

# 三七表型变异及其对气候因子的响应

沈涛<sup>1</sup>, 申仕康<sup>2</sup>, 张霁<sup>3</sup>, 杨庆<sup>4</sup>, 王元忠<sup>3\*</sup>

(1. 玉溪师范学院资源环境学院, 云南 玉溪 653100; 2. 云南大学生命科学学院, 昆明 650091; 3. 云南省农业科学院药用植物研究所, 昆明 650200; 4. 临沧市土壤肥料工作站, 云南 临沧 677099)

**摘要:** 为了解三七(*Panax notoginseng*)表型变异的发生机理, 结合地理信息系统和多元统计分析, 研究了云南和广西的3年生栽培三七表型变异与气候因子的关系及性状间的内在联系。结果表明, 三七的茎生物量、地下生物量和总生物量变异系数较大; 地上生物量比和地下生物量比的变异系数较小。相关分析表明, 表型变异受多种气候因子的共同影响, 降水对三七表型变异的影响强于温度, 不同季节降水量变化幅度是决定三七茎粗和叶面积的关键气候因子。三七地下生物量、总生物量随年均气温、年均降水量、最干月降水量的升高呈下降趋势, 而随月均温变幅、昼夜温差与年温差比值的升高呈增加趋势。日照时数的增加使三七地上生物量比降低, 并促进地下生物量和总生物量的积累。因此, 随产地气候条件的变化, 三七表现出较强的形态性状变异, 可能是三七通过表型变异以适应异质生境。

**关键词:** 气候因子; 表型变异; 药用植物; 生态适应性; 三七

doi: 10.11926/jtsb.3724

## Phenotypic Variation of *Panax notoginseng* and Response to Climatic Factors

SHEN Tao<sup>1</sup>, SHEN Shi-kang<sup>2</sup>, ZHANG Ji<sup>3</sup>, YANG Qing<sup>4</sup>, WANG Yuan-zhong<sup>3\*</sup>

(1. College of Resource and Environment, Yuxi Normal University, Yuxi 651300, Yunnan, China; 2. School of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, China; 3. Institute of Medicinal Plant, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650200, China; 4. Soil and Fertilizer Work Station of Lincang, Lincang 650091, Yunnan, China)

**Abstract:** In order to understand the mechanism of phenotypic variation in *Panax notoginseng*, the relation between phenotypic variation and climatic factors of 3-year-old *P. notoginseng* was studied cultivated in Yunnan and Guangxi by using multivariate statistical analysis combined with GIS technology. The results showed that the variation coefficient (CV) of plant stem mass, underground part mass and total mass were high, while that of aerial part ratio and underground part ratio were low. Correlation analysis showed that phenotypic variation was influenced by various climatic factors. The effect of precipitation on phenotypic variation of *P. notoginseng* was stronger than that of temperature. The range of precipitation seasonality was a key climatic factor for phenotypic variation of stem diameter and leaf area. Underground part mass and total mass of *P. notoginseng* decreased with increment of mean annual temperature, annual precipitation and precipitation of the driest month, and which increased with increasing of mean monthly temperature range and isothermality. The increment of sunshine duration would decrease of aerial mass ratio of *P. notoginseng*, and accelerate the accumulation of underground part mass and total mass. Therefore, it was suggested that the variation in morphological traits of *P. notoginseng*

收稿日期: 2017-01-20

接受日期: 2017-05-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(81660638); 云南省科技入滇专项(2017IB038); 云南省教育厅科学研究基金项目(2015C080Y, 2015Y408)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 81660638), the Special Project for Introducing Science and Technology into Yunnan Province (Grant No. 2017IB038), and the Project for Science Research of Yunnan Province Department of Education (Grant No. 2015C080Y, 2015Y408).

作者简介: 沈涛(1984~), 男, 讲师, 硕士, 主要研究方向为药用植物资源评价。E-mail: st\_yxnu@126.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: boletus@126.com

was strong with the changes in climate condition of producing area, which would be adapted to heterogeneous environments.

**Key words:** Climatic factor; Phenotypic variation; Medicinal plant; Ecological adaptability; *Panax notoginseng*

植物在整个生长周期中不能自由移动,常需要被动地适应周边环境变化<sup>[1-2]</sup>。为最大限度减小不利环境的影响,植物形成了诸多内在生理和外在形态的适应对策,其中形态性状是以上适应对策的主要表现形式<sup>[2-3]</sup>。当植物的地理分布发生变化时,受生态环境和自身遗传物质的共同作用,植物个体或种群间的表型性状可能发生不同程度的形态变异,深入研究形态变异及其驱动机制,有助于解释植物对环境的响应方式和适应策略,对揭示异质环境条件下物种的适应和进化具有重要意义<sup>[4-6]</sup>。

气候是影响植物地理分布,导致物种进化的重要因素<sup>[7-8]</sup>。气候因子对植物表型变异的影响一直受到植物学、生态学研究者的广泛关注<sup>[4,9-10]</sup>。不同分布区的降水、温度和光照条件可能具有差异,在中型和大型山地,海拔每升高 100 m,气温降低 0.56℃,太阳辐射也随之增强,降水和湿度则呈现先增后减的变化趋势<sup>[11-12]</sup>。此外,地形等因素也可能对水热条件和光照等进行再分配使生境小气候发生变化<sup>[12-13]</sup>。为适应以上变化,植物通过调整资源分配、形态特征以达到最大的适合度<sup>[10,14]</sup>。当温度、光照强度和降水量增加时,多种栎属(*Quercus*)树木的叶片蒸腾作用增强,叶脉密度也发生变化<sup>[15]</sup>。光照条件受限时,草本植物黄花茅(*Anthoxanthum odoratum*)、燕麦草(*Arrhenatherum elatius*)、藜(*Chenopodium album*)、原拉拉藤(*Galium aparine*)等通过增加叶面积以响应光照的不足<sup>[16]</sup>。曼陀罗(*Datura stramonium*)叶片厚度、叶海绵组织与栅栏组织厚度、气孔指数等则随光照强度的增加而增加<sup>[17]</sup>。为吸收更多光照辐射,蒙古栎(*Q. mongolica*)、麻栎(*Q. acutissima*)、榉树(*Q. dentata*)等栎属树木叶面积在温度降低和年日照时数增长时趋于增大<sup>[15]</sup>。目前将气候因子与植物地理分布和适应性相联系,探讨气候对性状变化的驱动作用,已成为植物性状研究的热点之一<sup>[18-20]</sup>。

气候对药用植物表型性状的影响研究主要关注于化学性状<sup>[21-23]</sup>,而有关植物学性状对环境变化的适应性研究较少<sup>[24-25]</sup>。王林等<sup>[24]</sup>比较了风对黄花蒿(*Artemisia annua*)水力结构、生物量分配及茎干力学特性的影响。对山东、河南、河北药用忍冬

