

湿地植物对泥沙淤积的适应*

潘 瑛^{1,2,3} 谢永宏^{1,2**} 陈心胜^{1,2} 李 峰^{1,2}

(¹ 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125; ² 中国科学院亚热带农业生态研究所洞庭湖湿地生态系统观测研究站, 长沙 410125; ³ 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要 泥沙淤积是湿地常见自然现象,常造成土壤容重、水含量和金属元素含量增加,而使土壤有机质、通气性及温度降低等,深刻影响着湿地植物生存、生长及植被演化。在长期适应进化过程中,适应者演化出一套有效的适应策略,克服了泥沙淤积的负面影响甚至依赖泥沙淤积完成生命周期,而不适应者则被驱离出湿地环境。主要适应策略包括:1) 生活史对策,如产生大质量种子、休眠或无性繁殖增强等;2) 形态学对策,如叶、茎或间隔子伸长、分枝角度缩小、分蘖增加、根冠比减少或产生气生根等;3) 生理对策,如光合速率、CO₂ 交换速率或植物激素含量升高等。在今后的研究中,泥沙淤积对种子休眠和植物生长促进的机理及植物生理变化特点等还有待进一步研究,同时应加强解剖学上的研究。

关键词 泥沙淤积; 生活史; 适应; 生存策略; 形态学

中图分类号 X53 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)1-0155-07

Adaptation of wetland plants to sedimentation stress: A review. PAN Ying^{1,2,3}, XIE Yonghong^{1,2**}, CHEN Xin-sheng^{1,2}, LI Feng^{1,2} (¹Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China; ²Dongting Lake Station for Wetland Ecosystem Research, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China; ³Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(1): 155–161.

Abstract: Sedimentation is a common phenomenon in wetlands. It generally increases soil bulk density, moisture content, and metal elements content, while decreases soil organic matter content, aeration condition, and temperature, giving effects on plant survival, growth, and vegetation succession. During the process of long-term adaptive evolution, wetland plants have evolved a series of efficient strategies to acclimate to sedimentation. Some plants have become so specialized that they actually require regular sand burial to maintain high vigor, while the others that don't have effective strategies are disappeared. The main strategies include: 1) life history strategy, *e. g.*, producing high-quality seed, seed dormancy, or enhanced clonal reproduction, 2) morphological responses, *e. g.*, elongation of stem, leaf, or spacer, decreasing branching angle and root shoot ration, increasing tillers, and producing aerial roots, etc., and 3) physiological responses, *e. g.*, enhanced photosynthetic rate, carbon dioxide exchange rate, and plant hormone level. Future research should focus on the mechanisms accounting for seed dormancy, plant performance, and physiological responses of plants to sedimentation. Meantime, anatomical study should be strengthened.

Key words: sedimentation; life history; adaptation; survival strategy; morphology.

湿地普遍存在泥沙淤积现象,主要是由河流的冲积作用造成 (Maun, 1997)。一般来说,由于水文

地理特征的特殊性及其时空变化的不均匀性,不同地区湿地泥沙淤积存在差异,如美国伊利诺斯州每年仅淤积 0.5 ~ 1.0 cm (Fennessy *et al.*, 1994),而对滨海湿地的大量研究发现年淤积变化范围为 5 ~ 100 cm (Maun, 1997),如中国厦门海岸带淤积速度约为 5 ~ 15 cm (吝涛等, 2006),淤积活跃地区如美

* 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KZCX2-YW-435)、国家重点基础研究发展计划项目 (2009CB421103) 和国家自然科学基金项目 (31070325) 资助。

** 通讯作者 E-mail: yonghongxie@163.com

收稿日期: 2010-07-21 接受日期: 2010-10-08

国福尔河甚至达 60 ~ 120 cm (Spencer & Ksander, 2002)。除自然因素外,人类活动诸如水利工程的修建、土地利用类型的改变等也对泥沙淤积产生不可忽略的影响。泥沙淤积使湿地理化性质和土壤-植物微环境发生了一系列的变化,甚至成为影响湿地植被演替方向的重要驱动因素 (Owen *et al.*, 2004)。

通过自然选择,泥沙淤积能给世代繁殖的植物留下遗传和进化上的记忆,这对植物适合度有很强的选择性,使植物生理、结构和功能产生了可遗传性变异,进而提高植物在泥沙淤积环境下的生存能力,使种群得以延续。经过长期的适应进化,产生了一大批耐性强的湿地植物,这些植物由于面临相同的环境胁迫,往往在生活史、形态、生理等方面存在着某些共同的适应特征。近年来,关于湿地植物对泥沙淤积的适应性及其机理的研究逐渐成为国际热点 (Kent *et al.*, 2001; Li & Xie, 2009; 曹昀等, 2010)。本文对国内外关于泥沙淤积对湿地环境、植被演替、植物的适应策略方面的研究进行了总结,并对以后的研究工作做了展望。

