

水淹对三峡库区两种岸生植物秋华柳 (*Salix variegata* Franch.) 和野古草 (*Arundinella anomala* Steud.) 水下光合的影响

罗芳丽, 曾 波*, 叶小齐, 陈 婷, 刘 焱

(西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室, 西南大学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:为了阐明水淹对三峡库区岸生植物秋华柳 (*Salix variegata* Franch.) 和野古草 (*Arundinella anomala* Steud.) 水下光合作用的影响, 模拟三峡库区消落带水淹发生情况, 考察了在不同水淹处理下秋华柳和野古草的水下光合。实验设置了对照 (不进行水淹, 常规供水管理) 和 2m 深度水淹 (植株置于水中, 植株顶部在水面下 2 m) 2 个不同的水淹深度和 5、15、20、40 d 和 60 d 等 5 个不同的水淹时间处理, 采用 Chlorolab-2 液相氧电极 (英国 Hansatech 公司生产) 测定了在不同水淹时间和水淹深度处理下秋华柳和野古草的水下光合作用。实验结果表明: (1) 水淹 60d 后, 秋华柳和野古草的存活率均为 100%, 而典型的陆生植物香樟和马唐分别在水淹 40d 和 15d 后全部死亡。 (2) 在相同的水淹时间和水淹深度下, 秋华柳和野古草的水下光合速率 (放氧速率) 显著高于典型的陆生植物 (香樟 (*Cinnamomum camphora* (L.) Presl.) 和马唐 (*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.)) (3) 在长期水淹的条件下, 秋华柳和野古草仍具有水下光合的能力。在水淹 60 d 后, 水淹 2 m 的秋华柳和野古草植株的水下放氧速率显著低于对照植株的水下放氧速率, 但仍具有水下光合的能力, 其水下光合速率分别为 $0.202 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $0.139 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。同时, 研究也表明在水淹 40 d 和 60 d 后, 秋华柳表现出比野古草强的水下光合能力。研究表明, 秋华柳和野古草在存活率和水下光合方面对长期水淹表现出良好的适应性, 是可以用于三峡库区消落区植被构建的优良植物物种。

关键词: 三峡库区; 秋华柳; 野古草; 水淹; 水下光合

文章编号: 1000-0933(2008)05-1964-07 中图分类号: Q945, Q948.1 文献标识码: A

Underwater photosynthesis of the riparian plants *Salix variegata* Franch. and *Arundinella anomala* Steud. in Three Gorges reservoir region as affected by simulated flooding

LUO Fang-Li, ZENG Bo*, YE Xiao-Qi, CHEN Ting, LIU Dian

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

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); 国家科技支持计划资助项目 (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: 2007-02-06; **修订日期:** 2007-08-23

作者简介: 罗芳丽 (1981 ~), 女, 四川都江堰人, 博士生, 主要从事植物生态学研究. E-mail: lflst@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 Science (No. KZCX2-XB2-07)

Received date: 2007-02-06; **Accepted date:** 2007-08-23

Biography: LUO Fang-Li, Ph. D., mainly engaged in plant ecology. E-mail: lflst@swu.edu.cn

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 1964 ~ 1970.

