

DOI: 10.20103/j.stxb.202409132225

王喻迪, 邓蓓, 王晓锋, 廖君. 水淹胁迫对三峡库区秋华柳和垂柳根系性状和根际土壤酶活性的影响研究. 生态学报, 2025, 45(15): - .  
Wang Y D, Deng B, Wang X F, Liao J. Effects of waterlogging stress in the Three Gorges Reservoir on root traits and rhizosphere soil enzyme activities of *Salix variegata* and *Salix babylonica*. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(15): - .

# 水淹胁迫对三峡库区秋华柳和垂柳根系性状和根际土壤酶活性的影响研究

王喻迪<sup>1,2,3</sup>, 邓 蓓<sup>4</sup>, 王晓锋<sup>1,2,3</sup>, 廖 君<sup>1,2,3,\*</sup>

1 重庆市山区生态系统碳循环与碳调控重点实验室, 重庆 401331

2 三峡库区地表生态过程重庆市野外科学观测研究站, 重庆 401331

3 重庆师范大学地理与旅游学院, 重庆 401331

4 民办四川天一学院, 绵竹 618200

**摘要:** 水淹胁迫是三峡库区消落带生态系统中植物-环境协同演变的关键驱动力。探究秋华柳和垂柳在水淹胁迫下的根系性状及其对土壤环境的影响, 对全面理解柳属植物在水淹胁迫下的适应机理具有重要意义。然而, 三峡库区消落带反季节水位波动驱使下柳树根系性状及其对土壤环境的影响仍存在不确定性。本研究以三峡库区广泛分布的秋华柳和垂柳为研究对象, 采用盆栽土培方法进行水淹(根部以上 2cm)和对照(无水淹)处理, 揭示水淹胁迫对秋华柳和垂柳根系形态、生理特征及根际土壤酶活性的影响。结果表明: (1) 水淹胁迫下两种柳树的根表面积及根体积均显著增加 110.92% 和 168.48%, 表明两种柳属植物通过加快自身根系生长, 增强吸收养分的面积和能力响应水淹胁迫; (2) 水淹胁迫使两种柳树根系的 CAT 活性显著下降 69.31%, POD 和 SOD 活性变化不显著, 表明两种柳树通过协调这 3 种酶活性的稳定以达到一种新的动态平衡状态, 从而增强其耐淹能力; (3) 水淹后垂柳根际土壤 SCAT 和 SSC 活性增加了 41.73% 和 58.6%, 秋华柳根际土壤 URE 活性却降低了 47.89%, 显示出两种柳树对土壤环境的影响有种间差异, 且垂柳具有使土壤生物活性更强的能力; (4) 相关性分析表明, 两种柳树根系形态与根际土壤 SCAT 活性密切相关, 根系 SOD 与根际土壤 SSC 和 SCAT 活性呈正相关, 根系 CAT 与根际土壤 SCAT 呈负相关, 反映出根系形态与根际土壤微环境联系密切。上述结果表明两种柳属植物根系能有效调整根系形态及生理特征以适应水淹胁迫, 且其根系对库区消落带土壤均具有一定的改良潜力, 其中垂柳根系改良土壤质量等作用优于秋华柳, 本研究结果可为三峡库区生态系统修复提供科学参考。

**关键词:** 根系; 根际土壤酶活性; 抗氧化酶系统; 水淹胁迫; 三峡消落带

## Effects of waterlogging stress in the Three Gorges Reservoir on root traits and rhizosphere soil enzyme activities of *Salix variegata* and *Salix babylonica*

WANG Yudi<sup>1,2,3</sup>, DENG Bei<sup>4</sup>, WANG Xiaofeng<sup>1,2,3</sup>, LIAO Jun<sup>1,2,3,\*</sup>

1 Chongqing Key Laboratory of Carbon Cycling and Carbon Regulation in Mountainous Ecosystems, Chongqing 401331, China

2 Chongqing Field Observation and Research Station of Earth Surface Ecological Processes in Three Gorges Reservoir, Chongqing 401331, China

3 College of Geography and Tourism, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

4 Sichuan Tianyi College, Mianzhu 618200, China

**Abstract:** Waterlogging stress is a key driving force for the coordinated evolution of plants and environment in the hydro-fluctuation belt ecosystem of the ecological system in the Three Gorges Reservoir (TGR). Consequently, exploring the root

**基金项目:** 重庆市教委科学技术研究项目 (KJQN202200534); 重庆市博士“直通车”科研项目 (CSTB2022BSXMJCX0146); 重庆师范大学基金项目 (21XLB021)

**收稿日期:** 2024-09-13; **网络出版日期:** 2025-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: junliao@cqnu.edu.cn

traits of *Salix variegata* Franch., *Salix babylonica* L. under waterlogging stress and their impact on the soil environment have great significance for a comprehensive understanding of the adaptation mechanisms of willows under waterlogging stress. However, it is still uncertainty about the root characteristics of willows and their impact on the soil environment under the influence of off-season water level fluctuations in the TGR. We conducted a simulated flooding test (waterlogging, 2cm above the roots; control, no waterlogging) using the cuttings of *S. variegata* and *S. babylonica* in the TGR to reveal the effects of waterlogging stress on their root morphology, physiological characteristics, and rhizosphere soil enzyme activity. Results indicated that: compared with control, (1) the root surface area and root volume were increased significantly by 110.92% and 168.48% in two types of willows under waterlogging stress respectively. This indicated that the two types of willows respond to waterlogging stress by accelerating their root growth, enhancing the area and ability to absorb nutrients; (2) the CAT activity of two willow species was significantly decreased by 69.31% under waterlogging stress, while the POD and SOD activities did not show significant changes. This indicated that willows achieved a new dynamic equilibrium state by coordinating the stability of these three enzyme activities, thereby defending its ability to withstand waterlogging; (3) the SCAT and SSC activities in the rhizosphere soil were respectively increased in *S. babylonica* under waterlogging stress by 41.73% and 58.6%, while the urease activity in the rhizosphere soil of *S. variegata* was decreased by 47.89%. This indicated that there were interspecific differences in the impact of these two willow species on the soil environment, and *S. babylonica* has a better ability to enhance soil biological activity; (4) correlation analysis showed that root morphology was closely related to soil SCAT enzyme activity in two types of willows. Root SOD was positively correlated with rhizosphere soil SSC and SCAT activity, while root CAT was negatively correlated with soil SCAT, reflecting a close relationship between root morphology and rhizosphere soil microenvironment. In summary, the above results indicated that the root systems of two types of willows could effectively adjust their root morphology and physiological characteristics to adapt to waterlogging stress, and their root systems had certain improvement potential for the soil in the subsidence zone of the reservoir area. Moreover, the improvement of soil quality by the root system of *S. babylonica* was superior to that of *S. variegata*. The results of our study can provide a scientific reference for the application of willow trees in the ecological restoration of the TGR.

