

DOI:10.11829/j.issn.1001-0629.2017-0713

郭海燕,刘航江,刘金平,游明鸿,谢瑞娟.遮阴对葎草构件性状及生物量结构影响的性别差异.草业科学,2018,35(10):2481-2488.

GUO H Y, LIU H J, LIU J P, YOU M H, XIE R J. Sex-related differences in component traits and biomass structure of *Humulus scandens* under shading condition. Pratacultural Science, 2018, 35(10): 2481-2488.

遮阴对葎草构件性状及生物量 结构影响的性别差异

郭海燕¹, 刘航江¹, 刘金平¹, 游明鸿², 谢瑞娟¹

(1. 西华师范大学西南山地特色植物种质适应与利用研究所, 四川 南充 637009;

2. 四川省草原科学研究院, 四川 成都 611731)

摘要:以雌雄异株攀援草本植物葎草(*Humulus scandens*)为材料,设置不同遮阴度(0、25%、50%、75%),测定雌、雄株的构件性状、水分分配、生物量结构及根冠比,分析遮阴对葎草结构形成和生长策略影响的性别差异。结果表明,遮阴对葎草叶性状的影响为叶宽>叶长>叶厚,对茎性状的影响为茎长>茎径>节间长,叶长、叶宽、茎长和节间长存在性别差异($P<0.05$);遮阴对单叶面积、总叶面积、叶面积比率、比叶面积均有极显著影响($P<0.01$),遮阴可增加雌株但显著减小雄株的总叶面积($P<0.05$);遮阴对单株生物量、茎叶水分含量和生物量分配及单株根冠比有显著影响($P<0.05$),虽雄株总生物量显著大于雌株,但雌株茎分配显著大于雄株,且叶、根分配无性别差异。雌、雄株采用改变构件性状和生物量结构,形成与性别分化匹配的对不同遮阴度的生长策略。

关键词:葎草;雌雄异株;构件性状;生物量;性别差异;生长策略

中图分类号:Q945.79 文献标志码:A 文章编号:1001-0629(2018)10-2481-08*

Sex-related differences in component traits and biomass structure of *Humulus scandens* under shading condition

GUO Haiyan¹, LIU Hangjiang¹, LIU Jinping¹, YOU Minghong², XIE Ruijuan¹

(1. Institute of Plant Germplasm Adaptation and Utilization in Southwest

Mountain of China West Normal University, Nanchong 637009, Sichuan, China;

2. Academy of Sichuan Grassland Science, Chengdu 611731, Sichuan, China)

Abstract: In this study, the dioecious climbing herb *Humulus scandens* was used as the study material, and four degrees of shade (0, 25%, 50%, 75%) were measured. Some indexes including physical traits of the plant, water distribution, biomass structure, and root-shoot ratio of male and female plants were determined. The purpose was to analyze the sex-related differences in morphology and growth strategy of *H. scandens* under varying shade condition. The results showed that: shading had a significant effect on morphology ($P<0.05$), with the influence on different morphology components of different plant parts being in the order leaf width>leaf length>leaf thickness and stem length>stem diameter>internode length ($P<0.05$). Sex-related differences were found in leaf length, leaf width, stem length, and internode length ($P<0.05$). All degrees of shade had high significant effects on single leaf area, total leaf area, leaf area ratio, and specific leaf area ($P<0.01$). Shade increased the total leaf area of female plants, but significantly reduced that of the male plants ($P<0.05$). Shade had significant effect on biomass, water content, biomass distribution, and root-shoot ratio of single plants. Although the total biomass of the male plants was significantly larger than that of the female

* 收稿日期:2017-12-30 接受日期:2018-03-16

基金项目:西华师范大学英才基金(17YC337);四川省科技支撑计划(2011NZ0064)

第一作者:郭海燕(1993-),女,重庆合川人,在读硕士生,主要从事草本植物生理生态方面的研究。E-mail:1217482599@qq.com

通讯作者:刘金平(1972-),男,山西临县人,教授,博士,从事草地生态学研究。E-mail:jpgg2000@163.com

<http://cykx.lzu.edu.cn>

plants, stem biomass of the female plants was significantly larger than that of the male plants. No sex-related difference was found between leaf and root distribution. Female or male plants both had their growth strategies matched with sex differentiation under shade condition by changing component traits and biomass structure.

