

DOI: 10.5846/stxb201305090994

南江, 赵晓英, 原慧, 张琳琳. 霸王和木本猪毛菜在遮风和不遮风环境下的表型特征差异. 生态学报, 2014, 34(20): 5758-5765.

Nan J, Zhao X Y, Yuan H, Zhang L L. Phenotype differences between *Zygophyllum xanthoxylum* and *Salsola arbuscula* from Open and Wind-Protected Sites. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(20): 5758-5765.

霸王和木本猪毛菜在遮风和不遮风 环境下的表型特征差异

南 江, 赵晓英*, 原 慧, 张琳琳

(新疆师范大学生命科学学院, 乌鲁木齐 830054)

摘要:植物的表型特征是对环境适应的结果。霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)和木本猪毛菜(*Salsola arbuscula*)是新疆达坂城大风区的主要植物,也是该区植被恢复潜在的先锋植物。在达坂城柴窝堡,通过野外盆栽实验,对霸王和木本猪毛菜持续吹风和遮风处理 90 d,定量分析这两种植物在遮风和不遮风环境下其地上部分的生长和空间构型差异。结果表明:(1)与遮风下的相比,自然大风中的霸王和木本猪毛菜其株高、叶长度、单叶面积、单株叶面积均减小,顺风向基径均增大,尤其是霸王,其株高减小了一半多。木本猪毛菜的叶片数量增多,叶宽增大,霸王的叶片数量减少、叶宽度、叶柄长度、叶柄直径均减小;(2)遮风下的木本猪毛菜其植冠在四个方向均匀生长,而自然大风中的植冠空间构型在迎风面和背风面出现明显的不对称,一级分枝数增多,主茎弯曲角度、枝倾角、叶倾角均减小。霸王没有出现一级分枝,主茎弯曲角度减小,叶倾角增大。可见,霸王主要通过减小地上部分各器官来响应大风环境,而木本猪毛菜除减小各器官之外,还减小各器官之间的角度,形成更紧凑的构型,以此适应大风环境。

关键词:长期大风;生长;构型;木本猪毛菜;霸王;灌木;达坂城;荒漠

Phenotype differences between *Zygophyllum xanthoxylum* and *Salsola arbuscula* from open and wind-protected sites

NAN Jiang, ZHAO Xiaoying*, YUAN Hui, ZHANG Linlin

College of Life Science, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China

Abstract: Wind is an important ecological factor. Plants can capture enough light and resist the external mechanical pressure by regulating the phenotype. The study area, Dabancheng in Xinjiang China is basically characterized by strong wind and drought. *Salsola arbuscula* and *Zygophyllum xanthoxylum* are dominant shrubs in this area. However, their resistance capacity to wind has not been assessed. This study investigated the phenotype of *S. arbuscula* and *Z. xanthoxylum* under strong wind to understand how these two shrubs responds to wind disturbance. Two natural wind regimes (from open and wind protected sites) were designed, lasting for 90 days. In the wind-exposed site, the height of *S. arbuscula* and *Z. xanthoxylum* were reduced, the basal stem diameter were increased respectively, compared from the closed site. The height of *Z. xanthoxylum* were reduced more than half in particular. The leaves of *S. arbuscula* and *Z. xanthoxylum* from the open site were smaller in every measured respect than those sampled from the closed site on average. The length and area of the *S. arbuscula* and *Z. xanthoxylum* leaves from open site were reduced respectively. The number and diameter of *S. arbuscula* leaves from wind-exposed site were increased, but the number and width of *Z. xanthoxylum* leaf from open site were decreased, the length and diameter of *Z. xanthoxylum* petiole from open site were reduced respectively, compared from the

基金项目:国家自然科学基金项目(31260101)

收稿日期:2013-05-09; 修订日期:2014-07-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zzhaoxy@163.com

wind-protected site. *S. arbuscula* showed asymmetrical canopy in the wind-exposed site, number of the first order branch was increased with wind loading. Compared from the wind-protected site, the trunk angle to horizon, branch and leaf angle to trunk of *S. arbuscula* were reduced respectively. *Z. xanthoxylum* from the open site did not have the first order branch, its trunk angle to horizon was reduced, while leaf angle to trunk was increased, compared from the wind-protected site. It is indicated that *S. arbuscula* and *Z. xanthoxylum* exhibit dwarfism in response to chronic strong wind disturbance, and *S. arbuscula* also show a more compact form, with increased stem taper and smaller angle between branch and leaf, which present a streamlined shape to adapt the prevailing wind.

