

涝渍胁迫对白蜡、枫杨和黄连木生长与生理的影响

张晓燕

(甘肃省金昌市农艺研究院,甘肃 金昌 737100)

摘要:为了解白蜡、枫杨和黄连木 3 树种在涝渍条件下的适应性,通过模拟田间涝渍胁迫,研究 1 年生实生苗在对照 CK、渍处理 T1 处理、涝处理 T2 处理,处理时间 60 d 3 种不同土壤水分胁迫下的生长与生理状况。结果表明,3 树种的抗涝能力为白蜡>枫杨>黄连木,在涝渍处理下还原性谷胱甘肽(GSH)、超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸(ASA)和抗坏血酸过氧化物酶(ASA-POD)活性较对照有明显上升,随胁迫程度的加重和时间的延长,呈先上升后稳定的趋势,黄连木呈现出下降的趋势。白蜡和枫杨具有较好的耐水能力,黄连木耐水能力较差。

关键词:白蜡;枫杨;黄连木;涝渍胁迫;生长

中图分类号:S718.43 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2017)06-0096-05

Effects of Waterlogging Stress on the Growth and Physiology of *Fraxinus chinensis*,
Pterocarya stenoptera and *Pistacia chinensis*

ZHANG Xiao-yan

(Jinchang Agricultural Research Institute, Jinchang, Gansu 737100, China)

Abstract: In order to understand adaptability of *Fraxinus chinensis*, *Pterocarya stenoptera* and *Pistacia chinensis* to waterlogging, the growth status and photosynthesis of 1-year-old seedlings were investigated in a 60-day waterlogging experiment. The results showed the waterlogging resistance of the 3 species was in the order of *F. chinensis*>*P. stenoptera*>*P. chinensis*. *F. chinensis* and *P. stenoptera* showed perfect tolerance to waterlogging or flooding. Under the waterlogging and flooding stress, superoxide dismutase (SOD) activity, ascorbic acid-ascorbic acid peroxidase (ASA-POD) activity, ascorbic acid (ASA) content and reductant glutathione (GSH) content in the leaves or roots showed significant rise and tended to be stable. *P. chinensis* showed a downward trend. In summary, *F. chinensis* and *P. stenoptera* showed better ability tolerant to waterlogging or flooding than *P. chinensis*.

Key words: *Fraxinus chinensis*; *Pterocarya stenoptera*; *Pistacia chinensis*; waterlogging stress; growth

涝渍灾害是涝灾与渍害的总称^[1]。涝渍也被称作缺氧胁迫,涝渍对植物的伤害,首先是造成根际缺氧,随时间的延长,根系易窒息,影响养分的吸收,植物生长受到限制^[2]。涝渍胁迫直接伤害的是根系,根系缺氧伤害引起地上部分的一系列反应。植物为了适应涝渍胁迫,形态和代谢都会发生一定的变化,不定根和通气组织的形成是植物适应涝渍胁迫最明显的反应。活性氧的大量形成对植物造成一定的伤害,但植物体内过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶

(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)是植物体内参与活性氧代谢的主要酶,一起组成了防御生物活性氧毒害的酶保护系统^[5]。而且在许多湿生植物在湿生环境中产生的抗坏血酸(ASA)、谷胱甘肽(GSH)等抗氧化剂对植株起到保护作用^[6]。涝渍胁迫可导致作物减产 15%~80%,减产多少因作物种类不同、胁迫时间长短和土壤条件而不同。因此,植物抗涝性的研究对于指导抗涝植物的增产增收都有现实指导意义。目前植物涝渍研究主要集中在农作物、造

林绿化树种以及经济林的生理生化方面的研究,涝渍胁迫在农林生产中具有较大的影响,但在科研研究中对黄连木、白蜡和枫杨的抗涝研究并不充分。本研究以 1 年生黄连木(*Pistacia chinensis*)、白蜡(*Fraxinus chinensis*)和枫杨(*Pterocarya stenoptera*)实生苗为研究材料开展涝渍胁迫试验研究,研究 3 种实生苗在涝渍胁迫下几种基本生理生化指标^[10],作物、林木树种的耐涝机理,耐涝性与生理生化指标间的关系,为林木抗涝机理的研究提供理论基础,为黄连木、白蜡和枫杨抗涝、选育适应涝渍环境的树种研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为黄连木、白蜡和枫杨,3 树种均为生长均匀一致的 1 年生实生苗。于 2007 年 11 月 20 日栽植,土壤基质为 2 份河沙和 1 份农耕土混合而成,保持土壤田间持水量相同,温度和光照均为自然状况。

