

淹水对 13 种乔木柳插条表型和生理指标的影响

杨 杰,杜雅雯,李懿鑫,戴远浩,刘国元,陈艳红,张 健*

(南通大学 生命科学学院,南通市观赏植物遗传育种重点实验室,江苏 南通 226019)

摘 要:为筛选优良的耐淹林木品种以满足我国湿地生态发展的需求,选取了 13 种乔木柳 1 年生插条实行淹水胁迫试验,通过测定根叶长、干鲜重等表型指标,丙二醛含量、叶绿素含量生理指标并对测定的数据进行分析,以对乔木柳品种耐淹性进行分型。结果表明,淹水对 13 种乔木柳根、叶的生长均有抑制作用,其中丙二醛含量在 J1010 中相对于对照组增加了 4 倍,在苏柳 172 中为 2.4 倍,叶绿素含量均出现明显降低,J2087 仅为对照组的 16.1%,竹柳为对照组的 50%。另外总根长、总生根数、最长根长、叶片数、总萌枝长、叶鲜重、叶干重、根鲜重和根干重之间呈极显著正相关($P<0.01$),而总萌枝数与其他指标之间没有相关性。通过对表型指标和生理指标进行聚类分析、主成分分析和耐淹系数计算,可将 13 种乔木柳分成 3 类:竹柳、苏柳 795、龙爪柳、苏柳 172 为强耐淹品种;渤海柳 1 号和苏柳 932 为中度耐淹品种;J2087、J2187、287、盐柳 1 号、东营 1 号、J1010 和紫杆柳为弱耐淹品种。研究结论可为湿地耐淹林木的筛选提供依据,为柳树耐淹评价体系建立和耐淹机理研究奠定基础。

关键词:乔木柳;淹水胁迫;主成分分析;耐淹系数

中图分类号:S792.12

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2022)03-0095-10

Effects of Submergence Stress on the Phenotype and Physiological Indexes of the Cuttings From 13 Arbor Willow Varieties

YANG Jie, DU Ya-wen, LI Yi-xin, DAI Yuan-hao, LIU Guo-yuan, CHEN Yan-hong, ZHANG Jian*

(Nantong Key Lab of Landscape Plant Genetics and Breeding, College of Life Sciences, Nantong University, Nantong 226019, Jiangsu, China)

Abstract: To meet the needs of wetland ecological development in China, high-quality tree varieties with submergence tolerance were needed. In this study, the annual branches of 13 arbor willow varieties were subjected to submergence stress. To identify the submergence tolerance of willow varieties, phenotype characters, including roots and leaf length, dry and fresh weights, and physiological indices, including malondialdehyde (MDA) content and chlorophyll content were measured. The results showed that submergence stress inhibited the root and leaf growth of all 13 willows varieties tested. Compared with the control, the content of MDA in 'J1010' increased by 4 folds, and that in 'Suliu 172' increased by 2.4 folds. Compared with control, chlorophyll contents in 'J2087' and 'Zhuliu' were down-regulated by 16.1% and 50%, respectively. Positive correlations were found between the length of total roots, the total number of roots, the longest root, total number of leaves, total length of shoots, leaf fresh weight, leaf dry weight, fresh root weight, and root dry weight ($P<0.01$), while the total number of shots had no correlation with phenotypic characters. Thirteen willows were divided into 3 categories according to cluster analysis, principal component analysis and coefficient calculation. Among them, 3 categories including 'Zhuliu', 'Suliu 795', 'Longzhual-

收稿日期:2021-05-10 修回日期:2021-09-10

基金项目:国家自然科学基金(31971681);江苏省自然科学基金(BK20200963)。

第一作者:杨 杰。研究方向:园林植物抗逆机理。E-mail:2008310013@stmail.ntu.edu.cn

* 通信作者:张 健,研究员。研究方向:园林植物育种与栽培。E-mail:56071007@qq.com

iu' and 'Suliu J172' were considered as strong submergence tolerant varieties, 'Bohai-1' and 'Suliu J932' were thought as moderate submergence tolerant varieties, 'J2087', 'J2187', '287', 'Yanliu 1', 'Dongying 1', 'J1010' and 'Ziganliu' belonged to poor submergence tolerant varieties. These results provide a basis for the selection of submergence tolerant trees and a foundation for the submergence tolerance evaluation system and the submergence tolerance mechanism of willows.

Key words: arbor willow; submergence stress; principal component analysis; submergence tolerant index

淹水胁迫是一种常见的非生物胁迫,常见于我国长江中下游地区,并具有明显的季节性特征,由季节性的持续降水、融雪等因素导致,过多的水分会影响植物的正常生长^[1-2]。淹水胁迫会使土壤的含水量达到饱和,减少氧气输送至地下部分,导致土壤含氧量降低,地下部分的组织器官经历低氧甚至缺氧的胁迫^[3],低氧或缺氧都会引发基因表达的上调或下调,主动协调形态结构和新陈代谢以响应胁迫^[4]。例如玉米(*Zea mays*)在淹水胁迫下会诱导自身产生通气组织,纵向连接气体空间,通过长距离的气体交换来为植物提供氧气^[5-7];当植物完全浸没水中时,有些植物还会表现出叶片、节间和叶柄的快速垂直生长,以便获得氧气^[8];在淹水期间,植物还会通过形成不定根来缩短供养和耗氧的组织细胞之间的距离,取代地下根,促进植物生长。研究表明,不定根还可以减少发育不良的内皮层造成的径向氧损失^[9]。此外,在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻(*Oryza sativa*)等模式植物中已经发现了一个复杂的植物耐淹的调控网络,其中代谢调节通路和植物激素信号通路相互关联^[10]。在淹水胁迫下,植物会触发无氧呼吸代谢途径,乙醇脱氢酶、蔗糖合成酶、天冬氨酸转移酶、丙酮酸脱羧酶等参与代谢过程的酶的表达量显著上调^[11]。植物还会因此诱导产生大量乙烯来调节脱落酸、赤霉素和生长素的含量,形成不同的策略来应对淹水胁迫^[12-13]。

柳树(*Salix*)为杨柳科柳属和钻天柳属树种的统称,有灌木和乔木之分,种质资源丰富,全球有500种以上,仅我国就有257种,122变种,33变型^[14]。柳树是重要的园林观赏植物,许多品种具有适应性强、生长快、耐水湿、耐盐碱、耐污染、易成活、易繁殖等特性,同时对受污染土壤和水体有极强的修复功能,在建造生物燃料林、工业原料林、景观林、水源涵养林和水土保持林等方面都有广阔的应用前景^[15]。研究表明,柳树逆境胁迫过程中,如盐胁迫^[16]、干旱胁迫^[17]、重金属胁迫^[18]中,植物细胞结构会遭到破坏,出现丙二醛含量上升,光合作用减弱,酶活性降低等现象。

