

# 淹水和干旱生境下铅对芦苇生长、生物量分配和光合作用的影响

张娜<sup>1,2,3</sup> 朱阳春<sup>1</sup> 李志强<sup>5</sup> 卢信<sup>1</sup> 范如芹<sup>1</sup> 刘丽珠<sup>1</sup> 童非<sup>1</sup> 陈静<sup>3</sup>  
穆春生<sup>4\*</sup> 张振华<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>江苏省农业科学院农业资源与环境研究所, 南京 210014; <sup>2</sup>江苏省农业科学院江苏省食品质量安全重点实验室, 南京 210014; <sup>3</sup>淮阴工学院江苏省凹土资源利用重点实验室, 江苏淮安 223003; <sup>4</sup>东北师范大学草地科学研究所植被生态教育部重点实验室, 长春 130024; <sup>5</sup>南京信息工程大学公共管理学院/气候变化与公共政策研究院, 南京 210044

**摘要** 芦苇(*Phragmites australis*)作为典型的根茎型多年生湿地植物, 具有广泛的环境耐受性。该研究采用盆栽实验, 采取裂区实验设计, 水分处理为主区, 包括淹水和干旱两个水平, 铅(Pb)为副区, 包括0、500、1500、3 000、4 500 mg·kg<sup>-1</sup> 5个水平, 共10个处理, 每个处理12个重复, 研究淹水和干旱条件下Pb污染对芦苇生长、生物量分配及光合作用的影响, 以期明确不同生境下芦苇适应或忍耐重金属污染而采取的策略, 为芦苇应用于湿地恢复和污染修复提供理论依据。结果表明, 在淹水处理中, Pb显著抑制地下芽形成和根茎生长, 但对子株数没有影响; 与母株相比子株具有高的日生长速率、光合速率和生物量(母株的3–7倍)。在干旱环境中, Pb显著抑制根、地下芽和根茎生长, 母株和子株生物量积累及光合作用, 且这些指标均小于淹水处理的。无论在淹水还是干旱环境中, 芦苇体内绝大部分Pb积累在根中, 根茎和子株中Pb含量较少, 被转运至母株中的Pb大约是子株的3倍。淹水条件下子株体内Pb含量小于干旱处理的。结果表明, 干旱和Pb的协同作用显著抑制芦苇生长、生物量积累和光合作用, 可能导致子株生产力和种群密度减小甚至种群衰退。但淹水芦苇能够采取相应的Pb分配策略减缓Pb污染对芦苇生长、生理和繁殖的负面影响, 有利于芦苇种群的繁衍和稳定。

**关键词** 铅污染; 水分; 生长; 生物量分配; 光合作用

张娜, 朱阳春, 李志强, 卢信, 范如芹, 刘丽珠, 童非, 陈静, 穆春生, 张振华 (2018). 淹水和干旱生境下铅对芦苇生长、生物量分配和光合作用的影响. 植物生态学报, 42, 229–239. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0218

## Effect of Pb pollution on the growth, biomass allocation and photosynthesis of *Phragmites australis* in flood and drought environment

ZHANG Na<sup>1,2,3</sup>, ZHU Yang-Chun<sup>1</sup>, LI Zhi-Qiang<sup>5</sup>, LU Xin<sup>1</sup>, FAN Ru-Qin<sup>1</sup>, LIU Li-Zhu<sup>1</sup>, TONG Fei<sup>1</sup>, CHEN Jing<sup>3</sup>, MU Chun-Sheng<sup>4\*</sup>, and ZHANG Zhen-Hua<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Agricultural Resource and Environment, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; <sup>2</sup>Key Laboratory of Food Quality and Safety of Jiangsu Province, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; <sup>3</sup>Key Laboratory for Palygorskite Science and Applied Technology of Jiangsu Province, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an, Jiangsu 223003, China; <sup>4</sup>Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China; and <sup>5</sup>Institution of Climate Change and Public Policies, School of Public Administration, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China

### Abstract

**Aims** Reed (*Phragmites australis*) is a typical perennial rhizomatic plant with extensive tolerance to environmental stress. In order to better understand the adaptation and tolerance of reeds subjected to heavy metal pollution in different levels of water, we conducted a study on the effects of Pb pollution on growth, biomass and photosynthesis of reeds in flood and drought environment. This research would provide theoretical basis for application of reeds in wetland restoration and remediation.

**Methods** We conducted a pot experiment with destructive sampling after 90 days of growth. The water treatments were main plot, including two water levels. The Pb treatments were secondary plot (nested within water treatments), including five levels (0, 500, 1 500, 3 000, 4 500 mg·kg<sup>-1</sup>). There were 10 treatments with 12 replicates per treatment.

收稿日期Received: 2017-08-11 接受日期Accepted: 2018-01-04

基金项目: 中国博士后科学基金(2017M621670)、国家重点基础研究发展计划(973计划)(2015CB150801)和江苏省农业科技自主创新资金(CX(16)1051)。Supported by the China Postdoctoral Science Foundation (2017M621670), the National Basic Research Program of China (2015CB150801) and the Agricultural Science and Technology Independent Innovation Fund of Jiangsu Province (CX(16)1051).

\* 通信作者Corresponding authors (Zhang ZH, zhenhuaz70@hotmail.com; Mu CS, mucs821@nenu.edu.cn)

**Important findings** In the flood environment, Pb pollution significantly inhibited the growth of buds and rhizomes, but had no significant effect on the number of offspring shoots. The offspring shoots had higher growth rate per day, net photosynthetic rate and biomass compared to the parent shoots. In the drought environment, Pb pollution inhibited the growth of roots, buds and rhizomes, and biomass accumulation of parent and offspring shoots as well as photosynthetic parameters. These parameters were lower under the drought condition than in the flood environment. The Pb was mostly concentrated in roots compared to rhizomes and offspring shoots. In both flood and drought environments, the concentration of Pb in parent shoots was about three times of that in offspring shoots. The Pb concentration in offspring shoots under the flood condition was less than that in the drought environment. Overall, these results indicated that the synergistic effect of Pb and drought significantly inhibited the growth, biomass accumulation and photosynthesis of reeds, which might result in reduced offspring productivity and population density and may lead to population decline. However, the flooded reeds could adopt some strategies of Pb allocation to alleviate the negative effect of Pb on the growth, physiology and clonal propagation, benefiting the population reproduction and stabilization.

**Key words** Pb pollution; water; growth; biomass allocation; photosynthesis

Zhang N, Zhu YC, Li ZQ, Lu X, Fan RQ, Liu LZ, Tong F, Chen J, Mu CS, Zhang ZH (2018). Effect of Pb pollution on the growth, biomass allocation and photosynthesis of *Phragmites australis* in flood and drought environment. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 229–239. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0218

铅(Pb)是环境中的有毒重金属污染物之一,当土壤中Pb含量达100–500 mg·kg<sup>-1</sup>时,就会对植物产生毒性(Davies, 1990)。例如, Pb可能引起植物体内抗氧化酶活性的改变、膜脂过氧化增强, 干扰矿质元素吸收, 抑制光合作用等(Islam *et al.*, 2008; Hu *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2012)。其中光合作用被认为是 Pb 最为敏感的一个过程。Pb抑制光合作用的原因可能有: 气孔关闭、叶绿体结构破坏、光合色素合成抑制、阻碍电子运输和抑制卡尔文循环中的酶活性(Sharma & Dubey, 2005; Islam *et al.*, 2008; Hu *et al.*, 2012), 这些改变将最终抑制植物生长和生物量积累。生物量分配是反映植物对环境的敏感性和抵抗能力的重要指标(Liu *et al.*, 2014)。对于多年生植物来说, 地上生产力主要来源于母株和子株(Wang *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2014)。目前, 有关多年生植物生物量在母株和子株的分配还不清楚。

地下芽库影响着多年生植物的地上生产力和种群密度(Dalgleish & Hartnett, 2006; Wang *et al.*, 2010)。大量的地下芽储存可能促进植物对干扰的抗性和恢复速率, 例如火烧、放牧和洪水等(Hartnett *et al.*, 2006; Fernandes *et al.*, 2008; Mony *et al.*, 2011)。然而, 很少有人关注重金属对地下芽库的影响, 特别是对水生植物(Zhang *et al.*, 2015; 曹明等, 2016)。尽管地下芽与地上生产力密切相关, 但是附着有芽的根茎或其他多年生器官的延伸或生长以及芽输出成子株的能力也是影响地上生产力和种群密度的重要因子。所以, 在重金属污染环境中, 多年生