1.2 试验设计

试验在江苏省句容市下蜀林场(119°10'E,31°56'N)进行,采用土培方法,将 1 年生实生苗,栽植在 9 m×2.3 m×1.5 m(长×宽×高)的 3 个试验池,每个试验池分隔成 9 个小池。其中 2 个试验池在底部和侧面铺 3 层塑料薄膜,并在试验池 1.4 m 和 1.35 m 高度处设有排水孔,用于控制土壤水面高度。采用随机区组试验设计,3 个处理:1) T1 渍处理(水面与土壤表面水平);2) T2 涝处理(水面高于土面 5 cm);3) CK 对照处理(土壤含水量为田间持水量的 75%)。2008 年 6 月 18 日开始涝渍胁迫处理,8 月 20 日结束。涝渍处理开始后每天观察土壤水面变化情况,水分不足时及时补充水分,雨天水面高出处理水平及时排水。

淹水处理前在每个试验池里选取大小均匀一致的 10 株苗木作为标准木。淹水处理后 61d 连续观察,分别在第 4、15、30 天与第 61 天(即 6 月 22 日,7 月 2 日,7 月 18 日,8 月 19 日)采样,每次采样用冰盒保鲜带回实验室放入超低温冰箱。每次采样统计死亡率和存活率,并观察外部形态。

1.3 测定方法

生长指标的测定试验结束后选 8 株标准木分别测定根、茎、叶鲜重,置于牛皮袋中。然后放入 105℃ 的烘箱中杀青,15~20 min 后降低烘箱温度,维持 70~80℃ 样品烘干至恒重,取其平均值。

超氧化物歧化酶(SOD)活性测定参照汪安琳^[11]等方法。

抗坏血酸过氧化物酶(ASA-POD)活性及抗坏血酸(ASA)和还原性谷胱甘肽(GSH)含量测定参考文献方法^[12-13]。

1.4 数据处理

采用 SAS 软件进行单因素方差分析,并采用 Duncan 复极差测验方法进行多重比较分析。用 Sigmaplot V11.0 进行作图。

2 结果与分析

2.1 涝渍胁迫对白蜡、枫杨和黄连木生长的影响

涝渍胁迫对白蜡、枫杨和黄连木 3 树种的生物量具有显著影响(表 1)。与对照相比,白蜡在渍水处理下生物量增加了 14.3%,在涝水条件下较对照相比下降了 25.2%;枫杨在渍水和涝水处理下生物量比对照分别下降了 28.4%和 32.6%;黄连木的生物量分别下降了 67.1%和 83.3%。方差分析表明,3 树种在涝渍胁迫下,生物量和生物量增量差异达到极显著水平($P<0.01$)。在涝渍处理下,白蜡、枫杨和黄连木的相对生长率差异极显著。与对照相比,白蜡在渍水处理中,相对生长率增加,增长率为 14.9%,在涝水处理中下降了 29.9%;枫杨在涝渍处理中,生物量相对生长率分别减少了 20.6%和 29.1%;黄连木在涝渍处理下生物量相对生长率分别减少了 85.6%和 90.5%。

2.2 涝渍胁迫对白蜡、枫杨和黄连木超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响

白蜡、枫杨和黄连木的 SOD 活性随处理时间的延长而逐渐下降,但总体趋势高于对照(图 1)。表明 SOD 对淹水胁迫后产生氧自由基胁迫表现出积极的响应,通过增加其活性来降低淹水胁迫引起的膜脂过氧化程度。白蜡和枫杨在涝渍胁迫下 SOD 活性增加幅度显著,增幅均 $>100\%$ 。黄连木在涝渍胁迫前期 SOD 活性增加幅度相对较小为 89.25%,淹水后期下降,第 15 天时,SOD 活力达到最高值为 $4\,012\text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$,在淹水第 30 天后,SOD 的活性下降,到第 50 天时黄连木就已经死亡。方差分析表明,各树种在涝渍胁迫下 SOD 活性差异达到极显著($F=54.649,P<0.01$)。

