

DOI: 10.5846/stxb202204201077

李雨亭, 钟全林, 李宝银, 廖鹏辉, 程栋梁, 邹宇星, 徐朝斌, 余华, 裴盼. 同期生长在种源地与异地同质园刨花楠叶性状分析. 生态学报, 2023, 43(14): 5956-5966.

Li Y T, Zhong Q L, Li B Y, Liao P H, Cheng D L, Zou Y X, Xu C B, Yu H, Pei P. Leaf traits of *Machilus pauhoi* growing in the same period differ between the common garden and the provenances. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(14): 5956-5966.

同期生长在种源地与异地同质园刨花楠叶性状分析

李雨亭¹, 钟全林^{1,2,3,*}, 李宝银^{2,3}, 廖鹏辉⁴, 程栋梁^{1,2,3}, 邹宇星¹, 徐朝斌^{2,3}, 余华^{1,5}, 裴盼¹

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

3 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

4 福建省林业科学技术推广总站, 福州 350003

5 闽江学院海洋学院, 福州 350108

摘要:为辨别环境变化与遗传因素对植物叶片主要功能性状的影响,以同期生长在 4 种源地母树林下及异地同质园的 1.5 年生刨花楠苗木为研究对象,对其叶片表型及养分性状进行对比分析。结果显示:(1)刨花楠叶面积、叶厚、叶干物质含量等叶片表型性状受遗传与环境因素共同影响;叶片碳(C)含量受遗传因素调控,环境对其影响较小;叶片氮、磷(N、P)含量主要受环境因素影响;(2)不同种源刨花楠比叶面积、叶厚、叶干物质含量、叶形指数等性状变异系数较大(8.85%—37.03%),其中江西遂川种源变异系数相对较大,而湖南茶陵种源则相对较小,各种源都倾向于通过调节比叶面积、叶厚、叶片氮磷含量等性状以适应生境变化;(3)种源地与同质园刨花楠的比叶面积虽均与叶厚呈显著负相关,但同质园刨花楠比叶面积与叶形指数呈显著正相关,与叶片氮含量无明显相关,而种源地刨花楠比叶面积则与叶形指数无明显相关,与叶片氮含量则呈显著负相关;(4)不同种源苗木叶性状指标在种源地与同质园间存在不同的协调与权衡,体现了植物在不同生境下的适应策略。其中湖南茶陵种源在两种生境下都具有更保守的资源获取策略,而江西安福种源对环境变化则更为敏感,资源获取策略更为灵活。研究结果初步探明了不同种源刨花楠苗木叶性状对遗传与环境变化的适应策略,可为选择不同种源的适宜造林地环境、开展刨花楠人工林高效经营等提供理论依据和实践参考。

关键词:叶功能性状;同质园;种源;繁育环境;刨花楠

Leaf traits of *Machilus pauhoi* growing in the same period differ between the common garden and the provenances

LI Yuting¹, ZHONG Quanlin^{1,2,3,*}, LI Baoyin^{2,3}, LIAO Penghui⁴, CHENG Dongliang^{1,2,3}, ZOU Yuxing¹, XU Chaobin^{2,3}, YU Hua^{1,5}, PEI Pan¹

1 College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 State Key Laboratory Breeding Base of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

3 Fujian Province Key Laboratory of Plant Ecophysiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

4 Fujian Forestry Technology Popularization Station, Fuzhou 350003, China

5 College of Oceanography, Minjiang University, Fuzhou 350108, China

Abstract: To identify the effects of environmental changes and genetic factors on the functional traits of leaves, 1.5-year-old *M. pauhoi* seedlings grew in the same period under the seed trees of four provenances and in the common garden, were

基金项目:国家自然科学基金项目(31971643,32071555);福建省科技厅产学研合作项目(2019N5009)

收稿日期:2022-04-20; **网络出版日期:**2023-01-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qlzhong@126.com

studied for comparative analysis of leaf phenotypic traits and their nutrient concentrations. The results showed that: (1) leaf phenotypic traits such as leaf area, leaf thickness, and leaf dry matter content of *M. pauhoi* were influenced by both genetic and environmental factors; leaf C content was regulated by genetic factors and was less influenced by the environment; leaf N and P content were mainly influenced by the environmental factors. (2) The coefficient of variation of traits such as specific leaf area, leaf thickness, leaf dry matter content, and leaf shape index was large in different provenances (8.85%—37.03%), among which the coefficient of variation was relatively large in Suichuan, Jiangxi, and relatively small in Chaling, Hunan, but all provenances tended to adapt to habitat changes by adjusting specific leaf area, leaf thickness, and leaf nitrogen and phosphorus content. (3) Although leaf area was significantly negatively correlated with leaf thickness in both the provenances and common gardens, leaf area was significantly positively correlated with leaf shape index and not significantly correlated with leaf nitrogen content in the common garden, while leaf area was not significantly correlated with leaf shape index and negatively correlated with leaf nitrogen content in the provenances. (4) Different coordination and trade-offs existed between seedlings from different provenances and the common garden, which reflected the adaptive strategies of plants in different habitats. Among them, Chaling provenance in Hunan had a more conservative resource acquisition strategy, while the Anfu source in Jiangxi was more sensitive to the environmental changes and had a more flexible resource acquisition strategy. The results of this study provide the preliminary insights into the adaptation strategies of leaf traits of *M. pauhoi* seedlings to genetic and environmental changes, which can provide the theoretical basis and practical reference for selecting suitable plantation environments and carrying out efficient management of *M. pauhoi* plantations.

Key Words: leaf functional traits; common garden; provenance; breeding environment; *Machilus pauhoi*

植物功能性状是植物对外界环境长期响应与适应后所呈现出的可量度的特征^[1], 其种内性状可分为遗传变异主导和表型可塑性主导两类^[2-3]。在全球环境变化背景下这两种机制都是植物适应变化环境的重要手段^[4], 因此, 厘清这两种机制对于理解林木对环境变化响应的潜在机制至关重要, 并为预测全球环境变化下的植被分布提供理论框架。

叶片是植物进行光合作用的重要器官, 叶性状对环境变化的响应可以使植物适应多样化的栖息环境, 代表植物的生态策略^[5]。近年来关于植物叶片对环境变化的生境适应策略受到了学者们的广泛关注, Liu 等^[6]通过测量青藏高原、黄土高原和蒙古高原的 631 种植物的比叶面积, 揭示了比叶面积对环境的长期适应和短期响应的分化及其潜在机制; Wang 等^[7]通过测量中国 72 个典型自然群落的 5641 种植物叶片含水量揭示了其在自然植物群落中的空间变化和内在机制。而苗期是树木生命周期的关键阶段^[8], 对环境变化最敏感^[9], 因此, 对不同环境植物苗木叶性状进行研究能更好地反映植物个体对环境变化的响应与适应机制^[10-11]。

