

DOI: 10.5846/stxb201911062333

尧晓晨,曹昫,郑国砥,李泉,李梦涵,汤思文,许令明.灰化苔草对不同水位环境的生理适应性.生态学报,2020,40(13):4628-4640.

Yao X C, Cao Y, Zheng G D, Li X, Li M H, Tang S W, Xu L M. The physiological adaptability of *Carex cinerascens* to different water level environments. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(13): 4628-4640.

灰化苔草对不同水位环境的生理适应性

尧晓晨^{1,2}, 曹 昫^{1,3,*}, 郑国砥², 李 泉¹, 李梦涵¹, 汤思文¹, 许令明¹

1 江西师范大学地理与环境学院, 南昌 330022

2 中国科学院地理科学与资源研究所环境修复中心, 北京 100101

3 江西师范大学鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室, 南昌 330022

摘要:水位是影响湿地植物生长发育和繁殖的重要因素,为明确不同水位环境对灰化苔草(*Carex cinerascens*)生理特性的影响,采用室内盆栽法,设置上升、下降与稳定3种水环境类型,各设置8 cm(0.2 cm/d)、16 cm(0.4 cm/d)、24 cm(0.6 cm/d)、32 cm(0.8 cm/d)、40 cm(1.0 cm/d)、48 cm(1.2 cm/d)、56 cm(1.4 cm/d)7个试验处理,以0 cm水位为对照,试验时间持续40 d。分析了不同水位条件下灰化苔草抗氧化酶活性、渗透调节物质含量、丙二醛含量和超氧阴离子产生速率等指标。研究结果表明:1)稳定水位中,8、16 cm淹水深度下,超氧阴离子产生速率、渗透调节物质含量和抗氧化酶活性与对照组之间差异显著。48、56 cm的淹水条件下,抗氧化酶活性与渗透调节物质先增后减、丙二醛与超氧阴离子产生速率持续增加;2)水位上升条件下,在0.2、0.4 cm/d变化强度下,20—30 d后丙二醛含量与超氧阴离子产生速率无显著变化。1.0 cm/d为灰化苔草生理调节耐受极限,当变化强度大于1.0 cm/d时,各生理指标与变化强度小于1.0 cm/d变化明显异常;3)水位下降条件下,受初始水位高度的影响。丙二醛含量在1.2、1.4 cm/d变化强度下呈现高-低-高的变化趋势,其余试验指标表现为先升后降的变化趋势,并且随着变化强度的增加、各生理指标变化的差异越来越大、由升高转向降低的时间节点不断延后。可见,淹水环境会破坏灰化苔草细胞内环境的稳态,相比稳定水位,灰化苔草的抗氧化与渗透调节系统能够更快的适应水位变化环境,并且短时间、低强度的水位变化一定程度能促进灰化苔草的生理代谢。

关键词:灰化苔草;水位变化;生理特性;逆境胁迫

The physiological adaptability of *Carex cinerascens* to different water level environments

YAO Xiaochen^{1,2}, CAO Yun^{1,3,*}, ZHENG Guodi², LI Xiao¹, LI Menghan¹, TANG Siwen¹, XU Lingming¹

1 School of Geography and Environment, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China

2 Center for Environmental Remediation, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

3 Key Laboratory of Poyang Lake Wetland and Watershed Research, Ministry of Education, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China

Abstract: Water level is an important factor affecting the growth, development and reproduction of wetland plants. To clarify the effects of different water levels on the physiological characteristics of *Carex cinerascens*, the indoor pot method is used to set up three types of water environment: rising, falling and stable. Seven test treatments, including 8 cm (0.2 cm/d), 16 cm (0.4 cm/d), 24 cm (0.6 cm/d), 32 cm (0.8 cm/d), 40 cm (1.0 cm/d), 48 cm (1.2 cm/d), and 56 cm (1.4 cm/d) were set for each types of water environment, taking 0 cm water level as a control, the test time lasted 40 days. The indexes of antioxidant enzyme activity, osmotic adjustment substance content, malondialdehyde content and superoxide

基金项目:国家自然科学基金(41361017);江西省自然科学基金(20181BAB203021)

收稿日期:2019-11-06; 修订日期:2020-04-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yun.cao@163.com

anion production rate of *C. cinerascens* under different water levels were analyzed. The results showed that 1) in the stable water level, the superoxide anion production rate, osmotic adjustment substance and antioxidant enzyme activity were significantly different from the control group at 8 cm and 16 cm flooding depth. Under 48 cm and 56 cm flooding conditions, antioxidant enzyme activity and osmotic adjustment substances increased first and then decreased, and malondialdehyde and superoxide anion production rates continued to increase. 2) Under the condition of risen water level, at a vibration intensity of 0.2 cm/d and 0.4 cm/d, the malondialdehyde content and superoxide anion production rate did not change significantly after 20—30 d. The 1.0 cm/d was the physiological regulation tolerance limit of *C. cinerascens*. When the processing intensity was greater than 1.0 cm/d, the physiological indexes and the processing intensity were less than 1.0 cm/d, and the change was obvious. 3) Under the condition of falling water level, it was affected by the initial water level. The malondialdehyde content showed a high-low-high trend at a processing intensity of 1.2 cm/d and 1.4 cm/d. The remaining test indicators showed a trend of increasing first and then decreasing, and with the increase of processing intensity, the difference in indicator changes continued to increase, and the time node from rising to the falling was continuous to delay. It could be seen that the flooded environment would destroy the homeostasis in the cells of *C. cinerascens*. Compared with the stable water level, the anti-oxidation and osmotic adjustment system of *C. cinerascens* could adapt to the water level changing environment faster, and the short-term, low-intensity water level change could promote physiological metabolism of *C. cinerascens* to a certain extent.

Key Words: *Carex cinerascens*; water level change; physiological characteristics; adversity stress

水位是调控湖泊生态系统结构和功能的主导力量,对湿地植物的生长发育具有重要意义,是促使水生植物群落发育、繁殖与演替的主要因素^[1-2]。近年来在灌溉、防洪与渔业生产等人类活动以及全球气候变化的影响下,全球范围内的水位自然变化受到不同程度的改变^[3-4]。作为主要的初级生产者,水生植物会通过相应的生理生化特性适应性调节响应水位的周期性或非周期性变化^[5-6]。植物在逆境胁迫中的生理特性是植物生态学研究热点,超氧化物歧化酶(SOD, Superoxide dismutase)、过氧化物酶(POD, Peroxidase)、过氧化氢酶(CAT, Catalase)是植物抗氧化防御系统的重要组成部分,其中 SOD、POD 是活性氧的重要清除剂^[7],CAT 和 POD 通过协同作用把过氧化氢分解为无毒无害的水和氧气^[8-9],而超氧阴离子(O_2^-)是形成活性氧的主要因子,对植物具有毒害作用^[10]。丙二醛(MDA, Malondialdehyde)作为细胞膜脂过氧化产物,其含量是衡量植物细胞膜脂过氧化和质膜损伤程度的重要指标^[11-12],可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸是植物体内重要的渗透调节物质,当植物处于逆境胁迫环境下,可溶性蛋白与脯氨酸通过含量的变化能提高细胞内原生质渗透压,维持原生质胶体的稳定^[13],研究水位对湿地植物生长及其细胞层面的影响,为进一步研究湿地植物对淹水胁迫的生理响应及其种群分布规律提供理论依据,对湿地生态系统科学管理及生态恢复具有重要的理论价值和实际意义

灰化苔草(*Carex cinerascens*)属莎草科苔草属,根状茎,丛生型多年生草本植物,分布于我国华东和华中地区,是鄱阳湖洲滩分布最广、面积最大的优势物种,对鄱阳湖湿地生态系统功能的发挥起着重要作用^[14]。目前关于水位与植物的研究多集中在稳定水环境与植物生理生态响应之间的研究,有学者针对番茄(*Solanum lycopersicum*)^[15]、茄子(*Solanum melongena*)^[16]、绵毛水苏(*Stachys lanata*)^[17]、花揪树(*Sorbus pohuashanensis*)^[18]在水分胁迫或淹水胁迫环境中植物生理生化响应特性开展了相应的研究。对于水位变化与植物之间的研究更多的关注于植物种群与生物量的室外观测分析研究^[19-25]。而对于长期生长在水位变化环境中植物生理特性变化研究较少,对于灰化苔草在不同水环境中的生理特性研究尚无报道。本文通过室内模拟试验,研究不同水位环境下灰化苔草生理生化与水位变化之间的响应关系,以明确鄱阳湖湿地中灰化苔草在节律性水文变化背景下其生理响应机制。为进一步揭示湿地植被群落演替机制与分布格局提供数据支持,同时为湿地水文调控、生态恢复与生物多样性保护提供重要科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料与设计

