

DOI: 10.5846/stxb201305030911

周瑞莲, 杨树德, 左进城, 王艳芳, 李其芳, 胡德昌. 海滨沙地单叶蔓荆匍匐茎对沙埋适应的生长对策. 生态学报, 2015, 35(4): 1165-1174.

Zhou R L, Yang S D, Zuo J C, Wang Y F, Li Q F, Hu D C. Analysis on the growth strategy of creeping stem in *Vitex trifolia* var. *simplicifoli* adapting to sand burial. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(4): 1165-1174.

海滨沙地单叶蔓荆匍匐茎对沙埋适应的生长对策

周瑞莲*, 杨树德, 左进城, 王艳芳, 李其芳, 胡德昌

鲁东大学生命科学学院, 烟台 264025

摘要:单叶蔓荆(*Vitex trifolia* var. *simplicifoli*)是一种耐盐、耐旱固沙地被植物。依据海滨沙地自然沙埋特点对单叶蔓荆匍匐茎进行了不同厚度(半埋和全埋)和不同长度交叉沙埋处理,研究探讨了单叶蔓荆沙埋适应生长对策,为其开发利用、科学管理和海滨环境修复提供指导。结果表明,正常情况下,单叶蔓荆匍匐茎基部和中部生长缓慢,顶部生长快。轻度(沙埋匍匐茎基部)和中度(沙埋匍匐茎基部和中部)半埋和全埋使匍匐茎顶部生长加速,茎长增长量较对照高出 1.5 到 3.1 倍;但重度(沙埋整个匍匐茎)半埋和全埋使匍匐茎顶部净增长量减少 12% 和 13%。在 20d 沙埋中,对照整个匍匐茎各段均无不定根长出,但不同程度半埋和全埋沙埋处理下沙下匍匐茎上均长出不定根,重度半埋使不定根生长受抑;同时匍匐茎上各段茎生物量上升,枝叶生物量下降,且随着沙埋程度的增加而增减幅度提高,在重度半埋和全埋达到最大。在轻度和中度半埋和全埋下,匍匐茎上未沙埋部位枝条生长加速。研究表明,在自然环境中,单叶蔓荆匍匐茎顶端是一个对环境变化反应敏感的部位,并与沙埋后单叶蔓荆茎延伸生长和植株能否生存密切相关。当匍匐茎顶部未被沙埋时,沙埋促进沙埋部位匍匐茎和枝叶中物质转移,加速匍匐茎顶部快速生长和物质积累以弥补沙埋带来的损伤维持物质和能量的代谢平衡。沙埋后,单叶蔓荆以茎顶端快速生长、形成不定根、枝条生长维持茎水平衡和能量和物质代谢平衡,以快速生长摆脱沙埋影响的生长方式为其对沙埋环境的重要适应对策。因此,在海岸沙地单叶蔓荆种群管理和维护中,在强风移沙引起的重度沙埋后,及时剥离匍匐茎顶部沙子对维护单叶蔓荆种群的延续生存和扩散均有重要作用。

关键词:单叶蔓荆; 生长对策; 匍匐茎; 沙埋; 不定根

Analysis on the growth strategy of creeping stem in *Vitex trifolia* var. *simplicifoli* adapting to sand burial

ZHOU Ruilian*, YANG Shude, ZUO Jincheng, WANG Yanfang, LI Qifang, HU Dechang

School of Life Science, Ludong University, Yantai 264025, China

Abstract: *Vitex trifolia* var. *simplicifolia* is a good ground cover plant and sand binder for coastal sandy land; it has a high tolerance for salt and drought and, in its natural environment of sand dunes, it is often buried by blowing sand. In these experiments, basis on the stolon length of *V. trifolia*, the four level of sand burial treatments were set up as no-sand burial, light sand burial (1/3 stolon length), moderate sand burial (2/3 stolon length) and severe sand burial (3/3 stolon). The different lengths of stolon were buried to two different depth, to half the plant height or to the full plant height, to show how the plant maintained growth under different levels of sand burial. Plant height, lengths of stolon and adventitious roots, the ratio of stolon dry weight (DW) to total DW, and the ratio of shoot and leaf DW to total DW were recorded. Normally, stoloniferous base and middle section of *V. trifolia* grow slowly, the top of the stolon grew fast. The results showed that during 20d treatments, there was little difference in the growth of stolon from the basal area to the middle section of the

基金项目: 国家 973 课题(2009CB421303); 国家自然科学基金项目(30972422); 山东省高校科技计划(J10LC02)

收稿日期: 2013-05-03; 网络出版日期: 2014-04-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhourl@hotmail.com

stolon between the control (4.1cm) and light and moderate sand burial groups (4.5 cm). However, there was larger difference in the growth of top of the stolon between control and half and full of the light and moderate sand burial groups. At top of the stolon, the stolon was longer 1.5 to 3.1 times in plant under half and full of the light and moderate sand burial groups than that in the control. While length of top of the stolon under half and full of severe sand burial was shorter by 12% and 13% than that in the control, because apical section were covered. In 20d, many adventitious roots were observed in the stolon under half and full light and moderate sand burial but not in the control; adventitious roots were also limited in plants under half and full severe sand burial. At the same time, the ratio of stolon DW to total DW increased, peaking at half and full severe sand burial; the ratio of shoot and leaf DW to total DW decreased with increasing of sand burial level. This study indicates that the apex of the stolon of *V. trifolia* is important to growth and plant survival under sand burial. When sand burial did not include the apex of the stolon, adventitious roots were produced along the stolon under half and full light and moderate sand burial. Those new adventitious roots helped plants to absorb more water and nutrients from soil to maintain water balance of shoot, and to support the shoot growing up. Growth fast of top of the stolon and produced adventitious roots maybe a key for *V. trifolia* to avoid being further covered by sand. When the full plant was covered with sand under half and full severe sand burial, the strategy of the plant in adapting to sand burial was that leaves under sand died and the material in the leaves was transferred to the apex of the stolon; however longer full sand burial results in death of the plant.

