



海防林叶片形态、光合特征和枝条抗性对长期风胁迫的响应

郭君波, 陈盛健, 赵赢, 戴卢民, 虞木奎, 颀洪涛

引用本文:

郭君波, 陈盛健, 赵赢, 等. 海防林叶片形态、光合特征和枝条抗性对长期风胁迫的响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(1): 11-18.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4390>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

樟科幼树水分生理特征的种间差异和相关性分析

Interspecific Comparisons and Correlation Analysis of Water Physiological Characteristics of Tree Saplings of Lauraceae
热带亚热带植物学报. 2018, 26(5): 457-464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3850>

木麻黄海防林种子雨的时空动态

Spatial and Temporal Dynamics of Seed Rain of *Casuarina equisetifolia* Coastal Protection Forest
热带亚热带植物学报. 2019, 27(4): 367-375 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4033>

不同种植模式下重金属污染对牧草叶片光合特性和重金属含量的影响

Effects of Heavy Metal Pollution on Photosynthetic Characteristics and Heavy Metal Contents in Forage Leaves under Different Planting Patterns
热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 31-40 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4244>

滨海防护林木麻黄和花吊丝竹混交林群落的种间关联和生态位分析

Interspecific Association and Niche of Mixed Forest Communities of *Casuarina equisetifolia* and *Dendrocalamus minor* var. *amoenus* in the Windbreak of Sandy Coast
热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 465-473 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4346>

5种相思树和尾巨桉人工林土壤养分和酶活性特征

Characteristics of Soil Nutrient and Enzyme Activities in Plantations of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* and Five *Acacia* Species
热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 483-493 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4334>

向下翻页, 浏览PDF全文

海防林叶片形态、光合特征和枝条抗性对长期风胁迫的响应

郭君波¹, 陈盛健¹, 赵赢¹, 戴卢民², 虞木奎³, 顾洪涛^{4*}

(1. 万源生态股份有限公司, 浙江 台州 318000; 2. 浙江省台州市林业技术推广总站, 浙江 台州 318000; 3. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 杭州 311400; 4. 浙江农林大学暨阳学院, 浙江 诸暨 311800)

摘要: 为了解长期风胁迫对海防林的影响, 对沿海 6 种林龄为 8~10 a 的防护林树种的叶片形态、光合特征及枝条抗性对长期风胁迫的响应特征进行了研究。结果表明, 与未受风胁迫海防林相比, 长期风胁迫显著降低了女贞(*Ligustrum lucidum*)、无患子(*Sapindus mukorossi*)、红楠(*Machilus thunbergii*)、栲树(*Koelreuteria bipinnata*)和弗栎(*Quercus virginiana*)的叶长和叶面积, 也降低了女贞和栲树的叶宽和叶片分形指数; 长期风胁迫显著降低了 6 种海防林树种的净光合速率(18%~47%)以及无患子、栲树和弗栎的水分利用效率, 而对女贞、红楠和乌桕(*Sapium sebiferum*)的没有显著影响。此外, 受长期风胁迫影响, 无患子、红楠和栲树枝条的极限荷载量和弹性模量均显著增加, 与枝条直径的正相关性也进一步增强。因此, 长期风胁迫会导致海防林树种光合能力下降, 但林木个体可通过采取减小小叶面积等的适应型策略以及增强枝条抗性等的忍受型策略来应对这种生理性亏缺。在海防林营造和修复的树种选择搭配上, 可优先考虑将女贞、红楠和乌桕等栽植在长期受强风胁迫的区域。

关键词: 叶片; 枝条; 光合作用特征; 风胁迫; 海防林

doi: 10.11926/jtsb.4390

Leaf Morphology, Photosynthetic Characteristics and Branch Resistance Responding to Long-term Wind Stress of Coastal Shelterbelt Species

GUO Junbo¹, CHEN Shengjian¹, ZHAO Ying¹, DAI Lumin², YU Mukui³, XIE Hongtao^{4*}

(1. Wanyuan Ecological Co., Ltd., Taizhou 318000, Zhejiang, China; 2. Taizhou Forestry Technology Extension Station, Taizhou 318000, Zhejiang, China; 3. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China; 4. Jiyang College, Zhejiang Agricultural & Forestry University, Zhuji 311800, Zhejiang, China)

Abstract: In order to understand the effects of wind stress on coastal shelterbelt tree species, leaf morphology, photosynthetic characteristics and branch tensile resistance to long-term wind stress were studied in six coastal shelterbelt tree species, including *Ligustrum lucidum*, *Sapindus mukorossi*, *Machilus thunbergii*, *Koelreuteria bipinnata*, *Sapium sebiferum*, and *Quercus virginiana* with ages of 8–10 years. The results showed that the leaf length and leaf area of *L. lucidum*, *S. mukorossi*, *M. thunbergii*, *K. bipinnata* and *Q. virginiana* significantly reduced under long-term wind stress, and also did the leaf width and leaf fractal index of *K. bipinnata* and *L. lucidum*. Meanwhile, the net photosynthetic rate of all six tree species had significant inhibition for 18%–47% under long-term wind stress, and the water use efficiency of *S. mukorossi*, *K. bipinnata* and *Q. virginiana*

收稿日期: 2021-01-27

接受日期: 2021-04-09

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFE0118900); 中国林业科学研究院与浙江省合作项目(16204002); 浙江农林大学暨阳学院人才启动项目(RQ1911F09)资助

This work was supported by the Project for National Key Research and Development (Grant No. 2019YFE0118900); the Cooperative Project of Chinese Academy of Forestry and Zhejiang Province (Grant No. 16204002); and the Project for Talent Initiation of Jiyang College, Zhejiang Agricultural & Forestry University (Grant No. RQ1911F09).

