

DOI: 10.5846/stxb201408211659

李强.泥沙掩埋和干旱对三峡库区消落带狗牙根生长恢复的影响.生态学报,2016,36(1): - .

Li Q. Influence of sand burial and drought on growth recovery of *Cynodon dactylon* in a water-level-fluctuating zone of the three gorges reservoir. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(1): - .

泥沙掩埋和干旱对三峡库区消落带狗牙根生长恢复的影响

李 强*

环境材料与修复技术重庆市重点实验室, 重庆文理学院, 重庆 402160

摘要:三峡库区消落带植物恢复不仅面临长期淹水逆境,还面临泥沙、干旱等环境因素的胁迫。蓄水期后引种三峡库区消落带狗牙根,掩埋于不同粒径和埋深的沉降泥沙,探讨泥沙掩埋、干旱对反季节淹水后狗牙根出苗和生长恢复的影响。结果表明:在埋深 $\geq 8\text{cm}$ 和粒径 $<1.25\text{ mm}$ 条件下消落带狗牙根萌发苗不能穿透覆盖层出苗。泥沙掩埋导致狗牙根出苗率显著降低,随着埋深增加狗牙根出苗率迅速下降;并且在埋深相同的条件下随着粒径减小狗牙根出苗速率呈增大趋势。随着埋深增加和粒径减小处理组株高、叶长的增长显著被抑制,处理组的株高、叶片数、叶长显著低于对照组。随着干旱、泥沙掩埋复合胁迫时间延长狗牙根分株株高、叶片数、叶长、叶宽的生长发育显著被抑制,且随着泥沙粒径减小和埋深增加其光合电子传递速率呈显著降低趋势,热耗散量显著增大。同时,干旱、泥沙掩埋复合胁迫导致处理组分株光合电子传递速率和热耗散能力显著低于对照组,光合作用能力显著降低,易受到夏季高光伤害。因此,三峡库区周年淹水导致狗牙根对泥沙掩埋以及干旱复合胁迫的耐受能力显著降低,在泥沙掩埋以及干旱复合胁迫下消落带狗牙根的生长恢复能力随粒径减小和埋深增加呈显著降低趋势,会导致库区消落带狗牙根种群衰退演替加快。

关键词:三峡水库;泥沙掩埋;消落带;狗牙根;生长恢复

Influence of sand burial and drought on growth recovery of *Cynodon dactylon* in a water-level-fluctuating zone of the three gorges reservoir

LI Qiang*

Chongqing Key Laboratory of Environmental Materials & Remediation Technologies, Chongqing University of Arts and Sciences, Chongqing 402160, China

Abstract: In a water-level-fluctuating zone (WLFZ) of the Three Gorges Reservoir, vegetation restoration is challenged not only by submersion for long periods, but also by sand deposition, drought, and other factors. To study the influence of sand burial and drought on the germination and growth recovery of *Cynodon dactylon* in a WLFZ of the Three Gorges reservoir, *C. dactylon* was transplanted and buried in sand of several particle sizes at various depths after anti-seasonal flooding. Germinating seedlings of *C. dactylon* in the WLFZ could not penetrate sand layers deeper than 8 cm with a particle size of less than 1.25 mm. Sand burial significantly decreased the emergence rate of *C. dactylon*. As burial depth increased, the emergence rate dropped sharply; at the same burial depth, the emergence rate significantly increased as particle size decreased. Plant height and leaf length were significantly inhibited as the burial depth increased and the particle size decreased. The plant height, leaf number, and leaf length of buried plants were significantly smaller than those of controls. As stress time increased, drought and sand burial significantly decreased plant height, leaf number, leaf length, and leaf

基金项目:国家自然科学基金项目(40873057);重庆市教育委员会科学技术研究项目(KJ121214);重庆市科委自然科学基金计划资助项目(cstc2013jcyjA20024)

收稿日期:2014-08-21; 修订日期:2015-07-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lq1973_2002@163.com

width. The photosynthetic electron transport rate decreased significantly and the heat dissipation rate increased significantly as burial depth increased and particle size decreased. Combined stress of sand burial and drought significantly decreased the photosynthetic electron transport rate and heat dissipation ability in the treatment groups compared to control groups; combined stress also significantly decreased the photosynthetic ability of treated plants, and resulted in them being easily damaged by high light intensity in the summer. Thus, annual flooding significantly decreased the endurance of *C. dactylon* for sand burial and drought in the Three Gorges reservoir. The ability of *C. dactylon* for growth recovery was significantly reduced as particle size decreased and the burial depth increased under conditions of sand burial and drought. These conditions would lead to more rapid population decline of *C. dactylon* in WLFZs of the Three Gorges reservoir.

Key Words: Three Gorges reservoir; sand burial; water-level-fluctuating zone; *Cynodon dactylon*; growth recovery

三峡工程建成后,三峡水库呈现缓慢下降期(1—5月)-低水位运行期(6—9月)-水位上升及高水位运行期(10—12月)的周期性变化。随着三峡库区开始蓄水,消落带原生生态系统受到极大的破坏,其恢复、重建的关键技术体系研究受到重视^[1-2]。其中,环境因子对库区消落带湿生植物恢复的影响正成为研究的热点^[3-4]。近年来,三峡蓄水成库对消落带植物的生理生态影响集中体现在长期淹水对湿生植物的生理生态影响方面^[5-7]。但是,库区消落带植被的恢复不仅面临淹水逆境,还面临泥沙、干旱等环境因素的影响,甚至在某些情况下这些环境因素对植被的恢复起着主导作用。长江水体为典型的泥沙型浑浊水体,每年蓄水期结束后消落带部分区域常常被沉降泥沙覆盖,厚度可高达10—17cm,消落带植物种群的恢复受到水体沉降泥沙的显著影响。研究表明,在不同粒径泥沙掩埋条件下小粒径泥沙组成导致小叶樟萌发率降低;且随着埋深增加,小叶樟出苗时间延长,萌发率降低^[8]。随着埋深增加,碱蓬幼苗的根、叶生物量分配被促进,而茎生物量被抑制^[9]。随着埋深增加实验第一个月藜草和荻的乙醇脱氢酶活性、藜草的可溶性糖增大,两个月后仅藜草的不定根直径和可溶性糖含量被埋深影响^[10]。在不同粒径泥沙掩埋条件下,随着埋深的增加,荻的根茎质量比、根径、茎磷含量呈增大趋势,但是根质量比和根长呈降低趋势^[11]。

