

模拟淹水对池杉和栓皮栎光合生理生态过程的影响

衣英华¹, 樊大勇¹, 谢宗强^{1,*}, 陈芳清²

(1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化重点实验室, 北京 100093; 2. 三峡大学生态环境中心, 湖北宜昌 443002)

摘要: 池杉(*Taxodium ascendens*)和栓皮栎(*Quercus variabilis*)是我国亚热带河岸带和库塘消落区常见的植物,对于河岸带和库塘消落区的水土保持和水源涵养具有十分重要的作用。研究通过测定二者的最大净光合速率、光饱和曲线、二氧化碳饱和曲线、根/茎/叶的可溶性糖含量、叶片的比叶重(leaf mass per unit area, LMA)和根系活力等指标研究了模拟淹水(50d)对两年生栓皮栎和池杉树苗生理生态过程的影响。在淹水过程中,栓皮栎的最大净光合速率不断下降,到试验结束时淹水处理的最高净光合速率降低为对照的9%,而且处理与对照差异极显著;而在整个淹水过程中池杉则在处理和对照间没有显著差异。淹水胁迫下:(1)淹水导致栓皮栎表观量子效率(ϕ)不断下降,淹水第6天降为对照的59.9%左右($P < 0.001$),第26天降为对照的40.9%左右($P < 0.001$),而26d的淹水对池杉的光饱和曲线却影响不大;(2)淹水导致栓皮栎羧化效率(CE)的不断下降,在正常生长条件下栓皮栎的CE为 $(0.331 \pm 0.075) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$ 。淹水第10天栓皮栎的CE下降到对照的22.1%,淹水第30天降到对照的16.8%,且差异均显著($P < 0.001$)。淹水对池杉的二氧化碳饱和曲线没有造成显著影响;(3)淹水导致两个种的根/茎/叶可溶性糖含量呈现动态变化。50d的淹水导致栓皮栎叶片可溶性糖含量相比于对照略有上升,茎和根可溶性糖含量显著上升。而池杉根/茎/叶可溶性糖含量对照和处理之间差异不显著;(4)淹水导致栓皮栎的比叶重持续升高,池杉的与对照没有显著差异;(5)淹水导致栓皮栎的根系活力持续下降,池杉则开始时下降后又升高,这可能与池杉在淹水过程中产生了有利于吸收氧气的根,而栓皮栎没有产生不定根有关。以上实验结果说明相对池杉,栓皮栎应属于对淹水较敏感的树种。短期淹水(1~10d)导致栓皮栎光合速率下降的生理生态原因应该至少包括表观量子效率和羧化效率下降两个原因。而长期淹水条件下,叶片碳水化合物的积累(LMA升高)导致的负反馈效应也可能是光合速率下降的原因之一。

关键词: 池杉; 栓皮栎; 模拟淹水; 生理生态过程

文章编号:1000-0933(2008)12-6025-09 中图分类号:Q945 文献标识码:A

The effects of waterlogging on photosynthesis-related eco-physiological processes in the seedlings of *Quercus variabilis* and *Taxodium ascendens*

YI Ying-Hua¹, FAN Da-Yong¹, XIE Zong-Qiang^{1,*}, CHEN Fang-Qing²

1 Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 Center of Ecology and Environment of China Three Gorges University, Hubei Yichang 443002, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(12): 6025 ~ 6033.

Abstract: *Taxodium ascendens* and *Quercus variabilis* (Cork Oak) are very important species distributed in the subtropical riverside and drawdown area of reservoirs and ponds in China. In this study, to investigate the effects of waterlogging on the eco-physiological processes of these two species, the maximum net photosynthesis rate, apparent quantum yield (ϕ), apparent carboxylation efficiency (CE), content of soluble sugar of root/stem/leaf, Leaf Mass per unit Area (LMA) as well

基金项目:中国科学院西部行动计划资助项目(KZCX2-XB2-07);国家科技支撑计划课题资助项目(2006BAC10B01)

收稿日期:2007-07-18; 修订日期:2007-12-29

作者简介:衣英华(1980~),女,山东人,硕士生,从事植物生理生态学研究。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xie@ibcas.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by CAS Action-Plan for West Development (No. KZCX2-XB2-07); National Key Technology R & D Program of China (No. 2006BAC10B01)

Received date: 2007-07-18; **Accepted date:** 2007-12-29

Biography: YI Ying-Hua, Master candidate, mainly engaged in plant eco-physiology

as the root activity of these two species under waterlogging conditions were measured. Waterlogging caused a persistent decrease of maximum photosynthetic rate of Cork Oak (on the 50th day of waterlogging, the value was only 9% of control). In contrast, there was no significant difference of maximum photosynthetic rate between waterlogged and control seedlings of *Taxodium ascendens*. It was shown that: (1) the ϕ of Cork Oak was decreased by waterlogging (6 days of waterlogging decreased ϕ to 59.9% of control, 26 days of waterlogging decreased ϕ to 40.9%), while waterlogging caused no significant change of ϕ of *Taxodium ascendens*; (2) under normal conditions, the CE of Cork Oak was approximately $(0.331 \pm 0.075) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$, waterlogging induced a persistent decrease of CE (10 days of waterlogging decreased CE to 22.1% of control, 30 days decreased to 16.8%), while waterlogging caused no significant changes in the CE of *Taxodium ascendens*; (3) the soluble sugar content of the root/stem/leaf of both species also showed kinetic responses under waterlogging stress. At the beginning of waterlogging (10th day), the soluble sugar content of the leaf and root of Cork Oak was less than the control; afterwards, it was higher than the control. Comparably, the soluble sugar content of stem of Cork Oak was higher than control during the period of treatment. As for *Taxodium ascendens*, the soluble sugar content of root/stem/leaf was not significantly different between waterlogging and control; (4) The LMA of waterlogged Cork Oak was higher than control, while there was no difference between control and treatment of *Taxodium ascendens*; (5) compared with control, the root activity of the waterlogged Cork Oak decreased persistently. While at early stage of waterlogging, the root activity of *Taxodium ascendens* was reduced to some degree; afterwards, it was higher than control, which might be due to the emergence of adventitious roots. The results above indicate that Cork Oak was more sensitive to waterlogging than *Taxodium ascendens*. This study indicates the underlying mechanisms contributing to the decreased photosynthesis rate of Cork Oak at the early stage of waterlogging, include the decreased apparent quantum yield and decreased apparent carboxylation efficiency. In addition, the feed-back effect of accumulated carbohydrates in leaves on the photosynthesis rate of Cork Oak may occur during long-term waterlogging.