1 泥沙淤积对湿地土壤环境及植被演替的影响

1.1 泥沙淤积对土壤环境影响

泥沙淤积对湿地土壤环境的影响是多方面的,主要包括:1) 容重。土壤容重是土壤紧实度的指标之一,泥沙淤积使深层土壤容重增加 (Koning, 2004)。2) 光照条件。泥沙淤积下,土壤对光的通透性降低 (Dittmar & Neely, 1999)。3) 含水量。泥沙淤积可以影响土壤含水量,如 Dittmar 和 Neely (1999) 发现,旱季土壤含水量随淤积深度增加而增加,对滨海湿地的研究同样如此 (Maun, 1997)。土壤含水量的变化与土壤毛细管有关,毛细管量随淤积泥沙细粒径颗粒及有机质含量增多而增加,它对维持旱季土壤湿度发挥着重要的作用 (Koning, 2004)。4) 通气性。泥沙淤积使土壤通气性降低 (Hupp *et al.*, 2008),主要是泥沙淤积条件下土壤含水量增加和孔隙度降低造成的 (罗文泊等, 2007)。5) 土壤温度。泥沙淤积使滨海湿地深层土壤温度降低,温差幅度减小 (Matisons & Brūmelis, 2008)。6) pH 值。土壤酸碱度是土壤各种化学性质的综合反映。研究表明,湿地土壤 pH 值与淤积泥沙的酸碱度有关 (Maun, 1997)。7) 有机质。淤积泥沙携带着有机质,使湿地总有机质含量增加,但因淤积泥沙

含沙量大 (李景保等, 2008),常造成新淤积土壤表层有机质流失而低于原土壤表层 (Baldwin & Maun, 1983)。此外,杜冠华等 (2009) 研究发现,有机质的空间分布与泥沙淤积过程密切相关。同时随着淤积深度的增加,不利于动植物残体的腐殖分解,从而影响土壤有机质含量 (Vargo *et al.*, 1998)。8) 金属元素。由于悬浮泥沙对金属的吸附、搬运及累积作用,使得湿地成为金属元素的富集区,如河口湿地被认为是重金属等污染物的最终归宿场所之一 (陈小娇等, 2010)。还有报道指出,钙等金属土壤元素的迁移过程也受泥沙淤积的影响 (毛建华等, 2007)。此外,庞守吉等 (2008) 等对黄河三角洲滨海湿地的研究表明,湿地土壤中稀土元素含量与淤积泥沙性质有关。

总之,泥沙淤积主要通过降低土壤营养物质的利用率和土壤通气性,引发土壤其他物理化学性质的改变,而对湿地植物的生存、生长和繁殖造成不利影响。如通气性的下降,使土壤中分子态 O_2 下降,植物因为缺乏 O_2 生长受到抑制,缺 O_2 还引起还原性金属离子、有机酸和挥发物的积累,对植物根系具有潜在的危害。根据 Callaway (1994) 提出的胁迫梯度假说 (stress gradient hypothesis, SGH),随着非生物因素胁迫的增加,植物种内和种间竞争减弱,促进作用的重要性增加。因此泥沙淤积可能使部分植物生长的更加旺盛,如欧洲沙苇 (*Ammophila arenaria*) 和美洲沙茅草 (*Ammophila breviligulata*) 只有在泥沙淤积条件下才能达到最大增长率并完成它的整个生长周期 (Kent *et al.*, 2001)。最后,周期性泥沙淤积显著影响着湿地土壤的发育过程,毛建华等 (2007) 认为,鄱阳湖具有典型湿地环境特征的草甸土、草甸沼泽土、沼泽土和水下沉积物等沼泽湿地土壤的分布受泥沙淤积影响。

1.2 泥沙淤积对湿地植被演替的影响

泥沙淤积是导致植被演替的重要原因之一 (Maun & Perumal, 1999; 张绪良等, 2009),泥沙淤积通过影响湿地植物生存的土壤环境而影响植物的萌发、出土和生长,并最终影响植被更替 (Dittmar & Neely, 1999)。例如, Jurik 等 (1994) 报道, 0.25 cm 泥沙淤积即显著减少了湿地种子的萌发率。同时有报道称,泥沙淤积促进了外来入侵物种的生长,而原定居种则受到抑制,生物多样性减少 (Werner & Zedler, 2002)。植被演替机理与植物对泥沙淤积的忍耐力有关。湿地物种对泥沙淤积的忍耐力存在种

