

DOI: 10.5846/stxb202111223293

董智, 张丽苗, 谭雪, 袁中勋, 郑杰, 李昌晓. 刈割与水淹对三峡库区消落带优势物种狗牙根存活及恢复生长的影响. 生态学报, 2023, 43(6): 2440-2451.

Dong Z, Zhang L M, Tan X, Yuan Z X, Zheng J, Li C X. Effects of mowing and flooding on survival and growth of *Cynodon dactylon* in the riparian zone of the Three Gorges Reservoir. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(6): 2440-2451.

刈割与水淹对三峡库区消落带优势物种狗牙根存活及恢复生长的影响

董 智^{1,2}, 张丽苗¹, 谭 雪¹, 袁中勋¹, 郑 杰¹, 李昌晓^{1,*}

1 西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育重点实验室, 三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715

2 重庆市林业投资开发有限公司, 重庆 401120

摘要: 三峡库区消落带蓄水期间植物腐烂分解释放的养分会增加库区的富营养化风险, 水淹前刈割是消减水体污染风险的有效方式之一, 但刈割对库区消落带适生植物恢复生长的影响尚不清楚。为探究三峡库区消落带适生植物对水淹和刈割胁迫的耐受情况, 选取消落带适生植物狗牙根为研究对象, 设置对照(CK)、浅淹(SF)、浅淹-对照(SFK)、全淹(TF)、全淹-对照(TFK) 5 种水淹处理和不刈割(NC)、留茬 30 cm(S30)、留茬 20 cm(S20)、留茬 10 cm(S10) 4 个刈割强度, 研究不同水淹和刈割处理对狗牙根存活、生长和光合特征的影响。结果表明: (1) 狗牙根在不同水淹和刈割处理下整体可保持较高的存活率($\geq 83.3\%$)。 (2) 刈割和水淹处理对狗牙根的形态生长和生物量分配均存在显著影响。与对照相比, SF 组狗牙根的根长、基径和生物量显著降低, TF 组狗牙根的株高、基径、根长和生物量显著降低, 但是 SFK 和 TFK 处理(脱离水淹胁迫)相比 SF 和 TF 组却显著增长。 (3) 刈割和水淹处理对狗牙根的光合速率影响显著, 其中 SF 组狗牙根的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(C_i)显著降低, TF 处理叶片全部凋落无光合作用, SFK 组狗牙根的光合速率与 CK 组相比无显著性差异, TFK 组相比 TF 组光合速率恢复至较高水平。 (4) 相关性分析表明, 狗牙根的净光合速率(P_n)与株高、根长和生物量之间表现为显著的正相关性。综合考虑狗牙根的存活和恢复生长情况, 发现无论浅淹还是全淹, 最佳的刈割处理为留茬 20 cm 和留茬 30 cm。研究结果可以为三峡库区消落带草本植被管理提供理论支持。

关键词: 三峡库区; 狗牙根; 刈割; 水淹; 恢复生长

Effects of mowing and flooding on survival and growth of *Cynodon dactylon* in the riparian zone of the Three Gorges Reservoir

DONG Zhi^{1,2}, ZHANG Limiao¹, TAN Xue¹, YUAN Zhongxun¹, ZHENG Jie¹, LI Changxiao^{1,*}

1 Key Laboratory of Eco-environments in the Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in the Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 Chongqing Forestry Investment Development Co., Ltd., Chongqing 401120, China

Abstract: During the period of water storage in the riparian zone of the Three Gorges Reservoir area (TGRA), the nutrients released by decomposing plants will increase the risk of eutrophication. Mowing before flooding is one of the effective ways to reduce the risk of water pollution, but the effect of mowing on the recovery of dominant plants in the riparian zone of the TGRA is not clear. We applied 5 kinds of water treatments including control (CK), shallow flooding (SF), shallow flooding-control (SFK), total flooding (TF), and total flooding-control (TFK) as well as 4 kinds of mowing treatments including no mowing (NC), stubble 30 cm (S30), stubble 20 cm (S20), and stubble 10 cm (S10) to explore the effects

基金项目: 国家自然科学基金(31960038); 重庆市科技兴林项目(2021-9); 宁夏自治区重点研发计划(2020BFG03006); 中央林业改革发展资金科技推广示范项目(渝林科推 2020-2)

收稿日期: 2021-11-22; **网络出版日期:** 2022-11-03

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

of different mowing and flooding treatments on survival, growth and photosynthetic characteristics of *C. dactylon*. The results showed that: (1) the survival rate of *C. dactylon* was $\geq 83.3\%$ under different mowing and flooding treatments. (2) Mowing and flooding treatments had significant effects on the morphological growth and biomass allocation of *C. dactylon*. Compared with the control, the root length, basal diameter and biomass of *C. dactylon* in SF group were significantly decreased. Likewise, the plant height, basal diameter, root length and biomass of *C. dactylon* in TF group were significantly decreased. However, in terms of the above-mentioned indicators, SFK and TFK treatments (free from flooding stress) significantly increased compared with SF and TF groups. (3) Mowing and flooding treatments had significant effects on the photosynthetic rate of *C. dactylon*. The net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (C_i) of *C. dactylon* in SF group were significantly decreased; the photosynthesis in TF treatment was not detected because of falling all the leaf. There was no significant difference in photosynthetic rate between SFK group and CK group. The photosynthetic rate of TFK group was higher than that of TF group. (4) Correlation analysis showed that there was a significantly positive correlation between P_n and plant height, root length and biomass of *C. dactylon*. Comprehensively considering the survival and recovery of *C. dactylon*, it was found that the optimal mowing treatments were 20 cm and 30 cm of stubble no matter with shallow flooding or total flooding. The results of this study can provide theoretical support for the management of herbaceous vegetation in the riparian zone of TGRA.

Key Words: Three Gorges Reservoir area; *Cynodon dactylon*; mowing; flooding; recovery growth

三峡库区水位年际涨落与自然规律相反^[1],大量原生植物因不适应水位涨落导致生存环境改变而退化或衰亡,耐水淹的植物逐渐取得优势^[2]。三峡库区消落带每年出露形成陆地后,消落带植被迅速恢复生长,拦截过滤面源污染物,吸收同化氮磷等元素,从而削减进入水体污染物通量,达到净化水质的目的^[3]。然而,库区每年蓄水期间,消落带植被淹没后腐烂分解将释放大量氮磷元素等,致使水体营养物质浓度升高,极易引起库区水体富营养化并加剧库区水环境压力^[4-5]。已有研究表明^[6-7],三峡库区消落带水淹期间植被腐烂分解形成的氮磷污染负荷超过村落径流污染水平,已成为三峡水库营养物质的重要来源和影响三峡水库水环境安全的重要因素。然而水淹前收割可以有效地除去植被地上生物量和凋落物,削减水淹期间植物腐烂分解释放的养分对库区水体富营养化的贡献率。植物被刈割后会表现出补偿性生长,补偿的高低与刈割强度相关,不同植物对刈割胁迫的补偿能力也存在差异^[8]。目前关于刈割对湿地植物生长和养分去除的影响存在分歧,一些学者认为刈割可以促进植物的补偿性生长,还可以避免凋落物进入水体造成二次污染^[9-10]。另一些作者认为植物刈割对水体净化没有显著的影响,相比于营养物质的输入量,通过收割植物减少的量是无意义的,此外不合理的刈割还会引起植被退化^[11]。前期研究发现刈割促进了湿地植物风车草(*Cyperus alternifolius*)和生态浮床植物黑麦草(*Lolium perenne*)的生长和生物量积累,并提高了叶片对光能的转化,增强光合作用,表现为超补偿生长^[12-13]。与之相反,谢宝华等^[14]通过刈割加水淹对互花米草(*Spartina alterniflora*)生长的影响研究发现刈割加水淹抑制了互花米草的萌发和生长。

