



滇西北挺水植物黑三棱叶形态性状对环境因子的响应

牛孟莹 郭辉军 孙梅 肖德荣 刘振亚 艾静 王娜 赵飘

Response of Leaf Morphological Traits to Environmental Factors of an Emergent Aquatic Plant *Sparganium stoloniferum* in Northwest Yunnan

Niu Mengying, Guo Huijun, Sun Mei, Xiao Derong, Liu Zhenya, Ai Jing, Wang Na, Zhao Piao

引用本文:

牛孟莹, 郭辉军, 孙梅, 肖德荣, 刘振亚, 艾静, 王娜, 赵飘. 滇西北挺水植物黑三棱叶形态性状对环境因子的响应[J]. [西南林业大学学报](#), 2022, 42(4):84–95. doi: 10.11929/j.swfu.202103032

Niu Mengying, Guo Huijun, Sun Mei, Xiao Derong, Liu Zhenya, Ai Jing, Wang Na, Zhao Piao. Response of Leaf Morphological Traits to Environmental Factors of an Emergent Aquatic Plant *Sparganium stoloniferum* in Northwest Yunnan[J]. [Journal of Southwest Forestry University\(Natural Science\)](#), 2022, 42(4):84–95. doi: 10.11929/j.swfu.202103032

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11929/j.swfu.202103032>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[不同海拔生长的水葱功能适应性对比研究](#)

Comparative Study of Functional Adaptability of *Scirpus Validus* Under Different Elevations

西南林业大学学报. 2019, 39(1): 166–171 <https://doi.org/10.11929/j.swfu.201805038>

[植物表型可塑性对环境因子的响应研究进展](#)

Advances at Phenotypic Plasticity in Plant Responses to Environmental Factors

西南林业大学学报. 2021, 41(1): 183–187 <https://doi.org/10.11929/j.swfu.201908007>

[热带园林4种木质藤本植物叶性状与环境适应能力研究](#)

Leaf Traits and Environmental Adaptability of 4 Lianas in Tropical Garden

西南林业大学学报. 2019, 39(3): 166–171 <https://doi.org/10.11929/j.swfu.201807049>

[5种楠属植物叶形态与高光谱特征比较](#)

Comparison of Leaf Morphology and Hyperspectral Characteristics of 5 Species *Phoebe*

西南林业大学学报. 2017, 37(6): 113–118 <https://doi.org/10.11929/j.issn.2095-1914.2017.06.018>

[文成猴王谷森林康养基地环境因子和气候舒适度变化特征研究](#)

Study on Change Characteristics of Environmental Factors and Climate Comfort Degree in the Monkey King Valley Forest Therapy Base in Wencheng County

西南林业大学学报. 2021, 41(3): 62–68 <https://doi.org/10.11929/j.swfu.202002020>

[8个柳树无性系的观赏价值与适应性研究](#)

Ornamental Value and Adaptability of 8 Willow Clones

西南林业大学学报. 2017, 37(4): 41–46 <https://doi.org/10.11929/j.issn.2095-1914.2017.04.007>

DOI: 10.11929/j.swfu.202103032

引文格式: 牛孟莹, 郭辉军, 孙梅, 等. 滇西北挺水植物黑三棱叶形态性状对环境因子的响应 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2022, 42(4): 84–95.

滇西北挺水植物黑三棱叶形态性状对环境因子的响应

牛孟莹¹ 郭辉军^{1,2} 孙梅² 肖德荣² 刘振亚² 艾静¹ 王娜² 赵飘²

(1. 西南林业大学生命科学学院, 云南昆明 650233; 2. 西南林业大学湿地学院, 云南昆明 650233)

摘要: 为探讨高原湿地植物的叶形态适应性, 选取滇西北典型湿地碧塔海、纳帕海、泸沽湖和拉市海为研究地点, 测定其共有的湖滨带植物黑三棱叶形态性状, 并收集研究地小环境因子, 探讨黑三棱对环境变化的适应策略, 检测影响黑三棱叶形态性状变化的主要环境因子。结果表明: 叶大小、气孔密度和大小、叶脉密度、叶厚度、比叶质量以及叶干质量在 4 个研究地间均存在显著差异, 并且与低海拔地区相比, 高海拔地区的黑三棱具有更小的叶大小、更低的气孔密度、更大的气孔大小以及更低的叶干质量; 叶面积、叶宽度、气孔密度、气孔指数以及叶厚度随着纬度的增加, 随之减小; 而叶长宽比、气孔大小和比叶质量则随着纬度的增加而增大。温度是影响黑三棱叶形态性状的主要环境因子, 叶大小、气孔密度、叶厚度以及叶干质量均与年均温、最暖月均温、最冷月均温呈显著正相关; 而气孔大小与 3 个温度因子呈显著负相关; 叶脉密度与最暖月均温也呈显著正相关。叶形态性状之间存在显著的性状关联; 叶大小与气孔密度、叶脉密度、叶厚度、叶干质量、比叶质量间呈正相关, 而与气孔大小间呈负相关; 叶厚度与气孔密度、气孔指数间呈显著正相关, 而与气孔大小间存在显著负相关。

关键词: 叶形态; 适应性; 高原湿地; 黑三棱; 环境因子

中图分类号: Q948.8

文献标志码: A

文章编号: 2095-1914(2022)04-0084-12

Response of Leaf Morphological Traits to Environmental Factors of an Emergent Aquatic Plant *Sparganium stoloniferum* in Northwest Yunnan

Niu Mengying¹, Guo Huijun^{1,2}, Sun Mei², Xiao Derong², Liu Zhenya², Ai Jing¹, Wang Na², Zhao Piao²

(1. College of Life Sciences, Southwest Forestry University, Kunming Yunnan 650233, China; 2. College of Wetland Science, Southwest Forestry University, Kunming Yunnan 650233, China)

Abstract: To explore the leaf morphological adaptability of plateau wetland plant, this study selected typical plateau wetlands (Bita Lake, Napa Lake, Lugu Lake and Lashi Lake) in northwest Yunnan as the research sites. We determined the leaf morphological traits of their common emergent aquatic plant *Sparganium stoloniferum*, and collected their small environmental factors to explore the environmental adaptive strategies of *S. stoloniferum* and to detect the major environmental factors influencing the morphological traits of *S. stoloniferum*. The results

收稿日期: 2021-03-09; 修回日期: 2021-05-08

基金项目: 云南省科技计划项目 (2019IB018) 资助; 国家自然科学基金项目 (41867059, 31760115) 资助; 云南省教育厅科学研究基金项目 (2019Y0142) 资助。