Key Words: *Vitex trifolia* var. *simplicifolia*; growth strategy; creeping stem; sand burial; adventitious root

海岸带是陆、海、气 3 种介质相互交换、相互作用的地带,其相互作用产生了海岸风沙^[1],形成了景色宜人的海岸沙滩。长期以来由于挖砂(偷挖)、不合理工程、较多沙滩的滨后植被带被破坏,海岸沙滩生态系统受到损伤。恢复滨海沙滩生态环境维护生态系统平衡已受到许多发达国家和我国沿海地区的高度重视^[2]。选择合适的耐沙埋先锋植物将有助于加快沙滩环境的治理和海岸植被的恢复,揭示海岸植物耐沙埋的适应机制可为筛选海岸沙滩种植植物和海岸沙地植被建设和管理提供理论参考和实践依据。

单叶蔓荆(*Vitex trifolia* var. *simplicifolia*)又名蔓荆子,系马鞭草科牡荆属落叶小灌木。研究发现单叶蔓荆是一种新的地被防风固沙、沙荒绿化的先锋植物^[3]。种植单叶蔓荆能有效地控制沙地风沙流动,防止风沙向有林地带侵蚀,使土壤养分提高,并认为该植物具有极好的抗逆性,能够在滩涂、沙滩绿化中担任主角^[4-8]。海岸边风大,沙多,经常发生的沙埋是许多植物不能在海岸沙滩上生存的主要限制因子,也是控制沙生植被分布和组成的重要因素^[9]。但单叶蔓荆为何能适应沙埋生长呢?适应沙埋生长的策略是什么?目前尚不清楚。

有研究发现,沙生植物长期对沙漠环境的适应已进化了特有的生长发育习性^[10-12]。如,油蒿(*Artemisia ordosica*)、柠条(*Caragana korshinskii* Kom)^[13]、无芒雀麦(*Bromus inermis* Leyss)^[14]、沙拂子茅(*Calamovilfa longifolia*)^[15]、籽蒿(*Artemisia sphaerocephala* krasch)与油蒿^[16]种子在 1—2cm 的沙埋深度也有高的出苗率,因为浅深度的沙埋能在种子周围维持一定的湿度,保护种子和幼苗免得变干^[17-20]。一定程度的沙埋可以促进砂生槐(*Sophora moorcroftiana*)萌蘖的更新和小叶锦鸡儿(*Caragana microphyllia* Lam)地上茎叶和地下根系的生长和生物产量的提高^[21-23]。对一些沙漠半灌木,如沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、红柳(*Tamarix ramosissima* Ledeb)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap)、沙柳(*Salix cheilophila*)、麻黄(*Ephedra equisetina*)、沙蒿(*Artemisia desterorum* Spreng)、白刺(*Nitraria schoberi* L)的研究发现,沙埋产生的细沙颗粒可提高沙层养分含量和持水能力。沙埋可增加植株的稳定,减轻植物在风力作用下不断摇摆,从而有利于植物生长。适度沙埋可促使植物生长不定根,增加植物的养分供应和促进植物的生长^[10,23-28]。同时指出沙生植物已形成的某些机制是其适应沙埋的关键^[24-28]。但目前沙埋对植物生长影响的研究主要集中在种子萌发生长,并且研究多集中于内陆干旱沙漠地区小半灌木和沙生植物,而对生活在海岸带沙滩上的植物,在不断经历着海上强劲风引起的砂粒移动,并反复被沙埋情况下是如何维持生长的,目前国内外鲜有报道。

本文选择了烟台海滨优势植物单叶蔓荆,拟通过研究不同沙埋下,其匍匐茎、不定根、枝条(直立茎叶)生长动态和干物质积累动态,探讨单叶蔓荆抗沙埋生长的适应对策,为单叶蔓荆开发利用、科学管理和海滨环境修复提供指导。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

试验分别在 2010 和 2011 年的夏季 6—8 月,在烟台市夹河带东部海岸沙滩上进行。烟台市地处山东半岛中部,位于东经 119°34′—121°57′,北纬 36°16′—38°23′。该地区属于温带季风气候,年平均降水量为 651.9 mm,主要集中在 7—8 月,占年降雨量的 49%;年平均气温 11.8 ℃,最热月为 8 月(24.6 ℃),历年极端最高气温 38.4 ℃,土壤 pH 值为 4.22—6.79。海岸沙滩土壤多为风沙土。年平均风速内陆地区 3—4 m/s,沿海地区 4—6 m/s。研究区天然群落以耐沙埋植物为主,主要有筛草(*Carex kobomugi*)、单叶蔓荆等。

1.2 研究方法

1.2.1 单叶蔓荆生物学特性

单叶蔓荆属于落叶小灌木。在适宜的气候条件下,它能通过匍匐茎快速延伸生长覆盖地面,抑制其他杂草生长,形成纯度较高的单叶蔓荆群落,是优良的地被植物,具有很强的抗风、抗旱、抗盐碱能力。但在海岸沙地由于受海风影响其植株低矮。

1.2.2 沙埋试验设计

本研究依据自然沙埋现象对单叶蔓荆匍匐茎进行了不同厚度(横向-以枝条高为准)和不同长度(纵向-匍匐茎长度为准)两因子交叉沙埋处理方式。横向沙埋即根据匍匐茎中部枝条高度(平均 10 cm)设立半埋(沙埋至 1/2 枝高处)和全埋(沙埋全部枝条)。纵向沙埋即根据匍匐茎长度设立。先将匍匐茎均分为 3 段,从主根到匍匐茎顶端依次为:基部(主根—匍匐茎 1/3 处)、中部(匍匐茎 1/3 处—2/3 处)、和顶部(2/3 处—顶端)。纵向沙埋处理为:轻度沙埋(沙埋基部)、中度沙埋(沙埋基部和中部)和重度沙埋(沙埋整个匍匐茎)。纵向和横向两因子交叉沙埋处理有:轻度半埋(基部埋至 1/2 枝高)、中度半埋(基部和中部埋至 1/2 枝高)和重度半埋(整个匍匐茎埋至 1/2 枝高);轻度全埋(基部全埋)、中度全埋(基部和中部全埋)和重度全埋(整个匍匐茎全埋)。

1.2.3 标记实验材料

在沙埋前对试验地和测试材料进行标记:(1)标记试验地,在海滨沙滩上选择单叶蔓荆密集生长地块为试验地,并除去杂草,将样地插牌作标记;(2)标记测试植株,在试验地上选择匍匐茎长度相对一致的植株为试验材料并挂标签。每种沙埋处理标记 8 株植物,同时另选不进行沙埋处理的 8 株为对照;(3)标记匍匐茎,在植株近地表部位和匍匐茎上枝条 1/2 处,以及匍匐茎基部、1/3 处、2/3 处,用记号笔和红线绳作标记,以便测量沙埋后植株高度和匍匐茎各段生长动态。