试验采用双套盆法进行,试验地点为江西师范大学鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室植物阳光房、温度为 $(22\pm 5)^{\circ}\text{C}$,光照为自然光照。试验材料于2019年3月15日从南矶湿地国家自然保护区灰化苔草典型分布区($28^{\circ}55'45''\text{N}$, $116^{\circ}19'26''\text{E}$)采取的幼苗植株,先将采集回实验室的灰化苔草栽培于 $17\text{ cm}\times 18\text{ cm}$ 盆中进行预培养,基质为采自鄱阳湖湿地的草甸沼泽土(pH值为5.36,有机质和全氮含量分别为 42 g/kg 和 19.6 g/kg)。4月10日,随机选取长势一致植株放入试验所用有机玻璃桶中、每组平行试验3盆,选取株高大致一致($65\text{—}70\text{ cm}$)的植株每盆10株。每个玻璃桶在距底部 10 cm 处有直径为 4 cm 小孔,平时用橡胶塞密封,可用于调节玻璃桶中水位的高度。

试验时间为2019年4月10日—5月20日、共计40 d。上升、下降、稳定水位各设置7个水位梯度组,共21个试验组与水位 0 cm (即试验桶中水位刚好没过培养盆培养基质表面)对照组。稳定与下降水位的初始水位分别为 8 、 16 、 24 、 32 、 40 、 48 、 56 cm ,上升水位试验组初始水位为 0 cm ,上升和下降变化强度分别为 0.2 、 0.4 、 0.6 、 0.8 、 1.0 、 1.2 、 1.4 cm/d ,稳定水位在试验期内保持水位恒定。即5月20日时下降水位各试验组水位均为 0 cm 、上升水位各试验组分别为 8 、 16 、 24 、 32 、 40 、 48 、 56 cm 。每天19:00对各试验组进行水位处理、调节到当日既定水位。

1.2 试验指标测定

试验对各试验组的有机玻璃桶内3个培养盆分别剪取未发黄的水面上苔草叶片进行各指标的测定。测试时间在水位变化前(4月10日)测定一次作为初始参考数据。而后每隔 10 d 测定1次,水位处理结束后5天(5月25日)再次测定作为最终值。

SOD活性采用氮蓝四唑(NBT)测定,POD活性则是通过愈创木酚在过氧化物酶催化下能被过氧化氢氧化显色进行测定,CAT活性采用紫外吸收法,硫代巴比妥酸法测定丙MDA含量,考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白,可溶性糖含量测定参考蒽酮比色法,采用磺基水杨酸法测定叶片脯氨酸含量^[26],超氧阴离子产生速率采用羟胺氧化法进行测定^[27],每个试样3个重复。

1.3 数据处理与分析

试验数据采用Excel 2010和Origin 2018进行数据处理与制图。SPSS 22.0软件对测定数据进行统计分析处理,通过单因素方差分析,探讨水位变化对灰化苔草的生理影响、采用LSD进行组间多重比较。采用双因素方差分析不同类型水环境条件下水位强度与时间及两者交互效应对灰化苔草生理影响。

2 结果与分析

2.1 抗氧化酶活性

2.1.1 SOD活性

SOD活性在不同的水环境条件下表现不同的变化趋势,据表1在不同水环境下,处理强度与时间、以及处理强度和时间的交互效应对SOD活性影响均显著($P<0.05$)(表1)。在稳定水位中,各不同水位处理试验组SOD活性均高于对照组,且在 $32\text{—}56\text{ cm}$ 水位梯度中随时间变化先增加后减少、差异性显著($P<0.05$),而在 $8\text{—}24\text{ cm}$ 范围内SOD活性表现为先增加后趋于稳定。下降水位中,SOD活性随时间先增后减、且各变化强度SOD活性在 $30\text{—}45\text{ d}$ 时间范围内无显著性差异($P>0.05$)。上升水位在 $0.6\text{—}1.0\text{ cm/d}$ 变化强度SOD活性持续增加。3种水环境处理在试验期 $10\text{—}20\text{ d}$ 内,SOD活性随水位变化强度增加持续增加, $30\text{—}45\text{ d}$ 的SOD活性先增后减,且不同水位组之间差异性显著($P<0.05$)。在 $0.2\text{—}0.6$ 、 $1.2\text{—}1.4\text{ cm/d}$ 变化范围内,上升和下降水位SOD活性变化形式一致。在变化强度 0.8 、 1.0 cm/d 下,SOD活性持续上升/下降(图1)。

表 1 灰化苔草生理指标的双因素方差分析(F 值)
Table 1 Result (F -value) of Two-way ANOVA of physiological indicators of *C. cinerascens*

水位上升 Rising water level			
测试变量 Test variables	变化强度 Change intensity	时间 Time	变化强度×时间 Change intensity × Time
SOD	724.766 ***	619.208 ***	69.573 **
POD	347.628 ***	478.513 ***	24.867 **
CAT	4.299 **	14.663 ***	1.428 ^{ns}
O ₂ ⁻	114.373 ***	185.993 **	16.161 *
Pro	91.492 ***	278.893 ***	15.082 ***
MDA	82.271 **	33.982 ***	6.682 **
Ss	49.508 ***	35.127 *	8.222 **
SP	2.375 *	11.018 ***	1.261 ^{ns}
水位下降 Falling water level			
	变化强度 Change intensity	时间 Time	变化强度×时间 Change intensity × Time
SOD	552.958 ***	671.246 ***	43.619 **
POD	723.517 ***	359.611 **	46.610 **
CAT	89.690 **	210.556 ***	14.840 *
O ₂ ⁻	107.808 ***	264.284 **	15.894 *
Pro	712.110 ***	620.087 **	45.061 ***
MDA	91.490 ***	38.690 **	5.775 ***
Ss	59.603 ***	47.467 *	3.639 **
SP	18.356 **	43.847 *	10.657 ***
稳定水位 Stable water level			
	淹水深度 Flooding depth	时间 Time	淹水深度×时间 Flooding depth × Time
SOD	389.138 ***	817.395 ***	92.075 **
POD	70.835 ***	63.803 ***	4.082 **
CAT	181.320 ***	270.917 **	4.547 ^{ns}
O ₂ ⁻	73.464 **	192.693 ***	12.856 *
Pro	107.614 **	187.406 *	13.243 **
MDA	76.229 ***	46.963 *	5.389 **
Ss	97.610 ***	95.993 *	8.001 ***
SP	10.985 ***	22.933 *	3.768 **

*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, ns $P > 0.05$; SOD:超氧化物歧化酶,Superoxide dismutase;POD:过氧化物酶,Peroxidase;CAT:过氧化氢酶,Catalase;O₂⁻:超氧阴离子产生速率,Production rate of superoxide anion;Pro:脯氨酸,Proline;MDA:丙二醛,Malondialdehyde;Ss:可溶性糖,Soluble sugar;SP:可溶性蛋白,soluble protein.