Keywords: *Humulus scandens*; dioecious; component traits; biomass; gender differences; growth strategies

Corresponding author: Liu Jinping E-mail: jjpgg2000@163.com

雌雄异株植物是陆地生态系统的重要组成部分,其种类、数量及适应性对物种多样性保护和生态系统维护具有积极的作用^[1]。雌、雄株在形态、生理、生活史和表型上存在差异^[2-4],性别的分株表达使雌雄异株植物维持种群稳定性的能力较差^[5]。雌雄个体在生长、形态、分布、生殖及抗逆性等方面的性别差异^[6],使雌雄异株植物遭遇生境胁迫时,种群性比发生变化,种群的繁殖能力下降,最终导致种群所在的生态系统结构和功能发生改变^[7]。雌雄异株攀援草本植物,集雌雄异株植物的性别分化性、攀援植物对外界支持物的依赖性、草本植物的短寿命性等特点于一身,若雌雄株在相对短暂的生活史中,不能及时、同步、协调地采取应对胁迫的有效措施,顺利完成生活史并产生充足的后代,将导致物种面临巨大的存续风险。

桑科葎草属植物葎草(*Humulus scandens*)是具有饲用、药用及生态治理等价值的雌雄异株攀援草本植物^[7-8],常以鲜嫩饲草、青贮及饲料添加剂等服务于畜牧业^[9]。关于葎草的研究主要集中在营养成分、药物成分和对其他生物的化感作用等方面^[10-12],对雌雄异株植物特性导致的雌雄个体发育、生殖形成、种群性比等方面进行了较为浅显的分析^[13-15],对胁迫生境下形态塑性、繁殖机理及应激响应进行了初步的探讨^[16-18]。光是植物主要的能量来源,且对植物形态塑性和生理结构等有信号作用。葎草攀援性决定其具有觅光潜力,而短命性要求其光照变化有快速的适应策略,性别分化性要求雌雄株对光照条件采取协同匹配的生长变化,才能保证物种的存活与延续。研究葎草对光的适应策略和响应能力,对其个体发育、种群形成、适应度及种群扩繁等研究具有重要的现实意义。

本研究采用人工设置4个遮阴度,通过测定雌、雄株的构件性状、水分分配、生物量结构及根冠比的变化,分析遮阴对葎草生长发育的影响,研究雌雄株对遮阴响应的性别差异,拟回答以下问题:1)葎草如何通过构件性状变化适应不同遮阴生境?2)葎草如何通过生物量与水分分配适应不同的遮阴生境?3)雌、雄株应对或适应遮阴生境的生长策略有何性别差异?4)雌雄株能否采取协同匹配的生长策略?以期为雌雄异株植

物生理生态研究、资源保护利用和生态系统可持续发展等研究奠定基础,为野生植物资源保护与利用、生态环境治理及中草药持续性应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及设计

2017年3月,以四川省南充市西华师范大学校园荒地内处于幼苗期的野生葎草为材料,挖取1~2对真叶的幼苗进行移植。选用口径50 cm、高34 cm的花盆,以河沙:腐殖土体积比按1:1作为基质,按每盆3株栽植,共40盆。置25℃的室内培养,以自然光为基础,用遮阴网围成六面体遮阴罩,借助光合有效辐射计(GLZ-C)设置全光照(0)、轻度(25%)、中度(50%)、重度遮阴(75%)共4个光照梯度,随机10盆为一组进行处理,期间仅进行水分管理。于7月20日,待全部植株花芽分化现花蕾(不同遮阴度间现花蕾时间相差2~7 d,雄株比雌株早1~5 d),可识别雌雄时,进行测定。

1.2 测定项目与方法

叶性状:花序出现后,每组随机选取雌、雄各3株,测定由上而下第3叶的叶长、叶宽、叶柄长、叶厚,用托普 YMJ-C 型叶面积测定仪测定单叶面积和总叶面积,3次重复。茎性状:测定茎的节间长(取基部3节的均值)、茎直径、最长茎长,3次重复。根性状:测完茎叶后,出盆冲洗泥土后测定根长。生物量及水分含量:分离并清洗叶、茎、根,用吸水纸吸干,称鲜重后,装信封中,于105℃烘至恒重称干重。

水分分配比 = (构件鲜重 - 构件干重) / 单株总含水量 × 100%;

单株总含水量 = 单株各构件鲜重之和 - 各构件干重之和;

根冠比 = 根系干重 / (茎干重 + 叶干重) × 100%;

生物量分配比 = 各构件生物量(干质量) / 单株生物总量(根、茎、叶的干质量之和) × 100%;

叶面积比率 = 叶片面积 / 生物量;

比叶面积 = 叶片面积 / 叶生物量。

1.3 数据分析

采用 SPSS 17.0 软件,进行 Duncan 多重比较和

SNK 检验。

2 结果与分析

2.1 遮阴对构件性状的影响

2.1.1 叶性状 遮阴度对葎草叶性状有不同程度影响(表 1), 叶长、叶宽在中度和重度遮阴下变小($P < 0.05$); 叶厚在轻度和中度遮阴时有显著变化, 在重度遮阴下显著变薄($P < 0.05$)。性别对葎草的叶长、叶宽有显著影响, 雌株的叶长、叶宽显著大于雄株($P < 0.05$), 在轻度遮阴时叶宽在性别间差异最大, 叶厚无

