miRNA 的调控, 其调控开花时间的机制往往有 miR172 的参与来实现。

油菜 miRNA 的研究起步较晚, Shen 等(2015)利用油菜基因组, 鉴定到 645 个 MIR 基因, 大部分 miRNA 具有高度保守性, 调控油菜生长发育的各个方面, 包括参与杂种优势调控、种子发育、植物病原互作、非生物胁迫和花发育等方面(陈丽等, 2018)。Wang 等(2019)分析早、晚花油菜中 miR172 或 AP2 类转录因子的表达模式和功能特性, 发现它们对花器官发育具有调节作用, 其中 *BnaAP2-1*、*BnaAP2-5* 和 *BnaTOE1-2* 可能起到抑制花开的作用。Shivaraj 和 Singh(2016)分析白菜型油菜和芥菜中 AP2 的表达水平, 揭示其参与芸薹属植物花的发育; 对 miR172 和靶基因 AP2 突变体间杂交能进行分析, 发现二者存在复杂的互作模式。突变 miR172 获得的转基因系均显示出加速开花的现象(Shivaraj et al., 2018)。目前, 关于油菜中 miRNA 的研究大多集中在 miRNA 的挖掘与预测, 而涉及 miRNA 与靶基因的调控关系, 以及 pre-miRNA 对于 miRNA 调控的报道较少。

本文以油菜开花基因 AP2 的调控为研究区域, 依托白菜和甘蓝中已发现的 AP2 基因为切入点, 进行比对并获得油菜的 AP2 基因, 采用生物信息学方法、qRT-PCR 方法、相关性分析及过表达载体侵染油菜子叶的方法, 通过对 AP2 进行蛋白理化性质、系统进化关系、选择压力、基序预测和顺式调控元件分析; 对 miR172、pre-miR172 和 AP2 表达规律及 miR172 和 AP2 之间及 pre-miR172 与 miR172 之间的相关性进行分析; 对过表达 pre-miR172 质粒侵染油菜子叶后 miR172 和 AP2 表达水平进行分析, 拟探讨以下问题: (1) 预测 miR172 和 AP2 与花发育的关系; (2) miR172 对 AP2 的调控功能; (3) pre-miR172 对 miR172 的调控功能。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

早熟油菜品种为湘油 420, 晚熟油菜品种为湘油 15, 均由湖南农业大学肖钢教授提供。将油菜种子种于大田, 待其长至 5~7 叶期, 选择长势一致且完整的植株, 取根和叶, 液氮速冻保存于 -80 °C 冰箱中备用, 待油菜生长至花期, 取完整的花, 液氮速冻保存于 -80 °C 冰箱中备用。

### 1.2 油菜中 AP2 基因的鉴定

从 TAIR(<http://www.arabidopsis.org>) 和 BRAD

(<http://brassicadb.cn>) 下载白菜、甘蓝的 AP2 基因和蛋白序列, 经过 NCBI 比对, 选择 E-value  $\leq 10^{-10}$  的序列作为目标油菜序列。为进一步明确候选油菜 AP2 家族成员, 从 miRBase(<http://www.mirbase.org/>) 下载油菜 miR172 成熟序列(miR172) 和前体序列(pre-miR172), 将 miR172 成熟序列与已获得的油菜 AP2 序列通过 TAPIR(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/tapir/>) 网站进行预测, 保留具有靶向关系的 AP2 序列; 同时, 基于 miRNA 和靶基因间高度同源, 利用 DNAMAN 比对 miR172 与油菜 AP2 基因, 保留碱基错配数小于 3 的 AP2 序列作为本研究的候选基因。

### 1.3 miR172 家族和 AP2 基因启动子分析

分别截取 pre-miR172 和 AP2 基因上游 2 000 bp 作为启动子区, 通过 New PLACE(<https://www.dna.affrc.go.jp/PLACE/?action=newplace>) 网站进行顺式调控元件预测, 初步预测 miR172 对于油菜开花的作用。

### 1.4 AP2 系统发育分析

1.4.1 油菜 AP2 蛋白性质分析 利用在线软件 ExPasy(<http://web.expasy.org/protparam/>) 预测分析候选油菜 AP2 蛋白分子量、等电点(PI), 通过 Cell-PLoc 网站(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc/>) 进行亚细胞定位预测分析。

1.4.2 系统进化和选择压力分析 利用 MEGA11 软件的邻接法进行 AP2、miR172 和 pre-miR172 核苷酸序列的进化树分析, 检验方法为步长检验(bootstrap), 抽样次数 1 000(1 000 replications)。利用 DnaSp V6 软件分析 AP2 基因的非同义突变率(non-synonymous,  $k_a$ ) 和同义突变率(synonymous,  $k_s$ ), 计算非同义突变率和同义突变率比值( $k_a/k_s$ ),  $k_a/k_s < 1$ , 认为有纯化选择作用,  $k_a/k_s > 1$ , 认为有正选择效应,  $k_a/k_s = 1$ , 认为存在中性选择。

1.4.3 油菜 AP2 基因基序分析 通过 WebLogo(<http://weblogo.berkeley.edu/logo.cgi>) 绘制油菜 AP2 蛋白序列结构域的序列标志图。通过 MEME(<http://meme-suite.org/>) 鉴定油菜 AP2 蛋白内部的保守基序。

### 1.5 qRT-PCR 检测 AP2、miR172 及 pre-miR172 表达规律

采用 miRcute 多糖多酚植物 miRNA 提取分离试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司]提取油菜根、叶和花的 miRNA。使用 miRcute 增强型

miRNA cDNA 第一链合成试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司]合成 cDNA,以此 cDNA 为模板,选择 *U6* 作为内参基因,采用 miRcute 增强型 miRNA 荧光定量检测试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司]进行 qRT-PCR 检测。miR172 家族成员的检测引物见表 1,具体反应体系按照 miRcute 增强型 miRNA 荧光定量检测试剂盒说明书进行,每个样本 3 次重复,在 CFX96 (BIO-RAD) 定量 PCR 仪上进行扩增,运行程序为 95 °C 15 min;94 °C 20 s,60 °C 34 s,40 个循环;溶解曲线分析为 65 °C 5 s,95 °C 0.5 s。

采用 RNA 提取试剂盒(北京全式金生物技术股份有限公司)提取油菜根、叶和花的总 RNA,并合成 cDNA 第一链。以 cDNA 为模板,以 *Actin* 为内参基因,采用 TaKaRa 公司[宝生物工程(大连)有限公司]TB Green Premix Ex Taq 试剂盒进行 qRT-PCR 实验,检测 *AP2* 基因和 pre-miR172 表达情况,具体所用引物见表 1。参照说明书按照 25 μL 体系进行配液,每个样本 3 次重复,在 CFX96 (BIO-RAD) 定量 PCR 仪上进行扩增,程序为 95 °C 30 s;95 °C 5 s,55 °C 30 s,40 个循环;溶解曲线分析为 65 °C 5 s,95 °C 0.5 s。

### 1.6 油菜 pre-miR172 家族成员二级结构分析

通过 RNAfold (<http://rna.tbi.univie.ac.at/cgi-bin/RNAWebSuite/RNAfold.cgi>) 在线网站分析油菜 pre-miR172 家族成员,在默认参数条件下,预测其二级结构和自由能。

### 1.7 Pre-miR172 过表达对成熟 miR172 及 AP2 基因的影响

1.7.1 构建 pre-miR172 过表达载体 为鉴定 pre-miR172 对 miR172 成熟体表达水平的影响,克隆 pre-miR172 前体序列(包含发夹区域上下游各 100 bp 区域序列),并在序列 5' 端引入酶切位点 *XhoI*,3' 端引入 *EcoRI* 酶切位点。经过 *XhoI* 和 *EcoRI* 双酶切分别处理质粒 pGreen\_GUS\_competitor (addgene ID 55208) 和含 pre-miR172 序列的 T 载体,将 pre-miR172 连接到 pGreen\_GUS\_competitor 上,构建过表达载体。将已构建的过表达载体(实验组)和空载体 pGreen\_GUS\_competitor(对照组)分别转化至农杆菌 GV3101(成智博等,2019)。

1.7.2 农杆菌瞬时侵染油菜子叶及体内验证实验 将实验组和对照组的农杆菌分别进行瞬时侵染油菜子叶,具体方法参照谭小力等(2012)。侵染后

表 1 荧光定量 PCR 所需引物  
Table 1 Primers required for fluorescence quantitative PCR

引物名称 Primer name	引物序列(5'-3') Primer sequence (5'-3')
Actin-F	CTGGTGATGGTGTCTCACAC
Actin-R	GTTGCTCATGGATTCCAGGAG
U6-F	CGATAAAATTGGAACGATACAGA
U6-R	ATTGGACCATTCTCGATTGT
DLAP2(通)-F	CTCACCACACAAACACTTGTTC
DLAP2(通)-R	GTCTGACCCGGTTAGGCTCAT
DLmiR172d-F	GCAGAATCTTGATGATGCTGCAG
DLmiR172b-F	GGAATCTTGATGATGCTGCAT
DLmiR172a-F	GCAGAATCTTGATGATGCTGCAT
DLmiR172c-F	GCAGAATCTTGATGATGCTGCAT
DL-pre-miR172c-F	GCCGCTAG TTGCAGATGC
DL-pre-miR172c-R	GCTGATG CAGCATCATCAAG
DL-pre-miR172d-F	CCGTAGATTCCTTCTCTTTTC
DL-pre-miR172d-R	GAACGCATCATCACAAACCC
DL-pre-miR172b-F	TGGCTTTCTGAATCCTCTTCC
DL-pre-miR172b-R	GATGCTGCATCTGCAACTACC
DL-pre-miR172a-F	GGATCCGTTGAAGAAAGCTCA
DL-pre-miR172a-R	GCCGTCG GTTGTGATGC

于 25 °C 条件下避光培养过夜,然后转移至 25 °C,光周期 16 h/8 h 条件下培养 3 d 后取样,对 miR172 和 *AP2* 基因进行 qRT-PCR 检测,具体方法同上。

### 1.8 数据处理

1.8.1 相关性分析 通过 Excel 软件分别对油菜 *AP2* 和 miR172 家族以及 miR172 家族和 pre-miR172 家族进行相关性分析,在  $P < 0.05$  的条件下,相关系数  $r$  绝对值越接近 1,相关性越强。 $0 \leq |r| \leq 0.5$ ,基本不相关或低度相关; $0.5 < |r| \leq 0.8$ ,显著相关; $0.8 < |r| < 1$ ,高度相关; $|r| = 1$ ,完全相关。

1.8.2 差异显著性分析 利用 Microsoft Excel 2010 对实验所得数据进行单因素方差分析,计算所得  $P$  值小于 0.05 为差异显著。

## 2 结果与分析

### 2.1 油菜中 AP2 基因的鉴定

油菜基因组来源于白菜和甘蓝的杂交,选择

甘蓝和白菜中已鉴定的 *AP2* 基因,通过 BLAST 获得油菜中的同源序列,经过筛选去除重复序列,得到 9 条序列;经 TAPIR 网站预测 miR172 和 *AP2* 的互补配对位点(表 2),选择错配碱基数小于 3 的序列保留,最终得到 6 条 *AP2* 候选序列。其中,根据白菜 *AP2* 序列比对得到 2 条序列 XM\_013887071 和 XM\_048778068,其对应的蛋白序列为 XP\_013742525 和 XP\_048600981;根据甘蓝 *AP2* 序列比对得到 4 条序列 HQ637468、XM\_048770445、XM\_013887073 和 XM\_048763426,其对应的蛋白序列为 ADU04499、CDY29538、XP\_013742527 和 XP\_048619383。

## 2.2 油菜 miR172 和 AP2 启动子区顺式调控元件的预测分析

截取 pre-miR172 和 *AP2* 基因上游 2 000 bp 作为启动子区,经 NewPLACE 网站预测分析,在 pre-miR172 和 *AP2* 启动子区发现存在 TATA-box、

CAAT-box 等核心启动子元件,光应答元件(G-box、AAAC-motif、Box4、GT-1 等,用于响应光照长度和光周期刺激),激素应答元件(ABRE、W-box、GARE、CGTCA、TGACG 等,用于响应乙烯、脱落酸、赤霉素、生长素、乙酰水杨酸、茉莉酸的刺激),生长发育应答元件(TATTAG,参与细胞分裂),逆境胁迫响应元件(MYB2、UP1-motif 等,参与响应水胁迫、损伤胁迫等机制),此外,启动子区还存在组织特异性元件(root-motif、POLLEN-ELEMENT,调控相应基因在根和花这些特定组织中表达)。这说明 miR172 和 *AP2* 可能参与调控开花过程。

## 2.3 油菜 AP2 系统发育分析

2.3.1 *AP2* 蛋白性质分析 由表 2 可知,*AP2* 蛋白由 357~433 个氨基酸组成;分子量为 39.7~47.9 kDa;等电点为 6.31~6.77,此外,亚细胞定位预测发现,6 条油菜 *AP2* 均位于细胞核,说明这 6 条 *AP2* 序列均属核基因,在细胞核内发挥不同功能。

表 2 油菜中 *AP2* 蛋白性质分析

Table 2 Analysis of *AP2* protein properties in rape

序列名称 Sequence name	靶标起点 Target start	靶标终点 Target end	氨基酸长度 Amino acid length	分子量 Molecular weight	等电点 pI	亚细胞定位 Subcellular location
XP_013742525	1 348	1 368	433	47 736.58	6.44	细胞核 Nucleus
XP_048600981	1 373	1 393	432	47 924.77	6.77	Nucleus 细胞核
ADU04499	1 178	1 198	432	47 757.47	6.31	Nucleus 细胞核
CDY29538	1 348	1 368	432	47 924.77	6.77	Nucleus 细胞核
XP_013742527	1 351	1 371	357	39 753.86	6.42	Nucleus 细胞核
XP_048619383	1 357	1 377	431	47 685.41	6.41	Nucleus 细胞核

2.3.2 油菜 *AP2* 的选择压力分析 对油菜中 6 个 *AP2* 候选序列与白菜(*Bra017809* 和 *Bra011741*) 和甘蓝(*KC584094*) 中 *AP2* 进行  $k_a$ 、 $k_s$  计算,通过比较  $k_a/k_s$  进行选择压力分析。由表 3 可知,旁系同源基因 7 对,直系同源基因 6 对,全部  $k_a/k_s < 1$ ,表明 *AP2* 家族在进化过程中经历了强烈的纯化选择。

2.3.3 系统进化树分析 为进一步确定油菜 *AP2*、miR172 和 pre-miR172 各自的进化关系,利用 MEGA6 软件对多种植物的 *AP2* 家族、miR172 成熟序列和 pre-miR172 序列进行进化树分析,结果显示油菜 *AP2* 序列 XM\_013887071、XM\_

048770445、XM\_013887073 与白菜 BraAP2-2 关系较近,XM\_048763426 与甘蓝 BroAP2 关系较近(图 1:A)。Pre-miR172 进化树分析发现, bna-miR172a 与 bra-miR172a 关系最近; bna-miR172b 和 bna-miR172c 聚类在一组,和 bra-miR172d、ath-miR172e 关系较近; bna-miR172d 和 bra-miR172c 关系较近(图 1:C)。miR172 成熟序列的进化树分析,发现 miR172b 和 miR172c 聚类在一组(图 1:B),表明二者可能功能相似; miR172a 和 miR172d 分别聚类在其他组(图 1:B),可能与 miR172b、miR172c 的功能存在差异。

表 3 油菜 AP2 基因的选择压力分析  
Table 3 Selection pressure analysis of rape AP2

类别 Category	基因 1 Gene 1	基因 2 Gene 2	ka	ks	ka/ks	选择压力 Selection pressure
直系同源 Orthologous	Bra017809	XM_013887071	0	0	—	—
	Bra011741	XM_048778068	0.002 0	0.006 6	0.303 0	纯化选择 Purifying selection
	KC584094	HQ637468	0.013 5	0	—	—
	KC584094	XM_048770445	0.025 0	0.085 8	0.291 3	纯化选择 Purifying selection
	KC584094	XM_013887073	0.025 0	0.085 8	0.291 3	纯化选择 Purifying selection
	KC584094	XM_048763426	0.006 2	0.048 6	0.127 5	纯化选择 Purifying selection
	旁系同源 Paralogous	HQ637468	XM_048770445	0.025 0	0.085 8	0.291 3
HQ637468		XM_013887073	0.025 0	0.085 8	0.291 3	纯化选择 Purifying selection
HQ637468		XM_048763426	0.006 2	0.048 6	0.127 5	纯化选择 Purifying selection
XM_048770445		XM_013887073	0	0	—	—
XM_048770445		XM_048763426	0.018 6	0.034 8	0.534 4	纯化选择 Purifying selection
XM_013887073		XM_048763426	0.018 6	0.034 8	0.534 4	纯化选择 Purifying selection
XM_048778068		XM_013887071.3	0.042 1	0.222 9	0.188 8	纯化选择 Purifying selection
						纯化选择 Purifying selection

2.3.4 AP2 蛋白基序分析 由图 2 可知,所有油菜 AP2 蛋白候选序列均存在 3 个保守基序(图 2: A),基序 1(Motif 1)和基序 2(Motif 2)高度保守,基序 3(Motif 3)有 3 个氨基酸位置保守性较低(图 2: B),说明不同油菜 AP2 基因功能的差异可能依赖于基序 3 来发挥。

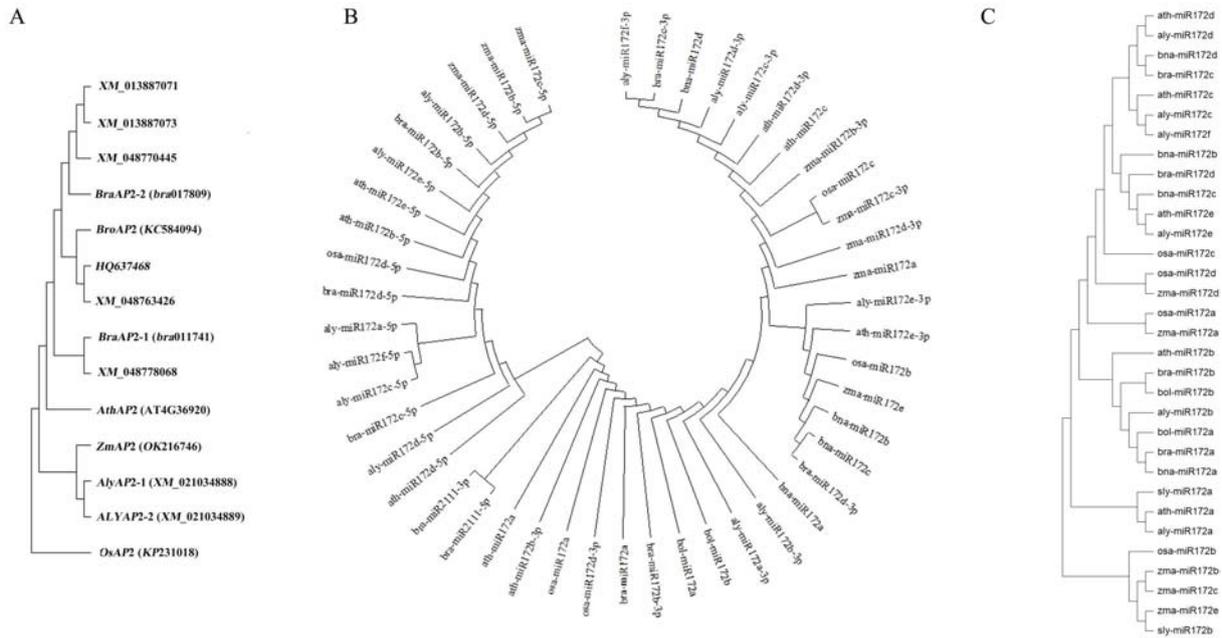
#### 2.4 miR172 家族与 AP2 表达水平及二者相关性分析

由图 3 可知,AP2 在根和叶中的表达水平呈现为早熟低于晚熟,但在花中则早熟明显高于晚熟(图 3: A)。对于早熟油菜,根和叶中 AP2 表达量明显低于花的表达量;对于晚熟油菜则相反,呈现根和叶中 AP2 表达量高于花的。早熟油菜花中 AP2 表达量显著高于晚熟油菜花,初步推测 AP2 基因的综合作用结果是促进开花。

通过 miRBase 下载得到 4 条成熟油菜 miR172 家族成员,分别是 bna-miR172a、bna-miR172b、bna-miR172c 和 bna-miR172d。经过多重比对 miR172 家族成员和 AP2 基因,发现 4 个家族成员高度保守,仅存在 1 个碱基的差异,AP2 基因和 miR172 高度同源互补,仅有 1~3 个碱基的差异(图 3: F),初步推测这些 AP2 基因是 miR172 的靶基因。

通过 qRT-PCR 检测 miR172 家族的表达水平,结果如图 3: B-E 所示,miR172 家族在早熟和晚熟油菜的根、叶和花中均有表达,而且花中的表达水平普遍高于根和叶,只有 miR172d 在晚熟油菜花中的表达量低于根和叶。miR172a、miR172b 和 miR172c 在早熟油菜不同组织中的表达规律和 AP2 一致,花中表达量高于根和叶,说明 miR172a、miR172b 和 miR172c 对于早熟油菜 AP2 基因有促进表达的作用。在晚熟油菜中,miR172a 和 miR172c 在花中表达水平显著高于非花组织,但差距较小,说明 miR172a 和 miR172c 对于 AP2 基因虽表现为负调控,但作用较小;miR172b 在花中表达量高于非花组织,与 AP2 表达规律相反,说明在晚熟油菜中 miR172b 对于 AP2 起到负调控的作用。在早熟油菜中,miR172d 在不同组织之间表达量差异不显著,在晚熟油菜中 miR172d 表达规律和 AP2 一致,非花组织的表达量显著高于花的表达量,说明 miR172d 对于晚熟油菜 AP2 可能起正调控作用,而在早熟油菜中可能不发挥功能或作用微弱。

为进一步确定 miR172 家族各成员与 AP2 基因的关系,分析 AP2 和 miR172 家族各成员表达规



A. *AP2* 基因的进化树分析; B. miR172 进化树分析; C. pre-miR172 进化树分析。

A. Phylogenetic analysis of *AP2* gene; B. Phylogenetic analysis of miR172; C. Phylogenetic analysis of pre-miR172.

图 1 *AP2*、miR172、pre-miR172 的进化树分析

Fig. 1 Phylogenetic analysis of *AP2*, miR172 and pre-miR172

律之间的相关系数( $r$ 值)和差异显著性( $P$ 值),结果如表4所示,在早熟油菜中 miR172 家族各成员与 *AP2* 均呈显著或高度正相关,在晚熟油菜中 miR172d 与 *AP2* 呈高度正相关, miR172b 与 *AP2* 呈负相关, miR172a 和 miR172c 与 *AP2* 低度相关,说明在早熟油菜中 miR172 家族促进 *AP2* 表达,但在晚熟油菜中 miR172b 抑制 *AP2* 表达, miR172d 促进 *AP2* 表达。

综上所述,油菜 *AP2* 基因可能促进开花,而且其功能的发挥受到 miR172 的靶向调控。在早熟油菜中 miR172 家族促进 *AP2* 表达水平增加进而促进开花,但其中 miR172d 作用不明显。在晚熟油菜中, miR172a 和 miR172c 对于 *AP2* 的调控作用较小, miR172b 和 miR172d 二者共同发挥作用降低 *AP2* 的表达水平,从而抑制晚熟油菜的开花。

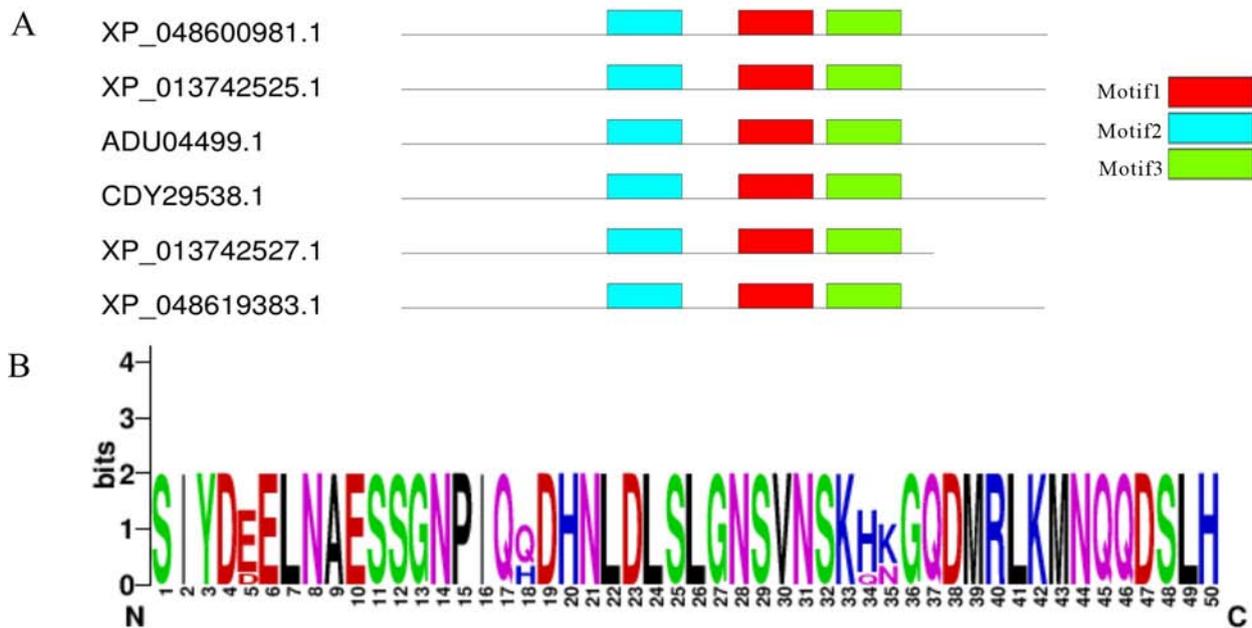
### 2.5 Pre-miR172 的二级结构分析

从 miRBase 下载到 4 个欧洲油菜 pre-miR172 家族成员, 4 个白菜 pre-miR172 家族成员, 2 个甘蓝 pre-miR172 家族成员。利用 RNAfold (3.2) 软件预测油菜、白菜和甘蓝的 pre-miR172 家族基因二级结构,结果如表5所示,pre-miR172 的基本二级结构均为茎环结构,其自由能为 40.3~67.7 kcal·mol<sup>-1</sup>,其

中欧洲油菜 pre-miR172c 的二级结构自由能最高,欧洲油菜 pre-miR172a 的二级结构自由能最低。由图4可知,白菜和甘蓝 pre-miR172a 二级结构一致,但由于 5'端缺少 CGUU 4 个碱基,3'端缺少 CGACC 5 个碱基,导致其在油菜中的二级结构缺少 1 个环区和部分茎部碱基配对,致使自由能下降 3.1 kcal·mol<sup>-1</sup>;pre-miR172b 在白菜和甘蓝中的二级结构一致,但欧洲油菜中则由于碱基差异,导致其茎部碱基配对数目增加,同时,虽然同为 5 个环区,但欧洲油菜中的环更小,因此二级结构自由能增加,稳定性更强。与白菜相比,欧洲油菜 pre-miR172c 整体碱基数更多,茎部配对数目更多,导致自由能更高,二级结构更稳定;欧洲油菜 pre-miR172d 相较于白菜多形成了 1 个环区,自由能降低,二级结构稳定性更弱一些。欧洲油菜中 pre-miR172a 的稳定性最低,然后依次是 pre-miR172d、pre-miR172b, pre-miR172c 稳定性最强。

### 2.6 miR172 与 pre-miR172 功能的相关性分析

通过 qRT-PCR 检测 pre-miR172 家族各成员的表达水平,将 pre-miR172 家族和 miR172 家族表达量进行对比,发现在早熟油菜和晚熟油菜花中 pre-miR172a 表达量高于根和叶, miR172a 也随之



A. 基序预测; B. 基序 3 序列标志图。

A. Motif prediction; B. Sequence logo view of Motif 3.

图 2 油菜 AP2 蛋白基序预测图

Fig. 2 Prediction of AP2 motif in rape

表 4 miR172 家族与 AP2 的相关性分析

Table 4 Correlation analysis between miR172s and AP2

家族 Family	Z-AP2		W-AP2	
	r 值 r value	P 值 P value	r 值 r value	P 值 P value
miR172a	0.923	0.047	-0.261	0.023
miR172b	0.859	0.045	-0.989	0.048
miR172c	0.923	0.047	-0.261	0.023
miR172d	0.743	0.005	0.880	0.045

注:  $P < 0.05$  表示差异显著; **Z-AP2**. 早熟油菜 AP2 基因; **W-AP2**. 晚熟油菜 AP2 基因。

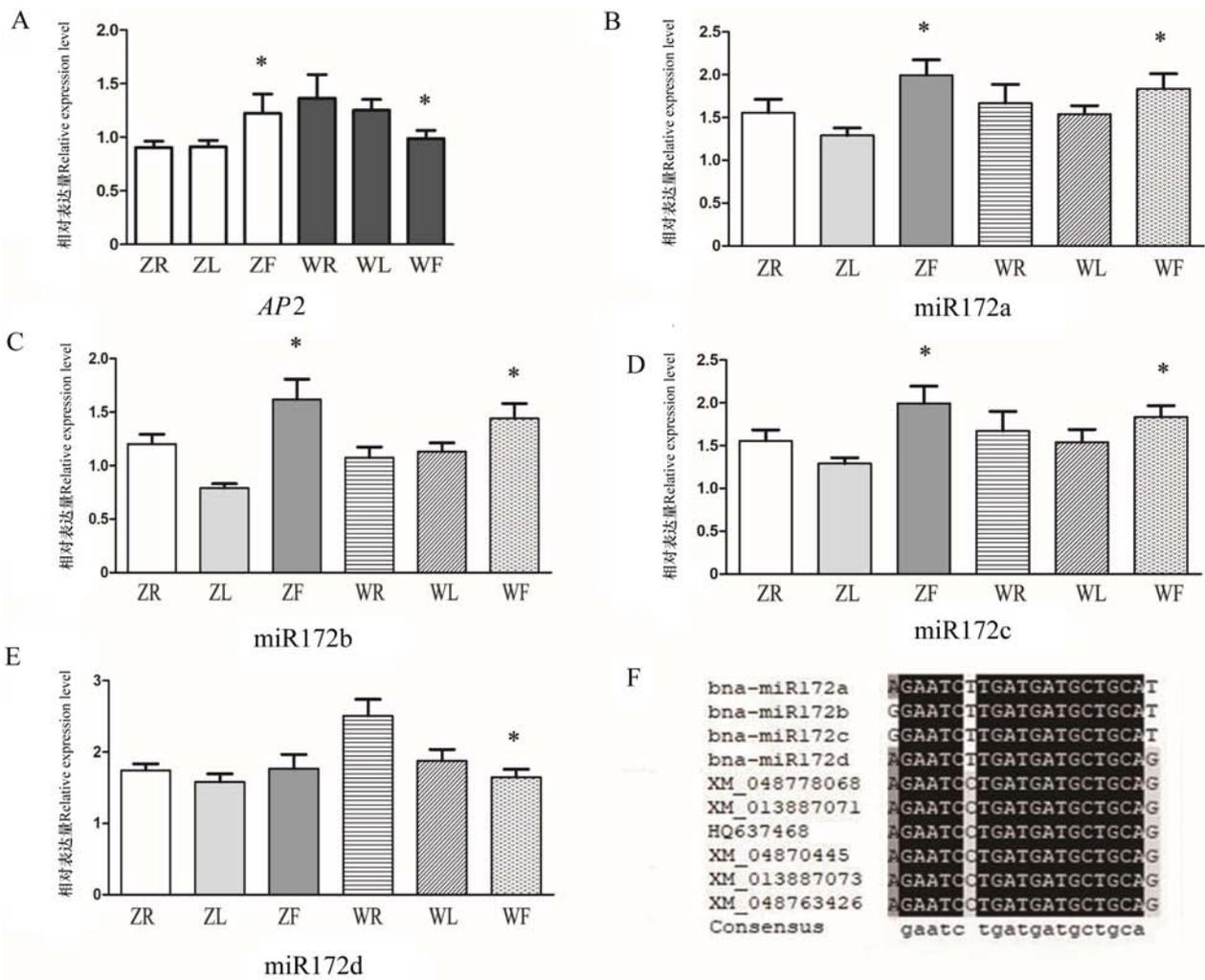
Note:  $P < 0.05$  indicates significant differences; **Z-AP2**. AP2 gene in early maturing rape; **W-AP2**. AP2 gene in late maturing rape.

在花中呈现最高表达量(图 5: A), 说明 pre-miR172a 对于 miR172a 的形成有促进作用;但在晚熟油菜中, miR172a 的变化幅度明显高于 pre-miR172a 的变化幅度(图 5: A), 说明除了 pre-miR172a 表达丰度对 miR172a 的形成发挥促进作用, 可能还存在其他加工层面的调控参与。pre-miR172b 与对应的成熟体序列表达趋势一致, 不

同组织中前体序列表达量增加, 成熟序列的表达量也随之增加(图 5: B), 说明 pre-miR172b 对 miR172b 的形成具有促进作用。pre-miR172c 和 pre-miR172d 早熟油菜花中表达量高于非花组织, miR172c 和 miR172d 与其前体保持同样的表达规律, 说明 pre-miR172c 和 pre-miR172d 对于早熟油菜 miR172c 和 miR172d 的形成同样具有促进作用;但在晚熟油菜中, pre-miR172c 和 pre-miR172d 的表达规律与其相应成熟体表达趋势相反(图 5: C, D), 说明在晚熟油菜中 pre-miR172c 和 pre-miR172d 对于其成熟体的形成具有负作用。

为进一步确定 miR172 的功能发挥与 pre-miR172 的关系, 分析 miR172 和 pre-miR172 表达水平间的相关系数(表 6), 结果发现在早熟和晚熟品种中表现出一致的规律, miR172a 和 pre-miR172a 间显著正相关。miR172d 和 pre-miR172d 间显著相关, 但在早熟品种中表现为正相关, 在晚熟品种中表现为负相关, 说明成熟序列 miR172a 和 miR172d 的形成与相应前体表达丰度高低具有显著的相关关系。

综合上述结果, pre-miR172 家族对于早熟油



**A.** 油菜 *AP2* 表达规律图; **B-E.** 油菜 miR172 家族成员表达规律图; **F.** 油菜 miR172 家族与 *AP2* 基因比对图。ZR、ZL、ZF 分别代表早熟油菜根、叶、花; WR、WL、WF 分别代表晚熟油菜根、叶、花; \* 表示差异显著,下同。

**A.** *AP2* expression pattern in rape; **B-E.** Expression pattern of miR172 family members in rape; **F.** Comparison map of miR172s and *AP2* gene in rape. ZR, ZL, and ZF represent the roots, leaves, and flowers of early maturing rape; WR, WL, and WF represent the roots, leaves, and flowers of late maturing rape; \* indicate significant differences, the same below.

图 3 *AP2*、miR172 家族表达规律分析及序列比对

Fig. 3 Analysis of *AP2* and miR172s expression pattern and sequence alignment

菜中 miR172 的表达水平具有促进作用,其中 miR172a 和 miR172d 的表达水平主要受 pre-miR172a 和 pre-miR172d 丰度的调控。在晚熟油菜中 pre-miR172a 和 pre-miR172b 对其成熟序列的形成发挥正向调控,pre-miR172c 和 pre-miR172d 则对于其成熟序列的形成发挥负向调控。

### 2.7 Pre-miR172 对 miR172 及 *AP2* 表达水平影响

通过携带 pre-miR172 过表达质粒的农杆菌侵染油菜子叶进行体内验证实验,结果如图 6 所示,

早熟油菜子叶中 pre-miR172 过表达均导致其对应的成熟体表达量高于对照组 (ck),但其中 miR172b 与对照组相比差异不显著(图 6: A),可见基本上,在早熟油菜中 pre-miR172 促进其成熟体的形成;晚熟油菜子叶中 miR172a 和 miR172b 表达量高于对照组,miR172c 和 miR172d 则显著低于对照组(图 6: B),表明前二者促进其成熟体形成,后二者抑制其成熟体形成。早熟油菜子叶中 pre-miR172 过表达后发现 *AP2* 基因表达水平显

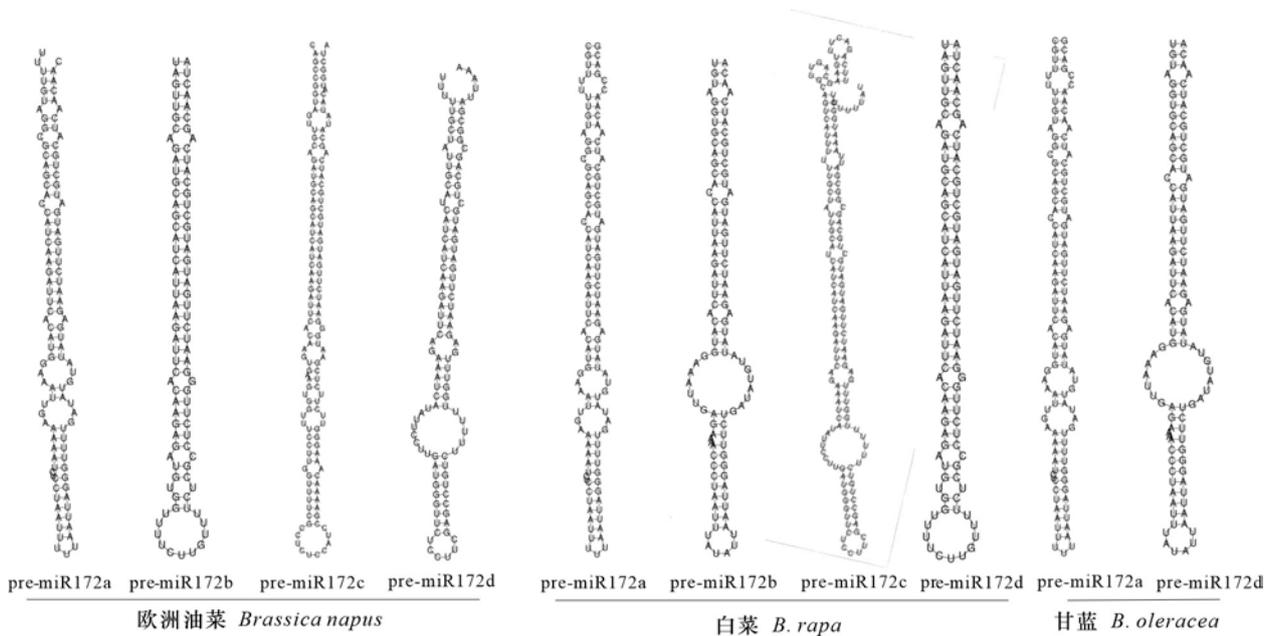


图 4 油菜、白菜、甘蓝中 pre-miR172 家族二级结构预测图

Fig. 4 Prediction of the secondary structure of pre-miR172s in rape, Chinese cabbage, and cabbage

著高于对照组(图 6: C),晚熟油菜子叶中过表达 pre-miR172b 时 AP2 表达量低于对照组,过表达 pre-miR172d 时 AP2 表达量高于对照组,过表达 pre-miR172a 和 pre-miR172c 时 AP2 表达水平略低于对照组,但差异不显著(图 6: D)。过表达后 AP2 的表达规律与正常油菜中的表达规律一致,再次证明 miR172 靶向调控 AP2 基因。

### 3 讨论

#### 3.1 AP2 参与油菜花发育

在拟南芥中,AP2 除了在花发育过程中表达,在非花组织茎和叶中也有表达,但在非花组织的表达水平较低,在花序分生组织和幼嫩花蕾中表达增强(赵奇等,2005)。本研究发现,AP2 在油菜根、叶和花中均有表达,在早熟油菜的花中 AP2 表达量最高,与之规律一致;在晚熟油菜的根中 AP2 表达量较高,而花中却较低,初步推测获得的油菜 AP2 序列综合作用后可以正向调控开花的进行。Wang 等(2019)认为其发现的 euAP2 家族成员中部分序列发挥负调控作用,其他成员在其所选样本中表达水平无明显差异。这与本研究结果不同,第一,筛选的候选 AP2 序列存在差异,可能导

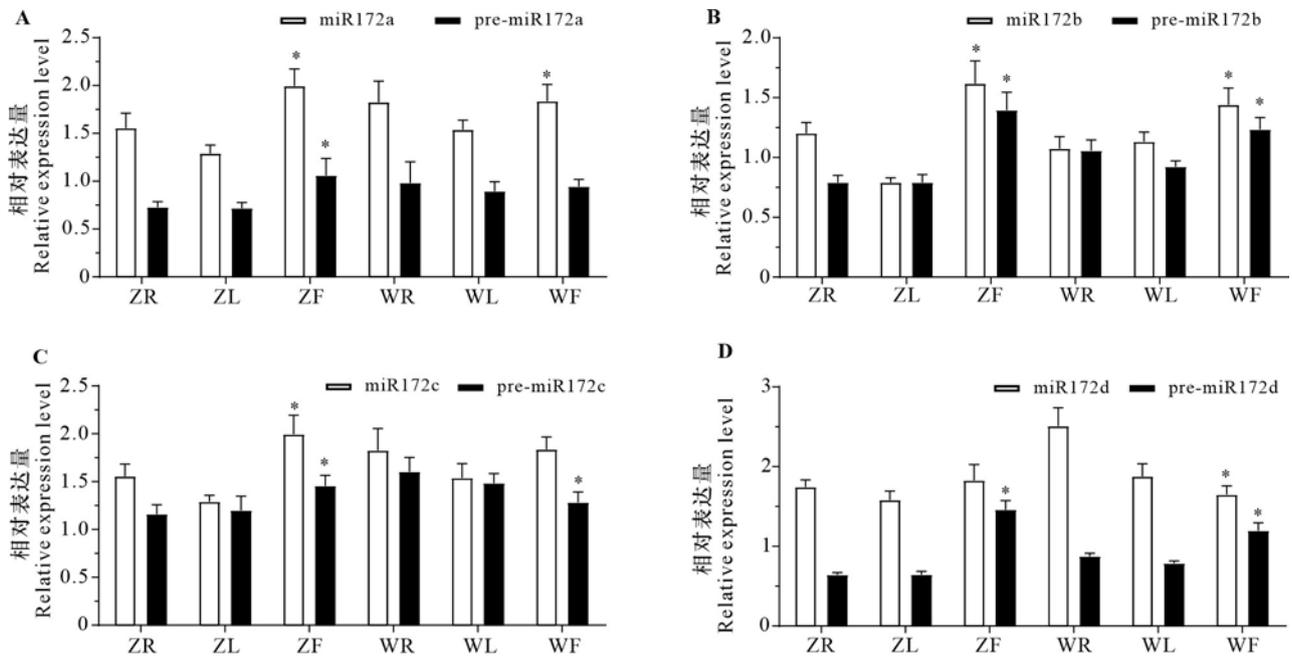
致检测结果不同;第二,本研究选择所有候选 AP2 序列的保守区设计的通用引物,并未分别检测每个家族成员的表达水平,其中发挥正向和负向调控作用的成员综合作用后呈现了正向调控的效果,这也可能是与前人结果不同的原因。

#### 3.2 miR172 对 AP2 的调控

基因表达受到不同水平的调控,包括染色体水平、转录水平、转录后水平和翻译水平等。转录因子在转录水平中发挥重要作用,转录因子主要通过与靶基因启动子区的 DNA 结合位点结合,激活或抑制下游基因的转录水平,进而起到调控基因表达的作用(Vaqueizas et al., 2009)。Saito 等(2009)研究发现,转录因子可以与 miRNA 的启动子区结合,从而调节 miRNA 表达,miRNA 通过与靶基因的 3'UTR 区特异性结合,进而在转录后水平抑制靶基因表达或者降解靶 mRNA。转录因子和 miRNA 的有机结合增加了基因表达调控网络的复杂性(熊莉丽等,2014)。

AP2 亚家族作为转录因子 AP2/ERF 基因家族成员之一,包含 ANT 和 euAP2 两种类型,其中 euAP2 家族成员均含有 miR172 的结合位点。本研究获得的油菜 AP2 序列,与 miR172 比对后呈现 1~3 个碱基的错配,均含有 miR172 的结合位点,





A. miR172a 与 pre-miR172a 表达规律比较; B. miR172b 与 pre-miR172b 表达规律比较; C. miR172c 和 pre-miR172c 表达规律比较; D. miR172d 与 pre-miR172d 表达规律比较。ZR、ZL、ZF 分别代表早熟油菜根、叶、花; WR、WL、WF 分别代表晚熟油菜根、叶、花。

A. Comparison of expression patterns between miR172a and pre-miR172a; B. Comparison of expression patterns between miR172b and pre-miR172b; C. Comparison of expression patterns between miR172c and pre-miR172c; D. Comparison of expression patterns between miR172d and pre-miR172d. ZR, ZL, and ZF represent the roots, leaves, and flowers of early maturing rape; WR, WL, and WF represent the roots, leaves, and flowers of late maturing rape.

