

三种水库消落带草本植物对完全水淹的适应机制研究

李秋华^{1*}, 刘送平^{1,2}, 支崇远², 李小峰¹, 陈峰峰¹, 曾庆凯²

(1. 贵州师范大学贵州省山地环境信息系统和生态环境保护重点实验室, 贵阳 550001; 2. 贵州师范大学生命科学学院, 贵阳 550001)

摘要: 为了解藨草(*Phalaris arundinacea*)、牛鞭草(*Hemarthria altissima*)和狗牙根(*Cynodon dactylon*) 3种水库消落带草本植物在完全水淹条件下的生理生态适应机制, 对这3种植物的生态指标(枝条、叶和生物量)和生理指标(可溶性糖、淀粉和根系活力)的动态变化特征进行了研究。结果表明: 在完全水淹条件下, 藨草、牛鞭草和狗牙根都不产生新的枝条, 它们通过减少总叶数、总叶长和生物量的方式来适应水淹环境。藨草和狗牙根通过减缓枝条生长速率来适应水淹环境, 而牛鞭草则是通过先加快生长后抑制生长来保存活力。藨草、牛鞭草和狗牙根均以少量的碳水化合物(可溶性糖和淀粉)消耗, 降低根系活力等方式来适应长期的水淹环境。3种草本植物的水淹耐受能力由大到小依次为狗牙根、藨草、牛鞭草。

关键词: 水库消落带; 藨草; 牛鞭草; 狗牙根; 完全水淹; 适应

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.05.013

Adaptation Mechanism of Three Herbs in the Water-level-fluctuation-zone of Reservoir to Complete Submergence

LI Qiu-hua^{1*}, LIU Song-ping^{1,2}, ZHI Chong-yuan², LI Xiao-feng¹, CHEN Feng-feng¹, ZENG Qing-kai²

(1. Key Laboratory for Information System of Mountainous Area and Protection of Ecological Environment of Guizhou Province, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China; 2. School of Life Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China)

Abstract: In order to understand the adaptive mechanism of three plant species, including *Phalaris arundinacea*, *Hemarthria altissima* and *Cynodon dactylon*, in the water-level-fluctuation-zone (WLFZ), dynamic changes in ecological and physiological indicators, such as branch, leaf, biomass, soluble sugar, starch and root vigor, were studied. The results showed that *P. arundinacea*, *H. altissima* and *C. dactylon* did not generate new branch, and reduced total leaf number, total leaves length and biomass for adapt to submergence environment. *P. arundinacea* and *C. dactylon* adapted to complete submergence by slow growth, while *H. altissima* accelerated growth at first and then inhibited growth to preserve vitality. *P. arundinacea*, *H. altissima* and *C. dactylon* consumed little carbohydrate, reduced root vigor to adapt complete submergence. The tolerance of prolonged submergence of the three herbs is as the following: *C. dactylon* > *P. arundinacea* > *H. altissima*.

Key words: Reservoir water-level-fluctuation-zone; *Phalaris arundinacea*; *Hemarthria altissima*; *Cynodon dactylon*; Complete submergence; Adaptation

收稿日期: 2012-12-25 接受日期: 2013-03-14

基金项目: 贵阳市重大科技专项([2010]5-03); 贵州省科技计划项目(黔科合区域合[2013]7005号); 贵阳市科技计划项目(筑科合同[2012]5号)资助

作者简介: 李秋华(1977~), 男, 博士后, 副教授, 主要研究方向为水域生态学与水生生态修复。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qiuhua2002@126.com

