

水淹对三峡库区岸生植物秋华柳 (*Salix variegata* Franch.) 存活和恢复生长的影响

李 娅, 曾 波*, 叶小齐, 乔 普, 王海锋, 罗芳丽

(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, 西南大学生命科学学院, 重庆 400715)

摘要: 植物在水淹后的存活和恢复生长状况可以衡量其对水淹的耐受能力, 为了解三峡库区岸生植物秋华柳 (*Salix variegata* Franch.) 的水淹耐受能力, 研究了长期水淹条件下秋华柳植株的存活和恢复生长状况。实验设置了 3 个水淹深度: 对照, 水淹根部 (植株置于水中, 仅地下部分被淹没) 和水淹 2m (植株置于水中, 顶部距水面 2m), 6 个水淹时间: 20d, 40d, 60d, 90d, 120d 和 180d。研究结果表明: (1) 水淹对秋华柳植株存活率的影响较小。水淹根部处理的植株在水淹 180d 后, 存活率仍为 100%, 水淹 2m 处理的植株在水淹 120d 后, 存活率也为 100%, 直到 180d 后, 存活率才下降为 0。 (2) 水淹后, 秋华柳植株仍然可以进行恢复生长, 表现出很强的恢复生长能力, 但因水淹处理的不同, 其恢复生长存在差异。随着水淹时间的延长, 秋华柳植株出水后到开始恢复生长之前所需的时间增加, 但所有水淹处理的植株在水淹结束后一周内都可以开始恢复生长。在相同水淹时间处理下, 水淹处理的秋华柳植株在恢复生长期间的相对生长速率都高于对照植株, 水淹 40d, 60d, 90d 后, 水淹 2m 的秋华柳植株分别比对照植株高 57.8%, 143.4%, 130.4%。水淹结束时, 秋华柳地上部分生物量随水淹深度的不同而不同, 水淹根部处理的植株几乎与对照植株无显著差异, 水淹 2m 处理的植株都低于对照植株。水淹结束后, 不同处理的秋华柳植株生长 2 个月后的地上部分生物量与其在水淹结束时不同处理植株地上部分生物量的变化趋势相似。本研究表明, 秋华柳在长时间的水淹后具有很高的存活率, 并可以进行很好的恢复生长, 表现出较强的水淹耐受能力, 可以考虑将其应用于三峡库区消落区的植被构建。

关键词: 三峡库区; 秋华柳 (*Salix variegata* Franch.); 水淹; 存活率; 恢复生长

文章编号: 1000-0933(2008)05-1923-08 中图分类号: Q142, Q948.1, S718.45 文献标识码: A

The effects of flooding on survival and recovery growth of the riparian plant *Salix variegata* Franch. in Three Gorges reservoir region

LI Ya, ZENG Bo*, YE Xiao-Qi, QIAO Pu, WANG Hai-Feng, LUO Fang-Li

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, School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 1923 ~ 1930.

Abstract: Species' flooding tolerance can be characterized by its survival during submergence and by its recovery growth

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30770406; 30500041; 30440035); 国家教育部新世纪优秀人才支持计划资助项目 (NCET-06-0773); 国家科技支撑计划资助项目 (2006BAC10B01); 重庆市科技攻关资助项目 (CSTC2007AB049); 中国科学院西部行动计划资助项目 (KZCX2-XB2-07)

收稿日期: 2008-01-21; **修订日期:** 2008-03-06

作者简介: 李娅 (1983 ~), 女, 陕西榆林人, 硕士生, 主要从事植物生态学研究. E-mail: ecoly@swu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bzeng@swu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30770406; 30500041; 30440035); Program for New Century Excellent Talents in University of China (No. NCET-06-0773); The National Key Technology R&D Program of China (No. 2006BAC10B01); Chongqing Key Technology R&D Programme (No. CSTC2007AB049); Western China Action Programme of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-XB2-07)