图 5 miR172 家族与 pre-miR172 家族表达规律比较分析

Fig. 5 Comparative analysis of expression patterns of miR172s and pre-miR172s

度正相关。但是,在晚熟油菜中仅 miR172b 和 miR172d 丰度与 AP2 表达量高度相关,而且前者为负相关,后者为正相关,miR172a 和 miR172c 表达丰度与 AP2 表达量低度相关。这表明 miR172 在不同油菜品种中对于 AP2 调控功能的发挥存在差异。推测 miR172 家族成员对于 AP2 基因的调控不仅依赖于表达丰度,还存在加工层面的调控,致使在不同油菜品种中 miR172 家族成员的功能发挥有所不同。在早熟油菜中 miR172 家族成员对 AP2 表达水平起促进作用;在晚熟油菜品种中仅 miR172d 发挥促进作用,miR172a、miR172b 和 miR172d 的作用可能经过加工后被削弱甚至不能发挥,导致其与 AP2 的关系不具备相关性,甚至呈负相关。

### 3.3 Pre-miR172 调节 miR172 的表达水平

关于 miRNA 的研究大多集中在 miRNA 成熟体,有关 pre-miRNA 的报道较少。植物 pre-miRNA

对于成熟体 miRNA 的功能发挥有着重要意义。本研究通过检测 pre-miR172 和 miR172 表达量以及对二者进行相关性分析,发现 miR172 的表达量与 pre-miR172 的丰度有关,其中 pre-miR172a 和 miR172a 及 pre-miR172d 和 miR172d 高度或显著相关,pre-miR172b 和 miR172b 及 pre-miR172c 和 miR172c 在丰度上不呈现线性相关,可能是因为 miR172 丰度不仅受到前体丰度调控,还受到加工层面的调控,所以单从表达量上不表现出线性相关。张俊红等(2012)在落叶松胚珠中同样发现这一规律,miR156、miR166、miR397、miR398、miR408 丰度与其前体表达量均不呈现线性相关,认为其可能是受到加工调控;miR166 在前 4 个发育阶段与前体表达量呈线性相关,认为在前 4 个阶段 miR166 成熟体受到前体丰度调控,到后期受到加工调控。

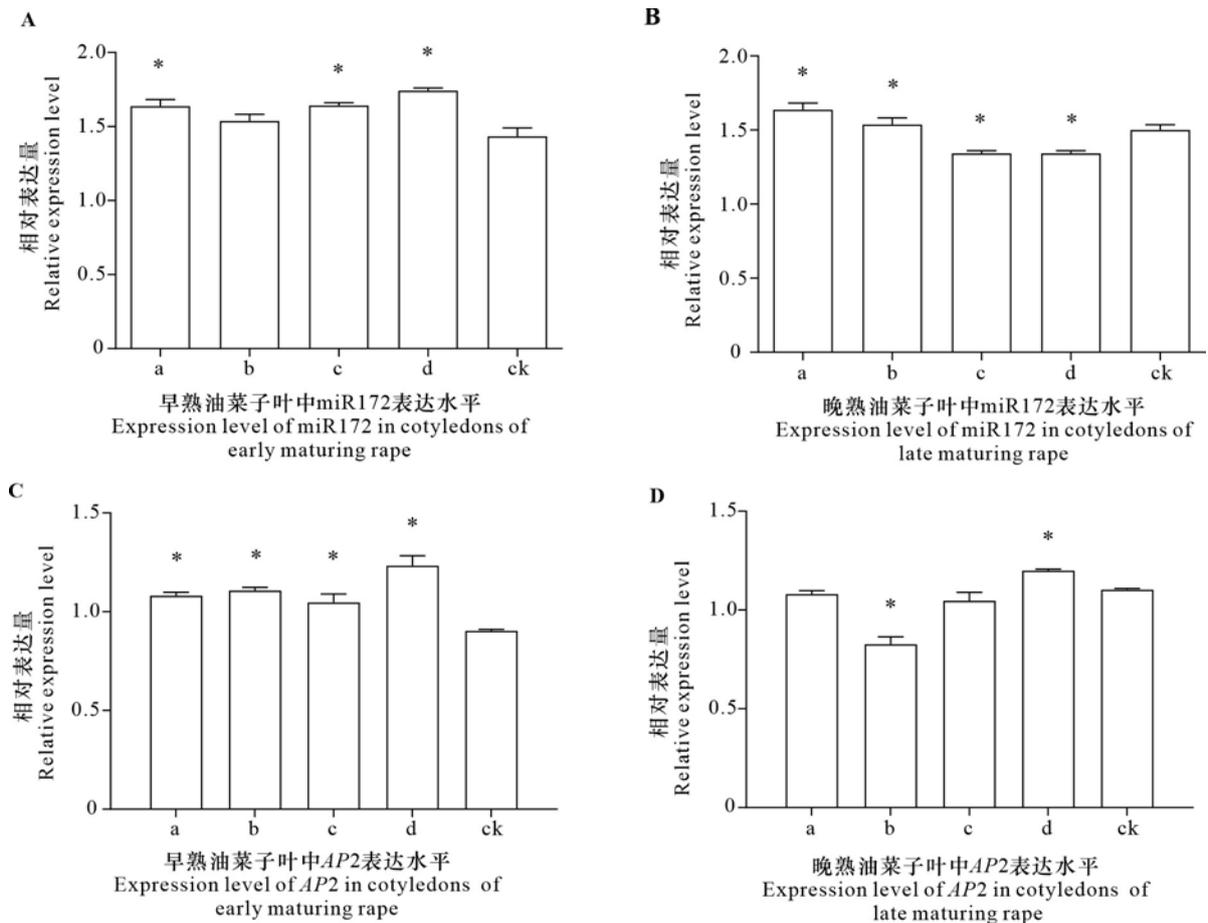
在晚熟油菜中发现,pre-miR172a 和 miR172a 的

表 6 Pre-miR172 家族与 miR172 家族间的相关性分析  
Table 6 Correlation analysis between pre-miR172s and miR172s

品种 Variety	pre-miR172a-miR172a		pre-miR172b-miR172b		pre-miR172c-miR172c		pre-miR172d-miR172d	
	r 值 r value	P 值 P value						
Z	0.939	0.029	0.867	0.536	0.876	0.202	0.752	0.046
W	0.889	0.001	0.826	0.375	-0.183	0.109	-0.549	0.021

注:  $P < 0.05$  表示差异显著; **Z**. 早熟油菜; **W**. 晚熟油菜。

Note:  $P < 0.05$  indicates significant differences; **Z**. Early maturing rape; **W**. Late maturing rape.



**A**. 瞬时转染后早熟油菜子叶中 miR172 表达水平比较; **B**. 瞬时转染后晚熟油菜子叶中 miR172 表达水平比较; **C**. 瞬时转染后早熟油菜子叶中 AP2 表达水平比较; **D**. 瞬时转染后晚熟油菜子叶中 AP2 表达水平比较。a, b, c 和 d 分别表示 pre-miR172a、pre-miR172b、pre-miR172c 和 pre-miR172d 过表达质粒感染油菜子叶; ck 表示空白质粒 pGreen\_GUS\_competitor 感染油菜子叶。

**A**. Comparison of miR172 expression levels in early maturing rape cotyledons after transient transfection; **B**. Comparison of miR172 expression levels in late maturing rape cotyledons after transient transfection; **C**. Comparison of AP2 expression levels in early maturing rape cotyledons after transient transfection; **D**. Comparison of AP2 expression levels in late maturing rape cotyledons after transient transfection. a, b, c, and d respectively represent pre-miR172a, pre-miR172b, pre-miR172c, and pre-miR172d overexpression plasmids infecting rape cotyledons; ck represent blank plasmid pGreen\_GUS\_competitor infection of rape cotyledons.

图 6 Pre-miR172 过表达质粒感染油菜子叶后 miR172 及 AP2 表达情况

Fig. 6 Expression of miR172 and AP2 after pre-miR172 overexpression plasmid infecting rape cotyledons

相关系数为 0.889, 表现为显著正相关, 过表达 pre-miR172a 后 miR172a 的表达量也显著提高, 说明 pre-miR172a 对于 miR172a 表达水平有正向调控作用; pre-miR172a 表达量在根、叶、花中变化幅度不大, 而 miR172a 变化幅度较大, 这可能是由于 pre-miR172a 相对于成熟体更加不稳定, 容易发生降解 (Schmittgen et al., 2008), 因此不能完全检测到。pre-miR172a 自由能相较于其他家族成员最低, 也表明其稳定性更低, 容易降解。pre-miR172b 和 miR172b 基本表现一致的表达规律, 但二者不呈现线性关系, 推测 pre-miR172b 对成熟体 miR172b 还有其他层面的加工调控。过表达 pre-miR172b 后, miR172b 表达水平显著提高。pre-miR172c 和 miR172c 表达量在晚熟油菜中呈现相反的趋势, 同时, 过表达 pre-miR172c 后, miR172c 表达水平降低且二者不呈现线性相关, 可能是由于晚熟油菜中 miR172c 形成后, 其前体 pre-miR172 发生了降解, 因此检测到的前体表达量较低, 但成熟体表达量较高。pre-miR172d 与 miR172d 在晚熟油菜中呈负相关, 表明 pre-miR172d 丰度的增加会抑制 miR172d 的形成, 过表达 pre-miR172d 后, miR172d 的表达水平显著降低, 进一步证明在表达水平上 pre-miR172d 对 miR172d 起抑制作用。

耿立英等 (2015) 研究表明 pre-miRNA 种子区的单个碱基的差异就足以导致 miRNA 成熟体功能的不同, 从而调控不同靶基因。油菜中 miR172 序列差异较小, 但在不同材料不同组织中表达水平差异较大, 其原因可能在于前体的调节, 前体的调节方式不仅仅局限于丰度调节, 还有加工层面的调控, 有待进一步的研究。

## 4 结论

本研究分析 miR172 和 AP2 的启动子区, 发现均存在调控花发育的顺式元件, 可能参与花发育的调控。获得的 6 条 AP2 序列均具备 miR172 的结合位点, 属 miR172 的靶基因, 说明 AP2 可能受到 miR172 的调控。在早熟油菜中, miR172 家族成员均可促进 AP2 表达, 其中 miR172d 作用不显著。在晚熟油菜中, 主要是 miR172b 和 miR172d 共同作用降低 AP2 的表达水平。miR172 的形成受到其前体的调节, 在早熟油菜中, pre-miR172 家

族促进 miR172 家族的表达; 在晚熟油菜中 pre-miR172a 和 pre-miR172b 正向调控其成熟体的形成, pre-miR172c 和 pre-miR172d 则对于其成熟体的形成发挥负调控作用。

## 参考文献:

- AUKERMAN MJ, SAKAI H, 2003. Regulation of flowering time and floral organ identity by a microRNA and its APETALA2-like target genes [J]. *Plant Cell*, 15(11): 2730-2741.
- CHEN L, LU HQ, LI RH, et al., 2018. Research progress and prospect of miRNA in *Brassica napus* [J]. *Chin J Oil Crop Sci*, 40(5): 664-673. [陈丽, 鲁海琴, 李日慧, 等, 2018. 油菜 miRNA 研究现状与展望 [J]. 中国油料作物学报, 40(5): 664-673.]
- CHEN X, 2004. A microRNA as a translational repressor of APETALA2 in *Arabidopsis* flower development [J]. *Science*, 303(5666): 2022-2025.
- CHENG L, ZHAO T, WU YX, et al., 2020. Identification of AP2/ERF genes in apple (*Malus × domestica*) and demonstration that *MdERF017* enhances iron deficiency tolerance [J]. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 143(2): 465-482.
- CHENG ZB, WANG HT, ZHAO Q, et al., 2019. MiRNA172b-5p, miRNA172e-5p and miRNA472-3p responded to Cd stress by targeting MSH6 gene in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Chin J Ecol*, 38(12): 3738-3746. [成智博, 王鹤潼, 赵强, 等, 2019. 拟南芥 miRNA172b-5p, miRNA172e-5p 和 miRNA472-3p 靶向 MSH6 基因参与 Cd 应激响应 [J]. 生态学杂志, 38(12): 3738-3746.]
- CHUCK G, MEELEY R, IRISH E, et al., 2007. The maize tasselseed4 microRNA controls sex determination and meristem cell fate by targeting Tasselseed6/indeterminate spikelet1 [J]. *Nat Genet*, 39(12): 1517-1521.
- FRANÇOIS L, VERDENAUD M, FU XP, et al., 2018. A miR172 target-deficient AP2-like gene correlates with the double flower phenotype in roses [J]. *Sci Rep*, 8(1): 12912.
- GENG LY, ZHANG CS, ZHAO SY, et al., 2015. Polymorphism of pre-microRNA-1658 gene in chicken [J]. *Sci Agric Sin*, 48(19): 3919-3930. [耿立英, 张传生, 赵书雨, 等, 2015. 鸡 mir-1658 前体基因多态性分析 [J]. 中国农业科学, 48(19): 3919-3930.]
- GHORBANI R, ZAKIPOUR Z, ALEMZADEH A, et al., 2020. Genome-wide analysis of AP2/ERF transcription factors family in *Brassica napus* [J]. *Physiol Mol Biol Plants*, 26(7): 1463-1476.
- HU QH, UPADHYAYA NM, GUBLER F, et al., 2009. Overexpression of miR172 causes loss of spikelet determinacy and floral organ abnormalities in rice (*Oryza sativa*) [J]. *BMC Plant Biol*, 9(1): 149.
- HUIJSER P, SCHMID M, 2011. The control of developmental phase transitions in plants [J]. *Development*, 138(19): 4117-4129.
- JI LJ, LIU XG, YAN J, et al., 2011. ARGONAUTE10 and

- ARGONAUTE1 regulate the termination of floral stem cells through two microRNAs in *Arabidopsis* [J]. *PLoS Genet*, 7(3): e1001358.
- JOFUKU KD, DEN BG, VAN MM, et al., 1994. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA2* [J]. *Plant Cell*, 6(9): 1211–1225.
- LEE YS, LEE DY, CHO LH, et al., 2014. Rice miR172 induces flowering by suppressing *OsIDS1* and *SNB*, two *AP2* genes that negatively regulate expression of *Ehd1* and florigens [J]. *Rice*, 7(1): 1–13.
- LI XY, GUO F, MA SY, et al., 2019. Regulation of flowering time via miR172-mediated *APETALA2-like* expression in ornamental gloxinia (*Sinningia speciosa*) [J]. *J Zhejiang Univ-Sci B (Biomed & Biotechnol)*, 20(4): 322–331.
- LICAUSI F, GIORGI FM, ZENONI S, et al., 2010. Genomic and transcriptomic analysis of the AP2/ERF superfamily in *Vitis vinifera* [J]. *BMC Genomics*, 11(1): 719.
- LIU Q, AXTELL MJ, 2015. Quantitating plant microRNA-mediated target repression using a dual-luciferase transient expression system [J]. *Methods Mol Biol*, 1284: 287–303.
- MA X, 2017. Preliminary study on Ramie flower development related AP2/ERF gene [D]. Changsha: Hunan Agriculture University: 1–63. [马鑫, 2017. 苧麻花发育相关 AP2/ERF 类基因的初步研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学: 1–63.]
- NAKANO T, SUZUKI K, FUJIMURA T, et al., 2006. Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Physiol*, 140(2): 411–432.
- NEOGY A, GARG T, KUMAR A, et al., 2019. Genome-wide transcript profiling reveals an auxin-responsive transcription factor, OsAP2/ERF-40, promoting rice adventitious root development [J]. *Plant Cell Physiol*, 60(10): 2343–2355.
- PARK W, LI JJ, SONG RT, et al., 2002. CARPEL FACTORY, a Dicer homolog, and HEN1, a novel protein, act in microRNA metabolism in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Curr Biol*, 12(17): 1484–1495.
- PHILLIPS JR, DALMAY T, BARTELS D, 2007. The role of small RNAs in abiotic stress [J]. *FEBS Lett*, 581(19): 3592–3597.
- SCHMITTGEN TD, LEE EJ, JIANG J, et al., 2008. Real-time PCR quantification of precursor and mature microRNA [J]. *Methods*, 44(1): 31–38.
- SHEN EH, ZOU J, FALK HB, et al., 2015. Identification, evolution, and expression partitioning of miRNAs in allopolyploid *Brassica napus* [J]. *J Exp Bot*, (22): 7241–7253.
- SHIVARAJ SM, JAIN A, SINGH A, 2018. Highly preserved roles of *Brassica MIR172* in polyploid *Brassica*: ectopic expression of variants of *Brassica MIR172* accelerates floral transition [J]. *Mol Genet Genom*, 293(5): 1121–1138.
- SHIVARAJ SM, SINGH A, 2016. Sequence variation in *Brassica AP2* and analysis of interaction of AP2-miR172 regulatory module [J]. *Plant Cell Tiss Org*, 125(2): 191–206.
- SPANUDAKIS E, JACKSON S, 2014. The role of microRNAs in the control of flowering time [J]. *J Exp Bot*, 65(2): 365–380.
- TAN XL, ZHUGE RJ, LI GY, et al., 2012. An agrobacterium-mediated transit transformation system in *Brassica napus* cotyledon [J], *J Biol*, 29(6): 93–96. [谭小力, 诸葛锐军, 李冠英, 等, 2012. 农杆菌介导的油莱子叶瞬时表达 [J]. *生物学杂志*, 29(6): 93–96.]
- TRUPIANO D, YORDANOV Y, REGAN S, et al., 2013. Identification, characterization of an AP2/ERF transcription factor that promotes adventitious, lateral root formation in *Populus* [J]. *Planta*, 238(2): 271–282.
- TSAFTARIS AS, PASENTSIS K, MADESES P, et al., 2012. Sequence characterization and expression analysis of three APETALA2-like genes from saffron crocus [J]. *Plant Mol Biol Rep*, 30(2): 443–452.
- VAQUERIZAS JM, KUMMERFELD SK, TEICHMANN SA, et al., 2009. A census of human transcription factors: function, expression and evolution analysis [J]. *Nat Rev Genet*, 10(4): 252–263.
- WANG TY, PING XK, CAO YR, et al., 2019. Genome-wide exploration and characterization of miR172/euAP2 genes in *Brassica napus* L. for likely role in flower organ development [J]. *BMC Plant Biol*, 19(1): 1–15.
- WANG YN, SU C, ZOU YM, et al., 2016. Research progress of microRNA172 in plant development and stress responses [J]. *Chin Bull Life Sci*, 28(6): 645–654. [王幼宁, 苏超, 邹敏敏, 等, 2016. MicroRNA172 参与植物生长发育及逆境响应的研究进展 [J]. *生命科学*, 28(6): 645–654.]
- XIONG LL, ZHANG B, GUO ZY, 2014. MicroRNA and transcription factor regulatory network [J]. *J Chongqing Univ (Nat Sci Ed)*, 37(6): 33–37. [熊莉丽, 张宝, 郭志云, 2014. MicroRNA 与转录因子调控网络综述 [J]. *重庆大学学报(自然科学版)*, 37(6): 33–37.]
- ZHANG JH, ZHANG SG, WU T, et al., 2012. Expression of five miRNA precursors and mature bodies during somatic embryo development in *Larix gmelinii* [J]. *Chin Bull Bot*, 47(5): 462–473. [张俊红, 张守攻, 吴涛, 等, 2012. 落叶松体胚发育中 5 个 miRNA 前体与成熟体的表达 [J]. *植物学报*, 47(5): 462–473.]
- ZHANG XY, TIAN YH, QIN YZ, et al., 2021. The role of miR169 family members in the processes of growth, development and abiotic stress response in planta [J]. *J Plant Genet Resour*, 22(4): 900–909. [张幸媛, 田宇豪, 秦玉芝, 等, 2021. MiR169 在植物生长发育与非生物胁迫响应中的作用 [J]. *植物遗传资源学报*, 22(4): 900–909.]
- ZHAO Q, WANG T, WEI XD, 2005. Function of *AP2* gene during floral organs development in higher plant review [J]. *Chin J Trop Agric*, 25(3): 50–56. [赵奇, 王台, 魏小弟, 2005. *AP2* 基因在高等植物花器官发育中的作用概述 [J]. *热带农业科学*, 25(3): 50–56.]
- ZHAO XH, KONG FJ, LIU BH, 2017. Research progress of miR172 and its targets in regulation of flowering and development [J]. *Heilongjiang Agric Sci*, (2): 126–130. [赵晓晖, 孔凡江, 刘宝辉, 2017. 植物 miR172 及其靶基因调控开花与发育的研究进展 [J]. *黑龙江农业科学*, (2): 126–130.]
- ZHAO Y, CHENG SF, SONG YL, et al., 2015. The interaction between rice ERF3 and WOX11 promotes crown root development by regulating gene expression involved in cytokinin signaling [J]. *Plant Cell*, 27(9): 2469–2483.

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202303054

闫海锋, 吕金凤, 熊发前, 等, 2024. 檀香 NDH 脱氢酶基因的克隆、定位与启动子分析 [J]. 广西植物, 44(5): 951–960.  
YAN HF, LÜ JF, XIONG FQ, et al., 2024. Molecular cloning, location and promoter analysis of NDH dehydrogenase gene from *Santalum album* [J]. *Guihaia*, 44(5): 951–960.



## 檀香 NDH 脱氢酶基因的克隆、定位与启动子分析

闫海锋<sup>1,2,3</sup>, 吕金凤<sup>4</sup>, 熊发前<sup>1,2,3</sup>, 丘立杭<sup>1,2,3</sup>, 周慧文<sup>1,2,3</sup>, 陈兴隆<sup>5</sup>, 马国华<sup>6\*</sup>

(1. 广西壮族自治区农业科学院 甘蔗研究所, 南宁 530007; 2. 农业农村部广西甘蔗生物技术与遗传改良重点实验室, 南宁 530007;  
3. 广西甘蔗遗传改良重点实验室, 南宁 530007; 4. 广西林业集团桂钦林浆纸有限公司, 南宁 530012;  
5. 广西大学 农学院, 南宁 530004; 6. 中国科学院华南植物园, 广州 510650)

**摘要:** 为研究檀香 NDH 脱氢酶基因的功能和调控机制, 该文以檀香心材为材料, 利用 RACE 技术克隆 *SaNDH6* 基因的全长序列, 利用实时荧光定量 PCR (RT-qPCR) 技术分析其组织和激素处理后的表达模式, 在拟南芥原生质体观测其亚细胞定位, 利用 PlantCARE 分析 *SaNDH6* 起始密码子 ATG 上游 2 kb 的启动子序列, 同时运用 PlantRegMap 预测可能与其结合的转录因子。结果表明: (1) *SaNDH6* 编码 303 个氨基酸, 为疏水蛋白, 亚细胞定位于叶绿体。(2) 进化树分析表明, 檀香 *SaNDH6* 与木本植物 NDH6 进化关系较近。(3) PlantCARE 分析发现, *SaNDH6* 启动子中除含有 ACE、AE-box、Box 4、G-Box 和 GT1-motif 等大量光响应元件外, 同时还有茉莉酸甲酯 (MeJA) 反应元件 CGTCA-motif 和 TGACG-motif, 赤霉素 (GA<sub>3</sub>) 响应元件 P-box, 以及防御和胁迫响应元件 TC-rich repeats 等。(4) PlantRegMap 分析发现, 有 76 个转录因子可能与 *SaNDH6* 启动子结合, 其中 ERF 家族最多, 达 40 个。(5) *SaNDH6* 在檀香的根、心材、叶片和愈伤组织中均有表达, 其中在叶片中的表达量较高; 用  $1 \times 10^{-4}$  mol · L<sup>-1</sup> 的 MeJA 和 GA<sub>3</sub> 分别处理檀香愈伤组织后, 与处理前 (0 h) 相比, *SaNDH6* 的表达均在 3 h 后显著升高。综上所述, 檀香 *SaNDH6* 为核基因编码的蛋白, 受光和激素等诱导表达, *SaNDH6* 可能参与檀香逆境胁迫反应的过程。

**关键词:** 檀香, 叶绿体, NDH 脱氢酶, 亚细胞定位, 表达调控

中图分类号: Q943 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0951-10

## Molecular cloning, location and promoter analysis of NDH dehydrogenase gene from *Santalum album*

YAN Haifeng<sup>1,2,3</sup>, LÜ Jinfeng<sup>4</sup>, XIONG Faqian<sup>1,2,3</sup>, QIU Lihang<sup>1,2,3</sup>,  
ZHOU Huiwen<sup>1,2,3</sup>, CHEN Xinglong<sup>5</sup>, MA Guohua<sup>6\*</sup>

收稿日期: 2023-07-27 接受日期: 2023-08-25

基金项目: 国家自然科学基金(32060358); 广东省重点科技项目(2015B020231008); 广西自然科学基金(2019GXNSFAA185005)。

第一作者: 闫海锋(1980—), 博士, 副研究员, 主要从事林木分子生物学研究, (E-mail)gstsyh@163.com。

\*通信作者: 马国华, 博士, 研究员, 主要从事植物生物技术研究, (E-mail)magh@scib.ac.cn。

( 1. Sugarcane Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China; 2. Key Laboratory of Sugarcane Biotechnology and Genetic Improvement, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Nanning 530007, China; 3. Key Laboratory of Guangxi Sugarcane Genetic Improvement, Nanning 530007, China; 4. Guangxi Forestry Group Guiqinlin Pulp Paper Co. Ltd., Nanning 530012, China; 5. Agriculture College of Guangxi University, Nanning 530004, China; 6. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China )

**Abstract:** In order to investigate the function and regulation mechanism of NDH dehydrogenase gene in *Santalum album*, the technique of RACE was used to amplify the full-length sequence of *SaNDH6* with heartwood as material. The technique of quantitative real-time fluorescence PCR (RT-qPCR) was employed to analyze its expression in different tissues and after hormone induction. The subcellular location was determined by *Arabidopsis thaliana* protoplast transient expression. 2 kb *cis*-acting element upstream of start codon ATG was analyzed by PlantCARE online service, and the transcription factors which could bind the *cis*-acting elements was predicted by PlantRegMap software. The results were as follows: (1) *SaNDH6* encoded 303 amino acids. It was a hydrophobin and located in chloroplast. (2) The phylogenetic tree analysis indicated that *SaNDH6* had a more closely evolutionary relationship with NDH6 from woody plants. (3) Plant care analysis showed that the promoter sequence of *SaNDH6* contained a large number of light responsive *cis*-acting elements such as ACE, AE-box, Box 4, G-Box and GT1-motif. It also contained abscisic acid (ABA) responsive element ABRE, jasmonic acid methyl ester (MeJA) responsive elements CGTCA-motif and TGACG-motif, gibberellin ( $GA_3$ ) responsive elements P-box, ARE *cis*-acting regulatory element essential for the anaerobic induction, and TC-rich repeats element involved in defense and stress responsiveness. (4) The results of plantRegMap analysis showed that there were 76 transcription factors that could bind to the *SaNDH6* promoter, and among which, ERF transcription factor was the most (up to 40 TFs). (5) *SaNDH6* can be expressed in the tissues of roots, heartwoods, calluses and leaves, but had a higher expression level in the tissue of leaves; under  $1 \times 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA and  $GA_3$  treatments, the expression level of *SaNDH6* were significantly elevated after 3 h when compared with 0 h, respectively. In conclusion, *SaNDH6* was a nucleus gene encoding protein, its expression was induced by light and some hormones, and it might be involved in against some defense and stress processes in *S. album*.

**Key words:** *Santalum album*, chloroplast, NDH dehydrogenase, subcellular location, expression regulation

光合作用中,从  $H_2O$  到  $NADP^+$  的线性电子传递可以同时产生 ATP 和 NADPH,但产生的 ATP/NADPH 不足 1.5,不能满足卡尔文循的需要,这些不足的 ATP 由围绕 PSI 的循环电子传递途径进行补偿(Yamori & Shikanai, 2016)。被子植物中,依赖于 NDH 复合体的电子传递是围绕 PSI 循环电子传递的途径之一,其在植物的光合、呼吸、生长以及在保护植物免受强光伤害和抵御低温等逆境胁迫中均发挥作用(Endo et al., 1999; Yamori et al., 2011; Yamori & Shikanai, 2016)。因此,NDH 复合体的研究越来越受关注。Shinozaki 等(1986)和 Ohyama(1996)分别通过烟草(*Nicotiana tabacum*)和地钱(*Marchantia polymorpha*)的叶绿体基因组测序发现了 11 个叶绿体编码的 NDH 基因,虽然这些基因与线粒体 NDH 基因同源,但叶绿体 NDH 主要从铁氧化还原蛋白(Fd)接受电子(Ifuku et al., 2011; Yamamoto et al., 2011; Shikanai, 2016)。

进一步研究表明,除以上 11 个基因外,许多叶绿体 NDH 复合体基因是由其核基因组编码的(Sirpio et al., 2009; Yamori et al., 2011; Shikanai, 2016)。目前,在拟南芥中共鉴定了 30 多个 NDH 复合体基因,总体可以分为 5 类(Armbruster et al., 2013; Fan et al., 2015; Peltier et al., 2016)。SubA 由 7 个基因组成,其中 4 个由叶绿体基因组编码(NdhH-NdhK),另外 3 个由核基因组编码(NdhM-NdhO),均与电子传递到辅酶 Q 有关(He et al., 2015);SubM 的 6 个成员(NdhA-NdhG)均由叶绿体基因组编码,它们在膜中构成了复合体臂并参与电子在膜中的传递;SubB(PnsB1-PnsB5)和 SubL(PnsL1-PnsL5)的成员均由核基因组编码且都是叶绿体 NDH 复合体所特有的组分,SubB 可能与维持 NDH 复合体的稳定有关(Peng et al., 2009; Takabayashi et al., 2009),SubL 可以维持 NDH-PSI 复合体的稳定性(Peltier et al., 2016);

SubED(NdhS、NdhV、NdhT 和 NdhU)也由核基因组编码,其均能与 SubA 相互作用形成 Fd 结合位点(Yamamoto et al., 2011; Peltier et al., 2016)。高等植物在进化过程中 NDH 与 PSI 形成了复合体,从而提高了电子传递效率并在逆境条件下有利于 NDH 复合体的结构保持稳定,拟南芥 Lhca5 和 Lhca6 在此复合体的形成中起连接作用,并且 Lhca6 还能够稳定 NDH 复合体的结构(Peng et al., 2009)。最近 Otani 等(2018)研究发现,有更多捕光复合体 I 蛋白分子参与了 NDH-PSI 复合体的形成,这些蛋白分子包括 Lhca1、2、3、4,它们通过不同组合形成 2 个复合体,从而连接 NDH 和 PSI。目前对 NDH 复合体的结构已有较为深入的研究,但一些组成亚基,特别是与 NDH-PSI 复合体结合并不紧密的组分仍然知之甚少,同时对其功能和调控机制还需进一步探究(Fan et al., 2015)。

檀香(*Santalum album*)是分布于热带和亚热带地区的半寄生性珍贵林木,其木材不仅质地坚韧优良,还含有芳香精油,被广泛应用于香料、香薰、雕刻和医药等方面,具有很高的经济价值(Baldovini et al., 2011)。当前,关于檀香的研究主要集中在其精油的合成和调控等方面,对其光合特性的研究十分缺乏。NDH 复合体是檀香光合作用时进行电子传递的重要组分,由哪些基因组成,这些基因的功能和调控如何,关于这些科学问题目前并不明确。本文以檀香木质部为材料,采用分子生物学相关技术方法,通过檀香 *SaNDH6* 基因的克隆、进化树、亚细胞定位、组织表达模式、启动子顺式作用元件和可能结合的转录因子分析,探讨 *SaNDH6* 在檀香 NDH 复合体中的具体定位和可能的作用,分析其表达调控模式和其在逆境胁迫中可能发挥的作用,为檀香 NDH 复合体在光合作用以及逆境胁迫中的功能研究奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料和处理

檀香叶片、根和心材均取自中国科学院华南植物园檀香种植基地的 7 龄檀香树(至少选择 3 棵正常生长树木进行取材),液氮速冻后带回实验室-80 °C 保存。取檀香嫩枝为外植体进行愈伤组织诱导,诱导参照 Singh 等(2015)和 Yan 等(2018)的方法。在超净台称取等量檀香愈伤组织

置于 MS 液体培养基中,在 25 °C、100 r·min<sup>-1</sup>条件下黑暗培养 24 h,之后分别加入终浓度为 1×10<sup>-4</sup> mol·L<sup>-1</sup>的茉莉酸甲酯溶液(MeJA)和赤霉素溶液(GA<sub>3</sub>),分别在 0、3、6 h 取样,液氮速冻后置于-80 °C 保存以提取 RNA。每处理均设置 3 次重复。

### 1.2 *SaNDH6* 的克隆

采用提取木本植物 RNA 方法(Kolosova et al., 2004)提取檀香心材总 RNA,用 NanoDrop ND-1000 分光光度计(Nanodrop Technologies, Wilmington, NC, USA)和 1.5% 琼脂糖凝胶电泳检测提取 RNA 的质量和完整性。

采用 SMARTer RACE cDNA Amplification Kit(Clontech Laboratories Inc., CA, USA)扩增 *SaNDH6* 的全长序列,用巢式 PCR 进行 RACE 扩增。扩增产物经 1.5% 琼脂糖凝胶电泳检测后进行回收,连接 PMD18-T 载体,转化大肠杆菌 DH-5 $\alpha$ ,挑取阳性克隆到北京华大基因公司(深圳)测序。基因全长扩增(3' RACE、5' RACE 和 ORF)引物见表 1。

### 1.3 *SaNDH6* 的生物信息学分析

*SaNDH6* 的理化性质预测用 Expy Protparat(<https://web.expasy.org/cgi-bin/Protparam.html>),亚细胞定位预测利用 plant-mPlo(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/plant-multi/>)。不同植物 NDH 亚基的氨基酸序列比对用 DNAMAN 软件,通过 MEGA 6.0 的邻位相连法(N-J 法)建立不同植物 NDH 基因的系统进化树。

### 1.4 *SaNDH6* 的亚细胞定位

檀香基因组序列从 NCBI 下载,下载序列号为 GCA\_002925775.1(Mahesh et al., 2018),参照玉米、水稻和拟南芥基因组数据进行相应注释,然后提取 *SaNDH6* 基因的启动子序列,并用 PlantCARE(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)进行分析。启动子 TF 结合位点预测利用 PlantRegMap: Plant Regulation Data and Analysis Platform @ CBI, PKU([http://plantregmap.cbi.pku.edu.cn/binding\\_site\\_prediction.php](http://plantregmap.cbi.pku.edu.cn/binding_site_prediction.php))进行分析。

扩增 *SaNDH6* 的 ORF 序列(去除终止密码子),利用 In-fusion 技术构建 35S: *SaNDH6*: *pSAT6-EYFP-N1* 亚细胞定位载体,测序确认后按照 Yoo 等(2007)的方法进行拟南芥原生质体转化,在 22 °C、弱光下培养 12 h 后利用激光共聚焦扫描电镜(Zeiss, Jena, Germany)观察并拍照。

表 1 本文使用的引物  
Table 1 The primers used in this paper

用途 Use age	引物名称 Primer name	序列 (5'-3') Primer sequence (5'-3')
3' RACE	<i>SaNDH63'</i> -F1	GGTGAGGCCAT TCCAGTTCTT
3' RACE	<i>SaNDH63'</i> -F2	CACTGGATTTC CACTGCCTGC
5' RACE	<i>SaNDH65'</i> -R1	ATTCTAGGTCC GAAGCAACATCC
5' RACE	<i>SaNDH65'</i> -R2	CAAGGAGGCAGA GATAGTGGTGGT
ORF 扩增 ORF amplification	<i>SaNDH6ORF</i> -F	GATCCAACGGCT ATATAATG
	<i>SaNDH6ORF</i> -R	AATCACCACTCA GGGAAAAC
构建 <i>SaNDH6</i> : <i>pSAT6</i> - <i>EYFP-N1</i> 载体 Construction of <i>SaNDH6</i> : <i>pSAT6</i> - <i>EYFP-N1</i> vector	<i>SaNDH6F1YFP</i> -F	CGAACGATAGCC ATGTTAATGAATG GTGCTTTCAAAT
	<i>SaNDH6F1YFP</i> -R	TGAGTCCGGACC ATGCTATACTTCC TCCGCCAAGAGT
实时荧光定量 RT-qPCR	<i>SaNDH6qpcr</i> -F	CGGGCTTCTCT TGCTTATTA
	<i>SaNDH6qpcr</i> -R	ACCTCCCTGTTT CACCAATAAC
	<i>SaFAB1A</i> (RT-qPCR) -F	AGCAGTCTCAA AGGAGCTAAA
	<i>SaFAB1A</i> (RT-qPCR) -R	ACCTTCGTGCGA CAACTAAA
	<i>SaPP2C</i> (RT-qPCR) -F	ACTGACCAGGCA ATCCTTTC
	<i>SaPP2C</i> (RT-qPCR) -R	ATCCATAACCTT CGGCCATTTA
	<i>SaCSA</i> (RT-qPCR) -F	GCCAATATACCG AGGACAGAAAG
	<i>SaCSA</i> (RT-qPCR) -R	CAACCGAAGAT CACAAACAG
	<i>SaFbp3</i> (RT-qPCR) -F	CCTCGTGTACTG GGAAATGG
	<i>SaFbp3</i> (RT-qPCR) -R	GCAAGAACGCAA TGCCTAAA
	<i>SaFbp2</i> (RT-qPCR) -F	CGAAGCCTGGTT CACTTATG
	<i>SaFbp2</i> (RT-qPCR) -R	AAGCTAAGCCTC TGCAATGT

### 1.5 实时荧光定量 PCR 分析

用 1.1 所述的方法分别提取檀香叶片、心材、根和愈伤组织总 RNA, 用 RNase free DNase I (TaKaRa, Japan) 进行处理, 以确保无 DNA 污染。用  $A_{260}/A_{280}$  在 1.9 到 2.1、 $A_{260}/A_{230}$  大于 2.0 且电泳后条带完整的  $1 \mu\text{g}$  RNA 进行反转录。获得的 cDNA 用无核酸酶的水稀释 10 倍后置于  $-20 \text{ }^\circ\text{C}$  备用。

RT-qPCR 用 ABI 7500 Real-time system (ABI, Alameda, CA, USA) 进行测定。反应试剂采用 SoAdvanced™ Universal SYBR® Green Supermix detection system (Bio-Rad, Hercules, CA, USA)。反应体系: SYBR® Green Supermix  $5 \mu\text{L}$ , 引物 ( $1 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 各  $0.5 \mu\text{L}$ , cDNA  $1 \mu\text{L}$ , 加入  $\text{ddH}_2\text{O}$  至总体积达到  $10 \mu\text{L}$ 。反应条件为  $95 \text{ }^\circ\text{C}$  预变性 2 min,  $95 \text{ }^\circ\text{C}$  变性 15 s,  $60 \text{ }^\circ\text{C}$  退火 1 min, 40 个循环。按照 Yan 等 (2018) 的方法选取相应内参基因, 不同组织中利用 *SaFAB1A*+*SaPP2C*, MeJA 处理利用 *SaCSA*+*SaFbp3*, GA<sub>3</sub> 处理利用 *SaPP2C*+*SaFbp2* 作为内参基因, 以两个相应内参基因表达量的算术平均值作为内参基因的最终表达量值分别进行校正。每个样品均设置 3 次重复, 最后用  $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$  方法分析定量数据。RT-qPCR 所用引物见表 1。

### 1.6 数据统计分析

用 SPSS 19.0 (IBM Corp., Armonk, NY, USA) 进行数据统计分析。多重比较采用邓肯氏新复极差法 ( $P < 0.05$ )。

## 2 结果与分析

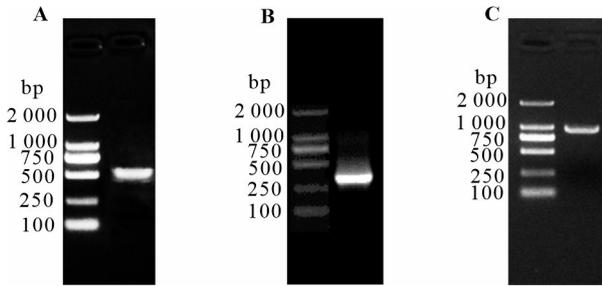
### 2.1 *SaNDH6* 的克隆

根据檀香转录组注释的 NDH 脱氢酶 Unigene 设计引物, 3' RACE 扩增后得到一条 528 bp 的特异条带 (图 1:A), 5' RACE 扩增后得到一条 317 bp 的特异条带 (图 1:B), 经测序后均能与已有序列正确拼接, 并且在 3' 端有 Poly A 序列, 说明正确地得到了其 3' 和 5' 端序列。经 NCBI ORF Finder 分析并拼接后, 通过 RT-PCR 扩增后得到了一条 912 bp 的目标条带 (图 1:C), 测序后得到了目标序列, 并命名为 *SaNDH6*。

### 2.2 *SaNDH6* 的生物信息学分析

*SaNDH6* 编码 303 个氨基酸 (图 2), 蛋白分子量为 33.75 kDa, 理论等电点为 9.31, 含有 28 个酸性氨基酸和 45 个碱性氨基酸, 带电氨基酸共有 76 个, 极性不带电氨基酸共有 79 个, 并且含有 160 个疏水氨基酸, 说明其为疏水蛋白。亚细胞定位预测表明其可能定位于叶绿体。

从 NCBI 下载不同植物 NDH 亚基的氨基酸序列, 利用 DNAMAN 进行多重序列比对。由图 3 可知, 檀香 *SaNDH6* 与桃 (*Prunus persica*) PpNdh6 的序列相似度为 53.46%, 与芝麻 (*Sesamum indicum*)



A. 3' RACE 扩增产物; B. 5' RACE 扩增产物; C. ORF 扩增产物。

A. 3' RACE amplification product; B. 5' RACE amplification product; C. ORF amplification product.

图 1 *SaNDH6* 的 PCR 扩增

Fig. 1 PCR amplification of *SaNDH6*

```

1  atgaatggctcttcaaatctagtagcattcaatctgcttctctactgtgtacaaca
   M N G A F K S S S I Q S A F S Y C V Q Q
61  gtacgaaactatgattaccaccactatctctgctctctgaaactgcccccaagtatg
   V R N Y D Y H H Y L C L L E L P P S M R
121 aaagctgcattcgcaactccgtgcttgaatgttgaacacagcaaggcctatggatgt
   K A A F A L R A L N V E T A R A M D V A
181 tcggaccetagaatgggtctcatgcccctctatggcaggaaatccatagacaaaa
   S D P R I G L M R L L W W Q E S I D K I
241 tacgcaaaaaatnaatggagcaccggcagcggccctgcatcagtataatctgaa
   Y A N K L I E H P A A Q A L A S V I S E
301 aataaaatagtaagatggttgaagaatcagttggagccgaatcagtgatgcacaa
   N K I S K G W L K R S V G A R I S D A Q
361 agggaggtaactgacatctcgaaactatgaaagttggagaggtatgaggagatg
   R E V T D I P E T I E E L E R Y A E D T
481 atatcccatatttgtacatgacacttcaagctggcggtatcaattctactgcagct
   I S T I L Y M T L Q A G G I N S T A A D
541 catgctgctcgcatatcggaagaacgagcggctctcttgcattatagttttgcca
   H A A S H I G K A S G L L L L I K S L P
601 taccatgctggacgaagtcacatttcccatatattccatctggtggtgctgccaac
   Y H A G R S H H F P Y I P S V V A A K H
661 gggttatggtagaacaggagggtcaaatgatatcaaatggattatcgagagaac
   G L L V K Q G G Q T D I Q M D Y R E K L
721 tgcgatgctgctttgagatggcactgcttagtggcacttacagaagcggctggg
   C D A V F E M A S V A S V H L Q K A R G
781 ttagctggcacagtgcttggtagggcattccagttcttctgccagctgtgccaacc
   L A G T V P G E A I P V L L P A V P T Q
841 gtctcttggacacactgaatcgagtgagttgattgttctgacccaagctagcagg
   V L L D T L N R V Q F D V F D P R L A R
901 ggagctactggtgttctccattgtggttccaactgaaatgaaatggcactcttggcg
   G V L G V S P L W F Q L K L K W H S W R
961 aggaagtattga
   R K Y -