植物克隆器官的生长需要更多关注。

芦苇(*Phragmites australis*)是根茎型多年生禾本科湿地植物, 具有世界广布性, 能够忍耐极端环境, 如洪水、干旱和重金属污染等(Ye *et al.*, 1997)。芦苇具高无性繁殖能力、生长快速、生物量大等特点, 这些特点克服了超富集植物存在的生物量小、生长缓慢等缺点。在较大重金属浓度范围内, 才能更好地测定植物对重金属的响应或耐性(Windham *et al.*, 2001)。因此, 本研究采用盆栽试验模拟淹水和干旱生境, 设置5个Pb浓度(0、500、1 500、3 000和4 500 mg·kg<sup>-1</sup>), 研究在淹水和干旱生境下芦苇的生长、生物量分配和光合作用对Pb污染的响应。研究目的在于解决以下问题: (1)在淹水和干旱条件下, 芦苇生长对Pb污染是如何响应的? (2)在Pb污染环境中, 不同生境条件下芦苇的各器官生物量是如何分配的? (3)引起母株和子株地上生物量分配差异的原因有哪些? 进而明确不同生境下芦苇对重金属污染的适应或忍耐及采取的策略, 为芦苇应用于湿地恢复和污染修复提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料准备

芦苇种子采自生长在中国吉林省长春市西部湿地(125.02° E, 43.93° N, 海拔188 m)的野生芦苇。实验用土来自中国吉林省长岭县东北师范大学试验站草地(123.73° E, 44.73° N, 海拔167 m)的0–20 cm的表层土壤。土壤的全氮和有机碳含量为6.9%和1.6%,

pH值为8.6, 电导率为 $91 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ , 最大田间持水量为 $200 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。将一定浓度的 $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ 溶液均匀拌入风干过 $1 \text{ mm}$ 筛的土壤, 使污染土壤中纯 $\text{Pb}$ 含量分别为0、500、1 500、3 000和4 500  $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。将拌均匀的每份污染土装入底部封闭的花盆(内径30 cm, 高35 cm)。将装有污染土的花盆均放置室外避雨棚内, 遮阳布避光孵化45天(分别在2013和2014年5月1日至6月15日进行), 使人工添加至土壤的 $\text{Pb}$ 活化并稳定。同时, 从各处理中取出少量污染土用于测定各污染土中 $\text{Pb}$ 的实际含量, 对照土和4个梯度的污染土中 $\text{Pb}$ 含量分别为13、562、1 574、3 812和4 750  $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 均略高于实验设置的浓度。

## 1.2 实验处理

将播种45天, 高度约8 cm 3—4叶的芦苇幼苗移栽至装有污染土的花盆中, 每盆20株。遮阳布避光缓苗5天后进行间苗, 每盆保留10株。然后进行两个梯度的水分处理, 包括淹水处理和干旱处理, 模拟芦苇的水生生境和干旱生境。每天16:00浇水, 淹水处理保持水层高出花盆中污染土表面3—5 cm, 干旱处理使用电子秤控制花盆中的土壤含水量保持在田间持水量的50%—55%。采取裂区试验设计, 水分为主区包括淹水和干旱两个水平,  $\text{Pb}$ 为副区包括5个 $\text{Pb}$ 水平: 0、500、1 500、3 000和4 500  $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 共10个处理, 每个处理12个重复。整个实验在东北师范大学校园内避雨棚内进行, 实验处理共90天, 分别为2013年和2014年6月20日至9月20日。

## 1.3 生长指标和生物量测定

移栽至每盆的10株芦苇标记为母株。从每个处理的12个重复中随机选取4盆, 并标记最早输出的子株。自处理开始每隔30天, 测定子株和母株的茎长和叶片死亡数, 以叶片的3/4干枯视为叶片死亡, 母株或子株的叶片死亡率=死亡叶片数 $\times$ 100/总叶片数; 并计算平均茎日生长速率=(茎长 $T_2$ -茎长 $T_1$ )/( $T_2-T_1$ ),  $T_2-T_1$ 的周期为30天。然后进行破坏性取样。将花盆中的每个无性系分株从污染土中取出。立即测定单个母株的总芽(长度大于1 mm)数和子株数、根茎数和根茎总长。最后每个植株用自来水冲洗, 再用去离子水清洗3次, 然后分成母株、子株、根和根茎, 并在 $75^\circ\text{C}$ 烘干至恒质量并称量各器官干物质, 计算各器官生物量占总生物量的百分比。生物量分配比例=器官生物量 $\times$ 100/总生物量。

## 1.4 光合参数测定

在处理的第60天, 测定光合参数。利用便携式LI-6400光合仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $g_s$ )、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ )等不同的光合参数。便携式光合测定仪连接LED红蓝光源, 光合有效辐射设置成 $1\,200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$ 浓度设置为 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。由于干旱处理的母株和淹水中 $4\,500 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理子株出现枯叶或死亡, 未对此进行光合测定。对于进行光合测定的母株或子株, 在标定母株的4盆中, 每盆均随机选择母株或子株4株上端第一个完全展开的叶片, 进行光合测定, 取4个叶片数据的平均值作为一个重复。

## 1.5 Pb含量测定

使用微波炉(Mars5, CEM, Matthews, USA)和远红外电煮炉(BXS12-LWY-84B, 中国江苏常州)分别对用体积比5:1的 $\text{HNO}_3$ :HF溶液浸泡的污染土和5:1的 $\text{HNO}_3$ : $\text{HClO}_4$ 溶液浸泡的粉碎植物样进行消煮, 然后使用火焰原子分光光度计(Varian SpectrAA Z220, Varian, Palo Alto, USA)测定 $\text{Pb}$ 含量。

## 1.6 统计分析

对3次测定的茎长进行重复测量分析, 研究不同胁迫时间内 $\text{Pb}$ 和水分胁迫对茎长和叶片生长的影响。胁迫时间(30、60、90天)作为组内因子,  $\text{Pb}$ 和水分作为组间固定因子。对其他生长参数和生物量, 光合参数以及各器官中 $\text{Pb}$ 的含量进行双因素方差分析, 水分处理为主因子2个水平,  $\text{Pb}$ 处理浓度为副因子5个水平。当双因素方差分析和重复测量中,  $\text{Pb}$ 和水分存在显著作用时, 分别进行单因素方差分析和独立样本 $t$ 检验。用单因素方差分析, 分析不同水分条件下 $\text{Pb}$ 的作用,  $\text{Pb}$ 作为固定因子( $p \leq 0.05$ )。用独立样本 $t$ 检验, 分析不同 $\text{Pb}$ 浓度水平上水分的作用, 水作为固定因子( $p \leq 0.05$ )。在进行单因素方差分析时, 对于不符合正态分布和方差齐性的数据进行转换。使用SPSS 17.0 (SPSS, Chicago, USA)分析数据。用SigmaPlot 10.0制图。

# 2 结果

## 2.1 地上母株和子株的生长

$\text{Pb}$ 、水分处理和处理时间及其交互作用对母株和子株茎生长均有显著影响, 水分处理对母株和子株的叶片死亡率具有显著作用(表1)。母株和子株均出现不同程度的中毒症状, 例如, 处理后期,  $\text{Pb}$ 处

理母株的叶片死亡率达60%–70%，是子株叶片死亡率的2–3倍(表2, 表3); 在淹水环境中，高浓度Pb处理芦苇母株后期的日生长速率增加，导致母株茎长与对照间差异不显著，而在干旱生境却与之相反(表2); 尽管Pb抑制子株生长，但茎长及生长速率均

大于母株。干旱环境中Pb处理的子株生长显著受到抑制，高浓度Pb处理( $\geq 3\ 000\ \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ )的母株和子株均出现矮化现象(表3)。在同一Pb处理水平上，干旱生境中母株或子株的茎长均显著小于淹水的，而叶片死亡率与之相反(表2, 表3)。

