

# 不同光照条件和土壤含水量对节节麦表型可塑性及化感作用的影响

王 宁<sup>1</sup>, 袁美丽<sup>2</sup>, 陈 浩<sup>1,①</sup>, 李真真<sup>1</sup>

(1. 河南科技大学林学院, 河南 洛阳 471023; 2. 洛阳市隋唐城遗址植物园, 河南 洛阳 471002)

**摘要:** 采用盆栽法,通过非遮光(全光照)和遮光(光照强度约为全光照的20%)以及控制土壤含水量(高、中、低含水量分别为田间最大持水量的75%~80%、55%~60%和45%~50%),研究了不同光照条件和土壤含水量对节节麦(*Aegilops tauschii* Coss.)幼苗表型可塑性的影响;并采用生物测定法,比较了各处理组节节麦处理液的化感作用差异。结果表明:光照及土壤含水量的降低均可导致节节麦幼苗单株总干质量的降低,且遮光处理组幼苗根、茎和叶的干质量比以及根冠比、叶面积比、叶根比和比叶面积总体上高于非遮光处理组。其中,遮光-低含水量处理组幼苗单株总干质量最低,叶干质量比、叶面积比和叶根比最大;遮光-高含水量处理组幼苗根干质量比最大;遮光-中含水量处理组幼苗茎干质量比和比叶面积最大。各处理组间幼苗单株总干质量和各器官干质量比以及各形态指标的表型可塑性指数差异明显,以叶根比的表型可塑性指数最大(0.96),茎干质量比的表型可塑性指数最小(0.42)。生物测定结果表明:随各处理组节节麦处理液浓度(0、10、25和50 mg·mL<sup>-1</sup>)的升高,小白菜(*Brassica rapa* Linn.)种子发芽率呈逐渐下降的趋势,且在相同光照条件下,随土壤含水量降低种子发芽率升高;总体上,非遮光处理组的种子发芽率均低于遮光处理组。从化感效应指数(RI)看,总体上除了非遮光-高含水量和非遮光-中含水量处理组小白菜幼苗苗高的RI值为正值外,各处理组小白菜幼苗苗高、主根长和单株鲜质量的RI值均为负值。从综合化感效应(SE)看,各处理组的SE值均为负值,且在节节麦处理液浓度相同条件下,相同光照处理组的SE值整体上随土壤含水量的降低而逐渐减小,相同土壤含水量处理组的SE值整体上也随光照的降低而逐渐减小;总体上,遮光处理组的SE值的绝对值大于非遮光处理组。综合分析结果表明:光照对节节麦生长和化感效应的影响作用较土壤含水量更大。在光照和水分胁迫条件下,节节麦幼苗减少了自身对化感物质的投入,并表现出较高的表型可塑性,且主要通过调节与叶片形态相关的指标适应生境条件变化。

**关键词:** 节节麦; 遮光; 土壤含水量; 生物量分配; 表型可塑性; 化感作用

中图分类号: Q945.7; S451 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2019)01-0034-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2019.01.05

**Effects of different light conditions and soil water contents on phenotypic plasticity and allelopathic effect of *Aegilops tauschii*** WANG Ning<sup>1</sup>, YUAN Meili<sup>2</sup>, CHEN Hao<sup>1,①</sup>, LI Zhenzhen<sup>1</sup> (1. Forestry College, He'nan University of Science and Technology, Luoyang 471023, China; 2. The Sui & Tang Dynasties Relics Botanic Garden of Luoyang, Luoyang 471002, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2019, 28(1): 34-42

**Abstract:** Effects of different light conditions and soil water contents on phenotypic plasticity of *Aegilops tauschii* Coss. seedlings were studied by no shading (full light) and shading (light intensity of 20% of full light), and controlling soil water content (high, moderate and low water contents of 75%–80%, 55%–60% and 45%–50% of the maximum water holding capacity in field, respectively) with pot-culture method; difference in allelopathic effect of treatment solution from *A. tauschii* in each treatment group was

收稿日期: 2018-05-30

基金项目: 河南省自然科学基金资助项目(182300410092); 国家教育部地方高校国家级大学生创新创业训练计划项目(201510464079)

作者简介: 王 宁(1979—),男,河南鄢陵人,博士,讲师,主要从事外来植物入侵机制方面的研究。

①通信作者 E-mail: hnkjdxwn@163.com

compared by using bioassay method. The results show that decreases of light and soil water content both can cause decrease of total dry mass per plant of *A. tauschii* seedlings, and dry mass ratios of root, stem and leaf, and root/shoot ratio, leaf area ratio, leaf/root ratio and specific leaf area of seedlings in shading treatment groups are generally higher than those in no shading treatment groups. In which, total dry mass per plant of seedlings in shading-low water content treatment group is the lowest, and leaf dry mass ratio, leaf area ratio and leaf/root ratio are the largest; root dry mass ratio of seedlings in shading-high water content treatment group is the largest; stem dry mass ratio and specific leaf area of seedlings in shading-moderate water content treatment group are both the largest. There are obvious differences in phenotypic plasticity indexes of total dry mass per plant, dry mass ratio of each organ and each morphology index of seedlings among each treatment group, and phenotypic plasticity index of leaf/root ratio is the largest (0.96), while that of dry mass ratio of stem is the smallest (0.42). The bioassay result shows that with the increase of concentration (0, 10, 25, and 50 mg · mL<sup>-1</sup>) of treatment solution from *A. tauschii* in each treatment group, seed germination rate of *Brassica rapa* Linn. decreases gradually, and seed germination rate increases with the decrease of soil water content under the same light condition; in general, seed germination rates in no shading treatment groups are all lower than those in shading treatment groups. From the view of allelopathic effect index (RI), except RI values of seedling height of *B. rapa* seedlings in no shading-high water content and no shading-moderate water content treatment groups are positive, while those of seedling height, main root length, and fresh mass per plant of *B. rapa* seedlings in each treatment group are all negative in general. From the view of synthetical allelopathic effect (SE), SE values in each treatment group are all negative, and SE values in the same light treatment group gradually decrease with decrease of soil water content, those in the same soil water content treatment group also gradually decrease with decrease of light under the same concentration of treatment solution from *A. tauschii*; in general, absolute values of SE values in shading treatment groups are larger than those in no shading treatment groups. The comprehensive analysis result shows that light has more effect on growth and allelopathic effect of *A. tauschii* than that of soil water content. Under light and water stress conditions, *A. tauschii* seedlings decrease their contribution to allelochemicals, show relatively high phenotypic plasticity, and adapt to the change of habitat condition by regulating indexes related to leaf morphology.

