

木兰科植物叶片光合系统耐热性与叶片形态及温度生态位的关系

叶洁泓¹ 于成龙¹ 卓少菲¹ 陈新兰^{2,3} 杨科明^{2,3} 文 印^{4,3*} 刘 慧^{4,3*}

¹华南农业大学资源环境学院, 广州 510642; ²中国科学院华南植物园园艺中心, 广州 510520; ³华南国家植物园, 广州 510520; ⁴中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650

摘 要 全球气候变化背景下, 极端高温事件日益频繁, 对植物的生长、存活造成严重威胁, 准确评估植物的耐热性, 对物种保育和适应性预测具有重要作用。木兰科是中国亚热带常绿阔叶林的标志类群, 也是被子植物基部类群, 具有重要的生态价值和演化生物学地位, 然而目前对其耐热性尚缺乏了解。该研究以种植于同质园的23种木兰科植物为研究对象, 利用叶绿素荧光技术研究了叶片光合系统的耐热性, 同时测定了叶片形态性状, 并基于这些物种在全球的分布地气候数据, 分析了叶片光合系统耐热性与叶片形态及温度生态位的关系。发现木兰科植物光系统II最大光化学效率降低50%时的温度(T50)范围在46.1–56.7 °C之间, 且常绿物种的T50显著高于落叶物种。叶片形态方面, T50与叶面积显著正相关, 与叶片厚度无显著相关关系。温度生态位方面, T50与年平均气温、最冷月最低气温呈显著正相关关系, 但与最暖月最高气温无显著相关关系。T50具有较弱的系统发育信号, 暗示T50受系统发育影响较小, 受叶片形态与环境气候的影响较大。研究结果说明木兰科植物的叶片光合系统耐热性较强, 但耐热性的气候适应可能并不受高温环境驱动, 未来的高温事件对生活于更炎热地区的木兰科落叶植物威胁较大。

关键词 光合系统耐热性; 木兰科; 高温胁迫; 温度生态位; 叶片形态; 叶片习性

叶洁泓, 于成龙, 卓少菲, 陈新兰, 杨科明, 文印, 刘慧 (2023). 木兰科植物叶片光合系统耐热性与叶片形态及温度生态位的关系. 植物生态学报, 47, 1432-1440. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0298

Correlations of photosynthetic heat tolerance with leaf morphology and temperature niche in Magnoliaceae

YE Jie-Hong¹, YU Cheng-Long¹, ZHUO Shao-Fei¹, CHEN Xin-Lan^{2,3}, YANG Ke-Ming^{2,3}, WEN Yin^{4,3*}, and LIU Hui^{4,3*}

¹College of Natural Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; ²Horticulture Center, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510520, China; ³South China National Botanical Garden, Guangzhou 510520, China; and ⁴Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract

Aims The growth and survival of plants are being threatened by more frequent extreme high temperature events under global climate change. Therefore, for species conservation and adaptability prediction, it is essential to accurately evaluate the physiological heat tolerance across plant species. Magnoliaceae, as a typical basal angiosperm lineage, is one of the representative lineages in subtropical evergreen forests in China, with high ecological and evolutionary significance. However, the photosynthetic heat tolerance of Magnoliaceae plants is still unclear.

Methods In this study, we used chlorophyll fluorescence method to exam the photosynthetic heat tolerance of 23 species of Magnoliaceae plants in a common garden. In order to analyze the relationships of photosynthetic heat tolerance with leaf morphology and temperature niche, for each species, we measured leaf morphological traits and calculated the temperature niche across their geographic distribution areas.

Important findings The temperature that causes 50% decrease of the maximum photochemical quantum efficiency of photosystem II (T50) ranged from 46.1 to 56.7 °C, with significantly higher T50 of evergreen species than that of deciduous species. For leaf morphology, T50 was positively correlated with the leaf area but was not

收稿日期Received: 2022-07-20 接受日期Accepted: 2022-11-02

基金项目: 国家自然科学基金(32201286). Supported by the National Natural Science Foundation of China (32201286).

* 通信作者Corresponding authors (Wen Y, weny@scbg.ac.cn; Liu H, hui.liu@scbg.ac.cn)

significantly correlated with the leaf thickness. For temperature niches, T50 was positively correlated with mean annual air temperature and minimum air temperature of the coldest month but was not significantly correlated with maximum air temperature of the warmest month. A weak phylogenetic signal was found in T50, indicating that T50 was influenced by leaf morphology and environment conditions, rather than phylogeny. Our results suggested that photosynthetic heat tolerance of Magnoliaceae species were generally strong, but its adaptation may not be driven by high temperature environment. Future extreme high temperature events may severely threaten deciduous Magnoliaceae plants living in the warmer areas.

Key words photosynthetic heat tolerance; Magnoliaceae; heat stress; temperature niche; leaf morphology; leaf habit

Ye JH, Yu CL, Zhuo SF, Chen XL, Yang KM, Wen Y, Liu H (2023). Correlations of photosynthetic heat tolerance with leaf morphology and temperature niche in Magnoliaceae. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 1432-1440. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0298

温度是重要的生态因子, 直接影响植物的生长与存活。气候变化背景下, 全球年平均气温逐渐增加, 高温事件频繁发生, 已经造成了大规模的树木死亡(Allen *et al.*, 2010; Marchin *et al.*, 2022)与森林衰退(Breshears *et al.*, 2009; Williams *et al.*, 2010)。同时, 过去40年来, 南北美洲森林群落组成也逐渐喜热化(thermophilization), 较为耐热的物种因更能适应变暖的环境而优势度增加, 导致群落结构和物种地理分布格局的改变(Feeley & Silman, 2010)。因此, 准确评估不同植物的耐热性, 对于生物多样性保护与预测未来不同植物的适应和地理分布至关重要(Romdal *et al.*, 2013; Ortega-García *et al.*, 2017)。