作者简介: 郭君波(1983~), 男, 工程师, 研究方向为园林植物。E-mail: 61277958@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: xiehongtao@zafu.edu.cn

decreased, but that of *L. lucidum*, *M. thunbergii* and *S. sebiferum* had no significant effect. Under long-term wind stress, the maximum branch load and elastic modulus of *S. mukorossi*, *M. thunbergii* and *K. bipinnata* significantly increased, and the positive correlation with branch diameter were further enhanced. Therefore, long-term wind stress reduced the photosynthetic capacities of coastal shelterbelt species, but trees developed adaptive strategies, such as reducing leaf area, and tolerant strategies like enhancing branch resistance to reimburse this physiological deficit. Moreover, concerning the selection and collocation of tree species for the construction and restoration of coastal shelterbelts, priority can be given to *L. lucidum*, *M. thunbergii* and *S. sebiferum* in areas that have been continuously stressed by the strong wind.

Key words: Leaf; Branch; Photosynthetic characteristics; Wind stress; Shelterbelt

风是影响沿海森林生态系统结构和功能的重要生态因子, 短期极端风害(飓风、台风等)可导致树木倒伏、折断, 甚至连根拔起, 造成大范围海防林结构和功能损伤^[1]。长期风胁迫也会对海防林产生影响, 但这种影响更多的是通过林木个体尺度发生的, 在这一过程中, 植物的形态、生理与生物力学特征会发生一系列变化, 以适应风(气流)带来的机械刺激及环境变化^[2]。Jaffe 将其称为“向触性形态建成”, 即植物可通过推迟叶片展叶, 提前落叶, 叶片变小、变厚, 增加机械组织等功能形状改变^[3], 以及调节营养元素含量和生理特性等生物化学过程来适应长期风胁迫, 但这种适应性具有明显的种间差异性^[4]。

叶片是受风影响最严重的器官, 处于风胁迫环境中的植物叶片面积会变小, 叶片形状也会产生一定的分异, 这有利于减少由风胁迫而造成的机械损伤和水分散失^[5]。枝条也容易受到风害, 受长期风胁迫的植物会通过增强枝条的物理抗性来适应环境, 比如枝条纤维素微纤丝角的增加会使枝条弹性模量减少, 断裂时需要更强的拉力^[6-7]。目前对林木应对风胁迫策略的研究多采用室内模拟风胁迫或施加机械刺激的方法, 虽然为阐释林木对风胁迫的响应规律提供了一定帮助, 但难以反映林木在自然生境中长期受到风胁迫时的适应特征和机制^[8-9]。同时研究对象多为处于幼龄植株, 缺乏对成林的研究, 而林木在不同生长阶段具有不同的环境适应策略, 幼龄阶段的植物更多地利用体内营养调节来适应风胁迫, 而成年林木则可以通过形态结构和生理性状的协同变化和多重权衡来适应风胁迫^[10]。

环境因子主导假说认为植物具有自我调节和响应生境类型的能力, 环境变化或因因子梯度差异能使植物产生权衡机制, 进而形成性状间的协同变化^[11-12]。在海岸线向内陆延伸的梯度上, 风速逐

渐降低, 进而形成不同程度的风胁迫区域, 为研究长期风胁迫下林木的响应特征提供了良好的试验条件^[13]。同时在该梯度上也分布着功能各异的防护林, 分别受到不同程度的风胁迫。本文以浙江省象山县不同海岸距离梯度上 8~10 a 生海防林为研究对象, 设置长期强风胁迫区和正常风速区, 比较 6 种重要防护林树种叶片形态分化、光合作用特征以及枝条抗拉力性对长期风胁迫的响应特征, 以期揭示不同树种对长期自然风胁迫生境的响应特征与适应机制, 为华东沿海地区海防林防风体系构建提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

研究地点位于浙江省宁波市象山县, 地处北纬 28°51'28", 东经 121°34'15", 年均气温 16.6 °C, 年均降水 1 450 mm, 属于亚热带季风气候。象山海岸线长 800 km, 受海风影响频繁, 因而也建立了比较完整的海防林体系, 栽植比较广泛的海防林树种有 30 余种。本研究选择 6 种树种: 女贞(*Ligustrum lucidum*)、无患子(*Sapindus mukorossi*)、红楠(*Machilus thunbergii*)、栎树(*Koelreuteria bipinnata*)、乌桕(*Sapium sebiferum*)和弗栎(*Quercus virginiana*)。

根据海风速度在垂直海岸梯度上按递减规律设置 4 条垂直于海岸线且间隔大于 1 000 m 的样线, 每条样线上设强风胁迫区和正常风速区, 强风胁迫区设在基干林带处, 正常风速区设在农田防护林处, 同一样带上两个风速区的垂直距离为 1 500~2 500 m。由于风速因子的复杂多变性, 本研究采用长期监测数据加实地多次测定的方法来确定试验区的风速, 风向为东风。在晴天多云天气连续 5 d 测定风速, 测定高度为 1.5 m, 从早上 9:00 到下午

4:00, 取日均值作为试验区风速, 最终强风胁迫区的平均风速为 10.36 m/s, 正常风速区为 4.14 m/s。

根据试验树种的分布设置样方, 样方大小为 100 m × 200 m, 以保证足够数量的试验样本, 共 8 个样方, 每个样方内同一树种随机选择 3 株林龄为 8~10 a 的植株测定光合作用, 同时采集叶片和末级枝条样品(长度为 20~30 cm, 直径为 8~13 cm), 装入密封袋带回实验室, 测定叶片形状和枝条力学特征。

