

DOI: 10.20103/j.stxb.202207021881

宋帅帅, 王建, 蔡朝晖, 吴浩, 王世彤, 肖之强, 江明喜, 魏新增. 濒危植物永瓣藤叶片功能性状对环境因子的响应. 生态学报, 2023, 43(17): 7252-7262.
Song S S, Wang J, Cai C H, Wu H, Wang S T, Xiao Z Q, Jiang M X, Wei X Z. Response and adaptation of leaf functional traits of an endangered liana *Monimopetalum chinense* to environmental factors. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(17): 7252-7262.

濒危植物永瓣藤叶片功能性状对环境因子的响应

宋帅帅^{1,2,3,4,5}, 王 建⁶, 蔡朝晖⁷, 吴 浩^{3,4,5}, 王世彤^{3,4,5}, 肖之强^{3,4,5}, 江明喜^{3,4,5},
魏新增^{3,4,5,*}

1 西藏大学青藏高原生态与环境研究中心, 拉萨 850000

2 西藏大学理学院, 拉萨 850000

3 中国科学院武汉植物园, 中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074

4 中国科学院核心植物园保护生物学中心, 武汉 430074

5 中国科学院大学, 北京 100049

6 湖北九宫山国家级自然保护区管理局, 通山 437100

7 湖北科技学院核技术与化学生物学院, 咸宁 437100

摘要: 植物叶片功能性状能够响应环境条件的变化, 反应了植物对环境的适应策略。当前, 针对藤本植物叶片功能性状地理格局及其环境驱动力的研究较少。以国家重点保护植物永瓣藤 (*Monimopetalum chinense*) 为研究对象, 对其分布区内 11 个种群的 15 个叶片功能性状进行测量, 并结合气候、土壤因子来解释叶性状变异。比较叶片性状在局域和区域尺度上的种内变异程度, 利用多元逐步回归分析环境因子对叶性状的影响。结果表明, 在局域尺度上, 永瓣藤叶功能性状变异系数介于 3.0%—22.5%, 其中, 叶面积变异程度最大, 叶片碳含量变异最小。永瓣藤叶片形状随纬度上升而变得宽且圆。叶片磷含量相对较低, 永瓣藤的生长可能受到了磷限制。土壤与气候因子是叶片性状的重要驱动因素, 解释了 25%—97% 的叶片性状变异。在温度和水分充足的情况下, 永瓣藤叶片趋向于的慢速生长的保守策略。总体来说, 永瓣藤叶片功能性状通过一定的种内变异和性状组合, 并与气候、土壤因子相互作用, 适应当前的环境条件。

关键词: 叶片性状; 表型变异; 环境因子; 濒危植物; 藤本植物; 永瓣藤

Response and adaptation of leaf functional traits of an endangered liana *Monimopetalum chinense* to environmental factors

SONG Shuaishuai^{1,2,3,4,5}, WANG Jian⁶, CAI Chaohui⁷, WU Hao^{3,4,5}, WANG Shitong^{3,4,5}, XIAO Zhiqiang^{3,4,5},
JIANG Mingxi^{3,4,5}, WEI Xinzeng^{3,4,5,*}

1 Research Center for Ecology and Environment of Qinghai-Tibetan Plateau, Tibet University, Lhasa 850000, China

2 College of Science, Tibet University, Lhasa 850000, China

3 Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China

4 Center of Conservation Biology, Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China

5 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

6 Hubei Jiugongshan National Nature Reserve Administration, Tongshan 437100, China

7 School of Nuclear Technology and Chemistry & Biology, Hubei University of Science and Technology, Xianning 437100, China

Abstract: Leaf functional traits can respond to the changes of environmental conditions and reflect adaptation strategies of

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31870510); 植被与环境变化国家重点实验室开放课题项目 (LVEC-2021k01); 九宫山“永瓣藤”极小种群就地保护和扩繁技术研究及示范项目 (2022HX002)

收稿日期: 2022-07-02; **网络出版日期:** 2023-04-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xzwei@wbcas.cn

plants to environments. At present, there are few studies on the geographical pattern of leaf functional traits and their environmental drivers of lianas. Here, we measured 15 leaf functional traits of an endangered liana species *Monimopetalum chinense* (Celastraceae) in 11 populations across its natural distribution range in China, and combined climate factor and soil factor to explain trait variation. We investigated the extent of trait variation at local and regional scales, and analyzed the influence of environmental factors on leaf traits by multiple stepwise regression. The coefficients of variation of leaf functional traits was different, the fold range of variation of leaf traits ranged from 1.03 to 1.80 times. The traits variation value of local scale was higher than regional scale. At regional scale, the coefficients of variation of leaf traits functional ranged from 1.1% to 15.5%. At local scale, the coefficient of variation of leaf traits functional ranged from 3.0% to 22.5%. Among these two scales, the variation degree of leaf area was the largest and the variation degree of leaf carbon content was the smallest. The morphology of the leaves was affected by the latitudinal gradient, leaf length-width ratio decreased significantly as latitude increased, and the leaf morphological factor increased significantly as latitude increased. Leaf shape became wider and more round as latitude increased to increase the thickness of the leaf boundary and reduce the hydrothermal dissipation of the leaves. Leaf phosphorus content was relatively low, and the soil available phosphorus content in the distribution area of *M. chinense* was also low, indicating that the growth of *M. chinense* might be limited by phosphorus. There was no any single environmental factor could explain all leaf trait, the association between environmental factors and leaf functional trait was complex. Soil and climate factors were strong predictors of leaf trait, and 25%—97% of leaf trait could be explained. Soil pH, soil nitrate nitrogen, and soil available phosphorus were the dominant predictors for the of leaf traits of *M. chinense*, the mean annual temperature and annual precipitation could also affect the of some leaf traits. Under the condition of sufficient temperature and water, the leaf of *M. chinense* tended to be a conservative strategy of slow growth. Overall, *M. chinense* leaves adapted to environments by intraspecific variation and combination of traits, as well as the associations with climate and soil factors.

