

黑暗完全水淹环境下植物的生长与碳水化合物消耗^{*}

——以三峡库区消落带植物狗牙根和牛鞭草为例

李斯琪, 史邵华, 潘晓娇, 阿依巧丽, 林 锋, 曾 波

(西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715)

摘要:【目的】明确三峡库区消落带植物狗牙根(*Cynodon dactylon*)和牛鞭草(*Hemarthria altissima*)在黑暗完全水淹环境下的生长状态和碳水化合物的储备与消耗情况。【方法】实验设置黑暗完全水淹处理 30, 60, 90, 120, 150, 180, 210, 240 d 共 8 个时间水平, 研究了两种植物在黑暗完全水淹环境下的存活、生长和碳水化合物的储备与消耗情况。【结果】狗牙根和牛鞭草经历黑暗完全水淹处理 240 d 后, 都表现出较强的耐淹能力。水淹 240 d 后 2 种植物存活率分别为 100% 和 96.7%; 水淹处理开始前, 狗牙根茎和地下部分的碳水化合物储备分别高于牛鞭草茎和地下部分的碳水化合物储备, 且差异具有统计学意义($p < 0.05$); 黑暗完全水淹环境下, 狗牙根叶与茎的生长与死亡响应比牛鞭草快; 黑暗完全水淹环境下, 牛鞭草植株新生比率大于狗牙根植株新生比率, 且差异具有统计学意义($p < 0.05$); 黑暗完全水淹 240 d 后, 狗牙根和牛鞭草水淹前已有的叶全部死亡, 狗牙根水淹前已有的茎和地下部分的碳水化合物浓度剩余率都分别高于牛鞭草水淹前已有的茎和地下部分的碳水化合物浓度剩余率, 且差异具有统计学意义($p < 0.05$)。【结论】狗牙根较高的碳水化合物储备及快响应、低生长的节约策略导致该物种拥有较高的碳水化合物浓度剩余率, 耐淹能力比牛鞭草更强。

关键词: 三峡库区消落带; 碳水化合物; 耐受水淹; 节约策略; 狗牙根; 牛鞭草

中图分类号: Q142.9

文献标志码: A

文章编号: 1672-6693(2017)06-0049-08

三峡大坝运行以来, 实行“蓄清排洪”调度方案: 每年夏季汛期, 三峡水库维持在防洪限制水位 145 m 运行; 每年秋季开始蓄水, 水位回升到 175 m, 一直到次年春季都维持在较高水位。水库水位调度造成的水位涨落形成了垂直落差达 30 m 的消落带。由此, 原来的陆生生态系统演变为冬水夏陆的季节性湿地生态系统。长时间的反季节水淹导致消落带中原有的大部分植物逐渐消亡, 库区消落带生态环境受到严重影响^[1-3]。在三峡水库消落带的生态环境保护 and 退化生态系统修复中, 重建适应消落带环境的植被是有效而重要的方法和途径^[2]。在消落带植被重建中, 筛选具有耐水淹能力的适生植物是关键。

狗牙根(*Cynodon dactylon*)和牛鞭草(*Hemarthria altissima*)是在三峡库区自然分布的多年生草本植物, 二者具有优良的耐水淹能力, 是三峡水库消落带植被重建的备选植物物种。在自然的消落带环境中, 狗牙根的分布高程比牛鞭草的更低, 两种植物在消落带中的不同分布高程表明狗牙根的耐淹能力可能比牛鞭草强^[4]。王海锋等人^[5]通过模拟完全水淹实验, 研究了水淹对狗牙根和牛鞭草的存活率、生物量等的影响, 发现持续水淹 180 d 后, 狗牙根和牛鞭草仍然存活, 且狗牙根的存活率比牛鞭草高, 这也表明了狗牙根的耐淹能力比牛鞭草强。但是迄今为止, 狗牙根比牛鞭草更强的耐受水淹能力的机制并不清楚。

陆生植物能否适应完全水淹环境是陆生植物能否耐淹的前提^[6]。在完全水淹环境中, 光照不足和 CO₂ 供应不足导致植物在水下的光合作用受到抑制, 植物光合生产减少; 水淹过程中植物生命活动所需能量更多来自水淹前植株体内的非结构性碳水化合物储备。因此, 植物对水淹胁迫的耐受与碳水化合物有着密切联系^[7-10]。谭淑端等人^[11]和李兆佳等人^[12]研究表明, 狗牙根和牛鞭草在水淹环境下会形成活性氧清除系统抵御活性氧对植物的伤害, 二者具备适应水淹环境的生理条件。因此, 植物体内具有的碳水化合物数量和水淹过程中碳水化合物的消耗可能是影响这 2 种植物水淹耐受能力的重要因素。

* 收稿日期: 2016-10-29 修回日期: 2017-09-29 网络出版时间: 2017-05-16 11:23

资助项目: 国家自然科学基金(No.31370443; No.31070474); 中央高校基本科研业务费专项资金项目(No.XDJK2013A003)

第一作者简介: 李斯琪, 女, 研究方向为植物生理生态, E-mail: lisiqi3147@163.com; 通信作者: 曾波, 教授, E-mail: bzung@swu.edu.cn