间差异,从而对植被演替起着调控作用。根据植物对泥沙淤积的适应性差异,可分成3类:1)非耐性植物,它们大多生活在不会遭受泥沙淤积影响的内陆环境中,缺乏适应泥沙淤积的有效策略。2)耐性植物,该类植物分布范围广,在有无泥沙淤积的区域都有分布。3)依赖性植物,该类植物只出现在周期性泥沙淤积的区域,需要在泥沙淤积条件下才能完成其生命周期。但即使是依赖性植物,也存在适应的上线,一旦超过耐受的阈值,就不能正常生长,甚至死亡(Maun *et al.*, 1996)。

湿地自然演替模式是伴随着淤积而发生(Li & Xie, 2009)。以黄河三角洲湿生植被的演替为例,河口泥沙淤积最初形成的潮间带下部裸露滩涂在三角洲外缘泥沙淤积作用下演化为潮间带中上部盐地碱蓬群丛、怪柳群丛、盐角草群丛等盐生植被后,因继续不断淤高,盐生湿地植被就演化为眼子菜群丛、金鱼藻群丛、槐叶萍群丛,再演化为水烛群丛、黑三棱群丛、水鳖群丛等水生植被,继而演化为芦苇群丛、杞柳群丛、荻群丛、假苇拂子茅群丛、牛鞭草群丛等湿生植被(张绪良等, 2009)。同时,泥沙淤积的速度和方式决定了通江湖泊湿地演替的趋势和方向。以洞庭湖为例,淤积慢的模式是白泥滩-苔草-芦苇-森林;淤积较快的模式为白泥滩-藜草-芦苇-森林;淤积快的模式为白泥滩-鸡婆柳-芦苇-森林(谢永宏和陈心胜, 2008)。在泥沙淤积诱发的演替进程中,早期恶劣而多变的环境特征使植被组成不断发生改变,但随着地势的抬高,淤积强度逐渐减弱,泥沙淤积将不再是影响植被演替的主要因素,取而代之的是生物因素,如种间竞争、捕食等。总之,湿地植物群落演替是气候、水文以及地貌、土壤等自然要素综合作用的结果,客观反映了湿地的形成、发育与演替过程(李成业等, 2007)。

2 泥沙淤积下湿地植物的适应策略

2.1 生活史对策

2.1.1 种子大小 植物种子在60 cm内的土层中都有分布,但大都被埋藏在浅层土壤中,随土层深度的增加而逐渐减少。种子萌发与掩埋深度直接相关(Zhang & Maun, 1994),一般而言,浅层淤积有利于种子萌发,这可能与掩埋增加了种子周围湿度、避免了种子水分的过度蒸发、避免阳光直射(Li *et al.*, 2006)、减少了种子被动物啃食的风险等因素有关(Zhang & Wang, 2001)。相反,深层掩埋下,种子由

于缺氧、缺光及温差小等因素而不利萌发(Li *et al.*, 2006)。一般情况下,泥沙淤积条件下湿地植物倾向选择大而重的种子,种子的质量越大,其胚乳或子叶中所含的能量就越多,种子越能从更深的埋藏深度中顺利出苗,其幼苗竞争能力也强(Vaughton & Ramsey, 2001)。种子重量与出苗能力间关系不仅适用于不同物种,还适用于同一物种不同大小的种子。然而,在特定环境下,小质量种子可能萌发率更高,因为大而重的种子易被动物所发现和取食,扩散能力降低(Vander Wall, 1993),厚的种皮或稃也不利种子萌发(何学青等, 2010)。因此,泥沙淤积对植物种子大小的影响会因物种、环境而各异,是植物在泥沙淤积这种特殊生境下对各种环境要素的权衡。

2.1.2 种子休眠 种子休眠是植物长期适应其特定的生存环境所形成的重要特征之一。遭受强泥沙淤积时植物的种子可能通过化学物质、环境因子等的引导而休眠(付婷婷等, 2009),达到躲避泥沙淤积的目的。种子休眠可能具有的进化适应表现在以下几个方面:1)确保某种植物在环境多变的生境中以种子库的形式进行保种。2)减少种内和种间竞争。3)使种子在合适的时间与地点萌发,提高幼苗定居几率。4)成为遗传下来的许多生命周期特征之一,从而使一种植物在其生境中的适合度达到最大(Baskin & Baskin, 1998)。研究发现,休眠种子所占比重随埋深的增加而增加(Zhang & Maun, 1994),说明种子可能存在一种对掩埋深度的感应机制,即能感受自身被掩埋的深度。休眠有利于种子度过各种残酷环境而保存下来,在维持湿地持续性种子库方面发挥着重要作用。然而,当埋深过大或淤积时间过长时,种子会因缺氧、真菌感染等而死亡(Maun, 1997)。

