DOI: 10.5846/stxb201507181513

韩文娇,白林利,李昌晓,崔振,燕江伟,秦红.前期水淹对牛鞭草后期干旱胁迫光合生理响应的影响.生态学报,2016,36(18): - . Han W J, Bai L L, Li C X, Cui Z, Yan J W, Qin H.Effects of flooding on the photosynthetic response of *Hemarthria altissima* to drought.Acta Ecologica Sinica,2016,36(18): - .

前期水淹对牛鞭草后期干旱胁迫光合生理响应的影响

韩文娇,白林利,李昌晓*,崔 振,燕江伟,秦 红

(西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室,重庆 400715)

摘要:水淹和干旱是限制植物生长的两种主要环境因子。三峡库区消落带由于其特殊的地形条件和人工水文节律,呈现以年度为周期的"水淹-落干"交替变化的水文变动特征,在消落带生长的植物因此受到水淹和干旱交替胁迫的双重影响。为了探究库区蓄水对消落带植被干旱耐受性的影响,以当年生牛鞭草扦插苗为试验对象,设置常规供水组(CK)、表土水淹组(SF)、全淹组(TF)、正常供水-干旱组(CD)、表土水淹-干旱组(SFD)、全淹-干旱组(TFD)6个处理组,研究不同水分处理对牛鞭草光合特性的影响。结果表明:(1)水淹和干旱胁迫均对牛鞭草光合特性造成显著影响;(2)水淹胁迫阶段,与 CK 组相比,牛鞭草 SF 和TF 组净光合速率、气孔限制值和水分利用效率显著下降,胞间 CO₂浓度显著上升;(3)干旱胁迫阶段,牛鞭草 CD 和 SFD 组净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂浓度和蒸腾速率等光合参数显著低于 CK 组,TFD 组净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂浓度和蒸腾速率等指标均与 CK 组无显著差异;(4)复水阶段,各处理组净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂浓度和蒸腾速率等指标均与 CK 组无显著差异。研究表明,前期水淹并未增加牛鞭草对后期干旱胁迫的敏感性,牛鞭草对水淹和干旱胁迫均具有较好的耐受性,有助于牛鞭草对库区消落带生境变化的适应性。

关键词:三峡库区;消落带;牛鞭草;光合特性;水淹;干旱

Effects of flooding on the photosynthetic response of *Hemarthria altissima* to drought

HAN Wenjiao, BAI Linli, LI Changxiao*, CUI Zhen, YAN Jiangwei, QIN Hong

Key Laboratory for the Eco-Environment of the Three Gorges Reservoir Region of the Ministry of Education, College of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: In the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir Area (TGRA), plants are subjected to a long period of flooding which can affect their growth and survival. In additional, when the flooding recedes, plants may experience drought stress that can also affect their growth and photosynthesis. Thus, screening for suitable species that can survive these fluctuating conditions is necessary for the successful restoration of vegetation to the hydro-fluctuation belt of the TGRA. Hemarthria altissima, a plant commonly found in the TGRA, may be one such suitable plant in the remediation process of the hydro-fluctuation belt. H. altissima has a high survival rate and is well adapted to flooding; however, the response of these plants to drought following flooding and the physiological mechanisms behind this response are unknown. In order to characterize these mechanisms, we studied leaf gas exchange, stomatal limitation (L_s), and water use efficiency (WUE) in H. altissima under different water regimes in the hydro-fluctuation belt of the TGRA. We applied the following six water regimes: control (CK, soil water content 60%—63% of soil water field capacity), soil surface flooding (SF, with water level 5 cm above the soil surface), total flooding (TF, with water level 1 m above the soil surface), control-drought (CD,

基金项目:重庆市林业重点科技攻关项目(渝林科研 2015-6);重庆市自然科学基金重点项目(CSTC2013JJB00004);中央高校基本科研业务费专项资金(XDJK2013A011);中央财政林业科技推广示范项目(渝林科推 [2014|10])

收稿日期:2015-07-18; 修订日期:2016-03-21

^{*}通讯作者 Corresponding author. E-mail: lichangx@ swu.edu.cn

control group followed by drought treatment), soil surface flooding-drought (SFD, soil surface flooding followed by drought) and total flooding-drought (TFD, total flooding followed by drought). Net photosynthetic rate (P_n) , transpiration rate (T_r) , L_s , and WUE of H. altissima in the SF and TF groups were significantly lower than that in the control group, whereas the intercellular CO_2 concentration (C_i) in SF and TF were significantly higher than in the control group after the end of flooding stress, which indicated that the decrease in P_n may be attributed to non-stomatal limitation. Under drought stress, P_n , G_s , and T_r in groups CD and SFD were significantly lower than in the control group, whereas in TFD, they showed no significant differences to the control after the end of drought stress. In contrast to the SF and TF groups, C_i in the CD, SFD, and TFD groups was slightly lower than that in the control group. However, L_s in the CD, SFD, and TFD groups increased under drought stress, indicating that stomatal limitation could be the main cause of the decline of P_n . WUE in the CD, SFD, and TFD groups was significantly higher than in the control group, indicating H. altissima coped with water stress by increasing WUE. By the end of the recovery period, the P_n , C_s , C_i , T_r , L_s , and WUE of the SF, TF, CD, SFD, and TFD groups showed no significant difference to those of the control, indicating that H. altissima can adapt to flooding followed by drought stress. Previous flooding did not affect the subsequent sensitivity of H. altissima to drought. This characteristic of H. altissima is beneficial to its potential survival when transplanted to the hydro-fluctuation belt of the TGRA.

Key Words: The Three Gorges Reservoir Area; riparian zone; *Hemarthria altissima*; photosynthesis; flooding; drought stress

伴随着三峡工程的全面运行,三峡库区形成了面积为 349 km²、淹水长达 6 个月、水位在 145—175 m 之间 呈年度周期性变化的大型消落带^[1]。作为库区陆生系统与水生系统之间的交错地带,消落带区域内的物质、能量和信息交换频繁,其对于减缓库区水土流失、保护生物多样性及保护生境等具有重要的作用^[2-3]。然而,该消落带的形成使库区许多陆生植物因不适应长时间的淹水环境而死亡,从而导致库区消落带原有植被大量 退化^[4-6]。加上退水后消落带完全出露期间正好处于重庆炎热的夏季,不同程度的干旱水分胁迫进一步增加了库区消落带生态植被修复的难度^[7]。

库区消落带植被生态修复的关键是筛选出既耐淹又耐旱的两栖性物种。水淹条件下,氧气匮乏是限制植物生长的主要因素,植物生长、光合及代谢等过程受限,水淹敏感性植物死亡率显著升高^[8-9]。然而,对于耐淹植物而言,可通过形成不定根、通气组织、形成气膜促进水下光合能力等方式提高水下存活率或通过促进茎伸长等方式适应水淹胁迫^[10-12]。干旱条件下,植物生长发育均受抑制,耐旱种可通过提高水分利用效率,增加脯氨酸等渗透调节物质维持生长^[13]。作为植物生命活动最重要的过程之一,光合作用变化在一定程度上能反映出植物的生长状况。牛鞭草(Hemarthria altissima)为禾本科牛鞭草属多年生根茎草本植物,主要分布在热带及亚热带地区,少数分布于北半球温带湿润地区^[14]。该草生长迅速、产量高、具有较强的适应性和抗逆性,可作为良好的水土保持作物^[12]。目前已有研究表明牛鞭草具有较强的水淹耐受性^[12,15-16],可作为三峡库区消落带植被修复的备选物种^[15]。然而,由于库区复杂多变的水文变动特征,牛鞭草经长时间淹水后于夏季出露,夏季为库区消落带的干旱频发期^[17]。在经历水淹之后,面对接踵而至的干旱胁迫,牛鞭草光合生理响应机制将可能出现变化。尽管有研究表明,某些耐淹物种同样具有耐旱特性^[18],且前期水淹并未增加植株对后期干旱胁迫的敏感性^[19],但对于生长于三峡库区消落带的牛鞭草而言,前期水淹是否会增加牛鞭草对后期干旱胁迫光合生理响应的敏感性仍未知。因此本研究通过模拟库区消落带土壤水分变化特征,探究前期水淹对牛鞭草后期耐受干旱胁迫的光合生理响应机制的影响,为库区消落带植被修复重建提供一定的理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

