



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

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

广西植物

GUIHAIA



第42卷 第3期 Vol. 42 No. 3
2022年3月 Mar. 2022

全球变化与生态环境 专辑



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
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

3
2022

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

公益广告

世界野生动物 植物保护日

2022年3月3日

—— 保护动物 · 保护植物 · 保护地球 ——

世界野生动物植物保护日旨在提高人们对濒危和极度濒危野生动物植物状况的认识，并强调“保护”力量——保护是扭转它们命运的重要力量。

广西植物编辑部 宣

目 次

全球变化与生态环境 专辑

气候变化条件下苦参在我国潜在分布区的预测分析 张 涛, 胡 苑, 贾天娇, 赵三增, 孔丹宇, 刘 毅 (349)

基于优化的 MaxEnt 模型预测赤水蕈树的潜在适宜区 文国卫, 叶兴状, 施晨阳, 赖文峰, 刘邦友, 蒋天雨, 朱晓如, 张国防 (363)

基于数字标本探究绿绒蒿属植物花期的变化 蔡宝坤, 王英伟, 唐中华 (373)

藏南布丹拉山南坡种子植物区系海拔格局分析 王俊伟, 明升平, 杨 坤, 何 敏, 拉 琼 (384)

濒危种观光木小枝生物量分配与功能性状的纬度变异规律及其影响因素 蒙 检, 罗应华, 于 瀛, 刘朝阳, 林建勇 (394)

施氮和短时光辐射变化条件下毛竹幼苗光合限速因子分析 黄润霞, 孟金柳, 周本智, 程信金, 羊美娟, 汤丽萍, 王利仙, 羊荣富 (406)

等氮滴灌对宿根蔗产量及土壤氧化亚氮排放的影响 赵国胜, 李伏生, 农梦玲 (413)

无机氮供应对甘蓝型油菜组培苗盐耐受能力的影响 张开艳, 吴沿友, 李海涛, 杭红涛 (422)

中国西部地区归化植物时空分布特征研究 李龙沁, 许光耀, 高 越, 莫训强, 李洪远 (429)

南亚热带四种不同演化程度禾本科植物夏季光能利用策略差异分析 张雅芳, 王海玲, 朱师丹, 张小燕, 朱俊杰 (440)

甘肃祁连山自然保护区植物群落分布格局及其与环境因子的关系 苏军德, 赵晓同, 李国霞 (450)

基于青冈和滇青冈生态位模拟的湿润和半湿润常绿阔叶林替代分布及气候解释 刘 颖, 田 斌, 欧光龙 (460)

不同起源秋茄林湿地沉积物重金属污染与健康风险评价 潘 辉, 郑开基, 游巍斌, 王 韧, 蔡金标, 何东进 (470)

贵州牛角塘铅锌矿区优势植物的重金属富集特征 ... 顿梦杰, 张云霞, 宋 波, 盛 昕, 周 浪, 宾 娟 (479)

盐碱胁迫对巨菌草根际土壤微生物多样性及酶活性的影响 严少娟, 刘怡萌, 孙艳丽, 林兴生, 罗海凌, 林辉, 林占煊, 孙红英 (491)

不同生境下濒危植物膝柄木幼树的生态适应性 招礼军, 权佳惠, 朱栗琼, 黄 瞳, 金 贇 (501)

南亚热带常绿阔叶林冠层和林下层优势种叶功能性状响应异质生境的差异 孙 鹏, 韦 霄, 叶万辉, 沈 浩 (510)

稀有濒危植物贵州红山茶种群结构及数量动态变化的研究 ... 唐 凤, 邹天才, 杨乃坤, 胡光平, 刘海燕 (520)

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

期刊基本参数: CN 45-1134/Q * 1981 * m * A4 * 182 * zh+en * P * ¥45.00 * 1200 * 18 * 2022-03

封面说明: 喜马拉雅高山地区以独特的地形地貌和复杂多样的气候,孕育着丰富的高山植物和完整的植被垂直带谱。生境类型的多样化使这一地区的物种快速分化适应,生物多样性高度富集,地区特有类群繁多,是许多类群的分布中心和种系发生的多样性中心,如著名的四大高山花卉报春花、杜鹃花、绿绒蒿和龙胆都以这一区域为分布与分化中心。此外,还有马先蒿属(*Pedicularis*)、风毛菊属(*Saussurea*)、翠雀属(*Delphinium*)、紫堇属(*Corydalis*)和乌头属(*Aconitum*)等高山地区分化出来的一些大属。高山植物大多颜色鲜艳、花大醒目,具有较高的园林应用观赏价值。
照片示:高山地区代表性植物。1. 拉萨绿绒蒿; 2. 藏波罗花; 3. 多刺绿绒蒿; 4. 垫紫草。照片由王俊伟提供。相关内容详见本期正文 384~393 页王俊伟等的文章。



CONTENTS

Special Issue: Global Change and Ecological Environment

Prediction of potential distribution of *Sophora flavescens* in China under climate change ZHANG Tao, HU Wan, JIA Tianjiao, ZHAO Sanzeng, KONG Danyu, LIU Yi (349)

Potential suitable area of *Altingia multinervis* predicted by optimized MaxEnt model WEN Guowei, YE Xingzhuang, SHI Chenyang, LAI Wenfeng, LIU Bangyou, JIANG Tianyu, ZHU Xiaoru, ZHANG Guofang (363)

Exploring the flowering period change of *Meconopsis* based on digital specimen CAI Baokun, WANG Yingwei, TANG Zhonghua (373)

Analysis of elevation pattern of seed flora on the south slope of Budanla Mountain in southern Tibet, China WANG Junwei, MING Shengping, YANG Kun, HE Min, LA Qiong (384)

Latitudinal variation of branchlet biomass allocation and functional traits of endangered species *Michelia odora* and its influencing factors MENG Jian, LUO Yinghua, YU Ying, LIU Zhaoyang, Lin Jianyong (394)

Limiting factors of photosynthesis of *Phyllostachys edulis* seedlings treated with nitrogen fertilized and change of short-term light irradiance HUANG Runxia, MENG Jinliu, ZHOU Benzhi, CHENG Xinjin, YANG Meijuan, TANG Liping, WANG Lixian, YANG Rongfu (406)

Effects of fertigation under equal nitrogen on ratoon yield and nitrous oxide emissions in soil ZHAO Guosheng, LI Fusheng, NONG Mengling (413)

Effect of inorganic nitrogen supply on the salt-tolerance of *Brassica napus* plantlets *in vitro* ZHANG Kaiyan, WU Yanyou, LI Haitao, HANG Hongtao (422)

Temporal and spatial distribution characteristics of naturalized plants in West China LI Longqin, XU Guangyao, GAO Yue, MO Xunqiang, LI Hongyuan (429)

Analysis on the differences of light utilization strategies of four Poaceae species with different evolution degrees in the south subtropical region of China during summer period ZHANG Yafang, WANG Hailing, ZHU Shidan, ZHANG Xiaoyan, ZHU Junjie (440)

Distribution pattern of plant community and its relationship with environmental factors in Qilian Mountains National Nature Reserve of Gansu Province SU Junde, ZHAO Xiaojiong, LI Guoxia (450)

Displacement distribution and climate explanation on humid and semi-humid evergreen broadleaved forests using niche model of *Cyclobalanopsis glauca* and *C. glaucoides* in China LIU Ying, TIAN Bin, OU Guanglong (460)

Heavy metal pollution and health assessment in sediments of *Kandelia obovata* wetlands of different origins PAN Hui, ZHENG Kaiji, YOU Weibin, WANG Ren, CAI Jinbiao, HE Dongjin (470)

Heavy metal enrichment of dominant plants in Niujiaotang mining area of Guizhou Province DUN Mengjie, ZHANG Yunxia, SONG Bo, SHENG Xin, ZHOU Lang, BIN Juan (479)

Analysis of microbial diversities and enzyme activities of rhizosphere soil of *Pennisetum giganteum* (giant juncao) under different degrees of saline-alkali stress YAN Shaojuan, LIU Yimeng, SUN Yanli, LIN Xincheng, LUO Hailing, LIN Hui, LIN Zhanxi, SUN Hongying (491)

Ecological adaptability of endangered plant *Bhesa robusta* sapling in different habitats ZHAO Lijun, QUAN Jiahui, ZHU Liqiong, HUANG Tong, JIN Yun (501)

Differences in leaf functional trait responses to heterogeneous habitats between dominant canopy and understory tree species in a south subtropical evergreen broad-leaved forest SUN Peng, WEI Xiao, YE Wanhui, SHEN Hao (510)

Population structure and dynamics analysis of rare and endangered plant *Camellia kweichowensis* TANG Feng, ZOU Tiancai, YANG Naikun, HU Guangping, LIU Haiyan (520)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202105053

张涛, 胡菀, 贾天娇, 等. 气候变化条件下苦参在我国潜在分布区的预测分析 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 349–362.
ZHANG T, HU W, JIA TJ, et al. Prediction of potential distribution of *Sophora flavescens* in China under climate change [J].
Guihaia, 2022, 42(3): 349–362.



气候变化条件下苦参在我国潜在分布区的预测分析

张涛¹, 胡菀¹, 贾天娇¹, 赵三增², 孔丹宇¹, 刘毅^{1*}

(1. 江西省中国科学院庐山植物园, 江西 庐山 332900; 2. 海南大学 热带作物学院, 海口 570228)

摘要: 为了解气候变化情景下苦参在中国的潜在分布区变化, 探讨生物气候因子与苦参适宜分布格局的关系。该文通过收集苦参的地理分布点并结合 19 项生态因子, 运用最大熵模型 (MaxEnt) 和地理信息系统 (ArcGIS) 对末次盛冰期、当前气候、未来气候三种气候情景下苦参在我国适生区的分布格局进行模拟, 并分析影响苦参生长的主导生态因子。结果表明: (1) 当前气候条件下, 最暖季度平均温度 (bio10)、最湿季度降水量 (bio16) 是影响苦参分布的主导气候因子。(2) 苦参的适宜生境占我国国土总面积的 35.90%, 高适生区主要分布在我国 800 mm 等降水量线与 400 mm 等降水量线之间的地区。(3) 在末次盛冰期至未来气候情境下, 苦参在我国的适宜生境面积逐渐减少, 呈现递减的趋势, 且整体有向高纬度地区移动的趋势。(4) 当前气候条件下苦参的适宜生境面积较末次盛冰期减少 0.3%, 未来气候条件下苦参的适宜生境面积较当前气候减少 0.75%。全球气候变暖对苦参潜在分布区具有一定负面影响, 造成苦参的适宜生境缩减、实际生态位变窄, 一定程度上不利于苦参的生长。该研究结果为苦参的野生保育及人工栽培的合理布局提供了理论依据。

关键词: 苦参, MaxEnt, 气候变化, 生态因子, 潜在分布区

中图分类号: Q948.2 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)03-0349-14

Prediction of potential distribution of *Sophora flavescens* in China under climate change

ZHANG Tao¹, HU Wan¹, JIA Tianjiao¹, ZHAO Sanzeng², KONG Danyu¹, LIU Yi^{1*}

(1. Lushan Botanical Garden, Jiangxi Province and Chinese Academy of Sciences, Lushan 332900, Jiangxi, China;
2. College of Tropical Crops, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: In order to understand the changes of potential distribution of *Sophora flavescens* in China under the climate change and to explore the relationship between bioclimatic factors and the suitable distribution pattern of *S. flavescens*, we investigated the distribution pattern of *S. flavescens* in China under the three climate scenarios (last glacial maximum, current climate, and future climate), and analyzed the dominant ecological factors affecting the growth of *S. flavescens* with Maximum Entropy Model (MaxEnt) and Geographic Information System (ArcGIS) by collecting the geographical distribution points of *S. flavescens* combining with 19 ecological factors. The results were as follows: (1) Under the current climate conditions, the average temperature in the warmest quarter (bio10) and the precipitation in the wettest quarter (bio16) were the dominant climate factors affecting the distribution of *S. flavescens*. (2) The suitable habitat of

收稿日期: 2021-09-09

基金项目: 国家自然科学基金(41961009) [Supported by National Natural Science Foundation of China(41961009)]。

第一作者: 张涛(1988-), 硕士, 助理研究员, 主要从事药用植物种质资源保护与开发利用研究, (E-mail) zhangtao361@126.com。

*通信作者: 刘毅, 博士, 副研究员, 主要从事药用与功能植物学研究, (E-mail) yiliu609@outlook.com。

S. flavescens accounted for 35.90% of the total land area of China. The optimum areas of *S. flavescens* were mainly distributed between the 800 mm isopyet and the 400 mm isopyet in China. (3) From the last glacial maximum to the future climate, the suitable habitat area of *S. flavescens* in China gradually decreased, and showed a trend of moving to high latitude. (4) The suitable habitat area of *S. flavescens* under the current climate was 0.3% less than that in the last glacial maximum, and the suitable habitat area of *S. flavescens* under the future climate was 0.75% less than that in the current climate. In conclusion, global warming plays a negative role in the potential distribution area of *S. flavescens*, and leads to the reduction of suitable habitat and the narrowing of actual niche of *S. flavescens*, which is not conducive to the growth of *S. flavescens* to a certain extent. The results of this study provide the theoretical basis for the rational distribution of wild conservation and artificial cultivation of *S. flavescens*.

Key words: *Sophora flavescens*, MaxEnt, climate change, ecological factor, potential distribution area

苦参 (*Sophora flavescens*) 为豆科 (Leguminosae) 槐属 (*Sophora*) 多年生落叶亚灌木, 稀呈灌木状或草本, 别名地槐、白茎地骨、山槐、野槐等 (中国科学院中国植物志编辑委员会, 1994)。《中国药典》记载临床上常以苦参的干燥根入药, 具有清热燥湿、杀虫、利尿等功效 (国家药典委员会, 2020)。现代药理学研究表明, 苦参具有抗肿瘤、抗心律失常、调节免疫、抗菌、抗病毒等多种药理活性, 特别是对肿瘤细胞有显著的抑制作用 (钟赣生, 2016)。除用于中药方剂外, 苦参还是制药工业中的常用制剂、日用品、生物农药和兽药的主要原料。但是, 随着我国中药产业的迅速发展, 对中药材的需求量日益增加, 野生资源已不能满足中药材产业的发展需求。苦参作为常用中药, 用途广泛, 用量逐年递增, 导致野生苦参资源严重匮乏 (纪瑛等, 2011)。因此, 厘清苦参的全国分布格局, 分析其生态适宜性意义重大。传统的资源调查方法虽是开展野外调研, 但野外调查获得的数据不足以充分反映物种的整体分布格局。而药用植物资源的分布与地理环境有着直接关系, 受到诸多环境因子的制约, 以及人类活动的影响, 是在特定空间下的产物, 具有空间信息特征 (郭兰萍等, 2005)。物种能够生存和繁衍后代的所有条件的总和称为生态位, 是定义物种的最小分布单元 (乔慧捷等, 2013)。生态位模型可利用物种已知的分布数据和相关环境变量, 根据统计学的运算方法推算被研究物种的生态需求, 将此运算结果投射至不同的空间和时间中用以预测被研究物种的潜在分布 (朱耿平等, 2013)。

近年来, 生态位模型越来越多的应用于入侵生物学、保护生物学、气候变化对物种分布的影响以及传染病空间传播等研究领域中 (朱耿平等, 2013)。基于不同的理论基础、基础数据和分析方

式, 已开发出许多成熟的生态位模型算法, 主要的模型有生物气候分析系统 (BIOCLIM)、生态因子分析模型 (ENFA)、基于规则集的遗传算法模型 (GARP)、最大熵模型 (MaxEnt) 等, 其中 MaxEnt 模型是目前应用最为广泛的生态位模型。通过对比 16 种生态位模型的预测能力, 结果发现 MaxEnt 模型的预测能力最高 (Elith et al., 2006)。MaxEnt 模型通过物种的分布数据和环境数据, 找出物种分布的最大熵, 从而对物种的分布进行预测, 相较于其他常见的生态位模型, 最大熵模型精度优于其他类型的模型, 并且在物种样本量很小甚至样本量数据残缺的情境下, 仍具有良好的预测效果和可信度 (王运生等, 2007; 邢丁亮等, 2011; 车乐等, 2014)。该模型的稳定性好且预测的结果与物种的实际分布基本吻合 (刘艳梅等, 2018)。MaxEnt 模型作为评价物种栖息地生境质量中最常用的模型, 被广泛运用于农作物适宜区预测、动植物潜在生境评价、外来入侵物种风险评估和药用植物潜在生境分布等众多研究领域。从鱼类 (Kim et al., 2020) 到两栖类 (黄勇杰等, 2017), 从昆虫 (Kamel et al., 2021; Saha et al., 2021; Ji et al., 2021) 到鸟类 (Jha KK & Jha R, 2021), 从植物类 (Liu et al., 2021; Boral et al., 2021; Zeng et al., 2021) 到大型兽类 (Rozhnov et al., 2021; 温平等, 2021)。从全球的大尺度范围到物种廊道的小尺度范围都取得了较好的预测结果。在药用植物研究领域已被成功运用于如何首乌 (*Fallopia multiflora*) (潘石玉等, 2016)、甘遂 (*Euphorbia kansui*) (卢有媛等, 2018)、秦艽 (*Gentiana macrophylla*) (檀逸虹等, 2020)、京大戟 (*Euphorbia pekinensis*) (裴苏婷等, 2021) 等药用植物的潜在分布预测分析, 且预测效果良好。因此, 本研究选用 MaxEnt 模型来进行气候变化条件下苦参在我国潜在分布区的模拟。

当前苦参的人工栽培已成为保护苦参野生资源,满足中药产业对苦参大量需求的最重要途径之一,而对苦参进行在全国范围内生态适宜性区划的研究尚未见有报道。因此,通过对苦参进行生态位分析,厘清苦参在全国的分布格局,掌握其在全国的生态适宜性分布区域情况,可为苦参种质资源调查、野生种源保护以及分子谱系地理学等研究提供基础资料。同时,可以在全国范围内划分合理的道地产区,指导苦参在全国的产业发展规划,建立符合 GAP 标准的苦参原药材种植基地,实现质量稳定的道地药材规范化、规模化生产。本研究以中国为研究区域,以苦参为研究对象,选取 19 个生物气候因子作为环境变量,依托中国数字标本馆(<https://www.cvh.ac.cn/>)收集的苦参分布信息,采用 MaxEnt 模型和 ArcGIS 空间分析技术,通过模型模拟预测该物种在三个不同历史时期的潜在分布区和适宜生境,拟探讨以下问

题:(1)预测分析苦参的潜在分布区域的时空分布格局;(2)分析苦参潜在适宜分布格局与环境因子之间的联系;(3)提出苦参在我国范围内的保护和开发利用的科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本信息

查阅中国数字标本馆(<https://www.cvh.ac.cn/>)已收集苦参标本的分布信息,删除重复和记录不详细样本分布信息,对有经纬度记载的数据直接使用,仅有位置记录的分布点以最小可查行政单位为准,通过百度地图坐标拾取工具获得经纬度数据,在 ArcGIS 中对获得的数据进行筛选,一个栅格中只保留一个分布信息,确保分布点间的距离均大于 1 km,避免过度拟合造成的误差,最终获得 725 份苦参样本分布信息,详见图 1。



图 1 苦参样本分布
Fig. 1 Distribution of *Sophora flavescens* samples

1.2 环境数据获取

本研究使用的三个历史时期(末次盛冰期、当前时期、未来时期)气候数据均下载自世界气候数据库(WorldClim, <http://worldclim.org>),包括 19 个生物气候变量(bio1~bio19)(表 1)。末次盛冰期选取符合中国气候类型的 CCSM4,选择最小分辨率 2.5'(5 km×5 km);当前气候年份选择 1970—2000(version 2.1);未来年份选择 2070,未来气候选取 IPCC 第 5 份报告中描述的未来四种

表 1 环境变量
Table 1 Environmental variables

环境变量 Environmental variable	描述 Description
bio1	年平均气温 Annual mean temperature (℃)
bio2	昼夜温差月均值 Mean diurnal range (℃)
bio3	等温性 Isothermally [(bio2/bio7) * 100]
bio4	温度季节性变化标准差 Temperature seasonality
bio5	最暖月份最高温度 Maximum temperature of the warmest month (℃)
bio6	最冷月份最低温度 Minimum temperature of the coldest month (℃)
bio7	年均温变化范围 Temperature annual range(bio5-bio6) (℃)
bio8	最湿季度平均温度 Mean temperature of the wettest quarter (℃)
bio9	最干季度平均温度 Mean temperature of the driest quarter (℃)
bio10	最暖季度平均温度 Mean temperature of the warmest quarter (℃)
bio11	最冷季度平均温度 Mean temperature of the coldest quarter (℃)
bio12	年降水量 Annual precipitation (mm)
bio13	最湿月份降水量 Precipitation of the wettest period (mm)
bio14	最干月份降水量 Precipitation of the driest period (mm)
bio15	降水量季变异系数 Precipitation seasonality
bio16	最湿季度降水量 Precipitation of the wettest quarter (mm)
bio17	最干季度降水量 Precipitation of the driest quarter (mm)
bio18	最暖季度降水量 Precipitation of the warmest quarter (mm)
bio19	最冷季度降水量 Precipitation of the coldest quarter (mm)

气候变暖情景中代表高排放情景的 RCP8.5(高)。当前和未来的气候图层分辨率均为 30"(1 km×1 km)。中国底图下载自国家基础地理信息系统网站(<http://www.ngcc.cn/ngcc/>)。

1.3 MaxEnt 模型设定及评价

MaxEnt 建模参数设定:选用 MaxEnt 软件(V3.3.3K),随机测试比例 20%,最大迭代次数 1×10^4 ,设置响应曲线、ROC 曲线和刀切法。以响应曲线评价生态因子适宜度范围,以 ROC 曲线及曲线下面积(即 AUC 值)评价模型精度,以刀切法检验生态因子的权重。

1.4 环境变量筛选

选取模型输出结果中贡献率大、权重高的环境变量为主导环境变量。

1.5 生态适宜区划分采用 GIS

首先将建模得到的输出结果中的 ASCII 文件通过 ArcGIS 中的格式转化工具转化成栅格文件,然后通过重分类工具将图层进行重分类,从而进行适生等级的划分。输出结果显示的是不同地区的生境适宜性,用 P 表示,以概率的形式体现,取值 0~1。参考 2007 年联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)第四次评估报告对于不确定性的等级划分,本文对研究对象在全国的适生等级进行如下划分: $P<0.33$ 为非适生; $0.33 \leq P<0.66$ 为低适生; $P \geq 0.66$ 为高度适生。

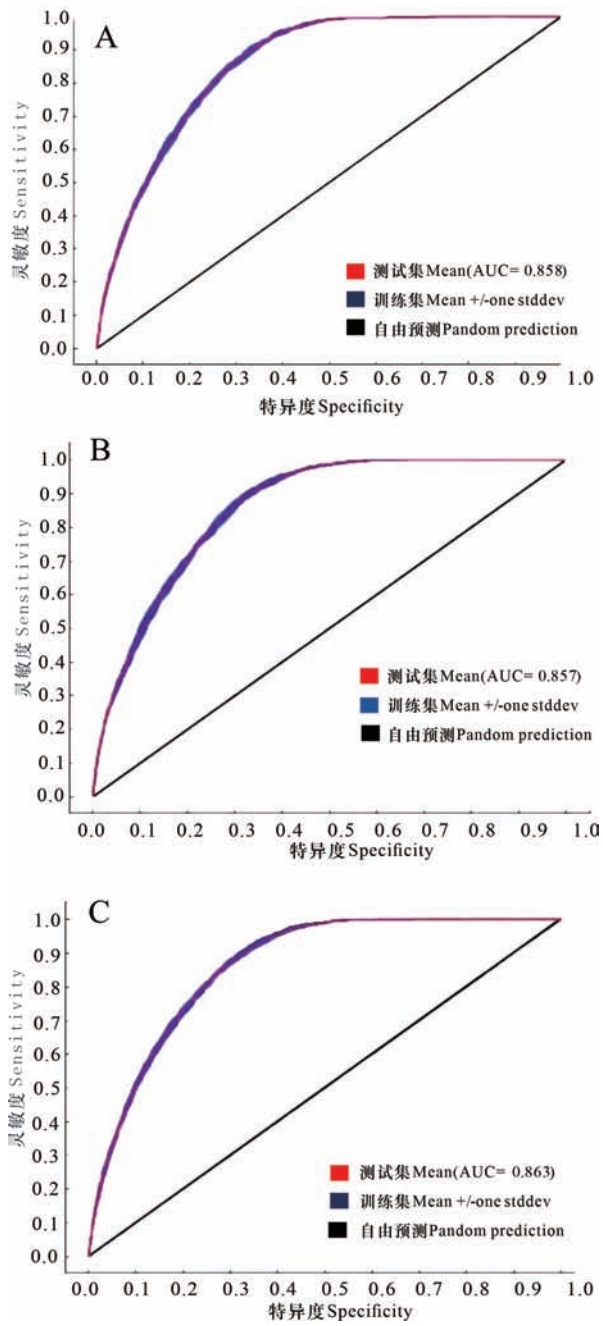
2 结果与分析

2.1 MaxEnt 模型预测精度

MaxEnt 模型预测精度以 ROC 曲线下面积(即 AUC 值)为衡量指标,AUC 值越大表明模型预测精度越高。评价标准:0.5~0.6 即模型预测失败;0.6~0.7 较差;0.7~0.8 一般;0.8~0.9 好;0.9~1 非常好。基于苦参 725 个样本分布点,利用 MaxEnt 模型在过去、当前和未来三种气候模式下对苦参适生区进行预测,结果显示过去、现在、未来三种情境的气候条件下,模型运算的测试数据集和训练数据集的 AUC 平均值分别为 0.858(图 2:A)、0.857(图 2:B)、0.863(图 2:C),表明由 MaxEnt 模型预测的苦参生态适宜性具有较好的准确度和可信度,可用于苦参潜在适生区分布的研究。

2.2 苦参潜在分布区主导气候因子

基于刀切法(Jackknife)来检验模型运算结果,



A. 末次盛冰期; B. 当前气候条件下; C. 未来气候条件。
A. Last glacial maximum; B. Current climate conditions;
C. Future climate conditions.

图 2 MaxEnt 模型应用 ROC 分析法检验预测
Fig. 2 Prediction validation using ROC curve in MaxEnt model

反映出不同环境变量对于分布增益的贡献大小。当前气候条件下 19 个环境变量的贡献率排列前 11 (贡献率>1%) 依次为 bio16 (最湿季度降水量, mm)、bio10 (最暖季度平均温度, ℃)、bio6 (最冷月

份最低温度, ℃)、bio15 (降水量季变异系数)、bio9 (最干季度平均温度, ℃)、bio11 (最冷季度平均温度, ℃)、bio4 (温度季节性变化标准差)、bio8 (最湿季度平均温度, ℃)、bio5 (最暖月份最高温度, ℃)、bio14 (最干月份降水量, mm)、bio13 (最湿月份降水量, mm), 累计贡献率达 96.8% (表 2)。综合 19 个环境变量的相关性分析结果发现, bio16 (最湿季度降水量, mm) 和 bio10 (最暖季度平均温度, ℃) 是影响当代苦参适宜生境分布的主导气候因子 (累计贡献率达 72.4%), 其次是 bio6 (最冷月份最低温度, ℃)、bio15 (降水量季变异系数)、bio9 (最干季度平均温度, ℃)、bio11 (最冷季度平均温度, ℃)、bio4 (温度季节性变化标准差)、bio8 (最湿季度平均温度, ℃)、bio5 (最暖月份最高温度, ℃)、bio14 (最干月份降水量, mm)、bio13 (最湿月份降水量, mm), 但贡献率较前两个小 (表 2)。为进一步明确苦参在当前气候条件下主导气候因子与存在概率间的关系, 分别将前两个气候因子导入 MaxEnt 模型中单独建模, 绘制单变量响应曲线 (图 3), 随后计算两个主导气候因子的阈值。存在概率大于 50% 时, 最湿季度降水量 (bio16) 最适宜取值为 400 ~ 800 mm, 最暖季度平均温度 (bio10) 值为 20 ~ 26 ℃。

2.3 气候变化条件下苦参在中国的适生度分布
在气候变化背景下, 利用 MaxEnt 模型预测了我国苦参在末次盛冰期、当前气候、未来气候 (2070) 三个适宜性生境分布区域。将建模得到的输出结果中的 ASCII 文件通过 ArcGIS 中的格式转换工具转化成栅格文件, 绘制不同历史时期的苦参在全国分布的适生度图 (图 4, 图 5, 图 6), 图中的色带表示适生度, 取值由 0 至 1, 适生度取值越大表明该区域苦参适宜分布的概率越大, 该区域即为苦参的潜在分布区域。

2.4 气候变化对我国苦参适宜性生境分布的影响
在气候变化背景下, 利用 MaxEnt 模型预测了我国苦参在末次盛冰期、当前气候、未来气候 (2070) 三个适宜性生境分布区域。将三个历史时期的适生度 (图 4, 图 5, 图 6) 通过重分类工具, 对图层进行如下划分: $P < 0.33$ 为非适生区, $0.33 \leq P < 0.66$ 为低适生区, $P \geq 0.66$ 为高度适生区, 得到三个历史时期的气候情境下苦参在全国的适宜性生境分布, 如 (图 7, 图 8, 图 9) 所示, 绿色为非适生区、紫色为低适生区、红色为高适生区, 适生区

表 2 当前气候条件下最大熵模型中
各环境变量的贡献率

Table 2 Contribution rate of each environmental variables
in MaxEnt model under current climate conditions

环境变量 Environmental variable	描述 Description	贡献率 Contribution rate (%)
bio16	最湿季度降水量 Precipitation of the wettest quarter (mm)	53.9
bio10	最暖季度平均温度 Mean temperature of the warmest quarter (℃)	18.5
bio6	最冷月份最低温度 Minimum temperature of the coldest month (℃)	6.7
bio15	降水量季变异系数 Precipitation seasonality	3.8
bio9	最干季度平均温度 Mean temperature of the driest quarter (℃)	2.7
bio11	最冷季度平均温度 Mean temperature of the coldest quarter (℃)	2.6
bio4	温度季节性变化标准差 Temperature seasonality	2.3
bio8	最湿季度平均温度 Mean temperature of the wettest quarter (℃)	2.3
bio5	最暖月份最高温度 Maximum temperature of the warmest month (℃)	1.9
bio14	最干月份降水量 Precipitation of the driest period (mm)	1.1
bio13	最湿月份降水量 Precipitation of the wettest period (mm)	1.0
bio3	等温性 Isothermally [(bio2/bio7) * 100]	0.7
bio18	最暖季度降水量 Precipitation of the warmest quarter (mm)	0.6
bio7	年均温变化范围 Temperature annual range(bio5-bio6) (℃)	0.6
bio2	昼夜温差月均值 Mean diurnal range (℃)	0.5
bio1	年平均气温 Annual mean temperature (℃)	0.3
bio19	最冷季度降水量 Precipitation of the coldest quarter (mm)	0.3
bio12	年降水量 Annual precipitation (mm)	0.1
bio17	最干季度降水量 Precipitation of the driest quarter (mm)	0.1

包括低适生区与高适生区。

根据模型结果,从末次盛冰期开始到未来气候(2070,RCP8.5)三种气候情境下,苦参在我国的适宜生境面积逐渐减少,呈现递减的趋势,且整体有向高纬度地区移动的趋势,但变化范围较小;高适宜生境面积先减少再增加,变化范围同样较小。具

体情况是(1)末次盛冰期苦参的适宜生境面积占研究区域总面积的 36.20%,高适宜生境面积占研究区域总面积的 4.22%。(2)当前气候条件下苦参的适宜生境面积占研究区域总面积的 35.90%,较末次盛冰期减少 0.3%;当前气候条件下苦参的高适宜生境面积占研究区域总面积的 2.43%,较末次盛冰期减少 1.78%。(3)未来气候条件下苦参的适宜生境面积占我国总面积的 35.15%,较当前气候减少 0.75%;未来气候条件下苦参的高适宜生境面积占研究区域总面积的2.87%,较当前气候增加 0.44%(图 7,图 8,图 9,表 3)。

2.5 苦参在全国适宜分布区的面积统计

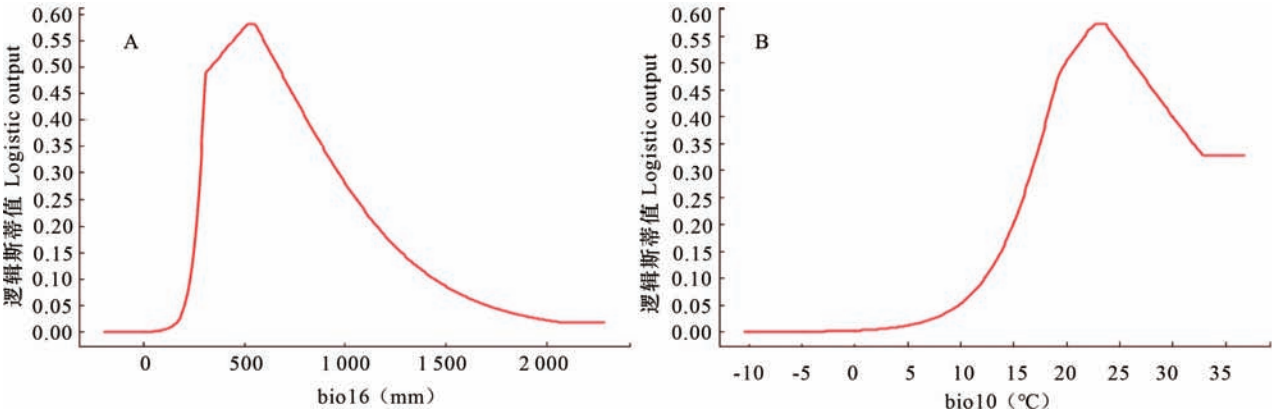
在 ArcGIS 中将三个不同历史时期气候情境下的适生度重分类,进行几何计算,统计各图层的面积。末次盛冰期、当前气候及未来气候下的适生总面积分别为 348.621 5×10⁵、345.280 1×10⁵、337.867 6×10⁵ km²(表 3)。

3 讨论与结论

3.1 气候变化条件下苦参在我国潜在分布区模拟

目前对模型精度评价应用最广泛的方法是 ROC 曲线法(AUC 法),AUC 值被公认为生态位模型评价领域的最佳评价指标。AUC 的取值范围在 0.5~1,值越接近于 1,模型精度越高。本研究基于苦参的 725 个地理分布点和 19 个气候因子,采用 MaxEnt 模型和地理信息系统(ArcGIS)对苦参在末次盛冰期、当前气候、未来气候(2070,RCP8.5)三种气候情景下在我国的适生区分布格局进行预测。受试者工作特征曲线显示,三种情境的气候条件下,MaxEnt 模型训练集和测试集的 AUC 平均值均大于 0.85,显著高于随机预测的 AUC 值(0.5)。这说明此次模型预测的地理分布与苦参实际分布拟合度较高,拟合效果优秀,预测结果可信度高。

模型结果显示,从末次盛冰期开始到未来气候(2070,RCP8.5)三种气候情境下,苦参的适宜生境区域主要集中分布在我国大兴安岭-张家口-兰州-拉萨-喜马拉雅山东南端一线的东南部地区。末次盛冰期至当前气候情境下,苦参在呼伦贝尔高原和三江平原的适宜生境分布范围变小,在东北平原和横断山脉有向北移动的趋势。当前气候情境至未来气候情境下,苦参在呼伦贝尔高



A. 最湿季度降水量 (bio16) ; B. 最暖季度平均温度 (bio10)。
A. Precipitation in the wettest quarter (bio16) ; B. Average temperature in the warmest quarter (bio10).

图 3 主导气候因子相应曲线
Fig. 3 Corresponding curves of dominant climate factors

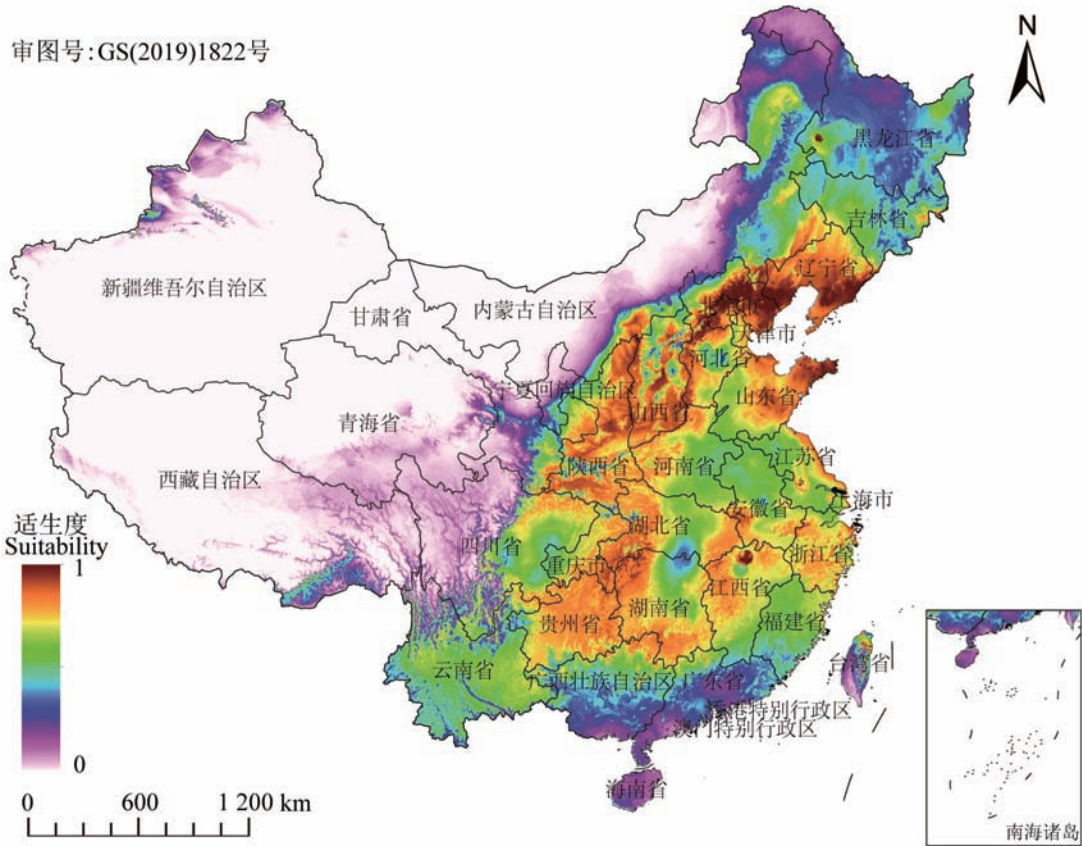


图 4 末次盛冰期苦参在全国的适生度
Fig. 4 Suitability of *Sophora flavescens* in China under the last glacial maximum

原、东北平原和长白山区域适宜生境面积向北扩张增加。当前气候情境下,高适宜生境区域主要集中在辽东半岛、河北东北部与辽宁西南部的燕

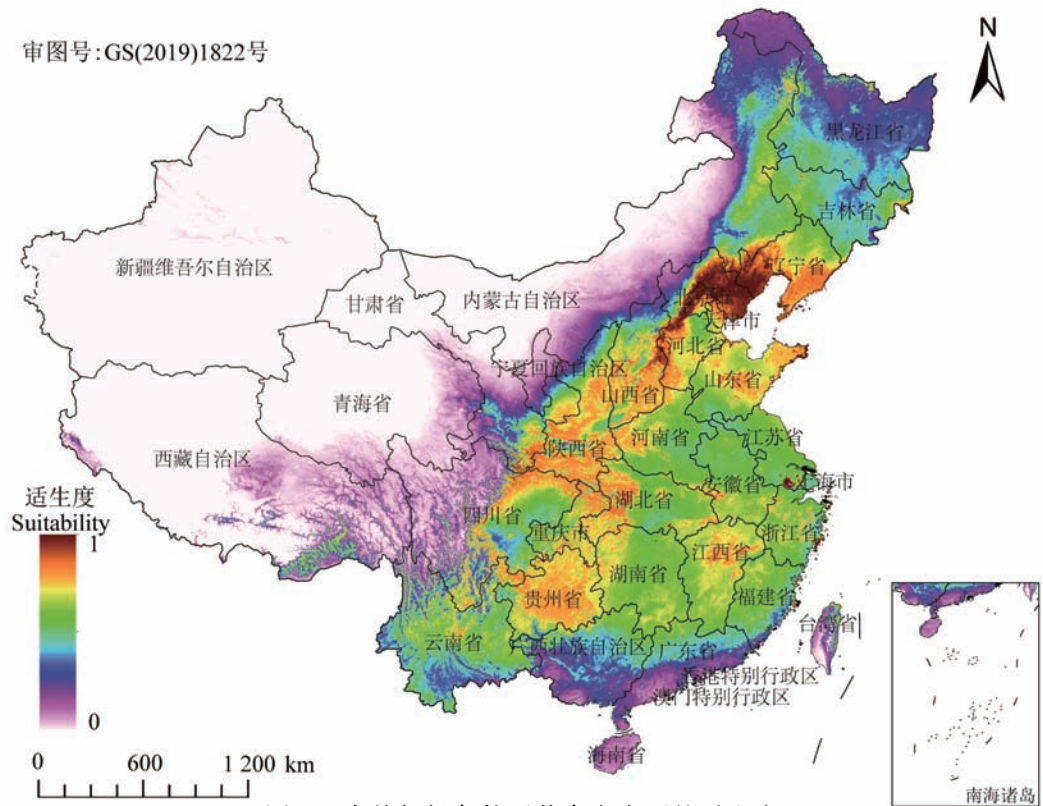


Fig.5 Suitability of *Sophora flavescens* in China under current climate conditions

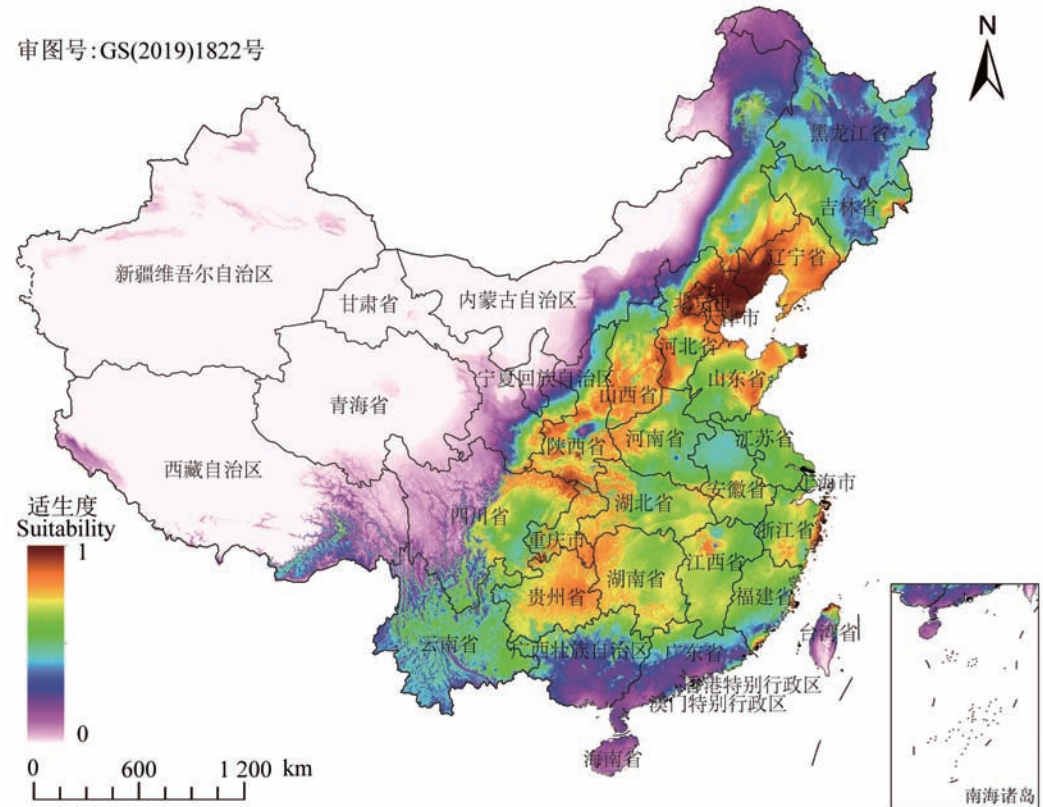


Fig. 6 Suitability of *Sophora flavescens* in China under future climate conditions

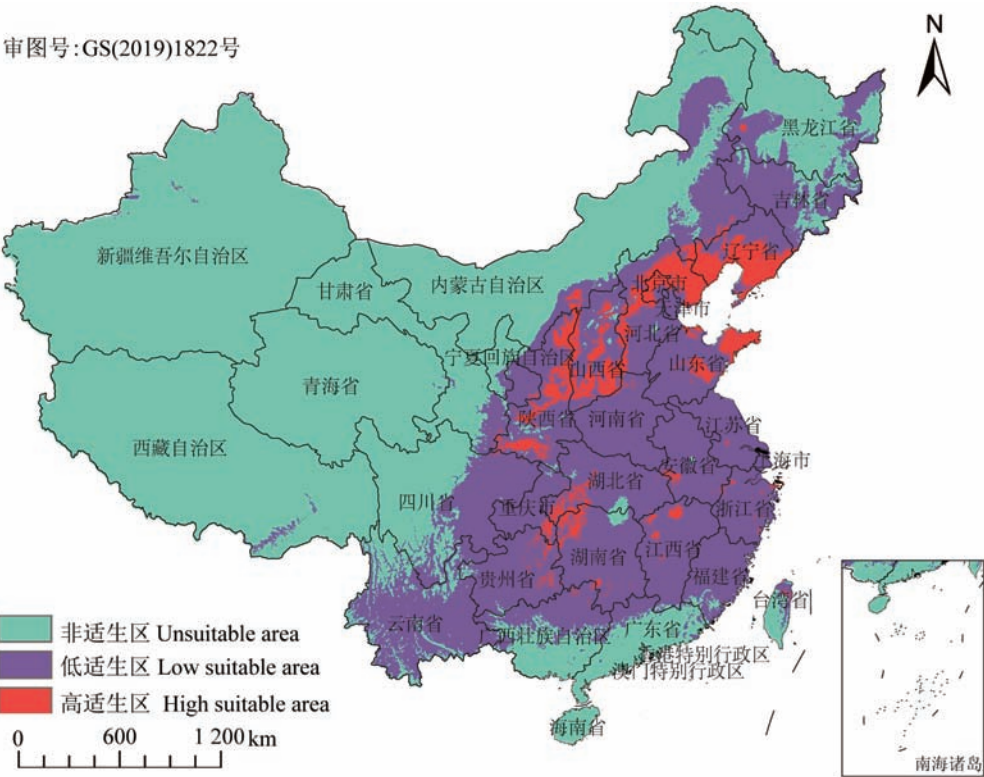


图 7 末次盛冰期苦参在全国适宜分布区的划分

Fig. 7 Division of suitable distribution areas of *Sophora flavescens* in China during the last glacial maximum

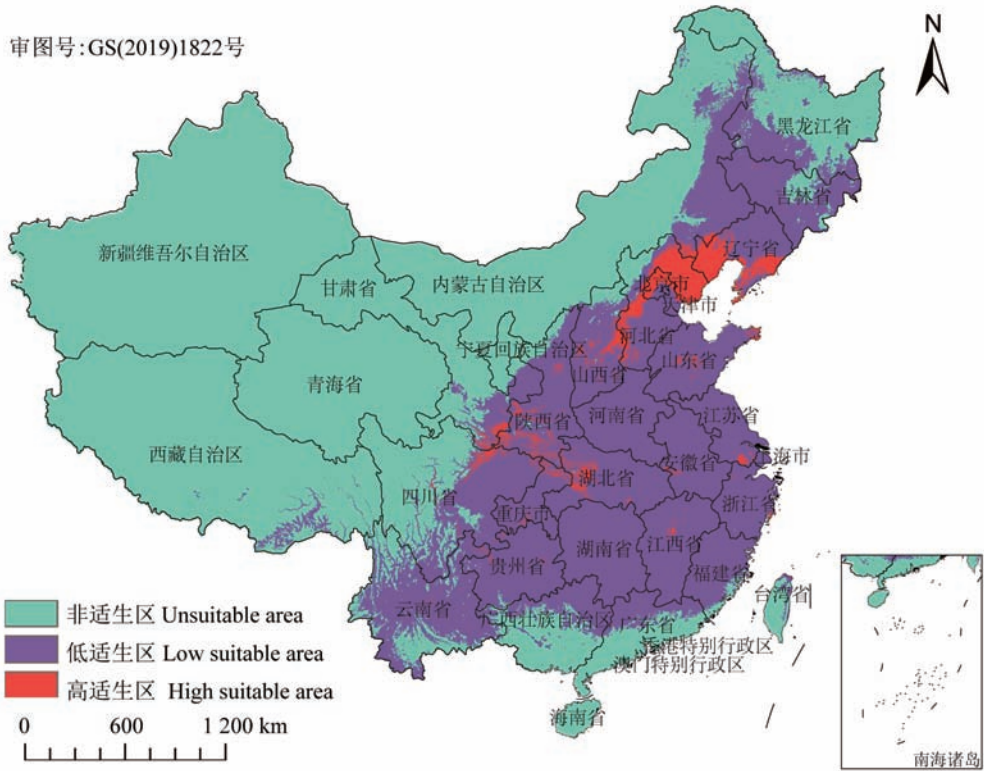


图 8 当前气候条件下苦参在全国适宜分布区的划分

Fig. 8 Division of suitable distribution areas of *Sophora flavescens* in China under current climate conditions

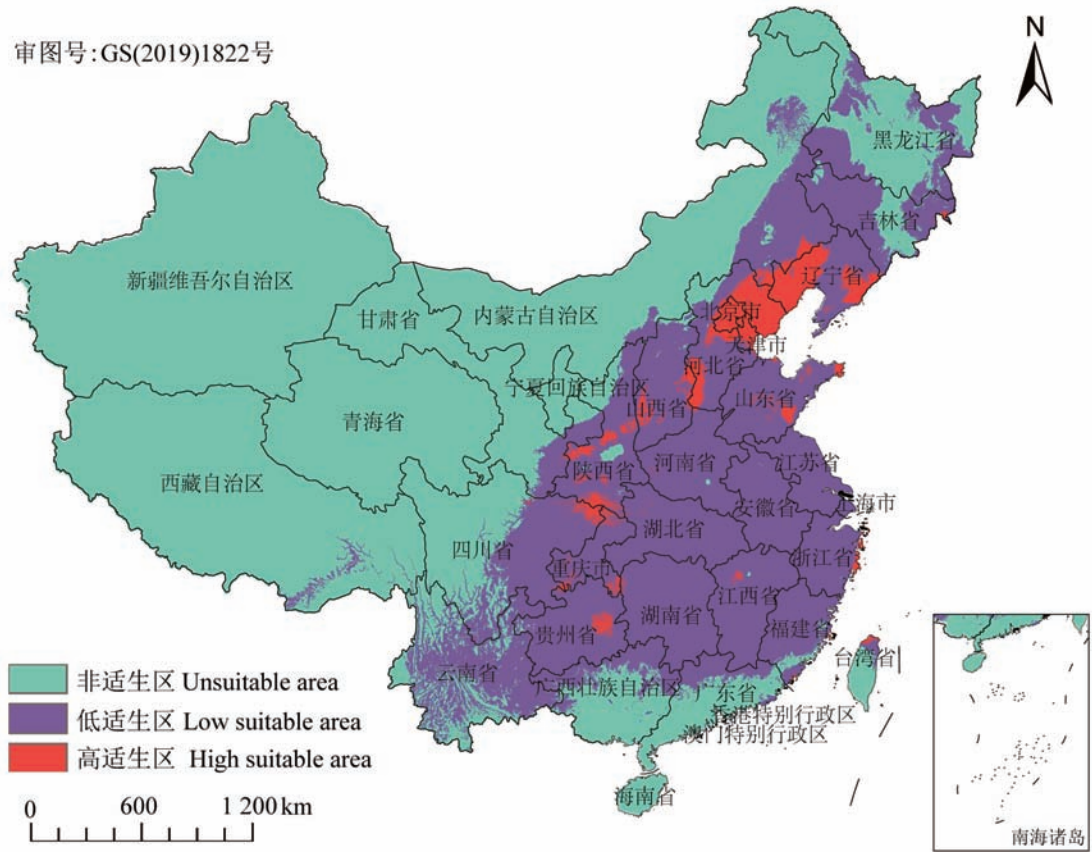


图 9 未来气候条件下苦参在全国适宜分布区的划分

Fig. 9 Division of suitable distribution areas of *Sophora flavescens* in China under future climate conditions

表 3 不同历史时期苦参在全国的适生面积统计

Table 3 Suitable area statistics of *Sophora flavescens* in China in different historical periods

历史时期 Historical period	重分类 Reclassification	面积统计 Area statistics (10 ⁵ km ²)	适生面积汇总 Suitable area (10 ⁵ km ²)
过去 Past	非适生区 Unsuitable area	614.116 3	—
过去 Past	低适生区 Low suitable area	308.034 7	348.621 5
过去 Past	高适生区 High suitable area	40.586 81	
当前 Now	非适生区 Unsuitable area	616.533 8	—
当前 Now	低适生区 Low suitable area	321.888 7	345.280 1
当前 Now	高适生区 High suitable area	23.391 39	
未来 Future	非适生区 Unsuitable area	623.350 8	—
未来 Future	低适生区 Low suitable area	310.296 5	337.867 6
未来 Future	高适生区 High suitable area	27.571 04	

山区域、河北与山西交接的太行山区域、陕西南部、甘肃西南部、湖北西部、四川和重庆北部等地区;山东中部和胶东半岛、江苏南部、安徽西南部大别山区以及江西中部等地区有零星分布。末次盛冰期至当前气候情境下,陕北高原、山西中部的吕梁山区和东南部的太行山、中条山和胶东半岛、辽东半岛等地区的高适宜生境区域减少。当前气候情境至未来气候下,燕山和辽东半岛区域的高适宜生境分布区向北扩展,大巴山区和鄂西地区的高适宜生境分布区域减少,山东东南部、陕西中部、贵州中部、重庆南部、江西北部、浙江和福建沿海地区以及台湾北部等地区将发展成为新的高适宜生境分布区域。

模型的模拟结果可以指导以后的实际调研方向和范围,进一步探索和丰富苦参的现实分布区域。

3.2 气候变化对苦参潜在分布区域的时空分布格局的影响

气候变化是人类当前面临的最为严峻的环境

问题,政府间气候变化专门委员会第五次评估报告(intergovernmental panel on climate change, IPCC)指出,相比于 1850—1900 年,21 世纪末全球气温增幅可能会超过 1.5 °C,在 RCP6.0 和 RCP8.5 情景下,温度升高可能会超过 2 °C (Alexander, 2013)。气候变化对植物的生长发育、地理分布及种群数量大小等都将产生极大的影响(Alan et al., 2006)。越来越多的研究发现,气候变暖可能会导致植物适生区范围减小(刘洋等,2009),使得植物向高海拔、高纬度地区迁移(Wardle et al., 1992;吴军等,2011)。然而,气候变化对不同植物的影响不一致。因此,研究植物对气候变化的响应对保护生物多样性具有十分重要的意义。

本研究在气候变化背景下,利用 MaxEnt 模型预测了苦参在末次盛冰期、当前气候、未来气候(2070, RCP8.5)三个适宜性生境分布区域。根据模型结果,从末次盛冰期开始到未来气候(2070, RCP8.5)三种气候情境下,苦参在我国的适宜生境面积逐渐减少,呈现递减的趋势,且整体有向高纬度地区移动的趋势。当前气候条件下苦参的适宜生境面积较末次盛冰期减少 0.3%,未来气候条件下苦参的适宜生境面积较当前气候减少 0.75%。这可能由于全球气候变暖,海平面上升,低纬度地区变热,高纬度地区逐渐变暖,使得原有的较低纬度适生区变成了低适生区或者非适生区,原有的高纬度非适生区域变成了适生区域。全球气候变暖对苦参潜在分布区具有强烈的影响,暖期让苦参实际生态位变窄,不利于苦参生存。

气候变暖情景下,苦参高适生区面积将减少,说明气候变暖对苦参的扩张有消极影响,使得非适生区域增加。在气候变暖情境下,可能导致北半球中高纬度地区降水强度增加,同时全国各地区极端高温指数显著增加,进而使得苦参的非适生区域增加,高适生区域减少且向高纬度地区移动(赵宗慈等,2008)。这符合苦参喜凉、不耐涝的生物学特性。

预计到 21 世纪末气候变暖情景下,中国中西部地区夏季降水量将显著减少,这导致苦参原本不适宜生长的区域更加不适宜其扩张(梁玉莲和延晓冬,2016)。这与本研究模型运算得到三种气候情境下苦参非适生区域面积逐渐增加的结果一致,也与 Wardle 等(1992)得到的气候变暖会使得植物向高海拔、高纬度地区迁移的研究结论一致。

3.3 生物气候因子与苦参适宜分布格局的关系

MaxEnt 模型的刀切法检验和主导因子响应曲线分析表明,苦参的潜在适生区分布影响较大的气候因子是最暖季度平均温度(bio10)、最湿季度降水量(bio16),其最适宜区间分别为 20~26 °C、400~800 mm。可见,温度和降水量是影响苦参分布的主导因子。温度和降水作为重要的气候因子显著影响着植物的生理生态特征、分布范围、多样性和丰富度等。

苦参茎叶和根系均在 7、8 月份进入快速生长的阶段,在 8 月下旬种子乳熟,随后进入种子脱水阶段,9 月上旬种子完全成熟,荚果开裂,种子掉落,完成生殖生长。这一阶段正好与我国大部分地区最暖季度重合,而 20~26 °C 的最暖季度平均温度有利于苦参种子的乳熟和脱水,从而影响其在地理尺度上的分布格局。因此,在苦参的生产实践中,在选取作为选育优质种源的种植基地时要注意当地温度,应优先选择最暖季度平均温度的适宜取值在 20~26 °C 之间的地域。

相对于干旱胁迫,苦参植株受涝害影响更严重,高温高湿条件下更容易引起苦参根腐病等病害的发生(张文龙等,2018)。适宜程度的降水可以提供充足的水分供应,促进植物生长。但水分过多却严重阻碍植物生长产生,土壤中过量水分导致土壤透气性变差,影响根系正常呼吸作用,不利于植物生长发育。同时过多水分引起的高湿度有利于病原体的快速繁殖,形成严重病害,威胁苦参的存活,从而影响其在地理尺度上的分布格局(Xin et al., 2016)。

我国疆域辽阔,经纬跨度大,地形落差显著,一些特定的等降水量线反而成为中国自然区划的重要参考指标。例如:800 mm 等降水量线是中国南方湿润区和北方半湿润区的重要分界线;400 mm 等降水量线将中国划分为东部湿润半湿润区、西部干旱半干旱区两部分;而 200 mm 等降水量线以东为半干旱区,以西为干旱区(车彦军等,2020)。我国降水的时空分布极不均匀,从时间分布上看,夏季降水较多,我国大部分地区夏季降水占全年降水量在 40% 以上,春、秋季次之,冬季最少;从空间上看东南沿海地区降水丰沛,西北内陆地区降水稀少(肖潺等,2015)。

由模型输出结果可知,三个历史时期气候情境下苦参在我国高适生区主要分布在我国 800

mm 等降水量线与 400 mm 等降水量线之间。未来气候条件下苦参的适宜生境面积较当前气候减少 0.75%, 这与未来排放情景下, 我国 400 mm 等降水量线将发生西移和北抬的研究结果相一致(高艳红等, 2020)。因此, 在苦参的生产实践中, 在选取高品质药材的种植基地时要注意当地降水量, 尤其要重点关注最湿季度降水量的适宜取值在 400~800 mm 的地域。

但是, 物种存在概率对环境变量的反馈曲线反映的是单一环境变量的作用, 苦参生命活动受到各种环境变量(包括气候因子、天敌种类、植被条件等)的综合影响, 因此, 此结果可作为判断苦参与环境变量之间关系的参考。

3.4 苦参在我国范围内的保护和开发利用的建议

研究植物分布格局对气候变化的响应, 了解植物的气候需求及其与物种地理分布间的关系, 对于揭示物种的形成、迁移和扩散历史, 提出合理的物种多样性保护策略及合理利用、生态恢复与建设具有重要意义(王绮等, 2020)。科学预测药用植物适宜分布区, 并规划建立野生种质资源库、自然保护区, 已成为保护药用植物资源的一种有效保护途径(Yan et al., 2020)。

本研究通过模型预测发现, 在当前气候条件下苦参在全国高适宜生境区域主要集中在辽东半岛、河北东北部与辽宁西南部的燕山区域、河北与山西交接的太行山区域、陕西南部、甘肃西南部、湖北西部、四川和重庆北部等地区; 山东中部和胶东半岛、江苏南部、安徽西南部大别山区以及江西中部等地区有零星分布。这些地区为苦参的生态适宜分布区, 也是野生苦参资源的重点分布区域, 是未来苦参重点保育区。

气候变暖情景下, 当前气候条件下苦参在我国的适宜生境面积较末次盛冰期减少 0.3%, 未来气候条件下苦参的适宜生境面积较当前气候减少 0.75%。未来气候条件下, 受气候变化影响, 四川、重庆、贵州、湖北和江西将成为苦参适宜分布的高风险地区, 这些地区的野生苦参资源在未来要加强保护或迁地保育等。

气候变化情景下, 苦参在我国相对稳定的高适生区主要分布在河北西部和东北部山区、内蒙古西南部、辽宁南部等地区, 在这些地区合理优化布局等措施, 进一步加强保护力度, 建立自然保护区, 禁止滥采滥挖, 同时, 建立广泛的苦参种植和

生产加工等基地。

本研究首次在全国范围内对苦参进行了潜在分布区和适宜生境进行了预测和分析, 得出全球气候变暖对苦参潜在分布区具有一定负面影响的结论, 即全球气候变暖让苦参适生生境缩减, 实际生态位变窄, 一定程度上不利于苦参的生长。基于本研究结果, 在苦参的生产实践中, 应综合考虑温度和降水这两个生态因子, 即在选取作为选育优质种源的种植基地时要注意当地温度, 应优先选择最暖季度平均温度的适宜取值在 20~26 °C 之间的地域; 在选取高品质药材的种植基地时要注意当地降水量, 尤其要重点关注最湿季度降水量的适宜取值在 400~800 mm 的地域。

参考文献:

- ALAN PJ, BUSTAMANTE MR, COLOMA LA, et al., 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming [J]. *Nature*, 439: 161-167.
- ALEXANDER L, ALLEN S, LEEBINDOFF N, 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis* [M]//STOCKER TF, QIN D, PLATINER GK, et al. *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press: 5-6.
- BORAL D, MOKTAN S, 2021. Predictive distribution modeling of *Swertia bimaculata* in Darjeeling-Sikkim Eastern Himalaya using MaxEnt: current and future scenarios [J]. *Ecol Proc*, 10(1): 1-16.
- Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences, 1994. *Flora Republicae Popularis Sinicae* (Vol. 40) [M]. Beijing: Science Press: 81-82. [中国科学院中国植物志编辑委员会, 1994. 中国植物志(第四十卷) [M]. 北京: 科学出版社: 81-82.]
- ELITH J, GRAHAM CH, ANDERSON RP, et al., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data [J]. *Ecography*, 29(2): 119-151.
- GAO YH, XU JW, ZHANG M, et al., 2020. Advances of the 400 mm isohyet and wetness and dryness changes in the mainland of China [J]. *Adv Earth Sci*, 35(11): 1101-1112. [高艳红, 许建伟, 张萌, 等, 2020. 中国 400 mm 等降水量线和干湿变化研究进展 [J]. *地球科学进展*, 35(11): 1101-1112.]
- GUO LP, HUANG LQ, JIANG YX, 2005. Application of "3S" technologies in continuous usage of traditional Chinese medicine resources [J]. *Chin J Chin Mat Med*, 30(18): 1397-1400. [郭兰萍, 黄璐琦, 蒋有绪, 2005. "3S" 技术

- 在中药资源可持续利用中的应用 [J]. 中国中药杂志, 30(18): 1397–1400.]
- HUANG YJ, LU JB, WANG FT, 2017. Predicting the potential geographical distribution of Hainan Odorous Frog (*Odorrana hainanensis*) in Hainan Province by MaxEnt [J]. Chin J Zool, 52(1): 30–41. [黄勇杰, 卢佳斌, 王锋堂, 等, 2017. 基于 MaxEnt 模型预测海南岛海南臭蛙的潜在地理分布 [J]. 动物学杂志, 52(1): 30–41.]
- JHA KK, JHA R, 2021. Study of vulture habitat suitability and impact of climate change in central India Using MaxEnt [J]. J Resour Ecol, 12(1): 30–42.
- Ji W, GAO G, WEI JF, 2021. Potential global distribution of *Daktulosphaira vitifoliae* under climate change based on MaxEnt [J]. Insect, 12(4): 347.
- Ji Y, DU YB, WANG B, et al., 2011. Study on growth dynamics of *Sophora flavescens* from different germplasm sources [J]. Pratac Sci, 28(5): 802–806 [纪瑛, 杜彦斌, 王斌, 等, 2011. 不同来源地苦参生长动态的研究 [J]. 草业科学, 28(5): 802–806.]
- JU L, CAO B, BAI CK, et al., 2014. Predictive distribution and habitat suitability assessment of *Notholirion bulbuliferum* based on MaxEnt and ArcGIS [J]. Chin J Ecol, 33(6): 1623–1628. [车乐, 曹博, 白成科, 等, 2014. 基于 MaxEnt 和 ArcGIS 对太白米的潜在分布预测及适宜性评价 [J]. 生态学杂志, 33(6): 1623–1628.]
- JU YJ, GUAN XC, WANG SJ, et al., 2020. Spatial analysis of annual precipitation lines of 800 mm in the eastern monsoon of China [J]. Plateau Meteorol, 39(5): 997–1006. [车彦军, 管小春, 王世金, 等, 2020. 中国东部季风区 800 mm 等降水量线的空间变化分析 [J]. 高原气象, 39(5): 997–1006.]
- KAMEL M, BREM AS, MOURS MM, et al., 2021. Predicting the geographic distribution habitats of *Schizomyia buboniae* (Diptera: Cecidomyiidae) and its host plant *Deverra tortuosa* (Apiaceae) in Egypt by using MaxEnt modeling [J]. J Basic Appl Zool, 82(1): 1–13.
- KIM Z, SHIM T, KOO YM, et al., 2020. Predicting the impact of climate change on freshwater fish distribution by incorporating water flow rate and quality variables [J]. Sustainability, 12(23): 10001.
- LIANG YL, YAN XD, 2016. Prediction of climate change over China and uncertainty analysis during the 21st Century under RCPs [J]. J Tropical Meteorol, 32(2): 183–192. [梁玉莲, 延晓冬, 2016. RCPs 情景下中国 21 世纪气候变化预估及不确定性分析 [J]. 热带气象学报, 32(2): 183–192.]
- LIU L, GUAN LL, ZHAO HX, et al., 2021. Modeling habitat suitability of *Houttuynia cordata* Thunb (Ceercac) using MaxEnt under climate change in China [J]. Ecol Inform, 2021, 63: 101324.
- LIU YM, ZHOU SD, XIE DF, et al., 2018. Potential distribution of *Fritillaria unibracteata* predicted by the MaxEnt model [J]. Guihaia, 38(3): 352–360. [刘艳梅, 周颂东, 谢登峰, 等, 2018. 基于最大熵模型(MaxEnt)预测暗紫贝母的潜在分布 [J]. 广西植物, 38(3): 352–360.]
- LIU Y, ZHANG J, YANG WQ, 2009. Responses of alpine biodiversity to climate change [J]. Biodivers Sci, 17(1): 88–96. [刘洋, 张健, 杨万勤, 2009. 高山生物多样性对气候变化响应的研究进展 [J]. 生物多样性, 17(1): 88–96.]
- LU WH, 1959. Study on materia medica of *Sophora flavescens* [J]. J Chengdu Coll Traditional Chin Med, (3): 49–53. [陆闻鸿, 1959. 苦参的本草学研究 [J]. 成都中医学院学报, (3): 49–53.]
- LU YY, GUO S, YAN H, et al., 2018. Ecological suitability study on *Euphorbia kansui* [J]. Mod Chin Med, 20(12): 1471–1475. [卢有媛, 郭盛, 严辉, 等, 2018. 甘遂生态适宜性区划研究 [J]. 中国现代中药, 20(12): 1471–1475.]
- National Pharmacopoeia Commission, 2020. Pharmacopoeia of the People's Republic of China (Volume I, 2020 Edition) [M]. Beijing: China Pharmaceutical Science and Technology Press: 211–212. [国家药典委员会, 2020. 中华人民共和国药典(2020 年版一部) [M]. 北京: 中国医药科技出版社: 211–212.]
- PAN SY, ZHU ZH, YAO TH, et al., 2016. Predicting suitable habitats of medicinal plant *Fallopia multiflora* in China under climate change scenarios [J]. J NW A & F Univ (Nat Sci Ed), 44(1): 192–198. [潘石玉, 朱志红, 姚天华, 等, 2016. 气候变化背景下药用植物何首乌在中国适生区分布预测 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 44(1): 192–198.]
- PEI ST, ZHANG H, ZHANG PF, et al., 2021. Study on ecological suitability of *Euphorbiae Pekinensis* Rupr. [J]. Chin J Inf Tradit Chin Med, 28(5): 1–4. [裴苏婷, 张虹, 章鹏飞, 等, 2021. 京大戟生态适宜性区划研究 [J]. 中国中医药信息杂志, 28(5): 1–4.]
- QIAO HJ, HU JH, HUANG JH, 2013. Theoretical basis, future directions, and challenges for ecological niche models [J]. Sci Sin (Vitae), 43(11): 915–927. [乔慧捷, 胡军华, 黄继红, 2013. 生态位模型的理论基础、发展方向与挑战 [J]. 中国科学: 生命科学, 43(11): 915–927.]
- ROZHN OV VV, PSHEGUSOV RH, HERNANDEZ-BIANLO JA, et al., 2021. MaxEnt modeling for predicting suitable habitats in the North Caucasus (Russian Part) for Persian Leopard (*P. p. ciscaucasica*) based on GPS data from collared and released animals [J]. Izv, Atmos Oceanic Phys, 56(9): 1090–1106.
- SAHA A, RAHMAN S, ALAM S, 2021. Modeling current and future potential distributions of desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål) under climate change scenarios using Maxent. [J]. J Asia-Pac Biodivers (prepublish), 14: 399–409.
- TAN YH, ZHANG XJ, YUAN SS, et al., 2020. Prediction of the ecological suitability of *Gentiana macrophylla* Pall. under

- scenarios of global climate change [J]. Chin J Ecol, 39 (11): 3766–3773. [檀逸虹, 张喜娟, 原树生, 等, 2020. 全球气候变化背景下秦艽生态适宜性预测 [J]. 生态学杂志, 39(11): 3766–3773.]
- WEN P, PENG K, CHEN X, et al., 2021. Habitat suitability evaluation of four ungulate species in Baishuihe National Nature Reserve based on maxent model [J]. J Sichuan For Sci Technol, 42(1): 70–75. [温平, 彭科, 陈旭, 等, 2021. 基于 MaxEnt 模型的白水河国家级保护区有蹄类保护动物生境适宜性评价 [J]. 四川林业科技, 42(1): 70–75.]
- WANG Q, FAN BG, ZHAO GH, 2020. Prediction of potential distribution area of *Corylus mandshurica* in China under climate change [J]. Chin J Ecol, 39(11): 3774–3784. [王琦, 樊保国, 赵光华, 2020. 气候变化下毛榛在中国的潜在适生区预测 [J]. 生态学杂志, 39(11): 3774–3784.]
- WANG YS, XIE BY, WAN FH, et al., 2007. Application of ROC curve analysis in evaluating the performance of alien species' potential distribution models [J]. Biodivers Sci, 15(4): 365–372. [王运生, 谢丙炎, 万方浩, 等, 2007. ROC 曲线分析在评价入侵物种分布模型中的应用 [J]. 生物多样性, 15(4): 365–372.]
- WARDLE P, COLEMAN MC, 1992. Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees [J]. New Zealand J Bot, 30: 303–314.
- WU J, XU HG, CHEN L, 2011. A review of impacts of climate change on species [J]. J Ecol Rural Environ, 27(4): 1–6. [吴军, 徐海根, 陈炼, 2011. 气候变化对物种影响研究综述 [J]. 生态与农村环境学报, 27(4): 1–6.]
- XIAO C, YU RC, YUAN WH, et al., 2015. Spatial and temporal differences characteristics of the rainy season of mainland China [J]. Acta Meteorol Sin, 73 (1): 84–92. [肖潺, 宇如聪, 原韦华, 等, 2015. 中国大陆雨季时空差异特征分析 [J]. 气象学报, 73(1): 84–92.]
- XIN XF, NOMUR K, AUNG K, et al., 2016. Bacteria establish an aqueous living space in plants crucial for virulence [J]. Nature, 539, 524–529.
- XING DL, HAO ZQ, 2011. The principle of maximum entropy and its applications in ecology [J]. Biodivers Sci, 19(3): 295–302. [邢丁亮, 郝占庆, 2011. 最大熵原理及其在生态学研究中的应用 [J]. 生物多样性, 19(3): 295–302.]
- YAN HY, FENG L, ZHAO YF, et al., 2020. Prediction of the spatial distribution of *Alternanthera philoxeroides* in China based on ArcGIS and MaxEnt [J]. Glob Ecol Conservation, 21: 1–8.
- ZENG JR, LI CM, LIU JZ, et al., 2021. Ecological assessment of current and future *Pogostemon cablin* Benth. potential planting regions in China based on maxent and ArcGIS models [J]. J Appl Res Med Aromat Plants (prepublish), 24(9): 100308.
- ZHANG WL, DU FQ, HUANG XL, et al., 2018. The outbreak regularity and control methods of the main diseases and insect pests for artificially planted *Sophora flavescens* [J]. Lishizhen Med Mat Med Res, 29 (9): 2241–2243 [张文龙, 杜富强, 黄旭龙, 等, 2018. 贵州特色药材苦参人工栽培常见病虫发生规律及防治措施 [J]. 时珍国医国药, 29(9): 2241–2243.]
- ZHAO ZC, LUO Y, JIANG Y, et al., 2008. Assessment and prediction of precipitation and droughts/floods changes over the world and in China [J]. Sci Technol Rev, (6): 28–33. [赵宗慈, 罗勇, 江滢, 等, 2008. 全球和中国降水、旱涝变化的检测评估 [J]. 科技导报, (6): 28–33.]
- ZHONG GS, 2016. Traditional Chinese medicine [M]. 4th ed. Beijing: China Traditional Chinese Medicine Press: 98. [钟赣生, 2016. 中药学 [M]. 4 版. 北京: 中国中医药出版社: 98.]
- ZHU GP, LIU GQ, BU WJ, et al., 2013. Ecological niche modeling and its applications in biodiversity conservation [J]. Biodivers Sci, 21(1): 90–98. [朱耿平, 刘国卿, 卜文俊, 等, 2013. 生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用 [J]. 生物多样性, 21(1): 90–98.]

(责任编辑 蒋巧媛)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202103041

文国卫¹, 叶兴状¹, 施晨阳¹, 等. 基于优化的 MaxEnt 模型预测赤水蕈树的潜在适宜区 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 363–372.WEN GW, YE XZ, SHI CY, et al. Potential suitable area of *Altingia multinervis* predicted by optimized MaxEnt model [J]. *Guihaia*, 2022, 42(3): 363–372.

基于优化的 MaxEnt 模型预测赤水蕈树的潜在适宜区

文国卫¹, 叶兴状¹, 施晨阳¹, 赖文峰¹, 刘邦友², 蒋天雨¹, 朱晓如¹, 张国防^{1*}

(1. 福建农林大学 林学院, 福州 350002; 2. 贵州赤水桫欏国家级自然保护区管理局, 贵州 遵义 564700)

摘 要: 赤水蕈树(*Altingia multinervis*)具有较高的经济和药用价值,但由于气候变化和人类活动的强烈干扰,使其野生种质资源已近枯竭,被列为国家二级保护植物。为重建末次间冰期以来赤水蕈树地理分布格局变化过程、了解环境因子对潜在适宜区的制约机制,为赤水蕈树及其周围野生动植物的栖息地保护和引种栽培提供可靠的科学依据,该文运用 MaxEnt 模型结合地理信息系统 ArcGIS 软件模拟赤水蕈树潜在适生区及其空间变化格局,利用贡献率(PC)、置换重要值(PI)和刀切图评估制约现代地理分布的主导因子。结果表明:(1)优化的 MaxEnt 模型预测精度极高,AUC 值大于 0.97;赤水蕈树现代潜在适生区主要集中在贵州、四川和重庆交界的长江流域周围,其中以贵州赤水河流域为最佳适宜区;昼夜温差月均值(bio2)、年降水量(bio12)、降水季节性变化(bio15)和温度年较差(bio7)四个关键环境因子影响赤水蕈树的地理分布。(2)现代赤水蕈树潜在中高适生区面积 $2.692 \times 10^4 \text{ km}^2$,末次间冰期、全新世中期、未来时间段(2041—2060 年、2061—2080 年)低浓度(RCP2.6)和高浓度(RCP8.5)的中高适生区面积分别是 2.277×10^4 、 2.831×10^4 、 2.159×10^4 、 2.605×10^4 、 2.330×10^4 、 $2.460 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。(3)在未来 4 种排放情景下,赤水蕈树新增的面积集中在四川和贵州区域,而在过去的全新世中期则集中分布在重庆区域。综上所述结果表明,赤水蕈树分布范围狭窄,而赤水河流域独特的地形优势可能是其避难的主要场所。

关键词: 赤水蕈树, MaxEnt 模型, 潜在适生区, 环境因子, 避难所

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)03-0363-10

Potential suitable area of *Altingia multinervis* predicted by optimized MaxEnt model

WEN Guowei¹, YE Xingzhuang¹, SHI Chenyang¹, LAI Wenfeng¹, LIU Bangyou²,
JIANG Tianyu¹, ZHU Xiaoru¹, ZHANG Guofang^{1*}

(1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Guizhou Chishui Alsophila National Nature Reserve administration, Zunyi 564700, Guizhou, China)

Abstract: *Altingia multinervis* has been listed as a second-class protected plant in China., with high economic and medicinal values. However, its wild germplasm resources have been nearly exhausted due to the strong disturbance of

收稿日期: 2021-05-09

基金项目: 福建农林大学科技创新基金(KFA17069A);宁夏自治区重点研发计划项目(KJA19H01A);福州定西水土流失综合治理项目(KH180062A) [Supported by Science and Technology Innovation Fund of Fujian Agriculture and Forestry University (KFA17069A); Key Research and Development Project of Ningxia Autonomous Region (KJA19H01A); Fuzhou Dingxi Project of Soil Erosion Comprehensive Control (KH180062A)].

第一作者: 文国卫(1997-), 硕士, 主要从事濒危物种保护研究, (E-mail) 1200428018@fafu.edu.cn.

通信作者: 张国防, 教授, 博士生导师, 主要从事森林培育、经济林栽培和生态学等相关研究, (E-mail) fjzgfzgf@126.com.

climate change and human activities. Here, we aim to simulate the changes in the geographical distribution pattern of *A. multinervis* since the last interglacial (LIG) and to explore how climatic factors restrict the potential suitable areas, to provide a reliable scientific basis for habitat protection and cultivation of *A. multinervis* and its surrounding wildlife. In this study, based on optimized MaxEnt model and ArcGIS software, we simulated the potential suitable areas of *A. multinervis* and its spatial change pattern. The importance of environmental factors that constrains current geographical distribution was evaluated by percent contribution (PC), permutation importance (PI) and Jackknife test. The results were as follows: (1) The prediction accuracy of the optimized MaxEnt model was extremely high, as indicated by the value of the area under the receiver operator characteristic curve over 0.97. The potential suitable areas of *A. multinervis* for the present distribution were mainly distributed in the Yangtze River basin at the junction of Guizhou, Sichuan and Chongqing, of which the best suitable area was around Chishui River basin in Guizhou. The key environmental factors affecting the potential distribution of *A. multinervis* were mean diurnal range (bio2), annual precipitation (bio12), seasonality of precipitation (bio15) and range of annual temperature (bio7). (2) The potential middle-high suitable area of *A. multinervis* in current was $2.692 \times 10^4 \text{ km}^2$, in last interglacial (LIG) was $2.277 \times 10^4 \text{ km}^2$, in the mid-Holocene (MH) was $2.831 \times 10^4 \text{ km}^2$, in four future scenarios were $2.159 \times 10^4 \text{ km}^2$ (2050s RCP2.6), $2.605 \times 10^4 \text{ km}^2$ (2050s RCP8.5), $2.330 \times 10^4 \text{ km}^2$ (2070s RCP2.6), $2.460 \times 10^4 \text{ km}^2$ (2070s RCP8.5), respectively. (3) Under the four future discharge scenarios, the newly increased area of *A. multinervis* was concentrated in Sichuan and Guizhou, while it was concentrated in Chongqing in the mid-Holocene. All the above results indicate that the distribution range of *A. multinervis* is narrow and the potential suitable area is very small, and the unique topographic advantage of Chishui River Basin may be the main refuge place of *A. multinervis*.

Key words: *Altingia multinervis*, MaxEnt model, potential suitable area, environmental factors, refuge

近年来,全球气候变化和人类活动对环境、生物圈和生物多样性的影响日益显著,主要表现在降水的次数、强度和频率极不稳定,以及热浪、干旱、雷暴、洪水和飓风等极端事件的频发(D'Amato et al., 2020)。其中,极端气候事件强度和频率的增加,将直接对植物分布产生较大的负面影响(Mga et al., 2021)。由于气候变化的复杂性和不可预测性,以及地理位置的特殊性,植物对气候变化的适应就显得尤为重要(Ceccarelli & Grando, 2020)。为应对气候变化,特别是在气候环境恶劣的情况下,微避难所就极有可能是支持当地物种生存的栖息地(Mclaughlin et al., 2017)。目前,虽然对一些物种的灭绝机制已有新的进展,但仍未知哪些气候因子变化引起了物种灭绝,以及有多少物种会面临灭绝风险(Roman-Palacios & Wiens, 2020)。在气候和人为土地利用变化的双重作用下,植物生存和繁衍所需的栖息地类型大幅减少,并呈现碎片化(Sales et al., 2020; Karl et al., 2020)。而减缓气候变化和人类活动对原始森林生态系统的干扰,有益于物种间进行自然更新、基因交流和空间迁移等过程(Matteo et al., 2020)。因此,在气候变化的背景下保护生物多样性,需要制定出保护濒危物种切实可行的保护策略(Suggitt

et al., 2018)。

全球气候变暖是 21 世纪生物多样性保护的巨大挑战之一,而生态位模型(environmental niche models, ENMs)对气候变化下物种适宜潜在分布的变化性预测,已成为多个领域研究的热点(Li et al., 2020)。生态位模型在生态、进化和生物地理学中被广泛应用,因其能够对物种进行连续性预测和潜在适宜分布范围的变化描述(Galante et al., 2017; Mariano et al., 2019)。目前常用生态位模型主要有:最大熵模型(MaxEnt)(Sobek-Swant et al., 2012)、规则集遗传算法模型(GARP)(Zhang et al., 2020)、CLIMEX 模型(Szyniszewska et al., 2020)等。其中,MaxEnt 模型是最常用的小生境建模工具之一(Feng et al., 2019),是由于该模型对极少的样本数量($n \geq 5$)就能较好地模拟出物种的适生范围,且成本低、操作简单、运行时间短(Pearson et al., 2007)。因此,MaxEnt 模型常被国内外研究者应用于珍惜濒危动植物保护(Farashi & Shariati, 2017; Han et al., 2019)、物种入侵(Kariyawasam et al., 2020; 陈剑等, 2021)、作物种植区划(Zhang et al., 2016)、病虫害防治(Li et al., 2019)等领域。

赤水蕈树(*Altingia multinervis*)是金缕梅科

(Hamamelidaceae) 蕈树属 (*Altingia*) 的常绿乔木之一, 已被列为国家二级濒危保护植物 (袁守良和白小节, 2009)。赤水蕈树树干挺直, 木材质地坚硬, 可供建筑、制作家具使用, 也可砍倒作为优良的食用菌培养基和放养香蕈的母树, 其树皮流出的树脂可作香料和供药用, 具有很好的经济和药用价值 (Ye et al., 2020)。遗憾的是, 对赤水蕈树还未进行系统和深入的研究, 许多价值还未挖掘出来, 该物种就已经处于极度濒危的状态, 因此, 对其开展试验研究并制定合理有效的管理保护措施刻不容缓。

末次间冰期 (last interglacial, LIG)、末次盛冰期 (last glacial maximum, LGM) 和全新世中期 (mid-holocene, MH) 代表过去时期全球气候的三种极端状态, 由于经过反复高温高湿-寒冷干燥-高温高湿的交替波动, 对物种地理分布格局造成巨大影响, 导致物种从高纬度向低纬度地区迁移, 或低纬度向高纬度地区迁移, 同时气候的剧烈变化严重阻碍了物种的进化, 甚至导致物种大面积减少 (Manthey & Box, 2010)。本研究利用 R 语言的 ENMeval 语言包优化 MaxEnt 模型, 模拟末次间冰期、全新世中期、现代 (current) 和未来时间段 (2041—2060 年、2061—2080 年) 低浓度 (RCP 2.6, 温室气体排放浓度较低的情况下) 和高浓度 (RCP 8.5, 温室气体排放浓度较高的情况下) 两种气候情景下赤水蕈树的潜在适生区, 探究其分布空间变化格局, 进一步分析影响其分布的重要环境因子, 以及探究该物种分布狭窄和能在一定范围内生存繁殖的原因, 旨在为更好地开展赤水蕈树天然种质资源的保护提供参考和理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

赤水蕈树是贵州特有种植物, 集中分布于赤水桫欏保护区的五柱峰、金沙沟, 以及赤水的天台山, 分布范围为 $105^{\circ} 41' 18''$ — $106^{\circ} 00' 59''$ E、 $28^{\circ} 23' 54''$ — $28^{\circ} 35' 39''$ N; 海拔为 600~1 000 m。该地区年降水量为 1 200~1 300 mm, 年均温度为 16°C , 相对湿度为 70%~90%, 森林覆盖率为 90% 以上, 土壤以酸性的黄壤土和沙质土为主 (袁守良和白小节, 2009)。鉴于赤水蕈树天然分布区域依然保持着原始的生态系统和分布窄的特点, 可

能还存在尚未被发现区域, 以及人为活动破坏等造成该物种的消失。因此, 本研究适当扩大赤水蕈树的分布区域, 为将来赤水蕈树的保护区设置提供参考。

1.2 数据的搜集与整理

赤水蕈树种群个体数量少, 采集和收录样本的机构较少。本研究主要通过赤水桫欏国家级自然保护区进行实地调查, 并通过检索中国数字植物标本馆 (CVH, <http://www.cvh.ac.cn/>) 和查阅已出版的文献资料, 获得赤水蕈树的天然分布记录。赤水蕈树的文献和标本中仅有分布地点的记录, 便运用经纬度查询 (<http://map.jiqrxx.com/jingweidu/>) 定位, 并对获得的数据进行处理, 删除人工种植点、重复的点和经纬度缺失的点。此外, 为降低群集效应所产生的误差, 将分布点以物种名、经度、纬度和地点整理成 CSV 格式文件导入 ArcGIS 中, 进行缓冲区分析, 以 1 km 范围内的多个样本点, 只保留一个点的原则, 最终获得 24 个赤水蕈树天然种源分布样点。

1.3 环境因子筛选

本研究共有环境变量 37 个, 分别为气候变量 19 个、土壤变量 16 个、海拔变量 (elev) 和人类活动变量 (hfp) 各 1 个。气候和海拔变量数据均来自 WorldClim 数据库 (<http://worldclim.org>), 土壤变量数据则来自于国家青藏高原科学数据中心 (<http://westdc.westgis.ac.cn>) 的“基于世界土壤数据库 (HWSD) (<http://www.fao.org/faostat/en/#data>) 的中国土壤数据集 (V1.1) (2009)”, 人类活动变量数据下载自国际地球科学信息网络中心 (<http://www.ciesin.org/>)。其中, 19 个气候变量分别为年均温 (bio1)、昼夜温差月均值 (bio2)、等温性 (bio3)、温度季节变动系数 (bio4)、最热月最高气温 (bio5)、最冷月最低气温 (bio6)、温度年较差 (bio7)、最湿季平均气温 (bio8)、最干季平均气温 (bio9)、最暖季平均气温 (bio10)、最冷季平均气温 (bio11)、年降水量 (bio12)、最湿月降水量 (bio13)、最干月降水量 (bio14)、降水季节性变化 (bio15)、最湿季降水量 (bio16)、最干季降水量 (bio17)、最暖季降水量 (bio18)、最冷季降水量 (bio19), 16 个土壤变量分别为表层土砾石含量 (t-gravel)、表层沙含量 (t-sand)、表层淤泥含量 (t-silt)、表层粘土含量 (t-clay)、土壤质地分类 (t-usda-tex-class)、土壤容重 (t-ref-bulk-density)、表层

土壤有机碳含量 (t-oc)、表层土壤酸碱度 (t-pH-H₂O)、粘性层土壤的阳离子交换能力 (t-cec-clay)、土壤的阳离子交换能力 (t-cec-soil)、表层土壤基本饱和度 (t-bs)、表层土壤交换性盐基 (t-teb)、表层土壤碳酸盐或石灰含量 (t-caco₃)、表层土壤硫酸盐含量 (t-caso₄)、表层土壤电导率 (t-ece)、表层土壤容重 (t-bulk-density)。由于赤水蕈树的分布范围狭窄,需较高空间分辨率的数据才能较好地模拟,却因末次盛冰期只有 2.5' 分辨率的气候数据,分辨率较低。因此,为了确保模拟结果的可靠性,放弃末次盛冰期的模拟,以保证所有时期的图层分辨率气候数据均为 30" (30 arc-second) (地面约 1 km²)。为减少因环境变量的多重共线性造成 MaxEnt 模型过度拟合的问题,将 37 个环境变量数据和最终分布点导入 ArcGIS 10.5 中进行点插值提取出来,在 SPSS 22 中对点插值数据做 Spearman 相关分析和多重共线性 VIF 方差膨胀因子分析,当两个环境因子之间的相关性大于等于 0.8,只选择其中一个因子的原则,初步筛选出 15 个环境因子参与建模。

1.4 优化模型和预测精度评价

本研究采用 R 语言的 ENMeval 语言包优化 MaxEnt 模型 (Phillips et al., 2017),即优化了调控倍频 (regularization multiplier, RM) 和特征组合 (feature combination multiplier, FC) 两个参数。其中,将调控倍频设置为 0.5~8,依次递增 0.5,共 16 个;并采用 11 个特征组合 (L、QT、H、HP、PT、QH、LQH、LPT、QHP、LQPT 和 LQHPT),其中 L、Q、H、P、T 分别为线性 (linear)、二次型 (quadratic)、片段化 (hinge)、乘积型 (product)、阈值型 (threshold) (朱耿平和乔慧捷,2016)。将上述 176 种参数组合进行综合测试,之后使用 Akaike 信息量准则 (akaike information criterion correction, AICc) 的 delta.AICc 模型评估 OR₁₀ 和 AUC_{DIFF} 检验模型的拟合度和复杂度,最终可获取最低 AICc 值 (delta.AICc = 0) 时的最佳模型参数组合,用于 MaxEnt 模型建模 (Phillips et al., 2006)。然后,将掩膜好的 ASCII 文件和 24 个赤水蕈树现代分布点的 CSV 格式文件,通过 MaxEnt 3.4.1 软件来模拟预测不同时期、不同情景下赤水蕈树的潜在分布区和适生区变化,其中,75% 的数据作为训练集 (train set),剩下 25% 的数据作为验证集 (test set),其他参数为默认值,重复 10 次 (Robert et al, 2011)。根据赤

水蕈树的适宜指数,将输出后平均值的 ASCII 文件导入 ArcGIS 10.5,采用人工 (manual) 分级方法 (刘艳梅等,2018),将适宜度分为高度适生区 (0.7~1)、中度适生区 (0.5~0.7)、低度适生区 (0.3~0.5) 和非适生区 (0~0.3) 4 级,并利用 ArcGIS 栅格计算工具统计适生区面积。

其中,MaxEnt 模型使用受试者工作特征曲线 (receiver operating characteristic curve, ROC curves) 的 AUC (area under curve) 值对模型进行准确度评价。AUC 值范围在 0 到 1 之间,值越大说明预测的准确性就越好。若 AUC < 0.7,则预测结果不理想,可信度低,一般不能使用;0.7~0.8 为预测结果一般;0.8~0.9 表示预测结果良好;0.9~1.0 表示预测结果极佳 (Jessica et al., 2014)。

1.5 适生区空间分布格局

首先,根据赤水蕈树的适宜指数将其分布存在概率值大于 0.5 作为适宜分布区,反之为非适宜区,分别赋值为“1”和“0”。然后,基于 (0,1) 矩阵,以现代潜在适生区为基础,进一步推测和分析赤水蕈树在过去和未来气候变化情景下适宜分布区的变化过程,并定义了四种适生区类型,依次为保留适生区 (1→1)、新增适生区 (0→1)、丧失适生区 (1→0) 和非适生区 (0→0)。最后,将矩阵变换值导入 ArcGIS 10.5,实现赤水蕈树适生区空间格局变化的可视化,并利用 ArcGIS 栅格计算工具统计保留区、增加区和丧失区的面积。

2 结果与分析

2.1 MaxEnt 优化模型及准确性评价

本研究以 24 个赤水蕈树现代分布点和筛选后的 15 个环境变量图层为基础,并根据 AICc 信息准则,使用 MaxEnt 模型对其过去、现代和未来不同情景下的潜在分布区进行模拟。其中,15 个环境变量分别是昼夜温差月均值、等温性、温度季节变动系数、温度年较差、最湿季平均气温、年降水量、最干月降水量、降水季节性变化、最干季降水量、土壤质地分类、土壤容重、表层土壤有机碳含量、表层土壤酸碱度、海拔、人类活动。根据 R 语言获得的 AIC 信息量准则可知,当 delta.AICc = 0 时,FC = HP, RM = 6.5,为此次模拟中最优的参数。然后,使用优化后的参数进行 MaxEnt 模拟,预测现代赤水蕈树潜在地理分布,在 10 次重复

中,训练 AUC 平均值为 $0.980\ 0 \pm 0.004\ 8$,而测试 AUC 平均值为 $0.970\ 8 \pm 0.010\ 5$,两者的 AUC 值均大于 0.9,表明优化后的 MaxEnt 模型能够准确模拟赤水蕈树的潜在地理分布。

2.2 环境变量的重要性

环境变量的重要性主要由贡献率(percent of contribution, PC)和置换重要值(permutation importance, PI)指标来评定,环境变量指标数值越大,就越重要。基于赤水蕈树现代分布点和 15 个环境变量图层的 MaxEnt 模拟结果,因有 5 个环境变量的贡献率和置换重要值为零或极小,因此,该研究仅提供 10 个主导环境变量的参数(表 1)。贡献率前 5 个因子依次是昼夜温差月均值(bio2, 36.09%)、年降水量(bio12, 25.38%)、降水季节性变化(bio15, 12.29%)、温度年较差(bio7, 9.50%)和表层土壤酸碱度(t-pH-H₂O, 3.82%),共占总贡献率的 77.08%。置换重要值前 5 个因子依次是昼夜温差月均值(39.41%)、年降水量(19.22%)、降水季节性变化(16.34%)、最干月降水量(bio14, 7.69%)和温度年较差(bio7, 6.91%),共占置换重要值的 89.57%。在刀切图中(图 1),使用仅此变量(with only variable)分析时,AUC 值最佳的环境因子是昼夜温差月均值,其后三个因子分别是等温性(bio3)、最干月降水量(bio14)和最干季度降水量(bio17),表明这四个环境因子对赤水蕈树的分布有很大的影响。综上,昼夜温差月均值(bio2)和年降水量(bio12)是影响赤水蕈树现代潜在分布的主导因子,降水季节性变化(bio15)、温度年较差(bio7)、最干月降水量(bio14)和表层土壤酸碱度(t-pH-H₂O)对赤水蕈树的潜在分布也起着重要作用。

2.3 现代、过去和未来潜在适生区

根据 MaxEnt 模拟结果,赤水蕈树现代潜在总适生区面积为 $6.547\ 6 \times 10^4\ \text{km}^2$,包括高适生区 $0.252\ 7 \times 10^4\ \text{km}^2$ 、中适生区 $2.439\ 9 \times 10^4\ \text{km}^2$ 、低适生区 $3.854\ 9 \times 10^4\ \text{km}^2$,潜在适生区主要集中在贵州、四川和重庆交界的长江流域周围,其中又以赤水河流域分布最为密集(表 2,图 2;C)。从末次间冰期到现代,赤水蕈树潜在总适生区由最初的 $5.409\ 4 \times 10^4\ \text{km}^2$ (LGM)增加到 $7.540\ 3 \times 10^4\ \text{km}^2$ (MH),然后下降到 $6.547\ 6 \times 10^4\ \text{km}^2$ (current);同样,高适生区从 $0.535\ 3 \times 10^4\ \text{km}^2$ (LGM)增加到 $0.579\ 7 \times 10^4\ \text{km}^2$ (MH),之后大幅下降到 $0.252\ 7 \times$

表 1 影响赤水蕈树现代潜在分布的 10 个主导环境变量

Table 1 Ten dominant environmental variables influencing the potential distribution of *Altingia multinervis* in modern times

环境变量 Environmental variable	代码 Code	贡献率 PC (%)	置换 重要值 PI (%)
昼夜温差月均值 Mean diurnal range	bio2	36.09	39.41
年降水量 Annual precipitation	bio12	25.38	19.22
降水季节性变化 Seasonality of precipitation	bio15	12.29	16.34
温度年较差 Range of annual temperature	bio7	9.50	6.91
表层土壤酸碱度 Topsoil pH (H ₂ O)	t-pH-H ₂ O	3.82	0.74
土壤质地分类 Topsoil usda texture classification	t-usda-tex-class	3.15	4.79
最干月降水量 Precipitation of the driest month	bio14	2.87	7.69
海拔 Elevation	elev	2.12	2.58
等温性 Isothermality	bio3	2.07	1.54
温度季节变动系数 Temperature seasonality	bio4	1.77	0.58

$10^4\ \text{km}^2$ (current),比过去两个时期少了两倍多(表 2,图 2;A-C)。未来 4 种不同气候情景(2050s RCP2.6、RCP8.5,2070s RCP2.6、RCP8.5)下,赤水蕈树总适生区分别为 $5.170\ 4 \times 10^4$ 、 $6.413\ 1 \times 10^4$ 、 $5.352\ 6 \times 10^4$ 、 $6.999\ 7 \times 10^4\ \text{km}^2$,这表明较高浓度的排放情景有利于赤水蕈树适生区范围的扩大。

2.4 过去和未来空间格局变化

基于现代赤水蕈树的潜在分布范围,末次间冰期潜在适生区的丧失面积最大,为 $0.872\ 0 \times 10^4\ \text{km}^2$,占现代潜在适生区面积的 32.55%,丧失面积主要分布在现代赤水蕈树的潜在适生区的南北两端(图 3;A,表 3)。此外,除全新世中期外,末次间冰期、2050s RCP2.6、2050s RCP8.5、2070s RCP2.6 和 2070s RCP8.5 的潜在适生区新增面积均小于丧失面积,分别丧失了 $0.407\ 2 \times 10^4$ 、 $0.551\ 7 \times 10^4$ 、 $0.092\ 4 \times 10^4$ 、 $0.358\ 7 \times 10^4$ 、 $0.226\ 8 \times 10^4\ \text{km}^2$,依次占现代潜在适生区面积的 15.20%、20.60%、3.45%、13.39%、8.46%(表 3)。全新世中期新增面积主要在集中在重庆部分,与其他时期相反。在未来两个时期两种不同浓度排放情景下,赤水蕈树潜在适生区丧失的面积主要集中在重庆部分区域,而新增的面积集中在四川和贵州部分区域

(图3)。值得注意的是,6个时期中,末次间冰期潜在适生区新增面积小于丧失面积(变化率15.20%),且总体潜在适生区的北部比南部丧失面积更多,而全新世中期的潜在适生区新增面积大于丧失面积(变化率5.41%),增加部分主要集中在现代赤水蕈树的潜在适生区的北端(重庆部分)(表3,图3:A、B),这表明全新世中期更有利于赤水蕈树的生存和繁殖。此外,未来新增的面积均小于丧失的面积,低浓度排放情景(RCP2.6)丧失面积由2050s的20.60%下降到2070s的13.39%,而高浓度排放情景(RCP2.6)丧失面积由2050s的3.45%扩大到2070s的8.46%(表3),这表明长期的RCP2.6排放情景或短期内的RCP8.5排放情景下,赤水蕈树的潜在适生区丧失面积有下降的趋势。

3 讨论与结论

3.1 赤水蕈树潜在地理分布及其主导环境因子

基于赤水蕈树现代分布点,使用MaxEnt模型预测了其潜在适生区范围,除了贵州赤水河流域为最佳适生区外,还在贵州与四川、重庆交界的部分区域有一定零散分布。由于赤水蕈树本身对生态环境的要求极为苛刻,常与其他植物共生(袁守良和白小节,2009),模拟范围比实际要大一些,这与Lin等(2020)对12种白松的模拟结果相一致。此外,本研究发现赤水蕈树可能更适宜较高浓度的排放情景下的气候条件,且赤水河流域独特的地形优势极有可能是赤水蕈树避难的主要场所。正是因为赤水蕈树本身的特性和所在生境的特殊性,使其分布范围极为狭窄。因此,在不同时期,影响赤水蕈树分布的土壤因子基本相同,不会有较大波动;而造成赤水蕈树分布区变化可能的原因是气候因子的剧烈波动,以及人类活动的强烈干扰等。

与现代相比,气候变化对赤水蕈树未来潜在适宜区的影响,主要体现在在未来两种排放情景下,总适生区均为增加趋势。其中,高度适生区范围在低浓度(RCP2.6)排放情景下随着时间的推移而有所增加,高浓度(RCP8.5)排放情景则相反。根据MaxEnt模拟结果,昼夜温差月均值(bio2)、年降水量(bio12)、降水季节性变化(bio15)和温度年较差(bio7)4个因子对赤水蕈树

的分布起到了主导作用,与冯雪萍等(2017)对樟科(Lauraceae)、壳斗科(Fagaceae)和大戟科(Euphorbiaceae)等5科物候期的研究结论相一致。另外,人类对土地利用变化是碳排放的主要来源之一,也是气候变化的驱动因素(Tang et al., 2021)。但本研究中,人类活动因子并未成为影响赤水蕈树潜在分布的主导因子之一,这可能是因为人类活动是间接影响赤水蕈树的潜在分布,具体原因还需进一步分析和探讨。

3.2 赤水蕈树种质资源的保护

现代赤水蕈树适生区在过去、未来气候变化下仍有共同部分(保留区)。保留区作为赤水蕈树分布的较高适宜区域,在过去已证明保留区是气候变化条件下赤水蕈树的避难所,而在未来气候变化条件下,保留区既能作为赤水蕈树应对气候变化的生长地与避难所,又可作为赤水蕈树试验研究的主要区域。因此,保留区内应做到两点:其一,应加强赤水蕈树野生种质资源的保护和管理,实现赤水河周围脆弱生态环境的保护,以提高该地的生物多样性,更好地发挥自身的生态效益;其二,加强赤水蕈树高适宜分布区的栖息地管理工作,注重因地制宜地营造满足其生存和繁衍后代的需求。对于增加区,除全新世中期主要分布于适宜分布区的重庆边界地域外,其他时期均主要分布于适宜分布区的四川和贵州边界地域,应在增加制定可持续的土地利用规划,并在新增适生区的边缘地带,减少此范围内的人为干扰强度和频率,为赤水蕈树的传播提供足够适宜的空间,以增加赤水蕈树分布范围扩大的可能性。对于丧失区来说,主要集中分布在赤水蕈树适宜分布区的重庆边缘地带,此范围内应以野生资源保护为主,积极开展赤水蕈树的资源调查和动态监测活动,提高赤水蕈树对气候变化的适应能力,同时将该范围内的赤水蕈树科学迁入其适宜种植范围,进行迁地保护。此外,迁地保护作为珍稀濒危野生种质资源最重要的科学保护策略之一,这对濒危植物的进一步研究和近缘种起源和进化的探索具有十分重要的意义(Xiang et al., 2018)。总之,赤水蕈树的保留区、增加区和丧失区分别相当于保护区的核心区、缓冲区和试验区,这对保护区的设置提供了大概的结构框架,在未来对营建全球的生物多样性都具有重大的意义。

赤水蕈树等极小种群的分布现状是由全球气

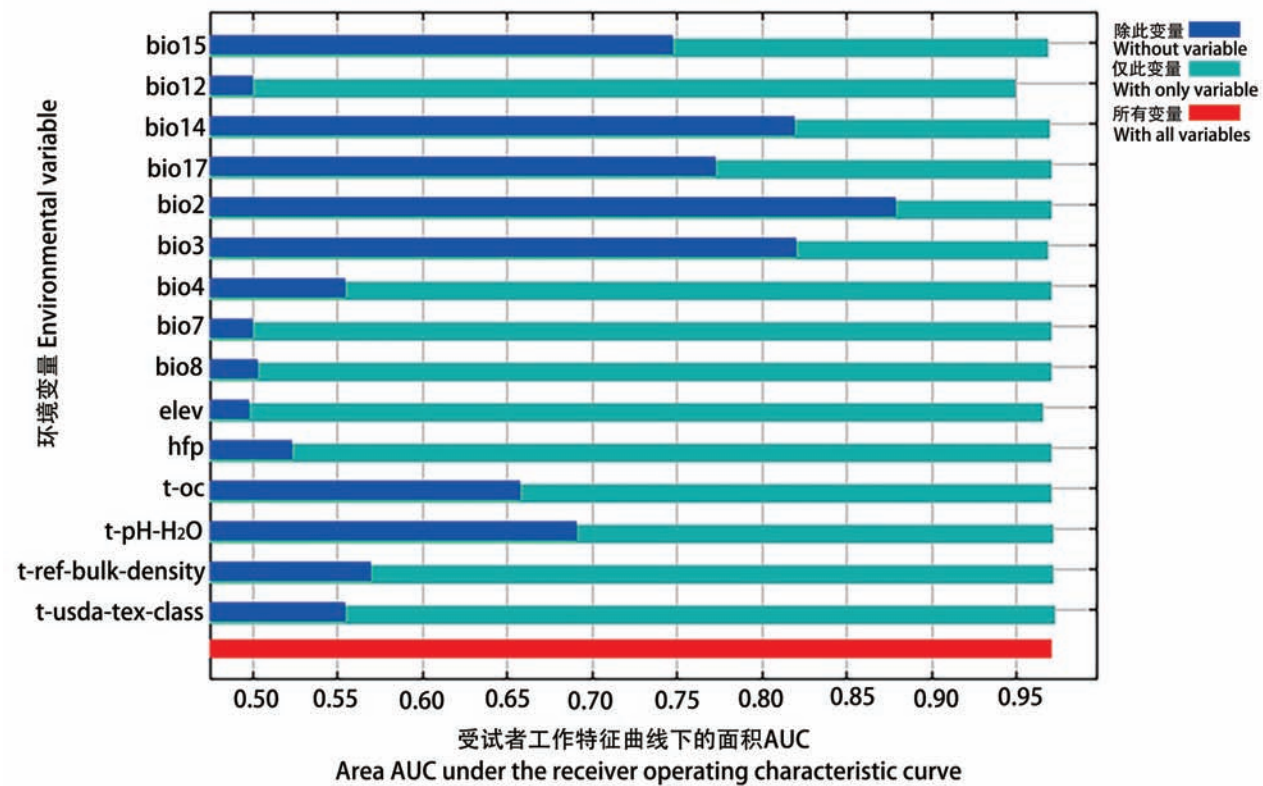


图 1 环境变量重要性的 Jackknife 检验

Fig. 1 Jackknife test for the importance of environmental variables

表 2 不同时期赤水蕈树潜在适生区面积变化 (单位: $\times 10^4 \text{ km}^2$)

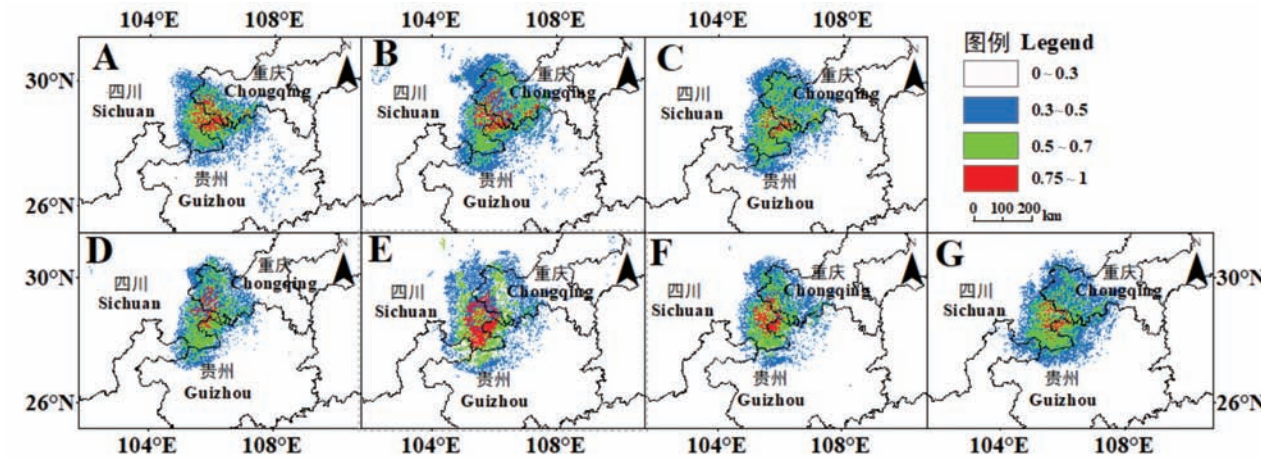
Table 2 Changes of potential suitable areas of *Altingia multinervis* in different periods (Unit: $\times 10^4 \text{ km}^2$)

适生区类型 Type of suitable area	末次间冰期 LIG	全新世中期 MH	现代 Current	2050s		2070s	
				RCP2.6	RCP8.5	RCP2.6	RCP8.5
低适生区 Lowly suitable area	3.132 1	4.709 3	3.854 9	3.010 8	3.808 1	3.022 2	4.539 3
中适生区 Moderately suitable area	1.742 0	2.251 3	2.439 9	1.883 2	1.791 5	1.858 7	2.112 8
高适生区 Highly suitable area	0.535 3	0.579 7	0.252 7	0.276 4	0.813 6	0.471 7	0.347 6
总适生区 Total suitable area	5.409 4	7.540 3	6.547 6	5.170 4	6.413 1	5.352 6	6.999 7

注: LIG. 末次间冰期; MH. 全新世中期; Current. 现代; 2050s. 2041—2060 年; 2070s. 2061—2080 年; RCP2.6. 温室气体排放浓度较低的情况下; RCP8.5. 温室气体排放浓度较高的情况下。下同。

Note: LIG. Last Interglacial; MH. Mid-Holocene; Current. Modern; 2050s. 2041—2060; 2070s. 2061—2080; RCP2. 6. Low concentrations of greenhouse gas emissions; RCP8.5. High concentrations of greenhouse gas emissions. The same below.

