

DOI: 10.20103/j.stxb.202310142225

江金花, 高鹏斐, 丁娜娜, 田婷婷, 艾冬霞, 樊宝丽. 濒危药用植物桃儿七对海拔的生理生态响应策略. 生态学报, 2024, 44(20): 9342-9353.

Jiang J H, Gao P F, Ding N N, Tian T T, Ai D X, Fan B L. Physio-ecological response strategies of the endangered medicinal plant *Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying to altitudes. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(20): 9342-9353.

濒危药用植物桃儿七对海拔的生理生态响应策略

江金花, 高鹏斐, 丁娜娜, 田婷婷, 艾冬霞, 樊宝丽*

西北师范大学生命科学院, 兰州 730000

摘要: 海拔变化会引起光照、温度以及湿度等一系列环境条件的变化, 从而对植物的物质代谢、结构和功能产生一定的影响, 而植物功能性状特定的组合可以反映植物对环境变化的响应策略。桃儿七 (*Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying) 是我国传统中藏药材, 通常生长于 2700—4500 m 高海拔地带的平坦山谷及透光度较好的林下、林缘或草、灌丛中, 其根状茎及根中富含的鬼臼毒素可以治疗多种癌症, 其含量与植株生物量在各个器官的分配密切相关, 但其生物量分配情况目前尚不清楚。因此, 为进一步提高高寒草甸桃儿七生长、发育及对药用器官生物量的最大化分配, 明确自然环境下桃儿七的资源获取和利用策略, 研究以青藏高原高寒草甸 2 个海拔的桃儿七为研究对象, 对其功能性状、光合生理、生物量分配特征等进行对比分析, 探究自然生境下桃儿七生物量分配格局及其功能性状对海拔变化的响应策略, 结果发现: (1) 低海拔桃儿七净光合速率高于高海拔; 随海拔的升高, 桃儿七叶片中非结构性碳含量呈下降的趋势, 但在细根中呈上升趋势; 叶片 Chla、Chlb、Chla/b 及 Chl(a+b) 含量均显著下降 ($P < 0.05$)。桃儿七在较高海拔采取较低的比叶面积、叶绿素含量以及净光合速率的“慢速偿还型”策略, 表现出适应高寒草甸环境的性状权衡模式。(2) 海拔对桃儿七的根、叶生物量分配策略影响显著 ($P < 0.05$)。随着海拔的升高, 桃儿七对地下部分(根及根状茎)的生物量分配增加, 根占比增加了 40.00%, 根状茎占比增加了 25.93%, 对地上部分茎和叶的生物量分配减少。各器官生物量与个体大小呈等速生长关系, 符合生态代谢理论。研究有助于为高寒草甸桃儿七的管理以及人工栽培提供理论依据和数据支撑, 以期推动道地性濒危中药资源的可持续发展。

关键词: 生物量分配; 功能性状; 异速关系; 根状茎; 光合生理

Physio-ecological response strategies of the endangered medicinal plant *Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying to altitudes

JIANG Jinhua, GAO Pengfei, DING Nana, TIAN Tingting, AI Dongxia, FAN Baoli*

Northwest Normal University, College of Life Sciences, Lanzhou 730000, China

Abstract: Changes in altitude incur changes in environmental conditions including light, temperature and humidity. These changes have notable effects on plant metabolism, structure and function of plants. Moreover, specific combinations of plant functional traits can serve as indicators of a plant's response strategies towards environmental fluctuations. *Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying is a traditional Chinese and Tibetan medicinal herb that usually grows in flat valleys, understories, forest margins, or grassy thickets at high altitude ranging from 2700 to 4500 m. The rhizome and roots of this plant are abundant in podophyllotoxin, a compound known for its efficacy in treating various types of cancers, and its content is closely related to the distribution of plant biomass among organs, however, the biomass allocation pattern of *S. hexandrum* is not yet known. To gain insight into this problem, we need to understand the strategies *S. hexandrum* uses for resource acquisition and utilization in its natural environments. We utilized field sites in alpine meadows of the Tibetan Plateau at two different altitudes to compare the functional traits, photosynthetic physiology, and biomass allocation

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(32201525); 陇原青年创新创业人才(团队)项目; 甘肃省高等学校创新基金项目(2022A-013)

收稿日期: 2023-10-14; **网络出版日期:** 2024-07-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: baoli207@163.com

characteristics to determine biomass allocation pattern in wild habitat. The results showed that (1) The non-structural carbon content in the leaves of *S. hexandrum* decreased with increasing altitude. However, there was an increasing trend in the fine roots. Additionally, the contents of Chla, Chlb, Chla/b, and Chl (a+b) in the leaves exhibited significant decrease with increasing altitude ($P < 0.05$). This suggests that the plant's adoption of a 'slow-reimbursement' strategy, characterized by lower specific leaf area (SLA), chlorophyll content, and net photosynthetic rate at higher altitude, reflects a trait trade-off pattern for adapting to the alpine grassland environment. (2) Altitude had a significant ($P < 0.05$) effect on the biomass allocation strategies of roots and leaves of *S. hexandrum*. As altitude increased, the biomass allocation of *S. hexandrum* to underground parts (roots and rhizomes) increased by 40% for roots and 26% for rhizomes, while the allocation to aboveground parts (stems and leaves) decreased. The biomass of each organ showed an allometric growth relationship with individual size, which is consistent with the metabolic theory of ecology (MTE). This study helps to provide a theoretical basis and data support for the management of alpine grassland plants as well as its artificial cultivation, and helps to promote the sustainable development of endangered traditional Chinese medicine resources.

Key Words: biomass allocation; functional traits; allometric relationship; rhizomes; photosynthetic physiology

随着海拔的升高,各种环境因子会随之发生相应的变化,对植物的分布和生长发育会产生显著影响,而植物功能性状将通过调整植物生长和繁殖来影响其行为和适应性^[1]。因此,通过功能性状来研究海拔对植物生长发育的影响,有助于选择适宜植物生长的环境。植物资源获取和利用策略是指植物对有限的营养物质和生长因子的获取和合理分配,从而保证植物自身存活、生长及繁殖^[2],其中光合产物的分配体现了植物的资源分配策略,光合作用的产物之一,非结构性碳(Non-structural carbohydrate, NSC)为植物呼吸、新陈代谢和生长提供能量^[3],并可防御环境胁迫造成的伤害^[4-5]。另外,植物生物量分配策略随着环境变化会表现出明显的可塑性^[6],这是植物生态学的核心问题之一,深刻影响着植物生长发育和陆地生态系统的碳循环^[7]。目前,关于植物对环境的适应策略研究已经提出了许多理论,其中,功能平衡理论认为植物对功能器官(如根系吸收水分和养分)的生物量分配是按照获取资源的能力进行^[8];异速生长理论认为个体各器官间生物量分配受个体大小的制约,不同器官间生物量的积累呈异速生长关系^[9];生态代谢理论认为生命体的新陈代谢决定了其生物活动速率(如生长、繁殖、死亡等)。将这三种理论结合起来可以很好地揭示植物对环境变化的响应,进一步明确其对海拔的生理生态响应策略。

