

种源与同质园环境对刨花楠幼苗叶功能性状的影响*

陈嘉静^{1,2} 余华^{1,2} 徐朝斌^{1,2} 钟全林^{1,2**}

¹福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室 福州 350007

²福建师范大学地理研究所 福州 350007

摘要 为了解刨花楠 (*Machilus pauhoi*) 叶片在生长过程中对资源的分配利用及对环境变化的响应特征, 探究刨花楠叶功能性状变异的主要影响机制, 以江西南昌与福建顺昌两地同质园的1.5年生刨花楠苗木为研究对象, 分析种源与同质园环境对其叶面积 (LA)、叶干重 (LDW)、比叶重 (LMA)、叶形态指数 (LMI) 以及叶组织密度 (LTD) 等主要叶功能性状变化的影响。结果显示, 刨花楠苗木的LA、LDW、LMA、LMI及LTD等叶功能性状指标受种源及同质园土壤环境的共同影响, 且同质园土壤环境对苗木叶功能性状影响的贡献高于种源 (LA性状除外); 种源地气温是影响刨花楠种源间苗木叶功能性状变异的主要因素, 其中LA主要受种源地7月气温影响 ($P < 0.01$), LDW和LMI主要受种源地年均温影响 ($P < 0.01$), LMA和LTD则分别受种源地纬度和1月气温影响 ($P < 0.01$); 土壤养分是影响同质园间苗木叶功能性状差异的主要因素, 除LA性状在两同质园间无明显差异外, 3个种源苗木的叶功能性状指标值均以江西南昌同质园为大; 苗木LA主要受种源地环境或遗传基因影响, LDW、LMA、LMI及LTD等叶功能性状指标则主要受同质园土壤养分高低影响; 苗木LA、LDW、LMA、LMI及LTD等叶功能性状指标的表型可塑性指数以LTD最大 (0.96), LA最小 (0.53)。本研究表明刨花楠苗木不同叶功能性状对种源和同质园环境的响应并不一致; 结果可为刨花楠优良种源选择、苗木高效培育等提供指导。(图2 表4 参38)

关键词 叶功能性状; 表型可塑性; 种源; 同质园; 刨花楠苗木

CLC S718.45

Effects of provenance and common garden environment on leaf functional traits of *Machilus pauhoi* seedlings*

CHEN Jiajing^{1,2}, YU Hua^{1,2}, XU Chaobin^{1,2} & ZHONG Quanlin^{1,2**}

¹Fujian Provincial Key Laboratory for Plant Eco-physiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

²Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract To understand the resource allocation and utilization of *Machilus pauhoi* leaves and their response to environmental changes during the growth, and to further explore the main mechanism for the variation in functional traits of *M. pauhoi*, 1.5-year-old *M. pauhoi* seedlings were studied. We compared the differences in leaf area (LA), leaf dry weight (LDW), leaf mass per area (LMA), leaf morphology index (LMI), and leaf tissue density (LTD) between two common gardens in Nanchang, Jiangxi Province and Shunchang, Fujian Province. We analyzed the effects of provenance and common garden environments on the functional traits of *M. pauhoi* leaves. The results showed that provenance and the soil environment of the common garden jointly affected the leaf functional traits, such as LA, LDW, LMA, LMI, and LTD of *M. pauhoi* seedlings, and the contribution of the soil environment of the common garden on the functional traits of seedlings was higher than that of the provenance (except for LA). The temperature of provenance was the main factor affecting the variation of functional traits of *M. pauhoi* seedlings among different provenances. LA was mainly affected by the provenance temperature in July ($P < 0.01$), and LDW and LMI were mainly affected by the annual average temperature of the provenance ($P < 0.01$). LMA and LTD were affected by the latitude and the provenance temperature in January ($P < 0.01$). Soil fertility and nutrients were the main factors affecting the differences in functional traits between the two common gardens, except that there was no significant difference in LA. The leaf functional traits of seedlings in the Nanchang common garden were the largest among three provenances. LA was mainly affected by the provenance environment or genetics. Leaf functional traits such as LDW, LMA, LMI, and LTD were mainly

收稿日期 Received: 2018-09-10 接受日期 Accepted: 2018-10-22

*国家自然科学基金项目 (31170596, 31170374, 31370589)、国家重点研发计划项目 (2017YFC0505400)、福建省种业创新和产业化工程项目 (2014S1477-4)、福建省科技厅产学研重点项目 (2019N5009) 和福建省教育厅教育科研项目 (JAT170443) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31170596, 31170374, 31370589), the National Key Research and Development Program of China (2017YFC0505400), the Seed Industry Innovation Project of Fujian Province (2014S1477-4), the Major S&T Project of Fujian Province (2019N5009) and the Educational and Scientific Research Project of Fujian Provincial Education Department (JAT170443)

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

affected by soil fertility and nutrients in common gardens. The phenotypic plasticity index of leaf functional traits was the largest in LTD (0.96) and the smallest in LA (0.53), indicating that the leaf functional traits of seedlings responded differently to the provenance and common garden environment. The results could provide guidance for excellent provenance selection and efficient breeding of *M. pauhoi* seedlings.

Keywords leaf functional trait; phenotypic plasticity; provenance; common garden; seedling of *Machilus pauhoi*

植物功能性状表征植物的形态、生理和物候等生态特征^[1], 提供与资源获取和生态策略相关联的有机体形式和功能的关键信息^[2], 决定植物对变化环境的响应特征^[1,3]。叶片是植物光合作用和物质生产的主要器官, 其功能性状直接反映其适应环境变化的生存对策^[4]。在其整个生长过程中, 幼苗期是其生命周期中最关键的阶段^[5], 其叶片对环境变化较为敏感, 可塑性较强^[6]。因此, 探究植物幼苗阶段叶片功能性状具有重要的意义。