狗牙根(*Cynodon dactylon*)为禾本科多年生植物,历经多年的水淹胁迫后广泛分布于三峡库区消落带^[15],良好的耐淹性和克隆繁殖模式使其成为消落带生态恢复的优良物种^[16-17]。尽管已有研究对三峡库区消落带狗牙根水淹胁迫下的形态生长及生理特征开展研究,但仅限于水淹胁迫,有关水淹与刈割共同胁迫下狗牙根的响应特征还无从知晓。刈割和水淹的交互作用可能会引发植物相反的适应过程。刈割会迅速触发植物的形态和生理调节过程,包括营养物质向叶片转移以增强光合作用,植株匍匐生长降低株高和形成更多的分蘖使地上生物量位于冠层下部等^[18]。相反,植物在面对水淹胁迫时表现出株高和生物量的加速生长,以逃离水淹环境促进与氧气的接触,增加水面以上的植物叶片比例,有利于植株积累更多的光合产物^[19]。因此,本研究以三峡库区消落带优势植物狗牙根为研究对象,从植株存活、形态生长及光合特征几方面综合分析刈割和水淹对狗牙根的影响,试图回答如下科学问题:(1)狗牙根如何从形态和生理上响应刈割和水淹胁迫,尤其是生长和光合生理特征将会产生怎样的变化?(2)何种刈割强度最有利于狗牙根的恢复生长?研究结果可为三峡库区消落带植被管理提供理论支持和科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

实验用狗牙根植株采自三峡库区腹心地带—重庆市忠县石宝镇消落区,实验土壤采自重庆市北碚区嘉陵江消落带。实验采取盆栽控制实验,盆高 17 cm,内径 22 cm,每个盆装入 5 kg 土壤。2020 年 8 月 5 日扦插栽培,种植时先将狗牙根截成 12 cm 左右带有顶芽的小段,每盆栽植 6 株。将盆栽苗置于四周开敞的阳光大棚内进行适应生长,并给予浇水、除草等常规管理。2020 年 10 月 16 日从培育苗中挑选规格和长势一致的植株开展实验,此时狗牙根株高(46.56 ± 4.59)cm,基径(1.07 ± 0.09)mm。

1.2 实验设计

实验在西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室实验基地(海拔 249 m,透明顶棚,四周开敞)内进行。设置刈割和水淹两种处理,刈割处理根据不同的留茬高度设置 4 个递增的刈割强度:不刈割(NC)、留茬 30 cm(S30)、留茬 20 cm(S20)、留茬 10 cm(S10);水淹处理分为对照(田间持水量的 60%—70%,CK)、浅淹(距土壤表面 10 cm,SF)、全淹(距土壤表面 2 m,TF)。另外,为探究狗牙根在脱离水淹胁迫后的恢复生长情况,设置浅淹-对照(前 90 d 为水淹处理,后 90 d 转为对照处理,SFK)、全淹-对照(前 90 d 为水淹处理,后 90 d 转为对照处理,TFK)。将植物按照 4 个梯度刈割后立即开始水淹处理,试验期间用土壤三参数速测仪(托普云农 TZS-ECW-G)测定土壤含水量,采取称重法确定需要补充的水分以对 CK 组土壤水分进行维持。每天检查 SF 组和 TF 组的水位,及时补充到确定高度。实验处理共计 6 个月,于 2021 年 4 月 26 日实验结束后取样,取样时每处理选取 4 盆共 80 盆测定各项指标。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 存活率的测定

将狗牙根从水淹环境中取出后置于与 CK 组相同的环境条件下,如果能长出新芽和新叶即计数为存活。存活率(%)=未死亡株数/总株数。

1.3.2 植物生长的测定

用钢卷尺测定狗牙根最高枝条的高度作为株高,基径用游标卡尺测定,选择每株最高枝条从上至下第 3—4 片健康的叶片用于测定叶面积,用 WinRHIZO La2400 根系扫描仪扫描叶片和根图像。

将植物根系冲洗干净后擦干,将每株植株分为根、茎、叶后放入烘箱,105℃杀青 1 h 后在 80℃下烘干至恒重,电子天平称量各部分干质量。总生物量=根生物量+茎生物量+叶生物量;根冠比=地下生物量/地上生物量。

1.3.3 光合作用的测定

实验处理结束时选择连续晴天,在 9:00—12:00 测定光合作用,采用 Li-6400 便携式光合系统测定狗牙根顶端往下第 3—4 片健康成熟的叶片(功能叶片中部)。其中,全淹组狗牙根叶片全部发黄凋落,缺乏相应指标。采用开放式气路,选择 2 cm×3 cm 红蓝光源叶室,通过预实验设置光合有效辐射为 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,叶室温度 25℃,CO₂利用缓冲瓶取自 3 m 高空,CO₂浓度在 410—430 $\mu\text{mol/mol}$ 范围内。测定净光合速率(Net photosynthetic rate, P_n)、气孔导度(Stomatal conductance, G_s)、胞间 CO₂浓度(Intercellular CO₂ concentration, C_i)与蒸腾速率(Transpiration rate, T_r)。因狗牙根的叶片未占据整个叶室,标定实际放入叶室的狗牙根叶片区域,放入冰盒带回实验室测定标定部位的叶面积,通过换算得出各光合参数。

1.4 统计分析

利用 SPSS 20 软件采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)来揭示不同水分、刈割处理对狗牙根生长和光合速率的影响,用 Duncan 法进行同一水分或刈割处理间的多重比较,统计显著性水平设置为 0.05。对不满足正态性和方差齐性的数据进行转换后使其满足统计要求,数据图表在 Excel 2010 和 Origin 8.5 中完成。

2 结果与分析

2.1 刈割和水淹胁迫对狗牙根存活率的影响

如表 1 所示,CK 处理组在不同强度刈割处理下保持 100%的存活率,其他水分处理组内狗牙根的存活率随刈割强度的增加而逐渐降低;SFK 和 TFK 处理组内 S10 和 S20 处理存活率分别高于 SF 和 TF 处理。总体上各处理下狗牙根的存活率均保持在较高水平(≥83.3%)。

表 1 刈割和水淹胁迫对狗牙根存活率的影响
Table 1 Effects of mowing and flooding stress on survival rate of *C. dactylon* seedlings

水分处理 Flooding treatment	刈割处理 Mowing treatment			
	S10	S20	S30	NC
CK	100%	100%	100%	100%
SF	87.50%	95.83%	100%	100%
SFK	91.66%	100%	100%	100%
TF	83.33%	91.66%	95.83%	100%
TFK	87.50%	95.83%	100%	100%

CK:对照处理 Control;SF:浅淹处理 Shallow flooding;SFK:浅淹-对照 Shallow flooding-control;TF:全淹 Total flooding;TFK:全淹-对照 Total flooding-control;S10:留茬 10 cm 处理 Stubble 10 cm;S20:留茬 20 cm 处理 Stubble 20 cm;S30:留茬 30 cm 处理 Stubble 30 cm;NC:不刈割处理 No mowing treatment

