

# 香附子光合生理对三峡库区消落带 陆生环境的响应

裴顺祥<sup>1</sup>, 洪明<sup>2</sup>, 郭泉水<sup>2\*</sup>, 秦爱丽<sup>2</sup>, 马凡强<sup>2</sup>,  
肖文发<sup>2</sup>, 简尊吉<sup>2</sup>, 陈俊<sup>3</sup>

(1 中国林业科学研究院 华北林业实验中心, 北京 102300; 2 中国林业科学研究院 森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091; 3 北京中兰环境工程有限公司, 北京 100195)

**摘要:** 植物在消落带水淹结束后的陆生环境中能否合成和储存足够的碳水化合物, 对其在消落带长期定居、存活和扩散具有重要影响。香附子是能够适应三峡库区消落带生境的少数多年生草本植物之一。该试验通过对消落带水淹结束后生长在深水(22~27 m)、浅水(2~7 m)和未淹区段香附子光合生理的定期观测, 研究其在陆生环境下的光合生理变化及其形成机制。结果表明: (1) 生长在深水区段香附子的净光合速率( $P_n$ )显著高于浅水区段与未淹区段。(2) 随着香附子在陆生环境中生活时间的延长, 其  $P_n$ 、气孔导度、表观水分利用效率、表观光能利用效率、表观  $CO_2$  利用效率增加。(3) 与未淹区段相比, 浅水淹没区段香附子的光饱和点显著升高, 而光补偿点显著降低。研究发现, 淹水胁迫后积极的自我调节能力和光合补偿机制是香附子能够适应于三峡库区消落带的重要原因。

**关键词:** 三峡库区; 消落带; 香附子; 光合生理; 响应

**中图分类号:** Q945.79      **文献标志码:** A

## Photosynthetic Physiology Response of *Cyperus rotundus* to Terrestrial Environment in Hydro-fluctuation Belt of Three Gorges Reservoir Area

PEI Shunxiang<sup>1</sup>, HONG Ming<sup>2</sup>, GUO Quanshui<sup>2\*</sup>, QIN Aili<sup>2</sup>,  
MA Fanqiang<sup>2\*</sup>, XIAO Wenfa<sup>2</sup>, JIAN Zunji<sup>2</sup>, CHEN Jun<sup>3</sup>

(1 Experimental Centre of Forestry in North China, Chinese Academy of Forestry, Beijing 102300, China; 2 Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory on Forest Ecology and Environmental Sciences of State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 3 Beijing GAD Environmental Engineering Co., Ltd., Beijing 100195, China)

**Abstract:** Whether plants can synthesise and stored abundant carbohydrate in the terrestrial environment in hydro-fluctuation belt after water flooding have important influence on their long-term settlement, survival and spread of the plants living in hydro-fluctuation belt. *Cyperus rotundus* is one of the few perennial herbs that able to adapt to the habitat of hydro-fluctuation belt in the Three Gorges Reservoir area. In order to study the changes of *C. rotundus* photosynthetic physiology and its formation mechanism in the terrestrial environment, we regularly observed the photosynthetic physiology of *C. rotundus* which grow in

收稿日期: 2016-10-25; 修改稿收到日期: 2017-02-23

基金项目: “十二五”农村领域国家科技计划(2015BAD07B040301)

作者简介: 裴顺祥(1986-), 男, 硕士, 助理研究员, 主要从事森林生态研究。E-mail: psx0309@sina.com

\* 通信作者: 郭泉水, 硕士, 研究员, 主要从事森林生态研究。E-mail: guoqs@caf.ac.cn

the deep water (22–27 m), shallow water (2–7 m) and non-flooded zone in hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir area after water flooded. The results as follows: (1) the net photosynthetic rates ( $P_n$ ) of *C. rotundus* growth in deep water and shallow water were significantly higher than that in non-flooded area; (2) the  $P_n$ , stomatal conductance, apparent water use efficiency, apparent light use efficiency and apparent  $CO_2$  use efficiency increased with the extension of *C. rotundus* living in terrestrial environment; (3) the light saturation point of *C. rotundus* which grow in shallow water was significantly rose, while the light compensation point was significantly decreased. Positive self-adjustment ability and the photosynthetic compensation mechanism of *C. rotundus* after water flooded stress are important reasons for its adaptation to hydro-fluctuation belt in the Three Gorges Reservoir area.