2.3 涝渍胁迫对白蜡、枫杨和黄连木抗坏血酸含量(ASA)的影响

涝水和渍水条件下,白蜡、枫杨和黄连木 ASA 含量均高于对照,但淹水和渍水两种处理之间的差异并不显著($P>0.05$)(图 2)。随着处理时间的延长,白蜡和枫杨体内 ASA 含量有逐渐上升的趋势,在后期白蜡逐渐上升枫杨趋于平缓。黄连木体内 ASA 含量呈先上升后下降的趋势。方差分析表明,

白蜡、枫杨和黄连木各时期测定的 ASA 含量与对照差异显著($P<0.05$)。

表 1 涝渍对白蜡、枫杨和黄连木生长的影响

树种	处理	生物量	生物量增量	相对生长率/%	根冠比
白蜡(<i>Fraxinus chinensis</i>)	对照 CK	171.88±54.17a	171.88±54.17a	704.74±165.09a	30.36±5.22a
	渍水 T1	195.21±21.31a	173.60±12.91a	809.01±86.67a	31.59±3.25a
	涝水 T2	128.71±23.62a	107.11±13.01a	493.40±46.38a	4.60±0.47b
枫杨(<i>Pterocarya stenoptera</i>)	对照 CK	144.49±42.75a	108.42±24.71a	587.64±131.05a	0.61±0.079a
	渍水 T1	113.53±3.66a	86.03±8.90a	466.19±41.07a	0.85±0.11a
	涝水 T2	105.93±15.02a	87.53±8.61a	475.73±45.88a	1.02±0.23a
黄连木(<i>Pistacia chinensis</i>)	对照 CK	29.58±3.18a	76.54±10.68a	167.31±112.54a	25.69±2.82a
	渍水 T1	19.87±6.64b	12.92±3.43b	171.75±32.63b	27.70±1.23b
	涝水 T2	12.89±2.96b	5.94±1.63b	257.81±13.05b	3.73±0.20c

注:不同小写字母示不同处理下各指标差异显著($P<0.05$)。

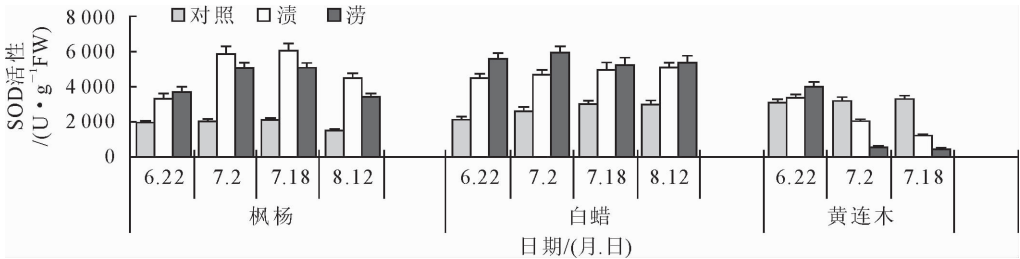


图 1 涝渍胁迫对不同树种 SOD 活性的动态变化

Fig. 1 Effects of water logging and flooding on activities of SOD of different species

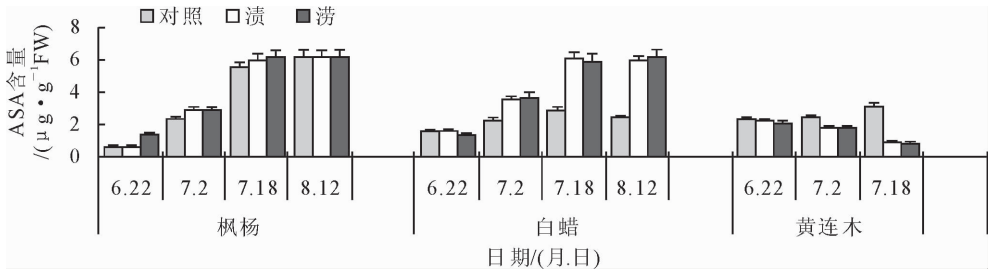


图 2 涝渍胁迫对不同树种抗坏血酸含量的动态变化

Fig. 2 Dynamics of ASA contents under water logging and flooding treatments

2.4 涝渍胁迫对白蜡、枫杨和黄连木抗坏血酸过氧化物酶活性(ASA-POD)的影响

涝渍胁迫下白蜡、枫杨和黄连木的 ASA-POD 含量呈现出增加的趋势(图 3)。由对照时的平均 83.11 U · g⁻¹增加到涝渍胁迫下的平均 121.12 U · g⁻¹,平均增幅为 37.5%,其中白蜡和枫杨在淹水