候变化、现代人类社会发展和所生长的地理环境条件,以及本身的特性共同造成的,可能出现当前生境并不是其最佳适生区。因此,开展当前气候情境下赤水蕈树的潜在分布范围调查,进一步分析其潜在地理空间分布,探寻其种群传播的可替代区域,从而扩大种植面积,为就地和迁地保护打好基础。王卫等(2019)利用 MaxEnt 模型预测极小种群植物丹霞梧桐的潜在适生区,并分析影响其分布的主导因子,对保护区就地和迁地保护的措施制定提供依据,这与本研究的初衷具有一致



A. 末次间冰期(LIG); B. 全新世中期(MH); C. 现代; D. 2050sRCP2.6; E. 2050sRCP8.5; F. 2070sRCP2.6; G. 2070sRCP8.5。下同。
A. Last interglacial (LIG); B. Mid-Holocene (MH); C. Current; D. Greenhouse gas emission concentration is lower in 2041–2060; E. Greenhouse gas emission concentration is higher in 2041–2060; F. Greenhouse gas emission concentration is lower in 2061–2080; G. Greenhouse gas emission concentration is higher in 2061–2080. The same below.

图 2 不同气候情景下赤水蕈树的潜在适生区
Fig. 2 Potential suitable areas of *Altingia multinervis* under different climate change scenarios

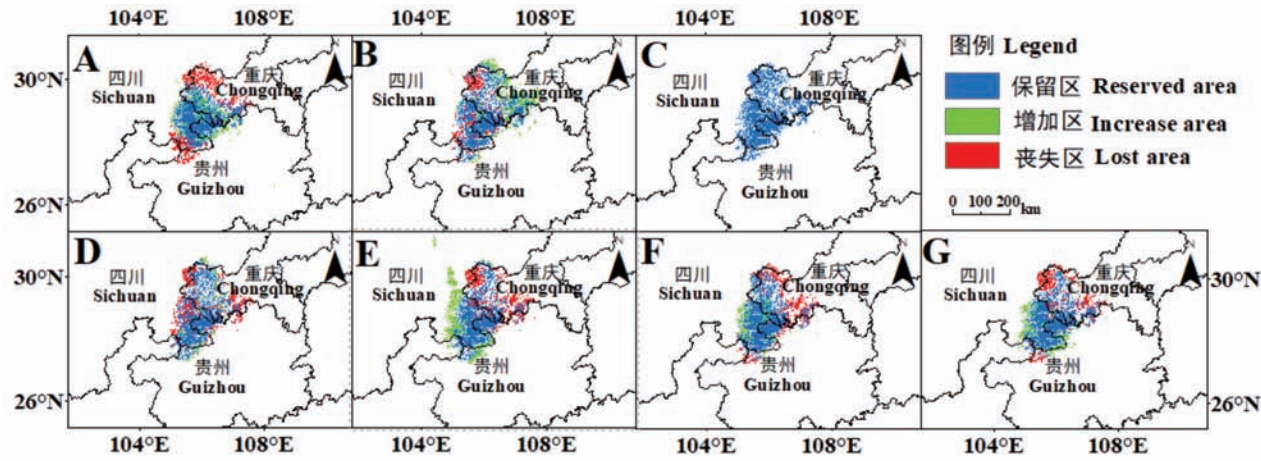


图 3 不同时期赤水蕈树适生区空间变换格局
Fig. 3 Spatial transformation pattern of *Altingia multinervis* suitable area in different periods

性。赤水蕈树生长倾向于人迹罕至的山地地区，最适分布集中于赤水河附近的赤水桫欏国家级自然保护区内，且模拟的潜在分布区与该描述吻合度高。根据模拟结果与分析，我们建议可在贵州赤水桫欏自然保护区、赤水竹海国家森林公园、雷公山国家级自然保护区、习水国家级自然保护区、梵净山国家级自然保护区、重庆金佛山国家级自然保护区、重庆四面山自然保护区和四川黄荆老林国家森林公园率先展开迁地工作。

参考文献：

CECCARELLI S, GRANDO S, 2020. Evolutionary plant breeding as a response to the complexity of climate change [J]. iScience, S2589–0042(20): 31012
CHEN J, WANG SH, ZHU F, et al, 2021. Study on the risk of invasive plant *Pachyderma* in Yunnan [J]. Guihaia, 41(5): 789–798. [陈剑, 王四海, 朱枫, 等, 2021. 外来入侵植物肿柄菊在云南的扩散风险研究 [J]. 广西植物, 41(5): 789–798.]
D’AMATO G, HERBERTO JC, ORTEGA OPM, et al., 2020.

表 3 不同时期赤水蕈树适生区空间变化

Table 3 Spatial variation of suitable area of *Altingia multinervis* in different periods

时期 Period	面积 Area (×10 ⁴ km ²)				变化率 Change(%)			
	保留 Reserved	增加 Increase	丧失 Lost	变化 Change rate	保留 Reserved	增加 Increase	丧失 Lost	变化 Change
末次间冰期 LIG	1.809 6	0.464 8	0.872 0	-0.407 2	67.55	17.35	32.55	-15.20
全新世中期 MH	2.155 9	0.661 5	0.516 6	0.144 9	80.48	24.69	19.29	5.41
2050s RCP2.6	1.902 9	0.231 0	0.782 7	-0.551 7	71.03	8.62	29.22	-20.60
2050s RCP8.5	1.889 8	0.701 7	0.794 2	-0.092 4	70.54	26.19	29.64	-3.45
2070s RCP2.6	2.009 6	0.304 6	0.663 3	-0.358 7	75.02	11.37	24.76	-13.39
2070s RCP8.5	2.009 3	0.450 3	0.677 1	-0.226 8	75.01	16.81	25.27	-8.46

注：比较的基准年代为现代,即变化率为各时期面积与现代适生区面积之比,现代赤水蕈树潜在适生区≥0.5 的面积为 2.678 9×10⁴ km²。

Note: The reference age of comparison is modern, that is, the rate of change is the ratio of the area of each period to the modern suitable area. The area of the potential suitable area ≥0.5 of modern *A. multinervis* is 2.678 9×104 km².

The effects of climate change on respiratory allergy and asthma induced by pollen and mold allergens [J]. *Allergy*, 75(9): 2219–2228.

FARASHI A, SHARIATI M, 2017. Biodiversity hotspots and conservation gaps in Iran [J]. *J Nat Conserv*, 39: 37–57.

FENG X, PARK DS, LIANG Y, et al., 2019. Collinearity in ecological niche modeling: Confusions and challenges [J]. *Methods Ecol Evol*, 9(3): 10365–10376.

FENG XP, LIU JF, HE ZS, et al., 2017. Effects of the climate factors on phenological phase of flowers and fruits of the main woody plants in Dai Yun Mountain [J]. *J NW For Univ*, 32(3): 56–61. [冯雪萍, 刘金福, 何中声, 等, 2017. 气候因子对戴云山木本优势科植物花果期物候的影响 [J]. 西北林学院学报, 32(3): 56–61.]

GALANTE PJ, ALADE B, MUSCARELLA R, et al., 2017. The challenge of modeling niches and distributions for data-poor species: a comprehensive approach to model complexity [J]. *Ecography*, 41(5): 726–736.

HAN YH, DONG SK, WU XY, et al., 2019. Integrated modeling to identify priority areas for the conservation of the endangered plant species in headwater areas of Asia [J]. *Ecol indic*, 105(Oct.): 47–56.

JESSICA BS, CHRISTINE RW, KAREN VR., 2014. Developing macrohabitat models for bats in parks using maxent and testing them with data collected by citizen scientists [J]. *Int J Biodivers Conserv*, 6(2): 171–183.

KARIYAWASAM CS, KUMAR L, RATNAYAKE SS, 2020. Potential risks of plant invasions in protected areas of Sri Lanka under climate change with special reference to threatened vertebrates [J]. *Climate*, 8(4): 51.

KARL H, KUTTNER M, MOSER D, et al., 2020. Habitat availability disproportionately amplifies climate change risks for lowland compared to alpine species [J]. *Glob Ecol Conserv*, 23: e01113.

LI AN, WANG JW, WANG RL, et al., 2019. MaxEnt modeling to predict current and future distributions of *Batocera lineolata* (Coleoptera: Cerambycidae) under climate change in China [J]. *Ecoscience*, 27(1): 1–9.

LI X, LI M, HOU L, et al., 2018. De novo transcriptome assembly and population genetic analyses for an endangered Chinese endemic *Acer miaotaiense* (Aceraceae) [J]. *Genes*, 9(8): 378.

LI Y, LI M, LI C, et al., 2020. Optimized MaxEnt model predictions of climate change impacts on the suitable distribution of *Cunninghamia lanceolata* in China [J]. *Forests*, 11(3): 302.

LIN L, HE J, XIE L, et al., 2020. Prediction of the suitable area of the Chinese white pines (*Pinus* subsect. *Strobus*) under climate changes and implications for their conservation [J]. *Forests*, 11(9): 996.

LIU YM, ZHOU SD, XIE DF, et al., 2018. Potential distribution of *Fritillaria unibracteata* predicted by the MaxEnt model [J]. *Guihaia*, 38(3): 352–360. [刘艳梅, 周颂东, 谢登峰, 等, 2018. 基于最大熵模型(MaxEnt)预测暗紫贝母的潜在分布 [J]. 广西植物, 38(3): 352–360.]

MANTHEY M, BOX EO, 2010. Realized climatic niches of deciduous trees: comparing western Eurasia and eastern North America [J]. *J Biogeogr*, 34(6): 1028–1040.

MARIANO SG, CAROLINA CA, ANDERSON RP, 2019. Sufficient versus optimal climatic stability during the Late Quaternary: using environmental quality to guide phylogeographic inferences in a Neotropical montane system [J]. *J Mammal*, 100(6): 1783–1807.

MATTEO P, MAURIZIO M, MARCO M, et al., 2020. Potential impact of climate change on the forest coverage and the spatial distribution of 19 key forest tree species in Italy

- under RCP4.5 IPCC Trajectory for 2050s [J]. *Forests*, 11 (934): 1–19.
- MCLAUGHLIN BC, ACKERLY DD, KLOS PZ, et al., 2017. Hydrologicrefugia, plants, and climate change [J]. *Glob Change Biol*, 23(8): 2941–2961.
- MGA B, AHC D, PC A, et al., 2021. Are pine-oak mixed stands in Mediterranean mountains more resilient to drought than their monospecific counterparts? — Science Direct [J]. *For Ecol Manag*, 484: 118955.
- PEARSON RG, RAXWORTHY CJ, NAKAMURA M, et al., 2007. ORIGINAL ARTICLE: Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar [J]. *J. Biogeogr*, 34(1): 102–117.
- PHILLIPS SJ, ANDERSON RP, MIROSLAV D, et al., 2017. Opening the black box: An open-source release of MaxEnt [J]. *Ecography*, 40(7): 887–893.
- PHILLIPS SJ, ANDERSON RP, SCHAPIRE RE, 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions [J]. *Ecol Model*, 190(3–4): 231–259.
- ROBERTO M, ZAMORA R, MOLINA JR, et al., 2011. Predictive modeling of microhabitats for endemic birds in South Chilean temperate forests using maximum entropy (Maxent) [J]. *Ecol Inform*, 6: 364–370.
- ROMAN-PALACIOS C, WIENS JJ, 2020. Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117(8): 201913007.
- SALES L, GALETTI M, PIRES M, 2020. Climate and land-use change will lead to a faunal ‘savannization’ on tropical rainforests [J]. *Glob Change Biol*, 26(12): 7036–7044.
- SOBEK-SWANT S, KLUZA DA, CUDDINGTON K, et al., 2012. Potential distribution of emerald ash borer: What can we learn from ecological niche models using Maxent and GARP? [J]. *For Ecol Manag*, 281(none): 23–31.
- SUGGITT AJ, WILSON RJ, ISAAC N, et al., 2018. Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering [J]. *Nat Clim Change*, 8(8): 713–717.
- SZYNISZEWSKA AM, LEPPLA NC, MANOUKIS NC, et al., 2020. CLIMEX and MED-FOES models for predicting the variability in growth potential and persistence of *Mediterranean* fruit fly (Diptera: Tephritidae) Populations [J]. *Ann Entomol Soc Am*, 113(2): 114–124.
- TANG X, WOODCOCK CE, OLOFSSON P, et al., 2021. Spatiotemporal assessment of land use/land cover change and associated carbon emissions and uptake in the Mekong River Basin [J]. *Remote Sens Environ*, 256: 112336.
- WANG W, YANG JJ, LUO XY, et al., 2019. Assessment of potential habitat for *Firmiana danxiaensis*, a plant species with extremely small populations in Danxiashan National Nature Reserve based on MaxEnt model [J]. *Sci Silv Sin*, 55(8): 19–27. [王卫, 杨俊杰, 罗晓莹, 等, 2019. 基于 MaxEnt 模型的丹霞山国家级自然保护区极小种群植物丹霞梧桐的潜在生境评价 [J]. *林业科学*, 55(8): 19–27.]
- YE XZ, ZHANG MZ, JIANG YT, et al., 2020. The complete chloroplast genome of *Altingia chinensis* (Hamamelidaceae) [J]. *Mitochondrial DNA B*, 5(2): 1808–1809.
- YUAN SL, BAI XJ, 2009. Distribution and conservation strategies of the rare plant *Altingia multinervis* [J]. *Environ Protect Technol*, 15(1): 42–43. [袁守良, 白小节, 2009. 珍稀植物赤水蕈树的分布及保护对策探索 [J]. *环保科技*, 15(1): 42–43.]
- ZHANG K, SUN L, TAO J, 2020. Impact of climate change on the distribution of *Euscaphis japonica* (Staphyleaceae) Trees [J]. *Forests*, 11(5): 525.
- ZHANG LL, CAO B, BAI CK, et al., 2016. Predicting suitable cultivation regions of medicinal plants with MaxEnt modeling and fuzzy logics: A case study of *Scutellaria baicalensis* in China [J]. *Environ Earth Sci*, 75(5): 361.
- ZHU GP, QIAO HJ, 2016. Effect of the MaxEnt model’s complexity on the prediction of species potential distributions [J]. *Biodivers Sci*, 24(10): 1189–1196. [朱耿平, 乔慧捷, 2016. MaxEnt 模型复杂度对物种潜在分布区预测的影响 [J]. *生物多样性*, 24(10): 1189–1196.]

(责任编辑 李 莉)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202012065

蔡宝坤, 王英伟, 唐中华. 基于数字标本探究绿绒蒿属植物花期的变化 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 373–383.

CAI BK, WANG YW, TANG ZH. Exploring the flowering period change of *Meconopsis* based on digital specimen [J]. Guihaia, 2022, 42(3): 373–383.

基于数字标本探究绿绒蒿属植物花期的变化

蔡宝坤^{1,2}, 王英伟³, 唐中华^{1,2*}

(1. 东北林业大学 化学化工与资源利用学院, 哈尔滨 150040; 2. 东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040; 3. 中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 近年来,随着全球气温的明显升高,气候变化引起的全球变暖受到人们的广泛关注。气候变暖会使植物物候发生改变,花期的变化能够直观地反映出植物对周围环境的适应,尤其是高山植物对气候变化更为敏感,因此探究高山植物的花期更具有代表性。为了解植物在气候变暖背景下花期的变化特征,并制定出合理的植物保护措施,该文以典型的高山植物绿绒蒿属为例,基于中国数字植物标本馆保存的自 1880 年至 2017 年的 3 056 份高山植物绿绒蒿属标本数据,其中,有花标本归属年份共计 104 年,具有统计意义的有花标本为 1 539 份,利用相关性分析对分布于中国的绿绒蒿属植物的花期和年份间的关系进行了研究。结果表明:(1) 在气候变暖的背景下,随着年份的增加,绿绒蒿属植物的花期整体呈现延后的趋势。(2) 种类之间存在差异,其中,全缘叶绿绒蒿 (*Meconopsis integrifolia*)、红花绿绒蒿 (*M. punicea*)、总状绿绒蒿 (*M. racemosa*)、川西绿绒蒿 (*M. henrici*)、长叶绿绒蒿 (*M. lancifolia*)、橐果绿绒蒿 (*M. chelidoniifolia*) 6 种绿绒蒿,随着年份的增加,花期呈现延后的变化趋势;多刺绿绒蒿 (*M. horridula*)、五脉绿绒蒿 (*M. quintuplinervia*) 和滇西绿绒蒿 (*M. impedita*) 3 种绿绒蒿,随着年份的增加,花期呈现提前的变化趋势。(3) 花期延后天数最多的为红花绿绒蒿,在 1880—2017 年之间,平均花期延后 6 d,花期提前天数最多的是滇西绿绒蒿,在 1880—2017 年之间,平均花期提前 5 d。综上所述,该研究结果表明绿绒蒿属植物的花期受气候变暖的影响整体呈现延后的趋势,且多数种类的花期均延后,少数种类会有花期提前的趋势。

关键词: 绿绒蒿属, 花期, 气候变化, 高山植物, 植物标本**中图分类号:** Q948.12 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)03-0373-11

Exploring the flowering period change of *Meconopsis* based on digital specimen

CAI Baokun^{1,2}, WANG Yingwei³, TANG Zhonghua^{1,2*}

(1. College of Chemistry, Chemical Engineering and Resource Utilization, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China;

2. Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China;

3. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: In the recent years, with the significant increase in global temperature, global warming caused by climate change has attracted widespread attention. Climate warming will change plant phenology, and the changes in flowering

收稿日期: 2021-07-15**基金项目:** 中国科学院科技服务网络计划项目 (KFJ-3W-No1-151) [Supported by Science and Technology Service Network Program of Chinese Academy of Sciences (KFJ-3W-No1-151)]。**第一作者:** 蔡宝坤 (1996-), 硕士研究生, 主要从事药用植物次生代谢调控及逆境生理生态资源保护研究, (E-mail) 1271612854@qq.com。***通信作者:** 唐中华, 教授, 博士研究生导师, 主要从事植物次生代谢调控及植物逆境生理生态研究, (E-mail) tangzh@nefu.edu.cn。

period can directly reflect the adaptation of plants to the surrounding environment, especially alpine plants are more sensitive to climate change, therefore, exploring the flowering period of alpine plants is more representative. In order to understand the changing characteristics of the flowering period of plants under the background of climate warming, and to develop reasonable plant protection measures. We took the famous alpine plant *Meconopsis* as an example, based on the data of 3 056 alpine plant specimens of *Meconopsis* from 1880 to 2017 kept by the Chinese Virtual Herbarium. Among them, the attributive years of flowering specimens were 104 years, and there were 1 539 specimens of statistical significance. Correlation analysis was used to study the relationship between the flowering period and year of *Meconopsis* plants distributed in China. The results were as follows: (1) Under the background of climate warming, with the increase of years, the flowering period of *Meconopsis* showed a trend of postponing. (2) There were differences between species, among them, six species of *Meconopsis*, including *M. integrifolia*, *M. punicea*, *M. racemosa*, *M. henrici*, *M. lancifolia* and *M. chelidoniifolia*, showed a trend of delayed flowering period with the increase of years; the flowering period of three *Meconopsis* species, *M. horridula*, *M. quintuplinervia* and *M. impedita* showed an earlier trend with the increase of years. (3) Among them, the number of days of delayed flowering period was *M. punicea*, which was delayed by 6 d on average from 1880 to 2017, and the most advanced number of flowering days was *M. impedita*, with an average of 5 d in advance from 1880 to 2017. In conclusion, the results of this study indicate that the flowering period of *Meconopsis* trends to be delayed as a whole under the influence of climate warming, and the flowering period of most species is delayed, while the flowering period of a few species trends to be earlier.

Key words: *Meconopsis*, flowering period, climate change, alpine plants, plant specimen

气候变化是指长时期内气候因子(温度、降水、光照和大气成分)状态的变化,可以通过物候年变化等来进行监测(Rawal et al., 2015; Mohandass et al., 2015; Kwembeya, 2021)。21 世纪以来,人类活动引起温室气体排放增多,极端气候频发,导致温度平均每年升高 0.74 °C,预计到 21 世纪末温度将升高 1.8~4.0 °C (IPCC, 2014)。随着气温的逐年升高,整个生态系统将面临着严峻的考验。植物物候是指植物在生物和非生物因子(温度、降水、光照和土壤养分等)的综合作用下形成的以年为周期的自然现象,它包括植物的萌发、展叶、开花、结果等(竺可桢和宛敏渭, 1980; Schwartz, 2013)。植物物候的变化可以直观地反映一些气候变化带来的影响,尤其是气候变暖对植物造成的一些危害。植物与环境间关系的改变,会引起生态系统的物质循环等过程随物候而改变,温度变化对不同种类植物物候的影响存在差异,这会使植物间甚至是动植物间的竞争与依赖关系也发生深刻变化(汪箫悦, 2018)。越来越多的研究表明,全球气候变暖对现有的植物物候会产生深远的影响(Peñuelas et al., 2009; 张婵等, 2020)。花期作为植物物候和植物生长繁殖的重要阶段,其变化是植物应对环境变化的核心属性(程婉莹, 2020),花期的变化可以导致植物的开花时间与传粉者活动的时间不匹配,进而影响生物的多样性(Donnella et al., 2011; Renner & Zohner,

2018)。因此,气候变暖对花期的影响日益成为全球变化生态学和物候学研究的重要内容(Robbirt et al., 2011; 陈静茹等, 2016)。

有研究表明,气候变暖会使花期提前,如 1952—2000 年间地中海地区(Peñuelas & Filella, 2001)、1851—1994 年间匈牙利地区(Walkovszky, 1998)、1936—1998 年间美国威斯康辛地区(Bradley et al., 1999)以及 1970—1999 年间华盛顿地区(Shetler et al., 2001)的植物花期均提前了大约 1 周。有研究发现,在 1987—2016 年间,中国西安和宝鸡各物种的开花始期和开花末期均以提前趋势为主(陶泽兴等, 2020)。此外,研究表明温度的变化程度与花期的早晚有一定的数量关系(储吴樾等, 2020)。例如:Robbirt 等(2011)研究发现 1884 年以来,喜马拉雅杜鹃花的花期随年均温的增加而提前,温度平均每升高 1 °C,花期提前 2.27 d;在英国,春季平均温度每升高 1 °C,植物始花期提前 2~10 d (Sparks et al., 1997);在匈牙利,年平均温度每升高 1 °C,刺槐花期提前 7 d (Walkovszky, 1998);张福春(1995)研究发现,年平均温度上升 1 °C,大部分植物始花期提前 3~6 d。最新研究表明,物候对气候变化的响应在不同分布区存在较大的种内变异性(Song et al., 2020, 2021)。不同植物的物候对气候变化的响应存在差异(付永硕等, 2020),在同一区域植物物候甚

至呈现出相反趋势,如:青海省甘德县的垂穗披碱草始花期以 $16 \text{ d} \cdot 10\text{a}^{-1}$ 的速率推迟,而青海省互助县的冰草始花期以 $21 \text{ d} \cdot 10\text{a}^{-1}$ 的速率提前(祁如英等, 2006); 甘肃省民勤县荒漠区的研究表明,油蒿花期显著提前,速率为 $2.19 \text{ d} \cdot 10\text{a}^{-1}$,而牡丹花期却显著推迟,速率为 $1.97 \text{ d} \cdot 10\text{a}^{-1}$ (常兆丰等, 2010)。植物花期与温度有着密切的联系,花期的延后和提前可以明显反映植物物候对气候变化的响应。

有研究发现,高海拔地区分布的草本植物对气候变化极为敏感,可能面临更大的生存威胁(Zheng et al., 2021),如在瑞士阿尔卑斯山(Walther et al., 2005)、南美(Feeley, 2012)和美国加利福尼亚州(Wolf et al., 2016)等地区,随着气候变暖加剧,部分高海拔的植物类群移到了更高的海拔和温度更低的栖息地。在 20 世纪 70 年代,喜马拉雅和横断山区的绿绒蒿属植物,有七分之六的物种分布海拔明显上升,这种平均海拔上移对于某些物种来说,是不可忽视的威胁(He et al., 2019a)。绿绒蒿属(*Meconopsis*)作为高山植物的典型代表,为罂粟科(Papaveraceae)一年或多年生草本,全球共有 49 种,除 1 种产西欧外,其余 48 种均分布在喜马拉雅山脉和横断山脉(龚宇等, 2020),以中国西藏、云南、四川等地最为丰富。绿绒蒿属植物因全株披有绒毛或刚毛而得名,多数生长于海拔 3 000~5 000 m,花朵优美艳丽,被誉为“高山牡丹”,是世界著名的高山花卉,既具观赏价值也有药用价值(王仕英等, 2019)。其中:毛瓣绿绒蒿(*M. torquata*)已于 2000 年被列入一级濒危藏药材;尼泊尔绿绒蒿(*M. napaulensis*)为公约附录三级保护种;红花绿绒蒿(*M. punicea*)被列为国家二级保护植物。目前,对该属植物的研究多集中于药理成分(喻舞阳等, 2020),作为长期适应复杂环境的高山植物,其物候变化等方面的研究还比较匮乏,尤其是在气候变暖背景下,花期变化特征的研究则更少。在全球变暖的背景下,利用数字植物标本馆提供的丰富且便于查找的物候信息资源(每份标本都包含标签信息和图像信息),探究绿绒蒿属植物的花期响应机制,不仅对预测植物的繁殖季节、群落结构变化及迁移演化规律有重大意义,同时又有助于对遭受破坏且脆弱的高山生态系统进行针对性的保护和修复,以保证对高山珍贵植物资源的有效及持续利用(刘梦颖, 2018)。

本文通过中国数字植物标本馆[Chinese Virtual Herbarium(CVH); <http://www.cvh.ac.cn/>]记录的绿绒蒿属植物的标本数据,对 1880 年至 2017 年的 3 056 份高山植物绿绒蒿属的数字标本进行研究,利用相关性分析绿绒蒿属植物的花期变化趋势以及每种植物之间花期变化的差异。探究我国绿绒蒿属植物花期对气候变化的响应特征。本研究将为深入研究植物物候对气候变化的响应提供一定的理论指导和科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

绿绒蒿属植物带花的标本采集信息来自于中国数字植物标本馆(CVH; <http://www.cvh.ac.cn/>)数据库中 1880—2017 年的数字化标本。数据库中的每份标本都包含标签信息和图像信息,我们可以从中获得标本彩色照片、标本号、标本的采集日期、采集地点以及鉴定人和鉴定时间等多方面的具体信息。图 1 为全缘叶绿绒蒿数字标本的彩色照片。

1.2 研究方法

为了比较不同年份,我们先对物候数据进行处理,物候日期采用 Julian 日(儒略日)的换算方法,即把原始数据转变为距当年 1 月 1 日的实际天数,从而得到各种绿绒蒿花期的时间序列(张增信等, 2014),如 2016 年 7 月 19 日,开花日为 201 d,2017 年 6 月 25 日,开花日为 176 d,以此类推。进一步除去无具体采集日期、未鉴定种名、无花和无采集地点信息的标本数据,余下数据用于后续分析。筛选后的数据中标本年份只有 104 年,标本采集地点涉及 9 个省(区),分别为四川、青海、云南、西藏、甘肃、陕西、湖北、宁夏和新疆。标本数据涉到的绿绒蒿属植物共包括 30 个种,含有完整信息的标本共有 1 539 份,每个种类具体数量以及最多的采集地点如表 1 所示。

我们采用了两种方式对绿绒蒿属植物的花期进行研究:一是利用所有的有花标本进行统计分析,观测整体的绿绒蒿属植物标本的花期变化情况;二是通过对标本数量大于 20 的绿绒蒿逐一进行分析花期变化情况,判断每种绿绒蒿花期的具体变化趋势。结合以上分析手段,探究绿绒蒿属植物的花期对气候变暖的响应。

表 1 统计 30 种绿绒蒿属植物标本具体信息

Table 1 Statistics on the specific information of 30 species of *Meconopsis* plant specimens

物种 Species	数量 Amount	最多采集地点 Maximum collection site
全缘叶绿绒蒿 <i>Meconopsis integrifolia</i>	264	云南 Yunnan
多刺绿绒蒿 <i>M. horridula</i>	191	青海 Qinghai
五脉绿绒蒿 <i>M. quintuplinervia</i>	168	四川 Sichuan
总状绿绒蒿 <i>M. racemosa</i>	168	青海 Qinghai
红花绿绒蒿 <i>M. punicea</i>	128	四川 Sichuan
未鉴定绿绒蒿 <i>Meconopsis</i> Vig.	95	西藏 Xizang
川西绿绒蒿 <i>M. henrici</i>	51	四川 Sichuan
长叶绿绒蒿 <i>M. lancifolia</i>	49	四川 Sichuan
滇西绿绒蒿 <i>M. impedita</i>	35	四川 Sichuan
橐果绿绒蒿 <i>M. chelidoniifolia</i>	28	四川 Sichuan
长果绿绒蒿 <i>M. delavayi</i>	20	云南 Yunnan
秀丽绿绒蒿 <i>M. venusta</i>	20	云南 Yunnan
单叶绿绒蒿 <i>M. simplicifolia</i>	15	西藏 Xizang
藓香叶绿绒蒿 <i>M. betonicifolia</i>	14	西藏 Xizang
美丽绿绒蒿 <i>M. speciosa</i>	14	云南 Yunnan
优雅绿绒蒿 <i>M. concinna</i>	12	云南 Yunnan
柱果绿绒蒿 <i>M. oliveriana</i>	7	陕西 Shaanxi
锥花绿绒蒿 <i>M. paniculata</i>	7	西藏 Xizang
丽江绿绒蒿 <i>M. forrestii</i>	6	云南 Yunnan
尼泊尔绿绒蒿 <i>M. napaulensis</i>	5	四川 Sichuan
拟秀丽绿绒蒿 <i>M. pseudovenusta</i>	5	西藏 Xizang
大花绿绒蒿 <i>M. grandis</i>	3	西藏 Xizang
毛盘绿绒蒿 <i>M. discigera</i>	3	西藏 Xizang
琴叶绿绒蒿 <i>M. lyrata</i>	3	云南 Yunnan
皮刺绿绒蒿 <i>M. aculeata</i>	2	西藏 Xizang
藏南绿绒蒿 <i>M. tsangnanensis</i>	2	西藏 Xizang
吉隆绿绒蒿 <i>M. pinnatifolia</i>	1	西藏 Xizang
久治绿绒蒿 <i>M. barbiseta</i>	1	四川 Sichuan
肋蕊绿绒蒿 <i>M. pleurogyna</i>	1	四川 Sichuan
细梗绿绒蒿 <i>M. gracilipes</i>	1	西藏 Xizang

1.3 数据统计与分析

采用 Office 2007 软件对数据进行常规处理和图表绘制,结合 SPSS 软件并运用相关分析和线性回归分析方法分析温度升高对绿绒蒿属植物花期的影响。

2 结果与分析

2.1 30 种绿绒蒿在 1880—2017 年的花期总体变化趋势

原始数据的采集日期换算为距当年 1 月 1 日的实际天数后,对 1880—2017 年包含完整信息的 1 539 份标本中的 30 种绿绒蒿的花期进行分析,如图 2 所示,发现来自 9 个省(区)的 30 种绿绒蒿的花期与年份呈显著正相关($P<0.01$),即随着年份增加,花期呈现上升趋势,表明在过去的 104 年内(不包含无花标本的年份),受气候变暖的影响,我国绿绒蒿属植物的花期有延后的趋势。1880—2017 的中间年份约在 1949 年,为了方便比较,我们以 19 世纪 50 年代为分界,在 50 年代以前的平均花期为 186 d,50 年代后期的平均花期为 191 d,因此,在 1880—2017 年间,绿绒蒿属植物的平均花期约延后 5 d。另外,大部分绿绒蒿属植物的花期主要集中在 150~250 d,即统计数据中的绿绒蒿属植物的花期多数集中在 5—8 月。

如表 2 所示,因为 R^2 代表回归方程或回归线的拟合程度,而本文探究花期与时间因素的统计关系,实验值与回归线预测值可能不完全一致, R^2 不具有说服力,故用 Pearson 相关系数来分析绿绒蒿属植物的花期与时间的相关性。

2.2 每种绿绒蒿在其采集年份内的花期变化趋势

2.2.1 花期延后的绿绒蒿 如图 3 所示,有 6 种绿绒蒿随时间的推移,花期呈现延后的趋势,包括全缘叶绿绒蒿、红花绿绒蒿、总状绿绒蒿、川西绿绒蒿、长叶绿绒蒿、橐果绿绒蒿。

如图 3:A 所示,全缘叶绿绒蒿的花期与年份呈正相关,即随着年份的增加,全缘叶绿绒蒿的花期呈延后的趋势,以 19 世纪 50 年代为分界,全缘叶绿绒蒿在 50 年代以前的平均花期为 168 d,50 年代后期的平均花期为 172 d,因此,在 1880—2017 年间,全缘叶绿绒蒿的平均花期约延后 4 d。

如图 3:B 所示,红花绿绒蒿的花期与年份呈正相关,即随着年份增加,红花绿绒蒿的花期呈延后的趋势,以 19 世纪 50 年代为分界,红花绿绒蒿在 50 年代以前的平均花期为 185 d,50 年代后期的平均花期为 191 d,因此,在 1880—2017 年间,红花绿绒蒿的平均花期约延后 6 d。

如图 3:C 所示,总状绿绒蒿的花期与年份呈正相关,即随着年份增加,总状绿绒蒿的花期呈延



图 1 全缘叶绿绒蒿数字标本彩色照片

Fig. 1 Color photograph of a digital specimen of *Meconopsis integrifolia*

表 2 花期与年份的相关性分析

Table 2 Correlation analysis of flowering period with year

Pearson 相关性 Pearson correlation	年份 Year	花期 Flowering period
年份 Year	1	0.321 **
花期 Flowering period	0.321 **	1

注: ** 表示在 $P < 0.01$ 水平 (双侧) 上显著相关。
Note: ** indicates significant correlation at $P < 0.01$ level (bilateral).

后的趋势,以 19 世纪 50 年代为分界,总状绿绒蒿在 50 年代以前的平均花期为 199 d,50 年代后期的平均花期为 202 d,因此,在 1880—2017 年间,总状绿绒蒿的平均花期约延后 3 d。

如图 3:D 所示,川西绿绒蒿的花期与年份呈正相关,即随着年份增加,川西绿绒蒿的花期呈延后的趋势,以 19 世纪 50 年代为分界,川西绿绒蒿在 50 年代以前的平均花期为 195 d,50 年代后期的平均花期为 197 d,因此,在 1880—2017 年间,

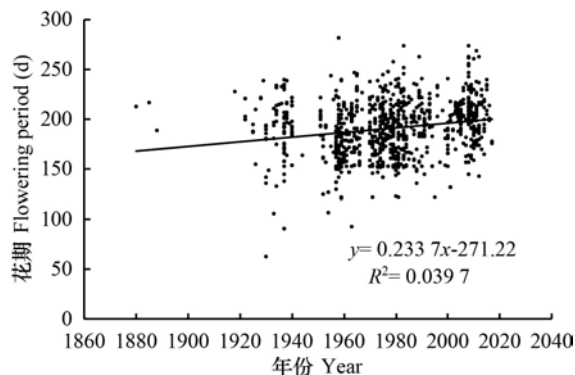


图 2 30 种绿绒蒿在 1880—2017 年的花期总体变化趋势图

Fig. 2 Flowering period overall change trend charts of 30 species of *Meconopsis* from 1880 to 2017

川西绿绒蒿的平均花期约延后 2 d。

如图 3:E 所示,长叶绿绒蒿的花期与年份呈正相关,即随着年份增加,长叶绿绒蒿的花期呈延后的趋势,以 19 世纪 50 年代为分界,长叶绿绒蒿在 50 年代以前的平均花期为 174 d,50 年代后期的平均花期为 178 d,因此,在 1880—2017 年间,长叶绿绒蒿的平均花期约延后 4 d。

如图 3:F 所示,橐果绿绒蒿的花期与年份呈正相关,即随着年份增加,橐果绿绒蒿的花期呈延后的趋势,以 19 世纪 50 年代为分界,橐果绿绒蒿在 50 年代以前的平均花期为 166 d,50 年代后期的平均花期为 167 d,因此,在 1880—2017 年间,橐果绿绒蒿的平均花期约延后 1 d。

2.2.2 花期提前的绿绒蒿 如图 4 所示,有 3 种绿绒蒿的花期随年份的增加而呈现提前的趋势,分别为多刺绿绒蒿、五脉绿绒蒿、滇西绿绒蒿。

如图 4:G 所示,多刺绿绒蒿的花期与年份呈负相关,即随着年份增加,多刺绿绒蒿的花期呈提前的趋势,以 19 世纪 50 年代为分界,多刺绿绒蒿在 50 年代以前的平均花期为 206 d,50 年代后期的平均花期为 202 d,因此,在 1880—2017 年间,多刺绿绒蒿的平均花期约提前 4 d。

如图 4:H 所示,五脉绿绒蒿的花期与年份呈负相关,即随着年份增加,五脉绿绒蒿的花期呈提前的趋势,以 19 世纪 50 年代为分界,五脉绿绒蒿在 50 年代以前的平均花期为 191 d,50 年代后期的平均花期为 187 d,因此,在 1880—2017 年间,

五脉绿绒蒿的平均花期约提前 4 d。

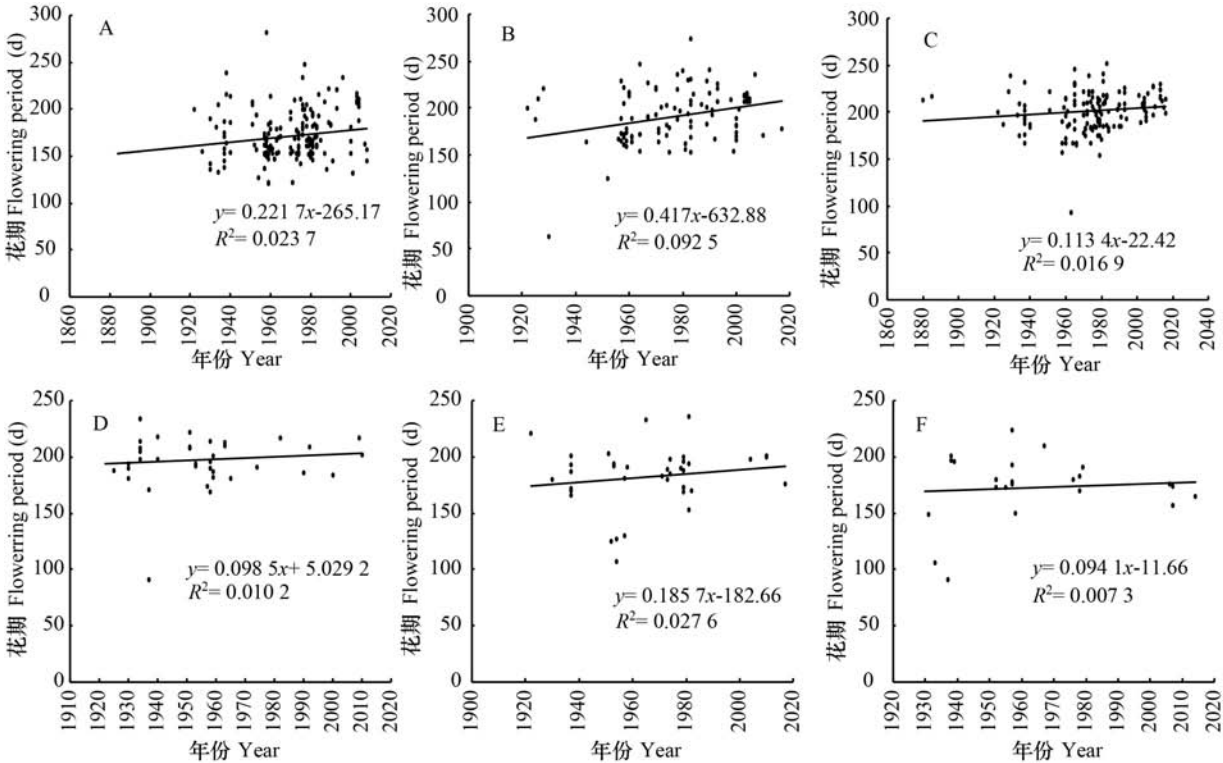
如图 4:I 所示,滇西绿绒蒿的花期与年份呈负相关,即随着年份增加,滇西绿绒蒿的花期呈提前的趋势,以 19 世纪 50 年代为分界,滇西绿绒蒿在 50 年代以前的平均花期为 203 d,50 年代后期的平均花期为 198 d,因此,在 1880—2017 年间,滇西绿绒蒿的平均花期约提前 5 d。

3 讨论与结论

3.1 绿绒蒿属植物花期对气候变暖的响应

我们利用 1880—2017 年的绿绒蒿属植物标本采集资料,分析了我国 9 个省(区)的 30 种绿绒蒿属植物花期特征在过去 104 年里与气温之间的关系,结果发现:(1)自 19 世纪 80 年代起,近一百多年中,面对气候变暖带来的影响,我国绿绒蒿属植物的花期总体呈现延后的趋势,30 种绿绒蒿中有 6 种符合这种情况,分别为全缘叶绿绒蒿、红花绿绒蒿、总状绿绒蒿、川西绿绒蒿、长叶绿绒蒿、橐果绿绒蒿。这一结果与前人的研究结果一致,温度超过了最佳发育温度范围,植物躲避高温时期,物候出现推迟现象(张宝成和白艳芬, 2015)。(2)在所研究的有花标本资料内,有少部分绿绒蒿花期呈现提前的趋势,即 30 种绿绒蒿当中有 3 种符合此类情况,分别为多刺绿绒蒿、五脉绿绒蒿、滇西绿绒蒿。(3)全缘叶绿绒蒿在 20 世纪 50 年代之后比早些时候的花期延后 4 d,红花绿绒蒿的花期延后 6 d,总状绿绒蒿的花期延后 3 d,川西绿绒蒿的花期延后 2 d,长叶绿绒蒿的花期延后 4 d,橐果绿绒蒿的花期延后 1 d,而多刺绿绒蒿的花期提前 4 d,五脉绿绒蒿的花期提前 4 d,滇西绿绒蒿的花期提前 5 d。(4)在 19 世纪 50 年代后,绿绒蒿属植物的花期比 50 年代前总体延后 5 d,其中花期延后天数最多的为红花绿绒蒿,花期延后天数最少的是橐果绿绒蒿,花期天数提前最多的是滇西绿绒蒿。由以上绿绒蒿属植物两种花期变化情况我们可得出,物种为了适应气候变暖会表现出两种不同的适应方式,这两种方式都是为了更好地适应生存环境,通过自身的调节提高对变化生境的适应性。

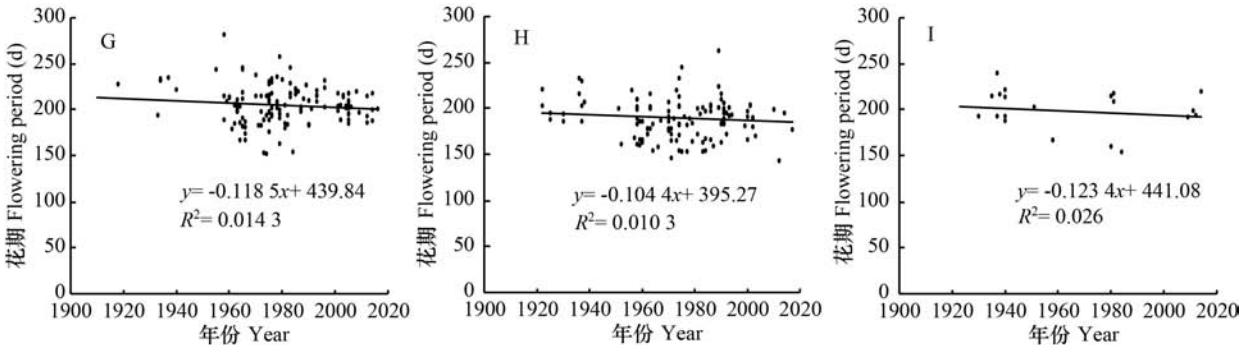
少数绿绒蒿的花期提前可能与更多非生物因素有关。光照强度不够、持续的干旱、雨水减少、暖冬现象以及海拔降低等都会使花期提前,这印



A. 全缘叶绿绒蒿；B. 红花绿绒蒿；C. 总状绿绒蒿；D. 川西绿绒蒿；E. 长叶绿绒蒿；F. 橐果绿绒蒿。
A. *M. integrifolia*；B. *M. punicea*；C. *M. racemosa*；D. *M. henrici*；E. *M. lancifolia*；F. *M. chelidonifolia*.

图3 6种绿绒蒿花期延后趋势图

Fig. 3 Flowering period delay trend charts of six species of *Meconopsis*



G. 多刺绿绒蒿；H. 五脉绿绒蒿；I. 滇西绿绒蒿。
G. *M. horridula*；H. *M. quintuplinervia*；I. *M. impedita*.

图4 3种绿绒蒿花期提前趋势图

Fig. 4 Flowering period early trend charts of three species of *Meconopsis*

证了在不同尺度水平上的植物物候研究中,物候对气候变暖的响应存在差异(徐波,2018)。研究表明,在生态系统尺度上,植物生长季会随温度升高而延长(Yu et al., 2010; McEwan et al., 2011),

而在物种水平上,诸多物种生命周期会随温度的升高而缩短(Steltzer & Post, 2009)。Sparks等(1997)的研究显示冬季的气温升高,有些物种的开花期会表现出提前的趋势,这一结果与Rodrigo &

Herrero (2002) 提出的开花前最高和平均温度的升高能够加速促进花芽发育,从而使开花期提前的结论相一致。研究中萌芽及开花期与冬季气温之间成反比,即冬季气温的升高能够使开花期提前,本研究中的少数绿绒蒿出现花期提前的趋势与 Sparks 等(1997)的结论较为一致。不同的种类之间出现相反的花期对气候的响应趋势,具有不可忽视的生理意义,我们将继续积累经验并探究气候变暖对绿绒蒿属植物的各种相关影响,做出进一步的详细阐述。

植物在气候变暖背景下生存环境发生变化,它们可通过扩散到更适宜的生境实现分布区变迁,或通过改变自身繁殖特性来适应环境的变化。通常,温度升高导致多数植物的分布区呈现出向高纬度、高海拔迁移的趋势(Sun et al., 2020)。也有研究指出,近几十年,许多动植物的分布区已经发生了明显的变化,但存在特殊情况,在局部区域分布的物种,特别是生长在极地、山顶的物种分布范围则出现了严重的收缩(Tsiftsis & Tsiripidis, 2020)。有研究基于历史数据,通过模型预测气候变化对物种分布的影响,如 He 等(2019a)对喜马拉雅—横断山特有的 10 种高山蓝钟花属(*Cyananthus*)和报春花属(*Primula*)植物的分布区预测发现,在气候变暖情景下,所有研究物种的分布海拔向上移动,纬度上向北移动,以便占据与其之前栖息地相似的生境。此外,研究者们运用物种分布模型预测未来气候情景下(2070 年)7 种绿绒蒿属植物的分布区,发现所有物种在 1970 年前(1922—1969 年)和 1970 年后(1970—2016 年),平均海拔向上移动了 302.3 m,并预测到 2070 年将继续向上移动(包括向北和向西),物种的分布范围也可能会发生收缩。

传粉昆虫的物候同样受到温度的调节,温度变化直接影响昆虫的生存、发育、分布范围和丰富度(Bale et al., 2002)。熊蜂属(*Bombus*)作为北半球重要的传粉昆虫之一(Williams et al., 2017),是适应高山和低温的典型类群,对气温升高极为敏感。Kerr 等(2015)对北美和欧洲的熊蜂分布区变迁进行预测,发现熊蜂将向高海拔区域迁移。Caradonna 等(2018)对美国西南部的壁蜂属昆虫(*Osmia ribifloris*)试验发现,该传粉昆虫的物候期延迟,导致其活动期与植物花期不同步,面临局部灭绝的危险。气候变化会导致植物和传粉者种群

数量减少,生物多样性与传粉活动随之发生变化,进而也会使群落结构发生改变(Rose & Sytsma, 2021)。传粉者群落构成发生变化,会使植物与传粉者的相互作用被破坏,从而导致植物的传粉服务不稳定甚至消失(Burkle et al., 2013)。Memmott 等(2007)研究发现,植物物候变化会减少传粉者的食物资源,食物短缺可导致传粉者活动时间减少一半。在全球气候变暖的背景下,全球范围内传粉昆虫密度和丰富度均会下降,这对于生态和农业系统产生的重要影响,值得人们高度重视(Winfree et al., 2011)。绿绒蒿属植物的花期很少有人研究,而绿绒蒿属植物与传粉昆虫的互作关系更有科学家研究,所以作为下一步计划,对于绿绒蒿属植物传粉方面的机制我们将详细研究并作出阐述。

通过前文的分析比较,虽然我们得出了一些绿绒蒿属植物的花期响应气候变暖的结论,丰富了绿绒蒿属植物物候对气候变化响应的研究内容,为以后研究提供了一定的理论基础,但是还有诸多相关的科学问题,比如降水量对绿绒蒿属植物花期的影响、气候变暖对绿绒蒿属植物分布范围的影响、气候变化对绿绒蒿属植物代谢产物和植物遗传信息的影响等,都有待我们在后续的研究中进一步探索和挖掘。

3.2 对绿绒蒿属植物保护的启示

全球大多数地区的生物受到气候变化的影响,而且这些趋势可能在未来几十年内延续(He et al., 2019a, b)。对绿绒蒿属植物与传粉者相互作用的保护,不仅应该关注互作双方的关键特征与环境因素的变化,还需要进一步研究并阐明气候变化背景下绿绒蒿属植物和传粉者的物候匹配机制(王维伟和张淑萍, 2016)。我们有必要开展更多的野外观察和控制实验,以大样本量来检测种群随时间的变化,同时需要建立相关的标准数据库,综合研究和预测植物种群对气候变化的响应(Franks et al., 2014)。作为高山植物栖息地的青藏高原,是对气候变化最敏感的地区之一(Li et al., 2019),为研究植物与传粉昆虫互作关系受气候变化的影响提供了重要场所。在今后的研究中仍需关注的问题有以下几点:(1)植物与传粉昆虫互作机制的长期观测;(2)植物和传粉昆虫在海拔梯度上的物候数据监测;(3)物种繁殖适应能力的标准制定和评估;(4)基于多尺度对生物多样性进

行探究。因此,我们需要加强对先受到传粉昆虫种群数量波动影响的重点类群的评估和保护工作。

自从 1970 年以来,全球温度稳步上升,喜马拉雅山脉及横断山脉地区的气温升高速度达到了每 10 年 0.6 °C 的惊人水平,远远高于全球的平均水平(IPCC, 2014; Shrestha et al., 2012)。由于绿绒蒿属植物是草本植物,主要分布于高山或雪下生境,那么其对气候变暖和向较冷的生境海拔上移的敏感度会更高(He et al., 2019b)。我们必须采取措施加强对绿绒蒿属植物资源的保护,可以通过当地政府机关等权威部门,号召社会各界力量参与到绿绒蒿属植物的保护工作中,尤其是绿绒蒿属的濒危物种(毛瓣绿绒蒿、尼泊尔绿绒蒿、红花绿绒蒿等)。也可以利用当今社会的新媒体等多种方式对群众进行宣传教育,让人们充分认识保护绿绒蒿属植物资源的重要意义,并能够自觉维护好分布区的种质资源。我们也可以建立保护站,禁止外来人员进入保护区进行非法采集,从源头遏制住对种质资源的破坏行为。除此之外,要从长远的角度考虑这一问题,因为绿绒蒿属植物的生长环境比较特殊,故可对数量稀少的种类或极具药用价值的种类进行人工引种及优质繁育工作,从而达到维护生态平衡和保护生物多样性的目的。

致 谢 感谢叶建飞博士、杨楠博士、郭云博士、牛艳婷博士、周大凌博士和郝加琛博士在论文写作中给予的帮助。

参考文献:

BALE JS, MASTERS GJ, HODKINSON ID, et al., 2002. Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores [J]. *Global Change Biol*, 8(1): 1-16.

BRADLEY NL, LEOPOLD CL, ROSS J, 1999. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin [J]. *PNAS*, 96: 9701-9704.

BURKLE LA, MARLIN JC, KNIGHT TM, 2013. Plant-pollinator inter-actions over 120 years: Loss of species, cooccurrence and function [J]. *Science*, 339: 1611-1615.

CARADONNA PJ, CUNNINGHAM JL, ILER AM, 2018. Experimental warming in the field delays phenology and reduces body mass, fat content and survival: Implications for the persistence of a pollinator under climate change [J].

Funct Ecol, 32: 2345-2356.

CHANG ZF, HAN FG, ZHONG SN, 2010. Motivation analysis of accumulated temperature changes of 36 plant species in the Minqin desert area [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 26(10): 295-302. [常兆丰, 韩福贵, 仲生年, 2010. 民勤荒漠区 36 种植物物候期积温变化动因分析 [J]. *中国农学通报*, 26(10): 295-302.]

CHEN JR, DU YJ, ZHANG YH, et al., 2016. Responses of Heilongjiang woody plants to climate warming in blooming season [J]. *J Beijing For Univ*, 38(11): 50-56. [陈静茹, 杜彦君, 张玉红, 等, 2016. 黑龙江木本植物盛花期对气候变暖的响应 [J]. *北京林业大学学报*, 38(11): 50-56.]

CHENG WY, 2020. Changes in the growth and reproduction phenology of woody plants in eastern China [D]. Shanghai: East China Normal University. [程婉莹, 2020. 中国东部地区木本植物生长物候和繁殖物候的变化研究 [D]. 上海: 华东师范大学.]

CHU WY, FAN JJ, ZHANG WX, 2020. Phenological stability of ornamental begonia flowering and its response to temperature changes [J]. *J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed)*, 44(5): 49-54. [储吴樾, 范俊俊, 张往祥, 2020. 观赏海棠花期物候稳定性及其对温度变化的响应 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 44(5): 49-54.]

DONNELLA A, CAFFARRA A, O'NEILL BF, 2011. A review of climate-driven mismatches between interdependent phenophases in terrestrial and aquatic ecosystems [J]. *Int J Biometeorol*, 55(6): 805-817.

FEELEY KJ, 2012. Distributional migrations, expansions, and contractions of tropical plant species as revealed in dated herbarium records [J]. *Glob Chang Biol*, 18: 1335-1341.

FRANKS SJ, WEBER JJ, AITKEN SN, 2014. Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations [J]. *Evol Appl*, 7: 123-139.

FU YS, LI XX, ZHOU XC, et al., 2020. Research progress and prospects of plant phenology models under the background of global change [J]. *Sci Chin: Earth Sci*, 50(9): 1206-1218. [付永硕, 李昕熹, 周轩成, 等, 2020. 全球变化背景下的植物物候模型研究进展与展望 [J]. *中国科学:地球科学*, 50(9): 1206-1218.]

GONG Y, ZHOU HZ, CHEN HL, 2020. Research progress of medicinal plants of the genus *Meconopsis* in the past decade [J]. *Chin Mat Med*, (3): 758-763. [龚宇, 周惠祯, 陈胡兰, 2020. 近十年绿绒蒿属药用植物的研究进展 [J]. *中药材*, (3): 758-763.]

HART R, SALICK J, RANJTTKAR S, et al., 2014. Herbarium specimens show contrasting phenological responses to Himalayan climate [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111(29): 10615-10619.

HE X, BURGESS KS, GAO LM, et al., 2019a. Distributional responses to climate change for alpine species of *Cyananthus* and *Primula* endemic to the Himalaya-Hengduan Mountains

- [J]. *Plant Divers*, 41: 26–32.
- HE X, BURGESS KS, YANG XF, et al., 2019b. Upward elevation and northwest range shifts for alpine *Meconopsis* species in the Himalaya-Hengduan Mountains region [J]. *Ecol Evol*, 9: 4055–4064.
- IPCC, 2014. Climate change 2014: Synthesis report [M]// CORE WRITING TEAM, PACHAURI RK, MEYER LA. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Switzerland: Geneva: 151.
- KERR JT, PINDAR A, GALPERN P, et al., 2015. Climate change impacts on bumblebees converge across continents [J]. *Science*, 349: 177–180.
- KWEMBEYA EG, 2021. Tracking biological footprints of climate change using flowering phenology of the geophytes: *Pancratium tenuifolium* and *Scadoxus multiflorus* [J]. *Int J Biometeorol*, 65: 577–586.
- LI LH, ZHANG YL, WU JS, et al., 2019. Increasing sensitivity of alpine grasslands to climate variability along an elevational gradient on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Sci Total Environ*, 678: 21–29.
- LIU MY, 2018. The response of leaf morphology and anatomical structure of the alpine plant *Meconopsis tomentosa* to altitude [J]. *Chin J Ecol*, 37(1): 35–42. [刘梦颖, 2018. 高山植物全缘叶绿绒蒿叶片形态及解剖结构对海拔的响应 [J]. *生态学杂志*, 37(1): 35–42.]
- LU PL, YU Q, HE QT, 2006. The response of plant phenology to climate change [J]. *Acta Ecol Sin*, 26(3): 923–929. [陆佩玲, 于强, 贺庆棠, 2006. 植物物候对气候变化的响应 [J]. *生态学报*, 26(3): 923–929.]
- MCEWAN RW, BRECHA RJ, GEIGER DR, et al., 2011. Flowering phenology change and climate warming in southwestern Ohio [J]. *Plant Ecol*, 212(1): 55–61.
- MEMMOTT J, CRAZE PG, WASER NM, et al., 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions [J]. *Ecol Lett*, 10: 710–717.
- MOHANDASS D, ZHAO JL, XIA YM, et al., 2015. Increasing temperature causes flowering onset time changes of alpine ginger *Roscoea* in the Central Himalayas [J]. *J Asia-Pacific Biodivers*, 8(3): 191–198.
- PEÑUELAS J, FILELLA L, 2001. Phenology: Responses to a warming world [J]. *Science*, 294: 793–795.
- PEÑUELAS J, RUTISHAUSER T, FILELLA I, 2009. Phenology feedbacks on climate change [J]. *Science*, 324: 887–888.
- QI RY, WANG QL, SHEN HY, 2006. Phenological changes of Qinghai herb plants and analysis of the impact of meteorological conditions [J]. *Meteorol Sci Technol*, 34(3): 702–706. [祁如英, 王启兰, 申红艳, 2006. 青海草本植物物候期变化与气象条件影响分析 [J]. *气象科技*, 34(3): 702–706.]
- RAWAL DS, KASEL S, KEATLEYMR, et al., 2015. Herbarium records identify sensitivity of flowering phenology of eucalypts to climate: Implications for species response to climate change [J]. *Austral Ecol*, 40(2): 117–125.
- RENNER SS, ZOHNER CM, 2018. Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates [J]. *Ann Rev Ecol Evol Syst*, 49: 165–182.
- ROBBIRT KM, DAVY AJ, HUTCHINGS MJ, et al., 2011. Validation of biological collections as a source of phenological data for use in climate change studies: a case study with the orchid *Ophrys sphegodes* [J]. *J Ecol*, 99: 235–241.
- RODRIGO J, HERRERO M, 2002. Effects of pre-blossom temperatures on flower development and fruit set in apricot [J]. *Sci Horticul*, 92(2): 125–135.
- ROSE JP, SYTSMA KJ, 2021. Complex interactions underlie the correlated evolution of floral traits and their association with pollinators in a clade with diverse pollination systems [J]. *Evolution*, DOI:10.1111/evo.14220.
- SCHWARTZ MD, 2013. Phenology: An integrative environmental science [M]. 2nd ed. Dordrecht: Springer.
- SHETLER S, ABU-ASAB M, PETERSON P, et al., 2001. Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington DC area [J]. *Biodivers Conserv*, 10: 597–612.
- SHRESTHA UB, GAUTAM S, BAWA KS, 2012. Widespread climate change in the Himalayas and associated changes in local ecosystems [J]. *PLoS ONE*, 7: e36741.
- SONG ZQ, FU YS, DU YJ, et al., 2020. Flowering phenology of a widespread perennial herb shows contrasting responses to global warming between humid and non-humid regions [J]. *Funct Ecol*, 34(9): 1870–1881.
- SONG ZQ, FU YS, DU YJ et al., 2021. Global warming increases latitudinal divergence in flowering dates of a perennial herb in humid regions across eastern Asia [J]. *Agric For Meteorol*, 296: 108–209.
- SPARKS TH, CAREY PK, COMBES J, 1997. First leafing dates of trees in Surrey between 1947 and 1996 [J]. *London Nat*, 76: 15–20.
- STELTZER H, POST E, 2009. Seasons and life cycles [J]. *Science*, 324: 886–887.
- SUN SX, ZHANG Y, HUANG DZ, et al., 2020. The effect of climate change on the richness distribution pattern of oaks (*Quercus* L.) in China [J]. *Sci Total Environ*, 744: 140786.
- TAO ZX, GE QS, XU YJ, et al., 2020. Comparison of flowering phenology and temperature sensitivity of woody plants in Xi'an and Baoji [J]. *Acta Ecol Sin*, 40(11): 3666–3676. [陶泽兴, 葛全胜, 徐韵佳, 等, 2020. 西安和宝鸡木本植物花期物候变化及温度敏感度对比 [J]. *生态学报*, 40(11): 3666–3676.]
- TSIFTIS S, TSIRIPIDIS I, 2020. Temporal and spatial patterns

- of orchid species distribution in Greece: implications for conservation [J]. *Biodivers Conserv*, 29(11): 3461–3489.
- WALKOVSKY A, 1998. Changes in phenology of the locust tree (*Robinia pseudoacacia* L.) in Hungary [J]. *Int J Biometeorol*, 41(4): 155–160.
- WALTHER GR, SASCHA B, BURGA CA, 2005. Trends in the upward shift of alpine plants [J]. *J Veg Sci*, 16: 541–548.
- WANG JY, 1993. High-yield cultivation of Red Fuji apples [J]. Beijing: Jindun Publishing House. [汪景颜, 1993. 红富士苹果高产栽培 [J]. 北京: 金盾出版社.]
- WANG SY, CHEN X, FENG JM, et al., 2019. Research on the countermeasures for establishing *in-situ* protected areas of *Meconopsis* in Aba Prefecture [J]. *S Agric*, 13(27): 25–26. [王仕英, 陈燦, 冯俊铭, 等, 2019. 阿坝州绿绒蒿就地保护地建立对策研究 [J]. 南方农业, 13(27): 25–26.]
- WANG WW, ZHANG SP, 2016. Phenological mismatch and biological adaptation mechanisms caused by global warming [J]. *J Ecol*, 35(3): 805–814. [王经纬, 张淑萍, 2016. 全球变暖引起的物候不匹配及生物的适应机制 [J]. 生态学杂志, 35(3): 805–814.]
- WANG XY, 2018. Research on simulation and influence mechanism of regional vegetation phenology changes based on multi-source data [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Remote Sensing and Digital Earth, Chinese Academy of Sciences). [汪箫悦, 2018. 基于多源数据的区域植被物候变化模拟与影响机制研究 [D]. 北京: 中国科学院大学(中国科学院遥感与数字地球研究所).]
- WILLIAMS PH, HUANG JX, AN JD, 2017. Bear wasps of the Middle Kingdom: A decade of discovering China's bumblebees [J]. *Antenna*, 41: 21–24.
- WINFREE R, BARTOMEUS I, CARIVEAU DP, 2011. Native pollinators in anthropogenic habitats [J]. *Ann Rev Ecol Evol Syst*, 42: 1–22.
- WOLF A, ZIMMERMAN NB, ANDEREGG WRL, et al., 2016. Altitudinal shifts of the native and introduced flora of California in the context of 20th-century warming [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 25: 418–429.
- XU B, 2018. The impact of global warming on plant phenology [J]. *Popular Sci Technol*, 20(9): 22–25. [徐波, 2018. 全球变暖对植物物候的影响 [J]. 大众科技, 20(9): 22–25.]
- YU HY, LUEDELING E, XU JC, 2010. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau [J]. *Proc Natl Acad Sci, USA*, 107(51): 22151–22156.
- YU WY, YANG ZL, LI JY, et al., 2020. Garden application and research progress of *Meconopsis* plants [J]. *Sichuan For Sci Technol*, 41(1): 115–121. [喻舞阳, 杨紫玲, 李佶芸, 等, 2020. 绿绒蒿属植物的园林应用及研究进展 [J]. 四川林业科技, 41(1): 115–121.]
- ZHANG BC, BAI YF, 2015. The response progress of flowering phenology to climate change [J]. *N Hortic*, (22): 190–194. [张宝成, 白艳芬, 2015. 花期物候对气候变化的响应进展 [J]. 北方园艺, (22): 190–194.]
- ZHANG C, AN YM, JASCHKE Y, et al., 2020. Research progress in plant propagation ecology on the Qinghai-Tibet Plateau and surrounding alpine regions [J]. *Acta Plant Ecol*, 44(1): 1–21. [张婵, 安宇梦, JASCHKE Y, 等, 2020. 青藏高原及周边高山地区的植物繁殖生态学研究进展 [J]. 植物生态学报, 44(1): 1–21.]
- ZHANG FC, 1995. The possible impact of climate change on the phenology of woody plants in China [J]. *Acta Geogr Sin*, 50(5): 403–408. [张福春, 1995. 气候变化对中国木本植物物候的可能影响 [J]. 地理学报, 50(5): 403–408.]
- ZHANG XX, GE QS, ZHENG JY, et al., 2005. Responses of spring phenology to climate changes in Beijing in last 150 years [J]. *Chin J Agrometeorol*, 26(3): 263–267. [张学霞, 葛全胜, 郑景云, 等, 2005. 近 150 年北京春季物候对气候变化的响应 [J]. 中国农业气象, 26(3): 263–267.]
- ZHANG ZX, WANG YX, YANG YR, et al., 2014. Study on the predictable flowering period of 8 common ornamental trees in Nanjing [J]. *Ecol Sci*, 33(4): 642–648. [张增信, 王言鑫, 杨艳蓉, 2014. 南京地区 8 种常见观赏树木花期可预报研究 [J]. 生态科学, 33(4): 642–648.]
- ZHENG LL, SHI PL, SONG MH, et al., 2021. Climate sensitivity of high altitude tree growth across the Hindu Kush Himalaya [J]. *For Ecol Manag*, 486(9): 118963.
- ZHU KZ, WAN MW, 1980. Phenology [M]. Beijing: China Science Press. [竺可桢, 宛敏渭, 1980. 物候学 [M]. 北京: 中国科学出版社.]

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202103026



王俊伟, 明升平, 杨坤, 等. 藏南布丹拉山南坡种子植物区系海拔格局分析 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 384–393.
WANG JW, MING SP, YANG K, et al. Analysis of elevation pattern of seed flora on the south slope of Budanla Mountain in southern Tibet, China [J]. *Guihaia*, 2022, 42(3): 384–393.

藏南布丹拉山南坡种子植物区系海拔格局分析

王俊伟^{1,2}, 明升平³, 杨坤^{1,2}, 何敏^{1,2}, 拉琼^{1,2*}

(1. 西藏大学理学院, 拉萨 850000; 2. 西藏大学生态学研究中心, 拉萨 850000; 3. 中国科学院昆明植物研究所
云南丽江森林生态系统野外科学观测研究站, 云南 丽江 674100)

摘要: 生态群落交错区通常因物种丰富、区系成分复杂而被视为关键带。藏南布丹拉山处在半湿润向半干旱的生态环境过渡带上, 因其特殊的自然地理环境而有着丰富的山地植物多样性, 但这一重要生态过渡区的种子植物组成和区系成分海拔分布格局目前尚缺乏了解。为了理清布丹拉山南坡种子植物区系成分及其垂直分布变化格局, 该文通过野外植物群落的样方调查、实验室标本鉴定与相关文献资料查阅, 系统地研究了布丹拉山南坡种子植物属种区系地理成分性质, 探讨了优势属丰富度和属区系地理成分沿海拔梯度的变化趋势。结果表明: (1) 该区种子植物约有 45 科 156 属 316 种, 其中单种属和小属最丰富, 区系地理成分在属种水平上温带分布型占主导地位。 (2) 在地理成分垂直分布梯度上, 温带分布型属在海拔 4 000 m 时出现峰值, 含 53 属, 之后随海拔的升高而呈下降的趋势。 (3) 该区植物区系地理成分的性质和物种丰富度的垂直分布变化格局可能主要受当地半湿润的气候条件与局域环境因子和地形因子综合作用的影响。该研究结果可为该区域的植物多样性保护与资源利用研究提供重要的基础资料。

关键词: 植物区系, 海拔梯度, 植物多样性, 植物地理, 布丹拉山

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)03-0384-10

Analysis of elevation pattern of seed flora on the south slope of Budanla Mountain in southern Tibet, China

WANG Junwei^{1,2}, MING Shengping³, YANG Kun^{1,2}, HE Min^{1,2}, LA Qiong^{1,2*}

(1. College of Sciences, Tibet University, Lhasa 850000, China; 2. Ecological Research Center of Tibet University, Tibet University, Lhasa 850000, China; 3. Yunnan Lijiang Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Lijiang 674100, Yunnan, China)

Abstract: The ecotone of ecological communities is usually rich in species and complex in floristic components, which is regarded as a key zone. Budanla Mountain is located in the transition zone of semi-humid to semi-arid ecological environment in Tibet. Because of its special natural geographical environment, it has rich mountain plant diversity. However, the composition and floristic characteristics of seed plants in this important ecological transition area are still not well understood. In order to clarify the floristic composition and vertical distribution pattern of seed plants on the south slope of Budanla Mountain, the floristic characteristics of seed plants on the south slope of this mountain were

收稿日期: 2021-08-28

基金项目: 国家自然科学基金(31760127) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31760127)].

第一作者: 王俊伟(1994-), 硕士研究生, 主要研究方向为植物多样性, (E-mail) jwyx12240315@126.com。

*通信作者: 拉琼, 博士, 教授, 博士研究生导师, 主要研究方向为植物多样性与进化生态, (E-mail) lhagchong@163.com。

systematically studied through field plant community quadrat investigation, laboratory specimen identification and related literature review in this paper, the richness pattern of advantage genera and geographical composition along the altitude gradient was also explored. The results were as follows: (1) There were approximately 316 species of seed plants belonging to 45 families and 156 genera in the south slope of Budanla Mountain, in which there were the most abundant single species and small genera of seed plants, the temperate distribution type was dominant at the genus and species level. (2) In the vertical distribution gradient of geographical elements, the temperate distribution type had a peak value at 4 000 m, including 53 genera, and showed a downward trend with the increase of altitude. (3) The nature of floristic geographical elements and the vertical distribution of species richness in this area might be mainly affected by the local semi-humid climate, local environmental factors and topography. The results of this study can provide important basic data for the study of plant diversity protection and resource utilization in this region.

Key words: flora, altitude gradient, plant diversity, phytogeography, Budanla Mountain

山地生态系统是研究生物和非生物因子在海拔梯度上变化规律的理想天然实验室,它能在有限的地理空间范围内集地形、海拔和温度等多种环境因子和地形因子于一体而生境呈高度异质性(Devadoss et al., 2020; Tito et al., 2020),并孕育着丰富的植物多样性(方精云等,2004a; Yu et al., 2021)。山地生态系统成为研究植物多样性的热点区域,受到生物地理学家、进化生物学家和生态学家的广泛关注(Lomolino, 2001)。另外,由于山地生态系统特殊的生境可以给很多冰期植物提供天然避难所以及提供新分类群的分化条件,所以这一地区往往会有一些成分古老和新兴分化的年轻植物类群,植物区系成分新老兼备(吴征镒, 1979)。因此,研究山地生态系统的植物多样性,不仅可以了解山地植物区系构成特点及性质,而且可以理清山地植物区系地理成分的海拔梯度分布规律,从而揭示山地植物区系自身演化发展与环境因子的关系(王荷生,1992;周浙昆等,2017)。

雅鲁藏布江中游谷地作为典型的山地生态系统,有着丰富的山地植物多样性(刘敏杰和李华军,2020)。屈兴乐等(2019)对雅鲁藏布江中游河谷地区灌丛草地的区系组成及特征进行研究,结果表明该区灌丛草地群落结构简单,区系地理成分显示温带性质;Li et al. (2021)对雅鲁藏布江中上游沙生植物的群落结构与多样性分布格局进行抽样调查,研究结果显示该区植物群落类型可划分为7种,水热条件是影响植物分布格局的主要因素;拉琼等(2014)对雅鲁藏布江上游源头区至下游河岸物种丰富度格局的研究结果显示,研究区可划分为5种植被类型,物种丰富度格局受海拔和经度控制呈现浅“U”形。可见,该区是山地植

物多样性研究的热点地区。生态过渡带通常因其气候独特、物种丰富和区系成分复杂而被视为关键带。藏南布丹拉山体处在半湿润向半干旱的生态环境过渡带上,是印度洋暖湿气流沿雅鲁藏布江向高原面输送的最后一道天然屏障,形成了南北坡迥然不同的气候环境,尤其南坡植物物种异常丰富,但目前有关这一重要生态过渡区的种子植物组成还缺乏了解,鲜见报道有关这一重要区域的山地植物区系特征特别是其植物区系成分沿海拔梯度的垂直分布格局研究。基于此,我们运用生态学、植物地理学和植物群落生态学的研究方法,通过对布丹拉山南坡海拔梯度上种子植物多样性及区系构成特点的研究,分析了布丹拉山南坡种子植物区系沿海拔梯度的分布格局特征及其可能的环境影响因子。拟探究以下问题:(1)该区域种子植物多样性特征及区系组成性质如何;(2)该区域种子植物属的区系地理成分和优势属沿海拔梯度的分布变化规律如何,这些变化规律是否一致。本文丰富了雅鲁藏布江中游山地植物多样性及其区系成分的研究,尤其是对物种丰富的生态群落交错区区系成分的研究和区系成分沿海拔梯度变化规律的研究。

1 研究区自然概况

布丹拉山原称布渣拉山,意为“散落的经书”(边吉,2006),位于雅鲁藏布江中游加查峡谷的山区地带,其山顶海拔有5 127 m,山脚河谷区域海拔为3 700 m,海拔落差大。南坡地理位置为92°22'—92°36' E、29°02'—29°03' N。行政区划上隶属于西藏自治区山南市加查县拉绥乡拉索自

然村,是加查县县界的最西端,加查县以其为行政界线,与曲松县毗邻(陈芳媛,2009)。省道八邱公路(S306)东西横贯全山,布丹拉山南坡山脚发源有拉绥流域,拉绥河沟谷地是加查县成片分布的农耕地之一(加查县地方志编纂委员会,2010)。

布丹拉山地处冈底斯山—念青唐古拉山与喜马拉雅山东部的缝合地带,是喜马拉雅山区与雅鲁藏布江中游谷地区的过渡带,地貌区划上属于雅鲁藏布江中游深切河谷区,形态以高山峡谷为主(祝嵩,2012)。地势高峻,地形复杂多样,海拔高低悬殊,使这一地区垂直自然带差异变化明显,水热再分配的垂直地带性规律明显,气温在垂直方向上的变化明显高于水平方向上的变化,具有典型山地气候环境的特点。印度洋的暖湿气流被高耸的喜马拉雅山阻挡,雅鲁藏布江的存在为暖湿气流提供了一个巨大的水汽大通道,使其在此区域与高原的寒冷空气交汇,从而形成了特殊的高原温带半湿润气候(祝嵩,2012)。

布丹拉山山体顺依加查峡谷,山系属于东西走向,是这一峡谷地区重要山地的组成部分,雅鲁藏布江加查峡谷以东的中下游地区,气候温暖湿润,91.76%的降雨主要集中在5—9月,山地植被茂盛。气温年变化相对较小、昼夜温差变化大,月平均气温最高月为7月(16.4℃),最低月为1月(-1.0℃)。布丹拉山南坡海拔落差大,植被垂直差异显著,按气候条件从山脚的拉绥河谷起可以划分为不同的小气候类型,分别为拉绥沟谷温暖半湿润气候(3 800 m以下)、山地温和半湿润气候(3 900~4 200 m)、亚高山温凉半湿润气候(4 200~4 800 m)、高山寒冷半湿润气候(4 800 m以上)(加查县地方志编纂委员会,2010;薛鸿博,2015)。

2 研究方法

2.1 野外调查

2018年9月至2020年7月分多次对布丹拉山南坡的种子植物进行植物群落样方调查、植物标本采集和植物影像资料收集的研究。调查方法采用样方法和线路法相结合的植物调查方法(线路法是后面的补充调查和采集标本)。选择有代表性的能体现自然生境和人为干扰少的植被类型,从海拔3 800~5 127 m、海拔跨度1 327 m的梯度上,每隔50 m设置一个海拔梯度,在每个海拔

梯度上随机设置6个5 m×5 m的平行样方,共计27个海拔梯度,162个样方。每个样方中详细记录物种数、盖度和生态因子(坡度、海拔和经纬度)等信息。为了能代表整个布丹拉山南坡,我们还调查并记录了样方四周的物种,以及海拔样带之间出现的物种。

2.2 数据分析

首先,通过标本鉴定与查阅相关资料确定以*Flora of China*学名为准的种子植物物种名录;然后,按照《中国植物志》第一卷、吴征镒等(2003,2006)和陈灵芝等(2015)对属分布类型划分的原理和方法,确定属级分布区类型;最后,结合物种的自然分布区对种进行区系分析。

根据调查所获得的物种海拔分布信息,采用Excel 2019软件统计每一海拔段内的物种类群和所属的区系地理成分的数量分布,之后再统计分析优势属和属区系地理成分的海拔梯度变化趋势。

3 结果与分析

3.1 布丹拉山南坡种子植物多样性

布丹拉山南坡种子植物物种组成,经统计共有种子植物45科156属316种(以*Flora of China*为准)。其中,裸子植物有1科1属2种,分别占总数的2.20%、0.64%和0.63%;被子植物有44科155属314种,分别占总数的97.70%、99.36%和99.37%;双子叶植物38科129属267种,单子叶植物6科26属47种。布丹拉山南坡种子植物的构成主要以被子植物为主,其中以双子叶植物占据优势。

对种子植物属的数量结构分析,按研究区内属所含种的数量将该区的种子植物156个属分为4个等级(张静等,2019),分别为单种属(含1种)、小属(2~5种)、中等属(6~9种)和大属(≥10种)。从表1可以看出,单种属共104属,占总属数的66.67%,所含种数占总种数的32.91%;含2~5种的小属共40属,占总属数的25.64%,所含种数占总种数的33.86%。由此可见,单种属和小属构成了布丹拉山南坡种子植物属的主体,是布丹拉山南坡种子植物属多样性的主要成分。单种属占比大,反映出布丹拉山南坡在属级水平上分化程度较高、多样性丰富。

表 1 布丹拉山南坡种子植物属的级别统计

Table 1 Grade statistics of the genera of seed plants in the south slope of Budanla Mountain

属级别 Size of genus	属数 Genus number	种数 Species number	占总属数比 Percentage in total genera (%)	占总种数比 Percentage in total species (%)
大属 Large genus (≥10)	3	41	1.92	12.97
中等属 Medium genus (6~9)	9	64	5.77	20.25
小属 Minor genus (2~5)	40	107	25.64	33.86
单种属 Single genus (1)	104	104	66.67	32.91
合计 Total	156	316	100.00	100.00

包含 6 种以上的属有 12 个属(表 1),分别是虎耳草属(*Saxifraga*)含 18 种、马先蒿属(*Pedicularis*)含 12 种、龙胆属(*Gentiana*)含 11 种、报春花属(*Primula*)含 7 种、风毛菊属(*Saussurea*)含 6 种、蒿属(*Artemisia*)含 7 种、红景天属(*Rhodiola*)含 7 种、蓼属(*Persicaria*)含 8 种、委陵菜属(*Potentilla*)含 8 种、早熟禾属(*Poa*)含 7 种、紫堇属(*Corydalis*)含 7 种和紫菀属(*Aster*)含 7 种。从表 1 可以看出,布丹拉山南坡种子植物包含 10 种以上的大属是虎耳草属、马先蒿属和龙胆属,说明布丹拉山南坡草本种子植物属的优势现象非常明显。

3.2 优势属的垂直海拔分布特征

由图 1 可知,虎耳草属在海拔 4 900 ~5 000 m 时物种数分布呈现最高值,含种数 10 种,而在海拔 4 300~4 400 m 时没有物种分布,随着海拔的升高呈现先增后减的变化趋势;龙胆属所含物种数在海拔 4 300 m 时最低(仅含 2 种),在海拔 4 500、4 700 m 时出现峰值(含 6 种);马先蒿属在海拔 4 600 m 时物种数达到最大值,含种属 6 种。龙胆属和马先蒿属随着海拔的升高呈现出 irregular 的变化规律,起伏波动较大,但整体上还是有最高峰值,微弱的有先增后减的变化趋势。

3.3 植物区系地理成分沿海拔梯度的变化

3.3.1 种子植物属种地理成分分析 对布丹拉山南坡种子植物区系属的地理成分进行了统计分

析,将布丹拉山南坡种子植物区系的 156 属划为 10 个分布区类型及 10 个变型(表 2)。其中,世界广布属有 23 属、热带成分的属有 6 属(T2-T6 型)、温带分布属有 123 属(T8-T14 型)和中国特有分布属有 4 属,各成分总属数分别占非世界广布总属数的 4.51%、92.48%、3.01%。温带分布属包括虎耳草属、马先蒿属和委陵菜属等一些本区优势属,所含属数超过了总属数的 2/3,温带分布属中以北温带和南温带间断分布和北温带分布为主,占温带分布总属数的 42.28%。由此可见,布丹拉山南坡种子植物的区系在属分布区类型上呈现温带性质,北温带和南温带间断分布和北温带分布型地理成分占绝对优势,符合该区属高原温带半湿润气候的特点,世界广布型和热带分布型其次。由于世界种子植物物种数目庞大,至今没有明确的种分布区类型划分方法,因此本研究参照陈灵芝等(2015)对中国种子植物属的分布区类型划分原则并结合种子植物的自然分布地区,将布丹拉山南坡 316 种种子植物分布区划分为 11 个类型及 8 个变型(表 3)。对比属的分布区,种的分布区增加了地中海、西至中亚分布型和中亚分布型,非中国特有种成分有 229 种,其中温带分布成分 222 种,占非世界广布种总数的 70.70%,占非中国特有种数的 96.94%,占非中国特有种成分的绝对主导地位。而温带成分中又以中国-喜马拉雅成分为主,占温带成分总种数的 75.23%。热带成分分布的有 5 种,占比很小,仅占非世界广布种总数的 1.59%,世界广布的有 2 种。布丹拉山南坡 316 种子植物中,中国特有种成分有 87 种,占非世界广布种总数的 27.71%。从种的地理成分上分析,此区域的种子植物区系也是呈现温带性质,鲜有热带性质的物种出现。

上新世时期(5.33~2.58 Ma),雅鲁藏布江南岸喜马拉雅山区中东段的这一地带是暖温带亚热带植被类型(祝嵩,2012),而本研究属种区系地理成分以温带成分占据主导优势,鲜有热带成分渗入,也符合这种植被特征。这种区系地理成分的构成特点及性质与明升平等(2018)在拉萨河谷根培乌孜山的区系研究结果一致,表明在青藏高原面上拉萨河谷和雅鲁藏布江河谷的植物区系有相同的起源及其区系成分交流紧密。

3.3.2 属的区系地理成分沿海拔梯度变化 对属一级的各区系地理成分沿海拔梯度的分布特征进

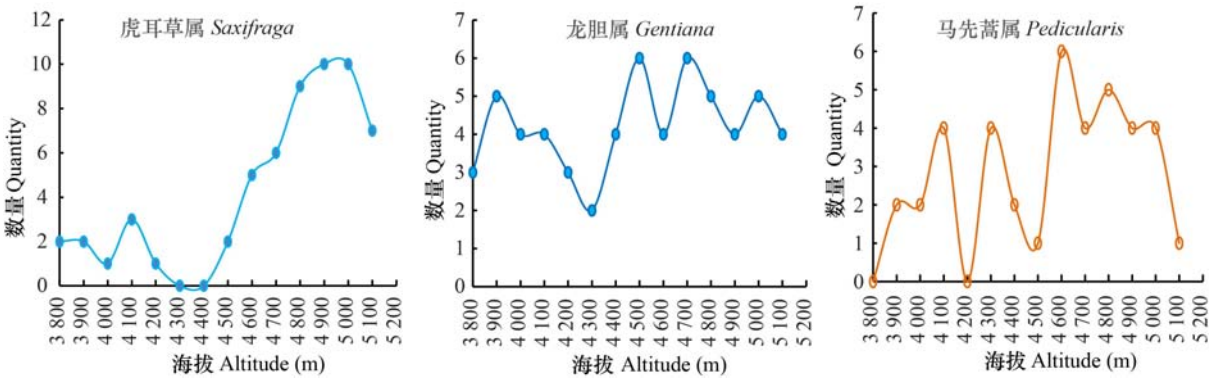


图 1 布丹拉山种子植物优势属沿海拔梯度变化趋势

Fig. 1 Variation trend of dominant seed plants genera along the altitude gradient on Budanla Mountain

表 2 布丹拉山南坡种子植物属的分布区类型

Table 2 The genera areal-types of seed plants in the south slope of Budanla Mountain

分布区类型 Areal-type	属数 Genus	占总属数比 Percentage in total genera (%)
T1. 广布 (世界广布, Widespread)	23	—
T2. 泛热带分布 Pantropic	3	2.26
T2-2. 热带亚洲、非洲和中美洲至南美洲间断 Trop. As., Afr. and C. to S. Amer. Disjuncted	1	0.75
T4. 旧世界热带分布 Old World Tropics	1	0.75
T6. 热带亚洲和热带非洲分布 Trop. As. to Trop. Afr.	1	0.75
热带成分合计 (T2-T6) Total of tropical distribution	6	4.51
T8. 北温带分布 North Temp.	24	18.05
T8-2. 北极-高山 Arctic-Alpine	7	5.26
T8-4. 北温带和南温带间断分布 N. Temp. and S. Temp. Disjuncted	28	21.05
T8-5. 欧亚和温带南美洲间断 Eurasia and Temp. S. Amer. Disjuncted	7	5.26
T9. 东亚和北美间断分布 E. As. and N. Amer. Disjuncted	6	4.51
T9-1. 东亚和墨西哥美洲间断 E. As. and Mexico or C. Amer. W. I. Disjuncted	1	0.75
T10. 旧世界温带分布 Old World Temperate	15	11.28
T10-1. 地中海、西亚 (或中亚) 和东亚间断 Medit., W. As. (or C. Asia) and E. Asia Disjuncted	1	0.75
T10-2. 地中海和喜马拉雅间断 Medit. and Himal. Disjuncted	1	0.75
T10-3. 欧亚和南部非洲 (有时还有大洋洲) 间断 Eurasia and S. Afr. (sometimes also Australia) Disjuncted	2	1.50
T11. 温带亚洲分布 Temp. As.	5	3.76
T13-2. 中亚至喜马拉雅和华西南 C. As. to Himal. and SW. China	6	4.51
T14. 东亚分布 (东喜马拉雅-日本) E. As	1	0.75
T14SH. 中国-喜马拉雅 Sino-Himal	19	14.29
温带成分合计 (T8-T14SH) Total of temperate distribution	123	92.48
T15. 中国特有分布 Endemic to China	4	3.01
合计 (不含世界广布) Total (excluded the widespread)	133	100.00

行统计分析,结果如图 2 所示。

(1)世界广布型(T1):由图 2:A 可知,世界广

布属随海拔的升高,呈现先增后减的趋势,海拔 3 900 m 时出现最高值,后缓慢下降,变化趋势较平

表 3 布丹拉山南坡种子植物的分布区类型

Table 3 The species areal-types of seed plants in the south slope of Budanla Mountain

分布区类型 Areal-type	种数 Species	占总种数比 Percentage in total species (%)
T1. 广布 (世界广布, Widespread)	2	—
热带分布 (T2-T7-1) Tropical distribution	5	1.59
T2. 泛热带分布 Pantropic	1	0.32
T4. 旧世界热带分布 Old World Trop.	1	0.32
T7-1. 爪哇 (或苏门达腊)、喜马拉雅至华南、西南间断或星散 Java (or Sumatra), Himal. to S., SW. China Disjuncted	3	0.96
温带分布 (T8-T14SJ) Temperate distribution	222	70.70
T8. 北温带分布 North Temp.	7	2.23
T8-2. 北极-高山 Arctic-Alpine	6	1.91
T8-4. 北温带和南温带间断分布 N. Temp. and S. Temp. Disjuncted	5	1.59
T8-6. 地中海、东亚、新西兰和墨西哥-智利间断 Medit. , E. Asia, N. Z. and Mexico Chile Disjuncted	1	0.32
T9. 东亚和北美间断分布 E. As. and N. Amer.Disjuncted	2	0.64
T10. 旧世界温带分布 Old World Temperate	7	2.23
T11. 温带亚洲分布 Temp. As.	6	1.91
T12. 地中海、西至中亚分布 Medit. ,W. As. to C. As.	4	1.27
T13. 中亚分布 C. As	7	2.23
T13-1. 中亚东部 (或中部亚洲) E. C. As. (or As. Media)	1	0.32
T13-2. 中亚至喜马拉雅和华西南 C. As. to Himal. and SW. China	7	2.23
T14. 东亚分布 (东喜马拉雅-日本) E. As	1	0.32
T14SH. 中国-喜马拉雅 Sino-Himal	167	53.18
T14SJ. 中国-日本 Sino-Japan	1	0.32
非中国特有种分布合计 Non-Chinese endemic species	229	—
T15. 中国特有分布 Endemic to China	87	27.71
合计 (不含世界广布) Total (excluded the widespread)	314	100.00

缓,直至海拔最高点 5 100 m 时出现最低值。

(2)热带分布及其变型(T2、T2-2、T4 和 T6):由图 2:B 可知,除了 T2(泛热带分布型)属以外,T2-2(热带亚洲、非洲和中美洲至南美洲间断)、T4(旧世界热带分布)和 T6(热带亚洲和热带非洲分布)的分布海拔范围都比较狭窄,T2-2 型 [冷水花属 (*Pilea*)]仅在山顶海拔 5 000~5 100 m 砾石缝布满苔藓的阴湿地出现,T4 型 [天门冬属 (*Asparagus*)]仅在海拔 4 000 m 灌丛中出现和 T6 型 [香茶菜属 (*Isodon*)]仅在 3 800 m 低海拔谷地灌丛有分布。热带分布属总体趋向低海拔分布格局,在高海拔接近山顶有微弱的上升趋势,这可能与在高海拔极端环境下物种剧烈分化的结果有关。

(3)北温带分布成分及其变型(T8、T8-2、T8-4

和 T8-5):由图 2:C 可知,北温带分布成分沿海拔梯度总体呈现先增后减的变化趋势,占比都较稳定,波动起伏不大。T8 北温带分布型、变型 T8-5 欧亚和温带南美洲间断峰值偏向低海拔,在海拔 4 000 m 时达到最大值,此时 T8 含 15 属,T8-5 含 6 属;变型 T8-2 北极-高山沿海拔的升高缓慢上升至海拔 4 600 m 时达到最大值,变化趋势缓慢,含 5 属,后平缓下降;变型 T8-4 北温带和南温带间断分布在4 600~4 800 m 海拔区间段呈现峰值,含 17 属,在整个海拔梯度始终占据绝对优势。图 2:D 中的 T11 温带亚洲分布型总体上是随海拔先增后减的变化趋势,仅在 4 900 m 时突然增加且达到最大值,含 4 属;变型 T13-2 中亚至喜马拉雅和华西南分布区为中亚东部至喜马拉雅中和中国西南

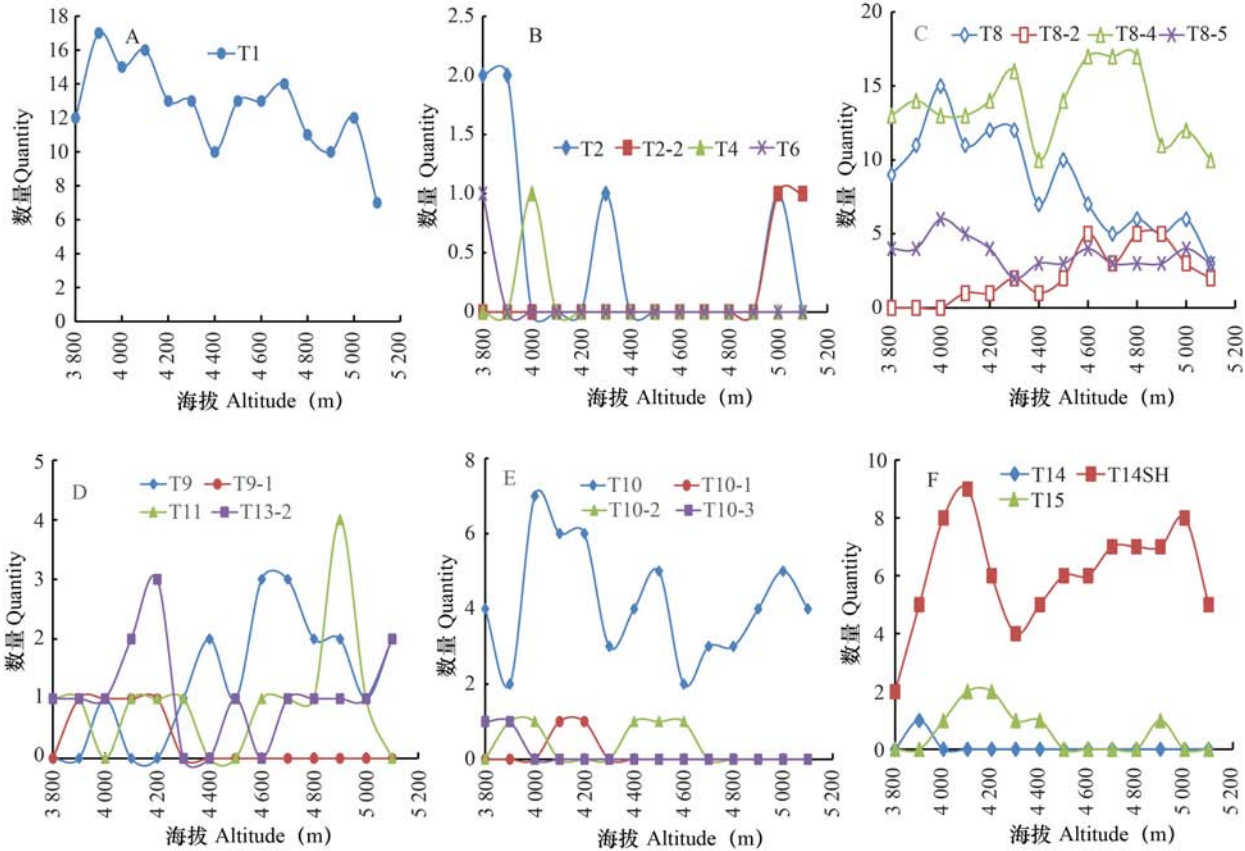


图 2 布丹拉山属的地理成分沿海拔梯度变化趋势

Fig. 2 Variation trend of geographical components of seed plants genera along the altitude gradient on Budanla Mountain

部,其在该研究区峰值出现在海拔 4 200 m,含 3 属,在海拔 5 000 m 处表现出上升的趋势,可见该地理成分有向高海拔方向发展的趋势。由图 2: E 可知,温带性质的 T10 旧世界温带分布型变化的趋势起伏较大,海拔 4 000 m 时出现最大值;变型 T10-1 地中海、西亚(或中亚)和东亚间断、T10-2 地中海和喜马拉雅间断和 T10-3 欧亚和南部非洲(有时有大洋洲)间断的分布海拔范围都较狭窄。总体上,T10 分布及其变型在该区的分布都集中在低中海拔地段,且随海拔升高逐渐减少。

(4)东亚和北美间断分布及其变型(T9 和 T9-1):由图 2:D 可知,T9 东亚和北美间断分布型沿海拔的上升呈先增后减趋势,海拔 4 600 m 时出现峰值,含 3 属;变型 T9-1 东亚和墨西哥美洲间断分布海拔上限为 4 200 m,仅含 1 属,此类型的分布较少。

(5)东亚分布及其变型(T14 和 T14SH):由图 2:F 可知,T14 东亚分布型仅在低海拔 3 900 m 出现,仅 1 个属,即野丁香属(*Leptodermis*),体现布丹

拉山处于东亚分布型西缘的特点。东亚地理成分中其变型 T14SH 中国-喜马拉雅成分占据绝对优势,在该研究区的所有海拔区间段都有分布,在海拔 4 100 m 时达到峰值,含 9 属,到海拔 4 300 m 时迅速下降到 4 属,后随着海拔上升缓慢增加,到海拔 5 000 m 时开始下降,含 8 属,无疑验证了植物区系划分中国-喜马拉雅分布变型的合理性。

(6)中国特有成分(T15):由图 2:F 可知,T15 中国特有属分布型随海拔的升高呈现先增后减的变化趋势,海拔 4 100、4 200 m 达到峰值,含 2 属,4 500 m 处变为 0。布丹拉山在接近山顶的海拔 4 900 m 处又记录到一中国特有属,中国特有属地理成分的分布格局也显示出了在这一地区物种还在剧烈地演化。

本研究结果表明布丹拉山南坡种子植物优势属和属的区系地理成分沿海拔梯度的分布变化趋势符合普遍的物种丰富度分布格局呈现先增后减的单峰分布格局模式。

4 讨论与结论

布丹拉山处在气候过渡带上且海拔落差大(3 700~5 127 m),山地气候“一山分四季,南北不同天”在这里完美展现,处在生态群落交错带,其南坡是半湿润的气候带,加上海拔和地形的影响,山顶还有流石滩生境植被,此区域山地植物多样性异常丰富、区系成分复杂。本研究区种子植物约有 45 科 156 属 316 种,其中裸子植物 1 科 1 属 2 种,被子植物 44 科 155 属 314 种,说明被子植物占主导地位。属数量结构分析显示,虎耳草属、马先蒿属和龙胆属等生活型全为草本的大属为优势属,可能是草本植物较短的生活史使得它们更快和更好地适应了布丹拉山山区较短暂的生长季条件,并且已有研究也表明这三个属的现代分布和分化中心就在中国-喜马拉雅山区(孙航,2002;Favre et al., 2016)。

从单一的优势属丰富度沿海拔梯度的分布格局分析看,总体上具有先增后减的单峰分布格局,但局部波动起伏变化较大,这是小地形小生境影响下局部水热条件再分配不均的结果(方精云等, 2004b),加上优势属所包含的物种数量多,从山脚到山顶的分布范围广泛,但物种的这种垂直分布空间不会很大。在地理成分沿海拔梯度的变化分析中,属级地理成分沿海拔梯度变化也呈现先增后减的变化趋势,个别地理成分分布海拔范围狭窄,所含的属数也非常少,只在某一个海拔区间有分布,说明布丹拉山南坡生境条件对此分布类型的影响很大。因此,变化趋势呈现并不是那么明显的先增后减的变化格局,甚至出现波浪型和双峰型的分布格局,如热带属和中国特有属的成分最明显。总体上热带分布及其变型沿海拔的升高呈逐渐下降的趋势,这也符合热带属性的特点,水热条件对热带成分的影响较大,随着海拔的升高,温度降低,热带成分必然减少。有学者也对喜马拉雅山东部不丹的种子植物丰富度海拔格局进行研究,结果显示物种丰富度峰值在中海拔,温带类群的海拔丰富度峰值集中在中高海拔近似于与海拔对称的单峰格局,热带类群的海拔丰富度高峰集中在低海拔,温度对物种丰富度分布格局影响最大(Jürgen et al., 2017; Li & Feng, 2017)。关于种子植物区系的垂直分布格局研究中,如曾敏等(2021)对卧龙国家级自然保护区的种子植物区系垂直分布格局的研究表明,物

种丰富度随海拔升高呈单峰分布格局,热带成分占比下降,温带成分占比上升;布买丽娅木·吐如汗等(2017)对库车种子植物区系垂直分布格局研究结果显示,该区植物科属种丰富度随着海拔的升高呈现先增后减的单峰格局,属的地理成分垂直分布格局也呈现先增后减的变化趋势;刘彬等(2018)对新疆天山南坡中段种子植物区系垂直分布格局进行了系统研究,结果表明植物区系成分沿海拔梯度的变化总体上都是先增后减的变化趋势,个别较小的地理成分波动起伏较大,以上大量温带地区的山地植物多样性区系研究也表明物种丰富度在中海拔区域最高。本研究也得到了相似的结论,即植物区系成分沿海拔梯度有先增后减的变化趋势,但局部的小环境作用对物种丰富度格局的影响很大,进而影响植物区系分布类型的垂直变化。因此,植物区系的垂直分布变化格局可能主要受到当地气候条件与海拔梯度引起的水热条件变化的共同影响。

植物区系地理成分的分析表明,属水平上布丹拉山南坡种子植物的区系呈现温带性质,温带分布型地理成分占绝对优势,其中以北温带分布型及变型为主;种水平上布丹拉山南坡种子植物的区系也是呈现温带性质,温带成分中又以中国-喜马拉雅成分为主,可见该区与喜马拉雅山脉有着密切联系。另外,属种的区系分析结果也符合该区属高原温带半湿润气候的特点。沈泽昊等(2017)对中国 14 座高山带的植物区系研究显示,高山带有极丰富的种子植物区系,成分主要由北温带分布及其亚型、世界分布、旧世界温带分布和东亚分布及其中国-喜马拉雅分布亚型等成分构成,缺少中国-日本分布变型,有极高的中国特有属比例,本文对布丹拉山南坡种子植物区系的研究结果与其一致。极端生境和物种迁入率低的高海拔被认为有较高的物种特有率,特有属沿海拔会出现多种分布变化格局(Lomolino, 2001; Kessler, 2002; Vetaas & Grytnes, 2002; Jürgen et al., 2017)。布丹拉山在接近山顶的海拔 4 900 m 处又记录到一中国特有属,中国特有属成分的分布格局也显示出了在这一地区物种的分化还在剧烈地演绎,也为高海拔物种特有率高的观点补充了新资料。

综上所述,布丹拉山作为印度洋暖湿气流沿雅鲁藏布江向高原面输送的最后一道天然屏障之一,形成了天然的生态群落交错区,造成了南北坡迥然不同的气候类型,其南坡气候温暖湿润,因此山地

植物多样性异常丰富,植被茂盛。由布丹拉山南坡种子植物多样性结构分析结果可知,此区单种属和小属占据主导地位。由区系分析结果可知,属种区系成分复杂多样,以温带分布型为优势,尤其以中国-喜马拉雅分布亚型为主,这也完全符合此区域的植物地理位置。从生活型上看,较短生活史的草本植物占据主导地位。区系地理成分和优势属丰富度沿海拔的分布格局呈现先增后减的单峰变化趋势,基本保持一致,植物区系成分的海拔格局变化也符合物种丰富度分布格局研究中的中间膨胀效应假说,即认为物种丰富度在中海拔地区最高(Colwell & Lees, 2000;王志恒等,2004)。有研究也认为低海拔地区温度高且蒸发量大导致水分不足,高海拔地区水分充足而热量不足,中低海拔是水热组合最适的生境,因此物种组成丰富(王国宏, 2002;王志恒等,2004)。本研究得出结论是,布丹拉山南坡种子植物区系的成分在中低海拔区域最为复杂多样,且区系成分占据主导地位的温带分布型属也在中低海拔 4 000 m 时达到峰值,同时可能受小生境和小地形等大量复杂环境因子影响而局部波动起伏较大,但总体上呈现偏峰分布格局的变化趋势。本文研究的不足之处,由于缺少每一个调查样方的水热条件具体的环境指标,如土壤含水量、温度、湿度和土壤氮磷钾等具体环境因子指标,所以无法深入讨论这种植物区系海拔格局的形成机制,只能根据目前关于雅鲁藏布江流域植物区系的研究来推测判断。

参考文献:

- BIAN J, 2006. The beautiful of Gyaca [J]. China's Tibet, (2): 56-61. [边吉, 2006. 秀美加查 [J]. 中国西藏, (2): 56-61.]
- CHEN FY, 2009. Thousand year old walnut woods at Gyaca [J]. Tibet Tour, (8): 98-101. [陈芳媛, 2009. 加查千年核桃林 [J]. 西藏旅游, (8): 98-101.]
- CHEN LZ, SUN H, GUO K, 2015. China flora and vegetation geography [M]. Beijing: Science Press: 30-163. [陈灵芝, 孙航, 郭柯, 2015. 中国植物区系与植被地理 [M]. 北京: 科学出版社: 30-163.]
- COLWELL RK, LEES DC, 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness [J]. Trend Ecol Evolut, 15(2): 70-76.
- DEVADOSS J, FALCO N, DAFFLON B, et al., 2020. Remote sensing-informed zonation for understanding snow, plant and soil moisture dynamics within a mountain ecosystem [J]. Remote Sens, 12(17): 2733.
- Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae Edita, 1959-2004. Flora Reipublicae Popularis Sinicae (vol. 1-80) [M]. Beijing: Science Press. [中国科学院中国植物志编辑委员会, 1959-2004. 中国植物志(1-80卷) [M]. 北京: 科学出版社.]
- FANG JY, SHEN ZH, CUI HT, 2004a. Ecological characteristics of mountains and research issues of mountain ecology [J]. Biodivers Sci, (1): 10-19. [方精云, 沈泽昊, 崔海亭, 2004a. 试论山地的生态特征及山地生态学的研究内容 [J]. 生物多样性, (1): 10-19.]
- FANG JY, KANZAKI MR, WANG XP, et al., 2004b. Community structure of alpine sparse vegetation and effects of microtopography in Pushila, Everest-Choyu region, Tibet, China [J]. Biodivers Sci, (1): 190-199. [方精云, 神崎护, 王襄平, 等, 2004b. 西藏珠峰-卓奥友峰普士拉地区高山稀疏植被的群落特征及小地形的影响 [J]. 生物多样性, (1): 190-199.]
- FAVRE A, MICHALAK I, CHEN CH, et al., 2016. Out-of-Tibet: the spatio-temporal evolution of *Gentiana* (Gentianaceae) [J]. J Biogeogr, 43(10): 1967-1978.
- Gyaca Local Records Compilation Committee, 2010. Gyaca counties annals [M]. Beijing: China Tibetology Press: 1-976. [加查县地方志编纂委员会, 2010. 加查县志 [M]. 北京: 中国藏学出版社: 1-976]
- JÜRGEN K, SEBASTIAN W, SIMON L, et al., 2017. Elevational seed plants richness patterns in Bhutan, Eastern Himalaya [J]. J Biogeogr, 44(8): 1711-1722.
- KESSLERM, 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels [J]. J Biogeogr, 29(9): 1159-1165.
- LIU MJ, LI HJ, 2020. Rare wildlife resources and protection in national nature reserve for black-necked cranes in the middle reaches of the brahmaputra river valley in Tibet [J]. Cent S For Invent Plan, 39(2): 57-61. [刘敏杰, 李华军, 2020. 西藏雅鲁藏布江中游河谷黑颈鹤国家级自然保护区珍稀野生动植物资源与保护 [J]. 中南林业调查规划, 39(2): 57-61.]
- LI C, XU WL, LI QK, et al., 2021. Community structure and diversity distribution pattern of sandy plants in the middle and upper reaches of the Yarlung Zangbo River [J]. J Resour Ecol, 12(1): 11-21.
- LA Q, ZHA XCR, ZHU WD, et al., 2014. Plant species-richness and association with environmental factors in the riparian zone of the Yarlung Zangbo River of Tibet, China [J]. Biodivers Sci, 22(3): 337-347. [拉琼, 扎西次仁, 朱卫东, 等, 2014. 雅鲁藏布江河岸植物物种丰富度分布格局及其环境解释 [J]. 生物多样性, 22(3): 337-347.]
- LI M, FENG JM, 2017. Biogeographical interpretation of elevational patterns of genus diversity of seed plants in Nepal [J]. PLoS ONE, 10(10): e0140992.
- LIU B, TURGAN B, KEREMU A, et al., 2018. Vertical distribution patterns of the seed plant flora in the middle

- section on the southern slopes of the Tianshan Mountains in Xinjiang, China [J]. *Plant Sci J*, 36(2): 191–202. [刘彬, 布买丽娅木·吐如汗, 艾比拜姆·克热木, 等, 2018. 新疆天山南坡中段种子植物区系垂直分布格局分析 [J]. *植物科学学报*, 36(2): 191–202.]
- LOMOLINO MV, 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 10(1): 3–13.
- MING SP, ZHONG Y, XU M, et al., 2018. Comparison of floristic composition and characteristics of vascular plants on the northern and southern slopes of Gambo Utse Mountain, Lhasa [J]. *Plateau Sci Res*, 2(1): 61–72. [明升平, 钟杨, 许敏, 等, 2018. 拉萨根培乌孜山阴阳坡维管束植物区系组成及特征比较 [J]. *高原科学研究*, 2(1): 61–72.]
- QU XL, GUO WW, LUO DQ, et al., 2019. Composition and characteristics of subalpine shrub-grass communities in the Yarlung Zangbo River valley [J]. *J SW Univ (Nat Sci Ed)*, 41(3): 1–8. [屈兴乐, 郭文文, 罗大庆, 等, 2019. 雅鲁藏布江河谷山地灌丛草地区系组成及特征 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 41(3): 1–8.]
- SHEN ZH, YANG MZ, FENG JM, et al., 2017. Geographic patterns of alpine flora in China in relation to environmental and spatial factors [J]. *Biodivers Sci*, 25(2): 182–194. [沈泽昊, 杨明正, 冯建孟, 等, 2017. 中国高山植物区系地理格局与环境和空间因素的关系 [J]. *生物多样性*, 25(2): 182–194.]
- SUN H, 2002. Tethys retreat and Himalayas-Hengduan Mountains uplift and their significance on the origin and development of the Sino-Himalayan elements and alpine Flora [J]. *Acta Bot Yunnan*, 24(3): 273–288. [孙航, 2002. 古地中海退却与喜马拉雅-横断山的隆起在中国喜马拉雅成分及高山植物区系的形成与发展上的意义 [J]. *云南植物研究*, 24(3): 273–288.]
- TITO R, VASCONCELOS HL, FEELEY KJ, 2020. Mountain ecosystems as natural laboratories for climate change experiments [J]. *Front For Glob Chang*, 3(38): 1–8.
- TURGAN B, LIU B, YIMIT AKB, 2017. Analysis on vertical distribution pattern of flora of seed plants in Kuche [J]. *Guihaia*, 37(4): 453–460. [布买丽娅木·吐如汗, 刘彬, 艾克拜尔·依米提, 2017. 库车种子植物区系垂直分布格局分析 [J]. *广西植物*, 37(4): 453–460.]
- VETAASOR, GRYNES JA, 2002. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 11(4): 291–301.
- WANG GH, 2002. Species diversity of plant communities along an altitudinal gradient in the middle section of northern slopes of Qilian Mountains Zhangye Gansu China [J]. *Biodivers Sci*, 10(1): 7–14. [王国宏, 2002. 祁连山北坡中段植物群落多样性的垂直分布格局 [J]. *生物多样性*, 10(1): 7–14.]
- WANG HS, 1992. Floristic geography [M]. Beijing: Science Press: 1–176. [王荷生, 1992. 植物区系地理 [M]. 北京: 科学出版社: 1–176.]
- 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.]
- WU ZY, 1979. On China flora partition problem [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1(1): 1–20. [吴征镒, 1979. 论中国植物区系的分区问题 [J]. *云南植物研究*, 1(1): 1–20.]
- WU ZY, ZHOU ZK, SUN H, et al., 2006. The areal-types of seed plants and their origin and differentiation [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press: 1–566. [吴征镒, 周浙昆, 孙航, 等, 2006. 种子植物分布区类型及其起源和分化 [M]. 昆明: 云南科技出版社: 1–566.]
- WU ZY, ZHOU ZK, LI DZ, et al., 2003. The area-types of the world families of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan*, 25(3): 245–257. [吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 等, 2003. 世界种子植物科的分布区类型系统 [J]. *云南植物研究*, 25(3): 245–257.]
- XUE HB, 2015. Research on the development of towns in Shannan prefecture of Tibet [D]. Beijing: Beijing University of Civil Engineering and Architecture: 5–81. [薛鸿博, 2015. 西藏山南地区城镇发展研究 [D]. 北京: 北京建筑大学: 5–81.]
- YU YY, LI J, ZHOU ZX, et al., 2021. Response of multiple mountain ecosystem services on environmental gradients: How to respond, and where should be priority conservation? [J]. *J Clean Prod*, (278): 123264.
- ZENG M, MA YH, SHEN WT, et al., 2021. Vertical distribution pattern of seed plants flora in Wolong national nature reserve [J]. *J Chin West Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 42(2): 110–115. [曾敏, 马永红, 沈文涛, 等, 2021. 卧龙国家级自然保护区种子植物区系垂直分布格局 [J]. *西华师范大学学报(自然科学版)*, 42(2): 110–115.]
- ZHANG J, CAIWEN DJ, XIE YP, et al., 2019. Characteristics on the flora of seed plants in Sanjiangyuan national park [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sci*, 39(5): 935–947. [张静, 才文代吉, 谢永萍, 等, 2019. 三江源国家公园种子植物区系特征分析 [J]. *西北植物学报*, 39(5): 935–947.]
- ZHOU ZK, HUANG J, DING WN, 2017. The impact of major geological events on Chinese flora [J]. *Biodivers Sci*, 25(2): 123–135. [周浙昆, 黄健, 丁文娜, 2017. 若干重要地质事件对中国植物区系形成演变的影响 [J]. *生物多样性*, 25(2): 123–135.]
- ZHU S, 2012. River landform and geology environment evolution in the Yarlung Zangbo River valley [D]. Beijing: Chinese Academy of Geological Science: 1–153. [祝嵩, 2012. 雅鲁藏布江河谷地貌与地质环境演化 [D]. 北京: 中国地质科学院: 1–153.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202009017

蒙检, 罗应华, 于瀛, 等. 濒危种观光木小枝生物量分配与功能性状的纬度变异规律及其影响因素 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 394–405.

