

DOI: 10.5846/stxb201408131611

刘玉芳,陈双林,李迎春,郭子武,杨清平.淹水环境下河竹鞭根养分吸收与积累的适应性调节.生态学报,2016,36(10): - .

Liu Y F, Chen S L, Li Y C, Guo Z W, Yang Q P. Adaptive adjustment to nutrient absorption and accumulation of *Phyllostachys rivalis* rhizome-roots under waterlogged conditions. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(10): - .

淹水环境下河竹鞭根养分吸收与积累的适应性调节

刘玉芳,陈双林*,李迎春,郭子武,杨清平

中国林业科学研究院亚热带林业研究所,富阳 311400

摘要:为揭示河竹的耐水湿机制,为河竹在水湿地和江河湖库消落带植被恢复中应用提供理论依据,以河竹盆栽苗为试材,测定了淹水和人工喷灌供水处理 3、6、12 个月的河竹一年生竹鞭的根系生物量和主要养分元素含量,分析了河竹鞭根养分含量、化学计量比和养分积累量在淹水环境下的动态变化规律。结果表明:淹水 3 个月使河竹鞭根 N、P、K 含量显著降低,但对 C、Ca、Fe、Mg 等养分含量和 C/P、N/P、N/K 影响不明显,随着淹水时间的进一步延长,河竹鞭根养分含量、化学计量比和积累量发生明显变化,C、N、P、Ca 含量和 C/K、N/K、P/K 降低,K、Fe、Mg 含量和 C/N、C/P、N/P 升高;淹水 6 个月前对河竹鞭根养分积累总体上有明显抑制作用,但淹水 12 个月会使鞭根养分积累量显著升高,这主要源于根系生物量显著提高的贡献。研究表明,淹水 3 个月时,维持较高的养分内稳性是河竹应对胁迫环境的响应策略,随后通过土中根和水中根的大量生长来维持较高的养分吸收和积累能力,并进行养分化学计量比的适应性调节来适应胁迫环境。分析认为,河竹在长期淹水环境中能够维持生存,可以用于水湿地和江河湖库消落带植被恢复,也是净化富营养水体研究与应用的竹子材料。

关键词:河竹;淹水;养分含量;化学计量比;养分积累量

Adaptive adjustment to nutrient absorption and accumulation of *Phyllostachys rivalis* rhizome-roots under waterlogged conditions

LIU Yufang, CHEN Shuanglin*, LI Yingchun, GUO Ziwu, YANG Qingping

Research institute of Subtropical Forestry, Chinese Forestry Academy, Fuyang 311400, China

Abstract: This study aimed to reveal the fluid resistance mechanism of *Phyllostachys rivalis* (*Ph.*), a bamboo species, and provide a theoretical basis for its application in vegetation restoration of wetlands and areas with fluctuating water tables. We investigated the biomass and contents of the main nutrient elements in annual *Ph.* rhizome-roots by using individually potted *Ph.* with artificial irrigation for water supply and waterlogging in the third, sixth, and twelfth months. The nutrient contents, stoichiometric ratio, and nutrient accumulation were analyzed, and the following results were obtained: the contents of N, P, and K in *Ph.* rhizome-roots decreased significantly under waterlogging in the third month. However, no obvious impact was noted on the contents of C, Ca, Fe, and Mg and C/P, N/P, and N/K. The nutrient contents, stoichiometric ratio, and nutrient accumulation altered markedly with prolonged waterlogging. Meanwhile, the contents of C, N, P, and Ca and C/K, N/K, and P/K decreased, and the contents of K, Fe, and Mg and C/N, C/P, and N/P increased with prolonged waterlogging. The accumulation of nutrients was significantly inhibited before waterlogging in the sixth month. However, the accumulation of nutrients showed a significant increase under waterlogging in the twelfth month; this was mainly because of significant increase in the root biomass. Thus, we showed that maintaining strong nutrition stability is a strategy of *Ph.* in response to environmental stress. The rhizome-roots of *Ph.* can sustain high nutrient absorption and accumulation through

基金项目:浙江省中国林业科学研究院省院合作项目(2012SY05);浙江省自然科学基金项目(LY13C160001);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(RISF61258)

收稿日期:2014-08-13; 网络出版日期:2015-00-00

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

producing large numbers of roots, both in soil and water, and show adaptive regulation of the nutrient stoichiometric ratio in response to environmental stress. Since *Ph.* can survive in long-term waterlogged environments, it could be used for vegetation restoration of wetlands and areas with fluctuating water tables. In addition, it may play an important role as one of the bamboo species that can be used for purifying eutrophic water bodies.