```

图 2 *SaNDH6* 的 ORF 序列

Fig. 2 ORF sequence of *SaNDH6*

SiNdh6 的相似度为 52.60%, 与木薯 (*Manihot esculenta*) MeNdh6 和白牧豆树 (*Prosopis alba*) PaNdh6 的相似度均为 51.84%, 与葡萄 (*Vitis vinifera*) VvNdh6 的序列相似性为 51.30%, 说明我们正确地克隆到了檀香 NDH 复合体 6 的基因。

利用 MEGA 6.0 对不同植物 NDH 亚基的氨基酸序列构建进化树, 由图 4 可知, 檀香 *SaNDH6* 与

SiNdh6 和 VvNdh6 聚为一类, 这与多重序列比对结果较为一致; 同时, 我们发现 *SaNDH6* 与葡萄、甜樱桃 (*Prunus avium*)、川桑 (*Morus notabilis*)、毛果杨 (*Populus trichocarpa*)、麻风树 (*Jatropha curcas*) 和橡胶树 (*Hevea brasiliensis*) 等木本植物 NDH6 的进化关系均较近。

### 2.3 *SaNDH6* 的亚细胞定位

将檀香 *SaNDH6* 亚细胞定位载体瞬时转化到拟南芥原生质体, 同时以转化 YFP 空载体为对照。结果发现, 转化的 35S: *SaNDH6*: pSAT6-EYFP-N1 和 YFP 空载体均出现黄色荧光蛋白, 说明转化过程可靠。35S: *SaNDH6*: pSAT6-EYFP-N1 融合蛋白的黄色荧光主要分布在叶绿体上, 说明 *SaNDH6* 蛋白定位于叶绿体 (图 5), 与亚细胞定位预测结果一致。

### 2.4 *SaNDH6* 的组织表达

由图 6 可知, *SaNDH6* 在檀香的根、心材、叶片和愈伤组织中均有表达, 其中在叶片中的表达量较高, 其次为愈伤组织, 在其余两种组织中的表达量均相对较低。

### 2.5 *SaNDH6* 的启动子分析

檀香基因组数据经过注释后, 我们提取了 *SaNDH6* 基因起始密码子 ATG 上游 2 000 bp 的启动子序列。经过 PlantCARE 分析发现, 其含有大量的光响应元件, 如 ACE、AE-box、Box 4、G-Box、GT1-motif、LAMP-element、MRE、TCT-motif 和 chs-CMA1a, 说明 *SaNDH6* 的表达主要受光的诱导。同时, 还发现一些激素响应元件, 如脱落酸 (ABA) 响应元件 ABRE、MeJA 响应元件 CGTCA-motif 和 TGACG-motif、赤霉素响应元件 P-box, 说明 *SaNDH6* 的表达可能也受这些激素的调控。此外, 还发现一些逆境响应元件, 如厌氧诱导元件 ARE、防御和胁迫响应元件 TC-rich repeats 等, 说明 *SaNDH6* 可能参与檀香的一些逆境胁迫反应过程 (图 7)。

### 2.6 可能结合 *SaNDH6* 的转录因子分析

通过 PlantRegMap 分析 (图 8) 发现, 有 76 个转录因子可能与 *SaNDH6* 启动子结合, 其中 ERF 家族转录因子最多, 共有 40 个; 其次为 B3 类转录因子, 共有 13 个; MIKC\_MADS 和 AP2 类转录因子分别有 5 个和 4 个; 而 FAR1 和 MYB 类转录因子最少, 分别只有 1 个。这说明 *SaNDH6* 基因的表达主要受到 ERF 和 B3 类转录因子的直接调控。

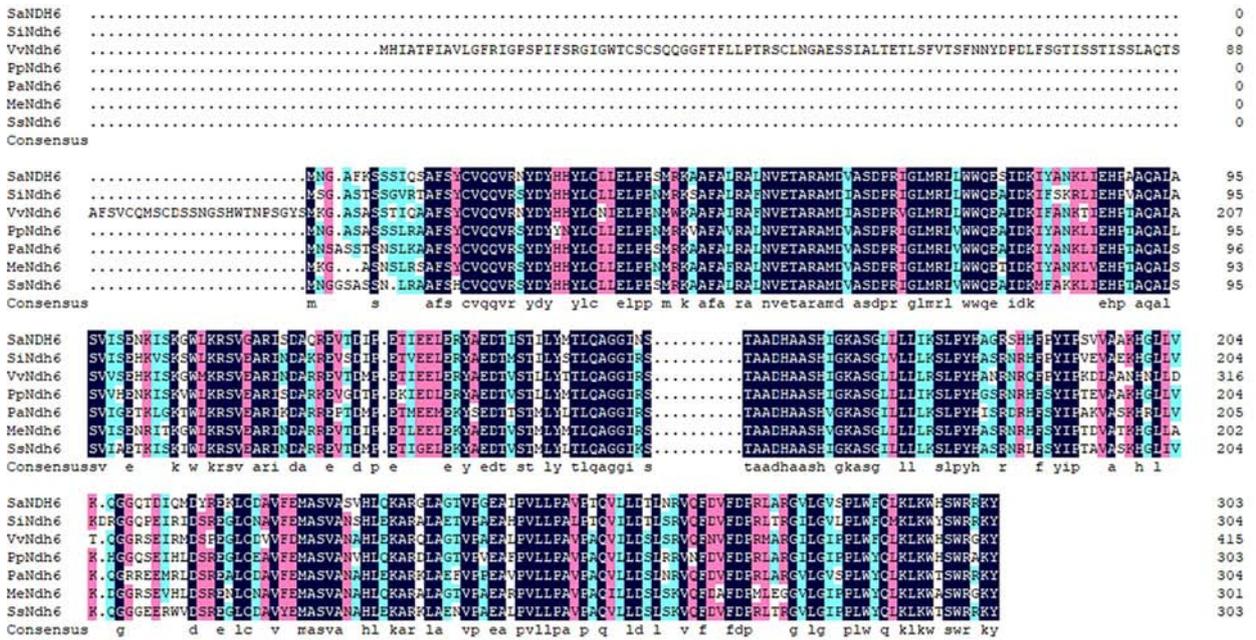


图 3 不同植物 NDH6 亚基的多重序列比对

Fig. 3 Multiple sequence alignment of NDH6 subunit from different plants

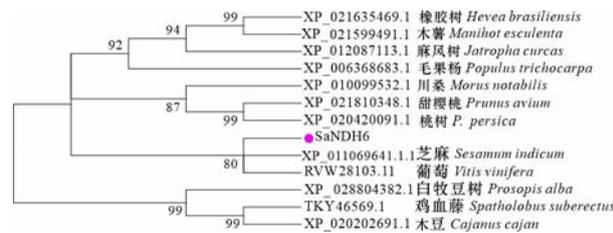


图 4 檀香与不同植物 NDH 亚基的进化树分析  
Fig. 4 Phylogenetic tree analysis of NDH subunits from Santalum album and different plants

体膜蛋白复合物,其包括 11 个叶绿体基因组编码的亚基和至少 19 个核基因组编码的亚基,至少有 16 个基因参与其合成过程 (Ifuku et al., 2011; Yamori & Shikanai, 2016)。本研究檀香中克隆了 *SaNDH6*, 通过 BLAST 搜索发现其与多种植物的 NDH6 亚基具有很高的序列相似性, 并且其与木本植物的 NDH6 进化关系较近。序列分析表明 *SaNDH6* 为疏水蛋白, 亚细胞定位显示其定位于叶绿体, 说明 *SaNDH6* 通过定位在叶绿体的内囊体膜上行使功能。 *SaNDH6* 在檀香叶片中的表达量较高, 但除叶片之外, 其在不含叶绿体的心材、根和愈伤组织中均有表达, 据此我们推测 *SaNDH6* 是核基因编码的蛋白。

### 3.2 *SaNDH6* 表达的调控

转录调控在促进或者抑制基因表达中发挥关键的作用, 其主要由基因的启动子和位于启动子中的顺式作用元件所控制 (Zou et al., 2011; Hernandez-Garcia & Finer, 2014)。目前, 关于叶绿体 NDH 复合体表达调控的研究鲜有报道。我们通过分析 *SaNDH6* 起始密码子 ATG 上游 2 kb 的启动子序列后发现, *SaNDH6* 启动子中含有大量的光响应元件, 说明光对其表达起到主要的调控作用, 与其主要参与光合作用的功能相一致。同时发现,

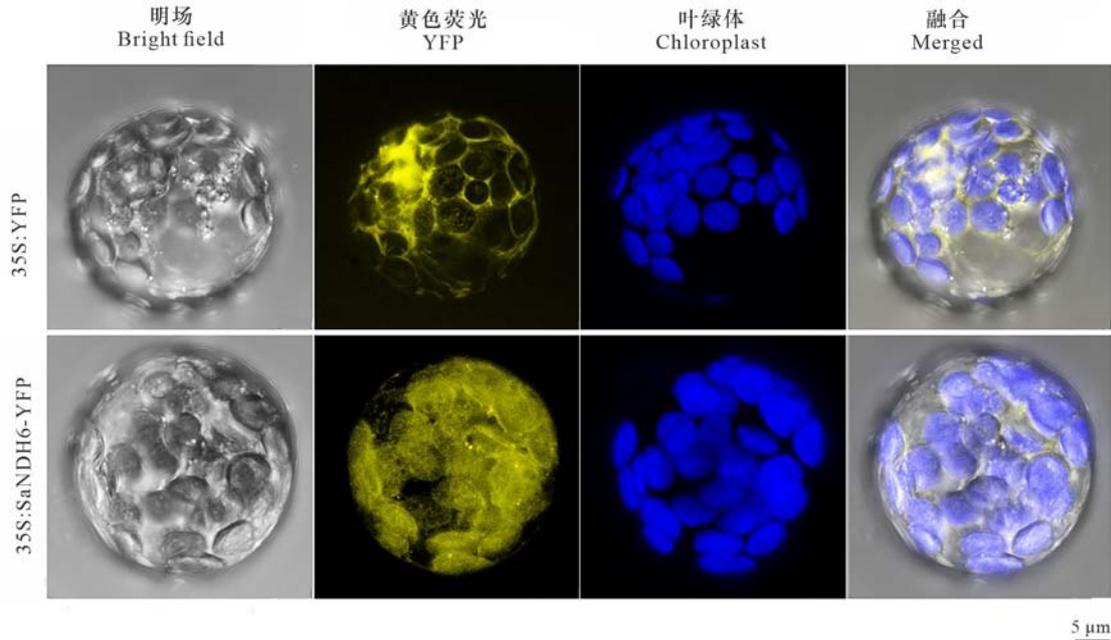
### 2.7 不同激素处理后 *SaNDH6* 的表达分析

*SaNDH6* 启动子中分别含有激素 MeJA 和  $GA_3$  的响应元件, 预示着这两种激素可能对 *SaNDH6* 的表达有诱导作用。为证明这一猜想, 我们用  $1 \times 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 和  $GA_3$  分别处理檀香愈伤组织, *SaNDH6* 表达结果(图 9) 显示, 与 0 h 相比, MeJA 和  $GA_3$  处理 3 h 后 *SaNDH6* 的表达均显著升高, 说明 MeJA 和  $GA_3$  均可正向诱导 *SaNDH6* 的表达。

## 3 讨论与结论

### 3.1 *SaNDH6* 在檀香 NDH 复合体中的定位

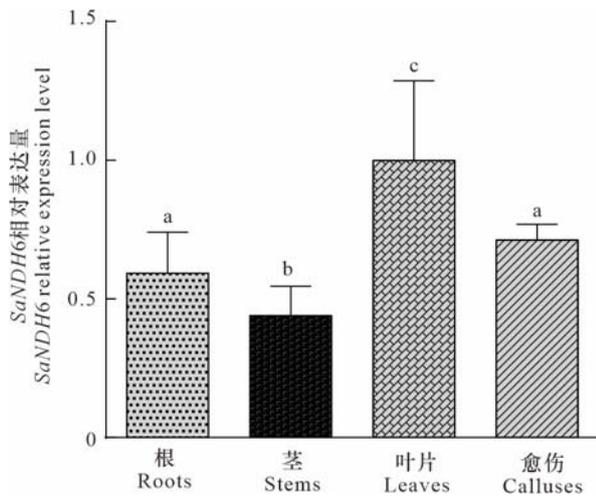
叶绿体 NDH 脱氢酶是多个亚基组成的内囊



35S:YFP 为空白载体对照。

35S:YFP is an empty carrier control.

图 5 SaNDH6 的亚细胞定位  
Fig. 5 Subcellular location of SaNDH6



不同字母表示显著性差异 ( $P < 0.05$ )。下同。

Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ). The same below.

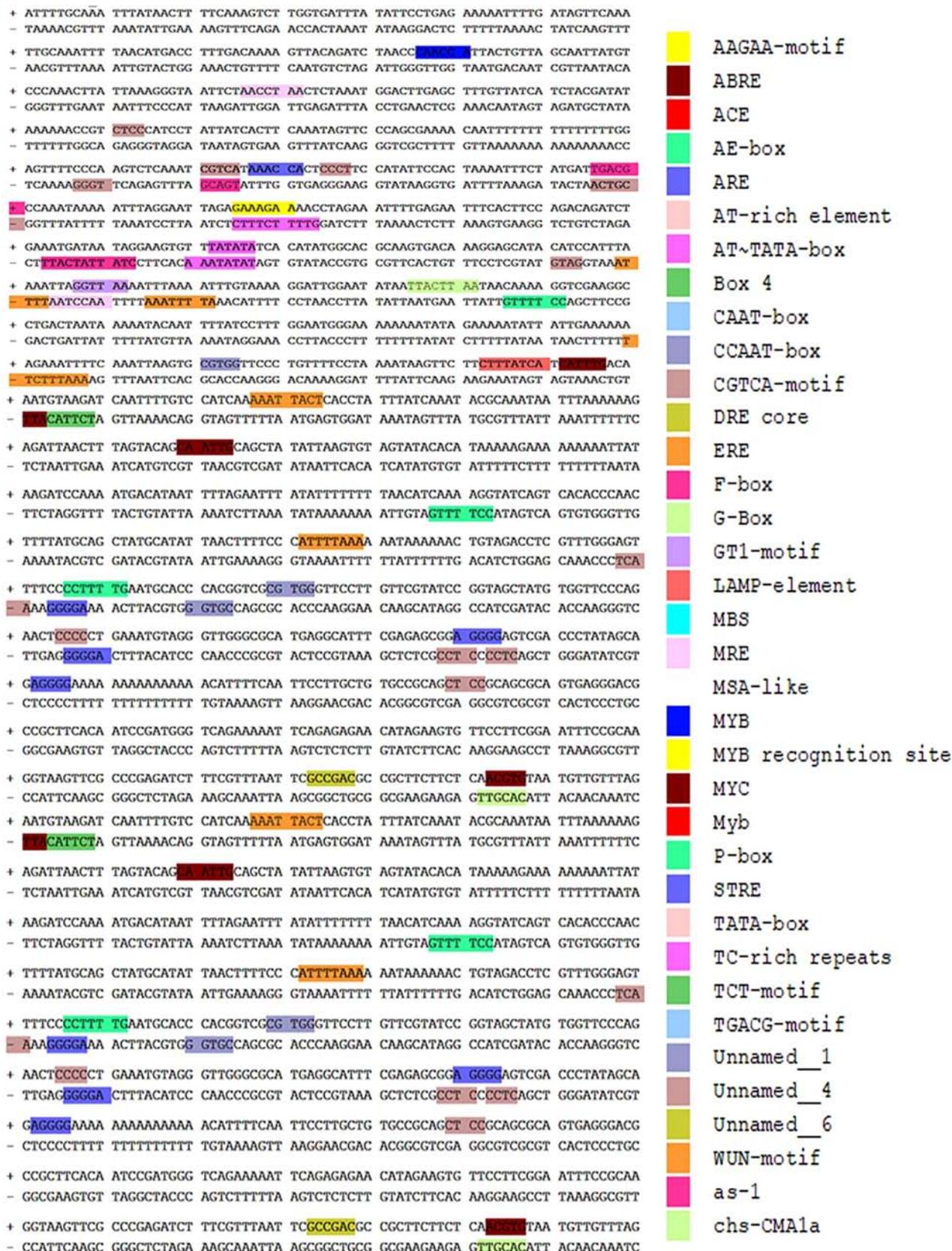
图 6 SaNDH6 在檀香不同组织的表达分析  
Fig. 6 Relative expression analysis of SaNDH6 in different tissues of *Santalum album*

SaNDH6 的表达也受到  $GA_3$  和 JA 等激素的正向调控。Romanowska 等 (1984)、Tsai 和 Arteca 等 (1985) 研究表明, 外施  $GA_3$  可以提高一些植物的

生长速率和光合效率, 说明  $GA_3$  可能通过调控 SaNDH6 的表达参与檀香的光合作用过程。JA 除了特异性地调控植物在昆虫取食和死体营养性病原菌侵染的反应过程外 (Wasternack, 2015), 还参与植物的生长发育和抵御非生物胁迫等逆境反应过程 (Qiu et al., 2014; Per et al., 2018)。目前, NDH 复合体参与病原菌侵染等生物胁迫反应方面的研究很少, 但其在抵御非生物胁迫方面已有大量报道 (Yamori & Shikanai, 2016)。因此, 我们推测 JA 可能主要通过调控 SaNDH6 的表达参与檀香对一些非生物胁迫的反应过程, 但具体的作用和机制还需探究和验证。

### 3.3 SaNDH6 在逆境胁迫中发挥作用

通过 NDH 的电子传递和依赖于 PGR5/PGR1 的电子传递之间存在部分功能冗余, 在正常生长环境下, NDH 复合体的突变并不能产生明显的表型变化 (Munekage et al., 2004; Yamori & Shikanai, 2016)。但是深入研究表明, NDH 复合体在植物抵御多种逆境胁迫中发挥作用。Hibino 等 (1996) 发现, 高盐可以特异地诱导耐盐蓝细菌 (*Aphanothece halophytica*) 循环电子传递蛋白的表达, 增加依赖于 NDH 的电子传递, 从而使其能够

图 7 *SaNDH6* 启动子的顺式作用元件分析Fig. 7 *Cis*-acting elements analysis of *SaNDH6* promoter

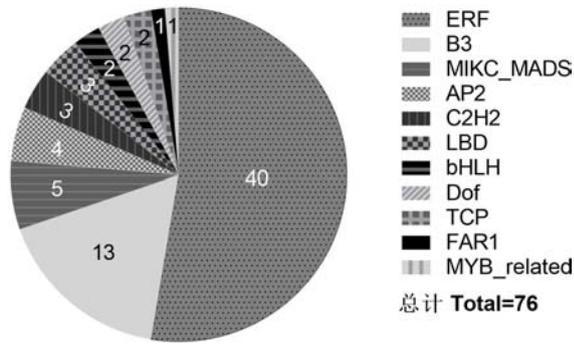


图 8 结合 *SaNDH6* 启动子的转录因子统计

Fig. 8 Analysis of transcription factors binding *SaNDH6*

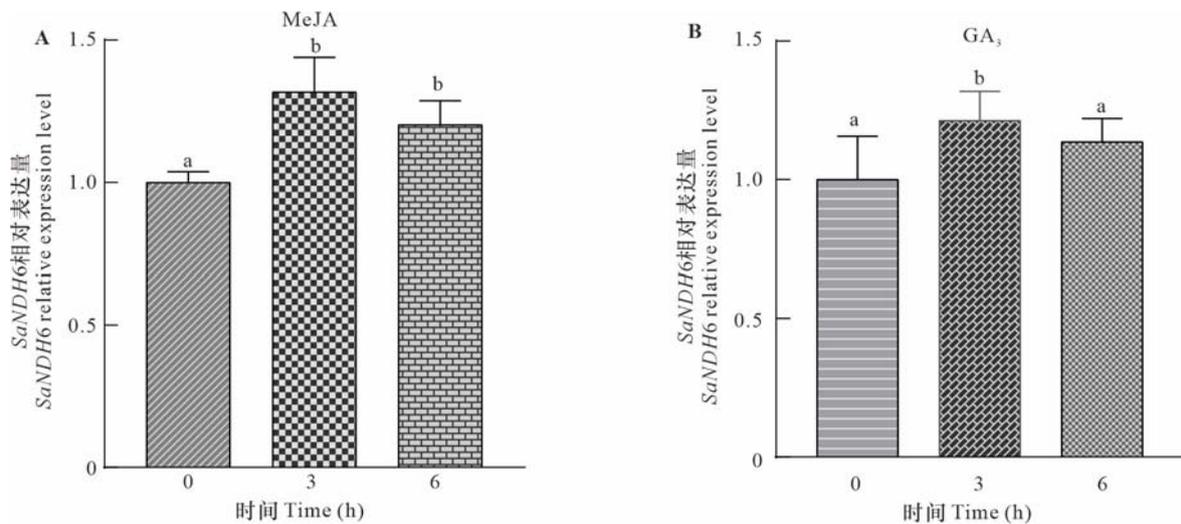


图 9 茉莉酸甲酯 (A) 和赤霉素 (B) 处理后 *SaNDH6* 的表达

Fig. 9 Relative expression of *SaNDH6* treated by MeJA (A) and GA<sub>3</sub> (B) treatments

明,植物在强/弱光、高/低温、高盐和低湿等逆境下,依赖于 NDH 的电子传递在维持光合系统结构的稳定性、促进 CO<sub>2</sub> 的同化、避免内囊体基质的过度还原、减少 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的产生以及维持正常的光合速率等方面发挥作用。在本研究中,我们发现檀香 *SaNDH6* 启动子中也含有一些参与逆境响应的元件,如 JA 和 ABA 的响应元件、厌氧诱导元件、防御和胁迫响应元件等。其中,MeJA 的响应原件最多,共有 4 个 (TGACC-motif 和 CGTCA-motif 分别各有 2 个),其次为与干旱胁迫密切相关的反应原件,共有 3 个 (ABRE 2 个, MBS 1 个)。结合前人研究结果我们推测 *SaNDH6* 除了主要进行光合作用外,还参与檀香的干旱胁迫等逆境反应过程。

综上所述,本研究克隆了檀香叶绿体 NDH 脱氢

适应高盐环境; Zhao 等 (2017) 研究证明,在多种环境胁迫下,集胞藻 NDH-1 能够维持 PSI 结构的稳定; Li 等 (2004) 等将烟草置于低温 (4 °C) 和低光照强度 (100 mol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>) 环境中,发现 *ndhB* 突变体的最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 和 PS II 驱动的电子传递效率都显著低于野生型植株,推测低温和弱光环境中依赖于 NDH 的电子传递对光合器官有保护作用; Wang 等 (2006) 研究了不同温度处理后野生型和 NDH 突变体 *ndhC-ndhK-ndhJ* (DndhCKJ) 烟草植株活性氧积累的差异,发现 NDH 通过电子传递提高了 CO<sub>2</sub> 的同化作用,从而减少了高温胁迫引起活性氧的产生。综上所述

酶亚基基因 *SaNDH6*, 其编码 303 个氨基酸, 定位于叶绿体, 与拟南芥叶绿体 NDH 脱氢酶的核基因编码亚基具有较近的进化关系。 *SaNDH6* 启动子中含有大量光响应元件、一些激素响应元件和参与逆境胁迫反应的元件, ERF 和 B3 类等转录因子可能直接结合该基因的启动子从而调控其表达, 组织表达结果显示该基因在檀香的叶片中表达量较高, 同时其表达可以被 MeJA 和 GA<sub>3</sub> 显著诱导。

#### 参考文献:

ARMBRUSTER U, RUHLE T, KRELLER R, et al., 2013. The photosynthesis affected mutant68-like protein evolved from a PSII assembly factor to mediate assembly of the chloroplast

- NAD(P)H dehydrogenase complex in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 25(10): 3926–3943.
- BALDOVINI N, DELASALLE C, JOULAIN D, 2011. Phytochemistry of the heartwood from fragrant *Santalum* species: a review [J]. *Flavour Frag J*, 26(1): 7–26.
- ENDO T, SHIKANAI T, TAKABAYASHI A, et al., 1999. The role of chloroplastic NAD ( P ) H dehydrogenase in photoprotection[J]. *Fed Eur Biochem Soc*, 457: 5–8.
- FAN XY, ZHANG J, LI WJ, et al., 2015. The NdhV subunit is required to stabilize the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 82(2): 221–231.
- HE ZH, ZHENG FF, WU YZ, et al., 2015. NDH-1L interacts with ferredoxin via the subunit NdhS in *Thermosynechococcus elongatus* [J]. *Photosynth Res*, 126(2/3): 341–349.
- HERNANDEZ-GARCIA CM, FINER JJ, 2014. Identification and validation of promoters and *cis*-acting regulatory elements [J]. *Plant Sci*, 217–218: 109–119.
- HIBINO T, LEE BH, RAI AK, et al., 1996. Salt enhances photosystem I content and cyclic electron flow via NAD(P)H dehydrogenase in the halotolerant cyanobacterium *Aphanothece halophytica*[J]. *Aust J Plant Physiol*, 23: 321–330.
- IFUKU K, ENDO T, SHIKANAI T, et al., 2011. Structure of the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex: nomenclature for nuclear-encoded subunits [J]. *Plant Cell Physiol*, 52(9): 1560–1568.
- KOLOSOVA N, MILLER B, RALPH S, et al., 2004. Isolation of high-quality RNA from gymnosperm and angiosperm trees [J]. *BioTechniques*, 35: 821–824.
- LI XG, DUAN W, MENG QW, et al., 2004. The function of chloroplastic NAD ( P ) H dehydrogenase in tobacco during chilling stress under low irradiance [J]. *Plant Cell Physiol*, 45(1): 103–108.
- MAHESH HB, SUBBA P, ADVANI J, et al., 2018. Multi-omics driven assembly and annotation of the Sandalwood (*Santalum album*) genome [J]. *Plant Physiol*, 176(4): 2772–2788.
- MUNEKAGE Y, HASHIMOTO M, MIYAKE C, et al., 2004. Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis [J]. *Nature*, 429: 579–582.
- OHYAMA K, 1996. Chloroplast and mitochondrial genomes from a liverwort, marchantia polymorpha-gene organization and molecular evolution [J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 60(1): 16–24.
- OTANI T, KATO Y, SHIKANAI T, 2018. Specific substitutions of light-harvesting complex I proteins associated with photosystem I are required for supercomplex formation with chloroplast NADH dehydrogenase-like complex [J]. *Plant J*, 94(1): 122–130.
- PELTIER G, ARO EM, SHIKANAI T, 2016. NDH-1 and NDH-2 plastoquinone reductases in oxygenic photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 67: 55–80.
- PENG LW, FUKAO Y, FUJIWARA M, et al., 2009. Efficient operation of NAD(P)H dehydrogenase requires supercomplex formation with photosystem I via minor LHCI in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 21(11): 3623–3640.
- PER TS, KHAN MIR, ANJUM NA, et al., 2018. Jasmonates in plants under abiotic stresses: crosstalk with other phytohormones matters [J]. *Environ Exp Bot*, 145: 104–120.
- QIU Z, GUO J, ZHU A, et al., 2014. Exogenous jasmonic acid can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 104: 202–208.
- ROMANOWSKA E, PARYS E, POSKUTA J, 1984. The effect of light quality and gibberellic acid ( $GA_3$ ) on photosynthesis and respiration rates of pea seedlings [J]. *Photosynth Res*, 5: 205–214.
- SHIKANAI T, 2016. Chloroplast NDH: A different enzyme with a structure similar to that of respiratory NADH dehydrogenase [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1857(7): 1015–1022.
- SHINOZAKI K, OHME M, TANAK M, et al., 1986. The complete nucleotide sequence of tobacco chloroplast genome: its gene organization and expression [J]. *EMBO J*, 5: 2043–2049.
- SINGH CK, RAJ SR, JAISWAL PS, et al., 2015. Effect of plant growth regulators on *in vitro* plant regeneration of sandalwood (*Santalum album* L.) via organogenesis [J]. *Agrofor Syst*, 90(2): 281–288.
- SIRPIO S, ALLAHVERDIYEVA Y, HOLMSTROM M, et al., 2009. Novel nuclear-encoded subunits of the chloroplast NAD ( P ) H dehydrogenase complex [J]. *J Biol Chem*, 284(2): 905–912.
- TAKABAYASHI A, ISHIKAWA N, OBAYASHI T, et al., 2009. Three novel subunits of *Arabidopsis* chloroplastic NAD ( P ) H dehydrogenase identified by bioinformatic and reverse genetic approaches [J]. *Plant J*, 57(2): 207–219.
- WANG P, DUAN W, TAKABAYASHI A, et al., 2006. Chloroplastic NAD ( P ) H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress [J]. *Plant Physiol*, 141(2): 465–474.
- WASTERNAK C, 2015. How jasmonates earned their laurels: Past and present [J]. *J Plant Growth Regul*, 34(4): 761–794.
- YAMAMOTO H, PENG L, FUKAO Y, et al., 2011. An Src homology 3 domain-like fold protein forms a ferredoxin binding site for the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 23(4): 1480–1493.
- YAMORI W, SAKATA N, SUZUKI Y, et al., 2011. Cyclic electron flow around photosystem I via chloroplast NAD ( P ) H dehydrogenase (NDH) complex performs a significant physiological role during photosynthesis and plant growth at low temperature in rice [J]. *Plant J*, 68(6): 966–976.
- YAMORI W, SHIKANAI T, 2016. Physiological functions of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis and plant growth [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 67: 81–106.
- YAN HF, ZHANG YY, XIONG YP, et al., 2018. Selection and validation of novel RT-qPCR reference genes under hormonal stimuli and in different tissues of *Santalum album* [J]. *Sci Rep*, 8(1): 17511.
- YOO SD, CHO YH, SHEEN J, 2007. *Arabidopsis* mesophyll protoplasts: a versatile cell system for transient gene expression analysis [J]. *Nat Protoc*, 2(7): 1565–1572.
- ZHAO J, GAO F, FAN DY, et al., 2017. NDH-1 is important for photosystem I function of *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 under environmental stress conditions [J]. *Front Plant Sci*, 8: 2183.
- ZOU C, SUN K, MACKALUS JD, 2011. *Cis*-regulatory code of stress-responsive transcription in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108(36): 14992–14997.

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202308024

安雪姣, 杨兰, 文彬, 等, 2024. ‘曼赛龙柚’种子不同发育期高温耐性研究 [J]. 广西植物, 44(5): 961–971.

AN XJ, YANG L, WEN B, et al., 2024. High-temperature tolerance of *Citrus maxima* ‘Mansailong’ seeds at different developmental stages [J]. *Guihaia*, 44(5): 961–971.



## ‘曼赛龙柚’种子不同发育期高温耐性研究

安雪姣<sup>1,2</sup>, 杨 兰<sup>1</sup>, 文 彬<sup>1\*</sup>, 陈利钢<sup>1</sup>

( 1. 中国科学院西双版纳热带植物园 热带植物资源可持续利用重点实验室, 云南 勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049 )

**摘 要:** 全球变暖导致极端高温频发, 植物种子不可避免地置身于高温胁迫环境之中。为探究种子高温耐性的生理基础, 该文以中间型种子‘曼赛龙柚’(*Citrus maxima* ‘Mansailong’)为实验材料, 对不同发育阶段的种子进行高温处理, 并同步检测各个发育时期种子的形态变化、可溶性蛋白和热稳定蛋白含量以及细胞超显微结构的变化。结果表明: (1) 在花后 23 周到 49 周的整个发育过程中, 种子含水量明显降低, 鲜重显著增加, 干重与鲜重的百分比也有明显的提高, 这些指标均是在花后 31 周前后快速变化, 到花后 41 周趋于稳定。(2) 种子在花后 29 周获得完全的成苗能力和初步的高温耐性, 此后高温耐性逐渐增加, 并在花后 37~49 周之间快速提高。与种子高温耐性的变化相似, 种子中可溶性蛋白和热稳定蛋白含量在花后 23~49 周均呈连续升高趋势, 相关性分析表明在整个发育过程中这两者的积累与种子的高温耐性呈显著正相关。(3) 超显微结构观察发现, 随着种子的发育, 线粒体逐渐减少, 胚轴细胞体积逐渐变小, 细胞中脂质体逐渐增多并且排列趋于规则, 同时液泡由小变大且后期的液泡中充斥着黑色絮状物。综上所述, ‘曼赛龙柚’种子在花后 41 周达到生理成熟, 没有明显的成熟脱水过程; 其高温耐性是在发育过程中获得并逐渐提高, 直到种子发育的后期; 种子中可溶性蛋白和热稳定蛋白含量的增加及细胞超显微结构的变化对种子高温耐性的发育具有重要贡献。

**关键词:** 高温胁迫, 中间型种子, 细胞超显微结构, 可溶性蛋白, 热稳定蛋白, 种子发育

**中图分类号:** Q944.59 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2024)05-0961-11

## High-temperature tolerance of *Citrus maxima* ‘Mansailong’ seeds at different developmental stages

AN Xuejiao<sup>1,2</sup>, YANG Lan<sup>1</sup>, WEN Bin<sup>1\*</sup>, CHEN Ligang<sup>1</sup>

( 1. CAS Key Laboratory of Tropical Plant Resources and Sustainable Use, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China )

**Abstract:** The seeds are invariably exposed to high-temperature conditions since global warming frequently causes abnormally high temperature. In order to investigate the physiological basis of high-temperature tolerance in seeds, we

收稿日期: 2023-10-11 接受日期: 2023-11-20

基金项目: 国家自然科学基金(31971573)。

第一作者: 安雪姣(1996—), 硕士研究生, 主要从事种子生物学研究, (E-mail) anxuejiao@xtbg.ac.cn。

\*通信作者: 文彬, 博士, 研究员, 主要从事保护生物学和种子生物学研究, (E-mail) wenb@xtbg.org.cn。

used intermediate *Citrus maxima* 'Mansailong' seeds as the research material, heated the seeds at different developmental stages, and simultaneously detected changes in seed morphology, contents of soluble protein and heat-stable protein, and cellular ultrastructure. The results were as follows: (1) The seed moisture content dramatically dropped between 23 and 49 weeks after flowering (WAF), whereas the percentage of DW/FW and fresh weight increased significantly. All of these indicators began to change quickly from 31 WAF and stabilized around 41 WAF. (2) At 29 WAF, the seeds acquired full seedling formation ability and a preliminary tolerance to high temperature; from there, the high-temperature tolerance gradually grew and improved quickly between 37 and 49 WAF. The improvement in high-temperature tolerance was accompanied by a steady increase in contents of soluble protein and heat-stable protein of seeds, from 23 to 49 WAF. The results of the correlation analysis showed a substantial positive correlation between the accumulation of heat-stable protein and soluble protein and the ability of seeds to tolerate high temperature. (3) Ultrastructural observation showed that the number of mitochondria progressively dropped as the seed developed, the volume of the embryonic axis cells gradually decreased, and the number of lipid bodies in the cells gradually rose and their arrangement became more and more regular. In addition, the vacuoles enlarge at the same time, and at a later stage, they were packed with black floccules. In conclusion, the *C. maxima* 'Mansailong' seeds reach physiological maturity at 41 WAF without any noticeable maturation drying; the ability to tolerate high temperature is acquired during seed development and is further enhanced until a later stage; changes in cellular ultrastructure and an increase in contents of soluble protein and heat-stable protein of seeds are essential in helping the seeds develop their high-temperature tolerance.

**Key words:** high-temperature stress, intermediate seeds, cellular ultrastructure, soluble protein, heat-stable protein, seed development

种子发育是植物个体发育的最初阶段,对外界环境条件极为敏感,种子发育的好坏,不仅影响种子本身的品质,同时也可能影响到下一代的生长发育(毛培胜等,2001)。随着全球变暖,高温和极端高温天气愈加频繁,植物不可避免地置身于高温环境中,种子发育也会受到高温胁迫。种子在发育过程中经历高温对其质量和产量都会产生极大影响,如水稻种子在发育过程中暴露于高温中一段时间,会对其寿命、含水量、发芽能力等产生极大的影响(Rahman & Ellis, 2019)。高桂珍(2015)比较了具有不同高温耐性的油菜种子,发现高温处理后种子的发芽势和发芽率均与单株产量和全株干重成极显著正相关,发芽指数和发芽率与产量和千粒重呈极显著正相关,说明种子的耐热性与植株的生长发育状态有关,植物生长发育状态好、产量高,种子的耐热性也强。

目前,关于种子不同发育期高温耐性的研究还很匮乏,但很显然种子的高温耐性与其脱水耐性密切相关,我们从种子的脱水耐性研究中可以得到许多启示。种子的高温耐性可能在发育过程中逐步获得,不同发育阶段的种子具有不同的高温耐性。同时,不同储藏特性的种子具有不同的

发育模式:正常性种子在发育后期经历成熟脱水,细胞代谢活动减弱,出现细胞脱分化现象,同时大量积累热稳定蛋白和可溶性蛋白(Prieto-Dapena et al., 2006),在发育的最后阶段,干物质积累停止,含水量急剧下降;而在顽拗性种子的发育过程中,干物质持续积累,直到脱落时种子仍保持很高的含水量(Bewley et al., 2013)。可溶性蛋白对种子萌发也很重要,其含量增加不仅能够使种子保持较低的渗透势,利于种子吸水萌发,而且会增强种子对逆境的适应能力(秦尧等,2022)。可溶性蛋白在胁迫条件下具有保护生物膜和大分子的作用,对种子的抗逆性获得至关重要(Wehmeyer et al., 1996;Török et al., 2001),其中与种子的高温耐性具有密切联系的是热稳定蛋白(黎茵等,2010)。如秦尧等(2022)对正常性的菜豆种子高温耐性的研究发现,适宜浓度水杨酸处理可以提高其可溶性蛋白的含量,同时增加了其高温耐性。相反,原产于热带雨林中的顽拗性种子,在发育后期可能缺少热稳定蛋白或热稳定蛋白积累不够(Farrant et al., 1992),其抗逆性明显不足,并且随着萌发的启动,种子的热稳定蛋白含量逐渐减少,其高温耐性也逐步降低(Burke & O' Mahony,

2001)。据此我们推测,种子高温耐性的获得与种子发育过程中的细胞结构、代谢活性及保护性蛋白质合成有关。

柚(*Citrus maxima*)是著名的热带亚热带水果,栽培广、产量大、耐贮藏,我国的种植面积和产量均居世界首位。我国是柚的起源中心和分布中心,具有丰富的种质资源和悠久的种柚历史(沈德绪等,1998)。前期的研究表明,‘曼赛龙柚’种子是中间型种子(Wen et al., 2010),虽然在脱水耐性方面与正常性种子比较靠近,其高温耐性却与顽拗性种子比较相近,但又不完全相同,因此具有一定的特殊性(An et al., 2023)。本文通过研究发育过程中‘曼赛龙柚’种子高温耐性的变化,探讨‘曼赛龙柚’种子高温耐性形成的生理机制,为今后制定抗高温技术措施提供科学依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料

实验选用在西双版纳广为栽培的‘曼赛龙柚’(*Citrus maxima* ‘Mansailong’),其花期大致在每年1月中旬至3月下旬,果实成熟期10月中旬(杨坤,2001)。有研究表明,‘曼赛龙柚’种子在花后180天达到生理成熟,完成形态建成并获得发芽能力(薛鹏和文彬,2015)。我们观测到,2022年西双版纳热带植物园经济推广站果园‘曼赛龙柚’的集中开花时间在1月6日前后。据此,从2022年6月至12月,以花后周数标记种子的发育,每两周一次从该果园选择大小、颜色相近的果实,采摘10~15个,去掉果皮果肉以及外种皮,获得近1300粒种子。在完成千粒重、含水量等基本数据的收集后,其余种子一部分用于高温耐性评价,另一部分用于细胞超显微结构观察和蛋白分析。

### 1.2 方法

1.2.1 种子基本参数的测定 种子鲜重测定:随机取出100粒种子称重,重复10次,取平均值。

种子含水量测定:按照国际种子检验规程(ISTA, 1996),随机取1粒种子,重复8次,放入(103±2)℃的烘箱中烘(17±1)h。以种子鲜重为基础表示含水量,即含水量(%)=(鲜重-干重)/鲜重×100。

种子生命力测定:按发芽端朝上的方式,将种子播种在含1%琼脂的培养皿中,每皿25粒种子

为1个重复,每个处理6个重复。每周定期观测并记录萌发情况,胚根伸出约0.5 cm为萌发或存活,形成形态正常的幼苗为成苗。萌发期为1个月左右,实验结束时检查未萌发种子是否腐烂。用最终发芽率与成苗率来衡量种子的生命力。

1.2.2 不同发育时期种子的高温耐性评价 前期的研究表明,在30℃条件下,‘曼赛龙柚’种子萌发率最高、发芽速度最快,是其萌发的最适温度;在40℃条件下其萌发受到了严重的抑制(An et al., 2023),而西双版纳地区空旷地地表温度经常达到或超过40℃(刘文杰等,2000),因此采用40℃的连续性高温处理评价种子的高温耐性,具体做法如下:将种子播种在含有1%琼脂的培养皿中,置于40℃的恒温培养箱中高温处理不同时间。高温处理完成后,取出放在30℃的恒温培养箱中培养,按前述方法定期观测并记录萌发与成苗情况。在40℃高温处理的最长时间依种子的发育阶段不同,从12 h到1032 h。依据高温处理后种子的存活率和成苗率变化评价不同发育阶段种子的高温耐性。

1.2.3 可溶性和热稳定蛋白的测定 提取:从上述不同发育时期的‘曼赛龙柚’种子中取10~20粒种子,用镊子剥去种皮,切碎,放入冷冻管中,保存在-80℃备用。实验前,取约0.1 g(鲜重)的样品,置于研钵中,加入0.5 mL PBS缓冲液,冰浴匀浆后,转移至1.5 mL的离心管中,再用0.5 mL PBS缓冲液冲洗研钵并转移至离心管中。充分混匀后,在4℃下15 000 g离心2次,每次15 min。收集上清液约400 μL,一半用作可溶性蛋白测定。另一半在95℃恒温水浴锅中加热10 min,冷却后在4℃下15 000 g低温离心15 min,收集上清液并用作热稳定蛋白分析(Thierry et al., 1999)。

标准曲线绘制:根据Bradford(1976)的考马斯亮蓝法,使用酶标仪测定每个样品的蛋白质含量(陈美林等,2018)。称取50 mg牛血清蛋白,加入PBS溶解并定容至50 mL,配制为1 mg·mL<sup>-1</sup>的标准蛋白溶液,再用PBS溶液稀释成蛋白量浓度分别为0、100、200、400、600、800、1 000 μg·mL<sup>-1</sup>,然后加入考马斯亮蓝G-250染液在595 nm处测定吸光值并绘制标准曲线。

测定:可溶性蛋白按25 μL样品加入75 μL提取液进行稀释,再加入0.5 mL考马斯亮蓝染液,混匀后静置5~20 min,用酶标仪在595 nm处测定

吸光值,按标准曲线计算种子中的蛋白含量。热稳定蛋白则按 50  $\mu\text{L}$  样品加同等的提取液稀释,再加入 0.5 mL 的考马斯亮蓝染液混匀,静置 5~20 min,用酶标仪在 595 nm 处测定 OD 值,根据标准曲线计算蛋白含量。

**1.2.4 不同发育时期种子胚轴细胞超显微结构观察** 种子最重要的使命是萌发和发育成幼苗,而胚轴是种子最重要组成部分,是种子能否发育成为正常幼苗的关键部位。种子在受到逆境胁迫时,胚轴受到伤害最容易导致丧失活力(Priestley, 1986; 程红焱等,1991)。前人关于种子超显微结构的研究也经常是以胚(对胚比较小的种子)或胚轴(对胚比较大的种子)开展的,如玉米(Wen et al., 2009)和蒲葵(Wen, 2011)。为此,从上述不同发育时期的‘曼赛龙柚’种子中取 5 粒种子作为样品,用解剖刀和镊子去除种皮并切下种子包含胚轴的尖端。取 3 mL 电镜固定液对样品进行固定并保存在 4  $^{\circ}\text{C}$  下备用。在电镜观察前需要先制作超薄切片,切取约 1 mm 的胚根组织,用 3.5% 戊二醛和 1% 的锇酸固定,用丙酮逐级脱水后将材料放进环氧树脂中包埋 1 周。材料处理好后先切成半薄切片,于光学显微镜下筛选出完好的样品制作超薄切片(王若兰等,2014)。将制作好的超薄切片用柠檬酸铅和醋酸铀染色后放电镜下观察。研究细胞形态、结构及细胞器发育变化对种子高温耐性的影响。

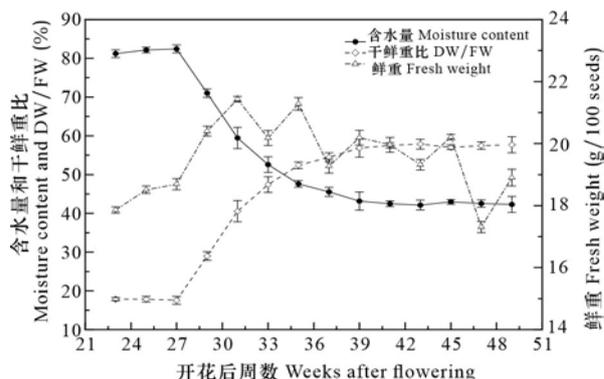
**1.2.5 数据统计分析** 用 Microsoft Excel 2010 进行数据的统计并计算平均值与标准误,使用 Origin 2023 制作图表。使用 SPSS 22.0 在  $P < 0.05$  水平上进行单因素方差分析。通过 Probit analysis 计算种子 50% 致死率时的高温处理时长,以评价种子的高温耐性。

## 2 结果与分析

### 2.1 种子发育过程中鲜重、干鲜重比和含水量的变化

花后 23~49 周的‘曼赛龙柚’种子,其鲜重、干鲜重比以及含水量存在显著变化和阶段性特点(图 1)。在花后 23~35 周,种子鲜重显著增加,随后在 37 周开始降低并保持在一个相对稳定的水平。种子含水量在花后 23 周、25 周和 27 周维持在一个很高的水平(82%左右),从花后 29 周到 39

周含水量显著降低( $P < 0.05$ ),下降速度迅猛,平均每周降低 2.8%,从 41 周开始维持在相对稳定的水平(约 42%)。种子干鲜重比在整个发育过程中呈现出从上升到稳定的变化,花后 23~27 周种子的干鲜重比保持在 17%左右,此后至 41 周呈逐渐上升的趋势,到花后 41 周时种子的干鲜重比达 57%,增加了近 39%,此后趋于稳定。以上结果说明,‘曼赛龙柚’种子在花后 41 周前后达到生理性成熟,并且在此之后种子的含水量趋于稳定,稳定在 42%左右。种子成熟时含水量依然很高,说明该种子没有成熟脱水过程。



所有数据为 10 个或 8 个重复,以平均值 $\pm$ 标准误表示。  
All data are expressed as  $\bar{x} \pm s_x$  of 10 or 8 replicates.

