

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2020.10097

牛雪婧, 聂靖, 赵雪利, 高信芬. 河北木蓝的叶表型可塑性研究[J]. 植物科学学报, 2020, 38(1): 97-104

Niu XJ, Nie J, Zhao XL, Gao XF. Leaf-level phenotypic plasticity of *Indigofera bungeana* Walp.[J]. Plant Science Journal, 2020, 38(1): 97-104

河北木蓝的叶表型可塑性研究

牛雪婧¹, 聂靖¹, 赵雪利^{1*}, 高信芬^{2*}

(1. 西南林业大学林学院, 昆明 650224; 2. 中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 成都 610041)

摘要: 以中国分布最广、形态变异复杂且分类上存在争议的木蓝属植物河北木蓝 (*Indigofera bungeana* Walp.) 为研究对象, 运用 GIS 技术从较大尺度上 (17 省 28 县 29 个居群) 进行叶表型可塑性分析, 利用表型可塑性指数和变异系数对叶表型可塑性进行评价, 并对叶表型性状与环境因子的相关性进行分析。结果显示: 河北木蓝叶表型性状在居群间的变异大于居群内; 叶长、叶柄长、最少小叶数、最多小叶数、小叶长、小叶宽 6 个叶表型性状均具有可塑性, 其中叶长的可塑性最大, 小叶数目的可塑性最小; 年均降水量是对叶表型可塑性影响最大的环境因子; 6 个叶表型性状与海拔均呈负相关, 与年均气温呈正相关。研究结果可为河北木蓝的分类、适应性进化和开发利用奠定基础。

关键词: 河北木蓝; 形态变异; 环境因子; 表型可塑性

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2020)01-0097-08

Leaf-level phenotypic plasticity of *Indigofera bungeana* Walp.

Niu Xue-Jing¹, Nie Jing¹, Zhao Xue-Li^{1*}, Gao Xin-Fen^{2*}

(1. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. CAS Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: We selected *Indigofera bungeana* Walp., the most widely distributed and morphologically varied species of *Indigofera* in China, to conduct analysis of variance, phenotypic plasticity analysis, and correlation analysis based on six leaf characters across 29 populations and 570 individuals using GIS technology. Results showed significant differences in the leaf characters of *I. bungeana* among populations, with greater differences found among populations than within populations. All studied *I. bungeana* leaf characters (i.e., leaf length, petiole length, minimal number of leaflets, maximal number of leaflets, leaflet length, and leaflet width) were plastic, with plasticity of leaf length and leaflet number found to be the largest and smallest, respectively. Leaf number can be used as a valuable taxonomic character. Average annual precipitation had the largest impact on leaf plasticity. In addition, all characters were negatively correlated with altitude, but positively correlated with average annual temperature. These results provide basic data for further studies on the taxonomy, adaptive evolution, and resource utilization of *I. bungeana*.

Key words: *Indigofera bungeana*; Morphological variations; Environmental factors; Phenotypic plasticity

收稿日期: 2019-06-06, 退修日期: 2019-06-25。

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31370230); 云南省应用基础研究项目 (2018FD044)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31370230) and Yunnan Applied Basic Research Project (2018FD044)。

作者简介: 牛雪婧 (1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物分类学 (E-mail: 13393118152@163.com)。

* 通讯作者 (Author for correspondence, E-mail: zhaoxueli87@126.com; xfgao@cib.ac.cn)。

表型可塑性 (phenotypic plasticity), 又称为环境饰变 (environmental modification), 指同一基因型由于环境条件的改变在表型上作出相应变化 (响应) 的能力^[1]。植物的表型可塑性可以使其具有更宽的生态幅, 从而更好地应对不利生长环境^[2]。植物产生的大量表型变异是其个体对环境因子适应的结果, 是植物变异的重要来源之一^[3]。因此, 对植物个体表型可塑性的研究, 有助于全面了解植物的形态变异并为探讨其分类和进化机制提供依据。

木蓝属 (*Indigofera* L.) 为豆科第 3 大属, 全世界约有 750 种, 因其起源时间较晚 (约 23.91 Ma), 因此其属内物种形态变异复杂, 是分类学上较难处理的类群^[4-7]。河北木蓝 (*Indigofera bungeana* Walp.) 是木蓝属中具有代表性的、分布最广的物种, 我国从南至北 17 个省均有分布^[8]。河北木蓝生长迅速, 花色艳丽, 是良好的水土保持和城市绿化灌木^[9]; 全草可药用, 能清热止血、消肿生肌, 外敷治创伤^[7]。由于分布广、适应性强, 种内形态变异较大, 在分类上, 其种内划分^[5, 7, 10, 11]及与近缘种^[4, 12]的区分一直存在争议。与其近缘种相比, 河北木蓝生态幅最宽, 形态变异最大, 它与近缘种之间的区别主要在叶长、叶片大小、小叶数目等数量性状上^[5, 7]。然而, 这些性状的变异式样如何、是否具有表型可塑性? 哪些性状可以用来作为较可靠的分类性状? 与表型可塑性相关的环境因子是什么? 目前还未见有相关研究报道。因此, 我们以河北木蓝为研究对象, 在较大尺度取样的基础上, 从居群水平对叶形态性状进行测量和统计, 运用表型可塑性研究方法^[1, 13-17]对河北木蓝叶表型性状进行分析, 弄清河北木蓝叶的形态变异式样, 寻找可靠的分类特征以及与叶表型可塑性相关的环境地理因子, 以期对河北木蓝的分类、适应性进化研究以及开发利用奠定基础, 同时也为木蓝属内其他复杂类群的分类提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