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20170516.1123.002.html>

Vervuren 等人^[13]和季高华等人^[14]的研究表明:水深 50 cm 时水中光照强度与水面相比减少了约 90%;而当水深大于 1.5 m 时水中光照强度不足水面的 1%;水深继续增加,植物将处于黑暗环境中。三峡水库消落带垂直落差高达 30 m,低高程河岸带在水淹期间处于完全黑暗状态,植物无法进行光合作用生产有机物。在完全水淹条件下,受淹植物可能发生伸长生长,在水淹深度不大的情况下植物可通过伸长生长出露水面以逃离水淹环境^[15-18]。植物生长需要体内的碳水化合物提供能量和用于结构建成及化合物合成的碳骨架,大深度水淹条件下,植物处于黑暗环境中无法进行光合作用,植物生长及生命等维持只能依靠植物体内的碳水化合物储备,植物投资于生长上的碳水化合物的多少将直接影响植物的存活时间,从而决定植物能否成功度过水淹时期^[18-20]。野外调查发现,狗牙根和牛鞭草在三峡水库蓄水期间都能在具有较好光照条件的高高程消落带中生长,但在处于黑暗完全水淹环境的低高程消落带中只有狗牙根能生长和分布。狗牙根比牛鞭草具有更强的水淹耐受能力是否与前者碳水化合物储备数量和利用碳水化合物的方式有关?在本研究中,笔者对狗牙根和牛鞭草在黑暗完全水淹环境下的存活状况、生长响应及碳水化合物储备和消耗情况进行研究,以明确狗牙根和牛鞭草的耐淹能力是否受碳水化合物储备和消耗的影响,并寻求狗牙根比牛鞭草耐淹的原因。

1 材料与方 法

1.1 实验材料和地点

狗牙根和牛鞭草均为禾本科(Gramineae)多年生植物,具根茎,蔓延能力强。2014 年 11 月,从西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室实验基地狗牙根、牛鞭草种质资源区挑选狗牙根和牛鞭草植株茎节上的当年新生分枝(狗牙根分枝长约 2~3 cm,牛鞭草分枝长约 5 cm),连同它们所在节(节两边各保留部分茎段,保留茎段总长不超过 1 cm)一起剪下,将当年新生分枝种植于口径为 15 cm 装有混合均匀的腐殖土的花盆中,置于西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室实验基地的旷地中进行培养,使它们生长为实验用植株。在培养过程中对植株给予全日照,并定期去除植株上的新生分枝或分蘖,进行浇水、除草等常规管理。植株培养 180 d 后,狗牙根植株平均主茎长约 60 cm,牛鞭草植株平均主茎长约 70 cm;此时,将两种材料用于实验。

1.2 实验方法

于 2015 年 5 月底开始进行实验,实验处理为黑暗完全水淹处理,处理时间包括连续水淹 30,60,90,120,150,180,210 和 240 d 共 8 个处理水平。对两种材料而言,均选取长势基本一致的植株,随机分配到各个处理水平;其中狗牙根每个处理水平 40 株,牛鞭草每个处理水平 30 株。植株放置于注满自来水的水深为 2.5 m 水池底,进行完全淹没水淹处理。水池上方用钢架、木板和多层黑色遮阳网制作的遮光棚遮盖,保证空气可以自由透入棚内,但水池及其中的实验植株处于黑暗环境中。实验期间所有植株均处于黑暗且被完全淹没的状态。实验开始前即黑暗完全水淹第 0 天,对所有实验植株进行编号,测定它们生长状态指标。同时,随机选取狗牙根 40 株、牛鞭草 30 株并采收。将每个植株去除枯萎和死亡部分后,分为叶、茎、地下部分,洗净,在 60 °C 烘 72 h 至恒质量;然后将各部分用球磨仪(Mixer Mills MM400)磨成细粉末样后用来测定水淹处理前植株各部分的碳水化合物浓度(本研究中碳水化合物浓度以材料各部所含碳水化合物质量与材料各部干质量之比计,单位:mg·g⁻¹)。由于本研究所涉及的碳水化合物均为非结构性碳水化合物(可溶性糖和非可溶性糖),故测定方法为蒽酮比色法^[21-22]。在对两种实验材料进行上述不同水淹时间处理后,统计植株的存活数量,仍然按前述方法测定植株的生长状态指标和植株各部分碳水化合物浓度。水淹处理 120~210 d 期间,由于两种植物的生长状态并未发生明显变化,故在此期间未进行植株的生长状态指标和各部分的碳水化合物浓度测定。

1.2.1 指标测定 在水淹前,植株主茎长、植株所有叶的叶鞘长和叶片长;在水淹后的上述 8 个不同时间点分别测定植株原有主茎(即水淹前植株已具有的主茎茎段)存活茎段长、植株原有叶(即水淹前植株已具有的叶)的存活叶鞘段长和存活叶片段长、植株水淹期间新产生的茎段长、植株水淹期间新产生叶的叶鞘段长和叶片段长。

