

DOI: 10.5846/stxb201505010898

周瑞莲, 贾有余, 侯月利, 石琳琳. 不同厚度沙埋下植物光合特性变化与补偿性生长的关系. 生态学报, 2016, 36(24): - .

Zhou R L, Jia Y Y, Hou Y L, Shi L L. Relationship between changes in photosynthetic characteristics and plant compensatory growth under different sand burial depths. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(24): - .

不同厚度沙埋下植物光合特性变化与补偿性生长的关系

周瑞莲^{1,*}, 贾有余², 侯月利¹, 石琳琳¹

1 鲁东大学生命科学学院, 烟台 264025

2 内蒙古农牧科学院资源环境与检测技术研究所, 呼和浩特 010030

摘要:在自然条件下通过对海岸沙地不同株型单叶蔓荆 (*Vitex trifolia* var. *simplicifolia* Cham) 在不同厚度沙埋处理下土壤温度、湿度, 沙上叶片鲜重 (FW) 和干重 (DW)、叶片净光合速率 (Pn)、蒸腾速率 (Tr) 和气孔导度 (Gs) 的测定以揭示沙埋后植物的快速生长与光合作用的关系以及植物补偿性生长在其耐沙埋中的作用。结果表明, 不同厚度沙埋下, 土壤表层含水量最低和温度最高 (40℃), 随着沙埋厚度增加, 土壤含水量显著增加, 而土壤温度 (28℃) 降低。轻度和中度沙埋 5 天和 10 天, 幼株和成株沙上叶片鲜重 (FW) 和干重 (DW) 增加, 单叶蔓荆成株沙上顶部叶片 FW 分别较对照增加 27% 和 29%; DW 较对照增加 23% 和 27%, 并与对照差异显著 ($P < 0.05$)。幼株和成株单叶蔓荆对照和不同厚度沙埋下沙上叶片 Pn、Tr、Gs 日变化曲线均呈现“双峰型”, 且植株上部叶片 Pn、Tr、Gs 高于下部叶片。但在轻度和中度沙埋处理下, 幼株和成株单叶蔓荆叶片 Pn、Tr、Gs 增加并高于对照, 成株在光合第一个高峰期顶部叶片 Pn 分别较对照高 13% 和 24%、Tr 分别较对照增加 33% 和 72%、Gs 较对照分别增加了 55% 和 27%。研究表明, 沙埋下植株快速生长和叶片物质积累加速与光合作用增高呈正相关。沙埋胁迫激活植株补偿生长是引起植物 Pn 增加, 干物质积累的主要原因。而沙埋使叶片损失导致植物能量代谢失衡是激活补偿生长的内因, 沙埋使植物下部处于低温潮湿环境是补偿生长的外因。沙埋胁迫下植物补偿生长在其维持能量和物质代谢平衡和适应沙埋中起重要作用, 是单叶蔓荆适应沙埋的重要生理调控策略。

关键词:沙埋; 单叶蔓荆; 净光合速率; 蒸腾速率; 补偿性生长

Relationship between changes in photosynthetic characteristics and plant compensatory growth under different sand burial depths

ZHOU Ruilian^{1,*}, JIA Youyu², HOU Yueli¹, SHI Linlin¹

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

2 Inner Mongolia Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences and Institute of Resources Environment and Detection Technology, Inner Mongolia, Hohhot 010030, China

Abstract: *Vitex trifolia* var. *simplicifolia* grown on the coast of Yantai was examined to understand the compensatory mechanisms associated with changes in photosynthetic characteristics and rapid plant growth. Specifically, the water content and temperature at different soil depths, as well as the fresh weight (FW), dry weight (DW), net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr), and stomatal conductance (Gs) in above-sand leaves of *V. trifolia* under sand burial were measured. Under sand burial, the surface soil had a higher temperature (40℃) and lower soil water content. However, as the soil depth increased, the water content of the soil increased and temperature decreased (28℃). After 5 and 10 days of

基金项目: 国家自然科学基金 (31270752); 烟台市科技局 (2013ZH351)

收稿日期: 2015-05-01; 网络出版日期: 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhoulr726@163.com

light and moderate sand burial, the leaves above the sand on large plants and young plants had higher FW and DW than those of control plants. For instance, the FW values of the top leaves of large plants were significantly higher (by 27% and 29%) and the DW values (23% and 27%) were also significantly higher than those of control plants. The diurnal course of Pn, Gs, and Tr presented a bimodal pattern in the leaves of *V.trifolia* with light and moderate sand burial and without sand burial, and were higher in the upper leaves than in the lower leaves of the plant. Under light and moderate sand burial, the Pn, Tr, and Gs of the leaves of young and large plants of *V.trifolia* increased and were higher than those of control plants. For instance, the leaves of larger plants under light and moderate sand burial at the first peak of photosynthesis had higher Pn (by 13% and 24%), Tr (by 33% and 72%), and Gs (by 55% and 27%) than those of control plants. This indicated that rapid plant growth and increased material accumulation in the top leaves under sand burial were positively correlated with increased Pn and plant compensatory growth. The plant compensatory growth activated by sand burial stress resulted in increased Pn and dry matter accumulation. The imbalance in energy and material metabolism through lost leaves caused by sand burial acted as an internal cue that activated plant compensatory growth. The lower parts of plants were exposed to lower temperatures and moister conditions, which were external causes of plant compensatory growth. This suggested that compensatory growth in *V.trifolia* plays an important role in maintaining the balance between energy and material metabolism and adaptation to sand burial.