图 1 不同发育时期种子的鲜重、干鲜重比和含水量变化

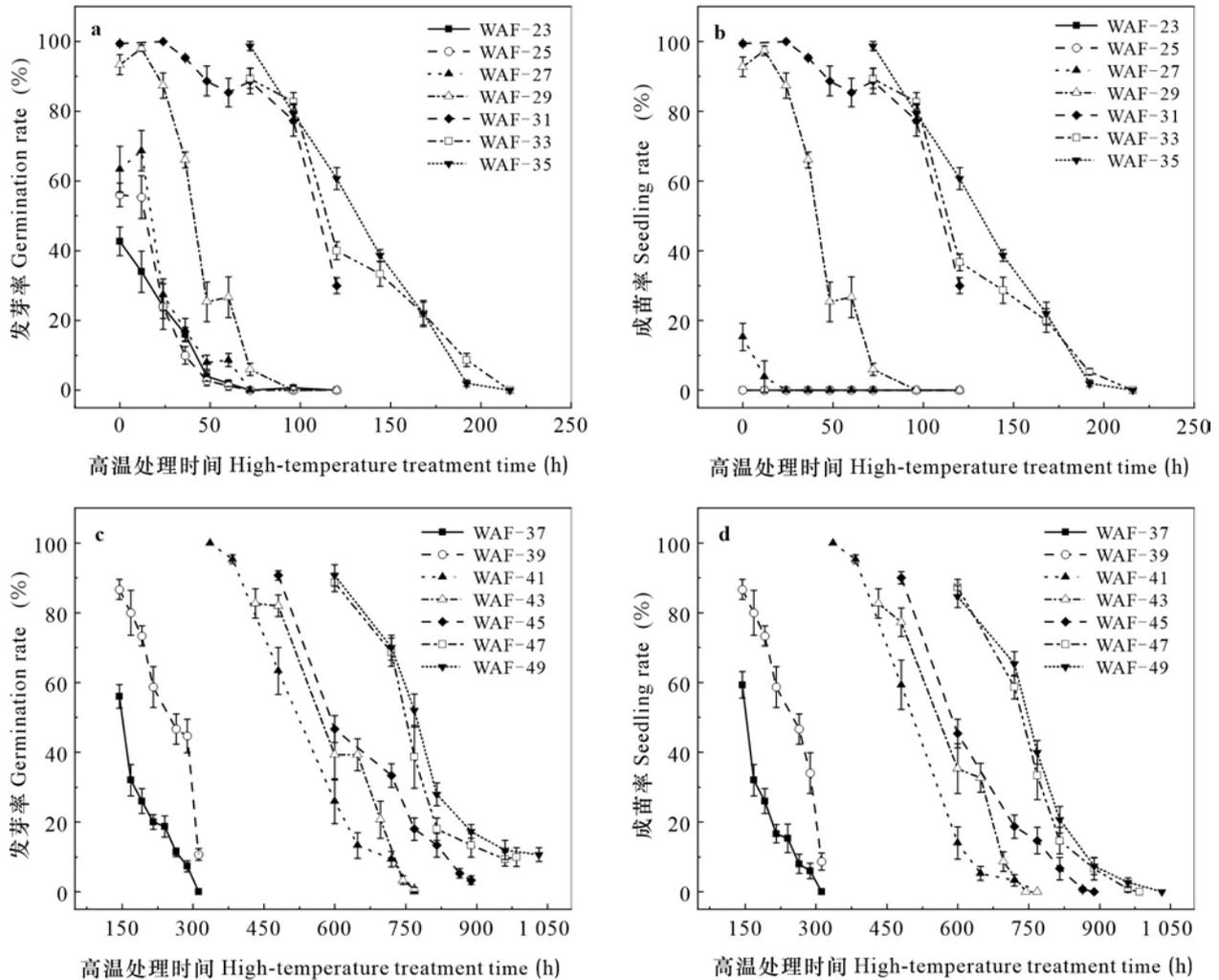
Fig. 1 Changes in fresh weight, DW/FW and moisture content of seeds at different developmental stages

### 2.2 种子发育过程中高温耐性的变化

不同发育阶段的种子对 40  $^{\circ}\text{C}$  连续高温的耐受性差异极大。在发育早期,种子的高温耐性极差,如开花后 23 周时种子已经具有发芽的能力,此时有 43% 的发芽率,但不能形成幼苗,即使不经过高温处理的种子也不能成苗。直到花后 27 周才具有成苗的能力,在适宜温度条件下(30  $^{\circ}\text{C}$ )有 15% 的种子可以萌发成苗,但经过 12 h 高温处理后成苗率降低到不足 4%,处理 24 h 后种子全部死亡。花后 29 周的种子成苗率达到 90%,并且在高温处理 90 h 后种子才完全失去活力,此阶段的种子已经具有初步的高温耐性。之后随着种子的成熟其高温耐性逐渐增强,花后 49 周种子经过 600 h 的高温处理后,成苗率仍高达 84% (图 2)。

经过高温处理后种子的存活率和成苗率分别在花后 25 周和 29 周超过 50%。因此,分别以存活率和成苗率为基础,使用概率单位回归分析,分别计算了此后阶段的‘曼赛龙柚’种子在 40 °C 高温下经历连续高温处理的半致死时间。随着种子的发育,种子耐受高温处理的半致死时间逐渐延长。花后 25~31 周高温处理半致死时间从 8 h 增加到 111 h,平均每周增加 18 h。花后 31~37 周增

长缓慢,平均每周增加 6 h。从花后 39 周到 41 周是种子高温耐性提高最快的阶段,种子半致死时间直线提升,仅两周时间种子的半致死时间增加 296 h。之后高温耐性仍逐渐升高,至最后一个阶段种子的半致死时间增加到近 800 h。花后 39 周及之前,根据存活率和成苗率计算出来的高温处理半致死时间几乎没有差别,花后 39 周及之后,仅出现较小的差别(图 3)。



所有数据为 6 重复×25 粒种子的平均值±标准误,下同。WAF 表示开花后周数,下同。

All data are expressed as  $\bar{x} \pm s_x$  of 6 replicates of 25 seeds, the same below. WAF indicates the weeks of after flowering, the same below.

图 2 ‘曼赛龙柚’ 种子发育过程中高温耐性的变化

Fig. 2 Changes in high-temperature tolerance during *Citrus maxima* ‘Mansailong’ seed development

### 2.3 种子发育过程中可溶性蛋白和热稳定蛋白含量的变化

由于不同发育阶段的种子含水量差异很大,因此需要以干重为基础来计算发育过程中种子的

可溶性蛋白和热稳定蛋白的含量。由图 4 可知,随着种子的发育,其可溶性蛋白和热稳定蛋白含量呈上升的趋势,其中花后 25~31 周是可溶性蛋白的快速积累期,在此期间,可溶性蛋白含量从

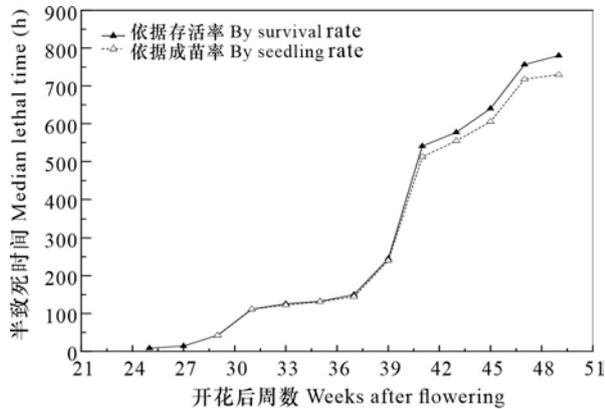
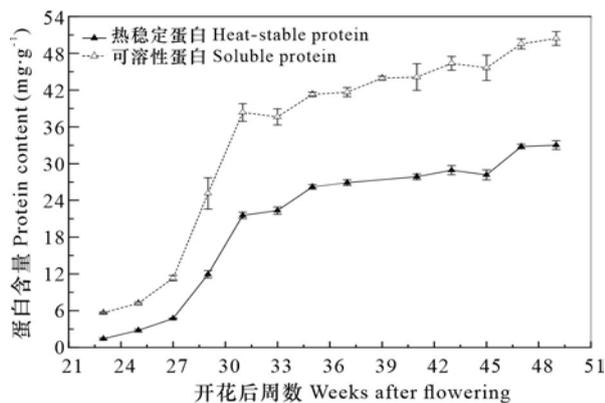


图3 不同发育阶段种子在40 °C高温处理下的半致死时间的变化

Fig. 3 Changes in the median lethal time of seeds at different developmental stages under the high-temperature treatment at 40 °C



所有数据为3个重复,以平均值±标准误表示。

All data are expressed as  $\bar{x} \pm s_x$  of 3 replicates.

图4 种子发育过程中可溶性蛋白和热稳定蛋白含量的变化

Fig. 4 Changes in contents of soluble protein and heat-stable protein during seed development

7.21 mg·g<sup>-1</sup>增加到38.35 mg·g<sup>-1</sup>,平均每周增加5.19 mg·g<sup>-1</sup>,差异显著( $P < 0.05$ )。之后积累速度变慢,每周仅增加0.67 mg·g<sup>-1</sup>,相邻各阶段无显著性差异。热稳定蛋白含量变化的总体趋势与可溶性蛋白相似,花后25~31周也是热稳定蛋白的快速积累期,热稳定蛋白含量上升趋势明显,增加了18.77 mg·g<sup>-1</sup>( $P < 0.05$ ),花后35~45周热稳定蛋白含量无显著性变化,花后47周增加了4.62 mg·g<sup>-1</sup>( $P < 0.05$ ),随后保持不变。因此,花后

25~31周是种子可溶性蛋白和热稳定蛋白快速积累的重要阶段。对照种子高温耐性的变化,发现此阶段种子的高温耐性也快速增加,说明种子可溶性蛋白和热稳定蛋白的积累对种子高温耐性的获得起到了重要的作用。

#### 2.4 不同发育时期胚轴细胞超显微结构变化

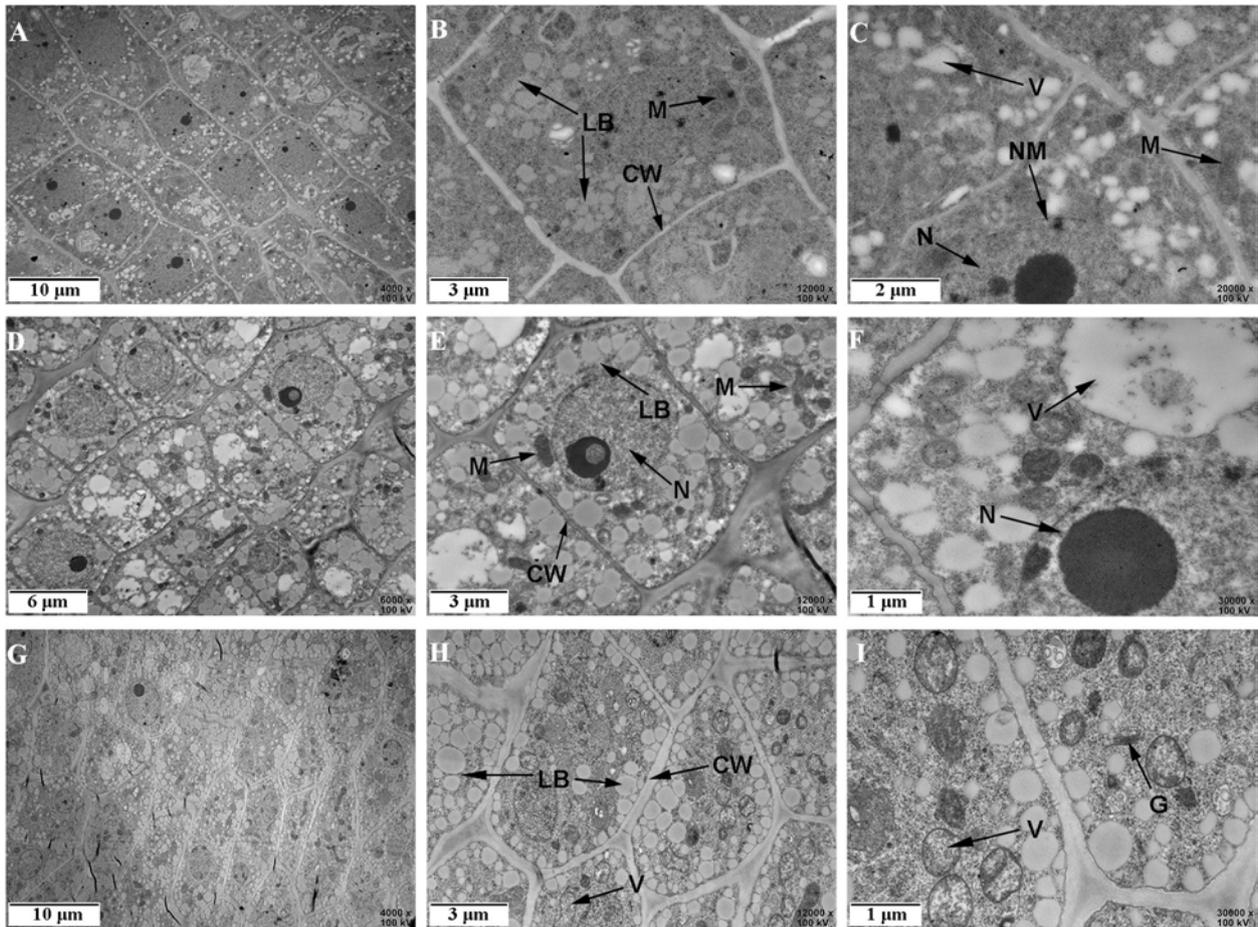
不同发育阶段的种子,具有不同的细胞结构特点。发育早期以花后23周种子为例,其胚轴细胞核较大,核膜核仁清晰,细胞中脂质体小而少,在细胞质中不规则分布;线粒体较多,出现大量零散的小液泡,说明早期细胞幼嫩且代谢旺盛(图5:A-C)。到发育中期(花后37周),细胞内发生了明显的变化,如脂质体体积变大,靠细胞壁内侧排列;胞内液泡逐渐变大,液泡中有少量黑色絮状物;线粒体数量多,此时细胞还在进行旺盛的代谢活动并积累储藏物质(图5:D-F)。发育后期(花后47周)的种子,胚轴细胞较小,观察到的线粒体少;液泡中黑色絮状物增加,几乎充斥着整个液泡;本阶段种子成熟度高,细胞内积累了大量的脂质体,在质膜内侧规则排列(图5:G-I)。这些说明,在‘曼赛龙柚’种子的发育过程中出现了一定的代谢关闭、贮藏物质积累的过程,这些生理生化变化对种子高温耐性的获得具有重要的贡献。

#### 2.5 ‘曼赛龙柚’种子发育相关指标的相关性分析

在种子发育过程中,根据存活率和成苗率计算出来的高温处理半致死时间与种子发育过程中可溶性蛋白、热稳定蛋白以及干鲜重比呈显著的正相关,与种子鲜重和含水量呈负相关。含水量与干鲜重比、热稳定蛋白和可溶性蛋白之间呈极显著负相关。种子干鲜重比与热稳定蛋白和可溶性蛋白之间均呈极显著正相关,可溶性蛋白与热稳定蛋白之间也呈极显著正相关(表1)。

### 3 讨论与结论

种子的成熟包括生理成熟和形态成熟两个方面,生理成熟主要表现在干物质含量稳定、含水量减低、种子具有萌发能力;形态成熟包括种子的形状、大小和颜色等形态特征不再发生变化(齐永平,2009)。据Hamilton等(2007)报道,柑橘属*Citrus garrawayi*的种子含水量从未成熟时的(82±1)%下降到(40±1)%时种子即达到成熟状态。本实验中‘曼赛龙柚’种子的含水量变化与此一致,



A-C. 花后 23 周; D-F. 花后 37 周; G-I. 花后 47 周。CW. 细胞壁; N. 细胞核; NM. 核膜; M. 线粒体; LB. 脂质体; G. 高尔基体; V. 液泡。

A-C. 23 WAF; D-F. 37 WAF; G-H. 47 WAF. CW. Cell wall; N. Nucleus; NM. Nuclear membrane; M. Mitochondria; LB. Lipid body; G. Golgi body; V. Vacuole.

图 5 不同发育时期种子胚轴细胞的超微结构

Fig. 5 Ultrastructure of embryonic axis cells in seeds at different developmental stages

花后 23 周种子的含水量为 82% 左右,到花后 41 周时下降到 42%,之后再无显著变化。此外,种子的鲜重和干鲜重比也在花后 41 周趋于稳定,进一步说明此时已经达到生理性成熟。但种子鲜重在花后 35 周以后有些不稳定,在花后 47 周和 49 周甚至出现降低,这可能是由于实验后期果园里剩余的可供实验的果实不多,采摘的果实较小所导致。

Bewley 等(2013)对正常性种子和顽拗性种子发育的研究表明,正常性种子在成熟脱落前有一个成熟脱水阶段,此时干物质积累停止,种子含水量和鲜重显著下降。顽拗性种子的发育则与此有所不同,其干物质持续积累直至种子成熟脱落,发育过程中种子含水量有所下降,但是种子脱落时

仍保持很高的含水量,无明显的成熟脱水。本研究表明,‘曼赛龙柚’种子在整个发育过程中含水量变化和干物质积累与正常性和顽拗性种子都有所不同,其含水量在发育前期维持在一个较高的水平(81%左右),随后开始逐渐降低,在花后 41 周以后维持在相对稳定的水平,这与顽拗性种子类似。种子干重在发育过程中呈上升趋势,种子的鲜重先增加随后降低并最终保持在一个稳定的水平,这方面则与正常性种子类似。因此,‘曼赛龙柚’种子的发育模式是介于正常性种子和顽拗性种子之间的中间型。

种子的脱水耐性是个数量性状,正常性种子的脱水耐性在发育过程中逐渐形成,并且可能在

表 1 ‘曼赛龙柚’种子发育过程中各指标之间的相关性分析

Table 1 Correlation analysis of various indicators during *Citrus maxima* ‘Mansailong’ seed development

指标 Index	存活率 Survival rate	成苗率 Seedling rate	鲜重 Fresh weight	含水量 Moisture content	干鲜重比 DW/FW	热稳定蛋白 Heat-stable protein	可溶性蛋白 Soluble protein
存活率 Survival rate	1.000						
成苗率 Seedling rate	1.000**	1.000					
鲜重 Fresh weight	-0.374	-0.697*	1.000				
含水量 Moisture content	-0.724**	-0.695*	-0.265	1.000			
干鲜重比 DW/FW	0.724**	0.695*	0.265	-1.000**	1.000		
热稳定蛋白 Heat-stable protein	0.785**	0.811**	0.228	-0.986**	0.986**	1.000	
可溶性蛋白 Soluble protein	0.738**	0.813**	0.318	-0.978**	0.978**	0.995**	1.000

注: \*表示差异显著( $P<0.05$ ); \*\*表示差异极显著( $P<0.01$ )。

Note: \* indicates significant differences ( $P<0.05$ ); \*\* indicates extremely significant differences ( $P<0.01$ ).

种子生理成熟后继续加强(Sun & Leopold, 1993; 杨期和等, 2002; 文彬, 2008); 顽拗性种子则在生理成熟时最大, 之后可能会有轻微下降(彭业芳和傅家瑞, 1994)。*‘曼赛龙柚’*种子发育过程中高温耐性的获得也与正常性种子较为相似, 花后 25~41 周种子的高温耐性逐渐上升, 并在花后 41 周即种子生理成熟期直线上升, 此后种子的高温耐性持续增加, 与中间型葡萄柚种子的脱水耐性发育模式相似(张楠, 2014)。在发育过程中, *‘曼赛龙柚’*种子高温耐性的增强与种子可溶性蛋白和热稳定蛋白含量的提高几乎同步, 因为花后 23~49 周种子可溶性蛋白和热稳定蛋白含量均呈连续升高趋势。相关性分析进一步表明在发育过程中这两类蛋白的积累与种子的高温耐性呈显著正相关, 说明可溶性蛋白和热稳定蛋白含量的积累降低了高温对种子细胞膜等组织的伤害, 从而增加了种子的高温耐性。这与前人关于可溶性蛋白和热稳定蛋白具有保护功能的研究结果相符(黎茵等, 2010; 付豪, 2019; 秦尧等, 2022)。

正常性种子发育早期的胚细胞, 细胞体积大、核小, 细胞大小不均、排列疏松、间隙大, 细胞内液泡大而多, 内质网、线粒体等细胞器多; 发育后期细胞排列紧密且规则、胞小核大, 液泡较小或没

有, 此阶段积累了大量的蛋白体和脂质体, 内质网和线粒体等细胞器减少(Wen et al., 2009)。而在顽拗性种子发育早期胚细胞排列疏松, 胞大核小, 含有一个大液泡, 几乎占据细胞的大部分空间, 线粒体和核糖体等细胞器较多; 发育中期细胞排列较紧密, 体积小核大, 液泡由大液泡转为几个小液泡, 胞内细胞器较少, 并出现了脂质体; 发育后期周边的细胞为成熟细胞, 被一个充满黑色颗粒状物质的液泡占据大部分空间, 中间位置由幼嫩细胞和成熟细胞组成(Wen, 2011)。本研究通过对*‘曼赛龙柚’*种子胚轴细胞超微结构的观察发现, 中间型种子早期和中期的发育与正常性种子相似, 即发育早期的*‘曼赛龙柚’*种子胚轴细胞个体大且具有小而少的液泡和脂质体, 线粒体多, 代谢旺盛的特点; 发育中期胚轴细胞较早期小, 脂质体较多且靠细胞膜内侧排列, 同时液泡变大且里面还出现了黑色絮状物。查阅相关文献发现这种富含黑色物质的液泡为发育中的蛋白体(Klein & Pollock, 1968)。中间型种子后期的发育与正常性种子和顽拗性种子均有所不同, 但比较而言, 与顽拗性种子更接近。*‘曼赛龙柚’*种子发育后期, 其胚轴细胞更小, 细胞内的脂质体数量增加, 占据细胞大部分空间; 液泡中的黑色物质大大增加, 但到

种子成熟时也没有完全意义上的蛋白体出现,与顽拗性种子发育后期的成熟细胞相似,与正常性种子不同(Wen et al., 2009)。这与王姗(2020)对中间型种子宝华玉兰胚乳细胞发育研究所得到的结果相似。因此,从发育的角度而言,中间型种子的发育也是介于顽拗性和正常性种子之间的类型。

‘曼赛龙柚’种子的高温耐性是在发育过程中逐步获得的,并与种子的可溶性蛋白和热稳定蛋白含量及细胞超显微结构的变化相关。发育早期的‘曼赛龙柚’种子,其高温耐性差,同时细胞幼嫩且代谢旺盛,细胞内只有少量的脂质体;发育中期的种子具有较高的高温耐性,细胞中脂质体开始大量积累并紧靠细胞膜内侧排列,液泡中也出现了黑色物质;在发育后期,种子的高温耐性达到最大时,细胞中的脂质体大量增加,占据了细胞大部分空间,同时液泡被黑色物质几乎完全占满。因此,‘曼赛龙柚’种子逐渐发育直到成熟的过程,也是种子获得并提高高温耐性的过程,同时细胞内的脂质体也在不断增加,液泡中的黑色物质也在增加,对种子高温耐性的获得和提高具有重要的作用。据此,可以认为‘曼赛龙柚’种子的高温耐性获得与细胞形态变化、代谢变化和储藏物质的积累密不可分,是其高温耐性的生理基础。

根据贮藏特性,种子可以分为正常性、顽拗性和中间型 3 种类型,现存物种中以生产正常性种子的植物占优。在 Dickie 和 Pritchard(2002)统计的 7 146 种物种中,绝大多数(约 90%)是正常性的种子,顽拗性的约 7%,中间型的仅 2%。刘明航等(2019)整理了英国皇家植物园邱园千年种子库的种子信息数据库收录的 24 781 种植物种子,其中顽拗性种子共 620 种,占 2.5%,中间型种子 149 种占 0.6%。中间型种子在自然界中的占比较少,而且中间型种子这个概念也是相对较晚才提出,因此对这类种子的研究还不够充分,对其特性了解还不够。咖啡和柑橘是生产中间型种子较多的两个类群,也是目前中间型种子中研究得比较多的两个类群。因为咖啡原产于非洲,相对而言,国内对柑橘类,特别是其中的柚种子研究较多。另外,前人的这一类工作通常集中在种子的脱水耐性、低温耐性和贮藏耐性方面,这主要为了与种子的贮藏联系起来,我们关注种子的高温耐性,更多的是为了与种子生态建立联系,如种子在野外的

老化、寿命、存活、萌发等。就柚种子而言,我们先前的工作已经对其超低温保存(Zhang et al., 2014; Yan et al., 2014; 杨佩儒等, 2021)、脱水耐性发育(薛鹏和文彬, 2015; Xue & Wen, 2018)、超低温耐性发育(Wen, 2018)、不同品种种子的超低温耐性(Wen et al., 2010)和高温耐性(An et al., 2023)等方面进行了研究。本文对柚种子的高温耐性发育进行研究,检测了种子发育过程中高温耐性的变化,并探究了细胞超显微结构变化及可溶性蛋白和热稳定蛋白积累与种子高温耐性的联系,这一方面让我们对种子高温耐性的生理基础有了一定的认识,另一方面也丰富和加深了我们对中间型种子的了解。

### 参考文献:

- AN XJ, YANG L, WEN B, et al., 2023. Seed high-temperature sensitivity and germination ecology in intermediate seeds of three species from Xishuangbanna, tropical China[J]. *Plant Ecol*, 224(7): 647-658.
- BEWLEY JD, BRADFORD KJ, HILHORST HWM, et al., 2013. *Seeds: physiology of development, germination and dormancy*[M]. New York: Springer: 86-87.
- BRADFORD MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Anal Biochem*, 72(1/2): 248-254.
- BURKE JJ, O'MAHONY PJ, 2001. Protective role in acquired thermotolerance of developmentally regulated heat shock proteins in cotton seeds[J]. *J Cotton Sci*, 5(3): 174-183.
- CHEN ML, CHEN Y, ZHANG YT, et al., 2018. Determination of soluble protein in potato by attenuated total reflection mid-infrared spectroscopy[J]. *J Chin Cereals Oils Assoc*, 33(12): 118-126. [陈美林, 陈业, 张玉婷, 等, 2018. 衰减全反射中红外光谱测定马铃薯中可溶性蛋白含量[J]. *中国粮油学报*, 33(12): 118-126.]
- CHENG HY, ZHENG GH, TAO JL, 1991. Physiological, biochemical and ultrastructural studies on ultradried seeds of some *Brassica* species[J]. *Plant Physiol J*, 17(3): 273-284. [程红焱, 郑光华, 陶嘉龄, 1991. 超干处理对几种芸苔属植物种子生理生化和细胞超微结构的效应[J]. *植物生理学报*, 17(3): 273-284.]
- DICKIE JB, PRITCHARD HW, 2002. *Systemic and evolutionary aspect of desiccation tolerance in seeds* [M]// BLACK M, PRITCHARD HW. *Desiccation and survival in plants: drying without dying*. UK: CABI Publishing:

- 239-349.
- FARRANT JM, BERJAK P, PAMMENTER NW, 1992. Proteins in development and germination of a desiccation sensitive (recalcitrant) seed species [J]. *Plant Growth Regul*, 11(3): 257-265.
- FU H, 2019. Studies on the physiological characteristics effects of *Cunninghamia lanceolata* seedlings under high temperature stress[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology: 45. [付豪, 2019. 高温胁迫对红心杉幼苗生理特征的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学: 45.]
- GAO GZ, 2015. Studies on identification and molecular mechanism of seed heat tolerance in rapeseed[D]. Wuhan: Chinese Academy of Agricultural Sciences: 10-24. [高桂珍, 2015. 油菜种子耐热性的鉴定及分子机理研究[D]. 武汉: 中国农业科学院: 10-24.]
- HAMILTON KN, ASHMORE SE, DREW RA, et al., 2007. Seed morphology and ultrastructure in *Citrus garrawayi* (Rutaceae) in relation to germinability[J]. *Aust J Bot*, 55(6): 618-627.
- ISTA, 2006. International rules for seed testing [S]. Zurich: International Seed Testing Association.
- KLEIN S, POLLOCK MB, 1968. Cell fine structure of developing lima bean seeds related to seed desiccation [J]. *Amer J Bot*, 55(6): 658-672.
- LI Y, LIANG JR, ZHANG YS, 2010. Advances research on seed heat-stable proteins [J]. *N Hortic*, (5): 221-224. [黎茵, 梁嘉荣, 张以顺, 2010. 种子热稳定蛋白的研究进展[J]. 北方园艺, (5): 221-224.]
- LIU MH, CHEN P, LI PP, et al., 2019. Recalcitrant seeds list based on Kew seed bank dataset[J]. *J Green Sci Technol*, (10): 29-32. [刘明航, 陈萍, 李盼畔, 等, 2019. 基于邱园种子库的顽拗性种子名录 [J]. 绿色科技, (10): 29-32.]
- LIU WJ, LI QJ, ZHANG GM, et al., 2000. Microclimatic characteristics of canopy gaps in *Shorea chinensis* forest in Xishuangbanna[J]. *Acta Phytoecol Sin*, 24(3): 356-361. [刘文杰, 李庆军, 张光明, 等, 2000. 西双版纳望天树林林窗小气候特征研究[J]. 植物生态学报, 24(3): 356-361.]
- MAO PS, HAN JG, WANG P, et al., 2001. Changes on physiology and biochemistry during seed development of smooth bromegrass[J]. *Grassl China*, 23(1): 26-31. [毛培胜, 韩建国, 王培, 等, 2001. 无芒雀麦种子发育过程中的生理生化变化[J]. 中国草地, 23(1): 26-31.]
- PENG YF, FU JR, 1994. Seed germinability and desiccation tolerance of lychee and longan during seed development [J]. *Seed*, 13(3): 1-5. [彭业芳, 傅家瑞, 1994. 荔枝和龙眼种子发育过程发芽率与脱水忍耐力变化[J]. 种子, 13(3): 1-5.]
- PRIESTLEY DA, 1986. Seed aging: implications for seed storage and persistence in the soil [M]. New York: Comstock Associates: 125-195.
- PRIETO-DAPENA P, CASTAÑO R, ALMOGUERA C, et al., 2006. Improved resistance to controlled deterioration in transgenic seeds[J]. *Plant Physiol*, 142(3): 1102-1112.
- QI YP, 2009. Dynamic study of physiological and biochemical during the seed developmental stages *Schisandra sphenanthera* Rehder. et Wils[D]. Xi'an: Shaanxi Normal University: 4. [齐永平, 2009. 华中五味子种子发育生理生化动态研究[D]. 西安: 陕西师范大学: 4.]
- QIN Y, LIU C, LIU DJ, et al., 2022. Exogenous salicylic acid: effects of on seed germination of snap bean under high temperature stress[J]. *Chin Agric Sci Bull*, 38(18): 79-85. [秦尧, 刘畅, 刘大军, 等, 2022. 外源水杨酸对高温胁迫下菜豆种子萌发的影响[J]. 中国农学通报, 38(18): 79-85.]
- RAHMAN SMA, ELLIS RH, 2019. Seed quality in rice is most sensitive to drought and high temperature in early seed development[J]. *Seed Sci Res*, 29(4): 238-249.
- SHEN DX, WANG YY, CHEN LG, et al., 1998. Citrus genetic and breeding [M]. Beijing: Science Press: 1-4. [沈德绪, 王元裕, 陈力耕, 等, 1998. 柑橘遗传育种学[M]. 北京: 科学出版社: 1-4.]
- SUN WQ, LEOPLOD AC, 1993. Acquisition of desiccation tolerance in soybeans[J]. *Physiol Plant*, 87(3): 403-409.
- THIERRY C, FLORIN B, PÉTIARD V, 1999. Changes in protein metabolism during the acquisition of tolerance to cryopreservation of carrot somatic embryos[J]. *Plant Physiol Biochem*, 37(2): 145-154.
- TÖRÖK Z, GOLOUBINOFF P, HORVÁTH I, et al., 2001. Synechocystis HSP17 is an amphitropic protein that stabilizes heat-stressed membranes and binds denatured proteins for subsequent chaperone-mediated refolding [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98(6): 3098-3103.
- WANG RL, ZHANG LL, CAO ZS, et al., 2014. Ultrastructural changes in wheat embryo cell and aging mechanism under micro-environment storage conditions [J]. *J Chin Cereals Oils Assoc*, 29(10): 77-82. [王若兰, 张丽丽, 曹志帅, 等, 2014. 储藏微环境下小麦胚细胞超微结构变化及衰老机制研究[J]. 中国粮油学报, 29(10): 77-82.]
- WANG S, 2020. Study on the reproductive biology of the critically endangered plant *Magnolia zenii* 'Cheng' [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University: 54-64. [王珊, 2020. 极危植物宝华玉兰繁殖生物学特性研究[D]. 南京: 南京林业大学: 54-64.]
- WEHMEYER N, HERNANDEZ LD, FINKELSTEIN RR, et

- al., 1996. Synthesis of small heat-shock proteins is part of the developmental program of late seed maturation[J]. *Plant Physiol*, 112(2): 747-757.
- WEN B, 2008. On the compound quantitative characteristic trait of seed recalcitrance[J]. *Acta Bot Yunnan*, 30(1): 76-88. [文彬, 2008. 试论种子顽拗性的复合数量性状特征[J]. *云南植物研究*, 30(1): 76-88.]
- WEN B, 2011. Cytological and physiological changes related to cryotolerance in recalcitrant *Livistona chinensis* embryos during seed development [J]. *Protoplasma*, 248(3): 483-491.
- WEN B, 2018. Changes of cryotolerance during seed development in pomelo and grapefruit [J]. *Cryobiology*, 85: 186.
- WEN B, CAI CT, WANG RL, et al., 2010. Critical moisture content windows differ for the cryopreservation of pomelo (*Citrus grandis*) seeds and embryonic axes[J]. *Cryoletters*, 31(1): 29-39.
- WEN B, WANG RL, SONG SQ, 2009. Cytological and physiological changes related to cryotolerance in orthodox maize embryos during seed development [J]. *Protoplasma*, 236(1/2/3/4): 29-37.
- XUE P, WEN B, 2015. Effects of drying rates on the desiccation tolerance of *Citrus maxima* ‘Feizhouyou’ seeds [J]. *Plant Divers Resour*, 37(3): 293-300. [薛鹏, 文彬, 2015. 脱水速率对非洲柚种子脱水耐性的影响[J]. *植物分类与资源学报*, 37(3): 293-300.]
- XUE P, WEN B, 2018. Desiccation Tolerance of intermediate pomelo (*Citrus maxima* ‘Mansailong’) seeds following rapid and slow drying[J]. *Seed Sci Technol*, 46(3): 511-519.
- YAN Q, WEN B, ZHANG N, et al., 2014. Cryopreservation strategies for pomelo seeds from Xishuangbanna, South China[J]. *Seed Sci Technol*, 42(2): 202-213.
- YANG K, 2001. Characteristic and cultivation techniques of *Citrus maxima* ‘Mansailong’ [J]. *Fujian Fruits*, 19(2): 24-25. [杨坤, 2001. 曼赛龙柚特性及其栽培技术[J]. *福建果树*, 19(2): 24-25.]
- YANG PR, WEN B, ZHAO ZF, 2021. Effects of dehydration rates and freezing rates on cryopreservation of grapefruit seeds[J]. *Subtrop Plant Sci*, 50(1): 9-14. [杨佩儒, 文彬, 赵焯芳, 2021. 脱水速率和降温速率对葡萄柚种子超低温保存的影响[J]. *亚热带植物科学*, 50(1): 9-14.]
- YANG QH, YE WH, SONG SQ, et al., 2002. Seed desiccation-tolerance and its relationship to seed types and developmental stages[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 22(6): 238-245. [杨期和, 叶万辉, 宋松泉, 等, 2002. 种子脱水耐性及其与种子类型和发育阶段的相关性[J]. *西北植物学报*, 22(6): 238-245.]
- ZHANG N, 2014. The cryotolerance development and its physiological bases in grapefruit (*Citrus paradisi* Macfad.) seeds [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences; 17-30. [张楠, 2014. 葡萄柚种子超低温耐性的发育及其生理基础[D]. 北京: 中国科学院大学; 17-30.]
- ZHANG N, WEN B, JI MY, et al., 2014. Low-temperature storage and cryopreservation of grapefruit (*Citrus paradisi* Macfad.) seeds[J]. *Cryoletters*, 35(5): 418-426.

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202306012

步园园, 潘志芳, 崔祥祥, 等, 2024. 氮磷钾肥对有柄石韦生理及绿原酸合成积累的影响 [J]. 广西植物, 44(5): 972–980.  
BU YY, PAN ZF, CUI XX, et al., 2024. Effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers on physiology and chlorogenic acid synthesis and accumulation of *Pyrrosia petiolosa* [J]. *Guihaia*, 44(5): 972–980.



## 氮磷钾肥对有柄石韦生理及绿原酸合成积累的影响

步园园<sup>1</sup>, 潘志芳<sup>1</sup>, 崔祥祥<sup>1</sup>, 周笑<sup>1</sup>, 陈建桦<sup>1,2</sup>, 黄荣韶<sup>1,2</sup>, 李良波<sup>1,2\*</sup>

(1. 广西中医药大学药学院, 南宁 530200; 2. 广西中医药大学广西高校中药民族药资源保护与利用重点实验室, 南宁 530200)

**摘要:** 为探讨氮磷钾 3 种养分对有柄石韦生理及有效成分绿原酸合成积累的影响, 该研究以有柄石韦组培苗为材料, 分别用低养分(不施肥:  $N_0, P_0, K_0$ )、正常施肥( $N: 0.20 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}, P: 0.15 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}, K: 0.15 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )和高养分( $N_1: 0.40 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}, P_1: 0.30 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}, K_1: 0.30 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) 3 个浓度梯度, 设置 7 个处理分别为 NPK、 $N_0PK$ 、 $N_1PK$ 、 $NP_0K$ 、 $NP_1K$ 、 $NPK_0$ 、 $NPK_1$ , 测定不同处理下有柄石韦的抗性生理指标、绿原酸(CGA)含量及其合成关键酶活性。结果表明: (1) 氮磷钾肥对有柄石韦的抗性生理有显著的影响, 超氧化物歧化酶(SOD)在高氮和低钾处理中活性显著增加, 而 3 种养分的低浓度和高浓度处理均会导致过氧化氢酶(CAT)活性显著上升。(2) 不同养分水平氮、磷和钾对有柄石韦 CGA 含量存在显著影响, 正常施肥的 CGA 含量最高, 达到  $12.92 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ; 高钾施肥的 CGA 含量最低, 为  $7.79 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ; 钾肥对 CGA 含量影响最显著。(3) CGA 合成关键酶活性在不同施肥处理中差异显著, CGA 含量与奎宁酸羟基肉桂酰转移酶(HQT)和 4-香豆酰辅酶 A 连接酶(4CL)活性呈显著正相关, 与莽草酸羟基肉酰转移酶(HCT)活性显著负相关, HQT、4CL 和 HCT 是导致 CGA 含量差异的关键因素。该研究结果为有柄石韦药材的人工栽培提供了理论依据。

**关键词:** 有柄石韦, 氮磷钾肥, 生理, 绿原酸, 积累

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0972-09

## Effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers on physiology and chlorogenic acid synthesis and accumulation of *Pyrrosia petiolosa*

BU Yuanyuan<sup>1</sup>, PAN Zhifang<sup>1</sup>, CUI Xiangxiang<sup>1</sup>, ZHOU Xiao<sup>1</sup>,  
CHEN Jianhua<sup>1,2</sup>, HUANG Rongshao<sup>1,2</sup>, LI Liangbo<sup>1,2\*</sup>

(1. College of Pharmacy, Guangxi University of Chinese Medicine, Nanning 530200, China; 2. Key Laboratory of Protection and Utilization of Chinese Medicine Resources, Guangxi University of Chinese Medicine, Nanning 530200, China)

收稿日期: 2023-09-25 接受日期: 2023-10-19

基金项目: 国家自然科学基金地区项目(32160085); 广西中医药大学桂派中医药传承创新团队项目(2022B005); 广西中医药大学研究生创新计划项目(YCSY2023005); 江西红星药业有限公司委托项目。

第一作者: 步园园(1998—), 硕士研究生, 研究方向为中药资源开发与利用, (E-mail) 1609299682@qq.com。

\*通信作者: 李良波, 博士, 研究员, 研究方向为道地药材活性成分积累机制及质量控制, (E-mail) llb100@126.com。

**Abstract:** To explore the effects of nitrogen, phosphorus and potassium on the physiology of *Pyrrrosia petiolosa* as well as the synthesis and accumulation of chlorogenic acid (CGA), tissue culture seedlings of *P. petiolosa* were used as materials, and three concentration gradients of low nutrient (no fertilization;  $N_0$ ,  $P_0$ ,  $K_0$ ), normal fertilization ( $N_1$ :  $0.20 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,  $P_1$ :  $0.15 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,  $K_1$ :  $0.15 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) and high nutrient ( $N_2$ :  $0.40 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,  $P_2$ :  $0.30 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,  $K_2$ :  $0.30 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) were set up. Seven treatments were set up to NPK,  $N_0$ PK,  $N_1$ PK,  $N_2$ PK,  $N_0$ P $K_1$ ,  $N_1$ P $K_1$ ,  $N_2$ P $K_1$ , and the resistance physiological indexes, CGA contents and key enzyme activities of *P. petiolosa* under different treatments were determined. The results were as follows: (1) Nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers had significant effects on the resistance physiology of *P. petiolosa*. The activities of superoxide dismutase (SOD) increased significantly under high nitrogen and low potassium treatments, but catalase (CAT) activities rose significantly under low and high treatments of three nutrients. (2) The contents of CGA in *P. petiolosa* was significantly affected by different nutrient levels of nitrogen, phosphorus, and potassium. The CGA level in normal fertilization was the highest, reaching  $12.92 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ , while the CGA content in high potassium fertilization was the lowest,  $7.79 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ . Potassium fertilizer had the most significant effect on CGA content. (3) The key enzyme activities of CGA synthesis were significantly different in different fertilization treatments. The content of CGA was positively correlated with the activities of quinate o-hydroxycinnamoyl transferase (HQT) and 4-coumaroyl coenzyme ligase (4CL), and negatively correlated with the activity of quinic acid shikimate o-hydroxycinnamoyl transferase (HCT). HQT, 4CL and HCT were the key factors leading to the difference of CGA content. The results of this study provide a theoretical reference for the artificial cultivation of *P. petiolosa*.