Key Words: *Taxodium ascendens*; *Quercus variabilis*; simulated waterlogging; eco-physiological process

在河岸带和消落区,每年都可能发生的淹水事件会对在此区域分布的树种产生淹水胁迫。淹水胁迫会导致植物根系氧气缺乏^[1,2]。对不耐淹的树种来说,无氧的环境抑制了根的有氧呼吸并且导致根活力降低^[3],淹水导致植物体内的抗氧化酶活性、激素水平、和可溶性物质含量的改变^[4~7]。淹水同时也导致叶绿素的降解、膜的渗透性增加、气孔的关闭,光合速率的降低和叶片的衰老凋落^[3,8,9]。耐淹植物通过形态(如形成肥大的皮孔,不定根的形成)和相应的生理适应机制(如代谢途径转为无氧酵解途径,激素关系的改变等等)来适应每年都可能发生的淹水胁迫。

淹水胁迫下植物的光合速率通常会短时间(耐淹植物)或者长期(不耐淹植物)下降,光合下降的主要原因可能是气孔导度下降、光化学量子效率下降、表观量子效率下降、表观羧化效率下降、库尺寸减少等因素导致的^[10]。有研究者认为长期淹水导致不耐淹植物总体库大小的下降,库量减少导致叶片水平碳水化合物积累(表现为比叶重 LMA 的增加)对光合速率形成了负反馈导致光合速率的下降^[11]。与此相反,也有研究认为不耐淹植物的 LMA 不变^[12],因此有关淹水对 LMA 的影响还没有定论。有意思的是淹水对根碳水化合物分配的影响到目前也有矛盾的报道。对于一种不耐淹的牧草 Alfafa,淹水导致根可溶性糖浓度积累比对照高数倍说明不耐淹的根利用同化物的能力要远远低于对它的提供能力^[13,14],而有报道却认为不耐淹种根的可溶性糖含量要低于对照,并认为对根的供应能力要低于利用能力^[15,16]。

池杉(*Taxodium ascendens*)和栓皮栎(*Quercus variabilis*)是我国亚热带河岸带和库塘消落区常见的植物,对于河岸带和库塘消落区的水土保持和水源涵养具有十分重要的作用。每年的7~9月份这两种植物都有可能受到淹水的影响,当然前者受到淹水的概率要大于后者。这是因为这两种植物在河岸带和消落区的分布规律并不一样的,池杉分布在较低海拔,一年四季经常浸泡在水中,而栓皮栎却经常位于较高海拔处,较少受到

淹水的胁迫。初步的模拟淹水实验表明栓皮栎属于对淹水敏感树种^[17]。目前国内对池杉的研究主要集中于优树选择技术^[18]及间歇性淹水对其管胞形态、纤维角的影响^[19,20]等;对栓皮栎的研究主要集中于在干旱胁迫下对其生理特性和生长的影响^[21]及叶片水分关系和保护酶活性的响应^[22],对二者在淹水胁迫下其表观量子效率(ϕ)和羧化效率(CE)的变化情况及其生理生态的响应还未见报道。

以池杉和栓皮栎幼苗为研究材料,模拟了7~9月份50d的淹水过程,研究淹水对这两种植物的光合速率、可溶性糖、根系活力和比叶重的影响,主要目的是①长期淹水情况下耐淹水的池杉和不耐淹水的栓皮栎的光合生理生态过程发生了怎样的变化?②淹水对耐淹种(池杉)和不耐淹种(栓皮栎)的比叶重、可溶性糖含量和根系活力有何影响?③阐明池杉和栓皮栎对淹水环境的响应状况,为三峡库区消落带植被构建的植物物种选择提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2年生的池杉幼树苗来自湖北省潜江县林业局,平均苗高90cm;2年生的栓皮栎幼树苗在实验地(湖北省三峡大学)播种培育,平均苗高45cm。实验地位于湖北宜昌三峡大学(距离三峡大坝30km)。宜昌近40a的月平均温度和降水由图1可看出。每株树苗用三峡地区河岸带常见的黄棕壤栽种于26cm×20cm的塑料盆中,于2005年7月在试验地挑选大小和长势都基本相同的两种植物各40株进行试验,其中20株作对照,另20株进行淹水处理。对照组每天浇水;处理组放于140L的塑料水箱内,每个水箱放5盆,保持水面离全淹在水中的土壤表层8cm左右,每天加水隔天换水。淹水处理时间为50d,从2005年7月至9月,基本与该地区每年夏季多雨期持续时间相同。