Key Words: sand burial; *Vitex trifolia* var. *Simplicifolia*; net photosynthetic rate; transpiration rate; compensatory growth

海岸带强劲的海风往往使沙质地表上的沙粒移动造成沙埋胁迫^[1]。沙埋不仅抑制植物的生长和生存,降低海岸沙地生物多样性,而且沙埋还掩埋公路毁坏农田。同时人为对海岸资源的无序索取使海滨生态系统平衡变得脆弱。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]。选择合适的海岸耐沙埋先锋植物、揭示其耐沙埋适应机制将有助于筛选抗沙埋植物和海岸沙地植被的重建。

目前关于沙生植物抗沙埋生理生态学机理研究,已有许多报道。研究揭示了长期沙埋对植物解剖结构的影响^[3-4],及短期沙埋胁迫下植物幼苗抗逆生理响应^[5],更多的则集中在沙埋胁迫下植物幼苗的存活、生长、繁殖、生物量和养分分配^[6-10],还有少量沙埋对植物生存、株高、光合蒸腾特性及其相互关系的研究报道^[11-15]。研究发现,适度沙埋不仅有利于沙生植物的生长和繁殖^[8-10]。而且沙埋可增加植物叶水势、叶片含水量和气孔导度、并引起植物光合速率和蒸腾速率的上升^[11]。随着沙埋深度的增加,差巴嘎蒿幼苗^[12]、沙米和虫实^[13-14]、樟子松幼树^[15]、榆树^[3]叶片光合速率、气孔导度和蒸腾速率下降,并与其存活率下降和株高生长受抑呈正相关。沙埋胁迫下,植物维持较高的光合速率是其快速生长、摆脱沙埋、维护生存的关键。上述关于沙埋胁迫下植物生长与光合代谢关系的研究多集中于内陆干旱沙漠地区小半灌木和沙生植物,而对海岸沙地沙生植物研究较少。另外,一些研究发现,放牧后大须草(*Andropogon gerardii*) (Wallace, 1990)、沙生冰草(*Agropyron desertorum*)、羊茅(*Festuca ovina*)等叶片 Pn 显著高于未放牧采食植株上的同龄叶片^[16]。放牧可使牧草生长加速,牧草产量提高,并认为这是牧草对丢失叶片做出的自身补偿效应(compensation),这也是被采食后植物产生的应激适应性反应,是被采食后植物产生的受益结果^[17-18]。沙埋后部分被埋枝叶无法行光合作用是否会引发植物补偿生长、叶片光合特性的改变是否与植株补偿生长有关,目前国内外尚未见报道。而研究沙埋过程中植物光合特性的变化不仅可以揭示沙埋胁迫在植物碳代谢和能量分配改变中的作用,以及植物对沙埋造成损伤的快速补偿机理和快速恢复生长策略,对揭示沙生植物适应极端环境的生理调控机理具有重要意义。

单叶蔓荆(*Vitex trifolia* var. *Simplicifolia*),马鞭草科(*Verbenaceae*),牡荆属(*Vitex* Linn),落叶小灌木。其不惧沙埋,其发达的根系,匍匐茎着地部分生须根特性使其能很快覆盖地面,在固定沙地、防止风沙流动、维护沙滩环境中是一种优良的地被植物^[19]。其抗沙埋机理及在沙岸沙地土壤改良中作用引起人们的重视。目前

人们已从不同程度沙埋胁迫过程中,单叶蔓荆叶片抗氧化酶活力和渗透调节物含量变化^[20]、单叶蔓荆匍匐茎生长和不定根生成^[21]、以及匍匐茎和枝叶中物质转移和碳水化合物转化^[22]方面研究了其耐沙埋机理,并发现适度沙埋下匍匐茎顶部快速生长、不定根形成在抗沙埋中起关键作用。由于光合作用是植物构建细胞和组织的物质材料来源,也是沙埋下植物快速生长的能量和物质供体。但迄今为止,人们尚不了解沙埋下单叶蔓荆的存活和快速生长是否与其光合蒸腾特征的改变相关,以及植物补偿生长在沙埋后植物持续生存中的作用。

本文拟通过在自然条件下,对沙埋过程中土壤温度和湿度的测定,以及单叶蔓荆叶片 FW 和 DW、净光合速率、蒸腾速率、气孔导度日变化分析,以揭示沙埋过程中叶片光合作用变化与其耐沙埋的关系,及能量和物质平衡在其适应沙埋中作用,为海岸带自然沙地种群的科学管理提供依据。

1 试验材料与方 法

1.1 研究区自然概况

本次试验于 2011 和 2012 年的六月到九月在烟台市夹河桥东部海岸沙地进行。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 651.9mm,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 为 4.22—6.79。海岸沙地土壤多为风沙土。年平均风速内陆地区 3—4 米/秒,沿海地区 4—6 米/秒。研究区天然群落以耐沙埋植物为主,主要有单叶蔓荆(*V. trifolia.*)、筛草(*Carex kobomugi* Ohwi)和砂引草(*Messerschmidiasibirica* Linn.)和滨麦(*Leymus mollis* (Trin.) Hara)等。

1.2 试验材料

由于处于营养期生长的植物,其根茎叶发育最快,对外界环境变化反应最敏感,故本研究以烟台夹河桥东部海岸沙地自然生长处于营养生长的单叶蔓荆为试验材料。同时,由于海岸沙地自然生长的单叶蔓荆株型大小不一。为了了解不同大小个体单叶蔓荆对沙埋的响应差异,分别选小株型(幼株)(株高 15cm)和大株型(成株)(株高 30cm)单叶蔓荆为试验材料,进行沙埋处理。

