

华茅芋响应不同土壤水分的表型可塑性

关保华, 葛 滢, 樊梅英, 牛晓音, 卢毅军, 常 杰*

(浙江大学生命科学院, 杭州 310012)

摘要:研究了土壤相对含水量分别为 100%、80%、60%、40% 和 30% 水分条件下华茅芋 (*Mosla chinensis*) 生长和形态的表型可塑性。结果表明:成年植株的生物量积累、形态参数、单株叶绿素总含量及穗重等都在 60% 相对含水量条件下最高;当土壤相对含水量从 30% 提高到 60% 时,分配到枝和根的生物量随之增加,分配到叶的生物量减少,土壤相对含水量再提高时,情况则相反;生殖比率随土壤相对含水量的下降而升高,30% 处理最大,100% 处理最小。这些结果说明华茅芋的适宜水分生态位是中偏湿的土壤环境。华茅芋通过器官生物量分配和形态结构调整对不同土壤水分产生可塑性响应,并以提高生殖比率的策略来适应干旱胁迫。

关键词:华茅芋;形态和生长;表型可塑性;土壤相对含水量

Phenotypic plasticity of growth and morphology in *Mosla chinensis* responds to diverse relative soil water content

GUAN Bao-Hua, GE Ying, FAN Mei-Ying, NIU Xiao-Yin, LU Yi-Jun, CHANG Jie

(College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310012, China). *Acta Ecologica Sinica*. 2003, 23(2): 259~263.

Abstract: The phenotypic plasticity, biomass, morphology, chlorophyll content and reproductive allocation (RA) of *Mosla chinensis* were studied in five soil water treatments, which were the relative water content (RWC) of holding capacities (WHC) in soil (100%, 80%, 60%, 40% and 30%). The root, shoot, branch and leaf biomass were positively correlated with RWC increase from 30%~80% of WHC; however, biomass declined at 100% WHC. Highest ratios of fresh weight to biomass in branch and leaf were observed at 80% WHC. *M. chinensis* allocated more mass to stem and root than to leaf when RWC increased from 30% to 60% WHC; an opposite trend was observed at RWC > 60% WHC. Its height, canopy range, proximal diameter, total branch length and the amount of the first class branch increased as water supply increased from 30%, reaching the climax at 80% WHC. The highest chlorophyll contents were observed at 40% and 60% WHC. The highest ear mass was found at 60% WHC, but the reproductive allocation increased from 0.29 to 0.51 with RWC decreased. The overall results indicated that *M. chinensis* had a high plasticity response to water supply; optimum condition of soil water was RWC at 60% WHC. It is drought resistant by increasing the relative biomass of reproductive organs to somatic biomass.

Key words: *Mosla chinensis*; growth and morphology; phenotypic plasticity; relative soil water content

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39970058)

收稿日期:2001-10-29; **修订日期:**2002-07-17

作者简介:关保华(1976~),女,河南省南阳市人,博士生。主要从事植物生理生态学和生态技术研究。

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: jchang@mail.hz.zj.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Science Foundation of China(39970058)

Received date: 2001-10-29; **Accepted date:** 2002-07-17

Biography: GUAN Bao-Hua, Doctorial student. Major study fields are plant physiological ecology and eco-technique.

文章编号:1000-0933(2003)02-0259-05 中图分类号:Q142,Q948 文献标识码:A

表型可塑性是植物器官在复杂的环境中产生一系列不同的相对适合的表现型的潜能^[1]。越来越多的生态学工作者认为表型可塑性是个体适应环境的方式^[2~5],不同物种表型可塑性方式的差别是适应多样性的一个重要方面^[6]。