显著性别差异($P > 0.05$)。进一步方差分析表明(表 2), 遮阴对叶长、叶宽、叶厚有极显著影响($P < 0.01$), 影响程度表现为叶宽 > 叶长 > 叶厚; 性别间叶长、叶宽有极显著差异($P < 0.01$), 性别对叶长的影响小于对叶宽的影响; 性别与遮阴交互对葎草叶性状无显著影响($P > 0.05$)。

2.1.2 叶面积参数 遮阴度对叶面积参数有不同程度影响(表 1), 大体随遮阴度增加单叶面积呈先增后减趋势。雌株总叶面积随遮阴度增加逐渐增加, 雄株总叶面积先减后增, 中度遮阴时总叶面积显著小于全

表 1 不同遮阴条件对葎草叶性状的影响

Table 1 Effects of different shading conditions on leaf trait of *Humulus scandens*

遮阴度 Shading degree	性别 Sex	叶长 Leaf length/cm	叶宽 Leaf width/cm	叶厚 Leaf thickness/mm	单叶面积 Single leaf area/cm ²	总叶面积 Total leaf area/cm ²	叶面积比率 Leaf area ratio/(cm ² · g ⁻¹)	比叶面积 Special leaf area/(cm ² · g ⁻¹)
全光照(0) No shade	♀	4.83±0.18Aa	8.37±0.23Aa	37.33±0.33Aa	16.77±1.31Aa	23.53±4.60Ba	46.99±7.80Ab	74.13±9.44Ac
	♂	4.57±0.07Ba	6.00±0.06Ba	38.33±0.33Aa	14.27±0.41Ba	104.20±5.31Aa	54.15±8.64Ab	81.06±12.55Ab
轻度(25%) Light shade	♀	4.73±0.19Aa	7.73±0.38Aa	38.33±2.19Aa	18.50±0.99Aa	24.53±15.25Bb	56.23±3.80Ab	87.44±4.09Abc
	♂	4.17±0.09Bb	4.70±0.12Bb	40.33±1.33Aa	15.00±0.26Ba	73.81±15.11Ab	57.88±5.01Ab	85.62±6.89Ab
中度(50%) Moderate shade	♀	3.17±0.23Ac	5.37±0.37Ab	24.00±2.65Ab	8.42±0.36Ab	25.53±1.43Bc	59.56±6.37Ab	106.92±9.80Aab
	♂	2.93±0.09Bc	3.13±0.03Bc	26.33±1.67Ab	6.40±0.06Bb	40.99±0.87Ac	82.08±5.98Aa	135.38±10.06Aa
重度(75%) Heavy shade	♀	3.77±0.09Ab	5.17±0.27Ab	23.67±0.88Ab	10.74±0.84Ab	42.15±3.09Bbc	83.67±4.52Aa	121.11±4.90Aa
	♂	3.13±0.03Bc	3.77±0.03Bd	25.33±0.88Ab	7.44±0.15Bb	51.08±3.13Abc	84.78±3.46Aa	121.92±3.38Aa

♀: 雌株; ♂: 雄株; 同列不同大写字母表示同一遮阴度不同性别间差异显著($P < 0.05$), 同列不同小写字母表示同一性别不同遮阴度间差异显著($P < 0.05$)。下同。

♀: Female; ♂: Male; Different capital letters within the same column for the same shading degree indicate significant differences between sexes at the 0.05 level; different lowercase letters within the same column for the same sex indicate significant differences among shading degrees at the 0.05 level. Similarly, for the following tables.

表 2 葎草叶性状性别差异的双因素方差分析

Table 2 Two-factor variance analysis of the effects of sex differences on leaf trait of *Humulus scandens*

变异来源 Source		叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶厚 Leaf thickness	单叶面积 Single leaf area	总面积 Total leaf area	叶面积比率 Leaf area ratio	比叶面积 Special leaf area
遮阴度 Shading degree	<i>F</i>	66.87	74.68	53.88	97.76	22.03	12.64	15.53
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
性别 Sex	<i>F</i>	19.41	191.25	3.53	40.14	8.14	3.71	2.18
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.078	<0.001	0.012	0.072	0.160
遮阴度×性别 Shading degree×sex	<i>F</i>	1.12	4.22	0.16	0.20	0.19	1.41	1.39
	<i>P</i>	0.370	0.022	0.919	0.897	0.901	0.278	0.282

F 值表示 *F* 检验的显著性, *F* 越大表示越显著, *P* 值表示概率值。下同。

F value indicates the significance of *F* test with greater *F* value meaning more significant. *P* value indicates the probability value; similarly for the following tables.