Key Words: *Phyllostachys rivalis*; waterlogging; content of nutrient; stoichiometric ratio; nutrient accumulation

竹子是重要的森林资源,主要分布在热带和亚热带地区,具有可持续经营和多功能效益良好结合的特点,被誉为 21 世纪最有发展前景的植物类型。我国有竹类植物 39 属 500 多种,是世界上竹子资源最丰富的国家,竹林产品的广泛利用领域和广阔的发展前景,使竹产业与森林食品业、森林旅游业、花卉业构成了中国林业的四大朝阳产业,在区域民生林业和生态林业建设中发挥着极为重要的作用。竹子在整个生命活动过程中常常会遇到各种各样的环境胁迫,会对竹子的生长发育产生极大的影响,也可能对竹子潜在的分布区域产生影响^[1]。在全球气候变化和环境胁迫越趋频繁的背景下,开展竹子生理生态研究对于区域生态环境保护和社会经济发展均有着重要的现实意义。

根系是植物吸收养分和水分的主要器官,植物根系吸收养分能力的差异是导致植物生长发育发生变化的主要原因^[2],根系对环境变化十分敏感。淹水会影响植物的光合作用,减少干物质积累,抑制产量形成,改变光合产物在地下与地上部分的分配格局^[3]。长时间淹水会破坏植物离子间的动态平衡,减弱植物光合作用和干物质合成^[4-5],抑制植物根系对养分的吸收,降低养分的矿化速率^[6-8],同时也会导致植物体内营养物质消耗增加,生物量降低,碳水化合物利用效率降低,体内营养储备减少等^[9-10]。环境胁迫下,竹子的生理适应与响应机制极为复杂,耐受环境胁迫的能力也存在种间差异^[11],目前已经开展了盐分^[12]、CO₂^[13]、干旱^[14-15]、酸雨^[16]、O₃^[17]等较多类型的环境胁迫对竹子生理生态的影响研究,但关于长期淹水环境下竹子养分吸收与积累的适应性调节研究还未见有报道。

河竹(*Phyllostachys rivalis* H. R. Zhao)隶属禾本科倭竹族(Shibataeae)刚竹属(*Phyllostachys* Sieb. et Zucc.)水竹组(Sect. *Heterocladae* Z. P. Wang),主要分布于广东、福建和浙江,常见于溪涧边、山沟旁,能在长期淹水环境下自然生长更新。目前有关耐水湿竹子的研究甚为薄弱,开展耐水湿竹种选育及耐水湿机制等研究,对于实现水湿地和湖库消落带植被恢复,减少消落带崩塌、滑坡等地质灾害,降低工业、农业和生活污染造成的水体富营养化等有着重要的实践意义。因此,本文以河竹为试材,测定分析了淹水环境下河竹鞭根主要养分含量、化学计量比和养分积累量的变化规律,试图探讨以下二个科学问题:(1)长期淹水环境下,河竹鞭根主要养分含量和积累量是否会发生明显变化,揭示鞭根对淹水环境的养分适应策略;(2)长期淹水环境对河竹鞭根的养分吸收和平衡的影响程度,分析河竹鞭根系统的养分内稳性。

1 材料与方法

1.1 试验材料 with 处理

试验在浙江省临安市(29°56'N—30°23'N, 118°51'E—119°72'E)太湖源观赏竹种园中进行。2012 年 2 月在试验地河竹种苗林中挖取生长状况基本一致(2 年生立竹,地径(1.0±0.2) cm,全高(1.03±0.38) m,保留 5—6 盘枝)的小丛状河竹苗,去除竹蔸部土壤后进行盆栽,每盆栽植 10 株立竹,共栽植试验盆栽苗 80 盆。盆栽容器为加仑盆,上端直径 32 cm、下端直径 23 cm、高度 27 cm。容器苗栽植基质为细沙与红壤体积比 1:3 均匀混合而成,基质重量 15 kg/盆左右,基质水解氮 198.47 mg/kg、速效磷 67.25 mg/kg、速效钾 74.16 mg/kg, pH 值 5.8。试验盆栽苗通过定期人工喷水保持水分供应,及时清除杂草和竹笋,保持试验容器苗立竹数量和立竹年龄一致。

2013 年 4 月进行河竹试验盆栽苗淹水处理。试验设 2 个处理,分别为水淹超过容器苗上部土面 5 cm 的

淹水处理(Treatment, 简称 TR)和实行定期人工喷灌供水的对照(Control check, 简称 CK)。试验盆栽苗置于长 4.3 m、宽 3.3 m、深 0.5 m 的方形水泥池中进行淹水处理,试验期间视池中水量情况开水控制阀门补充水至试验要求水平。对照盆栽苗仍人工喷灌供水,每隔 2 天用土壤水分速测仪测一次,再根据每盆基质重量补充水分,使基质相对含水率保持在 85%左右。每个处理试验盆栽苗各 40 盆,即每处理 40 个重复(也用于淹水环境下河竹的生长特征、生物量分配、生理特征等试验)。