表1 铅和水分影响芦苇母株、子株生长的重复测量和双因素方差分析结果

重复测量分析 Repeated measure ( <i>p</i> )							
	铅 Pb	水 Water	铅 × 水 Pb × water	时间 Time	时间 × 铅 Time × Pb	时间 × 水 Time × Water	时间 × 铅 × 水 Time × Pb × Water
<b>母株生长 Growth of parent shoot</b>							
茎长 Stem length	< 0.001	< 0.001	< 0.01	< 0.001	< 0.01	< 0.001	< 0.001
叶片死亡数 No. of dead leaves	0.366	< 0.001	< 0.05	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.05
<b>子株生长 Growth of offspring shoot</b>							
茎长 Stem length	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
叶片死亡数 No. of dead leaves	0.168	< 0.001	0.913	< 0.001	< 0.05	< 0.001	0.742
双因素方差分析 Two-way ANOVA							
生长指标 Growth parameters	铅 Pb		水 Water		铅×水 Pb × water		
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	
母株叶片死亡率 Leaf mortality in parent shoots	2.496	0.054	2.461	0.127	0.932	0.459	
子株叶片死亡率 Leaf mortality in offspring shoots	7.086	< 0.001	2.185	0.150	4.353	< 0.01	

表2 不同时间内铅污染对不同生境下芦苇母株生长的影响(平均值±标准误差, *n* = 40)

Table 2 The effects of Pb on the growth of parent shoots of *Phragmites australis* grown in flood and dry environment after 30, 60 and 90 days of treatment (mean ± SE, *n* = 40)

水分 Water level	处理时间 Treatment time (d)	指标 Parameter	铅处理浓度 Pb concentration of treatments ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ )				
			对照 Control	500	1 500	3 000	4 500
淹水 Flood	30	PSL (cm)	18.13 ± 0.81 <sup>a</sup>	16.64 ± 0.75 <sup>ab</sup>	15.54 ± 0.40 <sup>b</sup>	13.10 ± 0.52 <sup>c</sup>	13.24 ± 0.29 <sup>c</sup>
		PDLN (No.)	1.28 ± 0.05 <sup>b</sup>	1.54 ± 0.12 <sup>ab</sup>	1.73 ± 0.11 <sup>a</sup>	1.90 ± 0.06 <sup>a</sup>	1.84 ± 0.13 <sup>a</sup>
		PGR ( $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$ )	0.44 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.39 ± 0.02 <sup>ab</sup>	0.35 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.27 ± 0.02 <sup>c</sup>	0.28 ± 0.01 <sup>c</sup>
	60	PSL (cm)	23.86 ± 0.83 <sup>a</sup>	22.34 ± 1.52 <sup>ab</sup>	22.71 ± 0.72 <sup>ab</sup>	19.22 ± 1.04 <sup>b</sup>	18.17 ± 0.54 <sup>b</sup>
		PDLN (No.)	3.57 ± 0.15 <sup>b</sup>	3.65 ± 0.22 <sup>b</sup>	4.38 ± 0.14 <sup>a</sup>	4.50 ± 0.24 <sup>a</sup>	4.56 ± 0.08 <sup>a</sup>
		PGR ( $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$ )	0.19 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.19 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.24 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.21 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.16 ± 0.02 <sup>a</sup>
	90	PSL (cm)	26.00 ± 0.96 <sup>a</sup>	24.03 ± 1.84 <sup>a</sup>	24.21 ± 0.97 <sup>a</sup>	22.80 ± 0.57 <sup>a</sup>	21.68 ± 1.20 <sup>a</sup>
		PDLN (No.)	7.02 ± 0.06 <sup>a</sup>	6.59 ± 0.43 <sup>a</sup>	6.61 ± 0.22 <sup>a</sup>	6.80 ± 0.16 <sup>a</sup>	6.43 ± 0.15 <sup>a</sup>
		PGR ( $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$ )	0.07 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.06 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.05 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.12 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.12 ± 0.03 <sup>a</sup>
干旱 Drought	30	PSL (cm)	12.17 ± 0.88 <sup>a*</sup>	11.90 ± 0.73 <sup>a*</sup>	9.30 ± 0.37 <sup>b*</sup>	7.87 ± 0.36 <sup>b*</sup>	7.72 ± 0.42 <sup>b*</sup>
		PDLN (No.)	1.64 ± 0.06 <sup>c*</sup>	2.08 ± 0.15 <sup>b*</sup>	2.13 ± 0.05 <sup>ab*</sup>	2.18 ± 0.10 <sup>ab*</sup>	2.42 ± 0.17 <sup>a*</sup>
		PGR ( $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$ )	0.24 ± 0.03 <sup>a*</sup>	0.23 ± 0.02 <sup>a*</sup>	0.15 ± 0.01 <sup>b*</sup>	0.10 ± 0.01 <sup>b*</sup>	0.09 ± 0.01 <sup>b*</sup>
	60	PSL (cm)	17.30 ± 0.54 <sup>a*</sup>	15.06 ± 0.89 <sup>b*</sup>	11.15 ± 0.57 <sup>c*</sup>	9.09 ± 0.42 <sup>d*</sup>	7.58 ± 0.61 <sup>d*</sup>
		PDLN (No.)	2.60 ± 0.04 <sup>b</sup>	3.19 ± 0.27 <sup>a*</sup>	3.33 ± 0.12 <sup>a*</sup>	3.51 ± 0.17 <sup>a*</sup>	3.65 ± 0.15 <sup>a*</sup>
		PGR ( $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$ )	0.17 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.11 ± 0.01 <sup>b*</sup>	0.06 ± 0.01 <sup>bc*</sup>	0.04 ± 0.00 <sup>c*</sup>	0.02 ± 0.01 <sup>c*</sup>
	90	PSL (cm)	20.29 ± 0.94 <sup>a*</sup>	18.14 ± 0.74 <sup>a*</sup>	13.61 ± 0.94 <sup>b*</sup>	9.43 ± 0.10 <sup>c*</sup>	8.31 ± 0.53 <sup>c*</sup>
		PDLN (No.)	7.32 ± 0.16 <sup>a</sup>	5.46 ± 0.15 <sup>b*</sup>	4.82 ± 0.13 <sup>bc*</sup>	4.73 ± 0.34 <sup>bc*</sup>	4.08 ± 0.36 <sup>c*</sup>
		PGR ( $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$ )	0.10 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.10 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.08 ± 0.03 <sup>ab</sup>	0.02 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.03 ± 0.01 <sup>b*</sup>

PDLN, 母株叶片死亡数; PGR, 母株生长速率; PSL, 母株茎长。不同的小写字母表示同一水分处理水平上, 不同铅处理间的差异( $p \leq 0.05$ ); \*表示同一铅处理水平上, 淹水和干旱处理间差异显著( $p \leq 0.05$ )。

PDLN, dead leaf number of parent shoot; PGR, growth rate of parent shoots; PSL, stem length of parent shoot. Different lowercase letters indicate significant differences ( $p \leq 0.05$ ) between Pb levels within one water treatment level, and \* indicates significant difference ( $p \leq 0.05$ ) between water treatment and drought treatment within one Pb level.

**表3** 不同时间内铅污染对不同生境下芦苇子株生长的影响(平均值±标准误差,  $n = 40$ )**Table 3** The effects of Pb on the growth of offspring shoots of *Phragmites australis* grown in flood and dry environment after 30, 60 and 90 days of treatment (means ± SE,  $n = 40$ )