根据河北木蓝的分布区范围制定采样计划, 于 2009 - 2014 年进行采样。采样区域覆盖中国 17 省 28 县, 共 29 个居群, 每个居群采集 10 ~ 25 株, 共采集 570 株, 各居群采集信息详见表 1。标

本存放于中国科学院成都生物研究所植物标本馆 (CDBI)。

1.2 环境数据来源

19 个气候因子 (Bio1 ~ Bio19 分别为: 年均气温、月均气温变化范围、昼夜温差与年温差比值、温度季节性变化方差、最热月最高温度、最冷月最高温度、年均温变化范围、最湿季平均温度、最干季平均温度、最暖季平均温度、最冷季平均温度、年均降水量、最湿月降水量、最干月降水量、降水量季节性变化方差、最湿季降水量、最干季降水量、最暖季降水量、最冷季降水量) 数据由 <http://www.diva-gis.org/climate> 提供。采样时用 GPS 准确定位测得地理因子经纬度和海拔, 年均降水量由中国气象数据网 (<http://data.cma.cn/>) 提供。

1.3 叶表型性状选取与测量

叶片是植物进化过程中对环境变化较敏感且可塑性较强的器官^[18], 河北木蓝叶片性状 (叶片数目、叶片大小等) 是其与近缘种的主要分类依据^[7, 10]。因此, 本研究选取叶长 (leaf length, LL)、叶柄长 (petiole length, PL)、最少小叶数 (minimal number of leaflets, MINL)、最多小叶数 (maximal number of leaflets, MANL)、小叶长 (leaflet length, LLL) 和小叶宽 (leaflet width, LLW) 6 个叶表型性状进行测量。每株随机选取成熟、健康且完整的叶进行测量, 除小叶数目外, 其他每个性状重复测量 3 次。

1.4 研究方法

利用 SPSS 22.0 软件进行单因素方差分析 (ANOVA) 和主成分分析 (PCA)。计算叶表型可塑性指数 (phenotypic plasticity index, PPI) 和变异系数 (coefficient of variation, CV), 以此对叶表型可塑性的大小进行解释。

表型可塑性指数的计算公式为: $PPI = (Max - Min) / Max$ 。式中, Max 和 Min 表示某一环境下的最大平均值和最小平均值, PPI 取值范围为 0 ~ 1, 其值越大表示表型可塑性越强^[19]。变异系数的计算公式为: $CV = (标准差 / 平均值) \times 100\%$ 。变异系数与性状离散程度呈正相关, 变异系数越小, 表明个体间的差异越小, 性状越稳定; 反之则相反。

利用 GIS 技术将所得到的环境数据进行空间栅格化并将整理好的采样点经纬度数据转化为图层数据, 以此数据为基础利用 DIVA-GIS 7.5 提取采

表 1 河北木蓝居群采集信息
Table 1 Voucher information of *Indigofera bungeana* populations sampled in this study