Abstract: To reveal the effects of flooding on underwater photosynthesis of riparian plant species *Salix variegata* Franch. and *Arundinella anomala* Steud. in Three Gorges reservoir region, a flooding simulation experiment was conducted and the underwater photosynthesis of *S. variegata* and *A. anomala* was analyzed. Two flooding-depth levels and five flooding durations were set in the experiment. Two flooding-depth levels included: control and submerged with 2m water depth (top of plants 2m below water surface). Five flooding durations included: 5 days, 15 days, 20days, 40 days and 60 days. The underwater photosynthesis was determined by Chlorolab-2 oxygen electrode produced by Hansatech Company in England. The results showed that: (1) After 60d inundation, all submerged *S. variegata* and *A. anomala* were 100% survived, but two kinds of typical terrestrial species (*Cinnamomum camphora* (L.) Presl and *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.) died of inundation after 40 d and 15 d, respectively. (2) With the same flooding durations and flooding-depth levels, the underwater photosynthetic rates (release of oxygen) of *S. variegata* and *A. anomala* were significantly higher than those of two typical terrestrial species (*C. camphora* and *D. sanguinalis*). (3) After long-term inundation, *S. variegata* and *A. anomala* could maintain photosynthetic capacity. After 40 d and 60 d inundation, the underwater photosynthesis of *S. variegata* and *A. anomala* submerged with 2 m water depth was significantly lower than that of control plants, but (submerged plants) still had underwater photosynthetic capacity, the values of photosynthetic rate were $0.202 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $0.139 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. It was also found that after long-term inundation, the underwater photosynthetic rate of *S. variegata* was higher than *A. anomala*. Our work shows that as regards survival rate and underwater photosynthesis, *S. variegata* and *A. anomala* have high adaptation to inundation, they are promising species for revegetation of riparian area in Three Gorge reservoir region.

Key Words: Three Gorges reservoir region; *Salix variegata* Franch; *Arundinella anomala* Steud; flooding; underwater photosynthesis

三峡工程是世界上最大的水利工程,建成以后,在6~9月份的汛期,三峡库区的水位在145 m,10~12月份的蓄水期内,水位回升到175 m。30 m的水位落差,使三峡库区形成大面积的水位消落区,仅重庆市境内的消落区面积就为291.10 km²^[1]。这些地段由于有近半年时间都处于完全水淹情况下,很少有植物能够生存,从而给库区内造成水土流失、环境污染等一系列问题,这成为三峡水利工程建设带来的最严重的生态问题之一,采用在消落带内人工构建植被是保护三峡库区消落带生态环境的重要措施之一。在人工植被构建中,选择适应水淹环境的植物物种并明确其水淹耐受机理十分重要,是解决三峡库区消落带问题迫切所需的。

水淹的主要危害之一是造成土壤缺氧^[2,3],这使根系有氧呼吸受到抑制,无氧呼吸增强,糖酵解和酒精发酵的末端产物乙醇、乙酸、乳酸积累,导致植物的根系生理异常^[4]。同时由于缺乏氧化磷酸化的电子受体氧气,淹水条件下的植物会由三羧酸循环的有氧代谢转为无氧呼吸^[5](1 mol 葡萄糖在有氧呼吸的情况下产生38 mol ATP,而在无氧呼吸的情况下最多只能产生8 mol ATP)^[6]。因而水淹引起的供氧不足导致植物对营养物质的利用效率降低,使植物营养物质消耗增大^[7],若能缓解植株在水淹条件下缺氧和碳水化合物匮乏的状况,这对于提高植株的水淹耐受性是有利的。

在水淹条件下,与不耐淹植物相比,许多耐淹植物具有更强的获取氧的能力^[8]。在完全淹没的情况下,一些耐淹植物可以通过加强地上部分的伸长生长来逃避全淹环境以保证氧的供应^[9]。对于另一些耐淹植物,当水淹深度过深而无法通过地上部分的伸长生长来逃避缺氧环境时,它们可以通过在水下进行光合作用以获取一定的氧来缓解缺氧状况,这对于植物的存活具有重要意义^[10,11]。

已有研究表明,一些陆生植物在水下能进行微弱的水下光合作用^[10~16]。Mommer 等对耐淹物种 *Rumex palustris* 的研究表明,在全淹条件下 *R. palustris* 通过叶片变薄和叶绿体在叶片的近表皮分布,以降低气体进入植物叶片的阻力(扩散阻力降低了40倍左右),从而提高植株的水下光合能力^[13,15,16]。在全淹的条件下,

耐淹的陆生植物在水下的光补偿点降低,如 *R. palustris* 的光补偿点低于 $14 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,因此低的 CO_2 同化速率足以补偿低的呼吸消耗^[16]。同时,大多数的陆生植物在全淹的条件下,采取维持存活而不进行生长和繁殖的策略以渡过全淹环境,所以低的持续的水下光合作用能在很大程度上缓解缺氧和碳水化合物匮乏的状况,提高了植株在全淹条件下的存活率^[15, 16]。