**Key Words:** root; rhizosphere soil enzyme activities; antioxidant enzyme system; waterlogging stress; Three Gorges Reservoir

根系是植物吸收土壤水分和养分的最主要器官,特别细根( $d \leq 2\text{mm}$ )的功能性状是决定植物生长和应对环境胁迫的关键<sup>[1]</sup>。根际是连接根系与土壤的活跃界面,也是根系生理代谢十分频繁的区域<sup>[2]</sup>。水淹胁迫是常见的非生物胁迫,可直接影响植物的生长策略、干扰植物多种生理过程。因此,开展水淹胁迫下植物根系功能性状的研究是了解植物适应水淹环境和提高耐淹能力的关键。通常,水淹胁迫会直接造成植物根部缺氧,同时加速其不定根的生长<sup>[3]</sup>和通气组织的形成<sup>[4]</sup>,显著增加根系表面积和根体积,进而改变根系的生理特征。例如增加植物根系的抗氧化酶活性<sup>[5]</sup>、非结构性碳水化合物<sup>[6]</sup>(Non-structural carbohydrates, NSC)和丙二醛含量<sup>[7]</sup>(Malonaldehyde, MDA),从而提高植物对水淹胁迫的适应能力。但亦有水淹胁迫抑制植物根系长度<sup>[8]</sup>、降低根系超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性<sup>[9]</sup>或对非结构性碳水化合物影响不大<sup>[10]</sup>的报道。并且,已有研究发现,水淹胁迫下植物根系性状与根际土壤酶之间可以相互作用<sup>[11]</sup>。植物根系在生长过程中会不断向土壤中释放一些无机物质,和影响其酶活性<sup>[12]</sup>。而根际土壤脲酶、蔗糖酶和过氧化氢酶等能够促进植物吸收和养分利用<sup>[13]</sup>,故土壤酶活性的变化常被用于评估土壤环境的改善和植物生长状况<sup>[14]</sup>。因此,为深入了解水淹胁迫下植物根系功能性状的适应机制及其对土壤生态过程的影响,开展水淹胁迫下植物根系功能性状和根际土壤酶活性的影响研究十分重要。

三峡水库是世界上最大的人工水库,拥有面积超过 348 km<sup>2</sup>的水库消落带<sup>[15]</sup>。消落带水陆环境交替变化成为干扰河岸带植物生长的主要因素。独特的反季节水淹模式使土壤中氧含量降低,导致消落带附近大量植

物根系缺氧、生长缓慢甚至死亡<sup>[16]</sup>,严重干扰了河岸生态环境的结构与功能稳定。柳属植物具有水土保持、削蚀固岸和美化环境等诸多生态功能,常用于生境脆弱区域的生态环境修复<sup>[17]</sup>。已有研究发现,秋华柳(*Salix variegata* Franch.)和垂柳(*Salix babylonica* L.)广泛分布于三峡库区河岸带<sup>[18-19]</sup>,因其能在水淹条件下存活,故是消落带生态恢复的优势物种<sup>[17]</sup>。已有关于柳树应对水淹胁迫的响应研究主要集中在存活率<sup>[20]</sup>、重金属污染<sup>[21]</sup>和解剖结构变化<sup>[22]</sup>等方面,而关于秋华柳和垂柳植物的根系功能性状和根际土壤酶活性如何响应水淹胁迫的报道较少。因此,开展水淹胁迫对柳属植物根系性状与根际土壤酶活性的影响研究,探讨消落带柳属植物的根系适应策略及根际土壤微生态环境变化,为评估柳树根系在三峡库区消落带生态系统的保护与恢复提供科学参考。

本研究以三峡库区消落带先锋树种秋华柳和垂柳一年生扦插幼苗为研究对象,采用盆栽土培方法进行模拟三峡库区消落带水淹试验,以期:(1)分析水淹胁迫对秋华柳和垂柳幼苗的根系形态、生理特征和根际土壤酶活性的影响;(2)探究两种柳属植物根系功能性状和根际土壤酶活性的相互作用关系。本研究结果将为深入了解秋华柳和垂柳在三峡库区消落带的生态恢复提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料与设计

试验所用粗细均匀的秋华柳和垂柳一年生健康枝条试验材料(长度均为 15cm 左右)均采集于 2023 年 3 月在重庆市北碚区嘉陵江河岸(29°41'2"N,106°26'56"E)。随后种植在重庆师范大学气象园(29°55'7"N,106°45'6"E)土壤 pH 值为 4.86 的花盆(尺寸为内径 29cm、高 23cm,花盆内土深 15cm)中,该区域属亚热带湿润季风性气候,试验期间平均低温 6.3℃,平均高温 12.3℃,平均湿度 59%,平均降雨量 8mm,平均日照时间 603min。

2023 年 12 月至 2024 年 1 月在试验地模拟三峡库区消落带 170m 以上木本植物常年经历的冬季水淹情景(SY),未水淹模拟 175m 以上非消落带情景(CK)(图 1)。选择长势良好、高度相似的垂柳和秋华柳健康幼苗各 10 株,将 SY 组所有垂柳和秋华柳健康幼苗放置在水淹深度为淹没幼苗根部至土壤表层 2cm 的塑料水箱(长 96cm,宽 76cm,高 68cm)内,CK 组放置在水箱旁边的空地上,保持花盆底部有孔隙,根系通气正常,正

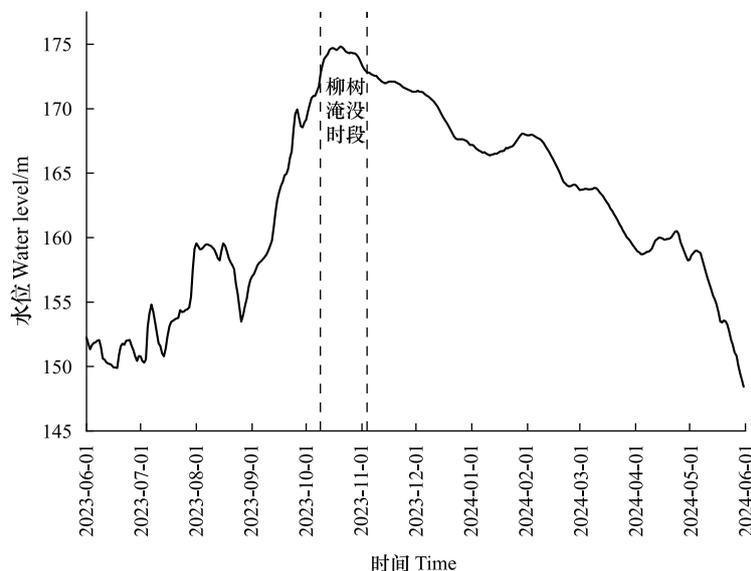


图 1 三峡水库坝前水位变化过程

Fig.1 The process of water level change in front of the Three Gorges Dam

根据三峡水库水位整理,水文数据来源于长江水文网,网址:[http://www.cjh.com.cn/swyb\\_sssq.html](http://www.cjh.com.cn/swyb_sssq.html)

常浇水,试验每组设置 5 个重复。试验结束从 SY 组和 CK 组中将植株分离,用去离子水润洗,随即将根系置于根系扫描仪 (Microtek GXY-A, 中国) 上扫描,完成后快速收取各组植株的细根 ( $d \leq 2$  mm) 装入自封袋。植株拔出后立即采用“抖根法”收集根际土壤,将细根和土壤样品放进 4℃ 冰箱冷藏以备后续生理指标测定。

## 1.2 试验指标测量方法

### 1.2.1 根系形态测定

将 CK 组和 SY 组植株幼苗根系表面的水分用吸水纸吸干,将其放入根系扫描仪 (Microtek GXY-A, 中国) 进行图像获取,扫描时将根系放入扫描仪所配置的特殊托盘,为避免根系互相缠绕可适当加入纯水,用镊子将根系均匀分散开。根系中的相关指标采用 WinRHIZO 根系分析系统进行分析,包括根长 (Root length, RL)、根表面积 (Root surface area, RSA)、根体积 (Root volume, RV) 等参数。