2.2 刈割和水淹胁迫对狗牙根生长及形态指标的影响

如表 2 所示,刈割处理对狗牙根的株高和根长具有极显著影响($P<0.001$),对基径具有显著性影响($P<0.05$)。相同水淹处理下,狗牙根的株高随刈割强度增加而逐渐降低。狗牙根的基径在 SF 和 TFK 组内,不同刈割处理之间存在差异。狗牙根比叶面积除 SFK 组内不同刈割处理间存在显著差异外,其他水分处理组内不存在显著差异。TF 和 TFK 组内不同刈割处理间的狗牙根总根长无显著性差异,CK 和 SFK 组内留茬 10 cm 处理显著低于 NC 处理,SF 组内 NC 处理的总根长显著高于其他刈割处理(图 1)。

表 2 刈割和水淹胁迫对狗牙根生长影响方差分析结果
Table 2 Results of variance analysis of effects of mowing and flooding stress on growth of *C. dactylon* seedlings

指标 Parameters	水淹 Flooding		刈割 Mowing		水淹×刈割 Flooding×Mowing	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
株高 Plant height	1178.91	<0.001	1990.70	<0.001	50.54	<0.001
基径 Stem diameter	110.21	<0.001	2.96	0.032	1.62	0.084
比叶面积 Specific leaf area	3.14	0.034	1.61	0.200	2.72	0.012
根长 Root length	95.20	<0.001	10.38	<0.001	2.10	0.048

水淹处理对狗牙根的株高、基径和根长有极显著性影响($P<0.001$),对比叶面积有显著性影响($P<0.05$);水淹与刈割之间的交互作用对狗牙根的株高有极显著性影响($P<0.001$),对狗牙根的比叶面积和根长有显著影响($P<0.05$)(表 2)。在相同刈割处理下,TF 组内各刈割处理的株高均显著低于 CK 组,其余水分处理组的狗牙根株高与 CK 组相比呈波动变化趋势,且彼此间存在显著性差异。CK 和 SFK 组的狗牙根基径显著高于其他处理,TF 组的基径最低。不同水分处理组之间狗牙根比叶面积呈现波动变化趋势,其中 TF 组狗牙根所有叶片发黄凋落。SF 和 TF 组的狗牙根总根长显著低于其他处理(图 1)。

2.3 刈割和水淹胁迫对狗牙根生物量分配的影响

如表 3 所示,刈割处理对狗牙根的各部分生物量及根冠比均具有极显著性的影响($P<0.001$)。相同水分处理下,CK、TF 和 TFK 组内不同刈割处理间的狗牙根的根生物量无显著性差异,SF 和 SFK 组内不刈割处理的狗牙根生物量显著高于其他处理。狗牙根的茎生物量随刈割强度增加逐渐减低,但 S20 和 S30 处理间无显

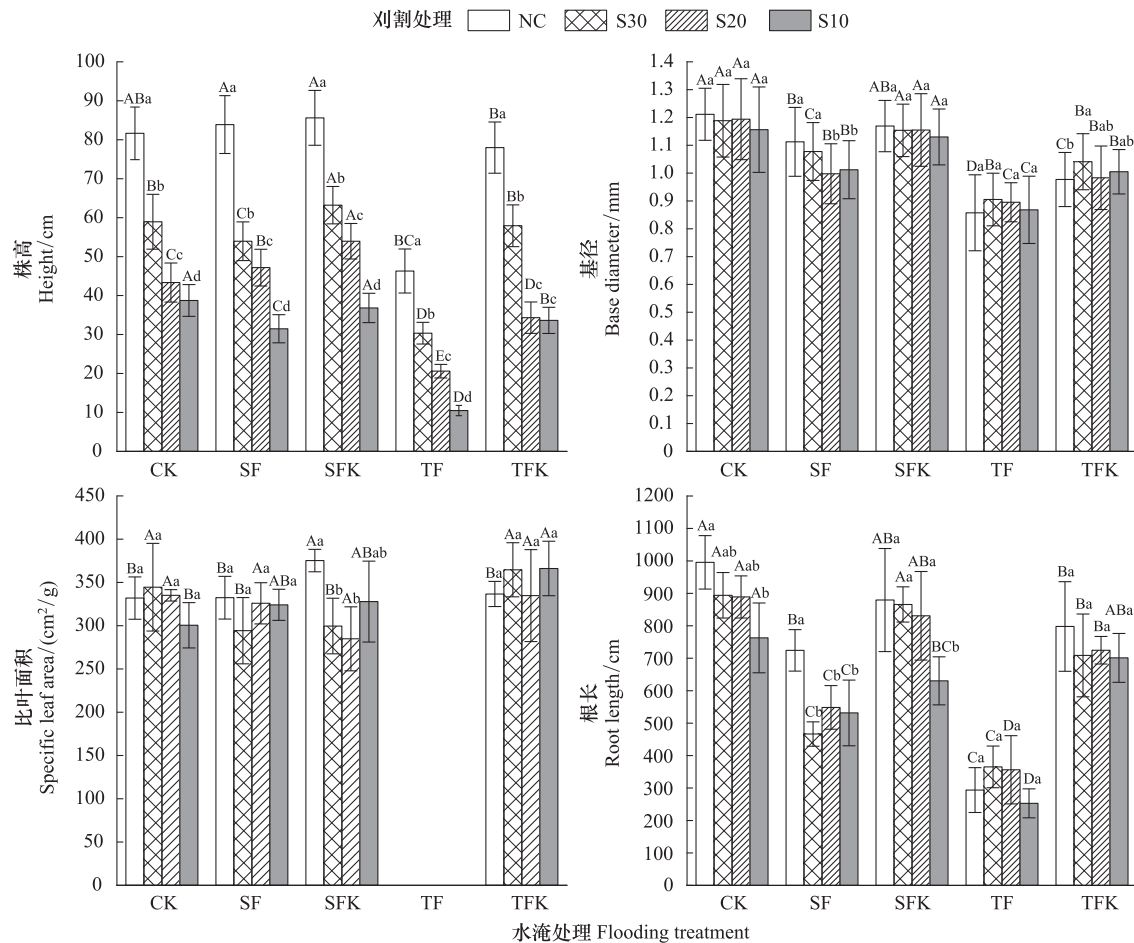


图 1 刈割和水淹胁迫对狗牙根生长的影响 (平均值±标准误)

Fig.1 The effects of mowing and flooding stress on growth of *C. dactylon* seedlings (Mean±SE)

CK: 对照处理 Control; SF: 浅淹处理 Shallow flooding; SFK: 浅淹-对照 Shallow flooding-control; TF: 全淹 Total flooding; TFK: 全淹-对照 Total flooding-control; S10: 留茬 10 cm 处理 Stubble 10 cm; S20: 留茬 20 cm 处理 Stubble 20 cm; S30: 留茬 30 cm 处理 Stubble 30 cm; NC: 不刈割处理 No mowing treatment. 不同小写字母分别表示同一水分处理下不同刈割处理之间有显著差异, 不同大写字母分别表示同一刈割处理下不同水分处理之间有显著性差异 ($P < 0.05$)

著性差异, 其中 SFK 组内 S20 和 S30 处理的狗牙根的茎生物量显著高于 CK 处理。全淹处理下狗牙根所有叶片凋落, CK 组内 S10 处理的狗牙根叶生物量显著低于其他刈割处理, 其他水分处理下叶生物量随刈割强度增加而逐渐降低。狗牙根总生物量随刈割强度增加而逐渐降低, S20 和 S30 处理之间无显著性差异, SFK 组内除 S10 组外其他刈割处理的总生物量与 CK 处理无显著性差异。除 CK、TF 和 TFK 组的狗牙根根冠比随刈割强度的增加而逐渐增加外, 其他水分处理组内不同刈割间的差异不显著 (图 2)。