湿地是地球三大生态系统之一,有“地球之肾”的美称。我国湿地面积辽阔,现有6 594万hm²,约

占世界湿地总面积的10%,仅次于加拿大、俄罗斯、美国,位居世界第四^[16]。近年来,由于人口和经济发展的压力,我国湿地退化问题日益严重,在生态绿化修复方面有着极大的需求^[17]。湿地土壤水分含量高,一般的绿化树种很难在湿地长期存活,而柳树因抗逆性强、易繁殖、喜湿等特点,大大提高了其修复湿地绿化的可能。为筛选优良的耐淹林木品种以满足我国湿地生态发展的品种需求,本试验选取了13种乔木柳,利用水培法对其进行淹水处理,通过测量其表型指标结合生理指标进行分析,比较淹水胁迫下不同品种的乔木柳的各项差异,基于差异对其耐淹性进行筛选,为乔木柳耐淹性鉴定以及耐淹机理研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料采自南通大学生命科学学院植物园,13个品种分别为东营柳1号(*Salix matsudana* 'DongYingliu1'),旱垂柳287(*Salix babylonica* × *Salix matsudana* '287'),渤海柳1号(*Salix matsudana* 'Bohai1'),柳树优良无性系J2087(*Salix* × *jiangsuensis* 'J2087'),柳树优良无性系J2187(*Salix* × *jiangsuensis* 'J2187'),盐柳1号(*Salix psammophila* 'Yanliu1'),竹柳(*Salix matsudana* 'Zhuliu'),龙爪柳(*Salix matsudana* f. *tortuosa*),苏柳795(*Salix* × *jiangsuensis* 'J795'),苏柳932(*Salix* × *jiangsuensis* 'J932'),紫杆柳(*Salix wilsonii*),苏柳172(*Salix* × *jiangsuensis* 'J172'),金丝垂柳J1010(*Salix* × *aureo pendula* 'J1010')。统一截取1年生8cm长、2.5~4mm粗的扦插条,在南通市观赏植物遗传育种重点实验室内的光照培养箱进行水培试验,并测定不同表型与生理指标。

1.2 试验方法

试验分为对照组和处理组,全部用清水进行水培。水培采用240mL的塑料杯,高度为11cm,对照组注水高度为5cm,处理组注水高度高于枝条2cm,并用透明塑料盖和纱布进行封盖,以防枝条浮出水面。每5根扦插条置于1个杯子作为1个处理,处理组和对照组分别各设3次重复,光照培养箱

设定为:24 ℃光照 14 h,18 ℃黑暗 10 h。每 3 天更换 1 次水,同时测量数据,试验从 2020 年 11 月 12 日开始,在第 69 天时处理组扦插条出现叶片发黄,根断裂现象,停止胁迫,并进行生理指标测定。

1.3 生长指标的测量

试验过程中,从第 3 天开始观察萌根、萌芽情况,第 21 天时处理组有约 2/3 的扦插条已经萌根、萌芽,开始记录所有品种的最长根长、总根长、总生根数、叶片数、总萌枝数、总萌枝长。在试验停止时测定叶鲜重、叶干重、根鲜重、根干重。其中始根期、始芽期、总生根数、总萌枝数等指标均采用目测,长度指标通过直尺测量,干鲜重的测量采用数字天平,其中干重用烘箱 65 ℃干燥直至恒重后测量。

1.4 生理指标的测量

植物在受到淹水胁迫后,体内活性氧含量大大增加,导致细胞膜脂被氧化,丙二醛含量增加^[21-22]。此外,植物在被洪水淹没时,浑浊的洪水会大大降低植物的光合作用效率,诱发的无氧呼吸也会影响到植物的光合作用^[23],因此选定丙二醛和叶绿素 2 个典型生理指标进行测定。丙二醛采用硫代巴比妥酸法用试剂盒测定;叶绿素采用分光光度法测定,将无水乙醇和丙酮按照 1:2(V:V)比例充分混匀为提取液,避光反应至叶片粉末全部为白色后进行测定。

1.5 数据处理

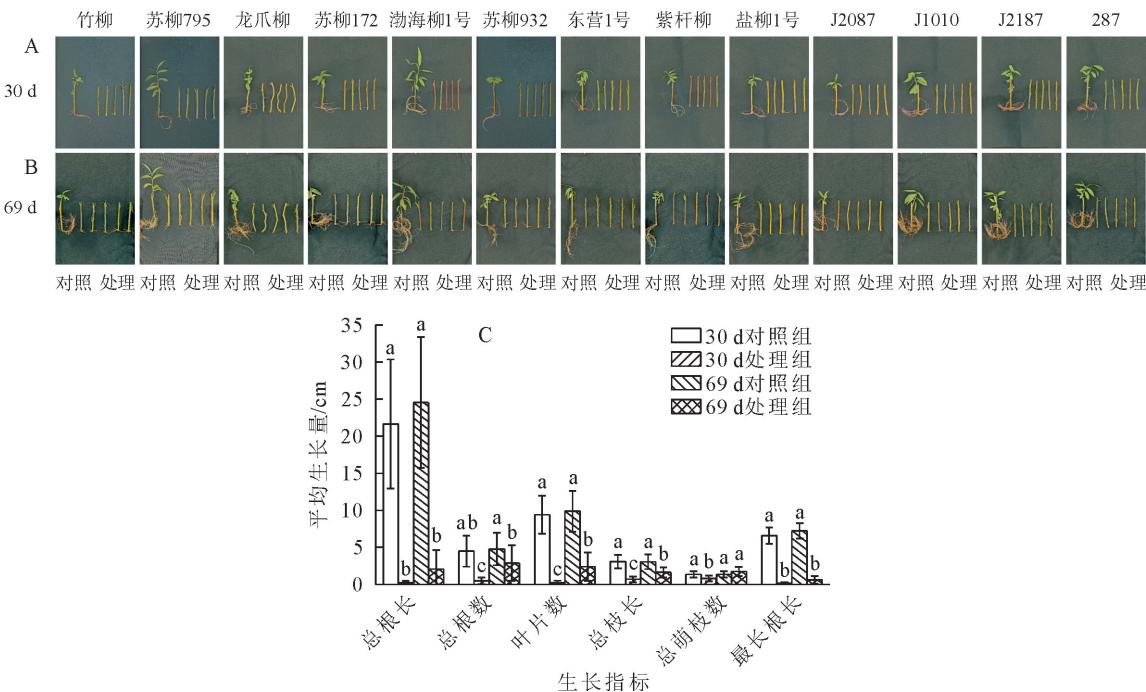
数据整理分析使用 Excle 2019,用 SPSS Statis-

tics 25 对指标进行单因素方差分析,显著性分析 Duncan 法在 0.05 水平上进行多重比较,图表采用 Origin 2018 绘制,聚类分析和主成分分析采用 RStudio 进行分析。R 语言中的“Factoextra”包和“FactoMineR”包进行聚类分析和主成分分析,基于表型指标和生理指标,结合主成分分析结果得出耐淹指数计算公式,进行耐淹分型。

2 结果与分析

2.1 乔木柳插条淹水不同时段对比

淹水胁迫下植株根系、地上部、生物量等多个生长指标都会受到抑制,比较 69 d 内淹水胁迫对 13 个品种扦插条的影响,发现不同的品种受到淹水胁迫后的生长状态存在差异(图 1),第 30 天时,与对照组相比,处理组扦插条的生长较缓慢,对照组与处理组总根长差异最大,对照组的总根长平均值为 21.66 cm,而处理组的总根长均值仅有 0.2 cm,且处理组生长速度与对照组相比,显著降低($P < 0.05$)。随着处理时间的延长,在第 69 天时,处理组在总根数、叶片数、总枝长、总萌枝数上与第 30 天相比有显著生长($P < 0.05$)。苏柳 172、J2187、渤海柳 1 号、东营 1 号等品种处理组出现明显的叶片发黄,除萌枝数,其余指标与对照相比,均受到显著的抑制作用($P < 0.05$),且在生长过程中发现 J1010、J2087、287 等品种有根断裂、叶片脱落等现象。



