

三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉 (*Taxodium distichum*) 幼苗根部次生 代谢物质含量及根生物量的影响

李昌晓 , 钟章成 *

(西南大学生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室 , 重庆 400715)

摘要 模拟三峡库区消落带土壤淹水变化特征设置了常规生长水分条件 (CK 组 , 土壤含水量为田间持水量的 60% ~ 63%)、轻度干旱水分胁迫 (T1 组 , 土壤含水量为田间持水量的 47% ~ 50%)、土壤水饱和 (T2 组 , 土壤表面一直处于潮湿状态) 以及水淹 (T3 组 , 苗木根部淹水超过土壤表面 1 cm) 4 个不同处理组 , 研究落羽杉当年实生幼苗根部次生代谢物质含量与生物量的变化 (均以干重计) 。研究表明 , 不同水分处理对落羽杉幼苗主根、侧根和根部苹果酸、莽草酸含量以及生物量的影响程度有所差异 , 其中以 T3 组受到的影响最为明显。主根苹果酸、莽草酸含量在整个试验期的总体平均值 , T3 组显著低于 CK 组 , 分别达 28.0% 和 16.4% , 相反侧根苹果酸、莽草酸总体平均含量 T3 组则极其显著地高于 CK 组分别达 105.7% 和 152.6% , 根部平均值 T3 组显著地高于 CK 组分别达 32.7% 和 26.2% 。与之形成鲜明对比 , 主根、侧根和根部苹果酸、莽草酸含量在整个试验期的总体平均值 , T1、T2 与 CK 组相互之间分别均无显著差异。各处理组之间主根生物量没有显著差异 ; 与 CK 和 T1 组相比 , T3 组侧根生物量分别降低 38.3% 和 40.8% , 根部生物量分别降低 31.9% 和 31.1% , 但与 T2 组相比均未达到显著差异。主根苹果酸含量与根系各部分莽草酸含量和生物量之间均无显著相关性 , 相反侧根、根部的苹果酸与莽草酸含量以及二者与生物量相互间均表现出显著或极显著相关性。在三峡库区消落带土壤含水量变化条件下 , 落羽杉幼苗将充分利用侧根增强代谢适应调节能力 , 通过产生大量苹果酸和莽草酸、减少根部生物量积累适应根部水淹环境 , 通过维持与 CK 组同样水平的代谢和生长而适应轻度干旱与饱和水环境。

关键词 三峡库区 ; 消落带 ; 土壤水分变化 ; 落羽杉幼苗 ; 次生物质代谢 ; 根生物量

文章编号 : 1000-0933 (2007) 11-4394-09 中图分类号 : Q948 文献标识码 : A

Influences of mimic soil water change on the contents of malic acid and shikimic acid and root-biomasses of *Taxodium distichum* seedlings in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges reservoir region

LI Chang-Xiao , ZHONG Zhang-Cheng *

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education) , College of Life Sciences , Southwest University , Chongqing 400715 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (11) : 4394 ~ 4402.

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30370279) ; 重庆市发改委 2003 年重大资助项目 ([2003] 1136) ; 国家教育部三峡库区生态环境重点实验室自由探索研究基金资助项目

收稿日期 2007-04-24 ; **修订日期** 2007-10-08

作者简介 李昌晓 (1970 ~) , 男 , 四川渠县人 , 博士 , 副教授 , 主要从事植物生态学、林业生态工程学研究。 E-mail : eoffice@swu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : zzhong@swu.edu.cn

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30370279) , the Key Project of Chongqing Development and Reform Committee (No. [2003] 1136) , and Free Exploration Research Fund of Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education)

Received date 2007-04-24 ; **Accepted date** 2007-10-08

Biography LI Chang-Xiao , Ph. D. , Associate professor , mainly engaged in plant ecology and forestry eco-engineering. E-mail : eoffice@swu.edu.cn

Abstract : Four different kinds of water treatment were applied to examine the change of contents of malic acid and shikimic acid as well as its relationship with biomass , in the roots of *Taxodium distichum* seedlings (all data being calculated in dry weight) under mimic soil water change in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir Region. The main purpose was to find the mechanism of the plant's metabolic adaptation to water level changes. The water treatments were 1) normal growth water condition (i. e. , CK with soil water content being 60% — 63% of soil water field capacity) , 2) light drought water stress condition (i. e. , T1 with soil water content being 47% — 50% of soil water field capacity) , 3) soil water saturation condition (i. e. , T2 with soil water content being saturated) and 4) soil submersion condition (i. e. , T3 with soil being submerged 1 cm). Different water treatments had different effects on the biomass as well as on the contents of malic acid and shikimic acid in the taproot , lateral root and the whole root of *T. distichum* seedlings , among which T3 had the most significant influence. The contents of malic acid and shikimic acid in the taproot of T3 during the entire experimental period were significantly decreased , by 28.0% and 16.4% respectively compared to CK. In contrast , being compared to CK , the contents of malic acid and shikimic acid in the lateral root of T3 were significantly increased , by 105.7% and 152.6% , respectively , which directly led to their significant increase by 32.7% and 26.2% , respectively , in the whole root of T3. However , the contents of either malic acid or shikimic acid did not significantly differ among T1 , T2 and CK , respectively in the taproot , lateral root and the whole root. Throughout the overall experimentation , the biomass of taproot showed no significant difference between the four treatments , but the biomass of lateral root in T3 was significantly decreased by 38.3% and 40.8% as compared to that in CK and T1 respectively. Thus , a significant reduction of 31.9% and 31.1% was exhibited in the biomass of the whole root in T3 compared to CK and T1 respectively , whereas , there was no significant difference to that of T2. The content of malic acid in taproot was not significantly correlated with either the content of shikimic acid or the biomass of taproot , lateral root and the whole root. However , a significant correlation was found between contents of malic acid and shikimic acid in the lateral root and the whole root respectively , and that significant relationship was also displayed between the contents of malic acid and shikimic acid and biomass in the lateral root and the whole root respectively. Under circumstances of soil dynamic submergence in the hydro-fluctuation belt , *T. distichum* seedlings will take full advantage of the lateral root to develop abilities of metabolic adaptation , with a significant increase of contents of malic acid and shikimic acid as well as a reduction of root biomass to respond to the environment of submergence , in contrast to such responses of maintaining metabolism and growth at the same level of CK to the environment of light drought and water saturation.