局部和全球的环境异质性影响叶片性状^[7], 植物通过调整叶片形态和化学成分以适应环境变化。目前, 环境对植物叶片功能性状的研究主要集中在全球和区域等较大尺度层面的研究^[8], 不可避免地会忽略一些重要的环境因子, 如果将研究尺度缩小, 如生境或微地形等也许能够揭示大尺度下所无法解释的环境过滤效应^[9]。长期生长在不同环境条件下的植物, 为了适应当地环境变化, 会形成特定的地理种源, 遗传变异就是植物对长期气候环境变化的响应与适应结果^[10], 而由苗圃地土壤质量等短期环境引起的苗木叶片性状变异即表型可塑性则是其应对短期环境变化结果^[11]。此外, 当复杂的性状参与局部适应时, 进一步混淆了表型、基因型和环境之间复杂关系^[12]。同质园 (Common garden) 能够最大程度地降低气候和立地条件差异带来的影响^[13], 在局部适应性研究中发挥重要作用^[12], 但目前对不同种源在多个同质园内其叶片性状差异及其影响机制的相关研究成果则较缺乏。

刨花楠 (*Machilus pauhoi*) 又名刨花润楠、刨花树, 是我国特有的亚热带优良常绿阔叶乡土树种, 主要分布在湖南、浙江、江西、福建、广东等地, 具有较高的经济价值和生态价值^[14]。目前关于该树种的研究主要集中在生物量和养分^[15]及性状相关性^[16]等方面, 因此, 本研究选取来自江西遂川、江西安福和浙江建德3种不同种源的刨花楠幼苗叶面积 (Leaf area, LA)、叶干重 (Leaf dry weight, LDW)、比叶重 (leaf mass per area, LMA)、叶形态指数 (Leaf morphology index, LMI) 以及叶组织密度 (Leaf tissue density, LTD) 5个主要叶功能性状指标, 通过两个不同地域的同质园种植试验, 探究种源地环境与同质园立地环境对刨花楠苗木叶片功能性状的影响, 分析不同土壤环境下两同质园内各刨花楠种源幼苗叶功能性状指标的可塑性。本研究计划回答以下几个主要问题: (1) 刨花楠苗木叶功能性状是否受同质园或种源地环境的影响? 二者对其叶功能性状的影响程度是否相同?

(2) 不同种源苗木叶功能性状对同质园和种源地环境的响应特征是否具有的一致性? (3) 在种源地长期环境中, 哪些气候因子影响着其叶功能性状? 研究结果旨在为刨花楠优良种源选择、苗木高效培育及选择适宜的栽培环境等提供指导, 并为进一步探讨全球变化背景下刨花楠叶功能性状对环境变化的响应机制等提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

试验地为两同质园, 分别位于福建省南平市顺昌县林业技术中心苗圃地 (以下简称顺昌) 和江西省南昌市江西农业大学苗圃园 (以下简称江农)。江农同质园地理坐标为28.77° N、115.83° E, 海拔约为55 m, 顺昌同质园地理坐标为26.78° N、117.81° E, 海拔约为87 m, 两地均属亚热带季风气候区, 降水多集中于夏秋季节, 气候温和湿润, 日照充足。试验期两地气候情况如下: 江农同质园 (2010年) 年均温18.5 °C, 年降水量2 211.1 mm, 年日照时数约1 783.9 h, 最热月平均气温30.4 °C, 最冷月平均气温6.3 °C; 顺昌同质园 (2016年) 年均温19.8 °C, 年降水量2389.9 mm, 年日照时数约为1 606.6 h, 最热月平均气温27.9 °C, 最冷月平均气温10.2 °C。

1.2 供试材料

试验材料为两个同质园1.5年生刨花楠苗木, 其种子分别产自江西遂川 (简称JS)、江西安福 (简称JA) 和浙江建德 (简称ZJ) 同一采种母树, 种源地地理概况如表1。各种源地经度、纬度及海拔等地理信息由GPS测定, 气温、降水量等气象因子来源于中国气象局气象数据中心和自然资源数据库。3种源地的试验材料分别集中于两同质园试验地, 生长时间均为1.5年, 两同质园上方2 m高处都搭建了透光率50%的遮阳网。两地土壤试验土壤均为山地红壤土。

在江农同质园中的苗木种植期为2009年7月, 使用大田育苗方式进行育苗。苗木株行距为5 cm × 20 cm, 能够满足苗木的正常生长。对幼苗所施肥料为尿素[CO(NH₂)₂]与五氧化二磷 (P₂O₅), 其中尿素施用量为300 kg hm⁻² a⁻¹, P₂O₅为64.12 kg hm⁻² a⁻¹ (即氮磷比N:P为5:1), 将其均分成6等份, 于生长季3-6月期间每隔20 d施1次。调查期为2010年10月。

在顺昌同质园中, 采用轻基质营养袋育苗方法于2015年7月进行育苗, 2016年1月将利用轻基质营养袋培养了半年的各种源刨花楠幼苗移植于同一同质园环境内进行盆栽。花盆为PVC材料, 其规格为内径30 cm、高30 cm。盆内装有8 kg源于顺昌县同一山地原状红壤土。每盆移植一株幼苗, 每种源30盆, 3种源共90盆。施氮肥, 氮添加量为100 kg hm⁻² a⁻¹; 采用NH₄NO₃进行氮添加, 以盆内直径30 cm计算土壤表面积, 以该面积数据确定各处理中每盆氮添加量; 将所确定的总NH₄NO₃量均分成6等份, 于生长季3-8月期间每隔20 d施1次; 用电子天平称取每盆所需的NH₄NO₃量, 将其溶于10 mL蒸馏水中, 用移液枪吸取该溶液, 将其均匀施于距盆内土壤表层5 cm的土壤中。调查期为2016年10月。

在进行苗木叶功能性状调查时, 分别对两同质园实验地土壤进行多点取样, 并对其土壤pH、土壤有机质、全氮与全磷含量进行测定。经测定, 江西南昌同质园内的土壤pH及其有机质、全氮、全磷含量分别为5.48、14.57 mg/g、0.80 mg/

