

4种槭树叶功能性状及其关系对季节变化的响应

刘阳¹ 许丽颖^{1*} 魏统超¹ 申澜懿¹ 刘斗南² 刘月^{3,4}

(1. 牡丹江师范学院生命科学与技术学院,牡丹江 157011; 2. 牡丹江师范学院化学化工学院,牡丹江 157011; 3. 东北林业大学林学院森林生态系统可持续经营教育部重点实验室,哈尔滨 150040; 4. 吉林省林业科学研究院,长春 130033)

摘要 以牡丹江地区的白牛槭(*Acer mandshuricum*)、茶条槭(*Acer tataricum* subsp. *ginnala*)、糖槭(*Acer saccharum*)、五角槭(*Acer pictum* subsp. *mono*)4种槭树为研究对象,分别于春季、夏季和秋季进行取样,测定叶片性状指标(叶厚度、气孔长度、气孔宽度、气孔密度、叶脉密度、比叶面积及色素质量分数),分析叶片各性状的季节变化趋势,并探讨色素与叶性状间在不同季节下的关系。结果如下:(1)4种槭树均表现为在夏季具有较高的叶厚度、较低的比叶面积和气孔密度,在秋季具较高的比叶面积和叶脉密度、较低的叶厚度。(2)4种槭树均为在夏季具有较高的叶绿素a、b,在秋季色素质量分数均降低,季节变化区间分别为叶绿素a 77.40%~98.80%,叶绿素b 85.60%~99.53%,类胡萝卜素4.29%~78.52%。(3)色素与叶性状关系密切,季节动态下色素与比叶面积、气孔密度、叶脉密度正相关,与叶厚度、气孔长度、气孔宽度负相关($P<0.05$),但不同季节相关性略有差异。4种彩叶植物的叶片在应对不同季节的气候条件时形成了不同的构建策略,其叶片功能性状的变异体现了彩叶植物适应季节变化的权衡机制。

关键词 季节动态;形态性状;色素;彩叶植物;相关性

中图分类号:S792.35 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2023.02.009

Response of Leaf Functional Traits and their relationships to Seasonal Changes in Four Acer Species

LIU Yang¹ XU Liying^{1*} WEI Tongchao¹ SHEN Lanyi¹ LIU Dounan² LIU Yue^{3,4}

(1. School of Life Science and Technology, Mudanjiang Normal College, Mudanjiang 157011; 2. School of Chemistry and Chemical Engineering, Mudanjiang Normal College, Mudanjiang 157011; 3. Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040; 4. Jilin Academy of Forestry, Changchun 130033)

Abstract Four species of *Acer* (*A. mandshuricum*, *A. tataricum* subsp. *ginnala*, *A. saccharum*, *A. pictum* subsp. *mono*) on Mudanjiang were selected as materials in spring, summer and autumn, respectively, and the seasonal variation trend of leaf traits (e.g. leaf thickness (T_L), stomata length (L_s), stomata width (W_s), stomata density (D_s), leaf vein density (D_v), specific leaf area (A_{SL}) and pigment content) were analyzed, and the relationship between pigments and leaf morphological traits in different seasons were explored respectively. The result showed that: (1) Four kinds of *Acer* species showed higher T_L , lower A_{SL} and D_s in summer, higher A_{SL} and D_v , lower T_L in autumn. (2) The chlorophyll a and b of four *Acer* species were higher in summer, and the pigment content decreased in autumn. Their seasonal variation ranges were chlorophyll a 77.40%~98.80%, chlorophyll b 85.60%~99.53%, and carotenoids 4.29%~78.52%. (3) Pigment was closely related to leaf morphological traits. Under seasonal dynamics, pigments were positively correlated with A_{SL} , D_s and D_v , and

基金项目:牡丹江师范学院研究生科技创新项目(kjcx2021-018mdjnu);牡丹江师范学院博士启动基金(MNU202107);黑龙江省教育厅基本科研业务费(1452ZD012;1353MSYQN012)

第一作者简介:刘阳(1997—),女,硕士研究生,主要从事植物生理及生态学研究。

* 通信作者:E-mail:swxly@126.com

收稿日期:2022-07-27

Foundation item: Postgraduate Science and Technology Innovation Project of Mudanjiang Normal University (kjcx2021-018mdjnu); Doctoral Start Fund of Mudanjiang Normal University (MNU202107); The Basic Research Business Fee Support Project in Heilongjiang Province (1452ZD012;1353MSYQN012)

First author introduction: LIU Yang (1997—), female, master candidate, mainly engaged in research of botany.

* Corresponding author: E-mail: swxly@126.com

Received date: 2022-07-27

negatively correlated with T_L , L_s and W_s ($P < 0.05$), but the correlations were slightly different in different seasons. The leaf was formed different construction strategies in response to climatic conditions in different seasons in four color species. The variation of leaf functional traits reflected the trade-off mechanism of colored-leaf plants adapting to seasonal changes.