光照和轻度遮阴。叶面积比率和比叶面积随遮阴度逐渐增加,重度遮阴下叶面积比率和比叶面积显著大于全光照和轻度遮阴($P < 0.05$)。性别间单叶面积和总面积有显著差异($P < 0.05$),雌株的单叶面积显著大于雄株($P < 0.05$),在轻度遮阴时雌、雄株单叶面积差别最大,雄株的总面积显著大于雌株($P < 0.05$),在全光照时雌、雄株总面积差别最大,随着遮阴度增加差异逐渐缩小,雌雄株的叶面积比率和比叶面积无显著差异($P > 0.05$)。进一步方差分析表明(表2),遮阴度对单叶面积、总面积、叶面积比率、比叶面积均有极显著影响($P < 0.01$),影响程度表现为单叶面积 $>$ 总面积 $>$ 比叶面积 $>$ 叶面积比率;性别间单叶面积有极显著差异($P < 0.01$),总面积有显著差异($P < 0.05$);性别与遮阴度对叶面积参数无显著交互作用($P > 0.05$)。

2.1.3 根、茎性状 遮阴对葎草茎性状有不同程度影响(表3),对根长几无影响($P > 0.05$)。随遮阴度增加茎直径逐渐减小,重度遮阴较全光照茎直径下降约42%;雌、雄株茎长随着遮阴度增加先增长后变短,在轻度遮阴下茎长分别是重度遮阴的1.75倍和1.7倍;节间长在重度遮阴下较全光照显著变短($P < 0.05$)。性别间茎长和节间长有差异,雄株茎长大于雌株($P < 0.05$),在轻度遮阴时差异最大;雄株节间长小于雌株($P < 0.05$),雌雄间茎直径和根长无显著差异($P > 0.05$)。方差分析表明(表4),遮阴度对茎直径、茎长、节间长有极显著影响($P < 0.01$),影响程度表现为茎长 $>$ 茎直径 $>$ 节间长;性别间茎长和节间长有极显著差异($P < 0.01$),茎直径和根长无显著差异($P > 0.05$),性别与遮阴度交互作用对根茎性状无显著影响。

表3 不同遮阴条件对葎草茎性状与根性状的影响

Table 3 Effects of different shading conditions on stem trait and root trait of *Humulus scandens*

遮阴度 Shading degree	性别 Sex	茎直径 Stem diameter/ mm	茎长 Stem length/cm	节间长 Internode length/cm	根长 Root length/cm
全光照(0) No shade	♀	154.33±2.96Aa	26.10±1.91Ba	14.97±0.88Aa	7.13±1.12Aa
	♂	168.00±3.61Aa	33.77±1.87Aa	13.17±1.58Ba	8.47±1.34Aa
轻度(25%) Light shade	♀	136.67±24.04Aa	51.33±3.18Ba	16.83±1.20Aa	6.03±0.59Aa
	♂	162.33±20.85Aa	60.33±3.18Aa	9.93±0.88Bb	7.40±0.50Aa
中度(50%) Moderate shade	♀	95.33±3.93Ab	28.40±1.93Bb	11.47±0.79Ab	4.87±0.49Aa
	♂	105.00±5.57Ab	36.10±2.29Ab	10.30±0.12Bab	7.03±0.99Aa
重度(75%) Heavy shade	♀	90.33±3.84Ab	29.40±3.58Bb	11.63±1.09Ab	7.13±0.60Aa
	♂	98.00±1.73Ab	35.53±3.24Ab	9.17±0.66Bb	9.03±0.07Aa

表4 葎草茎性状与根性状的双因素方差分析

Table 4 Two-factor variance analysis of stem trait and root trait of *Humulus scandens*

变异来源 Source	茎直径 Stem diameter		茎长 Stem length		节间长 Internode length		根长 Root length	
	F	P	F	P	F	P	F	P
	遮阴度 Shading degree	16.84	<0.001	39.91	<0.001	9.53	0.001	0.65
性别 Sex	2.92	0.107	15.60	0.001	11.23	0.004	1.61	0.223
遮阴度×性别 Shading degree×sex	0.24	0.869	0.09	0.963	0.49	0.692	0.96	0.437

2.2 遮阴对水分分配的影响

遮阴度对叶、茎水分比例有不同程度影响(表5),重度遮阴下叶水分显著大于中度遮阴($P < 0.05$),茎水分比例显著小于中度遮阴。性别间叶、茎水分有显著差异,雄株叶水分显著大于雌株($P < 0.05$)。随遮阴度增加,雌、雄株叶水分差距逐渐增大,中度遮阴下

差距达到最大,在重度遮阴时差距缩小,且低于全光照;雄株茎水分小于雌株($P < 0.05$),雌雄株茎水分间的变化趋势与叶水分变化趋势一致;根水分在性别间无显著差异($P > 0.05$)。方差分析表明(表6),遮阴度对叶、茎水分比例有极显著影响($P < 0.01$),对根水分比例无显著影响($P > 0.05$)。性别对叶、茎水分比例