桃儿七(*Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying)为小檗科桃儿七属多年生草本植物,是我国传统中藏药材^[10]和国家级保护植物,其根状茎及根中富含鬼臼毒素(podophyllotoxin),可用于治疗肺癌、宫颈癌、睾丸癌、非宫颈人乳头瘤病毒和生殖器感染、以及白血病等多种疾病^[11-15]。对鬼臼毒素日益增长的商业需求导致人类对野生资源的过度采挖,加之自然环境下种子萌发率低、幼苗期长^[16]、生长缓慢,以及缺少有组织和规模化的人工栽培等原因,目前,桃儿七已被列入《国家重点保护野生植物名录》。濒危植物由于分布范围有限、生境特殊,其对环境变化非常敏感^[11-12],而海拔是重要的环境因子,但桃儿七各器官生物量随海拔分配情况仍不清楚。因此,通过对其生物量分配及功能性状的研究有助于了解其对资源的利用策略,对于桃儿七植株的人工栽培管理起到有效的指导作用。目前,国内外还未见有从功能性状的角度探讨自然生境下桃儿七的资源利用策略,尤其关于桃儿七根系(包括根状茎)的研究更是缺乏。本文选取了青藏高原高寒草甸2个海拔梯度分布的桃儿七种群,从不同器官(根状茎、根、茎、叶)功能性状以及生物量分配入手,分析(1)海拔是否驱动着桃儿七功能性状发生变化,各功能性状间是否存在权衡和协同关系,具体的权衡模式如何?(2)桃儿七各器官构件与个体大小的生物量分配策略如何响应海拔变化,呈异速或等速生长关系?通过以上研究,探讨桃儿七在高寒草甸的资源分配和利用策略,从而为桃儿七资源保护和利用提供科学的理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于青藏高原东缘甘肃省甘南藏族自治州车巴沟(103°09'54"E, 34°37'32"N), 才布车(103°19'06"E, 34°55'03"N), 地形属昆仑山脉余脉, 属于高原寒温带气候, 四季分明, 昼夜温差大(图 1)。研究区域中的气象数据来自荷兰皇家气象研究所(<http://climexp.knmi.nl/>), 由 1901 年至 2020 年期间涵盖 CRU TS4.04(LAND) 的网格数据收集而来。野生桃儿七所处生境的年平均气温 2.43 °C, 最高气温出现在 7 月, 平均为 8.92 °C, 最低气温出现在 1 月, 平均为 -4.07 °C, 多年平均降水量 49.16 mm(1932—2021)。该地区土壤受地形、气候、水资源及生物因素的影响, 垂直分布比较明显, 从海拔 1700 m 的河谷滩地到 4500 m 以上的高寒山地土壤分布依次有栗钙土、黑钙土、褐土、棕壤、暗棕壤、亚高山草甸土、草毡土、高山草甸土、黑毡土及沼泽土^[3], 大约有 1600—1800 种植物, 分别属于约 120 个科和 500 个属。优势和常见种包括: 高山柳(*Salix takasagoalpina*)、锦鸡儿(*Caragana sinica*)、中国沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、金露梅(*Dasiphora fruticosa*)及银露梅(*Dasiphora glabra*)等。



图 1 自然生境下的桃儿七

Fig.1 *Sinopodophyllum hexandrum* in wild field

1.2 样地选择

以甘肃省甘南藏族自治州高寒草甸分布的药用植物桃儿七为研究对象, 于 2021 年 8 月初, 在有桃儿七分布的 2 个海拔(低海拔(2580 m)和高海拔(2716 m))位点进行取样。在所选植株近旁处利用土钻钻取 0—20 cm 土样, 每个生境随机采取 3 个样点, 将采集土壤样品去除地表枯落物后置于编号的自封袋, 同时, 用容积为 100 cm³ 环刀采取土样并置于编号铝盒中, 一并带回实验室, 以供土壤指标测定(表 1)。

表 1 2 个海拔的土壤理化性质差异(平均值±标准误)

Table 1 Characteristics of soil environmental factors between two altitudes (Mean±SE)

海拔 Altitude/m	土壤含水率 Soil water content/%	土壤有机碳 Soil organic carbon/ (g/kg)	土壤全氮 Soil total nitrogen/ (g/kg)	土壤全磷 Soil total phosphorus/ (g/kg)	pH	容重 Soil bulk weight/ (g/cm ³)
2580	22.24±0.28a	42.82±0.44a	4.65±0.02a	0.45±0.005b	7.50±0.04a	0.77±0.004b
2716	15.02±0.41b	34.03±0.68b	3.75±0.11b	0.66±0.004a	7.57±0.01a	0.79±0.004a

不同小写字母代表 2 个海拔间差异显著

1.3 测定指标及方法

1.3.1 样品采集

参考拉琼和卢晶等的研究方法^[17-18], 以基径为采样标准, 在对 2 个海拔分布的桃儿七进行株高和基径测

定的基础上,最终选择生长发育成熟、基径类似,(范围在 (6.71 ± 0.39) mm)的桃儿七各3株。在测定完植株光合作用后,将完整植株带回实验室,用 Cannon Scan LIDE300 扫描仪扫描叶面积,然后将叶片和根置于 $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘72 h至恒重,取出称其干重,每个处理3个重复。每个海拔各选用5张完全发育的叶片,避开叶柄和叶脉部分剪取0.2 g,进行叶绿素含量的测定。同时,取0.1 g烘干至恒重后的叶片和细根进行NSC含量的测定。

1.3.2 土壤理化指标的测定

将自封袋中土样取出置于铝盒中,称其鲜重(m_1),在 $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱内烘干至恒重(m_2),根据公式计算土壤含水量(SWC)、土壤容重(SBD)。土壤全氮(STN)采用硫酸-高氯酸消煮、靛酚蓝分光光度法测定,全磷(STP)含量采用硫酸-高氯酸消煮、钼锑抗比色法测定,土壤有机碳(SOC)的测定采用重铬酸钾—硫酸氧化法,土壤pH采用电极法测定。相关指标计算公式如下:

$$\text{SWC}(\%) = \frac{m_1 - m_2}{m_2} \times 100\%$$

$$\text{SBD}(\text{g}/\text{kg}^3) = \frac{m}{v}$$

式中, m 为环刀内干土质量, v 为环刀容积。

1.3.3 不同器官功能性状的测定

将植株尽量完整地挖出并清理干净,再将植株根、茎、叶分离,采用精度为0.0001 g电子天平分别测定鲜重。使用卷尺(精度为0.1 cm)和游标卡尺(精度为0.01 mm)测定株高和基径。使用 Cannon Scan LIDE300 扫描仪先将新鲜叶片进行扫描,运用 Image J 软件计算根、叶面积,并将其用信封袋分装,做好标记,将其置于 $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘72 h至恒重后,称量其根、茎、叶干重。根据公式分别计算SLA、叶干物质含量(LDMC)、根质比(LMR)、茎质比(SMR)、叶质比(LMR),相关指标计算公式如下:

$$\text{SLA}(\text{m}^2/\text{g}) = \frac{\text{LA}(\text{m}^2)}{\text{叶干重}(\text{g})}$$

$$\text{LDMC} = \frac{\text{叶干重}(\text{g})}{\text{叶鲜重}(\text{g})}$$

$$\text{RMR} = \frac{\text{根生物量}(\text{g})}{\text{总生物量}(\text{g})}$$

$$\text{SMR} = \frac{\text{茎生物量}(\text{g})}{\text{总生物量}(\text{g})}$$

$$\text{LMR} = \frac{\text{叶生物量}(\text{g})}{\text{总生物量}(\text{g})}$$

1.3.4 光合-光响应曲线的测定

在8月初选择一晴朗无云天气,于上午8:30—11:00,对需要采样的3株桃儿七每株各选择1张中端展开的成熟健康叶片进行测定,利用光合仪GFS-3000(WALZ, Effeltrich, Germany)进行光合-光响应(P_n -PAR)测定,待数据稳定后读取数据。为保持其他环境因子稳定且适宜,在观测过程中,将叶温设置为 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$,其他参数为默认值。光合有效辐射由人工红蓝光源提供,梯度设置为:1600、1400、1200、1000、800、600、400、200、100、50、20、0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。根据光响应曲线拟合软件Photosynthesis 模拟A-Q曲线,得出最大净光合速率(A_{max})、表观量子效率(AQE)、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)等参数值。

1.3.5 叶绿素含量的测定

采用95%乙醇研磨-离心法^[19],计算公式如下:

$$\text{叶绿素 a 浓度}(\text{mg}/\text{g}): \text{Chla} = 12.21A_{663} - 2.81A_{646}$$

$$\text{叶绿素 b 浓度}(\text{mg}/\text{g}): \text{Chlb} = 20.13A_{646} - 5.03A_{663}$$

$$\text{总叶绿素浓度: (mg/g)} = \text{Chla} + \text{Chlb} = 8.02A_{663} + 20.21A_{646}$$

式中, A_{663} 、 A_{646} 、 A_{470} 分别为叶绿素提取液在波长 663、646、470 nm 下的吸光值。

1.3.6 NSC 的测定

采用改进的《硫酸蒽酮法》^[20], 各成分计算公式如下:

$$\text{NSC} = \text{可溶性糖含量} + \text{淀粉含量}$$

$$\text{可溶性糖含量}(\%) = \frac{C \times V_1 \times n}{W \times V_2 \times 10000}$$

$$\text{淀粉含量}(\%) = \frac{C \times V_1 \times n \times 0.9}{W \times V_2 \times 10000}$$

式中, C 为从标准曲线中得出的糖含量 (μg), V_1 为提取液的总体积 (mL), n 为稀释倍数, W 为取样的干重 (g), V_2 为测定可溶性糖时的取样体积 (mL), 0.9 为葡萄糖转化为淀粉的系数。

1.4 数据处理与分析

用 Microsoft Excel 2021 对数据进行整理计算, 并使用 SPSS 27.0 (SPSS, Chicago, IL, USA) 进行数据分析。运用独立样本 T 检验比较各性状在 2 个海拔间的差异性 ($P < 0.05$)。利用光响应曲线拟合软件 Photosynthesis 拟合计算得到桃儿七 2 个海拔的 P_n -PAR 特征参数。采用回归方程 $y = \beta x^\alpha$ 分析异速关系, 线性转化为 $\text{Log}M_y = \text{Log}\beta + \alpha \text{Log}M_x$, 其中 M_y 和 M_x 分别表示器官 Y 和 X 的质量, 各性状已经进行以 10 为底的对数转换, 符合正态分布。数据分析主要采用标准化主轴分析 (Standardized major axis regression, SMA) 的方法, 使用 R 4.3.0 中的 SMATR 包完成; 主成分分析 (Principal component analysis, PCA) 采用 Origin 进行分析。图表制作均由 Origin 2023 完成, 图表中数据均为平均值 \pm 标准误。

2 结果与分析

2.1 桃儿七叶片功能性状在海拔间的差异

2.1.1 桃儿七叶形态性状在海拔间的差异

桃儿七在低海拔处的植株高度高于高海拔, 但差异不显著 (图 2)。LA、SLA 以及 LDMC 在 2 个海拔间均呈现出低海拔高于高海拔的变化趋势, 分别高出 27.65%、8.45%、51.70%, 但在 2 个海拔均没有显著差异 ($P > 0.05$)。

2.1.2 桃儿七光合速率在海拔间的差异

在 2 个海拔间, 桃儿七净光合速率存在显著差异 ($P < 0.05$), 且在低海拔的净光合速率显著高于高海拔 (图 3); 蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s) 以及水分利用效率 (WUE) 在 2 个海拔间均没有显著差异, 但均呈现低海拔高于高海拔的特点。

2.1.3 桃儿七光响应曲线在海拔间的差异

在 2 个海拔条件下, 桃儿七在 PAR 为 0—300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时, 净光合速率随着光照强度的增加显著增加, 当光强达到 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 左右时, 光合速率增加缓慢, 趋于饱和, 但高海拔的桃儿七在达到光饱和点后出现了光抑制现象 (图 4)。对 2 个海拔的光响应曲线参数测定结果表明, 高海拔桃儿七有较高的 LSP 和 LCP (表 2), 低海拔桃儿七有较高的 AQE 和 A_{max} , A_{max} 在两个海拔间差异显著 ($P < 0.05$)。结果表明, 桃儿七在低海拔的固碳能力高于高海拔, 以维持其快速的生长及增强对不良环境的防御能力。

2.1.4 桃儿七叶绿素和 NSC 含量在海拔间的差异

桃儿七叶片 Chla、Chlb 及 Chl(a+b) 的含量在低海拔处均显著高于高海拔 ($P < 0.05$), Chla 高出 36.53%, Chlb 高出 152.67%, Chl(a+b) 高出 59.48% (图 5)。桃儿七在高海拔的 Chl(a/b) 含量显著高于低海拔 ($P < 0.05$)。结果表明, 低海拔桃儿七叶片具有较高的 Chla 和 Chlb 含量, 使其对光能具有较高的转化利用效率, 从而拥有较高的光合速率。

