

滨麦形态可塑性对海岸不同环境的适应特征分析

强生斌^a, 宋玉^b, 周瑞莲^b

(鲁东大学 a. 资产处; b. 生命科学院, 山东 烟台 264039)

摘要: 滨麦(*Leymus mollis*) 适应性强,可在不同海岸环境下生存. 本文在测定海岸迎风坡和背风坡环境(土壤水分、温度、风速等)差异的基础上,通过分析不同季节海岸不同生态断带(距高潮线 10,30,50 m(迎风坡),70 m(背风坡))滨麦在枝叶高度、叶长和叶宽、根系结构及新芽等形态特征的差异,揭示滨麦较高的生态幅与其形态可塑性的关系. 结果表明,海岸带由于沙丘对风的阻隔作用使其在近高潮线处迎风坡(10 m)和远离高潮线处背风坡(70 m)在海风强度、温度、土壤含水量、土壤盐度、沙埋等环境上差异较大. 不同生态断带迎风坡和背风坡滨麦在枝系、根系结构、物质分配策略方面差异显著. 距高潮线 10 m 处滨麦常遭遇强海风吹袭和沙埋胁迫,因而植株低矮、叶片短而宽、叶面积小、根茎直径最大、根间距也较大、新根较多、根茎芽多而分布较深且粗壮、根冠比较小;而距高潮线 70 m 处的滨麦受风吹较弱且无沙埋胁迫,因而植株高、叶片长、根茎直径小、根间距小、新根少、老根多、根茎芽较少而分布较浅、根冠比较大. 而且 10 m 处滨麦将更多地下生物量分配给新根、根茎和芽,70 m 处滨麦则将更多生物量分配给老根. 在不同环境条件下调整枝系、根系构型和物质分配模式,最大限度的利用环境、适应环境、减小环境伤害、提高其生存能力可能是滨麦具有较大生态幅的关键原因.

关键词: 滨麦; 环境异质性; 生物量; 形态可塑性; 形态特性

中图分类号: Q89 **文献标志码:** A **文章编号:** 1673-8020(2020)03-0224-09

植物表型可塑性研究已广泛引入到植物抗逆机理的研究中^[1-2]. 表型可塑性(phenotypic plasticity)被认为是同一基因型对不同环境条件应答产生不同表型的特性^[3],是植物通过其形态、生理性状的改变以最大限度地适应生存环境而减小环境对生长和生殖产生的消极影响^[4]. 表型可塑性包含两个方面,即形态可塑性和生理可塑性^[1-2]. 植物形态可塑性是指植物长期对外界胁迫环境的适应,而逐渐演化形成的各种各样与之前不同的形态结构以适应赖以生存的生境^[5]. 研究发现,植物在不同逆境条件下枝系构型和根系构型会发生改变以适应环境生长^[6-8]. 在水分胁迫下,树木巨尾桉(*Eucalyptus grandis* XE. urophylla)幼苗的叶片面积、叶干重、叶长和叶宽趋于变小^[7-8];酸枣(*Ziziphus jujuba* var. *spinosa*)叶面积减小而栅栏组织密度和叶片角质层厚度增加^[9],通过这种枝系构型减小蒸腾失水和提高植物的持水力;另外,一些植物在干旱胁迫下通过延

长根长度、增加根系总根数、增加根系表面积、提高根冠比及改变根系形态解剖结构和根系构型以提高其吸水效率和维护植物体水分平衡以适应干旱胁迫^[9-11]. 同样,在盐胁迫下,随着土壤盐浓度的增加,拟南芥通过降低地上/地下生物量比以提高根吸水力和降低地上水分消耗来维护植物体水分平衡和适应盐胁迫^[12];羊草(*Leymus chinensis*)在盐碱胁迫下能快速增大茎节间距,以提高枝株吸水面积和吸水力来适应盐碱胁迫^[13]. 可见,逆境胁迫下,植物枝系构型和根构型变化形成的形态可塑性在减缓逆境胁迫的影响和维护植物持续生存上有重要作用.

目前对植物形态可塑性与植物适应异质环境关系的研究多采用人工模拟控制条件,定量研究不同胁迫条件对盆栽或水培的幼苗植株生长的影响^[5,7,9],但研究的时间短,实验材料只针对幼苗,难以全面揭示逆境条件下植物形态变化与其适应性变化的关系. 有关自然条件下植物对异质环境

收稿日期: 2020-04-22; 修回日期: 2020-05-23

基金项目: 国家自然科学基金(31770762)

第一作者简介: 强生斌(1973—),女,甘肃白银人,实验师,研究方向为植物生理生态. E-mail: 4294675501@qq.com

通信作者简介: 周瑞莲(1958—),女,河南济源人,教授,硕士研究生导师,研究方向为植物生理生态. E-mail: zhourl726@163.com

适应产生的形态可塑性及形态可塑性调控机理研究较少。

滨麦(*Leymus mollis*)是分布较广,适应性强的草本植物,无论在海岸沙地还是在陆地沙质土壤上均有分布,尤其可在近高潮线处形成单一种群,但构成其生存和分布广阔的生态幅机制目前尚不清楚。本文以常年生长在海岸不同生态断带的滨麦为材料,通过对土壤因子、不同季节滨麦根系构型、根系构型及植株能量物质分配方式的分析,探讨不同生态断带滨麦的形态可塑性在其适应异质环境中的作用及适应机理,以丰富植物抗逆理论,为海岸带保护和恢复过程中植物引入提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

本研究试验地位于山东省烟台市西泊子海岸沙地。烟台市地处东经 $119^{\circ}34'$ ~ $121^{\circ}57'$,北纬 $36^{\circ}16'$ ~ $38^{\circ}23'$,属温带季风气候。年平均气温 11.8°C ,最热月为8月(24.6°C),最冷月为1月(-1.5°C)。历年极端最低气温 -13.8°C 。年平均降水量为 651.9 mm ,主要集中在7~8月,占年降雨量的49%;年平均相对湿度68%。年平均风速沿海地区 $4\sim 6\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