Key Words : Three Gorges reservoir region ; hydro-fluctuation belt ; soil water regime ; *Taxodium distichum* seedlings ; secondary metabolism ; root biomass

长江三峡工程形成的巨型水库 ,采用以年度为周期的季节性水位调度方式 ,水位落差达到 30m^[2]。由此形成的消落带将因淹水变化而呈现出土壤含水量梯度性变化特征 ,产生干旱—饱和和水—水淹等一系列土壤类型^[3]。这种周期性的土壤水分梯度变化 ,很可能会打乱植物正常生理代谢节律 ,影响到消落带现有树种物质代谢、生长发育等生理生物学特性 ,同时还对消落带未来造林树种适应水淹环境提出更高要求。

消落区植被恢复与建设近年来受到社会各界前所未有的关注与重视。在消落带适生树种的筛选与利用工作中 ,落羽杉 (*Taxodium distichum* L. Rich)因耐湿性很强、能够在沼泽地区快速良好生长而被建议侯选为适生树种之一^[4]。国内外学者已经对落羽杉在淹水、干旱以及盐渍等胁迫条件下的光合作用^[5 6]、营养物质分配^[7]、生物量^[8]、生长发育^[9]等方面进行过研究 ,但缺乏有关落羽杉树种根部在不同逆境、特别是水分逆境条件下物质代谢变化的报道。

在三峡库区消落带周期性淹水变化条件下 ,落羽杉树种的代谢过程将很可能发生某些适应性变化。在因土壤淹水变化可能引起的植物适应性代谢变化中 ,根部中间代谢产物苹果酸、莽草酸具有极其重要的作

用^[10-13]。重点研究落羽杉根系中间代谢产物苹果酸、莽草酸在不同水分逆境条件下的变化及其与根系生物量之间的关系,对于全面掌握落羽杉生理生化特性、指导生产实践应用将有重要意义。

因此,本研究的目的是通过模拟消落带土壤水分变化,从生理生化的角度来认识消落带适生造林树种落羽杉的物质代谢适应机理,以期为三峡库区消落带植被恢复建设提供技术和理论支持。

1 材料和方法

1.1 研究树种和地点

本试验选择落羽杉当年实生幼苗作为研究对象。将生长基本一致的 120 株幼苗带土盆栽(土壤为紫色土),每盆 1 株。盆中央内径为 13cm,盆内土层厚度 12cm。将所有盆栽试验用苗置于原西南师范大学生态试验园地中(海拔高度 249m)进行相同土壤基质、光照和水分管理适应,1 个月后搭建透明塑料遮雨棚,开展试验。

1.2 试验设计

将试验用苗随机分成 4 组,每组 30 盆,包括对照组 CK、轻度干旱组 T1、水分饱和组 T2 和水淹组 T3。CK 即为常规生长组,土壤含水量为田间持水量的 60%~63% (土壤含水量采用称重法测定),落羽杉幼苗在晴天无萎蔫现象。T1 组为轻度干旱水分胁迫,土壤含水量为田间持水量的 47%~50%,植株嫩叶在晴天 13:00 左右出现萎蔫,17:00 左右恢复正常^[14,15]。T2 组为土壤表面一直处于潮湿状态的水饱和土壤。T3 组在本试验中为苗木根部土壤全部淹没,淹水超过土壤表面 1cm。水淹处理时,将苗盆放入直径为 68cm、高 22cm 的大型塑料盆内,然后向盆内注水,直到盆内水面超过土壤表面 1cm 为止^[16]。

从试验处理之日算起,每间隔 5 d 为一个处理期,对各项生理生化指标连续进行 5 次测定,每个处理每次测定 5 个重复。

1.3 根系生物量的测定

将每株根系分别按主、侧根两部分取样,放入 80℃ 烘箱中烘干至恒重,用分析天平称量根系质量。根部生物量指每株主、侧根两部分以干重计的生物量之和 (g/plant, DW)。

