DOI:10.15928/j.1674-3075.2016.03.007

三峡水库淹没水深对消落带植物牛鞭草和狗牙根生长及抗氧化酶活性的影响

张志永[1,2],程 丽[2],李春辉[2],胡红青[2],万成炎[1,3]

(1.水利部中国科学院水工程生态研究所,水利部水工程生态效应与生态修复重点实验室,武汉 430079;
2.华中农业大学资源与环境学院,武汉 430070;3.水资源安全保障湖北省协同创新中心,武汉 430072)

摘要:探讨淹没水深对多年生草本植物狗牙根和牛鞭草生长、根系总蛋白及酶活性的影响,为三峡水库消落带人工植被恢复重建提供理论依据。2014年11月至次年5月,在重庆市开县渠口镇三峡水库消落带采用原位试验:塑料容器规格20 cm×30 cm×30 cm,生长良好的牛鞭草和狗牙根采自三峡水库消落带,带根移栽,淹没水深0、2、5、15 m,淹没时间30、60、180 d,在植物取样当天测定水环境指标,比较其高度、盖度、萌芽数及根系总蛋白和丙二醛含量、超氧化物歧化酶、过氧化物酶等抗氧化酶活性,并分析根系总蛋白含量及抗氧化酶活性的相关性。与未淹没(0 m)植物相比,淹水处理导致牛鞭草和狗牙根植物高度、盖度、萌芽数、生物量、根系总蛋白和丙二醛含量、超氧化物歧化酶活性下降,过氧化酶活性显著上升;随着水淹深度的增加,除根系过氧化物酶活性显著增加外,牛鞭草和狗牙根的高度、盖度、萌芽数及根系总蛋白含量和超氧化物歧化酶活性呈下降趋势;相关分析表明,根系丙二醛含量与超氧化物歧化酶显著正相关。水淹处理改变了根系总蛋白和抗氧化酶之间的相关性,淹没水深15 m组,根系超氧化物歧化酶与过氧化物酶、丙二醛含量与超氧化物歧化酶活性之间的相关系数最小。根系抗氧化酶活性的相关系数也有差异,狗牙根的相关系数较大。

关键词:狗牙根;牛鞭草;生长;抗氧化酶活性;消落带;三峡水库;原位试验

中图分类号:X171.4,Q948.11 **文献标志码:**A **文章编号:**1674-3075(2016)03-0049-07

三峡水库水位涨落幅度大(达30 m),逆自然枯洪变化(冬涨夏落),在库周形成了面积300余 km^2 的消落带。消落带受淹没时间长,高程150、160和170 m区域平均受水淹时间分别为261、182和64 d(据2008-2011年中国长江三峡集团公司网站水情信息统计)。原复杂多样的陆生生境转变为水陆交替生境,植物生长基质变为物质组成与结构基本类同的淤积土层或裸露基岩。已有研究表明:三峡水库蓄水运行后,消落带经历了数次淹没,存活的乔灌木种类极少,植物群落以草本植物为主,其中狗牙根(*Cynodon dactylon*)和牛鞭草(*Hemarthria altissima*)在消落带高程145~156 m区域分布范围最广(刘维暐等,2012;王业春等,2012;张志永等,2013;Ye et al,2013),水位消退后,能够自然恢复。植被是生态功能的载体,因植物种类减少及其群落结构的简单化,消落带难以发挥固土护岸、环境净化、提供生境等生态功能。有效的消落带生态恢复技术与保护管理措施,可以促进消落带湿地生态系统结构和功能的恢复,保护三峡水库水质与人居环境。而消落带生态恢复技术的核心在于筛选出适应消落带特殊生境特点的低枯落物植物,研究其耐水淹的生理生态适应及其调控机制。

由于原位试验受到的影响因素多,难度大,对三峡水库蓄水期间的植物适应机理研究,多在实验室模拟或消落带出露后进行,主要侧重于水淹胁迫条件下植物的存活状况(刘云峰等,2005)、光合生理特征及叶绿素荧光特性(李昌晓等,2005)、水淹结束后植株碳水化合物含量(Luo et al,2011;谭淑端等,2013)和抗氧化酶系统(李兆佳等,2013)等。由于模拟水淹实验不能完全对应自然状况(自然状态下的水压、水深、光照、溶解氧等条件与模拟水淹实验条件差别很大),其结果无法表现出自然环境中综合因素作用下植物的功能特点。本研究采用原位试验,探讨淹没水深对多年生草本植物狗牙根和牛鞭草生长、根系总蛋白及酶活性的影响,为消落带人