Key words seasonal dynamics; morphological traits; pigment; colored-leaf plant; correlation

叶片是植物地上部分获取资源的主要器官,由于长期暴露在外界环境中其形态性状(主要包括叶大小、面积、厚度、叶脉和气孔性状等)能够反映植物对环境变化的响应^[1-3]。在生长发育各阶段,植物叶片的资源获取方式不同,导致叶片形态有很大差异。如春季叶片通过迅速伸展增加叶片面积来提高光资源的获取;夏季植物受到其他植株及自身叶片遮挡,光资源减少,更多的光合产物用来构建叶片,以应对更复杂的生境;秋季叶片光合作用能力减弱,营养物质转移,这些变化很大程度上造成叶片性状在不同环境中的变化^[4-6]。以往研究发现,植物叶性状会随季节变化发生改变^[7],如叶厚度随季节变化呈现增厚—稳定—变薄的趋势^[8-10],比叶面积随季节变化先减小后增大^[11-12]。Jurik^[13], Ai Haj Khaled等^[14]和 Sack等^[15]分别揭示了季节变化下,植物的光合能力、叶片干物质含量、比叶面积的变化趋势,还发现气孔密度随时间增加呈现驼峰型变化。但是,以往很少针对彩叶植物的叶性状进行系统研究。

槭树是一种重要的园林植物,极具观赏性,它随季节变化会呈现多彩的叶色,以往关于槭树的研究多集中于其叶片呈色机理(包括生理层面、环境影响以及分子层面),槭树叶片变色的生理变化研究主要集中在植物色素、可溶性糖等方面^[16-18]。植物叶绿体的数量、分布以及结构的变化影响植物色素的合成与分解,进而影响植物光合作用^[19-20]。有研究指出,叶脉性状与叶片大小有关,叶脉密度与植物光合速率紧密相关,生长在不同密度的黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)叶绿素质量分数与叶厚度均正相关^[15, 21]。有关槭树叶片的形态性状与色素质量分数之间在不同季节条件下是否具有一致的变化尚不清楚。本研究选取东北地区常见的4种槭树五角槭(*Acer pictum* subsp. *mono*)、茶条槭(*A. tataricum* subsp. *ginnala*)、糖槭(*A. saccharum*)、白牛槭(*A. mandshuricum*)为研究对象,研究其叶片性状及光合色素质量分数对季节变化的响应,并进一步分析叶片形态性状和光合色素质量分数之间的关系,以此来探究彩叶植物叶

片性状对季节变化的响应策略,也为彩叶植物在城市园林景观中更好地应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黑龙江省牡丹江市牡丹江师范学院植物园(44°59'N, 129°56'E),平均海拔230 m,年平均气温4.3℃,1月最冷,平均气温-17℃,极端最低气温可达-35℃;7月最热,平均气温22℃,曾出现过38℃的极端最高气温。年均降水540 mm左右,年日照平均2 305 h。植物园内土壤类型为黑色棕壤土,土壤pH6.41,总碳23.05 g·kg⁻¹,总氮3.14 g·kg⁻¹,总磷0.62 g·kg⁻¹,总钾28.67 g·kg⁻¹,有效氮71.54 mg·kg⁻¹,有效磷52.35 mg·kg⁻¹,有效钾58.48 mg·kg⁻¹。

1.2 取样

选取植物园中槭树科(Aceraceae)的4种彩叶植物(五角槭(AP)、茶条槭(AG)、糖槭(AS)、白牛槭(AM)),于2020年5月(春季)、8月(夏季)、10月(秋季)晴朗天气的09:30—12:00对植物叶片进行取样。每次取样,每一树种选取4棵胸径、树高、冠幅一致的植株做标记,以减少由于植物个体树龄差异造成影响。选取的每棵植株,分东南西北4个方位进行采样,每个方位选取5片形状、面积差异小,叶片无病虫害且叶边缘完整的叶作为样本。将采集好的叶片放入自封袋中,带回实验室用蒸馏水冲洗干净,擦干,贴好标签备用。

1.3 测定指标

1.3.1 叶厚度测定方法

使用游标卡尺测量植物的叶片厚度。每种植物选择30片叶片(5组×6片),将每组叶片放置在叶片夹处,用精度为0.02 mm的卡尺的挤压叶片,直接读数,该数值为叶片厚度。每组叶片做3次重复试验,以平均值为该组叶片总厚度,计算出该组叶片的单片叶厚度。每种植物的单片叶片厚度为该植物的5组叶片的单片叶厚度平均值。

1.3.2 气孔性状测定方法

指甲油印迹法:选取4种植物的叶片各15片,

冲洗干净、擦干,用指甲油在叶片背面(无毛)均匀地轻轻涂一层;静止 3 min,等待指甲油凝固,凝固后用镊子从叶缘轻轻撕下,放置在干净的载玻片上;每片叶子在相同位置取材,制作 1 个装片,分别在 40×物镜、100×物镜观察气孔数目和形态。

气孔性状测定:使用显微镜测量软件 Motic Images Plus 2.0 测量每张图片的气孔数目,并随机选取 3 个清晰气孔测量其长度和宽度,计算视野面积,以每种植物叶片数据取平均值作为该物种的气孔数目、气孔长度和气孔宽度。计算气孔密度(气孔密度=气孔数量/视野面积)。

1.3.3 叶脉性状测定方法

选取 4 种植物的叶片各 15 片,冲洗干净、擦干,延主脉在叶子中部切取 1 cm×1 cm 的小方块放置在干净的加入 FAA 固定液的瓶子中,做好标记;加入 5% NaOH 溶液(NaOH 溶液需每天更换);将浸泡至透明的叶脉取出,制作装片并用电子显微镜观察、拍照。

使用显微镜测量软件 Motic Images Plus 2.0 测量每张图片视野内所有叶脉长度总和,并计算视野面积,以每种植物叶片数据取平均值作为该植物的叶脉长度、叶脉密度(叶脉密度=叶脉总长度/视野面积)。

1.3.4 比叶面积测定

每种植物选择 30 片叶片,冲洗干净、擦干,压平。用 SONY Alpha 1 相机获取植物叶片的图像,用 Adobe Photoshop 3.0 软件计算每种植物叶片的叶面积总和,再计算出每种植物叶片的单片叶面积。将每种植物的 30 片叶片均分为 5 组,贴好标签放入封口袋中,至于阴暗环境中 48 h 后取出擦干,称量叶片鲜质量,之后放入烘干箱内烘至恒质量,称量叶片干质量,记录数据并计算出叶片比叶面积(比叶面积=单面叶面积/叶片干质量)。