2.1.2 POD 活性

双因素方差分析表明,在 3 种水环境条件下、POD 活性受水位、时间及其交互作用影响显著($P < 0.05$) (表 1)。POD 活性在不同类型水环境、不同处理强度下随时间的变化趋势不同。稳定水位中,不同淹水梯度中的 POD 活性随时间变化先上升后下降。上升水位中 POD 活性随时间持续增加,但随处理强度的增加、增幅随时间变化而减小。下降水位中,在 0.2 cm/d 的变化强度下、POD 活性在 30—45 d 内与对照组无显著差异($P > 0.05$),0.4—0.8 cm/d 先下降后上升,而 1.0—1.2 cm/d 范围中的 POD 活性先下降后上升再下降,而 1.4 cm/d 强度下,POD 活性持续上升。3 种水环境类型的不同处理强度的 POD 活性在 10—20、20—30、30—40 d 的 3 个时间范围内中变化较为显著($P < 0.05$),上升、下降与稳定水位 POD 活性最大增幅分别为;79.46%(1.2 cm/d、20—30 d)、117.31%(0.8 cm/d、20—30 d)、228.84%(0.8 cm/d、20—30 d) (图 2)。

2.1.3 CAT 活性

通过时间和水位的双因素方差分析可知,CAT 活性在不同类型水环境条件下与水位、时间及两者间交互

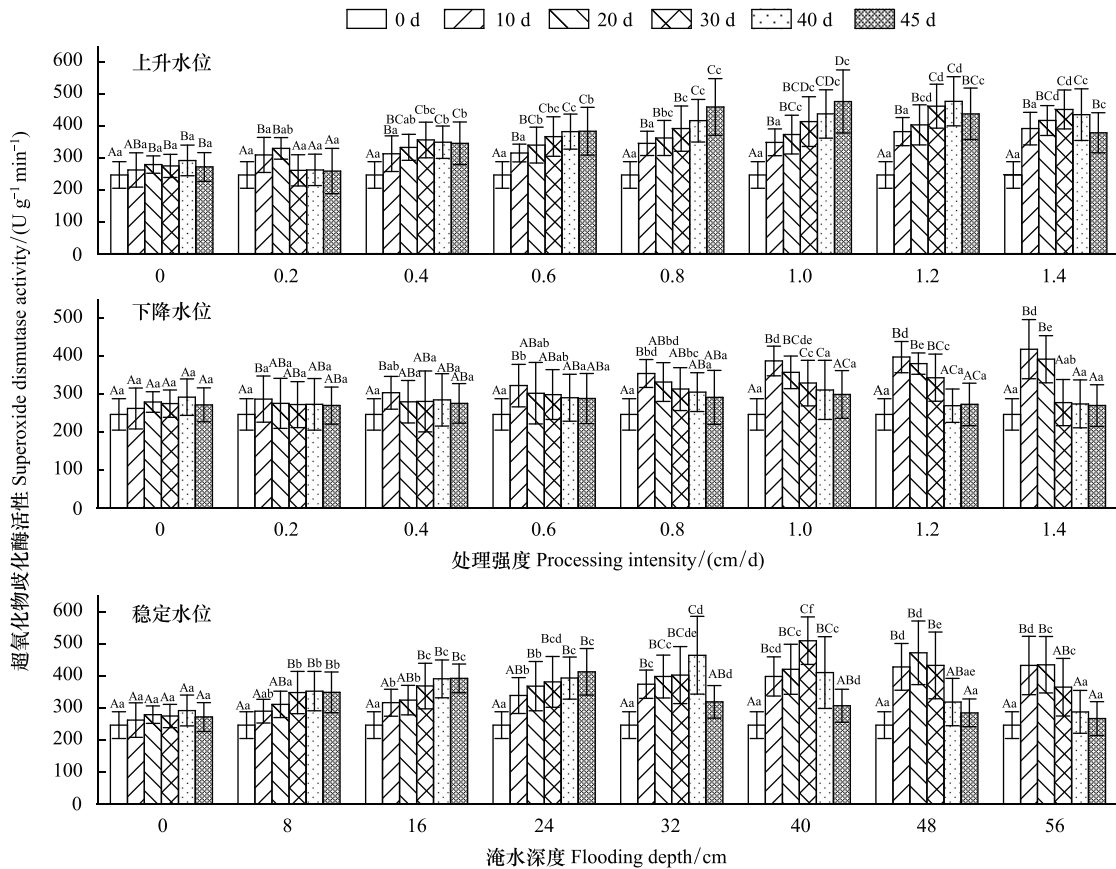


图 1 不同试验条件对灰化苔草超氧化物歧化酶活性的影响

Fig.1 Effects of different test conditions on Superoxide dismutase (SOD) activity of *C. cinerascens*

柱形图中不同大写字母表示同一水环境处理不同时间测得的指标有显著性差异($P < 0.05$),不同小写字母表示同一时间不同水环境处理测得的指标有显著性差异($P < 0.05$)

效应的显著性水平不同(表 1),CAT 活性变化趋势与 SOD 活性一致。各不同水位试验组中,除上升水位处理的 0.2—0.8 cm/d CAT 活性持续增加外,其余均表现为先增加后减少趋势,并且在同一试验水位强度处理组内 CAT 活性峰值出现时间随处理强度的增加而提前。上升与下降水位在 0.4—1.4 cm/d 范围相邻时间点 CAT 活性变化幅度较大、差异性显著($P < 0.05$ 、 $P < 0.001$),3 种水位类型的 CAT 活性在 10、20 d 随水位梯度的变化幅度较大,CAT 差异极显著($P < 0.001$),30 d—45 d 差异显著($P < 0.05$)。在变化水位 0.2—0.6 cm/d 和稳定水位 8—24 cm 范围内 CAT 活性随时间的变化差异显著($P < 0.05$),而在变化水位 0.8—1.4 cm/d 和稳定水位 32—56 cm 范围内 CAT 活性随时间变化差异性较为显著($P < 0.01$)(图 3)。

2.2 渗透调节物质

2.2.1 脯氨酸

双因素方差分析表明,脯氨酸含量在上升水位中与处理强度、处理时间及其两者的交互效应差异性极显著($P < 0.001$),在下降变化与稳定水位环境下影响显著($P < 0.05$)(表 1)。稳定水位中,各不同水位试验组的脯氨酸含量均高于对照组、且差异显著($P < 0.05$),在不同水位梯度的脯氨酸含量随时间变化由持续增加到先增加后减小变化。在上升水位中,不同处理强度间脯氨酸含量随时间变化与稳定水位一致、最大值为 133.88 $\mu\text{g/g}$ (45 d, 1.0 cm/d)。脯氨酸含量在下降水位的七个处理强度内随时间变化具有一致性,均为先增后减,并且在 0.2、0.4 cm/d 处理中脯氨酸含量在试验中后期维持在较低水平,甚至低于对照组脯氨酸含量。在 1.2、1.4 cm/d 处理中脯氨酸含量在上升与下降水位都呈现先升后降(图 4)。

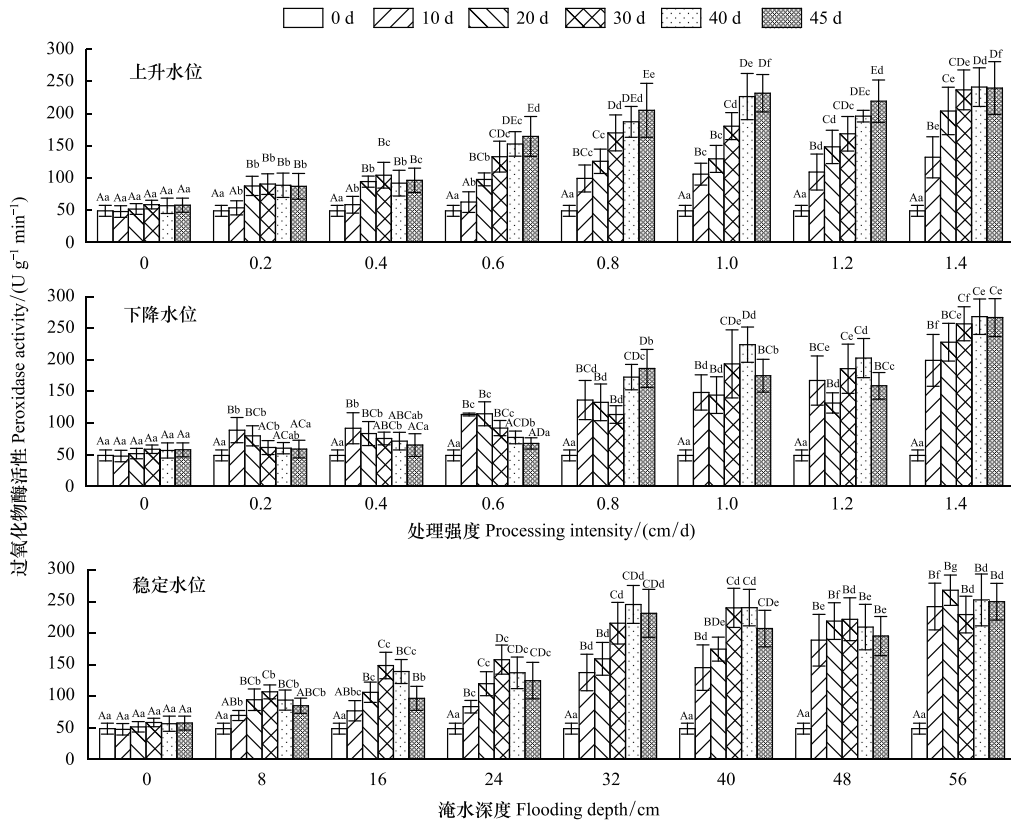


图 2 不同试验条件对灰化苔草过氧化物酶活性的影响

Fig.2 Effects of different test conditions on peroxidase (POD) activity of *C. cinerascens*

