环境异质性对潜在粮食作物沙米表型变异的影响

尹成亮^{①②}, 赵杰才^①, 胡进玲^①, 钱朝菊^①, 谢忠奎^①, 陈国雄^①, 燕霞^{③*}, 马小飞^{①*}

① 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 甘肃省寒区旱区逆境生理与生态重点实验室, 兰州 730000;

② 中国科学院大学, 北京 100049;

③ 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 中国科学院内陆河流域生态水文重点实验室, 兰州 730000

* 联系人, E-mail: maxiaofei@lzb.ac.cn; yanxia@lzb.ac.cn

收稿日期: 2016-06-09; 接受日期: 2016-08-29; 网络发表日期: 2016-10-26

国家重点基础研究发展计划(批准号: 2016YFC0500903)、国家自然科学基金(批准号: 31500266)、中国科学院“百人计划”(批准号: 29Y127E71)和甘肃省科技支撑计划项目(批准号: 1604NKCA049)资助

摘要 沙米(*Agriophyllum squarrosum*)是广布于我国温带沙漠流动沙丘上的一年生先锋植物, 具有很高的生态农业价值. 因其长期适应不同沙漠环境的水热异质性, 可能造成群体间生态适应表型的遗传分化, 然而截止目前, 鲜有对其进行系统性研究的报道. 本研究运用同质园实验, 调查了采集自不同种源的26个沙米群体的生长生殖特征, 统计分析了包括植株高度、茎直径、基部分枝长、地上生物量、收获种子重量和种子粒径等重要生态农艺性状的变异模式及其与原产地生态环境因子的关系. 结果表明, 沙米表型性状呈现出以纬度变异为主的梯度变异模式, 除种子粒径外, 其他表型呈现出南部群组大于北部群组. 南部群组趋向营养生长, 而北部群组更倾向生殖生长. 利用Canoco软件的RDA分析调查了沙米表型与19个生态气象因子之间的关系, 发现北部群组表型与降雨量相关性大, 而南部群组表型随温度变化明显, 说明不同群组的生长特性与物质分配具有一定的局域适应性和遗传差异, 这为理解沙生植物适应环境异质性的生态遗传基础提供了重要数据, 同时可为沙米的引种驯化提供重要种质资源和评估方法.

关键词 沙米, 同质园实验, RDA分析, 物种驯化

气候是导致生物进化的重要因素, 其中温度和降水是最重要的两个影响因子^[1]. 温度对植物的生长存在显著的影响, 而水分的异质性也能显著影响植物的形态特征^[2], 进而影响植物的生物量和生物量分配格局. 植物的某些表型性状最易改变, 例如, 植物的大小和营养器官的大小等在不同居群间存在显著分化^[3]. 植物通常采取不同形态策略来达到其最大适合度, 进而通过调整资源分配、形态特征来影响植物的居群

动态.

种子是植物最重要的繁殖器官, 对植物的繁殖投入来说, 种子输出存在大小与数量之间的权衡^[4], 定量分析植物种子的数量特征, 是深入研究植物适应与进化的基础^[5]. 而生物量则是度量生物营养生长及居群在群落中的地位和作用的一个重要指标^[6]. 植物往往通过调节营养生长与繁殖生长之间的资源分配比率, 即生殖分配^[7], 来提高适合度以适应环境的变化, 这种

引用格式: 尹成亮, 赵杰才, 胡进玲, 等. 环境异质性对潜在粮食作物沙米表型变异的影响. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 1324–1335
Yin C L, Zhao J C, Hu J L, et al. Phenotypic variation of a potential food crop, *Agriophyllum squarrosum*, impacted by environmental heterogeneity. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 1324–1335, doi: [10.1360/N052015-00294](https://doi.org/10.1360/N052015-00294)

现象也在很多一年生植物中普遍存在^[8]. 生殖分配既受个体大小制约, 同时也受光照、水分等环境因子的影响^[9], 研究发现, 植物的繁殖分配与个体大小之间可能存在负相关^[5].

植物的特定表型是其基因型与环境共同作用的结果, 为了检测居群间表型差异是否为表型可塑性的局域适应(local adaptation)结果, 通常会进行同质园实验(common garden experiment), 即将不同生境居群的个体引种栽植在同一园地, 保持其生境一致性, 剔除表型变异中的环境因素而单独考察遗传因素的效应. 如果形态差异经同质园栽培后仍然存在, 则可以认定这种差异为遗传分化的结果^[10], 因而通过同质园实验获得的形态学或表型性状常作为检测遗传变异最可靠的方法.

