

半附生与非附生榕树叶片光合作用相关功能性状比较

张谦^{1,2}, 张翼飞^{1,2}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园/热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 [目的]了解不同生活型榕属植物叶功能性状对生境条件的适应性。[方法]以中国科学院西双版纳热带植物园榕树专类园的 11 种榕树为研究对象, 对含水量、比叶面积、叶片厚度、叶脉密度、气孔密度、气孔大小、净光合速率 7 个叶功能性状进行了研究。分析了半附生榕树与非附生榕树的叶功能性状差异, 根据叶功能性状对 11 种榕树进行了 PAM 聚类, 并结合研究对象的原生境, 从叶功能性状的角度阐释其生存对策。[结果]半附生榕树与非附生榕树的含水量与净光合速率无显著差异, 但半附生榕树的比叶面积、叶片厚度和气孔密度显著低于非附生榕树, 而叶脉密度与气孔大小显著高于非附生榕树; 根据 7 种叶功能性状对 11 种榕树通过 PAM 聚类聚成与生活型相一致的 2 个聚类簇。[结论]与非附生榕树相比, 半附生榕树通过增加叶脉密度、气孔大小及降低比叶面积, 提高光合效能, 进而适应其水分、养分更加胁迫的微环境。

关键词 半附生榕树与非附生榕树; 叶功能性状; 叶脉密度; 气孔大小; 光合效能

中图分类号 S718.5 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2022)24-0082-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.24.020



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Comparison of Leaf Functional Traits Related to Photosynthesis of Hemiepiphytic and Nonepiphytic Banyan Trees

ZHANG Qian^{1,2}, ZHANG Yi-fei^{1,2} (1. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 1000049)

Abstract [Objective] In order to understand how *Ficus* plants with different life forms adapt to their habitat environments in terms of leaf functional traits. [Method] Took 11 *Ficus* species as the research objects in the special *Ficus* garden at Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, and 7 leaf functional traits containing leaf water content (LWC), specific leaf area (SLA), leaf thickness (LT), vein density (VD), stomatal density (SD), stomatal size (SS), net photosynthetic rate (P_n) were studied. This study analyzed differences in leaf functional traits between hemiepiphytic *Ficus* and nonepiphytic *Ficus*, did PAM clustering according to leaf functional traits of 11 *Ficus* species, and explained figs' survival strategies from the perspective of leaf functional traits in combination with research objects' native habitats. [Result] The results showed that: there was no significant difference in leaf water content and net photosynthetic rate between hemiepiphytic *Ficus* and nonepiphytic *Ficus*, but the specific leaf area, leaf thickness and stomatal density of hemiepiphytic *Ficus* were significantly lower than those of nonepiphytic *Ficus*, while vein density and stomatal size were significantly higher than those of nonepiphytic *Ficus*; according to 7 kinds of leaf functional traits, 11 kinds of *Ficus* were clustered into 2 clusters consistent with life forms by PAM clustering. [Conclusion] The results suggested that compared with nonepiphytic *Ficus*, hemiepiphytic *Ficus* improved photosynthetic efficiency by increasing leaf vein density and stomatal size and reducing specific leaf area, thus adapted to the microenvironment under more water and nutrient stress.

Key words Hemiepiphytic and nonepiphytic *Ficus*; Leaf functional traits; Vein density; Stomatal size; Photosynthetic efficiency

植物功能性状(functional traits)是指对植物的定植、存活、生长和死亡存在潜在显著影响的关键植物性状(core plant traits); 这些性状主要反映植物如何适应所处环境, 并同时强烈影响所在生态系统的功能^[1-2]。越来越多研究表明, 在当前全球气候变化的背景下, 植物功能性状已经被学者用作衡量生物多样性保护及生态系统管理的重要指标^[3]。其中, 叶功能性状(leaf functional traits)与植物对资源的获取、利用及利用效率关系最为密切, 可以较为清晰、准确地反映植物的适应策略^[4-5]。

榕属(*Ficus*)植物是热带雨林生态系统的关键类群之一, 能为超过 1 200 种动物提供食物和栖息地^[6]。全球超过 800 种榕树中, 半附生榕树(hemiepiphytic *Ficus*)约 500 种, 非附生榕树(nonepiphytic *Ficus*)约 300 种^[7]。榕树生活型的分化为其多样的生态功能提供了支撑。然而, 非附生榕树与半附生榕树通常生长在不同的微环境, 前者生长在土壤中, 而后者有部分时间需要附生在其他植物上, 后者受到养分、水分的胁迫通常比前者更加剧烈。这 2 类植物如何通过调节与光合作用相关的功能性状, 适应不同的微环境尚缺乏系统

