

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2022.02.009

栎树秋季叶色多样性及相关生理特性的变化

安然¹, 王树凤¹, 陈益泰¹, 汪阳东¹, 傅火勇², 张永志², 施翔^{1*}

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江省林木育种技术研究重点实验室, 浙江 杭州 311400;

2. 浙江省安吉县龙山林场, 浙江 安吉 313306)

摘要: [目的] 研究栎树叶片变色期相关生理物质含量的变化, 探索其叶色多样性与生理特征变化间的内在联系。[方法] 以红栎组的纳塔栎、舒玛栎、柳叶栎、月桂叶栎、樱皮栎, 白栎组的琴叶栎、牛栎以及白栎等 8 种栎属植物 4 年生苗为试材, 对其色差参数 (L^* 、 a^* 、 b^*)、色素、可溶性糖和营养元素含量进行测定分析。[结果] 秋季栎树叶片叶色参数 L^* 值变化幅度小, 较为稳定。色差参数 a^* 值、 b^* 值、叶绿素含量和类胡萝卜素含量呈下降趋势, 花青素含量则逐渐上升; N、P 含量在叶片变色期逐渐降低, 而可溶性糖含量增加。同时 a^* 值与花青素、可溶性糖含量、C:N 和 C:P 呈极显著正相关, 与叶绿素、类胡萝卜素、N 和 P 含量呈极显著负相关。通常红栎组栎树叶色较白栎组红。由于各树种各指标变化幅度不同, 导致不同树种叶色差异显著, 且叶色保持期不同。叶片变色后期各栎树叶色从绿色变为黄红色、深红色、鲜红色或棕色。其中纳塔栎秋季叶色最红, 同时呈现红色的时间最长。[结论] 红栎组栎树较早进入变色期; 变色前期各指标变化幅度小, 此后叶绿素和类胡萝卜素被快速分解, 花青素大量合成, 是影响栎树秋季叶色的关键因素; 变色期叶片 N 和 P 含量逐渐下降且利用率显著提高。

关键词: 栎树; 叶色; 花青素; 营养元素

中图分类号: S718.43

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2022)02-0078-11

植物叶片秋季衰老会导致叶色变化, 暖温带落叶林最显著的特征是秋季叶色丰富^[1-2]。目前植物叶片呈色机制仍不完全清楚^[3]。研究发现叶色与叶片色素种类、含量和分布有关^[4-5], 叶片呈色的直接原因是叶片中色素种类和比例的变化^[6]。大多数植物叶片叶绿素含量秋季开始时缓慢下降, 然后迅速下降, 同时叶片组织中开始积累花青素^[7-9], 秋季叶色变红主要与叶片中花青素积累有关^[7,10-11]。研究表明叶片色素含量与色差参数间具有一定相关性, 如花色素苷和叶绿素含量的多少决定着 a^* 值大小^[12]。叶片花色苷的主要功能是使叶片免受光合抑制影响^[13], 同时有利于叶片营养元素的吸收再利用^[14]。与 N 含量较高的叶片相比, N 含量较低的叶片更早且更完全变红^[4], 表明色素与营养元素在

叶片中的变化高度相关^[15]。N 和 P 是植物生长发育的限制性元素^[16], 同时也是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素^[17]。因此, 利用色差参数对主要色素含量进行预测, 了解营养元素动态和叶色在叶片衰老期的变化关系, 有助于了解植物变色期的适应策略, 进一步揭示植物叶片秋冬季呈色规律^[18]。

北美栎树 (*Quercus* spp.) 引种至我国已有 20 多年, 其中有些树种引种点较多, 种植广泛, 生长良好^[19]。作为观赏树种, 北美栎树特别是红栎组 (*Sect. Lobatae*) 栎树秋冬季叶色丰富。研究表明平均气温是引起纳塔栎 (*Q. texana* Buckley) 秋季叶片变色的主要因素, 其次是最高气温^[20]。姜琳等探讨了纳塔栎、舒玛栎 (*Q. shumardii* Buckland) 等树种在秋冬转色期叶色变化的生理机制^[21], 但较

收稿日期: 2021-04-27 修回日期: 2021-12-13

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目 (CAFYBB2018SZ001、CAFYBB2018ZB001-3); 浙江省农业 (林木) 新品种选育重大科技专项 (2016C02056-10)

* 通讯作者: 施翔. E-mail: shixiang284@sina.com

少涉及关于秋季色素含量,特别是营养元素与叶色量化参数间变化关系方面的研究。由于栎树资源丰富,不同树种之间秋季叶色差异显著,这一现象可能与其秋季花青素积累差异显著有关^[11,22]。同时,不同栎树叶片营养元素变化的差异可能也间接导致其叶色显著不同。因此,本研究选择从北美引种的7种栎树以及乡土树种白栎(*Q. fabri* Hance)为研究对象,通过研究8种栎树叶片变色期有关生理指标变化,进而揭示栎树叶片营养元素生态化学计量特征、色素和叶色参数间的关系,以期为栎树园林绿化应用和彩叶新品系选育提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点

试验点位于浙江省安吉县龙山林场的一处坡地(30°01'34" N, 119°11'47" E, 坡度30°)。该地区属于亚热带季风气候,年降水量约945.5 mm,年平均温度约15.1℃。土壤中N、P和K含量分别为0.61、0.15和6.60 g·kg⁻¹,有机质含量5.85%,pH值4.51。

1.2 试验材料

参试树种为从北美引种的纳塔栎、舒玛栎、柳叶栎(*Q. phellos* L.)、月桂叶栎(*Q. laurifolia* Michx.)、樱皮栎(*Q. pagoda* Raf.)、琴叶栎(*Q. lyrata* Walter)、牛栎(*Q. michauxii* Nutt.)以及乡土树种白栎。根据近期的分子分类系统,其中纳塔栎、舒玛栎、柳叶栎、月桂叶栎和樱皮栎属于红栎组。红栎组主要分布在北美洲、中美洲和南美洲,花柱长,大多数树种橡子在18个月内成熟,橡子壳内有毛;琴叶栎、牛栎和白栎属于白栎组(*Sect. Quercus*)。白栎组主要分布在欧洲、亚洲、北非、北美,花柱短,橡子在6个月内成熟,橡子壳内部无毛^[23]。北美栎树种子均来自于美国路易斯安那州。白栎种子采集自上海松江。

1.3 试验方法

1.3.1 样品观察、采集 参试树种种子于2015年春季进行播种。2016年3月选择生长一致的各树种容器苗在试验点造林。试验林按随机区组设计排列:参试树种(包括种源)构成一个区组,每个区组每个树种10棵幼苗。试验重复3次,株行距为2 m × 2 m。据长期观察,试验区域栎树秋季叶片变色的高峰期出现在11月下旬至12月上旬,落