**Key words:** Three Gorges Reservoir area; hydro-fluctuation belt; *Cyperus rotundus*; photosynthetic physiology; response

长期水淹胁迫可使植物的无氧呼吸替代有氧呼吸,细胞的能量逐渐减少,三羧酸循环(TCA)不能正常运转<sup>[1]</sup>。植物为了摆脱水淹胁迫,可通过不定根的形成、茎的伸长生长等方式获取外界氧气,但完成这些过程需要消耗大量储能<sup>[2]</sup>。碳水化合物是维持植物生命活动能量的根本来源<sup>[3-4]</sup>。植物摆脱水淹胁迫后,能否进行正常的光合作用,生成并贮存大量的碳水化合物,不仅对恢复期内植物的生长发育具有直接影响,而且对其再次遭受水淹后能否获得足够的能量以抵御水淹胁迫起着决定性作用。

香附子(*Cyperus rotundus*)是莎草科(Cyperaceae)莎草属的多年生草本,为三峡库区消落带的广布种。近年来,许多学者通过室内外淹水模拟控制试验,对其耐淹能力及其光合生理机制进行了探讨,试验结果一致表明,香附子对水淹胁迫具有较强的耐受能力<sup>[5-8]</sup>。然而,对能够在三峡库区消落带存活下来的植物而言,耐水淹只是具备了最基本的的能力之一,对淹水过后干旱胁迫的适应能力也必须同时具备。因为,三峡库区消落带植物露出水面后,恰值当地伏旱季节,气候干燥和土壤干旱是其所面临的另一种胁迫环境。已有研究表明,消落带植物经历长期水淹重新回到陆生环境后有一段适应过程,水淹过后植物与空气接触,受到的氧化胁迫程度可

能会明显提高,能够耐受长期水淹的植物,在水淹过后的恢复期内,也可能因不耐受较高的氧化胁迫而死亡<sup>[9]</sup>。香附子能够在三峡库区消落带生存,说明其对水淹及其水淹过后的干旱环境具有较强的适应能力,但目前未见香附子对三峡水库消落带水淹结束后陆地环境的光合生理响应及适应机制研究的报道。

因此,本研究根据淹水深度将消落带划分为深水淹没(22~27 m)、浅水淹没(2~7 m)和未淹对照3个区段,并在水淹结束后的不同时期,测定香附子的光合生理特性,以期揭示消落带水淹结束后香附子在消落带不同淹水区段、不同恢复时期的光合生理特性和适应机制,为香附子在三峡库区消落带植被建设中的应用提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

试验地设在重庆市巫山县双龙镇三峡库区消落带(N31°11.455', E109°52.247')内。总面积3.3 hm<sup>2</sup>。坡度23.5°,坡向NW62°。土壤类型为石灰岩母质上发育的黄色石灰土,平均土层厚度约30 cm。香附子栽植时间为2008年早春,栽植前为农耕地。2009年水库蓄水前,对不同海拔区段0~15 cm

表1 香附子试验示范地不同海拔区段土壤理化性质

Table 1 Soil physicochemical properties of experiment and demonstration area of *C. rotundus* at different altitude sections

海拔 Altitude/m	容重 Bulk density/ (g · m <sup>-3</sup> )	pH	有机质 Organic matter/ (g · kg <sup>-1</sup> )	全 N Total N/ (g · kg <sup>-1</sup> )	全 P Total P/ (g · kg <sup>-1</sup> )	全 K Total K/ (g · kg <sup>-1</sup> )	速效 N Available N/ (mg · kg <sup>-1</sup> )	速效 P Available P/ (mg · kg <sup>-1</sup> )	速效 K Available K/ (mg · kg <sup>-1</sup> )
145~155	1.41 a	7.51 a	15.02 a	0.70 a	0.27 a	8.74 a	29.48 a	53.62 a	55.16 b
155~172	1.42 a	7.53 a	14.19 a	0.69 a	0.32 a	9.70 a	21.05 a	58.19 a	23.41 b
>172	1.41 a	7.27 a	18.18 a	0.99 a	0.32 a	11.68 a	22.93 a	29.58 a	74.52 a

注:表中数据为平均值。同列数值后的不同小写字母表示同一测定指标在0.05显著度水平上差异显著

Note: Data in the table are average values. Different normal letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level of the same indicator

土层的理化性质测定分析的结果表明(表 1),除海拔 172 m(当年三峡水库的最高蓄水位)以上未淹对照区段土壤中的速效钾与其他海拔区段存在显著差异外,其他各项指标在海拔区段间的差异均不显著。

## 1.2 试验设计

2008 年底三峡水库的最高蓄水位首次达到海拔 172 m,2009 年水库的最高蓄水位与 2008 年相同。在此期间,海拔 145~150 m 的淹水深度为 22~27 m,最长淹水时间为 251 d;海拔 165~170 m 的淹水深度 2~7 m,最长淹水时间为 77 d。考虑到不同海拔区段淹水深度和持续时间的差异,可能对香附子的光合参数产生影响,将消落带区分为深水淹没区段(海拔 145~150 m,简称深水区段)、浅水淹没区段(海拔 165~170 m,简称浅水区段)和未淹对照区段(海拔 172 m 以上,简称未淹区段)。对各区段香附子光合参数测定的日期相同,均为 2010 年水淹结束后的 5 月 4 日、6 月 8 日、7 月 8 日。光响应曲线测定日期为 7 月 12 日。