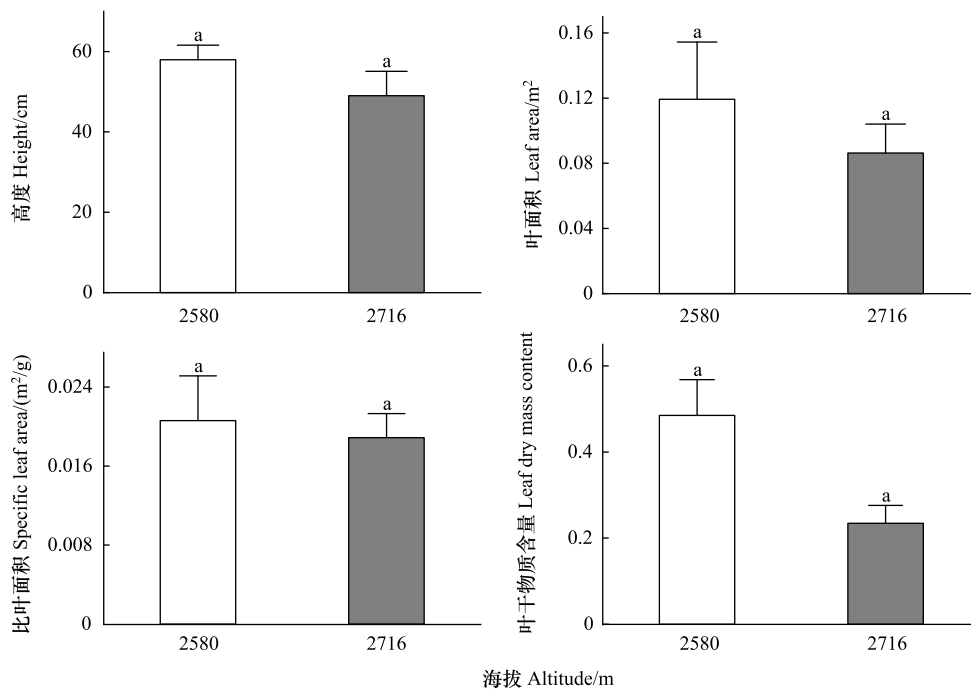


图 2 桃儿七叶形态性状在海拔间的差异

Fig.2 Differences in morphological traits of *Sinopodophyllum hexandrum* leaves between two altitudes

不同小写字母代表 2 个海拔间差异显著

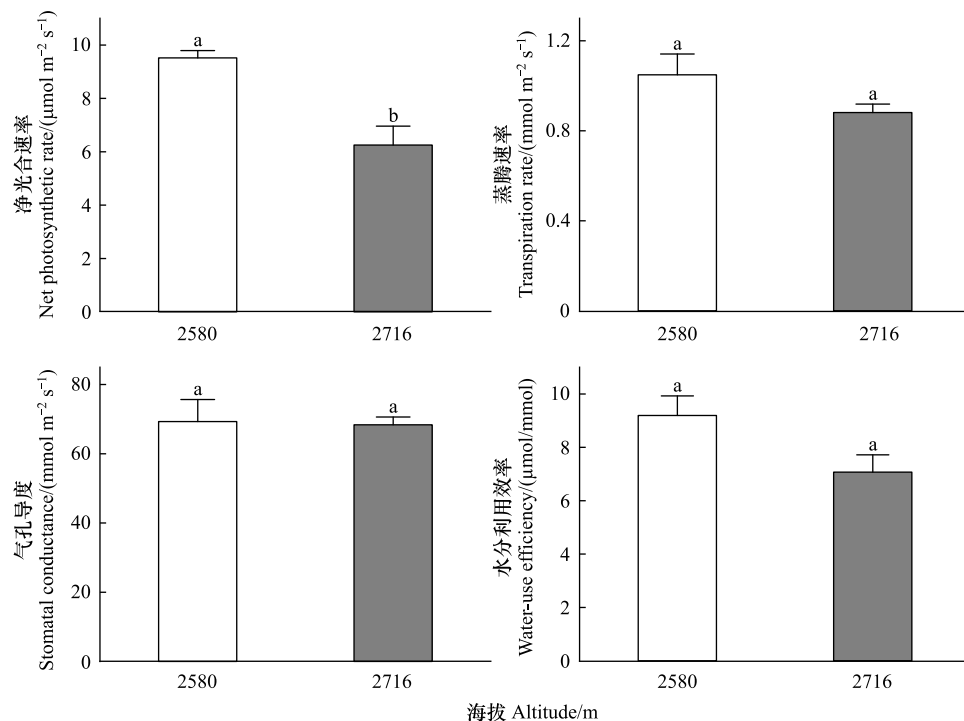


图 3 桃儿七光合速率在海拔间的差异

Fig.3 Differences in photosynthesis rate of *Sinopodophyllum hexandrum* between altitudes

桃儿七叶片在低海拔处的可溶性糖、淀粉以及 NSC 含量均高于高海拔,但差异不显著($P>0.05$);桃儿七在高海拔的细根可溶性糖、淀粉以及 NSC 含量均高于低海拔,且均没有显著性差异(图 6)。在低海拔处,叶片可溶性糖、淀粉以及 NSC 含量相较于高海拔分别高出 8.64%、7.91%及 8.63%;而高海拔细根可溶性糖、淀

粉以及 NSC 含量相较于低海拔分别高出 14.01%、5.61% 及 10.03%。

表 2 桃儿七的光响应特征 (平均值±标准误)

Table 2 Characteristics of light response of *Sinopodophyllum hexandrum* (Mean±SE)

海拔 Altitude/m	光饱和点 LSP/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 $A_{\text{max}}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	表观量子效率 AQE
2716	353.73±91.95a	6.4±1.6a	8.38±0.75b	0.11±0.04a
2580	340.8±66.23a	4.8±1.52a	10.92±1.01a	0.16±0.03a

LSP: 光饱和点 Light saturation point; LCP: 光补偿点 Light compensation point; A_{max} : 最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate; AQE: 表观量子效率 Apparent quantum efficiency

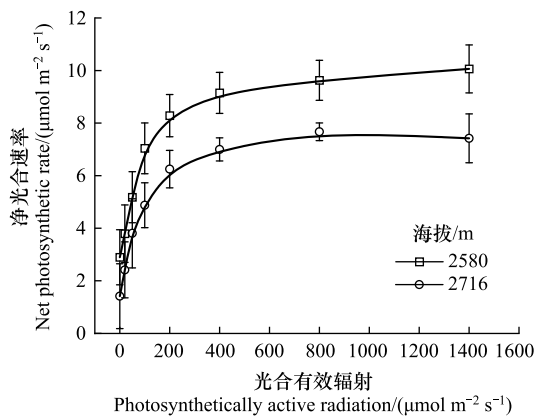


图 4 桃儿七的光响应曲线在海拔间的差异

Fig.4 Differences in light-response curve between altitudes in *Sinopodophyllum hexandrum*

