

DOI: 10.5846/stxb202007041736

马凡强, 简尊吉, 郭泉水, 秦爱丽, 梁洪海, 杨永明. 长期水陆周期性变化条件下香根草形态性状和生物量分配的可塑性. 生态学报, 2023, 43(2): 672-680.

Ma F Q, Jian Z J, Guo Q S, Qin A L, Liang H H, Yang Y M. Plasticity in phenotype and biomass allocation of *Vetiveria zizanioides* under long-term alternate flooding and drying. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(2): 672-680.

长期水陆周期性变化条件下香根草形态性状和生物量分配的可塑性

马凡强¹, 简尊吉¹, 郭泉水^{1,*}, 秦爱丽¹, 梁洪海², 杨永明²

¹ 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

² 重庆市巫山县林业局, 重庆 404700

摘要: 香根草是能够长期适应三峡水库消落带生境的少数物种之一。虽然国内对香根草的引种栽培和研究已有几十年的历史, 但是对香根草在三峡库区消落带长期水陆周期性变化条件下的生态适应对策还知之甚少。为此, 以 2008 年在三峡水库巫山段消落带建立的香根草引种栽培试验示范基地为研究平台, 在 2016 年对海拔 166—169 m、169—172 m 和 172—175 m 区段的香根草的形态性状、生物量及其分配特征进行了研究。结果表明: (1) 海拔 166—169 m 香根草的分蘖株数、平均株高、节间数量、节间长度、叶片数/分蘖株、叶片数/丛、叶片长等各指标值均低于海拔 169—172 m 和海拔 172—175 m, 海拔 166—169 m 与其它海拔区段的节间数量差异显著 ($P < 0.05$); (2) 海拔 166—169 m 香根草的根系数量最少, 但根系长度最长; (3) 海拔 166—169 m 无节间的香根草株数最多, 且与海拔 172—175 m 和海拔 169—172 m 差异显著 ($P < 0.05$); (4) 不同海拔区段香根草的总生物量大小表现为海拔 172—175 m > 海拔 169—172 m > 海拔 166—169 m, 且海拔 166—169 m 与海拔 172—175 m 差异显著。海拔 166—169 m 的地下生物量/地上生物量以及茎生物量/叶生物量的比值最小; (5) 香根草地上部分的叶、绿茎、枯茎生物量以及地下部分不同土层的根系生物量大小均表现为海拔 172—175 m > 海拔 169—172 m > 海拔 166—169 m。香根草栽培区不同海拔区段的土壤理化性质总体上不存在显著差异。不同海拔区段香根草生长上的差别主要是受到水淹和水淹过后陆地干旱环境的影响。降低植株高度, 控制植株构件大小, 缩减生物量, 有利于减少低海拔区段香根草在水淹期间的能量消耗; 减少根系数量, 延长根系长度, 有利于拓展和增强香根草在陆地环境生活期间中吸收养分和水分的空间范围和能力; 低海拔区段的香根草把生物量更多地分配给地上部分, 尤其是叶片, 这有利于光合生产, 积累碳水化合物, 为香根草再次遭受水淹和水淹过后恢复期内的快速生长奠定物质基础和能量储备。香根草的这些生存适应对策, 是其能够在三峡水库消落带长期生存的重要机制。

关键词: 三峡水库; 消落带; 海拔; 香根草; 形态性状; 生物量分配; 可塑性

Plasticity in phenotype and biomass allocation of *Vetiveria zizanioides* under long-term alternate flooding and drying

MA Fanqiang¹, JIAN Zunji¹, GUO Quanshui^{1,*}, QIN Aili¹, LIANG Honghai², YANG Yongming²

¹ Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

² Wushan Bureau of Forestry of Chongqing, Chongqing 404700, China

Abstract: *Vetiveria zizanioides* (hereafter vetiver) is one of the few species that survived in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. Although the introduction, cultivation, and research of vetiver in China has a history of decades, little is known about the adaptive strategies of vetiver that under the conditions of long-term flooding and drying

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划项目 (2015BAD07B040301)

收稿日期: 2020-07-04; 网络出版日期: 2022-09-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guoqs@caf.ac.cn

periodic changes. Therefore, the plasticity in phenotype and biomass allocation of vetiver planted in altitude zones of 166—169 m, 169—172 m and 172—175 m above sea level in the water-level fluctuation zone of the Wushan section of the Three Gorges Reservoir in 2008 were studied in 2016. The results showed that: (1) the morphological traits (e.g., number of tillers, average plant height, number of internodes, length of internodes, number of leaves per tiller, number of leaves per bush and length of leaves) of vetiver in altitude zone of 166—169 m were all lower than those in altitude zones of 172—175 m and 169—172 m. The number of internodes in altitude zone of 166—169 m was significantly different ($P<0.05$) from those in other two altitude zones (169—172 m and 172—175 m). (2) Compared with other two altitude zones, the number of roots in altitude zone of 166—169 m was the least while the length of roots was the longest. (3) The number of tillers without internodes in altitude zone of 166—169 m was the most, and the difference was significant with those of other two altitude zones ($P<0.05$). (4) The total biomass of vetiver in altitude zone of 172—175 m was the largest, followed by 169—172 m and 166—169 m altitude zones, and the difference between 166—169 m and 172—175 m altitude zones was significant. The ratio of underground to aboveground biomass and stem to leaf biomass were the lowest in altitude zone of 166—169 m. (5) The biomass of leaves, living stems and withered stems in the upper part and the root biomass in different soil layers were the highest in altitude zone of 172—175 m, followed by altitude zones of 169—172 m and 166—169 m. There was no significant difference in soil physical and chemical properties in different altitude zones. The difference in morphological traits and biomass of vetiver in different altitude zones was mainly attributed to the impacts of periodic alternate flooding and drying. Reducing plant height, controlling plant component size, and reducing biomass were beneficial to reduce the energy consumption of vetiver grow in low altitude area during flooding. While reducing the number of roots and prolonging the length of roots were beneficial to enhance the adsorptive capacity of nutrients and water during drying. Additionally, the biomass of vetiver in the low altitude zone was allocated more to the aboveground parts, especially leaves, which was conducive to photosynthetic production and carbohydrate accumulation and could lay the material foundation and energy reserve for future rapid recovery and growth of vetiver. These adaptive strategies were important for long-term survival and growth of vetiver in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir.

