

DOI: 10.5846/stxb201809071912

李瑞, 马文超, 吴科君, 陈红纯, 王婷, 周翠, 魏虹. 三峡库区消落带水位变化对落羽杉 C、N、P 生态化学计量特征的影响. 生态学报, 2020, 40(3): 976-984.

Li R, Ma W C, Wu K J, Chen H C, Wang T, Zhou C, Wei H. Effects of water-level changes in the hydro-fluctuation zone of Three Gorges Reservoir on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Taxodium distichum*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 976-984.

三峡库区消落带水位变化对落羽杉 C、N、P 生态化学计量特征的影响

李 瑞¹, 马文超^{1,2}, 吴科君¹, 陈红纯¹, 王 婷¹, 周 翠¹, 魏 虹^{1,*}

1 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

2 攀枝花市旅游局, 攀枝花 617000

摘要: 为了解落羽杉 C、N、P 生态化学计量特征对三峡库区消落带水位变化的响应, 2016 年 9 月测定重庆市忠县汝溪河消落带植被修复示范基地内种植于海拔 165 m(重度水淹组)、170 m(中度水淹组)、175 m(对照组)的落羽杉根、枝条、叶片中碳(C)、氮(N)、磷(P)元素含量以及植株生长指标, 分析水位变化对其生长和 C、N、P 生态化学计量特征的影响。结果表明: (1) 三峡库区消落带落羽杉通过降低生长速率来适应水位变化, 植株整体生长状态良好; (2) 落羽杉各器官 C 含量分配比较均衡, N 集中在叶片中, P 主要贮存在根中, 未见严重缺素现象; (3) 重度水淹组植株叶片 C 含量受到水位变化显著提高; 水位变化显著降低了中度水淹组植株根 P 含量却显著提高了其叶片 P 含量, 导致中度水淹组植株叶片 C:P 和 N:P 显著降低, 根 C:P 显著升高。研究结果表明, 三峡库区消落带落羽杉能保持器官之间合理的元素分配来保障其生长所需, 表现出对三峡库区消落带水位变化的良好适应性。

关键词: 三峡库区; 消落带; 落羽杉; 生态化学计量特征

Effects of water-level changes in the hydro-fluctuation zone of Three Gorges Reservoir on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Taxodium distichum*

LI Rui¹, MA Wenchao^{1,2}, WU Kejun¹, CHEN Hongchun¹, WANG Ting¹, ZHOU Cui¹, WEI Hong^{1,*}

1 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 Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 Panzihua Tourism Bureau, Panzihua 617000, China

Abstract: After completion of the Three Gorges Dam, its special hydrological scheduling caused the extinction of some original plants in hydro-fluctuation zone of Three Gorges Reservoir (TGR). It also led to the ecological and environmental problems including soil erosion, biodiversity loss, landslide, collapse and so on. The suitable plants selection for vegetation reconstruction is considered as one of the effective methods to solve these problems. The previous study has been proved that *Taxodium distichum* was a good choice for vegetation reconstruction in the TGR. In March 2012, we selected the section at an altitude of 165 to 175 meters above sea level. According to the hydrological characteristics of the TGR, two-year-old *T. distichum* that grew evenly at a row spacing of 1 meter multiplying 1 meter were planted in Ruxi River vegetation reconstruction demonstration base. After four years of in-situ flooding cycle, *T. distichum* showed good adaptability. In order

基金项目: 国家十三五重点研发计划(2017YFC0505305); 国家国际科技合作专项(2015DFA90900); 中央财政林业科技推广示范资金项目(20170183); 三峡后续工作库区生态与生物多样性保护专项项目(5000002013BB5200002)

收稿日期: 2018-09-07; **网络出版日期:** 2019-11-20

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

to further understand its adaptive mechanism to the water-level changes in the TGR, the leaf, branch and root samples were collected from control check (CK; 175 m ASL), moderate submergence (MS; 170 m ASL), and deep submergence (DS; 165 m ASL) in mid-September 2016 before impoundment of TGR. The contents of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in the roots, branches, and leaves were determined. The effects of water-level changes on C, N and P stoichiometry and growth were analyzed. The results showed that: (1) In the TGR, *T. distichum* reduced the growth rate to adapt water-level changes. The overall growth state of the plants was good. (2) The distribution of C content in various organs of *T. distichum* was relatively balanced. N was concentrated in the leaves and P was mainly stored in the roots. There was no serious lack of elements. (3) The water-level changes significantly increased the leaf C content of DS group plants. The water-level changes significantly reduced the root P content of the MS group plants, but significantly increased the leaf P content. Those resulted in C:P and N:P ratios of leaf in the MS group plants decreased significantly and the root C:P increased significantly. The results indicated that *T. distichum* in hydro-fluctuation zone of the TGR could maintain a reasonable elemental distribution among organs to ensure their growth needs, showing good adaptability to the water-level changes.