1.3 沙埋处理

沙埋处理过程包括:(1)去除沙埋试验地上的杂草,并对试验地做标记;(2)对试验地上所选取的待测沙埋幼株和成株挂标签;(3)根据成株高度(约 30cm),将其分为 3 段:1/3 段(0—1/3)、2/3 段(1/3—2/3)、顶部(2/3—顶部),并用记号笔在植株近地表处、株高 1/3 处、株高 2/3 处做标记。同时将植株各段的一对对生叶片作标记,其中一片用于测定叶片鲜重(FW)和干重(DW),另一片用于光合特性测定,其植株各段标记的目的用于检测在沙埋过程中沙埋厚度是否改变。最后进行沙埋处理,同法标记幼株。(4)不同厚度沙埋处理试验设计,对幼株沙埋处理设对照(不进行沙埋处理)、轻度沙埋(1/2 株高)、重度沙埋(全埋);成株沙埋处理设:对照组、轻度沙埋(沙埋至株高的 1/3 处);中度沙埋(沙埋至 2/3 处)、重度沙埋(完全沙埋);(5)沙埋处理,即将分别剪成高为 30cm(重度沙埋)、20 cm(中度沙埋)和 10cm(轻度沙埋)的纸盒子围成面积约为 1—2 m²的方框。按沙埋厚度选取纸盒方框将所选植株框起,然后收集远处地表的干沙向选定的方框内覆盖干沙至与框同高,同时,一边覆沙,一边尽量将叶片摆放自然,以达到模拟自然沙埋的状态。沙埋后将纸盒方框除去,沙埋区域周围再补充少量干沙,使其与地面间成斜坡状,和自然沙地成一体。每个沙埋处理至少包括 20 株标记的植物,每个处理重复三次。采用同样方法对幼株进行沙埋处理,只是将纸盒子分别做成高 8cm 和 16 cm。

1.4 叶片 FW 和 DW 的测定

生长势是反应沙埋植物生长状况的重要指标之一。在沙埋之前、沙埋第 5 天和第 10 天,分别从不同沙埋处理中标记的成株和幼株中随机采集标记的对生叶,带回实验室用烘干法测定叶片 FW 和 DW。

1.5 光合特性分析

在沙埋处理的第 5 天和第 7 天,分别用 Li-6400 光合仪开放式气路系统连续两天进行光合测定。由于沙

埋后沙下叶片处于黑暗潮湿环境光合受抑,在沙埋 10D 后脱落,对植株持续生长贡献不大,故本研究仅对沙埋后不同厚度沙埋下沙上叶片的光合特性做了测定。具体测定方法是,从不同厚度沙埋处理的沙上各段标记的叶片中选取 5 片健康向阳面的叶片用快速测定法测定光合作用日变化,即每叶片连续读取 5 组数据。每一时间的测定结果由 5 片叶子的 25 组数据求平均得到。从 06:00 至 18:00,每隔 2 小时测定净光合速率(P_n -net photosynthetic rate)、蒸腾速率(Tr - Transpiration rate)、气孔导度(Cond- Stomatal conduction)。同时用缓冲瓶控制 CO_2 浓度相对稳定。

1.6 数据处理

试验数据采用 3 个以上重复的平均值 \pm 标准差(mean \pm SD, standard deviation),用 SPSS 11.5 软件进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 不同厚度沙埋下不同土层土壤含水量及温度的变化

不同厚度沙埋处理 5D 和 10D,由于受太阳辐射的影响,不同厚度沙埋下,表土层土壤含水量最低(表 1)和温度最高(40 $^{\circ}C$)(表 2)。随着沙埋厚度增加,原表土层土壤含水量显著增加,而土壤温度明显降低(28 $^{\circ}C$)。与对照土壤表土层相比(沙埋 5D),轻度、中度和重度沙埋下,原表土层土壤含水量分别增加 4.3 倍、15 倍和 26 倍;原表土层土壤温度分别降低了 31%、39%和 50%。而且同一植株沙埋处理后,沙上叶片处于高温干旱环境,而受沙埋部位则处于低温和湿润环境。

表 1 海岸沙地不同厚度沙埋下不同土层土壤含水量变化 (%)

Table 1 Changes in soil moisture under different depth sand burial of the soil from coast sand

项目 Item	对照 CK		轻度沙埋 LSB		中度沙埋 MSB		重度沙埋 SSB	
	5d	10d	5d	10d	5d	10d	5d	10d
顶部 Top							0.2a	1.6a
距地表 20cm 处 20cm side					0.2b	1.5b	0.3b	3.3a
距地表 10cm 处 10cm side			0.2c	1.9c	3.8b	4.7b	8.0a	8.2a
地表 Soil surface	0.3c	1.5c	1.6c	2.7c	4.8b	8.4a	8.2a	8.7a

CK:Control;LSB:轻度沙埋 Light sand burial;MSB:中度沙埋 Moderate sand burial;SSB:重度沙埋 Severe sand burial

表 2 海岸沙地在不同厚度沙埋下不同土层土壤温度的变化 ($^{\circ}C$)

Table 2 Changes in soil temperature under different depth sand burial of the soil from coast sandland

项目 Item	对照 CK		轻度沙埋 LSB		中度沙埋 MSB		重度沙埋 SSB	
	5d	10d	5d	10d	5d	10d	5d	10d
顶部 Top							40.1a	40.0a
距地表 20cm 处 20cm side					40.2a	40.1a	27.9b	27.6b
距地表 10cm 处 10cm side			40.1a	40.0a	28.0b	28.5b	25.1b	24.0b
地表 Soil surface	40.1a	40.2a	27.7b	28.9b	24.3bc	24.2bc	20.0c	20.1c

同一土层中相同字母表示没有差异,不同字母表示差异显著($P<0.05$)

2.2 不同厚度沙埋对单叶蔓荆叶片生长和物质积累的影响

海岸沙地单叶蔓荆枝条高度不同,为了了解不同株高的单叶蔓荆对沙埋的生理响应差异,本研究分别分析了成株和幼株在沙埋过程中叶片的 FW 和 DW 的变化(表 3,4)。结果表明,与对照相比,轻度(幼株和成株)和中度(成株)沙埋处理均使沙上叶片 FW 和 DW 增高,重度沙埋(幼株和成株)使叶片 FW 和 DW 下降(表 3.4)。例如,轻度沙埋 5 天和 10 天中,幼株沙上叶片 FW 分别较对照增加 11%和 12%;DW 较对照增加 27%和 36%;成株沙上顶部叶片 FW 分别较对照增加 27%和 29%;DW 较对照增加 23%和 27%、中部叶片 FW 和 DW 较对照增加,但增加幅度较顶部叶片低。中度沙埋 5 天和 10 天,成株沙上顶部叶片 FW 分别较对照增加 21%和 24%;DW 较对照增加 16%和 23%。幼株和成株顶部叶片 FW 和 DW 与对照差异显著($P<0.05$)。