Key Words: Three Gorges Reservoir; water-level fluctuation zone; altitude; *Vetiveria zizanioides*; morphological traits; biomass allocation; plasticity

表型可塑性是指同一基因型对不同环境条件应答产生不同表型的特性,是生物在没有遗传变异情况下适应环境的一种机制^[1-3]。植物凭借表型可塑性可以在异质生境中最大限度地获取资源并进行再分配,实现对资源的有效利用,增强物种对不利环境的抵抗能力,提高其在变化环境中的最大适合度^[4]。形态性状变化或差异是植物适应环境变化最直观的策略之一,也是最早被关注的对象;生物量分配是植物适应不同环境和资源水平的另一重要策略^[5-6]。当环境条件不利时,植物将获取的一部分能量适当分配给其它部分,从而使各个生命过程的协调达到最佳^[7-8]。形态性状和生物量分配的可塑性是植物表型可塑性研究的热点^[9-10]。

三峡水库最高蓄水位海拔 175 m,最低保持水位海拔 145 m,受其影响消落带每年都发生冬水夏陆周期性变化^[11-13]。能够在消落带长期生存的植物不仅对水淹要有较强的耐受能力,而且对水位退却后的陆地环境也要有较强的适应能力^[14-16]。香根草(*Vetiveria zizanioides*(L.) Nash)为禾本科(Gramineae)香根草属多年生高大草本。原产于印度等热带地区。因其根系发达、抗逆性和抗环境污染能力强,已被世界上 100 多个国家和地区引种栽培用于水土流失和污染环境治理。20 世纪 50 年代引入我国,现已在南方 10 多个省区推广^[17]。三峡水库建成后,广大科技工作者对香根草能否在消落带植被重建中应用广泛开展了试验研究。控制试验研究发现,香根草整株淹没 5 个月后仍可存活^[18],淹没 180 d 的存活率还可达到 87.5%^[19];在消落带实地栽植发现,在淹水深度小于 9 m,每年持续淹水 4 个月以上的海拔区段,栽植两年后的存活率仍可达到 100%^[17];进而对生长在这些海拔区段的香根草的形态特征调查发现,生长在海拔较低区段香根草的高度降低,根系生长、

叶片长度和地下生物量都有一些变化^[19]。然而,这些结论多是通过模拟水淹或对引种在消落带上的植株短期观测得到的结果。已有研究表明,能够耐受短期周期性水淹的植物,未必都能经受长期周期性水淹胁迫的考验^[20];海拔高度的差异会导致淹水深度和持续淹水时间不同,植物受到的环境胁迫和植物的表现也不一样^[20-22]。随着周期性水淹年限增加,植物也可能会不断调节其自身的形态和生理过程来增加其与环境的适合度^[21];但是,对于经历长期水陆周期性变化影响后香根草的表型可塑性还未见研究报道。

本文以 2008 年在三峡水库巫山段消落带建立的香根草引种栽培试验示范基地为研究平台,将香根草栽培区分为海拔 166—169 m、169—172 m、172—175 m 等 3 个海拔区段,在此基础上对各海拔区段香根草的形态性状、生物量分配特征及其可塑性进行调查和研究,探讨香根草在长期水陆周期性变化影响下的生存适应对策,为香根草在三峡库区消落带及其国内其他地区的水库消落带植被重建中应用提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验地自然概况

试验地设在三峡水库主干沿岸巫山县巫峡镇龙江村消落带内(31°04'N,109°53'E),总面积 1.6 hm²。气候类型属于亚热带季风型湿润气候。年平均气温 18.4℃,极端最高气温 41.8℃,极端最低气温为-6.9℃,全年无霜期 305 d。年均降水量 1049.3 mm。试验地前身为坡耕地。土壤类型为黄壤,多礞石,土层厚度 1 m 以上,直形坡,平均坡度 35°。土壤侵蚀以鳞片状面蚀和细沟侵蚀为主^[23]。

1.2 试验期间不同海拔区段每年被水淹没的天数和淹水深度

香根草栽植时间为 2008 年 4 月,调查时间为 2016 年 8 月。在此期间海拔 166—169 m、169—172 m、172—175 m 区段每年被水淹没的天数和深度见表 1。

