

不同种源雷公藤叶物候特征比较*

龙凤¹ 余传琼¹ 吴承祯^{2**} 涂育合³ 林照授⁴ 洪伟¹ 李键^{1**}

¹福建农林大学林学院 福州 350002

²武夷学院生态与资源工程学院 南平 354300

³永安国有林场 永安 366000

⁴桃源国有林场 大田 365000

摘要 以21个不同种源雷公藤为研究对象,观测其一个生长季的叶物候,分析不同种源雷公藤叶物候特征,探讨各叶物候参数之间的相关关系。结果显示:(1)不同种源雷公藤叶物候存在差异。a)不同种源的雷公藤出叶开始时间相差较大,出叶最早种源是福建三明清流(3月28日),出叶最晚种源是广西柳州融水(4月27日),出叶开始时间最早与最晚相差30 d,并且出叶开始时间越早的种源出叶结束时间越早;b)不同种源的雷公藤落叶开始时间相对集中,云南临沧云县为落叶开始最早种源,比最晚开始落叶的浙江金华武义早13 d,而落叶结束时间存在差异,落叶结束时间最早与最晚相差19 d,落叶持续时间越长,落叶结束时间越晚。2)相关分析和回归分析表明雷公藤的出叶时间和落叶时间与叶寿命之间具有显著相关性,出叶时间越早或者落叶时间越晚,叶寿命越长,不过出叶物候与落叶物候之间不存在显著关系。综合雷公藤叶物候观测结果表明,叶寿命较长有利于雷公藤获得竞争优势,对于雷公藤良种筛选和引种驯化有参考价值。(图3 表3 参27)

关键词 种源;雷公藤;叶物候;相关性

CLC Q948.1

Phenological characteristics of *Tripterygium wilfordii* Hook. f. of different provenances*

LONG Feng¹, YU Chuanqiong¹, WU Chengzhen^{2**}, TU Yuhe³, LIN Zhaoshou⁴, HONG Wei¹ & LI Jian^{1**}

¹College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

²College of Ecology and Resource Engineering, Wuyi University, Nanping 354300, China

³Yong'an State Forest Farm, Yong'an 366000, China

⁴Taoyuan State Forest Farm, Datian 365000, China

Abstract To accumulate research data for ecology conservation and provenance selection, we examined during the growing season the differences in leaf phenology of *Tripterygium wilfordii* of different provenances. The characteristics and the relationships between leaf phenological parameters were analyzed. The results showed great differences in leaf phenology among provenances. The beginning time of leaf emergence differed between provenances, with the earliest in Qingliu County of Sanming City, Fujian Province (28th, March), and the latest emergence in Rongshui County of Liuzhou, Guangxi Province (27th, April). There was 30 days interval between the two provenances. The earlier the provenance leafed out, the earlier the provenance ended the process of leaf emergence. The beginning time of leaf abscission was completed with a narrow time period, with that of the earliest provenance (Yunxian County of Lincang, Yunnan Province) 13 days earlier than the latest (Wuyi County of Jinhua, Zhejiang Province). The ending time of leaf abscission showed difference among provenances, with the earliest ending time of leaf abscission 19 days in advance of the latest provenances. The longer the duration of leaf abscission was accompanied with the later ending. Both correlation and regression analyses indicated significant correlation between leaf longevity and the timing of leaf emergence and abscission. A longer leaf life span was related to early leafing and late shedding. There was no significant relationship between the timing of leaf emergence and leaf abscission in *T. wilfordii*. According to the results, *T. wilfordii* with longer leaf life span is more competitive. The results of this research provide useful references for provenance-selection and acclimatization.

Keywords provenance; *Tripterygium wilfordii* Hook. f.; leaf phenology; correlation

收稿日期 Received: 2015-10-07 接受日期 Accepted: 2016-01-02

*国家自然科学基金项目(31070606)和福建省科技重大专项(2006NZ0001)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31070606) and the Major Science and Technology Project of Fujian Province (2006NZ0001)

**共同通讯作者 Corresponding authors (E-mail: hmilycau@163.com; fjwcz@126.com)

卫矛科雷公藤属植物雷公藤 (*Tripterygium wilfordii* Hook. f.) 广泛分布于我国长江以南各省^[1], 作为我国道地中药材, 在临床上有广泛的应用^[2], 由于过度采收野生雷公藤资源已近枯竭, 因此人工栽培雷公藤面积的日益扩大和市场需求量的提高, 对雷公藤的良种选育和引种驯化提出了更高的要求^[3]. 在植物引种研究中, 安玉婷等人通过观测鲁梅克斯 (*Rumex patientia*) 的物候期、生长发育规律来指导栽培生产, 使其在引种地实现高产优质栽培^[4]. 可见, 植物物候作为重要参考资料, 在农林业生产上对苗木引种与育种具有很强的指导性.