沙米(*Agriophyllum squarrosum*), 学名沙蓬, 属于藜科沙蓬属植物, 在我国广泛分布于西北、华北和东北地区的荒漠带, 是流动沙丘半流动沙丘或河岸沙地植被的固沙先锋植物. 它是一年生草本, 植株高50~75 cm. 叶片幼嫩期时有明显白色柔毛, 干枯后叶尖成刺状. 下部枝条可平铺地面, 中上部枝条短而紧凑, 成熟株体呈“馒头状”. 种子盘状扁圆形, 落粒后再生性强. 由于长期适应沙漠环境, 沙米在生理、生化、形态结构和细胞组织等方面形成了自身独特的生态型, 在沙丘上容易定居, 生长快, 集中连片分布^[11]. 沙米还是一种优良的饲用植物, 骆驼(*Camelus bactrianus*)、山羊(*Capra aegagrus hircus*)和绵羊(*Ovis aries*)都喜食其幼嫩茎叶. 此外, 沙米籽作为我国传统的野生特产食品之一, 有着很长的药用及食用历史. 中医认为野生沙米籽是天然的减肥食品, 更是心脑血管疾病、肾脏功能减退、糖尿病人的理想食品^[12]. 食用沙米籽可降低血脂, 健脾胃, 促进消化, 改善微循环, 增强免疫力. 蒙医认为沙米有祛疫, 清热, 解毒, 利尿之功能^[12,13]. 现代研究表明, 沙米籽富含蛋白质(21.59%~25.5%)^[14,15]、脂肪(7.7%~11.8%)^[12,16]、碳水化合物(32.5%~51.2%)和纤维素(4.9%~14.9%)^[17], 另外还含有绿原酸^[18]、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、异黄酮、皂苷和生物碱等对人体有益的生理活性物质, 以及钙、镁、铁、锌、硒等微量元素^[19], 是一种天然的高级营养食品^[12,15,20]. 目前, 沙米作为特色食品已走上高档宴席, 随绿色食品的兴起, 对沙米种子的需求不断增大.

2015年1月19日, 联合国粮食及农业组织(Food and

Agriculture Organization of the United Nations, FAO)发布的题为《应对气候变化: 粮食和农业遗传资源的作用》的报告称, 气候变化背景下, 养活世界人口需要适应力更强的粮食作物, 因此应大力筛选和识别能够适应气候变化的小作物和野生物种(<http://www.fao.org/3/a-i3866e.pdf>). 在众多野生资源中, 沙米因其营养价值高和生态适应范围广, 极具被驯化成粮食作物的潜力^[17]. 然而, 以往的研究局限于少量分布区内有限的研究样本^[21], 主要注重其生物学调查^[22]、生物量特征^[23]、生理生态学特性^[24,25]、种子库^[26]与种子萌发特征^[27~29]等, 难以客观、全面地反映其自然变异式样和趋势. 不同种源沙米是否存在显著表型差异, 其营养生长和繁殖特性受哪些环境因素调控, 这些问题尚不清楚.

本课题组前期对沙米自然群体的遗传多样性调查发现, 沙米具有较高的遗传多样性和遗传结构, 这为沙米的引种驯化提供了初步遗传学评估^[30]. 一般来讲, 母体所经受的环境胁迫会影响其子代的生长、发育和生理等特征^[31]. 因而在沙米的引种驯化中, 为了评估野生种质资源的遗传差异, 研究沙米植物的自然表型变异特征与环境异质性的关系, 选取了不同种源分布区的多个居群, 开展同质园栽培实验以剔除环境因素的影响, 全面深入分析了沙米野生种质资源的表型变异模式及其种源环境气象因子的相关性. 这一研究, 可为认识沙米表型结构对气候变化的响应提供重要依据. 同时, 利用同质种植园结合种源原地环境因子研究, 不仅可探索一种评估野生资源对气候适应潜力的方法, 也可对野生资源植物的生态适应遗传机理及引种驯化提供理论支撑.

1 材料与方法

1.1 同质园种植区概况

同质种植园设在宁夏中卫市境内的中国科学院沙坡头沙漠研究实验站水分场(37°27' 52.434" N, 105°1' 2.9712" E). 海拔1339 m, 年均气温10.0℃, 低温极值为-25.1℃, 高温极值为38.1℃, 年均降水量为180.2 mm, 且降水主要集中在5~9月份. 植物生长季节潜在蒸腾量为3000 mm. 土壤基质为松散贫瘠的流沙, 沙层稳定含水量为2%~3%. 植被盖度为1%左右, 天然植被以花棒(*Hedysarum scoparium*)和沙米(*A. squarrosum*)等为主, 属于典型的草原化荒漠地带^[32].

1.2 实验材料

供试沙米种子于2013年秋季采自其基本分布区的26个不同地点的野生居群, 地理上可明显分为南北两部分(图1和表1)。每个居群随机选10株收集种子, 任意两株之间间隔至少30 m, 种子样品带回保存于4℃冷房。

根据野生沙米的生长周期, 于2014年4月在沙坡头水分场(SPTSFC)进行同质园实验。同质园中沙米立地条件(土壤类型、坡度、气候和水文等)一致, 生长环境相同。同时为排除地下种子库对沙米不同群体的影响, 在播种前, 首先将用于种质圃的所有基因型种

子(每个居群10个基因型)在日光温室中用营养钵处理一周左右至萌发出幼苗然后依据前期的沙米遗传学数据^[30]将26个居群体划分为南北两个群组移栽至野外同质园, 两个群组间隔2 m, 群组内每个样方(Plot)大小为0.7 m×0.5 m, 共计260个样方。为进行人工管理及尽量消除原生地与同质园的环境差异, 移栽之后每个样方附近均安装滴灌系统补充灌溉, 沙蓬虽然是抗旱植物, 但对水分要求较高, 苗期需20天浅灌一次^[33]。当植株形态建成基本完成之后, 尽可能不再补充水。同时进行锄草等人工管理, 保证同质园内沙米的生长环境一致, 减少实验的随机误差。