植物的光合系统对于温度胁迫十分敏感, 其生理表现能够清楚地表征植物对温度的响应(He *et al.*, 1996)。在高温胁迫下, 光合系统的抑制或损伤会直接影响到植物的能量输入, 进而影响其生长和生理表现, 甚至导致植物个体的死亡(Baker, 2008; Slot *et al.*, 2021)。光系统II (PSII)最大光化学量子效率(F_v/F_m)是研究植物光合生理状态的重要叶绿素荧光参数, 能表征开放的PSII反应中心捕获激发能的效率。在植物正常生长状态下 F_v/F_m 通常相对稳定(一般大于0.78), 而当植物受到外界环境胁迫时, PSII受体会失活, 导致 F_v/F_m 下降。因此, F_v/F_m 的变化情况可指示环境胁迫对植物光系统的破坏程度, 以及植物对环境胁迫的耐受能力(樊大勇等, 2016)。对于植物的耐热性, 常用 F_v/F_m 降低50%时的温度(T50)进行表征, 植物叶片的T50值越大, 说明光合系统越能耐受高温胁迫。由于测定便捷、结果稳定, 该方法已经广泛用于植物的耐热性研究中(Slot *et al.*, 2021)。

植物耐热性可能受到叶片形态特征、温度生态位与系统发育的影响。首先, 叶片形态特征和叶片

习性可能通过改变叶片的边界层厚度, 影响叶片的热量交换效率, 从而影响植物的耐热性。例如, 较大的叶片会产生较厚的边界层, 降低与空气的感热交换, 导致叶片难以散热, 而较小的叶片散热能力较强(Leigh *et al.*, 2012; Wright *et al.*, 2017)。叶片厚度中与耐热性相关的特征包括角质层厚度及栅栏组织厚度, 厚度较大的这些组织可以遮挡和吸收强光, 进而影响植物蒸腾散热的速率和叶片温度(Lin *et al.*, 2017)。不同叶片习性的植物, 由于叶片投资策略不同导致叶片结构性状的不同, 也可能导致耐热性的差异, 如常绿植物叶片一般为更厚的革质叶片, 从而比落叶植物叶片更加耐热。其次, 物种分布地的气候决定了植物的温度生态位, 并塑造了植物的气候适应能力(Bennett *et al.*, 2018)。例如, 对全球植物耐热性的分析表明, 分布于更温暖区域的植物更为耐热(Lancaster & Humphreys, 2020)。最后, 系统发育保守性是指亲缘关系越近的物种, 越倾向于具有相似的性状、占据相似的生态位(Losos, 2008)。已有研究发现植物耐热性差异与系统发育有关(Lancaster & Humphreys, 2020), 因此对植物耐热性跨物种的比较研究需要考虑系统发育的影响。

木兰科是被子植物系统发育的基部类群, 也是我国亚热带常绿阔叶林的标志类群, 广泛分布于热带、亚热带地区, 具有高度的演化生物学与生态价值。同时, 木兰科是最濒危的被子植物科之一, 一半以上的物种在野外为稀有种, 种群规模与分布面积都很小, 亟需加强对多样性的保护(Xie *et al.*, 2022)。然而, 当前仍缺乏对木兰科植物叶片光合系统耐热性的认识, 这方面的研究将有助于探究高温胁迫对迁地保育的木兰科植物叶片生理特征的影响程度, 对其物种保育具有重要意义。因此, 本研究选取种植于中国科学院华南植物园的23种木兰科植物,

基于同质园实验排除环境影响,通过测定叶片光合系统耐热性与叶片形态特征,结合每个物种的自然地理分布数据计算其温度生态位,拟回答3个科学问题: (1)木兰科植物叶片光合系统耐热性与叶片形态特征的关系; (2)木兰科植物叶片光合系统耐热性与温度生态位的关系; (3)木兰科植物叶片光合系统耐热性与叶片形态特征、温度生态位的系统发育保守性。

1 材料和方法

1.1 研究地点与实验材料

本研究在中国科学院华南植物园(广东省广州市, 113.35° E, 23.18° N)开展,研究地点属亚热带季风气候,年平均气温21.2 °C,最冷月(1月)平均气温13.6 °C,最热月(7月)平均气温28.9 °C,年降水量1 700 mm,其中80%的降水来自雨季(4–9月)。基于华南植物园的木兰科植物栽培情况,选择了成年个体数量大于3株、生长状况良好的23种木兰科植物用于实验。叶片光合系统耐热性测定于2021年9月完成,该月出现了严重的高温事件,月平均气温约30 °C,与近10年同期相比显著偏高约1.5 °C,创历史最高纪录(广州市气象台, 2021)。

1.2 研究方法

1.2.1 叶片光合系统耐热性

参考Krause等(2010)的方法测定叶片光合系统耐热性。具体步骤如下:在晴日的7:00–8:00,剪取冠层或者能充分接受光照的小枝,不同物种的个体重复数为3–5,随即将枝条在超纯水下切去末端防止空气进入导管造成胁迫,用黑色塑料袋包裹以防止蒸腾,带回实验室。暗适应1 h后,使用LI-6800便携式光合仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定室温(约25 °C)下的 F_v/F_m ,确保使用的叶片 F_v/F_m 大于0.7,防止光抑制对结果的影响。使用打孔器将叶片打孔,得到直径2.5 cm的叶圆片(如若为小叶片,直接使用小叶片本身),放在自封袋中用滤纸包裹,分别在35、40、44、46、48、50、52、54、56、58、60、62、64、66、70 °C的水浴锅中加热15 min (其中每个温度下叶片重复数为6),然后将叶圆片放入已铺有湿滤纸的培养皿中,维持培养皿的潮湿环境,放于黑暗处24 h后,测定叶圆片的 F_v/F_m 。前人研究发现黑暗处理24 h (段青青等, 2009)和弱光处理24 h (孙晓方等, 2008),均可实现叶片PSII反应中心的恢复。使