秋华柳(*Salix variegata* Franch.)和野古草(*Arundinella anomala* Steud.)在三峡库区江(河)及其支流江岸有自然分布,对成百上千年河流自然汛期水位涨落已有一定的适应能力。每年汛期来临时,这两种植物因江水上涨而被淹没,被淹时间和被淹深度随植物在河岸上垂直分布高度不同而异。经长期野外观察发现,这两种植物对短期的自然汛期水淹有较强的耐受能力,已有学者研究了野古草在生殖特性和水淹后的光合特性方面对水淹的适应机理^[17, 18],同时也有学者研究了水淹对秋华柳营养储备的影响^[19],但经过长期水淹后这两种岸生植物在被完全淹没的情况下是否仍能在水下进行光合作用还有待进一步研究。

为阐明水淹是否会影响两种岸生植物的水下光合,本文探讨了水淹对这两种岸生植物在水下的光合作用的影响,并以两种典型的陆生植物作为参照开展实验研究,实验旨在回答如下问题:(1)秋华柳和野古草是否比典型的陆生植物具有更强的水下光合能力?(2)在长期的水淹条件下,秋华柳和野古草是否仍具有水下光合的能力?

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,其小枝密生灰色绒毛,老枝成褐色。叶宽卵状披针形或矩圆形。雌雄异株,蒴果卵状披针形,有柔毛^[20]。

野古草(*Arundinella anomala* Steud.)属多年生禾本科植物^[21],根系发达,耐瘠薄土壤,自然分布在三峡库区江(河)及其支流沿岸。每年汛期来临时,野古草因江水上涨而被淹没,被淹时间和被淹深度随植物在河岸上垂直分布高度不同而各异^[18]。

香樟(*Cinnamomum camphora* (L.) Presl),樟科,乔木,分布于长江以南及西南,为亚热带地区常见的树种,是公园、道路、庭院等的主要绿化树种之一^[22]。

马唐(*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.)属1年生禾本科植物,是农田的主要杂草之一^[23]。

2006年5月,在位于三峡库区重庆嘉陵江北碕段江岸采集秋华柳1年生实生苗和野古草当年生分蘖苗,于西南大学校园内采集香樟和马唐的当年生幼苗,移栽入实验盆中。实验盆大小 $25 \text{ cm} \times 15 \text{ cm}$,栽培用土为4:1(体积比)壤土与腐殖土的混合土。所有实验用植株在西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室实验研究基地内培养,培养期间进行正常供水、除草等常规管理。

1.2 实验设计

将实验植株随机分成2组,分别进行如下处理:对照(不进行水淹,常规供水管理)和2 m深度水淹(植株置于水中,植株顶部在水面下2 m)。秋华柳和野古草每个处理54株,香樟和马唐每个处理24株,相同水淹处理植株放置于同一实验水池内,定期更换水池中的水,水淹从7月10日始至9月10日止。从水淹处理开始之日算起,在连续水淹5、15、20、40 d和60 d后对秋华柳和野古草植株的水下光合指标进行测定,在连续水淹5 d和15 d后对香樟和马唐植株的水下光合指标进行测定,每个处理每次随机选取5株用于分析测定。

1.3 水下光合的测定

植物水下光合作用的测定:采用Chlorolab-2液相氧电极(英国Hansatech公司生产)对每植株健康成熟的功能叶进行测定,方法按李德耀等描述的叶圆片氧电极测定法^[24],叶片的水下光合速率以叶片放氧速率表示。液相氧电极的测定条件为:反应杯内温度为 27°C ,光强为 $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,不提供碳源。