从表 1 可以看出,在 2010 年前水库水位调控属于试运行期,各海拔区段被水淹没的天数和深度在年际间变化较大,2010 年后水库进入正常运行,各海拔区段被水淹没的天数和深度在年际间基本稳定。其中海拔 166—169 m 淹水平均深度 5.87 m,平均每年淹水时间约 168 d;海拔 169—172 m 淹水平均深度 4.12 m,平均每年淹水时间约 130 d;海拔 172—175 m 淹水平均深度为 1.94 m,平均每年淹水时间约 98 d。海拔 166—169 m、169—172 m 和 172—175 m 各区段脱离水淹的时间平均每年为 197、234 和 267 d。

表 1 不同年份和海拔区段的淹水深度和持续时间

Table 1 Flooding depth and durations in different altitude zones

年度 Year	海拔 Altitude 166—169 m		海拔 Altitude 169—172 m		海拔 Altitude 172—175 m	
	持续时间 Durations/d	深度 Depth/m	持续时间 Durations/d	深度 Depth/m	持续时间 Durations/d	深度 Depth/m
2008—2009	90—115	6—9	15—90	3—6	0—15	0—3
2009—2010	77—110	3—6	0—77	0—3	0	0
2010—2011	127—152	6—9	104—127	3—6	2—104	0—3
2011—2012	139—174	6—9	113—139	3—6	7—113	0—3
2012—2013	133—162	6—9	109—133	3—6	1—109	0—3
2013—2014	108—145	6—9	81—108	3—6	2—81	0—3
2014—2015	144—199	6—9	84—144	3—6	1—84	0—3
2015—2016	143—196	6—9	105—143	3—6	1—105	0—3
平均值 Mean	90—199 (168)	(3—9) 5.87	(0—143) 130	(0—6) 4.12	(0—113) 98	(0—3) 1.94

根据三峡水库水位整理,水文数据来源于长江水文网,网址:http://www.cjh.com.cn/swyb_ssq.html

1.3 香根草栽植方式和存活状况

2008 年 4 月,截去 2 年生香根草的茎叶,保留长度约 20 cm。穴状整地,穴间距 50 cm × 50 cm^[23],每穴栽 1 丛,每丛约 3 株。栽植海拔范围为 160—175 m。栽植当年经历冬季 1 次水淹后,海拔 163 m 以下的香根草全部死亡;2009 年 4 月补植,并将栽植下限延伸至海拔 156 m。当年 8 月份调查,保存率几近 100%。经历冬

季淹水后,栽植在海拔 163 m 以下地段的香根草仍未存活^[17]。2010 年水库最高蓄水位升到海拔 175 m,2011 年 4 月调查,海拔 166 m 以下(水淹深度>9 m)地段的保存率显著下降,而海拔 166 m 以上(水淹深度<9 m)地段的保存率接近 100%,且长势良好。在此后的几年中,海拔 166 m 以上地段的保存率一直维持在较高水平。

1.4 试验设计

对海拔 166—169 m、169—172 m、172—175 m 不同海拔区段内每丛香根草的丛径、丛高进行调查,并分别计算不同海拔区段香根草的平均丛径和平均丛高,而后以各项指标误差不超过 10%为标准,从每个海拔区段选出 3 个标准丛分别进行形态性状和生物量调查。内容包括:(1)每丛香根草的分蘖株数、株高、叶片数、叶片长度、节间数量、节间长度等。其中,株高、叶片长度用钢卷尺测量(精度 0.1 cm),节间长度用数显游标卡尺测量(精度 0.01 mm)。测定结束后,割取地上部分,分开枯茎、绿茎和叶片装入布袋,贴上标签,并标记海拔区段、标准丛编号。(2)在割取地上部分的原位置上,采用土柱挖掘法调查香根草地下部分的形态性状和生物量。土柱为正方体,长和宽均为 50 cm,高度视根系长度而定。土柱挖好后,用锋利的钢刀或剪枝剪按照 5 cm 间隔从地表向下分层切割,并将切割下来的土块置于容器中用水浸泡,待土壤松软后,用水冲掉附着在香根草根系上的土壤,而后进行根系形态指标调查。内容包括:根系数量、根系基径和根系长度。其中,根系基径用数显游标卡尺测量(精度为 0.01 mm),根长用钢卷尺测量(精度 0.1 cm)。测量完成后,将香根草的根系装入布袋,贴上标签。(3)将香根草的根、茎、叶等样品带回实验室,置于设置温度为 70℃ 的鼓风干燥箱中烘干至恒重。

1.5 土壤样品采集和测定

在每个挖掘土柱后的侧壁上,从距地表 15 cm 处取 1 个环刀土样,同时从 0—30 土层取 1 kg 左右混合土样,用于土壤理化性质分析。其中,土壤物理指标包括:土壤容重、最大持水量、毛管持水量、田间持水量、非毛管孔隙度、毛管孔隙度、总孔隙度;土壤化学指标包括:pH、有机质、全氮、全磷、全钾、速效氮、速效磷、速效钾。测定方法参照《森林土壤分析方法》^[24]。测定分析在中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所分析测试中心完成。

1.6 数据分析

应用 Excel 进行数据整理,SPSS 17.0 数据分析,Origin 9.1 制图。采用单因素方差分析(ANOVA)和 Duncan 法对消落带不同海拔区段的土壤理化性质和香根草表型性状及生物质量各项指标进行差异显著性检验和多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同海拔区段的土壤理化性质