(*Lonicera japonica*)的表型变异研究表明,株高、冠径、叶片数等性状与产地地理气候因子相关性显著,环境变化对忍冬植物形态特征具有明显的影响作用<sup>[25]</sup>。药材在引种栽培和驯化过程中,可能伴随着产地变迁与不同生境气候的变化<sup>[26]</sup>。深入探讨气候因子与药用植物表型变异间的相互关系,可为药材产地的适应性及种质资源的多样性研究提供新思路<sup>[6,26]</sup>。

人参属药用植物三七(*Panax notoginseng*)是一种古老的残遗植物,其干燥的地下根茎可用于治疗跌打损伤及心血管疾病,具有极高的药用价值和经济价值<sup>[27]</sup>。三七地理分布特殊,对生境气候变化极其敏感,自有记录以来,一直以人工栽培形式分布于云南文山、广西百色、靖西等海拔 400~1800 m 的狭窄区域内<sup>[28]</sup>。随着药材需求量逐年增加和连作障碍的发生,三七分布区正以文山为中心向周边地区扩展<sup>[28-29]</sup>。三七产区地形、地貌复杂,立体气候特征显著,小范围的地理变化也可能导致生境水热条件的异质性。不同产地三七的表型变异和遗传多样性已有研究<sup>[30-32]</sup>,但产地气候对三七表型变异的影响还鲜有报道<sup>[33]</sup>。本试验以分布于云南和广西不同气候条件下的 3 年生栽培三七为材料,探讨不同地理种群地上、地下性状的变异规律;表型变异与降水、温度和光照条件变化的关系;不同气候条件下三七性状间的内在联系,为揭示三七表型变异的形成原因及其适应性提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究区涉及云南文山州、红河州、曲靖市、玉溪市、昆明市及广西靖西市,位于 23°10'21.50"~24°44'58.14" N, 102°26'00.50"~106°30'51.98" E, 海拔 824~2179 m, 国土面积约 139070 km<sup>2</sup>。气候带跨越了南亚热带、中亚热带、北亚热带,地势北高南低,年均温度 17℃~20℃,年均降水量 800~1800 mm。土壤类型主要为砖红壤,部分地区为红壤。

### 1.2 三七样品采集

本研究用三七(*Panax notoginseng*)均为同一品种, 分别在云南文山砚山县、丘北县、红河蒙自县、昆明石林县设定 10 个研究样地(表 1 和图 1), 每个样地均采用相同的栽培模式和水肥管理。2015 年 10 月三七传统采收期进行采样, 每一样地随机选取 10 株无病害 3 年生植株, 用直尺测量株高(Plant height, PH), 用游标卡尺测量茎粗(Stem diameter, SD), 依照陈中坚等<sup>[34]</sup>的方法通过叶长和叶宽估算掌状复叶每片小叶的叶面积(Leaf area,

LA), 取平均值。每份样品分为根、茎和叶放置于 70℃烘箱中烘至恒重, 采用精度 0.01 g 电子天平测定地下生物量(Underground part mass, UPM)、叶生物量(Leaf mass, LM)和茎生物量(Stem mass, SM), 计算全株总生物量(Total mass, TM)、地上生物量比(Aerial mass ratio, APR)和地下生物量比(Underground part mass ratio, UPR)。总生物量=茎生物量+叶生物量+地下生物量, 地上生物量比=(茎生物量+叶生物量)/总生物量, 地下生物量比=地下生物量/总生物量。

表 1 样地信息

Table 1 Information of plots

样地 Plot	位置 Location	海拔 Altitude (m)	纬度 Latitude	经度 Longitude
1	广西靖西武平乡 Wuping, Jingxi, Guangxi	824	23°10'21.50"	106°30'51.98"
2	红河蒙自小点山 Xiaodianshan, Mengzi, Honghe	1753	23°12'21.79"	103°23'14.06"
3	红河蒙自师专 Shizhuan, Mengzi, Honghe	1666	23°13'27.92"	103°21'02.13"
4	红河蒙自望哨坡 Wangshaopo, Mengzi, Honghe	1803	23°12'53.80"	103°23'25.26"
5	文山砚山盘龙乡 Panlong, Yanshan, Wenshan	1543	23°30'55.36"	104°18'43.21"
6	文山砚山阿猛镇 Ameng, Yanshan, Wenshan	1493	23°45'00.28"	104°35'10.42"
7	文山丘北八道哨乡 Badaoshao, Qiubei, Wenshan,	1939	24°03'30.48"	103°58'28.28"
8	玉溪黄草坝 Huangcaoba, Yuxi	2004	24°27'20.37"	102°26'00.50"
9	曲靖师宗龙庆乡 Longqing, Shizong, Qujing	1895	24°36'02.54"	104°03'43.78"
10	昆明石林圭山乡 Guishan, Shiling, Kunming	2179	24°44'58.14"	103°39'00.96"

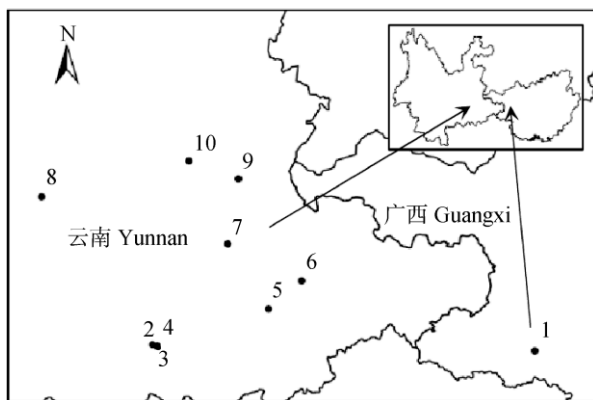


图 1 样品采集地示意图

Fig. 1 Scheme of sample collection site

### 1.3 气候数据提取

样地 19 个气候因子数据(1950–2000 年平均值)通过世界气候数据库(WorldClim-Global Climate Data, <http://www.worldclim.org/>)下载, 数据分辨率为 2.5 min, 包括年均温度(Annual mean temperature, bio01)、月均温变幅(Mean monthly temperature range, bio02)、昼夜温差与年温差比(Isothermality, bio03)、温度季节性变化方差(Temperature seasonality,

bio04)、最热月最高温(Max temperature of the hottest month, bio05)、最冷月最低温(Min temperature of the coldest month, bio06)、年均温变幅(Annual mean temperature range, bio07)、最湿季均温(Mean temperature of the wettest quarter, bio08)、最干季均温(Mean temperature of the driest quarter, bio09)、最热季均温(Mean temperature of the warmest quarter, bio10)、最冷季均温(Mean temperature of the coldest quarter, bio11)、年均降水量(Annual mean precipitation, bio12)、最湿月降水量(Precipitation of the wettest month, bio13)、最干月降水量(Precipitation of the driest month, bio14)、降水量季节性变化方差(Precipitation seasonality, bio15)、最湿季降水量(Precipitation of the wettest quarter, bio16)、最干季降水量(Precipitation of the driest quarter, bio17)、最热季降水量(Precipitation of the warmest quarter, bio18)、最冷季降水量(Precipitation of the coldest quarter, bio19)。将数据包导入 DIVA-GIS 软件(Version 7.5), 依据采样记录的经纬度信息提取对应位点气候数据<sup>[35]</sup>。通过人地系统主题数据库(<http://www.data.ac.cn/>)提取 1–12 月平均日照时数(Sunshine duration,