表1 26个沙米居群的地理位置, 每一个群组种植10个基因型, 每个居群最终收获5~10个基因型个体

	居群代码	采集地点	地点简写	东经(E)	北纬(N)	收获个体数
南部群组						
	1	铁盖乡	TGX	100.569°	36.167°	9
	2	都兰	DL	98.124°	36.306°	8
	3	景泰	JT	104.147°	37.367°	10
	4	沙坡头水分场	SPTSFC	105.017°	37.465°	5
	5	额托克	ETK	107.523°	38.168°	9
	6	乌审旗	WS	108.770°	38.493°	10
	7	民勤岔河子	MQCHZ	102.990°	38.758°	6
	8	阿拉善	ALS	105.371°	38.760°	6
	9	庙庙湖	MMH	106.782°	38.870°	8
	10	阿右旗马山井	AYQMSJ	101.680°	39.250°	10
	11	阿右旗铁矿	AYQTK	101.688°	39.276°	10
	12	临泽板桥镇直河	LZBQZZH	100.351°	39.288°	10
	13	鸣沙山	MSS	94.653°	40.095°	9
	14	响沙湾	XSW	109.963°	40.2414°	10
	15	磴口	DK	106.994°	40.378°	10
	16	杭锦旗赫猫图	HJQHMT	108.247°	40.779°	7
北部群组						
	17	多伦	DLXN	116.465°	42.156°	10
	18	沙窝头	DLSWT	116.489°	42.355°	9
	19	浩来呼热	HLWR	116.357°	42.830°	10
	20	阿尔乡	AEX	122.428°	42.868°	10
	21	乌兰傲都	WLADZN	119.663°	42.992°	10
	22	奈曼旗	NMQ	120.415°	43.017°	10
	23	乌日图	WRT	116.064°	43.112°	9
	24	克什克腾	KSKTQX	117.580°	43.175°	10
	25	翁牛特	WNTQ	118.600°	43.235°	10
	26	大林	Dalin	122.843°	43.709°	10
共计						225

图1 沙米种子采集来源的26个居群地点

居群数字是按照纬度排列的, 数字代号见表1. 红色实心圆代表北部区域群组, 绿色实心方框代表南部区域群组

1.3 植株收获与种子收集

2014年秋季种子成熟时期, 用钢卷尺实测沙米植株高度(plant height, PH; cm)、茎直径(stem diameter, STD; cm)和基部分枝长(basal branch length, BBL; cm)等表型性状. 去除植株根后, 用感量为0.01的电子天平称取地上生物量(above-ground biomass, AGB; g), 同时将植株置于牛皮纸信封袋里带回实验室. 人工用直径为2.0, 1.0, 0.5, 0.125, 0.1 mm的筛子将沙米种子分级处理干净后用天平称取收获种子重量(seed weight, SW; g). 沙米种子粒径(seed diameter, SED; mm)大小测定采用数码照相法, 随机选择10粒完整沙米种子, 均匀置于标准方格纸上, 使用数码照相机拍照, 用photoshop 10.0测量种子的粒径. 对植株高度、茎直径、基部分枝长、地上生物量、收获种子重量和种子粒径等生态农艺性状分别进行群组统计.

1.4 数据统计分析

从WorldClim数据库(<http://www.worldclim.org/>; Hijmans et al., 2005)下载1950~2000年的2.5 arcmin分辨率的19个生态气象因子底图, 利用DIVA-GIS7.5导出各样点相对应的19个生态气象因子数据资料(表2); 运用生态学多元数据排序分析软件Canoco 4.5进行相关性分析作图, 首先对物种的所有表型数据进行DCA分析, 来选择RDA分析或者CCA分析^[34], 然后对各植株表型特征间及其与环境因子间的相关性进行分析.

生殖分配(reproductive allocation)用繁殖器官生物

量/植株总生物量^[35]来估测. 群组间参数显著性检验通过SPSS 11.5软件(SPSS Inc., 美国)完成, 以 $P \leq 0.05$ 为显著差异, 部分作图利用R Package 3.1.3来完成.

2 结果

2.1 沙米不同群体的表型特征

实验以同质园沙坡头水分场种植的沙米(*A. squarrosus*)作为研究对象. 每个居群收获5~10个个体(表1), 共获得6个表型的数据(图2). 经过统计分析, 沙米植株最高的居群为本地种群即沙坡头水分场居群((64.9 ± 6.79) cm), 最矮的居群为北部群组的沙窝头居群((21.82 ± 2.41) cm)(图2A); 种重最重的居群为民勤岔河子居群, 平均单株种子产量可达(3.04 ± 1.76) g, 种重最轻居群为采自柴达木盆地的都兰(DL)居群((0.35 ± 0.063) g)(图2B); 茎直径最粗居群为沙坡头水分场居群((0.53 ± 0.037) cm), 最细居群为临泽板桥镇直河居群((0.19 ± 0.025) cm)(图2C); 基部分枝最长居群为沙坡头水分场居群((40.94 ± 2.41) cm), 最短居群为沙窝头居群((14.38 ± 2.25) cm)(图2D); 地上生物量最大居群为沙坡头水分场居群((84 ± 34.19) g), 最小居群为乌兰傲都居群((4.8 ± 0.83) g)(图2E); 沙米种子扁平, 粒径最大居群为克什克腾居群((2.13 ± 0.0285) mm), 最小居群为磴口(DK)居群((1.51 ± 0.029) mm)(图2F).