水库消落带(Water-level-fluctuation-zone, WLFZ)是由于水位的周期性变化在水库周边形成的一段特殊区域^[1];消落带上的植被能有效地截留入库悬浮物、削减水体营养物质,具有良好的护岸和景观价值^[2]。消落带连接着水域生态系统和陆生生态系统,是一个过渡地带,对水土流失、景观生态和污染物的截留与去除都起着非常重要的作用。目前,对水库消落带的研究也成为环境科学、生态科学中的研究热点。在消落带生态修复技术中,消落带植物的选择是最关键的。不同的地域,由于地理纬度和经度的不同,植物适应长期水淹的种类和机制不同。为了能够在水库消落带上生存和繁殖,植物会在生态和生理上产生相应的变化,以适应水淹环境。以往的研究主要集中在江河漫滩等地的植物对水淹环境的应对策略上^[3-6],而对水位变化较大、完全水淹时间较长的消落带上植物的研究相对较少。为了掌握贵州省百花湖(水库)消落带优势种植物 藨草(*Phalaris arundinacea*)、牛鞭草(*Hemarthria altissima*)和狗牙根(*Cynodon dactylon*)在完全水淹条件下的生态和生理的适应机制,开展了长达 180 d 的完全水淹实验,测定了植物生态和生理指标的动态变化,以探讨百花湖消落带优势植物适应长期完全水淹的机制,为水库消落带的生态修复技术研究提供理论支撑,为更好的开展消落带生态修复工程提供技术指导。

1 材料和方法

1.1 实验材料和方法

采集在百花湖(水库)消落带长势基本一致的藨草(*Phalaris arundinacea*)幼株及牛鞭草(*Hemarthria altissima*)和狗牙根(*Cynodon dactylon*)的匍匐茎,用总氮含量(TN)为 3.85 g kg⁻¹、总磷含量(TP)为 1.36 g kg⁻¹、K 含量为 3.47 g kg⁻¹、有机质含量为

11.69%、pH 为 6.84 的土壤进行培养。每种植物随机分为对照组和水淹组,每组各 264 株。对照组,放置于空旷地培养,隔天浇水 1 次,将土壤浇透,不施肥;实验组的藨草、牛鞭草和狗牙根放置在直径 62 cm、高 82 cm 的桶内,保持顶端距水面 0.5 m 左右(百花湖消落带垂直落差大约为 3 m)。整个实验均在户外进行,实验期间的气温和天气情况见表 1;实验时间从 2011 年 10 月至 2012 年 4 月,同百花湖(水库)水位运行的时间基本保持一致。在完全水淹 30 d、60 d、90 d、120 d、150 d 和 180 d 后,每种植物各取 22 株,其中 12 株用于测定生态指标,如枝条数、枝条长、叶片数、生物量等,另 10 株用于测定生理指标,如可溶性糖含量、淀粉含量和根系活力等。

1.2 各项指标的测定

测量藨草(没有分枝)、牛鞭草和狗牙根地上部分的总枝条数(各级枝条数)、总枝条长(各级枝条长)、总叶片数和总叶长。蒽酮法^[7]测定可溶性糖和淀粉含量;TTC 法^[7]测定根系活力。每个生理指标测定均 5 次重复。

1.3 数据处理和分析

用 Microsoft Excel 及统计软件 SPSS 18.0 处理和分析数据。所有图表均用 Microsoft Excel 绘制。用单因素变量方差分析(One-Way ANOVA)中的 Sidak 判断各物种不同处理间植株的差异显著性。

2 结果和分析

2.1 生态适应方式

总枝条数 完全水淹条件下,藨草、牛鞭草和狗牙根均没有生成新的枝条,总枝条数没有显著变化($P > 0.05$, $n = 12$) (图 1: A, B)。180 d 后,藨草开始返青,原先的地上枝条枯死,导致对照组和水

表 1 2011 年 10 月至 2012 年 3 月百花湖的气温与天气情况

Table 1 Air temperature and weather of Baihua Lake from October 2011 to March 2012

	2011			2012		
	10	11	12	1	2	3
气温 Air temperature (°C)	15.5	14.7	4.1	1.2	2.6	10.5
晴天 Sunny days	0	4	1	0	0	0
阴天 Cloudy days	22	19	20	11	14	18
雨天 Rain days	9	7	10	20	15	13