华芥苧(*Mosla chinensis* Maxim., 又称石香薷)是广布于我国长江流域以南地区的唇形科石芥苧属植物,1年生,具药用价值,有栽培^[7]。已有一些关于其药用成分的研究^[8],但关于其生长和适合生境的研究却未见报道。野外华芥苧生长在阳光充足的阳坡岩石周围或路边,土壤厚度仅1~4cm,且土中碎石较多,持水能力极差,而在土壤较厚、水分条件好的地方未见其分布。所以,自然状态下的华芥苧始终面临严重的干旱胁迫。

1 材料与方法

1.1 试验材料

在杭州地区,华芥苧4月份开始萌发,9月中下旬开花,花期1个月左右,11月份种子成熟。2000年4月底,从杭州午潮山采苗,高3~4cm,移栽入高17cm,内径15cm的圆形花盆中,每盆3株,放置在白色塑料薄膜搭建的防雨棚中,浇水至饱和,进行水分处理。在生长过程中有植株死亡。

1.2 试验处理

试验共有5个处理,各8盆重复。正式实验前,测得栽培用土的田间持水能力(Water holding capacity, WHC),此时的实际含水率为50.39%(干土重基础)。实验处理以相对土壤含水量(Relative water content, RWC)^[9],即各盆的土壤含水率占WHC的百分比来区分(表1);第1个处理始终保持饱和,每天补足由于蒸散所散失的水分;第2个处理保持在80%~100%,当由于蒸散所散失的水分达到80%时,立即补充水分,使之达到饱和。以同样的方法保持第3个处理在60%~100%,第4个处理在40%~100%,第5个处理在30%~100%,文中分别用W₁₀₀,W₈₀,W₆₀,W₄₀和W₃₀表示5个处理。浇水时用缓慢滴加的方法,尽量避免水分从花盆底部流失,这样可以最大限度地保证土壤养分不损失。浇水在每天下午进行,7月份天气炎热时,W₁₀₀处理每天中午补水100~200ml。

表1 土壤含水量设计

Table 1 Treatments of soil water content for *Mosla chinensis*

处理 Treatment	W ₁₀₀	W ₈₀	W ₆₀	W ₄₀	W ₃₀
土壤相对含水量(占饱和重%) Relative soil water content(% saturation)	90~100	80.59±0.96	60.85±1.55	42.98±1.79	30.70±4.86
土壤含水率(干重基础,%) Soil water content (based on dry soil)	46.38±1.30	32.05±3.58	27.13±2.69	18.46±2.42	14.61±5.92

1.3 实验方法

当华芥苧营养生长期时(7月中旬)进行第1次收割,做生长分析^[10]。11月份将剩余植株收割,计算生殖比率。2000年7月,测量株高、冠幅直径、分枝长和基茎粗,然后立即取下植株,把根、茎、叶分开,每个处理取部分叶片测其叶面积,然后用精度为0.001g的电子天平分别称量鲜重,放入85℃烘箱中烘至衡重后称量干重。叶绿素a、b的提取采用彭运生、刘恩^[11]的方法,用丙酮和乙醇的2:1混合液浸泡提取,在663nm和645nm处分别测定叶绿素a、b吸光度并计算含量。

1.4 测定参数

按Hunt^[10]的生长分析方法计算下列参数:枝鲜干重比(Branch fresh mass to dry mass ratio, FM_B/DM_B)=枝鲜重/枝生物量;叶鲜干重比(Leaf fresh mass to dry mass ratio, FM_L/DM_L)=叶鲜重/叶生物量;枝生物量比(Branch mass ratio, BMR)=枝生物量/整株生物量;叶生物量比(Leaf mass ratio, LMR)=叶生物量/整株生物量;根生物量比(Root mass ratio, RMR)=根生物量/整株生物量;枝/地上比(Branch mass to shoot mass, B/S)=枝生物量/地上总生物量;叶/地上比(Leaf mass to shoot mass, L/S)=叶生物量/地上总生物量;根冠比(Root mass to shoot mass, R/S)=根生物量/地上生物量;生殖比(Reproductive