bio20)计算产地年日照时数, 广西靖西年日照时数直接下载自中国气象科学数据共享服务网(<http://data.cma.cn/>)。

#### 1.4 统计分析

变异系数(Variation coefficient, CV)用于评价三七表型性状和产地气候因子的变化幅度。采用 Pearson 相关分析研究三七表型性状与气候因子间的相互关系, 对相关性显著或极显著( $P < 0.05$  或  $P < 0.01$ )的变量进行标准化主轴(Standardized major axis, SMA)分析。分析前对所有数据进行对数转换。剔除相关系数( $r$ )大于 0.90 的气候因子, 以消除变量间的显著共线性关系<sup>[15]</sup>。相关性分析由 SPSS 20.0 软件计算; SMA 分析采用基于 DOS 的 SMATR 2.0 软件包完成; 韦恩图采用比勒陀利亚大学 Bioinformatics & Systems Biology 课题组开发的在线工具绘制(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/software/details/Venn-Diagrams>)。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同产地气候的比较

Pearson 相关性分析表明(表 2), 年均温度(bio01)与最热月最高温(bio05)、最湿季均温(bio08)、最干季均温(bio09)、最热季均温(bio10)、最冷季均温(bio11)的相关性极显著( $P < 0.01$ ), 相关系数  $r$  均大于 0.90; 年均降水量(bio12)与最湿月降水量(bio13)、最干季降水量(bio07)、最湿季降水量(bio16)、最热季降水量(bio19)相关性极显著( $P < 0.01$ ),  $r$  均大于 0.90; 这些气候因子间具有显著的共线性关系。对于具有共线性的气候因子只选其中一个用于后续研究, 最终选取年均温度(bio01)、月均温变幅(bio02)、昼夜温差与年温差比值(bio03)、温度季节

性变化方差(bio04)、年均降水量(bio12)、降水量季节性变化方差(bio15)、最干月降水量(bio14)和年日照时数(bio20)共 8 个气候因子进行后续分析。不同产地间年均气温最大值与最小值相差 5.1℃, 年均降水量相差 475 mm, 年日照时数相差 755.17 h, 最干月降水量的变异系数(CV)最大(0.16), 其次为年均降水量(0.12)和年日照时数(0.12); 降水量季节性变化方差最小(0.03)。

相关性分析显示(表 3), 产地海拔、纬度、经度与 8 个气候因子的关系紧密( $P < 0.05$  或  $P < 0.01$ )。海拔和纬度与年均温(bio01)、年均降水量(bio12)呈极显著的负相关( $P < 0.01$ ); 与月均温变幅(bio02)、昼夜温差与年温差比值(bio03)呈极显著的正相关( $P < 0.01$ )。产地海拔升高, 温度季节性变化方差(bio04) ( $P < 0.05$ ,  $r = -0.571$ )、最干月降水量(bio14)下降( $P < 0.01$ ,  $r = -0.717$ ); 纬度增加, 温度季节性变化方差(bio04)上升( $P < 0.01$ ,  $r = 0.223$ ), 降水量季节性变化方差(bio15)下降( $P < 0.01$ ,  $r = -0.261$ )。经度显著影响产地气候条件( $P < 0.01$ ), 年均温(bio01) ( $P < 0.01$ ,  $r = 0.549$ )、温度季节性变化方差(bio04) ( $P < 0.01$ ,  $r = 0.843$ )、年均降水量(bio12) ( $P < 0.01$ ,  $r = 0.546$ )和最干月降水量(bio14) ( $P < 0.01$ ,  $r = 0.799$ )随产地向东迁移, 呈现增加趋势; 月均温变幅(bio02) ( $P < 0.01$ ,  $r = -0.712$ )、昼夜温差与年温差比值(bio03) ( $P < 0.01$ ,  $r = -0.978$ )、降水量季节性变化方差(bio15) ( $P < 0.01$ ,  $r = -0.430$ )和日照时数(bio20) ( $P < 0.01$ ,  $r = -0.826$ )则呈现明显的下降趋势。

### 2.2 表型变异分析

不同产地的三七在株高、茎粗、叶面积和生物量上呈现较大差异, 其最大值是最小值的 2.41~30.14 倍(表 4)。株高、茎生物量、叶生物量、地下生物量等性状的变异幅度高, 表型多样性丰富,

表 2 气候因子的地理变异

Table 2 Geographic variation of climate factors

气候因子 Climatic factor	最小值 Min	最大值 Max	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV
bio 01	14.20	19.30	16.21	1.34	0.08
bio 02	8.20	10.50	9.48	0.70	0.07
bio 03	37.10	47.50	43.83	2.82	0.06
bio 04	418.30	530.00	461.79	35.48	0.08
bio 12	1005.00	1480.00	1169.80	144.49	0.12
bio 14	12.00	21.00	14.40	2.39	0.16
bio 15	82.50	89.80	86.37	2.70	0.03
bio 20	1501.30	2256.47	1999.40	247.03	0.12

表 3 气候因子与地理因子的 Pearson 相关性分析

Table 3 Pearson correlation analysis between climate factor and geographical factors

气候因子 Climatic factors	海拔 Altitude	纬度 Latitude	经度 Longitude
bio 01	-0.884**	-0.748**	0.549**
bio 02	0.850**	0.862**	-0.712**
bio 03	0.895**	0.358**	-0.978**
bio 04	-0.571**	0.223*	0.843**
bio 12	-0.751**	-0.858**	0.546**
bio 14	-0.717**	0.0165	0.799**
bio 15	0.0753	-0.261**	-0.430**
bio 20	0.694**	0.0134	-0.826**

\*\* $P < 0.01$ , \* $P < 0.05$ .

表 4 三七的表型变异

Table 4 Phenotype variation of *Panax notoginseng*

	最小值 Min	最大值 Max	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV
株高 Plant height (cm)	21.80	86.30	42.03	17.12	0.41
茎粗 Stem diameter (mm)	2.64	11.32	6.11	2.21	0.36
叶面积 Leaf area (cm <sup>2</sup> )	6.70	46.78	21.61	7.85	0.36
茎生物量 Stem mass (g)	0.14	4.22	1.60	1.06	0.66
叶生物量 Leaf mass (g)	0.61	8.21	3.53	1.99	0.56
地下生物量 Underground mass (g)	1.20	23.10	9.67	6.50	0.67
总生物量 Total mass (g)	2.18	30.87	14.80	9.00	0.61
地上生物量比 Aerial mass ratio	0.23	0.68	0.36	0.09	0.24
地下生物量比 Underground mass ratio	0.32	0.77	0.64	0.09	0.14

富, CV 均大于 0.40; 茎粗和叶面积的变异幅度次之, CV 为 0.36~0.37; 地上生物量比和地下生物量比的变异幅度最小, CV 分别为 0.24 和 0.14。