Key Words: Three Gorges Reservoir; hydro-fluctuation zone; *Taxodium distichum*; carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry

三峡大坝建成并正式投入使用之后,按照水库的运行模式,在每年汛期(6—9月),水库水位将降至 145 m;而在汛期后(10月开始)开始蓄水至水位 175 m。这与三峡工程修建前河流的自然水文节律相反,从而在库区形成了垂直高度差最高达 30 m、淹水时间最长达 7 个月的消落带^[1]。三峡库区消落带原生植物因不能忍受高强度的冬季淹水而大量消亡^[2-3],进而造成库区生物多样性降低、景观恶化、水土流失加剧以及坍塌滑坡频发等生态环境问题^[4-5]。为解决库区消落带上述生态问题,选择耐水淹适生植物进行植被重建被认为是最有效的方法^[6]。研究表明,落羽杉(*Taxodium distichum*)具有较好的水淹耐受性,成为库区消落带植被重建的优选物种之一^[7-11]。

国内外学者通过模拟试验对落羽杉在水淹胁迫条件下通气组织的形成与功能、能量代谢、光合作用、营养水平以及次生代谢等特征进行了研究,较好地解释了落羽杉水淹耐受的机理^[7-11]。随着近年来三峡库区消落带植被恢复实践工作的展开,基于原位淹水条件下对落羽杉的研究逐渐增多,更加丰富了落羽杉水淹耐受机理及应用实践的研究^[12-15]。C、N、P 是植物体内最基本的营养元素,植物碳水化合物、酶、核苷酸等的合成及其生化功能都与这 3 种元素密切相关^[16],而植物的各种生物化学功能间存在强耦合关系^[17]。C:N 和 C:P 能够表征植物吸收 N 和 P 元素时同化 C 的能力,N:P 可以反映土壤养分与植物营养需求之间的动态平衡^[18]。C、N、P 生态化学计量特征可以决定植物的功能^[19],并能反映植物对环境变化的适应能力^[20]。因此,在经历了多年的原位水淹周期后,落羽杉生长及 C、N、P 生态化学计量特征值得更多的关注,这将有利于进一步理解落羽杉耐水淹机理并促进其在消落带退化植被的恢复重建实践。

在三峡库区消落带,水位的周期性变化会改变水体中的光能利用率、水气交换、土壤质地和元素组成,从而影响到植物的生理、形态、生物量分配、生长速率和分布^[21]。已有研究表明,水淹强度显著影响沉水植物生长和 C、N、P 生态化学计量特征,但水淹深度对植物 C、N、P 生态化学计量特征的影响远远弱于植物物种特性和器官诱导的效应^[21-23]。水淹导致土壤中 N、P 可利用性和植物的 N、P 含量之间的关系变弱,水淹下植物根系的能量代谢受阻会限制根系对营养元素的主动吸收,从而导致植物根系对 N、P 的吸收受到抑制^[24-26]。水淹对植物根系生长和营养元素吸收的抑制,将影响到植株 C、N、P 生态化学计量特征^[27-28]。C 含量与光合作用相关,水淹对沉水植物的 C 含量的影响不一,其主要取决于物种特性。在深度水淹条件下,沉水植物倾向于向枝条分配更多生物量,通过增加茎高度和特定叶面积来增强光捕获,从而导致茎 N 和 P 降低,C:N 和 C:P 增加^[22,27-28]。三峡库区消落带高强度冬季水淹如何影响落羽杉的生长以及 C、N、P 生态化学计量特征?落

羽杉 C、N、P 生态化计量特征是否能较好地反映该物种通过调整养分分配策略应对库区水淹?

对于三峡库区消落带重建植被而言,退水落干期是植物积蓄能量并应对下一次水淹胁迫的重要时期。本研究于 2016 年 9 月中旬库区新一轮冬季蓄水前展开,以了解退水落干期落羽杉 C、N、P 生态化学计量特征,以期进一步解释其适应三峡库区周期性水位变化的适应机制,为消落带植被修复和管理提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 实验设计

研究区域属亚热带东南季风区山地气候,全年 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 年积温 5787°C ,年均温 18.2°C ,无霜期 341 d,日照时数 1327.5 h,日照率 29%,太阳总辐射能 $83.7\times 4.18\text{ kJ}/\text{cm}^2$,年降雨量 1200 mm,相对湿度 80%。

根据三峡水库水文调度特点及前期对耐淹植物模拟试验研究结果,2011 年于重庆市忠县建立三峡库区消落带植被修复示范基地。示范基地位于长江一级支流汝溪河流域忠县共和村($107^{\circ}32'—108^{\circ}14'\text{E}$, $30^{\circ}03'—30^{\circ}35'\text{N}$),原为废弃梯田,面积 13.3 hm^2 。2012 年 3 月在 145—175 m 海拔区域内种植了狗牙根(*Cynodon dactylon*)、牛鞭草(*Hemarthria altissima*)、秋华柳(*Salix variegata*)、落羽杉(*Taxodium distichum*)、池杉(*Taxodium ascendens*)等耐水淹物种。其中 2 年生落羽杉种植在海拔 165—175 m,株行距为 1 m。种植后记录了落羽杉初始生长指标并标记,用于后续动态监测。

根据冬季水淹强度的差异,将植被修复示范基地内种植的落羽杉划分为 3 个样带,设为 3 个处理:对照(海拔 175 m,每年经历水淹最大深度约为 0.1 m,时间约为 5 d 的水淹)、中度水淹(海拔 170 m,每年经历最大水淹深度约为 5 m,时间约为 130 d 的水淹)、重度水淹(海拔 165 m,每年经历最大水淹深度约为 10 m,时间约 200 d 的水淹)。