1.2 鞭根取样及生物量测定方法

2013 年 7 月、10 月和 2014 年 4 月,即淹水处理 3、6、12 个月时,分别随机选取每种处理的河竹盆栽苗各 3 盆,用剪子剪下 CK 每盆试验盆栽苗一年生竹鞭的土中根、TR 处理的每盆试验盆栽苗一年生竹鞭的土中根和水中根($0.2\text{ mm}<\text{根径}<2.0\text{ mm}$,其中淹水处理 3 个月时无水中根),清除粘在根上的土壤等物,分别称鲜重。再取每种处理一年生竹鞭的土中根和 TR 处理的水中根样品各 50 g 左右,放入冰盒带回实验室,先将冰冻的根系样品在低温下解冻,用于测定河竹鞭根的养分含量。另分别称取每种处理一年生竹鞭的土中根和 TR 处理的水中根样品 30 g 左右标号装进信封中,放入烘箱 $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 杀青 30 min,再置于 $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘至恒重称样品干重,根据根系样品干重/根系样品鲜重=根系生物量/根系鲜重,计算出试验盆栽苗土中根和水中根生物量。每个处理重复 3 次。

1.3 养分含量测定方法

将烘箱中烘至恒重的鞭根样品用粉碎机磨碎后过 40 目筛,用分析天平准确称量 0.3 g 样品放入凯氏瓶中,用硫酸-高氯酸法消煮后测定。其中,C 含量采用重铬酸钾容量法测定,N 含量采用凯氏定氮法测定,P 含量采用钼锑抗比色法测定,K 含量采用火焰光度法测定^[18],Fe、Mg 和 Ca 含量采用原子分光光度法测定^[19]。

TR 处理根系总生物量(g/盆)=土中根生物量(g/盆)+水中根生物量(g/盆);根系养分积累量(mg/盆)=根系生物量(g/盆)×根系养分含量(mg/g);TR 处理根系养分积累量(mg/盆)=土中根养分积累量(mg/盆)+水中根养分积累量(mg/盆);化学计量比为质量比。

1.4 数据处理与分析

试验数据在 Excel 2003 统计软件中进行整理和图表制作,在 DPS 统计软件中进行单因素方差分析,在 0.05 水平上进行 LSD 多重比较。试验数据均表示为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 淹水对河竹鞭根养分含量的影响

由图 1 可知,随着淹水时间的延长,TR 处理的河竹土中根 C 和 N 含量均呈先上升后下降趋势,且处理 12 个月时较 6 个月时显著下降;P 和 Ca 含量呈显著下降趋势;而 K 和 Fe 含量呈上升趋势,K 含量处理 12 个月时较处理 3、6 个月时均显著升高,Fe 含量在处理 3、6、12 个月间均有显著差异。河竹水中根 C、N、P 和 Fe 含量在 TR 处理 12 个月时较 6 个月时均显著下降,而 K、Mg 和 Ca 含量均显著升高。

与 CK 相比,淹水 3 个月时,TR 处理的河竹土中根除 N、P、K 含量显著降低外,其它养分元素含量差异均不显著。淹水 6 个月时,土中根 Fe 含量较 CK 显著升高,N、P、Ca、Mg 含量显著降低,C、K 含量差异不显著;水中根 Fe 含量较土中根显著降低,N、K、Ca 含量显著升高,C、P、Mg 含量无显著差异,且水中根 K、Fe 含量显著高于 CK,N、P、Mg、Ca 含量显著低于 CK,C 含量与 CK 无显著差异。淹水 12 个月时,土中根 C、N、P、Ca 含量较 CK 显著降低,K、Fe、Mg 含量显著升高;水中根 C、N、K、Ca 含量较土中根显著升高,P、Fe、Mg 则显著降低,且水中根 C、K、Ca 含量显著高于 CK,N、P、Fe 显著低于 CK,Mg 较 CK 无显著差异。由此可见,淹水处理 3 个月时对河竹鞭根 N、P、K 含量影响明显,对其他养分元素含量影响很小,随着淹水时间的进一步延长,对河竹鞭根养分含量有明显影响,总体上 C、N、P 和 Ca 含量降低,K、Fe 和 Mg 含量升高。说明河竹可以通过鞭根养分含量的适应性调节来应对长期淹水胁迫环境。

2.2 淹水对河竹鞭根养分化学计量比的影响

由表 1 可知,随着淹水时间的延长,TR 处理的河竹土中根 C/N 在处理 3、6 和 12 个月间均无显著差异;