实验植株从水池中取出后,放入装满水的水桶中立即返回实验室测定,水桶中水面高于植株顶部,保证整个植株被水淹没。对照植株的测定直接将实验花盆带回实验室进行测定。

1.4 统计分析

利用统计分析软件SPSS12.0进行试验数据的处理和分析。水淹对4种植物水下光合的影响采用单因素

方差分析(One-way ANOVA)。用 Duncan 多重比较(Duncan's multiple range test)检验不同处理之间植株的水下光合的差异。

2 结果

2.1 水淹处理后秋华柳和香樟的水下光合

在相同的水淹时间和水淹深度处理下,水淹 5 d 和 15 d 后,秋华柳的水下放氧速率显著高于香樟的水下放氧速率。在水淹 40 d 前,水淹 2 m 的秋华柳植株的水下放氧速率与对照植株差异不显著,且水淹 2m 植株的放氧速率不随水淹时间的增加而降低。在水淹 60 d 后,水淹 2 m 的秋华柳植株的水下放氧速率显著低于对照植株的水下放氧速率,且显著低于水淹 40 d 后水淹 2 m 植株的水下放氧速率(图 1)。

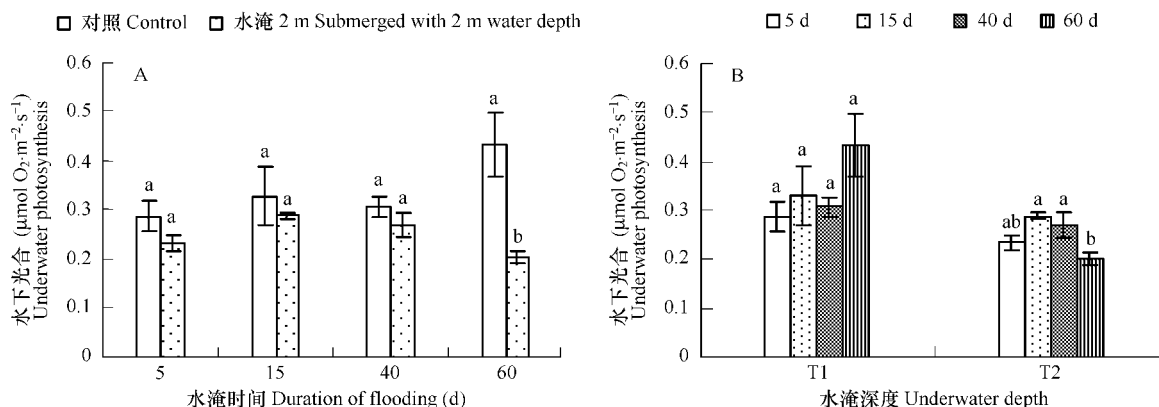


图 1 不同水淹条件下秋华柳的水下光合($\pm$ 标准误)

Fig. 1 The underwater photosynthesis (mean $\pm$ SE) of *Salix variegata* subjected to different water submergence stress

T1 对照 Control; T2 水下 2 m Submerged with 2 m water depth; 反应杯内温度为 27 $^{\circ}\text{C}$, 光强为 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 不提供碳源 Photosynthetic O_2 -exchange was measured at 27 $^{\circ}\text{C}$ with an irradiance of $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

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 $P=0.05$) For each level of submergence duration(A) and submergence depths(B) of treatments, means of treatments with different letters are significantly different ($P=0.05$);

下同 the same below

水淹 5 d 和水淹 15 d 后, 对照和水淹 2 m 的香樟植株的水下放氧速率都为负值, 且各处理的水下光合差异都不显著。在水淹 40 d 后, 水淹 2 m 的香樟植株由于水淹而死亡(图 2)。香樟属常绿阳性先锋树种, 一般来说, 阳生植物的光补偿点为 $9 \sim 18 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ [20], 因此本实验中提供的光强为 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 已远大于香樟的光补偿点。