同时沙埋使沙下叶片 FW 和 DW 下降,并低于对照。

另外研究发现,沙埋处理 10 天后,沙上株高增加并高于对照,但沙下植株叶片变灰、变黄、变软,尤其是重度沙埋处理下叶片均变软、变黄、最后脱落。

表 3 不同厚度沙埋处理对幼株单叶蔓荆叶片鲜重和干重的影响(单位:mg)

Table 3 Changes in fresh weight (FW) and dry weight (DW) in leaves of *V. trifolia* (young plants) under sand burial(Unit:mg)

项目 Item		对照 CK		轻度沙埋 LSB		重度沙埋 SSB	
		5D	10D	5D	10D	5D	10D
鲜重 FW	顶部 Top	132.0±6b	119.05±4c	145.6±18ab	156.1±10a	110.9±1c	103.9±8c
	基部 Base	164.0±12a	168.8±1a	168.6±15a	173.4±7a	143.4±13b	132.7±10b
干重 DW	顶部 Top	32.2±2b	33.7±3b	41.1±3a	46.8±2a	31.7±0.4b	30.8±2b
	基部 Base	45.7±6ab	46.1±3ab	44.3±6ab	49.1±12a	40.2±5b	38.2±3b

表 4 不同厚度沙埋处理对成株单叶蔓荆叶片鲜重和干重的影响(mg)

Table 4 Changes in fresh weight (FW) and dry weight (DW) in leaves of *V. trifolia* (large plants) under sand burial

项目 Item		对照 CK		轻度沙埋 LSB		中度沙埋 MSB		重度沙埋 SSB	
		5D	10D	5D	10D	5D	10D	5D	10D
鲜重 FW	顶部 Top	156.6±18c	164.5±4c	199.9±2b	233.5±3a	227.3±19a	240±26a	195.2±8b	205.9±2b
	中部 Middle	256.2±12b	286±25a	264.9±14b	299.6±28a	238.2±35c	258.8±16b	257.9±12b	253.4±8b
	基部 Base	223.7±29ab	237.13±15a	239.4±5a	235.4±3b	208.6±23 c	209.8±1c	240.6±2a	234.6±7b
干重 DW	顶部 Top	39.8±10d	49.3±0.2c	48.9±7c	64.1±2b	60.5±6b	70.7±8a	43.2±6cd	62.6±0.1b
	中部 Middle	71.5±3b	73.2±6b	72.9±2b	77.2±11a	62.2±11c	65.8±2c	71.2±4b	64.3±1c
	基部 Base	58.1±7ab	63.7±11a	60.3±3ab	59.4±6ab	45.8±5c	50.9±7c	55.9±4bc	54.9±2bc

2.3 不同厚度沙埋下单叶蔓荆叶片净光合速率(P_n)的变化

由于受沙埋影响单叶蔓荆植株沙上叶片浓绿而光滑,沙下叶片变软变黄。为此,本研究仅测定了沙上叶片的光合特性,因为沙上叶片的光合作用是单叶蔓荆能否在沙埋后继续生长和存活的能量和物质来源。

结果表明,单叶蔓荆无论是沙埋与否,其叶片光合作用日变化趋势均呈现双峰曲线,即在上午 8:30 和下午 13:30 时各出现一个峰值(高峰期),在中午 11:30 时, P_n 下降(低谷期)(图 1A、1B、1C、1D)。但对照组植株不同部位叶片 P_n 存在差异。幼株和成株均表现出上部叶片 P_n 高于下部叶片(图 1A、1B)。例如,成株在两个光合高峰期,顶部叶片 P_n 分别较中部高 11% 和 18%,较基部叶片高 35% 和 28%;在光合低谷期,顶部叶片 P_n 分别较中部和基部叶片 P_n 高 15% 和 20%。同样,幼株顶叶在光合高峰期较基部叶片高 63% 和 39%,在低谷期较基部叶 39%。结果表明,正常情况下,单叶蔓荆植株顶部叶片 P_n 高于下部。

与对照相比,沙埋明显提高了沙上叶片 P_n (图 1C、1D)。成株在轻度和中度沙埋下,顶部叶片 P_n 在两个高峰期分别较对照高 13% 和 24%、10% 和 9%(图 1C)。幼株在轻度沙埋下在高峰期较对照高 10% 和 8%。但在光合低谷期,成株和幼株顶部叶片 P_n 增加较少并与对照差异不显著。同时,与成株对照中部叶片相比,其在轻度沙埋下,中部叶片 P_n 增高,在高峰期较对照增加 17% 和 62%,在低谷期较对照高 37%(图 1D)。相比之下,沙埋处理下,成株 P_n 增幅大于幼株,中部叶片 P_n 增幅大于顶部。

2.4 不同厚度沙埋下单叶蔓荆叶片蒸腾速率的变化

无论沙埋还是未沙埋的单叶蔓荆叶片 T_r 日变化与其光合日变化曲线相同,均为双峰型(图 2A、2B、2C、2D)。即随早晨气温增高而快速增高,并在 8:30 左右达到第一个峰值,然后在气温持续升高到最高时,叶片 T_r 降入低谷;随着午后气温的下降而又再次升高,在下午 13:30 上升并持续到 15:30 左右达到第二个高峰。同样,植株上不同部位叶片 T_r 值有所不同,上部叶片 T_r 高于下部叶片(图 2A、2B)。如,在高峰期,成株顶部叶片 T_r 较中部叶片高 43% 和 70%,较基部叶片高 29% 和 10%。