2.1.3 繁殖投资和繁殖方式的选择 泥沙淤积条件下部分植物繁殖器官所占比重增加,即通过繁殖器官投入的增加,达到有利于植物生存和发展的目的。如海南芥属的 *Cakile edentula* 在泥沙淤积条件下花器官和种子生物量分配比重增加(Maun, 1994),而 Seliskar (1994)发现,植物花穗数量在泥沙淤积条件下增加。同时部分植物开花频率增加(Marbà & Duarte, 1994)。对于同时具有有性繁殖和无性繁殖的克隆植物而言,泥沙淤积条件下倾向于采用无性生长策略去适应环境变化,例如,互花米草(*Spartina alterniflora* Loise)在淤积条件下营养繁殖体数量增加,无性繁殖能力增强(Deng *et al.*,

2008)。三重茅属的 *Triplasis purpurea* 是增加分蘖长度 (Cheplick & Grandstaff, 1997), 而铁杆蒿 (*Artemisia gmelinii*) 则是增加侧芽数量 (Liu *et al.*, 2008)。众所周知, 无性繁殖体易萌发、存活率高、生长优势明显、具有资源获取和竞争优势等。同时克隆植物生活史由集团型 (phalanx) 向游击型 (guerrilla) 转变。克隆植物生长型主要由遗传结构决定, 不同的种群具有不同的生长型, 同时生长型又是可变的, 依具体生境和个体发育阶段不同而变化 (陈尚等, 1997)。

2.2 形态学对策

2.2.1 对植物出土的形态学适应

泥沙掩埋使土壤变得更加紧实, 土壤容重增加。这会增加顶端分生组织的生长阻力, 阻碍茎叶向上生长, 从而限制了植物获取光照和进行气体交换的能力。能否迅速出土决定着湿地植物存活、生长和繁殖, 因此出土是湿地植物尤其是多年生植物适应全部掩埋或部分掩埋的一种重要方式。泥沙淤积时不同植物伸长的器官不同, 如节果决明 (*Cassia nodosa* Buch)、欧洲沙苇、沙丘蓟 (*Cirsium pitcheri*) 是叶片或者叶柄 (Marbà & Duarte, 1994; Maun *et al.*, 1996), 而波喜荡草属的 *Posidonia australis* 是叶鞘 (Cabaço *et al.*, 2008); 滨海植物丝粉藻属的 *Cymodocea nodosa*、丝粉藻 (*Cymodocea rotundata* Ehrenb)、单脉二叶藻 (*Halodule uninervis*)、针叶藻 (*Syringodium isoetifolium*) 和泰来藻 (*Thalassia hemprichii*) 是茎节 (Cabaço *et al.*, 2008; Duarte *et al.*, 1997)。此外, 无茎的克隆植物苦草 (*Vallisneria spiralis*) 是通过间隔子的伸长、分支角度的减少、分枝频率或分蘖数的增加来快速出土 (Li & Xie, 2009)。在出土过程中, 一些植物如沙拂子茅 (*Calamovilfa longifolia*) (Yuan *et al.*, 1993)、沙丘蓟 (Maun *et al.*, 1996) 叶片厚度增加。叶片厚度增加有利于突破土层阻力, 且涉及到物种获取和利用资源的策略, 对植物的机能起着重要的作用 (Perumal & Maun, 2006)。还有些植物, 如波喜荡属 *Posidonia sinuosa* 通过增加茎杆直径来抵抗淤积产生的机械阻力 (Cabaço *et al.*, 2008)。在出土的过程中往往还伴随着生物量分配的变化, 如波喜荡草属的 *Posidonia sinuosa* 生物量由地下部分向地上部分转移 (Zhang & Maun, 1994)。随着埋深的增加, 这种促进效果逐渐减弱, 并最终转化为抑制作用 (Owen *et al.*, 2004)。