长期生活在不同生境中的同一物种会发生地理性变异, 从而形成不同的地理种源^[12]。同质园实验能将环境差异对植物生长的影响排除, 并从遗传物质方面选择优良的性状, 对植物优良种质选育具有重要作用^[13-14]。目前, 同质园实验已被广泛用于探索表型可塑性和遗传效应对森林树种环境适应的作用^[15-16], 如 Zhang 等^[17]对 14 个种群的短花针茅 (*Stipa breviflora*) 进行田间调查与同质园种植试验发现, 表型可塑性而非遗传分化是决定植物叶片氮 (N)、磷 (P) 重吸收特性形成的主要因素; 纪若璇等^[18]对同质园中 7 个不同种源地的蒙古莢 (*Caryopteris mongholica*) 叶片解剖结构及其影响因素进行了比较, 结果表明种源地气候差异驱动的遗传变异是引起不同种源叶片解剖结构差异的重要因素。因此, 采用种源地与同质园实验对比分析对深入揭示林木应对环境变化的内部机制, 科学选择林木的人工培育适生环境等具有重要意义。

刨花楠 (*Machilus pauhoi*) 是我国亚热带区域优良速生的常绿阔叶乡土树种, 主要分布于福建、浙江、江西、湖南、广东、广西等地, 因其用途广、经济价值高而被列入我国珍贵造林树种, 并在福建、江西、湖南等地大

面积种植。目前对该树种的研究主要集中于生长与生理特性^[19]、表型特征^[20]、森林培育^[21]等方面,对不同种源刨花楠叶性状与地理环境关系也有相应研究^[12],但缺乏利用种源地与异地同质园环境从遗传适应与环境变化两方面对其叶功能性状的研究成果报道。因此,为了鉴别遗传适应与环境变化导致的表型可塑性对刨花楠叶功能性状的影响,本文拟通过野外种源地调查与同质园实验相结合的分析方法,对比分析同期生长在种源地母树林下及异地同质园 4 种源的 1.5 年生刨花楠苗木叶性状差异,以期探讨种源与繁育环境对刨花楠苗木主要叶功能性状的影响规律。本文计划解决以下科学问题:(1)刨花楠苗木叶功能性状主要是受遗传因素还是环境因素影响或两者共同影响?(2)不同种源主要叶功能性状变异特征在种源地与同质园是否具有—致性?(3)繁育环境(种源地与异地同质园)改变是否会影响叶功能性状指标间关系?研究结果可为科学培育刨花楠人工林提供理论依据和实践参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

于 2014 年 7 月下旬至 8 月上旬在浙江省建德市、江西省安福县、江西省遂川县、湖南省茶陵县共 4 种源地选取人为干扰少、已结实的天然刨花楠采种母树林,用手持全球定位系统(GPS)测定其经纬度与海拔。各种源地分别设置 3 个大小为 20 m×20 m 的典型调查样地并进行每木检尺以计算平均胸径与平均高(表 1)。

2015 年 6 月下旬至 7 月上旬收集各种源地母树种子,于福建省顺昌县林业技术中心苗圃(26°49'15"N, 117°56'49"E)开展同质园育苗试验。试验区海拔 96 m,年平均气温 18.9 °C,年平均降水量 1750 mm,全年平均无霜期 340 d。采用容器规格 12 cm×14 cm 的塑料育苗容器进行容器苗培育,育苗基质为 30%黄心土+70%轻基质泥炭土,全氮、全磷含量分别为 7.241 mg/g 和 0.817 mg/g。每种源设置 3 个重复,每重复 30 株,各容器苗株间距为 40 cm×40 cm,同质园试验在加盖透光率 30%的遮阳网的钢架育苗大棚(高 2.5 m)内进行,采用常规育苗管理方法进行水肥管理。

表 1 不同种源地环境概况及刨花楠采种母树林林分特征^[18]

Table 1 Geographical environment and Stand Characteristics of Seed-collecting Trees of different *M. pauhoi* provenances (mean±SD)

种源地 Provenances	江西遂川县	浙江建德市	湖南茶陵县	江西安福县
代号 Code	JS	ZJ	HC	JA
纬度 Latitude	26°21'0"	29°26'40"	26°39'11"	27°14'56"
经度 Longitude	114°22'52"	119°7'49"	113°45'51"	114°13'57"
海拔 Altitude/m	326	245	308	318
年均温 Mean annual temperature/°C	17.5	16.9	17.9	17.7
郁闭度 Crown density	0.7	0.8	0.7	0.7
土壤全碳含量 Soil total C concentration/(mg/g)	17.38	43.72	22.95	19.1
土壤全氮含量 Soil total N concentration/(mg/g)	2.05	4.07	2.23	2.28
土壤全磷含量 Soil total P concentration/(mg/g)	0.4	0.85	0.33	0.43
平均胸径 Mean Diameter at breast height/cm	35.7±8.0	50.7±5.4	37.5±18.3	43.6±4.2
平均高 Mean height/m	13.3±3.4	24.4±4.0	14.5±4.6	15.2±2.2

1.2 叶片样品采集与功能性状的测定

2016 年 10 月下旬至 11 月上旬,分别对顺昌同质园内 4 种源苗木和各种源地样地内已编号的采种母树林下自然生长的 1.5 年生苗木进行调查与取样。在同质园对全部用于试验的 1.5 年生苗木进行调查,分种源计算其平均地径与平均高(表 2);选取 5 株接近平均地径与平均高的苗木,全部采摘其叶片,装袋并及时带回室内,用于其表型与养分性状测定。对同种源母树林下苗木的调查与测定:在 2014 年所设置的调查样地内,调查所有已标记的母树林下 1.5 年生苗的株高与地径,计算其平均地径与苗高(表 2),按同质园取样方法进行苗木叶片取样与叶性状测定。