Key Words: leaf traits; phenotypic variation; environmental factors; endangered plant; liana; *Monimopetalum chinense*

植物与其生存环境之间的相互关系一直是植物生态学研究的重点。植物功能性状是植物在长期进化过程中,为了适应环境变化,减少环境的不良影响,所形成的形态、生理和物候特征^[1],能反映植物对不同环境的响应和适应机制^[2]。叶片是植物进行光合作用和蒸腾作用的主要器官,是植物与外界进行水、气、热交换的关键门户,对生态系统物质、能量循环具有重要的影响^[3-4]。叶片性状与植物对资源的获取和利用关系密切^[5],并且有数量多、易于获取、易于观测等优势^[6]。

近年来,国内外学者开展了一系列叶功能性状与环境因子之间相关性的研究^[7-8]。例如,环境光照增加或者水分减少时,叶片变小变厚、比叶面积降低,以增加主脉密度,提高水分利用效率^[9-10]。目前,在区域尺度上叶片性状变异方面的研究,多数使用了物种平均值来研究叶片性状与环境之间的关系^[11-12],忽略了种内性状变异性,而越来越多的研究表明种内性状变异与种间性状变异同样十分重要^[13-15]。多物种分析表明,某些植物性状的种内变异高达 40%^[13],而全球荟萃分析将 25%的群落内变异和 32%的群落间变异归因于种内性状差异^[14]。因此,研究不同环境条件下的种内性状变异,对于促进理解环境对性状变异的影响和预测物种对气候变化的响应至关重要^[16]。

珍稀濒危植物由于分布范围有限、生境特殊或者数量稀少,其对环境变化更加敏感^[17-18]。因此,对珍稀濒危植物叶功能性状的研究将有助于更好地开展濒危植物保护和管理的工作。相比于珍稀濒危乔木和灌木物种,珍稀藤本植物的叶片功能性状研究相对较少^[7,19-20]。永瓣藤(*Monimopetalum chinense*)是卫矛科(Celastraceae)永瓣藤属(*Monimopetalum*)的单种属藤本植物^[21],为中国特有种,国家二级重点保护植物^[22],被列为中国生物多样性红色名录濒危(EN)种^[23]。现有研究主要集中于永瓣藤种群分布、结构与动态、多样性与繁育等方面^[24-28],而对叶片功能性状的研究尚未见报道。本研究将以濒危植物永瓣藤(*Monimopetalum*

chinense) 为研究对象,对 15 项叶片形态与生理的功能性状进行测定,揭示永瓣藤叶功能性状的种内变异,并结合地理与环境因子,对永瓣藤叶功能性状指标与环境因子的相关性进行分析,揭示其对于异质环境的适应策略,以为永瓣藤保护、管理与合理利用等工作提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

永瓣藤分布于湖北、江西、浙江和安徽 4 个省份的 11 个县市^[26,29],主要分布区为江西省(7 县市)和安徽省(2 县市),湖北省唯一分布点为通山县洪港镇沙店村,浙江省唯一分布点为金华市婺城区^[29]。分布范围介于 28.837°N—29.973°N,114.841°E—119.476°E 之间,南北跨度约为 126km,东西跨度约为 514km,海拔范围 137—651m。分布区在我国长江中下游南部中亚热带向北亚热带过渡的区域,主要植被类型为常绿阔叶林和常绿落叶阔叶混交林^[21],年均温 15.3℃,年降水量 1687.64mm^[21,25],主要为酸性或中性土壤,土壤 pH 值介于 4.53—7.82。气候数据从 WorldClim 网站 (<http://www.worldclim.org/>) 获取(表 1)。

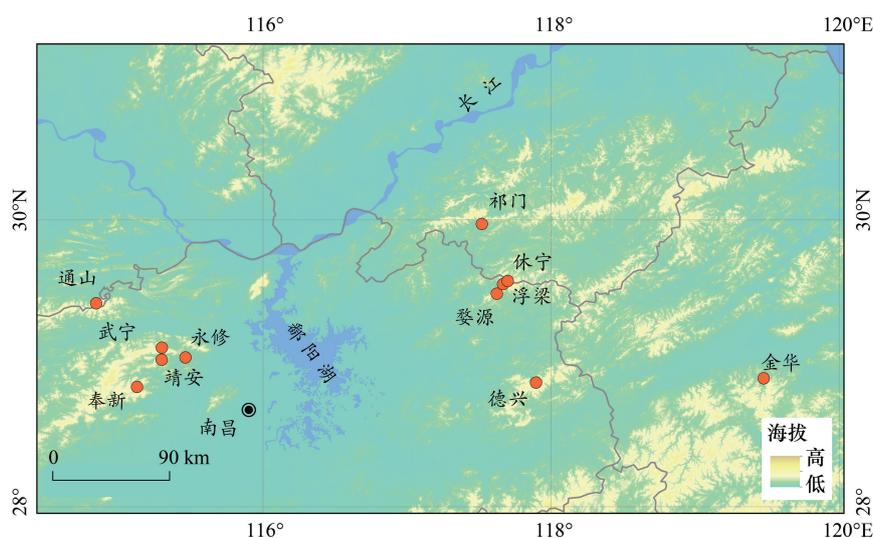


图 1 永瓣藤 11 个种群位置示意图(红色圆点代表取样位点)

Fig.1 Map depicting locations of the 11 populations (red dots) of *Monimopetalum chinense*

1.2 样品采集

2021 年 7—8 月,对 4 个省份的 11 个永瓣藤种群进行样品采集(图 1 和表 1)。记录各种群的经纬度和海拔。种群间至少相隔 10km,种群内个体间至少相隔 10m,每株采集约 30 片成熟、无病虫害、完全展开、边缘完整(不带叶柄)的叶片。共采集到了 209 株、6292 份叶片(表 1),叶片样本现场称重并扫描后置于信封中带回实验室。同时,随机在每个样方内采集土壤样品,采用五点交叉取样法,钻取 5 份 25cm 深的土样,将其混合后装入自封袋带回实验室进行预处理(去除杂质并于阴凉处自然风干),以测定土壤化学指标。使用重铬酸钾容量法测定土壤有机质含量、使用酸度计测量土壤 pH 值、土壤硝态氮使用紫外分光光度法测定、土壤铵态氮使用纳氏试剂比色法测定、土壤有效磷使用钼锑抗比色法测定。