序号 No.	代码 Code	采集点 Location	采集号 Voucher	经纬度 Latitude / Longitude	海拔 (m) Altitude	个体数 Individual number
1	HS	Huangshan, Anhui	X. L. Zhao & C. Q. Peng 97	30°14'32"N, 118°14'23"E	467	20
2	HZ	Huozhou, Shanxi	X. L. Zhao & C. Q. Peng 191	36°36'14"N, 111°55'29"E	1715	20
3	JN	Jinan, Shandong	X. L. Zhao & C. Q. Peng 186	36°38'40"N, 117°3'44"E	173	34
4	JR	Jurong, Jiangsu	X. L. Zhao & C. Q. Peng 63	32°8'34"N, 119°5'15"E	96	17
5	JY	Jiyuan, Henan	X. L. Zhao & C. Q. Peng 196	35°11'24"N, 112°16'04"E	1012	20
6	KLQQ	Kelaqingqi, Neimenggu	X. L. Zhao & C. Q. Peng 173	41°55'17"N, 118°41'02"E	824	21
7	LC	Liancheng, Fujian	X. L. Zhao & C. Q. Peng 114	25°35'06"N, 116°42'45"E	516	11
8	LD1	Luding, Sichuan	X. F. Gao & X. L. Zhao 15913	29°37'20"N, 102°10'12"E	1896	17
9	LD2	Luding, Sichuan	X. F. Gao <i>et al.</i> 9360	29°51'13"N, 102°17'53"E	2729	21
10	LS	Lushan, Jiangxi	X. L. Zhao & C. Q. Peng 103	29°30'39"N, 116°1'04"E	327	18
11	LY	Leye, Guangxi	Z. M. Zhu & W. B. Ju 422	24°40'56"N, 106°25'24"E	1215	22
12	MEX	Meixian, Shannxi	X. L. Zhao & C. Q. Peng 207	34°5'15"N, 107°53'45"E	956	20
13	MX	Maoxian, Sichuan	X. F. Gao & X. L. Zhao 15868	31°42'02"N, 103°51'42"E	2131	20
14	MY	Miyun, Beijing	X. L. Zhao & C. Q. Peng 165	40°34'23"N, 116°47'11"E	403	22
15	NQ	Neiqiu, Hebei	X. L. Zhao & C. Q. Peng 189	37°18'31"N, 114°16'32"E	295	22
16	SME	Shimen, Hunan	Z. M. Zhu & W. B. Ju 614	30°1'00"N, 110°40'39"E	879	14
17	SMI	Shimian, Sichuan	X. L. Zhao <i>et al.</i> 2014-142	29°15'19"N, 102°18'58"E	1460	21
18	SX	Shexian, Hebei	X. L. Zhao & C. Q. Peng 190	36°43'45"N, 113°30'14"E	804	22
19	TMS	Tianmushan, Zhejiang	X. L. Zhao & C. Q. Peng 94	30°20'16"N, 119°27'23"E	926	20
20	TT	Tiantai, Zhejiang	X. L. Zhao & C. Q. Peng 84	29°14'28"N, 121°2'32"E	501	20
21	WM	Wangmo, Guizhou	Z. M. Zhu & W. B. Ju 400	25°16'40"N, 106°6'38"E	1111	20
22	WN	Wuning, Jiangxi	X. L. Zhao & C. Q. Peng 104	29°10'03"N, 115°0'26"E	115	10
23	WT	Wutai, Shanxi	X. L. Zhao & C. Q. Peng 135	38°43'10"N, 113°32'11"E	1278	20
24	WX	Weixi, Yunnan	X. L. Zhao <i>et al.</i> 2014 - 74	27°12'33"N, 99°15'59"E	2448	20
25	XIX	Xixia, Henan	X. L. Zhao & C. Q. Peng 202	33°18'43"N, 111°29'43"E	303	20
26	XX	Xingxian, Shanxi	X. L. Zhao & C. Q. Peng 130	38°13'09"N, 111°16'38"E	1597	20
27	YJ	Yinjiang, Guizhou	Z. M. Zhu & W. B. Ju 734	27°59'32"N, 108°34'05"E	949	20
28	ZD	Zhidan, Shannxi	X. L. Zhao & C. Q. Peng 126	36°33'18"N, 108°16'35"E	1575	16
29	ZL	Zhuolu, Hebei	X. L. Zhao & C. Q. Peng 161	39°53'45"N, 115°17'26"E	760	22

样点的环境因子数据。由于环境因子数量较多且存在复杂相关性，可能会对评价结果产生一定的影响。因此采用 SPSS 22.0 对 19 个气候因子 (Bio1 ~ Bio19) 进行相关性分析，在相关性系数大于 0.8 的 2 个因子中选择 1 个^[20]，最终筛选出 5 个气候因子和 1 个地理因子，分别为：年均气温 (Bio1)、昼夜温差与年温差比值 (Bio3)、最热月最高温度 (Bio5)、最冷月最高温度 (Bio6)、年均降水量 (Bio12) 和海拔 (Alt)，再将叶表型性状与环境因子进行相关性分析。

© Plant Science Journal <http://www.plantscience.cn>

2 结果与分析

2.1 河北木蓝叶表型可塑性分析

方差分析显示(表 2), 叶长、叶柄长、最多小叶数、最少小叶数、小叶长、小叶宽在居群内和居群间均存在极显著差异($P < 0.01$), 且居群间变异大于居群内变异。

表型可塑性指数(PPI)计算结果显示, 叶长的表型可塑性指数最大(0.55), 其次为叶柄(0.51), 最多小叶数最小(0.28), 6 个叶表型可塑性指数大小为: 叶长 > 叶柄长 > 小叶宽 > 小叶长 > 最少小叶数 > 最多小叶数(图 1: a)。与表型可塑性指数

相比, 变异系数(CV)中, 除叶长(33%)小于叶柄长(34%)外, 其余各性状变异系数大小排序与表型可塑性指数一致(图 1: b)。

以特征值大于 1 的成分进行主成分分析, 结果显示(表 3), 在 6 个因子中, 前两个因子贡献率较大, 累计贡献率达 76.722%。其中, 主成分 1 占 51.720%, 代表的是叶长、小叶大小(长、宽)及叶柄长, 对其贡献最大的是叶长(0.923)和小叶长(0.863), 其次是小叶宽(0.798)、叶柄长(0.661)等; 主成分 2 占 25.002%, 主要反映的是小叶数目, 对其贡献最大的是最多小叶数(0.547), 其次是最少小叶数(0.363)。

表 2 河北木蓝叶表型性状方差分析
Table 2 ANOVA of phenotypic characters of leaves of *Indigofera bungeana*