注:(A)为第 30 天时对照组和处理组生长情况;(B)为第 69 天时对照组与处理组生长情况;(C)乔木柳 30 d 和 69 d 生长指标数值对比。(C)中小写字母表示同一指标在不同时间处理下的显著性差异($P < 0.05$)。

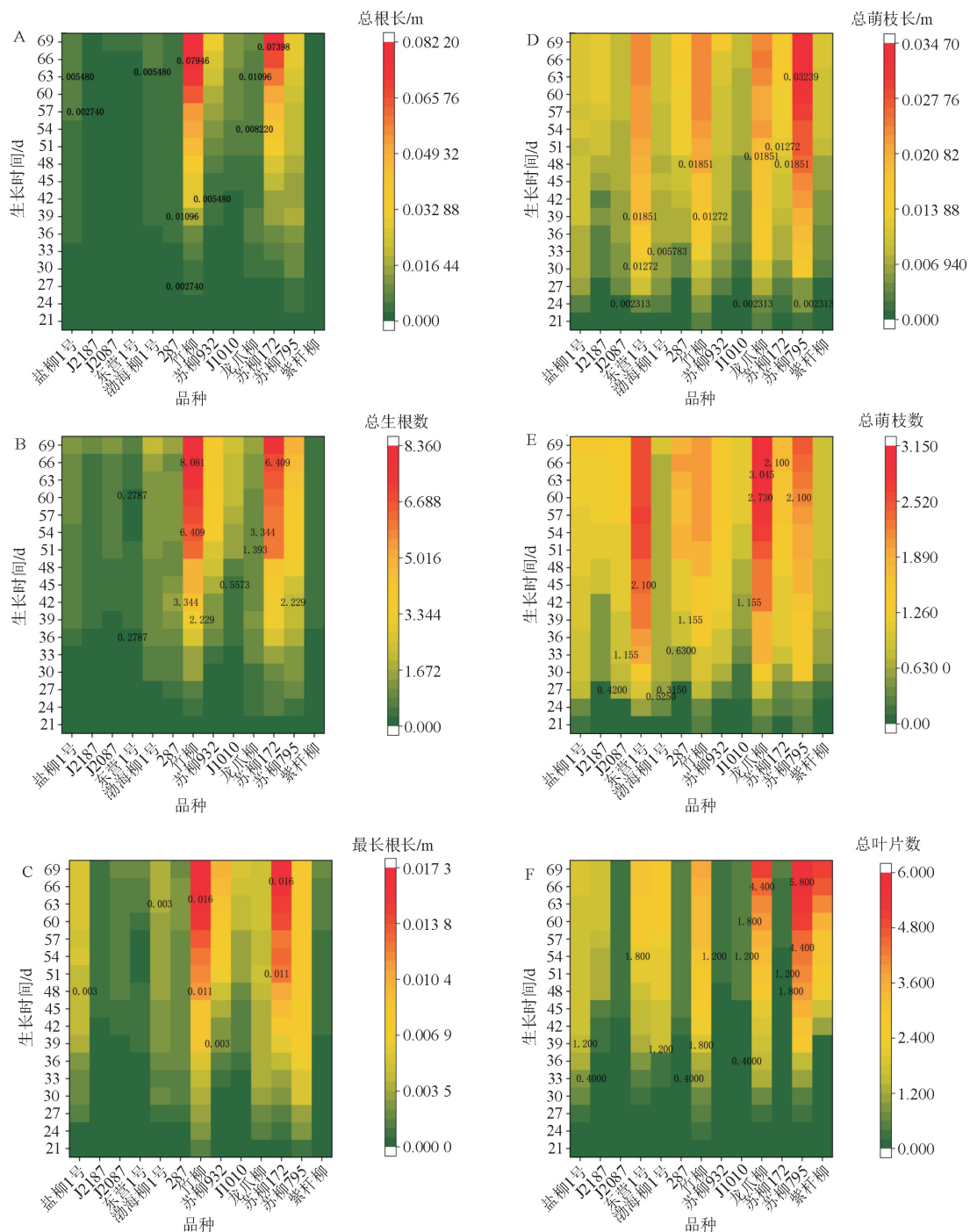
图 1 不同品种乔木柳 30 d 和 69 d 生长情况

Fig. 1 Growth of different arbor willows on 30 and 69 days

2.1.1 淹水胁迫对乔木柳插条的根生长的影响

根的生长变化是判断植物生长状态的重要指标,根长越长,说明植物生长越好。图2反映的是13个乔木柳的总生根数、总根长和最长根长3个根的表型指标在69 d内的变化记录。69 d内总根长指标变化情况表明:在39 d时,竹柳和苏柳172总根长相对其他品种出现明显增加。第69天时,竹柳总根长最大,为8.207 cm,苏柳172次之,为7.673 cm, J2187总根长最小,为0.129 cm,总根长增量仅占竹

柳的1.6%;生根数指标变化情况表明:在第36天时,竹柳和苏柳172相对其他品种有明显增加趋势。第69天时,竹柳总根数最大,为8.357,苏柳172次之,紫杆柳最小,仅为0.533,总根数增长量仅为竹柳的6.4%;最长根长指标变化情况表明:在第39天时,竹柳、苏柳172和苏柳795较其他品种明显生长较快。第69天时,苏柳172最长根长最大,值为1.73 cm,竹柳次之,J2187最小,仅为0.1 cm,是苏柳172的5.8%。方差分析表明(表1):13个品种



注:图中 A—F 分别是不同品种柳树在 69 d 内总根长、总生根数、最长根长、总萌枝长、总萌枝数、总叶片数的生长变化情况。

图2 不同乔木柳品种根和叶生长情况

Fig. 2 Roots and leaves growth of different arbor willow varieties

表 1 表型指标与方差分析
Table 1 Phenotypic indicators and analysis of variance

品种	总根长/cm		最长根长/cm		总生根数	
	对照组	处理组	对照组	处理组	对照组	处理组
盐柳 1 号	21.753 BCa	0.68 Cb	6.94 Aa	0.533 CDb	3.933 CDEa	1.333 Db
J2187	43.3 Aa	0.129 Cb	7.315 Ba	0.093 Eb	8.923 Aa	1.071 Db
J2087	14.733 Ca	0.32 Cb	6.9 Ca	0.2 DEb	2.467 Ea	1.333 Da
东营 1 号	20.46 BCa	0.287 Cb	6.887 Da	0.227 DEb	4.467 BCDEa	0.733 Db
渤海柳 1 号	15.94 Ca	0.627 Cb	4.547 Ea	0.353 DEb	2.467 Ea	2 Da
287	33.62 ABa	0.34 Cb	8.707 Fa	0.2 DEb	6.067 BCa	1.467 Db
竹柳	20.827 BCa	8.207 Ab	8.72 Ga	1.679 Ab	4.133 CDEa	8.357 Ab
苏柳 932	17.753 ACa	3.107 Bb	8.233 Ha	1.027 Bb	3.267 DEa	4.067 BCa
J1010	42.753 Ca	1.253 Cb	6.92 Ia	0.553 CDb	9.2 Aa	2.267 CDb
龙爪柳	19.108 Ca	0.85 Cb	7.931 Ja	0.486 CDEb	2.615 Ea	1.571 Da
苏柳 172	25.867 BCa	7.673 Ab	6.08 Ka	1.727 Ab	5.467 BCDa	7.667 Aa
苏柳 795	24.787 BCa	2.973 Bb	7.04 La	0.847 BCb	6.533 Ba	4.933 Ba
紫杆柳	18.087 Ca	0.2 Cb	7.813 Ma	0.173 DEb	2.4 Ea	0.533 Da