表1 不同种源的产地地理环境概况
Table 1 Geographical environment of the provenances

种源 Provenance	纬度 Latitude ($\alpha/^{\circ}$)	经度 Longitude ($\beta/^{\circ}$)	年均温度 Annual average temperature ($\theta/^{\circ}\text{C}$)	年降水量 Average annual precipitation (h/mm)	>10 $^{\circ}\text{C}$ 年积温 >10 $^{\circ}\text{C}$ annual accumulated temperature ($\theta/^{\circ}\text{C}$)	相对湿度 Relative humidity (RH/%)	7月气温 July temperature ($\theta/^{\circ}\text{C}$)	1月气温 January temperature ($\theta/^{\circ}\text{C}$)	生长季降水量 Growing season precipitation (h/mm)	海拔 Altitude (h/m)
JS	26.350	114.381	17.5	1421	5210	77.31	28.2	6.2	1124	299
JA	27.249	114.232	17.7	1553	5365	78.77	28.9	5.9	1198	304
ZJ	29.445	119.130	16.9	1712	5270	78.59	28.1	4.9	1214	320

JS: 江西遂川; JA: 江西安福; ZJ: 浙江建德.
JS: Suichuan, Jiangxi; JA: Anfu, Jiangxi; ZJ: Jiande, Zhejiang.

g和0.18 mg/g; 福建顺昌同质园内的土壤pH及其有机质、全氮、全磷含量分别为4.67、4.63 mg/g、0.25 mg/g和0.11 mg/g.

1.3 指标测定方法

在江农同质园内分种源随机选取刨花楠幼苗各30株进行地径、苗高以及冠幅等基本生长状况调查; 对顺昌同质园内全部试验样木(各种源30株)进行调查. 地径使用游标卡尺测量(精度为0.01 mm), 苗高、冠幅使用钢卷尺测量(精度为0.01 mm), 其中冠幅分南北和东西方向测量并取平均值. 两同质园基本调查数据如表2.

表2 两同质园基本调查数据 ($X \pm SD$)
Table 2 The basic data of two common gardens ($X \pm SD$)

指标 Index	种源地 Provenance	JN	SC
地径 Ground diameter (D/mm)	JS	4.06 $\pm$ 0.65a	5.61 $\pm$ 0.18a
	JA	4.57 $\pm$ 0.89b	6.79 $\pm$ 0.28a
	ZJ	4.01 $\pm$ 0.42a	4.72 $\pm$ 0.19a
苗高 Seedling height (H/cm)	JS	31.00 $\pm$ 4.67b	72.48 $\pm$ 1.30a
	JA	25.80 $\pm$ 4.98b	63.11 $\pm$ 2.35a
	ZJ	18.50 $\pm$ 2.62b	42.33 $\pm$ 1.41a
冠幅 Crown (L/cm)	JS	21.64 $\pm$ 4.14b	28.04 $\pm$ 0.81a
	JA	26.16 $\pm$ 4.12a	30.60 $\pm$ 1.22a
	ZJ	23.17 $\pm$ 4.86a	25.97 $\pm$ 0.91a

JN: 江西农业大学同质园; SC: 福建顺昌同质园. JS: 江西遂川; JA: 江西安福; ZJ: 浙江建德. 同行中不同小写字母表示同一种源不同同质园间刨花楠生长指标差异显著.
JN: The common garden of Jiangxi Agricultural University; SC: The common garden of Shunchang, Fujian. JS: Suichuan, Jiangxi; JA: Anfu, Jiangxi; ZJ: Jiande, Zhejiang. Different small cases in the same line represent significant difference in the growth indexes of different common gardens ($P < 0.05$).

对所调查的每株苗木各选3片完全伸展、大小中等且未受病虫害危害的完整叶片, 用Li-3100C便携式叶面积仪测量其叶长、叶宽和叶面积(分别测量5次取平均值), 用精度为0.01 mm的游标卡尺测量叶片同侧方向上、中、下3个厚度(避开主叶脉), 并取其平均值为单叶叶厚, 随后将叶片放置烘箱内经105 $^{\circ}\text{C}$ 杀青30 min, 再在70 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干至恒重后称其叶干重, 精确到0.001 g. 分别种源与同质园计算苗木比叶重(单位: g/m^2)、叶形态指数、叶组织密度(单位: g/cm^3)等叶性状指标. 各指标计算公式如下:

比叶重=叶干重 $\div$ 叶面积
叶形态指数=叶宽 $\div$ 叶长
叶组织密度=叶干重 $\div$ (叶面积 $\times$ 叶厚)

表型可塑性是同一个基因型为响应环境变化而改变表型的能力. 在计算上述叶性状指标的基础上, 对各指标计算其表型可塑性指数(Phenotypic plasticity index, PPI). 其计算

公式为

$$\text{PPI} = (\text{Max} - \text{Min}) / \text{Max}$$

式中, Max和Min分别代表某叶片性状在不同生境下最大值和最小值. 该指标主要用于解释叶功能性状可塑性大小, 数值越大表明该指标可塑性越大, 其值范围为0-1^[17].

1.4 数据处理

使用SPSS 19.0软件中的带交互作用的双因素方差分析法分析种源和同质园环境对刨花楠叶片性状的影响, 并进行差异显著性检验; 用逐步线性回归方法分析叶片性状与种源地环境之间的关系; 相关图件以Excel 软件进行作图.

2 结果与分析

2.1 种源与同质园环境对苗木叶功能性状的影响

经种源与同质园环境双因素方差分析, 结果表明, 刨花楠苗木的LA、LDW、LMA、LMI及LTD等5个叶性状指标在种源间存在显著差异($P < 0.01$, 表3, 图1), 在同一同质园内, 3种源间的LA、LDW、LMA及LTD均以JA种源为最大, LMI则以ZJ种源为最大. 同一种源的LDW、LMA、LMI及LTD在两同质园间也表现出显著差异($P < 0.01$, 表3, 图1), 但LA指标则在两同质园间差异不显著; 两同质园间同一种源的LDW、LMA、LMI及LTD均以江农同质园为大, 其值显著高于顺昌同质园, 但LA指标则略以顺昌同质园为大, 且与江农同质园相差不明显. 种源与同质园环境两者的交互作用对苗木的LA、LDW 及LTD有极显著影响($P < 0.01$, 表3), 但对LMA与LMI 则影响不显著.