2.2.2 对根系缺氧的形态学适应

对大多数植物

来说, 根系缺氧是泥沙淤积带来的主要危害之一。根茎是联系植物体地上部分和根的气流交换通道, 湿地植物根和根茎经由枝叶的运移获得光合作用产生的或大气中的氧气。此外, 根茎本身也能进行气体交换, 在根茎表面形成类似根际的一个好氧薄层 (Armstrong *et al.*, 1994)。为了促进地上部分的生长同时减少根部需氧量, 植物减少了对根部的投资, 根生长受到抑制, 根形态改变。如沙丘蓟的主根长变短, 根生物量减少 (Maun *et al.*, 1996), 诺氏大叶藻 (*Zostera noltii*) 的根密度减少 (Duarte *et al.*, 1997) 等。但也有例外, 如海菖蒲属的 *Enhalus acoroides* 根密度反而增加 (Duarte *et al.*, 1997)。也有些植物可以通过产生呼吸根的方式来加大对氧气的吸收, 如许多红树植物的根系会产生向上生长的气生根 (Thampanya *et al.*, 2002), 而杨柳科杨属的 *Populus balsamifera* 和 *Salix cordata* 侧生根增加 (Dech & Maun, 2006), 气生根和侧根伸出泥土表面进行气体交换, 且气生根孔隙度高并含大量的皮孔组织, 有利于氧气的储存和运输, 减少了植物体内有害物质如 Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 及 H_2S 等的产生 (Thampanya *et al.*, 2002)。

2.2.3 其他形态学适应

合理的冠层叶面积是保证植物正常生长的主要条件, 为了弥补出土之前对黑暗的忍受过程中所造成的生理亏损, 部分植物如榆桔 (*Ptelea trifoliata*) 叶数增加。还有些植物叶面积增加 (Martínez & Moreno-Casasola, 1996; Dech & Maun, 2006)。此外, 为了适应泥沙淤积造成的低营养环境, 部分植物地下部分比重增加以加大对营养物质的获取能力 (Koning, 2004)。如篦齿眼子菜 (*Potamogeton pectinatus*) 根茎比增加 (Wertz & Weisner, 1997)。

2.3 生理学适应

2.3.1 光合速率

泥沙淤积造成了植物根部土壤通气性下降, 迫使湿地植物采用缺氧代谢代替有氧呼吸, 碳水化合物被大量消耗, 同时植物为了出土, 也消耗了大量的碳水化合物。为了适应这种变化, 植物必须在出土后加大光合作用强度以快速恢复生长。如美洲沙茅草、沙拂子茅及沙丘蓟在泥沙淤积条件下光合速率明显增加 (Yuan *et al.*, 1993; Maun *et al.*, 1996)。可能与以下 3 个过程有关: 1) 叶绿素含量的增加, 如沙拂子茅在最高淤积深度下单位质量新鲜叶片叶绿素检出量最大 (Disraeli, 1984), 其他植物如加拿大披碱草 (*P. virgatum*) 及沙丘蓟也

有类似现象 (Maun *et al.*, 1996)。2) 泥沙淤积条件下叶面积增加 (Maun *et al.*, 1996; Martinez & Moreno-Casasola, 1996)。3) 近地面物理性状的改变, 泥沙淤积条件下近地面物理状况改变, 增加了近地面光的反射率, 光密度增强 (Yuan *et al.*, 1993; Perumal & Maun, 2006)。可见, 泥沙淤积条件下, 植物通过调整光合器官的性能和活性来改变植物的代谢过程, 以维持自身的正常生长和繁殖。

2.3.2 CO₂ 交换速率 泥沙淤积条件下, 湿地植物 CO₂ 交换速率加快。如美洲沙茅草和沙拂子茅在泥沙淤积 8 周后 CO₂ 交换速率明显高于对照 (Yuan *et al.*, 1993)。美国伊利湖 6 种湖泊湿地植物泥沙淤积后 CO₂ 交换速率也表现出不同程度增强 (Perumal & Maun, 2006), 但这种促进效应受淤积深度的影响, 且随着沙埋时间的延长, 这种促进效应逐渐减弱, 这可能与土壤中可利用资源逐渐耗竭有关 (Perumal & Maun, 2006)。

2.3.3 植物激素 植物激素如乙烯等对泥沙淤积条件下湿地植物的适应性发挥着重要的作用。乙烯广泛存在植物组织中, 是一种促进衰老和脱落的植物激素, 高浓度乙烯在通气组织的形成中起诱导作用 (Gunawardena *et al.*, 2001)。乙烯浓度变化引起级联反应, 诱导植物细胞死亡, 影响植物叶面积和茎长。研究表明, 泥沙淤积条件下美洲沙茅草茎中乙烯含量增加 (Maun & Lapierre, 1986)。泥沙淤积条件下乙烯含量的增加对于提高植物抗缺氧能力、促进植物茎伸长生长等方面发挥着重要作用。