MENG J, LUO YH, YU Y, et al. Latitudinal variation of branchlet biomass allocation and functional traits of endangered species *Michelia odora* and its influencing factors [J]. Guihaia, 2022, 42(3): 394–405.



濒危种观光木小枝生物量分配与功能性状的 纬度变异规律及其影响因素

蒙 检¹, 罗应华^{1,2*}, 于 瀛¹, 刘朝阳¹, 林建勇³

(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. 广西壮族自治区林业科学研究院, 南宁 530002)

摘 要: 为了探讨观光木当年生枝条生物量的分配规律和叶片功能性状的变化规律及其影响因素, 该研究以濒危物种观光木 (*Michelia odora*) 为对象, 测定了广西地区 5 个不同纬度上观光木当年生小枝及叶片功能性状。结果表明: (1) 随着纬度的增加小枝总重和总叶重总体呈异速生长关系, 其生物量更多趋于对小枝的构建。(2) 观光木叶功能性状呈现一定规律, 即从南向北随纬度的增加, 其叶面积、叶重呈逐渐降低的趋势, 叶厚度、叶干物质含量、气孔长、气孔大小、气孔密度呈逐渐上升的趋势, 比叶面积、叶含水率、气孔宽先增大后减小, 总体呈逐渐减低的趋势, 叶组织密度先减小后增大, 反映观光木可通过叶片形态可塑性以应对地理环境的变化。(3) 比叶面积与叶含水率呈显著正相关, 而与叶鲜重、叶干物质含量、气孔密度呈显著负相关; 叶干物质含量与叶含水率呈显著负相关, 说明观光木可以通过叶片性状组合的调整和平衡从而响应环境变化。(4) CCA 分析显示, 坡度是影响观光木功能性状的最显著变量, 年平均温度对观光木功能性状也具有显著影响, 年均降水量和相对湿度对植物功能性状具有一定强度的影响, 但不起显著作用。该研究结果有助于理解观光木对环境的适应特征, 其对纬度变异的响应机制等具有重要意义。

关键词: 小枝, 纬度, 生物量分配, 功能性状, 环境因子

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)03-0394-12

Latitudinal variation of branchlet biomass allocation and functional traits of endangered species *Michelia odora* and its influencing factors

MENG Jian¹, LUO Yinghua^{1,2*}, YU Ying¹, LIU Zhaoyang¹, LIN Jianyong³

(1. Forestry College of Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. Forestry College of Guangxi University, Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Nanning 530004, China; 3. Guangxi Zhuang Autonomous Region Forestry Research Institute, Nanning 530002, China)

Abstract: In this study, the functional traits of annual branchlets and leaves of *Michelia odora*, an endangered species, were sampled and measured along five different latitude gradients in Guangxi. The variation of biomass distribution and

收稿日期: 2021-02-03

基金项目: 国家自然科学基金(31200330); 南宁树木园优质用材树种科研项目培育与深化项目 [Supported by National Natural Science Foundation of China (31200330); Cultivation and Deepening Project of Nanning Arboretum High-Quality Timber Tree Species Research Project].

第一作者: 蒙检(1995-), 硕士研究生, 主要从事森林生态学研究, (E-mail) 812107833@qq.com。

* 通信作者: 罗应华, 博士, 副教授, 主要从事生物多样性研究, (E-mail) liliaceaeluo@163.com。

leaf functional traits along the latitude gradient were discussed. The results were as follows: (1) The total branchlet weight and total leaf weight tended to allometric growth relationship with the increase of latitude, and its biomass tended to the construction of branchlets. (2) The functional traits of the leaves showed a certain rule, i. e. increased with latitude from south to north, and its leaf area and leaf mass decrease of with the increasing latitude; leaf thickness, leaf dry matter content, stomatal length, stomatal area, stomatal density showed a trend of gradual increase; specific leaf area, leaf water content and stomatal width increased at first and then decreased, and overall showed a trend of gradual decrease, leaf tissue density decreased and then increased, which indicates that *M. odora* can respond to changes in the geographical environment through the plasticity of the leaf shape. (3) Specific leaf area was significantly positively correlated with leaf moisture content, but negatively correlated with leaf fresh weight, leaf dry matter content, and stomatal density. There was a significantly negative correlation between leaf dry matter content and leaf water content, which means that *M. odora* can respond to the change of geographical environment by adjusting and balancing the character combination of leaves. (4) CCA analysis showed that slope was the most significant variable affecting the functional traits of *M. odora*, the mean annual temperature also had a significant impact on the functional traits of *M. odora*, the mean annual precipitation, and relative humidity had a certain intensity effect on plant functional traits, but not significant. All the results are helpful to understand the adaptation characteristics of *M. odora* to the environment, and its response mechanism to latitude variation is of great significance.

Key words: twig, latitude, biomass allocation, functional traits, environmental factors

植物与环境之间的相互关系一直都是生态学研究的核心问题之一。植物通过对小枝、叶片和一些性状的调节形成对环境变化的适应。植物小枝生物量分配的权衡,影响小枝结构构建、养分的传输及吸收效率,反映植物生活史进化的生态策略(Dai et al., 2020)。生境变化对植物的分布规律、功能性状乃至生态系统功能等产生重大影响(Collins et al., 2016)。植物叶片具有很大的表型可塑性,叶片形态和解剖结构特征随着光照、水分和温度等环境因素的变化而形成不同类型的适应性(Niu et al., 2018)。植物叶功能性状是决定植物生理生化循环的关键因素(Roa-Fuentes et al., 2015),它与植物对资源的获取和利用密切相关(Zirbel et al., 2017)。植物各功能性状不是独立发挥作用的,各性状间存在一定的相关性(何念鹏等, 2018a)。揭示各性状间的关联性,有助于了解植物适应外界环境生长、生存的策略(Guittar et al., 2016)。当年生小枝是植物分枝系统中最具有活力的部分,植物叶片和果实大都生长在这些小枝(twig)上,研究其特性对于理解植物生理生态变化和植物的生活史策略具有重要意义(杨冬梅等, 2011)。植物通过权衡资源配置策略,以适应不同生长发育阶段需要,使有限资源倾向于收益和成本较高的特性(陈莹婷和许振柱, 2014)。此前有关环境因子对植物叶片功能性状影响的研究

主要集中在群落尺度上(Petter et al., 2015; Weng et al., 2017),而忽略了种内性状变异(Petter et al., 2015)。郭卫红等(2017)研究表明,物种间各功能性状存在显著差异,同种植物的功能性状变异同样不可忽视。

观光木(*Michelia odora*),为木兰科的单属种,是中国特有的古老孑遗树种,零星分布于云南、广西、广东等省(区)海拔 500~1 000 m 常绿阔叶林中,适宜生长于温暖湿润气候、深厚肥沃土壤。随着森林破坏及乱砍乱伐,观光木野外种群数量减少,已被列入国家珍稀濒危二级保护植物。有关观光木的研究主要集中在育苗栽培(欧斌等, 2017)、净光合速率(陈凯等, 2019)等方面,但有关观光木功能性状方面研究目前还未见相关文献报道。为此,本研究以广西区内 5 个不同纬度自然生长的成年观光木为研究对象,分析其一年生小枝生物量分配与功能性状的纬度变异规律,以期解决以下几个问题:(1)不同纬度下,观光木的小枝生物量具有何种分配模式?(2)不同纬度间叶片主要功能性状是否存在差异且存在一定的规律?(3)叶片主要功能性状之间存在何种关系、主要功能性状受何种环境因子影响?本研究结果有助于理解观光木对环境的适应特征,其对纬度变异的响应机制等具有重要意义。

1 研究地区与研究方法

1.1 样品采集区概况和地理环境因子数据的获取

选取广西区内 5 个不同纬度梯度的自然生长的观光木进行研究(图 1),其地理分布范围(109.99° — 110.21° E、 23.52° — 25.89° N)从南向北依次是桂平市(GP)、金秀县(JX)、永福县(YF)、灵川县(LC)、龙胜县(LS),该区域属于亚热带季风气候,夏季炎热多雨,冬季温暖少雨,由南向北呈现明显的温度梯度和降水梯度变化,年均温为 $17.6\sim 21.4^{\circ}\text{C}$,最冷月 1 月份平均气温 $7.9\sim 13^{\circ}\text{C}$,最热月 7 月份平均气温 $24.3\sim 29.5^{\circ}\text{C}$ 。年平均降水量一般在 $1\,534.7\sim 1\,992.6\text{ mm}$ 之间。全年平均无霜期为 345 d,各个采样地的基本环境概况见表 1,气象数据来源于国家气象局气象数据中心(<http://data.cma.cn/>)。在样品采集过程中,利用手持 GPS 测定各样地所处的经度、纬度,用坡度仪测量坡度,同时用冠层分析仪测量郁闭度。

1.2 样品采集和处理

2019 年 7 月,于各天然分布点,分别选取 3 株长势良好的成年观光木,在每株标准木的东、南、西、北 4 个方向,截取冠层全光照下具有完好成熟叶片的 4 根当年生小枝。小枝样品放入密封袋并编号,立即放入有冰袋的保温箱中,在黑暗的环境中储藏 12 h,将样本带回室内实验室,对叶片、小枝进行分离。从密封袋中随机选取健康完整的 11 片完全展开、大小相似、未受损的健康叶片,并对叶片进行标记编号,其中 10 片用于测量叶性状指标,1 片用来测气孔性状。

1.3 叶片功能性状测定

用 CanoScan LiDE 300 扫描仪结合 Photoshop 测定其叶面积(leaf area, LA)。用精度为 0.01 mm 的电子游标卡尺在叶片非叶脉的前、中、末端分别测量叶片厚度(leaf thickness, LT),取平均值作为叶厚度。用电子天平称量叶鲜量(leaf fresh weigh, LFW),精确到 0.01 g,将取出的叶片放入 70°C 烘箱内烘干至恒重后,称量干重(leaf dry weight, LDW)。同时,将枝条样品烘干至恒重,得出总叶片干重(total leaf dry mass, TLDW)、(小枝上全部叶片和叶柄的总干重)、小枝干重(twig dry weight, TDW)。

植物叶片性状包括比叶面积(specific leaf

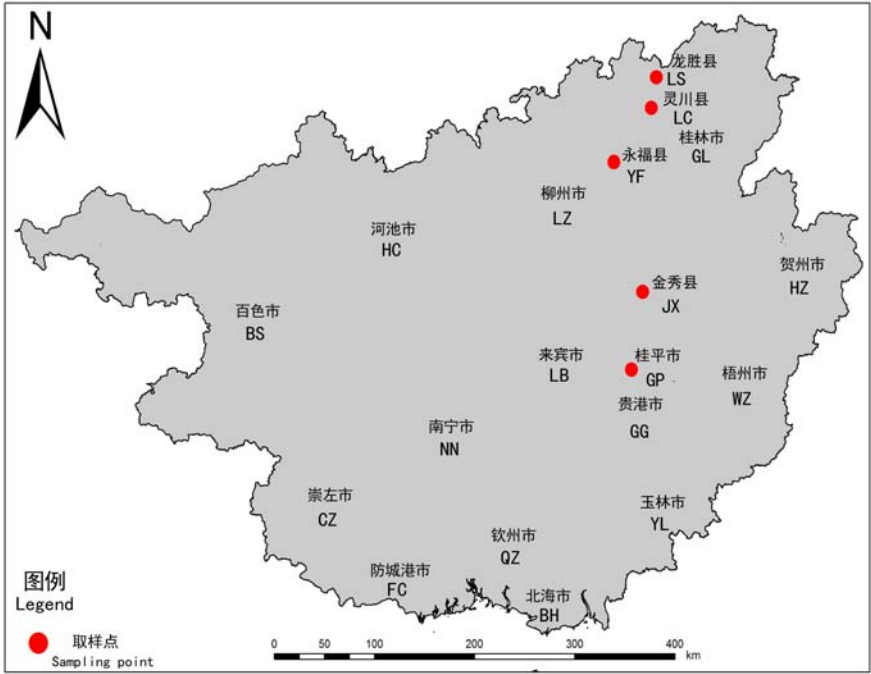
area, SLA)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、叶含水率(leaf water content, LWC)和叶组织密度(leaf tissue density, LTD)。

气孔属性性状包括气孔长度(stomatal length, SL)、气孔宽度(stomatal width, SW)、气孔面积(stomatal area, SA)、气孔密度(stomatal density, SD)。测定具体步骤:将无色指甲油均匀涂抹于叶片背面(约 1 cm^2 , 注意避开叶脉),待其风干后用透明胶带粘住指甲油涂抹部分并取下铺展在载玻片上制片,采用光学显微镜在 40 倍物镜和 10 倍目镜下观察并拍摄图片,每一样品随机选择 3 个视野记录气孔数目,根据视野内的气孔数量计算 SD。同时,在每个视野图片中随机选择 3 个气孔,利用 ImageJ 1.8 软件分析测定气孔长度、气孔宽度,本文以气孔器保卫细胞的长轴长度(μm)和短轴长度(μm)代表气孔长度和宽度、气孔面积代表气孔大小。各性状的计算公式如下:

比叶面积($SLA, \text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$) = 叶面积/叶干重;
叶干物质含量($LDMC, \text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$) = 叶干质量/叶饱和鲜重;
叶含水率($LWC, \%$) = (叶鲜重-叶干重)/叶鲜重 $\times 100$;
叶组织密度($LTD, \text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) = 叶干重/(叶面积 $\times$ 叶厚度)。

1.4 数据处理

采用 R 3.5.1 进行数据统计分析,利用单因素方差分析(one-way ANOVA)和 LSD 法进行多重比较($\alpha=0.05$),分析观光木 5 个天然分布点的各性状差异显著性以及不同纬度梯度上功能性状的差异性。用 Pearson 相关性分析法对各功能性状间关系进行相关分析,同时使用 R 3.5.1 软件的“vegan”包进行典型相关分析(CCA),分析功能性状与环境因子的关系。采用异速生长方程对当年生小枝和枝条上总叶片生物量分配进行描述。表达式 $y = bx^a$,对数转化为 $\lg y = \lg b + a \lg x$ 。式中: x 与 y 表示 2 个特征参数,利用 $\lg x$ 和 $\lg y$ 作图; b 为异速生长常数; a 为异速生长指数,即线性关系的斜率(当 $a = 1$ 时为等速生长, $a \neq 1$ 时为异速生长)。使用 R 3.5.1 的“smatr”包进行标准化主轴回归分析(standardized major axis, SMA)(Warton et al., 2006)。分析纬度变化过程中小枝功能性状间的异速生长关系,通过观光木当年生小枝和小枝总叶片生物量特征值即小枝和总叶片的干重,计算出异速指数,并通过 Warton(Warton & Weber, 2002)



GP. 桂平市；JX. 金秀县；YF. 永福县；LC. 灵川县；LS. 龙胜县；GL. 桂林市；LZ. 柳州市；HZ. 贺州市；WZ. 梧州市；LB. 来宾市；GG. 贵港市；YL. 玉林市；NN. 南宁市；QZ. 钦州市；BH. 北海市；FC. 防城港市；HC. 河池市；BS. 百色市；CZ. 崇左市。下同。

GP. Guiping City; JX. Jinxiu County; YF. Yongfu County; LC. Lingchuan County; LS. Longsheng County; GL. Guilin City; LZ. Liuzhou City; HZ. Hezhou City; WZ. Wuzhou City; LB. Laibin City; GG. Guigang City; YL. Yulin City; NN. Nanning City; QZ. Qinzhou City; BH. Beihai City; FC. Fangchenggang City; HC. Hechi City; BS. Baise City; CZ. Chongzuo City. The same below.

图 1 观光木采样点分布图

Fig. 1 Distribution of *Michelia odora* sampling sites

的方法对斜率进行异质性检验。采用 R 3.5.1 和 SigmaPlot 10.0 绘制图像。文中图表数据为平均值 ± 标准差。

2 结果与分析

2.1 小枝功能特征与异速生长关系

各研究地区中,GP、JX、YF、LC、LS 观光木当年生小枝干重和枝条上的总叶片干重如表 2 所示。

从南向北在不同纬度上,观光木小枝与总叶片生物量分配的回归参数如表 3 所示,GP 小枝干重与总叶干重的异速生长指数显著小于 1.0 ($P=0.005$) (图 2:A); JX 小枝干重与总叶干重的异速生长指数显著小于 1.0 ($P<0.001$) (图 2:B); YF 小枝干重与总叶干重的异速生长指数显著小于 1.0 ($P<0.001$) (图 2:C); LS 小枝干重与总叶干重

的异速生长指数显著小于 1.0 ($P=0.071$) (图 2:E), 4 个研究地区的小枝干重与总叶干重均呈异速生长关系,即小枝干重的增加速率大于总叶干重。而 LC 小枝干重与总叶干重的异速生长指数与 1.0 无显著差异 ($P=0.119$) (图 2:D), 呈等速生长关系。

2.2 不同纬度地区观光木功能性状差异比较

方差分析表明,不同纬度地区观光木的叶重、叶面积、比叶面积、叶含水率、气孔大小等呈显著差异,气孔密度差异不显著。由图(3)可知,从南向北随着纬度的上升:叶面积、叶鲜重、叶干重呈逐渐降低的趋势;叶厚度、叶干物质含量、气孔长、气孔大小、气孔密度呈逐渐上升的趋势;比叶面积、叶含水率、气孔宽先增大后减小,总体呈逐渐减低的趋势;叶组织密度先减小后增大。

2.3 观光木各功能性状间的相关性

对不同纬度地区的观光木的功能性状进行相

表 1 研究地地理环境概况

Table 1 Geographical environment of provenances

地点 Site	代号 Code	生境 Habitat	经度 Longitude ($^{\circ}$)	纬度 Latitude ($^{\circ}$)	年均温 Mean annual temperature ($^{\circ}\text{C}$)	年均降水量 Mean annual precipitation (mm)	坡度 Slope ($^{\circ}$)	郁闭度 Crown density (%)	相对湿度 Relative humidity (%)
桂平市 Guiping City	GP	河岸 River bank	109.99	23.52	21.40	1 726.70	26.33	50	80
金秀县 Jinxiu County	JX	河岸 River bank	110.09	24.14	17.46	1 722.20	11.67	76	82
永福县 Yongfu County	YF	林地 Forestland	109.83	25.20	19.20	1 963.90	28.33	57	76
灵川县 Lingchuan County	LC	水源保护区 Water source protection area	110.16	25.63	19.40	1 992.60	34.33	77	75
龙胜县 Longsheng County	LS	河岸 River bank	110.21	25.89	18.33	1 550.50	60.00	70	90

注: **GP.** 桂平市; **JX.** 金秀县; **YF.** 永福县; **LC.** 灵川县; **LS.** 龙胜县。下同。
Note: **GP.** Guiping City; **JX.** Jinxiu County; **YF.** Yongfu County; **LC.** Lingchuan County; **LS.** Longsheng County. The same below.

表 2 小枝生物量分配

Table 2 Biomass allocation at twig level

地点 Site	纬度 Latitude ($^{\circ}$)	海拔 Altitude (m)	小枝干重 Twig dry weight (g)	总叶片干重 Total leaf dry weight (g)
桂平市 GP	23.52	380	2.07 $\pm$ 1.25	5.04 $\pm$ 2.03
金秀县 JX	24.14	510	1.12 $\pm$ 0.60	5.10 $\pm$ 2.13
永福县 YF	25.20	474	0.51 $\pm$ 0.26	2.35 $\pm$ 0.86
灵川县 LC	25.64	300	0.71 $\pm$ 0 .20	2.74 $\pm$ 0.64
龙胜县 LS	25.89	345	0.74 $\pm$ 0.28	2.99 $\pm$ 0.82

表 3 不同地区小枝与总叶片生物量分配的 SMA 分析

Table 3 Biomass allocation between different provenances of SMA analysis

地点 Site	纬度 Latitude ($^{\circ}$)	异速指数 Allometric exponent	95%置信区间 95% CIs	相关系数 R^2	显著水平 P
桂平市 GP	23.52	0.81	(0.52–1.28)	0.56	0.005
金秀县 JX	24.14	0.77	(0.64–0.93)	0.93	<0.001
永福县 YF	25.20	0.74	(0.53–1.03)	0.77	<0.001
灵川县 LC	25.64	0.89	(0.49–1.59)	0.23	0.119
龙胜县 LS	25.89	0.70	(0.40–1.23)	0.29	0.071

关分析结果表明,叶面积与叶鲜重、叶干重呈显著正相关,与叶厚度呈显著负相关;比叶面积与叶含水率呈显著正相关,与叶干物质含量、叶组织密度、气孔密度、叶厚度呈显著负相关;气孔大小与气孔长度、气孔宽度呈显著正相关;叶干物质含量与叶含水率呈极显著负相关,达到极值。

2.4 观光木叶功能性状与环境因子的关系

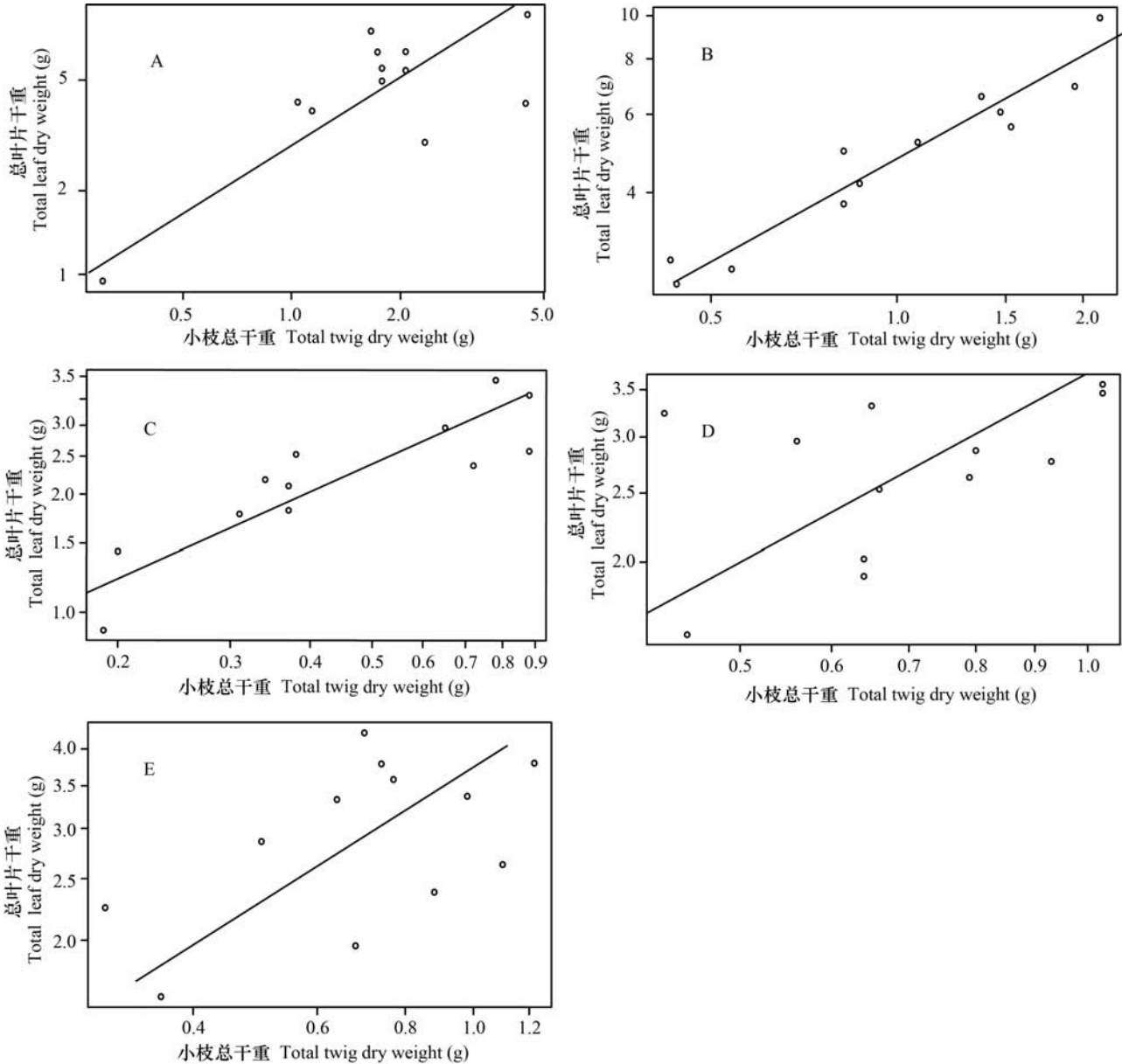
对 CCA 结果进行蒙特卡罗检验,其显著性为 0.001,说明排序的结果可以接受环境因子对植物功能性状的解释量,但只是 7 个环境因子综合分析的结果,并不代表每个环境因子都对功能性状具有显著影响,因此需要对环境变量进一步预选,经计算对观光木功能性状具有显著影响的是坡度和年均温(表 4)。

CCA 的三维排序图显示(图 5),坡度是影响观光木功能性状的最显著变量;年平均温度对观光木功能性状也具有显著影响;年均降水量和相对湿度对植物功能性状具有一定强度的影响,但不起显著作用;经度和纬度对植物功能性状影响较小。

3 讨论与结论

3.1 小枝生物量分配策略

不同纬度地区中,观光木当年生小枝重与总叶重除 LC 地区呈等速生长关系外,其余研究地区均呈异速生长关系,且随着纬度上升异速指数逐

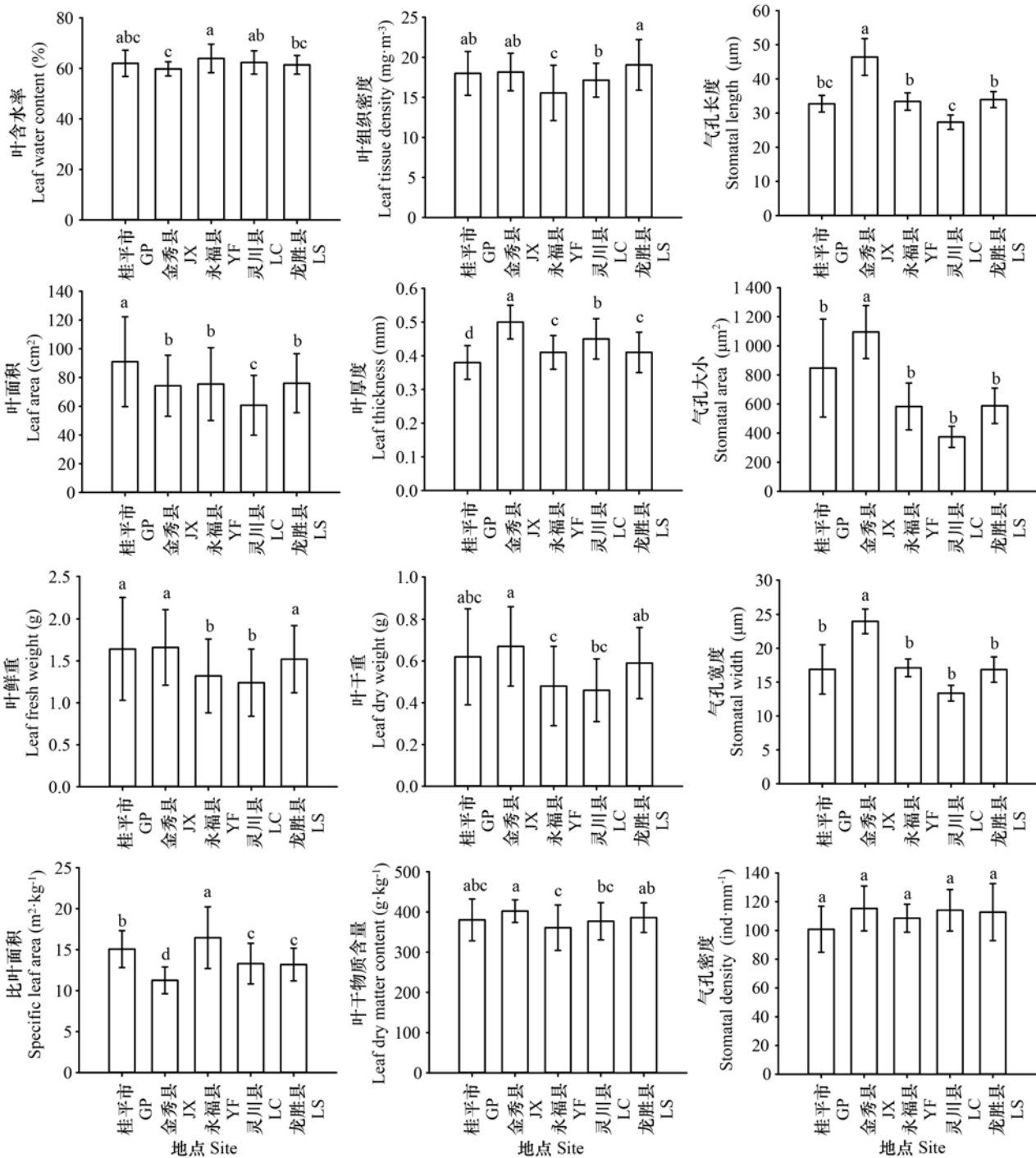


A. 桂平市 (GP) 小枝干重与总叶片干重之间的异速生长关系; B. 金秀县 (JX) 小枝干重与总叶片干重之间的异速生长关系; C. 永福县 (YF) 小枝干重与总叶片干重之间的异速生长关系; D. 灵川县 (LC) 小枝干重与总叶片干重之间的等速生长关系; E. 龙胜县 (LS) 小枝干重与总叶片干重之间的异速生长关系。
A. Allometric relationships among the twig weight and total leaf weight of Guiping City; B. Allometric relationships among the twig weight and total leaf weight of Jinxiu County; C. Allometric relationships among the twig weight and total leaf weight of Yongfu County; D. Isometric relationships among the twig weight and total leaf weight of Lingchuan County; E. Allometric relationships among the twig weight and total leaf weight of Longsheng County.

图 2 小枝干重与总叶片干重之间的生长关系
Fig. 2 Relationships among the twig weight and total leaf weight

渐减小,即在研究区内随纬度上升,生物量分配更多趋于小枝构建,本研究结果与 Sun 等 (2006) 研究植物各器官 (叶、茎、根) 年增加速率保持恒定的规律不一致。这可能是观光木分布地接近河岸所

致,使其可获得充足的水分和养分,叶片蒸腾散失的水分能得到迅速补充,生物量分配更加倾向小枝构建,河岸附近长年受到风力以及人为等因素的影响,小枝需要更多生物量的投资以应对大叶

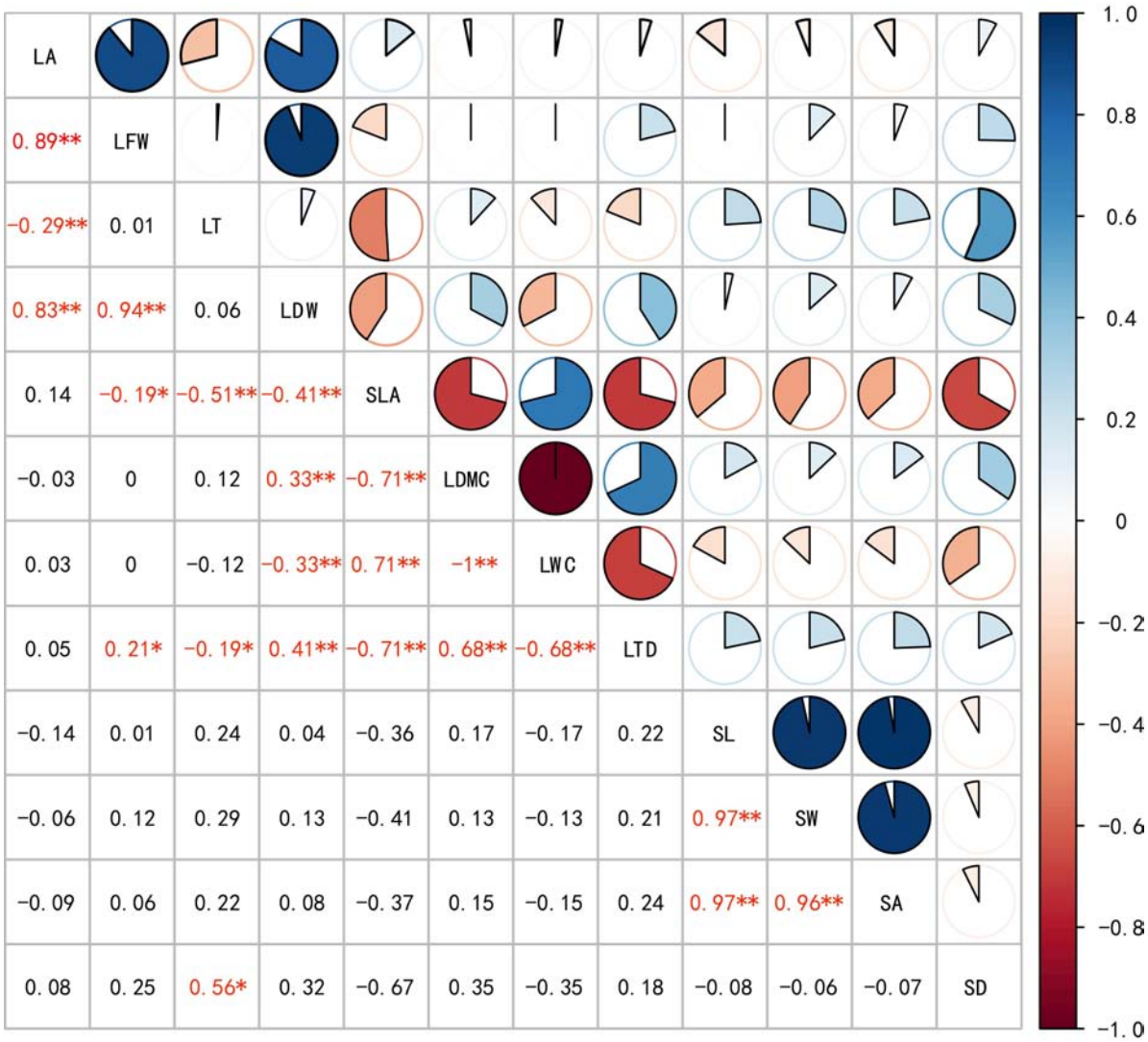


不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)。
Different letters indicate significant differences ($P<0.05$).

图 3 不同纬度观光木叶功能性状变化规律

Fig. 3 Differences of leaf functional traits of *Michelia odora* from different latitudes

片受到风力、重力、人为因素等的影响 (Niinemets et al., 2007)。而在 LC 地区观光木当年生小枝干重与总叶片干重呈等速生长关系,与孙蒙柯等 (2018) 研究一致。由于 LC 地区观光木处饮用水源保护区,其自然环境相对稳定且能得到较好的保护,该地区可能是更适宜观光木生长的生境。



* 表示显著相关 ($P<0.05$), * * 表示极显著相关 ($P<0.01$)。下同。圆形顺时针方向代表正相关,逆时针方向代表负相关,填充面积越大,表示其相关性越强,未被填充的圆形则表示无相关性。**LA.** 叶面积; **LFW.** 叶鲜重; **LT.** 叶厚度; **LDW.** 叶干重; **SLA.** 比叶面积; **LDMC.** 叶干物质含量; **LWC.** 叶含水率; **LTD.** 叶组织密度; **SL.** 气孔长; **SW.** 气孔宽; **SA.** 气孔面积; **SD.** 气孔密度。

* indicates significant correlation ($P<0.05$), * * indicates extremely significant correlation ($P<0.05$). The same below. The clockwise direction of the circle represents positive correlation, and the counter clockwise direction represents negative correlation. The larger the filled area, the stronger the correlation. The unfilled circle means no correlation. **LA .** Leaf area; **LFW.** Leaf fresh weight; **LT.** Leaf thickness; **LDW.** Leaf dry weight; **SLA.** Specific leaf area; **LDMC.** Leaf dry matter content; **LWC.** Leaf water content; **LTD.** Leaf tissue density; **SL.** Stomata length; **SW.** Stomatal width; **SA.** Stomatal area; **SD.** Stomatal density.

图 4 观光木功能性状间的相关性系数矩阵图

Fig. 4 Matrix plot of correlation coefficient among functional traits of *Michelia odora*

因此,当小枝生物量在有限的条件下,植物更倾向选择构建小枝以达到最优经济分配效率 (Moles & Westoby, 2000)。在不同生境中,观光木通过增大对叶和小枝的投资,体现植物为避开遮荫的限制,对有限资源的权衡以满足植物生长(卢艺苗等,

2019),有利于构建群落的稳定性和植物的共存性。

3.2 不同纬度地区的主要叶功能性状的表现特征

观光木种群分布区域广泛,自然生长地的立地与气候环境差异必然会导致种群在生理生态特

表 4 环境因子与观光木功能性状的显著性

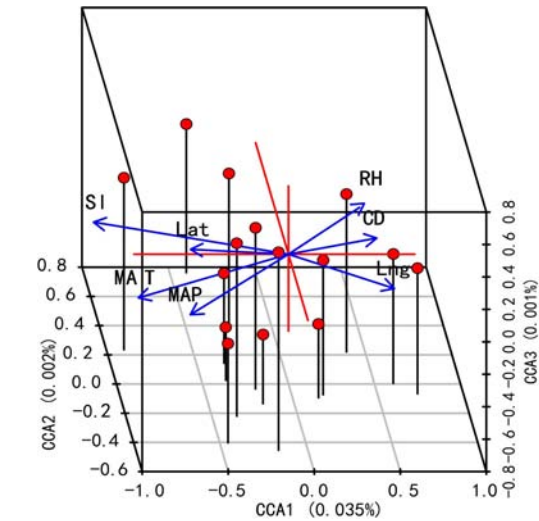
Table 4 Significance of environmental factors and functional traits of *Michelia odora*

	CCA1	CCA2	R ²	Pr(>r)
SI	-0.919	0.394	0.591	0.004 * *
MAT	-0.901	-0.435	0.537	0.016 *
Lat	-.0791	0.612	0.188	0.291
CD	0.890	0.436	0.186	0.300
Lng	0.920	-0.393	0.173	0.344
MAP	-0.997	0.072	0.135	0.451
RH	0.980	0.198	0.118	0.502

注：CCA1 和 CCA2 两列所对应的值是环境因子箭头与排序轴夹角的余弦值，表示环境因子与排序轴的相关性；R² 表示环境因子对物种分布的决定系数，R² 越小，表示该环境因子对植物功能性状影响越小；Pr 表示显著性。**SI.** 坡度；**MAT.** 年均温；**RH.** 相对湿度；**Lat.** 纬度；**Lng.** 经度；**MAP.** 年均降水量；**CD.** 郁闭度。下同。

Note: Values corresponding to the two columns of CCA1 and CCA2 are the cosine value of the angle between the arrow of the environmental factor and the sort axis, indicating the correlation between the environmental factor and the sort axis; R² indicates the determination coefficient of the environmental factor on the species distribution, and the smaller the R² the environment factors have less influence on plant functional traits; Pr indicates significance. **SI.** Slope; **MAT.** Mean annual temperature; **RH.** Relative humidity; **Lat.** Latitude; **Lng.** Longitude; **MAP.** Mean annual precipitation; **CD.** Crown density. The same below.

性方面的分化,使叶片性状存在显著差异(Roscher et al., 2018)。经过长期对当地生境的适应,处于不同生境的同种物种会形成不同的地理种源(安海龙等,2015)。观光木功能性状表现相对不稳定,可能是由于不同纬度地区水热条件差异所致,使其生物量在小枝的分配权衡和资源利用效率也存在差异,导致最能直观表现叶片形态结构的叶面积和叶重发生较大变化。不同研究地区观光木叶面积、叶重、比叶面积、叶干物质含量和气孔大小等均呈显著差异,这可能是其对自然生长地环境影响较为敏感,导致小枝与叶片生物量的分配不均,也表明观光木具有较强的叶片形态可塑性以应对地理环境变化(陈嘉静等,2019)。气孔属性主要与水分利用效率和蒸腾作用以及光合速率有关(Franks et al., 2017),不同环境因子对气孔属性的影响不同,如光照、干旱胁迫下使植物叶片气孔属性发生变化(Yoo et al., 2013)。本研究发现:气孔密度差异不显著,原因可能是研究地水



CCA 三维排序图箭头的长度表示变量的强度,括号中表示每个轴解释的百分比方差。
Length of the arrow in the CCA three-dimensional sorting chart indicates the strength of the variable, and the bracket indicates the percentage variance explained by each axis.

图 5 观光木叶功能性状与生长地环境因子的 CCA 三维排序图

Fig. 5 Three-dimensional CCA ordination plot of leaf functional traits and growth site environmental factors of *Michelia odora*

源、光源充足,气孔密度对外界因子变化的响应相同;从南向北随着纬度的上升,由于水热条件的降低使植物变现倾向小枝生物量投资的偏好,导致叶片的生物量逐渐减少,最终使叶面积、叶鲜重、叶干重呈逐渐降低的趋势,与龙嘉翼等(2018)研究一致;叶厚度、叶干物质含量、气孔长、气孔大小、气孔密度呈逐渐上升的趋势,与倪隆康等(2019)研究一致,反映植物面对环境胁迫,通过增强对水分和养分的保存能力和增强光合速率和水分利用效率以应对叶片生物量丧失。

3.3 主要叶功能性状间关系

本研究中,比叶面积与叶组织密度和叶干物质含量存在极显著的负相关,与前人研究一致(郑颖等,2014;郭茹等,2015;戚德辉等,2015),表现出比叶面积-叶组织密度和比叶面积-叶干物质含量间的权衡关系,反映观光木通过对叶片形态结构改变以适应不同纬度环境。叶含水率与比叶面积呈显著正相关,与叶干物质含量呈显著负相关,与段媛媛等(2017)认为,叶含水率与比叶面积呈显著正相关,与叶干物质含量呈显著负相关一致,

表明生长在水源和养分充足地区的观光木的叶含水量能保持在相对稳定水平且养分能及时更替,使叶片有较高的资源利用效率。叶厚度与比叶面积呈显著负相关,与 Roa-Fuentes 等(2015)研究一致,这种以减少叶片厚度碳构建而增加叶片面积碳投资的策略,可以增加植物对水分、养分和光等资源的利用率,可提高光合作用能力(郑芬等, 2020)。气孔密度与叶片厚度呈显著正相关,与比叶面积呈显著负相关,说明叶片厚度的增大时使叶片细胞体积相应变化,植物需要相应的使气孔密度的增加来权衡这一变化,且能更高效地利用资源,提高光合速率最终使比叶面积减小,与前人研究的较高气孔密度往往代表较高气孔导度和光合速率一致(Drake et al., 2013),这种权衡关系调控了植物气孔属性对生长环境长期的适应性进化(Franks et al., 2009)。

3.4 功能性状与研究地环境因子的关系

CCA 分析表明,观光木叶功能性状与自然生长地的坡度、年均温具有显著相关性,可以认为观光木叶功能性状主要受年均温和坡度的影响。本研究 5 个自然生长地中,从南向北呈明显的纬度梯度分布,观光木叶片功能性状呈现出一定的纬度格局,这与孟婷婷等(2007)研究结果一致,水热变化能直接影响植物的生理生态特征。

坡度对观光木功能性状的影响最为显著,坡度的差异影响微生境的空间变异和其对植物功能性状的筛选,刘旻霞和马建祖(2013)研究表明,坡度越大环境条件越恶劣,土壤含水量低、土壤矿化严重,而坡度较低时有相对高的土壤营养资源和土壤含水量。坡度大的地区积温少,同时坡度影响坡面径流冲刷强度,坡度越大,土壤水分和养分流失量越多而含量越低;坡度和坡向的组合决定植物能够接受的光照强度和面积。总体而言,5 个自然生长地由于坡度的差异,使观光木对其营养元素和有机质含量吸收效率不同,从而影响植物的功能性状,当坡度较大时,植物倾向于长出较厚的叶子来抵御由于冲蚀引起的水分和养分流失(丁佳等,2011),同时调节比叶面积和叶干物质含量的关系,从而提高植物体内养分保存能力。年均温与植物叶功能性状呈显著相关性,与 Kamiyama 等(2014)研究一致。这可能是观光木小枝在水热条件好的条件下生物量能更多向叶片分配,且水热条件充足时植物叶片水分能保持相

对稳定且养分能及时更替,使叶片有较高的资源利用效率;也表明观光木可以通过改变叶片形态和生理特征来适应高温环境、降低蒸腾强度防止体内水分散失,维持正常的生理代谢活动,与孟婷婷等(2007)、孙坤等(2014)研究一致。高纬度年均温较低地区植物叶片需要有更高的水分、气孔密度以及更好组织结构以应对环境胁迫和防止叶片水分散失;气温的变化是影响植物生长的重要因子(Costa et al., 2017),低温限制光合作用所需要的碳吸收以及重要元素在植物体内的流动,导致比叶面积、叶重变小;气孔属性与年均温呈显著相关性,可以推断当温度升高时,植物蒸腾作用加快,植物为了减少水分流失,使气孔关闭,是对胁迫环境的一种适应策略。这进一步说明观光木的生长、生存不仅取决于自身的生理特性,且与生长地地理环境因子间关系密切。年平均温度的显著贡献表明气候的重要性,从更大意义上描述了植物对温度变化的脆弱性,这可能在气候变化和全球气温上升的情况下产生的负面影响,这也证明了气候异质性和植物功能性状之间关键联系的正确性。

叶柄是叶片与枝条相互连接的关键部位,与小枝和叶片的生物量分配都有密切联系,探究生物量分配策略时叶柄应作为单独研究指标,本研究未将叶柄单独分开,结果可能会产生偏差。本文由于选取的 5 个研究地近似分布于同一经线上,且研究地海拔梯度差异不大,所以仅选取纬度以及与温度和水分相关的环境因子进行研究。

参考文献:

- CHEN JJ, YU H, XU CB, et al., 2019. Effects of provenance and common garden environment on leaf functional traits of *Machilus pauhoi* seedlings [J]. Chin J Appl Environ Biol, 25(3): 648–654. [陈嘉静, 余华, 徐朝斌, 等, 2019. 种源与同质园环境对刨花楠幼苗叶功能性状的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 25(3): 648–654.]
- CHEN K, YANG M, LIU SN, 2019. Effects of different lights on growth and photosynthetic physiological characteristics of *T. odorum* seedlings [J]. J Beihua Univ (Nat Sci Ed), 20(4): 537–541. [陈凯, 杨梅, 刘世男, 2019. 不同光照对观光木幼苗生长及光合生理特性的影响 [J]. 北华大学学报(自然科学版), 20(4): 536–541.]
- CHEN YT, XU ZZ, 2014. Review on research of leaf economics spectrum [J]. Chin J Plant Ecol, 38(10): 1135–1153. [陈

- 莹婷, 许振柱, 2014. 植物叶经济谱的研究进展 [J]. 植物生态学报, 38(10): 1135–1153.]
- COLLINS CG, WRIGHT SJ, WURZBURGER N, 2016. Root and leaf traits reflect distinct resource acquisition strategies in tropical lianas and trees [J]. *Oecologia*, 180(4): 1037–1047.
- COSTA DS, CLASSEN A, FERGER S, et al., 2017. Relationships between abiotic environment, plant functional traits, and animal body size at Mount Kilimanjaro, Tanzania [J]. *PLoS ONE*, 12(3): e0174157.
- DAI L, GUO X, KE X, et al., 2020. Biomass allocation and productivity-richness relationship across four grassland types at the Qinghai Plateau [J]. *Ecol Evol*, 10(1): 506–516.
- DING J, WU Q, YAN H, et al., 2011. Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. *Biodivers Sci*, 19(2): 158–167. [丁佳, 吴茜, 闫慧, 等, 2011. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响 [J]. 生物多样性, 19(2): 158–167.]
- DRAKE PL, FROEND RH, FRANKS PJ, 2013. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance [J]. *J Exp Bot*, 64(2): 495–505.
- DUAN YY, SONG LJ, NIU SQ, et al., 2017. Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients [J]. *Chin J Appl Ecol*, 28(1): 28–36. [段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 等, 2017. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系 [J]. 应用生态学报, 28(1): 28–36.]
- FRANKS PJ, BERRY JA, LOMBARDOZZI DL, et al., 2017. Stomatal function across temporal and spatial scales: deep-time trends, land-atmosphere coupling and global models [J]. *Plant Physiol*, 174(2): 583–602.
- FRANKS PJ, DRAKE PL, BEERLING DJ, 2009. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus* [J]. *Plant Cell Environ*, 32(12): 1737–1748.
- GUITTAR J, GOLDBERG D, KLANDERUD K, et al., 2016. Can trait patterns along gradients predict plant community responses to climate change? [J]. *Ecology*, 97(10): 2791–2801.
- GUO R, WEN ZM, WANG HX, et al., 2015. Relationships among leaf traits and their expression in different vegetation zones in Yanhe River basin, Northwest China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 26(12): 3627–3633. [郭茹, 温仲明, 王红霞, 等, 2015. 延河流域植物叶性状间关系及其在不同植被带的表达 [J]. 应用生态学报, 26(12): 3627–3633.]
- GUO WH, WANG H, YU MK, et al., 2017. Latitude variation mechanism of leaf traits of *Metasequoia glyptostroboides* in eastern coastal China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 28(3): 772–778. [郭卫红, 王华, 虞木奎, 等, 2017. 沿海地区水杉叶片性状的纬度变化机制 [J]. 应用生态学报, 28(3): 772–778.]
- HE NP, LIU CC, ZHANG JH, et al., 2018a. Perspectives and challenges in plant traits: From organs to communities [J]. *Acta Ecol Sin*, 38(19): 6787–6796. [何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 等, 2018a. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落 [J]. 生态学报, 38(19): 6787–6796.]
- KAMIYAMA C, KATABUCHI M, SASAKI T, et al., 2014. Leaf-trait responses to environmental gradients in moorland communities: contribution of intraspecific variation, species replacement and functional group replacement [J]. *Ecol Res*, 29(4): 607–617.
- LIU MX, MA JZ, 2013. Feature variations of plant functional traits and environmental factor in south-and north-facing slope [J]. *Res Soil Water Conserv*, 20(1): 102–106. [刘旻霞, 马建祖, 2013. 阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征 [J]. 水土保持研究, 20(1): 102–106.]
- LONG JY, ZHAO YM, KONG XQ, et al., 2018. Trade-offs between twig and leaf traits of ornamental shrubs grown in shade [J]. *Acta Ecol Sin*, 38(22): 8022–8030. [龙嘉翼, 赵宇萌, 孔祥琦, 等, 2018. 观赏灌木小枝和叶性状在林下庇荫环境中的权衡关系 [J]. 生态学报, 38(22): 8022–8030.]
- LU YM, WANG MT, CHEN XP, et al., 2019. Effects of the current-year shoot stem configuration on leaf biomass in different canopy heights of woody plants in evergreen broad-leaved forest in Jiangxi Province, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 30(11): 3653–3661. [卢艺苗, 王满堂, 陈晓萍, 等, 2019. 江西常绿阔叶林木本植物不同冠层高度当年生小枝茎构型对叶生物量的影响 [J]. 应用生态学报, 30(11): 3653–3661.]
- 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 and 生态系统功能 [J]. 植物生态学报, 31(1): 150–165.]
- MOLES AT, WESTOBY M, 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage [J]. *Oikos*, 90(3): 517–524.
- NI LK, GU DX, HE W, et al., 2019. Research advances in plant ecological adaptability in karst area [J]. *Chin J Ecol*, 38(7): 2210–2217. [倪隆康, 顾大彤, 何文, 等, 2019. 岩溶区植物生态适应性研究进展 [J]. 生态学杂志, 38(7): 2210–2217.]
- NIINEMETSÜ, PORTSMUTH A, TENA D, et al., 2007. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy [J]. *Ann Bot*, 100: 283–303.
- NIU SL, CLASSEN AT, LUO YQ, 2018. Functional traits along a transect [J]. *Funct Ecol*, 32(1): 4–9.
- OU B, PENG L, LIAO CX, et al., 2017. Study on cultivation techniques and quality grading indexes for seedlings of

- Tsoongiodendron odorum* [J]. S Chin For Sci, 45(6): 30–32. [欧斌, 彭丽, 廖彩霞, 等, 2017. 观光木实生苗培育技术及苗木质量分级指标研究 [J]. 南方林业科学, 45(6): 29–32.]
- PETTER G, WAGNER K, WANEK W, et al., 2015. Functional leaf traits of vascular epiphytes: vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals [J]. Funct Ecol, 30(2): 188–198.
- QI DH, WEN ZM, YANG SS, et al., 2015. Trait-based responses and adaptation of *Artemisia sacrorum* to environmental changes [J]. Chin J Appl Ecol, 26(7): 1921–1927. [戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 等, 2015. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应 [J]. 应用生态学报, 26(7): 1921–1927.]
- ROA-FUENTES LL, TEMPLER PH, CAMPO J, 2015. Effects of precipitation regime and soil nitrogen on leaf traits in seasonally dry tropical forests of the Yucatan Peninsula, Mexico [J]. Oecologia, 179(2): 585–597.
- ROSCHER C, SCHUMACHER J, LIPOWSKY A, et al., 2018. Functional groups differ in trait means, but not in trait plasticity to species richness in local grassland communities [J]. Ecology, 99(10): 2295–2307.
- SUN K, JIANG BY, ZHANG SH, et al., 2014. Study on the response of leaf size traits in *Hippophae tibetana* Schlecht with precipitation and temperature [J]. J NW Norm Univ (Nat Sci Ed), 50(6): 71–76. [孙坤, 蒋碧玉, 张世虎, 等, 2014. 西藏沙棘叶片性状对水热条件的响应研究 [J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 50(6): 71–76.]
- SUN MK, CHENG L, WANG MT, et al., 2018. Twig biomass allocation of woody species in evergreen broad-leaf forest, Wuyi Mountain [J]. Chin J Ecol, 37(6): 1815–1823. [孙蒙柯, 程林, 王满堂, 等, 2018. 武夷山常绿阔叶林木本植物小枝生物量分配 [J]. 生态学杂志, 37(6): 1815–1823.]
- WARTON DI, WEBER NC, 2002. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models [J]. Biom J, 44(2): 161–174.
- WARTON DI, WRIGHT IJ, FALSTER DS, et al., 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry [J]. Biol Rev Camb Philos Soc, 81(2): 259–291.
- WENG E, FARRIOR CE, DYBZINSKI R, et al., 2017. Predicting vegetation type through physiological and environmental interactions with leaf traits: evergreen and deciduous forests in an earth system modeling framework [J]. Glob Change Biol, 23: 2482–2498.
- YANG DM, MAO LC, PENG GQ, 2011. Within-twig biomass allocation in evergreen and deciduous broad-leaved species: Allometric scaling analyses [J]. Bull Bot Res, 31(4): 472–477. [杨冬梅, 毛林灿, 彭国全, 2011. 常绿和落叶阔叶木本植物小枝内生物量分配关系研究: 异速生长分析 [J]. 植物研究, 31(4): 472–477.]
- YOO CY, PENCE HE, JIN JB, et al., 2010. The *Arabidopsis* GTL1 transcription factor re-gulates water use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density via transrepression of SDD1 [J]. Plant Cell, 22(12): 4128–4141.
- ZHENG F, LI ZJ, QIU ZJ, et al., 2020. Effects of understory light on functional traits of evergreen broad-leaved forest saplings in Nanling Mountains, Guangdong Province [J]. Acta Ecol Sin, 40(13): 4516–4527. [郑芬, 李兆佳, 邱治军, 等, 2020. 广东南岭天然常绿阔叶林林下光环境对林下幼树功能性状的影响 [J]. 生态学报, 40(13): 4516–4527.]
- ZHENG Y, WEN ZM, SONG G, et al., 2014. The influence of environment and phylogenetic background on variation in leaf and fine root traits in the Yanhe River catchment, Shaanxi, China [J]. Acta Ecol Sin, 34(10): 2682–2692. [郑颖, 温仲明, 宋光, 等, 2014. 环境及遗传背景对延河流域植物叶片和细根功能性状变异的影响 [J]. 生态学报, 34(10): 2682–2692.]
- ZIRBEL CR, BASSETT T, GRMAN E, et al., 2017. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration [J]. J Appl Ecol, 54(4): 1070–1079.

(责任编辑 李 莉)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202101020

黄润霞, 孟金柳, 周本智, 等. 施氮和短时光辐射变化条件下毛竹幼苗光合限速因子分析 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 406–412.

HUANG RX, MENG JL, ZHOU BZ, et al. Limiting factors of photosynthesis of *Phyllostachys edulis* seedlings treated with nitrogen fertilized and and change of short-term light irradiance [J]. Guihaia, 2022, 42(3): 406–412.



施氮和短时光辐射变化条件下毛竹 幼苗光合限速因子分析

黄润霞¹, 孟金柳¹, 周本智^{1*}, 程信金², 羊美娟²,
汤丽萍², 王利仙², 羊荣富²

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江钱江源森林生态系统国家定位
观测研究站, 杭州 311400; 2. 浙江省建德市新安江林场, 浙江 建德 311600)

摘 要: 为了解析施氮和短时光辐射变化下毛竹幼苗的光合限速因子, 该文对毛竹幼苗进行施氮处理, 并在不同光照辐射条件下(高光: $1\ 200\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 低光: $200\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)测定其光响应曲线和 CO_2 响应曲线, 并利用改进的 FvCB 模型研究了毛竹幼苗的光合特性。结果表明: (1) 经过施氮处理的毛竹幼苗生物量显著高于对照, 且光饱和最大净光合速率(P_{Lmax})、表观羧化速率(CE)、最大羧化速率(V_{cmax})和最大电子传递速率(J_{max})均显著高于对照。(2) 短时的高光照条件下, 毛竹幼苗的 CO_2 饱和和最大净光合速率(P_{Cmax})、CE、叶肉细胞导度(g_m)、磷酸丙糖利用率(T_p)、 CO_2 饱和点(CSP)均显著大于低光照水平的植株。(3) 施氮处理并未改变毛竹幼苗的 g_m 大小, 而短时光辐射的降低则使得植株的 g_m 减少了 60.31%。因此, 氮素处理可以通过较高的 V_{cmax} 和 J_{max} 使得毛竹幼苗在光合作用过程中催化 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/氧化酶(Rubisco)蛋白酶的数量和活性较高, 促进了光合磷酸化和 NADPH 的合成, 提高了 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)的再生速率, 促使毛竹幼苗能够充分进行光合碳同化, 促进毛竹的高生长以及生物量积累。可以推断对未添加氮素的植株来说, Rubisco 的含量、活性和 RuBP 的再生能力是其光合限速因子。综上所述, 光照异质性影响了毛竹叶片内部的光合生理生化变化, 光照强度的降低能够有效地调控 g_m 和 T_p 的变化, 毛竹幼苗的光合作用主要受到 g_m 和 T_p 的限制。该研究表明, 施氮和短时光辐射的改变影响了毛竹幼苗的光合作用和碳获取, 同时对毛竹幼苗的生长和更新造成了影响。

关键词: 毛竹, 氮处理, 光辐射变化, 光合限速因子, FvCB 模型

中图分类号: Q945; S795.7 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)03-0406-07

Limiting factors of photosynthesis of *Phyllostachys edulis* seedlings treated with nitrogen fertilized and change of short-term light irradiance

HUANG Runxia¹, MENG Jinliu¹, ZHOU Benzhi^{1*}, CHENG Xinjin²,
YANG Meijuan², TANG Liping², WANG Lixian², YANG Rongfu²

收稿日期: 2021-04-23

基金项目: 国家自然科学基金(31670607); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(RISF2013002) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31670607); Special Project of Basic Scientific Research in National Nonprofit Scientific Research Institutes (RISF2013002)].

第一作者: 黄润霞(1993-), 博士研究生, 主要从事森林生态学研究, (E-mail) runxia.huang@foxmail.com。

*通信作者: 周本智, 研究员, 博士研究生导师, 主要从事森林生态与气候变化研究, (E-mail) benzhi_zhou@126.com。

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Qiangjiangyuan Forest Ecosystem Research Station, State Forestry Administration, Hangzhou 311400, China; 2. Zhejiang Jiande Xin Anjiang Forest Cener, Jiande 311600, Zhejiang, China)

Abstract: In order to understand the limiting factors of photosynthesis of *Phyllostachys edulis* seedlings under nitrogen addition and change of short-term light irradiance. The light response curve and CO_2 response curve were measured under different short-term light irradiance conditions (high light: $1\,200\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, low light: $200\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), and an improved FvCB model was used to study the photosynthetic characteristics of *P. edulis* seedlings with nitrogen fertilized. The results were as follows: (1) Biomass of *P. edulis* seedlings treated with nitrogen fertilized was significantly higher than that of control, and light saturated maximum net photosynthetic rate (P_{Lmax}), carboxylation efficiency (CE), maximum carboxylation rate (V_{cmax}) and maximum electron transport rate (J_{max}) were significantly higher than those of control. (2) CO_2 saturated maximum net photosynthetic rate (P_{Cmax}), CE, mesophyll conductance (g_m), triose phosphate utilization rate (T_p) and carbon dioxide saturation point (CSP) of *P. edulis* seedlings under high light level were significantly higher than those of low light level. (3) g_m has no differences after nitrogen fertilized, but it reduced 60.31% while the decrease of short-term light irradiance. In conclusion, *P. edulis* seedlings with nitrogen treatment increased the quantity and activity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) protease in photosynthesis process, promoted photosynthetic phosphorylation and NADPH synthesis, and improved the regeneration rate of ribulose-1, 5-bisphosphate (RuBP) through higher V_{cmax} and J_{max} , in order to fully assimilate photosynthetic carbon, promote the high growth and biomass accumulation. Therefore, it could be inferred that the content and activity of Rubisco and regeneration capacity of RuBP were the limiting factors of the photosynthesis rate, for the control *P. edulis* seedlings with no nitrogen. To sum up, light heterogeneity affect the photosynthetic physiological and biochemical changes inside the leaves of *P. edulis*, the decreasing of light intensity effectively regulate the changes of g_m and T_p , indicating that the photosynthesis of *P. edulis* seedlings are mainly limited by g_m and T_p . The research shows that nitrogen fertilized and the change of short-term light irradiance affect the photosynthesis and carbon acquisition of *P. edulis* seedlings, and also affect its growth and regeneration.

Key words: *Phyllostachys edulis*, nitrogen treatment, light irradiance change, limiting factors of photosynthesis, FvCB model

光合作用是植物生长的基础,是植物利用光能合成有机物的过程,为植物本身的生长提供能量,还可以维持大气的碳-氧平衡。Farquhar 等 (1980) 提出利用 Farquhar-von Caemmerer-Berry 生物化学光合模型 (FvCB 模型) 模拟植物叶片内部的光合生理生化反应过程,分析不同环境条件下植物光合系统的内在生理变化。研究表明,影响 C_3 植物叶片光合碳反应的主要因素包括 Rubisco 酶含量和活性、RuBP 的再生能力以及光合产物—磷酸丙糖运出叶绿体的能力 (Farquhar et al., 1980; Manter & Kerrigan, 2004)。利用 FvCB 模型,引入植物叶片的 Rubisco 最大羧化速率 (V_{cmax})、RuBP 再生最大速率 (J_{max})、磷酸丙糖利用率 (T_p) 和叶肉细胞导度 (g_m) 等光合生理特征参数的变化趋势,可以据此判断植物光合能力的变化,研究植物光合特征对环境变化的响应 (Sage, 1994; Evans & Loreto, 2000; Tholen et al., 2012)。

毛竹作为典型的 C_3 植物,因其生长快、用途

广、经济价值高而一直备受人们的青睐 (曹永慧等, 2007), 研究毛竹的光合特征可为将来毛竹林的经营管理提供理论依据。营养和光照条件是影响植物光合和生长的两大重要因素。氮素对植物光合器官的合成和活性具有重要的调节作用,研究表明,叶片氮含量与叶片 Rubisco 酶含量呈正相关关系 (Yamori et al., 2011; Xiong et al., 2015), 从而间接影响叶片 Rubisco 酶的羧化能力 (Nakano et al., 1997)。此外,叶片氮含量与 g_m 呈正相关 (Xiong et al., 2015), 因此,可以推断叶片氮含量可能通过调控 g_m 的变化来影响植物的光合作用。而光照是植物进行光合作用必不可少的要素之一,光照强度的变化对植物叶片光合作用具有重要的影响,尤其是生活在林下多变光环境中的幼苗。不同植物对环境光照强度变化的适应性存在很大差异。光照强度较低时会影响植物的光合作用,影响植物的生长发育,光照强度过高也可能由于光抑制而影响植物的光合功能。研究光照强度

对植物幼苗光合作用的影响,分析光环境变化对植物生长和更新的影响,为造林树种选择和结构配置,以及森林经营管理奠定理论基础。本试验选用毛竹幼苗进行施氮处理,进行了植物光合的光响应和 CO_2 响应曲线 (A/C_i 曲线) 的测定,并对毛竹幼苗在饱和光照水平和低光照水平分别测定 A/C_i 曲线,获得不同条件下毛竹幼苗的光合生理参数,以解决以下几个问题:(1) 氮素添加的毛竹幼苗通过哪些限速步骤的改善获得快速的生长;(2) 短时间光照条件的改变怎样影响植株的光合作用,处于不利光环境下的幼苗其光合限速因子是什么;(3) 氮素添加和短时间光照条件的变化是否改变毛竹幼苗的 g_m 值大小。

1 研究地概况及研究方法

1.1 研究地概况

试验设置在浙江钱江源森林生态系统定位观测研究站,地理位置为 $119^\circ 56' - 120^\circ 02' \text{ E}$ 、 $30^\circ 03' - 30^\circ 06' \text{ N}$,属于中亚热带季风气候,降水充沛,年平均降水量 1 441.9 mm,气候温和,年平均气温 16.1°C ,极端最高气温 40.2°C ,极端最低 -14.4°C (周本智和傅懋毅,2008)。

1.2 研究方法

1.2.1 毛竹幼苗的氮素处理 试验于 2014 年 4 月开始,试验苗木为健康、大小均匀的毛竹 2 年生实生幼苗 20 株,挖取该定位观测研究站内固定样地的土壤并过 1 cm 的钢筛以除去石块后,将毛竹幼苗种植于盆高 35 cm,盆径 30 cm 左右的花盆中,每盆装土约 5 kg,分别进行对照和施氮素处理,每组 10 株。施氮处理组中加入硝酸铵肥料,使每盆土壤供氮水平为纯氮 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (土)。

1.2.2 测定方法 2015 年 9—10 月 (晴天) 上午 9:00—12:00,每个处理选择 5 株生长良好的植株作为测定对象,选择自顶端向下第三或第四片完全受光的成熟叶,采用美国 Licor 公司 LI-6400 型便携式光合作用仪进行光响应曲线测定,采用原位测量方法,光合有效辐射强度分别设定 18 个梯度,具体为 2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、700、600、500、400、300、200、150、100、80、50、20、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,每个光强梯度下的平衡时间为 120 s,参考董志新等 (2007) 的方法对毛竹的净光合速率和光强的关系进行拟合。

测定毛竹叶片 CO_2 响应曲线时,测定时间和叶片选择同光响应曲线,根据光合作用光饱和点测定的结果,光源控制光强在 $1\,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光诱导 30 min,利用 Li-6400-01 液化钢瓶控制参比叶室中的 CO_2 浓度,设定 CO_2 浓度梯度为 400、300、200、100、50、300、450、500、600、800、1 000、1 200、1 500、1 800、2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,每个 CO_2 浓度梯度下的平衡时间为 120 s,测定并记录每个 CO_2 浓度梯度下的 P_n 。

为了模拟植物叶片内部的光合生理生化反应过程,采用 Gu & Sun 改进的 FvCB 光合模型 (Gu et al., 2010; Gu & Sun, 2013),获得植株的 V_{cmax} 、 J_{max} 、 g_m 和 T_p 等光合参数,预测毛竹叶片活体光合系统的内在生理生化变化,加深对毛竹光合生理机制的理解。对生化模型无法计算的光合能力和 CO_2 饱和点,利用光合- CO_2 的经验模型进行估计 (董志新等,2007)。

1.2.3 FvCB 模型 利用 Gu & Sun 改进的 FvCB 光合模型,假定 C_3 植物有相同的 Rubisco 酶动力常数 (K_c 和 K_o),由于 FvCB 模型本身可能存在超拟合现象,一般把 Γ^* 作为输入常数,在进行模型拟合时采用变点模型,用特有的拟合方法进行拟合 (Gu et al., 2010; Gu & Sun, 2013)。该拟合方案克服了 Rubisco 酶活性限制阶段到 RuBP 再生速率限制阶段转换点以及 RuBP 再生速率限制到 T_p 限制转换点分界人为划分的缺点,且获得的最佳阶段分配组合也符合这 3 个阶段的实际顺序,是一种较好的拟合方法 (Gu et al., 2010)。

对于传统的 FvCB 模型,下列公式描述了植物的光合和其限速步骤:

假设 $C_c > (1+3\alpha) \Gamma^*$,

$$A = \min\{W_c, W_j, W_p\} \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_c}\right) - R_d,$$

$$C_c = C_i - \frac{A}{g_m}.$$

式中: C_c 表示叶绿体内 CO_2 分压; α 表示光呼吸中未返回的乙醇酸所含 C 占的比例; Γ^* 表示叶绿体内 CO_2 补偿点; A 表示 CO_2 净吸收率; W_c 表示 Rubisco 限制下的羧化速率; W_j 表示 RuBP 再生限制下的羧化速率; W_p 表示 T_p 限制下的羧化速率; R_d 表示暗呼吸速率; C_i 表示胞间 CO_2 分压; g_m 表示叶肉 CO_2 导度。

$$W_c = \frac{V_{\text{cmax}} C_c}{C_c + K_{c0}};$$

$$K_{co} = K_c \left(1 + \frac{O}{K_o} \right).$$

式中: V_{cmax} 表示最大羧化速率; K_{co} 表示合成参数; K_c 表示 CO_2 米氏常数; K_o 表示 O_2 米氏常数; O 表示 O_2 分压。

$$W_j = \frac{JC_c}{4C_c + 8\Gamma^*};$$

$$J = \frac{\sigma I + J_{max} - \sqrt{(\sigma I + J_{max})^2 - 4\theta\sigma I J_{max}}}{2\theta}.$$

式中: J 表示电子的传递速率; J_{max} 表示最大电子传递速率; I 表示入射光强度; σ 是一个计算被分配到光系统 I 和光系统 II 中可利用光谱的叶片吸收率的合成参数; θ 是一个曲率参数。

$$W_p = \frac{3T_p C_c}{C_c - (1 + 3\alpha)\Gamma^*}.$$

式中: T_p 表示磷酸丙糖利用率。当 α 为 0 时, $A_p = 3T_p - R_d$, A_p 表示假定 T_p 限制下的 CO_2 净吸收率。

本试验采用的 FvCB 改进模型, 参考 Gu 等 (2010) 的方法拟合光合生理参数。

1.2.4 生物量测定 在处理 180 d 后, 于 2015 年 10 月对毛竹全部幼苗进行整株收获, 测量从土面至最长枝条顶端长度 (cm) 作为幼苗的株高; 整株挖出清洗并于烘箱 80 °C 烘干至恒重, 获得幼苗生物量 (干重) 数据。

1.3 数据处理

毛竹不同氮素处理间光合参数的差异及幼苗株高和生物量的差异性分析采用独立样本 t 检验 (Independent-Samples t test); 不同光辐射水平下对照毛竹幼苗光合参数的差异采用配对数据的 t 检验 (Paired-Samples t test) 进行分析。

以上所有数据统计分析和绘图均在软件 SPSS 13.0 (SPSS Inc., 2005) 和 Microsoft Excel 中完成。

2 结果与分析

2.1 施氮对毛竹幼苗光合生理的影响

氮素处理的毛竹幼苗 P_{Lmax} 和表观羧化速率 (carboxylation efficiency, CE) 显著大于对照幼苗, 光补偿点 (light compensation point, LCP) 显著小于对照植株, 说明氮素处理使得植株利用低光和低浓度 CO_2 能力较强, 在饱和光强下光合能力强, 生长旺盛。但氮素处理植株在 R_d 、 g_m 和 T_p 几项参数

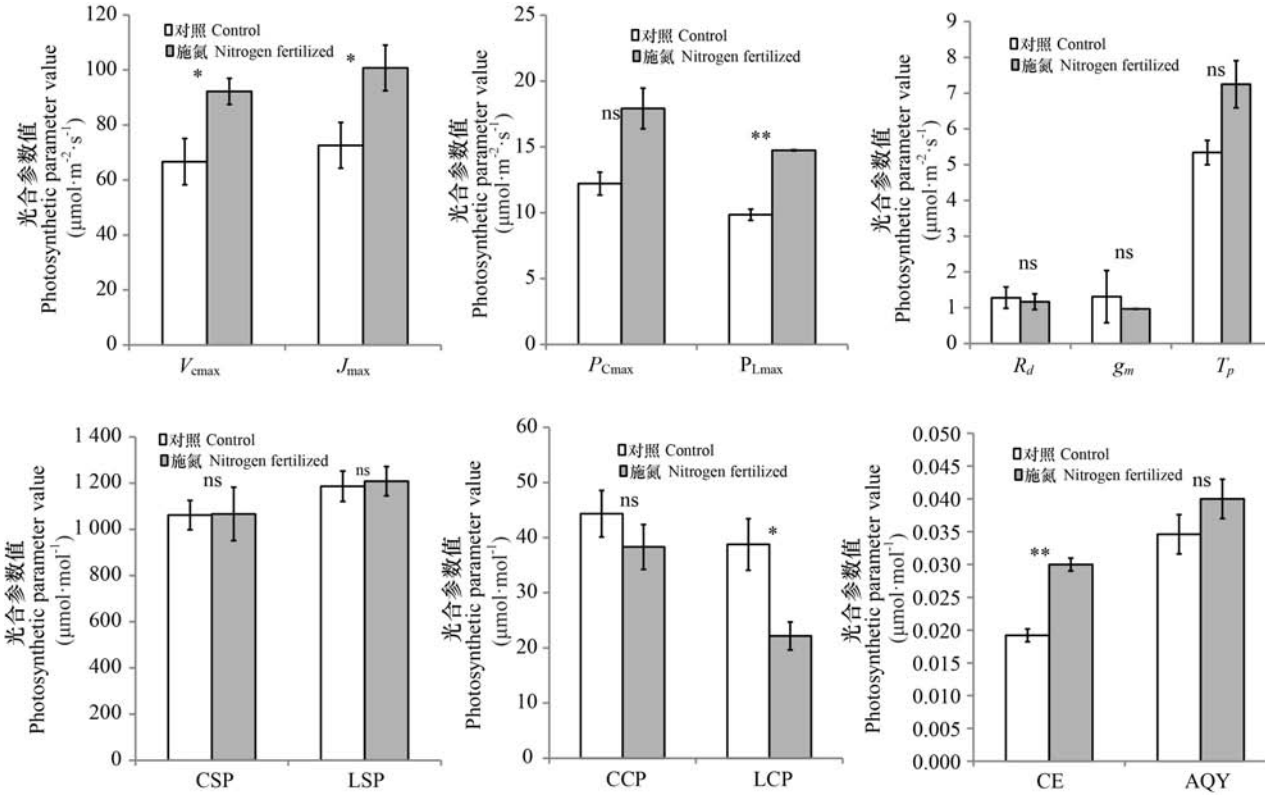
上并不占优势, 同对照植株差异性不大 ($P > 0.05$), V_{cmax} 和 J_{max} 则显著大于对照植株 (P 分别为 0.043 和 0.047)。另外, 氮素处理并未改变植株的 CO_2 饱和点和补偿点。在饱和 CO_2 浓度下, 施氮植株 P_{cmax} 和对照也无显著差异 ($P = 0.062$), 说明 CO_2 浓度的增加可在一定程度上弥补氮肥的缺失带来的影响 (图 1)。从生长上来看, 处理 180 d 后氮素添加的植株无论在高生长和生物量积累方面都显著优于对照植株 (表 1, $P < 0.05$)。

2.2 短时光辐射变化对毛竹幼苗光合参数的影响

由表 2 可知, 对毛竹幼苗在高低两种有效光合辐射下测量其 A/C_i 曲线, 低光时植株的 g_m 、 T_p 、 P_{cmax} 、CE 均显著小于高光照水平的植株 ($P < 0.05$), CO_2 补偿点 (carbon dioxide compensation point, CCP) 显著大于高光照水平植株 ($P < 0.05$), V_{cmax} 和 J_{max} 则无明显差异, 高光照水平和低光照水平植株的 CO_2 饱和点 (carbon dioxide saturation point, CSP) 存在临界显著性 ($P = 0.052$), 高光照水平植株的 CSP 较高。有效光合辐射短时间的降低使得毛竹幼苗的 g_m 平均减少了 60.31%, T_p 减少了 46.44%, CCP 增加了 94.56%, P_{cmax} 减少了 54.63%, CE 减少了 36.84%。

3 讨论与结论

氮素对植物光合器官的合成和活性具有十分重要的调节作用 (Maroco et al., 2002)。对毛竹的氮素处理结果可知, 氮素处理的毛竹幼苗叶片较大, 叶色深绿, 从其光合参数分析, 氮素处理植株的 P_{Lmax} 和 CE 显著大于对照幼苗, 说明其利用 CO_2 能力较强, 生长旺盛。施氮植株的 V_{cmax} 和 J_{max} 显著大于对照植株 (P 分别为 0.043 和 0.047), 这同前人的研究结果相同, 因为随着叶片氮素含量的增加, 光合作用的关键酶—Rubisco 含量呈同比例增加的趋势, 叶片最大羧化速率也有相应的提高 (Maroco et al., 2002), 叶绿素含量也同比例增加 (贾瑞丰等, 2012), 叶片最大电子传递速率也会相应提高 (张绪成和上官周平, 2009; Evans & Poorter, 2010)。但氮素处理植株在 R_d 、 g_m 和 T_p 几项参数上并不占优势, 同对照植株差异性不大 ($P > 0.05$), 这和已知的某些研究结果并不一致, Sawada 等 (2005) 和 Chen 等 (2001) 的研究发现, 施氮可降低同化产物积累, 增加某些物种叶片 T_p ,



数据=平均值±标准误。 $V_{\max}$. 最大羧化速率; $J_{\max}$. 最大电子传递速率; R_d . 光下暗呼吸速率; g_m . 叶肉细胞导度; T_p . 磷酸丙糖利用率; $P_{C\max}$. CO_2 饱和最大净光合速率; $P_{L\max}$. 光饱和最大净光合速率; CCP . CO_2 补偿点; LCP . 光补偿点; CSP . CO_2 饱和点; LSP . 光饱和点; CE . 表观羧化速率; AQY . 表观量子效率. ns 表示无差异; * 表示差异显著 ($P < 0.05$); ** 表示差异极显著 ($P < 0.01$).
Data= $\bar{x} \pm s_x$. $V_{\max}$. Maximum carboxylation rate; $J_{\max}$. Maximum electron transport rate; R_d . Dark respiration rate at light; g_m . Mesophyll conductance; T_p . Triose phosphate utilization rate; $P_{C\max}$. CO_2 saturated maximum net photosynthetic rate; $P_{L\max}$. Light saturated maximum net photosynthetic rate; CCP . Carbon dioxide compensation point; LCP . Light compensation point; CSP . Carbon dioxide saturation point; LSP . Light saturation point; CE . Carboxylation efficiency; AQY . Apparent quantum yield. ns indicates not significant differences; * indicates significant differences ($P < 0.05$); ** indicates extremely significant differences ($P < 0.01$).

图 1 毛竹施氮和对照处理各光合参数比较

Fig. 1 Comparisons of photosynthetic parameters between nitrogen fertilized and control plants

表 1 毛竹施氮和对照处理植株株高和生物量比较
Table 1 Comparisons of height and biomass between nitrogen fertilized and control plants

处理 Treatment	株高 Height (cm)	生物量 Biomass (g)
对照 Control	28.5±4.6a	17.04±4.54a
施氮 Nitrogen fertilized	43.03±2.72b	56.27±10.66b

注: 同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).

从而使磷酸丙糖对光合作用的限制降低 (Zhang & Dang, 2006); 某些研究表明 g_m 也随叶片氮素含量的增加而显著提高 (Bown et al., 2009; Yamori et

al., 2011)。我们的试验结果并未支持这些结论, 可能是所研究物种间的差异造成的结果。而且也有学者认为叶肉导度是一个物理过程, 其大小只受温度等影响 CO_2 分子运动 (Sun et al., 2013), 因此, 施氮本身可能不会改变植株的叶肉细胞导度大小。另外, 氮素处理并未改变植株的 CO_2 饱和点和补偿点。总体说来, 氮素处理的毛竹幼苗通过其较大的 $V_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 获得优于对照植株的生长, 使得其高生长和生物量积累方面都显著优于对照幼苗 ($P < 0.05$); 较高的 $V_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 使得毛竹幼苗在光合作用过程中催化 Rubisco 蛋白酶的数量和活性较高, 促进了光合磷酸化和 NADPH 的合成, 提高了 RuBP 的再生速率, 促使毛竹幼苗能够充分进

表 2 短时光高和低光水平下毛竹对照植株
光合参数差异性比较

Table 2 Comparisons of photosynthetic parameters of
Phyllostachys edulis control plants under
high light and low light levels

光合参数 Parameter	高光 High light	低光 Low light	独立样本 <i>t</i> 检验 统计量 <i>t</i>	自由度 <i>df</i>	<i>P</i> 值 <i>P</i> value
V_{emax} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	66.6± 8.34	69.94± 11.82	-0.111	2	0.922
J_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	72.62± 3.98	56.59± 9.14	0.510	2	0.661
R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	1.28± 0.2	2.11± 0.81	-0.718	2	0.547
g_m ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	1.31± 0.2	0.52± 0.03	4.828	2	0.040
T_p ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	5.34± 0.51	2.86± 0.33	13.216	2	0.006
CCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	44.34± 4.23	86.27± 4.43	-11.215	2	0.008
CSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	1064.97± 56.7	823.59± 41.61	4.202	2	0.052
P_{Cmax} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	12.21± 0.87	5.54± 0.45	15.477	2	0.004
CE ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	0.019± 0.001	0.012± 0.002	7.738	2	0.016

注：表格中缩写具体见图 1。
Note: Abbreviations in the table are shown in Fig. 1.

行光合碳同化。反之,对未获得氮素添加的植株而言,Rubisco 的含量、活性和 RuBP 的再生速率则是其光合的限速因子。

光是植物生长、发育最重要的环境因子之一,因此,一直被认为是植物群落特别是森林演替过程中促进物种替代的主要因子之一(姚志刚等, 2010)。一般认为光照增加可以促进光合作用,有利于幼苗积累生物量,但是光照强度的不同会导致生物量分配的差异。在弱光条件下,植物幼苗为了增加对光的捕获,将更多的生物量分配到叶片中来(King, 2003);而在高光强条件下,随着蒸腾作用的增强,植物幼苗为了满足对水分的需求,将更多的生物量分配到植物根部(Poorter, 1999)。短时光辐射的改变,影响了毛竹幼苗的光合作用进程,这对于毛竹幼苗的碳获取及其存活和生长具有重要的作用。在高低两种有效光合辐射下,毛竹幼苗的一些光合参数表现出显著的差异(表 3),表现为高光强下植株的 P_{Cmax} 、CE、 g_m 、 T_p 、CSP 均显著大于低光照水平的植株,结果表明低光照水平下植物较低的光合能力是由于较小的 g_m 和 T_p 导致的,即处于不利

光环境下的毛竹幼苗,叶肉细胞导度和磷酸丙糖的转运速率是其光合限速因子。研究表明,短时间内(几分钟内),光照强度的降低能够有效地调控 g_m 的大小(Douthé et al., 2011, 2012; Xiong et al., 2015; Fini et al., 2016)。我们的研究也发现光照强度从 $1\ 200\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 降低至 $200\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 使得毛竹幼苗的 g_m 平均降低了 60.31%。前人的研究表明,光照对 g_m 的影响,可能是通过影响叶绿体的运动、膨胀或者缩小造成的(Loreto et al., 2009);也有研究认为光呼吸显著影响 g_m (Tholen & Zhu, 2011),低光照条件下,光呼吸减小,导致表观 g_m 降低,但是不能影响 g_m 对光照的响应(Douthé et al., 2011)。探讨光照异质性对植物幼苗的影响,有助于更好地了解植物幼苗更新和生长对光环境改变的响应,对森林群落的更新演替,生物多样性的维持等具有重要的意义。

通过对氮素添加的毛竹和对照毛竹幼苗光合特性的比较,发现(1)氮素处理的毛竹幼苗 P_{Lmax} 和 CE 显著大于对照幼苗,说明其在饱和光强下同化 CO_2 能力更强,通过其较大的 V_{emax} 和 J_{max} 获得优于对照植株的生长;(2)氮素处理的毛竹幼苗 P_{Cmax} 和对照幼苗差异不显著,说明高浓度的 CO_2 可弥补氮素的缺失带来的影响;(3)分析高低两种光合有效辐射条件下对照植株的 A/C_i 曲线可知,高光强下植株的 P_{Cmax} 、CE、 g_m 、 T_p 、CSP 均显著大于低光照水平的植株,结果表明低光照水平下植物较低的光合能力是由于较小的 g_m 和 T_p 所致;(4)氮素处理并未改变毛竹幼苗的 g_m 大小,而短时光辐射的降低则使植株的 g_m 减少了 60.31%,其机理还有待于进一步研究。

参考文献:

BOWN HE, WATT MS, MASON EG, et al., 2009. The influence of nitrogen and phosphorus supply and genotype on mesophyll conductance limitations to photosynthesis in *Pinus radiata* [J]. *Tree Physiol*, 29(9): 1143–1151.

CAO YH, XIAO JH, CHEN SL, et al., 2007. The Effect of soil nutrient around broad-leaved trees on *Phyllostachys edulis* growth in the mixed forest [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 31(6): 43–47. [曹永慧, 萧江华, 陈双林, 等. 2007. 竹阔混交林阔叶树土壤养分对毛竹生长的影响 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 31(6): 43–47.]

CHEN GY, YONG ZH, LIAO Y, et al., 2005. Photosynthetic acclimation in rice leaves to free air CO_2 enrichment related to both ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylation limitation and ribulose-1, 5-bisphosphate regeneration limitation [J]. *Plant Cell Physiol*, 46(7): 1036–1045.

- DONG ZX, HAN QF, JIA ZK, et al., 2007. Photosynthesis rate in response to light intensity and CO₂ concentration in different alfalfa varieties [J]. *Acta Ecol Sin*, 7(6): 2272–2278. [董志新, 韩清芳, 贾志宽, 等, 2007. 不同苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 品种光合速率对光和 CO₂ 浓度的响应特征 [J]. *生态学报*, 7(6): 2272–2278.]
- DOUTHE C, DREYER E, EPRON D, et al., 2011. Mesophyll conductance to CO₂, assessed from online TDL-AS records of ¹³CO₂ discrimination, displays small but significant short-term responses to CO₂ and irradiance in *Eucalyptus* seedlings [J]. *J Exp Bot*, 62(15): 5335–5346.
- DOUTHE C, DREYER E, BRENDEN O, et al., 2012. Is mesophyll conductance to CO₂ in leaves of three *Eucalyptus* species sensitive to short-term changes of irradiance under ambient as well as low O₂? [J]. *Funct Plant Biol*, 39(5): 435–448.
- EVANS JR, LORETO F, 2000. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves [M]//LEEGOOD RC. *Photosynthesis: physiology and metabolism*. Amsterdam: Academic Publishers: 321–351.
- EVANS JR, POORTER H, 2001. Photostic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain [J]. *Plant Cell Environ*, 24(8): 755–767.
- FARQUHAR GD, VON CAEMMERER S, BERRY JA, 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species [J]. *Planta*, 149(1): 78–90.
- FINI A, LORETO F, TATTINI M, et al., 2016. Mesophyll conductance plays a central role in leaf functioning of Oleaceae species exposed to contrasting sunlight irradiance [J]. *Physiol Plant*, 157(1): 54–68.
- GU LH, PALLARDY SG, TU K, et al., 2010. Reliable estimation of biochemical parameters from C₃ leaf photosynthesis-intercellular carbon dioxide response curves [J]. *Plant Cell Environ*, 33(11): 1852–1874.
- GU LH, SUN Y, 2013. Artefactual responses of mesophyll conductance to CO₂ and irradiance estimated with the variable *J* and online isotope discrimination methods [J]. *Plant Cell Environ*, 37(5): 1231–1249.
- JIA RF, YIN GT, YANG JC, et al., 2012. Effects of different nutrient deficiency on *Calophyllum inophyllum* L. seedlings [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 36(6): 33–36. [贾瑞丰, 尹光天, 杨锦昌, 等, 2012. 不同缺素处理对红厚壳幼苗生长的影响 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 36(6): 33–36.]
- KING DA, 2003. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings [J]. *Funct Ecol*, 17(4): 482–488.
- LORETO F, TSONEV T, CENTRITTO M, 2009. The impact of blue light on leaf mesophyll conductance [J]. *J Exp Bot*, 60(8): 2283–2290.
- MAROCO JP, BREIA E, FARIA T, et al., 2002. Effects of long-term exposure to elevated CO₂ and N fertilization on the development of photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. [J]. *Plant Cell Environ*, 25(1): 105–113.
- MANTER DK, KERRIGAN J, 2004. A/C_i curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance [J]. *J Exp Bot*, 55(408): 2581–2588.
- NAKANO H, MAKINO A, MAE T, 1997. The effect of elevated partial pressures of CO₂ on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves [J]. *Plant Physiol*, 115(1): 191–198.
- POORTER L, 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits [J]. *Funct Ecol*, 13(3): 396–410.
- SAGE RF, 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective [J]. *Photosynth Res*, 39(3): 351–368.
- SAWADA S, KUNINAKA M, WATANABE K, 2001. The mechanism to suppress photosynthesis through end product inhibition in single rooted soybean leaves during acclimation to CO₂ enrichment [J]. *Plant Cell Environ*, 24(10): 1093–1102.
- SUN Y, GU LH, DICKINSON RE, et al., 2013. Asymmetrical effects of mesophyll conductance on fundamental photosynthetic parameters and their relationships estimated from leaf gas exchange measurements [J]. *Plant Cell Environ*, 37(4): 978–994.
- THOLEN D, ZHU XG, 2011. The mechanistic basis of internal conductance: A theoretical analysis of mesophyll cell photosynthesis and CO₂ diffusion [J]. *Plant Physiol*, 156(1): 90–105.
- THOLEN D, ETHIER G, GENTY B, et al., 2012. Variable mesophyll conductance revisited: theoretical background and experimental implications [J]. *Plant Cell Environ*, 35(12): 2087–2103.
- XIONG D, LIU XI, LIU L, et al., 2015. Rapid responses of to changes of CO₂ concentration, temperature and irradiance are affected by N supplements in rice [J]. *Plant Cell Environ*, 38(12): 2541–2550.
- YAMORI W, NAGAI T, MAKINO A, 2011. The rate-limiting step for CO₂ assimilation at different temperatures is influenced by the leaf nitrogen content in several C₃ crop species [J]. *Plant Cell Environ*, 34(5): 764–777.
- YAO ZG, WANG ZS, YAN C, et al., 2010. The photosynthesis response to different light intensity for the endangered plant *Parrotia subaequalis* [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 34(3): 83–88. [姚志刚, 王中生, 颜超, 等, 2010. 濒危植物银缕梅幼苗对不同光强的光合响应 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 34(3): 83–88.]
- ZHANG XC, SHANGGUAN ZP, 2009. The responses of photosynthetic electron transport and partition in the winter wheat leaves of different drought resistances to nitrogen levels [J]. *Plant Physiol Comm*, 45(1): 13–18 [张绪成, 上官周平, 2009. 抗旱性不同品种的小麦叶片中光合电子传递和分配对氮素水平的响应 [J]. *植物生理学通讯*, 45(1): 13–18.]
- ZHANG SR, DANG QL, 2006. Effects of carbon dioxide concentration and nutrition on photosynthetic functions of white birch seedlings [J]. *Tree Physiol*, 26(5): 1457–1467.
- ZHOU BZ, FU MY, 2008. Fine root production and turnover of *Phyllostachys pubescens* stands in Miaoshanwu Nature Reserve [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 30(2): 239–245. [周本智, 傅懋毅, 2008. 庙山坞自然保护区毛竹林细根生产和周转研究 [J]. *江西农业大学学报*, 30(2): 239–245.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202101059

赵国胜, 李伏生, 农梦玲. 等氮滴灌对宿根蔗产量及土壤氧化亚氮排放的影响 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 413–421.

ZHAO GS, LI FS, NONG ML. Effects of fertigation under equal nitrogen on ratoon yield and nitrous oxide emissions in soil [J].

Guihaia, 2022, 42(3): 413–421.



等氮滴灌对宿根蔗产量及土壤氧化亚氮排放的影响

赵国胜, 李伏生, 农梦玲*

(广西大学 农学院, 南宁 530004)

摘 要: 为得到合理的水肥管理措施, 研究等氮量下不同滴灌施肥比例对宿根蔗产量以及不同生育期蔗田土壤氧化亚氮(N_2O)通量和无机氮含量的影响, 并分析蔗田土壤 N_2O 通量与无机氮含量之间的关系。该文以自然降雨 W_0 为对照, 设置 2 种滴灌灌水水平 W_1 (田间持水量的 75%) 和 W_2 (田间持水量的 85%), 等量氮肥 ($\text{N } 300 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) 下设 4 种滴灌施肥比例 F_{10} (100% 基肥)、 F_{55} (50% 基肥, 50% 滴灌追肥)、 F_{37} (30% 基肥, 70% 滴灌追肥)、 F_{19} (10% 基肥, 90% 滴灌追肥), 测定不同处理宿根蔗产量、农艺性状 (单茎重、株高、蔗茎直径、公顷有效茎数)、3 个生育期蔗田土壤 N_2O 通量以及土壤硝态氮、亚硝态氮和铵态氮的含量。结果表明: (1) W_1F_{55} 和 W_2F_{55} 处理甘蔗产量较高, 分别为 $102.4 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $97.8 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$; 相同灌水量下 F_{55} 处理土壤 N_2O 排放通量较低。(2) 蔗田土壤 N_2O 通量与土壤铵态氮含量之间呈显著负相关, 相关系数为 -0.497 ($P < 0.05, n = 24$); 合理的滴灌施肥比例能有效提高甘蔗产量并减少土壤 N_2O 的排放。因此认为, 等氮条件下滴灌施肥比例为 5 : 5 的处理, 不仅宿根蔗相对高产, 而且能减少蔗田土壤 N_2O 的排放。

关键词: 氧化亚氮, 甘蔗生产, 无机氮, 灌溉施肥, N_2O 排放

中图分类号: Q948.113 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)03-0413-09

Effects of fertigation under equal nitrogen on ratoon yield and nitrous oxide emissions in soil

ZHAO Guosheng, LI Fusheng, NONG Mengling*

(College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract: In order to get reasonable water and fertilizer management measures, the effects of different fertigation proportions under the same nitrogen (N) rate on the yield of ratoon and nitrous oxide (N_2O) flux and inorganic N content in soil at the different growth stages were studied, the relationships between soil N_2O flux and inorganic N content were analyzed. Taking natural rainfall (W_0) as the control, two drip irrigation levels, W_1 (75% of field water capacity) and W_2 (85% of field water capacity) and four fertigation proportions at the same N rate ($\text{N } 300 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$), F_{10} (100% basal fertilizer), F_{55} (50% basal fertilizer, 50% fertigation topdressing), F_{37} (30% basal fertilizer, 70% fertigation topdressing) and F_{19} (10% basal fertilizer, 90% fertigation topdressing) were designed. Agronomic traits (stalk weight, plant height, stalk diameter and effective stalks per hectare) and yield of sugarcane, the N_2O flux and the contents of nitrate, nitrite and ammonium nitrogen in soils at the three growth stages were determined. The results

收稿日期: 2021-07-20

基金项目: 国家自然科学基金 (31760603); 广西科技计划-基地和人才专项 (AD17195060) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31760603); Guangxi Science and Technology Plan-Base and Talent Special Project (AD17195060)]。

第一作者: 赵国胜 (1995-), 硕士, 主要从事水肥资源利用与环境方面的研究, (E-mail) 1966446028@qq.com。

*通信作者: 农梦玲, 博士, 高级实验师, 主要从事水肥资源利用方面的研究, (E-mail) mengling189@126.com。

were as follows: (1) The ratoon yields in W_1F_{55} and W_2F_{55} were higher, i.e. $102.4 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ and $97.8 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, respectively; Soil N_2O emission flux in F_{55} was lower under the same irrigation amount. (2) There was a significant negative correlation between soil N_2O flux and ammonium nitrogen content, with a correlation coefficient of -0.497 ($P < 0.05$, $n = 24$); A reasonable fertilization proportion with drip irrigation can effectively increase sugarcane yield and reduce soil N_2O emission. Therefore, the treatment with a fertigation proportion of 5 : 5 under the same N rate can not only have a relatively high yield of ratoon, but also reduce the N_2O emission from the sugarcane soil.

Key words: nitrous oxide, sugarcane yield, inorganic nitrogen, fertigation and fertilizer, N_2O emission

氧化亚氮(N_2O)是对全球气候变化有重要影响的温室气体(Ghosh et al., 2003),大气中 N_2O 浓度的增加使得气候变暖等环境问题日益严峻(Signor & Cerri, 2013)。IPCC(2007)指出,农田土壤作为农业 N_2O 的最大排放源,占农业 N_2O 排放总量的80%左右。在进行作物生产时,部分地区为了追求高产,盲目进行高肥高水的管理方式,不仅造成水肥资源的浪费而且会增加农田 N_2O 排放,从而对环境造成污染。因此,研究合理的水肥管理措施对降低农田 N_2O 排放和缓解全球变暖问题具有重要意义。氮进入土壤后经硝化反应被氧化成亚硝酸盐和硝酸盐,硝酸盐经反硝化过程还原为氮气($\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$)的过程中产生 N_2O ,此外部分硝化微生物在低氧环境也能够将亚硝酸盐还原为 N_2O 。 N_2O 是硝化与反硝化过程的中间产物和副产物(Xu et al., 2016),无机氮作为硝化和反硝化作用的底物,其含量显著影响该过程中 N_2O 的排放。实际耕作中,施肥量、追肥比例、灌水量和灌水方式等都可能对农田 N_2O 排放产生影响。前人研究表明, N_2O 排放量随氮肥用量的增加而增加(Snyder et al., 2009)。调整基追肥比例可使施肥与作物需肥规律相符合,在获得最大产量的同时农田 N_2O 的排放也在改变,如夏季玉米等氮量追肥,多次追肥的 N_2O 排放量可能高于一次或两次施肥(Gao et al., 2014)。灌溉量和灌溉方式均对土壤有效氮形态、理化性状以及微生物活性有一定影响,进而对土壤 N_2O 排放产生影响。有研究显示,与沟灌相比,滴灌可减少大约50%的 N_2O 排放量(Kallenbach et al., 2010)。灌溉量主要通过改变土壤湿度,进而影响土壤中 N_2O 的生成和气体向大气扩散的过程(吕晓东和王婷,2018)。

滴灌施肥作为新型的低压节水灌溉技术,节水、节肥和节省劳动力的优点使得滴灌大量投入甘蔗生产。由于广西是全国最大的甘蔗产地,甘蔗常

年种植面积占80万 hm^2 ,占全国的60%以上,因此蔗田 N_2O 排放问题对广西来说尤为关键。虽然前人在施肥量、肥料种类以及施肥深度等方面对农田氧化亚氮排放的影响有较多研究,但有关等氮滴灌施肥条件下蔗田 N_2O 排放特征以及 N_2O 排放通量与土壤无机氮含量的关系尚未有定论。因此,本文通过滴灌施肥试验,研究等氮量下不同滴灌施肥比例对宿根蔗农艺性状(单茎重、株高、蔗茎直径、公顷有效茎数)、产量和含糖量以及不同生育期蔗田土壤 N_2O 排放通量和无机氮含量的影响,并探讨蔗田土壤 N_2O 排放通量和无机氮含量的关系,为蔗田土壤 N_2O 减排和甘蔗生产提供合理的水氮管理依据。

1 材料与方法

1.1 材料和试验地概况

供试甘蔗为“桂糖42号”第一年宿根蔗。

不同滴灌灌水量和施肥比例试验在广西大学移动干旱棚中进行。该移动棚可以通过电控传感器控制移动棚移动,达到遮蔽或露天的效果。降雨时根据试验方案选择避雨或接受雨水(对照处理),天气晴朗时移动棚移开使作物更好接受阳光。供试土壤为赤红壤,试验前0~20 cm耕层土壤的主要理化性质如下:容重 $1.42 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$,田间持水量24.9%,pH 6.62,全氮 $1.3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,有机质 $17.39 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,碱解氮 $94.52 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷 $99.78 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾 $85.6 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。试验期间日降雨量和日均温见图1,甘蔗分蘖期、伸长期和成熟期降雨量分别为183.8、662.0、64.6 mm,试验期间总降雨量为910.4 mm。

1.2 试验方法和管理

以自然降雨处理 W_0 为对照,设立2种滴灌灌水量水平,即 W_1 和 W_2 ,分别使土壤含水量保持在田间持水量的75%和85%。在各处理施用沤熟牛粪($22500 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)、磷肥(P_2O_5 $180 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)和

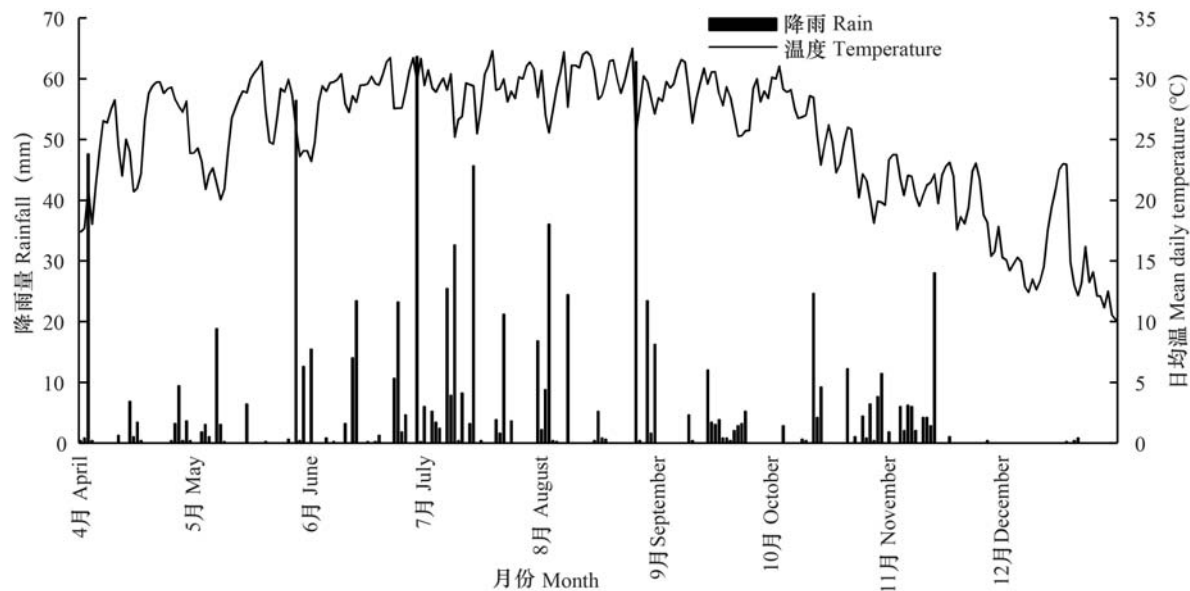


图 1 试验期间日降雨量和日均温
Fig. 1 Daily rainfall and mean daily temperature during experimental period

钾肥(K_2O 240 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)作基肥基础上,等量氮肥(N 300 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)下,设 4 种滴灌施肥比例,即 F_{10} (100%基肥)、 F_{55} (50%基肥,50%滴灌追肥)、 F_{37} (30%基肥,70%滴灌追肥)、 F_{19} (10%基肥,90%滴灌追肥)。基肥部分,施肥方式为土壤施肥;追肥部分,施肥方式为滴灌施肥,追施氮肥分别在幼苗期施 10%、分蘖期 20%、伸长期 60%(分 2 次施入,每次 30%),成熟前期 10%,随滴灌施入。本试验为不完全随机区组,共 8 个处理,处理代号分别为 W_0F_{10} 、 W_1F_{10} 、 W_1F_{55} 、 W_1F_{37} 、 W_2F_{10} 、 W_2F_{55} 、 W_2F_{37} 和 W_2F_{19} ,其中 W_0F_{10} 为对照处理。每个处理设立 3 个小区,共 24 个小区,小区面积为 8.64 m^2 (3.6 m $\times$ 2.4 m)。小区之间用水泥砖墙(厚 25 cm,深 80 cm)隔开,做到各处理间水分相互不渗漏。

滴灌施肥时,将事先溶于水中的肥料通过比例施肥器加入到滴灌带,随水分进入土壤。滴灌带均匀摆放在甘蔗两侧,以保证水分和肥料均匀分布在甘蔗植株两侧。各生育期利用便携式土壤水分测量仪 TRIME-PICO-IPHTDRAZS-100 (德国 IMKO)观测土壤含水量,用水表控制灌水量,不同灌水水平各生育期灌水时间和灌水量见表 1。

试验用牛粪(有机质 14.3%、 N 0.76%、 P_2O_5 0.85%、 K_2O 0.59%),氮肥为尿素(N 质量分数为 46%,陕西陕化煤化工集团有限公司产品),磷肥

为钙镁磷肥(P_2O_5 质量分数为 18%,云南昆阳磷肥厂有限公司产品),钾肥为硫酸钾(K_2O 质量分数为 52%,广东米高化工有限公司产品)。

试验于 2019 年 3 月 16 日补苗,3 月 31 日施基肥,4 月 10 日追施苗期肥,4 月 24 日追施分蘖期肥,6 月 22 日追施伸长前期肥,8 月 25 日追施伸长中期肥,11 月 11 日追施成熟前期肥,12 月 1 日试验小区收获所有甘蔗,测定实际甘蔗产量。

1.3 样品采集和测定

1.3.1 植物样品采集和测定 甘蔗定苗后,每个小区随机选取 10 株甘蔗用红色塑料绳标记(不影响甘蔗正常生长)。在甘蔗成熟后将每个小区预先标记的 10 株甘蔗样品采收,测定甘蔗的单茎重、株高、蔗茎直径以及蔗糖含量。

甘蔗成熟后对小区全部甘蔗进行砍收,测定小区实际蔗茎产量为甘蔗产量。单茎重是将甘蔗茎切长 50 cm 左右小段,用电子秤称量的质量。株高:用卷尺测量甘蔗基部至蔗茎顶端的高度。蔗茎直径:用游标卡尺测量甘蔗植株上部、中部和基部,取平均值。蔗糖分:取甘蔗蔗茎上中下三个部位的蔗汁,置于糖度计(WZB 35,上海仪电物理光学仪器有限公司)上进行糖锤度的测定。

甘蔗糖分计算公式:蔗糖分(%) = 糖锤度 $\times$ 1.025-7.703(杨雪艳等,2018)。

表 1 不同滴灌灌水量水平和氮肥施用比例试验各生育期灌水量 (单位: mm)
Table 1 Irrigation amount at each growth stage under different drip
irrigation levels and N fertilization proportions (Unit: mm)

滴灌灌水量 Drip irrigation amount	生育期和日期 Growth stage and date						全生育期 Whole growth stage
	分蘖期 TS		伸长期 ES		成熟期 RS		
	4 月 24 日 24th April	6 月 15 日 15th June	7 月 15 日 15th July	8 月 18 日 18th August	9 月 24 日 24th September	10 月 29 日 29th October	
W ₀	—	—	—	—	—	—	—
W ₁	114.8	121.0	106.3	107.5	118.1	115.3	682.9
W ₂	147.0	137.7	131.6	140.5	138.2	137.2	832.2

注: W₀. 自然降雨; W₁. 滴灌灌水量 1; W₂. 滴灌灌水量 2。下同。
Notes: W₀. Natural rainfall; W₁. Drip irrigation level 1; W₂. Drip irrigation level 2. The same below.

