

· 研究报告 ·

## 华中五味子叶表型可塑性及环境因子对叶表型的影响

杨贺雨<sup>1,3</sup>, 卫海燕<sup>2\*</sup>, 桑满杰<sup>1,2</sup>, 尚忠慧<sup>1,2</sup>, 毛亚娟<sup>1,2</sup>  
王小蕊<sup>1,3</sup>, 刘芳<sup>1,3</sup>, 顾蔚<sup>1,3\*</sup>

<sup>1</sup>陕西师范大学, 西北濒危药材资源开发国家工程实验室, 西安 710062; <sup>2</sup>陕西师范大学旅游与环境学院, 西安 710062

<sup>3</sup>陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062

**摘要** 表型可塑性是指同一基因型的生物个体在不同环境条件下产生不同表型的特性, 这一特性促使物种适应异质环境, 具有更宽的生态幅。居群和物种水平广义的表型可塑性研究可揭示植物在自然环境中的生态意义并丰富对植物种群分布的了解。华中五味子(*Schisandra sphenanthera*)是一种资源严重减少的常用野生药材物种, 对其进行研究和保护非常必要。叶是华中五味子主要的光合作用器官, 随环境改变叶表型有很大变化, 因此从居群水平上对华中五味子叶表型可塑性进行分析, 揭示叶表型可塑性大小, 探究环境因子对叶表型的影响, 可为华中五味子的保护提供依据。该研究运用GIS技术从较大尺度(9省市26县27个居群)对华中五味子叶表型可塑性进行分析, 并用表型可塑性指数和变异系数2种方法对叶表型可塑性进行评价, 运用隶属函数和最大熵模型将3类(土壤、气候和地形)13个环境因子对叶表型的影响进行分析。结果表明, 华中五味子7个叶表型(叶长、叶宽、叶柄长、叶面积、叶形指数、叶齿数和二级叶脉数)均存在可塑性, 其中叶面积可塑性最大, 叶形指数可塑性最小。3类环境因子中对叶表型影响最大的为土壤因子, 气候因子次之, 最小为地形因子。权重分析显示, 土壤全钾含量对叶长和叶面积影响最大, 有机碳含量、海拔、土壤全磷含量、坡度和年降水量分别对叶宽、叶柄长、叶形指数、叶齿数和二级叶脉数影响最大。研究结果表明, 对多个叶表型有影响的5个共有重要因子为土壤全钾含量、全磷含量、有机碳含量、年降水量和坡度, 它们与对应叶表型间的隶属函数多为高斯型, 具有最优值, 可通过人工控制达到最优值来促进其生长。该结果为华中五味子野生抚育和迁地种植提供理论参考。

**关键词** 环境因子, 最大熵模型, 隶属函数, 表型可塑性, 华中五味子, 权重

杨贺雨, 卫海燕, 桑满杰, 尚忠慧, 毛亚娟, 王小蕊, 刘芳, 顾蔚 (2016). 华中五味子叶表型可塑性及环境因子对叶表型的影响. 植物学报 51, 322–334.

任何生物都有其相对固定的形态和结构特征, 即表型(phenotype) (张睿等, 2014)。表型是基因型和环境因素共同作用的结果(王江民等, 2013)。表型可塑性(phenotypic plasticity)是指同一基因型的生物个体在不同环境条件下产生不同表型的特性(Bradshaw, 1965)。表型可塑性在植物中普遍存在(耿宇鹏等, 2004; 卓露等, 2014), 但并非所有的表型可塑性都是适应性的。适应性可塑性(adaptive plasticity)指在特定环境中能够增强生物的机能, 进而可以增加适合度的可塑性(Sultan, 1995)。表型可塑性可以增强物种的入侵能力, 促使物种适应异质环境, 具有更宽的生态幅(Rejmánek and Richardson, 1996; Sultan,

2000); 也可以增加某些非入侵物种的生存能力, 使其适应更广泛的生存环境。目前, 对表型可塑性的研究大多局限于入侵物种(张亦默等, 2008; Droste et al., 2010; 王坤等, 2010; Griffith et al., 2014), 而对于非入侵物种的研究较少(Pigliucci et al., 1998; Peltonen-Sainio et al., 2011; 朱燕华, 2013)。植物的表型可塑性受生物和非生物因子的综合影响, 如采食者、光照、营养、水分以及温度等。在全球气候变化的影响下, 植物的表型可塑性能否适应这种变化以及这些变化会对植物的可塑性造成怎样的影响值得关注(Sultan, 2000)。然而, 表型可塑性研究多为控制某种因子(如水分或光照)的梯度实验(褚延梅等, 2014;

收稿日期: 2015-02-12; 接受日期: 2015-09-07

基金项目: 国家自然科学基金(No.31070293)、国家十一五科技支撑计划(No.2006BAI06A13-06)和陕西省科学技术研究发展计划(No.2014K-01-02)

\* 通讯作者。E-mail: weihy@snnu.edu.cn; weigu@snnu.edu.cn

许建平等, 2014)或少数地区的采样研究(Peltonen-Sainio et al., 2011; 徐高峰等, 2013; 钟梦莹等, 2013), 缺乏大区域和大尺度自然条件下的研究(Sultan, 2010; Abraham et al., 2014)。广义的可塑性研究致力于不同物种或居群在其生态环境中的响应(Valladares et al., 2006; Gianoli and Valladares, 2012)。目前, 对表型可塑性的研究正逐步向广义的可塑性方向发展。例如, 采集同一植株上的种子(Valladares et al., 2006)、同一样地取材(王蕊等, 2012)、不同居群取样(卓露等, 2014; Lamarque et al., 2014)以及遗传分化较小的自然居群(刘晓等, 2011)等。居群和物种水平广义的表型可塑性研究可揭示其在自然环境中的生态意义并丰富对植物种群分布的了解。

华中五味子(*Schisandra sphenanthera*)属五味子科(Schisandraceae)五味子属(*Schisandra*)藤本植物, 主要分布于陕西、山西、甘肃、河南和湖北等地, 生于海拔600–3 000 m的湿润山坡或灌丛中(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1996)。其干燥成熟果实被称为南五味子, 具有收敛固涩、益气生津和补肾宁心之功效(中国药典委员会, 2010), 临床应用广泛, 具有很高的药用价值, 加上酿酒、食品和保健品等用途使其市场需求量不断增加。目前该资源已被过度掠夺式开采, 抢青采摘和砍藤取果等现象屡禁不止, 华中五味子目前已被我国纳入《国家重点保护野生药材物种名录》, 属于三级保护野生药材物种, 即资源严重减少的主要常用野生药材物种(顾蔚, 2010)。因此, 对华中五味子的研究和保护尤为重要。叶是植物对环境变化最敏感的功能性状之一, 可以体现植物对不同环境适应的显著性特征。叶作为植物光合作用和呼吸作用的主要器官(刘长柱等, 2015), 与周围环境联系紧密, 是植物体暴露于大气环境中面积最大的器官, 对环境因子的变化敏感(李颖等, 2014)。研究表明, 叶柄长、叶面积和叶齿数分别随着海拔、水分和温度的增加而增加(Royer et al., 2008; 陈勇等, 2013; Böhnke and Bruehlheide, 2013), 其变化都与生理功能和植物的生长密切相关。华中五味子分布区跨越多个省, 海拔跨度也较大, 不同采样地的叶表型具有多样性(顾蔚, 2010), 叶表型随环境改变表现出巨大的变化。表型差异和变化将会影响其生理功能, 研究叶

表型可塑性不仅可以揭示环境变化对植物的影响和植物的生态适应性(苗艳明等, 2014), 而且可为叶生理生态功能研究奠定基础, 从而为植物的生存和保护提供帮助。

本文基于GIS (geographic information system)技术, 运用隶属函数(membership function)和最大熵模型(maximum entropy model), 在较大尺度和居群水平上对华中五味子叶表型可塑性进行分析, 旨在揭示叶表型可塑性, 探究环境因子对叶表型的影响, 为华中五味子的保护利用提供依据。