## 1.3 光合参数测定

用于测定的香附子样株从各淹水区段中随机选取,每个淹水区段分别选择 3~5 株。测定对象为样株上完全展开的功能叶片。每个样株测定 3~5 片。测定仪器为 Li-6400 光合分析仪(Licor, USA)。测定时间在绝对晴天的 9:00~11:00。测定内容包括:净光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率( $T_r$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s$ ,  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气温( $t_a$ ,  $^{\circ}\text{C}$ )、叶温( $t_{\text{leaf}}$ ,  $^{\circ}\text{C}$ )、空气相对湿度( $RH$ ,  $\%$ )、光合有效辐射( $PAR$ ,  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、周边  $\text{CO}_2$  浓度( $C_a$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )等。利用气体交换参数和仪器输出的  $C_i/C_a$  值,计算气孔限制值( $L_s$ ,  $\%$ )<sup>[10]</sup>、水分利用效率( $WUE$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )<sup>[11]</sup>、表观光能利用效率( $LUE$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )<sup>[12]</sup>以及表观  $\text{CO}_2$  利用效率( $CUE$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )<sup>[13]</sup>。

$$L_s = (1 - C_i / C_a) \times 100\% \quad (1)$$

$$WUE = P_n / T_r \quad (2)$$

$$LUE = P_n / PAR \quad (3)$$

$$CUE = P_n / C_i \quad (4)$$

## 1.4 光响应曲线测定

从 3 个不同的淹水区段中分别选择 3 株健康植株作为样株,在各样株上分别选择 3~5 片完全展开的功能叶片作为测定对象。应用 Li-6400 光合分析仪(Licor-6400, USA)的 6400-02B LED 红蓝光源叶室,在绝对晴天的 9:00~11:00,对连体叶片的瞬时

光合速率( $IAPR$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )进行测定。利用 Li-6400 光合分析仪自动“light-curve”曲线测定功能,将红蓝光源 LED 由高到低设定 2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、20、0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  等一系列光合光通量密度(PFD)。 $\text{CO}_2$  浓度、叶室温度、相对湿度均为自然背景值。测定前对叶片进行自然光诱导,每个光强值设定数据采集间隔时间为 3 min。

光响应曲线采用直角双曲线的修正模型<sup>[14]</sup>,通过 SPSS 16.0 统计软件中的“nonlinear regression”模块反复迭代拟合而成,计算指标包括最大净光合速率( $P_{\text{max}}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、暗呼吸速率( $R_d$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、光饱和点( $LSP$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )和光补偿点( $LCP$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。与此同时,对弱光强条件( $PFD \leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )与净光合速率进行直线拟合,表观量子利用效率( $AQY$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )为拟合直线的斜率。

植物光合作用对光响应的直角双曲线修正模型<sup>[14]</sup>的表达式为:

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d$$

式中, $P_n$  为净光合速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), $\alpha$  是光响应曲线的初始斜率(无量纲), $\beta$ 、 $\gamma$  为系数( $\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ ), $I$  为光合有效辐射( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), $R_d$  为暗呼吸速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。

## 1.5 数据处理

采用单因素方差分析(one-way ANOVA)以及多重比较方法中的最小显著差异法(LSD),比较不同淹水区段以及不同测定时间香附子各项光合参数测定值之间的差异显著性。统计分析应用软件为 SPSS 16.0,图形制作应用软件为 SigmaPlot 10.0。

## 2 结果与分析

### 2.1 香附子光合参数的空间变化特征

对不同淹水区段、不同调查时段测定的光合参数分别进行统计分析,结果如表 2 所示。在 5 月 4 日(浅水淹没区段香附子露出水面后的第 88 天),与未淹对照比较,浅水区段香附子的  $G_s$  和  $WUE$  均有显著提高( $P < 0.05$ ),增幅分别为 34.8%和 46.4%。在 6 月 8 日(浅水淹没区段香附子露出水面后的第 123 天),浅水区段香附子的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、 $LUE$  比未淹区段均有显著提高( $P < 0.05$ ),增幅分别为 67.2%、60.2%、40.6%和 56.0%;其他光合参数在两区段间差异不显著。在 7 月 8 日(即深水淹没区

段香附子露出水面后的第21天,浅水区段香附子露出水面后的第153天),与浅水区段比较,深水区段香附子的  $P_n$ 、 $L_s$ 、 $WUE$ 、 $CUE$  均有显著提高,增幅分别为 39.8%、33.0%、58.6%、155.5%,而其  $C_i$  却显著降低 43.2%;与未淹对照比较,深水区段香附子的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、 $WUE$ 、 $CUE$  均有显著提高,增幅分别为 72.7%、55.1%、31.5%、28.7%、146.8%,而其  $C_i$  和  $LUE$  却分别显著降低 28.0%和 94.4%;与未淹对照比较,浅水区段香附子的  $G_s$ 、 $T_r$ 、 $C_i$  有显著提高,增幅分别为 40.7%、40.5%、26.7%,而其  $L_s$ 、 $WUE$ 、 $LUE$  则分别显著降低 15.0%、18.9%、