1.2.2 数据处理及分析 本研究中与植株耐水淹能力有关的指标计算公式如下:

$$\text{植株存活率} = (\text{水淹后存活植株数} / \text{水淹前植株数}) \times 100\%,$$

$$\text{原有叶存活比率} = (\text{水淹后植株原有叶存活叶鞘段叶片段总长} / \text{水淹前植株叶鞘叶片总长}) \times 100\%,$$

$$\text{原有茎存活比率} = (\text{水淹后植株原有主茎的存活茎段长} / \text{水淹前植株主茎长}) \times 100\%,$$

新生叶比率 = (水淹期间新产生叶的存活叶鞘段叶片段总长 / 水淹前植株叶鞘叶片总长) × 100%,

新生茎比率 = (水淹期间植株新产生茎的存活茎段长 / 水淹前植株主茎长) × 100%,

碳水化合物浓度剩余率 = (水淹结束后碳水化合物浓度 / 水淹前碳水化合物浓度) × 100%。

本研究中实验数据均以“平均值±标准误”表示。使用软件 SPSS 17.0 进行实验数据的处理和分析。水淹前狗牙根和牛鞭草各部分的碳水化合物浓度差异及水淹不同时间后狗牙根和牛鞭草的生长状态指标变化和碳水化合物浓度消耗的差异用独立样本 *t* 检验检测。当 $p < 0.05$ 时,统计结果具有统计学意义。

2 结果

2.1 水淹对植株存活的影响

狗牙根和牛鞭草在黑暗完全水淹处理的 210 d 内都保持着 100% 的植株存活率。黑暗完全水淹 210 d 后,牛鞭草开始死亡,至黑暗完全水淹 240 d 结束时,牛鞭草的存活率保持在 96.7%,狗牙根在黑暗完全水淹处理 240 d 内,植株存活率一直保持在 100% (表 1)。

2.2 植株水淹前碳水化合物浓度

水淹处理前,狗牙根和牛鞭草叶中的碳水化合物浓度无统计学意义上的差异;狗牙根茎中的碳水化合物浓度较牛鞭草的更高,差异具有统计学意义 ($p < 0.05$);狗牙根地下部分的碳水化合物浓度也比牛鞭草的更高,差异具有统计学意义 ($p < 0.05$) (图 1)。

2.3 植株水淹前已具有的叶和茎在水淹后的存活情况

在黑暗完全水淹环境中,狗牙根和牛鞭草植株原有叶(水淹前已生长出的叶)逐渐死亡。狗牙根植株上的原有叶在黑暗完全水淹 30 d 后几乎全部死亡,牛鞭草植株的原有叶在黑暗完全水淹 60 d 后几乎全部死亡(图 2a)。在黑暗完全水淹环境中,狗牙根和牛鞭草植株原有茎(水淹前已生长出的茎段)都保持着较高的存活比率。黑暗完全水淹 60 d 后,狗牙根植株原有茎中较幼嫩部分开始死亡,原有茎的其余部分没有出现死亡现象,一直到黑暗完全水淹 240 d 后,狗牙根植株原有茎存活比率仍然保持在 90% 以上。牛鞭草经历 240 d 黑暗完全水淹后,原有茎存活率高达 98.13%,几乎没有出现死亡现象(图 2b)。黑暗完全水淹 240 d 后,牛鞭草植株原有茎存活比率比狗牙根的更高,差异具有统计学意义 ($p < 0.05$)。

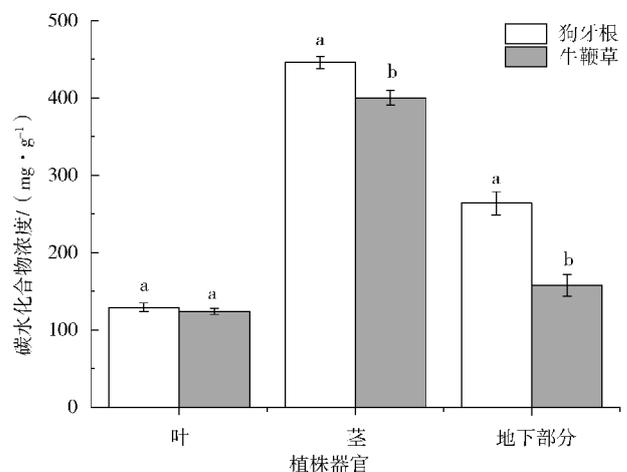
2.4 水淹期间植株叶、茎生长情况及存活情况

狗牙根在黑暗完全水淹环境中只会长出少量新叶,所有新叶的生长在水淹后 30 d 内完成。水淹 30 d 后,产生的新叶的存活叶鞘段叶片段总长只有植株在水淹前已具有的叶鞘叶片总长的 0.37%,水淹 60 d 后,狗牙根植株新生叶全部死亡。牛鞭草在进行黑暗完全水淹的前 30 d 内植株并未长出新叶,它的新叶生长主要集中在水淹 30~60 d 间发生,产生的新叶的叶鞘叶片总长可以达到植株水淹前已具有的叶鞘叶片总长的 30%。水淹 60 d 后,牛鞭草植株水淹期间新产生的叶逐渐死亡。水淹 240 d 后,牛鞭草新叶的存活叶鞘段叶片段总长仍有植株在水淹前已具有的叶鞘叶片总长的 7.6% (图 3a)。水淹 240 d 后,牛鞭草具有的新生叶比率较狗牙根的更高,差异具有统计学意义 ($p < 0.05$)。