1.4 根系苹果酸、莽草酸含量的测定

参照高智席等人的方法^[17],采用离子抑制-反相高效液相色谱 (Ion-suppression Reversed-phase High Performance Liquid Chromatography,简称 ISRP-HPLC),用 HClO₄ (pH = 2.5)溶液作流动相,在国产 Hypersil ODS2 5 μm (4.6 mm × 150 mm)色谱柱上进行测定。检测器为 Agilent 1100 二极管阵列多波长检测器,流动相流速 0.8 mL·min⁻¹,检测波长 214 nm,带宽 4 nm,参比波长 300 nm,带宽 80 nm,柱温 30℃,进样量 20 μL。98.5% 的分析纯苹果酸标样由上海化学试剂研究所提供,98.5% 的分析纯莽草酸标样 (Fluka 牌)由北京舒伯伟化工仪器有限责任公司 (Beijing Superior Chemicals & Instruments Co. LTD)提供。

溶液制备时,向事先称取好的主、侧根样品中加入少量去离子水,分别研磨至匀浆,转入 25 ml 具塞试管中定容至 10 ml。然后在 80℃ 恒温条件下水浴 30 min,静置、冷却。取上清液转入 5 ml 离心试管,8 000 r/min,离心 10 min。最后取上清液,用孔径为 0.45 μm 的注射式过滤器过滤。滤液用 1.5 ml 离心试管盛装,用于高效液相色谱分析。标样和样品色谱图见图 1。

主根、侧根苹果酸与莽草酸含量分别以每克主根、侧根干物质含有的苹果酸、莽草酸毫克数计 (mg/g, DW),根部苹果酸与莽草酸含量指由主根、侧根组成的根系整体所含有的苹果酸、莽草酸平均含量 (mg/g, DW)。

1.5 统计分析

根据测定生理指标,将水分处理作为独立因数,用一元方差分析 (One-way ANOVA)揭示水分变化对落羽杉生理特征的影响 (GLM 程序,SPSS 10.0 版)。用 Duncan 检验法进行多重比较,检验每个生理指标在处理间 (α = 0.05)的差异显著性^[18]。

2 结果

2.1 根系苹果酸含量的变化

落羽杉幼苗主根、侧根以及根部苹果酸含量 (文中数据均以干重计)在不同处理期的变化有所不同 (表 1、

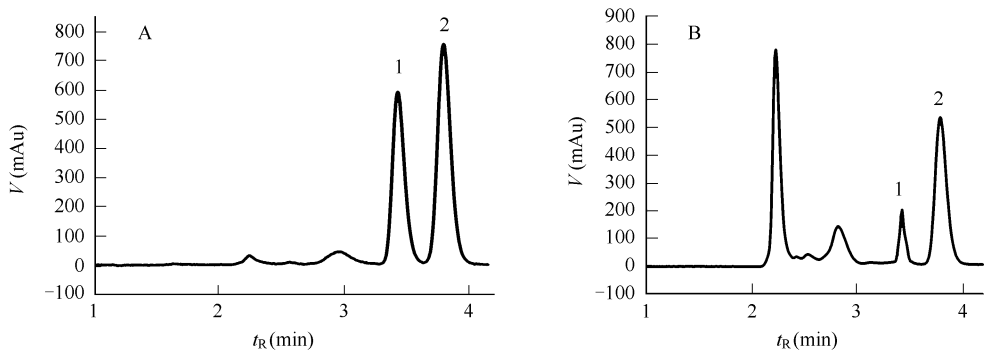


图1 标样 (A) 和样品 (B) 色谱图

Fig. 1 Chromatograms of standard sample (A) and sample (B)

1. 苹果酸 (Malic acid) ; 2. 莽草酸 (Shikimic acid)

图 2)。在 T3 组 随着处理时间延长 主根苹果酸含量一直处于连续下降状态 第 5 次测量平均值比第 1 次下降 53.5% 这与 CK、T1 和 T2 三组升降交替变化趋势形成鲜明对比。侧根苹果酸含量在各处理组均表现出升降交替变化趋势 ,T1 和 T3 组在整个处理期内始终处于 CK 组及其以上水平。根部苹果酸平均含量变化与侧根苹果酸平均含量的变化趋势基本相同。

落羽杉幼苗主根在整个试验期间的苹果酸总体平均含量 T3 组显著低于 CK 组和 T1 组 (表 2) ,分别降低 28.0% 和 21.8% ;虽然也低于 T2 组 ,但并未达到显著差异的程度。与之形成鲜明对比的是 ,落羽杉幼苗侧根的苹果酸总体平均含量 T3 组则极其显著地高于 T1、T2 与 CK 3 个处理组 ,分别高出 84.1%、78.3% 和 105.7% ,T1、T2 与 CK 三组相互之间则无显著差异。根部苹果酸总体平均含量以 T3 组最高 ,显著高出 CK 组达 32.7% ,与 T1 和 T2 并未显著高出 CK 组形成鲜明对比。

表 1 不同水分处理对落羽杉幼苗根系次生代谢与生物量影响方差分析结果

特征 Character	F 值 F value	概率 Probability	显著性 Significance
主根苹果酸含量 Content of malic acid in taproot (mg/g DW)	3.252	0.025	*
侧根苹果酸含量 Content of malic acid in lateral root (mg/g DW)	7.208	0.000	* * *
根部苹果酸含量 Content of malic acid in total root (mg/g DW)	1.905	0.134	ns
主根莽草酸含量 Content of shikimic acid in taproot (mg/g DW)	2.774	0.046	*
侧根莽草酸含量 Content of shikimic acid in lateral root (mg/g DW)	16.947	0.000	* * *
根部莽草酸含量 Content of shikimic acid in total root (mg/g DW)	6.361	0.001	* *
主根生物量 Biomass of taproot (g/plant DW)	0.864	0.463	ns
侧根生物量 Biomass of lateral root (g/plant DW)	5.947	0.001	* *
根部生物量 Biomass of total root (g/plant DW)	3.740	0.014	*