**Key words:** *Aegilops tauschii* Coss.; shading; soil water content; biomass allocation; phenotypic plasticity; allelopathic effect

植物的表型可塑性可反映植物适应环境变化的能力,包括形态可塑性、生理可塑性及生态可塑性3个方面<sup>[1-2]</sup>,表型可塑性在一定程度上使植物的生态幅更宽、耐受性更强,为植物占据更广阔的生存范围及更加多样化的生境,并最终成为广幅种奠定基础<sup>[3]</sup>。而入侵成功的外来植物通常具有广幅的环境耐受性及对多样化生境的占有特性<sup>[4]</sup>,不同生境中,外来入侵植物通过较强的形态可塑性及生理可塑性获取更多的营养和资源,从而提高自身的竞争及入侵能力<sup>[5-7]</sup>。化感作用作为植物的重要竞争手段,广泛存在于各类生态系统中,并在外来植物入侵过程中起着较为重要的作用<sup>[8-9]</sup>。有研究者认为,逆境胁迫会增强植物的化感作用<sup>[10-12]</sup>;但也有研究者认为,对化感物质的投入可能会降低植物其他方面的生长量,因而逆境胁迫下植物会降低对化感物质的资源投入<sup>[13-15]</sup>。目前,外来植物的表型可塑性研究多集中于温度、光照和水分等非生物因子方面<sup>[10,16-18]</sup>,对逆

境条件下外来植物的表型可塑性及其对化感作用的影响效应尚缺乏深入了解。

节节麦 (*Aegilops tauschii* Coss.) 隶属于禾本科 (Poaceae) 山羊草属 (*Aegilops* Linn.), 为世界恶性杂草<sup>[19]</sup>。节节麦与小麦 (*Triticum aestivum* Linn.) 具有相似的外部形态及生长习性,且由于其拥有分蘖、繁殖和适应性较强的特点,导致其成为麦田中最难防除的禾本科恶性杂草之一<sup>[20-21]</sup>。目前,节节麦已成功入侵河南、山东和河北等地,并呈现迅速蔓延的态势<sup>[22]</sup>。因严重威胁粮食生产安全,节节麦已被列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。

作者选择光照和水分这2个对植物生长发育有重要作用的生态因子,设置不同的光照条件和土壤含水量,研究光照和水分胁迫条件下节节麦幼苗表型可塑性及化感作用的变化,分析其生物量分配模式和生态适应策略,以期阐明节节麦入侵能力及机制提供基础研究资料,并为其入侵扩散的预测提供参考依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

供试的节节麦幼苗于2017年1月取自河南省洛阳市周山森林公园(地理坐标为北纬35°03′、东经112°38′)后山麦田中;供试的小白菜(*Brassica rapa* Linn.)种子购自洛阳市洛龙种子公司。栽培土壤为褐土,采自洛阳市洛龙区周边农田,有机质和全氮含量分别为11.3和0.85 g·kg<sup>-1</sup>,有效磷和速效钾含量分别为11.4和167.5 mg·kg<sup>-1</sup>,pH 7.4;田间最大持水量用环刀法<sup>[23]</sup>测定。

将栽培土壤于100℃烘箱中烘干至恒质量,装入花盆(上口口径30 cm、高25 cm)中,每盆盛放干土5.50 kg。选取长势良好、大小基本一致的节节麦幼苗(分蘖前期,苗高约10 cm)移栽至花盆中,每盆10株,盆底放置托盘;幼苗移栽后浇透水,缓苗1周后逐渐控水,用称重法<sup>[16]</sup>控制土壤含水量。

### 1.2 方法

1.2.1 处理条件设置和处理过程 参照文献[24]设置非遮光和遮光2组光照水平,前者为全光照,后者通过搭设双层遮阳网使光照强度约为全光照的20%。参照文献[25-26]设置高含水量、中含水量和低含水量3组土壤含水量水平,其中,高含水量为田间最大持水量的75%~80%,中含水量为田间最大持水量的55%~60%,低含水量为田间最大持水量的45%~50%。2组光照水平与3组土壤含水量水平组合成6个处理组,每组3盆,视为3次重复。

处理开始时,随机选3株幼苗,使用万分之一天平称量质量,使用电子称(精度1.0 g)称量每盆盆栽的质量,其中盆栽的质量为幼苗、栽培土、花盆和托盘的总质量,之后每2 d称取1次盆栽的质量,当土壤含水量低于设置范围时,采用缓慢浇水法补充水分。为排除植株生长造成的土壤水分误差,每15 d每盆随机选1株幼苗,称量质量并以此确定每盆幼苗质量的增量。实验在拱棚内进行,在棚顶及四周搭设遮阳网进行遮光处理,降雨时覆透明塑料膜。

1.2.2 生长和形态指标测定 处理50 d后,从各处理组中随机选取10株节节麦幼苗进行生长和形态指标测定。采用扫描仪以及Photoshop 7.0软件测定单株叶面积<sup>[27]</sup>;将样株的根、茎、叶和穗分开,分别装入纸袋,于80℃烘箱中烘干至恒质量,采用万分之一天