植物物候包含多个方面, 例如萌芽、抽枝、展叶、开花、结果等物候阶段, 其中叶物候在植物生长季中占有重要地位^[5]. 在植物生长过程中, 出叶物候启动的早晚以及叶片寿命的长短, 在一定程度上决定了资源利用策略和碳同化率, 提早出叶的居群一般能够获取更多的光照资源, 为生长季节奠定基础^[5], 因此叶物候差异可以作为判断植物生长状况的重要标准之一. 现有研究表明, 植物的叶物候会随环境因子的变化而改变, 杨乐等人对浙江天童山常绿阔叶林植物叶物候的研究^[5]以及朱旭斌对南京落叶栎林木本植物叶物候的研究^[6]均发现了不同物种采取不同叶物候期适应外界环境因子变化的生态策略, 而同一物种不同种源在适应外界生物和非生物环境干扰的长期进化过程中, 也会形成不同的出叶物候或者落叶物候^[7]. 因此, 在良种选育和引种驯化过程中, 需要对同一物种的不同种源进行叶物候的观测, 为选择环境适应性较高的良种材料提供依据. 目前, 国内关于植物叶物候的研究已广泛开展, 如戴军虎等对国内植物叶物候的空间分布格局以及其对气候变化响应的详细描述揭示了叶物候在指示全球气候变化中的重要作用^[8], 田玉鹏等人对福建梅花山51种植物叶寿命特征及影响因素的研究则更有助于理解亚热带植物的生态适应机制^[9], 因此对于植物叶物候的研究既能够为植物引种驯化提供指导意见, 也能够为植物生态适应性的研究积累基础数据, 但在对雷公藤的物候研究上, 目前仅有阮秀春等人报道过对不同种源雷公藤枝条和花期的观测^[10], 对雷公藤叶物候的观测尚未见报道.

基于叶物候研究的重要意义, 本研究通过观测来自21个不同种源地的雷公藤的出叶物候 (出叶开始时间、结束时间和持续时间)、落叶物候 (落叶开始时间、结束时间和持续时间) 以及叶寿命, 分析不同种源雷公藤出叶、落叶以及叶寿命之间的差异和相关性, 进而讨论可能影响雷公藤叶物候的因素. 研究结果将进一步丰富雷公藤物候资料, 同时也可作为雷公藤的引种驯化和寻求最佳生态栽培模式提供数据积累.

1 研究材料与方法

1.1 试验地概况

本次研究的试验地位于福建省大田桃源国有林场, 地处戴云山西侧的闽中低山地带, 117°29'-117°40'E, 25°49'-25°52'N. 该地区属于中亚热带季风气候, 温暖适中, 日照充足, 雨量充沛. 年均温在15.3-19.6℃, 年均降水量在1491.2-1809.6mm. 土壤主要为红壤、黄壤, 土层深厚、肥沃、湿润, 是雷公藤的主要自然分布区之一.

1.2 实验材料

于2004-2008年收集于29个种源地, 包含108个无性系及贵州5个组培无性系 (贵1、贵2、贵3、贵4、贵5), 共113个无性系, 涉及7省29县 (市). 整株取样后整理、统一编号, 及时运回定植, 并分别于2009年3月和2009年11月进行扦插繁殖. 在2011年3月对未成活植株进行补植, 并进一步收集四川绵阳 (sc1、sc2)、广东佛山 (gn1、gn2、gn3)、广东白云 (gb1、gb2)、广东梅县 (gm1、gm2、gm3)、福建三明大田桃源年坑 (139) 5个种源11个无性系. 于2012年3月定植浙江中药所选育的栽培种 (浙藤1号) 和原圃地的根萌芽种 (z1-z12). 于2013年3月定植湖北咸宁 (143-163)、福建三明 (164-171)、安徽黄山 (172-193)、湖南益阳 (194-213)、四川攀枝花 (214-256)、年坑种子实生苗 (140-142). 该苗圃现存活共33个种源128个无性系, 涉及11省30县 (市).

2014年3月开始针对雷公藤进行实地观测, 对来自不同地区雷公藤进行选取, 根据雷公藤发芽及前期优良情况, 择其单株. 遵照每个省份都有代表种源的原则, 从苗圃中现存的33个种源中选取21个不同地理位置的雷公藤作为研究材料 (表1).