用Weibull模型拟合 F_v/F_m 和温度的关系,根据 F_v/F_m 随温度变化的曲线求出 F_v/F_m 损失50%时的温度(T50),作为叶片光合系统耐热性的指标(Kalaji *et al.*, 2014; Guo & Tan, 2015)。同时,每条耐热性曲线的测定都需要16个温度和来自3–5个植株的100多个叶片,因此一个物种只有一个T50拟合值。

1.2.2 叶片形态性状

每个物种选取6个健康成熟的叶片,选取叶片背面中部相同位置,使用游标卡尺测定叶片厚度。随后将叶片放入Canon LiDE 400扫描仪中扫描,使用ImageJ软件计算叶面积。同时记录每个物种常绿或落叶的叶片习性。

1.2.3 温度生态位

在GBIF网站(<https://www.gbif.org>)中查询23个木兰科物种在全球分布地的经纬度坐标点,通过查询Plants of the World Online网站(<https://powo.science.kew.org>),清除自然分布区外的坐标点。然后在WorldClim 2.1数据库(<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>)中提取每个坐标点对应的年均温(MAT, °C)、最暖月最高温(MTWM, °C)与最冷月最低温(MTCM, °C),再取3个指标在所有分布地的平均值,表征每个物种的温度生态位。

1.2.4 系统发育信号

根据Dong等(2022)的系统发育树,使用R 4.1.0软件中“phytools”包(Revell, 2012)的drop.tip命令将多余物种去除,并与本研究的23个物种进行匹配,得到包含20个物种的系统发育树,因此后面的系统发育分析均基于20个物种的数据计算。当物种数在20以上时,Blomberg's K 具有较强的统计效力(Blomberg *et al.*, 2003),因此本研究使用Blomberg's K 来衡量性状的系统发育信号, $K = 0$ 表明没有系统发育信号,性状演化是随机的; $K < 1$ 表明近缘物种之间的相似性小于基于布朗运动演化模型(简称演化模型)推断的物种间性状的相似性; $K = 1$ 表明近缘物种之间的相似性与演化模型预测值一致, $K > 1$ 表明性状具有很强的系统发育信号,即亲缘关系较近的物种具有比演化模型预测值更相似的性状(Blomberg *et al.*, 2003)。使用“phytools”包的phylosig命令计算各指标的系统发育信号(Revell, 2012)。

1.2.5 统计分析

所有数据分析在R 4.1.0中进行。通过Welch Two Sample t -test比较常绿种和落叶种的T50、叶片形态

性状和温度生态位差异。不同指标之间的相关性用一般线性模型拟合, 获取回归平方(R^2)和 p 值, $p < 0.05$ 时表明两个指标的相关关系显著。

2 结果

2.1 木兰科植物叶片光合系统耐热性与叶片形态特征的关系

23种木兰科植物的T50差异较大(表1), 最小值为落叶木莲(*Magnolia decidua*) (46.1 °C), 最大值为大叶木兰(*M. megaphylla*) (56.7 °C), 平均为51.7 °C。

木兰科植物的T50与物种的叶面积呈显著正相关关系, 与叶片厚度相关性不显著(图1)。T50随叶片习性不同而不同, 常绿种的T50显著高于落叶种($p = 0.005$, $t = -3.816$), 均值分别为52.6与48.6 °C。常绿种的叶面积与落叶种无显著差异($p = 0.39$, $t = -0.894$), 叶片厚度显著高于落叶种($p = 0.03$, $t =$

-2.609)。

2.2 木兰科植物叶片光合系统耐热性与温度生态位的关系

木兰科植物的T50与MAT呈显著正相关关系($p = 0.003$), 与MTWM无显著相关关系($p = 0.77$), 与MTCM呈显著正相关关系($p < 0.001$) (图2)。常绿种的MAT与MTCM均显著高于落叶种(两者均 $p < 0.001$, $t = -4.1$ 和 -3.5), 但MTWM无显著差异($p = 0.52$, $t = 0.67$)。

2.3 木兰科植物叶片光合系统耐热性与叶片形态特征、温度生态位的系统发育保守性

根据20种木兰科植物系统发育树, T50具有较弱但显著的系统发育信号(表2), 叶面积、叶片厚度及3个温度生态位指标均无显著系统发育信号。T50、叶面积及年均温在系统发育树上随亲缘关系而聚集的特征不明显(图3)。

表1 23种木兰科植物概况与叶片光合系统耐热性
Table 1 Overview of 23 Magnoliaceae species and their photosynthetic heat tolerance

物种 Species	叶片习性 Leaf habit	生活型 Life form	T50 (°C)
鹅掌楸 <i>Liriodendron chinense</i>	落叶 Deciduous	乔木 Tree	51.5
香港木兰 <i>Magnolia championii</i>	常绿 Evergreen	灌木 Shrub	55.3
夜香木兰 <i>Magnolia coco</i>	常绿 Evergreen	灌木 Shrub	56.0
大叶木兰 <i>Magnolia henryi</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	56.7
荷花玉兰 <i>Magnolia grandiflora</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	48.5
桂南木莲 <i>Magnolia conifera</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	49.3
滇桂木莲 <i>Magnolia forrestii</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	49.0
大果木莲 <i>Magnolia grandis</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	52.2
亮叶木莲 <i>Magnolia lucida</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	54.2
马关木莲 <i>Magnolia insignis</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	52.1
大叶木莲 <i>Magnolia megaphylla</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	53.7
广东木莲 <i>Magnolia kwangtungensis</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	50.6
合果木 <i>Magnolia baillonii</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	52.6
乐昌含笑 <i>Magnolia chapensis</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	51.6
金叶含笑 <i>Magnolia foveolata</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	51.1
观光木 <i>Magnolia odorum</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	52.6
石碌含笑 <i>Magnolia shiluensis</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	54.7
云南拟单性木兰 <i>Magnolia yunnanensis</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	51.2
盖裂木 <i>Magnolia hodgsonii</i>	常绿 Evergreen	乔木 Tree	54.9
凹叶厚朴 <i>Magnolia officinalis</i> subsp. <i>biloba</i>	落叶 Deciduous	乔木 Tree	48.8
落叶木莲 <i>Magnolia decidua</i>	落叶 Deciduous	乔木 Tree	46.1
望春玉兰 <i>Magnolia biondii</i>	落叶 Deciduous	乔木 Tree	48.6
紫玉兰 <i>Magnolia liliflora</i>	落叶 Deciduous	灌木 Shrub	48.2