利用 Li-3000C 便携式叶面积仪(Li-Cor,美国,内布拉斯加州,林肯)测定所采集叶片的叶长、叶宽及叶面

积(LA, cm²);用精度为 0.01 mm 的游标卡尺避开主叶脉测量叶片同侧上、中、下 3 个厚度,并取所测量的平均值为单叶叶厚^[22](leaf thickness, LT, mm),用电子天平称量叶片鲜重。之后将采集的叶片放入水中,在 5℃ 的黑暗环境中储藏 12 h,取出后迅速用吸水纸吸去叶片表面的水分,在电子天平上称其饱和鲜重。最后将叶片于 105℃ 下杀青 15 min,后于 75℃ 下烘干至恒重并称量,采用以下公式计算比叶面积(SLA, m²/kg)、叶形指数(LSI)、叶干物质含量(LDMC, g/kg)和叶相对含水率(LRWC, %):

$$\text{比叶面积(SLA, m}^2/\text{kg)} = \text{叶面积(m}^2\text{)} / \text{叶片干重(kg)}$$

$$\text{叶形指数(LSI)} = \text{叶长(cm)} / \text{叶宽(cm)}$$

$$\text{叶干物质含量(LDMC, g/kg)} = \text{叶片干重(g)} / \text{叶片饱和鲜重(kg)}$$

$$\text{叶相对含水率(LRWC, \%)} = (\text{叶片鲜重} - \text{叶片干重}) / (\text{叶饱和鲜重} - \text{叶片干重}) \times 100$$

将烘干后的样品粉碎过 100 目筛后,用 CHNOS 元素分析仪(Elemental Analyzer Vario EL III, 德国)测定叶片碳含量(LCC, mg/g)与氮含量(LNC, mg/g),用钼锑抗比色法(H₂SO₄-HClO₄ 消煮)测定叶片磷含量^[23](LPC, mg/g),并计算其化学计量比。

表 2 同质园与种源地中不同种源刨花楠幼苗林分特征

Table 2 Stand Characteristics of Seedlings of different *M. pauhoi* provenances (mean±SD)

种源 Provenance	林下幼苗 Understorey seedlings		同质园幼苗 Seedlings in common garden	
	地径 Basal diameter/mm	苗高 Tree height/cm	地径 Basal diameter/mm	苗高 Tree height/cm
江西遂川县	5.20±1.03	62.07±13.28	4.81±0.58	57.90±3.32
浙江建德市	4.14±0.95	51.32±11.31	3.73±0.31	47.91±1.66
湖南茶陵县	5.34±0.72	64.88±9.19	3.76±0.35	47.80±1.14
江西安福县	4.56±0.63	58.54±10.45	4.70±0.53	53.40±2.41

1.3 数据处理

利用 IBM SPSS Statistics 26.0、Origin 2021、R 4.0.5 软件对数据进行统计分析及绘图。采用带交互作用的双因素方差分析法分析种源与繁育环境对苗木各表型与养分性状的影响;采用单因素方差分析比较不同种源的刨花楠苗木在种源地与同质园内的叶片性状差异,同时使用最小显著差异法(LSD)法进行多重比较,结合双样本 T 检验分析同质园与种源地刨花楠苗木间的叶性状差异;通过计算不同种源刨花楠叶片性状变异系数(CV)来评估其种内变异程度,其中 CV = 标准偏差/平均值;采用 Pearson 相关系数对叶功能性状间相关关系进行分析,最后利用主成分分析法(PCA)揭示不同环境下及不同种源间刨花楠叶性状的内在规律性。

2 结果

2.1 种源与繁育环境对刨花楠苗木叶功能性状的方差分析

由双因素方差分析可知(表 3),刨花楠苗木表型性状 LA、LT、SLA、LDMC、LRWC 在不同的繁育环境(种源地与异地同质园)及不同种源间都表现出显著差异($P < 0.001$),种源与繁育环境的交互作用对 LA、LSI、LT、SLA、LRWC 有显著影响($P < 0.01$);刨花楠苗木养分性状 N/P 在不同的繁育环境下差异显著($P < 0.001$),LCC 在不同种源间差异显著($P < 0.01$),种源与繁育环境的交互作用对 LNC 有显著影响($P < 0.01$)。可见不同种源与不同繁育环境对刨花楠苗木叶性状均有显著影响。

2.2 繁育环境对不同种源刨花楠苗木叶表型性状的影响

同质园环境下,不同种源刨花楠苗木的 LSI、LT、SLA、LDMC 与 LRWC 均存在显著差异($P < 0.05$)(图 1);种源地环境下,不同种源刨花楠苗木的 LA、LT、SLA 与 LRWC 均存在显著差异($P < 0.05$)(图 1)。同质园与种源地刨花楠苗木间 LA、LSI、LT、SLA 与 LDMC 均存在显著差异($P < 0.05$),且同质园 LA、LT 与 LDMC 高于种源地(图 1)。同质园内种源间的苗木叶表型性状差异与各种源地母树林下苗木叶性状差异表现并不一致。

表 3 种源和繁育环境对刨花楠苗木叶性状的双因素方差分析

Table 3 A two-factor ANOVA on leaf traits of *M. pauhoi* seedlings by provenance and environment

表型性状 Phenotypic traits	因子 Factors			养分性状 Nutrient concentrations	因子 Factors		
	繁育环境 Environment	种源 Provenance	繁育环境× 种源 Environment × Provenance		繁育环境 Environment	种源 Provenance	繁育环境× 种源 Environment × Provenance
LA	26.695 (<0.001)	2.445 (0.072)	5.313 (0.002)	LCC	1.653 (0.203)	4.217 (0.009)	2.711 (0.052)
LSI	0.153 (0.697)	0.250 (0.861)	7.954 (<0.001)	LNC	6.346 (0.014)	3.030 (0.036)	4.490 (0.006)
LT	279.903 (<0.001)	3.862 (0.013)	4.682 (0.005)	LPC	3.828 (0.055)	1.076 (0.365)	1.585 (0.202)
SLA	94.869 (<0.001)	2.733 (0.051)	4.898 (0.004)	C/N	6.602 (0.013)	2.287 (0.087)	3.483 (0.021)
LDMC	127.109 (<0.001)	3.954 (0.012)	1.871 (0.143)	C/P	1.266 (0.265)	3.333 (0.025)	1.001 (0.398)
LRWC	0.230 (0.633)	20.239 (<0.001)	6.637 (0.001)	N/P	13.888 (<0.001)	2.275 (0.088)	2.251 (0.091)

表内数值为 *F* 值, 括号内数值为 *P* 值; LA: 叶面积 leaf area; LSI: 叶形指数 leaf shape index; LT: 叶厚 leaf thickness; SLA: 比叶面积 specific leaf area; LDMC: 叶干物质含量 leaf dry matter content; LRWC: 叶相对含水率 leaf relative water content; LCC: 叶碳含量 Leaf C concentration; LNC: 叶氮含量 Leaf N concentration; LPC: 叶磷含量 Leaf P concentration; C/N: 叶碳氮含量比 Leaf C concentration/Leaf N concentration; C/P: 叶碳磷含量比 Leaf C concentration/Leaf P concentration; N/P: 叶氮磷含量比 Leaf N concentration/Leaf P concentration