1.2 方法

叶片形态和光合特征测定 于 2017 年 7 月用 LI-6400XT 便携式光合仪(Li-Cor 公司, 美国)在晴天上午 9:00—11:00 连续测定叶片光合作用指标, 选择树木东侧冠幅迎风面健康叶片, 每棵树随机选择 3~5 片叶进行测定。采用开放式气路系统和透明叶室在实时光强下测定光合速率, 测定时的大气温度为 20 °C~25 °C, 大气湿度约为 85%~90%, 光合测定共持续 15 d。叶长、叶宽、叶周长和叶面积等指标通过 i800 plus 扫描仪(中晶科技有限公司, 上海)和 LA-S 植物图像分析系统(万深检测科技有限公司, 杭州)进行扫描分析。叶片分形指数(leaf fractal dimension, LFD)是叶片周长与叶面积平方根之比^[14], 叶片水分利用效率为净光合速率和蒸腾速率之比。

枝条抗拉性测试 枝条直径采用电子游标卡尺测量, 对每根枝条的两头和中间位置测量 3 次, 取平均值。然后利用 TA.XT Plus 物性分析仪(山东盛泰仪器有限公司, 济南)测定和计算枝条断裂时的

拉力特征值, 包括极限抗拉强度(P)、极限荷载量(F , 即枝条受到外力胁迫断裂时的临界值)和枝条断裂处直径(D), 枝条弹性模量(E)= σ/ε ^[15], 其中, ε 为极限应变, 为枝条拉伸过程中形变量与初始长度之比; σ 为应力, 是拉力与枝条平均直径处横截面积之比。

1.3 数据的统计和分析

采用 Excel 2016 和 SPSS 20.0 软件对数据进行统计分析。采用配对样本 t 检验法比较不同风速区各树种叶片形态特征、光合特征和枝条抗性的差异($\alpha=0.05$), 采用多元线性回归法分析枝条抗拉强度与直径的关系。利用 Origin 9.0 软件作图。

2 结果和分析

2.1 对叶片形态特征的影响

长期风胁迫下, 女贞、无患子、红楠、栾树和弗栎的叶长和叶面积均显著减小($P<0.05$), 但乌柏的叶长和叶面积没有显著变化。女贞、无患子和栾树的叶宽均显著减少($P<0.05$), 但红楠、乌柏和弗栎没有显著变化。长期风胁迫显著增加了女贞的叶片分形指数, 但显著降低了红楠和栾树的叶片分形指数($P<0.05$), 无患子、乌柏和弗栎的则没有显著影响(表 1)。

2.2 对叶片光合特征的影响

从图 1 可见, 长期风胁迫对 6 种海防林树种叶片的净光合速率均产生了显著的抑制作用($P<0.05$),

表 1 长期风胁迫对海防林树种叶片形态特征的影响

Table 1 Effect of long-term wind stress on leaf morphological characteristics of shelterbelt tree species

植物 Species	区域 Zone	长度 Length (cm)	宽度 Width (cm)	面积 Area (cm ²)	叶片分形指数 Leaf fractal dimension
女贞 <i>Ligustrum ucidum</i>	NS	10.92 ± 2.44a	5.51 ± 1.24a	38.46 ± 4.63a	4.46 ± 0.23b
	WS	6.41 ± 1.59b	4.25 ± 1.37b	17.36 ± 2.39b	5.28 ± 0.39a
无患子 <i>Sapindus mukorossi</i>	NS	20.43 ± 4.43a	6.55 ± 1.44a	98.68 ± 9.81a	5.44 ± 0.38a
	WS	11.31 ± 2.15b	4.15 ± 1.37b	35.57 ± 5.42b	5.25 ± 0.32a
红楠 <i>Mschilus thunbergii</i>	NS	8.40 ± 1.5a	2.90 ± 0.4a	17.50 ± 2.7a	5.51 ± 0.42a
	WS	6.60 ± 1.2b	2.40 ± 0.4a	13.10 ± 2.2b	4.54 ± 0.29b
栾树 <i>Koelreuteria bipinnata</i>	NS	7.60 ± 2.1a	3.80 ± 0.4a	13.40 ± 4.2a	6.25 ± 0.36a
	WS	5.40 ± 1.8b	2.60 ± 0.3b	8.70 ± 2.2b	4.25 ± 0.24b
乌柏 <i>Sapium sebiferum</i>	NS	5.50 ± 1.2a	4.80 ± 0.7a	20.60 ± 4.5a	3.88 ± 0.24a
	WS	5.10 ± 1.4a	4.60 ± 0.9b	18.90 ± 3.2a	3.93 ± 0.27a
弗栎 <i>Quercus virginiana</i>	NS	7.40 ± 1.9a	3.10 ± 0.4a	15.90 ± 3.7a	4.69 ± 0.31a
	WS	5.20 ± 1.6b	2.50 ± 0.4b	8.80 ± 2.4b	5.12 ± 0.25a

$n=10$. NS: 对照; WS: 风胁迫。同一物种同列数据后不同字母表示显著差异($P<0.05$)。

$n=10$. NS: Control; WS: Wind stress. Data followed different letters within column of the same species indicate significant differences at 0.05 level.