T50, 最大光化学量子效率损失50%时的温度。本研究木兰科植物分类系统依据Figlar (2006)和Wang等(2020)。
T50, the temperature that causes 50% decrease of the maximum photochemical quantum efficiency of photosystem II. The taxonomic system of Magnoliaceae species in this study is from Figlar (2006) and Wang *et al.* (2020).

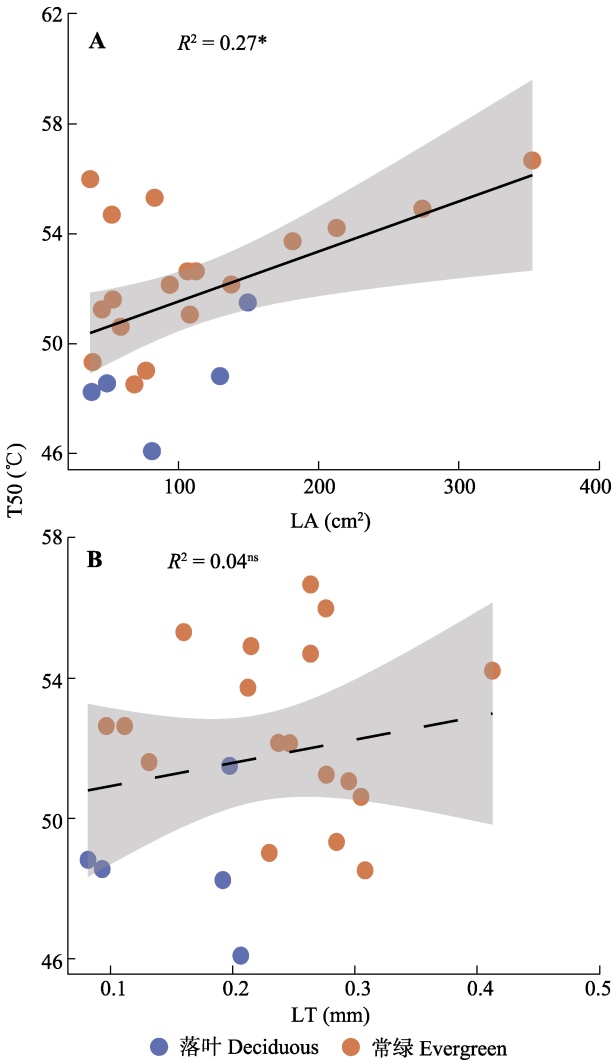


图1 23种木兰科植物的叶面积(LA)、叶片厚度(LT)与最大光化学量子效率损失50%时的温度(T50)的关系。模型结果相关性显著的以实线表示, 不显著的以虚线表示。*, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$ 。
Fig. 1 Correlations of the temperature that causes 50% decrease of the maximum photochemical quantum efficiency of photosystem II (T50) with leaf area (LA) and leaf thickness (LT) in 23 Magnoliaceae species. Significant correlations are shown as solid lines, and non-significant ones are shown as dashed lines. *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$.

表2 23种木兰科植物6个指标平均值及系统发育信号
Table 2 Average values and phylogenetic signals of six traits of 23 Magnoliaceae species

指标 Trait	缩写 Abbreviation	单位 Unit	平均值 Average value	Blomberg's K	p
最大光化学量子效率损失50%时的温度 The temperature that causes 50% decrease of the maximum photochemical quantum efficiency of photosystem II	T50	°C	51.7	0.31	0.022
叶面积 Leaf area	LA	cm ²	110.5	0.17	0.376
叶片厚度 Leaf thickness	LT	mm	0.22	0.15	0.489
年平均气温 Mean annual air temperature	MAT	°C	19.2	0.19	0.229
最冷月最低气温 Minimum air temperature in the coldest month	MTCM	°C	6.3	0.18	0.247
最暖月最高气温 Maximum air temperature in the warmest month	MTWM	°C	30.1	0.09	0.894

3 讨论

3.1 木兰科植物叶片光合系统耐热性与叶片形态特征的关系

木兰科植物叶片光合系统耐热性较强, T50平均为51.7 °C, 高于热带低地森林(平均为46.7 °C) (Slot *et al.*, 2021), 与迈阿密Fairchild热带植物园和Gifford树木园收集的热带植物相似(平均为51.2 °C) (Perez & Feely, 2021)。作为亚热带森林中的典型植物类群, 较强的叶片光合系统耐热性是木兰科植物适应我国南方亚热带地区夏季炎热气候的关键。