**Key words:** *Pyrrrosia petiolosa*, nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers, physiology, chlorogenic acid (CGA), accumulation

有柄石韦 (*Pyrrrosia petiolosa*) 为水龙骨科石韦属植物, 是 2020 版《中国药典》收录的石韦药材基原之一, 以叶入药, 味苦、甘, 性微寒, 具有利尿通淋、清肺泄热、止血等功效 (国家药典委员会, 2020)。潘礼业等 (2020) 研究表明, 有柄石韦含有酚酸类、黄酮类、三萜类等多种类型的有效成分, 而绿原酸 (chlorogenic acid, CGA) 是其质量控制的指标成分。一方面, 有柄石韦基本来源于野生资源, 随着野生资源的过度采挖和临床需求量的不断增加, 有柄石韦野生资源急剧减少, 供需矛盾日益突出; 另一方面, 由于各地石韦药材质量参差不齐, 无法保证稳定的临床疗效 (赖海标等, 2010)。因此, 为满足石韦药材的市场需求和保证药材质量的稳定, 开展有柄石韦的引种驯化和人工栽培已势在必行。

目前, 关于有柄石韦的人工栽培刚刚开始, 仍存在孢子萌发率低、出苗整齐度差和存活率低、自然生长缓慢、施肥配比不明等问题。施肥是药用植物人工栽培及规范化种植过程中的关键环节之一, 直接影响药用植物的生长、产量和质量。根据笔者调查, 目前未见关于有柄石韦人工栽培中科学施肥方法的文献报道。因此, 如何通过施肥管理调控有柄石韦的生长和有效成分积累是实现有

柄石韦人工栽培需要解决的关键问题之一。

大量研究表明, 合理的施肥能有效促进药用植物的生长发育和有效成分的合成积累, 而滥用肥料或缺肥会形成逆境胁迫环境, 破坏体内的代谢平衡, 导致减产或药材有效成分含量降低。韩建萍等 (2004) 研究了氮、磷肥对丹参的次生代谢产物的影响, 发现氮素对丹参酮 II<sub>A</sub> 的积累表现出负面效应, 丹参酮 II<sub>A</sub> 含量随着施氮量的增加而逐渐减少, 磷的施用对丹参酮 II<sub>A</sub> 和丹参素的积累则具有积极促进作用。曹欣欣等 (2020) 研究发现, 氮肥对西洋参皂苷影响变化明显, 适当的氮肥用量显著增加了三七皂苷 Rb<sub>3</sub> 含量, 而氮肥施用过多则会导致含量降低。有柄石韦的有效成分为绿原酸, 属于酚酸类成分, 其在植物体内的合成途径为苯丙烷代谢途径 (Clifford et al., 2017), 该途径的前体物质为芳香族氨基酸苯丙氨酸和酪氨酸, 氮供应量可通过影响芳香族氨基酸的含量从而影响苯丙烷次生代谢产物的含量 (Fritz et al., 2006)。张宁洁等 (2022) 研究发现, 金银花绿原酸 (CGA) 的含量与施氮量呈负相关, 适量施肥后金银花中苯丙氨酸氨解酶基因 (*PAL*)、肉桂酸-4-羟化酶基因 (*C4H*)、4-香豆酰辅酶 A 连接酶基因 (*4CL*) 和羟基肉桂酰转移酶基因 (*HQT*) 等 CGA 合成关键基

因表达水平上调。有研究指出,磷素也会影响酚酸类代谢产物的合成积累,参与酚酸和类黄酮生物合成途径的基因 *PAL*、*4CL* 在磷胁迫下的不同表达,在高磷处理下异绿原酸 C、隐绿原酸、异绿原酸 B 等酚酸含量显著降低(Wang et al., 2023)。与氮和磷不同,钾不是有机化合物的一部分,但钾作为主要阳离子或各种酶的辅助因子在植物的生理和生化过程中起着重要作用,如酶活化、离子稳态、渗透调节和蛋白质合成等(Xue et al., 2022)。然而,目前尚未有任何关于施肥水平影响有柄石韦酚酸类活性成分合成积累的研究报道。

为了探讨有柄石韦对不同氮磷钾肥浓度的生理响应及绿原酸(CGA)合成积累的规律,本研究测定了不同浓度氮磷钾处理下有柄石韦的抗氧化酶 SOD、CAT 及渗透调节物质脯氨酸含量的变化,以及 CGA 合成关键酶苯丙氨酸转氨酶(PAL)、肉桂酸-4-羟化酶(C4H)、4-香豆酰辅酶 A 连接酶(4CL)、莽草酸羟基肉酰转移酶(HCT)、奎宁酸羟基肉桂酰转移酶(HQT)、香豆酸-3-羟化酶(C3H)的活性和 CGA 的含量,以期阐明有柄石韦对不同浓度氮磷钾肥的生理响应及 CGA 合成积累规律,为有柄石韦的引种驯化和人工栽培提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 供试材料

本试验于 2022 年 7—9 月在广西中医药大学温室大棚内进行,供试植株为 1 年生有柄石韦组培苗,选取生长状态一致的有柄石韦植株,将根部冲洗干净后用 1 000 倍多菌灵浸泡根部 15 min,移栽后置于温室大棚内培养。使用尿素(津欧博凯化工有限公司)、磷酸二氢钙(天津市大茂化学试剂厂)和氯化钾(天津市北辰方正试剂厂)分别对有柄石韦进行氮磷钾养分处理。

### 1.2 供试土壤

供试土壤为酸性红色土壤,土壤经灭菌、风干、打碎、混匀后用于盆栽试验。混合基质为红土:育苗基质(有机质+腐殖酸):珍珠岩=2:2:1,混合基质理化性质为 pH 4.9、全氮 0.10%、全磷 0.12%、全钾 2.50%、有机质 16.0 g·kg<sup>-1</sup>、水解性氮 73.0 mg·kg<sup>-1</sup>、速效磷 8.8 mg·kg<sup>-1</sup>、速效钾 247 mg·kg<sup>-1</sup>。

### 1.3 试验设计

施肥使用分析纯的尿素、磷酸二氢钙和氯化钾,氮磷钾 3 种主要营养分别用低养分(不施肥)、正常养分和高养分 3 个浓度梯度,共设置 7 个处理组分别为 NPK、N<sub>0</sub>PK、N<sub>1</sub>PK、NP<sub>0</sub>K、NP<sub>1</sub>K、NPK<sub>0</sub>、NPK<sub>1</sub>,其中氮处理为 N<sub>0</sub>PK、NPK、N<sub>1</sub>PK;磷处理为 NP<sub>0</sub>K、NPK、NP<sub>1</sub>K;钾处理为 NPK<sub>0</sub>、NPK、NPK<sub>1</sub>。N<sub>0</sub>、P<sub>0</sub> 和 K<sub>0</sub> 为不施肥,正常养分施肥(N:0.20 g·kg<sup>-1</sup>,P:0.15 g·kg<sup>-1</sup>,K:0.15 g·kg<sup>-1</sup>),高养分施肥(N<sub>1</sub>:0.40 g·kg<sup>-1</sup>,P<sub>1</sub>:0.30 g·kg<sup>-1</sup>,K<sub>1</sub>:0.30 g·kg<sup>-1</sup>)。将有柄石韦植株移栽于栽培盆(长 30 cm,宽 15 cm,高 10 cm)中,每个盆栽 2.8 kg 混合基质。每个处理设置 3 次重复,每个重复 15 株苗。分两次施肥,0 d 施一半肥,30 d 施另一半肥,处理 60 d,每隔 3 d 自来水浇灌 1 次,其他管理一致。

### 1.4 生理指标测定

超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氯化硝基四氮唑蓝(NBT)光还原法(李合生,2000);用万分之一天平称取 0.100 g 的样品,加入 1 mL 提取液冷冻研磨,以 8 000 r·min<sup>-1</sup> 在 4 ℃ 下离心 10 min 后取上清液,上清液处理后于酶标仪 560 nm 下测定样品的吸光度,当黄嘌呤氧化酶偶联反应体系中抑制百分率为 50%时,反应体系中的 SOD 酶活力定义为一个酶活力单位。过氧化氢酶(CAT)活性采用分光光度法测定(赵亚华,2000),酶提取步骤同上,每克组织在反应体系中每分钟催化 1 μmol H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 定义为一个酶活单位。脯氨酸含量测定采用茚三酮法测定(高俊凤,2006)。

### 1.5 CGA 含量测定

CGA 含量的测定参照《中国药典》(国家药典委员会,2020)并进行稍作改动。将药材烘干粉碎后过筛,称取有柄石韦粉末 0.2 g,置于 50 mL 离心管中,加入 50%的甲醇 15 mL,静置 24 h 后再加入 50%的甲醇 10 mL 二次提取,药渣与提取液超声处理 45 min 后放冷至室温补足重量,10 000 r·min<sup>-1</sup> 常温离心 10 min 后取上清液 0.22 μm 微孔滤膜过滤后待测。精密称定 CGA 标准品(北京索莱宝科技有限公司,货号:929 N022) 2.17 mg,使用 50% 甲醇配置浓度为 0.217 mg·mL<sup>-1</sup> 的标准品溶液,分别稀释成浓度为 0.021 7、0.043 4、0.086 8、0.130 2、0.173 6、0.217 0 mg·mL<sup>-1</sup> 的标准曲线,以对照品浓度为横坐标 *x*,峰面积为纵坐标 *y*,线性回归方

程为  $y = 3.004 24 \times 107x - 329 43, R^2 = 0.999 2$ 。色谱柱: XBridge C<sub>18</sub> (4.6 mm × 250 mm, 5 μm), 检测波长 326 nm, 柱温 25 °C, 流速 1.0 mL · min<sup>-1</sup>, 乙腈 (C) ~ 0.1% 磷酸溶液 (A) 梯度洗脱, 洗脱程序: 0 ~ 5 min, 10% → 15% C, 90% → 85% A; 5 ~ 12 min, 15% → 19% C, 85% → 81% A; 12 ~ 18 min, 19% → 27% C, 81% → 73% A; 18 ~ 40 min, 27% → 80% C, 73% → 20% A; 40 ~ 60 min, 80% → 10% C, 20% → 90% A。

### 1.6 CGA 合成关键酶活性测定

CGA 合成关键酶均采用酶联免疫法, 按照试剂盒 (广西君奇生物科技有限公司, 202301) 方法步骤进行测定, 精确称取有柄石韦鲜样 0.1 g, 加入 1 mL 的 PBS (pH 为 7.2~7.4) 缓冲液, 4 °C 冷冻研磨匀浆, 10 000 r · min<sup>-1</sup>, 4 °C 离心 20 min, 获得酶提取液。样品孔加入样品稀释液, 空白孔不加, 除空白孔外标准孔和样品孔分别加入辣根过氧化物酶 (HRP) 标记的检测抗体, 恒温箱 37 °C 反应 60 min 后取出, 弃去废液加入洗涤液重复洗涤 5 次, 拍干后每孔加入底物, 37 °C 避光孵育 15 min 后每孔加入硫酸终止液, 测定 450 nm 下各孔的 OD 值。关键酶活性定义为每克蛋白质在每分钟内降解 1 μmol 四甲基联苯胺 (TMB) 为一个酶活性单位。

### 1.7 数据分析

用 Microsoft Excel 2019 软件处理数据 (数据以平均值 ± 标准差表示), 用 SPSS 25 软件对数据进行方差分析、多重比较、Pearson 相关性分析, Origin 2021 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 氮磷钾肥对有柄石韦抗性生理的影响

#### 2.1.1 不同氮浓度对有柄石韦抗性生理的影响

由图 1 可知, 高氮处理的 SOD 活性是低氮处理的 2.18 倍, 正常施氮与低氮处理的 SOD 活性无显著性差异 (图 1:A)。正常施氮的 CAT 活性最低 (图 1:B), 与低氮和高氮处理达到显著水平。低氮处理下脯氨酸含量最低, 为 42.09 μg · g<sup>-1</sup>, 与正常氮处理达到显著水平, 与高氮处理无显著差异。随着施氮量增加, 脯氨酸含量呈现先升高后下降的趋势 (图 1:C)。

#### 2.1.2 不同磷浓度对有柄石韦抗性生理的影响

在磷处理试验中, 正常施磷的 SOD 活性最高, 而高

磷处理与低磷处理的 SOD 活性无显著性差异 (图 1:A)。不同磷浓度下有柄石韦的 CAT 活性变化趋势与 SOD 活性变化趋势相反, 正常磷浓度时 CAT 活性最低, 低磷处理和高磷处理分别较正常磷升高了 82.64% 和 77.41%, 均达到显著水平 (图 1:B)。正常施磷时脯氨酸含量最高, 高磷处理与低磷处理无显著性差异 (图 1:C)。

#### 2.1.3 不同钾浓度对有柄石韦抗性生理的影响

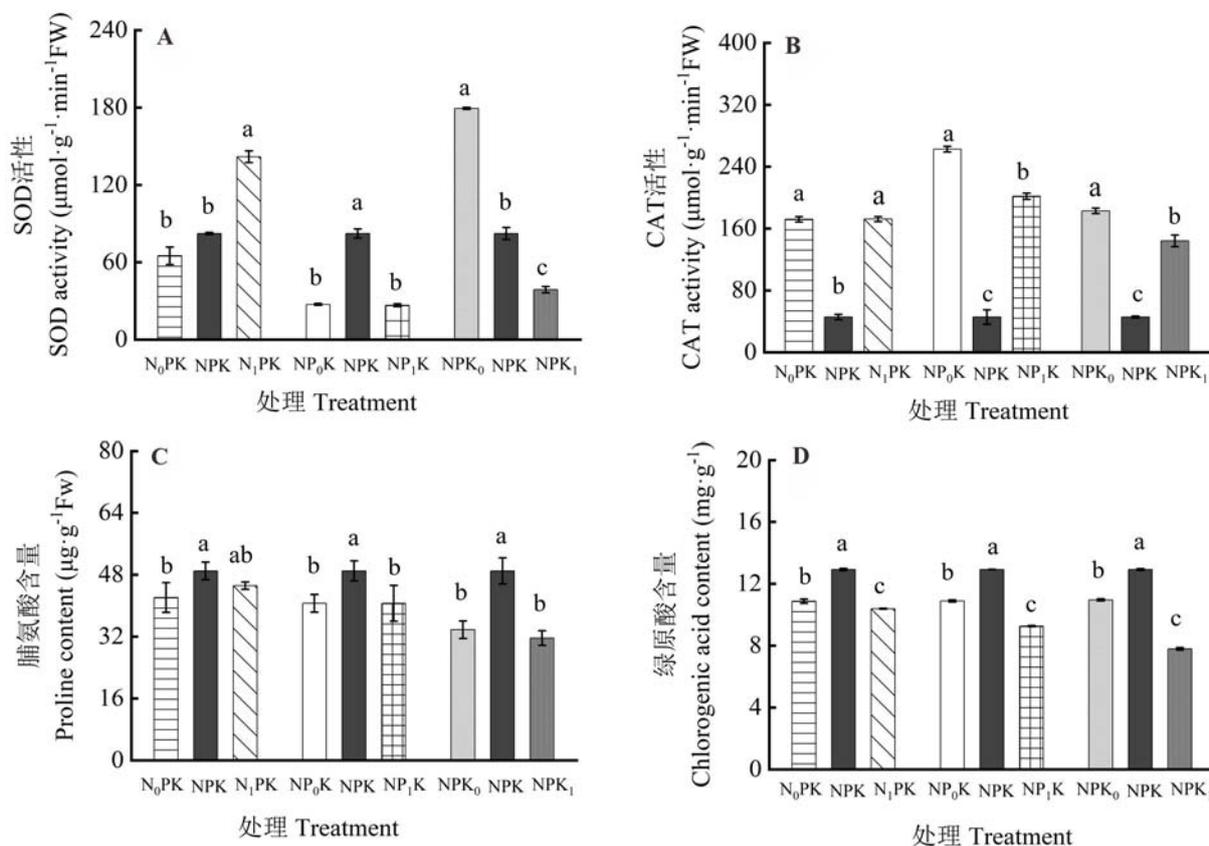
不同钾浓度处理间有柄石韦 SOD 活性存在显著性差异, 低钾处理 SOD 活性最高, 高钾处理 SOD 活性最低 (图 1:A)。CAT 活性在正常施钾肥情况下最低, 低钾处理下 CAT 活性显著高于正常施钾和高钾处理。钾浓度对有柄石韦的脯氨酸含量的影响与氮、磷处理的影响一致, 即正常施钾显著高于低钾处理和高钾处理, 低钾处理与高钾处理间无显著性差异 (图 1:C)。

### 2.2 氮磷钾肥对有柄石韦 CGA 含量及合成关键酶活性的影响

2.2.1 氮磷钾肥对有柄石韦 CGA 含量的影响 由图 1 可知, 不同水平氮、磷和钾肥对有柄石韦 CGA 含量存在显著影响。正常施氮 CGA 含量最高, 达 12.92 mg · g<sup>-1</sup>, 低氮和高氮处理分别较正常施氮降低了 15.87% 和 19.66%, 均达到了显著水平。高磷和高钾处理不利于有柄石韦的 CGA 积累, 与正常施磷和正常施钾肥相比分别下降了 28.33% 和 39.71%, 钾浓度对有柄石韦 CGA 含量影响更显著。

2.2.2 氮处理对有柄石韦 CGA 合成关键酶活性的影响 低氮处理的 PAL 活性最高, 而高氮处理与正常施氮的 PAL 活性无显著变化 (图 2:A)。低氮处理的 C4H 活性较正常施氮降低了 23.39%, 达到显著水平 (图 2:B)。高氮处理的 4CL 活性较正常施氮相比下降了 13.23%, 低氮处理和正常施氮间无显著性差异 (图 2:C)。高氮处理的 HCT 活性比正常施氮显著升高了 21.05%, 而正常施氮的 HCT 活性最低 (图 2:D)。高氮处理下 HQT 活性与正常施氮相比降低了 12.6%, 均达到显著水平 (图 2:E)。氮浓度对 C3H 活性无显著影响 (图 2:F)。

2.2.3 磷处理对有柄石韦 CGA 合成关键酶活性的影响 高磷处理下 PAL 活性最低, 较正常施磷处理组降低了 12.85%, 而低磷处理较正常施磷 PAL 活性无显著变化 (图 3:A)。磷处理对 C4H 活性的影响与氮处理相似, 呈先升高后降低的趋势 (图 3:B)。低磷处理 4CL 活性与正常施磷相比无显著变



不同字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

Different letters indicate significant differences among treatments ( $P < 0.05$ ). The same below.

图 1 氮磷钾肥对有柄石韦生理指标与绿原酸 (CGA) 含量的影响

Fig. 1 Effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers on physiological indexes and chlorogenic acid (CGA) contents of *Pyrrosia petiolosa*

化,而高磷处理 4CL 活性较正常施磷降低了 14.39% (图 3:C)。正常施磷的 HCT 活性最低,低磷和高磷处理较正常施磷相比分别升高了 20.15% 和 15.67% (图 3:D)。HQT 活性随磷处理浓度先上升后下降,高磷处理较正常磷处理降低了 24.83% (图 3:E)。磷处理对 C3H 活性无显著影响 (图 3:F)。

2.2.4 钾处理对有柄石韦 CGA 合成关键酶活性的影响 钾浓度对有柄石韦 PAL 活性无显著影响 (图 4:A)。低钾处理和高钾处理的 C4H 活性较正常施钾分别降低了 23.44% 和 31.72%,均达到显著水平 (图 4:B)。低钾处理与正常施钾的 4CL 活性无显著性差异,而高钾处理较正常施钾下降了 22.40% (图 4:C)。高钾处理较正常施钾 HCT 活性升高了 28.94% (图 4:D)。高钾处理的 HQT 活性较正常施钾相比降低了 22.45%,而低钾处理与

正常施钾无显著性差异 (图 4:E)。C3H 活性在不同钾处理下无显著变化 (图 4:F)。

### 2.3 氮磷钾肥对有柄石韦 CGA 含量及其合成关键酶的相关性分析

不同浓度的氮磷钾肥对有柄石韦 CGA 合成途径中关键酶活性与 CGA 含量相关性分析如表 1 所示,上游关键酶 4CL 与有柄石韦 CGA 含量呈极显著正相关,下游关键酶 HQT 活性与 CGA 含量呈显著正相关,而下游关键酶 HCT 活性与 CGA 含量呈显著负相关。

## 3 讨论与结论

施氮量不足和过多时都会对植物产生不同的胁迫作用,造成抗氧化酶活性变化 (刘寒等, 2020),植物能通过促进抗氧化酶系统加强清除活

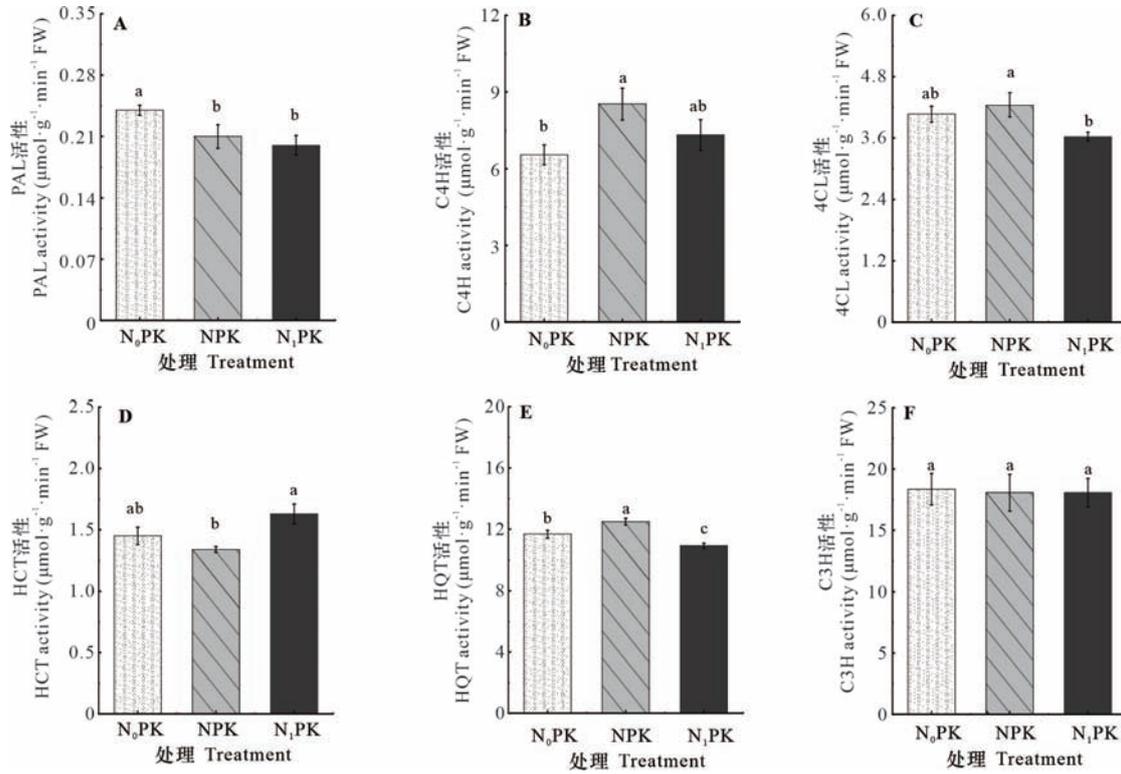


图 2 氮处理对有柄石韦 CGA 合成关键酶活性的影响

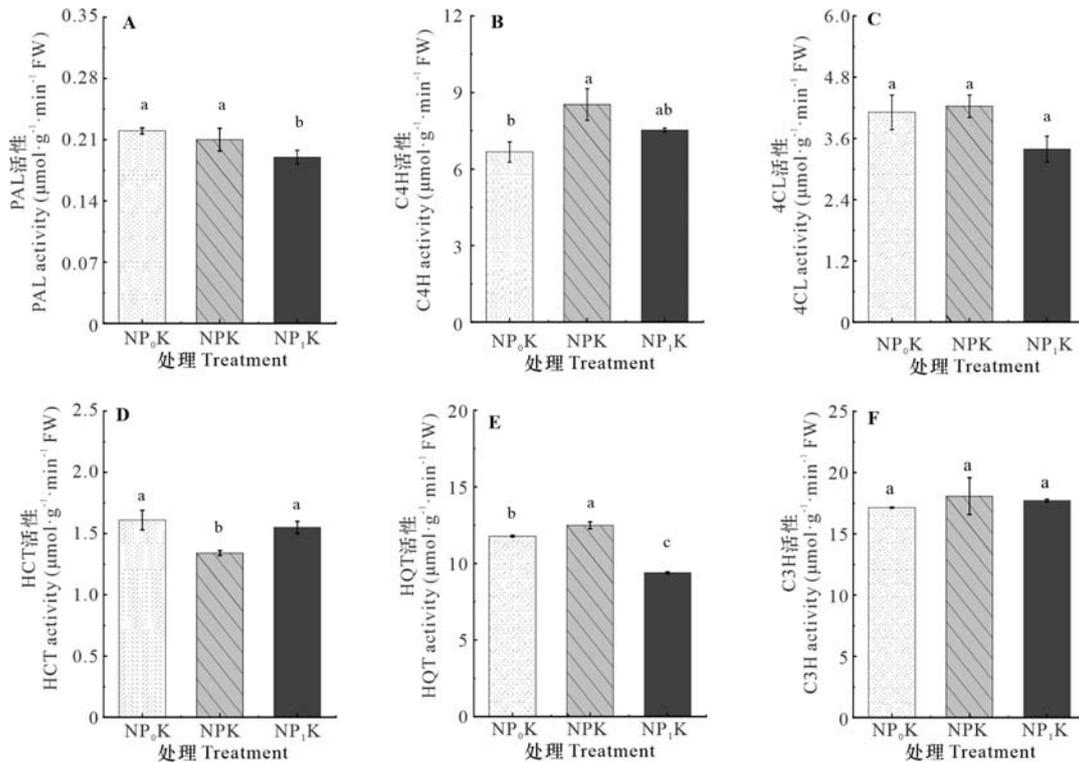
Fig. 2 Effects of nitrogen treatment on key enzyme activities of CGA synthesis in *Pyrrosia petiolosa*

图 3 磷处理对有柄石韦 CGA 合成关键酶活性的影响

Fig. 3 Effects of phosphorus treatment on key enzyme activities of CGA synthesis in *Pyrrosia petiolosa*

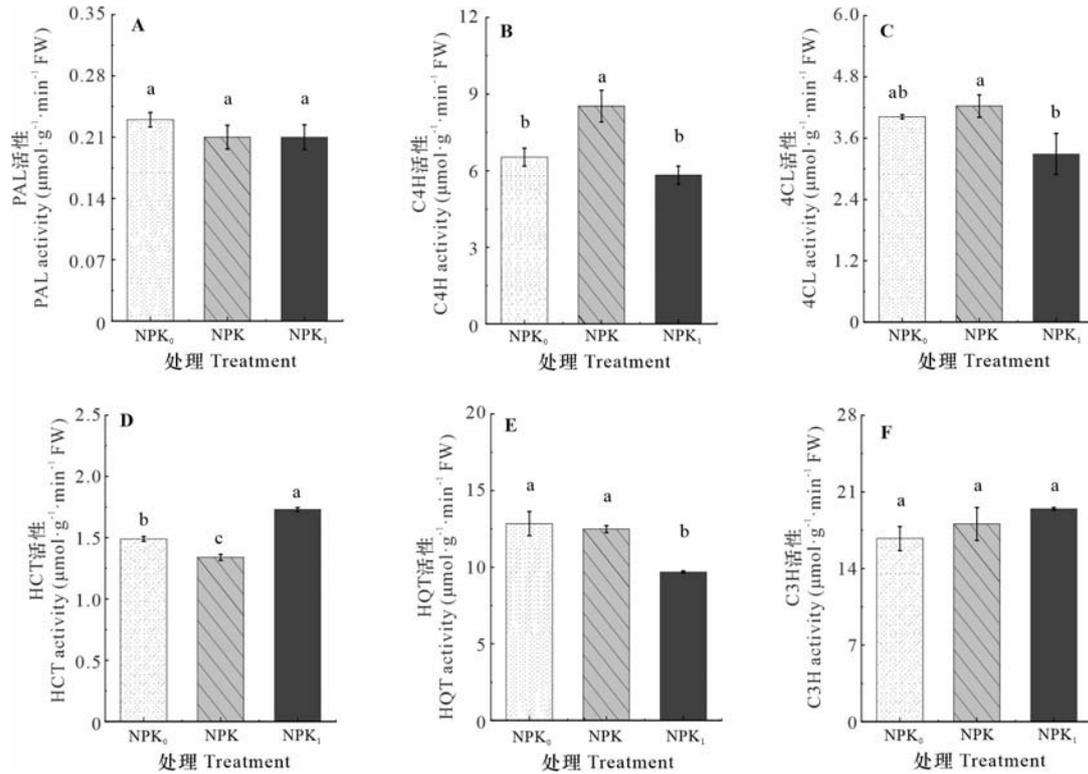


图 4 钾处理对有柄石韦 CGA 合成关键酶活性的影响

Fig. 4 Effects of potassium treatment on key enzyme activities of CGA synthesis in *Pyrrhosia petiolosa*

表 1 有柄石韦 CGA 含量与 CGA 合成关键酶的皮尔逊相关性研究

Table 1 Pearson correlation between CGA content and key enzymes for CGA synthesis of *Pyrrhosia petiolosa*

项目 Item	CGA	PAL	4CL	C4H	HCT	HQT	C3H
CGA	1.000	0.317	0.911**	0.673	-0.851*	0.843*	-0.504
PAL		1.000	0.618	-0.425	-0.227	0.632	-0.032
4CL			1.000	0.330	-0.737	0.926**	-0.526
C4H				1.000	-0.667	0.217	-0.218
HCT					1.000	-0.657	0.353
HQT						1.000	-0.571
C3H							1.000

注: \*\*表示相关性极显著 ( $P < 0.01$ ); \*表示相关性显著 ( $P < 0.05$ );  $n = 7$ 。

Note: \*\* indicates extremely significant correlation coefficient ( $P < 0.01$ ); \* indicates significant correlation coefficient ( $P < 0.05$ );  $n = 7$ .

性氧的能力以维持正常生长 (Nadarajah, 2020)。本研究中,高浓度氮会对有柄石韦生长造成胁迫环境,而植株则通过提高 SOD、CAT 活性以适应环境,与羌活在氮处理中抗氧化酶活性变化的研究一致 (张燕等, 2018)。抗氧化酶系统协同作用才能消除体内有害的自由基,植物通过提高 CAT 活

性应对高磷和低磷胁迫造成的活性氧损害;而 SOD 活性随着钾浓度增高降低,这与低钾胁迫下孔雀草抗氧化系统变化规律较为一致 (王宏宇等, 2020)。整体而言,低浓度和高浓度施肥会对有柄石韦生长造成胁迫,但 CAT 变化趋势与 SOD 变化不一致, SOD 活性主要响应于有柄石韦的高氮和

低钾处理,而 CAT 活性则对 3 种养分的低浓度和高浓度处理都有显著响应。脯氨酸在植物发育过程中发挥着重要作用,其合成与代谢与许多细胞途径有关,如光合作用、线粒体呼吸、氧化还原平衡、能量稳态等(Alvarez et al., 2022)。研究表明,脯氨酸也是植物获得能量的来源,通过介导  $\text{NADP}^+/\text{NADPH}$  比率的变化影响氧化磷酸戊糖途径(OPPP)的碳通量,提供了赤藓糖-4-磷酸形式的前体,以在应激条件下合成苯丙素或次级代谢产物(Kishor et al., 2005)。这可能是本研究中脯氨酸含量变化与 CGA 含量变化规律较为相似的原因。

本研究表明,氮磷钾肥对有柄石韦 CGA 积累具有显著影响。Kovacik 等(2020)研究表明连翘在高氮处理下 CGA 含量减少,而正常施氮更利于 CGA 积累,可能与高氮处理下 CGA 合成相关酶基因表达下调有关(张婷婷等,2022)。同样,低磷胁迫会使参与苯丙烷次生代谢物生物合成的 *PAL* 和 *4CL* 基因表达下调(Zhao et al., 2023),这可能是导致低磷处理下有柄石韦 CGA 含量显著下降的原因。Sun 等(2023)研究表明,苹果叶片在缺钾处理下 *PAL*、*C4H* 和 *4CL* 基因表达上调,在高浓度钾处理状态下 *PAL* 基因表达下调,类黄酮通路在对不同钾处理的反应中起着重要作用。本研究中,高钾处理下 CGA 含量处于最低水平,与付立忠等(2019)高钾处理不利于三叶青酚类物质积累的研究结果一致。推测可能是植株中钾与钙、镁等阳离子之间存在着过高拮抗作用,过量施钾会降低植株的  $\text{Ca}/\text{K}$ 、 $\text{Mg}/\text{K}$ ,导致植株养分不平衡,从而影响植物的次生代谢过程(王千等,2012)。*PAL*、*4CL*、*C4H*、*HCT*、*C3H* 和 *HQT* 作为植物体内 CGA 合成关键酶已经在金银花(张静茹等,2016)、桑叶(Zhao et al., 2019)等植物中得到验证,但在合成途径中所占的重要性不同。本研究中,有柄石韦在不同的肥料处理下 CGA 含量及其合成关键酶活性存在显著性差异。相关性分析表明,CGA 含量与上游关键酶 *4CL* 和下游限速酶 *HQT* 呈显著正相关,而与 *HCT* 活性呈显著负相关。*HCT* 是 *HQT* 的上游酶,两者之间的底物与产物存在联系,有着反馈调节和负反馈调节。可见,*4CL*、*HQT* 和 *HCT* 是氮磷钾 3 种主要养分影响有柄石韦 CGA 积累的关键酶,但其影响机制还有待进一步研究。

综上所述,氮磷钾肥对有柄石韦的 SOD 和

CAT 两种抗氧化酶活性有显著的影响,SOD 活性主要响应高氮和低钾处理,而 CAT 活性则对 3 种养分的低浓度和高浓度处理均有显著响应。不同水平氮、磷和钾浓度对有柄石韦 CGA 含量存在显著影响,正常施肥的 CGA 含量最高,达  $12.92 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,高钾施肥的 CGA 含量最低,为  $7.79 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,钾肥对 CGA 含量影响最显著。*HQT*、*4CL* 和 *HCT* 是造成不同施肥处理有柄石韦 CGA 含量差异的关键酶。

## 参考文献:

- ALVAREZ ME, SAVOURE A, SZABADOS L, 2022. Proline metabolism as regulatory hub [J]. Trends Plant Sci, 27(1): 39-55.
- CAO XX, KONG FL, YANG FT, et al., 2020. Effects of different nitrogen levels on the accumulation of saponins in American Ginseng [J]. J NE Agric Sci, 45(6): 78-81. [曹欣欣, 孔凡丽, 杨粉团, 等, 2020. 不同氮素水平对西洋参皂苷积累的影响 [J]. 东北农业科学, 45(6): 78-81.]
- CLIFFORD MN, JAGANATH IB, LUDWIG IA, et al., 2017. Chlorogenic acids and the acyl-quinic acids: discovery, biosynthesis, bioavailability and bioactivity [J]. Nat Prod Rep, 34(12): 1391-1421.
- FRITZ C, PALACIOS-ROJAS N, FEIL R, et al., 2006. Regulation of secondary metabolism by the carbon-nitrogen status in tobacco: nitrate inhibits large sectors of phenylpropanoid metabolism [J]. Plant J, 46(4): 533-548.
- FU LZ, ZHAO LM, LÜ HQ, et al., 2019. Effects of potassium on biomass, chemical composition of stems and leaves and antioxidant activity of *Tetrastigma hemsleyanum* [J]. J Chin Med Mat, 42(12): 2751-2754. [付立忠, 赵利梅, 吕惠卿, 等, 2019. 钾对三叶青生物量及其茎叶化学成分、抗氧化活性的影响 [J]. 中药材, 42(12): 2751-2754.]
- GAO JF, 2006. Plant physiology experiment instruction [M]. Beijing: Higher Education Press: 142-211. [高俊凤, 2006. 植物生理学试验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社: 142-211.]
- HAN JP, LIANG ZS, SUN Q, et al., 2004. Study on the characteristic of assimilating nitrogenous phosphorous fertilizer and the accumulation disciplinarian of total tanshinons of *Salvia miltiorrhiza* [J]. Chin J Chin Mat Med, 29(3): 19-23. [韩建萍, 梁宗锁, 孙群, 等, 2004. 丹参根系氮、磷营养吸收及丹参酮累积规律研究 [J]. 中国中药杂志, 29(3): 19-23.]
- KISHOR PBK, SANGAM S, AMRUTHA RN, et al., 2005.

- Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance [J]. *Curr Sci*, 88(3): 424-438.
- KOVACIK J, DRESLE S, PETERKOVA V, et al., 2020. Nitrogen nutrition modulates oxidative stress and metabolite production in *Hypericum perforatum* [J]. *Protoplasma*, 257(2): 439-447.
- LAI HB, MEI QX, FAN WC, 2010. A review on chemical constituents, pharmacological effects, and clinical applications of *Pyrrhosia petiolosa* [J]. *Chin Med Her*, 7(21): 9-11. [赖海标, 梅全喜, 范文昌, 2010. 石韦的化学成分、药理作用和临床应用研究进展 [J]. *中国医药导报*, 7(21): 9-11.]
- LI HS, 2000. Plant physiological and biochemical principles and techniques [M]. Beijing: Higher Education Press: 164-168. [李合生, 2000. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社: 164-168.]
- LIU H, JIN SY, YANG LX, et al., 2020. Effect of nitrogen application on antioxidant enzyme system of *Acanthopanax senticosus* [J]. *Chin J Exp Tradit Med Form*, 26(4): 157-161. [刘寒, 金司阳, 杨立学, 等, 2020. 施氮量对刺五加幼苗抗氧化酶系统的影响 [J]. *中国实验方剂学杂志*, 26(4): 157-161.]
- NADARAJAH KK, 2020. ROS homeostasis in abiotic stress tolerance in plants [J]. *Int J Mol Sci*, 21(15): 5208.
- National Pharmacopoeia Commission, 2020. Pharmacopoeia of the People's Republic of China: Part I [S]. Beijing: China Pharmaceutical Science and Technology Press: 91-92. [国家药典委员会, 2020. 中华人民共和国药典: 一部 [S]. 北京: 中国药科技出版社: 91-92.]
- PAN LY, SUO CX, QIU YJ, et al., 2020. Study on UPLC specific chromatogram of *Pyrrhosia petiolosa* (Christ) Ching [J]. *J Guangdong Pharm Univ*, 36(6): 784-790. [潘礼业, 索彩仙, 邱韵静, 等, 2020. 有柄石韦药材 UPLC 特征图谱研究 [J]. *广东药科大学学报*, 36(6): 784-790.]
- SUN T, ZHANG J, ZHANG Q, et al., 2023. Transcriptional and metabolic responses of apple to different potassium environments [J]. *Front Plant Sci*, 14: 1131708.
- WANG HY, ZHANG YL, ZONG XC, 2020. Effect of low potassium stress on defensive enzyme activity of *Tagetes patula* [J]. *Hubei Agric Sci*, 59(5): 110-112. [王宏宇, 张彦丽, 宗宪春, 2020. 低钾胁迫对孔雀草防御性酶活性的影响 [J]. *湖北农业科学*, 59(5): 110-112.]
- WANG Q, YI YL, ZHANG SX, 2012. Effects of different potassium on phenolic metabolism of tomato seedlings [J]. *J Plant Nutr Fertil*, 18(3): 706-716. [王千, 依艳丽, 张淑香, 2012. 不同钾肥对番茄幼苗酚类物质代谢作用的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 18(3): 706-716.]
- WANG Z, MA L, CHEN C, et al., 2023. Effects of phosphorus stress on the growth and secondary metabolism of *Artemisia argyi* [J]. *J Plant Res*. DOI: 10.1007/s10265-023-01479-z.
- XUE Y, ZHU S, SCHULTZE-KRAFT R, et al., 2022. Dissection of crop metabolome responses to nitrogen, phosphorus, potassium, and other nutrient deficiencies [J]. *Int J Mol Sci*, 23(16): 9079.
- ZHANG JR, WU ML, LI WD, et al., 2016. Regulation of honeysuckle *HQT* gene to chlorogenic acid biosynthesis in eukaryotic plant cells of *Lonicerae Flos* [J]. *Chin Tradit Herb Drugs*, 47(20): 3683-3687. [张静茹, 吴敏琳, 李卫东, 等, 2016. 金银花 *HQT* 基因在真核植物细胞中对绿原酸生物合成的调控 [J]. *中草药*, 47(20): 3683-3687.]
- ZHANG NJ, LI JJ, WANG CL, et al., 2022. Effects of the balanced fertilization of N, P and K on the yield, quality and related gene expression in *Lonicera japonica* [J]. *J Gansu Agric Univ*, 57(4): 88-95. [张宁洁, 李金娟, 王春霖, 等, 2022. N、P、K 平衡施肥对金银花产量和品质及相关基因表达的影响 [J]. *甘肃农业大学学报*, 57(4): 88-95.]
- ZHANG TT, MENG LL, LIU XR, et al., 2022. Response of nitrogen metabolism of potato to low nitrogen stress and transcriptome analysis [J]. *J NW A & F Univ (Nat Sci Ed)*, 50(8): 15-26. [张婷婷, 孟丽丽, 刘晓蕊, 等, 2022. 马铃薯氮代谢对低氮胁迫的响应及转录组分析 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 50(8): 15-26.]
- ZHANG Y, WANG HL, JIANG SY, et al., 2018. Effect of different nitrogen concentrations on growth and antioxidant enzymes activity in *Notopterygium incisum* seedling in cultivation matrix [J]. *Chin J Exp Tradit Med Form*, 24(7): 38-44. [张燕, 王红兰, 蒋舜媛, 等, 2018. 不同氮浓度对羌活幼苗生长及抗氧化酶系统的效应 [J]. *中国实验方剂学杂志*, 24(7): 38-44.]
- ZHAO L, WANG D, LIU J, et al., 2019. Transcriptomic analysis of key genes involved in chlorogenic acid biosynthetic pathway and characterization of MaHCT from *Morus alba* L. [J]. *Protein Expr Purif*, 156: 25-35.
- ZHAO X, CHEN KK, WANG LT, et al., 2023. Transcriptome analysis provides insights into the response of *Lotus corniculatus* roots to low-phosphorus stress [J]. *Front Plant Sci*, 14: 1089380.
- ZHAO YH, 2000. Biochemical experiment technology tutorial [M]. Guangzhou: South China University of Technology Press: 151-154. [赵亚华, 2000. 生物化学实验技术教程 [M]. 广州: 华南理工大学出版社: 151-154.]