一个有趣的现象是, 种重最重居群民勤岔河子的种源距离沙坡头水分场居群种源很近, 第二小种子粒

表 2 19个气象因子描述列表

编号	描述
bio_1	年平均温度(annual mean temperature, AMT)
bio_2	昼夜温差月均值(mean monthly temperature range, MMTR)
bio_3	等温性(isothermality, I) (bio2/bio7)(*100)
bio_4	温度季节性变化标准差(temperature seasonality, TS) (STD*100)
bio_5	最暖月最高温(max temperature of warmest month, MATWM)
bio_6	最冷月最低温(min temperature of coldest month, MITCM)
bio_7	年均温变化范围(temperature annual range, TAR) (5-6)
bio_8	最湿季度平均温度(mean temperature of wettest quarter, MTWEQ)
bio_9	最干季度平均温度(mean temperature of driest quarter, MTDQ)
bio_10	最暖季度平均温度(mean temperature of warmest quarter, MTWAQ)
bio_11	最冷季度平均温度(mean temperature of coldest quarter, MTCQ)
bio_12	年均降水量(annual precipitation, AP)
bio_13	最湿月降水量(precipitation of wettest month, PWM)
bio_14	最干月降水量(precipitation of driest month, PDM)
bio_15	降水量变异系数(precipitation seasonality (CV), PS)
bio_16	最湿季度降水量(precipitation of wettest quarter, PWEQ)
bio_17	最干季度降水量(precipitation of driest quarter, PDQ)
bio_18	最暖季度降水量(precipitation of warmest quarter, PWAQ)
bio_19	最冷季度平均降雨量(precipitation of coldest quarter, PCQ)

径居群是沙坡头水分场居群. 综上, 沙米种子粒径在沙坡头水分场居群表现出接近最小值, 其他测量的表型性状在沙坡头水分场居群处于最大值或接近最大值.

2.2 南北群组沙米表型性状分异

从图3可以看出, 南部群组的植株高度、收获种子重量、茎直径、基部分枝长和地上生物量大于北部群组(图3A~E), 而北部群组的沙米种子粒径较南部群组大(图3F). 其中植株高度、收获种子重量、茎直径、基部分枝长和地上生物量这5个表型性状表现出趋同的现象, 互相之间呈正相关关系. 而与种子粒径则表现出趋异的现象, 呈负相关关系. 同时由表3可知, 除茎直径差异不显著外, 其他5个表型在南北两个群组中都存在一定差异(表3). 通过不同群组的表型性状可以看出南部群组的沙米具有较高的营养生长, 而北部群组沙米单粒种子的繁殖结实好.

变异系数是衡量性状表现差异程度和变异范围的量. 通过进一步分析发现, 6个表型变异系数中除基部分枝长和种子粒径外都表现为南部群组大于北部群

组(表3), 说明南部群组沙米生长分异程度大于北部群组, 具有较高的种源异质性.

2.3 表型性状与环境因子的相关性

为了更好地筛选优良农艺性状, 需要知道这些表型变异与种源当地气候条件的关系, 可通过Canoco软件对环境因子和表型变异进行相关性分析. 首先对物种的所有表型数据进行DCA分析, 中发现Lengths of gradient最大值为0.302, 小于3.0, 因此选用线性模型RDA, 而不用单峰模型CCA.

利用Canoco软件对表型性状和局域气候的相关性分析发现, 两个轴共解释了84.1%的变异, 其中第一轴解释了总变异的69.8%. 第一轴与表型性状和纬度更相关, 表明沙米表型性状随纬度变化明显, 具有纬度地带性. 同时随纬度升高, 种子粒径逐渐增大, 而其他表型性状则相反(图4). 从图4中发现, 纬度变异主要伴随着温度的变化, 而经度变异则主要伴随着降雨量的改变. 沙米的表型多样性总体上与温度相关性最大, 其次是降水量. 此外, 在野生资源分布较为弥散的

图2 沙米种群多态性分析

植株高度(PH, cm)、收获种子重量(SW, g)、茎直径(STD, cm)、基部分枝长(BBL, cm)、地上生物量(AGB, g)和种子粒径(SED, mm)

表 3 沙米表型变异系数和差异显著性描述^{a)}

	分组	植株高度(cm)	种子总重量(g)	茎直径(cm)	基部枝长(cm)	地上生物量(g)	种子粒径(mm)
均值	南部群组	39.614	1.566	0.325	32.515	25.178	1.672
	北部群组	29.038	1.026	0.269	20.051	9.493	1.905
标准差(SD)	南部群组	9.921	0.819	0.089	5.290	19.821	0.1265
	北部群组	4.961	0.317	0.058	4.058	5.258	0.3795
CV%变异系数	南部群组	25.045	52.316	27.408	16.269	78.722	7.565
	北部群组	17.083	30.922	21.553	20.240	55.383	19.920
P值		0.000	0.003	0.094	0	0.023	0.031

a) $P<0.05$ 差异显著

图 3 南北群组表型性状分异

PH: 植株高度; SW: 种子总重量; STD: 茎直径; BBL: 基部枝长; AGB: 地上生物量; SED: 种子粒径

图 4 基于 26 个居群的 RDA 双标图

黑色实心圆代表南部群组; 绿色实心圆代表北部群组. AMT: bio1; MMTR: bio2; I: bio3; TS: bio4; MATWM: bio5; MITCM: bio6; TAR: bio7; MTWEQ: bio8; MTDQ: bio9; MTWAQ: bio10; MTCQ: bio11; AP: bio12; PWM: bio13; PDM: bio14; PS: bio15; PWEQ: bio16; PDQ: bio17; PWAQ: bio18; PCQ: bio19; Long: Longitude; Lat: Latitude