1.3.2 土壤 N₂O 采集与测定 试验于 5 月 1 日和 5 月 2 日(分蘖期)、9 月 4 日和 9 月 5 日(伸长期)、11 月 26 日和 11 月 27 日(成熟期),在各生育期采土前一天以及当天利用静态箱法采集蔗田土壤 N₂O 气体 2 次,生育期共采集 6 次 N₂O 气体。

静态箱用不锈钢制成,包括底座和箱盖两部分,底座和箱盖之间用橡胶垫圈密封。底座为正方形,高度 30 cm,边长 37 cm,带有凹槽,在甘蔗播种前一周埋入地下 30 cm,压实底座周围土壤,保证其密封状态,播种时底座中间不播蔗种。箱盖为顶部密封的正方形柱体,高度 25 cm,边长 35 cm,每个静态箱装有取样端口、温度探头和小风扇。采样时间为上午 9:00 开始,采样时将箱盖放至凹槽处灌满水的底座上,分别于 0、10、20、30 min 用注射器取样后注入预先抽真空的采样瓶中保存,带回实验室后进行测定。

N₂O 采用 Agilent 7890A 气相色谱仪(美国安捷伦科技公司)中 ECD 检测器测定,检测温度为 350 ℃,柱温 60 ℃,氢气流速为 40 mL min⁻¹,载气为 99.99% 高纯氩/甲烷气(95% 氩气+5% 甲烷)。用 50 mL 医用注射器(成都市新津事丰医疗器械有限公司)抽取待测气样 20 mL,手动打入至 ECD 检测器中,每组气体样品进样时间为 4.45 min。

N₂O 通量是指单位时间内通过单位面积的 N₂O 质量,可根据箱内气体浓度的变化和培养时间计算得出。

$$F=\frac{P\times M}{(273+T)\times R}\times H\times \frac{dc}{dt}$$

(1)

式中: F 是土壤 N₂O 排放通量(μg · m⁻² h⁻¹);

P 为标准大气压(1.013 × 10⁵ Pa); M 是 N₂O 气体的摩尔质量分数(44.0 g · mol⁻¹); H 是箱体高度(25 cm); T 是采气时箱体内的平均温度(℃); R 为气体常数(8.314 J · mol⁻¹ kg⁻¹); dc/dt 为土壤 N₂O 排放速率(μL · m⁻² h⁻¹)(龙鹏宇等,2020)

1.3.3 土壤样品采集和测定 试验于 5 月 2 日(分蘖期)、9 月 5 日(伸长期)、11 月 27 日(成熟期),在各试验小区用不锈钢土钻(直径 6 cm)按照 S 形多点采样法采集蔗田 0~20 cm 耕层土壤,土壤带回实验室过 18 目(2 mm)筛网剔除杂草、碎石和根系后放入密封袋,保存于 4 ℃ 冰箱。

土壤经 0.01 mol · L⁻¹ CaCl₂ 浸提后,通过连续流动化学分析仪 AA3(德国 Bran + Luebbe 公司)测定浸提液中铵态氮、硝态氮、亚硝态氮含量(杨靖民等,2014)。

1.4 统计分析

试验数据通过 Excel 2019 和 SPSS 23.0 软件进行分析,用 Duncan 法对处理进行多重比较,差异显著性水平 P<0.05。用 Spearman(斯皮尔曼)相关性系数表示土壤 N₂O 排放通量与无机氮含量之间的相关性。

2 结果与分析

2.1 不同处理对宿根蔗产量和含糖量的影响

由表 2 可知,在相同灌水量下, F₅₅ 处理宿根蔗产量最高, W₁ 下 F₅₅ 处理产量较 F₁₀ 和 F₃₇ 增长了 2.71% 和 5.03%; W₂ 下 F₅₅ 处理产量较 F₁₀、F₃₇ 和 F₁₉ 分别增长了 3.93%、1.35% 和 10.88%。相同施肥

表 2 不同滴灌灌水量水平和滴灌施肥
比例下甘蔗产量和蔗糖分

Table 2 Yield and sucrose content in sugarcane under
different drip irrigation levels and fertigation proportions

滴灌灌 水量水平 Drip irrigation level	滴灌施肥 比例 Fertigation proportion	产量 Yield (t · hm ⁻²)	蔗糖分 Sucrose (%)
W ₀	F ₁₀	87.2±1.86d	14.42±0.37a
W ₁	F ₁₀	99.7±0.58ab	13.15±0.17b
	F ₅₅	102.4±1.69a	12.15±0.11b
	F ₃₇	97.5±2.32bc	12.48±0.12b
W ₂	F ₁₀	94.1±0.57c	12.24±0.60b
	F ₅₅	97.8±0.52abc	12.67±0.39b
	F ₃₇	96.5±2.03bc	12.87±0.22b
	F ₁₉	88.2±0.74d	13.02±0.50b

注：F₁₀. 100%基肥；F₅₅. 50%基肥,50%追肥；F₃₇. 30%基肥,70%追肥；F₁₉. 10%基肥,90%追肥。表中数值为平均值±标准误,同列数据后的不同小写字母表示差异显著(P<0.05, Duncan's法),相同小写字母表示差异不显著(P>0.05)。下同。

Notes: F₁₀. 100% basal fertilizer; F₅₅. 50% basal fertilizer, 50% topdressing; F₃₇. 30%basal fertilizer, 70%topdressing; F₁₉. 10% basal fertilizer, 90% topdressing. The values in the table were $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$, different lowercase letters in the same column indicate significant differences (P<0.05, Duncan's method), the same lowercase letters indicate that no significant differences (P>0.05). The same bellow.

比例下,宿根蔗产量均表现为 W₁>W₂,说明滴灌灌水条件下土壤含水量保持在田间持水量的 75%有助于甘蔗增产。滴灌灌水所有处理宿根蔗产量均高于自然降雨处理。各处理蔗糖分均在 12%~15%之间,W₀F₁₀处理蔗糖分含量最高,但其他处理蔗糖分之间差异不显著。

2.2 不同处理对宿根甘蔗农艺性状的影响

由表 3 可知,在单茎重指标方面,在相同灌水水平下,F₅₅处理均为最高。在 W₁水平下,F₅₅处理单茎重较 F₁₀和 F₃₇增加了 2.55%和 4.69%;在 W₂水平下,F₅₅处理单茎重较 F₁₀、F₃₇和 F₁₉分别增加了 3.78%、1.05%和 10.98%。相同施肥比例下,单茎重表现为 W₁>W₂,说明滴灌灌水条件下土壤含水量保持在田间持水量的 75%有助于提高单茎重。

在株高指标方面,在 W₁灌水水平下,F₅₅处理株高最高,较 F₁₀和 F₃₇处理增高了 13.33%和 3.33%。在蔗茎直径指标方面,在 W₁灌水水平下,F₅₅处理蔗茎直径最大,较 F₁₀和 F₃₇处理增高了

7.48%和 5.02%;在 W₂下,F₅₅处理蔗茎直径处于较高水平。有效茎数方面,F₅₅处理表现规律与蔗茎直径上一致。

所有滴灌灌水处理单茎重、茎高和蔗茎直径均大于自然降雨处理,说明滴灌有助于提高甘蔗单茎重、株高和蔗茎直径。

2.3 不同处理对蔗田土壤氧化亚氮排放通量的影响

由图 2 可知,甘蔗分蘖期在相同灌水量下,F₅₅处理土壤 N₂O 排放通量均为最低,在 W₁灌水量下,F₅₅处理较 F₁₀处理土壤 N₂O 排放通量降低了 373.7%;在 W₂灌水量下,F₅₅处理较 F₁₀、F₃₇和 F₁₀处理土壤 N₂O 排放通量分别降低了 78.4%、80.4%和 200.6%。在 W₁灌水量下,除 F₅₅处理,其他处理土壤 N₂O 排放通量均随生育期逐渐减小,以 F₁₀处理减少幅度最大。F₁₀处理下,W₀、W₁、W₂处理土壤 N₂O 排放通量均随生育期逐渐减小,相比 W₀处理,W₁与 W₂滴灌处理土壤 N₂O 排放通量均是在分蘖期至伸长期的过程中快速下降。

2.4 不同处理对土壤无机氮含量的影响

2.4.1 硝态氮 表 4 为不同滴灌灌水量水平和滴灌施肥比例下各生育期土壤硝态氮含量的变化情况。分蘖期,在 W₁灌水量下,F₃₇处理土壤硝态氮含量最高,较 F₁₀和 F₅₅处理土壤硝态氮含量升高了 2.31%和 48.42%;在 W₂灌水量下,F₁₀处理土壤硝态氮含量最高,较 F₅₅、F₃₇和 F₁₉处理土壤硝态氮含量分别升高了 6.36%、37.26%和 25.6%。在伸长期,土壤硝态氮含量规律与分蘖期一致。

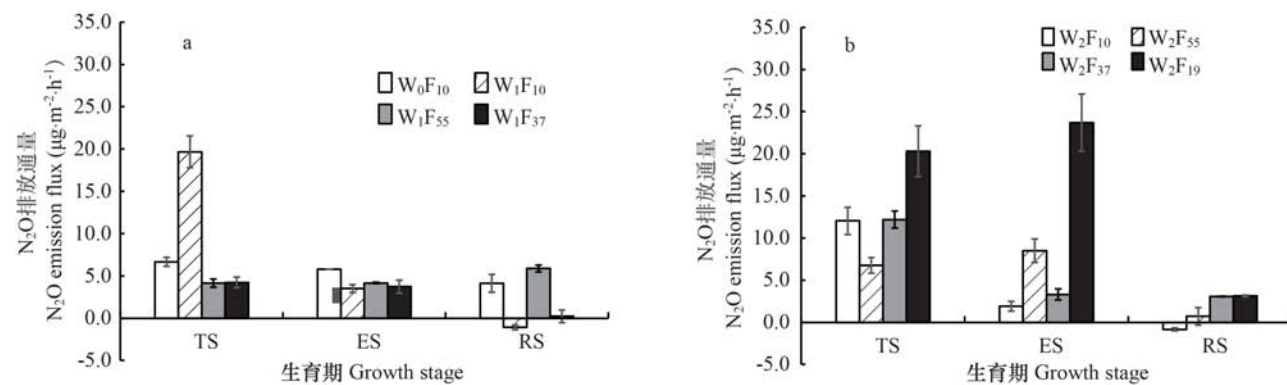
在整个生育期,W₁灌水量下,F₃₇处理土壤硝态氮含量一直处于最高水平,说明 W₁灌水量下 F₃₇处理可以提高土壤硝态氮含量。在 F₁₀处理下,各生育期滴灌灌水处理后的土壤硝态氮含量均大于自然降雨处理,说明滴灌处理可以增加土壤硝态氮含量。在整个生育期,除 W₂F₅₅和 W₂F₁₉处理,其他处理土壤硝态氮含量呈逐渐下降的趋势。

2.4.2 亚硝态氮 表 5 为不同滴灌灌水量水平和滴灌施肥比例下各生育期土壤亚硝态氮含量的变化情况。在分蘖期,相同灌水水平下 F₅₅处理土壤亚硝态氮含量均处于较高水平。在伸长期,土壤亚硝态氮含量表现与分蘖期一致,在 W₁灌水量下,F₅₅处理土壤亚硝态氮含量较 F₁₀和 F₃₇处理升高了 38.46%和 5.89%;W₂灌水量下,F₅₅处理土壤亚硝态氮含量较 F₁₀、F₃₇和 F₁₉处理分别升高了 60%、71.43%和 65.51%。除伸长期的 F₃₇处理,在整个

表 3 不同滴灌灌水量水平和滴灌施肥比例下甘蔗农艺性状

Table 3 Agronomic characters in sugarcane under different drip irrigation levels and fertigation proportions

滴灌灌水量水平 Drip irrigation level	滴灌施肥比例 Fertigation proportion	单茎重 Stalk weight (kg)	株高 Plant height (cm)	蔗茎直径 Stalk diameter (mm)	公顷有效茎数 Effective stalks per hectare
W ₀	F ₁₀	1.71±0.04d	240.7±10.18c	30.40±0.57d	48997±1681cd
W ₁	F ₁₀	1.96±0.01ab	265.5±10.94bc	31.16±0.28cd	56134±1670ab
	F ₅₅	2.01±0.03a	300.9±6.22a	33.49±0.68a	60185±2004a
	F ₃₇	1.92±0.05abc	291.2±2.77ab	31.89±0.13abcd	56713±1767ab
W ₂	F ₁₀	1.85±0.01c	287.9±10.03ab	31.58±0.61bcd	55556±1204ab
	F ₅₅	1.92±0.01abc	286.8±3.64ab	32.25±0.52abc	52662±334bc
	F ₃₇	1.90±0.04bc	291.3±5.49ab	33.15±0.65ab	45139±2673d
	F ₁₉	1.73±0.01d	252.5±16.20c	31.57±0.27bcd	49190±3007cd



W₀. 自然降雨; W₁. 滴灌灌水量 1; W₂. 滴灌灌水量 2; F₁₀. 100% 基肥; F₅₅. 50% 基肥, 50% 追肥; F₃₇. 30% 基肥, 70% 追肥; F₁₉. 10% 基肥, 90% 追肥。图中数值为平均值±标准误 (n=3)。TS. 分蘖期; ES. 伸长期; RS. 成熟期。
W₀. Natural rainfall; W₁. Drip irrigation level 1; W₂. Drip irrigation level 2; F₁₀. 100% basal fertilizer; F₅₅. 50% basal fertilizer, 50% topdressing; F₃₇. 30% basal fertilizer, 70% topdressing; F₁₉. 10% basal fertilizer, 90% topdressing. The values in the figure are $\bar{x} \pm s_x$ (n=3). TS. Tillering stage; ES. Elongation stage; RS. Ripening stage.

图 2 不同滴灌灌水量水平和滴灌施肥比例下蔗田土壤 N₂O 排放通量

Fig. 2 Soil N₂O emission flux under different drip irrigation levels and fertigation proportions

生育期相同施肥处理下,土壤亚硝态氮含量均表现为 W₂>W₁,说明灌水量的增加可以提高土壤亚硝态氮含量。

2.4.3 铵态氮 表 6 为不同滴灌灌水量水平和滴灌施肥比例下各生育期土壤铵态氮含量的变化情况。分蘖期,在 W₁ 灌水量下,土壤铵态氮含量有 F₁₀>F₅₅>F₃₇的规律,F₁₀ 处理较 F₅₅ 和 F₃₇ 处理土壤铵态氮含量分别升高了 62.67% 和 85.36%。伸长期,在 W₁ 灌水量下土壤铵态氮含量表现为 F₃₇>F₅₅>F₁₀;在 W₂ 下各处理土壤铵态氮含量差异不显著。在成熟期,相同灌水量下土壤铵态氮含量都有 F₁₀>F₅₅>F₃₇的规律,在 W₁ 下 F₃₇ 处理土壤铵态氮含量

较 F₁₀ 和 F₅₅ 处理分别升高了 14.44% 和 2.31%,在 W₂ 下 F₁₉ 处理土壤铵态氮含量最高,较 F₁₀、F₅₅ 和 F₃₇ 处理升高了 7.55%、5.11% 和 3.12%。在伸长期和成熟期,相同施肥处理下土壤铵态氮含量表现为 W₂>W₁,说明灌水量的增加可以提高土壤铵态氮含量。F₁₀ 处理下,各个生育期滴灌灌水处理土壤铵态氮含量均大于自然降雨处理,说明滴灌处理可以增加土壤铵态氮含量。

2.5 不同处理下蔗田土壤氧化亚氮排放通量与无机氮含量的相关性

将不同处理甘蔗 3 次生育期采集土样当天的蔗田土壤 N₂O 排放通量 and 对应生育期土壤硝态氮、

表 4 不同滴灌灌水量水平和滴灌施肥比例下土壤硝态氮含量 (单位: mg · kg⁻¹)

Table 4 Soil nitrate contents under different drip irrigation levels and fertigation proportions (Unit: mg · kg⁻¹)

滴灌灌水量水平 Drip irrigation level	滴灌施肥比例 Fertigation proportion	分蘖期 Tillering stage	伸长期 Elongation stage	成熟期 Ripening stage
W ₀	F ₁₀	72.17±7.21c	81.03±8.86bc	28.47±0.36d
W ₁	F ₁₀	168.53±53.41ab	94.45±26.57bc	80.70±5.85abc
	F ₅₅	116.18±2.31abc	92.03±0.75bc	80.38±16.07abc
	F ₃₇	172.43±4.00a	131.50±0.85a	111.41±15.04ab
W ₂	F ₁₀	134.47±19.68abc	113.47±10.29ab	73.18±2.32bc
	F ₅₅	126.43±17.67abc	86.57±9.50bc	119.34±14.89a
	F ₃₇	97.97±2.55bc	71.10±8.95c	55.51±12.22c
	F ₁₉	107.06±1.58abc	56.00±2.42c	100.59±15.57ab

表 5 不同滴灌灌水量水平和滴灌施肥比例下土壤亚硝态氮含量 (单位: μg · kg⁻¹)

Table 5 Soil nitrite contents under different drip irrigation levels and fertigation proportions (Unit: μg · kg⁻¹)

滴灌灌水量水平 Drip irrigation level	滴灌施肥比例 Fertigation proportion	分蘖期 Tillering stage	伸长期 Elongation stage	成熟期 Ripening stage
W ₀	F ₁₀	176.67±31.80a	143.33±13.33ab	110.00±11.55cd
W ₁	F ₁₀	86.67±3.33b	86.67±3.33c	103.33±3.33cd
	F ₅₅	103.33±18.56b	120.00±17.32abc	90.00±17.32d
	F ₃₇	106.67±3.33b	113.33±14.53abc	120.00±5.77bcd
W ₂	F ₁₀	113.33±14.53b	100.00±20.00bc	196.67±26.67a
	F ₅₅	130.00±5.77ab	160.00±23.09a	150.00±17.32abc
	F ₃₇	120.00±17.32b	93.33±8.82c	160.00±17.32ab
	F ₁₉	106.67±14.53b	96.67±3.33bc	123.33±3.33bcd

亚硝态氮和铵态氮含量进行相关性分析(表 7)。由表 7 可知,蔗田 N₂O 排放通量与土壤 NH₄⁺ 含量之间呈显著负相关,相关系数为-0.497,而与土壤 NO₃⁻和 NO₂⁻含量之间相关不显著。

3 讨论与结论

甘蔗产量高低主要由单位面积的有效茎数和单茎重决定,而蔗茎直径、株高又是单茎重的决定因素,蔗茎直径、株高和公顷有效茎数是甘蔗产量的基础,对甘蔗产量起决定性作用(陆章流, 2006)。合理施用氮肥是实现作物高产的重要措施之一。施用氮肥可以提高作物产量,氮肥的施用比例对作物生产有着重要影响(龙鹏宇等, 2020)。本研究结果表明,在等氮量为 300 kg · hm⁻²的条件下,分次施用氮肥较一次性基施能提高

甘蔗产量,氮肥基追比相同时,较氮肥一次性基施平均增产甘蔗 3.32%,提高氮肥利用效率。由此可见,合理的氮肥施用比例是甘蔗高产稳产的关键。陈桂芬等(2010)研究表明,滴灌能促进甘蔗茎伸长、增粗,从而提高产量。本研究发现,滴灌处理甘蔗产量均大于自然降雨处理。自然降雨存在降雨时空分布不均的情况,虽然试验期间总降雨量为 910.4 mm,但分蘖期降雨仅 183.8 mm,使甘蔗分蘖数减少,从而导致有效茎数减少和产量下降,滴灌处理则根据甘蔗需水规律灌溉。

在本研究中,土壤 N₂O 排放通量在甘蔗分蘖期有较高排放峰,这主要是因为基肥施入后,分蘖期植株对氮素利用较少,土壤中大量无机氮累积导致 N₂O 大量排放,并且基肥中施有牛粪,田间施用有机肥后显著增加了土壤异养微生物的呼吸,同时有机肥中有效性碳为反硝化微生物提供了电

表 6 不同滴灌灌水量水平和滴灌施肥比例下土壤铵态氮含量 (单位: $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)

Table 6 Soil ammonium contents under different drip irrigation levels and fertigation proportions (Unit: $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)

滴灌灌水量水平 Drip irrigation level	滴灌施肥比例 Fertigation proportion	分蘖期 Tillering stage	伸长期 Elongation stage	成熟期 Ripening stage
W ₀	F ₁₀	7.92±1.29b	7.65±0.38c	13.79±0.09d
	F ₁₀	13.29±2.53a	8.71±0.16bc	13.92±0.44d
W ₁	F ₅₅	8.17±0.47b	8.76±0.16bc	15.57±0.08c
	F ₃₇	7.17±0.95b	9.59±0.24b	15.93±0.55c
	F ₁₀	9.84±0.85ab	12.00±0.80a	17.21±0.28b
	F ₅₅	10.73±1.43ab	12.33±1.32a	17.61±0.26ab
	F ₃₇	6.98±0.76b	11.73±0.38a	17.95±0.67ab
W ₂	F ₁₉	8.78±0.48b	12.07±0.11a	18.51±0.29a

表 7 蔗田土壤 N₂O 排放通量与无机氮含量的相关性分析

Table 7 Correlation analysis of soil N₂O emission flux and inorganic nitrogen content

指标 Index	NO ₃ ⁻ -N	NO ₂ ⁻ -N	NH ₄ ⁺ -N
N ₂ O 排放通量 N ₂ O emission flux	0.142	-0.165	-0.497 *

注: * 表示显著相关 ($P<0.05$, $n=24$); NH₄⁺-N 表示铵态氮; NO₃⁻-N 表示硝态氮; NO₂⁻-N 表示亚硝态氮。

Note: * indicates significant correlation ($P<0.05$, $n=24$); NH₄⁺-N indicates ammonium nitrogen; NO₃⁻-N indicates nitrate nitrogen; NO₂⁻-N indicates nitrite nitrogen.

子供体,进而促进了反硝化作用的发生,导致 N₂O 排放增加 (曹文超等,2019)。前人研究表明通常 N₂O 产生随着土壤温度升高而增加 (郎漫等, 2012),而本研究发现在甘蔗成熟前期,N₂O 排放通量明显减少,可能是由于气温降低影响了土壤微生物代谢强度从而改变硝化反硝化过程。硝酸盐异化还原成铵(DNRA)作用是指 NO₃⁻在厌氧条件下被微生物异化还原为 NH₄⁺的过程 (Baggs, 2008)。DNRA 过程除产生 NH₄⁺外,还经常伴有 NO₂⁻的短暂积累和 N₂O 排放。本研究得到,在等氮肥条件下,蔗田土壤 N₂O 排放通量与土壤铵态氮含量之间呈显著负相关,可能是由于试验中施有大量牛粪,土壤有机质含量丰富,易发生 DNRA (Morley & Baggs,2010),导致硝酸还原酶活性上升,铵态氮含量增加,N₂O 排放通量却下降,故N₂O 排放通量与土壤铵态氮含量之间为负相关关系。

土壤水分及温度影响微生物活性和通气状

况,进而影响土壤 N₂O 的排放过程 (于亚军等, 2008)。一般来说,土壤温度 15~35℃是硝化作用微生物活动的适宜温度范围 (巨晓棠和张福锁, 2003),而本研究作物生育期大多时间土壤温度处于这一区间,且采用滴灌灌水的方式增加了土壤孔隙度和通气性 (杨久廷等,2008),利于土壤硝化作用的进行,同时氮素的淋溶损失减少,导致土壤硝态氮大量累积。本研究发现,土壤硝态氮含量在成熟期有一定程度的下降,亚硝态氮含量与伸长期相差不大,而铵态氮含量有所上升,究其原因,可能是由于成熟前期甘蔗对氮素的吸收利用下降,追肥后导致铵态氮的累积,同时酸性土壤中易发生硝态氮异化还原成铵的反应,使硝态氮和亚硝态氮向铵态氮转化 (杨杉等,2016)。

合理的滴灌施肥比例能有效提高甘蔗产量并减少土壤 N₂O 的排放。本研究在等氮条件下,施氮基追比相同处理宿根甘蔗在灌水水平为 75%和 85%下宿根蔗产量分别为 102.4·t·hm⁻²和 97.8 t·hm⁻²,不仅相对高产,而且在土壤 N₂O 排放通量较高的分蘖期减小土壤 N₂O 的排放通量。

蔗田土壤 N₂O 排放通量 and 对应生育期土壤硝态氮、亚硝态氮、铵态氮含量相关性分析结果表明,蔗田土壤铵态氮含量显著影响 N₂O 排放通量。

参考文献:

BAGGS EM, 2008. A review of stable isotope techniques for N₂O source partitioning in soils: recent progress, remaining challenges and future considerations [J]. Rapid Commun Mass Sp, 22(11): 1664–1672.

- CAO WC, SONG H, WANG YJ, et al., 2019. Key production processes and influencing factors of nitrous oxide emissions from agricultural soils [J]. *J Plant Nutr Fert*, 25 (10): 1781–1798. [曹文超, 宋贺, 王娅静, 等, 2019. 农田土壤 N_2O 排放的关键过程及影响因素 [J]. *植物营养与肥料学报*, 25(10): 1781–1798.]
- CHEN GF, HUANG YY, LIU B, et al., 2010. Effects of sub-soil drip fertigation on sugarcane in field conditions [J]. *J S Agric*, 41(6): 573–576. [陈桂芬, 黄玉溢, 刘斌, 等, 2010. 甘蔗地理式滴灌施肥效应 [J]. *南方农业学报*, 41(6): 573–576.]
- GAO B, JU XT, SU F, et al., 2014. Nitrous oxide and methane emissions from optimized and alternative cereal cropping systems on the North China Plain: A two-year field study [J]. *Sci Total Environ*, 472: 112–124.
- GHOSH S, MAJUMDAR D, JAIN MC, 2003. Methane and nitrous oxide emissions from an irrigated rice of North India [J]. *Chemosphere*, 51(3): 181–195.
- IPCC, 2008. *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability* [M]. Cambridge: Cambridge University Press: 7–22.
- JU XT, ZHANG FS, 2003. Thinking about nitrogen recovery rate [J]. *Ecol Environ Sci*, (2): 192–197. [巨晓棠, 张福锁, 2003. 关于氮肥利用率的思考 [J]. *生态环境*, (2): 192–197.]
- KALLENBACH CM, ROLSTON DE, HORWATH WR, 2010. Cover cropping affects soil N_2O and CO_2 emissions differently depending on type of irrigation [J]. *Agric Ecosyst Environ*, 137 (3/4): 251–260.
- LANG M, LI P, ZHANG XC, 2012. Effects of land use type and incubation temperature on soil nitrogen transformation and greenhouse gas emission [J]. *Chin J Appl Ecol*, 23(10): 2670–2676. [郎漫, 李平, 张小川, 2012. 土地利用方式和培养温度对土壤氮转化及温室气体排放的影响 [J]. *应用生态学报*, 23(10): 2670–2676.]
- LONG PY, NONG ML, LI FS, et al., 2020. Relationship between nitrous oxide emission and denitrifying enzyme activities in sugarcane field soil under drip fertigation [J]. *Chin J Soil Sci*, 51(1): 122–129. [龙鹏宇, 农梦玲, 李伏生, 等, 2020. 滴灌施肥蔗田土壤氧化亚氮排放与反硝化酶活性的关系 [J]. *土壤通报*, 51(1): 122–129.]
- LU ZL, 2006. Preliminary study on the relationship between sugarcane yield per unit area and effective stem number [J]. *Guangxi Sugar Ind*, (3): 19–21. [陆章流, 2006. 单位面积甘蔗产量与有效茎数的关系初探 [J]. *广西蔗糖*, (3): 19–21.]
- LÜ XD, WANG T, 2018. Research progress on nitrous oxide emissions from greenhouses in dryland [J]. *Gansu Agric Sci Technol*, (10): 67–73. [吕晓东, 王婷, 2018. 旱地农田氧化亚氮排放研究进展 [J]. *甘肃农业科技*, (10): 67–73.]
- MOLEY N, BAGGS EM, 2010. Carbon and oxygen controls on N_2O and N_2 production during nitrate reduction [J]. *Soil Biol & Biochem*, 42(10): 1864–1871.
- SIGNOR D, CERRI CEP, 2013. Nitrous oxide emissions in agricultural soils: A review [J]. *Pesquisa Agropecuaria Trop*, 43(3): 322–338.
- SNYDER CS, BRUULSEMA TW, JENSEN TL, et al., 2009. Review of greenhouse gas emissions from crop production systems and fertilizer management effects [J]. *Agric Ecosyst Environ*, 133: 247–266.
- XU X, SHI Z, LI DJ, et al., 2016. Soil properties control decomposition of soil organic carbon: Results from data-assimilation analysis [J]. *Geoderma*, 262: 235–242.
- YANG JM, ZHANG ZQ, CAO GJ, 2014. Soil nitrate and nitrite content determined by Skalar SAN [J]. *Soil Fert Sci Chin*, (2): 101–105. [杨靖民, 张忠庆, 曹国军, 2014. 应用间隔流动分析仪测定土壤硝态氮和亚硝态氮含量 [J]. *中国土壤与肥料*, (2): 101–105.]
- YANG JT, XIAO JB, XIN ZX, et al., 2008. Effects of drip irrigation and flood irrigation on soil physicochemical properties in solar greenhouse [J]. *Liaoning Agric Sci*, (3): 77–78. [杨久廷, 肖继兵, 辛宗绪, 等, 2008. 日光温室番茄滴灌与漫灌对土壤理化性质的影响 [J]. *辽宁农业科学*, (3): 77–78.]
- YANG S, WU SJ, CAI YJ, et al., 2016. The synergetic and competitive mechanism and the dominant factors of dissimilatory nitrate reduction processes: A review [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(5): 1224–1232. [杨杉, 吴胜军, 蔡延江, 等, 2016. 硝态氮异化还原机制及其主导因素研究进展 [J]. *生态学报*, 36(5): 1224–1232.]
- YANG XY, JIANG DH, YANG GR, et al., 2018. Effects of water and fertilizer integration on soil microbial biomass carbon, nitrogen and enzyme activities in sugarcane [J]. *Chin J Soil Sci*, 49(4): 889–896. [杨雪艳, 蒋代华, 杨钙仁, 等, 2018. 甘蔗水肥一体化种植对土壤微生物量碳氮和酶活性的影响 [J]. *土壤通报*, 49(4): 889–896.]
- YU YJ, ZHU B, JING GJ, 2008. N_2O emission from soil-vegetable system and impact factors in Chengdu Plain of Sichuan Basin [J]. *Chin Environ Sci*, (4): 313–318. [于亚军, 朱波, 荆光军, 2008. 成都平原土壤—蔬菜系统 N_2O 排放特征 [J]. *中国环境科学*, (4): 313–318.]

(责任编辑 蒋巧媛)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202007009



张开艳, 吴沿友, 李海涛, 等. 无机氮供应对甘蓝型油菜组培苗盐耐受能力的影响 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 422–428.
ZHANG KY, WU YY, LI HT, et al. Effect of inorganic nitrogen supply on the salt-tolerance of *Brassica napus* plantlets *in vitro* [J]. *Guihaia*, 2022, 42(3): 422–428.

无机氮供应对甘蓝型油菜组培苗盐耐受能力的影响

张开艳^{1, 2}, 吴沿友^{2*}, 李海涛³, 杭红涛^{1, 2}

(1. 贵州师范大学 喀斯特研究院, 贵阳 550001; 2. 中国科学院地球化学研究所, 环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550081; 3. 贵州农业职业学院, 贵阳 551400)

摘 要: 该研究以甘蓝型油菜组培苗为材料, 使用硝酸钠来提供唯一氮源和盐胁迫条件, 测定甘蓝型油菜组培苗的生物量、叶绿素含量和叶片稳定碳同位素值, 通过稳定碳同位素值评估甘蓝型油菜组培苗的自养能力, 并基于自养能力研究甘蓝型油菜组培苗的无机氮供应与盐耐受能力的关系。结果表明: (1) 供应 40 mmol · L⁻¹ 硝态氮能消除轻度盐胁迫的不利影响, 供应 80 mmol · L⁻¹ 硝态氮能有效缓减中度盐胁迫的不利影响, 但在重度盐胁迫条件下, 即使供应过量的无机氮, 甘蓝型油菜组培苗的生长仍然受到显著的抑制。(2) 甘蓝型油菜组培苗的叶绿素含量随盐胁迫程度的增加而逐渐降低。(3) 甘蓝型油菜组培苗的自养能力在轻度盐胁迫时达到最大, 但盐胁迫程度的加剧会显著降低甘蓝型油菜组培苗的自养能力。由此可知, 当植物的无机氮需求得到满足后, 自养能力的强弱将决定植物的盐耐受能力, 而过量的无机氮供应不能提高重度盐胁迫条件下植物的自养能力。

关键词: 甘蓝型油菜组培苗, 硝酸钠, 盐胁迫, 稳定碳同位素, 自养能力

中图分类号: Q945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)03-0422-07

Effect of inorganic nitrogen supply on the salt-tolerance of *Brassica napus* plantlets *in vitro*

ZHANG Kaiyan^{1, 2}, WU Yanyou^{2*}, LI Haitao³, HANG Hongtao^{1, 2}

(1. School of Karst Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China; 2. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550081, China; 3. Guizhou Vocational College of Agriculture, Guiyang 551400, China)

Abstract: The *Brassica napus* (Bn) plantlets *in vitro* were used as the experimental materials in this study. The sodium nitrate was employed to provide the sole nitrogen source and salt stress. The growth parameters, chlorophyll contents and foliar δ¹³C of *B. napus* plantlets were measured in this study. The photosynthetic capacity of *B. napus* plantlets was estimated by the stable carbon isotope value. The relationship between inorganic nitrogen supply and salt-tolerance of the

收稿日期: 2020-12-15

基金项目: 国家“十三五”重点研发计划课题(2016YFC0502607); 贵州省科学技术基金(黔科合基础[2020]1Y172); 国家自然科学基金重点项目(U1612441-2); 贵州师范大学 2018 年博士科研启动项目(GZNUD [2018]30 号) [Supported by National Key Research and Development Program of China in the 13th Five-Year Plan(2016YFC0502607); Guizhou Provincial Science and Technology Foundation ([2020]1Y172); National Natural Science Foundation of China (U1612441-2); Doctor Foundation Program of Guizhou Normal University in 2018(GZNUD [2018]30)]。

第一作者: 张开艳(1989-), 博士, 讲师, 主要从事植物的无机氮利用机制研究, (E-mail) kaiyanzhang@126.com。

*通信作者: 吴沿友, 博士, 研究员, 博士研究生导师, 主要从事生态环境和环境地球化学研究, (E-mail) wuyanyou@mail.gyig.ac.cn。

B. napus plantlets was studied based on the photosynthetic capacity. The results were as follows: (1) The deleterious effect of slight salt stress could be counteracted by $40 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ sodium nitrate, while the deleterious effect of moderate salt stress could be effectively relieved by $80 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ sodium nitrate. However, even if the inorganic nitrogen supply was excessive, the growth of *B. napus* plantlets was heavily inhibited by the severe salt stress. (2) The chlorophyll contents of *B. napus* plantlets decreased gradually with increasing salt stress. (3) The photosynthetic capacity of *B. napus* plantlets reached the maximum under slight salt stress condition. However, the photosynthetic capacity of *B. napus* plantlets decreased obviously with increasing salt stress. Hence, when the inorganic nitrogen demand is met for plants, the salt-tolerance of plants will depend on the photosynthetic capacity. Excessive inorganic nitrogen supply can not improve the photosynthetic capacity of plants suffered from the severe salt stress.

Key words: *Brassica napus* plantlets, sodium nitrate, salt stress, stable carbon isotope, photosynthetic capacity

盐胁迫是影响农作物产量的主要环境因子之一。当前,世界范围内有将近 20% 的耕地存在不同程度的盐渍化 (Munns & Tester, 2008; Zhao et al., 2015), 而中国的盐渍化土地面积约为 $3\,460 \text{ 万} \text{ hm}^2$ (Zhou et al., 2018)。饱和土壤提取液的电导率大于 $4 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ (粗略对应 $40 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 钠) 的土壤就被认为是盐渍土 (Munns & Tester, 2008)。在盐渍化土壤中, 钠盐的含量占主导地位 (Tavakkoli et al., 2010)。钠盐通常不是植物生长所必需的, 土壤中高浓度的钠盐将对植物产生渗透胁迫和离子毒害效应 (Munns & James, 2006; Munns & Tester, 2008)。根据植物对盐胁迫的忍受程度, 植物通常被分为盐生植物和非盐生植物。然而, 目前大多数农作物均属于非盐生植物 (Wu, 2018)。非盐生植物对盐浓度很敏感, $25 \sim 50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的钠离子浓度就会抑制其生长 (Haro et al., 1993)。

植物在遭受盐胁迫时通常会合成大量的渗透调节物质来缓解盐胁迫带来的不利影响, 合成的渗透调节物质一般是脯氨酸、甜菜碱和胺类物质等含氮物质 (Siddiqui et al., 2010; Muchate et al., 2016; Negrão et al., 2017)。然而, 盐胁迫环境中又普遍存在无机氮供应不足的情况 (Amonkar & Karmarkar, 1995)。因此, 为了避免农作物遭受盐胁迫的不利影响, 普遍措施是增施氮肥来提高农作物对盐胁迫的耐受程度 (Hessini et al., 2019), 同时增加无机氮的供应还能显著促进植物的光合能力 (Liu et al., 2013), 为植物生长提供更多的能量。

虽然无机氮的供应为含氮物质的合成提供了氮源, 但处于盐胁迫条件下的植物还会遭受钠离子的毒害, 而植物将钠离子排除体外的过程需要消耗能量 (Apse & Blumwald, 2007)。由于植物所需的能量来自光合作用, 因此在盐胁迫条件下, 光

合能力强的植物将有较大的盐耐受能力, 反之则植物的盐耐受能力较弱。

植物光合能力的强弱通常是利用便携式光合仪来测定, 但光合仪仅能给出植物瞬时的光合能力, 若要获取植物在整个盐胁迫期间的的光合能力则需要每天进行测定。然而, 在植物组织培养条件下, 可以通过测定组培苗的叶片稳定碳同位素值来确定组培苗在整个生长周期内的自养能力 (光合能力) (Serret et al., 1997)。因此, 本研究采用植物组织培养来研究盐胁迫条件下植物的光合能力。

通常, 植物吸收利用的无机氮主要是硝态氮和铵态氮。虽然植物直接吸收利用铵态氮能省掉硝态氮的还原过程, 消耗的能量较小, 但是大多数植物吸收利用的无机氮主要是硝态氮。此外, 植物在遭受高浓度的硝态氮供应时几乎不会发生硝酸盐毒害现象 (Cruz et al., 2006; Hessini et al., 2009)。鉴于此, 本研究使用硝酸钠来提供唯一氮源和盐胁迫条件。由于甘蓝型油菜在生长过程中的氮需求量大, 且是广泛种植的油料作物, 因此本研究选择无根甘蓝型油菜组培苗作为实验材料, 测定处于增殖阶段的甘蓝型油菜组培苗在不同硝酸钠浓度下的生长情况、叶绿素含量和叶片稳定碳同位素值, 旨在研究盐胁迫条件下甘蓝型油菜组培苗的自养能力与无机氮供应的关系, 为通过无机氮管理来提高甘蓝型油菜的盐耐受能力提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

实验材料为继代培养 4 代后的无根甘蓝型油菜组培苗 (单芽), 带有 4 个未展开的叶片, 单芽均重为 0.08 g 。

1.2 方法

1.2.1 实验设计 将甘蓝型油菜组培苗接种于增殖培养基中,培养基的类型为 MS 培养基,硝态氮是 MS 培养基中的唯一氮源,使用硝酸钠来提供硝态氮。设置 5 个硝酸钠浓度,分别是 10、20、40、80 和 120 mmol · L⁻¹。10、20 mmol · L⁻¹ 硝酸钠浓度下的盐胁迫程度视为无,40 mmol · L⁻¹ 硝酸钠浓度对应轻度盐胁迫,80 mmol · L⁻¹ 硝酸钠浓度对应中度盐胁迫,120 mmol · L⁻¹ 硝酸钠浓度对应重度盐胁迫。培养基中细胞分裂素 6-BA 的浓度为 2.0 mg · L⁻¹,生长素 NAA 的浓度为 0.2 mg · L⁻¹。在此细胞分裂素和生长素浓度比例下,甘蓝型油菜组培苗在整个增殖阶段没有根的生成。培养基蔗糖含量为 30 g · L⁻¹,琼脂粉含量为 7.5 g · L⁻¹。首先调节培养基 pH 值到 5.8,每个三角瓶分装 50 mL 培养基,用封口膜密封;然后将培养基放置于高压灭菌锅中,在 121 °C 下灭菌 20 min。组培室的光周期为 12 h,光照强度为 50 μmol · m⁻² · s⁻¹ PPFD,培养室温度为 (25 ± 2) °C。

1.2.2 组培苗生长参数测定 组培苗的初始鲜重通过称重的方式测定。先称量未转接组培苗的培养基重量,再称量转接组培苗后的培养基重量,2 次称量的差值即为接种组培苗的初始鲜重。

经过 5 周培养后,从三角瓶中取出组培苗,测定组培苗的鲜重,组培苗的鲜重减去初始鲜重即为甘蓝型油菜组培苗的增重。将组培苗的叶片剪下并于 108 °C 杀青半小时,接着在 60 °C 恒温下烘干,随后将烘干后叶片捣碎为粉末。

1.2.3 组培苗叶绿素含量测定 首先,将 0.1 g 组培苗叶片放入研钵中,倒入一定量的液氮,充分研磨后在研钵中加入 5 mL 95% 分析纯乙醇,将叶绿素提取液转入 15 mL 离心管中;然后,用 5 mL 95% 分析纯乙醇涮洗研钵,将涮洗研钵后的 95% 分析纯乙醇转入 15 mL 离心管中。将装有叶绿素提取液的离心管于 4 °C 冰箱中静置 24 h 以上,待叶片组织变为白色后,先在离心机中进行离心,再进行叶绿素含量的测定。用分光光度计在 665 nm 和 649 nm 处测定叶绿素的吸光度,根据 Alsaadawi 等 (1986) 的公式计算叶绿素的含量。

1.2.4 组培苗叶片稳定碳同位素测定 组培苗叶片稳定碳同位素比值 (δ¹³C) 通过气体同位素质谱仪 (MAT253, Germany) 进行测定,采用连续流模式。将 20 μg 叶片碳和相对应的碳标准物质分别

包入锡杯中。首先,将包好的样品放入自动进样器中进行测定;然后,测定稳定碳同位素值。稳定碳同位素值用 δ 表示,计算公式如下:

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1\,000 \quad (1)$$

式中: R_{sample} 为甘蓝型油菜组培苗叶片的同位素比值 (¹³C/¹²C); R_{standard} 为标准物质的同位素比值。测定稳定碳同位素时用 IAEA-CH-3 和 IAEA-CH-6 进行校正 (Yousfi et al., 2013)。MAT253 测定稳定碳同位素值的精度为 0.2‰。

1.2.5 数据统计与分析 所有测量的数据均用平均值 ± 标准差表示,对各处理间数据进行单因子显著性差异分析 ($P < 0.05$)。文中的图用 Origin 软件 (9.0 版本) 绘制。

2 结果与分析

2.1 不同硝酸钠浓度对甘蓝型油菜组培苗生长的影响

甘蓝型油菜组培苗培养 5 周后的生长情况见表 1。由表 1 可知,硝酸钠浓度对甘蓝型油菜组培苗的生长具有显著的影响;随着硝酸钠浓度的增加,甘蓝型油菜组培苗的增重呈现先增加后减少的趋势;甘蓝型油菜组培苗遭受轻度盐胁迫时,供应 40 mmol · L⁻¹ 硝态氮能消除轻度盐胁迫的不利影响;供应 80 mmol · L⁻¹ 的硝态氮能够有效减缓中度盐胁迫的不利影响。但是,当盐胁迫的程度达到最大时,过量的硝态氮供应也不能明显改善重度盐胁迫对甘蓝型油菜组培苗生长的抑制。

此外,盐胁迫的程度还会影响甘蓝型油菜组培苗芽的增殖效果,在中度和重度盐胁迫条件下,甘蓝型油菜组培苗的增殖效果最差,而轻度盐胁迫则对甘蓝型油菜组培苗的增殖不产生显著影响。

2.2 不同硝酸钠浓度对甘蓝型油菜组培苗叶绿素含量的影响

甘蓝型油菜组培苗叶片的叶绿素含量受到硝态氮供应量和盐胁迫程度的共同影响。从表 2 可以看出,随着硝酸钠浓度的增加,总叶绿素含量呈现先增加后减少的趋势。在 10~40 mmol · L⁻¹ 硝酸钠浓度范围内,继续增加无机氮的供应能明显提高叶片总叶绿素的含量。然而,随着盐胁迫程度的加强 (轻度至重度盐胁迫),继续增加无机氮的供应对提高叶片总叶绿素含量无效,且重度盐胁迫

表 1 不同硝酸钠浓度对甘蓝型油菜组培苗生长的影响

Table 1 Effects of different sodium nitrate concentrations on growth of *Brassica napus* plantlets *in vitro*

参数 Parameter	硝酸钠浓度 Sodium nitrate concentration (mmol · L ⁻¹)				
	10	20	40	80	120
增重 Increased biomass (g)	2.10±0.50b	3.26±0.29a	3.46±0.45a	3.13±0.34a	2.01±0.26b
芽数 Shoot number	5.7±0.6a	6.0±1.0a	5.3±1.2a	2.3±0.6b	1.7±0.6b

注：表中数据为平均值 ± 标准差，*n*=3。每行中相同字母表示无显著性差异 (*P*>0.05)。下同。
Note: Each value represents the $\bar{x} \pm s$ (*n* = 3). The same letters in each line indicate no significant differences (*P*>0.05). The same below.

表 2 不同硝酸钠浓度对甘蓝型油菜组培苗叶绿素含量的影响

Table 2 Effects of different sodium nitrate concentrations on chlorophyll contents of *Brassica napus* plantlets *in vitro*

参数 Parameter	硝酸钠浓度 Sodium nitrate concentration (mmol · L ⁻¹)				
	10	20	40	80	120
叶绿素 a Chlorophyll a (mg · g ⁻¹)	0.46±0.03b	0.52±0.07ab	0.65±0.07a	0.56±0.08ab	0.46±0.05b
叶绿素 b Chlorophyll b (mg · g ⁻¹)	0.15±0.02ab	0.14±0.02ab	0.19±0.03a	0.15±0.02ab	0.13±0.02b
总叶绿素 Chlorophyll a+b (mg · g ⁻¹)	0.61±0.04b	0.66±0.08ab	0.83±0.10a	0.72±0.10ab	0.59±0.07b

迫对甘蓝型油菜组培苗叶绿素合成的抑制作用最明显。

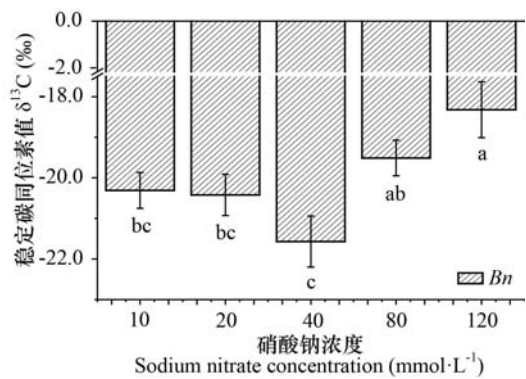
2.3 不同硝酸钠浓度对甘蓝型油菜组培苗叶片稳定碳同位素值的影响

硝酸钠的供应量对甘蓝型油菜组培苗的叶片稳定碳同位素值有显著的影响。如图 1 所示,随着硝酸钠浓度的增加,甘蓝型油菜组培苗的叶片稳定碳同位素值呈现先缓慢变小后急剧增大的趋势,在 40 mmol · L⁻¹硝酸钠浓度时的叶片稳定碳同位素值达到最小,而在最高硝酸钠浓度供应下获得最大的叶片稳定碳同位素值。甘蓝型油菜组培苗的叶片稳定碳同位素值随着盐胁迫程度的加强而显著增大。

3 讨论与结论

由于盐胁迫是限制农作物生长和产量的主要环境因子,因此在盐渍土上种植的农作物将因为盐胁迫的存在而导致其生长受到抑制,从而影响

农作物的产量 (Liang et al., 2019)。通常,遭受钠盐胁迫的植物除了受到渗透胁迫的逆境外,钠离子的毒害作用也是抑制植物生长的主要因素 (Parida & Das, 2005)。本研究结果表明,重度盐胁迫显著抑制了甘蓝型油菜组培苗的生长,而甘蓝型油菜组培苗在轻度和中度盐胁迫条件下生长的改善可能归功于硝态氮供应量的增加。虽然盐胁迫的加剧会导致硝酸还原酶活力的下降 (Kaiser & Huber, 2001),但在本研究中,随着盐胁迫程度的加剧,硝态氮的供应量也随之增加。硝态氮供应量的增加能提高硝酸还原酶的活力 (Kaiser & Huber, 2001; Black et al., 2002)。Zhang & Wu (2017)的研究也表明随着硝酸钠浓度的增加,甘蓝型油菜组培苗的叶片氮含量显著增加。因此,硝态氮供应量的增加能提高叶片的氮含量。在盐胁迫条件下,当植物的无机氮供应量大于植物正常生长所需量后,植物体内一般会合成大量的渗透调节物质来应对盐胁迫的不利影响 (Carillo et al., 2005)。重度盐胁迫条件下甘蓝型油菜组培



Bn 表示甘蓝型油菜。数值显示为平均值 ± 标准差, $n=3$ 。柱状图标注不同字母表示具有显著差异性 ($P<0.05$)。
Bn indicates *Brassica napus*. Values are $\bar{x} \pm s$ ($n=3$). Different letters in the same plant species indicate significant differences ($P<0.05$).

图 1 不同硝酸钠浓度对甘蓝型油菜组培苗叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响
Fig. 1 Effects of different sodium nitrate concentrations on $\delta^{13}\text{C}$ values of *Brassica napus* plantlets *in vitro*

苗生长的抑制可能还与钠离子的毒害作用相关联。

在盐胁迫条件下,植物为了减轻钠离子的毒害效应,会尽可能将过多的钠离子排除体外,但这是一个消耗能量的过程 (Apse & Blumwald,2007)。此外,盐胁迫还会抑制叶绿素的合成 (Parida & Das,2005),并导致植物的光合速率降低 (Yousfi et al., 2009)。在本研究中,硝态氮供应量随着盐胁迫程度的加剧而相应增加,而增加无机氮的供应又能促进叶绿素含量的增加 (Guidi et al.,1997)。因此,甘蓝型油菜组培苗在遭受轻度和中度盐胁迫时仍然能保持较高的叶绿素含量,而在 120 mmol · L⁻¹硝酸钠浓度处理下获得的最小叶绿素浓度可能是加剧的盐胁迫增强了叶绿素降解酶的活力所致 (Rao GG & Rao GR,1981)。

叶绿素含量通常能间接指示植物的光合能力,低浓度的叶绿素含量会直接限制植物的光合能力,从而导致初级生产力的降低 (Filella et al., 1995)。然而,限制光合能力的因素除了叶绿素含量外,还有叶片气孔导度、二氧化碳浓度和光照强度等因素。在本研究中,不同硝酸钠浓度处理下的甘蓝型油菜组培苗生长条件一致,甘蓝型油菜组培苗同时进行自养生长和异养生长,甘蓝型油

菜组培苗有两个明显的碳源,一个是以蔗糖为碳源的有机碳源,另一个是以空气二氧化碳为碳源的无机碳源。空气中的二氧化碳经植物光合作用后将产生 20‰的分馏 (O'Leary, 1981),本研究测定组培室空气二氧化碳的稳定碳同位素值为 -10.55‰。因此,组培苗利用空气二氧化碳后,这部分被利用的二氧化碳在植物叶片内的光合产物将有很偏负的稳定碳同位素值。培养基中蔗糖的稳定碳同位素值为 -12.65‰,而本研究测定的甘蓝型油菜组培苗利用蔗糖发生的稳定碳同位素分馏值仅为 2.54‰。因此,甘蓝型油菜组培苗同时利用蔗糖和空气二氧化碳得到的叶片稳定碳同位素值将是两个明显不同的稳定碳同位素值混合的结果。甘蓝型油菜组培苗利用空气二氧化碳的量越多,则叶片稳定碳同位素值就会越偏负,而叶片稳定碳同位素值越偏负,则表明甘蓝型油菜组培苗的自养能力越强,反之则越弱。甘蓝型油菜组培苗在 40 mmol · L⁻¹硝酸钠浓度处理下的叶片稳定碳同位素值最偏负意味着甘蓝型油菜组培苗虽遭受轻度盐胁迫,但仍然能获得最大的自养能力,这可能归功于相应增加的无机氮供应促进了叶片叶绿素含量的增加,从而增大了二氧化碳的同化量。然而,甘蓝型油菜组培苗在 80 mmol · L⁻¹硝酸钠浓度处理下的叶绿素含量明显高于 20 mmol · L⁻¹硝酸钠浓度处理下的叶绿素含量,但此时的叶片稳定碳同位素值却稍微大于 20 mmol · L⁻¹硝酸钠浓度处理下的叶片稳定碳同位素值;此外,甘蓝型油菜组培苗在 120 mmol · L⁻¹硝酸钠浓度处理下的叶绿素含量接近 10 mmol · L⁻¹硝酸钠浓度处理下的叶绿素含量,但 120 mmol · L⁻¹硝酸钠浓度处理下的叶片稳定碳同位素值却显著大于 10 mmol · L⁻¹硝酸钠浓度处理下的叶片稳定碳同位素值。因此,在本研究中,随着盐胁迫程度的加剧,甘蓝型油菜组培苗的叶片稳定碳同位素值逐渐增大是盐胁迫程度加强导致气孔关闭所致。盐胁迫程度的加强会导致叶片气孔关闭,从而导致叶片同化二氧化碳的量降低 (Meloni et al.,2003),与对照相比,盐胁迫下植物通常有较正的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (Amor & Cuadra-Crespo,2011),在最高硝酸钠浓度处理下的甘蓝型油菜组培苗遭受最强的盐胁迫,此时甘蓝型油菜组培苗自养能力最小应归功于气孔导度的限制。因此,随着盐胁迫程度的加剧,甘蓝型油菜组培苗同化二氧化碳的量是在逐

渐降低。Zhang & Wu (2017) 的研究表明, 在 $40 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 至 $120 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 硝酸钠浓度范围内, 随着硝酸钠浓度的增加, 甘蓝型油菜组培苗的叶片碳含量显著下降, 而叶片碳含量低意味有机碳的积累量少。因此, 甘蓝型油菜组培苗在重度盐胁迫条件下利用蔗糖的量也少。相应地, 甘蓝型油菜组培苗在重度盐胁迫条件下获得的能量最小。

随着盐胁迫程度的加剧, 甘蓝型油菜组培苗的自养能力逐渐减弱, 而遭受的钠离子毒害效应则逐渐增强。此外, Zhang & Wu (2017) 的研究发现, 甘蓝型油菜组培苗的叶片氮含量在 $120 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 硝酸钠浓度处理下达到最大, 是无盐胁迫条件下叶片氮含量的 2 倍以上, 而叶片最大氮含量则意味着同化无机氮所需能量也最大。然而, 甘蓝型油菜组培苗在 $120 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 硝酸钠浓度处理下的自养能力显著低于无盐胁迫时的自养能力, 自养能力弱意味着为植物提供的能量少, 而盐胁迫加强又会加剧能量的消耗, 这就导致了重度盐胁迫条件下甘蓝型油菜组培苗的生长受到了显著的抑制。

综上所述, 植物的生长情况与遭受的盐胁迫程度相关联。在甘蓝型油菜组培苗遭受盐胁迫时, $40 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的硝态氮供应能消除轻度盐胁迫的不利影响, $80 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的硝态氮供应能有效缓解中度盐胁迫的不利影响, 但在重度盐胁迫条件下, 即使供应过量的无机氮, 甘蓝型油菜组培苗的生长也还是受到显著抑制。因此, 在植物遭受轻度或中度盐胁迫时, 增加无机氮的供应量能提高植物对盐胁迫的耐受能力, 从而显著降低盐胁迫的不利影响。然而, 之所以在重度盐胁迫条件下, 即使供应过量的无机氮也不能降低重度盐胁迫对植物生长的抑制, 是因为过量的无机氮供应并不能为遭受重度盐胁迫的植物提供充足的能量, 相反, 大量的氮同化还会加剧植物的能量消耗。

参考文献:

ALSAADAWI IS, AL-HADITHY SM, ARIF MB, 1986. Effects of three phenolic acids on chlorophyll content and ions uptake in cowpea seedlings [J]. J Chem Ecol, 12(1): 221–227.
AMONKAR DV, KARMARKAR SM, 1995. Nitrogen uptake and assimilation in halophytes [M]//SRIVASTAVA HS, SINGH RP. Nitrogen nutrition in higher plants. New Delhi: Associated Publ Co: 431–445.

AMOR FM, CUADRA-CRESPO P, 2011. Alleviation of salinity stress in broccoli using foliar urea or methyl-jasmonate: analysis of growth, gas exchange, and isotope composition [J]. Plant Growth Regul, 63(1): 55–62.
APSE MP, BLUMWALD E, 2007. Na^+ transport in plants [J]. Febs Lett, 581(12): 2247–2254.
BLACK BL, FUCHIGAMI LH, COLEMAN GD, 2002. Partitioning of nitrate assimilation among leaves, stems and roots of poplar [J]. Tree Physiol, 22(10): 717–724.
CARILLO P, MASTROLONARDO G, NACCAA F, et al., 2005. Nitrate reductase in durum wheat seedlings as affected by nitrate nutrition and salinity [J]. Funct Plant Biol, 32(3): 209–219.
CRUZ C, BIO AFM, DOMÍGUEZ-VALDIVIA MD, et al., 2006. How does glutamine synthetase activity determine plant tolerance to ammonium? [J]. Planta, 223: 1068–1080.
FILELLA I, SERRANO L, SERRA J, et al., 1995. Evaluating wheat nitrogen status with canopy reflectance indices and discriminant analysis [J]. Crop Sci, 35(5): 1400–1405.
GUIDI L, LOREFICE G, PARDOSSI A, et al., 1997. Growth and photosynthesis of *Lycopersicon esculentum* (L.) plants as affected by nitrogen deficiency [J]. Biol Plantarum, 40(2): 235–244.
HARO R, BAÑUELOS MA, QUINTERO FJ, et al., 1993. Genetic basis of sodium exclusion and sodium tolerance in yeast. A model for plants [J]. Physiol Plant, 89: 868–874.
HESSINI K, ISSAOUI K, FERCHICHI S, et al., 2019. Interactive effects of salinity and nitrogen forms on plant growth, photosynthesis and osmotic adjustment in maize [J]. Plant Physiol Bioch, 139: 171–178.
HESSINI K, LACHAAL M, CRUZ C, et al., 2009. Role of ammonium to limit nitrate accumulation and to increase water economy in Wild Swiss chard [J]. J Plant Nutr, 32: 821–836.
KAISER WM, HUBER SC, 2001. Post-translational regulation of nitrate reductase: mechanism, physiological relevance and environmental triggers [J]. J Exp Bot, 52(363): 1981–1989.
LIANG WJ, MA XL, WAN P, et al., 2018. Plant salt-tolerance mechanism: A review [J]. Biochem Biophys Res Comm, 495(1): 286–291.
LIU XP, FAN YY, LONG JX, et al., 2013. Effects of soil water and nitrogen availability on photosynthesis and water use efficiency of *Robinia pseudoacacia* seedlings [J]. J Environ Sci-Chin, 25(3): 585–595.
MELONI DA, OLIVA MA, MARTINEZ CA, et al., 2003. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress [J]. Environ Exp Bot, 49(1): 69–76.
MUCHATE NS, NIKALJE GC, RAJURKAR NS, et al., 2016. Plant salt stress: adaptive responses, tolerance mechanism and bioengineering for salt tolerance [J]. Bot Rev, 82(4): 371–406.

- MUNNS R, JAMES RA, LÄUCHLI A, 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals [J], J Exp Bot, 57: 1025–1043.
- MUNNS R, TESTER M, 2008. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Ann Rev Plant Biol, 59: 651–681.
- NEGRÃO S, SCHMÖCKEL SM, TESTER M, 2017. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress [J]. Ann Bot, 119(1): 1–11.
- O'LEARY MH, 1981. Carbon isotope fractionation in plants [J]. Phytochemistry, 20(4): 553–567.
- PARIDA AK, DAS AB, 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 60: 324–349.
- RAO GG, RAO GR, 1981. Pigment composition chlorophyllase activity in pigeon pea (*Cajanus indicus* Spreng) and Gingelly (*Sesamum indicum* L.) under NaCl salinity [J]. Indian J Exp Biol, 19: 768–770.
- SCHJOERRING J K, HUSTED S, MÄCK G, et al., 2002. The regulation of ammonium translocation in plants [J]. J Exp Bot, 53: 883–890.
- SERRET MD, TRILLAS MI, MATAS J, et al., 1997. The effect of different closure types, light, and sucrose concentrations on carbon isotope composition and growth of *Gardenia jasminoides* plantlets during micropropagation and subsequent acclimation *ex vitro* [J]. Plant Cell Tiss Org, 47(3): 217–230.
- SIDDIQUI MH, MOHAMMAD F, KHAN MN, et al., 2010. Nitrogen in relation to photosynthetic capacity and accumulation of osmoprotectant and nutrients in *Brassica genotypes* grown under salt stress [J]. Agric Sci Chin, 9(5): 671–680.
- TAVAKKOLI E, RENGASAMY P, MCDONALD GK, 2010. High concentrations of Na^+ and Cl^- ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of faba bean under salinity stress [J], J Exp Bot, 61: 4449–4459.
- WANG YY, HSU PK, TSAY YF, 2012. Uptake, allocation and signaling of nitrate [J]. Trends Plant Sci, 17: 458–467.
- WU HH, 2018. Plant salt tolerance and Na^+ sensing and transport [J]. The Crop J, 6(3): 215–225.
- YOUSFI S, SERRET MD, ARAUS JL, 2013. Comparative response of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in durum wheat exposed to salinity at the vegetative and reproductive stages [J]. Plant Cell Environ, 36(6): 1214–1227.
- YOUSFI S, SERRET MD, ARAUS JL, 2009. Shoot $\delta^{15}\text{N}$ gives a better indication than ion concentration or $\Delta^{13}\text{C}$ of genotypic differences in the response of durum wheat to salinity [J]. Funct Plant Biol, 36(2): 144–155.
- ZHANG KY, WU YY, 2017. The $\delta^{15}\text{N}$ response and nitrate assimilation of *Orychophragmus violaceus* and *Brassica napus* plantlets *in vitro* during the multiplication stage cultured under different nitrate concentrations [J]. Acta Geochim, 36(2): 190–197.
- ZHAO GM, HAN Y, SUN X, et al., 2015. Salinity stress increases secondary metabolites and enzyme activity in safflower [J]. Ind Crop Prod, 64: 175–181.
- ZHOU Y, TANG NY, HUANG LJ, et al., 2018. Effects of salt stress on plant growth, antioxidant capacity, glandular trichome density, and volatile exudates of *Schizonepeta tenuifolia* Briq. [J]. Int J Mol Sci, 19: 252.

(责任编辑 蒋巧媛)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202010052

李龙沁, 许光耀, 高越, 等. 中国西部地区归化植物时空分布特征研究 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 429–439.

LI LQ, XU GY, GAO Y, et al. Temporal and spatial distribution characteristics of naturalized plants in West China [J].

Guihaia, 2022, 42(3): 429–439.



中国西部地区归化植物时空分布特征研究

李龙沁^{1,2}, 许光耀^{1,3}, 高越^{1,2}, 莫训强⁴, 李洪远^{1,2*}

(1. 南开大学 环境科学与工程学院, 天津 300350; 2. 天津市跨介质复合污染环境治理技术重点实验室, 天津 300350; 3. 天津环科环境咨询有限公司, 天津 300191; 4. 天津师范大学 地理与环境科学学院, 天津 300387)

摘要: 归化是外来植物越过一系列障碍成为入侵植物的基本前提, 对归化植物的种类组成及分布规律进行研究, 有助于预防和管控植物入侵。该文基于文献报道和标本记录, 对中国西部地区共 12 省(区) 126 个地级市的归化植物进行统计(包含所有维管束植物), 并分析了这些植物的组成和时空分布特征。结果表明: (1) 西部地区共有归化植物 826 种, 分属 107 科 473 属, 约占全国归化植物总数(1 099 种)的 75.16%。(2) 时间上, 根据回归拟合, 15 世纪前, 西部地区的归化植物累积增长平稳, 随后呈 Logistic 模式增长, 1936 年增长速率最大。目前, 增长速度趋缓, 但无意引入比例显著高于其他时期。(3) 空间上, 物种数及密度均呈自西北向东南、内陆向边境递增的趋势, 且存在“强省会”现象。(4) 回归树分析表明, 年降水量、国内生产总值(GDP)、年均气温和耕地比例是西部地区归化植物分布格局的主要驱动因素。该研究结果丰富了西部地区归化植物的基础资料, 有助于摸清西部地区外来植物入侵现状, 并为其综合管控提供科学依据。

关键词: 生物入侵, 西部地区, 归化植物, 时空分布格局, 驱动因素

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)03-0429-11

Temporal and spatial distribution characteristics of naturalized plants in West China

LI Longqin^{1,2}, XU Guangyao^{1,3}, GAO Yue^{1,2}, MO Xunqiang⁴, LI Hongyuan^{1,2*}

(1. College of Environmental Science and Engineering, Nankai University, Tianjin 300350, China; 2. Key Laboratory of Environmental Technology for Complex Trans-Media Pollution, Tianjin 300350, China; 3. Tianjin Huanke Environment Consul Ting Co., Ltd., Tianjin 300191, China; 4. School of Geographic and Environmental Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China)

Abstract: Naturalization is the basic premise for exotic plants to surmount a series of obstacles and become invasive plants. It is helpful to prevent and control plant invasion for studying the species composition and distribution of naturalized plants. Based on literature reports and specimen records, we firstly maked statistics on naturalized plants in 126 prefecture-level cities in 12 provinces (regions) in West China, included all vascular plants, and analyzed the plant composition and temporal and spatial distribution characteristics. The results were as follows: (1) There were 826 species of naturalized plants belonging to 107 families and 473 genera in the western region, accounting for about 75.16% of 1 099 species of naturalized plants in the country. (2) In terms of time, according to regression fitting, the

收稿日期: 2021-01-29

基金项目: 天津市重大科技专项与工程(18ZXSZSF00200) [Supported by Major Key Project and Engineering of Science and Technology and Projects in Tianjin(18ZXSZSF00200)]。

第一作者: 李龙沁(1997-), 硕士研究生, 研究方向为植物多样性和生态恢复, (E-mail) longq_lee@163.com。

*通信作者: 李洪远, 博士, 教授, 研究方向为生态恢复、植被生态与湿地生态, (E-mail) eiale@nankai.edu.cn。

cumulative growth of naturalized plants in the western region was stable before the 15th century, and then showed a Logistic pattern of growth, and the growth rate was the largest in 1936. At present, the growth rate slowed down but the proportion of unintentional introduction was significantly higher than that in other periods. (3) Spatially, the number and density of species were increasing from northwest to southeast and inland to the border, and there was a phenomenon of strong provincial capitals. (4) Regression tree analysis showed that annual precipitation, GDP, average annual temperature and cropland ratio were the main driving factors for the distribution pattern of naturalized plants in the western region. These results enriches the basic data of naturalized plants in the western region, are conducive for finding out the current situation of alien plant invasion in the western region, and provide scientific basis for its comprehensive control.

Key words: biological invasion, western region, naturalized plants, temporal and spatial distribution pattern, driving factor

生物入侵已成为全球四大环境问题之一,对生态环境、人类健康及社会经济造成了严重威胁(王方浩等, 2002; 闫小玲等, 2014; Hassan & Mohamed, 2020)。据不完全统计,我国每年因外来入侵物种而造成的经济损失超过 2 000 亿元(李大林, 2014)。生物入侵还是导致全球生物多样性减少的最主要因素之一,入侵植物会通过占据优势地位降低本地植物的丰富度和多样性,甚至会沿着食物链或食物网影响本地动物的多样性,进而影响生态系统的运行过程(Eviner et al., 2012; 许光耀等, 2018)。20 世纪 80 年代后,入侵物种危害日益猖獗,我国开始重视对外来入侵种的研究与防治。然而,由于国内区域生态调查不平衡,尤其是西部地区,其起始时间和调查程度差异较大,因此,西南地区较西北地区调查频率更高、起步早,记录更加详尽。云南是最早开始研究入侵植物问题的地区之一,如紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)的相关研究(薛纪如等, 1979)。随后,广西(唐赛春等, 2008)、贵州(韦美玉等, 2006)、重庆(孙娟等, 2009)等地也开展了对入侵植物的本底调查,而同一时期的西北地区,如新疆(张源, 2007)等地区本底情况并不清楚,且对其危害也不够重视。目前,甘肃、宁夏和青海等部分地区仍缺少对入侵植物本底调查的基础数据,这使得区域入侵植物清单编制存在困难。

不同学者对外来植物的入侵状态属于逸生、归化或入侵的判断不同,目前仍然缺少认定的入侵标准,难以形成普遍认同的入侵植物名录(Van Kleunen et al., 2015),这使得明确并完善我国归化植物清单尤为重要。归化植物是指无需人类帮助(有可能存在人类干扰),能在多个生命周期内维持自我更新种群的外来植物,一般来说,能维持十年

或广泛分布的植物就能经受各种环境因子筛选,即可被视为归化植物(Blackburn et al., 2011)。与入侵概念相比,归化植物的概念更加明确(Pyšek et al., 2017)。Van Kleunen 等(2015)建立并编制了全球归化植物数据库(GloNAF 数据库)及清单,共列入归化维管植物 13 168 种,占已知的所有维管植物的 3.9%(Vinogradova et al., 2018),但其中中国地区的数据与实际情况存在较大误差。其后,越来越多的国家制定了归化植物清单(如印度、加纳、俄罗斯等)(Inderjit et al., 2018; Vinogradova et al., 2018; Ansong et al., 2019)。国内对于归化种研究起步较晚,闫小玲等(2019)和许光耀等(2019)分别在省级层面上对中国归化植物做了梳理,但数据的收集和更新均存在一定的差异性和滞后性。

越清晰的本底资料越有利于后续研究及安全管理,但当前绝大多数归化植物分布记录只精确到省级,极少统计到地市级。据此,本文在地级城市尺度上对西部地区 12 个省(市、自治区)所有地级市的归化植物进行统计,除嘉峪关市、金昌市、自贡市、南充市、乌海市 5 市数据缺失外,共获得 126 个地级市的归化植物的分布信息。对其种类组成结构及来源(包括原产地和引入用途),特别是时空分布格局进行了分析,以梳理西部地区归化植物的本底资料,揭示归化植物的分布规律及其驱动因素,为归化植物的深入研究和科学管理提供可靠的依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域

本研究区域是中国四大经济分区之一的西部地区(图 1),包含陕西省、甘肃省、青海省、宁夏回

族自治区、新疆维吾尔自治区、西藏自治区、四川省、重庆市、贵州省、云南省、内蒙古自治区和广西壮族自治区 12 个省(市、自治区),共 126 个市(盟、地区、自治州)。西部地区地域辽阔,地形特殊,自然景观丰富,人口稀少,经济欠发达,共与 13 个国家接壤,陆地边境线约 1.8 万 km。气温和降水受青藏高原影响,均从西北向东南递增。土地面积约 681.6 万 km²,占全国总面积的 71.4%,人口数量约 3.8 亿,占全国总人口的 27.2%。

1.2 研究方法

归化植物种类、分布数据及其他信息分别来源于《中国植物志》英文修订版(FOC, <http://www.iplant.cn/>)、The Plant List (TPL, <http://www.theplantlist.com/>)、自然标本馆(CFH, <http://www.cfh.ac.cn/>)、中国数字植物标本馆(CVH, <http://www.cvh.ac.cn/>)、中国植物图像库(PPBC, <http://ppbc.iplant.cn/>)、台湾物种名录(TaiCoL, <http://taibnet.sinica.edu.tw/>)、全球外来归化植物数据库(GloNAF, <https://glonaf.org/>)等网站,各省植物志及其他文献资料,共查询 20 499 个标本数据。通过逐一查阅、收集和核实,到形成最终的西部地区归化植物名单,并对植物中文名、拉丁名、科、属、原产地、引入时间、引入用途和分布地进行整理。其中,中文名(科、属、种)依据 FOC 确定,拉丁名以 TPL 确定,采用 APG IV 系统;原产地划分依据生物多样性信息标准(TDWG, <https://www.tdwg.org/>)的大洲分区体系;引入时间是指该种植物在中国的首次记录时间或首次引入时间;引入用途归纳为园林绿化、食用、材用、药用和无意引入 5 种。

自然环境数据包括年均气温、年降水量、干燥度指数、湿润度指数、0℃有效积温、归一化植被指数(NDVI)、草地比例、森林比例、水体比例、沙土比例和黏土比例,共 11 种,主要表示植物生长所需的不同环境及营养成分,分别从世界气象网(<http://worldclimate.org/bioclim>)、自然环境数据云平台(<http://www.resdc.cn/Default.aspx>)、国际农业研究磋商组织(www.cgiar-csi.org)、中国气象网(<http://data.cma.cn>)获得。社会环境数据主要反映区域经济发展整体水平、交通运输业发展程度等人类活动干扰强度,包括 GDP、人口密度、常住人口数、公路里程、公路货运量、夜间灯光指数、土地利用程度、土地利用动态度和聚落、耕地比例,共 10 种,均从中国社会与经济发展数据库

(<http://data.cnki.net>)中获得。

1.3 数据分析

为探究归化植物随时间的累积分布情况,对西部地区归化植物累积数量与引入时间分别进行线性及 Logistic 拟合。为了解各科属在地级市的分布情况以及引入时间与原产地、引入用途的关系,通过 Grubbs's Test 的方法对其显著性进行检验。此外,为分析其空间分布格局,在 ArcGIS 中采用自然间断点分级法(Jenks)对各省(区)、市物种数及密度进行分类,用 Jaccard 相似性指数反映各省(区)内的物种相似性。

$$J = \frac{c}{a + b - c} \quad (1)$$

式中: a 和 b 表示两省(区)、市的物种数; c 表示两省(区)、市之间的共有物种数。

根据各地级市的自然和社会环境数据,用 Pearson 系数法对 126 个地级市进行分析,去除相关性较强的因子,包括湿润度指数、有效积温、NDVI、沙土比例、黏土比例、常住人口数、公路货运量及土地利用程度 8 个因子,其余 13 个用于构建分类回归树。在分类回归树中,将面积作加权因子,根据 CART 算法在 R 中进行(De' Ath & Fabricius, 2000; Loh, 2011),以确定归化植物物种数与自然及社会因素之间的关系。

2 结果与分析

2.1 组成结构及来源

截止到 2019 年,共统计到中国共有归化植物 112 科 578 属 1 099 种(许光耀等,2019)。西部地区归化植物共统计到 107 科 473 属 826 种,约占全国归化植物总数的 75.16%。从科的构成来看,菊科(Asteraceae) 114 种、豆科(Fabaceae) 106 种、禾本科(Poaceae) 88 种,三大优势科共计 308 种,占总种数的 37.24%。此外,大于 10 种的科有 13 个(含 269 种),2~9 种的科有 53 个(含 275 种),单种科共 38 个。从属的构成来看,物种数最多的是大戟属(*Euphorbia*) 20 种,大于 10 种的属共 4 个,6~9 种的属共 11 个(含 153 种),2~5 种的属有 138 个(含 355 种),单种属共 319 个(表 1)。

从引入用途看,园林绿化引入最多,共计 322 种(约占 38.47%),无意引入共计 267 种,约占 31.9%,食用、材用、药用等分别占总引入数的

10.39%、13.02%、5.97% (图 2)。

除 10 种植物原产地不详、11 种杂交起源、6 种栽培起源外,原产于美洲的归化植物最多,其中,北美约占 21.42%,南美约占 20.70%,此后依次为欧洲、温带亚洲、非洲、热带亚洲,大洋洲和太平洋岛屿起源较少。中国西南地区原产地分布趋势与西部地区及全国趋势一致(许光耀等,2019),原产于北美和南美最多,共占 44.62%,而西北地区归化物种原产于温带亚洲和欧洲的物种最多,分别占 22.37%和 23.14% (图 3)。

2.2 时间累积特征

共查询到 700 种归化植物的引入时间,约占总数的 84.64%,其余 126 种绝大多数应在 15 世纪前引入。时间上,根据查询获得的 700 种引入时间统计发现,最早可追溯到公元前 200 年(先秦),变化规律分为两段(图 4):第一段,从先秦至 15 世纪,西部地区归化植物累积速率较平缓,符合线性拟合($R^2=0.985$),共累积 92 种;第二段,在 15 世纪后,累积趋势符合 Logistic 曲线($R^2=0.994$),百余年间累积 600 余种。归化植物累积增长速率在清末迅速增长($EC_{20}=1895$),于民国时期($EC_{50}=1936$)达到最大,改革开放前期趋于稳定($EC_{80}=1977$)。

根据线性拟合和 Logistic 拟合分析出的四个时间节点,将引入时间分为五个时间段,对其原产地和引入用途进行分析(图 5)。从原产地来看,15 世纪前,原产温带亚洲的归化植物最多(约占 31.37%),其次是欧洲(约占 23.53%)。15 世纪后,随着新大陆的发现导致原产于美洲的归化种数量快速增加。G 检验发现,与其余时间段相比,1400 年以前,原产于温带亚洲的比例显著高于其他地区($P<0.05$),其余时间段各原产地比例相差不显著($P>0.05$)。

从引入用途来看,1400 年以前,因食用引入的物种最多(36.56%),如葡萄(*Vitis vinifera*)、茄(*Solanum melongena*)、西瓜(*Citrullus lanatus*)、芝麻(*Sesamum indicum*)等。1400—1977 年,园林绿化引入的归化植物比例达 52.22%,1977 年后无意引入物种最多。G 检验发现,1977 年后,无意引入占比显著高于其他途径($P<0.05$),其余各时间段引入用途的相差不显著($P>0.05$)。

2.3 空间分布特征

空间上,西部地区归化植物物种数呈自内陆向边境、自西北向东南递增的趋势(图 6:A,B;表

2)。物种数最多的省份是云南,共 614 种,占西部地区归化植物总物种数的 74.33%,其次是广西,共 579 种;最多的地级市为西双版纳傣族自治州,共 396 种,约占 47.94%,其次是桂林市 360 种和南宁市 342 种。物种数最少的是宁夏和青海,分别为 132 种和 183 种;地级市为那曲地区、石嘴山市和阿里地区,分别为 62 种、70 种和 70 种。此外,从省内的 Jaccard 相似性指数来看(表 2),物种数最多与最少省份相似性指数为 0.19,整体存在由物种数高的地区向物种数低的地区扩散的趋势。物种数最多的云南与广西,其相似性指数高达 0.69,物种数最少的宁夏和青海的相似性指数也达 0.53,说明存在相邻区域相似性高的趋势。

归化植物密度(物种数与面积之比)呈自西北向东南的递增趋势,(图 6:C,D)。密度最高的是重庆(41.16 种·万 km^2);其次是广西(24.39 种·万 km^2)和贵州(22.20 种·万 km^2),地级市是北海市(578.4 种·万 km^2)和防城港市(306.2 种·万 km^2);内蒙古(1.71 种·万 km^2)和那曲地区(1.4 种·万 km^2)是密度最小的区和地级市。从省(区)内分布来看,陕西、甘肃、青海、宁夏、新疆、西藏、贵州、内蒙古 8 省(区)的省会城市密度高于省(区)内其他地级市。

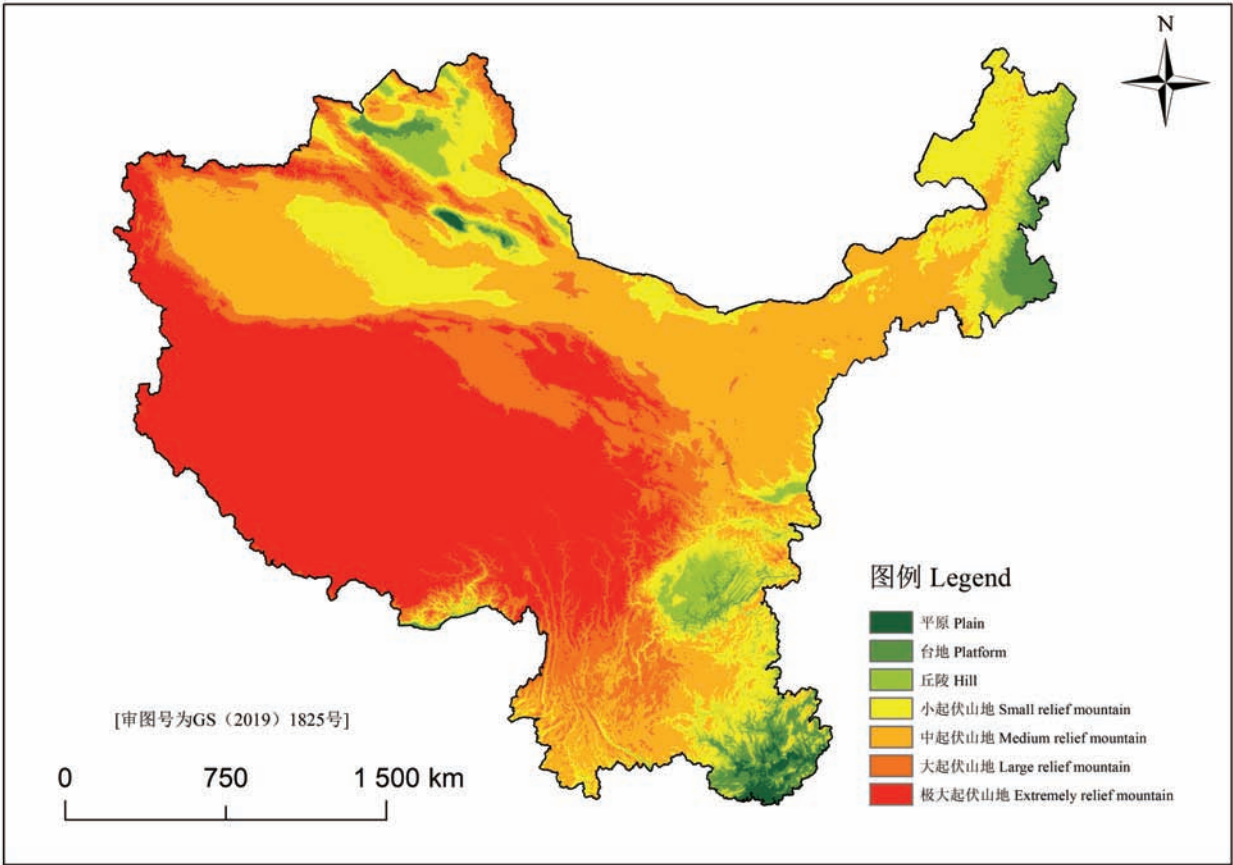
2.4 空间分布影响因素分析

分类回归树分析表明,年降水量、GDP、年均气温和耕地比例是影响归化植物空间分布格局的主要因素。年降水量越小的地区归化物种数越低,GDP 越高的地区归化物种数越高。当年降水量小于 618.52 mm 且 GDP 小于 492.34 亿元时,归化物种数最少(平均约 79.74 种),如海东地区、阿勒泰地区等;降水量较高且经济发达的地区归化物种数最多(平均约 283.00 种),如西安市、成都市、昆明市等;在降水量较高且经济欠发达地区,年均气温成为影响归化植物数量的关键因素,气温越高的地区归化物种数越高,当年均气温小于 16.75 $^{\circ}C$ 时,平均归化物种数为 250.14 种,如西双版纳傣族自治州、梧州市、北海市等;年均气温小于 16.75 $^{\circ}C$ 时,耕地比例越高的地区物种数低(图 7)。

3 讨论与结论

3.1 时间累积特征分析

15 世纪前,外来植物的传入途径较少,人类活



该图基于国家测绘地理信息局标准地图绘制,底图无修改。下同。
This map is based on the standard map of the National Bureau of Surveying, Mapping and Geographic Information, and the base map has not been modified. The same below.

图 1 中国西部地区地形图
Fig. 1 Topographic of West China

动干扰程度较低,西部地区归化植物累积较少,原产于温带亚洲的比例显著高于其他时期,但累积速率平稳增长。陆上丝绸之路增加了传入食用或无意引入的归化植物。据统计,中国现有的农作物中半数以上为外来植物,而在明朝(1368 年)以前,大部分是通过陆上丝绸之路传入(刘启振和王思明,2016)。此外,其多数原产于亚洲西部地区及地中海沿岸,来自欧亚大陆的归化植物有着相似的生活史,能快速适应新的生长环境。

15 世纪后,西部地区归化植物因园林绿化引入的比例近半数。随着通商口岸及殖民地的增加,由于交通运输、经济交流以及殖民者自身需求,引入了大量外来植物,使西部地区归化植物增长速率在清末开始爆发式增长($EC_{20}=1895$),并

在民国时期($EC_{50}=1936$)达到最大。国内植物学研究的发展和植物学会的成立(肖蕾,2014),使大量植物信息被集中收集和记录,虽然会造成一定的统计偏差,但也促使其增长速率于 1936 年达到最大值。值得注意的是,1977 年后,随着改革开放,西部地区的经济逐渐发展,人口流动增大,其无意引入占比也显著高于其他途径。然而,较早归化的植物会占据大量空余生态位,阻止了其他植物归化,虽使得 1977 年后增长速率逐步趋于稳定($EC_{80}=1977$),但仍然有归化的风险。这与前人研究结果一致,一定时期归化植物增长速率与当时经济发展状况有密切的联系(Cabra-Rivas et al., 2016),贸易活动是影响外来植物入侵和扩散的重要因素(蒙彦良和陈凤新,2020)。

表 1 中国西部地区归化植物主要科属及其种数

Table 1 Main families, genera and their species number of naturalized plants in West China			
科 Family	种数 Number of species	属 Genus	种数 Number of species
菊科 Asteraceae	114	大戟属 <i>Euphorbia</i>	20
豆科 Fabaceae	106	茄属 <i>Solanum</i>	16
禾本科 Poaceae	88	苋属 <i>Amaranthus</i>	14
茄科 Solanaceae	37	番薯属 <i>Batatas</i>	12
苋科 Amaranthaceae	35	决明属 <i>Senna</i>	11
大戟科 Euphorbiaceae	28	桉属 <i>Eucalyptus</i>	9
十字花科 Brassicaceae	26	月见草属 <i>Oenothera</i>	9
石竹科 Caryophyllaceae	23	猪屎豆属 <i>Crotalaria</i>	9
锦葵科 Malvaceae	21	相思树属 <i>Acacia</i>	8
旋花科 Convolvulaceae	20	飞蓬属 <i>Erigeron</i>	7

注：主要科属按照种数降序排列,表中选取种数最多的前十个科属。

Note: The main families and genera are arranged in descending order of the number of species, and the top ten families and genera with the most species are selected in the table.

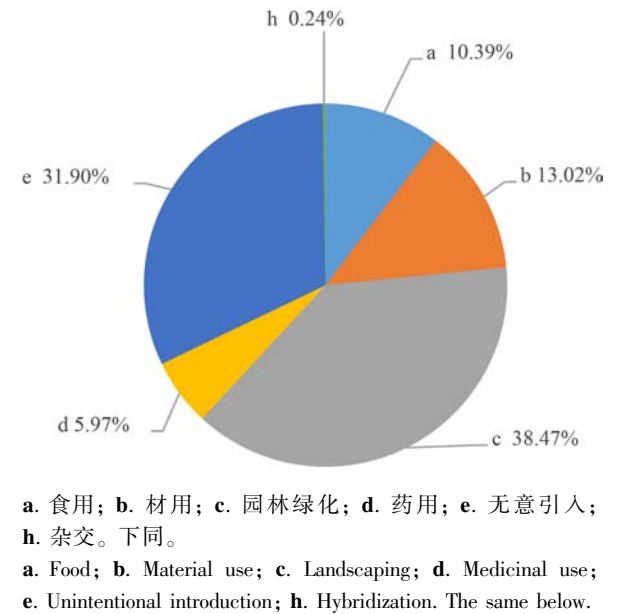
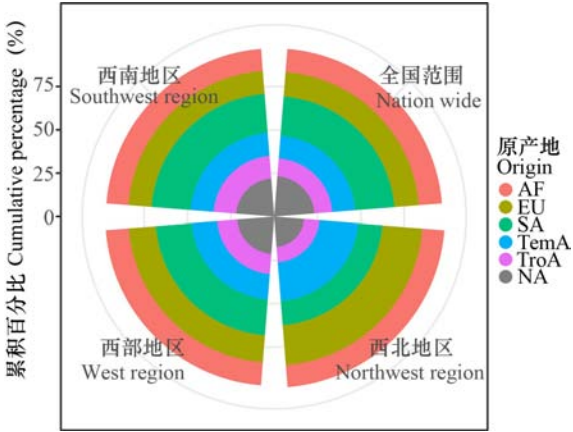


图 2 中国西部地区归化植物引入用途占比

Fig. 2 Proportion of introduction ways of naturalized plants in West China

进入 21 世纪,根据 Logistic 模型显示,当前西部地区归化物种处于增长速率逐步稳定的阶段。国家检验检疫政策逐步健全,对动植物检疫更加严格,植物引种逐渐规范,使有意引入和驯化的归化



图中分别表示全国范围、西北地区、西部地区和西南地区的归化植物原产地占比。AF. 非洲; EU. 欧洲; SA. 南美洲; TemA. 温带亚洲; TroA. 热带亚洲; NA. 北美洲。下同。

The figure shows the proportion of naturalized plants in nation wide, the northwest region, the west region, and the southwest region. AF. Africa; EU. Europe; SA. South America; TemA. Temperate Asia; TroA. Tropical Asia; NA. North America. The same below.

图 3 中国西部地区归化植物原产地分布

Fig. 3 Origins distribution of naturalized plants in West China

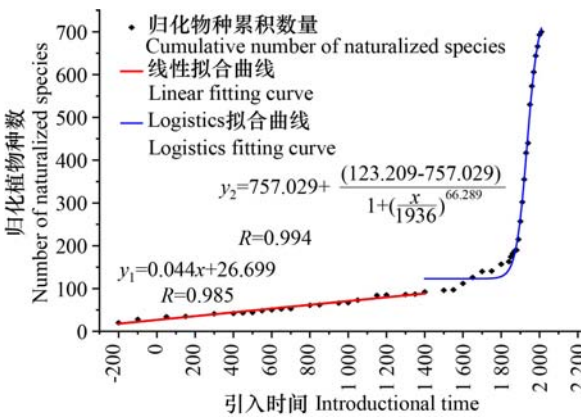
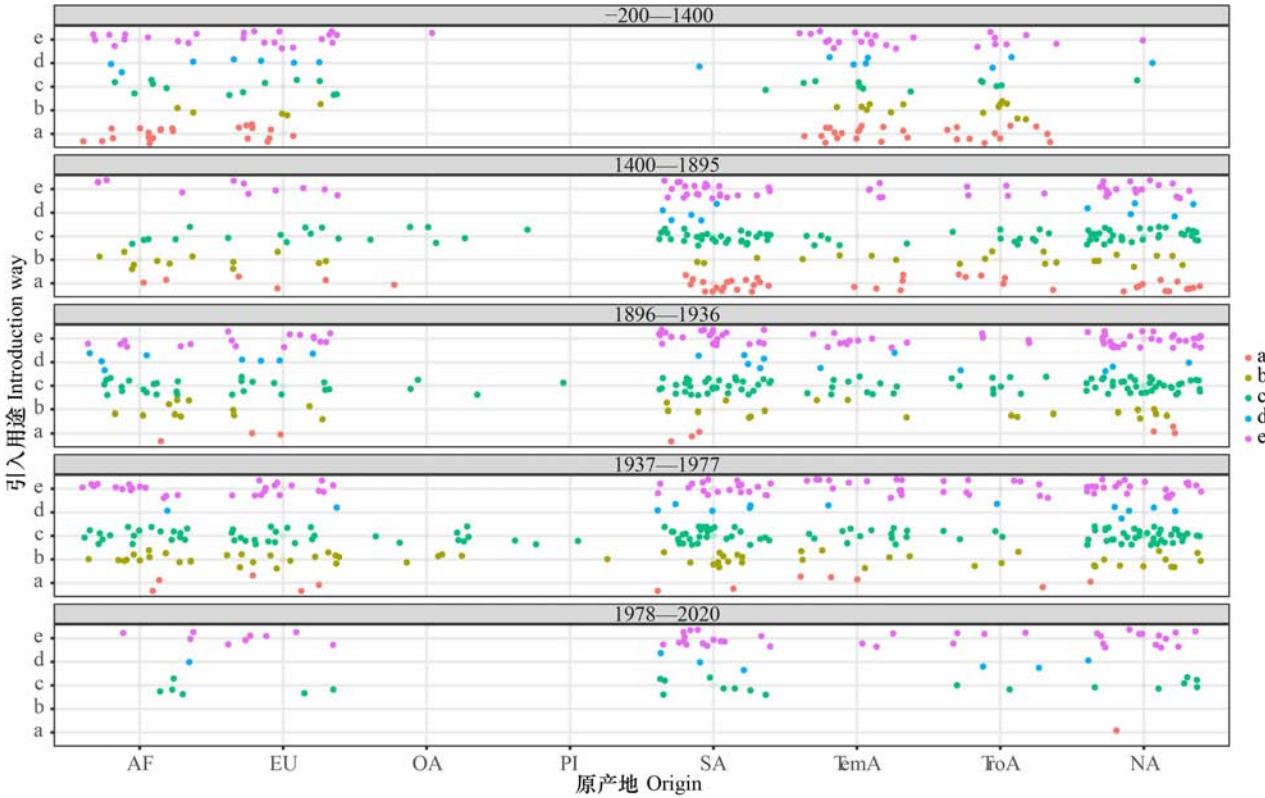


图 4 中国西部地区归化植物种数随时间累积图

Fig. 4 Accumulation graph of naturalized species number over time in West China

植物增长速率降低(何佳瑶等,2019)。虽然植物检疫工作在近年来取得一定成效,对抵御外来生物入侵起着重要作用,但仍然存在入侵风险不容忽视。此外,随着全球化的进一步发展,“一带一路”政策的实施以及国际贸易往来的进一步加强,西部地区的经济发展必将迎来新的局面(任保平等,



OA. 大洋洲；PI. 太平洋岛屿。
OA. Oceania；PI. Pacific Islands.

图 5 原产地和引入用途随时间变化图
Fig. 5 Graph of origins and introduction ways over time

2019)。经济及交通运输网络的发展,人口流动及对外交流的增加等愈发频繁的人类活动,也会增加有意或无意引入外来种,从而可引发归化植物累积速度再次加快的风险,为植物入侵提供可乘之机。

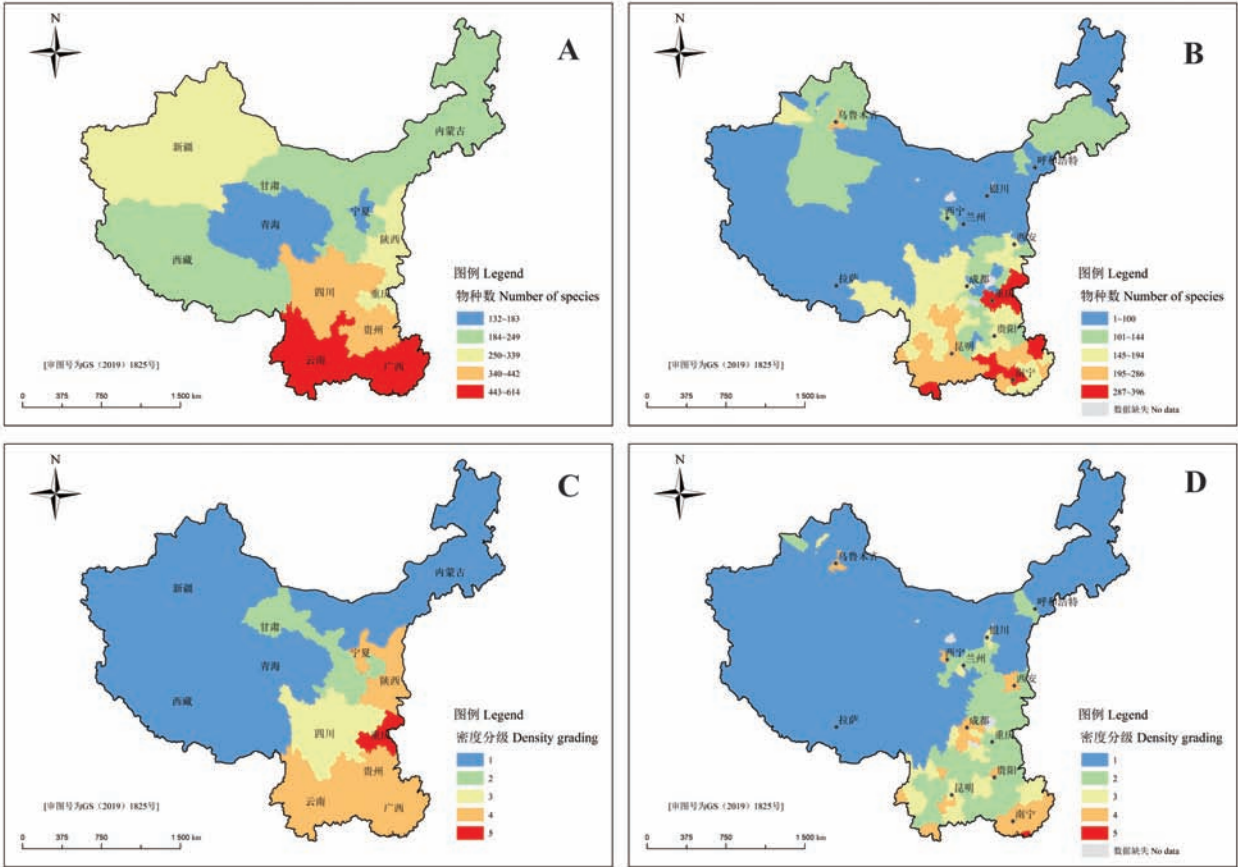
3.2 空间分布特征分析

从 12 个省(区)分布看,有 8 个省会城市归化植物密度最高,表现出明显的强省会现象。省会城市中,园林绿化是归化植物最主要的引入用途,同一般城市相比,省会城市具有更完善的基础设施和更丰富的资源,城市景观建设中园林植物的应用更加丰富,受人类活动影响更大,在获得更多资源的同时也给植物归化带来更多的机会。

港口、口岸及边界城市拥有特殊的地理位置,丰富的旅游资源和频繁的国际交流等条件,增加了植物归化的可能性(Foxcroft et al., 2017),这也是北海市和防城港市归化种密度最高的原因。值得注意的是,西双版纳傣族自治州位于全球生物

多样性热点地区之一的 Indo-Burma 内(Myers et al., 2000),作为中国陆地生物多样性保护的关键地区(Tang et al, 2006),也是西部地区归化植物数量最多的地级市,占西部地区总数近 50%。其原因除了独特的地理位置和适宜的气候条件外,其中的绝大多数外来植物是由于植物园的长期引种而归化,位于勐腊县境内的中国科学院西双版纳热带植物园是西双版纳引种外来植物最多的机构(李园等,2006)。植物园所在地会成为归化植物的分布热点区域,国内植物园的平均物种数在 3 000 左右,西双版纳热带植物园约 5 000 种,其中有 1/3 是外来植物(He, 2002)。植物的收集、引种和驯化是植物园的重要任务,长期引种使外来植物丰富了植物物种多样性,但同时也带来了生态环境的危害。因此,各省会、港口城市需重点防范,植物园引种应更加警惕。

与前人研究结果一致,气候和人类干扰对生物入侵进程的影响尤为明显(吴昊和丁建清,



A、B、C、D 依次表示省级归化植物数量、市级归化植物数量、省级归化植物密度、市级归化植物密度空间分布格局。
A, B, C, D indicate the number of provincial-level naturalized plants, the number of municipal-level naturalized plants, the density of provincial-level naturalized plants, and the spatial distribution pattern of municipal-level naturalized plant densities.

图 6 中国西部地区归化植物空间分布格局
Fig. 6 Spatial distribution patterns of naturalized plants in West China

2014)。回归树分析表明,年降水量、GDP 和年均气温是主要驱动因素。耕地比例的增高会阻碍外来植物的归化,一般来说耕地多的地方欠发达,干扰相对较弱,且几千年的耕种过程中,杂草类植物早就占据了作物之外的空余生态位,阻止了其他植物的归化 (Van Kleunen et al., 2015)。

总体来说,我国西部地区地形特殊,青藏高原的隆起形成了独特的高原气候,直接影响了降水量,形成西北的干旱气候 (范广州和程国栋, 2003),海拔高的地区人口稀少,人类活动影响较小,使归化植物数量较少。某种程度上来说,地形是影响西部地区归化植物数量最重要的因素,值得在后续研究中对其进一步深化。宁夏、青海、新疆等地区调查频率较少,调查区域往往受时间、频率、交通等影响 (Hyndman et al., 2015),信息收集

不够全面,植物标本也存在物种鉴定错误、信息记录不详等问题,导致本文统计结果存在一定的不确定性,需在今后的研究中持续完善。

综上所述,中国西部地区共统计到归化植物 826 种,原产于美洲的最多,园林绿化是主要的引入用途。西部地区归化植物空间分布整体上呈西北向东南、内陆向边境递增的趋势,年降水量和 GDP 是其最主要的影响因素,景观建设、对外贸易、大型植物园和调查频次会影响归化植物省内空间分布格局。当前西部地区的归化物种累积速率趋于平缓,但随着“一带一路”政策的实施和经济的发展,西部地区尤其是省会城市归化植物累积速度可能会增快,相关部门仍需保持警惕。此外,西部地区特殊的地形,在一定程度上直接影响降水、气温及人口分布,其对归化植物累积的影响

表 2 中国西部地区归化植物物种数的相似性

Table 2 Similarity of the number of naturalized plant species in West China

省(区)和市 Province (region) and city	云南 YN	广西 GX	四川 SC	贵州 GZ	重庆 CQ	陕西 SX	新疆 XJ	甘肃 GS	西藏 XZ	内蒙古 NM	青海 QH	宁夏 NX
云南 YN	—											
广西 GX	0.69	—										
四川 SC	0.59	0.55	—									
贵州 GZ	0.55	0.56	0.65	—								
重庆 CQ	0.48	0.48	0.63	0.59	—							
陕西 SX	0.41	0.42	0.57	0.51	0.58	—						
新疆 XJ	0.33	0.33	0.43	0.39	0.43	0.54	—					
甘肃 GS	0.32	0.32	0.46	0.43	0.50	0.58	0.54	—				
西藏 XZ	0.33	0.32	0.45	0.42	0.45	0.46	0.45	0.48	—			
内蒙古 NM	0.26	0.25	0.27	0.37	0.38	0.47	0.49	0.50	0.41	—		
青海 QH	0.25	0.24	0.36	0.34	0.40	0.45	0.46	0.52	0.47	0.52	—	
宁夏 NX	0.19	0.19	0.27	0.29	0.32	0.36	0.36	0.47	0.41	0.51	0.53	—

注：采用中国省(区)和市代码缩写。
Note: Adopt the abbreviation of Chinese province (region) and city code.

值得进一步探讨。调查较少而数据缺乏的地区(如宁夏、青海等地)需增加调查频次,以降低统计误差,为西部地区归化物种名录编制及植物入侵的预测、预防及管理提供更准确的依据。

参考文献：

ANSONG M, PERGL J, ESSL F, et al., 2019. Naturalized and invasive alien flora of Ghana [J]. Biol Invasions, 21(3): 669–683.

BLACKBURN TM, PYŠEK P, BACHER S, et al., 2011. A proposed unified framework for biological invasions [J]. Trend Ecol Evol, 26(7): 333–339.

CABRA-RIVAS I, SALDANA A, CASTRO-DIEZ P, et al., 2016. A multi-scale approach to identify invasion drivers and invaders’ future dynamics [J]. Biol Invasions, 18(2): 411–426.

DE’ATH G, FABRICIUS KE, 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis [J]. Ecology, 81(11): 3178–3192.

EVINER VT, GARBACH K, BATY JH, et al., 2012. Measuring the effects of invasive plants on ecosystem services: challenges and prospects [J]. Invasive Plant Sci Manag, 5(1): 125–136.

FAN GZ, CHENG GD, 2003. Reason analysis of the influence of Qinghai-Xizang Plateau uplifting on arid climate forming

in northwest China (I): Influence on general circulation of atmosphere [J]. Plateau Met, 22(S1): 45–57. [范广洲, 程国栋, 2003. 青藏高原隆升对西北干旱气候形成影响的模拟(I):对大气环流影响 [J]. 高原气象, 22(S1): 45–57.]

FOXCROFT LC, PYŠEK P, RICHARDSON DM, et al., 2017. Erratum to: plant invasion science in protected areas: progress and priorities [J]. Biol Invasions, 19(8): 2503–2505.

HASSAN MO, MOHAMED HY, 2020. Allelopathic interference of the exotic naturalized *Paspalum dilatatum* Poir. threatens diversity of native plants in urban gardens [J]. Flora, 266(2020): 151593.

HE JY, CHEN K, PAN XB, et al., 2019. Analysis of plant pest interception at China’s ports of entry during 2016–2017 [J]. Plant Quarant, 33(6): 34–37. [何佳遥, 陈克, 潘绪斌, 等, 2019. 2016—2017 年中国进境植物疫情截获情况分析 [J]. 植物检疫, 33(6): 34–37.]

HE SA, 2002. Fifty years of botanical gardens in China [J]. Acta Bot Sin, 9(44): 1123–1133.

HYNDMAN RJ, MESGARAN MB, COUSENS RD, 2015. Statistical issues with using herbarium data for the estimation of invasion lag-phases [J]. Biol Invasions, 17(12): 3371–3381.

INDERJIT, PERGL J, VAN KLEUNEN M, et al., 2018. Naturalized alien flora of the Indian states: biogeographic patterns, taxonomic structure and drivers of species richness [J]. Biol Invasions, 20(6): 1625–1638.

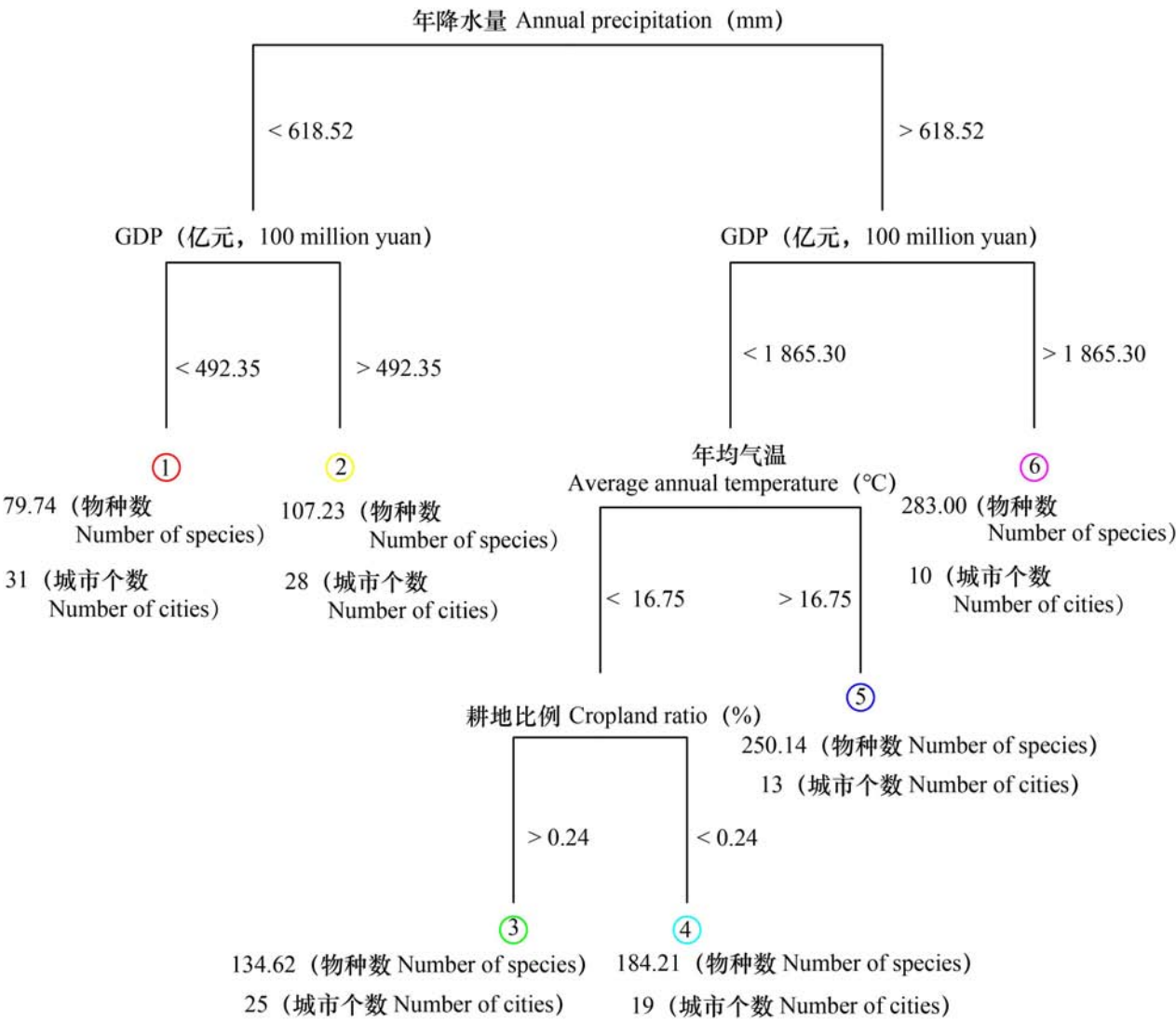


图 7 中国西部地区归化植物多样性与主要的社会、环境因子回归树

Fig. 7 Regression tree of naturalized plants diversity and key social and environmental factors in West China

LI DL, 2014. China's annual economic losses due to alien biological invasion exceed 200 billion yuan [J]. Guangxi Qual Super Guide Periodical, (11): 30. [李大林, 2014. 我国每年因外来生物入侵经济损失超两千亿元 [J]. 广西质量监督导报, (11): 30.]

LI Y, WU ZL, LI LS, et al., 2006. A preliminary study on species diversity usage and ecological impact of alien plants in Xishuangbanna [J]. J Plant Resour Environ, 15(2): 68-72. [李园, 吴兆录, 李丽莎, 等, 2006. 西双版纳外来植物的物种多样性、用途和生态危害的初步研究 [J]. 植物资源与环境学报, 15(2): 68-72.]

LIU QZ, WANG SM, 2016. The extraterritorial crops introduced into China via the Silk Road [J]. Chin Wild Plant Resour, 35(6): 5-20. [刘启振, 王思明, 2016. 陆上丝绸之路传入中国的域外农作物 [J]. 中国野生植物资源, 35(6): 5-20.]

LOH WY, 2011. Classification and regression trees [J]. WIREs: Data Mining Knowl Discov, 1(1): 14-23.

MENG YL, CHEN FX, 2020. Changes and growth forecast of invasive plants in China from the perspective of trade [J]. Plant Quarant, 34(2): 1-8. [蒙彦良, 陈凤新, 2020. 贸易视角下中国外来植物的变化及其增长预测 [J]. 植物检疫, 34(2): 1-8.]

MYERS N, MITTERMEIER RA, MITTERMEIER CG, et al., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities [J]. Nature, 403(6772): 853-858.

PYŠEK P, PERGL J, ESSL F, et al., 2017. Naturalized alien flora of the world: Species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion [J]. Preslia, 89(3): 203-274.

- REN BP, ZHANG Q, 2019. Achievements, experiences and transition of economic development in the western region in 20 years of development of western China [J]. J Shaanxi Norm Univ(Philos Soc Sci Ed), 48(4): 46–62. [任保平, 张倩, 2019. 西部大开发 20 年西部地区经济发展的成就、经验与转型 [J]. 陕西师范大学学报(哲学社会科学版), 48(4): 46–62.]
- SUN J, YANG GF, CHEN YC, et al., 2009. Exotic plants in the Jinpo Mountain Nature Reserve: Species ascertain and their distribution [J]. Acta Pratacul Sin, 18(3): 34–42. [孙娟, 杨国峰, 陈玉成, 等, 2009. 金佛山自然保护区外来入侵植物种及其分布情况 [J]. 草业学报, 18(3): 34–42.]
- TANG SC, LÜ SH, HE CX, et al., 2008. The alien invasive plants in Guangxi [J]. Guihaia, 28(6): 775–779. [唐赛春, 吕仕洪, 何成新, 等, 2008. 广西的外来入侵植物 [J]. 广西植物, 28(6): 775–779.]
- TANG ZY, WANG ZH, ZHENG CY, et al., 2006. Biodiversity in China's mountains [J]. Front Ecol Environ, 4(7): 347–352.
- VAN KLEUNEN M, DAWSON W, ESSL F, et al., 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants [J]. Nature, 525(7567): 100–103.
- VINOGRADOVA Y, PERGL J, ESSL F, et al., 2018. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories [J]. Biol Invasions, 20(8): 1931–1943.
- WAN FH, GUO JY, WANG DH, 2002. Alien invasive species in China: Their damages and management strategies [J]. Biodivers Sci, 10(1): 119–125. [万方浩, 郭建英, 王德辉, 2002. 中国外来入侵生物的危害与管理对策 [J]. 生物多样性, 10(1): 119–125.]
- WEI MY, LIU LP, WEN ZR, 2006. Growth and control of exotic plant in Qiannan areas of Guizhou [J]. Guizhou Agric Sci, 34(2): 35–38. [韦美玉, 刘丽萍, 文治瑞, 2006. 贵州黔南地区外来植物逸生机危害调查 [J]. 贵州农业科学, 34(2): 35–38.]
- WU H, DING JQ, 2014. Recent progress in invasion ecology [J]. Chin Sci Bull, 59(6): 438–448. [吴昊, 丁建清, 2014. 入侵生态学最新研究动态 [J]. 科学通报, 59(6): 438–448.]
- XIAO L, 2014. Botanical society of China during the period of the republic of China [J]. J Hebei N Univ (Soc Sci Ed), 35(3): 43–63. [肖蕾, 2014. 民国时期的中国植物学会 [J]. 河北北方学院学报(社会科学版), 35(3): 43–63.]
- XU GY, LI HY, MO XQ, et al., 2018. Research review on the advances of the invasive plants and the ecological effects of the related factors concerned [J]. J Safe Environ, 18(1): 375–380. [许光耀, 李洪远, 莫训强, 等, 2018. 入侵植物生态效应及其影响因素研究进展 [J]. 安全与环境学报, 18(1): 375–380.]
- XU GY, LI HY, MO XQ, et al., 2019. Composition and spatial-temporal distribution of Chinese naturalized plants [J]. Acta Phytoecol Sin, 43(7): 601–610. [许光耀, 李洪远, 莫训强, 等, 2019. 中国归化植物组成特征及其时空分布格局分析 [J]. 植物生态学报, 43(7): 601–610.]
- XUE JR, DONG SR, YIN JH, et al., 1979. *Eupatorium coelestium* L.: It's adaptability, damage and control [J]. Acta Bot Yunnan, 1(1): 106–113. [薛纪如, 董世仁, 印嘉祜, 等, 1979. 紫茎泽兰的适应性能、危害情况及防除措施 [J]. 云南植物研究, 1(1): 106–113.]
- YAN XL, LIU QR, SHOU HY, et al., 2014. The categorization and analysis on the geographic distribution patterns of Chinese alien invasive plants [J]. Biodivers Sci, 22(5): 667–676. [闫小玲, 刘全儒, 寿海洋, 等, 2014. 中国外来入侵植物的等级划分与地理分布格局分析 [J]. 生物多样性, 22(5): 667–676.]
- YAN XL, WANG ZH, MA JS, 2019. The checklist of the naturalized plants in China [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press: 1–425. [闫小玲, 王樟华, 马金双, 2019. 中国归化植物名录 [M]. 上海: 上海科学技术出版社: 1–425.]
- ZHANG Y, 2007. The exotic plants of Urumqi City [D]. Urumqi: Xinjiang Normal University: 1–67. [张源, 2007. 乌鲁木齐市外来植物研究 [D]. 乌鲁木齐: 新疆师范大学: 1–67.]