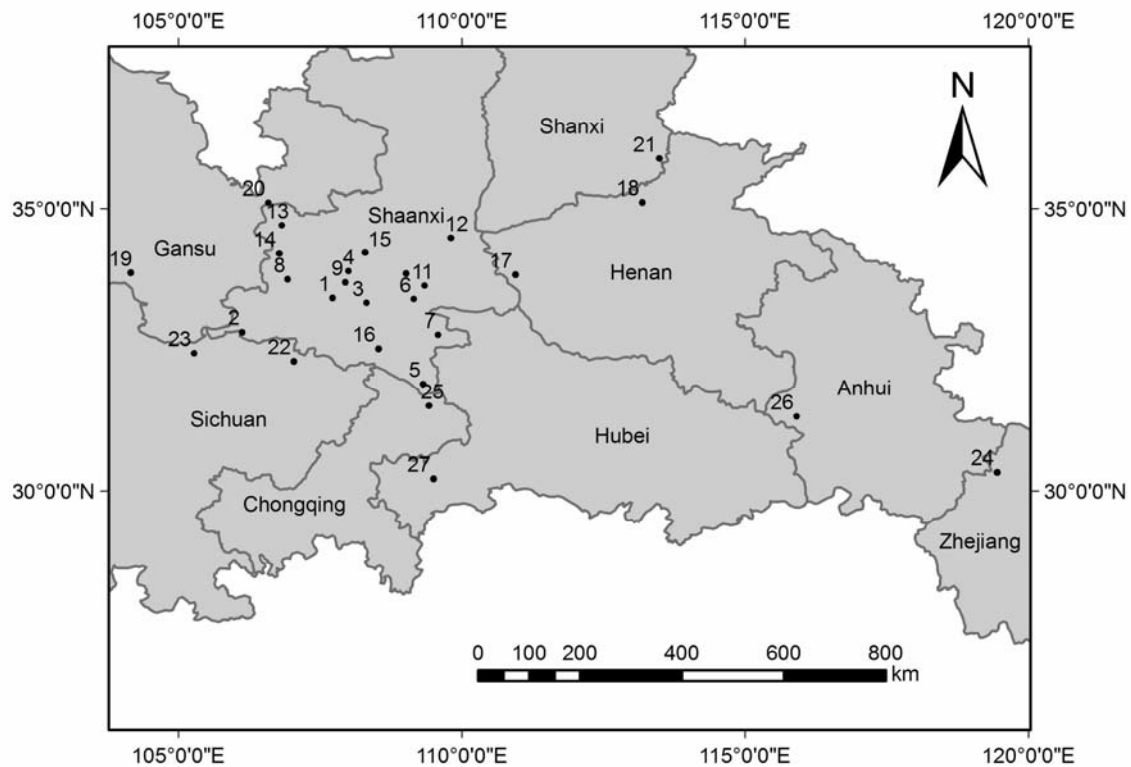
## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

通过查阅文献(中国科学院西北植物研究所, 1974; 中国科学院中国植物志编辑委员会, 1996), 确定华中五味子在全国的分布区。根据覆盖全国主要华中五味子分布区的原则制定采样计划。于2007年8月至2011年9月采样, 采样区域涵盖陕西、河南、甘肃、山西、四川、重庆、浙江、安徽和湖北9省市26县27个华中五味子天然居群(营盘和凤镇同属陕西柞水县)(图1)。每个天然居群采集10–25株, 共采集447株。每株随机选取10片成熟、健康且完整的叶(江建华等, 2009)。根据华中五味子叶生长和形态特征, 测量7个表型: 叶长(leaf length, LL)、叶宽(leaf width, LW)、叶柄长(petiole length, PL)、叶形指数(leaf shape index, LSI)、叶面积(leaf area, LA)、叶齿数(number of leaves teeth, NLT)和二级叶脉数(number of secondary veins, NSV)。

### 1.2 环境数据来源

气候数据(bio1–bio19)由人地系统专题数据库(TDHES, <http://www.data.ac.cn>)提供。地形数据中海拔(above sea level, ASL)由采样时GPS准确定位测量, 坡度(slope, SLOP)和坡向(aspect, ASPE)以及土壤数据中的土壤pH值(PH)、全氮含量(total nitrogen content, TN)、全磷含量(total phosphorus content, TP)、全钾含量(total kalium content, TK)和有机碳含量(total organic carbon content, TOC)来自寒区旱区科学数据中心(<http://westdc.westgis.ac.cn/>)。



审图号: GS(2016)337号

图1 华中五味子采样点分布

1: 陕西茅坪(SN-MP); 2: 陕西宁强(SN-NQ); 3: 陕西宁陕(SN-NS); 4: 陕西太白(SN-TB); 5: 陕西镇坪(SN-ZP); 6: 陕西镇安(SN-ZA); 7: 陕西旬阳(SN-XY); 8: 陕西留坝(SN-LB); 9: 陕西佛坪(SN-FP); 10: 陕西营盘(SN-YP); 11: 陕西凤镇(SN-FZ); 12: 陕西华县(SN-HX); 13: 陕西陇县(SN-LX); 14: 陕西凤县(SN-FX); 15: 陕西眉县(SN-MX); 16: 陕西紫阳(SN-ZY); 17: 河南卢氏(HN-LS); 18: 河南修武(HN-XW); 19: 甘肃舟曲(GS-ZQ); 20: 甘肃华亭(GS-HT); 21: 山西陵川(SX-LC); 22: 四川南江(SC-NJ); 23: 四川青川(SC-QC); 24: 浙江临安(ZJ-LA); 25: 重庆巫溪(CQ-WX); 26: 安徽金寨(AH-JZ); 27: 湖北恩施(HB-ES)

Figure 1 Map of sampling sites of *Schisandra sphenanthera*

1: Maoping in Shaanxi (SN-MP); 2: Ningqiang in Shaanxi (SN-NQ); 3: Ningshan in Shaanxi (SN-NS); 4: Taibai in Shaanxi (SN-TB); 5: Zhenping in Shaanxi (SN-ZP); 6: Zhen'an in Shaanxi (SN-ZA); 7: Xunyang in Shaanxi (SN-XY); 8: Liuba in Shaanxi (SN-LB); 9: Foping in Shaanxi (SN-FP); 10: Yingpan in Shaanxi (SN-YP); 11: Fengzhen in Shaanxi (SN-FZ); 12: Huaxian in Shaanxi (SN-HX); 13: Longxian in Shaanxi (SN-LX); 14: Fengxian in Shaanxi (SN-FX); 15: Meixian in Shaanxi (SN-MX); 16: Ziyang in Shaanxi (SN-ZY); 17: Lushi in Henan (HN-LS); 18: Xiuwu in Henan (HN-XW); 19: Zhouqu in Gansu (GS-ZQ); 20: Huating in Gansu (GS-HT); 21: Lingchuan in Shanxi (SX-LC); 22: Nanjiang in Sichuan (SC-NJ); 23: Qingchuan in Sichuan (SC-QC); 24: Lin'an in Zhejiang (ZJ-LA); 25: Wuxi in Chongqing (CQ-WX); 26: Jinzhai in Anhui (AH-JZ); 27: Enshi in Hubei (HB-ES)

### 1.3 研究方法

分别对各个居群内和居群间叶表型数据作单因素方差分析(ANOVA)。表型可塑性指数(phenotypic plasticity index, PPI)用来解释表型可塑性的大小。

$$PPI = (MAX-MIN)/MAX$$

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取值为0–1 (王蕊等, 2012; Böhnke

and Bruehlheide, 2013), 其值越大表示表型可塑性越大。通过PPI计算叶表型可塑性大小, 并与常用的表型可塑性指标变异系数(coefficient of variation, CV) (CV=标准差/平均值)比较。

计算所用软件为SPSS 13.0。

使用GIS技术对收集的环境数据进行空间栅格化。应用ArcGIS 9.3软件将采样点的经纬度转化成图层数据, 并以此数据为基础通过DivaGIS 7.5.0提取

采集点的环境因子数据。由于气候因子数量较多(19个), 且因子之间的相关性较强, 可能会对评价结果产生一定影响(Dormann et al., 2007; Jaryan et al., 2013)。因此先用SPSS 13.0对19个气候因子进行相关性分析, 在相关系数大于等于0.8的2个因子中选择1个(Yang et al., 2013), 最终筛选出5个气候因子, 包括年平均温度(annual mean temperature, bio1)、平均日较差(mean diurnal range, bio2)、温度季节性变动(temperature seasonality, bio4)、年降水量(annual precipitation, bio12)和降水季节性变动(precipitation seasonality, bio15), 加上5个土壤因子及3个地形因子, 总计3类13个环境因子。