水分 Water level	处理时间 Treatment time (d)	指标 Parameter	铅处理浓度 Pb concentration of treatments (mg·kg <sup>-1</sup> )				
			对照 Control	500	1 500	3 000	4 500
淹水 Flood	30	OSL (cm)	15.08 ± 0.88 <sup>a</sup>	13.20 ± 0.99 <sup>ab</sup>	11.28 ± 0.95 <sup>b</sup>	8.42 ± 0.26 <sup>c</sup>	7.92 ± 0.35 <sup>c</sup>
		ODLN (No.)	0.27 ± 0.09 <sup>a</sup>	0.28 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.06 ± 0.03 <sup>b</sup>	0.06 ± 0.03 <sup>b</sup>	0.00 ± 0.00 <sup>b</sup>
		OGR (cm·d <sup>-1</sup> )	0.76 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.66 ± 0.05 <sup>ab</sup>	0.57 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.42 ± 0.01 <sup>c</sup>	0.40 ± 0.02 <sup>c</sup>
	60	OSL (cm)	31.06 ± 0.37 <sup>a</sup>	30.08 ± 0.42 <sup>a</sup>	28.53 ± 0.77 <sup>a</sup>	20.12 ± 0.73 <sup>b</sup>	15.24 ± 0.83 <sup>c</sup>
		ODLN (No.)	1.49 ± 0.10 <sup>a</sup>	1.50 ± 0.17 <sup>a</sup>	1.74 ± 0.34 <sup>a</sup>	1.82 ± 0.20 <sup>a</sup>	1.96 ± 0.22 <sup>a</sup>
		OGR (cm·d <sup>-1</sup> )	0.53 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.57 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.58 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.39 ± 0.03 <sup>b</sup>	0.24 ± 0.03 <sup>c</sup>
	90	OSL (cm)	41.22 ± 1.14 <sup>a</sup>	40.97 ± 1.19 <sup>a</sup>	40.65 ± 1.68 <sup>a</sup>	32.98 ± 1.78 <sup>b</sup>	22.41 ± 0.74 <sup>c</sup>
		ODLN (No.)	3.28 ± 0.15 <sup>a</sup>	2.99 ± 0.27 <sup>ab</sup>	2.95 ± 0.22 <sup>ab</sup>	3.10 ± 0.20 <sup>ab</sup>	2.53 ± 0.35 <sup>b</sup>
		OGR (cm·d <sup>-1</sup> )	0.34 ± 0.05 <sup>ab</sup>	0.36 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.40 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.43 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.24 ± 0.03 <sup>b</sup>
干旱 Drought	30	OSL (cm)	4.50 ± 0.65 <sup>a*</sup>	3.38 ± 0.63 <sup>a*</sup>	3.38 ± 0.55 <sup>a*</sup>	3.50 ± 0.29 <sup>a*</sup>	1.50 ± 0.05 <sup>b*</sup>
		ODLN (No.)	0.00 ± 0.00 <sup>a*</sup>	0.00 ± 0.00 <sup>a*</sup>	0.00 ± 0.00 <sup>a</sup>	0.00 ± 0.00 <sup>a</sup>	0.00 ± 0.00 <sup>a</sup>
		OGR (cm·d <sup>-1</sup> )	0.23 ± 0.03 <sup>a*</sup>	0.17 ± 0.03 <sup>a*</sup>	0.17 ± 0.03 <sup>a*</sup>	0.18 ± 0.01 <sup>a*</sup>	0.07 ± 0.00 <sup>b*</sup>
	60	OSL (cm)	19.95 ± 1.08 <sup>a*</sup>	11.23 ± 0.43 <sup>b*</sup>	5.55 ± 0.75 <sup>c*</sup>	4.44 ± 0.87 <sup>c*</sup>	3.65 ± 0.61 <sup>c*</sup>
		ODLN (No.)	0.10 ± 0.04 <sup>a*</sup>	0.14 ± 0.05 <sup>a*</sup>	0.15 ± 0.05 <sup>a*</sup>	0.25 ± 0.16 <sup>a*</sup>	0.06 ± 0.06 <sup>a*</sup>
		OGR (cm·d <sup>-1</sup> )	0.52 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.26 ± 0.03 <sup>b*</sup>	0.07 ± 0.04 <sup>cd*</sup>	0.03 ± 0.02 <sup>d*</sup>	0.14 ± 0.04 <sup>c</sup>
	90	OSL (cm)	28.82 ± 1.16 <sup>a*</sup>	24.56 ± 0.76 <sup>b*</sup>	14.46 ± 1.00 <sup>c*</sup>	8.45 ± 0.25 <sup>d*</sup>	4.13 ± 0.12 <sup>c*</sup>
		ODLN (No.)	2.23 ± 0.28 <sup>a*</sup>	1.83 ± 0.11 <sup>ab*</sup>	1.40 ± 0.26 <sup>ab*</sup>	1.86 ± 0.34 <sup>ab*</sup>	1.21 ± 0.44 <sup>b*</sup>
		OGR (cm·d <sup>-1</sup> )	0.30 ± 0.06 <sup>b</sup>	0.44 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.30 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.13 ± 0.03 <sup>c*</sup>	0.03 ± 0.02 <sup>c*</sup>

ODLN, 子株叶片死亡数; OGR, 子株生长速率; OSL, 子株茎长。不同的小写字母表示同一水分处理水平上, 不同铅处理间的差异 ( $p \leq 0.05$ ); \*表示同一铅处理水平上, 淹水和干旱处理间差异显著 ( $p \leq 0.05$ )。

ODLN, dead Leaf number of offspring shoots; OGR, growth rate of offspring shoots; OSL, stem length of offspring shoots. Different lowercase letters indicate significant differences ( $p \leq 0.05$ ) between Pb levels within one water treatment level, and \* indicates significant difference ( $p \leq 0.05$ ) between water treatment and drought treatment within one Pb level.

## 2.2 地下器官生长和子株数

Pb、水分处理及其交互作用对根长、根茎数和根茎长均有显著性作用(表4)。淹水条件下3 000和4 500 mg·kg<sup>-1</sup>和干旱环境中的所有Pb浓度均显著抑制根和根茎生长(图1A、1B)。在两个水分处理中, 3 000和4 500 mg·kg<sup>-1</sup> Pb均显著减少芦苇的根茎数(图1C)。在同一Pb处理水平上, 干旱处理的根茎数或总长均小于淹水处理(图1A、1B、1C)。

Pb、水分处理及其交互作用对总芽和子株数均有显著性影响(表4)。无论淹水还是干旱环境中, 随

着Pb处理浓度的增加总芽数趋于减小, 而且干旱条件下减小的幅度显著大于淹水的(图1D)。淹水生境中, Pb对子株数没有影响, 而干旱生境中Pb处理的子株数显著减小(图1E)。很明显, 淹水生境中的Pb抑制芽形成但不影响芽输出形成子株。

## 2.3 生物量积累与分配

Pb和水分处理对不同构件生物量具有显著性作用(表5)。在两个水分处理中, Pb显著减小根、根茎、子株生物量和总生物量。随着Pb处理浓度升高, 地下根和根茎占总生物量的比例逐渐减小, 而母株

**表4** 铅和水分处理对芦苇根茎生长、芽和子株数的双因素方差分析结果**Table 4** Results of two-way ANOVA of the effect of Pb and water stress on rhizome growth, number of buds and offspring shoots of *Phragmites australis*

生长指标 Growth parameters	双因素方差分析 Two-way ANOVA					
	铅 Pb		水 Water		铅 × 水 Pb × water	
	F	p	F	p	F	p
根长 Root length	184.571	< 0.001	273.946	< 0.001	4.605	< 0.01
根茎长 Rhizome length	65.735	< 0.001	126.045	< 0.002	5.271	< 0.01
根茎数 No. of rhizomes	92.408	< 0.001	207.906	< 0.003	8.108	< 0.001
芽数 No. of buds	42.807	< 0.001	51.986	< 0.004	6.879	< 0.001
子株数 No. of offspring shoots	12.658	< 0.001	442.488	< 0.005	4.293	< 0.01