1.2 最大净光合速率、光饱和曲线和二氧化碳饱和曲线的测定

选择晴天9:00~11:00自然光照在1000到1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时,在淹水第0、10、24、50天对两种植物在淹水和对照下的光合作用用Li-6400(Licor, USA)光合仪的2cm×3cm标准透明叶室进行测定。测定叶片为从顶部数第4~7片完全展开叶,叶室空气温度测定控制在25~30℃,叶室空气湿度控制在40%~60%。在测定光合作用时叶面积没有达到标准叶室的用Li-3000A(Licor, USA)叶面积仪进行测定,并对数据进行重算。

光饱和曲线的测定,在淹水第6、26天对栓皮栎及在淹水第26天对池杉在淹水和对照下的光饱和曲线进行测定。采用开放式气路,空气流速为500 $\mu\text{mol s}^{-1}$,用CO₂气源供给CO₂气体,浓度设定在380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 。用6400-02 LED红蓝光源,测定时光强由强到弱,测定时每一光强下停留200s。叶室空气温度测定控制在25~30℃,叶室空气湿度控制在40%~60%。表观量子效率根据Farquhar生物化学模型计算^[23,25]。

在淹水第10、30天对两种植物在淹水和对照下的二氧化碳饱和曲线进行测定。光合作用对CO₂的响应(Pn-Ci曲线)采用Li-6400光合作用系统的可调CO₂供气系统制作完成,设定光强为1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,设定一系列叶室CO₂浓度梯度。叶室空气温度测定控制在25~30℃,叶室空气湿度控制在40%~60%。在测定过程中,每个CO₂浓度下稳定200s后开始采集数据。羧化效率(CE)用低浓度下直线回归斜率计算取得。

1.3 可溶性糖的测定

采用蒽酮比色法,在0、10、24、50d称取剪碎混匀的干样粉末(根、茎、叶)50mg左右,放入大试管中,加

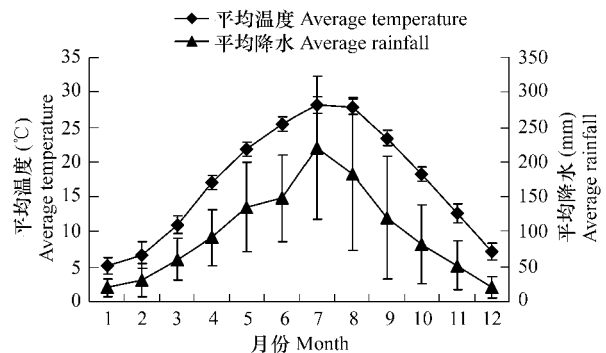


图1 中国湖北省宜昌市1960至1999年的月平均气温和降雨量(来源于中国气象局)

Fig. 1 The monthly average temperature and rainfall of Yichang city, Hubei Province, China, from 1960 – 1999, according to the metrological data from Chinese Metrological Bureau. (Bar = sd.) (data from China Meteorological Administration)

入 15 ml 蒸馏水,在沸水浴中煮沸 20 min,取出冷却,过滤入 100 mL 容量瓶中,用蒸馏水冲洗残渣数次,定容至刻度。取待测样品提取液 1.0 ml,加蒽酮试剂 5 ml,将各管快速摇动混匀后,在沸水浴中煮 10 min,取出冷却,在 620 nm 波长下,用空白调零测定光密度,并进行相关计算。重复 3 次。^[24]

1.4 比叶重和根系活力的测定

(1)比叶重的测定 在 0、10、24、50d 取从顶端开始的 4 至 7 片完全展开的叶片用 Li-3000A(Licor, USA) 叶面积仪进行测定叶面积,然后放入 80℃ 的烘箱内至叶的重量不再发生变化后,称其干叶重,然后计算比叶重。重复 3 至 5 次。

(2)根系活力的测定 采用 TTC 法,在 0、10、24、50d 称取根尖样品 0.5 g,放入小烧杯中,加入 0.4% TTC 溶液和磷酸缓冲液(pH7.0)各 5 ml,使根充分浸没在溶液内,在 37℃ 下暗保温 1~3 h,此后立即加入 1 mol/L 硫酸 2 ml,以停止反应。(与此同时做一空白实验,先加硫酸,再加根样品,37℃ 下暗保温后不加硫酸,其溶液浓度、操作步骤同上)。把根取出,用滤纸吸干水分,放入研钵中,加乙酸乙酯 3~4 ml,充分研磨,以提出 TTF。把红色提取液移入刻度试管,并用少量乙酸乙酯把残渣洗涤 2~3 次,皆移入刻度试管,最后加乙酸乙酯使总量为 10 ml,用分光光度计在波长 485 nm 下比色,以空白试验作参比测出吸光度,查标准曲线,即可求出 TTC 还原量($\text{mgTTC root g}^{-1}\text{h}^{-1}$)。^[26]

1.5 数据的整理与分析

利用 Excel 整理数据,SPSS10.0 进行方差分析。

2 结果

2.1 淹水胁迫对两种植物光合作用的影响

从图 2 可以看出,淹水导致栓皮栎的最大净光合速率不断下降,淹水第 10 天时处理的光合速率就降到对照的 27% 左右,到淹水第 50 天时淹水处理的最大净光合速率仅为 $0.856\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,是对照的 9% 左右。整个试验过程中,栓皮栎的处理与对照的差异均为极显著($P < 0.0001$)。与此相反,而池杉则在整个处理过程中对照和处理间($P = 0.393$)没有显著的差异,到淹水 24d 后淹水处理的最大净光合速率反而比对照略高。

图 3 是淹水第 6 天和第 26 天时栓皮栎的光饱和曲线以及淹水第 26 天时池杉的光饱和曲线。淹水第 6 天和第 26 天栓皮栎的对照之间差异不大,淹水导致栓皮栎的光饱和曲线发生很大变化。低光下的线性段斜率称为表观量子效率(ϕ),反映了光合机构利用光能的表观效率。淹水导致表观量子效率的不断下降,对照为