本研究发现木兰科植物的叶面积越大, 耐热性越强, 与前人报道(Leigh *et al.*, 2012; Wright *et al.*, 2017)一致。这是由于叶面积越大, 叶片边界层越厚, 越不利于叶片与外界的热量交换。因此在同一个植物园, 植物蒸腾强度相同的条件下, 大叶片在高温环境下不利于热量散失, 相较于小叶片会达到更高的叶片温度, 所以需要更高的耐热性以维持光合作用等正常生理活动(Wright *et al.*, 2017)。本研究未发现叶片厚度与T50的显著关联, 与前人发现叶片越厚、叶片温度越低的结果(Lin *et al.*, 2017)不符, 但叶片厚度包含了很多组分, 如上下表皮厚度、栅栏组织和海绵组织厚度, 它们都能分别影响T50, 如Lin等(2017)发现更薄的下表皮厚度和更低的栅栏海绵组织厚度比有利于叶片散热。同时, 较厚的叶片通常可以遮挡和吸收外界强光, 具有更多水分储存空间, 更能抵御高温与干旱胁迫(Leigh *et al.*, 2012; Kröber *et al.*, 2015)。因此, 木兰科植物虽然显示了更厚的叶片更耐热的趋势, 但这些组分的厚度在不同物种间可能不同, 因而导致了叶片厚度和T50之间没有显著的相关关系, 未来研究需要对叶片厚度的组分进行深入分析。

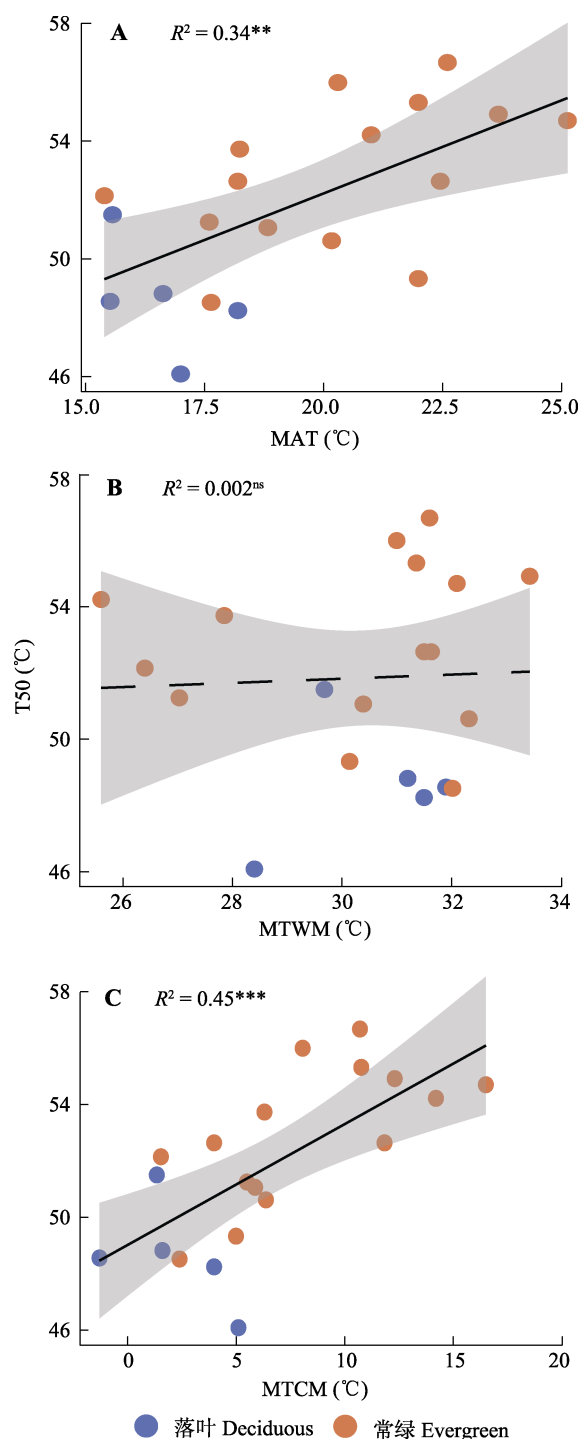


图2 23种木兰科植物分布地年平均气温(MAT)、最暖月最高气温(MTWM)及最冷月最低气温(MTCM)与最大光化学量子效率损失50%时的温度(T50)的关系。模型结果相关性显著的以实线表示, 不显著的以虚线表示。***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; ns, $p > 0.05$ 。

Fig. 2 Correlations of the temperature that causes 50% decrease of the maximum photochemical quantum efficiency of photosystem II (T50) with mean annual air temperature (MAT), maximum air temperature of the warmest month (MTWM) and minimum air temperature of the coldest month (MTCM) in 23 Magnoliaceae species. Significant correlations are shown as solid lines, and non-significant ones are shown as dashed lines. ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; ns, $p > 0.05$.

不同叶片习性的木兰科植物呈现出不同的叶片光合系统耐热性与叶片形态特征。常绿物种叶片耐热性更强、叶片也更大更厚, 在遭遇高温事件时能正常维持生理活动, 是一种对高温胁迫的耐受性策略。前人的研究也印证了常绿和落叶植物有不同的温度响应, 落叶植物对温度的响应更加敏感(白坤栋等, 2010)。同时, 木兰科植物常绿与落叶物种不同的叶片构建策略也可能是造成T50差异的原因, 落叶物种的叶片倾向于叶片经济学谱中的“快速”端, 即叶片构建成本较低, 而常绿物种倾向“慢速”端, 叶片构建成本高且多为革质(Reich, 2014; 侯皓等, 2019), 而叶片构建成本一般与抗逆性有关, 通过对叶脉、细胞壁等投入更多的碳, 间接带来了常绿叶片更高的耐热性。