allocation, RA) = 穗重/整株生物量。

1.5 数据处理

数据在 Excel 软件中进行统计计算和作图, 差异显著性用 t 检验。

2 结果

2.1 生物量积累与分配对土壤水分的响应

华茛苳整株生物量、地上生物量以及枝、叶、根的生物量随土壤相对含水量的升高先直线上升, 在 W_{60} 处理条件下达到高峰, 然后又下降, W_{30} 处理条件下最低 (图 1), W_{30} 处理与 W_{60} 处理之间在枝生物量上差异显著 ($P < 0.05$), 在根、叶、地上和整株生物量上, 与 W_{60} 处理差异均极显著 ($P < 0.01$), 但 W_{30} 处理与其余处理之间差异不显著 ($P > 0.05$)。

枝生物量比随土壤相对含水量的升高先直线上升, W_{80} 处理条件下达到一个峰值, 然后又下降 (图 1b); 叶生物量比则相反, 为先下降后上升, W_{80} 处理条件下最低, W_{30} 处理条件下最高, 两者的 W_{80} 处理和 W_{30} 处理分别差异显著 ($P < 0.05$)。根生物量比随土壤相对含水量的提高先上升后下降, W_{40} 处理最高, W_{100} 处理最低, W_{100} 和 W_{40} 处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。枝/地上比随土壤相对含水量的变化与枝生物量比的变化趋势相同; 叶/地上比的变化与叶生物量比的变化相同。根冠比随土壤相对含水量的变化与根生物量比的变化趋势和差异显著情况相同。根/枝比率随土壤相对含水量的升高急速下降, W_{30} 处理 (0.87g) 是 W_{100} 处理 (0.39g) 的 2 倍多 (图 2), 两处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2 华茛苳形态特征对土壤水分的响应

株高随土壤相对含水量的提高先上升后下降 (图 2), W_{60} 处理最高 (38.78cm), W_{30} 处理最低 (29.67cm), W_{100} 处理 (32cm) 与 W_{30} 处理差别不大, W_{100} 、 W_{30} 处理与 W_{60} 处理之间分别差异显著 ($P < 0.05$)。

由于华茛苳的冠幅是圆形的, 因此用冠幅直径可以反映冠幅的变化规律。冠幅直径随土壤相对含水量的变化与株高具同样规律, 为先下降后上升, W_{60} 处理 (40.56 cm) 最大, W_{100} 处理 (28.3 cm) 与 W_{30} 处理 (28.33 cm) 同处于最小之列, W_{60} 处理与 W_{30} 处理之间差异极显著 ($P < 0.01$), 与 W_{100} 处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。

分枝数、累加分枝长和基茎粗随土壤相对含水量的升高也是先上升后下降, W_{60} 处理虽然最高, 但与其他处理之间差别不大, 各处理之间差异均不显著 ($P > 0.05$)。