第 1 作者: 牛孟莹 (1995—), 女, 硕士研究生。研究方向: 植物生理生态。Email: 1670375795@qq.com。

通信作者: 郭辉军 (1963—), 男, 博士, 研究员。研究方向: 湿地生态学。Email: guohuijun1963@163.com。

showed that leaf size, stomatal density and size, vein density, leaf thickness, leaf mass per area and leaf dry mass showed significant differences among 4 study sites. Plants in higher altitude had smaller leaf size, lower stomatal density, larger stomatal size and lower leaf dry mass than those of in lower altitude; the leaf area, leaf width, stomatal density, stomatal index and leaf thickness decreased with the increase of latitude; the ratio of leaf length to width, stomatal size and specific leaf weight increased with the increase of latitude. Temperature was the major environmental factor affecting the morphological traits. Leaf size, stomatal density, leaf thickness and leaf dry mass were significantly positive correlated with annual mean temperature, annual mean temperature of the warmest month(WAT) and annual mean temperature of the coldest month, while stomatal sizes traits were significantly negative correlated with 3 temperature factors; vein density was also significantly positive correlated with WAT. Significant traits associations exist among the leaf morphological traits; leaf size traits were positively correlated with stomatal density, vein density, leaf thickness, leaf dry mass and leaf mass per area, while they were negatively correlated with stomatal size traits; leaf thickness was significantly positive with stomatal density and stomatal index, but it was significantly negative with stomatal size.

Key words: leaf morphology; adaptability; plateau wetland; *Sparganium stoloniferum*; environmental factor

叶形态性状是最为直接地反映植物响应环境变化的功能性状^[1]。对不同地理分布下叶形态性状的研究,能够揭示叶形态性状在不同空间分布上的差异以及对不同空间分布点间环境变化的响应策略^[2-3]。但是,过去针对叶形态性状响应环境变化的研究大多关注陆地植物,而对湿地植物的研究较少,尤其是在对环境变化更加敏感的高海拔地区^[4-5]。叶形态性状的变化主要由环境因素的波动所引起^[6-11],因此,本研究通过对高原湿地植物叶形态性状进行研究,探讨其对气候因子的响应策略。大多数针对木本植物的研究显示,叶大小、叶形指数、气孔密度和叶脉密度等随着温度降低而显著变小,叶厚度和比叶质量随着温度的降低显著增加^[3,12];植物在水分胁迫下往往具有较厚、较小的叶片、较高的比叶质量,气孔密度和叶脉密度在适度干旱的情况下将增加,而随着干旱的进一步加强则显著下降^[13-14]。与木本植物类似,湿地植物叶形态性状的变化也与气候参数间存在密切关系。如北极苔原植物叶大小和比叶质量随着温度的升高而增大^[15];地中海水犀科植物气孔在低温下较大,而在高温下较小,且气孔密度减小^[16];石福孙等对川西北高寒草甸植物的研究说明温度升高会促进植物生长和生物量的积累^[17];董瑜等对湿地植物水葱和茭草的研究发现,两者生物量均随温度上升而增加^[18]。胡永春等的研究发现,海拔是影响苔藓植物功能性状最关键的地形因子,叶面积指数与海拔高度呈极显

著度负相关^[19];随着海拔的升高,叶大小显著降低^[20];叶厚度和单位叶面积生物量显著增加^[7,21]。随着海拔的升高,气孔密度显著升高^[21-22]。这些研究充分体现了叶形态性状在植物适应气候环境变化过程中的重要作用。在植物适应环境变化的过程中,叶形态性状间并不是相互孤立的,而是存在各种各样的联系,反映了性状在功能上的协同和权衡关系^[23]。湿地植物功能性状间的权衡关系及功能联系与这些全球植物的普遍性规律间有怎样的异同目前还不清楚,亟需大范围开展对比研究,以充分了解湿地植物的功能适应策略。

滇西北位于我国青藏高原东南缘^[20]。该区域湿地在形态上具有“湖盆-湖滨-面山”特征,属封闭与半封闭的独特湿地类型,其生态系统脆弱、对气候变化高度敏感且微环境十分丰富^[24-25]。近年来,针对这一地区湿地植物的研究逐渐成为湿地生态研究的热点。如冯春慧等对高原湿地纳帕海水生植物水葱功能适应性研究发现,较高海拔地区的水葱植株个体较小,比叶质量较小^[26];李娟等对黑三棱和茭草的研究发现,叶片宽度随海拔的降低有所增加^[27];张依南等对高原湖泊腾冲北海湿地莼菜的研究发现,莼菜气孔长、宽、面积和气孔孔隙长的最高值均出现在低水位梯度,最低值出现在深水位梯度,而气孔密度和叶脉密度则与之相反^[28]。

本研究以滇西北地区碧塔海、纳帕海、泸沽湖和拉市海4个不同地理区域内的共有挺水植物

黑三棱 (*Sparganium stoloniferum*) 为研究对象, 通过测定其叶形态性状, 探讨黑三棱对不同采样点气候环境差异的形态响应, 为其他高原湿地植物的生态适应性研究提供基础数据, 也为加强高原地区湿地保护提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究基于滇西北海拔高度的差异导致气候环境条件的变化而选择该区域具有不同海拔高度的碧塔海、纳帕海、泸沽湖和拉市海作为研究地点。

碧塔海地处横断山脉三江并流区东部, 属于金沙江水系^[29]。湖面平均海拔 3539.0 m, 域内区系成分自然, 植物种类丰富, 其中湖滨带优势植物主要有黑三棱 (*Sparganium stoloniferum*)、刘氏荸荠 (*Eleocharis liouana*)、华扁穗草 (*Blysmus sinocompressus*)、水蓼 (*Polygonum hydropiper*) 等^[30-31]。

纳帕海湿地位于横断山脉中段的香格里拉市境内, 平均海拔 3260 m, 干湿季分明^[32]。区域内植物物种丰富, 主要的湖滨带优势植物有水葱 (*Schoenoplectus tabernaemontani*)、水蓼、两栖蓼 (*Polygonum amphibium*)、黑三棱、杉叶藻 (*Hippuris vulgaris*)、刘氏荸荠等^[18, 33]。