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202304039

赵淑丽, 李国栋, 张丽琴, 等, 2024. 根肿菌感染下菘蓝生物碱合成机制 [J]. 广西植物, 44(5): 981–997.

ZHAO SL, LI GD, ZHANG LQ, et al., 2024. Mechanism of alkaloid synthesis in *Isatis indigotica* infected by *Plasmodiophora brassicae* [J]. *Guihaia*, 44(5): 981–997.

## 根肿菌感染下菘蓝生物碱合成机制

赵淑丽<sup>1</sup>, 李国栋<sup>1</sup>, 张丽琴<sup>2</sup>, 赵明智<sup>3</sup>, 施建莲<sup>3</sup>, 刘家佳<sup>1\*</sup>

(1. 云南中医药大学, 昆明 650500; 2. 云南省农业科学院园艺作物研究所, 昆明 650205; 3. 昆明医科大学海源学院, 昆明 650101)

**摘要:** 为探究根肿菌胁迫对菘蓝生物碱及其合成关键酶基因表达的影响, 该研究对根肿菌感染后 0、7、14、21 d 的菘蓝进行病情形态分级、组织学观察、生理生化指标测定以及转录组学和代谢组学分析。结果表明: (1) 接菌后 0、7、14、21 d 菘蓝根部分别发展为 0 级、1 级、3 级、5 级的肿根, 并且 7 d 是皮层入侵的关键时间点。 (2) 接种根肿菌 14 d 后, 菘蓝叶内可溶性蛋白、丙二醛的含量, 超氧化物歧化酶、过氧化物酶、多酚氧化酶、过氧化氢酶的活性与同时间对照组比较显著提高, 并随着接菌时间的延长呈增加的趋势。 (3) 代谢组学一共检测到 161 种生物碱, 其中吲哚类生物碱数量较多; 与未接菌相比, 菘蓝接菌后 7、14、21 d 分别存在 16 种、17 种、39 种差异代谢物且各组差异代谢物多富集在生物碱和氨基酸代谢通路。 (4) 转录组测序结果显示, 与未接菌相比, 菘蓝接菌后 7、14、21 d 分别存在 2 439 个、256 个、6 437 个差异表达基因, 这 3 组共同富集到 11 个生物碱相关的代谢通路; 与未接菌相比, 接菌后 7、14、21 d 有 9 个基因 (编码 4 种酶 THS、TAT、YUCCA、ALDH) 表达量均上升。该研究结果揭示了芸薹根肿菌与菘蓝之间的互动机制, 探究了芸薹根肿菌对吲哚生物碱合成及其关键酶基因的影响, 为后期菘蓝根肿病抗性基因及生物碱次生代谢途径的研究奠定了基础。

**关键词:** 板蓝根, 根肿菌, 抗氧化酶, 功能基因, 吲哚生物碱, 代谢组

**中图分类号:** Q946 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2024)05-0981-17

## Mechanism of alkaloid synthesis in *Isatis indigotica* infected by *Plasmodiophora brassicae*

ZHAO Shuli<sup>1</sup>, LI Guodong<sup>1</sup>, ZHANG Liqin<sup>2</sup>, ZHAO Mingzhi<sup>3</sup>, SHI Jianlian<sup>3</sup>, LIU Jiajia<sup>1\*</sup>

(1. Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China; 2. Institute of Horticultural Research, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China; 3. Haiyuan College, Kunming Medical University, Kunming 650101, China)

**Abstract:** To explore expression level of alkaloid and its key synthetase gene in *Isatis indigotica* upon *Plasmodiophora brassicae* exposure. The grades of disease severity according to morphology were verified. Moreover, histological observation, physiological and biochemical parameters have been collected together with transcriptomic and metabolomic

收稿日期: 2023-08-22 接受日期: 2023-11-24

基金项目: 云南省应用基础研究项目(202101AU070121); 云南省重大科技专项(202102AE090031)。

第一作者: 赵淑丽(1999—), 硕士研究生, 研究方向为民族药资源保护与开发利用, (E-mail)2764522605@qq.com。

\*通信作者: 刘家佳, 博士, 助理研究员, 从事药用植物代谢通路研究, (E-mail)441603928@qq.com。

analysis in *Isatis indigotica* after infection for 0, 7, 14, 21 d. The results were as follows: (1) After inoculation for 0, 7, 14, 21 d with *Plasmiodiophora brassicae*, *Isatis indigotica* showed club root grades in 0, 1, 3, and 5 respectively, notably, cortical invasion occurred on 7 d. (2) When *Plasmiodiophora brassicae* exposed lasting 14 d later, the contents of soluble protein and malondialdehyde, along with superoxide dismutase, peroxidase, polyphenol oxidase and catalase activities in *Isatis indigotica* increased significantly compared to control group at time depended manner. (3) A total of 161 alkaloids were detected in metabolomics, among those alkaloids, indoles were noticed as the most abundant form. There were 16, 17 and 39 discriminating metabolites had been spotted after infected with *Plasmiodiophora brassicae* for 7, 14, 21 d, the most discriminating metabolites enriched at alkaloid and amino acid metabolism pathways. (4) Transcriptome analysis showed that there were 2 439, 256 and 6 437 genes expression alteration for 7, 14, 21 d compared to control, those differentially expressed genes enriched at 11 alkaloids related metabolism pathways. Markedly, expression level of 9 genes (encoding for enzymes thebaine synthase, tyrosine aminotransferase, indole-3-pyruvate monooxygenase and aldehyde dehydrogenase) were increased after infection for 7, 14, 21 d. The results reveal the interaction between *Plasmiodiophora brassicae* and *Isatis indigotica*, explored the effects of *Plasmiodiophora brassicae* on indole alkaloid synthesis and its key enzyme genes, and lay a foundation for later research on resistance genes and alkaloid secondary metabolic pathways in *Isatis indigotica*.

**Key words:** *Isatis Radix*, *Plasmiodiophora brassicae*, antioxidant enzymes, functional gene, indole alkaloid, metabolome

菘蓝 (*Isatis indigotica*), 十字花科菘蓝属的二年生植物, 全国各地均有栽培, 具有很大的经济价值和药用价值, 其干燥根、叶为清热解暑的代表药板蓝根和大青叶 (Wong et al., 2022)。菘蓝中的主要生物活性成分为生物碱, 具有抗病毒、抗菌及免疫调节的药理作用, 其中吲哚类生物碱的药理活性报道最多, 已经证实靛蓝、靛玉红、表告依春、5-羟基吲哚、吲哚-3-甲醛和色胺酮具有抗病毒、抗肿瘤、白细胞抑制及抑菌活性 (Sinha et al., 2008; Chen et al., 2021; 杨立国等, 2021)。《中华人民共和国药典》规定板蓝根和大青叶药材及其制剂质量控制的重要指标分别是表告依春和靛玉红 (国家药典委员会, 2020)。

十字花科根肿病俗称大根病, 其病原为芸薹根肿菌 (*Plasmiodiophora brassicae*), 是一种土传病害, 专门寄生在菘蓝等十字花科作物 (白菜、油菜、萝卜、芥菜) 的根部, 通常先侵入根毛, 再产生次级游动孢子并入侵皮层组织, 致使皮层细胞增大, 挤压变形, 侵染后期细胞内会产生休眠孢子, 在此过程中植株根部肿大呈瘤状且生长发育迟缓、凋萎下垂。根肿菌侵染也会诱导寄主抗性响应, 如产生大量的氧自由基, 促使膜脂过氧化, 破坏细胞膜的结构, 而过氧化氢酶 (catalase, CAT)、多酚氧化酶 (polyphenol oxidase, PPO)、超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 和过氧化物酶

(peroxidase, POD) 等防御酶主要参与活性氧的消除, 维持细胞膜稳定性 (Qi et al., 2020; Huang et al., 2022; 王公达等, 2022)。秦六月 (2021) 研究表明抗病大白菜 DH40R 中的 CAT、SOD、POD 活性和可溶性蛋白含量在根肿菌侵染 8 d 时明显升高, 强烈抵抗根肿菌侵染; 朱红芳等 (2015) 研究表明在初期筛选抗根肿病的品种时, 将可溶性糖、可溶性蛋白和丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 作为主要指标; 郭珍 (2018) 研究发现 CAT 与油菜抗病性相关, SOD、POD 与油菜抗病性呈正相关。

目前, 对十字花科植物感染根肿菌的相关研究主要还是集中在芸薹属植物, 对拟南芥的研究较少, 菘蓝感染根肿菌的防御机制以及体内代谢变化的研究几乎没有报道。因此, 迫切需要探究菘蓝与根肿菌之间的互作机制, 以及根肿菌对菘蓝有效成分积累的影响。本研究以接菌后 0、7、14、21 d 的菘蓝为研究对象, 采用 Illumina 高通量测序技术和超高效液相色谱-串联质谱技术, 通过病情形态分级、组织学观察、生理生化指标测定以及转录代谢分析, 拟探讨以下问题: (1) 根肿菌侵染菘蓝的动态过程; (2) 菘蓝抗根肿病的生理防御机制; (3) 根肿菌胁迫对菘蓝生物碱类化合物合成机制的影响。本研究为深入挖掘菘蓝抗根肿病功能基因及次生代谢物合成途径等分子研究奠定基础。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 材料

供试菌株和菘蓝品种:菌株采自昆明市盘龙区阿子营乡的大白菜发病根瘤,经云南省农业科学院鉴定为4号生理小种(Williams鉴定系统)。实验所需小叶菘蓝种子由云南省农业科学院园艺作物研究所的十字花科课题组张丽琴老师提供并鉴定。

试剂及仪器:台盼蓝溶液(SIGMA)、甲醛-醋酸-乙醇固定液(50%);牛血清蛋白、核黄素、愈创木酚、2-硫代巴比妥酸,北京索莱宝科技有限公司;邻苯二酚、三氯乙酸溶液、L-甲硫氨酸,上海麦克林生化科技有限公司;氯化硝基四氮唑蓝(NBT)、乙二胺四乙酸EDTA,德国Biofroxx生物试剂;过氧化氢(30%),云南景锐科技有限公司。Nikon数码显微镜,血球计数板,育苗盘,普析TU-1810紫外可见分光光度计,超低温冷冻离心机,光照培养箱,台式鼓风干燥箱,电热恒温水浴锅,千分之一电子天平,托盘天平,冷冻冰箱等。

### 1.2 实验处理

将冷冻的大白菜发病根瘤置于室温解冻,采用杨佩文等(2002)的方法提取根肿菌休眠孢子,血球计数板测定根肿菌孢子悬浮液的浓度,稀释成 $5 \times 10^7$  CFU · mL<sup>-1</sup>的病原菌液备用。小叶菘蓝于72孔育苗盘中栽培,1个穴播种3颗种子,待其长出2~3对真叶后间苗,注射法进行根肿菌( $1 \times 10^7$  CFU · mL<sup>-1</sup>的休眠孢子)接种,用10 mL注射器吸取菌液,将菌液缓慢注射到实验苗根部,每株2 mL菌液。分别在接种根肿菌后0、7、14、21 d采集正常生长(BLG-CK1、BLG-CK2、BLG-CK3、BLG-CK4)和接种根肿菌(BLG-S1、BLG-S2、BLG-S3、BLG-S4)的小叶菘蓝根部(根及根茎)和叶子(Lan et al., 2019),3个生物学重复,并液氮冷冻,-80 °C 储存。

### 1.3 方法

1.3.1 病情形态分级和组织学观察 病情分级参照农业部公益性行业科研专项(201003029)制定的标准(杨华等,2014)。接种根肿菌后根据病情形态分级每24 h观察根肿情况并取小叶菘蓝根部进行组织学观察,连续观察21 d。将小叶菘蓝根部洗干净,取地下1~2 cm于FAA固定液中至少

固定24 h;再将组织从FAA固定液中取出并切成薄片;于台盼蓝染液中染色2 min,染色后用去离子水(ddH<sub>2</sub>O)洗去残留的染液,清洗2~3次;染上色的根组织薄片放在载玻片上进行显微观察。

1.3.2 生理指标的测定 小叶菘蓝叶片生理指标的测定主要参照高俊凤(2006)和王文龙(2014)的方法,具体如下:(1)硫代巴比妥酸显色法检测MDA;(2)考马斯亮蓝G-250染色法检测可溶性蛋白;(3)愈创木酚比色法检测POD;(4)氮蓝四唑光还原法检测SOD;(5)邻苯二酚法检测PPO;(6)紫外分光光度法检测CAT。

### 1.3.3 UPLC-MS/MS 测定

1.3.3.1 样品制备 将小叶菘蓝的根及根茎放置于冻干机(Scientz-100F)中真空冷冻干燥后研磨;称取50 mg的粉末,加入70%甲醇(1.2 mL),30 min涡旋1次(每次30 s,共6次);12 000 r · min<sup>-1</sup>,离心3 min后,0.22 μm微孔滤膜将上清液过滤在进样瓶中,用于后续实验。

1.3.3.2 色谱质谱条件 ExionLC™ AD超高效液相色谱(<https://sciex.com.cn/>), Applied Biosystems 4500 QTRAP串联质谱(<https://sciex.com.cn/>)。液相色谱条件:色谱柱为SB-C<sub>18</sub>(1.8 μm,2.1 mm × 100 mm,Agilent);0.1%甲酸的超纯水(A)与0.1%甲酸乙腈(B)为流动相,流速为0.35 mL · min<sup>-1</sup>;洗脱梯度(B相比比例)为0.00 min,5%,9.00 min内线性增加至95%,并维持在95% 1 min,10.00~11.10 min,95%~5%,11.10~14.00 min,5%;进样量4 μL;柱温为40 °C。质谱条件:电喷雾离子源;电压为+5 500 / -4 500 V;温度为550 °C;离子源气体I、气体II及气帘气分别设置为50、60、25 psi;碰撞诱导电离参数设置为高。

OPLS-DA模型中的VIP值结合差异倍数fold change来筛选差异代谢物。筛选标准:符合VIP ≥ 1, fold change ≥ 1.5和fold change ≤ 0.67的代谢物具有显著差异。

1.3.4 RNA提取和文库构建 RNA提取与测序由武汉迈维代谢有限公司完成。采用Illumina的NEBNext® Ultra™ RNA Library Prep Kit试剂盒提取total RNA。琼脂糖凝胶电泳和Nano Photometer分光光度计检测RNA完整性和纯度。最终达标的样品用于构建小叶菘蓝cDNA文库。

1.3.5 转录组测序、分析及注释 利用Illumina对小叶菘蓝根及根茎转录组文库进行高通量测序。

通过 CASAVA 碱基识别将原始的图像数据转化为原始数据 (raw data), 经数据评估、过滤除杂及冗余处理等质控获得高质量序列 (clean reads), Trinity 组装并层次聚类后得 Unigene。使用 DIAMOND BLASTX 与 HMMER 软件将 Unigene 序列与 Gene Ontology (GO)、TrEMBL、Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (KEGG)、Swiss-Prot、euKaryotic Ortholog Groups (KOG)、NR、Protein family (Pfam) 数据库进行比对, 得到基因功能信息。用 DESeq R 包鉴定差异表达基因 (differentially expressed genes, DEGs), 规定同时符合错误发现率 (false discovery rate, FDR) < 0.05,  $|\log_2$  差异倍数 (fold change, FC)  $\geq 1$  的基因确定为差异表达的基因并对其进行功能富集分析。

**1.3.6 qRT-PCR 分析** 植物 RNA 提取同 1.3.4 节。根据转录组数据结果中的 FPKM 值筛选 13 个差异基因, 采用 Monad 试剂盒合成 cDNA, 以 cDNA 为模板、*Actin* 基因 (Qu et al., 2019) 为内参进行 qRT-PCR 实验。利用 Primer-BLAST 设计引物 (表 1) 以及 ABI 7500 荧光定量 PCR 仪进行 qRT-PCR 分析。扩增程序: 95 °C, 2 min 预变性; 95 °C, 5 s 变性; 60 °C, 30 s 退火/延伸 (40 个循环); 溶解曲线为从 65 °C 升至 95 °C, 每升温 0.5 °C 采集 1 次荧光信号。每个样品均设置 3 个重复, 使用  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  法进行实时荧光定量 PCR 结果的计算。将实验结果数据表示为平均值  $\pm$  标准差, 并采用 Graphpad 软件对各组数据进行 *T* 检验, 以  $P < 0.05$  表示差异有统计学意义。

## 2 结果与分析

### 2.1 病情形态分级和组织学观察

由图 1 和图 2 可知, 接菌后 0 d 根部发育正常无肿瘤, 病情指数为 0 级且组织学观察发现细胞排列整齐 (图 1:E; 图 2:A); 接菌后 7 d 根部开始出现肿大症状, 病情指数为 1 级, 组织学观察发现皮层细胞明显增大, 挤压变形 (图 1:F; 图 2:C); 接菌后 14 d 主根肿块直径小于茎基部直径的 2 倍, 病情指数为 3 级, 同时次级游动孢子遍布皮层细胞并开始入侵维管柱 (图 1:G; 图 2:E); 接菌后 21 d 根部出现较大肿瘤, 其直径是茎基部直径的 2~3 倍, 判定病情指数为 5 级, 同时次级游动孢子遍布皮层和维管柱 (图 1:H; 图 2:F)。这从表观到细

胞层次展示了根肿菌侵染植株的整个发病过程, 同时也说明了根肿菌人工接种的可行性。

### 2.2 生理生化指标测定

由图 3 可知, 接菌处理的可溶性蛋白、MDA 含量和防御酶 SOD、POD、PPO、CAT 的活性随接菌时间的延长呈不断上升的趋势; 接菌后 7~21 d, 实验组的 CAT、SOD 活性均显著高于相应对照组 ( $P < 0.05$ ); 接菌后 14~21 d, 实验组的可溶性蛋白、MDA 含量以及 POD、PPO 活性均显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。这说明菘蓝为抵抗根肿菌侵染自身做出了防御反应。

### 2.3 代谢组分析

**2.3.1 样品检测及 OPLS-DA 分析** 本实验对 7 组样本 [BLG-CK1 (S1)、BLG-CK2、BLG-CK3、BLG-CK4、BLG-S2、BLG-S3、BLG-S4] 进行代谢研究。基于检测平台和自建数据库共检测到 161 种生物碱, 其他类生物碱数量最多, 占总生物碱的 53%, 其次是吲哚类生物碱占总生物碱的 32% (图 4)。由图 5 可知, 正交偏最小二乘判别分析 (orthogonal partial least squares-discriminant analysis, OPLS-DA) 结果显示各组样品均能得到明显分离, 并且 BLG-CK3 和 BLG-S3 的分离距离最大, BLG-CK4 和 BLG-S4 次之, 说明接菌 14 d 时根肿菌对菘蓝代谢影响最大。

**2.3.2 差异代谢物筛选** 进一步对接菌后 7、14、21 d 的菘蓝差异代谢物进行分析, 发现 BLG-CK2 vs BLG-S2 有 16 种差异代谢物, 6 个上调, 10 个下调; BLG-CK3 vs BLG-S3 有 17 种差异代谢物, 9 个上调, 8 个下调; BLG-CK4 vs BLG-S4 有 39 种差异代谢物, 32 个上调, 7 个下调; BLG-S2 vs BLG-S3 有 19 个差异代谢物, 3 个上调, 16 个下调; BG-S2 vs BLG-S4 有 45 个差异代谢物, 19 个上调, 26 个下调; BG-S3 vs BLG-S4 有 34 个差异代谢物, 14 个上调, 20 个下调 (表 2)。由图 6 可知, 将 BLG-CK2 vs BLG-S2、BLG-CK3 vs BLG-S3、BLG-CK4 vs BLG-S4 这 3 组差异代谢物取交集后发现共有 5 个差异代谢物, 分别为环芸藁宁、isatindosulfonic acid B、5,6-二羟基吲哚-5-*O*- $\beta$ -葡萄糖苷、泛酰巯基乙胺和对香豆酰亚精胺, 其中前 3 种为吲哚类生物碱。将 BLG-S2 vs BLG-S3、BLG-S2 vs BLG-S4、BLG-S3 vs BLG-S4 这 3 组差异代谢物取交集后发现共有 2 个差异代谢物, 分别是吲哚类生物碱 isatisindigoticanine B 和喹啉类生物碱 2-氧-3,4-二氢-1*H*-喹啉-3-羧酸。

表 1 qRT-PCR 引物  
Table 1 qRT-PCR primers

基因 ID Gene ID	基因名称 Gene name	正向引物(5'-3') Forward primer (5'-3')	反向引物(5'-3') Reverse primer (5'-3')
Cluster-16885.9	<i>GH3</i>	TTCGCTTCAGGTATGGTCCG	ACCATAGCCACCGAGTTTCG
Cluster-22704.8	<i>B-ARR</i>	GTAAGAGGACTCGGATCGGC	CCGTCTCTGCTCTGTGCAT
Cluster-22719.0	<i>TGA</i>	GAGGGTTTCGTCCATCCGAG	GGACTCGTTCACCGCATCAA
Cluster-27535.0	<i>SAUR</i>	ACAACAGCAAACAAGGGATCA	GGCAAGGGATCGTGATGCTA
Cluster-28287.0	<i>AHK</i>	TCATCTCCAGCAACGCTCAA	CTCTGCACAAACCACCTTCCG
Cluster-37953.0	<i>PP2C</i>	CCTGACGTGTCTATCGACG	TTCCATCTCCAACCTCCGCAC
Cluster-35278.2	<i>PP2C</i>	CGGTCTTTGGGACGTTGTCT	ACGCTTCCTCACACGCTTTA
Cluster-34981.0	<i>AUX/IAA</i>	CTCCGGTTCGTTCGTTGAGA	TTCCCTCCCTTCTAGGCTCG
Cluster-37780.0	<i>PYR/PYL</i>	TCGGTGATCCTGAAATCGGC	ACCGAGTATGTTCTCGTCGT
Cluster-37916.2	<i>ABF</i>	GCTTCGGTTCACCAACATCG	AGAAGAGAGCCGTGGTGAGT
Cluster-36994.3	<i>THS</i>	CCGAGGCGTCTAGTTTGCTC	CAGGAGACGATAGAGCCGAC
Cluster-36129.3	<i>THS</i>	ATATGGCGGTGACGCTCAG	CGGTTGCTTCTCCCATATCA
Cluster-24362.0	<i>THS</i>	ATTGGATGAAAGCAGGAGGT	GTGATCTTGACAGCCATCC
内参基因 Internal reference gene	<i>Actin</i>	GCTCACGGAAGCACCT	CGACCACTAGCGTAAACT

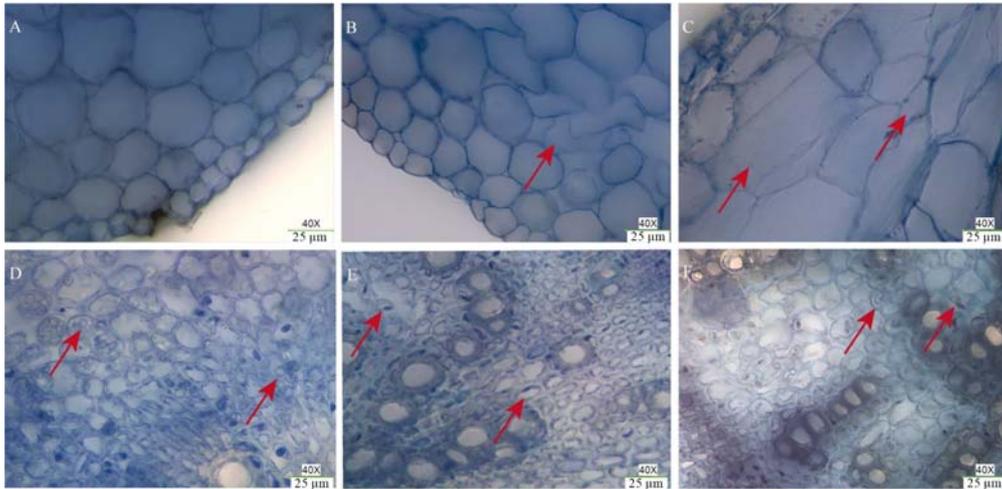


图 1 接菌后 0、7、14、21 d 的菘蓝病情形态分级

Fig. 1 Disease morphological grades of *Isatis indigotica* after inoculation for 0, 7, 14, 21 d

2.3.3 差异代谢物 KEGG 富集分析 由图 7 可知, 各组别富集在代谢通路(ko01100)上的差异代谢物最多且生物碱和氨基酸相关的代谢通路变化明

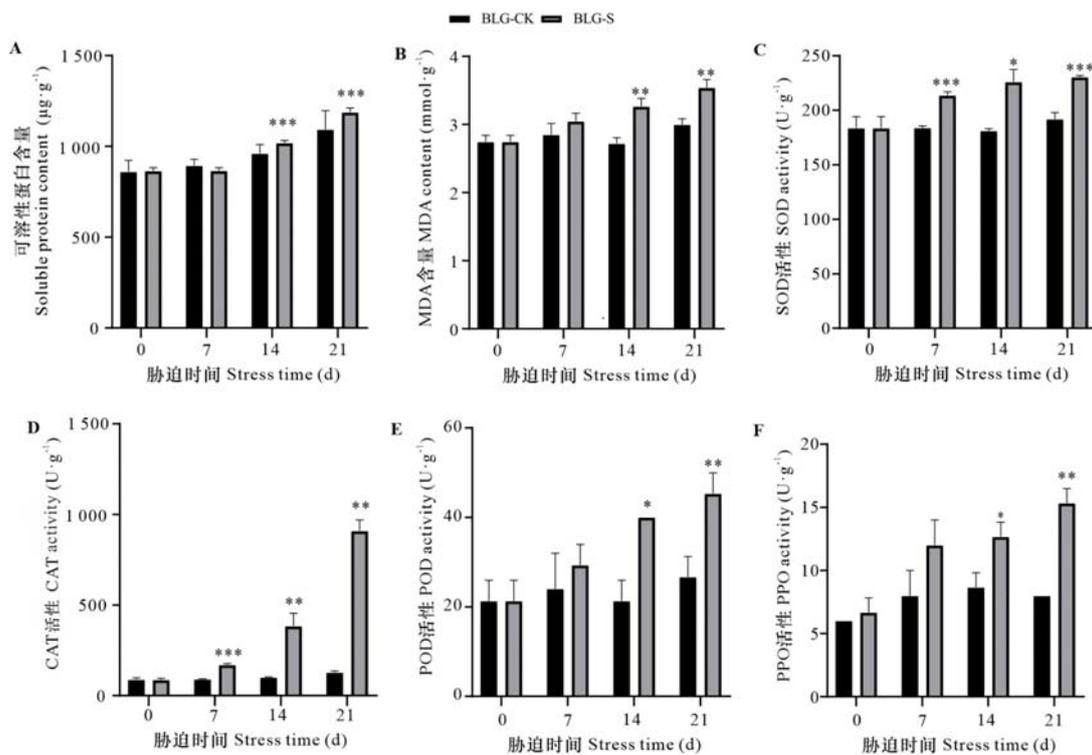
显; BLG-CK2 vs BLG-S2、BLG-CK3 vs BLG-S3、BLG-CK4 vs BLG-S4 这 3 组都富集在托烷、哌啶和吡啶生物碱生物合成途径(ko00960);除了 BLG-



**A.** 接菌后 0 d 菘蓝横截面组织学观察; **B.** 接菌后 4 d 菘蓝横截面组织学观察; **C.** 接菌后 7 d 菘蓝横截面组织学观察; **D.** 接菌后 11 d 菘蓝横截面组织学观察; **E.** 接菌后 14 d 菘蓝横截面组织学观察; **F.** 接菌后 21 d 菘蓝横截面组织学观察。箭头指向发病部位。  
**A.** Histological observation of cross section of *Isatis indigotica* after inoculation for 0 d; **B.** Histological observation of cross section of *I. indigotica* after inoculation for 4 d; **C.** Histological observation of cross section of *I. indigotica* after inoculation for 7 d; **D.** Histological observation of cross section of *I. indigotica* after inoculation for 11 d; **E.** Histological observation of cross section of *I. indigotica* after inoculation for 14 d; **F.** Histological observation of cross section of *I. indigotica* after inoculation for 21 d. The arrows point to the sites of disease.

**图 2 根肿菌侵染后菘蓝组织学观察**

**Fig. 2** Histological observation of *Isatis indigotica* after infection with *Plasmodiophora brassicae*



\*、\*\*、\*\*\* 分别表示同一时间点在  $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$  水平上实验组与对照组相比差异显著。

\*, \*\*, \*\*\* indicate there are significant differences between the experimental groups and the control group at the same time point at  $P<0.05$ ,  $P<0.01$ ,  $P<0.001$  levels, respectively.

**图 3 接种根肿菌后不同时间菘蓝叶生理生化指标测定**

**Fig. 3** Determination of physiological and biochemical indexes of *Isatis indigotica* at different time after inoculation with *Plasmodiophora brassicae*

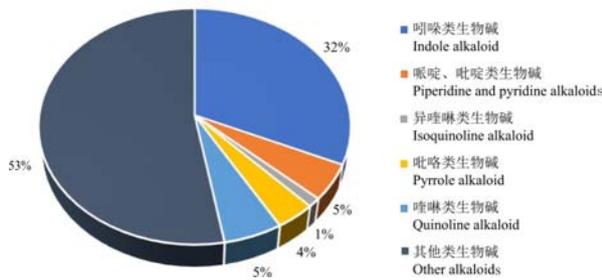


图 4 代谢物类别分析  
Fig. 4 Class analysis of metabolites

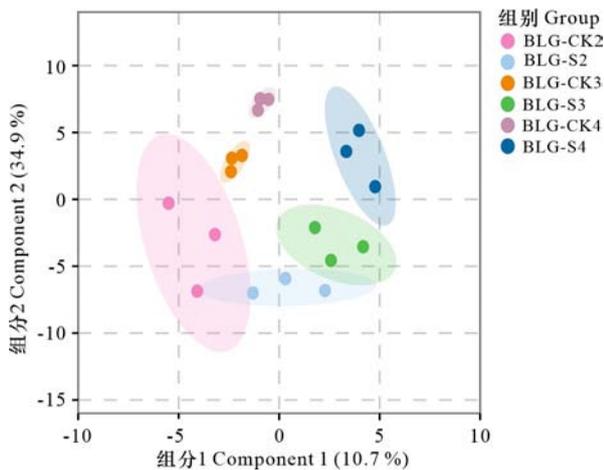


图 5 接种根肿菌后 7、14、21 d 及其相应对照组的 OPLS-DA 得分图  
Fig. 5 OPLS-DA score map at 7, 14, 21 d after inoculation with *Plasmodiophora brassicae* and its corresponding control group

CK3 vs BLG-S3, 其他组都在色氨酸代谢途径 (ko00380) 上富集, 色氨酸合成途径是吡咯类生物碱合成的前体途径。

## 2.4 RNA-seq 分析

2.4.1 转录组数据组装和质量分析 为进一步挖掘根肿菌胁迫下菘蓝生物碱积累机制, 对菘蓝 21 个样本进行转录组测序和分析得到 1 200 974 786 条原始序列和 1 171 808 210 个高质量序列, 共获得 175.77 Gb 的有效数据; 各样本有效数据均达到 7 Gb, Q20 (Qphred 值不低于 20 的碱基数占总碱基数的百分比) 碱基百分比均在 97% 以上, Q30 (Qphred 值不低于 30 的碱基数占总碱基数的百分比) 碱基百分比均在 92% 以上; GC 含量 (G 和 C 占

总碱基数量的百分比) 为 47.0% ~ 47.69%。Trinity 拼接得到 83 775 个 Unigene, 平均长度为 1 708 bp, 最长达 16 523 bp, 最短为 201 bp, N50 为 2 367 bp。Unigene 长度分布图 (图 8) 显示, 51 799 条 (61.83%) Unigene 长度超过 1 000 bp, 25 874 条 (30.89%) Unigene 长度超过 2 000 bp。这说明转录组数据质量较高, 可进行后续分析。

2.4.2 Unigene 的功能注释 用 NR、TrEMBL、GO、Swiss-Prot、KOG、KEGG、Pfam 共 7 个数据库进行 Unigene 注释, 分别成功注释 69 350 (82.78%)、70 281 (83.89%)、60 538 (72.26%)、54 696 (65.29%)、44 620 (53.26%)、55 271 (65.98%)、55 387 (66.11%) 个基因, 至少在一个数据库注释成功的 Unigene 有 72 965 条 (87.1%)。样本间基因表达水平的相关性分析表明样本在一组中具有较高的一致性, 确保了后面分析结果的可靠性。

在本研究中, 共有 60 538 条 Unigene 得到了 GO 注释。总体分为 3 大类: 一是分子功能, 主要富集条目有催化活性 (30 758 条) 和结合 (36 084 条); 二是细胞组分, 细胞解剖实体 Unigene 数量最多 (51 807 条); 三是生物过程, Unigene 富集较多的类别有细胞过程 (40 504 条)、刺激响应 (18 474 条)、代谢过程 (32 229 条)、生物调控 (16 606 条) (图 9)。

由图 10 可知, 本次共有 25 个不同功能且种类齐全的类群, 包含大多数的生命活动。其中, 10 102 条被富集到一般功能预测, 是 KOG 类群中 Unigene 数量最多的; 其次是翻译后修饰、蛋白反转和伴侣, 4 932 条; 注释到信号转导机制的较少, 也有 4 461 个基因, 其他功能类群的基因丰度也不尽相同。

2.4.3 差异表达基因的筛选与功能分析 菘蓝接菌后 7、14、21 d 与同时间对照组比较分别有 2 439 个、256 个、6 437 个差异表达基因, 结果表明菘蓝在根肿菌感染后基因表达发生显著变化。其中, 21 d 的 DEGs 最多, 说明根肿菌感染后期菘蓝基因表达发生剧烈变化; 这 3 组共有 17 个差异表达基因, 其中 9 个上调, 8 个下调。接菌后 7、14、21 d 的实验组随着接菌时间的延长, 差异基因数目在不断增加, 其对根肿菌的响应更加剧烈 (表 3)。

对 DEGs 进行 GO 富集分析, 根据细胞组成、分子功能和生物代谢对基因进行分类, 共有 9 805 个 DEGs 被富集到这 3 个 GO 类别中。细胞组成过程中细胞解剖实体的 DEGs 位居第一; 细胞过

表 2 差异代谢物数量统计

Table 2 Count statistics of differential metabolite

对比组 Contrast group	总数 Total	上调 Up	下调 Down
BLG-CK2 vs BLG-S2	16	6	10
BLG-CK3 vs BLG-S3	17	9	8
BLG-CK4 vs BLG-S4	39	32	7
BLG-S2 vs BLG-S3	19	3	16
BLG-S2 vs BLG-S4	45	19	26
BLG-S3 vs BLG-S4	34	14	20

程、刺激响应和代谢过程是 DEGs 在生物过程中富集较多的 3 个功能;结合和催化活性是 DEGs 在分子功能中的主要功能(表 4)。

由于菘蓝中的主要活性成分为生物碱,而氨基酸是生物碱合成的基础,因此主要分析氨基酸和生物碱相关的代谢通路。为更清楚地了解所关注的生物碱类化合物与差异基因在通路上是否存在相关性,对 BLG-CK2 vs BLG-S2、BLG-CK3 vs BLG-S3、BLG-CK4 vs BLG-S4 这 3 组差异表达基因进行 KEGG 富集分析(表 5)。由表 5 可知,3 组共

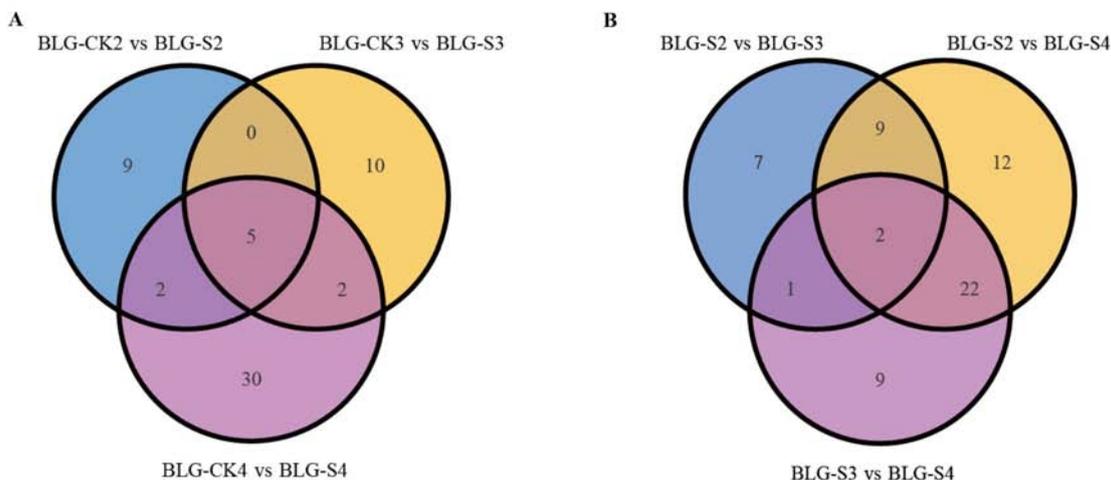


图 6 差异代谢物韦恩图

Fig. 6 Venn diagrams of differential metabolites

表 3 差异表达基因数量统计

Table 3 Statistics of differentially expressed genes

对比组 Contrast group	总数 Total	上调 Up	下调 Down
BLG-CK2 vs BLG-S2	2 439	1 298	1 141
BLG-CK3 vs BLG-S3	256	116	95
BLG-CK4 vs BLG-S4	6 437	5 838	599
BLG-S2 vs BLG-S3	2 451	1 174	1 277
BLG-S2 vs BLG-S4	8 752	6 494	2 256
BLG-S3 vs BLG-S4	6 213	5 340	853

同富集在 11 个生物碱相关的代谢通路上,其中色氨酸代谢途径富集的差异表达基因数量较多。

### 2.5 生物碱合成途径相关基因挖掘

本研究重点对吲哚类生物碱合成途径及相关基因进行挖掘。由图 11 可知,分支酸可在邻氨基

苯甲酸合酶(anthranilate synthase, AS)、色氨酸合成酶(tryptophan synthase asubunit, TSA)等酶的反应下合成吲哚,最后经过一系列反应合成色氨酸。色氨酸脱羧酶(L-tryptophan decarboxylase, TDC)是至关重要的酶,色氨酸可在其催化下生成色胺,并在黄素单加氧酶(indole-3-pyruvate monooxygenase, YUCCA)的催化作用下生成吲哚-3-乙酸;色胺也可在细胞色素 P450 单加氧酶(tryptamine 5-hydroxylase, CYP71P1)、醛脱氢酶(aldehyde dehydrogenase, ALDH)和 5-羟色胺-O-甲基转移酶(acetylserotonin-O-methyltransferase, ASMT)的催化下合成 5-甲氧基吲哚-3-乙酸。

本研究从所有的 DEGs 中筛选到 18 个基因,分别编码吲哚生物碱合成途径的 5 种关键酶(AS、TSA、TDC、YUCCA、ALDH)(图 12:A),另外 18 个基因编码异喹啉类生物碱合成途径的 2 种关键酶,

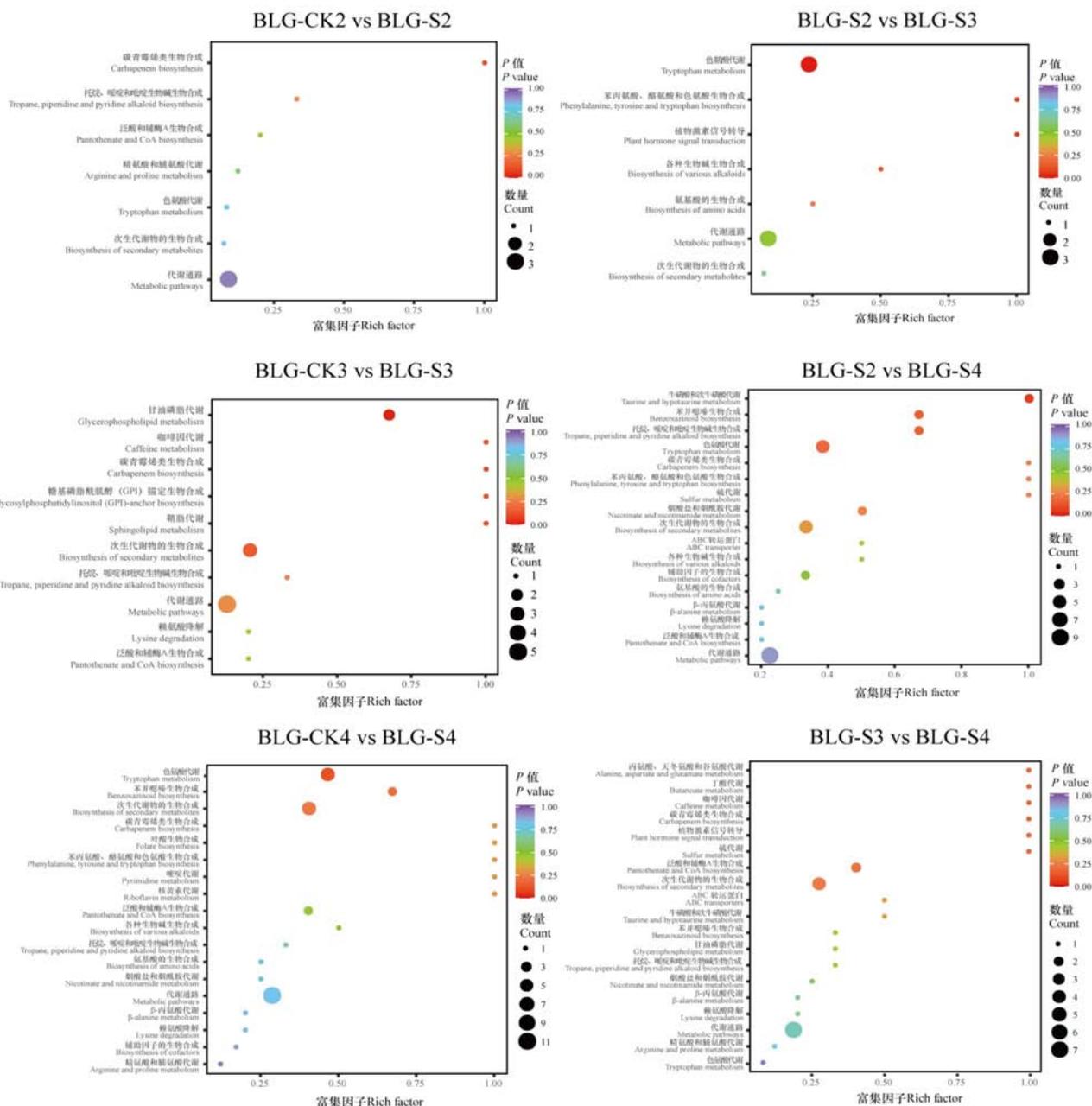


图 7 差异代谢物 KEGG 代谢通路富集散点分析图

Fig. 7 KEGG metabolic pathway enrichment scatter analysis diagrams of differential metabolites