1.3 叶片性状测定

使用电子天平称取每株个体 30 片叶片鲜重。每个种群取随机选取 3 片叶片,用叶绿素仪(Koni-ca Minolta SPAD-502Plus)测量其叶绿素含量。然后将所有叶片平铺于扫描仪(Epson PerfectionV19,分辨率设为 300dpi)进行扫描,扫描的叶片图片用万深 LA-S 叶分析软件进行批量处理,计算叶面积、叶周长、叶长、叶宽、叶长宽比、叶形状因子(公式 1)^[7]。将扫描后的叶片放入 80℃烘箱,48h 后取出,称其干重,然后结合叶干重和叶面积计算比叶面积(公式 2),结合叶片干重和鲜重计算叶干物质含量(公式 3)。叶碳含量和叶氮含量采

用碳氮元素分析仪测定,叶磷含量采用钼锑抗比色法测定,最后计算得到碳氮比、碳磷比、氮磷比(表 2)。

表 1 永瓣藤种群地理位置、气候和土壤因子概况

Table 1 Location, climate and soil factors of the 11 wild populations of *Monimopetalum chinense*

种群 Population	纬度 Latitude /(°)N	经度 Longitude /(°)E	海拔 Elevation/m	取样数 Sampling number/个	年均温 MAT /°C	年降水量 AP/mm	土壤有 机质含量 SOM/ (g/kg)	土壤 pH 值 Soil pH	土壤 硝态氮 Soil NO ₃ / (mg/kg)	土壤 铵态氮 Soil NH ₄ / (mg/kg)	土壤 有效磷 Soil AP/ (mg/kg)
江西奉新县	28.837	115.124	523	19	14.82	1665	43.62	5.17	18.63	30.37	2.07
江西德兴市	28.868	117.896	476	21	15.62	1841	70.34	5.07	29.55	48.36	3.36
浙江金华市	28.897	119.476	204	20	16.32	1541	69.57	5.03	46.89	43.96	2.99
江西靖安县	29.027	115.296	651	19	14.45	1676	38.26	5.01	6.36	16.43	0.97
江西永修县	29.043	115.461	137	20	16.77	1521	48.03	4.89	78.86	19.53	3.57
江西武宁县	29.110	115.298	600	18	14.65	1663	84.47	4.53	74.05	24.34	2.54
湖北通山县	29.420	114.841	598	17	14.81	1583	51.75	5.15	1.69	40.88	1.86
江西婺源县	29.486	117.623	310	20	15.88	1727	24.23	7.82	11.28	2.78	0.83
江西浮梁县	29.554	117.666	591	20	14.63	1828	61.26	5.26	7.53	60.63	4.03
安徽休宁县	29.576	117.698	597	19	14.47	1799	16.79	7.23	9.33	2.11	2.49
安徽祁门县	29.973	117.519	165	16	15.90	1621	66.72	5.05	66.50	29.07	5.63

MAT:年均温 Mean annual temperature; AP:年降水量 Annual precipitation; SOM:土壤有机质含量 Soil organic matter; Soil AP:土壤有效磷 Soil available phosphorus

$$\text{叶形状因子} = 4\pi \frac{\text{叶面积}}{\text{叶周长}^2} \quad (1)$$

$$\text{比叶面积} = \frac{\text{叶面积}}{\text{叶干量}} \quad (2)$$

$$\text{干物质含量} = \frac{\text{叶干重}}{\text{叶鲜重}} \quad (3)$$

1.4 数据分析

将样点(单一种群)内定义为局域尺度,将整个采样区域(11个样点)定义为区域尺度,计算叶片性状的最大值、最小值、平均值、倍数范围(最大值除以最小值)和变异系数。对环境因子数据进行正态检验,不满足正态分布数据进行转换以满足正态分布和方差齐性。使用 Pearson 相关系数分析各功能性状之间、叶功能性状与环境因子之间的相关性。采用多元逐步回归分析环境因子对叶片性状的影响,使用向后逐步法选择具有最小赤池信息标准(AIC)值的最优模型^[30]。数据处理在 R 4.0.5^[31]中完成。

2 结果

2.1 叶片性状变异

叶片功能性状中,变异倍数范围从 1.03—1.80 倍。在局域尺度上,叶片功能性状变异系数从 3.0%—22.5%不等,而在区域尺度上,变异系数从 1.1%—15.5%不等。在局域尺度上,变异系数最大的 5 个性状分别是:叶面积、比叶面积、叶全磷含量、叶碳氮比、叶碳磷比,其中,叶面积是变异最大的叶片性状。在区域尺度上,叶面积仍然是变异程度最大的,其次是叶氮磷比和叶形状因子,叶碳含量是变异程度最小的性状。大多数性状的局域变异系数都大于区域变异系数,除了叶形状因子以外(表 3)。

2.2 叶片性状之间的相关性

叶功能性状之间的相关分析显示(图 2),在叶片形态特征方面,叶面积、叶周长、叶长、叶宽之间相互呈显著正相关,叶片干物质含量与比叶面积显著负相关,叶形状因子与叶周长、叶长、叶长宽比显著负相关。叶生态化学计量特征方面,叶长宽比与叶磷含量、叶碳氮比显著负相关而与叶碳磷比、叶氮磷比显著正相关,叶磷含量与叶碳磷比、叶氮磷比显著负相关,叶氮含量与叶碳氮比显著负相关,叶碳磷比与叶氮磷比显著正相关。

表 2 永瓣藤野生种群叶片功能性状

Table 2 Leaf functional traits of the 11 wild populations of *Monimopetalum chinense*