同时,现有研究表明干旱胁迫会使植物的激素水平、生理机制、萌发、长势等都会发生一系列变化,显著抑制植物的生长发育^[12];在光照较强条件下引起叶片吸收的光能过剩,对光合器官产生潜在的危害^[13];导致膜脂过氧化产物(MDA)含量明显增加,膜脂过氧化水平加重,引起膜结构的损伤,细胞膜的选择透性发生改变^[14]。在种群恢复过程中常面临干旱复合胁迫,导致光合作用能力显著降低。目前,泥沙沉积对三峡库区湿生植物生理生态的影响研究较少^[15],特别是泥沙沉积及干旱复合胁迫的影响研究尚未见报道。狗牙根具有较强的耐淹能力,是三峡库区消落带主要的恢复物种之一^[16]。本文以蓄水期淹水后的消落带狗牙根为对象,研究泥沙粒径、埋深以及干旱复合胁迫对狗牙根出苗和生长发育的影响,探讨狗牙根的适应策略和耐受能力,旨在为狗牙根在库区消落带的恢复和重建提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验植物

狗牙根(*C. dactylon*)为多年生草本植物,禾本科,狗牙根属。其营养繁殖力强,茎节上能生根和抽出新分株(芽发育),易形成以狗牙根占绝对优势的植物群落^[17]。其也是三峡库区消落带优势群落的主要组成部分。

1.2 实验设计

三峡库区长寿段消落带(29°48'46" N, 107°04'32" E)具有典型、单优的狗牙根种群。每年蓄水期结束后,该消落带部分区域常常被沉降泥沙覆盖,厚度可高达10—17cm。在种群恢复过程中常面临干旱复合胁迫。

1.2.1 掩埋实验

2013年5月15日,采用挖掘法分别采集155—160m和175—180m两个水位狗牙根植株和泥沙,装袋带回实验室,以取回的泥沙为基质,将狗牙根一年生根状茎(鲜质量为 5.2 ± 0.3 g)种植于30 cm×15 cm×30 cm的

实验框中,种植密度为 $115.6 \pm 6.7 \text{ g/m}^2$ 。实验分两个大组,以蓄水期被水淹没的 155—160m 水位狗牙根为处理组,记为“T”;以蓄水期不被水淹没的 175—180m 水位狗牙根为对照,记为“CK”。同时,采用土壤筛筛分消落带 155—160m 水位的沉降泥沙,分别将 1.25—2.0 mm、0.075—1.25 mm 和 $<0.075 \text{ mm}$ 粒径的沉降泥沙覆盖于前述移植的狗牙根根状茎上,厚度分别为 4 cm、8 cm、12 cm、16 cm 和 20 cm,分别记为 Ti-j、CKi-j (i 为埋深, j 为粒径序号);无泥沙覆盖的狗牙根分别记为 T0、CK0。每个实验组重复 3 次。将各实验框置于室外,自然萌发、生长。

实验前,统计各实验组狗牙根根状茎的芽数。实验期间 (21d),部分实验组萌发苗能出露地面,形成分株。每天统计分株数,计算出苗率;并且每 7d 测定、统计 1 次分株的株高、叶长、叶宽和叶片数。

表 1 不同深度和不同粒径泥沙掩埋实验设置

Table 1 The sand burial test settings of different depth and different particle size

水位 Water level	粒径 Particle size	泥沙埋深 Sand burial depth					
		0cm	4cm	8cm	12cm	16cm	20cm
175—180 m	1.25—2.0 mm	CK0	CK4-1	CK8-1	CK12-1	CK16-1	CK20-1
	0.075—1.25 mm		CK4-2	CK8-2	CK12-2	CK16-2	CK20-2
	$<0.075 \text{ mm}$		CK4-3	CK8-3	CK12-3	CK16-3	CK20-3
155—160m	1.25—2.0 mm	T0	T4-1	T8-1	T12-1	T16-1	T20-1
	0.075—1.25 mm		T4-2	T8-2	T12-2	T16-2	T20-2
	$<0.075 \text{ mm}$		T4-3	T8-3	T12-3	T16-3	T20-3

1.2.2 干旱实验

遮雨装置 (30 m×20m×2.5 m) 由透明塑料膜和固定支架组成,支架上顶部具圆弧形,透明塑料膜仅单层覆盖于支架顶部。第 21d 时将前述各实验组植株置于遮雨装置内培养 (温度 25—28℃),至第 56d 时土壤湿度的变化如表 2 所示。实验期间,每 7d 统计 1 次各组实验盆中的分株数、叶片数,测定株高、叶长和叶宽,计算各组植株的死亡率。并于第 56d 时测定各实验组植株的快速光响应曲线。

表 2 实验期间土壤湿度的变化

Table 2 Changes of sand humidities during the experiment

天数 Days	21d	28d	35d	42d	49d	56d
湿度 Humidity	34.8 ± 0.8	29.8 ± 1.8	22.5 ± 0.6	19.1 ± 0.9	16.6 ± 0.4	15.0 ± 0.7