收稿日期:2015-07-19

基金项目:国家科技支撑计划课题(2012BAC06B04);国家水体污染控制与治理重大专项(2013ZX07104-004);三峡后续工作科研项目(2013HXKY2-3)。

作者简介:张志永,1979年生,男,副研究员,博士研究生,从事植物逆境生物学研究。E-mail: zhangzy@mail.ihe.ac.cn

通信作者:万成炎。E-mail:chywan@mail.ihe.ac.cn

工植被恢复重建提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点与材料

试验地位于重庆市开县渠口镇三峡水库消落带(108°30′25.90″E, 31° 8′43.56″N)。区域1985－2005年的年均气温18.3℃,1957－2005年的年均日照1 354.5 h,空气相对湿度年均为80%,年均降雨量1 385 mm,集中于每年的5－9月(占全年的75%～80%)(开县地方志编纂委员会,2010)。

牛鞭草为禾本科多年生草本,具长而横走的根茎,叶互生,叶鞘边缘膜质,鞘口具纤毛,叶舌膜质,白色。分布于中国东北、华北、华中、华南、西南各地的湿润河滩、草地、潮湿的水沟边、湖边及路旁(彭镇华,2005)。茎叶柔嫩,适口性好,为畜、禽、鱼的优良饲草。目前,国内尚无登记的牛鞭草品种,主要以野生种方式利用(贠旭疆,2008)。

狗牙根为禾本科多年生草本,具根状茎或匍匐茎,叶舌具小纤毛。广布于全球温暖地区,在中国多分布于黄河以南各省区的旷野、路边及草地,为优良饲料,耐放牧;蔓延能力强,为良好的保土植物和铺建草场的良种(彭镇华,2005)。目前,国内外培育的狗牙根品种多为草坪型草种,有少数牧草型草种(贠旭疆,2008)。

1.2 试验设计

2014年4－5月在三峡水库消落带采集生长良好的牛鞭草和狗牙根,带根移栽。原位淹水试验采用20 cm×30 cm×30 cm的塑料容器,每盆装5 kg混匀的风干土,栽植20～30株。2014年6－10月进行养护,仅在特别干旱时浇水。2014年11月将栽有植物(长势一致,盖度相近,且无病虫害)的塑料容器放入水中。淹没水深0、2、5、15 m,每水深处理7重复。水淹后,植株的生长环境发生了很大变化,影响植株生长、生存的主要环境因子光照、氧气浓度迅速下降,试验前测定了不同水深的光照,发现水深15m处的光照已经很弱,这时,即使水深增加,光照对植株的影响也不大。因此本试验设置了最大水深15 m。

试验前牛鞭草的高度、盖度、萌芽数(自地下根状茎萌生出的芽枝数量)及鲜重依次为(31.7±8.0) cm、(93.7±7.5)%、(17.5±7.5)个、(751.4±93.4) g,狗牙根的高度、盖度、萌芽数及鲜重依次为(29.0±2.6) cm、(86.7±5.8)%、(11.0±1.0)个、(275.8±12.7) g。

淹没时间30、60、180 d,依次在12月、次年1月、次年5月将植物取出,现场测定植株高度及盖度,然后将泥土冲洗干净测定生物量(鲜重),对根部萌发新芽计数。剪取洗净的根系,每份0.4 g(鲜重),合计4份,放入液氮中保存,用于测定植物根系总蛋白含量、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、丙二醛(MDA)含量等4个指标。

1.3 指标测定

水环境指标测定。分别在植物取样的当天8∶00、12∶00和16∶00测定水环境因子3次。采用2100Q IS型浊度仪测定水体浊度,ZDS-10W-2D型水下照度计测定光照。采用便携式YSI-650水质分析仪现场测定水温、电导率、溶解氧(DO)和pH。

总蛋白、SOD、POD、MDA采用南京建成生物工程研究所研制的试剂盒测定。

总蛋白含量测定。准确称取根系0.4 g,加入3.6 mL的磷酸盐缓冲液(0.1 mol/L,pH 7.4),冰水浴条件下机械匀浆,4 000转/min,离心10 min,取上清液参加反应后,用Tecan酶标仪在562 nm波长测定吸光度,单位μg/mL。

SOD活性测定。准确称取待测植物根系0.4 g,加入3.6 mL预冷的磷酸盐缓冲液(0.1 mol/L, pH 7.4),用匀浆机匀浆,4 000转/ min,离心15 min,取上清液参加反应后,用Tecan酶标仪在450 nm波长测定吸光度。SOD活性定义为每1 mg组织蛋白在反应体系中SOD抑制率达50%时所对应的酶量为1个SOD活力单位(U/g)。