性状 Traits	安徽祁门县 QM	安徽休宁县 XN	江西浮梁县 FL	江西婺源县 WY	湖北通山县 TS	江西武宁县 WN	江西永修县 YX	江西靖安县 JA	浙江金华市 JH	江西德兴市 DX	江西奉新县 FX
叶面积 LA/cm ²	11.03±2.47	12.08±2.05	12.03±3.87	8.05±2.85	14.49±2.35	10.80±3.07	9.83±1.87	9.80±1.92	11.34±2.05	13.28±2.64	11.84±2.23
叶周长 LP/cm	16.71±2.15	17.80±1.48	18.01±3.16	14.34±2.69	22.77±2.91	19.03±3.26	17.97±1.90	18.19±2.27	18.83±2.31	20.62±2.30	19.26±1.89
叶长 LL/cm	6.68±0.92	7.22±0.56	7.38±1.25	5.90±1.06	8.50±1.01	7.39±1.17	7.17±0.81	7.34±0.88	7.29±0.87	8.15±0.9	7.73±0.76
叶宽 LW/cm	2.60±0.27	2.67±0.25	2.60±0.42	2.12±0.38	2.97±0.27	2.46±0.36	2.33±0.22	2.30±0.23	2.59±0.27	2.71±0.32	2.57±0.31
干物质含量 LDMC/(mg/g)	306.37±44.67	286.01±42.96	248.91±38.28	278.15±33.18	290.32±20.81	278.66±65.53	267.00±35.37	272.90±32.52	282.06±44.52	282.33±48.7	285.42±29.16
比叶面积 SLA/(m ² /kg)	31.33±7.64	30.55±7.28	37.06±6.45	29.68±5.05	30.61±4.07	32.47±6.55	35.65±7.54	29.14±4.22	31.4±6.59	28.88±6.69	29.53±4.16
叶长宽比 LWR	2.57±0.19	2.71±0.17	2.84±0.2	2.79±0.15	2.87±0.28	3.00±0.21	3.08±0.2	3.20±0.25	2.83±0.35	3.02±0.21	3.03±0.27
叶形状因子 LS	0.49±0.03	0.48±0.03	0.46±0.04	0.48±0.03	0.36±0.05	0.37±0.04	0.38±0.03	0.37±0.03	0.4±0.05	0.39±0.03	0.4±0.03
叶绿素含量 LCH	39.83±4.05	37.79±4.24	36.33±4.30	32.72±4.33	38.51±4.41	37.28±6.06	38.71±5.01	43.71±3.19	39.89±4.63	42.18±3.74	43.36±4.00
叶磷含量 LTP/(mg/g)	1.13±0.26	1.34±0.31	1.17±0.24	1.00±0.20	1.05±0.12	1.10±0.20	1.12±0.11	0.87±0.10	1.14±0.30	0.94±0.13	1.03±0.21
叶氮含量 LTN/(mg/g)	20.26±4.90	21.72±3.44	21.86±3.87	19.39±3.15	19.72±2.25	23.00±2.73	21.57±2.33	22.24±3.27	20.11±2.66	21.01±2.94	21.80±4.09
叶碳含量 LTC/(mg/g)	478.98±29.2	478.74±28.29	476.52±25.45	464.51±24.52	476.76±21.25	474.84±29.47	469.91±28.01	469.26±18.39	478.38±21.59	469.92±24.22	479.68±19.71
叶碳氮比 LCN	25.39±8.00	22.62±3.97	22.38±3.61	24.64±4.54	24.48±2.91	21.01±3.33	22.06±2.83	21.55±3.31	24.25±3.71	22.88±3.98	22.77±4.44
叶碳磷比 LCP	425.34±131.65	357.73±92.12	407.56±81.27	462.78±113.41	454.73±58.00	433.59±99.01	420.46±43.00	539.56±68.34	420.92±139.19	499.33±83.08	467.92±84.92
叶氮磷比 LNP	18.03±2.11	16.79±3.44	18.89±1.93	19.52±1.68	18.86±1.36	21.33±2.49	19.37±1.84	25.68±3.43	18.50±4.37	22.58±3.76	21.49±3.12

LA:叶面积 Leaf area; LP:叶周长 Leaf perimeter; LL:叶长 Leaf length; LW:叶宽 Leaf width; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LWR:叶长宽比 Length/width; LS:叶形状因子 Leaf shape factor; LCH:叶绿素含量 Leaf chlorophyll content; LTP:叶磷含量 Leaf phosphorus content; LTN:叶氮含量 Leaf nitrogen content; LTC:叶碳含量 Leaf carbon content; LCN:叶碳氮比 Leaf carbon content/nitrogen content; LCP:叶碳磷比 Leaf carbon content/phosphorus content; LNP:叶氮磷比 Leaf nitrogen content/phosphorus content

表 3 永瓣藤叶片功能性状的变异系数

Table 3 Leaf traits variation of *Monimopetalum chinense*

性状 Traits	最大值 Maximum	最小值 Minimum	平均值 Mean value	倍数范围 Fold range	局域变异系数 Local trait CV	区域变异系数 Regional trait CV
叶面积 LA/cm ²	14.49	8.05	11.32	1.80	22.5	15.5
叶周长 LP/cm	22.77	14.34	18.5	1.59	13.1	11.5
叶长 LL/cm	8.50	5.90	7.34	1.44	12.7	9.3
叶宽 LW/cm	2.97	2.12	2.54	1.40	11.9	9.1
叶干物质含量 LDMC/(mg/g)	306.37	248.91	279.83	1.23	14.2	5.1
比叶面积 SLA/(m ² /kg)	37.06	28.88	31.48	1.28	19.1	8.4
叶长宽比 LWR	3.20	2.57	2.9	1.25	7.7	6.3
叶形状因子 LS	0.49	0.36	0.42	1.39	8.9	12.1
叶绿素含量 LCH (SPAD)	43.71	32.72	39.12	1.34	11.3	8.2
叶磷含量 LTP/(mg/g)	1.34	0.87	1.08	1.54	18.1	11.5
叶氮含量 LTN/(mg/g)	23.00	19.39	21.15	1.19	15.3	5.4
叶碳含量 LTC/(mg/g)	479.68	464.51	474.32	1.03	3.0	1.1
叶碳氮比 LCN	25.39	21.01	23.09	1.21	17.4	6.1
叶碳磷比 LCP	539.56	357.73	445.17	1.51	19.8	10.9
叶氮磷比 LNP	25.68	16.79	20.09	1.53	13.4	12.4

CV: 变异系数 Coefficient of Variation; 区域变异系数=所有采样点性状变异系数平均值; 局域变异系数=各采样点内平均性状的变异系数

2.3 叶片性状地理格局

叶功能性状与经纬度以及海拔的相关性分析表明,叶长宽比与纬度呈现显著负相关,叶形状因子与纬度呈现显著正相关(图 3)。其它功能性状与经纬度以及海拔的关系均不显著。

表 4 永瓣藤叶片功能性状与气候和土壤因子的多元线性回归模型

Table 4 Multiple regression model of leaf functional traits of *Monimopetalum chinense* varying with climatic and soil factors