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202012035

张雅芳, 王海玲, 朱师丹, 等. 南亚热带四种不同演化程度禾本科植物夏季光能利用策略差异分析 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 440–449.

ZHANG YF, WANG HL, ZHU SD, et al. Analysis on the differences of light utilization strategies of four Poaceae species with different evolution degrees in the south subtropical region of China during summer period [J]. Guihaia, 2022, 42(3): 440–449.



南亚热带四种不同演化程度禾本科植物夏季光能利用策略差异分析

张雅芳^{1,2}, 王海玲^{1,2}, 朱师丹², 张小燕^{1,2}, 朱俊杰^{1,2*}

(1. 广西大学 林学院, 南宁 530004; 2. 广西大学亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004)

摘要: 为了探究甘蔗、地毯草、芦苇、佛肚竹这四种禾本科植物的光能利用策略, 该文以大田或原生境植株为材料, 于炎夏伏天最热时节活体监测其叶绿素荧光和光合气体交换特性, 并分析其色素含量。结果表明: (1) C_4 甘蔗和 C_4 地毯草具有高净光合速率(P_n), 是消耗利用光能的主要手段, 并且高 P_n 和高水分利用效率(WUE)、量子效率(Φ_i)耦合在一起; (2) C_3 芦苇也具有较高的 P_n 、WUE 和 Φ_i , 其较高的类胡萝卜素与非光化学淬灭热耗散(NPQ)相结合消耗多余光能; (3) C_3 佛肚竹 P_n 、WUE 和 Φ_i 值均最低, 但具有最大的叶黄素库容和较高的叶黄素循环转换效率(DPS), 通过叶黄素循环和 NPQ 的偶联消耗多余光能。此外, 四种植物光能利用策略也与其生活型有密切关联。该研究结果对甘蔗、地毯草和佛肚竹培育具有重要的现实参考价值, 对芦苇生境生态修复和生态规划有科学指导价值。

关键词: 光合演化, 光适应, 禾本科植物, 高温, 南亚热带

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)03-0440-10

Analysis on the differences of light utilization strategies of four Poaceae species with different evolution degrees in the south subtropical region of China during summer period

ZHANG Yafang^{1,2}, WANG Hailing^{1,2}, ZHU Shidan², ZHANG Xiaoyan^{1,2}, ZHU Junjie^{1,2*}

(1. Forestry College of Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. State Key Laboratory of Protection and Utilization Subtropical Agricultural Biological Resources, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract: In order to explore the light energy utilization strategy of four Poaceae species, including sugarcane, carpet grass, bulrush and buddha bamboo, the plants in the field or original habitat were used as materials. We determined the chlorophyll fluorescence and photosynthetic gas exchange characteristics from fresh seedlings leaves *in vivo*, and analyzed the pigment contents during the hottest period of the summer. The results were as follows: (1) The C_4 sugarcane and carpet grass had high net photosynthetic rate (P_n) coupled with high water use efficiency (WUE) and high quantum yield efficiency (Φ_i), thus being able to assimilate a large fraction of light energy; (2) The C_3 bulrush had relatively

收稿日期: 2021-03-27

基金项目: 国家自然科学基金(31460102) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31460102)]。

第一作者: 张雅芳(1996-), 硕士研究生, 研究方向为植物光合生理生态, (E-mail) 314794036@qq.com。

*通信作者: 朱俊杰, 博士, 副教授, 研究方向为植物光合生理生态, (E-mail) 20150067@gxu.edu.cn。

high P_n , WUE and Φ_i , and its high carotenoid pool which coupled high nonphotochemical quenching heat dissipation (NPQ) might help the bulrush to get rid of the excessive light energy; (3) The C_3 buddha bamboo had the lowest P_n , WUE and Φ_i , however, its large carotenoid contents and high xanthophyll de-epoxidation level (DPS), coupled with high NPQ were expected to help the leaves to dissipate the excess light energy. In addition, the light-use strategies of the four species were also affected by their life forms. These findings are expected to help breeding programs for sugarcane, carpet grass and buddha bamboo, and to provide a physiological reference for wetland ecological restoration and planning of bulrush.

Key words: evolution of photosynthesis, photosynthetic adaptation, Poaceae species, hot stress, south subtropical

禾本科是被子植物“五大家族”之一,从炎热的荒漠到严寒的南极均有分布,覆盖了全球 1/5 以上的陆地面积,贡献了约 1/4 的陆地初级净生产力 (Lloyd & Farquhar, 1994),生态和经济价值显著。

基于禾草系统发育工作组 (Grass Phylogeny Working Group, GPWG) (GPWG I et al., 2001; GPWG II et al., 2012) 和后续学者 (Cotton et al., 2015; Soreng et al., 2015) 的修正系统, 柊叶竺亚科、服叶竺亚科和姜叶竺亚科依次形成禾本科系统发育树的基系,在此基础上演化出 BOP 分枝 (稻亚科、竹亚科、早熟禾亚科) 和 PACMAD 分支 (黍亚科、三芒草亚科、芦竹亚科、百生草亚科、扁芒草亚科、虎尾草亚科)。3 000 万年前渐新世时期,低 CO_2 浓度和干旱环境压力驱动部分禾本科植物从 C_3 途径进化出 C_4 途径,这是禾本科植物系统演化中的重要里程碑。目前,柊叶竺亚科、服叶竺亚科和姜叶竺亚科基系和 BOP 分支植物中尚未发现 C_4 植物, PACMAD 分支中的黍亚科、三芒草亚科、芦竹亚科、虎尾草亚科共有 5 044 种 C_4 植物,约占禾本科总数的 41% (Sage, 2016)。 C_4 植物较 C_3 植物有更高的光合速率和更强的生长能力,然而,随 CO_2 浓度升高,全球气候变暖, C_4 植物的优势可能弱化而变为劣势 (Edwards et al., 2010)。

光合机构吸收的光能超过光合作用所能利用的量时会引发光抑制,严重的光抑制导致光氧化、光漂白等损伤和破坏 (Acebron et al., 2020)。植物在长期进化中形成一系列光抑制防御机制,例如:通过提高光合能力降低光能过剩 (Savitch et al., 2002);依靠跨内囊体膜质子梯度的高能态淬灭耗能 (Holt et al., 2005),其中 PsbS 蛋白 (Li et al., 2000) 和叶黄素循环 (Horton et al., 1996) 起了核心作用;天线系统 (Niyogi et al., 1998) 和反应中心 (Matsubara & Chow, 2004) 淬灭耗能;如光呼吸 (Ort & Barker, 2002)、水-水循环 (Asada, 1999) 和

叶绿体呼吸 (Nixon & Rich, 2007) 等代谢耗能。目前,植物光抑制防御在模式植物和 C_3 植物方面研究较多,并且这些研究主要聚焦于揭示光能利用的生理和分子机制,从生态视角比较不同类群,如 C_3 和 C_4 植物,湿生和旱生,高位芽挺立和地面匍匐植物光能利用策略差异的报道还很少。

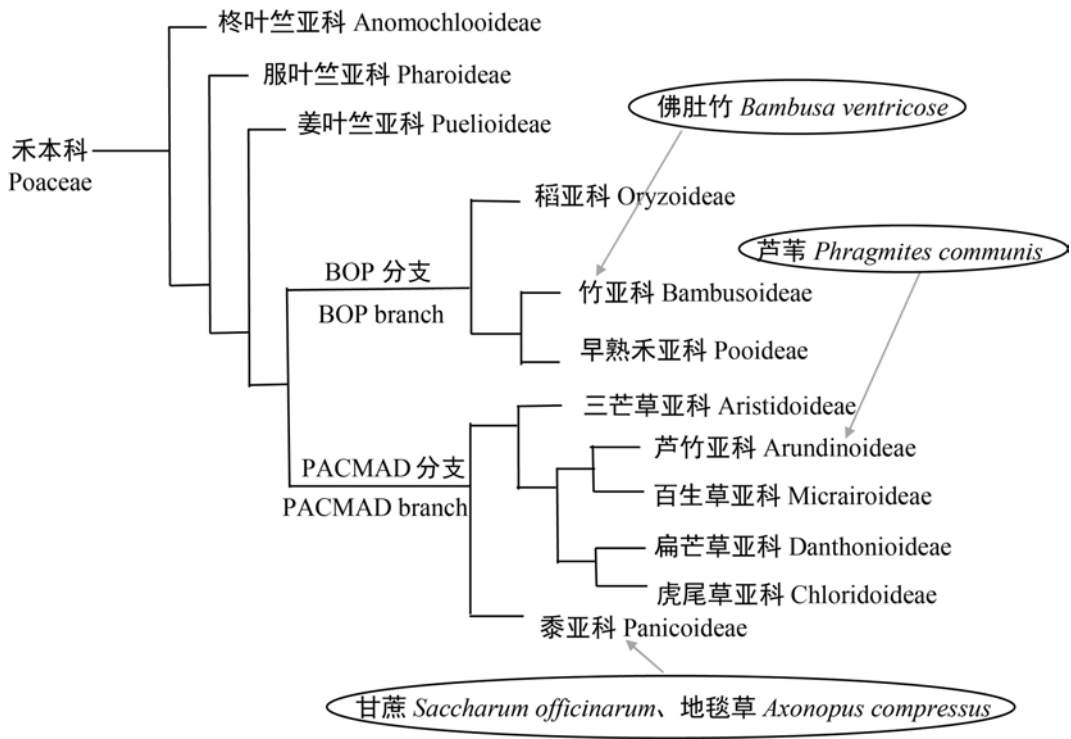
我国南亚热带地区气候的一个显著特点是夏季漫长而湿热,然而该地区植物却在此时期生长最旺盛。它们适应这种气候的光合生理生态机制目前尚不清楚。为此,本研究以我国南亚热带地区重要代表性禾本科植物 PACMAD 分支中黍亚科高粱族甘蔗亚族甘蔗属的旱生 C_4 甘蔗 (*Saccharum officinarum*, SO)、黍亚科雀稗族雀稗亚族地毯草属的地生 C_4 地毯草 (*Axonopus compressus*, AC)、芦竹亚科蓝沼草族芦苇属的挺水 C_3 芦苇 (*Phragmites communis*, PC) 和 BOP 分支中竹亚科簕竹族簕竹亚族簕竹属丛生型 C_3 佛肚竹 (*Bambusa ventricose*, BV) 为材料 (图 1),研究它们在炎夏伏天的光能利用策略及差异,为植物光适应和禾本科植物光合演化相关研究提供新资料,同时为甘蔗、地毯草和佛肚竹生产提供参考,为芦苇生态修复和生态规划提供科学指引。

1 材料与方法

1.1 试验地点及材料

试验地点位于广西壮族自治区南宁市西郊广西大学 (108°17' E, 22°50' N) 校园内。该地属我国南亚热带气候区,为湿润的亚热带季风气候,年均降水量 1 304.2 mm,集中于 5—9 月。春暖夏热,秋冬短暂,几乎全年无霜,年均温 21.3 °C, 1 月均温 12.9 °C, 7 月均温 28.3 °C,土壤为砖红壤, pH 值 4.5~6.5。

甘蔗、地毯草、芦苇和佛肚竹四种试验材料均生长于广西大学东校园,其中:甘蔗为旱地大田种



系统发育树按照文献(Sage, 2016)绘制。
Phylogenetic tree was drawn according to the article (Sage, 2016).

图 1 禾本科植物系统发育树
Fig. 1 Phylogenetic tree of the Poaceae species

植,芦苇为桶栽培养,低水肥常规管理,测定时株高约 2 m;地毯草为校园绿化草坪植物,由工人定期维护,茎长 10~15 cm;佛肚竹自然生长于水塘边,株高约为 2 m。

1.2 叶绿素荧光参数的测定

在 2020 年 7 月 10—17 日连续晴朗炎热天气,选取生长健康的芦苇、甘蔗、佛肚竹最高可见肥厚带叶,地毯草直立枝顶端倒数第 2 叶,使用 Dual-PAM-100 叶绿素荧光仪(WALZ, Germany)活体测定所有叶绿素荧光参数。每天凌晨 5:00 测定经一整晚暗适应样叶的光系统 II (PS II) 最大光化学效率(F_v/F_m)和光系统 I (PS I) P_{700} 最大氧化量子产额(P_m)。上午 8:00 经暗适应 30 min 后开启 1 178 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光化光进行诱导,达稳态后记录 PS I 实际光合量子产额 $Y(I)$ 、供体侧非光化学能量耗散额 $Y(ND)$ 、受体侧非光化学能量耗散额 $Y(NA)$ 、PS II 实际光合量子产额 $Y(II)$ 、热耗散的量子产额 $Y(NPQ)$ 、组成型量子产额 $Y(NO)$ 、光化学淬灭系数(qP)、热耗散系数(NPQ)以及 PS I 和

PS II 相对电子传递速率 $ETR I$ 、 $ETR II$ 等参数。

1.3 光合气体交换参数的测定

于 2020 年 7 月 10—17 日的上午 8:00—11:00(气温 32~36 $^{\circ}\text{C}$, 光强 480~2 060 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),使用 LI-6800 便携式光合仪(Li-Cor, USA)测定用于叶绿素荧光参数测定的叶片光合气体交换参数。流速设为 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,通过小钢瓶控制 CO_2 浓度到 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,相对湿度 60%,叶室温度 32 $^{\circ}\text{C}$ 。测定时先在 1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下(红蓝光比例 9:1)诱导,达稳态后记录净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等参数,再按 2 000、1 800、1 500、1 000、800、600、400、250、200、150、100、75、50、25、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光梯度测光响应曲线,每个梯度下至少保持 3 min。光响应曲线参数使用直角双曲线修正模型(Ye & Yu, 2008)进行拟合。内禀水分利用效率(WUE_i)按公式 $\text{WUE}_i = P_n/G_s$ 计算,叶片瞬时水分利用效率(WUE)按公式 $\text{WUE} = P_n/T_r$ 计算。

1.4 叶片色素含量及叶黄素循环组分测定

完成叶绿素荧光和光合气体交换参数的测定后, 分别于凌晨和正午剪取测定叶片, 参照陈敏氢等(2016)的方法, 准确称取 0.1 g 鲜叶, 加液氮研磨, 再加 1 mL 丙酮冰箱内避光浸提 12 h, 浸提液经 $5\,000\text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ 离心 10 min, 取上清液, 添加 1 mL 丙酮避光低温浸提 2 h, 再次 $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ 离心 10 min, 最后将两次上清液合并, 经 0.22 μm 有机膜过滤后上高效液相色谱仪(WATERS, ALLIANCE E2695, USA)测定色素含量。色谱条件参照朱俊杰(2007)的方法, 色谱柱 Waters Symmetry RP18($5\text{ }\mu\text{m}$, 4.6 mm , 250 mm) 购自北京鼎新昌盛科技有限公司, 流动相 A 液为乙腈: 甲醇: 水(84: 9: 7), 流动相 B 液为甲醇, 流速为 $1\text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$, 采用梯度洗脱法, 先用 100% A 液洗脱 8 min, 8~10 min 后降为 0% A 液, 10~20 min 0% A 液, 20~21 min 上升为 100% A 液, 21~38 min 100% A 液, 由 Waters2998 PAD(WATERS, USA) 检测器检测, 检测波长 445 nm。叶绿素 b(Chlb)、叶绿素 a(Chla) 标准样购自 Sigma 公司, 新黄质(N)、叶黄质(L)、紫黄质(V)、环氧玉米黄质(A)、玉米黄质(Z) 购自 BOC Sciences 公司。叶黄素循环转换率(DPS) 按 $DPS = (A+Z)/(V+A+Z)$ 计算。

1.5 数据分析与处理

各测定指标重复三次($n=3$), 结果以平均值 $\pm$ 标准差表示, Duncan 法比较四种植物的光合气体交换、叶绿素荧光参数及色素含量的差异($P<0.05$), 使用 Microsoft Excel 2013 软件处理数据, 用 SigmaPlot 14.0 软件作图, 利用 SPSS 25.0 软件统计分析。

2 结果与分析

2.1 四种禾本科植物两个光系统凌晨最大光化学效率

如图 2:A 所示, 四种禾本科植物炎夏最热时段 PS II 凌晨 F_v/F_m 值均在 0.8 以下, 虽然统计结果显示种间没有显著差异($P>0.05$), 但是 C_4 地毯草(0.727) 表现出明显的光抑制。进一步分析 PS I 的 P_m 值, 种间差异($P<0.05$) 则突显出来, 甘蔗最高, 地毯草最低, C_3 的芦苇和佛肚竹处于中间(图 2:B)。

2.2 四种禾本科植物两个光系统能量利用

从四种植物 PS II 的能量利用看, 总体上它们均通过 $Y(II)$ 消耗大量光能, $Y(NO)$ 耗能额比例

最小。种间比较, 地毯草 $Y(NO)$ 在总能量中占比显著高于其他三种植物, $Y(NPQ)$ 则明显低于其他三种植物(图 3, 上排)。

四种植物 PS I 的能量使用总体是 $Y(I)$ 耗能额度最大, 其中在佛肚竹中占比最高, 在地毯草中占比最低, 芦苇和甘蔗居中(图 3, 下排)。 $Y(NA)$ 在地毯草和芦苇中占比明显大于甘蔗和佛肚竹。 $Y(ND)$ 能耗在芦苇中占比相对较低, 其次是佛肚竹, 甘蔗和地毯草中则相对较大。

2.3 四种禾本科植物光合气体交换能力

从 P_n 结果看, 甘蔗最高, 芦苇和地毯草居中, 佛肚竹则最低(图 4:A)。 G_s 方面, 甘蔗同样最高, 芦苇、佛肚竹和地毯草依次降低(图 4:B)。与 P_n 和 G_s 不同, T_r 在四种植物中大小依次为芦苇>甘蔗>地毯草>佛肚竹(图 4:C)。

2.4 四种禾本科植物光响应曲线

四种植物的光响应曲线如图 5 所示。甘蔗表现出典型 C_4 植物的特征, 即使在炎热天气条件下, 光响应曲线也没有明显的饱和倾向。 C_3 的芦苇也表现出部分 C_4 植物的曲线特征, 甚至比 C_4 的地毯草更明显。佛肚竹明显不同于其他三种植物, 光响应曲线是典型的 C_3 植物特征。在低光区($<500\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 甘蔗、芦苇和地毯草 P_n 值比较接近, 在中高光区($500\sim2\,000\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 则逐渐显现出差。与其他三种植物相比, 无论在低光区还是高光区, 佛肚竹 P_n 值均明显较低。

2.5 四种禾本科植物水分利用率、量子效率(Φ_i) 及相关性

如图 6 所示, 从种间对比看, 芦苇和地毯草的 WUE_i 较高, 甘蔗其次, 而佛肚竹则远低于三者。甘蔗和地毯草的 WUE 较高, 其次是芦苇, 佛肚竹同样远低于三者。地毯草的 Φ_i 较高, 其次是甘蔗和芦苇, 佛肚竹远低于前三者。

综合分析结果显示, 四种植物炎夏伏天 WUE 和 Φ_i 总体上呈显著的线性正相关关系(图 6:A, B)。

2.6 四种禾本科植物几个重要辅助光合参数

如表 1 所示, 四种植物中甘蔗的 $ETR\ I$ 最高, 地毯草和佛肚竹居次, 最低是芦苇。甘蔗的 $ETR\ II$ 最高, 其他三种植物无显著差异。地毯草的 qP 较高, 其次是佛肚竹, 芦苇和甘蔗则相对较低。佛肚竹的 C_i 最高, 其次是地毯草和芦苇, 甘蔗则较低。甘蔗的暗呼吸速率(R_d) 最高, 其次是芦苇和地毯草, 佛肚竹最低。

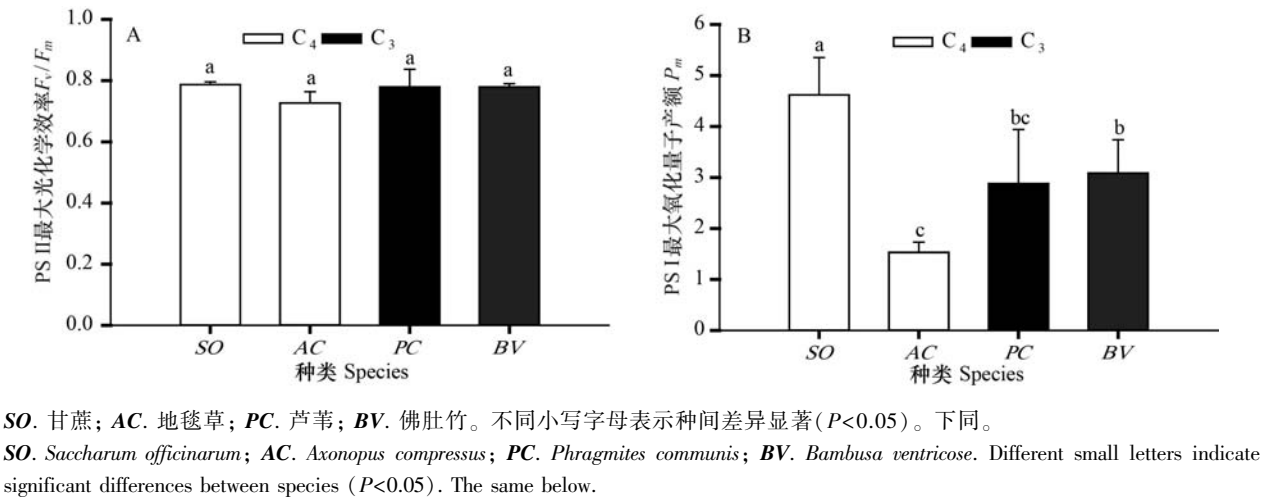


图 2 四种禾本科植物最大光化学效率
Fig. 2 Maxim photochemical efficiency of four Poaceae species

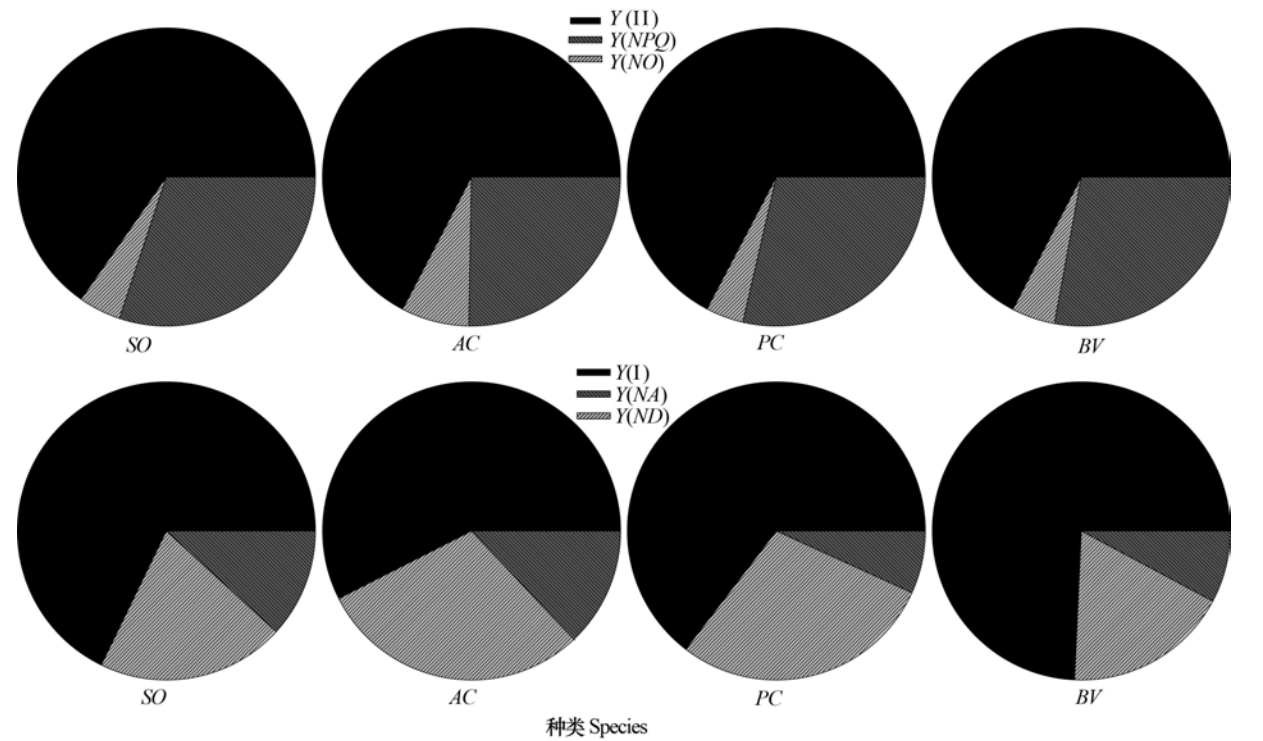


图 3 四种禾本科植物能量分配
Fig. 3 Energy distribution of four Poaceae species

2.7 四种禾本科植物光合色素含量

四种植物色素含量见表 2,新黄质含量种间差异显著,佛肚竹最高,地毯草最低。叶黄质含量的种间差异显著,以芦苇最高,地毯草最低。佛肚竹的叶黄素循环库容显著高于芦苇,后者显著高于甘蔗,地毯草显著低于其他三种植物。甘蔗和芦

苇的叶绿素总量较高,其次是佛肚竹,地毯草最低。总体上来看,地毯草光合相关色素含量显著低于其他三种植物 ($P < 0.05$)。

2.8 四种禾本科植物光合色素含量和光合性能的相关性

综合分析光合特性和色素含量的相关性,结

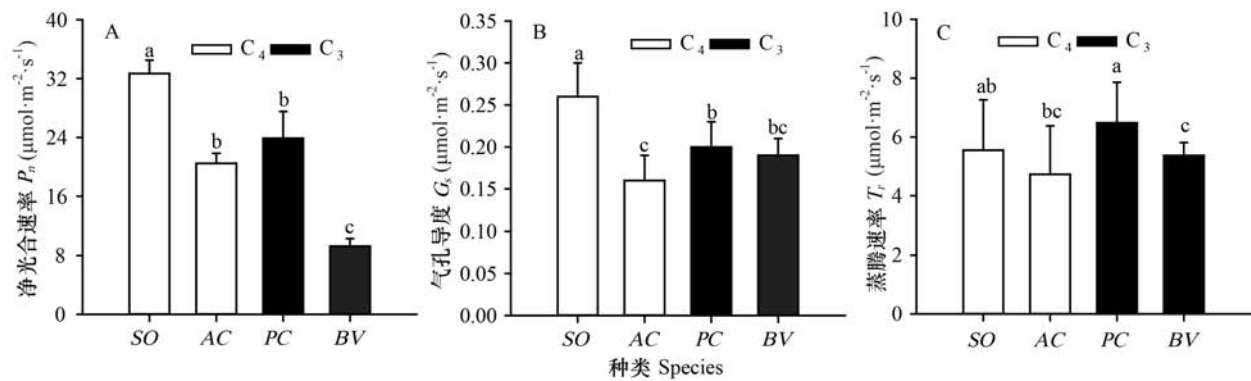


图 4 四种禾本科植物光合气体交换参数
Fig. 4 Photosynthetic gas exchange parameters of four Poaceae species

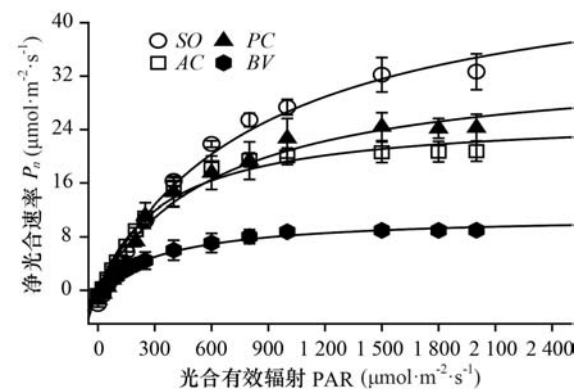


图 5 四种禾本科植物光响应曲线
Fig. 5 Light-photosynthetic response curves of four Poaceae species

果显示, F_v/F_m 和正午 DPS 极显著负相关(图 7:A), 而 DPS 与 NPQ 显著正相关(图 7:B), $Chla/Chlb$ 的比值与净光合速率显著正相关(图 7:C)。

3 讨论

3.1 C₄型与 C₃型禾本科植物在南亚热带地区炎夏伏天光能利用策略及差异分析

总体上看, 南亚热带四种禾本科植物的光合作用较好地适应了炎夏高温潮湿天气。虽然 C₄ 的地毯草有轻微光抑制, 但作为地生植物已较强。

四种植物光能利用策略差异明显。从两种 C₄ 植物来看, 它们同属于禾本科系统树中的 PACMAD 分支中的黍亚科(与虎尾草亚科并称该

分支的两大骨干群系), 过去该亚科在系统树中位于较高级分支, 近来根据叶绿体全基因组的研究结果 (Cotton et al., 2015) 及辅助研究, 将其调为 PACMAD 分支的基部群系 (Soreng et al., 2015), 在族、亚族和属的水平上, 两种 C₄ 植物处于并列的单系群中。这两种 C₄ 植物最突出的光能利用策略是在高热天气下依然维持高 P_n , 从而消耗大量光能。C₄ 途径的进化形成机制目前主要有两种学说。其一是环境学说, 认为低 CO₂ 浓度和干旱是驱动 C₃ 途径进化为 C₄ 途径的根本动力, 为适应低 CO₂ 浓度, C₄ 植物进化出浓缩 CO₂ 的维管束“鞘泵”和高亲和 CO₂ 的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEP 羧化酶) (Christin et al., 2008; Christin & Osborne, 2014)。PACMAD 分支和 BOP 分支虽然有共同的先祖, 但只有前者进化出 C₄ 光合途径, 其根本原因是环境 (低 CO₂ 浓度、高温、干旱) 选择压力不同, 此外, 环境压力下基因组中进化出一些编码酶的基因, 可能促进了 C₄ 途径的形成 (Griffiths et al., 2013)。其二是解剖学说, 认为 PACMAD 分支先祖具有比 BOP 分支先祖更大的维管束鞘 (BS) 面积 (前者中占比大于 15%), 更小的 BS 间距, 在低 CO₂ 浓度和干旱胁迫发生时, PACMAD 分支 BS 间距逐渐变小, 而 BS 面积逐渐加大, 最终进化出 C₄ 途径, BOP 分支中 BS 面积减小是 C₄ 途径分化完成后才发生的 (Christin et al., 2013)。近年来, 该学说得到越来越多的支持 (Lundgren et al., 2019)。无论是环境学说还是解剖学说, 与 C₃ 植物相比, C₄ 植物客观上进化出了更加亲和 CO₂ 的酶系和含叶绿体的“BS 泵”, 叶绿体分布格局也出现了明显的

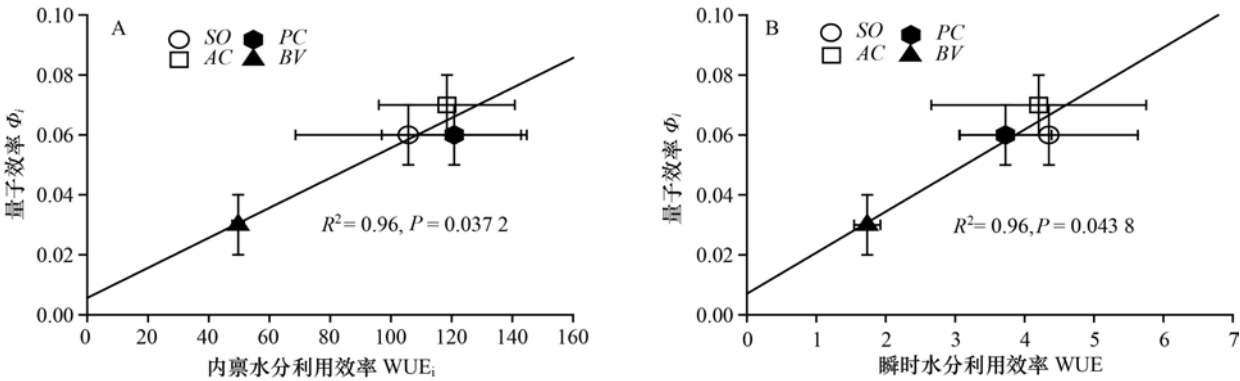


图 6 四种禾本科植物量子效率(Φ_i)、水分利用率及相关关系

Fig. 6 Quantum yields efficiency (Φ_i), water use efficiencies and correlations of four Poaceae species

表 1 四种禾本科植物的光合参数 (平均值±标准差, $n=3$)

Table 1 Photosynthetic parameters of four Poaceae species ($\bar{x}\pm s$, $n=3$)

参数 Parameter	甘蔗 SO	地毯草 AC	芦苇 PC	佛肚竹 BV
PS I 相对电子传递速率($ETR\ I$)	111.9±21.4a	64.9±2.3b	51.6±2.7 b	61.5±21.3b
PS II 相对电子传递速率($ETR\ II$)	43.9±10.34a	34.4±7.7b	31.0±7.3b	35.8±8.5b
光化学淬灭系数(qP)	0.10±0.03b	0.16±0.03a	0.09±0.03b	0.11±0.03ab
胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu mol \cdot mol^{-1}$)	138.9±19.25c	165.3±33.6b	156.4±33.8b	287.5±2.5a
暗呼吸速率 R_d ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	2.50±0.68a	1.29±0.62bc	2.19±0.66ab	0.42±0.12c

注：同行不同小写字母表示种间差异显著($P<0.05$),下同。
Note: Different small letters in the same line indicate significant differences between species ($P<0.05$), the same below.

表 2 四种禾本科植物色素含量 (平均值±标准差, $n=3$)

Table 2 Pigment contents of four Poaceae species ($\bar{x}\pm s$, $n=3$)

物种 Species	新黄质 Neoxanthin ($\mu g \cdot g^{-1}$)	叶黄质 Lutein ($\mu g \cdot g^{-1}$)	叶黄素库容 V+A+Z ($\mu g \cdot g^{-1}$)	叶绿素总量 Chl (a+b) ($mg \cdot g^{-1}$)
甘蔗 SO	171.48±30.21c	1185.42±46.75c	663.59±44.74c	6.17±1.15a
地毯草 AC	115.97±28.74d	438.21±33.39d	347.93±33.68d	2.13±0.06c
芦苇 PC	331.46±32.21a	1598.14±36.78a	812.79±47.25b	6.04±0.09a
佛肚竹 BV	319.28±40.13b	1260.12±42.45b	850.55±45.72a	4.43±0.12b

变化。这种变化不但更适应低 CO_2 浓度,客观上也促进了更高效的水分运输。基于此,有观点认为, C_4 途径演化的结果是同时优化了碳、水利用效率 (Osborne & Sack, 2012)。本研究中,两种 C_4 植物光合速率和水分利用效率均较高,支持上述观点。秦茜等(2015)比较 7 个具有不同抗旱能力的甘蔗品种发现,抗旱能力强的品种具有更小的脉间距、

更大的 BS 面积和更高的 P_n 。由此可见,甘蔗中碳、水优化利用策略联系紧密,炎夏高光高温条件下这种关系再次得到体现。叶子飘等(2016)研究发现, C_4 玉米和高粱比 C_3 的栎树和辣椒有更高的水分利用效率,这些结果同样也支持上述 C_4 途径演化中碳、水利用协同优化的观点。此外,本研究还发现, C_4 植物的高 WUE 与高 Φ_i 紧密联系。

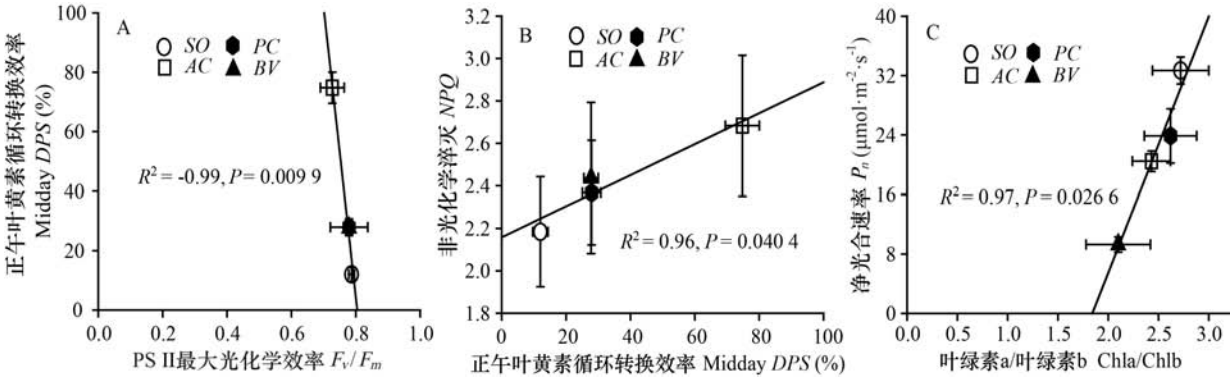


图 7 四种禾本科植物色素含量和光合特性相关性

Fig. 7 Correlations between pigment contents and photosynthetic characteristics of four Poaceae species

Furbank & Hatch (1987) 指出, 强光高温条件下, C_4 植物 BS 会渗漏部分 CO_2 到叶肉细胞中去, 从而提高叶肉细胞的 Φ_i 。本研究中, 两种 C_4 植物高 WUE 极可能也是高碳同化力的一个客观反映, 同时还提高了叶片的 Φ_i , 增强叶片弱光利用能力, 综合光适应能力更强。

高温炎热天气条件下, C_4 地毯草叶绿素总含量明显低于其他三种植物, 有助于减少叶片对强光的吸收, 这是地生 C_4 植物的一种光适应策略。和 5 月常温条件 (常温下叶绿素总量为 $9.8 \pm 0.3 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$) 相比较, C_4 甘蔗叶绿素总含量也降低, 叶绿素 a/b 的比值也略低于常温条件 (常温下叶绿素 a/b 值为 3.1 : 1)。色素含量和色素-蛋白复合体, 尤其是捕光蛋白复合体有固定化学计量关系 (Farquhar et al., 1982), 色素含量的降低是叶绿体内部结构和功能调节的一种反映, 有助于防止光氧化和光漂白 (Powles, 1984; Niyogi et al., 2001)。本研究还发现, Chla/Chlb 和 P_n 呈显著的正相关关系, 表明 Chla/Chlb 比值的变化直接影响光合碳同化能力。

逆境胁迫下, 通过维持高 P_n 消耗光能的策略在部分 C_3 植物, 如红树 (朱俊杰和曹坤芳, 2018)、冬小麦 (Savitch et al., 2002) 等植物上也有报道。本研究中, 处于禾本科进化树 PACMAD 分支较高位置芦竹亚科的 C_3 芦苇, 和该分支基群系黍亚科的两种 C_4 植物类似, 也通过维持较高的 P_n 消耗大量光能, 并且, 芦苇同样具有较高的 WUE 和 Φ_i 。龚春梅等 (2007) 发现, 在干旱胁迫下部分芦苇会出现由 C_3 向 C_4 途径的转化, 这种光合途径转化现

象在 C_4 植物不同亚型间也有报道 (Wang et al., 2014), 被子植物 C_4 途径的形成至少经历了 64 次独立进化 (Hibberd & Quick, 2002), 禾本科植物中则至少有 22 ~ 24 次独立进化 (GPWG II et al., 2012), 逆境下光合途径转化的现象与此有关。

高温湿热天气下, 芦苇利用类胡萝卜素防御光抑制也是一种光能利用策略。相比于其他三种植物, 芦苇叶黄质和新黄质含量均较高, 叶黄素循环库容也较高。这些类胡萝卜素同处于一个代谢体系中, 叶黄素循环色素可以转换为新黄质, 其前体物质也可以转换为叶黄质 (Lu & Li, 2008), 类胡萝卜素总体较高表明该代谢途径活跃。叶黄素循环的光保护作用机制有玉米黄质直接淬灭激发态叶绿素假说 (Chow, 1994) 和 PS II 色素捕光蛋白复合体聚集利于叶绿素荧光非淬灭假说 (Horton et al., 1996)。从叶黄素循环色素中午 DPS 看, 芦苇处于中等水平, 正午 DPS 和 NPQ 显著线性正相关, 表明叶黄素循环实质上起到了光保护作用, 支持色素捕光蛋白复合体聚集淬灭假说。

佛肚竹位于禾本科系统树 BOP 分支的较高位, 与两种 C_4 植物相比, 在炎夏伏天固碳能力及水分利用率均较低, 量子效率也较低, 但其叶黄素循环色素库容最高。其光能利用策略最明显的特征是借助类胡萝卜素与 NPQ 偶联方式耗散多余光能。孙化雨等 (2015) 和姜永峰 (2016) 在毛竹中也证实了叶黄素循环偶联 NPQ 的光抑制防御策略。

3.2 炎夏伏天光能利用策略与生态分布和生活型选择的关系分析

本研究中, 南亚热带地区两种 C_4 禾本科植物

是旱生生态型,两种 C_3 植物是湿生生态型。从演化角度分析,两种 C_4 植物特殊的叶片结构和酶系使它们在适应旱生生境方面优势明显。野生甘蔗和栽培甘蔗几乎遍布整个南亚带气候区,是典型的拓荒先锋植物。 C_3 芦苇在南亚热带地区分布范围明显小于甘蔗,主要分布在河滩、水塘等潮湿环境,部分芦苇也能分布到较干旱的滩涂和干涸的河滩,其较强的碳同化能力及通过调配类胡萝卜素耗散光能的机制起了保障作用。至于这些旱生地段的芦苇是否演化出 C_4 光合途径有待进一步确认。佛肚竹光合能力较弱,水分利用效率低,主要通过色素调配应对高温强光胁迫,而色素底物主要来自光合产物,这种生理特性限制了它们的分布范围。和前述三种植物相比,其分布范围更狭小,主要散布于相对湿度较大的水塘、沟渠边上,并且营丛生生活。

从生活型分析,地毯草是典型的地面芽多年生草本植物,其他三种植物是高位芽多年生草本植物。在自然条件下,地面芽植物很难保证其上方没有其他植物遮盖,因此,其生态策略偏向于阴生。虽然地毯草进化出 C_4 光合途径,但其光能利用策略相对保守,体现在:第一,其 PS II 总能量耗散中 $Y(NO)$ 比例几乎是其他三种植物的 2 倍,PS I 总能量耗散中 $Y(ND) + Y(NA)$ 的和也明显高于其他三种植物;第二, G_s 、 T_r 相对较低;第三,类胡萝卜素和叶绿素含量均显著低于其他三种植物,在高温炎热环境下除了维持一定的 P_n 外,也通过大幅提高 DPS 来加强热耗散。研究小组观察到地毯草在低温条件下合成大量的花青素(待发表数据)作为临时光保护物质,其他三种植物则较少有这种次生代谢,也从一个侧面反映出其光能利用机制的保守性。

4 结 论

总之,南亚热带地区炎夏伏天高热天气条件下, C_4 甘蔗通过高光合速率消耗大量光能; C_4 地毯草通过较高碳同化并结合较高 DPS 加强热耗散; C_3 芦苇既有类似 C_4 植物的高固碳和高水分利用效率,也通过类胡萝卜素耦合 NPQ 耗散部分光能; C_3 的佛肚竹主要依靠类胡萝卜素耦合 NPQ 耗散多余光能。这些植物光能利用策略与它们的生态分布和生活型选择密切相关。

参考文献:

- ACEBRON K, MATSUBARA S, JEDMOWSKI C, et al., 2020. Diurnal dynamics of nonphotochemical quenching in *Arabidopsis* npq mutants assessed by solar-induced fluorescence and reflectance measurements in the field [J]. *New Phytol*, 229(4): 2104–2119.
- ASADA K, 1999. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 50(1): 601–639.
- CHEN MD, ZHU HS, WANG B, et al., 2016. Analysis of xanthophyll cycle components in strawberry leaves by ultra-high performance liquid chromatography [J]. *Chin J Trop Crops*, 37(9): 1841–1847. [陈敏氢,朱海生,王彬,等, 2016. 草莓叶叶黄素循环组分超高效液相色谱分析 [J]. *热带作物学报*, 37(9): 1841–1847.]
- CHOW WS, 1994. Photoprotection and photoinhibition [M]// BITTAR EE. *Advances in molecular and cell biology*. Greenwich: Elsevier: 151–196.
- CHRISTIN PA, BESNARD G, SAMARITANI E, et al., 2008. Oligocene CO_2 decline promoted C_4 photosynthesis in grasses [J]. *Curr Biol*, 18(1): 37–43.
- CHRISTIN PA, OSBORNE CP, 2014. The evolutionary ecology of C_4 plants [J]. *New Phytol*, 204(4): 765–781.
- CHRISTIN PA, OSBORNE CP, CHATELET DS, et al., 2013. Anatomical enablers and the evolution of C_4 photosynthesis in grasses [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110(4): 1381–1386.
- COTTON JL, WYSOCKI WP, CLARK LG, et al., 2015. Resolving deep relationships of PACMAD grasses: A phylogenomic approach [J]. *BMC Plant Biol*, 15(1): 178.
- EDWARDS EJ, OSBORNE CP, STRÖMBERG CAE, et al., 2010. The origins of C_4 grasslands: Integrating evolutionary and ecosystem science [J]. *Science*, 328(5978): 587–591.
- FURBANK RT, HATCH MD, 1987. The size and composition of the inorganic carbon pool in bundle-sheath cells [J]. *Plant Physiol*, 85(4): 958–964.
- GONG CM, 2007. Studies on the adaptive change mechanism of photosynthetic carbon assimilation pathway in plants under water gradient in arid regions [D]. Lanzhou: Lanzhou University: 32–35. [龚春梅, 2007. 干旱地区水分梯度下植物光合碳同化途径适应性变化机制研究 [D]. 兰州: 兰州大学: 32–35.]
- GRASS PHYLOGENY WORKING GROUP I, BARKER NP, CLARK LG, et al., 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae) [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 88(3): 373–457.
- GRASS PHYLOGENY WORKING GROUP II, ALISCIONI S, BELL HL, et al., 2012. New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C_4 origins [J]. *New Phytol*, 193(2): 304–312.

- GRIFFITHS H, WELLER G, TOY LFM, et al., 2013. You're so vein: Bundle sheath physiology, phylogeny and evolution in C_3 and C_4 plants [J]. *Plant Cell Environ*, 36(2): 249–261.
- HIBBERD JM, QUICK WP, 2002. Characteristics of C_4 photosynthesis in stems and petioles of C_3 flowering plants [J]. *Nature*, 415(6870): 451–454.
- HOLT NE, ZIGMANTAS D, VALKUNASL, et al., 2005. Carotenoid cation formation and the regulation of photosynthetic light harvesting [J]. *Science*, 307(5708): 433–436.
- HORTON P, RUBAN AV, WALTERS RG, 1996. Regulation of light harvesting in green plants [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 47(1): 655–684.
- LI XP, BJÖRKMAN O, SHIH C, et al., 2000. A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting [J]. *Nature*, 403(6768): 391–395.
- LLOYD J, FARQUHAR GD, 1994. ^{13}C Discrimination during CO assimilation by the terrestrial biosphere [J]. *Oecologia*, 99(3–4): 201–215.
- LOU YF, 2016. Study on light protection and related gene function of *Phyllostachys pubescens* [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry Sciences: 97–108. [姜永峰, 2016. 毛竹光保护及相关基因功能研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院: 97–108.]
- LU S, LI L, 2008. Carotenoid metabolism: biosynthesis, regulation, and beyond [J]. *J Integr Plant Biol*, 50(7): 778–785.
- LUNDGREN MR, DUNNING LT, OLOFSSON JK, et al., 2019. C_4 anatomy can evolve via a single developmental change [J]. *Ecol Lett*, 22(2): 302–312.
- MATSUBARA S, CHOW WS, 2004. Populations of photoinactivated photosystem II characterized by chlorophyll fluorescence lifetime *in vivo* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101(52): 18234–18239.
- NIXON PJ, RICH PR, 2007. Chlororespiratory pathways and their physiological significance [M]// WISE RR, HOOBER JK. The structure and function of plastids: Advances in photosynthesis and respiration (23). Dordrecht: Springer: 237–251.
- NIYOGI KK, BJÖRKMAN O, GROSSMAN AR, 1998. Arabidopsis mutants define a central role for the xanthophyll cycle in the regulation of photosynthetic energy conversion [J]. *Plant Cell*, 10(7): 1121–1134.
- NIYOGI KK, SHIH C, CHOW WS, et al., 2001. Photoprotection in a zeaxanthin- and lutein-deficient double mutant of Arabidopsis [J]. *Photosynth Res*, 67(1–2): 139–145.
- ORT DR, BAKER NR, 2002. A photoprotective role for O_2 as an alternative electron sink in photosynthesis? [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 5(3): 193–198.
- POWLES SB, 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 35(1): 15–44.
- QIN X, ZHU JJ, GUAN XY, et al., 2017. The correlations of leaf anatomical characteristics with photosynthetic capacity and drought tolerance in seven sugarcane cultivars [J]. *J Plant Physiol*, 53(4): 705–712. [秦茜, 朱俊杰, 关心怡, 等, 2017. 七个甘蔗品种叶片解剖结构特征与光合能力和耐旱性的关联 [J]. *植物生理学报*, 53(4): 705–712.]
- RAVEN JA, 2020. Chloride involvement in the synthesis, functioning and repair of the photosynthetic apparatus *in vivo* [J]. *New Phytol*, 227(2): 334–342.
- SAGE RF, 2016. A portrait of the C_4 photosynthetic family on the 50th anniversary of its discovery: species number, evolutionary lineages, and hall of fame [J]. *J Exp Bot*, 67(14): 4039–4056.
- SAVITCH LV, LEONARDOS ED, KROLM, et al., 2002. Two different strategies for light utilization in photosynthesis in relation to growth and cold acclimation [J]. *Plant Cell Environ*, 25(6): 761–771.
- SORENG RJ, PETERSON PM, ROMASCHENKO K, et al., 2015. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) [J]. *J Syst Evol*, 53(2): 117–137.
- SUN HY, CHEN Y, ZHAO HS, et al., 2015. Molecular characteristics and functional analysis of β -carotene hydroxylase gene from *Phyllostachys edulis* [J]. *Sci Silv Sin*, 51(10): 53–58. [孙化雨, 陈颖, 赵韩生, 等, 2015. 毛竹 β -胡萝卜素羟化酶基因的分子特征及其功能 [J]. *林业科学*, 51(10): 53–58.]
- YE ZP, YANG XL, KANG HJ, 2016. Comparison of light-use and water-use efficiency for C_3 and C_4 species [J]. *Acta Agric Zhejiang*, 28(11): 1867–1873. [叶子飘, 杨小龙, 康华靖, 2016. C_3 和 C_4 植物光能利用效率和水分利用效率的比较研究 [J]. *浙江农业学报*, 28(11): 1867–1873.]
- YE ZP, YU Q, 2008. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat [J]. *Photosynthetica*, 46(4): 637–640.
- ZHU JJ, 2007. Physiological and ecological mechanism of plant light protection and antioxidant protection in Yuanjiang dry and hot valley [D]. Xishuangbanna: Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences: 87–93. [朱俊杰, 2007. 元江干热河谷植物光保护和抗氧化保护生理生态机制 [D]. 西双版纳: 中国科学院西双版纳热带植物园: 87–93.]
- ZHU JJ, CAO KF, 2018. Some special phenomena of photosynthesis in mangrove plants [G]. Kunming: Collection of abstracts from papers presented at the 85th Annual Meeting of the National Botany Society (1993–2018). [朱俊杰, 曹坤芳, 2018. 红树植物光合作用的一些特殊现象 [G]. 昆明: 中国植物学会八十五周年学术年会论文摘要汇编 (1993–2018).]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202101034



苏军德, 赵晓罔, 李国霞. 甘肃祁连山自然保护区植物群落分布格局及其与环境因子的关系 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 450–459.

SU JD, ZHAO XJ, LI GX. Distribution pattern of plant community and its relationship with environmental factors in Qilian Mountains National Nature Reserve of Gansu Province [J]. *Guihaia*, 2022, 42(3): 450–459.

甘肃祁连山自然保护区植物群落分布格局及其与环境因子的关系

苏军德^{1*}, 赵晓罔^{2,3}, 李国霞¹

(1. 甘肃有色冶金职业技术学院, 甘肃 金昌 737100; 2. 甘肃省生态环境科学设计研究院, 兰州 730000; 3. 中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000)

摘 要: 植物群落分布格局是环境因子和人类活动共同作用的结果, 尤其是海拔梯度被认为是植物群落分布格局的决定性因子, 为探求甘肃祁连山自然保护区植物群落分布格局与环境因子的关系及其驱动机制, 该文在野外调查的基础上, 运用数量分类和除趋势典范对应分析(DCCA)排序等方法, 探讨了研究区内植物群落特征及其与环境因子的关系。结果表明: (1) 88 个样方共记录物种 85 种, 隶属 30 科 56 属, 利用双向指示种分析法(TWINSPAN)将其分为 9 个植物群落。(2) 9 个植物群落在 DCCA 排序图上聚集分布, 呈现出较好的环境梯度, 其中海拔对植物群落分布格局影响最大, 其次为降水、温度、坡度、坡向和土壤腐殖质。(3) 影响植物群落空间分布格局的变量中, 环境因子占 25.24%, 空间因子占 13.21%, 空间因子和环境因子交叉作用占 9.03%, 群落分布格局未被空间因子和环境因子解释部分占 52.52%, 这部分主要反映了人类活动对研究区植物群落分布格局的影响。该研究成果对区域内植被的生态恢复和生物多样性的稳定维持具有重要意义。

关键词: 植物群落, 祁连山自然保护区, 分布格局, DCCA, 海拔

中图分类号: Q948.15 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)03-0450-10

Distribution pattern of plant community and its relationship with environmental factors in Qilian Mountains National Nature Reserve of Gansu Province

SU Junde^{1*}, ZHAO Xiaojiong^{2,3}, LI Guoxia¹

(1. *Gansu Vocational & Technical College of Nonferrous Metallurgy*, Jinchang 737100, Gansu, China; 2. *Gansu Academy of Ecological Environment Design and Research*, Lanzhou 730000, China; 3. *Nourthwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences*, Lanzhou 733000, China)

收稿日期: 2021-05-19

基金项目: 国家自然科学基金(41661016); 甘肃省社会科学规划项目(19YB155); 甘肃省人文社会科学项目(20ZZ11); 甘肃省青年科技基金计划(18JR3RC420); 金昌市青年人才基金(2020CZA52W); 甘肃省高等学校创新基金项目(2020A-297); 陇原青年创新创业人才项目(2019-12) [Supported by National Natural Science Foundation of China (41661016); Social Science Planning Project of Gansu Province (19YB155); General Project of Humanities and Social Science of Gansu Province (20ZZ11); Youth Science and Technology Fund of Gansu Province (18JR3RC420); Jinchang Young Talent Fund (2020CZA52W); Innovation Fund of Colleges and Universities in Gansu Province (2020A-297); Project of Longyuan Youth Innovative and Entrepreneurial Talents (2019-12)]。

第一作者: 苏军德(1986-), 硕士, 副教授, 主要从事生态环境学研究, (E-mail) sujd2009@163.com。

* 通信作者

Abstract: The distribution pattern of plant community is the result of the interaction of environmental factors and human activities, especially the elevation gradient is considered as the decisive factor of the distribution pattern of plant community. In order to explore the relationship between plant community distribution pattern and environmental factors and its driving mechanism in Qilian Mountains National Nature Reserve of Gansu Province, the characteristics of plant community and its relationship with environmental factors in the study area were discussed, using quantitative classification and DCCA sequencing methods on the basis of field investigation. The results were as follows: (1) There were 85 species of seed plants belonging to 30 families and 56 genera in 88 sampling plots of Qilian Mountains National Nature Reserve of Gansu Province, including twelve species of Gramineae, nine species of Compositae, eight species of Fabaceae, six species of Rosaceae and five species of Chenopodiaceae, accounting for 14.11%, 10.59%, 9.41%, 7.06% and 5.88% of total species, respectively. These plants could be classified into nine plant communities through TWINSpan. (2) Nine plant communities were clustered and distributed on the DCCA sequencing diagram, showing a good environmental gradient. Altitude had a great influence on the distribution pattern of plant communities, followed by precipitation, temperature, slope, slope direction and soil humus. (3) Among the variables influencing plant community spatial distribution pattern, environmental factors accounted for 25.24%, spatial factors accounted for 13.21%, space factor and environment factor interactions accounted for 9.03%, 52.52% of the community distribution pattern was not accounted by spatial factor and environmental factor section, and this part mainly reflected the human activity influence on plant community distribution pattern in the study area. The results of this paper are of great significance to the ecological restoration of vegetation and the stable maintenance of biodiversity in the region.

Key words: plant community, Qilian Mountains National Nature Reserve of Gansu Province, distribution pattern, DCCA, altitude

植被空间分布作为衡量森林生态系统结构和功能的重要指标(唐志红等,2020),受海拔、温度、降水等众多环境因子的影响(王金兰等,2019),能够很好地反映物种组成和群落的结构特征(张建贵等,2019)。但近年来,随着全球气候变暖和人类活动的加剧,植被群落面临了诸如生长不良、功能衰退、稳定性变差等问题,严重影响了森林生态系统的生态效益及区域经济的协调发展,同时也受到了全社会和科学界的高度关注。李金等(2020)运用植物多样性指数及冗余分析,深入分析了阿勒泰小克兰河上游植物的垂直分布格局;单元琪等(2020)通过实地植物样方调查,发现海拔是影响三江平原七星河流域湿地植物多样性的重要因素;刘梦婷等(2019)研究表明,森林采伐对新疆天山云杉林群落分布格局具有十分重要的影响。由此可见,研究植物群落的分布格局及其与环境因子的关系,对深入了解物种的演化趋势、生态系统的功能发挥以及物种分布的驱动机制都有十分重要的意义。

甘肃祁连山自然保护区地理位置特殊,具有独特而典型的自然生态系统和生物区系,因其物种丰富(李艳龙等,2020),成为我国生物多样性保护的优先区域,也是西北地区重要的生物物

种资源库和野生动物迁徙的重要廊道(丁文广,2019),在维护我国西北生态安全和促进区域社会经济发展方面具有十分重要的作用。近年来,众多学者对区域内生物多样性(温娅丽和张虎,2002)、植被 NDVI(苏军德和李国霞,2019)、森林生态效益(汪有奎等,2013)等方面进行了研究,但都基于遥感数据,关于甘肃祁连山自然保护区植物群落分布及其与环境因子关系的研究还鲜有报道。本研究以甘肃祁连山自然保护区北坡上的植物群落为研究对象,通过实地样方调查并结合双向指示种分析法,深入分析区域内植被群落空间分布格局与其环境因子的关系,并探索区域内植被群落空间分布的驱动机制,以期为区域内植被的生态恢复和生物多样性的稳定维持奠定一定的理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省祁连山自然保护区境内,地处 $99^{\circ}30' E$ 、 $38^{\circ}15' N$ (图1),由于远离海洋,长期受西风影响,具有大陆性高寒半湿润山地气候特征(陈童尧等,2020)。年均气温为 $6^{\circ}C$,年均降

水量约为 550 mm, 集中分布在 5—9 月, 年蒸发量为 1 234.2 mm, 无霜期为 110 d。区域植被主要分布在 1 500~3 700 m 之间, 具有明显的垂直梯带性和阴阳坡差异, 主要有青海云杉林、灌木林和少量的祁

连圆柏、桦木和山杨林。草原有草甸草原、荒漠草原和高寒草原, 区域内植被生长良好, 森林覆盖率达 28.8% (宋伟宏等, 2019)。土壤以山地森林灰褐土、草原栗钙土、亚高山灌丛草甸土为主。



图 1 采样点位置图
Fig. 1 Location map of sampling points

1.2 样方的布设与调查

以垂直高度 100 m 为间隔, 于 2017 年 8 月在研究区内不同生境和不同植被群落处设置 88 个 30 m×30 m 的样地, 每块样地中随机布设 1 个 15 m×15 m 的乔木大样方, 在乔木样方内再沿对角线布设 3 个 5 m×5 m 的灌木样方和随机布设 1 m×1 m 的草本样方, 统计样方内乔木和灌木的株高、胸径、株数以及草本植物的多度和盖度, 同时详细记录每个样方的海拔、坡度、坡向、土壤腐殖质厚度等环境因子, 气温和降水数据采用寺大隆气象站 (海拔 2 600 m) 观测值。共调查乔木样方 88 个, 灌木样方 264 个, 草本样方 337 个。

1.3 数据分析

以重要值 ($IV = \text{相对频度} + \text{相对多度} + \text{相对显著度或相对盖度}$) (张世雄等, 2020) 为样方物种信息, 结合海拔、气温、降水、坡度等环境因子, 运用

软件 WINTWIN 2.3 完成双向指示种分析 (two-way indicator species analysis, TWINSpan) (王国宏和杨利民, 2001), 将 88 个样方划分成不同植被群落。并在此基础上, 利用软件 CANOCO 5.0 完成样方物种信息的除趋势典范对应分析 (detrended canonical correspondence analysis, DCCA) (潘婷婷等, 2020) 和环境-空间变量分离分析。

2 结果与分析

2.1 典型样地植物群落物种组成

本文共调查样地 88 块, 记录种子植物 85 种, 隶属 30 科 56 属, 其中禾本科 12 种、菊科 9 种、豆科 8 种、蔷薇科 6 种、藜科 5 种, 分别占物种总数的 14.11%、10.59%、9.41%、7.06% 和 5.88%。植被群落由乔木层、灌木层和草本层组成, 其中乔木层 5

种,灌木层 13 种,草本层 67 种。群落不同层片物种重要值(表 1)表明,在甘肃祁连山国家自然保护区乔木层优势种有祁连圆柏、青海云杉、红桦、山杨和白桦,灌木层优势种有鬼箭锦鸡儿、狭叶锦鸡儿、金露梅、白刺、红砂、盐爪爪、合头草和蒙古莠,草本层优势种有小甘菊、冰草、芨芨草、牛筋草、甘肃萱草、甘青蒿、垂穗披碱草、小花凤毛菊、早熟禾和针茅。

2.2 植被群落分类

TWINSPAN 是将样方与物种进行双向聚类,以二歧式的方式对群落类型进行分割划分。依据《中国植被》的分类原则,以重要值为依据,对甘肃祁连山自然保护区 88 个样方进行 TWINSPAN 分类,并根据群落生境的指示种和优势种进行命名,结果将 88 个样方划分为 9 个群落类型(图 2)。

群丛 I: 祁连圆柏+鬼箭锦鸡儿+甘肃萱草,由乔木层、灌木层和草本层构成,乔木层以祁连圆柏为主,郁闭度为 0.27~0.52,灌木层主要有鬼箭锦鸡儿和金露梅,草本层有甘肃萱草、甘青蒿等,分布于海拔 3 050~3 300 m 之间,包括样方 34、43、62、66、67、68、70、71、73、74、75、80、83、84、85、86、87,伴有青海云杉、金露梅、小叶金露梅、早熟禾、裂叶独活、针茅、蒲公英、藜生马先蒿、小米草、肉果草、龙胆等,草本植物盖度为 82%。

群丛 II: 鬼箭锦鸡儿+山生柳+青藏蓼,由灌木层和草本层构成,灌木层主要以鬼箭锦鸡儿和山生柳为主,草本层主要有青藏蓼、珠芽蓼等,分布于海拔 3 190~3 700 m 之间,包括样方 61、63、64、65、69、72、76,伴有青海杜鹃、甘肃萱草、高原毛茛、垂穗披碱草、早熟禾、火绒草等,草本植物盖度为 78%。

群丛 III: 银露梅+狭叶锦鸡儿+甘肃萱草,由灌木层和草本层构成,灌木层主要以银露梅和狭叶锦鸡儿为主,草本层主要有甘肃萱草、垂穗披碱草等,分布于海拔 2 350~2 600 m 之间,包括样方 25、29、32、37、39、44、55、56、59、77、78、79、88,伴有高头乌、凤毛菊、针茅、早熟禾、唐松草、甘肃萱草、裂叶独活、甘肃马先蒿、双花堇菜,草本植物盖度为 85%。

群丛 IV: 青海云杉+金露梅+垂穗披碱草,由乔木层、灌木层和草本层构成,乔木层主要以青海云杉为主,郁闭度为 0.43~0.67,灌木层有金露梅等,草本层主要有垂穗披碱草、冰草等,分布于海拔

2 450~2 950 m 之间,包括样方 30、31、35、40、45、47、48、49、51、53、57、58、60、81、82,伴有蒲公英、车前、针茅、早熟禾、湿地繁缕,草本层植物盖度为 72%。

群丛 V: 蒙古莠+狭叶锦鸡儿+甘肃马先蒿,由灌木层和草本层构成,灌木层主要有蒙古莠和狭叶锦鸡儿,草本层主要有甘肃马先蒿,分布于海拔 2 360~2 750 m 之间,包括样方 26、27、28、33、36、38、41、42、46、50、52、54,伴有金露梅、冰草、红花蔷薇、早熟禾、堇菜、唐松草、凤毛菊、裂叶独活、高头乌,草本层植物盖度为 67%。

群丛 VI: 狭叶锦鸡儿+甘蒙锦鸡儿+冰草,由灌木层和草本层构成,灌木层主要以狭叶锦鸡儿和甘蒙锦鸡儿为主,草本层主要有冰草,分布于海拔 2 300~2 360 m 之间,包括样方 5、6、14、21、22、23、24,伴有甘肃马先蒿、双花堇菜、唐松草、裂叶独活、拉拉藤,草本植物盖度为 58%。

群丛 VII: 红砂+合头草+芨芨草,由灌木层和草本层构成,灌木层主要有红砂和合头草,草本层以芨芨草为主,分布于海拔 1 550~1 730 m 之间,包括样方 2、3、9、10、17,伴有旱柳、沙棘、披碱草、冰草、早熟禾、狼毒花,草本植物盖度为 64%。

群丛 VIII: 盐爪爪+红砂+牛筋草,由灌木层和草本层构成,灌木层主要有盐爪爪和红砂,草本层以牛筋草为主,分布于海拔 1 500~1 800 m 之间,包括样方 11、12、13、15、16、20,伴有沙棘、芨芨草、白莲蒿、冰草、狼毒花、早熟禾,草本植物盖度为 70%。

群丛 IX: 白刺+怪柳+冰草,由灌木层和草本层构成,灌木层主要有白刺和怪柳,草本层以冰草为主,分布于海拔 1 500~1 700 m 之间,包括样方 1、4、7、8、18、19,伴有旱柳、狼毒花、牛筋草、早熟禾、白莲蒿,草本植物盖度为 68%。

2.3 植被群落的 DCCA 排序分析

2.3.1 环境因子与 DCCA 排序轴的相关性 甘肃祁连山自然保护区植被群落 DCCA 排序结果(表 2)表明前四个排序轴对物种和环境关系的解释量累计为 89.75%,其中第一轴为 64.21%,这说明第一轴在对群落与环境关系的解释中占主导地位。蒙特卡洛检验(Du et al., 2020)也同样表明,前四个排序轴所反映的环境因子与物种呈显著相关($P < 0.01$),其中第一轴蒙特卡洛检验结果为 $F = 11.875, P = 0.001$ 。

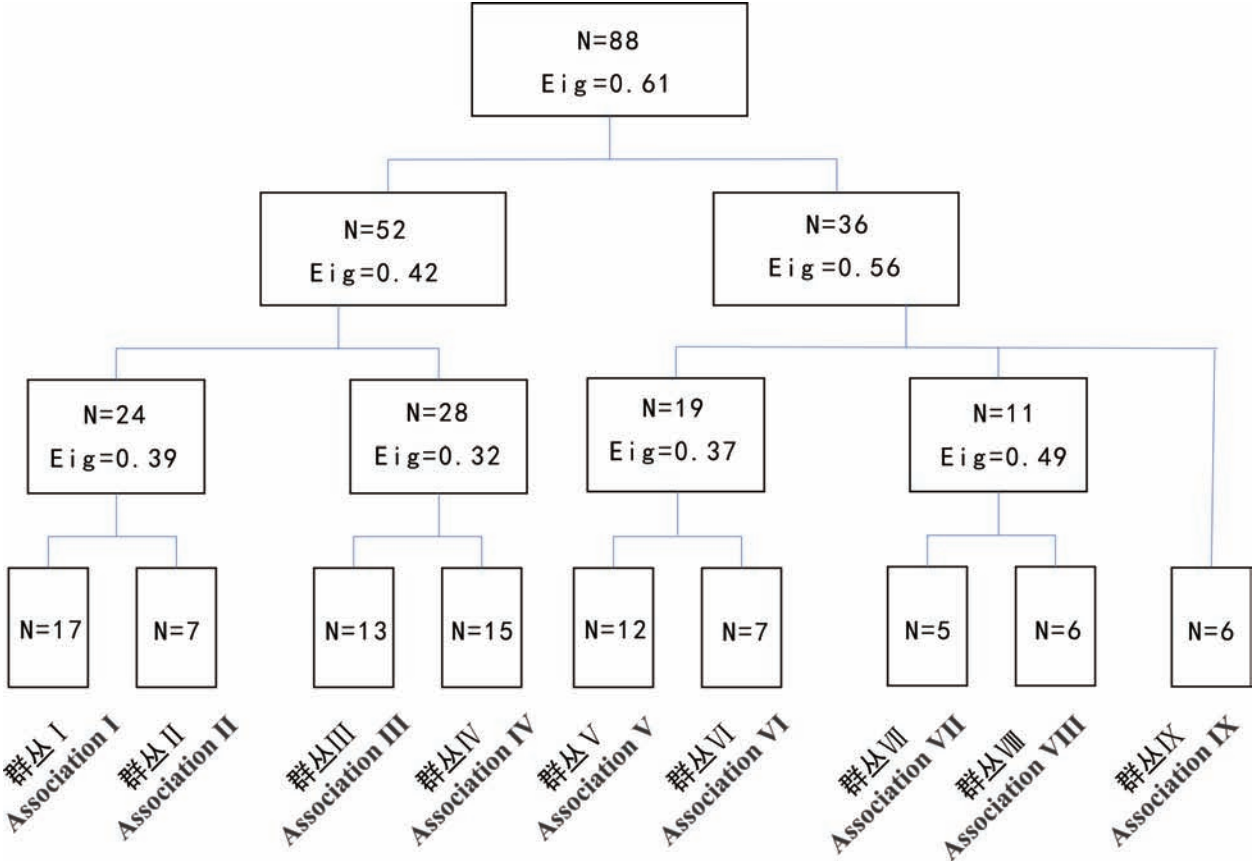
表 1 甘肃祁连山自然保护区植被优势种及重要值

Table 1 Quantitative characteristics of dominant species in Qilian Mountains National Nature Reserve of Gansu Province

种名 Species	科名 Family	属名 Genus	生活型 Life form	重要值 Important value
祁连圆柏 <i>Sabina przewalskii</i>	柏科 Cupressaceae	圆柏属 <i>Sabina</i>	乔木 Arbor	201.43
青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>	松科 Pinaceae	云杉属 <i>Picea</i>	乔木 Arbor	230.21
山杨 <i>Populus daviviana</i>	杨柳科 Salicaceae	杨属 <i>Populus</i>	乔木 Arbor	87.43
红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木科 Betulaceae	桦木属 <i>Betula</i>	乔木 Arbor	90.12
白桦 <i>B. platyphylla</i>	桦木科 Betulaceae	桦木属 <i>Betula</i>	乔木 Arbor	82.13
狭叶锦鸡儿 <i>Caragana stenophylla</i>	豆科 Leguminosae	锦鸡儿属 <i>Caragana</i>	灌木 Shrub	103.44
怪柳 <i>Tamarix chinensis</i>	怪柳科 Tamaricaceae	怪柳属 <i>Tamarix</i>	灌木 Shrub	43.23
鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	豆科 Leguminosae	锦鸡儿属 <i>Caragana</i>	灌木 Shrub	110.76
山生柳 <i>Salix oritrepha</i>	杨柳科 Salicaceae	柳属 <i>Salix</i>	灌木 Shrub	56.27
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 <i>Potentilla</i>	灌木 Shrub	98.51
银露梅 <i>P. glabra</i>	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 <i>Potentilla</i>	灌木 Shrub	72.61
白刺 <i>Nitraria tangutorum</i>	白刺科 Nitrariaceae	白刺属 <i>Nitraria</i>	灌木 Shrub	89.31
红砂 <i>Reaumuria songarica</i>	怪柳科 Tamaricaceae	琵琶属 <i>Reaumuria</i>	灌木 Shrub	80.10
盐爪爪 <i>Kalidium foliatum</i>	藜科 Chenopodiaceae	盐爪爪属 <i>Kalidium</i>	灌木 Shrub	74.87
蒙古莠 <i>Caryopteris mongholica</i>	唇形科 Lamiaceae	莠属 <i>Caryopteris</i>	灌木 Shrub	65.32
驼绒藜 <i>Ceratoides latens</i>	藜科 Chenopodiaceae	驼绒藜属 <i>Ceratoides</i>	灌木 Shrub	40.19
甘蒙锦鸡儿 <i>Caragana opulens</i>	豆科 Leguminosae	锦鸡儿属 <i>Caragana</i>	灌木 Shrub	55.34
合头草 <i>Sympegma regelii</i>	藜科 Chenopodiaceae	合头草属 <i>Sympegma</i>	灌木 Shrub	67.89
小甘菊 <i>Cancrinia discoidea</i>	菊科 Compositae	小甘菊属 <i>Cancrinia</i>	两年生草本 Biennial herb	110.35
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	禾本科 Poaceae	冰草属 <i>Agropyron</i>	多年生草本 Perennial herb	95.38
芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	禾本科 Poaceae	芨芨草属 <i>Achnatherum</i>	多年生草本 Perennial herb	89.38
牛筋草 <i>Eleusine indica</i>	禾本科 Poaceae	稃属 <i>Eleusine</i>	一年生草本 Annual herb	94.76
黄花刺茄 <i>Solanum rostratum</i>	茄科 Solanaceae	茄属 <i>Solanum</i>	一年生草本 Annual herb	45.67
早熟禾 <i>Poa annua</i>	禾本科 Poaceae	早熟禾属 <i>Poa</i>	一年生草本 Annual herb	90.24
针茅 <i>Stipa capillata</i>	禾本科 Poaceae	针茅属 <i>Stipa</i>	多年生草本 Perennial herb	67.89
高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i>	毛茛科 Ranunculaceae	毛茛属 <i>Ranunculus</i>	多年生草本 Perennial herb	56.87
小花风毛菊 <i>Saussurea parviflora</i>	菊科 Compositae	风毛菊属 <i>Saussurea</i>	多年生草本 Perennial herb	89.12
甘肃萱草 <i>Hemerocallis kansuensis</i>	莎草科 Cyperaceae	萱草属 <i>Hemerocallis</i>	多年生草本 Perennial herb	96.31
甘青蒿 <i>Artemisia tangutica</i>	菊科 Compositae	蒿属 <i>Artemisia</i>	多年生草本 Perennial herb	90.17
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	禾本科 Poaceae	披碱草属 <i>Elymus</i>	多年生草本 Perennial herb	89.88
醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	禾本科 Poaceae	芨芨草属 <i>Achnatherum</i>	多年生草本 Perennial herb	54.65
冷水花 <i>Pilea notata</i>	荨麻科 Urticaceae	冷水花属 <i>Pilea</i>	多年生草本 Perennial herb	42.17
东方草莓 <i>Fragaria orientalis</i>	蔷薇科 Rosaceae	草莓属 <i>Fragaria</i>	多年生草本 Perennial herb	39.85
藜生马先蒿 <i>Pedicularis muscicola</i>	玄参科 Scrophulariaceae	马先蒿属 <i>Pedicularis</i>	多年生草本 Perennial herb	40.08
裂叶独活 <i>Heracleum millefolium</i>	伞形科 Apiaceae	独活属 <i>Heracleum</i>	多年生草本 Perennial herb	41.01
白莲蒿 <i>Artemisia sacrorum</i>	菊科 Compositae	蒿属 <i>Artemisia</i>	多年生草本 Perennial herb	37.52

各环境因子与第一轴呈显著相关关系,相关性大小表现为海拔>年均降水>年均温度>坡度>土壤腐殖质>坡位>坡向,表明第一轴主要反映了

由海拔变化引起的水热生态环境、地形及土壤因子的变化。海拔、年均降水、坡度和年均温度与第二轴呈显著相关关系,相关性大小表现为年均温



N. 样方数; Eig. 特征值。
N. Number of plots; Eig. Eigenvalue.

图 2 样方 TWINSpan 分类树状图
Fig. 2 TWINSpan classification tree of plots

度>年均降水>坡度>海拔,表明第二轴主要反映了温度的梯度变化(表 2)。

2.3.2 植被群落样方与环境因子的 DCCA 排序 甘肃祁连山自然保护区植被群落 DCCA 分析结果表明(表 2),前四个排序轴的特征值分别为 0.962、0.643、0.471 和 0.371,由于第一排序轴和第二排序轴特征值相对较高,反映了重要的生态学意义,因此采用前两个排序轴数据作群落样方与环境因子 DCCA 二维排序图(图 3),结果显示,88 个样方被分为 9 个群落类型,且在 DCCA 二维排序图中聚集分布,反映了海拔-水-热的梯度变化。群丛 IX 到群丛 I 沿第一排序轴从左到右交叉分布,海拔从 1 500 m 到 3 700 m,依次出现了红砂、盐爪爪、白刺、狭叶锦鸡儿、金露梅、青海云杉、祁连圆柏、鬼箭锦鸡儿等生态习性各异的植被系列,表明了海拔的梯度变化。群丛 VI 到群丛 I 沿第二排序

轴从下往上交叉分布,表明了温度的梯度变化。

样方与环境因子的 DCCA 二维排序图直观地展现了样方群落与环境因子的相互关系(图 3),DCCA 第一轴反映海拔的梯度变化,从左往右海拔依次升高,第二轴反映温度的梯度变化,从下往上温度依次升高。群落 VII(红砂+合头草+芨芨草)、群落 VIII(盐爪爪+红砂+牛筋草)、群落 IX(白刺+怪柳+冰草)属旱生荒漠群丛,分布在海拔相对较低、温度较高的区域,但在第二轴上并未产生明显的分化。群落 I(祁连圆柏+鬼箭锦鸡儿+甘肃萱草)受海拔、坡度和降水的影响较大,分布在海拔较高、坡度较陡、降水较多的区域。群落 III(银露梅+狭叶锦鸡儿+甘肃萱草)受制于坡向和海拔的影响,主要分布在海拔相对较低、土壤腐殖质较厚的区域。群落 IV(青海云杉+金露梅+垂穗披碱草)的限制因子是海拔和温度,主要分布在海拔相

表 2 甘肃祁连山自然保护区环境因子 DCCA 排序轴的相关性

Table 2 Correlations of environmental variables with the first four axes of DCCA as well as eigenvalues in Qilian Mountains National Nature Reserve of Gansu Province

环境因子 Environmental factor	排序轴 Axis			
	第一轴 AX I	第二轴 AX II	第三轴 AX III	第四轴 AX IV
海拔 Altitude	0.875 4 **	0.372 1 **	0.281 2	0.142 3
年均降水 Mean annual precipitation	0.742 9 **	0.598 5 **	0.120 1	0.098 4
坡度 Slop gradient	0.465 8 **	0.372 5 *	0.601 2 **	0.245 8
年均温度 Mean annual temperature	-0.481 2 **	-0.798 7 **	0.297 0	0.120 3
坡向 Slop aspect	0.357 8 *	-0.031 2	-0.153 4	-0.217 2
坡位 Location	-0.410 2 *	-0.132 4	0.023 1	0.018 7
土壤腐殖质 Soil humus	0.423 1 **	-0.231 6 *	-0.173 1	-0.062 3
特征值 Eigenvalue	0.962	0.643	0.471	0.371
物种-环境因子相关性 Species-environment factor correlation	0.957	0.884	0.701	0.629
物种数据累计百分比方差 Cumulative percentage variance of species data	25.14	31.08	32.27	33.51
物种-环境关系的累计百分比方差 Cumulative percentage variance of species-environment relationship	64.21	78.34	84.58	89.75

注: ** 表示 $P<0.01$; * 表示 $P<0.05$ 。
Note: ** indicates $P<0.01$; * indicates $P<0.05$.

对较低、生境干旱、土壤腐殖质较厚的区域。群落 V (蒙古莠+狭叶锦鸡儿+甘肃马先蒿) 主要分布在海拔较高、坡度陡峭、土壤腐殖质较薄的区域。群落 II (鬼箭锦鸡儿+山生柳+青藏蓼) 分布在高海拔的冷湿区域。

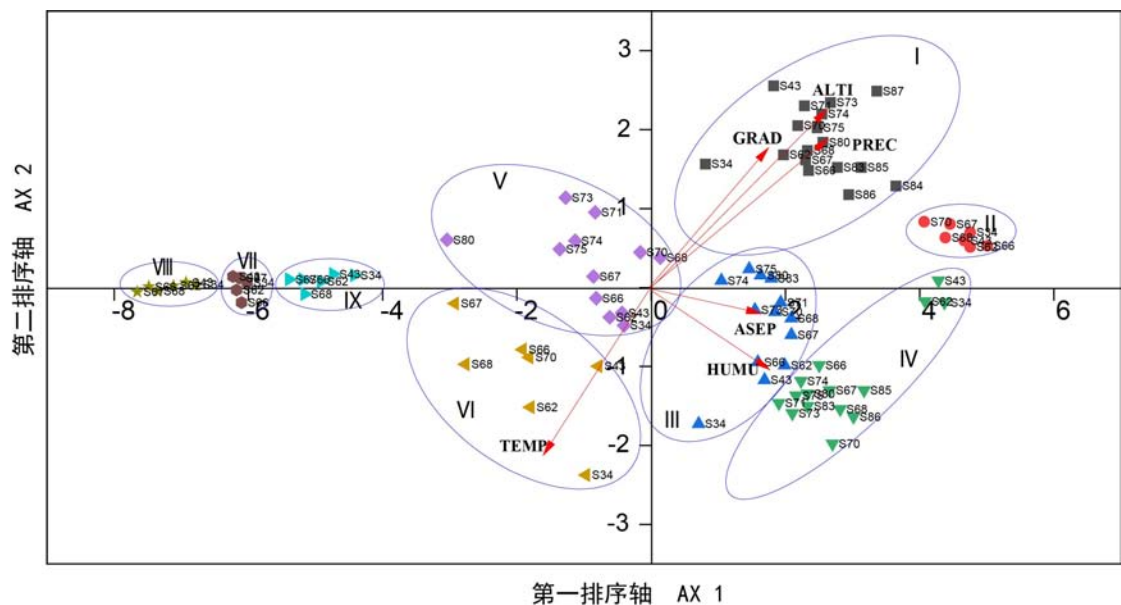
2.3.3 影响群落分布格局环境因子的定量分析
DCCA 分析结果表明,海拔、降水、温度、坡度、坡向、土壤腐殖质共同影响了研究区群落物种的分布格局,依据 Borcard 等(1992)的方法,对影响甘肃祁连山自然保护区群落分布格局的环境空间变量定量分离的结果显示,环境因子对群落分布格局的解释率占 25.24%,空间因子对群落分布格局解释率占 13.21%,空间因子和环境因子交叉作用对群落分布格局的解释率占 9.03%,群落分布格局未被空间因子和环境因子解释部分占 52.52%。

3 讨论

物种组成是反映植物群落结构变化的重要因子(Aardt et al., 2020),甘肃祁连山自然保护区因其丰富的植物多样性,在维护我国西部生态

安全方面具有重要作用。本研究调查的 88 个样方中,发现种子植物 85 种,隶属 30 科 56 属。禾本科、菊科和豆科的物种在研究区内占主要优势,这与唐志红对祁连山东段植物群落特征研究结果较为一致。研究区共发现乔木 5 种,主要以青海云杉为主,且有绝对优势,主要分布在中海拔的半阴坡和半阳坡,在高海拔的阳坡有少量祁连圆柏分布,在峡谷地带分布有少量红桦和白桦,山杨在河谷地段呈斑状分布。由于乔木层物种在甘肃祁连山自然保护区北坡分布较少(张超, 2020),加之其个体生长缓慢,所以植被组成相对稳定(蒋友严等, 2017),而灌木层和草本层植物物种多样性和丰富度却随着乔木层植被的演替而不断变化(张永虎, 2010)。灌木作为甘肃祁连山自然保护区北坡的主要植物类群,从低海拔到高海拔都有分布,共有 13 种,占植物种类的 15.29%。

植物群落的空间分布是海拔及众多环境因子共同作用的结果,但近年来,海拔被认为是植物群落空间分布的决定性因素。刘梦婷等(2019)认为天山云杉群落的空间分布的主导因子是海拔;高辉等(2020)研究表明由海拔梯度引起的湿度和土



ALT I. 海拔；GRAD. 坡度；ASEP. 坡向；PREC. 年均降水；TEMP. 年均温度；HUMU. 土壤腐殖质。
ALT I. Altitude；GRAD. Slop gradient；ASEP. Slop aspect；PREC. Mean annual precipitation；TEMP. Mean annual temperature；HUMU. Soil humus.

图 3 甘肃祁连山自然保护区群落样方与环境因子的 DCCA 二维排序
Fig. 3 Two-dimensional scatter plot of DCCA ordination for woody plant communities and environment factors in Qilian Mountains National Nature Reserve of Gansu Province

壤含氮量是决定色季拉山物种多样性及其空间分布的重要因素；潘婷婷等(2020)也发现海拔是南京北部郊野森林群落结构和植物生长的限制因子。本研究 TWINSpan 分析划分的 9 个群落类型，随海拔梯度的升高，依次出现了超旱生荒漠类型(群落Ⅶ、Ⅷ、Ⅸ)、山地旱生类型(群落Ⅴ、Ⅵ)、山地中生类型(群落Ⅲ、Ⅳ)、山地湿生类型(群落Ⅰ)、山地高寒类型(群落Ⅱ)，体现了甘肃祁连山自然保护区植被群落的垂直梯带性分布特征。易玉媛和王红义(2013)的研究也同样表明，祁连山北坡植被群落随着海拔的升高，依次呈现出荒漠草原植被、干性灌丛草原植被、山地森林草原植被、亚高山灌丛草甸植被、高山寒漠草甸植被的分布格局。由此可见，海拔是影响祁连山自然保护区北坡植被群落空间分布最重要的环境因子，决定着不同地理气候带群落尺度上植被的空间分布。

在区域及较大尺度上，降水和温度是影响物种多样性和植被分布的重要因素(刘冠成等，2018)，而在景观及小尺度上，环境因子则主要决定植被的空间分布(刘春艳等，2017)。蒙特卡罗

检验结果显示，所有排序轴都通过统计检验($F = 2.531, P < 0.001$)，这说明所选环境因子均对研究区植被群落空间分布具有重要影响。甘肃祁连山自然保护区物种多样性和植被群落分布在区域尺度上主要受降水和温度的影响，随着海拔的升高，降水增多，温度降低(陈银萍等，2013)，以 420 mm 降水量为界，研究区植被形成了不同的演替格局。而在景观尺度上，地形及土壤腐殖质是植被群落空间分布的驱动因子，随着海拔的升高，土壤盐分减小，有机质及全氮含量增加(张蕊等，2014)，且在不同坡度和坡向土壤肥力又有差异(贾鹏丽等，2020)，南坡及坡度较缓的区域土壤肥力较高，草本及灌木主要分布在西南坡和西北坡，乔木则主要分布在北坡。由此可见，由海拔主导的水热及地形土壤因素是影响研究区植被群落分布格局的重要环境因子(Xin et al., 2020)。值得一提的是，研究区群落分布格局的环境空间变量定量分离结果显示，群落分布格局未被空间因子和环境因子解释部分占 52.52%，这说明除环境因子外，人类活动(如砍伐、放牧)对区域内植被群落的空间分布也有一定的影响(修丽娜，2014)。因

此,加大对研究区现有森林资源的保护和宣传教育,对甘肃祁连山自然保护区生态恢复和重建具有十分重要的意义。

4 结论

(1)甘肃祁连山自然保护区植被群落包括种子植物 85 种,隶属 30 科 56 属,其中禾本科 12 种、菊科 9 种、豆科 8 种、蔷薇科 6 种、藜科 5 种,分别占物种总数的 14.11%、10.59%、9.41%、7.06%和 5.88%。

(2)甘肃祁连山自然保护区植被群落包括 9 个群丛类型:祁连圆柏+鬼箭锦鸡儿+甘肃萱草、鬼箭锦鸡儿+山生柳+青藏蓼、银露梅+狭叶锦鸡儿+甘肃萱草、青海云杉+金露梅+垂穗披碱草、蒙古莠+狭叶锦鸡儿+甘肃马先蒿、狭叶锦鸡儿+甘肃锦鸡儿+冰草、红砂+合头草+芨芨草、盐爪爪+红砂+牛筋草、白刺+怪柳+冰草。

(3)海拔是影响甘肃祁连山自然保护区植被群落分布格局的主要因素,其次为降水、温度、坡向、坡度和土壤腐殖质。

(4)影响植物群落空间分布格局的变量中,环境因子解释了群落分布格局的 25.24%,空间因子解释了群落分布格局的 13.21%,空间因子和环境因子交叉作用对群落分布格局的解释率占 9.03%,群落分布格局未被空间因子和环境因子解释部分占 52.52%。

参考文献:

AARDT ACV, CODRON D, THERON EJ, et al., 2020. Plant community structure and possible vegetation changes after drought on a granite catena in the Kruger National Park [J]. S Africa, 62(2): e1-e11.

BORCARD D, LEGENDRE P, DRAPEAU P, 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation [J]. Ecology, 15(73): 1045-1055.

CHEN TY, JIA YF, WANG JN, et al., 2020. Current situation and function of soil conservation in National Nature Reserves in the Qilian mountains based on InVEST model [J]. Arid Zone Res, 37(1): 150-159. [陈童尧, 贾燕锋, 王佳楠, 等, 2020. 基于 InVEST 模型的祁连山国家级自然保护区土壤保持现状与功能 [J]. 干旱区研究, 37(1): 150-159.]

CHEN YP, YU F, YANG ZJ, et al., 2013. Size structure and dynamic of the *Picea crassifolia* populations on eastern Qilian mountains [J]. Guhaia, 33(2): 236-241. [陈银萍, 于飞, 杨宗娟, 等, 2013. 东祁连山青海云杉种群大小结构及其

动态研究 [J]. 广西植物, 33(2): 236-241.]

DU BJ, LIU CY, YANG JX, et al., 2020. Abutment pressure distribution pattern and size optimization of coal pillar under repeated mining: A case study [J]. Arab J Geosci, 13(23): 1261.

DING WG, 2019. Innovative research on ecological environment protection system and mechanism in Qilian Mountain Nature Reserve of Gansu Province [D]. Lanzhou: Lanzhou University: 23-25. [丁文广, 2019. 甘肃祁连山自然保护区生态环境保护体制机制创新研究 [D]. 兰州: 兰州大学: 23-25.]

GAO H, LIU LJ, FANG JP, 2020. Distribution pattern and environmental interpretation of forest communities along elevation gradients in Sejila Mountain [J]. J Nat Sci Hunan Norm Univ, 43(5): 39-47. [高辉, 刘丽娟, 方江平, 2020. 色季拉山沿海拔梯度的森林群落分布格局及环境解释 [J]. 湖南师范大学自然科学学报, 43(5): 39-47.]

JIA PL, FENG HY, LI M, et al., 2020. Soil microbial diversity of black soil under different land use patterns in northeast China [J]. Trans Chin Soc Agric Eng, 36(20): 171-178. [贾鹏丽, 冯海艳, 李森, 等, 2020. 东北黑土区不同土地利用方式下农田土壤微生物多样性 [J]. 农业工程学报, 36(20): 171-178.]

JIANG YY, DU WT, HUANG J, et al., 2017. Analysis of vegetation changes in the Qilian mountains during 2000-2015 [J]. J Glac Geo, 39(5): 1130-1136. [蒋友严, 杜文涛, 黄进, 等, 2017. 2000-2015 年祁连山植被变化分析 [J]. 冰川冻土, 39(5): 1130-1136.]

LIU CY, ZHU KW, LIU JP, 2017. Evolution and predication of land cover and biodiversity function in Chongqing section of Three Gorges Reservoir area [J]. Trans Chin Soc Agric Eng, 33(19): 258-267. [刘春艳, 朱康文, 刘吉平, 2017. 三峡库区重庆段土地覆盖和生物多样性功能演化及预测 [J]. 农业工程学报, 33(19): 258-267.]

LIU GC, HUANG YX, WANG QG, et al., 2018. Effects of environment factors on plant species diversity research progress [J]. Chin Agric Sci Bull, 34(13): 83-89. [刘冠成, 黄雅曦, 王庆贵, 等, 2018. 环境因子对植物物种多样性的影响研究进展 [J]. 中国农学通报, 34(13): 83-89.]

LIU MT, WANG ZX, WANG YP, et al., 2019. Plant communities pattern of *Picea tianschanica* forest and their interrelations with environmental factors in Tianshan area [J]. For Res, 32(6): 90-98. [刘梦婷, 王振锡, 王雅佩, 等, 2019. 新疆天山云杉林群落分布格局及环境解释 [J]. 林业科学研究, 32(6): 90-98.]

LI J, XU HL, ZHAO XF, et al., 2020. Vertical distribution and environment analysis of plant communities in upper reaches of Crane River in Aletai [J]. Adm Technol Environ Monit, 32(4): 10-14. [李金, 徐海量, 赵新风, 等, 2020. 阿勒泰小克兰河上游植物群落的垂直分布格局及环境分析 [J]. 环境监测管理和技术, 32(4): 10-14.]

LI YL, WANG ZP, LIU HT, et al., 2020. Impact assessment of

- road engineering on biodiversity in Qilian Mountain National Nature Reserve of Gansu Province [J]. Prot For Sci Technol, 2(8): 44–47. [李艳龙, 王作鹏, 刘海涛, 等, 2020. 道路工程对甘肃祁连山国家级自然保护区生物多样性影响评价 [J]. 防护林科技, 2(8): 44–47.]
- PAN TT, CHEN L, YANG GD, et al., 2020. Communities species diversity and environment interpretation of Suburban Forest in Northern Nanjing [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), (10): 48–54. [潘婷婷, 陈林, 杨国栋, 等, 2020. 南京北部郊野森林群落物种多样性及其环境解释 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), (10): 48–54.]
- SHAN YQ, YAO YL, ZHANG XX, et al., 2020. Study on wetland plant diversity and its influencing factors in the Qixiang River Basin of Sanjiang Plain [J]. Acta Ecol Sin, 40(5): 1629–1636. [单元琪, 姚允龙, 张欣欣, 等, 2020. 三江平原七星河流域湿地植物多样性及影响因素 [J]. 生态学报, 40(5): 1629–1636.]
- SU JD, LI GX, 2019. Spatial and temporal variation characteristics of vegetation NDVI in Qilian mountains based on GIS. Mine Surv [J], 47(4): 33–38. [苏军德, 李国霞, 2019. 基于 GIS 的祁连山区植被 NDVI 时空变化特征研究 [J]. 矿山测量, 47(4): 33–38.]
- SONG WH, WANG LN, ZHANG JL, 2019. Temporal and spatial changes in response to climate in grasslands of the Qilian Mountain National Nature Reserve [J]. Pratac Sci, 36(9): 2233–2249. [宋伟宏, 王莉娜, 张金龙, 2019. 甘肃祁连山自然保护区草地时空变化及其对气候的响应 [J]. 草业科学, 36(9): 2233–2249.]
- TANG ZH, YU QS, LIU HJ, et al., 2020. Characteristics of alpine vegetation community and its relationship to topographic climate factors in the eastern Qilian mountain [J]. Acta Ecol Sin, 40(1): 223–232. [唐志红, 尉秋实, 刘虎俊, 等, 2020. 祁连山东段高寒植被群落特征及其与地形气候因子关系研究 [J]. 生态学报, 40(1): 223–232.]
- WEN YL, ZHANG H, 2002. Plant diversity and distribution in the north slope of Qilian mountains [J]. J Gansu For Sci Technol, (1): 37–39. [温娅丽, 张虎, 2002. 祁连山(北坡)植物多样性及其分布特点 [J]. 甘肃林业科技, (1): 37–39.]
- WANG JL, CAO WX, ZHANG DG, et al., 2019. Structure and species diversity of alpine *Rhododendron* shrub-herb community and its response to altitude gradients in eastern Qilian mountains [J]. Grassl Turf, 39(5): 1–9. [王金兰, 曹文侠, 张德罡, 等, 2019. 东祁连山高寒杜鹃灌丛群落结构和物种多样性对海拔梯度的响应 [J]. 草原与草坪, 39(5): 1–9.]
- WANG GH, YANG LM, 2001. Gradient analysis environment interpretation of woody plant communities the middle section of the northern slopes of Qilian mountain, Gansu, China [J]. Acta Phytoecol Sin, 1(6): 733–740. [王国宏, 杨利民, 2001. 祁连山北坡中段森林植被梯度分析及环境解释 [J]. 植物生态学报, 1(6): 733–740.]
- WANG YK, GUO SX, WANG J, et al., 2013. Estimation of forest ecosystem service value in the Qilian mountains National Nature Reserve in Gansu of China [J]. J Desert Res, 33(6): 1905–1911. [汪有奎, 郭生祥, 汪杰, 等, 2013. 甘肃祁连山国家级自然保护区森林生态系统服务价值评估 [J]. 中国沙漠, 33(6): 1905–1911.]
- XIN G, PENG Y, MA XH, et al., 2020. Design of distillation reactor with novel catalysts distribution pattern for n-amyl acetate synthesis in industrial scale [J]. Fuel, 280: 1–8.
- XIU LN, 2014. Spatio-temporal distribution characteristics of potential natural vegetation in China based on CSCS Model [D]. Lanzhou: Lanzhou University: 3–18. [修丽娜, 2014. 基于 CSCS 模型的中国潜在自然植被时空分布特征研究 [D]. 兰州: 兰州大学: 3–18.]
- YI YY, WANG HY. 2013. Vertical distribution of vegetation communities on the north slope of Qilian mountains [J]. Prot For Sci Technol, 10: 6–9. [易玉媛, 王红义, 2013. 祁连山北坡植被群落垂直分布特征 [J]. 防护林科技, 10: 6–9.]
- ZHANG C, 2020. Investigation and analysis of biodiversity and natural ecosystem in Qilian Mountain National Nature Reserve [J]. For Sci Technol Inf, 52(3): 12–14. [张超, 2020. 祁连山国家公园生物多样性和自然生态系统的特征调查分析 [J]. 林业科技情报, 52(3): 12–14.]
- ZHANG JG, WANG LD, YAO T, et al., 2019. Plant community structure and species diversity differences in alpine grassland in the Qilian mountains with different levels of degradation [J]. Acta Agr Sin, 28(5): 15–25. [张建贵, 王理德, 姚拓, 等, 2019. 祁连山高寒草地不同退化程度植物群落结构与物种多样性研究 [J]. 草业学报, 28(5): 15–25.]
- ZHANG R, CAO JJ, GUO RY, et al., 2014. Effect of converting cultivated land to forest-grassland on soil carbon, nitrogen and phosphorus in sub-alpine grassland region of north slope of Qilian mountains [J]. Ecol Environ Sci, 23(6): 938–944. [张蕊, 曹静娟, 郭瑞英, 等, 2014. 祁连山北坡亚高山草地退耕还林草混合植被对土壤碳氮磷的影响 [J]. 生态环境学报, 23(6): 938–944.]
- ZHANG SX, QIN RM, YANG XY, et al., 2020. Patterns of species diversity in herbaceous communities an different altitude gradients and their relationships with environment factors in the Luliang mountainis in Shanxi Province, China [J]. Guihaia, 40(12): 1860–1868. [张世雄, 秦瑞敏, 杨晓艳, 等, 2020. 山西吕梁山草本群落物种多样性的海拔梯度格局及与环境因子的关系 [J]. 广西植物, 40(12): 1860–1868.]
- ZHANG YH, 2010. Vegetation distribution and succession in the eastern part of Qilian mountains [J]. Yellow River, 32(8): 94–95. [张永虎, 2010. 祁连山东段植被分布特征及演替规律 [J]. 人民黄河, 32(8): 94–95.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202011005



刘颖, 田斌, 欧光龙. 基于青冈和滇青冈生态位模拟的湿润和半湿润常绿阔叶林替代分布及气候解释 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 460–469.

LIU Y, TIAN B, OU GL. Displacement distribution and climate explanation on humid and semi-humid evergreen broadleaved forests using niche model of *Cyclobalanopsis glauca* and *C. glaucooides* in China [J]. Guihaia, 2022, 42(3): 460–469.

基于青冈和滇青冈生态位模拟的湿润和半湿润常绿阔叶林替代分布及气候解释

刘 颖, 田 斌, 欧光龙 *

(西南林业大学 西南地区生物多样性保育国家林业局重点实验室, 昆明 650224)

摘 要: 为揭示湿润常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林替代分布的气候制约变量, 该研究选择其代表性优势树种青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*) 和滇青冈 (*C. glaucooides*) 为研究对象, 收集两个物种的标本分布点数据和 19 个生物气候变量图层数据, 运用 MaxEnt 模型, 模拟其潜在分布区, 通过判别分析 (DFA)、方差分析 (ANOVA) 和核密度分析三种方法量化两个树种的生态位差异, 解释两类植被地理替代分布规律及其主导气候变量。结果表明: (1) 青冈和与滇青冈 MaxEnt 拟合的 AUC 值分别为 0.995 和 0.986, 准确预测了两物种的潜在分布; 青冈适宜于 20°~30° N 的亚热带及北热带地区, 滇青冈集中分布于云贵高原亚热带区域。(2) DFA 和 ANOVA 的结果一致, 表明昼夜温差月均值 (bio2)、等温性 (bio3)、降水季节性变化 (bio15) 是造成二者生态位分异的主导气候变量。(3) 核密度分析显示昼夜温差月均值 (bio2)、等温性 (bio3)、温度季节性变动系数 (bio4) 是影响两物种生态位分化的主导温度变量; 降水季节性变化 (bio15)、年降水量 (bio12)、最干月降水量 (bio14)、最干季降水量 (bio17)、最冷季降水量 (bio19) 是两物种生态位分化的主导降水变量。上述结果说明等温性、温度季节性变化、降水季节性变化等表征气候季节性差异的变量是造成湿润与半湿润常绿阔叶林出现替代分布的主要原因。

关键词: 青冈, 滇青冈, 湿润常绿阔叶林, 半湿润常绿阔叶林, 生态位模拟, 替代分布

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)03-0460-10

Displacement distribution and climate explanation on humid and semi-humid evergreen broadleaved forests using niche model of *Cyclobalanopsis glauca* and *C. glaucooides* in China

LIU Ying, TIAN Bin, OU Guanglong *

(1. Key Laboratory of State Forestry Administration on Biodiversity Conservation in Southwest China, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

收稿日期: 2021-03-21

基金项目: 国家自然科学基金 (31760206, 31660202); 云南省唐守正院士工作站 (2018IC066); 云南省万人计划青年拔尖人才专项 (YNWR-QNBJ-2018-184) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31760206, 31660202); Tang Shouzheng Academician Workstation of Yunnan Province (2018IC066); Ten-Thousand Talents Program of Yunnan Province (YNWR-QNBJ-2018-184)]。

第一作者: 刘颖 (1997-), 硕士研究生, 研究方向为森林经理学, (E-mail) 1017923405@qq.com。

* 通信作者: 欧光龙, 博士, 教授, 博士研究生导师, 研究方向为森林生态学, (E-mail) olg2007621@126.com。

Abstract: To explain the geographical displacement law and the dominant climate variables between humid evergreen broadleaved forests (HEBF) and semi-humid evergreen broadleaved forests (SHEBF), *Cyclobalanopsis glauca* and *C. glaucooides* were selected as research objects because the both species are the typical dominant tree species of the HEBF and SHEBF, then the specimens data of the both species and the 19 bio-climate variables map layer were collected to simulate their distribution area using MaxEnt model. Moreover, the niche differences were quantitatively analyzed by the kernel density analysis, discriminant function analysis (DFA) and analysis of variance (ANOVA) to reveal the dominant climate variables which affect the niche differentiation between the both species, then the geographical displacement law and the dominant climate variables between the HEBF and SHEBF were analyzed. The results were as follows: (1) The AUC values of *C. glauca* and *C. glaucooides* were 0.995 and 0.986 respectively, which accurately predicted the potential distribution of the both species; *C. glauca* was suitable for the subtropical and north-tropical regions of 20° to 30° N, but *C. glaucooides* was mainly distributed in subtropical area of Yunnan-Guizhou Plateau. (2) The results of DFA and ANOVA were consistent, and the mean diurnal range (bio2), isothermality (bio3) and the precipitation seasonality (bio15) were the climate variables that promoted the niche differentiation of the two species. (3) Kernel density analysis showed the mean diurnal range (bio2), isothermality (bio3) and temperature seasonality (bio4) were the dominant temperature variables affecting the niche differentiation of the both species; and the precipitation seasonality (bio15), annual precipitation (bio12), precipitation of the driest month (bio14), precipitation of the driest quarter (bio17) and precipitation of the coldest quarter (bio19) also significantly affected the niche differentiation of the both species. All the above results indicate that isothermality, the seasonal differences of temperature and precipitation are the main variables determining geographical displacement distribution of the HEBF and SHEBF from the niche simulation of *C. glauca* and *C. glaucooides*.