POD活性测定。准确称取待测植物根系0.4 g,加入3.6 mL预冷的磷酸盐缓冲液(0.1 mol/L, pH 7.4),冰水浴条件下机械匀浆,4 000转/min,离心15 min,取上清液参加反应后,用紫外可见分光光度计(UV-2100型,尤尼柯)在420 nm波长比色。定义37℃条件下,每1 mg组织蛋白每1 min催化产生1 μg底物的酶量定义为1个酶活力单位(U/mg)。

MDA含量测定。准确称取待测根系0.4 g,剪碎后加入3.6 mL预冷的提取介质,用内切式匀浆机冰水浴匀浆, 10 000转/min,每次10～15 s,间歇30 s,共5次,再将匀浆吸入到离心管中,3 500转/min,离心10 min,取上清液参加反应后,用Tecan酶标仪在530 nm波长测定吸光度。定义MDA单位为每1 g蛋白所含的MDA纳摩尔量(nmol/g)。

1.4 统计分析

数据统计分析采用SPSS19.0(IBM,USA),利用

Biavariate Correlations 中的 Pearson、Two-tailed 检验根系总蛋白、根系抗氧化酶之间的相关性。

2　结果与分析

2.1　水环境特征

试验期间,水体光照、水温、溶解氧、浊度、pH 和电导率均值分别为(175.5 ± 220.5) lx、(17.2 ± 3.7)℃、(7.4 ± 1.3) mg/L、(10.5 ± 7.1) NTU、(8.4 ±0.5)、(387.4 ±57.9) μs/cm。随着水深增加,不同水环境因子表现有差异,其中光照、水温和溶解氧均值下降,水体浊度增加,pH 和电导率变化趋势不明显(表 1)。

2.2　植物生长状况

与未淹没(0 m)植物相比,淹水处理导致牛鞭草和狗牙根植物高度、盖度、萌芽数和生物量均有不同程度的下降。随着水淹深度的增加,盖度和萌芽数总体呈降低趋势(表 2)。

2.3　根系总蛋白及抗氧化酶活性

与未淹对照(0 m)相比,水淹处理后,牛鞭草和狗牙根植株的总蛋白含量、超氧化物歧化酶活性、丙二醛含量均下降,过氧化酶活性上升。随着淹没深度增加,植物根系总蛋白含量下降,超氧化物歧化酶活性降低,过氧化物酶活性增加。试验期间,牛鞭草植株的总蛋白含量高于狗牙根,但过氧化物酶活性和超氧化酶歧化酶活性低于狗牙根(图 1)。

表 1　水环境因子均值与标准差

Tab. 1　Mean values and standard deviation of water quality parameters

指标	水深/m	采样时间 2014 – 12	2015 – 01	2015 – 05
光照/lx	2	610.0 ±327.8	244 ±46	449.7 ±136.2
	5	142.1 ±72.3	109 ±13	18.8 ±8.8
	15	3.3 ±1.8	2.4 ±0.8	0.1 ±0.1
水温/℃	2	16.1 ±0.8	13.9 ±0.6	22.8 ±1.1
	5	16.1 ±0.7	13.8 ±0.6	22.0 ±0.3
	15	16.0 ±0.8	13.6 ±0.6	20.9 ±0.9
DO/mg · L^{-1}	2	6.8 ±0.3	7.4 ±0.4	10.4 ±4.7
	5	6.8 ±0.3	7.4 ±0.1	8.1 ±1.3
	15	6.5 ±0.2	7.3 ±0.5	5.7 ±1.9
浊度/NTU	2	3.9 ±1.8	4.7 ±1.2	6.3 ±2.1
	5	6.4 ±1.2	6.1 ±1.3	7.3 ±1.3
	15	20.0 ±0.5	19.6 ±0.7	20.0 ±0.2
pH	2	8.6 ±0.1	8.6 ±0.2	7.0 ±3.3
	5	8.6 ±0.1	8.5 ±0.1	8.6 ±0.5
	15	8.5 ±0.1	8.4 ±0.1	8.5 ±0.3
电导率/μs · cm^{-1}	2	355.3 ±9.6	335.4 ±14.0	446.3 ±128.0
	5	355.0 ±11.0	333.0 ±16.1	473.0 ±93.0
	15	374.3 ±27.7	346.9 ±14.1	467.7 ±100.5

表 2　牛鞭草和狗牙根高度、盖度、萌芽数及鲜重

Tab. 2　Height, cover, sprout number and fresh weight of *H. altissima* and *C. dactylon*