虽然刨花楠苗木叶功能性状主要受种源与同质园环境及其交互作用影响, 但从其对刨花楠苗木的5个叶性状指标的贡献率(表3)中看, 其叶性状主要受同质园环境影响, 除LA主要受种源贡献(67.27%)外, 同质园环境对LDW、LMA、LMI及LTD 4性状指标的影响贡献率都大于69%, 其中同质园环境对LMA与LMI两指标的贡献率达95%以上.

2.2 同质园环境对苗木叶功能性状的表型可塑性的影响

为了进一步了解同质园环境对各叶功能性状的影响大小, 在上述结果分析的基础上, 进一步对3种源叶功能性状在不同同质园环境中的表型可塑性进行分析. 结果显示, 5个叶性状指标中除LA的表型可塑性指数值相对较小(小于0.6)外, 其余各指标的表型可塑性指数值都高于0.7, 以LTD为最高(图2); 3种源苗木的LA、LDW、LMA、LMI及LTD 5指标的平均表型可塑性指数值分别为0.53、0.87、0.91、0.77和

表3 刨花楠苗木各性状的双因素方差分析
Table 3 Variance analysis on leaf functional traits of *Machilus pauhoi* seedlings

性状 Trait	因素 Factor	d_f	均方 Mean square	F	P	SS/%
LA	同质园 Common garden	1	92.073	1.478	0.226	3.63
	种源 Provenance	2	854.076	13.708	< 0.001**	67.27
	同质园×种源 C×P	2	369.438	5.93	0.003**	29.10
LDW	同质园 Common garden	1	1.233	130.051	< 0.001**	69.23
	种源 Provenance	2	0.193	20.381	< 0.001**	21.67
	同质园×种源 C×P	2	0.081	8.517	< 0.001**	9.10
LMI	同质园 Common garden	1	0.521	1583.797	< 0.001**	99.05
	种源 Provenance	2	0.002	5.104	0.007**	0.57
	同质园×种源 C×P	2	0.001	3.052	0.050	0.38
LMA	同质园 Common garden	1	127888.851	748.465	< 0.001**	98.30
	种源 Provenance	2	843.425	4.936	0.008**	1.66
	同质园×种源 C×P	2	22.544	0.132	0.876	0.04
LTD	同质园 Common garden	1	3.587	297.528	< 0.001**	86.12
	种源 Provenance	2	0.15	12.4	< 0.001**	7.18
	同质园×种源 C×P	2	0.14	11.573	< 0.001**	6.70

LA: 叶面积; LDW: 叶干重; LMI: 叶形态指数; LMA: 比叶重; LTD: 叶组织密度。
LA: Leaf area; LDW: Leaf dry weight; LMI: Leaf morphology index; LMA: Leaf mass per area; LTD: Leaf tissue density. C×P: Common garden×Provenance.

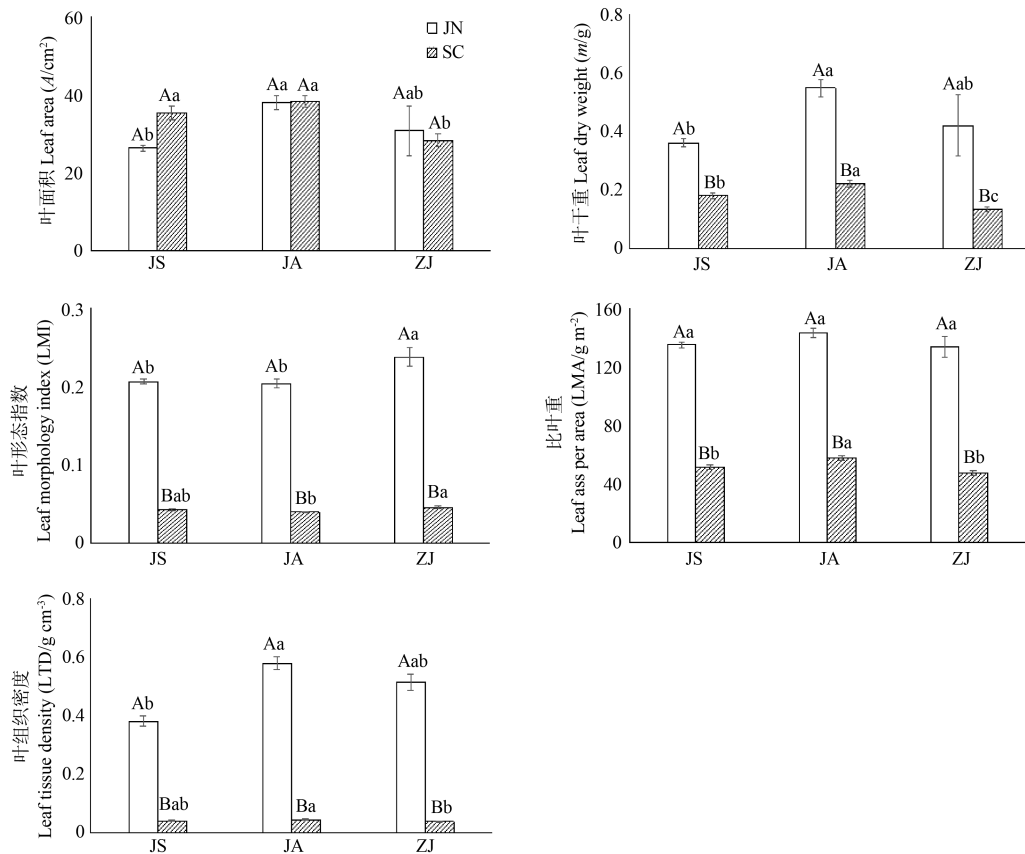


图1 同质园与种源地环境对刨花楠苗木叶功能性状的影响。JN: 江西农业大学同质园; SC: 福建顺昌同质园。JS: 江西遂川; JA: 江西安福; ZJ: 浙江建德。图中不同小写字母表示相同同质园内不同种源间性状差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示相同种源在两同质园间性状差异显著 ($P < 0.05$)。
Fig. 1 Effects of common garden and provenance environment on the leaf functional traits of *Machilus pauhoi* seedlings. JN: The common garden of Jiangxi Agricultural University; SC: The common garden of Shunchang, Fujian. JS: Suichuan, Jiangxi; JA: Anfú, Jiangxi; ZJ: Jiande, Zhejiang. Different small letters mean significant difference between the provenance traits in the same common garden at 0.05 level. Different capital letters mean significant difference between the same provenance between two common gardens at 0.05 level.