1.2 试验地的选择

烟台西泊子海岸带由于受陆、海、气三相交接影响,产生了海滨风沙^[4],并在距高潮线不远处有一平行于大海的高大沙丘带,在沙丘带的后缘,则为广阔的沙片^[4]。该沙地环境稳定,其上植被已形成多年,稳定的环境和繁茂生长的滨麦适合试验观测和取样。在该区选择距海岸带高潮线10,30,50,70 m处为取样点,并做标记。在每一点取平行带,在平衡带上做重复取样。同时,在每一平衡带上选取滨麦生长密集和杂草少的地段标记为试验区域,并将每一取样点围起来。

1.3 取样方法

取样分别在秋季(2016年9月15日)、冬季(2016年12月15日)、春季(2017年4月15日)、夏季(2017年6月15日)进行。在标记的试

验区内,将 $40\text{ cm}\times 40\text{ cm}$ 的木框放置在植物生长健壮、基质均一的区域上,用剪刀齐地表将地上部分剪下、剔除杂草、装入纸袋中,记为地上部分;用铁锹沿木框四边垂直向下挖至30 cm,挖出一个 $40\text{ cm}\times 40\text{ cm}\times 30\text{ cm}$ 的土方、清除土方中的沙子、剩余部分记为地下部分;将样品带回实验室做进一步相关处理。在土坑土壤剖面0~10,10~20,20~30 cm处取土壤样品装入土壤盒,各取样重复三次,用于土壤含水量分析。取样结束后,填平土坑,做好标记,以利于下一个季节在其旁边取样。

1.4 试验内容及方法

将野外试验地取得的地上和地下植物材料带回实验室后立刻对材料做进一步分析,其分析内容包括:(1)枝系特征分析:包括沙上叶长度、叶宽;沙下叶长度、基茎长、宽度;(2)根系特征分析:包括新根(白色,质地较脆的新生根)、老根(即黄褐色或深棕色,质地较坚硬的陈根)、根长、根直径、茎间距、根茎长度;根上芽长、芽直径等;(3)生物量:所有样品的鲜重、干重;(4)土壤含水量测定,采用称重法。

1.5 数据处理

采用Microsoft Office Excel 2003对实验数据进行分析,数据结果以3个以上重复的平均值 $\pm$ 标准差(mean $\pm$ SD)表示,差异显著性分析采用SPSS 11.5软件。

2 结果与分析

2.1 海岸迎风坡和背风坡环境差异分析

不同生态断带土壤含水量存在明显差异(表1)。不同季节均以近高潮线(10 m)土壤含水量为最高,随着远离高潮线而降低,例如距海岸带高潮线10 m处平均土壤含水量较30,50,70 m处分别高69%,142%,75%,且差异显著($p<0.05$)。而且,不同季节土壤含水量差异显著($p<0.05$),均以冬季为最高,如冬季10 m处土壤平均含水量较秋季、春季、夏季分别高138%,21%和182%;冬季70 m处土壤平均含水量较秋季、春季、夏季分别高378%,29%和509%。

表 1 海岸迎风坡和背风坡土壤水分差异分析

Tab.1 Difference on the soil water content between windward slope and leeward slope

距高潮线距离/m	取样深度/cm	春季/%	夏季/%	秋季/%	冬季/%	平均/%	平均/%
10	0~10	1.63±0.36Bb	0.08±0.02Dc	0.55±0.19Cb	2.71±0.19Ab	1.24±1.17	1.89
	10~20	2.91±0.15Aa	1.79±0.28Ba	1.38±0.07Ca	2.78±0.13Ab	2.22±0.75	
	20~30	2.66±0.23Aa	1.21±0.14Db	1.74±0.31Ca	3.25±0.10Aa	2.22±0.91	
30	0~10	0.36±0.10Ab	0.08±0.01Cc	0.33±0.14Ab	0.21±0.03Bb	0.25±0.13	1.12
	10~20	2.04±0.18Ba	0.37±0.06Db	0.87±0.14Ca	2.57±0.07Aa	1.46±1.02	
	20~30	1.94±0.32Ba	0.54±0.01Ca	0.72±0.05Ca	3.37±0.89Aa	1.64±1.31	
50	0~10	0.29±0.12Bb	0.15±0.10Bb	0.59±0.26Aa	0.69±0.24Ac	0.43±0.25	0.78
	10~20	0.64±0.14Ba	0.31±0.15Bab	0.50±0.06Ba	1.42±0.54Ab	0.72±0.58	
	20~30	0.74±0.03Ba	0.46±0.17Ba	0.49±0.05Ba	3.04±0.28Aa	1.18±1.24	
70	0~10	0.65±0.66Bb	0.22±0.09Cb	0.24±0.07Cc	1.88±0.36Ab	0.75±0.78	1.08
	10~20	1.88±0.09Ba	0.36±0.08Ca	0.61±0.02Cb	1.79±0.15Aa	1.16±0.78	
	20~30	2.12±0.20Aa	0.41±0.03Da	0.41±0.09Ca	2.36±0.07Bb	1.32±1.06	

注: 大写字母表示各指标同一距离不同季节的差异性,小写字母表示各指标同一季节不同距离的差异,下同.

结果表明,海岸不同生态断带在风速、湿度和温度等方面差异明显(表 2). 距海岸带高潮线 10 m 处在夏秋季风速较背风处(70 m) 高约 3~12 倍; 湿度较背风处高 26.3%~48.7%, 温度较背风处低 3.3~6.2℃. 不同生态断带微环境差异显著,且环境异质性较强.