1.2 采样时间及方法

2016 年 9 月 15 日进行原位取样,在每个海拔采用高枝剪于树冠中上层东南西北 4 个方位采集落羽杉枝条和成熟叶片,枝条和叶片分别混合均匀,用自封袋封装;用根钻以植株基部为圆心,0.5 m 半径等距离钻取植株根样(直径 2—5 mm),混合装于自封袋;每个处理各选择长势基本一致且有代表性的 5 株植物作为重复。将样品冷藏运输至实验室,用自来水和去离子水清洗干净,置于烘箱, 105°C 杀青 5 min 后, 80°C 烘干至恒重,植物粉碎过 100 目筛,封装待测。

采样的同时,用高度测量杆测量落羽杉的树高;用卷尺测量植株冠幅,东西最长冠幅 \times 南北最长冠幅计算冠幅面积;用游标卡尺测量植株胸径。

1.3 元素含量测定

采用 Vario ELcube CHNOS 元素分析仪(Elementar,德国)进行全 C 和 N 含量测定;将待测样品用 Speed Wave MWS-4 微波消解仪(Berghof,德国)消解,用 ICAP6000 电感耦合等离子体发射光谱仪(Thermo,美国)测定全量 P 含量。

1.4 数据分析

本研究采用统计分析软件 SPSS 22.0 进行数据处理,用配对样本 *T* 检验的方法(Paired sample *T* test)比较各处理在种植初期和种植 4 a 后的生长差异;用单因素方差分析法(One-way ANOVA)分析水位变化对落羽杉生长状况的影响,并用 Turkey 法进行多重比较;用双因素重复测量方差分析法(Two-way Repeated Data ANOVA)分析水位变化、不同器官及其交互效应对落羽杉 C、N、P 生态化学计量特征的影响;用 Pearson 相关系数法评价落羽杉 C、N、P 及生长指标间的相关性。采用 Origin 8.5 作图。

2 结果与分析

2.1 水位变化对落羽杉生长状况的影响

由于已经历了 4 a 不同强度的周期性冬季水淹,3 个水淹处理组的植株生长状况表现出一定差异。冬季

水淹在一定程度上抑制了植株的生长。随着水淹深度和水淹时间的增加,水淹处理组植株株高、胸径及冠幅均明显降低(图 1)。

但与种植初期相比,落羽杉在三峡库区消落带生长 4 a 后,不同强度水淹处理的植株株高、胸径以及冠幅面积均有极显著增加($P<0.01$),表现出了对消落带生境良好的适应和生长状态。其中,中度水淹组落羽杉植株的株高、胸径及冠幅面积分别比种植初期增加了 3.5 倍、6.7 倍及 7.5 倍;重度水淹组落羽杉植株的株高、胸径及冠幅面积则分别比种植初期增加了 2.0 倍、5.7 倍及 6.1 倍(图 1)。