泸沽湖是外流高原淡水湖, 湖面平均海拔 2692.2 m, 位于云南省西北部宁蒗县和四川省西南部盐源县的交界处, 为两省共辖^[34]。泸沽湖共有水生植物 42 种, 主要的挺水植物有杉叶藻、黑三棱、刘氏荸荠等, 浮叶植物野菱 (*Trapa incisa*)、荇菜 (*Nymphaeodes peltatum*)、青萍 (*Lemnami-*

nor) 等^[34-35]。

拉市海位于丽江市玉龙县城西, 平均海拔 2445.0 m^[36]。拉市海有水生植物 30 多种, 主要的沉水植物有波叶海菜花、水毛茛 (*Batrachium bungei*) 等, 浮叶植物有野菱、荇菜等, 挺水植物有黑三棱、水蓼、两栖蓼等^[37]。

1.2 植物材料选择及野外采集

4 个研究区域内的优势植物均为草本植物, 且以挺水植物为主。优势植物主要有杉叶藻、刘氏荸荠和黑三棱等。本研究所选取的黑三棱在 4 个采样点均为典型挺水植物, 种群密度占到所在区域湖滨带物种组成的 15% 以上, 对该区域湖滨带生态功能的发挥具有重要作用。开展黑三棱形态性状的研究对滇西北地区的生态保护和可持续发展具有重要的意义和价值。

于 2020 年 8 月, 在 4 个高原湖泊湖滨带较自然的区域采集无病虫害的成熟叶片, 每个采样点 9 个重复。将采集到的完整叶片置于 FAA (V (福尔马林) : V (冰醋酸) : V (乙醇) : V (蒸馏水) 为 10 : 5 : 50 : 35) 固定液中浸泡至少 24 h, 带回实验室测其叶片形态特征。

1.3 环境参数获取

用 GPS 记录每个采样点的经纬度和海拔。气象参数获取: 从全球网格气候数据 (精度: 0.166×0.166; <http://www.paleo.bris.ac.uk/>) 提取年均温 (MAT, °C)、最暖月均温 (WAT, °C)、最冷月均温 (CAT, °C)、年均降水量 (MAP, cm)、生长季降水量 (SP, cm)、年均相对湿度 (RH, %) 和年均大气压差 (VPD, hPa) 等主要气象参数 (表 1)。

表 1 不同研究地环境因子

Table 1 Environmental factors of different study sites

研究地	经度/(°)	纬度/(°)	海拔/m	年均温/°C	最暖月均温/°C	最冷月均温/°C	年均降水/cm	生长季降水/cm	年均相对湿度/%	年均大气压差/hPa
碧塔海	99.97	27.82	3544.97	6.37	12.89	-1.38	82.06	59.01	83.59	1.21
纳帕海	99.63	27.87	3263.26	7.80	14.31	-0.07	79.94	59.96	75.62	2.18
泸沽湖	100.82	27.68	2694.00	11.57	17.58	3.94	90.77	86.10	72.57	3.38
拉市海	100.13	26.87	2437.00	12.98	18.53	5.95	96.85	90.98	75.66	3.27

1.4 植物形态性状的测定

在野外, 现场使用游标卡尺 (精度为 0.01 mm) 测定黑三棱叶厚度 (LT, mm)。在实验室中, 使

用 11000XL 扫描仪 (EPSON, 日本) 扫描植物叶片, 通过 image J 图片处理软件直接测量得到叶片的叶面积 (LA, cm²)、叶长度 (LL, cm)、叶

宽度 (LW, cm) 以及叶长宽比 (LL/LW)。

经扫描之后的叶片, 放入牛皮信封内, 在 70 °C 的烘箱内烘干至少 48 h 至叶片达到恒质量。使用电子天平 (精度为 0.0001 g) 测定为叶干质量 (LDM, g), 叶片比叶质量 (LMA, g/m²) 计算为单位叶面积的叶干质量^[26]。

用干净纱布擦去叶片表面灰尘, 用透明指甲油涂抹于叶片上, 3 min 后, 用镊子取下指甲油薄片, 置于载玻片上, 在生物显微镜下 (德国徕卡 LEICA MI65C) 进行显微观察 (放大倍数 40×), 随机取 10 个视野拍照。通过 image J 图片处理软件测量并计算视野内的气孔个数、气孔长度 (SL, μm)、气孔宽度 (SW, μm) 以及气孔口长度 (PL, μm), 气孔密度 (SD, 个/mm²) 计为单位面积内的气孔数目, 气孔指数 (SI, 个) 计算为: $SI = SD \times PL^{2[38]}$ 。

取成熟、完整的叶片上、中、下部小块, 浸没于体积浓度为 7% NaOH 水溶液 5 ~ 8 d, 每天更换溶液直至溶液颜色不再变化, 然后置于 5% NaClO 水溶液中漂白后, 流水冲洗 30 min, 再经梯度乙醇 (25%, 50%, 70%, 95%) 脱水各 10 min 后装片, 置于光学显微镜下观察并拍照。对含有叶脉的照片用 image J 图片处理软件测量视野中所有叶脉总长度, 叶脉密度 (VD, mm/mm²) 计算为单位面积的叶脉总长度。

1.5 数据分析

使用 SPSS 21.0 统计分析软件, 采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 对 4 个湖泊黑三棱的叶形态性状进行差异性检验, 显著水平 $P < 0.05$ 。采用 R 3.01 统计分析软件内置的 “vegan” 程序包对性状进行主成分分析 (PCA), 初步检测影响植物适应环境变化的主要形态性状; 对每个性状和所有环境因子进行逐步回归分析, 检测出影响叶片形态性状变化的主要环境因子; 进一步进行二变量相关分析, 检测 “性状与环境”、“性状与性状” 间的相关关系。所有图片均由 Origin 2018 绘图软件进行绘制。