表型性状 Phenotypic character	项目 Item	自由度 <i>d.f.</i>	均方 Mean square	<i>F</i>	显著性 Significance
叶长 Leaf length	组间	28	20.330	11.954	$P < 0.01$
	组内	541	1.701	—	
叶柄长 Petiole length	组间	28	1.278	12.173	$P < 0.01$
	组内	541	0.105	—	
最少小叶数 Minimal number of leaflets	组间	28	11.351	6.390	$P < 0.01$
	组内	541	1.776	—	
最多小叶数 Maximal number of leaflets	组间	28	13.508	7.472	$P < 0.01$
	组内	540	1.808	—	
小叶长 Leaflet length	组间	28	0.221	17.398	$P < 0.01$
	组内	541	0.013	—	
小叶宽 Leaflet width	组间	28	0.048	12.931	$P < 0.01$
	组内	541	0.004	—	

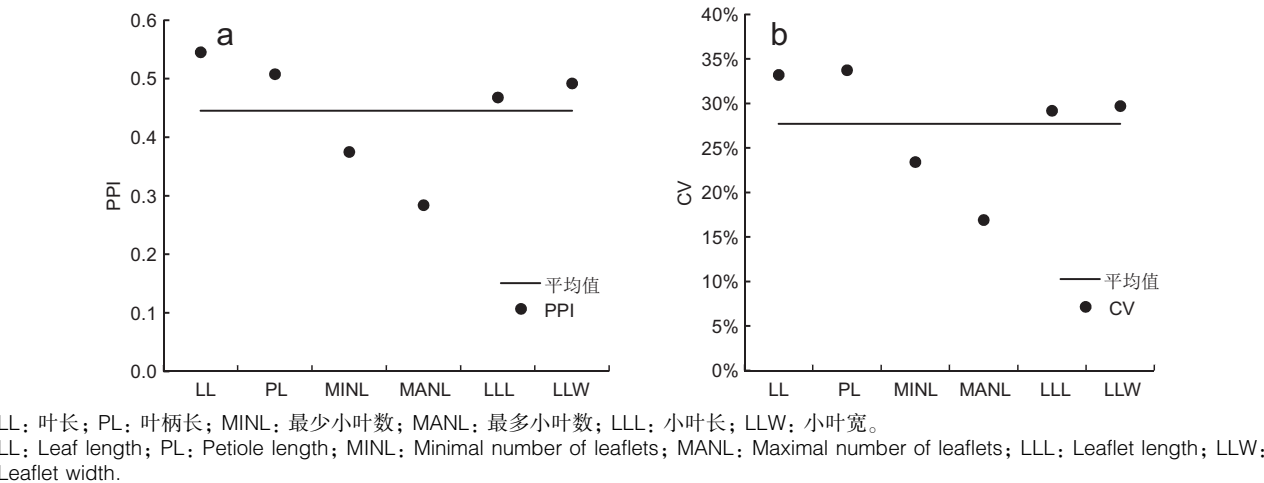


图 1 河北木蓝叶表型可塑性指数(PPI)和变异系数(CV)
Fig. 1 Phenotypic plasticity index (PPI) and coefficient of variation (CV) of leaf phenotypes of *Indigofera bungeana*
© Plant Science Journal <http://www.plantscience.cn>

表 3 河北木蓝居群叶表型性状主成分分析
Table 3 Principal component analysis of phenotypic characters of leaves of *Indigofera bungeana*

项目 Item	主成分 1 PC1	主成分 2 PC2
特征值 Eigenvalue	3.103	1.500
百分率 Percentage(%)	51.720	25.002
累计百分率 Cumulative percentage(%)	51.720	76.722
叶长 Leaf length	0.923	0.001
叶柄长 Petiole length	0.661	-0.075
最少小叶数 Minimal number of leaflets	0.363	0.820
最多小叶数 Maximal number of leaflets	0.547	0.719
小叶长 Leaflet length	0.863	-0.349
小叶宽 Leaflet width	0.798	-0.428

2.2 河北木蓝叶表型与环境因子的相关性

河北木蓝叶表型与环境因子的相关性分析结果显示(表 4, 图 2), 叶长、叶柄长、小叶长、小叶宽、最多小叶数与年均降水量(Bio12)均呈极显著正相关(相关性系数分别为 $r = 0.321$ 、 $r = 0.347$ 、

$r = 0.461$ 、 $r = 0.277$ 、 $r = 0.163$), 相关性大小依次为: 小叶长 > 叶柄长 > 叶长 > 小叶宽 > 最多小叶数, 最少小叶数与最热月最高温度(Bio5)呈显著正相关, 与年均降水量(Bio12)呈负相关; 河北木蓝 6 个叶表型性状与海拔均呈显著或极显著负相关, 与年均气温(Bio1)呈显著或极显著正相关。另外, 除最少小叶数和最多小叶数外, 其余表型性状与昼夜温差与年温差比值(Bio3)均呈极显著负相关; 除最少小叶数外, 其余表型性状与最热月最高温度(Bio5)、最冷月最高温度(Bio6)、年均降水量(Bio12)均呈显著或极显著正相关。年均降水量(Bio12)对河北木蓝叶片表型可塑性的影响最大, 其次是昼夜温差与年温差比值(Bio3)。从图 3 能更直观地看出, 采集地年均降水量与河北木蓝叶片大小(长、宽)相关, 即随着降水量的增加, 河北木蓝叶片明显变大。