0.0369 ± 0.006 ,淹水第 6 天降为对照的 59.9% 左右($P < 0.001$),第 26 天降为对照的 40.9% 左右($P < 0.001$)。而 26d 的淹水对池杉的光饱和曲线却影响不大,表观量子效率对照为 0.0458 ± 0.007 ,淹水处理的为 0.0425 ± 0.004 ,差异不显著($P = 0.423$)。

图 4 是淹水第 10 天和第 30 天时栓皮栎的二氧化碳饱和曲线以及淹水第 10 天和第 30 天时池杉的二氧化碳饱和曲线。由图 4 可见,淹水导致栓皮栎的二氧化碳饱和曲线发生很大变化。在环境 CO_2 低分压($P_i < 19.9\text{Pa}$)条件下,胞间 CO_2 分压的提高与植物光合速率的上升呈线性关系,这时的直线斜率为羧化效率(CE),CE 反映了 Rubisco 酶羧化活性的大小。淹水导致栓皮栎 CE 的不断下降,在正常生长条件下栓皮栎的 CE 为 $(0.331 \pm 0.075)\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}\text{Pa}^{-1}$ 。淹水第 10 天栓皮栎的 CE 下降到对照的 22.1%,淹水第 30 天降到对照的 16.8%,且差异均显著($P < 0.001$)。淹水第 10 天及 30 天时对池杉的二氧化碳饱和曲线没有造成影响。

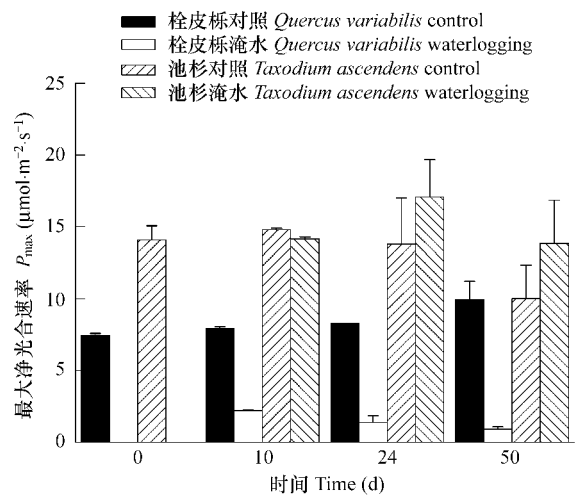


图 2 淹水胁迫对两种植物最大净光合速率的影响(mean $\pm$ SE)

Fig. 2 Effect of waterlogging on maximum photosynthesis rate in seedlings of *Quercus variabilis* and *Taxodium ascendens* (mean $\pm$ SE)

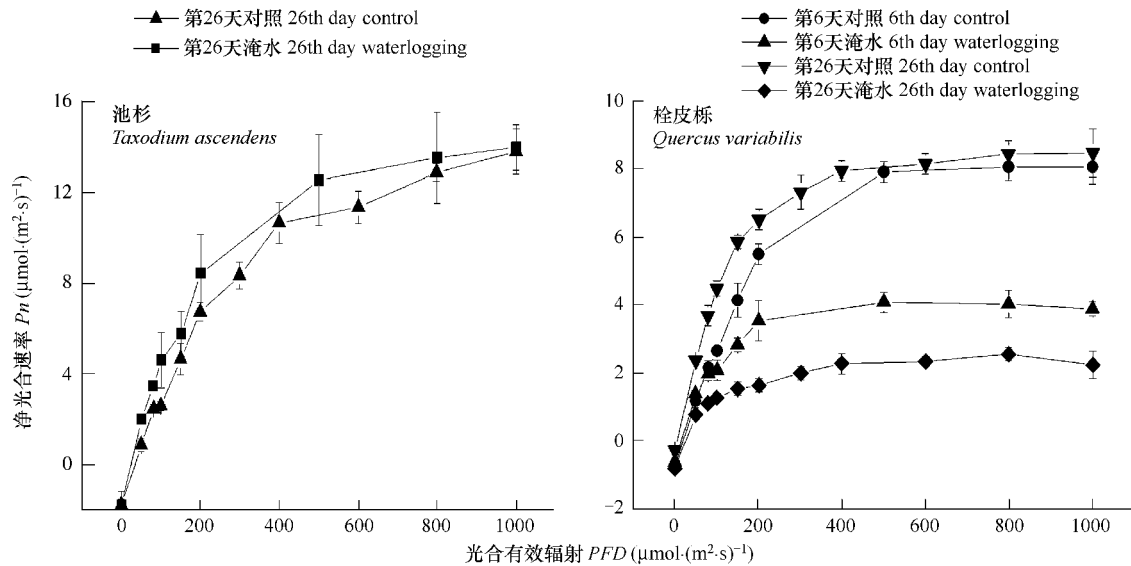


图3 淹水胁迫对两种植物光饱和曲线的影响(mean ± SD)