Received date: 2008-01-21; **Accepted date:** 2008-03-06

Biography: LI Ya, Master candidate, mainly engaged in plant ecology. E-mail: ecoly@swu.edu.cn

after de-submergence, to evaluate the tolerance of the riparian plant *Salix variegata* Franch. in Three Gorges reservoir region to flooding, a long-term flooding experiment was conducted and the survival and recovery growth of *S. variegata* were analyzed. Three flooding-depth levels and six flooding durations were set in the experiment. Three flooding-depth levels included control, belowground submergence (belowground of plants submerged in water) and complete submergence with 2m water depth (top of plants 2m below water surface). Six flooding durations included 20 days, 40 days, 60 days, 90 days, 120 days and 180 days. It was found in the experiment that: (1) The flooding had less effects on the survival of *S. variegata*. The survival percentage of the plants subjected to the belowground submergence was still 100% after 180d inundation, but it decreased to 0 after 180d submergence with 2m water depth. (2) The *S. variegata* plants were still able to start recovery growth after flooding, and showed strong recovery capability even though the recovery growth was different due to the different intensities of water submergence. With the increase in duration of flooding, the time *S. variegata* needed to start recovery growth increased. However, all flooded plants could recover in one week when flooding was ended. Under the condition of the same flooding duration, the plants subjected to belowground submergence and 2m water depth submergence had higher *RGR* than the control plants. After 40d, 60d and 90d inundation, The *RGR* of the plants submerged with 2m water depth were 57.8%, 143.4%, 130.4% higher than that of the control plants, respectively. In the experiment, it was shown that the growth of *S. variegata* varied with flooding intensity. The aboveground biomass of the plants subjected to belowground submergence was not significantly different from that of the control plants, but the plants submerged with 2m water depth had lower aboveground biomass than the control plants. After 2 months growth following flooding termination, the variation pattern in aboveground biomass among plants subjected to treatments of different flooding depths was similar to that of plants when flooding was just ended. The research demonstrates that *S. variegata* has high survival and good recovery growth after long-term flooding. It shows good tolerance to flooding and could be taken as a candidate species in the revegetation of water-level-fluctuation zone in Three Gorge reservoir region.

Key Words: Three Gorge reservoir region; *Salix variegata* Franch.; flooding; survival; recovery growth

三峡水库建成后,由于水库水位周期性的涨落,库岸两边的部分区域会处于被淹没和出水暴露的周期性更替之中,两岸将形成垂直落差最大达 30m (145 ~ 175m) 的库岸消落区^[1,2]。新形成的库岸消落区其环境最大的变化之一就是水淹时间延长,对于消落区某些区域的淹没时间可长达 6 个月之久。长时间的水淹可能会导致库岸消落区内很多原有的植物不能生存,从而造成库岸剥蚀和滑坡、消落区水土流失、库区景观质量下降等一系列问题。为解决这些问题,除工程措施外,在消落区构建植被的生物措施也是可以考虑的,而且从维护消落区生态功能的角度而言,采用构建植被的生物措施可能比采用工程措施更具有意义。在消落区的植被构建中,注重选用能够耐受长时间水淹的植物物种十分重要,对水淹具有一定耐受能力、适应库岸消落区环境的植物物种无疑可以作为构建消落区植被的首选物种。

植物在遭受水淹时所面临的主要问题是氧气的缺乏^[3,4],植株由于缺氧而主要进行无氧呼吸,因此会产生一些对植物有毒害的代谢物质,如乙醇等^[5]。而且,由于无氧呼吸使植株对碳水化合物的利用效率降低^[6]。也有研究表明,被水淹没的植物,在水下获得的光辐射减少^[7,8],同时由于水体中的气体交换速率和 CO₂ 浓度较低,植物因而在下的光合生产降低^[9],严重时植株甚至无法进行光合生产。这都将导致植物体内的营养储备急剧减少^[3,10],而这将直接决定植株在水淹后是否能够存活^[11]。

当植物遭受的水淹结束后,植株仍然面临着很多的挑战。水淹结束后,植株体内所积累的由于无氧呼吸而产生的代谢物质会氧化成毒性更强的物质,如乙醇氧化成乙醛^[3,6,12~15]。并且,植株体内还会产生大量的活性氧离子^[16],过量活性氧离子的积累会导致植物细胞的死亡^[17~19],即缺氧后伤害 (post-anoxic injury)。这些都会对植物在水淹后是否能够存活以及植株的恢复生长产生不利影响^[20,21]。

在三峡库区长江及其支流江岸有不少自然生长的秋华柳,经长期野外观察发现,秋华柳在自然汛期水淹

后仍然可以存活,并可以进行很好的生长。但是在三峡水库成库后的较长时间水淹条件下,它是否仍能存活并且在水淹后是否可以很快地恢复生长,目前仍不清楚。而这一点对决定是否可以将秋华柳用于三峡库区消落区的植被构建是十分重要的。为明确此点,本文对秋华柳在长时间水淹后的存活和恢复生长状况进行了研究,并拟回答以下问题:

(1)在长期水淹条件下,秋华柳是否仍能存活?

(2)长期水淹后,秋华柳是否仍可以进行恢复生长?恢复生长能力如何?