选择当年生的牛鞭草扦插苗作为研究对象。2014年5月选取嘉陵江边自然生长的牛鞭草(Hemarthria altissima),剪成长为10cm的茎段扦插于盆钵中(盆中央内径17cm,盆高20cm),每盆2株,共120盆(240株),土壤为紫色土。所有盆栽实验均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透明大棚下(海拔249m),进行相同水分、光照等管理,2014年6月5日正式开展实验,此时株高14.63±0.96cm。

1.2 试验设计

试验共分为 3 个阶段,均采用完全随机区组设计。第一阶段(Phase I)为水淹阶段,将试验植株随机分为 3 个处理组,即对照组(Control, CK),表土水淹组(Soil-surface flooding, SF)和全淹组(Total flooding, TF),每 组各 40 盆,共 120 盆。对照组(CK),土壤含水量保持在田间持水量的 60%—63%^[20](称重法);表土水淹组(SF),水淹超过土壤表面 5 cm;全淹组(TF),TF 组苗盆放入水池中,池水保持没过植株顶端 1 m^[21]。48 d后,每组随机选取 4 盆用于光合参数的测定,4 盆用于牛鞭草生理生化指标的测定,剩余 96 盆植株用于后续实验。

第二阶段(Phase II) 为干旱阶段,在第一阶段的基础上,将 CK、SF 和 TF 组中植株随机各分为 2 个小组,一组继续保持原有的水分处理,另一组为轻度干旱组。因此,第二阶段共有 6 个处理组,即对照组(CK)、表土水淹组(SF)、全淹组(TF)、对照-干旱组(Controldrought,CD),表土水淹-干旱组(Soil-surface floodingdrought,SFD) 和全淹-干旱组(Total flooding-drought,TFD),每组 16 盆,共 96 盆。轻度干旱组,土壤含水量保持在田间持水量的 $40\%-50\%^{[22]}$ (称重法),为监测轻度干旱状态,采用露点水势仪 Psypro(由美国 Wescor公司生产)于清晨(6:00-7:00)测定牛鞭草成熟叶片的叶水势,以清晨叶水势小于-0.5 MPa 为达到轻度干旱的标准(图 1),由于实验期间正值重庆炎热的夏季,气温较高(36-40%),盆钵放水 3 d 后,CD、SFD 和

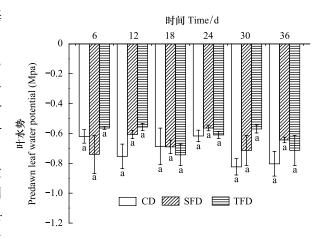


图 1 牛鞭草在轻度干旱阶段清晨叶水势的变化(阶段 II)

Fig.1 Changes of predawn leaf water potential of *Hemarthria* altissima during drought stress(Phase II)

TFD 处理组即达到轻度干旱状态。36 d 后,每组随机选取 4 盆用于光合参数的测定,4 盆用于牛鞭草生理生化指标的测定,剩余 48 盆植株用于后续实验。

第三阶段(Phase III)为复水阶段,所有处理均按照对照组(CK)恢复供水,时间为30 d。

1.3 土壤氧化还原电位的测定

采用土壤氧化还原电位计 DW-1 型(江苏江分电分析仪器有限公司生产)对牛鞭草土壤氧化还原电位 (Eh)进行测定。将电位计探头插入土壤中,距离土壤表面 10 cm,待读数稳定后取值,每个处理重复测定 4 次。通气良好,含氧量充足的土壤,其土壤氧化还原电位介于+400—(+700) mV 之间变化,淹水后土壤氧化还原电位变化从+400 到+72 mV,当土壤氧化还原电位低于+350 mV 时,则表明土壤氧气匮乏[23]。

1.4 光合指标的测定

于晴天 9:00—12:00,采用 Li-6400 便携式光合系统(Li-Cor 6400, Li-Cor Inc, USA)对牛鞭草健康成熟的 功能叶片中部(从植株顶端往下数第 3—4 片叶)进行光合指标的测定 $[^{24}]$,其中,将 TF 组移出水池后用吸水纸 将所选叶片附着的水迅速轻轻擦干,立即进行光合参数的测定。光源:红蓝光,叶室: 2×3 cm 2 ,在预备试验的 基础上确定光合有效辐射(PAR):1200 mol m $^{-2}$ s $^{-1}$,叶室温度:25 $^{\circ}$,CO,浓度:大气 CO,浓度。测定指标包括

净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)与蒸腾速率(T_r),并计算水分利用效率($WUE = P_n/T_r$)和气孔限制值($L_s = 1 - C_i/C_a$) [25]。同时,标定放入叶室的牛鞭草叶片区域,测定结束后立即放入冰盒带回实验室,使用 WinRHIZO 根系分析仪扫描其测定部位的叶面积,并通过换算得出各处理的光合参数。每处理每次测定 4 盆(共 8 株)。

1.5 叶绿素含量的测定

选取用于测定光合指标的植物叶片,采用浸提法测定其叶绿素含量^[26]。采用岛津 5220 分光光度计分别对叶绿素 a(Chlorophyll a, chla)、叶绿素 b(Chlorophyll b, chlb)、类胡萝卜素(Carotene, car)的吸光值 A663、 A_{645} 和 A_{470} 进行测定,并计算其含量。总叶绿素含量(Total chlorophyll, chls) = 叶绿素 a(chla) +叶绿素 b(chlb)。每处理每次测定 4 盆(共 8 株)。

1.6 数据分析

将水分处理作为独立因素,采用 SPSS 19.0 进行单因素方差分析(One-way ANOVA),以揭示不同水分处理对牛鞭草光合特性的影响。运用 Tukey's 检验法检验每个指标在同一阶段不同处理组(α =0.05)的显著差异性。

2 结果

2.1 水淹对牛鞭草土壤氧化还原电位的影响

由图 2 中可知,在整个实验期间,对照组(CK)土壤氧化还原电位始终高于 418 mV,表明土壤通气良好。而表土水淹组(SF),在实验进行的 6 d 后,土壤氧化还原电位低于+350 mV,且呈逐渐下降趋势,表明 SF 组土壤氧气含量下降。

2.2 水淹对牛鞭草光合特性的影响(阶段 I)