水淹处理及刈割与水淹处理之间的交互作用对狗牙根的各部分生物量及根冠比均具有极显著性影响 ($P < 0.001$) (表 3)。相同刈割处理下, SF 和 TF 组狗牙根的根生物量显著低于对照处理, SFK 和 TFK 组的狗牙根的根生物量分别显著高于 SF 和 TF 组。TFK 组内各刈割处理的狗牙根的茎生物量显著低于 CK 处理, 但显著高于 TF 处理。相同刈割处理下各水分处理狗牙根叶生物量均显著低于 NC 处理。SF、TF 和 SFK 组的狗牙根总生物量显著低于 CK 处理, TF 组显著低于其他处理。NC 处理下不同水分处理间的根冠比无显著差异, 其他刈割处理下全淹处理的根冠比显著高于其他水分处理, SF 组的根冠比始终最低 (图 2)。

2.4 刈割和水淹胁迫对狗牙根光合作用的影响

全淹处理下狗牙根的叶片全部发黄凋落, 未测得光合作用数据。其余各处理组如表 4 所示, 刈割对狗牙

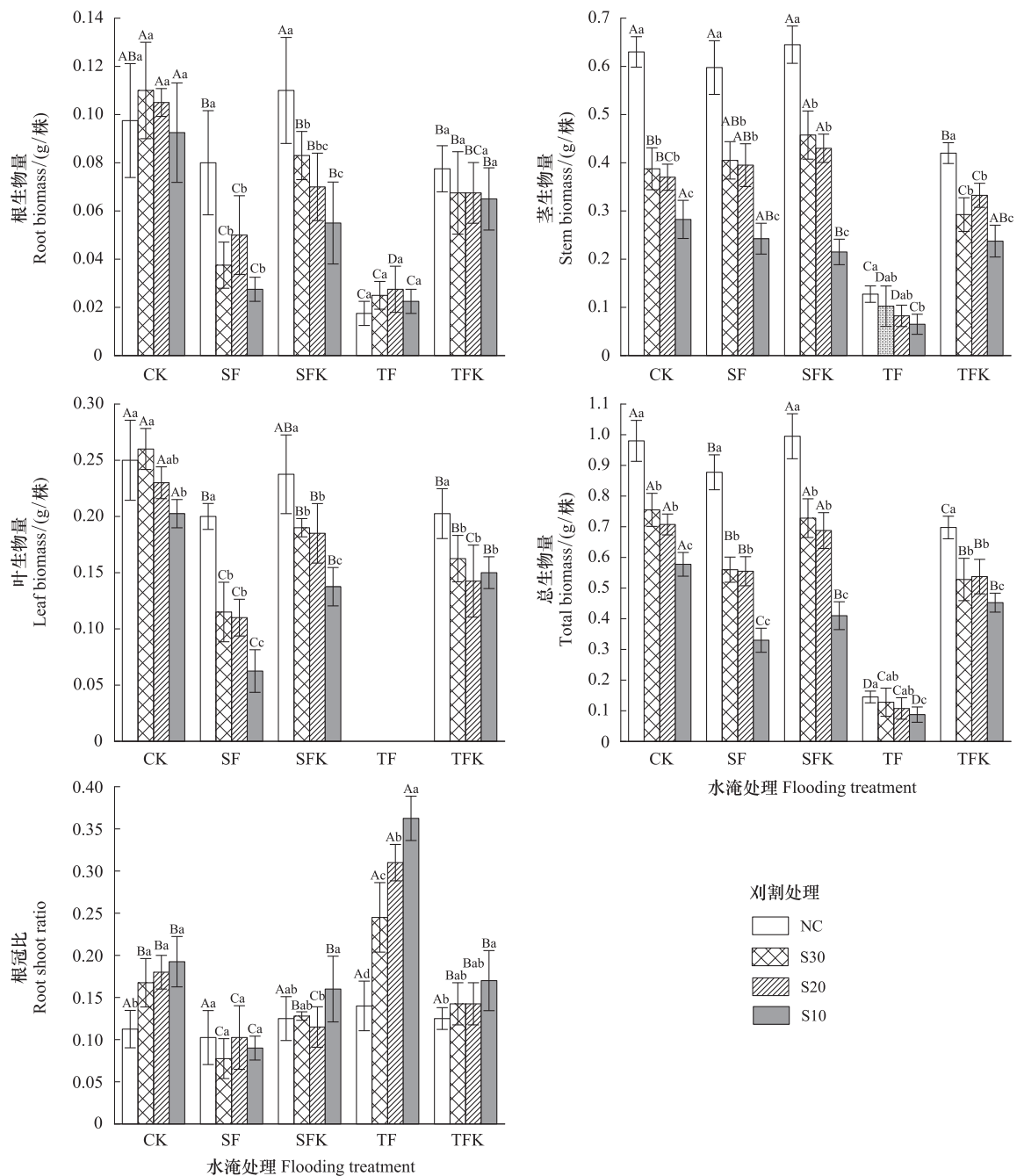


图2 水淹及刈割胁迫下狗牙根生物量分配的变化(平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.2 Changes of biomass allocation in *C. dactylon* seedlings under mowing and flooding stress (Mean $\pm$ SE)

不同小写字母分别表示同一水分处理下不同刈割处理之间有显著差异,不同大写字母表示同一刈割处理下不同水分处理之间有显著性差异($P < 0.05$)

根的净光合速率(P_n)和胞间 CO_2 浓度(C_i)存在极显著性的影响($P < 0.001$)。相同水淹处理下,CK 组内刈割处理(S30、S20、S10)的狗牙根 P_n 显著高于 NC 处理,SF 组内 S10 处理的狗牙根 P_n 显著低于其他处理,SFK 和 TFK 组内狗牙根 P_n 随刈割强度增加而逐渐降低。CK 和 SFK 组内狗牙根气孔导度(G_s)随刈割强度的增加而逐渐增大,SF 组内 S10 处理的 G_s 显著低于其他处理。CK 处理组内 S20 处理的 C_i 显著低于 S10 处理,SFK 处理组内 NC 处理的狗牙根 C_i 显著低于刈割处理,TFK 处理组内 S10 处理的狗牙根 C_i 显著高于 NC 和 S20 处理。CK 处理组内 NC 处理的狗牙根蒸腾速率(T_r)显著低于 S30 处理,SF 和 SFK 处理组内不同刈割处理间的狗牙根 T_r 无显著性差异,TFK 处理组内 S10 处理的狗牙根 T_r 显著高于其他刈割处理(图 3)。

表 3 水淹及刈割处理对狗牙根生物量影响方差分析结果

Table 3 Results of variance analysis of effects of mowing and flooding stress on biomass of *C. dactylon* seedlings

指标 Parameters	水淹 Flooding		刈割 Mowing		水淹×刈割 Flooding×Mowing	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
根生物量 Root biomass	67.59	<0.001	9.13	<0.001	3.28	0.001
茎生物量 Stem biomass	261.98	<0.001	207.25	<0.001	13.73	<0.001
叶生物量 Leaf biomass	73.40	<0.001	40.34	<0.001	3.69	0.001
总生物量 Total biomass	421.78	<0.001	189.12	<0.001	13.82	<0.001
根冠比 Root shoot ratio	87.13	<0.001	25.77	<0.001	8.57	<0.001