1 材料和方法

1.1 实验材料

秋华柳(*Salix variegata* Franch.)为杨柳科柳属植物,灌木,雌雄异株。叶宽卵状披针形或矩圆形,叶柄长1mm或无叶柄。秋季开花,蒴果卵状披针形,有柔毛^[22]。在三峡库区长江及其支流江岸都有较为广泛的分布,是优良的护堤护岸树种,对库区的水土保持和景观维护有着重要的作用^[2]。

2005年5~6月从长江的重要支流嘉陵江江岸采集秋华柳当年生实生苗(高约15~20cm),将实生苗统一移栽到实验盆中。实验盆中央内径为25cm,高15cm,选用腐殖质土和壤土(按1:4的比例混合均匀)作为栽培基质,盆内土层厚度约为12cm。将所有植株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内培养,保证所有植株具有相同的环境条件,并给予除草等常规管理。

1.2 实验方法

2006年1月底随机选取310株秋华柳进行实验处理。将实验植株随机分成三组,分别进行对照(不进行水淹,但保证正常供水和排水通畅),水淹根部(植株置于水中,仅地下部分被淹没)和水淹2m(植株置于水中,顶部距水面2m)的处理。对照处理70株,其余两个处理各120株。对照植株置于实验基地旷地内进行培养,给予正常的水分供应,水淹处理在实验水池中进行,处理从2006年1月23日开始,直至7月23日结束。分别在植株连续水淹20d,40d,60d,90d,120d和180d后,从水池中随机提出被淹没的20株用于测定。

1.3 生长分析

在每次取出的20株秋华柳中,10株用于生物量回归分析,另外10株用于观察存活情况及其水淹后的恢复生长。对用于回归分析的秋华柳植株,测定植株的主茎长(植株主茎基部到顶端第一片完全展开叶着生位置的长度)、主茎基径,然后将植株洗净,80℃烘干至恒重,称量植株地上部分生物量。然后以主茎长与主茎基径平方的乘积为自变量,建立其与植株地上部分生物量的回归方程(所建回归方程均为 $p < 0.05$, $r^2 > 0.74$)。对用于恢复生长分析的秋华柳植株,在水淹结束时(即植株刚提出水面后)和恢复生长2个月后(即植株在水淹结束并生长2个月后),同样测定各植株的主茎长、主茎基径(两次测定在同一位置)。通过已建立的回归方程即可计算得出秋华柳植株在水淹结束时和恢复生长2个月后的地上部分生物量。

1.4 植株恢复生长发生时间和存活分析

用于恢复生长分析的10株秋华柳,在提出水面后,与对照植株放置于相同的生长环境下,并给予正常的水分供应。在植株提出水面后的2个月内,如果有新叶长出,则认为该植株存活并认为其开始恢复生长,记录恢复生长发生的时间,此时与该植株出水时所间隔的天数即为该植株开始恢复生长所需时间;如果植株不能长出新叶,则认为该植株死亡。植株的存活率用下式计算:存活率=存活植株数/用于恢复生长分析的总植株数(10株)。为准确探究水淹是否会影响秋华柳植株的存活和恢复生长(即与对照植株相比,水淹植株的存活和恢复生长是否会有差异),对对照植株也进行了类似的恢复生长所需时间和存活的分析,尽管对照植株并不存在与水淹植株相同的恢复生长和存活问题。

1.5 数据分析

在本研究中,恢复生长速率用植株在恢复生长期间的相对生长速率(Relative Growth Rate RGR, $g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$)来表示,计算公式如下:

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{\Delta t}^{[23]}$$

其中 W_1 代表植株刚出水时的地上部分生物量, W_2 代表出水生长 2 个月后的地上部分生物量, Δt 代表植株出水 2 个月内真正用于生长的时间(即除去植株开始恢复生长所需时间之后的时间, 为植株的恢复生长期, $\Delta t(d) = 2 \text{ 个月}(60d) - \text{植株开始恢复生长所需的时间}(d)$ 。

利用统计分析软件 SPSS11.5 进行实验数据的处理和分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)分析不同水淹处理对秋华柳植株开始恢复生长所需时间、相对生长速率、刚出水时和出水生长 2 个月后的地上部分生物量的影响, 用 Duncan 多重比较(Duncan's multiple range test)检验不同水淹时间和不同水淹深度处理间的差异显著性。