经 48 d 不同程度水淹处理后, 牛鞭草 SF 和 TF 组存活率为 100%。与 CK 相比, 第一阶段结束时, 牛鞭草 SF 和 TF 组净光合速率 (P_n) 均显著下降, 分别显著降低了 24%(P < 0.05) 和 58%(P < 0.05) (图 3)。牛鞭草 TF 组气孔导度 (G_s) 、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (T_r) 与 CK 相比均显著增加, 分别比 CK 组增加了 78% (P < 0.05) ,133%(P < 0.05) 和 86%(P < 0.05)。而

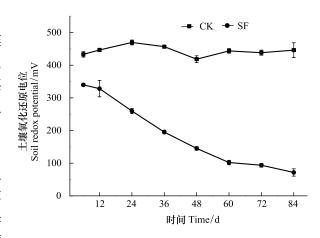


图 2 水淹阶段牛鞭草土壤氧化还原电位的变化(阶段 I 和 II) Fig. 2 Changes of soil redox potential (Eh) of *Hemarthria* altissima during flooding stress(Phase I and II)

SF 组 C_i 与 CK 组相比显著升高 58% (P < 0.05), 但 G_s 和 T_s 与 CK 组之间均未达到显著差异(图 3)。

SF 和 TF 组气孔限制值(L_s)和水分利用效率(WUE)的结果与 P_n 结果相类似,均显著低于 CK 组,其中 SF 组 L_s 和 WUE 分别比 CK 组显著降低 26%(P < 0.05)和 37%(P < 0.05),TF 组 L_s 和 WUE 分别比 CK 组显著降低 70%(P < 0.05)和 78%(P < 0.05)(图 4)。

经第一阶段水淹处理后,牛鞭草 SF 组和 CK 组的叶绿素 a(chl a)、叶绿素 b(chl b)、总叶绿素(chl s)含量、chl a/chl b、类胡萝卜素(car)含量、chl s/car 均无显著差异,TF 组除 chl b 和 chl s 显著高于 CK 组外,chl a、chl a/chl b、car 和 chl s/car 均与 CK 无显著差异(表 1)。

2.3 干旱对牛鞭草光合特性的影响(阶段 II)

SF、CD 和 SFD 的 P_n 均显著低于 CK 组,分别比 CK 组降低 38%(P < 0.05)、25%(P < 0.05) 和 22%(P < 0.05),但 TFD 组与 CK 组却无显著差异。水淹组(SF 和 TF) 和干旱组(CD、SFD 和 TFD) 存活率均为 100%,但由于 TF 组叶片凋落,未能测定其光合参数(图 5)。轻度干旱组 CD 和 SFD 的 G_s 和 T_r 均显著低于 CK 组,而 TFD 组的 G_s 和 T_r 与 CK 组相比分别均无显著差异(图 5)。 G_s 除 SF 组显著高于 CK 组外,CD、SFD 与 TFD 组均

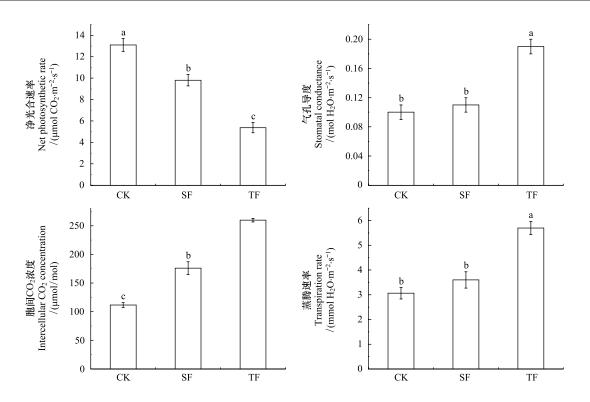


图 3 阶段 I 不同水分处理下净光合速率、气孔导度、胞间 CO2浓度和蒸腾速率的变化(平均值生标准误)

Fig.3 Changes of P_n , G_s , C_i and T_r under different treatments at the end of phase I (Means \pm SE) 不同字母表示不同处理组之间的差异显著(a=0.05)

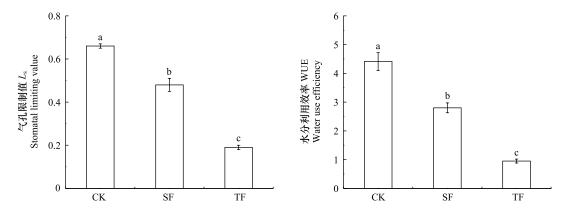


图 4 阶段 I 不同水分处理下气孔限制值和水分利用效率的变化(平均值±标准误)

Fig. 4 Changes of Ls and WUE under different treatments at the end of phase I (Means \pm SE) 不同字母表示不同处理组之间的差异显著(a=0.05)

与 CK 组无显著差异。另外, CD 和 SFD 组两者间的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 均无显著差异, 且均显著低于 TFD 组的 P_n 和 T_r 。

与 CK 组相比, 牛鞭草 SF 组 Ls 显著降低, CD、SFD 和 TFD 组 L_s 均有所增加, 但均未达到显著水平 (P>0.05) (图 6)。牛鞭草 CD、SFD 和 TFD 的 WUE 均高于 CK 组, 分别增加了 40%(P<0.05)、47%(P<0.05) 和 27%(P>0.05)。

第二阶段结束后,牛鞭草 SF、CD 和 SFD 组的 chl a、chl b、chl s、chl a/chl b、car 相较于 CK 组而言,分别均未达显著差异(P>0.05),与 TFD 组显著高于 CK 组形成鲜明的对比(表 2)。各轻度干旱组间,CD 和 TFD 组 chl a、chl b、chl s 显著高于 SFD 组,但 chl a/chl b 和 chl s/car 在各组之间则无显著差异(表 2)。

表 1 阶段 I 不同水分处理下叶绿素含量变化(平均值±标准误)

Table 1 Chlorophyll contents of Hemarthria altissima under different treatment at the end of Phase I (Means ± SE)

| 特征 Character | 对照组(CK) Control | 表土水淹组 (SF) Soil-surface flooding | 全淹组 (TF) Total flooding |
|---------------------------------------|--------------------------|-------------------------------------|----------------------------|
| 叶绿素 a Chlorophyll a/(mg/g) | 1.61 ± 0.15 ^a | 1.76 ± 0.13 ^a | 2.12 ± 0.22 ^a |
| 叶绿素 b Chlorophyll b/(mg/g) | $0.44 \pm 0.04^{\rm b}$ | 0.59 ± 0.05^{ab} | 0.74 ± 0.08^{a} |
| 总叶绿素 Total chlorophyll/(mg/g) | $2.05 \pm 0.17^{\rm b}$ | 2.34 ± 0.15^{ab} | 2.85 ± 0.23^{a} |
| 叶绿素 a/叶绿素 b Chlorophyll a/b | 3.75 ± 0.42^{a} | 3.14 ± 0.33^{a} | 3.14 ± 0.48^{a} |
| 类胡萝卜素 Carotene/(mg/g) | 0.56 ± 0.08^{a} | 0.57 ± 0.09^{a} | 0.59 ± 0.10^{a} |
| 总叶绿素/类胡萝卜素 Total chlorophyll/carotene | 3.91 ± 0.26^{a} | 5.17 ± 1.00^{a} | 6.13 ± 1.40^{a} |