### 1.2.2 细根非结构性碳水化合物 (NSC) 的测定

扫描完后的根系使用游标卡尺挑选出细根,将植物细根用去离子水洗净后,放置 75℃ 烘箱连续烘干 48h 至恒重,粉碎过 0.15mm 筛,用于测定细根 NSC。采用蒽酮比色法测定垂柳和秋华柳细根中淀粉 (Starch, St) 和可溶性糖 (Soluble sugar, SS) 含量<sup>[23]</sup>。

### 1.2.3 细根丙二醛和酶活性的测定

采用硫代巴比妥酸法测定细根丙二醛 MDA 的含量<sup>[24]</sup>。采用氮蓝四唑法和愈创木酚显色法分别测定细根超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD) 和过氧化物酶 (Peroxidase, POD) 的活性<sup>[25]</sup>,过氧化氢酶 (Catalase, CAT) 活性测定参照 Nakano 等<sup>[26]</sup>的方法。

### 1.2.4 土壤酶活性的测定

去除表层枯枝落叶,挖出整株植物,采用“抖根法”收集根际土壤<sup>[27]</sup>,只将根系表面约 2mm 的根际土收集在无菌报纸上,迅速转移到离心管中冷藏至 4℃ 冰箱里,用于相关指标测定。土壤脲酶 (Urease, URE) 活性采用苯酚钠-次氯酸钠比色法测定<sup>[28]</sup>;土壤蔗糖酶 (Soil sucrase, SSC) 活性采用 3, 5-二硝基水杨酸比色法测定<sup>[28]</sup>;土壤过氧化氢酶 (Soil catalase, SCAT) 采用高锰酸钾滴定法测定<sup>[28]</sup>。

## 1.3 数据处理与分析

使用 SPSS 21.0 对水淹后的形态指标和生理生化指标采用单因素方差分析 (one-way ANOVA),并用 Duncan 法进行多重比较,显著水平为  $P < 0.05$ 。用 Pearson 相关分析检验水淹后根际土壤酶活性与根系性状之间的相关性,用 Origin 2021 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 根系形态特征

如图 2 可知,水淹对两种柳树的根系形态生长有一定的促进作用,RSA 和 RV 水淹后显著增长 ( $P < 0.05$ )。与对照相比,水淹后两种柳树的 RSA 和 RV 的值均增加了一倍以上。垂柳 RL、RSA、RV 分别增加了 53.93%、120.79%、228.73%;秋华柳 RL、RSA、RV 分别增加了 59.71%、100.89%、126.76%,其中垂柳和秋华柳的 RL 在水淹前后变化均不显著。以上结果表明,水淹胁迫对两种柳树根系形态的影响主要表现在显著的促进两种柳树的根表面积和根体积的生长,尤其对垂柳的根体积增加起着明显的促进作用。

### 2.2 细根生理特征

#### 2.2.1 细根抗氧化酶系统

由图 2 可知,水淹使两种柳树细根的 CAT 活性显著下降了 69.31% ( $P < 0.05$ ),SOD 和 POD 活性均无显著差异。在对照组中垂柳细根的 SOD 和 POD 活性均显著低于秋华柳,但 CAT 活性显著高于秋华柳 ( $P < 0.05$ )。但垂柳 SOD 和 CAT 活性在水淹后与秋华柳无显著差异,POD 活性显著低于秋华柳 49.89%。垂柳水淹后细根 SOD 活性显著增加了 165%,但 CAT 活性显著降低了 69.45%;秋华柳经过水淹后,细根 SOD 和 CAT 活性分别降低了 19.57%、69.15%,POD 活性增加了 26.14%。以上结果表明,水淹胁迫显著降低了两种柳树 CAT 活

性,其中垂柳的 SOD 和 CAT 活性对水淹的响应更为强烈。

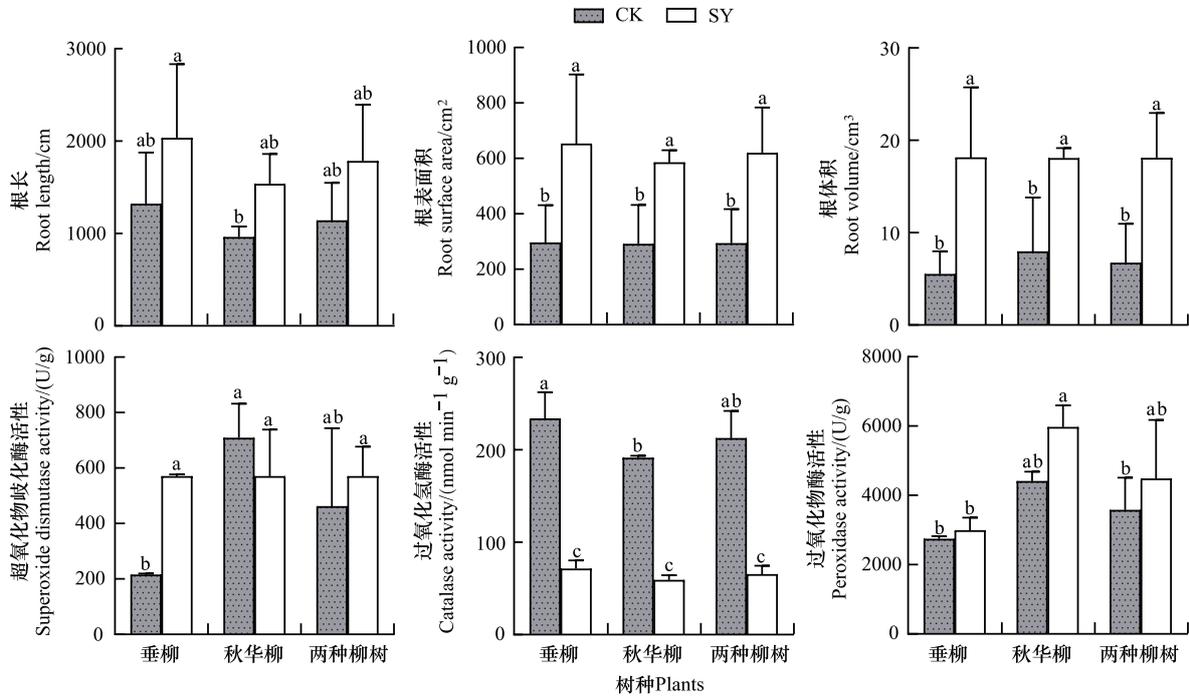


图 2 秋华柳和垂柳根系形态和抗氧化酶活性

Fig.2 *S.variegata* and *S.babylonica* root morphology and antioxidant enzyme activity

CK: 对照组; SY: 水淹组; 图中数据为平均值±标准差; 不同小写字母表示不同处理在  $P < 0.05$  水平上差异显著

### 2.2.2 细根非结构性碳水化合物、丙二醛含量

由图 3 可知,水淹胁迫对两种柳树细根 St 和 SS 含量影响不显著。水淹后秋华柳和垂柳细根 St 含量分别增加了 3.27%、8.14%,SS 含量分别增加了 3.26%、8.11%。此外,水淹使秋华柳和垂柳细根 MDA 含量分别降低了 11.06%、37.02%,且秋华柳 MDA 降低达显著水平 ( $P < 0.05$ )。以上结果可知,水淹胁迫对两种柳树细根的能量物质和渗透调节机制影响不显著,植物细胞膜脂质过氧化程度较低,但秋华柳的 MDA 含量在水淹后显著降低。