Key words: *Cyclobalanopsis glauca*, *C. glaucooides*, humid evergreen broadleaved forest, semi-humid evergreen broadleaved forest, niche model, displacement distribution

植被地理替代分布呈现出水平和垂直变化特征(王铁娟,2004;李静等,2006;刘彬彬等,2013;于明茜,2015;李缓,2019),造成地理替代现象的原因比较复杂,包括地理阻隔、遗传分化、气候以及地史等多方面因素(罗艳和周浙昆,2001;李缓,2019),其中气候是预测树木及植被类型分布的主要因子,并与其他驱动因素相互作用影响森林的功能和动态过程,从而成为植被替代分布形成的主导因子之一(Boisvert-Marshet et al., 2014; Grünig et al., 2017;郑维艳和曹坤芳,2020;Zou et al., 2020),明晰植被分布与气候的关系并揭示其影响机制对于准确分析植被分布规律、植被功能过程及其生态恢复等具有重要理论和实践意义(Fang et al., 2002;Buitenwerf & Higgins, 2016)。

亚热带常绿阔叶林作为森林生态系统中的重要组成部分,在维持生态系统平衡与稳定方面发挥着不可替代的作用(丁圣彦和宋永昌,2004;Wang et al., 2007),中国作为常绿阔叶林分布最为广泛的国家,在秦岭-淮河线以南,青藏高原以东,云南、福建、东海岸沿线以内的广大区域成片分布(吴征镒,1980;Dunmei et al., 2012;Zhu,

2017),其中东部湿润常绿阔叶林和西部半湿润常绿阔叶林是主要的两个地带性植被亚型,且存在明显的替代分布特征(吴征镒,1980;吴征镒和朱彦丞,1987;李昌华,1997;宋永昌等,2005;曾觉民,2018)。气候和海拔的梯度变化会造成植被的替代分布差异(Ge & Xie, 2017;Elsen et al., 2018),Fang & Yoda(1991)揭示了中国常绿阔叶林分布上限与气候因子的关系,倪健和宋永昌(1997)通过青冈的地理分布与气候因子的关系得出常绿阔叶林对气候变化的反应不十分敏感和剧烈,且寒冷指数等反映整体年际气候变化的指数不能说明其对分布界限的影响(Chiu et al., 2014),而反映气候的季节变化甚至日变化特征的气候指标则对植被分布变异具有较大影响(Ernakovich et al., 2014;Chan et al., 2016;Allen et al., 2017;Ge et al., 2019)。由此可见,学者们已经对亚热带常绿阔叶林的替代分布现象以及常绿阔叶林这一植被型与气候变量的关系进行了较为详细的阐述,但对于植被亚型间替代分布的主导变量及其替代分布影响机制,尤其是植被亚型替代分布的季节性气候变化影响的研究却鲜有报道。

物种分布模型因其可以准确预测和分析物种的适宜生境范围,模型运行稳定,还可揭示植被分布的影响气候变量,所以被广泛应用于生态学、保护生物学和生物地理学等领域(Elith & Leathwick, 2009)。目前,最大熵模型(MaxEnt)、基于遗传算法的规则组合模型(GARP)、CLIMEX模型、生态位因子分析模型(ENFA)以及生物气候分析和预测系统模型(BIOCLIM)是最常用的五种物种分布模型。其中,MaxEnt模型可以通过物种的已知分布数据和气候变量建立物种地理分布与气候之间的联系(Phillips et al., 2008),且能在大尺度空间上获取更多的物种信息,为建立系统全面的物种与环境的关系提供更为丰富的环境信息(庄鸿飞等,2018),是目前物种分布模拟中认可度最高、拟合度较好的模型(Phillips et al., 2006;曹向锋等, 2010)。

基于优势种的生态位模拟及差异分析,揭示造成其分布差异的气候制约因素,尤其是气候季节性变化的影响机制对于阐明中国东西部两类地带性常绿阔叶林植被亚型的替代分布规律具有重要理论和实践意义。鉴于此,本研究选择湿润和半湿润常绿阔叶林中具有代表性的优势树种青冈

(*Cyclobalanopsis glauca*)和滇青冈(*C. glaucoides*)为研究对象,收集标本分布点数据,结合气候变量,运用MaxEnt模型,模拟预测两者的适生区范围,分析造成两个树种生态位分化的气候因素,进而探讨湿润与半湿润常绿阔叶林的替代分布格局及其与气候条件的相互关系,揭示其替代分布的主导因素,从而为亚热带常绿阔叶林分布和影响机制研究提供重要的科学依据。

1 材料与方法

1.1 标本点数据

收集中国数字植物标本数据库(CVH, <http://www.cvh.org.cn>)中青冈与滇青冈的标本信息,筛选样本采集地存疑和出现重复的样点,获取精确样本记录地点的经纬度坐标,作为物种生境模拟的基础数据。共获取两个物种 603 个标本点,其中包括 432 个青冈标本点和 171 个滇青冈标本点(图 1:D)。

1.2 气候变量数据

通过Worldclim(<http://www.worldclim.org/>)下载收集 19 个生物气候图层(表 1),数据空间分辨率为 30"(Hijmans et al., 2005)。

表 1 19 个生物气候变量
Table 1 19 bio-climate variables

简写 Abbreviation	气候变量 Climate variable	简写 Abbreviation	气候变量 Climate variable
bio1	年均温 Annual mean temperature	bio11	最冷季平均气温 Mean temperature of the coldest quarter
bio2	昼夜温差月均值 Mean diurnal range	bio12	年降水量 Annual precipitation
bio3	等温性 Isothermality	bio13	最湿月降水量 Precipitation of the wettest month
bio4	温度季节性变动系数 Temperature seasonality	bio14	最干月降水量 Precipitation of the driest month
bio5	最热月最高气温 Max temperature of the warmest month	bio15	降水量季节性变化(变异系数) Precipitation seasonality (variable coefficient)
bio6	最冷月最低气温 Min temperature of the coldest month	bio16	最湿季降水量 Precipitation of the wettest quarter
bio7	气温年变化范围 Range of annual temperature	bio17	最干季降水量 Precipitation of the driest quarter
bio8	最湿季平均气温 Mean temperature of the wettest quarter	bio18	最暖季降水量 Precipitation of the warmest quarter
bio9	最干季平均气温 Mean temperature of the driest quarter	bio19	最冷季降水量 Precipitation of the coldest quarter
bio10	最暖季平均气温 Mean temperature of the warmest quarter		

1.3 生态位模型

利用物种分布模型,以物种标本点和 19 个气候变量为数据,拟合青冈与滇青冈的适宜生境。在 MaxEnt 3.3.1 中使用默认设置为评估模型的有效性(Phillips et al., 2008),设置 75%的物种分布点作为训练数据集,剩余 25%作为交互检验的数据集,运行 10 次重复进行交互验证(Pearson et al., 2007)。MaxEnt 模型提供刀切法(Jackknife)检验气候变量对模型构建的贡献率(Miguel et al., 2010),并将模拟结果进行数据转换后生成物种适宜生境分布图,在 ArcGIS 10.5 中利用分类功能进行适生等级分类,共划分为 5 个等级:非适生区 0.00~0.02,低适生区 0.02~0.25,中适生区 0.25~0.50,高适生区 0.50~0.75,最适生区>0.75。

1.4 生态位差异分析

本研究采用三种统计方法分析青冈与滇青冈的生态位差异。首先,利用 SPSS 22 软件用判别分析(DFA)评估各气候变量对物种分布的贡献度;其次,运用 SPSS 22 软件,用方差分析(ANOVA)定量描述两物种在各生物气候因子的种内及种间差异;最后,基于 Eviews 10 软件,采用核密度分析(kernel density analysis)将样本数据进行拟合,得到整个样本集的概率密度函数,通过核密度曲线

描述 19 个气候变量的生态位变化幅度,由此确定两物种在各气候变量中的差异。

2 结果与分析

2.1 分布区预测

通过生态位模拟,两个物种平均模型的测试 AUC 值均高于 0.9,其中,青冈模拟的 AUC 值为 0.995,滇青冈模拟的 AUC 值为 0.986,表明预测结果具有较高的可靠性,可得到两个物种准确的适生区分布范围(图 1)。青冈分布于中国亚热带地区及热带北缘,以及日本南部和印度北部,其中最适生区是中国贵州东部以东、南岭以北和秦岭以南,基本涵盖了中国亚热带东部地区(图 1:A);滇青冈的分布区则集中在中国西南部云南、四川、贵州、重庆、西藏等地,以及喜马拉雅山地区,最适生区则以中国云南中北部、四川南部和贵州西北部为主(图 1:B)。从两个树种的最适生区(>0.75 分布概率)来看,二者几乎在中国云南东部和贵州西部形成明显的替代分布(图 1:C)。

2.2 生态位差异分析

MaxEnt 模拟的刀切法(Jackknife)给出 19 个气候变量对青冈和滇青冈的相对贡献率(表 2)。

表 2 青冈与滇青冈 19 个气候变量的贡献率和两两之间判别分析(DFA)的相对贡献

Table 2 Contribution rate and the relative contributions of the 19 climate variables in pairwise comparisons of *Cyclobalanopsis glauca* and *C. glaucooides* by discriminant function analysis (DFA)

气候变量 Climate variable	贡献率 Contribution rate			气候变量 Climate variable	贡献率 Contribution rate		
	青冈 <i>C. glauca</i> (%)	滇青冈 <i>C. glaucooides</i> (%)	青冈-滇青冈 CA-CS		青冈 <i>C. glauca</i> (%)	滇青冈 <i>C. glaucooides</i> (%)	青冈-滇青冈 CA-CS
bio1	0.2	0.2	-0.25	bio11	5.0	2.6	0.03
bio2	0.8	0.9	0.73	bio12	22.1	5.8	-0.44
bio3	0.6	0.7	0.81	bio13	0.2	9.3	-0.16
bio4	1.0	18.0	-0.61	bio14	38.0	0.1	-0.63
bio5	0.1	2.7	-0.60	bio15	2.6	0.1	0.71
bio6	9.7	1.6	-0.16	bio16	0.2	0.9	-0.16
bio7	2.4	25.3	-0.38	bio17	0.2	0.1	-0.64
bio8	0.2	0.1	-0.24	bio18	15.8	25.1	0.03
bio9	0.1	6.0	-0.08	bio19	0.5	0.3	-0.59
bio10	0.3	0.2	-0.60				

注: 青冈与滇青冈黑体显示的值表示贡献率排前四位的变量;青冈-滇青冈黑体显示的值表示两两比较中贡献率最高的三个变量。

Note: Values in boldface of *Cyclobalanopsis glauca* and *C. glaucooides* represent the top four contributors; Values in boldface are the three most significant variables for *C. glauca*-*C. glaucooides*(CA-CS).

青冈的分布主要受最干月降水量 (bio14)、年降水量 (bio12) 和最暖季降水量 (bio18) 的影响, 三者的贡献率分别为 38.0%、22.1% 和 15.8%, 累计贡献率为 75.9%, 这说明了降水及降水的季节分配是影响青冈分布的主导变量; 滇青冈的分布主要受气温年变化范围 (bio7)、最暖季降水量 (bio18) 和温度季节性变动系数 (bio4) 的影响, 三者的贡献率分别为 25.3%、25.1% 和 18.0%, 累计贡献率为 68.4%, 这说明滇青冈分布受温度和降水量季节性变化的限制。

通过判别函数分析 (DFA) 可以看出 (表 2), 造成两物种间分布差异的主要气候变量是等温性 (bio3)、昼夜温差月均值 (bio2) 和降水量季节性变化 (bio15), 其差异贡献率的绝对值分别为 0.81、0.73 和 0.71; 温度季节性变动系数 (bio4)、最热月最高气温 (bio5)、最暖季平均气温 (bio10)、最干月降水量 (bio14)、最干季降水量 (bio17) 和最冷季降

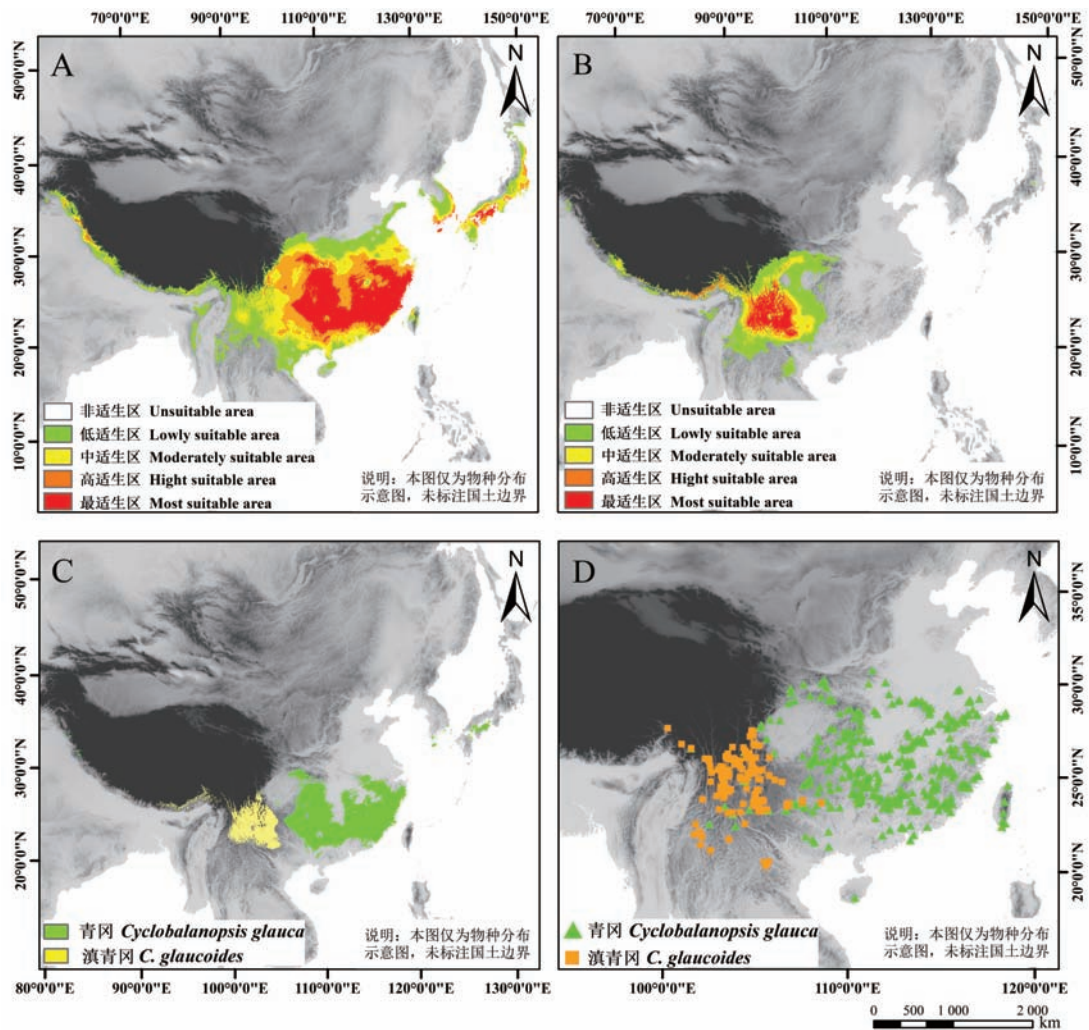
水量 (bio19) 对两物种分布差异贡献率的绝对值均在 0.6 ~ 0.7 之间。可见, 反映温度和降水的季节性差异是造成两物种分布差异的主要气候变量。

此外, 通过方差分析发现, 昼夜温差月均值 (bio2)、等温性 (bio3)、降水量季节性变化 (bio15) 的种间差异大于种内差异, 最暖季降水量 (bio18) 种间差异与种内差异的方差值相等, 而其余变量的种间差异均大于种内差异 (表 3), 这说明青冈与滇青冈生态位分化的原因是两物种对温度变化幅度以及降水季节性分配的适应存在差异性。

核密度分析直观反映两个物种对 19 个气候变量的生态位幅度变化 (图 2)。两物种在昼夜温差月均值 (bio2)、等温性 (bio3)、温度季节性变动系数 (bio4) 三个温度变量表现出明显的分异, 这说明温度年内变化及日内变化差异是造成二者分布差异的主要温度制约因素; 而其余温度变量变化

表 3 不同气候变量的青冈与滇青冈方差分析 (ANOVA)
Table 3 ANOVA of the different climate variables between *Cyclobalanopsis glauca* and *C. glaucooides*

气候变量 Climate variable	平方和 Sum of squares		均方 Mean square		方差百分比 Percentage of variance (%)	
	种间 Among species	种内 Within species	种间 Among species	种内 Within species	种间 Among species	种内 Within species
bio1	83 885.36	511 236.60	83 885.36	854.91	14.10	85.90
bio2	106 304.03	70 608.44	106 304.03	118.07	60.09	39.91
bio3	30 553.70	18 393.09	30 553.70	30.76	62.42	37.58
bio4	604 600 000.00	705 700 000.00	604 600 000.00	1 180 093.52	46.14	53.86
bio5	433 523.75	486 933.45	433 523.75	814.27	47.10	52.90
bio6	68 274.61	788 039.79	68 274.61	1 317.79	7.97	92.03
bio7	157 713.11	539 908.89	157 713.11	902.86	22.61	77.39
bio8	102 762.38	495 930.34	102 762.38	829.32	17.16	82.84
bio9	15 090.19	923 708.61	15 090.19	1 544.66	1.61	98.39
bio10	394 464.16	441 097.96	394 464.16	737.62	47.21	52.79
bio11	285.64	764 133.50	285.64	1 277.82	0.04	99.96
bio12	25 080 000.00	48 790 000.00	25 080 000.00	81 587.61	33.95	66.05
bio13	139 788.96	1 844 872.50	139 788.96	3 085.07	7.04	92.96
bio14	84 199.56	94 874.03	84 199.56	158.65	47.02	52.98
bio15	108 789.61	77 821.88	108 789.61	130.14	58.30	41.70
bio16	852 539.79	12 650 000.00	852 539.79	21 161.15	6.31	93.69
bio17	1 084 009.07	1 237 251.63	1 084 009.07	2 068.98	46.70	53.30
bio18	2 590.74	2 590.74	2 590.74	18 694.60	50.00	50.00
bio19	1 579 401.18	2 011 965.09	1 579 401.18	3 364.49	43.98	56.02



A. 青冈的适宜生境分布情况；B. 滇青冈的适宜生境分布情况；C. 青冈与滇青冈最适生区分布情况；D. 青冈与滇青冈的样本分布点。

A. Suitable habitat distribution of *Cyclobalanopsis glauca*; B. Suitable habitat distribution of *C. glaucooides*; C. The most suitable area for *C. glauca* and *C. glaucooides*; D. The specimens points of *C. glauca* and *C. glaucooides*.

图 1 青冈与滇青冈的适生区分布和样本分布点示意图

Fig. 1 Suitable distribution areas and specimens points of *Cyclobalanopsis glauca* and *C. glaucooides*

幅度较为相近,尤其在最冷月最低气温(bio6)上较为相似,说明两树种对极端低温的适应是相似的(图2)。另外,两物种对降水变量上的适应差异较大,尤其是在降水量季节性变化(bio15)上分异最为突出,且滇青冈在每个降水变量上表现出较高的波动,说明滇青冈对降水季节性变化产生了适应。综上所述,通过两物种在不同气候变量生态位幅度变化差异可以看出,表征温度和降水年内或日内分配差异的变量是造成二者分布差异的主导气候变量。

3 讨论与结论

自Phillips等(2006)首次引入MaxEnt模型预测物种潜在分布之后,让生态位量化研究成为可能(Kozak et al., 2008),本研究青冈和滇青冈生境模拟的AUC值分别为0.995和0.986,均高于0.90,刘艳梅等(2018)认为,AUC高于0.9说明两个物种的生境预测结果具有较高的可信度。本研究预测的青冈与滇青冈适宜生境中,在中国的分

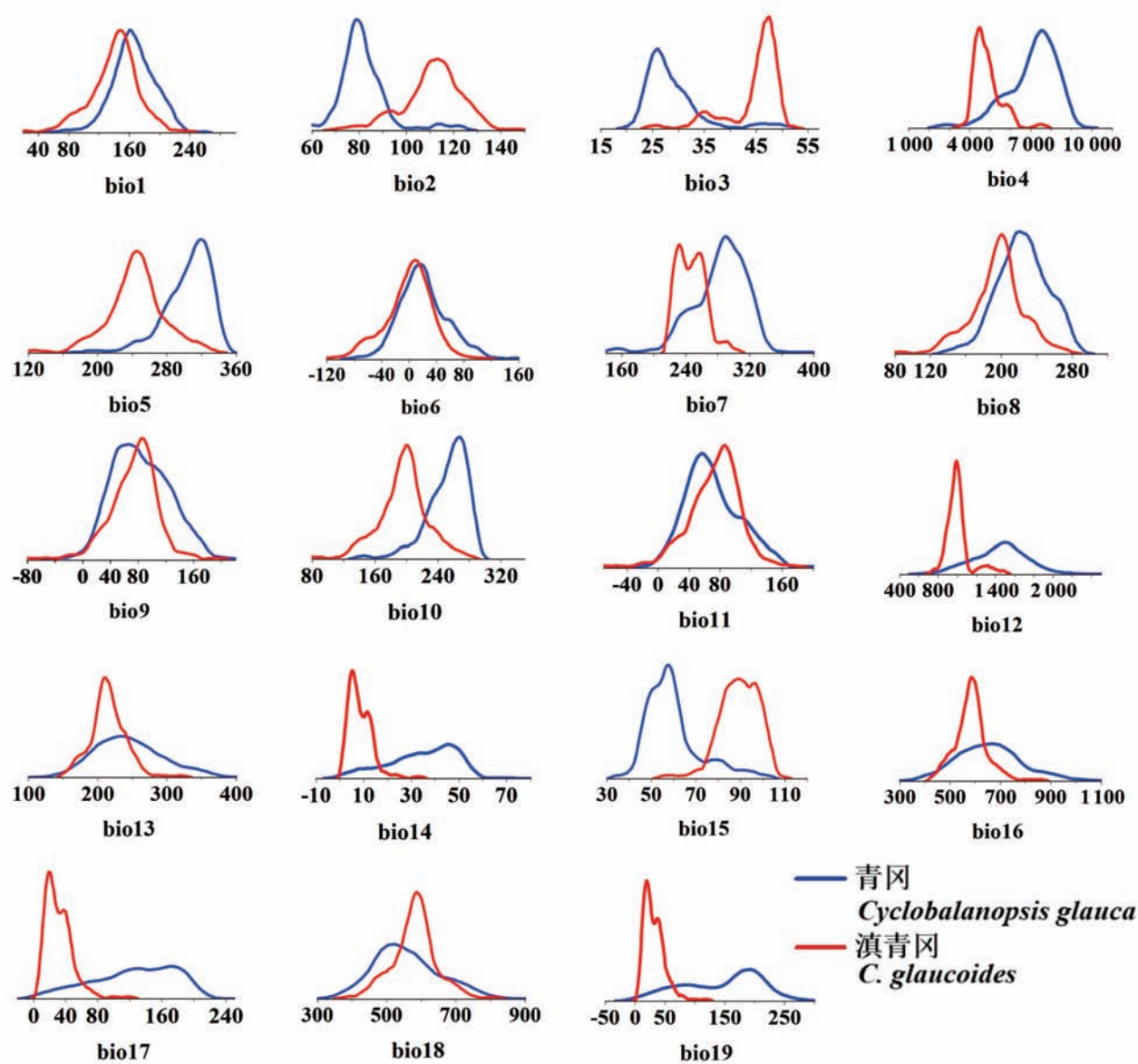


图 2 青冈与滇青冈随不同气候变量的核密度分布

Fig. 2 Kernel density distribution of *Cyclobalanopsis glauca* and *C. glaucoides* with the different climate variables

布范围与《中国植物志》的分布区位置基本一致(陈焕镛和黄成就,1998),国外分布向南延伸至印度、缅甸北部,向东、东北散布到朝鲜半岛、日本,与周浙昆(1992)绘制的青冈属物种的分布区相符,进一步印证了本文青冈与滇青冈生境模拟的准确性。此外,从青冈和滇青冈的最适分布区(>0.75)可以看出,青冈主要分布于20°~30°N之间的亚热带及北热带地区,滇青冈集中分布在中国滇中地区以及四川南部,二者以中国云南东部、

贵州西部为界形成明显分异,这也为分析两个物种的生态位差异,以及基于这两个代表性优势树种的湿润和半湿润常绿阔叶林的替代分布规律分析提供了准确的数据保障。

本研究通过影响青冈与滇青冈分布的19个气候因子的方差分析(ANOVA)、判别分析(DFA)和核密度分析发现,等温性(bio3)和降水量季节性变化(bio15)是两物种之间的差异贡献率最高的温度变量和降水变量,其贡献率的绝对值分别为

0.81 和 0.71, 昼夜温差月均值 (bio2) 的贡献率的绝对值也达到了 0.73, 且三个气候变量的种间差异显著大于种内差异; 核密度分析表明青冈和滇青冈在昼夜温差月均值 (bio2)、等温性 (bio3)、温度季节性变动系数 (bio4)、降水量季节性变化 (bio15) 等气候变量上呈现出显著的生态位分化。气候及因为海拔差异带来的气候因子间接变化会影响植被分布 (Ge & Xie, 2017; Elsen et al., 2018), Fang & Yoda (1991) 研究发现温度和降水因素限制了常绿阔叶林的分布界限; 倪健和宋永昌 (1997) 基于常绿阔叶林的主要优势种与气候指数的关系将青冈和滇青冈分别归为低中温湿润型和低温湿润型, 这些研究说明了温度因子是造成二者分异的主导因子, 但是该研究仅采用反映温度和降水总体特征的 Kira 指数等气候指数来分析。但反映整体年际气候变化的指数不能很好解释物种及植被分布界限的影响 (Chiu et al., 2014), 不能解释温度和降水的季节分配差异对物种及植被分布的影响, 而气候的季节性变化甚至是日变化特征都会对植被的分布产生影响 (Ernakovich et al., 2014; Chan et al., 2016; Allen et al., 2017; Ge et al., 2019), 甚至起到相反的作用 (Chan et al., 2016)。可见, 昼夜温差月均值 (bio2)、等温性 (bio3)、降水量季节性变化 (bio15) 等表征温度和气候季节性差异的气候变量是造成二者生态位分化的主导变量, 进而限制了青冈与滇青冈的地理分布范围, 使得两个物种的集中分布区在中国东西部呈现明显的替代分布。

优势种是对群落生境及其功能发挥具有重要控制作用的物种 (宋永昌, 2016), 基于优势树种分布可以揭示植被分布规律及影响因素 (倪健和宋永昌, 1997)。滇青冈作为西部半湿润常绿阔叶林区的代表性物种, 其集中分布的云贵高原具有海拔高和降水季节分配不均的特点, 在每年 11 月至次年 4 月份存在一个相对干旱的旱季, 植被大多具有耐旱特性 (吴征镒和朱彦丞, 1987), 而青冈集中分布的亚热带东部地区则是湿润型气候, 海拔较低、热量充足、生境湿润 (倪健和宋永昌, 1997)。本研究发现温度和气候季节性差异的气候变量是造成青冈和滇青冈两个物种生态位分化的主导变量, 也就是说中国亚热带区域自东向西等温性逐渐降低、温度季节性变异增大、降水量相对减少, 尤其是冬春两季降水显著减少, 使得常绿阔叶林

植被亚型呈现由喜温喜湿逐步变为喜温耐旱变化, 从而使得湿润常绿阔叶林到半湿润常绿阔叶林沿经度和海拔梯度的替代分布变化。由此可见, 反映温度和降水的年际变化差异会对常绿阔叶林替代分布产生一定影响, 但温度和降水的季节分配差异才是青冈与滇青冈生态位分化的主要气候变量, 也是造成湿润常绿阔叶林与半湿润常绿阔叶林替代分布的重要气候因素。

此外, 中国亚热带常绿阔叶林区域跨度大, 水热条件差异大 (蔡永立和达良俊, 2002), 常绿阔叶林中普遍存在替代分布规律, 以青冈与滇青冈这对优势树种表征湿润常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林的替代分布具有一定的代表性, 有助于学者在大尺度上清晰认识湿润与半湿润常绿阔叶林植被分布特点与气候的相互关系, 并明确造成常绿阔叶林替代分布的气候因素, 但不同植被分布往往还受到地形、土壤条件、物种间关系等其他因素的影响 (丁圣彦和宋永昌, 2004; Wei et al., 2020; Long et al., 2021), 考虑多种环境因子及森林结构差异, 从多种角度分析解释其替代规律, 揭示中国常绿阔叶林的分布变化规律有待进一步研究。

参考文献:

- ALLEN K, DUPUY JM, GEI M, et al., 2017. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? [J]. *Environ Res Lett*, 12: 023001.
- BOISVERT-MARSH L, PÉRIÉ C, BLOIS SD, et al., 2014. Shifting with climate? Evidence for recent changes in tree species distribution at high latitudes [J]. *Ecosphere*, 5(7): art83.
- BUITENWERF R, HIGGINS SI, 2016. Convergence among global biogeographical realms in the physiological niche of evergreen and deciduous vegetation [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 25: 704–715.
- CAI YL, DA LJ, 2002. Ecological leaf anatomy of six evergreen species of Fagaceae in the eastern subtropical area of China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 8(5): 460–466. [蔡永立, 达良俊, 2002. 亚热带东部壳斗科 6 种常绿植物叶的生态解剖 [J]. *应用与环境生物学报*, 8(5): 460–466.]
- CAO XF, QIAN GL, HU BS, et al., 2010. Prediction of potential suitable distribution area of *Flaveria bidentis* in China based on niche models [J]. *Chin J Appl Ecol*, 21(12): 3063–3069. [曹向锋, 钱国良, 胡白石, 等, 2010. 采用生态位模型预测黄顶菊在中国的潜在适生区 [J]. *应用生态学报*, 21(12): 3063–3069.]
- CHAN WP, CJEN IC, COLWELL RK, et al., 2016. Seasonal

- and daily climate variation have opposite effects on species elevational range size [J]. *Science*, 351 (6280): 1437–1439.
- CHEN HY, HUANG CJ, 1978. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (Vol. 22) [M]. Beijing: Science Press: 315–317. [陈焕镛, 黄成就, 1978. 中国植物志(第22卷) [M]. 北京: 科学出版社: 315–317]
- CHIU CA, CHIOU CR, LIN JR, et al., 2014. Coldness index does not indicate the upper limit of evergreen broad-leaved forest on a subtropical island [J]. *J For Res*, 19: 115–124.
- DING SY, SONG YC, 2004. Research advances in vegetation dynamic of evergreen broad-leaved forest [J]. *Acta Ecol Sin*, (8): 1769–1779. [丁圣彦, 宋永昌, 2004. 常绿阔叶林植被动态研究进展 [J]. *生态学报*, (8): 1769–1779.]
- DUNMEI L, JIANGSHAN L, HELENCE C, et al., 2012. Topographic variation in aboveground biomass in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China [J]. *PLoS ONE*, 7(10): e48244.
- ELITH J, LEATHWICK JR, 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time [J]. *Ann Rev Ecol Evol Syst*, 40: 677–697.
- ELSEN PR, MONAHAN WB, MERENLENDER AM, 2018. Global patterns of protection of elevational gradients in mountain ranges [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: 6004–6009.
- ERNAKOVICH JG, HOPPING KA, BERDANIER AB, et al., 2014. Predicted responses of arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change [J]. *Global Chang Biol*, 20(10): 3256–3269.
- FANG JY, SONG YC, LIU HY, et al., 2002. Vegetation-climate relationship and its application in the division of vegetation zone in China [J]. *J Integr Plant Biol*, 44(9): 1105–1122.
- FANG JY, YODA K, 1991. Climate and vegetation in China V. Effect of climatic factors on the upper limit of distribution of evergreen broadleaf forest [J]. *Ecol Res*, 6: 113–125.
- GE JL, BERG B, XIE ZQ, 2019. Climatic seasonality is linked to the occurrence of the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forests in China [J]. *Ecosphere*, 10(9): e02862.
- GE JL, XIE ZQ, 2017. Geographical and climatic gradients of evergreen versus deciduous broadleaved tree species in subtropical China: implications for the definition of the mixed forest [J]. *Ecol Evol*, 7: 3636–3644.
- GRÜNIG M, BEERLI N, BALLESTROS-MEJIA L, et al., 2017. How climatic variability is linked to the spatial distribution of range sizes: seasonality versus climate change velocity in sphingid moths [J]. *J Biogeogr*, 44: 2441–2450.
- HIJMANS RJ, CAMERON SE, PARRA JL, et al., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas [J]. *Int J Climatol*, 25: 1965–1978.
- KOZAK KH, GRAHAM CH, WIENS JJ, 2008. Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology [J]. *Trends Ecol Evol*, 23: 141–148.
- LI CH, 1997. The distribution of evergreen broad-leaves forests in East Asia [J]. *Nat Resour*, (2): 36–45. [李昌华, 1997. 亚洲东部常绿阔叶林的分布 [J]. *自然资源*, (2): 36–45.]
- LI J, CAO HL, LIAN JY, et al., 2006. Study on classification and geographical distribution of *Castanopsis hystrix* forest in China [J]. *Guihaia*, 26(1): 22–27. [李静, 曹洪麟, 练琚藩, 等, 2006. 中国刺栲林的分类与分布初探 [J]. *广西植物*, 26(1): 22–27.]
- LI Y, 2019. Species composition and geographical differentiation of the Fagaceae community in subtropical evergreen broad-leaved forest in China [D]. Hefei: Anhui Agricultural University. [李媛, 2019. 中国亚热带常绿阔叶林壳斗科群落的物种组成及其地理分异 [D]. 合肥: 安徽农业大学.]
- LIU BB, LOU LH, LIU GY, 2013. A floristic analysis of Fagaceae in Zhejiang Province, China [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 30(5): 698–705. [刘彬彬, 楼炉煊, 刘广宁, 2013. 浙江省壳斗科植物区系特征分析 [J]. *浙江农林大学学报*, 30(5): 698–705.]
- LIU YM, ZHOU SD, XIE DF, et al., 2018. Potential distribution of *Fritillaria unibracteata* predicted by the MaxEnt model [J]. *Guihaia*, 38(3): 352–360. [刘艳梅, 周颂东, 谢登峰, 等, 2018. 基于最大熵模型(MaxEnt)预测暗紫贝母的潜在分布 [J]. *广西植物*, 38(3): 352–360.]
- LONG JS, TANG MP, CHEN GS, 2021. Influence of strata-specific forest structural features on the regeneration of the evergreen broad-leaved forest in Tianmu Mountain [J]. *PLoS ONE*, 16(2): e0247339.
- LUO Y, ZHOU ZK, 2001. Phytogeograph of *Quercus* subg. *Cyclobalanopsis* [J]. *Plant Divers*, 23(1): 1–16. [罗艳, 周浙昆, 2001. 青冈亚属植物的地理分布 [J]. *植物分类与资源学报*, 23(1): 1–16.]
- MIGUEL B, ARAUJO RG, PEARSON WT, et al., 2010. Validation of species-climate impact models under climate change [J]. *Global Change Biol*, 11(9): 1504–1513.
- NI J, SONG YC, 1997. Relationships between geographical distribution of *Cyclobalanopsis glauca* and climate in China [J]. *Acta Bot Sin*, 39(5): 451–460. [倪健, 宋永昌, 1997. 中国青冈的地理分布与气候的关系 [J]. *植物学报*, 39(5): 451–460.]
- PEARSON RG, RAXWORTHY CJ, NAKAMURA M, et al., 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic *geckos* in Madagascar [J]. *J Biogeogr*, 34(1): 102–117.
- PHILLIPS SJ, 2008. Transfer ability, sample selection bias and background data in presence-only modelling: A response to Peterson [J]. *Ecography*, 31: 272–278.
- PHILLIPS SJ, ANDERSON RP, SCHAPIRE RE, 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions [J]. *Ecol Model*, 190: 231–259.

- SONG YC, 2016. Vegetation ecology [M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press: 353–360. [宋永昌, 2016. 植被生态学 [M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社: 353–360.]
- SONG YC, CHEN XY, WANG XH, 2005. Study on evergreen broad-leaved forests of China: A retrospect and prospect [J]. J East Chin Norm Univ(Nat Sci Ed), (1): 1–8. [宋永昌, 陈小勇, 王希华, 2005. 中国常绿阔叶林研究的回顾与展望 [J]. 华东师范大学学报(自然科学版), (1): 1–8.]
- WANG TJ, 2004. Studies on kinships, geographical replacement law and reasons of the six sand plants of *Artemisia* in northern China [D]. Huhhot: Inner Mongolia University. [王铁娟, 2004. 中国北方六种沙蒿亲缘关系、替代分布规律与成因的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学.]
- WANG XH, KENT M, FANG XF, 2007. Evergreen broad-leaved forest in Eastern China: Its ecology and conservation and the importance of resprouting in forest restoration [J]. For Ecol Manag, 245(1–3): 76–87.
- WEI SZ, TIE LH, LIAO J, et al., 2020. Nitrogen and phosphorus co-addition stimulates soil respiration in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. Plant Soil, 450(10): 171–182.
- WU ZY, 1980. China vegetation [M]. Beijing: Science Press: 306–355. [吴征镒, 1980. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社: 306–355.]
- WU ZY, ZHU YC, 1987. Yunnan vegetation [M]. Beijing: Science Press: 193–230. [吴征镒, 朱彦丞, 1987. 云南植被 [M]. 北京: 科学出版社: 193–230.]
- YU MQ, 2015. The xylem anatomy and germination of geographical substitute *Garagana* species [D]. Lanzhou: Lanzhou University. [于明茜, 2015. 锦鸡儿属植物典型地理替代分布种解剖结构特征和种子萌发特性研究 [D]. 兰州: 兰州大学.]
- ZENG JM, 2018. The classification system of natural forests and its geographic distribution in Yunnan [J]. J SW For Univ (Nat Sci Ed), 38(6): 1–18. [曾觉民, 2018. 云南自然森林分类系统及地理分布研究 [J]. 西南林业大学学报(自然科学), 38(6): 1–18.]
- ZHENG WY, CAO KF, 2020. Impact of future climate change on potential geographical distribution of four *Litsea* species in China [J]. Guihaia, 40(11): 1584–1594. [郑维艳, 曹坤芳, 2020. 未来气候变化对四种木姜子地理分布的影响 [J]. 广西植物, 40(11): 1584–1594.]
- ZHOU ZK, 1992. Origin phylogeny and dispersal of *Quercus* from China [J]. Acta Bot Yunnan, 14(3): 227–236. [周浙昆, 1992. 中国栎属的起源演化及其扩散 [J]. 云南植物研究, 14(3): 227–236.]
- ZHU H, 2019. Studies on the evergreen broad-leaved forests of Yunnan, Southwestern China [J]. Bot Rev, 85(1): 1–20.
- ZHUANG HF, ZHANG YB, WANG W, et al., 2018. Optimized hot spot analysis for probability of species distribution under different spatial scales based on MaxEnt model: *Manglietia insignis* case [J]. Biodivers Sci, 26(9): 931–940. [庄鸿飞, 张殷波, 王伟, 等, 2018. 基于最大熵模型的不同尺度物种分布概率优化热点分析: 以红色木莲为例 [J]. 生物多样性, 26(9): 931–940.]
- ZOU S, ZHANG QM, ZHOU GY, et al., 2020. Functional composition changes of a subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest under environmental change [J]. Forests, 11(2): 191.

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202104057

潘辉, 郑开基, 游巍斌, 等. 不同起源秋茄林湿地沉积物重金属污染与健康风险评估 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 470–478.

PAN H, ZHENG KJ, YOU WB, et al. Heavy metal pollution and health assessment in sediments of *Kandelia obovata* wetlands of different origins [J]. *Guihaia*, 2022, 42(3): 470–478.



不同起源秋茄林湿地沉积物重金属污染与健康风险评估

潘辉^{1,2}, 郑开基³, 游巍斌^{1,2}, 王 韧⁴, 蔡金标⁵, 何东进^{1,2*}

(1. 福建农林大学 林学院, 福州 350002; 2. 福建省南方森林资源与环境工程技术中心, 福州 350002; 3. 福建省林业调查规划院, 福州 350003; 4. 福鼎市林业局, 福鼎 355200; 5. 霞浦县林业局, 霞浦 355100)

摘 要: 秋茄(*Kandelia obovata*)林生态系统的重金属污染是滨海湿地研究的重要组成。为探究闽东不同起源秋茄林湿地的健康风险与重金属污染的状况,运用污染负荷指数法和人体健康风险评估法分析闽东不同起源秋茄林湿地表层沉积物重金属的含量特征并评估其健康风险。结果表明:(1)秋茄天然林湿地表层沉积物重金属平均含量排序为 $Zn(102.38 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > Pb(101.53 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > Cu(11.72 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > Cd(0.91 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1})$;秋茄人工林表层沉积物重金属含量排序为 $Zn(152.81 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > Pb(105.83 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > Cu(16.38 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > Cd(1.33 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1})$ 。(2)天然红树林表层沉积物重金属的区域污染负荷指数($I_{PL \text{ zone}}$)低于人工红树林,对应的污染等级均为 1,属于中度污染。(3)秋茄林湿地表层沉积物重金属对成年男性和成年女性非致癌风险(RN)均低于 1,对人体造成的非致癌风险很低,Pb 元素对儿童的 RN 高于 1,会对儿童造成非致癌风险;Cd 对成年男性、成年女性和儿童的致癌风险(RI)均大于 1.0×10^{-6} ,对人体存在严重的致癌风险。综上所述,闽东秋茄林湿地重金属污染较为严重,应控制湿地周边污染物排放和对湿地进行净化治理。

关键词: 重金属污染, 秋茄, 沉积物, 健康评价, 闽东湿地

中图分类号: X502 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)00-0470-09

Heavy metal pollution and health assessment in sediments of *Kandelia obovata* wetlands of different origins

PAN Hui^{1,2}, ZHENG Kaiji³, YOU Weibin^{1,2}, WANG Ren⁴, CAI Jinbiao⁵, HE Dongjin^{1,2*}

(1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Fujian Southern Forest Resources and Environmental Engineering Technology Center, Fuzhou 350002, China; 3. Fujian Forestry Investigation and Planning Institute, Fuzhou 350003, China; 4. Forestry Bureau of Fuding City, Fuding 355200, Fujian, China; 5. Forestry Bureau of Xiapu City, Xiapu 355100, Fujian, China)

Abstract: Heavy metal pollution in *Kandelia obovata* ecosystem is an important part of coastal wetland research. In order to explore the health risk and heavy metal pollution of *K. obovata* wetland of different origins in eastern Fujian, this study explored the content characteristics of heavy metals in surface sediments of different origins of *K. obovata* wetlands and

收稿日期: 2021-10-13

基金项目: 海岸带森林生态过程创新团队项目(71201800705);福建省科技厅引导性项目(2015N0018);福建省科技厅重点项目(2009N0009);福建农林大学科技创新项目(KFA17280A) [Supported by Coastal Forest Ecological Process Innovation Team Project (71201800705); Guiding Project of Fujian Science and Technology Department (2015N0018); Key Projects of Fujian Science and Technology Department (2009N0009); Science and Technology Innovation Project of Fujian Agriculture and Forestry University (KFA17280A)]。

第一作者: 潘辉(1997-), 硕士研究生, 主要从事地理学研究, (E-mail) ph1004937230@163.com。

*通信作者: 何东进, 博士, 教授, 主要从事海岸带森林与环境研究, (E-mail) fjhdj1009@126.com。

assessed their health risks in East Fujian by using the pollution load index method and human health risk assessment method. The results were as follows: (1) The average contents of heavy metals in surface sediments of *K. obovata* natural forest wetlands were $\text{Zn}(102.38 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > \text{Pb}(101.53 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > \text{Cu}(11.72 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > \text{Cd}(0.91 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1})$. The order of heavy metal contents in surface sediments of *K. obovata* plantation was $\text{Zn}(152.81 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > \text{Pb}(105.83 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > \text{Cu}(16.38 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}) > \text{Cd}(1.33 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1})$. (2) The regional pollution load index ($I_{\text{PL zone}}$) of heavy metals in surface sediments of *K. obovata* natural forest was lower than that of *K. obovata* plantation, and the corresponding pollution levels of *K. obovata* plantation and natural forest were both one, which belonged to moderate pollution. (3) The non-cancer risk (RN) of heavy metals in surface sediments of *K. obovata* wetlands to adult males and adult females was lower than one, and the RN to human body was very low. The RN of Pb element to children was higher than one, it would cause RN to children. The cancer risk (cancer risk, RI) of Cd to adult males, adult females and children was greater than 1.0×10^{-6} , and there was a serious RI to the human body. The results indicate that heavy metal pollution of wetlands in East Fujian was serious. Therefore, we should control the pollutant emission around the wetland and purify the wetlands. In addition, adding the health risk assessment of heavy metals to the evaluation of *K. obovata* wetland ecosystem will help to strengthen the ecological protection and risk management of *K. obovata*.

Key words: heavy metal pollution, *Kandelia obovata*, sediment, health assessment, wetland in East Fujian

红树林生长在陆地与海洋交界带的滩涂浅滩,是介于陆地与海洋之间特殊的过渡带生态系统,一般分布在热带与亚热带地区的潮间带河口湿地,亦是构筑海岸防护林体系的首选(陶玉华等,2020)。近年来,红树林受围海造地、养殖、砍伐、工业污染物排放等人为干扰,导致该区域红树林生态系统面临严峻的生态环境难题(Defew et al., 2005),尤其是湿地所固有的特性更是让其作为重金属污染物的重要源和汇(Agoramoorthy et al., 2008)。重金属富集于红树林底泥不能被生物降解,具有生物毒性,存留时间久,对红树林生态系统和人类健康具有潜在危害(何东进等, 2012; Shi et al., 2019)。重金属会对微生物群落和功能基因产生强烈影响,产生氧化应激,改变微生物群落结构,进而影响红树林功能(Fernandez-Cadena et al., 2020)。Shi等(2020)对我国深圳城市红树林的汞分布和风险进行研究发现,沉积物性质对汞积累的影响有限;Rezaei等(2021)对伊朗波斯湾北部海岸红树林组织及相关沉积物和海水中的重金属进行生态和健康风险评估发现,研究区域的红树林对锌(zinc, Zn)和铜(cuprum, Cu)具有合适的植物修复潜力;刘金苓等(2017)对珠海淇澳岛红树林湿地经济鱼类的重金属污染现状与对人体健康风险进行研究发现,重金属在不同食性鱼类中的分布存在差异,滩涂鱼铬(chromium, Cr)和铅(lead, Pb)超标,存在Cr中毒的健康风险;张起源等(2020)等对广东红树林沉积物有毒金属分布及生态风险评估发现,红树

林沉积物中总磷(total phosphorus, TP)、总有机碳(total organic carbon, TOC)含量越高,pH值越低,沉积物中有毒金属含量越高。根据化学物质致癌性将金属元素分成致癌金属与非致癌金属两类,致癌金属被美国环境署(US EPA)列入高危险毒性物质清单;非致癌金属积累过多不利于人体健康,也具有潜在健康风险(Morshdy et al., 2019)。然而,目前对不同起源红树林生态系统的健康风险的了解比较有限。因此,研究重金属在红树林湿地沉积物生态系统中的累积规律及其对人体健康风险具有重要意义。

本研究以福建闽东为研究区域,选择当地人工秋茄林和天然秋茄林样地,以样地所采取的土样为试材,采用污染负荷指数、健康风险模型等方法,拟探讨以下问题:(1)闽东不同起源秋茄林湿地表层沉积物的重金属污染特征。(2)对闽东不同起源秋茄林湿地重金属健康风险进行评估。以期为闽东秋茄林的保育、健康风险管控与重金属污染的综合治理提供科学依据。

1 研究区自然概况

闽东是宁德的俗称。人工林样地位于宁德市点头镇($120^{\circ}18' \text{ E}$, $27^{\circ}23' \text{ N}$),该区域气候属亚热带海洋性季风气候,年平均气温 18.2°C ,年平均降水量为 $1\,500 \text{ mm}$,年日照数为 $1\,727.3 \text{ h}$,群落类型为人工秋茄林,土壤类型为泥质土,平均地径为 11.20 m ,平均冠幅为 $1.1 \text{ m} \times 1.1 \text{ m}$,平均树高为

1.80 m,郁闭度一般在 95%左右;天然林样地位于宁德市前岐镇(120°32′ E,27°30′ N),该区域气候属亚热带海洋性季风气候,年平均气温为 18.5 ℃,年平均降水量为 1 511 mm,年日照数为 1 840 h,土壤类型为泥质土,平均地径为 26.81 m,平均冠幅为 1.42 m×1.51 m,平均树高为 1.71 m,郁闭度一般在 75%左右(何东进等,2013)。

2 研究方法

2.1 样品采集

落潮时,在福鼎市前岐镇的秋茄天然红树林湿地和点头镇的秋茄人工红树林湿地进行样品采集(均为中潮滩秋茄红树林)。在两个不同起源秋茄红树林中,根据实际情况,在垂直林缘沿入海方向设置林内 50 m(FW1)、林内 15 m(FW2)、林缘(FE)、林外 15 m(FB1)、林外 30 m(FB2)、林外 60 m(FB3)、林外 100 m(FB4)7 个采样点,收集表层(0~30 cm)沉积物样品,沉积物样品均在以样点为中心 5 m×5 m 的范围内取 3 个重复。

2.2 沉积物重金属含量的测定

将取得的沉积物样品冷冻干燥至恒重后,准确称取 0.25 g 过 100 目筛的样品,选择 HNO₃-HF-HClO₄消煮法进行消煮,然后利用原子吸收分光光度计分别测定 Zn、Pb、Cu、Cd 4 种重金属的含量,每份样品均测定 3 次后取平均值。

2.3 污染负荷指数法

根据 Tomlinson 等提出的污染负荷指数法(pollution load index)对研究区的重金属污染水平的进行评价。该指数由评价区域所包含的多种重金属成分共同构成,它能直观地反映各个重金属对污染的贡献程度,也可反映出重金属在时间、空间上的变化趋势,应用较为方便(丁喜桂等,2005)。其评价步骤如下:

根据某一点的实测重金属含量进行最高污染系数(*F*)的计算:

$$F_i = C_i / C_{oi}$$
(1)

式中:*F_i*为元素*i*的最高污染系数;*C_i*为元素*i*的实测含量;*C_{oi}*为元素*i*的评价标准,本文选取 Hakanson(1980)提出的现代工业前正常沉积物中重金属含量的最高背景值(Zn=80.00 g、Pb=25.00 g、Cu=30.00 g、Cd=0.50 g)为评价标准。

某一点的污染负荷指数(*I_{PL}*):

$$I_{PL} = \sqrt[n]{F_1 \times F_2 \times F_3 \cdots F_n}$$
(2)

式中:*I_{PL}*为某一点的污染负荷指数;*n*为评价元素的个数。

某一区域的污染负荷指数(*I_{PL zone}*):

$$I_{PL\ zone} = \sqrt[n]{I_{PL1} \times I_{PL2} \times I_{PL3} \cdots I_{PLn}}$$
(3)

式中:*I_{PL zone}*为目标区域污染负荷指数;*n*为采样点个数。

污染负荷指数法一般分为 4 个等级(Neyestani et al., 2016),具体见表 1。

表 1 污染负荷指数与污染程度之间的关系
Table 1 Relationship between pollution load indexes and pollution levels

污染负荷指数 <i>I_{PL zone}</i>	污染程度 Pollution level			
	<1	1~2	2~3	≥3
污染等级 Class	0	1	2	3
污染程度 Level	无污染 Non-pollution	中度污染 Middle level pollution	强污染 Strong pollution	极强污染 Pole-strength pollution

2.4 健康风险评估

闽东秋茄林分布在滨海,距离居住区较近,是大量亲子游和教育活动的选择之一,所以有必要对其进行健康风险评价。秋茄林湿地沉积物中的重金属主要通过皮肤接触对人体产生影响(王进军等,2009),因此,本研究主要从皮肤接触途径探讨沉积物重金属对人体的健康风险。金属元素暴露的健康风险包含致癌风险和非致癌风险两种,重金属元素 Cd 属于致癌污染物,Zn、Pb、Cu 属于非致癌污染物,计算公式如下(王丽丽等,2020):

重金属非致癌健康风险计算公式:

$$RN = ADD / RfD$$
(4)

重金属的致癌风险计算公式:

$$RI = ADD \times SF$$
(5)

$$ADD = C \times \frac{EF \times ED}{AT \times BW} \times SA \times SL \times ABS \times 10^{-6}$$
(6)

式中:*RN*(non-carcer risk)表示某种重金属通过皮肤暴露途径的非致癌风险(无量纲值);*RfD*(reference dose)表示皮肤暴露途径的参考值,单位为 mg·(kg·d)⁻¹; *C*表示重金属的实测量,单位

为 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; ADD (average daily dose) 表示日平均暴露量, 单位为 $\text{mg} \cdot (\text{kg} \cdot \text{d})^{-1}$; RI (cancer risk) 表示某种重金属通过皮肤暴露途径的致癌风险 (无量纲值); SF (slope factor) 表示致癌斜率因子, 单位为 $(\text{kg} \cdot \text{d}) \cdot \text{mg}^{-1}$ 。公式中参数的取值与含义见表 2, 4 种重金属元素的 RfD 参考剂量与斜率因子见表 3 (U.S.EPA, 1996; Ferreira-Baptista & Miguel, 2005)。

表 2 重金属健康风险评价模型重要参数取值与含义

参数 Parameter	成年男性 Adult male	成年女性 Adult female	儿童 Children	参考文献 Reference
平均暴露时间 Average exposure time (AT) (d)	$365 \times ED$ (非致癌); 365×70 (致癌)	$365 \times ED$ (非致癌); 365×70 (致癌)	$365 \times ED$ (非致癌); 365×70 (致癌)	US EPA, 2002
平均体重 Average body weight (BW) (kg)	62.7	54.4	15	环境保护部, 2013
暴露年限 Exposure years (ED) (a)	30	30	6	环境保护部, 2014
暴露频率 Exposure frequency (EF) ($\text{D} \cdot \text{a}^{-1}$)	350	350	350	环境保护部, 2014
皮肤黏着度 Skin adhesion (SL) ($\text{mg} \cdot \text{cm}^{-1}$)	0.07	0.07	0.20	环境保护部, 2014
皮肤暴露面积 Skin exposure area (SA) ($\text{cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$)	1 701	1 701	899	王喆等, 2008
皮肤吸收因子 Skin absorption factor (ABS)	0.001	0.001	0.001	US EPA, 2002

表 3 重金属的参考值与致癌斜率因子

Table 3 Reference values and carcinogenic slope factors of heavy metals			
类别 Category	金属元素 Metallic element ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	RfD [$\text{mg} \cdot (\text{kg} \cdot \text{d})^{-1}$]	SF [($\text{kg} \cdot \text{d}$) $\cdot \text{mg}^{-1}$]
非致癌风险 Non-carcer risk	Zn	6.00×10^{-2}	—
	Pb	5.25×10^{-4}	—
	Cu	1.20×10^{-2}	—
致癌风险 Carcer risk	Cd	—	6.10

注：—表示无对应参考值。
Note: — indicates that there is no corresponding reference values.

3 结果与分析

3.1 闽东不同起源秋茄林表层沉积物中重金属含量比较

闽东不同起源秋茄林湿地表层沉积物重金属含量统计结果见表 4。天然秋茄林湿地表层沉积物中重金属含量波动范围较大, 其中 Zn 的含量范围为 $67.98 \sim 144.21 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, Pb 的含量范围为 $50.48 \sim 152.95 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, Cu 的含量范围为 $8.06 \sim$

$21.78 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, Cd 的含量范围为 $0.24 \sim 2.64 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 平均含量排序为 $\text{Zn} > \text{Pb} > \text{Cu} > \text{Cd}$; Cd 的变异系数明显大于 Cu、Pb、Zn, 排序为 $\text{Cd} (26.37\%) > \text{Cu} (15.78\%) > \text{Zn} (2.40\%) > \text{Pb} (1.26\%)$; 除 Cu 外, 天然林其他 3 种重金属平均含量均超过背景值, 超标率分别为 Zn (71.43%)、Pb (100%)、Cd (79.92%)。人工秋茄林湿地表层沉积物中重金属含量波动范围同样较大, 其中 Zn 的含量范围为 $114.45 \sim 187.62 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, Pb 的含量范围为 $52.83 \sim 123.03 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, Cu 的含量范围为 $5.82 \sim 25.19 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, Cd 的含量范围为 $0.30 \sim 2.53 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 人工林表层沉积物重金属含量排序为 $\text{Zn} > \text{Pb} > \text{Cu} > \text{Cd}$; Cd 的变异系数明显大于 Cu、Pb、Zn, 排序为 $\text{Cd} (27.07\%) > \text{Cu} (18.74\%) > \text{Zn} (5.36\%) > \text{Pb} (3.94\%)$; 除 Cu 外, 天然林其他 3 种重金属平均含量均超过背景值, 超标率分别为 Zn (100%)、Pb (100%)、Cd (85.71%)。

3.2 闽东不同起源秋茄林湿地沉积物中重金属的垂岸分布特征

闽东不同起源秋茄林湿地沉积物中重金属含量的垂岸分布如图 1 所示。在秋茄天然林湿地沉积物中, 除元素 Zn 外, 重金属元素 Pb、Cu、Cd 的含

表 4 闽东湿地不同起源秋茄林表层沉积物重金属含量统计结果

Table 4 Statistical results of heavy metal contents in surface sediments of *Kandelia obovata* of different origins in East Fujian wetlands

指标 Indicator	天然林 Natural forest				人工林 Plantation			
	Zn	Pb	Cu	Cd	Zn	Pb	Cu	Cd
最小值 Minimum value($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	67.98	50.48	8.06	0.24	114.45	52.83	5.82	0.30
最大值 Maximum value($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	144.21	152.95	21.78	2.64	187.62	123.03	25.19	2.53
平均值 Average($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	102.38	101.53	11.72	0.91	152.81	105.83	16.38	1.33
背景值 Background value($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	80.00	25.00	30.00	0.50	80.00	25.00	30.00	0.50
变异系数 Coefficient of variable(%)	2.40	1.26	15.78	26.37	5.36	3.94	18.74	27.07
超标率 Exceeding standard rate(%)	71.43	100.00	0	79.92	100.00	100.00	0	85.71

量在林外 100 m 到 15 m 表层沉积物的分布都呈逐渐增加趋势,林外 15 m 至林缘逐渐下降,林缘到林内呈逐渐下降趋势。在秋茄人工林湿地沉积物中,重金属元素 Zn、Pb 含量分布都呈林外到林缘先减少后增加的情况,重金属元素 Cu、Cd 含量分布都为林外到林缘逐渐增加,林缘到林内逐渐下降。

3.3 闽东不同起源秋茄林沉积物重金属污染特征

闽东滨海秋茄红树林湿地沉积物中 4 种重金属之间的 Pearson 相关性分析结果见表 5。在秋茄天然林湿地沉积物重金属中,Zn、Pb、Cu、Cd 两两之间呈现正相关关系,其中,Zn 与 Cu、Pb 与 Cd、Pb 与 Cu 之间显著相关,Zn 与 Cd 之间极显著相关。在人工秋茄红树林湿地沉积物重金属中,Pb 与 Cu 之间极显著负相关,Zn 与 Pb、Cu 与 Cd 之间呈现显著正相关关系,Zn 与 Cd、Zn 与 Cu 以及 Pb 与 Cd 之间呈现极显著正相关关系。

闽东滨海秋茄红树林湿地采样点重金属污染特征如图 2 所示,天然林中采样点 FW1、FW2、FE、FB1、FB2、FB3 的 I_{PL} 值在 1~2 之间,污染等级为 1,属于中度污染;FB4 的 I_{PL} 值小于 1,污染等级为 0,属于无污染。人工林中采样点 FW1、FW2、FB3、FB4 的 I_{PL} 值在 1~2 之间,污染等级为 1,属于中度污染;FE、FB1、FB2 的 I_{PL} 值在 2~3 之间,污染等级为 2,属于强污染,结果表明,人工林的污染程度比天然林高,从而进一步说明不同起源红树林湿地周围的污染物排放情况和地质条件本底值水流状况具有较大差异。

污染负荷指数法计算结果显示(表 6):闽东湿地天然秋茄红树林表层沉积物重金属的区域污染

负荷指数($I_{PL\ zone}$)比人工红树林低,但对应的污染等级都为 1,均属于中度污染。

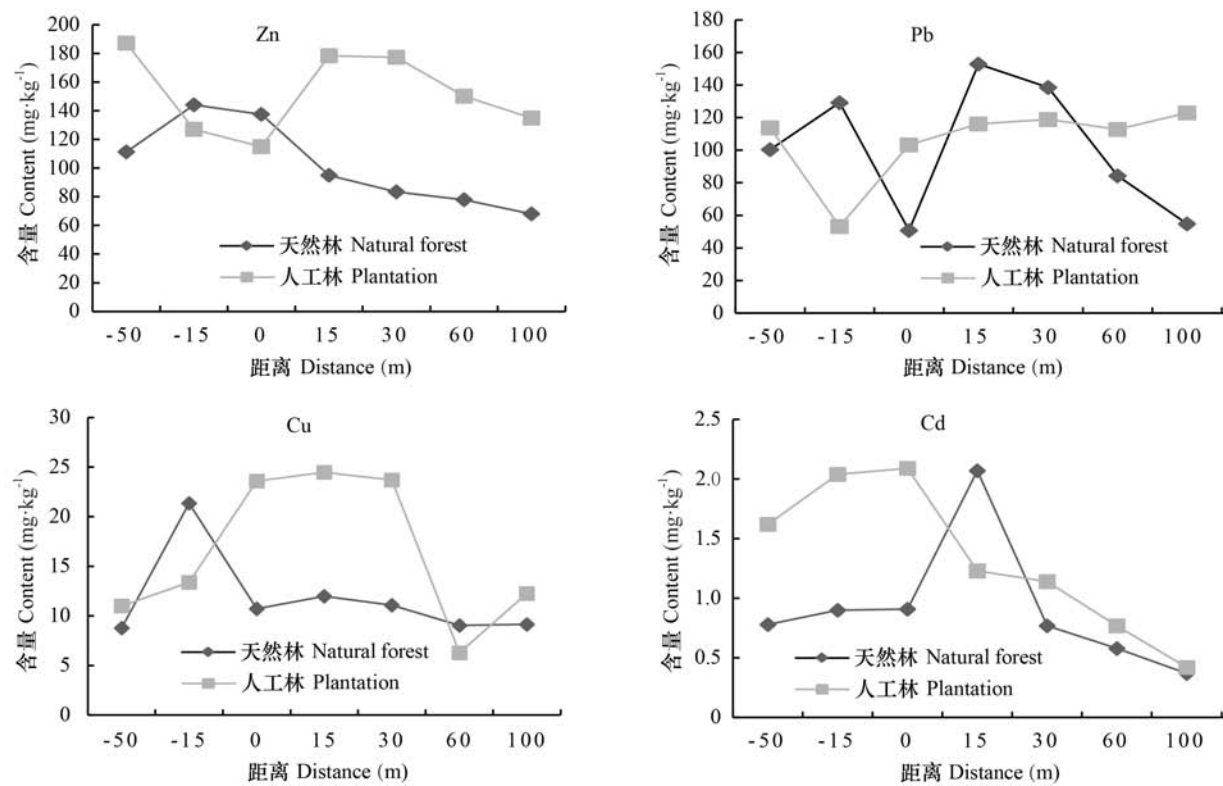
3.4 闽东不同起源秋茄林沉积物重金属健康风险评价

对闽东秋茄红树林湿地沉积物重金属进行健康风险评价,结果如表 7。通过皮肤接触途径来看,天然林和人工林沉积物中的 Zn、Pb、Cu 的非致癌风险表现为 $RN_{\text{儿童}} > RN_{\text{成年女性}} > RN_{\text{成年男性}}$,这与儿童的吮吸行为、女性的体重等因素有关,其中天然林和人工林儿童 Pb 的 RN 高于 1,这表明通过皮肤接触途径湿地重金属 Pb 对儿童存在非致癌风险。通过皮肤接触途径 Cd 的致癌风险表现为 $RI_{\text{儿童}} > RI_{\text{成年女性}} > RI_{\text{成年男性}}$,且都高于 1.0×10^{-6} ,这表明 Cd 通过皮肤接触途径对人体存在严重的致癌风险。

4 讨论与结论

4.1 不同起源秋茄林湿地重金属污染特征

闽东不同起源秋茄红树林湿地沉积物重金属的平均含量表现为人工林>天然林,这种差异与不同起源湿地周边的排污严重情况不一致以及不同起源秋茄林吸附时间不同有关,这与何东进等(2012)的研究结果一致。丘耀文和余克服(2011)的研究发现,变异系数可以反映各样本数据空间上的离散程度,变异系数较小的元素自然来源占主导地位,较大变异系数的元素人为影响占据主导地位。本研究中,天然林湿地重金属 Zn、Pb 的变异系数较小,重金属 Cu、Cd 的变异系数较大,表明天然林湿地 Zn、Pb 自然来源为主导,而 Cu、



距离 0 为林缘,光滩方向为正值,林内方向为负值。
The distance 0 is the edge of the forest, the direction of light beach is positive, and the direction inside the forest is negative.

图 1 闽东不同起源秋茄林湿地沉积物中重金属含量垂岸分布特征
Fig. 1 Vertical distribution characteristics of heavy metals in sediments of *Kandelia obovata* wetlands of different origins in East Fujian

表 5 沉积物中重金属之间的 Pearson 相关性
Table 5 Pearson correlation between heavy metals in sediments

指标 Indicator	天然林 Natural forest				人工林 Plantation			
	Zn	Pb	Cu	Cd	Zn	Pb	Cu	Cd
Zn	1.000				1.000			
Pb	0.143	1.000			0.485 *	1.000		
Cu	0.446 *	0.469 *	1.000		0.184 **	-0.227 **	1.000	
Cd	0.197 **	0.644 *	0.424	1.000	0.248 **	0.664 **	0.324 *	1.000

* 表示显著相关($P<0.05$); ** 表示极显著相关($P<0.01$)。
* indicates significant correlation ($P < 0.05$); ** indicates extremely significant correlations ($P < 0.01$).

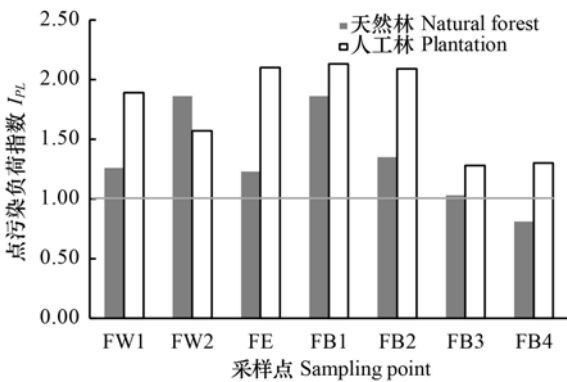


图 2 采样点重金属污染负荷指数(I_{PL})值
Fig. 2 Heavy metal pollution load index (I_{PL}) values of sampling points

Cd 来源受人为干扰影响更强烈,人工林与天然林相一致。天然林与人工林湿地重金属含量在林内深处都有明显下降,其原因一方面可能是细颗粒物质是吸附与富集重金属的主要载体,在水动力

作用稍弱的高潮滩区域,伴随着细颗粒泥沙的淤积(陈彬,2014);另一方面可能是秋茄林内一些植物吸收部分重金属或这些植物影响了湿地土壤

表 6 不同起源秋茄林沉积物重金属污染负荷指数

Table 6 Heavy metal pollution load index of *Kandelia obovata* sediments from different origins

类型 Type	污染负荷指数 Pollution load index ($I_{PL\ zone}$)	污染等级 Pollution class	污染程度 Pollution level
天然林 Natural forest	1.29	1	中度污染 Middle level pollution
人工林 Plantation	1.73	1	中度污染 Middle level pollution

表 7 不同起源秋茄林沉积物重金属健康风险评价结果

Table 7 Health risk assessment of heavy metals in *Kandelia obovata* sediments from different origins

金属元素 Metallic element			天然林 Natural forest			人工林 Plantation		
			成年男性 Adult male	成年女性 Adult female	儿童 Children	成年男性 Adult male	成年女性 Adult female	儿童 Children
皮肤接触途径 Route of skin contact	RN	Zn	3.11×10^{-3}	3.58×10^{-3}	1.96×10^{-2}	4.64×10^{-3}	5.35×10^{-3}	2.93×10^{-3}
		Pb	3.52×10^{-1}	4.06×10^{-1}	2.22	3.67×10^{-1}	4.23×10^{-1}	2.32
		Cu	1.78×10^{-3}	2.05×10^{-3}	1.12×10^{-2}	2.49×10^{-3}	2.86×10^{-3}	1.57×10^{-2}
	RI	Cd	4.33×10^{-6}	4.99×10^{-6}	5.47×10^{-6}	6.33×10^{-6}	7.29×10^{-6}	7.99×10^{-6}

注: 当 $RN > 1$ 时,非致癌风险存在; $RN \leq 1$ 时,风险小或可忽略不计;当 $RI > 1.0\times10^{-6}$ 时,存在严重致癌风险; $RI \leq 1.0\times10^{-6}$ 时,风险较小或可忽略。

Note: When $RN > 1$, the non-carcinogenic risk is small or negligible; When $RN \leq 1$, the risk is small or negligible; When $RI > 1.0\times10^{-6}$, there is a serious risk of cancer; When $RI \leq 1.0\times10^{-6}$, the risk is small or negligible.

结构,从而产生了更多的细颗粒物吸附与富集重金属(蓝福生等,1994)。因此,秋茄林的保护具有重要意义。

相关性分析可间接推测湿地沉积物重金属的来源和途径,元素之间相关性显著或极显著,表明在该地区元素间具有同源性或者呈复合污染(Guo et al., 2012),本研究发现,天然林中的 Zn 与 Cu、Pb 与 Cd、Pb 与 Cu、Zn 与 Cd 之间具有同源性或呈复合污染,人工林中的 Zn 与 Pb、Cu 与 Cd、Zn 与 Cd、Zn 与 Cu 以及 Pb 与 Cd 之间具有同源性或呈复合污染,而人工林中的 Pb 与 Cu 负相关,这是因为 Pb 的迁移性较差,主要累积于沉积物表层。从采样点的污染负荷指数来看,天然林采样点林外 100 m 无污染,人工林采样点林缘、林外 15 m、林外 30 m 存在强污染,存在较大的生态安全隐患需优先防治,其他采样点均存在中度污染。从区域污染负荷指数来看,人工林污染比天然林严重,但均为中度污染,其原因一方面可能是不同起源秋茄林湿地土壤结构的差异性(张晓雅,2020),以及对土壤中重金属的富集能力不同导致其本身的累积量具有差异(何东进等,2012);另一方面可能是不同起源秋茄林所受人干扰程度不同,由于人

工林靠近居民区且周边排污口和人工虾塘较多,导致其比天然林污染更严重,而人工林中的强污染样点则是最靠近人工虾塘的样点。

4.2 不同起源秋茄林湿地重金属健康风险

从不同人群对健康风险的敏感度来看,儿童对湿地沉积物中重金属的非致癌风险和致癌风险最敏感,成年男性敏感度则最低,这与王丽丽等(2021)的研究结果一致,这可能和儿童年龄小、身体免疫力与耐受能力低有关。因此,应避免儿童接触研究区域的滩涂。本研究发现,人工林与天然林重金属 Pb 的检测浓度 100% 超标,在进行健康风险评估后,其对儿童的非致癌风险超过了 US EPA 等国际机构的最大可接受风险值($RN > 1$),且重金属 Pb 在成年男性与女性中的 RN 均高于其他重金属元素。重金属 Cd 的检测浓度也严重超标(天然林 79.92% 和人工林 85.71%),其对儿童与成人的致癌风险超过了 US EPA 等国际机构的最大可接受风险值($RI > 1.0\times10^{-6}$)。因此,重金属 Pb 与 Cd 成为闽东秋茄林湿地的主要健康风险来源元素。本研究与何东进等(2012,2013)对闽东湿地重金属的研究相比,前者更多是研究闽东秋茄林湿地重金属的积累特征与空间分布,本研究则

评估了湿地重金属对人体的健康风险。由于儿童与成人、男性与女性的身体素质、心理和习惯等存在差异,在进行健康风险评价时,最好分人群计算以便更加切合实际。

闽东秋茄林湿地沉积物重金属污染较为严重,对公众存在健康隐患,应积极采取防治措施。因此,提出科学管理对策如下:(1)对红树林的保育可采取自然恢复为主、人工恢复为辅的策略,由于研究结果显示人工林污染比天然林严重,故而不能盲目人工造林。(2)完善监测机制。将重金属的健康风险评价加入秋茄林湿地生态系统评价工作中,尤其需要注重致癌重金属元素(如Cd)的监测,将健康风险评价与其他沉积物评价相结合,能更全面、更及时掌握秋茄林生境的安全状况,有助于加强秋茄林的生态保护与风险管理。

参考文献:

AGORAMOORTHY G, CHEN FA, HSU MJ, 2008. Threat of heavy metal pollution in halophytic and mangrove plants of Tamil Nadu, India [J]. *Environ Poll*, 155(2): 320–326.

CHEN B, 2014. Source sink effects of heavy metals in fine-grained sediments and their responses to human activities in eastern China [D]. Qingdao: Ocean University of China. [陈彬, 2014. 中国东部海域细颗粒沉积物中重金属源汇效应和其对人类活动响应 [D]. 青岛: 中国海洋大学: 75–85.]

DEFEW LH, MAIR JM, GUZMAN HM, 2005. An assessment of metal contamination in mangrove sediments and leaves from Punta Mala Bay, Pacific Panama [J]. *Mar Poll Bull*, 50(5): 547–552.

DING XG, YE SY, GAO ZJ, 2005. Evaluation method of heavy metal pollution in offshore sediments [J]. *Mar Geol Dyn*, 12(8): 31–36. [丁喜桂, 叶思源, 高宗军, 2005. 近海沉积物重金属污染评价方法 [J]. *海洋地质动态*, 12(8): 31–36.]

FERNANDEZ-CADENA JC, RUIZ-FERNANDEZ PS, FERNANDEZ-ROQUILLO TE, et al., 2019. Detection of sentinel bacteria in mangrove sediments contaminated with heavy metals [J]. *Mar Poll Bull*, 150(3): 110701.1–110701.10.

FERREIRA-BAPTISTA L, MIGUEL ED, 2005. Geochemistry and risk assessment of street dust in Luanda, Angola: A tropical urban environment [J]. *Atmos Environ*, 39(25): 4501–4512.

GAO Y, GUO XY, LI C, et al., 2015. Characteristics of PM_{2.5} in Miyun, the northeastern suburb of Beijing: chemical composition and evaluation of health risk [J]. *Environ Sci Poll Res*, 22(21): 16688–16699.

GOU GH, WU FC, XIE FZ, et al., 2012. Spatial distribution

and pollution assessment of heavy metals in urban soils from southwest China [J]. *J Environ Sci*, 24(3): 410–418.

HE DJ, ZHENG KJ, WANG R, et al., 2012. Comparison of accumulation and distribution characteristics of heavy metal elements Zn, Cd, Cu in *Kandelia candel* forest from different origins in coastal wetlands of eastern Fujian [J]. *J Fujian Agric For Univ (Nat Sci Ed)*, 41(2): 187–192. [何东进, 郑开基, 王韧, 等, 2012. 闽东滨海湿地不同起源秋茄林重金属元素 Zn、Cd、Cu 的累积与分布特征比较 [J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 41(2): 187–192.]

HE DJ, YOU WB, WANG R, et al., 2013. Comparison of spatial distribution characteristics of heavy metals in sediments of *Kandelia* wetland of different origins in the northern edge of mangrove natural distribution in China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 19(6): 945–951. [何东进, 游巍斌, 王韧, 等, 2013. 中国红树林天然分布北缘区不同起源秋茄林湿地沉积物重金属空间分布特征比较 [J]. *应用与环境生物学报*, 19(6): 945–951.]

HAKANSON L, 1980. An ecological risk index for aquatic pollution control a sedimentological approach [J]. *Water Res*, 14(8): 975–1001.

LE FS, LI RT, CHEN P, et al., 1994. The relationship between mangrove and soil on the beach of Guangxi. [J]. *Guihaia*, 14(1): 54–59. [蓝福生, 李瑞棠, 陈平, 等, 1994. 广西海滩红树林与土壤的关系 [J]. *广西植物*, 14(1): 54–59.]

LIU JL, LI HL, TANG YJ, et al., 2017. Heavy metal pollution status of economic fish in Zhuhai Qi'ao mangrove wetland and its risk to human health [J]. *Ecol Sci*, 36(5): 186–195. [刘金苓, 李华丽, 唐以杰, 等, 2017. 珠海淇澳岛红树林湿地经济鱼类的重金属污染现状及对人体健康风险分析 [J]. *生态科学*, 36(5): 186–195.]

Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China, 2013. Handbook of exposure parameters for Chinese population. [M]. Beijing: China Environment Press: 837–1004. [环境保护部, 2013. 中国人群暴露参数手册. [M]. 北京: 中国环境出版社: 837–1004.]

Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China, 2014. HJ 25.3—2014 Technical guidelines for risk assessment of contaminated sites [S]. Beijing: China Standards Press: 52–53. [环境保护部, 2014. HJ 25.3—2014 污染场地风险评估技术导则 [S]. 北京: 中国环境出版社: 52–53.]

MORSHDY A, DARWISH WS, DAOUD J, et al., 2019. Estimation of metal residues in *Oreochromis niloticus* and *Mugil cephalus* intended for human consumption in Egypt: a health risk assessment study with some reduction trials [J]. *J Verbrauch Lebensm*, 14(1): 81–91.

NEYESTANI MR, BASTAMI KD, M ESMAEILZADEH, et al., 2016. Geochemical speciation and ecological risk assessment of selected metals in the surface sediments of the

- northern Persian Gulf [J]. *Mar Poll Bull*, 109 (1): 603–611.
- PEIFEI C, XIAOHUI B, JIAQOA Z, et al., 2015. Assessment of heavy metal pollution characteristics and human health risk of exposure to ambient PM_{2.5} in Tianjin, China [J]. *Particuology*, 20(3): 104–109.
- QIU YW, YU KF, 2011. Accumulation of heavy metals in sediments of mangrove wetlands in Hainan [J]. *Acta Trop Ocean*, 30(2): 102–108. [丘耀文, 余克服, 2011. 海南红树林湿地沉积物中重金属的累积 [J]. *热带海洋学报*, 30(2): 102–108.]
- SHI C, YU LY, CHAI MW, et al., 2020. The distribution and risk of mercury in Shenzhen mangroves, representative urban mangroves affected by human activities in China [J]. *Mar Poll Bull*, 151(Feb.): 110866.1–110866.9.
- SHI C, DING H, ZAN QJ, et al. 2019. Spatial variation and ecological risk assessment of heavy metals in mangrove sediments across China [J]. *Mar Poll Bull*, 143(JUN.): 15–124.
- TAO YH, HUANG X, WANG XP, et al., 2020. Soil carbon and nitrogen storages in three mangrove stands of Zhenzhu Gulf, Guangxi [J]. *Guihaia*, 40(3): 285–292. [陶玉华, 黄星, 王薛平, 等, 2020. 广西珍珠湾三种红树林林分土壤碳氮储量的研究 [J]. *广西植物*, 40(3): 285–292.]
- REZAEI M, KAFAEI R, MAHMOODI M, et al. 2021. Heavy metals concentration in mangrove tissues and associated sediments and seawater from the north coast of Persian Gulf, Iran: Ecological and health risk assessment [J]. *Environ Nanotechnol Monit Manag*, 15(9): 100456.1–100456.14.
- US EPA, 2002. Supplemental Guidance for developing doil dcreening levels for super fund sites [M]. Washington DC: Office of Soild Waste and Emergency Response: 1–106.
- US EPA, 1996. Soil Screening Guidance: technical background document [M]. Washington DC: Office of Solid Waste and Emergency Response: 1–447.
- WANG JJ, LIU ZQ, GU XN, et al., 2009. Health risk assessment method of environmental carcinogens [J]. *Foreign Med (Hyg)*, 36(1): 50–58. [王进军, 刘占旗, 古晓娜, 等, 2009. 环境致癌物的健康风险评估方法 [J]. *国外医学(卫生学分册)*, 36(1): 50–58.]
- WANG LL, JIN HN, WU ZH, et al., 2021. Pollution characteristics and health risk assessment of heavy metals in different types of construction dust [J]. *Chin Environ Sci*, 41(3): 1055–1065. [王丽丽, 金团囡, 武志宏, 2021. 不同类型施工降尘中重金属污染特征及健康风险评估 [J]. *中国环境科学*, 41(3): 1055–1065.]
- WANG Z, LIU SQ, CHEN XM, et al., 2008. Estimation of Chinese skin exposure area in health risk assessment [J]. *J Safe Environ*, 15(4): 152–156. [王喆, 刘少卿, 陈晓民, 等, 2008. 健康风险评估中中国人皮肤暴露面积的估算 [J]. *安全与环境学报*, 15(4): 152–156.]
- YANG Q, CHEN HG, LI BZ, 2015. Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in indoor dusts of Guizhou, Southwest of China: Status, sources and potential human health risk [J]. *PLoS ONE*, 10(2): 1–17.
- YANG D, LIU CJ, WANG Q, et al., 2019. Geochemical and probabilistic human health risk of chromium in mangrove sediments: A case study in Fujian, China [J]. *Chemosphere*, 233(OCT.): 503–511.
- ZHANG XY, 2020. Study on the relationship between vegetation characteristics and soil properties in different types of wetland protected areas in the middle reaches of Heihe River [D]. Lanzhou: Northwest Normal University. [张晓雅, 2020. 黑河中游湿地不同类型保护地植被特征与土壤性质关系研究 [D]. 兰州: 西北师范大学: 31–38.]
- ZHANG QY, QIN YJ, LIU XH, et al., 2020. Distribution and ecological risk assessment of toxic metals in mangrove sediments in Guangdong [J]. *Ecol Environ Sci*, 29(1): 183–191. [张起源, 秦颖君, 刘香华, 等, 2020. 广东红树林沉积物有毒金属分布及生态风险评估 [J]. *生态环境学报*, 29(1): 183–191.]

(责任编辑 李 莉)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202003063

顿梦杰, 张云霞, 宋波, 等. 贵州牛角塘铅锌矿区优势植物的重金属富集特征 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 479–490.
DUN MJ, ZHANG YX, SONG B, et al. Heavy metal enrichment of dominant plants in Niujiatong mining area of Guizhou Province [J]. *Guihaia*, 2022, 42(3): 479–490.



贵州牛角塘铅锌矿区优势植物的重金属富集特征

顿梦杰¹, 张云霞¹, 宋波^{1,2*}, 盛昕¹, 周浪¹, 宾娟¹

(1. 桂林理工大学 环境科学与工程学院, 广西 桂林 541004; 2. 桂林理工大学
岩溶地区水污染控制与用水安全保障协同创新中心, 广西 桂林 541004)

摘要: 为筛选适合贵州喀斯特地区重金属污染土壤修复治理以及矿区生态复垦的植物材料, 该研究在贵州牛角塘铅锌矿区采集 30 种优势植物及其根系土壤, 测定其地上部、地下部和根系土壤的 Cd、Cu、Ni、Pb、Zn 含量, 计算植物对重金属的富集和转运系数, 并通过聚类分析综合评估植物的应用潜力。结果表明: (1) 千里光、鬼针草地上部 Cd 含量高达 40.33、43.26 mg · kg⁻¹, 富集系数(地上部分)分别为 0.20 和 0.37, 转运系数分别为 1.35 和 1.16, 有较强富集 Cd 的能力, 对 Cd 污染土壤有一定的修复潜力。(2) 头花蓼地上部 Cd、Zn 含量分别为 77.49、3 557.96 mg · kg⁻¹, 均为本次调查 30 种植物中的最大值, 是一种修复 Cd、Zn 复合污染土壤的潜在植物材料。(3) 醉鱼草地上部 Ni 含量为 0.62 mg · kg⁻¹, 富集系数(地上部分)和转运系数高达 6.16 和 1.37, 醉鱼草是否是 Ni 的一种富集植物, 还需进一步研究加以验证。(4) 紫茉莉、节节草根部分 Cd、Cu、Pb 和 Zn 含量远大于地上部, 属于根部囤积型植物; 河北木蓝地上部、地下部 Cd、Cu 和 Zn 等重金属含量都较低, 属于规避型植物。因此, 千里光、鬼针草和头花蓼可用于修复土壤重金属污染, 紫茉莉、节节草、河北木蓝可用于矿区复垦。

关键词: 牛角塘铅锌矿区, 富集植物, 矿区复垦, 根部囤积型植物, 规避型植物

中图分类号: Q948.116 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)03-0479-12

Heavy metal enrichment of dominant plants in Niujiatong mining area of Guizhou Province

DUN Mengjie¹, ZHANG Yunxia¹, SONG Bo^{1,2*}, SHENG Xin¹, ZHOU Lang¹, BIN Juan¹

(1. School of Environmental Science and Engineering, Guilin University of Technology, Guilin 541004, Guangxi, China; 2. Guilin University of Technology, Collaborative Innovation Center for Water Pollution Control and Water Safety in Karst Areas, Guilin 541004, Guangxi, China)

Abstract: To select suitable materials for remediation of heavy metal pollution in karst areas of Guizhou Province and ecological reclamation of mining area. A total of 30 dominant plants and their root soils were collected in Niujiatong lead-zinc mining area of Guizhou Province for testing of the contents of Cd, Cu, Ni, Pb and Zn in aboveground, underground and root soils. The enrichment and transport coefficients of heavy metals by plants were calculated, and the application potential of plants was comprehensively evaluated by cluster analysis. The results were as follows: (1) Cd contents in the aerial part of *Senecio scandens* and *Bidens Pilosa* were respectively 40.33 mg · kg⁻¹ and 43.26 mg · kg⁻¹, the

收稿日期: 2020-08-24

基金项目: 广西科技重大专项(桂科 AA17204047); 广西自然科学基金(2013GXNSFEA053002) [Supported by Major Science and Technology Project in Guangxi (GuiKe AA17204047); Guangxi Natural Science Foundation (2013GXNSFEA053002)]。

第一作者: 顿梦杰(1992-), 硕士, 主要研究方向为区域环境调查与风险评估, (E-mail) 623382673@qq.com。

*通信作者: 宋波, 博士, 教授, 博士研究生导师, 研究方向为重金属污染土壤修复治理, (E-mail) songbo@glut.edu.cn。

enrichment coefficients (aboveground part) were respectively 0.20 and 0.37, and the transport coefficients were respectively 1.35 and 1.16, and they had strong ability to enrich Cd and had certain remediation potential for Cd contaminated soil. (2) The contents of Cd and Zn in aboveground of *Polygonum capitatum* were $77.49 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ and $3557.96 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ respectively, which were the maximum values among the 30 plants investigated in this survey. It is a potential plant material for remediation of Cd and Zn contaminated soil. (3) The content of Ni in aboveground of *Buddleja lindleyana* was $0.62 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, and the enrichment coefficient (aerial part) and transport coefficient were 6.16 and 1.37 respectively. However, a further study need to be done to test whether the plant for Ni enrichment. (4) The contents of Cd, Cu, Pb and Zn in the roots of *Mirabilis jalapa* and *Equisetum ramosissimum* were much higher than those in aboveground, which were root-hoarding plants. The contents of Cd, Cu, Zn and other heavy metals in aboveground and underground parts of *Indigofera bungeana* were relatively low, which belonged to evading plant. Therefore, *Senecio scandens*, *Bidens pilosa*, and *Polygonum capitatum* can be used to remediate heavy metal pollution in soil, and *Mirabilis jalapa*, *Equisetum ramosissimum*, and *Indigofera bungeana* can be used for reclamation of mining area.

Key words: Nuijiaotang lead-zinc mining area, enrichment, heavy metal, root-hoarding plant, evading plant

近年来,随着铅、锌等矿产资源开采、金属冶炼等生产活动的快速发展,在金属冶炼和大力开采矿山的进程中,由于管理不当及自然灾害等原因,使矿山开采和金属冶炼所产生的废水、废渣排入矿区和周围农田土壤,因此导致土壤重金属污染(李俊凯等,2018)。土壤的污染导致农产品重金属超标,同时农产品随食物链进入人体,对长期生活在矿区周围居民的身体健康产生了严重的危害(王学礼等,2010;董彬,2012;Sharifinia et al., 2016)。贵州矿产资源丰富,随着科技发展和社会进步,在对矿山快速开采的过程中,对周围环境也造成了难以估量的损害,特别是 Cd 污染,因其具有高毒性、易致癌、快迁移而引起人们的高度重视(张芳等,2018)。因此,不仅需要加大矿区的治理力度,尽快恢复矿区植被,控制矿区重金属对周围环境的影响,而且矿区周围被重金属污染农田的修复治理也迫在眉睫。

植物修复一般是指绿色植物利用自身的新陈代谢来转移、转换和固定土壤环境中的重金属元素,进而使土壤中重金属的含量减少或生物毒性降低,从而使被污染的土壤环境得到净化的过程。植物修复具有适合大面积推广、治理成本低且操作相对简单的特点逐渐成为国内外学者的研究热点(Sun et al., 2016; Sarwar et al., 2017)。近年来许多学者对长于矿区的植物进行了调查。张会敏等(2015)通过对相思谷矿区 8 种优势植物对 Cd、Pb、Cu 和 Zn 的富集能力的研究认为,芒(*Miscanthus sinensis*)可用于尾矿的植被修复。付广义等(2019)对东江湖铅锌矿渣堆场的 9 种优势

植物进行调查发现,马尾松(*Pinus massoniana*)对 Pb 有很强的富集能力。Wan 等(2017)对湖南 4 个矿山上的植物进行调查发现,柔毛堇菜(*Viola principis*)对 As、Pb 和 Cd 都具有很强的富集能力。李思亮等(2016)通过研究浙江省 4 个铅锌矿中自然生长的优势植物对重金属的富集特性发现,紫花香薷(*Elsholtzia argyi*)具有 Cd 超富集植物的特征。另外,毛海立等(2011)研究发现,贵州铅锌矿区的桑科植物对 Pb、Cd 具有显著的富集效应。因此,对生长在矿区周围的植物进行调查和筛选,初步筛选出对重金属具有富集和耐性且生物量大的优势植物,对矿区土壤的修复和植被恢复具有重大意义。

虽然目前发现的超富集植物已有 400 余种,但大多数存在生物量小和较差的区域适应性等缺点。因此,本研究通过对地处喀斯特地区的贵州牛角塘铅锌矿区进行优势植物调查,研究优势植物对重金属的富集特性,筛选出能大量富集重金属的优势植物和不易富集重金属的耐性植物,以期牛角塘矿区和其他同类矿区的土壤修复提供植物材料。

1 材料与方 法

1.1 材料和研究区概况

贵州牛角塘铅锌矿区,坐落在贵州东部铅锌成矿带的南端。矿山开采产生的尾矿,大多以灰白色、灰色和灰褐色铅锌细粒堆放在人们修建的大型尾矿库内(张建等,2018)。本次调查的菜园

河分矿区、大坪分矿区、马坡分矿区、狮子洞分矿区和新桥分矿区均已停止开采多年,该矿区为以铅和锌为主的多金属矿床。

在该区域内,植物资源极其丰富且长势良好,同时草本植物和体型小的灌木在矿区分布区域广、数量多,为本地的优势物种,分别在这5个分矿区内选择优势植物作为研究材料。

1.2 样品采集和处理

2017年6月,利用手持式重金属快速检测仪(Innov-X Delta CGSM)进行初筛,选择土壤重金属含量高的区域为采样区。选择矿区中自然生长的、生物量较大的植物种类,多为草本植物,其中生物量较大的物种在体型上明显大于周围其他植物。对于矿区分布较多的植物采集的样本较多,局部分布的植物采集混合植物样,采集3~5株,混合成一个样品,植物样品尽量保持完整。土壤样品采集与植物同时进行,植物根系附着了大量的土壤,用力抖动将土壤抖下后混合均匀,四分法后,取大约1 kg土壤装入布袋,带回实验室进行下一步处理。

所有植物样品均用聚乙烯塑料袋密封好带回实验室,先用自来水将附着在植物表面的泥土冲洗干净,再用超纯水将植物润洗3~5遍,在通风处自然晾干后称鲜重;将植物置于烘箱内,105℃杀青30 min,并于80℃烘干到恒重后称其干重;计算各优势植物的含水率。将烘干的植物放入不锈钢粉碎机内粉碎充分后装入聚乙烯袋,记上编号待测。将土壤样品内的各种杂物剔除后自然风干,用研钵充分研磨后,过0.841 mm和0.149 mm尼龙筛,分别装入牛皮信封袋,记上对应编号保存待测。

1.3 测定方法

采用美国国家环保署(US EPA)推荐的HNO₃-H₂O₂体系来消解土壤样品,采用HNO₃-HClO₄方法(EPA 3050B)来消解植物样品,有效态采用DTPA浸提法。使用石墨炉原子吸收分光光度计(AA-700)测定样品Cd含量,用ICP-OES测定各样品Cu、Pb、Zn、Ni含量。同时,在处理的样品中随机加入10%~15%的重复数,来验证实验方法的准确性和操作人员对实验过程的干扰。在样品中分别加入国家标准土壤样品(GSS-4、GSF-4)、国家标准植物样品(GSV-1)进行质量控制,以确保实验数据的可靠性。Cd回收率为82.3%~105.3%,Pb

的回收率为92.1%~99.5%,Cu的回收率为95.0%~105.3%,Zn的回收率为89.6%~91.3%,Ni的回收率为97.3%~104.6%,符合分析质量控制要求,分析过程中所用试剂均为优级纯,所用的水均为超纯水(亚沸水)。

1.4 数据处理

富集系数(bio-enrichment coefficient, BCF)(地上部分)反映植物从土壤中吸收重金属能力(魏树和等,2003),计算方法如(1)所示:

$$BCF = C_p / C_s$$
 (1)

式中: C_p 为植物地上部各重金属含量(mg·kg⁻¹); C_s 为土壤各重金属含量(mg·kg⁻¹)。

转运系数(transport coefficient, TF)用来评价重金属从植物根部向地上部的转移能力(邹春萍等,2015),计算方法如(2)所示:

$$TF = C_p / C_r$$
 (2)

式中: C_p 为植物地上部各重金属含量(mg·kg⁻¹); C_r 为地下部各重金属含量(mg·kg⁻¹)。

试验数据使用软件Excel 2016整理,图形使用软件SigmaPlot 15.0绘制,使用软件SPSS 18.0进行方差分析,应用ANOVA进行差异性检验, $P < 0.05$ 表示存在显著性差异。使用软件SPSS 18.0进行聚类分析,根据不同样品的特征,对其进行分类,将性质相近的植物归为一类。

2 结果与分析

2.1 优势植物组成

本次调查采集优势植物共30种,分属16科,28属。其中,菊科12种(占40%),豆科2种(占6.7%),蓼科2种(占6.7%),荨麻科2种(占6.7%),车前科、唇形科、马钱科、木贼科、茄科、商陆科、松科、苋科、旋花科、罂粟科、鸢尾科和紫茉莉科各1种(分别占3.3%)。牛角塘铅锌矿区优势植物种类组成见表1。

由表1可知,草本植物25种,占比83%,说明在牛角塘铅锌矿区的复杂生存条件下,草本植物具有较强的抗性,同时也说明草本植物对重金属有很强的耐性。另外,在本次采样中,部分样本在多个矿区均有采集,其中旋花分别采于狮子洞分矿区和新桥分矿区,鬼针草分别采于大坪分矿区、菜园河分矿区和狮子洞分矿区,河北木蓝分别采于菜园河分矿区和狮子洞分矿区,藿香蓟分别采

于菜园河分矿区和狮子洞分矿区,千里光分别采于大坪分矿区和狮子洞分矿区,小蓬草分别采于狮子洞分矿区和马坡分矿区,野艾蒿分别采于菜园河分矿区和狮子洞分矿区,醉鱼草分别采于狮子洞分矿区、马坡分矿区和新桥分矿区。

2.2 土壤重金属含量状况

测定分析牛角塘铅锌矿 5 个分矿区土壤的重金属含量(表 2)。由表 2 可知,5 个分矿区土壤中 Cd、Pb、Zn 的含量均出现较大程度的超标现象,说明牛角塘铅锌矿 5 个分矿区土壤受到 Cd、Pb、Zn 等 3 种元素的污染十分严重。另外,5 个分矿区土壤 Cd、Cu、Ni、Pb、Zn 含量的变化范围很大,变异系数大多数都在 30% 以上,说明 5 个分矿区重金属污染都存在较大的空间变异性,矿区土壤是一种复杂的多重金属复合污染土壤。矿区土壤重金属有效态含量如表 3 所示,相关性分析结果发现,有效态 Cu 与全量 Cu、有效态 Ni 与全量 Ni、有效态 Pb 与全量 Pb 和有效态 Zn 与全量 Zn 都在 0.01 水平上有显著的相关性。

2.3 植物重金属含量特征

牛角塘铅锌矿 5 个分矿区 30 种优势植物体内重金属含量见表 4。从表 4 可以看出,不同植物体内重金属含量差别较大,结合表 2 中不同分矿区土壤中的重金属含量,从整体上看植物体内重金属的含量与其生长环境处的土壤重金属含量成正比,这与熊云武等(2016)的研究相一致。植物地上部各重金属含量范围分别是 Cd 0.15 ~ 77.49 mg · kg⁻¹、Cu 1.26 ~ 21.33 mg · kg⁻¹、Ni 0.16 ~ 6.39 mg · kg⁻¹、Pb 2.25 ~ 139.1 mg · kg⁻¹、Zn 13.48 ~ 3 558 mg · kg⁻¹。地下部各重金属含量范围分别是 Cd 0.57 ~ 45.45 mg · kg⁻¹、Cu 3.73 ~ 173.6 mg · kg⁻¹、Ni 0.29 ~ 12.45 mg · kg⁻¹、Pb 0.01 ~ 611.1 mg · kg⁻¹、Zn 52.39 ~ 1 983 mg · kg⁻¹。相比各重金属在植物体内的正常含量,5 种重金属都不同程度地超出了正常范围值,一般植物体内重金属的正常含量(龙新宪等,2000; Gerber & Léonard, 2002)为 Pb 0.10 ~ 41.70 mg · kg⁻¹、Zn 1.00 ~ 160.00 mg · kg⁻¹、Cd 0.20 ~ 3.00 mg · kg⁻¹、Ni 1.00 ~ 5.00 mg · kg⁻¹和 Cu 0.40 ~ 45.80 mg · kg⁻¹。

为了更好地筛选出对重金属有富集能力的优势植物,选取各植物地上部含量的最大值与超富集植物临界值进行对比(图 1),其中超富集植物各重金属的临界值分别为 Cd 100 mg · kg⁻¹、Pb

1 000 mg · kg⁻¹、Cu 1 000 mg · kg⁻¹、Ni 1 000 mg · kg⁻¹、Zn 10 000 mg · kg⁻¹。从表 4 和图 1 可以看出,马坡分矿区的头花蓼、鬼针草和大坪分矿区的千里光地上部 Cd 含量分别为 77.49、43.26、40.33 mg · kg⁻¹,远超普通植物体内 Cd 含量,与 Cd 超富集植物临界值的比值分别为 0.77、0.43、0.40,这说明头花蓼、鬼针草、千里光对 Cd 都有较强的富集能力,同时头花蓼地上部 Zn 含量为 3 558 mg · kg⁻¹,与 Zn 超富集植物临界值的比值分别为 0.36,说明头花蓼对 Cd 和 Zn 都有较强的富集能力。其余植物体内这 5 种重金属含量与超富集植物临界值的比值都相对较小,尤其是采于菜园河分矿区的河北木蓝,地上部和根部 Cd、Cu、Zn 含量都很低,说明它们对所处环境都有很强的适应性,具有良好的重金属耐性。

2.4 矿区植物对重金属的富集与转运特征

富集系数(地上部分)用来评价植物从土壤中吸收重金属的能力(李俊凯等,2018)。由图 2 可知,土壤中 Ni 和 Cu 含量较低,虽然鬼针草、醉鱼草、地盘松对 Ni 的富集系数(地上部分)大于 1,鬼针草和千里光对 Cu 的富集系数(地上部分)也大于 1,但这几种植物是否对 Ni、Cu 有较强的富集能力,还需进一步的实验加以验证。所有植物对 Cd、Pb、Zn 的富集系数(地上部分)均小于 1,可能与本次调查区域土壤中 Cd、Pb、Zn 含量过高有关。其中,野艾蒿对 Cd、Zn 的富集系数(地上部分)分别达到 0.77、0.56,表明野艾蒿对 Cd、Zn 具有良好的富集能力;节节草对 Cd、Pb、Zn 的富集系数(地上部分)均为此次调查的 30 种优势植物的最小值,其值分别为 0.0003、0.0040、0.0005。

转运系数表征植物对重金属在体内的转运能力(杨成等,2010)。从图 2 和图 3 可以看出,Cu、Zn、Cd 在 30 种优势植物中的富集能力和转运能力存在一定的一致性,而 Pb 和 Ni 在 30 种优势植物中的富集能力与转运能力相差较大。其中,鬼针草、藿香蓟、千里光、野艾蒿、醉鱼草、苦苣、龙葵、豚草和博落回对多种重金属的转运系数均超过 1,鬼针草、野艾蒿对 5 种重金属的转运系数均大于 1。另外,节节草对 Cd、Ni、Zn 的转运系数均是本次调查 30 种植物中的最低值,分别为 0.007、0.069、0.008,紫茉莉对 Pb 和 Cu 的转运系数是本次调查 30 种植物中的最低值,其值分别为 0.010、0.029。

表 1 优势植物种类组成

Table 1 Dominant plant species composition

植物名称 Plant name	科 Family	属 Genus	生活型 Biotype
醉鱼草 <i>Buddleja lindleyana</i>	马钱科 Loganiaceae	醉鱼草属 <i>Buddleja</i>	灌木 Shrub
河北木蓝 <i>Indigofera bungeana</i>	豆科 Leguminosae	木蓝属 <i>Indigofera</i>	灌木 Shrub
野艾蒿 <i>Artemisia lavandulaefolia</i>	菊科 Asteraceae	蒿属 <i>Artemisia</i>	草本 Herbal
小蓬草 <i>Erigeron canadensis</i>	菊科 Asteraceae	白酒草属 <i>Conyza</i>	草本 Herbal
千里光 <i>Senecio scandens</i>	菊科 Asteraceae	千里光属 <i>Senecio</i>	草本 Herbal
藎香蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	菊科 Asteraceae	藎香蓟属 <i>Ageratum</i>	草本 Herbal
鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	菊科 Asteraceae	鬼针草属 <i>Bidens</i>	草本 Herbal
旋花 <i>Calystegia sepium</i>	旋花科 Convolvulaceae	打碗花属 <i>Calystegia</i>	草本 Herbal
平车前 <i>Plantago depressa</i>	车前科 Plantaginaceae	车前属 <i>Plantago</i>	草本 Herbal
草木犀 <i>Melilotus officinalis</i>	豆科 Fabaceae	草木樨属 <i>Melilotus</i>	草本 Herbal
博落回 <i>Macleaya cordata</i>	罂粟科 Papaveraceae	博落回属 <i>Macleaya</i>	草本 Herbal
白头婆 <i>Eupatorium japonicum</i>	菊科 Asteraceae	泽兰属 <i>Eupatorium</i>	草本 Herbal
紫茉莉 <i>Mirabilis jalapa</i>	紫茉莉科 Nyctaginaceae	紫茉莉属 <i>Mirabilis</i>	草本 Herbal
豨薟 <i>Sigesbeckia orientalis</i>	菊科 Asteraceae	豨薟属 <i>Sigesbeckia</i>	草本 Herbal
豚草 <i>Ambrosia trifida</i>	菊科 Asteraceae	豚草属 <i>Ambrosia</i>	草本 Herbal
酸模叶蓼 <i>Polygonum lapathifolium</i>	蓼科 Polygonaceae	篇蓄属 <i>Polygonum</i>	草本 Herbal
商陆 <i>Phytolacca acinosa</i>	商陆科 Phytolaccaceae	商陆属 <i>Phytolacca</i>	草本 Herbal
三脉紫菀 <i>Aster trinervius</i>	菊科 Asteraceae	紫菀属 <i>Aster</i>	草本 Herbal
绿穗苋 <i>Amaranthus hybridus</i>	苋科 Amaranthaceae	苋属 <i>Amaranthus</i>	草本 Herbal
龙葵 <i>Solanum nigrum</i>	茄科 Solanaceae	茄属 <i>Solanum</i>	草本 Herbal
兰花扁竹 <i>Iris confusa</i>	鸢尾科 Iridaceae	鸢尾属 <i>Iris</i>	草本 Herbal
苦苣 <i>Sonchus oleraceus</i>	菊科 Asteraceae	苦苣菜属 <i>Sonchus</i>	草本 Herbal
节节草 <i>Equisetum ramosissimum</i>	木贼科 Equisetaceae	木贼属 <i>Equisetum</i>	草本 Herbal
黄瓜菜 <i>Crepidiastrum denticulatum</i>	菊科 Asteraceae	假还阳参属 <i>Crepidiastrum</i>	草本 Herbal
野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i>	菊科 Asteraceae	野苘蒿属 <i>Crassocephalum</i>	草本 Herbal
苎麻 <i>Boehmeria nivea</i>	荨麻科 Urticaceae	苎麻属 <i>Boehmeria</i>	灌木 Shrub
水麻 <i>Debregeasia orientalis</i>	荨麻科 Urticaceae	水麻属 <i>Debregeasia</i>	灌木 Shrub
地盘松 <i>Pinus yunnanensis</i>	松科 Pinaceae	松属 <i>Pinus</i>	乔木 Arbor
山薄荷 <i>Mentha canadensis</i>	唇形科 Lamiaceae	薄荷属 <i>Mentha</i>	草本 Herbal
头花蓼 <i>Polygonum capitatum</i>	蓼科 Polygonaceae	篇蓄属 <i>Polygonum</i>	草本 Herbal

2.5 聚类分析

本次调查中,没有一种植物体内重金属的含量达到超富集植物的临界值,但对 Cd 而言,已经有超过普通植物含量数十倍的植物,其已具备重金属富集植物的某些特征,有可能从中筛选出一些潜在的富集植物。为能更好地筛选出对重金属具有富集潜力的优势植物,选取每种植物地上部 Cd 含量的最大值和对应的富集转运系数作为参数,对 30 种优势植物进行聚类分析(图 4)。根据图 4,可将其划分为 4 个等级,Ⅰ级中的植物对 Cd

的转运系数均大于 2,Ⅱ级中的植物对 Cd 的转运系数介于 1~2 之间,Ⅲ级植物对 Cd 的转运系数介于 0.5~1 之间,Ⅳ级中植物对 Cd 的转运系数均小于 0.5,地上部 Cd 含量与 Cd 超富集植物临界值的比值均小于 0.04。其中,Ⅰ级植物有龙葵和商陆,Ⅱ级植物有千里光、藎香蓟、鬼针草、野艾蒿,Ⅲ级植物有黄瓜菜、河北木蓝等 10 种,Ⅳ级植物有节节草、紫茉莉等 12 种。其中,Ⅰ级中的龙葵和商陆地上部 Cd 含量较小,分别为 3.72 mg·kg⁻¹和 7.81 mg·kg⁻¹,Ⅱ级植物中的千里光、鬼针草、藎香

表 2 矿区土壤重金属含量统计 (单位: $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)

Table 2 Statistics of heavy metal contents in mining area soil (Unit: $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)

矿区 Mining area	统计值 Statistic	Cd	Cu	Ni	Pb	Zn
菜园河分矿区 Caiyuanhe mining area	最大值 Maximum value	114.00	280.65	84.34	3681.71	9 752.12
	最小值 Minimum value	9.29	14.58	0.10	107.22	1 508.76
	平均值 Mean	46.03	54.15	24.52	610.49	4 453.05
	变异系数 Coefficient of variation (%)	68.80	129.01	96.65	168.60	67.58
	样本数 Number of samples	10	10	10	10	10
大坪分矿区 Daping mining area	最大值 Maximum value	197.75	14.78	15.56	105.14	1 566.88
	最小值 Minimum value	134.88	7.04	7.47	54.96	541.56
	平均值 Mean	173.07	10.28	11.36	75.94	893.77
	变异系数 Coefficient of variation (%)	13.63	30.88	26.23	44.56	44.56
	样本数 Number of samples	4	4	4	4	4
马坡分矿区 Mapo mining area	最大值 Maximum value	718.88	92.00	37.10	587.15	44 532.73
	最小值 Minimum value	36.15	18.55	13.46	241.06	2 517.35
	平均值 Mean	275.95	43.37	20.72	422.3	18 019.56
	变异系数 Coefficient of variation (%)	68.61	52.30	34.87	25.00	70.36
	样本数 Number of samples	9	9	9	9	9
狮子洞分矿区 Lion Cave mining area	最大值 Maximum value	434.40	310.85	36.26	761.41	46 909.00
	最小值 Minimum value	21.34	13.21	0.10	95.30	1 339.70
	平均值 Mean	225.25	62.23	16.87	283.59	15 576.55
	变异系数 Coefficient of variation (%)	66.22	116.46	60.90	58.97	78.52
	样本数 Number of samples	17	17	17	17	17
新桥分矿区 Xinqiao mining area	最大值 Maximum value	884.95	26.05	30.93	1211.84	45 229.89
	最小值 Minimum value	43.11	21.23	20.21	80.81	2 659.30
	平均值 Mean	464.03	23.64	25.57	646.30	23 994.00
	变异系数 Coefficient of variation (%)	90.71	10.19	20.96	87.50	88.90
	样本数 Number of samples	2	2	2	2	2
	贵州省平均值 Guizhou average	0.24	32.00	39.10	35.20	99.50

表 3 矿区土壤重金属有效态含量统计 (单位: $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)

Table 3 Effective state statistics of heavy metals in mining area soil (Unit: $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)

矿区 Mining area	Cd	Cu	Ni	Pb	Zn
菜园河分矿区 Caiyuanhe mining area	6.02±2.99	10.07±13.16 **	7.06±9.14 **	167.77±205.42 **	728.88±680.08 **
大坪分矿区 Daping mining area	26.12±7.92	2.97±0.97 **	2.54±1.29 **	23.10±5.27 **	84.28±51.69 **
马坡分矿区 Mapo mining area	21.19±14.76	10.03±9.48 **	3.32±2.96 **	58.32±32.19 **	2 647.74±2 463.05 **
狮子洞分矿区 Lion Cave mining area	16.71±16.39	15.57±15.26 **	3.57±2.87 **	38.39±20.99 **	1 804.15±1 637.33 **
新桥分矿区 Xinqiao mining area	7.17±1.50	6.66±2.63 **	8.91±2.64 **	6.68±6.18 **	3 476.95±2 996.92 **

注: ** 表示有效态与全量在 0.01 水平上有显著的相关性。
Note: ** indicates a significant correlation between the effective state and the total quantity at 0.01 level.

藎、野艾蒿地上部 Cd 含量分别为 40.33、43.26、21.60、22.89 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 转运系数和富集系数(地上部分)分别为 1.35 和 0.20、1.16 和 0.37、1.65 和 0.28、1.61 和 0.77。

表 4 不同矿区植物体内重金属含量

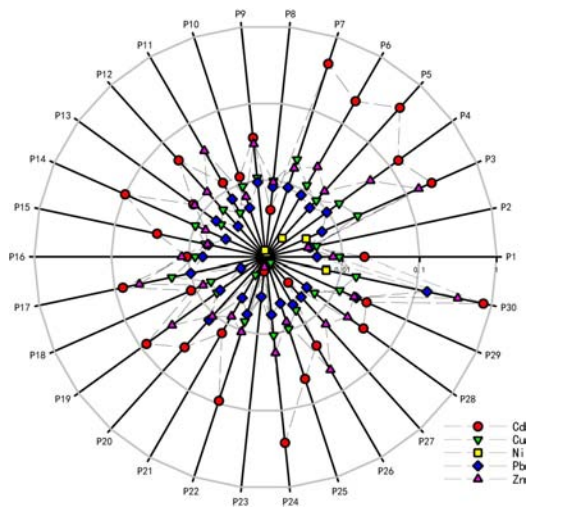
Table 4 Heavy metal contents of plants in different mining areas

矿区 Mining area	植物 Plant	部位 Position	重金属含量 Heavy metal content (mg · kg ⁻¹)				
			Cd	Cu	Ni	Pb	Zn
菜园河分矿区 Caiyuanhe mining area	河北木蓝	地上部 Aboveground	0.39	4.77	0.28	3.69	36.90
	<i>Indigofera bungeana</i>	地下部 Underground	0.72	5.41	1.36	13.56	72.85
	野艾蒿	地上部 Aboveground	22.89	20.43	3.77	6.33	1 503.58
	<i>Artemisia lavandulaefolia</i>	地下部 Underground	14.21	9.10	0.77	1.41	326.53
	藿香蓟	地上部 Aboveground	21.60	11.86	1.08	8.43	223.33
	<i>Ageratum conyzoides</i>	地下部 Underground	13.07	9.41	1.35	10.74	361.35
	鬼针草	地上部 Aboveground	13.46	15.27	0.68	8.86	161.67
	<i>Bidens pilosa</i>	地下部 Underground	11.25	25.32	2.76	37.45	870.01
	草木犀	地上部 Aboveground	1.24	9.17	0.63	4.67	66.20
	<i>Melilotus officinalis</i>	地下部 Underground	1.53	8.40	0.63	4.19	108.31
	博落回	地上部 Aboveground	1.29	4.57	0.69	7.34	388.90
	<i>Macleaya cordata</i>	地下部 Underground	1.90	3.91	0.64	4.32	669.05
	紫茉莉	地上部 Aboveground	1.44	5.13	0.49	6.19	137.36
	<i>Mirabilis jalapa</i>	地下部 Underground	41.45	173.36	2.78	611.10	1 982.72
	酸模叶蓼	地上部 Aboveground	1.06	8.20	0.45	6.54	123.06
	<i>Polygonum lapathifolium</i>	地下部 Underground	13.33	21.55	4.50	157.04	613.94
	绿穗苋	地上部 Aboveground	8.15	6.03	0.66	5.35	315.42
	<i>Amaranthus hybridus</i>	地下部 Underground	10.00	6.96	4.23	12.08	333.42
	龙葵	地上部 Aboveground	3.72	12.42	0.90	12.46	107.11
	<i>Solanum nigrum</i>	地下部 Underground	1.59	7.45	1.89	28.27	122.62
大坪分矿区 Daping mining area	千里光	地上部 Aboveground	40.33	9.31	2.11	7.22	139.62
	<i>Senecio scandens</i>	地下部 Underground	29.91	12.00	1.44	4.77	270.11
	鬼针草	地上部 Aboveground	25.84	12.65	1.12	6.40	104.67
	<i>Bidens pilosa</i>	地下部 Underground	27.92	5.33	0.79	3.68	56.95
	豚草	地上部 Aboveground	2.75	6.32	0.95	5.70	59.10
	<i>Ambrosia trifida</i>	地下部 Underground	8.27	7.81	0.91	3.99	57.25
	苦苣	地上部 Aboveground	9.09	7.47	0.60	5.97	104.24
	<i>Sonchus oleraceus</i>	地下部 Underground	11.37	4.24	0.99	2.73	72.75
马坡分矿区 Mapo mining area	醉鱼草	地上部 Aboveground	0.80	9.10	0.40	4.54	31.63
	<i>Buddleja lindleyana</i>	地下部 Underground	1.29	8.32	0.29	2.75	161.00
	小蓬草	地上部 Aboveground	8.67	7.66	0.61	9.63	423.84
	<i>Erigeron canadensis</i>	地下部 Underground	7.54	5.36	1.69	14.51	405.34
	鬼针草	地上部 Aboveground	43.26	21.33	0.50	7.39	461.22
	<i>Bidens pilosa</i>	地下部 Underground	37.16	26.60	2.79	36.61	1 481.94
	商陆	地上部 Aboveground	7.81	17.53	0.52	9.81	471.36
	<i>Phytolacca acinosa</i>	地下部 Underground	2.75	10.49	1.22	8.78	213.90
	兰花扁竹	地上部 Aboveground	1.37	1.83	0.16	4.05	76.44
	<i>Iris confusa</i>	地下部 Underground	15.34	4.08	1.93	19.03	1 418.58
	黄瓜菜	地上部 Aboveground	26.40	10.41	0.57	5.60	176.68
	<i>Crepidiastrum denticulatum</i>	地下部 Underground	34.70	6.99	1.56	20.79	1013.59
	水麻	地上部 Aboveground	0.28	1.26	0.50	4.91	147.37

续表 4

矿区 Mining area	植物 Plant	部位 Position	重金属含量 Heavy metal content (mg · kg ⁻¹)				
			Cd	Cu	Ni	Pb	Zn
狮子洞分矿区 Lion Cave mining area	<i>Debregeasia orientalis</i>	地下部 Underground	15.26	3.73	1.93	19.05	1 402.33
	山薄荷	地上部 Aboveground	2.72	11.32	0.85	19.46	182.02
	<i>Mentha canadensis</i>	地下部 Underground	—	—	—	—	—
	头花蓼	地上部 Aboveground	77.49	15.92	6.39	139.06	3 557.96
	<i>Polygonum capitatum</i>	地下部 Underground	—	—	—	—	—
	醉鱼草	地上部 Aboveground	1.92	4.76	0.62	4.66	75.50
	<i>Buddleja lindleyana</i>	地下部 Underground	16.48	5.05	4.94	17.88	1 047.29
	河北木蓝	地上部 Aboveground	0.22	3.08	0.18	3.88	19.50
	<i>Indigofera bungeana</i>	地下部 Underground	0.57	5.73	0.47	0.31	52.39
	野艾蒿	地上部 Aboveground	0.45	11.06	0.91	4.07	84.74
	<i>Artemisia lavandulifolia</i>	地下部 Underground	13.49	10.23	1.31	8.76	1 045.05
	小蓬草	地上部 Aboveground	13.51	15.15	0.61	4.01	482.73
	<i>Erigeron canadensis</i>	地下部 Underground	13.63	6.64	1.42	19.10	658.24
	千里光	地上部 Aboveground	3.01	9.65	0.73	4.85	105.60
	<i>Senecio scandens</i>	地下部 Underground	12.67	9.46	12.45	12.21	862.21
	藿香蓟	地上部 Aboveground	16.02	6.62	0.66	4.40	162.41
	<i>Ageratum conyzoides</i>	地下部 Underground	29.16	21.59	5.25	47.19	1 063.08
	鬼针草	地上部 Aboveground	7.16	7.39	0.61	4.01	99.72
	<i>Bidens pilosa</i>	地下部 Underground	7.47	9.97	2.68	19.65	442.63
	旋花	地上部 Aboveground	0.41	8.95	0.89	4.36	94.87
	<i>Calystegia sepium</i>	地下部 Underground	3.35	10.43	1.22	1.15	416.08
	平车前	地上部 Aboveground	3.59	10.78	1.21	9.39	298.07
	<i>Plantago depressa</i>	地下部 Underground	8.75	20.50	2.01	9.19	772.98
	白头婆	地上部 Aboveground	4.86	6.66	0.53	3.41	135.95
	<i>Eupatorium japonicum</i>	地下部 Underground	4.86	7.48	1.05	4.34	263.41
	豨薟	地上部 Aboveground	9.89	9.93	0.50	3.67	70.97
	<i>Sigesbeckia orientalis</i>	地下部 Underground	12.05	9.95	5.13	20.66	212.15
	三脉紫菀	地上部 Aboveground	1.15	5.96	0.42	2.25	76.99
	<i>Aster trinervius</i>	地下部 Underground	3.46	9.84	5.39	18.24	314.30
	节节草	地上部 Aboveground	0.15	3.33	0.19	3.26	13.48
	<i>Equisetum ramosissimum</i>	地下部 Underground	20.44	42.34	2.67	42.76	1 611.86
	野茼蒿	地上部 Aboveground	4.55	9.41	0.57	4.24	76.01
	<i>Crassocephalum crepidioides</i>	地下部 Underground	13.24	12.46	4.30	12.05	194.22
	苎麻	地上部 Aboveground	2.11	6.19	0.44	5.12	486.27
	<i>Boehmeria nivea</i>	地下部 Underground	13.68	10.01	0.58	10.58	1 256.46
	地盘松	地上部 Aboveground	3.71	6.12	0.71	4.59	207.82
	<i>Pinus yunnanensis</i>	地下部 Underground	12.86	9.30	1.49	11.38	654.87
新桥分矿区 Xinqiao mining area	醉鱼草	地上部 Aboveground	0.32	7.87	0.55	4.02	48.36
	<i>Buddleja lindleyana</i>	地下部 Underground	1.49	6.01	0.51	2.65	152.35
	旋花	地上部 Aboveground	0.23	9.80	0.54	8.18	48.85
	<i>Calystegia sepium</i>	地下部 Underground	1.30	21.54	1.08	0.01	99.44

注：— 代表无数据。
Note: — represents no data.