对乌桕和弗栎的抑制作用最强，分别下降了 47%和 24%。长期风胁迫显著降低了女贞和乌桕叶片的蒸腾速率($P < 0.05$)，无患子、红楠、栲树和弗栎叶片的蒸腾速率也有下降，但未达显著水平。长期风胁迫显著降低女贞、红楠、栲树和乌桕的叶片气孔导度，但显著增加了除红楠外其余 5 种树种叶片的胞间 CO_2 浓度($P < 0.05$)。此外，长期风胁迫还显著降低了无患子、栲树和弗栎叶片的水分利用效率($P < 0.05$)，但对女贞、红楠和乌桕的没有显著影响(图 2)。因此，在强风环境下，海防林树种的光合作用普遍受到抑制，且对乌桕、女贞等光合能力较强树种的抑制作用尤为明显，但未显著降低其叶片水分利用效率。

2.3 对枝条抗拉强度的影响

在 6 种海防林树种中，正常风速区的女贞枝条具有最大的极限荷载量，平均达到 55.898 kg，无

患子、红楠、乌桕和弗栎次之，栲树的最低，仅 27.308 kg，红楠、乌桕和弗栎的相近。在长期风胁迫下，无患子、红楠、栲树和弗栎枝条的极限荷载量均显著增加($P < 0.05$)，女贞和乌桕的有增加但未达显著水平。长期风胁迫显著增加了女贞、无患子、红楠和栲树枝条的弹性模量($P < 0.05$)，但对乌桕和弗栎的无显著影响(图 3)。

2.4 海防林枝条抗拉强度与直径的关系

6 种海防林树种的枝条极限荷载量与枝条直径均存在显著的正相关关系，枝条极限荷载量随直径增大而显著增加($P < 0.05$)。红楠的枝条抗性与直径的正相关性(R^2)最强，而女贞的最弱。长期风胁迫增强了 6 种海防林树种枝条极限荷载量与枝条直径的正相关性，其中栲树的增幅最大，而乌桕的最小。处于长期风胁迫环境中时，林木枝条的抗拉强度增强(表 2，图 4)。

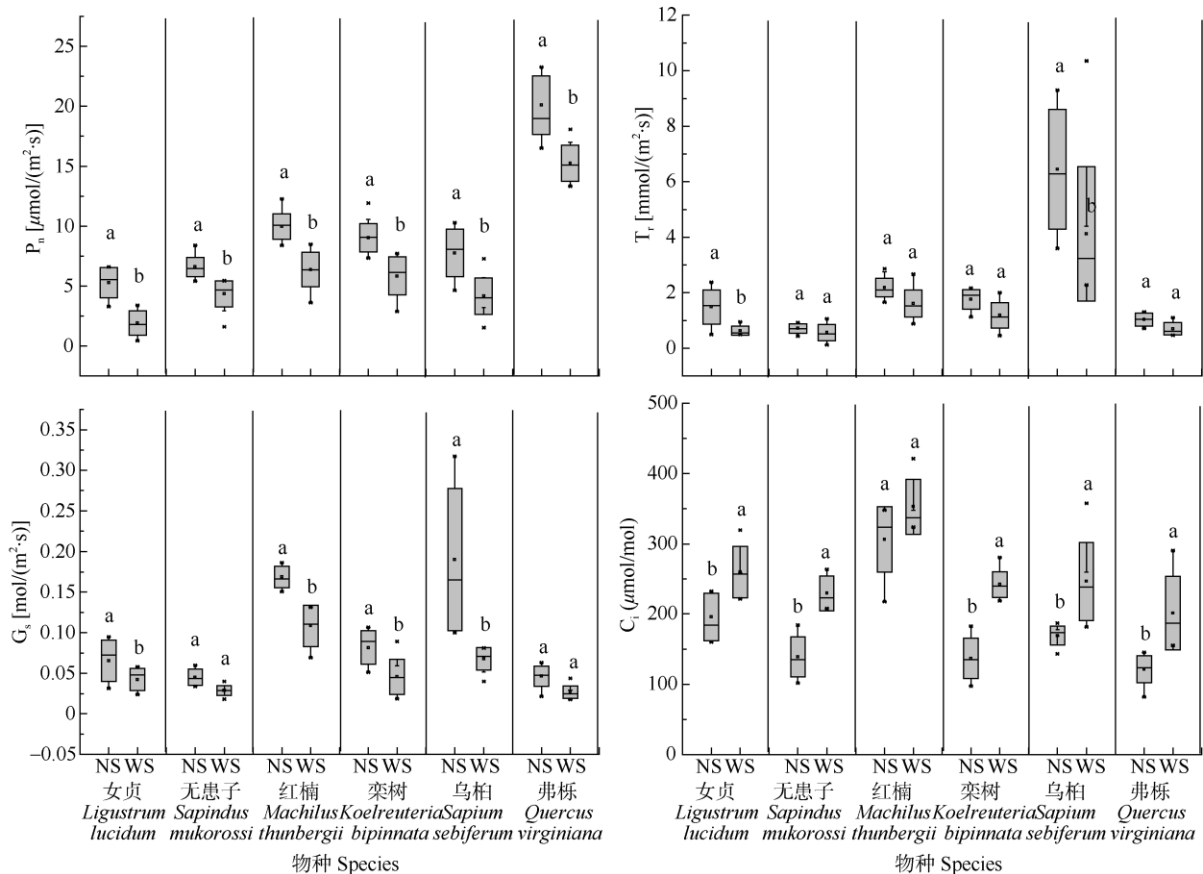


图 1 长期风胁迫对海防林树种叶片光合特征的影响。 P_n : 叶片净光合速率; T_r : 蒸腾速率; G_s : 气孔导度; C_i : 胞间 CO_2 浓度。 NS: 对照; WS: 风胁迫。同一物种柱上不同字母表示显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 1 Effect of long-term wind stress on the leaf photosynthetic characteristics of shelterbelt tree species. P_n : Net photosynthetic rate; T_r : Transpiration rate; G_s : Stomatal conductance; C_i : Intercellular CO_2 concentration. NS: Control; WS: Wind stress. Different letters upon column of the same species indicate significant differences at 0.05 level.