品种	总萌枝长/cm		总萌枝数		总叶片数	
	对照组	处理组	对照组	处理组	对照组	处理组
盐柳 1 号	1.913 Da	1.133 Cb	1.133 CDEa	1.4 CDa	7 EFa	1.933 CDb
J2187	3.562 ABCa	1.264 Cb	1.692 ABCa	1.429 CDa	13.385 ABa	1.714 CDb
J2087	1.773 Da	0.893 Cb	1.067 DEa	1.267 CDa	7.467 DEFa	0.267 ABb
东营 1 号	4.773 Aa	2.367 ABb	1.733 ABCa	2.6 ABb	13.867 Aa	3 ABCDb
渤海柳 1 号	2.073 Da	0.987 Ca	0.533 Ea	1 Da	4.667 Fa	2.733 BCDB
287	4.66 Aa	1.5 BCb	2.067 Aa	1.8 BCDB	12.933 ABa	0.467 Da
竹柳	3.2 BCDa	2.329 ABb	1.867 ABa	2.071 BCb	11.8 ABCa	3.786 ABCa
苏柳 932	2.713 CDa	1.527 BCb	1.267 BCDa	1.533 CDb	9.467 BCDEa	0.2 Da
J1010	2.48 CDa	0.86 Cb	1.067 DEa	1.133 Db	8 CDEFa	0.467 Da
龙爪柳	2.931 CDa	2.393 ABb	1.308 BCDa	3.143 Aa	11.231 ABCDa	5.143 ABb
苏柳 172	2.233 CDa	1.533 BCb	1.067 DEa	1.733 BCDa	7.2 EFa	0.467 Db
苏柳 795	4.627 ABa	3.273 Ab	1.867 ABa	2.467 ABb	12.867 ABa	6 Aa
紫杆柳	2.573 CDa	1.067 Ca	0.867 DEa	0.933 Db	8.6 CDEFa	5.067 ABa

注:不同小写字母表示同一品种在处理组与对照组差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示不同品种之间的差异极显著($P<0.05$)。

乔木柳在总生根数、总根长和最长根长上差异显著($P<0.05$),并且处理组的生长状态受到显著抑制($P<0.05$)。综上所述,从根的生长情况判断,竹柳、苏柳 172、苏柳 795 在淹水下生长较好,紫杆柳、J2187、J2087、287 在淹水下生长较差。

2.1.2 淹水胁迫对乔木柳插条的茎叶生长的影响 由图 2 可知:苏柳 795、龙爪柳和竹柳萌枝长最长,分别为 3.273、2.393 cm 和 2.329 cm,最小的为 J1010,0.86 cm,仅占苏柳 795 萌枝增长量的 26.3%;总萌枝数指标变化情况显示:龙爪柳萌枝数最多,为 3.143,而最少的渤海柳 1 号和紫杆柳,分别是 1 和 0.933,仅为龙爪柳萌枝数的 31.8%;总叶片数指标变化情况显示:叶片数最多的是苏柳 795 和龙爪柳,苏柳 932 和 J2087 叶片数最少,仅为苏柳 795 叶片数的 3.33%。方差分析结果表明,13 个品种乔木柳在总萌枝长、总萌枝数和叶片数 3 个指标上具有明显的差异性,并且淹水处理对柳树茎叶的

生长表现出了明显的抑制作用($P<0.05$)。综上所述,从萌枝生长情况判断,苏柳 795、龙爪柳、竹柳在淹水下生长较好,而 J1010、紫杆柳、J2087 在淹水下生长较差。

2.1.3 淹水胁迫对乔木柳插条的根、叶干鲜重的影响 图 3 为不同品种乔木柳的根、叶干鲜重在淹水胁迫和对照正常生长下的差异。因胁迫后扦插条的根、叶片较少,所以选择将每个品种的 3 组重复进行混样称量。通过对根干鲜重的测定发现,处理组中干、鲜重较大的是竹柳、苏柳 172 和苏柳 795,最小的是 J2187,干鲜重均为 0,处理与对照比值最大的是竹柳,根鲜重比值为 0.085,干重比值为 0.051,最小的是 J2187,为 0。叶鲜重处理组最大的是苏柳 795,最小的是 J2087,处理与对照的比值最大的是竹柳,最小的是 J1010。叶干重处理组中最大的是苏柳 795,最小的是 J2087,处理组与对照组的比值最大的是竹柳,最小的是 J2087。通过比较发现苏柳

795 和盐柳 1 号的根叶干鲜重以及处理与对照比值均大于该指标的平均值,而 J2087、J2187、渤海柳 1 号均小于平均值。以上结果说明淹水条件下,J2187、