不同字母表示不同处理组之间的差异显著(a=0.05

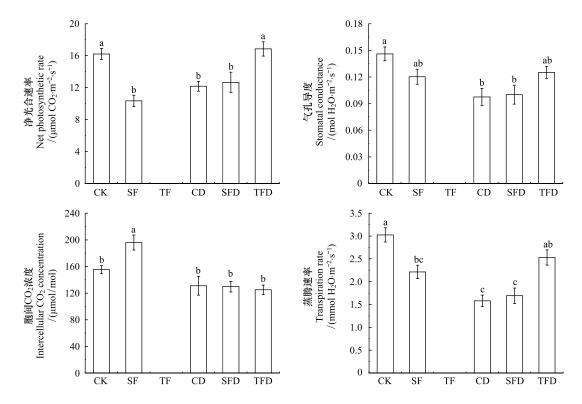


图 5 阶段 II 不同水分处理下净光合速率、气孔导度、胞间 CO2浓度和蒸腾速率的变化(平均值±标准误)

Fig.5 Changes of P_n , G_s , C_i and T_r under different treatments at the end of phase II (Means \pm SE)

TF 组因叶片凋落,未能测定光合参数; 不同字母表示不同处理组之间的差异显著(a=0.05)

表 2 阶段 II 不同水分处理下叶绿素含量变化(平均值±标准误)

Table 2 Chlorophyll contents of Hemarthria altissima under different treatment at the end of Phase II (Means ±SE)

| 特征 Character | 对照组(CK) Control | 表土 水淹组(SF) Soil-surface flooding | 全淹组(TF) Total flooding | 对照 干旱组(CD) Control-flooding | 表土水淹- 干旱组(SFD) Soil-surface flooding-drought | 全淹 干旱组(TFD) Total flooding- drought |
|--|--------------------------|---|---------------------------|-----------------------------------|---|--|
| 叶绿素 a Chlorophyll a/(mg/g) | 2.31 ± 0.16^{bc} | $2.03 \pm 0.10^{\circ}$ | _ | 2.84 ± 0.13^{ab} | 2.25 ± 0.14° | 3.21 ± 0.12 ^a |
| 叶绿素 b Chlorophyll b/(mg/g) | $0.67~\pm~0.05^{\rm bc}$ | $0.56 \pm 0.03^{\circ}$ | _ | 0.79 ± 0.03^{ab} | $0.62 \pm 0.04^{\circ}$ | 0.85 ± 0.03^{a} |
| 总叶绿素 Total chlorophyll/(mg/g) | $2.98 \pm 0.20^{\rm bc}$ | $2.60 \pm 0.13^{\circ}$ | _ | 3.36 ± 0.17^{ab} | $2.87 \pm 0.18^{\circ}$ | 3.96 ± 0.15^{a} |
| 总叶绿素 a/叶绿素 b Chlorophyll a/b | $3.46 \pm 0.05^{\rm b}$ | 3.62 ± 0.07^{ab} | _ | 3.62 ± 0.07^{ab} | $3.60 \pm 0.07^{\rm ab}$ | 3.69 ± 0.02^{a} |
| 类胡萝卜素 Carotene/(mg/g) | $0.68\pm0.04^{\rm bc}$ | $0.58 \pm 0.02^{\circ}$ | _ | 0.82 ± 0.04^{ab} | $0.66 \pm 0.03^{\circ}$ | 0.87 ± 0.04^{a} |
| 总叶绿素/类胡萝卜素 Total chlorophyll/carotene | 4.36 ± 0.08^{a} | 4.47 ± 0.09^{a} | _ | 4.44 ± 0.03^{a} | 4.31 ± 0.11 ^a | 4.56 ± 0.05^{a} |

TF 组因叶片凋落,未能测定叶绿素含量;不同字母表示不同处理组之间的差异显著(a=0.05)

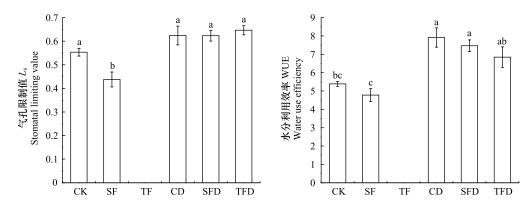


图 6 阶段 II 不同水分处理下气孔限制值和水分利用效率的变化(平均值±标准误)

Fig.6 Changes of Ls and WUE under different treatments at the end of Phase II (Means ± SE) TF 组因叶片凋落,未能测定光合参数;不同字母表示不同处理组之间的差异显著(a=0.05)

2.4 复水对牛鞭草光合特性的影响(阶段 III)

水淹与干旱胁迫解除后,牛鞭草各处理组 $P_n \setminus G_s \setminus C_i \setminus T_r \setminus L_s \setminus WUE$ 与 CK 组相比均无显著差异,表明各处理组均达到与 CK 组相一致的水平(其中,TF 组为复水后新生叶片测定值)。另外,与 CK 组相比,牛鞭草 SF、TF、CD、SFD 和 TFD 组 chla、chlb、chls、car 和 chls/car 均无显著差异。

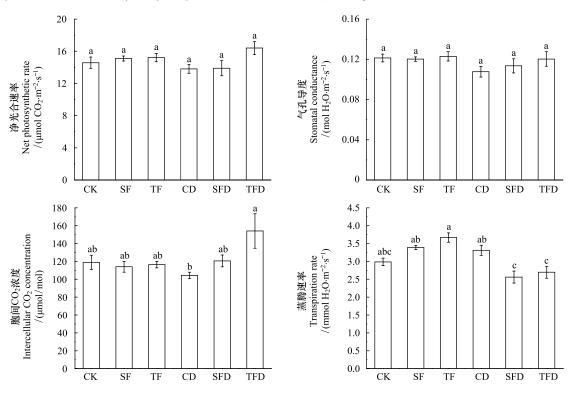


图 7 阶段 III 不同水分处理下净光合速率、气孔导度、胞间 CO2浓度和蒸腾速率的变化(平均值±标准误)

Fig.7 Changes of Pn, Gs, Ci and Tr under different treatments at the end of phase III (Means \pm SE) 不同字母表示不同处理组之间的差异显著(a=0.05)

3 讨论

3.1 水淹对牛鞭草光合特性的影响

已有研究表明,非耐淹植物淹水后,其光合参数受到显著影响,P,、G,、T,和 WUE 均随着淹水时间的延长

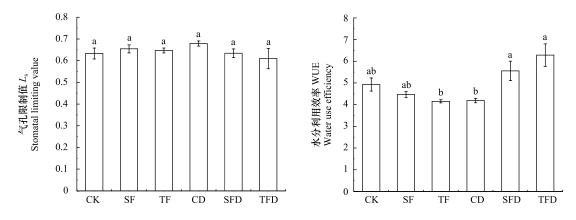


图 8 阶段 III 不同水分处理下气孔限制值和水分利用效率的变化(平均值±标准误)

Fig.8 Changes of Ls and WUE under different treatments at the end of Phase III (Means \pm SE) 不同字母表示不同处理组之间的差异显著(a=0.05)