47.2%,其他参数无显著变化。

综合以上分析结果可知,香附子的  $P_n$  和  $G_s$  表现为深水区段 > 浅水区段 > 未淹区段,其  $L_s$ 、 $WUE$ 、 $LUE$ 、 $CUE$  表现为深水区段 > 未淹区段 > 浅水区段,而  $T_r$  为浅水区段 > 深水区段 > 未淹区段,  $C_i$  为浅水区段 > 未淹区段 > 深水区段。

## 2.2 香附子光合参数的时间变化特征

从同一淹水区段、不同测定时间段香附子的光合参数及差异显著性检验结果(表2)可知,在浅水区段,与5月4日相比,6月8日香附子的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $WUE$ 、 $LUE$ 、 $CUE$  分别显著提高 64.3%、60.5%、57.2%、67.7%、

表2 不同淹水区段及不同测定时间香附子光合生理参数的变化

Table 2 Photosynthesis parameters of *C. rotundus* at different flooded sections and different time points

测定指标 Measured index	调查时间/(日/月) Survey time (day/month)	深水区段 Profundal zone	浅水区段 Shallow water zone	未淹区段 Non-flooded zone
净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	4/5	--	12.0893 ± 1.0585 Ab	9.0927 ± 1.2306 Ab
	8/6	--	19.8600 ± 2.1122 Aa	11.8809 ± 0.8524 Ba
	8/7	16.4639 ± 0.9834 A	11.7726 ± 1.3118 Bb	9.5312 ± 0.7241 Bab
气孔导度 $G_s/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	4/5	--	0.0907 ± 0.0064 Ab	0.0673 ± 0.0051 Bb
	8/6	--	0.1456 ± 0.0139 Aa	0.0909 ± 0.0060 Ba
	8/7	0.1163 ± 0.0105 A	0.1055 ± 0.0088 Ab	0.0750 ± 0.0082 Bab
蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	4/5	--	3.5621 ± 0.2350 Ab	3.8327 ± 0.2822 Aa
	8/6	--	3.8000 ± 0.3341 Ab	2.7036 ± 0.1967 Bb
	8/7	5.8323 ± 0.4488 A	6.2311 ± 0.4850 Aa	4.4337 ± 0.4679 Ba
胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	4/5	--	145.1250 ± 11.3609 Aa	158.9109 ± 18.3086 Aa
	8/6	--	164.0800 ± 18.9979 Aa	168.4500 ± 15.9338 Aa
	8/7	92.8801 ± 10.0034 C	163.5048 ± 8.2402 Aa	129.0184 ± 16.2915 Ba
气孔限制值 $L_s/\%$	4/5	--	0.6131 ± 0.0299 Aa	0.6006 ± 0.0458 Aa
	8/6	--	0.5955 ± 0.0465 Aa	0.5779 ± 0.0401 Aa
	8/7	0.7363 ± 0.0284 A	0.5538 ± 0.0217 Ba	0.6514 ± 0.0441 Aa
水分利用效率 $WUE/(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1})$	4/5	--	3.3664 ± 0.1522 Ab	2.2991 ± 0.2004 Bb
	8/6	--	5.2922 ± 0.4130 Aa	4.5618 ± 0.4165 Aa
	8/7	2.8964 ± 0.1038 A	1.8267 ± 0.0862 Cc	2.2511 ± 0.1708 Bb
表观光能利用效率 $LUE/(\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1})$	4/5	--	0.0093 ± 0.0013 Ab	0.0064 ± 0.0015 Ab
	8/6	--	0.0156 ± 0.0024 Aa	0.0100 ± 0.0000 Bb
	8/7	0.0100 ± 0.0000 B	0.0094 ± 0.0010 Bb	0.0178 ± 0.0032 Aa
表观 $\text{CO}_2$ 利用效率 $CUE/(\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1})$	4/5	--	0.0943 ± 0.0119 Ab	0.0773 ± 0.0226 Aa
	8/6	--	0.1433 ± 0.0257 Aa	0.0836 ± 0.0165 Aa
	8/7	0.2029 ± 0.0240 A	0.0794 ± 0.0122 Bb	0.0822 ± 0.0116 Ba

注: -- 表示香附子尚未露出水面。表中数据为平均值 ± 标准误;不同大写字母表示淹水区段间在 0.05 水平存在显著性差异,而小写字母表示测定时段间在 0.05 水平存在显著性差异

Note: -- stand for not break the surface of water. Data in the table are average values ± standard error. The different capital letters indicate significant difference among the flooded zones at 0.05 level, while the normal letters indicate significant difference among the determination times at 0.05 level