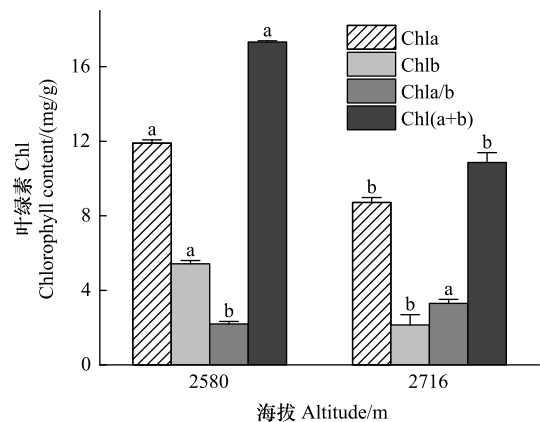


图 5 桃儿七叶片叶绿素含量在海拔间的差异

Fig.5 Differences in the chlorophyll content of the leaves of *Sinopodophyllum hexandrum* between altitudes

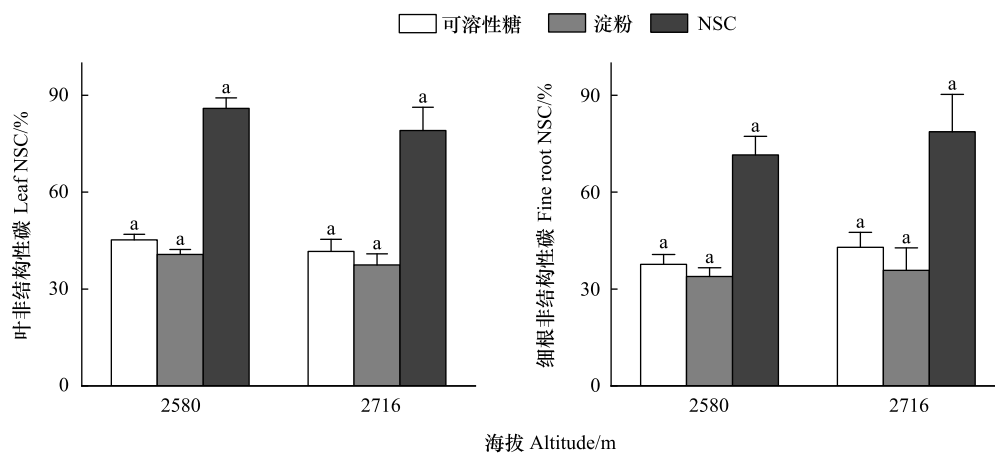


图 6 桃儿七 NSC 含量在海拔间的差异

Fig.6 Differences in the NSC content of *Sinopodophyllum hexandrum* between altitudes

NSC: 非结构性碳水化合物 Non-structural carbohydrate

2.2 桃儿七各器官生物量分配在海拔间的差异

桃儿七在高海拔处的根质比和根状茎质比均高于低海拔, 在低海拔的叶质比和茎质比均高于高海拔 (图 7); 叶质比和根质比在 2 个海拔间差异性显著 ($P < 0.05$)。桃儿七在高海拔处的根状茎质比、根质比相

于低海拔分别高出了 102.71%和 50.95%。

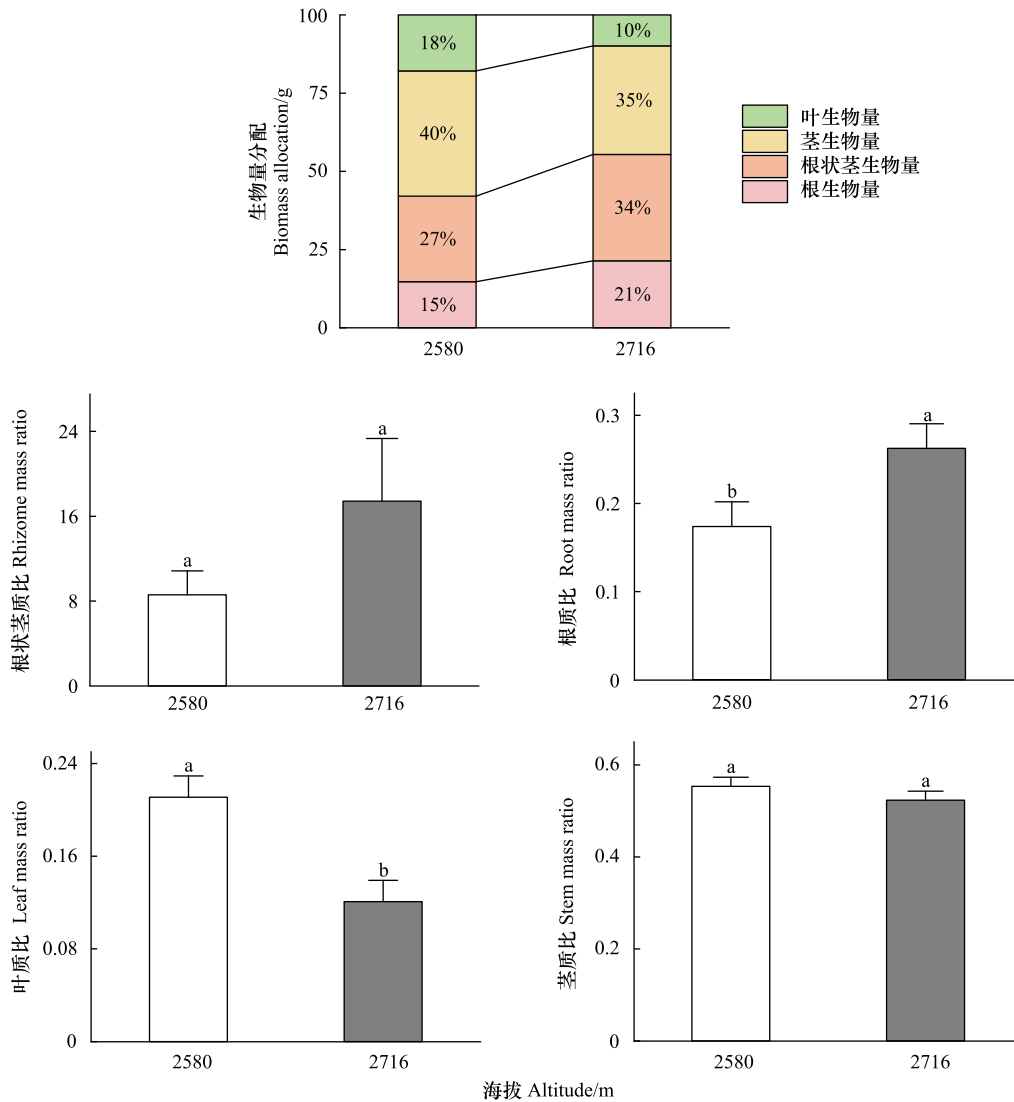


图 7 桃儿七各器官生物量占比在海拔间的差异

Fig.7 Differences in the biomass percentage of each organ of *Sinopodophyllum hexandrum* between altitudes