P1. 醉鱼草; P2. 河北木蓝; P3. 野艾蒿; P4. 小蓬草; P5. 千里光; P6. 藿香蓟; P7. 鬼针草; P8. 旋花; P9. 平车前; P10. 草木犀; P11. 博落回; P12. 白头婆; P13. 紫茉莉; P14. 豨莶; P15. 豚草; P16. 酸模叶蓼; P17. 商陆; P18. 三脉紫菀; P19. 绿穗苋; P20. 龙葵; P21. 蓝花扁竹; P22. 苦苣; P23. 节节草; P24. 黄瓜菜; P25. 野苘蒿; P26. 苎麻; P27. 水麻; P28. 地盘松; P29. 山薄荷; P30. 头花蓼。下同。

P1. *Buddleja lindleyana*; P2. *Indigofera bungeana*; P3. *Artemisia lavandulaefolia*; P4. *Erigeron canadensis*; P5. *Senecio scandens*; P6. *Ageratum conyzoides*; P7. *Bidens Pilosa*; P8. *Calystegia sepium*; P9. *Plantago depressa*; P10. *Melilotus officinalis*; P11. *Macleaya cordata*; P12. *Eupatorium japonicum*; P13. *Mirabilis jalapa*; P14. *Sigesbeckia orientalis*; P15. *Ambrosia trifida*; P16. *Polygonum lapathifolium*; P17. *Phytolacca acinosa*; P18. *Aster trinervius*; P19. *Amaranthus hybridus*; P20. *Solanum nigrum*; P21. *Iris confuse*; P22. *Sonchus oleraceus*; P23. *Equisetum ramosissimum*; P24. *Crepidiastrum denticulatum*; P25. *Crassocephalum crepidioides*; P26. *Boehmeria nivea*; P27. *Debregeasia orientalis*; P28. *Pinus yunnanensis*; P29. *Mentha canadensis*; P30. *Polygonum capitatum*d. The same below.

图 1 地上部各重金属含量最大值/临界值

Fig. 1 Maximum value/critical value of heavy metal content in the part of aboveground

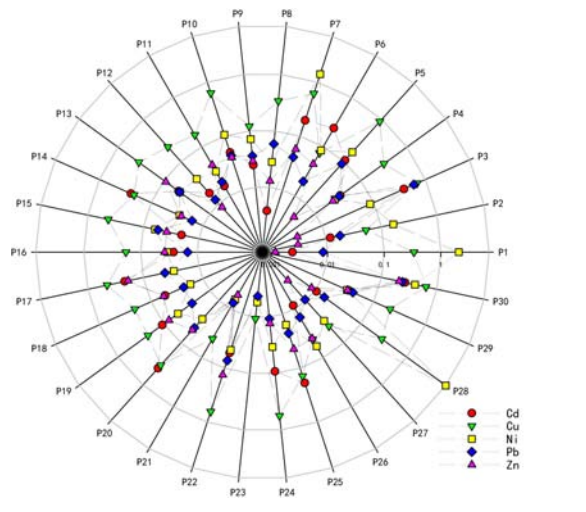


图 2 优势植物对重金属的富集系数(地上部分)

Fig. 2 Enrichment coefficients of dominant plants for heavy metals(aboveground)

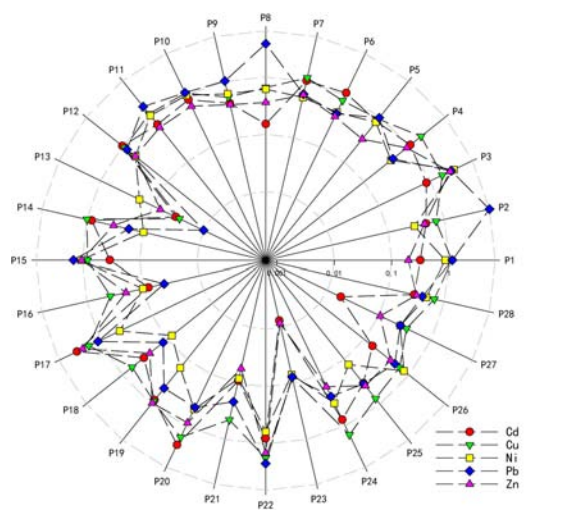


图 3 优势植物对重金属的转运系数

Fig. 3 Transport coefficients of dominant plants to heavy metals

3 讨论与结论

富集植物一般是指植物的地上部分对重金属的吸收量比普通植物高十倍以上,且不影响正常的生命活动的植物。一些植物常年生活在重金属高背景区域,经过不断地驯化后,对重金属具有很强的耐性,能在重金属含量比较高的土壤中正常生长,这些植物被称为耐性植物。

植物为了适应矿区复杂的生存环境,逐渐对重金属具备一定的抗性,但每种植物对不同重金属的适应能力和抵抗能力各不相同。根据植物对土壤重金属的不同耐性将植物划分为富集型植物、根部囤积型植物和规避型植物三种(雷梅等, 2005; Vaculik et al., 2012)。

富集型植物能够大量吸收重金属并将其运移到地上部。对于土壤重金属的治理与修复,关键

表 5 不同级别植物间差异性分析
Table 5 Analysis of differences between
different levels of plants

植物类别 Plant category	地上部 Cd 含量 Cd content of aboveground	富集系数 (地上部分) Enrichment coefficient (Aboveground)	转运系数 Transport coefficient
I 级植物 Grade I plants	0.06± 0.03b	0.31± 0.13a	2.59± 0.36a
II 级植物 Grade II plants	0.32± 0.11a	0.41± 0.25a	1.45± 0.22b
III 级植物 Grade III plants	0.07± 0.08b	0.06± 0.07b	0.74± 0.27c
IV 级植物 Grade IV plants	0.02± 0.02b	0.04± 0.05b	0.24± 0.23d

注：不同字母表示不同组之间存在显著差异 ($P<0.05$)。
Note: Different letters indicate significant differences between
different groups ($P<0.05$).

是找到合适的富集植物,目前许多学者在这方面已做了大量研究。印度芥菜(杨卓等,2011;麦笑桃等,2019)、宝山堇菜(刘威等,2003;邓培雁等,2007)等具有很好的 Cd 富集能力,但其生物量较小,故在实际的工程应用中也无法推广。本研究中鬼针草和千里光作为一种田间杂草,具有生命力强、易培育、生物量大等优点。采于马坡分矿区的鬼针草和采于大坪分矿区的千里光地上部 Cd 含量分别为 43.26、40.33 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,远大于重金属在植物体内的正常含量,转运系数分别为 1.35 和 1.16,富集系数(地上部分)分别为 0.20 和 0.37,表明千里光和鬼针草可以分别用于大坪分矿区和马坡分矿区土壤 Cd 污染的治理和修复。采于马坡分矿区的头花蓼地上部 Cd、Zn 含量均为 30 种植物的最大值,表明头花蓼是一种 Cd、Zn 复合污染潜在修复植物,可用于马坡分矿区土壤 Cd、Zn 污染的治理。采于狮子洞分矿区的醉鱼草对 Ni 的富集系数(地上部分)和转运系数分别为 6.16 和 1.37,均大于 1,其地上部 Ni 含量仅为 0.62 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,导致富集系数(地上部分)大于 1 的原因是醉鱼草根系土壤中 Ni 含量过低,虽然醉鱼草对 Ni 有较大的富集转运系数,但醉鱼草是否能用来治理狮子洞分矿区土壤 Ni 污染,还需进一步的研究加以验证。

根部囤积型植物则是被动地吸收土壤中的重金属,虽然能将重金属吸收至体内,但大部分重金

属只囤积在根部,而不向地上部转移,从而减少对植物体的伤害。采于狮子洞分矿区的节节草和采于菜园河分矿区的紫茉莉,均属于Ⅳ级植物,其中节节草和紫茉莉根部 Cd、Cu、Pb 的含量介于 20.44~611.1 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间,地上部 Cd、Cu、Pb 的含量介于 0.15~6.19 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间,根部 Zn 含量均超过 1 600 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,地上部 Zn 含量均小于 140 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,表明节节草和紫茉莉能够适应不同程度的污染土壤,并将重金属吸收到地下部根系中,属于根部囤积型植物。

规避型植物则是能抵制对重金属的吸收,将土壤重金属沉积在根系表面,植物体内则很少吸收重金属。采于菜园河分矿区的河北木蓝,属于Ⅲ级植物,根部 Cd、Cu、Zn 的含量分别为 0.72、5.41、72.85 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,地上部 Cd、Cu、Zn 的含量分别为 0.39、4.77、36.90 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,表明河北木蓝不易从土壤中吸收重金属,属于规避型植物。

根部囤积型和规避型植物,可用于矿区的复垦,减少矿区对周围环境的伤害。因此,节节草可用于狮子洞分矿区,紫茉莉和河北木蓝可用于菜园河分矿区的矿区复垦工作,从而实现矿区的可持续发展。

参考文献:

DENG PY, LIU W, HAN BP, 2007. Photosynthesis of *Viola baoshanensis* under cadmium stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 27(5): 1858–1862. [邓培雁, 刘威, 韩博平, 2007. 宝山堇菜(*Viola baoshanensis*)镉胁迫下的光合作用[J]. *生态学报*, 27(5): 1858–1862.]

DONG B, 2012. Prospects of research on heavy metal pollution remediation in China soil [J]. *Ecol Sci*, 31(6): 683–687. [董彬, 2012. 中国土壤重金属污染修复研究展望[J]. *生态科学*, 31(6): 683–687.]

FU GY, QIU YQ, SONG BY, et al., 2019. Characteristics of heavy metal enrichment of dominant plants in Dongjiang Lake lead-zinc slag dump [J]. *J Cent S Univ Technol*, 39(4): 117–122. [付广义, 邱亚群, 宋博宇, 等, 2019. 东江湖铅锌矿渣堆场优势植物重金属富集特征[J]. *中南林业科技大学学报*, 39(4): 117–122.]

GERBER GB, LEONARD A, 2002. Ph Hantson. Carcinogenicity, mutagenicity and teratogenicity of manganese compounds [J]. *Crit Rev Oncol Hematol*, 42(1): 25–34.

LEI M, YUE QL, CHEN TB, et al., 2005. Soil heavy metal content and plant absorption characteristics in Shizhuyuan

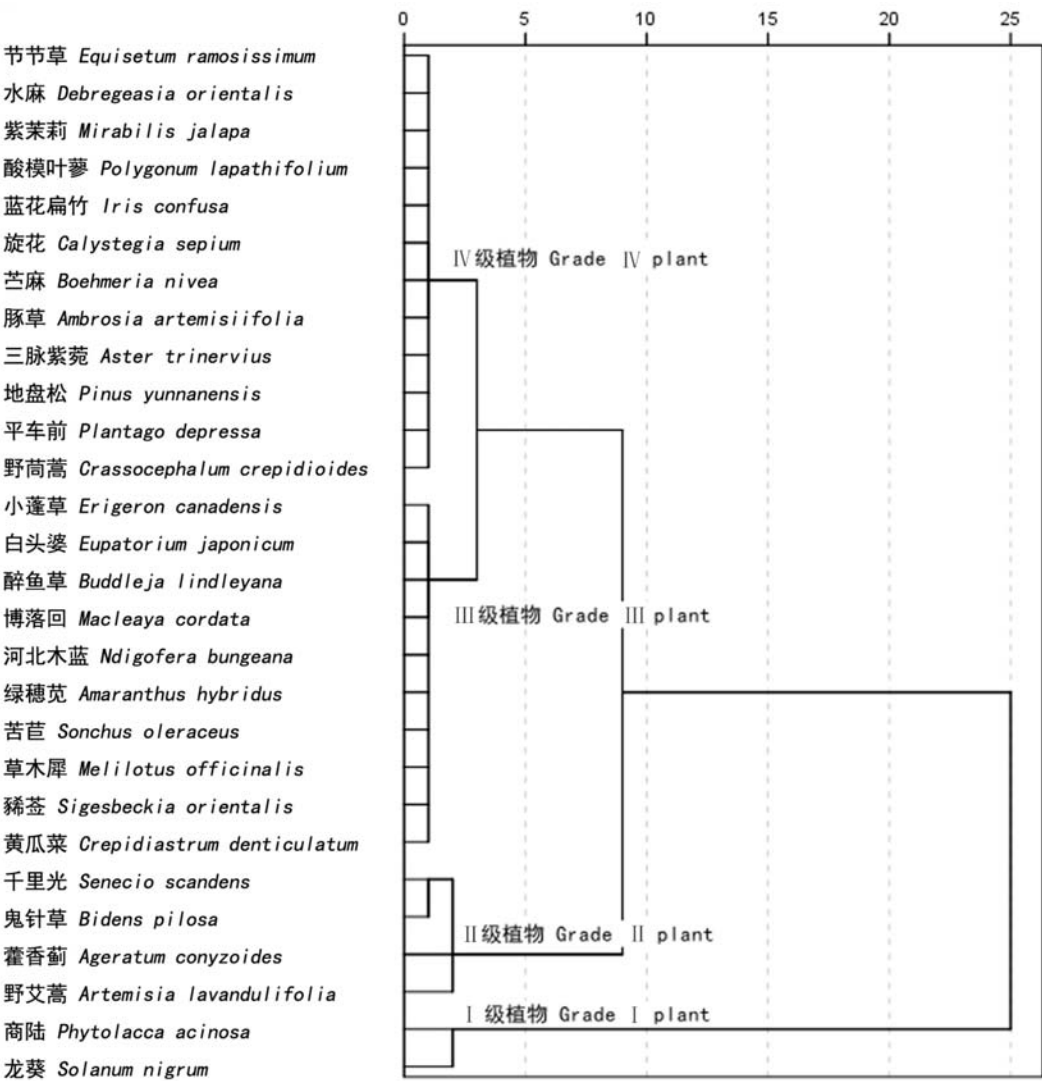


图 4 地上部 Cd 含量、富集系数(地上部分)、转运系数聚类分析
Fig. 4 Cluster analysis of aboveground Cd contents, enrichment coefficients
(aboveground part), and transport coefficients

mining area, Hunan [J]. J Ecol, 25(5): 1146–1151. [雷梅, 岳庆玲, 陈同斌, 等, 2005. 湖南柿竹园矿区土壤重金属含量及植物吸收特征 [J]. 生态学报, 25(5): 1146–1151.]

LI JK, ZHANG D, ZHOU P, et al., 2018. Evaluation of soil heavy metal pollution and the enrichment characteristics of dominant plants in lead-zinc ore mine in Nanjing [J]. EnvironSci, 39(8): 3845–3853. [李俊凯, 张丹, 周培, 等, 2018. 南京市铅锌矿采矿场土壤重金属污染评价及优势植物重金属富集特征 [J]. 环境科学, 39(8): 3845–3853.]

LIU W, SHU WS, LAN CY, 2003. *Viola baoshanensis*, a new cadmium super-enrichment plant [J]. Chin Sci Bull, 54(19): 2046–2049. [刘威, 束文圣, 蓝崇钰, 2003. 宝山堇菜(*Viola baoshanensis*)一种新的镉超富集植物 [J]. 科学通报, 54(19): 2046–2049.]

LI SL, YANG B, CHEN Y, et al., 2016. Soil heavy metal pollution and screening of heavy metal super-enriched plants in lead-zinc mining areas of Zhejiang Province [J]. Environ Pollut Contr, 38(5): 48–54. [李思亮, 杨斌, 陈燕, 等, 2016. 浙江省铅锌矿区土壤重金属污染及重金属超富集植物筛选 [J]. 环境污染与防治, 38(5): 48–54.]

LONG XX, YANG XE, 2000. Plant nickel nutrition [J]. Chin J Soil Sci, 31(1): 39–42. [龙新宪, 杨肖娥, 2000. 植物镍营养 [J]. 土壤通报, 31(1): 39–42.]

MAI XT, LUO DG, YAO GC, et al., 2019. NTA-enhanced Indian mustard to repair Cd, Pb contaminated soil and heavy metal leakage characteristic [J]. Guangdong Chem Ind,

- 46(10): 31–35. [麦笑桃, 罗定贵, 姚广超, 等, 2019. NTA 强化印度芥菜修复 Cd、Pb 污染土及重金属渗漏特征 [J]. 广东化工, 46(10): 31–35.]
- MAO HL, LONG CM, CHEN GC, et al., 2011. Characteristics of absorption and enrichment of heavy metals by plants in lead-zinc mining areas [J]. *Environ Sci Technol*, 34(12): 114–118. [毛海立, 龙成梅, 陈贵春, 等, 2011. 铅锌矿区植物对重金属吸收和富集特征研究 [J]. 环境科学与技术, 34(12): 114–118.]
- SARWAR N, IMRAN M, SHAHEEN MR, et al., 2017. Phytoremediation strategies for soils contaminated with heavy metals: Modifications and future perspectives [J]. *Chemosphere*, 171: 710–721.
- SHARIFINIA M, MAHMOUDIFARD A, NAMIN JI, et al., 2016. Pollution evaluation in the Shahrood River: Do physico-chemical and macroinvertebrate-based indices indicate same responses to anthropogenic activities? [J]. *Chemosphere*, 159: 584–594.
- SUN Z, CHEN J, WANG XW, et al., 2016. Heavy metal accumulation in native plants at a metallurgy waste site in rural areas of northern China [J]. *Ecol Eng*, 86: 60–68.
- VACULIK M, KONLECHNER C, LANG I, et al., 2012. Root anatomy and element distribution vary between two *Salix caprea* isolates with different Cd accumulation capacities [J]. *Environ Poll*, 163: 117–126.
- WAN XM, LEI M, YANG JX, 2017. Two potential multi-metal hyper accumulators found in four mining sites in Hunan Province, China [J]. *Catena*, 148: 67–73.
- WEI SH, ZHOU QX, WANG X, et al., 2003. Screening of plants with heavy metal superaccumulation in weeds [J]. *Adv Nat Sci*, 13(12): 29–35. [魏树和, 周启星, 王新, 等, 2003. 杂草中具重金属超积累特征植物的筛选 [J]. 自然科学进展, 13(12): 29–35.]
- XIONG YW, TANG B, LIN XY, et al., 2016. The content of heavy metals in the soil and absorption characteristics of dominant plants in the manganese mining area of Xiangxi [J]. *Anhui Agric Sci*, 44(8): 84–87. [熊云武, 唐彪, 林晓燕, 等, 2016. 湘西锰矿区土壤重金属含量及优势植物吸收特征 [J]. 安徽农业科学, 44(8): 84–87.]
- YANG C, YUE J, CHEN JF, et al., 2010. Study on the distribution characteristics of heavy metals in sediments and plants of Taiyuan section of Fenhe River [J]. *J Shanxi Univ (Nat Sci Ed)*, 33(S1): 63–65. [杨成, 岳娟, 陈金凤, 等, 2010. 汾河太原段沉积物和植物中重金属分布特征的研究 [J]. 山西大学学报(自然科学版), 33(S1): 63–65.]
- YANG Z, CHEN J, LI BW, 2011. Comparative study on Cd · Pb · Zn enrichment capacity of different Indian mustard cultivars to hypo brown soil [J]. *Anhui Agric Sci*, 39(14): 8412–8414. [杨卓, 陈婧, 李博文, 2011. 不同品种印度芥菜对潮褐土 Cd · Pb · Zn 富集能力的比较研究 [J]. 安徽农业科学, 39(14): 8412–8414.]
- ZHANG F, WANG XH, LUO ZH, et al., 2018. Selection of phytoremediation plants for heavy metal cadmium contaminated soil in Guizhou [J]. *Agric Technol Serv*, 35(1): 85–87. [张芳, 王晓红, 罗泽虎, 等, 2018. 贵州重金属镉污染土壤的修复植物选择 [J]. 农技服务, 35(1): 85–87.]
- ZHANG HM, YUAN Y, JIAO H, et al., 2015. Absorption and enrichment characteristics of heavy metals by eight settled plants in Acacia Valley tailings [J]. *J Eco-Environ*, 24(5): 886–891. [张会敏, 袁艺, 焦慧, 等, 2015. 相思谷尾矿 8 种定居植物对重金属吸收及富集特性 [J]. 生态环境学报, 24(5): 886–891.]
- ZHANG J, WEI HR, YANG RD, et al., 2018. Study on distribution characteristics of heavy metals in tailings from Niujiatong lead-zinc mine area, Duyun City, Guizhou Province [J]. *Nonfer Metals Eng*, 8(1): 122–127. [张建, 魏怀瑞, 杨瑞东, 等, 2018. 贵州都匀牛角塘铅锌矿区选矿尾矿中重金属元素分布特征研究 [J]. 有色金属工程, 8(1): 122–127.]
- ZOU CP, CHEN JF, SUN YB, et al., 2015. Experimental study on cadmium enrichment and migration characteristics of *leucopsis alba* [J]. *S Agric*, 9(7): 23–26. [邹春萍, 陈金峰, 孙映波, 等, 2015. 白花鬼针草对镉的富集与迁移特性试验研究 [J]. 南方农业, 9(7): 23–26.]

(责任编辑 蒋巧媛)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202011052

严少娟, 刘怡萌, 孙艳丽, 等. 盐碱胁迫对巨菌草根际土壤微生物多样性及酶活性的影响 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 491–500.

YAN SJ, LIU YM, SUN YL, et al. Analysis of microbial diversities and enzyme activities of rhizosphere soil of *Pennisetum giganteum* (giant juncao) under different degrees of saline-alkali stress [J]. *Guihaia*, 2022, 42(3): 491–500.



盐碱胁迫对巨菌草根际土壤微生物多样性及酶活性的影响

严少娟^{1,2}, 刘怡萌^{2,3}, 孙艳丽⁴, 林兴生², 罗海凌², 林辉², 林占熿², 孙红英^{1,2*}

(1. 福建农林大学 资源与环境学院, 福州 350002; 2. 福建农林大学国家菌草工程技术研究中心, 福州 350002;
3. 福建农林大学 生命与科学学院, 福州 350002; 4. 山东省临沂市兰山区林业发展中心, 山东 临沂 276001)

摘 要: 为探明盐碱胁迫对巨菌草根际土壤微生物多样性及酶活性的影响, 该文设置了 7 个盐碱梯度, 利用 SPSS 和 Illumina 高通量测序分析巨菌草根际土壤生理指标和微生物多样性。结果表明: (1) 各处理间, 巨菌草根际土壤真菌和细菌结构均存在差异; 12‰ 盐碱浓度下, 真菌优势菌纲为粪壳菌纲 (68.5%)、散囊菌纲 (16.3%), 细菌优势菌纲为绿弯菌纲 (8.5%)、拟杆菌纲 (13.5%)、芽单胞菌纲 (5.6%) 和 δ -变形菌纲 (3.7%); 6‰ 盐碱浓度时, 真菌优势菌纲为座囊菌纲 (27.7%), 细菌优势菌纲为厌氧绳菌纲 (2.4%), 当盐碱浓度提高至 12‰ 时, 该优势菌群的相对丰度分别降至 2.5% 和 0.007%; 真菌和细菌群落 Chao 指数和 Shannon 指数随着盐碱浓度的升高而降低, 且与土壤盐碱浓度显著相关 ($P < 0.01$)。 (2) 低浓度盐碱胁迫对巨菌草根际土壤脲酶、多酚氧化酶、碱性磷酸酶活性均有促进作用, 当盐碱浓度超过 8‰ 时, 土壤多酚氧化酶、碱性磷酸酶、蔗糖酶活性受到抑制; 种植巨菌草后, 土壤有机质含量显著提高 ($P < 0.05$) 且盐碱浓度显著降低 ($P < 0.05$); 种植巨菌草对土壤盐碱度的中和能力在中高浓度下较弱; 盐碱浓度为 6‰ 时, 巨菌草产量最高, 且土壤中的速效养分和有机质含量均高于其他盐碱浓度。该研究表明, 巨菌草能通过调节酶的浓度来适应中低浓度盐碱环境, 且在不同浓度的盐碱土壤中, 产生相应的优势菌群来适应该环境, 种植巨菌草对中低浓度盐碱土壤有一定改良作用。

关键词: 盐碱胁迫, 土壤微生物, 理化性质, 土壤肥力, 耐盐植物

中图分类号: Q948.12 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)03-0491-10

Analysis of microbial diversities and enzyme activities of rhizosphere soil of *Pennisetum giganteum* (giant juncao) under different degrees of saline-alkali stress

YAN Shaojuan^{1,2}, LIU Yimeng^{2,3}, SUN Yanli⁴, LIN Xinsheng², LUO Hailing²,
LIN Hui², LIN Zhanxi², SUN Hongying^{1,2*}

(1. College of Resource and Environment, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. National Engineering Research Center of Juncao, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 3. College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 4. Lanshan Forest Bureau of Linyi, Shandong Province, Linyi 276001, Shandong, China)

收稿日期: 2021-04-21

基金项目: 国家自然科学基金 (31500265); 福建农林大学科技创新专项基金 (CXZX2017566, CXZX2019140G) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31500265); Special Fund for Science and Technology Innovation of Fujian Agriculture and Forestry University (CXZX2017566, CXZX2019140G)]。

第一作者: 严少娟 (1994-), 硕士研究生, 研究方向为环境生物学, (Email) shaojuan3446@163.com。

* 通信作者: 孙红英, 博士, 助理研究员, 研究方向为环境生态学, (Email) shy198319@126.com。

Abstract: Salinity and alkali are the serious stress in arid and semiarid area, which has a bad effect on plant growth. It is necessary for us to explore the variety of microbial community and the activity of enzyme in rhizosphere of *Pennisetum giganteum* (giant juncao) under saline-alkali environment. As a result, we set up the experiment with seven different kinds of saline-alkali concentrations, analyze the difference significance and correlation of physiological data under different saline-alkali concentrations with the method of SPSS, and analyzed the diversities of microbial communities with the method of Illumina high-throughput sequencing. The results were as follows: (1) The composition of microbial communities in rhizosphere soil of giant juncao differed at different saline-alkali stresses; The dominant groups were Sordariomycetes (68.5%), Eurotiomycetes (16.3%), Chloroflexia (8.5%), Bacteroidia (13.5%), Gemmatimonadetes (5.6%) and δ -Proteobacteria (3.7%) at the 12‰ saline-alkali concentration; The relative abundance of the Dothideomycetes (27.7%) and Anaerolineae (2.4%) was sharply reduced to 2.5% and 0.007% when the saline-alkali concentration increased from 6‰ to 12‰; The Chao and Shannon indexes of the rhizosphere microbial community of giant juncao decreased with increasing saline-alkali concentration, and were significantly correlated with soil saline-alkali concentration ($P < 0.01$). (2) The low concentration of saline-alkali stress had a positive effect on activities of urease, polyphenol oxidase and alkaline phosphatase in rhizosphere soil of giant juncao, but activities of polyphenol oxidase, alkaline phosphatase and sucrase were inhibited when the saline-alkali concentration of soil exceeded 8‰; After planting giant juncao, the content of soil organic matter increased significantly ($P < 0.05$) and the saline-alkali concentration were reduced significantly ($P < 0.05$); The neutralizing ability to soil alkalinity gradually weakened with the increasing saline-alkali concentration, and the neutralizing ability of soil salinity gradually weakened when the concentration exceeded to 8‰; When the saline-alkali concentration was 6‰, the production of giant juncao was the highest and the soil had higher contents of available nutrients and organic matter. The research indicates that growing giant juncao is beneficial to improving the fertility of saline-alkali soil by adjusting the enzyme concentration to better adapt to the medium and low concentration saline-alkali soil environment, and producing the corresponding dominant flora to adapt to the environment in different degrees of saline-alkali soil.

Key words: saline-alkali stress, soil microorganisms, physical and chemical properties, soil fertility, salt-tolerant plant

盐碱地由盐土和碱土组成,可溶性盐浓度达 0.6% 及以上的土壤叫做盐土, pH 值超过 9, 交换性钠离子浓度达到阳离子总代换量 20% 及以上的土壤叫做碱土(张鹏辉等, 2017)。根据联合国教科文组织及世界粮农组织的统计显示, 当前全球的盐碱地主要分布在欧亚大陆、非洲和美洲西部, 总面积约为 $9.54 \times 10^8 \text{ hm}^2$ 。我国的盐碱地总面积已经多达 $9.913 \times 10^4 \text{ hm}^2$, 分布于我国 23 个省(自治区)和市, 已经占据了我国国土总面积的 10%(王景立等, 2018), 该现状已严重威胁到我国的生态环境与粮食安全, 研究出一种合适且具有生态效益的改良方法已迫在眉睫。

土壤根际微环境是土壤中的特殊微域之一, 也是植物获取养分的主要区域。在这块区域里, 植物、微生物、土壤相互作用(Ma et al., 2015)。研究发现, 土壤酶和微生物是土壤根际微环境中的活跃组分, 对自然或人为因素造成的变化响应比较敏感(Xie et al., 2007)。土壤酶包括微生物细胞和动植物残体的胞内酶以及土壤溶液和吸附在土壤颗粒

表面的酶(关松荫等, 1986)。土壤肥力、理化性质、植被和微生物种类与数量是影响土壤酶活性的主要因素。土壤盐碱化可以改变土壤的一些理化性质, 可直接影响微生物的生存(Mo et al., 2016), 也可间接影响土壤微生物的生境, 使微生物的种群、数量和活性以及土壤酶活性等方面受到损害, 导致土壤微生态失衡, 从而影响作物生产(Chen et al., 2004)。因此, 研究土壤酶活性和微生物的影响因素对植物更好地生长具有重要意义。

菌草是指适合作为食用菌、药用菌培养基并有综合开发利用价值的草本植物(林占熺, 2013)。1989 年, 菌草开始应用于生态改良, 主要用于砒砂、崩岗和沙地的治理(林占熺等, 2019)。彭露等(2014)利用菌草耐盐碱的特性, 将其作为改良和利用盐碱土地的作物并进行了初步的研究, 发现巨菌草能在盐碱土地等生态脆弱地区种植并能快速成为优势种, 对当地土壤生态环境起到一定的改良作用。林兴生等(2013a, b)、潘羿璿等(2018)初步研究了盐碱胁迫对菌草生理指标的影响, 筛选出了抗

性较好的巨菌草 (*Pennisetum giganteum*), 同时发现巨菌草可以通过抗氧化酶的作用来降低氧化伤害, 使植株维持正常的生理代谢。林占熺等 (2015) 通过对巨菌草在不同类型盐碱土地的生物学特性研究, 发现其在治理盐碱地方面具有可行性, 尤其是在砂化盐碱地上, 表现出生物量大且能很好地固定土壤的优点。利用该特点, 巨菌草已广泛应用于内蒙古阿拉善等地区, 用以防风固沙和改良盐碱土壤。然而, 盐碱对巨菌草根际土壤微生物多样性及酶活性的影响还未见报道。本研究通过设置不同盐碱梯度实验, 研究盐碱胁迫对巨菌草根际土壤微生物和酶活性的影响。

1 材料与方法

1.1 材料

本实验于 2019 年 3—10 月在福建农林大学 (旗山校区) 国家菌草工程技术研究中心育苗基地进行。选取抗盐碱能力强的巨菌草为材料, 进行土培盆栽实验。每盆 (高 25 cm, 直径 30 cm) 装取土壤 4.5 kg, 扦插 2 根巨菌草扦插杆, 出苗后间苗到 1 株。该实验基础土壤为自然土, 土壤理化性质: pH 值 7.42、含盐量 $0.667 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、碱解氮含量 $0.133 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效磷含量 $0.335 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

1.2 方法

巨菌草生长 1 个月后进行盐碱胁迫实验。预实验结果表明, 当盐碱浓度达到 14‰ 时, 巨菌草无法存活, 因此, 本实验设置 7 个盐碱胁迫梯度 [土壤盐碱浓度: 0 (CK)、2‰、4‰、6‰、8‰、10‰、12‰], 每个梯度设置三个重复。所用盐碱成分为 Na_2CO_3 和 NaHCO_3 , 按照摩尔比 1:1 混合。胁迫完成后全生育期充足供水。

盐碱胁迫 90 d 后, 取根际土壤 2 份, 1 份立即存于 -80°C 冰箱, 用于测定土壤微生物多样性, 1 份自然风干, 用于测定土壤多酚氧化酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶活性和碱解氮、速效磷、速效钾、有机质含量。土壤酶活性参考严昶升 (1988) 和林先贵 (2010) 的方法测定; 土壤养分参考鲁如坤 (2000) 和鲍士旦 (2000) 的方法测定。

微生物多样性测定采用 Illumina 高通量测序分析。采用福州麦力公司快速无毒通用 DNA 提取试剂盒, 分别提取真菌和细菌 DNA; 利用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测抽提的基因组 DNA, 进行 PCR

扩增, 在 ITS1F-ITS2R 和 338F_806R 测序区域合成带有 barcode 的特异引物。PCR 扩增步骤: 首先 95°C 预变性 2 min; 然后 98°C 变性 10 s, 62°C 退火 30 s, 68°C 延伸 30 s, 共 27 个循环; 最后延伸 68°C 10 min。接着进行荧光定量, 参照电泳初步定量结果, 将 PCR 产物用 QuantiFluor-ST 蓝色荧光定量系统 (Promega 公司) 进行检测定量, 选择符合测序要求的样品, 由美吉生物公司完成测序。按照每个样本的测序量要求, 进行相应比例的混合。最后进行 Miseq 文库的构建与测序。

1.3 数据处理

测定结果统计与分析采用 Excel 2007 软件和 SPSS 19.0 软件进行处理, 土壤理化性质指标为平行样均值 $\pm$ 标准差, 对各处理间各类指标的差异进行差异显著性检验 ($P < 0.05$) 以及 Pearson 相关性分析。

使用 Usearch、Mothur 软件计算 97% 的相似度分类单位 (operational taxonomic units, OTU) 数量、高级信息 OTU 丰度、Alpha 多样性及聚类等 (Paul et al., 2004; Susan et al., 2010)。

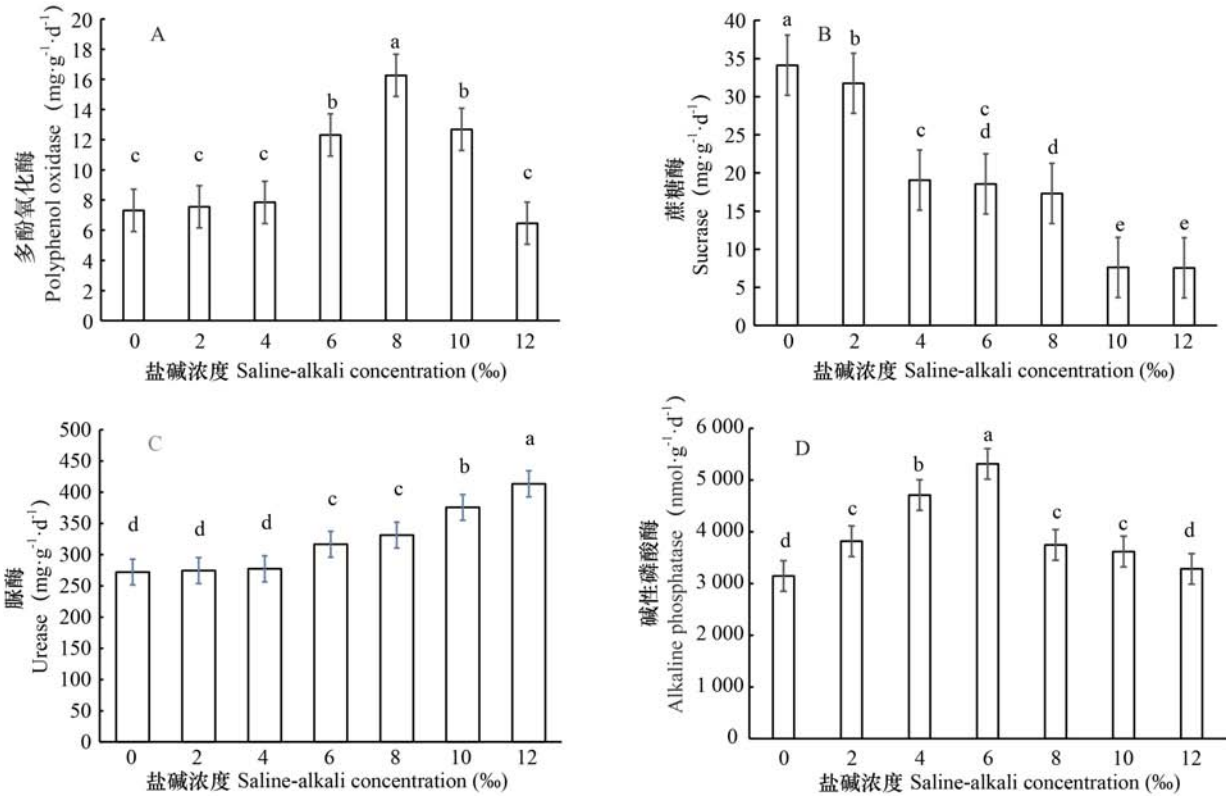
2 结果与分析

2.1 不同盐碱胁迫下巨菌草根际土壤酶活性的变化

如图 1 所示, 随着土壤盐碱浓度的增加, 巨菌草根际土壤多酚氧化酶活性呈先升高后降低趋势 (图 1:A), 土壤盐碱浓度在 6‰~10‰ 时, 显著高于对照组 ($P < 0.05$); 根际土壤蔗糖酶活性呈逐渐降低趋势 (图 1:B), 土壤盐碱浓度在 2‰~12‰ 时, 显著低于对照组 ($P < 0.05$); 根际土壤脲酶活性, 随盐碱浓度呈逐渐升高趋势 (图 1:C), 在 6‰~12‰ 盐碱浓度区间时, 显著高于对照组 ($P < 0.05$); 根际土壤碱性磷酸酶活性, 随土壤盐碱浓度的增加, 呈先升高后降低趋势 (图 1:D), 但在土壤盐碱浓度超过 6‰ 时, 活性逐渐降低, 且与对照组差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2 巨菌草根际土壤微生物对盐碱胁迫的响应

2.2.1 盐碱胁迫下巨菌草根际土壤微生物的多样性指数分析 对巨菌草产量有显著差异的处理 (0‰、6‰ 和 12‰) (图 2) 进行微生物多样性分析。如表 1 所示, 各梯度间的真菌有效序列有显著差异, 与 6‰ 相比, 12‰ 的真菌有效序列减少了 3.33% ($P < 0.05$); 进行 OTU 聚类后, 真菌 OTU 数量在土



不同字母表示各处理间差异显著 ($P<0.05$) ; 相同字母表示差异不显著 ($P>0.05$) 。下同。
Different letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$) ; The same letter indicates no significant differences ($P>0.05$) . The same below.

图 1 不同盐碱胁迫下巨菌草根际土壤酶活性
Fig. 1 Enzyme activities in rhizosphere soil of giant juncao under different saline-alkali stresses

壤盐碱浓度为 12‰ 时最低,比 6‰和 0‰分别减少了 19.7%和 27.2%。细菌有效序列在各处理间均有显著差异,其中土壤盐碱浓度为 6‰时最高 ($P<0.05$) ;细菌 OTU 数量在土壤盐碱浓度为 12‰时,与 6‰和 0‰时相比,分别减少了 20.7%和 26.9%。

如表 2 所示,根际土壤中真菌和细菌的 Chao 指数和 Ace 指数均会随着盐碱浓度的升高而降低,且不同处理之间差异显著,Shannon 指数也随盐碱浓度的升高而降低。通过 Chao 指数和 Ace 指数可以看出,巨菌草的根际土壤真菌和细菌群落丰富度与 OTUs 变化基本一致。本研究中细菌、真菌的 Simpson 优势度指数均值随盐碱浓度的升高而升高,但变化不显著。

2.2.2 盐碱胁迫下巨菌草根际土壤真菌群落组成分析 根据测序分类的结果,以物种至少在一个样本中的相对丰度达到 0.1%以上为标准,测得的真菌可以归属为 4 门 8 纲 14 目 24 科 32 属。如图

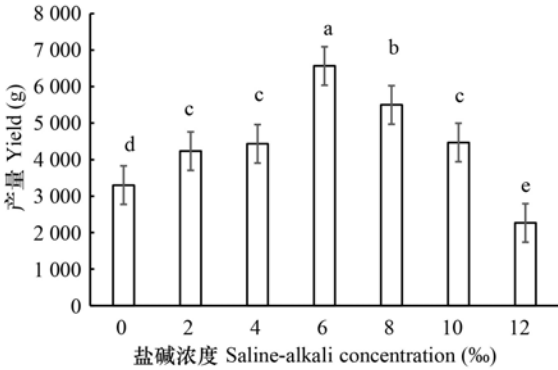


图 2 巨菌草在不同盐碱胁迫下产量
Fig. 2 Yield of giant juncao under different saline-alkali stresses

3 所示,根际土壤真菌在纲水平上的相对丰度差异情况如下:粪壳菌纲 (Sordariomycetes)、散囊菌纲 (Eurotiomycetes) 和 unclassified_p_Ascomycota 的相

表 1 巨菌草根际土壤微生物有效序列及 OTUs

Table 1 Effective sequences and OTUs of soil microorganisms in rhizosphere of giant juncao

盐碱浓度 Saline-alkali concentration (‰)	真菌有效序列 Valid sequence of fungi	分类单位 OTUs	细菌有效序列 Valid sequence of bacteria	分类单位 OTUs
0	73 194±1 230.500ab	672±42.900a	60 181±75.000b	1 474±2.000a
6	74 076±869.670a	609±50.540a	66 441±304.450a	1 359±30.660b
12	71 582±782.200b	489±41.100b	61 638±1 547.660b	1 077±61.990c

注: 不同字母表示各处理间差异显著 ($P<0.05$); 相同字母表示差异不显著 ($P>0.05$)。下同。

Note: Different letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$); The same letter indicates no significant differences ($P>0.05$). The same below.

表 2 巨菌草根际土壤微生物 Alpha 多样性指数

Table 2 Alpha diversity indexes of soil microorganisms in rhizosphere of giant juncao

类别 Type	盐碱浓度 Saline-alkali concentration (‰)	Chao 指数 Chao index	Ace 指数 Ace index	Shannon 指数 Shannon index	Simpson 指数 Simpson index
真菌 Fungi	0	806.728±14.342a	783.267±9.261a	4.132±0.209a	0.036±0.010a
	6	724.379±1.799b	726.966±4.427b	3.978±0.029ab	0.044±0.004a
	12	620.120±18.401c	604.483±3.779c	3.748±0.140b	0.048±0.008a
细菌 Bacteria	0	3 752.922±63.943a	3 778.422±62.682a	6.867±0.039a	0.003±0.000b
	6	3 149.800±236.510b	3 115.390±186.170b	6.397±0.119b	0.005±0.000b
	12	2 211.270±166.890c	2 239.660±144.270c	5.454±0.117c	0.002±0.001a

对丰度在土壤盐碱浓度为 12‰时分别为 68.5%、16.3%、8.1%, 均高于其他两种处理; 座囊菌纲 (Dothideomycetes) 的相对丰度在土壤盐碱浓度为 12‰时, 急剧减少, 只有 2.5%。

2.2.3 盐碱胁迫下巨菌草根际土壤细菌群落组成分析 如图 4 所示, 土壤细菌在纲水平上的相对丰度差异情况如下: 盐碱浓度为 12‰时, 巨菌草根际土壤中, 绿弯菌纲 (Chloroflexia)、拟杆菌纲 (Bacteroidia)、芽单胞菌纲 (Gemmatimonadetes) 和 δ -变形菌纲 (δ -Proteobacteria) 的相对丰度分别为 8.5%、13.5%、5.6% 和 3.7%, 均高于其他两种土壤生境; α -变形菌纲 (α -Proteobacteria) 和 γ -变形菌纲 (γ -Proteobacteria) 的相对丰度在土壤盐碱浓度为 6‰时, 占比分别为 23.03% 和 8.8%, 大于土壤盐碱浓度为 12‰和 0‰时的土壤生境; 厌氧绳菌纲 (Anaerolineae) 的相对丰度随土壤盐碱浓度升高而减少, 在 12‰盐碱土壤中仅有 0.007%。

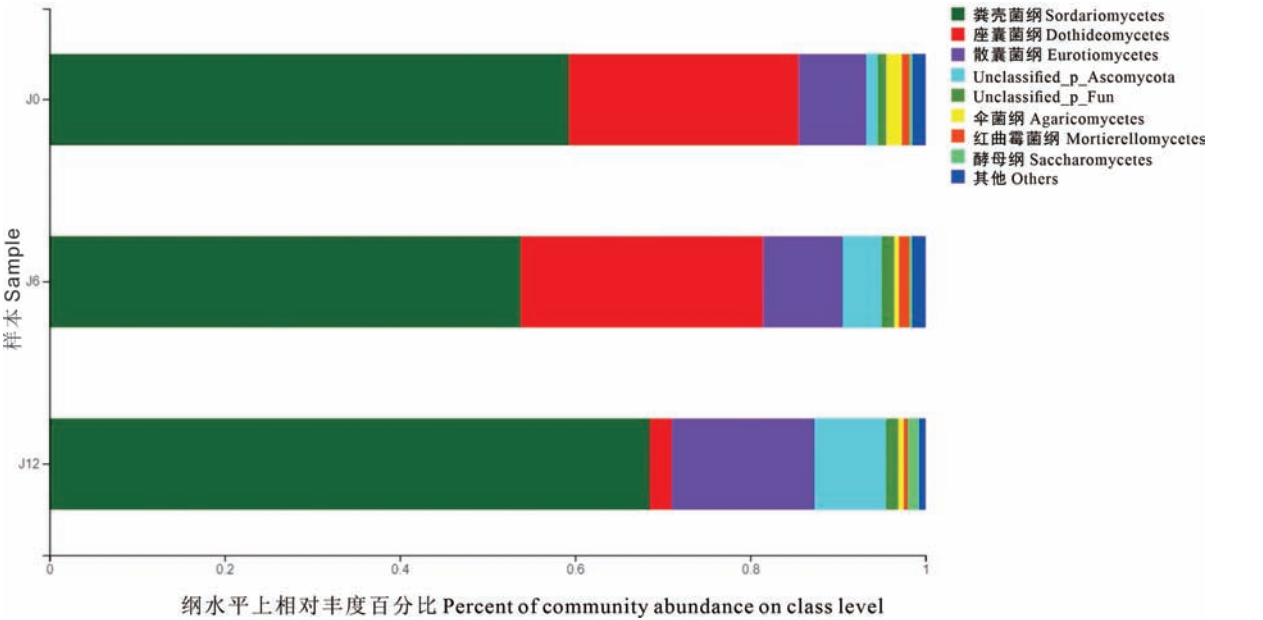
2.3 种植巨菌草前后土壤盐碱及营养元素的变化 如表 3 所示, 种植巨菌草后的土壤盐碱度均有

降低。种植巨菌草对土壤碱度的中和能力随盐碱浓度的升高逐渐减弱, 对土壤盐度的中和能力在中低盐碱浓度随盐碱浓度的升高而升高, 但浓度超过 8‰时逐渐减弱。

如表 4 所示, 种植巨菌草后土壤碱解氮、速效磷和速效钾含量均显著小于未种植巨菌草的土壤 ($P<0.05$), 且盐碱浓度为 6‰时的碱解氮、速效磷和速效钾含量均显著大于盐碱浓度为 12‰的土壤 ($P<0.05$)。土壤有机质含量随盐碱浓度的升高显著减少 ($P<0.05$)。种植巨菌草后的土壤有机质含量显著高于未种植巨菌草的土壤 ($P<0.05$)。

3 讨论与结论

3.1 盐碱胁迫对巨菌草根际土壤酶活性的影响 土壤酶在土壤环境中通过不同微生物类群生理代谢产生 (Baldrian, 2009), 是反映土壤肥力的重要指标 (Petric et al., 2011; You et al., 2014)。土壤酶活性的变化反映了土壤微生物对环境改变



J0,J6,J12 分别表示盐碱浓度为 0‰,6‰和 12‰时的巨菌草根际土壤。下同。
J0, J6, J12 indicate giant juncao rhizosphere soil when the saline-alkali concetration is 0‰, 6‰ and 12‰, respectively. The same below.

图 3 根际土壤中真菌在纲水平上的相对丰度
Fig. 3 Relative abundance of fungi in rhizosphere soil at class level

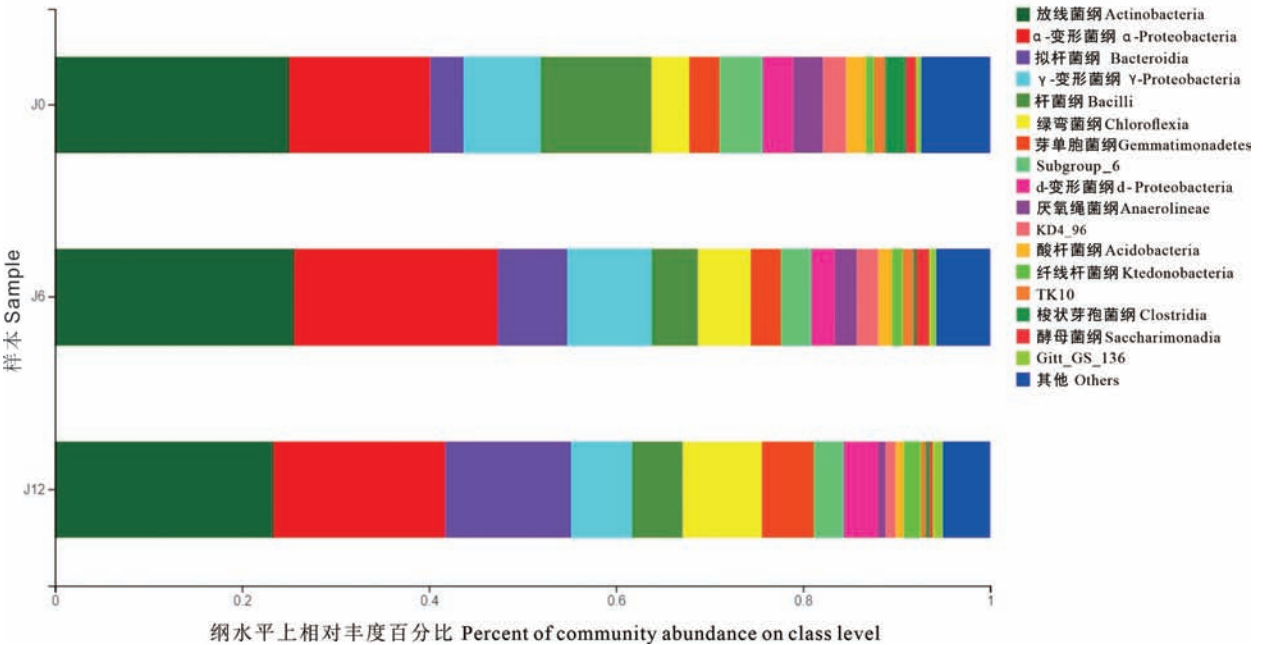


图 4 根际土壤中细菌在纲水平上相对丰度
Fig. 4 Relative abundance of bacteria in rhizosphere soil at class level

的响应机制(Cusack et al., 2011)。土壤多酚氧化酶是抗氧化酶的一种,本研究中,在盐碱浓度为 6‰~ 10‰时,显著升高 68.5%~ 122.4% ($P < 0.05$)。潘羿壅等(2018)发现植物通过抗氧化酶作用降低氧化伤害,维持其正常生理代谢,本研究巨菌草在中低程度盐碱土壤中,多酚氧化酶浓度

较高,说明巨菌草可以较好地适应盐碱环境。蔗糖酶可以将碳水化合物水解成微生物繁殖所需要的养分,其活性可以用来表征土壤生物学活性,作为评价土壤熟化程度的指标(耿玉清和王冬梅, 2010)。陈孔飞等(2020)研究发现沙枣林土壤中蔗糖酶活性随盐碱浓度升高而降低,与本文研究结果蔗糖酶在 2‰~12‰ 盐碱浓度时显著降低 6.9%~77.8% ($P<0.05$) 相一致,说明巨菌草根际土壤微生物活性随盐碱浓度的升高显著降低。脲酶在土壤中很活跃,直接参与到土壤中有机氮的转化过程中,土壤中脲酶活性的提高有助于将有机氮转化为可被植物直接利用的有效氮(薛冬等, 2005)。颜路明和郭详泉(2017)研究发现,经过盐碱处理的香樟幼苗根际土壤中的脲酶活性,在一定浓度的盐碱胁迫下有升高趋势,与本研究结果基本一致,说明巨菌草在中高浓度盐碱土壤环境中仍有较强的氮素转化能力,对盐碱土壤环境有较好的适应性。土壤磷酸酶活性有酸性、中性和碱性 3 种(Frankenberger et al., 1983),其活性大小影响土壤中有机磷的循环速度且活性易受 pH 影响(王涵等, 2008)。本研究中,碱性磷酸酶在盐碱浓度为 2‰~10‰ 时,显著升高 15.0%~68.9% ($P<0.05$)。刘磊(2017)研究发现,两种甜菜根际土壤的碱性磷酸酶随处理水平的增加呈“中-高-低”的趋势,与本研究结果一致,这充分印证了巨菌草在中低浓度盐碱环境中能较好生长。也有不同观点,如杨晓娟等(2013)和唐健等(2016)的研究表明,林地土壤的磷酸酶与 pH 值正相关,其原因可能是土壤酶活性受到林龄的影响显著,受 pH 的影响不大。综上所述,本研究发现,中度盐碱胁迫对巨菌草的根际土壤脲酶、多酚氧化酶、碱性磷酸酶活性有促进作用,而当土壤盐碱浓度超过 8‰ 时,巨菌草的根际土壤多酚氧化酶、碱性磷酸酶和蔗糖酶会受到抑制,这说明巨菌草在中低盐碱土壤中,能较好地维持正常生理代谢。

3.2 盐碱胁迫对巨菌草根际土壤微生物的影响

Lauber 等(2009)认为盐碱程度是影响土壤微生物群落结构的主要因素之一。在极端盐碱土壤中,分布着大量的喜盐碱菌类,而非耐盐碱菌类则不占有优势(石伟, 2011; 李新, 2015; 李新等, 2016)。在不同程度盐碱土壤中,耐盐碱的菌株为主要组分,本研究详细描述了巨菌草根际土壤真菌、细菌在纲水平上的表现。在真菌群落内,纲水

平下的粪壳菌纲、散囊菌纲和 unclassified_P_Ascomycota,均与土壤盐碱浓度正相关,逐渐成为优势菌群;纲水平下的座囊菌纲相对丰度均与土壤盐碱浓度负相关,逐渐成为劣势菌群。在细菌群落内,纲水平下的绿弯菌纲、拟杆菌纲、芽单胞菌纲和 δ -变形菌纲丰度随土壤盐碱浓度升高而提高,逐渐成为优势菌群,其耐盐碱性比其他菌群更强;纲水平下的放线菌纲和 γ -变形菌纲丰度,均随土壤盐碱浓度增加而减少,逐渐成为劣势菌群,以上结论与李新(2015)在不同程度盐碱胁迫的条件下得到的土壤微生物优势菌群高度一致。

结合巨菌草地上部产量,分析根际土壤微生物群落结构发现,真菌、细菌的有效序列数与巨菌草的产量正相关($P<0.05$),真菌 OTUs 和细菌 OTUs 与土壤盐碱浓度负相关($P<0.01$)。根际土壤微生物 Chao 指数、Ace 指数、Shannon 指数均会随盐碱浓度升高而降低,表明土壤盐碱浓度越高,其根际土壤中的细菌类群越少,与前人研究结果基本一致(Karen & Pamela, 2006)。范俊岗等(1995)的研究还证实,根系分泌物中含有助于植物生长的植物生长素及氨基酸,可促进产量的提高,由此推测微生物结构发生变化,也可能是受植物根系分泌物的影响,根系分泌物为根际土壤微生物系统提供所需要的碳源和能源等充足的营养条件,还影响着根际微生物的多样性(田晴等, 2020)。本研究中,座囊菌纲在盐碱浓度 6‰ 时为优势菌纲,而在 12‰ 盐碱浓度时数量减少,可能为巨菌草的促生菌类,这与叶文雨等(2020)的研究长势良好的巨菌草根际土壤优势菌纲为座囊菌纲等相一致,说明巨菌草根际土壤微生物群落数量会随盐碱浓度升高而减少,但是会出现相应的优势菌群来维持土壤微环境的平衡。

3.3 种植巨菌草对土壤盐碱浓度及营养元素的影响

土壤 pH 值是反应土壤酸碱化程度的主要指标,也是影响土壤肥力的重要因素之一(陈苗苗, 2017)。种植巨菌草后的土壤 pH 值减小,可解释为植物死去的根叶在腐解过程中,形成大量的有机酸类加上植物根系分泌的有机酸,对碱性盐类起到了中和作用(涂书新等, 2000)。减小幅度随着土壤盐碱梯度的升高而逐渐降低,说明巨菌草对高浓度盐碱胁迫的调节能力较为一般,吴振振等(2016)研究发现,盐碱土壤的 pH 随甘草种植时间的增加呈下降趋势,与本研究结果一致。导致土壤

表 3 种植巨菌草前后土壤盐碱的变化

Table 3 Changes of soil pH and salt content before and after giant juncao cultivation

盐碱浓度 Saline-alkali concentration (‰)	原土壤 Original soil	种植后土壤 Post cultivated soil		种植前后土壤含盐量及 pH 差值 Differences of soil salt content and pH before and after cultivation	
	pH 值 pH value	pH 值 pH value	含盐量 Salt content (g · kg ⁻¹)	pH 值 pH value	含盐量 Salt content (g · kg ⁻¹)
0	7.420±0.020	7.210±0.015	0.533±0.058	0.210±0.006a	0.134±0.058e
2	8.770±0.015	8.610±0.012	1.167±0.208	0.170±0.006b	1.500±0.208d
4	9.230±0.012	9.060±0.010	2.800±0.173	0.170±0.006b	1.867±0.173c
6	9.670±0.015	9.510±0.012	4.700±0.200	0.170±0.021b	1.967±0.200c
8	10.020±0.006	9.860±0.015	5.733±0.208	0.160±0.010b	2.934±0.208a
10	10.310±0.006	10.200±0.006	8.267±0.231	0.100±0.006c	2.400±0.231b
12	10.420±0.020	10.310±0.010	10.800±0.100	0.110±0.017c	1.867±0.100c

表 4 种植巨菌草前后土壤氮磷钾变化

Table 4 Changes of soil nitrogen, phosphorus and potassium before and after giant juncao cultivation

土壤类型 Soil type	盐碱浓度 Saline-alkali concentration (‰)	碱解氮 Alkaline nitrogen (g · kg ⁻¹)	速效磷 Available phosphorus (g · kg ⁻¹)	速效钾 Available potassium (g · kg ⁻¹)	有机质 Organic matter (g · kg ⁻¹)
未种植巨菌草 No giant juncao cultivation	6	0.123±0.008 *	0.075±0.004 *	0.292±0.004 *	0.069±0.009 *
	12	0.109±0.010 *	0.073±0.003 *	0.244±0.002 *	0.052±0.004
种植巨菌草 Giant juncao cultivation	6	0.074±0.006	0.052±0.003	0.173±0.0188	0.111±0.017 *
	12	0.057±0.004	0.046±0.004	0.126±0.020	0.093±0.011 *

注：* 表示在 0.05 水平上差异显著。
Note: * indicates significant differences at 0.05 level.

理化性质恶化的一个重要原因是土壤盐分浓度过高,土壤盐分的变化情况是衡量盐土改良效果的关键指标(陈琴,2012)。本研究中,各个盐碱梯度的土壤种植巨菌草后,含盐量均有一定程度减小,这可能是因为巨菌草生长发育需从土壤中吸收一定的盐分。李瑞利(2010)研究发现,种植五种耐盐植物后,土壤含盐量明显下降,尤其是在表层的根系层,这与本研究结果保持一致。土壤含盐量减小幅度随土壤盐碱梯度的升高呈先升高后降低趋势,这说明一定程度的含盐量可能会促进巨菌草生长发育及对土壤盐分的吸收,但在土壤含盐量过高时,巨菌草生长发育受到抑制,对土壤盐度的改善能力也随之减弱。种植巨菌草后,盐碱土壤中的碱解氮、速效磷和速效钾含量均显著小于未种植土壤,说明巨菌草能在盐碱环境中较好地吸收土壤中的速效养分,维持正常生长,从而适应该盐碱土壤环境。

综上所述,巨菌草能通过调节酶的浓度来适应中低浓度盐碱环境,且在不同程度的盐碱土壤中,产生相应的优势菌群来适应该环境。种植巨菌草对 中低浓度盐碱土壤有一定改良作用,显著提高了土壤有机质含量,且 pH 值和含盐量会有一定程度减小,其改良能力随盐碱浓度的升高逐渐减弱。

参考文献:

BALDRAIN P, 2009. Microbial enzyme-catalyzed processes in soils and their analysis [J]. Plant Soil Environ, 55(9): 370-378.

BAO SD, 2010. Soil agronomic analysis [M]. 3rd ed. Beijing: China Agricultural Press; 22-114. [鲍士旦, 2010. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社; 22-114.]

CHEN GC, HE ZL, WANG YJ, 2004. Impact of pH on microbial biomass carbon and microbial biomass phosphorus in red soils [J]. Pedosphere, 14(1): 9-15.

CHEN KF, ZHANG RZ, CAI LQ, et al., 2020. Effects of

- salinization on soil nutrients and enzyme activities in *Elaeagnus angustifolia* forest [J]. Territory Nat Res Stud, 4 (5): 60–64. [陈孔飞, 张仁陟, 蔡立群, 等, 2020. 盐渍化对沙枣林土壤养分和酶活性的影响 [J]. 国土与自然资源研究, 4(5): 60–64.]
- CHEN MM, 2017. Evaluation of soil improvement effects of different tree species on coastal saline land in the Yellow River Delta [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University: 15–17. [陈苗苗, 2017. 不同树种对黄河三角洲滨海盐碱地的土壤改良效应评价 [D]. 泰安: 山东农业大学: 15–17.]
- CHEN Q, 2012. Research on the effect of willow on fertilization and improvement of coastal saline soil [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University: 33–35. [陈琴, 2012. 柳树对滨海盐土的培肥改良效应研究 [D]. 南京: 南京林业大学: 33–35.]
- CUSACK DF, SILVER WL, TORN MS, et al., 2011. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests [J]. Ecology, 92(3): 621–632.
- FANG JG, 1995. Plant root secretion and its significance in forestry [J]. Plant Res, 15(2): 246–251. [范俊岗, 1995. 植物根系分泌及其在林业中的意义 [J]. 植物研究, 15(2): 246–251.]
- FRANKENBERGER JR, JOHANSON JB, NELSON CO, 1983. Urease activity in sewage sludge amended soils [J]. Soil Biol Biochem, 15(5): 543–549.
- GENG YQ, WANG DM, 2010. Research progress on the determination method of soil hydrolase activity [J]. Chin J Eco-Agric, 20(4): 387–394. [耿玉清, 王冬梅, 2010. 土壤水解酶活性测定方法的研究进展 [J]. 中国生态农业学报, 20(4): 387–394.]
- GUAN SY, 1986. Soil enzymes and their research methods [M]. Beijing: Agricultural Press: 56. [关松荫, 1986. 土壤酶及其研究法 [M]. 北京: 农业出版社: 56.]
- KAREN MC, PAMELA AM, 2006. The influence of tropical plant diversity and composition on soil microbial communities [J]. Microbial Ecol, 52(2): 226–238.
- LAUBER CL, HAMAMDY M, KNIGHT R, et al., 2009. Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale [J]. Appl Environ Microbiol, 75(15): 5111–5120.
- LI RL, 2010. Study on salt tolerance mechanism of two typical halophytes and application of salt tolerant plants to improve saline soil [D]. Tianjin: Nankai University: 56–58. [李瑞利, 2010. 两种典型盐生植物耐盐机理及应用耐盐植物改良盐渍土研究 [D]. 天津: 南开大学: 56–58.]
- 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]. Chin 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 X, 2015. Study on microbial diversity of saline-alkali soils with different salinity levels [D]. Hohhot: Inner Mongolia Normal University: 24–25. [李新, 2015. 不同盐碱程度盐碱土壤微生物多样性研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古师范大学: 24–25.]
- LIN XG, 2010. Principles and methods of soil microbiology research [M]. Beijing: Higher Education Press: 128. [林先贵, 2010. 土壤微生物研究原理与方法 [M]. 北京: 高等教育出版社: 128.]
- LIN XS, LIN ZX, LIN DM, et al., 2013a. Assessment on salt resistance at seedling stage of 5 species of juncao under NaCl stress [J]. J Fujian Agric Univ(Nat Sci Ed), 42(2): 195–201. [林兴生, 林占熿, 林冬梅, 等, 2013a. 5 种菌草苗期抗盐性的评价 [J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 42(2): 195–201.]
- LIN XS, LIN ZX, LIN H, et al., 2013b. Physiological responses and alkaline-tolerance evaluation on 5 species of juncao under alkaline stress during seeding stage [J]. Plant Physiol J, 49(2): 167–174. [林兴生, 林占熿, 林辉, 等, 2013b. 五种菌草苗期对碱胁迫的生理响应及抗碱性评价 [J]. 植物生理学报, 49(2): 167–174.]
- LIN ZX, TONG JF, 2008. *Pennisetum* sp. Lin planting method and its application as biomass energy power generation: CN200810071521.0 [P]. [林占熿, 童金阜, 2008. 巨菌草种植方法及其作为生物质能源发电的应用: CN200810071521.0 [P]. 2008–12–17.]
- LIN ZX, 2013. Juncao science [M]. 3rd ed. Beijing: National School of Administration Press: 14–15. [林占熿, 2013. 菌草学 [M]. 3 版. 北京: 国家行政学院出版社: 14–15.]
- LIN ZX, LIN DM, SU DW, et al., 2015. Effect of different salt-affected soils on biological characteristics of *Pennisetum* sp. [J]. SW Chin J Agric Sci, 28(2): 675–680. [林占熿, 林冬梅, 苏德伟, 等, 2015. 不同类型盐渍地对巨菌草生物学特性的影响初探 [J]. 西南农业学报, 28(2): 675–680.]
- LIN ZX, SU DW, LIN H, et al., 2019. Constructing an ecological barrier by juncao along the Yellow River and its industrial application [J]. J Fujian Agric For Univ(Nat Sci Ed), 48(6): 803–812. [林占熿, 苏德伟, 林辉, 等, 2019. 黄河菌草生态安全屏障建设的研究与应用 [J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 48(6): 803–812.]
- LIU L, 2017. Effects of mixed alkaline salts on root enzymes and rhizospheric microorganisms of sugar beet seedlings [D]. Harbin: Northeast Agricultural University: 33–35. [刘磊, 2017. 混合碱性盐对甜菜苗期根系及根际土壤酶和微生物的影响 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学: 33–35.]
- LU RK, 2000. Soil agrochemical analysis methods [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press: 34–38. [鲁如坤, 2000. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社: 34–38.]
- MA L, MA K, YANG GL, et al., 2015. Effects of continuous potato cropping on the diversity of soil microorganisms [J]. Chin J Eco-Agric, 23(5): 589–596.
- MO JJ, PENG SC, YE CH, et al., 2016. Effects of salt stress on microbial biomass and enzyme activities in rhizospheric soil of sugarcane [J]. Guangdong Agric Sci, 43(6): 103–108.

- NIU SQ, JING CH, LIAO SQ, et al., 2013. Bacterial population structure diversity in saline-alkali soil in Hexi corridor [J]. J N Norm Univ (Nat Sci Ed), 49(2): 90–95. [牛世全, 景彩虹, 廖世齐, 等, 2013. 河西走廊盐碱土细菌种群结构多样性的研究 [J]. 西北师范大学学报 (自然科学版), 49(2): 90–95.]
- PAN YY, 2018. Study on the response mechanism of the growth physiological characteristics of *Pennisetum giganteum* z.x.Lin to salt-alkali mixed stress [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University: 25–29. [潘羿璿, 2018. 巨菌草生长生理特性对盐碱混合胁迫的响应机制研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学: 25–29.]
- PAUL FK, JOSEPHINE YA, 2004. Bacterial diversity in aquatic and other environments: what 16s rdna libraries can tell us [J]. Fems Microbiol Ecol, 47(2): 161–177.
- PETRIC I, PHILIPPOT L, ABBATE C, et al., 2011. Inter-laboratory evaluation of the ISO standard 11063 “Soil quality-method to directly extract DNA from soil samples” [J]. J Microbiol Method, 84(3): 454–460.
- PENG L, YANG YF, HOU YM, et al., 2014. The biosafety assessment of introduced *Pennisetum* sp. in Fujian Province, China [J]. Fujian J Agric Sci, 29(11): 1132–1137. [彭露, 杨一帆, 侯有明, 等, 2014. 福建省引种巨菌草 *Pennisetum* sp. 的生物安全性评价 [J]. 福建农业学报, 29(11): 1132–1137.]
- SHI W, 2011. Screening and resistance-analysis of microorganism in extreme saline-alkaline soil [D]. Harbin: Northeast Forestry University: 32–33. [石伟, 2011. 极端盐碱土壤细菌的分离筛选及抗盐特性研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学: 32–33.]
- SUSAN MH, DAVID MW, HILARY GM, et al., 2010. Ironing out the wrinkles in there biosphere through improved OTU clustering [J]. Environ Microbiol, 12(7): 1889–1898.
- TANG J, DIAN ZY, WANG HL, et al., 2016. Assessment of soil fertility of continuous plantation of *Cunninghamia lanceolata* in main producing regions in Guangxi [J]. J For Environ, 36(1): 30–35. [唐健, 覃祚玉, 王会利, 等, 2016. 广西杉木主产区连栽杉木林地土壤肥力综合评价 [J]. 森林与环境学报, 36(1): 30–35.]
- TIAN Q, GAO DM, LI H, et al., 2020. Effects of wheat root exudates on the structure of fungi community in continuous cropping watermelon soil [J]. Chin Agric Sci, 53(5): 1018–1028. [田晴, 高丹美, 李慧, 等, 2020. 小麦根系分泌物对西瓜连作土壤真菌群落结构的影响 [J]. 中国农业科学, 53(5): 1018–1028.]
- TU SX, SUN JH, GUO ZF, et al., 2000. On relationship between root exudates and plant nutrition in rhizosphere [J]. Soil Environ Sci, 9(1): 64–67. [涂书新, 孙锦荷, 郭智芬, 等, 2000. 植物根系分泌物与根际营养关系评述 [J]. 土壤与环境, 9(1): 64–67.]
- WANG H, WANG G, HUANG YY, et al., 2008. Effects of pH changes on enzyme activities in acid soils [J]. Ecol Environ Sci, 17(6): 2401–2406. [王涵, 王果, 黄颖颖, 等, 2008. pH 变化对酸性土壤酶活性的影响 [J]. 生态环境, 17(6): 2401–2406.]
- WANG JL, HAN NN, FENG WZ, et al., 2018. Summary of research on engineering technology and equipment for soda saline-alkali soil remediation in Northeast China [J]. Agric Technol, 38(23): 1–4. [王景立, 韩楠楠, 冯伟志, 等, 2018. 东北苏打盐碱地整治工程技术与装备研究综述 [J]. 农业与技术, 38(23): 1–4.]
- WU ZZ, MA M, ZHANG XL, et al., 2016. Effects of licorice on soil physical and chemical properties and soil enzyme activities in saline-alkali soils in Xinjiang [J]. J Agric, 6(6): 24–29. [吴振振, 马森, 张旭龙, 2016. 甘草对新疆盐碱地土壤理化性质及土壤酶活性的影响 [J]. 农学学报, 6(6): 24–29.]
- XIE XC, ZHANG SH, WANG DS, et al., 2007. Ecotoxicological effects of abamectin on vegetable-growing soil microorganisms and enzymes activity [J]. Acta Pedol Sin, 44(4): 740–743.
- XUE D, YAO HY, HE ZL, et al., 2005. Relationships between red soil enzyme activity and fertility [J]. Chin J Appl Ecol, 16(8): 1455–1458. [薛冬, 姚槐应, 何振立, 等, 2005. 红壤酶活性与肥力的关系 [J]. 应用生态学报, 16(8): 1455–1458.]
- YAN CS, 1988. Soil fertility research methods [M]. Beijing: Agricultural Press: 234–286. [严昶升, 1988. 土壤肥力研究方法 [M]. 北京: 农业出版社: 234–286.]
- YAN LM, GUO XQ, 2017. Effects of salt-alkali stress on soil enzyme activities in the rhizosphere of *Cinnamomum camphora* seedlings [J]. Soils, 49(4): 733–737. [颜路明, 郭祥泉, 2017. 盐碱胁迫对香樟幼苗根际土壤酶活性的影响 [J]. 土壤, 49(4): 733–737.]
- YANG XJ, LIAO CY, LI XM, et al., 2013. Path analysis of soil enzyme activity and soil chemical properties of *Pinus sylvestris* forest in Yulin sandy area [J]. J Arid Land Resour Environ, 27(9): 109–112. [杨晓娟, 廖超英, 李晓明, 等, 2013. 榆林沙区樟子松林土壤酶活性与土壤化学性质的通径分析 [J]. 干旱区资源与环境, 27(9): 109–112.]
- YE WY, XIE XZ, XU YY, et al., 2020. High-throughput sequencing analysis of fungal community in rhizosphere soils of two plants formushroom cultivation (JUNCAO) [J]. Chin J Trop Crop, 41(3): 556–563. [叶文雨, 谢序泽, 许钰滢, 等, 2020. 基于高通量测序技术分析 2 种菌草根际土壤真菌群落多样性 [J]. 热带作物学报, 41(3): 556–563.]
- YOU YM, WANG J, HUANG XM, et al., 2014. Relating microbial community structure to functioning in forest soil organic carbon transformation and turnover [J]. Ecol Environ, 4(5): 1–15.
- ZHANG PH, HOU XD, WANG J, 2017. Causes and amelioration measures of saline-alkali land in Xinjiang region [J]. Mod Agric Technol, 4(24): 178–180. [张鹏辉, 侯宪东, 王健, 2017. 新疆地区盐碱地成因及治理措施 [J]. 现代农业科技, 4(24): 178–180.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202008037

招礼军, 权佳惠, 朱栗琼, 等. 不同生境下濒危植物膝柄木幼树的生态适应性 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 501–509.

ZHAO LJ, QUAN JH, ZHU LQ, et al. Ecological adaptability of endangered plant *Bhesa robusta* sapling in different habitats [J]. Guihaia, 2022, 42(3): 501–509.

不同生境下濒危植物膝柄木幼树的生态适应性

招礼军, 权佳惠, 朱栗琼*, 黄 瞳, 金 赞

(广西大学 林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004)

摘 要: 膝柄木是我国极度濒危植物,也是广西滨海过渡带天然植被的重要组成树种。为了解光因子对膝柄木天然更新的限制影响,该文对林缘、林窗、林下三种不同光照生境下膝柄木幼树的生理和生长指标的年际变化特征进行了研究。结果表明:(1)光合有效辐射不足影响了膝柄木幼树的生长。林下幼树的地径、株高和叶面积增长量显著降低,而生长于光照充足林缘生境的膝柄木幼树,其生长指标增长量最大。(2)随着光合有效辐射的减少,膝柄木幼树的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)的活性、可溶性蛋白含量、相对电导率和丙二醛(MDA)含量林缘生境显著高于林下生境的幼树,游离脯氨酸含量林下生境的幼树显著高于林缘和林窗生境的幼树。(3)随着光合有效辐射的减弱,林下生境幼树的叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量均高于林缘和林窗的膝柄木幼树,而叶绿素 a/b 林缘幼树较高;林缘生境的膝柄木幼树净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)在三种生境中最高;林下生境的膝柄木幼树的胞间 CO_2 浓度(C_i)高于其他两种生境,而水分利用效率(WUE)在 2—4 月林缘生境的膝柄木幼树最高,6—10 月林下生境的膝柄木幼树高于其他两种生境,12 月三种生境差异不显著。综上结果表明,光照因子是膝柄木幼树时期生长的限制因子之一,生长在林缘生境的幼树因接收到的光照较为充足,其生长状况要显著好于其他生境的幼树。

关键词: 生境, 光照, 膝柄木, 幼树, 生态适应性**中图分类号:** Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)03-0501-09

Ecological adaptability of endangered plant *Bhesa robusta* sapling in different habitats

ZHAO Lijun, QUAN Jiahui, ZHU Liqiong*, HUANG Tong, JIN Yun

(Forestry College, Guangxi University, Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Nanning 530004, China)

Abstract: *Bhesa robusta* is a critically endangered plant in China, which also is an important component of natural vegetation in the coastal ecotone of Guangxi. In order to learn about whether the light factor has the effects on the natural regeneration of *B. robusta* saplings or not, the interannual variation characteristics of physiological and growth indexes of *B. robusta* saplings under three different photosynthetic habitats of forest edge, forest gap, and understory were studied. The results were as follows: (1) The deficiency of photosynthesis active radiation affected the growth of *B. robusta* saplings, the growth of ground diameter, plant height, and leaf area of understory saplings decreased significantly, while the growth index of saplings growing in the forest edge with sufficient light was the largest. (2) With the decrease of photosynthesis active radiation, the contents of superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT),

收稿日期: 2020-11-05**基金项目:** 国家自然科学基金(31260093);广西自然科学基金(2013GXNSFAA019057) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31260093); Natural Science Foundation of Guangxi (2013GXNSFAA019057)]。**第一作者:** 招礼军 (1970-), 博士, 教授, 主要从事树木生理生态研究, (E-mail) zhlj-70@163.com。**通信作者:** 朱栗琼, 副教授, 主要从事植物形态与生理生态研究, (E-mail) liqiongzhu@163.com。

soluble protein, relative electrical conductivity, and malonaldehyde (MDA) of the *B. robusta* saplings under forest edge habitat were significantly higher than those in the understory habitat, and the free proline content of *B. robusta* sapling under the understory habitat were significantly higher than in forest edge and forest gap habitat. (3) With the decrease of photosynthesis active radiation, the photosynthetic pigment index chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoids of *B. robusta* sapling were increased in the understory habitat, and the chlorophyll a/b ratio of *B. robusta* sapling was higher in the forest edge habitat; The net photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (T_r) on the photosynthesis physiological target of *B. robusta* saplings in forest edge habitat were higher than those in understory and forest gap habitats; The intercellular CO_2 concentration (C_i) and water use efficiency (WUE) of *B. robusta* sapling in the understory were higher than those in forest gap and forest edge habitats. And WUE was the highest in the forest edge habitat from February to April, WUE of *B. robusta* saplings in the understory habitat were higher than those of the other two habitats in June to October, and there were almost no differences between the three habitats in December. All the above results indicate that the light factor is one of the limiting factors during the growth period of *B. robusta* sapling, and the growth of *B. robusta* sapling in the forest edge habitat is significantly better than that in the forest gap and understory habitats because of the abundant sunlight.

Key words: habitat, illumination, *Bhesa robusta* sapling, ecological adaptability

膝柄木 (*Bhesa robusta*) 是卫矛科 (Celastraceae), 卫矛亚科 (Subfam. Celastroideae) 的常绿乔木, 主要分布在广西, 其伴生种主要有豹皮樟、桃金娘等 (梁盛业, 1988)。膝柄木是高大的乔木, 主要生长在滨海过渡带, 在稳定滨海过渡带生态系统稳定和抵御台风等自然灾害的侵袭方面具有重要作用 (莫竹承等, 2008)。膝柄木的野外调查研究发现由于其植株的地理分布相距太远, 其种子发芽率与产量低, 且大多不育 (安家成等, 2017), 通过有性繁殖增加其种群数量的方法实施难度较大 (吴小巧等, 2004)。国外对膝柄木的研究寥寥无几, 但是国内开展了一些相关研究如对其伴生群落 (莫竹承等, 2013)、结构特征 (徐峰等, 1990)、扦插实验 (莫竹承等, 2008)、愈伤组织 (莫竹承等, 2015) 及种子催芽 (钟国贵等, 2016) 等。随着人类活动领域的扩大, 许多原生环境受到了强烈干扰, 生物多样性面临着巨大的威胁, 且膝柄木自身天然更新困难 (莫竹承等, 2008), 现已成为了国家濒危物种。在 1999 年公布的《国家重点保护野生植物名录 (第一批)》中, 已将膝柄木列为一级保护植物。在 1997—2001 年间广西进行的重点野生植物资源调查结果中显示膝柄木仅存 10 株 (刘演和宁世江, 2002), 膝柄木是我国一级保护濒危物种, 是该属唯一分布在我国的特有种, 现已处于极度濒危状态 (黄立新, 2006)。

光照是植株从种子萌发、发育、生长和完成自然更新整个生活史关键 (孙清琳等, 2019)。光因子能够影响植物的形态、分布和变化规律。种子在萌发以后进入幼苗期, 幼苗对外界因子的响应与其所处的生境关联较强。生长于林下的幼树,

由于郁闭的林冠遮挡了大部分入射的太阳光, 因其接收到的光照减少 (Parelle & Ducrey, 2006), 为适应弱光环境, 则会通过改变其光合生理特性和生理特性来适应环境, 使其形态可塑性发生改变 (Givnish, 1988)。在膝柄木天然更新的影响因素中, 光因子是影响其生长的重要环境因子之一, 加强环境中光因子对膝柄木影响的研究, 了解光因子在膝柄木天然更新中所起的作用, 对于膝柄木种群的扩大具有重要的意义。此外, 膝柄木对于研究我国和印度、老挝、新加坡等 10 国的植物区系之间的联系以及广西地植物学和植物生态学的研究具有重要的科学意义 (梁盛业, 1992)。如何科学合理地给膝柄木提供最适宜生长的环境, 了解膝柄木的生态适应性及其生长限制因子, 可为濒危树种膝柄木的有效保护提供理论指导, 同时也为濒危物种的生态恢复和保护提供理论依据。本研究以人工培育之后再移植到原生环境中的膝柄木幼树为研究对象, 通过对三种不同生境下的膝柄木幼树进行试验探究, 对比不同生境, 膝柄木幼树的生长特征、生理特性、光合色素等生长指标, 研究观测其对光合有效辐射需求的年际动态变化响应, 以揭示光在膝柄木幼树天然更新过程中的限制性影响, 同时探究膝柄木濒危原因, 从而为膝柄木的天然更新, 种群保护和生态恢复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地点位于广西东兴市东部江平镇巫头

村,地理位置为 $108^{\circ}07' E$ 、 $21^{\circ}32' N$,属湿热带季风气候区,海拔 $20\sim 40\text{ m}$ 。8 月份测定的试验地林缘、林窗和林下光合有效辐射分别为 $(1\,743\pm 138)\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $(1\,363\pm 96)\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $(176\pm 28)\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。试验前测定林缘、林窗、林下三种生境土壤 pH 值为 $4.1\sim 4.5$,有机质含量为 $20.96\sim 22.35\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全氮为 $1.21\sim 1.46\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,有效磷为 $4.8\sim 5.2\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效钾为 $31.88\sim 43.83\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,差异不显著。

1.2 材料与试验设计

试验材料采自广西东兴市东部江平镇巫头村 2009 年人工培育、长势良好的回种到原生地树林的林缘、林窗、林下三种生境中(通过采集种子进行人工培育)的膝柄木幼树。并于 2015 年 12 月至 2016 年 10 月期间选取自然条件下生长良好、植株基本一致的林缘、林窗和林下三种不同生境人工种植的膝柄木幼树,对其生长指标(地径、株高、叶面积)进行测定,每种生境下选择幼树各 3 株,此外在此期间的 2、4、6、8、10、12 月中旬选取不同生境下膝柄木幼树东南西北四个方向上树冠中部枝条下 $4\sim 6$ 片长势良好的成熟叶片,放入冰盒带回实验室,进行生理指标和光合指标的测定。在试验期间及时对幼树进行除草防治病虫害。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 苗木生长指标的测定 在试验开始前,在每株幼树的根茎处用红色布条绑住做好标记,用钢卷尺(精确度为 0.1 cm)测量膝柄木幼树根部作记号到顶芽的高度。用游标卡尺(精确到 0.01 mm)精确测量每株苗木根茎处的直径。同时,记录下每株树的叶片数量,使用激光叶面积仪测量叶面积。根据前后两次测得的数值差计算苗木的地径、叶面积和株高净增长量。

1.3.2 叶片生理生化指标的测定

1.3.2.1 抗氧化酶活性测定 超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性采用氮蓝四唑(nitroblue tetrazolium, NBT)光化还原法测定,依据 NBT 在光下可被还原,被还原后的核黄素在氧化物质的存在下氧化产生 $\text{O}_2^{\cdot-}$,NBT 被氧化后的 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 还原成蓝色甲脎,通过测定甲脎在 560 nm 处的吸光度来测量 SOD 活性(李合生等,2000)。

过氧化氢酶(catalase, CAT)活性采用紫外光吸收法测定,在单位时间内测定波长 240 nm 处吸光度的差值(Aebi, 1984)。

1.3.2.2 可溶性蛋白和游离脯氨酸含量测定 可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定,

依据考马斯亮蓝 G-250 在稀酸溶液中遇蛋白质变色的原理,通过在波长为 520 nm 处的吸光度值来计算可溶性蛋白含量(李合生等,2000)。

游离脯氨酸含量使用茚三酮比色法测定,在待测植物叶片中加入 3% 的磺基水杨酸溶液提取脯氨酸,再在脯氨酸提取液中加入冰醋酸和酸性印三酮,沸水浴加热,变色后加入甲苯离心后在分光光度计波长为 520 nm 处测定吸光度值(李合生等,2000)。

1.3.2.3 质膜透性和丙二醛(malonaldehyde, MDA)含量测定 MDA 含量采用硫代巴比妥酸法(thiobarbituric acid, TBA)测定,将 0.5 g 的植物样品中加入 5% 的三氯乙酸(trichloroacetic acid, TCA)研磨,将匀浆离心后取上清液加入 0.67% 的 TBA,煮沸后再次离心,测定上清液在 450 、 532 、 600 nm 处的吸光值(李合生等,2000)。

质膜透性采用电导仪法测定,将 2 g 大小切割一致的叶片放入真空干燥器内,加入 20 mL 的去离子水,抽气后缓缓放入空气,待叶片下沉后,取出烧杯静置 20 min 后用玻璃棒搅拌均匀,用电导仪测其初电导值(S_1),测完后将烧杯放入沸水浴中,用自来水冷却至室温后测其煮沸电导值(S_2),相对电导率(L)= S_1/S_2 (李合生等,2000)。

1.3.2.4 光合色素测定 光合色素采用丙酮-乙醇混合液提取法测定(李合生等,2000),依据叶绿素提取液可吸收可见光谱的原理,将待测的叶片剪碎,加入少量的石英砂和碳酸钙粉以及 95% 乙醇后研磨至组织变白,用 95% 的乙醇将滤纸上的色素洗入容量瓶中定容,根据 665 、 649 、 470 nm 波长处测得的吸光度值计算光合色素浓度,公式如下:

叶绿素 a 浓度: $C_a(\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}) = 13.95 A_{663} - 6.88 A_{645}$; 叶绿素 b 浓度: $C_b(\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}) = 24.96 A_{645} - 7.32 A_{633}$;

叶绿素 a/b 浓度: $C_{a/b}$ 浓度 = C_a/C_b ; 类胡萝卜素浓度: $C_{x+c} = (1\,000 \times A_{470} - 2.05 C_a - 114.8 C_b)/245$;

相应色素的含量($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) = $(C_i \times V \times d)/m$ 。

式中: C_i 为相应色素的浓度; V 表示提取液体积; d 表示稀释倍数; m 表示样品鲜重。

1.3.3 叶片光合生理指标测定 选择天气晴朗的上午($9:00\sim 11:00$),采用 Li-6400 光合测定仪对植株叶片净光合速率 P_n 、胞间 CO_2 浓度 C_i 、蒸腾速率 T_r 进行测定。并计算水分利用效率(water use efficiency, WUE) = P_n/T_r 。

1.4 数据处理

运用 Excel 软件整理数据,采用 SPSS 25.0 软件进行数据处理和分析,用单因素方差分析(one-way ANOVA)结合 Duncan 检验组间差异性,使用 Origin 2018 软件绘制图像。表格和图表中的数据均为平均值±标准偏差。

2 结果与分析

2.1 不同生境下膝柄木幼树的生长的影响

苗木的生长状况主要是通过其生长指标反映的。从表 1 可知林下生境的幼树由于接收到的光照较少,生长受到了抑制,其株高和叶面积的增长量随着时间的增加逐渐减少。生长在林缘的植株生长状况最好,其株高和叶面积的增长量均最大,与林窗的株高增长量和叶面积增长量之间都达到了显著差异($P<0.05$);生长在林缘的幼树由于得到的光合有效辐射显著高于林下,因此,林缘与林下的膝柄木幼树的各项生长指标都达到了显著差异($P<0.05$)。

表 1 不同生境下膝柄木幼树的生长量
Table 1 Growth of saplings of *Bhesa robusta* in different habitats

不同生境 Different habitats	地径增长量 Ground diameter increment	株高增长量 Plant height increment	叶面积增长量 Leaf area increment
林缘 Forest edge	12.69±0.50a	0.62±0.01a	3.60±0.19a
林窗 Forest gap	12.91±0.30a	0.54±0.02b	1.92±0.08b
林下 Understory	2.27±0.04b	0.51±0.02b	0.16±0.01c

注:表中数据均为平均值±标准偏差。不同小写字母表示在 0.05 水平上处理间差异显著。
Note: The data in the table are $\bar{x}\pm s$. Different lowercases indicate significant differences among treatments at 0.05 level.

2.2 不同生境的膝柄木植株生理生化特征的年际动态变化

SOD、CAT、MDA、可溶性蛋白、游离脯氨酸和相对电导率是植物重要的生理生化指标。图 1 是林缘、林窗、林下三种生境下膝柄木幼树的生理生化指标的年际变化,其中三种生境中幼树的抗氧化酶活性、可溶性蛋白、相对电导率和 MDA 的年际变化呈先增加后降低的趋势,游离脯氨酸含量则先降低后增加。生长于林缘的幼树生理指标与林下的差异显著,生长于林缘的幼树的 SOD 和 CAT、可溶性蛋白、相对电导率和 MDA 含量在一年

中显著高于林下,而林下膝柄木幼树的游离脯氨酸含量的年际值则高于林缘和林窗的幼树。

2.3 不同生境对膝柄木幼树光合色素的影响

光合色素体系是植物体内捕获光能的重要光合系统,在本试验中随着不同生境所接受到的光合有效辐射的变化,其光合色素的含量和组成也发生了显著变化。图 2 表明各生境膝柄木幼树的叶绿素 a、叶绿素 b 以及类胡萝卜素含量在一年中随着光合有效辐射呈先增加后减少的趋势,林下生境的膝柄木幼树的各光合色素含量在一年中显著地高于林缘和林窗生境的幼树,叶绿素 a/b 的值林下生境的幼树最低。

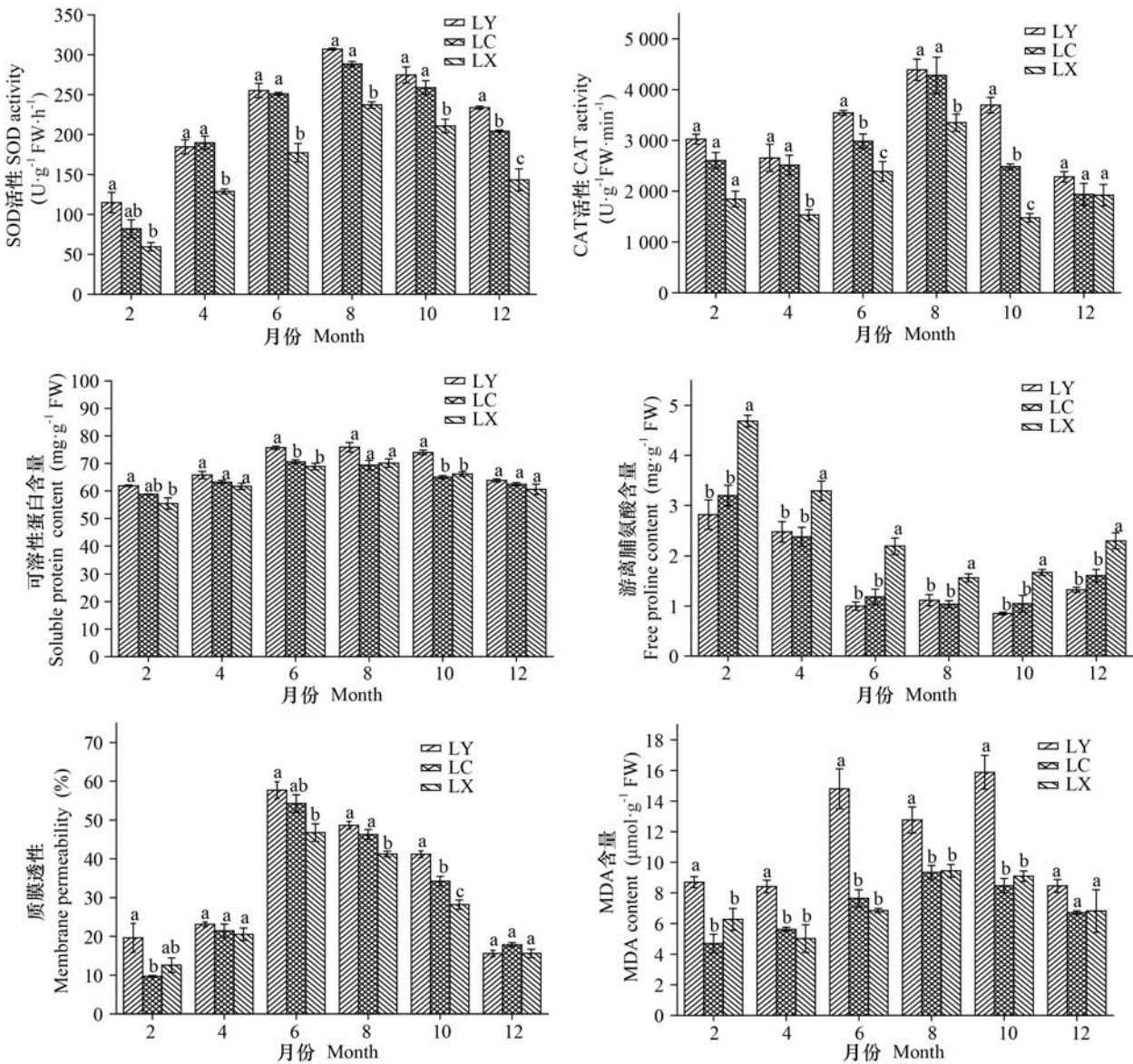
2.4 不同生境对膝柄木幼树叶片光合生理特征的影响

如图 3 所示,膝柄木幼树的 P_n 和 T_r 的年际变化趋势为先增加后降低。林缘幼树的 P_n 在 6 月份达到了最大值,而林窗幼树的 P_n 在 8 月份达到最大值,林缘幼树的 T_r 在 6 月份有最大值,在 8 月下降,在 8 月之后 T_r 又开始增加,而林下生境幼树的 P_n 和 T_r 总体上呈先增加后降低的趋势,但年际变化不大。膝柄木幼树的 C_i 和 WUE 则是先降低后增加的趋势。林下生境幼树 C_i 在一年中显著高于林缘生境。2—4 月林缘的 WUE 显著高于林下,在 6—12 月,林缘幼树的 WUE 逐渐低于林窗和林下生境,而林下生境幼树的 WUE 在 4 月份开始显著高于其他两种生境。

3 讨论与结论

3.1 膝柄木的生长适应性

植物为了生存要适应环境因子截然不同的生境,处于不利生境时,植株的生长就会受到环境因子的影响,从而使植株的生长受到阻碍,使种群的生存面临威胁。弱光会影响植物的生长,使植物干物质积累减少,影响植株开花结果和植株产量(Parelle & Ducrey, 2006)。也有研究表明适当的弱光条件能够促进植株花芽分化,提高植株的花芽数(Menzel & Simpson, 1988)。此外,有学者发现一些物种分布于林窗、林缘等不同生境其生长和发育并无显著差异,都能够实现其物种的更新(Hamerlynck & Knapp, 1994)。这说明了不同的物种由于其进化出不同的生理特性,对光的适应能力大有不同,而同一物种,处于不同的生境时其生理生态特性也会发生显著的变化(Matsubara et al., 2008)。不同的生境中特有的环境因子对植株的生长发育都具有显著影响(王艺和韦小丽, 2009)。



LY. 林缘; LC. 林窗; LX. 林下; SOD. 超氧化物歧化酶; CAT. 过氧化氢酶; MDA. 丙二醛。不同小写字母表示在 0.05 水平上处理间差异显著。下同。
LY. Forest edge; LC. Forest gap; LX. Understory; SOD. Superoxide dismutase; CAT. Catalase; MDA. Malonaldehyde. Different lowercases indicate significant differences among treatments at 0.05 level. The same below.

图 1 三种生境下膝柄木幼树生理生化指标变化

Fig. 1 Changes of physiological and biochemical indexes of sapling of *Bhesa robusta* in three habitats

光照不足还容易产生秧苗徒长现象,即植株表现为根系不发达、叶片稀少、植株生长缓慢及早衰现象(侯兴亮等,2002)。膝柄木幼树在林缘、林窗、林下三种生境下,相同的生长指标在不同生境的幼树中差异显著,在本研究中,生长于林缘的膝柄木幼树接受到的光照最好,其地径、株高和叶面积增长量均显著高于林下生长的膝柄木幼树,光合有效辐射的不足,使得林下生境膝柄木幼树的地

径、株高、叶面积增长量相比林缘显著降低了,说明膝柄木幼树时期,需要较好的光照条件,光成为其主要限制因子,膝柄木幼树为喜光物种。
3.2 膝柄木幼树的生理生化适应性
光照是影响植物生理特性的重要因素之一(杨生保等,2011),植物在长期的进化过程中形成了抵抗不利环境的保护酶,如抗氧化活性酶 SOD 和 CAT 等,这些酶组成了植物体内的酶促系统,清

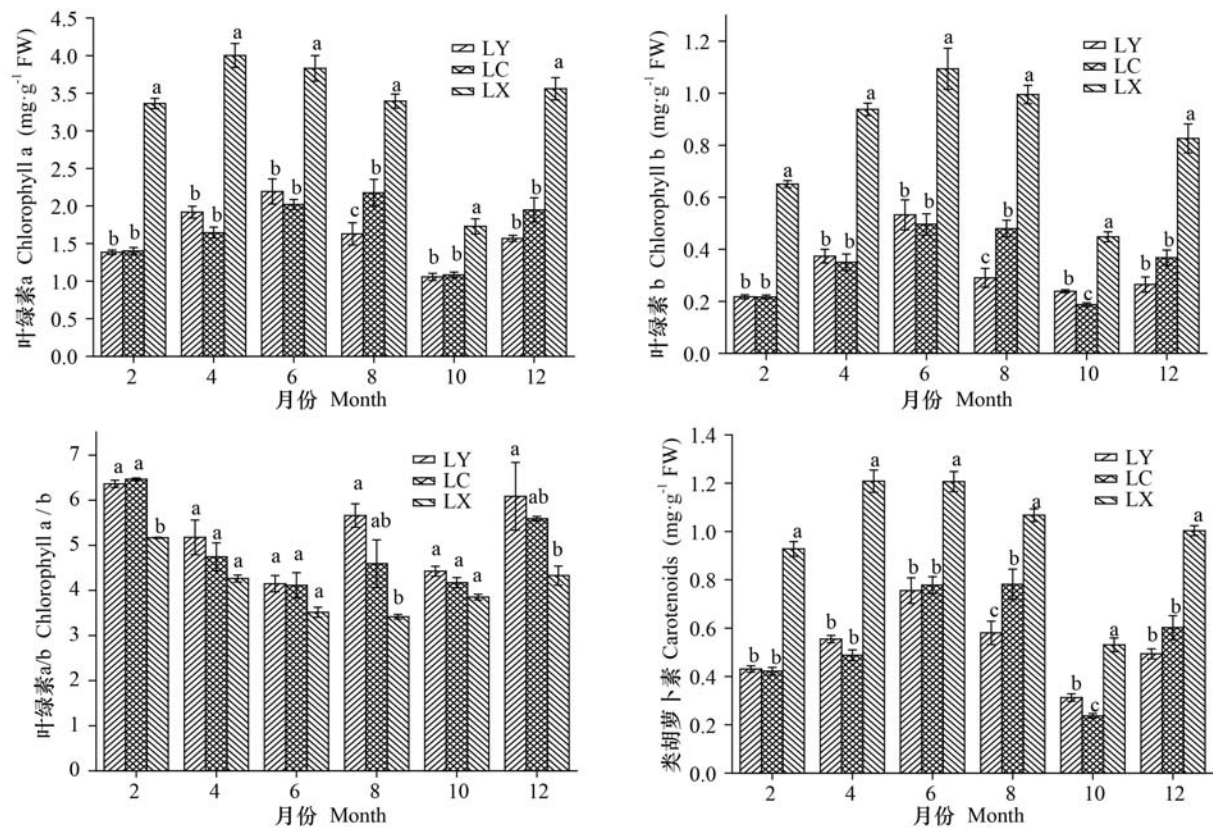


图 2 三种生境下膝柄木幼树光合色素年际变化图
Fig. 2 Changes of photosynthetic pigments in saplings of *Bhesa robusta* in three habitats

除植物产生的大量活性氧,从而维持植物的正常代谢活动(黄尧瑶等,2020)。然而,当植物接受到的有效光合辐射不足时,体内的抗氧化酶活性就会降低,从而使得植物清除自由基的能力降低,植物生长缓慢(杨生保等,2011)。随着生长于林下生境的膝柄木幼树接受到的光合有效辐射减少,林下生境的膝柄木幼树的 SOD 和 CAT 酶活性显著低于林缘生境,光因子对膝柄木幼树的调控作用受到了限制,膝柄木幼树清除对细胞有害自由基的能力降低,膝柄木幼树生长受到抑制。可溶性蛋白是植物调控和促进植物代谢的主要作用物质,其含量高低与植物代谢能力强弱有关(段辉国等,2014),光照不足会使植物体内的可溶性蛋白含量降低,从而导致植物的新陈代谢能力降低,植物衰老加快。MDA 是反应植物抗逆能力的指标(张恩平等,2001),相对电导率是反映植物膜系统状况的重要生理生化指标,相对电导率增大说明植物叶片受到了损害(朱凤荣,2019)。在本试验中,随着林下生境的膝柄木幼树接收到的光合有效辐射的减少,幼树体内的抗氧化活性酶 SOD 和

CAT 含量、可溶性蛋白含量、MDA 和相对电导率含量林下生境的幼树均显著低于林缘生境幼树,表明膝柄木幼树在长期光照不足的条件下,可溶性蛋白、MDA 含量的合成受到抑制,幼树的细胞膜系统生理活性低,幼树代谢水平较低,代谢能力受到阻碍,植物的生长受到了抑制。一些研究表明,植物在逆境下积累游离脯氨酸是植物受到了伤害的结果,对限制因子反应敏感的植株脯氨酸积累会显著增多(Moftah & Michel,1987)。植物在正常条件下,体内的游离脯氨酸含量较低,但在遇到不利的生长逆境时,游离脯氨酸含量就会大量积累。在本试验中,生长于林下的膝柄木幼树周围郁闭的林荫,接收到的有效光合辐射较少,因此,光照不足使得幼树的生长受到了胁迫,为了更好地适应逆境,生长于林下的幼树体内的游离脯氨酸含量显著增加,以对抗不利的环境(位杰等,2014)。

3.3 膝柄木幼树的光合色素适应性

叶绿素是植物体内吸收能量的主要物质,叶绿素含量的高低,体现了植物光合作用能力的大小(位杰等,2014)。在光照不足的环境中,植物通

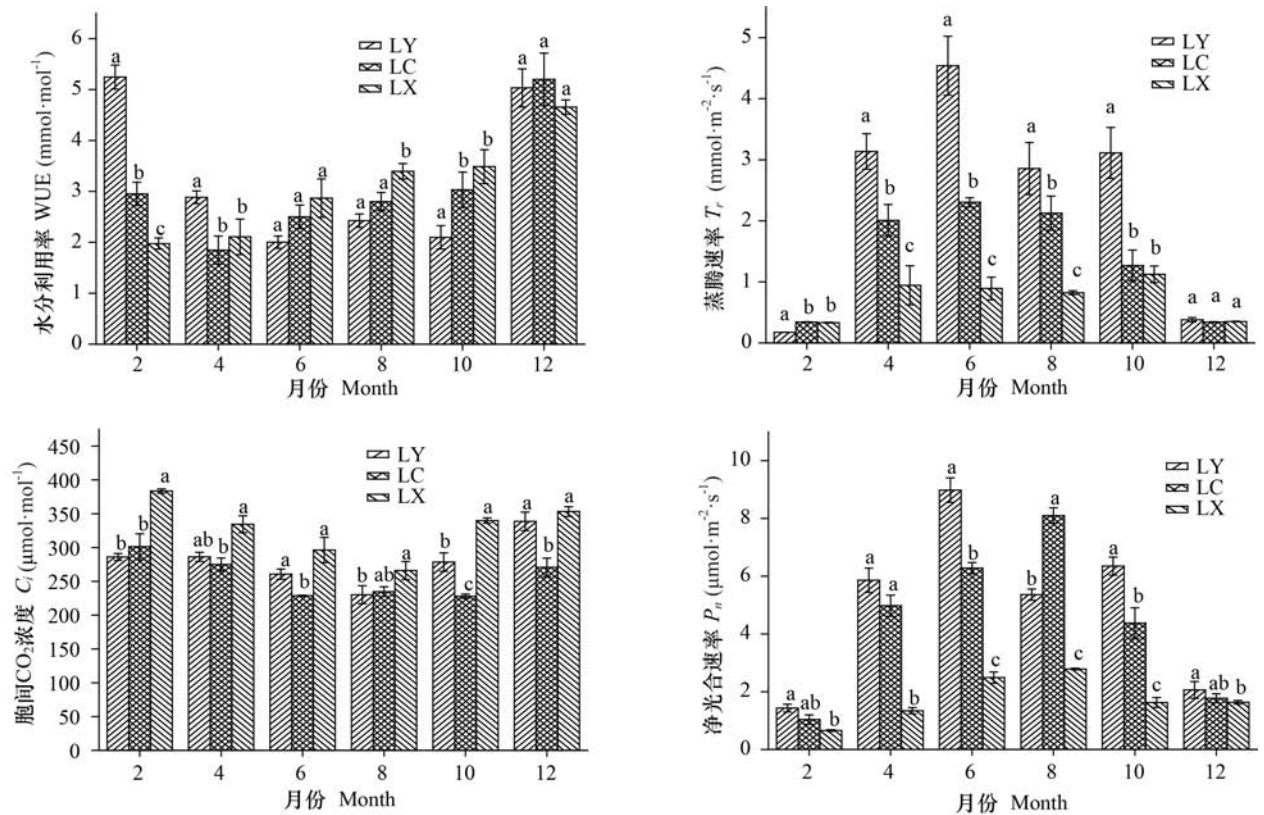


图 3 三种生境下膝柄木幼树光合生理指标年际变化图
Fig. 3 Changes of photosynthetic physiological indexes of sapling of *Bhesa robusta* in three habitats

过增加体内的叶绿素含量来吸收更多的光能,通过提高光合作用的速率以更好地适应弱光条件(吴飞燕等,2012)。光照不足时,植物体内的叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量会显著增加,与叶绿素 a 含量相比,叶绿素 b 增加的幅度较大(Singh & Dey, 1988),因此林下生境的叶绿素 a/b 含量下降。此外,研究发现环境因子对于类胡萝卜素的合成途径具有一定的调控作用(Harding & Shorpsire, 1980),光合有效辐射的强弱影响了类胡萝卜素在植物体内的含量高低。在本研究中,随着林下生境的膝柄木幼树接受到的光合有效辐射的减少,幼树体内的叶绿素 a、叶绿素 b 含量和类胡萝卜素含量相比林缘生境的幼树均显著增加,叶绿素 a/b 的值林缘最高。这是由于林下接收到的入射光较少,光合系统由于为了捕捉更多的太阳能,而增加了光和色素的含量,提高光能转化效率。植物通过这种方式能够将微弱的漫射光充分利用,来保证体内的光合化学反应正常进行,从而提高其光合利用效率,以保证植物能够充分适应林下的生境。

3.4 膝柄木幼树的光合生理适应性

植物的 P_n 和 T_r 是植物光合能力大小的直接反映(马新等,2018)。弱光条件下,植物的 P_n 降低,植物的光合作用减弱(杨冠松等,2014)。光合有效辐射的不足,使得植物的 P_n 曲线由双峰型转变为单峰型,植物正常的生长发育受到了影响(岳高峰等,2020)。在本研究中,林缘膝柄木幼树的 P_n 呈双峰曲线,林窗和林下生境的膝柄木幼树呈单峰曲线,这表明生长于林下生境的膝柄木幼树由于接收到的光合有效辐射不足,幼树的 P_n 曲线由林缘的双峰型曲线转变为了林下的单峰型曲线,弱光超过了植物的耐受范围,对林下生境的膝柄木幼树的正常生长产生了胁迫。 T_r 是植物调节自身水分亏缺,说明能更好适应环境能力的重要指标(张江涛等,2007),植物的 T_r 与 P_n 强度呈正相关(杨冠松,2014),在本试验中,林下生境膝柄木幼树的 T_r 变化与 P_n 变化一致,光合有效辐射的不足抑制了植物的 T_r ,林下幼树的物质运输和营养吸收的生理过程受到抑制,植物的生长发育受到了影响。 C_i 是植物能量的供给源, CO_2 进入细胞后

主要受植物体内光合速率的影响 (Flexas & Medrano, 2002)。光合有效辐射不足,使得林下膝柄木幼树叶肉细胞的光合活性降低,幼树在光合作用过程中消耗 CO_2 的能力降低,林下生境膝柄木幼树 C_i 增高。WUE 是表征植物利用水分能力强弱的生理参数,是植物生长发育所需最佳水分供应的重要指标之一(钟平安等, 2019),植物叶片的 WUE 也是反映植物自身蒸腾作用大小、适应生境能力的重要参数(李轲等, 2017)。光照强烈的 4 月到 10 月,林缘和林窗生境的幼树,蒸腾作用强,水分利用效率下降,生长于林下的膝柄木幼树 WUE 高。12 月至次年 2 月,林缘和林窗生境幼树的蒸腾作用不强,温度适宜, WUE 高于林下生境的膝柄木幼树。本试验表明膝柄木幼树在生长发育阶段在保证其受到充足光照的同时也要避免强光辐射带来的水分消耗。

综上所述,生长于光照充足、环境开阔的林缘生境下膝柄木幼树的生长状况要显著优于其他两种生境,林缘生境膝柄木幼树各生长指标增长量最大,生长发育状况最好,光合能力和光合效率高。光照不足限制了林下膝柄木幼树的株高、地径和叶面积的增长。在膝柄木幼树的天然更新和种群的恢复与扩大时,应保证其处于较佳的光照环境,更有利于其正常的生长发育。膝柄木幼树对弱光环境响应和适应的差异主要表现在生物量分配及生长差异上。野外的膝柄木幼树大都生长于林下,其天然更新受到阻碍,因此,在膝柄木幼树的生态恢复过程中可以采用疏伐、透光伐等手段来降低上层林冠的郁闭度,或者移苗种植等途径来促进膝柄木幼树的自然更新,保证其正常生长。

参考文献:

AEBI H, 1984. Methods in enzymology: oxygen radicals in biological systems (Vol105) [M]. Academic Press: 121-126.