指标	水深/m	牛鞭草 淹没 30 d	淹没 60 d	淹没 180 d	狗牙根 淹没 30 d	淹没 60 d	淹没 180 d
高度/cm	0	25.7 ±2.1	33.0 ±8.5	36.0 ±9.5	28.5 ±3.5	31.0 ±2.6	40.0 ±10.0
	2	23.5 ±2.1	27.0 ±0.0	9.5 ±3.5	17.0 ±1.4	24.3 ±6.4	34.7 ±2.3
	5	22.5 ±0.7	18.0 ±0.0	16.5 ±0.7	18.0 ±1.4	23.0 ±6.3	30.3 ±2.3
	15	18.7 ±1.1	15.3 ±0.6	14.5 ±0.7	19.5 ±2.1	18.0 ±2.6	25.7 ±3.8
盖度/%	0	90 ±5.0	95.3 ±4.6	98.0 ±0.0	91.3 ±7.1	96.0 ±1.7	97.3 ±1.2
	2	80 ±0.0	85.0 ±5.0	35.0 ±7.1	85.0 ±14.1	88.3 ±2.9	55.0 ±5.0
	5	77.5 ±3.5	16.6 ±11.5	40.0 ±0.0	82.5 ±3.5	80.0 ±8.7	60.0 ±20.0
	15	66.7 ±5.8	10.0 ±0.0	20.0 ±0.0	60.0 ±7.1	57.5 ±26.3	46.7 ±5.8
萌芽数/个	0	17.5 ±10.1	16.3 ±1.5	13.7 ±3.1	11.0 ±1.4	17.7 ±3.1	11.0 ±4.0
	2	9.5 ±3.5	12.0 ±4.0	5.5 ±0.7	7.0 ±1.4	13.0 ±3.6	8.7 ±1.5
	5	7.5 ±2.1	10.0 ±0.0	8.0 ±1.7	8.0 ±0.0	9.0 ±3.0	7.7 ±1.5
	15	0.67 ±0.6	6.3 ±3.2	3.0 ±1.4	4.5 ±3.5	6.0 ±2.4	7.0 ±1.0
鲜重/g	0	375.7 ±66.1	374.2 ±68.9	397.0 ±69.5	275.8 ±30.5	260.9 ±65.5	284.3 ±24.8
	2	411.2 ±75.6	362.3 ±63.5	203.8 ±71.6	264.8 ±12.6	258.3 ±59.2	149.0 ±4.6
	5	409.8 ±239.5	318.6 ±67.3	207.5 ±63.4	379.7 ±102.8	194.4 ±23.3	146.3 ±42.4
	15	305.6 ±25.7	295.3 ±68.7	157.7 ±40.0	325.8 ±44.7	219.0 ±72.8	115.6 ±16.6

2.4　根系总蛋白与抗氧化酶活性的相关性

相关分析表明,根系超氧化物歧化酶与丙二醛含量显著正相关。水淹处理可以影响到根系总蛋白与丙二醛活性的相关性,未淹(0 m)植物根系总蛋白与丙二醛含量负相关,淹没水深 2、5、15 m 组植物根系总蛋白与丙二醛含量呈正相关。未淹处理的植物根系,抗氧化酶活性之间的相关系数最大。水淹处理后,根系抗氧化酶活性之间的相关系数减小,淹没水深 15 m 组,超氧化物歧化酶与过氧化物酶、丙二醛含量与超氧化物歧化酶活性的相关系数最小(表 3)。根系抗氧化酶活性的相关系数也有差异,狗牙根的相关系数较大。