0.96, 其中LDW、LMA、LMI及LTD这4个指标的可塑性指数值分别是LA的1.6、1.7、1.5和1.8倍, 这进一步说明了同质园环境对各叶功能性状变异的贡献大小与影响重要性。

2.3 种源地主要环境因子对苗木叶功能性状的影响

虽然苗木叶功能性状主要受同质园环境影响, 但种源

对各叶性状指标仍具有显著影响。为了进一步了解种源地各环境因子对苗木叶功能性状的影响大小, 在上述分析的基础上, 将各种源苗木的叶功能性状指标 (LA、LDW、LMA、LMI及LTD) 与种源地经度 (Lng)、纬度 (Lat)、年均温 (MAT)、年降水量 (MAP)、> 10 °C年积温 (AAT)、相对湿

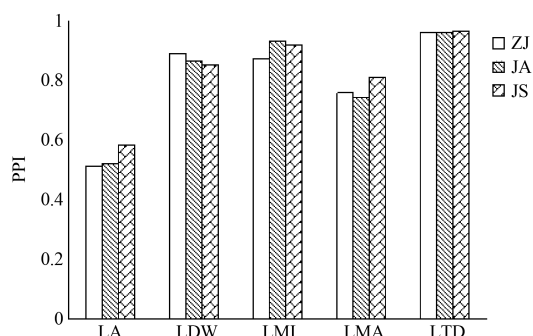


图2 不同种源叶片性状的表型可塑性指数 (PPI)。LA: 叶面积; LDW: 叶干重; LMI: 叶形态指数; LMA: 比叶重; LTD: 叶组织密度。JS: 江西遂川; JA: 江西安福; ZJ: 浙江建德。
Fig. 2 Phenotypic plasticity index (PPI) of the leaf traits from different provenances. LA: Leaf area; LDW: Leaf dry weight; LMI: Leaf morphology index; LMA: Leaf mass per area; LTD: Leaf tissue density. JS: Suichuan, Jiangxi; JA: Anfu, Jiangxi; ZJ: Jiande, Zhejiang.

度 (RH)、7月气温 (JuT)、1月气温 (JaT)、生长季平均降水量 (GSP) 及种源地土壤碳、氮含量等11个主要环境因子进行逐步线性回归分析。考虑到3种源地海拔相差不大, 故未将该指标列入分析。结果 (表4) 显示, 苗木LA主要受7月气温影响, LDW、LMI、LMA与LTD分别主要受种源地年均温、纬度和1月气温影响, 其决定系数分别为16%、18%、22%、11%。

表4 刨花楠苗木叶片功能性状与环境因子的逐步回归分析
Table 4 Stepwise regression analysis of leaf functional traits of *Machilus pauhoi* seedlings and environmental factors

性状 Trait	回归方程 Regression equation	R^2	P
LA	$LA = -341.420 + 13.135JuT$	0.20	< 0.001
LDW	$LDW = -3.968 + 0.245MAT$	0.16	< 0.001
LMI	$LMI = -0.872 + 0.055MAT$	0.18	< 0.001
LMA	$LMA = 0.061 - 0.002Lat$	0.22	< 0.001
LTD	$LTD = -0.695 + 0.160JaT$	0.11	< 0.001

LA: 叶面积; LDW: 叶干重; LMI: 叶形态指数; LMA: 比叶重; LTD: 叶组织密度。
 LA: Leaf area; LDW: Leaf dry weight; LMI: Leaf morphology index; LMA: Leaf mass per area; LTD: Leaf tissue density.

3 讨论

3.1 种源地环境对刨花楠叶片功能性状的影响

广泛分布的植物种群对其环境适应的范围较广, 可以通过表型可塑性、生态分化及局域适应 (Local adaptation) 来面对环境变化, 其选择的策略将决定植物应对气候变化的能力^[18], 一般来说, 表型性状若与种源地环境因子显著相关, 就可以认为是发生了局域适应^[19]。刨花楠苗木叶功能性状主要与种源地气温及纬度显著相关, 说明其发生了一定的局域适应性。但表4中显示, 叶功能性状主要与种源地主要环境因子的相关系数均较小 ($R^2 < 0.3$), 说明苗木叶功能性状虽然主要受种源地气温及纬度等种源地环境因素的影响, 但其对叶功能性状的贡献率不大 (表3), 还可能是所选刨花楠苗木均来源于亚热带季风气候区, 种源地气候环境差异变化相对较小。本研究结果显示, 刨花楠苗木LA与种源地7月份平均气温呈极显著正相关 ($P < 0.01$), LMA与种源地纬度呈极显

著负相关 ($P < 0.01$), LTD与种源地1月份平均气温呈极显著正相关 ($P < 0.01$), LDW与LMI均与种源地年均温呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。一般来说, 纬度变化主要体现在气温梯度差异^[20], 随着纬度上升, 气温降低, 而且本研究中各种源地均位于亚热带季风气候区, 水分充足, 在一定程度上也削弱了水分对叶性状的影响, 说明影响3种源苗木叶功能性状的主要种源地环境因子是气温。这一结论与刨花楠林下幼苗叶片功能性状主要影响因素的研究结果^[20]一致。