Key Words: chronic strong wind; growth; architecture; *Salsola arbuscula*; *Zygophyllum xanthoxylum*; shrub; Dabancheng; desert

风是一个重要的生态因子,对植物的表型特征有重要的影响^[1-2]。植物地上部分的生长和构型不仅决定着植物对光能的捕获^[3-4],还调控着其对外界机械压力的抵抗能力^[5-6]。最早有关植物与风关系的研究主要出于林业管理的需要。Jaffe 用“趋触性形态建成”理论描述了植物在形态学和生物力学方面对风的响应^[7]。已有研究或采用建立风洞模拟不同风况^[8],或者人为对植物施加机械扰动,如晃动、弯曲或刷动等方式替代风,研究了风对植物的影响^[9]。有的研究是结合植物的生境特征,通过在野外遮风,比较遮风与不遮风环境下植物的差异,更有效反应植物对大风环境的综合适应特征^[10-11]。

一般来说,风对植物施加机械力作用,抑制某些植物茎的伸长生长,或者促进其径向生长^[1-2]。如暴露在风中的桉树(*Eucalyptus tereticornis*)^[12]的株高较小,北美云杉(*Picea sitchensis*)顺着弯曲方向的基径较大^[8]。但暴露在风中的天蚕树(*Cecropia schreberiana*)^[11]和番木瓜(*Carica papaya*)^[13]茎的直径却比遮风条件下的小。长期风作用下,白芥(*Sinapis alba*)、糖槭树(*Acer saccharum*)的叶片变短、变窄,叶面积减小^[10, 14],白芥的叶片数量减少^[14],而匍匐委陵菜(*Potentilla reptans*)的增多^[15]。风胁迫还使有些植物的叶柄变短,柔韧性增强^[10, 16]。暴露于风中的植物必须具有一定的构型特性,适合于植株经受的机械力。通常情况下,比较小型且坚固的植物不容易受到风的破坏^[17-18]。长期生长在风环境中的北美云杉(*Picea sitchensis*)、黑松(*Pinus thunbergii*)冠幅减小^[19-20],辐射松(*Pinus radiata*)植冠向背风面弯曲生长,呈不对称生长,在迎风面的芽减少,最终形成流线型的外形^[21]。暴露在风中的海岸松(*Pinus pinaster*)、黑松主侧枝与主干的夹角减

小^[5, 20],白橡树(*Quercus alba*)叶的灵活性较强^[22]。前期研究表明,在模拟的不同强度的单向大风中,木本猪毛菜(*Salsola arbuscula*)表现为减小自身的扩大生长,增加构型的不对称性,减小了枝与叶在风中的受力面积^[23]。

木本猪毛菜和霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)均为多年生灌木^[24-25],是达坂城植被组成的重要种,具有抗风耐旱、耐瘠薄的特性,在维持荒漠生态系统稳定性中具有重要作用。

本研究在达坂城天然的长期大风环境中,通过野外遮风试验,拟回答以下问题:①木本猪毛菜和霸王在遮风和不遮风环境下其茎和叶片特征有何差异?②长期大风对它们的空间构型有怎样的影响?以揭示这两种灌木其地上部分对长期大风的响应,为研究干旱区野生灌木对长期大风的适应对策提供依据,也为干旱大风区植被恢复中先锋植物种的选择提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

达坂城大风区位于西天山和博格达山南麓之间的谷底,由于受河谷地形和狭管效应的影响,全年盛行偏西风 and 偏南风^[26]。一日之中 17:00 风速最大,平均风速为 5.2m/s,平均最大风速为 11.6m/s,8:00 风速最小,平均风速为 2.0m/s,平均最大风速为 8.1m/s,一年之中 4—5 月风速最大,平均风速为 4.4m/s,平均最大风速为 13.3m/s,9—10 月风速最小,平均风速为 2.7m/s,平均最大风速为 6.8m/s^[23],是典型的自然风场。达坂城地区的主要植物种有霸王、泡果沙拐枣(*Calligonum junceum*)、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)、木本猪毛菜,草本植物主要有

扭果花旗杆 (*Dontostemon elegans*)、雾冰藜 (*Bassia dasyphylla*) 等。

1.2 试验设计

霸王和木本猪毛菜种子分别于 2011 年 6 月和 10 月采自达坂城自然群落,在通风干燥条件下保存。2012 年 4 月 14 日选择成熟饱满的种子,种入装有 13kg 原生境土壤 (容重 $0.97\text{g}/\text{cm}^3$, pH7.61, 全盐 $1.78\text{g}/\text{kg}$) 的高为 25cm, 内径为 27cm 的花盆中。待幼苗长出一周后,间苗保留健壮、长势相似的植株。

在达坂城区柴窝稀疏的天然植被中,选择一块周围有灌丛且较为平坦的空地。设置两个处理,①不遮风:自然风环境;②遮风处理:四周设置两层高度为 1.5m 的挡风网,遮风区大小为 $10\text{m}\times 10\text{m}$,风速为不遮风区的 25%。每个处理 6 个花盆,呈 1 排 (面朝西北方向) 埋置,花盆间距为 50cm。将每个花盆水平埋入土壤中,上沿与土壤表面平齐。分别在不同处理的花盆中永久埋入地温计 3 支,在花盆旁永久放置气温计 3 支。定时记录各个处理的温度情况,测定各个风区的风速。通过实地观测,挡风网内部与外部的土壤剖面 10cm 处的土壤含水量没有显著差异 (表 1),挡风网内土壤深度 10cm 处的地温均比挡风网外高 1.93°C (表 2)。试验期间,每个处理的木本猪毛菜和霸王受到的光照和土壤条件相同,各重复受到的风力相同;每隔 7d 浇 1 次水,每次浇水 13mm,持续 90 d。