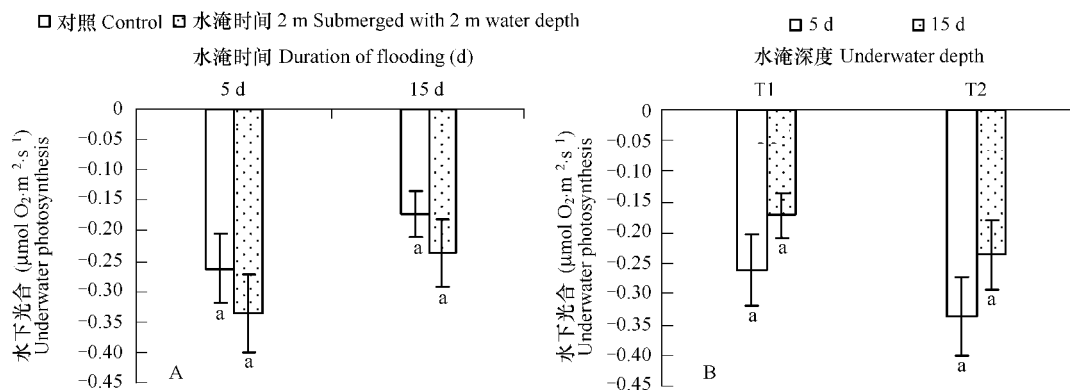


图 2 不同水淹条件下香樟的水下光合(平均 $\pm$ 标准误)

Fig. 2 The underwater photosynthesis (mean $\pm$ SE) of *Cinnamomum camphora* L. subjected to different water submergence stress

2.2 水淹处理后野古草和马唐的水下光合

在相同的水淹时间和水淹深度处理下,水淹 5 d 和 15 d 后,野古草的水下放氧速率显著高于马唐的水下放氧速率。在水淹 40 d 前,水淹 2 m 的野古草植株的水下放氧速率与对照植株的水下放氧速率差异不显著。在水淹 60 d 后,野古草水淹 2 m 植株的水下放氧速率显著低于对照植株的水下放氧速率,并且与水淹 40 d 后水淹 2 m 植株的放氧速率差异不显著,但两者都显著低于水淹 5 d 和水淹 15 d 后水淹 2 m 植株的放氧速率(图 3)。

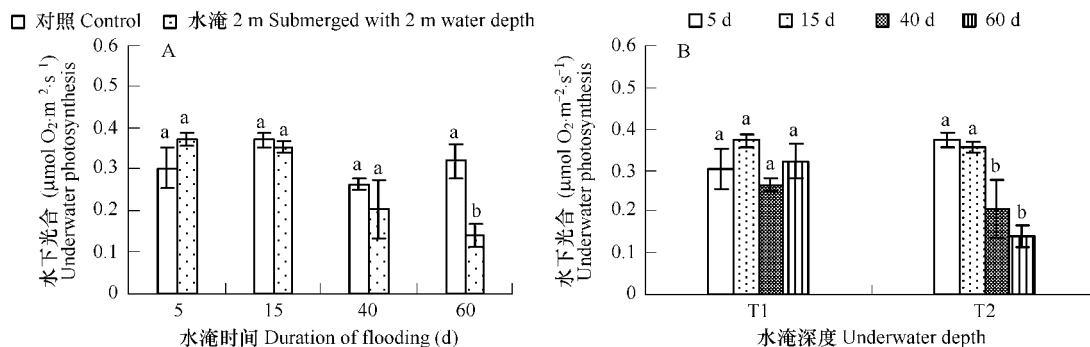


图 3 不同水淹条件下野古草的水下光合(平均 ± 标准误)

Fig. 3 The underwater photosynthesis (mean ± SE) of *Arundinella anomala* subjected to different water submergence stress