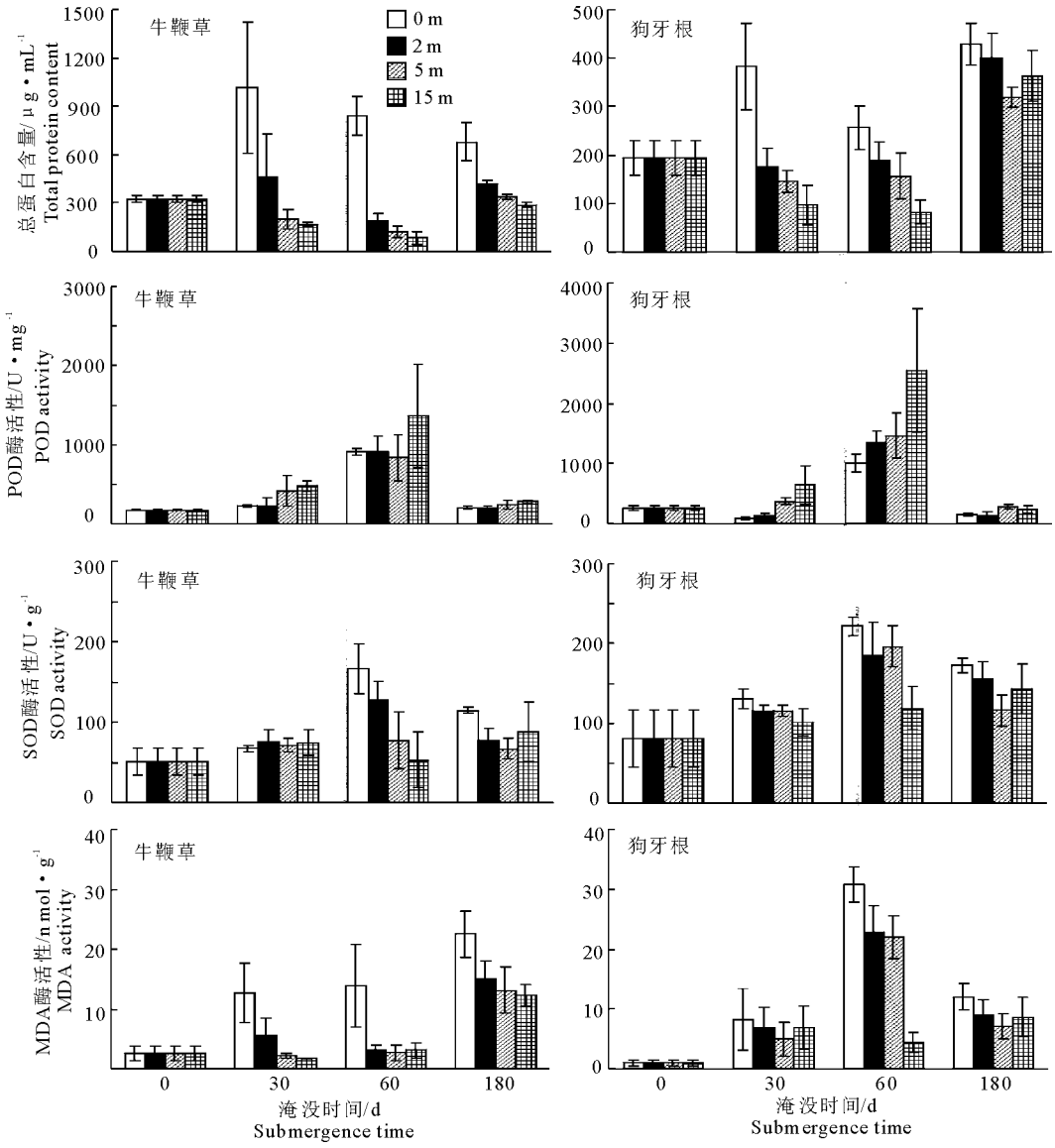

图1 牛鞭草和狗牙根根系总蛋白及抗氧化酶活性

Fig.1 Total protein and antioxidant enzyme activities of *H. altissima* and *C. dactylon*

3 讨论

3.1 影响水下植物生长的环境因子

三峡水库蓄水淹没期消落带植物的生理生态响应是水体光照、溶解氧、pH、浊度和 CO_2 等环境因子综合作用的结果。随着水深增加,植物可以利用的光迅速减少,蛋白质合成受到抑制。水深 15 m 处,光照均值仅(2.4±0.8)lx。当光照低于植物光合补偿点时,植物将难以存活(Ramakrishnayya et al, 1999;Mommer & Visser,2005)。当水中含有较多的泥沙和浮游植物时(即浊度很高),也可能导致到达植物冠层的光线严重不足(Ni,2001;吴晓东等,2011)。O_2 在水中的溶解度很低,O_2 浓度在大气中为 2.66×10^{-4} g/cm^3,而在水中(水温 25℃)为 8.26×10^{-6} g/cm^3(Armstrong, 1979; Jackson & Ram, 2003)。当 O_2 浓度低于 5% 时,植物会受到厌氧或缺氧胁迫(Sachs et al,1996)。在淹水时,pH 值也能影响 CO_2 浓度,在中性或微酸性 pH 值下,HCO_3^- 分解产生 CO_2,促进植物叶片扩展,加强光合作用,提高生存率。

3.2 植物对水淹胁迫的调控机制

抗氧化酶调控机制。长期水淹导致根系总蛋白及丙二醛含量下降、过氧化物酶活性增加。水淹环境中,植物体内 O_2 和 CO_2 扩散受到限制,产生较多活性氧类物质(ROS)。为抵御活性氧自由基的毒害作用,植物经过长期的进化与适应,形成了相应的抗氧化防御系统,如活性氧清除酶类(SOD、POD 及 CAT 等)和非酶清除剂(如抗坏血酸和维生素E