表 4 水淹及刈割处理对狗牙根根光合作用影响方差分析结果

Table 4 Results of variance analysis of effects of mowing and flooding stress on photosynthesis of *C. dactylon* seedlings

指标 Parameters	水淹 Flooding		刈割 Mowing		水淹×刈割 Flooding×Mowing	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
净光合速率 Net photosynthetic rate	54.09	<0.001	7.93	<0.001	6.25	<0.001
气孔导度 Stomatal conductance	11.79	<0.001	2.42	0.068	4.45	<0.001
胞间 CO ₂ 浓度 Carbon dioxide density	34.58	<0.001	5.54	<0.001	1.24	0.28
蒸腾速率 Transpiration rate	56.25	<0.001	0.38	0.77	2.74	0.005

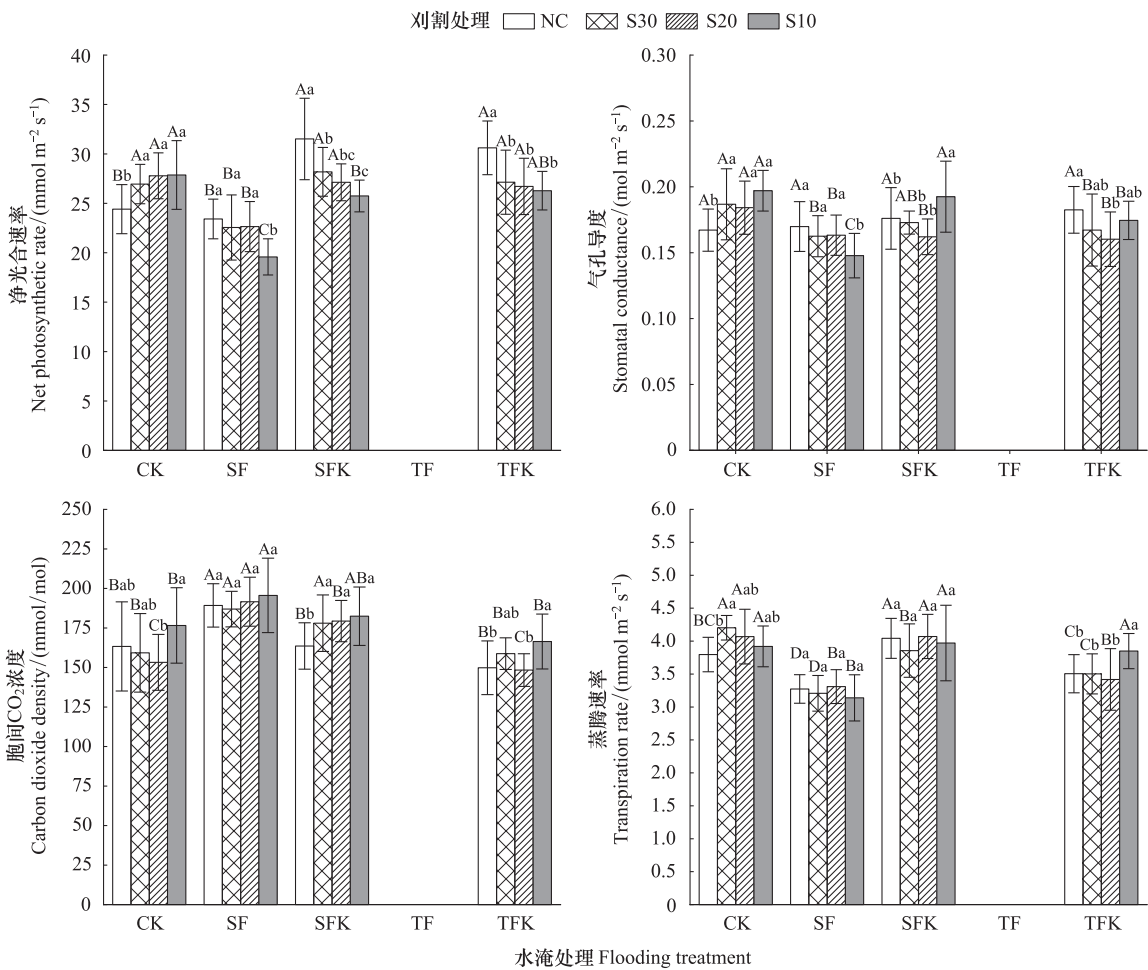


图 3 刈割和水淹胁迫下狗牙根光合作用的变化 (平均值±标准误)

Fig.3 Changes in photosynthesis of *C. dactylon* seedlings under mowing and flooding stress (Mean±SE)

不同小写字母分别表示同一水分处理下不同刈割处理之间有显著差异,不同大写字母表示同一刈割处理下不同水分处理之间有显著性差异 ($P<0.05$)

水淹处理对狗牙根各光合作用指标均具有极显著性的影响 ($P<0.001$); 水淹和刈割处理的交互作用对狗牙根的 P_n 和 G_s 具有极显著性影响 ($P<0.001$), 对 Tr 有显著性影响 ($P<0.05$) (表 4)。相同水淹处理下, CK 组内刈割处理的狗牙根 P_n 显著高于 NC 处理, SF 组内 S10 处理的狗牙根 P_n 显著低于其他处理, SFK 和 TFK 组内狗牙根的 P_n 随刈割强度增加而逐渐降低。相同刈割处理下, SF 组的狗牙根 P_n 显著低于其他水分处理。相同刈割处理下, SF 组的狗牙根 P_n 显著低于其他水分处理。TFK 组的狗牙根 G_s 显著高于其他处理, SFK 组的狗牙根 G_s 最低。SF 组狗牙根的 C_i 显著高于其他处理, CK 和 TFK 组之间的狗牙根 C_i 无显著性差异。SF 组狗牙根的 Tr 显著高于其他水分处理, CK 和 SFK 组之间狗牙根的 Tr 无显著性差异, TFK 组的狗牙根 Tr 显著低于其他处理 (图 3)。

2.5 狗牙根光合作用与生长、生物量相关性分析

由表 5 可知, 狗牙根的 P_n 与根长、根和叶生物量、总生物量、 G_s 和 Tr 之间具有极显著正相关性, 与株高和根冠比之间具有显著正相关性。狗牙根的 G_s 与根冠比和 Tr 之间具有极显著正相关性。狗牙根的 C_i 与根长、根生物量、叶生物量和 P_n 之间有极显著负相关性, 与比叶面积之间有显著负相关性。狗牙根的 Tr 与根长、根和叶生物量及根冠比之间具有极显著正相关性。

表 5 狗牙根生长、生物量与光合作用相关性分析

Table 5 Correlation analysis of photosynthesis, growth and biomass of *C. dactylon*

指标 Parameters	H	BD	SLA	RL	RB	SB	LB	TB	RSR	P_n	G_s	C_i	Tr
H	1												
BD	0.042	1											
SLA	0.123	-0.167	1										
RL	0.572 **	0.368 **	0.12	1									
RB	0.556 **	0.177	0.106	0.850 **	1								
SB	0.821 **	0.512 **	-0.019	0.756 **	0.681 **	1							
LB	0.577 **	-0.031	0.072	0.762 **	0.840 **	0.567 **	1						
TB	0.795 **	0.455 **	0.026	0.681 **	0.829 **	0.817 **	0.869 **	1					
RSR	-0.525 **	-0.536 **	0.126	-0.493 **	-0.2	-0.662	0.327 **	-0.593 **	1				
P_n	0.179 *	-0.018	0.151	0.436 **	0.418 **	0.18	0.459 **	0.322 **	0.253 *	1			
G_s	-0.031	-0.104	-0.111	0.122	0.234	-0.234	0.149	-0.086	0.468 **	0.509 **	1		
C_i	-0.109	0.008	-0.268 *	-0.374 **	-0.326 **	-0.083	-0.439 **	-0.232	-0.185	-0.399 **	0.106	1	
Tr	-0.042	0.042	0.05	0.486 **	0.468 **	0.021	0.345 **	0.19	0.461 **	0.431 **	0.323 **	-0.128	1