于 2012 年 7 月 14 日,用直尺测量株高,用数显游标卡尺测量顺着主风向的基径,记录叶片数。在每株植物上随机选择生长良好的 10 片 (由植株底部到顶部) 完全伸展、无病虫害且完全成熟的典型的叶片,用于叶片面积的测定^[27]。采集的叶片用 CI-202 便携式叶面积仪测定叶长、叶宽、单叶面积。单株叶面积为单叶面积 $\times$ 叶片数。用直尺测量叶柄长度,用数显游标卡尺测量叶柄直径。

试验结束后,用直尺分别在东、西、南、北四个方向测量冠长,冠幅按照椭圆的面积计算,冠幅面积 $CA=0.25\pi\times$ 冠幅长 $\times$ 冠幅宽^[28-29],测定每个植物的各级分枝数、分枝长度、分枝直径、茎长度,并在植物中下层相同位置 (由植株底部到顶部第 5、6 对叶片) 选择两对成熟叶片,测量它们的叶倾角,用圆规和量角器测量主茎弯曲角度,并且采用随机枝取样法在植株下层任选 3 个成熟的主侧枝测量枝倾角^[4]。叶倾

角、枝倾角分别为叶和枝与主干间的夹角。

表 1 2012 年达坂城自然风区与遮风区土壤含水量 (%) (平均值 $\pm$ 标准误差)

Table 1 The water content of soil from open and wind-protected sites in Dabancheng in 2012 (%) (Mean $\pm$ SE)

月份 Month	自然风区 Wind-exposed site	遮风区 Wind-protected site
4	0.52 $\pm$ 0.11a	0.68 $\pm$ 0.22a
5	0.79 $\pm$ 0.12a	0.78 $\pm$ 0.14a
6	0.80 $\pm$ 0.16a	0.66 $\pm$ 0.14a

同行小写字母不同者为差异显著 ($P<0.05$)

表 2 2012 年达坂城遮风区与自然风区地表温度 ($^\circ\text{C}$) (平均值 $\pm$ 标准误差)

Table 2 The soil temperature from open and wind-protected sites in Dabancheng in 2012 ($^\circ\text{C}$) (Mean $\pm$ SE)

月份 Month	遮风区 Wind-protected site	自然风区 Wind-exposed site
4	26.00 $\pm$ 2.94a	23.75 $\pm$ 3.10b
5	31.25 $\pm$ 6.50a	29.25 $\pm$ 6.94b
6	31.50 $\pm$ 5.80a	30.00 $\pm$ 6.21b
7	34.00 $\pm$ 4.16a	32.00 $\pm$ 5.48a

同行小写字母不同者为差异显著 ($P<0.05$)

1.3 数据处理

采用 T 检验法 (Paired-samples T Test), 分别比较自然大风与遮风条件下木本猪毛菜和霸王的表型特征。利用 SPSS 13.0 (Chicago, IL, USA) 软件完成统计分析,并用 Excel 制作图表。

2 结果与分析

2.1 达坂城大风作用下木本猪毛菜和霸王的生长特性

2.1.1 株高和基径

由图 1 和图 2 可以看出,自然大风中木本猪毛菜的株高比遮风条件下的减小了 30%,基径增大了 12%,差异显著 ($P<0.05$)。与遮风条件下的霸王相比,自然大风中霸王株高减小了 56%,基径增大了 15%,差异显著 ($P<0.05$)。

2.1.2 叶片特征

自然大风中的木本猪毛菜其叶片数比遮风下的增多了 10%,叶长度、单叶面积、单株叶面积分别减小了 19%、9%、16%,叶宽度增大了 20%,差异显著 ($P<0.05$) (表 3)。自然大风中的霸王的叶片数比遮风下的减少了 25%,叶长度、叶宽度、单叶面积、单株

叶面积分别减小了 21%、25%、35%、16%,叶柄长度、直径分别减小了 25%、21%,差异显著 ($P<0.05$)。

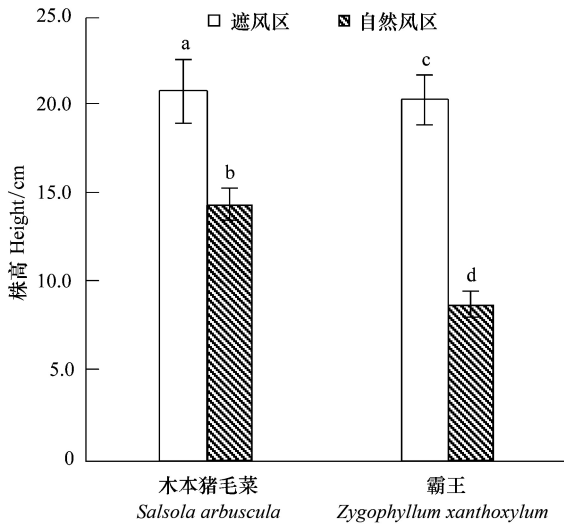


图 1 达坂城遮风与不遮风环境下木本猪毛菜和霸王的株高 (平均值±标准误)