AN JC, ZHANG ZY, HUANG MP, 2017. Genetic relationship of three individuals of *Bhesa sinica* by RAPD [J]. Guangxi For Sci, 46(4): 406-408. [安家成, 张照远, 黄妹平, 2017. 膝柄木三个单株 RAPD 的亲缘关系 [J]. 广西林业科学, 46(4): 406-408.]

DUAN HG, WANG B, HUANG ZX, et al., 2014. Effects of chitosan on seed germination and seedling physiological index of hulless barley [J]. Henan Agric Sci, 43(3): 16-19. [段辉国, 王彬, 黄作喜, 等, 2014. 壳聚糖对青稞种子萌发和幼苗生理指标的影响 [J]. 河南农业科学, 43(3): 16-19.]

FLEXAS J, MEDRANO H, 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C_3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited [J]. Ann Bot, 89(2): 183-189.

GIVNISH TJ, 1988. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective [J]. Aust J Plant Physiol, 15: 63-93.

HAMERLYNCK EP, KNAPP AK, 1994. Leaf-level responses to light and temperature in two co-occurring *Quercus* (Fagaceae) species: mplications for tree distribution patterns [J]. For Ecol Manag, 68(2-3): 149-159.

HARDING RW, SHORPSHIRE WJ, 1980. Photocontrol of carotenoid biosynthesis [J]. Ann Revplant Physiol, 31: 217-238.

HOU XL, LI JF, XU XY, 2002. Effects of low light on morphological and physiological indexes of tomato at different growth stages [J]. Acta Horti Sin, 29(2): 123-127. [侯兴亮, 李景富, 许向阳, 2002. 弱光处理对番茄不同生育期形态和生理指标的影响 [J]. 园艺学报, 29(2): 123-127.]

HUANG LX, 2006. Several plants in danger of extinction in China [J]. For Guangxi, (5): 58. [黄立新, 2006. 我国濒临灭绝的几种植物 [J]. 广西林业, (5): 58.]

HUANG YY, DENG MH, PENG CX, et al., 2020. Studies on the response of lily petal antioxidant enzyme system to drought stress [J]. Acta Horti Sin, 47(4): 788-796. [黄尧瑶, 邓明华, 彭春秀, 等, 2020. 百合花瓣抗氧化酶系统对干旱胁迫响应的研究 [J]. 园艺学报, 47(4): 788-796.]

LI HS, SUN Q, ZHAO SJ, et al., 2000. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments [M]. Beijing: Higher Education Press: 134-261. [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: 134-261.]

LI K, JING YS, TAN MX, et al., 2017. Effect of different irrigation amounts on physiology and water use efficiency of rice at jointelongation and booting stage [J]. Jiangsu Agric Sci, 45(13): 60-63. [李轲, 景元书, 谭孟祥, 等, 2017. 不同灌水量对拔节孕穗期水稻生理及水分利用率的影响 [J]. 江苏农业科学, 45(13): 60-63.]

LIANG SY, 1988. The *Bhesa sinica* was first discovered in China [J]. Guangxi For Sci Technol, (1): 34. [梁盛业, 1988. 膝柄木属植物在我国首次发现 [J]. 广西林业科技, (1): 34.]

LIANG SY, 1992. A rare and endangered plant—*Bhesa sinica* [J]. Plants, (3): 5. [梁盛业, 1992. 珍稀濒危植物——膝柄木 [J]. 植物杂志, (3): 5.]

LIU Y, NING SJ, 2002. Status quo and evaluation of natural resources of emphasis protective wilding plants in Guangxi [J]. Guangxi Sci, 9(2): 124-132. [刘演, 宁世江, 2002. 广西重点保护野生植物资源的现状与评价 [J]. 广西科学, 9(2): 124-132.]

MA X, DONG P, JIANG JY, et al., 2018. Diurnal variation of photosynthesis rate of *Xanthoceras sorbifolia* and correlation with eco-physiological factors [J]. SW Chin J Agric Sci, 31(6): 1267-1271. [马新, 董鹏, 姜继元, 等, 2018. 文冠果光合生理日变化及其与生理生态因子的相关性研究 [J]. 西南农业学报, 31(6): 1267-1271.]

MATSUBARA S, KRAUSE GH, SELTMANN M, et al., 2008. Lutein epoxide cycle, light harvesting and

- photoprotection in species of the tropical tree genus *Inga* [J]. *Plant Cell Environ*, 31(4): 548–561.
- MENZEL CM, SIMPSON DR, 1988. Effect of continuous shading on growth, flowering and nutrient uptake of passionfruit [J]. *Elsevier*, 35(1–2): 77–88.
- MO ZC, FAN HQ, LI LX, et al., 2008. The surviving situation and restorative counter-measures of endangered plant *Bhesa sinica* [J]. *J Guangxi Acad Sci*, 24(2): 134–137. [莫竹承, 范航清, 李蕾鲜, 等, 2008. 濒危植物膝柄木生存现状及其恢复对策 [J]. *广西科学院学报*, 24(2): 134–137.]
- MO ZC, PANG WW, LIU Y, et al., 2015. Study on callus induction of *Bhesa robusta* leaves [J]. *J CS Univ For & Technol*, 35(10): 13–17. [莫竹承, 庞万伟, 刘珏, 等, 2015. 膝柄木叶片诱导愈伤组织研究 [J]. *中南林业科技大学学报*, 35(10): 13–17.]
- MO ZC, XU JQ, CHEN SY, 2013. Phenological characters of dominant trees in *Syzygium hancei* Monsoon forest [J]. *Guangxi Sci*, 20(3): 193–198. [莫竹承, 徐剑强, 陈树宇, 2013. 红鳞蒲桃季雨林重要树种的物候特征 [J]. *广西科学*, 20(3): 193–198.]
- MOFTAH AE, MICHEL BE, 1987. The effect of sodium chloride on solute potential and praline accumulation in soybean leaves [J]. *Physiol Plant*, 83(2): 238–240.
- PARELLE JP, DUCREY M, 2006. Light acclimation and photosynthetic response of beech (*Fagussylvatica* L.) saplings under artificial shading or natural Mediterranean conditions [J]. *Ann For Sci*, 63(3): 257–266.
- SINGH VP, DEY S, 1988. Effect of low light stress on growth and yield of rice [J]. *Indian J Plant Physiol*, 31(1): 84–91.
- SUN QL, ZHANG RH, YI SG, et al., 2019. Responses of germination and seedling emergence of *Stipa bungeana* to key environmental factors [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(6): 2034–2042. [孙清琳, 张瑞红, 易三桂, 等, 2019. 长芒草 (*Stipabungeana*) 种子萌发与出苗对关键环境因子的响应 [J]. *生态学报*, 39(6): 2034–2042.]
- WANG Y, WEI XL, 2009. The effect of different light intensity on seedling ecological adaptability of two karst tree species [J]. *Guizhou Agric Sci*, 37(5): 139–142. [王艺, 韦小丽, 2009. 两个喀斯特森林树种幼苗对不同光照的生态适应性 [J]. *贵州农业科学*, 37(5): 139–142.]
- WEI J, WU CY, WANG HL, et al., 2014. Effects of different light intensity on physiological characteristics in leaves of *Ziziphus jujuba* cv. Huizao [J]. *Henan Agric Sci*, 43(12): 112–116. [位杰, 吴翠云, 王合理, 等, 2014. 不同光照强度对灰枣叶片生理特性的影响 [J]. *河南农业科学*, 43(12): 112–116.]
- WU FY, YI LT, LI XP, et al., 2012. Effect of different light intensity on intensity chlorophyll content and chlorophyll fluorescence in *Lithocarpus glaber* [J]. *J NE Agric Univ*, 43(4): 88–92. [吴飞燕, 伊力塔, 李修鹏, 等, 2012. 不同光照强度对石栎幼苗叶绿素含量及叶绿素荧光参数的影响 [J]. *东北农业大学学报*, 43(4): 88–92.]
- WU XQ, HUANG BL, DING YL, 2004. The advance on the study of protection of rare and endangered plants in China [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 28(2): 72–76. [吴小巧, 黄宝龙, 丁雨龙, 2004. 中国珍稀濒危植物保护研究现状与进展 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 28(2): 72–76.]
- XU F, MOU JP, LIANG SY, 1990. Wood anatomy of *Bhesa*—New recorded genus of Chinese Celastraceae [J]. *Chin Bull Bot*, 7(3): 52–54. [徐峰, 牟继平, 梁盛业, 1990. 中国卫矛科新记录属——膝柄木属的木材解剖(简报) [J]. *植物学通报*, 7(3): 52–54.]
- YANG GS, ZHANG AL, SHEN SK, et al., 2014. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of the endangered plant *Yunnanopilia longistaminata* [J]. *Guihaia*, 34(6): 806–811. [杨冠松, 张爱丽, 申仕康, 等, 2014. 遮荫对濒危植物甜菜树光合生理和叶绿素荧光特性的影响 [J]. *广西植物*, 34(6): 806–811.]
- YANG SB, PATI GL, WANG BK, et al., 2011. Effects of sunlight on processing tomato plug-seedling and its physiology [J]. *Xinjiang Agric Sci*, 48(9): 1617–1623. [杨生保, 帕提古丽, 王柏柯, 等, 2011. 光照对加工番茄穴盘苗植株形态及生理的影响 [J]. *新疆农业科学*, 48(9): 1617–1623.]
- YUE GF, HAN ZQ, XUE ZW, et al., 2020. Effects of shading on flowering period and photosynthetic characteristics of peony [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 48(17): 166–170. [岳高峰, 韩志强, 薛志伟, 等, 2020. 不同遮阴对牡丹花期和光合特性的影响 [J]. *江苏农业科学*, 48(17): 166–170.]
- ZHANG EP, ZHANG SH, SI LT, et al., 2001. Effects of NaCl stress on the membrane lipid peroxidation in cotyledon of cucumber seedlings [J]. *J Shenyang Agric Univ*, 32(6): 446–448. [张恩平, 张淑红, 司龙亭, 等, 2001. NaCl 胁迫对黄瓜幼苗子叶膜脂过氧化的影响 [J]. *沈阳农业大学学报*, 32(6): 446–448.]
- ZHANG JT, LIU YQ, ZHAO PH, et al., 2007. Comparison of photosynthetic and physiological characteristics of occidental poplar young plants [J]. *J CS Univ For Technol*, 27(4): 8–11. [张江涛, 刘友全, 赵蓬晖, 等, 2007. 欧美杨无性系幼苗的光合生理特性比较 [J]. *中南林业科技大学学报*, 27(4): 8–11.]
- ZHONG GG, XIE ST, SU FB, et al., 2016. Study on seed germination of rare and endangered plant *Bhesa sinensis* [J]. *J N Hortic*, (5): 83–85. [钟国贵, 谢绍添, 苏付保, 等, 2016. 珍稀濒危植物膝柄木种子催芽研究 [J]. *北方园艺*, (5): 83–85.]
- ZHONG PA, SHAO D, HUANG YJ, et al., 2019. The photosynthesis characteristics and instantaneous water-use efficiency of *Capsicum annuum* under different light conditions [J]. *Acta Ecol Sin*, 38(7): 2065–2071. [钟平安, 邵东, 黄英金, 等, 2019. 不同光环境下辣椒光合特性和瞬时水分利用效率 [J]. *生态学杂志*, 38(7): 2065–2071.]
- ZHU FR, 2019. Effects of drought stress on physiological and biochemical characteristics of three herbaceous plants [J]. *Hubei Agric Sci*, 58(6): 88–91. [朱凤荣, 2019. 干旱胁迫对三种草本植物生理生化特性的影响 [J]. *湖北农业科学*, 58(6): 88–91.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202103029

孙鹏, 韦霄, 叶万辉, 等. 南亚热带常绿阔叶林冠层和林下层优势种叶功能性状响应异质生境的差异 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 510–519.

SUN P, WEI X, YE WH, et al. Differences in leaf functional trait responses to heterogeneous habitats between dominant canopy and understory tree species in a south subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. Guihaia, 2022, 42(3): 510–519.



南亚热带常绿阔叶林冠层和林下层优势种叶功能性状响应异质生境的差异

孙 鹏^{1,3,4}, 韦 霄², 叶万辉^{1,3,4}, 沈 浩^{1,3,4*}

(1. 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 中国科学院华南植物园, 广州 510650;
2. 广西壮族自治区 广西植物研究所, 广西 桂林 541006); 3. 南方海洋科学与工程广东省实验室 (广州),
中国 科学院 广州 511458; 4. 中国科学院大学 资源与环境学院, 北京 100049)

摘 要: 植物可以通过改变功能性状适应环境变化, 不同类型的植物如何调整表型来适应环境一直是生态研究的热点。为探究南亚热带森林不同生长型植物对异质生境的生态响应机制, 该研究沿广东鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 hm² 样地的 3 条山体选取不同海拔和凹凸度的 27 个样方 (20 m × 20 m) 中的 5 种优势树种 (包括 2 种冠层树种和 3 种林下层树种), 测定每株树的胸径及 8 种叶功能性状, 包括 4 种结构性状 (叶片厚度、长宽比、干物质含量和比叶面积) 和 4 种化学计量性状 ($\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 、叶片氮含量和叶片磷含量), 从叶功能性状角度对比分析两种生长型的优势树种响应海拔和凹凸度等异质生境的差异。结果表明: (1) 各树种均存在若干叶功能性状与海拔呈现显著相关关系; 在凹凸度方面, 仅有厚壳桂的比叶面积与凹凸度呈现正相关, 柏拉木的叶片氮含量与凹凸度呈现负相关。 (2) 比叶面积、叶片厚度与 $\delta^{15}\text{N}$ 等性状更普遍地对海拔因素存在响应, 而叶长宽比和叶干物质含量响应程度较低。 (3) 冠层与林下层优势种比叶面积、叶干物质含量和叶片氮含量在各类生境中均存在显著差异; 相较冠层树种而言, 林下层树种有着相对较低的叶片厚度、叶干物质含量和 $\delta^{13}\text{C}$; 冠层和林下层树种的叶功能性状对海拔和凹凸度的响应程度不同, 林下层树种具有更多的功能性状在不同类型生境下存在显著差异。综上认为, 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林不同层片的优势树种 (冠层和林下层优势树种) 对异质生境的响应程度存在较大差异, 表现在林下层树种在异质生境中表型更易随环境变化以适应更多样的环境条件, 比叶面积、叶片厚度与 $\delta^{15}\text{N}$ 等是指示南亚热带常绿阔叶林树种响应异质生境的重要且有效的性状。

关键词: 功能性状, 冠层树种, 林下层树种, 海拔梯度, 地形因素

中图分类号: Q948.15 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)03-0510-10

收稿日期: 2021-05-15

基金项目: 国家自然科学基金 (31370446); 南方海洋科学与工程广东省实验室 (广州) 人才团队引进重大专项 (GML2019ZD0408); 广东省林业科技创新项目 (2017KJCX036, 2019KJCX015); 广东省科技计划项目 (2017A020217001) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31370446); Key Special Project for Introduced Talents Team of Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou) (GML2019ZD0408); Guangdong Forestry Science and Technology Innovation Project (2017KJCX036, 2019KJCX015); Science and Technology Planning Project of Guangdong Province, China (2017A020217001)]。

第一作者: 孙鹏 (1995-), 硕士, 主要从事保护生态学研究, (E-mail) sunpeng18@ mails.ucas.ac.cn。

通信作者: 沈浩, 博士, 副研究员, 主要从事保护生态学和植物生理生态学研究, (E-mail) shenhao@ scbg.ac.cn。

Differences in leaf functional trait responses to heterogeneous habitats between dominant canopy and understory tree species in a south subtropical evergreen broad-leaved forest

SUN Peng^{1,3,4}, WEI Xiao², YE Wanhui^{1,3,4}, SHEN Hao^{1,3,4*}

(1. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458, China; 4. School of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Plant species can adapt to heterogeneous habitats through variations in functional traits. For the plants with different growth forms, how to adjust their phenotypes to adapt to the environment has been one of the core topics in ecology. To clarify the response mechanisms of plant species with different growth forms to heterogeneous habitats in south subtropical forests, we measured a total of eight functional traits involving four structural traits (leaf thickness, leaf length/width ratio, leaf dry matter content and specific leaf area) and four stoichiometric traits (leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of five dominant trees (2 canopy species and 3 understory species) and their diameter at breast height, in 27 quadrats (20 m $\times$ 20 m) at different elevations and convexity along three mountain ridges within the 20 hm² south subtropical evergreen broad-leaved forest plot at Dinghu Mountain in Guangdong Province. We analyzed and compared the differences in responses of the canopy and understory species to different elevations and convexity in terms of functional traits. The results were as follows: (1) There existed some leaf functional traits in each tree species that were significantly correlated with altitude, but for convexity, only the leaf area of *Cryptocarya chinensis* was positively correlated with convexity and the leaf nitrogen content of *Blastus cochinchinensis* was negatively correlated with convexity. (2) Specific leaf area, leaf thickness and $\delta^{15}\text{N}$ were generally more responsive to elevation, while leaf length/width ratio and leaf dry matter content were less responsive. (3) There were significant differences in specific leaf area, leaf dry matter content and leaf nitrogen content between canopy and understory tree species in heterogeneous habitats. Compared with canopy tree species, understory tree species had lower leaf thickness, leaf dry matter content and $\delta^{13}\text{C}$. Moreover, canopy and understory species responded to elevation and convexity to different extents, with understory species having more functional traits with significant differences in different types of habitats. The results indicate that the degree of response to the environment varied greatly between plants with different growth forms, i.e., the dominant understory tree species had greater plasticity in the heterogeneous habitats than the dominant canopy species in the forest plot. In addition, specific leaf area, leaf thickness and $\delta^{15}\text{N}$ are important and effective traits indicating plant adaptation and responses to the environment in the south subtropical evergreen broad-leaved forest.

Key words: functional traits, canopy species, understory species, elevation gradient, topographical factors

全球多数生态系统均在经历不同程度的扰动,导致植物种群动态和分布区域发生持续改变(Parmesan, 2006; Zhou et al., 2013)。由于功能性状能够反映物种对环境的适应过程,从不同角度刻画物种生理和生态的信息,因此理解植物-环境关系的生理生态机制需要结合植物功能性状进行研究(Chapin, 2003; Wright et al., 2004; McGill et al., 2006)。然而,功能性状的可塑性以及时空变

异还未得出一致性规律,植物在气候及环境改变下的适应机制仍然有待进一步探索(Anderson & Gezon, 2015)。一种典型的研究方式是利用山地的异质生境探索植物性状对不同类型生境的响应和适应。海拔梯度的变化会影响该区域的水、气、热和土壤等多个环境因子,温度、气压以及二氧化碳浓度等均会随海拔梯度升高而下降(Kao & Chang, 2001),而海拔和凹凸度升高会导致光照强

度增加 (Schindler, 2003; Enoki & Abe, 2004)。综合风化及土壤淋溶等因素,上述地形因子也同样影响了土壤水分和养分 (Poorter et al., 2008; McEwan et al., 2011)。研究发现,在异质生境中,部分功能性状会在种群以及群落水平随着生境梯度发生各种响应性变化 (Korner et al., 1988; Tsujino et al., 2006; Hernandez-Calderon et al., 2014)。结合海拔与凹凸度的功能性状研究可以为预测和递推环境变化下植物的适应过程提供分析样本 (Korner, 2007)。随着动态植被模型日益被关注,使用植物功能性状数据能够提升生物圈模型对气候变化响应和反馈的预测 (Sakschewski et al., 2015)。因此,探索功能性状对环境的响应机制非常重要。

近年来,越来越多的研究关注不同海拔和凹凸度条件下植物功能性状的变异并探索其响应机制 (Rasmann et al., 2014; Read et al., 2014; 周光霞等, 2016; Midolo et al., 2019)。这些研究主要侧重于叶片结构、养分等功能性状,并从群落、种群以及个体等层次分析植物表型在不同凹凸度和海拔梯度下的适应策略。当环境随时间和空间变化时,物种的性状及生长策略也会随之发生变化 (Moran, 1992; Alpert & Simms, 2002; Baythavong & Stanton, 2010)。诸多研究表明,不同类型的功能性状随海拔和凹凸度的响应规律有同有异。如植物比叶面积与海拔呈显著负相关 (宝乐, 2009; Baythavong & Stanton, 2010; 李宏伟等, 2012; Torres-Dowdall et al., 2012), 叶片化学计量性状则在不同的研究中有不同的结论 (陈昊轩等, 2021)。生长在凹地的植物往往具有较大比叶面积并采取快速生长型策略,而不同凹凸度下生长的植物会有明显的水分利用效率差异 (Garten & Taylor, 1992)。然而,目前很少有研究明确地依据层片将冠层与林下层树种划分并对比分析其性状沿环境梯度的差异性。层片是指沿群落垂直梯度的物种集合,这些物种具一定的生理生态相似性,且层片内的环境具一致性 (Gleason, 1936)。冠层树种通常直接与外部环境相互作用,受到更强的降水冲淋、风压及光辐射 (Akihiro et al., 2017), 并且其较长输水路径更易受到干旱胁迫 (Zhou et al., 2013)。相比冠层树种,林下层物种所处环境的光合有效辐射较少,因而需要更强的光捕获能力 (Weerasinghe et al., 2014)。因此,不同生长型的

树种很可能对异质环境的响应存在差异。特别是在人为干扰和气候变化背景下,林冠层会遭受更多的胁迫与生存压力 (Ozanne et al., 2003)。已有研究报道部分森林生态系统发生了逆行演替 (Zhou et al., 2013; Ibanez et al., 2017)。因此,针对不同层片树种对环境的响应规律开展对比研究,对于揭示森林群落垂直层次上的生态适应策略具有重要意义。

为了探究冠层和林下层树种对异质生境的响应和适应策略,本研究选取广东鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 hm²样地 (以下简称鼎湖山大样地) 的 5 个优势树种,包括 2 个冠层树种和 3 个林下层树种,测定其在高、中、低 3 个海拔梯度和山脊、山坡、山谷 3 种凹凸度条件下所有胸径 ≥ 1 cm 的个体的胸径,以及 8 个叶功能性状 (包括叶片厚度、长宽比、干物质含量和比叶面积 4 种形态结构性状和 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 、氮、磷含量 4 种化学计量性状),以探究以下科学问题: (1) 植物功能性状是否对海拔和凹凸度因子存在响应? (2) 如果存在响应,哪种功能性状更普遍地响应海拔和凹凸度因素? (3) 冠层和林下层树种对海拔和凹凸度的适应是否存在差异?

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

鼎湖山大样地建立于 2005 年,位于广东省鼎湖山国家级自然保护区 (23° 09'21"—23°11'30" N, 112° 30'39"—112°33'41" E)。该区域年平均气温 20.9 °C,年平均降水量 1 927 mm,年平均相对湿度 85% (叶万辉等, 2008)。鼎湖山大样地地形复杂,有 3 个山脊和 4 个山谷,海拔范围为 230~470 m,地势起伏大,坡度范围为 30°~50° (Wang et al., 2012)。该样地的森林有 400 余年自然生长历史。自 2005 年开始,每 5 a 对样地进行一次群落调查,记录胸径 ≥ 1 cm 的个体的种名及坐标,测量胸径、冠幅及树高 (Shen et al., 2014)。

1.2 样方设置及树种选择

在鼎湖山大样地内 500 个 20 m $\times$ 20 m 的样方中,根据相对海拔和凹凸度的变化,选取代表 3 种海拔和 3 种凹凸度生境的 27 个样方。具体来说,沿 3 条山体,在每个山体的 3 种海拔 (包括低、中、高海拔; 范围为 308.4 ~ 413.4 m, 最大相对海

表 1 鼎湖山样地 27 个样方内冠层和林下层优势树种的分布情况

Table 1 Distribution informations of the 5 dominant canopy and understory tree species in the 27 sampled quadrats in Dinghu Mountain plot

类型 Type	种名 Species	各海拔梯度的物种多度 Species abundance			各凹凸度类型的物种多度 Species abundance in different convexity types			其他指标 Summary variables in all habitats			
		高海拔 High elevation	中海拔 Middle elevation	低海拔 Low elevation	山脊 Ridge	山坡 Slope	山谷 Valley	平均 胸径 Mean DBH (cm)	总多度 Total abund- ance	测量 数目 Measured number	总断面积 Total basal area (cm ²)
冠层树种 Canopy species	锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	36 (23%)	62(40%)	58 (37%)	66 (42%)	45 (29%)	45 (29%)	23.97	156	124	8098.72
	厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	34 (24%)	44 (31%)	62 (44%)	55 (39%)	57 (36%)	28 (25%)	5.78	140	76	258.92
林下层树种 Understory species	光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>	653 (32%)	817 (40%)	572 (28%)	796 (39%)	837 (41%)	409 (20%)	2.48	2042	516	375.7
	黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	310 (37%)	419 (50%)	109 (13%)	285 (34%)	327 (29%)	226 (27%)	1.89	838	284	80.24
	柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	187 (42%)	200 (45%)	58 (13%)	68 (15%)	130 (29%)	247 (55%)	1.91	445	58	14.7

注：多度基于个体数；括号内的值代表该类型生境中的物种多度占物种总多度的比例（某类型生境内多度/27 个样方内总多度）；DBH 为胸径；测量个体数为用于测量功能性状的个体数。

Note: Abundance is the number of individuals within all the 27 quadrats; The values in brackets represent the proportion of species abundance in this type of habitat to total population abundance (Abundance within order type of quadrats / total abundance within 27 quadrats); DBH represents diameter at breast height; Measured number is the number of individuals whose functional traits are measured.

拔差 105 m) 和 3 种凹凸度类型(包括山脊、山坡和山谷, -6.16~6.71 m) 分别选取 9 个样方, 3 个山体各生境类型分别选择 Jaccard 群落相似度指数最大的 3 个样方(周光霞等, 2016)。

本研究选择冠层和林下层优势树种时遵循两方面原则: 一方面, 所选树种为上述 27 个样方内多度位于前列的冠层和林下层优势树种; 另一方面, 由于需要在不同生境条件下进行对比研究, 故选择在全部 6 种地形类型下均存在且具一定多度的优势树种。经过筛选确定了以下 5 种优势树种为研究对象, 即冠层树种中以锥栗 (*Castanopsis chinensis*) 和厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*) 作为代表树种; 林下层以光叶山黄皮 (*Aidia canthioides*)、黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 和柏拉木 (*Blastus cochinchinensis*) 作为代表树种。总体而言, 各优势树种在各生境类型的 3 个样方之间分布较为均匀一致(表 1)。

1.3 环境因子测定

本研究使用海拔和凹凸度作为环境因素。使

用电子全站仪测量小样方 4 个角的高程, 取平均值作为每个样方的高程 (Legendre et al., 2009)。另外, 使用克里金插值法计算每个树种坐标位置处的对应海拔高度, 并使用全站仪得到高程信息计算样地的凹凸度, 并将其划分为山脊、山坡和山谷。凹凸度的测量方法详见周光霞等(2016)。

1.4 功能性状测定

在上述 27 个样方中, 测定了 5 种优势树种的叶功能性状(表 1, 表 2)。在每个样方中, 对于有 10 个以上个体的物种, 随机选择 10 个个体进行胸径及叶功能性状的测量; 对于个体数少于 10 的物种, 测量所有个体的叶功能性状。采用碳纤维高枝剪(最大伸展高度 14 m)剪取林冠中部外层枝条, 随后从剪取的枝条上采集成熟、完整叶片进行后续分析。共采集 1 058 株树木个体。每株植物采集至少 3 个分枝和 6 片完全展开、成熟且向阳的叶片。采用叶面积仪测量叶片面积 (LA, cm²)、叶片长度和宽度, 并使用螺旋千分尺测量叶片厚度 (mm); 称取叶片鲜重并将其置于 70 ℃烘箱中至

表 2 本研究涉及的功能性状和环境因素
Table 2 Functional traits and environmental factors involved in this study

项目 Item	指标 Variable	缩写 Abbreviation	单位 Unit
叶形态结构性状 Leaf morphological and structural trait	叶干物质含量 Leaf dry matter content	LDMC	%
	叶片长宽比 Leaf length/width ratio	LL : LW	—
	叶厚度 Leaf thickness	LT	mm
	比叶面积 Specific leaf area	SLA	cm ² g ⁻¹
叶化学计量性状 Leaf stoichiometric trait	叶片氮含量 Leaf N content	N_{mass}	mg · g ⁻¹
	叶片磷含量 Leaf P content	P_{mass}	mg · g ⁻¹
	叶碳同位素比率 Leaf C isotope ratio	$\delta^{13}\text{C}$	—
	叶氮同位素比率 Leaf N isotope ratio	$\delta^{15}\text{N}$	—
茎性状 Stem trait	胸径 Tree diameter at breast height	DBH	cm
环境因素 Environmental factor	海拔 Elevation	—	m
	凹凸度 Convexity	—	°

少 72 h,重新称量获得叶片干重;比叶面积(SLA, cm² · g⁻¹)为叶面积与干重的比值,叶干物质含量(LDMC)是叶片鲜重和干重的比值。以上测定方法详见周光霞等(2016)的方法。叶片氮含量(N_{mass})用元素分析仪测定,叶片磷含量(P_{mass})用钼电阻比色法测定(Shen et al., 2014)。 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 由质谱分析法得到的同位素比率测定。

1.5 数据分析

本研究中,所有数据分析均在 python(版本 3.6.11)(Sanner, 1999)程序中进行,在 $P<0.05$ 时表示其具有统计学意义。其中,使用 scipy 包中的 Pearson 功能(Swami & Jain, 2013),通过线性回归分析海拔和凹凸度与各物种及两种生长型物种总体的关联性。使用 scipy 包中的 Kruskal-Wallis 功能(Kruskal & Wallis, 1952)检测不同组间是否存在统计学差异,在 $P<0.05$ 时表示组间差异具有统

计学意义,Z 值越高表征组间差异越大。该方法不需数据满足方差齐性要求,也可在各组数目不同的情况下进行分析度量。

采用 Pearson 相关分析方法,分别对各物种的每个个体的功能性状及所处地域的海拔与凹凸度进行线性相关性检验;使用 Kruskal-Wallis 方法,分析每个物种在 3 种凹凸度类型下及 3 种海拔梯度下各功能性状的种内变异。将两种冠层树种与 3 种林下层树种合并后视作整体进行如前分析。分别再进行 Pearson 相关分析与 Kruskal-Wallis 组间差异性分析各功能性状在各层片内的变异。依据 Kruskal-Wallis 组间差异性分析,分析林冠层与林下层树种在 6 种不同类型生境中两种层片间的功能性状是否存在显著差异。值得指出的是,本研究的冠层优势树种与林下层优势树种的多度相差较大,采样数量也存在差异,故采用了允许组间样本数存在差异的 Kruskal-Wallis 方法进行组间差异性检验。

2 结果与分析

2.1 冠层和林下各优势树种叶功能性状种内变异及其对海拔和凹凸度的响应

在海拔梯度方面,冠层树种中,锥栗叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔增加而显著增加;厚壳桂的比叶面积(SLA)和叶片磷含量(P_{mass})与海拔显著负相关,叶干物质含量(LDMC)与海拔显著正相关。林下层树种中,3 个树种的叶片厚度(LT)均随海拔升高而降低, $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔增加而增加;光叶山黄皮和黄果厚壳桂的 SLA 随海拔升高而降低。此外,光叶山黄皮(正相关)和柏拉木(负相关)叶片氮含量(N_{mass})与海拔关系的方向相反。在凹凸度方面,仅冠层树种厚壳桂的 SLA 与凹凸度正相关,林下层树种柏拉木的 N_{mass} 与凹凸度负相关,其他树种均无显著相关性(表 3)。

2.2 冠层和林下层优势树种叶功能性状的层片内变异对海拔因子响应的差异

将两种生长型的物种合并后进行分析,就相关性分析而言,林下层树种相较于冠层树种有更多功能性状与海拔显著相关,其中 DBH、LT、LDMC、 N_{mass} 和 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔显著负相关,SLA 和 P_{mass} 与海拔显著正相关;冠层树种仅 DBH 和 N_{mass} 与海拔显著负相关, $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔显著正相关。差异性分

表 3 各优势树种叶功能性状与海拔和凹凸度的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between leaf functional traits and elevation and convexity of the dominant tree species

环境因子 Environmental factor	生长型 Growth form	物种名 Species name	胸径 DBH	叶片厚度 LT	比叶面积 SLA	叶干物质含量 LDMC	叶片长宽比 LL : LW	叶片氮含量 N_{mass}	叶片磷含量 P_{mass}	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$
海拔 Elevation	冠层树种 Canopy species	锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	-0.12	-0.171	0.012	-0.01	-0.154	0.067	-0.084	0.089	0.283 ***
		厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	0.072	-0.127	-0.303 **	0.268 *	-0.2	-0.052	-0.247 *	0.105	0.014
	林下层树种 Understory species	光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>	-0.003	-0.217 ***	-0.212 ***	0.08	-0.022	0.144 *	-0.014	-0.018	0.267 ***
		黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	0.094	-0.239 ***	-0.218 ***	0.094	-0.04	0.004	0.01	0.108	0.429 ***
		柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	-0.272 *	-0.543 ***	0.143	-0.194	0.163	-0.43 ***	0.204	-0.074	0.586 ***
凹凸度 Convexity	冠层树种 Canopy species	锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	0.025	-0.001	-0.03	0.128	-0.01	-0.084	-0.037	0.112	0.091
		厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	0.029	-0.143	0.226 *	-0.067	0.053	0.068	0.03	-0.093	-0.061
	林下层树种 Understory species	光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>	-0.013	0.023	-0.014	0.065	0.05	-0.04	0.009	0.009	-0.052
		黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	-0.026	0.025	0.006	-0.108	-0.084	-0.07	-0.066	0.158	-0.062
		柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	0.119	-0.212	0.064	-0.139	0.088	-0.342 **	-0.096	-0.103	0.015

注：* . $P<0.05$, ** . $P<0.01$, *** . $P<0.001$ ；通过显著性统计检验的值标注为粗体 ($P<0.05$)。下同。
Note: * . $P<0.05$, ** . $P<0.01$, *** . $P<0.001$ ；Significant P values are presented in bold ($P<0.05$). The same below.

表 4 冠层树种和林下层树种在异质生境下的响应 (r 值和 Z 值)

Table 4 Responses of canopy and understory species in heterogeneous habitats (r value and Z value)

分析方法 Analysis method	环境因子 Environmental factor	生长型 Growth form	胸径 DBH	叶片厚度 LT	比叶面积 SLA	叶干物质含量 LDMC	叶片长宽比 LL : LW	叶片氮含量 N_{mass}	叶片磷含量 P_{mass}	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$
相关性分析 Correlation analysis (r)	海拔 Elevation	冠层树种 Canopy species	-0.164 *	-0.059	0.113	0.033	0.02	-0.155 *	0.124	0.175 *	0.056
		林下层树种 Understory species	-0.162 ***	-0.088 *	0.106 ***	-0.192 ***	-0.005	0.068 *	-0.071	0.185 *	-0.068
	凹凸度 Convexity	冠层树种 Canopy species	0.100	-0.020	-0.040	0.018	0.010	-0.043	-0.045	-0.014	-0.042
		林下层树种 Understory species	-0.05	0.1	-0.02	-0.015	0.033	0.01	-0.043	-0.045	-0.01
差异性分析 Variance analysis (Z value)	海拔 Elevation	冠层树种 Canopy species	7.93 *	1.626	6.006 *	0.495	5.466	9.866 *	3.161	6.779 *	5.156
		林下层树种 Understory species	18.348 ***	25.349 ***	23.714 *	68.764 ***	3.222	8.881 *	7.6 ***	27.683 ***	4.642
	凹凸度 Convexity	冠层树种 Canopy species	11.519	1.530	1.352	0.646	1.163	6.199 *	2.728	0.503	1.699
		林下层树种 Understory species	14.152 ***	14.063 ***	6.096 *	8.579 *	0.735	3.523	17.385 ***	0.377	1.256

注：* . $P<0.05$, ** . $P<0.01$, *** . $P<0.001$ ；相关性分析采用 Pearson 检验,差异性分析采用 Kruskal-Wallis 检验； Z 值是指不同生境类型下冠层树种性状与林下层树种性状的组间差异程度,由 Kruskal-Wallis 法计算得到,当 Z 值越大,代表两组差异越大。下同。
Note: * . $P<0.05$, ** . $P<0.01$, *** . $P<0.001$ ；Correlation analysis by Pearson test, and variance analysis by Kruskal-Wallis test；Significant P values are presented in bold ($P<0.05$). Z value refers to the degree of difference between the functional traits of canopy species and understory species under different habitat types, calculated by Kruskal-Wallis method, the larger the Z value, the greater the difference between the two groups. The same below.

析表明,林下层树种的 DBH、LT、SLA、LDMC 和 P_{mass} 在各类凹凸度生境中均存在显著差异。林下
层树种有更多性状在不同凹凸度及海拔等级间存在显著差异,包括 DBH、LT、SLA、LDMC 和 P_{mass} ；冠

表 5 冠层树种和林下层树种在异质生境下的差异 (Z 值)

Table 5 Differences of canopy species and understory species in heterogeneous habitats (Z value)

环境因子 Environmental factor	类型 Type	胸径 DBH	叶片厚度 LT	比叶面积 SLA	叶片干物质含量 LDMC	叶长宽比 LL : LW	叶片含氮量 N_{mass}	叶片含磷量 P_{mass}	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
海拔 Elevation	高海拔 High	(+) 94.772 ***	(+) 4.422 *	(-) 40.506 ***	(+) 71.261 ***	(+) 7.287 **	(+) 56.41 ***	(+) 0	(+) 2.765	(+) 0.008
	中海拔 Middle	(+) 144.366 ***	(+) 0.053	(-) 61.634 ***	(+) 83.714 ***	(+) 21.552 ***	(+) 43.195 ***	(+) 0.564	(+) 12.717 ***	(-) 0.332
	低海拔 Low	(+) 122.619 ***	(+) 13.253 ***	(-) 106.834 ***	(+) 91.445 ***	(+) 6.439 *	(+) 61.382 ***	(+) 15.809 ***	(+) 25.556 ***	(+) 4.468 *
凹凸度 Convexity	山脊 Ridge	(+) 147.887 ***	(+) 22.456 ***	(-) 84.09 ***	(+) 114.076 ***	(+) 14.331 ***	(+) 78.06 ***	(+) 9.186 **	(+) 27.948 ***	(+) 0.99
	山坡 Slope	(+) 122.646 ***	(+) 2.008	(-) 56.884 ***	(+) 58.99 ***	(+) 17.388 ***	(+) 56.976 ***	(+) 3.484	(+) 10.604 **	(+) 0.506
	山谷 Valley	(+) 98.608 ***	(+) 0.72	(-) 52.232 ***	(+) 64.299 ***	(+) 3.038	(+) 34.721 ***	(-) 3.422	(+) 8.945 **	(+) 0.095

注: (+) 表示冠层树种该性状均值大于林下层树种, (-) 则相反。
Note: (+) represents that the average of the functional trait value is bigger in the canopy species than in the understory species, (-) represents the opposite meaning.

层树种仅 N_{mass} 在不同凹凸度生境间存在显著差异 (表 4)。

2.3 冠层及林下层优势树种叶功能性状在不同生境下的差异

冠层树种和林下层树种的 DBH、SLA、LDMC 和 N_{mass} 在 3 种海拔和 3 种凹凸度生境中均存在显著差异。叶片长宽比 (除山谷生境) 和 $\delta^{13}\text{C}$ (除高海拔生境) 在各环境梯度下均在冠层树种和林下层树种间存在显著差异, 而叶片厚度、 P_{mass} 和 $\delta^{15}\text{N}$ 性状仅在如低海拔等特定地形有相关性。就性状值大小而言, 相较于林下层树种, 冠层树种总体上具有更高的 DBH、LT、LDMC、LL : LW、 N_{mass} 、 P_{mass} 、 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$, 及更低的 SLA (表 5)。

3 讨论与结论

3.1 叶功能性状对海拔和凹凸度的响应

本研究发现, 多个优势树种的比叶面积 (SLA) 和叶片厚度 (LT) 均随海拔梯度升高而减小, 这与人研究结果一致 (宝乐, 2009; 李宏伟等, 2012)。海拔与土壤水含量、养分密切相关, 体现在海拔较高处光照更强, 这种海拔与叶结构性状的相关性即使在较小的海拔梯度中也被检测到。刘玉平等 (2017) 的研究发现, 即使其样方只有 70 m 的海拔差异, 由于土壤水分的分布差异性, 不同生长型树种的比叶面积与海拔也均呈极显著负相关。随着相对海拔的升高, 土壤水分及养分含量会逐渐减少, 植物叶片的 SLA 减少且 LT 增加, 使得叶片具

有较高的次生代谢产物和更厚的细胞壁, 以投资更多的资源防止水分丧失, 从而适应环境的变化。Pfennigwerth 等 (2017) 的研究也得出了类似规律, 即 SLA 和 LT 对环境变化敏感, 随温度、降水、光照强度等均会产生较大变异。

植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 可反映高温、干旱等环境特征, 同时与植物的氮元素利用、吸收及水分利用效率密切相关 (McLauchlan et al., 2006)。通常在高温和干燥的气候中植物有着较高的 $\delta^{15}\text{N}$ (Amundson et al., 2003; Craine et al., 2009)。锥栗、光叶山黄皮、黄果厚壳桂和柏拉木的 $\delta^{15}\text{N}$ 均与海拔梯度显著相关, 这与 Anderson & Gezon (2015) 的结论相似, 在高海拔山区 $\delta^{15}\text{N}$ 沿海拔梯度存在差异。产生这些现象的原因可能在于随海拔梯度增加, 土壤养分利用降低, 干旱胁迫加重。

在化学计量性状方面, 仅厚壳桂的叶片磷含量 (P_{mass}) 与海拔显著负相关, 而光叶山黄皮和黄果厚壳桂的叶片氮含量 (N_{mass}) 随海拔增加的变化趋势相反, 其他物种的 N_{mass} 和 P_{mass} 随海拔的变化不显著。对于化学计量性状沿海拔的相关性, 以往研究的结果并不一致。Van de Weg 等 (2009) 的研究表明 N_{mass} 与海拔梯度显著的负相关, 而也有研究结果表明 N_{mass} 与海拔无显著相关性 (Fisher et al., 2013), 这很可能意味着不同物种对 N、P 具有不同的响应机制, 如相较于木本植物, 草本植物倾向于有着更高的 N_{mass} 响应程度, 这表征其有更强的资源获取能力 (Midolo et al., 2019)。

本研究发现多个优势树种的 LT、SLA 与相对

海拔呈显著正相关,与 $\delta^{15}\text{N}$ 呈显著负相关,这些化学计量及叶形态结构性状相互佐证了植物功能性状随海拔的异质性分布很可能与水分、养分存在关联。这些相似的趋势也体现了不同的物种对环境异质性上可能存在相似的响应方式 (Poorter et al., 2009)。但是,优势树种的叶片氮、磷含量对海拔的响应并无一致性规律。此外,仅有厚壳桂的 SLA 和柏拉木的 N_{mass} 被发现与凹凸度存在显著相关关系,说明凹凸度与植物叶功能性状很可能更广泛地存在非线性关系。

3.2 冠层和林下层优势树种对环境适应策略的差异

本研究选取的 27 个样方中的生境异质性较强,特别是随海拔及凹凸度变化的土壤水分及养分存在较大差异 (周光霞等, 2016)。胸径 (DBH)、LT、SLA、叶干物质含量 (LDMC) 在各环境梯度下变化显著,能够较好地指示各层片随环境变化的表型响应过程。冠层和林下层树种的叶功能性状对海拔和凹凸度的响应程度存在显著差异。相较于冠层树种,林下层树种功能性状对海拔梯度的响应程度更高,并且在不同凹凸度生境下种内变异更大,原因可能在于林下层树种所处环境的资源异质性 (尤其是光照) 高于冠层树种,因而随环境的变化以较强的表型可塑性调整自身适应策略。Read 等 (2014) 在一项 Meta 分析中发现,不同生活型植物对于环境变化存在不同的响应机制,其中被子植物 SLA 随海拔升高而降低,而针叶树则不随海拔发生显著变化。本研究进一步发现,林下种相较于冠层种对环境变化的反应比冠层种敏感。

耐阴叶片往往有较低的叶片长宽比,利于有效捕获光斑 (Tsukaya, 2006)。本研究中,冠层树种相较于林下层树种有着较高的叶片长宽比,表明林下层树种叶片有着相对较高的耐阴性。这可能是由于林下层的光照被林冠层部分截获,因此在这种情形下,林下层优势树种发展出更有利于光捕获的性状以有效获取光合作用所需的光能条件。同时,冠层树种处于植物外层,直接与外部环境接触 (Akihiro et al., 2017),而由于森林冠层可缓冲降水等冲淋压力 (Storck et al., 2002),减轻光辐射、吸收并反射掉部分直射光,并维持冠层内部的湿度 (Anhuf & Rollenbeck, 2001),因此林下层小气候环境与林冠外部通常存在差异。冠层树种的叶片具有较高的 LDMC 和较低的 SLA,而林下种

则在光照较弱、湿度较高的环境下,更倾向于提高光合效率。Kenzo 等 (2015) 发现热带雨林的冠层树种有更低的比叶面积,更高的叶片氮含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 。Weerasinghe 等 (2014) 和 Ichie 等 (2016) 也在热带雨林中发现了森林上层树种具更低的比叶面积。这些与本文针对南亚热带常绿阔叶林的研究结果一致。此外,就植物水力协调策略而言,相较于林下层树种,冠层树种会通过提升 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 等与水分利用效率相关性状的表达,来提升其耐旱性及抗胁迫能力。因此,在光照、内外层环境以及水力的共同作用下,两种层片在不同生境类型中均表现出 SLA、LDMC、 $\delta^{13}\text{C}$ 等叶功能性状的差异,体现了对不同微环境的差异性适应策略。

Zhou 等 (2013) 研究发现,冠层树种有着更高的水力运输成本,对水力传输安全也有着更高的要求以避免木质部栓塞。鼎湖山地区近年出现降水量季节分布不均匀的趋势,在年总降水量不变的情况下降水趋向于集中,即旱季更干,而湿季更湿,且深层土壤的含水率下降,导致干旱胁迫加剧 (Zhou et al., 2011, 2013),这将致使冠层树种遭遇更大的胁迫风险。尽管本研究发现多个优势种的功能性状对海拔梯度带来的养分、水分差异存在相似的响应方式,但相较于冠层树种,林下层树种的性状对不同海拔梯度和凹凸度类型响应更显著,显示出对环境变化更强的表型可塑性。在这种情形下,可塑性更强的植物可能有着更强的适应能力,能够在环境变化中维持种群规模,而可塑性较弱的物种可能倾向于种群衰退甚至存在灭绝风险。Zhou 等 (2013) 发现鼎湖山森林群落近几十年来呈现出越来越多地由较小的个体和更多种类的矮乔木和灌木所占据的趋势。本研究发现冠层和林下层树种在异质生境中的表型可塑性差异,加之冠层与非冠层的环境差异,可能是解释这一现象的原因之一。

综上所述,本文从叶功能性状角度对比分析了南亚热带常绿阔叶林冠层和林下层优势树种对局域异质生境的响应策略。本研究结果表明,由于不同层片的优势树种对异质生境的响应程度存在较大差异,表现在林下层树种具有更多的功能性状在不同类型生境下存在显著差异,因此林下层树种在异质生境中通过更强的表型可塑性以适应更多样的环境条件。另外,由于比叶面积、叶片厚度与 $\delta^{15}\text{N}$ 等叶功能性状更普遍地对海拔因素存

在响应,因此它们是指示南亚热带常绿阔叶林树种响应环境的重要且有效的性状。

参考文献:

- AKIHIRO N, ROGER L, KITCHING MC, et al., 2017. Forests and their canopies: achievements and horizons in canopy science [J]. *Trend Ecol Evol*, 32(6): 438–451.
- ALPERT P, SIMMS EL, 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? [J]. *Evol Ecol*, 16(3): 285–297.
- AMUNDSON R, AUSTIN AT, SCHUUR EAG, et al., 2003. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen [J]. *Glob Biogeochem Cycle*, 17(1): 1031.
- ANDERSON JT, GEZON ZJ, 2015. Plasticity in functional traits in the context of climate change: a case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (Brassicaceae) [J]. *Glob Change Biol*, 21(4): 1689–1703.
- ANHUF D, ROLLENBECK R, 2001. Canopy structure of the Rio Surumoni rain forest (Venezuela) and its influence on microclimate [J]. *Ecotropica*, 7(1–2): 21–32.
- BAO L, 2009. Comparison and analysis of leaf functional traits among main forest communities and dominant species [D]. Beijing: Beijing Forestry University. [宝乐, 2009. 东灵山地区主要森林群落及其优势种叶功能性状比较与分析 [D]. 北京: 北京林业大学.]
- BAYTHAVONG BS, STANTON ML, 2010. Characterizing selection on phenotypic plasticity in response to natural environmental heterogeneity [J]. *Evolution*, 64(10): 2904–2920.
- CHAPIN FS, 2003. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change [J]. *Ann Bot*, 91(4): 455–463.
- CRAINE JM, ELMORE AJ, AIDAR MPM, et al., 2009. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability [J]. *New Phytol*, 183(4): 980–992.
- CHEN HX, LIU XR, SUN TY, et al., 2011. Variation in leaf C : N : P stoichiometry of quercus species along the altitudinal gradient in Taibai mountain, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2021, 41(11): 1–10. [陈昊轩, 刘欣蕊, 孙天雨, 等, 2011. 太白山栎属树种叶片碳氮磷化学计量特征沿海拔梯度的变化规律 [J]. *生态学报*, 41(11): 1–10.]
- ENOKI T, ABE A, 2004. Saplings distribution in relation to topography and canopy openness in an evergreen broad-leaved forest [J]. *Plant Ecol*, 173(2): 283–291.
- FISHER JB, MALHI Y, TORRES IC, et al., 2013. Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3 000 m elevation gradient in the Peruvian Andes [J]. *Oecologia*, 172(3): 889–902.
- GARTEN CT, TAYLOR GE, 1992. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species sources of variation [J]. *Oecologia*, 90(1): 1–7.
- GLEASON HA, 1936. Is thesynusia an association? [J]. *Ecology*, 17(3): 444–451.
- HERNANDEZ-CALDERON E, MENDEZ-ALONZO R, MARTINEZ-CRUZ J, et al., 2014. Altitudinal changes in tree leaf and stem functional diversity in a semi-tropical mountain [J]. *J Veg Sci*, 25(4): 955–966.
- IBANEZ T, HEQUET V, CHAMBREY C, et al., 2017. How does forest fragmentation affect tree communities? A critical case study in the biodiversity hotspot of New Caledonia [J]. *Landscape Ecol*, 32: 1671–1687.
- ICHIE T, INOUE Y, TAKAHASHI N, et al., 2016. Ecological distribution of leaf stomata and trichomes among tree species in a Malaysian lowland tropical rain forest [J]. *J Plant Res*, 129(4): 625–635.
- KAO WY, CHANG KW, 2001. Altitudinal trends in photosynthetic rate and leaf characteristics of *Miscanthus* populations from central Taiwan [J]. *Aust J Bot*, 49(4): 509–514.
- KENZO T, INOUE Y, YOSHIMURA M, et al., 2015. Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees [J]. *Oecologia*, 177(1): 191–202.
- KORNER C, 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research [J]. *Trend Ecol Evol*, 22(11): 569–574.
- KORNER C, FARQUHAR GD, ROKSANDIC Z, 1988. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high-altitude [J]. *Oecologia*, 74(4): 623–632.
- KRUSKAL WH, WALLIS WW, 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis [J]. *J Am Stat Assoc*, 47(260): 583–621.
- LEGENDRE P, MI X, REN H, et al., 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China [J]. *Ecology*, 90(3): 663–674.
- LI HW, WANG XA, GUO H, et al., 2012. Leaf functional traits of different forest communities in Ziwoing Mountains of Loess Plateau [J]. *Chin J Ecol*, 31(3): 544–550. [李宏伟, 王孝安, 郭华, 等, 2012. 黄土高原子午岭不同森林群落叶功能性状 [J]. *生态学杂志*, 31(3): 544–550.]
- LIU YP, LIU GF, BAIYILA DF, et al., 2017. Effects of topographic factors on leaf traits of dominant species in different forest communities in Daqinggou nature reserves [J]. *Sci Silv Sin*, 53(3): 154–162. [刘玉平, 刘贵峰, 达福白乙拉, 等, 2017. 地形因子对大青沟自然保护区不同森林群落叶性状的影响 [J]. *林业科学*, 53(3): 154–162.]
- MCEWAN RW, LIN YC, SUN IF, et al., 2011. Topographic and biotic regulation of aboveground carbon storage in subtropical broad-leaved forests of Taiwan [J]. *For Ecol Manag*, 262(9): 1817–1825.

- MCGILL BJ, ENQUIST BJ, WEIHER E, et al., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits [J]. *Trend Ecol Evol*, 21(4): 178–185.
- MCLAUCHLAN KK, HOBBIE SE, POST WM, 2006. Conversion from agriculture to grassland builds soil organic matter on decadal timescales [J]. *Ecol Appl*, 16(1): 143–153.
- MIDOLO G, DE FRENNE P, HOLZEL N, et al., 2019. Global patterns of intraspecific leaf trait responses to elevation [J]. *Glob Chang Biol*, 25(7): 2485–2498.
- MORAN NA, 1992. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes [J]. *Am Nat*, 139(5): 971–989.
- OZANNE CMP, ANHUF D, BOULTER SL, et al., 2003. Biodiversity meets the atmosphere: A global view of forest canopies [J]. *Science*, 301(5630): 183–186.
- PARMESAN C, 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 37(1): 637–669.
- PFENNIGWERTH AA, BAILEY JK, SCHWEITZER JA, 2017. Trait variation along elevation gradients in a dominant woody shrub is population-specific and driven by plasticity [J]. *Aob Plants*, 9(4): plx027.
- POORTER H, NIINEMETS U, POORTER L, et al., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis [J]. *New Phytol*, 182(3): 565–588.
- POORTER L, WRIGHT SJ, PAZ H, et al., 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests [J]. *Ecology*, 89(7): 1908–1920.
- RASMANN S, BURI A, GALLOT-LAVALLEE M, et al., 2014. Differential allocation and deployment of direct and indirect defences by *Vicia sepium* along elevation gradients [J]. *J Ecol*, 102(4): 930–938.
- READ QD, MOORHEAD LC, SWENSON NG, et al., 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species [J]. *Funct Ecol*, 28(1): 37–45.
- SANNER MF, 1999. Python: a programming language for software integration and development [J]. *J Mol Graph Model*, 17(1): 57–61.
- SAKSCHIEWSKI B, VON BLOH W, BOIT A, et al., 2015. Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model [J]. *Glob Change Biol*, 21(7): 2711–2725.
- SCHINDLER DW, 2003. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere [J]. *Nature*, 423(6937): 225–226.
- SHEN Y, SANTIAGO LS, SHEN H, et al., 2014. Determinants of change in subtropical tree diameter growth with ontogenetic stage [J]. *Oecologia*, 175(4): 1315–1324.
- STORCK P, LETTENMAIER DP, BOLTON SM, et al., 2002. Measurement of snow interception and canopy effects on snow accumulation and melt in a mountainous maritime climate, Oregon, United States [J]. *Water Resour Res*, 38(11): 1223.
- SWAMI A, JAIN R, 2013. Scikit-learn: Machine learning in Python [J]. *J Mach Learn Res*, 12(10): 2825–2830.
- TORRES-DOWDALL J, HANDELSMAN CA, REZNICK DN, et al., 2012. Local adaptation and the evolution of phenotypic plasticity in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*) [J]. *Evolution*, 66(11): 3432–3443.
- TSUJINO R, TAKAFUMI H, AGETSUMA N, et al., 2006. Variation in tree growth, mortality and recruitment among topographic positions in a warm temperate forest [J]. *J Veg Sci*, 17(3): 281–290.
- TSUKAYA H, 2006. Mechanism of leaf-shape determination [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 57: 477–496.
- VAN DE WEG MJ, MEIR P, GRACE J, et al., 2009. Altitudinal variation in leaf mass per unit area, leaf tissue density and foliar nitrogen and phosphorus content along an Amazon-Andes gradient in Peru [J]. *Plant Ecol Divers*, 2(3): 243–254.
- WANG ZF, LIAN JY, HUANG GM, et al., 2012. Genetic groups in the common plant species *Castanopsis chinensis* and their associations with topographic habitats [J]. *Oikos*, 121(12): 2044–2051.
- WEERASINGHE LK, CREEK D, CROUS KY, et al., 2014. Canopy position affects the relationships between leaf respiration and associated traits in a tropical rainforest in Far North Queensland [J]. *Tree Physiol*, 34(6): 564–584.
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428(6985): 821–827.
- YE WH, CAO HL, HUANG ZL, et al., 2008. Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China [J]. *J Plant Ecol (Chin Ver)*, 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.]
- ZHOU GX, HUANG LX, ZANG XW, et al., 2016. Effects of habitat heterogeneity on community functional diversity of Dinghu Mountain evergreen broad-leaved forest [J]. *Guihaia*, 36(2): 127–136. [周光霞, 黄立新, 臧晓蔚, 等, 2016. 生境异质性对鼎湖山常绿阔叶林群落功能多样性的影响 [J]. *广西植物*, 36(2): 127–136.]
- ZHOU GY, PENG CH, LI YL, et al., 2013. A climate change-induced threat to the ecological resilience of a subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest in Southern China [J]. *Glob Change Biol*, 19(4): 1197–1210.
- ZHOU GY, WEI XH, WU YP, et al., 2011. Quantifying the hydrological responses to climate change in an intact forested small watershed in Southern China [J]. *Glob Change Biol*, 17(12): 3736–3746.

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202109059

唐凤, 邹天才, 杨乃坤, 等. 稀有濒危植物贵州红山茶种群结构及数量动态变化的研究 [J]. 广西植物, 2022, 42(3): 520–529.

TANG F, ZOU TC, YANG NK, et al. Population structure and dynamics analysis of rare and endangered plant *Camellia kweichowensis* [J]. Guihaia, 2022, 42(3): 520–529.



稀有濒危植物贵州红山茶种群结构及数量动态变化的研究

唐 凤¹, 邹天才², 杨乃坤³, 胡光平⁴, 刘海燕^{5*}

(1. 贵州大学 林学院, 贵阳 550025; 2. 贵州科学院, 贵阳 550001; 3. 贵阳中雄林业生态工程勘察设计有限公司, 贵阳 550004; 4. 贵阳市天然林和公益林保护修复中心, 贵阳 550003; 5. 贵州省植物园, 贵阳 550004)

摘 要: 贵州红山茶 (*Camellia kweichowensis*) 是红山茶组中稀有 5 室蒴果代表种之一, 具有重要物种生物学意义和经济利用价值。为探索贵州红山茶物种稀有濒危原因, 该文采用样方法与实测法调查, 通过种群年龄结构和生存力分析, 开展种群结构动态量化特征和未来发展趋势的研究。结果表明: (1) 贵州红山茶原生植被具有亚热带湿润性常绿阔叶林典型特征, 常绿落叶阔叶混交林占主体林分, 华山松 (*Pinus armandii*) + 桦木 (*Betula luminifera*) + 枫香 (*Liquidambar formosana*) + 蓝果树 (*Nyssa sinensis*) + 山茶 (*Camellia* sp.) + 铃木 (*Eurya* sp.) + 木荷 (*Schima* sp.) 等针叶阔叶混交林常见。(2) 贵州红山茶植物种群结构为增长型, 以小树和中树龄级阶段植株为主体, 占种群数量的 73.02%; 种群存活曲线 Deevey-Ⅱ 型特征明显, 种群生命期望值在幼苗期达到最大值, 死亡率和消失率曲线的变化趋势基本一致; 种群幼苗库丰富但响应生境外的干扰敏感, 幼苗存活至Ⅶ龄级植株概率陡降至 36.17%, 整体呈现“Ⅳ龄级前增长-Ⅳ龄级后衰退”的特点。(3) 贵州红山茶在未来 2、4、6、8、10 个径级的生长期之后, 种群动态趋于中树 (Ⅴ~Ⅶ龄级)、大树 (Ⅷ~Ⅹ龄级) 和老树 (Ⅺ~ⅩⅢ龄级) 的态势。综上认为, 贵州红山茶生境资源及空间有限性导致种群内部或不同物种间的竞争加剧, 使种群幼苗存活率降低和低龄级植株数量减少, 加上人类掠夺性采伐造成的成年植株死亡率增高, 致使其种群的数量增加及种群扩散受阻, 分布区狭窄, 物种趋于濒危。

关键词: 贵州红山茶, 种群结构特征, 种群数量变化, 时间序列预测, 物种濒危机制

中图分类号: Q9458.15 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)03-0520-10

Population structure and dynamics analysis of rare and endangered plant *Camellia kweichowensis*

TANG Feng¹, ZOU Tiancai², YANG Naikun³, HU Guangping⁴, LIU Haiyan^{5*}

(1. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Guizhou Academy of Sciences, Guiyang 550001, China; 3. Guiyang Zhongxiong Forestry Ecological Engineering Investigation & Design Co., Ltd., Guiyang 550004, China; 4. Institute for Natural Forest and Public Welfare Forest Protection and Restoration of Guiyang, Guiyang 550003, China; 5. Guizhou Botanical Garden, Guiyang 550004, China)

Abstract: *Camellia kweichowensis* is a rare 5-locular capsule-bearing representative species of the section *Camellia* with biological importance and economic value. In order to explore the reasons for its endangered status, we studied the

收稿日期: 2021-12-24

基金项目: 国家自然科学基金(32160095); 贵州省科技计划项目([2019]4237 号) [Supported by National Natural Science Foundation of China(32160095); Project of Department of Science and Technology of Guizhou Province([2019]4237)]。

第一作者: 唐凤(1997-), 硕士研究生, 研究方向为植物生态学, (E-mail) 1416744341@qq.com。

*通信作者: 刘海燕, 博士, 研究员, 研究方向为植物学, (E-mail) 120587539@qq.com。

quantitative characteristics of population structure dynamics and future development trend by combining the sample investigation and actual measurement methods, the analysis of population age structure and survivability. The results were as follows: (1) The primary vegetation of *C. kweichowensis* had typical characteristics of subtropical humid evergreen broad-leaved forests. While the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest were the main stands, and the coniferous broad-leaved mixed forest of *Pinus armandii* + *Betula luminifera* + *Liquidambar formosana* + *Nyssa sinensis* + *Camellia* sp. + *Eurya* sp. + *Schima* sp. was common. (2) The growth population of *C. kweichowensis* dominated the growth structure. The points were mainly concentrated in the small and medium tree stages, and the sum of the proportion constituted 73.02% of the overall population. Deevey-II type characteristic of the population survival curve was obvious, the life expectancy of *C. kweichowensis* was the maximum at the seedling stage. The change trend of mortality and the vanishing curves of the same plot were approximately the same. The quantitative dynamic analysis indicated that the three plots had abundant seedling pools, but were sensitive to the disturbance outside the habitat. The probability of surviving to VII age-class dropped significantly to 36.17%. On the whole, the population structure showed the characteristics of “growth in the early stage and decline in the late stage of IV age-class”. (3) After the growth period of 2, 4, 6, 8, and 10 diameter scales, the *C. kweichowensis* population dynamics tilted toward the succession of middle trees (V-VII age-class), big trees (VIII-X age-class), and aged trees (XI-XIII age-class). In conclusion, due to the limited habitat resources and space, intraspecific and interspecific competition intensifies, which reduces the survival rate of population seedlings and the number of young, and increased the mortality of adult plants caused by human predatory logging. As a result, the population renewal and diffusion are hindered, the distribution area is narrow, and the species tend to be endangered.

Key words: *Camellia kweichowensis*, population structure characteristics, population quantity change, time series prediction, species endangered mechanism

种群是物种进化的基本单位(姜在民等, 2018), 种群结构特征及其动态变化规律是种群生态学研究的核心内容和基础科学问题(王飞等, 2022), 种群生命表、生存分析、数量动态量化和时间序列预测等是研究植物种群数量特征的重要手段和工具(张文辉等, 2004; 张亚芳等, 2015; 朱强等, 2019)。种群年龄结构能够反映种群数量配置变化规律, 表现出种群植株在各个阶段的生长状况, 可有效评估种群对生存环境的适应性(韩路等, 2014; 王泳腾等, 2021)。数量动态量化和时间序列分析能够揭示种群动态变化特征及其潜在驱动机制(拓锋等, 2021), 是研究种群更新和扩散机制的基础, 可为针对性地提出有效保护措施提供参考(罗西等, 2021; 赵家豪等, 2022)。植物种群年龄结构及其数量动态的研究, 已成为稀有濒危植物保护利用的科学基础。

贵州红山茶(*Camellia kweichowensis*)是山茶属植物红山茶组中少有子房5室的代表物种(张宏达, 1981), 常绿灌木或小乔木, 树形优美, 花冠直径4~12 cm, 花色靓丽, 颇具观赏特性和经济价值, 分布于贵州省贵阳市百花湖乡九龙山森林植被区以及清镇市站街镇宝塔山天然林区的狭窄区域, 贵州

特有种(张宏达和任善湘, 1998; 邹天才, 2001)。目前, 关于贵州红山茶植物资源调查评价(安明态, 2005; 张华海和班平原, 2007)、土壤铝离子吸收、种子内含物检测(刘海燕等, 2018)、种苗繁殖栽培(胡光平等, 2013)等方面已有报道, 但在贵州红山茶种群结构特征、数量动态变化规律、种群增长机制、有效保护利用途径的科学问题认知还严重缺失。本研究以贵州红山茶自然分布区为研究区域, 依托其生境特征、植物区系成分组成以及贵州红山茶植物分布特点与种群结构的现实状况, 采用样方法和实测法相结合的研究方法, 通过贵州红山茶天然种群存活状况的实地调查及其种群结构组成与数量动态变化的研究, 分析探讨了贵州红山茶种群的结构特征、数量动态变化规律、响应外界干扰适应性机制、物种濒危原因等科学问题, 以期对贵州红山茶植物种质资源的有效保护与合理利用提供科学依据。

1 研究区概况

研究区位于贵州省贵阳市百花湖乡九龙山森林公园至站街镇宝塔山一带的森林植被区(106°23'48"–106°30'13" E, 26°36'12"–26°41'51" N),

属于亚热带季风湿润气候,年均降水 1 317 mm,主要集中在 5—8 月;年平均温度 13.9 ℃,最热月均温 22.6 ℃,最冷月均温 3.7 ℃,无霜期长达 278 d;年均相对湿度 82%左右,年平均日照时数 1 087.9 h,地势起伏复杂多样,山区多雾,年均日照时数 1 087.9

h,在春秋季节偶有低温冷害发生。分布区土壤主要有黄壤、黄棕壤和石灰土,黄壤为主要土壤类型,土层厚度多为 40~60 cm,土壤 pH 值 4.5~6.0。植被以常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、针叶阔叶混交林、灌丛植被为主体,次生性较强。

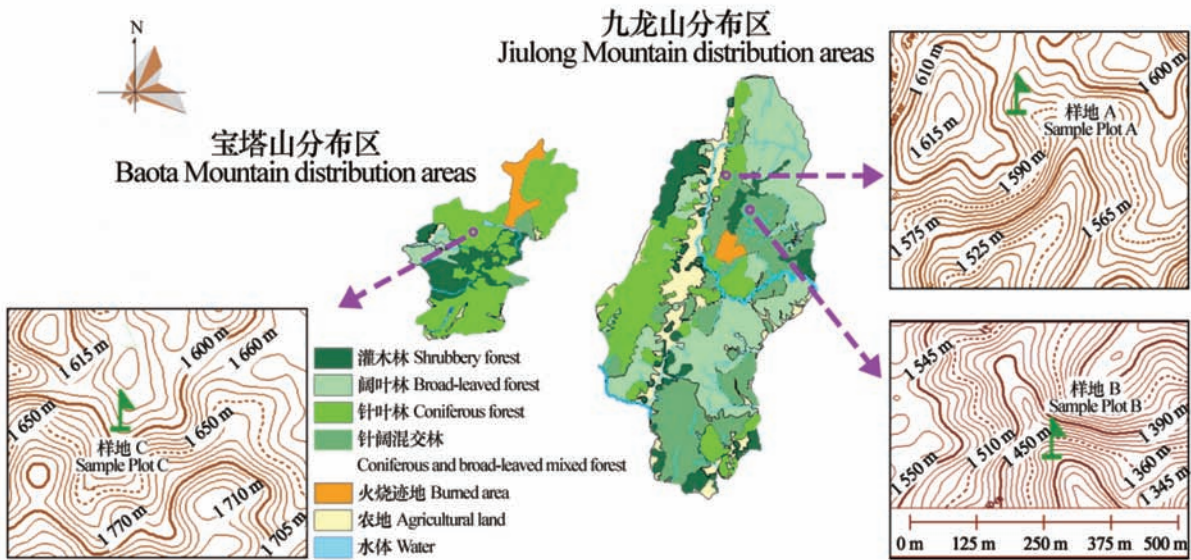


图 1 贵州红山茶自然分布区及研究样地
Fig. 1 Natural distribution and investigation site of *Camellia kweichowensis*

2 研究方法

2.1 调查方法和地点

采用样方法和实测法相结合开展调查(李苑菱,2017),选择贵州红山茶分布较为集中的林区,随机选取 3 个标准样地(样地 A、样地 B 和样地 C,见图 1)。每个样地 30 m×30 m,划分成 9 个 10 m×10 m 样方,总共 2 700 m²。以 10 m×10 m 的样方为基础逐一调查贵州红山茶植株的基径和地理位置坐标。采用五点取样法在每个样地中取 5 个 5 m×5 m 的灌木样方,在灌木样方的中心位置取 1 m×1 m 的草本样方。采用“目测估计法”记录样地内物种乔木、灌木及草本植物种类及数量(杨持,2008)。其中,样地 A 位于高规(106°28′51″ E,26°40′12″ N,海拔 1 588 m)、样地 B 在烂泥沟(106°28′52″ E,26°39′57″ N,海拔 1 454 m),皆位于百花湖乡九龙山自然植被区内,样地 C 位于宝塔山北坡天然林保护区内(106°24′51″ E,26°39′22″ N,海拔 1 636 m)。

2.2 种群龄级的划分

贵州红山茶分布区的植株数量稀少,基于同一物种的径级和龄级对相同生存环境的响应机制是一致的原理(Frost & Rydin, 2000),为避免砍伐植物,本文采用“空间序列代替时间变化”的方法(蔡飞和宋永昌,1997),根据检测数据特点及贵州红山茶植株生长特性,以基径 1 cm 为一个单位径级对其进行划分,统计各径级植株数量,即以 0<DBH<1 cm 为 I 径级,1 cm≤DBH<2 cm 为 II 径级,以此类推,将贵州红山茶共划分为 13 个径级,在径级划分的基础上划分相应的龄级,将基径<1 cm 即 I 龄级的划分为幼苗,II~IV 龄级为小树,V~VII 龄级为中树,VIII~X 龄级为大树,XI~XIII 龄级为老树。植物的存活状况可客观反映其生长环境,鉴于 3 个样地的不连续整体性实际,采用以各个样地中贵州红山茶种群各龄级存活数量为基础,进行方差分析,以此评估判断其差异是否显著。

2.3 种群生命表及存活曲线

静态生命表即特定时间生命表,是对某一特

定的时间点的种群状况的表达。由于贵州红山茶是天然种群, 随机抽样调查的随机性会出现死亡率为负的现象, 对贵州红山茶各径级植株数量进行匀滑处理和编制种群静态生命表(江洪, 1992; 吴承祯等, 2000; 李先琨等, 2002)。参照 Hett & Loucks (1976) 提出的指数函数模型和幂函数模型对存活曲线进行拟合。

2.4 种群数量动态分析

参考陈晓德所提出的量化方法, 采用种群内龄级间动态变化 (V_n) 和整个种群年龄动态变化 (V_{pi}) 来分析贵州红山茶的种群数量结构。考虑未来干扰因素的影响进一步引入修正函数 (V'_{pi}) 和最大风险概率 ($P_{极大}$) (陈晓德, 1998)。

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\%$$

$$V_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n \times V_n)}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n}$$

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n \times V_n)}{k \times \min(S_1, S_2, \dots, S_n) \times \sum_{n=1}^{k-1} S_n}$$

$$P_{极大} = \frac{1}{k \times \min(S_1, S_2, \dots, S_n)}$$

式中: S_n 与 S_{n+1} 分别为第 n 与第 $n+1$ 龄级的个体数; k 为种群龄级数量; V_n, V_{pi} 和 V'_{pi} 取正、负、零值时分别反映出种群的增长、衰退、稳定的结构动态关系。

2.5 种群生存力分析

通过引入种群生存率 $S_{(x)}$ 、累计死亡率 $F_{(x)}$ 、死亡密度 $f_{(x)}$ 及危险率 $\lambda_{(x)}$ 计算函数值绘制生存曲线, 进一步分析贵州红山茶的种群结构(冯士雍, 1982), 计算公式参照刘海燕等(2016)。

2.6 时间序列预测

采用一次移动平均法, 对贵州红山茶种群数量动态进行预测, 计算公式如下:

$$M_t = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k$$

式中: t 为龄级; n 为预测时间; X_k 为 k 径级的现存量; M_t 表示 t 龄级植株在经历 n 个径级时间后的数量(张文辉等, 2004; 王泳腾等, 2021)。

2.7 数据统计分析

实验数据和图表采用 R 语言 4.0.5 和 Excel 软件分析处理(Robert I. Kabacoff, 2016)。

3 结果与分析

3.1 样地采样差异性分析

在采样选择的 A、B、C 三个样地中均表现出了较高的次生性植被, 常绿落叶阔叶混交林占主体林分, 主要伴生植物有蕨类(*Pteridophyta* sp.)、华山松(*Pinus armandii*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)、枫香树(*Liquidambar formosana*)、山矾(*Symplocos sumuntia*)、光皮桦(*Betula luminifera*)、贵州连蕊茶(*Camellia costei*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、蓝果树(*Nyssa sinensis*)、野茉莉(*Styrax japonicus*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、箭竹(*Fargesia spathacea*)、悬钩子蔷薇(*Rosa rubus*)和野山楂(*Crataegus cuneata*)等。3 个样地种群各龄级存活数量的方差分析结果(表 1)显示, 样地间种群结构差异不显著($F = 0.577, P = 0.567 > 0.05$), 可视为三个重复, 拟采用加和方式进行数据处理和分析研究。

3.2 种群龄级的确定及结构特征

样地调查贵州红山茶共计 718 株, 种群平均密度为 0.265 9 株/ m^2 。如图 2 所示, I 级幼苗植株占种群数量的 18.36%, 小树(II ~ IV 龄级)个体数量最多, 占种群数量的 50.90%, 中树(V ~ VII 龄级)占种群数量的 22.11%, 大树(VIII ~ X 龄级)和老树(XI ~ XIII 龄级)的占比分别为 6.82% 和 1.81%。贵州红山茶种群部分龄级存在当前龄级个体数量少于后一龄级的情况, 种群数量存在波动, I、VII 龄级的存活数量小于后一龄级。在 V ~ VI 龄级、VI ~ VII 龄级过渡时期的种群数量急剧下降, 死亡率分别为 50.53%、63.83%。贵州红山茶种群个体主要集中在 I ~ VII 龄级, 比例之和高达 91.37%, VIII ~ XIII 龄级植株数仅占种群数量的 8.63%。种群结构整体表现为增长型结构, 随径级增加而减少。但由于种群数量配置不合理, 年龄锥体基部过宽顶部过于狭窄, 因此, 种群在遭遇较大的环境变动时, 极易造成大规模的数量变动。

3.3 种群生命表及存活曲线

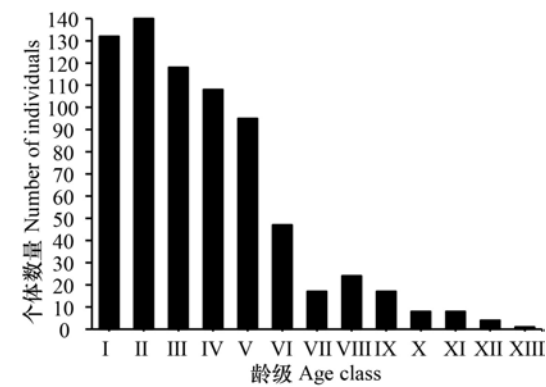
随着植株年龄增加, 种群标准化存活个体数(l_x)逐渐减少, 期望寿命(e_x)也逐渐降低(表 2)。种群在幼苗阶段生命期望达到最大值, 之后随着植株生长渐渐降低, 说明在幼苗阶段贵州红山茶对环境适应能力强。3 个样地种群存活曲线接近

表 1 贵州红山茶 3 个样地之间的差异性分析

Table 1 Analysis of differences among three sample plots of *Camellia kweichowensis*

变差来源 Variation source	离差平方和 Sum of squares (SS)	自由度 Degree of freedom (df)	均方 Mean square (MS)	F 值 F value	P 值 P value	F 临界值 F critical value
组间 Between groups	1 307.350	2	218.949	0.577	0.567	3.259
组内 Within group	11 283.336	36	379.658			
总合 Total	12 590.686	38				

注：显著水平 $\alpha=0.05$, * $P<0.05$ 。
Note: Significance level $\alpha=0.05$, * $P<0.05$.



I. DBH<1 cm; II. 1 cm≤DBH<2 cm; III. 2 cm≤DBH<3 cm; IV. 3 cm≤DBH<4 cm; V. 4 cm≤DBH<5 cm; VI. 5 cm≤DBH<6 cm; VII. 6 cm≤DBH<7 cm; VIII. 7 cm≤DBH<8 cm; IX. 8 cm≤DBH<9 cm; X 9 cm≤DBH<10 cm; XI. 10 cm≤DBH<11 cm; XII. 11 cm≤DBH<12 cm; XIII. 12 cm≤DBH。
下同。
The same below.

图 2 贵州红山茶种群年龄结构
Fig. 2 Age structures of *Camellia kweichowensis* population

“对角线”型,各龄级死亡率基本一致(图 3)。经模型拟合检验(表 3),两种拟合模型都达到显著水平,但其中指数函数模型决定系数 R^2 和 F 值都大于幂函数模型的 R^2 和 F 值,且 P 值更小,由此判断贵州红山茶存活曲线为 Deevey-Ⅱ型。
由图 4 可以看出种群的 q_x 和 k_x 变化趋势大致相同。种群 q_x 和 k_x 在Ⅶ龄级和Ⅸ龄级处出现明显的峰值和凹谷。前期Ⅰ~Ⅶ龄级 q_x 和 k_x 随龄级增加而缓慢上升。说明在Ⅰ~Ⅶ龄级间各龄级的死亡率变化小,种群处于稳定增长状态;在Ⅶ龄级阶段曲线出现峰值, q_x 和 k_x 增大 ($q_x=0.35$, $k_x=0.43$),表明经过筛选种群生存压力得到一定的缓

解;在Ⅸ龄级处 q_x 和 k_x 形成“凹槽”之后继续上涨,且此后 q_x 和 k_x 的差值逐渐拉大,植株死亡率增加;在分析模型的ⅩⅢ龄级时,种群死亡率达到最大值。前期Ⅰ~Ⅶ龄级种群基数大, q_x 和 k_x 数值缓慢增长。在Ⅶ龄级之后,种群 q_x 和 k_x 出现剧烈波动下降至Ⅸ后又回升,在Ⅹ龄级后迅速陡增,说明植株在Ⅶ龄级后受外界因素影响严重。

3.4 种群数量动态分析

贵州红山茶种群的数量动态分析表明(表 4),虽在部分龄级阶段存在一定的衰退现象,但种群结构整体表现为增长型结构。由表 4 可知 V_I 、 V_{VII} 为负值,其他均为正值,表明贵州红山茶种群在Ⅰ~Ⅱ、Ⅶ~Ⅷ龄级生长过程中种群结构动态表现为衰退型,其他龄级均呈现增长型结构。另外,表明Ⅹ~ⅩⅢ龄级处于稳定的结构动态关系。种群年龄结构动态指数 V_{pi} 为正值,在考虑外界环境因素干扰下的动态指数值 V'_{pi} 大于 0,但与 V_{pi} 具有较大的差距,说明贵州红山茶种群抗干扰能力较低,稳定性结构只出现在无外界干扰的生态环境中,一旦有涉及到植株生长发育的干扰因子介入,便会打破这种结构状态。

3.5 种群生存力分析

贵州红山茶种群生存曲线如图 5 所示,种群生存率 $S_{(x)}$ 呈均匀下降态势,与累计死亡率 $F_{(x)}$ 变化趋势相反。在Ⅰ~Ⅲ龄级中 $S_{(x)}$ 高于 $F_{(x)}$,说明种群在此阶段处于增长状态;在Ⅳ龄级时,种群 $S_{(x)}$ 和 $F_{(x)}$ 处于交汇稳定状态;在Ⅳ龄级之后, $F_{(x)}$ 高于 $S_{(x)}$ 且差值逐渐拉大,说明在Ⅳ龄级种群生存力开始进入衰退状态。种群死亡密度 $f_{(x)}$ 在Ⅰ龄级达到最大值($f_{(x)}=0.92$),由Ⅰ龄级向Ⅱ龄级过渡时急剧下降,而后曲线趋于平缓。危险率函数 $\lambda_{(x)}$ 呈现单调递增的趋势,贵州红山茶的死亡概率随着龄级的增加而不断增大。通过生存力函数曲线

表 2 贵州红山茶种群静态生命表

Table 2 Static life table of *Camellia kweichowensis* population

x	a_x	A_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	S_x	k_x
I	132	141	1 000.00	78.01	0.08	960.99	4 723.40	4.72	0.92	0.08
II	140	130	921.99	85.11	0.09	879.43	3 723.40	4.04	0.91	0.10
III	118	118	836.88	70.92	0.08	801.42	2 801.42	3.35	0.92	0.09
IV	108	108	765.96	354.61	0.46	588.65	1 964.54	2.56	0.54	0.62
V	95	58	411.35	127.66	0.31	347.52	1 198.58	2.91	0.69	0.37
VI	47	40	283.69	120.57	0.43	223.40	787.23	2.78	0.58	0.55
VII	17	23	163.12	56.74	0.35	134.75	503.55	3.09	0.65	0.43
VIII	24	15	106.38	21.28	0.20	95.74	340.43	3.20	0.80	0.22
IX	17	12	85.11	28.37	0.33	70.92	234.04	2.75	0.67	0.41
X	8	8	56.74	0.00	0.00	56.74	148.94	2.63	1.00	0.00
XI	8	8	56.74	28.37	0.50	42.55	92.20	1.63	0.50	0.69
XII	4	4	28.37	21.28	0.75	17.73	35.46	1.25	0.25	1.39
XIII	1	1	7.09	7.09	1.00	3.55	7.09	1.00	1.00	1.96

注： a_x . 存活数； A_x . 匀滑后存活数； l_x . 标准化存活数； d_x . 死亡数； q_x . 死亡率； L_x . 区间数量； T_x . 区间总数量； e_x . 期望寿命； S_x . 存活率； k_x . 消失率。

Note: a_x . Survival number; A_x . Survival number of smooth; l_x . Standardized number of survival; d_x . Death number; q_x . Mortality rate; L_x . Span number; T_x . Total number of span; e_x . Life expectancy; S_x . Survival rate; k_x . Vanish rate.

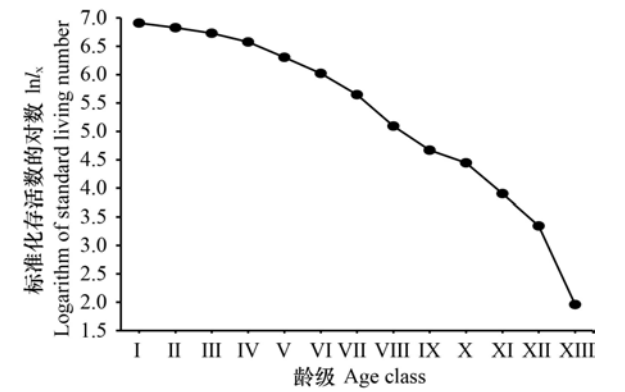


图 3 贵州红山茶种群存活曲线

Fig. 3 Survival curve of *Camellia kweichowensis* population

$S_{(x)}$ 、 $F_{(x)}$ 、 $f_{(x)}$ 、 $\lambda_{(x)}$ 的分析表明,贵州红山茶种群动态表现为“Ⅳ龄级前增长-Ⅳ龄级后衰退”的动态特征。

3.6 时间序列预测

由图 6 可知,在经历 2 个龄级时间后种群的不同龄级个体数量变动存在差异,其中Ⅱ龄级和Ⅷ龄级植株数量有所减少,XI龄级数量无明显变化,其余Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ、Ⅵ、Ⅶ、Ⅸ、Ⅹ、Ⅻ、Ⅼ龄级的个体数量增多。在经历 4、6、8、10 的径级时间后,各龄级植株的数量和增幅都有一定的增加,说明在未

表 3 贵州红山茶种群存活曲线模型检验

Table 3 Test models of survival curves of *Camellia kweichowensis* population

曲线方程 Curve function	决定系数 Coefficient of determination (R^2)	F 值 F value	P 值 P value
指数函数 Exponential function; $y = 8.172e^{-0.067x}$	0.860	67.444	<0.000 1
幂函数 Power function function; $y = 8.055x^{-0.254}$	0.610	17.185	0.002<0.01

来一段时间内生存环境保持良好的状况下,贵州红山茶种群会呈增长趋势。

4 讨论与结论

4.1 贵州红山茶种群结构整体表现为增长型,对环境因素影响敏感,种群数量随径级增加而减少

种群特征既是植物种群个体生长状况的体现,又是植物对其生存环境的适应性反映,更是植物资源有效保护利用的科学基础。山茶属植物是亚热带常绿阔叶林和常绿落叶阔叶林的重要组成

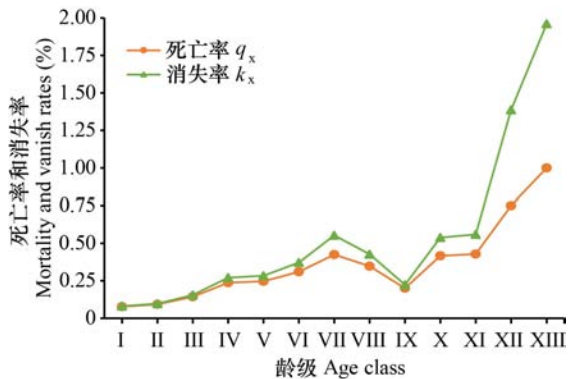


图 4 贵州红山茶种群死亡率(q_x)和消失率(k_x)曲线
Fig. 4 Mortality rate (q_x) and vanish rate (k_x) curves of *Camellia kweichowensis* population

表 4 贵州红山茶种群动态指数 (单位: %)

Table 4 Dynamic index of *Camellia kweichowensis* population (Unit: %)

龄级/样地 Age class/Plot	V_n	龄级/样地 Age class/Plot	V_n
I	-5.71	IX	52.94
II	15.71	X	0
III	8.47	XI	50
IV	12.04	XII	75
V	50.53	XIII	100
VI	63.83	V_{pi}	18.71
VII	-29.17	V'_{pi}	1.44
VIII	29.17	P_{max}	0.08

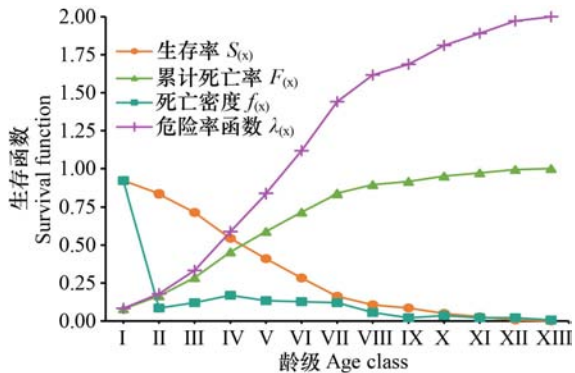
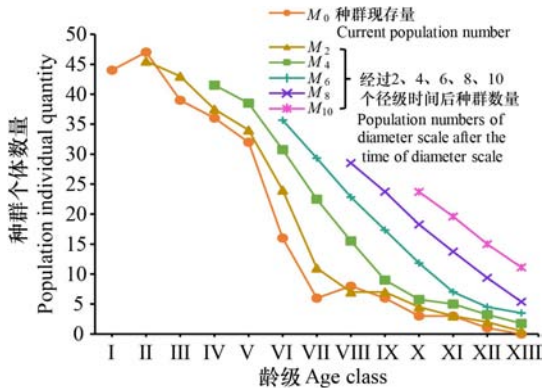


图 5 贵州红山茶种群生存曲线
Fig. 5 Survival function curves of *Camellia kweichowensis* population



M_0 . 种群现存量; M_t . 经过 t 径级时间后种群数量。
 M_0 . Current of population number; M_t . Population number of diameter scale after the time of t diameter scale.

图 6 贵州红山茶种群数量的时间序列预测

Fig. 6 Time series prediction of *Camellia kweichowensis* population

俊生和陈梦玲,2011)。本研究发现,贵州红山茶在阳坡和疏林地的生长频率较高,在森林群落中主要位于乔二层和灌木层,光在一定程度上影响着贵州红山茶种群结构增长。种群数量动态的研究表明,除了在 I ~ II、VII ~ VIII 龄级生长过程中种群动态的表现 为衰退以外,其他龄级动态均呈现为增长,种群结构在整体上呈现出增长型特征。种群年龄结构金字塔型,种群数量主要集中在小树龄级和中树龄级阶段,在种群中的大树龄级和老树龄级植株数量稀少,反映出在种群中大龄植株出现生存困难的现象,种群生长对环境反应敏感,受外部因素干扰的影响较大,种群数量随龄级的增加而逐渐减少。自然生境中贵州红山茶以种子繁殖为主,但由于种群中大树、老树的植株数量稀少,能够完成结实种子发育的植株有限,造成种子库不足,种群幼苗数量占比偏低,幼苗库数量难以保障其种群向中龄级植株和大龄级植株生长的需求,致使其植物种群的增长受到限制,物种趋于稀有濒危,所以,加强其种质资源的保护利用是当务之急。

4.2 贵州红山茶种群存活曲线 Deevey-II 型, IV 龄级前增长, IV 龄级后衰退, IV 龄级后植株存活数量增加是种群稳定增长之重要基础

种群生存力分析表明,贵州红山茶种群存活曲线趋近于 Deevey-II 型,种群前期(I ~ IV 龄级)死亡率较低且平稳上升,在 IV 龄级时 $S_{(x)} = F_{(x)}$,种

部分,常参与建群或为伴生下木,在常绿落叶阔叶混交林和次生林中优势显著(吴征镒等,2010;应

群达到相对稳定状态,随后很快进入衰退状态,呈现出“Ⅳ龄级前增长-Ⅳ龄级后衰退”的态势。其原因可能是以下两个:(1)Ⅳ龄级后的植株个体偏大,维持其生命活动的营养物质需求增加,但生境提供给植物营养物质的不充分或在植物种间生存竞争的加剧,加快了种群的衰退速度(方顺清等,2004);(2)贵州红山茶植株生长到Ⅳ龄级以后,在应用栽培观赏和经济林木开发利用方面的价值日益凸显,其中龄和大龄树种遭掠夺性采集现象严重,在调查中发现了老树植株有受到病虫害侵蚀的现象,部分植株基部遭到虫蚁啃食后倒下枯死,或发生生理病变死亡,致使贵州红山茶种群植株死亡率大幅度攀升。在种群生存力分析中,贵州红山茶前期生存率曲线下下降速度和累计死亡率曲线增幅均高于后期,前期幼苗和低龄植株抗干扰能力低,资源竞争力弱,因而存活时间短,而经过环境筛选的大树或高龄植株不仅占有一定的生存空间,且积储了抗逆能力及适应生存策略,表现出较长存活时间。时间序列预测显示,贵州红山茶种群在经历4、6、8、10的径级时间后均呈现出增长状态,且主要是中老龄植株数量的增加,说明在未来预测时间内,贵州红山茶种群扩大及其数量增加主要表现在成年植株,Ⅳ龄级后植株存活数量增加是种群稳定增长之重要基础。

4.3 贵州红山茶植物资源的有效保护与合理开发利用具有现实意义

植物种质资源是一个国家或地区所倚重的重大战略资源,特有植物主要是基于物种起源和散布障碍而形成的,是区域特色植物资源的重要特征表现(邹天才,2002),贵州红山茶是区域性特有的稀有濒危植物(覃海宁和赵莉娜,2017;覃海宁,2017;邹天才等,2021),保护利用其植物种质资源具有现实意义。调查发现贵州红山茶分布区具有一定数量的实生苗,在一定程度上保证了物种的延续,但生境中林间空隙小,幼苗生长发育困难,存活时间短。生境资源及空间有限性导致种内种间生存竞争加剧,加之人类利益驱动采伐活动的影响,致使其种群成年植株死亡率上升。就其生态习性而言,贵州红山茶分布区气候温暖湿润,斑块状闭塞地形为贵州红山茶的生长发育提供了有利条件,又由于贵州红山茶种子属于大粒种子,靠种子重力传播为主,传播距离有限,分布区内地势高低起伏大,高度的生境异质性在很大程度上限

制了贵州红山茶的种群扩散,种群在成长过程中受到环境筛选以及人为干扰等因素的限制而散布困难,自然分布区狭窄,依然存在着保护力量不足和物种趋于濒危的危险(邹天才等,2021)。为此提出两点建议:第一,深入开展贵州红山茶植物资源及其分布区生态环境本底调查和生态环境评价,以有效保护与合理利用贵州红山茶植物资源及其森林植物多样性为目标,合理区划和科学规划,编制和提出建立贵州九龙山省级自然保护区的建议,在加强就地保护和改善生态环境的基础上,适当进行人工育苗回归返林以增加种群个体数量,加快其种群更新进程,维持贵州红山茶植物生态系统及其生物多样性资源培育与可持续利用;第二,把保护和利用有机地结合起来,在有效保护基础上开发利用植物资源,加强贵州红山茶植物种质创新利用科学研究,解决种苗繁育产业化技术难关及配套应用栽培生产实际问题,为培育观赏山茶植物新品种和油用山茶植物育种新材料注入优良种质,为生态环境建设和经济社会高质量发展提供科技支撑服务,以转化区域性特有植物种质资源特色优势为经济社会可持续发展的竞争优势和现实效益。

参考文献:

- AN MT, 2005. Present status of the natural resource of *Camellias* in Guizhou Province [J]. *Guizhou For Sci Technol*, 33(2): 26-29. [安明志, 2005. 贵州自然分布山茶属植物的资源现状 [J]. *贵州林业科技*, 33(2): 26-29.]
- CAI F, SONG YC, 1997. A study on the structure and dynamics of *Schima superba* population on Wuyi Mountain [J]. *J Plant Ecol*, 21(2): 138-148. [蔡飞, 宋永昌, 1997. 武夷山木荷种群结构和动态的研究 [J]. *植物生态学报*, 21(2): 138-148.]
- CHEN XD, 1998. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics [J]. *Acta Ecol Sin*, 18(2): 104-107. [陈晓德, 1998. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究 [J]. *生态学报*, 18(2): 104-107.]
- FANG SQ, YAN JF, WENG Q, et al., 2004. Population ecological status quo and protection study on *Shaniodendron subaequale* M. B. Deng, H. T. Wei in Longchi Mountain Reserve in Yixing [J]. *J Jiangsu For Sci Technol*, 31(2): 4-5. [方顺清, 颜建法, 翁琴, 等, 2004. 宜兴龙池山自然保护区银缕梅种群生态现状及保护研究 [J]. *江苏林*

- 业科技, 31(2): 4-5.]
- FENG SY, 1982. Survival analysis (I) [J]. Math Prac Theory, (3): 72-80. [冯士雍, 1982. 生存分析(I) [J]. 数学的实践与认识, (3): 72-80.]
- FROST I, RYDIN H, 2000. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed *Quercus rubur* in two spruce-dominated forests [J]. Ecoscience, 7(1): 38-44.
- HAN L, WANG JQ, WANG HZ, et al., 2014. The population structure and dynamics of *Populus euphratica* at the upper reaches of the Tarim River [J]. Acta Ecol Sin, 34(16): 4640-4651. [韩路, 王家强, 王海珍, 等, 2014. 塔里木河上游胡杨种群结构与动态 [J]. 生态学报, 34(16): 4640-4651.]
- HETT JM, LOUCKS OI, 1967. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock [J]. J Ecol, 64(3): 1029-1044.
- HU GP, WANG GP, HAN TS, et al., 2013. Study on the cutting propagation experiment on endemic to Guizhou *Camellia kweichowensis* Chang [J]. Anhui Agric Sci, 41(15): 6631-6633. [胡光平, 王桂萍, 韩堂松, 等, 2013. 贵州特有种贵州红山茶扦插繁殖研究 [J]. 安徽农业科学, 41(15): 6631-6633.]
- JIANG H, 1992. *Picea asperata* population ecology [M]. Beijing: China Forestry Press: 11-12. [江洪, 1992. 云杉种群生态学 [M]. 北京: 中国林业出版社: 11-12.]
- JIANG ZM, HE ZS, SU H, et al., 2018. Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia* Hemsley [J]. Acta Ecol Sin, 38(7): 2471-2480. [姜在民, 和子森, 宿昊, 等, 2018. 濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征 [J]. 生态学报, 38(7): 2471-2480.]
- LI XK, SU ZM, XIANG WS, et al., 2002. Study on the structure and spatial pattern of the endangered plant population of *Abies yuanbaoshanensis* [J]. Acta Ecol Sin, 22(12): 227-234. [李先琨, 苏宗明, 向悟生, 等, 2002. 濒危植物元宝山冷杉种群结构与分布格局 [J]. 生态学报, 22(12): 227-234.]
- LI YL, 2017. Study on the population ecology of *Camellia sinensis* var. *assamica* in Hainan Island [D]. Haikou: Hainan University. [李苑菱, 2017. 海南岛野生茶树种群生态学研究 [D]. 海口: 海南大学.]
- LIU HY, WANG JW, HONG J, et al., 2018. Contents of amino acids and fatty acids in seeds of five wild *Camellia* species in Guizhou plateau (III D 10 d) [J]. Guihaia, 38(2): 169-179. [刘海燕, 汪建文, 洪江, 等, 2018. 贵州五种野山茶种子氨基酸及脂肪酸成分含量的研究 [J]. 广西植物, 38(2): 169-179.]
- LIU HY, YANG NK, ZOU TC, et al., 2016. Population structure and dynamics of the endemic plant *Acer guizhouense* in Guizhou Province [J]. Guihaia, 36(5): 548-556. [刘海燕, 杨乃坤, 邹天才, 等, 2016. 贵州特有植物贵州槭的种群结构及动态研究 [J]. 广西植物, 36(5): 548-556.]
- LUO X, GUO QJ, YAO L, et al., 2021. Characteristics of natural population structure of endangered plant *Liriodendron chinense* [J]. J Cent S Univ For Technol, 41(7): 115-123. [罗西, 郭秋菊, 姚兰, 等, 2021. 濒危植物鹅掌楸的天然种群结构特征 [J]. 中南林业科技大学学报, 41(7): 115-123.]
- QIN HN, ZHAO LN, 2017. Evaluating the threat status of higher plants in China [J]. Biodivers Sci, 25(7): 689-695. [覃海宁, 赵莉娜, 2017. 中国高等植物濒危状况评估 [J]. 生物多样性, 25(7): 689-695.]
- QIN HN, ZHAO LN, YU SX, et al., 2017. Evaluating the endangerment status of China's angiosperms through the red list assessment [J]. Biodivers Sci, 25(7): 745-757. [覃海宁, 赵莉娜, 于胜祥, 等, 2017. 中国被子植物濒危等级的评估 [J]. 生物多样性, 25(7): 745-757.]
- KABACOFF RI, 2016. R in action [M]. Beijing: Posts & Telecom Press. [KABACOFF RI, 2016. R 语言实战 [M]. 北京: 人民邮电出版社.]
- TA F, HUANG DL, LIU XD, et al., 2021. Quantitative dynamics of *Picea crassifolia* population in Dayekou basin of Qilian Mountains [J]. Acta Ecol Sin, 41(17): 6781-6882. [拓锋, 黄冬柳, 刘贤德, 等, 2021. 祁连山大野口流域青海云杉种群数量动态 [J]. 生态学报, 41(17): 6781-6882.]
- WANG YT, HUANG ZH, WANG J, et al., 2021. The population structure and dynamic characteristics of *Phellodendron amurense* in Yanshan mountains [J]. Acta Ecol Sin, 41(7): 2826-2834. [王泳腾, 黄治昊, 王俊, 等, 2021. 燕山山脉黄檗种群结构与动态特征 [J]. 生态学报, 41(7): 2826-2834.]
- WANG F, CAO XW, LIU JQ, et al., 2022. Structure and quantity characteristics of three secondary forests on the eastern margin of the Qinghai-Tibet Plateau [J/OL]. J NW A & F Univ (Nat Sci Ed), 50(7): 2-12. DOI: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2022.07.008. [王飞, 曹秀文, 刘锦乾, 等, 2022. 青藏高原东缘 3 种次生林优势种的种群结构与数量动态 [J/OL]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 50(7): 2-12. DOI: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2022.07.008.]
- WU CZ, HONG W, XIE JS, et al., 2000. Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population [J]. Chin J Appl Ecol, 11(3): 333-336. [吴承祯, 洪伟, 谢金寿, 等, 2000. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析 [J]. 应用生态学报, 11(3): 333-336.]
- WU ZY, SUN H, ZHOU ZK, et al., 2010. Floristics of seed plants from China [M]. Beijing: Science Press. [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 等, 2010. 中国种子植物区系地理 [M]. 北京: 科学出版社.]
- YING JS, CHEN ML, 2011. Plant Geography of China [M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishing. [应俊生, 陈梦玲, 2011. 中国植物地理 [M]. 上海: 上海科学技术出版社.]
- YANG C, 2008. Ecology [M]. 2nd ed. Beijing: Higher

Education Press; 124–125. [杨持, 2008. 生态学 [M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社: 124–125.]

ZHAO JH, YE YQ, SUN XD, et al., 2022. Population dynamic and spatial distribution of the rare and endangered plant *Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis* in Wuyishan, Jiangxi Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 42(10): 1–9. [赵家豪, 叶钰倩, 孙晓丹, 等, 2022. 江西武夷山珍稀濒危植物南方铁杉种群动态与空间分布 [J]. *生态学报*, 42(10): 1–9.]

ZHANG HD, 1981. *Thea*—a section of beveragial tea-trees of the genus *Camellia* [J]. *J Sun Yatsen Univ (Nat Sci Ed)*, (1): 89–101. [张宏达, 1981. 茶树的系统分类 [J]. *中山大学学报(自然科学版)*, (1): 89–101.]

ZHANG HH, BAN PY, 2007. Geographical distribution of *Camellia* in Guizhou and its development and utilization [J]. *Guizhou Sci*, (1): 68–72. [张华海, 班平原, 2007. 贵州山茶属植物地理分布及开发利用 [J]. *贵州科学*, (1): 68–72.]

ZHANG HD, REN SX, 1998. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* [M]. Beijing: Science Press, 49: 63–65. [张宏达, 任善湘, 1998. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 49: 63–65.]

ZHANG WH, WANG YP, KANG YX, et al., 2004. Age structure and time sequence prediction of populations of an endangered plant, *Larix potaninii* var. *chinensis* [J]. *Biodivers Sci*, 12(3): 361–369. [张文辉, 王延平, 康永祥, 等, 2004. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析 [J]. *生物多样性*, 12(3): 361–369.]

ZHANG YF, LI DW, WANG M, et al., 2015. Population structure and dynamics of *Juniperus rigida* in different regions of loess plateau [J]. *Sci Silv Sin*, 51(2): 1–10. [张亚芳, 李登武, 王梅, 等, 2015. 黄土高原不同地区杜松种群结构与动态 [J]. *林业科学*, 51(2): 1–10.]

ZHU Q, AI XR, YAO L, et al., 2019. Structure and dynamics of *Carpinus fargesiana* population in Southwest Hubei Province [J]. *J Cent S Univ For Technol*, 39(8): 93–100. [朱强, 艾训儒, 姚兰, 等, 2019. 鄂西南川陕鹅耳枥种群结构与动态 [J]. *中南林业科技大学学报*, 39(8): 93–100.]

ZOU TC, 2001. Study on germ plasma resources and utilization evaluation for Guizhou endemic spermatophyte [J]. *Sci Silv Sin*, 37(3): 46–57. [邹天才, 2001. 贵州特有种子植物种质资源与利用评价研究 [J]. *林业科学*, 37(3): 46–57.]

ZOU TC, 2002. Inquire into species origin of *Camellia luteoflora* Y. K. Li, an endemic species in Guizhou [J]. *J Guizhou Univ (Nat Sci Ed)*, 20(1): 6–10. [邹天才, 2002. 贵州特有植物小黄花茶的物种起源探讨 [J]. *贵州师范大学学报(自然科学版)*, 20(1): 6–10.]

ZOU TC, LI YY, HONG J, et al, 2021. Species diversity conservation and utilization of Guizhou rare and endangered spermatophyta [J]. *Guihaia*, 41(10): 1699–1706. [邹天才, 李媛媛, 洪江, 等, 2021. 贵州稀有濒危种子植物物种多样性保护与利用的研究 [J]. *广西植物*, 41(10): 1699–1706.]

(责任编辑 李 莉)

公益广告

植树造林

关爱地球

3.12 植树节



—— 让地球多一抹绿 ——



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:

- ☆ 俄罗斯《文摘杂志》(AJ, VINITI, Abstract Journal)
- ☆ 美国《化学文摘》(CA, Chemical Abstracts)
- ☆ 英国《国际农业与生物科学研究中心(全文库)》(CABI)
- ☆ 英国《全球健康》(Global Health)
- ☆ 美国《剑桥科学文摘》(CSA: NS)
- ☆ 波兰《哥白尼索引》(IC, Index of Copernicus)
- ☆ 日本《日本科学技术振兴机构数据库》(JST, Japan Science and Technology Agency)
- ☆ 美国《乌利希国际期刊指南》(Ulrich's, PD)
- ☆ 美国《史蒂芬斯全文数据库—艾博思科数据库》(EBSCOhost)
- ☆ 英国《邱园索引》(Index Kewensis)
- ☆ 美国《柯尔比科学文化信息中心》(CICSC)
- ☆ 中国《中文核心期刊要目总览》—中文核心期刊
- ☆ 中国科技论文统计与分析数据库(CSTPCD)—中国科技核心期刊
- ☆ 中国科学引文数据库(CSCD)、科学引文数据库(SCD)
- ☆ 中国生物学文献数据库(CBAD)、中国生物学文摘(CBA)
- ☆ 中国学术期刊文摘数据库(CSAD)、中国化学化工文摘(网络版)
- ☆ 中国期刊全文数据库(CJFD)
- ☆ 中国学术期刊综合评价数据库(CAJCED)
- ☆ 中国知识资源总库—中国科技期刊精品数据库(<http://epub.cnki.net>)
- ☆ 中国知网《中国学术期刊(网络版)》(CAJ-N)首批收录期刊(<http://navi.cnki.net/knavi/JournalDetail?pcode=CJFD&pykm=GXZW>)
- ☆ 中文科技期刊数据库(SWIC) (<http://www.cqvip.com>)
- ☆ 中国核心期刊(遴选)数据库(<http://wanfangdata.com.cn>)
- ☆ 中国生物医学文献服务系统(SinoMed) (<http://www.sinomed.ac.cn>)
- ☆ 中国台湾华艺中文电子期刊服务资料库—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42卷 第3期 2022年3月

GUIHAIA

Monthly, Started in 1981
Vol. 42 No. 3 Mar. 2022

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
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
<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
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

版权所有 © 国内外公开发刊



(购买本刊请扫上方二维码)

ISSN 1000-3142
9 771000 314220