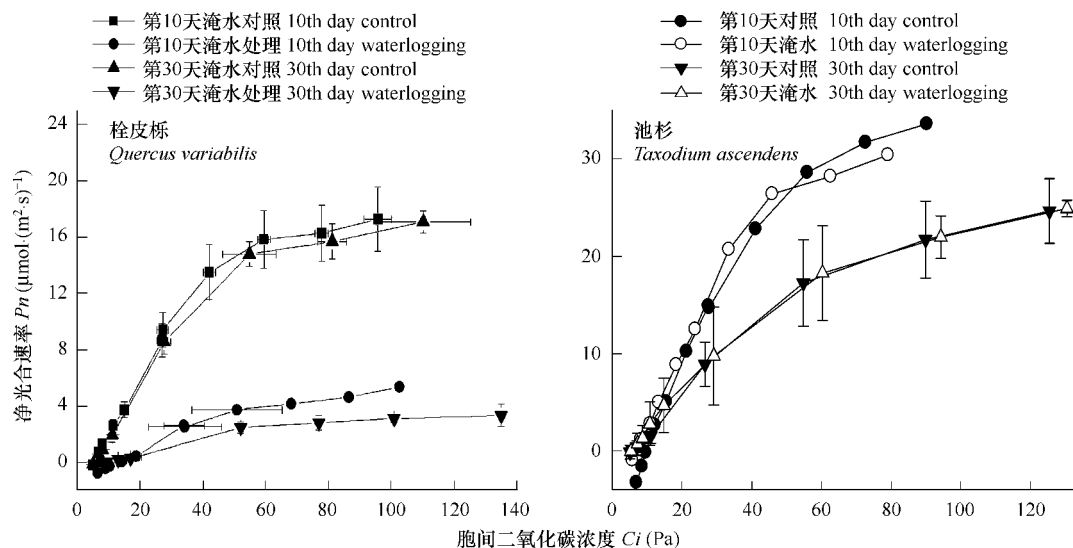
Fig. 3 Effect of waterlogging on PFD vs. photosynthesis rate curve in seedlings of *Quercus variabilis* and *Taxodium ascendens* (mean ± SD)

图4 淹水胁迫对两种植物二氧化碳饱和曲线的影响(mean ± SD)

Fig. 4 Effect of waterlogging on C_i vs. photosynthesis rate curve in seedlings of *Quercus variabilis* and *Taxodium ascendens* (mean ± SD)

淹水第10天时对照CE为 $0.487 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$,而淹水为 $0.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$;淹水30天时对照CE为 $(0.383 \pm 0.035) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$,而淹水为 $(0.398 \pm 0.018) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$,且差异不显著($P=0.164$)。

2.3 淹水胁迫对两种植物可溶性糖的影响

从图5可见,栓皮栎和池杉在没有进行淹水处理时可溶性糖含量都具有叶>根>茎的规律,淹水对两种植物体内各器官可溶性糖含量造成了不同的影响。

淹水后栓皮栎叶片可溶性糖含量相比于对照先略下降后上升,到淹水第50天时,淹水处理的栓皮栎叶片可溶性糖含量为12.2%左右,略高于对照3%,但差异显著($p<0.001$)。而池杉叶片可溶性糖含量对照和处理之间差异并不显著($p=0.674$)。淹水后栓皮栎茎可溶性糖含量相比于对照显著上升,到淹水第50天时处理的茎可溶性糖含量为10.2%,是对照的1.50倍($p<0.001$),而池杉对照与处理间差异并不显著($p=0.776$)。淹水后栓皮栎根可溶性糖相对含量先略下降后上升,到淹水第50天时处理的根可溶性糖含量为21.1%,是

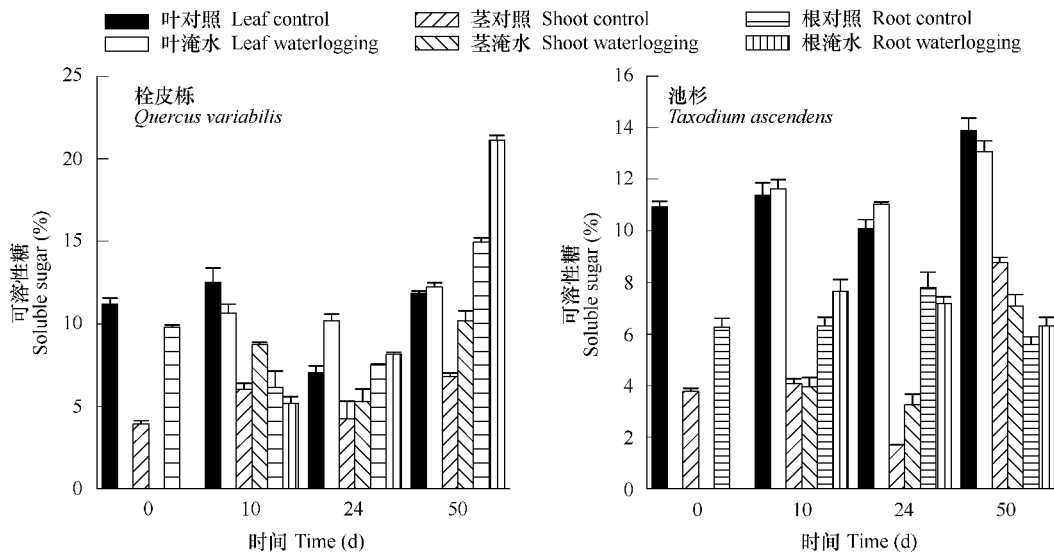


图5 淹水胁迫对两种植物可溶性糖含量的影响 (mean $\pm$ SE)

Fig. 5 Effect of waterlogging on soluble sugar in seedlings of *Quercus variabilis* and *Taxodium ascendens* (mean $\pm$ SE)

对照的 1.41 倍 ($p < 0.001$), 而池杉对照与处理间差异不显著 ($p = 0.156$)。

2.4 淹水胁迫对两种植物比叶重和根系活力的影响

淹水初期栓皮栎的比叶重 (LMA) 处理和对照之间差异不显著。长期淹水后, 栓皮栎的 LMA 高于对照且差异显著, 如淹水第 50 天后, 栓皮栎叶片的比叶重为 1.176 g/cm^2 , 是对照的 134.2% ($P < 0.001$)。而池杉叶片 LMA 略有上升但差异不显著 ($p = 0.722$), 淹水第 50 天池杉叶片的比叶重为 1.228 g/cm^2 , 而对照为 1.152 g/cm^2 。就两个树种相比较, 池杉叶片的 LMA 要高于栓皮栎。