2 结果

2.1 不同水淹处理后秋华柳植株的存活率

水淹根部处理对秋华柳植株的存活没有影响, 长时间的完全水淹会降低秋华柳植株的存活率(表 1)。水淹根部处理的植株在水淹 180d 后, 存活率仍为 100%, 水淹 2m 处理的植株在水淹 20, 40, 60, 90, 120d, 存活率都为 100%, 到水淹 180d 后, 存活率下降为 0。

表 1 不同水淹处理后秋华柳植株的存活率

Table 1 The survival (in percentage) of *Salix variegata* subjected to different treatments of water submergence stress

水淹时间(d) Duration of flooding	水淹深度 Underwater depth		
	对照(%) Control	水淹根部(%) Belowground submergence	水淹 2m(%) Submerged with 2m water depth
20	100	100	100
40	100	100	100
60	100	100	100
90	100	100	100
120	100	100	100
180	100	100	0

2.2 不同水淹处理后秋华柳植株的恢复生长

2.2.1 开始恢复生长所需时间

相同水淹时间处理下, 水淹深度越大, 秋华柳植株开始恢复生长所需时间也越长(图 1A)。水淹 20d 和 40d 处理后, 水淹根部和水淹 2m 处理植株开始恢复生长所需时间与对照植株无显著差异, 直到水淹 60d 后, 水淹处理的植株开始恢复生长所需时间才高于对照。同时, 随着水淹时间的延长, 在水淹 120d 处理后, 水淹 2m 处理植株开始恢复生长所需时间显著高于水淹根部处理植株。

随着水淹时间的延长, 水淹处理的秋华柳植株开始恢复生长所需时间呈增高趋势(图 1B)。水淹根部处理的秋华柳植株在水淹 20d 和 40d 后, 开始恢复生长所需时间没有明显变化, 水淹 60d 后, 秋华柳植株开始恢复生长所需的时间显著增加。水淹 2m 处理的植株开始恢复生长所需的时间随水淹时间的变化, 表现出与水淹根部处理相同的变化趋势。

2.2.2 相对生长速率

在相同水淹时间处理下, 随着水淹深度的增加, 秋华柳植株在恢复生长期间的相对生长速率也呈增加趋势(图 2A)。水淹 20d 后, 各水淹处理的秋华柳植株在恢复生长期间的相对生长速率与对照无显著差异。水淹 40d, 60d 和 90d 后, 水淹根部的植株在恢复生长期间的相对生长速率高于对照, 但差异不显著, 而水淹 2m 处理的植株分别高出对照的 57.8% (40d), 143.4% (60d), 130.4% (90d)。水淹 120d 后, 水淹处理之间无显著差异。水淹 180d 后, 水淹根部处理的秋华柳植株显著高出对照植株的 238%。

从 2006 年 1 月 23 日水淹实验开始后, 随着处理时间的延长, 对照植株的相对生长速率呈逐渐降低的趋势, 水淹根部和水淹 2m 处理的植株的相对生长速率与对照植株相同, 也都呈下降趋势(图 2B)。但无论是水淹根部还是水淹 2m 处理, 其下降的程度都没有对照植株下降的程度明显, 而且水淹处理植株还高于同时期

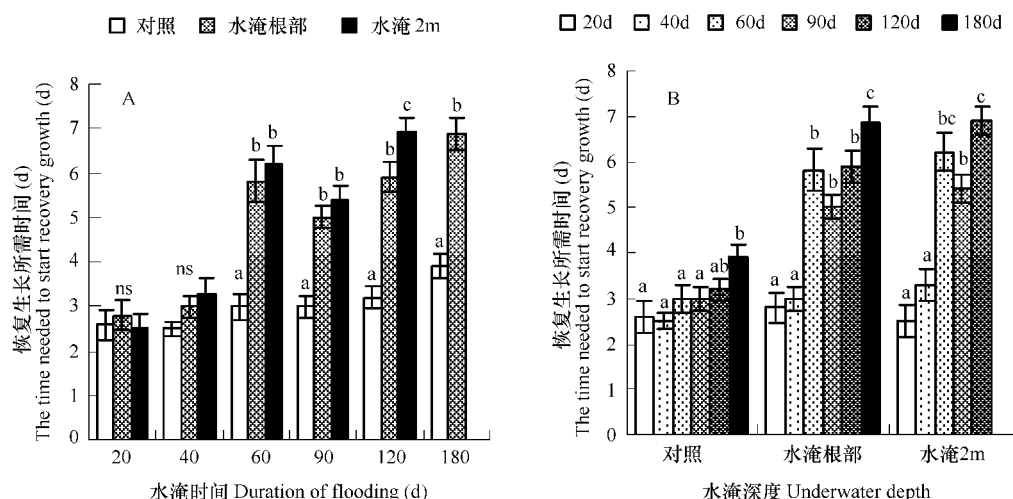


图1 不同水淹深度和水淹时间处理后秋华柳植株开始恢复生长所需的时间(±标准误)