然而,沙埋处理不仅使沙上叶片 T_r 增加,而且使第二个高峰出现时间延长推后(图 2C、2D)。成株在轻

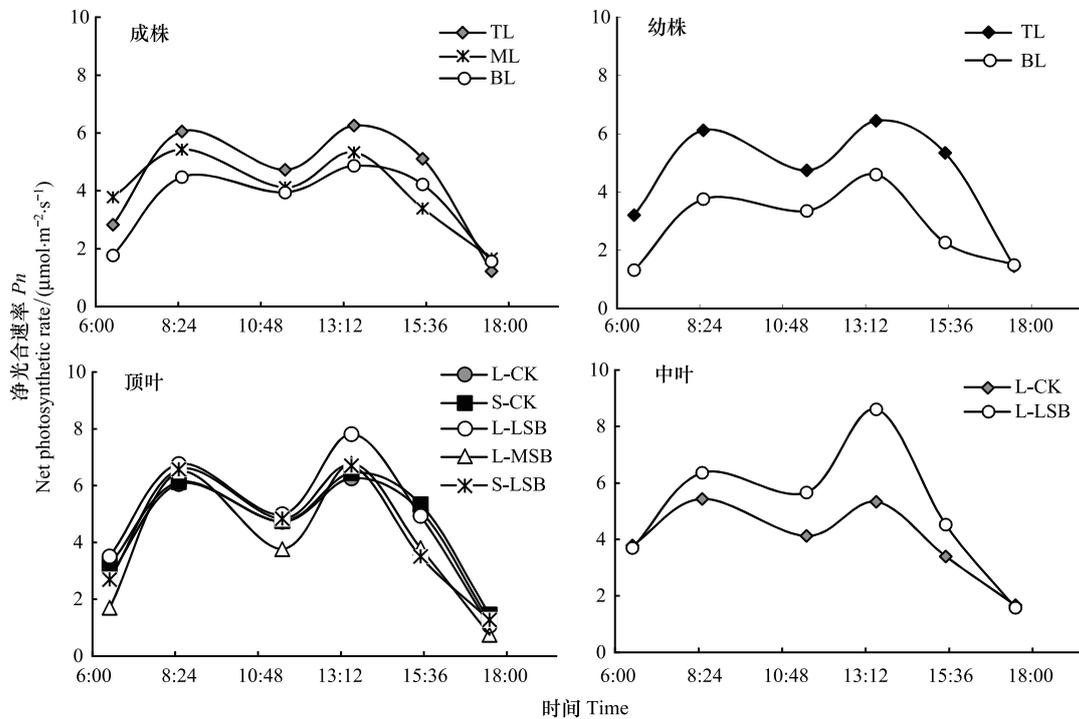


图1 不同厚度沙埋下单叶蔓荆沙上叶片净光合速率变化

Fig.1 Changes in net photosynthetic rate (Pn) in above sand leaves of *V. trifolia* under different depth of sand burial

TL: 顶叶 Top leaf; ML: 植株中部叶片 Middle leaf; BL: 植株底部叶片 Base leaf; L-CK: 成株对照 Control for large plant; L-LSB 成株轻度沙埋 Light sand burial for large plant; L-MSB: 成株中度沙埋 Middle sand burial for large plant; S-CK: 幼株对照 Control for young plant; S-LSB: 幼株轻度沙埋 Light sand burial for young plant

度和中度沙埋下,顶部叶片 T_r 在两个高峰期较对照分别增加了 33% 和 72%、22% 和 25%;在低谷期较对照分别增加 270% 和 122%。幼株在轻度沙埋下顶叶 T_r 在高峰期分别增加 54% 和 91%,在低谷期增加 388%。成株和幼株顶部叶片 T_r 与对照差异显著 ($P < 0.05$)。并且幼株顶部叶片日间 T_r 高于成株,但两者差异不显著。研究表明,沙埋可提高了沙上叶片日间 T_r 。

2.5 不同厚度沙埋下单叶蔓荆叶片气孔导度 (G_s) 的变化

单叶蔓荆成株和幼株日间叶片 G_s 的变化模式与 P_n 相同,均为双峰型(图 3A、3B)。一天中叶片较大的 G_s 出现在气温相对较凉爽的早上 8:30 和下午的 15:30,而在中午气温最高时降低至最低,但与 P_n 日变化模式不同的是, P_n 的第二个峰值出现在 13:30,而 G_s 出现在 15:30。另外,成株和幼株均表现出不同部位叶片 G_s 值有所不同,上部叶片 G_s 高于下部叶片,但差异不显著。而且成株和幼株间叶片 G_s 差异也不显著。研究表明,正常情况下植株顶部叶片具有较高的 G_s 。

不同厚度沙埋均使沙上顶部叶片 G_s 增加(图 3C)。成株顶叶在轻度和中度沙埋下,其在两个高峰期 G_s 较对照分别增加了 55% 和 27%、41% 和 18%,在低谷期较对照增加 113% 和 293%;幼株在轻度沙埋下,在高峰期顶部叶片 G_s 较对照分别增加了 78% 和 27%,在低谷期较对照分别增加和 367%。不同厚度沙埋使沙上顶部叶片 G_s 增加并与对照差异显著 ($P < 0.05$),而且幼株顶部叶片日间 G_s 高于成株,两者差异显著 ($P < 0.05$)。同一植株,在轻度沙埋下,顶部和中部叶片 G_s 均增高,但增加幅度顶叶大于中部叶片(3C,3D)。研究表明,不同厚度沙埋均使植株顶部叶片 G_s 增高并与对照差异显著 ($P < 0.05$)。沙埋提高了沙上叶片气孔导度。