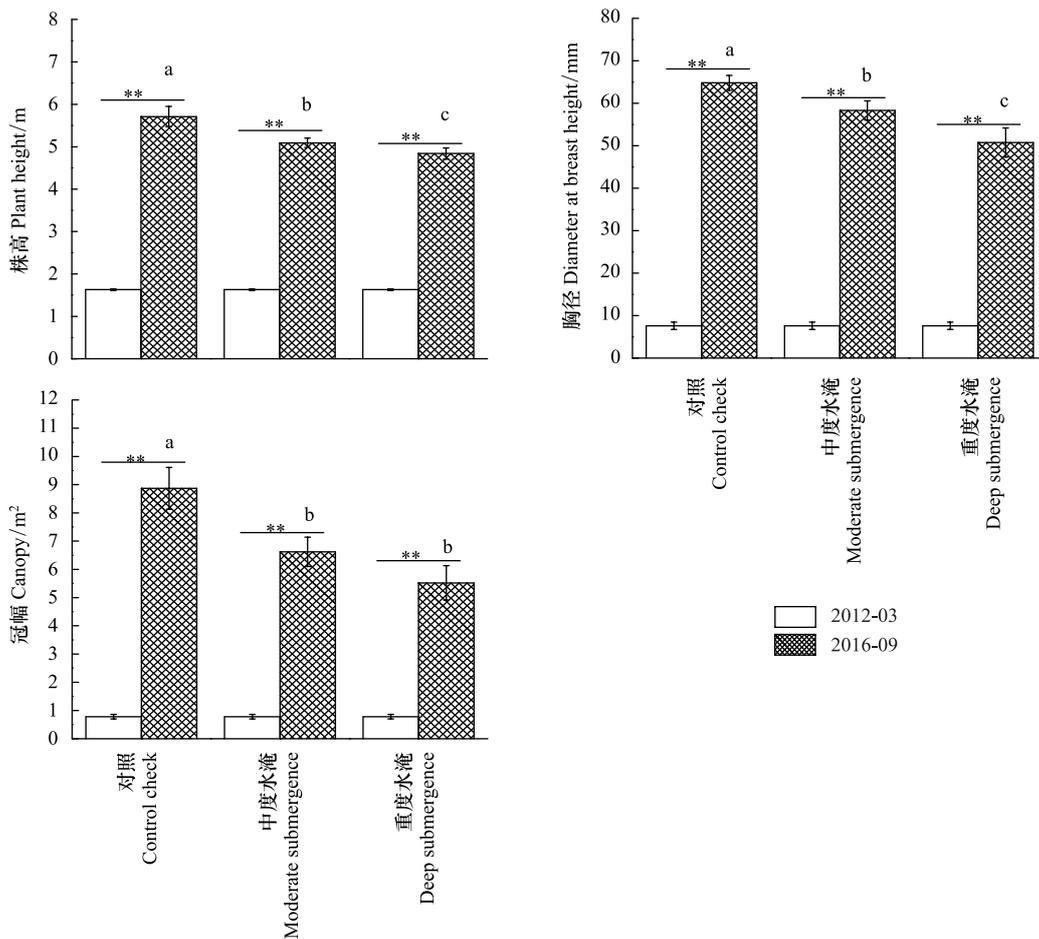


图 1 不同强度水淹处理的落羽杉植株生长状况

Fig.1 The growth situations of *T. distichum* of different submergence intensity treatments

图中数值为平均值±标准误($n=5$);不同小写字母分别表示种植 4 a 后不同处理间有显著差异($P<0.05$), * * 表示各处理在种植初期和 4 a 后有极显著差异($P<0.01$)

2.2 水位变化对落羽杉 C、N、P 生态化学计量特征的影响

从双因素重复测量的分析结果(表 1)可知,水位变化对落羽杉 C 含量和 N:P 产生了极显著影响($P<0.01$),显著影响了 P 含量、C:P($P<0.05$),不同器官对元素含量以及生态计量比均产生极显著影响($P<0.001$),二者交互作用对植株的 C 含量以及 C:N 产生极显著影响($P<0.001$)。

图 2 为不同水淹处理组落羽杉各器官 C、N、P 生态化学计量特征。双因素重复测量分析的结果表明,重度水淹组植株叶片 C 含量显著高于对照组和中度水淹组($P<0.05$),且对照组与中度水淹组无显著性差异($P>0.05$);各处理植株根和叶 N 含量无显著性差异($P>0.05$);中度水淹组植株根 P 含量以及叶片 C:P 和 N:P 显著大于其他两组,而其叶片 P 含量以及根 C:P 显著小于其他两组($P<0.05$)。

由表 2 双因素重复测量分析结果可知,对照组植株各器官间 C 含量无显著性差异,中度水淹植株根 C 含

量显著大于枝和叶,重度水淹组植株叶 C 含量大于根和枝。虽然各器官间 C 含量有所差异,但不同处理植株根枝叶碳含量比值接近 1:1:1。N 元素主要储存在叶片中,根的 N 含量次之,枝条中最低,各处理组根枝叶 N 含量比值相似。中度水淹组植株叶的 P 含量占比较其他两组有所增加,其他两个处理组植株根枝叶 P 含量比值接近。各处理落羽杉各器官的 C:N 从大到小依次为枝>根>叶;除中度水淹组植株叶的 C:P 与根无显著性差异外,C:P 和 N:P 在各器官中的从大到小的顺序为枝>叶>根。

表 1 水位变化和器官对落羽杉 C、N、P 生态化学计量特征影响

Table 1 Effects of water-level change and different organs on carbon, nitrogen and phosphorus Stoichiometry in different organs of *T. distichum*

变异来源 Source of variation	碳含量 Carbon content	氮含量 Nitrogen content	磷含量 Phosphorus content	碳氮比 C:N ratio	碳磷比 C:P ratio	氮磷比 N:P ratio
水位变化 Water-level changes	0.004 **	0.281	0.012 *	0.0226	0.040 *	0.004 **
器官 Organs	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***
水位变化×器官 Water-level changes×organs	0.000 ***	0.298	0.000 ***	0.071	0.296	0.060

*** 表示在 0.001 水平下显著, ** 表示在 0.01 水平下显著, * 表示在 0.05 水平下显著

表 2 不同强度水淹处理落羽杉各器官 C、N、P 生态化学计量特征

Table 2 C, N and P stoichiometry in different organs of *T. distichum* under different submergence treatments

C、N、P 生态化学计量特征 Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry	处理 Treatment	根 Root	枝 Branch	叶 Leaf	根:枝:叶 Ratio
碳含量 Carbon content/(mg/g)	对照组	479.28±2.68a	470.54±2.34a	476.00±1.72a	1:0.98:0.99
	中度水淹组	486.78±1.83a	474.92±2.14b	468.08±2.04b	1:0.98:0.96
	重度水淹组	481.00±3.03b	474.92±1.33b	494.46±4.20a	1:0.99:1.03
氮含量 Nitrogen content/(mg/g)	对照组	6.66±0.31b	4.04±0.21c	17.44±0.89a	1:0.61:2.62
	中度水淹组	6.38±0.63b	4.00±0.31c	15.89±0.97a	1:0.63:2.49
	重度水淹组	6.42±0.53b	5.12±0.36b	17.92±0.82a	1:0.80:2.79
磷含量 Phosphorus content/(mg/g)	对照组	2.47±0.05a	0.30±0.01b	1.47±0.20c	1:0.12:0.60
	中度水淹组	2.20±0.06a	0.32±0.04b	2.30±0.12a	1:0.15:1.05
	重度水淹组	2.55±0.09a	0.34±0.01c	1.54±0.16b	1:0.13:0.60
碳氮比 C:N ratio	对照组	72.79±3.35b	117.44±6.00a	27.71±1.46c	1:1.62:0.38
	中度水淹组	79.52±7.79b	122.34±10.47a	29.85±1.63c	1:1.54:0.38
	重度水淹组	77.13±7.12b	94.46±6.17a	27.86±1.39c	1:1.22:0.36
碳磷比 C:P ratio	对照组	194.05±4.99c	1575.66±75.97a	349.95±44.81b	1:8.12:1.80
	中度水淹组	221.64±6.50b	1560.78±171.92a	205.74±10.21b	1:7.04:0.93
	重度水淹组	181.91±7.32c	1389.29±112.50a	325.60±32.60b	1:7.64:1.79
氮磷比 N:P ratio	对照组	2.69±0.11b	13.46±0.64a	12.91±2.03a	1:5.00:4.80
	中度水淹组	2.88±0.25c	13.11±1.74a	7.64±1.25b	1:4.55:2.65
	重度水淹组	2.54±0.25b	14.90±0.86a	12.07±1.10a	1:5.87:4.75