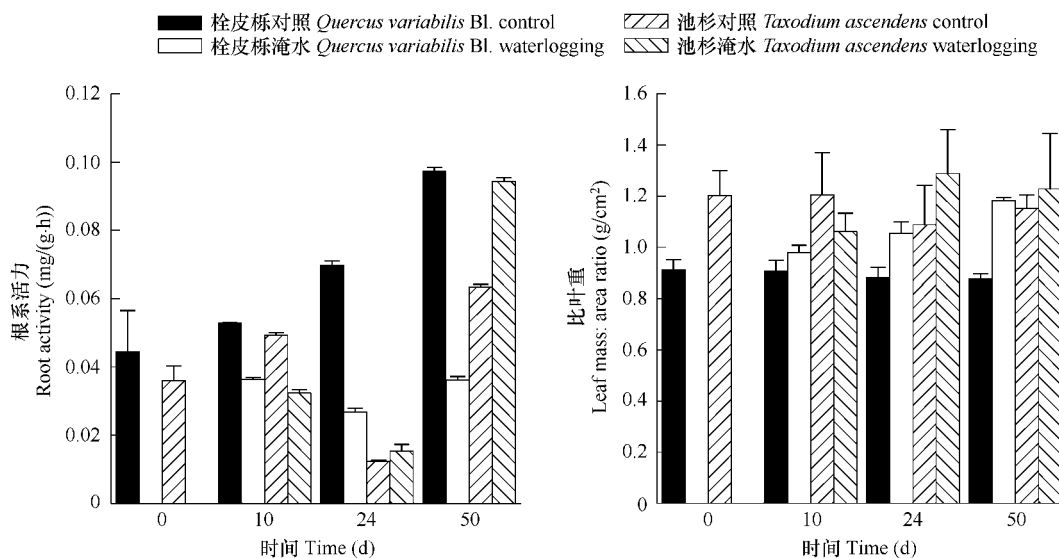


图6 淹水胁迫对两种植物比叶重和根系活力的影响 (mean $\pm$ SE)

Fig. 6 Effect of waterlogging on root activity and LMA in seedlings of *Quercus variabilis* and *Taxodium ascendens* (mean $\pm$ SE)

随淹水时间的增加, 栓皮栎根系活力不断下降, 到淹水 50d 时, 栓皮栎根系活力为 $(0.0362 \pm 0.0017) \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, 仅为对照的 37.2% ($p < 0.001$)。而池杉根系活力则在淹水后第 10 天时略有下降随后逐渐升高, 到淹水 50 天后处理的根系活力为 $(0.0943 \pm 0.0019) \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, 是对照的 148.8% ($p < 0.001$)。

3 讨论

3.1 不耐淹种栓皮栎短期淹水处理导致的光合速率迅速下降与羧化效率下降和表观量子效率下降相关

淹水导致栓皮栎最大净光合速率的不断下降,而对池杉的最大净光合速率却没有显著影响,Pazeshki^[27]认为不耐淹的树种光合生理生态特点之一是在淹水胁迫时最大净光合速率通常会急剧下降且在整个淹水过程中不会恢复,由此可以认为栓皮栎属于对淹水敏感的树种,而池杉属于耐淹树种。

表观量子效率(ϕ)代表了光合效率,反映了叶片对光能的利用情况。羧化效率(CE)是羧化酶羧化能力的外在直观表现,反映叶片对胞间 CO_2 的同化状况^[28]。图 3、图 4 显示,在淹水试验期间,池杉叶片的 ϕ 和 CE 变化不大,但栓皮栎叶片的 ϕ 和 CE 随试验进程的延长而降低,说明淹水胁迫影响其光能利用和同化能力。很多文献报道淹水降低了木本植物的 ϕ 和 CE 的值^[28~30]。

淹水导致不耐淹水的树种最大净光合速率的降低有多种生理生态原因,Kozloski^[10]认为短期淹水(如 1 ~ 10d 内)的光合速率迅速下降与气孔导度的迅速下降关系紧密,而中期到长期淹水导致光合速率下降的原因则包括了羧化效率下降、表观量子效率下降、叶绿素的降解和光合产物叶片水平积累等光合生理生态过程。研究表明短期淹水(1 ~ 10d 内)导致光合速率下降的光合生理生态原因不仅包括气孔导度的下降^[17],也包括了羧化效率的下降、表观量子效率的下降(如淹水第 6 天表观量子效率即降为对照的 59.9% 左右($P < 0.001$))过程,而且二者在淹水过程中并没有恢复的迹象。

3.2 不耐淹种栓皮栎长期淹水处理比叶重(LMA)上升的生理原因分析

与 Kozloski^[10]的观点一致,长期淹水导致不耐淹种栓皮栎光合速率下降的光合生理生态原因除了气孔导度、羧化效率、表观量子效率下降的原因外,还至少包括了叶绿素的降解^[17]和光合产物叶片水平积累导致的对光合速率的负反馈机制两个原因。长期淹水导致不耐淹种栓皮栎 LMA 和单位叶片面积的可溶性糖含量的后期上升暗示同化物运转受抑(图 5,图 6)。LMA 上升的可能原因之一是叶片内碳水化合物的积累,而这种积累可能是库的容量减少导致的^[11,31,32],库量减少主要是根生长量的锐减^[10]。叶片水平碳水化合物的积累以负反馈的形式使得净光合速率降低^[11]。相对来说,池杉 LMA 和单位叶片水平的可溶性糖含量变化不大,这是源库平衡的体现。可能池杉在淹水后产生了有利于根进行有氧呼吸的气生根(大概在淹水后数天开始出现,试验观察),从而使根生长基本不受抑制,进而保证了库源的平衡关系。对于栓皮栎而言,在淹水初期叶片 LMA 不变而可溶性糖含量却略有下降,可能原因是构成 LMA 的其它组分含量上升所致。