依据华中五味子叶各表型性状与环境因子间的关系, 拟合二者间的回归曲线, 参考隶属函数特点(胡宝清, 2010; Lu et al., 2012; 郭彦龙等, 2013), 拟合各评价因子的隶属函数。将每个样点的原始统计数据导入隶属函数公式, 把不规则分布和有单位的原始数值转化为无量纲差异的隶属度, 从而实现原始统计数据的标准化。利用环境因子变异程度以最大熵模型(Weber, 2011)计算各环境因子的权重, 即经标准化后因子变异程度越大, 熵值越小, 说明该因子提供的信息量越大, 权重也应越大(Lu et al., 2012; 郭彦龙等, 2013), 以此来判断环境因子对叶表型的影响。

## 2 结果与讨论

### 2.1 华中五味子叶表型可塑性分析

居群内方差分析显示, 叶长(LL)、叶面积(LA)和叶宽(LW)在27个居群内均存在显著差异( $P<0.05$ )或极显著差异( $P<0.01$ ); 叶柄长(PL)、叶形指数(LSI)和二级叶脉数(NSV)除在某一居群(分别为四川南江、陕西紫阳和四川青川)无显著差异外, 在其余各居群内均存在差异; 叶齿数(NLT)则在多个居群内无显著差异(表1)。7个叶表型性状在居群间均存在极显著差异( $P<0.01$ ) (表2)。由此可认为华中五味子叶表型具有可塑性。表型可塑性大小用表型可塑性指数(PPI)和变异系数(CV)表示, LA的PPI (0.49)最大, NLT的PPI (0.43)次之, LSI的PPI (0.27)最小(图2A)。叶表型可塑性大小排序为LA>NLT>NSV>PL>LW>LL>LSI。对于指标CV的分析结果(图2B)与PPI基本一致, 除PL (25.95%)表型可塑性仅小于LA (26.86%)外, 其余表型可塑性排

序均与PPI结果一致。这说明2种表型可塑性分析方法的结果相似。在华中五味子叶表型性状中, LA表型可塑性最大, LSI表型可塑性最小。

### 2.2 环境因子对华中五味子叶表型的影响

#### 2.2.1 3类环境因子对叶表型的影响

环境因子对各表型影响的平均权重越大, 表明环境因子对叶表型影响越大。3类因子的权重依次为土壤因子(60.14%)>气候因子(23.58%)>地形因子(16.28%)。其中, 土壤因子中全钾含量(TK)平均权重(22.46%)最大, 土壤有机碳含量(TOC)和全磷含量(TP)对叶表型影响的平均权重均大于10%, 全氮含量(TN)平均权重(2.57%)最小。气候因子中, 年降水量(bio12)平均权重(8.20%)最大, 年平均温度(bio1) (6.66%)次之, 温度季节性变动(bio4)、降水季节性变动(bio15)和平均日较差(bio2)的平均权重均小于5%。地形因子中, 坡度(SLOP)平均权重最大, 海拔(ASL)次之, 坡向(ASPE)最小(图3)。这些结果表明, 土壤因子对华中五味子叶表型的影响最大, 气候因子次之, 地形因子对叶表型的影响最小。其中TK是对叶表型影响最大的因子, ASPE是影响最小的因子。

土壤因子中对7个叶表型平均权重最大为TK (34.82%), TK对LL、LA和PL表型影响较大, 其次为TP (24.45%), TP对NLT、LSI、PL和LW表型影响较大, TOC对LW、LA和LL表型影响超过平均值(18.31%), PH对NSV表型影响最大, TN对各表型影响的权重均小于10% (图4A)。气候因子中, bio1对PL、NLT、LL和LW表型影响都较大且超过平均值(27.23%), bio12对NSV和LW表型影响最大, bio2和bio4分别对LA和LSI表型有较大影响, bio15对各表型影响的平均权重最小(11.48%) (图4B)。地形因子中, SLOP对LL、LSI和NLT表型影响的权重超过平均值(46.54%), ASL对PL、NSV、LA和LW表型影响较大, ASPE只对LA和LW表型有较大影响(图4C)。

#### 2.2.2 影响叶表型的重要因子

本文将累积权重大于90%的因子作为影响该表型的重要因子(important factor)。结果表明(表3), 影响LL表型的重要因子有3个, 分别为TK、TOC和SLOP, 其中TK单独权重已达68.83%; 影响NSV表型的重要因子有4个(bio12、PH、TK和TOC), 其中bio12对NSV

表1 华中五味子居群内的叶表型方差分析结果

Table 1 Results of ANOVA analyses of leaf phenotypes within populations in *Schisandra sphenanthera*

Populations <sup>a</sup>	df	LL		LW		PL		LA		LSI		NLT		NSV	
		MS	F value	MS	F value	MS	F value	MS	F value	MS	F value	MS	F value	MS	F value
SN-MP	14	5.30	2.81**	2.49	4.36**	1.24	2.33**	234.71	4.30**	0.16	1.906*	22.42	5.15**	21.33	14.36**
SN-NQ	9	8.73	9.80**	2.60	8.56**	1.27	4.22**	241.30	10.67**	0.27	3.89**	13.65	5.30**	12.63	9.93**
SN-NS	19	12.37	7.28**	4.27	9.61**	2.98	10.82**	511.60	9.63**	0.22	3.09**	16.36	5.01**	34.95	24.81**
SN-TB	16	13.98	5.98**	3.61	6.27**	2.42	5.18**	600.34	7.06**	0.29	3.06**	31.66	3.80**	4.90	4.75**
SN-ZP	24	8.76	4.27**	3.75	7.36**	1.13	3.21**	398.01	7.46**	0.28	2.085*	10.84	3.19**	7.29	3.89**
HN-LS	19	4.25	2.62**	2.63	4.56**	3.25	7.60**	191.05	3.19**	0.08	4.56**	3.33	<b>1.42</b>	1.99	3.73**
HN-XW	19	10.90	6.23**	4.46	7.35**	4.86	6.92**	448.17	6.89**	0.25	6.34**	8.02	10.71**	8.81	21.20**
GS-ZQ	19	4.93	5.45**	3.29	6.82**	2.09	4.93**	235.73	4.94**	0.24	10.32**	3.47	3.15**	5.43	8.25**
SX-LC	16	6.92	5.20**	5.01	11.28**	3.20	5.87**	347.08	8.71**	0.40	6.87**	1.32	3.645*	2.91	3.76**
SC-NJ	19	8.49	6.96**	3.12	6.07**	4.48	<b>1.47</b>	197.54	6.46**	0.53	8.17**	7.04	5.24**	1.56	3.54**
SC-QC	19	8.66	9.59**	1.79	4.29**	1.45	4.07**	155.13	5.87**	0.34	8.08**	1.51	<b>1.37</b>	0.65	<b>0.93</b>
SN-ZA	19	5.57	5.42**	3.02	6.83**	1.65	5.92**	237.55	5.45**	0.13	9.22**	2.14	3.89**	2.02	3.42**
SN-XY	19	5.34	5.36**	3.59	11.05**	1.59	3.18**	311.40	10.16**	0.15	3.88**	3.23	2.039*	4.04	4.51**
SN-LB	18	7.59	8.04**	5.58	13.70**	2.20	5.42**	349.77	10.91**	0.18	6.65**	8.53	14.65**	3.19	7.96**
SN-FP	19	5.06	9.48**	1.90	14.08**	2.67	2.44**	156.47	11.57**	0.28	10.41**	2.16	<b>1.78</b>	29.72	1.00**
SN-YP	9	6.20	5.48**	3.59	6.69**	1.98	3.37**	164.29	4.16**	0.70	10.22**	3.03	1.80**	3.39	7.86**
SN-FZ	13	7.28	7.55**	5.00	10.18**	3.21	10.27**	353.67	10.35**	0.27	6.31**	3.04	<b>1.87</b>	3.00	5.903**
SN-HX	9	8.72	5.37**	3.39	6.58**	4.29	6.19**	367.31	5.71**	0.16	6.66**	10.11	20.85**	1.65	3.10**
SN-LX	10	12.20	9.12**	2.82	3.91**	3.27	4.32**	378.26	6.18**	0.27	3.98**	9.06	<b>16.55</b>	3.43	7.253**
SN-FX	9	10.70	15.19**	9.47	26.50**	1.63	3.42**	943.12	31.33**	0.15	4.04**	0.69	<b>1.01</b>	3.75	11.16**
ZJ-LA	10	21.23	6.55**	5.90	5.67**	1.09	3.12**	1168.80	6.00**	0.13	5.30**	3.60	4.32**	2.27	2.72**
CQ-WX	14	15.17	6.84**	6.64	10.91**	4.90	16.15**	592.90	8.20**	0.20	5.56**	6.47	4.77**	2.44	4.90**
AH-JZ	10	19.67	8.93**	9.29	11.94**	2.82	11.10**	1101.73	11.89**	0.35	5.77**	11.65	19.38**	6.71	18.51**
GS-HT	9	21.70	8.12**	8.99	11.72**	2.62	5.13**	818.39	9.44**	0.86	8.75**	2.82	3.83*	2.89	4.56**
HB-ES	15	4.09	3.97**	6.19	10.36**	3.66	8.80**	397.61	8.93**	0.34	5.39**	6.77	<b>4.47</b>	2.21	3.16**
SN-MX	14	14.56	15.60**	2.16	6.25**	2.64	6.21**	400.21	12.39**	0.44	11.28**	3.23	<b>1.71</b>	8.51	17.20**
SN-ZY	14	4.99	2.33**	3.26	2.78**	1.24	1.82**	264.18	3.45**	0.07	<b>1.02</b>	0.30	<b>0.19</b>	3.58	5.19**