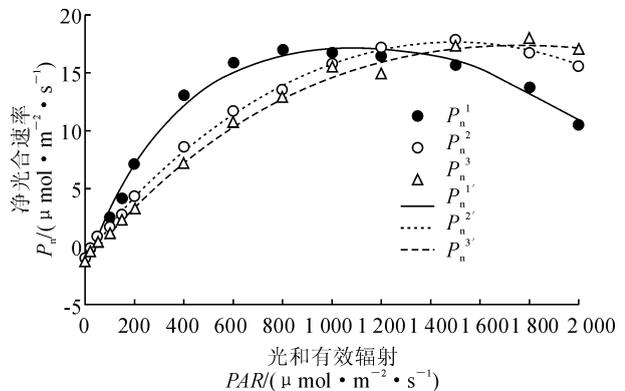
52.0%,7月8日香附子的  $T_r$  显著提高74.9%,而  $WUE$  显著降低45.7%;与6月8日相比,7月8日香附子的  $T_r$  显著提高64.0%,而其  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $WUE$ 、 $LUE$ 、 $CUE$  则分别显著降低40.7%、27.5%、65.5%、39.7%、44.6%。在未淹区段,6月8日香附子的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $WUE$  比5月4日分别显著提高30.7%、35.1%、98.4%, $T_r$  则显著降低29.5%;7月8日香附子的  $G_s$ 、 $LUE$  均比5月4日分别显著提高11.4%、178.1%;7月8日香附子的  $T_r$ 、 $LUE$  分别比6月8日显著提高64.0%、78.0%, $WUE$  则显著降低50.7%。综合以上分析结果可知,不论浅水淹没区段还是未淹区段,各光合参数都在随着香附子在陆生环境生活时间的延长而变化,且大多数光合参数的变化具有同步性。主要不同之处在于经历淹水后香附子的关键光合参数(如  $P_n$  等)较未淹区段均有显著提高。表明香附子能够在水淹结束后较短时期内恢复正常的生理机能,有些生理机能比未淹的香附子更具活力。

### 2.3 不同淹水区段香附子的光响应特征

消落带不同淹水区段香附子的光响应曲线、低光强  $P_n$ -PAR 直线回归和光响应参数见图1、图2和表3。由图1可知,不同淹水区段香附子的  $P_n$  对 PAR 的响应过程基本相似,即随着 PAR 的增强, $P_n$  相应增加,当 PAR 达到一定强度时, $P_n$  增加减缓并趋于平稳。不同之处在于,不同淹水区段  $P_{max}$  出现的先后顺序有所差异。其中,未淹区段香附子的  $P_{max}$  出现最早,其次是浅水位区段,然后是深水区段。表明经历淹水过程的香附子对光强的利用范围增大。

表3和图2的光响应参数结果表明,与未淹对

照比较,浅水区段香附子的  $LSP$  和  $P_{max}$  分别提高了45.67%和3.68%,而其  $LCP$ 、 $AQY$  和  $R_d$  分别降低14.84%、39.02%和59.80%;同时,深水区段香附子的  $LCP$ 、 $LSP$  和  $P_{max}$  比未淹对照分别提高了34.78%、62.11%和1.52%,而其  $AQY$  和  $R_d$  则分别降低46.34%和42.21%;另外,与浅水区段比较,深水区段香附子的  $P_{max}$  和  $AQY$  分别降低了2.08%和12.00%,而其  $LSP$ 、 $LCP$  和  $R_d$  则分别提高了11.29%、58.27%和43.75%。可见,浅水区段香附子的光饱和点显著升高,而光补偿点显著降低,反映出经浅水淹没后香附子对光的利用范围增大。



$P_n^1$ 、 $P_n^2$ 、 $P_n^3$  分别代表对照区段、浅水位区段和深水位区段香附子光响应实测值,而  $P_n^{1'}$ 、 $P_n^{2'}$ 、 $P_n^{3'}$  分别代表曲线拟合的相应预测值

图1 不同淹水区段香附子光响应曲线

$P_n^1$ 、 $P_n^2$  and  $P_n^3$  represent light-response tested value of *C. rotundus* of no fluctuation area, shallow water area and deep water area, respectively, while  $P_n^{1'}$ 、 $P_n^{2'}$  and  $P_n^{3'}$  represent the corresponding predicted value of light-response curve