叶高峰期出现在12月中旬和下旬,分别于2018年10月22日、11月6日、11月22日和12月8日共4次收集叶片样本。采集树冠层南面中部枝条上健康、完整的功能叶片10~20片。所采集叶片放入自封袋用冰盒带回实验室,放入冰箱中保存。所有样品均用蒸馏水仔细洗涤。对采集的叶片进行拍照、色差参数及光合色素含量测定。其余样品一部分先105℃杀青半小时,然后70℃下烘至恒质量,用于测定C、N和P等指标;另一部分样品自然阴干,用于可溶性糖的测定。除色差参数外,每项指标重复测定3次。由于12月8日采样时牛栎叶片已经落叶,本研究中缺乏12月8日牛栎数据。

1.3.2 样品测定 色差参数测定:使用分光测色计(CM-2300d,柯尼卡美能达,日本)进行色差参数测定,每个重复选取10片叶子,避开叶脉,每片叶子测定5点,将获取的5点平均值作为该片叶子叶色参数L*、a*和b*的值。L*值表示光泽明亮度,+表示偏亮,-表示偏暗;a*值表示红绿,+表示偏红,-表示偏绿;b*值表示黄蓝,+表示偏黄,-表示偏蓝^[12]。

色素含量测定:称取0.2 g新鲜样品,液氮研磨后转入装有10 mL 80%丙酮溶液的试管中,室温避光处浸泡提取24 h。然后测定470、645和663 nm波长处的吸光值。根据Lichtenthal等的方法计算叶绿素(Chl)和类胡萝卜素(Car)含量^[24]。称取0.2 g新鲜样品,参照Pietrini等的方法,在10 mL酸化(1% HCl)甲醇中提取叶片花青素(Ant)^[25]。根据Zhang等的方法测定花青素含量^[26]。

元素含量测定:植物样品烘干至恒质量粉碎后,采用朱亮等的方法测定C含量^[27];采用冷华妮等的方法测定栎树叶片N和P含量^[28]。

可溶性糖含量测定:根据Li等的方法测定可溶性糖(SS)含量^[29]。

1.4 数据分析

采用Shapiro检验评估方差同质性。使用SPSS 26软件对各指标进行统计学分析。采用双因素以及Tukey法进行方差分析和多重比较。用Pearson法对叶片色差参数和其它参数进行相关分析。将数据标准化后进行主成分分析(PCA),使用R语言中的prcomp命令(软件包“FactoMineR”和“factoextra”)进行计算。利用OriginPro 2019或R

软件作图。图中数据为平均值±标准误。

2 结果与分析

2.1 栎树秋季叶色的变化

据观察, 10月22日, 参试栎树叶片基本为绿色。红栎组栎树特别是纳塔栎少量叶片开始变红。11月6日, 纳塔栎变红叶片数量最多。其它红栎组栎树叶色也开始变化, 但数量较纳塔栎少。此时

白栎组栎树叶色依然以绿色为主。牛栎部分叶片叶缘出现枯黄或红色。11月22日, 红栎组栎树以及琴叶栎叶片进入变色高峰期。牛栎大量叶片落叶, 且叶色以枯黄为主。白栎大部分叶片以绿色为主。12月8日, 各种栎树叶色从绿色变为黄红色、深红色、鲜红色或棕色(图1)。其中纳塔栎和舒玛栎叶色偏鲜红, 柳叶栎、月桂叶栎、琴叶栎和白栎叶色偏黄红, 樱皮栎叶色则为深红, 颜色偏暗。

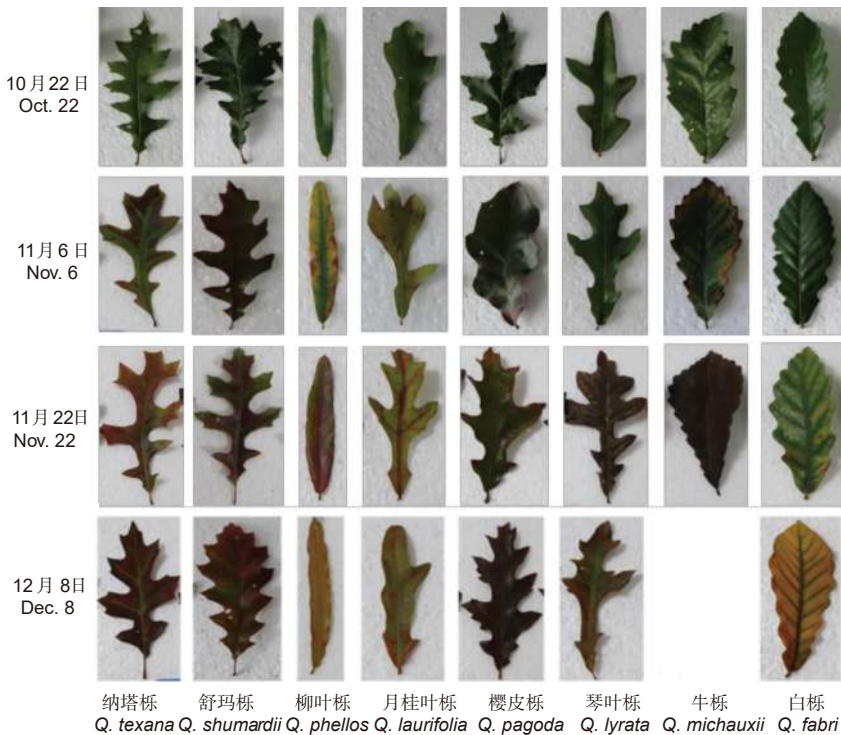


图 1 栎树叶色变化特征

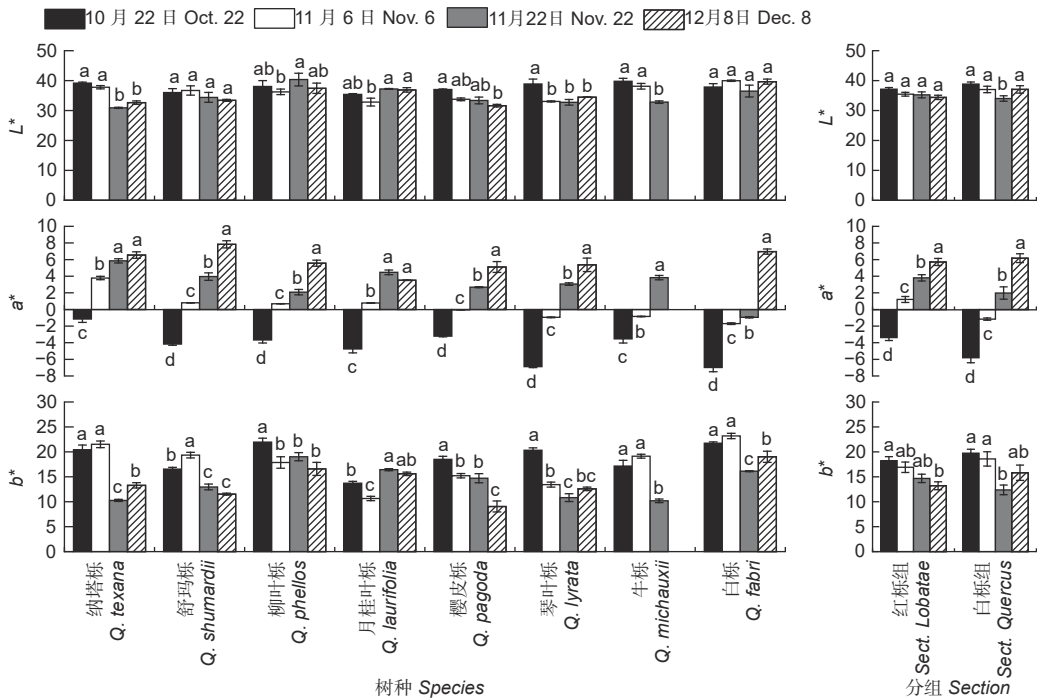
Fig. 1 The leaf colour traits in *Quercus* spp. leaves