对不同海拔区段土壤理化性质测定分析结果表明(表 2),各海拔区段土壤理化指标的数值大小有所不同,主要表现在:海拔 166—169 m 区段的有机质含量、速效氮含量、最大持水量、田间持水量、非毛管孔隙度、总孔隙度均小于其它海拔区段,全钾含量高于其它海拔区段,其它指标的数值大小沿海拔梯度变化的规律不甚明显;除海拔 166—169 m 区段全钾含量显著高于海拔 172—175 m 区段($P<0.05$)外,不同海拔区段各指标间的差异均不显著。

2.2 不同海拔区段香根草形态性状的可塑性

2.2.1 不同海拔区段香根草地上部分形态性状的可塑性

对不同海拔区段香根草地上部分的形态性状的统计结果(表 3)表明,所有测定指标均以海拔 166—169 m 区段最低。除节间长度、叶片数/分蘖株和叶片长度外,其它指标均呈现从高海拔(海拔 172—175 m)区段向低海拔(海拔 166—169 m)区段逐渐减小的变化趋势。海拔 166—169 m 区段与海拔 172—175 m 区段的株高、节间总长度和叶片数/分蘖株差异显著($P<0.05$),与海拔 169—172 m 区段和海拔 172—175 m 区段的节间数量和叶片数/分蘖株的差异显著($P<0.05$),其它指标在不同海拔区段间不存在显著差异。

表 2 不同海拔区段的土壤基本理化性质(平均值±标准误)

Table 2 Physical and chemical properties of soil in different altitude zones (mean ± SE)

土壤理化性质 Soil physicochemical properties	海拔 Altitude		
	166—169 m	169—172 m	172—175 m
pH	8.17±0.05a	8.08±0.02a	8.13±0.02a
有机质 Soil organic matter/(g/kg)	10.75±1.17a	13.66±1.07a	12.71±0.85a
全氮 Total nitrogen/(g/kg)	0.48±0.02a	0.47±0.01a	0.47±0.01a
全磷 Total phosphorus/(g/kg)	0.36±0.02a	0.36±0.06a	0.35±0.06a
全钾 Total potassium/(g/kg)	16.79±1.05a	14.60±0.14ab	14.25±0.31b
速效氮 Available nitrogen/(mg/kg)	11.04±2.94a	16.91±2.66a	16.68±2.79a
速效磷 Available phosphorus/(mg/kg)	2.16±1.05a	2.40±0.59a	1.98±0.73a
速效钾 Available potassium/(mg/kg)	128.57±13.66a	126.28±9.81a	113.00±3.93a
土壤容重 Soil bulk density/(g/cm ³)	1.53±0.08a	1.53±0.11a	1.54±0.03a
最大持水量 Maximum water-holding capacity/(g/kg)	300.49±37.6a	335.12±38.88a	307.99±14.31a
毛管持水量 Capillary water-holding capacity/(g/kg)	242.33±15.74a	247.18±16.22a	235.06±7.11a
田间持水量 Field-holding capacity/(g/kg)	166.04±8.42a	179.84±9.65a	178.38±5.81a
非毛管孔隙度 Non-capillary porosity/%	8.52±2.75a	12.92±3.62a	11.19±1.07a
毛管孔隙度 Capillary porosity/%	24.23±1.58a	24.72±1.62a	23.51±0.71a
总孔隙度 Total porosity/%	32.76±4.3a	37.64±4.55a	34.70±1.63a

同一行不同的字母表示同一测定指标在 $P<0.05$ 水平上差异显著

表 3 不同海拔区段香根草地上部分的形态性状(平均值±标准误)

Table 3 Morphological characteristics of the aboveground components of *Vetiveria zizanioides* in different altitude zones (mean±SE)

指标 Index	海拔 Altitude		
	166—169 m	169—172 m	172—175 m
株高 Height/cm	133.33±3.33a	143.33±3.33ab	153.33±3.33b
分蘖数 Number of tillers	100.33±13.86a	120.67±16.05a	126.67±4.67a
节间数量 Number of internodes	47.33±18.34a	117.67±11.32b	134.67±24.85b
节间长度 Length of internode/cm	11.42±1.63a	13.06±0.4a	12.69±0.38a
叶片数/分蘖株 Number of leaf/tiller	6.38±0.2a	6.74±0.07ab	6.93±0.12b
叶片数/丛 Number of leaf/bush	639.00±65.39a	823.33±107.94a	851.00±30.66a
叶片长度 Length of leaf/cm	84.09±5.79a	91.57±0.91a	91.51±0.49a
叶片长度/丛 Length of leaf bush/cm	54263.86±8132.89a	75218.92±9139.08a	77850.97±2419.23a
叶片长度/分蘖株 Length of leaf tiller/cm	534.76±27.26a	617.04±7.72b	634.51±14.54b