表 2 海岸迎风坡和背风坡环境的风速、湿度和温度差异性比较

Tab.2 Difference on the wind speed, humidity, temperature between windward slope and leeward slope

项目	季节	10 m	30 m	50 m	70 m
风速/(m·s ⁻¹)	夏季 静风天 7 月 19 日	0.72±0.5	0.54±0.5	0.72±0.3	0.08±0.1
	秋季 静风天 9 月 27 日	1.94±0.9	1.08±0.7	0.84±0.5	0.14±0.3
	秋季 海风天 9 月 30 日	7.04±1.6	6.48±1.4	5.74±0.7	1.9±0.3
湿度/%	夏季 静风天 7 月 19 日	45.10±9.0	46.20±11.3	41.30±8.7	35.70±5.0
	秋季 静风天 9 月 27 日	57.90±15.0	49.88±17.0	50.16±19.0	43.52±17.3
	秋季 海风天 9 月 30 日	47.60±4.7	42.30±8.2	43.20±4.9	32.00±9.5
温度/℃	夏季 静风天 7 月 19 日	37.80±3.1	37.80±4.5	39.10±3.8	41.10±2.8
	秋季 静风天 9 月 27 日	26.90±3.2	30.60±5.1	30.90±6.0	33.10±6.1
	秋季 海风天 9 月 30 日	18.40±1.6	19.90±3.1	18.60±1.9	23.80±3.7

2.2 海岸迎风坡和背风坡滨麦枝系构型差异分析

枝系构型是指枝长、植冠内不同的枝系特征及枝上各构件单元的配置及其动态变化特征,如,整株叶数、枝上叶面积,它可以揭示不同植物对空间、光等资源的利用策略^[6]. 不同生态断带滨麦叶片长度存在差异,其中距海岸带高潮线 70m(背风坡)处滨麦叶片最长,10 m(迎风坡)处滨麦叶片最短(表 3). 例如,70 m 处不同季节叶片平均长度分别较 50,30,10 m 处长 14.8%,35.2%,33.2%. 不同生态断带各季节滨麦叶片长度差异显著($p<0.05$). 同样,不同生态断带滨麦叶片宽度存在差异,其中 70 m(背风坡)处滨麦叶片宽度最大,10 m(迎风坡)处滨麦叶片宽度最窄(表 3). 如 70 m 处各季节滨麦叶片平均宽度分别较 50,30,10 m 处大约 10.0%,22.2%,22.2%,但迎风坡和背风坡滨麦叶片宽度差异不显著. 而迎风

坡 10 m 处叶片叶面积较小,而背风坡 70 m 处叶片叶面积最大.

2.3 海岸带迎风坡和背风坡滨麦根系构型差异分析

2.3.1 迎风坡和背风坡滨麦根系特征差异分析
不同生态断带滨麦老根间距差异明显($p<0.05$)(表 4). 其中 10 m 处滨麦老根间距最大,其老根间距较距高潮线 30,50,70 m 处分别大 35.8%,31.9%,22.3%. 同样,海岸不同生态断带滨麦新根间距差异较大,近高潮线 10 m 处滨麦不同季节新根平均根间距最大,随远离高潮线而略有下降,但在背风坡 70 m 处新根根间距略有增大. 距近高潮线 10 m 处不同季节滨麦新根根间距分别较 30,50,70 m 处大 61.9%,12.9%,5.4%. 同时,海岸不同生态断带不同季节滨麦新根间距差异较显著($p<0.05$),尤其在距海岸带高潮线

30 m 和 50 m 处,在夏季滨麦无新根产生,而在 10 m 处,冬季滨麦新根根间距最大,其新根根间距分别较春季、夏季、秋季大 25.2%, 23.6% 和 44.3%。

表 3 海岸迎风坡和背风坡滨麦叶片特征比较

Tab. 3 Difference on brand characteristics of <i>L. mollis</i> grown on windward slope and leeward slope						
距高潮线距离/m	叶片特征	春季/cm	夏季/cm	秋季/cm	冬季/cm	平均/cm
10	叶长	30.7 ± 3.7Cb	43.1 ± 6.8Bc	48.2 ± 3.8Ac	—	40.7 ± 7.9
	叶宽	0.7 ± 0.2Aa	1.0 ± 0.1Bbb	1.0 ± 0.1Bb	—	0.9 ± 0.2
30	叶长	26.4 ± 1.9Bc	46.4 ± 5.6Ac	47.5 ± 3.9Ac	—	40.1 ± 9.9
	叶宽	0.7 ± 0.1Ba	1.0 ± 0.1Ab	1.0 ± 0.2Ab	—	0.9 ± 0.1
50	叶长	29.9 ± 6.2Bbc	51.6 ± 6.7Aa	60.1 ± 8.1Ab	—	47.2 ± 4.7
	叶宽	0.7 ± 0.1Ba	1.1 ± 0.1Aab	1.2 ± 0.2Ab	—	1.0 ± 0.2
70	叶长	37.9 ± 5.4Ca	52.9 ± 5.4Bb	71.9 ± 8.4Aa	—	54.2 ± 4.3
	叶宽	0.8 ± 0.1Ca	1.2 ± 0.2Ba	1.4 ± 0.1Aa	—	1.1 ± 0.3