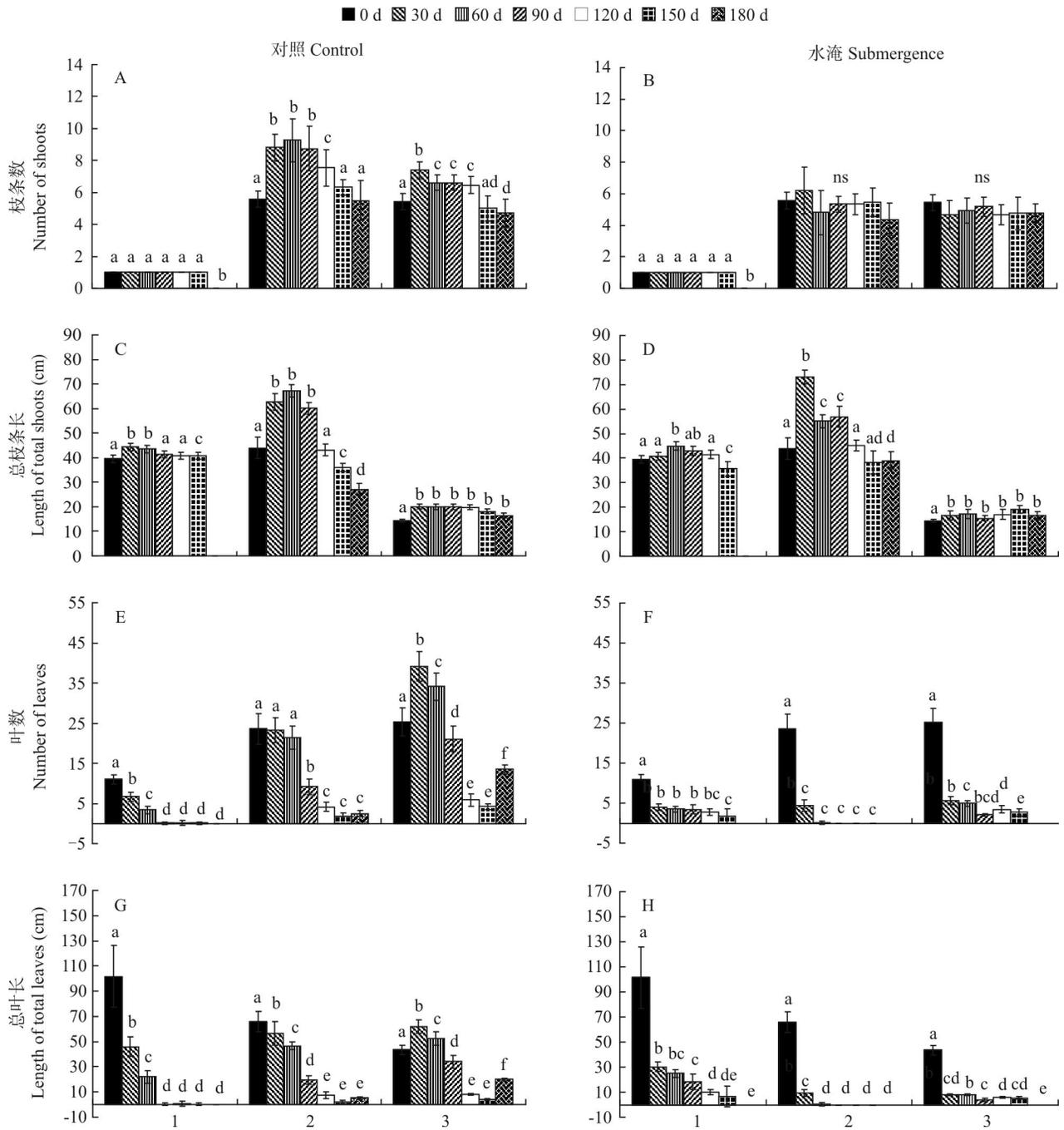


图 1 3 种草本植物对完全水淹的生态适应。1: 藨草; 2: 牛鞭草; 3: 狗牙根; $n = 12$; ns: 无显著性差异; 同一物种柱上不同字母表示处理间存在显著差异($P < 0.05$)。下同。

Fig. 1 Ecological adaptation of three herbs to complete submergence. 1: *Phalaris arundinacea*; 2: *Hemarthria altissima*; 3: *Cynodon dactylon*; $n = 12$; ns: No significance. Different letters above column indicate significant difference within the same species under different treatment at 0.05 level. The same is following Figures.