1.3 叶片快速光响应曲线的测定

用饱和脉冲荧光仪 JUNIOR-PAM (德国 WALZ 公司) 于早晨 7:00—8:00 进行测定。选用各实验组植株最长叶片,暗适应 15min 后,打开叶夹,开启测量光得到 F_0 ;再开启饱和脉冲光 (饱和脉冲光强度 $4000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,持续时间 0.8s) 测得到 F_m 。然后选用起始光化光为 2,分别测定各组叶片的快速光响应曲线^[18],3 次重复。 $rETR = 0.84 \times 0.5 \times PAR \times (F'_m - F_t) / F'_m$; $NPQ = (F_m - F'_m) / F'_m$ ^[19]。

1.4 数据处理

采用 SPSS13.0 软件对实验数据进行平均值和标准差运算,对各组实验参数采用 t 检验法 (Independent Samples Test) 判断它们的差异显著性,采用 S-N-K 法判断泥沙粒径和埋深对萌发苗生长的交互作用。文中的图表由 Microsoft Excel 软件制作完成。

2 结果与分析

2.1 出苗率的变化

由图 1 可知,不同粒径和埋深导致狗牙根の出苗率产生差异。实验期间,不同粒径沙埋埋深 12—20cm 均导致狗牙根萌发芽无法穿透覆盖层出苗,但是 $<0.075 \text{ mm}$ 粒径沙埋 8cm 情况下狗牙根也没有出苗。而且,各

泥沙掩埋组的出苗率均显著降低。与 T0 相比,第 21d 时埋深 4cm(T4-1、T4-2、T4-3)和 8cm(T8-1)狗牙根的分出苗率分别降低 60%、60%、60%和 80%,差异显著($P<0.05$);与 CK0 相比不同粒径埋深 4cm(CK4-1、CK4-2、CK4-3)和 8cm(CK8-1、CK8-2)狗牙根的分出苗率均降低 67%($P<0.05$)。

由图 1 还可知,不同粒径和埋深导致狗牙根出苗速率产生差异,<0.075mm 粒径沙埋 4cm 时出苗率较高,而大于 4cm 埋深和较大沙粒的沙埋均延迟出苗。埋深 4cm(T4-1、T4-2)和 8cm(T8-1)的分出苗时间分别比 T0 晚了 4d、4d 和 10d,而埋深 4cm(CK4-1、CK4-2)和 8cm(CK8-1、CK8-2)分别比 CK0 晚了 4d、4d、6d 和 4d。

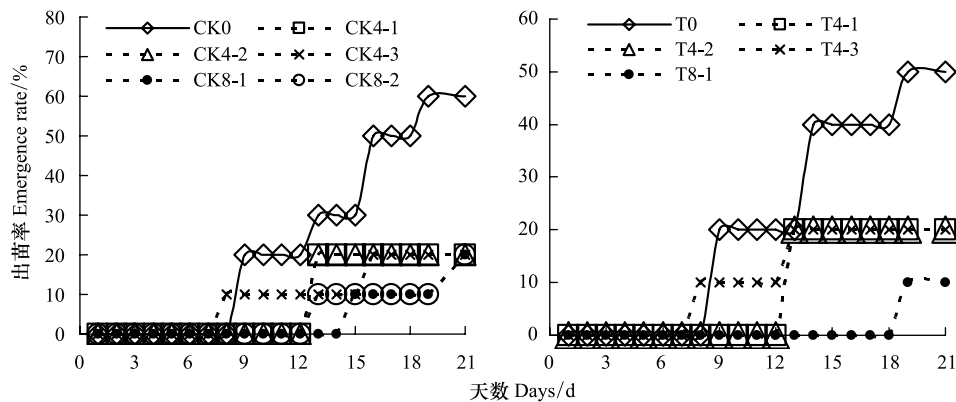


图 1 不同深度和不同粒径泥沙掩埋条件下狗牙根出苗率的变化

Fig.1 Changes of emergence rate of *C. dactylon* in sand burial conditions of different depth and different particle size

2.2 死亡率的变化

由图 2 可知,干旱导致各实验组狗牙根分株的死亡率存在显著差异。对于对照组狗牙根来说,除 CK0 外实验期间干旱均未导致分株死亡;而对于处理组狗牙根来说,随着粒径减小和埋深增加狗牙根分株的死亡率呈显著增大趋势。干旱第 7d 时 T4-3 组狗牙根死亡率已达 100%,而随着干旱胁迫时间延长埋深 4cm(T4-1、T4-2)和 8cm(T8-1)组狗牙根的死亡率呈显著增大趋势,干旱胁迫 35d 时 T4-1 组死亡率达 50%,而 T4-2 和 T8-1 组死亡率达 100%。

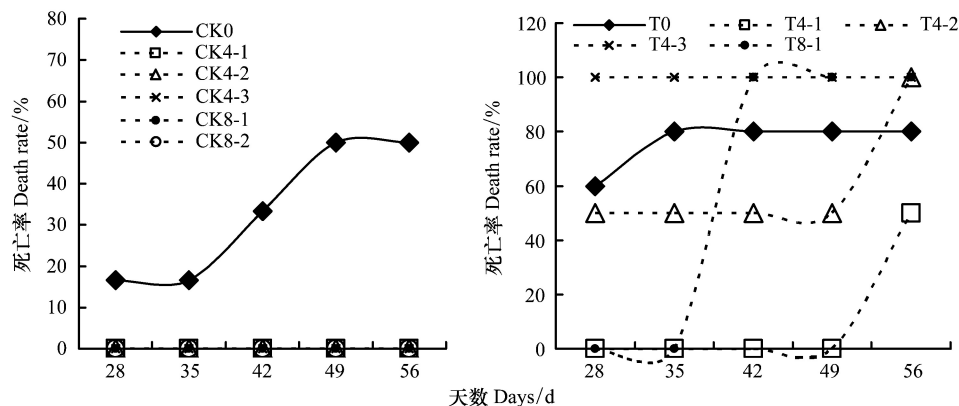


图 2 泥沙掩埋和干旱复合胁迫条件下狗牙根死亡率的变化

Fig.2 Changes of death rate of *C. dactylon* in multiple stress of sand burial and drought