注: “—”表示无相应数据,下同。

表 4 海岸迎风坡和背风坡滨麦根系结构比较

Tab. 4 Comparison of root system characteristics of <i>L. mollis</i> grown on windward slope and leeward slope						
距高潮线距离/m	根系结构特征	春季/cm	夏季/cm	秋季/cm	冬季/cm	平均/cm
10	老根间距	5.54 ± 1.26Bb	8.63 ± 2.36Aa	9.41 ± 1.04Aa	9.50 ± 1.60Aa	8.27 ± 1.86
	新根间距	5.23 ± 1.75Bb	5.30 ± 0.84B	4.54 ± 0.89Bb	6.55 ± 1.74Aa	5.23 ± 0.84
	根茎直径	0.52 ± 0.14Aa	0.37 ± 0.09Ba	0.49 ± 0.08Aa	0.53 ± 0.08Aa	0.47 ± 0.07
30	老根间距	4.15 ± 1.4Cc	4.72 ± 0.74Cc	8.83 ± 1.30Aa	6.67 ± 1.25Bb	6.09 ± 2.12
	新根间距	2.93 ± 0.67Ac	—	3.03 ± 0.76Ac	3.75 ± 1.14Ab	3.23 ± 1.66
	根茎直径	0.41 ± 0.16Aa	0.34 ± 0.12Aa	0.36 ± 0.08Ab	0.44 ± 0.11Ab	0.38 ± 0.04
50	老根间距	5.88 ± 0.88BCb	5.69 ± 0.99Cb	6.95 ± 1.20Ab	6.54 ± 1.74ABb	6.27 ± 0.58
	新根间距	4.54 ± 0.75Aa	—	4.50 ± 0.87Bb	4.86 ± 1.80Aa	4.63 ± 2.80
	根茎直径	0.39 ± 0.12Ba	0.34 ± 0.13Ca	0.48 ± 0.09Aa	0.28 ± 0.09Cc	0.37 ± 0.08
70	老根间距	7.21 ± 1.10Aa	7.14 ± 0.94Bb	7.56 ± 1.30Ab	5.13 ± 1.16Bc	6.76 ± 1.10
	新根间距	5.87 ± 0.81ABb	5.51 ± 0.72B	5.29 ± 1.30Aa	3.17 ± 0.28Cb	4.96 ± 1.40
	根茎直径	0.48 ± 0.13Aa	0.32 ± 0.11Ba	0.39 ± 0.12Bb	0.35 ± 0.05Bc	0.39 ± 0.07

海岸不同生态断带滨麦根茎直径差异较大,其中以 10 m 处滨麦根茎直径最大,随着远离高潮线而逐渐减小。如,高潮线 10 m 处滨麦根茎直径比 30,50,70 m 处滨麦分别大 23.7%, 27.0%, 20.5%,海岸不同生态断带上的滨麦根茎直径具有显著的季节性差异($p < 0.05$)。

2.3.2 迎风坡和背风坡滨麦芽特征差异分析

多年生草本植物根上的芽是未来枝条和植物持续发育的重要组成部分^[4]。不同生态断带滨麦根茎上芽分布的深度和芽的发育状况存在极为显著的季节差异(表 5)。滨麦根茎只在秋冬季产生新芽,春季芽出土长成叶片,其中背风处芽较早出土,而迎风坡芽出土较晚,甚至在春季,在 10 m 和 30 m 处滨麦根茎上仍有芽。冬季,滨麦芽长度和芽直径均以近高潮线 10 m 处最大,其芽长较 30,50,70 m 处分别长 30.9%, 21.8%, 36.7%; 而芽直径较 30,50,70 m 处分别大 63.2%, 40.9%, 67.6%, 并与其差异显著($p < 0.05$)。而且芽的分

布深度也以近高潮线 10 m 处滨麦的芽分布最深,随着远离高潮线分布而变浅,其 10 m 滨麦分布深度分别较 30, 50, 70 m 处分别深 94.1%, 101.1%, 122.9%。环境异质性明显影响滨麦根茎上芽的生长和发育。

2.3.3 迎风坡和背风坡滨麦地上生物量比较

强海风吹袭引发沙粒移动导致沙埋而使植株下部叶片位于沙下。生物量调查结果表明,由于不同生态断带受沙埋影响不同导致沙下叶量占总叶量比率不同,并差异显著($p < 0.05$) (表 6),近高潮线 10 m 处沙埋频繁,滨麦沙下叶积累量最多,秋季沙下叶干重占总叶干重的 46.6%,随着远离高潮线沙埋程度减缓,而沙下叶积累量趋于减少,如 30 m 和 50 m 处仅有 3.5% 和 4.3%,而在背风坡无沙埋则无沙下叶积累。另外,沙埋季节性较强,秋冬沙埋重,夏季无沙埋,因此,在 10 m 处秋冬季沙下叶占总叶量比率较高(46.7% ~ 52.5%),而春季较少(12.8%),但夏季无沙下叶积累。

表 5 海岸迎风坡和背风坡滨麦根系上芽特征比较

Tab.5 Comparison on shoot characteristics of *L. mollis* grown on windward slope and leeward slope

距高潮线距离/m	根系芽特征	春季/cm	夏季/cm	秋季/cm	冬季/cm	平均/cm
10	分布深度	27.00 ± 1.83	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	23.78 ± 4.02a	25.39 ± 2.28
	芽长	3.00 ± 1.35	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	7.04 ± 1.62a	5.02 ± 2.86
	芽直径	0.40 ± 0.14	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.62 ± 0.05a	0.51 ± 0.16
30	分布深度	27.86 ± 1.57	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	12.25 ± 1.04b	20.06 ± 11.04
	芽长	2.00 ± 0.50	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	5.38 ± 1.94b	3.69 ± 2.39
	芽直径	0.50 ± 0.005	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.38 ± 0.08c	0.44 ± 0.09
50	分布深度	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	11.83 ± 1.79b	—
	芽长	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	5.78 ± 1.59b	—
	芽直径	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.44 ± 0.05b	—
70	分布深度	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	10.67 ± 1.73b	—
	芽长	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	5.15 ± 1.92b	—
	芽直径	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.37 ± 0.07c	—

表 6 海岸迎风坡和背风坡滨麦生物量在沙上与沙下各部位的分配对比

Tab.6 Comparison of biomass partitioning ratio between leaves on the surface and leaves under sand of

L. mollis on windward slope and leeward slope

距高潮线距离/m	生物量	春季/%	夏季/%	秋季/%	冬季/%
10	沙上叶/总量	87.23 ± 0.21Ab	100.00Aa	53.36 ± 9.99Bb	47.54 ± 8.64Bb
	沙下叶/总量	12.77 ± 0.43Ba	0.00Ba	46.64 ± 9.99Aa	52.46 ± 8.64Aa
30	沙上叶/总量	100.0Aa	100.0Aa	96.47 ± 1.52Aa	100.0Aa
	沙下叶/总量	0.0Ab	0.0Aa	3.53 ± 1.52Ab	0.0Ab
50	沙上叶/总量	100.0Aa	100.0Aa	95.66 ± 2.65Aa	100.0Aa
	沙下叶/总量	0.0Ab	0.0Aa	4.34 ± 2.65Ab	0.0Ab
70	沙上叶/总量	100.0Aa	100.0Aa	100.0Aa	100.0Aa
	沙下叶/总量	0.0Ab	0.0Aa	0.0Ab	0.0Ab

