

网络出版时间:2020-04-17 16:27 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2020.10.006
网络出版地址:http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20200417.1316.012.html

巫山红叶呈色对生境异质性的响应

张 文¹, 吴焦焦¹, 高 岚¹, 黄诗夏¹, 乐佳兴¹, 田秋玲¹, 谭 星¹,
黄小辉², 王玉书², 冯大兰², 刘 芸¹

(1 西南大学 资源环境学院, 重庆 400715; 2 重庆市林业科学研究院, 重庆 400036)

【摘 要】【目的】明确巫山红叶秋季叶片呈色不均的主要影响因子。【方法】在巫山红叶景区内, 根据海拔、坡度、坡向的不同选取 4 种具有代表性的生境(生境 1, 生境 2, 生境 3, 生境 4), 并以其中生长的巫山红叶(*Cotinus coggygia* Scop. var. *cinerea* Engl.)为试验材料, 于 2018 年 7—11 月, 在每月 20 日采样并立即测定叶片叶绿素、类胡萝卜素、花色苷、可溶性蛋白、还原性糖含量以及苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性, 通过分析叶片生理指标的变化及其与环境因子(海拔、坡向、坡度、土壤营养状况以及环境温度、湿度)的相关性, 明确引起红叶呈色差异的主要因子。【结果】各生境巫山红叶叶片中叶绿素和类胡萝卜素含量随生长期不同存在差异, 在 11 月时急速下降, 与 10 月相比, 叶绿素含量降幅为 80.42%~92.86%, 类胡萝卜素含量降幅为 55.58%~86.22%; 生境 3、生境 4 中的叶绿素与类胡萝卜素含量始终低于生境 2, 且在 11 月转色期时显著低于生境 2($P<0.05$)。各生境巫山红叶叶片中花色苷含量在转色期前整体较低, 在 11 月转色期时急剧上升, 其中海拔最高、坡度最陡的生境 4 中其含量相比 10 月上升了 10.04 倍, 并显著高于其他生境($P<0.05$)。各生境巫山红叶叶片中 PAL 活性变化幅度与花色苷含量变化情况并不一致, 两者之间无显著相关关系, 且转色期时不同生境之间 PAL 活性也无显著差异。各生境巫山红叶叶片中可溶性蛋白含量在 11 月转色期时大幅下降, 生境 4 较之 10 月下降了 83.64%, 降至最低, 但与其他生理指标间无显著相关性。转色期时, 巫山红叶叶片中还原性糖含量与花色苷含量呈显著正相关($P<0.05$), 其中生境 4 的还原性糖含量最高, 但与其他生境的还原性糖含量无显著差异($P>0.05$)。相关性分析结果表明, 花色苷和还原性糖含量与海拔、坡度呈显著正相关关系($P<0.05$), 与温度、湿度呈显著负相关关系($P<0.05$), 而与坡向和土壤肥力条件无显著相关性($P>0.05$)。【结论】海拔与坡度、温度与湿度是导致不同生境内巫山红叶转色期叶片呈色不均的关键外在因素; 还原性糖由于在一定含量范围内会影响花色苷含量的变化, 是导致叶片呈色不均的一个重要内因。

【关键词】 巫山红叶; 生境; 叶色; 生理因子

【中图分类号】 S687.901

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2020)10-0048-08

Response of *Cotinus coggygia* to habitat heterogeneity in Wushan

ZHANG Wen¹, WU Jiaojiao¹, GAO Lan¹, HUANG Shixia¹, YUE Jiaying¹, TIAN Qiuling¹,
TAN Xing¹, HUANG Xiaohui², WANG Yushu², FENG Dalan², LIU Yun¹

(1 College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400715, China;

2 Chongqing Academy of Forestry, Chongqing 400036, China)

Abstract: 【Objective】 The main purpose of this study was to identify main factors affecting color unevenness of *C. coggygia* Scop. var. *cinerea* Engl. leaves during autumn in Wushan. 【Method】 In Wushan red leaf scenic area, four representative habitats (habitat 1, habitat 2, habitat 3 and habitat 4) were se-

【收稿日期】 2019-09-30

【基金项目】 重庆市硕士研究生科研创新项目(CYS19123); 中央高校基本科研业务费项目(XDJK2019D041); 国家级大学生创新创业计划项目(201810635015)