即蒂巴因合成酶 (thebaine synthase, THS) 和酪氨酸氨基转移酶 (tyrosine aminotransferase, TAT) (图 12:B)。与未接菌相比,接菌后 7、14、21 d 基因表达量均上调的一共有 9 个 DEGs: 3 个编码 THS 的基因 (*Cluster-24362.0*、*Cluster-36994.3*、*Cluster-36129.3*), 2 个编码 TAT 的基因 (*Cluster-31730.0*、*Cluster-28040.6*), 2 个编码 YUCCA 的基因 (*Cluster-*

*36192.0*、*Cluster-36192.1*), 2 个编码 ALDH 的基因 (*Cluster-32381.0*、*Cluster-28395.0*)。

## 2.6 差异表达基因的 qRT-PCR 验证

为验证转录组数据的准确性,选择 THS (*Cluster-24362.0*、*Cluster-36994.3*、*Cluster-36129.3*), AUX/IAA (*Cluster-34981.0*), GH3 (*Cluster-16885.9*), SAUR (*Cluster-27535.0*), PYR/PYL

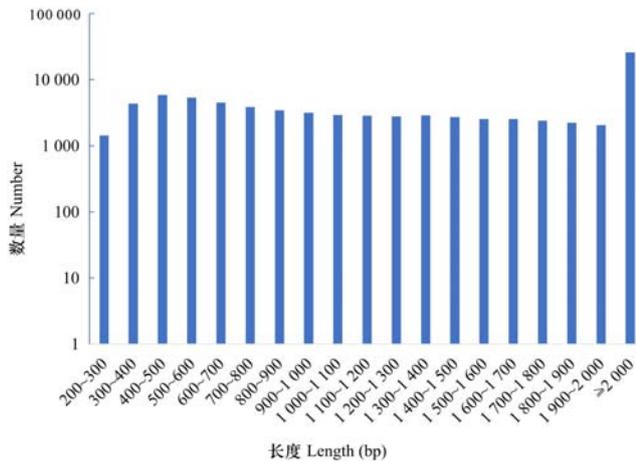


图 8 菘蓝转录组 Unigene 长度分布图

Fig. 8 Length distribution of Unigene in transcriptome of *Isatis indigotica*

(Cluster-37780.0), PP2C (Cluster-35278.2、Cluster-37953.0), ABF (Cluster-37916.2), B-ARR (Cluster-22704.8), TGA (Cluster-22719.0), AHK (Cluster-28287.0) 进行 qRT-PCR 验证(图 13:A)。结果表明,上述酶基因在 BLG-CK2 vs BLG-S2、BLG-CK3 vs BLG-S3、BLG-CK4 vs BLG-S4 中的表达趋势与 RNA-seq 结果一致( $P < 0.05$ )(图 13:B),证明测序结果真实可靠。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 根肿菌侵染对菘蓝根部的影响

Wei 等(2021)研究表明,感染根肿菌的植株其根部会不断膨大,直至变成大小形状不一的肿瘤,并且根部细胞会因为次级游动孢子的入侵而

表 4 差异表达基因数及功能注释

Table 4 Function annotation and number of differentially expressed genes

分类 Classification	功能注释 Function annotation	总数 Total	对比组 Contrast group					
			BLG-CK2 vs BLG-S2	BLG-CK3 vs BLG-S3	BLG-CK4 vs BLG-S4	BLG-S2 vs BLG-S3	BLG-S2 vs BLG-S4	BLG-S3 vs BLG-S4
细胞组成 Cellular component	细胞解剖实体 Cellular anatomical entity	16 973	1 871	181	3 821	1 845	5 584	3 671
	包含蛋白复合物 Protein-containing complex	3 488	168	18	1 042	131	1 137	992
生物过程 Biological process	细胞过程 Cellular process	13 688	1 415	140	3 244	1 338	4 463	3 088
	代谢过程 Metabolic process	10 692	1 107	105	2 561	1 034	3 482	2 403
	刺激响应 Response to stimulus	6 495	852	93	1 301	850	2 139	1 260
	生物调节 Biological regulation	5 621	693	63	1 169	694	1 856	1 146
	生物过程的调节 Regulation of biological process	5 054	629	57	1 046	628	1 672	1 022
分子功能 Molecular function	结合 Binding	11 912	1 300	121	2 703	1 237	3 931	2 620
	催化活性 Catalytic activity	10 329	1 113	166	2 315	1 121	3 395	2 219
	转运体活性 Transporter activity	1 348	163	23	265	172	463	262
	转录调节活性 Transcription regulator activity	1 058	187	14	160	173	370	154

表 5 生物碱合成相关通路 KEGG 富集  
Table 5 KEGG enrichment in pathways related to alkaloid synthesis

ko-ID	KEGG 通路名称 KEGG pathway name	差异表达基因数量 DEGs count		
		BLG-CK2 vs BLG-S2	BLG-CK3 vs BLG-S3	BLG-CK4 vs BLG-S4
ko00950	异喹啉生物碱生物合成 Isoquinoline alkaloid biosynthesis	5	2	8
ko00960	托烷,哌啶和吡啶生物碱生物合成 Tropane, piperidine and pyridine alkaloid biosynthesis	4	1	8
ko00360	苯丙氨酸代谢 Phenylalanine metabolism	5	1	8
ko00350	酪氨酸代谢 Tyrosine metabolism	6	2	18
ko00380	色氨酸代谢 Tryptophan metabolism	6	2	25
ko00300	赖氨酸生物合成 Lysine biosynthesis	1	0	5
ko00330	精氨酸和脯氨酸代谢 Arginine and proline metabolism	14	1	24
ko00400	苯丙氨酸、酪氨酸、色氨酸生物合成 Phenylalanine, tyrosine and tryptophan biosynthesis	10	1	18
ko00220	精氨酸生物合成 Arginine biosynthesis	11	1	18
ko00901	吲哚生物碱生物合成 Indole alkaloid biosynthesis	0	0	3
ko00996	各种生物碱生物合成 Biosynthesis of various alkaloids	0	0	1

挤压变形、体积增大。通常植株根部的肿大程度能反映其病情指数,根部细胞的变化情况能反映根肿菌的整个侵染过程。本研究连续 21 d 对根肿菌侵染菘蓝的过程进行实时动态观察,发现接菌后 0、7、14、21 d 菘蓝病情指数不断增加,分别为 0 级、1 级、3 级、5 级;组织学观察发现在接种后 7~14 d 根肿菌能快速侵染菘蓝根部细胞,为侵染高峰期,这与谢琪等(2022)的研究结果一致。而 Wei 等(2021)的研究在根肿菌侵染时间与本研究结果有所出入,考虑到这可能与所研究的寄主和侵染条件不同有关。此外,本研究采取病情形态分级结合组织学观察的方法,有利于从整体上观察根肿菌侵染状况,不仅为深入研究其他专性寄生病原菌作参照,也为后期生化指标、转录组学和代谢组学取样时间提供了理论依据。

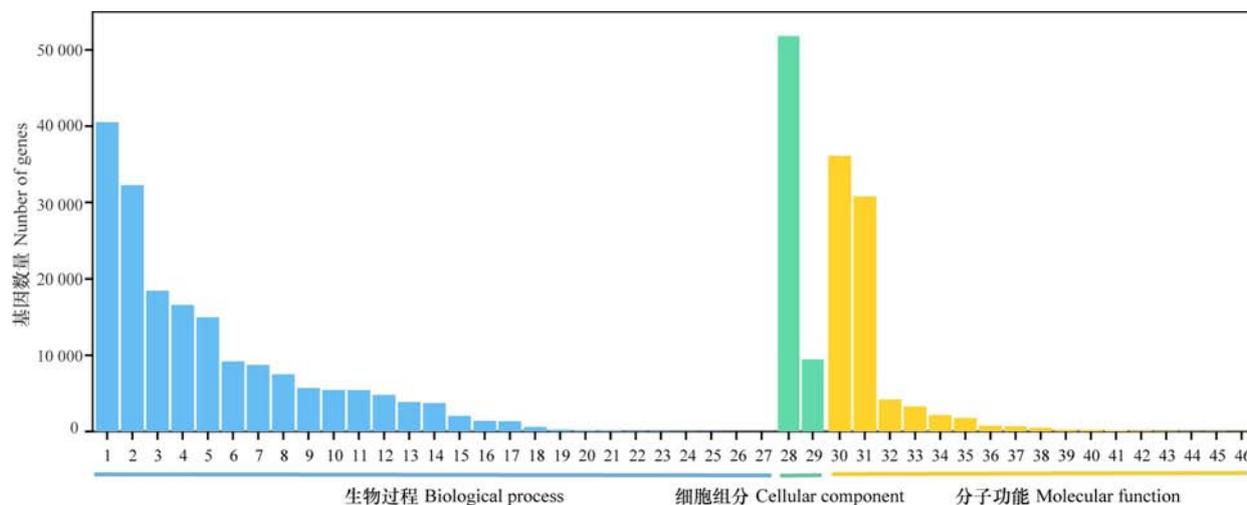
### 3.2 菘蓝响应根肿菌侵染生理生化指标的变化

根肿菌侵染下,菘蓝植株自身会做出一系列的应激反应,这与 Wang 等(2020)的研究结果一致。本研究通过对接菌后 0、7、14、21 d 菘蓝的生

理生化指标进行测定,发现可溶性蛋白和丙二醛含量在根肿菌处理后 14 d 和 21 d 与未接菌相比含量均显著增加,说明根肿菌侵染后期,植物受到的伤害程度更严重;根肿菌处理下菘蓝抗氧化酶 SOD、POD、CAT、PPO 活性变化趋势均不断上升,说明菘蓝通过增加抗氧化酶活性来抵御根肿菌对植物的伤害;CAT、SOD 活性在接菌后 7 d 开始存在明显差异,但 POD、PPO 活性于 14 d 出现显著差异,说明 POD 和 PPO 发挥作用相比较于前两种防御酶 SOD、CAT 来说存在滞后性。这与郑翠明等(1999)的相关报道一致。

### 3.3 根肿菌侵染对菘蓝生物碱合成的影响

菘蓝作为我国的大宗药材,其吲哚类生物碱表告依春具有丰富的药理活性。长春花(*Catharanthus roseus*)(林颖等,2020)、罗芙木(*Rauwolfia serpentina*)(Dey et al., 2022)、钩藤(*Uncaria rhynchophylla*)(刘扬等,2021)等植物已成为吲哚类生物碱合成研究的模式植物,菘蓝中吲哚生物碱代谢途径复杂多样,其中色氨酸代谢



1. 细胞过程(40 504); 2. 代谢过程(32 229); 3. 刺激响应(18 474); 4. 生物调节(16 606); 5. 生物过程的调节(14 988); 6. 发展过程(9 177); 7. 多细胞生物过程(8 714); 8. 定位(7 499); 9. 信号(5 694); 10. 复制(5 445); 11. 生殖过程(5 415); 12. 种间相互作用的生物过程(4 780); 13. 生物过程的负调控(3 834); 14. 积极调节生物过程(3 713); 15. 生长(2 032); 16. 免疫系统过程(1 382); 17. 多生物过程(1 319); 18. 节律过程(570); 19. 解毒(232); 20. 运动(162); 21. 生物黏附(100); 22. 种内相互作用的生物过程(64); 23. 氮利用率(46); 24. 碳利用率(35); 25. 色素沉积(14); 26. 硫利用率(1); 27. 碳水化合物利用率(1); 28. 细胞解剖实体(51 807); 29. 包含蛋白复合物(9 458); 30. 结合(36 084); 31. 催化活性(30 758); 32. 转运体活性(4 183); 33. 转录调节活性(3 266); 34. 结构分子活性(2 128); 35. 分子功能调节(1 747); 36. 分子转导活性(748); 37. 翻译调节活性(639); 38. 抗氧化活性(470); 39. 分子载体活性(213); 40. 分子衔接活性(209); 41. 蛋白折叠伴侣(121); 42. 蛋白质标签(76); 43. 一般起始因子活性(59); 44. 小分子传感器活性(42); 45. 营养库活动(40); 46. 毒素活性(5)。

1. Cellular process (40 504); 2. Metabolic process (32 229); 3. Response to stimulus (18 474); 4. Biological regulation (16 606); 5. Regulation of biological process (14 988); 6. Developmental process (9 177); 7. Multicellular organismal process (8 714); 8. Localization (7 499); 9. Signaling (5 694); 10. Reproduction (5 445); 11. Reproductive process (5 415); 12. Biological process involved in interspecies interaction between organisms (4 780); 13. Negative regulation of biological process (3 834); 14. Positive regulation of biological process (3 713); 15. Growth (2 032); 16. Immune system process (1 382); 17. Multi-organism process (1 319); 18. Rhythmic process (570); 19. Detoxification (232); 20. Locomotion (162); 21. Biological adhesion (100); 22. Biological process involved in intraspecies interaction between organisms (64); 23. Nitrogen utilization (46); 24. Carbon utilization (35); 25. Pigmentation (14); 26. Sulfur utilization (1); 27. Carbohydrate utilization (1); 28. Cellular anatomical entity (51 807); 29. Protein-containing complex (9 458); 30. Binding (36 084); 31. Catalytic activity (30 758); 32. Transporter activity (4 183); 33. Transcription regulator activity (3 266); 34. Structural molecule activity (2 128); 35. Molecular function regulator (1 747); 36. Molecular transducer activity (748); 37. Translation regulator activity (639); 38. Antioxidant activity (470); 39. Molecular carrier activity (213); 40. Molecular adaptor activity (209); 41. Protein folding chaperone (121); 42. Protein tag (76); 43. General transcription initiation factor activity (59); 44. Small molecule sensor activity (42); 45. Nutrient reservoir activity (40); 46. Toxin activity (5)。

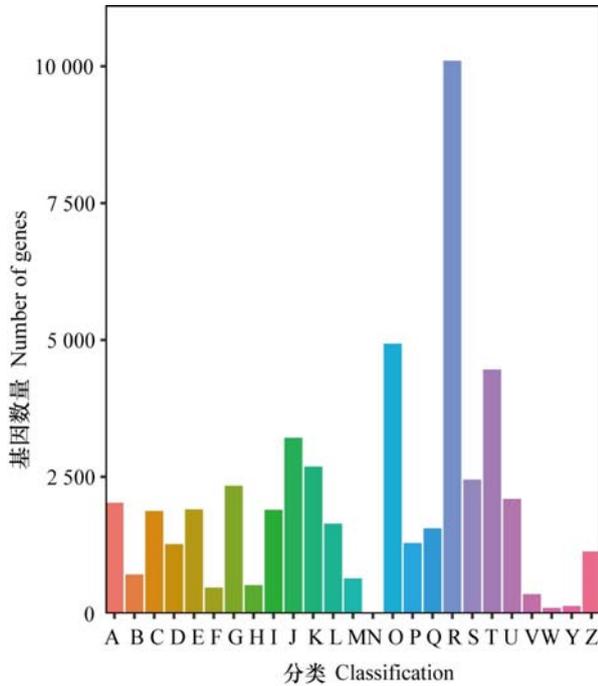
图 9 Unigene 的 GO 注释分布

Fig. 9 GO annotation distribution of Unigene

是吡啶类生物碱合成的前体途径 (Huang et al., 2016)。目前,关于菘蓝中吡啶生物碱的合成机制、关键酶、多种基因功能的研究鲜见报道,并且有研究表明逆境胁迫能影响活性成分生物碱的积累 (唐晓清等, 2016; Jazayeri et al., 2022)。因此,有必要深入研究根肿菌胁迫下菘蓝吡啶类生物碱合成的分子机制。

代谢组学通过对接菌前后 7、14、21 d 菘蓝根次级代谢产物生物碱进行 OPLS-DA 分析,发现不

管是接菌处理 (接菌和不接菌),还是取样时间不同,代谢物都存在差异且次级代谢物以吡啶类生物碱居多。差异代谢物 KEGG 富集分析表明各组多富集在氨基酸代谢途径尤其是色氨酸代谢,说明根肿菌侵染影响生物碱类化合物合成。进一步对 BLG-CK2 vs BLG-S2、BLG-CK3 vs BLG-S3、BLG-CK4 vs BLG-S4 这 3 个组别的差异表达基因进行 KEGG 代谢通路富集分析,筛选出了 11 条与生物碱合成相关的代谢通路,其中色氨酸合成相关的



A. RNA 加工和修饰 (2 023); B. 染色体结构和动力学 (715); C. 能量生成和转换 (1 875); D. 细胞周期调控、细胞分裂和染色体分离 (1 269); E. 氨基酸运输和代谢 (1 905); F. 核苷酸运输和代谢 (475); G. 碳水化合物运输和代谢 (2 335); H. 辅酶运输和代谢 (520); I. 脂质运输和代谢 (1 897); J. 翻译、核糖体结构和生物合成 (3 214); K. 转录 (2 686); L. 重复、重组和修饰 (1 643); M. 细胞壁、细胞膜和包膜生物发生 (642); N. 细胞运动 (24); O. 翻译后修饰、蛋白反转和伴侣 (4 932); P. 无机离子运输和代谢 (1 288); Q. 次生代谢物的生物合成、运输和分解代谢 (1 559); R. 一般功能预测 (10 102); S. 功能未知 (2 450); T. 信号转导机制 (4 461); U. 细胞内转运、分泌和小泡运输 (2 096); V. 防卫机制 (357); W. 胞外结构 (104); Y. 核结构 (138); Z. 细胞构架 (1 135)。

A. RNA processing and modification (2 023); B. Chromatin structure and dynamics (715); C. Energy production and conversion (1 875); D. Cell cycle control, cell division, chromosome partitioning (1 269); E. Amino acid transport and metabolism (1 905); F. Nucleotide transport and metabolism (475); G. Carbohydrate transport and metabolism (2 335); H. Coenzyme transport and metabolism (520); I. Lipid transport and metabolism (1 897); J. Translation, ribosomal structure and biogenesis (3 214); K. Transcription (2 686); L. Replication, recombination and repair (1 643); M. Cell wall/membrane/envelope biogenesis (642); N. Cell motility (24); O. Posttranslational modification, protein turnover, chaperones (4 932); P. Inorganic ion transport and metabolism (1 288); Q. Secondary metabolite biosynthesis, transport and catabolism (1 559); R. General function prediction (10 102); S. Function unknown (2 450); T. Signal transduction mechanisms (4 461); U. Intracellular trafficking, secretion, and vesicular transport (2 096); V. Defense mechanism (357); W. Extracellular structure (104); Y. Nuclear structure (138); Z. Cytoskeleton (1 135).

图 10 Unigene 的 KOG 分类

Fig. 10 KOG classification of Unigene

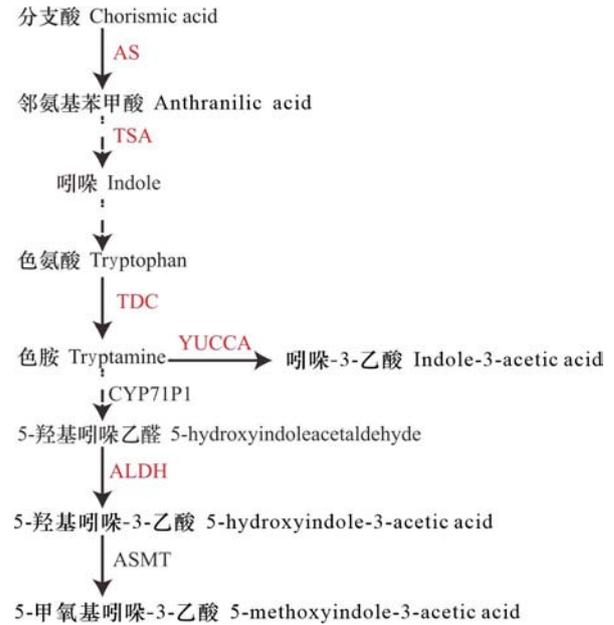
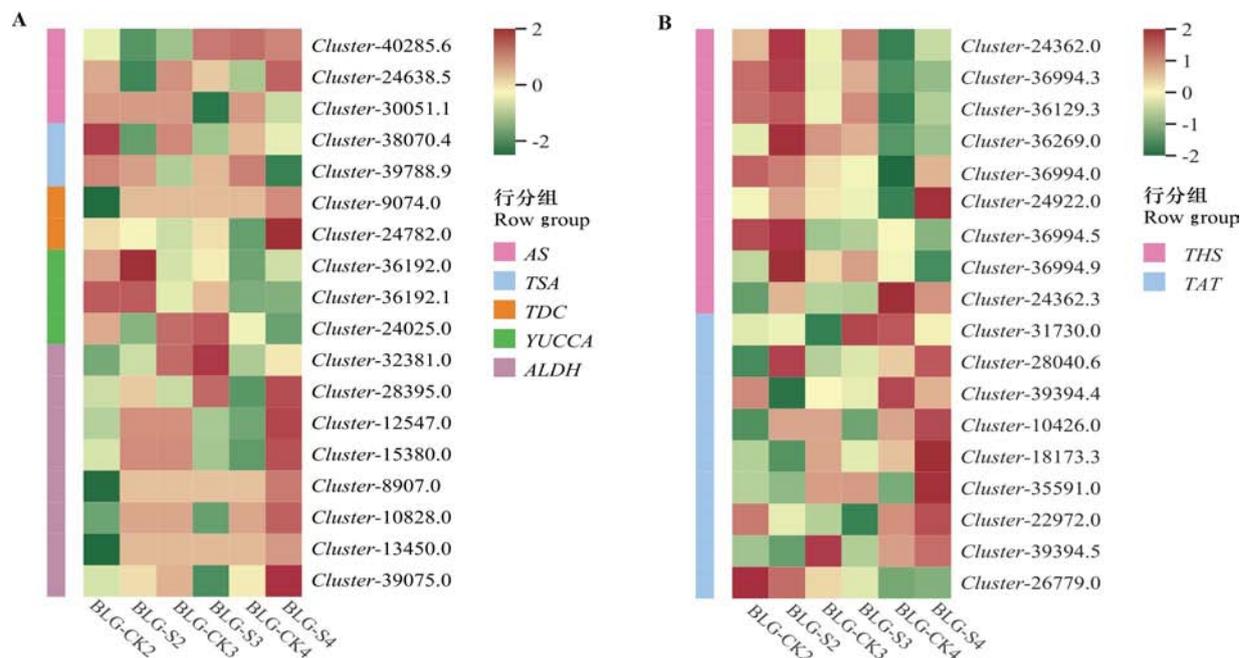


图 11 吲哚类生物碱生物合成途径

Fig. 11 Biosynthetic pathway of indole alkaloids

差异表达基因数量较多。在此基础上转录加代谢联合分析共挖掘到 18 个差异表达基因参与吲哚生物碱合成途径上游的 5 种关键酶 AS、TSA、TDC、YUCCA、ALDH, 其中 YUCCA 和 ALDH 这 2 个关键酶的位置上存在差异表达基因上调的情况且上调显著。本研究发现, 与未接菌相比, 接菌后 YUCCA 基因 (Cluster-36192.0、Cluster-36192.1) 表达量均升高, 这与 Cao 等 (2019) 的研究结果一致, 都呈现出对生物胁迫的耐受性; 但随着根肿菌感染时间的不断延长, YUCCA 基因的表达量先升高再降低, 这可能是植物自身对逆境胁迫做出的应激反应; ALDH (Cluster-32381.0、Cluster-28395.0) 基因在接菌后相对于未接菌, 其表达量上调, 这是因为醛脱氢酶基因家族可以氧化有毒醛类物质, 降低脂质过氧化, 提高植物对逆境的耐受性 (Du et al., 2022; Zhang et al., 2023)。由于缺乏根肿菌胁迫下菘蓝的全基因组, 无法对吲哚类生物碱合成通路中的全部基因进行注释分析, 因此对下游完整的吲哚类生物碱合成通路研究造成困难。为此, 后期可通过全基因组测序和质谱分析进一步探索完整的吲哚生物碱合成通路。

另外, 我们还发现了编码 2 种关键酶的 18 个差异表达基因均在异喹啉生物碱合成通路中被注



颜色代表基因在样品中的表达量 FPKM 标准化处理后的值。

Color represents the gene expression in the sample after FPKM normalization.

图 12 生物碱合成相关基因表达量分析

Fig. 12 Analysis of gene expression associated to alkaloid synthesis

释。目前 THS 酶的相关报道较少,但已经确定是病程相关蛋白 PR-10 超家族成员之一 (Ozber et al., 2023)。本研究结果显示编码 THS 的 3 个差异表达基因 (*Cluster-24362.0*、*Cluster-36994.3*、*Cluster-36129.3*) 在根肿菌侵染后其表达量都会升高,并且在 qRT-PCR 验证中也具有相同的表达趋势,说明 THS 酶与抗根肿病密切相关,后期可着重分析 THS 酶的功能。酪氨酸是异喹啉生物碱合成的前体,其中酪氨酸氨基转移酶 (TAT) 能催化酪氨酸合成 4-羟基苯丙酮酸,现已在拟南芥 (Lopukhina et al., 2001)、丹参 (Huang et al., 2008)、紫苏 (吕晓玲等, 2012) 等植物成功分离克隆了 TAT 基因,并发现植物激素水杨酸和脱落酸处理后可在转录水平上诱导该基因的表达。本研究结果也发现编码 TAT 的基因 *Cluster-31730.0* 和 *Cluster-28040.6* 在根肿菌胁迫后表达量上升,说明 TAT 酶在胁迫中发挥重要作用。

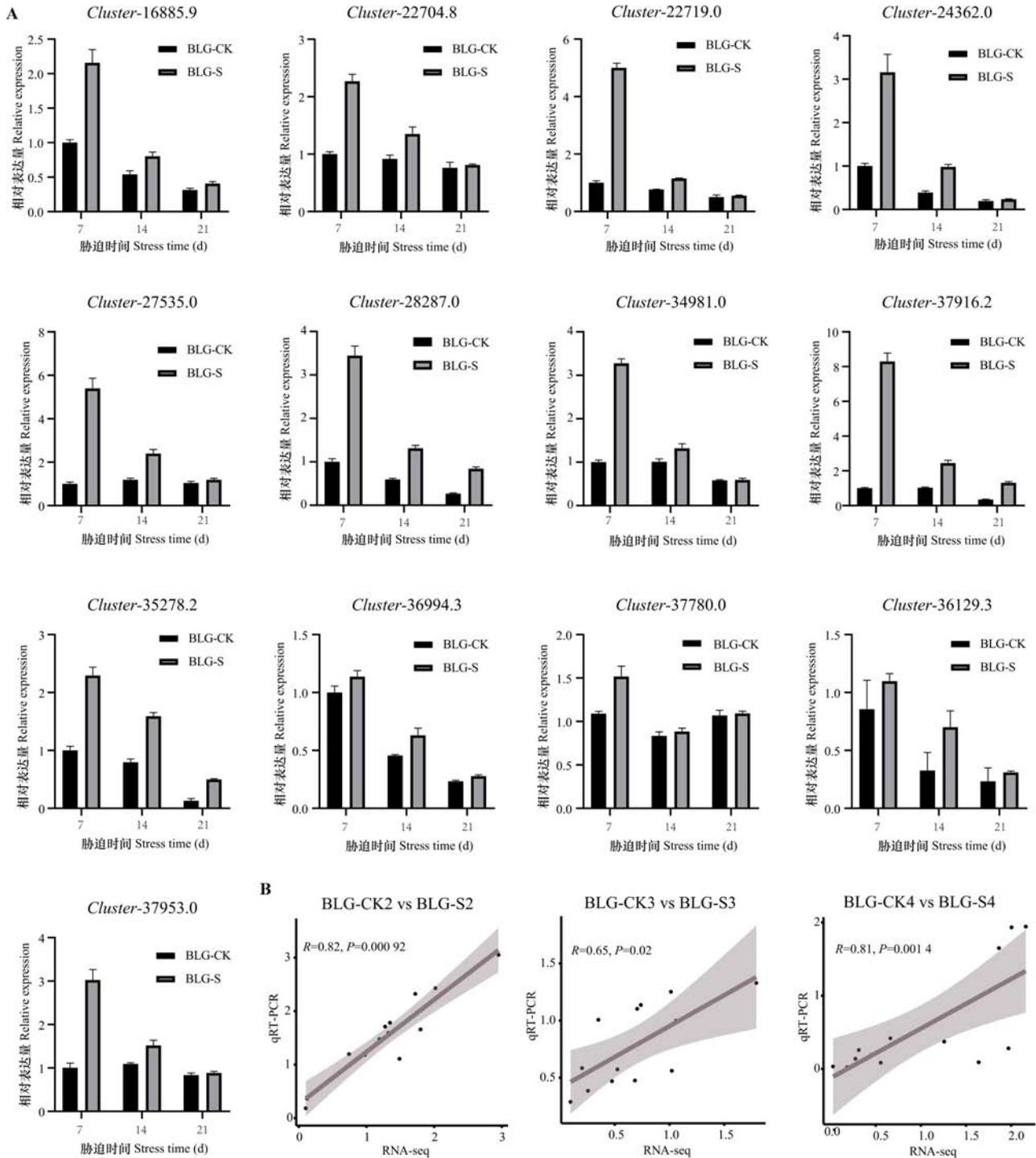
qRT-PCR 实验结果表明,在根肿菌胁迫下,3 个时间点菘蓝实验组与对照组相比,THS (薛京, 2020)、AUX/IAA (Luo et al., 2018)、GH3 (Lu et al., 2022)、SAUR (Li et al., 2022)、PYR/PYL (Kim

et al., 2020)、PP2C (Yu et al., 2019)、ABF (陈乃钰等, 2021)、B-ARR (Falconieri et al., 2022)、TGA (Qi et al., 2022)、AHK (Cerbantez-Bueno et al., 2020) 这些基因表达量都上调且随着根肿菌侵入时间的延长,同一基因其表达量不断降低,准确反映了根肿菌胁迫下大多数基因在菘蓝中的表达模式。

综上所述,对根肿菌侵染的菘蓝进行转录组测序和代谢组分析,极大地丰富了根肿菌胁迫下菘蓝的生物学信息,挖掘了参与吲哚类生物碱和异喹啉类生物碱合成的关键基因,探讨了这些关键基因在应对逆境胁迫下的表达规律,为后续深入研究这些基因的功能、解析根肿菌胁迫下菘蓝生物碱的积累机制奠定基础。

#### 参考文献:

- CAO X, YANG H, SHANG C, et al., 2019. The roles of auxin biosynthesis YUCCA gene family in plants [J]. Int J Mol Sci, 20(24): 6343.  
CERBANTEZ-BUENO VE, ZUIGA-MAYO VM, REYES-



A. 采用  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  法计算 13 个差异表达基因的相对表达量；B. qRT-PCR 结果与 RNA-seq 数据之间的相关性。

A. The relative expression of 13 DEGs are calculated by the  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  method; B. Correlation between qRT-PCR results and RNA-seq data.

图 13 差异表达基因的 qRT-PCR 验证

Fig. 13 qRT-PCR validation of differentially expressed genes

OLALDE JI, et al., 2020. Redundant and non-redundant functions of the AHK cytokinin receptors during gynoecium

development [J]. *Front Plant Sci*, 11: 568277.

CHEN NY, ZHANG GX, ZHANG LS, et al., 2021. The role of

- ABF transcription factors in response to abiotic stress in plant [J]. *J Plant Genet Resour*, 22(4): 930–938. [陈乃钰, 张国香, 张力爽, 等, 2021. ABF 转录因子在植物响应非生物胁迫中的作用 [J]. *植物遗传资源学报*, 22(4): 930–938.]
- CHEN Q, LAN HY, PENG W, et al., 2021. *Isatis indigotica*: a review of phytochemistry, pharmacological activities and clinical applications [J]. *J Pharm Pharmacol*, 73(9): 1137–1150.
- Chinese Pharmacopoeia Committee, 2020. *Pharmacopoeia of People's Republic of China: Part 1* [M]. 2020 ed. Beijing: China Medical Science and Technology Press; 214–215. [国家药典委员会, 2020. 中华人民共和国药典: 一部 [M]. 2020 年版. 北京: 中国医药科技出版社; 214–215.]
- DEY A, ROY D, MOHTURE VM, et al., 2022. Biotechnological interventions and indole alkaloid production in *Rauwolfia serpentina* [J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 106(13/14/15/16): 4867–4883.
- DU HM, LIU C, JIN XW, et al., 2022. Overexpression of the aldehyde dehydrogenase gene *ZmALDH* confers aluminum tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Int J Mol Sci*, 23(1): 477.
- FALCONIERI GS, BERTINI L, BIZZARRI E, et al., 2022. Plant defense: ARR11 response regulator as a potential player in *Arabidopsis* [J]. *Front Plant Sci*, 13: 995178.
- GAO JF, 2006. *Guidance on plant physiology test* [M]. Beijing: Higher Education Press; 142–218. [高俊凤, 2006. *植物生理学试验指导* [M]. 北京: 高等教育出版社; 142–218.]
- GUO Z, 2018. Main biochemical indexes and transcriptome analysis of rapeseed root disease resistance [D]. Chongqing: Southwest Univeristy. [郭珍, 2018. 油菜抗根肿病品种主要生化指标及转录组分析 [D]. 重庆: 西南大学.]
- HUANG BB, YI B, DUAN YB, et al., 2008. Characterization and expression profiling of tyrosine aminotransferase gene from *Salvia miltiorrhiza* (Dan-shen) in rosmarinic acid biosynthesis pathway [J]. *Mol Biol Rep*, 35: 601–612.
- HUANG CP, LIAO JL, HUANG WJ, et al., 2022. Salicylic acid protects sweet potato seedlings from drought stress by mediating abscisic acid-related gene expression and enhancing the antioxidant defense system [J]. *Int J Mol Sci*, 23(23): 14819.
- HUANG YX, TAN HX, GUO ZY, et al., 2016. The biosynthesis and genetic engineering of bioactive indole alkaloids in plants [J]. *J Plant Biol*, 59(3): 203–214.
- JAZAYERI SM, POORALINAGHI M, TORRES-NAVARRETE Y, et al., 2022. Alkaloid production and response to natural adverse conditions in *Peganum harmala*: in silico transcriptome analyses [J]. *Biol Technol (Pozn)*, 103(4): 355–384.
- KIM J, KIM D, CHEON CI, et al., 2020. Modeling-based identification of a raptor-binding motif present in *Arabidopsis* ABA receptor PYL1 [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 533(4): 1303–1308.
- LAN M, LI GL, HU JF, et al., 2019. iTRAQ-based quantitative analysis reveals proteomic changes in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.) in response to *Plasmodiophora brassicae* infection [J]. *Sci Rep*, 9(1): 12058.
- LI ZG, CHEN HW, LI QT, et al., 2022. Three SAUR proteins SAUR76, SAUR77 and SAUR78 promote plant growth in *Arabidopsis* [J]. *Sci Rep*, 12(1): 1994.
- LIN Y, WANG YY, YU F, 2020. Bioinformatics analysis and prokaryotic expression of jasmonic acid-isoleucine synthase CrJAR1 from *Catharanthus roseus* [J]. *Guihaia*, 40(8): 1181–1187. [林颖, 王燕燕, 于放, 2020. 长春花茉莉酸-异亮氨酸合成酶 CrJAR1 生物信息学分析与原核表达 [J]. *广西植物*, 40(8): 1181–1187.]
- LIU Y, ZHANG N, LUO J, et al., 2021. Chemical constituents of stems and leaves from *Uncaria rhynchophylla* in Guizhou and their antitumor activities [J]. *Guihaia*, 41(7): 1061–1069. [刘扬, 张妮, 罗俊, 等, 2021. 黔产钩藤茎、叶化学成分及抗肿瘤活性研究 [J]. *广西植物*, 41(7): 1061–1069.]
- LOPUKHINA A, DETTENBERG M, WEILER EW, et al., 2001. Cloning and characterization of a coronatine-regulated tyrosine aminotransferase from *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 126: 1678–1687.
- LU SX, WANG P, NAI GJ, et al., 2022. Insight into *VvGH3* genes evolutionary relationship from monocotyledons and dicotyledons reveals that *VvGH3-9* negatively regulates the drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 172: 70–86.
- LUO J, ZHOU JJ, ZHANG JZ, 2018. Aux/IAA gene family in plants: molecular structure, regulation, and function [J]. *Int J Mol Sci*, 19(1): 259.
- LÜ XL, HAO L, WANG F, et al., 2012. Molecular cloning and expression analysis of tyrosine aminotransferase gene fragment in *Perilla frutescen* [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 28(24): 207–212. [吕晓玲, 郝磊, 王芳, 等, 2012. 紫苏酪氨酸氨基转移酶基因片段的克隆及表达分析 [J]. *中国农学通报*, 28(24): 207–212.]
- OZBER N, YU L, HAGEL JM, et al., 2023. Strong feedback inhibition of key enzymes in the morphine biosynthetic pathway from opium poppy detectable in engineered yeast [J]. *ACS Chem Biol*, 18(2): 419–430.
- QI PP, HUANG ML, HU XH, et al., 2022. A ralstonia solanacearum effector targets TGA transcription factors to subvert salicylic acid signaling [J]. *Plant Cell*, 34(5): 1666–1683.

- QI WL, WANG F, MA L, et al., 2020. Physiological and biochemical mechanisms and cytology of cold tolerance in *Brassica napus* [J]. *Front Plant Sci*, 11: 1241.
- QIN LY, 2021. Cytological, and physiological biochemical and transcriptomic analyses of Chinese cabbage in response to *Plasmiodiophora brassicae* infection [D]. Zhengzhou: Zhengzhou University. [秦六月, 2021. 大白菜响应根肿菌侵染的细胞学、生理生化及转录组学研究 [D]. 郑州: 郑州大学.]
- QU RJ, MIAO YJ, CUI YJ, et al., 2019. Selection of reference genes for the quantitative real-time PCR normalization of gene expression in *Isatis indigotica* Fortune [J]. *BMC Mol Biol*, 20(1): 9.
- SINHA D, TIWARI AK, SINGH S, et al., 2008. Synthesis, characterization and biological activity of schiff base analogues of indole-3-carboxaldehyde [J]. *Eur J Med Chem*, 43(1): 160-165.
- TANG XQ, XIAO YH, ZHAO XL, et al., 2016. Response of biomass and active components in roots and leaves of *Isatis indigotica* Fort. to nitrogen forms [J]. *J Nanjing Agric Univ*, 39(1): 70-77. [唐晓清, 肖云华, 赵雪玲, 等, 2016. 菘蓝根和叶的生物量与活性成分对氮素形态的响应 [J]. *南京农业大学学报*, 39(1): 70-77.]
- WANG DD, SUN TT, ZHAO SY, et al., 2020. Physiological change alters endophytic bacteria community in clubroot of tumorous stem mustard infected by *Plasmiodiophora brassicae* [J]. *BMC Microbiol*, 20(1): 244.
- WANG GD, CHU YX, XU Z, et al., 2022. Stress physiology of lotus embryo under temperature stress [J]. *Guihaia*, 42(12): 2128-2137. [王公达, 褚云霞, 徐政, 等, 2022. 莲种胚在温度胁迫下的逆境生理研究 [J]. *广西植物*, 42(12): 2128-2137.]
- WANG WL, 2014. *New plant physiology experiment guide* [M]. Beijing: Xinhua Publishing House: 83-146. [王文龙, 2014. *新编植物生理学实验指导* [M]. 北京: 新华出版社: 83-146.]
- WEI XC, ZHANG YY, ZHAO YY, et al., 2021. Root transcriptome and metabolome profiling reveal key phytohormone-related genes and pathways involved clubroot resistance in *Brassica rapa* L. [J]. *Front Plant Sci*, 12: 759623.
- WONG LW, GOH C, TAN J, 2022. A systemic review for ethnopharmacological studies on *Isatis indigotica* Fortune: bioactive compounds and their therapeutic insights [J]. *Am J Chin Med*, 50(1): 161-207.
- XIE Q, LIU YM, HAN FQ, et al., 2022. Study on the infection process of *Plasmiodiophora brassicae* in broccoli, tomato and capsicum [J]. *Chin Veg*, 398(4): 21-28. [谢琪, 刘玉梅, 韩风庆, 等, 2022. 青花菜、番茄与辣椒根肿菌侵染过程研究 [J]. *中国蔬菜*, 398(4): 21-28.]
- XUE J, 2020. Expression, purification and crystal structure analysis of key enzymes THS2 in the synthesis pathway of thebaine [D]. Tianjin: Tianjin University Science and Technology. [薛京, 2020. 蒂巴因合成途径中关键酶 THS2 的表达纯化及晶体结构解析 [D]. 天津: 天津科技大学.]
- YANG H, REN ZH, HUANG L, et al., 2014. Identification of main cruciferous cultivars in Hunan province against clubroot [J]. *Hunan Agric Sci*, (2): 5. [杨华, 任佐华, 黄露, 等, 2014. 湖南省十字花科蔬菜栽培品种抗根肿病鉴定 [J]. *湖南农业科学*, (2): 5.]
- YANG LG, WANG Q, SUDUNABUQI, et al., 2021. Research progress on chemical constituents and pharmacological effects of *Isatis* [J]. *Chin J Mod Appl Pharm*, 38(16): 2039-2048. [杨立国, 王琪, 苏都那布其, 等, 2021. 菘蓝属植物化学成分及药理作用研究进展 [J]. *中国现代应用药学*, 38(16): 2039-2048.]
- YANG PW, LI JR, YANG QZ, et al., 2002. Extracting and detecting *Plasmiodiophora brassicae* resting spores [J]. *J Yunnan Agric Univ*, 17(3): 301-302. [杨佩文, 李家瑞, 杨勤忠, 等, 2002. 十字花科蔬菜根肿病菌休眠孢子的分离与检测 [J]. *云南农业大学学报*, 17(3): 301-302.]
- YU XF, HAN JP, WANG EF, et al., 2019. Genome-wide identification and homoeologous expression analysis of *PP2C* genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Front Genet*, 10: 561.
- ZHANG XM, ZHONG JW, CAO LA, et al., 2023. Genome-wide characterization of aldehyde dehydrogenase gene family members in groundnut (*Arachis hypogaea*) and the analysis under saline-alkali stress [J]. *Front Plant Sci*, 14: 1097001.
- ZHENG CM, TENG B, GAO FL, et al., 1999. Studies on the changes of superoxide dismutase, peroxidase and polyphenol oxidase in seed coat of soybeans after infected with soybean mosaic virus [J]. *Sci Agric Sin*, 32(1): 99-101. [郑翠明, 滕冰, 高凤兰, 等, 1999. 感染 SMV 后大豆种皮超氧化物歧化酶过氧化物酶和多酚氧化酶的变化 [J]. *中国农业科学*, 32(1): 99-101.]
- ZHU HF, LI XF, ZHU YY, et al., 2015. Effect of root swelling disease on the growth, physiological and biochemical substances and reactive oxygen species metabolism of Chinese cabbage [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 35(12): 2469-2476. [朱红芳, 李晓锋, 朱玉英, 等, 2015. 根肿病对不结球白菜的生长及生理生化物质和活性氧代谢的影响 [J]. *西北植物学报*, 35(12): 2469-2476.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202403009

熊驰, 陈彬, 李政隆, 等, 2024. 中国苦苣苔科一新记录属——四轮苣苔属 [J]. 广西植物, 44(5): 998–1002.

XIONG C., CHEN B., LI ZL., et al., 2024. *Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke, a newly recorded genus of Gesneriaceae from China [J]. *Guihaia*, 44(5): 998–1002.