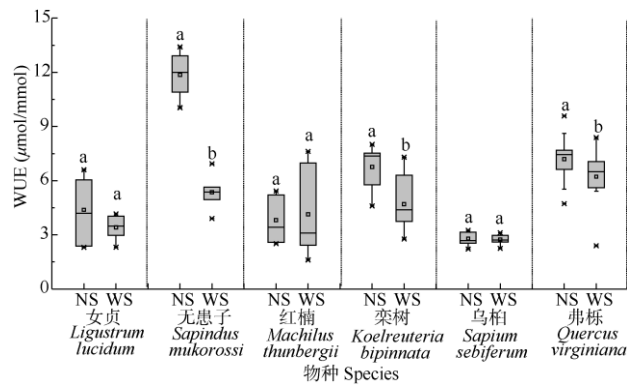


图 2 长期风胁迫对海防林树种叶片水分利用效率的影响。WUE: 水分利用效率; NS: 对照; WS: 风胁迫。同一物种柱上不同字母表示显著差异($P < 0.05$)。
 Fig. 2 Effects of long-term wind stress on the leaf water use efficiency of shelterbelt tree species. WUE: Water use efficiency. NS: Control; WS: Wind stress. Different letters upon column of the same species indicate significant differences at 0.05 level.

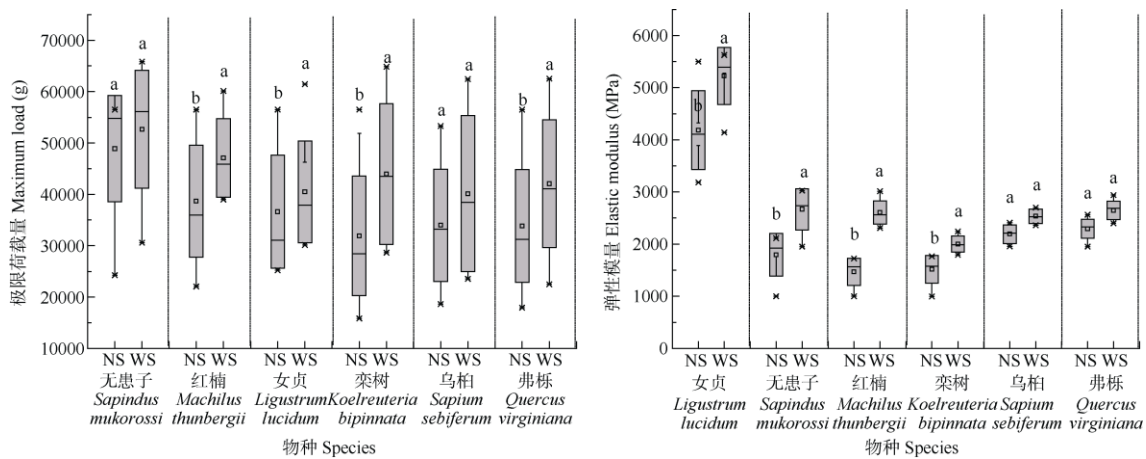


图 3 长期风胁迫对海防林树种枝条极限荷载量和弹性模量的影响。NS: 对照; WS: 风胁迫。同一物种柱上不同字母表示显著差异($P < 0.05$)。
 Fig. 3 Effect of long-term wind stress on maximum load of branches and elastic modulus of shelterbelt tree species. NS:; WS: Wind stress. Different letters upon column of the same species indicate significant differences at 0.05 level.

表 2 防护林树种枝条直径和极限荷载量的相关系数

Table 2 Correlation efficient between branch diameter and maximum load of shelterbelt tree species

植物 Species	对照 Control (NS)		风胁迫 Wind stress (WS)	
	R^2	P	R^2	P
女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	0.6048	<0.05	0.6698	<0.05
无患子 <i>Sapindus mukorossi</i>	0.7144	<0.01	0.7636	<0.01
红楠 <i>Mschilus thunbergii</i>	0.8238	<0.01	0.8669	<0.01
栾树 <i>Koelreuteria bipinnata</i>	0.6326	<0.01	0.7064	<0.01
乌桕 <i>Sapium sebiferum</i>	0.7939	<0.01	0.8194	<0.01
弗栎 <i>Quercus virginiana</i>	0.7329	<0.01	0.7741	<0.01

3 结论和讨论

树木在异质性环境中经过自然选择和长期适应, 在形态、生理生化特征等方面会产生变异, 因此叶片形态结构和光合特征的改变能够反映树木对外界不同选择压力的响应机制和适应策略^[16-19]。

本研究结果表明, 在长期风胁迫下女贞、无患子、红楠、栾树和弗栎的叶长和叶面积显著减小, 女贞、无患子和栾树的叶宽显著减少, 说明叶面积减小是阔叶树种应对长期风胁迫的适应性策略之一, 这可以显著减少叶片对风的受力面积, 进而减轻风的危害, 这与前人^[20-21]的研究结果基本相同。乌桕的叶