显著水平 Significance levels : * * * $p < 0.001$, * * $p < 0.01$, * $p < 0.05$, ns $p > 0.05$; “DW ”指干重条件下测量值 “DW ” means dry weight

2.2 根系莽草酸含量的变化

随着水分处理时间延长 ,落羽杉幼苗主根莽草酸含量在各个处理组均呈现出升降交替变化趋势 (图 3)。T1 组主根莽草酸含量始终维持在 CK 组及其以下水平 (第 5 次 T1 与 CK 组 $P = 0.493$)。在侧根和根部 ,T1 组莽草酸含量分别表现出连续降低变化趋势 ;T2、T3 组的含量变化则与 CK 组相似 ,前 3 次均表现出连续上升 ,且在第 3 次测量时达到最高 随后便开始下降。T3 组侧根莽草酸含量一直显著高于 CK 和 T2 组。

在整个试验期内 ,T3 组主根莽草酸含量总体平均值极显著地低于 CK 组 16.4% (表 2) ;虽然也低于 T1 和 T2 组 ,但并未达到显著差异的程度。这与 T3 组侧根、根部的莽草酸含量总体平均值均极显著地分别高于对应的 CK 组和 T1、T2 组形成鲜明对比 ,侧根依次分别高出 152.6%、170.4%、158.5% ,根部依次分别高出 26.2%、41.5%、30.8% ,而 T1、T2 与 CK 组及其相互之间均无显著差异存在。

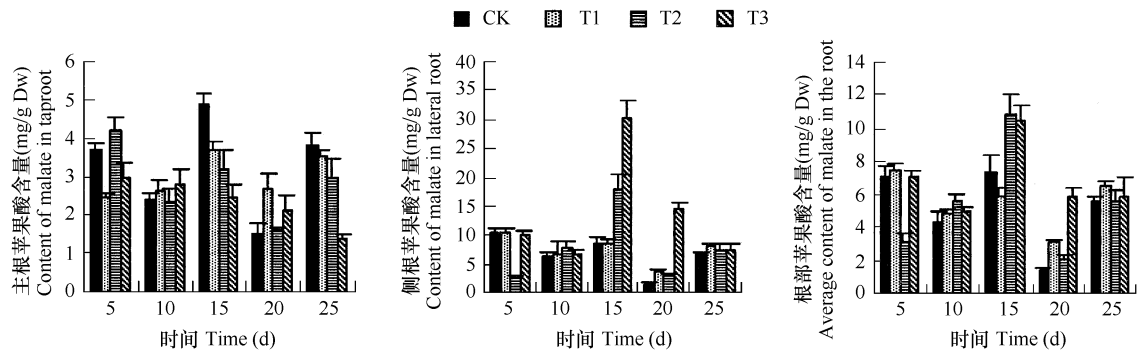


图2 不同水分条件下落羽杉幼苗根系苹果酸含量的变化 (± 标准误)

Fig. 2 The change of malic acid content in the roots of *T. distichum* seedlings under different water treatments (± SE)

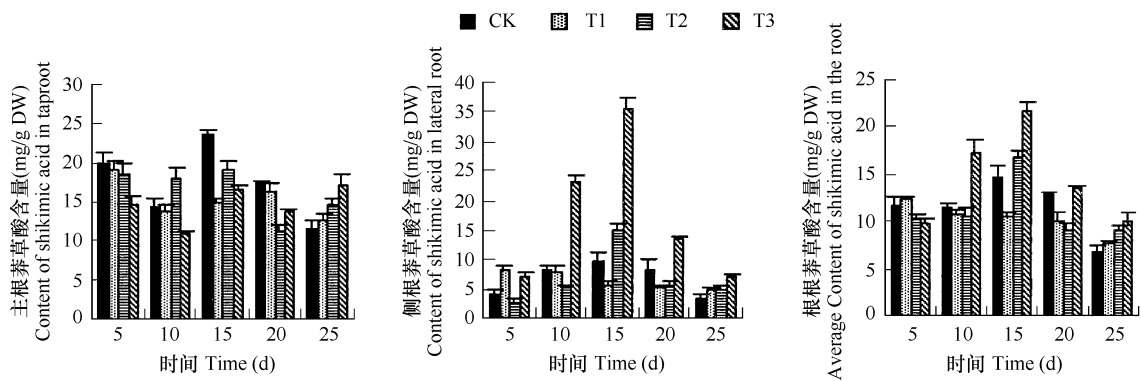


图3 落羽杉幼苗在不同水分条件下根系莽草酸含量的变化 (± 标准误)

Fig. 3 The change of shikimic acid content in the roots of *T. distichum* seedlings under different water treatments (± SE)