LA是叶大小最常用的度量标准, 对植物的生长发育、抗逆性等生理功能具有一定的影响^[21]。刨花楠苗木LA主要受种源地环境影响 (表3), 且与种源地7月份平均气温显著正相关, 同质园环境对其无显著影响, 表明该树种苗木LA主要受种源地环境影响, 这可能是基于遗传变异或基因调控的结果^[22]。也有研究表明, 在相同气候带内, LA可能与异速生长因子 (植物大小、枝条大小、解剖结构、叶片数量、侧芽数量) 和生态学策略以及系统发育因子相关^[1]。因此, 今后还需从这方面对影响LA的生物自身权衡因素作进一步的跟踪研究。LMA常被用作植物生态策略的指标^[23]。在本研究中的LMA与纬度呈显著负相关 ($P < 0.01$), 即LMA随着温度提高而上升, 这可能是由于气温的升高会促使苗木呼吸和代谢作用加强, 加剧水分散失, 苗木叶片增厚以减少水分蒸发, 导致比叶重增加^[22]。LMI和年均温呈正相关, 即随着温度下降叶片形态倾向于狭长。这种通过改变叶片边际线的长度是植物应对温度变化的策略之一^[24], 有助于刨花楠苗木叶片水分蒸发和热量散失的降低, 并提高叶片液流速度, 加强碳吸收能力^[24]。植物LDW代表了植物对叶片建成的投资状况^[8], 本研究中, 随着年均温的增加, 植物对其叶片的投资状况也增多, 有利于植物快速高效储存物质。LTD与植物防御能力密切相关^[25]。较低LTD的植物叶片周转速度相对较快, 有利于植物的资源利用。本研究中, 刨花楠苗木LTD与1月份平均气温呈显著正相关, 表明该树种苗木LTD主要受种源地最冷月气温影响, Körner等在横跨2KM海拔差异的草本类群的研究^[26]中也证明了这一点。

同一同质园内的刨花楠种源间苗木的LA、LTD与LDW等性状指标的差异性, 表明不同种源对同一资源的获取和利用能力不同, 这是基于遗传基因改变的结果^[27]。同一物种不同种源植物叶片性状在对各自种源地环境条件的长期适应下, 会产生基因变异或遗传分化, 从而形成不同的叶片性状^[10, 28]。也就是说, 种源地环境条件会对刨花楠等物种的性状适应机制及策略产生影响, 且这种影响具有遗传学基础^[29]。

3.2 同质园土壤环境对刨花楠叶片功能性状的影响

除LA指标外, 同一种源苗木在两同质园间的LDW、LMA、LMI及LTD存在显著差异, 且均以江农同质园为大 ($P < 0.01$), 说明同质园环境对苗木叶功能性状有显著影响。同质园环境对LDW、LMA、LMI及LTD指标的贡献率远高于种源 (表3), 说明3种源刨花楠苗木LDW、LMA、LMI及LTD性状主要受同质园环境影响。土壤有机质是生态系统碳循环的重要组成部分, 其中所富含的氮、磷和钾等元素在叶片养分、结构形成中具有重要的作用^[30], 并影响着植物幼苗叶片的结构性和生理性性状^[31-32]。由于本研究所选取的江农和顺昌两同质园间的气候、地形及光照强度 (50%的透光率) 等因素较为接近, 但两同质园的土壤pH、土壤有机质及全氮、全磷

含量相差较大,江农同质园中的土壤有机质含量是顺昌同质园的3倍多,土壤全氮、全磷含量也高于顺昌同质园,说明同质园土壤养分是影响刨花楠苗木LDW、LMA、LMI及LTD性状的主要因素。

表型可塑性是植物用于优化资源获取的重要机制^[33]。McLean等认为具有更高表型可塑性的物种能够在短期内更快地对不利环境和选择压力作出反应^[34]。土壤资源状况通过影响植物叶片性状变异来改变植物资源利用策略^[35]。除了气候条件和地理环境外,植物叶片性状、结构也可能受土壤性质的影响^[36],土壤养分在短期内会诱导个体植物产生可塑性响应^[37]。本研究中,除LA指标的PPI相对较小外,其余LDW、LMA、LMI及LTD 4指标的PPI都高于0.7,是LA指标的1.5倍以上,其中以LTD的PPI为最高(0.96)(图2),是LA的PPI的1.8倍,说明刨花楠苗木的LDW、LMA、LMI及LTD存在较大的表型可塑性。

本研究表明,LA受同质园环境影响不明显,两同质园苗木的LA差异不明显,其PPI值也相对较小(0.53),说明同质园的土壤养分可能不是影响LA的主要因素。研究表明酸性过强的土壤对幼苗的LA性状有负面影响^[38],本研究中顺昌同质园的土壤pH值小于江农同质园,理论上在一定程度上也会影响着对顺昌同质园内苗木的LA,但从数值上看,顺昌同质园的LA均值略高于江农同质园,分析原因,可能是LA除主要受种源地环境影响外,还受育苗时的经营措施与管理水平影响所致。顺昌同质园苗木采用轻基质育苗方法,其经营管理水平(如去除杂苗、连续滴灌等)相对较高,可能会给叶片生长及叶面积的扩大提供了条件,一定程度上促进了LA的增加,今后还需对这方面内容作进一步深入研究。

由于受当时实验条件影响,刨花楠种子结实不稳、结实率低,且通常3-5年结果1次,在同一年很难收到多源地的种子,受种源数量、种子数量及其它因素影响,本研究仅选择了2个同质园、3个种源地相同母树的种子所繁育的1.5年生苗木进行比较,且两同质园苗木试验未在同一年进行,两地试验期的气温与降水等可能会存在差异,进而对研究结果产生一定的影响,这是本研究的局限性所在。因此,今后还需作进一步补充研究。

4 小结

刨花楠苗木的LA、LDW、LMA、LMI及LTD等叶功能性状指标受种源及同质园土壤环境的共同影响,且同质园土壤环境对苗木叶功能性状影响的贡献高于种源(LA性状除外)。种源地气温是影响刨花楠种源间苗木叶功能性状变异的主要因素。土壤养分是影响同质园间苗木叶功能性状差异的主要因素,除LA性状在两同质园间无明显差异外,3种源苗木的叶功能性状指标值均以江农同质园大。苗木LA主要受种源地环境或遗传基因影响,LDW、LMA、LMI及LTD等叶功能性状指标则主要受同质园土壤养分高低影响。苗木LA、LDW、LMA、LMI及LTD等叶功能性状指标的PPI以LA为最小,LTD为最大。研究结果可为刨花楠优良种源选择、苗木高效培育等提供指导,并为进一步探讨全球变化背景下刨花楠叶功能性状对环境变化的响应机制等提供理论依据。由于种源地气候环境与同质园土壤环境是一个动态的变化过程,未