1.3.5 叶绿素质量分数测定

取 4 种植物的叶片各 0.5 g 剪碎,分成 3 组放入试管中,做好标记;倒入 V(乙醇):V(丙酮)=1:1 的混合液,封口,置于阴暗环境中 48 h;分别于 470、663、646 nm 下测定吸光光度值,记录数据。计算光合色素(叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素)的质量分数和叶绿素 a/b 的值。

1.4 数据分析

分别计算春、夏和秋季 4 种植物叶片各性状指标的平均值和标准误,计算变化率(变化率指不同

季节之间的变化量,各性状符号见表 1)。使用 Pearson 相关分析检验 4 种植物叶片各性状之间的联系。采用主成分分析(PCA)法分别检验 4 种植物叶片形态性状和色素质量分数之间的关系。采用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 软件(2010, v.19.0; SPSS Inc., Chicago, IL, USA)处理数据和作图。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验不同处理之间的差异(LSD, $\alpha=0.05$, $\alpha=0.01$)。主成分分析采用 CANOCO v.4.5 软件完成。

表 1 相关叶性状
Table 1 Related leaf traits

性状 Traits	描述 Description
叶厚度(T_l) Leaf thickness/mm	指叶片横断面叶肉的厚薄程度 The thickness of mesophyll in leaf cross section
气孔长度(L_s) Stomatat length/ μm	指保卫细胞连接点之间长度 The length between guard cell junctions
气孔宽度(W_s) Stomata width/ μm	指气孔宽度是垂直于哑铃形保卫细胞的最宽值 Stomatal width is the widest value perpendicular to dumbbell-shaped guard cells
气孔密度(D_s) Stomata density/(个· mm^{-2})	指单位面积气孔的数量 Number of pores per unit area
比叶面积(A_{sl}) Specific leaf area/($\text{m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$)	叶的单面面积与其干质量之比 Ratio of leaf area to dry weight
叶脉密度(D_v) Leaf vein density/($\text{mm}\cdot\text{mm}^{-2}$)	指单位面积叶脉的长度 Length of leaf veins per unit area
叶绿素 a 质量分数($\omega_{\text{Chl a}}$) Chlorophyll a/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	指单位质量中叶绿素 a 的质量分数 The mass fraction of chlorophyll a in unit mass
叶绿素 b 质量分数($\omega_{\text{Chl b}}$) Chlorophyll b/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	指单位质量中叶绿素 b 的质量分数 The mass fraction of chlorophyll b in unit mass
类胡萝卜素质量分数(ω_{Car}) Carotinoid/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	指单位质量中类胡萝卜素的质量分数 The mass fraction of Carotinoid in unit mass

2 结果与分析

2.1 季节变化对彩叶植物叶片形态性状的影响

4 种彩叶植物叶形态性状随季节变化差异显著($P<0.05$)(见图 1)。在 6 个性状中,夏季变化率最大的性状是叶厚度(见图 1C),依次为 104.34%、110.44%、129.90%、98.09%,除五角槭外,变化率最小的性状是气孔长度(见图 1D),分别为 4.19%、4.78%、1.97%。秋季最大变化率随物种的不同而变化,变化区间为 31.83%~45.16%,其中白牛槭和糖槭气孔密度变化最大(见图 1B),依次为 39.15%、31.83%,茶条槭叶脉密度变化率最大为 45.16%(见图 1E),五角槭叶厚度变化率最大为 35.85%,除白牛槭外,变化率最小的性状与夏季相同为气孔长度,其变化区间为 0.43%~2.27%。