淹组植株的枝条数降为 0; 牛鞭草和狗牙根的总枝条数低于对照组(图 1: A, B)。从植株枝条数的变化来看, 3 种草本植物的水淹耐受能力从大到小依次为藨草、狗牙根、牛鞭草。

总枝条长 藨草水淹组枝条生长缓慢, 枝条

长度显著低于对照组($P < 0.05$, $n = 12$); 受季节影响, 在 180 d 时对照组和水淹组植株地上枝条死亡, 导致总枝条长降为 0 (图 1: C, D)。在实验初期, 水淹组牛鞭草枝条伸长生长加快, 30 d 时的总枝条长显著高于对照组($P < 0.05$, $n = 12$); 而长时间水

淹使一些枝条死亡、腐烂,导致牛鞭草的总枝条长下降;牛鞭草总枝条长整体呈先增后减的变化趋势(图 1: C, D)。水淹使狗牙根减缓了枝条的生长,总枝条长显著低于对照组($P < 0.05, n=12$)(图 1: C, D)。从植株总枝条长的变化来看,3 种草本植物的水淹耐受能力由大到小依次为狗牙根、藨草、牛鞭草。

总叶片数和总叶长 3 种草本植物的总叶片数和总叶长均随着水淹时间的延长而降低,与对照组差异显著($P < 0.05, n = 12$) (图 1: E ~ H)。水淹 90 ~ 150 d,藨草总叶片数和总叶长显著高于对照组($P < 0.05, n = 12$);水淹 90 ~ 180 d,牛鞭草叶片出现死亡、腐烂,总叶片数和总叶长均为 0;长时间水淹也不利于狗牙根叶片的存活,水淹 180 d 的总叶片数和总叶长均为 0 (图 1: F, H)。从植株叶片生长情况来看,3 种草本植物的水淹耐受能力由大

到小的是狗牙根、藨草、牛鞭草。

生物量 完全水淹条件下,3 种草本植物生物量整体呈现下降的变化趋势,显著低于对照组($P < 0.05, n = 12$) (图 2)。水淹 180 d,藨草的生物量仅为 0.34 g,降低了 40.51%,仅为对照组的 45.3% (图 2)。长时间水淹引起牛鞭草枝条死亡、腐烂,水淹 120 d 后植株的生物量显著低于水淹 90 d 的植株生物量($P < 0.05, n = 12$);水淹 180 d 时,牛鞭草的生物量仅为 0.90 g,降低了 32.48%,只有对照组的 60.8% (图 2)。随着水淹时间的持续,狗牙根的生物量逐渐降低,与对照组的差异逐渐增大;180 d 时两组生物量相差 0.33 g,水淹组生物量降低了 22.28%,只有对照组的 56.07% (图 2)。从水淹对植物生物量的影响来看,3 种草本植物的水淹耐受能力由大到小的是狗牙根、牛鞭草、藨草。