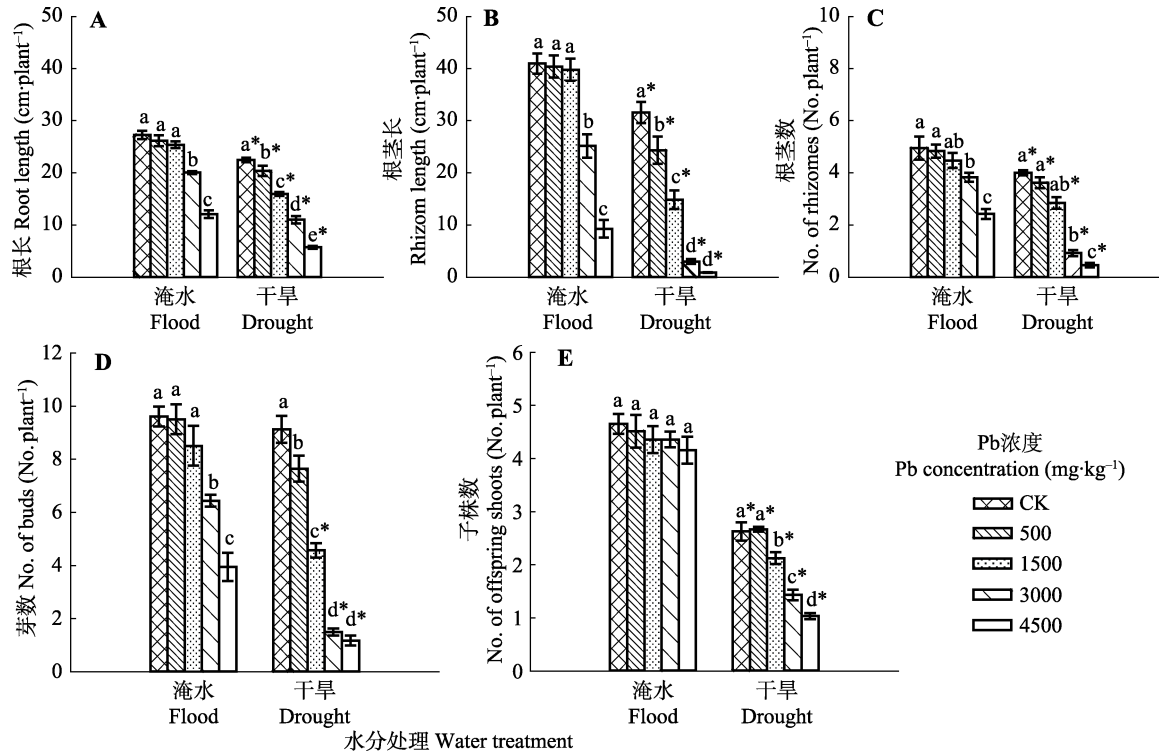


图1 淹水和干旱生境下铅污染对芦苇地下器官和地上子株数的影响(平均值±标准误差,  $n = 40$ )。不同的小写字母表示同一水分处理水平上, 不同铅处理间差异显著( $p \leq 0.05$ ), \*表示同一铅处理水平上, 淹水和干旱处理间差异显著( $p \leq 0.05$ )。

Fig. 1 Effects of Pb pollution on growth of below-ground organs and abundance of above-ground offspring shoots of *Phragmites australis* in flood and dry environment (mean  $\pm$  SE,  $n = 40$ ). Different lowercase letters indicate significant differences ( $p \leq 0.05$ ) between Pb levels within one water treatment level, and \* indicates significant difference ( $p \leq 0.05$ ) between water treatment and drought treatment within one Pb level.

和淹水子株的生物量比例逐渐增加, 导致地上生物量所占比例增加, 特别是在高浓度Pb ( $\geq 3\ 000\ \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ )处理水平(图2, 图3)。淹水条件下, 最高浓度Pb处理子株生物量是母株的4倍, 干旱条件下子株生物量约是母株的0.83倍(图2A、2B, 图3)。在同一Pb处理水平上, 干旱处理的各构件生物量和总生物量均显著小于淹水处理(图2)。

#### 2.4 地上母株和子株的光合参数

Pb和水分处理对光合参数均具有显著作用, 二者的交互作用对 $C_i$ 和 $E$ 作用不显著(表6)。在淹水条件下, Pb处理母株的 $P_n$ 、 $C_i$ 、 $g_s$ 、 $E$ 与对照相比均显著减小(图4A–4D)。子株的这4个光合参数均显著受

到Pb和水分处理的影响,  $C_i$ 变化相对较小(图4E–4H)。同一Pb处理水平上, 子株的 $P_n$ 、 $C_i$ 、 $g_s$ 、 $E$ 均大于母株的(图4)。

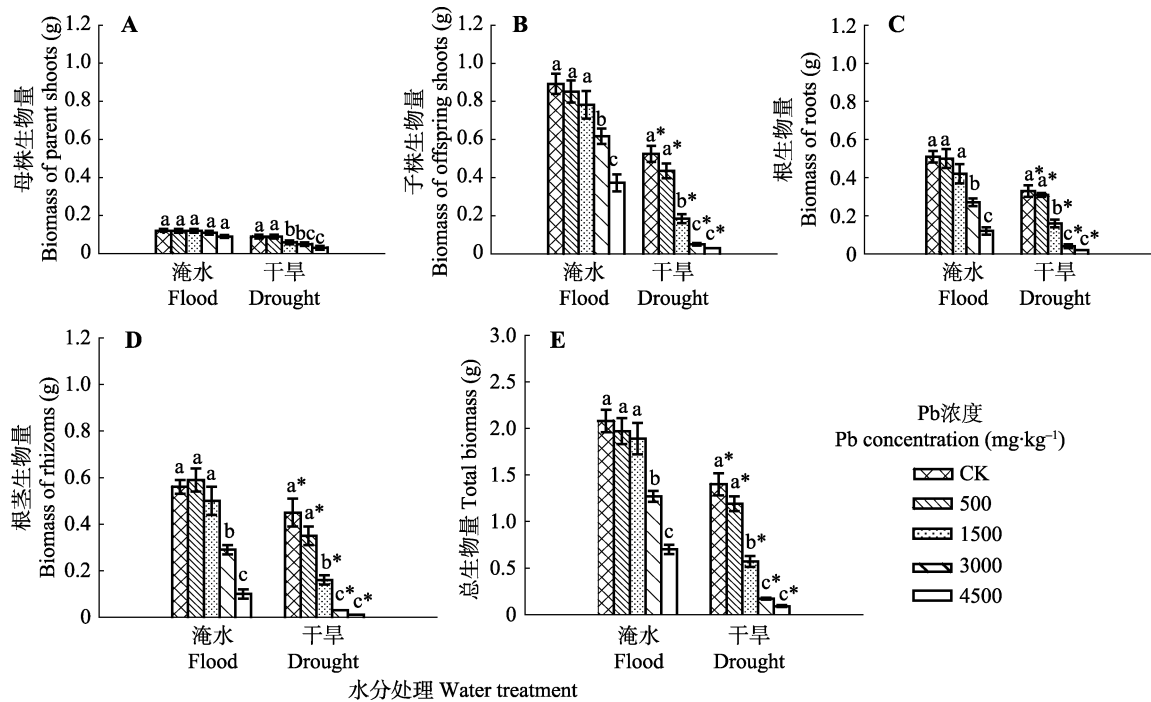
#### 2.5 Pb含量

Pb、水分处理及二者交互作用对芦苇不同器官中Pb含量均具有显著影响(表7)。芦苇体内Pb含量的大小顺序为: 根>母株>子株或根茎。根中Pb含量远远大于地上和根茎中的Pb含量, 而地上母株中Pb含量约是子株的3倍(图5)。淹水条件下根和根茎中Pb含量显著大于干旱的, 而在3 000和4 500  $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$  Pb处理水平上, 母株或子株中Pb积累浓度是淹水处理的小于干旱的(图5)。