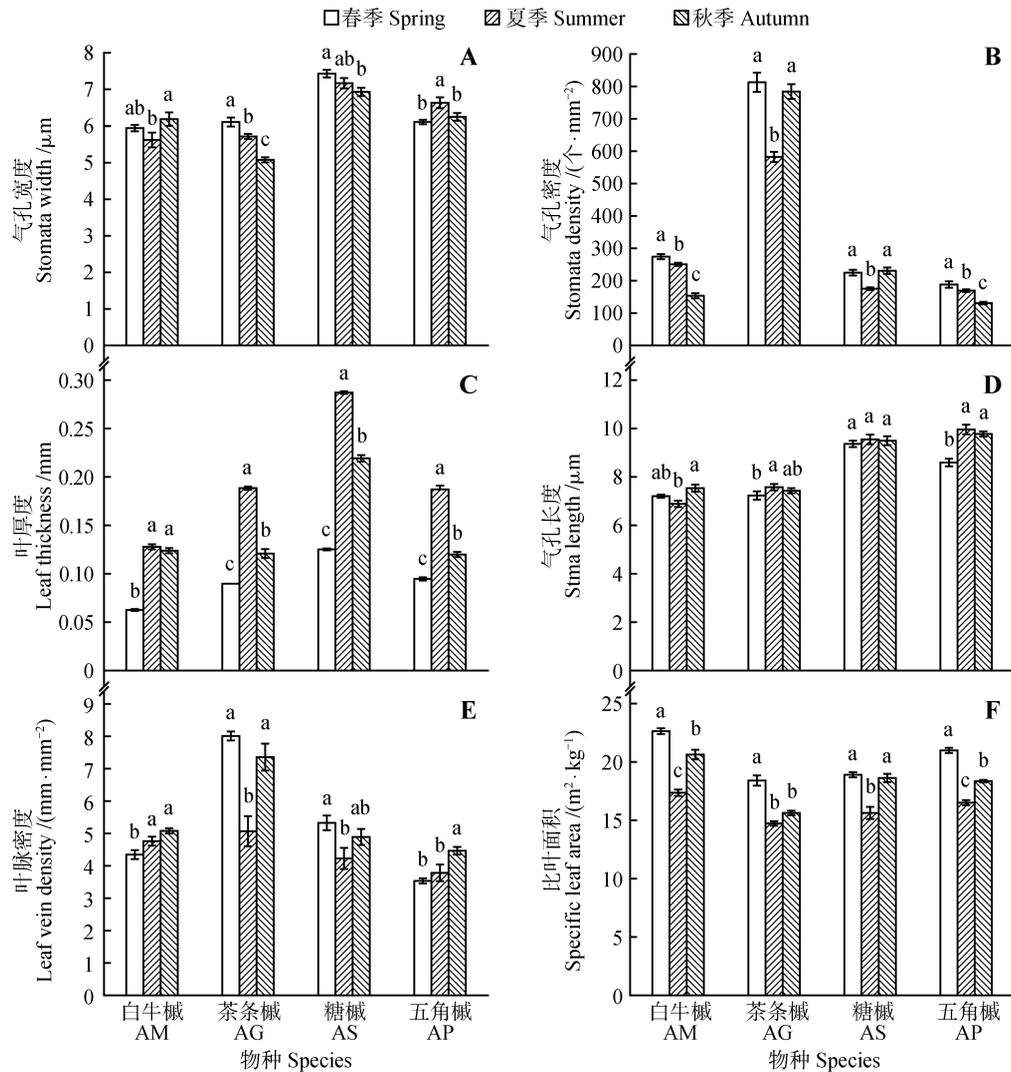


图1 季节变化对4种槭树叶片形态性状的影响

不同小写字母表示不同季节差异显著 ($P < 0.05$)

Fig.1 Effects of seasonal variation on leaf morphological traits of four Acer species

Different lower case letters show significant differences in different seasons at 0.05 level

2.2 季节变化对彩叶植物光合色素的影响

春季叶绿素 a 和叶绿素 b 质量分数白牛槭最高,糖槭最低,2个物种的叶绿素 a 和叶绿素 b 质量分数分别相差 2.85 倍、5.24 倍,类胡萝卜素质量分数为茶条槭最高,糖槭和五角槭为最低(见表 2)。4 种植物的叶绿素 a 均呈现夏季升高,秋季降低的统一变化趋势,变化率依次为夏季 12.23%、16.76%、129.44%、14.61%,秋季 77.40%、98.66%、98.80%、98.64%,除五角槭外,均与春季差异显著。白牛槭、糖槭、五角槭叶绿素 b 质量分数由高到低均表现为夏季、春季、秋季,其季节变化区间为 6.02%~133.25%,白牛槭和茶条槭和五角槭春季与夏季差异不显著,与秋季差异显著,糖槭春季与夏

季、秋季与对照差异显著。而类胡萝卜素质量分数的变化趋势不一致,白牛槭和茶条槭均春季最高,糖槭和五角槭为夏季最高,夏季变化区间为 20.21%~91.68%,秋季变化区间为 4.29%~78.52%,白牛槭和茶条槭春季与夏季、秋季差异均显著,糖槭春季与夏季差异显著与秋季差异不显著,五角槭均春季与夏季、秋季均不显著。叶绿素 a/b 比值在不同季节的变化趋势不一致。

2.3 叶片各性状间的相关性及其对季节变化的响应

由表 3 可知,4 种彩叶植物的 9 个性状间具有一定的相关性。首先,在春季,叶绿素 a 与气孔长度显著负相关 ($P < 0.05$),叶绿素 b 与叶厚度显著负

表2 季节变化对4种槭树叶片光合色素质量分数的影响
Table 2 Effects of seasonal variation on leaf photosynthetic pigment contents of four Acer species

物种 Species	季节 Season	叶绿素 a Chlorophyll a / (mg·g ⁻¹)	叶绿素 b Chlorophyll b / (mg·g ⁻¹)	类胡萝卜素 Carotinoid / (mg·g ⁻¹)	叶绿素 a/b Chla/b
白牛槭 AM	春季 Spring	2.85±0.04b	1.12±0.03a	0.52±0.01a	2.54
	夏季 Summer	3.20±0.02a	1.19±0.07a	0.30±0.03b	2.69
	秋季 Autumn	0.72±0.02c	0.17±0.01b	0.31±0.01b	4.23
茶条槭 AG	春季 Spring	2.52±0.01b	0.83±0.01a	0.53±0.01a	3.05
	夏季 Summer	2.97±0.12a	0.79±0.09a	0.37±0.03b	3.74
	秋季 Autumn	0.04±0.01c	0.02±0.01b	0.21±0.00c	1.70
糖槭 AS	春季 Spring	1.00±0.03b	0.21±0.01b	0.24±0.01b	4.67
	夏季 Summer	2.29±0.31a	0.50±0.06a	0.47±0.08a	4.61
	秋季 Autumn	0.03±0.01c	0.02±0.01c	0.10±0.01b	1.87
五角槭 AP	春季 Spring	1.42±0.05a	0.61±0.10a	0.24±0.01a	2.33
	夏季 Summer	1.62±0.56a	0.89±0.20a	0.29±0.08a	1.86
	秋季 Autumn	0.02±0.01b	0.004±0.003b	0.22±0.01a	5.50

注:不同小写字母表示不同季节差异显著($P<0.05$)

Note: Different lowercase letters showed significant differences in different seasons at 0.05 level

表3 不同季节4种槭树叶性状之间的相关性
Table 3 Relationships between leaf traits of four Acer species in different seasons