而显著下降[27-28]。如籼稻品种 IR 42(Oryza sativa L.),淹水 8 d 后,其 P_n仅为对照组的 5%^[29]。与非耐淹物种不同,耐淹种通过采取不同的适应策略(如逃避策略或静默策略等)降低水淹对其光合作用的影响,从而维持较高的光合能力^[30]。Mommer 等^[31]对酸模(Rumex palustris)的研究发现,淹水后形成的水生叶,其表皮细胞的细胞壁和角质层均变薄,降低了扩散阻力,促进了植物水下光合的能力。在本研究中,我们也观察到牛鞭草TF 组叶片变薄等类似的现象,且第一阶段结束时,牛鞭草SF 和 TF 组 P_n分别为 CK 组的 76%和 42%(图 1A)。与宽叶独行菜(Lepidium latifolium) ^[32](其在水淹超过土壤表面 1cm 处理 50 d 后,P_n为对照组的 56%—72%)的研究结果相似,表现出较强的耐淹性。第二阶段末,牛鞭草 SF 组的 P_n在第一阶段的基础上进一步下降,比 CK 组显著降低 38%(图 2A),TF 组因叶片凋落未能测得其光合指标,叶片凋落的原因可能是由于在全淹状态下,牛鞭草根系损伤导致植物养分供应不足或水淹导致植物细胞膜损伤等造成^[33],也可能是牛鞭草通过叶片凋落降低对物质能量的消耗,为维持水下存活率及胁迫去除后能快速恢复所采取的一种适应方式^[34]。另外,本研究中,第一阶段结束时,TF 组 P_n显著低于 SF 组,其原因是全淹条件下,植物处于低氧(水体中气体交换速率为大气中的 10⁻⁴倍)及低光照环境,且水体增加了对植物的静水压力,使植物获取氧气的能力降低,而氧作为植物光合传递链的最终受体,其含量降低将直接导致植物光合能力下降,光合同化产物降低^[31,35]。SF 组 P_n虽低于 CK 组,但其地上部分仍处于大气环境中,叶片可获得充足的氧气进行光合作用;其次,SF 组中牛鞭草还形成不定根,不定根的形成促进了根系对氧气的吸收,从而促进了牛鞭草光合作用的进行。

表 3 阶段 III 不同水分处理下叶绿素含量变化(平均值±标准误)

Table 3 Chlorophyll contents of Hemarthria altissima under different treatment at the end of Phase III (Means ± SE)

| 特征 Character | 对照组(CK) Control | 表土水 淹组(SF) Soil-surface flooding | 全淹组(TF) Total flooding | 对照 干旱组(CD) Control flooding | 表土水淹- 干旱组(SFD) Soil-surface flooding-drought | 全淹干旱组(TFD) Total flooding- drought |
|--|--------------------------|---|---------------------------|-----------------------------------|---|--|
| 叶绿素 a Chlorophyll a/(mg/g) | 2.03 ± 0.13 ^a | 2.01 ± 0.09 ^a | 2.10 ± 0.12 ^a | 2.09 ± 0.06^{a} | 1.97 ± 0.06 ^a | 2.37 ± 0.14 ^a |
| 叶绿素 b Chlorophyll b/(mg/g) | 0.50 ± 0.04^{ab} | $0.49 \pm 0.02^{\rm b}$ | 0.54 ± 0.03^{ab} | 0.55 ± 0.02^{ab} | 0.53 ± 0.02^{ab} | 0.63 ± 0.04^{a} |
| 总叶绿素 Chlorophyll a+b/(mg/g) | 2.53 ± 0.17^{a} | 2.51 ± 0.11^{a} | 2.64 ± 0.15^{a} | 2.64 ± 0.08^{a} | 2.49 ± 0.07^{a} | 3.00 ± 0.18^{a} |
| 总叶绿素 a/叶绿素 b Chlorophyll a/b | 4.08 ± 0.07^{a} | 4.07 ± 0.03^{a} | 3.86 ± 0.08^{ab} | $3.80 \pm 0.06^{\rm b}$ | $3.74 \pm 0.03^{\rm b}$ | $3.81 \pm 0.05^{\rm b}$ |
| 类胡萝卜素 Carotene/(mg/g) | 0.64 ± 0.03^{a} | 0.63 ± 0.03^{a} | 0.66 ± 0.04^{a} | 0.63 ± 0.02^{a} | 0.62 ± 0.02^{a} | 0.74 ± 0.04^{a} |
| 总叶绿素/类胡萝卜素 Total chlorophyll/carotene | 3.92 ± 0.06^{a} | 3.95 ± 0.03^{a} | 3.98 ± 0.09 ^a | 4.17 ± 0.06^{a} | 4.03 ± 0.04^{a} | 4.05 ± 0.08^{a} |

不同字母表示不同处理组之间的差异显著(a=0.05)

水淹影响植物 P,的主要因素为气孔限制和非气孔限制[36]。气孔限制是由于水淹导致植物叶片气孔关

闭^[40]。有研究表明淹水 2 h 后,气孔开始关闭^[37],其关闭使植物对 CO_2 吸收能力下降,从而导致 P_n 下降^[38-39]。非气孔限制是由于水淹后,植物叶绿体或核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶活性(RuBP)下降,或电子传递、光合磷酸化等过程受阻,从而导致 P_n 下降^[36,38,40]。 G_s 与植物 P_n 和耐淹性密切相关,许多研究表明, G_s 下降使植物 CO_2 吸收量下降^[41],细胞间较低的 CO_2 浓度以及光合作用中相关酶底物浓度的减少,直接导致植物 P_n 下降^[42]。而在本研究中,第一、二阶段 SF 组 G_s 与 CK 组无显著差异(图 1B,图 2B),说明牛鞭草 P_n 下降可能是通过影响 RuBP 羧化酶活性等非气孔因素所引起的^[43]。与 SF 组不同的是,牛鞭草 TF 组 G_s 显著高于CK 组(图 1B)。其原因可能是全淹条件下,牛鞭草形成适应水淹环境的水生叶,较薄的水生叶使叶片中水分蒸腾作用加快,从而有利于多余水分的排出,维持植物正常的生长,表现出一定的耐受特性^[44]。

Farquhar 等^[45]曾提出,通过胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)两个参数可判定影响植物光合速率下降的主要原因是由气孔限制或非气孔限制引起的。若植物 P_n 和 C_i 均下降, L_s 增加,则认为气孔关闭是影响植物净光合速率下降的主要原因;若 P_n 和 L_s 下降, C_i 增加,说明非气孔限制是导致植物净光合速率下降的主要原因。在本研究中,牛鞭草 SF 和 TF 组在第一、二阶段结束后, C_i 显著高于 CK 组(图 1C,图 2C),而 L_s 显著低于 CK 组(图 1E,图 2E),由此可得出水淹导致牛鞭草 P_n 下降是由非气孔限制因素所引起的。

叶绿素 a(chla)、叶绿素 b(chlb)和类胡萝卜素(car)是植物光合作用中最主要的几种光合色素,具有吸收、传递、转化光能的作用^[46]。在水淹胁迫下,多数植物光合色素会随着淹水时间的延长显著降低,Yordanova等^[40]对大麦(barley)的研究发现,水淹 120 h 后,叶绿素含量显著低于 CK 组。光合色素降低,植物光合能力受影响,叶片出现发黄、凋落等现象^[33,47]。而在本研究中,牛鞭草 SF 组 chla、chlb、chls 与 car 与 CK 组间均无显著差异,与香蒲(*Typha latifolia*)^[48]和落羽杉(*Taxodium distichum*)^[49]的研究结果相似,表明表土水淹对牛鞭草光合作用的影响是由代谢抑制等原因造成,而不是叶绿素损伤所致。与 SF 不同的是,TF 的 chls 显著高于 CK 组,与对野古草(*Arundinella anomala* Steud.)^[50]的研究结果相似,其原因可能是在全淹条件下,牛鞭草通过提高叶绿素含量维持水下光合能力,从而在一定程度上缓解水淹对牛鞭草光合能力的影响。