南部群组中, 沙米的表型性状与温度正相关性大, 在温度较高, 降雨量较少的情况下, 植株具有更高的生物量; 而在野生资源分布较为密集的北部群组则主要受降雨量的影响. 总体而言, 植株高度、茎直径、基部分枝长、地上生物量、收获种子重量与年均降雨量(AP)、降雨量变异系数(PS)呈负相关, 种子粒径与年均温变化范围(TAR)、温度季节性变化(TS)呈正相关, 与等温性(I)呈负相关, 表明降雨量和降雨量变异

系数越小越有利于沙米营养生长, 年均温变化和温度季节性变化越大则越有利于单粒种子的繁殖生长.

2.4 生殖分配与结实格局

尽管南北群组中种子粒径大小与种子总重量成反比, 且南部群组相对种子数量较多(繁殖器官生物量/种子粒径³, SW/SED³)(图 5A), 但是根据生殖分配(reproductive allocation)(繁殖器官生物量/植株总生物量, SW/AGB^[34])计算可知(图 5B), 北部群组呈现更多的生殖生长特征, 而南部群组则以营养生长为主, 说明北部群组的地方适应能力不足导致生殖配比更加偏向生殖生长.

3 讨论

3.1 沙米表型的遗传分化

对物种表型的研究多以不同地理亚群研究为多^[36], 很少有在同一空间尺度下, 对大量自然居群的表型变异与种源环境因子相关性进行研究. 通过同质园实验, 可以简便、直观、快速地对野生资源植物的农艺性状进行深入调查, 也可结合种源地理信息对野生资源的适应气候环境的潜力进行广泛评估.

本研究利用同质园实验(common garden experiment), 深入调查了南北部两个沙米群组的 6 个表型性状, 包括植株高度、茎直径、基部分枝长、地上生物

图 5 不同群组间种子数量分异和居群生殖分配分异

A: 相对种子数量; B: 生殖配比

量、收获种子重量和种子粒径,同时结合种源的19个生态气象因子数据进行统计分析.结果表明,南北群组沙米表型性状存在明显差异,北部群组的沙米种子粒径较大,而其他5个表型性状在南部群组较高.南部群组原生态区干旱少雨,生态环境更为恶劣,因此南部群组抗逆性比北部群组强.由于同质园实验去除了环境不均一性造成的居群内个体差异或居群间差异(环境修饰作用),因此沙米南北群组间的形态学或表型差异主要由遗传变异调控.事实上,近期通过ITS和cpDNA序列变异分析发现,南北部群组已发生显著遗传分化^[30].

此外,还发现南部群组沙米生长分异程度大于北部群组,具有较高的种源异质性(表2),这可能由3个方面的原因造成:(i)沙米种源在南部地区分布的范围较广,其分布区涵盖巴丹吉林、腾格里、库布齐等沙漠和毛乌素沙地,而在北部地区分布仅局限在浑善达克沙地和科尔沁沙地(图1),水热分布的不连续性造成沙米生境的空间异质性,长期适应不同生境导致其表型发生分异;(ii)南部群组种源基本分布在干旱区,而北部群组种源来自半干旱区,南部群组受干旱胁迫严重,导致居群间分化加大(图4);(iii)北部群组种源所处环境风力更加强大,而南部群组种源的生境风力相对较小,其不同居群间种子流显著降低,造成其形态分异加大.因此,南部群组沙米的表型多样性高,且表型性状变异明显大于北部群组,在分子遗传学数据上也表明南部群组多态性程度较高^[30].

值得关注的是,作为当地种的沙坡头水分场居群,其种子粒径较小,但产量较高;同时距离该居群较近的民勤岔河子居群具有类似性状,而其他表型性状在沙坡头水分场居群中呈现极值或接近极值.由图4可看出,在温度较高、降雨量较少及降雨量变异系数较小的情况下,南部群组植株表现出更高的生物量,这可能与同质园设在南部群组较近的地方有关,说明沙米具有高度的局域适应性.为了进一步印证南北群组的局域适应性,将选取靠近北部群组的试验地进行同样的同质园实验,进一步验证分析沙米居群的性状变异.

3.2 沙米适应极端环境的生殖配比策略

种子繁殖是沙米的唯一繁殖方式,在干旱、高温的沙丘中繁衍,如何调配种子的能量分布显得尤为重要^[37].从本研究中可以看出,北部群组收获种子重量较

小,但种子粒径较大,生殖配比(reproductive allocation)较高,同时由SW/SED³数值得知北部群组种子的相对数量较少,南部群组反之.推测原因有以下两个方面.

(1)种源不同生境光周期差异导致种群物候发生分化.李胜功等人^[22]发现,北部群组代表奈曼旗沙米居群在6月上旬(或5月下旬)遇充足降水开始发芽,之后是近2个月的营养生长期,8月上旬花序开始形成,并有少量开花,8月中旬进入盛花期,8月下旬幼果期,9月上旬果实成熟期,9月中、下旬至10月初为落果与枯黄期.因为南部群组种源日照时间比较长,更有利于沙米的营养生长,植株长得更高大.此外,对不同群组沙米进行栽培观察发现北部群组的沙米开花时间明显比南部群组早(数据未显示).然而,大种子需要更多的发育时间^[37],北部群组花期较早,结实时间长,使其种子粒径大,从而可提高种子成活率,提高生殖配比.因此,北部群组沙米可能通过延长繁殖期减少种子结实的风险,提高居群产生后代的成功率.