在水淹 5 d 后,马唐对照植株的水下放氧速率显著高于水淹 2 m 植株的水下放氧速率,在水淹 15 d 后,水淹 2 m 的马唐植株由于水淹而死亡(图 4)。

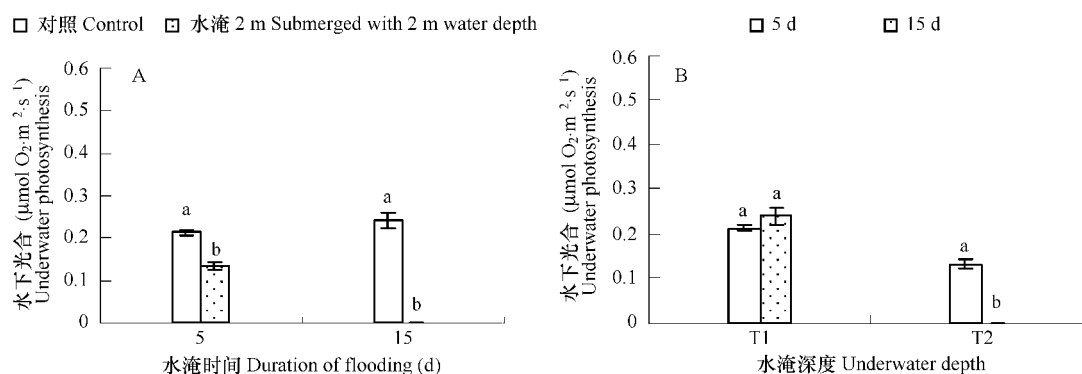


图 4 不同水淹条件下马唐的水下光合(平均 ± 标准误)

Fig. 4 The underwater photosynthesis (mean ± SE) of *Digitaria sanguinalis* subjected to different water submergence stress

3 讨论

已有研究表明,在深度水淹的条件下,水下光合对于提高陆生植物的存活率是至关重要的^[10~16, 26, 27]。本文研究结果表明,在水淹 5 d 和 15 d 后,水淹 2 m 处理的秋华柳和野古草植株的水下放氧速率与对照植株的水下放氧速率差异不显著,但显著高于相同处理下的典型陆生植物香樟和马唐。经过 60 d 水淹后,在较低的 CO₂ 浓度条件下秋华柳和野古草仍具有一定的水下光合能力(图 1, 图 3),秋华柳和野古草的存活率均为 100%。本研究证明了岸生植物秋华柳和野古草具有持续水下光合的能力和较高的存活率,为它们能耐受长期水淹提供了一定的理论依据。

耐淹植物的许多特点都与获取到更多的氧有关^[8, 10~16, 27]。已有研究表明 0.5 m 深度完全淹没处理 1 周后在低的 CO₂ 浓度和光强为 740 μmol·m⁻²·s⁻¹ 的条件下,耐淹植物藓草和皱叶酸模的水下放氧速率分别为 0.73 μmol·m⁻²·s⁻¹ 和 0.36 μmol·m⁻²·s⁻¹。研究也表明,在水淹 20 d 后,在提供较高的 CO₂ 浓度,光强为 740

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的条件下,耐水淹植物藨草和皱叶酸模的水下光合速率分别为 $3.9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,水淹 30 d 后,在提供较高的 CO_2 浓度,光强为 $740 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的条件下,藨草和皱叶酸模的水下光合速率分别为 $4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $5.2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ [22]。与本研究结果相比,在相同测定条件下,秋华柳和野古草的水下放氧速率与耐淹植物藨草和皱叶酸模的水下放氧速率相当(图 1, 3, 表 1)。

表 1 水淹 2 m 处理下秋华柳和野古草的水下光合(平均 $\pm$ 标准误)

Table 1 Underwater photosynthetic rate (mean $\pm$ SE) of *Salix variegata* Franch. and *Arundinella anomala* Steud. in 2 m depth submerged treatment

项目 Item	水淹 20 d ($\mu\text{molO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Submerged for 20 d	水淹 40 d ($\mu\text{molO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Submerged for 40 d
秋华柳 <i>Salix variegata</i> Franch.	7.12 ± 0.27	5.38 ± 0.11
野古草 <i>Arundinella anomala</i> Steud.	5.85 ± 0.15	4.46 ± 0.10

反应杯内温度为 27°C , 光强为 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 碳源为 $0.1 \text{ mol/L NaHCO}_3$ 溶液, $60 \text{ mmol/L Tricine}$ ($\text{pH } 7.4$)