研究。笔者以西双版纳热带植物园榕树专类园的 11 种榕树为材料, 通过测定其含水量、比叶面积、叶片厚度等指标, 探讨 2 种生活型的榕树在叶功能性状上是否存在差异, 该研究结果有助于根据叶功能性状了解榕树对环境的适应对策, 尤其是半附生榕树在叶功能性状上对高温干旱环境的响应, 同时也可为保护榕属植物的多样性提供参考。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况 研究地点位于中国科学院西双版纳热带植物园的榕树专类园, 地理坐标为 101°15'E, 21°56'N, 海拔约 560 m。该区域位于东南亚热带北部, 属热带季风气候, 一年可分为干季、雨季及雾凉季, 干季(3—5 月)高温少雨, 日间温度可达 38℃; 雨季(6—10 月)气候湿热, 降水占全年的 80% 左右; 雾凉季(11 月至翌年 2 月)降水量减少, 温度较低(平均气温 17.5℃), 全天大部分时间被浓雾笼罩。园区内榕树专类园收集保存了榕属植物约 150 种, 是国内开展榕属植物研究的重要平台^[8]。

1.2 研究对象 研究分别调查了半附生榕树 6 种和非附生榕树 5 种。其中, 半附生榕树包括枕果榕(*Ficus drupacea*)、心叶榕(*Ficus rumphii*)、劲直榕(*Ficus stricta*)、笔管榕(*Ficus subpisocarpa*)、假斜叶榕(*Ficus subulata*)、黄葛树(*Ficus virens*); 非附生榕树包括北碚榕(*Ficus beipeiensis*)、瘦柄榕(*Fi-*

作者简介 张谦(1997—), 男, 山东东营人, 硕士研究生, 研究方向: 进化生态学。

收稿日期 2022-01-12

cus ischnopoda)、苹果榕(*Ficus oligodon*)、肉托榕(*Ficus squamosa*)、棒果榕(*Ficus subincisa*) (表 1)。

表 1 11 种榕树的自然生境

Table 1 Native habitat of 11 *Ficus* tree species

序号 No.	物种 Species	缩写 Abbreviation	生活型 Life form	原生境 Native habitat
1	枕果榕 <i>F. drupacea</i>	DRU	半附生绞杀 HE	云南南部, 常生于海拔 160~880 m 山地林中
2	心叶榕 <i>F. rumphii</i>	RUM	半附生绞杀 HE	云南西部, 海拔 650 m 路边
3	劲直榕 <i>F. stricta</i>	STR	半附生绞杀 HE	云南南部至西南部, 海拔 600~1 500 m
4	笔管榕 <i>F. subpisocarpa</i>	SUBP	半附生绞杀 HE	常见于海拔 140~1 400 m 的平原或村庄
5	假斜叶榕 <i>F. subulata</i>	SUBU	半附生绞杀 HE	多生于 800 m 以下疏林中
6	黄葛树 <i>F. virens</i>	VIR	半附生绞杀 HE	海拔 800~2 200 m
7	北碚榕 <i>F. beipeiensis</i>	BEI	非附生乔木 NE	生于海拔 300~500 m 石灰岩陡壁上或岩下阴湿地
8	瘦柄榕 <i>F. ischnopoda</i>	ISC	非附生乔木 NE	生于海拔 100~2 200 m 的河畔
9	苹果榕 <i>F. oligodon</i>	OLI	非附生乔木 NE	喜生于低海拔山谷、沟边、湿润土壤地区
10	肉托榕 <i>F. squamosa</i>	SQU	非附生乔木 NE	云南南部, 生于海拔 730~1 150 m 的湿润雨林中
11	棒果榕 <i>F. subincisa</i>	SUBI	非附生乔木 NE	分布于海拔 1 000~2 100 m, 常生于山谷、沟边或疏林中

注:“原生境”资料来自《中国植物志》

Note: Native habitats were followed by *Flora of China*

1.3 研究方法 该研究共涉及 7 种与水分、光能利用相关的叶功能性状, 分别为含水量 (leaf water content, LWC)、比叶面积 (specific leaf area, SLA)、叶片厚度 (leaf thickness, LT)、叶脉密度 (vein density, VD)、气孔密度 (stomatal density, SD)、气孔大小 (stomatal size, SS)、净光合速率 (net photosynthetic rate, P_n)。每物种挑选 3 株植株, 选取相同部位的 3 片叶进行功能性状的测定。