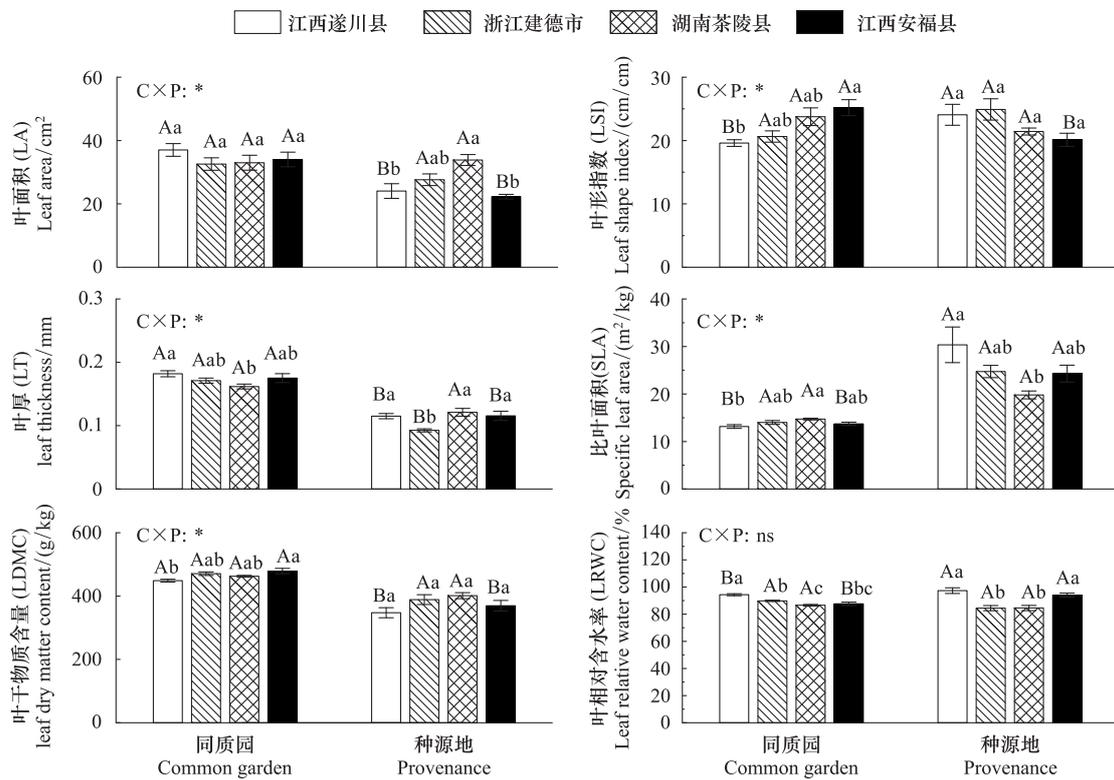


图 1 异地同质园与种源地苗木叶表型性状

Fig.1 Leaf phenotypic traits of seedlings from the common garden and provenances

图中不同大写字母表示同一种源不同环境下差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一环境不同种源间差异显著 ($P < 0.05$); * 表示同质园与种源地组间差异显著 ($P < 0.05$), ns 表示同质园与种源地组间无显著差异; C: 同质园 Common garden; P: 种源地 Provenance

2.3 繁育环境对不同种源刨花楠苗木叶片碳氮磷含量及其计量比影响

同质园内不同种源间苗木 LCC 存在显著差异 ($P < 0.05$), LNC、LPC 及叶片 C/N、C/P、N/P 则均无显著差

异(图 2);不同种源地母树林下同龄苗木叶片 C、N、P 含量及叶片 C/N、C/P、N/P 均存在显著差异($P<0.05$)。同质园内各种源的苗木叶片碳氮磷含量及其化学计量比与其种源地林下同龄苗木间均无显著差异(图 2)。

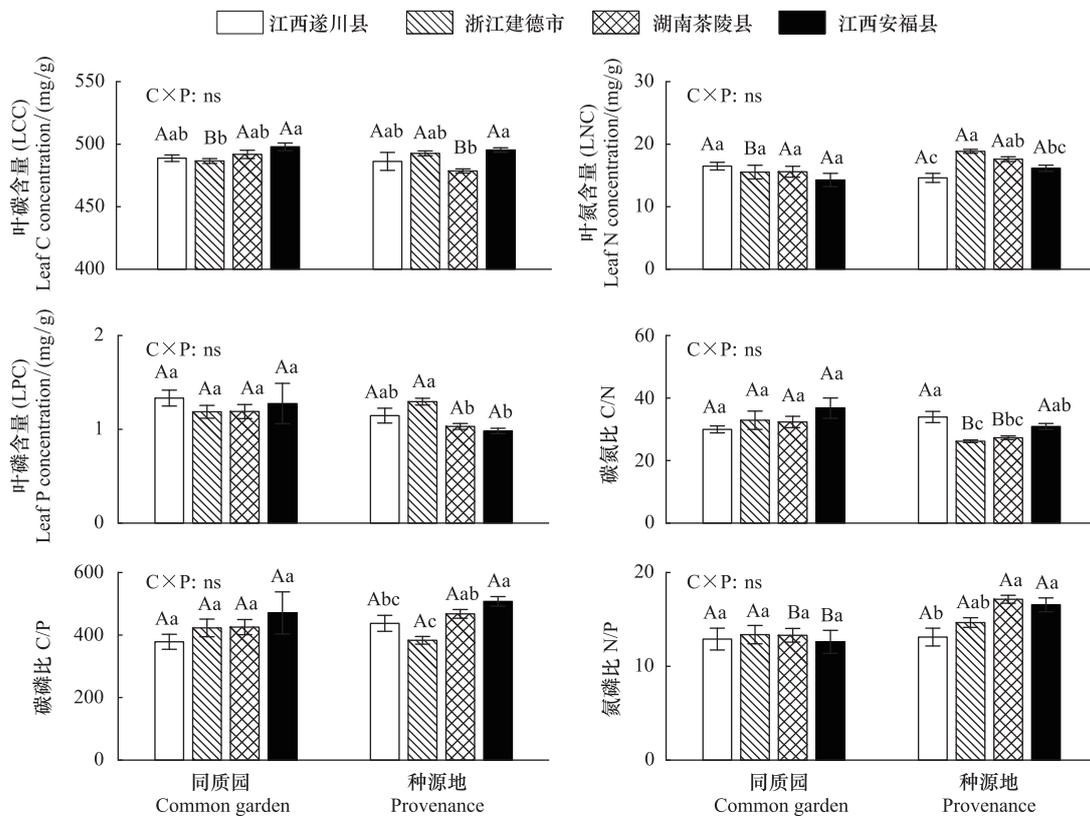


图 2 异地同质园与种源地苗木叶化学计量性状及其计量比

Fig.2 Leaf stoichiometry traits and their stoichiometric ratios in seedlings from the common garden and provenances