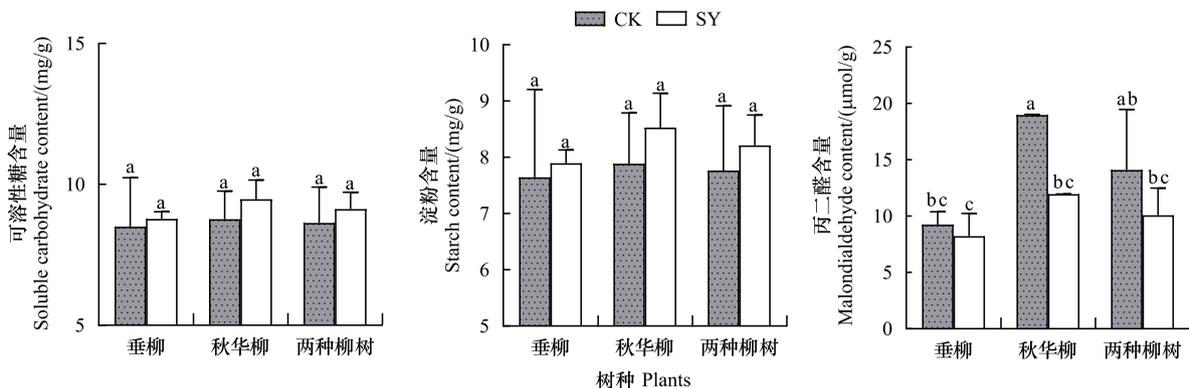


图 3 秋华柳和垂柳细根非结构性碳水化合物、丙二醛含量

Fig.3 Contents of Non-structural carbohydrates and malondialdehyde in *S.variegata* and *S.babylonica* fine roots

CK: 对照组; SY: 水淹组; 图中数据为平均值±标准差; 不同小写字母表示不同处理在  $P < 0.05$  水平上差异显著

### 2.3 根际土壤酶活性

不同植株根际土壤酶活性对水淹的响应有所差异(图 4)。水淹使两种柳树 SCAT 和 SSC 活性显著增加

了 31.06% 和 23.69% ( $P < 0.05$ )。垂柳根际土壤在对照组中, SCAT、URE、SSC 活性均显著低于秋华柳根际土壤 ( $P < 0.05$ )。水淹后垂柳和秋华柳之间变化不显著, 但 SCAT 依然小于秋华柳。水淹后垂柳根际土壤 SCAT 和 SSC 的活性大于对照组, 分别增加了 41.73% 和 58.6%, 均达到显著水平; 秋华柳根际土壤经过水淹后, SCAT 活性显著增加了 22.19%, 而 URE 活性却显著降低了 47.89%。以上结果表明, 水淹显著增加了两种柳树的根际土壤 SCAT 和 SSC 活性, URE 活性变化不显著, 其中垂柳根际土壤 SCAT 活性明显提高。

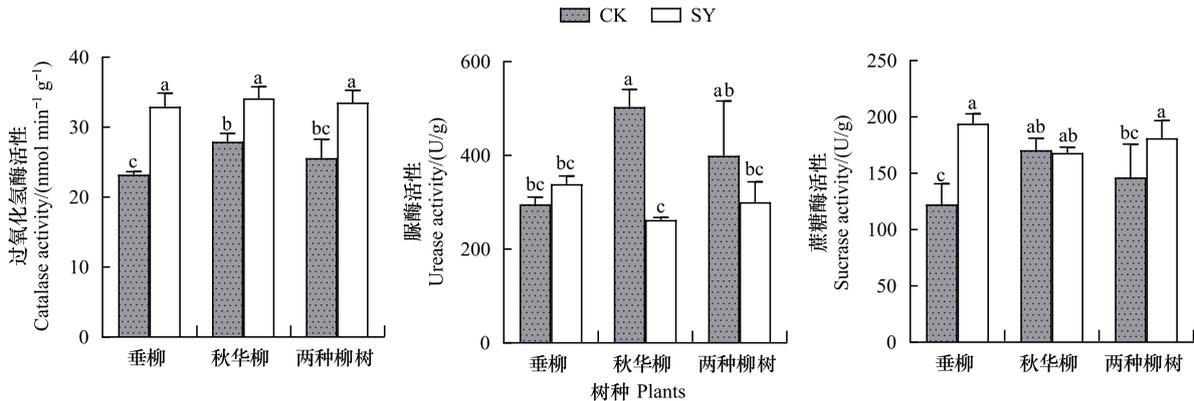


图 4 秋华柳和垂柳根际土壤酶活性

Fig. 4 Rhizosphere soil enzyme activity of *S. variegata* and *S. babylonica*

CK: 对照组; SY: 水淹组; 图中数据为平均值±标准差; 不同小写字母表示不同处理在  $P < 0.05$  水平上差异显著

#### 2.4 根系性状与根际土壤酶活性的相关性

利用相关性分析水淹胁迫下环境因子与秋华柳和垂柳根系形态和生理指标的关系。由图 5 可知, 柳树根系形态与根际土壤 SCAT 呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 与细根 CAT 活性呈负相关 ( $P < 0.05$ ), 而细根 CAT 活性与根际土壤 SCAT 和 SSC 活性呈负相关。柳树细根 MDA 与根际土壤 URE、细根 POD 活性正相关, 细根 SOD 活性与根际土壤 SCAT 和 SSC 具有正相关关系。以上结果表明, 细根抗氧化酶活性与根际土壤之间联系紧密, 细根 SOD 活性与根际土壤 SCAT、SSC 显著正相关。

#### 2.5 PCA 分析

本研究对 2 个处理组秋华柳和垂柳的 12 个性状指标进行主成分分析, 再分别对秋华柳和垂柳进行主成分分析。由图 6 两种柳树可知, 前 2 个主成分分析的累积贡献率达 69.9%, 这表明结果基本能代表 12 个性状的绝大部分信息, 水淹胁迫对两种柳树的根系形态、NSC 的变化具有正向作用, 秋华柳和垂柳的 CAT 活性与根系生长、NSC 及根系抗氧化酶系统呈负相关关系。水淹对秋华柳的影响主要集中在根系、SCAT 和 POD 活性, PC1 解释了 66.8% 的总变异, 主要倾向于 RL; 而在垂柳中, PC1 解释了 58.2% 的总变异, 水淹主要影响垂柳细根抗氧化系统和根际土壤酶活性。以上结果表明, 水淹对两种柳树根系形态影响显著, 其中对根长影响较大; 其次, 水淹胁迫主要影响垂柳的 SCAT、POD 和根系形态, 而主要影响秋华柳的 3 种根际土壤酶、SOD、POD 和根系形态。

### 3 讨论

#### 3.1 水淹胁迫对柳树根系形态和生理特征的影响

大部分植物在面对水淹胁迫时改变根系形态<sup>[29-30]</sup>。本研究发现, 水淹后两种柳树根表面积和根体积较对照组分别显著增加了 2.1 倍和 2.69 倍 ( $P < 0.05$ ), 这表明两种柳树在形态学上对水淹胁迫表现出了适应性。两种柳树通过拓宽根表面积和根体积, 提高其在水淹胁迫下吸收养分和氧气的空间范围和能力, 有助于植物更有效地从周围环境中吸收溶解在水中的少量氧气, 这是秋华柳和垂柳为了适应水淹胁迫而采取的生理生态策略<sup>[31-32]</sup>。与香附子 (*Cyperus rotundus*)<sup>[33]</sup> 和狗牙根 (*Cynodon dactylon*)<sup>[34]</sup> 的根系体积在水淹胁迫下都明显