表 3　基于检测个体数据的总蛋白与抗氧化酶活性 Pearson 相关系数

Tab. 3　Pearson correlation coefficients among total protein and antioxidant enzyme activities

水深/m	指标	总蛋白	POD	SOD	MDA
0	总蛋白	1			
	POD	−0.437*	1		
	SOD	−0.769**	0.821**	1	
	MDA	−0.056 −	0.578**	−0.317	1
2	总蛋白	1			
	POD	−0.487**	1		
	SOD	−0.561**	0.895**	1	
	MDA	0.167	−0.476**	−0.298	1
5	总蛋白	1			
	POD	−0.364*	1		
	SOD	−0.486**	0.769**	1	
	MDA	0.393*	−0.486**	−0.339*	1
15	总蛋白	1			
	POD	−0.387*	1		
	SOD	−0.400*	0.729**	1	
	MDA	0.149	−0.428**	−0.370*	1
全部	总蛋白	1			
	POD	−0.422*	1		
	SOD	−0.487**	0.769**	1	
	MDA	0.204	−0.455**	−0.334**	1

等),从而减轻活性氧积累对植物的伤害(Hasanuzzaman et al,2012;李兆佳等,2013)。其中 SOD 催化 O_2^- 生成 H_2O_2,POD 则催化 H_2O_2 分解,两者相互协调,有效地清除代谢过程中产生的活性氧,保护细胞免受损伤(Lin et al,2004;Tewari et,2006)。很多研究也表明,短时间水淹或渍水处理,会导致水稻、小麦、玉米等主要粮食作物、拟南芥等模式植物的 SOD 及 POD 活性增加(Bailey-Serres & Voesenek,2008;Sauter,2013)。

本文研究结果与前述研究不完全一致。水淹 60 d,牛鞭草和狗牙根的 POD 活性比未淹植物增加显著,而总蛋白含量、SOD 活性及 MDA 含量下降明显。其原因一是本试验为原位淹没试验,野外不可控影响因子较多;二是本试验为深水淹没,且水淹时间较长。本研究结果也从侧面说明了依靠植株产生抗氧化酶抵御低氧胁迫的能力有一定限度,并不是随着水淹胁迫的增强而无限度的增大。

淹没水深显著影响植物根系的总蛋白含量及抗氧化酶活性,随着水深增加,根系总蛋白及超氧化物歧化酶活性显著降低,过氧化物酶活性显著增加。这是因为深水淹没时,光照迅速减少,植物蛋白质合成受到抑制,分解加速。植株根系严重缺氧,植株有氧呼吸途径几乎中断,无氧代谢增强,只有降低能耗才能长期维持植物在低氧环境中的各项生理代谢。Pena-Fronteras 等(2009)指出,水田中香附子(*Cyperus rotundus*)的生物量仅为旱地中的 1/2 ~ 1/3,块根的非结构性碳水化合物(可溶性糖和淀粉)浓度是旱地的 2 倍。王海锋等(2008)指出全淹导致了空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)出水后的恢复生长速率显著降低。谭淑端等(2013)认为被淹双穗雀稗植株茎和根的可溶性糖和淀粉含量随着水淹持续时间的递增而递减,水淹深度越大,随水淹持续时间的递增,下降幅度增大,从而维持植株生存或生长所需的能量。

信号调控机制。C_2H_2、GA 和 ABA 等激素信号促进植物茎的伸长,启动保卫细胞,避开深水胁迫(Dat et al,2004;Bailey-Serres & Voesenek,2008)。Muhlenbock 等(2007)证实 C_2H_2 和 ROS(活性氧)都参与了诱导拟南芥通气组织形成。Rajhi 等(2011)在玉米根中研究发现,ROS 产生功能的基因 RBOH 在淹水条件下表达量升高。近期研究发现,拟南芥、水稻等植物许多Ⅶ族的 ERF 在低氧胁迫的抗性反应中起作用。ERF73 过量表达,导致 ADH1、PDC1 等低氧胁迫相关基因表达上调,提高在低氧胁迫下的存活率(Licausi et al,2010)。Sub1A − 1 能抑制水淹条件下 C_2H_2 的产生以及生长和新陈代谢相关基因的转录,减少淀粉和糖的分解,保持一个低的新陈代谢状态从而可以存活更长的时间(Gibbs et al,2011;Licausi et al,2011)。