采样当天用 0.001 g 电子秤测定叶片鲜重, 将叶片在 70 °C 下烘至恒重测定干重, 计算得含水量; 使用叶面积仪测定叶片面积, 计算得到比叶面积; 使用 DTG03 数字测厚仪测定叶片厚度, 测量 10 次取平均值, 测量时注意避开中脉及两侧次级叶脉; 使用光学显微镜拍摄图像, 对含有叶脉、气孔的照片用 ImageJ 1.4.8 编辑处理, 分别统计叶脉密度与气孔密度; 以保卫细胞长度为长轴、气孔宽度为短轴的椭圆计算气孔大小; 在天气晴朗无风的 10:00—11:00, 使用 LI-6800 便携式光合仪, 测定植株的净光合速率。

1.4 数据分析 首先在 Excel 中对原始数据进行整合与初步计算, 得到各树种的含水量、比叶面积、叶片厚度、叶脉密度、气孔密度、气孔大小、净光合速率的平均数与标准差; 在 R-4.0.2^[9] 中使用 aov 函数进行单因素方差分析, 对半附生榕树和非附生榕树的叶功能性状差异进行比较, 显著水平 $P=0.05$; 在 R-4.0.2 中使用 factoextra 包 (v 1.0.7) 的 fviz_nbclust 函数进行轮廓系数 (average silhouette width, ASW) 的计算, 结合实际情况确定聚类簇个数后, 使用 factoextra 包 (v 1.0.7) 的 fviz_cluster 函数进行 PAM 聚类。

2 结果与分析

2.1 半附生榕树与非附生榕树的叶功能性状比较 方差分析结果表明, 半附生榕树与非附生榕树的含水量 (LWC) 与净光合速率 (P_n) 无显著差异, 半附生榕树的比叶面积 (SLA)、叶片厚度 (LT) 与气孔密度 (SD) 显著低于非附生榕树, 半附生榕树的叶脉密度 (VD) 与气孔大小 (SS) 显著高于非附生榕树 (表 2 和图 1)。

从图 1 可见, 大部分叶功能性状在 2 类榕树之间存在差异。叶片含水量和比叶面积最大的分别是半附生榕树中的

心叶榕 [$(76.32 \pm 3.18)\%$] 与半附生榕树中的黄葛树 [$(245.10 \pm 42.65) \text{ cm}^2/\text{g}$], 半附生榕树中的劲直榕叶片含水量 ($65.55 \pm 6.29\%$) 和比叶面积 [$(114.23 \pm 28.44) \text{ cm}^2/\text{g}$] 最小。就叶片厚度而言, 数值最大的是非附生榕树中的肉托榕 [$(0.46 \pm 0.03) \text{ mm}$], 最小的是半附生榕树中的黄葛树 [$(0.13 \pm 0.01) \text{ mm}$]。对于叶脉密度, 半附生榕树中的劲直榕最大 [$6.58 \pm 0.59) \text{ mm}/\text{mm}^2$] 最大, 非附生榕树中的苹果榕最小 [$(1.91 \pm 0.17) \text{ mm}/\text{mm}^2$]。气孔密度方面, 密度最高的是非附生榕树中的肉托榕 [$(741.22 \pm 99.00) \text{ mm}^{-2}$], 最低的是半附生榕树中的枕果榕 [$(157.68 \pm 27.82) \text{ mm}^{-2}$]。气孔大小以半附生榕树中的枕果榕最大 [$(1 088.5 \pm 270.66) \mu\text{m}^2$], 非附生榕树中的北碚榕最小 [$(154.86 \pm 19.23) \mu\text{m}^2$]。净光合速率则以半附生榕树中的心叶榕最高 [$(10.21 \pm 2.01) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], 以半附生榕树中的假斜叶榕最低 [$(3.63 \pm 1.10) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]。

表 2 半附生榕树与非附生榕树叶功能性状的方差分析

Table 2 Analysis of variance for leaf functional traits of hemiepiphytic *Ficus* and nonpiphytic *Ficus*