Photosynthetic O_2 -exchange was measured at 27°C with an irradiance of $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and $0.1 \text{ mol/L NaHCO}_3$, $60 \text{ mmol/L Tricine}$ ($\text{pH } 7.4$) to provide CO_2

与不耐淹植物相比,秋华柳和野古草的水下光合能力较强。 0.5 m 深度完全淹没处理一周后在低的 CO_2 浓度和光强为 $740 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的条件下,燕麦草的水下放氧速率为 $0.18 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ [12]。与本研究结果相比,在相同测定条件下,秋华柳和野古草的水下放氧速率显著高于不耐淹物种燕麦草和典型的陆生植物香樟和马唐的水下光合能力(图 1 ~ 图 4)。

在具有水下光强的条件下,耐淹植物的水下放氧能力比不耐淹植物更持久,持续的水下光合在很大程度上减轻全淹对植株的危害 [11]。已有研究表明,耐水淹植物藨草和皱叶酸模在水下 0.5 m 全淹处理一个月后仍然具有水下光合的能力,而不耐淹植物燕麦草在相同水淹处理下 25 d 后其水下光合速率显著降低 [12]。本研究结果表明在水淹 60 d 后,秋华柳和野古草仍具有一定的水下放氧能力(图 1, 图 3),而全淹处理下香樟和马唐的水下光合能力较低且有显著下降(图 2, 图 4),分别在水淹 40 d 和 15 d 后植株因水淹而死亡,表明两种岸生植物在长期水淹后仍能维持一定的水下光合,这对于秋华柳和野古草耐受长期水淹是有利的。

野古草和秋华柳均为三峡库区江(河)岸有广泛分布的植物物种,这两种植物对水淹都具有很好的耐受能力。在水淹 40d 和水淹 60d 后,秋华柳植株的放氧速率均高于野古草植株(图 1, 图 3, 表 1)。这反映了秋华柳的水下光合能力对其水淹耐受性的贡献大于野古草的水下光合能力对其水淹耐受性的贡献。

根据本研究可以看出秋华柳和野古草就水下放氧速率而言能很好地适应较长时间的水淹环境。研究表明,经过 60d 的水淹处理后,水下 2m 秋华柳和野古草植株的水下光合与对照相比有一定程度的降低,但仍能维持一定的水下光合,是它们具有较高水淹耐受性的重要原因之一,可以考虑其列为构建三峡库区消落带植被的物种。经过 60d 的水淹处理后,秋华柳的放氧速率高于野古草,在较高 CO_2 浓度和较高光强测定条件下,秋华柳也表现比野古草强的水下光合能力(表 1),在实际营造消落带植被的过程中,可以根据其水淹耐受性,栽植于不同的水淹环境下。

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] Drew M C, Lynch J M. Soil an aerobiosis, micro-organism sand root function. Annual Review of Phytopathology, 1980, 18: 37—66.
- [3] Drew M C. Sensing soil oxygen. Plant, Cell and Environment, 1990, 13(3): 681—693.
- [4] Crawford R R M, Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment. Journal of Experiment Botany, 1996, 47(295): 145—159.
- [5] Drew C M. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1997, 48: 223—250.
- [6] Shen T, Wang J Y. Biochemistry. Beijing: Higher Education Press, 1991.