表 4 河北木蓝居群叶表型性状与环境因子的相关性分析
Table 4 Correlation analysis of environmental factors and phenotypic characters of leaves of *Indigofera bungeana*

表型性状 Phenotypic character	相关系数 r Correlation index r					
	Alt	Bio1	Bio3	Bio5	Bio6	Bio12
叶长 Leaf length	-0.167 **	0.174 **	-0.274 **	0.152 **	0.183 **	0.321 **
叶柄长 Petiole length	-0.136 **	0.217 **	-0.235 **	0.137 **	0.241 **	0.347 **
最少小叶数 Minimal number of leaflets	-0.091 *	0.117 **	0.078	0.089 *	0.062	-0.031
最多小叶数 Maximal number of leaflets	-0.083 *	0.206 **	0.032	0.091 *	0.185 **	0.163 **
小叶长 Leaflet length	-0.186 **	0.246 **	-0.335 **	0.195 **	0.273 **	0.461 **
小叶宽 Leaflet width	-0.168 **	0.103 *	-0.289 **	0.160 **	0.102 *	0.277 **

注: Alt, 海拔; Bio1, 年均气温; Bio3, 昼夜温差与年温差比值; Bio5, 最热月最高温度; Bio6, 最冷月最高温度; Bio12, 年均降水量。
**, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$. 下同。
Notes: Alt, Elevation; Bio1, Average annual temperature; Bio3, Isothermality; Bio5, Max temperature of the warmest month; Bio6, Min temperature of the coldest month; Bio12, Annual precipitation. **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$. Same below.

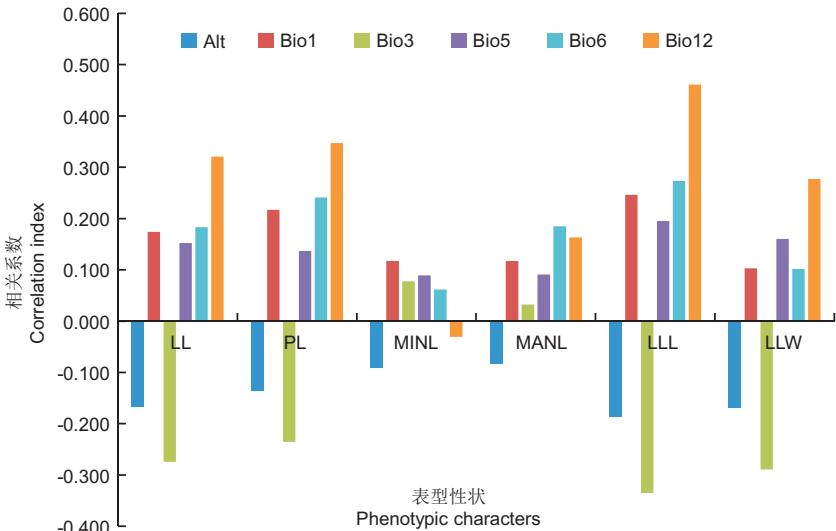


图 2 叶表型性状与环境因子的相关性
Fig. 2 Correlation analysis of leaf phenotypic characters and environmental factors