2.4 繁育环境对不同种源刨花楠苗木叶功能性状变异影响

同一种源苗木在不同的繁育环境,其叶性状变异不同,LA、LT、LSI 等表型性状及 LPC 变异较大,可塑性较强,其中江西遂川种源的刨花楠苗木 SLA 变异最为明显,变幅为 8.85%—37.03%,而湖南茶陵种源苗木在两种环境下叶片性状的变异系数均较低,表现出较弱的可塑性;而刨花楠 LCC 变异较小,表明其较为稳定,受环境影响小(图 3)。

2.5 繁育环境对刨花楠苗木叶片功能性状关系的影响

对刨花楠苗木叶片功能性状(去除自相关的性状 LA 及 C/N、C/P、N/P)进行相关分析可知:同质园中刨花楠苗木叶片性状间存在普遍的相关关系,其中 SLA 与 LT、LRWC 为极显著负相关,与 LSI 显著正相关;LSI 与 LCC 极显著正相关,与 LDMC 显著正相关,与 LRWC 为显著负相关;LT 与 LRWC 为极显著正相关,与 LNC、LPC 显著正相关,与 LDMC 显著负相关;LDMC 与 LRWC、LNC 为极显著负相关,与 LPC 显著负相关(表 4)。

种源地刨花楠苗木 SLA 与 LDMC、LNC 为极显著负相关,与 LT 显著负相关,与 LRWC 显著正相关;LT 与 LPC 显著负相关;LDMC 与 LRWC 为极显著负相关,与 LNC 显著正相关;LRWC 与 LNC 极显著负相关。可见,不同繁育环境下刨花楠叶功能性状间的关系有明显差异。

对不同环境和不同种源刨花楠叶功能性状进行主成分分析后(图 4),结果显示:第一主成分与 LA、LDMC、LT 等性状高度相关,上述性状主要反映植物光合作用及生物量积累,代表了植物的资源获取策略;第二主成分与 LNC、LPC、N/P 等性状相关。刨花楠幼苗性状在同质园环境与种源地环境下存在相对清晰的分离($P<0.01$),表明不同环境下刨花楠苗木有着不同的资源获取策略;不同种源刨花楠苗木叶性状间存在显著

差异 ($P < 0.05$), 其中江西安福种源的叶性状在 PC1 轴分布较为离散, 湖南茶陵种源分布的相对集中。

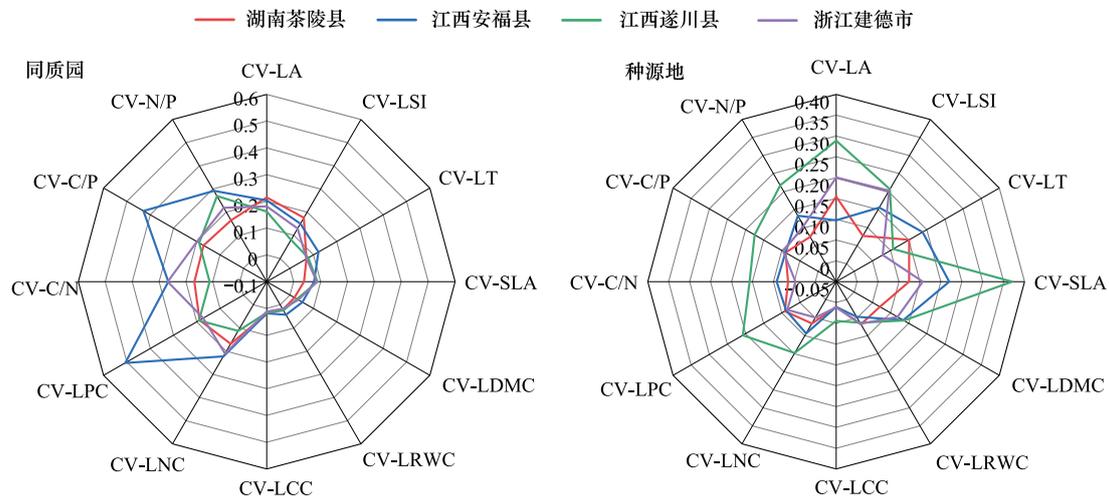


图 3 刨花楠苗木叶性状变异系数雷达图

Fig.3 Radar chart of variation coefficient of leaf traits of *M. pauhoi*

CV-LA: 叶面积变异系数 Coefficient of variation of leaf area; CV-LSI: 叶形指数变异系数 Coefficient of variation of leaf shape index; CV-LT: 叶厚变异系数 Coefficient of variation of leaf thickness; CV-SLA: 比叶面积变异系数 Coefficient of variation of specific leaf area; CV-LDMC: 叶干物质含量变异系数 Coefficient of variation of leaf dry matter content; CV-LRWC: 叶相对含水率变异系数 Coefficient of variation of leaf relative water content; CV-LCC: 叶碳含量变异系数 Coefficient of variation of leaf C concentration; CV-LNC: 叶氮含量变异系数 Coefficient of variation of leaf N concentration; CV-LPC: 叶磷含量变异系数 Coefficient of variation of leaf P concentration; CV-C/N: 叶碳氮比变异系数 Coefficient of variation of leaf C concentration/leaf N concentration; CV-C/P: 叶碳磷比变异系数 Coefficient of variation of leaf C concentration/leaf P concentration; CV-N/P: 叶氮磷比变异系数 Coefficient of variation of leaf N concentration/leaf P concentration