H: 株高 Height; 基径: BD branch diameter; SLA: 比叶面积 Specific Leaf Area; RL: 根长 root length; SB 茎生物量 Root length; LB: 叶生物量 Leaf biomass; RB: 根生物量 Root biomass; TB 总生物量 Total biomass; RSR 根冠比 Root shoot ratio; P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; G_s : 气孔导度 Stomatal conductance; C_i : 胞间 CO_2 浓度 Carbon dioxide density; Tr : 蒸腾速率 Transpiration rate

3 讨论

3.1 水淹胁迫对狗牙根的影响

植物面对不同强度的水淹胁迫时可表现出不同适应策略。在面对浅淹时会采取“逃避策略”, 使叶片露出水面获取氧气维持光合作用^[20]。在面对没顶深淹时往往采取“休眠策略”, 使植物在不利的环境条件下尽可能长时间地生存, 包括降低生长速率、降低可溶性糖和淀粉的代谢速率等^[21-22]。本试验 SF 处理株高相比于 CK 处理出现增长趋势, TF 组狗牙根的株高无显著性变化, 表明狗牙根在面对不同强度水淹时会采取不同的适应策略。根据植物最优分配理论, 植物能调节不同器官之间的生物量分配, 优化对不利环境下资源的获取, 维持自生的生长发育^[23]。狗牙根的生物量随水淹强度的增加而降低 (CK 组>SF 组>TF 组), 在脱离水淹环境后迅速恢复生长 (SFK 组和 TFK 组), 充分表明其具有很强的水淹逆境适应能力。实际上植物在胁迫解除后对陆生环境的适应能力也是植物对环境胁迫表现之一^[24-25]。本试验全淹组的狗牙根叶片全部发黄凋

落,主要是因为全淹环境下氧气含量低,光合作用被抑制,狗牙根为了长期存活通过损失叶生物量^[20,26–27]和降低根系分布以减少厌氧呼吸产生的有害物质对根部的伤害^[28]等措施来应对全淹胁迫。同时长期水淹后植物的恢复生长需要消耗大量碳水化合物,储备不足时会导致植物生长不佳甚至死亡^[29]。全淹环境下“停滞”生长可以让狗牙根保存更多的能量,为 TFK 组狗牙根脱离水淹环境后的恢复生长提供营养支持^[19]。

光合作用常被用于衡量植物对环境胁迫的反应和抗性,耐淹性强的植物的光合作用受水淹胁迫影响较小^[30]。引起植物叶片净光合速率(P_n)下降的原因可分为气孔限制和非气孔限制^[31],气孔限制表现为 P_n 和胞间 CO_2 (C_i) 下降,气孔限制值(L_s)上升^[32–33],而非气孔限制表现为 P_n 和 L_s 下降, C_i 上升^[34]。本研究浅淹处理下狗牙根的 P_n 、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(Tr)显著降低,而 C_i 显著上升。表明浅淹处理下狗牙根的光合速率下降是非气孔因素引起的,这与胡燕莉^[35]和 Bansal^[36]等研究结果类似。谭淑端等^[19]研究发现狗牙根在经受长达半年的淹水胁迫后恢复生长 1 个月的狗牙根的 P_n 、 Tr 、 G_s 与未淹对照相比都没有受到显著影响。本实验中 SFK 和 TFK 组内 NC 处理下狗牙根的 P_n 显著高于 CK 组,表明狗牙根在脱离水淹后能快速恢复光合作用,即使是 TF 组叶片全部凋落后也可以在短时间内萌发出新叶,快速恢复光合作用以满足植物的养分需求^[37–38]。

3.2 刈割胁迫对狗牙根的影响

植物被刈割后地上器官受损,为弥补损失的生物量往往会表现出补偿性生长^[39]。根据植物对刈割处理的内在忍受性,被刈割的植物可以表现出部分、完全或者超补偿生长,适度的刈割可以提高植物地上部分的再生能力^[40]。本试验刈割处理下狗牙根的株高和生物量显著低于 NC 处理,表明狗牙根在刈割以后的补偿生长有限,需要长时间的恢复生长。刈割处理不仅影响植物地上生物量生产,还会改变植物的生物量分配策略,刈割后植物倾向于降低地下根系生物量的分配,将更多资源提供给地上茎和叶部分促进植物整体最佳生长^[41]。植物补偿生长的程度与刈割胁迫的强弱有关,且植物对刈割强度的反应也存在差异,当超过一定限度时会影响植物的恢复生长^[42]。杨文斌等^[9]在研究刈割对湿地植物弯囊苔草(*Carex dispalata*)的影响时发现留茬 10 cm 时对植物造成过度损伤,不利于植物生长。本实验中观察到类似现象,即 S10 处理狗牙根的株高、根长和生物量显著低于其他刈割处理。

植物地上部分受到非环境胁迫(如刈割、砍伐和放牧等)时,植物的光合作用及其光合产物的转运与分配等都会发生相应的变化^[43]。Nowak 等^[44]将植物遭受一定程度枝条去除后植物整体的光合速率提高的现象定义为“补偿性光合作用”。王平等^[45]在研究刈割对驼绒藜(*Krascheninnikovia ceratoides*)的光合和水分生理的影响时发现,刈割后驼绒藜的净光合速率显著高于不刈割处理。本试验中 CK 组中观察到类似现象,各刈割处理下的狗牙根 P_n 显著高于 NC 处理,但当同时施加刈割和水淹胁迫时,刈割对狗牙根的光合作用表现出负面影响。同时发现 CK 组的狗牙根 G_s 显著高于 NC 处理,Kolb 等^[46]认为气孔导度会显著影响植物的补偿性光合作用,较高的气孔导度可以增强胞间二氧化碳的流动性,从而提高光合速率。因此,本研究发现刈割可以促进狗牙根光合速率的增加,激发狗牙根的补偿性光合作用。

3.3 水淹和刈割的交互作用对狗牙根的影响

存活率是检验植物水淹耐受性的重要指标之一。随着水淹深度增加,刈割和水淹的相互作用会导致植物对水淹胁迫的敏感性不同^[47]。袁琳等^[48]通过在互花米草的杨花期刈割加上水位调节技术处理后其地上和地下部分全部死亡,可以有效地控制其入侵。Middleton 等^[49]研究发现狗牙根等禾本科植物在淹水和持续修剪下会显著降低生物量和存活时间。本研究发现单独水淹和刈割处理并不会降低狗牙根的存活率(100%),而刈割和水淹交互处理组的狗牙根存活率会出现不同程度下降。Oosterheld 等^[50]认为水淹和刈割相结合对草本植物生长的协同负面影响是基于相反的形态和生物量分配。植物水淹时会保持直立生长增加高度使更多的叶片露出水面;相反,植物被刈割后高度降低,增加侧枝和分蘖的生长,倾向于匍匐生长将生物量集中于地表^[51]。同时,相互作用的强弱也受植物自生发育阶段、去叶(刈割)强度和水淹深度及持续时间的影响^[52]。本研究发现狗牙根的株高、根长和生物量显著受到刈割和水淹交互作用的影响,但 SFK 和 TFK 处理可以恢复