2.3.4 迎风坡和背风坡滨麦地下生物量在根系不同器官分配

滨麦根系通常由根茎、新根、老根及芽组成。本研究分析了不同生态断带滨麦地下生物量在根系不同器官中物质分配规律以揭示不同季节滨麦物质能量存储规律及与环境的相关关系。结果表明,不同季节不同生态断带滨麦新根、老根、根茎和芽各部位占地下部总生物量的比率均存在明显差异($p < 0.05$) (表 7)。不同生态断带滨麦老根生物量占有比率以近高潮线 10 m 处最低,并随着远离高潮线而逐渐增加,如 10,30,50,70 m 处滨麦各季节平均老根占有比率分别为 45.9%, 85.4%, 89.1%, 92.8%。相反,不同生态断带滨麦新根和根茎生物量占有比率均以近高潮线 10 m 处滨麦最高,随着远离高潮线而逐渐减小。如,距高潮线 10,30,50,70 m 处滨麦各季节平均新根生物量占有比率分别为 37.3%, 6.3%, 3.4%, 1.4%;而各季节平均根茎生物量占有比率分别为

16.2%, 8.3%, 6.7%, 5.7%。不同生态断带芽生物量占有比率也以近高潮线 10 m 处滨麦最高,随着远离高潮线而逐渐减小,如,距高潮线 10,30, 50,70 m 处滨麦各季节平均芽生物量占有比率分别为 0.6%, 0.1%, 0.3%, 0.2%。而且,不同生态断带滨麦地下各部位生物量占有比率差异显著($p < 0.05$)。迎风坡 10 m 处滨麦将地下物质更多地分配给新根、根茎和芽,背风坡滨麦将更多物质分配给老根(92.8%)和根茎(5.7%)。

另外,不同生态断带滨麦在不同季节地下各部位物质分配比率也不同,且差异显著($p < 0.01$)。例如,迎风坡 10 m 处滨麦在春季将物质主要储存在新根中(93.2%),夏季主要储存在老根中(69.9%),冬季将有部分物质储存在芽中(1.2%)。相反,背风坡滨麦在各个季节均将大量物质储存在老根中(86.2% ~ 97.9%),在秋季将少量物质储存在新根(1.4%)中,在冬季将其储存在芽(0.2%)中。

表 7 海岸迎风坡和背风坡滨麦地下各部位干鲜重与地下部总干鲜重之比

Tab. 7 Comparison of the ratio of the dry and fresh weight of each part of *L. mollis* to the total dry and fresh weight underground mass on windward slope and leeward slope

生物量	距高潮线 距离/m	春季		夏季		秋季		冬季	
		鲜重/%	干重/%	鲜重/%	干重/%	鲜重/%	干重/%	鲜重/%	干重/%
老根/地下部	10	—	—	63.9 ± 3.0Ab	69.9 ± 4.7Ab	51.1 ± 2.0Bb	56.9 ± 3.4Ab	45.0 ± 2.5Bc	56.5 ± 5.9Ab
	30	70.6 ± 4.9Ac	79.3 ± 5.9Ab	87.7 ± 5.4Aa	89.6 ± 8.4Aa	77.1 ± 5.1Aa	80.2 ± 0.5Aa	92.1 ± 7.8Aa	92.4 ± 8.9Aa
	50	81.0 ± 0.1Ab	92.9 ± 3.7Aa	87.1 ± 6.3Aa	94.2 ± 2.2Aa	76.4 ± 9.5Aa	78.8 ± 6.9Ba	85.7 ± 0.0Ab	90.2 ± 0.9ABa
	70	92.0 ± 1.5Aa	97.9 ± 1.0Aa	87.6 ± 2.8ABa	94.9 ± 1.1Aa	82.4 ± 6.0ABa	86.3 ± 4.3Ba	88.8 ± 4.0Bab	92.1 ± 2.8Ba
新根/地下部	10	80.6 ± 2.4Aa	93.2 ± 0.7Aa	20.3 ± 0.4Ba	20.6 ± 6.8Bb	11.7 ± 2.7Ba	8.9 ± 5.4Ba	27.0 ± 11.7B	24.5 ± 11.8B
	30	17.1 ± 6. Ab	16.1 ± 7.2Ab	—	—	12.3 ± 0.6Ba	9.07 ± 1.7Ba	—	—
	50	8.9 ± 3.6Ab	5.3 ± 3.9Ab	2.7 ± 0.9Ab	1.3 ± 0.3Ab	8.4 ± 5.2Aa	7.1 ± 3.0Aa	—	—
	70	—	—	7.5 ± 1.5Ab	3.3 ± 0.7Bb	3.5 ± 1.8Bb	2.3 ± 1.0Bb	—	—
根茎/地下部	10	15.5 ± 0.5Ca	5.6 ± 0.0Ca	15.8 ± 2.6Ba	5.6 ± 0.0BCa	37.2 ± 0.7Aa	34.1 ± 2.0Aa	25.4 ± 10.2Ca	17.8 ± 6.3Ba
	30	10.1 ± 2.9Aab	4.4 ± 1.4Aab	12.3 ± 5.4Aa	4.4 ± 1.4Aa	10.7 ± 5.7Ab	10.7 ± 2.2Ab	12.9Aa	13.8Aa
	50	10.1 ± 3.5Aab	1.8 ± 0.1Bc	9.1 ± 2.7Aa	1.9 ± 0.1a	15.2 ± 4.7Ab	14.15 ± 3.8AB	11.8 ± 0.4Aa	8.7 ± 1.2ABa
	70	8.0 ± 1.5ABb	2.1 ± 1.0Bbc	8.6 ± 2.5ABa	2.1 ± 1.0ABa	14.1 ± 7.9Ab	11.5 ± 5.4Ab	9.1 ± 3.7Ba	7.3 ± 2.8ABa
芽/地下部	10	3.9 ± 1.8	1.2 ± 0.7	—	—	—	—	2.6 ± 0.6a	1.2 ± 0.3a
	30	0.7 ± 1.0a	0.2 ± 0.2a	—	—	—	—	0.6 ± 0.0a	0.2 ± 0.0a
	50	—	—	—	—	—	—	2.5 ± 0.4a	1.1 ± 0.3a
	70	—	—	—	—	—	—	2.19 ± 0.3a	0.64 ± 0.0a

注: “—”表示无相应数据.