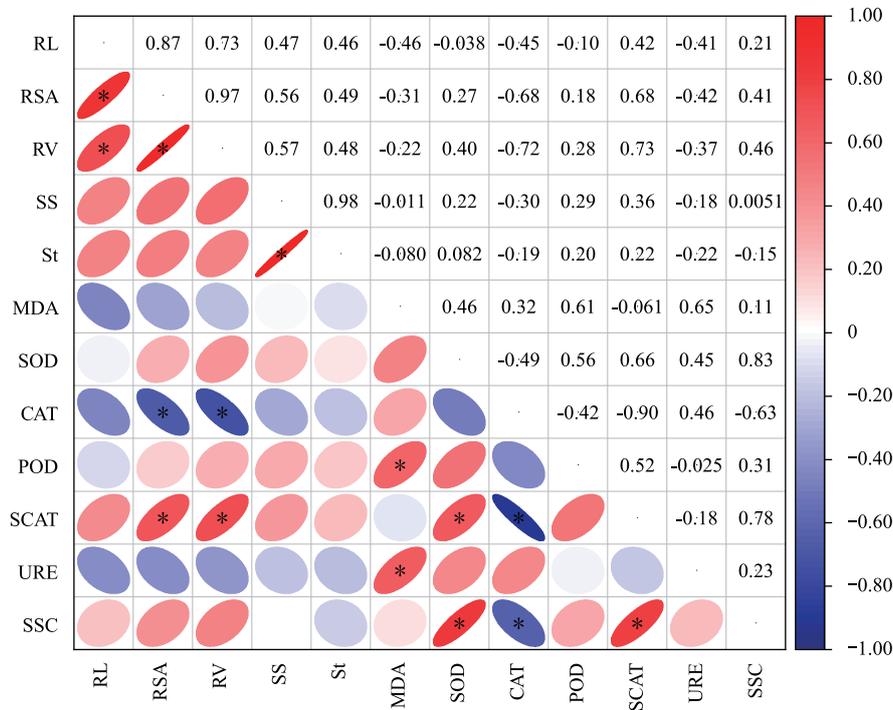


图 5 秋华柳和垂柳根系形态、生理性状与根际土壤酶活性相关性分析

Fig.5 Correlation analysis of root morphology, physiological traits and rhizosphere soil enzyme activity of *S. variegata* and *S. babylonica*

RL:根长 Root length;RSA:根表面积 Root surface area;RV:根体积 Root volume;SS:可溶性糖 Starch;St:淀粉;MDA:丙二醛 Malonaldehyde;SOD:超氧化物歧化 Superoxide dismutase;CAT:过氧化氢 Catalase;POD:过氧化物酶 Peroxides;SCAT:土壤过氧化氢酶 Soil catalase;URE:脲酶 Urease;SSC:土壤蔗糖酶 Soil sucrase;图中右上区域的数字为各指标间相关系数,左上区域方块与右上区数字对应,颜色越深,相关性越强,颜色越浅,相关性越弱。红色表示正相关,蓝色代表负相关;\*表示显著相关( $P < 0.05$ )

增加的结果相似。由此可见,水淹胁迫下提高根系表面积和体积,是这两种柳树适应水淹胁迫的重要根构形特征和生存策略,以此提高生存竞争力,从而更好地应对三峡库区消落带的水淹生境。

当植物生长的环境发生变化时,植物最先在生理方面对其进行响应<sup>[35]</sup>。本研究发现秋华柳和垂柳可溶性糖和淀粉质量分数与对照组无显著差异(图3,  $P > 0.05$ ),这表明,水淹使两种柳树体内的淀粉能很好水解成植株厌氧代谢所需的可溶性糖<sup>[36]</sup>,柳树能成功的运用体内的糖酵解底物可溶性糖维持其生长或生存所需的能量,从而增强其耐水淹能力。丙二醛是膜脂过氧化产物之一,其含量高低通常表示细胞膜脂过氧化程度及植物对逆境条件反应的强弱,MDA 积累越多,膜组织的保护能力越弱<sup>[35]</sup>。本研究发现水淹胁迫对两种柳树根系的 MDA 含量影响不显著,这与郭燕等<sup>[37]</sup>关于水淹胁迫下湿地松(*Pinus elliotii*)MDA 含量差异不显著的研究结果一致。但从秋华柳和垂柳 3 种酶活性与 MDA 的相关性来看,大体上二者表现出正相关关系(图 5),这说明 MDA 与 3 种酶活性能很好的协调发挥功能,秋华柳和垂柳酶活性的协调变化能清除自由基,减少膜脂过氧化,从而对 MDA 含量造成一定影响。此外,水淹胁迫会导致植物根系动用储存的 NSC 以提供能量,这种能量的重新分配有助于维持细胞的正常运作,从而间接影响 MDA 含量,这很可能也是垂柳 MDA 和 NSC 含量变化不显著的原因<sup>[38]</sup>,在此水淹胁迫下两种柳树根系在生理性状上表现出一定的渗透调节能力。

水淹胁迫会导致植物根系缺氧,使根系内产生和积累大量活性氧<sup>[39-41]</sup>。国内很多学者对消落带植物的研究表明:耐淹植物均可通过提高体内抗氧化酶活性,减轻过多自由基对自身产生的伤害<sup>[38,42]</sup>。CAT 是植物体内膜脂过氧化过程中主要保护酶之一,POD 和 CAT 在清除活性氧过程中会表现出互补效应共同协作以清除活性氧<sup>[43]</sup>。SOD 歧化产生的  $H_2O_2$  和  $O_2$  可由 CAT 和 POD 进一步将其分解为  $H_2O$ ,从而减轻过量活性氧带来的损伤。本研究中,水淹胁迫下两种柳树根系 CAT 活性显著下降(图 2),可能是由于土壤中水分过多导致