叶性状 Leaf traits	回归模型 Regression model	赤池信息标准 AIC	解释量 R ²	P 值 Prob (t)
叶面积 LA	LA = 11.07 - 0.48Soil NO ₃ + 0.06Soil NH ₄	9.84	0.49	0.066
叶周长 LP	LP = 37.52 - 9.57Soil pH - 0.99Soil NO ₃	11.49	0.60	0.026*
叶长 LL	LL = 13.44 - 3.05Soil pH - 0.33Soil NO ₃	-13.44	0.60	0.025*
叶宽 LW	LW = 2.50 - 0.15 Soil NO ₃ + 0.09Soil AP + 0.005SOM	-34.28	0.56	0.110
比叶面积 SLA	SLA = 3.37 + 0.03Soil AP	-55.54	0.25	0.115
叶长宽比 LWR	LWR = 2.99 + 0.1MAT + 0.001AP - 0.007SOM - 1.754Soil pH + 0.03Soil NO ₃ - 0.12Soil AP	-62.48	0.97	0.006**
叶形状因子 LS	LS = -0.12 + 0.27Soil pH + 0.03Soil AP	-81.41	0.85	0.000***
叶绿素含量 LCH	LCH = -0.17 + 0.001SOM + 0.31Soil pH	22.29	0.51	0.056
叶磷 LTP	LTP = 2.2 - 0.09MAT - 0.001AP + 0.62Soil pH + 0.08Soil AP	-47.2	0.61	0.169
叶氮 LTN	LTN = 42.56 - 1.081MAT + 0.003AP - 0.04SOM - 5.92Soil pH + 0.79Soil NO ₃	-8.1	0.86	0.031*
叶碳 LTC	LTC = 646.06 - 9.63MAT - 0.06AP - 0.13SOM + 30.10Soil pH + 4.10Soil NO ₃ + 0.33Soil NH ₄ + 1.98Soil AP	27.49	0.88	0.190
叶碳氮比 LCN	LCN = 18.48 - 0.01AP + 0.05SOM + 10.53Soil pH - 0.66 Soil NO ₃ + 0.58Soil AP	4.98	0.70	0.182
叶碳磷比 LCP	LCP = -204.09 + 56.311MAT + 0.40AP - 416.26Soil pH - 26.77Soil NO ₃ - 1.56Soil NH ₄ - 23.53Soil AP	84.9	0.71	0.338
叶氮磷比 LNP	LNP = 7.47 + 1.21MAT + 0.02AP - 19.07Soil pH - 0.06Soil NO ₃ - 1.5Soil AP	10.92	0.84	0.046*

AIC: 赤池信息标准 Akaike information criterion; Prob(t): P 值 P-value of t-test; ***: P < 0.001, **: P < 0.01, *: P < 0.05; 叶干物质含量 LDMC 最优模型 (Final Model): LDMC-1, 即不包含任何变量

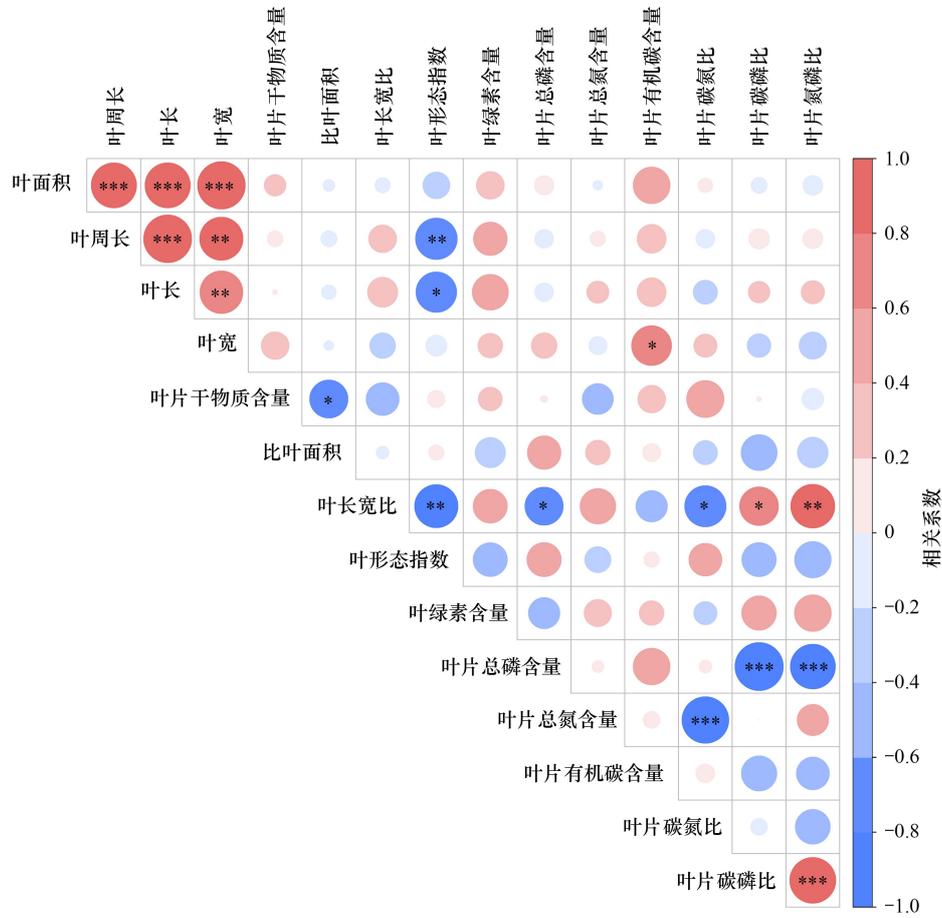


图 2 永瓣藤叶片性状的相互关系矩阵

Fig.2 Correlation matrix of leaf traits from samples across the distribution range of *Monimopetalum chinense*