叶功能性状 Leaf functional traits	df	F	P
含水量 LWC	1	1.18	0.279
比叶面积 SLA	1	6.78	<0.01
叶片厚度 LT	1	84.61	<0.001
叶脉密度 VD	1	392.30	<0.001
气孔密度 SD	1	172.10	<0.001
气孔大小 SS	1	61.92	<0.001
净光合速率 P_n	1	1.96	0.164

2.2 半附生榕树与非附生榕树的叶功能性状聚类 聚类簇个数为 3 时, 轮廓系数最大为 0.27; 聚类簇个数为 2 时, 轮廓系数次之, 为 0.22。考虑到生活型, 最终选择聚类簇个数为 2。11 种榕树根据叶功能性状数据, 经 PAM 聚类后被分为 2 组: 第 1 组为枕果榕、劲直榕、笔管榕、假斜叶榕、黄葛树, 均为半附生榕树; 第 2 组为心叶榕、北碚榕、瘦柄榕、苹果榕、肉托榕、棒果榕, 除心叶榕为半附生榕树外, 其余均为非附生榕树 (图 2)。

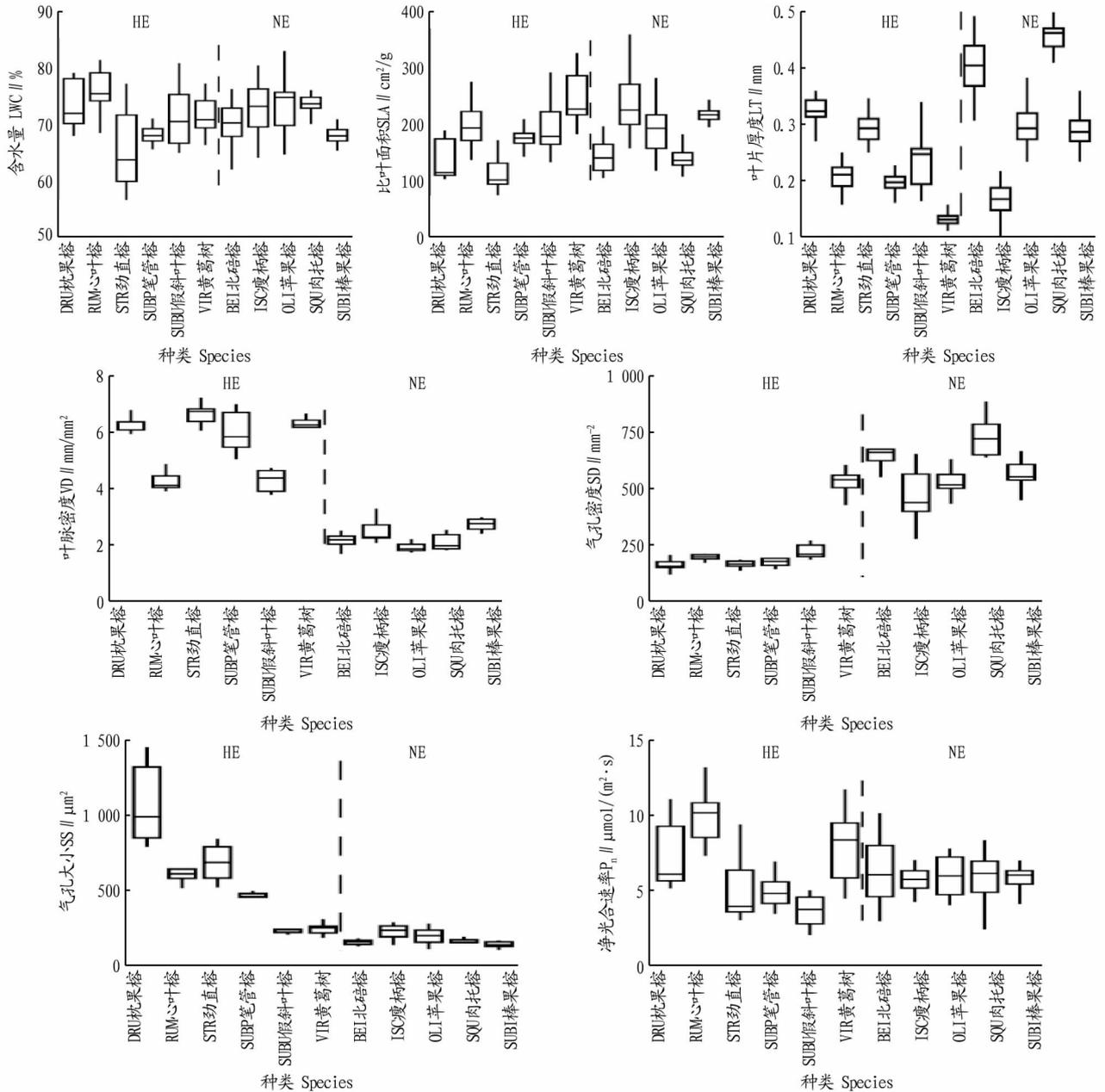
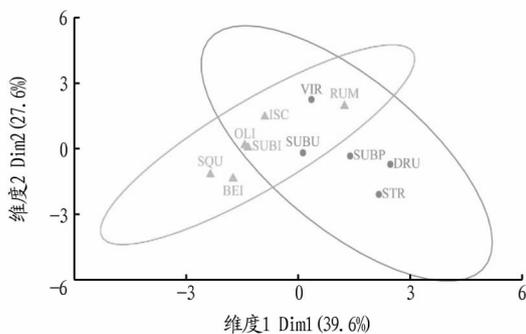