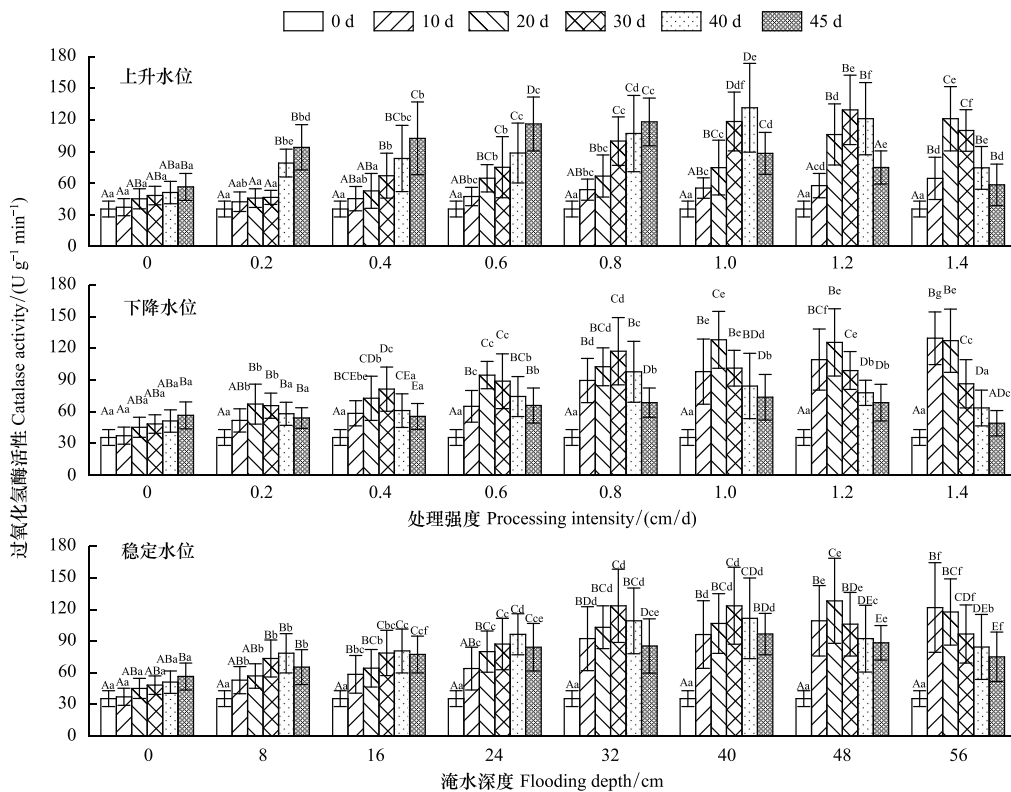


图 3 不同试验条件对灰化苔草过氧化氢酶活性的影响

Fig.3 Effects of different test conditions on catalase (CAT) activity of *C. cinerascens*

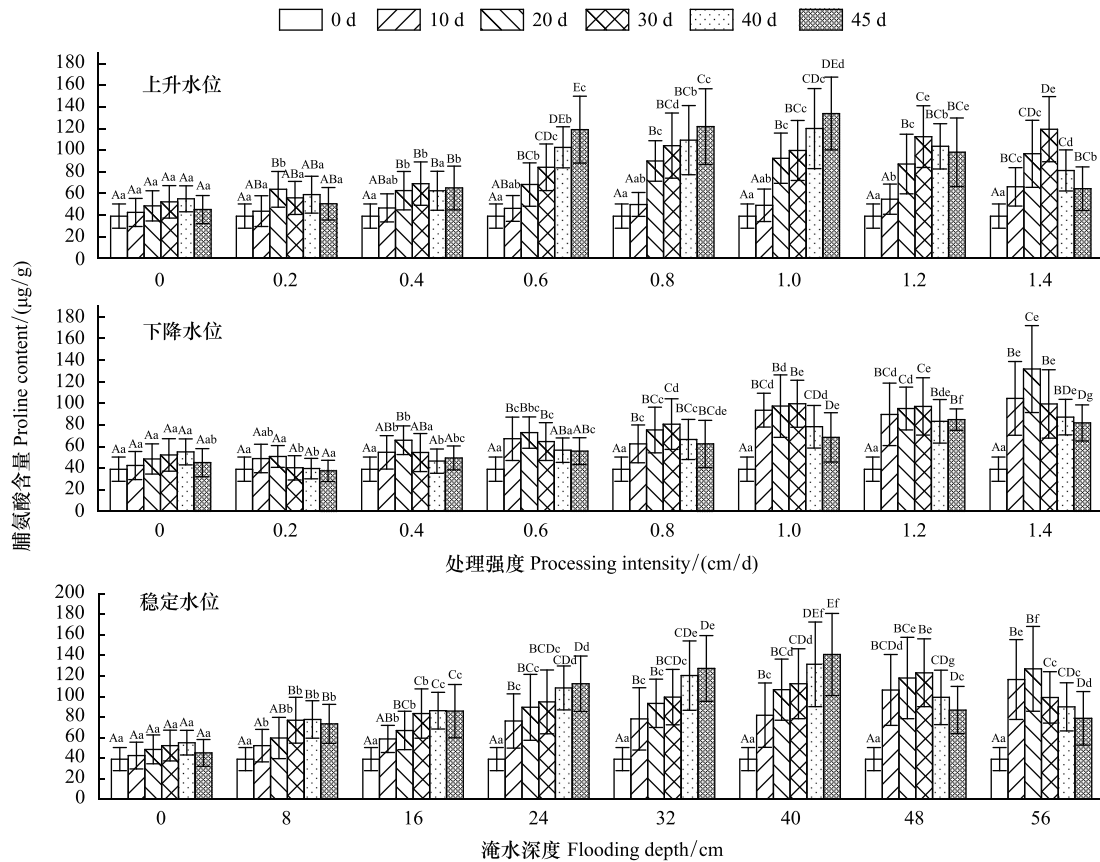


图 4 不同试验条件对脯氨酸含量的影响

Fig. 4 Effects of different test conditions on Proline (Pro) content of *C. cinerascens*

2.2.2 可溶性蛋白含量

可溶性蛋白含量在不同类型水环境下处理强度、处理时间及其交互效应间的差异性显著 ($P < 0.05$) (表 1)。稳定水位中;在水位梯度 8—32 cm 深度范围内,试验中前期(0—30 d)可溶性蛋白含量无显著性差异 ($P > 0.05$),在试验后期(30—45 d)可溶性蛋白含量显著增加。下降水位中,0.2—0.4 cm/d 试验组的可溶性蛋白随时间无显著变化 ($P > 0.05$),0.6—1.4 cm/d 范围内可溶性蛋白含量呈现 U 型曲线变化,且随变化强度的增加可溶性蛋白含量差异性越显著。上升水位中,0.2—0.8 cm/d 处理范围内,除 30 d 外可溶性蛋白含量随时间变化均无显著性差异 ($P > 0.05$)。上升水位在 1.0—1.4 cm/d 与下降水位 0.6—1.4 cm/d 范围的试验组可溶性蛋白含量变化趋势一致。各试验组在 0—20 d 内可溶性蛋白含量变化幅度相对较小(图 5)。