2.3 华茛苳叶绿素含量对土壤水分的响应

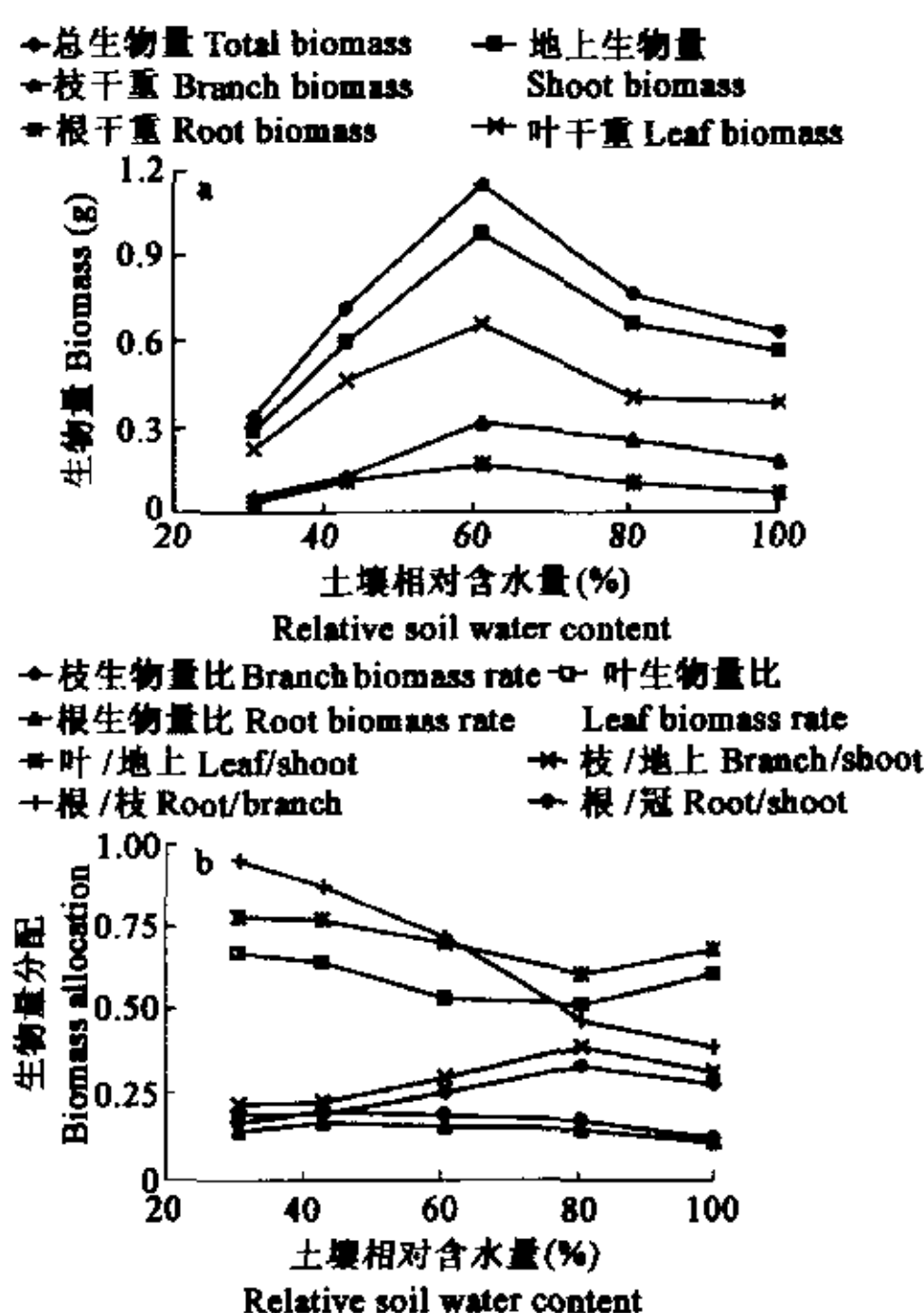


图 1 华茛苳生物量积累(a)和生物量分配(b)对水分梯度的响应

Fig. 1 Responses of biomass accumulation (a) and allocation (b) to relative soil water content in *Mosla chinensis*