a居群缩写同图1。LL: 叶长; LW: 叶宽; PL: 叶柄长; LA: 叶面积; LSI: 叶形指数; NLT: 叶齿数; NSV: 二级叶脉数。无显著差异的F值加粗表示。 \*\*  $P<0.01$ ; \*  $P<0.05$

a The abbreviations of populations see Figure 1. LL: Leaf length; LW: Leaf width; PL: Petiole length; LA: Leaf area; LSI: Leaf shape index; NLT: Number of leaves teeth; NSV: Number of secondary veins. The F values which have no significant different are marked in bold. \*\*  $P<0.01$ ; \*  $P<0.05$

影响最大(43.38%); 影响LA表型的重要因子有6个(TK、TOC、ASL、ASPE、TP和bio2); TP、PH、TK、bio4、TOC、SLOP和TN 7个因子为LSI表型的重要因子; 影响LW、PL和NLT表型的重要因子均为8个, 其中有4个(TP、TK、bio1和bio12)为共同影响这3个叶表型的环境因子(表3)。以上结果说明各类环境因子中均有影响叶表型的重要因子, 各类因子共同影响华

中五味子叶表型。

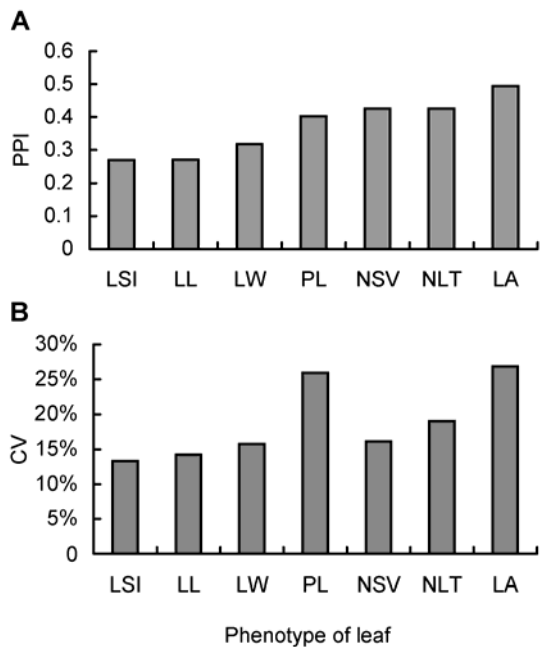
2.2.3 影响多个叶表型的共有重要因子

在影响华中五味子叶表型的重要因子中, 有些环境因子同时影响多个叶表型, 我们将这些因子称为共有重要因子(common important factor)。其中, TK是影响全部7个叶表型的重要因子, TP和TOC对5个叶表型

**表2** 华中五味子居群间的叶表型方差分析结果  
**Table 2** Results of ANOVA analyses of leaf phenotypes among populations in *Schisandra sphenanthera*

Phenotype	Range	Mean value	Mean square	df	F
LL (cm)	7.03	8.21	8.01	26	8.66**
LW (cm)	8.39	5.19	3.36	26	6.86**
PL (cm)	7.55	2.71	2.77	26	8.00**
LA (cm <sup>2</sup> )	53.92	28.55	309.22	26	7.31**
LSI	1.26	1.60	0.29	26	10.29**
NLT	9.30	9.02	9.56	26	7.31**
NSV	8.40	7.80	17.70	26	18.46**

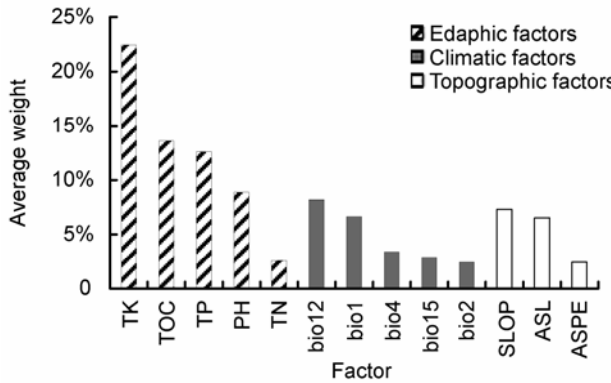
LL、LW、PL、LA、LSI、NLT和NSV同表1。 \*\*  $P<0.01$   
LL、LW、PL、LA、LSI、NLT and NSV see Table 1. \*\*  $P<0.01$



**图2** 华中五味子叶表型可塑性指数(PPI)和变异系数(CV)  
LL、LW、PL、LA、LSI、NLT和NSV同表1。

**Figure 2** The phenotypic plasticity index (PPI) and coefficient of variation (CV) of leaves in *Schisandra sphenanthera*  
LL, LW, PL, LA, LSI, NLT and NSV see Table 1.

有重要影响, bio12和SLOP对4个叶表型有重要影响(表3), 表明这些环境因子对叶表型总体影响大。为了进一步理解叶表型随环境变化的趋势, 我们对这5个共有重要因子(TK、TP、TOC、bio12和SLOP)与表型之间的关系作了进一步分析, 得到其与对应表型间



**图3** 环境因子对华中五味子叶表型影响的平均权重  
bio1: 年平均温度; bio2: 平均日较差; bio4: 温度季节性变动; bio12: 年降水量; bio15: 降水季节性变动; ASL: 海拔; SLOP: 坡度; ASPE: 坡向; PH: 土壤pH值; TN: 全氮含量; TP: 全磷含量; TK: 全钾含量; TOC: 有机碳含量

**Figure 3** The average weight of environmental factors on leaf phenotypes in *Schisandra sphenanthera*  
bio1: Annual mean temperature; bio2: Mean diurnal range; bio4: Temperature seasonality; bio12: Annual precipitation; bio15: Precipitation seasonality; ASL: Above sea level; SLOP: Slope; ASPE: Aspect; PH: pH value; TN: Total nitrogen content; TP: Total phosphorus content; TK: Total kalium content; TOC: Total organic carbon content

的隶属函数和最优值(叶表型值达到最大时对应的环境因子的值)(表4)。用Matlab 2011对各因子的隶属函数进行误差检验, 得到隶属函数的拟合度为75%–99%(表4)。隶属函数的平均值超过85%, 说明其准确可用。根据环境因子与叶表型的关系, 拟合的函数多为高斯型(有最优值)。如TK对7个叶表型的隶属函数均为高斯型, 且大多为一次高斯函数, 说明随着TK含量的增加叶表型值先增加后减少, LSI和LL表型虽有波动但仍遵循这一趋势。当TK为1.50%时, LW、LA和LL值达到最大; 当TK为0.87%时, LSI和NLT达到最大, PL和NSV随着TK增大而逐渐增大; 当TK达到1.90%和1.70%时, PL和NSV表型分别达到最大, 之后则随着TK的增加而减小(表4)。TOC与LW、LSI、NSV和LL表型, SLOP与LSI、NLT、PL和LL表型, TP与LSI、PL和LA表型, 以及bio12与NLT、PL和NSV表型的隶属函数也都为高斯型(表4)。环境因子与叶表型间也呈现类似趋势。