1.2.4 沙埋处理

按照沙埋试验设计,分别采用株高 1/2 和整株高度的纸壳制成不同高度和长度及宽度的方框。如中度半埋,纸框体积为高 5 cm,宽 30 cm,长为匍匐茎基部加中部长度的纸框。沙埋时将待沙埋植株用相应纸框圈起。然后收集地表干沙,并一边覆沙,一边尽量让植株上叶片自然展开。沙埋后在纸框外部继续覆沙与地面成斜坡,以防雨水冲刷。

1.2.5 试验观测

生长势是反应沙埋植物生长状况的重要指标之一。本文采用测量法在沙埋前 0 d 和沙埋后第 5 天、10 天、15 天、20 天,对标记植株匍匐茎节间距、不定根长度、枝条高度进行观测。观测方法:用手轻轻将沙子拨开,尽量不损伤匍匐茎和根,测量后迅速按原沙埋处理,覆上原来的沙子。本研究在 20 d 沙埋结束时,将所有标记并观测过的植株带回实验室。在匍匐茎各部位链接点处(沙埋前已用记号笔标记)用剪刀剪开,同时

将同一部位上的匍匐茎、不定根和枝条茎叶剪开,分别烘干后称重。通过比较不同程度(纵埋)和不同厚度(横埋)沙埋下,各部位不定根、匍匐茎、枝条茎叶占各部位总重比例,以了解沙埋对其干物质分配的影响。所有处理均重复 5 次以上。

1.3 数据处理

实验数据采用 3 个以上重复的平均值 \pm 标准差,用 SPSS 11.5 软件进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 匍匐茎生长动态

与对照相比,轻度和中度半埋及轻度和中度全埋均促进匍匐茎快速生长,重度半埋和重度全埋均抑制匍匐茎生长(图 1)。在轻度和中度半埋下,匍匐茎生长速率分别较对照高 12% 和 104%;轻度和中度全埋下,匍匐茎生长速率分别较对照高 70% 和 45%。而重度半埋和重度全埋分别使匍匐茎生长速率降低 35% 和 80%。

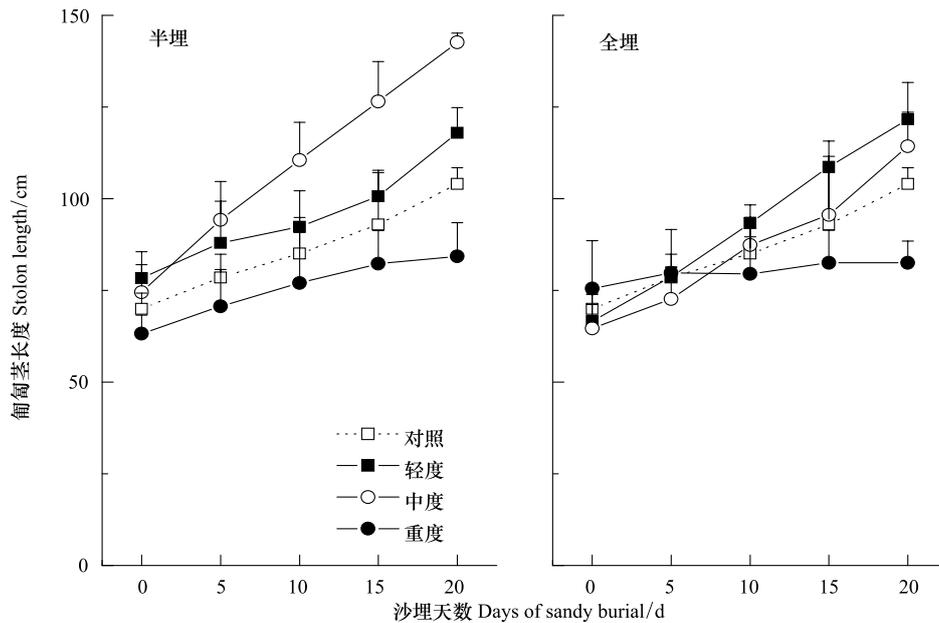


图 1 不同程度半埋和全埋处理过程中单叶蔓荆匍匐茎总长度变化

Fig.1 The growth dynamics of the stolon of *V. trifolia* under different level treatments of sand burial

沙埋对不同部位匍匐茎生长影响不同(图 2)。无论是轻度和中度半埋,还是轻度和中度全埋对匍匐茎基部和中部生长没有明显影响,但却明显促进顶部匍匐茎快速生长。轻度和中度半埋使顶部匍匐茎生长速率较对照分别增加 189% 和 216%;轻度和中度全埋使顶部匍匐茎生长速率较对照分别增加 165% 和 128%。导致沙埋 20 d 后,轻度和中度半埋处理下,匍匐茎顶部净增长分别为 35 cm 和 58 cm,(表 2),分别较对照长 1.5 和 3.1 倍;轻度和中度全埋处理使匍匐茎顶部净增长了 43 cm 和 46 cm,分别较对照长 2.1 和 2.3 倍。但重度半埋和全埋均使匍匐茎顶部生长速率降低,较对照分别降低 43% 和 50%,并且 20 d 沙埋后匍匐茎顶部净增长量分别较对照低 12% 和 13%。

2.2 单叶蔓荆枝条生长动态

不同厚度和程度沙埋处理可加速匍匐茎上各部位枝条生长,其生长速度由基部到顶部逐渐增高(图 3)。但不同程度半埋明显能促进匍匐茎基部枝条生长。而不同程度全埋对基部枝条生长没有促进作用,但可加速顶部匍匐茎生长。例如,在基部,中度和重度半埋使枝条生长速率较对照增加 5 倍和 95%。但不同程度全埋下枝条生长速率相近,并与对照没有差异。在顶部,与对照相比,轻度、中度和重度半埋分别使匍匐茎枝条生长速率增高 88%、127%、71%。轻度、中度全埋使枝条生长速率分别提高了 120%、103%。