Fig.1 The height of *Salsola arbuscula* and *Zygophyllum xanthoxylum* from open and wind-protected sites in Dabancheng (Mean±SE)

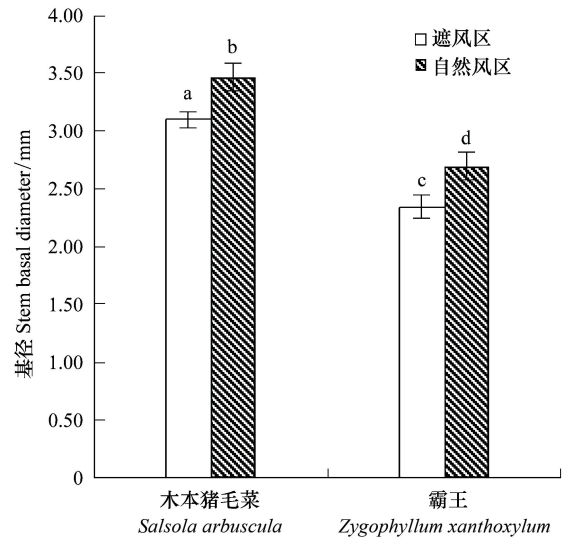


图 2 达坂城遮风与不遮风环境下木本猪毛菜和霸王的基径 (平均值±标准误)

Fig.2 The stem basal diameter of *Salsola arbuscula* and *Zygophyllum xanthoxylum* from open and wind-protected sites in Dabancheng (Mean±SE)

表 3 达坂城遮风与不遮风条件下木本猪毛菜和霸王叶和叶柄的特征 (平均值±标准误)

Table 3 The leaf and petiole traits of *Salsola arbuscula* and *Zygophyllum xanthoxylum* from open and wind-protected sites in Dabancheng (Mean±SE)

变量 Variable	木本猪毛菜 <i>Salsola arbuscula</i>		霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i>	
	遮风区	自然风区	遮风区	自然风区
	Wind-protected site	Wind-exposed site	Wind-protected site	Wind-exposed site
叶片数 Number of Leave	115 ± 3b	127 ± 3a	68 ± 8c	51 ± 12d
叶长度 Leaf length/cm	3.4 ± 0.2a	2.7 ± 0.2b	2.7 ± 0.1c	2.1 ± 0.1d
叶宽度 Leaf width/cm	1.52 ± 0.04b	1.82 ± 0.09a	0.32 ± 0.01c	0.25 ± 0.04d
单叶面积 Leaf area/cm ²	0.32 ± 0.04a	0.21 ± 0.01b	0.66 ± 0.04c	0.43 ± 0.10d
单株叶面积 Leaf area per plant/cm ²	7.42 ± 1.02a	6.20 ± 2.78b	26.42 ± 3.05c	22.22 ± 5.41d
叶柄长度 Length of petiole/cm	—	—	1.1 ± 0.1c	0.8 ± 0.1d
叶柄直径 Diameter of petiole/mm	—	—	2.45 ± 0.03c	1.93 ± 0.08d

同行小写字母不同者为差异显著 ($P<0.05$)

2.2 风胁迫下木本猪毛菜的构型

2.2.1 冠幅

遮风条件下的木本猪毛菜冠幅在东、南、西、北四个方向上对称生长,自然大风中的木本猪毛菜植冠整体向东南方向(背风面)生长,且冠幅面积比遮风条件下的木本猪毛菜增大了 30%,差异显著 ($P<0.05$) (图 3)。

2.2.2 空间构型

从表 4 可以看出,自然大风中的木本猪毛菜与遮风条件下的相比,一级分枝数显著增多了 33%,一级分枝长度差异不显著,一级分枝直径显著增大了 20%,主茎长度、主茎弯曲角度、枝倾角、叶倾角分别

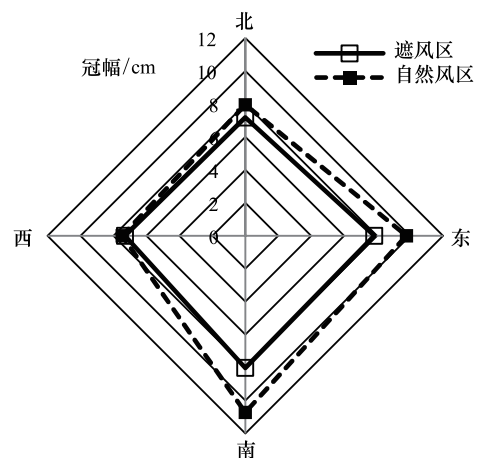


图 3 达坂城遮风与不遮风条件下木本猪毛菜的冠幅
Fig.3 The crown of *Salsola arbuscula* from open and wind-protected sites in Dabancheng