2 结果与分析

2.1 叶形态性状在不同研究点间的差异

黑三棱叶形态性状在不同采样点间具有较大的变化。其中, 叶干质量 (LDM) 变化幅度最大, 变化范围 0.33 ~ 2.43 g; 气孔宽度 (SW) 变

化幅度最小, 为 12.18 ~ 15.79 μm。

黑三棱叶形态性状在不同采样点间的差异均达到显著水平, 并且低海拔地区 (拉市海和泸沽湖) 相比, 高海拔地区 (碧塔海和纳帕海) 的黑三棱具有更小的叶大小、更低的气孔密度、更大的气孔大小以及更低的叶干质量 (图 1)。叶面积 (LA)、叶长度 (LL) 和叶长宽比 (LL/LW) 3 个性状值均在泸沽湖最大而在纳帕海最小; 叶宽度 (LW) 在拉市海表现为较大值, 并且与前 3 个点之间存在显著差异 (图 1 a-d)。气孔密度 (SD) 在拉市海最高, 而在纳帕海最低 (图 1 e)。与纳帕海和碧塔海的气孔大小相比, 泸沽湖和拉市海的气孔大小略小; 气孔指数 (SI) 在拉市海最大, 而在泸沽湖最小, 在纳帕海和碧塔海居中 (图 1 f-h)。叶脉密度 (VD) 在泸沽湖最高, 而在另外 3 个地点间不存在显著差异 (图 1 i)。叶厚度 (LT) 在碧塔海和拉市海较厚; 叶生物量 (LDM 和 LMA) 在碧塔海和泸沽湖较高, 而在纳帕海和拉市海相对较低 (图 1 j-l)。黑三棱叶大小 (LA、LW 和 LL)、气孔宽度 (SW)、VD 和叶干质量 (LDM) 随着海拔的增加表现出减小的趋势; 而 SW、气孔长度 (SL) 和比叶质量 (LMA) 随着海拔的增加表现出增大的趋势 (图 2)。黑三棱 LA、LW、SD、SI 以及 LT 随着纬度的增加, 随之减小; 但是, LL/LW、气孔大小 (SW 和 SL) 和 LMA 则随着海拔的增加而增大 (图 3)。

2.2 环境因子对叶形态性状的影响

黑三棱叶形态性状主要受温度的影响。LA、LL、LL/LW、SW、SL、LT、LDM 以及 LMA 均受年均温 (MAT)、最暖月均温 (WAT) 和最冷月均温 (CAT) 3 个温度因素的共同影响, LW、SI 和 VD 主要受 MAT 和 CAT 的影响, SD 主要受 MAT 和 WAT 的共同影响 (表 2)。其中, LA、LW、LL、LT、LDM 以及 SD 均与 3 个温度因素呈显著正相关; 而 SW 和 SL 则正好相反, 二者均与 3 个温度因素呈显著负相关, VD 与 WAT 显著正相关 (表 3)。

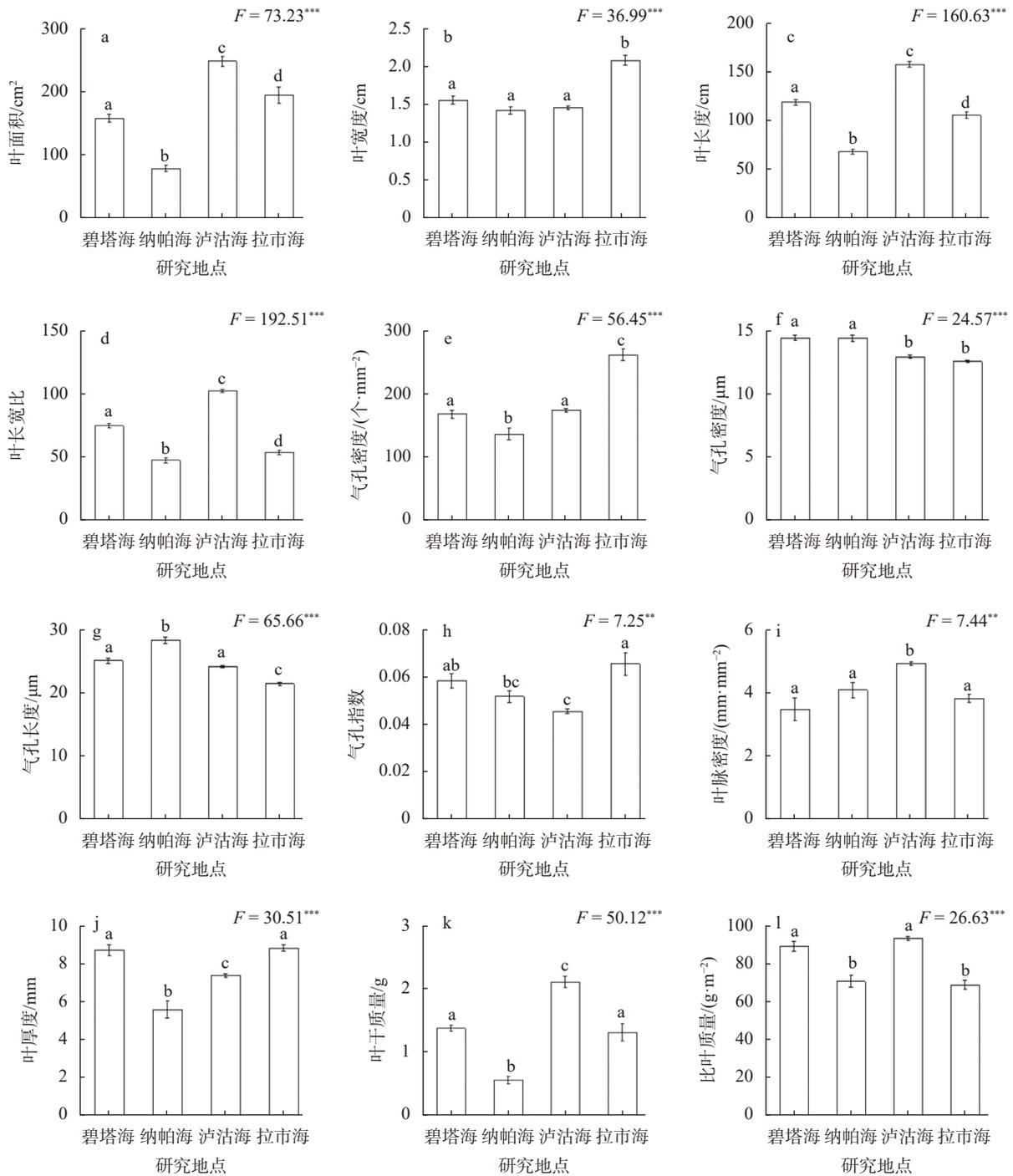
2.3 叶片形态性状间的相关性

性状主成分分析前 2 个主轴分别解释总方差的 53.58% 和 21.89% (图 4)。第 1 主轴与 LA、LW、LL、SD、LT 以及 LDM 显著正相关, 而与 SW 和 SL 显著负相关。第 2 主轴与 LA、LL、LL/LW、VD、