来还需针对两者对刨花楠主要叶功能性状的影响做进一步跟踪研究,以深入认识其叶功能性状对全球环境变化的响应与适应机制。

参考文献 [References]

- Pérez HN, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bretharte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot*, 2013, **61** (3): 167-234
- Yang J, Ci XQ, Lu MM, Zhang GC, Cao M, Li J, Lin LX. Functional traits of tree species with phylogenetic signal co-vary with environmental niches in two large forest dynamics plots [J]. *J Plant Ecol*, 2014, **7** (2): 115-125
- Carmona CP, Rota C, Azcárate FM, Begoña P. More for less: sampling strategies of plant functional traits across local environmental gradients [J]. *Funct Ecol*, 2015, **29** (4): 579-588
- 彭阿辉, 王根绪, 罗辑, 杨阳, 冉飞, 杨燕. 贡嘎山常绿落叶阔叶混交林主要树种叶功能性状[J]. *生态学杂志*, 2016, **35** (10): 2599-2605 [Peng AH, Wang GX, Luo J, Yang Y, Ran F, Yang Y. Leaf functional traits of main plants in a mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest in Mt. Gongga [J]. *Chin J Ecol*, 2016, **35** (10): 2599-2605]
- Gerz M, Bueno CG, Ozinga WA, Zobel M, Moora M. Niche differentiation and expansion of plant species are associated with mycorrhizal symbiosis [J]. *J Ecol*, 2018, **106**: 254-264
- Wang CY, Zhou JW, Xiao HG, Liu J, Wang L. Variations in leaf functional traits among plant species grouped by growth and leaf types in Zhenjiang, China [J]. *J For Res*, 2017, **28** (2): 241-248
- Maire V, Wright IJ, Prentice IC, Batjes NH, Bhaskar R, Bodegom PM, Cornwell W, Ellsworth D, Niinemets Ü, Ordóñez A, Reich PB, Santiago LS. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 2015, **24** (6): 706-717
- Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavenderbares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, **428** (6985): 821-827
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest [J]. *Science*, 2008, **322**: 580-582
- 安海龙, 谢乾瑾, 刘超, 夏新莉, 尹伟伦. 水分胁迫和种源对黄柳叶功能性状的影响[J]. *林业科学*, 2015, **10** (51): 75-84 [An HL, Xie QJ, Liu C, Xia XL, Yin WL. Effects of water stress and provenance on leaf functional traits of *Salix gordejewii* [J]. *Sci Silv Sin*, 2015, **51** (10): 75-84]
- Read QD, Moorhead LC, Swenson NG, Bailey JK, Sanders NJ. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species [J]. *Funct Ecol*, 2014, **28** (1): 37-45
- de Villemereuil P, Gaggiotti OE, Moutere M, Tillbottraud I. Common garden experiments in the genomic era: new perspectives and opportunities [J]. *Heredity*, 2015, **116** (3): 1-16