前期不断增加,但在淹水 50 d 时趋于平缓或略有上升,增幅分别为 41.12%和 58.1%,枫杨在淹水后期基本趋于平缓。黄连木在淹水的整个过程中都表现为下降的趋势,降幅 45.65%。方差分析表明,不同树种在涝渍胁迫下的抗坏血酸过氧化物酶活性差异极显著($F=41.324,P<0.01$)。

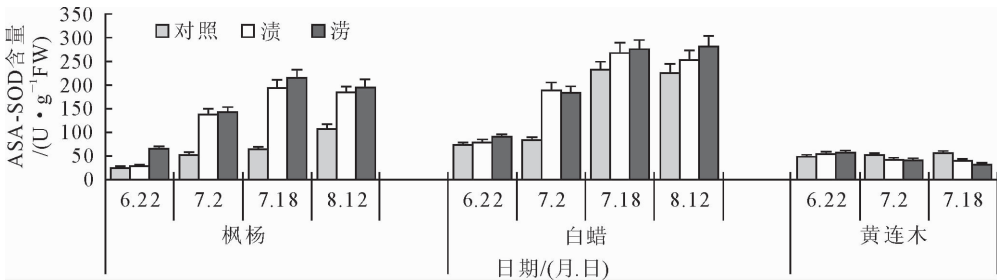


图 3 涝渍胁迫对 3 个树种抗坏血酸过氧化物酶含量的动态变化

Fig. 2 Activities of ASA-POD of different species under water logging and flooding

2.5 涝渍胁迫对白蜡、枫杨、黄连木还原性谷胱甘肽(GSH)含量的影响

3 树种在淹水和渍水条件下,不同时期还原性谷胱甘肽(GSH)含量均高于对照,但淹水和渍水两种处理之间的差异并不显著(图 4)。随着处理时间

的延长,白蜡和枫杨体内的还原性谷胱甘肽含量有逐渐上升的趋势,黄连木在整个淹水过程中都表现为下降的趋势。方差分析表明,不同树种在涝渍胁迫下的还原性谷胱甘肽含量差异极显著($F=22.513,P<0.01$)。

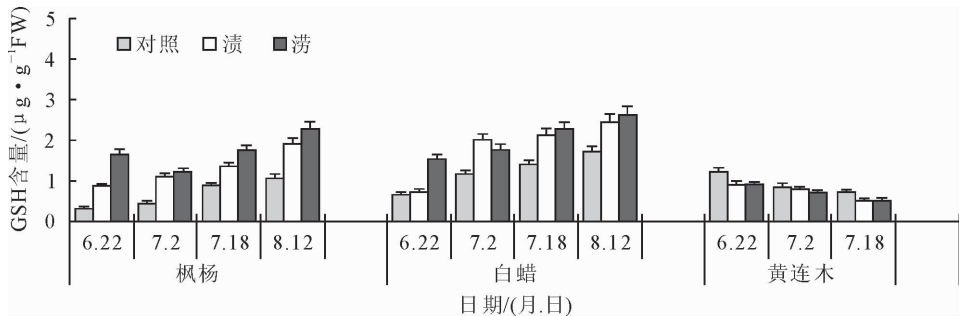


图 4 涝渍胁迫对 3 个树种还原性谷胱甘肽(GSH)含量的动态变化

Fig. 4 Dynamics of GSH contents of different species under water logging and flooding treatments