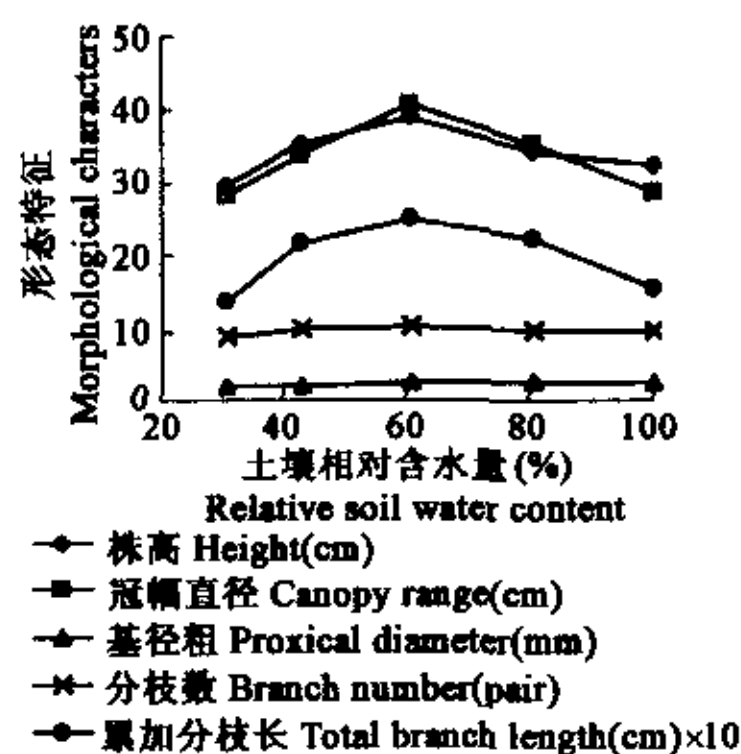


图 2 华茛苳形态特征对土壤相对含水量的响应
Fig. 2 Responses of morphological characters to relative soil water content in *Mosla chinensis*

单位叶片鲜重中叶绿素 a+b 含量随土壤相对含水量的升高先上升后下降, W_{40} 处理达到最大值, W_{100} 处理最低。单位叶面积中叶绿素 a+b 含量的变化规律与单位鲜重中叶绿素含量的变化规律相同。但经过换算后所得出的平均每株中叶绿素 a+b 含量则随土壤相对含水量的提高, 先直线上升, W_{60} 含水量条件下最高, 随后又下降, W_{30} 处理条件下最低(图 3)。

2.4 华荠苎生殖比率对土壤水分的响应

平均穗重随土壤相对含水量的降低先上升后下降, W_{60} 处理最高, W_{100} 处理最低, W_{40} 处理和 W_{30} 处理接近相等, 但以穗重/整株干重所得出的生殖比率却是随土壤相对含水量的降低而提高, W_{30} 处理最高, W_{100} 处理最低(表 2)。

表 2 华荠苎穗重和生殖比率对水分处理的响应

Table 2 Responses of mean ear weight and reproductive allocation to relative soil water content in *Mosla chinensis*

处理 Treatment	平均穗重(g) Average ear weight	生殖比率(%) Reproductive allocation
W_{100}	2.58	29.42
W_{80}	3.43	34.45
W_{60}	3.74	37.64
W_{40}	3.14	42.58
W_{30}	3.29	51.09

率、生物量分配、形态特征、叶绿素含量以及生殖比率等方面都在处理之间表现出区别。但是比较 W_{100} 、 W_{30} 和其它处理条件下的生长和形态特征可以看出, 华荠苎不适宜在湿度大和干旱的环境中生长。

Stevens 等^[12]在研究千屈菜时发现, 在干旱地区, 总生物量的积累跟水分的获得成正比例。在本实验中, 当土壤相对含水量从 W_{60} 下降时, 华荠苎的生物量积累也呈下降趋势, 这是因为土壤中可用水量减少会引起叶内水分含量下降, 从而减慢光合速率, 进而导致生物量积累的下降。但是, 当土壤相对含水量从 W_{100} 下降到 W_{60} 的过程中, 生物量却与可获得水分的多少成反比例。华荠苎自然生境中的实际土壤含水率经常处于 10% 以下的水平, 低于实验处理中最干的 W_{30} 处理(实际土壤含水率 14.6%), 而且土壤中砂石很多, 持水能力极差。在 2000 年的对比实验中发现, 9 月份 W_{60} 处理条件下的华荠苎整株生物量可高达 9.02g/株, 而同时期野外最高却只有 1.04g/株, 因此, 从生物量积累的角度考虑, 华荠苎在无竞争和捕食情况下的最适水分生态位应是 W_{60} 左右, W_{100} 和 W_{30} 处理条件都偏离这个水分条件太多, 已经影响到生长。可以由此预测华荠苎在雨水多的年份可能会比雨水少的年份生产更多的生物量, 这个结论对于平衡野外华荠苎采挖和保护物种多样性二者之间的矛盾具有一定的参考价值。