表 4 叶性状相关性分析

Table 4 Correlation coefficients between leaf traits

		SLA	LSI	LT	LDMC	LRWC	LCC	LNC	LPC
同质园 Common garden	SLA	1.000							
	LSI	0.374 *	1.000						
	LT	-0.613 **	-0.023	1.000					
	LDMC	0.264	0.344 *	-0.412 *	1.000				
	LRWC	-0.435 **	-0.355 *	0.475 **	-0.627 **	1.000			
	LCC	-0.022	0.473 **	-0.144	0.204	-0.244	1.000		
	LNC	-0.300	0.006	0.390 *	-0.431 **	0.314	-0.232	1.000	
	LPC	-0.184	0.066	0.384 *	-0.358 *	0.198	-0.206	0.317	1.000
种源地 Provenances	SLA	1.000							
	LSI	-0.158	1.000						
	LT	-0.332 *	-0.246	1.000					
	LDMC	-0.725 **	0.103	-0.070	1.000				
	LRWC	0.402 *	-0.147	0.244	-0.437 **	1.000			
	LCC	0.292	-0.093	-0.290	-0.205	0.019	1.000		
	LNC	-0.435 **	0.154	-0.196	0.376 *	-0.669 **	0.137	1.000	
	LPC	-0.029	0.312	-0.370 *	0.042	-0.013	0.126	0.261	1.000

* 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

3 讨论

3.1 繁育环境对不同种源苗木叶功能性状的影响

植物通过调节叶功能性状以适应变化环境。本研究结果显示, 繁育环境对刨花楠叶片表型性状有显著影

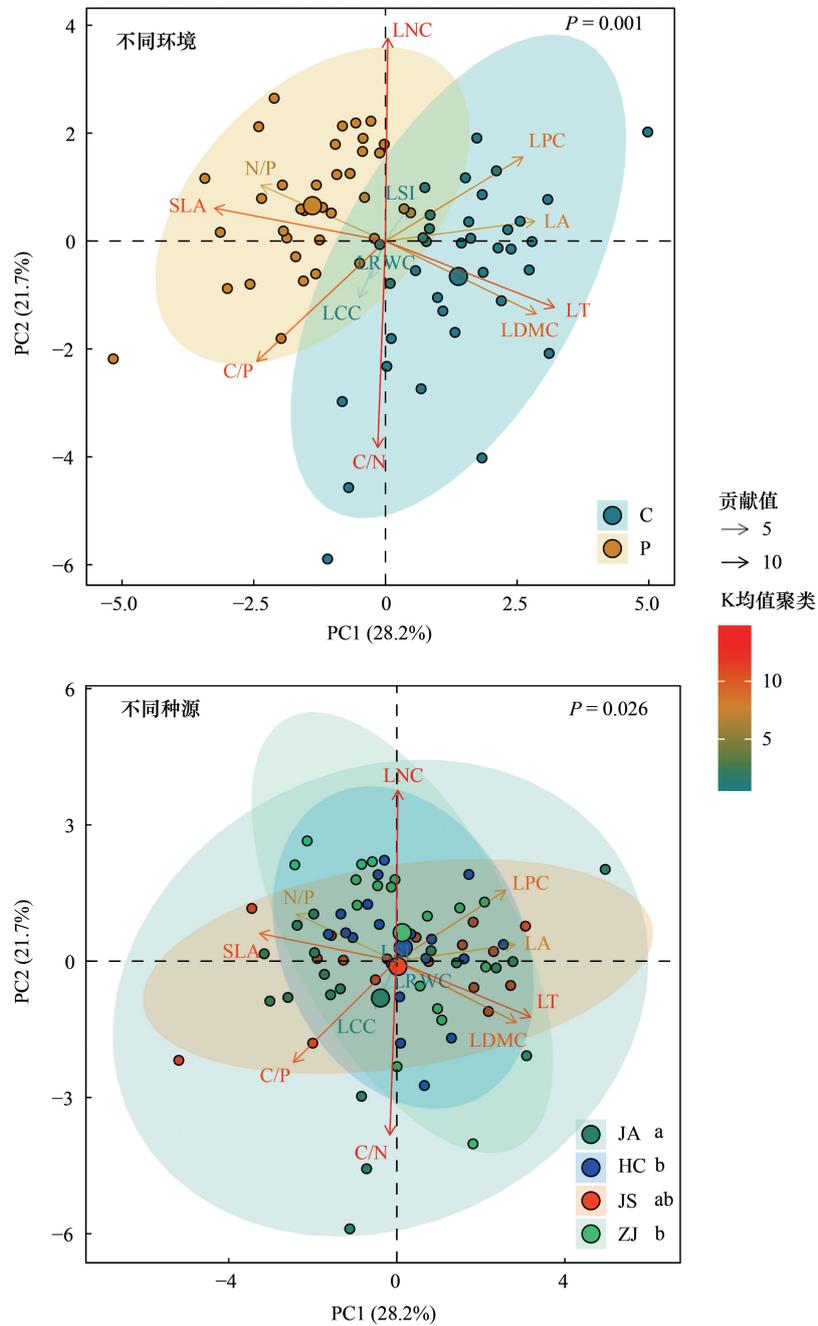


图 4 不同繁育环境及不同种源刨花楠苗木叶片功能性状的主成分分析

Fig.4 PCA analysis on leaf functional traits of *M. pauhoi* from different environments and provenances

JA、HC、JS、ZJ 为种源地代号,见表 1;图中种源后的不同字母表示不同种源之间存在显著差异

响,受同质园土壤养分含量相对高于各种源地影响,导致同质园内的刨花楠苗木比种源地苗木有着更大的叶片厚度及更高的叶干物质含量,而比叶面积则明显小于种源地,这与 Bussotti 等^[24]研究得出的资源丰富的环境下植物往往具有较高的比叶面积,而资源匮乏的环境下植物通常以较低的比叶面积及较大的叶片厚度来适应环境的结果不一致。分析原因,可能是同质园与种源地土壤养分均能满足苗木生长需求,其差异主要是由于同质园内各种源苗木个体小于其种源地母树林下同龄苗木所引起。同质园内各种源间苗木叶表型性状存在显著差异,表明遗传因素对刨花楠叶表型性状调控具有重要影响。

叶片养分含量一定程度上反映植物与环境的关系。同质园各种源间刨花楠叶片 N、P 含量均无显著差

异,这与 Quan 等^[25]对同质园内 30 年落叶松(*Larix gmelinii*)的研究结果类似,说明其叶片氮磷含量主要受土壤环境因素影响,同质园土壤氮磷养分可满足各种源生长所需;同质园内 4 种源间叶片 C 含量存在显著差异,说明叶片碳含量则主要受遗传因素影响,其在不同的环境中能够保持碳获取在一稳定水平,受环境影响发生变异小,主要与遗传适应相关^[26]。土壤养分影响植物叶片 C/N/P 比值的内稳性,其氮磷含量高低对叶片氮磷养分吸收与储存具有重要影响^[27-28],本研究中同质园与种源地刨花楠苗木间叶片 C/N 和 C/P 没有显著差异,反映了两种环境土壤氮磷养分均可满足幼苗生长所需。