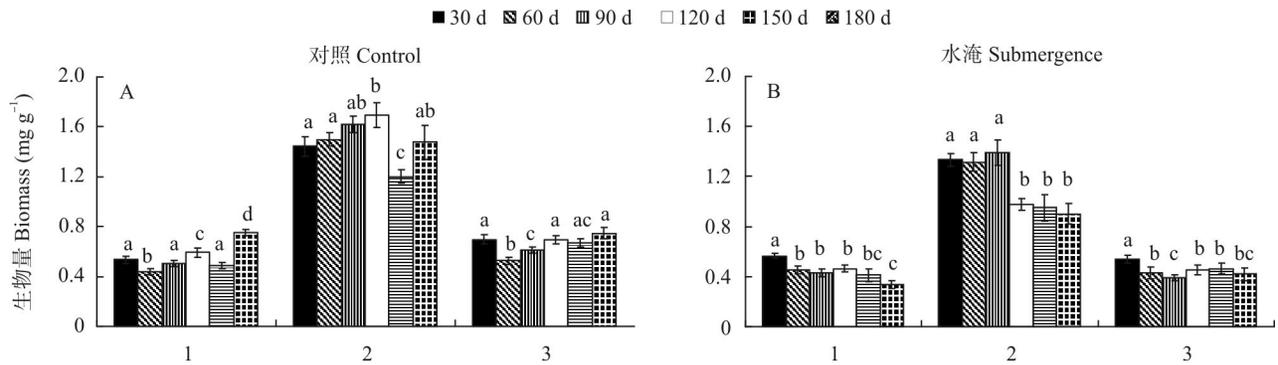


图 2 完全水淹对 3 种草本植物生物量积累的影响

Fig. 2 Effects of complete submergence on biomass accumulation of three herbs

2.2 生理适应方式

可溶性糖含量 藨草水淹组和对照组的可溶性糖含量分别为 9.36 ~ 30.62 mg g⁻¹ 和 5.55 ~ 22.60 mg g⁻¹,最高值均出现在培养 90 d 时,水淹组 (30.62 mg g⁻¹) 显著高于对照组 (22.60 mg g⁻¹) ($P < 0.05, n = 5$);90 d 后水淹组的可溶性糖含量逐渐降低(图 3: B)。牛鞭草可溶性糖含量随着水淹时间的持续而降低,由 30 d 时的 25.33 mg g⁻¹ 下降至 180 d 时的 5.51 mg g⁻¹,显著低于对照组($P < 0.05, n = 5$);而对照组出现两次持续升高过程,分别在 30 ~ 90 d 和 120 ~ 180 d (图 3: B)。狗牙根水淹组和对照组的可溶性糖含量分别为 10.21 ~ 29.36 mg g⁻¹ 和 10.03 ~ 50.57 mg g⁻¹;水淹组的可溶性糖含量在 90 d 时最高,为 29.36 mg g⁻¹,此后可溶性糖含量持续降低(图 3: B)。从植株的可溶性糖含量的变化可

知,3 种草本植物的水淹耐受能力由大到小依次为藨草、狗牙根、牛鞭草。

淀粉含量 3 种草本植物的淀粉含量随水淹时间的延长均呈下降的变化趋势,藨草和牛鞭草水淹处理的淀粉含量显著低于对照组的($P < 0.05, n = 5$),而狗牙根的显著高于对照组的($P < 0.05, n = 5$) (图 3: D)。藨草的淀粉含量由水淹 30 d 时的 136.19 mg g⁻¹ 下降至 180 d 时的 72.80 mg g⁻¹,降低了 46.54%;牛鞭草的由水淹 30 d 时的 91.66 mg g⁻¹ 下降至 180 d 时的 64.54 mg g⁻¹,降低了 29.59%;狗牙根的由水淹 30 d 时的 101.67 mg g⁻¹ 下降至 180 d 时的 67.52 mg g⁻¹,降低了 33.59% (图 3: D)。3 种草本植物消耗淀粉的速率也随水淹时间的持续逐渐减小(图 3: D)。从植株消耗淀粉的情况可知,3 种草本植物的水淹耐受能力由大到小依次为牛鞭

草、狗牙根、藨草；从水淹植株的淀粉含量的变化可知，3种草本植物的水淹耐受能力由大到小依次为藨草、狗牙根、牛鞭草。

根系活力 3种草本植物水淹组和对照组的根系活力整体均呈降低的趋势(图3: E, F),且两组间差异显著($P < 0.05, n = 5$)。水淹组和对照组藨草的根系活力最高均出现在培养30 d时,分别为 $4.32 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$ 和 $13.24 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$;水淹组在180 d时最低,为 $0.15 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$,对照组在150 d时最低,为 $0.24 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$ (图3: E, F)。水淹处理的牛鞭草在30 d时的根系活力最高,为 $1.29 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$,在120 d时最低,为 $0.33 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$;而对照组的在180 d时最高,为 $2.00 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$,在150 d时最低,为 $0.21 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$ (图3: E, F)。水淹处理的狗牙根在30 d时的根系活力最高,为 $1.88 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$,在