表中数值为平均值±标准误(n=5);同行不同小写字母表示相同处理条件下不同器官之间差异显著(P<0.05)

2.3 落羽杉 C、N、P 及生长指标相关性分析

相关性分析结果表明:落羽杉各生长指标间存在极显著正相关关系;根、枝条和叶片 C 含量之间呈极显著正相关,而三者分别与其生长指标呈现极显著负相关关系;根 N 含量与枝条以及叶 C 含量呈显著负相关关系;叶 N 含量与冠幅和胸径呈显著负相关关系。

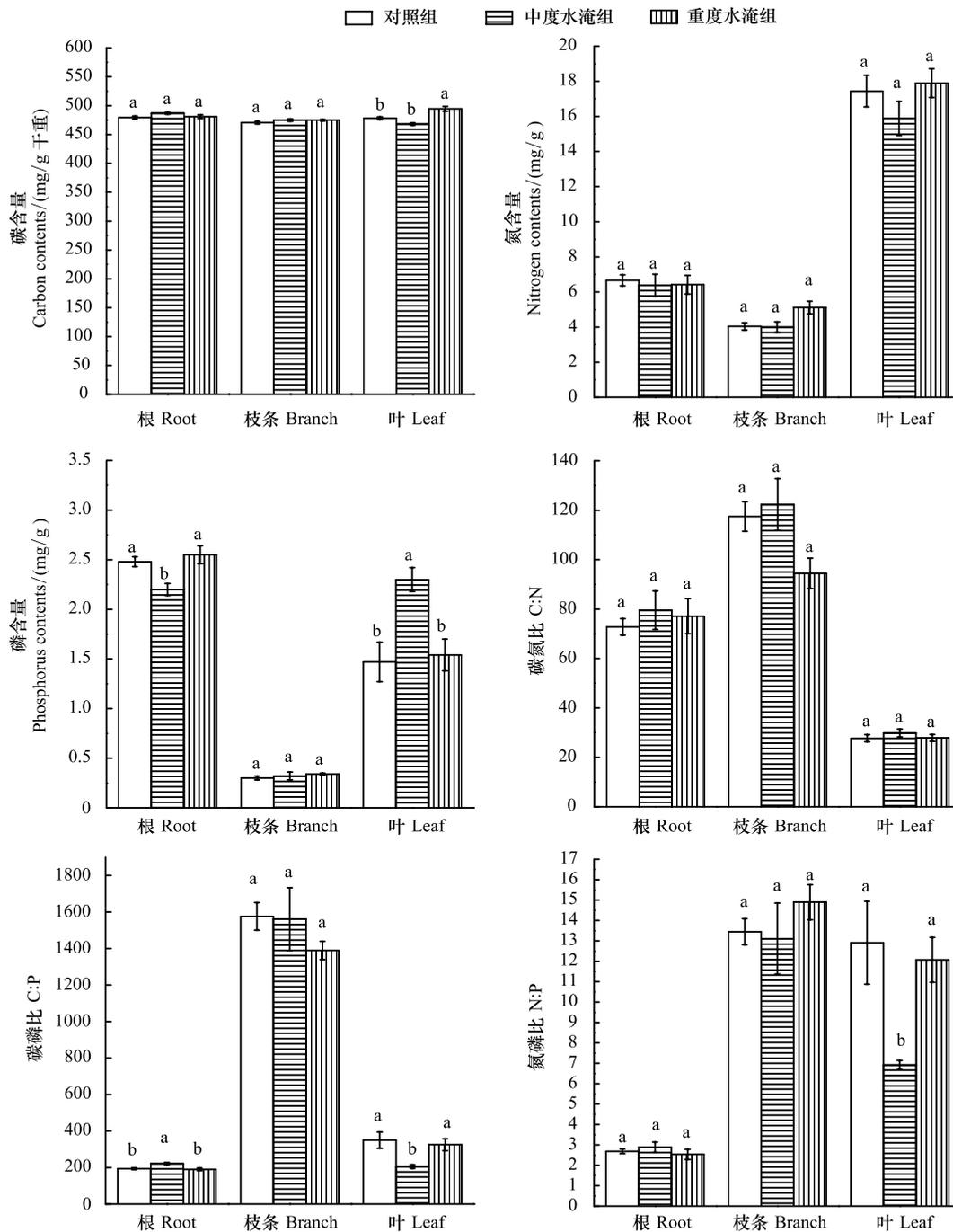


图 2 不同强度水淹处理的落羽杉各器官 C、N、P 生态化学计量特征

Fig.2 Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in different organs of *T. distichum* of different submergence treatments