3.2 繁育环境对不同种源苗木叶功能性状变异特征的影响

变异系数是衡量性状变异程度的统计指标。经过长期自然选择,植物不同叶功能性状对环境产生了不同的适应能力,本研究中,不同种源间刨花楠叶性状变异系数有显著不同,变幅为 1.07%—37.03%,表明刨花楠苗木叶性状存在丰富的表型多样性,相对于叶碳含量、叶片相对含水率与叶干物质含量,刨花楠的比叶面积、叶厚、叶形指数变异系数幅度较大,且在不同繁育环境下这些性状指标变异程度也较强,表明刨花楠苗木趋向于通过调节比叶面积、叶厚、叶形指数等性状来适应环境变化。

叶片性状的表型变异受海拔、光照、气温、降水、土壤养分可用性等环境因素的显著影响,植物能够通过调整叶片形态及结构产生较强的可塑性以适应环境变化^[29]。植物叶面积、叶厚、叶干物质含量等性状与温度呈正相关^[30],本研究结果显示,同质园内 4 种源的叶面积、叶厚、叶干物质含量均大于或高于种源地,分析原因可能是顺昌同质园的年均温高于 4 种源地所致。另外叶片相对含水率反映植物在水分变动条件下对水分的储存和利用能力^[31],本试验的同质园与各种源地均处于亚热带湿润地区,降水充沛,故研究结果中刨花楠苗木叶片相对含水率变异较小。

3.3 繁育环境对叶功能性状间关系的影响

植物比叶面积、叶寿命、叶碳含量、叶磷含量等叶性状间具有密切的相关性,彼此间高度协调^[32]。刨花楠苗木各性状间均存在显著相关关系,但同质园与种源地各性状间的相关性不一致。叶片大小和形状能有效反映植物生长环境的变化,一般通过叶形态调节水分蒸发和热量散失以适应变化环境。同质园中刨花楠苗木比叶面积与叶形指数呈显著正相关关系,而种源地中比叶面积与叶形指数则无显著相关性,这与曹德美等人对青杨(*Populus cathayana*)叶片的研究相一致^[33],说明环境的变化会造成刨花楠苗木部分叶性状间关系发生改变。同质园中刨花楠苗木比叶面积与叶氮含量无显著相关性,而在种源地则极显著负相关,这与研究发现植物比叶面积与叶氮含量间无显著相关性^[34]或呈负相关^[35]的结论相似,但与叶经济谱理论中比叶面积与叶氮含量显著正相关的结论不一致^[36],分析原因可能是由于植物的叶片性状受所处区域的立地条件不同所引起^[11],小尺度、短时间范围内的叶经济谱中性状间相关性会随环境梯度变化产生一定的变化,并不会像大尺度研究中所表现的那样稳定^[37]。此外,物种特异性也可能是产生不同结论的原因^[38]。

植物性状与植物生产力的优化及其适应策略密切相关,通常认为,植物可利用的资源总量是有限的,其对某一功能性状的资源投入较多,必然会减少对其他性状的资源投入^[39]。本研究中,同质园中刨花楠苗木趋于更大的叶厚、叶干物质含量和更小的比叶面积,而种源地则相反,表明刨花楠苗木在同质园与种源地有不同的资源获取策略,同质园苗木采取更为保守的资源保护策略,这可能是刨花楠苗木为适应土壤养分含量相对较高的同质园环境的结果。不同种源刨花楠苗木有着不同的资源获取策略,以湖南茶陵种源与江西安福种源差异最为明显。湖南茶陵种源的刨花楠苗木性状集中分布于高叶干物质含量、高叶厚资源获取轴的一端,表明其资源获取策略较为保守,而江西安福种源则采取更为积极的资源获取策略。

4 结论

繁育环境及种源遗传因素对刨花楠苗木叶片主要功能性状影响存在差异,其中叶面积、叶厚、叶干物质含量等叶片表型性状在不同环境下变异较大,种源间表现出显著差异,表明其主要受遗传因素与环境因素的共同影响;叶片 C 含量在不同繁育环境下较为稳定,主要受遗传因素的影响,而叶片 N、P 含量则主要受环境因

素的影响。刨花楠苗木性状间具有紧密联系,不同生境下有不同性状关系,但都倾向于调节比叶面积、叶厚、叶片氮磷含量来适应生境变化。本研究结果对于进一步研究不同种源刨花楠主要叶功能性状变化特征及环境的响应和适应机制有参考意义,也为科学培育刨花楠人工林提供理论依据和实践参考。由于刨花楠通常 2—3 年结实一次,存在结实率低、结实不稳等问题,因此本研究仅以 4 种源开展同质园与种源地对比研究,后续应加大对其它种源地苗木的试验分析,并从 DNA 分子水平深入开展并揭示环境变异与遗传适应对其叶性状的影响机制。

参考文献(References):