3.2 干旱对牛鞭草光合特性的影响

三峡库区由于其"冬蓄夏排"的反季节水位变化,植被不仅要经历水淹胁迫,同时还要遭受干旱胁迫的影 响。同其他胁迫类似,干旱显著影响植物生理、代谢过程,如生长受限、光合能力和养分吸收下降等[50-52]。光 合作用是受水分亏缺影响的主要过程之一[53]。与水淹胁迫相同,气孔关闭也是干旱影响植物净光合速率的 主要因素之一^[54]。在干旱胁迫下,植物通过气孔关闭限制过多的水分散失以及降低细胞间 CO2的浓度,而这 种表现形式可认为是阻止植物叶水势降低以及叶片失水的有效方式^[55]。在本研究中,CD 和 SFD 组牛鞭草 P_n、G_s和 T_r均显著低于 CK 组,与 Akram 等^[56]对狗牙根(Cynodon dactylon)的研究结果相似。然而,CD 与 SFD 组两者间的 P_x、C_s、C_t和 T_c等光合指标均无显著差异(图 5),说明前期水淹并未影响牛鞭草对后期干旱胁迫 的光合生理响应,其结果与白林利等[18]对水杉(Metasequoia glyptostroboides)的研究结果相似,推测其原因可 能是 SFD 组水淹去除后,根系获得充足的氧气,为应对后期干旱胁迫,通过促进其根系快速生长(根系生长数 据未列出),提高水分传导速率,维持一定的光合速率。另外,CD 与 SFD 组的 C,和 L。与 CK 组无显著差异。 但 L。呈增长趋势,说明 CD 和 SFD 组 P。下降的部分原因是由气孔关闭所引起的。与 CD 和 SFD 不同的是, TFD 组在轻度干旱期间,清晨叶水势虽与 CD 和 SFD 组无显著差异,但其 P_n、G_s并未进一步下降,而是显著高 于 CD 和 SFD 组,且与 CK 无明显差异。其原因可能与 TFD 组全淹-干旱胁迫条件下植株的渗透调节相关,在 本试验后期对牛鞭草营养元素含量的研究发现,TFD组的叶N、K元素含量均高于CK、CD和SFD组,N是光 合作用中多种酶的组成成分,K 具有调节气孔开闭的作用,其含量的增加有利于植株提高光合同化能力和细 胞原生质的保水能力 $^{[57-58]}$ 。由此,本研究 TFD 组 P_n 和 G_s 与 CK 无显著差异,其原因是植物从全淹环境出露 后,牛鞭草可通过调节其生理过程(如衰老的淹没组织与新生叶片间的养分再分配等)^[59],促进 N、K 的吸收, 提高细胞保水和抗旱能力,从而也进一步反映出前期的水淹胁迫并未增加牛鞭草对后期干旱胁迫光合生理的 敏感性。

光合色素作为植物光合作用的重要组成成分,其含量高低在某一程度上反映了植物生长状况和光合能力的强弱^[60]。目前,多数研究表明,植物光合色素会随着干旱胁迫时间的延长或强度的增加而显著下降,光合色素的降低将导致光能转化和能量提供受限,进而影响光合作用的正常运转^[61-62]。然而,在本研究中,CD 和SFD的 chla、chlb、chls 与 CK 均无显著差异,而 TFD 组显著高于 CK 组,其原因可能是牛鞭草通过增强或维持较高的光合色素含量缓解外界干旱环境影响,或与干旱条件下牛鞭草叶片含水量减少相关,叶片含水量的减少可能是对叶面积减小有补偿作用,是植物维持正常光合速率的生理响应机制之一^[63-64]。car 不仅是光合色素,还作为一种抗氧化剂,具有清除活性氧,防止膜脂过氧化和保护叶绿体等作用^[65-66]。本研究中,CD、SFD和 TFD的 car 含量变化与 chla 相似,说明轻度干旱条件下,牛鞭草可能通过维持较高的 car 清除多余的活性氧,降低对叶绿体的损伤,从而对牛鞭草光合机构起到一定的保护作用,这也是牛鞭草对干旱胁迫的适应性表现^[55]。

耐旱性较强的植物除降低水分散失外,提高 WUE 也是应对干旱胁迫的主要方式之一。叶片水平的 WUE 不仅能反映光合作用与蒸腾作用之间的关系,也能有效反映植物对水分的利用状况^[67-68]。当植物受到水分胁迫时,WUE 高低可作为判定植物耐旱性强弱的一个有效指标^[69]。有研究表明,在干旱胁迫下,植物水分利用效率增加,较高的 WUE 有利于植物维持碳同化产物的增加,从而表现出一定的耐旱性^[70-71]。在本研究中,牛鞭草 CD 和 SFD 组 WUE 均显著高于 CK 组,说明在轻度干旱胁迫条件下,牛鞭草通过提高 WUE 以应对水分供应不足的情况,从而表现出对干旱胁迫具有一定的耐受特性^[72]。其结果与前人对大豆(Glycine max)^[73]、胡杨(Populus euphratica)^[74]的研究结果相似。另外,由本研究结果可知,牛鞭草 CD、SFD 和 TFD 三组间 WUE 均无显著差异,说明牛鞭草经历长时期水淹后,并未增加对后期干旱胁迫水分利用效率的敏感性。

3.3 复水对牛鞭草光合特性的影响

水分胁迫去除后,对耐受性较强的植物而言,其生理、代谢等过程将逐渐恢复,如气孔开放、光合速率上升和过氧化物含量下降等,但恢复的程度与物种和胁迫的时间、强度有关 $^{[41,75]}$ 。恢复能力越快的植物其胁迫耐受性越强。如王磊等 $^{[76]}$ 对小麦($Triticum\ aestivum$)的研究中,发现在干旱胁迫去除后,小麦 P_n 能快速恢复,部分品种 P_n 甚至高于 CK 组。本研究中,CD 和 SFD 组复水 30 d 后,其 P_n 、 G_s 等光合指标均与 CK 组无明显差异,表明牛鞭草能快速恢复生长及光合能力,以抵消胁迫期间的损失,从而表现出对环境的适应性 $^{[77]}$ 。

水淹胁迫期间,由于水体中较低的气体交换速率和低光照等因素,植物光合、代谢等生理过程受到显著影响^[78]。然而,当水淹胁迫去除后,植物生长及光合等生理过程也会发生一系列变化。如某些植物在水淹胁迫解除后反而出现死亡等现象^[44]。导致这种现象出现的原因可能是植物从低氧、低光照的水淹环境直接进入高氧、高光照条件的陆生环境,植物因其不适应高光高氧环境而出现光合系统受损、叶片脱水较快、活性氧含量增加等现象^[44]。本研究中,当水淹胁迫去除后,牛鞭草 TF 组在复水 3 d 后开始产生新芽,复水 30 d 后 P_n与 CK 组无明显差异,从而说明牛鞭草可能通过调整其生理过程(如电子传递过程等),适应高光高强环境^[21]。另外,牛鞭草在经历水淹和干旱胁迫后,仍具有较高的恢复能力,说明牛鞭草对水淹和干旱均具有较强的耐受性。

4 结论

研究发现,前期水淹并未对牛鞭草后期干旱胁迫的光合生理造成显著影响。牛鞭草虽在一定程度上受到水淹与干旱的影响,但仍表现出较强的耐受性及可塑性,且在复水阶段具有较强的恢复能力,因此可考虑作为库区消落带的修复植物。

参考文献 (References):

- [1] 苏维词. 三峡库区消落带的生态环境问题及其调控. 长江科学院院报, 2004, 21(2): 32-34, 41-41.
- [2] Yang F, Wang Y, Chan Z L. Perspectives on screening winter-flood-tolerant woody species in the riparian protection forests of the Three Gorges Reservoir. PLoS One, 2014, 9(9): e108725.