120 d时的最低,为 $0.07 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$;而对照组在培养180 d时的根系活力最高,为 $5.43 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$,在120 d时的最低,为 $1.05 \text{ mg TTF g}^{-1}\text{h}^{-1}$ (图3: E, F)。从植株根系活力的变化可知,3种草本植物的水淹耐受能力由大到小依次是藨草、狗牙根、牛鞭草。

综合枝条和叶片、生物量、可溶性糖含量、淀粉含量和根系活力等指标受水淹的影响程度,3种草本植物的水淹耐受能力由大到小依次为狗牙根、藨草、牛鞭草。

3 讨论

3.1 生态适应

在水淹条件下,植物不生长或生长缓慢,不产生新的枝条,枝条也不伸长,损失部分生物量^[3,8],这有利于减少植株长时间水淹时的能量需求,降低碳

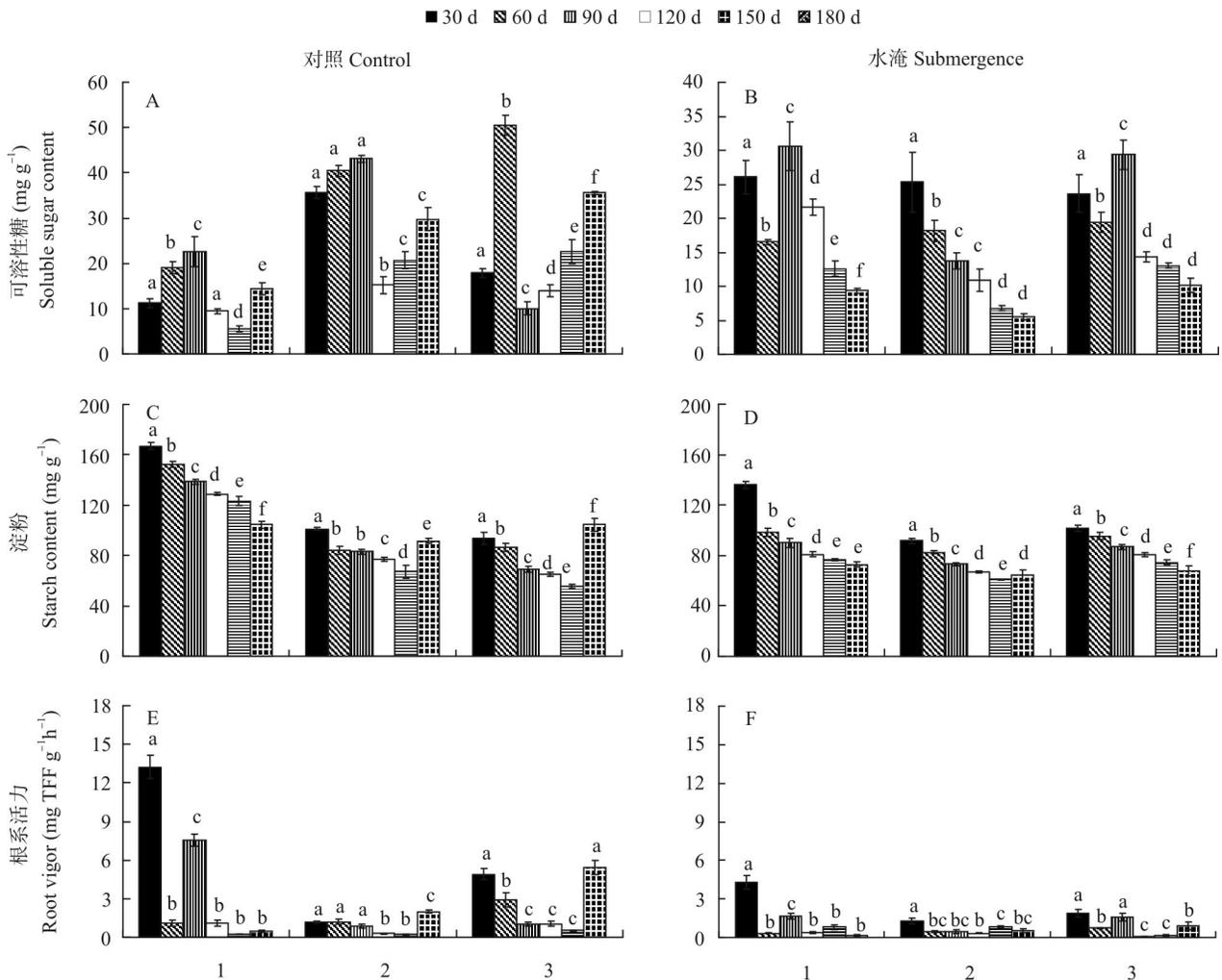


图3 完全水淹对3种草本植物生理指标的影响。n = 5

Fig. 3 Effect of complete submergence on physiological indicators of three herbs. n = 5

水化合物的消耗,保持根系和繁殖体的活力,提高其耐受性和存活率^[9]。王海峰等^[5]的研究表明,狗牙根高的存活率是在抑制其生物量增加的基础上实现的。本实验研究表明,藨草和狗牙根就是通过减缓生长甚至不生长,损失部分生物量,来适应长期水淹环境。这使得藨草和狗牙根更适合在水淹深度较大的区域分布。水位上升时,植株加剧枝条的伸长生长,有助于逃离水淹环境,重新获取氧气,进行光合作用,缓解水下缺氧和能量危机,这利于水淹深度较小的区域植株的存活。但伸长生长需要消耗大量的碳水化合物^[8],这对水淹深度较大区域植株的存活带来不利影响。当水淹深度超过植株伸长能力时,植株减缓生长,丧失部分生物量,能有效地减少碳水化合物的消耗^[9],提高存活率。牛鞭草总枝条长在完全水淹的环境中呈现先增加后减小的变化趋势,有利于其在水淹深度较大的区域更好地存活。