2.3.5 迎风坡和背风坡滨麦根冠比比较

海岸迎风坡和背风坡滨麦根冠比比较结果表明,不同生态断带滨麦根冠比存在差异,迎风坡近高潮线 10 m 处滨麦根冠比最小(5.7) ,背风处相对增大(表 8) . 如,近高潮线 10 m 处滨麦平均根冠比分别较 30,50,70 m 处滨麦降低了 59.4% , 29.9% ,58.2% . 另外,不同季节不同生态断带滨麦根冠比存在差异. 不同生态断带滨麦根冠比均以春季最大,秋季最小.

表 8 海岸迎风坡和背风坡滨麦根冠比差异分析

Tab. 8 Difference on root-cap ratio of *L. mollis* grown on windward slope and leeward slope

距高潮线距离/m	项目	春季/%	夏季/%	秋季/%	冬季/%	平均/%
10	鲜重	5.41 ± 0.78Bb	3.65 ± 0.35Ba	2.11 ± 0.07Cc	5.00 ± 0.42Ab	4.04 ± 1.62
	干重	7.72 ± 1.20Ab	5.53 ± 1.01Bb	2.68 ± 0.09Cb	6.77 ± 0.40ABa	5.67 ± 2.19
30	鲜重	12.55 ± 2.60Aa	4.77 ± 1.25Ba	6.18 ± 0.71Ba	15.17 ± 6.07Aa	9.07 ± 4.99
	干重	12.35 ± 4.99Aa	8.01 ± 2.06Bab	5.82 ± 0.34Ba	9.98 ± 2.32Ba	9.04 ± 7.41
50	鲜重	9.41 ± 1.38ABb	5.21 ± 0.64ABa	3.55 ± 1.39Bab	7.63 ± 3.67Ab	6.45 ± 1.90
	干重	11.23 ± 4.12Aa	8.26 ± 1.79Bab	3.73 ± 1.29Bb	6.25 ± 2.99Ba	7.37 ± 1.28
70	鲜重	8.02 ± 0.98Bb	7.83 ± 0.69Ba	4.08 ± 0.91Bb	8.49 ± 2.23Ab	7.11 ± 1.94
	干重	12.08 ± 4.84Ab	10.86 ± 2.60ABa	5.96 ± 1.20Ba	6.98 ± 1.78ABa	8.97 ± 2.96

3 讨论

海岸不同生态断带微环境不同,近高潮线迎风坡 10 m 处低温、潮湿、易受海风吹袭、常发生沙埋胁迫;而远离高潮线背风坡 70 m 处高温、干旱、风吹强度较弱、较少发生沙埋. 海岸迎风坡和背风坡地势不同、受海风吹袭强度的不同可能是引发其环境在温度、湿度、风速、土壤含水量差异显著的原因(表 1 ~ 2) .

3.1 海岸迎风坡和背风坡滨麦枝系和根系构型可塑性与其异质环境的关系

研究表明,不同生态断带迎风坡和背风坡滨麦枝系和根系构型存在明显差异(表 3 ~ 5) . 近高潮线迎风坡 10 m 处滨麦植株低矮、叶片短而宽、根粗壮、新根多、老根和新根间距大、根上芽长而粗、芽分布最深. 相反,背风坡 70 m 处滨麦植株高、叶长而宽、根系细而新根少、老根多、芽少而短、芽分布浅. 结果显示,不同生态断带滨麦枝系和根系构型差异所导致的滨麦形态可塑性与其环

境异质性密切相关. 导致滨麦形态可塑性形成的可能原因是:

其一,不同生态断带风强度不同引发滨麦枝系构型差异(表2). 一些研究发现,长时间大风吹袭下,樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)株高生长速率下降,茎粗和冠幅生长加快,叶色发黄脱落量增加^[19]. 风胁迫下,随着风吹时间增加,木本猪毛菜(*Salsola arbuscula*)的株高降低^[20]、霸王叶厚度和叶表皮厚度增加、栅栏组织排列紧密和叶脉厚度增加,抗风植物正是以这种形态改变减少风对它的机械损害和水分散失^[21]. 另外,研究发现,海岸生活60年的黑松林,随着离海岸距离的减小,黑松(*Pinus thunbergii*)迎风面针叶长度、面积、和比叶面积逐渐减小而表皮厚度、角质层厚度逐渐增加,这种改变可减少风胁迫下黑松的受力面积和增强针叶坚韧性和保证针叶的水分供应,得以在大风环境中生存^[22]. 因此,长期生活在海岸带迎风坡的滨麦(距高潮线10 m处),受强海风及风沙流的影响植株矮化、叶片短窄,而这种改变可有效减少风的阻力、受力面积及机械损伤,这可能是其对长期海风吹袭的躲避策略^[23]. 相反,长期生活在弱风、高温背风坡的滨麦,由于受海风影响较小,光合作用较强而积累较多的光合产物,使植株较高,叶片宽长^[23]. 可见,不同生态断带风强度的差异引发滨麦枝系构型不同,而滨麦枝系构型变化在滨麦抗风生长中起重要作用.