Fig. 1 Light-response curve of *C. rotundus* at different flooded sections

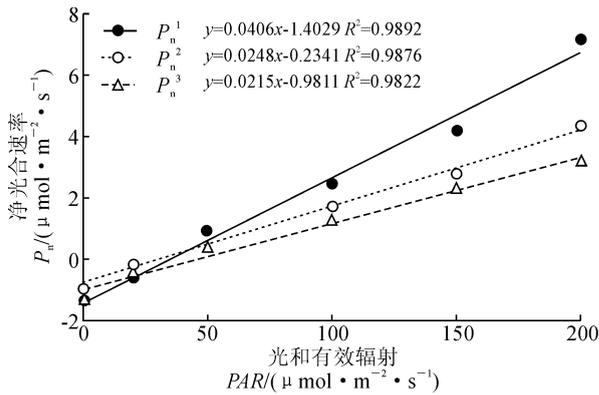
表3 不同淹水区段香附子的光响应参数

Table 3 Light-response parameters of *C. rotundus* at different flooded sections

项目 Item	未淹区段 No fluctuation zone	浅水区段 Shallow water zone	深水区段 Profundal zone
最大净光合速率 $P_{max}$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	17.1230 ± 0.7659 a	17.7548 ± 0.2458 a	17.3796 ± 1.0271 a
表观量子效率 $AQY$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	0.0610 ± 0.0016 a	0.0278 ± 0.0009 b	0.0253 ± 0.0005 b
光饱和点 $LSP$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	1072.8200 ± 129.0765 c	1562.7545 ± 132.5614 b	1739.1933 ± 114.5982 a
光补偿点 $LCP$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	34.4959 ± 4.2097 b	29.3777 ± 3.2525 c	46.5001 ± 3.4524 a
暗呼吸速率 $R_d$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	1.9922 ± 0.1324 a	0.8039 ± 0.0562 c	1.1500 ± 0.0951 b
决定系数 $R^2$	0.9917	0.9986	0.9963

注:表中数据为3次重复测定的平均值 ± 标准误,同行不同字母表示淹水区段间显著差异( $P \leq 0.05$ )

Note: Data in the table are average values ± Std. error, repeat 3 times. Different normal letters in the same row indicated significant difference among flooded sections at 0.05 level



$P_n^1$ 、 $P_n^2$ 、 $P_n^3$  分别代表对照区段、浅水区区段和深水区区段低光强下香附子净光合速率

图2 不同淹水区段香附子低光强  $P_n$ -PAR 直线回归

$P_n^1$ 、 $P_n^2$  and  $P_n^3$  represent values of net photosynthesis of *C. rotundus* under low light intensity of no fluctuation area, shallow water area and deep water area, respectively

Fig. 2  $P_n$ -PAR linear regression of *C. rotundus* under low light intensity at different flooded sections

## 3 讨论

### 3.1 水淹结束后香附子的光合增强效应分析

植物能否在水淹结束后进行正常生长发育是其能否在消落带长期定居、存活和扩散的重要基础,也是消落带植物群落自我维持的关键。消落带出露期植物对裸露地表的拓展能力及生长状况决定着其对消落带生态位的占据能力<sup>[15]</sup>。洪明等<sup>[16]</sup>对经历淹水(淹水深度 2~15 m、水淹时间 77~147 d)后和未经历淹水的香附子的形态指标比较后发现,经历淹水的香附子种群密度显著高于对照,表明淹水后香附子的拓展能力增强;地下部分形态指标(根系长度、植株数量、块茎数量等)、地上部分形态指标(植株的平均高度、叶片长度等)显著高于对照;经历淹水的香附子的生物量也显著高于对照。李兆佳等<sup>[9]</sup>、裴顺祥等<sup>[17]</sup>发现,狗牙根与牛鞭草在三峡库区消落带水淹结束后也存在这种快速恢复特征,但对其关键生理生态恢复机制认识有所不同,前者认为活性氧代谢过程是关键,后者认为碳水化合物储存水平和利用效率是关键。樊大勇等<sup>[15]</sup>分析认为,考虑到活性氧代谢中活性氧的清除过程需要同化力(ATP、NAD(P)H)参与,而同化率一方面与碳水化合物储存水平和利用效率相关,另一方面与光合能力相关。碳水化合物储存水平及转化形式与活性氧清除之间可能有协调关系;植物快速长出具有光合功能的叶片可能对恢复能力有重要贡献,但目前这两方面的研究还未见报道,相比较而言,在光合生理

研究方面比较集中。比较认同的观点是,消落带植物在出露期整体出现光合能力增强效应是水淹结束后植物快速恢复的重要机制<sup>[18-19]</sup>。光合能力增强效应的内在机制可能与水淹胁迫后的补偿生长有关,而补偿生长又与植物个体的源库调节关系密切。

植物光合作用的光响应曲线可反映完整叶片净光合速率随光合有效辐射的不断增强而发生的改变情况<sup>[1,20]</sup>。最大净光合速率、表观量子效率、光补偿点和光饱和点等均能很好地反映植物叶片光合能力<sup>[21-23]</sup>。一般认为,表观量子利用效率值越大,表明植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体可能越多,利用弱光的能力越强<sup>[24]</sup>;光补偿点低而光饱和点高,表明植物对光环境有较强的适应性。本研究表明,淹水区段香附子光饱和点较未淹区段均有所升高,其中,浅水淹没区段光补偿点下降,说明水淹后香附子对光强的利用范围增大,且经历水淹时间越长(如深水区段)可利用光强范围越大,这可能是水淹过后香附子光合增强效应的一个重要的内在机制。光合增强效应有助于消落带植物在再次遭受水淹之前进行较好的生长,并储存较多的碳水化合物以抵御下一次淹水胁迫,缓解淹水胁迫下的“能量危机”,进而提高其淹水胁迫下的生存率<sup>[11]</sup>。