【作者简介】 张 文(1995—), 女, 重庆合川人, 硕士, 主要从事植物生理生态研究。

【通信作者】 刘 芸(1966—), 女, 四川资中人, 研究员, 博士生导师, 主要从事植物生理生态等研究。

E-mail: liuyun19970205@163.com

lected according to altitude, slope and aspect. From July to November 2018 samples of red leaves were taken on the 20th of each month and contents of chlorophyll, carotenoid, anthocyanin, soluble protein and reducing sugar and activity of phenylalanine ammonia lyase (PAL) were determined. By analyzing the changes of physiological indexes of leaves and their correlation with environmental factors (altitude, slope direction, slope, soil nutrient status, ambient temperature and humidity), the main factors causing color difference were identified. 【Result】 The contents of chlorophyll and carotenoids varied with the growth period, and decreased rapidly in November. Compared with October, chlorophyll content decreased by 80.42%—92.86%, and carotenoid content decreased by 55.58%—86.22%. The contents of chlorophyll and carotenoids in habitat 3 and habitat 4 were always lower than that of habitat 2, and they were significantly lower than that of habitat 2 in the color changing period in November ($P < 0.05$). The anthocyanin content was low before the color changing period, and increased sharply during the color changing period in November. The anthocyanin content of habitat 4 with the highest elevation and steepest slope increased by 10.04 times compared with that of October and was significantly higher than that in other habitats ($P < 0.05$). The change of PAL activity was not consistent with that of anthocyanin content without significant correlation between them, and there was no significant difference in PAL activity among different habitats during the color changing period. The soluble protein content decreased sharply during the color changing period in November, and plants in habitat 4 decreased by 83.64% to the lowest level compared with that in October, but there was no significant correlation with other physiological indicators. The reducing sugar content was positively correlated with anthocyanin content ($P < 0.05$), and the reducing sugar content of habitat 4 was the highest, but there was no significant difference among other habitats ($P > 0.05$). Correlation analysis showed that anthocyanin and reducing sugar contents were significantly and positively correlated with elevation and slope ($P < 0.05$), and they had significant negative correlation with temperature and humidity ($P < 0.05$) rather than slope direction and soil fertility ($P > 0.05$). 【Conclusion】 Elevation and slope were the key external factors leading to uneven coloration of red leaves during the color changing period in different habitats, and reducing sugar was an important internal cause due to its influence on variation of anthocyanin content.

Key words: red leaves of Wushan; habitat; leaf color; physiological factors

彩叶植物因其色彩鲜艳、观赏期长等特点,在现代城市园林绿化中发挥着越来越重要的作用^[1]。彩叶植物的叶色表现是遗传因素和外部环境共同作用的结果^[2],其体内色素的相对含量会随外界环境的变化而变化,进而直接影响叶片的呈色。影响植物呈色的生态因子主要有光照、温度、水分、土壤和栽培条件等^[3],影响叶色变化的生理因素主要有色素含量、与色素合成相关的酶活性、糖与蛋白质的代谢等指标^[3-4]。

黄栌(*Cotinus coggygia* Scop)是中国重要的红叶观赏树种,为漆树科黄栌属落叶小乔木或灌木,著名的香山红叶即是此树种。秋季黄栌叶片变红,极具观赏效果,是华北地区备受欢迎的彩叶园林绿化树种^[5]。重庆市巫山县是三峡库区中红叶生长最为繁茂的地区,巫山红叶(*C. coggygia* Scop. var. *cinerea* Engl. (Anacardiaceae))(以下简称红叶)是

黄栌的一个变种,也被称为灰毛黄栌(*C. coggygia* var. *cinerea* Engl.)。巫山是典型的喀斯特地貌,其深谷与中低山相间,地形起伏大,坡度较陡。喀斯特山区地表破碎,土壤浅薄,土被连续性差,且大多数土壤均留存于地表发育的石坑、石缝和石洞等小生境中^[6],而不同生境内环境因子(光、热、水分条件等)存在着强烈的异质性^[7],故导致不同生境内局部特殊小气候的形成,由此影响红叶的叶色表现。在对巫山县红叶的调查中发现,在红叶叶色发生显著变化的时期(以下称转色期),不同生境内红叶的叶色差异较大,且变色时间不一致,严重影响观赏效果。为找到影响红叶呈色的主要原因,本研究以 4 种典型生境内生长的红叶为对象,分析影响叶色变化的生理指标及其与生境条件之间的关系,以期明确不同生境下影响红叶叶色转变的关键生态与生理因子。

1 材料与方法

1.1 试验地概况与试验材料

巫山位于重庆市东北部,处三峡库区腹心,位于东经 109°33′—110°11′,北纬 30°45′—23°28′,最低海拔仅 73.1 m,最高海拔 2 680 m,属亚热带湿润季风气候区,立体气候特征明显,气候温和,雨量充沛,年均气温 18.4 ℃,年均降水量 1 041 mm。

根据 2017 年对巫山红叶生长区域的实地踏查及相关资料,并结合巫山县林业局多年的观测,7 月是红叶生长最旺盛的时期,且叶片从每年的 11 月才开始变红,故将此变色时期定义为红叶的转色期。

试验选址为红叶自然分布区的主要观赏景区

表 1 巫山红叶 4 种生境的基本概况

Table 1 Basic situation of four habitats of red leaves in Wushan

生境 Habitat	海拔/m Elevation	坡向/(°) Slope direction	坡度/(°) Slope	土壤 pH 值 Soil pH	速效钾/ (mg·kg ⁻¹) AK	有效磷/ (mg·kg ⁻¹) AP	碱解氮/ (mg·kg ⁻¹) AN
1	251	220(阳坡) (Sunny slope)	10	7.83±0.02 b	75.15±13.19 b	8.89±0.87 a	117.05±14.09 a
2	242	40(阴坡) (Shady slope)	20	7.98±0.05 a	132.20±11.46 a	13.08±1.17 a	80.48±10.92 a
3	282	30(阴坡) (Shady slope)	15	7.95±0.01 a	128.30±13.13 a	9.40±4.18 a	75.92±12.51 a
4	629	250(半阳坡) (Semi-sunny slope)	42	8.02±0.03 a	106.53±14.31 ab	8.38±2.62 a	75.44±10.56 a

注:表中数据为“平均值±标准差”,同列数据后标不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

Note:The data in the table is “average value ± standard deviation” and different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$).