3.2 木兰科植物叶片光合系统耐热性与温度生态位的关系

木兰科植物的耐热性随年平均气温及最冷月最低气温的增加而增加, 但与最暖月最高气温没有显著相关关系, 表明年平均气温对耐热性的影响大于最暖月最高气温。这可能是因为年平均气温反映的是年度水平上的气候条件, 比最暖月最高气温更能反映植物长期面临的温度环境条件, 所以与耐热性关系更强。其次, 从演化历史上看, 木兰科植物是喜热的泛热带类群, 对高温不敏感。而始新世以来的全球气候变冷事件, 对全球的植物类群进行了一次大规模的环境筛选, 促进了温带主要植物类群的形成(Kerkhoff *et al.*, 2014), 在这个时期内, 木兰科植物总体也由相对高纬度的北热带(boreotropical region)向更南的热带区域扩散迁移(Dong *et al.*, 2022)。前人研究也发现, 叶片光合系统的耐寒性是限制温暖地区物种地理分布北界的重要因素(Wen *et al.*, 2018), 尤其对泛热带分布的基部被子植物更是如此(王一汐等, 2021)。因此, 植物叶片光合系统耐热性和温度生态位的研究, 应同时关注研究类群的起源地和迁移过程、演化历史过程中的极端高温事件等内容, 才能更准确地判断哪些气候因子造成了物种目前的地理分布格局。

木兰科植物中常绿物种与落叶物种温度生态位的差异, 也表现为其地理分布的差异: 常绿类群的分布中心主要在南亚热带及热带地区, 而落叶类群的分布纬度更高, 能适应更为寒冷的环境, 但也经历更少的高温事件(Fang *et al.*, 2011; Liu *et al.*,

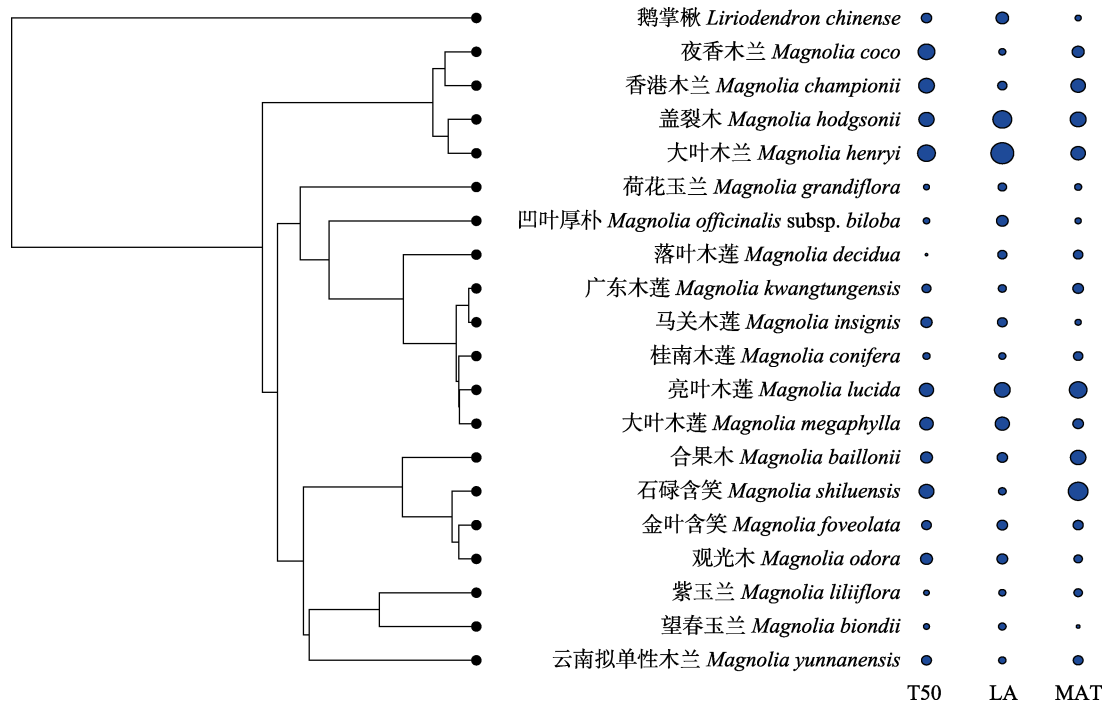


图3 20种木兰科植物系统发育树及其对应的最大光化学量子效率损失50%时的温度(T50)、叶面积(LA)及分布地年平均气温(MAT)。指标数值大小与圆点大小呈比例,圆点越大表明数值越高。
Fig. 3 Phylogeny, the temperature that causes 50% decrease of the maximum photochemical quantum efficiency of photosystem II (T50), leaf area (LA) and mean annual air temperature (MAT) of original distribution ranges for the 20 Magnoliaceae species. Trait values in each column are in proportion to the size of circles for each species, where larger circles indicate higher values.

2016), 所以木兰科落叶物种比常绿物种的耐热性更弱, 也是长期适应原分布中心气候条件的结果。前人研究表明, 木兰科植物的祖先大概率具有常绿叶片, 落叶习性出现于中新世以后, 是木兰科植物对始新世寒冷事件的适应性改变, 也促使了渐新世落叶类群(玉兰类)和常绿类群(含笑类)的分化并向北亚热带的扩散(Nie *et al.*, 2008)。因此, 基于木兰科演化历史与温度生态位的关系, 并且由于叶片适应高温的结构及生理生化特征同样也构成了叶片耐寒性的生理生态基础(Lin *et al.*, 2017), 我们推测木兰科植物叶片对温度(低温和高温)的适应性演化, 可能更受寒冷事件而非高温事件驱动, 最终导致叶片光合系统耐热性与年平均气温及最冷月最低气温的高度相关。未来同时结合植物耐热性和耐寒性进行研究, 可能将是理解木兰类及基部被子植物分布驱动的重要途径。

当前全球变暖的速率超过了已知的地质时期任何一次变暖事件, 因此叶片光合系统耐热性将从生理适应性上决定植物在未来全球变暖条件下的存活和生长。前人计算了植物的温度生态位演化速率, 发现其远远落后于当前气候变化的速率(Liu *et al.*,

2020), 本研究也发现了木兰科植物叶片耐热性与最暖月最高气温关联性较低, 因此木兰科植物叶片耐热性随气候变暖的演化趋势难以根据最高温度进行预测。然而, 根据叶片耐热性T50的数值, 可以推断全球变暖条件下, 部分木兰科植物(尤其是分布于非热带地区的落叶类群)的叶片极有可能受到极端高温事件的胁迫, 因此在后续研究中需要继续关注持续高温或极端高温事件对木兰科植物叶片光合系统耐热性的影响。