### 3.2 环境胁迫与香附子耐淹耐旱能力的关系

环境胁迫会对生物体的结构和功能产生影响,且胁迫时间越长、程度越强对植物体造成的伤害也越大。本研究中,随着香附子在陆地环境生活时间的延长,不同的光合参数也发生过一些升高或降低波动性变化,但总体表现仍能保持较高的光合代谢能力。深水淹没区段的香附子经长时间的淹水后也能够使光合生理机能恢复到最佳状态,且恢复的时间较浅水区段更短。“中等胁迫理论”<sup>[25]</sup>认为,植物受到中等程度的胁迫会迅速启动恢复机制。如果生物体不受胁迫则不具备适当的抵抗胁迫能力,适当的胁迫还会诱导生物产生适应性改变(例如增强营养生长的积累和减弱生殖生长的消耗)<sup>[1,26-27]</sup>。香附子为多年生草本,且具长匍匐根状茎和卵形块茎。三峡水库蓄水使香附子的生长季变短,特别是生殖生长时间缩短(三峡水库 9 月底蓄水,香附子的果期为 7~11 月)。水淹过后营养生长积累的糖分储存在根状茎中,则可为抵御淹水和干旱胁迫的物质和能量供应提供了保障。香附子在光合生理代谢上这种积极的自我调节能力,可能是香附子能够在消落带淹水和干旱环境中持续生存的内在机制。另外,在水淹过后的一段时期内,消落带的

土壤水分条件好于对照区段,这对于香附子水淹过后抵御伏旱较为有利,这可能是淹水后香附子能够在消落带淹水和干旱环境中持续生存的外部环境条件。

综上所述,三峡库区消落带水淹结束后,随着香附子在陆生环境中生活时间的延长,其净光合速率、气孔导度、表观水分利用效率、表观光能利用效率、

表观 CO<sub>2</sub> 利用效率等增加;生长在深水(22~27 m)淹没区段的香附子的净光合速率显著高于浅水(2~7 m)区段与未淹区段;浅水区段香附子的光饱和点显著升高,而光补偿点显著降低。表明香附子经历水淹后在陆生环境中碳水化合物的合成能力增强。淹水胁迫后积极的自我调节能力和光合补偿机制是香附子能够适生于三峡库区消落带的重要原因。

## 参考文献:

- [1] 宋纯鹏,王学路,等. 植物生理学(第四版)[M]. 北京:科学出版社,2009.
- [2] 谭淑端,朱明勇,张克荣,等. 植物对水淹胁迫的响应与适应[J]. 生态学杂志,2009, **28**(9):1 871-1 877.  
TAN S D, ZHU M Y, ZHANG K R, *et al.* Response and adaptation of plants to submergence stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(9):1 871-1 877.
- [3] WALKER B, STEFFEN W. An overview of the implication of global change for natural and managed terrestrial ecosystem[J]. *Conservation Ecology*, 1997, **1**: 2-20.
- [4] CHAVES M M, OLIVEIRA M M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water saving agriculture[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**: 2 365-2 384.
- [5] 王 勇,吴金清,黄宏文,等. 三峡库区消涨带植物群落的数量分析[J]. 武汉植物学研究,2004, **22**(4):307-314.  
WANG Y, WU J Q, HUANG H W, *et al.* Quantitative analysis of plant communities in water-level-fluctuation zone within Three Gorges Reservoir area of Changjiang River[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2004, **22**(4):307-314.
- [6] 袁 辉,王里奥,詹慧艳,等. 三峡库区消落带健康评价指标体系[J]. 长江流域资源与环境,2006, **15**(2):249-253.  
YUAN H, WANG L A, ZHAN Y H, *et al.* Health evaluation system of the water-level-fluctuation zone in the Three Gorges area[J]. *Resources and Environment in the Yangze Basin*, 2006, **15**(2):249-253.
- [7] 谭淑端,张守君,张克荣,等. 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[J]. 武汉植物学研究,2009, **27**(4): 391-396.  
TAN S D, ZHANG S J, ZHANG K R, *et al.* Effect of long-time and deep submergence on recovery growth and photosynthesis of three grass species in Three Gorges Reservoir area[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2009, **27**(4): 391-396.
- [8] 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,等. 水淹胁迫对植物光合生理生态的影响[J]. 世界林业研究,2006, **26**(3): 33-38.  
LIU Z B, CHEGN R M, XIAO W F, *et al.* Effect of water-logging on photosynthetic and physioecological characteristics of plants[J]. *World Forestry Research*, 2006, **26**(3): 33-38.
- [9] 李兆佳,熊高明,邓龙强,等. 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[J]. 生态学报,2013, **33**(11): 3 362-3 369.  
LI Z J, XIONG G M, DENG L Q, *et al.* Dynamics of antioxidant enzyme activities in roots of *Cynodon dactylon* and *Hemiarthra altissima* recovering from annual flooding[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(11): 3 362-3 369.
- [10] GIORIO P, SORRENTINO G, DLANDFIA R. Stomatal behaviour, leaf water status and photosynthetic response in field-grown olive trees under water deficit[J]. *Environ. Exp. Bot*, 1999, **42**: 95-104.
- [11] NLJS I, FERRIS R, BLUM H. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATD) and free air CO<sub>2</sub> enrichment[J]. *Plant Cell and Environment*, 1997, **20**: 1 041-1 050.
- [12] LONG S P, BAKERNR, RAINES C A. Analyzing the responses of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation to long-term elevation of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration [J]. *Vegetation*, 1993, **104/105**: 33-45.
- [13] 何维明,马风云. 水分梯度对沙地柏幼苗荧光特征和气体交换的影响[J]. 植物生态学报,2000, **24**(5): 630-634.  
HE W M, MA F Y. Effects of water gradient on fluorescence characteristics and gas exchange in *Sabina Vulgaris* seedlings[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2000, **24**(5): 630-634.
- [14] 叶子飘. 光合作用对光和 CO<sub>2</sub> 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报,2010, **34**(6): 727-740.  
YE Z P. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO<sub>2</sub> [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(6): 727-740.
- [15] 樊大勇,熊高明,张爱英,等. 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[J]. 植物生态学报,2015, **39**