1.3 观测方法

以选取的21个不同种源雷公藤为研究对象, 每个种源随机选取3个植株, 用于调查叶物候. 2014年3月上旬, 在所有种源的植株未出叶之际, 应用随机枝取样法^[11], 在每个植株上选取3个标准枝, 用标记带标记. 再根据叶的生长特点, 不定期记录每个枝条上的叶数量, 出叶早期2-3d记录1次, 之后每周1次. 如果展叶后叶片长度达0.5cm, 即作为已形成的新叶记入叶数. 当连续3次的观测结果相同时, 停止对出叶物候观测. 在10月初, 在所有种源尚未落叶之前, 对原有标记的枝条上的叶数量进行观测, 不定期记录每个枝条上的叶数量, 早期为每周1次, 后期为3d左右1次. 当树上叶片整个边缘为黄色时, 即记录为已经脱落, 落叶物候观测至落叶结束后停止.

1.4 数据处理

将出叶期间和落叶期间的最大叶数作为最大值, 分别对不同时间上取得的叶数进行标准化. 参考朱旭斌的方法^[6]定义叶物候参数, 包括出叶开始时间 (即一个种源的平均出叶数量达到最大值的10%)、出叶结束时间 (即平均出叶数量达到最大值的90%, 从出叶开始到出叶结束之间的时间为出叶持续时间); 同样对于落叶物候中的落叶开始时间、落叶结束时间以及持续时间也分别取10%和90%为临界值定义. 叶寿命的确定是以50%的出叶到50%的落叶之间的时间长度为标准, 50%的出叶和50%的落叶所在的时间分别定义为一个种源雷公藤的出叶时间和落叶时间.

采用SPSS 22.0 和Excel2003对叶物候的相关参数进行数据处理. 文中不同参数间的相关性采用Spearman等级相关的非参数相关分析检验, 各个参数之间的关系采用最小二乘法的线性回归.

2 结果与分析

2.1 出叶物候的特点

不同种源雷公藤开始萌芽在3月中旬至4月上旬, 不同种

表1 雷公藤种源地理位置
Table 1 Geographic position of *Tripterygium wilfordii* provenances

编号 Number	省 Province	地区 City	县 County	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 (h/m) Altitude
13A	福建	福州	闽清	E118°37.082'	N26°10.945'	734
13A	Fujian	Fuzhou	Minqing			
36A	江西	萍乡	湘东	E113°40.104'	N27°36.926'	83
36A	Jiangxi	Pingxiang	Xiangdong			
32	福建	三明	大田	E117°50.001'	N25°41.001'	
32	Fujian	Sanming	Datian			
4	福建	南平	武夷山	E117°59.003'	N27°58.846'	890
4	Fujian	Nanping	Wuyishan			
48	湖南	湘潭	湘乡	E112°31.579'	N27°40.976'	52
48	Hunan	Xiangtan	Xiangxiang			
谢37	福建	三明	泰宁	E117°08.016'	N26°52.009'	
Xie37	Fujian	Sanming	Taining			
江73	福建	三明	清流	E117°08.016'	N26°52.009'	
Jiang73	Fujian	Sanming	Qingliu			
20A	福建	龙岩	连城	E116°40.935'	N25°41.834'	750
20A	Fujian	Longyan	Liancheng			
59	湖南	常德	汉寿	E111°56.236'	N28°47.036'	54
59	Hunan	Changde	Hanshou			
90	浙江	金华	武义	E119°56.004'	N29°16.008'	
90	Zhejiang	Jinhua	Wuyi			
86	福建	泉州	德化	E118°03.568'	N25°40.279'	1027
86	Fujian	Quanzhou	Dehua			
94	浙江	丽水	松阳	E119°40.093'	N28°19.774'	179
94	Zhejiang	Lishui	Songyang			
97	浙江	衢州	江山	E118°39.898'	N28°32.486'	381
97	Zhejiang	Quzhou	Jiangshan			
108	广西	柳州	融水	E108°46.383'	N25°24.522'	1365
108	Guangxi	Liuzhou	Rongshui			
129	云南	临沧	云县	E100°13.812'	N24°39.715'	1996
129	Yunan	Lincang	Yunxian			
118B	贵州	黔东南	雷公	E108°05.432'	N26°19.311'	1258
118B	Guizhou	Qiandongnan	Leigong			
99	广西	桂林	金州	E110°54.809'	N25°30.955'	963
99	Guangxi	Guilin	Jinzhou			
浙藤1号	浙江	浙江中药所选育的栽培种				
Zhe No.1	Zhejiang	Cultivated by Zhejiang traditional Chinese medicine				
湖北咸宁	湖北	咸宁	通城	E113°57.467'	N29°11.483'	240
Hubeixianning	Hubei	Xianning	Tongcheng			
安徽黄山	安徽	黄山	祁门	E117°39.683'	N29°50.567'	210
Anhuihuangshan	Anhui	Huangshan	qimen			
湖南益阳	湖南	益阳	赫山	E112°19.183'	N28°21.567'	110
Hunanyiyang	Hunan	Yiyang	Heshan			