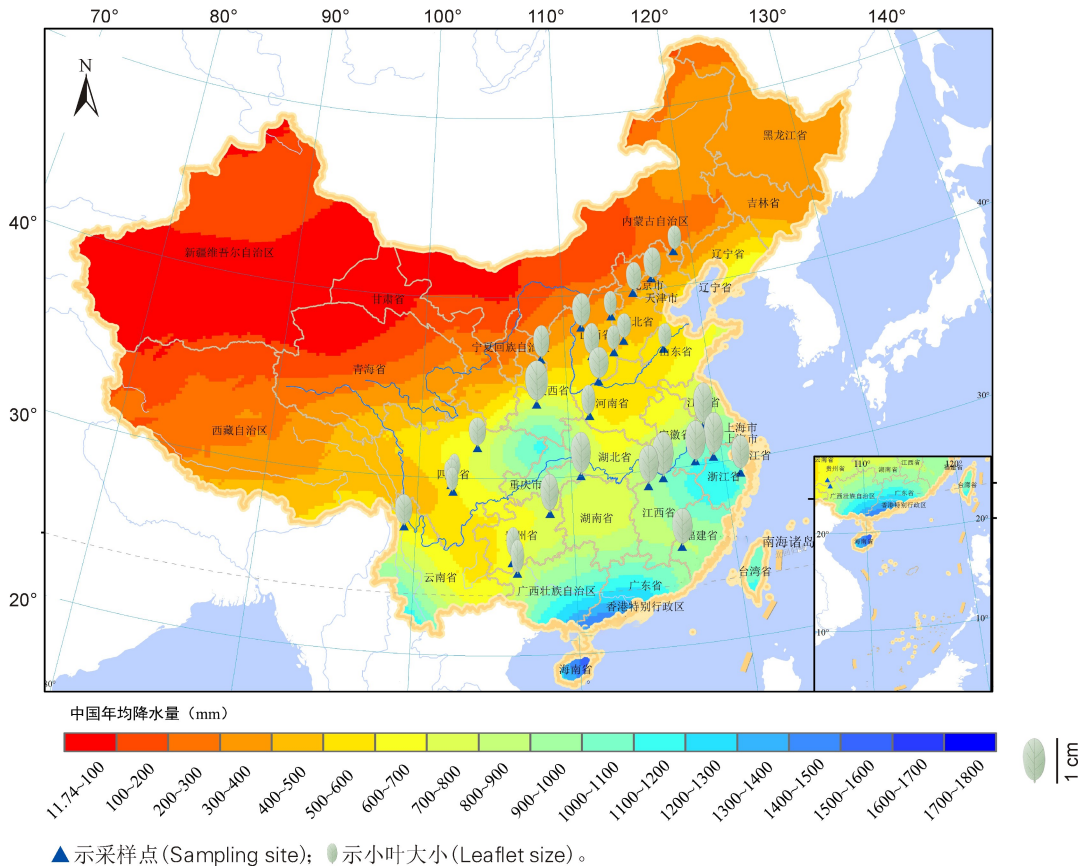


图 3 年均降水量与小叶大小的相关性
Fig. 3 Correlation between average annual precipitation and leaflet size

3 讨论

3.1 河北木蓝的叶表型可塑性

表型变异是植物对环境因子变化最直观响应。河北木蓝居群内和居群间均存在丰富的表型变异，且居群内和居群间变异均极显著，居群间的变异大于居群内的变异(表 2)。河北木蓝的叶表型性状受遗传和环境的影响都较大，居群内的表型变异可能主要源于遗传变异，居群间的形态变异则可能主要源于环境的差异，准确的结果仍需对居群进行遗传多样性研究。河北木蓝叶表型的可塑性有助于其适应复杂多样的生境，而研究环境因子对其叶表型的影响并找到最适环境因子，对于河北木蓝适应性进化研究及开发利用具有重要意义。

河北木蓝 6 个叶表型性状均具有可塑性。主成分分析结果表明小叶数目的变异较小，小叶大小的变异较大，说明环境对小叶数目的饰变作用弱，在遗传上相对稳定；小叶长和小叶宽的稳定性最低，受环境影响较大，在遗传上不稳定，这与表型可塑性指数及变

异系数的评价结果相一致。因此，小叶数目可以作为河北木蓝与近缘种种间分类较可靠的特征。

3.2 环境因子对河北木蓝叶表型可塑性的影响

降水是影响植物叶表型最主要的环境因子，当水分不足时，植物会通过缩小叶片来减少水分蒸腾；当水分供应充足时，植物会增加叶面积，促进植物充分利用有利的环境因子^[18]。本研究结果表明，河北木蓝叶表型具有可塑性，6 个表型性状中，叶长可塑性最大，其次是叶柄(图 1)。在环境因子中，对叶表型影响最大的是年均降水量。受年均降水量影响最大的是小叶长，其次是小叶宽，小叶长和小叶宽与年均降水量呈显著正相关。从本研究河北木蓝 29 个居群的小叶大小与其分布地的年均降水量关系可看出(图 3)，随着分布地年均降水量的增加，河北木蓝的小叶长和小叶宽不断扩大，叶面积增加。我国华东地区分布的河北木蓝小叶最大，西南地区尤其是横断山区河北木蓝的小叶面积最小，这与该地区的年均降水量有直接关系，也是河北木蓝叶片适应水分变化的一种适应性进化。

随着海拔的升高, 气温逐渐降低, 昼夜温差增大, 紫外线增强, 导致叶片蒸腾速率变快, 植物通过减少叶片数目、缩小叶片面积来适应海拔增高带来的环境改变, 缓和因蒸腾速率加快而导致水分缺失; 叶柄主要是用来支撑叶片和输导养分的, 当海拔升高, 水分供应不足时, 缩短叶柄更有利于水分和养分的运输^[21]。本研究结果表明, 河北木蓝叶表型性状与海拔均呈负相关, 与年均气温均呈正相关, 与昼夜温差与年温差比值呈显著负相关(小叶数目除外)(表 4 和图 2), 即随着海拔升高, 气温降低, 昼夜温差增加, 河北木蓝叶表型均出现缩小的趋势, 叶长和叶柄长度随之缩减, 小叶长宽随之减小, 叶面积相应变小, 小叶数目减少, 这是植物适应性进化的表现, 与前人对元宝枫(*Acer truncatum* Bunge)^[22]、岳桦(*Betula ermanii* Cham)^[23]、急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)^[24]的研究结果一致。同时, 本研究结果也验证了赵平等^[25]提出的紫外线辐射对叶片的影响, 即在高海拔地区, UV-B 辐射增强, 影响了植物光合作用的主要场所, 使植物的生产力下降, 从而导致叶面积缩小^[25], 本研究结果也间接反映出河北木蓝叶表型对强辐射胁迫的响应。环境因子主导假说认为, 植物自身具有自我调节和响应不同生境的能力, 环境变化或因子梯度差异能使植物产生权衡机制, 进而形成叶经济谱^[26]。本研究结果显示随着环境因子的改变, 河北木蓝叶片各性状之间相互权衡, 通过调整叶片数目和叶片大小来适应不同的环境, 从而达到对资源利用的平衡, 这与 Blonder 等^[27]的研究结果一致。