(2)种源各种生活型优势度的分异.种子粒径大小是植物形态上的一个重要选择焦点.种子大小在一定程度上会影响幼苗在植物生境中的建植^[38],因此植物所产生的种子的大小可以反映这种植物生活型状况和生存对策.虽然南部群组种子粒径较小,但南部群组种子的相对数量较多(图5A).在植物生活史中,单粒种子的重量被认为是在大量小种子和少量大种子之间的进化折衷,在一定的能量限度内,具有较大重量的单粒种子的植株一般具有较少的种子数量,而较小重量的植株的种子数量较多,这是单粒种子重量和数量方面具有的一种反向关系^[38].北部群组种子粒径较大原因可能是:(i)较大种子在幼苗开始的生长阶段,具有更大比例的种子储藏物^[39],供应幼苗结构应用于呼吸作用以及修复被伤害的部位;(ii)大种子的植物趋向有较慢的相对生长率潜能,可能它们具有较慢的呼吸速率,从而较慢消费代谢资源^[40];(iii)大种子比小种子有更高的萌发率、出苗率、存活率、幼苗大小和竞争能力等^[41].同时北部地区种子种植在沙坡头水分场,发现植株具有较小的营养生长(表2),虽然对繁殖的绝对投入较低(收获种子重量(SW)小),但其相对的生殖分配大(图5B),即负相关的营养生长与生殖生长的分配方式^[42].因此,北部群组降低地上部生物量,更多投入生殖生长,形成所谓的“弱竞争能力”的理想株型或者群组株型^[43].沙米这种繁殖体大小、

生殖配比和个体大小的分配规律性变化体现了植物为了适应干旱、寒冷等极端气候环境, 对不同资源所采取不同的分配策略, 这反应了沙米为适应特定环境根据资源状况而进行能量分配的一种响应。

3.3 野生资源植物沙米的驯化方向

农艺性状主要是指生长发育习性、产量性状以及植物学特征等方面的主要性状, 它们具有表现直观、便于识别、易于掌握以及与生产直接相关等特点^[44]. 本研究利用沙坡头同质园实验, 为了深入探讨沙米这一未来作物的生态适应性状和农业性状的关系, 大量收集了涵盖不同地区种源的优异种质, 一方面方便进行将来杂交选育, 有利于沙米种质资源的交流利用; 另一方面, 为沙米驯化遗传基础的拓宽及重要农艺性状如种子产量的突破提供理论依据。

同质园实验结果说明, 北部群组具有优异的农艺性状: 种子普遍较大且花期较短; 然而, 南部群组的营养生长普遍好于北部群组, 其地上生物量显著优于北部群组, 说明南部群组对同质园地域的适应性强, 从植株种子总产量来看, 南部群组普遍表现优异. 此外, 南部群组的种子总重量和地上生物量的变异系数较大(表3), 这说明其性状遗传范围广, 表明供试材料有较好的代表性和较大的选择潜力, 可作为沙米驯化栽培的重要亲本材料. 因此, 在未来沙米选育过程中, 一方面, 要追求优异农艺性状, 从市场需求来看, 将来所驯化的优良沙米粮食品种必然具有商品性好、产量高和适应性强等特性, 主要与粒径大小、粒均匀度等农艺性状有较大关系; 另一方面, 作物产量与植株的高度、茎粗、枝长等生态适应性状紧密关联, 要利用大量的贫瘠严酷的非耕地, 需要驯化出适应区域更广、抗逆性强等特性的新品种, 因此必须保留大量生态适应性好的遗传品系, 来继续创制和拓宽沙米育种的空间. 前期的研究表明, 采自南北群组的两个基因型对

高温的耐受能力存在差异^[45], 而利用通用标记研究也表明南北群组之间存在显著遗传分化^[30]. 因而, 在未来沙米驯化和育种过程中, 不仅要以种实分配最大的品系为重要亲本, 而且还要以生态适应能力强的品系作为有益补充, 否则难以应对未来极端气候变化。

最新研究表明, 气候变率能解释全球1/3的作物产量变化, 不同地区之间的气候变率和作物产量波动之间存在一定的联系, 主要受温度、降水及其相互作用的影响^[46]. 同质园实验结果表明, 沙米生态农艺性状与温度、降水具有很大的相关性(图4). 全球气候变化背景下, 加强农业对气候变化适应性, 必须培育出能够应对全球气候变化的粮食作物, 然而在这方面的努力远远不够, 部分原因是已有作物本身遗传背景狭窄, 适应能力不强. 以野生沙米为目标, 在干旱高温的极端环境条件下进行驯化和选育, 同时进行同质园实验及后续杂交、移栽试验, 对沙米的生态农艺性状进行系统、深入地研究. 在此基础上, 结合人工辐射诱变和杂交育种, 充分融合优良生态农艺性状, 以期塑造出合理的株型, 驯化培育出高产、适应范围更广的粮食作物, 改善干旱区粮食系统的稳定性, 加强我国和第三世界粮食安全。