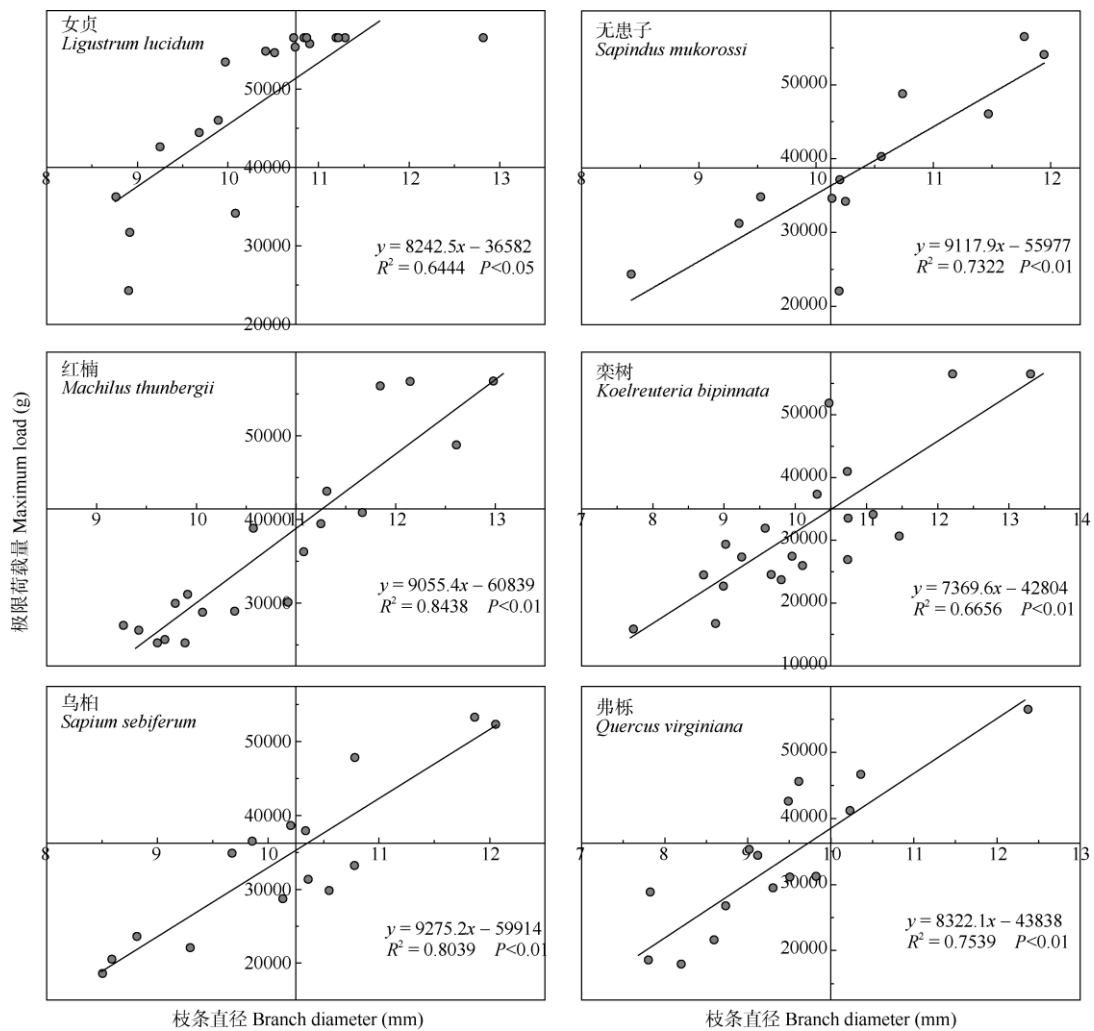


图 4 海防林树种枝条直径与最大载荷的关系

Fig. 4 Relationship between branch diameter and maximum load of shelterbelt tree species

长、叶宽和叶面积均没有显著变化, 但仍有下降的趋势, 说明这 6 种海防林树种中, 乌桕对强风的适应能力相对最强。叶片分形指数(LFD)是叶片形状的重要指标, LFD 越高, 说明叶片边缘的锯齿更多或更深, 即增大了叶片的周长但减少了叶片面积, 这样能更好地适应风胁迫^[21]。本研究结果表明, 女贞的 LFD 在长期风胁迫下显著升高, 说明其对风的适应性在一定程度上得到了进化性增强; 但红楠和栾树的 LFD 显著降低, 说明在应对强风胁迫时可能采取了与女贞相反的环境适应性策略, 其机理还需要继续研究。

光合作用在一定程度上体现了植物的水分利用特征, 弱风通常会增加叶片净光合速率和蒸腾速率, 但强风容易引起叶片气孔逐渐关闭, 进而降低叶片净光合速率和蒸腾速率, 植物的水分利用效率因此而降低^[15,23-24]。本研究结果表明, 长期风胁迫

对 6 种海防林树种叶片的净光合速率产生了显著的抑制作用, 以乌桕和弗栎的最强; 对蒸腾作用的影响稍弱, 只显著降低了女贞和乌桕叶片的蒸腾速率, 这说明女贞和乌桕在遭遇强风时会先采取关闭气孔(气孔导度降低), 提升胞间 CO_2 浓度, 减少蒸腾的策略, 以取得更高的水分利用效率, 这点也在乌桕和女贞叶片水分效率在长期风胁迫下没有发生显著变化中得到验证, 这与蔡锡安等^[25]的研究结果一致。这种躲避型策略有利于植株在长期风胁迫环境中获得生存优势, 与我们推断的乌桕抗风能力强的观点是一致的。比较而言, 其余 4 种植物在强风胁迫下可能会丢失更多的水分导致光合速率下降, 这不利于植物在逆境中生存。

植物枝干受力特征差异会逐步造成林木树冠生长不对称, 枝干弯曲, 甚至造成树木永久性内部生理损伤, 进而会对树木的生理机能产生影响, 因

此了解枝条的力学特性对于理解林木抗风性有重要作用^[26-27]。枝条极限荷载量反映树木枝条在强风环境中的适应性和抗性,对于选择海防林林带边缘有强抗风性树种具有重要的参考价值^[28]。本研究选择的 6 种海防林树种中,女贞枝条具有最大的极限荷载量,无患子和红楠次之,栾树的最低,说明女贞在受到强风的物理性刺激时能更好地保持枝条的完整度。此外,在长期风胁迫下,无患子、红楠、栾树和弗栎枝条极限荷载量和弹性模量均显著增加,女贞和乌桕枝条极限荷载量有增加趋势,女贞枝条的弹性模量显著增加,这说明长期风胁迫增强了林木枝条的抗性,这可能与枝条内部结构性物质含量变化有关^[29],还有待于深入研究。与乌桕对长期风胁迫的躲避型策略不同,无患子等树种增强枝条抗性更多是一种忍受型策略,这两种策略的进化和权衡使用可提高林木面对长期风胁迫时的适应能力^[30]。因此,在海防林的经营管理中,可以根据各树种的生长速度结合其抗风能力合理确定经营目标,提高生长速度快且枝条抗风性强的树种比例,以利于更好地发挥海防林的防风功能。