表 1 黑暗完全水淹环境下狗牙根和牛鞭草的植株存活率

Tab. 1 The survival rate of *C. dactylon* and *H. altissima* subjected to complete submergence in dark of different treatment durations

物种	水淹时间/d							
	30	60	90	120	150	180	210	240
狗牙根(<i>C. dactylon</i>)	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%
牛鞭草(<i>H. altissima</i>)	100%	100%	100%	100%	100%	100%	96.7%	96.7%



注:不同字母表示两种植物指标数据差异存在统计学意义 ($p < 0.05$),下同。

图 1 水淹前狗牙根和牛鞭草各器官中的碳水化合物浓度

Fig. 1 The concentration of carbohydrates in different organs of *C. dactylon* and *H. altissima* before submergence

黑暗完全水淹环境中,狗牙根主茎会继续生长,主茎的生长在水淹开始后的 60 d 内发生;之后新生的主茎段逐渐死亡。黑暗完全水淹 240 d 后,狗牙根植株在水淹期间产生的新生茎段几乎全部死亡。牛鞭草在黑暗完全水淹开始后的前 30 d 内主茎没有生长,主茎的生长主要集中在水淹 30~90 d 期间。整个水淹过程期间,牛鞭草新生的主茎段并没出现明显的死亡现象(图 3b)。黑暗完全水淹 240 d 后,牛鞭草水淹期间新生茎的存活茎段占水淹前主茎长的比率比狗牙根的更高,差异具有统计学意义($p < 0.05$)。

在黑暗完全水淹环境中,牛鞭草植株在受淹期间的叶生长量(新生叶叶片叶鞘长)和主茎生长量(新生茎段长度)均比狗牙根的更高,差异均具有统计学意义($p < 0.05$)。另外,牛鞭草水淹期间的新生叶和新生主茎段在水淹期间死亡的数量比狗牙根少(图 3a, b)。

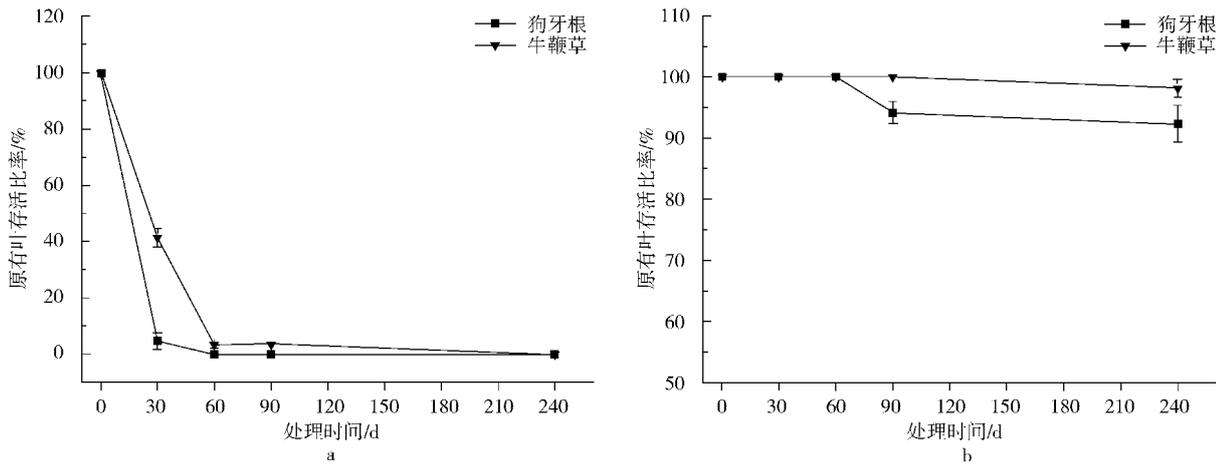


图 2 经历不同时间黑暗完全水淹后狗牙根和牛鞭草水淹前具有的叶和茎的存活比率

Fig. 2 The survival rate of leaves and stems produced before submergence of *C. dactylon* and *H. altissima* subjected to dark complete submergence of different duration