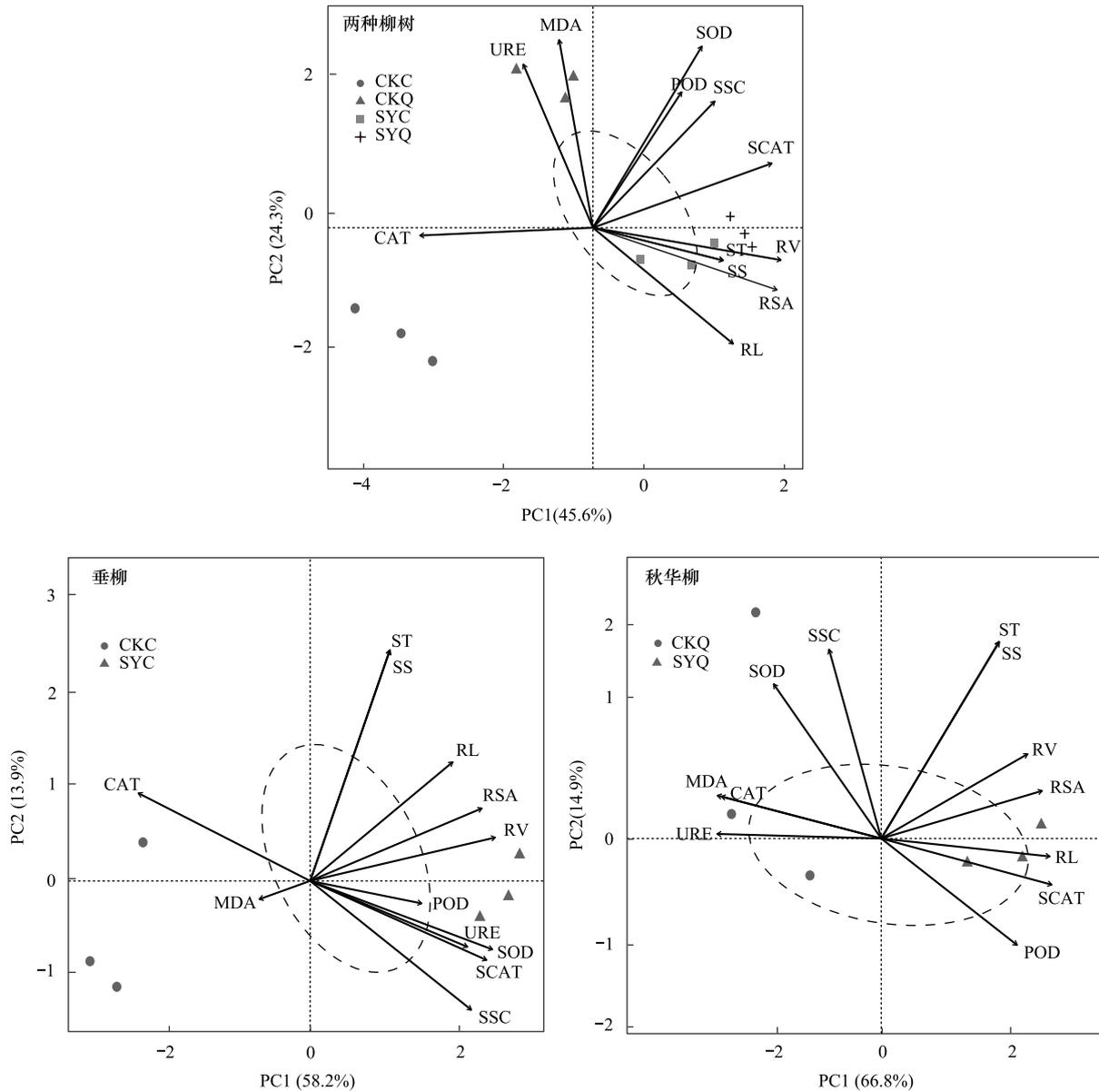


图 6 秋华柳和垂柳根系形态、生理性状与根际土壤酶活性主成分分析

Fig.6 Principal component analysis of root morphology, physiological traits and rhizosphere soil enzyme activity of *S. variegata* and *S. babylonica*

CKC: 对照组垂柳; CKQ: 对照组秋华柳; SYC: 水淹组垂柳; SYQ: 水淹组秋华柳。RL: 根长 Root length; RSA: 根表面积 Root surface area; RV: 根体积 Root volume; SS: 可溶性糖 Starch; St: 淀粉; MDA: 丙二醛 Malonaldehyde; SOD: 超氧化物歧化 Superoxide dismutase; CAT: 过氧化氢 Catalase; POD: 过氧化物酶 Peroxides; SCAT: 土壤过氧化氢酶 Soil catalase; URE: 脲酶 Urease; SSC: 土壤蔗糖酶 Soil sucrose

两种柳树根际土壤周围的  $H_2O_2$  浓度相对较低,从而抑制了 CAT 活性。并且,两种柳树 POD 和 SOD 活性在水淹胁迫后无显著变化,这很可能是其通过维持 SOD 和 POD 的活性稳定,同时下调 CAT 活性,以达到一种新的动态平衡状态,即抗性强的植物抗氧化酶变化幅度较小,维持正常生长。抗氧化酶系统是一个综合的反应体系,耐淹植物抗氧化酶系统之间存在一种协同关系<sup>[42]</sup>,需要共同协调使细胞活性氧自由基维持较低水平<sup>[44]</sup>。从本研究结果来看,秋华柳和垂柳根系均会通过主动协调细根 SOD、POD 和 CAT,减缓细胞遭受氧化损伤以应对水淹胁迫。此外,水淹胁迫下,垂柳的 SOD 活性上升幅度和 CAT 下降幅度均大于秋华柳,说明两物种体内的抗氧化酶系统有着不同的响应方式。

### 3.2 水淹对柳树根际土壤酶活性的影响

土壤含水量是影响土壤酶活性的重要因子,且酶活性随着土壤湿度的增大而增强<sup>[45]</sup>,当湿度过高时会改变土壤微生物群落,影响酶的释放<sup>[46]</sup>。本研究发现水淹后两种柳树的 CAT 和 SSC 活性显著增加了 30.28% 和 23.67%。这表明水淹胁迫显著增强了两种柳树的根际土壤酶活性,很可能是与本研究中水淹胁迫使秋华柳和垂柳的根表面积和根体积增大有关(图 2),根表面积和根体积增加直接扩大了两种柳树根系与空气的接触面积,而适宜的根际通气量显著提高了两种柳树根际土壤 SCAT 和 SSC 活性<sup>[47]</sup>。SSC 间接反映土壤有机质积累与分解转化的规律,可增加土壤中的可溶性营养<sup>[48]</sup>,SCAT 对减缓 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 对生物体的毒害作用起着重要的作用<sup>[49]</sup>。增强的根际土壤酶活性有助于加速有机质的分解,提高土壤肥力,进而促进生长,也有利于维持生态系统的物质平衡和能量转化。URE 可以将养分转化为植物可吸收的氮素<sup>[50]</sup>,本研究结果表明水淹胁迫后秋华柳根际土壤 URE 活性变化不显著,与朱同彬<sup>[51]</sup>等发现土壤含水量过高导致 URE 活性变化研究结果一致。这很可能是水淹使根际土壤积水使 Fe<sup>2+</sup>、Mn<sup>2+</sup> 等还原物质增加反而抑制根际土壤酶活性,限制有机碳与尿素分解,导致根际土壤活性降低或变化不显著<sup>[52]</sup>。综上,两种柳树均通过增强 SCAT 和 SSC 活性的方式来提高对水淹的适应性。但垂柳的 URE 变化不显著,秋华柳 URE 显著降低,这是他们启动了不同的生理机制。垂柳可能具有更强的抗逆性或适应性,能够在水淹条件下保持 URE 的相对稳定,而秋华柳则可能对水淹更为敏感,导致 URE 显著降低。

### 3.3 柳树根系性状与根际土壤酶活性的关系

植物根系已经被证实能影响土壤中物质的生物地球化学循环,这也是根际土壤的特点之一<sup>[53]</sup>。先前的研究表明去除植物根系会降低土壤多酚氧化酶等的活性<sup>[54]</sup>,反之,酶活性的增加可诱导更有效的分解作用、提高根际养分和促进根系生长<sup>[55]</sup>,故根系性状与根际土壤酶活性之间具有相互促进作用。消落带裸露的土壤容易被侵蚀,而植物根系可以稳定土壤结构、防治土壤侵蚀,同时通过其根际分泌物提升土壤微生物的多样性来调控土壤微环境。因此,根际土壤酶活性的变化研究对于维持三峡库区生态系统生产力和生物多样性至关重要<sup>[56]</sup>。本研究中柳树根系形态与其根际土壤 SCAT 活性呈正相关,且根系 SOD 与根际土壤 SSC、SCAT 亦呈正相关(图 5)。此外,水淹后根系形态与 NSC 联系密切(图 6),秋华柳和垂柳也会通过伸长根、增加 RSA 和 RV 来适应。同时,较高的土壤酶活性代表土壤的物质和能量转化都很强盛,可促进植株的生长<sup>[57]</sup>。尤其是秋华柳根系形态与根际土壤 SCAT 活性联系十分紧密,而垂柳根系形态和 3 种根际土壤酶活性在 PC1 中贡献最大(图 6),这说明植物根系调节土壤环境具有种间差异,垂柳根系的根际土壤酶活性变化不显著,与秋华柳相比具有更好的固氮作用,更有利于土壤有机质的积累与分解,也有利于三峡库区消落带的灌木层植被恢复,根际土壤酶活性的增加也可以增强土壤的肥力。综上,水淹对两种柳树根系性状与根际土壤酶活性的关系的影响不一致。从本文结果来看,垂柳的根系形态变化更加明显,能够与 SCAT、URE 和 SSC 根际土壤酶产生相互作用,这种差异反映了种间的多样性和复杂性,也为进一步研究植物与土壤环境的相互作用提供了新的视角。