2.1.1 叶片色差参数变化 各树种叶片色差参数值见图2。通常白栎组 L^* 值较红栎组高(11月22日除外), 但方差分析表明 L^* 值在红栎组和白栎组间无显著差异。试验结果也表明树种、不同采样时间均对叶片 L^* 值产生显著影响, 同时树种和采样时间的交互效应显著 ($p < 0.001$)。不同采样时间 L^* 平均值分别为 37.77、36.05、34.79 和 35.16, 表明 L^* 值有随时间推移而减少的趋势。但各树种 L^* 值变化趋势不同, 其中舒玛栎、柳叶栎、月桂叶栎和白栎 L^* 值在叶片变色期前后变化幅度较小。通常白栎平均 L^* 值最高, 为 38.49; 樱皮栎平均 L^* 值最低, 仅为 33.95。栎树叶片不同采样时间 a^* 的平均值为 -4.29、0.32、3.12 和 5.85, 且各树种 a^* 值变化趋势一致, 即随着时间推移, a^* 值逐

渐增加(月桂叶栎除外)。方差分析表明 a^* 值在红栎组和白栎组间差异显著 ($p < 0.001$), 其中红栎组叶片较早变红色, 且红栎组平均 a^* 值较白栎组栎高(12月8日除外)。方差分析也表明树种、不同采样时间均对叶片 a^* 值产生显著影响, 同时树种和采样时间的交互效应显著 ($p < 0.001$)。纳塔栎变色最早, 其叶片 a^* 值在 10月22日已接近于 0, 并于 11月6日转为正值, 且显著高于其它参试树种; 其它红栎组 a^* 值于 11月6日变为正值或接近于 0。白栎组叶片变色较晚, 特别是白栎。12月8日, 舒玛栎 a^* 值最高, 为 7.83; 月桂叶栎 a^* 值低于其它树种, 仅为 3.52, 这导致红栎组平均 a^* 值偏低。白栎组的琴叶栎和白栎 a^* 值较叶片变色前显著增加, 分别为 5.03 和 6.97。各树种叶

片 b^* 的平均值在不同采样时间分别为 18.80、17.55、13.82 和 13.95, 整体表现为秋季叶片变色后 b^* 值减少 (月桂叶栎除外)。方差分析也表明: 红栎组和白栎组 b^* 值无显著差异。但各树种叶片 b^* 值差

异显著 ($p < 0.001$)。12 月 8 日, 白栎 b^* 值为 20.02, 高于其它树种; 琴叶栎和樱皮栎 b^* 值最低, 仅为 14.29 和 14.37。



注: 不同小写字母表示参数在同一树种或同一组不同时间差异显著。下同。

Note: Lowercase letters in the same species or section meant significant difference among sampling time at 0.05 level. The same below.

图 2 秋季不同时间栎树色差参数的变化

Fig. 2 Changes of chromatic aberration parameters of *Quercus* spp. at the different stages in autumn

2.1.2 叶片色素含量变化 在秋季, 各树种叶片叶绿素 a 含量在变色前期变化幅度不大, 在变色中后期随着时间推移显著下降 (图 3)。通常白栎组叶片叶绿素 a 含量低于红栎组 (10 月 24 日除外), 但在分组间无显著差异。方差分析表明叶绿素 a 含量在树种和不同采样时间差异显著, 同时树种和采样时间的交互效应显著 ($p < 0.001$)。其中舒玛栎、樱皮栎、琴叶栎和白栎叶绿素 a 含量下降幅度较大, 均超过 70%。11 月 22 日采样时牛栎已经大量落叶, 因此叶绿素大量分解, 下降幅度达 93.9%。柳叶栎叶绿素下降幅度显著低于其余树种, 仅为 53.9%。叶绿素 b 含量和叶绿素总含量变化趋势与叶绿素 a 含量基本一致。各树种叶片类胡萝卜素含量随时间推移先增加后下降 (柳叶栎和白栎除外, 图 3)。通常白栎组叶片类胡萝卜素含量高于红栎组 (12 月 8 日除外), 但类胡萝卜素含量在分组间同样无显著差异。方差分析表明类胡萝卜素含量在树种和不同采样时间差异显著 ($p <$

0.001)。其中白栎类胡萝卜素含量在 12 月 8 日仅为 $0.07 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 低于其它树种。各树种叶片花青素含量随时间推移逐渐增加 (樱皮栎除外, 图 3)。整体而言, 红栎组叶片花青素含量显著高于白栎组 ($p < 0.01$)。方差分析表明叶片花青素含量在不同采样时间和树种间均差异显著, 且其交互效应显著 ($p < 0.001$)。纳塔栎花青素含量在整个变色期迅速上升; 月桂叶栎花青素含量在变色期间则一直保持缓慢上升趋势。其它栎树花青素含量在 10 月下旬到 11 月上旬间上升缓慢, 11 月 6 日后迅速增加 (白栎为 11 月 22 日), 11 月下旬后花青素含量变化幅度较小。12 月 8 日, 除柳叶栎和月桂叶栎外, 红栎组栎树花青素含量均高于 $0.04 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 以纳塔栎花青素含量最高; 白栎组花青素含量较 10 月 24 日显著增加, 其中琴叶栎和牛栎花青素含量分别达到 0.040 和 $0.037 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

通常叶片类胡萝卜素/叶绿素比值呈逐渐增加的趋势 (柳叶栎和白栎除外, 图 3)。方差分析表

明类胡萝卜素/叶绿素比值在不同采样时间和树种/分组间差异显著, 且其交互效应显著 ($p < 0.01$)。随着时间推移, 叶片花青素/叶绿素比值逐渐增加 (图 3)。方差分析表明分组和采样时间的交互效应显著影响花青素/叶绿素比值 ($p < 0.05$), 通常红栎组栎树花青素/叶绿素比值较白栎组栎树高,