平分别称量单株根、茎、叶和穗的干质量,并计算单株总干质量和单株地上部分(茎、叶和穗)干质量。

1.2.3 化感效应的生物测定 从上述各处理组中随机选取10株节节麦幼苗,剪取茎和叶,混匀后用万分之一天平称取10.000 g,充分研磨后加入100 mL蒸馏水,于室温条件下浸泡48 h,2 500 r·min<sup>-1</sup>离心4 min,取上清液;沉淀重复提取2次,将3次上清液混合后定容至500 mL,得到浓度20 mg·mL<sup>-1</sup>浸提液。用蒸馏水将浸提液分别稀释成浓度10、25和50 mg·mL<sup>-1</sup>处理液,于4℃条件下保存、备用;使用前取出于室温条件下静置3~5 h。

选取大小均匀、饱满的小白菜种子,用体积分数1%NaClO<sub>4</sub>溶液浸泡消毒10 min,蒸馏水反复冲洗后自然晾干;将种子置于铺有2层滤纸的培养皿(口径9 cm)内,每皿50粒,分别加入上述浓度的节节麦处理液3 mL,对照(CK)组则添加等量蒸馏水,用透明密封膜封闭;每处理3皿,视为3次重复。将培养皿置于25℃、光照时间12 h·d<sup>-1</sup>的光照培养箱内培养,每隔24 h统计1次种子萌发情况(以胚根达到种子长度的一半视为萌发),培养第7天统计发芽率;在各处理组中随机选取10株小白菜幼苗,用直尺(精度0.1 cm)测定苗高和主根长,用万分之一天平称量单株鲜质量。

### 1.3 数据处理和分析

参照文献[28],按照公式“某器官干质量比=(单株该器官干质量/单株总干质量)”计算不同器官(根、茎和叶)的干质量比,按照公式“根冠比=单株根干质量/单株地上部分干质量”计算根冠比,按照公式“叶面积比=单株叶面积/单株总干质量”计算叶面积比,按照公式“叶根比=单株叶面积/单株根干质量”计算叶根比,按照公式“比叶面积=单株叶面积/单株叶干质量”计算比叶面积。按照公式“表型可塑性指数=(某指标的最大值-该指标的最小值)/该指标的最大值”计算不同处理下各指标的表型可塑性指数(PPI),PPI值表示相应处理对该指标表型可塑性的影响<sup>[29-30]</sup>。

按照公式“种子发芽率=(发芽种子数/供试种子数)×100%”计算小白菜的种子发芽率。基于小白菜幼苗的苗高、主根长和单株鲜质量,参照Williamson等<sup>[31]</sup>的方法计算化感效应指数(RI),计算公式为RI=1-C/T(T≥C)或RI=T/C-1(T<C)。式中,C为对照值,T为处理值。若RI>0,则为促进作用;若RI<

0, 则为抑制作用; 而 RI 绝对值的大小则反映了化感作用的强弱<sup>[32]</sup>。参照文献[33]计算综合化感效应 (synthetical allelopathic effect, SE), 即供体植物对受体植物的各测试指标 RI 值的算术平均值。

采用 SPSS 18.0 软件对所有数据进行分析。采用单因素方差分析比较不同处理间各指标的差异; 采用 Duncan 检验法对化感实验数据进行多重比较。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同光照条件和土壤含水量对节节麦表型可塑性的影响

不同光照条件和土壤含水量对节节麦幼苗干物质分配和形态特征的影响分别见表 1 和表 2。

表 1 不同光照条件和土壤含水量对节节麦幼苗干物质分配的影响 ( $\bar{X} \pm SD$ )<sup>1)</sup>

Table 1 Effects of different light conditions and soil water contents on dry matter allocation of *Aegilops tauschii* Coss. seedlings ( $\bar{X} \pm SD$ )<sup>1)</sup>

处理 <sup>2)</sup> Treatment <sup>2)</sup>	单株总干质量/g Total dry mass per plant	不同器官干质量比 <sup>3)</sup> Dry mass ratio of different organs <sup>3)</sup>		
		根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
非遮光-高含水量 No shading-high water content	0.10±0.01a	0.23±0.01a	0.32±0.02a	0.13±0.03b
非遮光-中含水量 No shading-moderate water content	0.09±0.01a	0.22±0.02a	0.31±0.03a	0.14±0.00b
非遮光-低含水量 No shading-low water content	0.09±0.00a	0.30±0.00a	0.29±0.01a	0.07±0.00c
遮光-高含水量 Shading-high water content	0.09±0.00a	0.31±0.01a	0.30±0.02a	0.16±0.02b
遮光-中含水量 Shading-moderate water content	0.08±0.00a	0.27±0.01a	0.35±0.01a	0.17±0.01b
遮光-低含水量 Shading-low water content	0.04±0.00b	0.28±0.01a	0.32±0.02a	0.33±0.01a
表型可塑性指数 Phenotypic plasticity index	0.75	0.69	0.42	0.89

<sup>1)</sup> 同列中不同的小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant ( $P < 0.05$ ) difference.

<sup>2)</sup> 非遮光 No shading; 全光照 Full light; 遮光 Shading; 光照强度为全光照的 20% Light intensity of 20% of full light. 高含水量 High water content; 土壤含水量为田间最大持水量的 75%~80% Soil water content of 75%~80% of the maximum water holding capacity in field; 中含水量 Moderate water content; 土壤含水量为田间最大持水量的 55%~60% Soil water content of 55%~60% of the maximum water holding capacity in field; 低含水量 Low water content; 土壤含水量为田间最大持水量的 45%~50% Soil water content of 45%~50% of the maximum water holding capacity in field.

<sup>3)</sup> 单株各器官干质量与单株总干质量的比值 Ratio of dry mass of each organ per plant to total dry mass per plant.