至较高水平。其中 SFK 组内 S20 和 S30 处理的狗牙根生物量可恢复至对照水平,TFK 组内 S20 和 S30 处理可以恢复至 CK 组的 76.0%和 69.9%。此外,本试验中 TF 组的根冠比显著高于其他处理,刈割会破坏植物地上和地下生物量的平衡,显著降低植物的地上生物量,造成根冠比升高,TF 处理在刈割后全淹期间采取“休眠策略”是其根冠比较高的主要原因,其他水分处理下狗牙根能够积累地上生物量,根冠比显著降低^[53]。

刈割处理可以激发植物的补偿性光合作用,但环境因素(如水分条件)与刈割处理发生的交互作用,会对植物的补偿性光合作用产生影响,而且这种影响往往具有不确定性^[54]。Zhao 等^[55]研究发现低强度刈割下羊草(*Leymus chinensis*)的净光合速率显著高于不刈割处理,但同时施加水分和刈割胁迫时养草的净光合速率始终低于不刈割处理。杨长青等^[56]研究盐碱和刈割对关草无性系繁殖的影响时发现,刈割处理下羊草的净光合速率高于对照处理,但盐碱和刈割胁迫同时存在时会显著降低羊草的净光合速率。本试验中观察到类似现象,CK 组内刈割处理显著增加了狗牙根的净光合速率,SF 组内重度刈割(S10 处理)的净光合速率显著低于其他刈割处理,表明高强度刈割(S10 处理)加水淹处理会降低狗牙根的光合速率。

无论是刈割还是水淹胁迫后狗牙根的恢复生长均需要大量的能量投入,而这主要是通过叶片、茎和根中的同化物优先分配和碳水化合物的再调动来实现补偿性再生,以支撑植物光合作用的恢复^[18,43]。相关性分析表明狗牙根的净光合速率与其生长参数(株高、根长、生物量和根冠比)之间表现出极显著的正相关性,同时株高、根长与生物量之间表现出极显著的正相关性(表 5)。刈割和水淹胁迫共同影响狗牙根的生长(株高、根长、生物量降低)和光合作用(P_n 、 G_s 、 T_r 降低),光合作用降低后碳同化产物减少,又影响到狗牙根的生长和生物量积累。此外,狗牙根在水淹时根系因缺乏氧气呼吸作用受阻,因此对矿质元素的运输能力下降,与此同时植物营养元素含量的变化进一步影响了植物的光合作用^[57]。狗牙根在脱离水淹胁迫后(SFK 和 TFK 处理)根系活力增强,有利于对养分吸收,从而促进狗牙根的光合速率和生长,同时碳同化产物增加,植物加速生长和生物量积累,促进狗牙根的恢复生长。

4 结论

研究结果表明,狗牙根面对水淹和刈割胁迫时表现出良好的适应性和恢复能力。各水分和刈割处理下狗牙根的存活率始终保持在较高水平($\geq 83.3\%$),但高强度刈割(留茬 10 cm 处理)不利于狗牙根在长期水淹下的存活和退水后的恢复生长。刈割和水淹胁迫对狗牙根的生长、生物量分配和光合作用均存在显著性影响,脱离水淹胁迫后(SFK 和 TFK 组)狗牙根可以迅速恢复,并且留茬 20 cm 和 30 cm 的各指标间无显著性差异。其中 SFK 处理组内留茬 20 和 30 cm 处理的狗牙根光合作用和总生物量均可达到 CK 处理水平;TFK 处理组内留茬 20、30 cm 处理的狗牙根光合作用可恢复至 CK 处理水平,其总生物量可以达到 CK 处理的 76.0%和 69.9%。综合以上结论得出留茬 20 cm 和 30 cm 可作为三峡库区消落带狗牙根植被管理的刈割留茬参考高度。

参考文献(References):

- [1] 鲍玉海,贺秀斌.三峡水库消落带土壤侵蚀问题初步探讨.水土保持研究,2011,18(6):190-195.
- [2] 侯春丽.三峡水库消落带植物功能性状及其环境适应性研究[D].重庆:重庆师范大学,2019.
- [3] 高婷,董蓉,黄慧敏,陶建平.三峡水库消落带出露期植物群落动态特征.重庆师范大学学报:自然科学版,2017,34(5):38-43.
- [4] Chen X, Zhang S, Liu D, Yu Z G, Zhou S, Li R J, Liu Z X, Lin J J. Nutrient inputs from the leaf decay of *Cynodon dactylon* (L.) Pers in the water level fluctuation zone of a Three Gorges tributary. Science of the Total Environment, 2019, 688: 718-723.
- [5] 王建超,朱波,汪涛,易礼军.三峡库区典型消落带草本植物氮磷养分浸泡释放实验.环境科学,2012,33(4):1144-1151.
- [6] Xiao L W, Zhu B, Nsenga Kumwimba M, Jiang S W. Plant soaking decomposition as well as nitrogen and phosphorous release in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. Science of the Total Environment, 2017, 592: 527-534.
- [7] 穆建平.三峡库区消落带植被的生态学研究[D].重庆:重庆大学,2012.
- [8] 张璐璐,周晓松,李英年,袁芙蓉,樊瑞俭,朱志红.刈割、施肥和浇水对矮蒿草补偿生长的影响.植物生态学报,2011,35(6):641-652.
- [9] 杨文斌,章翔.刈割弯囊苔草对生活污水净化效果影响.生态学杂志,2013,32(9):2418-2423.