J2087 品种受到生长抑制作用,该品种耐淹性较差;竹柳和苏柳 795 品种所受到的生长抑制作用较弱,耐淹性较好。

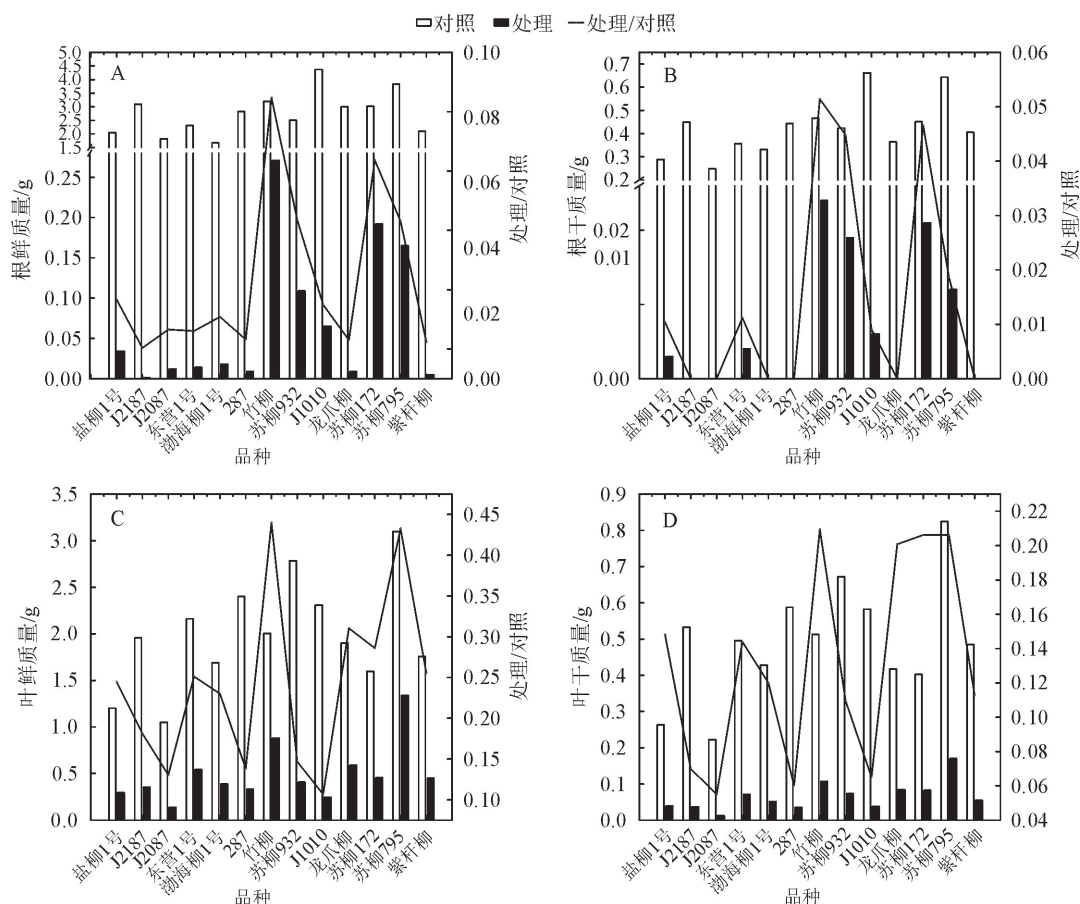


图3 不同乔木柳品种的根、叶干鲜质量

Fig. 3 Dry and fresh weight of roots and leaves of different arbor willow varieties

2.2 淹水胁迫对乔木柳插条生理的影响

2.2.1 淹水胁迫对乔木柳插条的丙二醛(MDA)的影响 在淹水胁迫下,植物会受到活性氧(ROS)的影响。研究表明,低氧下会导致活性氧(ROS)的积累,导致膜脂过氧化,蛋白质和核酸结构改变,分解产生的丙二醛(MDA)等化合物^[24]。因此 MDA 成为植物组织中判断膜脂过氧化作用的一个重要指标。在本试验中,测定了 13 个乔木柳品种叶片的 MDA 含量,结果发现(图 4):与对照相比,东营 1 号、287、渤海柳 1 号、竹柳、龙爪柳、苏柳 795、苏柳 932、紫杆柳、苏柳 172、J1010 等 10 个品种的 MDA 含量均有所增加,其中 J1010 较对照组增加了 4 倍,说明其膜脂结构在淹水条件下受到严重破坏,盐柳 1 号 MDA 含量仅为对照组的 60%。苏柳 795、龙爪柳、J1010 的 MDA 含量与对照组存在显著性差异($P < 0.05$)。方差分析表明,不同乔木柳品种的丙二醛含量在处理组和对照组中都存在差异,且部分品种处理组与对照组之间差异显著。

2.2.2 淹水胁迫对乔木柳插条叶绿素含量的影响

图 4b 为 13 个乔木柳品种在淹水胁迫下叶片中叶绿素含量情况,处理组与对照组相比,叶绿素含量均有不同程度的下降。通过分析发现,处理组与对照组的比值均低于 1,J1010 比值最大,为 0.6,J2087 比值最小,为 0.16,说明淹水胁迫对 13 种乔木柳叶片的光合作用均起到了抑制作用。方差分析结果显示淹水处理对 J2087、渤海柳 1 号和 287 光合作用抑制效果极显著($P < 0.01$),其他品种也都表现出了对光合作用的显著抑制作用。

2.3 乔木柳表型和生理指标的相关分析

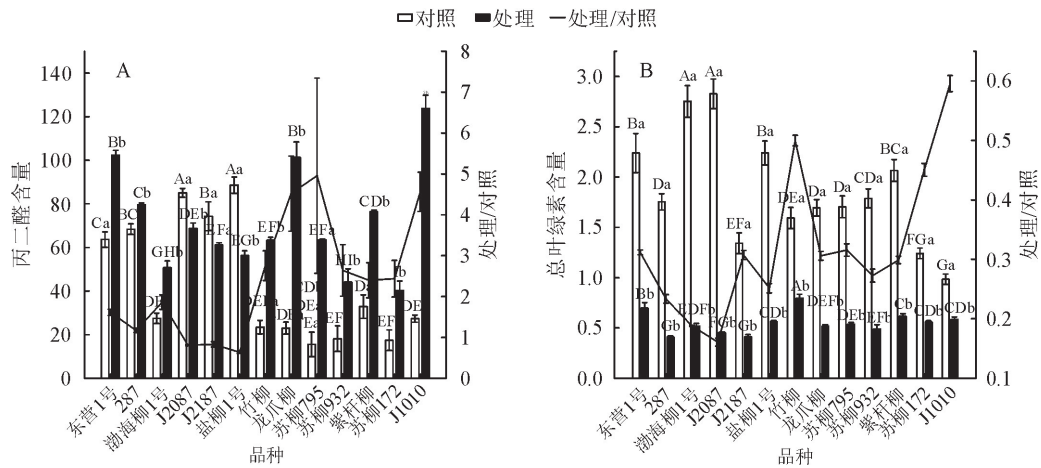
将柳树的 10 个表型指标和 2 个生理指标进行了相关性分析。结果见表 2,总根长、总生根数、最长根长、叶片数、总萌枝长、叶鲜重、叶干重、根鲜重和根干重之间呈极显著正相关,其中只有总生根数与叶片数和最长根长呈显著正相关。叶绿素含量与总根长、叶片数、最长根长、叶鲜重、叶干重、根鲜重和根干重呈极显著正相关,与总萌枝长呈显著正相

关。MDA 含量与叶鲜重、叶干重、根鲜重和根干重呈极显著负相关,与总根长和最长根长呈显著负相关。总萌枝数与其余 11 个指标之间没有相关性。

2.4 13 种乔木柳品种表型和生理指标聚类分析

用 R 语言中的“Factoextra”包进行聚类分析,距离采用欧式距离(euclidean distance)计算公式,并采用离差平方和法(ward)对 13 种乔木柳的 10 个表型

和 2 个生理指标的处理组与对照组的比值数据进行层次聚类分析并绘制系统树图。图 5 表明 13 种乔木柳可以分为 3 类:第 1 类有 4 种,为苏柳 795、龙爪柳、竹柳和苏柳 172;第 2 类有 2 种,为苏柳 932 和 J1010;第 3 类有 7 种,为 J2087、J2187、287、盐柳 1 号、东营 1 号、渤海柳 1 号和紫杆柳。3 类中第 1 类为强耐淹,第 2 类为中度耐淹,第 3 类为弱耐淹。



注:不同小写字母表示同一品种在处理组与对照组差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示不同品种之间的差异显著($P<0.05$)。