有极显著影响 ($P < 0.01$), 对根水分比例无显著影响 ($P > 0.05$)。性别与遮阴度对构件水分比例交互作用不显著 ($P > 0.05$)。

2.3 遮阴对生物量结构的影响

2.3.1 生物量分配 遮阴度对生物量分配有不同程度影响(表 7), 叶分配随遮阴度增加先减后增; 茎分配在重度遮阴下较中度遮阴时显著降低 ($P < 0.05$); 遮

阴对总生物量有显著影响, 中度和重度遮阴使总生物量显著小于轻度遮阴和全光照时。性别间茎分配和总生物量有显著差异, 雌株的茎分配大于雄株 ($P < 0.05$), 在重度遮阴时性别间差异最小; 雄株总生物量大于雌株 ($P < 0.05$), 中度遮阴时雌雄株生物量差异最大。叶、根分配受性别影响较小 ($P > 0.05$)。方差分析表明(表 8), 遮阴度对叶、茎分配比和总生物量有

表 5 遮阴对葎草各构件水分分配比例与根冠比的影响

Table 5 Effect of sex on each component water distribution and root-shoot ratio of *Humulus scandens* under shading

遮阴度 Shading degree	性别 Sex	叶水分比例 Leaf moisture ratio	茎水分比例 Stem moisture ratio	根水分比例 Root moisture ratio	根冠比 Root shoot ratio
全光照(0) No shade	♀ ♂	62.12±1.02Bab 69.32±2.14Aab	32.12±0.98Ab 26.89±1.98Bab	6.32±1.07Aa 5.21±1.01Aa	12.31±3.22Bab 14.66±4.07Ab
轻度(25%) Light shade	♀ ♂	63.09±7.00Bab 69.24±1.07Aab	34.00±1.00Aab 29.07±1.04Bab	3.21±1.08Aa 2.24±0.12Aa	7.32±1.01Bb 9.32±1.21Ab
中度(50%) Moderate shade	♀ ♂	54.32±4.14Bb 63.35±3.05Ab	41.00±4.00Aa 31.98±2.02Ba	6.24±2.14Aa 5.04±1.05Aa	13.35±1.43Bab 17.65±2.21Ab
重度(75%) Heavy shade	♀ ♂	69.32±4.31Ba 72.11±2.32Aa	26.00±1.00Ab 23.33±2.14Bb	5.34±4.25Aa 4.78±0.35Aa	18.68±0.98Ba 26.58±2.58Aa

表 6 葎草各构件水分分配比例与根冠比的双因素因素分析

Table 6 Two-factor variance analysis of each component water distribution and root-shoot ratio of *Humulus scandens*

变异来源 Source	叶水分比例 Leaf moisture ratio		茎水分比例 Stem moisture ratio		根水分比例 Root moisture ratio		根冠比 Root shoot ratio	
	F	P	F	P	F	P	F	P
	遮阴度 Shading degree	7.88	0.002	9.83	0.001	2.75	0.077	13.51
性别 Sex	10.81	0.005	11.83	0.003	0.60	0.449	6.32	0.023
遮阴度×性别 Shading degree×sex	0.57	0.640	0.52	0.674	0.20	0.898	0.69	0.573

表 7 不同遮阴条件对葎草生物量分配的影响

Table 7 Effect of sex on biomass allocation of *Humulus scandens* in different shade conditions

遮阴度 Shading degree	性别 Sex	生物量分配 biomass distribution/%			单株总生物量 Total biomass per plant/g
		叶 Leaf	茎 Stem	根 Root	
全光照(0) No shade	♀ ♂	63.12±3.07Aab 67.21±1.34Aa	30.11±1.24Abc 27.33±1.98Bbc	6.89±1.95Aa 6.05±1.67Aab	1.13±0.15Bb 1.35±0.10Ab
轻度(25%) Light shade	♀ ♂	64.24±0.98Aab 67.98±1.21Aa	32.42±4.36Aab 29.34±1.47Bab	4.12±0.97Aa 3.95±0.31Ab	1.54±0.16Ba 1.84±0.22Aa
中度(50%) Moderate shade	♀ ♂	56.15±3.96Ab 61.35±3.47Ab	36.86±3.64Aa 33.33±2.23Ba	7.04±0.84Aa 6.95±0.75Aab	0.39±0.05Bc 0.50±0.04Ac
重度(75%) Heavy shade	♀ ♂	69.24±1.38Aa 70.08±1.35Aa	24.21±1.32Ac 23.35±1.42Bc	6.87±0.32Aa 6.64±0.21Aa	0.50±0.01Bc 0.60±0.01Ac

表8 生物量分配的双因素方差分析

Table 8 Two-factor variance analysis in terms of biomass allocation

变异来源 Source	生物量分配 Biomass distribution						总生物量 Total biomass	
	叶 Leaf		茎 Stem		根 Root		F	P
	F	P	F	P	F	P		
遮阴度 Shading degree	8.90	0.001	14.68	<0.001	4.18	0.023	49.81	<0.001
性别 Sex	4.32	0.054	6.10	0.025	0.09	0.771	4.96	0.041
遮阴度×性别 Shading degree×sex	0.40	0.758	0.34	0.797	0.17	0.915	0.32	0.810