Fig. 1 The time *Salix variegata* needed to start recovery growth (mean ± SE) following water submergence of different durations and depths

注:对照 Control; 水淹根部 Belowground submergence; 水淹2m Submerged with 2m water depth

对每一水淹时间(A)和水淹深度(B)水平,标有不同字母的各处理之间有显著差异(显著性水平 $p = 0.05$),下同 For each level of submergence duration(A) and submergence depths(B), means with different letters are significantly different ($p = 0.05$), The same is applied to the following figures

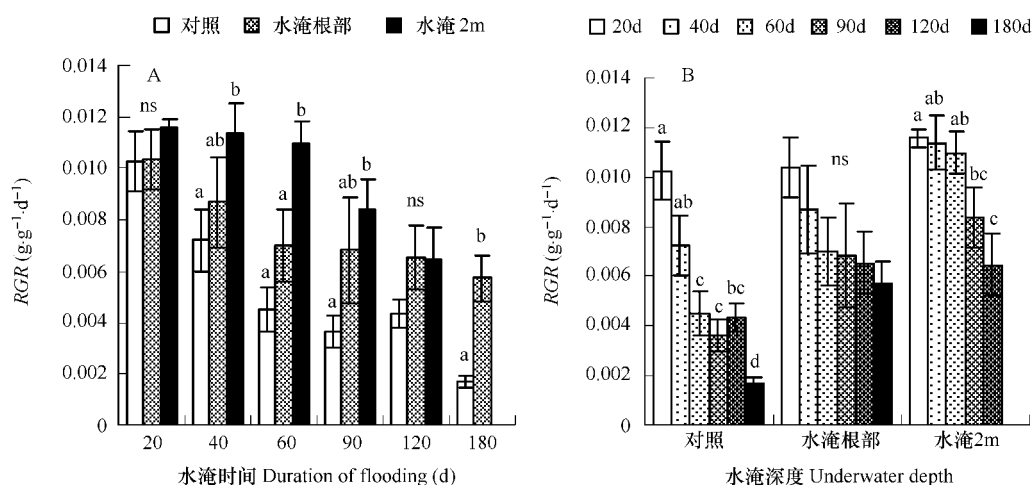


图2 不同水淹深度和水淹时间下秋华柳恢复生长的相对生长速率(±标准误)

Fig. 2 The RGR (mean ± SE) of *Salix variegata* at recovery growth. The *Salix variegata* plants experienced water submergence of different durations and depths

对照植株的相对生长速率(图3A)。说明水淹对秋华柳植株在恢复生长期期间的相对生长速率没有影响,相反,在一定程度上还提高了植株在恢复生长期期间的相对生长速率。

2.2.3 地上部分生物量

不同水淹深度对秋华柳植株刚出水时地上部分生物量的影响,因水淹时间的不同而表现出差异(图3A)。在水淹40d(包括水淹40d)前,水淹处理植株的地上部分生物量与对照几乎无差异,水淹60d和90d后,水淹根部处理与对照无差异,水淹2m处理显著低于对照植株,到水淹120d后,水淹根部处理植株的地上部分生物量显著高于对照,为对照植株的178%,水淹2m处理的显著低于对照植株,仅为对照植株的40%,水淹180d后,水淹根部处理植株的地上部分生物量与对照无显著差异。