但 11 月 22 日除外。在叶片变色前期各种树花青素/叶绿素比值无显著差异; 11 月 22 日牛栎花青素/叶绿素比值为 0.256, 显著高于其它树种; 12 月 8 日, 舒玛栎和纳塔栎花青素/叶绿素比值较高, 月桂叶栎比值则显著低于其它树种, 仅为 0.048。

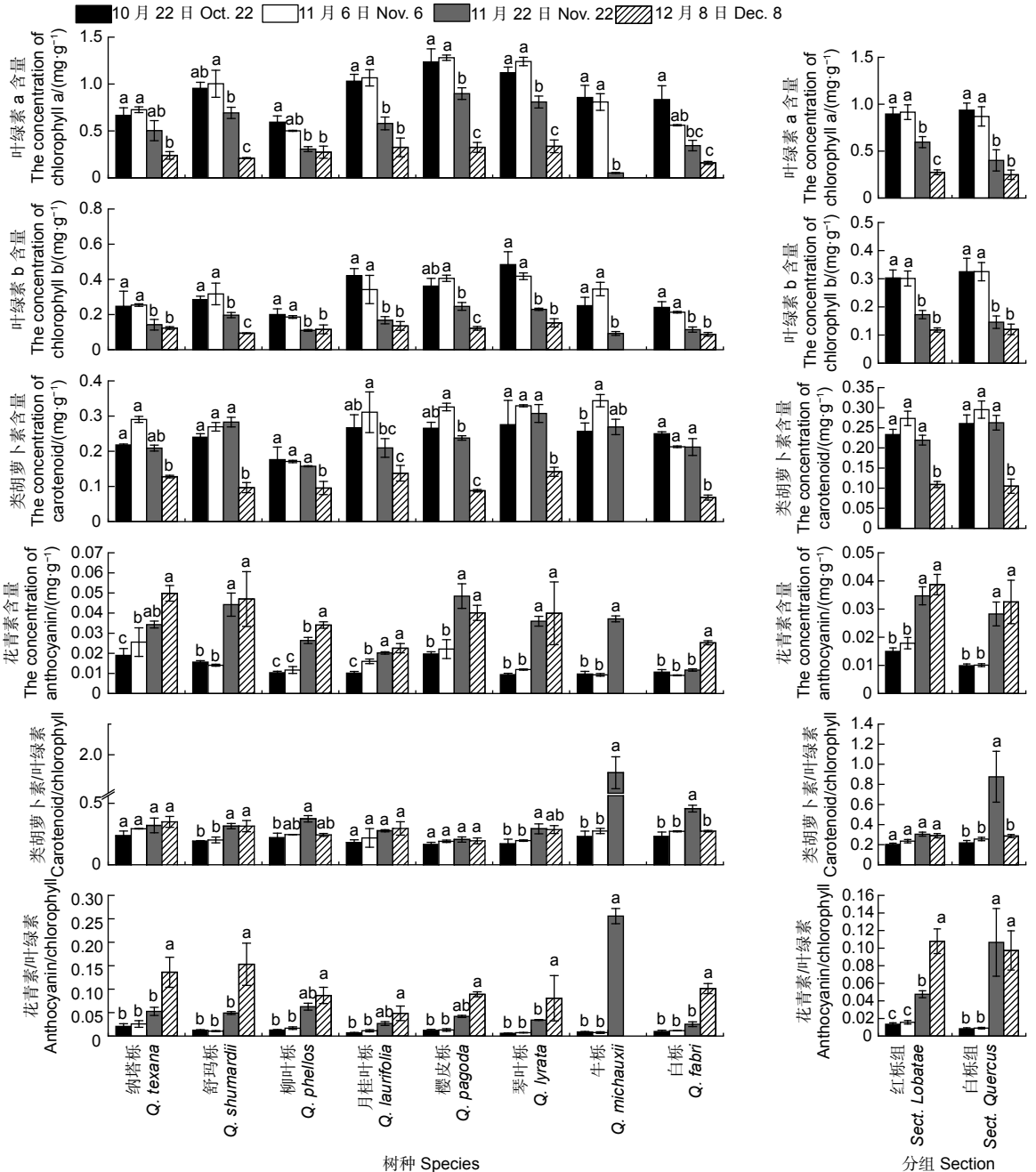


图 3 秋季不同时间栎树色素含量的变化

Fig. 3 Changes of pigment contents of *Quercus* spp. at the different stages in autumn

2.2 叶片可溶性糖含量变化

方差分析表明: 栎树叶片可溶性糖含量在不同

采样时间和分组间/种间差异显著 ($p < 0.001$), 且其交互效应显著 ($p < 0.01$)。通常红栎组叶片可溶

性糖含量高于白栎组。试验期间各树种叶片可溶性糖含量随时间推移逐渐增加, 但牛栎叶片可溶性糖含量在不同采样时间无显著差异 (图4)。试验期

间牛栎可溶性糖含量显著低于其它树种; 乡土树种白栎可溶性糖含量低于引种栎树 (牛栎除外)。

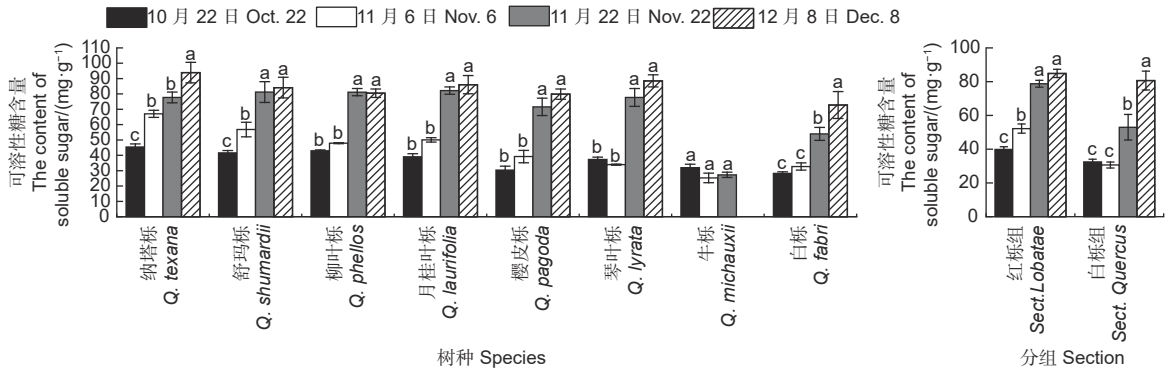


图4 秋季不同时间栎树可溶性糖含量的变化

Fig. 4 Changes of soluble sugar contents of *Quercus* spp. at the different stages in autumn