源的雷公藤出叶物候参数存在较大差异(表2). 其中出叶开始最早的种源为福建三明清流(江73)(3月28日), 比广西柳州融水(108)(4月27日)要早30 d(表2). 其余大部分种源的雷公藤出叶开始时间集中在4月5日左右, 其中有80%以上的种源出叶开始时间在3月28日到4月8日之间. 出叶结束时间最晚的湖南常德汉寿种源(59)(6月19日), 比福建福州闽清种源(13A)(5月6日)晚了44 d. 出叶开始时间越早, 结束时间也较早, 两者呈正相关(表3, 图1, $r = 0.606$, $P = 0.003$), 而出叶开始时间与持续时间不存在相关性. 不同种源的雷公藤植株出叶的持续时间介于35-70 d之间, 平均出叶持续时间为51 d, 持续时间越长, 结束出叶时间就越晚(表3, $P < 0.01$).

2.2 落叶物候特点

不同种源开始落叶的时间大部分是10月上旬, 落叶结束的时间在12月初. 21个种源的雷公藤落叶开始时间相对集中

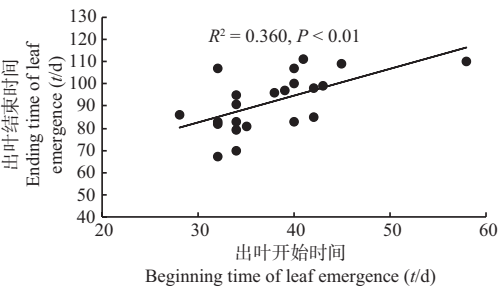


图1 出叶开始时间与出叶结束时间的关系. 描述的叶物候时间是由2014年3月1日起的天数来表示.

Fig. 1 Correlation between the beginning time and the ending time of leaf emergence ($R^2 = 0.360$, $P < 0.01$). The timing for leaf phenology is indicated by the number of days after March 1, 2014.

(表2), 但也存在一定差异. 落叶开始时间最早的云南临沧云(129)(10月5日)与最晚开始的浙江金华武义(90)(10月

表2 不同种源雷公藤植物物候观测数据
Table 2 Leaf phenology observations of *Tripterygium wilfordii* of different provenances

种源 Provenance	出叶开始时间 Beginning time of leaf emergence	出叶结束时间 Ending time of leaf emergence	出叶持续时间 Duration of leaf emergence (t/d)	落叶开始时间 Beginning time of leaf abscission	落叶结束时间 Ending time of leaf abscission	落叶持续时间 Duration of leaf abscission (t/d)	出叶时间 Time of leaf emergence	落叶时间 Time of leaf abscission	叶寿命 Leaf life span (t/d)
福建福州闽清 Minqing, Fuzhou, Fujian	32	67	35	223	260	37	51	243	192
江西萍乡湘东 Xiangdong, Pingxiang, Jiangxi	34	79	45	221	268	47	53	249	196
福建三明桃源 Taoyuan, Sanming, Fujian	32	107	75	224	261	37	76	241	165
福建南平武夷山 Wuyishan, Nanping, Fujian	40	100	60				69		
湖南湘潭湘乡 Xiangxiang, Xiangtan, Hunan	39	97	58	222	256	34	64	237	173
福建三明泰宁 Taining, Sanming, Fujian	40	107	67	220	271	51	63	243	180
福建三明清流 Qingliu, Sanming, Fujian	28	86	58				57		
福建龙岩连城 Liancheng, Longyan, Fujian	45	109	64	222	260	38	88	243	155
湖南常德汉寿 Hanshou, Changde, Hunan	41	111	70	221	254	33	72	236	164
浙江金华武义 Wuyi, Jinhua, Zhejiang	34	95	61	232	273	41	56	255	199
福建泉州德化 Dehua, Quanzhou, Fujian	34	91	57	222			63	258	195
浙江丽水松阳 Songyang, Lishui, Zhejiang	35	81	46	221	255	34	60	235	175
浙江衢州江山 Jiangshan, Quzhou, Zhejiang	42	85	43	223	260	37	62	243	181
广西柳州融水 Rongshui, Liuzhou, Guangxi	58	110	52				83		
云南临沧云县 Yunxian, Lincang, Yunnan	38	96	58	219			66		
贵州黔东南雷公 Leigong, Qiandong Nan, Guizhou	42	98	56	220	262	42	72	238	166
广西桂林金州 Jinzhou, Guilin, Guangxi	32	82	50				60		
浙藤1号 Zhe No. 1	34	70	36				51		
湖北咸宁通城 Tongcheng, Xianning, Hubei	34	83	49	227	273	46	58	244	186
安徽黄山祁门 Qimen, Huangshan, Anhui	32	83	51				50		
湖南益阳赫山 Heshan, Yiyang, Hunan	43	99	56	227	271	44	80	252	172