3.3 木兰科植物叶片光合系统耐热性、叶片形态特征、温度生态位的系统发育保守性

木兰科植物T50的系统发育信号较弱($K = 0.31$, $p = 0.022$), 这一结果与前人研究(Perez & Feely, 2021; Slot *et al.*, 2021)一致, 说明叶片耐热性受演化约束的影响较小, 可能更多受到外界环境的选择, 这一指标在接近系统发育树末端节点的位置(即更晚分化的位置)变异性更强, 以便于适应更多样的环境(Freckleton *et al.*, 2002)。叶片面积没有显著的系统发育信号($K = 0.17$, $p = 0.376$), 与前人报道(Liu *et al.*, 2016)不一致, 这可能由于叶片面积受环境影响较大, 同时与前人相比, 本研究使用了更新的木

兰科植物系统发育树, 结果或许更为准确。叶片厚度则主要由于含笑组里同时存在叶片很厚的和很薄的物种, 弱化了系统发育关系的影响($K = 0.15$, $p = 0.489$)。此外, 与前人发现木兰科植物温度生态位具有系统发育保守性(Liu *et al.*, 2016)不同, 本研究未发现年平均气温、最冷月最低气温和最暖月最高气温的系统发育信号, 虽然两个研究计算的 K 值都在0.09–0.19之间, 但可能因为本研究物种数较少, 使得 p 值不显著(K 依次为0.19、0.18和0.09; p 依次为0.229、0.247和0.894)。总之, 木兰科植物叶片耐热性的系统发育保守性较弱, 其变异性可能更多受到外界环境条件的驱动。

致谢 感谢中国科学院大学生创新实践训练计划之中国科学院华南植物园科创计划项目、中国科学院青年创新促进会项目(2019339)和中国科学院华南植物园青年人才专项(QNXM-01)资助。

参考文献

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, *et al.* (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684.
- Bai KD, Jiang DB, Cao KF, Wan XC, Liao DB (2010). Photosynthetic response to seasonal temperature changes in evergreen and deciduous broad-leaved trees in montane forests of Ailao Mountain and Mao'er Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 905-913. [白坤栋, 蒋得斌, 曹坤芳, 万贤崇, 廖德宝 (2010). 哀牢山和猫儿山中山常绿和落叶阔叶树光合特性对季节温度变化的响应. *生态学报*, 30, 905-913.]
- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89-113.
- Bennett JM, Calosi P, Clusella-Trullas S, Martínez B, Sunday J, Algar AC, Araújo MB, Hawkins BA, Keith S, Kühn I, Rahbek C, Rodríguez L, Singer A, Villalobos F, Ángel Olalla-Tárraga M, Morales-Castilla I (2018). GlobTherm, a global database on thermal tolerances for aquatic and terrestrial organisms. *Scientific Data*, 5, 180022. DOI: 10.1038/sdata.2018.22.
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717-745.
- Breshears DD, Myers OB, Meyer CW, Barnes FJ, Zou CB, Allen CD, McDowell NG, Pockman WT (2009). Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 185-189.
- Dong SS, Wang YL, Xia NH, Liu Y, Liu M, Lian L, Li N, Li LF, Lang XA, Gong YQ, Chen L, Wu E, Zhang SZ (2022). Plastid and nuclear phylogenomic incongruences and biogeographic implications of *Magnolia* s.l. (Magnoliaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, 60, 1-15.
- Duan QQ, Xia HY, Ding M, Jiang W, Huang DF (2009). Effects of short-term darkness on leaf photosynthetic structure and functions of *Petunia hybrida* seedlings. *Acta Agriculturae Shanghai*, 25(4), 64-69. [段青青, 夏含嫣, 丁明, 姜武, 黄丹枫 (2009). 短期黑暗对矮牵牛幼苗叶片光合结构及功能的影响. *上海农业学报*, 25(4), 64-69.]
- Fan DY, Fu ZJ, Xie ZQ, Li RG, Zhang SM (2016). A new technology of modulated Chl a fluorescence image: *in vivo* measurement of the PSII maximum photochemical efficiency and its heterogeneity within leaves. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 942-951. [樊大勇, 付增娟, 谢宗强, 李荣贵, 张淑敏 (2016). 调制式荧光影像新技术: 叶片内部最大光化学量子效率及其异质性的活体测定. *植物生态学报*, 40, 942-951.]
- Fang JY, Wang ZH, Tang ZY (2011). *Atlas of Woody Plants in China*. Springer, Berlin. 193-194.
- Feeley KJ, Silman MR (2010). Biotic attrition from tropical forests correcting for truncated temperature niches. *Global Change Biology*, 16, 1830-1836.
- Figlar RB (2006). A new classification for *Magnolia*//Evans P. *Rhododendrons with Camellias and Magnolias Yearbook 2006*. The Royal Horticulture Society, London. 69-82.
- Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*, 160, 712-726.
- Guangzhou Meteorological Station (2021). *Guangzhou Climate Bulletin 2021*. [2022-03-10]. <http://www.tqyb.com.cn/gz/climaticprediction/bulletin/2022-03-10/9924.html>. [广州市气象台 (2021). 2021年广州市气候公报. [2022-03-10]. <http://www.tqyb.com.cn/gz/climaticprediction/bulletin/2022-03-10/9924.html>]
- Guo Y, Tan JL (2015). Recent advances in the application of chlorophyll a fluorescence from photosystem II. *Photochemistry and Photobiology*, 91, 1-14.
- He J, Chee CW, Goh CJ (1996). 'Photoinhibition' of *Heliconia* under natural tropical conditions: the importance of leaf orientation for light interception and leaf temperature. *Plant, Cell & Environment*, 19, 1238-1248.
- Hou H, Liu H, He PC, Hua L, Xu QY, Ye Q (2019). Different leaf construction strategies in evergreen and deciduous species of Magnoliaceae. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 27, 272-278. [侯皓, 刘慧, 贺鹏程, 华雷, 许秋园, 叶清 (2019). 木兰科常绿与落叶物种叶片构建策略的差异. *热带亚热带植物学报*, 27, 272-278.]
- Kalaji HM, Schansker G, Ladle RJ, Goltsev V, Bosa K,