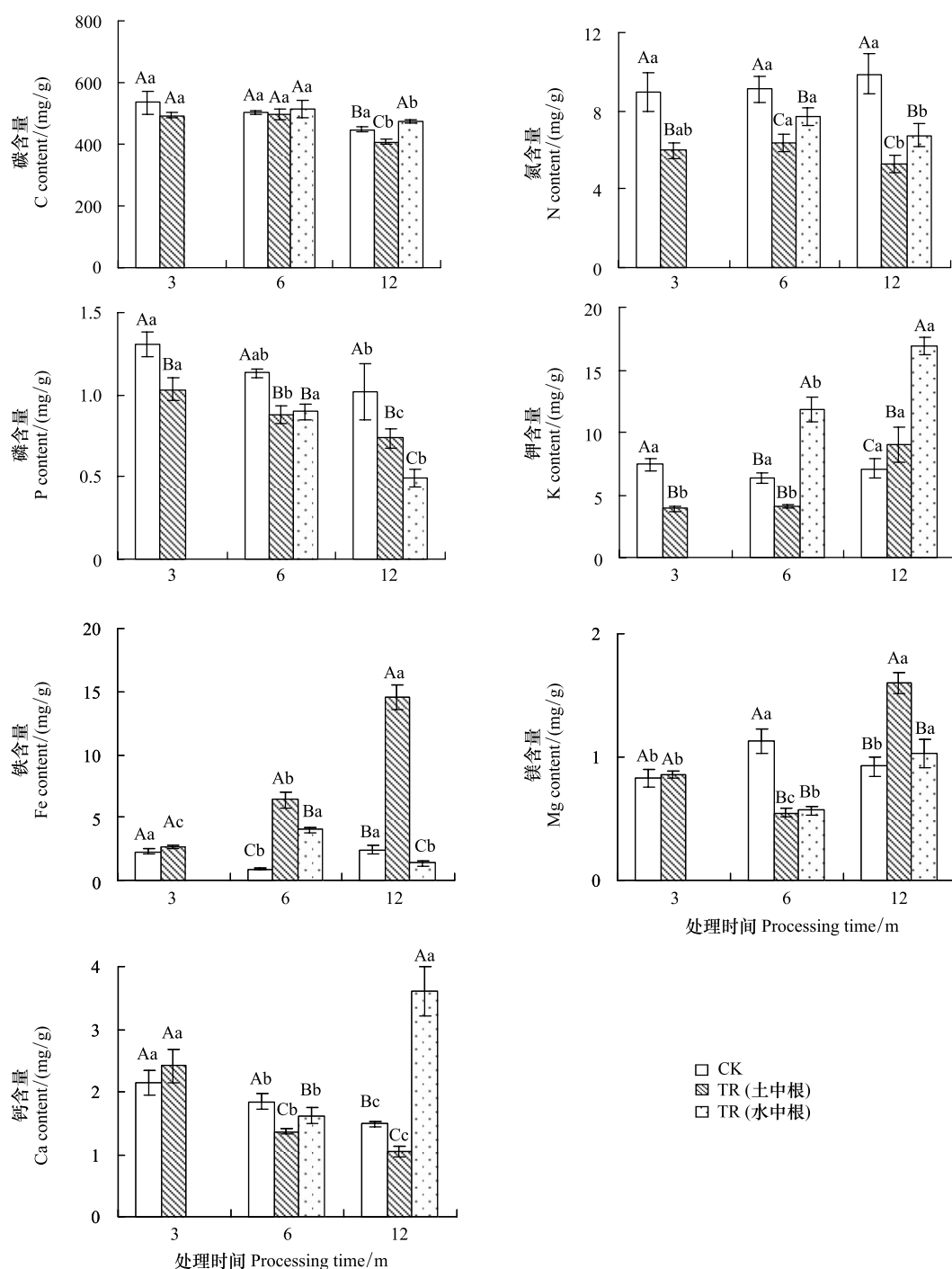


图1 淹水处理下河竹鞭根养分含量

Fig.1 The contents of nutrient in rhizome roots of *Phyllostachys rivalis* under flooded conditions

大写字母表示相同淹水时间不同处理间差异显著 ($P < 0.05$), 小写字母表示不同淹水时间同一处理间差异显著 ($P > 0.05$)

C/P 和 N/P 处理 6 个月显著高于处理 3 个月, 处理 12 个月与处理 3、6 个月均无显著差异; C/K 和 N/K 处理 12 个月显著低于处理 3、6 个月, 且处理 3、6 个月间无显著差异; P/K 呈显著下降趋势。TR 处理 12 个月的河竹水中根 C/N 与处理 6 个月无显著差异, C/P 和 N/P 较处理 6 个月时显著升高, 而 C/K、N/K 和 P/K 较处理 6 个月时显著降低。

与 CK 相比, 淹水 3 个月时, TR 处理的河竹土中根 C/N、C/K、P/K 显著升高, 其它均无显著差异。淹水 6 个月时, 土中根除 N/P、N/K 较 CK 无显著变化外, 其它均显著升高; 水中根 C/K、N/K、P/K 较土中根显著降

低,C/N、C/P、N/P 均无显著变化,且水中根 C/N、C/P 显著高于 CK,C/K、N/K 和 P/K 显著低于 CK。淹水 12 个月时,土中根 C/N 较 CK 显著升高,C/P 无显著变化,其它均显著下降;水中根 C/P、N/P 较土中根显著升高,C/K、P/K 显著降低,C/N、N/K 与土中根无显著差异,且水中根 C/N、C/P 和 N/P 显著高于 CK,C/K、N/K 和 P/K 显著低于 CK。研究表明,淹水处理 3 个月时对河竹鞭根 C/P、N/P 和 N/K 无明显影响,但随着淹水时间的进一步延长,对河竹鞭根养分化学计量比总体上会产生显著影响,C/N、C/P 升高,C/K、N/K 和 P/K 降低。说明淹水 3 个月时河竹能保持较高的养分内稳性,随后通过养分化学计量比的适应性调节来应对淹水胁迫环境。