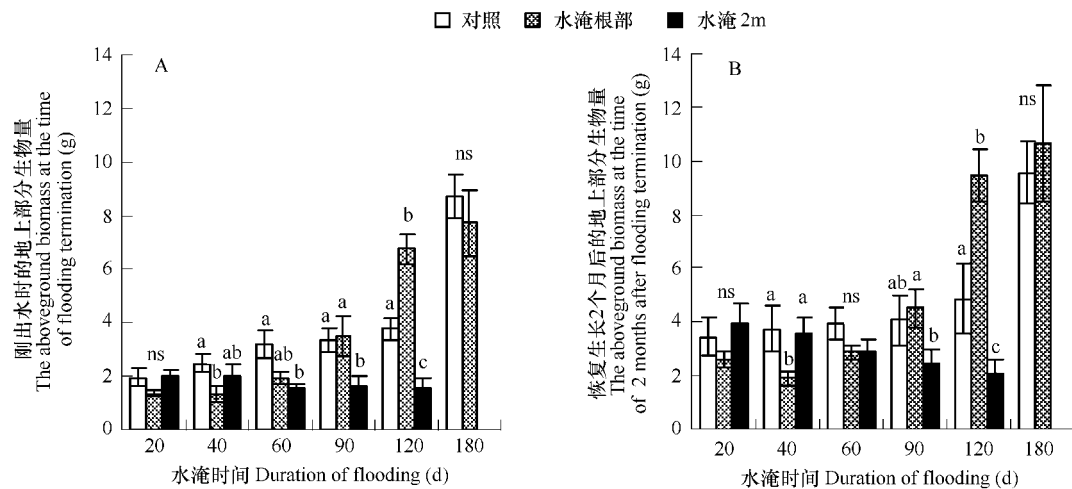


图3 不同水淹处理后秋华柳植株刚出水时和出水生长2个月后的地上部分生物量(±标准误)

Fig. 3 The aboveground biomass (mean ± SE) of flooded *Salix variegata* at the time of flooding termination and 2 months after flooding termination. The *Salix variegata* plants experienced water submergence of different durations and depths

恢复生长2个月后,秋华柳植株地上部分生物量与刚出水时相比,都有所增加(图3B)。在水淹90d(包括水淹90d)前,水淹根部和水淹2m处理植株的地上部分生物量几乎与对照植株无显著差异,到水淹120d后,水淹根部处理植株显著高于对照,为对照植株的194%,水淹2m处理的植株显著低于对照,为对照植株的43%。水淹180d后,水淹根部处理植株的地上部分生物量与对照植株无显著差异。

3 讨论

植物在水淹后的存活和恢复生长状况是衡量其水淹耐受能力的重要指标^[24]。本研究结果表明秋华柳植株在长时间的水淹条件下,存活率仍然很高,能够耐受较长时间的水淹,而且在水淹结束后仍然可以进行恢复生长,同时,在恢复生长期还能以高于对照植株的相对生长速率进行能量的积累,在恢复生长2个月后,地上部分生物量也都有明显增加,表现出较好的恢复生长能力,对水淹具有很强的耐受能力。

许多研究已经发现,随着水淹时间的延长,植物在水淹后的存活率也会随之下降^[8,20]。如耐淹物种偃麦草(*Elytrigia repens*)和皱叶酸模(*Rumex crispus*)在全淹100d后,存活率分别下降为30%和40%^[25]。He和Bügemann等人也发现,一种分布在低河岸带,对全淹具有相当耐受能力的毛茛属物种葡枝毛茛(*Ranunculus repens*)在全淹4周后,存活率为70%,6周后,存活率就下降为0^[26]。本实验中,发现秋华柳植株在水淹后的存活率随水淹时间的延长也逐渐降低,在长达120d的完全水淹后存活率仍为100%,到水淹180d后,存活率下降为0(表1)。但是,在本实验室开展的以秋华柳为实验对象的其他研究中发现,在长达170d的完全水淹后(水淹深度为2m),仍有相当数量的秋华柳植株存活,本实验中秋华柳植株未能耐受这么长时间的水淹可能与植株苗龄太小有关,因为已有研究发现植物对水淹的耐受能力随苗龄的增大而增强^[27]。由此可见,秋华柳植株可以耐受很长时间的淹水,对水淹具有较强的耐受能力,在三峡库区消落区植被构建中是可以考虑选用的。

对于遭受水淹的植物而言,在水淹结束后若能尽快的进行叶片再生长无疑对植物是非常有利的,这样可以保证植株及早的开始恢复生长和积聚更多的能量^[28]。本研究发现,在水淹60d内,水淹处理的秋华柳植株开始恢复生长所需时间与对照植株无明显差异,说明短时间的淹水对其没有影响。那么,在水淹时间较短的区域,如三峡库区的上游段以及距水面较高的高海拔地段,秋华柳可以很好的存活,并可以进行恢复生长,从而起到保持水土和维护该区景观质量的作用。在水淹处理超过60d后,随着水淹时间的延长,秋华柳植株开始恢复生长所需时间开始高于对照(图1),这可能与秋华柳植株在水淹结束后体内的营养储备水平有关。有研究指出,植株在水淹结束后开始进行叶片的再生长受植株体内碳水化合物水平的制约^[28],较多的营养储备