2.3 生长的变化

由图 3 可知,泥沙掩埋对狗牙根分株株高的增长具有显著的促进作用,第 21d 时埋深 4cm(CK4-1、CK4-2、CK4-3)和 8cm(CK8-1)株高分别比 CK0 高 42.8% ($P<0.05$)、12.8% ($P<0.05$)、3.4% ($P>0.05$)、8.3% ($P>0.05$),埋深 4cm(T4-1、T4-2)株高分别比 T0 高 3.8%、12.5%。随着埋深增加和粒径减小株高增长受到显著的抑制,第 21d 时 T4-3、T8-1 株高分别比 T0 低 62.5% ($P<0.05$)、81.2% ($P<0.05$)。同时,与对照相比,泥沙掩埋

导致处理组狗牙根株高的生长显著受到抑制。第 21d 时,埋深 4cm(T4-1、T4-2、T4-3)和 8cm(T8-1)株高分别比 CK4-1、CK4-2、CK4-3、CK8-1 低 24.2%($P<0.05$)、-4.0%($P>0.05$)、62.3%($P<0.05$)、81.9%($P<0.05$)。

干旱显著抑制各实验组植株株高的增长,随着胁迫时间延长株高呈显著降低趋势。第 56d 时 CK0、CK4-1、CK4-2、CK4-3、CK8-1、CK8-2、T0、T4-1 的株高分别比其最大值低 0.4%($P>0.05$)、27.1%($P<0.05$)、5.1%($P>0.05$)、35.7%($P<0.05$)、20.7%($P<0.05$)、31.7%($P<0.05$)、27.5%($P<0.05$)、37.3%($P<0.05$)。且干旱、泥沙掩埋对处理组植株的胁迫作用显著大于对照,第 56d 时 T4-1 组株高比 CK4-1 低 65.0%,而 T4-2、T4-3、T8-1 组植株均已死亡。

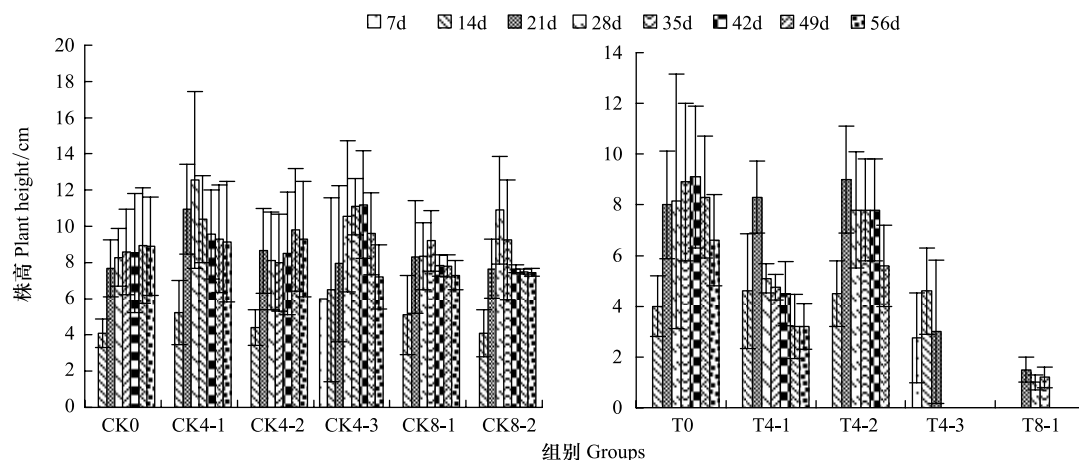


图 3 泥沙掩埋和干旱复合胁迫条件下狗牙根株高的变化

Fig.3 Changes of plant height of *C. dactylon* in multiple stress of sand burial and drought

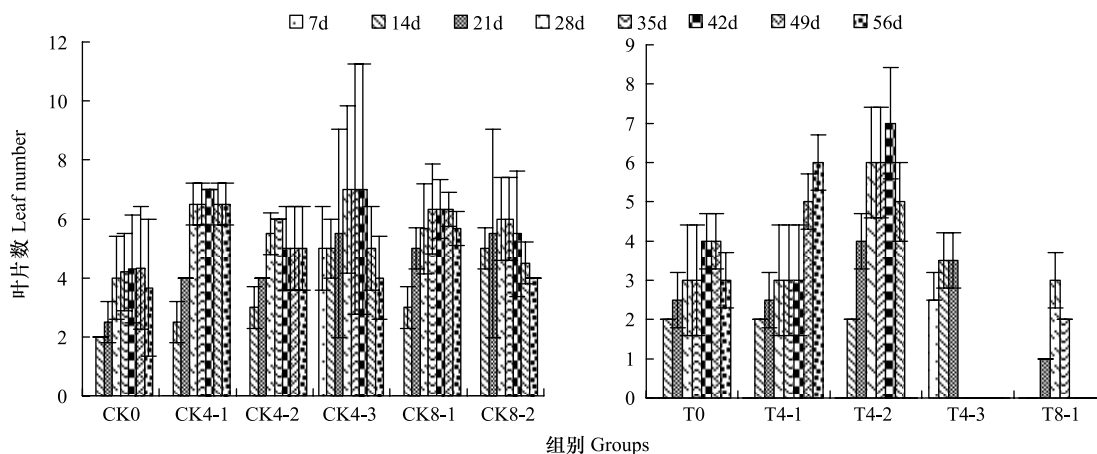


图 4 泥沙掩埋和干旱复合胁迫条件下狗牙根叶片数的变化

Fig.4 Changes of leaf number of *C. dactylon* in multiple stress of sand burial and drought