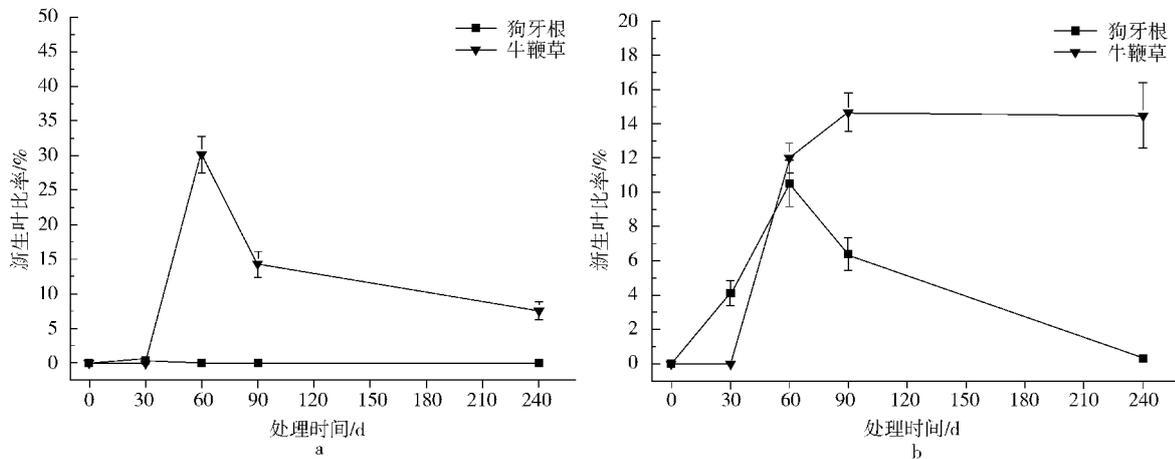


图 3 经历不同时间黑暗完全水淹后狗牙根和牛鞭草新生叶和新生茎比率

Fig. 3 The rate of newly produced leaves and stem segments of *C. dactylon* and *H. altissima* subjected to dark complete submergence of different duration

2.5 植株水淹前后的碳水化合物浓度

黑暗完全水淹 240 d 后,狗牙根和牛鞭草植株原有叶全部死亡。此时,狗牙根茎中的碳水化合物浓度为水淹前茎中碳水化合物浓度的 43.12%,牛鞭草茎中的碳水化合物浓度为水淹前茎中碳水化合物浓度的 23.59%;狗牙根茎中的碳水化合物浓度剩余率比牛鞭草的更高,差异具有统计学意义($p < 0.05$)。水淹 240 d 后,狗牙根地下部分中的碳水化合物浓度为水淹前地下部分中的碳水化合物浓度的 34.04%,牛鞭草地下部分中的碳水化合物浓度为水淹前地下部分中的碳水化合物浓度的 30.26%;水淹后狗牙根地下部分中的碳水化合物剩余率比牛鞭草的更高,差异具有统计学意义($p < 0.05$)(表 2)。

3 讨论

存活率是判断植物水淹耐受能力的重要指标^[4,23-24]。前人研究已证明,水淹耐受能力较弱的植物经历持续完全水淹后,植株存活率比水淹耐受能力较强的植物低^[4-5,7,23-25]。黑暗完全水淹 240 d 后,狗牙根的植株存活率为 100%,牛鞭草的植株存活率为 96.7%,2 种植物都体现出较强的耐水淹能力(表 1)。

完全水淹环境下,植物遭受的最大胁迫是氧气供应减少;由此植物从有氧呼吸转向无氧呼吸,碳水化合物的利用效率降低,体内的营养物质消耗加剧。同时,水中光照和 CO₂ 不足导致植物的光合生产受阻^[10-12]。为了缓解水淹对植株造成的伤害,不同的耐淹植物能够采取不同的策略来适应水淹环境。有的植物可以加速枝条和叶片的伸长生长,以快速“逃离”水淹环境;而有的植物则减缓生长,降低能量消耗,依赖大量的营养储备耐受长时间的水淹^[8]。本研究发现,黑暗完全水淹环境下,狗牙根和牛鞭草均存在通过主茎伸长生长(同时伴随着新叶的产生)来逃离完全水淹环境的阶段。水淹过程中,两种植物地上部分均没有长出水面。与牛鞭草相比,狗牙根在黑暗完全水淹期间新产生的叶和主茎段更少(图 3)。完全水淹条件下,植株生长等生命活动进行需要消耗植株体内的碳水化合物储备提供能量,狗牙根水淹期间新产生的叶和主茎段较少导致它比牛鞭草消耗更少的碳水化合物,这可能是它比牛鞭草耐淹的一个原因。

表 2 黑暗完全水淹 240 d 后狗牙根和牛鞭草叶、茎、地下部分的碳水化合物浓度剩余率

Tab. 2 The proportion of carbohydrate concentration in leaves, stem, and underground parts of *C. dactylon* and *H. altissima* after 240 days' dark complete submergence as compared to the carbohydrate concentration of these organs before submergence

物种	叶			茎			地下部分		
	水淹前	水淹后	剩余率/%	水淹前	水淹后	剩余率/%	水淹前	水淹后	剩余率/%
	浓度/ (mg · g ⁻¹)	浓度/ (mg · g ⁻¹)		浓度/ (mg · g ⁻¹)	浓度/ (mg · g ⁻¹)		浓度/ (mg · g ⁻¹)	浓度/ (mg · g ⁻¹)	
狗牙根 (<i>C. dactylon</i>)	128.94 ± 5.48 ^a			445.35 ± 7.34 ^a	192.02 ± 12.97 ^a	43.12 ^a	263.65 ± 14.99 ^a	89.75 ± 7.78 ^a	34.04 ^a
牛鞭草 (<i>H. altissima</i>)	123.79 ± 3.48 ^a			399.77 ± 10.00 ^b	94.32 ± 2.63 ^b	23.59 ^b	157.55 ± 14.22 ^b	47.67 ± 3.58 ^b	30.26 ^b