### 2.3 表型性状与气候因子的相关性

三七地上和地下部分表型性状与 8 个生物气候因子间的相关性分析表明(表 5), 茎生物量、叶生物量、地下生物量、总生物量、地上生物量比和地下生物量比受月均温变幅(bio02)、温度季节性变化方

差(bio04)、最干月降水量(bio14)、降水量季节性变化方差(bio15)等水热气候因子的共同影响( $P < 0.05$  或  $P < 0.01$ )。株高、茎粗、叶面积与月均温变幅(bio02)、昼夜温差与年温差比值(bio03)、温度季节性变化方差(bio04)、年均降水量(bio12)、最干月降水量(bio14)、降水量季节性变化方差(bio15)的相关性显著或极显著( $P < 0.05$  或  $P < 0.01$ )。日照时数(bio20)与地上生物量比呈显著负相关关系( $P < 0.05$ ,  $r = -0.201$ ), 与其余性状呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ )。

表 5 三七表型性状与气候因子的 Pearson 相关性

Table 5 Pearson correlation between phenotype traits and climate factor

气候因子 Climatic factor	株高 Height	茎粗 Stem diameter	叶面积 Leaf area	生物量 Biomass				地上生物量比 Aerial mass ratio	地下生物量比 Underground part mass ratio
				茎 Stem	叶 Leaf	地上部分 Aerial	总和 Total		
bio 01	0.167	-0.146	-0.172	-0.143	-0.271**	-0.320**	-0.302**	0.213*	-0.202*
bio 02	-0.356**	0.207*	0.230*	0.207*	0.396**	0.493**	0.452**	-0.385**	0.377**
bio 03	0.06	0.595**	0.533**	0.606**	0.634**	0.728**	0.718**	-0.320**	0.291**
bio 04	-0.375**	-0.703**	-0.586**	-0.721**	-0.607**	-0.674**	-0.690**	0.174	-0.137
bio 12	0.201*	-0.035	-0.093	-0.025	-0.19	-0.226*	-0.205*	0.181	-0.181
bio 14	-0.471**	-0.653**	-0.602**	-0.669**	-0.563**	-0.578**	-0.610**	0.042	-0.013
bio 15	0.065	0.464**	0.347**	0.495**	0.465**	0.562**	0.551**	-0.283**	0.255*
bio 20	0.342**	0.650**	0.583**	0.677**	0.604**	0.672**	0.684**	-0.201*	0.164

\*\* $P < 0.01$ ; \* $P < 0.05$ .

对相关性显著或极显著的变量进行 SMA 分析(表 6), 随产地年均温度(bio01)的升高, 叶生物量(SMA=-6.443)、地下生物量(-11.200)、总生物量(-10.640)和地上生物量比(-0.696)呈下降趋势, 对 SMA 斜率进行比较, 地下生物量比受年均温(bio01)的影响较小, 而地下生物量和总生物量受年均温度(bio01)的影响较大, 下降趋势在所有性状中最明显。除株高和地上生物量比外, 其余性状随月均温变幅(bio02)和昼夜温差与年温差比值(bio03)的增加

呈升高趋势, 且地上生物量与总生物量的升高趋势最明显。所有性状随温度季节性变化方差(bio04)的升高呈下降趋势。比较 SMA 斜率, 地下生物量和总生物量对产地温度的变化最敏感。地上生物量比和地下生物量比虽与年均温度(bio01)、月均温变幅(bio02)、昼夜温差与年温差比值(bio03)相关性显著( $P < 0.05$  或  $P < 0.01$ )(表 6), 但 SMA 值在所有性状中最低, 均小于 1, 表明温度变化对以上性状的影响较其它性状弱。

表 6 三七表型性状与温度因子的关系

Table 6 Relation between phenotype traits of *Panax notoginseng* and temperature factors

气候因子 Climatic factor	株高 Height	茎粗 Stem diameter	叶面积 Leaf area	生物量 Biomass				地上生物量比 Aerial mass ratio	地下生物量比 Underground part mass ratio	
				茎 Stem	叶 Leaf	地上部分 Aerial	总和 Total			
bio 01	<i>r</i>	-	-	-	0.074	0.102	0.091	0.045	0.041	
	<i>P</i>	-	-	-	0.006	0.001	0.002	0.034	0.044	
	SMA	-	-	-	-6.443	-11.200	-10.640	0.788	-0.696	
bio 02	<i>r</i>	0.127	0.043	0.053	0.043	0.157	0.243	0.204	0.148	
	<i>P</i>	0.000	0.039	0.022	0.039	0.000	0.000	0.000	0.000	
	SMA	-4.749	5.299	5.363	6.023	6.971	12.120	11.520	-0.852	0.753
bio 03	<i>r</i>	-	0.354	0.284	0.367	0.403	0.530	0.516	0.102	0.085
	<i>P</i>	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.003
	SMA	-	5.900	5.971	6.705	7.761	13.490	12.820	-0.949	0.838
bio 04	<i>r</i>	0.140	0.494	0.343	0.520	0.368	0.454	0.476	-	-
	<i>P</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	-
	SMA	-4.651	-5.189	-5.252	-5.898	-6.827	-11.870	-11.280	-	-

SMA 为标准化主轴斜率; -:  $P > 0.05$ 。下表同。

SMA was slope for standardized major axis; -:  $P > 0.05$ . The same is following Tables.

年均降水量(bio12)主要影响株高、地下生物量和总生物量。随年均降水量(bio12)增加, 株高呈增加趋势(SMA=2.989)、地下生物量(-7.628)和总生物量(-7.249)呈现降低趋势。最干月降水量(bio14)的增加不利于株高、茎粗、叶面积、茎生物量、叶生物量、地下生物量和总生物量的增加。降水量季节性变化

方差(bio15)升高对地上生物量比和地下生物量比影响较小, 但明显促进茎粗(12.630)、叶面积(12.790)的增加及茎生物量(14.360)、叶生物量(16.620)、地下生物量(28.890)和总生物量(27.460)的积累, 其与各性状的 SMA 斜率较高, 表明降水量季节性变化方差对三七表型性状的影响大于其他气候因子(表 7)。

表 7 三七表型性状与降水因子的关系

Table 7 Relation between phenotype I traits of *Panax notoginseng* and precipitation factors

气候因子 Climatic factor	株高 Height	茎粗 Stem diameter	叶面积 Leaf area	生物量 Biomass				地上生物量比 Aerial mass ratio	地下生物量比 Underground mass ratio	
				茎 Stem	叶 Leaf	地上部分 Aerial	总和 Total			
bio 12	<i>r</i>	0.041	-	-	-	-	0.051	0.042	-	-
	<i>P</i>	0.045	-	-	-	-	0.024	0.041	-	-
	SMA	2.989	-	-	-	-	-7.628	-7.249	-	-
bio 14	<i>r</i>	0.222	0.426	0.362	0.448	0.317	0.334	0.372	-	-
	<i>P</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	-
	SMA	-2.431	-2.712	-2.745	-3.082	-3.568	-6.202	-5.894	-	-
bio 15	<i>r</i>	-	0.215	0.120	0.245	0.216	0.316	0.303	0.080	0.065
	<i>P</i>	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.011
	SMA	-	12.630	12.790	14.360	16.620	28.890	27.460	-2.032	1.795