本研究通过分析沿海生境 6 种海防林树种在长期风胁迫下的叶片形态、光合特征以及枝条抗性的变化特征,比较了应对强风胁迫时的响应特征和适应策略。结果表明,长期风胁迫会导致海防林树种光合能力下降,树木个体一般通过减小叶面积以及增强枝条抗性等特征来应对这种胁迫。不同树种在应对风胁迫时会采取躲避型策略(如乌桕)和(或)忍受型策略(如无患子)以增强它们在胁迫环境中的适应能力。研究结果能为不同海岸距离梯度上海防林树种的配置提供借鉴,同时也有助于增强对植物适风性生理生态响应特征的理解。在今后的海防林经营中,可优先考虑女贞、红楠和乌桕等防护林树种用于长期受强风胁迫区域的防护林营造和修复。本研究的不足在于未能在更多的风速梯度上比较树种的风胁迫响应特征,也未能在生理生化层面上对枝条抗性增强进行机理性研究,后续将继续开展相关研究。

参考文献

- [1] SU H L, DONG G H, WANG M, et al. Analysis on main characteristics and causes of landfall typhoons in recent 70 years [J]. *Environ Sci Manage*, 2020, 45(5): 128–131.
宿海良, 东高红, 王猛, 等. 1949 年—2018 年登陆台风的主要特征及灾害成因分析研究 [J]. *环境科学与管理*, 2020, 45(5): 128–131.
- [2] JAFFE M J. Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation [J]. *Planta*, 1973, 114(2): 143–157. doi: 10.1007/BF00387472.
- [3] CHEHAB E W, EICH E, BRAAM J. Thigmomorphogenesis: A complex plant response to mechano-stimulation [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(1): 43–56. doi: 10.1093/jxb/em315.
- [4] PRUYN M L, EWERS III B J, TELEWSKI F W. Thigmomorphogenesis: Changes in the morphology and mechanical properties of two *Populus* hybrids in response to mechanical perturbation [J]. *Tree Physiol*, 2000, 20(8): 535–540. doi: 10.1093/treephys/20.8.535.
- [5] VOGEL S. Leaves in the lowest and highest winds: Temperature, force and shape [J]. *New Phytol*, 2009, 183(1): 13–26. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02854.x.
- [6] PAZ H, VEGA-RAMOS F, ARREOLA-VILLA F. Understanding hurricane resistance and resilience in tropical dry forest trees: A functional traits approach [J]. *For Ecol Manage*, 2018, 426: 115–122. doi: 10.1016/j.foreco.2018.03.052.
- [7] YANG M, DÉFOSSEZ P, DUPONT S. A root-to-foilage tree dynamic model for gusty winds during windstorm conditions [J]. *Agric For Meteorol*, 2020, 287: 107949. doi: 10.1016/j.agrformet.2020.107949.
- [8] GULIMIRE REZI, ZHAO X Y, YUAN H. Leaf anatomical structure of *Zygophyllum xanthoxylum* under chronic high wind [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2012, 32(10): 2047–2052. doi: 10.3969/j.issn.1000-4025.2012.10.018.
古力米热 热孜, 赵晓英, 原慧. 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. doi: 10.3969/j.issn.1000-4025.2012.10.018.
- [9] ZHAO H L, HE Y H, YUE G Y, et al. Effects of wind blow and sand burial on the seedling growth and photosynthetic and transpiration rates of desert plants [J]. *Chin J Ecol*, 2010, 29(3): 413–419. doi: 10.13292/j.1000-4890.2010.0066.
赵哈林, 何玉惠, 岳广阳, 等. 风吹、沙埋对沙地植物幼苗生长和光合蒸腾特性的影响 [J]. *生态学杂志*, 2010, 29(3): 413–419. doi: 10.13292/j.1000-4890.2010.0066.
- [10] WU T G, ZHANG P, ZHANG L, et al. Morphological response of eight *Quercus* species to simulated wind load [J]. *PLoS One*, 2016, 11(9): e0163613. doi: 10.1371/journal.pone.0163613.
- [11] LAUGHLIN D C. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly [J]. *J Ecol*, 2014, 102(1): 186–193. doi: 10.1111/1365-2745.12187.
- [12] READ Q D, MOORHEAD L C, SWENSON N G, et al. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species [J]. *Funct Ecol*, 2014, 28(1): 37–45. doi: 10.1111/1365-2435.12162.