以往的研究表明, 水分变化严重影响生物量分配^[13,14], 本文的实验也表明, 不同处理条件下各器官的生物量分配都有差异, 这也是华荠苎对土壤水分产生可塑性响应的一种方式。由于淹水会降低碳水化合物由叶向根的运输^[15], 本文的结果支持这一观点, 从 W_{100} 处理到 W_{40} 处理, 随着土壤相对含水量的下降, 淹水的时间越来越短, 分配到根的生物量越来越多, 但 W_{30} 处理却是一个例外情况, 这可以认为是植物已经对干旱产生了适应机制。随着土壤相对含水量的降低, 根/枝比是一直上升的, 根/枝比在一定意义上代表地下与地上所占有空间的比例, 说明华荠苎在缺水时极力拓展地下空间以获得所需水分并缩小地上空间以减少水分丧失, 这也是其对于干旱适应的一个结果。

水分供应和营养供应一样, 对植物的高度产生直接影响^[15], W_{60} 处理条件下的华荠苎植株最高, 冠幅直

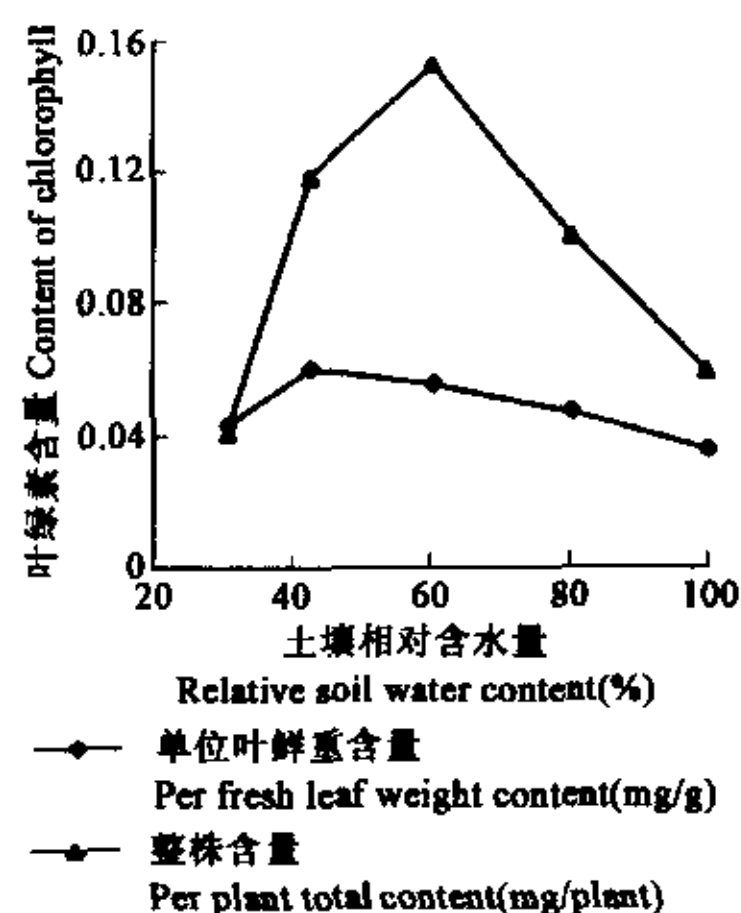


图 3 华荠苎叶绿素含量对土壤相对含水量的响应

Fig. 3 Responses of chlorophyll content to relative soil water content in *Mosla chinensis*