- (4): 416-432.
- FAN D Y, XIONG G M, ZHANG A Y, *et al.* Effect of water-level regulation on species selection for ecological restoration practice in the water-level fluctuation zone of Three Gorges Reservoir[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(4): 416-432.
- [16] 洪明, 郭泉水, 聂必红, 等. 三峡库区消落带香附子种群对水陆生境变化的响应[J]. 河北农业大学学报, 2011, **34**(3): 77-84.
- HONG M, GUO Q S, NIE B H, *et al.* Responds of *Cyperus rotundus* to flooding-drying habitat changes in Three Gorges Reservoir hydro-fluctuation belt[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2011, **34**(3): 77-84.
- [17] 裴顺祥, 洪明, 郭泉水, 等. 三峡库区消落带水淹结束后狗牙根的光合生理生态特性[J]. 生态学杂志, 2014, **33**(12): 3 222-3 229.
- PEI S X, HONG M, GUO Q S, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Cynodon dactylon* in hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir at the end of flooding[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(12): 3 222-3 229.
- [18] ANGELOV M N, SUNG S J S, DOONG R L, *et al.* Long- and short-term flooding effects on survival and sink-source relationships of swamp adapted tree species[J]. *Tree Physiology*, 1996, **16**: 477-484.
- [19] 揭胜麟, 樊大勇, 谢宗强, 等. 三峡水库消落带植物叶片光合与营养性状特征[J]. 生态学报, 2012, **32**(6): 1 723-1 733.
- JIE S L, FAN D Y, XIE Z Q, *et al.* Features of leaf photosynthesis and leaf nutrient traits in reservoir riparian region of Three Gorges Reservoir, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(6): 1 723-1 733.
- [20] SHARP R, MATTHEWS M, BOYER J. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis: light partially inhibits dark respiration[J]. *Plant Physiology*, 1984, **75**(1): 95-101.
- [21] 谢会成, 姜志林, 李际红. 栓皮栎林光合特性的研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2004, **28**(5): 83-85.
- XIE H C, JIANG Z L, LI J H. The photosynthetic characteristics in leaves of oriental oak forest[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2004, **28**(5): 83-85.
- [22] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
- [23] 尚海琳, 林玥, 岳明, 等. 桃儿七光合生理特性的地理差异研究[J]. 西北植物学报, 2008, **28**(7): 1 440-1 447.
- SHANG H L, LIN Y, YUE M *et al.* Photosynthetic characteristics of *Sinopodophyllum hexandrum* from different distribution areas in China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, **28**(7): 1 440-1 447.
- [24] 刘建锋, 杨文娟, 江泽平, 等. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2011, **31**(20): 5 999-6 004.
- LIU J F, YANG W J, JIANG Z P, *et al.* Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(20): 5 999-6 004.
- [25] 常杰, 葛滢. 生态学[M]. 杭州: 浙江大学出版社, 2001.
- [26] 王海锋, 曾波, 李娅, 等. 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[J]. 植物生态学报, 2008, **32**(5): 977-984.
- WANG H F, ZENG B, LI Y, *et al.* Effect of long-term submergence on survival and recovery growth of four riparian plant species in Three Gorges Reservoir region, China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(5): 977-984.
- [27] 董宝娣, 张正斌, 刘孟雨, 等. 水分亏缺下作物的补偿效应研究进展[J]. 西北农业学报, 2004, **13**(3): 31-34.
- DONG B D, ZHANG Z B, LIU M Y, *et al.* Research progress on compensation effect of crops under water deficit[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2004, **13**(3): 31-34.

(编辑: 裴阿卫)