表 2 不同光照条件和土壤含水量对节节麦幼苗形态特征的影响 ( $\bar{X} \pm SD$ )<sup>1)</sup>

Table 2 Effects of different light conditions and soil water contents on morphological characteristics of *Aegilops tauschii* Coss. seedlings ( $\bar{X} \pm SD$ )<sup>1)</sup>

处理 <sup>2)</sup> Treatment <sup>2)</sup>	根冠比	叶面积比/( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )	叶根比/( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )	比叶面积/( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )
	Root/shoot ratio	Leaf area ratio	Leaf/root ratio	Specific leaf area
非遮光-高含水量 No shading-high water content	0.32±0.01a	57.90±3.83c	314.20±22.93c	444.86±22.86b
非遮光-中含水量 No shading-moderate water content	0.30±0.02a	62.42±7.12c	307.17±27.32c	484.99±18.19b
非遮光-低含水量 No shading-low water content	0.48±0.02a	34.15±4.99c	132.97±15.44d	460.77±16.78b
遮光-高含水量 Shading-high water content	0.47±0.01a	119.82±8.32b	407.88±28.73bc	738.31±7.34a
遮光-中含水量 Shading-moderate water content	0.39±0.03a	141.79±6.79b	628.55±36.66b	819.15±34.66a
遮光-低含水量 Shading-low water content	0.40±0.02a	246.62±8.29a	978.50±31.22a	789.34±28.54a
表型可塑性指数 Phenotypic plasticity index	0.79	0.93	0.96	0.54

<sup>1)</sup> 同列中不同的小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant ( $P < 0.05$ ) difference.

<sup>2)</sup> 非遮光 No shading; 全光照 Full light; 遮光 Shading; 光照强度为全光照的 20% Light intensity of 20% of full light. 高含水量 High water content; 土壤含水量为田间最大持水量的 75%~80% Soil water content of 75%~80% of the maximum water holding capacity in field; 中含水量 Moderate water content; 土壤含水量为田间最大持水量的 55%~60% Soil water content of 55%~60% of the maximum water holding capacity in field; 低含水量 Low water content; 土壤含水量为田间最大持水量的 45%~50% Soil water content of 45%~50% of the maximum water holding capacity in field.

2.1.1 对干物质分配的影响 由表 1 可见: 光照及土壤含水量的降低均可导致节节麦幼苗单株总干质量的降低, 其中, 遮光-低含水量处理组幼苗单株总干质量最低 (0.04 g), 且显著 ( $P < 0.05$ ) 低于其他处理组, 而其他处理组间幼苗单株总干质量则无显著差异。

遮光处理组幼苗根、茎和叶的干质量比总体上高于非遮光处理组, 其中, 遮光-高含水量处理组幼苗根干质量比最大 (0.31), 遮光-中含水量处理组幼苗茎干质量比最大 (0.35), 遮光-低含水量处理组幼苗叶干质量比最大 (0.33)。各处理组间幼苗根和茎的干质量比均无显著差异; 遮光-低含水量处理组幼苗

叶干质量比显著高于其他处理组,非遮光-低含水量处理组幼苗叶干质量比显著低于其他处理组。

此外,各处理组间幼苗单株总干质量和各器官干质量比的表型可塑性指数有明显差异,其中,叶干质量比的表型可塑性指数最大(0.89),茎干质量比的表型可塑性指数最小(0.42)。

2.1.2 对形态特征的影响 由表2可见:遮光处理组幼苗的根冠比、叶面积比、叶根比和比叶面积总体上高于非遮光处理组。其中,非遮光-低含水量和遮光-高含水量处理组幼苗根冠比较高,但与其他处理组间均无显著差异。遮光-低含水量处理组幼苗叶面积比最大( $246.62 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ),且显著高于其他处理组;遮光-中含水量和遮光-高含水量处理组幼苗叶面积比也较大,且均显著高于3个非遮光处理组。遮光-低含水量处理组幼苗叶根比最大( $978.50 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ),其次为遮光-中含水量和遮光-高含水量处理组;遮光-中含水量处理组幼苗比叶面积最大( $819.15 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ),其次为遮光-低含水量和遮光-高含水量处理组;3个遮光处理组幼苗比叶面积均显著高于非遮光处理组,但3个遮光处理组间以及3个非遮光处理组间幼苗比叶面积均无显著差异。

此外,各处理组间幼苗各形态指标的表型可塑性指数有明显差异,其中,叶根比的表型可塑性指数最大(0.96),比叶面积的表型可塑性指数最小(0.54)。

## 2.2 不同光照条件和土壤含水量对节节麦化感作用的影响

不同光照条件和土壤含水量处理的节节麦处理

液对小白菜种子发芽率的影响及对小白菜幼苗的化感效应分别见表3和表4。

2.2.1 节节麦处理液对小白菜种子发芽率的影响 由表3可见:随各处理组节节麦处理液浓度升高,小白菜种子发芽率呈逐渐下降的趋势,且各处理组的25和 $50 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ 节节麦处理液处理的小白菜种子发芽率显著( $P < 0.05$ )低于0(对照)和 $10 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ 节节麦处理液处理的小白菜种子,但各处理组小白菜种子发芽率的降幅存在一定的差异。其中,非遮光-高含水量处理组的小白菜种子发芽率降幅最大,经 $50 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ 节节麦处理液处理后小白菜种子发芽率较对照下降了22.72%;而遮光-低含水量处理组的小白菜种子发芽率降幅最小, $50 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ 节节麦处理液处理后小白菜种子发芽率较对照下降了10.13%。

经0、10和 $25 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ 节节麦处理液处理的各处理组间小白菜种子发芽率均无显著差异,但经 $50 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ 节节麦处理液处理的非遮光-高含水量和非遮光-中含水量处理组与遮光-低含水量处理组间小白菜种子发芽率则存在显著差异。其中,在相同光照条件下,低含水量处理组的小白菜种子发芽率高于高含水量和中含水量处理组;在相同土壤含水量条件下,遮光处理组的小白菜种子发芽率高于非遮光处理组。总体上看,经25和 $50 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ 节节麦处理液处理后,3个非遮光处理组的小白菜种子发芽率均低于3个遮光处理组。