2.3 叶片 C、N 和 P 化学计量学特征

不同采样时间栎树叶片平均 C 含量为 479~452 mg·g⁻¹ (图5)。各树种 C 含量变化幅度较小 (431~494 g·kg⁻¹), 且 C 含量在树种和分组间无显著差异。不同采样时间栎树叶片平均 N 含量分别为 18.78、18.10、15.42 和 13.83 mg·g⁻¹。通常红栎组叶片 N 含量较白栎组低 (11月22日除外), 但 N 含量在分组间无显著差异。方差分析表明: 不同采样时间、树种以及其交互效应显著影响树种叶片 N 含量 ($p < 0.001$)。各树种 N 含量随时间推移呈下降趋势 (图5)。但柳叶栎、月桂叶栎、樱皮栎和琴叶栎 N 含量从 10月底到 11月22日下降缓慢, 之后开始快速下降; 牛栎和白栎 N 含量在 11月6日前变化幅度不大, 此后叶片 N 含量显著下降。纳塔栎和舒玛栎 N 含量则在秋季一直保持迅速下降的趋势。其中白栎 N 含量平均值最高, 为 18.25 mg·g⁻¹, 其次为樱皮栎、柳叶栎和琴叶栎。牛栎由于落叶较早, 因此其 N 含量显著低于其它树种。试验期间栎树叶片 P 含量变化范围为 0.59~1.20 mg·g⁻¹, 不同采样时间平均值分别为 1.14、1.18、1.02 和 0.82 mg·g⁻¹ (图5)。与 N 含量表现相似, 叶片 P 含量在分组间无显著差异, 且红栎组叶片 P 含量较白栎组低 (11月22日除外)。方差分析表明: 不同采样时间、树种叶片 P 含量差异显著, 且其交互效应显著 ($p < 0.001$)。秋季栎树叶片 P 含量呈下降趋势, 但琴叶栎 P 含量在秋季一直保持缓慢上升趋势。

方差分析表明采样时间和分组的交互效应显著影响叶片 C:N ($p < 0.01$)。通常红栎组栎树 C:N 较白栎组栎树高 (11月22日除外)。方差分析表明树种、不同采样时间均对叶片 C:N 产生显著影响, 同时其交互效应显著 ($p < 0.001$)。各树种叶片 C:N 变化范围为 21.71~51.68, 且随时间推移逐渐增加 (图5)。12月8日, 纳塔栎、舒玛栎和月桂叶栎 C:N 显著高于其它树种, 白栎 C:N 则低于其它树种, 为 28.54。牛栎由于叶片衰老, N 含量显著下降, 因此其 C:N 在 11月22日达到 51.68。通常红栎组栎树 C:P 较白栎组栎树高 (11月22日除外), 但分组间无显著差异。各树种叶片 C:P 变化范围为 374~792。除舒玛栎、月桂叶栎和琴叶栎外, 多数树种 C:P 随时间推移逐渐增加 (图5)。12月8日, 纳塔栎和月桂叶栎 C:P 显著高于其它树种。与 C:N 变化趋势相似, 牛栎 C:P 在 11月22日达到最高值, 为 792。方差分析表明不同采样时间、分组及其交互效应均对叶片 N:P 无显著影响。各树种叶片 N:P 变化范围为 12.11~20.33, 且其变化趋势不一致 (图5)。方差分析表明各树种叶片 N:P 差异显著 ($p < 0.001$), 其中舒玛栎 N:P 显著低于其它树种。

2.4 栎树色差参数与各指标的相关性

相关分析可知: 栎树色差参数 L*值仅分别与 b* 值和 N 含量呈极显著和显著正相关, 与 a* 值、花青素含量和花青素/叶绿素呈显著负相关。色差

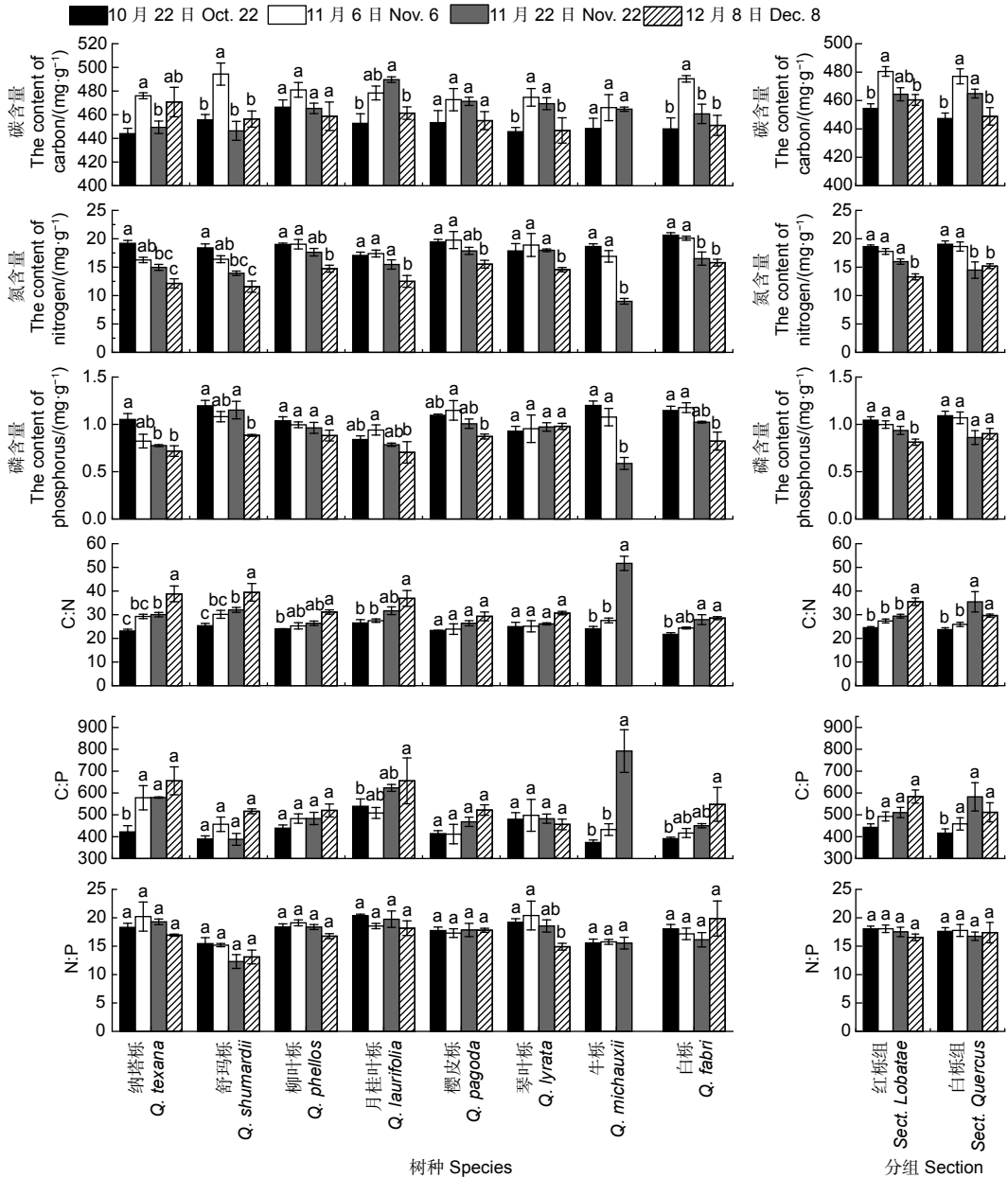


图 5 秋季不同时间栎树 C、N、P 含量的变化

Fig. 5 Changes of C, N and P contents of *Quercus* spp. at the different stages in autumn