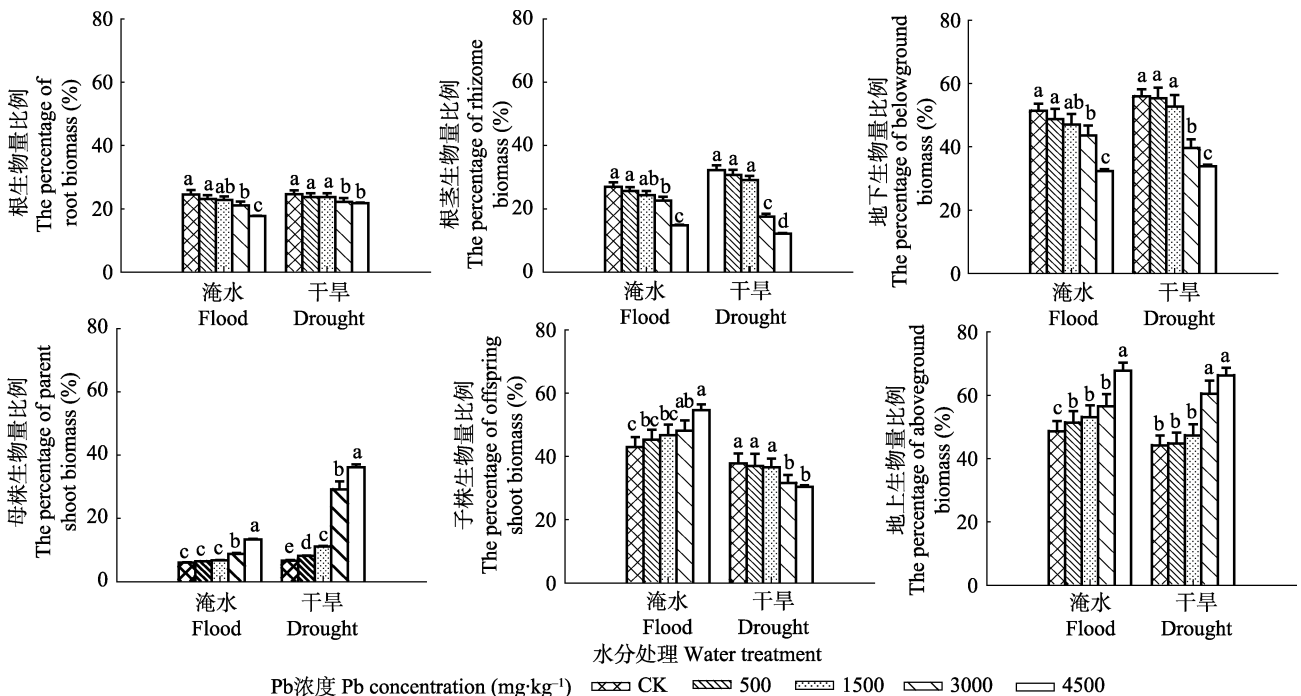
表5 铅和水分处理对芦苇生物量影响的双因素方差分析结果

Table 5 Results of two-way ANOVA of the effect of Pb and water stress on biomass of *Phragmites australis*

	双因素方差分析 Two-way ANOVA					
	铅 Pb		水 Water		铅 × 水 Pb × water	
	F	p	F	p	F	p
根 Roots	63.55	< 0.001	124.45	< 0.001	2.56	0.06
根茎 Rhizomes	55.76	< 0.001	77.79	< 0.001	4.41	< 0.01
母株 Parent shoots	7.31	< 0.001	39.32	< 0.001	7.48	< 0.001
子株 Offspring shoots	42.52	< 0.001	270.30	< 0.001	6.95	< 0.001



**图2** 淹水和干旱生境下铅污染对芦苇各器官生物量积累的影响(平均值±标准误差,  $n = 40$ )。不同的小写字母表示同一水处理水平上, 不同铅处理间差异显著( $p \leq 0.05$ ), \*表示同一铅处理水平上, 淹水和干旱处理间差异显著( $p \leq 0.05$ )。  
**Fig. 2** The effects of Pb pollution on biomass accumulation of different organs of *Phragmites australis* in flood and dry environment (mean  $\pm$  SE,  $n = 40$ ). Different lowercase letters indicate significant differences ( $p \leq 0.05$ ) between Pb levels within one water treatment level, and \* indicates significant difference ( $p \leq 0.05$ ) between water treatment and drought treatment within one Pb level.



**图3** 芦苇各器官生物量分配比例(平均值±标准误差,  $n = 40$ )。不同的小写字母表示同一水处理水平上, 不同铅处理间差异显著( $p \leq 0.05$ ), \*表示同一铅处理水平上, 淹水和干旱处理间差异显著( $p \leq 0.05$ )。  
**Fig. 3** The percentage of different organ biomass in total biomass of *Phragmites australis* subjected to Pb concentration in flood and dry environment (mean  $\pm$  SE,  $n = 40$ ). Different lowercase letters indicate significant differences ( $p \leq 0.05$ ) between Pb levels within one water treatment level, and \* indicates significant difference ( $p \leq 0.05$ ) between water treatment and drought treatment within one Pb level.



表6 铅和水分处理对芦苇光合作用影响的双因素方差分析结果  
Table 6 Results of two-way ANOVA of the effect of Pb and water stress on photosynthesis of *Phragmites australis*

光合参数 Photosynthetic parameters	双因素方差分析 Two-way ANOVA					
	铅 Pb		水 Water		铅 × 水 Pb × water	
	F	p	F	p	F	p
净光合速率 Net photosynthetic rate	12.69	<0.001	20.38	<0.001	6.92	<0.001
气孔导度 Stomatal conductance	16.90	<0.001	95.36	<0.001	3.80	<0.01
胞间CO <sub>2</sub> 浓度 Intercellular CO <sub>2</sub> concentration	9.80	<0.001	111.35	<0.001	1.54	0.23
蒸腾速率 Transpiration rate	6.08	<0.001	88.80	<0.001	1.07	0.38

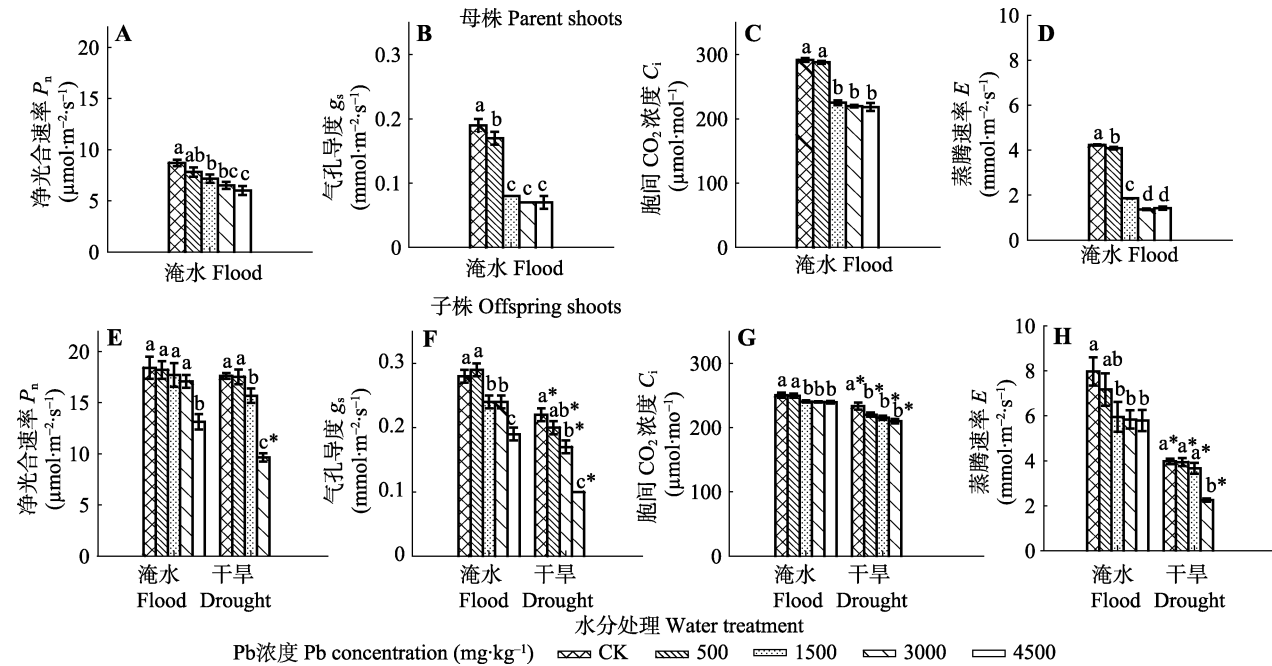


图4 淹水和干旱生境下铅污染对芦苇母株和子株光合作用的影响(平均值±标准误差,  $n = 16$ )。不同的小写字母表示同一水处理水平上, 不同铅处理间差异显著( $p \leq 0.05$ ), \*表示同一铅处理水平上, 淹水和干旱处理间差异显著( $p \leq 0.05$ )。  
Fig. 4 The effects of Pb pollution on photosynthesis of parent and offspring shoots of *Phragmites australis* in flood and dry environment (mean  $\pm$  SE,  $n = 16$ ). Different lowercase letters indicate significant differences ( $p \leq 0.05$ ) between Pb levels within one water treatment level, and \* indicates significant difference ( $p \leq 0.05$ ) between water treatment and drought treatment within one Pb level.