3 讨论

叶片是光合作用的主要器官,是能量的转换器,是植物生长的功能单位。叶片的光合特性及光合能力易

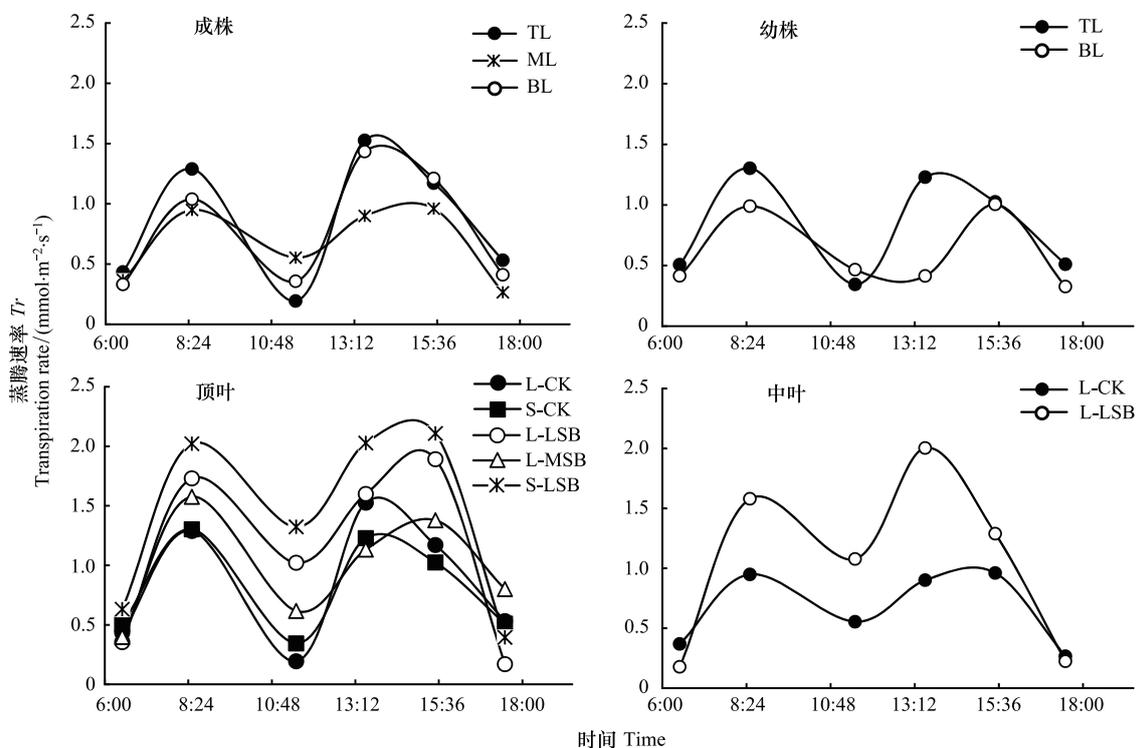


图 2 不同厚度沙埋下单叶蔓荆沙上叶片蒸腾速率的变化

Fig.2 Changes in transpiration rate (T_r) in above sand leaves of *V. trifolia* under different depth of sand burial

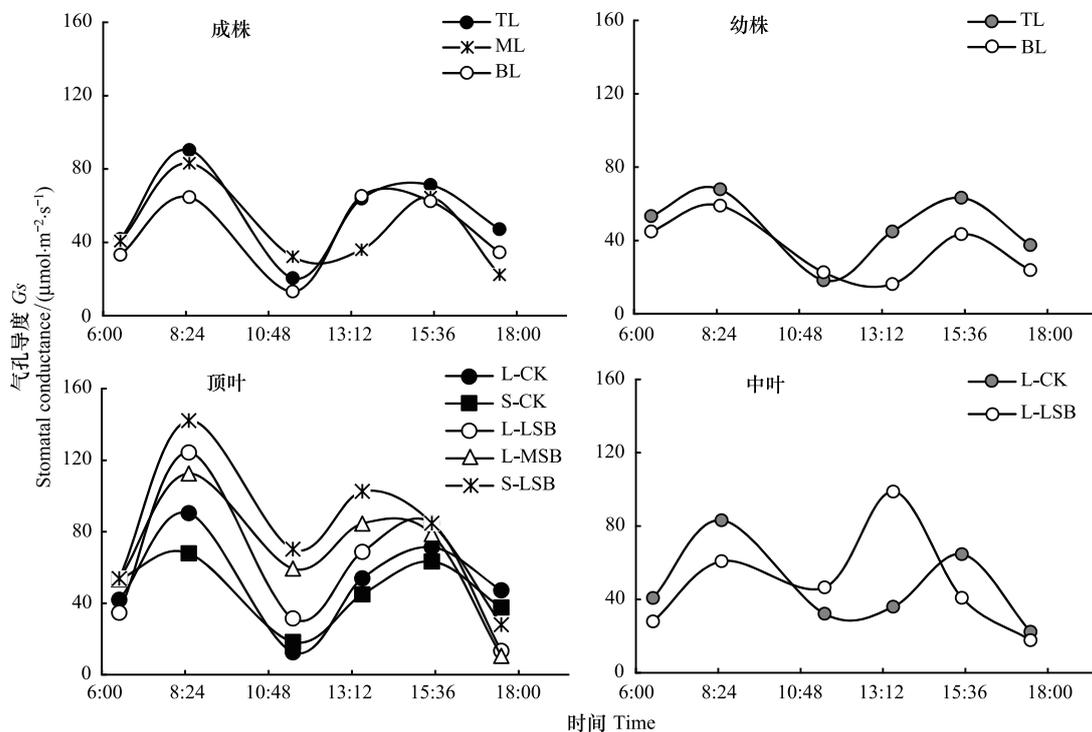


图 3 不同厚度沙埋下单叶蔓荆沙上叶片气孔导度 (G_s) 的变化

Fig.3 Changes in stomatal conductance in above sand leaves of *V. trifolia* under sand burial under different depth of sand burial

受环境的影响,并通过其与环境的相互作用而影响叶的结构性状和功能性状。但是结构性状在特定环境下相对稳定,而功能性状,如光合速率、气孔导度、和蒸腾速率则随着环境变化相对变化较大^[23]。