注:水淹 240 d 后狗牙根和牛鞭草植株原有叶全部死亡。

水淹环境下,植物可以调节自身生物量分配来应对逆境胁迫^[26-28]。本研究发现:狗牙根在水淹期间新产生的叶在水淹 60 d 内全部死亡,在水淹期间新产生的主茎段在水淹 240 d 后全部死亡;而牛鞭草在水淹期间新产生的叶在水淹 240 d 后仍然有部分存活,在水淹期间新产生的茎段在水淹 240 d 后几乎没有死亡(图 3)。狗牙根在水淹期间新产生的叶和主茎段较牛鞭草新产生的叶和主茎段更快死亡,这可以减少为维持新生叶和新生茎段存活而消耗的碳水化合物^[19-20]。本研究中,狗牙根和牛鞭草水淹前已具有的叶分别在水淹 30, 60 d 内全部死亡(图 2)。这可能是由于叶是正常未淹状态下碳水化合物浓度最低的组织(图 1),舍弃水淹前已具有的叶不仅能减少为维持该组织存活消耗的碳水化合物,而且舍弃具有较少的碳水化合物含量的组织对整株植物的碳水化合物含量的影响较小^[17]。同时,植物处于黑暗完全水淹环境时,水下光合作用不能进行,维持叶片存活不仅不能为植株提供更多的能量来源反而增大植株的碳水化合物消耗。因此,植物舍弃水淹前已具有的叶有利于植物在有限的碳水化合物储备条件下存活更长时间^[17,28]。已有研究表明:正常生长状态下,开始衰老的植物组织会把体内的碳水化合物转移给其他生命力较旺盛的组织使用直至该组织自身死亡^[29]。然而,完全水淹环境下,植株水淹前具有的叶是否把自身的碳水化合物转移给母体后才死亡目前尚不清楚。如果上述假设得以成立,将有利于植株抵御水淹胁迫。与狗牙根相比,牛鞭草在水淹期间新产生的叶和主茎段死亡速度慢,且新生茎几乎没有死亡,大量存活的新生叶和新生茎的呼吸会消耗掉很多碳水化合物;同时,牛鞭草水淹前已具有的叶在水淹期间死亡速度也比狗牙根慢,这些都导致牛鞭草消耗更多的碳水化合物。

水淹处理前,狗牙根茎和地下部分的碳水化合物浓度分别比牛鞭草茎和地下部分的碳水化合物浓度高(图 1)。同时,在水淹期间,狗牙根相对于牛鞭草较弱的生长及水淹前已具有的叶和水淹期间新产生的叶和主茎

段的更快凋落和死亡降低了狗牙根在水淹胁迫下的碳水化合物消耗,从而使得狗牙根在水淹胁迫下碳水化合物的消耗比牛鞭草更慢。黑暗完全水淹 240 d 后,狗牙根茎和地下部分的碳水化合物浓度剩余率都分别高于牛鞭草茎和地下部分的碳水化合物浓度剩余率(表 2),这与 2 种在水淹条件下的生长动态表现相符。与牛鞭草相比,狗牙根水淹前更高的碳水化合物浓度和水淹期间的更低的碳水化合物消耗使之具有比牛鞭草更强的水淹耐受能力的物质条件,这应是三峡水库消落带的狗牙根表现出比牛鞭草更能耐受低高程消落带水淹环境的一个原因。在本研究中,虽然牛鞭草的叶和茎死亡的比例没有狗牙根的多,但就牛鞭草和狗牙根在水淹 240 d 后各自体内的碳水化合物浓度来看,如果水淹处理在 240 d 后继续进行,最终表现出的结果应该是牛鞭草的死亡率要高于狗牙根,狗牙根耐受水淹的时间比牛鞭草更长。

比较狗牙根和牛鞭草水淹前已具有的叶和主茎和水淹期间新产生的叶和主茎段在黑暗完全水淹环境下的响应,可以发现:狗牙根水淹前已具有的叶和主茎分别比牛鞭草水淹前已具有的叶和主茎先死亡(图 2);狗牙根水淹期间新产生的叶和主茎段也比牛鞭草水淹期间新产生的叶和主茎段先生长、先死亡(图 3)。整个水淹过程中,狗牙根的原有组织死亡、新生组织的生长和死亡都体现出比牛鞭草更快的响应。植物各项生理活动受植物激素调控,狗牙根在水淹环境下叶和茎更快的生长和死亡响应可能与植株体内激素调节密切相关^[18-20,27]。

黑暗完全水淹环境下,狗牙根和牛鞭草的叶与茎在响应程度和响应速度上体现出不同。狗牙根从自然环境进入黑暗完全水淹环境,水淹前已具有的叶快速死亡,植株快速长出新生组织(新生叶和新生茎段),以逃离水淹环境,获得氧气。当维持新生组织存活不利于整株植物存活时,植株快速舍弃新生组织,从而降低了植株的碳水化合物消耗。牛鞭草从自然环境进入黑暗完全水淹环境,水淹前已具有的叶也快速死亡,但死亡速度比狗牙根慢,牛鞭草在水淹一段时间后才长出新生组织(新生叶和新生茎段),且一直维持新生组织存活,从而消耗比狗牙根更多的碳水化合物。在消落带自然环境中,狗牙根快响应、低生长的节约策略更利于在自身低高程深水淹河岸带存活,而牛鞭草更适宜生活在植株能够尽快出露水面的较高高程河岸带。