由 SMA 异速生长分析结果(表 3)可知,根、茎及叶生物量与植株总生物量在 2 个海拔间均呈正相关关系,具有与 1 无显著差异的共同斜率。结果表明,桃儿七各器官构件与个体大小呈现等速生长关系(异速指数为 1)。

表 3 桃儿七各器官生物量和总生物量之间异速关系的标准主轴回归分析

Table 3 SMA of the allometric relationship between biomass and total biomass of *Sinopodophyllum hexandrum*

Y vs. X	海拔 Altitude	决定系数 (R^2)	显著性 (P)	斜率 Slope	共同斜率 率截距 Intercept	共同斜率 Common slope	共同斜率 显著性 (P)
根生物量 vs. 总生物量 Root biomass vs. Total biomass	L	0.982	0.086	0.9897	-1.086		
茎生物量 vs. 总生物量 Stem biomass vs. Total biomass	L	0.989	0.066	1.026	-0.7373	1.0410	0.285
叶生物量 vs. 总生物量 Leaf biomass vs. Total biomass	L	0.995	<0.05	0.9869	-1.853	0.9732	0.67
根状茎生物量 vs. 总生物量 Rhizome biomass vs. Total biomass	H	0.966	0.117	0.7804	-0.7007	0.9715	0.343

SMA:标准主轴分析 Standardized major axis regression;L:低 Low;H:高 High

2.3 桃儿七功能性状间的 PCA 分析

由主成分分析结果(表 4)可知, 2 个主成分累计方差贡献率达 77.30%, 能反映性状指标大部分的信息。其中 PC1 方差贡献率为 55.00%, 其中贡献最大的为 P_n 、Chl(a+b)、RMR, 载荷值分别为 0.40、0.40 及 0.37, 表明 PC1 主要与桃儿七植株叶片净光合速率、叶绿素及根质比相关。PC2 方差贡献率为 22.30%, 其中贡献最大的为 G_s 、SLA、SMR, 载荷值分别为 -0.60、0.44、0.37, 表明 PC2 主要与桃儿七叶蒸腾速率、比叶面积及茎质比相关。各性状之间的主成分分析(图 8)表明, P_n 与 Chl(a+b) 之间有较强的相关性。

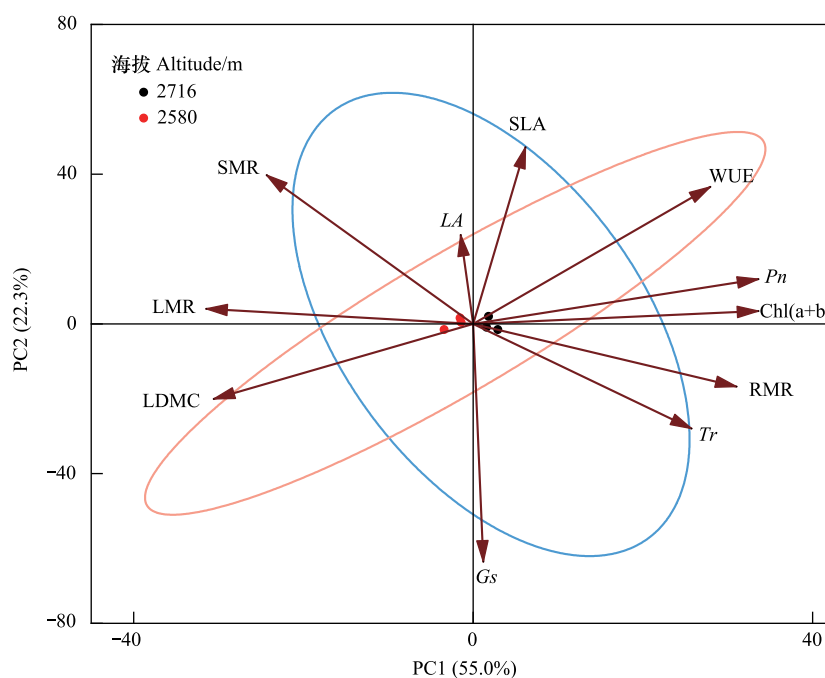


图 8 桃儿七功能性状间的主成分分析

Fig.8 Principal component analysis among functional traits of *Sinopodophyllum hexandrum*

P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; Chl(a+b): 叶绿素 a 和 b 含量 Chlorophyll content (a+b); RMR: 根质比 Root mass ratio; LMR: 叶质比 Leaf mass ratio; SMR: 茎质比 Stem mass ratio; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry mass content; WUE: 水分利用效率 Water-use efficiency; Tr : 蒸腾速率 transpiration rate; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LA: 叶面积 Leaf area

表 4 桃儿七功能性状主成分分析结果

Table 4 Results of principal component analysis of functional traits of *Sinopodophyllum hexandrum*

性状指标 Trait indicator	主成分 Principal component		性状指标 Trait indicator	主成分 Principal component	
	PC1	PC2		PC1	PC2
特征值 Trait indicator	6.05	2.45	LDMC	-0.36	-0.19
方差贡献率/% Variance contribution rate	55.00	22.30	WUE	0.33	0.34
累计贡献率/% Cumulative contribution rate	55.00	77.30	Tr	0.30	-0.26
P_n	0.40	0.11	SMR	-0.29	0.37
Chl(a+b)	0.40	0.03	SLA	0.07	0.44
RMR	0.37	-0.16	LA	-0.02	0.22
LMR	-0.37	0.04	G_s	0.01	-0.60

P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; Chl(a+b): 叶绿素 a 和 b 含量 Chlorophyll content (a+b); RMR: 根质比 Root mass ratio; LMR: 叶质比 Leaf mass ratio; SMR: 茎质比 Stem mass ratio; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry mass content; WUE: 水分利用效率 Water-use efficiency; Tr : 蒸腾速率 transpiration rate; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LA: 叶面积 Leaf area

3 讨论

3.1 桃儿七叶功能性状对海拔的响应

海拔变化会影响到温度、光照以及水分,从而影响生境的变化^[21-22]。光合作用为植物的生长发育提供物质和能量^[23],植物在海拔梯度上的光合能力强弱与其合成的光合色素含量紧密相关^[24-25];AQE 表示弱光环境下的光合能力^[24],LSP 和 A_{\max} 代表植物对强光的利用能力,LCP 代表对弱光的适应能力。本研究中,低海拔桃儿七 A_{\max} 、AQE、Chla 及 Chlb 均高于高海拔,这就代表桃儿七在高海拔具有较低的叶绿素含量可减少叶片对光能的吸收,使其免受强辐射的损伤,在单位面积上需要投入更多的叶绿体、光合蛋白及有机物等物质来构建较厚的叶片^[26-28]。此外,高海拔桃儿七叶片的 LSP 高于低海拔,普遍认为,阴生植物的 LSP 低于 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ^[29],且由于对高光适应能力较弱,导致用于构建叶片厚度的生物量较少。以上结果符合桃儿七阴生植物的特性,因为观察到在自然界中,野生桃儿七植株由于受强光的抑制只能在林下或林缘生长。鉴于此,桃儿七人工种植时需要给与一定程度的遮阴才能保证其更好地存活和生长。