参数 a^* 值与 b^* 值、叶绿素、类胡萝卜素、N 和 P 含量均呈极显著负相关，与花青素、可溶性糖含量、花青素/叶绿素、C : N 和 C : P 为极显著正相关；同时 b^* 值分别与 N 和 P 含量呈极显著和显著正相关，与花青素、花青素/叶绿素和 C : N 呈极显著负相关，与可溶性糖含量及 C : P 呈显著负相关 (图 6)。

2.5 栎树叶色变化的主成分分析

选择光合色素及其比值、化学计量学特征和可溶性糖含量等 12 个指标进行主成分分析 (图 7)。由主成分分析可知，前 3 轴解释率为 80.83%，第

1 主成分占 51.57%，其中高载荷且为正值指标有叶绿素、N 和 P 含量；为负值的指标为花青素、光合色素比值、C : N 和 C : P。第 1 主成分主要反映了光合色素和 N、P 变异特征。第 2 主成分占 15.90%，其中高载荷且为正值指标有可溶性糖含量，为负值的指标有类胡萝卜素和 C 含量。第 3 主成分占 13.36%，其中高载荷且为正值指标有 N : P。通过对栎树叶色变化各指标进行主成分分析可知，第 1 主成分、第 2 主成分基本能反映秋季栎树叶色变化的绝大部分信息。

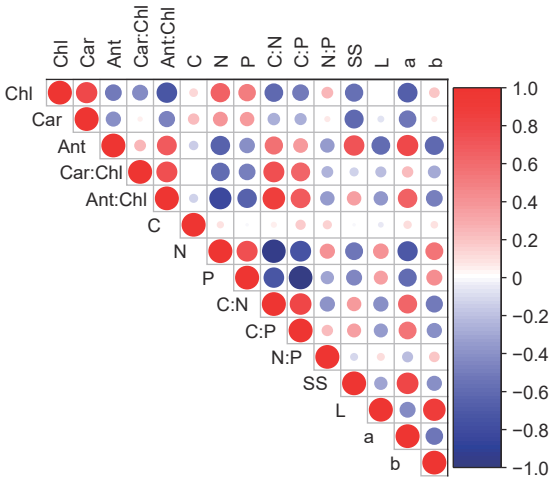


图6 栎树色素、可溶性糖及C、N、P含量与叶色参数间的相关系数

Fig. 6 The correlation coefficient between pigment, soluble sugar, C, N, P content and chromatic aberration parameters of *Quercus* spp.

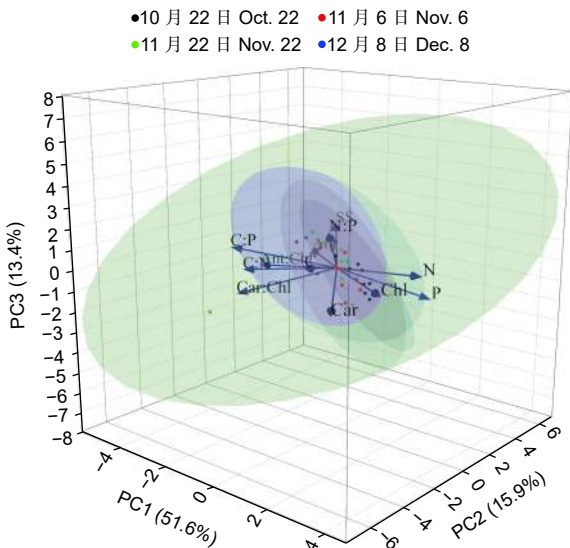


图7 栎树叶色变化特性的主成分分析

Fig. 7 Results of Principal Component Analysis (PCA) summarizing the information of the leaf colour traits in *Quercus* spp. Leaves

3 讨论

3.1 秋季栎树叶色变化的生理特征

色素含量的变化和比例会直接影响叶色的表达^[18,30], 如本研究中不同栎树叶绿素含量显著下降, 且叶绿素b的降解速度小于叶绿素a, 使得叶色有变黄的趋势^[31]。同时花青素的含量以及花青素/叶绿素的比值显著增加, 类胡萝卜素/叶绿素的比值在试验前后则无显著差异。因此叶绿素、花青素和类胡萝卜素的组合增加了叶色的多样性^[5]。许多

研究表明, 色差参数可定量表征叶片颜色^[32]。本研究中, 随着时间逐渐增加各栎树叶色由绿色变为红色或者叶片红色越深, 其 a^* 值也由负值转变为正值。由于后期大部分栎树叶色偏深红色, 而该光谱离蓝色较近, 因此大部分栎树 b^* 值在试验期间逐渐降低。相关分析同时也表明, 3种色素决定 a^* 值大小; b^* 值和 L^* 值大小受花青素含量显著影响。整体而言, 在栎树叶片变色期花青素含量是影响栎树叶色和光泽的最主要色素, 这与杨淑红的结论一致^[18]。

本研究中可溶性糖与花青素含量呈极显著正相关, 表明可溶性糖积累有利于栎树叶片花青素合成^[33], 这与叶片中某些碳水化合物与所有类黄酮物质间呈显著正相关的结论一致^[34-35]。由于花青素大量合成对可溶性糖的消耗较多, 因而导致试验后期栎树叶片大面积变红时可溶性糖含量变化趋于平稳。N和P作为植物体中许多重要化合物的主要成分, 其组成是适应环境变化的一种表征, 也反映植物的生态适应策略^[27]。本研究中各种栎树叶片N和P含量在秋季逐渐降低, 这与叶绿素分解^[15]、花青素积累和光合作用降低有关^[36-37]。N、P含量均与叶绿素、类胡萝卜素含量和 b^* 值呈极显著或显著正相关, 与花青素含量和 a^* 值呈极显著或显著负相关, 这与低氮、缺磷促进花色素苷含量的结论相似^[38]。与N和P含量变化趋势相反, 叶片变色期C:N和C:P逐渐增加, 变色后期其C:N和C:P值分别高于全球植物C:N平均值(22.5)和C:P平均值(201.43), 表明N和P利用效率提高, 有利于其抵御秋冬季不利环境^[15, 39], 对其生存演替具有重要意义^[15]。在秋季栎树叶片变色过程中, 叶色、色素含量、营养元素和碳水化合物间存在耦合关联, 且其变化趋势是协同的。导致栎树叶片秋季叶色变红的最重要物质是其衰老过程中花青素的大量合成。然而, 除花青素外, 叶片中的营养元素、碳水化合物等可能不会直接影响叶片颜色^[40], 但可能会通过影响花色苷的合成进而影响叶色变化^[7]。也有研究表明叶片色素变化是为了其营养元素顺利吸收再利用^[15]。因此叶片秋季颜色、色素、营养元素和碳水化合物等物质含量的变化是植物存活、演替和缓解不利条件的重要途径。