表 2 巫山红叶 4 种生境 7—11 月的平均气温和平均相对湿度

Table 2 Average temperature and relative humidity of four habitats of red leaves in Wushan from July to November

生境 Habitat	气温/℃ Temperature					相对湿度/% Relative humidity				
	7 月 Jul.	8 月 Aug.	9 月 Sep.	10 月 Oct.	11 月 Nov.	7 月 Jul.	8 月 Aug.	9 月 Sep.	10 月 Oct.	11 月 Nov.
1	29.52	29.76	22.34	17.33	12.21	72.01	67.78	76.96	75.01	83.10
2	29.56	29.78	22.36	17.38	12.23	72.04	67.83	77.02	75.06	83.15
3	29.39	29.62	22.21	17.22	12.10	71.92	67.59	76.88	74.99	82.98
4	28.50	29.12	21.82	16.94	11.34	70.93	66.20	75.34	73.20	81.97

1.2 测定指标及其方法

叶片中叶绿素、类胡萝卜素、可溶性蛋白和还原性糖含量参照《植物生理学实验教程》^[8]的方法测定。其中叶绿素与类胡萝卜素含量采用体积分数 95%乙醇浸提法,用紫外可见分光光度计测定波长 665,649,470 nm 处的吸光度值(OD),叶绿素 a 含量(C_{Chla})= $13.95OD_{665}-6.88OD_{649}$,叶绿素 b 含量(C_{Chlb})= $24.96OD_{649}-7.32OD_{665}$,类胡萝卜素含量(C_{Car})= $(1\ 000OD_{470}-2.05C_{Chla}-114.8C_{Chlb})/245$,总叶绿素含量= $C_{Chla}+C_{Chlb}$;色素含量用每 g 新鲜叶片所含色素的 mg 数表示(mg/g)。可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定,还原性糖

内,根据红叶的垂直分布情况,选取 4 种代表性生境(依次为生境 1、生境 2、生境 3、生境 4),各生境基本概况见表 1。在每个生境内沿同一纬度选取 3 个大小为 10 m×10 m 的样方,在每个样方内选取 8 株树龄、长势等基本一致的样树,并做好标记。从 2018 年 7—11 月,每月取样 1 次,自上而下螺旋状采集每株样树枝条中上部的成熟叶 15 片,将每个样方内的叶片混合均匀,装入自封袋,用冰桶冷藏,并立即带回实验室测定相关指标。按照“S”型取样法在每个样方内采取土样,取样深度为 0~20 cm,取回的土壤自然风干后测定其土壤肥力状况。在每个生境内安装小型气候仪,测定月平均气温和月平均相对空气湿度(表 2)。

含量(质量分数)采用 DNS 比色法测定。

花色苷相对含量的测定参照《植物生理学实验指导》^[9]的方法并稍有改动:用叶片打孔器均匀打出 7 小叶片并称取叶片质量,用 10 mL 体积分数 1%的盐酸-甲醇混合液密封遮光浸提至叶片发白,取上清液,用紫外可见分光光度计测定 530 nm 处的吸光度值。以每 g 新鲜叶片提取液的 OD 值为 0.1 时的花色苷浓度作为 1 个花色苷单位,以“U”表示,则花色苷相对含量(U)= $(OD_{530}/0.1)/$ 叶片质量。

苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性采用 PAL 试剂盒(上海优选生物科技有限公司)测定,将每 g 组织在

每 mL 反应体系中每 min 使 290 nm 下吸光度值变化 0.1 定义为 1 个酶活力单位。

土壤 pH 值、速效钾(AK)、有效磷(AP)以及碱解氮(AN)含量参照《土壤农化分析与环境监测》^[10]中的方法进行测定。

1.3 数据分析

数据处理使用 Microsoft Excel 2010 软件,数据分析使用 SPSS 24.0 统计软件,采用 One-Way ANOVA 进行单因素方差分析,对差异显著者采用 LSD 法进行多重比较($P<0.05$),采用 Bivariate Correlations 进行相关性分析;绘图采用 Origin 8.0 软件。

2 结果与分析

2.1 不同生境下红叶叶片中叶绿素与类胡萝卜素含量的动态变化

叶片中叶绿素含量动态变化如表 3 所示。由表

3 可知,7 月与 8 月,不同生境红叶叶片中的叶绿素含量基本保持平稳,9 月开始出现下降趋势,与 8 月相比,叶绿素 a 下降了 29.42%~46.12%,叶绿素 b 下降了 27.71%~48.03%,总叶绿素含量下降了 29.07%~46.55%。11 月时,叶绿素含量出现明显下降,与 10 月相比,下降幅度为 80.42%~92.86%,其中生境 3 的叶绿素含量下降程度最大,达 92.86%。类胡萝卜素含量在 7、8 月基本保持平稳,自 9 月开始出现下降趋势,到 11 月时其含量亦出现大幅下降,与 10 月相比降幅为 55.58%~86.22%,其中生境 4 的类胡萝卜素含量下降幅度最大,达 86.22%。从不同生境来看,7—11 月,生境 2 内红叶叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量均高于其他生境,生境 1 次之,而生境 3 与生境 4 中则较低。与 10 月相比,11 月时生境 3 与生境 4 内的叶绿素、类胡萝卜素含量分别降幅最大,且其含量均显著低于生境 2($P<0.05$)。