同一行不同的字母表示同一测定指标在 $P<0.05$ 水平上差异显著

2.2.2 不同海拔区段香根草地下部分形态性状的可塑性

对不同海拔区段香根草地下部分形态性状的统计结果(表 4)表明,所有测定指标在不同海拔区段间均无显著差异。从数值大小发现,以海拔 166—169 m 区段香根草的根系数量最少,并呈现从高海拔向低海拔逐渐减少的变化趋势;但海拔 166—169 m 区段香根草的平均根长和最长根长最长。其中,最长根长为海拔 169—172 m 区段和海拔 172—175 m 区段的 2.02 倍和 1.6 倍。其它指标沿海拔梯度的变化规律不明显。

2.2.3 不同海拔区段不同节间植株的数量分配

对不同海拔区段的香根草按节间数量分别进行株数统计的结果(图 1)显示,无节间(0)植株数量以海拔 166—169 m 区段最多,其次是海拔 172—175 m 海拔区段,海拔 169—172 m 区段的最少。海拔 166—169 m 区段与海拔 169—172 m 和 172—175 m 区段差异显著($P<0.05$);含 1、2 个节间的植株数量以海拔 169—172 m 区段最多,166—169 m 区段最少,且两者间差异显著($P<0.05$);含 3、4 个节间的植株数量均以 172—175 m 区段最多,海拔 166—169 m 区段最少,但不同海拔区段间差异不显著;含 5、6 个节间的植株仅在海拔 172—175 m 区段出现。

表 4 不同海拔区段香根草地下部分的形态性状(平均值±标准误)

指标 Index	海拔高度 Altitude		
	166—169 m	169—172 m	172—175 m
根系数量 Number of roots	298.00±49.9a	411.00±110.01a	444.67±54.64a
平均根径 Average root diameter/mm	1.53±0.12a	1.62±0.02a	1.48±0.03a
最粗根径 Maximum root diameter/mm	4.75±1.63a	7.75±4.13a	3.97±0.77a
平均根长 Average root length/cm	7.17±1.38a	6.34±0.25a	7.05±0.51a
最长根长 Maximum root length/cm	61.17±18.86a	30.33±3.18a	38.00±1.73a

同一行不同的字母表示同一测定指标在 $P<0.05$ 水平上差异显著

2.3 不同海拔区段香根草生物量分配的可塑性

对香根草生物量进行统计的结果(表 5)表明:香根草的总生物量、地上生物量、地下生物量、地下生物量/地上生物量、茎生物量/叶生物量比值均表现为海拔 172—175 m 区段>海拔 169—172 m 区段>海拔 166—169 m 区段。其中,海拔 166—169 m 区段与海拔 172—175 m 区段的总生物量、地上生物量、地下生物量差异显著($P<0.05$),而不同海拔区段的香根草的地下生物量/地上生物量、茎生物量/叶生物量比值的差异均不显著。

不同海拔区段香根草的叶生物量、枯茎生物量、绿茎生物量均表现为海拔 172—175 m 区段>海拔 169—172 m 区段>海拔 166—169 m 区段(图 2),但不同海拔区段间的叶生物量、枯茎生物量的差异均不显著;海拔 166—169 m 区段与海拔 169—172 m 区段绿茎生物量的差异不显著,但与海拔 172—175 m 区段差异显著($P<0.05$)。

表 5 不同海拔区段生物量及地上/地下生物量和茎叶比(平均值±标准误)

指标 Index	海拔高度 Altitude		
	166—169 m	169—172 m	172—175 m
总生物量 Total biomass/(g/m ²)	3833.44±730.23b	5945.49±542.41ab	7003.41±549.07a
地上生物量 Aboveground biomass/(g/m ²)	2202.83±489.88b	3312.01±253.19ab	3821.08±180.85a
地下生物量 Underground biomass/(g/m ²)	1630.61±245.21b	2633.48±298.59ab	3182.33±404.99a
地下/地上 Under/aboveground biomass ratio	0.77±0.07a	0.79±0.04a	0.83±0.08a
茎叶比 Stem:leaf biomass ratio	0.09±0.04a	0.22±0.03a	0.24±0.05a

同一行不同的字母表示同一测定指标在 $P<0.05$ 水平上差异显著

不同海拔区段各土层中香根草的根系生物量总体表现为:海拔 172—175 m 区段>海拔 169—172 m 区段>海拔 166—169 m 区段。0—5 cm、5—10 cm 土层根系生物量在不同海拔区段间的差异均不显著,海拔 172—175 m 区段 10—15cm 以下各土层与海拔 166—169 m、海拔 169—172 m 区段相同土层的根系生物量差异显著($P<0.05$)。

3 讨论

海拔高度可造成温度、水分和土壤肥力等诸多环境因子发生异质性改变^[25—27],但本研究结果显示

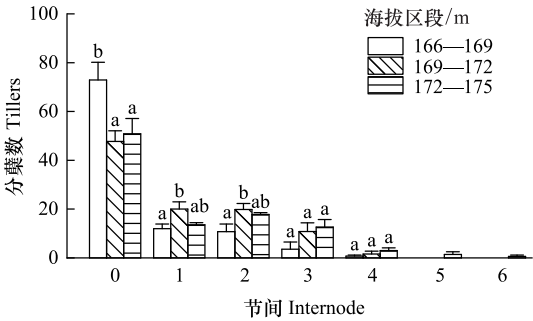


图 1 不同海拔区段不同节间的植株数量

Fig.1 The number of tillers with various internodes in different altitude zones
不同字母表示相等节间数不同海拔之间在 $P<0.05$ 水平上差异显著