图 4 不同乔木柳品种丙二醛、叶绿素含量情况

Fig. 4 MDA and Chlorophyll content of different arbor willow varieties

2.5 13 种乔木柳主成分分析及耐淹系数计算

用 R 语言中“FactorMineR”包进行主成分分析,用处理组与对照组的比值作为数据输入,基于表型指标和生理指标以及主成分分析结果(图 5b),得出耐淹指数计算公式,计算其耐淹系数进行耐淹分型,指标计算公式如下。

$$Y_1 = 0.928(X_1 - X_{1a})/X_s + 0.892(X_2 - X_{2a})/X_s + 0.14(X_3 - X_{3a})/X_s + 0.803(X_4 - X_{4a})/X_s + 0.303(X_5 - X_{5a})/X_s + 0.897(X_6 - X_{6a})/X_s + 0.47(X_7 - X_{7a})/X_s + 0.506(X_8 - X_{8a})/X_s + 0.751(X_9 - X_{9a})/X_s + 0.854(X_{10} - X_{10a})/X_s + 0.925(X_{11} - X_{11a})/X_s + 0.853(X_{12} - X_{12a})/X_s \quad (1)$$

$$Y_2 = -0.317(X_1 - X_{1a})/X_s - 0.211(X_2 - X_{2a})/X_s + 0.829(X_3 - X_{3a})/X_s + 0.433(X_4 - X_{4a})/X_s + 0.731(X_5 - X_{5a})/X_s - 0.252(X_6 - X_{6a})/X_s + 0.347(X_7 - X_{7a})/X_s - 0.331(X_8 - X_{8a})/X_s + 0.458(X_9 - X_{9a})/X_s + 0.442(X_{10} - X_{10a})/X_s - 0.333(X_{11} - X_{11a})/X_s - 0.451(X_{12} - X_{12a})/X_s \quad (2)$$

$$Y = Y_1 + Y_2 \quad (3)$$

式中:将每个品种不同指标的处理组与对照组比值带入计算,总根长记为 X_1 ,总生根数记为 X_2 ,叶片数记为 X_3 ,总萌枝长记为 X_4 ,总萌枝数记为 X_5 ,最

长根长记为 X_6 ,MDA 含量倒数记为 X_7 ,叶绿素含量记为 X_8 ,叶鲜重记为 X_9 ,叶干重记为 X_{10} ,根鲜重记为 X_{11} ,根干重记为 X_{12} ,每个品种所有指标的方差为 X_s ,每个指标所有品种的平均值记为 X_a , Y_1 和 Y_2 代表主成分分析的 2 个主成分,公式中的数字为主成分分析中每个指标的贡献系数,指标成正相关时直接带入计算,呈负相关时转换成倒数代入计算。计算结果见表 3,其中竹柳、苏柳 795、龙爪柳、苏柳 172 耐淹系数大于 2,为强耐淹柳树;J2187、287、J2087、盐柳 1 号、东营 1 号、紫杆柳耐淹系数小于 0,为弱耐淹柳树;渤海柳 1 号、苏柳 932 耐淹系数介于 0~2,为中度耐淹柳树。此结果与聚类分析结果相一致。

3 结论与讨论

3.1 结论

淹水处理下,13 个乔木柳品种在表型和生理指标上表现出了明显的差异。结合 10 个表型指标以及 2 个生理指标的聚类分析结果,得出竹柳、苏柳 795、龙爪柳、苏柳 172 为强耐淹品种;渤海柳 1 号和苏柳 932 为中度耐淹品种;J2087、J2187、287、盐柳 1 号、东营 1 号、J1010 和紫杆柳为弱耐淹种,该结果为湿地耐淹林木选择提供选择依据,为柳树耐淹评价体系建立和耐淹机理研究奠定基础。

表 2 乔木柳表型和生理指标相关性分析

Table 2 Correlation analysis of growth and physiology index of arbor willow

指标	总根长	总生根数	叶片数	总萌枝长	最长根长	叶鲜重	叶干重	根鲜重	根干重	叶绿素含量	MDA 含量	总萌枝数
总根长	1											
总生根数	0.708 **	1										
叶片数	0.790 **	0.418 *	1									
总萌枝长	0.651 **	0.502 **	0.872 **	1								
最长根长	0.860 **	0.438 *	0.871 **	0.678 **	1							
叶鲜重	0.815 **	0.515 **	0.889 **	0.834 **	0.878 **	1						
叶干重	0.844 **	0.503 **	0.872 **	0.790 **	0.895 **	0.986 **	1					
根鲜重	0.927 **	0.549 **	0.843 **	0.674 **	0.925 **	0.903 **	0.928 **	1				
根干重	0.913 **	0.526 **	0.829 **	0.680 **	0.918 **	0.924 **	0.958 **	0.988 **	1			
叶绿素含量	0.570 **	0.122	0.658 **	0.482 *	0.804 **	0.652 **	0.663 **	0.646 **	0.670 **	1		
MDA 含量	-0.410 *	-0.335	-0.353	-0.286	-0.493 *	-0.584 **	-0.599 **	-0.566 **	-0.591 **	-0.279	1	
总萌枝数	-0.168	0.121	0.063	0.385	-0.224	-0.044	-0.118	-0.211	-0.236	-0.360	0.339	1

注: * 表示在 0.05 级别(双尾),相关性显著; ** 表示在 0.01 级别(双尾),相关性极显著。

表 3 淹水胁迫下不同品种乔木柳耐淹系数

Table 3 Submergence index of different arbor willow varieties after submergence stress

品种	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	Y	排序	耐淹性
竹柳	0.365	1.835	0.130	0.438	-0.439	0.131	0.382	0.044	0.451	0.192	0.071	0.030	3.631	1	强耐淹
苏柳 795	0.050	0.168	0.581	0.568	-0.032	0.059	0.883	-0.002	0.632	0.267	0.033	0.005	3.211	2	强耐淹
龙爪柳	-0.047	-0.078	0.320	0.535	1.752	-0.027	0.483	-0.003	0.129	0.142	-0.019	-0.010	3.175	3	强耐淹
苏柳 172	0.265	1.062	-0.368	0.366	0.615	0.262	0.336	0.034	0.106	0.196	0.050	0.027	2.953	4	强耐淹
渤海柳 1 号	-0.066	0.198	0.646	-0.152	1.109	-0.013	0.142	-0.035	-0.030	-0.029	-0.015	-0.012	1.744	5	中度耐淹
苏柳 932	0.128	0.992	-0.541	0.070	-0.305	0.059	0.456	-0.016	-0.279	-0.068	0.030	0.031	0.557	6	中度耐淹
东营 1 号	-0.123	-0.898	-0.083	-0.131	0.432	-0.089	0.027	-0.004	0.026	0.040	-0.025	-0.004	-0.832	7	弱耐淹
紫杆柳	-0.170	-1.063	1.098	-0.505	-0.880	-0.142	0.534	-0.010	0.052	-0.080	-0.041	-0.021	-1.229	8	弱耐淹
盐柳 1 号	-0.080	-0.493	0.052	0.136	-0.210	-0.015	-1.449	-0.020	0.005	0.045	-0.008	-0.004	-2.039	9	弱耐淹
J2087	-0.103	-0.214	-0.484	-0.099	-0.347	-0.089	-1.031	-0.049	-0.313	-0.228	-0.023	-0.015	-2.994	10	弱耐淹
J1010	-0.133	-1.016	-0.630	-0.789	-0.940	-0.017	1.032	0.121	-0.550	-0.288	-0.017	-0.008	-3.234	11	弱耐淹
J2187	-0.155	-1.083	-0.329	-0.620	-1.394	-0.135	-1.169	-0.006	-0.204	-0.219	-0.038	-0.017	-5.368	12	弱耐淹
287	-0.173	-1.021	-0.698	-0.885	-1.596	-0.141	-0.554	-0.039	-0.420	-0.306	-0.040	-0.021	-5.894	13	弱耐淹