从图 2 可见, 随产地日照时数(bio20)的增加三七地上生物量比降低, 株高、茎粗、叶面积、茎生物量、叶生物量、地下生物量和总生物量升高, 其中地下生物量和总生物量的 SMA 斜率最高(分别为 6.966 和 6.620), 地上生物量比的最低(SMA=-0.490)。

综合比较, 所有性状中地下生物量、总生物量与各气候因子的 SMA 斜率均高于其他性状, 表明

以上性状受气候变化的影响最大。SMA 斜率以地下生物量、总生物量和降水量季节性变化方差(bio15)>昼夜温差与年温差比值(bio03)>年均温度(bio01)、温度季节性变化方差(bio04)、月均温变幅(bio02)>年均降水量(bio12)、最干月降水量(bio14)>年日照时数(bio20) (表 6, 7 和图 2), 降水的季节性变化是影响三七生物量积累的关键气候因子。

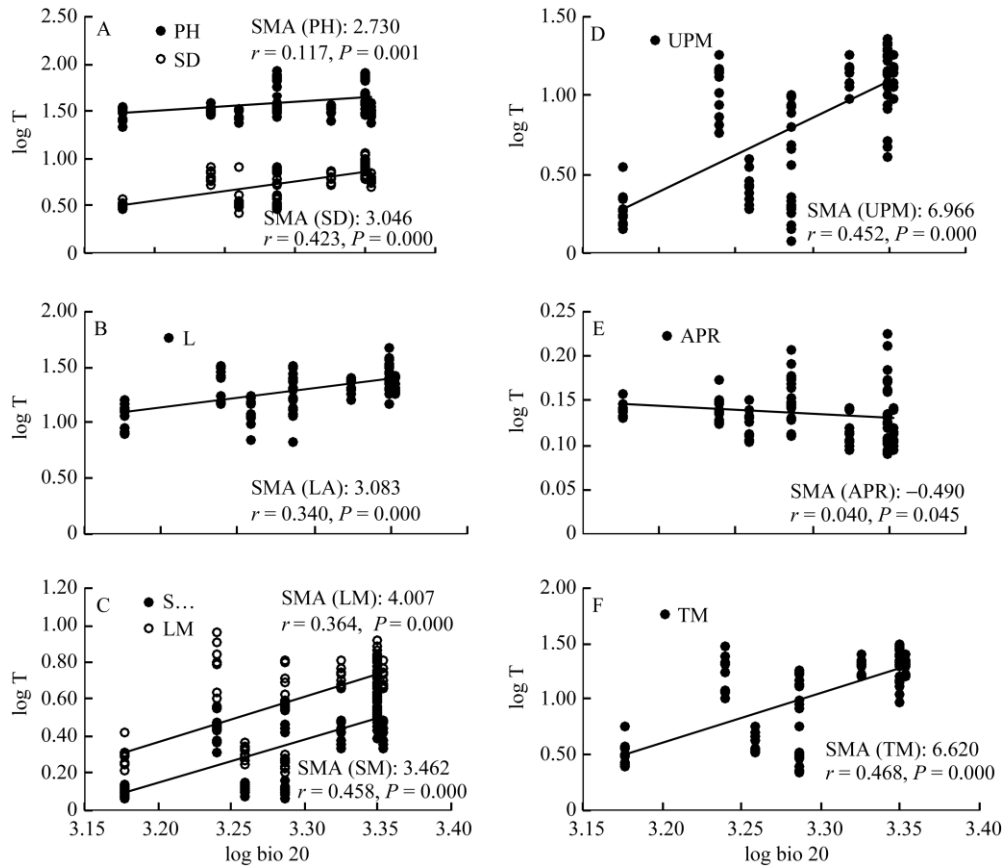


图 2 三七表型性状(T)与日照时数的关系

Fig. 2 Relation between phenotype traits (T) of *Panax notoginseng* and sunshine duration

相关性分析表明(表 9), 地上生物量比与株高呈极显著正相关( $P < 0.01$ ,  $r = 0.617$ ), 与地下生物量( $P < 0.01$ ,  $r = -0.408$ )、总生物量( $P < 0.05$ ,  $r = -0.250$ )呈显著或极显著负相关。地下生物量比与株高呈极显著负相关( $P < 0.01$ ,  $r = -0.627$ ), 与地下生物量( $P < 0.01$ ,  $r = 0.387$ )和总生物量( $P < 0.05$ ,  $r = 0.226$ )呈显著或极显著的正相关( $P < 0.01$  或  $P < 0.05$ )。茎粗、叶面积与株高、茎叶生物量、地下生物量和总生物量均呈现显著或极显著的正相关关系( $P < 0.01$  或  $P < 0.05$ )。

依据 SMA 分析绘制韦恩图研究三七植物性状对气候因子变化响应策略的异同, 交集部分的气候

因子数占总气候变量的比值越高, 表明不同性状间对气候变化的响应方式越相似, 协变趋势越明显。结果表明, 随温度季节性变化方差(bio04)、最干月降水量(bio14)、年日照时数(bio20) (占总气候因子变量的 37.5%)的变化, 株高、茎粗和叶面积具有相似的变化规律(图 3: A)。三七叶生物量(LM)、茎生物量(SM)和地下生物量(UPM)随月均温变幅(bio02)、昼夜温差与年温差比值(bio03)、降水量季节性变化方差(bio15)等 6 个气候因子(占总气候因子变量的 75%)的变化, 也表现出一定的协变趋势(图 3: B)。

表 9 三七表型性状间的关系

Table 9 Relation among phenotype traits of *Panax notoginseng*

	株高 Height	茎粗 Stem diameter	叶面积 Leaf area	茎生物量 Stem biomass	叶生物量 Leaf biomass	地上部分生 物量 Aerial biomass	总生物量 Total biomass	地上生物量比 Aerial mass ratio
茎粗 Stem diameter	0.577**	1						
叶面积 Leaf area	0.432**	0.784**	1					
茎生物量 Stem biomass	0.586**	0.918**	0.794**	1				
叶生物量 Leaf biomass	0.398**	0.863**	0.800**	0.922**	1			
地上部分生物量 Aerial biomass	0.161	0.765**	0.735**	0.843**	0.899**	1		
总生物量 Total biomass	0.284**	0.834**	0.783**	0.908**	0.953**	0.986**	1	
地上生物量比 Aerial mass ratio	0.617**	0.123	0.013	0.076	0.006	-0.408**	-0.250*	1
地下生物量比 Underground mass ratio	-0.627**	-0.145	-0.034	-0.098	-0.025	0.387**	0.226*	-0.996**

\*\* $P < 0.01$ ; \* $P < 0.05$ .