减小了 39%、21%、10%、38%，差异显著 ($P<0.05$)。一级分枝，主茎长度、主茎弯曲角度分别减小了 29%、40%，叶倾角增大了 24%，差异显著 ($P<0.05$)。

表 4 达坂城遮风与不遮风条件下木本猪毛菜和霸王地上部分的空间构型(平均值±标准误)

Table 4 The aboveground architecture of *Salsola arbuscula* and *Zygophyllum xanthoxylum* from open and wind-protected sites in Dabancheng (Mean±SE)

变量 Variable	木本猪毛菜 <i>Salsola arbuscula</i>		霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i>	
	遮风区 Wind-protected site	自然风区 Wind-exposed site	遮风区 Wind-protected site	自然风区 Wind-exposed site
主茎长度/cm Trunk length	25.3 ± 0.9a	15.4 ± 0.6b	20.9 ± 1.4c	14.8 ± 1.5d
主茎弯曲角度/(°) Trunk angle to horizon	79 ± 2a	63 ± 2b	83 ± 6c	50 ± 7d
一级分枝数 Number of the first order branch	6 ± 1b	8 ± 1a	5 ± 1c	0d
一级分枝长度/cm Length of the first order branch	6.1 ± 0.7a	5.6 ± 0.4a	—	—
一级分枝直径/mm Diameter of the first order branch	1.13 ± 0.03a	1.36 ± 0.06b	—	—
枝倾角/(°) Branch angle to trunk	97 ± 3b	87 ± 3a	—	—
叶倾角/(°) Leaf angle to trunk	98 ± 10a	61 ± 4b	50 ± 5c	62 ± 4d

同行小写字母不同者为差异显著 ($P<0.05$)

3 讨论

3.1 风对木本猪毛菜和霸王生长的影响

一般来说,风胁迫下的植物普遍矮小,基径增粗^[1-2]。研究表明,风或机械刺激作用下冷杉属植物管胞的长度减小导致茎干变短;另外,其维管形成层中有更多的细胞分裂,导致管胞的数量增多,使得径向生长增大^[30]。对玉米的实验也证明了风作用下,茎的长度减小,韧皮部直径增大,导管和纤维素数量增多,使其更粗壮^[31]。本研究经过 90 d 遮风试验表明,自然大风条件下的木本猪毛菜和霸王与遮风条件下的相比,其株高减小,基径增粗。风作用于植物冠层或茎干时,茎基部产生弯曲力矩。植物茎通过调节径向生长和高生长产生抵抗弯曲力矩的生物力,防止或减小风的损害。当树的高度增加,弯曲力矩也增大。因此,茎将更多地有效碳分配到径向生长,以一种均衡自身外表面受力的方式生长,抵抗弯曲力矩。这在天蚕树的研究中得以证明^[11]。可见,木本猪毛菜和霸王通过减小株高,缩短风所产生的机械力臂,减小自身的弯曲力矩来降低风对它的损害,同时通过增大基径来增大弯曲抵抗力。

叶片是植物体暴露于大气环境中面积最大的器

官,也是光合作用和蒸腾作用的主要器官,其对不同尺度环境变化都具有极强的敏感性,最能反映植物随生态环境的适应性变化^[32]。本研究中,自然大风条件下的木本猪毛菜和霸王与遮风下的相比,单叶的叶面积和单株叶面积均减小,霸王的叶片数减少,而木本猪毛菜叶片数增多。在风环境中,植物受到的阻力主要取决于暴露的面积^[33]。一些种子植物的阻力和植物基部的力矩主要取决于叶片、茎和枝^[34-35]。但对于一些叶片多的植物,其受到的大部分空气阻力主要是由于叶片阻碍了风通过引起的^[16, 22]。因为叶片中心与地面的距离比茎和枝与地面的距离远,这将使植物基部产生更大的弯曲力矩^[22]。研究表明,白芥通过减少叶片数量,减小空气阻力^[14],而糖槭树以减小叶片面积的方式减小空气阻力^[10]。本研究中,木本猪毛菜和霸王叶片受到风施加的机械压力,其基部产生弯曲力矩。霸王可能主要通过减少叶片数量,减小叶面积,减小叶片与风的接触面积,降低风对它们施加的机械压力和弯曲力矩。