4 总结

本文对大量沙米野生资源进行同质园栽培实验, 首次深入调查其表型变异模式及其与气候因子之间的相关关系. 通过对不同种源的生长特性测定, 发现南北群组表型分化明显, 总体来讲, 南部群组趋于营养生长, 而北部群组倾向于生殖生长. 这一研究, 为认识未来作物沙米的表型结构对气候变化的响应和野生资源植物的生态适应遗传机理提供了重要依据, 并为沙米种质资源的评估和沙米引种驯化选育提供了基础性研究资料, 以期应对全球气候变化提供稳定高产新型粮食作物提供重要遗传资源。

参考文献

- 1 Taub D R, Seemann J R, Coleman J S. Growth in elevated CO₂ protects photosynthesis against high-temperature damage. *Plant Cell Environ*, 2000, 23: 649–656
- 2 Gao R, Yang X, Liu G, et al. Effects of rainfall pattern on the growth and fecundity of a dominant dune annual in a semi-arid ecosystem. *Plant Soil*, 2015, 389: 335–347
- 3 Welham C V, Turkington R, Sayre C. Morphological plasticity of white clover (*Trifolium repens* L.) in response to spatial and temporal resource

- heterogeneity. *Oecologia*, 2002, 130: 231–238
- 4 Leishman M R, Westoby M. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits—evidence from Australian Semi-Arid Woodlands. *J Ecol*, 1992, 80: 417–424
- 5 Thomas S C, Weiner J. Growth, death and size distribution change in an *Impatiens pallida* population. *J Ecol*, 1989, 77: 524–536
- 6 Odum E P. Fundamentals of Ecology. Philadelphia: Saunders, 1971
- 7 Silvertown J W. Introduction to Plant Population Ecology. London: Longman Press, 1982
- 8 Wang T, Zhou D, Wang P, et al. Size-dependent reproductive effort in *Amaranthus retroflexus*: the influence of planting density and sowing date. *Can J Bot*, 2006, 84: 485–492
- 9 Gutterman Y. Survival Strategies of Annual Desert Plants. Berlin: Springer Verlag, 2002
- 10 Ballentine B, Greenberg R, Turvey S T. Common garden experiment reveals genetic control of phenotypic divergence between swamp sparrow subspecies that lack divergence in neutral genotypes. *PLoS ONE*, 2010, 5: e10229
- 11 张继义, 赵哈林, 张铜会, 等. 科尔沁沙地植物群落恢复演替系列种群生态位动态特征. *生态学报*, 2003, 23: 2741–2746
- 12 任文明, 刘雪峰, 倪春梅. 毛乌素沙漠天然沙蓬营养成分的分析. *内蒙古农业大学学报*, 2005, 26: 88–90
- 13 强永在, 巴俊杰, 渠弼, 等. 蒙药材沙蓬的生药学研究. *时珍国医国药*, 2009, 20: 45–46
- 14 王雅, 赵萍, 李庆娟, 等. 腾格里沙漠沙米营养成分评价. *食品工业科技*, 2009, 30: 286–288
- 15 孙洪斌, 刘洪元, 宫雪鸿, 等. 沙蓬籽蛋白质营养价值研究. *包头医学院学报*, 1995, 11: 12–14
- 16 Gao B, Sun H, Liu H. The investigation and utilization of nutritional value of *Agriophyllum squarrosum* seeds (in Chinese). *Food Sci*, 1991, 12: 50–53
- 17 Chen G, Zhao J, Zhao X, et al. A psammophyte *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq.: a potential food crop. *Genet Resour Crop Evol*, 2014, 61: 669–676
- 18 王雅, 赵萍, 赵坤, 等. 沙米绿原酸提取工艺优化及抗氧化性能研究. *食品与发酵工业*, 2007, 33: 131–133
- 19 张建农, 赵继荣, 李计红. 沙米种子营养成分的测定与分析. *草业科学*, 2006, 23: 77–79
- 20 高启安. 敦煌文献中的“草子”为“沙米”考. *敦煌学辑刊*, 2002, 42: 43–44
- 21 Miao C, Li X, Jiang D. Spatial variability of *Agriophyllum squarrosum* across scales and along the slope on an active sand dune in semi-arid China. *Arid Land Res Manage*, 2013, 27: 231–244
- 22 李胜功, 常学礼, 赵学勇. 沙蓬——流动沙丘先锋植物的研究. *干旱区资源与环境*, 1992, 6: 63–70
- 23 张继义, 赵哈林, 崔建垣, 等. 科尔沁沙地流动沙丘沙米群落生物量特征及其防风固沙作用. *水土保持学报*, 2003, 17: 152–154
- 24 Niu S L, Jiang G M, Li Y G, et al. Diurnal gas exchange and superior resources use efficiency of typical C₄ species in Hunshandak Sandland, China. *Photosynthetica*, 2003, 41: 221–226
- 25 Liu M Z, Jiang G M, Niu S L, et al. Photosynthetic response to soil water contents of an annual pioneer C₄ grass (*Agriophyllum squarrosum*) in Hunshandak Sandland, China. *Photosynthetica*, 2003, 41: 293–296
- 26 Liu Z, Yan Q, Liu B, et al. Persistent soil seed bank in *Agriophyllum squarrosum* (Chenopodiaceae) in a deep sand profile: variation along a transect of an active sand dune. *J Arid Environ*, 2007, 71: 236–242
- 27 Tobe K, Li X, Omasa K. Effects of irrigation on seedling emergence and seedling survival of a desert shrub *Haloxylon ammodendron* (Chenopodiaceae). *Aust J Bot*, 2005, 53: 529–534
- 28 Liu Z, Yan Q, Baskin C C, et al. Burial of canopy-stored seeds in the annual psammophyte *Agriophyllum squarrosum* Moq. (Chenopodiaceae) and its ecological significance. *Plant Soil*, 2006, 288: 71–80
- 29 Bai W M, Bao X M, Li L H. Effects of *Agriophyllum squarrosum* seed banks on its colonization in a moving sand dune in Hunshandake Sand Land of China. *J Arid Environ*, 2004, 59: 151–157
- 30 Qian C J, Yin H X, Shi Y, et al. Population dynamic dynamics of *Agriophyllum squarrosum* (Chenopodiaceae), a pioneer annual plant endemic to mobile sand dunes, in response to global climate change. *Sci Reports*, 2016, 6: 26613
- 31 Galloway L F. Parental environmental effects on life history in the herbaceous plant *Campanula Americana*. *Ecology*, 2001, 82: 2781–2789
- 32 Wang X P, Li X R, Xiao H L, et al. Evolutionary characteristics of the artificially revegetated shrub ecosystem in the Tengger Desert, northern China. *Ecol Res*, 2006, 21: 415–424
- 33 扈顺, 王勇, 刘亚斌, 等. 无公害沙蓬人工驯化栽培技术. *内蒙古农业科技*, 2015, 43: 125–126
- 34 TerBraak C.J.F, Smilauer P. CANOCO releases 4.0 reference manual and user's guide to canoco for windows. microcomputer power, Ithaca, 1998
- 35 Harper J L. Population Biology of Plants. London: Academic Press, 1997
- 36 Lekberg Y, Roskill B, Hendrick M F, et al. Phenotypic and genetic differentiation among yellow monkeyflower populations from thermal and non-thermal soils in Yellowstone National Park. *Oecologia*, 2012, 170: 111–122