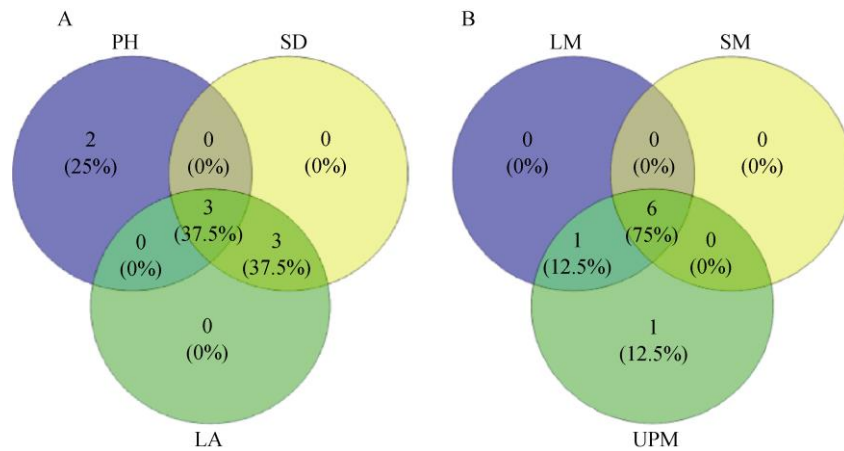


图 3 不同气候条件下三七性状间的权衡

Fig. 3 Trade-off among phenotype traits of *Panax notoginseng* under different climate conditions

### 3 讨论

三七在产地扩大和迁移过程中,新分布区以文山为中心,向周边地区延伸,使三七分布的经纬度和海拔范围较原有分布区更广,其生境气候类型也更复杂。本研究结果表明,产地间 8 个气候因子呈现不同程度的变异,其中降水和光照条件的变化大于温度变化。相关性分析表明,气候条件的差异与分布区经纬度、海拔关系紧密。随纬度和海拔的升高,年均温度和年均降水量均呈下降趋势,月均温变幅、昼夜温差与年温差比值逐渐升高,在低纬度和低海拔地区气温和降水量增加,月均温变幅缩小,呈现湿润、温暖的气候特征。不同产地间,三七的株高、茎叶生物量等性状发生明显变异,除地下生物量比外,大部分性状的 CV 大于 20%,与郑冬梅等<sup>[29]</sup>的研究结果类似。有研究表明,三七表型变异可能受遗传和环境因素的共同影响,并推测三

七块根、根条大小及生物量的地理变异与产地特殊的气候条件有关<sup>[28,36]</sup>。本研究表明,不同产地三七表型变异与气候因子关系紧密,株高、茎粗、叶面积、地下生物量等性状沿产地温度、降水和光照梯度呈现特定变化规律。

相关性分析表明,三七不同性状表型变异受多种气候因子的共同驱动。从 SMA 斜率来看,降水对三七表型变异的驱动作用强于温度,这与 Moles 等<sup>[4]</sup>的研究结果不同,可能是研究区降水变化幅度(年均降水量、最干月降水量)大于温度变化幅度(年均温度、月均温变幅)有关。此外,三七为 C<sub>3</sub> 植物,该类植物净光合速率较 C<sub>4</sub> 植物低,但其叶片表面光合作用最适温度范围广<sup>[37]</sup>,这些也可能导致三七叶面积、叶生物量等性状对产地温度变化敏感性较低。株高、叶面积和茎粗的形态变异可反映植物在不同环境条件下的生长对策<sup>[38]</sup>。依据株高与各气候因子的标准化主轴分析表明,当产地温差小、降水



较充沛时,三七采取积极的生长对策,植株更高大;当产地昼夜温差大、年均降水量较少时,三七采取保守的生长对策,其植株较低矮。三七茎粗、叶面积与降水量季节性变化方差的 SMA 斜率大于月均温变幅和年日照时数的,表明不同季节间降水量的变化幅度是决定三七茎粗和叶面积的关键气候因子。三七地下生物量、总生物量随年均温度、年均降水量、最干月降水量的升高呈降低趋势,随月均温变幅、昼夜温差与年温差比值的升高呈增加趋势,暗示适度干旱和较大的昼夜温差更有利于三七生物量的积累。

三七叶面积、叶生物量与年日照时数呈极显著正相关( $P < 0.01$ )。在凉爽、荫蔽、湿润的环境条件下,大叶片能够使植物光合收益最大化,阴生植物三七,随日照时数的增加,其叶片性状的变异可能是改善光资源利用效率,满足自身生长需求的一种适应结果。作为植物光合作用和碳水化合物积累的必备条件,光照强度和光质对人参属植物生长具有重要影响<sup>[39-40]</sup>。本研究表明,增加年日照时数也可促进三七茎叶生物量、地下生物量和总生物量的积累。郑冬梅等<sup>[29]</sup>研究表明文山州以西和以北,海拔 1800~2130 m 的地区适合种植三七,药材产量高。以上地区年日照时数与三七原产地<sup>[41]</sup>相比均有不同程度的增加,加上海拔高度的影响,形成了日气温变幅大和长日照的气候条件,这种气候条件可能较原产地更有利于三七的营养生长。这还有待进一步通过不同产地三七叶片气体交换参数的测定进行验证。

随生境气候条件的变化,三七性状间的变异具有潜在联系,不同性状对产地气候条件变化的响应也存在差异。功能性状研究表明,为降低外界环境干扰,适应异质生境,植物具有多样的适应对策并呈现复杂的性状组合<sup>[3,13]</sup>。这些性状组合也间接反映出植物的表型变异不是孤立的,而是相互依赖、相互制约的关系<sup>[38,42]</sup>

比较三七地上、地下性状的变异系数,地下生物量比的 CV 最小(14.05%),性状最稳定,但株高(40.74%)、地下生物量(67.15%)和总生物量(60.79%)均有较高的 CV。SMA 分析表明,随气候条件的变化,株高-茎粗-叶面积,叶生物量-茎生物量-地下生物量两组性状组合的变异方向呈正相关关系,其中茎粗和叶面积,茎生物量和叶生物量在响应多种气候因子变化时表现出较强的协同变化规律。因此推测,三七在应对生境气候变化过程中,可能通过增