3 展 望

3.1 泥沙淤积条件下种子休眠机理

到目前为止, 众多的研究者对种子休眠的外部特征、生理变化、及分子机制等进行了大量的研究, 包括种皮的透性、种皮的机械阻碍作用、果肉或种皮内抑制剂的作用、激素的选择性作用及种子基因调控等 (唐安军等, 2004), 并提出了一些休眠机理学说 (李蓉和叶勇, 2005)。但对休眠的诱导、传递、保持和完成的根本机制尚不清楚。分子生物学的发展为种子休眠机理的研究开辟了新途径。借助分子生物学方法, 可以确定与休眠及植物抗性有关的基因及其编码的蛋白质功能, 并研究这些基因对信号 (环境因素) 的调节机制, 也就是信号传导系统。当前的研究主要集中在沙丘植物和滨海湿地植物上 (朱雅娟等, 2006; 郑明清等, 2006), 而对掩埋条件

下淡水湿地种子休眠机制的研究还很少, 对湿地植物种子休眠机制有待进一步研究, 以便了解种子从发育到萌发的调控开关, 为研究湿地植物抗逆性和湿地植被演替提供依据。

3.2 泥沙淤积促进湿地植物生长机理

造成泥沙淤积植物生物量增加的机理可能是: 1) 与淤积泥沙所携带的丰富营养物质有关 (Seliskar, 1994)。2) 泥沙淤积使植物茎与土壤充分接触, 促进了茎节根的生成, 从而更利于植物吸收营养物质和水分 (Maun, 1994)。3) 泥沙淤积改变了近地面状况, 光密度增强、温度升高 (Harris & Davy, 1988), 有利于 CO₂ 交换速率和光合效率的增强 (Yuan *et al.*, 1993; Perumal & Maun, 2006)。4) 泥沙淤积下土壤中菌根真菌活动性增强 (Maun, 1994) 等。当泥沙淤积停止后, 植物生长状况和种群密度降低。在这些结论中存在不少假设和争议, 需进一步论证。

3.3 泥沙淤积下植物生理生态适应策略

对非结构性碳水化合物的研究表明, 高山植物蓼科酸模属 *Rumex alpinus* 在不同沙埋深度下, 最后 2 个生长季节长出的地下茎片段中结构性碳水化合物含量不同, 深度沙埋下其碳水化合物几乎全部被消耗掉 (Klimes *et al.*, 1993), 但关于湿地植物泥沙淤积条件下植物碳水化合物的研究还很少, 而基于它对植物的特殊重要性, 有必要加强这方面研究。其次, 研究表明叶片衰老的控制与细胞分裂素类活性物质有关, 但关于泥沙淤积下植物体内自由基产生状况以及细胞分裂素变化的研究还没有被报道过。除此之外, 泥沙淤积条件下植物茎伸长生长的机理, 不同植物激素对茎伸长的作用等也还需要进一步的研究。

3.4 从解剖学和分子学角度开展研究

通气组织是湿地植物皮层组织的一种特化形式, 植物可由此提高体内的气体运输能力 (Colmer, 2003), 而植物组织孔隙度的高低与其内部通气组织发达程度是高度一致的 (Malik *et al.*, 2002), 两者对于湿地植物适应机理有重要作用, 但现今对于泥沙淤积条件下两者的报道还很少; 其次, 分离与鉴定植物对泥沙淤积抗性相关的基因, 深入研究它们之间的关系, 这对认清通气组织的形成, 确定植物在泥沙淤积胁迫下分子反应特征等方面有重要意义。