表3 不同光照条件和土壤含水量处理的节节麦处理液对小白菜种子发芽率的影响( $\bar{X} \pm SD$ )<sup>1)</sup>

Table 3 Effects of treatment solution from *Aegilops tauschii* Coss. treated by different light conditions and soil water contents on seed germination rate of *Brassica rapa* Linn. ( $\bar{X} \pm SD$ )<sup>1)</sup>

处理 <sup>2)</sup> Treatment <sup>2)</sup>	不同浓度处理液处理下的种子发芽率/% Seed germination rate under different concentrations of treatment solution			
	$0 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$	$10 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$	$25 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$	$50 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$
非遮光-高含水量 No shading-high water content	95.3±0.4Aa	91.7±0.4Aa	83.7±0.5ABb	73.7±0.8Bc
非遮光-中含水量 No shading-moderate water content	95.3±0.4Aa	91.7±0.6Aa	82.7±0.8ABb	74.3±0.4Bc
非遮光-低含水量 No shading-low water content	95.3±0.4Aa	92.7±0.7Aa	85.7±0.2ABb	77.3±0.9ABc
遮光-高含水量 Shading-high water content	95.3±0.4Aa	90.7±1.0Aa	85.7±0.3ABb	80.7±0.5ABbc
遮光-中含水量 Shading-moderate water content	95.3±0.4Aa	91.6±0.3Aa	84.7±0.8ABb	81.7±0.3ABbc
遮光-低含水量 Shading-low water content	95.3±0.4Aa	92.6±0.4Aa	88.7±0.2Aab	85.7±0.4Abc

<sup>1)</sup>同行中不同的小写字母表示不同浓度处理液间差异显著( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same row indicate the significant ( $P < 0.05$ ) difference among different concentrations of treatment solution; 同列中不同的大写字母表示不同处理组间差异显著( $P < 0.05$ ) Different capitals in the same column indicate the significant ( $P < 0.05$ ) difference among different treatment group.

<sup>2)</sup>非遮光 No shading: 全光照 Full light; 遮光 Shading: 光照强度为全光照的20% Light intensity of 20% of full light. 高含水量 High water content: 土壤含水量为田间最大持水量的75%~80% Soil water content of 75%~80% of the maximum water holding capacity in field; 中含水量 Moderate water content: 土壤含水量为田间最大持水量的55%~60% Soil water content of 55%~60% of the maximum water holding capacity in field; 低含水量 Low water content: 土壤含水量为田间最大持水量的45%~50% Soil water content of 45%~50% of the maximum water holding capacity in field.

表 4 不同光照条件和土壤含水量处理的节节麦处理液对小白菜幼苗不同形态指标的化感效应

Table 4 Allelopathic effect of treatment solution from *Aegilops tauschii* Coss. treated by different light conditions and soil water contents on different morphological indexes of *Brassica rapa* Linn. seedlings

处理 <sup>1)</sup> Treatment <sup>1)</sup>	处理液 浓度/(mg · mL <sup>-1</sup> ) Conc. of treatment solution	化感效应指数 Allelopathic effect index			综合化感效应 Synthetical allelopathic effect
		苗高 Seedling height	主根长 Main root length	单株鲜质量 Fresh mass per plant	
非遮光-高含水量 No shading-high water content	10	0.12	-0.05	-0.16	-0.03
	25	0.10	-0.38	-0.21	-0.16
	50	-0.07	-0.46	-0.11	-0.21
非遮光-中含水量 No shading-moderate water content	10	0.37	-0.45	-0.01	-0.03
	25	0.24	-0.69	-0.19	-0.21
	50	0.08	-0.61	-0.29	-0.27
非遮光-低含水量 No shading-low water content	10	0.05	-0.03	-0.06	-0.01
	25	-0.17	-0.13	-0.12	-0.14
	50	-0.15	-0.11	-0.12	-0.13
遮光-高含水量 Shading-high water content	10	-0.01	-0.14	-0.21	-0.12
	25	-0.21	-0.23	-0.24	-0.23
	50	-0.14	-0.31	-0.42	-0.29
遮光-中含水量 Shading-moderate water content	10	-0.09	-0.12	-0.11	-0.11
	25	-0.14	-0.29	-0.23	-0.22
	50	-0.26	-0.35	-0.29	-0.30
遮光-低含水量 Shading-low water content	10	-0.03	-0.12	-0.14	-0.10
	25	-0.23	-0.12	-0.19	-0.18
	50	-0.18	-0.17	-0.15	-0.17

<sup>1)</sup>非遮光 No shading: 全光照 Full light; 遮光 Shading: 光照强度为全光照的 20% Light intensity of 20% of full light. 高含水量 High water content: 土壤含水量为田间最大持水量的 75%~80% Soil water content of 75%~80% of the maximum water holding capacity in field; 中含水量 Moderate water content: 土壤含水量为田间最大持水量的 55%~60% Soil water content of 55%~60% of the maximum water holding capacity in field; 低含水量 Low water content: 土壤含水量为田间最大持水量的 45%~50% Soil water content of 45%~50% of the maximum water holding capacity in field.