表3 不同种源雷公藤叶物候参数的相关分析
Table 3 Correlation analysis of leaf phenology parameters for *Tripterygium wilfordii* of different provenances

参数 Parameter	出叶开始时间 Beginning time of leaf emergence	出叶结束时间 Ending time of leaf emergence	出叶持续时间 Duration of leaf emergence	落叶开始时间 Beginning time of leaf abscission	落叶结束时间 Ending time of leaf abscission	落叶持续时间 Duration of leaf abscission	出叶时间 Time of leaf emergence	落叶时间 Time of leaf abscission
叶寿命 Leaf life span (t/d)	-0.572*	-0.761**	-0.519	0.258	0.482	0.373	-0.870**	0.636*
落叶时间 Time of leaf abscission	-0.185	-0.237	-0.162	0.503	0.824**	0.712**	-0.253	
出叶时间 Time of leaf emergence	0.725**	0.864**	0.581**	-0.146	-0.197	-0.141		
落叶持续时间 Duration of leaf abscission (t/d)	0.031	-0.100	-0.086	0.001	0.868**			
落叶结束时间 Ending time of leaf abscission	-0.165	-0.121	0.004	0.408				
落叶开始时间 Beginning time of leaf abscission	-0.266	-0.156	-0.105					
出叶持续时间 Duration of leaf emergence	0.157	0.828**						
出叶结束时间 Ending time of leaf emergence	0.606**							

** $P < 0.01$; * $P < 0.05$.
描述的叶物候时间是由2014年3月1日起的天数来表示。
The timing for leaf phenology is indicated by the number of days after March 1, 2014.

18日)相差13 d. 而落叶结束时间具有较大差异, 落叶结束时间最早种源湖北咸宁通城与最晚种源浙江金华武义相差100 d, 不过大部分种源在12月初叶片就已全部脱落. 各种源之间的落叶持续时间不同, 最快与最慢完成落叶的时间相差18 d. 全部研究种源的落叶持续时间平均为40 d.

对各种源雷公藤落叶物候参数的分析表明, 植株落叶开始的时间与落叶持续的周期无显著相关关系(表3), 而落叶结束时间与落叶持续时间呈正相关(表3, 图2, $r = 0.868$, $P < 0.001$), 落叶持续时间越长落叶结束时间就越晚, 但落叶开始时间与落叶结束时间无显著相关关系(表3).

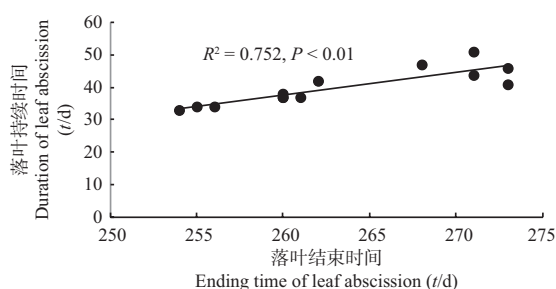


图2 落叶结束时间与落叶持续时间的关系。

Fig. 2 Correlation between the ending time of leaf abscission and the duration of leaf abscission.

2.3 出叶物候、落叶物候与叶寿命的关系

21个不同种源的雷公藤植株的平均叶寿命是178.500 d, 寿命最短种源植株为福建龙岩连城种源(155 d)(表2), 与叶寿命最长的浙江金华武义种源(199 d)相差44 d. 对叶物候和叶寿命等参数的相关分析表明(表3, 图3), 叶寿命与出叶时间和落叶时间之间均显著相关, 叶寿命与出叶和落叶时间的相关回归分析表明, 出叶时间越早, 或是落叶时间越晚, 叶寿命越长. 但相关分析和回归分析都没有发现雷公藤的出叶时间和落叶时间存在显著相关。

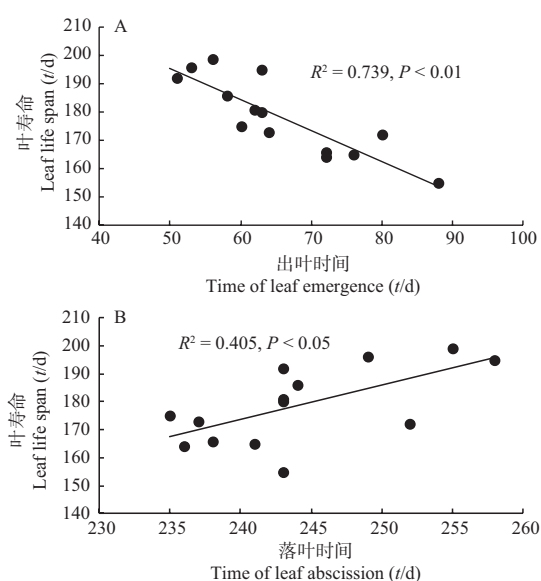


图3 叶寿命与出叶物候(A)、落叶物候(B)之间的关系。

Fig. 3 Relationship of leaf life span with leaf phenological parameters of leaf emergence (A) and abscission (B).