参考文献

曹 昀, 时 强, 王国祥. 2010. 泥沙淤积对菹草萌发与初

- 期生长的影响. 生态与农村环境学报, **26**(3): 279–281.
- 陈尚, 李自珍, 王刚. 1997. 克隆植物生长型的研究进展. 生态学杂志, **16**(4): 59–63.
- 陈小娇, 李取生, 杜焯锋, 等. 2010. 外源重金属在珠江河口湿地土壤中的形态转化. 生态与农村环境学报, **26**(3): 251–256.
- 杜冠华, 李素艳, 郑景明, 等. 2009. 洞庭湖湿地土壤有机质空间分布及其相关性研究. 现代农业科学, **16**(2): 21–24.
- 付婷婷, 程红焱, 宋松泉. 2009. 种子休眠的研究进展. 植物学报, **44**(5): 629–641.
- 何学青, 胡小文, 王彦荣. 2010. 羊草种子休眠机制及破除方法研究. 西北植物学报, **30**(1): 120–125.
- 李蓉, 叶勇. 2005. 种子休眠与破眠机理研究进展. 西北植物学报, **25**(11): 2350–2355.
- 李成业, 阎理钦, 韩同香. 2007. 山东湿地植被组成规律的研究. 山东林业科技, (4): 27–29.
- 李景保, 尹辉, 卢承志, 等. 2008. 洞庭湖区的泥沙淤积效应. 地理学报, **63**(5): 514–523.
- 齐涛, 薛雄志, Shen S, 等. 2006. 厦门海岸带湿地变化的研究. 中国人口、资源与环境, **16**(4): 73–77.
- 罗文泊, 谢永宏, 宋凤斌. 2007. 洪水条件下湿地植物的生存策略. 生态学杂志, **26**(9): 1478–1485.
- 毛建华, 邱小剑, 游海, 等. 2007. 鄱阳湖典型湿地土壤空间分布格局研究. 江西师范大学学报(自然科学版), **31**(2): 215–218.
- 庞守吉, 叶思源, 苏新, 等. 2008. 黄河三角洲滨海湿地表层土壤稀土元素分布特征. 地球学报, **29**(5): 607–612.
- 唐安军, 龙春林, 刀志灵. 2004. 种子休眠机理研究概述. 云南植物研究, **26**(3): 241–251.
- 谢永宏, 陈心胜. 2008. 三峡工程对洞庭湖湿地植被演替的影响. 农业现代化研究, **29**(6): 684–687.
- 张绪良, 张朝晖, 谷东起, 等. 2009. 辽河三角洲滨海湿地的演化. 生态环境学报, **18**(3): 1002–1009.
- 郑明清, 郑元润, 姜联合. 2006. 毛乌素沙地4种沙生植物种子萌发及出苗对沙埋及单次供水的响应. 生态学报, **26**(8): 2474–2484.
- 朱雅娟, 董鸣, 黄振英. 2006. 种子萌发和幼苗生长对沙丘环境的适应机制. 应用生态学报, **17**(1): 137–142.
- Armstrong W, Brandle R, Jackson MB. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, **43**: 307–358.
- Baldwin KA, Maun MA. 1983. Microenvironment of Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany*, **61**: 241–255.
- Baskin CC, Baskin JM. 1998. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. San Diego: Academic Press.
- Cabaço S, Santos R, Duarte CM. 2008. The impact of sediment burial and erosion on seagrasses: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **79**: 354–366.
- Callaway RM. 1994. Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter Annuals. *Ecology*, **75**: 681–686.
- Cheplick GP, Grandstaff K. 1997. Effects of sand burial on purple sandgrass (*Triplasis purpurea*): The significance of seed heteromorphism. *Plant Ecology*, **133**: 79–89.
- Colmer TD. 2003. Long-distance transport of gases in plant: A perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant, Cell and Environment*, **26**: 17–36.
- Dech JP, Maun MA. 2006. Adventitious root production and plastic resource allocation to biomass determine burial tolerance in woody plants from Central Canadian coastal dunes. *Annals of Botany*, **98**: 1095–1105.
- Deng ZF, An SQ, Zhao CJ, et al. 2008. Sediment burial stimulates the growth and propagule production of *Spartina alterniflora* Loisel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **76**: 818–826.
- Disraeli DJ. 1984. The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology*, **72**: 145–154.
- Dittmar LA, Neely RK. 1999. Wetland seed bank response to sedimentation varying in loading rate and texture. *Wetlands*, **19**: 341–351.
- Duarte CM, Terrados J, Agawin NSR, et al. 1997. Response of a mixed Philippine seagrass meadow to experimental burial. *Marine Ecology Progress Series*, **147**: 285–294.
- Fennessy MS, Brueske CC, Mitsch WJ. 1994. Sediment deposition patterns in restored freshwater wetlands using sediment traps. *Ecological Engineering*, **3**: 409–428.
- Gunawardena A, Pearce DM, Jackson MB, et al. 2001. Characterisation of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize (*Zea mays* L.). *Planta*, **212**: 205–214.
- Harris D, Davy AJ. 1988. Carbon and nutrient allocation in *Elymus fractus* seedlings after burial with sand. *Annals of Botany*, **61**: 147–157.
- Hupp CR, Demas CR, Kroes DK, et al. 2008. Recent sedimentation patterns within the central Atchafalaya basin, Louisiana. *Wetlands*, **28**: 125–140.
- Jurik, TW, Wang SC, van der Valk AG. 1994. Effects of sediment load on seedling emergence from wetland seed banks. *Wetlands*, **14**: 159–165.
- Kent M, Owen N, Dale P, et al. 2001. Studies of vegetation burial: A focus for biogeography and biogeomorphology. *Progress in Physical Geography*, **25**: 455–482.
- Klimes L, Klimešová J, Osbornová J. 1993. Regeneration capacity and carbohydrate reserves in a clonal plant *Rumex alpinus*: Effect of burial. *Vegetatio*, **109**: 153–160.
- Koning CO. 2004. Impacts of small amounts of sandy sediment of wetland soils and vegetation: Results from field and greenhouse studies. *Wetlands*, **24**: 295–308.
- Li F, Xie YH. 2009. Spacer elongation and plagiotropic growth are the primary clonal strategies used by *Vallisneria spiralis* to acclimate to sedimentation. *Aquatic Botany*, **91**: 219–223.