3.2 生理响应

本研究结果表明,藨草和狗牙根的可溶性糖含量在培养 90 d 时最高,而培养 30 ~ 90 d,其含量也均较高,这可能是由于此时气温逐渐降低,植株积累高含量的可溶性糖有助于顺利过冬。有关研究表明可溶性糖在保护植株细胞不受严寒的伤害方面发挥了积极的作用^[10]。植物体内的可溶性糖含量高时,其根系活力也均较高。这可能是由于可溶性糖是植物体内碳水化合物运输和利用的主要形式^[6,11]。植物体内淀粉含量随着水淹时间的持续而逐渐降低,这是因为淀粉是植物主要的贮存物质^[6,11],长时间水淹消耗了植株大量的碳水化合物。而植物碳水化合物含量与其水淹耐受性和恢复生长有积极且重要的联系^[12],低洼地香附子(*Cyperus rotundus*)的水淹耐受性归功于其高含量的碳水化合物和高的淀粉酶活性^[13],水淹结束后碳水化合物的多少也与植物的存活存在显著的相关性^[14]。本研究结果显示,3种草本植物在水淹处理不同时间后,均能保持较高含量的碳水化合物含量。此外,碳水化合物(可溶性糖和淀粉)含量变化能反映水淹胁迫下植物的能量消耗情况^[6,11]。3种草本植物都是以很小的能量消耗来适应长时间的水淹。植物厌氧代谢会消耗大量的碳水化合物,使根系碳水化合物含量显著降低,促使植株降低根系活力,减少碳水化合物的消耗,因而导致3种草本植物的根系

活力随着水淹时间的持续而逐渐降低。

4 结论

(1) 藨草是通过减缓茎的生长,减少总叶片数、总叶长和生物量,以少量的碳水化合物(可溶性糖和淀粉)的消耗,逐渐降低根系活力等方式适应完全水淹环境。

(2) 狗牙根是通过不产生新的分枝,减缓总分枝伸长生长,持续减少总叶片数、总叶长和生物量,以节俭的方式消耗碳水化合物(可溶性糖和淀粉),逐渐降低根系活力等方式来提高其水淹耐受性。

(3) 牛鞭草是通过不产生新的分枝,总分枝长先升后降,持续降低总叶片数、总叶长和生物量,消耗少量的碳水化合物(可溶性糖和淀粉),逐渐降低根系活力等方式适应长期的水淹。