由图 4 可知,泥沙掩埋导致狗牙根叶片形成显著被促进,第 21d 时不同粒径埋深 4cm(CK4-1、CK4-2、CK4-3)和 8cm(CK8-1、CK8-2)组叶片数分别比 CK0 多 60%、60%、120%、100%和 120%,差异显著($P<0.05$);除 T4-1 外,埋深 4cm(T4-2、T4-3)组叶片数分别比 T0 多 60%($P<0.05$)、40%($P<0.05$)。而且,泥沙掩埋对处理组狗牙根叶片形成的促进作用显著低于对照,第 21d 时埋深 4cm(T4-1、T4-2、T4-3)和 8cm(T8-1)组的叶片数分别比 CK4-1、CK4-2、CK4-3、CK8-1 低 32.7%($P<0.05$)、0%($P>0.05$)、36.4%($P<0.05$)、80%($P<0.05$)。

随着干旱胁迫时间延长各实验组分株叶片数呈降低趋势;且干旱胁迫对处理组狗牙根分株叶片衰老的影响显著大于对照,随着粒径减小和埋深增加处理组分株叶片衰老显著被促进,T4-3 和 T8-1 组叶片分别于实验第 28d、42d 全部衰老、脱落。

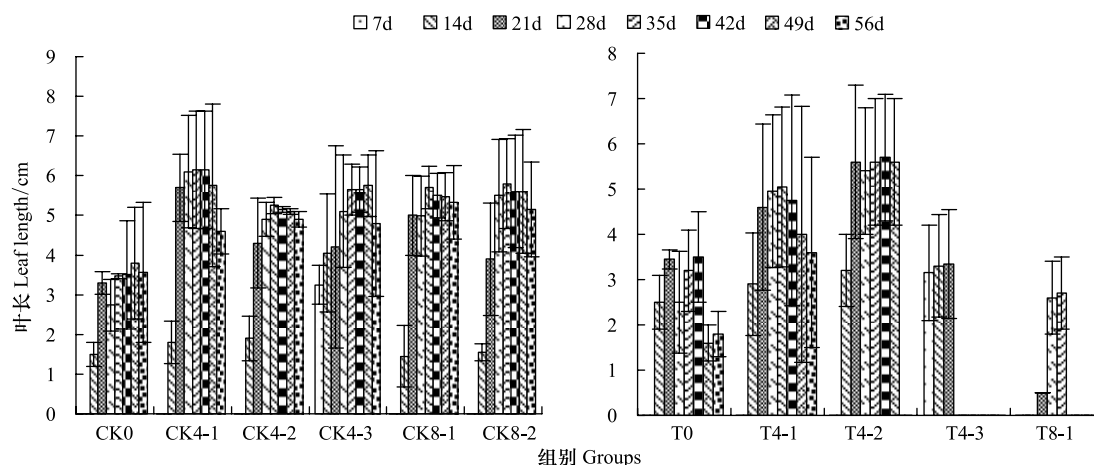


图5 泥沙掩埋和干旱复合胁迫条件下狗牙根叶长的变化

Fig.5 Changes of leaf length of *C. dactylon* in multiple stress of sand burial and drought

由图5可知,泥沙掩埋显著促进狗牙根叶片的伸长,且随着粒径减小和埋深增加叶长呈显著降低趋势。第21d时不同粒径埋深4cm(CK4-1、CK4-2、CK4-3)和8cm(CK8-1、CK8-2)组叶长分别为CK0的172.7%、130.3%、127.3%、151.5%和118.2%,埋深4cm(T4-1、T4-2、T4-3)和8cm(T8-1)组叶长分别为T0的133.3%、162.3%、97.1%和14.5%,差异显著($P < 0.05$)。

干旱胁迫显著抑制叶片的伸长,且随着粒径减小抑制作用呈增大趋势。第56d时CK0、CK4-1、CK4-2、CK4-3、CK8-1、CK8-2组叶长分别比其最大值低13.2%、7.3%、18.1%、27.0%、12.3%、32.8%,T0、T4-1、T4-2、T8-1组叶长分别比其最大值低1.4%、8.9%、1.8%、81.5%。同时,干旱胁迫对处理组叶片伸长的抑制作用也显著大于对照。

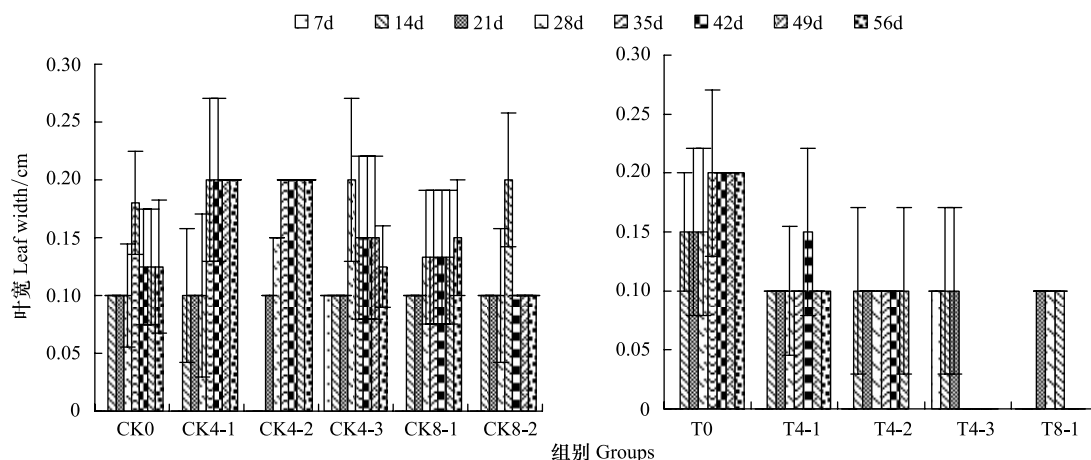


图6 泥沙掩埋和干旱复合胁迫条件下狗牙根叶宽的变化

Fig.6 Changes of leaf width of *C. dactylon* in multiple stress of sand burial and drought