表 3 4 种生境下巫山红叶叶片中叶绿素与类胡萝卜素含量随时间的变化

Table 3 Changes of chlorophyll and carotenoid contents over time in red leaves of Wushan in four habitats mg/g								
月份 Month	叶绿素 a Chl a				叶绿素 b Chl b			
	生境 1 Habitat 1	生境 2 Habitat 2	生境 3 Habitat 3	生境 4 Habitat 4	生境 1 Habitat 1	生境 2 Habitat 2	生境 3 Habitat 3	生境 4 Habitat 4
7 月 Jul.	1.64±0.15 a	2.52±0.35 a	1.78±0.26 a	1.79±0.21 a	0.39±0.04 a	0.64±0.13 a	0.41±0.06 a	0.46±0.07 a
8 月 Aug.	1.89±0.36 ab	2.50±0.11 a	1.57±0.11 b	1.63±0.22 b	0.63±0.11 ab	0.79±0.05 a	0.45±0.03 b	0.52±0.08 b
9 月 Sep.	1.13±0.14 a	1.35±0.24 a	1.11±0.31 a	0.94±0.24 a	0.36±0.05 a	0.41±0.08 a	0.33±0.10 a	0.31±0.06 a
10 月 Oct.	1.43±0.28 a	1.99±0.42 a	1.08±0.45 a	0.99±0.21 a	0.44±0.10 a	0.67±0.18 a	0.32±0.15 a	0.30±0.07 a
11 月 Nov.	0.19±0.01 b	0.41±0.09 a	0.07±0.02 b	0.14±0.01 b	0.06±0.01 b	0.11±0.02 a	0.04±0.01 b	0.05±0.01 b

月份 Month	总叶绿素 Chl				类胡萝卜素 Carotenoid			
	生境 1 Habitat 1	生境 2 Habitat 2	生境 3 Habitat 3	生境 4 Habitat 4	生境 1 Habitat 1	生境 2 Habitat 2	生境 3 Habitat 3	生境 4 Habitat 4
7 月 Jul.	2.03±0.19 a	3.17±0.48 a	2.19±0.33 a	2.26±0.28 a	1.24±0.11 a	1.62±0.23 a	1.16±0.18 a	1.28±0.13 a
8 月 Aug.	2.52±0.47 ab	3.29±0.15 a	2.02±0.13 b	2.15±0.30 b	1.23±0.22 ab	1.46±0.05 a	0.94±0.08 b	1.07±0.11 ab
9 月 Sep.	1.49±0.19 a	1.76±0.33 a	1.43±0.40 a	1.25±0.30 a	0.72±0.08 a	0.85±0.11 a	0.66±0.16 a	0.72±0.20 a
10 月 Oct.	1.87±0.37 a	2.67±0.59 a	1.40±0.59 a	1.29±0.28 a	0.92±0.14 a	1.19±0.23 a	0.68±0.21 a	0.66±0.08 a
11 月 Nov.	0.24±0.02 b	0.52±0.11 a	0.10±0.02 b	0.20±0.02 b	0.25±0.05 b	0.45±0.03a	0.30±0.04 b	0.09±0.01 c

注:同行数据后标不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。
Note: Different lowercase letters in the same row showed significant difference ($P<0.05$).

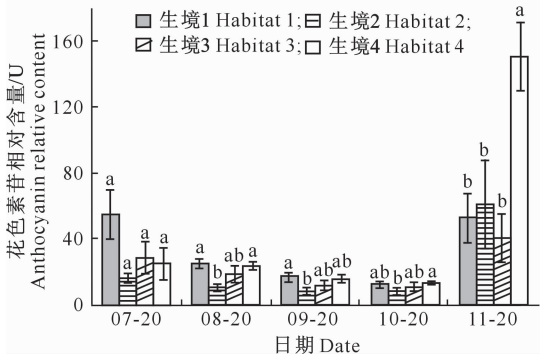
2.2 不同生境下红叶叶片中花色素苷含量的动态变化

由图 1 可知,在 7—10 月份,4 种生境内红叶叶片中花色素苷相对含量整体处于较低的水平,最高时是 7 月的生境 1 有 55.18 U,而生境 2 的相对含量最低,平均不超过 16.42 U。到 11 月时,4 种生境内的花色素苷相对含量急剧上升,生境 1、2、3 相较于 10 月分别上升了 3.07、2.64 和 6.04 倍,而海拔最高的生境 4 内花色素苷相对含量较 10 月份上升了 10.04 倍,达到了 150.53 U,并显著高于其余 3 种生境内的花色素苷相对含量($P<0.05$)。综合叶

绿素、类胡萝卜素与花色素苷含量随时间的变化趋势可知,11 月是巫山红叶的转色期。

2.3 不同生境下红叶叶片中 PAL 活性的动态变化

由图 2 可知,随时间变化,各生境红叶叶片中 PAL 活性基本保持平稳,其活性变化幅度与花色素苷相对含量的变化趋势不同。在 11 月转色期时,海拔最低的生境 2 中 PAL 活性相比 10 月下降了 11.08%,海拔最高的生境 4 中 PAL 活性相较于 10 月仅上升了 17.31%,且不同生境之间的 PAL 活性无显著性差异($P>0.05$)。



图柱上标不同小写字母表示不同生境间差异显著($P<0.05$)。下同

Different lowercase letters indicate significant differences among different habitats ($P<0.05$). The same below

图 1 4 种生境下巫山红叶叶片中花色苷相对含量
随时间的变化

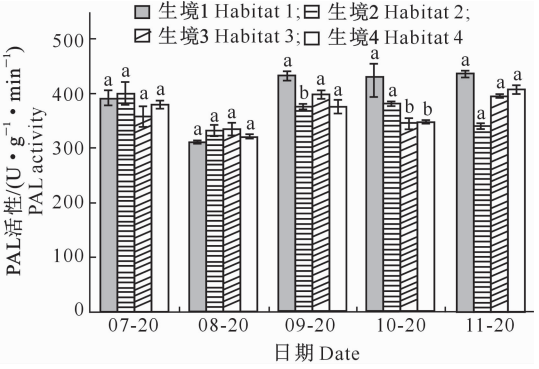


图 2 4 种生境下巫山红叶叶片中 PAL 活性
随时间的变化

Fig. 2 Changes of PAL activity of red leaves in
Wushan over time under four habitats