极显著影响($P < 0.01$),对根分配比有显著影响($P < 0.05$),遮阴度对生物量分配比的影响程度表现为茎>叶>根。性别间茎分配比和总生物量有显著差异($P < 0.05$),茎分配比和总生物量受遮阴度影响较性别影响大。性别与遮阴度交互间对分配比和总生物量无显著影响。

2.3.2 根冠比 遮阴度对根冠比有不同程度影响(表5),重度遮阴下根冠比显著大于轻度遮阴,根冠比在性别间有显著差异,雄株的根冠比显著大于雌株($P < 0.05$)。进一步方差分析表明(表6),遮阴度对根冠比有极显著影响($P < 0.01$),性别对根冠比有显著影响($P < 0.05$),性别与遮阴度对根冠比交互作用不显著。

3 讨论

光是影响植物生存、生长的最重要的环境因子,不仅影响植物的光合作用,同时还以环境信号的形式作用于植物,调节植物形态建成、生理代谢和解剖结构变化等来适应不同的光照条件^[19-20]。植物通过抬高叶片位置、增大叶片面积、变薄叶片厚度、增大节间长、减少分枝数、降低根长和根数等方式来应对遮阴胁迫^[21-25]。雌雄异株是植物适应不良生存环境的进化方式之一,雌、雄株对环境胁迫的应对能力与响应速度直接关系种群结构及种群发展趋势^[26]。因物种特性和生长环境等方面的影响,不同雌雄异株植物的雌、雄个体对胁迫环境的反应也不尽相同。本研究表明,遮阴度对菵草构件性状、水分分配、生物量结构和根冠比均有显著影响,且雌雄个体表现出明显的性别差异,雌株对遮阴的响应更敏感。

菵草的茎长随遮阴度增加不断增大,雌株增幅大于雄株。叶长、叶宽、叶厚、单叶面积、茎直径随遮阴度增加不断下降,在一些研究中出现同样的结果^[27-28],在遮阴处理下菵草可通过自身的调节以适应环境的变化。重度遮阴较全光照条件雌株总叶面

积增加79%,雄株下降51%,说明雌株通过增加叶面积和茎长来扩展空间,帮助叶片逃离阴蔽环境的胁迫,雄株则采用缩小体形应对遮阴胁迫的生存策略。雌株在重度遮阴条件下,单叶变窄、总叶面积增大、茎生长加快变长、构件生物量变小,雄株叶总面积减小、各构件变化幅度较雌株小,可见雄株与雌株相比在营养、水分、空间等资源的竞争处于劣势,雄株的资源有效利用率明显低于雌株。本研究通过对不同遮阴胁迫下菵草雌、雄的水分分配进行分析,结果发现,根水分比例在性别间无显著差异,雄株的茎水分比例显著小于雌株,叶水分比例显著大于雌株,进一步分析得知雄株没有保守的水分利用策略,在遮阴胁迫下雄株将更多的水分分配到叶片,通过消耗大量水分来促进生长,尽快完成营养生长向生殖生长的转化,同时也说明菵草主要通过改变茎、叶水分分配比来应对遮阴胁迫。

通常用生物量累积量和生物量分配来研究植物对胁迫生境的适应能力和各项生理功能间的平衡关系^[29],植物优先向可减缓或克服胁迫因子的构件分配生物量,用来减少胁迫环境对植物造成伤害。本研究中,菵草性别间叶、根生物量分配比差异较小,但雌株茎生物量分配比显著大于雄株。单株生物量随着遮阴度增加先增大后减小,在轻度遮阴时达到最大值,叶分配比例呈现先减小后增大,在中度遮阴时达到最小值,茎分配比例呈现先增大后减小的趋势,说明轻度遮阴对菵草的生长无抑制作用,且在该环境能够下生长良好;而中度、重度遮阴环境下生长欠佳,菵草生物量的积累受到抑制。随着遮阴度增加,菵草会根据生物量来控制叶与茎之间的配比平衡,表明菵草具有极强的应对遮阴胁迫的生长策略。本研究只对遮阴作用下结构形成和生长策略进行了比较分析,植物对遮阴的生理响应能力及反映速度是决定其抗性的关键,关于菵草对遮阴胁迫响应的具体机理及应对策略有待进一步深入研究。

4 结论

葎草具有在遮阴胁迫下进行构件性状及生物量分配的自我调节能力,当光照在生理适应范围内降低时,雌株增加叶面积来增加光合面积,以适应弱光环境,雄株则因为遮阴度增加减少了叶面积的生长,以缩小体