(4) 3种草本植物对水淹的耐受能力由大到小依次为狗牙根、藨草、牛鞭草。

参考文献

- [1] Diao C T, Huang J H. A preliminary study on land resources of the water-level-fluctuating zone in the Three-Gorges Reservoir [J]. Res Environ Yangtze Basin, 1999, 8(1): 75–80.
刁承泰, 黄京鸿. 三峡水库水位涨落带土地资源的初步研究 [J]. 长江流域资源与环境, 1999, 8(1): 75–80.
- [2] Xie D T, Fan X H. The Evolvement and Modulation of Ecosystem of the Water-level-fluctuating Zone in the Three-Gorges Reservoir [M]. Beijing: Science Press, 2010: 1–6.
谢德体, 范小华. 三峡库区消落带生态系统演变与调控 [M]. 北京: 科学出版社, 2010: 1–6.
- [3] Manzur M E, Grimoldi A A, Insausti P, et al. Escape from water or remain quiescent? *Lotus tenuis* changes its strategy depending on depth of submergence [J]. Ann Bot, 2009, 104(6): 1163–1169.
- [4] Wang H F, Zeng B, Li Y, et al. Effects of submergence on growth, survival and recovery growth of *Alternanthera philoxeroides* [J]. J Wuhan Bot Res, 2008, 26(2): 147–152.
王海峰, 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.
- [5] Wang H F, Zeng B, Li Y, et al. Effects of long-term submergence on survival and recovery growth of four riparian plant species in Three Gorges Reservoir Region, China [J]. Acta Phytocool Sin, 2008, 32(5): 977–984.
王海峰, 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.

- [6] 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 Ecol Sin*, 2009, 29(7): 3685–3691.
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): 3686–3691.
- [7] Chen J X, Wang X F. *The Guidance of Plant Physiology Experiments* [M]. 2nd ed. Guangzhou: South China University of Technology Press, 2006: 28–29, 55–56, 74–76.
陈建勋, 王晓峰. *植物生理学实验指导* [M]. 第二版. 广州: 华南理工大学出版社, 2006: 28–29, 55–56, 74–76.
- [8] Sauter M. Rice in deep water: “How to Take Heed against a Sea of Troubles” [J]. *Naturwissenschaften*, 2000, 87(7): 289–303.
- [9] Setter T L, Laureles E V. The beneficial effect of reduced elongation growth on submergence tolerance of rice [J]. *J Exp Bot*, 1996, 47(303): 1551–1559.
- [10] Ma Y Y, Zhang Y L, Lu J, et al. Roles of plant soluble sugars and their responses to plant cold stress [J]. *Afr J Biotechn*, 2009, 8(10): 2004–2010.
- [11] Zhang Y H, Zeng B, Fu T F, et al. Effect of long-term flooding on non-structural carbohydrates content in roots of *Salix variegata* Franch [J]. *J SW China Norm Univ (Nat Sci)*, 2006, 31(3): 153–156.
张艳红, 曾波, 付天飞, 等. 长期水淹对秋华柳(*Salix variegata* Franch)根部非结构性碳水化合物含量的影响 [J]. *西南师范大学: 自然科学版*, 2006, 31(3): 153–156.
- [12] Panda D, Sharma S G, Sarkar R K. Chlorophyll fluorescence parameters, CO₂ photosynthetic rate and regeneration capacity as a result of complete submergence and subsequent re-emergence in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Aquat Bot*, 2008, 88(2): 127–133.
- [13] Peña-Fronteras J T, Villalobos M C, Baltazar A M, et al. Adaptation to flooding in upland and lowland ecotypes of *Cyperus rotundus*, a troublesome sedge weed of rice: Tuber morphology and carbohydrate metabolism [J]. *Ann Bot*, 2009, 103(2): 295–302.
- [14] Das K K, Sarkara R K, Ismail A M. Elongation ability and non-structural carbohydrate levels in relation to submergence tolerance in rice [J]. *Plant Sci*, 2005, 168(1): 131–136.