表7 铅和水分处理对芦苇各器官中铅含量影响的双因素方差分析结果  
Table 7 Results of two-way ANOVA of the effect of Pb and water stress on Pb concentrations in organs of *Phragmites australis*

	双因素方差分析 Two-way ANOVA					
	铅 Pb		水 Water		铅×水 Pb × water	
	F	p	F	p	F	p
根 Roots	472.06	<0.001	1 061.42	<0.001	166.30	<0.001
根茎 Rhizomes	174.54	<0.001	317.95	<0.001	79.07	<0.001
母株 Parent shoots	3 304.20	<0.001	369.17	<0.001	434.26	<0.001
子株 Offspring shoots	2 392.36	<0.001	42.83	<0.001	31.27	<0.001

3 讨论

多年生克隆植物物种的地上生产力主要来源于母株和子株(Harper, 1977; Benson & Hartnett, 2006)。

本研究和前期研究发现, 在淹水条件下随着Pb处理时间的进行, 较高浓度Pb处理的母株出现了补偿生长(Zhang *et al.*, 2015), 导致Pb处理后期母株茎生长和生物量积累未受到影响(表2; 图2A)。母株的补偿



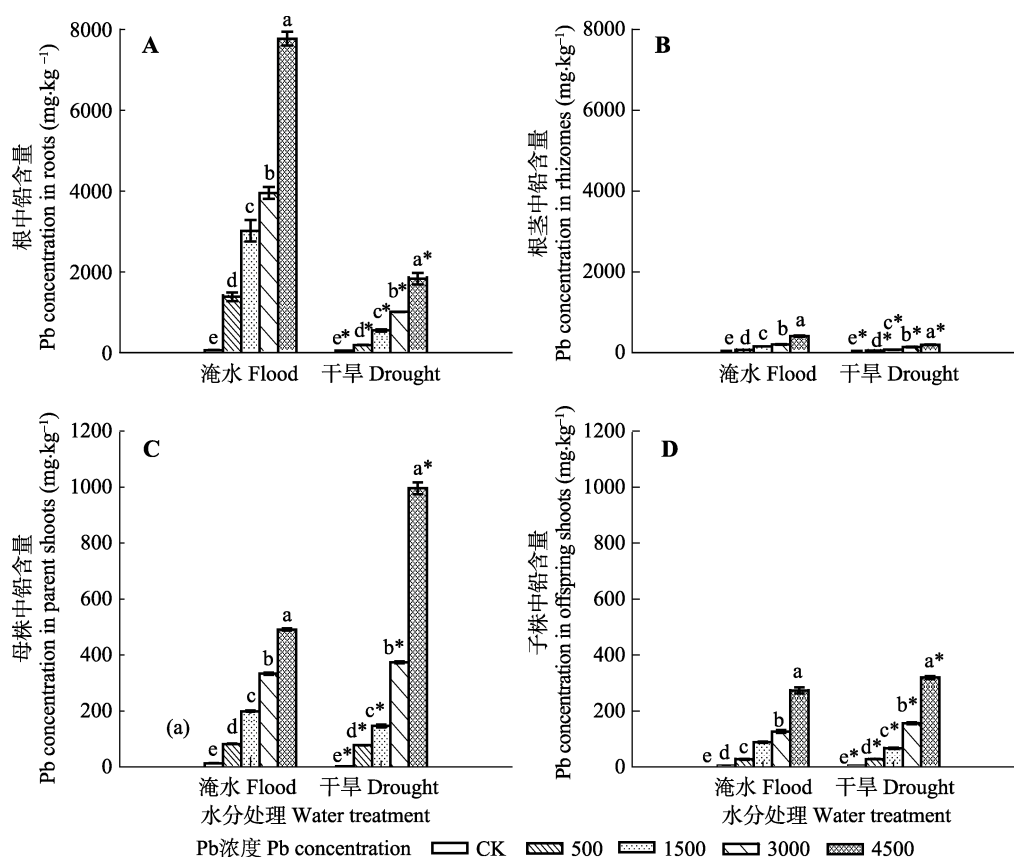


图5 淹水和干旱生境下芦苇不同器官中铅的含量(平均值±标准误差,  $n = 4$ )。不同的小写字母表示同一水处理水平上, 不同铅处理间差异显著( $p \leq 0.05$ ), \*表示同一铅处理水平上, 淹水和干旱处理间差异显著( $p \leq 0.05$ )。

**Fig. 5** The Pb concentrations in different parts of *Phragmites australis* subjected to Pb in flood and dry environment (mean  $\pm$  SE,  $n = 4$ ). Different lowercase letters indicate significant differences ( $p \leq 0.05$ ) between Pb levels within one water treatment level, and \* indicates significant difference ( $p \leq 0.05$ ) between water treatment and drought treatment within one Pb level.

生长, 可能是因为母株生长初期主要将能量用于地下芽或根茎的生长及子株输出, 依靠资源顶性转移提高种群抵抗力, 而子株输出后具有较强的光合能力(图4E–4H), 因此储存的部分能量也可能通过根茎输送至母株, 发生资源的基性转移供母株生长(祝廷成, 2004)。Pb和干旱的协同作用对母株产生了更强的毒性效应, 导致母株生长抑制和死亡, 特别是高浓度Pb处理(表2)。母株的生长响应或中毒症状(例如叶片死亡和矮化生长)可能与光合过程变化相关。因为Pb可能代替必需元素如Mg、Fe或Mn, 不仅会抑制叶绿素的合成, 而且可能破坏基粒的形成、电子转移以及抑制光系统II (PSII)和卡尔文循环的酶活性, 抑制植物的光合作用和生长(Islam *et al.*, 2008; Hu *et al.*, 2012)。

子株来源于地下芽是地上生物量的重要组成部分(Harper, 1977; Benson & Hartnett, 2006)。本研究表明, 淹水芦苇子株是地上生产力的主要来源, 占总生产力的70%–90% (图2A、2B), 可能是淹水芦苇子

株较强的光合作用所致(图4)。淹水条件下, Pb处理芦苇的地下芽输出成子株的能力未受到Pb的影响(图1E)。因此, 淹水环境中较高浓度Pb处理(3 000和4 500 mg·kg<sup>-1</sup>)的芦苇子株生物量的显著减小, 是由于个体生物量积累减小所致。干旱条件下, 子株生物量生产力减小还与子株数显著减小相关(图1E)。淹水环境中, 地下芽的输出并未受到Pb抑制, 可能是因为充足的水分能够减缓Pb的负面作用。无论淹水还是干旱环境, Pb对子株生长、生物量积累的抑制(表3; 图2B), 可能是子株光合能力减小所致(图4E–4H)。因为光合作用是植物生长和生物量积累的能量来源。Pb处理导致的气孔关闭可能是子株光合能力减小的原因, 因为净光合速率减小的同时也伴随着气孔导度和蒸腾速率的减小, 特别在较高浓度Pb水平(图4E–4H)。本研究与前人观点相似, 认为整个植株光合作用的减小是由于Pb导致气孔关闭而并非Pb对光合过程直接产生作用(Ahmad *et al.*, 2008; Islam *et al.*, 2008)。Pb和干旱的协同作用显著

抑制芦苇生长和种群生产力(表2, 表3; 图1E, 图2A、2B, 图4)。因此, 淹水有利于芦苇种群生长, 提高其对Pb污染的抵抗或耐受能力。

作为繁殖结构的多年生根茎附着有芽, 受到干扰后通过它的横向延伸来扩展空间, 可为子株生长和芽输出提供资源(Henry & Amoros, 1996; Brewer & Bertness, 1996)。地下芽是地上子株的主要来源(Benson, 2001; Nishihiro *et al.*, 2004), 地下根茎或多年生器官的生长和芽输出成子株的能力调节着地上种群密度和地上生产力(Dalgleish & Hartnett, 2006; Wang *et al.*, 2010)。淹水条件下芦苇的地下芽及其输出能力未受到影响(图1D, 1E), 干旱条件下Pb对根茎生长的抑制作用大于淹水环境(图1B、1C)。因此, 淹水环境中Pb虽然对芦苇地下器官的生长具有一定的抑制作用, 但芦苇依然具有较强的克隆繁殖能力来维持种群密度或稳定。然而, Pb和干旱的协同作用显著减少芦苇的芽和子株数, 抑制根茎生长, 这可能引起芦苇种群密度减小或衰退。