强植株茎、叶性状间的协同性,改变性状间的生物量分配模式以适应异质生境。

## 参考文献

- [1] SCHLICHTING C D. The evolution of phenotypic plasticity in plants [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1986, 17(1): 667-693. doi: 10.1146/annurev.es.17.110186.003315.
- [2] LIU J Z, HE Z H. Epigenetic regulation of heat stress response in plants [J]. *Chin Sci Bull*, 2014, 59(8): 631-639. doi: 10.1360/972013-1103. 刘军钟, 何祖华. 植物响应高温胁迫的表观遗传调控 [J]. *科学通报*, 2014, 59(8): 631-639. doi: 10.1360/972013-1103.
- [3] LI X L, LIU Z Y, HOU X Y, et al. Plant functional traits and their trade-offs in response to grazing: A review [J]. *Chin Bull Bot*, 2015, 50(2): 159-170. doi: 10.3724/SP.J.1259.2015.00159. 李西良, 刘志英, 侯向阳, 等. 放牧对草原植物功能性状及其权衡关系的调控 [J]. *植物学报*, 2015, 50(2): 159-170. doi: 10.3724/SP.J.1259.2015.00159.
- [4] MENG T T, WANG H, HARRISON S P, et al. Responses of leaf traits to climatic gradients: adaptive variation versus compositional shifts [J]. *Biogeosciences*, 2015, 12(18): 5339-5352. doi: 10.5194/bg-12-5339-2015.
- [5] WANG R L, YU G R, HE N P, et al. Altitudinal variation in the covariation of stomatal traits with leaf functional traits in Changbai Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(8): 2175-2184. doi: 10.5846/stxb201411042162. 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 等. 气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律——以长白山为例 [J]. *生态学报*, 2016, 36(8): 2175-2184. doi: 10.5846/stxb201411042162.
- [6] YANG H Y, WEI H Y, SANG M J, et al. Phenotypic plasticity of *Schisandra sphenanthera* leaf and the effect of environmental factors on leaf phenotype [J]. *Chin Bull Bot*, 2016, 51(3): 322-334. doi: 10.11983/CBB15024. 杨贺雨, 卫海燕, 桑满杰, 等. 华中五味子叶表型可塑性及环境因子对叶表型的影响 [J]. *植物学报*, 2016, 51(3): 322-334. doi: 10.11983/CBB15024.
- [7] KREFT H, JETZ W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(14): 5925-5930. doi: 10.1073/pnas.0608361104.
- [8] TAUB D R, SEEMANN J R, COLEMAN J S. Growth in elevated CO<sub>2</sub> protects photosynthesis against high-temperature damage [J]. *Plant Cell Environ*, 2000, 23(6): 649-656. doi: 10.1046/j.1365-3040.2000.00574.x.
- [9] ANDEREGG W R L. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation [J].

- New Phytol, 2015, 205(3): 1008–1014. doi: 10.1111/nph.12907.
- [10] YIN C L, ZHAO J C, HU J L, et al. Phenotypic variation of a potential food crop, *Agriophyllum squarrosum*, impacted by environmental heterogeneity [J]. *Sci Sin Vitae*, 2016, 46(11): 1324–1335. doi: 10.1360/N052015-00294.  
尹成亮, 赵杰才, 胡进玲, 等. 环境异质性对潜在粮食作物沙米表型变异的影响 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2016, 46(11): 1324–1335. doi: 10.1360/N052015-00294.
- [11] YI Y J, CHENG X, YANG Z F, et al. Maxent modeling for predicting the potential distribution of endangered medicinal plant (*H. riparia* Lour.) in Yunnan, China [J]. *Ecol Eng*, 2016, 92: 260–269. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.04.010.
- [12] WU J H, ZHANG S, JIANG Y, et al. *Phytogeography* [M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press, 2004: 1–126.  
武吉华, 张绅, 江源, 等. *植物地理学* [M]. 第 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2004: 1–126.
- [13] LIU X J, MA K P. Plant functional traits: Concepts, applications and future directions [J]. *Sci Sin Vitae*, 2015, 45(4): 325–339. doi: 10.1360/N052014-00244.  
刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325–339. doi: 10.1360/N052014-00244.
- [14] DENG R H, GAO R R, LIU H X, et al. Phenotypic variation in *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* along a natural drought gradient [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(10): 2954–2961. doi: 10.5846/stxb201411132243.  
邓荣华, 高瑞如, 刘后鑫, 等. 自然干旱梯度下的酸枣表型变异 [J]. *生态学报*, 2016, 36(10): 2954–2961. doi: 10.5846/stxb201411132243.
- [15] LI D S, SHI Z M, FENG Q H, et al. Response of leaf morphometric traits of *Quercus* species to climate in the temperate zone of the north-south transect of eastern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, 37(9): 793–802. doi: 10.3724/SP.J.1258.2013.00083.  
李东胜, 史作民, 冯秋红, 等. 中国东部南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状对气候条件的响应 [J]. *植物生态学报*, 2013, 37(9): 793–802. doi: 10.3724/SP.J.1258.2013.00083.
- [16] FRESCHET G T, SWART E M, CORNELISSEN J H C. Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: key roles of specific leaf area and root mass fraction [J]. *New Phytol*, 2015, 206(4): 1247–1260. doi: 10.1111/nph.13352.
- [17] MAO L Y, MU X Q, DONG G G, et al. Influence of light intensity on growth of *Datura stramonium* and *D. stramonium* var. *tatal* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2012, 36(3): 243–252. doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.00243.  
毛立彦, 慕小倩, 董改改, 等. 光照强度对曼陀罗和紫花曼陀罗生长发育的影响 [J]. *植物生态学报*, 2012, 36(3): 243–252. doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.00243.
- [18] BUSSOTTI F, POLLASTRINI M, HOLLAND V, et al. Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change [J]. *Environ Exp Bot*, 2015, 111: 91–113. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.11.006.
- [19] TARDELLA F M, PIERMARTERI K, MALATESTA L, et al. Environmental gradients and grassland trait variation: Insight into the effects of climate change [J]. *Acta Oecol*, 2016, 76: 47–60. doi: 10.1016/j.actao.2016.08.002.
- [20] WU J S, WURST S, ZHANG X Z. Plant functional trait diversity regulates the nonlinear response of productivity to regional climate change in Tibetan alpine grasslands [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 35649. doi: 10.1038/srep35649.
- [21] RAPINSKI M, LIU R, SALEEM A, et al. Environmental trends in the variation of biologically active phenolic compounds in Labrador tea, *Rhododendron groenlandicum*, from northern Quebec, Canada [J]. *Botany*, 2014, 92(11): 783–794. doi: 10.1139/cjb-2013-0308.
- [22] LIU W, LIU J J, YIN D X, et al. Influence of ecological factors on the production of active substances in the anti-cancer plant *Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) T. S. Ying [J]. *PLoS One*, 2015, 10(4): e0122981. doi: 10.1371/journal.pone.0122981.
- [23] MELITO S, PETRETTO G L, PODANI J, et al. Altitude and climate influence *Helichrysum italicum* subsp. *microphyllum* essential oils composition [J]. *Ind Crops Prod*, 2016, 80: 242–250. doi: 10.1016/j.indcrop.2015.11.014.
- [24] WANG L, DAI Y X, FAN X L, et al. Effects of wind on hydraulic properties and growth of *Artemisia annua* Linn. [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, 35(13): 4454–4461. doi: 10.5846/stxb201410071963.  
王林, 代永欣, 樊兴路, 等. 风对黄花蒿水力学性状和生长的影响 [J]. *生态学报*, 2015, 35(13): 4454–4461. doi: 10.5846/stxb201410071963.
- [25] WANG L N, LIU H Y, LI J, et al. Variation of growth traits of *Lonicera japonica* at different cultivation plots and its correlation analysis with geographic and climatic factors [J]. *J Plant Resour Environ*, 2015, 24(1): 36–41. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2015.01.05.  
王玲娜, 刘红燕, 李佳, 等. 不同种植点忍冬冬生长性状的变异及其与地理气候因子的相关性分析 [J]. *植物资源与环境学报*, 2015, 24(1): 36–41. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2015.01.05.
- [26] HUANG L F, FU J, CHEN S L. Academic study on ecological variation of traditional Chinese medicinal materials [J]. *Chin Trad Herb Drugs*, 2012, 43(7): 1249–1258. doi: 10.7501/j.issn.0253-2670.  
黄林芳, 付娟, 陈士林. 中药材生态变异的学术探讨 [J]. *中草药*, 2012, 43(7): 1249–1258. doi: 10.7501/j.issn.0253-2670.
- [27] WANG T, GUO R X, ZHOU G H, et al. Traditional uses, botany,