- Li OY, Zhao WZ, Fang HY. 2006. Effects of sand burial depth and seed mass on seedling emergence and growth of *Nitraria sphaerocarpa*. *Plant Ecology*, **185**: 191–198.
- Liu B, Liu ZM, Guan DX. 2008. Seedling growth variation in response to sand burial in four *Artemisia* species from different habitats in the semi-arid dune field. *Trees*, **22**: 41–47.
- Malik AI, Colmer TD, Lambers H, *et al.* 2002. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist*, **153**: 225–236.
- Marbà N, Duarte CM. 1994. Growth response of the seagrass *Cymodocea nodosa* to experimental burial and erosion. *Marine Ecology Progress Series*, **107**: 307–311.
- Martínez ML, Moreno-Casasola P. 1996. Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species from the Gulf of Mexico. *Journal of Coastal Research*, **12**: 406–419.
- Matisons R, Brūmelis G. 2008. Effect of burial by sand on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) radial growth on seacoast wooded dunes at Cape Kolka, Latvia. *Acta Universitatis Latviensis*, **745**: 131–144.
- Maun MA, Lapierre J. 1986. Effects of burial by sand on seed germination and seedling emergence of four dune species. *American Journal of Botany*, **73**: 450–455.
- Maun MA. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Vegetatio*, **111**: 59–70.
- Maun MA, Elberling H, Angelo D, *et al.* 1996. The effects of burial by sand on survival and growth of Pitcher's thistle (*Cirsium pitcheri*) along Lake Huron. *Journal of Coastal Conservation*, **2**: 3–12.
- Maun MA. 1997. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Canadian Journal of Botany*, **76**: 713–738.
- Maun MA, Perumal J. 1999. Zonation of vegetation on lacustrine coastal dunes: Effects of burial by sand. *Ecology Letters*, **2**: 14–18.
- Owen NW, Kent M, Dale MP. 2004. Plant species and community responses to sand burial on the machair of the Outer Hebrides, Scotland. *Journal of Vegetative Science*, **15**: 669–678.
- Perumal VJ, Maun MA. 2006. Ecophysiological response of dune species to experimental burial under field and controlled conditions. *Plant Ecology*, **184**: 89–104.
- Seliskar DM. 1994. The effect of accelerated sand accretion on growth, carbohydrate reserves and ethylene production in *Ammophila breviligulata* (Poaceae). *American Journal of Botany*, **81**: 536–541.
- Spencer DF, Ksander GG. 2002. Sedimentation disrupts natural regeneration of *Zannichellia palustris* in Fall River, California. *Aquatic Botany*, **73**: 137–147.
- Thampanya U, Vermaat JE, Terrados J. 2002. The effect of increasing sediment accretion on the seedlings of three common Thai mangrove species. *Aquatic Botany*, **74**: 315–325.
- Vander Wall SB. 1993. A model of caching depth: Implications for scatter hoarders plant dispersal. *American Naturalist*, **141**: 217–232.
- Vargo SM, Neely RK, Kirkwood SM. 1998. Emergent plant decomposition and sedimentation: Response to sediments varying in texture, phosphorus content and frequency of deposition. *Environmental and Experimental Botany*, **40**: 43–58.
- Vaughton G, Ramsey M. 2001. Relationships between seed mass, seed nutrients, and seedling growth in *Banksia cunninghamii* (Proteaceae). *International Journal of Plant Sciences*, **162**: 599–606.
- Werner KJ, Zedler JB. 2002. How sedge meadow soils, microtopography, and vegetation respond to sedimentation. *Wetlands*, **22**: 451–466.
- Wertz I, Weisner SEB. 1997. *Potamogeton pectinatus* and *Myriophyllum spicatum* response to sediments from a calcareous, shallow, eutrophic lake. *Journal of Freshwater Ecology*, **12**: 1–10.
- Yuan T, Maun MA, Hopkins WG. 1993. Effects of sand accretion on photosynthesis, leaf water potential and morphology of two dune grasses. *Functional Ecology*, **7**: 676–682.
- Zhang J, Maun MA. 1994. Potential for seed bank formation in seven Great Lakes sand dune species. *American Journal of Botany*, **81**: 387–394.
- Zhang ZB, Wang FS. 2001. Effect of burial on acorn survival and seedling recruitment of Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz) under rodent predation. *Acta Ecologica Sinica*, **21**: 35–43.

作者简介 潘 瑛,男,1984年生,博士研究生。主要从事湿地植物生态学研究。E-mail: py228@126.com

责任编辑 魏中青