2.3 根系生物量的变化

不同水分处理对落羽杉幼苗主根生物量没有显著影响,但对侧根及根部生物量却有显著影响(表1)。在整个试验期间,侧根平均生物量与根部总体平均生物量在各处理组之间的变化趋势大致相似(表2),T3组均显著低于CK和T1组,其侧根生物量分别减少38.3%和40.8%,根部生物量分别减少31.9%和31.1%,相反却与T2组未达到显著差异。T1组主根、侧根以及根部生物量均保持CK组的水平,无显著差异存在。虽然T2组根系各部分生物量分别介于T1和T3组之间,但与T1和T3组以及CK组各对应部分均未表现出显著差异。

落羽杉幼苗主根与侧根生物量在同一处理组内均无显著差异存在,但主根与根部、侧根与根部在相同处理组内却均表现出极显著差异。

2.4 根系代谢与根系生物量相关性分析

相关性分析表明(表3),落羽杉幼苗主根与侧根苹果酸含量相互之间并未表现出显著相关性,但分别与根部苹果酸含量表现出显著和极显著正相关。同样地,主根与侧根莽草酸含量相互之间也未表现出显著相关性,但二者与根部莽草酸含量却表现出极显著正相关。与之形成鲜明对比的是,主根、侧根与根部生物量相互之间均达到极显著正相关性。

落羽杉幼苗主根苹果酸含量与根系各部分莽草酸含量和生物量均无显著相关性,相反侧根、根部的苹果酸含量、莽草酸含量以及生物量相互之间则均表现出显著或极显著相关性。

3 讨论

在长期渍水的河谷平原或河漫滩地区,植物的根和植株基部,一年长达几个月浸在水里,其中有些植物可

表2 落羽杉幼苗在整个试验期间根系莽草酸、苹果酸和生物量的变化 (±标准误)

Table 2 Mean contents of malic acid ,shikimic acid and biomasses in the roots of <i>T. distichum</i> seedlings over the study period (±SE)			
处理 Treatment	苹果酸含量 Content of malic acid (mg/g DW)		
	主根 Taproot	侧根 Lateral root	根部 Total root
CK	3.256 ± 0.266 ^a	6.743 ± 0.692 ^b	5.170 ± 0.505 ^b
T1	2.999 ± 0.146 ^a	7.533 ± 0.625 ^b	5.570 ± 0.398 ^{ab}
T2	2.862 ± 0.234 ^{ab}	7.780 ± 1.261 ^b	5.471 ± 0.704 ^{ab}
T3	2.346 ± 0.184 ^b	13.871 ± 1.883 ^a	6.859 ± 0.512 ^a
处理 Treatment	莽草酸含量 Content of shikimic acid (mg/g DW)		
	主根 Taproot	侧根 Lateral root	根部 Total root
CK	17.385 ± 0.949 ^a	6.799 ± 0.675 ^b	11.520 ± 0.695 ^b
T1	15.307 ± 0.601 ^{ab}	6.352 ± 0.417 ^b	10.270 ± 0.398 ^b
T2	16.268 ± 0.776 ^{ab}	6.645 ± 0.930 ^b	11.108 ± 0.720 ^b
T3	14.528 ± 0.578 ^b	17.176 ± 2.262 ^a	14.535 ± 1.006 ^a
处理 Treatment	生物量 Biomass (g/plant DW)		
	主根 Taproot	侧根 Lateral root	根部 Total root
CK	0.044 ± 0.006 ^a	0.047 ± 0.005 ^a	0.091 ± 0.009 ^a
T1	0.041 ± 0.004 ^a	0.049 ± 0.003 ^a	0.090 ± 0.006 ^a
T2	0.039 ± 0.005 ^a	0.039 ± 0.004 ^{ab}	0.078 ± 0.008 ^{ab}
T3	0.033 ± 0.004 ^a	0.029 ± 0.003 ^b	0.062 ± 0.005 ^b

显著水平 Significance levels : * * * $p < 0.001$, * * $p < 0.01$, * $p < 0.05$, ns $p > 0.05$; “DW ”指干重条件下测量值 ;“DW ” means dry weight ;同一栏中的不同字母表示不同处理组之间的差异显著性 Different letters marked in each column represent significant differences among different groups

表3 落羽杉幼苗根系代谢物含量与根系生物量之间的相关性分析

Table 3 Correlations between metabolites and biomasses in the roots of <i>T. distichum</i> seedlings								
项目 Item	主根苹果酸含量 Malic acid content of taproot	侧根苹果酸含量 Malic acid content of lateral root	根部苹果酸含量 Malic acid content of root	主根莽草酸含量 Shikimic acid content of taproot	侧根莽草酸含量 Shikimic acid content of lateral root	根部莽草酸含量 Shikimic acid content of root	主根生物量 Biomass of taproot	侧根生物量 Biomass of lateral root
侧根苹果酸含量 Malic acid content of lateral root	-0.04							
根部苹果酸含量 Malic acid content of root	0.213 *	0.811 **						
主根莽草酸含量 Shikimic acid content of taproot	0.188	0.123	0.273 **					
侧根莽草酸含量 Shikimic acid content of lateral root	-0.163	0.723 **	0.421 **	-0.034				
根部莽草酸含量 Shikimic acid content of root	-0.074	0.594 **	0.369 **	0.316 **	0.844 **			
主根生物量 Biomass of taproot	-0.192	-0.106	-0.393 **	-0.312 **	-0.04	-0.027		
侧根生物量 Biomass of lateral root	0.06	-0.382 **	-0.229 *	-0.046	-0.408 **	-0.495 **	0.344 **	
根部生物量 Biomass of root	-0.094	-0.281 **	-0.388 **	-0.233 *	-0.251 *	-0.291 **	0.856 **	0.781 **