图中数值为平均数±标准误($n=5$),根据 Tukey 检验,不同小写字母表示不同处理间有显著性差异, $P<0.05$

3 讨论

本研究结果表明,各海拔落羽杉叶片的 C 含量高于全球陆生植物叶片 C 含量 464 mg/g ^[29],植株根、枝、叶的 C 含量与生长指标极显著负相关,因为 C 是叶的光合作用主要产物,而植物的光合作用和 C 积累对植物的新陈代谢和生长有抑制作用^[30]。随着水淹强度的增加,落羽杉的株高、胸径和冠幅均显著降低。这表明该物种可能采取减少茎和枝条生物量分配,来积极应对三峡库区消落带的水位变化。叶片 N 含量在 15.9—

17.9 g/kg,即为干质量的 1.6%—1.8%,处于植物 N 含量正常水平(0.3%—5%)^[31]。植株叶 P 含量仍维持 1.47—2.30 g/kg 之间,与汪贵斌的研究结果相似^[32]。落羽杉各器官中的 N 含量与 P 含量均无显著相关性,与干旱胁迫条件下对地榆和杨树的研究结果相似^[33-34],这说明水分的变化可能导致 N 和 P 呈现不同的变化规律。N、P 是植物生长的主要限制元素,叶片 N:P 的比例可以反映土壤养分与植物营养需求之间的动态平衡^[35]。当植物叶片 N:P<14 时植物的生长主要受 N 限制;当 N:P>16 时,植物的生长主要受 P 限制;当 14<N:P<16 时,植物的生长受 N 和 P 的共同限制^[36]。不同强度水淹处理的落羽杉叶片 N:P 均值小于 14,但植株 N 和 P 浓度都较高,表明 N 和 P 都不是植物生长和营养的限制因素^[37-38]。从化学计量的角度来看,当光合组织中的 N 和 P 浓度都很高时,较低的 N:P 比率表明落羽杉对环境变化具有良好的适应性^[38]。

表 3 落羽杉 C、N、P 及生长指标相关性分析

Table 3 Correlation of C, N, P and growth indexes of *T. distichum*

	叶磷含量 Phosphorus in leaf	枝条 磷含量 Phosphorus in branch	根磷 含量 Phosphorus in root	叶氮 含量 Nitrogen in leaf	枝条氮 含量 Nitrogen in branch	根氮 含量 Nitrogen in root	叶碳 含量 Carbon in leaf	枝条碳 含量 Carbon in branch	根碳 含量 Carbon in root	胸径 Breast diameter	冠幅 Canopy
枝条磷含量 Phosphorus in branch	0.205										
根磷含量 Phosphorus in root	-0.436	0.322									
叶氮含量 Nitrogen in leaf	-0.398	-0.015	0.092								
枝条氮含量 Nitrogen in branch	-0.086	0.008	0.166	0.108							
根氮含量 Nitrogen in root	-0.319	-0.360	0.074	-0.016	-0.420						
叶碳含量 Carbon in leaf	0.424	0.277	-0.212	0.385	0.365	-0.570 *					
枝条碳含量 Carbon in branch	0.443	0.337	-0.169	0.347	0.388	-0.588 *	0.989 **				
根碳含量 Carbon in root	0.243	0.226	-0.061	0.309	0.317	-0.336	0.899 **	0.887 **			
胸径 Breast diameter	0.074	-0.215	-0.194	-0.597 *	-0.435	0.353	-0.789 **	-0.786 **	-0.857 **		
冠幅面积 Canopy	-0.314	-0.260	-0.118	-0.560 *	-0.285	0.319	-0.786 **	-0.764 **	-0.669 **	0.857 **	
株高 Plant height	-0.139	-0.435	-0.066	-0.501	-0.259	0.463	-0.906 **	-0.906 **	-0.851 **	0.850 **	0.669 **

前期研究结果显示水位变化对落羽杉的净光合速率产生了显著影响,并且水位变化是影响落羽杉 N 和 P 含量的主导因素,土壤异质性的影响不明显^[12-13,15]。植物叶作为光合产物的临时储存场所,其 C 含量与植株净光合速率息息相关。随着水淹强度的增大,落羽杉叶片 C 含量先降低再升高,且重度水淹组植株叶 C 含量显著大于其他两组。叶片 C 含量高意味着光合速率低,生长速率慢,对胁迫环境防御能力增强,有助于落羽杉适应三峡库区消落带水位变化^[39]。本研究中各处理植株枝和根 C 含量也有变化,但 C 含量在各器官的分配比均接近 1:1:1,说明 C 在落羽杉各器官中的分配比较均衡。