3 讨论

水分是植物生长过程中重要的限制因子, 分析物种在不同水分条件下的形态、结构和生殖分配等方面的可塑性差异, 可以从中了解该物种对水环境的适应机制^[12]。华荠苎植株在不同的水分条件下表现出了相当强的表型可塑性: 生物量积累、鲜干重比

径也最大,这就意味着占有的地上空间最大,能够最充分地利用阳光,同时在这个处理条件下整株的叶绿素含量最多,因此在此处理下生物量积累最多。这个结果与生物量积累的水分生态位响应曲线相呼应。

虽然华荠苎在 60% 的土壤含水率条件下穗重最高,但生殖比率却是在最干的 W₃₀ 处理条件下最高,这也是它对于干旱适应的结果。在栽培和迁地保护中应把土壤相对含水率控制在稍偏干的条件下,这样既可以避免因环境条件太恶劣而导致的高死亡率和生长不良,同时又可以尽量提高生殖比率,获得更多的后代。

参考文献

- [1] Dewitt T J, Andrew S and David S W. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Tree*, 1998, **13**(2): 77~81.
- [2] Bradshaw A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity to submergence. *Annals of Botany*, 1965, **74**: 253~263.
- [3] Schlichtig C D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1986, **17**: 667~693.
- [4] Sultan S E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plant. *Evolutionary Biology*, 1987, **21**: 127~176.
- [5] Bradshaw A D and Hardwick K. Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1989, **37**: 137~155.
- [6] Bell D L and Sultan S E. Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: A comparative study. *American Journal of Botany*, 1999, **86**(6): 807~819.
- [7] Fang Y Y, et al. *Flora of Zhejiang*. Zhejiang: Science and Technology Publishing House, 1986. 289~290.
- [8] Zheng S Z, Sun L P, Shen X W. Chemical constituents of *Mosla chinensis* Maxim. *Acta Botanica Sinica*, 1996, **38**(2): 156~160.
- [9] Misra A and Tyler G. Influence of soil moisture on soil solution chemistry and concentrations of minerals in the calcicoles *Phleum phleoides* and *Veronica spicata* grown on a limestone soil. *Annals of Botany* 1999, **84**: 401~410.
- [10] Hunt R. *Plant growth analysis*. London: Edward Arnold, 1978.
- [11] Peng Y S, Liu E. Studies of method on extract Chlorophyll a and b. *Acta Agriculturae Universitatis Pekinensis*, 1992, **18**(3): 247~250.
- [12] Stevens K J, Peterson R L and Stephenson G R. Morphological and anatomical responses of *Lythrum salicaria* L. (purple loosestrife) to an imposed water gradient. *Int. J. Plant Sci.*, 1997, **158**(2): 172~183.
- [13] He W M. Effects of water factor on hydraulic and growth characteristics of *Sabina vulgaris* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(1): 11~16.
- [14] Guo A H, Wei H, Li F M, et al. The effect of soil water deficiency on the accumulation and allocation of root biomass of spring wheat. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(2): 179~184.
- [15] Hsu Y M, Tseng M J and Li C H. The fluctuation of carbon hydrates and nitrogen compounds in flooded wax-apple trees. *Bot. Bull. Acad. Sin.*, 1999, **40**: 193~198.

参考文献

- [7] 方云亿,等. 浙江植物志. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1986. 289~290.
- [8] 郑尚珍, 孙丽萍, 沈序维. 石香薷中化学成分的研究. *植物学报*, 1996, **38**(2): 156~160.
- [11] 彭运生, 刘思. 关于提取叶绿素方法的比较研究. *北京农业大学学报*, 1992, **18**(3): 247~250.
- [13] 何维明, 钟章成. 外界支持物对绞股蓝种群觅养行为和繁殖对策的影响. *生态学报*, 2001, **21**(1): 11~16.
- [14] 郭安红, 魏红, 李凤民, 等. 土壤水分亏损对春小麦根系干物质累积和分配的影响. *生态学报*, 1999, **19**(2): 179~184.