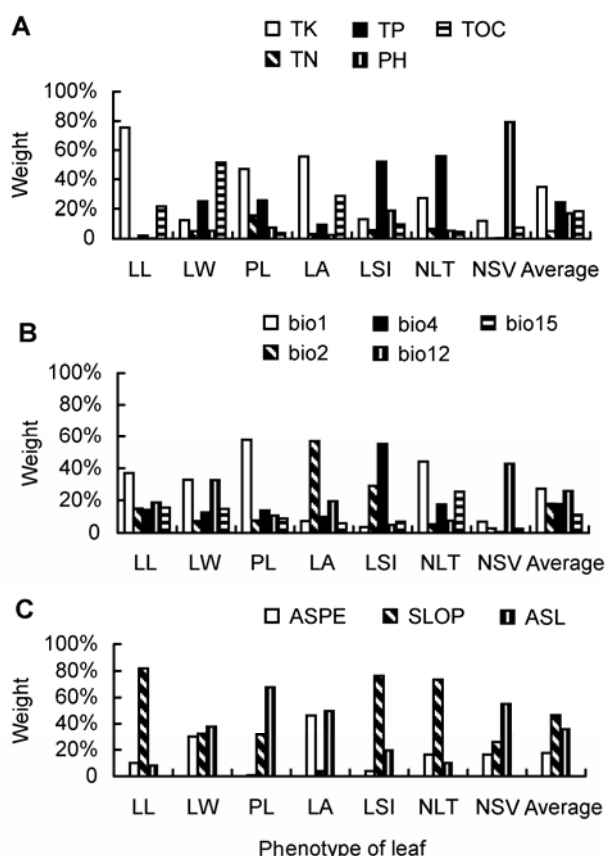


图4 土壤因子(A)、气候因子(B)和地形因子(C)对华中五味子叶表型影响的权重

LL、LW、PL、LA、LSI、NLT和NSV同表1。TK、TN、TP、PH、TOC、bio1、bio2、bio4、bio12、bio15、ASPE、SLOP和ASL同图3。

Figure 4 The weight of edaphic factors (A), climatic factors (B) and topographical factors (C) on leaf phenotypes in *Schisandra sphenanthera*

LL, LW, PL, LA, LSI, NLT and NSV see Table 1. TK, TN, TP, PH, TOC, bio1, bio2, bio4, bio12, bio15, ASPE, SLOP and ASL see Figure 3.

## 2.3 讨论

### 2.3.1 叶表型可塑性

华中五味子为雌雄异株、风媒或虫媒授粉、广域分布的物种。AFLP分子标记研究显示, 华中五味子居群内遗传变异占总变异的86.51%, 居群间的遗传变异占13.49% (顾蔚, 2010), 表明华中五味子遗传变异主要存在于居群内, 居群间遗传变异很小。本研究方差

分析结果显示, 除NLT外, 其余6个叶表型在27个居群内和居群间几乎都存在显著或极显著差异(表1, 表2), 可认为影响NLT的主要因素为环境(居群间差异极显著, 而9个居群内差异不显著)。而除NLT外的6个叶表型受遗传和环境因素的影响都较大, 居群内的差异可能主要来自遗传变异(86.51%), 居群间的变异则主要源于环境的差异。这与顾蔚(2010)的研究结果一致。环境对表型变异有很大影响(张翠仙等, 2014)。累积权重表明环境因子对叶表型有重要影响(表3), 尤其是5个共有重要因子。综上可知, 华中五味子居群间叶表型差异主要源于环境影响, 说明华中五味子叶表型具有可塑性, 这与独叶草(*Kingdonia uniflora*)叶中的研究结果(刘晓等, 2011)相一致。华中五味子叶表型的可塑性可能使其能够适应更广阔的环境。进一步探讨共有重要环境因子对华中五味子叶表型的影响, 找到最适环境因子, 对于其就地保护和迁地种植具有重要意义。

### 2.3.2 叶面积(LA)和叶柄长(PL)表型可塑性及其主要影响因素

研究表明, 华中五味子叶表型具有可塑性, 居群间差异均达到极显著水平。其中LA表型可塑性最大(图2), 影响LA表型的主要环境因子为TK、bio2、ASL和ASPE (图4)。钾是植物必需的大量元素之一, 可促进光合作用和物质运输等(潘瑞炽等, 1994; 姜存仓等, 2011), 对叶有十分重要的作用。ASL和ASPE主要影响温度和光照(王志恒等, 2004)。温度可影响叶面积, 这与肖春旺等(2001)对柠条(*Caragana intermedia*)和杨柴(*Hedysarum mongolicum*)的研究结果一致。PL表型可塑性也较大, 这与罗成等(2010)对华中五味子PL的研究结果一致。进一步分析得出影响PL的主要环境因子为TK、bio1和ASL (图4)。华中五味子随海拔升高叶柄变长, 与五列木(*Pentaphylax euryoides*)相似(陈勇等, 2013)。影响LA和PL表型的各环境因子主要通过影响光合作用和水分运输起作用。当海拔、温度和光照适合时, 植物通过增加叶面积来获得更高的光能利用率(刘柿良等, 2013; Böhnke and Bruehlheide, 2013)。这种适应特性与许多草类相同, 如三裂叶豚草(*Ambrosia trifida*)和叉花草(*Difflugosa colorata*) (王蕊等, 2012; 杨秉建等, 2014)。水分供应

表3 环境因子对华中五味子叶表型影响的累积权重

Table 3 The cumulative weight of environmental factors on leaf phenotype in *Schisandra sphenanthera*

Factors	Phenotypes' cumulative weight						
	LL	LW	PL	LA	LSI	NLT	NSV
TK	68.83%	70.92%	43.92%	41.06%	64.25%	87.10%	86.75%
TOC	88.62%	40.85%	99.68%	62.39%	80.33%	100.00%	90.38%
SLOP	93.71%	93.22%	71.28%	98.82%	86.54%	23.48%	98.88%
TP	95.84%	60.79%	80.15%	86.14%	39.75%	68.24%	99.88%
bio1	96.79%	75.49%	58.36%	99.47%	99.68%	45.37%	93.88%
ASPE	97.41%	97.25%	100.00%	79.10%	100.00%	82.07%	99.32%
ASL	97.91%	91.08%	27.72%	71.05%	97.21%	94.12%	95.45%
bio12	98.40%	80.04%	91.53%	97.26%	99.10%	90.88%	43.38%
bio15	98.80%	95.27%	96.40%	100.00%	98.30%	57.94%	98.18%
bio2	99.18%	100.00%	98.32%	91.12%	95.63%	96.87%	96.83%
bio4	99.55%	98.97%	88.84%	98.14%	72.85%	76.86%	99.65%
PH	99.86%	84.43%	94.16%	95.56%	54.14%	99.12%	80.90%
TN	100.00%	88.58%	85.46%	93.61%	91.10%	98.12%	100.00%

TK、TOC、TP、PH、TN、bio12、bio1、bio4、bio15、bio2、SLOP、ASL和ASPE同图3。LL、LW、PL、LA、LSI、NLT和NSV同表1。

TK, TOC, TP, PH, TN, bio12, bio1, bio4, bio15, bio2, SLOP, ASL and ASPE see Figure 3. LL, LW, PL, LA, LSI, NLT and NSV see Table 1.