LDM 以及 LMA 显著正相关, 而与 LW、SD、SI 显著负相关 (图 2)。因此, 本研究所测的所有形态性状对黑三棱适应气候环境差异均发挥重要作用。

从表 4 可以看出: 大多数测定的叶形态性状之间存在显著相关; 叶大小参数 (LA、LW、LL

及 LL/LW) 与气孔密度参数 (SD 和 SI)、VD 以及叶生物量指标 (LT、LDM、LMA) 间呈正相关, 而与气孔大小 (SW 和 SL) 间呈负相关; LT 与 SD、SI 间呈显著正相关, 而与 SL、SW 间存在显著负相关。



柱形图上面的不同小写字母代表差异显著 ($P < 0.05$)。

图 1 不同生境下叶形态性状差异比较

Fig. 1 Comparison of leaf morphological traits in different habitats

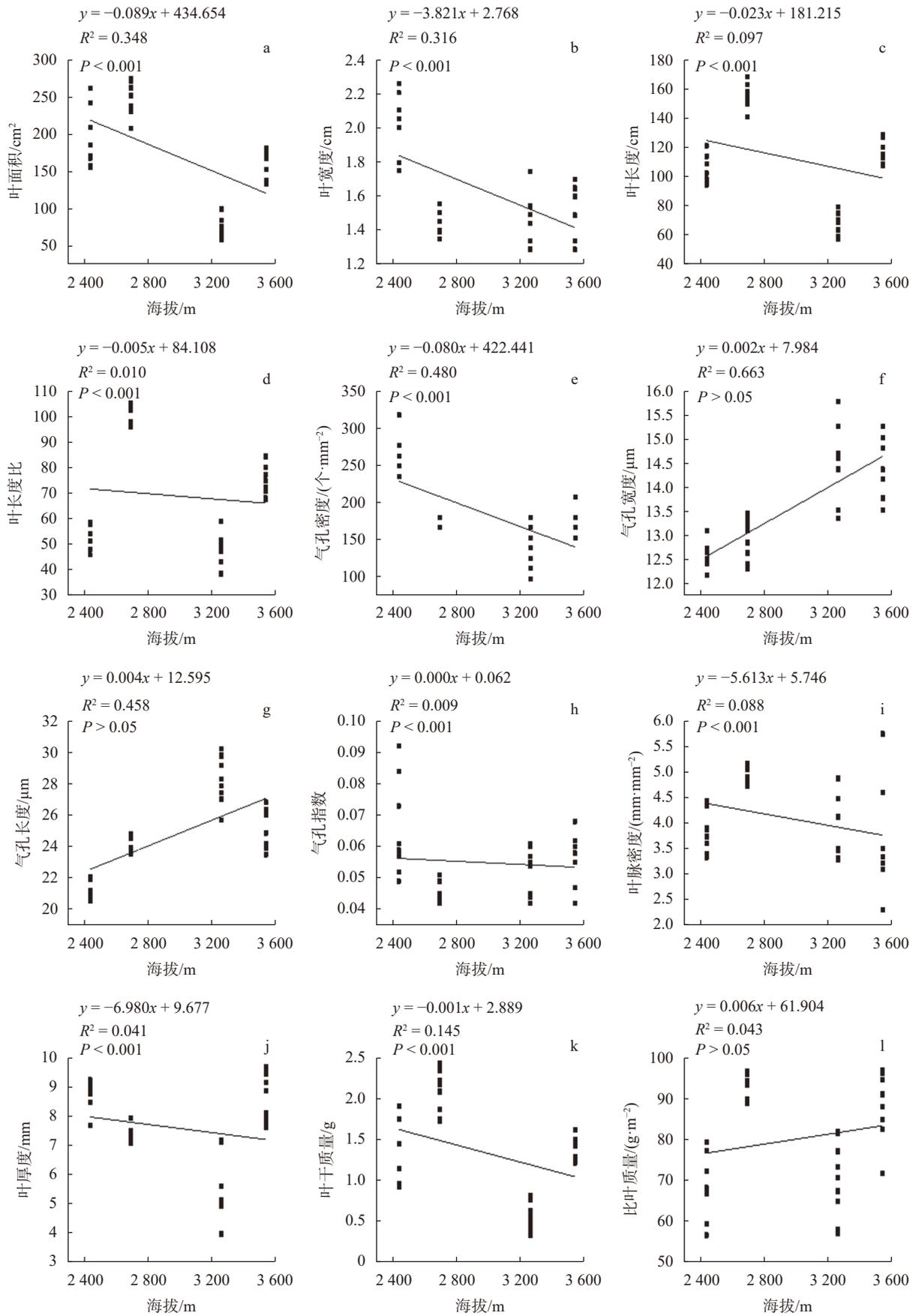


图2 叶形态性状与海拔的关系

Fig. 2 Relationship between leaf morphological traits and altitude

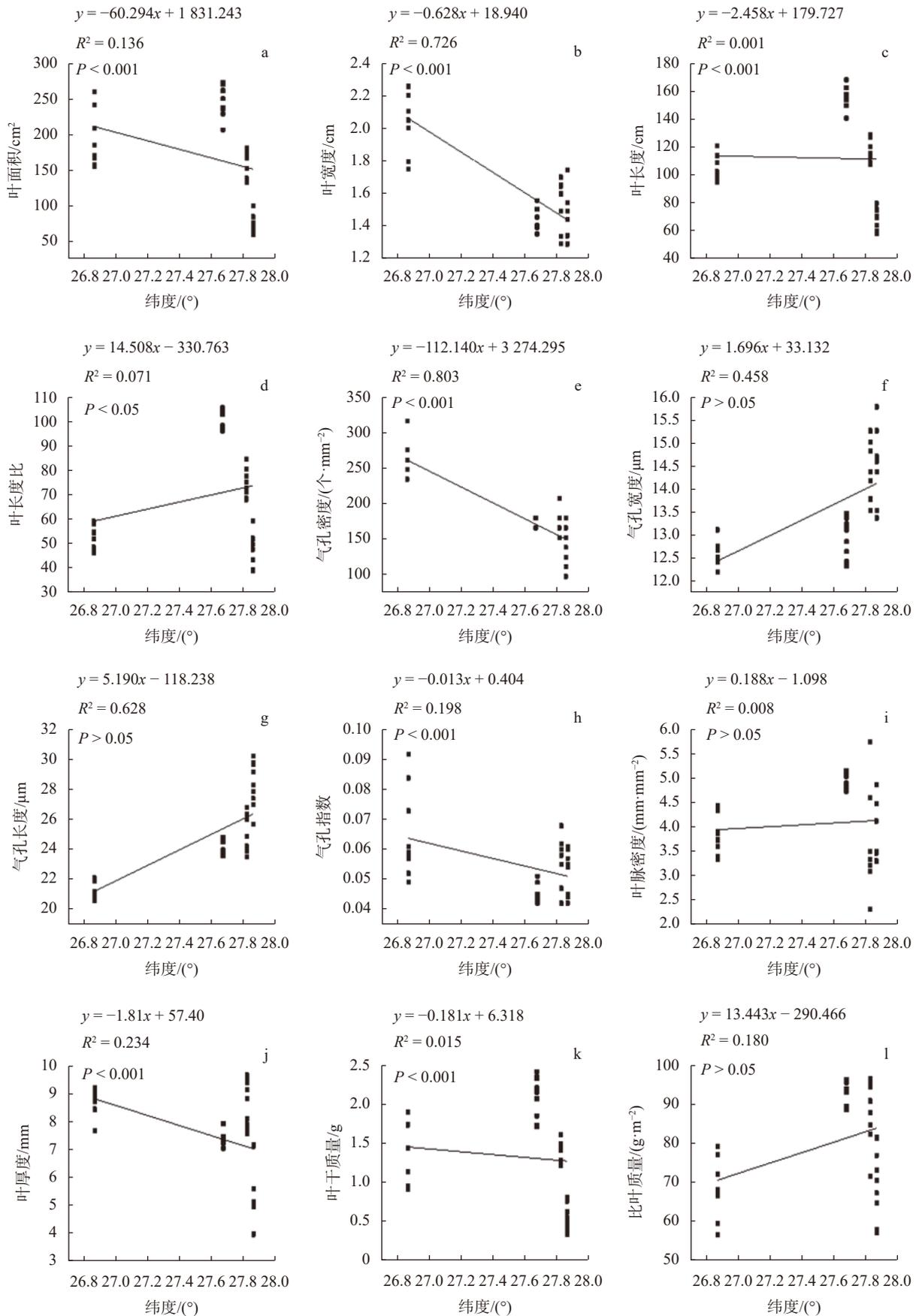


图 3 叶形态性状与纬度的关系

Fig. 3 Relationship between leaf morphological traits and latitude

表 2 逐步回归模型的叶片形态性状与环境因素的相关性

Table 2 Correlation between leaf morphological traits of stepwise regression model and environmental factors

叶形态性状	逐步回归模型				叶形态性状	逐步回归模型			
	环境因子	系数	R ²	P		环境因子	系数	R ²	P
LA	WAT	-2892.1***	0.87	10 ⁻¹⁴	SL	CAT	33.14***	0.86	10 ⁻¹⁴
	CAT	-1814.5***			MAT	-92.72***			
	MAT	4490.1***			WAT	64.85***			
	截距	6293.9***			截距	-173.70***			
LW	MAT	-1.13***	0.77	10 ⁻¹¹	SI	MAT	-0.04***	0.39	10 ⁻⁴
	CAT	1.09***			CAT	0.04***			
	截距	10.31***			截距	0.38***			
LL	WAT	-1791.81***	0.94	10 ⁻¹⁶	VD	CAT	-2.51***	0.40	10 ⁻⁴
	MAT	2805.78***			MAT	2.85***			
	CAT	-1150.65***			截距	-18.25**			