3 讨论

3.1 出叶物候、落叶物候与叶寿命之间的关系

现有观测结果表明不同种源雷公藤出叶物候和落叶物候存在差异, 进而导致各种源叶寿命的差异. 叶物候参数之间的相关关系与朱旭斌等人对南京地区落叶栎林木本植物叶物候的研究结果^[6]相似, 即叶寿命与出叶时间和落叶时间存在显著关联, 而出叶时间与落叶时间不存在显著相关, 同时朱旭斌还提出提早出叶和推迟落叶都是延长叶寿命的有效途径, 并且碳获取量的多少反映了叶寿命的长短变化趋势, 这也可能是雷公藤延长叶寿命的策略. Seiwa对温带落叶阔叶林中五角枫研究发现, 其碳获取的61%-79%是在植株的林冠郁闭前两个月开始出叶的这段时间^[12], 另外Harrington对美国中西部和加拿大东部地区的林下灌木入侵种研究发现它们成功入侵并获得优势的原因是比当地的物种早出叶^[13], 这两项研究的研究对象都是通过延长叶寿命进而增加植株碳获取量而获得了竞争优势. 本研究中叶寿命较长的几个种源, 如浙江金华、福建泉州种源都是出叶时间较早种源, 这些种源的叶寿命相对较长, 相关性分析也说明了出叶时间与叶寿命呈负相关. 因此对经常作为林下经济产品栽培的雷公藤而言, 出叶早的种源能够在乔木林冠郁闭前获得更多的光合累积, 同时也能相应地促进叶寿命的延长, 进而促进生物量的累积. 相比提早出叶, 延迟落叶能够延长叶寿命是因为不同种源雷公藤落叶开始时间相对集中, 而持续时间越长落叶结束时间越晚, 因此各种源雷公藤的叶寿命仍能得到一定程度的延长. 本研究分析得到的雷公藤落叶物候与其叶寿命的关系, 却只是在数学上表明晚落叶是延长叶寿命的基本条件, 并未发现一个种源是同时通过提早出叶和延迟落叶来达到延长叶寿命的. 虽然有些种源雷公藤(福州种源)出叶较早(4月1号), 落叶亦相对较早(10月9号), 却也能达到相对长的叶寿命(192d), 推测其主要原因在于虽然不同种源出叶时间早晚差异较大, 但落叶时间却相对集中。

相关研究^[6]表明早萌动、早出叶的物种不仅能获取充足的光照资源, 同时在水分和养分利用上也具有优势, 并且相对于晚落叶, 早出叶的植株对光照资源的利用效率可能更高. 早出叶能保证叶片以较高的光合效率进行碳获取, 而叶片衰老期间的叶寿命延长, 对于碳获取的效率明显降低^[14]. 植物春季出叶阶段, 气温逐渐升高, 早出叶能够较易获得一个相对稳定的资源供应和生境, 而晚落叶时则有可能面临更为恶劣的生境^[15-16], 因此相对于推迟落叶, 提早出叶的雷公藤种源具备更好的生态适应性。

本研究中, 雷公藤的出叶物候与落叶物候未发现显著关联, 这点我们可以从前面出叶与晚落叶对碳获取的不同价值来进行部分解释. 同时植物出叶开始时, 幼嫩叶片被昆虫取食, 叶片可能会通过增加次生代谢物来进行防御, 并通过补充叶片数量降低补偿损失^[17], 从而使植物叶群体年龄复杂化, 进而导致落叶时间延迟. 在植株开始落叶时, 昆虫由于为越冬而储存营养和食物, 会加大进食, 植物叶片被取食数量也呈上升趋势^[18], 但因为此时叶片补偿作用有限, 受损的叶片往往会提前凋落, 这些不确定因素都会降低雷公藤出叶物候和落叶物候的相关性。

3.2 叶物候与温度的关系

现有研究表明温度、水分、光照以及营养状况都是影响叶物候的主要因子^[19-20]，而本研究中的所有种源采集于不同地理位置却均种植于一处，其所处生境相同。因此，导致雷公藤的叶物候差异也可能是因为来自不同地理位置的种源植株为了适应移植地生物因子以及非生物因子的变化而在叶物候上发生改变，其中气候因子中的温度因素可能占有重要主导作用。