2.2.2 节节麦处理液对小白菜幼苗的化感效应 由表 4 可见: 随节节麦处理液浓度的升高, 小白菜幼苗的苗高、主根长和单株鲜质量的化感效应指数以及综合化感效应总体上也增大。

从化感效应指数看, 总体上除了非遮光-高含水量和非遮光-中含水量处理组小白菜幼苗苗高的化感效应指数为正值外, 各处理组小白菜幼苗苗高、主根长和单株鲜质量的化感效应指数均为负值。其中, 非遮光-中含水量处理组的 10 mg · mL<sup>-1</sup> 节节麦处理液对小白菜幼苗苗高的促进作用最大, 化感效应指数为 0.37; 遮光-中含水量处理组的 50 mg · mL<sup>-1</sup> 节节麦处理液对小白菜幼苗苗高的抑制作用最大, 化感效应指数为-0.26。非遮光-中含水量处理组的节节麦处理液对小白菜幼苗主根长的抑制作用均较大, 其 25 和 50 mg · mL<sup>-1</sup> 节节麦处理液对小白菜幼苗主根长的抑制作用在所有处理组中均较大, 化感效应指数分别为-0.69 和-0.61; 非遮光-低含水量处理组的节节麦处理液对小白菜幼苗主根长的抑制作用均最

小, 其 10 mg · mL<sup>-1</sup> 节节麦处理液对小白菜幼苗主根长的抑制作用在所有处理组中均最小, 化感效应指数为-0.03。遮光-高含水量处理组的节节麦处理液对小白菜幼苗单株鲜质量的抑制作用均较大, 其 50 mg · mL<sup>-1</sup> 节节麦处理液对小白菜幼苗单株鲜质量的抑制作用最大, 化感效应指数为-0.42; 非遮光-低含水量处理组的 10 mg · mL<sup>-1</sup> 节节麦处理液对小白菜幼苗单株鲜质量的抑制作用在所有处理组中均最小, 化感效应指数为-0.01。总体上看, 非遮光-高含水量和非遮光-中含水量处理组的节节麦处理液对小白菜幼苗苗高有一定的促进作用, 而这 2 个处理组的节节麦处理液对小白菜幼苗主根长和单株鲜质量以及其他处理组对小白菜幼苗的 3 个形态指标均有不同程度的抑制作用。

从综合化感效应看, 各处理组的综合化感效应均为负值, 表明在相同光照条件下, 低含水量处理组的综合化感效应总体上小于高含水量和中含水量处理组, 且节节麦处理液浓度高则综合化感效应的绝对值

也大。其中,遮光-中含水量和遮光-高含水量处理组的  $50 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$  节节麦处理液的综合化感效应的绝对值最大,分别为 0.30 和 0.29;而 3 个非遮光处理组的  $10 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$  节节麦处理液的综合化感效应的绝对值最小,均小于 0.03。总体上看,3 个遮光处理组综合化感效应绝对值大于 3 个非遮光处理组。

### 3 讨论和结论

植物对环境变化的响应不仅体现在形态特征等方面,也体现在生物量分配对策方面<sup>[34]</sup>;生物量及其分配规律作为重要的参考指标之一,已在植物对胁迫生境的响应能力研究中得到广泛应用<sup>[35]</sup>。研究结果<sup>[36-37]</sup>表明:遮光会降低入侵植物的生物累积量;潘玉梅等<sup>[24]</sup>认为,与水分因子相比,光照因子对植株形态特征和生物量的影响更显著。本研究中,随光照及土壤含水量的降低,节节麦幼苗的单株总干质量也降低,其中,遮光-低含水量处理组的单株总干质量显著( $P < 0.05$ )低于其他处理;且在相同土壤含水量条件下,随光照降低,单株总干质量也呈降低的趋势。此外,在非遮光条件下,低含水量处理组节节麦幼苗的单株总干质量较高含水量处理组下降不显著;但在遮光条件下,低含水量处理组的单株总干质量显著低于高含水量处理组,说明相对于土壤含水量,光照对节节麦的影响效应更强,这可能与节节麦的生态习性有关。

改变生物量分配格局是植物应对环境变化的自我调整策略之一<sup>[23]</sup>。水分充足时,植物将较多的资源分配至地上部分,满足其正常生长的需要;而水分亏缺时,则将较多的资源分配至地下部分,从而有利于其从土壤中获取更多的水分及营养,保证植物体在干旱环境中生存<sup>[38]</sup>。本研究中,在相同光照条件下,节节麦幼苗通过增大根干质量比适应土壤含水量的减少,从而表现出一定的耐旱性,这也可能是节节麦拥有广幅环境耐受性的重要原因之一;而在相同土壤含水量条件下,遮光处理组的叶干质量比均高于非遮光处理组,这可能与“不利环境下植物向光合结构(叶)分配的物质比例增加”<sup>[23]</sup>有关。非遮光条件下,随土壤含水量降低节节麦幼苗的叶干质量比也呈降低的趋势,且非遮光-低含水量处理组的叶干质量比显著低于其他处理组;而在遮光条件下,叶干质量比则呈升高的趋势,且遮光-低含水量处理组的叶干

质量比显著高于其他处理组,说明相对于土壤含水量,光照对节节麦叶干质量比的影响较大。

正常情况下,植物的地上部分和地下部分生长均匀,根冠比协调,对资源的利用效率也最大化<sup>[39]</sup>;而在干旱生境中,植物根生物量的降幅常小于地上部分,说明植物通过提高根冠比适应土壤干旱胁迫<sup>[40]</sup>。谢瑞娟等<sup>[41]</sup>的研究结果表明:荩草 [*Arthraxon hispidus* (Thunb.) Makino] 通过减少茎和叶的数量降低其耗水量,同时通过增加根长提高吸水能力从而应对土壤干旱胁迫。本研究中,在相同光照条件下,随土壤含水量降低,节节麦幼苗单株总干质量呈逐渐降低的趋势,其根干质量比和根冠比则呈先降低后升高的趋势,说明节节麦幼苗在减少地上部分干质量的同时,通过增加根系适应土壤含水量降低,从而增强其抗旱能力。干旱胁迫条件下,植物通过减小比叶面积减少水分蒸发,从而有利于自身的生长和发育<sup>[42]</sup>。植物的比叶面积变大是植物对弱光环境的典型适应性特征,有助于叶片捕获更多光能<sup>[43]</sup>,因此,比叶面积也可作为判断植物入侵性的重要指标之一<sup>[44-45]</sup>。本研究中,节节麦幼苗通过增大比叶面积适应土壤水分的变化,但随着土壤含水量的进一步降低,比叶面积则进一步减小,这与降低水分蒸发的途径有关;此外,遮光处理组节节麦幼苗的比叶面积均显著高于非遮光处理组,说明其可通过调整叶形态特征适应不同生境条件,从而提高自身的入侵能力;而在相同土壤含水量条件下,遮光处理导致节节麦幼苗叶面积比显著增大,这可能与植物在减少单株干质量的同时通过增大叶面积捕获更多光能适应荫蔽环境<sup>[46]</sup>有关。