可以极大的促进植株开始恢复生长^[24]。而且也有研究已经证实秋华柳植株体内的碳水化合物储备会随着水淹时间的延长而降低^[29]。由此可以推断,秋华柳植株在其水淹结束后到恢复生长之前,可能需要一定的时间进行营养物质的积累才能开始进行叶片的再生长。但是需要指出的是,在本研究中,所有水淹处理的植株从水淹结束之时起到开始表现出恢复生长之时止,所需的时间都不超过一周(图 1)。这说明秋华柳植株在长时间的水淹后,仍然可以进行恢复生长,而且所需的“喘息”时间较短,表现出很强的恢复生长能力。

从本实验结果可以看出,水淹处理的秋华柳植株在恢复生长期间的相对生长速率都高于对照植株,水淹 2m 处理的植株在水淹 40,60d 和 90d 后,分别高出对照的 57.8%,143.4%,130.4%(图 2A)。而且由于秋华柳植株在恢复生长期间高的相对生长速率,在经过 2 个月的恢复生长后,其地上部分生物量也都有所增加,水淹 120d 处理后,水淹根部处理秋华柳植株的地上部分生物量在刚出水时为对照植株的 178%,恢复生长 2 个月后,增加为对照植株的 194%,水淹 2m 处理植株的地上部分生物量也由对照植株的 40% 增加为 43%(图 3)。此实验结果意味着水淹对秋华柳植株的恢复生长影响较小,而且就恢复生长的相对生长速率而言,水淹甚至还提高了其恢复生长速率。相对生长速率的提高可能是秋华柳植株在遭受水淹后进行的一种补偿性生长。植物在长期的适应和进化过程中,不仅逐渐形成了对于旱、缺氧等各种逆境的抵抗能力,而且在逆境得以改善时其生长还可得到一定的恢复,从而弥补逆境对其造成的伤害,表现出明显的补偿生长^[30,31],Belsky 认为补偿性生长是植物受伤害之后的一种积极反应^[32]。秋华柳自然分布于三峡库区江(河)及其支流江岸,对长期的自然汛期水位涨落具有一定的适应能力。因此在其出水后,可能以高的相对生长速率来弥补水淹对其造成的伤害,快速的进行能量的积累,以抵御可能再次发生的水淹逆境,对水淹作出了积极的响应,表现出很强的恢复生长能力。

根据本研究的结果可以看出秋华柳植株就其存活和恢复生长方面而言,能很好的耐受长时间的水淹,对水淹具有很强的耐受能力,在三峡库区消落区植被构建中是可以考虑选用的,但关于其在水淹后恢复生长的启动机制以及较强的恢复生长能力的原因有待深入研究。

References:

- [1] Yuan H, Wang L A, Zhan Y H, *et al.* Health evaluation system of the water-level-fluctuation zone in the Three Gorges area. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2006, 15(2): 249 – 253.
- [2] Wang Y, Wu J Q, Hang H W, *et al.* Quantitative analysis of plant communities in water-level-fluctuation zone within Three Gorges reservoir area of Changjiang River. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2004, 22(4): 307 – 314.
- [3] Crawford R M M, Brandle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(295): 145 – 159.
- [4] Vartapetian B B, Jackson M B. Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany*, 1997, 79(Supplement A): 3 – 20.
- [5] Zhao K F. Adaptation to waterlogging stress in plants. *Chinese Bulletin of Biology*, 2003, 38(12): 11 – 14.
- [6] Armstrong W, Brandle R, Jackson M B. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, 1994, 43(4): 307 – 358.
- [7] Bach S S, Borum J, Fortes M D, *et al.* Species composition and plant performance of mixed seagrass beds along a siltation gradient at Cape Bolinao, The Philippines. *Maine Ecology Progress Series*, 1998, 174: 247 – 256.
- [8] Vervuren P J A, Blom C W P M, de Kroon H, *et al.* Extreme flooding events on the Rhine and the survival and distribution of riparian plant species. *Journal of Ecology*, 2003, 91(1): 135 – 146.
- [9] Voisenek L A C J, Clomer T D, Pierik R, *et al.* How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*, 2006, 170(2): 213 – 226.
- [10] Setter T L, Ellis M, Laureles E V, *et al.* Physiology and genetics of submergence tolerance in rice. *Annals of Botany*, 1997, 79(Supplement A): 67 – 77.
- [11] Singh H P, Singh B B, Ram P C. Submergence tolerance of rainfed lowland rice: search for physiological marker traits. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158(7): 883 – 889.
- [12] Albrecht G, Wiedenroth E M. Protection against activated oxygen following re-aeration of hypoxically pretreated wheat roots. The response of the glutathione system. *Journal of Experiment Botany*, 1994, 45(4): 449 – 455.
- [13] Crawford R M M. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Advances in Ecological Research*, 1992, 23: 93 – 185.
- [14] Pflster-Sieber M, Brandle R. Aspects of plant behaviour under anoxia and post-anoxia. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 1994, 102 B: 313 – 324.