(表2),在香根草引种栽培试验地,大多数土壤理化指标在不同海拔区段间差异不显著($P < 0.05$),说明试验地不同海拔区段间的土壤基本上处于均质状态。由此可见,在香根草试验地不同海拔区段的土壤理化性质不是影响香根草生存的主要因素,温度和水分等环境因子的变化可能起着重要作用。

对众多植物特别是陆生植物而言,三峡水库消落带的水淹是一种极端的环境胁迫^[16]。当植物整个植株被水淹没后植物的光合生产会降低,加之处于缺氧或无氧状态,营养物质消耗会增大。改变组织和器官的分配模式是植物为了生存的需要。植株高度是反映植物生长状况的主要功能性状之一。本研究发现,低海拔 166—169 m 区段香根草的高度均低于其它海拔区段的植株高度(表3),且与高海拔 172—175 m 区段存在显著差异($P < 0.05$)。这种现象与消落带经历 2 次水库水位周期性变化后的调查结果相一致^[17]。耐淹植物甜根子草(*Saccharum spontaneum*)^[16]以及完全水淹条件下蔺草(*Phalaris arundinacea*)、牛鞭草(*Hemarthria altissima*)和狗牙根(*Cynodon dactylon*)也有类似现象^[19, 28–29]。已有研究表明,在光合生产能力一定的情况下,减缓植株生长,降低能量消耗,分配更多的资源作储备,有利于处在高强度水淹胁迫环境中的植物生长和提高抵御再次来临的水淹胁迫的能力^[30]。而低强度水淹胁迫环境(较高海拔区段)中的香根草则更倾向于把资源投到地上部分的再生产上。植物整体的可塑性是环境诱导的所有构件的局部响应加上构件之间沟通和行为整合带来的相互作用的总和^[31]。本研究中东低海拔 166—169 m 区段的香根草的分蘖、节间、叶片等构件数量和长度的变化与株高的表现相一致(表3)。这可能是香根草为了提高在长期周期性深水淹没环境适合度的一种适应机制。

根系的生长发育水平对整个植株的生命代谢活动有直接影响^[32–33]。植物对地下资源的获取主要依赖于根系的结构和形态。根长是植物地下部分最直观的形态性状,它决定了植物所能延伸的土壤深度和广度。根系长度延长有利于提高植物对资源的获取能力^[34]。本研究显示,不同海拔区段香根草地下部分各形态性状指标间差异不显著(表4),但对根系长度和最长根长的平均值进行比较发现,生长在低海拔 166—169 m 区段的香根草的根长不但没有减少,反而比其它海拔区段的还有所提高,其中,最长根长表现尤为明显。这种可塑性变化有利于提高低海拔区段的香根草在消落带出露后的干旱期内获取更多养分和水分的能力。

资源分配是植物为了抵御不良环境或躲避干扰而将资源分配到不同部位的一种积极适应策略,也可以将其看作是植物性状对环境适应过程中的一种权衡^[35]。在消落带枯死的香根草主要是节间多,生长年限较长的植株。无节间植株,即主茎上还没有节间分化更多是叶片的植株。这些植株在水淹前和水淹后都能保持绿色,一旦水库水位退却仍能继续生长。海拔 166—169 m 区段无节间植株多,且显著高于海拔 169—172 m 和 172—175 m 区段(图1)。节间指的是植物茎的节与节之间的部分。在节间形成过程中,以未形成节前的顶端分生组织的细胞分裂最为旺盛;叶片是植物进行光合作用及与外界环境进行物质和能量交换的主要场所^[36]。植物的正常生长及发育所需的能量均来自叶片的光合产物。在经历长期深水淹没后的陆地生境中,缩减用于节间分化的资源投入,把更多的资源投向生产叶片,有利于香根草光合生产和碳水化合物的积累,可为香根草再次遭受水淹以及水淹过后恢复期内的快速生长奠定物质基础和能量储备^[37]。

本研究显示,不同海拔区段香根草的总生物量、地上生物量、地下生物量均是以低海拔 166—169 m 深水

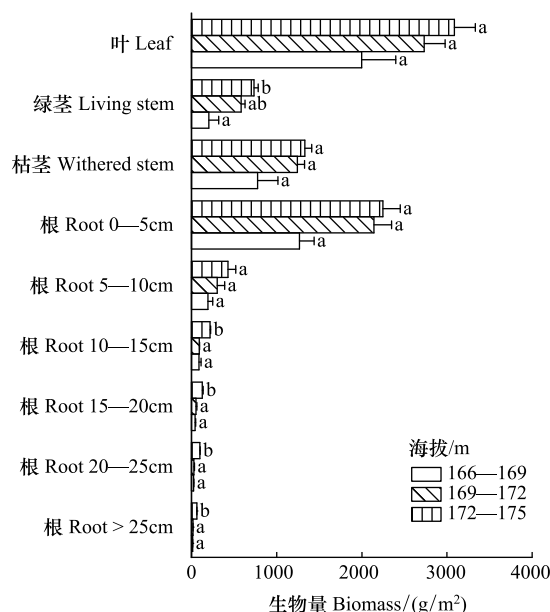


图2 不同海拔区段香根草生物量垂直分布

Fig.2 Vertical distribution of biomass of *Vetiveria zizanioides* in different altitude zones