- [13] MURREN C J, PIGLIUCCI M. Morphological responses to simulated wind in the genus *Brassica* (Brassicaceae): Allopolyploids and their parental species [J]. *Amer J Bot*, 2005, 92(5): 810–818. doi: 10.3732/ajb.92.5.810.
- [14] SHAO C P, CHEN Y J, LIN J Z. Wind induced deformation and vibration of a *Platanus acerifolia* leaf [J]. *Acta Mech Sin*, 2012, 28(3): 583–594. doi: 10.1007/s10409-012-0074-y.
- [15] SMITH V C, ENNOS A R. The effects of air flow and stem flexure on the mechanical and hydraulic properties of the stems of sunflowers *Helianthus annuus* L. [J]. *J Exp Bot*, 2003, 54(383): 845–849. doi: 10.1093/jxb/erg068.
- [16] ANTEN N P R, ALCALÁ-HERRERA R, SCHIEVING F, et al. Wind and mechanical stimuli differentially affect leaf traits in *Plantago major* [J]. *New Phytol*, 2010, 188(2): 554–564. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03379.x.
- [17] ONODA Y, SCHIEVING F, ANTEN N P R. Effects of light and nutrient availability on leaf mechanical properties of *Plantago major*: A conceptual approach [J]. *Ann Bot*, 2008, 101(5): 727–736. doi: 10.1093/aob/mcn013.
- [18] ASNER G P, KNAPP D E, ANDERSON C B, et al. Large-scale climatic and geophysical controls on the leaf economics spectrum [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113(28): 4043–4051. doi: 10.1073/pnas.1604863113.
- [19] KEENAN T F, NIINEMETS Ü. Global leaf trait estimates biased due to plasticity in the shade [J]. *Nat Plants*, 2016, 3: 16201. doi: 10.1038/nplants.2016.201.
- [20] TELEWSKI F W. Is windswept tree growth negative thigmotropism? [J]. *Plant Sci*, 2012, 184: 20–28. doi: 10.1016/j.plantsci.2011.12.001.
- [21] NAN J, ZHAO X Y, YU B F. The effect of simulated chronic high wind on the phenotype of *Salsola arbuscula* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, 32(20): 6354–6360. doi: 10.5846/stxb201201160099.
南江, 赵晓英, 余保峰. 模拟长期大风对木本猪毛菜表观特征的影响 [J]. *生态学报*, 2012, 32(20): 6354–6360. doi: 10.5846/stxb201201160099.
- [22] NICOTRA A B, COSGROVE M J, COWLING A, et al. Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species [J]. *Oecologia*, 2008, 154(4): 625–635. doi: 10.1007/s00442-007-0865-1.
- [23] SCHYMANSKI S J, OR D. Wind increases leaf water use efficiency [J]. *Plant Cell Environ*, 2016, 39(7): 1448–1459. doi: 10.1111/pce.12700.
- [24] ZOU W T, WANG Y J, CAO Z, et al. Effects of heavy metal pollution on photosynthetic characteristics and heavy metal contents in forage leaves under different planting patterns [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2021, 29(1): 31–40. doi: 10.11926/jtsb.4244.
邹文桐, 王艳君, 曹智, 等. 不同种植模式下重金属污染对牧草叶片光合特性和重金属含量的影响 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2021, 29(1): 31–40. doi: 10.11926/jtsb.4244.
- [25] CAI X A, RAO X Q, LIU Z F, et al. Effects of shading on leaf morphology, photosynthetic characteristics, and growth of *Ilex asprella* [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2020, 28(1): 25–34. doi: 10.11926/jtsb.4077.
蔡锡安, 饶兴权, 刘占锋, 等. 遮荫处理对梅叶冬青叶片形态、光合特性和生长的影响 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2020, 28(1): 25–34. doi: 10.11926/jtsb.4077.
- [26] ZUO Z Y, GERILE, CHANG Y S, et al. 6 kinds of native plants in central and western Inner Mongolia branch tensile mechanical properties [J]. *J Inner Mongolia Agric Univ (Nat Sci)*, 2015, 36(4): 55–60. doi: 10.16853/j.cnki.1009-3575.2015.04.010.
左志严, 格日乐, 常玉山, 等. 内蒙古中西部 6 种乡土植物枝条抗拉力学特性 [J]. *内蒙古农业大学学报(自然科学版)*, 2015, 36(4): 55–60. doi: 10.16853/j.cnki.1009-3575.2015.04.010.
- [27] GERILE, WURENTUYA, ZUO Z Y. Study on biomechanics characteristics and influencing factors of 4 kinds of plant branches and roots [J]. *J Inner Mongolia Agric Univ (Nat Sci)*, 2015, 36(1): 46–54. doi: 10.16853/j.cnki.1009-3575.2015.01.010.
格日乐, 乌仁图雅, 左志严. 4 种植物枝条与根系生物力学特性及其影响因素研究 [J]. *内蒙古农业大学学报(自然科学版)*, 2015, 36(1): 46–54. doi: 10.16853/j.cnki.1009-3575.2015.01.010.
- [28] GERILE, SI Q, LIU J Y. Branches tensile mechanical characteristics and the influencing factors of six plant species in Inner Mongolia [J]. *J Desert Res*, 2013, 33(5): 1333–1339. doi: 10.7522/j.issn.1000-694X.2013.00196.
格日乐, 斯琴, 刘俊宇. 6 种防风植物枝条生物力学特性及影响因素 [J]. *中国沙漠*, 2013, 33(5): 1333–1339. doi: 10.7522/j.issn.1000-694X.2013.00196.
- [29] CROOK M J, ENNOS A R. Stem and root characteristics associated with lodging resistance in four winter wheat cultivars [J]. *J Agric Sci*, 1994, 123(2): 167–174. doi: 10.1017/S0021859600068428.
- [30] SUN Y, WANG J Y, ZHANG H, et al. Variation in needle stoichiometric characters of *Pinus thunbergii* along a coastal-inland gradient [J]. *Chin J Ecol*, 2019, 38(6): 1662–1668. doi: 10.13292/j.1000-4890.2019.06.013.
孙阳, 王晶媛, 张慧, 等. 海岸梯度上黑松针叶化学计量特征的变化规律 [J]. *生态学杂志*, 2019, 38(6): 1662–1668. doi: 10.13292/j.1000-4890.201906.013.