由图6可知,泥沙粒径和埋深对狗牙根叶宽发育无显著影响。虽然T0组狗牙根叶宽的增长显著快于CK0,但是泥沙掩埋显著抑制处理组叶宽增长,而对对照组的影响不显著。第21d时埋深4cm(T4-1、T4-2、T4-3)和8cm(T8-1)组叶宽均比T0窄33.3%($P < 0.05$),不同粒径埋深4cm(CK4-1、CK4-2、CK4-3)和8cm(CK8-1、CK8-2)组叶宽与CK0相同。

干旱对对照组狗牙根叶宽发育的抑制作用显著小于处理组,且随着泥沙粒径减小和埋深增加叶宽发育呈显著降低趋势。

2.4 快速光响应曲线的变化

在光响应曲线中,刚开始几分钟光照时间内曲线变化具有重要的决定意义^[18]。测定快速光响应曲线(RLC)以确定叶片的实际光化学效率。由图7可知,随着泥沙粒径减小和埋深增加狗牙根植株的光合电子传递能力呈降低趋势。第56d时埋深4cm(CK4-1、CK4-2、CK4-3)组叶片的 $rETR_{max}$ 分别比CK0高16.6%($P<0.05$)、16.7%($P<0.05$)、18.0%($P<0.05$),而埋深8cm(CK8-1、CK8-2)组叶片的 $rETR_{max}$ 分别比CK0低2.5%($P>0.05$)、34.7%($P<0.05$)。同时,处理组的T4-1组 $rETR_{max}$ 比T0低16.8%($P<0.05$)。

由图7还可知,除CK4-1外,干旱和泥沙掩埋导致对照组狗牙根植株热耗散量呈增加趋势,且随着泥沙粒径减小和埋深增加对照组狗牙根热耗散呈显著的增加趋势。与CK0相较,埋深4cm(CK4-2、CK4-3)和8cm(CK8-1、CK8-2)组 NPQ_{max} 分别增加17.3%($P<0.05$)、61.5%($P<0.05$)、44.4%($P<0.05$)、68.0%($P<0.05$)。而干旱和泥沙掩埋导致处理组的热耗散量显著降低,T4-1组 NPQ_{max} 比T0低11.5%($P<0.05$)。