Fig. 1 Changes of anthocyanin content of red leaves in
Wushan over time under four habitats

2.4 不同生境下红叶叶片中可溶性蛋白含量的动态变化

图 3 显示,生境 2 和生境 3 中叶片可溶性蛋白含量随时间呈现低-高-低的变化趋势,生境 1 和生境 4 则以转色期前可溶性蛋白含量较高,并且变化幅度不大,到 11 月转色期时含量开始下降。4 种生境的叶片可溶性蛋白含量均在 11 月时最低,生境 1、2、3 较 10 月分别下降了 69.59%, 70.19% 和 34.48%,海拔最高、坡度最陡的生境 4 中可溶性蛋白含量降至最低,较 10 月降低了 83.64%,且显著低

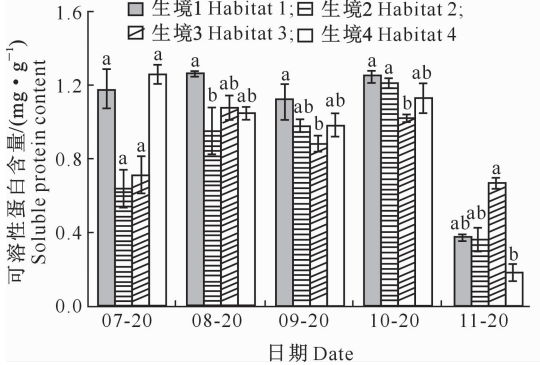


图 3 4 种生境下巫山红叶叶片中可溶性蛋白含量
随时间的变化

Fig. 2 Changes of PAL activity of red leaves in
Wushan over time under four habitats

Fig. 3 Changes of soluble protein content of red leaves in
Wushan over time under four habitats

2.6 巫山红叶叶片生理指标与环境因子的相关性

用处于变色期即 11 月时红叶的各生理指标与 4 种生境的海拔、坡向、坡度、土壤肥力值以及月均气温、相对湿度做相关性分析,结果见表 4。

由表 4 可知,还原性糖含量与花色苷含量呈现极显著正相关($P<0.01$)。海拔与花色苷、还

于生境 3($P<0.05$)。

2.5 不同生境下红叶叶片中还原性糖含量的动态变化

由图 4 可知,各生境中红叶叶片还原性糖含量均随时间呈现高-低-高的变化趋势,海拔最低的生境 2 中叶片还原性糖含量在 7—10 月是各生境中最高的,但在 11 月转色期时生境 4 内的还原性糖含量为 16.04%,高于其他 3 种生境,且相比 10 月上升了 76.40%,但 4 种生境之间的还原性糖含量差异并不显著($P>0.05$)。

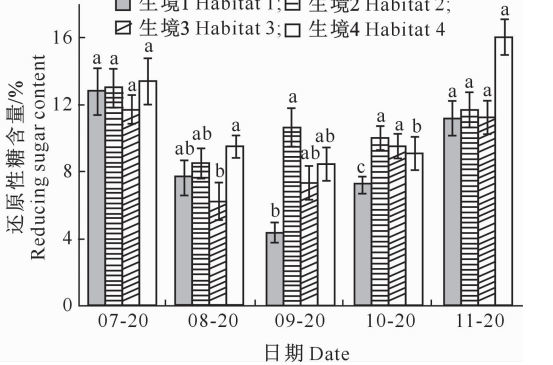


图 4 4 种生境下巫山红叶叶片中还原性糖含量
随时间的变化

Fig. 4 Changes of reducing sugar content of red leaves in
Wushan over time in four habitats

原性糖含量呈显著正相关($P<0.05$),与 PAL 活性呈正相关但不显著($P>0.05$),与叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素以及可溶性蛋白含量呈负相关,但均不显著($P>0.05$);坡向与各相关生理指标之间并无显著相关关系;坡度与花色苷、还原性糖含量呈显著正相关($P<0.05$),与叶绿素 a、叶绿素 b、类胡

萝卜素、可溶性蛋白含量以及 PAL 活性呈负相关,但均不显著($P>0.05$);不同生境的土壤 pH 值以及有效磷、碱解氮的含量与各生理指标间也并无显著相关关系,但速效钾含量与 PAL 活性变化呈显著负相关($P<0.05$),与其他生理指标的相关性不显著;气温和相对湿度均与花色素苷以及还原性糖含量呈显著负相关($P<0.05$)。

表 4 巫山红叶叶片生理指标与环境因子的相关性

Table 4 Correlation between physiological indexes and environmental factors of red leaves in Wushan