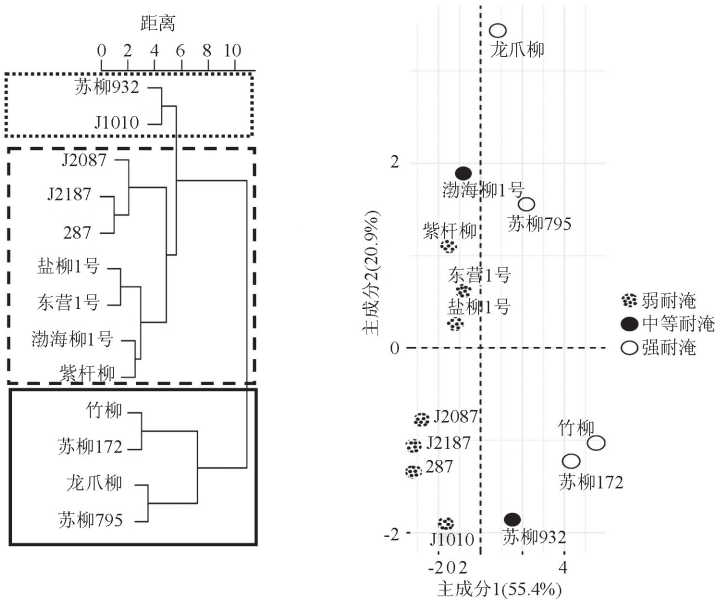


图 5 不同品种乔木柳品种聚类分析和主成分分析

Fig. 5 Cluster analysis and principle component analysis of different arbor willow varieties

3.2 讨论

3.2.1 淹水胁迫对乔木柳表型指标的影响 不同品种的乔木柳耐淹性存在差异,在相同条件的淹水胁迫下,表型和生理等各方面都会表现出明显的差异特征^[25]。本次试验胁迫时间为69 d,选取的材料是未萌根萌芽的扦插条,萌根萌芽时间出现明显的推迟,个别品种还出现死亡现象。随着淹水胁迫时间延长,部分品种出现根的断裂,叶片枯萎、发黄、掉落等现象,这是淹水条件下生长抑制的表现,猕猴桃(*Actinidia deliciosa*)、菊花(*Chrysanthemum morifolium*)和水稻等植物的耐淹研究中也出现了类似现象^[26-28]。胁迫期间,13个乔木柳品种的总根长、总生根数、最长根长、叶片数、总萌枝数、总萌枝长、根鲜重、根干重、叶鲜重和叶干重均明显低于对照组,这与兰超杰等^[29]在樱桃番茄(*Solanum lycopersicum*)的淹水胁迫研究得出的结论相似,表明淹水胁迫对植物表型指标的生长状态有较大的影响。处理组的竹柳、苏柳795、龙爪柳和苏柳172的表型指标均高于其他品种,这也证明它们的耐淹性要比其他品种强。紫杆柳、J2087、J2187和287等品种在表型指标上受到的抑制要比其他品种强,说明这几个乔木柳品种耐淹性相对较弱。淹水胁迫第69天,地上/地下的干重和鲜重显著低于对照,也表明淹水胁迫抑制了其生长。这是因为淹水条件减少柳树根系O₂的供应,造成根系缺氧,影响了根系的正常生长,从而进一步抑制了地上部的生长^[30],这与李文静等^[31]研究的在淹水条件抑制油麦菜(*Lactuca sativa* var. *longifolia*)生长、陈雅慧^[32]对淹水条件下油菜的研究,油麦菜与油菜(*Brassica napus*)的地上部和地下部的干鲜重较对照组呈明显下降趋势的结果相一致。

3.2.2 淹水胁迫对乔木柳生理指标的影响 除了表型指标,淹水胁迫对于生理指标也具有较大影响。MDA含量增加是由于植物体内活性氧的增加,强氧化性的活性氧对细胞膜进行过氧化,从而导致细胞膜脂过氧化^[33]。本试验测量了第69天13个乔木柳品种叶片中的MDA含量,发现除了J2087、J2187和盐柳1号,其余乔木柳品种叶片中的MDA含量均高于对照组,其中苏柳172的MDA含量最少,J1010的MDA含量最高,说明苏柳172叶片膜脂化程度较小,而J1010叶片膜脂化程度较大,细胞膜受损较为严重,耐淹性较差,这与梁行行等^[34]、宫彦章等^[35]在其他园林植物的耐淹研究中所出现的现象一致。试验中还测定了叶片中叶绿素的含量,叶绿素含量与净光合速率呈正相关,通过叶绿素含量反映出植物光合作用的强弱^[36]。在植物体内,叶

绿素的合成与分解是始终维持动态平衡的,当植物受到淹水胁迫后,这种动态平衡往往就会被打破^[37]。从本试验得出的结果来看,13个乔木柳品种叶片叶绿素含量均低于对照,表明淹水期间光合作用均受到了抑制,这与孙慧等^[38]对杨树(*Populus*)幼苗淹水研究、陈玉凤等^[39]对桢楠(*Phoebe zhenan*)幼树的淹水研究中叶绿素变化情况一致。其中竹柳的叶绿素含量相对最高,287的叶绿素含量最低,这说明竹柳叶片光合作用所受抑制效果较低,耐淹性较强,287叶片光合作用受到抑制效果强,耐淹性较弱。

3.2.3 耐淹特征指标分析 主成分分析结果显示根鲜重、总根长、根干重、叶干重、最长根长5个指标对主成分1和主成分2的贡献值最大,其中5个指标中4个指标为根的指标,可以推测根在13种乔木柳的淹水胁迫响应过程中起着非常重要的作用。结合第69天生长指标的测量结果显示,耐淹性较好的品种,其根的生长伸长情况远远高于耐淹性较差的品种。已有研究结果表明根的初生结构组成对作物在淹水条件下响应缺氧机制有重要作用,皮层与中柱的面积大小会影响氧气的传输^[40],而在园林植物中还未见报道。因此,可以考虑将根的生长情况作为判别柳树耐淹与否的重要指标,其在淹水条件下的具体响应机制还有待进一步试验验证。结合聚类分析以及耐淹系数计算结果,可将13个乔木柳品种分为三大类,竹柳、苏柳795、龙爪柳、苏柳172为强耐淹品种;J2187、287、J2087、盐柳1号、东营1号、J1010和紫杆柳为弱耐淹品种;渤海柳1号、苏柳932为中度耐淹品种。该研究为湿地耐淹林木的选择提供依据,同时为建立柳树耐淹评价体系及耐淹机理研究奠定基础。

参考文献:

- [1] 高筱懿,赵俊虎,周杰,等. 1961—2018年长江中下游地区暴雨过程的客观识别及其变化特征[J]. 气候变化研究进展, 2021, 17(3): 329-339.
- [2] 王浩,孟现勇. 谈2020年我国南北洪涝问题[J]. 南水北调与水利科技:中英文, 2021, 19(1): 207-208.
- [3] 李航. 植物淹水胁迫对各生理特性的影响概述[J]. 安徽农业科学, 2014, 42(13): 3802-3804.
- [4] PIERDOMENICO P, AMEDEO A. Plant responses to anaerobiosis[J]. Elsevier, 1993, 93(1/2): 1-17.
- [5] LENOCHOVÁ Z, SOUKUP A, VOTRUBOVÁ O. Aerenchyma formation in maize roots[J]. Biologia Plantarum, 2009, 53(2): 263-270.
- [6] SHIMAMURA S, YOSHIOKA T, YAMAMOTO R, et al. Role of abscisic acid in flood-induced secondary aerenchyma formation in soybean (*glycine max*) hypocotyls[J]. Crop Sci-