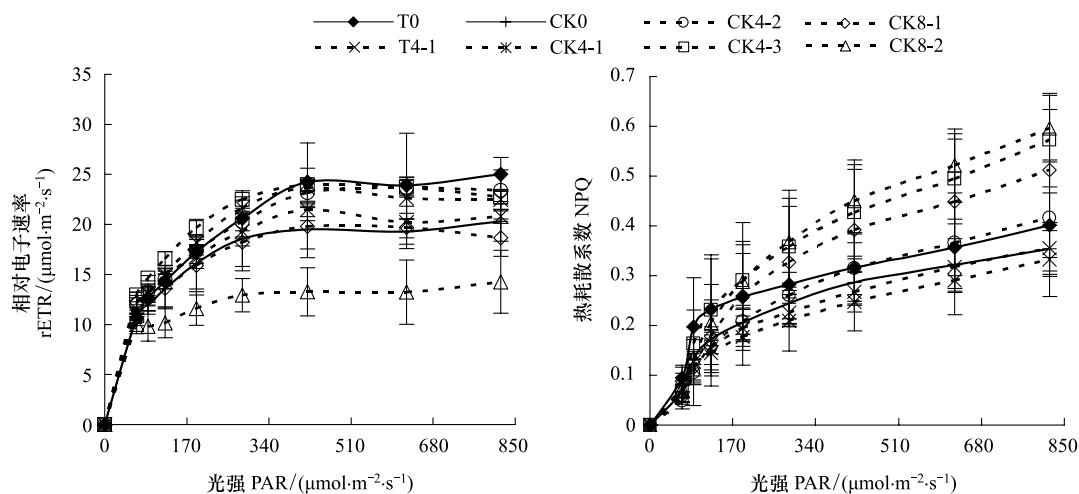


图7 第56d时狗牙根的快速光响应曲线

Fig.7 Rapid light curves of *C. dactylon*'s leaves on the 56th day

3 讨论

3.1 泥沙掩埋对消落带狗牙根出苗的影响

水淹结束后,植物在初期的恢复生长主要依赖于体内的营养储备^[20-21]。地下茎既是狗牙根的物质储藏器官,也是营养繁殖器官^[22]。已有的研究表明,埋深对幼苗出土的影响比对繁殖体萌发的影响更大^[23]。前期研究发现,长期淹水后狗牙根的茎能持续萌生不定芽,于淹水胁迫消除后能自然萌发^[16,24];泥埋显著促进狗牙根芽的萌发,但极不利于萌发苗的恢复生长;相对于泥埋来说,沙埋能显著促进狗牙根萌发苗的发育,有利于其迅速伸长露出地面,形成地上分株^[15]。本文进一步取三峡库区消落带自然沉降的泥沙,选择其组成的三种主要粒径,研究粒径和埋深对狗牙根萌发、出苗生长的影响。研究发现,在埋深 ≥ 8 cm和粒径 <1.25 mm条件下,消落带狗牙根萌发苗不能穿透覆盖层出苗。泥沙掩埋导致三峡库区消落带狗牙根植株出苗率显著降低,且随着埋深增加狗牙根出苗率迅速下降。这与Li等^[8]在小叶樟的研究结果相同。但是,研究也发现在埋深相同的条件下随着粒径减小狗牙根出苗速率呈增大趋势,在埋深4cm条件下 <0.075 mm粒径沙埋狗牙根均比其它粒径沙埋早出苗5d,CK8-2组的出苗时间分别比CK8-1、T8-1早2d、6d出苗。表明,在小粒径沙埋条件下虽然狗牙根萌发苗生长受到的阻力更大,但是这种程度的胁迫反而促进了其茎伸长能力增强,导致萌发苗的伸长速率增大。这是狗牙根适应三峡库区水体泥沙沉积逆境的一种策略,有利于萌发苗更快生长露出地面。

3.2 泥沙掩埋对消落带狗牙根生长发育的影响

植物内在遗传因素和外界环境条件共同决定其幼苗生长状况^[25]。沙埋对萌发苗的生长具有促进作用,使其能快速生长^[26]。朱雅娟^[27]、Li^[8]等的研究发现,植物对沙埋干扰有一定的忍耐限度,如果沙埋不超过植物特有的忍耐限度,就可以促进该植物的生长;但是随着埋深的增加,这种正效应开始下降,并逐渐变成负效应。前期研究发现,沙埋分株发育显著被促进,40d 时其茎长、茎节数、叶片数、叶长和叶宽发育均显著大于对照^[15]。本文 21d 泥沙掩埋实验结果也表明,泥沙掩埋对狗牙根分株幼苗的株高、叶片数、叶长具有显著的促进作用,有利于植株及时获得更有利的光照条件,合成更多的光合产物,是三峡库区消落带狗牙根植株适应水体泥沙沉积逆境的生长发育策略。方差分析表明,泥沙粒径、埋深及其交互作用对分株株高、叶长和叶片数有显著影响,而对叶宽影响不显著(表 3)。但是,研究也发现,随着泥沙埋深增加和粒径减小消落带(155—160m)狗牙根分株的株高、叶长增长显著减缓,甚至被抑制;进一步比较发现,泥沙掩埋导致消落带狗牙根分株的株高、叶片数、叶长均显著低于对照组(175—180m),且第 14d 时泥沙粒径、埋深及其交互作用对其株高的影响已达显著水平,明显早于对照组(表 3)。表明三峡库区周年反季节淹水已导致消落带狗牙根对泥沙掩埋的适应能力显著降低,库区水体泥沙沉积会加剧消落带狗牙根种群的衰退。

表 3 粒径和埋深的双因素方差分析结果

Table 3 Two-way ANOVA of sand sizes and burial depth

组别 Group 项目 Item		CK			T		
		粒径 Sand sizes	埋深 Burial depth	交互作用 Interaction	粒径 Sand sizes	埋深 Burial depth	交互作用 Interaction
株高 Plant height	7d	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	14d	ns	ns	ns	* *	* * *	* *
	21d	* *	* *	*	* *	* * *	*
叶片数 Leaf number	7d	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	14d	* *	*	* * *	* *	* * *	* *
	21d	ns	ns	*	ns	* * *	* *
叶长 Leaf length	7d	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	14d	ns	* *	* *	ns	* * *	ns
	21d	* *	*	*	ns	* * *	ns
叶宽 Leaf width	7d	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	14d	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	21d	ns	ns	ns	ns	ns	ns

* 表示有显著性差异($P<0.05$); * * 或 * * * 表示有极显著性差异($P<0.01$)或($P<0.001$)

3.3 干旱对泥沙掩埋狗牙根生长发育的影响

干旱是影响植物生长发育的重要逆境因子,也是决定植被地理和限制植株产量的主要因素^[28]。本文研究表明,随着胁迫时间延长干旱显著抑制狗牙根分株株高、叶片数、叶长、叶宽的生长发育,且随着泥沙粒径减小和埋深增加其光合电子传递速率呈显著降低趋势,热耗散量显著增大,光合作用能力减小,发育呈显著降低趋势。特别是,相对于对照组来说,泥沙掩埋和干旱复合逆境对消落带狗牙根分株株高、叶片数、叶长、叶宽的抑制作用更大,死亡率更高,耐受能力更低;掩埋 8cm(T8-1)对复合逆境的耐受时间仅有 7d,掩埋 4cm(T4-3 和 T4-2)的耐受时间分别为 21d 和 35d。进一步研究发现,第 56d 时消落带狗牙根分株光合电子传递速率和热耗散能力均显著降低,表明其光合作用能力降低,且在夏季高光条件下叶片光合系统易受到吸收的过量光伤害,这是消落带狗牙根许多分株枯萎、死亡的主要原因。

综上所述,三峡库区水体泥沙沉降、掩埋会对消落带狗牙根种群的生长恢复和繁衍产生十分显著影响,库区周年蓄水导致狗牙根对泥沙掩埋的生长恢复能力显著降低。特别是,干旱复合胁迫会进一步加剧消落带狗牙根生长恢复能力的下降,导致分株光合作用能力显著降低,生长发育减缓、停滞,甚至死亡。因此,虽然三峡

库区周年淹水会促进消落带狗牙根的恢复生长速率^[11],但是周年淹水会导致消落带狗牙根对泥沙掩埋以及干旱复合胁迫耐受能力显著降低。在泥沙掩埋以及干旱复合胁迫下,消落带狗牙根的生长恢复能力随粒径减小和埋深增加呈显著降低趋势,从而导致库区消落带狗牙根种群衰退演替加快。