## 4 结论

本研究通过模拟水淹试验来评价三峡消落带先锋物种垂柳和秋华柳根系对环境胁迫的生理适应特征及其对根际土壤环境的影响,通过秋华柳和垂柳根系形态、生理性状与根际土壤酶活性 PCA 分析表明,秋华柳和垂柳通过不同的性状组合以及资源分配,形成不同的权衡策略来应对水淹胁迫。

(1) 在根系形态方面,水淹胁迫下两种柳树通过延长根系提高氧气的吸收和扩散能力,抵抗水淹引起的氧胁迫。两种柳树的根表面积和根体积显著增加,提高其在水淹胁迫下吸收养分和氧气的空间范围和能力,体现了两种柳树对水淹胁迫较好的适应性。

(2) 在生理性状方面,秋华柳和垂柳可溶性糖、淀粉积累和 MDA 变化均不显著,但两种柳树的细根 3 种酶活性之间的作用及变化情况不一致,也都通过协调细根 SOD、POD 和 CAT 之间的关系,减缓细胞遭受氧化

损伤以应对水淹胁迫。未来的研究可以进一步通过分子水平的探讨,阐明柳树抗氧化酶系统对水淹胁迫的适应机制和不同酶之间的相互作用关系。

(3)秋华柳和垂柳的根系性状与根际土壤酶活性的关系具有种间差异。表现为秋华柳 SCAT 与根系形态联系最为紧密,而垂柳 SCAT、URE 和 SSC 与根系形态联系密切,垂柳根际土壤酶活性的增加使土壤中养分转化效率增加,可增强土壤的肥力,其固氮和优化土壤质量等作用优于秋华柳。

综上,两树种在根系形态、生理等方面的表现,皆适宜用于三峡库区生态恢复工程建设。本研究结果为深入理解柳树根系在三峡库区反季节水淹胁迫下的生理响应提供了新的视角和线索。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Shao Y M, Yu X X, Xu X W, Li Y, Yuan W X, Xu Y, Mao C Z, Zhang S Q, Xu J. The YDA-MKK4/MKK5-MPK3/MPK6 cascade functions downstream of the RGF1-RGI ligand-receptor pair in regulating mitotic activity in the root apical meristem. *Molecular Plant*, 2020, 13(11): 1608-1623.
- [ 2 ] 邵秋雨,董醇波,韩燕峰,梁宗琦.植物根际微生物组的研究进展. *植物营养与肥料学报*, 2021, 27(1): 144-152.
- [ 3 ] Colmer T D, Kotula L, Malik A I, Takahashi H, Konnerup D, Nakazono M, Pedersen O. Rice acclimation to soil flooding: low concentrations of organic acids can trigger a barrier to radial oxygen loss in roots. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(7): 2183-2197.
- [ 4 ] Yamauchi T, Abe F, Tsutsumi N, Nakazono M. Root cortex provides a venue for gas-space formation and is essential for plant adaptation to waterlogging. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 259.
- [ 5 ] Sha S S, Wang G, Liu J L, Wang M H, Wang L H, Liu Y L, Geng G, Liu J H, Wang Y G. Regulation of photosynthetic function and reactive oxygen species metabolism in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) cultivars under waterlogging stress and associated tolerance mechanisms. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 210: 108651.
- [ 6 ] Boriboonkaset T, Theerawitaya C, Yamada N, Pichakum A, Supaibulwatana K, Cha-Um S, Takabe T, Kirdmanee C. Regulation of some carbohydrate metabolism-related genes, starch and soluble sugar contents, photosynthetic activities and yield attributes of two contrasting rice genotypes subjected to salt stress. *Protoplasma*, 2013, 250(5): 1157-1167.
- [ 7 ] 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.
- [ 8 ] Luo H, Liu S S, Song Y F, Qin T L, Xiao S B, Li W, Xu L L, Zhou X X. Effects of waterlogging stress on root growth and soil nutrient loss of winter wheat at seedling stage. *Agronomy*, 2024, 14(6): 1247.
- [ 9 ] 苏柏予,张维仕,王友绍.三种红树根部组织抗氧化酶活性对水淹胁迫的响应. *热带海洋学报*, 2022, 41(6): 35-43.
- [ 10 ] 王婷,魏虹,周翠,陈红纯,李瑞,马文超,袁仲勋.落羽杉根系有机酸与 NSC 代谢对三峡消落带水位变化的响应. *生态学报*, 2018, 38(09): 3004-3013.
- [ 11 ] Wang X, Cheng L Y, Xiong C Y, Walley W R, Miller A J, Rengel Z, Zhang F S, Shen J B. Understanding plant-soil interactions underpins enhanced sustainability of crop production. *Trends in Plant Science*, 2024, 29(11): 1181-1190.
- [ 12 ] 汪其同,高明宇,刘梦玲,王华田,董玉峰,王延平.基于高通量测序的杨树人工林根际土壤真菌群落结构. *应用生态学报*, 2017, 28(4): 1177-1183.
- [ 13 ] 耿玉清,白翠霞,赵铁蕊,王树森,陈俊琦.北京八达岭地区土壤酶活性及其与土壤肥力的关系. *北京林业大学学报*, 2006, 28(5): 7-11.
- [ 14 ] Mohamed I, Bassouny M A, Abbas M H H, Zhan M, Cao C G, Fahad S, Saud S, Khan Khattak J Z, Ali S, Salem H M S, Azab A, Maha A L. Rice straw application with different water regimes stimulate enzymes activity and improve aggregates and their organic carbon contents in a paddy soil. *Chemosphere*, 2021, 274: 129971.
- [ 15 ] 程莅登,袁兴中,孙阔,唐婷,袁嘉.三峡库区消落带植物群落及其功能性状对不同水淹强度的响应. *生态学报*, 2024, 44(11): 4795-4807.
- [ 16 ] Walne C H, Reddy K R. Developing functional relationships between soil waterlogging and corn shoot and root growth and development. *Plants-Basel*, 2021, 10(10): 2095.
- [ 17 ] 赵凤亮,杨卫东.柳树(*Salix spp.*)在污染环境修复中的应用. *浙江农业学报*, 2017, 29(2): 300-306.
- [ 18 ] Lei S T, Zeng B, Xu S J, Zhang X P. Response of basal metabolic rate to complete submergence of riparian species *Salix variegata* in the Three Gorges Reservoir region. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 13885.
- [ 19 ] 孙晓灿,魏虹,田晓锋,贾中民.镉胁迫对金丝垂柳幼苗生长及叶绿素荧光特性的影响. *广西植物*, 2011, 31(4): 490-494.
- [ 20 ] 李娅,曾波,叶小齐,乔普,王海锋,罗芳丽.水淹对三峡库区岸生植物秋华柳(*Salix variegata* franch.)存活和恢复生长的影响. *生态学报*, 2008, 28(5): 1923-1930.
- [ 21 ] 陈红纯,曾成城,李瑞,王婷,周翠,吴科君,马文超,魏虹.水淹条件下秋华柳对 Cd 污染土壤化学性质的影响. *西南大学学报: (自然科学版)*, 2019, 41(2): 17-26.
- [ 22 ] 甘丽萍,王晓念,曹煦悦,杨玲.水淹胁迫对竹柳幼苗形态结构和生理特征的影响. *水生态学杂志*, 2022, 43(6): 102-107.
- [ 23 ] Ebell L F. Variation in total soluble sugars of conifer tissues with method of analysis. *Phytochemistry*, 1969, 8(1): 227-233.
- [ 24 ] 赵世杰,许长成,邹琦,孟庆伟.植物组织中丙二醛测定方法的改进. *植物生理学通讯*, 1994, 30(3): 207-210.
- [ 25 ] 李合生,王学奎. *现代植物生理学*. 4 版.北京:高等教育出版社, 2019.