- [3] Naiman R J, Decamps H. The ecology of interfaces: riparian zones. Annual Review of Ecology and Systematics, 1997, 28(1): 621-658.
- [4] Peng C G, Zhang L, Qin H J, Li D H. Revegetation in the water level fluctuation zone of a reservoir: An ideal measure to reduce the input of nutrients and sediment. Ecological Engineering, 2014, 71: 574-577.
- [5] Tian R, Cao C X, Jia H C, Xu M, Xiang H B, Lei G C, Tian K, Weng J N, Cao H H. Health assessment of the water-level-fluctuation zone (WLFZ) in the Three Gorges area based on spatial information technology//Proceedings of the 2012 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium. Munich: IEEE, 2012; 7236-7239.
- [6] 郭泉水,康义,洪明,金江群,朱妮妮,聂必红,王佐庆.三峡库区消落带陆生植被对首次水陆生境变化的响应.林业科学,2013,49 (5):1-9.
- [7] 李昌晓, 钟章成. 三峡库区消落带土壤水分变化条件下池杉幼苗光合生理响应的模拟研究. 水生生物学报, 2005, 29(6): 712-716.
- [8] Mommer L, Pedersen O, Visser E J W. Acclimation of a terrestrial plant to submergence facilitates gas exchange under water. Plant, Cell & Environment, 2004, 27(10); 1281-1287.
- [9] Perata P, Armstrong W, Voesenek L A C J. Plants and flooding stress. New Phytologist, 2011, 190(2): 269-273.
- [10] Kozlowski T T, Pallardy S G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. The Botanical Review, 2002, 68(2): 270-334.
- [11] Colmer T D, Pedersen O. Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants; gas films improve CO₂ and O₂ exchange. New Phytologist, 2008, 177(4): 918-926.
- [12] 王海锋,曾波,李娅,乔普,叶小齐,罗芳丽. 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. 植物生态学报,2008,32 (5):977-984.
- [13] 靳军英,张卫华,黄建国.干旱对扁穗牛鞭草生长,营养及生理指标的影响.植物营养与肥料学报,2011,17(6):1545-1550.
- [14] 杨盛婷,黄琳凯,张新全,蒋晓梅,严海东,黄秀.干旱胁迫对扁穗牛鞭草叶片抗氧化系统及膜脂过氧化的影响. 热带作物学报,2013,34(11):2083-2089.
- [15] 李兆佳,熊高明,邓龙强,谢宗强,樊大勇.狗牙根与牛鞭草在三峡库区消落带水淹结束后的抗氧化酶活力.生态学报,2013,33(11): 3362-3369.
- [16] Luo F L, Nagel K A, Scharr H, Zeng B, Schurr U, Matsubara S. Recovery dynamics of growth, photosynthesis and carbohydrate accumulation after de-submergence; a comparison between two wetland plants showing escape and quiescence strategies. Annals of Botany, 2011, 107(1): 49-63.
- [17] 冯大兰,黄小辉,向仲怀,漆波,秦俭,耿养会.桑树在模拟三峡库区消落带干旱条件下的生长状况及土壤氮磷元素的变化.蚕业科学,2013,39(5):862-867.
- [18] 白林利,李昌晓. 水淹对水杉苗木耐旱性的影响. 林业科学, 2014, 50(11): 166-174.
- [19] Elcan J M, Pezeshki S R. Effects of flooding on susceptibility of *Taxodium distichum* L. seedlings to drought. Photosynthetica, 2002, 40(2): 177-182.
- [20] 李昌晓,钟章成.池杉幼苗对不同土壤水分水平的光合生理响应.林业科学研究,2006,19(1):54-60.
- [21] Luo F L, Nagel K A, Zeng B, Schurr U, Matsubara S. Photosynthetic acclimation is important for post-submergence recovery of photosynthesis and growth in two riparian species. Annals of Botany, 2009, 104(7): 1435-1444.
- [22] 黄小辉, 刘芸, 李佳杏, 熊兴政, 尹小华, 陈阳, 秦俭, 黄先智, 杜英武. 水分胁迫对三峡库区消落带桑树幼苗生理特性的影响. 林业科学, 2013, 48(12): 122-127.
- [23] Pezeshki S R. Root responses of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil redox conditions. Trees, 1991, 5(3); 180-186.
- [24] 谭淑端,张守君,张克荣,党海山,黎明,张全发.长期深淹对三峡库区三种草本植物的恢复生长及光合特性的影响.武汉植物学研究, 2009, 27(4): 391-396.
- [25] Yang Y H, Wu J C, Wu P. Effects of superabsorbent polymer on the physiological characteristics of wheat under drought stress and rehydration.

 African Journal of Biotechnology, 2011, 10(66): 14836-14843.
- [26] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006: 74-77.
- [27] Pezeshki S R, DeLaune R D. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. Biology, 2012, 1(2): 196-221.
- [28] Voesenek L A C J, Colmer T D, Pierik R, Millenaar F F, Peeters A J M. How plants cope with complete submergence. New Phytologist, 2006, 170(2): 213-226.
- [29] 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.
- [30] 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.
- [31] Mommer L, Pons T L, Wolters-Arts M, Venema J H, Visser E J W. Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses

- in a terrestrial species affect gas diffusion resistance and photosynthetic performance. Plant Physiology, 2005, 139(1): 497-508.
- [32] Chen H G, Qualls R G, Blank R R. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic Lepidium latifolium. Aquatic Botany, 2005, 82(4): 250-268.
- [33] Islam M A, Macdonald S E. Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. Trees, 2004, 18(1): 35-42.
- [34] 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,郭泉水,王娜. 模拟水淹对中华蚊母树生长及光合特性的影响. 林业科学, 2014, 50(9): 73-81.
- [35] Chen H G J, Zamorano M F, Ivanoff D. Effect of flooding depth on growth, biomass, photosynthesis, and chlorophyll fluorescence of *Typha domingensis*. Wetlands, 2010, 30(5): 957-965.
- [36] Pezeshki S R. Wetland plant responses to soil flooding. Environmental and Experimental Botany, 2001, 46(3); 299-312.
- [37] Jackson M B. Long-distance signalling from roots to shoots assessed; the flooding story. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(367): 175-181.
- [38] Tang Z C, Kozlowski T T. Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding. Canadian Journal of Forest Research, 1982, 12(2): 196-202.
- [39] Striker G G. Flooding stress on plants: anatomical, morphological and physiological responses. Rijeka-Croatia: Intech Open Access Publisher, 2012.
- [40] Yordanova R Y, Popova L P. Photosynthetic response of barley plants to soil flooding. Photosynthetica, 2001, 39(4): 515-520.
- [41] Verma K K, Singh M, Gupta R K, Verma C L. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence, antioxidant enzymes, and growth responses of Jatropha curcas during soil flooding. Turkish Journal of Botany, 2014, 38(1): 130-140.
- [42] Zhao H F, Zhao Y, Zhang C, Tao X, Xu X N. Growth, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence responses of two cultivars of *Salix integra* Thunb. to waterlogging stress. Journal of Agricultural Science and Technology, 2014, 16(1): 137-146.
- [43] Pierce S C, Pezeshki S R, Moore M T. Ditch plant response to variable flooding: A case study of *Leersia oryzoides* (rice cutgrass). Journal of Soil and Water Conservation, 2007, 62(4); 216-225.
- [44] 刘云峰,秦洪文,石雷,张会金,刘立安,姜闯道,王德炉.水淹对水芹叶片结构和光系统Ⅱ光抑制的影响.植物学报,2010,45(4):426-434.
- [45] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345.
- [46] Ronzhina D A, Nekrasova G F, Ppyankov V I. Comparative characterization of the pigment complex in emergent, floating and submerged leaves of hydrophytes. Russian Journal of Plant Physiology, 2004, 51(1): 21-27.
- [47] 衣英华, 樊大勇, 谢宗强, 陈芳清. 模拟淹水对枫杨和栓皮栎气体交换, 叶绿素荧光和水势的影响. 植物生态学报, 2006, 30(6): 960-968.
- [48] Li S, Pezeshki S R, Goodwin S. Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in cattail (*Typha latifolia*). Acta Oecologica, 2004, 25(1/2): 17-22.
- [49] Pezeshki S R, Pardue J H, DeLaune R D. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. Tree Physiology, 1996, 16(4): 453-458.
- [50] 罗芳丽, 王玲, 曾波, 叶小齐, 陈婷, 刘巅, 张艳红. 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.
- [51] Zhou S X, Medlyn B, Sabaté S, Sperlich D, Prentice I C. Short-term water stress impacts on stomatal, mesophyll and biochemical limitations to photosynthesis differ consistently among tree species from contrasting climates. Tree Physiology, 2014, 34(10): 1035-1046.
- [52] Akram N A, Shahbaz M, Ashraf M. Nutrient acquisition in differentially adapted populations of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. and *Cenchrus ciliaris* L. under drought stress. Pakistan Journal of Botany, 2008, 40(4): 1433-1440.
- [53] Pinheiro C, Chaves M M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(3): 869-882.
- [54] Gallé A, Haldimann P, Feller U. Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. New Phytologist, 2007, 174(4): 799-810.
- [55] Souza R P, Machado E C, Silva J A B, Lagoa A M M A, Silveira J A G. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. Environmental and Experimental Botany, 2004, 51 (1): 45-56.
- [56] Akram N A, Shahbaz M, Ashraf M. Relationship of photosynthetic capacity and proline accumulation with the growth of differently adapted populations of two potential grasses (*Cynodon dactylon* (L.) Pers. and *Cenchrus ciliaris* (L.) to drought stress. Pakistan Journal of Botany, 2007, 39(3): 777-86.
- [57] 潘瑞炽, 王小菁, 李娘辉. 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2004: 28-55.

- [58] Shukla S K, Singh K, Singh B. Biomass productivity and nutrient availability of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. growing on soils of different sodicity stress. Biomass and Bioenergy, 2011, 35(8): 3440-3447.
- [59] Mauchamp A, Blanch S, Grillas P. Effects of submergence on the growth of *Phragmites australis* seedlings. Aquatic Botany, 2001, 69(2/4): 147-164.
- [60] 何军,许兴,李树华,米海莉,张源沛,赵天成,马有明.水分胁迫对牛心朴子叶片光合色素及叶绿素荧光的影响.西北植物学报,2004,24(9):1549-1598.
- [61] 陈昕,徐宜凤,张振英.干旱胁迫下石灰花楸幼苗叶片的解剖结构和光合生理响应.西北植物学报,2012,32(1):111-116.
- [62] Zgallaï H, Steppe K, Lemeur R. Effects of different levels of water stress on leaf water potential, stomatal resistance, protein and chlorophyll content and certain anti-oxidative enzymes in tomato plants. Journal of Integrative Plant Biology, 2006, 48(6): 679-685.
- [63] 孙景宽,李田,夏江宝,董波涛.干旱胁迫对沙枣幼苗根茎叶生长及光合色素的影响.水土保持通报,2011,31(1):68-71.
- [64] 李兰芳, 包维楷, 吴宁. 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应. 生态学报, 2009, 29(10): 5406-5416.
- [65] Efeo lu B, Ekmekçi Y, Çiçek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. South African Journal of Botany, 2009, 75(1): 34-42.
- [66] Guha A, Sengupta D, Rasineni G K, Reddy A R. Non-enzymatic antioxidative defence in drought-stressed mulberry (*Morus indica L.*) genotypes. Trees, 2012, 26(3): 903-918.
- [67] Navarrete-Campos D, Bravo L A, Rubilar R A, Emhart V, Sanhueza R. Drought effects on water use efficiency, freezing tolerance and survival of Eucalyptus globulus and Eucalyptus globulus × nitens cuttings. New Forests, 2013, 44(1): 119-134.
- [68] 刘吉利,赵长星,吴娜,王月福,王铭伦.苗期干旱及复水对花生光合特性及水分利用效率的影响.中国农业科学,2011,44(3):469-476.
- [69] 曹生奎, 冯起, 司建华, 常宗强, 卓玛错, 席海洋, 苏永红. 植物叶片水分利用效率研究综述. 生态学报, 2009, 29(7): 3882-3892.
- [70] Nunes C, de Sousa Araújo S, da Silva J M, Fevereiro M P S, da Silva A B. Physiological responses of the legume model *Medicago truncatula* cv. Jemalong to water deficit. Environmental and Experimental Botany, 2008, 63(1/3): 289-296.
- [71] Swarthout D, Harper E, Judd S, Gonthier D, Shyne R, Stowe T, Bultman T. Measures of leaf-level water-use efficiency in drought stressed endophyte infected and non-infected tall fescue grasses. Environmental and Experimental Botany, 2009, 66(1): 88-93.
- [72] 王振夏,魏虹,李昌晓,吕茜,周珺,高伟,陈伟.土壤水分交替变化对湿地松幼苗光合特性的影响.西北植物学报,2012,32(5):980-987.
- [73] Earl H J. Stomatal and non-stomatal restrictions to carbon assimilation in soybean (*Glycine max*) lines differing in water use efficiency. Environmental and Experimental Botany, 2002, 48(3): 237-246.
- [74] 李志军,罗青红,伍维模,韩路.干旱胁迫对胡杨和灰叶胡杨光合作用及叶绿素荧光特性的影响.干旱区研究,2009,26(1):45-52.
- [75] Xu Z Z, Zhou G S, Shimizu H. Plant responses to drought and rewatering. Plant Signaling & Behavior, 2010, 5(6): 649-654.
- [76] 王磊, 张彤, 丁圣彦. 干旱和复水对不同倍性小麦光合生理生态的影响. 生态学报, 2008, 28(4): 1593-1600.
- [77] Wang L, Zhang T, Ding S Y. Effect of drought and rewatering on photosynthetic physioecological characteristics of soybean. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(7): 2073-2078.
- [78] Simova-Stoilova L, Demirevska K, Kingston-Smith A, Feller U. Involvement of the leaf antioxidant system in the response to soil flooding in two *Trifolium* genotypes differing in their tolerance to waterlogging. Plant Science, 2012, 183: 43-49.