- [7] Li R Q, Wang J P. Plant stress physiology. Wuhan: Wuhan University Press, 2002.
- [8] Armstrong W, Br ndle R, Jackson M B. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, 1994, 43: 307—358.
- [9] Voeseek L A C J, Rijnders J H G M, Peeters A J M, *et al.* Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology*, 2004, 85: 16—27.
- [10] Vervuren P J A, Blom C W P M, de Kroon H. Extreme flooding events on the Rhine and the survival and distribution of riparian plant species. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 135—146.
- [11] Mommer L, Visser E J W. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. *Annals of Botany*, 2005, 96: 581—589.
- [12] Vervuren P J A, Beurskens S M J H, Blom C W P M. Light acclimation, CO₂ response and long-term capacity of underwater photosynthesis in three terrestrial plant species. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 959—968.
- [13] Mommer L, Pons T L, Wolters-Arts M, *et al.* Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affect gas diffusion resistance and photosynthetic performance. *Plant Physiology*, 2005, 139: 497—508.
- [14] Mommer L, Pedersen O, Visser E J W. Acclimation of a terrestrial plant to submergence facilitates gas exchange under water. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27: 1281—1287.
- [15] Voeseek L A C J, Colmer T D, Pierik R, *et al.* How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*, 2006, 170: 213—226.
- [16] Mommer L, Pons T L, Visser E J W. Photosynthetic consequences of phenotypic plasticity in response to submergence: *Rumex palustris* as a case study. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(2): 283—290.
- [17] Fu T F, Zeng B, Ye X Q, *et al.* The reproductive responses of *Arundinella hirta* individual to flooding. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science)*, 2005, 30(2): 325—328.
- [18] Luo F L, Wang L, Zeng B, *et al.* Photosynthetic responses of the riparian plant *Arundinella anomala* Steud. in Three Gorges reservoir region as affected by simulated flooding. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11): 3602—3609.
- [19] 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)*, 2006, 31(3): 153—156.
- [20] Botany Institute of Chinese Academy of Science. *Iconographia Cormophytorum Sinicorum*. Tomus I. Beijing: Science Press, 2001. 372.
- [21] Botany Institute of Chinese Academy of Science. *Iconographia Cormophytorum Sinicorum*. Tomus V. Beijing: Science Press, 2002. 154.
- [22] Botany Institute of Chinese Academy of Science. *Iconographia Cormophytorum Sinicorum*. Tomus I. Beijing: Science Press, 2001. 816.
- [23] Botany Institute of Chinese Academy of Science. *Iconographia Cormophytorum Sinicorum*. Tomus V. Beijing: Science Press, 2002. 865.
- [24] Li D Y, Qiu G X, Shen Y G. Some technical problems in using oxygen electrode. *Plant Physiology Communications*, 1982, 5: 23—25.
- [25] Pan R C. *Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 2001. 92.
- [26] Blom C W P M, Voeseek L A C J, Banga M, Engelaar W M H G, Rijnders J H G M, van de Steeg, Visser E J W. Physiological ecology of riverside species: adaptive responses of plants to submergence. *Annals of Botany*, 1994, 74: 253—263.
- [27] Vartapetian B B, Jackson M B. Plant adaptation to anaerobic stress. *Annals of Botany*, 1997, 79: 3—20.

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.
- [6] 沈同,王镜岩. *生物化学*. 北京:高等教育出版社, 1991.
- [7] 利容千,王建波主编. *植物逆境细胞及生理学*. 武汉:武汉大学出版社, 2002.
- [17] 付天飞,曾波,叶小齐,等. 野古草(*Arundinella hirta*)对水淹逆境的生殖响应. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2005, 30(2): 325~328.
- [18] 罗芳丽,王玲,曾波,等. 三峡库区岸生植物野古草(*Arundinella anomala* Steud.)光合作用对水淹的响应. *生态学报*, 2006, 26(11): 3602~3609.
- [19] 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.
- [20] 中国科学院植物研究所. *中国高等植物图鉴 I*. 北京:科学出版社, 2001. 372.
- [21] 中国科学院植物研究所. *中国高等植物图鉴 V*. 北京:科学出版社, 2002. 154.
- [22] 中国科学院植物研究所. *中国高等植物图鉴 I*. 北京:科学出版社, 2001. 816.
- [23] 中国科学院植物研究所. *中国高等植物图鉴 V*. 北京:科学出版社, 2002. 865.
- [24] 李德耀,邱国雄,沈允钢. 氧电极法测叶片光合作用技术探讨. *植物生理学通讯*, 1982, (5): 23~25.
- [25] 潘瑞炽. *植物生理学*. 北京:高等教育出版社, 2001. 92.