- Allakhverdiev SI, Brestic M, Bussotti F, Calatayud A, Dąbrowski P, Elsheery NI, Ferroni L, Guidi L, Hogewoning SW, Jajoo A, *et al.* (2014). Frequently asked questions about *in vivo* chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynthesis Research*, 122, 121-158.
- Kerkhoff AJ, Moriarty PE, Weiser MD (2014). The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 8125-8130.
- Krause GH, Winter K, Krause B, Jahns P, García M, Aranda J, Virgo A (2010). High-temperature tolerance of a tropical tree, *Ficus insipida*: methodological reassessment and climate change considerations. *Functional Plant Biology*, 37, 890-900.
- Kröber W, Heklau H, Bruehlheide H (2015). Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. *Plant Biology*, 17, 373-383.
- Lancaster LT, Humphreys AM (2020). Global variation in the thermal tolerances of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117, 13580-13587.
- Leigh A, Sevanto S, Ball MC, Close JD, Ellsworth DS, Knight CA, Nicotra AB, Vogel S (2012). Do thick leaves avoid thermal damage in critically low wind speeds? *New Phytologist*, 194, 477-487.
- Lin H, Chen YJ, Zhang HL, Fu PL, Fan ZX (2017). Stronger cooling effects of transpiration and leaf physical traits of plants from a hot dry habitat than from a hot wet habitat. *Functional Ecology*, 31, 2202-2211.
- Liu H, Lundgren MR, Freckleton RP, Xu QY, Ye Q (2016). Uncovering the spatio-temporal drivers of species trait variances: a case study of Magnoliaceae in China. *Journal of Biogeography*, 43, 1179-1191.
- Liu H, Ye Q, Wiens JJ (2020). Climatic-niche evolution follows similar rules in plants and animals. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 753-763.
- Losos JB (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995-1003.
- Marchin RM, Backes D, Ossola A, Leishman MR, Tjoelker MG, Ellsworth DS (2022). Extreme heat increases stomatal conductance and drought-induced mortality risk in vulnerable plant species. *Global Change Biology*, 28, 1133-1146.
- Nie ZL, Wen J, Azuma H, Qiu YL, Sun H, Meng Y, Sun WB, Zimmer EA (2008). Phylogenetic and biogeographic complexity of Magnoliaceae in the Northern Hemisphere inferred from three nuclear data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 1027-1040.
- Ortega-García S, Guevara L, Arroyo-Cabrales J, Lingdíg-Cisneros R, Martínez-Meyer E, Vega E, Schondube JE (2017). The thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats: its evolution and application to predict responses to global warming. *Ecology and Evolution*, 7, 6691-6701.
- Perez TM, Feeley KJ (2021). Weak phylogenetic and climatic signals in plant heat tolerance. *Journal of Biogeography*, 48, 91-100.
- Reich PB (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275-301.
- Revell LJ (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217-223.
- Romdal TS, Araujo MB, Rahbek C (2013). Life on a tropical planet: niche conservatism and the global diversity gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 344-350.
- Slot M, Aranda J, Virgo A, Winter K (2021). Leaf heat tolerance of 147 tropical forest species varies with elevation and leaf functional traits, but not with phylogeny. *Plant, Cell & Environment*, 44, 2414-2427.
- Sun XF, He JQ, Huang XD, Ping J, Ge JL (2008). Growth characters and chlorophyll fluorescence of goldenrod (*Solidago canadensis*) in different light intensities. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 28, 4752-4758. [孙晓方, 何家庆, 黄训端, 平江, 葛结林 (2008). 不同光强对加拿大一枝黄花生长和叶绿素荧光的影响. 西北植物学报, 28, 4752-4758.]
- Wang YB, Liu BB, Nie ZL, Chen HF, Chen FJ, Figlar RB, Wen J (2020). Major clades and a revised classification of *Magnolia* and Magnoliaceae based on whole plastid genome sequences via genome skimming. *Journal of Systematics and Evolution*, 58, 673-695.
- Wang YX, Wen Y, Liu H, Cao KF (2021). Relationship between climatic-niche evolution and species diversification in Annonaceae, a pantropical family. *Plant Science Journal*, 39, 457-466. [王一汐, 文印, 刘慧, 曹坤芳 (2021). 气候生态位进化与物种多样化的关系——以泛热带植物番荔枝科为例. 植物科学学报, 39, 457-466.]
- Wen Y, Qin DW, Leng B, Zhu YF, Cao KF (2018). The physiological cold tolerance of warm-climate plants is correlated with their latitudinal range limit. *Biology Letters*, 14, 20180277. DOI: 10.1098/rsbl.2018.0277.
- Williams AP, Allen CD, Millar CI, Swetnam TW, Michaelsen J, Still CJ, Leavitt SW (2010). Forest responses to increasing aridity and warmth in the southwestern United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 21289-21294.
- Wright IJ, Dong N, Maire V, Prentice IC, Westoby M, Díaz S (2017). Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 357, 917-921.
- Xie HH, Tang YG, Fu J, Chi XL, Du WH, Dimitarov D, Liu JQ, Xi ZX, Wu JY, Xu XT (2022). Diversity patterns and conservation gaps of Magnoliaceae species in China. *Science of the Total Environment*, 813, 152665. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.152665.

责任编辑: 王 愷 责任编辑: 李 敏