- ence Society of Japan, 2014, 17(2): 131-137.
- [7] GONG F, TAKAHASHI H, OMORI F, *et al.* QTLs for constitutive aerenchyma from *Zea nicaraguensis* improve tolerance of maize to root-zone oxygen deficiency[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(21): 6475-6487.
- [8] JACKSON M B. Ethylene-promoted elongation: an adaptation to submergence stress[J]. Annals of Botany, 2008, 101(2): 229-248.
- [9] CALVO-POLANCO M, SEÑORANS J, ZWIAZEK J. Role of adventitious roots in water relations of tamarack (*Larix laricina*) seedlings exposed to flooding[J]. BMC plant biology, 2012, 12: 99.
- [10] LICAUSI F, KOSMACZ M, WEITS D A, *et al.* Oxygen sensing in plants is mediated by an N-end rule pathway for protein destabilization[J]. Nature, 2011, 479(7373): 419-22.
- [11] KAUR G, VIKAL Y, KAUR L, *et al.* Elucidating the morpho-physiological adaptations and molecular responses under long-term waterlogging stress in maize through gene expression analysis[J]. Plant Sci., 2021, 304: 110823.
- [12] AYANO M, KANI T, KOJIMA M, *et al.* Gibberellin biosynthesis and signal transduction is essential for internode elongation in deepwater rice [J]. Plant Cell Environ, 2014, 37(10): 2313-24.
- [13] LORETI E, VAN VEEN H, PERATA P. Plant responses to flooding stress[J]. Curr. Opin. Plant Biol., 2016, 33: 64-71.
- [14] 中国科学院《中国植物志》编辑委员会. 中国植物志: 第 20 卷第 2 分册[M]. 北京: 科学出版社, 1984.
- [15] 潘明建. 柳树的遗传改良及栽培技术[J]. 林业科技开发, 2004(3): 3-7.
- [16] 江钰娜, 方威, 吴瑜玮, 等. 盐胁迫对 15 种乔木柳插条表型和生理指标影响[J]. 西北林学院学报, 2021, 36(1): 117-125.
- JIANG Y N, FANG W, WU Y W, *et al.* Effects of salt stress on the phenotype and growth physiological indexes of cutting from 15 arbor willow varieties[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2021, 36(1): 117-125. (in Chinese)
- [17] 刘美珍. 干旱胁迫对柳树的生长和生理影响[J]. 天津农业科学, 2010, 16(6): 19-21.
- [18] 黄瑞芳, 张忠, 曹瑶, 等. 铅胁迫下柳树 4 个无性系生长和生理特性的变化[J]. 江苏林业科技, 2020, 47(2): 35-39.
- [19] 徐慧博, 乔红娟, 雷茵茹. 中国湿地保护现状问题及对策分析[J]. 南方农业, 2018, 12(19): 19-20, 23.
- [20] 张健, 李佳芮, 杨璐, 等. 中国滨海湿地现状和问题及管理对策建议[J]. 环境与可持续发展, 2019, 44(5): 127-129.
- [21] TANG H, BI H, LIU B, *et al.* WRKY33 interacts with WRKY12 protein to regulate RAP2.2 during submergence induced hypoxia response in *Arabidopsis thaliana*[J]. New Phytologist, 2021, 229(1): 5-7.
- [22] BAO L, YUANZHONG J, HU T, *et al.* The ubiquitin E3 ligase SR1 modulates the submergence response by degrading phosphorylated WRKY33 in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2021, 33(5): 1771-1789.
- [23] TAMANG B G, FUKAO T. Plant adaptation to multiple stresses during submergence and following desubmergence[J]. Int. J. Mol. Sci., 2015, 16(12): 30164-30180.
- [24] SCHIEBER M, CHANDEL N S. ROS function in redox signaling and oxidative stress[J]. Curr. Biol., 2014, 24(10): 453-462.
- [25] PAROLIN P. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees[J]. Oecologia, 2001, 128(3): 326-335.
- [26] BUTSAYAWARAPAT P, JUNTAWONG P, KHAMSAK O, *et al.* Comparative transcriptome analysis of waterlogging-sensitive and tolerant zombi pea (*Vigna vexillata*) reveals energy conservation and root plasticity controlling waterlogging tolerance[J]. Plants, 2019, 8(8): 264.
- [27] DE-LIN P, GANG W, TAO W, *et al.* AdRAP2.3, a novel ethylene response factor VII from *actinidia deliciosa*, enhances waterlogging resistance in transgenic tobacco through improving expression levels of PDC and ADH Genes[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(5): 1189.
- [28] WEI X, XU H, RONG W, *et al.* Constitutive expression of a stabilized transcription factor group VII ethylene response factor enhances waterlogging tolerance in wheat without penalizing grain yield[J]. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(5).
- [29] 兰超杰, 刘聪聪, 翟鹏飞, 等. 淹水深度对樱桃番茄苗期生理生化特性的影响[J]. 热带作物学报, 2021, 42(10): 2924-2934.
- [30] 赵小军, 程方, 张康, 等. 淹水处理下杨树不同无性系苗木根系形态变化[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2019, 43(5): 1-8.
- [31] 李文静, 朱进, 彭玉全, 等. 淹水胁迫对油麦菜生长、生理和解剖结构的影响[J]. 植物生理学报, 2020, 56(10): 2233-2240.
- [32] 陈雅慧. 油菜萌发期耐淹性种质资源筛选与遗传机制解析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2019.
- [33] 刘文革, 阎志红, 王川, 等. 西瓜幼苗抗氧化系统对淹水胁迫的响应[C]. 开封: 全国西瓜甜瓜科研与生产协作 50 周年暨第 12 次全国西瓜甜瓜学术研讨会, 2009: 1.
- [34] 梁行行, 陈爽, 赵冰, 等. 7 种灌木幼苗耐淹性比较研究[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(3): 61-67.
- LIANG X X, CHEN S, ZHAO B, *et al.* A comparative study on inundation tolerance of 7 shrub seedlings under waterlogging stress[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(3): 61-67. (in Chinese)
- [35] 宫彦章, 毛君竹. 七种华南园林植物对水淹胁迫的生理响应分析[J]. 绿色科技, 2020(23): 41-43.
- [36] 孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J]. 植物生态学报, 2010, 34(8): 989-999.
- [37] PEARSON M, SAARINEN M, NUMMELIN L, *et al.* Tolerance of peat-grown scots pine seedlings to waterlogging and drought: Morphological, physiological, and metabolic responses to stress[J]. Forest Ecology and Management, 2013, 307: 43-53.
- [38] 孙慧, 吴中能, 刘俊龙, 等. 淹水胁迫对 4 个杨树品种幼苗生长及生理特性的影响[J]. 西部林业科学, 2020, 49(2): 62-67.
- [39] 陈玉凤, 谭飞, 胡红玲, 等. 水淹胁迫对桉树幼树生长及光合生理特性的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2018, 34(3): 224-231.
- [40] TAKAKI Y, FUMITAKA A, NOBUHIRO T, *et al.* Root cortex provides a venue for gas-space formation and is essential for plant adaptation to waterlogging[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 259.