充足也会增加叶面积(徐高峰等, 2013), 促进植物充分利用有利的环境因子。叶柄可以供给叶片蒸腾作用所散失的水分, 同时对叶片进行支撑和扭转, 避免叶片相互遮蔽(刘柿良等, 2013), 使之更好地接受光照, 促进生长。

2.3.3 叶齿数(NLT)和二级叶脉数(NSV)表型可塑性及其主要影响因素

以往对叶表型的研究多为叶长、叶宽和叶面积, 而本研究又增加了NLT和NSV表型, 二者也具有较大的可塑性(图2)。NLT和NSV平均值分别为9.02和7.80 (表2), 而两者极差分别达到9.30和8.40, 变异范围较大。影响NLT和NSV权重最大的气候因子分别是bio1和bio12 (图4B)。华中五味子NLT随bio1的升高而增多, 这与加州黑栎(*Quercus kelloggii*)和红花槭(*Acer rubrum*)的研究结果(Royer et al., 2008)不同。加州黑栎NLT与温度无明显关系。红花槭NLT与温度呈明显负相关, 低温下红花槭有较大叶面积, 随之NLT也较大。叶齿被认为是植物散失水分的导管(Royer et al., 2005)。温度升高时, 华中五味子以散失更多水分来

保证叶片温度的稳定, 因此高温下华中五味子叶齿数较多。叶脉的主要功能是物质运输和支撑作用(李乐等, 2013)。二级叶脉越多, 植物运输水分和养分的能力越强, 植物生长越旺盛。本研究表明, bio12越大, 华中五味子的二级叶脉越多(图4B), 这与华中五味子喜湿润气候的特点相符。

2.3.4 3类环境因子对叶表型的影响比较

植物固着生长, 缺少真正意义上的行为, 不能像动物一样趋利避害, 因此可塑性在植物适应环境过程中发挥重要作用(Schlichting, 1986)。土壤为植物提供了生长的基质和营养来源(陆建忠等, 2005), 土壤的差异对植物的影响直接且重要。本研究结果(图3)显示, 土壤因子对华中五味子叶表型的影响最大(60.14%), 其中TK、TOC和TP对叶表型的影响相对较高。在5个共有重要因子(TK、TP、TOC、bio12和SLOP)中, 有3个为土壤因子(表4), 再次证明土壤因子对叶表型的影响最大。有研究表明, 水分和温度对植物光合作用有显著影响(郭亚奇等, 2011; 战伟等, 2012; 钟楚等, 2012; 闫慧等, 2013), 而叶是植物最重要的光合器



表4 共有重要因子与华中五味子叶表型的隶属函数、拟合度和最优值  
Table 4 The membership function, fitting degree and optimum value of the common important factors with leaf phenotypes in *Schisandra sphenanthera*

Phenotype	TK			TP			TOC		
	Membership function	Fitting degree	Optimum value (%)	Membership function	Fitting degree	Optimum value (%)	Membership function	Fitting degree	Optimum value (%)
LW	$y = e^{-\left(\frac{x-170.2}{196.7}\right)^2}$	77%	1.50	$y = -0.0006528x^3 + 0.2199x^2 + 6.13$	87%	—	$y = 0.839 \times e^{-\left(\frac{x-1289}{5929}\right)^2} + 270.896 \times e^{-\left(\frac{x-5746}{2414}\right)^2}$	99%	1.0
LSI	$y = e^{-\left(\frac{x-277.7}{435.6}\right)^2} + 0.117 \times e^{-\left(\frac{x-114.6}{23.1}\right)^2}$	90%	0.87	$y = e^{-\left(\frac{x-11.97}{32.61}\right)^2}$	92%	0.03	$y = e^{-\left(\frac{x-52.84}{101.6}\right)^2}$	98%	3.8
NLT	$y = e^{-\left(\frac{x-260.8}{1448}\right)^2}$	95%	0.87	$y = -0.04613x + 9.38$	88%	—	—	—	—
PL	$y = e^{-\left(\frac{x-219.3}{267}\right)^2}$	85%	1.90	$y = e^{-\left(\frac{x-6.508}{52.11}\right)^2}$	87%	0.04	—	—	—
LA	$y = e^{-\left(\frac{x-106.2}{327.8}\right)^2}$	85%	1.50	$y = 0.884 \times e^{-\left(\frac{x-13.43}{321}\right)^2} + 0.19 \times e^{-\left(\frac{x-3.939}{0.5673}\right)^2}$	99%	0.06	$y = 0.0029x^2 - 0.316x + 35.767$	80%	—
NSV	$y = e^{-\left(\frac{x-145.4}{382.6}\right)^2}$	94%	1.70	—	—	—	$y = 0.121 \times e^{-\left(\frac{x-13.67}{13.74}\right)^2} + e^{-\left(\frac{x-38.13}{99.61}\right)^2}$	99%	1.2
LL	$y = 0.436 \times e^{-\left(\frac{x-160.9}{35.11}\right)^2} + 0.582 \times e^{-\left(\frac{x-244}{97.62}\right)^2}$ $+ 0.775 \times e^{-\left(\frac{x-108.6}{3322}\right)^2}$	99%	1.50	—	—	—	$y = 0.3897 \times e^{-\left(\frac{x-14.12}{29.25}\right)^2} + 0.655 \times e^{-\left(\frac{x-24.54}{1.365}\right)^2}$	81%	1.0

Phenotype	bio12			SLOP		
	Membership function	Fitting degree	Optimum value (mm)	Membership function	Fitting degree	Optimum value (°)
LW	$y = 0.0000059x^2 - 0.0124x + 11.293$	85%	—	—	—	—
LSI	—	—	—	$y = 0.997 \times e^{-\left(\frac{x-12.64}{8.391}\right)^2} + 0.178 \times e^{-\left(\frac{x-6.145}{1.987}\right)^2} +$ $0.748 \times e^{-\left(\frac{x-0.9717}{4.916}\right)^2}$	95%	15.21
NLT	$y = 0.203 \times e^{-\left(\frac{x-1405}{218.8}\right)^2} + 0.021 \times e^{-\left(\frac{x-935.7}{28.4}\right)^2} +$ $0.042 \times e^{-\left(\frac{x-1098}{111.1}\right)^2} + 0.865 \times e^{-\left(\frac{x-551.8}{2941}\right)^2}$	97%	1444	$y = e^{-\left(\frac{x-11.13}{8.885}\right)^2} + 0.641 \times e^{-\left(\frac{x-1.311}{5.064}\right)^2}$	80%	3.91
PL	$y = 0.397 \times e^{-\left(\frac{x-609.9}{276.8}\right)^2} + 0.804 \times e^{-\left(\frac{x-1403}{1436}\right)^2}$	96%	862	$y = e^{-\left(\frac{x-5.966}{11.71}\right)^2}$	76%	6.73
LA	—	—	—	—	—	—
NSV	$y = e^{-\left(\frac{x-4870}{3902}\right)^2} + 0.081 \times e^{-\left(\frac{x-652}{184.1}\right)^2}$	97%	1565	—	—	—
LL	—	—	—	$y = 0.982 \times e^{-\left(\frac{x-4.307}{7.439}\right)^2} + 0.711 \times e^{-\left(\frac{x-13.65}{4.762}\right)^2}$	86%	15.21

LL、LW、PL、LA、LSI、NLT和INSV同表1。TK、TP、TOC、bio12和SLOP同图3。—：缺失值  
LL、LW、PL、LA、LSI、NLT and NSV see Table 1. TK, TP, TOC, bio12 and SLOP see Figure 3. —: The missing value

官,即水分和温度对叶有重要影响。本实验结果显示,气候因子对叶表型影响的权重为23.58%,其中bio12和bio1对叶表型影响较大,可见此结果与上述相关研究具有一致性。地形因子权重(16.28%)最少,相比土壤和气候因子其对叶表型的影响较小。

### 2.3.5 影响叶表型的重要因子及其意义

通常认为,累积贡献率达到80%–85%,事物基本可以得到解释或评价(Siddiqui et al., 2010; 朱建平, 2012)。本研究为了更好地解释环境因子对表型的影响,将累积权重大于90%的因子作为重要因子。结果显示,对每个叶表型影响的重要因子均有多个(表3),这些因子共同作用对叶表型产生影响,其中TK对7个叶表型均有重要影响,TP和TOC对5个表型有重要影响,bio12和SLOP对4个叶表型有重要影响(表3)。对上述共有重要因子与叶表型的隶属函数分析表明,随着TK含量的增高,叶表型值先增加后减少,TP、TOC、bio12和SLOP也与多个叶表型呈类似趋势。当这些因子达到最优值时,表型值达到最大,因此可以通过控制这些因子来促进华中五味子的生长。研究表明,对华中五味子叶表型起重要作用的因子大多可以人为控制。例如,土壤养分含量(TK、TP和TOC)可以通过施肥控制,降水不足时可以通过灌溉补充,这为华中五味子的人工栽培或者迁地保护的可行性提供了依据。