季节 Season	T_L	A_{SL}	D_s	L_s	W_s	D_v	ω_{Chla}	ω_{Chlb}	
春季 Spring	A_{SL}	-0.727	1						
	D_s	-0.152	-0.568	1					
	L_s	0.876	-0.310	-0.603	1				
	W_s	0.894	-0.539	-0.295	0.823	1			
	D_v	0.123	-0.752	0.937	-0.371	0.049	1		
	ω_{Chla}	-0.895	0.386	0.519	-0.987*	-0.769	0.314	1	
	ω_{Chlb}	-0.986*	0.608	0.307	-0.943	-0.889	0.042	0.954*	1
	ω_{Car}	-0.749	0.153	0.678	-0.956*	-0.620	0.536	0.966*	0.844
夏季 Summer	A_{SL}	-0.555	1						
	D_s	-0.225	-0.662	1					
	L_s	0.672	-0.147	-0.568	1				
	W_s	0.859	-0.142	-0.648	0.905	1			
	D_v	-0.368	-0.300	0.820	-0.897	-0.783	1		
	ω_{Chla}	-0.445	0.018	0.559	-0.961*	-0.763	0.931	1	
	ω_{Chlb}	-0.974*	0.724	0.020	-0.624	-0.761	0.254	0.408	1
	ω_{Car}	0.901	-0.591	-0.002	0.287	0.597	0.031	-0.014	-0.885
秋季 Autumn	A_{SL}	0.132	1						
	D_s	-0.213	-0.873	1					
	L_s	0.489	0.126	-0.572	1				
	W_s	0.720	0.683	-0.831	0.702	1			
	D_v	-0.291	-0.774	0.983*	-0.714	-0.867	1		
	ω_{Chla}	-0.307	0.740	-0.351	-0.567	0.053	-0.172	1	
	ω_{Chlb}	-0.295	0.699	-0.287	-0.619	0.013	-0.105	0.997**	1
	ω_{Car}	-0.824	0.373	-0.099	-0.627	-0.410	0.056	0.791	0.780

注:*在0.05水平(双侧)上显著相关;**在0.01水平(双侧)上显著相关

Note:*Significant correlation at 0.05 level(bilateral);**Significantly correlated at 0.01(bilateral)

相关,与叶绿素 a 显著正相关($P<0.05$),类胡萝卜素与气孔长度显著负相关,与叶绿素 a 显著正相关($P<0.05$),其他性状间相关性不显著。与春季相比,夏季叶绿素 a 与气孔长度、叶绿素 b 与叶厚度

仍然显著负相关但二者负相关减弱($P<0.05$),而与其他性状间相关性不显著。秋季气孔密度与叶脉密度显著正相关($P<0.05$),叶绿素 a 与叶绿素 b 极显著正相关($P<0.01$)。

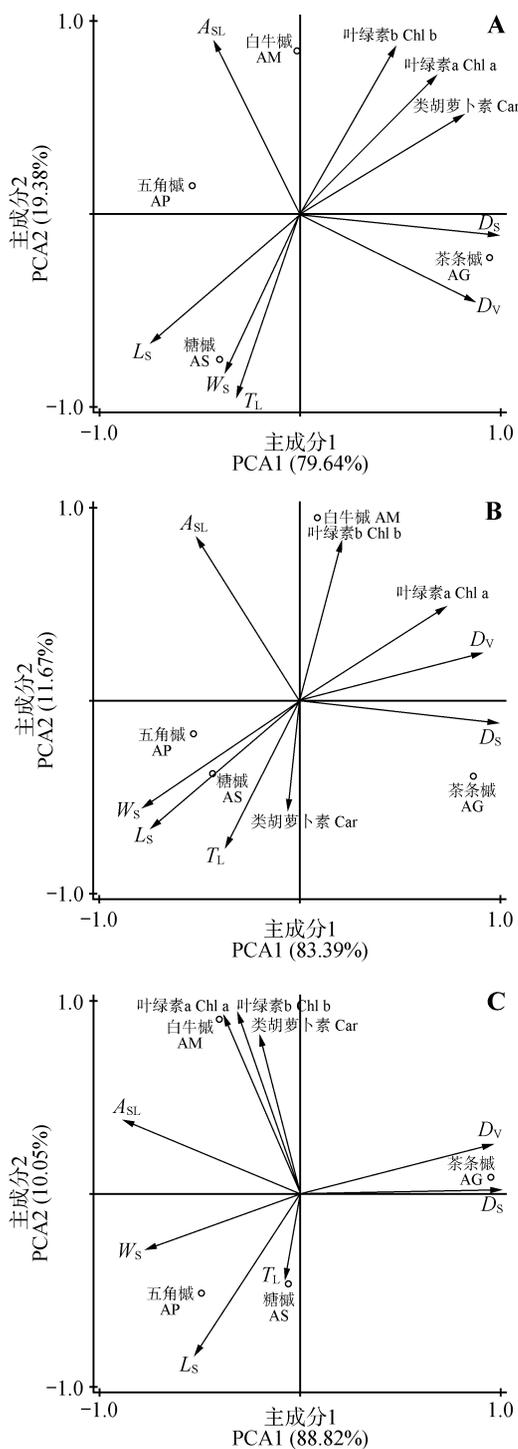


图2 季节变化下4种槭树叶性状的主成分分析
A.春季;B.夏季;C.秋季

Fig.2 Principal component analysis of leaf traits among four *Acer* species under seasonal variation

A.Spring; B.Summer; C.Autumn

主成分分析结果表明(见图2A),春季,第一排序轴解释的物种变异为79.64%,第二排序轴解释的物种变异为19.38%,两者累计解释率达99.02%。第一轴与气孔密度、叶脉密度正相关,与

气孔长度、气孔宽度负相关($P<0.05$),第二轴与色素、比叶面积正相关,与叶厚度负相关($P<0.05$)。夏季(见图2B),第一轴与叶绿素a正相关($P<0.05$),第二轴与叶绿素b正相关,与类胡萝卜素质量分数负相关($P<0.05$),其他指标均与春季相同。秋季,第一排序轴、第二排序轴的总变异率达98.87%(见图2C),叶片各指标变化与春季相同。