非结构性碳包括可溶性糖和淀粉,在植物组织中的含量反映了可供植物生长利用的物质水平^[29],是植物生命代谢的重要碳库,也是光合作用主要的中间贮存产物,为植物各项生理功能的正常发挥提供物质基础^[30-31]。此外,非结构性碳具有调节渗透压的作用^[32],淀粉与可溶性糖之间的相互转化能够调节营养物质的积累和分配,增强植物的抗逆性^[33],Castonguay 等的研究表明越冬期间的植物和抗寒性强的植物可溶性糖含量较高^[34]。在本研究中,低海拔桃儿七叶片相较于高海拔具有较高的 NSC、淀粉及可溶性糖含量,但无显著性差异,可能是由于植物通过调整可溶性糖与淀粉的比例来维持碳储存与碳消耗的平衡关系,导致桃儿七光合特性在 2 个海拔间差异较小。

同时,植物在长期进化过程中,逐渐形成了特定的功能性状组合以抵抗外界不利环境的影响,SLA、LA、LDMC 是植物适应环境程度的有效指标,表明植物获取和利用资源的能力及用于生长和抵御环境的平衡^[35-38]。叶经济谱是通过一系列功能性状指标的组合来衡量植物对环境的适应能力^[38],在叶经济谱的一端是“快速偿还型”,植物具有比叶面积高、叶绿素含量高、光合速率高等特征,另一端是“慢速偿还型”,具有比叶面积低、叶绿素含量低、光合速率低等特征^[39]。本研究结果中,LA、SLA 以及 LDMC 均呈现出低海拔高于高海拔的特点,表明低海拔的桃儿七植株具有更高的光捕获能力;而高海拔桃儿七植株呈现低的 SLA、LDMC、 A_{\max} 、AQE、Chla 及 Chlb 的特征,表明桃儿七在更高的海拔采取了“慢速偿还型”策略以提高对环境的适应能力。

3.2 桃儿七的生物量分配策略

生物量分配是植物光合作用产物合成及贮藏的基本表现形式,植物各器官生物量占比通常与温度、光照、水分等环境因子的变化有关^[40],为了达到生长、维持以及繁殖等方面的效益最大化,植物需要将有限的资源分配到不同的器官以及结构功能上,从而适应环境变化,因此,在某些性状投入的增加必然需要以对其他性状投入的降低为代价,这就导致了某些性状之间“此消彼长”的权衡关系^[41-42]。有研究表明,当土壤的水分和养分成为胁迫植物生长的因子时,植物将分配更多的生物量到根系;当光照、大气二氧化碳及温度等成为胁迫植物生长的因子时,植物将分配更多的生物量到茎和叶^[43]。本研究中,高海拔相对低海拔有更低的土壤含水率、全磷、全氮含量,表明野生桃儿七植株在高海拔存在一定的水分和养分胁迫,但高海拔桃儿七具有更高的 RMR 和更低的 LMR。由于生物量在各器官中的分配是植物对环境适应的结果,反映了植物的生长策略,因此以上反映出桃儿七植株在高海拔区加大了对根和根状茎的投入,表现出偏向地下器官的营养分配,且根和叶之间存在权衡以适应高海拔土壤养分的胁迫,这与之前的研究中根状茎植物将生物量更多地投资于地下器官^[44]、而地上生物量随海拔升高而呈线性降低^[45]的结果相一致。再者,鉴于高海拔桃儿七植株的根状茎中有更高的鬼臼毒素含量^[46],高海拔更高的根系生物量投入意味着高海拔生长的桃儿七具有更高的药用和经济价值。

生物量在各器官中的分配会影响不同碳库之间的碳周转,进而影响陆地生态系统碳循环^[47],因此,对其在各个器官的分配是植物生态学研究的重点。现有对植物器官间生物量分配的研究多采用异速方程模型,该模型认为当两器官间异速生长指数等于 1 时,说明个体两器官之间呈等速生长^[9]。在本研究中,桃儿七的各器官构件与个体大小之间的异速指数与 1 无显著性差异,说明其呈等速生长关系,符合 Niklas 等提出的等速生长理论^[48],体现了桃儿七不同器官构件间具有恒定的资源分配速率。综上,通过明确桃儿七生物量分配规律可在人工种植时提高其对药用器官生物量的最大化分配。

4 结论

桃儿七在高海拔采取较低比叶面积、叶绿素含量以及光合速率的“慢速偿还型”策略,表现出适应高寒草甸环境的性状权衡模式。随海拔升高,桃儿七将更多的资源分配给根及根状茎,增大根系生物量的投资,减少叶生物量的投资,以适应高海拔的环境胁迫。各器官生物量与总生物量呈现异速指数为 1 的等速生长关系,符合生态代谢理论。建议在高海拔进行桃儿七的人工种植,可获取更多的鬼臼毒素提取物。