* * 表示在 $\alpha = 0.01$ 水平下相关性达到极显著 (两尾检验) Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed) ;* 表示在 $\alpha = 0.05$ 水平下相关性达到显著 (两尾检验) Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed)

以继续生存 ,而另一些则不能 ,这与植物代谢过程有着密切联系^[19-20]。有文献研究表明 ,灯心草 (*Juncus effusus*)的根在淹水时 ,积累苹果酸 ,显示出某些植物根部积累苹果酸是适应淹水条件的代谢途径之一^[20]。但

这是指的根部整体,还并不能代表根系各个组成部分苹果酸适应性代谢变化的具体情况。落羽杉幼苗 T3 组主根与侧根苹果酸含量变化是截然相反的两个过程。在水淹条件下,主根苹果酸总体平均含量与 CK 组相比显著降低,一方面可能是主根苹果酸酶并没有减少,产生的部分苹果酸转变成了丙酮酸;另一方面可能是主根与侧根之间的苹果酸分配比例发生显著变化(表 2),部分主根苹果酸被转移分配到侧根,引起主根苹果酸含量相对减少。与主根相反,处于水淹条件下的侧根苹果酸含量显著增加,很可能是侧根合成苹果酸代谢过程加强所致,还有可能是由于侧根苹果酸酶大量减少、部分主根苹果酸被转移分配到侧根所致。

落羽杉幼苗 CK、T1、T2、T3 四个处理组主根苹果酸含量均极显著地分别低于同组侧根苹果酸含量(各组的 $P < 0.01$),这表明在苹果酸代谢过程中,侧根一直占据着根部的主导地位,使得根部苹果酸平均含量变化基本上类似于侧根苹果酸含量的变化趋势。在水淹条件下,落羽杉幼苗通过显著增加侧根,进而增加根部苹果酸含量达到避免乙醇毒害的目的(表 2),与前人研究灯心草所得到的结论基本一致^[20]。

落羽杉幼苗 T3 组的主根和侧根莽草酸含量变化与苹果酸的变化类似,也是截然相反的两个过程。与 CK 组相比,主根在水淹条件下莽草酸含量显著降低,侧根莽草酸含量显著升高(表 2),这很可能是由于侧根产生莽草酸途径加强,主根莽草酸途径受到一定程度的抑制所致;也有可能主根产生的部分莽草酸被转移分配到侧根、侧根消耗利用莽草酸的酶减少的缘故。在莽草酸代谢过程中,侧根仍然占据着根部的主导地位,从而使得根部莽草酸平均含量变化也类似于侧根莽草酸含量的变化趋势。有文献表明,鸢尾(*Iris pseudacorus*)的根在冬季淹水条件下,含有很多莽草酸,而夏季由于土壤干燥,通气良好,根内仅有痕量莽草酸^[21]。很显然,对水淹适应性强的鸢尾,其磷酸烯醇式丙酮酸转化成莽草酸(莽草酸也可以是糖通过 4-磷酸赤藓糖产生),没有乙醇积累。本研究发现落羽杉幼苗根部在淹水条件下莽草酸含量显著增加,与前人对鸢尾的根在淹水条件下的研究结论相一致。但是,本试验发现落羽杉幼苗的根在 T1 组条件下,莽草酸含量仍然具有 CK 组的水平,与鸢尾的根在土壤干燥条件下的研究结论有一定差异,这很可能是由于不同植物种类的生理生物学特性差异引起^[22]。

落羽杉幼苗 CK、T1、T2 三组的主根莽草酸含量均极显著地分别高于同组侧根莽草酸含量(各组的 $P = 0.000$),这与 T3 组侧根与主根的莽草酸含量没有显著差异形成鲜明对比($P = 0.051$)。这与苹果酸的代谢变化有所不同。

与 CK 组在整个试验期的总均值相比,落羽杉幼苗在 T3 组条件下,主根苹果酸与莽草酸含量均显著降低,侧根苹果酸与莽草酸含量均显著升高;根部苹果酸与莽草酸含量变化与侧根一样也表现出显著增加(表 2)。T2 组在水分处理的最初 5 d 内,主根苹果酸与莽草酸含量均维持在 CK 组的正常水平,侧根苹果酸与莽草酸含量却明显降低,并未从一开始就表现出 T3 组的生理代谢响应过程,这说明落羽杉幼苗在初期对土壤饱和水的适应性代谢不同于对连续水淹条件下的代谢响应变化。