- [15] van Toai T T, Bolles C S. Post-anoxic injury in soybean (*Glycine max*) seedlings. *Plant Physiology*, 1991, 97(2): 588—592.
- [16] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405—410.
- [17] Dat J, Vandenabeele S, Vranová E, *et al.* Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2000, 57(5): 779—795.
- [18] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 601—639.
- [19] Hammond-Kosack K E, Jones J D. Resistance gene-dependent plant defense responses. *Plant Cell*, 1996, 8(10): 1773—1791.
- [20] van Eck W H J M, van de Steeg H M, Blom C W P M, *et al.* Is tolerance to summer flooding correlated with distribution patterns in river floodplains? A comparative study of 20 terrestrial grassland species. *Oikos*, 2004, 107: 393—405.
- [21] Kawano N, Ella E, Ito O, *et al.* Metabolic changes in rice seedlings with different submergence tolerance after de-submergence. *Environmental and Experimental Botany*, 2002, 47(3): 195—203.
- [22] Institute of Botany, Chinese Academy of Science. *Iconographia Cormophytorum Sinicorum*. Tomus I. Beijing: Science Press, 2001, 372.
- [23] Blanch S J, Ganf G G, Walker K F. Growth and resource allocation in response to flooding in the emergent sedge *Bolboschoenus medianus*. *Aquatic Botany*, 1999, 63(2): 145—160.
- [24] Mommer L, Lenssen J P M, Huber H, *et al.* Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: a comparative study of seven plant families. *Journal of Ecology*, 2006, 94(6): 1117—1129.
- [25] van Eck W H J M, Lenssen J P M, van de Steeg H M, *et al.* Seasonal dependent effects of flooding on plant species survival and zonation: a comparative study of 10 terrestrial species. *Hydrobiologia*, 2006, 565(1): 59—69.
- [26] He J B, Bögemann G M, van de Steeg H M, *et al.* Survival tactics of *Ranunculus* species in river floodplains. *Oecologia*, 1999, 118: 1—8.
- [27] Mauchamp A, Blanch S, Grillas P. Effects of submergence on the growth of *Phragmites australis* seedlings. *Aquatic Botany*, 2001, 69(2): 147—164.
- [28] Sarkar R K, Reddy J N, Sharma S G, *et al.* Physiological basis of submergence tolerance in rice and implications for crop improvement. *Current Science*, 2006, 91(7): 899—905.
- [29] Zhang Y H, Zeng B, Fu T F, *et al.* Effects of long-term flooding on non-structural carbohydrates content in roots of *Salix variegata* Franch. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition)*, 2006, 31(3): 153—156.
- [30] Bond B J, Midgley J J. Ecology of sprouting in wood plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16(1): 45—51.
- [31] Hu T T, Kang S Z. The compensatory effect in drought resistance of plants and its application in water-saving agriculture. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(4): 885—891.
- [32] Ma T, Wu G L, He Y L, *et al.* The effects of simulated mowing of the fertilizing level on community production and compensatory response on the Qinghai-Tibetan. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(6): 2288—2293.

参考文献:

- [1] 袁辉, 王里奥, 詹艳慧, 等. 三峡库区消落带健康评价指标体系. *长江流域资源与环境*, 2006, 15(2): 249—253.
- [2] 王勇, 吴金清, 黄宏文, 等. 三峡库区消落带植物群落的数量分析. *武汉植物学研究*, 2004, 22(4): 307—314.
- [5] 赵可夫. 植物对水涝胁迫的适应. *植物学通报*, 2003, 38(12): 11—14.
- [22] 中国科学院植物研究所主编. *中国高等植物图鉴* (第一册). 北京: 科学出版社, 2001. 372.
- [29] 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. *西南师范大学学报 (自然科学版)*, 2006, 31(3): 153—156.
- [31] 胡田田, 康绍忠. 植物抗旱性中的补偿效应及其在农业节水中的应用. *生态学报*, 2005, 25(4): 885—891.
- [32] 马涛, 武高林, 何彦龙, 等. 青藏高原东部高寒草甸群落生物量和补偿能力对施肥与刈割的响应. *生态学报*, 2007, 27(6): 2288—2293.