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] 陆佳. 苍山木本植物叶经济谱的海拔格局研究[D]. 大理: 大理大学, 2022.
- [3] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物化合物的分配. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [4] Poorter L, Kitajima K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 2007, 88(4): 1000-1011.
- [5] 李婷婷, 薛璟祺, 王顺利, 薛玉前, 胡凤荣, 张秀新. 植物非结构性碳水化合物代谢及体内转运研究进展. *植物生理学报*, 2018, 54(1): 25-35.
- [6] Sun J, MA B B, Lu X Y. Grazing enhances soil nutrient effects; trade-offs between aboveground and belowground biomass in alpine grasslands of the Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(2): 337-348.
- [7] Niklas K J. Modelling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants. *Annals of Botany*, 2005, 95(2): 315-321.
- [8] Litton C M, Raich J W, Ryan M G. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 2007, 13(10): 2089-2109.
- [9] 吴凡. 荒漠草本植物在不同营养条件下不同生长期异速生长规律研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- [10] 杨涛, 李鑫, 方彦昊, 王治业, 杨晖. 濒危藏药桃儿七根生物反应器生产鬼臼毒素的研究. *中药材*, 2019, 42(11): 2486-2490.
- [11] Purvis A, Gittleman J L, Cowlshaw G, Mace G M. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the royal society of London. Series B; Biological Sciences*, 2000, 267(1456): 1947-1952.
- [12] Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, 37: 637-669.
- [13] 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.
- [14] 杜金贵, 方毅, 范瑞瑞, 孙蒙柯, 钟全林, 胡丹丹, 曾利剑, 程栋梁. 武夷山常绿阔叶林乔木与灌木小枝树皮主要功能性状的趋同. *生态学报*, 2023, 43(4): 1610-1620.
- [15] 杜建会, 邵佳怡, 李升发, 秦晶. 树木非结构性碳水化合物含量多时空尺度变化特征及其影响因素研究进展. *应用生态学报*, 2020, 31(4): 1378-1388.
- [16] 齐威. 青藏高原东缘种子大小的分布、变异和进化规律研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2010.
- [17] 拉琼, 张文驹, 欧朗, 德吉. 珠穆朗玛峰绒布沟西藏沙棘生境类型及海拔梯度下表型变异. *应用与环境生物学报*, 2010, 16(2): 173-178.
- [18] 卢晶, 马宗祺, 高鹏斐, 樊宝丽, 孙坤. 祁连山区演替先锋物种西藏沙棘的种群结构及动态对海拔梯度的响应. *植物生态学报*, 2022, 46(5): 569-579.
- [19] 努尔凯麦尔·木拉提, 杨亚杰, 帕尔哈提·阿布都克日木, 玛依努尔·吾斯曼. 小麦叶绿素含量测定方法比较. *江苏农业科学*, 2021, 49(9): 156-159.
- [20] Mitchell P J, O'Grady A P, Tissue D T, White D A, Ottenschlaeger M L, Pinkard E A. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *The New Phytologist*, 2013, 197(3): 862-872.

- [21] 德科加, 张德罡, 王伟, 徐成体, 张明, 魏希杰. 不同海拔下高寒草甸土壤养分分异趋势及其与地上植物量间的相关性研究. 草地学报, 2013, 21(1): 25-29.
- [22] Dorji T, Moe S R, Klein J A, Totland Ø. Plant species richness, evenness, and composition along environmental gradients in an alpine meadow grazing ecosystem in central Tibet, China. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2014, 46(2): 308-326.
- [23] 师生波, 李惠梅, 王学英, 岳向国, 徐文华, 陈桂琛. 青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较. 植物生态学报, 2006, 30(1): 40-46.
- [24] Olsson, Leverenz J W. Non-uniform stomatal closure and the apparent convexity of the photosynthetic photon flux density response curve. *Plant Cell & Environment*, 1994, 17(6): 701-710.
- [25] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [26] Tieszen L L. Comparisons of chlorophyll content and leaf structure in Arctic and alpine grasses. *American Midland Naturalist*, 1970, 83(1): 238-253.
- [27] Yamazaki J Y, Kamimura Y, Nakayama K, Okada M, Sugimura Y. Effects of light on the photosynthetic apparatus and a novel type of degradation of the photosystem I peripheral antenna complexes under darkness. *Journal of Photochemistry and Photobiology B, Biology*, 2000, 55(1): 37-42.
- [28] Oguchi R, Hikosaka K, Hirose T. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell & Environment*, 2005, 28(7): 916-927.
- [29] Sun T, Mao Z J, Dong L L, Hou L L, Song Y, Wang X W. Further evidence for slow decomposition of very fine roots using two methods: litterbags and intact cores. *Plant and Soil*, 2013, 366(1): 633-646.
- [30] Li M, Hoch G, Körner C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees*, 2002, 16(4): 331-337.
- [31] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展. 植物学通报, 2002, 37(1): 30-38.
- [32] 杜尧, 韩轶, 王传宽. 干旱对兴安落叶松枝叶非结构性碳水化合物化合物的影响. 生态学报, 2014, 34(21): 6090-6100.
- [33] 林夏珍, 刘林, 董婷婷, 方琦博, 郭庆学. 非结构性碳水化合物与氮分配对美洲黑杨和青杨耐盐能力的影响. 植物生态学报, 2021, 45(9): 961-971.
- [34] Castonguay Y, Nadeau P, Lechasseur P, Chouinard L. Differential accumulation of carbohydrates in alfalfa cultivars of contrasting winterhardiness. *Crop Science*, 1995, 35(2): 509-516.
- [35] Wright I J, Westoby M, Reich P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 534-543.
- [36] 隆庆之, 杜虎, 苏樑, 曾馥平, 连子文, 彭晚霞, 刘坤平, 谭卫宁. 喀斯特常绿落叶阔叶林木本植物功能性状变异及其适应策略. 生态学报, 2023, 43(21): 8875-8883.
- [37] 冯洁, 江聪, 税伟, 朱粟锋, 郭平平, 孙祥, 张永永, 刘轶猛. 喀斯特退化天坑阴坡阳坡壳斗科植物的功能性状特征. 应用生态学报, 2021, 32(7): 2301-2308.
- [38] Gonzalez-Paleo L, Ravetta D A. Relationship between photosynthetic rate, water use and leaf structure in desert annual and perennial forbs differing in their growth. *Photosynthetica*, 2018, 56(4): 1177-1187.
- [39] 金鹰, 王传宽. 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 2015, 39(10): 1021-1032.
- [40] Berli F J, Alonso R, Bressan-Smith R, Bottini R. UV-B impairs growth and gas exchange in grapevines grown in high altitude. *Physiologia Plantarum*, 2013, 149(1): 127-140.
- [41] Introduction to plant population ecology. *Vegetatio*, 1984, 56(2): 86.
- [42] 钟章成. 植物种群的繁殖对策. 生态学杂志, 1995, 14(1): 37-42.
- [43] Marcelis L F M, Heuvelink E, Goudriaan J. Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae*, 1998, 74(1): 83-111.
- [44] Xie X F, Hu Y K, Pan X, Liu F H, Song Y B, Dong M. Biomass allocation of stoloniferous and rhizomatous plant in response to resource availability: a phylogenetic meta-analysis. *Frontiers in plant science*, 2016, 7: 603.
- [45] 刘哲, 李奇, 陈懂懂, 翟文婷, 赵亮, 徐世晓, 赵新全. 青藏高原高寒草甸物种多样性的海拔梯度分布格局及对地上生物量的影响. 生物多样性, 2015, 23(4): 451-462.
- [46] Li M F, Ge L, Kang T L, Sun P, Xing H, Yang D L, Zhang J L, Paré P W. High-elevation cultivation increases anti-cancer podophyllotoxin accumulation in *Podophyllum hexandrum*. *Industrial Crops and Products*, 2018, 121: 338-344.
- [47] 杨昊天, 李新荣, 刘立超, 贾荣亮, 王增如, 李小军, 李刚. 荒漠草地 4 种灌木生物量分配特征. 中国沙漠, 2013, 33(5): 1340-1348.
- [48] Niklas K J, Enquist B J. Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany*, 2002, 89(5): 812-819.