在 CK 组,落羽杉幼苗根部莽草酸积累调节以主根为主,苹果酸积累调节以侧根为主,二者的分工合作较为明显(表 2)。但在 T3 组条件下,落羽杉幼苗将显著减少主根苹果酸积累,加大侧根苹果酸的积累调节力度;与此同时,还利用侧根显著增加莽草酸积累,减少对主根积累莽草酸的依赖性。这充分说明侧根在落羽杉幼苗适应根部淹水过程中起到重要作用,在侧根发生的代谢变化可能比主根要复杂得多^[23]。T1 和 T2 组也从一定程度上反映出侧根在代谢适应过程中所起的重要作用(表 2)。上述代谢特征的变化与主根、侧根的生物学特性以及生理功能划分有着密切关系。侧根位于根部外部,生长有大量根毛,是根系与外界环境进行物质和能量交换的主要场所,也是植物生命活动最为活跃的部位之一^[24]。苹果酸与莽草酸大量积聚到侧根,有助于将这些过剩代谢产物进行扩散、转化与重新利用,同时也可起到缓解或调节过剩代谢产物对植物自身带来的负面影响^[25]。

有研究文献表明,落羽杉幼苗在连续水淹条件下,根系将因通气组织的形成和发展而增加孔隙度^[26-27],减少生物量生长^[9-28]。本试验中落羽杉幼苗 T3 组根系生物量减少的变化结果与已有研究结论完全一致。有研究指出周期性淹水在短期内可以增加落羽杉幼苗的生物量^[29],较长时间的间隙性周期淹水对落羽杉幼苗

生物量并没有显著影响^[5] ,本试验中 T2 组的根系生物量与 CK 组相比并未出现显著差异的现象 ,与后者间隙性周期淹水所得的试验结果类似。落羽杉幼苗主侧根及根部生物量的变化结果 ,进一步说明侧根是孔隙度产生和通气组织形成的主要部位 ,对根部适应水淹环境条件所起的贡献最大。

落羽杉幼苗根系代谢物含量与根系生物量之间的相关性分析结果说明 ,T3 组根系生物量显著减少的主要原因之一很可能是由于生物量分配格局发生改变的结果 ,根部形成大量苹果酸与莽草酸以适应水淹环境条件很有可能在一定程度上促进了根系生物量合成的减少。

综上所述 ,在三峡库区消落带水淹变化条件下 ,落羽杉幼苗将充分利用侧根增强代谢适应调节能力 ,通过产生大量苹果酸和莽草酸 ,形成大量通气组织适应根部水淹环境 ,通过维持与 CK 组同样水平的代谢和生长而适应轻度干旱与饱和水环境。由此可见 ,落羽杉幼苗具有很强的耐水湿能力 ,在植树造林时 ,应当特别注意保护好落羽杉幼苗的侧根以及侧根的生长和发育。

References :

[1] Diao C T ,Huang J H. A preliminary study on land resources of the water-level-fluctuating zone in the Three Gorges Reservoir. Resources and Environment in the Yangtze Basin ,1999 ,8 (1) :75 — 80.

[2] Zhang H J ,Gao Z Q ,Xie M S ,*et al.* Overall arrangement of multi-functional protection forest system in the Three-Gorge Reservoir Area of the Yangtze River. Resources and Environment in the Yangtze Basin ,2000 ,9 (4) :479 — 486.

[3] Huang J H. Development and utilization of land resources of water-level-fluctuating zone in the Three Gorges Reservoir. Journal of Southwest China Normal University (Natural Science) ,1994 ,19 (5) :528 — 533.

[4] Li C X ,Zhong Z C ,Liu Y. Effect of soil water change on photosynthetic characteristics of *Taxodium distichum* seedlings in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir Area. Acta Ecologica Sinica ,2005 ,25 (8) :1953 — 1959.

[5] Anderson P H ,Pezeshki S R. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. Photosynthetica ,1999 ,37 (4) :543 — 552.

[6] Eclan J M ,Pezeshki S R. Effects of flooding on susceptibility of *Taxodium distichum* L. seedlings to drought. Photosynthetica ,2002 ,40 (2) :177 — 182.

[7] Wang G B ,Cao F L. Effects of soil water contents on nutrient uptake and allocation of baldcypress. Forest Research ,2004 ,17 (2) :213 — 219.

[8] Pezeshki S R ,DeLaune R D ,Anderson P H. Effect of flooding on elemental uptake and biomass allocation in seedlings of three bottomland tree species. Journal of Plant Nutrition ,1999 ,22 (9) :1481 — 1494.

[9] Shanklin J ,Kozlowski T T. Effect of flooding of soil on growth and subsequent responses of *Taxodium distichum* seedlings to SO₂. Environ. Pollut. ,1985 ,A 38 :199 — 212.

[10] Lindeberg G. Stimulation of some litter-decomposing basidiomycetes by shikimic acid. Physiol. Plant. ,1985 ,65 :9 — 14.

[11] Santiago L J M ,Louro R P ,Oliveira D E D. Compartmentation of phenolic compounds and phenylalanine ammonia-lyase in leaves of *Phyllanthus tenellus* Roxb. and their induction by copper sulphate. Annals of Botany ,2000 ,86 :1023 — 1032.

[12] Brajenovic N ,Tonkovic M. The influence of malic acid ,phosphate ion ,and urea on the mobility of metal ions. Journal of Liquid Chromatograph & Related Technologies ,2003 ,26 (12) :1969 — 1976.

[13] Passos F V ,Fleming H P ,Hassan H M ,*et al.* Effect of malic acid on the growth of kinetics of *Lactobacillus plantarum*. Appl. Microbiol. Biotechnol. ,2003 ,63 :207 — 211.

[14] Hu X S ,Wang S J. A review of studies on water stress and drought tolerance in tree species. Scientia Silvae Sinicae ,1998 ,34 (2) :77 — 88.