参考文献:

- [1] 戴方喜,许文年,陈芳清.对三峡水库消落区生态系统与其生态修复的思考[J].中国水土保持,2006(12):6-8.
DAI F X, XU W N, CHEN F Q. Thoughts of Three Gorges reservoir's ecological system and its ecological restoration [J]. Soil and Water Conservation in China, 2006(12): 6-8.
- [2] 柯学莎,谈昌莉,徐成剑,等.三峡水库消落区生态环境综合治理技术措施研究[J].水利水电快报,2013,34(10):12-14.
KE X S, TAN C L, XU C J, et al. The research of Three Gorges reservoir's ecological environment comprehensive control technical measures [J]. Express Water Resources & Hydropower Information, 2013, 34(10): 12-14.
- [3] 卢志军,李连发,黄汉东,等.三峡水库蓄水对消涨带植被的初步影响[J].武汉植物学研究,2010,28(3):303-314.
LU Z J, LI L F, HUANG H D, et al. Preliminary effects of impounding on vegetation in drawdown zone of the Three Gorges reservoir region [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2010, 28(3): 303-314.
- [4] HE J B, BLOW C W P M. Survival tactics of *Ranunculus*, species in river floodplains [J]. Oecologia, 1999, 118(1): 1-8.
- [5] 王海锋,曾波,李娅,等.长期完全水淹对 4 种三峡库区岸生植物存活及恢复生长的影响[J].植物生态学报,2008,32(5):977-984.
WANG H F, ZENG B, LI Y, et al. Effects of long-term submergence on survival and recovery growth of four riparian species in Three Gorges reservoir region, China [J]. Journal of Plant Ecology, 2008, 32(5): 977-984.
- [6] RAWYLER A, ARPAGAU S, BRAENDLE R. Impact of oxygen stress and energy availability on membrane stability of plant cells [J]. Annals of Botany, 2002, 90(4): 499-507.
- [7] YE X Q, ZENG B. Survival and carbohydrate storage in two tolerant plant species exposed to prolonged flooding in the Three Gorges reservoir region [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2013, 37(3): 450-457.
- [8] 施美芬,曾波,申建红,等.植物水淹适应与碳水化合物的相关性[J].植物生态学报,2010,34(7):855-866.
SHI M F, ZENG B, SHEN J H, et al. A review of the correlation of flooding adaptability and carbohydrates in plants [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(7): 855-866.
- [9] 李阳生,王建波.淹涝胁迫对水稻叶鞘和叶片中淀粉粒分布的影响[J].武汉植物学研究,2000,18(6):528-530.
LI Y S, WANG J B. Effect of submergence stress on the distribution of starch granules in leaf sheath and leaf of rice [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2000, 18(6): 528-530.
- [10] 潘澜,薛立.植物淹水胁迫的生理学机制研究进展[J].生态学杂志,2012,31(10):2662-2672.
PAN L, XUE L. Plant physiological mechanisms in adapting to waterlogging stress: a review [J]. Chinese Journal of