	截距	3730.86***							
LL/LW	WAT	-1155.13***	0.95	10 ⁻¹⁶	LT	CAT	-26.93***	0.74	10 ⁻⁹
	MAT	1837.93***			MAT	74.32***			
	CAT	-769.75***			WAT	-52.00***			
	截距	2178.99***			截距	167.786***			
SD	MAT	237.64***	0.84	10 ⁻¹⁴	LDM	WAT	-29.60***	0.82	10 ⁻¹²
	WAT	-261.85***			MAT	46.30***			
	截距	2026.96***			CAT	-18.94***			
SW	CAT	5.30	0.70	10 ⁻⁸	LMA	WAT	-611.46***	0.71	10 ⁻⁹
	MAT	-13.90			MAT	963.60***			
	WAT	9.06			CAT	-400.32***			
	截距	-6.34			截距	1271.76***			

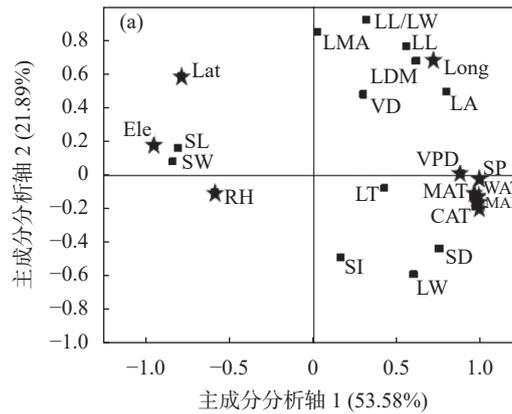
注：***表示P<0.001；**表示P<0.01；*表示P<0.05。

表 3 叶形态性状与环境因子的二变量相关性分析

Table 3 Correlation analysis of 2 variables between leaf morphological traits and environmental factors

叶形态性状	LA	LW	LL	LL/LW	SD	SW	SL	SI	VD	LT	LDM	LMA
年均温	0.622***	0.559***	0.350*	0.138	0.697***	-0.821***	-0.695***	0.091	0.300	0.227	0.416*	-0.174
最暖月均温	0.621***	0.525**	0.357*	0.157	0.666***	-0.817***	-0.667***	0.060	0.327*	0.192	0.421*	-0.162
最冷月均温	0.615***	0.600***	0.333*	0.107	0.732***	-0.823***	-0.723***	0.130	0.265	0.266	0.402*	-0.195

注：***表示P<0.001；**表示P<0.01；*表示P<0.05。



★环境因子；■叶形态性状；Long为经度(°)；Lat为纬度(°)；Ele为海拔(m)。

图4 不同采样点间的12个叶功能性状主成分分析

Fig. 4 Principal component analysis of functional traits of 12 leaves at different sampling points