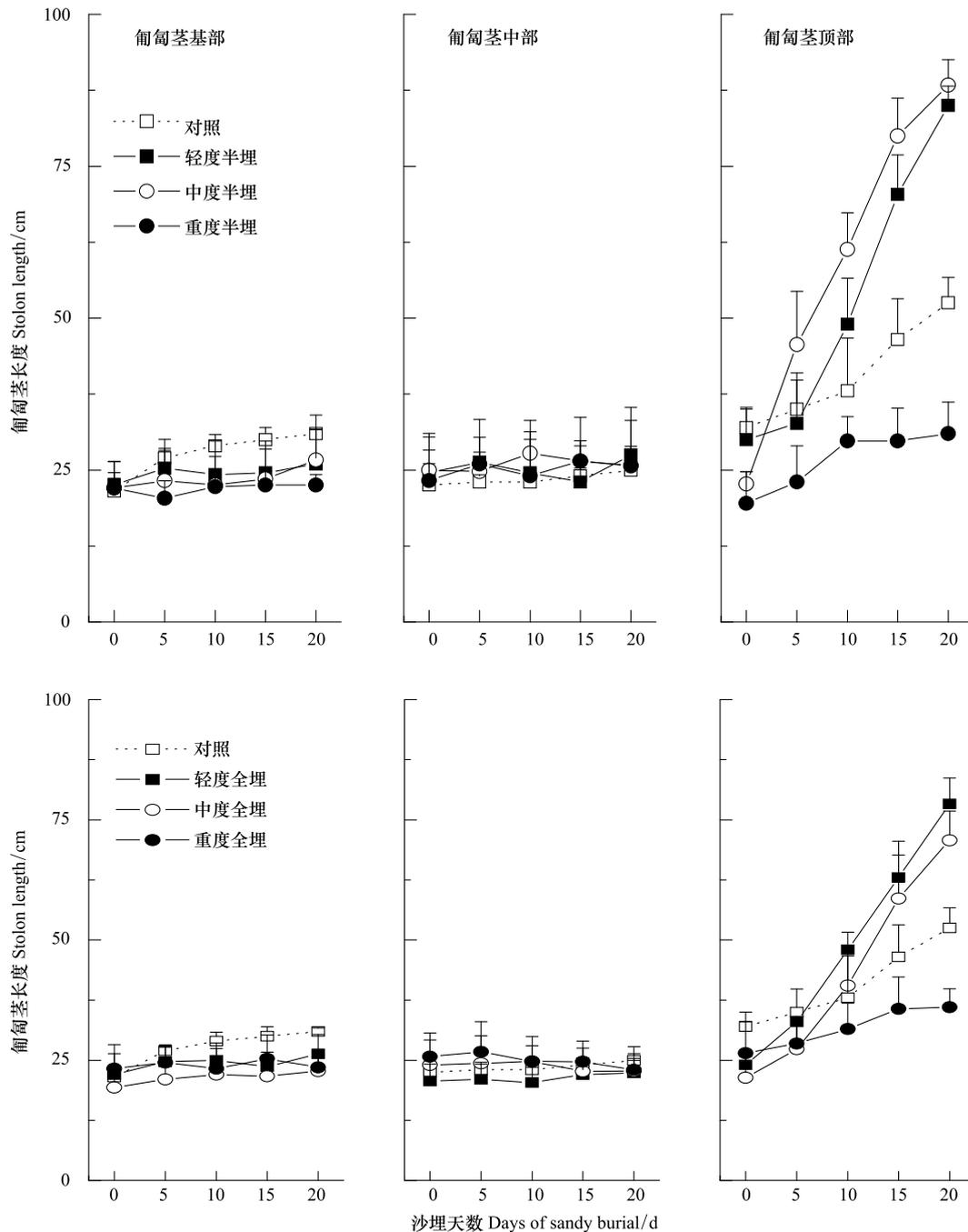


图 2 不同程度半埋和全埋处理下单叶蔓荆匍匐茎各部位生长动态

Fig.2 The growth dynamics of the stolon of *V. trifolia* under different level treatments of sand burial

2.3 沙埋过程中匍匐茎上不定根生长动态

结果表明,对照匍匐茎上没有不定根形成(表 1)。不同程度全埋下匍匐茎上不定根生长速度大于不同程度半埋。经历 20 d 沙埋后(表 2),沙埋部位不定根长度均较未沙埋的部位的长,如轻度半埋处理中,沙埋部分基部不定根长度(9.0 cm)比没有沙埋的中部(5.6 cm)长 61%;中度半埋的基部(14.3 cm)和中部(12.0 cm)不定根长度比没有沙埋的顶部(7.6 cm)分别长 88%和 58%。相比之下,中度半埋、轻度和中度全埋对匍匐茎上不定根形成作用更明显。

表 1 不同程度半埋和全埋处理过程中单叶蔓荆匍匐茎上不定根生长动态

Table 1 The growth dynamics of the adventitious root in the stolon of *V. trifolia* under different level treatment of sand burial

部位 Site	时间 Time/d	对照 Control	轻度半埋 Light half sand burial	中度半埋 Middle half sand burial	重度半埋 Severe half sand burial	轻度全埋 Light full sand burial	中度全埋 Middle full sand burial	重度全埋 Severe full sand burial
匍匐茎基部/cm Stolon bottom	0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.8±0.2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
	5	0.0±0.0	7.3±0.2	7.4±0.6	0.0±0.0	1.8±1.2	1.2±0.1	1.8±0.5
	10	0.0±0.0	9.4±0.7	11.0±1.4	6.5±0.7	5.7±0.9	1.8±0.4	3.1±0.6
	15	0.0±0.0	9.6±1.6	14.8±0.5	6.8±0.2	13.3±0.3	10.5±0.5	11.8±3.7
	20	0.0±0.0	9.0±1.7	14.3±2.3	6.9±0.2	14.3±3.8	10.7±0.4	12.3±3.8
匍匐茎中部/cm Middle of stolon	0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
	5	0.0±0.0	0.0±0.0	2.8±0.6	3.8±0.6	2.3±0.7	0.8±0.6	1.5±0.4
	10	0.0±0.0	6.1±1.1	8.6±1.1	5.6±1.1	9.0±0.5	5.1±1.7	5.8±2.5
	15	0.0±0.0	5.5±0.7	11.0±0.5	7.8±0.5	9.1±1.3	9.1±3.2	7.8±2.6
	20	0.0±0.0	5.6±0.6	12.0±0.5	7.5±1.0	13.1±3.1	11.1±1.4	8.2±1.2
匍匐茎顶部/cm Top of stolon	0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
	5	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
	10	0.0±0.0	0.0±0.0	1.5±0.3	6.8±0.4	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
	15	0.0±0.0	0.0±0.0	7.4±1.2	7.0±1.2	0.0±0.0	3.1±0.3	0.0±0.0
	20	0.0±0.0	0.0±0.0	7.6±0.3	7.6±0.3	0.0±0.0	7.8±0.8	6.1±1.3