2.2.3 可溶性糖含量

可溶性糖含量与试验处理强度、淹水深度与时间交互作用呈极显著相关 ($P < 0.001$),与上升、下降变化的时间与变化强度的交互作用呈现较显著相关 ($P < 0.01$),与其他因素显著相关 ($P < 0.05$) (表 1)。可溶性糖含量在不同水环境下变化趋势与可溶性蛋白大致一致。在稳定水位的 8—32 cm 与 0.8 cm/d 的上升变化试验组中,可溶性糖含量随时间变化持续增加,且在 20—30 d 时间范围内增幅最大。在 0.2—0.4 cm/d 与 8—16 cm 范围内不同水位梯度试验组中可溶性糖含量在 10 d、20 d 间无显著性差异 ($P > 0.05$)。40—56 cm 范围内淹水强度与可溶性糖含量变化幅度成正比。上升变化中,在相同时间下,0—0.4 cm/d 范围变化强度下可溶性糖含量随处理强度变化无显著性差异 ($P > 0.05$)。下降水位 0.2 cm/d 与上升水位 0.4 cm/d 的试验组可溶性糖含量与对照组之间无显著性差异 ($P > 0.05$) (图 6)。

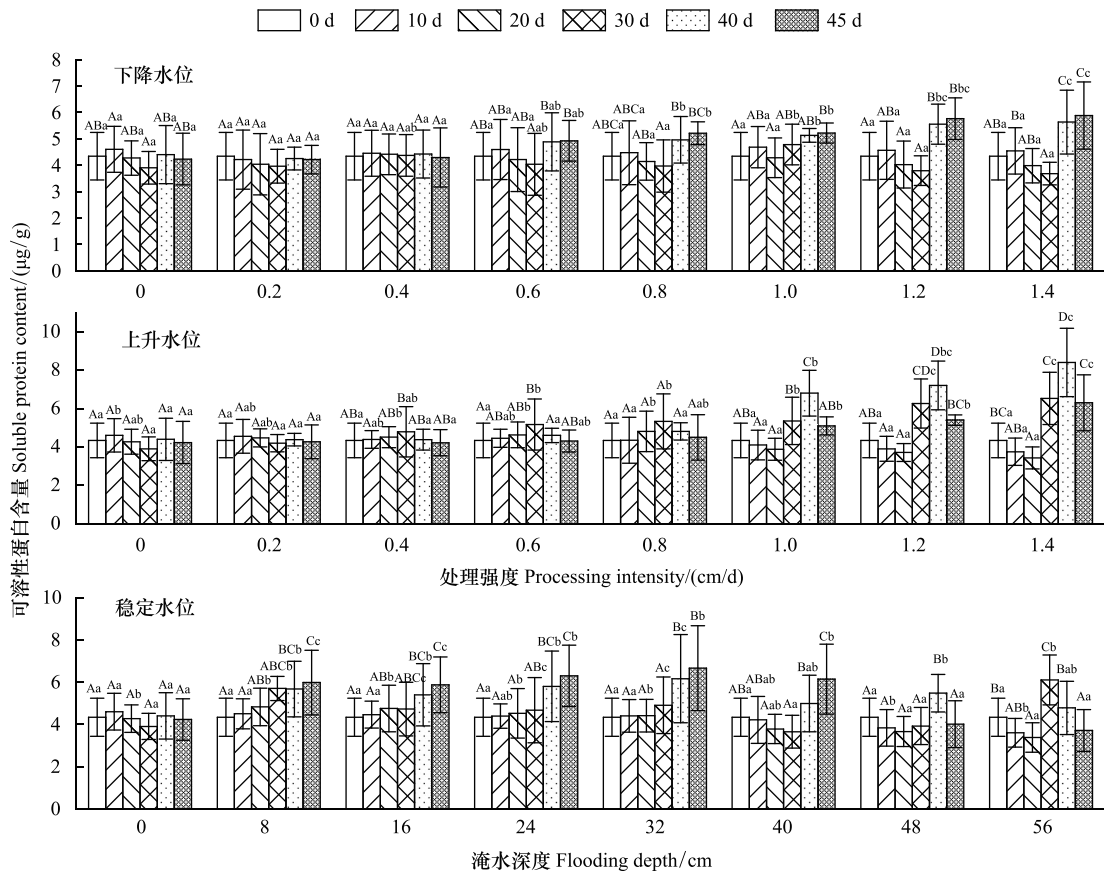


图 5 不同试验条件对灰化苔草可溶性蛋白含量的影响

Fig.5 Effects of different test conditions on soluble protein (SP) content of *C. cinerascens*

2.3 细胞膜脂过氧化程度

2.3.1 超氧阴离子产生速率

从表 1 可知超氧阴离子产生速率受水位影响显著性水平最高 ($P < 0.001$), 时间和水位交互影响显著性水平较低 ($P < 0.05$) (表 1)。稳定水位中, 在不同淹水深度内超氧阴离子产生速率随时间变化呈现 U 型变化, 且在相同时间下超氧阴离子产生速率随淹水深度的整体表现为增加趋势。同一试验处理时间内上升和下降水位的超氧阴离子产生速率均随处理强度的增加而持续增加, 且超氧阴离子产生速率最大值均在水位深度最大处 (45 d、1.4 cm/d, 10 d、1.4 cm/d)。在 0.2、0.4 cm/d 试验条件下超氧阴离子产生速率在与对照组差异不显著 ($\pm 15 \text{ mol g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)。在 0.6—1.0 cm/d 处理强度下上升和下降水位超氧阴离子产生速率表现形式一致, 随时间变化先上升/下降后趋于稳定, 在 1.2、1.4 cm/d 试验组中超氧阴离子产生速率随时间持续上升/下降, 各组之间差异性显著 ($P < 0.05$) (图 7)。

2.3.2 丙二醛含量

丙二醛 (MDA) 含量在上升水位中变化强度与时间之间的交互效应下差异性不显著 ($P > 0.05$), 其他水环境处理下差异性显著 ($P < 0.05$) (表 1)。不同水环境中 MDA 含量变化趋势与超氧阴离子产生速率一致。在 3 种水位处理中, MDA 含量均随处理强度的增加而增加。稳定水位与下降水位环境 MDA 含量变化类似, 在 8—32 cm、0.2—0.8 cm/d 的水位环境中, MDA 含量变化幅度较小, 40—56 cm、1.0—1.4 cm/d 梯度范围内 MDA 含量先下降后急剧升高, 并且处理强度与 MDA 含量变化幅度呈正相关。上升水位中 0.2 cm/d 和 0.4 cm/d 的 MDA 含量与对照组无显著性差异 ($P > 0.05$), 0.6 cm/d 与 0.8 cm/d 变化强度下 MDA 含量随时间先增后减, 1.0—1.4 cm/d 强度范围内 MDA 含量持续增加。3 种水位环境中 MDA 含量最大值均出现在试验时间 45 d,