春季9个性状间具有明显的区别,茶条槭位于第一轴的正向区域,具有较高的色素质量分数、气孔密度、叶脉密度,白牛槭、五角槭和糖槭位于第一轴的负向区域,具有较高的比叶面积、叶厚度、气孔长度和气孔宽度。夏季白牛槭与茶条槭具有较高的叶绿素a质量分数、叶绿素b质量分数,五角槭和糖槭具有较高的类胡萝卜素质量分数。秋季茶条槭位于第一轴的正向区域,具有较高的气孔密度和叶脉密度,白牛槭、五角槭、糖槭位于第一轴的负向区域,具有较高的叶绿素质量分数。总体来看,不论何种季节,第一轴总与气孔密度、叶脉密度正相关,与气孔长度、气孔宽度负相关,相关性均随季节变化(春季—夏季—秋季)逐渐加强;第二轴与比叶面积正相关,与叶厚度负相关,相关性均随季节变化逐渐减弱。

3 讨论

植物在生长发育各阶段,叶片的资源获取方式不同,导致叶片形态差异较大,这与不同环境条件下,植物叶结构建成资源投入不同有关^[22-23]。本研究发现,随季节变化,4种槭树夏季气孔宽度、密度,比叶面积和叶脉密度均降低,气孔长度和叶厚度增加,叶绿素质量分数增加,秋季各指标的变化趋势与夏季变化部分相反(图1,表2);在春季,叶绿素a与气孔长度显著负相关($P<0.05$),叶绿素b与叶厚度显著负相关($P<0.05$),类胡萝卜素与气孔长度显著负相关($P<0.05$),其他性状间相关性不显著,季节变化下,叶片各性状之间的关系减弱(表3,图2)。总之,4种槭树叶形态性状与色素之间具有一定的关系,而且这种关系在不同季节条件下具有一致性。

夏季温热多雨植物处在生长期,此时叶片光资源获取具优势,光合作用增强,养分储存增多,但是蒸腾作用降低,导致4种槭树的叶厚度显著增加,比叶面积减少,气孔密度显著降低,叶脉密度变化趋势不一致,体现了4种槭树为了适应这一环

境而形成的光和水分的动态平衡^[24]。各指标中,叶厚度变化率最大,这与夏季植物叶片水分积累大、叶片海绵组织变厚有一定的关系。秋季降温快,植物叶片处在衰老期,与春季相比,4个物种叶厚度均显著增加,比叶面积显著降低,2个物种气孔密度、叶脉密度差异显著,增强了植物对环境的适应能力。有研究表明,植物叶片细胞分裂和细胞扩张的相对速率发生变化^[25],一旦细胞膨胀停止,细胞内物质积累会导致比叶面积降低^[26-27]。本研究中,在叶片稳定和衰老阶段时期,4种槭树的比叶面积均显著低于春季,证实了前人的观点。本研究中,秋季白牛槭的气孔密度显著降低,气孔长度显著增大,与其他3个树种有差异,这体现了白牛槭叶片与外界间的气体交换降低,运输水分的能力增强。

槭树作为彩叶植物,其叶片呈色与体内色素质量分数及存在位置有关^[16,18],色素质量分数和种类受到如光质^[28]、光照强度^[29-30]和土壤水分^[31-32]等的影响,这些因素会影响色素合成所需的酶的活性。叶绿素质量分数的变化与植物对光合作用和叶片构建的投资比例相关,叶绿素质量分数降低,植物对光合作用的投资降低,对叶片构建的投资升高^[8,33]。本研究中,在季节变化下,4种槭树的叶绿素质量分数差异显著,类胡萝卜素差异不明显。除茶条槭外,3种槭树叶绿素质量分数随季节变化呈现出先上升后下降的趋势,这与洪丽^[34]和赖玖鑫^[35]的研究一致。春季到夏季,茶条槭叶绿素 a/b 值增大,叶绿素 b 质量分数降低,一方面这有利于植物吸收波长较长的光,增加植物的光合产量,另一方面,这也避免了茶条槭获取过多的光对植物自身照成伤害^[36]。还有研究表明,秋季植物叶片色素质量分数的变化与养分吸收有关^[6]。总体来看,4种槭树各性状对季节变化的响应尺度有差异,虽然为同一科属,但是环境对其各性状的调控机制不同,其内部机理还有待进一步研究。

李卫星等^[37]的研究表明,彩叶植物叶绿体的发育并不完全,苏金^[38]也指出,在不同光照条件下,彩叶植物叶片解剖结构、叶绿素结构发育情况、光合酶活性也不同,这可能是季节变化影响了植物体内生理生化反应,进而影响到叶片性状及色素含量。气孔长度与气孔密度存在稳定的负相关关系,这种关系使得植物体内的水分与碳固定之间达到一种平衡^[39],而水和二氧化碳参与植物