表 1 淹水处理下河竹鞭根 C/N/P/K 化学计量比

Table 1 The C, N, P and K stoichiometric ratio in rhizome roots of *Phyllostachys rivalis* under flooded conditions

化学计量比 Stoichiometric ratio	CK			TR(土中根) The roots growing in soil			TR(水中根) The roots growing in water	
	3 个月	6 个月	12 个月	3 个月	6 个月	12 个月	6 个月	12 个月
	Three months	Six months	Twelve months	Three months	Six months	Twelve months	Six months	Twelve months
C/N	60.14±4.33Ba	55.35±3.93Ba	46.26±4.83Bb	82.79±5.84Aa	78.26±5.62Aa	80.02±6.19Aa	67.55±7.57Aa	74.04±4.56Aa
C/P	412.91±43.43Aa	443.33±8.37Ba	453.54±82.13Ba	478.58±42.17Ab	566.44±46.13Aa	551.89±40.07Bab	575.64±1.86Ab	973.36±81.94Aa
C/K	72.80±9.35Ba	77.25±5.53Ba	66.40±8.31Aa	126.72±5.99Aa	125.73±11.55Aa	41.72±4.59Bb	44.28±2.86Ca	28.15±1.73Cb
N/P	6.91±1.12Aa	8.03±0.44Aab	9.82±1.53Bb	5.80±0.65Ab	7.28±1.04Aa	6.90±0.12Cab	8.59±0.95Ab	13.21±1.63Aa
N/K	1.22±0.22Aa	1.40±0.17Aa	1.46±0.32Aa	1.53±0.07Aa	1.62±0.24Aa	0.52±0.02Bb	0.66±0.08Ba	0.38±0.02Bb
P/K	0.18±0.005Ba	0.17±0.02Ba	0.15±0.039Aa	0.27±0.033Aa	0.22±0.003Ab	0.08±0.003Bc	0.08±0.005Ca	0.03±0.004Cb

大写字母表示相同淹水时间不同处理间差异显著($P<0.05$),小写字母表示不同淹水时间同一处理间差异显著($P>0.05$)

2.3 淹水对河竹鞭根养分积累量的影响

由表 2、3 可知,随着淹水时间的延长,河竹根系生物量和 K、Fe 养分总量均不断升高,且处理 3、6、12 个月间均差异显著;C、N 和 P 养分总量在处理 6、12 个月间无显著差异,均较处理 3 个月时有显著升高;Mg 和 Ca 养分总量呈不断升高趋势,处理 12 个月显著高于处理 3、6 个月,而处理 6 个月前变化不明显。TR 处理 12 个月的河竹水中根除 Fe 养分积累量与处理 6 个月无显著差异,C、N、P、K、Mg 和 Ca 养分积累量、根系生物量较处理 6 个月均显著升高。

与 CK 相比,TR 处理的河竹鞭根 C、N、P、K、Mg、Ca 养分总量和根系生物量在处理 3、6 个月时显著降低,但处理 12 个月时显著升高;Fe 养分总量处理 3 个月时显著降低,处理 6、12 个月时显著升高。除淹水处理 12 个月时 Ca 养分积累量水中根与土中根无显著差异外,其它养分元素积累量均显著低于土中根。可见,养分元素积累量受鞭根养分含量和生物量变化的共同影响,长期淹水会对河竹鞭根养分积累量产生显著影响,淹水 3、6 个月时总体上明显抑制了养分元素的积累,但淹水 12 个月时养分元素积累量和根系生物量显著升高。

表 2 淹水处理下河竹鞭根养分积累量

Table 2 The accumulation of nutrient element in rhizome roots of *Phyllostachys rivalis* under flooded conditions

处理 Treatment	CK			TR(总量)Total amount		
	3 个月	6 个月	12 个月	3 个月	6 个月	12 个月
	Three months	Six months	Twelve months	Three months	Six months	Twelve months
C (mg/盆 pot)	46402.89±2838.28Aa	34138.26±2652.23Ab	13574.75±1795.94Cc	12681.94±1205.99Bb	27496.01±1883.41Ba	29648.51±3199.40Aa
N/(mg/盆 pot)	772.55±36.45A a	618.12±53.05 A b	292.26±74.24 B c	153.80±19.51B b	358.26±35.09B a	373.88±32.38A a
P/(mg/盆 pot)	113.16±13.23A a	76.97±5.04A b	29.15±6.20C c	26.78±4.70B b	48.84±6.92B a	46.30±3.33A a
K/(mg/盆 pot)	643.68±82.67A a	445.09±66.21A b	214.40±21.30C c	100.08±8.34B c	260.86±28.71B b	789.00±52.40A a
Mg/(mg/盆 pot)	72.02±2.63A a	77.00±9.31A a	29.74±3.66C b	22±1.89B b	30.76±4.49B b	103.03±8.76A a
Fe/(mg/盆 pot)	197.48±17.75 A a	58.42±9.08B b	74.00±11.76B b	68.59±5.83B c	343.95±66.25A b	861.86±120.12A a
Ca/(mg/盆 pot)	185.35±8.48A a	124.99±8.98A b	45.96±6.99B c	61.81±5.65B b	76.93±9.84B b	117.54±18.52A a
根系生物量 Root biomass/(g/盆 pot)	86.70±5.39A a	68.00±5.83 A b	30.25±4.37C b	25.80±2.89B c	55.37±5.55B b	70.75±8.21A a