## 中国苦苣苔科一新记录属——四轮苣苔属

熊 驰<sup>1,2</sup>, 陈 彬<sup>3</sup>, 李政隆<sup>4</sup>, 赵 琼<sup>4</sup>, DO Van Truong<sup>5</sup>, 温 放<sup>1,2\*</sup>

( 1. 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西壮族自治区 广西植物研究所, 中国 广西 桂林 541006; 2. 广西植物研究所国家苦苣苔科种质资源库, 中国野生植物保护协会苦苣苔专委会, 中国苦苣苔科植物保育中心, 中国科学院桂林植物园, 中国 广西 桂林 541006; 3. 华东野生濒危资源植物保育中心, 上海辰山植物园, 中国 上海 201602; 4. 安徽大学 资源与环境工程学院, 中国 安徽 合肥 230601; 5. 越南国家自然博物馆, 越南科学技术研究院, 越南 河内 10072 )

**摘 要:** 该文报道了中国苦苣苔科 (Gesneriaceae) 一新记录属——四轮苣苔属 (*Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke)。该新记录属, 即四轮苣苔属仅有 3 种, 其中密花四轮苣苔 [*T. confertiflorum* (Drake) B. L. Burtt] 在我国首次记录。该研究提供了该属的形态描述和分种区别特征, 并提供了该种的详细形态描述及彩色照片。凭证标本馆藏于广西植物研究所标本馆 (IBK) 和上海辰山植物标本馆 (CSH)。

**关键词:** 密花四轮苣苔, 苦苣苔科, 新记录属, 广西, 中国

中图分类号: Q949 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0998-05

## *Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke, a newly recorded genus of Gesneriaceae from China

XIONG Chi<sup>1,2</sup>, CHEN Bin<sup>3</sup>, LI Zhenglong<sup>4</sup>, ZHAO Qiong<sup>4</sup>,  
DO Van Truong<sup>5</sup>, WEN Fang<sup>1,2\*</sup>

( 1. *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*; 2. *National Gesneriaceae Germplasm Resources Bank of Guangxi Institute of Botany, Gesneriad Committee of China Wild Plant Conservation Association, Guilin 541006, Guangxi, China*; 3. *Eastern China Conservation Center for Wild Endangered Plant Resources, Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602, China*; 4. *School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, Anhui, China*; 5. *Vietnam National Museum of Nature, Vietnam Academy of Science and Technology, Hanoi 10072, Vietnam* )

**Abstract:** *Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke, a newly recorded genus of Gesneriaceae from Guangxi, China is reported. *Tetraphyllum* has only three species. The morphological description and the distinctive features to the species of

收稿日期: 2024-03-07 接受日期: 2024-05-27

基金项目: 广西科技计划项目 (桂科 ZY21195050); 广西自然科学基金 (2024GXNSFAA010462); 中国科学院战略生物资源能力建设项 (KFJ-BRP-017-68); 广西科学院基本科研业务费项目 (CQZ-C-1901)。

第一作者: 熊驰 (1995—), 硕士, 研究方向为荨麻科、苦苣苔科植物系统进化, (E-mail) [guilinxiongchi@126.com](mailto:guilinxiongchi@126.com)。

\*通信作者: 温放, 博士, 研究员, 研究方向为园林植物和观赏植物育种和应用、植物分类学和保育生物学, (E-mail) [wenfang760608@139.com](mailto:wenfang760608@139.com)。

*Tetraphyllum* are provided, and the detailed morphological description and photos of *T. confertiflorum* (Drake) B. L. Burt are provided. The voucher specimens are preserved in the Herbarium of Guangxi Institute of Botany (IBK) and Shanghai Chenshan Herbarium (CSH).

**Key words:** *Tetraphyllum confertiflorum*, Gesneriaceae, new recorded genus, Guangxi, China

四轮苣苔属 (*Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke) 于 1883 年建立 (Clarke, 1883), 建立之初为单型属, 只有四轮苣苔 (*T. bengalense* C. B. Clarke) 1 种, 分布于孟加拉国、不丹以及印度东北部。1896 年, Stapf 发表了该属第 2 个物种——玫红四轮苣苔 (*T. roseum* Stapf), 分布于泰国 (Ridley, 1896), Lim 等 (2021) 报道了其在老挝的新分布记录。1962 年, Burt 将原肋蒴苣苔属 (*Didissandra* C. B. Clarke) 中的 *D. confertiflora* Drake (Drake, 1890) 归入四轮苣苔属, 即密花四轮苣苔 [*Tetraphyllum confertiflorum* (Drake) B. L. Burt], 分布于越南北部 (Burt, 1962)。但是, 在越南植物志中 (Vu, 2017), 作者同意 Pellegrin (1926) 的观点, 认为其为短筒苣苔属 (*Boeica* C. B. Clarke) 的 1 种, 即密花短筒苣苔 [*Boeica confertiflora* (Drake) Pellegrin.]。经过标本查阅和文献研究, 我们认为其与四轮苣苔属叶对生、聚伞花序腋生、紧密、柱头不明显 2 裂等特征相符, 而与短筒苣苔属叶互生、聚伞花序多次分枝似圆锥状或不分枝、柱头头状等特征不同, 属于四轮苣苔属植物。因此, 目前四轮苣苔属内已知共 3 种。

值得一提的是, Doweld 认为早在 1880 年, 属名“*Tetraphyllum*”就作为被子植物化石属 *Tetraphyllum* Hosius & von der Marck 发表, *Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke 为晚出同名, 应被修订为 *Tetraphylloides* Doweld (Doweld, 2017)。Bertling 在仔细研究化石模式标本后认为, 其代表的是某种动物的痕迹化石, 由于动物学和植物学属名不存在竞争关系, 因此 Doweld 的修订不合法 (Bertling, 2019)。Middleton 等认为, 根据国际藻类、菌物和植物命名法规 (深圳法规) 条款 54.1a, 尽管 *Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke 作为晚出同名是不合法的, 但根据条款 36.1, *Tetraphyllum* Hosius & von der Marck 在发表时被暂时归入植物类, 被其作者接受, 发表的合法性存在争议 (Middleton et al., 2021)。由于 *Tetraphyllum* Hosius &

von der Marck 是否合法发表决定 *Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke 是否为晚出同名, 并且前者自发表以来未出现在其他文献中, 因此 Middleton 等建议保留 *Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke。我们同意 Middleton 等人的观点。

2023 年 7 月, 笔者在广西那坡县百省乡进行野外植物调查时, 于林下沟谷边发现一较为特别的苦苣苔科植物, 该物种 4 枚叶片生于茎顶端, 花白色, 簇生于叶腋。对其进行详细的观察记录, 拍摄彩色照片, 并对花部进行精细解剖, 同时查阅相关标本和文献 (Drake, 1890; Pellegrin, 1926; Burt, 1962; Vu, 2017; 韦毅刚, 2018; 韦毅刚等, 2022), 笔者确认该植物是中国首次记录的物种——*Tetraphyllum confertiflorum*, 其中四轮苣苔属 (*Tetraphyllum*) 为我国首次记录, 特报道如下。

## 四轮苣苔属

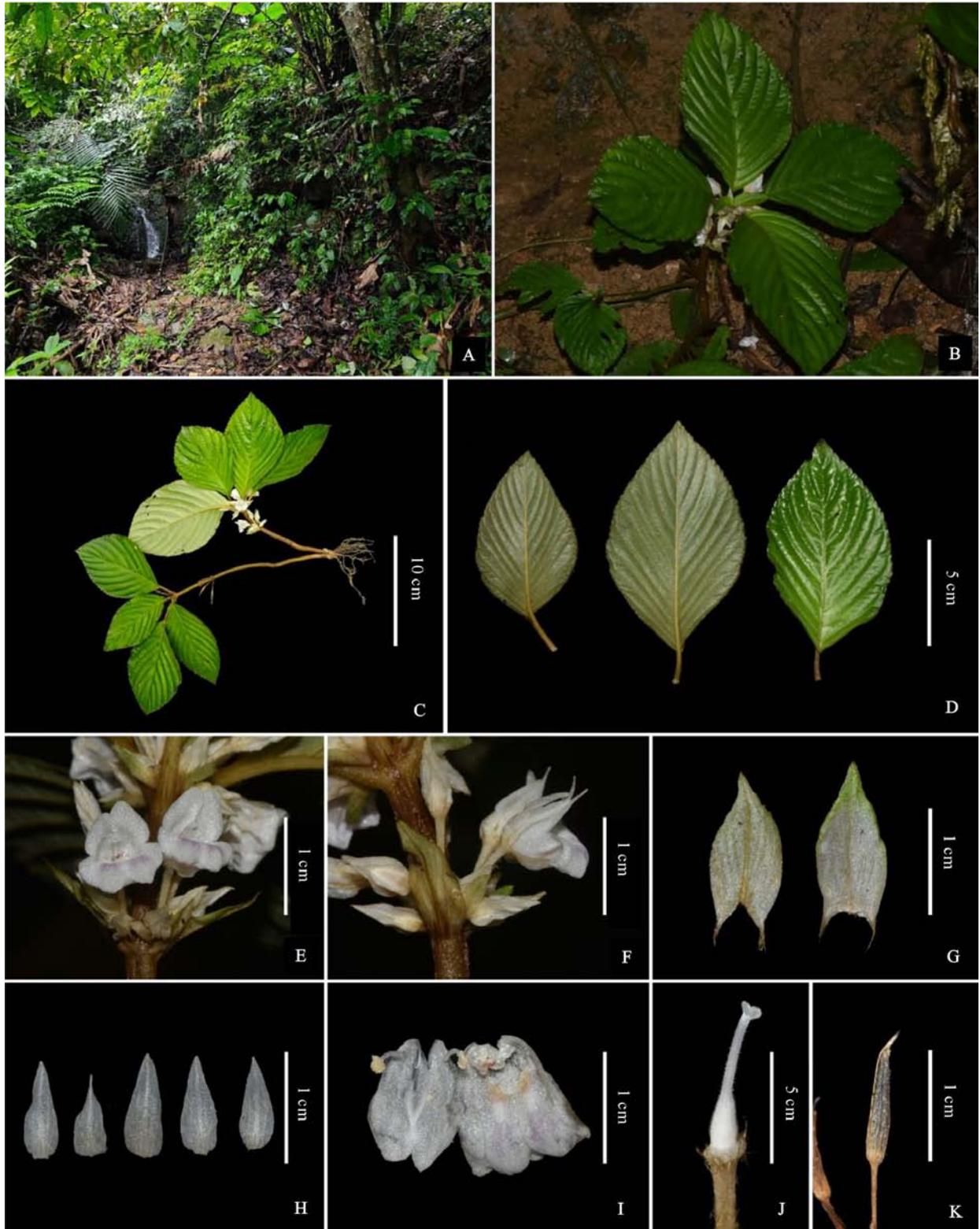
*Tetraphyllum* Griff. ex C. B. Clarke in A. L. P. P. de Candolle & A. C. P. de Candolle, Monogr. Phan. 5: 137. 1883. Type: *T. bengalense* C. B. Clarke.

多年生草本。茎直立, 被长柔毛, 叶对生, 在近顶端节间极度缩短, 呈假轮生。叶具短柄或 (近) 无柄, 卵形、菱形或宽披针形, 部分两侧不对称, 基部偏斜。聚伞花序腋生, 紧密。萼片 5, 离生或基部联合。花白色、蓝色或粉红色, 花冠钟形, 2 唇形或近辐射对称。可育雄蕊 4, 二强; 或 2。子房卵球形, 花柱细长, 柱头不明显 2 裂。蒴果 4 裂。

目前本属共有 3 种, 产于南亚西部和中南半岛。密花四轮苣苔 (*T. confertiflorum*) 的花白色, 明显 2 唇形, 其余 2 者花不为白色, 近辐射对称, 易于区别。玫红四轮苣苔 (*T. roseum*) 的花粉红色, 花序疏散, 而四轮苣苔 (*T. bengalense*) 的花蓝色, 花序头状, 可以区别。

密花四轮苣苔 图版 I

*Tetraphyllum confertiflorum* (Drake) B. L. Burt



A. 生境; B, C. 植株; D. 叶; E. 花正面; F. 花侧面; G. 苞叶; H. 萼片; I. 花冠解剖; J. 雌蕊; K. 蒴果。

A. Habitat; B, C. Plant; D. Leaves; E. Face view of flower; F. Side view of flower; G. Bracts; H. Calyx lobes; I. Opened corolla; J. Pistil; K. Capsule.

图版 I 密花四轮苣苔

Plate I *Tetraphyllum confertiflorum* (Drake) B. L. Burtt

in Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 24: 49. 1962;  
— *Didissandra confertiflora* Drake in Bull. Annuel  
Soc. Philom. Paris, sér. 8, 2: 127. 1890.

多年生草本。茎直立,高 15~30 cm,密被棕黄色长柔毛。叶对生,在近顶端节间极度缩短,通常第二、第三节间上的成熟叶片较大,呈假轮生,具柄,最顶端有时散生 1 对幼叶;第四节间及以下生有成对的狭三角形叶(苞叶),无柄。叶片纸质,卵形或菱状卵形,长 5~12 cm,宽 3~6 cm,顶端急尖,基部宽楔形,稍不对称,边缘有小牙齿,两面初被绢状柔毛,后上面变无毛,下面沿脉被贴伏棕黄色长柔毛,侧脉 6~11 条,近平行;叶柄长 0.5~1.5 cm,被棕黄色长柔毛。聚伞花序生于叶腋,簇生状,花序梗短,不明显,具 15 或更多花;苞叶狭三角形,长约 1.5 cm,宽约 0.6 cm;约有 7 条细脉,脉上被柔毛;花梗长 0.5~1.2 cm,被长柔毛。花萼 5 裂达基部,裂片阔披针形至狭三角形,长 7~9 mm,宽 2~3 mm,外面沿中肋被长柔毛,内面无毛。花冠阔钟形,白色,长约 5 mm,2 唇形,上唇长约 4 mm,2 裂至中部,裂片卵状三角形,顶端圆钝,下唇长约 6 mm,具 2 浅紫红色斑纹,3 浅裂,裂片三角形,近等大,顶端圆钝。雄蕊 5,着生于花冠基部,可育雄蕊 4,二强,上部雄蕊长约 3 mm,花丝线形,花朵初开时稍弯曲,花朵开放后期或花粉散出后螺旋状缠绕;下部雄蕊长约 4 mm,稍扭曲;退化雄蕊 1,不明显,线形,长约 2 mm。花盘不明显,高约 0.5 mm。雌蕊长约 6 mm,被短柔毛和腺毛,子房长圆形,长 2~3 mm,直径 1~1.2 mm,花柱长 3~4 mm,柱头浅裂,扇形。蒴果长约 1 cm,直径约 1.5 mm。花期 5—7 月。

China (中国): Guangxi (广西), Napo (那坡), Baisheng (百省), Nonglong Village (弄陇村), 23°12' N, 105°33' E. Alt. 685 m, 2023-07-03, B. Chen, H. J. Wei & Z. W. Zhu (陈彬, 韦宏金, 朱宗威) CB04343 (CSH!); 同地 (same location), 2023-07-08, C. Xiong & Z. L. Li (熊驰, 李政隆) XC20230708-01 (IBK!)

中越边境地区有中南半岛内陆“绿色大三角洲”之称,蕴藏着极为丰富的生物资源,植物物种多样性和特有性高。近年来,相关研究人员在该地区发现了大量新物种,如石生贯众 (*Cyrtomium calcis* Liang Zhang, N. T. Lu & Li Bing Zhang) (Lu et al., 2023)、那坡耳蕨 (*Polystichum napoense*

C. Xiong & R. H. Jiang) (Xiong et al., 2023)、醉香秋海棠 (*Begonia barosma* X. X. Feng, Y. N. Huang & Z. X. Liu) (Feng et al., 2023) 等;同时,发现了许多中国新记录属和新记录种,如心萼藤属 (*Cordisepalum* Verdc.)——小花心萼藤 (*Cordisepalum phalanthopetalum* Staples) (丁洪波等, 2023)、金平带唇兰 (*Tainia epiphytica* S. Sarkar, Agrawala, S. Chakraborty, D. Maity & Odyuo) (龙波等, 2023)、多支守宫木 (*Sauropus racemosus* Beille) (胡仁传等, 2023) 等。

那坡县位于中国广西西南部,紧邻越南北部河江省 (Tinh Hà Giang), 两地植物区系相似,越南北部河江省有密花四轮苣苔标本记录,而中国广西那坡县很可能有该物种的分布。密花四轮苣苔发现于林下沟谷边,其群落草本层主要伴生种为薄叶卷柏 [*Selaginella delicatula* (Desv.) Alston]、长柄赤车 [*Pellionia latifolia* (Blume) Boerl.]、十字苣苔 [*Stauroanthera umbrosa* (Griff.) C. B. Clarke]。此外,我们还对周围相似的生境进行了考察,但并未发现第 2 个分布点,目前已知唯一居群仅有 10 余个个体,并且距离公路较近,受人类活动干扰较严重。因此,有必要对周围展开更详尽的调查,从多方面来评估工作。广西苦苣苔科植物资源丰富,在本属的国家级分布新记录被发现之前,境内共有野生苦苣苔科植物 33 属 285 种 16 变种 (韦毅刚等, 2023),四轮苣苔属的发现,使广西的苦苣苔科植物提升到了 34 个属,不仅为我国苦苣苔科植物研究提供了更为丰富的基础资料,也为广西植物区系研究和多样性保护提供了材料。

## 参考文献:

- BERTLING M, 2019. Trace fossils mistaken as plants: the nomenclatural status of *Tetraphyllum* (Gesneriaceae) [J]. *Phytotaxa*, 425(1): 63-66.
- BURTT BL, 1962. Studies in the Gesneriaceae of the old world XXII: Miscellaneous transfers and new species [J]. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh*, 24: 41-49.
- CLARKE CB, 1883. *Cyrtandreae* (Gesneracearum tribus) [M]//CANDOLLE A, CANDOLLE C. *Monographiae phanerogamarum; prodromi, nunc continuatio, nunc revisio*: Vol. 5. Fasc.1.G. Masson, Paris: 1-304.
- DING HB, WANG LY, QUAN DL, et al., 2023. Additions to

- the seed plant flora in Yunnan, China [J]. *Biodivers Sci*, 31 (10): 23254. [丁洪波, 王立彦, 全东丽, 等, 2023. 中国云南种子植物区系新资料 [J]. 生物多样性, 31(10): 23254.]
- DRAKE M, 1890. Contribution a la flore du Tonkin [J]. *Bulletin de la Société philomathique de Paris*, 8(2): 127–130.
- DOWELD AB, 2017. *Tetraphylloides*, a new replacement name for *Tetraphyllum* C. B. Clarke (Gesneriaceae) non *Tetraphyllum* Hosius & von der Marck (fossil Magnoliophyta) [J]. *Phytotaxa*, 329(3): 293–295.
- FENG XX, CHEN YM, LIU JX, et al., 2023. *Begonia barosma*, a new species in *Begonia* sect. *Coelocentrum* (Begoniaceae) from limestone karsts across Sino-Vietnamese Border [J]. *Taiwania*, 68(3): 349–354.
- 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. [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.]
- LIM CK, LEE KE, CHO HS, et al., 2021. New records of flowering plants collected from the Phou Khao Khouay National Biodiversity Conservation Area for the flora of Laos [J]. *Korean J Plant Taxon*, 51(3): 305–318.
- LONG B, ZHANG Z, ZHANG Y, et al., 2023. *Tainia epiphytica*, a new record of Orchidaceae from China [J]. *Subtrop Plant Sci*, 52(4): 343–346. [龙波, 张泽, 张煜, 等, 2023. 中国带唇兰属一新记录种——金平带唇兰 [J]. 亚热带植物科学, 52(4): 343–346.]
- LU NT, WEI HJ, VUONG LD, et al., 2023. *Cyrtomium calcis* sp. nov. and six new records of the shield fern family (Dryopteridaceae) from Vietnam [J]. *Phytotaxa*, 583(1): 15–26.
- MIDDLETON DJ, BERTLING M, MCNEILL J, et al., 2021. (2809) Proposal to conserve the name *Tetraphyllum* Griff. ex CB Clarke (Gesneriaceae) against *Tetraphyllum* Hosius & Marck (published as fossil *Magnoliophyta*) [J]. *Taxon*, 70(2): 437–438.
- RIDLEY HN, 1896. *Cyrtandraceae Malayenses* [J]. *J Linnean Soc Bot*, 32: 497–528.
- PELLEGRIN F, 1926. Les Gesnéracées-Cyrtandrées d'Indo-Chine [J]. *Bulletin de la Société botanique de France*, 73: 412–429.
- VU XP, 2017. *Flora of Vietnam – Gesneriaceae: Vol. 18* [M]. Hanoi: Publishing House for Science & Technology, 76–264.
- WEI YG, 2018. The distribution and conservation status of native plants in Guangxi, China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 543–567. [韦毅刚, 2018. 广西本土植物及其濒危状况 [M]. 北京: 中国林业出版社: 543–567.]
- WEI YG, DO VT, WEN F, 2022. A checklist to the plants of Northern Vietnam [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 378–388. [韦毅刚, DO Van Truong, 温放, 2022. 越南北部地区植物名录 [M]. 北京: 中国林业出版社: 378–388.]
- WEI YG, WEN F, XIN ZB, et al., 2023. A checklist of wild vascular plants in Guangxi, China [J]. *Biodivers Sci*, 31 (6): 23078. [韦毅刚, 温放, 辛子兵, 等, 2023. 广西野生维管植物名录 [J]. 生物多样性, 31(6): 23078.]
- XIONG C, LI ZL, YANG ZM, et al., 2023. *Polystichum napoense* (Dryopteridaceae), a new cave-dwelling fern species from Guangxi, China [J]. *Phytotaxa*, 601(1): 42–50.

(责任编辑 蒋巧媛 王登惠)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202305043

李孟凯, 余应鹏, 王伟, 等, 2024. 中国石斛属(兰科)植物新资料 [J]. 广西植物, 44(5): 1003–1006.

LI MK, YU YP, WANG W, et al., 2024. New records of *Dendrobium* (Orchidaceae) from China [J]. *Guihaia*, 44(5): 1003–1006.



## 中国石斛属(兰科)植物新资料

李孟凯<sup>1,2</sup>, 余应鹏<sup>1,2</sup>, 王伟<sup>1,2</sup>, 邢震<sup>1,2</sup>, 陈学达<sup>1,2\*</sup>

(1. 西藏农牧学院 资源与环境学院, 西藏 林芝 860000; 2. 西藏农牧学院 兰科植物资源中心, 西藏 林芝 860000)

**摘要:** 在西藏开展兰科植物资源调查过程中,发现了2种石斛属(金石斛组)物种,通过文献和标本的查阅之后,分别确定为麦氏金石斛(*Dendrobium macraei* Lindl.)和西藏金石斛(*D. ritaeantum* King & Pantl.),两者均为中国首次记录。其中,麦氏金石斛与流苏金石斛(*D. plicatile* Lindley)近似,不同之处在于前者唇瓣中裂片边缘全缘,中裂片具2条纵脊,并仅延伸至唇瓣中部,先端凹;西藏金石斛虽然植株与狭叶金石斛[*D. angustifolium* (Blume) Lindl.]近似,但该种花很小,萼片和花瓣不具紫色条纹且唇瓣长达1.4 cm,侧裂片三角形,花期时容易区分。同时,该文还提供了该2种石斛属植物详细的形态特征描述以及解剖图版等资料,凭证标本保存于西藏农牧学院标本馆。该发现丰富了中国兰科植物本底资料以及潜在药用植物资源储备,对中国兰科植物的生物多样性研究和药用兰科资源的调查具有重要意义。

**关键词:** 石斛属, 兰科, 新记录, 地理分布, 西藏, 中国

中图分类号: Q949 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-1003-04

## New records of *Dendrobium* (Orchidaceae) from China

LI Mengkai<sup>1,2</sup>, YU Yingpeng<sup>1,2</sup>, WANG Wei<sup>1,2</sup>, XING Zhen<sup>1,2</sup>, CHEN Xueda<sup>1,2\*</sup>

(1. Resources & Environment College, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi 860000, Xizang, China;

2. Orchid Conservation Center, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi 860000, Xizang, China)

**Abstract:** *Dendrobium* is the second largest genus of Orchidaceae, distributed in southern and southwestern China. The number of *Dendrobium* is large, but some taxa have not been discovered. During the investigation of orchid resources in Xizang, two *Dendrobium* species were discovered, which were identified as *D. macraei* Lindl. and *D. ritaeantum* King & Pantl. Both were recorded for the first time in China. The results are as follows: *D. macraei* is similar to *D. plicatile*, with the difference that the edge of the middle lobe of lip is entire, apex concave; *D. ritaeantum* is similar to *D. angustifolium*, the flowers of the former are very small, and sepals and petals do not have purple stripes, and the lip is triangular up to 1.4 cm in length. The detailed morphological characteristics and photographs of the two species are provided. The specimens are stored in the Herbarium of Xizang Agricultural and Animal Husbandry University. This discovery enriches the local data and the potential medicinal plant resource reserve of orchids in China, and is of great significance to the biodiversity study of orchids and the investigation of medicinal orchid resources.

**Key words:** *Dendrobium*, Orchidaceae, new records, geographical distribution, Xizang, China

收稿日期: 2023-10-22 接受日期: 2023-12-30

基金项目: 西藏农牧学院 2023 年研究生教学改革建设项目; 西藏现代林业技术支撑体系研究项目 (2018XZ503118002)。

第一作者: 李孟凯(1997—), 硕士研究生, 研究方向为兰科植物分类, (E-mail) 571778219@qq.com。

\*通信作者: 陈学达, 硕士, 助教, 研究方向为植物种质资源及遗传育种, (E-mail) dalacat@126.com。

石斛属 (*Dendrobium* Sw.) 隶属于兰科 (Orchidaceae) 沼兰族 (Malaxeeae) 石斛亚族 (Dendrobiinae), 全世界有 1 800 余种, 主要分布于东亚、南亚以及东南亚, 包括中国、日本、印度、菲律宾、印度尼西亚、澳大利亚、新几内亚、越南和太平洋诸岛, 是兰科植物中最大属之一, 仅次于石豆兰属 (*Bulbophyllum* Thouars) (Zhu et al., 2009; Schuiteman et al., 2012)。本属的特征是茎丛生, 直立或下垂, 具 1 节或多节, 花序侧生, 侧萼片基部与蕊柱足形成 1 个萼囊, 花粉 4 个, 每 2 个形成 1 对。中国有 80 余种, 主要分布于长江以南诸省 (区), 其中广西、云南、西藏的种类最为丰富。近年来, 随着野外科学考察和专项研究的开展, 一些石斛属新种和新记录种陆续被发现 (Guang et al., 2010; 马良等, 2020)。

2020—2022 年, 西藏兰科植物资源中心科研人员在兰科植物资源调查中, 采集到 2 种正值花期的石斛属 (金石斛组) 植物, 后经查阅文献与标本比对, 发现该 2 种植物分别为麦氏金石斛 (*D. macraei*) 和西藏金石斛 (*D. ritaeantum*)。此前两者在国内均未有记录报道, 为中国新记录种。该 2 种石斛属植物原隶属于金石斛属 (*Flickingeria* Hawkes), 该属原是根据假鳞茎圆柱形或梭状, 明显比根状茎粗, 顶生 1 枚叶; 花小, 单生或 2~3 朵成簇, 从叶腋或叶基背侧发出, 花期特别短 (有的从开花到凋谢仅半天) 等重要的形态特征由石斛属分离出来 (Burke et al., 2008)。但目前, 在对石斛亚族的分子系统发生重建研究中发现, 石斛亚族中的卡德兰属 (*Cadetia*)、流星石斛属 (*Diplocaulobium*)、双花石斛属 (*Grastidium*) 与金石斛属等嵌套在石斛属中。因此, 该属又被重新归入石斛属, 并划分至金石斛组 (Yukawa et al., 1993, 1996, 2000; Yukawa, 2001; Clements, 2003, 2006; Burke et al., 2008)。此外, 本文还提供了 2 种石斛属植物的详细形态特征描述及解剖图等, 凭证标本保存于西藏农牧学院标本馆。

麦氏金石斛 (新拟) 图 1: A-G

*Dendrobium macraei* Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl. 75. 1830. *Flickingeria macraei* (Lindl.) Seidenf., Dansk Bot. Ark. 34: 39. 1980. *Callista macraei* (Lindl.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 655. 1891. *Ephemerantha macraei* (Lindl.) P. F. Hunt & Summerh., Taxon 10:

105. 1961. *Flickingeria rabanii* (Lindl.) Seidenf., Dansk Bot. Ark. 34: 43. 1980. **Type:** Sri Lanka, 1829, *Macrae*, J., #21 (K000960027) (K! -holotype).

附生草本。根状茎匍匐, 有明显节, 黄绿色。茎具分枝, 假鳞茎殊生在茎上, 梭形, 长 2.5~5 cm, 粗约 1 cm, 顶生 1 枚叶。叶狭披针形, 长 5.2~12.5 cm, 宽 1.7~2.5 cm, 先端微凹, 基部稍收狭, 具很短的柄。花序从叶的基部背侧生出, 基部被覆 2~3 枚簇生的鳞片状鞘, 具 1~2 朵花; 花梗和子房长约 1 cm; 花质地稍厚; 萼片和花瓣黄白色; 中萼片卵形, 长约 1 cm, 宽约 0.3 mm, 先端钝, 具 5 条脉; 侧萼片斜卵形, 下弯, 与中萼片近等长, 宽约 5 mm, 先端钝, 具 5 条脉; 花瓣狭卵形, 等长于萼片, 宽约 2 mm, 先端钝, 具 3 条脉; 唇瓣近卵形, 先端收狭为楔形, 长 1.0~1.2 cm, 宽约 4 mm, 3 裂; 侧裂片卵状三角形, 直立, 全缘; 中裂片完全展开后呈“T”形, 边缘全缘, 先端微凹; 唇盘具 2 条黄色的褶脊, 从唇瓣基部延伸至中部; 蕊柱短, 长约 3 mm, 具长 5 mm 的蕊柱足。药帽白色, 半球形。花粉团蜡质, 长圆形, 4 个, 成 2 对。

花期: 7—8 月。

分布: 印度, 斯里兰卡; 中国西藏 (中国新记录)。

凭证标本: 西藏自治区墨脱县德兴乡, 附生于海拔 970 m 的常绿阔叶林树干上, 2019 年 7 月, 李孟凯, 王伟 2019309 (TAAHUC)。

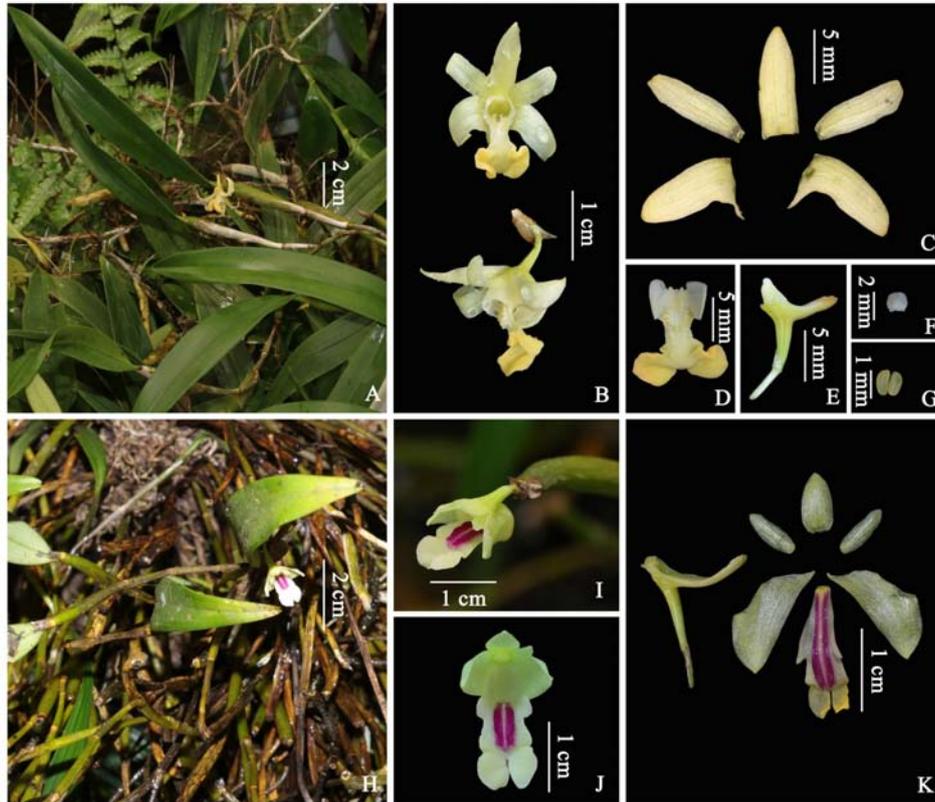
种群数量和大小: 该种仅在德兴乡发现 3 处分布点, 共 7 个居群。

生境: 附生于常绿阔叶林的树干或湿润岩壁上。

讨论: 本种与流苏金石斛 (*D. plicatile*) 近似, 如花生于叶背面, 萼囊与子房交成直角或钝角。二者的不同之处在于前者唇瓣中裂片边缘全缘, 中裂片具 2 条纵脊, 仅延伸至唇瓣中部, 先端凹; 后者唇瓣中裂片边缘波浪形, 中裂片具 3 条纵脊, 延伸至唇瓣先端, 先端不凹。

西藏金石斛 (新拟) 图 1: H-K

*Dendrobium ritaeantum* King & Pantl. J. Asiat. Soc. Bengal, Pt. 2, Nat. Hist. 66: 583. 1897. *Flickingeria ritaeana* (King & Pantl.) A. D. Hawkes Orchid Weekly 2: 459. 1961; *Desmotrichum ritaeantum* (King & Pantl.) Kraenzl. in H. G. A. Engler (ed.), Pflanzenr., IV, 50 II B 21: 351. 1910. *Ephemerantha ritaeana* (King & Pantl.) P. F. Hunt & Summerh. in Taxon 10: 106. 1961. **Type:**



A-G. 麦氏金石斛 (A. 生境; B. 花; C. 花解剖; D. 唇瓣; E. 蕊柱和子房; F. 药帽; G. 花粉团); H-K. 西藏金石斛 (H. 生境; I-J. 花; K. 花解剖)。

A-G. *Dendrobium macraei* (A. Habit; B. Flower; C. Split flower; D. Lip; E. Column and ovary; F. Anther cap; G. Pollinia); H-K. *D. ritaeantum* (H. Habit; I-J. Flower; K. Split flower).

图 1 石斛属的 2 个新记录种

Fig. 1 Two newly recorded species of *Dendrobium*

India, June, 1899, *Prain, D.*, #295 (G00165765) (G! -holotype).

根状茎匍匐,具多分枝,每相距 4~5 个节间发出 1 个茎,有明显节间。假鳞茎黄绿色,细圆柱形,长 3~4 cm,非常纤细,顶生 1 枚叶。叶革质,狭卵形,长 5~8 cm,宽 10~12 mm,先端锐尖,微凹,基部稍收狭,具很短的柄。花序通常为单朵花,生于叶基部的背侧,基部被覆 2~3 枚鳞片状鞘;花梗和子房长约 8 mm;花很小,花期极短,仅开放半天;萼片和花瓣淡黄色;中萼片卵状椭圆形,长 4~5 mm,宽约 3 mm,先端钝,具 5 条脉;侧萼片斜三角形,比中萼片宽大,先端渐尖,具 5 条脉;花瓣狭卵形,长约 5 mm,宽约 2 mm,先端渐尖,具 3 条脉;唇瓣长卵形,长约 1.4 cm,宽 0.5 cm,3 裂;侧裂片直立,先端近三角形,先端锐尖;中裂片近倒卵形,边缘全缘,前部深 2 裂;唇盘具 2 条紫

色褶片,从唇瓣基部延伸至近先端;蕊柱长约 3 mm,具长约 7 mm 的蕊柱足。

花期:4—6 月。

分布:印度,越南;中国西藏(中国新记录)。

凭证标本:西藏自治区墨脱县背崩乡,附生于海拔 1 430 m 的常绿阔叶林树干上,2022 年 6 月,陈学达,李孟凯 2022177(TAAHUC)。

其他查阅标本:India, Assam, Jowai, Jaintea Hills, 1899 年 5 月, *prain s.n.*, P00387242 (P); Assam, Jowai, Jaintea Hills, 1899 年 5 月, *prain* 295, M-0226922; Assam, Jowai, Jaintea Hills, 1899 年 5 月, *prain* 100, U.1460778。

种群数量和大小:该种在墨脱常见,目前在墨脱镇、德兴乡和背崩乡均有分布,约 30 个居群。

生境:附生于常绿阔叶林中的树干上。

讨论:本种植株形态与狭叶金石斛 (*D.*

*angustifolium*) 近似,假鳞茎细而短,叶片狭披针形。但本种花很小,萼片和花瓣不具紫色条纹,唇瓣长达 1.4 cm,侧裂片三角形。

麦氏金石斛模式产地为斯里兰卡, King 和 Pantling(1898)在 *The orchids of the Sikkim-Himalaya* 中记录到该种分布于印度锡金, Pagag 等(2015)描述了该种分布于尼泊尔、印度阿萨姆邦、缅甸东北部和老挝等地,这表明该种的分布不仅仅局限于斯里兰卡、东南亚等热带区域,也可分布至喜马拉雅南麓的亚热带地区。墨脱地处东喜马拉雅南麓,全年气候温润,该种在墨脱的发现也证实了其分布是连续的,说明墨脱的兰科植物区系不仅与印度东北部等毗邻地区有着紧密的联系,还可能与东南亚地区的兰科植物有着一定的关联。通过查阅西藏金石斛的标本,发现印度中部和东北部、越南均有分布,但通过与模式标本比对,采自越南的标本(MBG5172928、MBG5176267)无花无果,从整体植株来看,植株较大,假鳞茎直立,簇生,根状茎短,体态与分布于我国海南、广西以及越南等地的狭叶金石斛非常接近。因此,我们认为这 2 份标本是狭叶金石斛的误定。采自印度东北部的标本(P00387242、M-0226922、U.1460778)植株较小,假鳞茎略微扭曲,花生于叶背面,与模式标本较为一致。因此,分布于印度东北部的应为西藏金石斛,墨脱与印度东北部毗邻,从地缘关系来看,采自墨脱的标本应当是该种。通过标本我们断定,狭叶金石斛仅分布于印度尼西亚及其以北的越南与我国南部,西藏金石斛则仅分布于喜马拉雅东段的南麓地区,是个狭域分布种。

金石斛类植物为我国传统中药,在临床上常常代替石斛类药材使用(李涛和何璇,2016),李玲等(2020)发现滇金石斛(*D. albopurpureum*)对致龋菌生长有抑制作用,可以作为防治龋齿的天然药物。

本次发现的 2 种金石斛属植物丰富了中国兰科植物本底资料,以及潜在的药用植物资源储备,对中国兰科植物的生物多样性研究和药用兰科资源的调查具有重要意义。

## 参考文献:

BURKE JM, BAYLY MJ, ADAMS PB, et al., 2008. Molecular phylogenetic analysis of *Dendrobium* (Orchidaceae), with

- emphasis on the Australian section *Dendrocoryne*, and implications for generic classification [J]. *Aust Syst Bot*, 21: 1-14.
- CLEMENTS MA, 2003. Molecular phylogenetic systematics in the Dendrobiinae (Orchidaceae), with emphasis on *Dendrobium* section *Pedilonum* [J]. *Telopea*, 10: 247-298.
- CLEMENTS MA, 2006. Molecular phylogenetic systematics in Dendrobieae (Orchidaceae) [J]. *Aliso*, 22: 465-480.
- GUANG WH, LONG CL, JIN XH, 2010. *Dendrobium wangianguii* (Orchidaceae), a new species belonging to section *Dendrobium* from Yunnan, China [J]. *Bot J Linn Soc*, 157(2): 217-221.
- KING G, PANTLING R, 1898. The orchids of the Sikkim Himalaya [J]. *Ann R Bot Gard Calcutta*, 8: 1-342.
- LI L, HU JT, LUO M, et al., 2020. Study on the isolation and identification of ent-pimarane diterpenoids from *Flickingeria albopurpurea* and their anti-caries effect [J]. *J Guangdong Pharm Univ*, 36(2): 5. [李玲, 胡继藤, 罗密, 等, 2020. 滇金石斛中 4 个对映海松烷二萜化合物的分离鉴定及其抗龋作用研究 [J]. *广东药科大学学报*, 36(2): 5.]
- LI T, HE X, 2016. Comparative study on the macroscopical identification characters of twenty-seven herbal medicines of *Dendrobium* [J]. *WCJ PS*, 31(1): 54-57. [李涛, 何璇, 2016. 石斛属 27 种药用植物的性状鉴定特征比较 [J]. *华西药学杂志*, 31(1): 54-57.]
- MA L, DONG JW, CHEN SP, et al., 2020. *Dendrobium naungmungense* Q. Liu & X. H. Jin, a new Record of Orchidaceae from China. [J] *J Trop Subtrop Bot*, 28(2): 201-202. [马良, 董建文, 陈世品, 等, 2020. 瑙蒙石斛, 中国兰科一新记录种 [J]. *热带亚热带植物报*, 28(2): 201-202.]
- PAGAG K, SINGH S, ROY DK, 2015. Notes on blooming of a rare orchid *Flickingeria macraei* [J]. *Keanean J Sci*, 4: 35-38.
- SCHUITEMAN A, 2012. Typification of infrageneric taxa in *Dendrobium* (Orchidaceae) [J]. *Muelleria: An Australian J Bot*, 30(1): 3-7.
- YUKAWA T, 2001. Molecular phylogeny of *Dendrobium* [C]//NAGATA H, ICHIHASHI S. Proceedings of the seventh Asia Pacific orchid conference (APOC7), Nagoya, Japan: 69-71.
- YUKAWA T, KITA K, HANDA T, 2000. DNA phylogeny and morphological diversification of Australian *Dendrobium* (Orchidaceae) [J]//WILSON KL, MORRISON DA, Monocots: systematics and evolution, Melbourne, Australia: CSIRO Publishing: 465-471.
- YUKAWA T, KURITA S, NISHIDA M, et al., 1993. Phylogenetic implications of chloroplast DNA restriction site variation in subtribe Dendrobiinae (Orchidaceae) [J]. *Lindleyana*, 8: 211-221.
- YUKAWA T, OHABA H, CAMERON KM, et al., 1996. Chloroplast DNA phylogeny of subtribe Dendrobiinae (Orchidaceae): insights from a combined analysis based on rbcL sequences and restriction site variation [J]. *J Plant Res*, 109: 169-176.
- ZHU GH, JI ZH, JEFFREY JW, et al., 2009. *Dendrobium*. Flora of China: Vol. 25 [M]. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press: 367-397.

(责任编辑 蒋巧媛 王登惠)

公益广告

# 国际生物多样性日

—— 5月22日 ——

生物多样性 你我共参与

BE PART OF THE PLAN



《广西植物》编辑部 宣

# 广西植物被国际和国内重要数据库收录:

- ☆ 瑞典《开放获取期刊目录》(DOAJ)
- ☆ 俄罗斯《文摘杂志》(AJ)
- ☆ 美国《化学文摘》(CA)
- ☆ 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)、《哥白尼索引期刊数据库》(ICI World of Journal)
- ☆ 日本《日本科学技术振兴机构数据库》(JST)
- ☆ 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》—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
- ☆ 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—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44卷 第5期 2024年5月

## GUIHAIA

Monthly, Started in 1981  
Vol. 44 No. 5 May 2024

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  
广西植物学会

名誉主编: 马克平  
主 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  
地 址: 桂林市雁山 邮编: 541006  
电话/传真: (0773) 3550074  
电子信箱: [guihaia@gxib.cn](mailto:guihaia@gxib.cn)  
网 址: <http://www.guihaia-journal.com>

出版单位: 科学出版社  
(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: 科学出版社

国内发行: 中国邮政集团有限公司桂林市分公司

海外总发行: 中国国际图书贸易集团有限公司  
(北京399信箱)

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

Honorary Editor-in-Chief: MA Keping

Editor-in-Chief: LI Xiankun

Associate Editors-in-Chief: JIANG Qiaoyuan(Managing) LI Li

Edited by Editorial Office of GUIHAIA

Addr.: Yanshan, Guilin 541006, Guangxi, China

Tel./Fax: 86-773-3550074

E-mail: [guihaia@gxib.cn](mailto:guihaia@gxib.cn)

<http://www.guihaia-journal.com>

Published by Science Press

(16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China)

Printed by Guilin Daily Printer (China)

Subscribed by All Local Post Offices in China

Distributed by Science Press

Domestically Distributed by Guilin Branch of China Post Group Co., Ltd.

Overseas Distributed by China International Book Trading Corporation  
(P.O.Box 399, Beijing)

ISSN 1000-3142  
CN 45-1134/Q

国内定价: 45.00元  
国内邮发代号: 48-43  
国外发行代号: MO-5054



(购买本刊请扫上方二维码)

ISSN 1000-3142



9 771000 314244

国内外公开发行人