表4 叶片形态性状之间的相关性

Table 4 Correlation coefficients among leaf morphological traits

叶形态指标	叶面积	叶宽度	叶长度	叶长宽比	气孔密度	气孔宽度	气孔长度	气孔指数	叶脉密度	叶厚度	叶干质量
叶宽度	0.350*										
叶长度	0.919***	0.026									
叶长宽比	0.730***	-0.318	0.909***								
气孔密度	0.507**	0.872***	0.189	-0.115							
气孔宽度	-0.540**	-0.442**	-0.360*	-0.176	-0.522**						
气孔长度	-0.636***	-0.669***	-0.449**	-0.157	-0.782***	0.728***					
气孔指数	0.090	0.631***	-0.145	-0.324	0.571***	-0.028	-0.292				
叶脉密度	0.358*	-0.185	0.382*	0.443**	-0.108	-0.223	0.025	-0.272			
叶厚度	0.516**	0.550**	0.401*	0.183	0.586***	-0.339*	-0.691***	0.605***	-0.320		
叶干质量	0.935***	0.123	0.946***	0.855***	0.312	-0.363*	-0.441**	0.053	0.354*	0.467**	
比叶质量	0.535**	-0.338*	0.732***	0.802***	-0.186	0.107	0.003	-0.125	0.233	0.245	0.728***

注：***表示 $P<0.001$ ；**表示 $P<0.01$ ；*表示 $P<0.05$ 。

3 结论与讨论

本研究探讨了滇西北地区湖滨带优势挺水植物黑三棱叶形态性状在不同采样点间的差异以及环境因子的变化对叶形态性状的影响，发现黑三棱的叶形态性状在不同采样点间具有显著差异，所有测定的性状对黑三棱适应环境变化都起显著作用；温度是影响黑三棱叶形态性状的主要环境因子；叶形态性状通过协同关联驱动植物对环境变化的适应。

较强的植物性状变化表明该性状具有较强的

可塑性，对植物适应环境变化的作用较大。本研究所有性状在4个研究点间均存在显著差异(图1)，并且都与主成分前2个主轴显著相关，表明叶大小、气孔大小和密度、叶脉密度、生物量等的变化对黑三棱适应环境变化具有重要意义。本研究选用的叶形态性状都是已经在木本植物的研究中被证实与植物的功能发挥密切相关的性状，得到的结果也与过去大多数针对木本植物的研究结果类似。如 Dunbar-Co 等对夏威夷车前 (*Plantago* spp.) 的研究发现，叶长、叶宽以及叶长宽比随着年均降水的增加而增加^[21]；Bresson 等对欧洲橡

树 (*Quercus petraea*) 和山毛榉 (*Fagus sylvatica*) 的研究发现, 海拔越高, 叶面积越小, 叶长度也越小^[7]; Sun 等对帽斗栎的研究发现, 随海拔高度的升高, 植物叶片大小显著降低, 叶片厚度和单位叶面积生物量显著增加^[20], 表明更高海拔地区由于更加严酷的生长条件, 使得木本植物和湿地植物都更加倾向于选择更小的叶片, 更大的气孔和更高的比叶质量 (图 3)^[39-40]。

温度是影响黑三棱叶形态性状的主要环境因子 (表 2), 温度对植物的影响首先表现在生长发育上。在高海拔地区, 低温将会阻碍植物细胞的分裂和扩大, 导致较小和较少的细胞大小, 进而直接限制叶片的扩展, 导致较小的叶片和较高的比叶质量^[3]。同时, 低温也会转化成植物的生理缺水胁迫问题^[3]。一般来说, 低温导致的生理缺水主要体现在 2 个方面: 较低的空气温度致使植物地上部分酶活性和水黏度降低, 阻碍植物的光合作用等生理活动; 较低的土壤温度降低植物根部酶活性和吸水、吸养运动, 抑制根系活性, 地下部分的功能抑制进一步作用于地上部分, 导致植物整体缺水和缺养分^[41]。生理缺水会显著降低植物对水分的传输和散失效率, 使得植物光合速率较低, 生长缓慢, 导致较小的植株结构 (较小的叶片大小)、较低的气孔密度和叶脉密度、较高的比叶质量等 (图 1~3)^[40]。另外, 本研究发现黑三棱叶形态性状对降水、空气湿度、大气压差等环境因子的响应不明显, 这与过去对木本植物的研究不同, 可能是因为湿地植物几乎不受可获得水分的限制。黑三棱是湿地植物, 生长环境的水分充足, 因此陆生植物经常面临的外界水分供应短缺问题在湿地植物中发生较少。同时, 黑三棱生长在高海拔地区, 光照充足, 年均温差和昼夜温差较大, 黑三棱的整个生长过程均会受到影响, 所以温度成为影响黑三棱叶形态的关键因素。

植物在应对环境胁迫时往往表现出性状间的关联协调, 有助于优化资源配置和提高资源利用效率。黑三棱叶片大小与气孔密度、叶脉密度以及生物量指标呈正相关, 与气孔大小呈负相关 (表 4), 此研究结果与刘贤娟等的研究结果一致^[41]; 此外, 袁泉对植物叶片功能性状的研究也得到相似结果^[39]。较大的叶片可以为气孔和叶脉

提供更多的发育空间, 同时, 较高的温度, 可以促进叶片的延伸, 同时也包括气孔密度和叶脉密度的生长发育, 使三者之间协同发展。较高的叶脉密度会增加接触叶肉细胞, 减少液压在细胞和气孔之间的传输路径从而增加叶片的水力输送和光合速率^[42]。随着温度的升高, 叶片大小以及气孔密度、叶脉密度增大, 水分在植物叶片上的蒸发速率加快, 因此, 植物需要通过增大叶厚度以及比叶质量来减小水分的蒸发速率, 以保证植物有充足的水分来支撑自身的生长。本研究结果中, 气孔密度和叶脉密度之间并没有显著的关联性, 而以往大多数对木本植物的研究中, 气孔密度和叶脉密度有显著相关性。造成此结果的原因可能在于木本植物更容易导致生理缺水, 而叶脉和气孔因着它的特性会形成一个权衡。而湿地植物黑三棱由于生境的特殊性, 水分充足, 不存在外界环境水分的胁迫。另外, 由于湿地植物大多为草本植物, 植株较矮, 其水分运输方式与木本植物可能有所不同, 因此造成和木本植物不同的研究结果。

[参 考 文 献]

- [1] 贾文雄. 祁连山气候的空间差异与地理位置和地形的关系 [J]. 干旱区研究, 2010, 27(4): 607-615.
- [2] Guittar J, Goldberg D, Klanderud K, et al. Can trait patterns along gradients predict plant community responses to climate change? [J]. Ecology, 2016, 97(10): 2791-2801.
- [3] 孙梅, 田昆, 张贇, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究 [J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 940-949.
- [4] Gopal B. Future of wetlands in tropical and subtropical Asia, especially in the face of climate change [J]. Aquatic Sciences, 2013, 75(1): 39-61.
- [5] Junk W J, An S Q, Finlayson C M, et al. Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis [J]. Aquatic Sciences, 2013, 75(1): 151-167.
- [6] Cordell S, Goldstein G, Mueller-Dombois D, et al. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic

- plasticity [J]. *Oecologia*, 1998, 113(2): 188–196.
- [7] Bresson C C, Vitasse Y, Kremer A, et al. To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? [J]. *Tree Physiology*, 2011, 31(11): 1164–1174.
- [8] Greg R G, Haixia W, Andrew J L. Leaf morphology shift linked to climate change [J]. *Biology Letters*, 2012, 8(5): 882–886.
- [9] Ma X W, Ma F W, Mi Y F, et al. Morphological and physiological responses of two contrasting *Malus* species to exogenous abscisic acid application [J]. *Plant Growth Regulation*, 2008, 56(1): 77–87.
- [10] Jump A S, Mátyás C, Peñuelas J. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(12): 694–701.
- [11] Wang X F, Li R Y, Li X Z, et al. Variations in leaf characteristics of three species of angiosperms with changing of altitude in Qilian Mountains and their inland high-altitude pattern [J]. *Science China Earth Sciences*, 2014, 57(4): 662–670.
- [12] Magnani F, Borghetti M. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica* [J]. *Plant, Cell & Environment*, 1995, 18(6): 689–696.
- [13] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827.
- [14] Wang R Z, Huang W W, Chen L, et al. Anatomical and physiological plasticity in *Leymus chinensis* (Poaceae) along large-scale longitudinal gradient in northeast China [J]. *PLoS One*, 2011, 6(11): e26209.
- [15] Hudson J, Henry G, Cornwell W. Taller and larger: shifts in *Arctic tundra* leaf traits after 16 years of experimental warming [J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 1013–1021.
- [16] De Micco V, Aronne G. Seasonal dimorphism in wood anatomy of the Mediterranean *Cistus incanus* L. subsp. *incanus* [J]. *Trees*, 2009, 23(5): 981–989.
- [17] 石福孙, 吴宁, 吴彦, 等. 模拟增温对川西北高寒草甸两种典型植物生长和光合特征的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2009, 15(6): 750–755.
- [18] 董瑜, 田昆, 肖德荣, 等. 区域气候变化对纳帕海湖滨植物生理生化特性的影响 [J]. *生态学报*, 2014, 34(19): 5570–5578.
- [19] 胡永春, 范新宇, 邵毅贞, 等. 地形和光照因子对白云山国家森林公园苔藓植物功能性状的影响 [J]. *河南农业大学学报*, 2021, 55(1): 89–96.
- [20] Sun M, Su T, Zhang S B, et al. Variations in leaf morphological traits of *Quercus guyavifolia* (Fagaceae) were mainly influenced by water and solar irradiation at high elevations on the Qinghai-Tibet Plateau, China [J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2016, 18: 266–273.
- [21] Dunbar-Co S, Sporck M J, Sack L. Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian *Plantago* radiation [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2009, 170(1): 61–75.
- [22] Kouwenberg L L R, Kurschner W M, McElwain J C. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospects for paleoaltimetry [J]. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 2007, 66(1): 215–241.
- [23] Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61: 167–234.
- [24] Zhang S B, Zhou Z K, Hu H, et al. Gas exchange and resource utilization in two alpine oaks at different altitudes in the Hengduan Mountains [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2007, 37(7): 1184–1193.
- [25] Xu Z Z, Zhou G S. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(12): 3317–3325.
- [26] 冯春慧, 何照棚, 田昆, 等. 不同海拔生长的水葱功能适应性对比研究 [J]. *西南林业大学学报 (自然科学)*, 2019, 39(1): 166–171.
- [27] 李娟, 林萍, 董瑜, 等. 海拔梯度对高原湿地植物形态和生理学效应研究 [J]. *植物科学学报 (自然科学)*, 2013, 31(4): 370–377.
- [28] 张依南, 张蔚, 田昆, 等. 不同水位下菹菜叶片气孔及光合特性的相关性分析 [J]. *西南林业大学学报 (自然科学)*, 2019, 39(5): 35–42.
- [29] 杨岚, 李恒, 云南省林业厅. 云南湿地 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2010: 23–23, 34–40.
- [30] 王跃华, 钟林生, 杨桂华. 碧塔海自然保护区科考旅游开发探讨 [J]. *生态学杂志*, 2000, 19(2): 64–67.
- [31] 尹五元. 碧塔海自然保护区湿地植被研究 [J]. *西南林*

- 学院学报, 2002, 22(3): 16-19.
- [32] 展鹏飞, 李晖, 刘耘硕, 等. 湿地植物水葱叶围真菌群落动态特征 [J]. 生态学杂志, 2019, 38(6): 1800-1809.
- [33] 肖德荣, 田昆, 袁华, 等. 滇西北高原典型退化湿地纳帕海植物群落景观多样性 [J]. 生态学杂志, 2007, 26(8): 1171-1176.
- [34] 赵海光, 孔德平, 范亦农, 等. 泸沽湖湖滨带大型水生植物现状及变化 [J]. 环境科学导刊, 2016, 35(3): 48-53, 94.
- [35] 刘园园. 滇西北地区深水湖泊藻类与碳循环响应流域开发与气候变化的时空特征 [D]. 昆明: 云南师范大学, 2020.
- [36] 张文标, 金则新. 夏蜡梅果实和种子形态变异及其与环境因子相关性 [J]. 浙江大学学报 (理学版), 2007, 34(6): 689-695.
- [37] 胡圆圆, 林萍, 肖德荣, 等. 丽江拉市海高原湿地水生植被调查与分析 [J]. 山东林业科技, 2008, 38(1): 1-4, 37.
- [38] 方亮, 何玲玲. 校园不同绿化植物叶片气孔形态特征研究 [J]. 安庆师范学院学报 (自然科学版), 2014, 20(1): 77-79.
- [39] 袁泉. 金华北山植物叶片功能性状及其与环境的关系 [D]. 金华: 浙江师范大学, 2020.
- [40] 司怀通. 红树林植物气孔对环境因子的响应特点 [D]. 南宁: 广西大学, 2017.
- [41] 刘贤嫻, 李俊清. 北京野鸭湖湿地植物叶功能性状研究 [J]. 安徽农业科学, 2008, 36(20): 8406-8409, 8428.
- [42] Sack L, Frole K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees [J]. Ecology, 2006, 87(2): 483-491.

(责任编辑 张 坤)