[15] Hu Z S ,Xu C Q ,Fu R S. Physiological response for *Castanea henryi* seedling under water stress and the action of 6-BA. Journal of Fujian Forestry College ,2000 ,20 (3) :1 — 4.

[16] Bragina T V ,Martinovich L I ,Rodionova N A ,*et al.* Ethylene-induced activation of xylanase in adventitious roots of maize as a response to the stress effect of root submersion. Applied Biochemistry and Microbiology ,2001 ,37 (6) :618 — 621.

[17] Gao Z X ,Zhou G M ,Huang C ,*et al.* Rapid determination of rudimental organic acids in root of *Taxodium ascendens* and *Taxodium distichum* by Ion-suppression RP-HPLC. Chin. J. Pharm. Anal. ,2005 ,25 (9) :1082 — 1085.

[18] Du R Q. Biostatistics (second edition). Beijing :Higher Education Press ,2003. 104 — 116.

[19] Simone O D ,Junk W J ,Schmidt W. Central Amazon floodplain forests : root adaptations to prolonged flooding. Russian Journal of Plant Physiology ,2003 ,50 (6) :848 — 855.

[20] Zhong Z C. Ecological study on evergreen broadleaved forest. Chongqing :Press of Southwest China Normal University ,1988. 53 — 89.

[21] Li R Z ,Zhong Z C. The biochemical adaptation of plants to the environment - and a review on "Introductioin to Ecological Biochemistry " by J. B.

Harborne. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 1982, 6 (2): 147 — 152.

[22] Pan R C, Wang X J, Li N H. *Plant physiology* (fifth edition). Beijing: Higher Education Press, 2004. 282 — 305.

[23] Gibberd M R, Gary J D, Cocks P S, *et al.* Waterlogging tolerance among a diverse range of *Trifolium* accessions is related to root porosity, lateral root formation and “areotropic rooting”. *Annals of Botany*, 2001, 88: 579 — 589.

[24] Li P, Zhao Z, Li Z B, *et al.* Advances on the interactional mechanism between root system and eco-enviroment. *Journal of Northwest Forestry University*, 2002, 17 (2): 26 — 32.

[25] Visser E J W, Voesenek L A C J, Vartapetian B B, *et al.* Flooding and plant growth. *Annals of Botany*, 2003, 91: 107 — 109.

[26] Kozlowski T T. Plant responses to soil flooding. *Biol. Sci.*, 1984, 34: 162 — 167.

[27] Armstrong W, Brandle R, Jackson M B. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl*, 1994, 43: 307 — 358.

[28] McLeod K W, Donovan L A, Stumpff N J, *et al.* Biomass, photosynthesis, and water use efficiency of woody swamp species subjected to flooding and elevated water temperature. *Tree Physiol.*, 1986, 2: 341 — 346.

[29] Megonigal P J, Day F P. Effects of flooding on root and shoot production of baldcypress in large experimental enclosures. *Ecology*, 1992, 73: 1182 — 1193.

参考文献：

[1] 刁承泰, 黄京鸿. 三峡水库水位涨落带土地资源的研究. *长江流域资源与环境*, 1999, 8 (1): 75 ~ 80.

[2] 张洪江, 高中琪, 解明曙, 等. 三峡库区多功能防护林体系构成与布局的思考. *长江流域资源与环境*, 2000, 9 (4): 479 ~ 486.

[3] 黄京鸿. 三峡水库水位涨落带的土地资源及其开发利用. *西南师范大学学报 (自然科学版)*, 1994, 19 (5): 528 ~ 533.

[4] 李昌晓, 钟章成, 刘芸. 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. *生态学报*, 2005, 25 (8): 1953 ~ 1959.

[7] 汪贵斌, 曹福亮. 不同土壤水分含量下落羽杉根、茎、叶营养水平的差异. *林业科学研究*, 2004, 17 (2): 213 ~ 219.

[14] 胡新生, 王世绩. 树木水分胁迫生理与耐旱性研究进展及展望. *林业科学*, 1998, 34 (2): 77 ~ 88.

[15] 胡哲森, 许长钦, 傅瑞树. 锥栗幼苗对水分胁迫的生理响应及 6-BA 的作用. *福建林学院学报*, 2000, 20 (3): 1 ~ 4.

[17] 高智席, 周光明, 黄成, 等. 离子抑制-反相高效液相快速测定池杉、落羽杉根系中有机酸. *药物分析杂志*, 2005, 25 (9): 1082 ~ 1085.

[18] 杜荣骞. *生物统计学 (第 2 版)*. 北京: 高等教育出版社, 2003. 104 ~ 116.

[20] 钟章成. *常绿阔叶林生态学研究*. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988. 53 ~ 89.

[21] 李瑞智, 钟章成. 植物对环境的生物化学适应——兼介绍哈鲍恩的《生态生物化学导论》. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1982, 6 (2): 147 ~ 152.

[22] 潘瑞炽, 王小菁, 李娘辉. *植物生理学 (第 5 版)*. 北京: 高等教育出版社, 2004. 282 ~ 305.

[24] 李鹏, 赵忠, 李占斌, 等. 植被根系与生态环境相互作用机制研究进展. *西北林学院学报*, 2002, 17 (2): 26 ~ 32.