3 结论与讨论

涝渍逆境抑制的主要器官是根系。土壤涝渍会形成植物根部缺氧,从而抑制植物进行有氧呼吸,使得植物地上部分受阻。刘瑞仙^[15]等研究也发现,互叶白千层(*Melaleuca alternifolia*)为适应涝渍胁迫形成了通气组织和不定根,根冠比也相应增大、在涝渍条件下会发生形成通气组织和不定根、根冠比相应增大、根部细胞排列疏松且细胞间隙增大,从而增加了地下部分氧气的供应,提高了植物对水分和矿物质营养的吸收。本研究发现,白蜡在渍水处理下生物量相较对照增加 14.3%,在涝水条件下下降 25.2%,枫杨和黄连木在渍水和涝水处理下生物量比对照都有所下降。淹水初期 3 树种对照的根系生长正常,淹水处理下随着淹水时间的延长,枫杨和白蜡初生根系不断死亡,水面以下部位形成不定根。黄连木淹水初期有不定根生成,随着时间的增长初生根系腐烂发臭,不定根也停止生长,最后整个植株死亡。孔好^[16]等研究得到在涝渍处理下乌桕根系中的一些功能根可能会转变为不定根来提高根系的氧浓度。衣英华^[17]等研究也表明枫杨在涝渍胁迫下不定根不断产生,不定根不断产生后植物的生长状况、光合作用以及水分代谢等有所好转。因此,本研究中涝渍胁迫下枫杨和白蜡产生大量的不定根和通气组织,增加吸收氧气的面积,这可能是白蜡和枫杨有耐淹能力的一个重要机制。

形态变化主要是通过提高氧气运输和供给能力,来提高植物的耐淹能力。此外,生理代谢的变化也是植物适应淹水胁迫的一个重要方式^[18]。植物处于高温、涝渍和干旱等逆境胁迫下时,植物体内

O_2^- 、 H_2O_2 等活性氧不断积累,导致细胞膜受伤害程度加大。抗性酶 SOD 和 POD 以及抗氧化成分 ASA、GSH 在植物体内具有重要的防御活性氧伤害作用。本试验研究表明,在整个淹水过程白蜡和枫杨体内的抗性酶和抗氧化成分含量有逐渐上升并趋于稳定的趋势且增幅均超过 100%,SOD、ASA-POD、ASA 和 GSH 的变化趋势表现出明显的一致性和同步性。黄连木在整个淹水过程中都表现为下降的趋势。SOD 和 POD 活性在涝渍处理早期的提高,是细胞内对于 O_2^- 和 H_2O_2 等活性氧的积累增强的一种应激反应^[20]。晏斌和戴秋杰^[21]研究指出,土壤淹水后玉米叶片中的 O_2^- 的产生速率和 H_2O_2 含量均显著增加,而 O_2^- 和 H_2O_2 的增加幅度大于 SOD、POD 和 CAT 含量的变化,范川^[22]等对毛豹皮樟研究指出 SOD 活性在处理初期会发生小幅度上升,SOD、POD 活性与 ASA 和 GSH 含量成正相关,前者活性含量下降,从而导致活性氧在植株体内的不断积累,破坏细胞膜结构,这与本试验中黄连木的反应相同(第 50 天植株死亡,SOD、POD 活性为 0,且 ASA、GSH 含量下降降幅分别为 45.65%,43.4%)。

白蜡和枫杨在涝渍胁迫下,一方面由于皮孔和不定根的增加,根系能够获得更多的氧气,有利于缓解由于涝渍胁迫导致的植物根系缺氧;另一方面,抗氧化酶活性增强降低了 O_2^- 和 H_2O_2 对细胞膜的伤害,有利于保证苗木细胞的完整性及其生理活性,这就是抗涝较强的原因。