长期淹水条件下,不耐淹的栓皮栎根的可溶性糖含量高于对照,而耐淹的池杉根的可溶性糖含量处理与对照之间却差异不显著。这个结果与 Barta^[13]和 Castonguay^[14]的结果相似,说明了栓皮栎根的活力下降的程度应该高于向其输送代谢底物能力的下降程度。Barta^[13],Castonguay^[14]以及本研究的结果与 Barclay^[15]和 Islam^[16]的结果相反,可能说明淹水胁迫导致根的活力下降的程度和筛管运输能力(输送代谢底物能力)下降程度不同树种(对淹水敏感的树种)是不同的,有的树种筛管运输能力(输送代谢底物能力)下降的程度要大一些,有的树种根的活力下降的程度要大一些。

Schmull 和 Thomas^[12]的相反报道耐淹水的 LMA 上升而不耐淹水的保持不变,产生的可能原因之一是其试验设计中间出现了一个月的干旱恢复期,这导致受试植物的生理状态与长期淹水处理是不一样的。实验结果部分支持 Poot 和 Lambers^[11]的结论,还需要进一步研究淹水恢复期耐淹种和非耐淹种 LMA 的动态变化才能清楚知道产生矛盾结果的原因。

3.3 两种植物淹水处理导致的根系活力变化与不定根产生之间的关系

栓皮栎的根系活力随淹水天数的增加而下降,而池杉的先下降后上升,这与池杉在实验过程中产生了不定根相关(大概在淹水后数天开始出现,试验观察)。由于氧气供应情况的改善,淹水处理的池杉根系活力逐渐得到恢复,并且到后期相对于对照处理的根系活力要高。这种更高活力的根系表明池杉根系代谢旺盛,获利增大,吸收和转化物质能力增强^[10,33]。池杉根系活力的提高可能与其需要更多能量来清除淹水条件下缺氧诱导产生的有毒化学物质相关。而栓皮栎根系活力的下降与其有氧呼吸受到抑制、无氧糖酵解底物的逐渐

减少有关^[10,33]。

3.4 对淹水敏感的树种仅能分布在河岸带和消落区海拔较高处的其他生理生态原因

尽管从光合生理生态参数来看栓皮栎属于对淹水敏感的树种,但淹水 50d 并没有导致栓皮栎的死亡,这与某些研究的结果类似。如 Gravatt 和 Kirby^[32]研究表明,尽管 *Quercus alba* 通常被认为属于对淹水敏感的树种,32d 淹水导致其最大净光合速率、气孔导度极大程度的下降,但并没有导致其死亡。因此,有研究者认为对淹水敏感的树种仅能分布在河岸带和消落区海拔较高处可能存在其他生理生态原因。其中一个可能性是当季节性洪水过后植物(尤其是根较浅的幼苗幼树)可能要面对土壤透气性恢复带来的生理干旱胁迫^[34],这种生理干旱胁迫可能对淹水敏感的树种生理生态活动造成极大伤害并成为主要限制因子。由此可见,进一步研究淹水过后对栓皮栎生理生态过程的影响无疑具有十分重要的理论意义。

References:

- [1] Kozłowski T T. Extent, causes, and impacts of flooding, in: Kozłowski T T ed. *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, New York, NY. 1984. 1—5.
- [2] Jackson M B. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Annual Review of Plant Physiology*, 1985, 36: 145—174.
- [3] Lin K H R, Weng C C, Lo H F, *et al.* Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions. *Plant Science*, 2004, 167: 355—365.
- [4] Else M A, Hall K C, Arnold G M, *et al.* Export of abscisic acid, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, phosphate, and nitrate from roots to shoots of flooded tomato plants. *Plant Physiology*, 1995, 107: 377—384.
- [5] Jackson M B, Davies W J, Else M A. Pressure-flow relationships. *Annals of Botany*, 1996, 77: 17—24.
- [6] Rodriguez-Rosales M P, Kerkeb L, Bueno P, *et al.* Changes induced by NaCl in lipid content and composition, lipoxygenase, plasma membrane H⁺-ATPase and antioxidant enzyme activities of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) calli. *Plant Science*, 1999, 143: 143—150.
- [7] Grichko V P, Glick B R. Ethylene and flooding stress in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2001, 39: 1—9.
- [8] Schwanz P, Picon C, Vivin P, *et al.* Responses of antioxidative systems to drought stress in pendunculate oak and maritime pine as modulated by elevated CO₂. *Plant Physiology*, 1996, 110: 393—402.
- [9] Carvalho L C, Amancio S. Antioxidant defence system in plantlets transferred from *in vitro* to *ex vitro*: effects of increasing light intensity and CO₂ concentration. *Plant Science*, 2002, 162: 33—40.
- [10] Kozłowski T T. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology*, 1997, Monograph No. 1: 1—29.
- [11] Poot P, Lambers H. Growth responses to waterlogging and drainage of woody *Hakea* (Proteaceae) seedlings, originating from contrasting habitats in south-western Australia. *Plant and Soil*, 2003, 253: 57—70.
- [12] Schmitt M, Thomas F M. Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* [Matt.] Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging. *Plant and Soil*, 2000, 225: 227—242.
- [13] Barta A L. Supply and partitioning of assimilates to roots of *Medicago sativa* L. and *Lotus corniculatus* L. under anoxia. *Plant Cell and Environment*, 1987, 10: 151—156.
- [14] Castonguay Y, Nadeau P, Simard R R. Effects of flooding on carbohydrate and ABA levels in roots and shoots of alfalfa. *Plant Cell and Environment*, 1993, 16: 695—702.
- [15] Barclay A M, Crawford R M M. The effect of anaerobiosis on carbohydrate levels in storage tissues of wetland plants. *Annals of Botany*, 1983, 51: 255—259.
- [16] Islam M A, Macdonald S E. Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. *Trees*, 2004, 18: 35—42.
- [17] Yi Y H, Fan D Y, Xie Z Q, *et al.* The effects of waterlogging on the gas exchange, chlorophyll fluorescence and water potential of *Quercus variabilis* and *Pterocarya stanoptera*. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30: 960—968.
- [18] Shu D L, Huang C Q, Zeng L Z, *et al.* Study on selection of high-quality strains of flood-tolerant *Taxodium ascendens* in drawdown area of reservoirs and ponds. *Hunan Forestry Science & Technology*, 2003, 30: 23—25.
- [19] Tao R Z. A study on the effect of intermittent flood upon the tracheid formation and microfibrillar angle of *Taxodium ascendens*. *Journal of Nanjing Forestry University*, 1998, 22: 63—65.
- [20] Tao R Z, Fei B H. Study on effect of intermittent flood upon the tracheid features and microfibrillar angles of juvenile wood and mature wood of *Taxodium ascendens*. *Journal of Sichuan Agricultural University. China Wood Research*, 1998, 16(1): 134—139.