本研究从较大尺度居群水平上分析了华中五味子叶表型的可塑性,确定了华中五味子7个叶表型均具有可塑性。进一步采用隶属函数和最大熵模型相结合的方法,分析了3类13个环境因子对华中五味子叶表型的影响,通过标准化方法量化了各环境因子对表型的影响,最终确定了影响叶表型的环境因子。总体来看,土壤因子对叶表型的影响大于气候因子,而地形因子对叶表型的影响最小。在土壤因子中,TK是影响最大的因子。在地形因子中,ASPE是影响最小的因子。更为重要的是,我们发现5个共有重要因子(TK、TP、TOC、bio12和SLOP)对叶表型的影响最大。可通过人工调控这些因子获得叶表型最优值,从而促进华中五味子的生长。本研究结果对华中五味子的野生抚育和迁地种植具有重要的指导意义。

**致谢** 本研究野外采样工作得到陕西师范大学任毅

教授、田先华教授和王孝安教授的大力支持;在采样及数据统计方面先后得到卜海东、魏南玉、齐永平、罗成、李宗霖、孙茂、刘锦、吴生、熊宇婷、徐敏、刘小霞和张维等研究生的帮助;人地系统专题数据库和寒区旱区科学数据中心为本文提供数据支持。在此一并表示感谢。

### 参考文献

- 陈勇,李芳东,王海军,孙冰,廖绍波,罗水兴,蔡刚,刘东蔚 (2013). 五列木天然群体的表型变异. 中南林业科技大学学报 33(2), 20–23.
- 褚延梅,杨健,李景吉,彭培好 (2014). 三种增温情景对入侵植物空心莲子草形态可塑性的影响. 生态学报 34, 1411–1417.
- 耿宇鹏,张文驹,李博,陈家宽 (2004). 表型可塑性与外来植物的入侵能力. 生物多样性 12, 447–455.
- 顾蔚 (2010). 华中五味子种质资源遗传多样性研究. 博士论文. 西安: 陕西师范大学.
- 郭亚奇,阿里穆斯,高清竹,段敏杰,干珠扎布,万运帆,李玉娥,郭红保 (2011). 灌溉条件下藏北紫花针茅光合特性及其对温度和CO<sub>2</sub>浓度的短期响应. 植物生态学报 35, 311–321.
- 郭彦龙,顾蔚,路春燕,卫海燕 (2013). 基于五味子甲素与乙素的秦岭地区野生华中五味子的潜在空间分布. 植物学报 48, 411–422.
- 胡宝清 (2010). 模糊理论基础(第2版). 武汉: 武汉大学出版社. pp. 330–331.
- 姜存仓,郝艳淑,王晓丽,夏颖,王运华 (2011). 钾对不同钾效率棉花基因型叶片解剖结构的影响. 植物营养与肥料学报 17, 1538–1544.
- 江建华,洪德林,郭媛,张启武 (2009). 粳稻穗角与谷粒性状的相关性及谷粒性状遗传分析. 植物学报 44, 167–177.
- 李乐,曾辉,郭大立 (2013). 叶脉网络功能性状及其生态学意义. 植物生态学报 37, 691–698.
- 李颖,姚婧,杨松,侯继华 (2014). 东灵山主要树种在不同环境梯度下的叶功能性状研究. 北京林业大学学报 36(1), 72–77.
- 刘长柱,郭强,池秀莲 (2015). 我国温带山地森林48种常见树种叶片重量-出叶强度的关系. 植物学报 50, 234–240.
- 刘柿良,马明东,潘远智,魏刘利,何成相,杨开茂 (2013). 不同光环境对桉木幼苗生长和光合特性的影响. 应用生态学报 24, 351–358.

- 刘晓, 岳明, 任毅 (2011). 独叶草叶片性状表型多样性研究. 西北植物学报 **31**, 950–957.
- 陆建忠, 袁伟, 陈家宽, 李博 (2005). 入侵种加拿大一枝黄花对土壤特性的影响. 生物多样性 **13**, 347–356.
- 罗成, 顾蔚, 孙茂, 王喆 (2010). 秦岭地区华中五味子天然居群叶花形态变异研究. 陕西师范大学学报(自然科学版) **38**(6), 71–76.
- 苗艳明, 吕金枝, 毕润成 (2014). 番薯叶片性状关系模型的建立与验证. 植物学报 **49**, 190–197.
- 潘瑞炽, 陈健源, 温兆清 (1994). 不同钾水平对钾饥饿墨兰生长发育和生理的影响. 热带亚热带植物学报 **2**(3), 46–53.
- 王江民, 陈发棣, 房伟民, 陈素梅, 管志勇, 唐海艳 (2013). 基于叶形特征的切花菊品种鉴别. 植物学报 **48**, 608–615.
- 王坤, 杨继, 陈家宽 (2010). 不同土壤水分和养分条件下喜旱莲子草与同属种生长状况的比较研究. 生物多样性 **18**, 615–621.
- 王蕊, 孙备, 李建东, 王国骄, 孙佳楠, 王欣若, 钟日亭 (2012). 不同光强对入侵种三裂叶豚草表型可塑性的影响. 应用生态学报 **23**, 1797–1802.
- 王志恒, 陈安平, 朴世龙, 方精云 (2004). 高黎贡山种子植物物种丰富度沿海拔梯度的变化. 生物多样性 **12**, 82–88.
- 肖春旺, 张新时, 赵景柱, 吴钢 (2001). 鄂尔多斯高原3种优势灌木幼苗对气候变暖的响应. 植物学报 **43**, 736–741.
- 徐高峰, 申时才, 张付斗, 李天林, 张玉华 (2013). 土壤水分对薇甘菊不同繁殖体单位存活能力和植株表型可塑性影响. 中国农业科学 **46**, 3134–3141.
- 许建平, 张小萍, 曾波, 袁慎鸿, 刘建辉, 刘明智 (2014). 完全水淹环境中光照和溶氧对喜旱莲子草表型可塑性的影响. 生态学报 **34**, 258–268.
- 闫慧, 吴茜, 丁佳, 张守仁 (2013). 不同降水及氮添加对浙江古田山4种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响. 生态学报 **33**, 4226–4236.
- 杨秉建, 朱敏群, 黄慧青, 陈志锋, 杜小姣 (2014). 不同光照强度对叉花草叶片结构和叶绿素含量的影响. 草原与草坪 **34**(4), 52–55, 60.
- 战伟, 沙伟, 王淼, 师帅, 问青春 (2012). 降水和温度变化对长白山地区水曲柳幼苗生长和光合参数的影响. 应用生态学报 **23**, 617–624.
- 张翠仙, 尼章光, 陈华蕊, 陈于福, 解德宏, 龙亚芹, 张发明 (2014). 怒江干热河谷杠果种质资源的表型和AFLP遗传多样性分析. 植物遗传资源学报 **15**, 753–758.
- 张睿, 国春策, 山红艳, 孔宏智 (2014). 发育重塑与生物多样性. 生物多样性 **22**, 66–71.
- 张亦默, 王卿, 卢蒙, 贾昕, 耿宇鹏, 李博 (2008). 中国东部沿海互花米草种群生活史特征的纬度变异与可塑性. 生物多样性 **16**, 462–469.
- 钟楚, 张明达, 胡雪琼, 朱勇 (2012). 温度变化对烟草光合作用光响应特征的影响. 生态学杂志 **31**, 337–341.
- 中国科学院中国植物志编辑委员会 (1996). 中国植物志(第30卷第1分册). 北京: 科学出版社. pp. 258–260.
- 中国科学院西北植物研究所 (1974). 秦岭植物志(第1卷第2分册). 北京: 科学出版社. pp. 341–342.
- 中国药典委员会 (2010). 中华人民共和国药典(第1部). 北京: 中国医药科技出版社. pp. 227–228.
- 钟梦莹, 樊青丽, 张亚军, 武瑞鑫, 阚雨晨, 王建勋, 邵新庆 (2013). 矮化羊草形态可塑性及生物量分配模式研究. 草地学报 **21**, 260–264.
- 朱建平 (2012). 应用多元统计分析(第2版). 北京: 科学出版社. pp. 93–100.
- 朱燕华 (2013). 东亚地区栓皮栎(*Quercus variabilis*)叶片性状的变异格局及其对环境变化的响应. 博士论文. 上海: 上海交通大学.
- 卓露, 管开云, 李文军, 段士民 (2014). 不同生境下细叶鸢尾表型可塑性及生物量分配差异性. 生态学杂志 **33**, 618–623.
- Abraham EM, Kyriazopoulos AP, Parissi ZM, Kostopoulou P, Karatassiou M, Anjalianidou K, Katsouta C (2014). Growth, dry matter production, phenotypic plasticity, and nutritive value of three natural populations of *Dactylis glomerata* L. under various shading treatments. *Agroforest Syst* **88**, 287–299.
- Böhnke M, Bruehlheide H (2013). How do evergreen and deciduous species respond to shade?—Tolerance and plasticity of subtropical tree and shrub species of South-East China. *Environ Exp Bot* **87**, 179–190.
- Bradshaw AD (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv Genet* **13**, 115–155.
- Dormann CF, McPherson JM, Araújo MB, Bivand R, Bolliger J, Carl G, Davies RG, Hirzel A, Jetz W, Kissling WD, Kühn I, Ohlemüller R, Peres-Neto PR, Reineking B, Schröder B, Schurr FM, Wilson R (2007). Methods to account for spatial auto correlation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* **30**, 609–628.
- Droste T, Flory SL, Clay K (2010). Variation for phenotypic plasticity among populations of an invasive exotic grass.