遮风会改变植株周围的温度。通过地温观测发现,遮风区内的地温平均比围栏外高 1.93℃。温度的小幅增大会增加细胞分裂的速度,促进植物的生

长发育^[36],增加叶面积。在本研究中,遮风对挡风网内部与外部的土壤含水量没有影响,而挡风网内的温度比挡风网外高,因而遮风后霸王叶片较大可能与温度高有关。风会使叶片周围的水蒸气压降低,为了促进水分平衡,叶片会通过增大蒸腾作用来降低叶片的水势,通常情况下叶片的气孔会增大,这有利于气孔外部的 CO₂ 进入叶片,促进了光合作用,增加了同化物的产生^[2]。因此,植物必须通过一定量的叶片进行光合作用维持自身生长,而又不致因叶片面积过大导致过量蒸腾。达坂城强烈的风活动,可能加快了木本猪毛菜和霸王叶片内外的气体交换速率,迫使霸王叶片增大蒸腾作用,但在干旱区有限的水分条件下,没有更多的水分供其吸收,这也间接地加剧了对木本猪毛菜和霸王的干旱胁迫。因此,自然大风条件下的木本猪毛菜和霸王通过减小叶面积,降低蒸腾面积,减少水分散失,提高水分利用效率来适应长期大风环境。另外,木本猪毛菜单叶面积减小,而叶片数增加可以补充单株叶面积,由于霸王叶为卵圆形,相对于木本猪毛菜的棒状叶,单叶捕获光能的能力较强,但与风的接触面积较大,因此,自然大风中霸王可能通过减少叶片数量减小空气阻力,而木本猪毛菜则可能通过增多叶片数量弥补叶片减小所减小的光合作用。这也许是木本猪毛菜和霸王适应大风的一种调节机制。

叶柄是叶片与茎连接的重要部分,其长短可调节韧性,改变叶片在风环境中的空气阻力。一般来说,叶柄长度和直径的减小可减小惯性矩,增强柔韧性,减小风作用于叶片后对叶柄施加的机械力。达坂城长期大风作用下,霸王的叶柄长度和直径均减小。叶柄的减小可以增强其柔韧性,增强了叶片在长期大风中自由摆动的能力,以此减小长期大风对地上部分施加的机械压力,维持自身的稳定性。这与糖槭树的叶柄对风作用的响应相似^[10]。

3.2 风对木本猪毛菜和霸王构型的影响

当风直接作用于植物茎和冠层时,植物受到一个朝向背风面的水平推力,不同的植物构型所受到的水平力有着明显的差异^[33]。植物的构型不仅决定了叶和芽的空间分布、植冠的大小和形状,继而影响着光合、水分和养分的运输与吸收等生理活动,对植物生态功能的发挥具有重要作用。一些裸子植物主要通过改变枝与叶片的空间构型,减小空气阻力,

适应长期风环境^[37-38]。

冠幅的大小在一定程度上影响植物冠层与风的接触面积,影响植物在风作用下受到的空气阻力。黑松和北美云杉通过减小冠幅适应风环境^[19-20]。本研究中,自然大风中的木本猪毛菜冠层朝向东南方向伸展,冠幅却比遮风作用下的增大 30%。而在模拟单向风作用下,木本猪毛菜的冠幅面积减小^[23]。这可能是由于达坂城的风是多向的,而植冠总是沿着风向生长,以至于风没有对木本猪毛菜的冠幅起到明显的限制作用。此外,在 3—7 月达坂城的主要风向为偏西风和西北风,使木本猪毛菜受到偏西风和西北风的刺激时间最长,导致它的冠层沿着主导风向朝着东南方向延伸,即达坂城大风可能促进了木本猪毛菜冠层向背风面生长。自然大风中木本猪毛菜冠幅的增大,增大了空气阻力,但是它和霸王的主茎向背风面弯曲,并且弯曲角度明显减小,这样不仅可以减小空气阻力,还可以增大光合器官的光能利用率,这与欧洲赤松的研究一致^[39]。因此,木本猪毛菜和霸王受到风的机械力作用后,主茎弯曲,植冠逐渐锥化,最终呈现出流线型。这可以有效地减小风施加的空气阻力,减小机械损害。

分枝决定着植物对光资源的利用能力,同时也是对外界环境条件的一种响应^[39-40]。本研究中,自然大风中木本猪毛菜的一级分枝数比遮风作用下的多。这可能是因为木本猪毛菜受风作用后,叶面积减小,光合作用减小,一级分枝的增多所增大的空气阻力不仅不足以对其造成损害,还可以为叶片的生长提供更广阔的光合作用的场所。但是,在遮风作用下的霸王有一级分枝,而自然大风中的霸王没有一级分枝。由于霸王的叶片与风接触面积较大,霸王不生长一级分枝,是为了进一步减小与风的接触面积,减小空气阻力。

分枝角度对植物冠形的形成有着决定性的作用,也是衡量植物空间分布能力的一个重要指标^[40]。与遮风作用下的木本猪毛菜相比,自然大风中木本猪毛菜的主侧枝与主干间的夹角明显减小,所有枝条向主干靠拢生长。这不仅可以减小其在摆动过程中发生撞击的冲力,还可以有效地减小木本猪毛菜植冠与风的接触面积,减小空气阻力,降低自身的振动频率,提高安全性。