在一定范围内,植物净光合速率与叶片 N 含量成正比,叶片较高的 N 含量保证了植株生长所需要的碳水化合物合成^[40-41]。叶片是各处理落羽杉植株在生长季 N 元素的最主要的储存部位^[12],叶的 C:N 也较低,不同器官间 N 含量差异显著,但水位变化对落羽杉根、枝和叶的 N 含量无显著性影响。这表明水淹组落羽杉叶 N 含量可以维持在对照水平,从而正常地进行光合作用,为即将到来的冬季水淹储备能量。本研究根系样品的直径为 2—5 mm,属于木本植物的细根^[42]。与地上部分相比,落羽杉细根中存储了更多的 P 元素,可为满足落羽杉快速生长所需的蛋白质合成提供原料^[43],有利于消落带退化态系统的恢复和重建^[44]。不同于水位

变化对落羽杉 N 的影响,水位变化显著降低了中度水淹组植株根 P 含量同时显著提高了其叶 P 含量,从而引起中度水淹组落羽杉根系 C:P 显著升高、叶片 C:N 和 C:P 显著降低。这可能是因为植株叶和根的生长速率发生了改变,C:P、N:P 的升高表明生长速率有所降低,降低则证明器官生长旺盛^[45]。植物叶片 N、P 含量高,意味着其光合速率较高,生长速率快,对资源的竞争能力强^[39,46]。植物叶片的 C:N 和 C:P 能够表征植物吸收 N、P 并同化 C 的能力,本研究中落羽杉叶的 C:N 要大于全球平均水平,除中度水淹植株叶的 C:P 略低于全球水平外,其余处理均高于全球平均水平^[47]。落羽杉根的 C:P 和 N:P 较其他器官也较低;枝条的 C、N、P 生态化学计量比显著大于根和叶片。这是落羽杉由各器官的生理特性所决定的。由于落羽杉采取降低生长速率的方式适应消落带水位变化,因此枝条的 C、N、P 生态计量比在水位变动下保持稳定。

4 结论

本研究表明,三峡库区消落带对落羽杉各器官的协变性产生了影响,从而导致植株各器官同一元素含量受到水位变化的影响不一致。落羽杉在确保植株不缺素的前提下,采取降低生长速率、均衡各器官的 C 元素、保持叶 N 含量以及将 P 元素储存在根中的方式来适应三峡库区消落带水位变化。

参考文献 (References):

- [1] 吕明权, 吴胜军, 陈春娣, 姜毅, 温兆飞, 陈吉龙, 王雨, 王小晓, 黄平. 三峡消落带生态系统研究文献计量分析. 生态学报, 2015, 35 (11): 3504-3518.
- [2] 樊大勇, 熊高明, 张爱英, 刘曦, 谢宗强, 李兆佳. 三峡库区水位调度对消落带生态修复中物种筛选实践的影响. 植物生态学报, 2015, 39(4): 416-432.
- [3] 张爱英, 熊高明, 樊大勇, 杨丹, 谢宗强. 三峡水库蓄水对长江干流河岸植物组成的影响. 长江流域资源与环境, 2018, 27(1): 145-156.
- [4] 张爱英, 熊高明, 樊大勇, 谢宗强. 三峡水库运行对淹没区及消落带植物多样性的影响. 生态学杂志, 2016, 35(9): 2505-2518.
- [5] 周明涛, 杨平, 许文年, 肖海. 三峡库区消落带植物治理措施. 中国水土保持科学, 2012, 10(4): 90-94.
- [6] 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.
- [7] 汪贵斌, 曹福亮, 张晓燕, 张往祥. 涝渍胁迫对不同树种生长和能量代谢酶活性的影响. 应用生态学报, 2010, 21(3): 590-596.
- [8] 李昌晓, 钟章成, 刘芸. 模拟三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉幼苗光合特性的影响. 生态学报, 2005, 25(8): 1953-1959.
- [9] 汪贵斌, 曹福亮. 不同土壤水分含量下落羽杉根、茎、叶营养水平的差异. 林业科学研究, 2004, 17(2): 213-219.
- [10] 李昌晓, 钟章成. 三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉 (*Taxodium distichum*) 幼苗根部次生代谢物含量及根生物量的影响. 生态学报, 2007, 27(11): 4394-4402.
- [11] Wang G B, Cao F L. Formation and function of aerenchyma in baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Rich.) and Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum* (L.) Roxb.) under flooding. South African Journal of Botany, 2012, 81: 71-78.
- [12] 马文超, 刘媛, 周翠, 王婷, 魏虹. 水位变化对三峡库区消落带落羽杉营养特征的影响. 生态学报, 2017, 37(4): 1128-1136.
- [13] Wang C Y, Li C X, Wei H, Xie Y Z, Han W J. Effects of long-term periodic submergence on photosynthesis and growth of *Taxodium distichum* and *Taxodium ascendens* saplings in the hydro-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir of China. PLoS One, 2016, 11(9): e0162867.
- [14] Li B, Du C L, Yuan X Z, Willison J H M, Xiao H Y. Suitability of *Taxodium distichum* for afforesting the Littoral Zone of the Three Gorges Reservoir. PLoS One, 2016, 11(1): e0146664.
- [15] 贺燕燕, 王朝英, 袁中勋, 李晓雪, 杨文航, 宋虹, 李昌晓. 三峡库区消落带不同水淹强度下池杉与落羽杉的光合生理特性. 生态学报, 2018, 38(8): 2722-2731.
- [16] van de Waal D B, Verschoor A M, Verspagen J M H, van Donk E, Huisman J. Climate-driven changes in the ecological stoichiometry of aquatic ecosystems. Frontiers in Ecology and the Environment, 2010, 8(3): 145-152.
- [17] Abdala-Roberts L, Covelo F, Parra-Tabla V, Terán J C B M Y, Mooney K A, Moreira X. Intra-specific latitudinal clines in leaf carbon, nitrogen, and phosphorus and their underlying abiotic correlates in *Ruellia nudiflora*. Scientific Reports, 2018, 8: 596.
- [18] Rong Q Q, Liu J T, Cai Y P, Lu Z H, Zhao Z Z, Yue W C, Xia J B. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Tamarix chinensis* Lour. in the Laizhou Bay coastal wetland, China. Ecological Engineering, 2015, 76: 57-65.
- [19] Ai Z M, He L R, Xin Q, Yang T, Liu G B, Xue S. Slope aspect affects the non-structural carbohydrates and C:N:P stoichiometry of *Artemisia sacrorum* on the Loess Plateau in China. CATENA, 2017, 152: 9-17.
- [20] Niklas K J, Owens T, Reich P B, Cobb E D. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. Ecology Letters, 2005, 8