体内的多种反应,其中包括色素的合成。Pearson 相关性表明,季节变化影响植物各性状间的相关性(表3)。春季气孔长度和叶厚度与色素之间存在明显的负相关,这说明叶片形成初期,形态性状的构建与色素形成之间存在一定的竞争关系。夏季气孔长度与叶绿素 a 显著负相关,叶厚度与叶绿素 b 显著负相关,而且这种关系与春季表现一致。叶绿素 a、叶绿素 b 具有不同的功能,二者在与植物形态性状资源获取方面具有对应性。秋季叶片形态性状和色素之间的关系减弱,可见,随着植物形态生长趋于稳定的状态下,与色素资源获取的竞争关系也减弱。在主成分分析中,随季节变化白牛槭始终具有较高的色素质量分数和比叶面积,茶条槭始终具有较高的气孔密度和叶脉密度,糖槭具有较高的叶厚度,五角槭始终具有较高的气孔长、宽度。这表明4种彩叶植物虽然是同属于槭树科槭树属,但物种间也存在差异,而这种差异的出现可归因于环境和生物竞争,不同的物种选取了不同的策略去应对各种条件的改变,如白牛槭对光的捕获能力强,光合作用强,能产生更多的营养物质保障自身的生存;茶条槭的光合能力、蒸腾作用有季节适应性,随季节变化而变化;糖槭、五角槭抗旱能力强,可以在水分条件差的情况下更好的生存。

4 结 论

通过对4种槭树叶片的9个指标进行测定发现,夏秋季植物的叶性状与春季相比均呈现出显著的差异,尤其是两季的叶厚度和比叶面积以及夏季的气孔密度和叶脉密度,而且植物对夏季的响应幅度大于秋季。夏季槭树通过构建更多的保卫组织、更强储水能力和光合作用,而形成较厚和色素质量分数更高的叶片,以此来降低叶片构建成本。4种彩叶植物虽然为同一属,但各物种的性状对环境的响应尺度有差异,体现了植物各性状对环境的调控机制不同。叶片形态性状与色素具有相关性,但随季节变化,相关性强弱有差异,这可能与遗传、环境等因素有关,是接下来需要进一步研究的问题。

参 考 文 献

- [1] DÍAZ S, CABIDO M, ZAK M, *et al.* Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina[J]. *Journal of Vege-*

- tation Science, 1999, 10(5): 651-660.
- [2] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, *et al.* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335-380.
- [3] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用[J]. 林业科学, 2008, 44(4): 125-131.
- FENG Q H, SHI Z M, DONG L L. Response of plant functional traits to environment and its application [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2008, 44(4): 125-131.
- [4] MCKOWN A D, GUY R D, AZAM M S, *et al.* Seasonality and phenology alter functional leaf traits [J]. Oecologia, 2013, 172(3): 653-665.
- [5] LI F L, BAO W K. New insights into leaf and fine-root trait relationships: implications of resource acquisition among 23 xerophytic woody species [J]. Ecology and Evolution, 2015, 5(22): 5344-5351.
- [6] WANG X C, WANG Q, CHEN Y, *et al.* Coloration and phenology manifest nutrient variability in senesced leaves of 46 temperate deciduous woody species [J]. Journal of Plant Ecology, 2021, 15(4): 700-710.
- [7] HUANG W X, ZHONG Y F, ZHANG C L, *et al.* Leaf traits and water-use characteristics of *Impatiens hainanensis*, a limestone-endemic plant under different altitudes in dry and foggy seasons [J]. Water, 2022, 14(2): 139.
- [8] QIN J, SHANGGUAN Z P, XI W M. Seasonal variations of leaf traits and drought adaptation strategies of four common woody species in South Texas, USA [J]. Journal of Forestry Research, 2019, 30(5): 1715-1725.
- [9] MENDES K R, MACHADO S R, ESTEVES AMARO A C, *et al.* Distribution of homobaric and heterobaric leafed species in the Brazilian Cerrado and seasonal semideciduous forests [J]. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2016, 225: 52-59.
- [10] SCHMITT S, TRUEBA S, COSTE S, *et al.* Seasonal variation of leaf thickness: an overlooked component of functional trait variability [J]. Plant Biology, 2022, 24(3): 458-463.
- [11] NOUVELLON Y, LACLAU J P, EPRON D, *et al.* Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal *Eucalyptus* plantation in the Republic of Congo [J]. Forest Ecology and Management, 2010, 259(9): 1796-1807.
- [12] 王子奇, 查天山, 贾昕, 等. 油蒿光合参数季节动态及其与叶氮含量和比叶面积的关系 [J]. 生态学杂志, 2017, 36(4): 916-924.
- WANG Z Q, ZHAO T S, JIA X, *et al.* Seasonal variation in photosynthetic parameters of *Artemisia ordosica* in relation to leaf nitrogen and specific leaf area [J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(4): 916-924.
- [13] JURIK T W. Seasonal patterns of leaf photosynthetic capacity in successional northern hardwood tree species [J]. American Journal of Botany, 1986, 73(1): 131-138.
- [14] AI HAJ KHAIED R, DURU M, THEAU J P, *et al.* Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species [J]. Journal of Vegetation Science, 2005, 16(4): 391-398.
- [15] SACK L, SCOFFONI C, MCKOWN A D, *et al.* Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns [J]. Nature Communications, 2012, 3: 837.
- [16] 郁敏, 张亚辉. 槭树叶呈色机理研究进展 [J]. 世界林业研究, 2016, 29(3): 30-34.
- YU M, ZHANG Y H. Research progress in coloration mechanism of *Acer* leaf [J]. World Forestry Research, 2016, 29(3): 30-34.
- [17] SCHABERG P G, MURAKAMI P F, TURNER M R, *et al.* Association of red coloration with senescence of sugar maple leaves in autumn [J]. Trees, 2008, 22(4): 573-578.
- [18] 张少露. 红叶石楠叶色变化过程中叶结构和生理特征研究 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2017.
- ZHANG S L. Preliminary study on leaf structure and physiological and biochemical characteristics of *Photinia* fraseri during leaf color change [D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2017.
- [19] 许鑫科, 苑兆和, 冯立娟, 等. 彩叶植物叶色表达机制研究进展 [J]. 中国农学通报, 2008, 24(11): 339-345.
- XU X K, YUAN Z H, FENG L J, *et al.* Recent advances in color expression mechanism of colorful leaf plants [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2008, 24(11): 339-345.
- [20] 梁玲, 黄玉琼, 陈小红. 不同色彩珙桐叶片和苞片解剖结构及色素含量比较研究 [J]. 西北植物学报, 2020, 40(9): 1539-1548.
- LIANG L, HUANG Y Q, CHEN X H. Anatomical structure and pigment content of *Davidia involucrata* leaves and bracts with different colors [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2020, 40(9): 1539-1548.
- [21] 雷蕾, 赵成章, 李雪萍, 等. 密度制约下杂海湿地黄帚橐吾叶绿素与叶面积、叶厚度间的关系 [J]. 生态学杂志, 2018, 37(12): 3647-3653.
- LEI L, ZHAO C Z, LI X P, *et al.* The relationship between chlorophyll and leaf area, leaf thickness of *Ligularia virgaurea* under density-dependent condition in Gahai