指标 Indicator	叶绿素 a Chl a	叶绿素 b Chl b	类胡萝卜素 Carotenoids	花色素苷 Anthocyanin	PAL 活性 PAL activity	可溶性蛋白 Soluble protein	还原性糖 Reducing sugar
海拔 Elevation	-0.350	-0.327	-0.839	0.963 *	0.237	-0.635	0.984 *
坡向 Slope direction	-0.259	-0.282	-0.828	0.671	0.723	-0.728	0.615
坡度 Slope	-0.071	-0.038	-0.616	0.963 *	-0.085	-0.693	0.979 *
土壤 pH 值 Soil pH	0.281	0.313	-0.084	0.382	-0.037	-0.239	0.429
速效钾 AK	0.153	0.133	0.399	-0.211	-0.586 *	0.170	0.207
有效磷 AP	0.461	0.492	0.343	-0.241	-0.566	-0.074	0.297
碱解氮 AN	-0.101	-0.077	0.001	-0.316	-0.057	-0.029	-0.217
气温 Temperature	0.363	0.422	0.844	-0.955 *	-0.233	0.645	-0.980 *
相对湿度 Relative humidity	0.366	0.427	0.853	-0.956 *	-0.249	0.622	-0.979 *
还原性糖 Reducing sugar	-0.177	-0.152	-0.754	0.993 **	0.115	-0.738	1.000

注: * 表示在 $\alpha=0.05$ 水平下相关性显著, * * 表示在 $\alpha=0.01$ 水平下相关性显著。

Note: * Correlation is signification at the level of $\alpha=0.05$. * * Correlation is signification at the level of $\alpha=0.01$.

3 讨论与结论

叶绿素、花青素、类胡萝卜素是植物叶片中的三大色素种类。叶绿素使叶片呈现绿色,类胡萝卜素含量高时会让叶片呈现黄色或者橙色^[11]。花青素在植物体内常与各种单糖结合形成糖苷,即花色素苷,其对植物的叶色影响较大,在黄栌叶色变化过程中,叶绿素含量的下降、花色素苷含量的上升,是黄栌叶片绿色褪去、红色显现的主要原因^[5,12],且花色素苷相对含量越高,叶片越显红色^[13]。

PAL 是花色素苷合成的第一个关键酶^[4,14-15],其活性与花色素苷的合成有着密切关系^[16-18],但本试验中 PAL 活性的变化与花色素苷含量的变化并不同步。可溶性蛋白是大多数酶的组成成分^[3],可溶性蛋白虽然会影响叶色变化,但大部分研究认为可溶性蛋白与花色素苷的合成物没有直接的相关性^[3,19]。本试验结果发现,在转色期,4 种生境下红叶叶片中可溶性蛋白含量呈现下降趋势,且其含量与叶绿素、花色素苷含量之间无显著相关关系,说明可溶性蛋白含量对红叶叶片呈色无显著影响。植物体内的还原性糖是植物进行呼吸、光合等能量交换和新陈代谢的物质基础,与植物的生长发育与抗性紧密相关^[20-21]。通常细胞中花青素的合成与糖类的含量有密切关系,糖是花色素苷合成的前体,是秋冬

由此可以推断,还原性糖对花色素苷的合成有一定影响,海拔、坡度、气温、相对湿度是影响花青素及还原性糖合成的重要因素,也即是影响红叶叶片秋季呈色的重要因素,而坡向则对叶片变色无直接影响;土壤中的钾元素含量对 PAL 活性变化有一定程度影响,pH 值以及 N、P 元素含量对不同生境内红叶的呈色没有直接影响。

季节花色素苷合成、叶片变红的重要因素^[3,15,22]。本试验发现,在红叶转色期,还原性糖含量上升,且与花色素苷含量呈极显著正相关关系,表明还原性糖含量对花色素苷的合成有一定影响,并在红叶叶色转变过程中起到一定作用。但转色期 4 种生境下叶片中的还原性糖含量差异并不显著,这表明还原性糖与叶片中花色素苷含量虽有关,但变化程度并不同步,这可能与还原性糖含量超过一定阈值后便不会成为限制因素有关^[23]。

在 10 月底时红叶花色素苷含量并未大幅上升,而是在 11 月时才逐渐升高,证明其叶片转色期是 11 月份,与实际观测结果相符。转色期 4 种生境内红叶中的叶绿素、类胡萝卜素、花色素苷含量与土壤肥力指标无显著相关关系,这表明土壤条件并不是导致几种生境内红叶叶片中色素含量差异的主要原因。转色期叶片中花色素苷及还原性糖含量与海拔和坡度呈现显著相关关系,而与坡向无显著相关性,说明海拔和坡度是导致转色期不同生境内花色素苷含量存在显著差异的主要原因。同时,月平均气温、相对湿度与花色素苷及还原性糖含量也呈显著相关关系,这表明海拔与坡度、气温与相对湿度是导致不同生境内红叶呈色不均的主要原因。海拔的变化包含了气温、湿度、光照和土壤等诸多环境因子的变化,气温、气压、CO₂ 浓度等环境因子随海拔升高而

降低^[24],而光照强度则随海拔升高而增加^[25-26]。海拔的差异会导致叶片接收的光强不同,叶绿素在强光下易被分解,光照强度可通过改变叶绿素、类胡萝卜素和花青素的含量及其比例来影响叶片呈色^[1,27-29];且海拔的差异还会引起气温的不同,气温可以显著影响彩叶植物叶片中叶绿素与花青素的含量,从而引起叶色变化^[29-31]。坡向和坡度是重要的地形因子,其调控水、热组合,进而影响植物生长及其叶片功能性状^[32]。地形通过对太阳辐射的影响间接影响土壤水分^[33],坡度影响土壤水分渗透和地表径流^[32],而水分供应影响花青素的形成,干旱有利于叶片呈现明快的红色^[11]。

综上,巫山红叶呈色受多种因素综合作用的影响,其中最关键的因素是海拔和坡度,其会导致气温、湿度、光照等外界环境因素的变化,从而引起叶片呈色的不同,即海拔更高、坡度更陡的生境叶片呈色效果会更好。同时,叶片中还还原性糖含量在一定范围内的变化也是影响花色苷含量变化的一个重要内因。本试验对 4 个不同生境中巫山红叶叶片生理指标和环境因子的观测时间有限,故进行持续性的年际观测与多种环境因子的综合观测,是下一步研究的主要内容。

[参考文献]

[1] 洪 丽,王金刚,龚束芳.彩叶植物叶色变化及相关影响因素研究进展[J].东北农业大学学报,2010,41(6):152-156.
Hong L,Wang J G,Gong S F.Progress in color changes and its influencing factors of color leaf plants[J].Journal of Northeast Agricultural University,2010,41(6):152-156.