表型可塑性是植物对不同环境应答而产生的不同表型特征,与外来植物的入侵能力呈正相关<sup>[47]</sup>。本研究中,经过不同光照条件和土壤含水量处理后,节节麦幼苗叶根比的表型可塑性指数最大,其次为叶面积比和叶干质量比,茎干质量比最小,说明节节麦幼苗主要通过调节与叶片形态性状相关的指标适应光照及土壤含水量的变化。

植物对化感物质的投入会随其生境的变化而改变<sup>[48]</sup>。黄乔乔等<sup>[13]</sup>的研究结果表明:高光干旱条件下,金钟藤 [*Merremia boissiana* (Gagn.) v. Ooststr.] 叶水浸提液对生菜 (*Lactuca sativa* var. *ramose* Hort.) 种子萌发的抑制作用降低,可能原因是胁迫条件降低了金钟藤对竞争(化感)资源的投入。本研究中,非遮光-高含水量处理组的  $50 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$  节节麦处理液可

导致小白菜种子发芽率降至最低;而在节节麦处理液浓度相同的条件下,遮光-低含水量处理组的节节麦处理液可使小白菜种子发芽率升至最高,说明节节麦的化感作用可随其生境的变化而改变,且逆境条件下节节麦也减少了对自身化感物质的投入。从综合化感效应(SE)的变化看,各处理组的 SE 值均为负值,且在节节麦处理液浓度相同条件下,相同光照处理组的 SE 值整体上随土壤含水量的降低而逐渐减小,相同土壤含水量处理组的 SE 值整体上也随光照的降低而逐渐减小;此外,从不同处理组间 SE 值的增幅看,光照条件对节节麦化感效应的影响作用大于土壤含水量,这一结果与光照对节节麦表型可塑性的影响作用较大的研究结果相印证。

综上所述,节节麦主要通过调节叶根比、叶面积比、叶干质量比等与叶片形态性状相关指标,适应光照条件及土壤含水量的变化。此外,在光照和水分胁迫条件下,节节麦减少了自身对化感物质的投入,可能与胁迫生境中相邻植物间竞争作用下降<sup>[49]</sup>有关。由于本实验采用盆栽法,获得的结果具有一定的局限性,因此,后期应在野外或大田条件下进行相应实验,同时采用节节麦伴生种进行生物测试,从而获得更为准确和科学的研究结果。

#### 参考文献:

- [1] BRADSHAW A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants[J]. *Advances in Genetics*, 1965, 13(1): 115-155.
- [2] SULTAN S E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history [J]. *Trends in Plant Science*, 2000, 5(12): 537-542.
- [3] REJMANEK M, RICHARDSON D M. What attributes makes some plant species more invasive? [J]. *Ecology*, 1996, 77(6): 1655-1661.
- [4] CHAMBERS J C, ELDREDGE E P, SNYDER K A, et al. Restoring abandoned agricultural lands in cold desert shrublands: tradeoffs between water availability and invasive species [J]. *Invasive Plant Science and Management*, 2014, 7(1): 176-189.
- [5] MARTIN L J, MURRAY B R. A predictive framework and review of the ecological impacts of exotic plant invasions on reptiles and amphibians[J]. *Biological Reviews*, 2011, 86(2): 407-419.
- [6] 许凯扬, 叶万辉, 李 静, 等. 入侵种喜旱莲子草对土壤养分的表型可塑性反应[J]. *生态环境*, 2005, 14(5): 723-726.
- [7] CLARIDGE K, FRANKLIN S B. Compensation and plasticity in an invasive plant species [J]. *Biological Invasions*, 2002, 4(4): 339-347.
- [8] 王宇涛, 麦 菁, 李韶山, 等. 华南地区严重危害入侵植物薇甘菊和五爪金龙入侵机制研究[J]. *华南师范大学学报(自然科学版)*, 2012, 44(4): 1-5.
- [9] 王瑞龙, 韩 萌, 梁笑婷, 等. 三叶鬼针草生物量分配与化感作用对大气温度升高的响应[J]. *生态环境学报*, 2011, 20(6/7): 1026-1030.
- [10] 李 军, 王瑞龙. 土壤水分对外来入侵植物五爪金龙植株表型可塑性和化感作用的影响[J]. *生态环境学报*, 2014, 23(11): 1759-1763.
- [11] WANG R L, STAEHELIN C, PENG S L, et al. Responses of *Mikania micrantha*, an invasive weed to elevated CO<sub>2</sub>: induction of  $\beta$ -caryophyllene synthase, changes in emission capability and allelopathic potential of  $\beta$ -caryophyllene [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2010, 36(10): 1076-1082.
- [12] CALLAWAY R M, RIDENOUR W M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2(8): 436-443.
- [13] 黄乔乔, 沈奕德, 李晓霞, 等. 不同光照和水分条件对土著灾变种金钟藤形态性状和化感作用的影响[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(2): 438-444.
- [14] METLEN K L, ASCHEHOUG E T, CALLAWAY R M. Plant behavioural ecology: dynamic plasticity in secondary metabolites [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2009, 32(6): 641-653.
- [15] UESUGI A, KESSLER A. Herbivore exclusion drives the evolution of plant competitiveness via increased allelopathy [J]. *New Phytologist*, 2013, 198(3): 916-924.
- [16] DROSTE T, FLORY S L, CLAY K. Variation for phenotypic plasticity among populations of an invasive exotic grass [J]. *Plant Ecology*, 2010, 207(2): 297-306.
- [17] 葛结林, 何家庆, 孙晓方, 等. 入侵植物加拿大一枝黄花对土壤水分变化的生态学响应[J]. *西北植物学报*, 2010, 30(3): 575-585.
- [18] GRIFFITH A B, ANDONIAN K, WEISS C P, et al. Variation in phenotypic plasticity for native and invasive populations of *Bromus tectorum* [J]. *Biological Invasions*, 2014, 16(12): 2627-2638.
- [19] 房 锋, 高兴祥, 魏守辉, 等. 麦田恶性杂草节节麦在中国的发生发展[J]. *草业学报*, 2015, 24(2): 194-201.
- [20] 房 锋, 张朝贤, 黄红娟, 等. 麦田节节麦发生动态及其对小麦产量的影响[J]. *生态学报*, 2014, 34(14): 3917-3923.
- [21] 王克功, 曹亚萍, 任瑞兰, 等. 麦田恶性杂草节节麦发芽特性研究[J]. *麦类作物学报*, 2010, 30(5): 958-962.
- [22] 王 宁, 袁美丽, 陈 浩. 小麦水浸提液对节节麦种子萌发和幼苗生长的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2018, 35(1): 112-120.
- [23] 邱治军, 曾震军, 周光益, 等. 流溪河小流域 3 种林分的土壤水分物理性质[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2010, 34(3): 62-66.
- [24] 潘玉梅, 唐赛春, 韦春强, 等. 不同光照和水分下三叶鬼针草与本地种金盏银盘生长特征的比较研究[J]. *热带亚热带植物学报*, 2012, 20(5): 489-496.
- [25] 黄 玲, 高 阳, 李新强, 等. 水分胁迫下不同年代冬小麦品种干物质积累与转运特性[J]. *中国生态农业学报*, 2013, 21