- wetland[J]. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(12): 3647-3653.
- [22] WRIGHT I J, REICH P B, CORNELISSEN J H C, *et al.* Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. Global Ecology and Biogeography, 2005, 14(5): 411-421.
- [23] ORDOÑEZ J C, VAN BODEGOM P M, WITTE J P M, *et al.* Plant strategies in relation to resource supply in mesic to wet environments: does theory mirror nature? [J]. The American Naturalist, 2010, 175(2): 225-239.
- [24] CASSON S, GRAY J E. Influence of environmental factors on stomatal development[J]. New Phytologist, 2008, 178(1): 9-23.
- [25] STEER B T. The dynamics of leaf growth and photosynthetic capacity in *Capsicum frutescens* L [J]. Annals of Botany, 1971, 35(5): 1003-1015.
- [26] BUCHER S F, AUERSWALD K, TAUTENHAHN S, *et al.* Inter- and intraspecific variation in stomatal pore area index along elevational gradients and its relation to leaf functional traits [J]. Plant Ecology, 2016, 217(3): 229-240.
- [27] RÖMERMANN C, BUCHER S F, HAHN M, *et al.* Plant functional traits—fixed facts or variable depending on the season? [J]. Folia Geobotanica, 2016, 51(2): 143-159.
- [28] 张水木, 彭媛媛, 李林. 不同光质处理对翠云草叶色变化的影响[J]. 北方园艺, 2016(12): 75-79.
ZHANG S M, PENG Y Y, LI L. Effect of different light quality treatments of leaf color change of *Selaginella uncinata*[J]. Northern Horticulture, 2016(12): 75-79.
- [29] KIM J, KANG S W, PAK C H, *et al.* Changes in leaf variegation and coloration of english ivy and polka dot plant under various indoor light intensities [J]. Horttechnology, 2012, 22(1): 49-55.
- [30] 朱秀红, 蔡曜琦, 杨金橘, 等. 低温及光照对彩叶杨树叶片中花色素苷变化的影响[J]. 湖北农业科学, 2021, 60(12): 85-89.
ZHU X H, CAI Y Q, YANG J J, *et al.* Effects of low temperature and light involved in change of anthocyanin in leaves of color-leaved poplar[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2021, 60(12): 85-89.
- [31] AKTER S, RAHMAN M H, KASHEM M A, *et al.* Seasonal variation in leaf traits of *Sal* (*Shorea robusta* Gaertn.) in relation to its adaptation with soil environment [J]. Tropical Ecology, 2021, 62(4): 670-679.
- [32] 吴飞洋. 光照和土壤水分对乌桕秋季叶色及生理指标的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019.
- WU F Y. Effects of light and soil moisture conditions on autumn leaf color and physiological index of *Triadica sebifera*[D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2019.
- [33] 金赞, 朱栗琼, 招礼军, 等. 滨海沙地植物厚藤叶片生理特征的季节变化[J]. 广西植物, 2022, 42(8): 1284-1293.
- JIN Y, ZHU L Q, ZHAO L J, *et al.* Seasonal dynamic of leaf physiological characteristics of *Ipomoea pes-caprae* in coastal sand[J]. Guihaia, 2022, 42(8): 1284-1293.
- [34] 洪丽. 茶条槭(*Acer ginnala* Maxim.) 幼树叶色变化的生理特性研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008.
HONG L. The physiology characteristic research of the leaf color changes on the sapling of the *Acer ginnala* Maxim.[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2008.
- [35] 赖玖鑫. 枫香(*Liquidambar formosana* Hance.) 叶色季节性变化及常彩叶机理研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2020.
LAI J X. Comparative analysis reveals different mechanisms of leaf color changes in *Liquidambar formosana* Hance. during different seasons and among different varieties[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2020.
- [36] 曹艳玲, 王祎玲. 七里峪不同海拔茶条槭叶绿素含量变化研究[J]. 农学学报, 2012, 2(11): 17-20, 28.
CAO Y L, WANG Y L. Variation of chloroplast pigments of *Acer ginnala* along elevation gradients in Qiliyu, Shanxi [J]. Journal of Agriculture, 2012, 2(11): 17-20, 28.
- [37] 李卫星, 杨舜博, 何智冲, 等. 植物叶色变化机制研究进展[J]. 园艺学报, 2017, 44(9): 1811-1824.
LI W X, YANG S B, HE Z C, *et al.* Research advances in the regulatory mechanisms of leaf coloration [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2017, 44(9): 1811-1824.
- [38] 苏金. 黄金枸骨遮荫过程中的叶片性状、生理特性和叶绿素代谢的研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2020.
SU J. Investigation in leaf traits, physiological properties and chlorophyll metabolism in *Ilex × attenuate* 'Sunny Foster' during the process of shading[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2020.
- [39] FRANKS P J, DRAKE P L, BEERLING D J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*[J]. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(12): 1737-1748.