3.2 栎树叶色变异特征分析

尽管不同栎树各指标在秋季叶片变色期具有一定的一致性, 但各指标变化起始时间及变化幅度不

同,导致各树种进入变色期以及达到变色高峰期的时间、观色期时长和叶色表现出显著差异。如本研究中纳塔栎叶片较早进入变色期且呈现红色时间长,这与目前其在我国长江三角洲平原地区的种植表现一致^[19]。白栎组栎树如琴叶栎和白栎在秋季叶片衰老初期叶色变化幅度较小,但在衰老末期叶色有较大幅度变化,其中琴叶栎大部分叶片颜色转变为黄红色,白栎部分叶片颜色也转变为黄红色,甚至少量转变为鲜红色,且色泽亮丽。这些结果说明,在相同环境条件下,即使在同一属植物间叶色种间变异性也较高,因而可进一步丰富秋季色彩。属内部遗传多样性高以及对营养元素利用效率的差异可能是决定栎属种间秋季叶片颜色多样性的重要因素。研究也显示不同组间栎树叶片花青素、可溶性糖以及营养元素含量在叶片变色初期差异显著,但在叶片变色高峰期各指标在组间无显著差异,这也表明不同组栎树在秋季适应环境以及在叶片衰老期间维持其内部生理活动正常运行的机制有所不同^[41-42],作者将在后续研究中进一步探讨。

4 结 论

本研究探讨了 8 种栎树秋季叶色变化过程。通常叶绿素和类胡萝卜素含量表现出不同程度下降,花青素含量则显著增加。N 和 P 在叶片变色期进行转移,其含量显著下降。各栎树叶色也由绿色转变不同类型红色或棕色。其中纳塔栎秋季叶色最红,且叶片呈现红色的时间最长。在整个变色期,红栎组栎树叶片变色较白栎组早,且较白栎组叶片更红。色差参数值 L^* 、 a^* 、 b^* 可量化分析叶色和各色素含量以及营养元素间的关系。

参 考 文 献:

- [1] Archetti M, Döring T F, Hagen S B, *et al.* Unravelling the evolution of autumn colours: an interdisciplinary approach[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(3): 166-173.
- [2] Xing X Y, Hao P Y, Dong L. Color characteristics of Beijing's regional woody vegetation based on natural color system[J]. *Color Research and Application*, 2019, 44(4): 595-612.
- [3] Mariën B, Balzarolo M, Dox I, *et al.* Detecting the onset of autumn leaf senescence in deciduous forest trees of the temperate zone[J]. *New Phytologist*, 2019, 244(1): 166-176.
- [4] Schaberg P, Murakami P, Turner M, *et al.* Association of red coloration with senescence of sugar maple leaves in autumn[J]. *Trees*, 2008, 22(4): 573-578.
- [5] Tian Y Y, Wang H Y, Sun P, *et al.* Response of leaf color and the expression of photoreceptor genes of *Camellia sinensis* cv. Huangjinya to different light quality conditions[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 251: 225-232.
- [6] Keskitalo J, Bergquist G, Gardeström P, *et al.* A cellular timetable of autumn senescence[J]. *Plant Physiology*, 2005, 139(4): 1635-1648.
- [7] Lee D W. Anthocyanins in autumn leaf senescence[J]. *Advances in Botanical Research*, 2002, 37: 147-165.
- [8] Männistö E, Holopainen J K, Häikiö E, *et al.* A field study with geometrid moths to test the coevolution hypothesis of red autumn colours in deciduous trees[J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2017, 165(1): 29-37.
- [9] Mattila H, Valev D, Havurinne V, *et al.* Degradation of chlorophyll and synthesis of flavonols during autumn senescence—the story told by individual leaves[J]. *AoB Plants*, 2018, 10(3): ply028.
- [10] Lev-Yadun S, Holopainen J K. Why red-dominated autumn leaves in America and yellow-dominated autumn leaves in Northern Europe[J]. *New Phytologist*, 2009, 183(3): 506-512.
- [11] Moy A, Le S, Verhoeven A. Different strategies for photoprotection during autumn senescence in maple and oak[J]. *Physiologia Plantarum*, 2015, 155(2): 205-216.
- [12] 郭欢欢, 刘 勇, 姚 飞, 等. 不同种源黄连木秋季色素含量与叶色参数的关系[J]. *西北植物学报*, 2017, 37 (10): 2003-2009.
- [13] Silva V O, Freitas A A, Maçanita A L, *et al.* Chemistry and photochemistry of natural plant pigments: the anthocyanins[J]. *The Journal of Chemical Physics*, 2016, 29(11): 594-599.
- [14] Chalker-Scott L. Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1999, 70(1): 1-9.
- [15] 蒋艾平, 刘 军, 姜景民. 樟木叶片秋季衰老时叶色、色素和营养元素的关系[J]. *林业科学研究*, 2016, 29 (3): 362-368.
- [16] 李 瑞, 胡朝臣, 许士麒, 等. 大兴安岭泥炭地植物叶片碳氮磷含量及其化学计量学特征[J]. *植物生态学报*, 2018, 42 (12): 1154-1167.
- [17] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林优势物种不同生长阶段叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2015, 39 (1): 52-62.
- [18] 杨淑红. 美洲黑杨新品种全红杨叶片色素含量与叶色的对比研究[J]. *河南农业科学*, 2012, 41 (12): 131-137.
- [19] 陈益泰, 孙海菁, 王树凤, 等. 5种北美栎树在我国长三角地区的引种生长表现[J]. *林业科学研究*, 2013, 26 (3): 344-351.
- [20] 许晓波. 新优树种纳塔栎秋色叶变化及其对环境的适应性[J]. *中国农学通报*, 2015, 31 (16): 14-18.
- [21] 姜 琳, 杨 暖, 姜官恒, 等. 栎属4个树种秋冬叶色与生理变化的关系[J]. *中国农学通报*, 2015, 31 (19): 13-18.
- [22] Brossa R, Casals I, Pintó-Marijuan M. Leaf flavonoid content in *Quercus ilex* L. resprouts and its seasonal variation[J]. *Trees*,