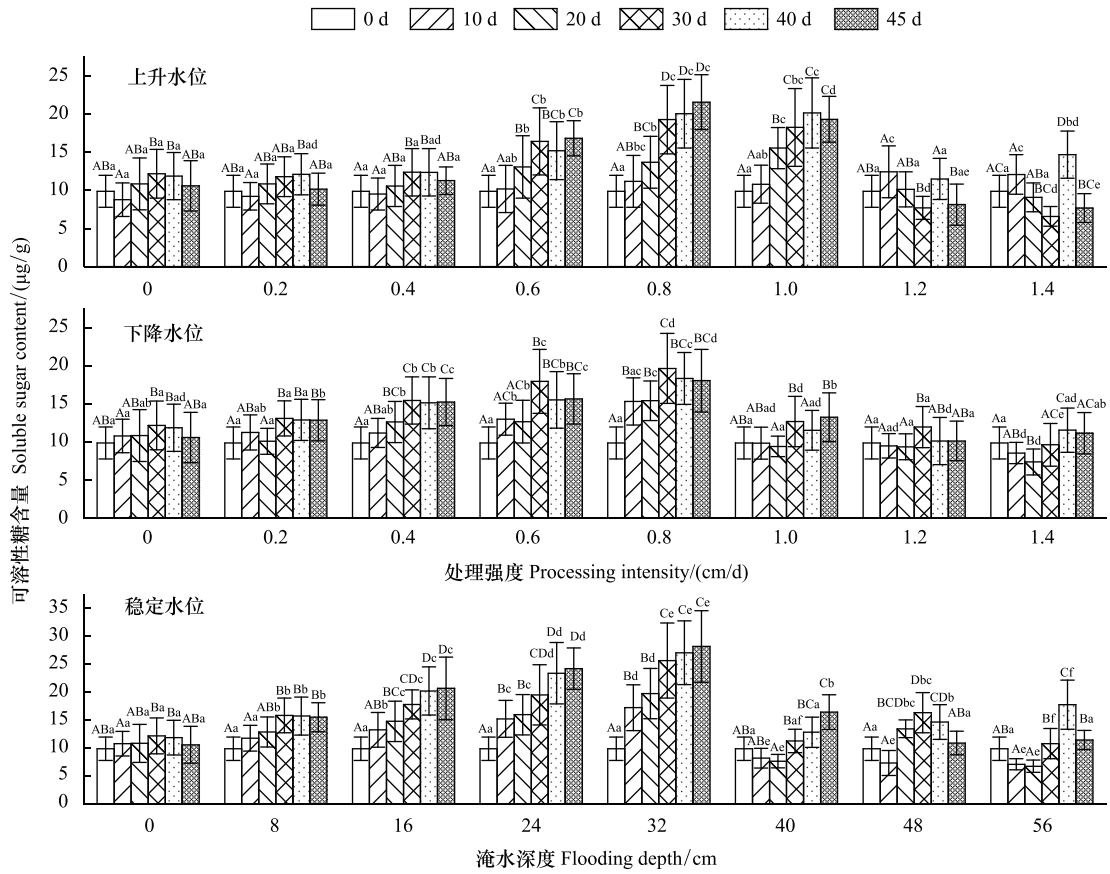


图 6 不同试验条件对灰化苔草可溶性糖含量的影响

Fig.6 Effects of different test conditions on soluble sugar (Ss) content of *C. cinerascens*

试验处理强度最大(1.4 cm/d、56 cm)时(图 8)。

3 讨论

水环境是制约湿地植物生长与分布的主要因素,湖泊水位条件对植物的影响涵盖从个体到种群和群落分布这一连续过程^[28],水位环境的改变主要通过影响水体中的物化条件、如透明度、浊度、pH 与 DO 等间接对植物产生影响^[29]。植物在水环境变化条件下,会通过自身生理机能的调整适应变化的水位环境,形成能够反映生境条件的生理特征^[30]。其中最主要适应机理的是关于活性氧产生与清除的氧自由基理论^[31-33],植物体内存在多种内源活性氧,如超氧阴离子(O₂⁻)、过氧化氢(H₂O₂)、单线态氧(¹O₂)、羟自由基(·OH)以及高羟自由基(O₂H·)等,正常情况下植物体内活性氧代谢和清除处于动态平衡,当植物处于逆境胁迫时、平衡状态被破坏,活性氧大量积累^[34]。最终过剩的自由基引发或加剧膜脂过氧化,细胞膜通透性增加^[35]。为避免受到进一步的伤害,植物主动或被动的启动抗氧化系统(SOD、POD、CAT 等物质)清除活性氧和氧自由基、降低膜脂过氧化产生的 MDA,另一方面通过生理生化的代谢途径产生渗透调节物质和特定蛋白,控制离子、水流和去除有毒基团^[36-37],以缓解和抵御其对细胞膜系统的伤害^[38]。

3.1 植物抗氧化系统对变化环境的响应

在本试验中,灰化苔草生理特性对水位变化较为敏感,在稳定水位处理组中;试验 10 d,SOD 和 CAT 活性上升应对淹水环境。在 30—45 d 时的 SOD 和 CAT 变化表明灰化苔草能较好的适应 24 cm 以下的淹水环境(图 1、图 3),而 48 cm 以上淹水深度超过植物耐受范围、从而导致植物细胞保护酶受损,表明植物忍耐逆境胁迫的能力有限^[39-41]。植物在变化环境中为了适应水位变化环境,湿地植物通常会做出相应的调整响应,以维

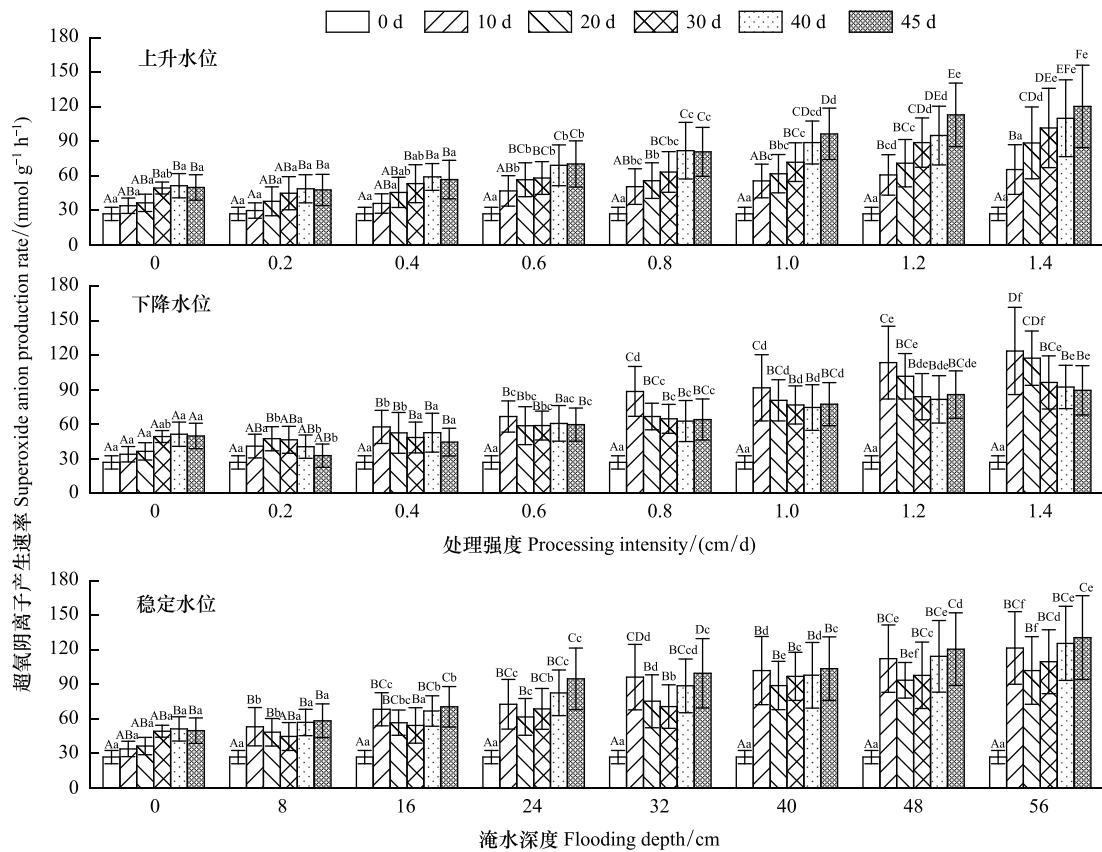


图 7 不同试验条件对灰化苔草超氧阴离子产生速率的影响

Fig.7 Effects of different test conditions on superoxide anion production rate of *C. cinerascens*

持自身的生存和生长以减小水位变化对自身的伤害^[42-43],并且存在适宜范围^[44],在本研究中 0.4 cm/d 与 1.2 cm/d 变化强度下抗氧化酶活性与 MDA 含量的显著差异性变化表明该变化强度可能是灰化苔草耐受的临界值(图 1—图 3、图 8)。在试验过程中 POD 活性与 SOD、CAT 活性变化的差异性,尤其与 SOD 间的差异性变化表明 POD 与 SOD 存在明显的补偿机制(图 1—图 3),这与张虎等^[45]对湖北海棠(*Malus hupehensis*)叶片淹水胁迫下的结果一致。在试验后期以及高强度的水位变化/淹水环境下 POD 活性的变化(图 3),可能由于在后期 POD 对灰化苔草的伤害效应导致,这与淹水胁迫下藨草(*Phalaris arundinacea*)的研究结果一致^[46]。