表 2 不同程度半埋和全埋沙埋处理 20 d 单叶蔓荆匍匐茎、枝条和不定根生长量和净增长量比较

Table 2 Comparison of the total amount and net increase of stolon, shoot and adventitious root in the stolon of *V. trifolia* at 20days after treating with different level sand burial

沙埋处理 Treatment of sand burial		匍匐茎基部 Stolon bottom		匍匐茎中部 Middle of stolon		匍匐茎顶部 Top of stolon	
		20d 长度/cm Length 20d	净增长/cm Net growth	20d 长度/cm Length 20d	净增长/cm Net growth	20d 长度/cm Length 20d	净增长/cm Net growth
		ASB		ASB		ASB	
对照 Control	枝条	13.0±1.7	3.0±1.1	12.4±2.5	6.9±1.9	3.75±0.9	3.8±0.8
	匍匐茎	31.5±0.7	5.0±1.0	25.0±2.8	4.1±0.9	52.5±4.2	14.0±9.0
	不定根	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
轻度半埋 Light half sand burial	枝条	14.7±2.2	2.4±1.3	12.8±0.9	3.3±1.2	6.6±1.5	4.3±1.5
	匍匐茎	25.5±5.7	3.7±1.7	27.5±7.8	3.5±1.0	85.0±3.2	35.2±17.3
	不定根	9.0±1.7	8.6±2.3	5.6±0.6	5.5±0.7	0.0±0.0	0.0±0.0
中度半埋 Middle half sand burial	枝条	14.5±1.0	3.6±1.5	12.7±0.7	5.2±1.1	7.0±1.0	4.1±1.5
	匍匐茎	26.7±7.4	4.7±3.3	25.5±2.8	4.0±2.2	88.5±3.2	58.0±15.6
	不定根	14.3±2.3	14.3±11.2	12.0±0.6	12.0±0.6	7.6±0.3	7.6±0.3
重度半埋 Severe half sand burial	枝条	13.4±2.3	3.4±1.1	11.4±3.8	5.0±2.1	4.5±1.0	3.8±1.4
	匍匐茎	22.5±1.7	2.5±1.0	25.8±7.8	3.2±1.5	31.8±5.2	12.0±6.7
	不定根	6.9±2.3	6.9±2.3	7.5±3.1	7.5±0.2	2.9±2.2	2.9±1.5
轻度全埋 Light full sand burial	枝条	12.9±1.7	3.4±0.7	4.2±1.1	3.3±1.2	8.1±1.8	4.1±1.1
	匍匐茎	26.6±3.6	5.6±3.2	22.3±4.0	10.9±0.9	73.3±9.3	43.4±8.5
	不定根	14.3±3.8	14.3±3.8	13.1±3.1	13.1±3.1	0.0±0.0	0.0±0.0
中度全埋 Middle full sand burial	枝条	11.5±1.1	2.6±1.3	11.8±3.2	6.6±3.3	8.5±1.9	6.1±1.4
	匍匐茎	22.8±3.4	4.3±0.5	22.8±2.6	2.8±2.7	70.8±6.1	45.5±10.4
	不定根	10.7±0.4	10.7±0.4	11.2±1.4	11.2±1.4	7.8±0.8	7.8±0.8
重度全埋 Severe full sand burial	枝条	11.4±0.9	2.1±0.8	8.3±1.7	2.7±1.4	8.2±1.9	5.4±1.5
	匍匐茎	23.5±3.8	3.3±0.8	23.4±2.2	2.5±1.4	36.2±3.8	13.3±2.1
	不定根	12.3±3.8	12.3±3.8	8.2±1.2	8.2±1.2	6.1±1.3	6.1±1.3