不同字母表示同组不同海拔之间在 $P < 0.05$ 水平上差异显著

淹没区段最低,且与其它海拔区段差异显著(表 5)。这一结果与低海拔 166—169 m 区段香根草株高和构件“小型”化相对应。与完全水淹条件下藨草、牛鞭草和狗牙根 3 种草本生物量的变化,以及乔木树种落羽杉幼苗在连续水淹条件下生物量减少的适应性表现相一致^[19, 28, 38]。碳水化合物是植物的能量来源,与植物在水淹胁迫下能否存活有密切联系^[39],抑制生物量增加或损失部分生物量,有利于减少长期水淹时植物的能量需求,降低碳水化合物的消耗,保持根系和繁殖体的活力,提高其耐受性和存活率^[40]。不同海拔区段地下生物量/地上生物量比、茎生物量/叶生物量比的差异不显著,但以海拔 166—169 m 区段的地下生物量/地上生物量比和茎/叶生物量比值最小(表 5)。表明在深水、长时间水淹环境下,香根草将生物量更多分配了地上部分,在对茎和叶生物量分配上,更多投给了叶片。在各土层的根系生物量分配上(图 2),不同海拔区段香根草的根系生物量均是以 0—5 cm 土层最多,而后逐渐减少。不同之处在于低海拔 166—169 m 区段香根草把根系生物量仅分配给了土壤条件相对较好的 20 cm 以上土层。

在不同环境条件下,生物通过形态性状和生物量分配等方面的调节,能在一定程度上降低生物有机体在异质生境中所承受的环境压力,维持其适合度,这种能力对于加强物种抵御骤然变化的环境有特殊意义,它赋予了特定基因型个体一定的适应性弹性,有助于提高种群的生存能力^[17]。值得指出的是,植物这种调节能力也是有限的,即只能在一定的环境胁迫程度范围内起作用。在本研究的试验地内,曾在 2 个年度将香根草栽植在海拔 166 m(淹水深度 9 m)以下,但均未见成活植株。该结果不仅为三峡库区消落带适宜种植香根草的海拔范围提供了依据,而且也为植物表型可塑性调节能力并不是无限的提供了佐证。

将本研究结果与香根草经历 2 次水淹后形成的表型可塑性比较^[17],发现经历 7 次周期性水淹后许多可塑性性状还能够得以保持,这是否意味着这种由环境诱导的变异会影响其后续选择性进化,目前尚不能定论,还有待继续监测。

4 结论

在三峡水库消落带长期水陆周期性变化条件下,生长在不同海拔区段的香根草之所以能够长期生存,与其形态性状的可塑性和对生物量分配的可塑性有关。随着海拔高度下降,低海拔 166—169 m 区段香根草的植株矮小,分蘖、节间、叶片等构件趋于小型化、生物量低。这些可塑性变化可起到降低长期水淹对植物的能量消耗,提高抵御周期性水淹胁迫的能力的作用;低海拔区段根系长度比高海拔区段增加,有利于提高其在消落带出露后的干旱期内获取更多养分和水分的能力;分布在低海拔区段的香根草缩减对节间分化资源的投入,把更多的资源投向生产只含更多的只含叶片的无节间植株上,将生物量更多分配给地上部分,在对茎和叶生物量分配上,更多投给进行光合生产的叶片上,这些形态性状和生物量分配的可塑性,有利于香根草的光合生产和碳水化合物的积累,可为香根草再次遭受水淹以及水淹过后恢复期内的快速生长奠定物质基础和能量储备。

香根草在消落带的形态性状和生物量分配的可塑性,可降低其在长期水陆周期性变化生境中所承受的环境压力,维持其最大适合度,这是香根草在三峡水库消落带的生存适应对策,也是其能够在消落带长期存在且经久不衰的重要机制。

参考文献(References):

- [1] Bradshaw A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 1965, 13: 115-155.
- [2] 施建敏,叶学华,陈伏生,杨清培,黎祖尧,方楷,杨光耀. 竹类植物对异质生境的适应——表型可塑性. *生态学报*, 2014, 34(20): 5687-5695.
- [3] 王姝,周道玮. 植物表型可塑性研究进展. *生态学报*, 2017, 37(24): 8161-8169.
- [4] 李晓玲,温浩然,王雪松,杨进,黄成名. 三峡库区不同生境下中华蚊母树叶片表型可塑性及其与土壤环境因子的关系. *生态学报*, 2018, 38(10): 3581-3591.
- [5] Maherali H, DeLucia E H. Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia*, 2001, 129(4): 481-491.
- [6] Müller I, Schmid B, Weiner J. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, 3(2): 115-127.
- [7] Gedroc J J, McConnaughay K D M, Coleman J S. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? *Functional Ecology*, 1996,