植物的物候与气温息息相关，特别在植物个生长发育期的前期，各种物候期的开始日期与前期的气温之间有显著的相关性^[20]。我国大部分区域处于中纬度地区，因此植物的发芽、展叶、开花时期主要取决于气温的高低^[21]。王小兰对兰州市区的16种树木的春季物候期观测结果表明树木的物候期对气温的变化十分敏感^[22]。葛全胜等认为，我国本本植物物候的主要影响因素是气温，而降水则基本没影响^[23]。Menzel等应用卫星数据也论证了温度是影响物候变化的限制性因子^[24]。另有徐振锋等人分析了不同功能群植物展叶对气温变化的响应，结果表明在植物的叶物候中，从出叶开始到出叶结束，落叶开始到落叶结束各叶物候参数会随气温的改变而发生变化。因不同种源的雷公藤种源地气温与移植地存在差异，在移植到现种植地后，为了适应气温的变化，其叶物候可能发生相应的变化，出叶开始时间的提早或者落叶时间的延迟这两者皆有可能。由于在本研究中未发现出叶时间与落叶时间有显著的相关性，同时我们并未发现一个叶寿命长的种源是通过同时提早出叶和延迟落叶来达到的，相反，有些种源雷公藤出叶较早，落叶亦相对较早，却能达到相对较长的叶寿命。因此对雷公藤种源地进行叶物候观测研究，分析植株在种源地和引种地的物候差异，对于进一步探明雷公藤叶物候变化的影响因素和筛选适应性较高的种源具有重要意义，这也是本研究下一步延伸的主要方向。

本次物候观测为雷公藤优良种源的筛选提供了数据累积，在雷公藤良种筛选和引种驯化中，叶寿命可以作为一个重要的参考条件。叶寿命反应了植物的更新周期，并且影响植物整体的适合度^[26-27]，不同种源地雷公藤的叶更新周期不同，引种栽培时应参考选种条件和引种地生境与种源地生境的相似性筛选适宜种源。

参考文献 [References]

- 林照授, 田有圳, 涂育合. 不同雷公藤无性系苗期生长差异比较[J]. 福建林学院学报, 2012, **32** (3): 226-231 [Lin ZS, Tian YZ, Tu YH. Comparison of the growing diversities of *Tripterygium wilfordii* seedling in different clones [J]. *J Fujian Coll For*, 2012, **32** (3): 226-231]
- 洪伟, 李键, 吴承祯. 雷公藤栽培及利用研究综述[J]. 福建林学院学报, 2007, **27** (1): 92-96 [Hong W, Li J, Wu CZ. Research summary of cultivation and utilization of *Tripterygium wilfordii* [J]. *J Fujian Coll For*, 2007, **27** (1): 92-96]
- 李键, 范文洁, 陈昕, 谢安强, 洪伟, 吴承祯. 不同地理种源雷公藤的RAPD分析[J]. 四川农业大学学报, 2011, **29** (3): 327-333 [Li J, Fan WJ, Chen X, Xie AQ, Hong W, Wu CZ. RAPD analysis among different geological provenances in *Tripterygium wilfordii* [J]. *J Sichuan Agric Univ*, 2011, **29** (3): 327-333]
- 安玉婷. 引种栽培鲁梅克斯长叶-20的物候观测与生殖特征[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014 [An YT. Phenology and reproductive characteristics of *Rumex longleaf-20*. Harbin: Northeast Agricultural University, 2014]
- 杨乐. 浙江天童常绿阔叶林植物春季叶物候研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2009 [Yang L. Study on leaves phenology in spring of evergreen broad-leaved forest in Tiantong, Zhejiang [D]. Shanghai: East China Normal University, 2009]
- 朱旭斌, 孙书存. 南京地区落叶栎林木本植物叶物候研究[J]. 植物生态学报, 2006, **30** (1): 25-32 [Zhu XB, Sun SC. Leaf phenology of woody species in deciduous broad-leaved oak forestry in Nanjing area, East China [J]. *J Plant Ecol*, 2006, **30** (1): 25-32]
- 全先奎, 王传宽. 兴安落叶松对环境变化的物候驯化和光合能力适应[J]. 生态学报, 2015, **35** (13): 4538-4546 [Quan XK, Wang CK. Acclimation of leaf phenology and adaptation of photosynthetic capacity of *Larix gmelinii* to environmental changes. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35** (13): 4538-4546]
- Dai J, Wang H, Ge Q. The spatial pattern of leaf phenology and its response to climate change in China [J]. *Intern J Biometeorol*, 2014, **58**: 521-528
- 田玉鹏, 蔡永立, 王宏伟, 刘志国, 丘云兴, 陈兆凤. 福建梅花山51种常绿阔叶植物叶片寿命特征及其影响因素[J]. 亚热带植物科学, 2007, **36** (2): 4-8 [Tian YP, Cai YL, Wang HW, Liu ZG, Qiu YX, Chen ZF. The traits of leaf lifespan of 51 evergreen broad-leaved species and analysis on the influencing factors of Mt. Meihuashan, Fujian province [J]. *Subtrop Plant Sci*, 2007, **36** (2): 4-8]
- 阮秀春, 斯金平. 雷公藤物候观察初报[J]. 浙江林业科技, 2006, **26** (1): 40-44 [Ruan XC, Si JP. Preliminary report on phenological observation of *Tripterygium wilfordii* [J]. *J Zhejiang For Sci Technol*, 2006, **26** (1): 40-44]
- Maillette L. Structure dynamics of silver birch 1. The fate of bud. *J Appl Ecol*, 1982, **19**: 203-218
- Seiwa K. Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstorey phonologies in deciduous broad-leaved forests [J]. *J Ecol*, 1998, **86**: 219-228
- Harrington RA, Brown BJ, Rei PB. Ecophysiology of exotic and native shrubs in Southern, Wisconsin [J]. *Oecologia*, 1989, **80**: 356-367
- Gill PS, Amthor JS, Bormann FH. Leafphenology, photosynthesis and the persistence of saplings and shrubs in a mature north hardwood forest [J]. *Tree Physiol*, 1998, **18**: 281-289
- 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶的生长及其光合作用[J]. 生态学报, 2000a, **20**: 212-217 [Sun SC, Chen LZ. Leaf growth and photosynthesis of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2000a, **20**: 212-217]
- 孙书存, 陈灵芝. 辽东栎幼苗对干旱和去叶的生态反应的初步研究[J]. 生态学报, 2000b, **20**: 893-897 [Sun SC, Chen LZ. The ecological response of seedlings to simulated drought and defoliation in *Quercus liaotungensis* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2000b, **20**: 893-897]
- 于晓东, 周红章, 罗天宏. 辽东栎叶片昆虫取食形状多样性及其变化模式[J]. 植物生态学报, 2001, **25**: 553-562 [Yu XD, Zhou HZ, Luo TH. Patterns of damage by phytophagous insects on leaves of *Quercus liaotungensis* [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2001, **25**: 553-562]
- Angulo-Sandoval P, Abide T M. Leaf phenology and leaf damage of