阴影为沙埋部分; ASB: after sand burial

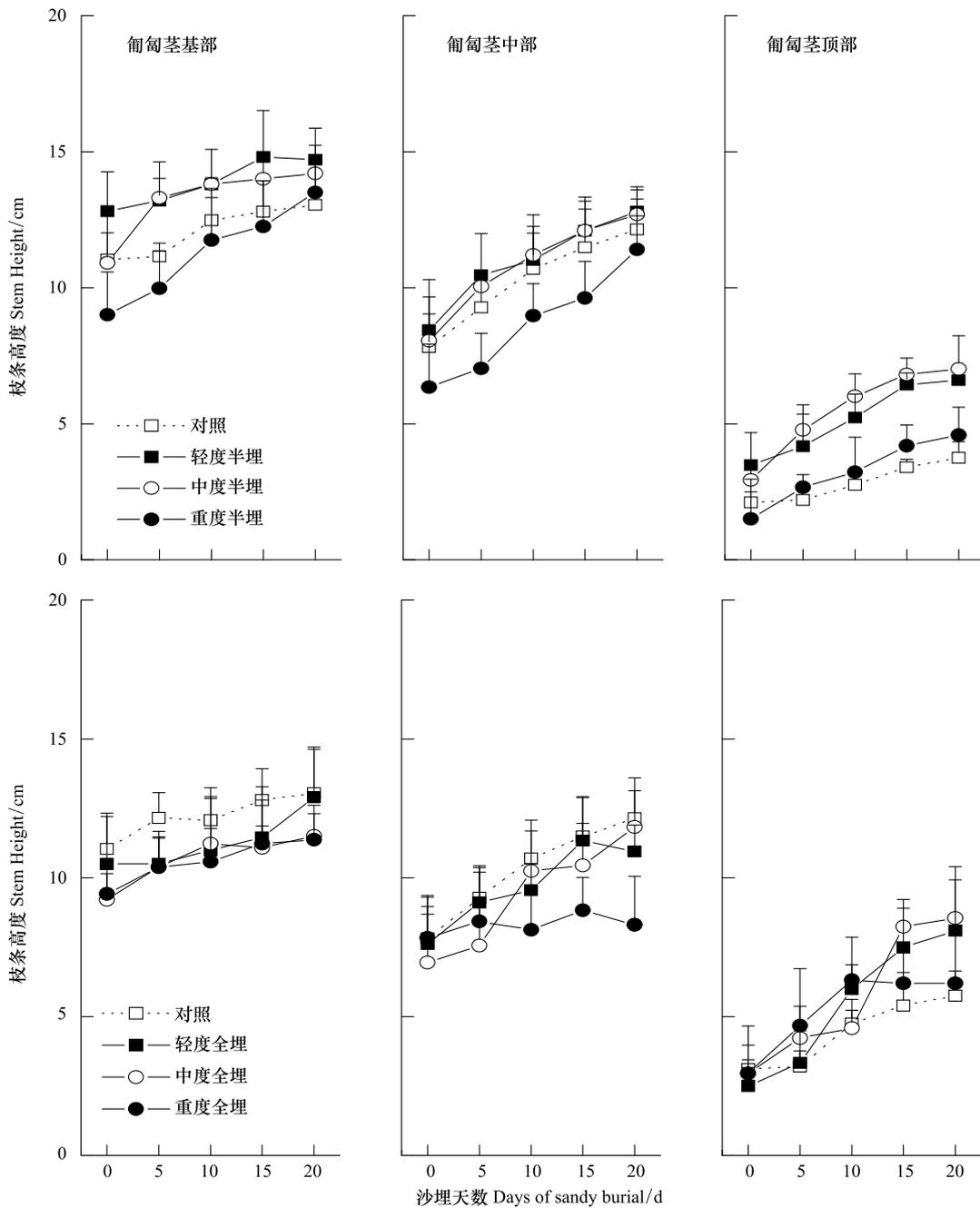


图3 不同程度半埋和全埋处理下单叶蔓荆枝条生长动态

Fig.3 The growth dynamics of the shoots in the stolon of *V. trifolia* under different level treatment of sand burial

2.4 沙埋对匍匐茎各段茎、枝叶和不定根干物质积累的影响

结果显示(表 3),对照匍匐茎各部位茎重比基本一致约为 34%,枝叶重比为 66%。但不同程度半埋和全埋处理均使匍匐茎上各部位匍匐茎茎重比上升,枝叶重比下降,且随着沙埋程度的增加而变化幅度加大,在重度半埋和全埋达到最大。在匍匐茎中部,与对照相比,轻度、中度和重度半埋使匍匐茎茎重比分别增加 28.1%、38.6% 和 46.4%,枝叶重比分别减少 15.9%、33.4% 和 32.6%。同样轻度、中度和重度全埋使匍匐茎茎重比分别增加 20.5%、47.8% 和 123.6%,枝叶重比分别降低 8.9%、26.9% 和 65.9%。此外,不同程度全埋下匍匐茎茎重比增幅大于半埋。在基部,不同程度半埋使匍匐茎茎重比平均增加 29.5%,全埋增加 90.1%。沙埋提高了匍匐茎和不定根生物量,减少了枝叶生物量。

同一个沙埋处理中,未沙埋部位枝叶重比下降幅度要小于沙埋部位。如轻度半埋,未沙埋部位枝叶重比(55.6%)高于沙埋部位基部(43.3%),中度半埋中,未沙埋的顶部枝叶重比(56.2%)高于沙埋的基部和中部(40.0%)。轻度全埋中未沙埋部位枝叶重比(61.8%)也高于沙埋部位基部(35.2%),中度全埋中,未沙埋的顶部枝叶重比(58.4%)高于沙埋的基部和中部(42.9%)。沙埋处理后匍匐茎重比增加顺序:中度全埋>中度半埋>轻度半埋>轻度全埋。

表3 不同程度半埋和全埋 20 d,单叶蔓荆匍匐茎各部位匍匐茎重比、枝叶重比、不定根重比比较

Table 3 Comparison of the ratio of the stolon to total weight, the ratio of shoot and leaves to total weight, the ratio of adventitious root to total weight in the stolon of *V. trifolia* at 20 days after treating with different level sand burial

沙埋处理 Treatment of sand burial	匍匐茎基部 Stolon bottom			匍匐茎中部 Middle of stolon			匍匐茎顶部 Top of stolon		
	茎/总重 Stolon/P	叶/总重 Stem/P	根/总重 Root/P	茎/总重 Stolon/P	叶/总重 Stem/P	根/总重 Root/P	茎/总重 Stolon/P	叶/总重 Stem/P	根/总重 Root/P
对照 Control	33.86±3.3	66.1±3.10	0.0±0.0	34.5±0.9	65.5±0.9	0.0±0.0	34.41±4.2	65.6±3.3	0.0±0.0
轻度半埋 Light half sand burial	39.1±13.3	43.3±13.2	17.7±15.4	44.2±7.5	55.2±1.8	0.54±0.8	44.0±6.3	55.9±6.3	0.0±0.0
中度半埋 Middle half sand burial	46.6±9.2	46.2±8.4	7.1±2.8	57.8±10.2	33.6±7.2	8.4±2.1	43.9±7.2	56.0±6.1	0.0±0.0
重度半埋 Severe half sand burial	41.2±1.2	55.8±5.0	2.8±0.3	50.5±1.8	44.5±6.1	4.8±1.2	56.3±4.7	43.6±3.2	0.0±0.0
轻度全埋 Light full sand burial	62.8±14.5	35.2±10.1	7.5±1.3	41.6±6.3	60.2±9.1	3.1±1.2	36.4±8.4	63.5±8.5	0.0±0.0
中度全埋 Middle full sand burial	64.9±13.4	37.7±10.1	3.3±1.2	50.7±13.1	48.0±8.3	4.2±0.9	48.5±14.1	58.4±12.3	0.0±0.0
重度全埋 Severe full sand burial	69.0±5.8	30.9±5.8	0.0±0.0	76.9±2.1	22.4±1.2	2.6±0.8	54.1±9.2	48.6±8.7	2.1±0.7

茎/总重(匍匐茎重/植株总重比(Ratio of stolon wt to whole plant wt.(Stolon/P));叶/总重(枝叶重/植株总重比(Ratio of stem wt to whole plant wt.(Stem/P));根/总重(不定根重/植株总重比(Ratio of roots wt. to whole plant wt.(Root/P));P-plant 阴影为沙埋部位

3 讨论与结论

有研究表明,适度沙埋有利于沙生植物种子萌发、不定根形成和更新^[24-27]。杨慧玲^[14]的研究发现,1周龄和2周龄的无芒雀麦幼苗在轻度沙埋(1/3株高)均全部存活,中度沙埋(2/3株高)幼苗存活率降低^[14]。单叶蔓荆可依靠地面匍匐茎,节上生根,能快速适应海滩沙地环境^[5-7]。