表 3 淹水处理下河竹土中根和水中根养分积累量

Table 3 The accumulation of nutrient element in rhizome roots growing in soil and water of *Phyllostachys rivalis* under flooded conditions

处理 Treatment	TR(土中根) The roots growing in soil			TR(水中根) The roots growing in soil	
	3 个月 Three months	6 个月 Six months	12 个月 Twelve months	6 个月 Six months	12 个月 Twelve months
C/(mg/盆 pot)	12681.94±1205.99b	24771.20±1955.51Ba	21906.65±2306.04Ba	2724.81±117.08Cb	7741.86±928.99Da
N/(mg/盆 pot)	153.80±19.51c	317.48±30.95Ba	267.74±21.35Bb	40.78±6.14Cb	106.13±14.80Ca
P/(mg/盆 pot)	26.78±4.70b	44.10±7.09Ba	38.74±2.43Ba	4.73±0.22Cb	7.56±1.03Da
K/(mg/盆 pot)	100.08±8.34c	199.07±34.56Bb	510.92±37.81Ba	61.79±6.05Cb	278.09±23.40Ca
Mg/(mg/盆 pot)	22.00±1.89b	27.75±4.78Bb	85.36±6.72Ba	3.01±0.39Cb	17.67±2.08Da
Fe/(mg/盆 pot)	68.59±5.83c	322.74±67.45Ab	840.42±120.22Aa	21.21±2.14Ba	21.44±2.09Ba
Ca/(mg/盆 pot)	61.81±5.65a	68.35±10.09Ba	58.96±10.25Ba	8.57±1.46Cb	58.59±8.50Ba
根系生物量 Rootbiomass/(g/盆 pot)	25.80±2.89b	50.08±5.62Ba	54.58±6.43Ba	5.29±0.49Cb	16.17±1.83Da

3 讨论

本研究发现,随着淹水时间的延长,河竹鞭根养分元素含量均有不同程度的变化。淹水 3 个月时,河竹鞭根 C、Ca、Mg 和 Fe 含量均无明显变化,但淹水 6、12 个月对河竹鞭根养分含量会有明显影响。淹水对河竹鞭根各养分元素含量与积累量的影响存在一定的差异,其中,对 C 含量影响相对较小,这与 C 是生物的骨架元素,在植物体内含量很高,变异较小^[20-21]有关。而且随着淹水时间的延长,河竹鞭根生物量和 C 积累量呈持续升高趋势,说明 C 养分积累量升高主要受根生物量的影响;淹水 3、6 个月时,河竹鞭根 N、P 含量和积累量较 CK 均有降低,说明河竹鞭根 N、P 养分积累量受养分含量和根系生物量的共同影响,淹水 6 个月前一定程度上抑制了河竹对养分的吸收与积累,这与王海锋^[22]、刘飞^[23]和周苏玫^[3]的研究结果基本一致。但淹水 12 个月时,河竹鞭根 N、P 养分积累量显著高于 CK,这与鞭根的大量生长,生物量显著提高有关;河竹鞭根 Fe 含量和积累量随淹水时间的延长而显著升高,这与植物在淹水条件下根系分泌的过氧化物酶和过氧化氢酶将 Fe²⁺氧化成 Fe³⁺在根表形成铁膜有关^[24-25],是植物应对淹水环境的一种普遍适应机制^[26-28];河竹土中根和水中根 K、Mg 含量随着淹水时间的延长呈升高趋势,与蔺万煌等^[29]的研究结果相反,可能与河竹鞭根表面形成的铁膜也是养分元素富集库,能够在根系富集植物所必需的大量营养元素,以备介质中缺乏养分时被植物所吸收利用有关^[30-32];随淹水时间的延长,河竹鞭根 Ca 含量呈下降趋势,而养分积累量呈升高趋势,说明 Ca 积累量主要受根系生物量的影响。

大量研究表明,植物在淹水环境下,会引起根系缺氧胁迫,在缺氧信号的传递下,植物会长出大量的不定根,产生薄壁细胞组织,进而形成通气组织,使根系能够在低氧的水环境下进行有氧代谢^[33-34]。河竹淹水 3 个月时水中会长出翘鞭,但基本上还没有生长根系,淹水 6 个月时会长出大量的水中根系,并随着淹水时间的延长水中根生物量显著升高。河竹水中根 Mg、Fe 含量和 C、N、P、Mg、Fe 积累量均明显低于土中根,是否水中根和土中根产生了克隆分工,土中根主要起到养分吸收功能,而水中根主要用来吸收氧气以适应根系的缺氧环境,这还有待进一步研究。而且淹水 12 个月时除 Fe 外的养分积累量均高于淹水 6 个月,且根生物量对水中根 C、N、P、K、Mg 养分积累量的贡献作用大于养分含量,说明水中根 C、N、P、K、Mg 养分积累量主要受根生物量的影响,这一结论与陈永华等^[35-36]的研究结果一致,而水中根 Fe 和 Ca 养分积累量受根生物量和养分含量变化的共同影响。也说明随着淹水时间的延长,河竹已逐步通过调节体内的生理机制来增强根系对养分的调节能力,促进根系的快速发育,吸收更多的养分供应植物生长,这是植物根系适应环境变化的生理学反应之一^[37]。