- 37 Baker H G. Seed weight in relation to environment conditions in California. *Ecology*, 1972, 53: 997–1010
- 38 Moles A T, Acherly D D, Webb C O, et al. Response to comment on “a brief history of seed size”. *Science*, 2005, 310: 783
- 39 Smith C C, Fretwell S D. The optimal balance between size and number of offspring. *Am Natural*, 1974, 108: 499–506
- 40 Westoby M, Leishman M, Lord J. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philos Trans R Soc Lond B*, 1996, 351: 1309–1318
- 41 武高林, 杜国祯. 植物种子大小与幼苗生长策略研究进展. *应用生态学报*, 2008, 19: 191–197
- 42 Weiner J. The influence of competition on plant reproduction. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. New York: Oxford University Press, 1988. 228–245
- 43 Donald C M. The convergent evolution of annual seed crops in agriculture. *Adv Agron*, 1983, 36: 97–143
- 44 Özcan A S, Özcan A. Adsorption of acid dyes from aqueous solutions onto acid-activated bentonite. *J Colloid Interface Sci*, 2004, 276: 39–46
- 45 Hwang E Y, Song Q, Jia G, et al. A genome-wide association study of seed protein and oil content in soybean. *BMC Genomics*, 2014, 15: 1–14
- 46 Ray D K, Gerber J S, Macdonald G K, et al. Climate variation explains a third of global crop yield variability. *Nat Commun*, 2015, 6: 5989

Phenotypic variation of a potential food crop, *Agriophyllum squarrosum*, impacted by environmental heterogeneity

YIN ChengLiang^{1,2}, ZHAO JieCai¹, HU JinLing¹, QIAN ChaoJu¹, XIE ZhongKui¹,
CHEN GuoXiong¹, YAN Xia³ & MA Xiao-Fei¹

¹ Key Laboratory of Stress Physiology and Ecology in Cold and Arid Regions, Cold and Arid Regions
Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China;

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

³ Key Laboratory of Ecohydrology Inland River Basin, Chinese Academy of Science, Cold and Arid Regions Environmental
and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

Agriophyllum squarrosum, also called “sand rice”, is a pioneer annual plant endemic to mobile sand dunes across the temperate deserts of China. It has attracted great interest due to its high agro-ecology value. In this paper, based on a common garden experiment with 26 populations of *A. squarrosum*, we investigated the relationship between the bio-climatic factors of the original habitat and a couple of important agronomic traits, including Plant height (PH), Seed weight (SW), Stem diameter (STD), Basal branch length (BBL), Aboveground biomass (AGB) and Seed diameter (SED). In general, all the phenotypic traits were significantly related to the latitudinal gradient. Except for SED, all of the traits were higher in the South group than the North group. This result suggested that the South group tends toward vegetative growth, while the North group tends toward reproductive growth. Based on 19 bio-climatic factors from DIVA-GIS, a redundancy analysis with Canoco software showed that the North group was more affected by precipitation, whereas the South group was more affected by temperature. This phenomenon indicates that the natural variations in growth characteristics and energy distribution among the populations of *A. squarrosum* have been largely impacted by local adaptation and genetic differentiation. Our work supports empirical data for better understanding the ecological genetic basis of how psammophytes adapt to heterogeneous environments and provide important germplasm resources and evaluation methods for the domestication and breeding of *A. squarrosum*.

***Agriophyllum squarrosum*, common garden experiment, redundancy analysis, plant domestication**

doi: [10.1360/N052015-00294](https://doi.org/10.1360/N052015-00294)