我们的结果表明,单叶蔓荆叶片日间光合曲线“双峰型”,沙埋并未改变其光合曲线,但却提高沙上叶片,尤其是顶部叶片 Pn(图 1C、1D)、Tr(图 2C、2D)、Gs(图 3C、3D),导致沙上叶片,尤其是顶叶 FW 和 DW(表 3, 4)增加。沙埋后沙上叶片 FW 和 DW 的增加与 Pn 的提高呈正相关。也就是说,沙埋通过提高沙上未遭遇沙埋叶片的光合能力维护其物质生产而快速生长和适应沙埋环境。该研究结果与其他研究者的结果一致。研究发现,樟子松幼树在轻度沙埋胁迫下(低于株高以上 2cm 的沙埋)可以导致其幼树 Pn、Tr、Gs 呈显著增加,在中度(50%株高沙埋)沙埋处理的植株,其叶片 Pn、Tr、Gs 增加幅度最大^[15]。沙米在轻度沙埋下,其幼苗的高生长和存活率也与 Pn、Tr、Gs 增加呈正相关^[14]。同样,差巴嘎蒿在轻度沙埋下,株高没有抑制,并且叶片 Pn、Tr、Gs 较高,随着沙埋深度增加叶片 Pn、Tr、Gs 呈下降趋势^[12]。研究指出,适度沙埋胁迫下,植物幼苗的高生长和存活与其 Pn、Tr、Gs 呈正相关^[14-15]。适度沙埋导致沙埋后植株快速生长,物质积累加速的原因可能是,其一,对单叶蔓荆而言,其植株上部叶片的光合能力较强,下部老叶光合能力较弱(图 1A,1B)。而轻度和中度沙埋常常并未伤害到光合作用较强的顶部叶片,因此植株仍具有恢复生长的能力。另外遭遇沙埋的老叶在黑暗中无法行光合作用,其老叶中存贮的碳水化合物向沙上叶片转移可为沙上叶片的生长提供能量物质。其二,沙埋诱发单叶蔓荆植株补偿生长。沙埋后沙上叶片维持较高的 Pn,积累较多的干物质是植物对沙埋响应做出的补偿生长。这种补偿生长产生的原因可能有内因和外因两种。

补偿生长的内因是由于沙埋导致植株下部叶片处于沙下黑暗、缺 O₂ 和 CO₂ 的环境中,无法进行光合作用导致植株能量的收入降低,引发植株能量和物质代谢失衡,从而诱发植株启动生长补偿机制,以尽快恢复能量代谢平衡以维持生存。因为在植物生长中,能量代谢是植物代谢的重要组成部分。在一种环境中,植物如不能有效利用光能而积累能量满足呼吸和生长的需求,那么它就无法生存^[24]。一些研究发现,放牧或摘除部分叶片后,植物会通过动用它的所有营养源以补偿它的生长所需的营养亏缺并调整生理反应以维持持续生长的过程^[17-18,25-26]。另外研究还发现,牧草采食后,再生生长主要依靠贮藏的非结构性碳水化合物,以及光合作用固定的 C^[27-28]。我们对单叶蔓荆沙埋胁迫下匍匐茎中碳水化合物变化的研究发现,在轻度和中度沙埋处理中未被沙埋的匍匐茎顶部生长快,且非结构性碳水化合物含量增加,结构性碳水化合物含量降低,沙埋部位枝叶茎中结构性碳水化合物含量较多,非结构性碳水化合物含量较少,沙埋后沙埋部位结构性碳水化合物的分解是匍匐茎不定根生长的能量来源^[22]。为此,受沙埋的植株可能首先将沙下部分茎叶中碳水化合物转移至沙上或将纤维素转化为可溶性糖或淀粉作为能量用于呼吸消耗。另外通过提高沙上叶片光合速率和能量合成能力以弥补沙下叶片无法行光合作用所带来的损失。沙埋胁迫下,植株提高碳水化合物转移和转化能力、提高光能转化和能量合成能力以维护能量和物质代谢平衡可能是单叶蔓荆适应沙埋维持生长的生理适应对策。

补偿生长的外因是沙埋,它使单叶蔓荆植株所处环境改变。研究表明,与对照大气温度(40℃)相比,沙埋后沙下植株叶片处于低温(28℃)、土壤湿润条件下(表 1,2)。因此沙埋使同株沙上和沙下叶片处于不同环境。沙埋使沙上叶片与地表面距离缩短,叶片受地面热辐射作用导致叶片温度增高,同时由于沙埋使植株部分处于沙下低温和湿润环境中使植株整体水分丢失小于对照。有研究报道,沙蒿(*Artensiainterarugolica*)在土壤干旱时光合速率下降,在晴天土壤湿润时,空气温度控制着叶片的光合速率^[28]。荒漠植物白麻随着土壤含水量的减小叶片 Pn 随之减小^[29]。一些研究发现,沙生植物 C4 梭梭和沙拐枣在干旱时 Pn 下降,在雨后湿润条件下这种植物 Pn 日变化呈“单峰型”^[30]。因此,沙埋后植株沙上部分处于高温和沙下部分处于潮湿环境从而导致在中午时沙上叶片 Tr 和 Gs 明显高于对照(图 2C、2D、3C、3D)。沙埋后沙上叶片 Tr 和 Gs 增加,既有利于植株水分蒸腾维护水分循环,还有利于叶片 CO₂ 吸收和叶片光合速率的提高。可见沙埋后沙上高温和沙下的潮湿环境是植株沙上叶片 Gs 和 Tr 增加的主要环境因子,也是沙埋后叶片 Pn(图 1C、1D)增高、叶片 FW 和 DW(表 3, 4)增加的环境诱导因子。

总之,在正常情况下,单叶蔓荆顶部叶片光合能力较强,下部老叶光合能力较弱。由于适度沙埋并未伤及

植株上部叶片,因此,植株仍具有较强的恢复生长的能力而适应沙埋。另外处于沙下黑暗中的叶片,一方面将其叶中能量物质转移至沙上为沙上叶片生长提供能量。另一方面,由于被沙埋叶片在黑暗中无法进行光合作用引起植株能量收入降低导致能量平衡失衡,而诱发植株补偿生长,导致沙上叶片 P_n 增加,这是引起植物自身补偿生长的内因。而沙埋后改变了植株生存环境,使植株上部处于高温环境,下部处于低温潮湿环境导致沙上叶片 Tr 、 G_s 、 P_n 提高,这是诱发植物补偿生长的外因。因此,适度沙埋胁迫下单叶蔓荆通过提高未受沙埋叶片光合速率弥补沙埋叶片无法行光合作用带来的物质和能量损失。沙埋胁迫激活单叶蔓荆体内补偿生长机制在其维持能量和物质代谢平衡适应沙埋中起重要作用,其较强的能量自我调节能力和生理可塑性是单叶蔓荆适应沙埋的关键。