目前,关于植物对水淹胁迫的响应机制研究主要侧重于植物形态、能量代谢、激素、活性氧及基因调控,研究对象主要以湿地植物、粮食作物和模式植物为主,多为模拟水淹环境,且水淹持续时间短。随着大型水利工程对河流生态系统的影响不断凸显,我国在消落带生态治理方面的投入也越来越大,但在植物物种的选择和搭配上还存在一定的盲目性,而消落带植物尤其是陆生植物的耐水淹生理生态机理研究还比较薄弱,多集中在种群和细胞水平。因此,需要继续加强原位试验研究,开展消落带植物的分子调控机制研究,进一步发掘耐水淹相关基因及通过基因手段提高消落带植物的耐水淹能力。

参考文献

李昌晓, 钟章成, 刘芸, 2005. 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[J]. 生态学报, 25(8):1954 − 1959.

李兆佳, 熊高明, 邓龙强, 等, 2013. 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, 33(11):3362-3369.

刘维暐, 王杰, 王勇, 等, 2012. 三峡水库消落区不同海拔高度的植物群落多样性差异[J]. 生态学报, 32(17): 5454-5466.

刘云峰, 刘正学, 2005. 三峡水库消落区极限条件下狗牙根适生性试验[J]. 西南农业大学学报, 27(5):661-663.

彭镇华,2005. 中国长江三峡植物大全[M]. 北京:科学出版社:1544-1545, 1562.

谭淑端, 朱明勇, 张克荣, 等, 2013. 水淹对双穗雀稗抗氧化酶活性及碳水化合物含量的影响[J]. 草业学报, 22(1):217-224.

王海锋, 曾波, 李娅, 等, 2008. 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, 3(5):977-984.

王业春, 雷波, 张晟, 2012. 三峡库区消落带不同水位高程植被和土壤特征差异[J]. 湖泊科学, 24(2): 206-212.

吴晓东, 王国祥, 陈正勇, 等, 2011. 水深梯度对黑藻生长的影响[J]. 生态与农村环境学报, 27(4):40-45.

贠旭疆, 2008. 中国主要优良栽培草种图鉴[M]. 北京:中国农业出版社:24-26, 56-60.

张志永, 万成炎, 郑志伟, 等, 2013. 三峡水库小江消落区生境异质性对植物群落影响[J]. 长江流域资源与环境, 22(11):1507-1513.

Armstrong W, 1979. Aeration in higher plants[J]. Advances in Botanical Research, 7:225-232.

Bailey-Serres J, Voesenek LACJ, 2008. Flooding stress: accumulations and genetic diversity[J]. Annual Review of Plant Biology, 59:313-339.

Dat JF, Capelli N, Folzer H, et al, 2004. Sensing and signalling during plant flooding[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2004, 42(4):273-82.

Gibbs DJ, Lee SC, Isa NM, 2011. Homeostatic response to hypoxia is regulated by the N-end rule pathway in plants[J]. Nature, 479:415-418.

Hasanuzzaman M, Hossain MA, da Silva JAT, et al, 2012. Plant Responses and tolerance to abiotic oxidative stress: Antioxidant defenses is a key factors[M]//Bandi V, Shanker AK, Shanker C, et al. Crop stress and its management: Perspectives and strategies. Berlin: Springer: 261-316.

Jackson M, Ram P, 2003. Physiological and molecular basis of susceptibility and tolerance of rice plants to complete submergence[J]. Annals of Botany, 91(2): 227-241.

Licausi F, Kosmacz M, Weits DA, et al, 2011. Oxygen sensing in plants is mediated by an N-end rule pathway for protein destabilization[J]. Nature, 479:419-422.

Lin Kuan-Hung, Weng Chia-Cheng, Lo Hsiao-Feng, et al, 2004. Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions[J]. Plant Science, 167:355-365.

Luo FL, Nagel KA, Scharr H, 2011. Recovery dynamics of growth, photosynthesis and carbohydrate accumulation after de-submergence: a comparison between two wetland plants showing escape and quiescence strategies[J]. Annals of Botany, 107: 49-63.

Mommer L, Visser E J W, 2005. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity [J]. Annals of Botany, 96:581-589.

Muhlenbock P, Plaszczyca M, Plaszczyca M, et al, 2007. Lysigenous aerenchyma formation in Arabidopsis is controlled by lesion Simulating disease[J]. Plant Cell, 19(11):3819-3830.

Ni LY, 2001. Growth of *Potamogeton maackianus* under low-light stress in eutrophic water[J]. Journal of Freshwater Ecology, 6: 249-256.