- (8): 943-950.
- [26] 霍治国, 白月明, 温 民, 等. 水分胁迫效应对冬小麦生长发育影响的试验研究[J]. 生态学报, 2001, 21(9): 1527-1535.
- [27] 肖 强, 叶文景, 朱 珠, 等. 利用数码相机和Photoshop软件非破坏性测定叶面积的简便方法[J]. 生态学杂志, 2005, 24(6): 711-714.
- [28] 王俊峰, 冯玉龙. 光强对两种入侵植物生物量分配、叶片形态和相对生长速率的影响[J]. 植物生态学报, 2004, 28(6): 781-786.
- [29] 王 蕊, 孙 备, 李建东, 等. 不同光强对入侵种三裂叶豚草表型可塑性的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23(7): 1797-1802.
- [30] 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.
- [31] WILLIAMSON G B, RICHARDSON D. Bioassays for allelopathy: measuring treatment responses with independent controls [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1988, 14(1): 181-187.
- [32] 高 姗, 廖超英, 刘瑞顺, 等. 黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)对羊柴(*Hedysarum laeve*)及柠条(*Caragana intermedia*)的化感作用[J]. 中国沙漠, 2015, 35(3): 645-651.
- [33] 刘 威, 陈佳宁, 张 帆, 等. 白三叶水浸提液对草坪草的化感作用[J]. 东北农业大学学报, 2014, 45(5): 52-58.
- [34] CLARDGE K, FRANKLIN S B. Compensation and plasticity in an invasive plant species [J]. *Biological Invasions*, 2002, 4(4): 339-347.
- [35] 樊 星, 蔡 捡, 刘金平, 等. 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[J]. 草业学报, 2016, 25(3): 172-180.
- [36] DEWALT S J, DENSLow J S, HAMRICK J L. Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta* [J]. *Oecologia*, 2004, 138(4): 521-531.
- [37] MARTINA J P, VON ENDE C N. Highly plastic response in morphological and physiological traits to light, soil-N and moisture in the model invasive plant, *Phalaris arundinacea* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 82: 43-53.
- [38] GUO W, LI B, ZHANG X, et al. Architectural plasticity and growth responses of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* seedling to simulated water stress [J]. *Journal of Arid Environments*, 2007, 69(3): 385-399.
- [39] MAGNANI F, MENCUCINI M, GRANCE J. Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23(3): 251-263.
- [40] 李冬琴, 曾鹏程, 陈桂葵, 等. 干旱胁迫对3种豆科灌木生物量分配和生理特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2016, 36(1): 33-39.
- [41] 谢瑞娟, 张小晶, 刘金平, 等. 干旱和遮阴对苅草构件形态及生物量分配的影响[J]. 草业科学, 2017, 34(7): 1496-1505.
- [42] 王林龙, 李清河, 徐 军, 等. 干旱胁迫对不同种源油蒿幼苗的生长和形态可塑性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2015, 43(10): 55-57.
- [43] YANG W, LIU F, ZHOU L, et al. Growth and photosynthetic responses of *Canarium pimela* and *Nephelium lappaceum* seedlings to a light gradient [J]. *Agroforestry Systems*, 2013, 87(3): 507-516.
- [44] GROTKOPP E, REJMÁNEK M. High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms [J]. *American Journal of Botany*, 2007, 94(4): 526-532.
- [45] HAMILTON M A, MURRAY B R, CADOTTE M W, et al. Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales [J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(8): 1066-1074.
- [46] 杨 柳, 何正军, 赵文吉, 等. 狭叶红景天幼苗对水分及遮阴的生长及生理生化响应 [J]. 生态学报, 2017, 37(14): 4706-4714.
- [47] HUEY R B, GILCHRIST G W, CALSON M L, et al. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly [J]. *Science*, 2000, 287(5451): 308-309.
- [48] RICE E L. *Allelopathy* [M]. 2nd ed. New York: Academic Press, 1984: 422.
- [49] CALLAWAY R M, WALKER L R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities [J]. *Ecology*, 1997, 78(7): 1958-1965.

(责任编辑: 郭严冬)