- 2009, 23(2): 401-408.
- [23] Denk T, Grimm G W, Manos P S, *et al.* An updated infrageneric classification of the oaks: Review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns[M]//Gil-Pelegrin E, Peguero-Pina J J, Sancho-Knapik D. Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus *Quercus* L. Cham, Switzerland: Springer International Publishing AG, 2017: 13-38.
- [24] Lichtenthaler F W, Cuny E, Weprek S. Eine einfache und leistungsfähige Synthese acylierter Glycosylbromide aus Hydroxyglycol-estern[J]. Angewandte Chemie, 1983, 95(11): 906-908.
- [25] Pietrini F, Massacci A. Leaf anthocyanin content changes in *Zea mays* L. grown at low temperature: significance for the relationship between the quantum yield of PS II and the apparent quantum yield of CO₂ assimilation[J]. Photosynthesis Research, 1998, 58(3): 213-219.
- [26] Zhang K, Li Z, Li Y, *et al.* Carbohydrate accumulation may be the proximate trigger of anthocyanin biosynthesis under autumn conditions in *Begonia semperflorens*[J]. Plant Biology, 2013, 15(6): 991-1000.
- [27] 朱亮, 顾国军, 徐振锋, 等. 北亚热带常绿阔叶林乔灌木物种的碳氮磷生态化学计量比[J]. 应用与环境生物学报, 2019, 25(6): 1277-1285.
- [28] 冷华妮, 陈益泰, 段红平, 等. 磷胁迫对不同种源枫香生长及氮、磷吸收利用率的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(4): 754-760.
- [29] Li M H, Cherubini P, Dobbertin M, *et al.* Responses of leaf nitrogen and mobile carbohydrates in different *Quercus* species/provenances to moderate climate changes[J]. Plant Biology, 2013, 15(s1): 177-184.
- [30] 杨暖, 姜琳, 姜官恒, 等. 北美豆梨秋冬叶色与生理变化的关系[J]. 农学学报, 2015, 5(11): 73-78.
- [31] 胡敬志, 田旗, 鲁心安. 枫香叶片色素含量变化及其与叶色变化的关系[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2007, 35(10): 219-223.
- [32] Itte R A, Kabelka E A. Correlation between L* a* b* color space values and carotenoid content in pumpkins and squash (*Cucurbita* spp.)[J]. HortScience, 2009, 44(3): 633-637.
- [33] Huang L B, Chen Q S, Zhang M, *et al.* Analysis of autumnal leaf colorization of *Sapium sebiferum* by using physiological and digital imaging methods[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2013, 49(11): 32-41.
- [34] Ibrahim M H, Jaafar H Z, Rahmat A, *et al.* The relationship between phenolics and flavonoids production with total non structural carbohydrate and photosynthetic rate in *Labisia pumila* Benth. under high CO₂ and nitrogen fertilization[J]. Molecules, 2011, 16(1): 162-174.
- [35] Becker C, Urlić B, Špika M J, *et al.* Nitrogen limited red and green leaf lettuce accumulate flavonoid glycosides, caffeic acid derivatives, and sucrose while losing chlorophylls, β-carotene and xanthophylls[J]. PLoS One, 2015, 10(11): e0142867.
- [36] Konstantopoulou E, Kapotis G, Salachas G, *et al.* Effect of nitrogen application on growth parameters, yield and leaf nitrate content of greenhouse lettuce cultivated during three seasons[J]. Journal of Plant Nutrition, 2012, 35(8): 1246-1254.
- [37] Brant A N, Chen H Y. Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2015, 34(5): 471-486.
- [38] 左云. 施肥和遮荫对乌桕叶色变化的影响[D]. 南京: 南京林业大学, 2017.
- [39] Junker L V, Ensminger I. Relationship between leaf optical properties, chlorophyll fluorescence and pigment changes in senescing *Acer saccharum* leaves[J]. Tree Physiology, 2016, 36(6): 694-711.
- [40] Rolshausen G, Schaefer H M. Do aphids paint the tree red (or yellow)-can herbivore resistance or photoprotection explain colourful leaves in autumn[J]. Plant Ecology, 2007, 191(1): 77-84.
- [41] Feild T S, Lee D W, Holbrook N M. Why leaves turn red in autumn. The role of anthocyanins in senescing leaves of red-osier dogwood[J]. Plant Physiology, 2001, 127(2): 566-574.
- [42] Himelblau E, Amasino R M. Nutrients mobilized from leaves of *Arabidopsis thaliana* during leaf senescence[J]. Journal of Plant Physiology, 2001, 158(10): 1317-1323.

Leaf Color Diversity and the Change of Physiological Characteristics of *Quercus* spp. During the Discoloration Period in Autumn

AN Ran¹, WANG Shu-feng¹, CHEN Yi-tai¹, WANG Yang-dong¹,
FU Huo-yong², ZHANG Yong-zhi², SHI Xiang¹

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Key Laboratory of Tree Breeding of Zhejiang Province, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China; 2. Longshan Forest Farm, Anji 313306, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] To study the change of physiological characteristics changes of *Quercus* spp. during the discoloration period and found the relationship between leaf color diversity and physiological changes. [Method] 4-year-old seedlings of Sect. *Lobatae* (*Quercus texana*, *Q. shumardii*, *Q. phellos*, *Q. laurifolia* and *Q. pagoda*) and Sect. *Quercus* (*Q. lyrata*, *Q. michauxii* and *Q. fabri*) were used to measure chromatic aberration parameters (L^* , a^* , and b^*), pigment, soluble sugar, C, N and P contents during the leaf senescence stage. [Result] During the autumn, the leaf senescence period, the variation range of L^* value was small and stable. The values of a^* and b^* , chlorophyll and carotenoid contents decreased whereas the anthocyanin content increased gradually. The leaf N and P contents decreased gradually in the senescing leaves, but the contents of soluble sugar in leaves increased. The a^* value showed significantly positive correlations with anthocyanin and soluble sugar content, C:N ratio and C:P ratio; and negative correlations with chlorophyll, carotenoid, N and P content. In general, the leaf color of Sect. *Lobatae* was redder than that of Sect. *Quercus*, while there were significant differences among species in terms of leaf color and leaf color retention period. Due to the different magnitude of variation in each index of each species, the leaf color of *Quercus* spp. changed from green to yellow-red, crimson, bright red or brown in the late stage of leaf discoloration. The leaf color of *Q. texana* was the reddest in autumn and the red leaves occurred the longest. [Conclusion] Usually, the leaf color of Sect. *Lobatae* will change earlier than that of Sect. *Quercus*. In the early stages, the variation of parameters is very small. After, the leaf color of *Quercus* spp. is mostly affected by chlorophyll and carotenoids break down and anthocyanins will synthesize quickly. The N and P contents will gradually decrease, and the utilization rate increase significantly.

Keywords: *Quercus* spp.; leaf color; anthocyanin; nutrients

(责任编辑: 金立新)