形应对遮阴胁迫。葎草通过控制总叶面积和降低根茎叶生物量分配比来达到降低地上部分、减少水分散失和适应遮阴胁迫的目的。雌雄个体能依据遮阴变化,协调的调整构件形成和改变生长策略,顺利完成营养生长向生殖生长转变,为生殖生长、种子形成及物种延续奠定基础。

参考文献 References:

- [1] 何梅,孟明,施大伟,王涛,李圆,谢寅峰.雌雄异株植物对干旱胁迫响应的性别差异.植物资源与环境学报,2015,24(1):99-106.
HE M,MENG M,SHI D W,WANG T,LI Y,XIE Y F.On gender difference of dioecious plant in response to drought stress. Journal of Plant Resources and Environment,2015,24(1):99-106.
- [2] 陈娟,李春阳.环境胁迫下雌雄异株植物的性别响应差异及竞争关系.应用与环境生物学报,2014,20(4):743-750.
CHEN J,LI C Y.Sex-specific responses to environmental stresses and sexual competition of dioecious plants.Chinese Journal of Applied and Environmental Biology,2014,20(4):743-750.
- [3] RETUERTO R,LEMA B F,ROILOA S R,OBESO J R.Gender,light and water effects in carbon isotope discrimination,and growth rates in the dioecious tree *Llex aquifolium*.Functional Ecology,2000,14(5):529-537.
- [4] LI C Y,REN J,LUO J X,LU R E.Sex-specific physiological and growth responses to water stress in *Hippophae rhamnoides* L.populations.Acta Physiologiae Plantarum,2004,26(2):123-129.
- [5] 胥晓,杨帆,尹春英,李春阳.雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展.应用生态学报,2007,18(11):2626-2631.
XU X,YANG F,YIN C Y,LI C Y.Research advances in sex-specific responses of dioecious plants to environmental stresses. Chinese Journal of Applied Ecology,2007,18(11):2626-2631.
- [6] 尹春英,李春阳.雌雄异株植物与性别比例相关的性别差异研究现状与展望.应用与环境生物学报,2007,13(3):419-425.
YIN C Y,LI C Y.Gender differences of dioecious plants related sex ratio recent advances and future prospects.Chinese Journal of Applied & Environmental Biology,2007,13(3):419-425.
- [7] 郭海燕,段婧,刘金平,游明鸿,谢瑞娟.温度对雌雄葎草花芽分化和色素含量及光合作用影响的性别差异.草业学报,2017,26(8):104-112.
GUO H Y,DUAN J,LIU J P,YOU M H,XIE R J.Gender differences of the effects of different temperatures on flower bud differentiation,pigment content and photosynthesis of dioecious *Humulus scandens*.Acta Prataculturae Sinica,2017,26(8):104-112.
- [8] 郭海燕,段婧,刘金平,游明鸿,谢瑞娟.温度对雌雄葎草生理代谢及保护酶系统影响的性别差异.草业学报,2017,26(10):198-206.
GUO H Y,DUAN J,LIU J P,YOU M H,XIE R J.Sexually different physiological metabolism and protective enzyme system of *Humulus scandens* to temperature.Acta Prataculturae Sinica,2017,26(10):198-206.
- [9] 高政权,孟春晓.葎草研究进展.安徽农业科学,2007,35(31):9982-9984.
GAO Z Q,MENG C X.Research progress of *Humulus scandens*.Journal of Anhui Agricultural Sciences,2007,35(31):9982-9984.
- [10] 张劫,张鲲,刘湘桂,曾详国.葎草的形态组织鉴定.中药材,1998,21(12):605-609.
ZHANG J,ZHANG K,LIU X G,ZENG X G.Identification of crude drugs from genus *Leonurus*.Journal of Chinese Medicinal Materials,1998,21(12):605-609.
- [11] 李守阳,任相泉.葎草饲喂畜禽.中国畜牧兽医,2003,30(6):48-49.
LI S Y,REN X Q.Can be fed to livestock and poultry of *Humulus scandens*.Animal Science Abroad,2003,30(6):48-49.
- [12] 雷青娟,刁治民,张正国,邓君,谢红民,冯欣,曹玲珍.葎草的开发利用及防治对策的研究.安徽农学通报,2005,11(7):68-69.
LEI Q J,DIAO Z M,ZHANG Z G,DENG J,XIE H M,FENG X,CAO L Z.The development and utilization of *Humulus scandens* and countermeasures research.Anhui Agricultural Science Bulletin,2005,11(7):68-69.
- [13] 刘金平,赵艳.南充地区野生葎草构件性状多样性分析.草业科学,2009,26(8):68-71.
LIU J P,ZHAO Y.Asexual reproduction component and its diversity of wild *Humulus scandens* in Nanchong.Pratacultural