3.2 渗透调节物质对水位变化环境的响应

渗透调节是植物应对逆境胁迫的一种重要方式,植物通过渗透调节物质以调节细胞渗透势、从而缓解逆境环境对细胞的伤害^[47-49]。因此水生植物在适应环境变化的过程中,经常伴随着渗透物质含量的变化。在本研究中,试验开始时,脯氨酸与可溶性糖含量显著高于对照组(图 4、图 6),说明此时植物主动积累脯氨酸与可溶性糖调节细胞膨压、以应对水位变化导致的逆境环境。可溶性蛋白含量在试验开始时无明显变化可以解释为正常蛋白合成受到抑制,而后发生显著变化、并与可溶性糖含量变化趋势具有一致性(图 5、图 6),说明新蛋白的合成与酶活性明显提高。随着时间与处理强度的增加,细胞膜脂过氧化程度加剧。在上升与稳定水位 0—1.0 cm/d、0—40 cm 处理强度下,脯氨酸含量强度下持续增加(图 4),表明通过脯氨酸含量变化以应对环境变化是灰化苔草生长过程中的重要方式,与长喙毛茛泽泻(*Ranalisma rostratum*)在不同水深下脯氨酸含量变化一致^[50],而在 1.2、1.4 cm/d 与 48、56 cm 处理强度的 30—45 d 时脯氨酸的下降(图 4),表明该处理强度超过植物本身的耐受范围。

3.3 水位环境对细胞质膜的影响

质膜是细胞内外部环境的动态屏障,是细胞物质交换和信息传递的重要通道。植物在受到逆境胁迫时,

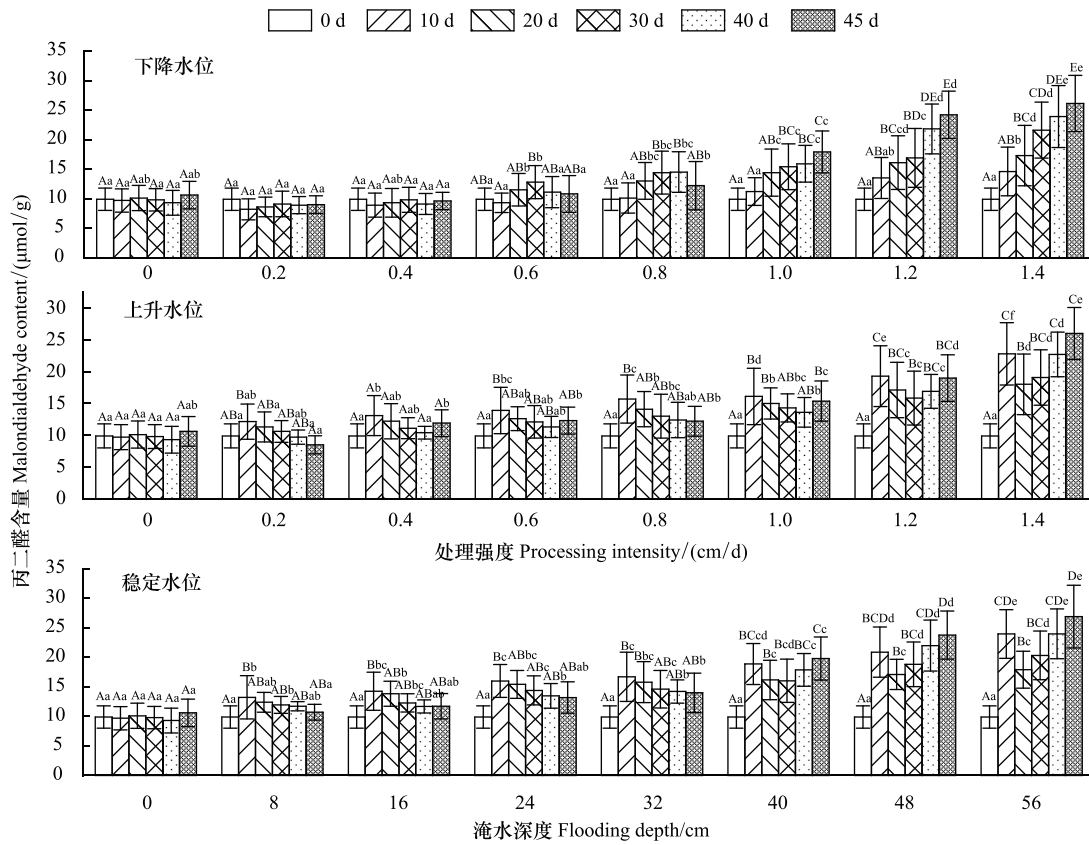


图 8 不同试验条件对灰化苔草丙二醛含量的影响

Fig. 8 Effects of different test conditions on Malondialdehyde (MDA) content of *C. cinerascens*

质膜功能或结构被破坏,膜透性增加,这是膜损伤和变性的重要标志。在本研究中,与对照相比,除 0.2 cm/d 变化强度外,各组 MDA 含量、超氧阴离子产生速率均有所增加,且以稳定水位最为显著(图 7、图 8),因而稳定水位对膜透性损伤较为严重。试验 0—20 d,MDA 增幅较小、超氧阴离子产生速率的微小变化或先增后减的变化趋势与 SOD、POD 的急剧增加对比说明(图 1、图 2、图 7、图 8),此时抗氧化酶的协同作用在一定程度上对于丙二醛含量和超氧阴离子的产生有所影响。试验高强度处理组(1.2 cm/d、1.4 cm/d、48 cm、56 cm)MDA 含量与超氧阴离子产生速率的高数值表明(图 8)在该环境下,植物处于高强度淹水逆境胁迫、植物细胞膜系统受到一定程度损伤,从而导致植物细胞内有害物质的持续增加。

4 结论

综上所述,灰化苔草在稳定与变化水位中,当植物受到胁迫时,会通过调节 MDA 含量、抗氧化酶活性、渗透调节物质等以响应逆境环境。在稳定水环境中,试验所设置淹水梯度均使灰化苔草受到不同程度逆境胁迫,主要表现为植物内稳态平衡的破坏、细胞膜质过氧化。在 8、16 cm 淹水梯度下,灰化苔草生理能快速适应水位环境,24—40 cm 淹水范围内,灰化苔草通过调节各物质的含量对淹水环境进行适应性响应,而在 48、56 cm 淹水梯度下,淹水梯度超过植物阈值、植株开始出现枯萎死亡现象。在变化水位中,灰化苔草表现较强的调节能力,在 0.2 cm/d 的变化强度下、植物长势优于对照组,各生理指标较好,在 0.4—1.2 cm/d 的变化范围内,植物对变化水位环境的适应时间与变化强度成正比。在 1.4 cm/d 的变化强度下,灰化苔草细胞膜结构受损,超过植物调节极限。因此,以灰化苔草对湿地进行生态恢复时,应避免长期的淹水环境,而对生境中水位变化进行低强度的调控有助于调节植株生理代谢过程。

参考文献 (References):