其二,不同生态断带沙埋胁迫强度不同引发滨麦根系构型差异(表4,7~8). 本研究表明,近高潮线10 m处沙埋胁迫严重,土壤含水量高,而背风坡少有沙埋,土壤含水量低(表1). 近高潮线10 m处滨麦新根根间距和老根根间距较大,根茎直径也较大. 不同生态断带滨麦根系构型与其环境沙埋和土壤含水量密切相关. 有研究发现,不定根的产生可增加植物的根系面积、吸水面积和对植物的固着作用,因而可使植物具有较强的再生能力,不定根被认为是一种抗逆根系^[14]. 一些研究表明,海岸强风吹袭引发大风摇曳、沙砾击打和磨蚀茎叶,对植物造成机械损伤,还引发沙粒移动和堆积对植物造成沙埋胁迫^[24-25]. 沙埋是一种物理重压胁迫,可促进匍匐茎快速生长以摆脱进一步被沙埋^[25]. 滨麦是多年生根茎型植物,其无性繁殖是其维持生存延续繁殖的重要策略. 近高潮线10 m处经常发生的沙埋使近地表叶片被沙埋导致其无法行光合作用而受损,但这种能量损

失可能激活植物的超补偿机制^[25],促进地下根茎快速生长,不断形成新的不定根,从而导致根间距增大,同时也促使根茎上芽的发育. 同时,近高潮线10 m处滨麦的根处于更加潮湿的环境,有利于根茎不定根和芽的生长,使10 m处滨麦根更加粗壮. 沙埋环境下形成的这些粗壮的新根不仅可使滨麦呈现“向下钻”生长模式以扩大种群范围,而且可防止风吹袭引发根系裸露,这在维护种群生存和稳固海岸沙地环境中重要的作用^[14]. 同时,沙埋环境下根茎上形成的这些粗壮的芽即是未来枝条和植物持续发育的重要组成部分,也是滨麦越冬和再生的重要部位. 相反,远离高潮线的背风处(70 m处)由于很少发生沙埋故而根生长慢,根细而根间距小,冬季形成新芽较少. 可见,10 m处滨麦枝系和根系构型的变化与环境胁迫密切相关,也是滨麦对环境胁迫适应的结果. 滨麦形态可塑性可能是其较广的生态幅原因所在.

3.2 海岸迎风坡和背风坡滨麦物质分配规律与形态可塑性形成关系

一些研究表明,在高温干旱条件下植株倾向于将更多生物量分配向地下部,通过优化生物量在各部位器官的投资比率以适应环境^[8,12]. 近高潮线迎风坡10 m处滨麦根冠比较小,随着远离高潮线根冠比增大(表8). 10 m处滨麦老根生物量占有比率最低(45.9%),新根(37.3%)、根茎(16.2%)、芽(0.6%)生物量占有比率均最高;而背风坡70 m处滨麦老根生物量占有比率最高(92.8%);新根(1.4%)、根茎(5.7%)、芽(0.2%)生物量占有比率最低(表7). 可见,迎风坡和背风坡滨麦在物质分配上存在差异. 新根、根茎和芽成为近高潮线迎风坡10 m处滨麦物质分配的重要部位,而老根成为背风坡70 m处滨麦物质分配的主要部位. 而迎风坡和背风坡环境差异可能是其滨麦物质分配策略不同的原因及形态可塑性形成的根源.

导致不同生态断带滨麦物质分配策略不同的原因可能是: 1) 近高潮线迎风坡10 m处滨麦常遭遇强风吹袭和沙埋胁迫. 沙埋一方面导致许多近地表根裸露地表而枯死,减少根生物量;另一方面引发植株超补偿性生长,植株将消耗和转移老根物质和能量促使新根和芽的生长,抑制老根生长,降低老根生物量. 同时,在植物超补偿性生长中,根茎上芽快速向上生长形成地上叶片,增强光

合作用和物质能量生产效率使地上生物量积累增高,而使根冠降低。2) 背风坡 70 m 处滨麦不受强海风和沙埋的影响,不发生超补偿性生长,但背风处高温干旱。由于干旱会使植物增大地下部分的投资比例^[8,12]。因此背风处滨麦在弱风、高温条件下光合作用较强,生产的物质和能量较多,并将一部分物质用于构建地上枝叶导致植株生长较快。但背风坡环境干旱也促使滨麦将更多的物质用于根生长,提高根系吸水能力以维护植株水分平衡,从而导致背风坡 70 m 处滨麦根冠比较大。

综上所述,常年生活在低温、高土壤含水量、高盐度、高风速、频繁沙埋迎风坡环境(10 m 处)的滨麦与生活在高温、土壤干旱、低风速、无沙埋背风坡环境的滨麦(70 m 处)在枝系、根系、物质分配策略上均存在差异。迎风坡近高潮线 10 m 处滨麦常遭遇强海风吹袭和沙埋胁迫,造成植株矮、叶片短而宽、叶面积小、根粗壮、新根多、芽最长;而背风坡 70 m 处滨麦,风吹较弱无沙埋胁迫,植株高、叶长而宽、根系细而新根少、老根多、芽少而短,迎风坡 10 m 处滨麦将更多地下生物量分配给新根、根茎和芽,背风坡 70 m 处滨麦则将更多生物量分配给老根。可见,滨麦是一个生态幅较广的沙生植物,它既可生活在沙埋频发、土壤高度盐渍化、强风吹袭的流动沙地上,又可生活在高温、干旱、弱风吹袭的半固定沙地,而其较强的形态可塑性和物质分配策略可能是其生态幅大的重要原因。因此,在不同环境条件下,及时调整枝系及根系构型和物质分配模式,以最大限度利用环境、适应环境、减小环境伤害、提高其生存能力可能是滨麦具有较大生态幅的关键原因。

参考文献:

- [1] 高乐旋,陈家宽,杨继. 表型可塑性变异的生态发育机制及其进化意义 [J]. 植物分类学报, 2008, 46(4): 441-451.
- [2] 胡后鹏,郭志华,李春燕,等. 植物表型可塑性对非生物环境因子的响应研究进展 [J]. 林业科学, 2008, 44(5): 135-142.
- [3] BRADSHAW A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants [J]. Advances in Genetics, 1965, 13: 115-155.
- [4] SULTAN S E. An emerging focus on plant ecological development [J]. New Phytologist, 2005, 166(1): 1-5.
- [5] 屈志强,刘连友,吕艳丽. 沙生植物构型及其与抗风蚀能力关系研究综述 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(2): 357-362.
- [6] LYNCH J. Root architecture and plant productivity [J]. Plant Physiology, 1995, 109: 7-13.
- [7] 邓云,王冰,苏文华,等. 干旱胁迫下巨尾桉的形态可塑性和生理响应特征 [J]. 西北植物学报, 2010, 30(6): 1173-1179.
- [8] 朱广龙,魏学智. 酸枣叶片结构可塑性对自然梯度干旱生境的适应特征 [J]. 生态学报, 2016, 36(19): 6178-6187.
- [9] SUJITH K M S, ALI K, DAHUJA A. Role of phytosterols in drought stress tolerance in rice [J]. Plant Physiological and Biochemistry, 2015, 96: 83-89.
- [10] 王晓磊,于海秋,夏乐,等. 干旱胁迫下不同耐旱性玉米自交系根形态特性差异 [J]. 现代农业科学, 2008, 15(12): 17-19.
- [11] 常燕虹,武威,刘建朝,等. 干旱胁迫对文冠果树苗某些生理特征的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2012, 30(1): 170-174.
- [12] 雷妮娅,米湘成,陈勇,等. 生态因子及其交互作用对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) 表型可塑性的影响 [J]. 生态学报, 2008, 28(5): 1949-1958.
- [13] 杨智明,杜广明,吕世海,等. 早春不同盐碱生境羊草根茎克隆特性变化研究 [J]. 中国草地学报, 2010, 32(3): 16-20.
- [14] 王涛. 中国沙漠与沙漠化 [M]. 石家庄: 河北科技出版社, 2003.
- [15] 毛齐正,杨喜田,苗蕾. 植物根系构型的生态功能及其影响因素 [J]. 河南科学, 2008, 26(2): 172-176.
- [16] 严小龙. 根系生物学: 原理与应用 [M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [17] 梁建萍,贾小云,刘亚令,等. 干旱胁迫对蒙古黄芪生长及根部次生代谢物含量的影响 [J]. 生态学报, 2016, 36(14): 4415-4422.
- [18] 王武,孙龙,陶建敏. 多年生植物芽休眠研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2017, 45(8): 6-10.
- [19] 赵哈林,李瑾,周瑞莲,等. 强风沙流吹袭对樟子松幼苗生长特性及其逆境生理特征的影响 [J]. 生态学杂志, 2015, 34(4): 901-906.
- [20] 南江,赵晓英,余保峰. 模拟长期大风对木本猪毛菜表现特征的影响 [J]. 生态学报, 2012, 32(20): 6354-6360.
- [21] 古力米热·热孜,赵晓英,等. 模拟长期大风胁迫对霸王叶解剖结构特征的影响 [J]. 西北植物学报, 2012, 32(10): 2047-2052.
- [22] 张鹏,孙阳,虞木奎,等. 海岸梯度上黑松针叶形态与解剖结构性状的变化规律植物研究 [J]. 2018, 38(3): 343-348.

- [23] 马会雷,周瑞莲,张婷凤,等. 海岸不同坡向滨麦光合特性与风速异质环境关系 [J]. 生态学报,2018,38(10):153-162.
- [24] 周瑞莲,赵彦宏,杨润亚,等. 海滨滨麦叶片和根对不同厚度沙埋的生理响应差异分析 [J]. 生态学报,2015,35(21):7080-7088.
- [25] 周瑞莲,王进,杨淑琴,等. 海滨沙滩单叶蔓荆对沙埋的生理响应特征 [J]. 生态学报,2013,33(6):1973-1981.

Morphological Plasticity of *Leymus mollis* in Response to Different Environment in the Coast

QIANG Shengbin, SONG Yu, ZHOU Ruilian

(a. Asset Department; b. School of Life Science, Ludong University, Yantai 264039, China)

Abstract: It is not known how *Leymus mollis* can survive in different environments. In this study, the plant height, leaf width and length, root architecture and sprout characteristics were analyzed in the leaves of *L. mollis* grown in the location of 10, 30, 50 m (windward slope), and 70 m (leeward slope) far away from high tide line to understand relationships between greater ecological amplitude of *L. mollis* and morphological plasticity. The results showed that there were significant differences in wind speed, temperature, humidity, sand burial between windward slope (10 m far from high tide line) and leeward slope (70 m far from high tide line) where *L. mollis* grown. At the same time, there were significant differences in branch and root architecture and the strategy of material partitioning between *L. mollis* grown on windward slope and leeward slope in different seasons ($P < 0.05$). *L. mollis* grown on windward slope (10 m) where it frequently exposed to strong wind blowing and sand burial had lower plants, shorter and wider blades, smaller leaf area, largest rhizome diameter, larger root spacing, lots of new roots, lots of rhizome buds with deep and thick, and smaller root-cap ratio. However, *L. mollis* grown on leeward slope (70 m) where there were not strong wind blowing and sand burial had higher plants, longer blade, smaller rhizome diameter, smaller root spacing, fewer new roots, lots of old sand plant roots, fewer of rhizome buds with shallower and tiny, and larger root-cap ratio. *L. mollis* grown on windward slope (10 m) partitioned more materials to new roots, rhizome and buds, while those grown on leeward slope (70 m) partitioned more materials to old roots. *L. mollis* was sand plant which can not only survival in environment with frequent sand burial, highly salinized soil, strong winds blowing, the mobile sand (10 m), but also in environment with higher temperament, drought, semi-fixed sand (70 m). It indicated that *L. mollis* had greater ecological amplitude which was correlated with its morphological plasticity and strategy of material partitioning. It could be the key for *L. mollis* to live in different environment through regulating branch and root architecture mode of materials partitioning to take maximize advantage of environment, and adapt to the environment, and reduce environmental damage.

Keywords: *Leymus mollis*; environmental heterogeneity; biomass; morphological plasticity; morphological characteristics

(责任编辑 李维卫)