[2] 胡静静,沈 向,李雪飞,等.黄连木秋季叶色变化与可溶性糖和矿质元素的关系[J].林业科学,2010,46(2):80-86.
Hu J J,Shen X,Li X F,et al.Relationships of leaf color changes and soluble sugars and mineral elements in leaves of *Pistacia chinensis* in autumn[J].Scientia Silvae Sinicae,2010,46(2):80-86.

[3] 李 力,张盛楠,刘亚敏,等.基于 Lab 模型的北美红枫呈色生理因素探究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2017,45(9):93-100.
Li L,Zhang S N,Liu Y M,et al.Lab model based analysis on physiological factors affecting color of *Acer rubrum* L [J].Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition),2017,45(9):93-100.

[4] 李义红,黄印冉,闫淑芳.红叶植物叶片特点及相关影响因素的研究进展[J].中国农学通报,2016,32(19):23-27.
Li Y H,Huang Y R,Yan S F.Research progress of foliar characteristics and influence factors of red-leaf plants[J].Chinese Agricultural Science Bulletin,2016,32(19):23-27.

[5] 葛雨萱,周肖红,刘 洋,等.黄栌属种质资源、栽培繁殖、化学

成分、叶色调控研究进展[J].园艺学报,2014,41(9):1833-1845.
Ge Y X,Zhou X H,Liu Y,et al.Recent advances in germplasm,cultivation,propagation,chemical components and leaf color regulation of *Cotinus* [J].Acta Horticulturae Sinica,2014,41(9):1833-1845.

[6] 刘淑娟,张 伟,王克林,等.桂西北喀斯特峰丛洼地表层土壤养分时空分异特征[J].生态学报,2010,31(11):3036-3043.
Liu S J,Zhang W,Wang K L,et al.Spatiotemporal heterogeneity of topsoil nutrients in Karst Peak-Cluster depression area of Northwest Guangxi,China [J].Acta Ecologica Sinica,2010,31(11):3036-3043.

[7] 廖洪凯,李 娟,龙 健,等.贵州喀斯特山区花椒林小生境类型与土壤环境因子的关系[J].农业环境科学学报,2013,32(12):2429-2435.
Liao H K,Li J,Long J,et al.Soil characteristics of different microhabitats of Chinese prickly ash in Karst mountain areas of Guizhou Province [J].Journal of Agro-Environment Science,2013,32(12):2429-2435.

[8] 苍 晶,赵会杰.植物生理学实验教程[M].北京:高等教育出版社,2013.
Cang J,Zhao H J.Experimental course of plant physiology [M].Beijing:Higher Education Press,2013.

[9] 张志良,瞿伟菁,李小方.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2009.
Zhang Z L,Zhai W J,Li X F.Experimental guidance of plant physiology [M].Beijing:Higher Education Press,2009.

[10] 杨剑虹,王成林,代亨林.土壤氨化分析与环境监测[M].北京:中国大地出版社,2008.
Yang J H,Wang C L,Dai H L.Soil agrochemical analysis and environmental monitoring [M].Beijing:China Earth Press,2008.

[11] 杨 羚.环境因子对紫叶加拿大紫荆生长及叶色变化的影响[D].哈尔滨:东北林业大学,2007.
Yang L.The influence of environment factors to the growth and the color expression of *Cercis canadensis* ‘Foresst Pansy’ [D].Harbin:Northeast Forestry University,2007.

[12] 葛雨萱,王亮生,周肖红,等.香山黄栌叶色和色素组成的相互关系及时空变化[J].林业科学,2011,47(4):38-42.
Ge Y X,Wang L S,Zhou X H,et al.Correlation between the leaf color and pigments composition of *Cotinus coggygia* in Fragrant Hills Park and their temporal and spatial variation [J].Scientia Silvae Sinicae,2011,47(4):38-42.

[13] 周肖红,葛雨萱,王亮生,等.黄栌叶片变色期生理变化及植物生长调节剂对叶色的影响[J].林业科学,2009,45(7):59-62.
Zhou X H,Ge Y X,Wang L S,et al.Physiological changes during leaf color change in *Cotinus coggygia* and effects of growth regulators [J].Scientia Silvae Sinicae,2009,45(7):59-62.

[14] 赵昶灵,郭华春.植物花色苷生物合成酶类的亚细胞组织研究进展[J].西北植物学报,2007,27(8):1695-1701.
Zhao C L,Guo H C.Research advances in the subcellular or-

ganization of the enzymes catalyzing anthocyanins bioynthesis in higher plants [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27(8): 1695-1701.

[15] 吴取帆,于 萍,祝遵凌. 春季不同叶色鹅耳枥叶片生理生化特性的研究 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2016, 44(5): 120-126, 132.

Wu Y F, Yu P, Zhu Z L. Physiological and biochemical characteristics of *Carpinus turczaninowii* leaves with different colors in spring [J]. *Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition)*, 2016, 44(5): 120-126, 132.