综上所述,白蜡和枫杨具有较好的耐水能力,黄连木耐水能力较差。白蜡和枫杨适宜在湿地及季节性积水地推广应用,黄连木不宜在低湿滩地推广。

参考文献：

- [1] 董艳. 渍水胁迫对大豆生理特性和产量的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- [2] JACKSON M, COLMER T. Response and adaptation by plants to flooding stress-preface[J]. *Annals of Botany*, 2005, 96(4): 501-505.
- [3] VISSER E J W, VOESENEK L A C J, VARTAPETIAN B B, *et al.* Flooding and plant growth[J]. *Annals of Botany*, 2003, 91(2): 107-109.
- [4] ALSCHER R G, DONAHUE J L, CRAMER C L. Reactive oxygen species and antioxidants: relationships in green cells[J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, 100(2): 224-233.
- [5] AHMED S, NAWATA E, HOSOKAWA M, *et al.* Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging[J]. *Plant Science*, 2002, 163(1): 117-123.
- [6] BIEMELT S, KEETMAN U, ALBRECHT G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidant defense system in roots of wheat seedlings[J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(2): 651-658.
- [7] 余卫东, 冯利平, 胡程达, 等. 苗期涝渍对黄淮地区夏玉米生长和产量的影响[J]. *生态学杂志*, 2015(8): 2161-2166.
- [8] 吴丹, 邹华文. 涝渍胁迫对植物生长的影响及其化学调控技术[J]. *湖北农业科学*, 2013, 52(1): 9-12.
- [9] 吴静, 王小德, 叶建峰, 等. 涝渍胁迫对鸡爪槭幼苗光合生理特性的影响[J]. *西北林学院学报*, 2014, 32(5): 26-30.
WU J, WANG X D, YE J F, *et al.* Effects of waterlogging stress on the photosynthetic physiological characteristics of *Acer palmatum* seedlings[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2014, 32(5): 26-30. (in Chinese)
- [10] 刘凯文, 苏荣瑞, 朱建强, 等. 棉花苗期叶片关键生理指标对涝渍胁迫的响应[J]. *中国农业气象*, 2012(3): 442-447.
- [11] 汪安琳, 高强, 陈裕菊. 油菜素内酯对湿地松苗的生理作用[J]. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 1995, 19(4): 1-6.
WANG A L, GAO Q, CHEN Y J. The physiological effects of BRassinolide (BR) in *Pinus elliottii* Engelm. seedlings[J]. *Journal of Nanjing Forestry University*, 1995, 19(4): 1-6. (in Chinese)
- [12] MA F, CHENG L. The sun-exposed peel of apple fruit has higher xanthophyll cycle-dependent thermal dissipation and antioxidants of the ascorbate - glutathione pathway than the shaded peel[J]. *Plant Science*, 2003, 165(4): 819-827.
- [13] MA F, CHENG L. Exposure of the shaded side of apple fruit to full sun leads to up-regulation of both the xanthophyll cycle and the ascorbate-glutathione cycle[J]. *Plant Science*, 2004, 166(6): 1479-1486.
- [14] 倪君蒂, 李振国. 淹水对大豆生长的影响[J]. *大豆科学*, 2000, 19(1): 42-48.
- [15] 刘瑞仙, 靖元孝, 肖林, 等. 淹水深度对互叶白千层幼苗气体交换、叶绿素荧光和生长的影响[J]. *生态学报*, 2010, 30(19): 5113-5120.
LIU R X, JING Y X, XIAO L, *et al.* Effects of flooding depth on gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth of *Melaleuca alternifolia* seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(19): 5113-5120. (in Chinese)
- [16] 孔好, 王忠, 顾蕴洁, 等. 植物根内通气组织形成的研究进展[J]. *植物学报*, 2008, 25(2): 248-253.
KONG Y, WANG Z, GU Y J, *et al.* Research progress on aerenchyma formation in plant roots[J]. *Chinese Bulletin of Botany* 2008, 25(2): 248-253. (in Chinese)
- [17] YI Y, FAN D, XIE Z, *et al.* Effects of waterlogging on the gas exchange, chlorophyll fluorescence and water potential of *Quercus variabilis* and *Pterocarya stanoptera* [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(6): 960-968.
- [18] 张往祥, 张晓燕, 曹福亮, 等. 涝渍胁迫下 3 个树种幼苗生理特性的响应[J]. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2011, 35(5): 11-15.
ZHANG W X, ZHANG X Y, CAO F L, *et al.* Effects of flooding stress on the physiological adaption metabolism of three tree species[J]. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Science Edition*, 2011, 35(5): 11-15. (in Chinese)
- [19] 赵可夫. 植物对水涝胁迫的适应[J]. *生物学通报*, 2003, 38(12): 11-14.
- [20] YORDANOVA R Y, CHRISTOV K N, POPOVA L P. Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2004, 51(2): 93-101.
- [21] 晏斌, 戴秋杰. 玉米叶片涝渍伤害过程中超氧自由基的积累[J]. *植物学报*, 1995, 37(9): 738-744.
YAN B, DAI Q J. Accumulation of superoxide radical in corn leaves during waterlogging[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37(9): 738-744. (in Chinese)
- [22] 范川, 李贤伟, 张健, 等. 毛豹皮樟 4 个品种幼苗对水涝胁迫的生理响应[J]. *西北林学院学报*, 2009, 24(6): 10-14.
FAN C, LI X W, ZHANG J, *et al.* Physiological response of flooding stress on the seedlings of four varieties of *Litsea coreana* var. *lanuginosa* [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2009, 24(6): 10-14. (in Chinese)