研究结果显示,轻度和中度半埋及轻度和中度全埋均促进匍匐茎快速生长(图1),而匍匐茎顶部是单叶蔓荆快速延伸生长的重要位点(图2)。在轻度和中度半埋及全埋下,匍匐茎基部和中部生长不明显,但却明显加速了匍匐茎顶部生长(图2)。沙埋20d,经轻度和中度半埋处理的匍匐茎顶部净增加量分别较对照高1.5和3.1倍,经轻度和中度全埋处理的匍匐茎顶部净增长量分别较对照高3.1和3.3倍。同时沙埋(轻度和中度半埋及全埋)还加快了匍匐茎上各部位枝条生长,尤其是匍匐茎顶部枝条生长最为明显(图3)。其次,轻度半埋和全埋还能促进沙埋部位不定根产生(表1),而且还促使临近部位产生不定根。但是重度半埋和全埋则降低匍匐茎顶端生长,减缓匍匐茎上枝条茎叶生长速率。尤其是重度全埋下,顶部枝条茎叶几乎不再生长,同时,还抑制不定根生成。该结果表明,轻度和中度半埋和全埋均可促使匍匐茎快速生长。其原因是:(1)单叶蔓荆为落叶藤本灌木。在海岸沙地其主茎匍匐地面,匍匐茎顶部四棱柱状幼茎为顶端分生组织和其形成的初生结构,其后是随茎发育成圆柱状的次生结构^[28]。匍匐茎可依靠顶端分生组织细胞的横向分裂,使轴向细胞数目增多,而使细胞的轴向延伸^[29]。由于受轻度和中度半埋和全埋沙埋的匍匐茎(基部和中部)为高度木质化的次生组织结构,而茎顶端生长点并未遭受沙埋,因此茎顶端分生组织可持续维持生长。(2)沙埋促使沙下匍匐茎上快速长出不定根。这是由于匍匐茎具有输导、储存和繁殖作用^[28]。有研究发现,水分是毛乌素沙地植物沙埋后存活、生长的关键因子^[26]。因此在匍匐茎基部和中部受沙埋后,沙下匍匐茎环境由于干旱到潮湿、由光亮到黑暗,尤其是湿润的沙下环境诱导使具有繁殖作用的匍匐茎上长出不定根。新生的不定根不仅能弥补重力作用下匍匐茎水分运输的困难^[28],而且还增强了根系吸收水分和养分的能力^[27],它在沙埋后维护匍匐茎中水分平衡,促进匍匐茎顶部快速生长有重要作用。(3)沙埋使匍匐茎中储存物质分配发生变

化^[30-31]。由于沙下老叶不仅光合受到抑制,而且还因缺氧呼吸作用受抑制,降低了对茎中物质的消耗,使更多叶片中养分成为匍匐茎快速生长的物资来源。因此,在轻度和中度半埋和全埋下,匍匐茎通过物质的重新分配,将更多的能力和物质分配给茎顶端(表2,表3)。通过顶端初生组织的快速延伸生长摆脱沙埋造成的物质代谢失衡。

研究发现,在同厚度沙埋中,中度半埋和全埋对匍匐茎顶端生长促进作用大于轻度半埋和全埋。这可能与中度沙埋造成的重力胁迫面积大于轻度基部沙埋,它使匍匐茎更大部分位于沙下潮湿和低温环境,导致匍匐茎上生出更多的不定根,增加了为植株生长提供水分和养分能力和维持匍匐茎水分平衡的能力。其次,匍匐茎大部分遭遇沙埋也导致更多叶片被沙埋后处于缺氧环境,该环境抑制了细胞呼吸、减少了对叶内和匍匐茎内物质消耗。此外,中度沙埋部位较轻度沙埋部位距顶部生长点近,沙埋重力胁迫信号和刺激作用更易传递给匍匐茎生长点。在匍匐茎物质再分配时,匍匐茎内物质和水分向顶部生长点运输距离较短,运输会更有效、也更快。因此,中度半埋和全埋的匍匐茎顶部能快速从沙埋部位得到沙埋信号、水分和养分,可能是其维持快速生长摆脱沙埋的重要物质基础。同样研究发现,在不同厚度沙埋中,轻度全埋处理使匍匐茎顶端生长要大于轻度半埋。这主要是由于轻度全埋造成的重力胁迫刺激作用大于轻度半埋。轻度全埋将基部整个枝条茎叶掩埋,茎上所有叶片完全处于黑暗、潮湿、缺氧环境中,叶片逐渐变黄,脱落,减少了对营养物质的呼吸消耗,从而促使未沙埋部位茎生长,导致轻度全埋沙埋部位茎重比(62.8%)和未沙埋部位枝叶重比(61.85%)大于轻度半埋(39.1%, 55%)(表3),以及顶部茎净增长量(43.4 cm)大于轻度半埋(36.2 cm)(表2)。可见,在匍匐茎生长点没有受沙埋情况下,无论是沙埋厚度还是沙埋程度的增加均使沙埋强度提高导致对匍匐茎的刺激作用增强,可能是导致中度沙埋引起匍匐茎顶端生长速率大于轻度沙埋、轻度全埋大于轻度半埋的主要原因。

此外,试验观测发现,重度半埋和全埋处理均使匍匐茎顶部生长和不定根形成受抑,尤其是匍匐茎茎尖畸形、弯曲生长,茎节间变短而密集,沙埋部位的叶片枯黄脱落。结果表明:单叶蔓荆耐沙埋能力是有限度的,在不同程度和厚度沙埋下,当匍匐茎顶端生长点暴露在沙上时,匍匐茎可以通过茎顶端快速生长摆脱沙埋,而保持植株的继续生存。但是当匍匐茎顶端置较厚的沙下,凭着匍匐茎的向光性生长,无法在短时间内摆脱沙埋时,持续的光合受抑和呼吸耗能的加大使匍匐茎内物质代谢平衡丧失,导致匍匐茎中营养物再分配,匍匐茎将营养输送到茎顶端。但由于沙埋重力阻碍限制了匍匐茎顶端延伸生长,从而使顶部茎芽间距缩短而密集并变膨胀。同时,匍匐茎营养向顶部输送也抑制了不定根生长,最终导致匍匐茎内水分代谢、能量和物质代谢失去平衡。因此,重度沙埋下,较长时间内枝条叶片光合受抑、匍匐茎存储营养不足、不定根发育不良,是最终导致沙下匍匐茎生长受抑和死亡的主要原因。