*** : $P < 0.001$; ** : $P < 0.01$; * : $P < 0.05$. 图中圆圈越大, 颜色越深, 表示相关系数的绝对值越大; 其中, 红色表示正相关, 蓝色表示负相关

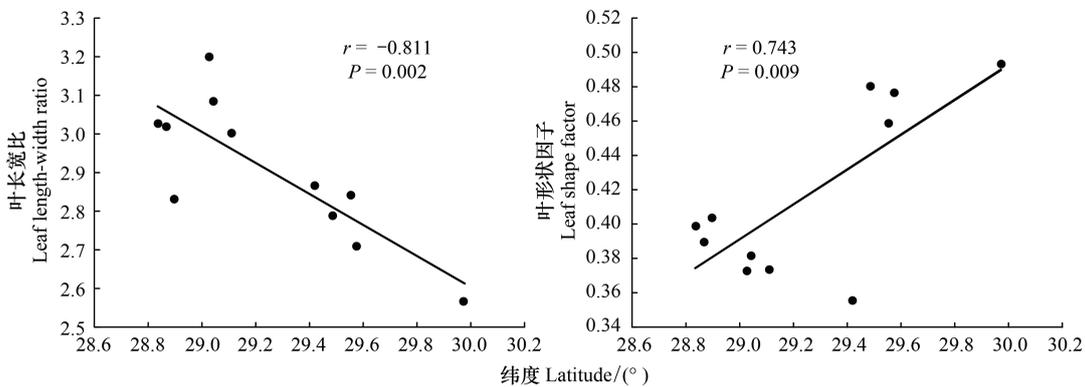


图 3 永瓣藤叶片长宽比和叶形态因子的纬度梯度格局

Fig.3 Latitudinal patterns of leaf length-width ratio and leaf shape factor of *Monimopetalum chinense*

2.4 气候、土壤因子对叶片性状变异的影响

多元逐步回归分析结果表明(表 4), 年均温、年降水量、土壤有机质、土壤 pH、土壤硝态氮、土壤铵态氮、土壤有效磷对叶片性状都有明显的影响。叶长宽比随着年均温、年降水量以及土壤硝态氮增加和土壤有机

质、土壤 pH、土壤有效磷的减小而增加($R^2 = 0.97, P < 0.01$)。叶形状因子随着土壤 pH 和土壤有效磷的增加而变大($R^2 = 0.85, P < 0.001$)。在单个环境因子中,土壤 pH、土壤硝态氮、土壤有效磷、年均温、年降水量、土壤铵态氮和土壤有机质含量分别能解释 8 个、4 个、4 个、3 个、3 个、1 个、1 个叶片功能性状。叶周长随着土壤 pH 和土壤硝态氮的增加而减小($R^2 = 0.60, P < 0.05$)。叶长随着土壤 pH 和土壤硝态氮的增加而减小($R^2 = 0.60, P < 0.05$)。叶氮含量随着年降水量和土壤硝态氮的增加和年均温、土壤有机质和土壤 pH 的减小而增加($R^2 = 0.86, P < 0.01$)。叶氮磷比随着年均温、年降水量的增加与土壤 pH、土壤硝态氮、土壤有效磷的降低而变大($R^2 = 0.84, P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 叶片性状的种内变异

永瓣藤叶片功能性状种内变异不均匀,多数性状在区域尺度上的变化值小于局域尺度,区域尺度上这与广泛的环境梯度适应有关^[32]。在局域尺度上,永瓣藤 15 项叶片功能性状的变异系数范围在 3.0%—22.5% 之间,变异倍数范围在 1.03—1.80 之间,叶性状变异的不同幅度反映了植物适应不同环境波动的权衡。叶面积、比叶面积、磷含量、碳氮比和碳磷比的变异程度最高,这些性状与植物对光、养分、和水资源的竞争密切相关^[33—35]。叶面积的变异程度最大,叶片大小直接影响着植物对光的截取和对碳的获取能力,并且可以通过影响叶片边界层厚度进而影响叶片温度调节和蒸腾速率,进而影响叶片热量和水平衡^[10]。在藤本植物中,磷与其它性状之间连接较多,磷可能在调节多种植物功能方面显得更为重要,这些性状上的环境选择通常会影响整个表型^[36]。永瓣藤叶片碳、氮含量的变异程度相对较小,磷含量变异系数相对较大,叶片氮(N)、磷(P)和 N:P 比值分别为 21.15mg/g、1.08mg/g 和 20.09。与全球陆生植物叶片 N、P 含量和 N:P (18.74mg/g、1.21mg/g 和 15.55)^[37—39] 相比,永瓣藤叶片磷含量相对较低。同时,永瓣藤分布区土壤有效磷含量也偏低(2.76mg/kg),这与谢国文等^[40]对永瓣藤的研究结果一致,说明,永瓣藤的生长受到了磷限制。

3.2 叶片性状之间的相关性

永瓣藤叶干物质含量与比叶面积显著负相关,即越厚的叶片其干物质含量也越高,这是永瓣藤为了适应炎热的生长环境^[41—42]。永瓣藤叶长宽比与叶磷含量、叶碳氮比显著负相关。一般认为,叶的宽窄能影响叶的光和面积,同时通过改变叶的周长-面积比,影响叶边界层的水汽交换^[39],叶磷含量调控植物生理过程(特别是生长速率),叶片碳氮比与叶片碳含量与生产力之间的关系^[43—44]。永瓣藤较长的叶片其叶磷含量较低,叶碳氮比也较低,说明较长叶片的永瓣藤生长速率较低,受到了更严重的磷限制。

3.3 叶片性状对环境因子的响应

植物通过调整叶片边界层厚度来优化叶肉细胞的温度,以提高光合作用酶的活性^[38],较宽的叶片其边界层较厚,能减少水汽交换^[45],因此,生活在凉爽地区的植物往往具有较小的叶片长宽比(即较宽的叶片),以保持较厚的边界层和较高的叶片温度以进行光合作用,而温暖潮湿的地区,叶片往往具有较大的叶片长宽比(即较长的叶片),以提高植物叶脉的水分输送能力^[10,46]。本研究中,叶长宽比随着纬度增加显著减小,叶形态指数随着纬度增加显著增加,即叶片随着纬度增加逐渐变得更宽,更趋近于圆形,这种模式可能反映了植物的热力学调节与水力限制之间的权衡,以响应跨空间的气候变化^[47]。这一结果印证了全球变暖会增加植物叶长宽比的结论^[48]。