3.3 研究意义与存在问题

表型可塑性是生物变异中由环境引起的一种变异, 对植物体在异质性环境和可变条件下的生存至关重要, 是植物适应环境的一种重要方式^[2]。在大多数植物中, 叶片作为植物进行光合作用的主要器官, 对环境的响应是最直观和最敏感的, 环境饰变能力较强^[1, 17]。本研究从较大尺度和居群水平上对河北木蓝叶表型可塑性及影响表型可塑性的环境因子进行了研究, 验证了 Schlichting 等所提出的用“生态假说”来解释表型可塑性, 即生态差异的大小会在可塑性的幅度上体现出来^[1, 28]。河北木蓝的叶表型性状与海拔呈显著负相关, 与年均气温均呈正相关, 因为海拔不同, 从而导致居群在温

度、湿度等生境上的差异, 而这些差异又导致了叶表型的变化。河北木蓝分布广泛、适应性强, 其形态上的变异是其适应复杂多样的生境的表现。

表型可塑性是一种十分复杂的现象, 研究河北木蓝的表型可塑性可以为河北木蓝复合群的分类、适应性进化研究和开发利用提供依据, 也可以为木蓝属内其他复合群物种的分类提供参考。然而环境对表型的影响不仅反映在形态层面, 也反映在生理生化和分子水平上。本研究对河北木蓝表型可塑性的研究虽然尺度大, 样本量大, 但只是对其是否具有表型可塑性、影响表型可塑性的环境因子进行了探讨, 而其生理生化上的响应及其分子机制尚不清楚。今后还应进一步从生理生化、转录组层面对河北木蓝复合群表型可塑性开展研究, 以揭示其表型变异的本质, 为木蓝属这个种类繁多、分类困难大属的分类和进化研究奠定基础。

参考文献:

- [1] 葛颂, 洪德元. 泡沙参复合体(桔梗科)的物种生物学研究: I. 表型的可塑性[J]. 植物分类学报, 1994, 32(6): 489–503.
Ge S, Hong DY. Biosystematic studies on *Adenophora potaninii* Korsh. complex (Campanulaceae): I. phenotypic plasticity[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1994, 32(6): 489–503.
- [2] Loretta G. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors[J]. *Adv Bot*, 2014, 2014: 1–17.
- [3] Davids PH, Heywood VH. Principles of angiosperm taxonomy[J]. *Science*, 1964, 144(3618): 531.
- [4] 赵雪利. 中国木蓝属的系统学研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2016: 54.
- [5] 方云亿, 郑朝宗. 国产木蓝属的系统研究[J]. 植物分类学报, 1989, 27(3): 161–177.
Fang YY, Zheng CZ. A study on the genus *Indigofera* Linn. from China[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1989, 27(3): 161–177.
- [6] Gao XF, Schrire B. Three New Species of *Indigofera* (Leguminosae) from China[J]. *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature*, 2009, 19(2): 159–163.
- [7] 方云亿, 郑朝宗. 中国植物志: 第 40 卷: 马棘 *Indigofera pseudotinctoria*[M]. 北京: 科学出版社, 1994: 306.
- [8] 尹国萍, 陈士林, 肖小河, 陈善塘. 中国木蓝属分布式样的数值分析及资源利用[J]. 广西植物, 1992, 12(1): 22–32.
Yin GP, Chen SL, Xiao XH, Chen SY. The numerical analysis of the distribution patterns and exploitation of the resources of Chinese *Indigofera*[J]. *Guihaia*, 1992, 12(1): 22–32.
- [9] 焦云红, 付伟, 耿霄, 叶嘉, 王艳霞, 李磊, 等. 河北木蓝繁殖研究[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(34): 16824–16825.