参考文献 (References):

- [1] 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(综述). 亚热带植物科学, 2008, 37(1): 70-75.
- [2] 许崇彦, 刘宪斌, 刘占广, 王娟, 姜中鹏, 曹佳莲. 翅碱蓬对石油烃污染的海岸带修复的初步研究. 安全与环境学报, 2007, 7(1): 37-39.
- [3] Shi L, Zhang Z J, Zhang C Y, Zhang J Z. Effects of sand burial on survival, growth, gas exchange and biomass allocation of *Ulmuspumila* seedlings in the Hunshandak Sandland, China. *Annals of Botany*, 2004, 94(4): 553-560.
- [4] 徐斌, 刘杏娥, 孙主义, 查朝生. 长江滩地沙埋杨树木材解剖性质及其变异的研究. 林业科学研究, 2005, 18(6): 738-742.
- [5] 赵哈林, 曲浩, 周瑞莲, 李瑾, 潘成臣, 王进. 沙埋对两种沙生植物幼苗生长的影响及其生理响应差异. 植物生态学报, 2013, 37(9): 830-838.
- [6] Maun M A. The effects of burial by sand on survival and growth of *Calamovilfa longifolia*. *Ecoscience*, 1996, 3(1): 93-100.
- [7] Benvenuti S, Macchia M, Miele S. Light, temperature and burial depth effects on *Rumex obtusifolius* seed germination and emergence. *Weed Research*, 2001, 41(2): 177-186.
- [8] 杨慧玲, 曹志平, 朱选伟, 董鸣, 叶永忠, 李春奇, 黄振英. 克隆整合对无芒雀麦 (*Bromus inermis*) 忍受沙埋能力的影响. 生态学报, 2007, 27(5): 1723-1730
- [9] Harris D, Davy A J. Carbon and nutrient allocation in *Elymus farctus* seedlings after burial with sand. *Annals of Botany*, 1988, 61(2): 147-157.
- [10] 何玉惠, 赵哈林, 赵学勇, 刘新平. 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
- [11] 马洋, 王雪芹, 张波, 刘进辉, 韩章勇, 唐钢梁. 风蚀和沙埋对塔克拉玛干沙漠南缘骆驼刺水分和光合作用的影响. 植物生态学报, 2014, 38(5): 491-498.
- [12] 赵哈林, 曲浩, 周瑞莲, 云建英, 李瑾, 王进. 沙埋对差巴嘎蒿幼苗存活、生长及光合特性的影响. 中国草地学报, 2014, 36(2): 6-11.
- [13] 曲浩, 赵哈林, 周瑞莲, 李瑾. 沙埋对两种一年生藜科植物存活及光合生理的影响. 生态学杂志, 2015, 34(1): 79-85.
- [14] 赵哈林, 曲浩, 周瑞莲, 赵学勇, 云建英, 李瑾, 王进. 沙埋对沙米幼苗生长、存活及光合蒸腾特性的影响. 生态学报, 2013, 33(18): 5574-5579.
- [15] 赵哈林, 李瑾, 周瑞莲, 曲浩, 云建英, 潘成臣. 沙埋对樟子松幼树生长及光合水分代谢的影响. 生态学杂志, 2014, 33(11): 2973-2979.
- [16] Richards JH, Caldwell MM. Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with *Agropyron* species. *Journal of Applied Ecology*, 1985, 22(3): 907-920.
- [17] Mathews JNA. The benefits of overcompensation and herbivory: The difference between coping with herbivores and liking them. *The American Naturalist*, 1994, 144(3): 528-533.
- [18] Paige KN. Overcompensation in response to mammalian herbivory from mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology*, 1992, 73(6): 2076-2085.
- [19] 陈斌. 治沙地被新选择单叶蔓荆. 中国花卉报, 2010, (9): 21.
- [20] 周瑞莲, 王进, 杨淑琴, 杨树德. 海滨沙滩单叶蔓荆对沙埋的生理响应特征. 生态学报, 2013, 33(6): 1973-1981.
- [21] 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.
- [22] 周瑞莲, 杨淑琴, 贾有余, 黄清荣, 解卫海, 刘晓凤. 海岸单叶蔓荆沙埋胁迫下碳水化合物变化与其耐沙埋关系. 生态学报, 2015, 35(23). (未出版)
- [23] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关性状的生态学研究进展. 植物生态学报, 2004, 28(6): 844-852.
- [24] 马成仓, 高玉葆, 王金龙, 郭宏宇, 聂莉莉, 赵娟. 小叶锦鸡儿和狭叶锦鸡儿的光合特性及保护酶系统比较. 生态学报, 2004, 24(8): 1594-1601.
- [25] Chapman DF, Lemaire G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation // Proceeding of the X VII International Grassland Congress, 1993: 95-104.
- [26] Richards JH. Physiology of plants from defoliation // Baker MJ ed. Grassland for our World. New Zealand: Sir Publishing, 1993, 47-55.
- [27] Wallace LL. Comparative photosynthetic responses of big bluestem to clipping versus grazing. *Journal of Range Management*, 1990, 43(1): 58-61.
- [28] Donaghy DJ, Fulkerson WJ. The importance of water-soluble carbohydrate reserves on regrowth and root growth of *Lolium perenne* (L.). *Grass and Forage Science*, 1997, 52(4): 401-407.
- [29] 孙丽君, 吕光辉, 田幼华, 张雪妮, 张雪梅. 不同土壤水分条件下荒漠植物白麻光合生理特性的比较. 新疆农业科学, 2011, 48(4): 755-760.
- [30] 苏培玺, 严巧娣. C_4 荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征. 生态学报, 2006, 26(1): 75-82.