- phytochemistry, pharmacology and toxicology of *Panax notoginseng* (Burk.) F. H. Chen: A review [J]. *J Ethnopharmacol*, 2016, 188: 234–258. doi: 10.1016/j.jep.2016.05.005.
- [28] MENG X X, HUANG L F, DONG L L, et al. Analysis of global ecology of *Panax notoginseng* in suitability and quality [J]. *Acta Pharm Sin*, 2016, 51(9): 1483–1493. doi: 10.16438/j.0513-4870.2016-0733. 孟祥霄, 黄林芳, 董林林, 等. 三七全球产地生态适宜性及品质生态学 [J]. *药学报*, 2016, 51(9): 1483–1493. doi: 10.16438/j.0513-4870.2016-0733.
- [29] ZHENG D M, WANG L, OU X H, et al. Comparison of agronomic traits of *Panax notoginseng* between traditional cultivated fields and new cultivated fields [J]. *China J Chin Mat Med*, 2014, 39(4): 558–565. doi: 10.4268/cjcm20140402. 郑冬梅, 王丽, 欧小宏, 等. 三七传统产区和新产区植株农艺性状比较及相互关系研究 [J]. *中国中药杂志*, 2014, 39(4): 558–565. doi: 10.4268/cjcm20140402.
- [30] GUO H B, CUI X M, AN N, et al. Sanchi ginseng (*Panax notoginseng* (Burkill) F. H. Chen) in China: Distribution, cultivation and variations [J]. *Genet Resour Crop Evol*, 2010, 57(3): 453–460. doi: 10.1007/s10722-010-9531-2.
- [31] WANG D, KOH H L, HONG Y, et al. Chemical and morphological variations of *Panax notoginseng* and their relationship [J]. *Phytochemistry*, 2013, 93: 88–95. doi: 10.1016/j.phytochem.2013.03.007.
- [32] CUI X M, XIAO H, YANG J J, et al. DALP analysis on genetic diversity of *Panax notoginseng* [J]. *Chin Med*, 2014, 5(2): 123–129. doi: 10.4236/cm.2014.52015.
- [33] FENG X Q, CUI X M, CHEN Z J, et al. Analysis of correlation between effective components of burk (*Panax notoginseng*) and meteorological factors [J]. *Chin J Agrometeorol*, 2006, 27(1): 16–18,22. doi: 10.3969/j.issn.1000-6362.2006.01.004. 冯旭芹, 崔秀明, 陈中坚, 等. 三七有效成分与气候生态因子的相关性分析 [J]. *中国农业气象*, 2006, 27(1): 16–18,22. doi: 10.3969/j.issn.1000-6362.2006.01.004.
- [34] CHEN Z J, SUN Y Q, WANG B Y, et al. Determination of leaf area of *Panax notoginseng* and its calculation [J]. *Res Pract Chin Med*, 2003, 17(S): 64,29. doi: 10.3969/j.issn.1673-6427.2003.z1.029. 陈中坚, 孙玉琴, 王炳艳, 等. 三七叶面积的测定及其计算方法研究 [J]. *现代中药研究与实践*, 2003, 17(S): 64,29. doi: 10.3969/j.issn.1673-6427.2003.z1.029.
- [35] KOZAK K H, GRAHAM C H, WIENS J J. Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology [J]. *Trends Ecol Evol*, 2008, 23(3): 141–148. doi: 10.1016/j.tree.2008.02.001.
- [36] ZHANG J Y, XIAO H, JIN H, et al. Studies on phenotypic variation among cultivated *Panax notoginseng* populations [J]. *China J Chin Mat Med*, 2009, 34(24): 3295–3298. doi: 10.3321/j.issn:1001-5302.2009.24.037. 张金渝, 肖慧, 金航, 等. 三七栽培居群间表型变异式样研究 [J]. *中国中药杂志*, 2009, 34(24): 3295–3298. doi: 10.3321/j.issn:1001-5302.2009.24.037.
- [37] YAMORI W, HIKOSAKA K, WAY D A. Temperature response of photosynthesis in C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, and CAM plants: Temperature acclimation and temperature adaptation [J]. *Photosynth Res*, 2014, 119(1/2): 101–117. doi: 10.1007/s11120-013-9874-6.
- [38] YANG R, ZHANG B R, WANG L L, et al. The response of plant functional traits' group to gradients of altitude in dry-hot valley of Yuan-Mou [J]. *Ecol Environ Sci*, 2015, 24(1): 49–56. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2015.01.008. 杨锐, 张博睿, 王玲玲, 等. 元谋干热河谷植物功能性状组合的海拔梯度响应 [J]. *生态环境学报*, 2015, 24(1): 49–56. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2015.01.008.
- [39] FOURNIER A R, GOSSELIN A, PROCTOR J T A, et al. Relationship between understory light and growth of forest-grown American ginseng (*Panax quinquefolius* L.) [J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 2004, 129(3): 425–432.
- [40] JANG I B, LEE D Y, YU J, et al. Photosynthesis rates, growth, and ginsenoside contents of 2-yr-old *Panax ginseng* grown at different light transmission rates in a greenhouse [J]. *J Gins Res*, 2015, 39(4): 345–353. doi: 10.1016/j.jgr.2015.03.007.
- [41] WANG Y, YAN J P, WU M C, et al. An analysis on the temporal and spatial variations in sunshine duration and its influencing factors in recent 44 years of Yunnan Province [J]. *J Yunnan Univ (Nat Sci)*, 2014, 36(3): 392–399. doi: 10.7540/j.ynu.20130607. 王宇, 延军平, 吴梦初, 等. 云南省近 44 年日照时数时空变化及其影响因素分析 [J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 2014, 36(3): 392–399. doi: 10.7540/j.ynu.20130607.
- [42] LIU L C, DU G G, SI W J, et al. Phenotypic variation and covariation in natural populations of the exotic weed *Gaura parviflora* in different habitat [J]. *Acta Pratacul Sin*, 2015, 24(7): 41–51. doi: 10.11686/cyxb.20141326. 刘龙昌, 杜改改, 司卫杰, 等. 不同生境小花山桃草自然种群表型变异与协变 [J]. *草业学报*, 2015, 24(7): 41–51. doi: 10.11686/cyxb.20141326.