- Jiao YH, Fu W, Geng X, Ye J, Wang YX, Li L. Study on propagation of *indigofera bungeana* Walp. [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2009, 37 (34): 16824 – 16825.
- [10] Gao XF, Schrire BD. Flora of China: Vol. 10[M]. Beijing: Science Press, 2010: 158.
- [11] 万利琴. 国产木蓝属 *Indigofera* 的分类研究[D]. 金华: 浙江师范大学, 2009: 40–69.
- [12] Zhao XL, Gao XF, Zhu ZM, Gao YD, Xu B. The demographic response of a deciduous shrub (the *Indigofera bungeana* complex, Fabaceae) to the pleistocene climate changes in east Asia[J]. *Sci Rep*, 2017, 7(1): 697.
- [13] 关保华, 葛滢, 樊梅英, 牛晓音, 卢毅军, 常杰. 华茅苧响应不同土壤水分的表型可塑性[J]. *生态学报*, 2003, 23(2): 259–263.
- Guan BH, Ge Y, Fan MY, Niu XY, Lu YJ, Chang J. Phenotypic plasticity of growth and morphology in *Mosla chinensis* responds to diverse relative soil[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(2): 259–263.
- [14] 李晓玲, 温浩然, 王雪松, 杨进, 黄成名. 三峡库区不同生境下中华蚊母树叶片表型可塑性及其与土壤环境因子的关系[J]. *生态学报*, 2018, 38(10): 3581–3591.
- Li XL, Wen HR, Wang XS, Yang J, Huang CM. Phenotypic plasticity of *Distylium chinense* leaves in relation to soil environmental factors in heterogeneous habitats in the Three Gorges Reservoir Region[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(10): 3581–3591.
- [15] 耿宇鹏, 张文驹, 李博, 陈家宽. 表型可塑性与外来植物的入侵能力[J]. *生物多样性*, 2004, 12(4): 447–455.
- Geng YP, Zhang WJ, Li B, Chen JK. Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants[J]. *Biodiversity Science*, 2004, 12(4): 447–455.
- [16] 王楠. 植物表型可塑性研究概况[J]. *林业科技情报*, 2015, 47(2): 4–5, 9.
- Wang N. The research situation of plasticity of the vegetation surface pattern[J]. *Forestry Science and Technology Information*, 2015, 47(2): 4–5, 9.
- [17] 杨贺雨, 卫海燕, 桑满杰, 尚忠慧, 毛亚娟, 王小蕊, 刘芳, 顾蔚. 华中五味子叶表型可塑性及环境因子对叶表型的影响[J]. *植物学报*, 2016, 51(3): 322–334.
- Yang HY, Wei HY, Sang MJ, Shang ZH, Mao YJ, Wang XR, Liu F, Gu W. Phenotypic plasticity of *Schisandra sphenanthera* leaf and the effect of environmental factors on leaf phenotype[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2016, 51(3): 322–334.
- [18] 李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 88–98.
- Li YH, Lu Q, Wu B, Zhu YJ, Liu DJ, Zhang JX, Jin ZH. A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(1): 88–98.
- [19] 杨贺雨. 华中五味子表型可塑性研究[D]. 西安: 陕西师范大学, 2016: 20–21.
- [20] Yang XQ, Kushwaha SPS, Saran S, Xu JC, Roy PS. Max-ent modelling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills[J]. *Ecol Eng*, 2013, 51: 83–87.
- [21] 王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 206–216.
- Wang CS, Wang SP. A review of research on responses of leaf traits to climate change[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(2): 206–216.
- [22] 任红剑, 丰震, 乔谦, 安凯, 叶美静, 司芬芬, 张林, 孙忠奎. 元宝枫叶片形态特征的地理变异[J]. *西北林学院学报*, 2018, 33(1): 113–119.
- Ren HJ, Feng Z, Qiao Q, An K, Ye MJ, Si FF, Zhang L, Sun ZK. Geographic variation trend of leaf morphology in *Acer truncatum*[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2018, 33(1): 113–119.
- [23] 胡启鹏, 郭志华, 孙玲玲, 王彬. 长白山林线树种岳桦幼树叶功能型性状随海拔梯度的变化[J]. *生态学报*, 2013, 33(12): 3594–3601.
- Hu QP, Guo ZH, Sun LL, Wang B. Response of leaf functional traits of *Betula ermanii* saplings to the altitudinal variation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(12): 3594–3601.
- [24] 岩旺, 马玉春, 苏源, 施丹丽, 赵昌佑, 殷根深. 轿子山急尖长苞冷杉叶片和气孔特征随海拔梯度变化研究[J]. *林业调查规划*, 2018, 43(4): 25–29, 41.
- Yan W, Ma YC, Su Y, Shi DL, Zhao CY, Yin GS. Variation of leaf and stomatal features of *Abies georgei* var. *smithii* in Mt. Jiaozhi[J]. *Forest Inventory and Planning*, 2018, 43(4): 25–29, 41.
- [25] 赵平, 曾小平, 孙谷畴. 陆生植物对 UV-B 辐射增量响应研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2004, 10(1): 122–127.
- Zhao P, Zeng XP, Sun GC. A review: Response of terrestrial plants to enhanced UV-B radiation[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2004, 10(1): 122–127.
- [26] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1135–1153.
- Chen YT, Xu ZZ. Review on research of leaf economics spectrum[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(10): 1135–1153.
- [27] Blonder B, Violle C, Enquist BJ. Assessing the causes and scales of the leaf economics spectrum using venation networks in *Populus tremuloides*[J]. *J Ecol*, 2013, 101(4): 981–989.
- [28] Schlichting CD, Levin DA. Phenotypic plasticity of annual Phlox: Tests of some hypotheses[J]. *Amer J Bot*, 1984, 71(2): 252–260.