多元逐步回归分析表明(表 4),没有任何单个环境因子可以解释所有的叶片性状变异,环境和叶片功能性状变异之间的关联比较复杂。25%—97% 的叶片性状变异能由气候和土壤因子组合解释,但不包括叶干物质含量,这可能是由于其分布的遗传适应。在所有的环境因子中,土壤 pH、土壤硝态氮、土壤有效磷是解释度最高的三个,年均温和年降水量的解释度次之。这说明永瓣藤叶片性状变异主要由土壤因子驱动,同时受到气候因子的影响。先前研究指出,土壤肥力和土壤 pH 与叶片功能性状显著相关^[14,48—49]。永瓣藤叶周长、叶长都受到土壤 pH 与土壤硝态氮的显著负效应影响,即土壤 pH 值越低、土壤硝态氮含量越低,叶周长和叶长

越大。在物种或群落水平上,植物叶片氮和磷含量的分布格局一般呈现随年平均气温和降水量的增加而降低的趋势^[50],本研究的结果与此趋势是一致的,永瓣藤叶片氮含量与磷含量分别受到土壤硝态氮与土壤有效磷的正效应影响,而受到年均温与年降水量负效应的影响。在温度和水分充足的情况下,永瓣藤叶片趋向于慢速生长的保守策略。

叶功能性状是植物策略的良好预测指标。虽然永瓣藤受到了环境的限制,但叶功能性状通过与环境因子间的相互作用,利用种内变异和性状组合,能够良好适应当前环境因子的变异。

4 结论

本文探讨了濒危植物永瓣藤的叶片功能性状变异以及对环境因子的响应与适应策略,有助于了解我国亚热带低山藤本植物叶片功能性状的地理格局及其种内变异的环境驱动力。叶片性状之间的变异程度不同,局域尺度性状变异值甚至高于区域尺度。叶片面积的变异程度最高。叶片的形态受到纬度梯度的影响,随着纬度的上升,永瓣藤叶片通过变得宽且圆来增加叶片边界层厚度,降低叶片水热散失,这种模式可能反映了植物的热力学调节与水力限制之间的权衡,以响应跨空间的气候变化。永瓣藤叶片磷含量较小,表明永瓣藤的生长受到了磷限制。土壤 pH、土壤硝态氮与土壤有效磷是永瓣藤叶片性状变异的主导因子,年均温与年降水量也能影响部分叶片性状变异。本研究在分布区尺度上揭示了永瓣藤叶片性状的变异情况,并分析了叶片性状与环境的关系,为保护濒危植物和藤本植物提供新的见解。

参考文献(References):

- [1] Diaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(11): 646-655.
- [2] Zhang S H, Zhang Y, Xiong K N, Yu Y H, Min X Y. Changes of leaf functional traits in Karst rocky desertification ecological environment and the driving factors. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01381.
- [3] Chapin F S III, Autumn K, Pugnaire F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, 1993, 142: S78-S92.
- [4] 李耀琪, 王志恒. 植物叶片形态的生态功能、地理分布与成因. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1154-1172.
- [5] 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 L, 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.
- [6] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 2011, 156(2): 832-843.
- [7] Meng H, Wei X, Franklin S B, Wu H, Jiang M. Geographical variation and the role of climate in leaf traits of a relict tree species across its distribution in China. *Plant Biology: Stuttgart, Germany*, 2017, 19(4): 552-561.
- [8] 何雅琴, 史晓洁, 陈国杰, 赖敏英, 曾纪毅, 魏凯, 邓传远. 滨桉叶功能性状对环境因子的响应. *生态学报*, 2022, 42(6): 2418-2429.
- [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] Wright I J, Dong N, Maire V, Prentice I C, Westoby M, Díaz S, Gallagher R V, Jacobs B F, Kooyman R, Law E A, Leishman M R, Niinemets Ü, Reich P B, Sack L, Villar R, Wang H, Wilf P. Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 2017, 357(6354): 917-921.
- [11] Cornwell W K, Ackerly D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 2009, 79(1): 109-126.
- [12] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋风, 赵宁, 徐志伟. 中国森林叶片功能属性的纬度格局及其影响因素. *地理学报*, 2015, 70(11): 1735-1746.
- [13] Kattge J, Diaz, S, Lavorel S, Prentice I, Leadley P, Buisson G, Garnier E, Westoby M, Reich P, Wright I J, Cornelissen J, Violle C, Harrison S, Bodegom P, Reichstein M, Enquist B, Soudzilovskaia N, Ackerly D, Anand M, Wirth C. TRY-a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 2011, 17(9): 2905-2935.