图1 11种榕树叶功能性状比较(均值±标准差)

Fig.1 Leaf functional traits within eleven *Ficus* species (Mean±SD)



注:相同颜色的物种位于同一聚类簇中

Note: Species of the same color are in the same cluster

图2 PAM 聚类结果

Fig.2 Results of PAM

3 讨论

总体而言,半附生植物受到相对更加严酷的水分、养分胁迫,使得半附生榕树和非附生榕树的叶功能性状产生分化,这种现象可以从2类生活型榕树的生境进行解释。枞果榕、心叶榕等半附生榕树,生境多位于山脊地带,光照充足且相对高温干旱;北碚榕、瘦柄榕非附生榕树,生境则多位于沟谷潮湿地带,水分充足而光照欠缺。2类生活型榕树可依据7种叶功能性状进行PAM聚类,一定程度上反映了其对不同生境的适应策略差异。

该研究发现,半附生榕树、非附生榕树分别通过叶脉密度和增大比叶面积捕获光能,提升光合速率,进而适应其土壤干旱的山脊环境与阴蔽的沟谷环境。半附生榕树通过增加叶脉密度,一方面从叶脉基部向叶肉细胞传输水分,可以

更好地适应土壤干旱^[10];另一方面,更高的叶脉密度可以提高叶片蒸腾作用,保证叶片处于适宜的温度并提高光合速率,进而更好地应对高温环境^[11]。比叶面积反映了叶片对光的截获能力和强光下的自我保护能力^[12-13],非附生榕树较大的比叶面积,是为适应沟谷荫蔽环境、截获更多光能而产生的适应性特征;半附生榕树的比叶面积较小,则有助于其在强光下进行自我保护。此外,非附生榕树拥有更厚的叶片,由于叶片厚度与叶片寿命长短、投入多少、抗干扰能力相关^[12],因此非附生榕树的叶片寿命更长,抗干扰能力更强。

Hao 等^[14]研究表明,半附生榕树为适应旱生环境,具有较小的相对电导率、较小的叶膨大损失点以及更早的气孔关闭时间。通常情况下,植物的叶片含水量、气孔密度、气孔大小在旱生环境下也会发生适应性改变,但就该研究的结果而言,2 种生活型榕树对环境的适应,与以上叶功能性状的关联较小。叶片含水量反映了植物对水分利用情况与植物生存状况,非附生榕树与半附生榕树叶片含水量的差异不显著,说明两者对水分利用情况类似,可能与西双版纳地区雨水充沛有关。小而密的气孔具有较高的灵活性,因此有利于植物保持体内水分及保证有效的呼吸作用,是植物适应旱生环境的表现^[10],然而该研究中半附生榕树适应干旱环境的主要对策是增大比叶面积,其气孔大小和气孔密度与非附生榕树相比更小。

参考文献

[1] DIAZ S, CABIDO M, CASANOVES F. Plant functional traits and environ-

mental filters at a regional scale[J]. Journal of vegetation science, 1998, 9(1): 113-122.

[2] REICH P B, WRIGHT I J, CAVENDER-BARES J, et al. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies[J]. International journal of plant sciences, 2003, 164(S3): S143-S164.

[3] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.