在不同的环境条件下,植物的养分含量具有一定变异性,而养分化学计量比却相对稳定,化学计量内稳性是生态系统稳定性和结构、功能维持的重要机制,内稳性高的植物具有相对较高的优势度和稳定性^[38-40]。本

研究发现,虽然长期淹水环境对河竹根系养分含量会有显著影响,但淹水 3 个月对养分化学计量比总体上并无明显影响,说明淹水 3 个月时河竹能保持较高的养分内稳性,对淹水环境具有较强的耐受能力。随着淹水时间的延长,河竹鞭根养分化学计量比会发生明显的变化,C/N、C/P 升高,C/K、N/K 和 P/K 降低,也说明河竹可以通过养分化学计量比的适应性调节来应对淹水胁迫环境。

4 结论

淹水 3 个月时,河竹鞭根 C、Ca、Mg、Fe 含量和 C/P、N/P、N/K 并无显著变化,能维持较高的养分内稳性,但随着淹水时间的进一步延长,河竹土中根和水中根大量生长,鞭根养分含量、化学计量比和积累量发生显著变化,并表现出明显的养分化学计量比的适应性调节。而且河竹鞭根养分吸收与积累能力在淹水 6 个月前明显降低,但淹水 12 个月时源于根系生物量大幅度提高的贡献而显著提高。本研究表明,河竹在长期淹水环境中能够维持生存,可以用于水湿地和江河湖库消落带植被恢复,也是净化富营养水体研究与应用的竹子材料。

致谢:感谢国家林业局经济林产品质量检验检测中心(杭州)在室内分析工作中给予的帮助。

参考文献(References):

- [1] Fransen B, de Kroon H, Berendse F. Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology*, 2001, 82(9): 2534-2546.
- [2] 李天忠, 张志宏. 现代果树生物学. 北京: 科学出版社, 2008: 157-159.
- [3] 周苏玫, 王晨阳, 张重义, 贺德先. 土壤渍水对冬小麦根系生长及营养代谢的影响. *作物学报*, 2001, 27(5): 673-679.
- [4] 陈鹭真, 王文卿, 林鹏. 潮汐淹水时间对秋茄幼苗生长的影响. *海洋学报*, 2005, 27(2): 141-147.
- [5] Kawano N, Ito O, Sakagami J I. Morphological and physiological responses of rice seedlings to complete submergence (flash flooding). *Annals of Botany*, 2009, 103(2): 161-169.
- [6] 利容千, 王建波. 植物逆境细胞及生理学. 武汉: 武汉大学出版社, 2002.
- [7] 肖强, 郑海雷, 叶文景, 陈瑶, 朱珠. 水淹对互花米草生长及生理的影响. *生态学杂志*, 2005, 24(9): 1025-1028.
- [8] 何缘, 张宜辉, 于俊义, 黄冠闽, 林鹏. 淹水胁迫对秋茄(*Kandelia candel*)幼苗叶片 C、N 及单宁含量的影响——一个关于碳素-营养平衡假说的实验. *生态学报*, 2008, 28(10): 4725-4731.
- [9] Gibbs J, Greenway H. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Functional Plant Biology*, 2003, 30(3): 1-47.
- [10] 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.). *Aquatic Botany*, 2008, 88(2): 127-133.
- [11] 刘玉芳, 陈双林, 李迎春, 郭子武, 杨清平. 竹子生理可塑性的环境胁迫效应研究进展. *浙江农林大学学报*, 2014, 31(3): 473-480.
- [12] 顾大彤, 郭子武, 李迎春, 杨清平, 可晓, 庄明浩, 李应, 陈双林. 四季竹耐盐能力的季节性差异. *生态学报*, 2011, 31(10): 2932-2939.
- [13] 庄明浩, 陈双林, 李迎春, 郭子武, 杨清平. CO₂ 浓度升高对毛竹器官矿质离子吸收、运输和分配的影响. *生态学报*, 2013, 33(14): 4297-4305.
- [14] 李娟, 彭镇华, 高健, 陈媛文. 干旱胁迫下黄条金刚竹的光合和叶绿素荧光特性. *应用生态学报*, 2011, 22(6): 1395-1402.
- [15] 顾大彤, 陈双林. 四季竹对土壤水分胁迫的生理适应. *西北植物学报*, 2012, 32(4): 751-758.
- [16] 谢寅峰, 杨万红, 陆美蓉, 蔡贤雷, 周坚. 模拟酸雨胁迫下硅对髯毛箬竹光合特性的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(6): 1179-1184.
- [17] 庄明浩, 李迎春, 陈双林. 毛竹和四季竹对臭氧胁迫的耐受力差异. *生态学杂志*, 2011, 30(10): 2191-2196.
- [18] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [19] Hunt J. Dilute hydrochloric acid extraction of plant material for routine cation analysis. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1982, 13(1): 49-55.
- [20] 陈军强, 张蕊, 侯尧宸, 马丽娜, 丁路明, 龙瑞军, 尚占环. 亚高山草甸植物群落物种多样性与群落 C、N、P 生态化学计量的关系. *植物生态学报*, 2013, 37(11): 979-987.
- [21] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征. *草业科学*, 2011, 28(6): 915-920.
- [22] 王海锋, 曾波, 乔晋, 李娅, 罗芳丽, 叶小齐. 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. *生态学报*, 2008, 28(6): 2571-2580.
- [23] 刘飞, 李林, 刘登望, 邹冬生, 肖浪涛, 王若仲, 朱旭东, 赵伟, 覃国栋. 湿涝对花生矿质营养的影响及其营养调控. *花生学报*, 2007, 36