Peña-Fronteras J T, Villalobos MC, Baltazar AM, et al, 2009. Adaptation to flooding in upland and lowland ecotypes of *Cyperus rotundus*, a troublesome sedge weed of rice: tuber morphology and carbohydrate metabolism[J]. Annals of Botany, 103:295-302.

Rajhi I, Yamauchi T, Takalmshi H, et al, 2011. Identification of genes expressed in maize root cortical cells during lysigenous aerenchyma formation using laser microdissection and microarray analyses[J]. New Phytologist, 190:351-368.

Ramakrishnayya G, Setter T L, Sarkar R K, et al, 1999. Influence of phosphorus application to floodwater on oxygen concentrations and survival of rice during complete submergence[J]. Experimental Agriculture, 35:167-180.

Sachs MM, Subbaiah CC, Saab I N, 1996. Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize[J]. Journal of Experimental Botany, 47 (1): 1-15.

Sauter M, 2013. Root responses to flooding[J]. Current Opinion in Plant Biology, 16:282-286.

Tewari R K, Kumar P, Sharma P N, 2006. Magnesium deficiency induced oxidative stress and antioxidant responses in mulberry plants[J]. Scientia Horticulturae, 108(1):7-14.

Ye C, Zhang KR, Deng Q, et al, 2013. Plant communities in relation to flooding and soil characteristics in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir, China[J]. Environmental Science and Pollution Research, 20(3): 1794-1802.

(责任编辑 张俊友)

Growth and Antioxidant Enzyme Activity in *Hemarthria altissima* and *Cynodon dactylon* in Response to Water Depth in the Water Level Fluctuation Zone of Three Gorges Reservoir

ZHANG Zhi-yong[1,2], CHENG Li[2], LI Chun-hui[2], WAN Cheng-yan[1], HU Hong-qing[2]

(1. Key Laboratory of Ecological Impacts of Hydraulic-Projects and Restoration of Aquatic Ecosystem of Ministry of Water Resources, Institute of Hydroecology, Ministry of Water Resources and Chinese Academy of Sciences. Wuhan 430079, P. R. China

2. College of Resource and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, P. R. China;

3 Hubei Provincial Collaborative Innovation Center for Water Resources Security, Wuhan 430072, P. R. China)

Abstract: The water level fluctuation zone (WLFZ) is the most common and important feature of regulated rivers. The fluctuation zone in Three Gorges Reservoir (TGR) since impoundment reached 175 m on October 26, 2010 is large, resulting in a WLFZ of up to 30m. The TGR operating cycle has also reversed the natural hydrologic rhythm, exposing land in summer (flood season) and submerging it in winter (dry season). Research has shown that the original vegetation in the WLFZ, especially trees and shrubs, did not survive because they could not tolerate winter submergence and summer drought and herbs have become the most abundant type of vegetation, with absolute dominance by perennial herbs such as *Hemarthria altissima* and *Cynodon dactylon*. It is important to examine the ecophysiological adaption of dominant species in the WLFZ during the submergence period to provide information for effectively restoring vegetation in the WLFZ. To investigate growth and antioxidant enzyme activity of dominant plants in the WLFZ of TGR, an in situ experiment using *H. altissima* and *C. dactylon* cultivation was carried out at four water depths (0, 2, 5 and 15 m) in Kai County, Chongqing City from November, 2014 to May, 2015. All plants were cultivated in plastic pots (20 cm × 30 cm × 30 cm) hung from a floating platform and the height, cover, germination number, biomass, total protein, malondiadehyde (MDA), and the enzyme activities of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) in the root system of *H. altissima* and *C. dactylon* were measured on days 30, 60 and 180. Water quality parameters were simultaneously measured, including turbidity, illumination, temperature, conductivity, dissolved oxygen and pH. Total protein was correlated with MDA and antioxidant enzyme activities. Results show that height, cover, sprout number, biomass, total protein, enzyme activity of SOD and the MDA content of submerged *H. altissima* and *C. dactylon* were all less than for unsubmerged plants, but POD activity in the root system increased. All differences, except for biomass and MDA content, were gradually significant with the submergence water depth. The positive correlation between MDA content and SOD activity was also significant. The correlation coefficients between SOD and POD and between MDA and SOD were lowest at the water depth of 15 m, so submergence may play a role in the relationship between total protein content and antioxidant enzyme activity. Correlation coefficients among enzymes of *C. dactylon* were higher than those of *H. altissima*. These results provide insight on the physiological adaptation of herbal plants to submergence and support efforts to restore vegetation in the WLFZ of reservoirs.

Keywords: *Hemarthria altissima*; *Cynodon dactylon*; growth; antioxidant enzyme activities; water-level-fluctuating zone; Three Gorges Reservoir; in situ experiment