- Science, 2009, 26(8): 68-71.
- [14] 刘金平, 康军利. 野生葎草种群有性生殖投入与收益差异性分析. 西南农业学报, 2010, 23(3): 872-875.
LIU J P, KANG J L. Variation analysis of sexual reproductive investment for wild *Humulus scandens* merr population. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2010, 23(3): 872-875.
- [15] 刘金平, 欧阳梅. 成熟度与贮藏期对野生葎草种子发芽力的影响. 安徽农业科学, 2009, 38(4): 1817-1818.
LIU J P, OUYANG M. Effect of maturity degree and storage time on the seed germinating ability of wild *Humulus scandens*. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2009, 38(4): 1817-1818.
- [16] 刘金平, 游明鸿, 张丽慧, 赵艳. 不同支持物对攀援植物葎草雌雄株光合特性及生物量结构的影响. 生态学报, 2015, 35(18): 6032-6040.
LIU J P, YOU M H, ZHANG L H, ZHAO Y. External supports affect the photosynthetic characteristics and biomass allocation of the climbing plant *Humulus scandens*. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(18): 6032-6040.
- [17] 刘金平, 段婧. 营养生长期雌雄葎草表观性状对水分胁迫响应的性别差异. 草业学报, 2013, 22(2): 243-249.
LIU J P, DUAN J. *Humulus scandens* gender differences in response to water stress in the vegetative growth stage. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(2): 243-249.
- [18] 刘金平, 游明鸿, 段婧, 张丽慧. 水分胁迫下雌雄异株植物葎草繁殖策略的可塑性调节. 草业学报, 2015, 24(3): 226-232.
LIU J P, YOU M H, DUAN J, ZHANG L H. Plasticity of reproductive strategy of dioecious *Humulus scandens* in response to variation in water deficit stress. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(3): 226-232.
- [19] IRENE O, BRUN F G, VERGARA J J, LUCAS P L. Effect of light and biomass of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2007, 345(2): 90-100.
- [20] DIAS-FILHO M B. Photosynthetic light response of the C₄ grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade. Scientia Agricola, 2002, 59(1): 65-68.
- [21] FERREE D C, MCARTNEY S J, SURLOCK D M. Influence of light on fruit set of *French hybrid* grapes. HortScience, 1998, 33(3): 510-511.
- [22] BELL G E, DANNEBERGER T K, MCMAHON M J. Spectral irradiance available for turfgrass growth in sun and shade. Corp Science, 2000, 40(1): 189-195.
- [23] CHATURVEDI G S, INGRAM K T. Growth and yield of lowland rice in response to shade and drainage. Philippine Journal of Corp Science, 1989, 14(2): 61-67.
- [24] 张哲, 杜桂娟, 马凤江, 杨姝, 刘洋. 遮阴对5种豆科牧草形态和生理指标影响的初探. 草业科学, 2011, 28(7): 1296-1300.
ZHANG Z, DU G J, MA F J, YANG S, LIU Y. Effect of shading on the morphological and physiological indexes of five forages species. Pratacultural Science, 2011, 28(7): 1296-1300.
- [25] 尹慧, 安莹, 陈雅君, 陈阳, 孙佳林, 李静静, 李艳霞. 不同遮阴强度下白三叶形态特征和生长动态. 中国草地学报, 2015, 37(5): 86-91.
YIN H, AN Y, CHEN Y J, CHEN Y, SUN J L, LI J J, LI Y X. Effect of shading intensity on morphological characteristic and growth index of *Trifolium repens* cv. 'Longping No1'. Chinese Journal of Grassland, 2015, 37(5): 86-91.
- [26] BARRETT S C H. Gender variation and the evolution of dioecy in *Wurmbea dioica* (Liliaceae). Journal of Evolutionary Biology, 1992, 5(3): 423-444.
- [27] 杨志民, 陈煜, 韩烈保. 不同光照强度对高羊茅形态和生理指标的影响. 草业学报, 2007, 16(6): 23-29.
YANG Z M, CHEN Y, HAN L B. Effect of light intensity on morphological and physiological indexes of *Festuca arundinacea*. Acta Prataculturae Sinica, 2007, 16(6): 23-29.
- [28] 谢瑞娟, 张小晶, 刘金平, 游明鸿, 郭海燕. 干旱和遮阴对葎草构件形态及生物量分配的影响. 草业科学, 2017, 34(7): 1496-1505.
XIE R J, ZHANG X J, LIU J P, YOU M H, GUO H Y. Synergistic effect of drought and shade on component morphological and biomass allocation of *Arthraxon hispidus*. Pratacultural Science, 2017, 34(7): 1496-1505.
- [29] 樊星, 蔡捡, 刘金平, 李莹, 张小晶, 曾晓琳. 局部遮光对鹅绒委陵菜基株形态塑性及生物量配置的影响. 草业学报, 2016, 25(3): 172-180.
FAN X, CAI J, LIU J P, LI Y, ZHANG X J, ZENG X L. Effect of partial shading on the morphological and biomass allocation of *Potentilla anserina*. Acta Prataculturae Sinica, 2016, 25(3): 172-180.

(责任编辑 王芳)