综上所述,沙埋是一种物理重压胁迫。在自然环境中,单叶蔓荆匍匐茎顶端是茎延伸生长的重要部位。但当匍匐茎基部或连同中部半埋和全埋后,匍匐茎能快速接受沙埋重力胁迫刺激促进匍匐茎顶部快速生长以摆脱进一步被沙埋;同时,促进位于沙下潮湿环境的匍匐茎上产生不定根以增大根系吸收水分和养分面积以维持匍匐茎中水分平衡;另外,促进沙埋部位匍匐茎和枝条叶片中物质转移,加速匍匐茎顶部快速生长和物质积累以弥补沙埋带来的损伤维持物质和能量的代谢平衡。因此沙埋后,单叶蔓荆以匍匐茎顶端快速生长、沙埋部位形成不定根维持茎水分平衡和能量和物质代谢平衡,以快速适应沙埋。而匍匐茎全被沙埋后,由于茎生长不能在短时间内摆脱沙埋,长期的呼吸消耗造成能量代谢失调而致植株死亡。因此,在海岸沙地单叶蔓荆种群管理和维护中,在强风移沙引起的重度沙埋时,及时剥离匍匐茎顶部沙子对维护单叶蔓荆种群的延续生存和扩散均有重要作用。

参考文献(References):

- [1] 王涛. 中国沙漠与沙漠化. 石家庄: 河北科学技术出版社, 2003: 756-758.
- [2] 罗涛, 杨小波, 黄云峰, 叶凡, 党金玲. 中国海岸沙生植被研究进展. 亚热带植物科学, 2008, 37(1): 70-75.
- [3] 唐村, 王慧梅. 耐盐、耐旱、固沙地被-单叶蔓荆. 园林, 2008, (5): 65-65.

- [4] 乔勇进, 张敦论, 郗金标, 王开芳, 丰宗新. 沿海沙质海岸单叶蔓荆群落特点及土壤改良的分析. 防护林科技, 2001, 49(4): 6-8.
- [5] 乔勇进, 许景伟, 张敦论. 单叶蔓荆人工扩繁技术及生理特性的研究. 中国野生植物资源, 2003, 22(2): 49-52.
- [6] 张萍, 刘林德, 柏新富, 朱建军. 不同光强下单叶蔓荆的光合蒸腾与离子累积的关系. 生态学报, 2012, 32(11): 3432-3439.
- [7] 宋天英. 单叶蔓荆改善滨海沙地微环境研究初报. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2002, 31(4): 524-526.
- [8] 何东兴. 厚田地区单叶蔓荆的群落学特征与适应沙地的初步研究. 生态学杂志, 1992, 11(4): 36-40.
- [9] Maun M, Lapierre J. Effects of burial by sand on seed germination and seedling emergence of four dune species. American Journal of Botany, 1986, 73(3): 450-455.
- [10] 张奎壁, 邹受益. 治沙原理与技术. 北京: 中国林业出版社, 1990.
- [11] 何玉惠, 赵哈林, 赵学勇, 刘小平. 沙埋对小叶锦鸡儿幼苗生长和生物量分配的影响. 干旱区地理, 2008, 31(5): 701-706.
- [12] Zhan J, Maun M. Potential for seed bank formation in seven Great Lakes sand dune species. American Journal of Botany, 1994, 81(4): 387-394.
- [13] 苏延桂, 李新荣, 贾荣亮, 冯丽. 沙埋对六种沙生植物种子萌发和幼苗生长的影响. 中国沙漠, 2007, 27(6): 968-971.
- [14] 杨慧玲, 曹志平, 董鸣, 叶永忠, 黄振英. 沙埋对无芒雀麦种子萌发和幼苗生长的影响. 应用生态学报, 2007, 18(11): 2438-2443.
- [15] Maun M A, Riach S. Morphology of caryopses, seedlings and seedling emergence of the grass *Calamovilfa longifolia* from various depths in sand. Oecologia, 1981, 49(1): 137-142.
- [16] 聂春雷, 郑元润. 鄂尔多斯高原 4 种主要沙生植物种子萌发与出苗对水分和沙埋的响应. 植物生态学报, 2005, 29(1): 32-41.
- [17] Harper J, Benton R A. The behaviour of seeds in soil: II. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. The Journal of Ecology, 1966, 54: 151-166.
- [18] Sykes M T, Wilson J B. Dark tolerance in plants of dunes. Functional Ecology, 1990, 4(6): 799-805.
- [19] 赵哈林, 何玉惠, 岳广阳, 周瑞莲. 风吹、沙埋对沙地植物幼苗生长和光合蒸腾特性的影响. 生态学杂志, 2010, 29(3): 413-419.
- [20] Zhu X W, Huang Z Y, Chu Y, Zhang S M, Liu H D, Dong M. Effects of burial in sand and seed size on seed germination and seedling emergence in two leguminous shrubs in the Otindag Sandland, China. Israel Journal of Plant Sciences, 2004, 52(2): 133-142.
- [21] 赵文智, 刘新民. 西藏特有灌木砂生槐繁殖生长对海拔和埋理响应. 生态学报, 2002, 22(1): 134-140.
- [22] 刘海江, 郭柯. 沙埋对中间锦鸡儿幼苗生长发育的影响. 生态学报, 2005, 25(10): 2550-2555.
- [23] Ren J, Tao L, Liu X M. Effect of sand burial depth on seed germination and seedling emergence of *Calligonum* L. species. Journal of Arid Environments, 2002, 51(4): 603-611.
- [24] 彼得洛夫. 流沙的固定. 徐国镒, 陈珍, 译. 北京: 中国林业出版社, 1960: 151-157.
- [25] 王彦阁, 杨晓晖, 慈龙骏. 沙埋对西鄂尔多斯高原灌木群落格局的影响. 北京林业大学学报, 2010, 32(4): 234-238.
- [26] 李文婷, 张超, 王飞, 郑明清, 郑元润, 张峰. 沙埋与供水对毛乌素沙地两种重要沙生植物幼苗生长的影响. 生态学报, 2010, 30(5): 1192-1199.
- [27] 原鹏飞, 丁国栋, 赵奎. 流动沙丘沙埋对沙柳生长特性的影响. 水土保持研究, 2008, 15(4): 53-55.
- [28] 宗文, 韩晓弟, 高原, 杨洋. 单叶蔓荆植物生物学研究. 安徽农业科学, 2008, 36(35): 15439-15440.
- [29] 施国新, 徐祥生, 陈维培. 慈姑匍匐茎的起源和球茎的膨大研究. 武汉植物学研究, 1989, 7(3): 205-210.
- [30] Shi L, Zhang Z J, Zhang C Y, Zhang J Z. Effects of sand burial on survival, growth, gas exchange and biomass allocation in *Ulmus pumila* seedlings in the hunshandak sandland. Annals of Botany, 2004, 94(4): 553-560.
- [31] 王宁, 高艳. 两种践踏胁迫下克隆整合对入侵植物空心莲子草生长的影响. 生态科学, 2011, 30(2): 97-101.