叶倾角是反应植物生态生理学特征的一个重要

指标。有研究表明,白橡树叶片在风环境中会表现出较强的灵活性,从而减小空气阻力^[22]。与遮风作用下的木本猪毛菜和霸王相比,自然大风中木本猪毛菜叶倾角减小,霸王的叶倾角增大。由于木本猪毛菜的叶片没有叶柄,叶片所受到的空气阻力完全由自身承担,木本猪毛菜在受到风的机械力时,叶倾角减小,受到的阻力减小。木本猪毛菜叶倾角减小的同时,叶片的受光面积也减小,这可能减小其光合作用。在自然大风中的霸王没有一级分枝,所以它可能通过增大叶倾角增大光合作用,减小风的损害,维持自身的正常生长。

综上所述,在自然大风中,木本猪毛菜和霸王的株高和叶面积减小,顺风向的基径增大,主茎的弯曲角度减小,构型出现明显的不对称性。霸王的叶柄直径和长度减小,叶倾角增大。木本猪毛菜的枝倾角、叶倾角均减小,冠幅增大,叶片数和一级分枝数增加。可见,霸王主要通过减小地上部分各器官来响应大风环境,木本猪毛菜除减小各器官之外,还通过减小各器官之间的角度,形成更紧凑的构型来响应大风环境。

致谢: 古力米热、李磊同学以及王志勇老师在实验过程中给予帮助,于瑞德老师对本文写作给予帮助,特此致谢。

References:

- [1] Ennos A R. Wind as an ecological factor. *Trends in Ecology and Evolution*, 1997, 12(3): 108-111.
- [2] Grace J. Plant response to wind. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1988, 22/23: 71-88.
- [3] Skatter S, Kucera B. Tree breakage from torsional wind loading due to crown asymmetry. *Forest Ecology and Management*, 2000, 135(1/3): 97-103.
- [4] Sun S C, Chen L Z. Architectura lanalysis of crown geometry in quercus liaotungensis. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1999, 23(5): 433-440.
- [5] Sellier D, Fourcaud T. Crown structure and wood properties: influence on tree sway and response to high winds. *American Journal of Botany*, 2009, 96(5): 885-896.
- [6] Rouvinen S, Kuuluvainen T. Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, 27(6): 890-902.
- [7] Jaffe M J. Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta*, 1973, 114(2): 143-157.
- [8] Stokes A, Nicoll B C, Coutts M P, Fitter A H. Responses of young Sitka spruce clones to mechanical perturbation and nutrition: effects on biomass allocation, root development, and resistance to bending. *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, 27(7): 1049-1057.
- [9] Wang Y H, He W M, Dong M, Yu F H, Zhang L L, Cui G Q, Chu Y. Effects of shaking on the growth and mechanical properties of *Hedysarum laeve* may be in dependent of water regimes. *International Journal of Plant Sciences*, 2008, 169(4): 503-508.
- [10] Niklas K J. Differences between *Acer saccharum* leaves from open and wind-protected sites. *Annals of Botany*, 1996, 78(1): 61-66.
- [11] Cordero R A. Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. *Tree Physiology*, 1999, 19(3): 153-163.
- [12] Mearthur C, Bradshaw O S, Jordan G J, Clissold F J, Pile A J. Wind affects morphology, function, and chemistry of eucalypt tree seedlings. *Plant Science*, 2010, 171(1): 73-80.
- [13] Marler T E. Growth responses to wind differ among papaya roots, leaves, and stems. *HortScience*, 2011, 46(8): 1105-1109.
- [14] Retuerto R, Woodward F I. Effects of windspeed on the growth and biomass allocation of white mustard *Sinapis alba* L. *Oecologia*, 1992, 92(1): 113-123.
- [15] Liu Y. Differential response to wind and shade in mother leaf of *Potentilla reptans*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 2756-2764.
- [16] Cordero R A, Fetcher N, Voltzow J. Effects of wind on the allometry of two species of plants in an elfin cloud forest. *Biotropica*, 2007, 39(2): 117-185.
- [17] King D A. Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer saccharum*. *Ecology*, 1986, 67(4): 980-990.
- [18] Telewski F W, Jaffe M J. Thigmomorphogenesis: Anatomical, morphological and mechanical analysis of genetically different families of *Pinus taeda* in response to mechanical perturbation. *Physiologia Plantarum*, 1986, 66(2): 219-226.
- [19] Zhang D, Li C R, Xu J W, Liu L C, Zhou Z, Wang X L, Huang C. Branching pattern characteristics and anti-windbreakage ability of *Pinus thunbergii* in sandy coast. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(9): 926-936.
- [20] Brüchert F, Gardiner B. The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*. Pinaceae). *American Journal of Botany*, 2006, 93(10): 1512-1521.
- [21] Telewski F W. Wind-induced physiological and developmental responses in trees// Coutts M P, Grace J, eds. *Wind and Trees*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995: 237-263.