- 10(1): 44-50.
- [8] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [9] 瞿欢欢, 邓洪平, 梁盛, 刘邦友, 程莅登. 毛竹扩张对濒危植物桫欏根系形态可塑性的影响. *生态学报*, 2020, 40(4): 1219-1227.
- [10] 牛雪婧, 聂靖, 赵雪利, 高信芬. 河北木蓝的叶表型可塑性研究. *植物科学学报*, 2020, 38(1): 97-104.
- [11] New T, Xie Z Q. Impacts of large dams on riparian vegetation: applying global experience to the case of China's Three Gorges Dam. *Biodiversity and Conservation*, 2008, 17(13): 3149-3163.
- [12] Fu B J, Wu B F, Lü Y H, Xu Z H, Cao J H, Niu D, Yang G S, Zhou Y M. Three Gorges Project: Efforts and challenges for the environment. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 2010, 34(6): 741-754.
- [13] Bao Y H, Gao P, He X B. The water-level fluctuation zone of Three Gorges Reservoir—A unique geomorphological unit. *Earth-Science Reviews*, 2015, 150: 14-24.
- [14] 卢志军, 李连发, 黄汉东, 陶敏, 张全发, 江明喜. 三峡水库蓄水对消滞带植被的初步影响. *武汉植物学研究*, 2010, 28(3): 303-314.
- [15] 郭燕, 杨邵, 沈雅飞, 肖文发, 程瑞梅. 三峡水库消落带现存植物自然分布特征与群落物种多样性研究. *生态学报*, 2019, 39(12): 4255-4265.
- [16] 姚洁, 曾波, 杜琿, 潘晓娇, 苏晓磊. 三峡水库长期水淹条件下耐淹植物甜根子草的资源分配特征. *生态学报*, 2015, 35(22): 7347-7354.
- [17] 郭泉水, 洪明, 裴顺祥, 王祥福, 聂必红, 杨永明, 梁洪海. 香根草形态性状和光合特性对三峡库区消落带水陆生境变化的响应. *西北植物学报*, 2012, 32(11): 2328-2335.
- [18] 靖元孝, 陈兆平, 杨丹菁. 香根草 (*Vetiveria zizanioides*) 对淹水的反应和适应初报. *华南师范大学学报(自然科学版)*, 2001, 33(4): 40-43.
- [19] 王海锋, 曾波, 乔普, 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.
- [20] Blom C W P M, Voesenek L A C J. Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1996, 11(7): 290-295.
- [21] 王正文, 邢福, 祝廷成, 李宪长. 松嫩平原羊草草地植物功能群组成及多样性特征对水淹干扰的响应. *植物生态学报*, 2002, 26(6): 708-716.
- [22] Jian Z J, Ma F Q, Guo Q S, Qin A L, Xiao W F. Long-term responses of riparian plants' composition to water level fluctuation in China's Three Gorges Reservoir. *PLoS ONE*, 2018, 13(11): e0207689.
- [23] 王铁浩, 蒋宣斌, 耿养会, 彭秀, 李彬, 陈丽洁, 周小舟, 徐远贵. 重庆石漠化区香根草栽植初探. *四川林业科技*, 2010, 31(1): 99-101.
- [24] 国家林业局. LY/T 1210—1275-1999 森林土壤分析方法. 北京: 中国标准出版社, 1999.
- [25] 李凯辉, 胡玉昆, 王鑫, 范永刚, 吾买尔·吾守. 不同海拔梯度高寒草地上生物量与环境因子关系. *应用生态学报*, 2007, 18(9): 2019-2024.
- [26] 潘红丽, 李迈和, 蔡小虎, 吴杰, 杜忠, 刘兴良. 海拔梯度上的植物生长与生理生态特性. *生态环境学报*, 2009, 18(2): 722-730.
- [27] 简尊吉, 马凡强, 郭泉水, 裴顺祥, 秦爱丽, 肖文发, 赵志禄. 回归崖柏苗木存活和生长对海拔梯度的响应. *林业科学*, 2017, 53(11): 1-11.
- [28] 李秋华, 刘送平, 支崇远, 李小峰, 陈峰峰, 曾庆凯. 三种水库消落带草本植物对完全水淹的适应机制研究. *热带亚热带植物学报*, 2013, 21(5): 459-465.
- [29] 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.
- [30] 罗芳丽, 王玲, 曾波, 叶小齐, 陈婷, 刘巖, 张艳红, Arnd Kuhn. 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.
- [31] de Kroon H, Huber H, Stuefer J F, van Groenendaal J M. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 2005, 166(1): 73-82.
- [32] Cramer M D, Richards M B. The effect of rhizosphere dissolved inorganic carbon on gas exchange characteristics and growth rates of tomato seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(330): 79-87.
- [33] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [34] Jackson R B, Caldwell M M. Integrating resource heterogeneity and plant plasticity: modelling nitrate and phosphate uptake in a patchy soil environment. *Journal of Ecology*, 1996, 84(6): 891-903.
- [35] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [36] 王艺, 韦小丽. 不同光照对植物生长、生理生化和形态结构影响的研究进展. *山地农业生物学报*, 2010, 29(4): 353-359, 370.
- [37] Peters J L, Castillo F J, Heath R L. Alteration of extracellular enzymes in pinto bean leaves upon exposure to air pollutants, ozone and sulfur dioxide. *Plant Physiology*, 1989, 89(1): 159-164.
- [38] Kozłowski T T. Plant responses to flooding of soil. *BioScience*, 1984, 34(3): 162-167.
- [39] 施美芬, 曾波, 申建红, 类淑桐, 朱智, 刘建辉. 植物水淹适应与碳水化合物的相关性. *植物生态学报*, 2010, 34(7): 855-866.
- [40] Setter T L, Laureles E V. The beneficial effect of reduced elongation growth on submergence tolerance of rice. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(10): 1551-1559.