[4] VENDRAMINI F, DÍAZ S, GURVICH D E, et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. New phytologist, 2002, 154(1): 147-157.

[5] 刘金环, 曾德慧, LEE D K. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系[J]. 生态学杂志, 2006, 25(8): 921-925.

[6] SHANAHAN M, SO S, GOMPTON S G, et al. Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review[J]. Biological reviews, 2001, 76(4): 529-572.

[7] HARRISON R D. Figs and the diversity of tropical rainforests[J]. BioScience, 2005, 55(12): 1053-1064.

[8] 肖春芬, 彭艳琼, 杨大荣. 植物园在物种迁地保护中的作用: 以西双版纳热带植物园榕树和榕小蜂的保护为例[J]. 中国园林, 2010, 26(5): 83-86.

[9] The R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing[R]. 2013.

[10] 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. 植物学通报, 2005, 22(S1): 118-127.

[11] LI L, ZENG H, GUO D L. Leaf venation functional traits and their ecological significance[J]. Chinese journal of plant ecology, 2013, 37(7): 691-698.

[12] 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.

[13] 张林, 罗天祥, 邓坤枚, 等. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(1): 40-44.

[14] HAO G Y, SACK L, WANG A Y, et al. Differentiation of leaf water flux and drought tolerance traits in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* tree species[J]. Functional ecology, 2010, 24(4): 731-740.

(上接第 37 页)

[21] 王平, 郭小俊, 谢成俊, 等. 兰州市山旱区马铃薯品种比较与筛选试验[J]. 中国马铃薯, 2018, 32(4): 205-212.

[22] 文高登. 庄浪县高寒阴湿区马铃薯品种比试验初报[J]. 甘肃农业科技, 2016(4): 21-24.

[23] 何增国, 赵玉兰, 黄少学. 7 个马铃薯品种在古浪县高海拔山区旱地品种比试验初报[J]. 甘肃农业科技, 2015(1): 43-44.

[24] 陈花桃. 12 个马铃薯品种(系)在临洮县山旱区品种比试验初报[J]. 甘

肃农业科技, 2013(5): 30-31.

[25] 颀炜清, 关兴华, 肖继坪, 等. 半干旱地区马铃薯品种比较试验[J]. 中国马铃薯, 2012, 26(2): 70-75.

[26] 董旭生, 牛俊义, 高玉红, 等. 半干旱区马铃薯品种性状比较试验[J]. 中国马铃薯, 2015, 29(3): 129-132.

[27] 金黎平. 二倍体马铃薯加工品质及重要农艺性状的遗传分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2006.

[28] 吴承金, 宋威武, 陈火云, 等. 彩色马铃薯新品种(系)品种比试验[J]. 湖北农业科学, 2019, 58(10): 13-17, 21.

(上接第 48 页)

[3] 涂小松, 龙花楼. 2000—2010 年鄱阳湖地区生态系统服务价值空间格局及其动态演化[J]. 资源科学, 2015, 37(12): 2451-2460.

[4] SANTOS-MARTÍN F, ZORRILLA-MIRAS P, PALOMO I, et al. Protecting nature is necessary but not sufficient for conserving ecosystem services: A comprehensive assessment along a gradient of land-use intensity in Spain[J]. Ecosystem services, 2019, 35: 43-51.

[5] DAILY G C. Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems[M]. Washington DC: Island Press, 1997: 49-70.

[6] 谢高地, 鲁春霞, 冷允法, 等. 青藏高原生态资产的价值评估[J]. 自然资

源学报, 2003, 18(2): 189-196.

[7] 谢高地, 甄霖, 鲁春霞, 等. 一个基于专家知识的生态系统服务价值化方法[J]. 自然资源学报, 2008, 23(5): 911-919.

[8] 谢高地, 张昌顺, 张林波, 等. 保持县域边界完整性的中国生态区划方案[J]. 自然资源学报, 2012, 27(1): 154-162.

[9] 白杨, 李晖, 王晓媛, 等. 云南省生态资产与生态系统生产总值核算体系研究[J]. 自然资源学报, 2017, 32(7): 1100-1112.

[10] 谢高地, 张彩霞, 张昌顺, 等. 中国生态系统服务的价值[J]. 资源科学, 2015, 37(9): 1740-1746.

[11] 谢高地, 鲁春霞, 肖玉, 等. 青藏高原高寒草地生态系统服务价值评估[J]. 山地学报, 2003, 21(1): 50-55.