- [10] Kuiper J J, Verhofstad M J J M, Louwers E L M, Bakker E S, Brederveld R J, van Gerven L P A, Janssen A B G, de Klein J J M, Mooij W M. Mowing submerged macrophytes in shallow lakes with alternative stable states: battling the good guys? *Environmental Management*, 2017, 59(4): 619-634.
- [11] Healy M G, Newell J, Rodgers M. Harvesting effects on biomass and nutrient retention in phragmites australis in a free-water surface constructed wetland in western Ireland. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 2007, 107B(3): 139-145.
- [12] 吕改云, 何怀东, 杨丹菁, 蔡信德, 靖元孝. 刈割对人工湿地风车草生长及污水净化效果的影响. *生态学报*, 2012, 32(15): 4932-4939.
- [13] 周晓红, 王国祥, 杨飞, 陈秋敏, 汪丽. 刈割对生态浮床植物黑麦草光合作用及其对氮磷等净化效果的影响. *环境科学*, 2008, 29(12): 3393-3399.
- [14] 谢宝华, 王安东, 赵亚杰, 朱书玉, 宋建彬, 韩广轩, 管博, 张丽文. 刈割加淹水对互花米草萌发和幼苗生长的影响. *生态学杂志*, 2018, 37(2): 417-423.
- [15] 李强, 丁武泉, 王书敏, 朱启红, 杨俊, 柯胜钱, 秦露, 杨林静, 郑捷月, 孟懿雯. 三峡库区多年高水位运行对消落带狗牙根生长恢复的影响. *生态学报*, 2020, 40(3): 985-992.
- [16] 谭淑端, 朱明勇, 党海山, 王勇, 张全发. 三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应. *生态学报*, 2009, 29(7): 3685-3691.
- [17] 简尊吉, 郭泉水, 马凡强, 秦爱丽, 程瑞梅, 肖文发, 康义, 梁洪海. 生态袋护坡技术在三峡水库消落带植被恢复中应用的可行性研究. *生态学报*, 2020, 40(21): 7941-7951.
- [18] Striker G G, Manzur M E, Grimoldi A A. Increasing defoliation frequency constrains regrowth of the forage legume *Lotus tenuis* under flooding. The role of crown reserves. *Plant and Soil*, 2011, 343(1/2): 261-272.
- [19] 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.
- [20] 李晓雪, 贺燕燕, 杨文航, 王朝英, 燕江伟, 崔振, 李昌晓. 不同水分处理和密度配置对牛鞭草与狗牙根生长与种间竞争的影响. *生态学报*, 2018, 38(9): 3046-3058.
- [21] Manzur M E, Grimoldi A A, Insausti P, Striker G G. Escape from water or remain quiescent? *Lotus tenuis* changes its strategy depending on depth of submergence. *Annals of Botany*, 2009, 104(6): 1163-1169.
- [22] Ye T T, Shi H T, Wang Y P, Chan Z L. Contrasting changes caused by drought and submergence stresses in bermudagrass (*Cynodon dactylon*). *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 951.
- [23] McConnaughay K D M, Coleman J S. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? a test along three resource gradients. *Ecology*, 1999, 80(8): 2581-2593.
- [24] 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*, 2010, 107(1): 49-63.
- [25] Luo F L, Thiele B, Janzik I, Zeng B, Schurr U, Matsubara S. De-submergence responses of antioxidative defense systems in two wetland plants having escape and quiescence strategies. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(17): 1680-1689.
- [26] 曾成城, 王振亚, 陈锦平, 顾艳文, 贾中民, 魏虹. 不同水分处理对狗牙根种内相互作用的影响. *生态学报*, 2016, 36(3): 696-704.
- [27] 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.
- [28] Bouma T J, Nielsen K L, van Hal J, Koutstaal B. Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency. *Functional Ecology*, 2001, 15(3): 360-369.
- [29] Liao J X, Jiang M X, Li L F. Effects of simulated submergence on survival and recovery growth of three species in water fluctuation zone of the Three Gorges reservoir. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(4): 216-220.
- [30] 李晓雪, 李昌晓, 宋虹, 袁中勋. 水淹和密度配置对牛鞭草与狗牙根扦插苗光合作用的影响. *草业学报*, 2019, 28(2): 197-206.
- [31] Herrera A, Tezara W, Marín O, Rengifo E. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in trees of a tropical seasonally flooded forest. *Physiologia Plantarum*, 2008, 134(1): 41-48.
- [32] Rodríguez-Gamir J, Ancillo G, González-Mas M C, Primo-Millo E, Iglesias D J, Forner-Giner M A. Root signalling and modulation of stomatal closure in flooded citrus seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, 49(6): 636-645.
- [33] Jackson M B. Long-distance signalling from roots to shoots assessed: the flooding story. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(367): 175-181.
- [34] 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.
- [35] 胡燕莉, 袁辉, 胡永红. 水淹和恢复对凤丹光合特性和根系活力的影响. *西北植物学报*, 2017, 37(8): 1586-1594.
- [36] Bansal R, Srivastava J P. Effect of waterlogging on photosynthetic and biochemical parameters in pigeonpea. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2015, 62(3): 322-327.

- [37] 陈锦平, 曾成城, 魏虹, 刘媛, 王振夏, 贾中民. 不同水淹下狗牙根-牛鞭草混作对植株生物量的影响. 生态学报, 2017, 37(4): 1111-1118.
- [38] 韩文娇, 白林利, 李昌晓. 水淹胁迫对狗牙根光合、生长及营养元素含量的影响. 草业学报, 2016, 25(5): 49-59.
- [39] 郭安琪, 周瑞莲, 宋玉, 马会雷. 刈割后黑麦草生理保护作用对其补偿性生长的影响. 生态学报, 2018, 38(10): 3495-3503.
- [40] 章家恩, 刘文高, 陈景青, 施耀才, 蔡燕飞. 不同刈割强度对牧草地上部和地下部生长性状的影响. 应用生态学报, 2005, 16(9): 1740-1744.
- [41] Li W H, Tian X S, Luo J N, Dai Y H, Peng C L. Effects of simulated defoliation on growth and photosynthetic characteristics of an invasive liana, *Ipomoea cairica* (Convolvulaceae). Invasive Plant Science and Management, 2012, 5(2): 282-289.
- [42] Zheng Y C, Wang X C, Ge Y, Dzakupu M, Zhao Y Q, Xiong J Q. Effects of annual harvesting on plants growth and nutrients removal in surface-flow constructed wetlands in northwestern China. Ecological Engineering, 2015, 83: 268-275.
- [43] Iqbal N, Masood A, Khan N A. Analyzing the significance of defoliation in growth, photosynthetic compensation and source-sink relations. Photosynthetica, 2012, 50(2): 161-170.
- [44] Nowak R S, Caldwell M M. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. Oecologia, 1984, 61(3): 311-318.
- [45] 王平平, 杨劫, 陈宇琪, 宋炳煜, 淡沐春. 刈割对驼绒藜光合及水分生理状况的影响. 中国草地学报, 2014, 36(4): 85-91.
- [46] Kolb, T E, Dodds, K A, Clancy, K M. Physiology and growth of potted douglas-fir seedlings. Forest Science, 1999, 45(2): 280-291.
- [47] Yu L F, Yu D, Liu C H, Xie D. Flooding effects on rapid responses of the invasive plant *Alternanthera philoxeroides* to defoliation. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2010, 205(7): 449-453.
- [48] 袁琳, 张利权, 肖德荣, 张杰, 王睿照, 袁连奇, 古志钦, 陈曦, 平原, 祝振昌. 刈割与水位调节集成技术控制互花米草 (*Spartina alterniflora*). 生态学报, 2008, 28(11): 5723-5730.
- [49] Middleton B A, van der Valk A G, Davis C B. Responses to water depth and clipping of twenty-three plant species in an Indian monsoonal wetland. Aquatic Botany, 2015, 126: 38-47.
- [50] Oosterheld M, McNaughton S J. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. Oecologia, 1991, 88(2): 153-156.
- [51] Manzur M E, Grimoldi A A, Striker G G. The forage grass *Paspalum dilatatum* tolerates partial but not complete submergence caused by either deep water or repeated defoliation. Crop and Pasture Science, 2020, 71(2): 190.
- [52] Hayball N, Pearce M. Influences of simulated grazing and water-depth on the growth of juvenile *Bolboschoenus caldwelii*, *Phragmites australis* and *Schoenoplectus validus* plants. Aquatic Botany, 2004, 78(3): 233-242.
- [53] Boyd C S, Svejcar T J. Biomass production and net ecosystem exchange following defoliation in a wet sedge community. Rangeland Ecology & Management, 2012, 65(4): 394-400.
- [54] 赵威, 李亚鸽, 王艳杰. 植物补偿性光合作用的发生模式及生理机制分析. 植物生理学报, 2016, 52(12): 1811-1818.
- [55] Zhao W, Chen S P, Lin G H. Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis* (Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions. Plant Ecology, 2008, 196(1): 85-99.
- [56] 杨常青. 盐碱、刈割及其交互作用对羊草无性繁殖的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- [57] Pierce S C, Moore M T, Larsen D, Pezeshki S R. Macronutrient (N, P, K) and redoximorphic metal (Fe, Mn) allocation in *Leersia oryzoides* (rice cutgrass) grown under different flood regimes. Water, Air, and Soil Pollution, 2010, 207(1/2/3/4): 73-84.