- (6): 636-642.
- [21] Li W, Cao T, Ni L Y, Zhu G R, Zhang X L, Fu H, Song X, Xie P. Size-dependent C, N and P stoichiometry of three submersed macrophytes along water depth gradients. *Environmental Earth Sciences*, 2015, 74(5): 3733-3738.
- [22] Su H J, Wu Y, Xie P, Chen J, Cao T, Xia W L. Effects of taxonomy, sediment, and water column on C:N:P stoichiometry of submerged macrophytes in Yangtze floodplain shallow lakes, China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(22): 22577-22585.
- [23] Li W, Cao T, Ni L Y, Zhang X L, Zhu G R, Xie P. Effects of water depth on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of five submersed macrophytes in an *in situ* experiment. *Ecological Engineering*, 2013, 61: 358-365.
- [24] Madsen T V, Cedergreen N. Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. *Freshwater Biology*, 2002, 47(2): 283-291.
- [25] Cao T, Ni L Y, Xie P, Xu J, Zhang M. Effects of moderate ammonium enrichment on three submersed macrophytes under contrasting light availability. *Freshwater Biology*, 2011, 56(8): 1620-1629.
- [26] Güsewell S, Koerselman W. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2002, 5(1): 37-61.
- [27] Fu H, Yuan G X, Cao T, Ni L Y, Zhang M, Wang S R. An alternative mechanism for shade adaptation; implication of allometric responses of three submersed macrophytes to water depth. *Ecological Research*, 2012, 27(6): 1087-1094.
- [28] 苏豪杰, 吴耀, 夏午来, 谢平, 曹特. 长江中下游湖泊群落水平下沉水植物碳、氮、磷化学计量特征及其影响因素. *湖泊科学*, 2017, 29(2): 430-438.
- [29] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [30] 苏凯文, 陈路红, 郑伟, 潘瑶, 尹华军, 巩合德. 云南杨梅碳、氮、磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2017, 41(1): 136-146.
- [31] 陆景陵. *植物营养学(上册)(第二版)*. 北京: 中国农业大学出版社, 2003: 1-3.
- [32] 汪贵斌, 曹福亮. 盐分和水分胁迫对落羽杉幼苗的生长量及营养元素含量的影响. *林业科学*, 2004, 40(6): 56-62.
- [33] 王凯, 沈潮, 孙冰, 王潇楠, 魏东, 吕林有. 干旱胁迫对科尔沁沙地榆树幼苗 C、N、P 化学计量特征的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2286-2294.
- [34] 王凯, 李依杭, 姜涛, 姚宏佳, 詹舒婷. 干旱胁迫对杨树幼苗氮磷化学计量特征及分配格局的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3116-3122.
- [35] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [36] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 1-67.
- [37] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [38] Hu M J, Peñuelas J, Sardans J, Sun Z G, Wilson B J, Huang J F, Zhu Q L, Tong C. Stoichiometry patterns of plant organ N and P in coastal herbaceous wetlands along the East China Sea: implications for biogeochemical niche. *Plant and Soil*, 2018, 431(1/2): 273-288.
- [39] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [40] Reich P B, Tjoelker M G, Pregitzer K S, Wright I J, Oleksyn J, Machado J L. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecology Letters*, 2008, 11(8): 793-801.
- [41] Zhang H, Wang J N, Wang J Y, Guo Z W, Wang G G, Zeng D H, Wu T G. Tree stoichiometry and nutrient resorption along a chronosequence of *Metasequoia glyptostroboides* forests in coastal China. *Forest Ecology and Management*, 2018, 430: 445-450.
- [42] Fogel R. Root turnover and productivity of coniferous forests. *Plant and Soil*, 1983, 71(1/3): 75-85.
- [43] 陈安娜, 王光军, 陈婵, 李淑英, 李维佳. 亚热带不同林龄杉木林叶-根-土氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2018, 38(11): 4027-4036.
- [44] 刘苑秋, 罗良兴, 刘亮英, 杨家林, 夏晓兰. 退化红壤重建森林初期细根特征及其作用机理研究. *应用生态学报*, 2005, 16(9): 1735-1739.
- [45] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191.
- [46] Shipley B, Lechowicz M J, Wright I, Reich P B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 2006, 87(3): 535-541.
- [47] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L W. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.