(4): 1-6.

- [24] Ando T, Yoshida S, Nishiyama I. Nature of oxidizing power of rice roots. *Plant and Soil*, 1983, 72(1): 57-71.
- [25] 刘春英, 陈春丽, 弓晓峰, 周文斌, 杨菊云. 湿地植物根表铁膜研究进展. *生态学报*, 2014, 34(10): 2470-2480.
- [26] 邓泓, 叶志鸿, 黄铭洪. 湿地植物根系泌氧的特征. *华东师范大学学报: 自然科学版*, 2007, (6): 69-76.
- [27] Wang M Y, Chen A K, Wong M H, Qiu R L, Cheng H, Ye Z H. Cadmium accumulation in and tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) varieties with different rates of radial oxygen loss. *Environmental Pollution*, 2011, 159(6): 1730-1736.
- [28] 姜明, 吕宪国, 杨青, 佟守正. 湿地铁的生物地球化学循环及其环境效应. *土壤学报*, 2006, 43(3): 493-499.
- [29] 蔺万煌, 孙福增, 彭克勤, 夏炜, 王惠群. 洪涝胁迫对水稻磷及钾营养的影响. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 1999, 25(4): 271-274.
- [30] Jiang F Y, Chen X, Luo A C. Iron plaque formation on wetland plants and its influence on phosphorus, calcium and metal uptake. *Aquatic Ecology*, 2009, 43(4): 879-890.
- [31] Liang Y, Zhu Y G, Xia Y, Li Z, Ma Y. Iron plaque enhances phosphorus uptake by rice (*Oryza sativa*) growing under varying phosphorus and iron concentrations. *Annals of Applied Biology*, 2006, 149(3): 305-312.
- [32] Hossain M B, Jahiruddin M, Loeppert R H, Panaullah G M, Islam M R, Duxbury J M. The effects of iron plaque and phosphorus on yield and arsenic accumulation in rice. *Plant and Soil*, 2009, 317(1/2): 167-176.
- [33] 陈文音, 陈章和, 何其凡, 汪晓燕, 王才荣, 陈达丰, 赖增隆. 两种不同根系类型湿地植物的根系生长. *生态学报*, 2007, 27(2): 450-458.
- [34] 陈永华, 吴晓芙, 郝君, 李科林, 柳俊. 4 种木本植物在潜流人工湿地环境下的适应性与去污效果. *生态学报*, 2014, 34(4): 916-924.
- [35] 陈永华, 吴晓芙, 蒋丽鹃, 陈明利, 曾敏, 雷电, 张珍妮, 阳石英. 处理生活污水湿地植物的筛选与净化潜力评价. *环境科学学报*, 2008, 28(8): 1549-1554.
- [36] 陈永华, 吴晓芙, 陈明利, 蒋丽娟, 李科林, 雷电, 王海滨. 人工湿地污水处理系统冬季植物的筛选与评价. *环境科学*, 2010, 31(8): 1789-1794.
- [37] Worku M, Banziger M, Erley G S A, Friesen D, Diallo A O, Horst W J. Nitrogen uptake and utilization in contrasting nitrogen efficient tropical maize hybrids. *Crop Science*, 2007, 47(2): 519-528.
- [38] 羊留冬, 杨燕, 王根绪, 郭剑英, 杨阳. 短期增温对贡嘎山峨眉冷杉幼苗生长及其 CNP 化学计量学特征的影响. *生态学报*, 2011, 31(13): 3668-3676.
- [39] Yu Q, Elser J J, He N P, Wu H H, Chen Q S, Zhang G M, Han X G. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia*, 2011, 166(1): 1-10.
- [40] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, He N P, Wu H H, Zhang G M, Wu J G, Bai Y F, Han X G. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399.