- 13 王薪琪, 王传宽, 韩轶. 树种对土壤有机碳密度的影响: 5种温带树种同质园试验[J]. 植物生态学报, 2015, **39** (11): 1033-1043 [Wang XQ, Wang CK, Han Y. Effects of tree species on soil organic carbon density: A common garden experiment of five temperate tree species [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, **39** (11): 1033-1043]
- 14 李曼, 靳冰洁, 钟全林, 马玉珠, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 程栋梁. 氮磷添加对刨花楠幼苗叶片N、P化学计量特征的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2016, **22** (2): 285-291. [Li M, Jin BJ, Zhong QL, Ma YZ, Lu HD, Guo BQ, Zheng Y, Cheng DL. Effect of nitrogen and phosphorus fertilization on leaf N and P stoichiometric characteristics of *Machilus pauhoi* seedlings [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2016, **22** (2): 285-291]
- 15 张蕾蕾, 钟全林, 程栋梁, 张中瑞, 费玲, 徐朝斌, 贺利中, 王卫军. 刨花楠叶片碳氮磷化学计量比与个体大小的关系[J]. 应用生态学报, 2015, **26** (7): 1928-1934. [Zhang LL, Zhong QL, Cheng DL, Zhang ZR, Fei L, Xu CB, He LZ, Wang WJ. Characteristics of leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in relation to plant size of *Machilus pauhoi* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, **26** (7): 1928-1934]
- 16 徐朝斌, 钟全林, 程栋梁, 胡松竹, 胡波, 伍伯妍, 孙晓媚, 张佩生. 基于地理种源的刨花楠苗木比叶面积与叶片化学计量学关系[J]. 生态学报, 2015, **35** (19): 6507-6515 [Xu CB, Zhong QL, Cheng DL, Hu SZ, Hu B, Wu BY, Sun XM, Zhang PS. Variation in relationships between SLA and leaf C, N, P stoichiometry in *Machilus pauhoi* among locations [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35** (19): 6507-6515]
- 17 吴涛, 耿云芬, 柴勇, 郝佳波, 袁春明. 哀牢山12种木质藤本植物在不同生境下叶片解剖结构的比较[J]. 生态环境学报, 2016, **25** (1): 51-59 [Wu T, Geng YF, Cai Y, Hao JB, Yuan CM. Leaf anatomical structure of twelve liana species collected from different habitats in Ailao Mountains of Yunnan [J]. *Ecol Environ*, 2016, **25** (1): 51-59]
- 18 Gimeno TE, Pias B, Lemosfilho JP, Valladares F. Plasticity and stress tolerance override local adaptation in the responses of *Mediterranean holm oak* seedlings to drought and cold [J]. *Tree Physiol*, 2009, **29** (1): 87-98
- 19 Savolainen O, Lascoux M, Merilä J. Ecological genomics of local adaptation [J]. *Nat Rev Genet*, 2013, **14** (11): 807-820
- 20 余华, 钟全林, 黄云波, 裴盼, 张中瑞, 徐朝斌. 不同种源刨花楠林下幼苗叶功能性状与地理环境的关系[J]. 应用生态学报, 2018, **29** (2): 449-458 [Yu H, Zhong QL, Huang YB, Pei P, Zhang ZR, Xu CB. Relationships between leaf functional traits of *Machilus pauhoi* understory seedlings from different provenances and geographical environmental factors [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2018, **29** (2): 449-458]
- 21 肖强, 叶文景, 朱珠, 陈瑶, 郑海雷. 利用数码相机和Photoshop软件非破坏性测定叶面积的简便方法[J]. 生态学杂志, 2005, **24** (6): 711-714 [Xiao Q, Ye WJ, Zhu Z, Chen Y, Zheng HL. A simple non-destructive method to measure leaf area using digital camera and Photoshop software [J]. *Chin J Ecol*, 2005, **24** (6): 711-714]
- 22 董伊晨, 刘艳. 红松不同苗龄幼苗叶性状对温度和光照变化的响应[J]. 生态学报, 2017, **37** (17): 5662-5672 [Dong YC, Liu Y. Changes in the response of leaf traits in *Pinus koraiensis* (Korean pine) seedlings of different ages to controlled temperatures and light conditions [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37** (17): 5662-5672]
- 23 Gornish ES, Prather CM. Foliar functional traits that predict plant biomass response to warming [J]. *J Veg Sci*, 2014, **25** (4): 919-927
- 24 韩威, 刘超, 樊艳文, 赵娜, 叶思阳, 尹伟伦, 王襄平. 长白山阔叶木本植物叶片形态性状沿海拔梯度的响应特征[J]. 北京林业大学学报, 2014, **36** (4): 47-53 [Han W, Liu C, Fan YW, Zhao N, Ye SY, Yin WL, Wang XP. Responses of leaf morphological traits for broadleaved woody plants along the altitudinal gradient of Changbai Mountain, northeastern China [J]. *J Beijing For Univ*, 2014, **36** (4): 47-53]
- 25 Shi HJ, Wen ZM, Guo MH. Leaf trait variation with environmental factors at different spatial scales: a multilevel analysis across a forest-steppe transition [J]. *Forests*, 2018, **9** (3): 1-13
- 26 Körner C, Neumayer M, Menendez-Riedlsp, Smeets-Scheel A. Functional morphology of mountain plants [J]. *Flora*, 1989, **182** (5-6): 353-383
- 27 陈天翌, 刘增辉, 娄安如. 刺萼龙葵种群在中国不同分布地区的表型变异[J]. 植物生态学报, 2013, **37** (4): 344-353 [Chen TY, Liu ZH, Lou AR. Phenotypic variation in populations of *Solanum rostratum* in different distribution areas in China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, **37** (4): 344-353]
- 28 Robson TM, Rasztovits E, Aphalo PJ, Alia R, Aranda I. Flushing phenology and fitness of European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances from a trial in La Rioja, Spain, segregate according to their climate of origin [J]. *Agric For Meteorol*, 2013, **180** (8): 76-85
- 29 Aslam M, Khan IA, Saleem M, Ali Z. Assessment of water stress tolerance in different maize accessions at germination and early growth stage [J]. *Pak J Bot*, 2006, **38** (5): 1571-1579
- 30 康勇, 熊梦辉, 黄瑾, 龙文兴, 杨小波, 臧润国, 王茜茜, 林灯. 海南岛霸王岭热带云雾林木本植物功能性状的分异规律[J]. 生态学报, 2017, **37** (5): 1572-1582 [Kang Y, Xiong MH, Huang J, Long WX, Yang XB, Zang RG, Wang QQ, Lin D. Variation in woody plant functional traits of the tropical cloud forests in Bawangling, Hainan Island [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37** (5): 1572-1582]
- 31 Körner C. The grand challenges in functional plant ecology [J]. *Front Plant Sci*, 2011, **2**: 1-3
- 32 Laughlin DC, Richardson S, Wright EF. Environmental filtering and positive plant litter feedback simultaneously explain correlations between leaf traits and soil fertility [J]. *Ecosystems*, 2015, **18** (7): 1269-1280
- 33 黎磊, 耿宇鹏, 兰志春, 陈家宽, 宋志平. 异质生境中水生植物表型可塑性的研究进展[J]. 生物多样性, 2016, **24** (2): 216-227 [Li L, Geng YP, Lan ZC, Chen JK, Song ZP. Phenotypic plasticity of aquatic plants in heterogeneous environments: a review [J]. *Biodiv Sci*, 2016, **24** (2): 216-227]
- 34 Mclean EH, Prober SM, Stock WD, Steane DA, Potts BM, Vaillancourt RE, Byrne M. Plasticity of functional traits varies clinally along a rainfall gradient in *Eucalyptus tricarpa* [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, **37** (6): 1440-1451
- 35 段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 黄婷, 杨改河, 郝文芳. 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, 2017, **28** (1): 28-36 [Duan YY, Song LJ, Niu SQ, Huang T, Yang GH, He WF. Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2017, **28** (1): 28-36]
- 36 George JP, Grabner M, Karanitsch-Ackerl S, Mayer K, Weipenbacher L. Genetic variation, phenotypic stability, and repeatability of drought response in *European larch* throughout 50 years in a common garden experiment [J]. *Tree Physiol*, 2016, **37** (1): 33-46
- 37 Hamann E, Kesselring H, Stöcklin J. Plant responses to simulated warming and drought: a comparative study of functional plasticity between congeneric mid and high elevation species [J]. *J Plant Ecol*, 2017, **11** (3): 364-374
- 38 Ljungström M, Stjernquist I. Factors toxic to beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in acid soils [J]. *Plant Soil*, 1993, **157** (1): 19-29