参考文献 (References):

- [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. 中国水土保持, 2006, (12): 6-8.
- [2] 黄世友, 马立辉, 方文, 刘杨, 陈雪影. 三峡库区消落带植被重建与生态修复技术研究. 西南林业大学学报, 2013, 33(3): 74-78.
- [3] 刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 郭泉水, 王晓荣, 封晓辉. 淹水对三峡库区消落带香附子生长及光合特性的影响. 生态学杂志, 2013, 32(8): 2015-2022.
- [4] 王建超, 朱波, 汪涛. 三峡库区典型消落带淹水后草本植被的自然恢复特征. 长江流域资源与环境, 2011, 20(5): 603-610.
- [5] 陈芳清, 谢宗强. 三峡库区濒危植物疏花水柏枝的生理生化特性研究. 广西植物, 2008, 28(3): 367-372.
- [6] 洪明, 郭泉水, 聂必红, 康义, 裴顺祥, 金江群, 王祥福. 三峡库区消落带狗牙根种群对水陆生境变化的响应. 应用生态学报, 2011, 22(11): 2829-2835.
- [7] 罗芳丽, 曾波, 叶小齐, 陈婷, 刘巍. 水淹对三峡库区两种岸生植物秋华柳(*Salix variegata* Franch.)和野古草(*Arundinella aomala* Steud.)水下光合的影响. 生态学报, 2008, 28(5): 1964-1970.
- [8] Li Y Z, Zhang C M, Xie Y H, Liu F. Germination of *Deyeuxia angustifolia* as affected by soil type, burial depth, water depth and oxygen level. Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change, 2009, 14(6): 537-545.
- [9] Mou X J, Sun Z G. Effects of sediment burial disturbance on seedling emergence and growth of *Suaeda salsa* in the tidal wetlands of the Yellow River estuary. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2011, 409(1/2): 99-106.
- [10] Pan Y, Pan B H, Xie Y H, Hou Z Y, Li X, Xie Y J, Pan D D. Ability to acclimate to sedimentation gradually decreases with burial time in two emergent macrophytes from Dongting Lake wetlands in China. Annales Botanici Fennici, 2014, 51(1/2): 29-38.
- [11] Pan Y, Xie Y H, Li F, Pan B H. 2012. Morphological and physiological responses to burial depth and sediment type in the wetland macrophyte *Miscanthus sacchariflorus*. Fundamental and Applied Limnology, 2012, 180(3): 271-277.
- [12] 王学文, 付秋实, 王玉珏, 张京红, 路河, 郭仰东. 水分胁迫对番茄生长及光合系统结构性能的影响. 中国农业大学学报, 2010, 15(1): 7-13.
- [13] Jeyaramraja P R, Meenakshi S N, Kumar R S, Joshi S D, Ramasubramanian B. Water deficit induced oxidative damage in tea (*Camellia sinensis*) plants. Journal of Plant Physiology, 2005, 162(4): 413-419.
- [14] Lanceras J, Pantuwan G, Jongdee B, Toojinda T. Quantitative trait loci associated with drought tolerance at reproductive stage in rice. Plant Physiology, 2004, 135(1): 384-399.
- [15] 李强, 丁武泉, 朱启红, 宋力, 曹优明, 蒋山泉, 王国祥. 三峡库区泥、沙沉降对低位狗牙根种群的影响. 生态学报, 2011, 31(6): 1567-1573.
- [16] 李强, 丁武泉, 朱启红, 宋力, 曹优明, 蒋山泉. 水位变化对三峡库区低位狗牙根种群的影响. 生态环境学报, 2010, 19(3): 652-656.
- [17] 赵玉, 贾娜尔, 李海燕, 刘影, 杨允菲. 新疆伊犁河谷平原狗牙根无性系构件的生长. 应用生态学报, 2009, 20(4): 779-784.
- [18] Ralph P J, Gademann R, Dennison W C. In situ seagrass photosynthesis measured using a submersible, pulse-amplitude modulated fluorometer. Marine Biology, 1998, 132(3): 367-373.
- [19] Schreiber U, Gademann R, Ralph P J, Larkum A W D. Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. Plant Cell and Physiology, 1997, 38(8): 945-951.
- [20] 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.
- [21] Sarkar R K, Reddy J N, Sharma S G, Abdelbagi M Ismail. Physiological basis of submergence tolerance in rice and implications for crop improvement. Current Science, 2006, 91(10): 899-906.
- [22] Dong M, de Kroon H. Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. Oikos, 1994, 70(1): 99-106.
- [23] Maun M A. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. Canadian Journal of Botany, 1998, 76(5): 713-738.
- [24] 马利民, 唐燕萍, 张明, 滕衍行, 刘东燕, 赵建夫. 三峡库区消落区几种两栖植物的适生性评价. 生态学报, 2009, 29(4): 1885-1892.
- [25] Nečajeva J, Ievinsh G. Interacting influence of cold stratification treatment and osmotic potential on seed germination of *Triglochin maritime* L. Acta Universitatis Latviensis (Biology), 2007, 723: 115-122.
- [26] 李秋艳, 方海燕. 沙埋对红砂幼苗出土和生长的影响. 水土保持通报, 2008, 28(1): 30-33.
- [27] 朱雅娟, 董鸣, 黄振英. 种子萌发和幼苗生长对沙丘环境的适应机制. 应用生态学报, 2006, 17(1): 137-142.
- [28] 赵鸿, 李凤民, 熊友才, 王润元, 杨启国, 邓振镛. 土壤干旱对作物生长过程和产量影响的研究进展. 干旱气象, 2008, 26(3): 67-71.