- [1] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional! *OIKOS*, 2007, 116(5): 882-892.
- [2] Kremer A, Ronce O, Robledo-Arnuncio J J, Guillaume F, Bohrer G, Nathan R, Bridle J R, Gomulkiewicz R, Klein E K, Ritland K, Kuparinen A, Gerber S, Schueler S. Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters*, 2012, 15(4): 378-392.
- [3] Cleland E E, Chuine I, Menzel A, Mooney H A, Schwartz M D. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(7): 357-365.
- [4] Agrawal A A. A scale-dependent framework for trade-offs, syndromes, and specialization in organismal biology. *Ecology*, 2020, 101(2): e02924.
- [5] Cochrane A, Hoyle G L, Yates C J, Neeman T, Nicotra A B. Variation in plant functional traits across and within four species of Western Australian *Banksia* (Proteaceae) along a natural climate gradient. *Austral Ecology*, 2016, 41(8): 886-896.
- [6] Liu Z G, Dong N, Zhang H X, Zhao M, Ren T T, Liu C C, Westerband A, He N P. Divergent long- and short-term responses to environmental gradients in specific leaf area of grassland species. *Ecological Indicators*, 2021, 130: 108058.
- [7] Wang R M, He N P, Li S G, Xu L, Li M X. Variation and adaptation of leaf water content among species, communities, and biomes. *Environmental Research Letters*, 2021, 16(12): 124038.
- [8] Gerz M, Guillermo Bueno C, Ozinga W A, Zobel M, Moora M. Niche differentiation and expansion of plant species are associated with mycorrhizal symbiosis. *Journal of Ecology*, 2018, 106(1): 254-264.
- [9] Wang C Y, Zhou J W, Xiao H G, Liu J, Wang L. Variations in leaf functional traits among plant species grouped by growth and leaf types in Zhenjiang, China. *Journal of Forestry Research*, 2017, 28(2): 241-248.
- [10] Royer D L, Miller I M, Peppe D J, Hickey L J. Leaf economic traits from fossils support a weedy habit for early angiosperms. *American Journal of Botany*, 2010, 97(3): 438-445.
- [11] Maire V, Gross N, Hill D, Martin R, Wirth C, Wright I J, Soussana J F. Disentangling coordination among functional traits using an individual-centred model: impact on plant performance at intra- and inter-specific levels. *PLoS One*, 2013, 8(10): e77372.
- [12] 余华, 钟全林, 黄云波, 程栋梁, 裴盼, 张中瑞, 徐朝斌, 郑文婷. 不同种源刨花楠林下幼苗叶功能性状与地理环境的关系. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 449-458.
- [13] 陈嘉静, 余华, 徐朝斌, 钟全林. 种源与同质园环境对刨花楠幼苗叶功能性状的影响. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(3): 648-654.
- [14] Junker L V, Kleiber A, Jansen K, Wildhagen H, Hess M, Kayler Z, Kammerer B, Schnitzler J P, Kreuzwieser J, Gessler A, Ensminger I. Variation in short-term and long-term responses of photosynthesis and isoprenoid-mediated photoprotection to soil water availability in four Douglas-fir provenances. *Scientific Reports*, 2017, 7: 40145.
- [15] Liu Y, El-Kassaby Y A. Phenotypic plasticity of natural *Populus trichocarpa* populations in response to temporally environmental change in a common garden. *BMC Evolutionary Biology*, 2019, 19(1): 231.
- [16] Lortie C J, Hierro J L. A synthesis of local adaptation to climate through reciprocal common gardens. *Journal of Ecology*, 2022, 110(5): 1015-1021.
- [17] Zhang Z X, Zheng J, Guang Y J, Chen L J, Luo X P, Chen D L, Hu X W. Phenotypic plasticity contributes more to the variations in nutrient resorption than genetic differentiation in a grassland dominant. *Functional Ecology*, doi: 10.1111/1365-2435.14152.
- [18] 纪若璇, 于笑, 常远, 沈超, 白雪卡, 夏新莉, 尹伟伦, 刘超. 蒙古栎叶片解剖结构的地理种源变异及其对环境变化响应的意义. *植物生态学报*, 2020, 44(03): 277-286.
- [19] 钟全林, 胡松竹, 黄志强, 肖水清, 程建华. 刨花楠生长特性及其生态因子影响分析. *林业科学*, 2002, 38(2): 165-168.
- [20] Zou Y X, Li B Y, Peñuelas J, Sardans J, Yu H, Chen X P, Deng X Y, Cheng D L, Zhong Q L. Response of functional traits in *Machilus pauhoi* to nitrogen addition is influenced by differences of provenances. *Forest Ecology and Management*, 2022, 513: 120207.
- [21] 陈嘉静, 钟全林, 程栋梁, 张中瑞, 余华, 李静. 刨花楠种源苗期性状比较及其质量综合评价. *安徽农业大学学报*, 2018, 45(4):

638-644.

- [22] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, van der Heijden M G A, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2016, 64: 715-716.
- [23] 中华人民共和国农业部. NY/T 2421—2013 植株全磷含量测定 钼锑抗比色法. 北京: 中国农业出版社, 2014.
- [24] Bussotti F, Pollastrini M, Holland V, Brüggemann W. Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 111: 91-113.
- [25] Quan X K, Wang C K. Acclimation and adaptation of leaf photosynthesis, respiration and phenology to climate change: a 30-year *Larix gmelinii* common-garden experiment. *Forest Ecology and Management*, 2018, 411: 166-175.
- [26] 何桂萍, 田青, 李宗杰, 宋玲玲, 张守昊, 曹雪萍, 杨文娟. 摩天岭北坡森林木本植物叶性状在物种和群落水平沿海拔梯度的变化. *西北植物学报*, 2018, 38(3): 553-563.
- [27] Laughlin D C, Richardson S J, Wright E F, Bellingham P J. Environmental filtering and positive plant litter feedback simultaneously explain correlations between leaf traits and soil fertility. *Ecosystems*, 2015, 18(7): 1269-1280.
- [28] 康勇, 熊梦辉, 黄瑾, 龙文兴, 杨小波, 臧润国, 王茜茜, 林灯. 海南岛霸王岭热带云雾林木本植物功能性状的分异规律. *生态学报*, 2017, 37(5): 1572-1582.
- [29] Guet J, Fabbri F, Fichot R, Sabatti M, Bastien C, Brignolas F. Genetic variation for leaf morphology, leaf structure and leaf carbon isotope discrimination in European populations of black poplar (*Populus nigra* L.). *Tree Physiology*, 2015, 35(8): 850-863.
- [30] 杨晓霞, 冷平生, 郑健, 胡增辉, 刘学娅, 杨晓红, 窦德泉. 暴马丁香不同种源种子和幼苗的表型性状变异及其与地理-气候因子的相关性. *植物资源与环境学报*, 2016, 25(3): 80-89.
- [31] Berry Z C, Emery N C, Gotsch S G, Goldsmith G R. Foliar water uptake: processes, pathways, and integration into plant water budgets. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(2): 410-423.
- [32] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [33] 曹德美, 张亚红, 成星奇, 项晓冬, 张磊, 胡建军. 青杨不同种群叶片表型性状的遗传变异. *林业科学*, 2021, 57(8): 56-67.
- [34] Diemer M. Leaf Lifespans of High-Elevation, Aseasonal Andean Shrub Species in Relation to Leaf Traits and Leaf Habit. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1998, 7(6): 457-465.
- [35] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Vose J M, Volin J C, Gresham C, Bowman W D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998, 114(4): 471-482.
- [36] He J S, Wang Z H, Wang X P, Schmid B, Zuo W Y, Zhou M, Zheng C Y, Wang M F, Fang J Y. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 835-848.
- [37] Xu W M, Tomlinson K W, Li J. Strong intraspecific trait variation in a tropical dominant tree species along an elevational gradient. *Plant Diversity*, 2020, 42(1): 1-6.
- [38] Wright J P, Sutton-Grier A. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? *Functional Ecology*, 2012, 26(6): 1390-1398.
- [39] Dingle H. The evolution of life histories//Wöhrmann K, Jain S K, eds. *Population Biology: Ecological and Evolutionary Viewpoints*. Heidelberg: Springer, 1990: 267-289.