很多研究证明芦苇是根积累者(Ye *et al.*, 1997; Weis & Weis, 2004; Hechmi *et al.*, 2014), 本研究结果与之相同(图5A)。根的这种过滤作用可能有利于保护根茎和地上光合器官。根茎中的Pb含量较少(图5B), 可能是因为芦苇的根茎网系统更趋向于对Pb的运输而非累积(Zhang *et al.*, 2015)。地下器官中Pb的这种分配有利于保护克隆繁殖器官根茎和芽。特别是在淹水环境中, 根茎中Pb含量比例最小, Pb污染芦苇的无性繁殖能力较强(图1D、1E, 图5)。被转运至地上部分的Pb更多地分配到母株并非子株(图5C、5D)。将地上部分的Pb分配给老的或死亡的器官中, 可能是母株避免子株受到伤害的保护机制, 这种现象在淹水环境中更为明显。这很好地解释了子株较母株具有较高的日生长速率、生物量和光合速率, 特别是在淹水环境中(表2, 表3; 图2A、2B, 图4)。干旱环境中最高浓度Pb处理的母株体内大量积累Pb, 可能是因为细胞质膜的阻碍功能被破坏, 导致Pb对母株直接产生毒害作用。此外, 芦苇生长后期, 对照处理芦苇的母株和子株叶片死亡率高于Pb处理的, 可能与Pb处理中NO<sub>3</sub>的引入有关, 其原因有待进一步研究。

## 4 结论

无论淹水还是干旱环境, Pb污染对芦苇母株、

子株和根茎生长、生物量积累及光合作用均有显著抑制作用, 但淹水条件下子株输出没有受到Pb的影响。同一Pb浓度处理芦苇的子株较母株具有较少的Pb含量和较高的光合速率, 有利于子株的生长和生物量积累, 使子株成为地上生产力的主要来源; 根茎中的少量Pb积累, 能有效保护根茎和芽及芽的输出, 有利于Pb处理芦苇的克隆繁殖和种群稳定, 特别是在淹水环境中。然而, Pb和干旱的协同作用显著抑制根茎、芽和子株的生长, 抑制母株和子株的光合作用导致生物量积累减小, 从而可能导致子株生产力和种群密度减小或种群衰退。所以, 淹水芦苇能够采取一些Pb分配策略减缓Pb污染对生长、生理和繁殖的负面影响。

**致谢** 感谢东北师范大学植被生态学教育部重点实验室开放课题130028712、江苏省农业科学院基本科研业务专项资金项目ZX(17)2017和江苏省农业科学院科研基金6111637资助。

## 参考文献

- Ahmad MSA, Hussain M, Ijaz S, Alvi AK (2008). Photosynthetic performance of two mung bean (*Vigna radiata*) cultivars under lead and copper stress. *International Journal of Agriculture and Biology*, 10, 167–172.
- Benson EJ (2001). *Effects of Fire on Tallgrass Prairie Plant Population Dynamics*. Master degree thesis, Kansas State University, Manhattan.
- Benson EJ, Hartnett DC (2006). The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tallgrass prairie. *Plant Ecology*, 187, 163–178.
- Brewer JS, Bertness MD (1996). Disturbance and intraspecific variation in the clonal morphology of salt marsh perennials. *Oikos*, 77, 107–116.
- Cao M, Huang PW, Zhang N, Cheng LY, Mu CS (2016). Effects of lead contamination on underground bud and output of aboveground shoots of *Phragmites australis* (common reed) under different water regimes. *Journal of Southwest University for Nationalities (Natural Science Edition)*, 42(2), 131–138. [曹明, 黄蓬万, 张娜, 程露瑶, 穆春生 (2016). 不同水分生境下铅胁迫对芦苇地下芽库及其输出子株能力的影响. 西南民族大学学报(自然科学版), 42(2), 131–138.]
- Dalgleish HJ, Hartnett DC (2006). Below-ground bud banks increase along a precipitation gradient of the North American Great Plains: A test of the meristem limitation hypothesis. *New Phytologist*, 171, 81–89.
- Davies BE (1990). Lead. In: Alloway BJ ed. *Heavy Metals in Soils*. John Wiley & Sons, New York. 177–196.

- Fernandes PM, Vega JA, Jiménez E, Rigolot E (2008). Fire resistance of European pines. *Forest Ecology and Management*, 256, 246–255.
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hartnett DC, Setshogo MP, Dalglish HJ (2006). Bud banks of perennial savanna grasses in Botswana. *African Journal of Ecology*, 44, 256–263.
- Hechmi N, Aissa NB, Abdenaceur HA, Jedidi N (2014). Evaluating the phytoremediation potential of *Phragmites australis* grown in pentachlorophenol and cadmium co-contaminated soils. *Environmental Science and Pollution Research*, 21, 1304–1313.
- Henry C, Amoros C (1996). Are the banks a source of recolonization after disturbance: An experiment on aquatic vegetation in a former channel of the Rhône River. *Hydrobiologia*, 330, 151–162.
- Hu R, Sun K, Su X, Pan YX, Zhang YF, Wang XP (2012). Physiological responses and tolerance mechanisms to Pb in two xerophiles: *Salsola passerina* Bunge and *Chenopodium album* L. *Journal of Hazardous Materials*, 205–206, 131–138.
- Islam E, Liu D, Li TQ, Yang XE, Jin XF, Mahmood Q, Tian S, Li JY (2008). Effect of Pb toxicity on leaf growth, physiology and ultrastructure in the two ecotypes of *Elsholtzia argyi*. *Journal of Hazardous Materials*, 154, 914–926.
- Li ZL, Zhang YT, Yu DF, Zhang N, Lin JX, Zhang JW, Tang JH, Wang JF, Mu CS (2014). The influence of precipitation regimes and elevated CO<sub>2</sub> on photosynthesis and biomass accumulation and partitioning in seedlings of the rhizomatous perennial grass *Leymus chinensis*. *PLOS ONE*, 9, e103633. DOI: 10.1371/journal.pone.0103633.
- Liu B, Liu ZM, Wang LX, Wang ZN (2014). Responses of rhizomatous grass *Phragmites communis* to wind erosion: Effects on biomass allocation. *Plant and Soil*, 380, 389–398.
- Mony C, Puijalon S, Bornette G (2011). Resprouting response of aquatic clonal plants to cutting may explain their resistance to spate flooding. *Flia Geobotanic*, 46, 155–164.
- Nishihiro J, Araki S, Fujiwara N, Washitani I (2004). Germination characteristics of lakeshore plants under an artificially stabilized water regime. *Aquatic Botany*, 79, 333–343.
- Sharma P, Dubey RS (2005). Lead toxicity in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17(1), 35–52.
- Wang JF, Gao S, Lin JX, Mu YG, Mu CS (2010). Summer warming effects on biomass production and clonal growth of *Leymus chinensis*. *Crop Pasture Science*, 61, 670–676.
- Wang PF, Zhang SH, Wang C, Lu J (2012). Effects of Pb on the oxidative stress and antioxidant response in a Pb bio-accumulator plant *Vallisneria spiralis*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 78, 28–34.
- Weis JS, Weis P (2004). Metal uptake, transport and release by wetland plants: Implications for phytoremediation and restoration. *Environment International*, 30, 685–700.
- Windham L, Weis JS, Weis P (2001). Lead uptake, distribution, and effects in two dominant salt marsh macrophytes, *Spartina alterniflora* (cordgrass) and *Phragmites australis* (common reed). *Marine Pollution Bulletin*, 42, 811–816.
- Ye ZH, Baker AJM, Wong MH, Willis AJ (1997). Zinc, lead and cadmium tolerance, uptake and accumulation by the common reed, *phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Annal of Botany*, 80, 363–370.
- Zhang N, Zhang JW, Yang YH, Li XY, Lin JX, Li ZL, Cheng LY, Wang JF, Mu CS, Wang AX (2015). Effects of lead contamination on the clonal propagative ability of *Phragmites australis* (common reed) grown in wet and dry environments. *Plant Biology*, 17, 893–903.
- Zhu TC (2004). *The Bio-ecology of Leymus chinensis*. Jilin Science and Technology Press, Changchun. 85–89. [祝廷成 (2004). 羊草生物生态学. 吉林科学技术出版社, 长春. 85–89.]

责任编辑: 段昌群 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈  
听语音, 看问答