- Ecology, 2012, 31(10): 2662-2672.
- [11] 谭淑端, 朱明勇, 党海山, 等. 三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3685-3691.
TAN S D, ZHU M Y, DANG H S, et al. Physiological responses of Bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) to deep submergence stress in the Three Gorges reservoir area[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3685-3691.
- [12] 李兆佳, 熊高明, 邓龙强, 等. 狗牙根与牛鞭草在三峡库区消落带水淹结束后的抗氧化酶活力[J]. 生态学报, 2013, 33(11): 3362-3369.
LI Z J, XIONG G M, DENG L Q, et al. Dynamics of antioxidant enzyme activities in roots of *Cynodon dactylon* and *Hemarthria altissima* recovering from annual flooding[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(11): 3362-3369.
- [13] VERVUREN P J A, KROON H D. Extreme flooding events on the Rhine and the survival and distribution of riparian plant species[J]. Journal of Ecology, 2003, 91(1): 135-146.
- [14] 季高华, 徐后涛, 王丽卿, 等. 不同水层光照强度对 4 种沉水植物生长的影响[J]. 环境污染与防治, 2011, 33(10): 29-32.
JI G H, XU H T, WANG L Q, et al. Effects of light intensity at different depth of water on growth of 4 submerged plants[J]. Environmental Pollution & Control, 2011, 33(10): 29-32.
- [15] 王海锋, 曾波, 李娅, 等. 完全水淹条件下空心莲子草的生长、存活及出水后的恢复动态研究[J]. 武汉植物学研究, 2008, 26(2): 147-152.
WANG H F, ZENG B, LI Y, et al. Effects of submergence on growth, survival and recovery growth of *Alternanthera philoxeroides* [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2008, 26(2): 147-152.
- [16] 李秋华, 刘送平, 支崇远, 等. 三种水库消落带草本植物对完全水淹的适应机制研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2013, 21(5): 459-465.
LI Q H, LIU S P, ZHI C Y, et al. Adaptation mechanism of three herbs in the water-level-fluctuation-zone of reservoir to complete submergence[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2013, 21(5): 459-465.
- [17] COOLING M P, GANF G G, WALKER K F. Leaf recruitment and elongation: an adaptive response to flooding in *Villarsia reniformis* [J]. Aquatic Botany, 2001, 70(4): 281-294.
- [18] DASA K K, SARKARA R K, ISMAIL A M. Elongation ability and non-structural carbohydrate levels in relation to submergence tolerance in rice [J]. Plant Science, 2005, 168(1): 131-136.
- [19] GIBBS J, GREENWAY H. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. growth, survival and anaerobic catabolism [J]. Functional Plant Biology, 2003, 30(3): 1-47.
- [20] GREENWAY H, GIBBS J. Review: Mechanisms of anoxia tolerance in plants. II. Energy requirements for maintenance and energy distribution to essential processes [J]. Functional Plant Biology, 2003, 30(10): 999-1036.
- [21] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
LI H S. Principle and technology of plant physiological and biochemical experiments [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [22] 王宏军, 邓旭民, 蒋红, 等. 蒽酮-硫酸比色法检测多糖条件的优化 [J]. 中国饲料, 2011(4): 39-41.
WANG H J, DENG X M, JIANG H, et al. The optimization of conditions for anthrone-sulfuric acid colorimetry to detect polysaccharide [J]. China Feed, 2011(4): 39-41.
- [23] SARKAR R K. Saccharide content and growth parameters in relation with flooding tolerance in rice [J]. Biologia Plantarum, 1997, 40(4): 597-603.
- [24] 王海锋, 曾波, 乔普, 等. 长期水淹条件下香根草 (*Vetiveria zizanioides*)、菖蒲 (*Acorus calamus*) 和空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 的存活及生长响应 [J]. 生态学报, 2008, 28(6): 2571-2580.
WANG H F, ZENG B, QIAO P, et al. Survival and growth response of *Vetiveria zizanioides*, *Acorus calamus* and *Alternanthera philoxeroides* to long-term submergence [J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(6): 2571-2580.
- [25] LIAO J X, JIANG M X, LI L F. Effects of simulated submergence on survival and recovery growth of three species in water fluctuation zone of the Three Gorges reservoir [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30: 216-220.
- [26] KAWANO N, ITO O, SAKAGAMI J I. Relationship between shoot elongation and drymatter weight during submergence in *Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud. rice cultivars [J]. Plant Production Science, 2008, 11(3): 316-323.
- [27] VRIEZEN W H, ZHOU Z Y, STRAETEN D V D. Regulation of submerged-induced shoot elongation in *Oryza sativa* L [J]. Annals of Botany, 2003, 91(2): 263-270.
- [28] SETTER T L, LAURELES E V. The beneficial effect of reduced elongation growth on submergence tolerance of rice [J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(303): 1551-1559.
- [29] SPRUGEL D G, SCHAAP W. The theory and practice of branch autonomy [J]. Annual Review of Ecology Evolution & Systematics, 2003, 22(47): 2589-2590.

Resources, Environment and Ecology in Three Gorges Area**Growth and Carbohydrates Consumption of Plants during Dark Complete Submergence:
a Case Study of *Cynodon dactylon* and *Hemarthria altissima* in
Hydro-fluctuation Belt of Three Gorges Reservoir Area**

LI Siqu, SHI Shaohua, PAN Xiaojiao, AYI Qiaoli, LIN Feng, ZENG Bo

(Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education),
Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region,
College of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract: [Purposes] It aims to definite growth and carbohydrates consumption of *Cynodon dactylon* and *Hemarthria altissima* in hydro-fluctuation belt of Three Gorges reservoir area under dark complete submergence. [Methods] Dark complete submergence treatment and 30, 60, 90, 120, 150, 180, 210, 240 days time point were set up for this experiment. And 2 species' survival, growth, carbohydrates storage and consumption were researched. [Findings] After 240 days' dark complete submergence, the survival rates of *C. dactylon* and *H. altissima* are 100% and 96%, respectively. The carbohydrates storage of *C. dactylon* in stems and underground parts are significantly more than those of *H. altissima* before submergence treatment, respectively ($p < 0.05$). Under dark complete submergence environment, the growth and death responses of *C. dactylon* are faster than *H. altissima*. New organ rate of *C. dactylon* which generated during submergence is significantly more than *H. altissima* ($p < 0.05$). After 240 days' dark complete submergence, two species' old leaves have all dead, the residual rates of carbohydrates in stems and underground parts of *C. dactylon* are significantly higher than those of *H. altissima*, respectively ($p < 0.05$). [Conclusions] The high carbohydrates storage of *C. dactylon* and its fast response, low growth cost-saving strategy to save carbohydrates cause its high residual carbohydrates rate, which lead to its higher submergence resistance ability than *H. altissima*.

Keywords: hydro-fluctuation belt of Three Gorges reservoir area; carbohydrates; submergence resistance; cost-saving strategy; *Cynodon dactylon*; *Hemarthria altissima*

(责任编辑 方 兴)