- [21] Xie H C, Zhu X C. The effect of water stress on the photosynthetic characteristics and growth yield of oriental oak seedlings. *Shandong Forestry Science and Technology*, 2004, 2: 6—7.
- [22] Zhan W H, Duan B L, Zhou J Y, *et al.* Water relations and activity of cell defense enzymes to water stress in seedling leaves of different provenances of *Quercus variabilis*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28: 483—490.
- [23] Farquhar G D, Caemmerer S von, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 1980, 149: 78—90.
- [24] Zhang Z A, Zhang M S, Wei R H. Guidance of plant physiological experiment. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2004.
- [25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317—345.
- [26] Li H S. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment. Beijing: China Higher Education Press, 2000. 134—170, 258—261.
- [27] Pezeshki S R, Pardue J H, DeLaune R D. The influence of soil oxygen deficiency on alcohol dehydrogenase activity, root porosity, ethylene production, and photosynthesis in *Spartina patens*. *Environmental and Experimental Botany*, 1993, 33: 565—573.
- [28] Davies F S, Flore J A. Short-Term Flooding Effects on Gas Exchange and Quantum Yield of Rabbiteye Blueberry (*Vaccinium ashei* Reade), *Plant Physiology*, 1986, 81: 289—292.
- [29] Gardiner E S, Krauss K W. Photosynthetic light response of flooded cherrybark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes. *Tree Physiology*, 2001, 21: 1103—1111.
- [30] Fernandez M D. Changes in photosynthesis and fluorescence in response to flooding in emerged and submerged leaves of *Pouteria orinocoensis*. *Photosynthetica*, 2006, 44: 32—38.
- [31] Topa M A, Cheeseman J M. Effects of hypoxia and low P supply on relative growth, carbon dioxide exchange rates and carbon partitioning in *Pinus serotina* seedlings. *Physiologia Plantarum*, 1992, 86: 136—144.
- [32] Gravatt D A, Kirby C J. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiology*, 1998, 18: 411—417.
- [33] Liu H S, Meng F T, Yang Q H, *et al.* Effect of waterlogging on the growth and anti-oxidative enzyme activity of sesame root system. *Plant Physiology Communications*, 2005, 41: 45—47.
- [34] Crawford R M M, Walton J C, Wollenweber-Ratzer B. Similarities between post-ischaemic injury to animal tissues and post-anoxic injury in plants. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 1994, 102B: 325—332.

参考文献:

- [17] 衣英华,樊大勇,谢宗强,等.模拟淹水对枫杨和栓皮栎气体交换、叶绿素荧光和水势的影响. *植物生态学报*, 2006, 30(6): 960~968.
- [18] 舒东蓓,黄程前,曾玲珍,等.库塘消落区耐水浸型池杉优树选择技术研究. *湖南林业科技*, 2003, 30(2): 23~25.
- [19] 陶仁中.间歇性淹水对池杉木材管胞形态、纤丝角的影响. *南京林业大学学报*, 1998, 22(2): 63~65.
- [20] 陶仁中,费本华.间歇性淹水对池杉幼龄材与成熟材管胞形态、纤丝角影响的研究. *四川农业大学学报.木材研究专辑*, 1998, 16(1): 134~139.
- [21] 谢会成,朱西存.水分胁迫对栓皮栎幼苗生理特性及生长的影响. *山东林业科技*, 2004, 2: 6~7.
- [22] 张文辉,段宝利,周建云,等.不同种源栓皮栎幼苗叶片水分关系和保护酶活性对干旱胁迫的响应. *植物生态学报*, 2004, 28(4): 483~490.
- [24] 张治安,张美善,蔚荣海.植物生理学实验指导.北京:中国农业科学技术出版社,2004.
- [25] 李合生.植物生理生化实验原理和技术.北京:高等教育出版社,2001. 134~170, 258~261.
- [33] 刘华山,孟凡庭,杨青华,等.土壤渍涝对芝麻根系生长及抗氧化酶活性的影响. *植物生理学通讯*, 2005, 41(1): 45~47.