- sapling in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rica [J]. *Biotropica*, 2000, **32** (2): 415-422
- 19 Sigurdsson BD. Elevated [CO₂] and nutrient status modified leaf phenology and growth rhythm of young *Populus trichocarpa* trees in a 3-year field study [J]. *Trees*, 2001, **15** (7): 403-413
- 20 李荣平, 刘晓梅, 周广胜. 盘锦湿地芦苇物候特征及其对气候变化的响应[J]. 气象与环境学报, 2006, **22** (4): 30-34 [Li RP, Liu XM, Zhou GS. The characteristics of *Phragmites* phenology in Panjin wetland and its responses to climatic change. *J Meteorol Environ*, 2006, **22** (4): 30-34]
- 21 徐雨晴. 近50年来气候变化对我国树木物候的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2004 [Xu YQ. The impact of climate change on tree phenology in recent 50 years in China. Beijing: Beijing Forestry University, 2004]
- 22 王小兰. 兰州市区16种树木春季物候期观测[J]. 甘肃林业科技, 2005, **31** (3): 74-75 [WangXL. Observation on spring phenophase of 16 trees in Lanzhoucity [J]. *J Gansu For Sci Technol*, 2005, **31** (3): 74-75]
- 23 葛全胜, 郑景云, 张学霞, 郝志新. 过去40年中国气候与物候的变化研究[J]. 自然科学进展, 2003, **13** (10): 1048-1053 [Ge QS, Zheng JY, Zhang XX, Hao ZX. The research of climate and phenology change for the last 40 years in China [J]. *Progr Nat Sci*, 2003, **13** (10): 1048-1053]
- 24 Menzel A. Progress in phenology monitoring, data analysis, and global change impacts [C]. Freising, Germany, 2000
- 25 徐振锋, 胡庭兴, 张远彬, 鲜骏仁. 植物物候对模拟CO₂浓度和温度升高的响应研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2008, **14** (5): 716-720 [Xu ZF, Hu TX, Zhang YB, Xian JR. Review on responses of plant phenology to simulated elevated CO₂ concentration and temperature [J]. *Chin J Appl Environ Biol*. 2008, **14** (5): 716-720]
- 26 Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JH C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas E. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, **42** (8): 821-827
- 27 Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems [J]. *Ecol Monogr*, 1992, **62**: 365-392