- Plant Ecol* **207**, 297–306.
- Gianoli E, Valladares F** (2012). Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biol J Linn Soc* **105**, 1–7.
- Griffith AB, Andonian K, Weiss CP, Loik ME** (2014). Variation in phenotypic plasticity for native and invasive populations of *Bromus tectorum*. *Biol Invasions* **16**, 2627–2638.
- Jaryan V, Datta A, Uniyal SK, Kumar A, Gupta RC, Singh RD** (2013). Modelling potential distribution of *Sapium sebiferum*—an invasive tree species in western Himalaya. *Curr Sci India* **105**, 1282–1288.
- Lamarque LJ, Lortie CJ, Porté AJ, Delzon S** (2014). Genetic differentiation and phenotypic plasticity in life-history traits between native and introduced populations of invasive maple trees. *Biol Invasions* **17**, 1109–1122.
- Lu CY, Gu W, Dai AH, Wei HY** (2012). Assessing habitat suitability based on geographic information system (GIS) and fuzzy: a case study of *Schisandra sphenanthera* Rehd. et Wils. in Qinling Mountains, China. *Ecol Model* **242**, 105–115.
- Peltonen-Sainio P, Jauhiainen L, Sadras VO** (2011). Phenotypic plasticity of yield and agronomic traits in cereals and rapeseed at high latitudes. *Field Crop Res* **124**, 261–269.
- Pigliucci M, Tyler GA, Schlichting CD** (1998). Mutational effects on constraints on character evolution and phenotypic plasticity in *Arabidopsis thaliana*. *J Genet* **77**, 95–103.
- Rejmánek M, Richardson DM** (1996). What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* **77**, 1655–1661.
- Royer DL, McElwain JC, Adams JM, Wilf P** (2008). Sensitivity of leaf size and shape to climate within *Acer rubrum* and *Quercus kelloggii*. *New Phytol* **179**, 808–817.
- Royer DL, Wilf P, Janesko DA, Kowalski EA, Dilcher DL** (2005). Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *Am J Bot* **92**, 1141–1151.
- Schlichting CD** (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu Rev Ecol Syst* **17**, 667–693.
- Siddiqui F, Herial NA, Ali II** (2010). Cumulative effect of vagus nerve stimulators on intractable seizures observed over a period of 3 years. *Epilepsy Behav* **18**, 299–302.
- Sultan SE** (1995). Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot Neerl* **44**, 363–383.
- Sultan SE** (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci* **5**, 537–542.
- Sultan SE** (2010). Plant developmental responses to the environment eco-devo. *Curr Opin Plant Biol* **13**, 96–101.
- Valladares F, Sánchez-Gómez D, Zavala MA** (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecol* **94**, 1103–1116.
- Weber TC** (2011). Maximum entropy modelling of mature hardwood forest distribution in four U.S. states. *Forest Ecol Manag* **261**, 779–788.
- Yang XQ, Kushwaha SPS, Saran S, Xu JC, Roy PS** (2013). Maxent modelling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills. *Ecol Eng* **51**, 83–87.

## Phenotypic Plasticity of *Schisandra sphenanthera* Leaf and the Effect of Environmental Factors on Leaf Phenotype

Heyu Yang<sup>1,3</sup>, Haiyan Wei<sup>2\*</sup>, Manjie Sang<sup>1,2</sup>, Zhonghui Shang<sup>1,2</sup>, Yajuan Mao<sup>1,2</sup>  
Xiaorui Wang<sup>1,3</sup>, Fang Liu<sup>1,3</sup>, Wei Gu<sup>1,3\*</sup>

<sup>1</sup>National Engineering Laboratory for Resource Development of Endangered Chinese Crude Drugs in Northwest of China, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China; <sup>2</sup>College of Tourism and Environment, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China; <sup>3</sup>College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

**Abstract** With phenotypic plasticity, plant individuals with the same genotype show different phenotypes in different environments. The characteristic lets species adapt to heterogeneous environments and have wider niches. Broad studies of phenotypic plasticity at the population and species levels are revealing the ecological significance of wild plants and also enrich the understanding of population distribution. *Schisandra sphenanthera* is a main species used for wild medicinal materials but is becoming scarce. Research and protection of the species is necessary. Leaves are the main organs of photosynthesis of *S. sphenanthera*, whose phenotypes vary with environmental changes. Analysis of phenotypic plasticity of leaves at the population level will reveal the plasticity of leaves, explore the effect of environmental factors on leaf phenotypes and provide the basis for the protection of *S. sphenanthera*. In this study, we analyzed the phenotypic plasticity of *S. sphenanthera* leaves on a large scale (9 provinces/cities, 26 counties, 27 populations) by using GIS technology. The 2 methods we used were phenotypic plasticity index and variation coefficient. We analyzed the effect of environmental factors on leaf phenotypic plasticity by using membership function and maximum entropy modeling. The environmental factors were of 3 types (edaphic, climate and topographic), including 13 factors. The results suggested that 7 kinds of leaf phenotypes (leaf length, leaf width, leaf petiole length, leaf area, leaf shape index, number of leaves teeth and number of secondary veins) all had plasticity. The plasticity of the leaf area was the greatest and leaf shape the least. The effect of the edaphic factor was the greatest among the environmental factors, followed by the climatic factor and the topographic factor. Weight analysis showed that total soil kalium content had the greatest effect on leaf length and area. Total organic carbon content, altitude above sea level, total phosphorus content, slope and annual precipitation had the greatest effect on leaf width, petiole length, shape index, number of leaf teeth and number of secondary veins, respectively. Five common important factors with effects on multiple leaf phenotypes including total soil kalium content, total phosphorus content, total organic carbon content, annual precipitation and slope. The membership functions of common important factors and their corresponding leaf phenotype were almost Gaussian-type and had optimum value. Achieving optimum value by manual control could promote *S. sphenanthera* growth. This study provided reference data for wild and *ex situ* cultivation of *S. sphenanthera*.

**Key words** environmental factor, maximum entropy model, membership function, phenotypic plasticity, *Schisandra sphenanthera*, weight

Yang HY, Wei HY, Sang MJ, Shang ZH, Mao YJ, Wang XR, Liu F, Gu W (2016). Phenotypic plasticity of *Schisandra sphenanthera* leaf and the effect of environmental factors on leaf phenotype. *Chin Bull Bot* **51**, 322–334.

\* Authors for correspondence. E-mail: weihy@snnu.edu.cn; weigu@snnu.edu.cn