[16] 聂庆娟,史宝胜,孟 朝,等. 不同叶色红栎叶片中色素含量、酶活性及内含物差异的研究 [J]. *植物研究*, 2008, 28(5): 599-602.

Nie Q J, Shi B S, Meng Z, et al. The enzyme activities, pigment and inclusion contents in different leaves color of *Cotinus coggygia* ‘royal purple’ in autumn [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2008, 28(5): 599-602.

[17] Constable F. The correlation of phenylalanine ammoniaband cinnamic acid 4-hydroxylase activity changes in *Jerusalem artichoke* tuber tissues [J]. *Planta*, 1971, 96: 306.

[18] 许丽颖,赫玉苹,王 刚,等. 水分胁迫对紫叶李叶片色素含量与 PAL 活性的影响 [J]. *吉林农业大学学报*, 2007, 29(2): 168-172.

Xu L Y, He Y P, Wang G, et al. Effect of water stress on pigment content and PAL activity of purple leaf plum [J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2007, 29(2): 168-172.

[19] 郭卫珍. 五个山茶新品种叶色变化及景观灯对其影响研究 [D]. 北京:北京林业大学, 2014.

Guo W Z. Leaf color changes of five *Camellia* varieties and effect of landscape lamp on them [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2014.

[20] 李丽霞,程小爱,张海平. 水胁迫下欧李叶片内还原性糖的变化 [J]. *天津农业科学*, 2016, 22(6): 12-16.

Li L X, Cheng X A, Zhang H P. Changes of the reducing sugar in *Prunus humilis* leaves under waterlogging stress [J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2016, 22(6): 12-16.

[21] 赵江涛,李晓峰,李 航,等. 可溶性糖在高等植物代谢调节中的生理作用 [J]. *安徽农业科学*, 2006, 34(24): 6423-6425, 6427.

Zhao J T, Li X F, Li H, et al. Research on the role of the soluble sugar in the regulation of physiological metabolism in higher plant [J]. *Anhui Agricultural Sciences*, 2006, 34(24): 6423-6425, 6427.

[22] Murakami P F, Schaberg P G, Shane J B. Stem girdling manipulates leaf sugar concentrations and anthocyanin expression in sugar maple trees during autumn [J]. *Tree Physiology*, 2008, 28(10): 1467-1473.

[23] Saure M C. External control of anthocyanin formation in apple [J]. *Scientia Horticulturae (Amsterdam)*, 1990, 42(3): 181-218.

[24] Sinha S, Badola H K, Chhetri B, et al. Effect of altitude and climate in shaping the forest compositions of Singalila National Park in Khangchendzonga Landscape, Eastern Himalaya, India [J]. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 2018, 11(2): 267-275.

[25] Körner C. The use of ‘altitude’ in ecological research [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.

[26] 于文英,高 燕,逢玉娟,等. 山东银莲花叶片形态结构对异质生境和海拔变化的响应 [J]. *生态学报*, 2019, 39(12): 4413-4420.

Yu W Y, Gao Y, Pang Y J, et al. Response of leaf morphology and structure of *Anemone shikokiana* to heterogeneous habitats and altitude changes [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(12): 4413-4420.

[27] 陈建芳. 温湿度及外源蔗糖对元宝枫秋叶变色的影响研究 [D]. 北京:北京林业大学, 2014.

Chen J F. Study on the impact of temperature, humidity and sucrose on the leaf color variations of *Acer truncatum* during autumn [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2014.

[28] 葛雨萱,赵 阳,甘长青,等. 不同光环境对黄栌光合特性及生长势和叶色的影响 [J]. *中国农学通报*, 2011, 27(19): 19-22.

Ge Y X, Zhao Y, Gan C Q, et al. The effects of different light environments on photosynthetic characteristics, growth potential and leaves color of *Cotinus coggygia* Scop [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(19): 19-22.

[29] 胡 可,韩科厅,戴思兰. 环境因子调控植物花青素苷合成及呈色的机理 [J]. *植物学报*, 2010, 45(3): 307-317.

Hu K, Han K T, Dai S L. Regulation of plant anthocyanin synthesis and pigmentation by environmental factors [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2010, 45(3): 307-317.

[30] 田丽媛. 温湿度对北京 5 种秋色叶树种秋叶变色的影响 [D]. 北京:北京林业大学, 2012.

Tian L Y. The impact of temperature and humidity on five kinds of fall-color tree’ color changing in autumn of Beijing [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2012.

[31] 唐前瑞,陈德富,陈友云,等. 红榿木叶色变化的生理生化研究 [J]. *林业科学*, 2006, 42(2): 111-115.

Tang Q R, Chen D F, Chen Y Y, et al. Changes of physiology and biochemistry during leaf color transformation in *Loropetalum chinense* var. *rubrum* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(2): 111-115.

[32] 王雪艳,曹建军,张小芳,等. 地形因子对黄土高原山杏叶片功能性状的影响 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30(8): 2591-2599.

Wang X Y, Cao J J, Zhang X F, et al. Effects of topographic factors on apricot leaf traits in the Loess Plateau, Northwest China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(8): 2591-2599.

[33] 安文明,梁海斌,王 聪,等. 黄土高原阴/阳坡向林草土壤水分随退耕年限的变化特征 [J]. *生态学报*, 2017, 37(18): 6120-6127.

An W M, Liang H B, Wang C, et al. Dynamic characteristic of soil water with an increase in restoration years on the shady and sunny slope aspects of the Loess Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(18): 6120-6127.