- [22] Vogel S. Drag and reconfiguration of broad leaves in high winds. *Journal of Experimental Botany*, 1989, 40(8): 941-948.
- [23] Nan J, Zhao X Y, Yu B F. The effect of simulated chronic high wind on the phenotype of *Salsola arbuscula*. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(20): 6354-6360.
- [24] Mao Z M. *Flora Xinjiangensis*, Tomus2(1). Urumqi: Xinjiang Science and Technology and Hygiene Publishing House, 1994.
- [25] Liu Y X. *Flora in Deserti Reipublicae Populorum Sinarum*, Volume II. Beijing: Science Press, 1987.
- [26] Zheng Y P, Li J L. Climate characteristics of wind over Dabancheng region during 1961—2008 and the status of wind energy resources. *Desert and Oasis Meteorology*, 2009, 3(6): 29-33.
- [27] Du N, Zhang X R, Wang W, Chen H, Tan X F, Wang R Q, Guo W H. Foliar phenotypic plasticity of a warm-temperate shrub, *Vitex negundo* var. *heterophylla*, to different light environments in the field. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(20): 6049-6059.
- [28] Xu F, Guo W H, Xu W H, Wang R Q. Effects of light intensity on growth and photosynthesis of seedlings of *Quercus acutissima* and *Robinia pseudoacacia*. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(12): 3098-3107.
- [29] Li S, Zheng X J, Tang L S, Li Y. Morphological investigation of desert shrubs of China's Junggar Basin based on allometric theory. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(5): 471-479.
- [30] Telewski F W, Jaffe M J. Thigmomorphogenesis: Field and laboratory studies of *Abies fraseri* in response to wind or mechanical perturbation. *Physiologia Plantarum*, 1986, 66(2): 211-218.
- [31] Whitehead B F H. Experimental studies of the effect of wind on plant growth and anatomy I. *Zea Mays*. *New Phytologist*, 1962, 61(1): 56-58.
- [32] Li Y H, Lu Q, Wu B, Zhu Y J, Liu D J, Zhang J X, Jin Z H. A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(1): 88-98.
- [33] de Langre E. Effects of wind on plants. *The Annual Review of Fluid Mechanics*, 2008, 40(1): 141-168.
- [34] Vogel S. Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape. *New Phytologist*, 2009, 183(1): 13-26.
- [35] Telewski F W, Pruyn M L. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus Americana* seedlings. *Tree Physiology*, 1998, 18(1): 65-68.
- [36] Feng Y, Wang Y R, Hu X W. Effects of soil water stress on seedling growth and water use efficiency of two desert shrubs. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(4): 293-298.
- [37] Niklas K J. The influence of gravity and wind on land plant evolution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1998, 102(1/2): 1-14.
- [38] Spatz H, Bruechert F. Basic biomechanics of self-supporting plants: wind loads and gravitational loads on a Norway spruce tree. *Forest Ecology and Management*, 2000, 135(1/3): 33-44.
- [39] Burgert I, Jungnickl K. Adaptive growth of gymnosperm branches—ultrastructural and micromechanical examinations. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2004, 23(2): 76-82.
- [40] Telewski F W. Is windswept tree growth negative thigmotropism? *Plant Science*, 2012, 184: 20-28.

参考文献:

- [4] 孙书存, 陈灵芝. 辽东栎植冠的构型分析. *植物生态学报*, 1999, 23(5): 433-440.
- [15] 刘芸. 藤本植物 *Potentilla reptans* 叶对风和遮阴的响应. *生态学报*, 2007, 27(7): 2756-2764.
- [19] 张丹, 李传荣, 许景伟, 刘立川, 周振, 王晓磊, 黄超. 沙质海岸黑松分枝格局特征及其抗风折能力分析. *植物生态学报*, 2011, 35(9): 926-936.
- [23] 南江, 赵晓英, 余保峰. 模拟长期大风对本猪毛菜表观特征的影响. *生态学报*, 2012, 32(20): 6354-6360.
- [24] 毛祖美. *新疆植物志* (第二卷, 第一分册). 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 1994.
- [25] 刘瑛心. *中国沙漠植物志*, 第二卷. 北京: 科学出版社, 1987.
- [26] 郑玉萍, 李景林. 达坂城 1961-2008 年来风的气候特征及风能现状分析. *沙漠与绿洲气象*, 2009, 3(6): 29-33.
- [27] 杜宁, 张秀茹, 王炜, 陈华, 谭向峰, 王仁卿, 郭卫华. 荆条叶性状对野外不同光环境的表型可塑性. *生态学报*, 2011, 31(20): 6049-6059.
- [28] 徐飞, 郭卫华, 徐伟红, 王仁卿. 不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响. *生态学报*, 2010, 30(12): 3098-3107.
- [29] 李嵩, 郑新军, 唐立松, 李彦. 基于异速生长理论的准噶尔盆地荒漠灌丛形态研究. *植物生态学报*, 2011, 35(5): 471-479.
- [32] 李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 88-98.
- [36] 冯燕, 王彦荣, 胡小文. 水分胁迫对两种荒漠灌木幼苗生长与水分利用效率的影响. *草业学报*, 2011, 20(4): 293-298.