- [1] Yuan S B, Yang Z D, Liu X Q, Wang H Z. Key parameters of water level fluctuations determining the distribution of *Carex* in shallow lakes. *Wetlands*, 2017, 37(6): 1005-1014.
- [2] Voisenek L A C J, Rijnders J H G M, Peeters A J M, Van De Steeg H M, De Kroon H. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology*, 2004, 85(1): 16-27.
- [3] Coops H, Hoesper S H. Water-level management as a tool for the restoration of shallow lakes in the Netherlands. *Lake and Reservoir Management* 2002, 18(4): 293-298.
- [4] Cott P A, Sibley P K, Somers W M, Lilly M R, Gordon A M. A review of water level fluctuations on aquatic Biota with an emphasis on fishes in ice-covered lakes. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 2008, 44(2): 343-359.
- [5] 卢妍. 湿地植物对淹水条件的响应机制. *自然灾害学报*, 2010, 19(4): 147-151.
- [6] Lytle D A, Poff N L. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(2): 94-100.
- [7] 杨燕, 刘庆, 林波, 吴彦, 何海. 不同施水量对云杉幼苗生长和生理生态特征的影响. *生态学报*, 2005, 25(9): 2152-2158.
- [8] 玛丽娅·奴尔兰, 刘卫国, 霍举颂, 李宏侠, 张雨, 刘建国, 徐悦. 旱生芦苇对地下水水位变化的生态响应及适应机制. *生态学报*, 2018, 38(20): 7488-7498.
- [9] 吴麟, 张伟伟, 葛晓敏, 唐罗忠. 植物对淹水胁迫的响应机制研究进展. *世界林业研究*, 2012, 25(6): 27-33.
- [10] Salin M L. Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast. *Physiologia Plantarum*, 1988, 72(3): 681-689.
- [11] 赵天宏, 孙加伟, 付宇. 逆境胁迫下植物活性氧代谢及外源调控机理的研究进展. *作物杂志*, 2008(3): 10-13.
- [12] 唐中华, 郭晓瑞, 于景华, 杨蕾, 孙艳斐, 祖元刚. 弱光对长春花 (*Catharanthus roseus*) 幼苗中可溶性糖、生物碱及激素含量的影响. *生态学报*, 2007, 27(11): 4419-4424.
- [13] 崔婷茹, 于慧敏, 李会彬, 边秀举, 王丽宏. 干旱胁迫及复水对狼尾草幼苗生理特性的影响. *草业科学*, 2017, 34(4): 788-793.
- [14] 葛刚, 赵安娜, 钟义勇, 吴志强. 鄱阳湖洲滩优势植物种群的分布格局. *湿地科学*, 2011, 9(1): 19-25.
- [15] Hao S X, Cao H X, Wang H B, Pan X Y. The physiological responses of tomato to water stress and re-water in different growth periods. *Scientia Horticulturae*, 2019, 249: 143-154.
- [16] Plazas M, Nguyen H T, González-Orenga S, Fita A, Vicente O, Prohens J, Boscaiu M. Comparative analysis of the responses to water stress in eggplant (*Solanum melongena*) cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 143: 72-82.
- [17] 邓辉茗, 龙聪颖, 蔡仕珍, 鄢如霞, 车亦然, 王长见, 肖瑶. 不同水分胁迫对绵毛水苏幼苗形态和生理特性的影响. *西北植物学报*, 2018, 38(6): 1099-1108.
- [18] 梁启, 王泽军, 林宝庆, 李成铭. 淹水胁迫对花楸树苗生理指标及叶片荧光特性的影响. *吉林林业科技*, 2019, 48(4): 15-17.
- [19] 周云凯, 白秀玲, 宁立新. 鄱阳湖湿地灰化苔草种群生产力特征及其水文响应. *生态学报*, 2018, 38(14): 4953-4963.
- [20] Mäemets H, Laugaste R, Palmik K, Haldna M. Response of primary producers to water level fluctuations of Lake Peipsi. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 2018, 67(3): 231-245.
- [21] 李亚芳, 陈心胜, 项文化, 谢永宏. 不同高程短尖苔草对水位变化的生长及繁殖响应. *生态学报*, 2016, 36(7): 1959-1966.
- [22] Dai X, Wan R R, Yang G S, Wang X R, Xu L G. Responses of wetland vegetation in Poyang Lake, China to water-level fluctuations. *Hydrobiologia*, 2016, 773(1): 35-47.
- [23] Yuan S B, Yang Z D, Liu X Q, Wang H Z. Water level requirements of a *Carex* hygrophyte in Yangtze floodplain lakes. *Ecological Engineering*, 2019, 129: 29-37.
- [24] 王秋林, 陈静蕊, 程平生. 湿地植物灰化苔草对淹水的生态响应. *水生态学杂志*, 2017, 38(1): 24-29.
- [25] Wei G W, Chen Y, Sun X S, Chen Y H, Luo F L, Yu F H. Growth responses of eight wetland species to water level fluctuation with different ranges and frequencies. *PLoS One*, 2019, 14(7): e0220231.
- [26] 王学奎, 黄见良. 植物生理生化实验原理与技术(第三版). 北京: 高等教育出版社, 2015.
- [27] Ke D S, Sun G C, Wang Z X. Effects of superoxide radicals on ACC synthase activity in chilling-stressed etiolated mungbean seedlings. *Plant Growth Regulation*, 2007, 51(1): 83-91.
- [28] Hill N M, Keddy P A, Wisheu I C. A hydrological model for predicting the effects of dams on the shoreline vegetation of lakes and reservoirs. *Environmental Management*, 1998, 22(5): 723-736.
- [29] Harris S W, Marshall W H. Ecology of water-level manipulations on a northern Marsh. *Ecology*, 1963, 44(2): 331-343.
- [30] Loreti E, Van Veen H, Perata P. Plant responses to flooding stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33: 64-71.
- [31] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*, 2003, 91

- (2): 179-194.
- [32] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405-410.
- [33] Laloi C, Apel K, Danon A. Reactive oxygen signalling: the latest news. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(3): 323-328.
- [34] 王瑞刚, 陈少良, 刘力源, 郝志勇, 翁海娇, 李鹤, 杨爽, 段杉. 盐胁迫下 3 种杨树的抗氧化能力与耐盐性研究. *北京林业大学学报*, 2005, 27(3): 46-52.
- [35] 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害. *植物生理学通讯*, 1991, 27(2): 84-90.
- [36] Bohnert H J, Nelson D E, Jensen R G. Adaptations to environmental stresses. *The Plant Cell*, 1995, 7(7): 1099-1111.
- [37] Bohnert H J, Jensen R G. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology*, 1996, 14(3): 89-97.
- [38] 舒卫国, 陈受宜. 植物在渗透胁迫下的基因表达及信号传递. *生物工程进展*, 2000, 20(3): 3-7.
- [39] 何建社, 张利, 刘千里, 朱欣伟, 刘兴良, 冯秋红, 罗达, 史作民. 岷江干旱河谷区典型灌木对干旱胁迫的生理生化响应. *生态学报*, 2018, 38(7): 2362-2371.
- [40] 张晓平, 方炎明, 陈永江. 淹涝胁迫对鹅掌楸属植物叶片部分生理指标的影响. *植物资源与环境学报*, 2006, 15(1): 41-44.
- [41] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. *生态学报*, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [42] 梁芳, 黄寿镛, 於艳萍, 黄秋伟, 张继, 檀小辉. 红花玉蕊对淡水全淹胁迫的生长及生理响应. *西南林业大学学报*, 2019, 39(3): 18-25.
- [43] Kende H, Van DerKnaap E, Cho H T. Deepwater rice: a model plant to study stem elongation. *Plant Physiology*, 1998, 118(4): 1105-1110.
- [44] 杨阳, 曹响, 张素娟. 水分条件对灰化苔草根茎萌发及幼苗生长的影响. *生态与农村环境学报*, 2015, 31(2): 180-187.
- [45] 张虎, 范俊俊, 张往祥. 淹水胁迫对湖北海棠叶片生理指标的影响及胁迫相关基因的表达. *东北林业大学学报*, 2019, 47(10): 30-35, 63-63.
- [46] 吴海英, 曹响, 国志昌, 罗姗姗, 纪欣圣. 淹水胁迫对藜草幼苗生长和生理的影响. *广西植物*, 2017, 37(9): 1161-1167.
- [47] Jia X, Sun C S, Li G Y, Li G B, Chen G L. Effects of progressive drought stress on the physiology, antioxidative enzymes and secondary metabolites of *Radix Astragali*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(12): 262.
- [48] 任鹏, 赵宝平, 刘瑞芳, 杜嵘, 王欢, 刘景辉, 王玉芬. 水分胁迫对燕麦穗颖渗透调节和抗氧化能力的影响. *西北植物学报*, 2014, 34(10): 2049-2055.
- [49] 杨柳, 何正军, 赵文吉, 贾国夫, 来利明, 杜会, 姜联合, 周继华, 蔡文涛, 齐淑艳, 郑元润. 狭叶红景天幼苗对水分及遮阴的生长及生理生化响应. *生态学报*, 2017, 37(14): 4706-4714.
- [50] 朱光冕, 曾柏全, 曾文斌, 沈燕, 詹鹏, 陈介南, 吕贤良. 弱光下不同水深对长喙毛茛泽泻生长及生理特性的影响. *生态学报*, 2019, 39(19): 7295-7301.