- [26] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 1981, 22(5): 867-880.
- [27] Lu H F, Lashari M S, Liu X Y, Ji H S, Li L Q, Zheng J F, Kibue G W, Joseph S, Pan G X. Changes in soil microbial community structure and enzyme activity with amendment of biochar-manure compost and pyrolytic solution in a saline soil from Central China. *European Journal of Soil Biology*, 2015, 70: 67-76.
- [28] 景宇鹏, 李跃进, 姚一萍, 妥德宝, 蔺亚莉, 狄彩霞, 莎娜, 骆洪. 盐渍化土壤酶活性及其与微生物、理化因子的关系. *中国农业科技导报*, 2016, 18(2): 128-138.
- [29] Eysholdt-Derzso E, Sauter M. Hypoxia and the group VII ethylene response transcription factor HRE2 promote adventitious root elongation in *Arabidopsis*. *Plant Biology*, 2019, 21 Suppl 1(Suppl Suppl 1): 103-108.
- [30] 邓蓓, 王晓锋, 廖君. 环境胁迫影响三峡库区消落带草本和木本植物生理生态特征的 meta 分析. *植物生态学报*, 2024, 48(5): 623-637.
- [31] Fujita S, Noguchi K, Tange T. Different waterlogging depths affect spatial distribution of fine root growth for *Pinus thunbergii* seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12(10): 614764.
- [32] 陈芳清, 李永, 郗光武, 许文年. 水蓼对水淹胁迫的耐受能力和形态学响应. *武汉植物学研究*, 2008, 26(2): 142-146.
- [33] 洪明, 郭泉水, 聂必红, 康义, 裴顺祥. 三峡库区消落带香附子对水陆生境变化的响应. *河北农业大学学报*, 2011, 34(3): 77-84.
- [34] 洪明, 郭泉水, 聂必红, 康义, 裴顺祥, 金江群, 王祥福. 三峡库区消落带狗牙根种群对水陆生境变化的响应. *应用生态学报*, 2011, 22(11): 2829-2835.
- [35] Wei M, Sun Z, Cui B L, He Y, Dong Z C, Meng L X. Accumulation behavior of heavy metals by *Bidens pilosa* L. from metallurgical slag: effects on plant physiology and absorption characteristics. *Journal of Mountain Science*, 2023, 20(9): 2580-2591.
- [36] 吴敏, 张文辉, 周建云, 马闯, 韩文娟. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响. *生态学报*, 2014, 34(15): 4223-4233.
- [37] 郭燕, 沈雅飞, 程瑞梅, 肖文发, 杨邵, 王丽君. 水淹持续胁迫对湿地松光合特性及生理生化的影响. *林业科学研究*, 2021, 34(2): 141-148.
- [38] 夏斌, 刘莹, 胡尚春, 赵景伟, 岳桦. 水淹胁迫对虎尾草生理指标的影响. *东北林业大学学报*, 2019, 47(7): 31-36.
- [39] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405-410.
- [40] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*, 2003, 91 Spec No(2): 179-194.
- [41] Panda D, Sharma S G, Sarkar R K. Chlorophyll fluorescence parameters, CO<sub>2</sub> photosynthetic rate and regeneration capacity as a result of complete submergence and subsequent re-emergence in rice (*Oryza sativa* L.). *Aquatic Botany*, 2008, 88(2): 127-133.
- [42] 湛宇, 李长慧, 才华, 肖锋, 季海川, 马元杰, 周浪敏, 杨明春. 高寒湿地植物对水淹胁迫的生理响应及适应性评价. *草地学报*, 2024, 32(2): 517-526.
- [43] Li W, Zhu C S, Song Y L, Yuan Y F, Li M, Sun Y K. Arbuscular mycorrhizal fungi by inducing watermelon roots secretion phthalates, altering soil enzyme activity and bacterial community composition to alleviate the watermelon wilt. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 593.
- [44] Laxa M, Liebthal M, Telman W, Chibani K, Dietz K J. The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. *Antioxidants*, 2019, 8(4): 94.
- [45] Brockett B F T, Prescott C E, Grayston S J. Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 44(1): 9-20.
- [46] Freeman C, Liska G, Ostle N J, Lock M A, Reynolds B, Hudson J I. Microbial activity and enzymic decomposition processes following peatland water table drawdown. *Plant and Soil*, 1996, 180(1): 121-127.
- [47] Niu W Q, Zang X, Jia Z X, Shao H B. Effects of rhizosphere ventilation on soil enzyme activities of potted tomato under different soil water stress. *CLEAN-Soil, Air, Water*, 2012, 40(3): 225-232.
- [48] 吴易雯, 严向红, 吴敏, 金雯雯, 唐婷婷, 廖小红, 罗莎, 雷文倩, 陈思宝. 海拔和植被对三峡库区梨香溪消落带土壤酶活性的影响. *生物资源*, 2023, 45(6): 542-550.
- [49] 吴林坤, 林向民, 林文雄. 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 298-310.
- [50] 贾夏, 韩士杰, 赵永华, 周玉梅. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对长白赤松幼苗土壤酶活性的影响. *西北农林科技大学学报: (自然科学版)*, 2010, 38(12): 87-92, 98.
- [51] 朱同彬, 诸葛玉平, 刘少军, 娄燕宏. 不同水肥条件对土壤酶活性的影响. *山东农业科学*, 2008, 40(3): 74-78.
- [52] 马朋. 三峡库区消落带水杉种植初期对实生土壤营养元素含量及酶活性的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2015.
- [53] Ruan J Y, Ma L F, Shi Y Z, Zhang F S. Effects of litter incorporation and nitrogen fertilization on the contents of extractable aluminium in the rhizosphere soil of tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze). *Plant and Soil*, 2004, 263(1): 283-296.
- [54] Veres Z, Kotroczo Z, Fekete I, Tóth J A, Lajtha K, Townsend K, Tóthmérész B. Soil extracellular enzyme activities are sensitive indicators of detrital inputs and carbon availability. *Applied Soil Ecology*, 2015, 92: 18-23.
- [55] 常浩, 李文学, 徐志鹏, 栾倩倩, 周琦, 汪亮芳, 吴之涛, 杨克泽, 马金慧, 任宝仓. 玉米连作农艺性状与土壤理化性质及酶的相关性分析. *西南农业学报*, 2023, 36(3): 481-487.
- [56] Ai L, Wu F Z, Fan X B, Yang Y, Zhang Y, Zheng X P, Zhu J J, Ni X Y. Different effects of litter and root inputs on soil enzyme activities in terrestrial ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 2023, 183: 104764.
- [57] Ullah S, Ai C, Huang S H, Zhang J J, Jia L L, Ma J C, Zhou W, He P. The responses of extracellular enzyme activities and microbial community composition under nitrogen addition in an upland soil. *PLoS One*, 2019, 14(9): e0223026.