- [14] Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert C H, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen L W, Baraloto C, Carlucci M B, Cianciaruso M V, Dantas V L, Bello F, Duarte L D S, Fonseca C R, Freschet G T, Gaucherand S, Gross N, Hikosaka K, Jackson B, Jung V, Kamiyama C, Katabuchi M, Kembel S W, Kichenin E, Kraft N J B, Lagerström A, Bagousse-Pinguet Y L, Li Y Z, Mason N, Messier J, Nakashizuka T, Overton J M, Peltzer D A, Pérez-Ramos I M, Pillar V D, Prentice H C, Richardson S, Sasaki T, Schamp B S, Schöb C, Shipley B, Sundqvist M, Sykes M T, Vandewalle M, Wardle D A. A global meta - analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 2015, 18(12): 1406-1419.
- [15] O Sullivan K S W, Vilà-Cabrera A, Chen J C, Greenwood S, Chang C H, Jump A S. High intraspecific trait variation results in a resource allocation spectrum of a subtropical pine across an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 2022, 49(4): 668-681.
- [16] Plourde B T, Boukili V K, Chazdon R L. Radial changes in wood specific gravity of tropical trees: inter- and intraspecific variation during secondary succession. *Functional Ecology*, 2015, 29(1): 111-120.
- [17] Purvis A, Gittleman J L, Cowlshaw G, Mace G M. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings Biological Sciences*, 2000, 267(1456): 1947-1952.
- [18] Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, 37(0): 637-669.
- [19] 王世彤, 徐耀粘, 杨腾, 魏新增, 江明喜. 微生境对黄梅秤锤树野生种群叶片功能性状的影响. *生物多样性*, 2020, 28(3): 277-288.
- [20] Li Y, Li S, Lu X H, Wang Q Q, Han H Y, Zhang X M, Ma Y H, Gan X H. Leaf phenotypic variation of endangered plant *Tetracentron sinense* Oliv. and influence of geographical and climatic factors. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(2): 623-636.
- [21] 李海生, 余炼文, 谢国文, 李智优, 冯灿辉, 蔡耿雄, 曾武科. 濒危植物永瓣藤所在群落物种多样性初步研究. *生态科学*, 2012, 31(4): 401-405, 412.
- [22] 鲁兆莉, 覃海宁, 金效华, 张志翔, 杨庆文, 洪德元, 李德铎, 李开凡, 袁良琛, 周志华. 《国家重点保护野生植物名录》调整的必要性、原则和程序. *生物多样性*, 2021, 29(12): 1577-1582.
- [23] 臧春鑫, 蔡蕾, 李佳琦, 吴晓蕾, 李晓光, 李俊生. 《中国生物多样性红色名录》的制定及其对生物多样性保护的意义. *生物多样性*, 2016, 24(5): 610-614.
- [24] 谢国文, 文林. 永瓣藤的分布现状及其保护. *生物多样性*, 1999, 7(1): 15-19.
- [25] 张小平, 郝朝运, 范睿, 李文良, 张昱, 谌小宝. 濒危植物永瓣藤的种群结构及与环境的关系. *应用生态学报*, 2008, 19(3): 474-480.
- [26] Li H S, Xie G W, Blum M J, Zhen Y S, Lin M Z, Guo P G. Genetic diversity of the endangered Chinese endemic plant *Monimopetalum chinense* revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP). *Biochemical Systematics and Ecology*, 2011, 39(4/5/6): 384-391.
- [27] 潘健, 曾繁丽, 程家寿, 夏日红, 房震. 温度和光照对解除休眠的永瓣藤种子萌发的影响. *植物资源与环境学报*, 2020, 29(4): 78-80.
- [28] 叶朝芬. 基质对永瓣藤播种和扦插成苗率的影响. *安徽林业科技*, 2021, 47(3): 11-13, 23.
- [29] 陈坚波, 李根有, 李华东, 叶喜阳. 发现于金华的浙江省卫矛科植物新记录. *浙江大学学报: 理学版*, 2018, 45(6): 756-757.
- [30] Niinemets U. Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist*, 2015, 205(1): 79-96.
- [31] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria. 2021.
- [32] Craine J M, Ocheltree T W, Nippert J B, Towne E G, Skibbe A M, Kembel S W, Fargione J E. Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. *Nature Climate Change*, 2013, 3(1): 63-67.
- [33] Rozendaal D M A, Hurtado V H, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 2006, 20(2): 207-216.
- [34] Vu J C V, Gesch R W, Pennanen A H, Allen Hartwell L Jr, Boote K J, Bowes G. Soybean photosynthesis, Rubisco, and carbohydrate enzymes function at supraoptimal temperatures in elevated CO_{2/sub}. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158(3): 295-307.
- [35] Dong N, Prentice I C, Wright I J, Evans B J, Togashi H F, Caddy-Retalic S, McInerney F A, Sparrow B, Leitch E, Lowe A J. Components of leaf-trait variation along environmental gradients. *New Phytologist*, 2020, 228(1): 82-94.
- [36] Liu C C, Li Y, He N P. Differential adaptation of lianas and trees in wet and dry forests revealed by trait correlation networks. *Ecological Indicators*, 2022, 135: 108564.
- [37] Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 1958, 46(3): 230A-221.
- [38] Tian D, Yan Z B, Niklas K J, Han W X, Kattge J, Reich P B, Luo Y K, Chen Y H, Tang Z Y, Hu H F, Wright I J, Schmid B, Fang J Y. Global leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry and their scaling exponent. *National Science Review*, 2018, 5(5): 728-739.
- [39] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 682-713.
- [40] 谢国文, 黄娴媛, 余炼文, 郑燕玲, 李海生. 国家濒危植物永瓣藤分布的土壤环境特征. *生态环境*, 2007, 16(2): 492-497.
- [41] Werger M J A, Ellenbroek G A. Leaf size and leaf consistence of a riverine forest formation along a climatic gradient. *Oecologia*, 1978, 34(3):

297-308.

- [42] Abrams M D. Genotypic and phenotypic variation as stress adaptations in temperate tree species: a review of several case studies. *Tree Physiology*, 1994, 14(7/8/9): 833-842.
- [43] Niklas K J. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 2006, 97(2): 155-163.
- [44] Reich P B, Oleksyn J, Wright I J. Leaf phosphorus influences the photosynthesis - nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 2009, 160(2): 207-212.
- [45] Schmerler S B, Clement W L, Beaulieu J M, Chatelet D S, Sack L, Donoghue M J, Edwards E J. Evolution of leaf form correlates with tropical-temperate transitions in *Viburnum* (Adoxaceae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 279(1744): 3905-3913.
- [46] Hu J, Hu H. Viewing Leaf Shape and Size Variation in Tobacco Plants under Different Temperatures from a Hydraulic Perspective. *Plant Diversity*, 2015, 37(2): 168-176.
- [47] Nicotra A B, Leigh A, Boyce C K, Jones C S, Niklas K J, Royer D L, Tsukaya H. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Functional Plant Biology: FPB*, 2011, 38(7): 535-552.
- [48] Li Y Q, Zou D T, Shrestha N, Xu X T, Wang Q G, Jia W, Wang Z H. Spatiotemporal variation in leaf size and shape in response to climate. *Journal of Plant Ecology*, 2020, 13(1): 87-96.
- [49] Maire V, Wright I J, Prentice I C, Batjes N H, Bhaskar R, van Bodegom P M, Cornwell W K, Ellsworth D, Niinemets Ü, Ordóñez A, Reich P B, Santiago L S. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(6): 706-717.
- [50] Tang Z Y, Xu W T, Zhou G Y, Bai Y F, Li J X, Tang X L, Chen D M, Liu Q, Ma W H, Xiong G M, He H L, He N P, Guo Y P, Guo Q, Zhu J L, Han W X, Hu H F, Fang J Y, Xie Z Q. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4033-4038.