

# 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

衣英华<sup>1,2</sup> 樊大勇<sup>1</sup> 谢宗强<sup>1\*</sup> 陈芳清<sup>1</sup>

(1 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

(2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要** 研究了人工模拟淹水胁迫对两年生栓皮栎(*Quercus variabilis*)和枫杨(*Pterocarya stenoptera*)树苗的影响。经过70 d的淹水处理两种植物的存活率均为100%。淹水对两种植物生理生态过程的早期影响是快速降低了二者的最大净光合速率( $P_{\max}$ )、气孔导度( $G_s$ )、最大光化学量子效率( $F_v/F_m$ )。经过7 d的淹水处理后,受淹栓皮栎的最大净光合速率是对照的39%,枫杨是对照的42%;受淹栓皮栎的气孔导率是对照的38.8%,枫杨是对照的71.9%;水淹5 d后,枫杨和栓皮栎的最大光化学量子效率分别为0.694和0.757。但经过最初的下落后,枫杨的最大净光合速率、气孔导度和最大光化学量子效率逐渐恢复,而栓皮栎的则持续下降。到淹水70 d时栓皮栎的最大净光合速率下降了94.1%,最大光化学量子效率的平均值为0.537。在试验过程中,枫杨产生了有利于吸收氧气的不定根和肥大的皮孔,而栓皮栎没有产生不定根。随淹水时间的增加枫杨的叶绿素含量与对照没有显著差异,而栓皮栎的叶绿素含量在第33 d后大幅降低,Chla/Chlb的比值下降。淹水后第10 d和第70 d测定的清晨水势,受淹栓皮栎比对照高,而受淹枫杨比对照低,因此淹水导致的叶片水势的变化可能与树种相关。以上的试验结果表明受淹的栓皮栎的光合机构运转受到了严重影响,因此栓皮栎应属于对淹水较敏感的树种。从两种植物受淹水胁迫的形态和生理变化看,枫杨比栓皮栎更耐淹,更适合库塘消落区生境。

**关键词** 栓皮栎 枫杨 库塘消落区 模拟淹水 生理生态过程

## EFFECTS OF WATERLOGGING ON THE GAS EXCHANGE, CHLOROPHYLL FLUORESCENCE AND WATER POTENTIAL OF *QUERCUS VARIABILIS* AND *PTEROCARYA STENOPTERA*

YI Ying-Hua<sup>1,2</sup> FAN Da-Yong<sup>1</sup> XIE Zong-Qiang<sup>1\*</sup> and CHEN Fang-Qing<sup>1</sup>

(1 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

(2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract Background and Aims** Cork oak (*Quercus variabilis*) and China wingnut (*Pterocarya stenoptera*) are important species in the subtropical riparian and drawdown areas of reservoirs and ponds in China.

**Methods** We investigated the effect of waterlogging on morphological and physiological characteristics of these species. We measured the maximum net photosynthesis rate ( $P_{\max}$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), Chla fluorescence maximum quantum efficiency ( $F_v/F_m$ ), chlorophyll content and water potential on different days during a period of waterlogging.

**Key Results** Throughout a 70-day waterlogged period, the survival rates of seedlings of the two species were 100%. The earliest effects of waterlogging were significantly decreased  $P_{\max}$ ,  $G_s$  and  $F_v/F_m$ . On the 5th day of waterlogging,  $F_v/F_m$  of cork oak and China wingnut decreased to 0.694 and 0.757, respectively. On the 7th day, significant reduction of  $P_{\max}$  (cork oak, 39% of control; China wingnut, 42%) and  $G_s$  (cork oak, 38.8% of control; China wingnut, 71.9%) were observed. With prolonged waterlogging,  $P_{\max}$ ,  $G_s$  and  $F_v/F_m$  recovered gradually to control values in China wingnut, but not in cork oak where values decreased continuously. On the 70th day,  $P_{\max}$  of cork oak was reduced by 94.1% of control and  $F_v/F_m$  was only 0.537. Waterlogged China wingnut seedlings developed hypertrophied lenticels and adventitious roots at their stem base and exhibited no visible symptoms of injury (neither mortality, leaf chlorosis, leaf necrosis, leaf abscission nor reduced chlorophyll content). However, cork oak showed leaf necrosis with waterlogging. The

chlorophyll content of cork oak steadily declined from the 33rd day and the Chla/Chlb ratio also decreased. Predawn leaf water potential was higher in waterlogged cork oak seedlings compared to the control on the 10th and 70th days, but lower in waterlogged China wingnut seedlings. This indicated that water potential changes under waterlogging are species specific.

**Conclusions** All results show that cork oak exhibits damage to its photosynthetic apparatus under waterlogging. In contrast, although the photosynthetic apparatus of China wingnut is initially affected, it can recover, indicating that China wingnut seedlings can tolerate prolonged soil waterlogging better than cork oak seedlings. We conclude that it is more suitable to plant China wingnut in the drawdown areas of reservoirs and ponds than cork oak.

**Key words** *Quercus variabilis*, *Pterocarya stenoptera*, Drawdown area of reservoirs and ponds, Simulated waterlogging, Eco-physiological processes

对于在河岸带和消落区分布的树种来说,每年都要经历一定时间的淹水。淹水胁迫会降低净光合速率、气孔开度和光化学量子效率(Schwanz *et al.*, 1996; Carvalho & Amancio, 2002),对植物的形态和生长也会造成一定的影响。淹水一般会抑制根茎的生长,使整株植物生长量降低,未成熟果实的脱落等(Vartapetian & Jackson, 1997)。耐淹植物会通过形成肥大的皮孔、通气组织和不定根等来适应淹水胁迫(Kozlowski, 1997)。一般认为,在河岸带和消落区的树种或基因型的分布范围与其耐淹水的能力相关(Keeley, 1979; Frye & Grouse, 1992; Sun *et al.*, 1995)。比如美国的 *Nyssa sylvatica* 这个树种有 3 个基因型,分布在较高海拔的基因型对洪水的忍耐性低,分布在较低海拔湿地的基因型则忍耐性很高(Keeley, 1979)。但是有研究报道一些树种(尤其是热带树种)尽管很少经历洪水,却具有很强的耐淹性(Joly & Crawford, 1982; Lopez & Kusar, 1999)。Lopez 和 Kusa(1999)研究了 4 个热带树种,其中 3 个很少经历淹水却在 90 d 的淹水试验中存活下来并且没有出现叶绿素含量下降、落叶、光合速率下降幅度很大等现象。他们因此认为可能热带树种都具有一定耐淹性,而温带树种却缺乏这种能力。对这个观点我们认为还需要进一步的验证。

枫杨(*Pterocarya stenoptera*)是我国亚热带地区的乡土树种,分布于海拔 1 500 m 以下的沿溪涧河滩、阴湿山坡地的林中,常见于河岸带和消落区。栓皮栎(*Quercus variabilis*)也是我国亚热带常见树种,也是在库塘周围常见的物种,在河岸带和消落区其分布的海拔要高于枫杨,相对于枫杨而言,栓皮栎很少经历洪水。过去对枫杨的研究集中在淹水后木材解剖学方面,如木射线(汪佑宏等, 2002),木材力学性质与气干密度、解剖特征间关系(汪佑宏等, 2003a),木材化学性质(汪佑宏等, 2003b)等,对栓皮栎主要研究其抗旱性(谢会成和朱西存, 2004),而淹水对枫

杨和栓皮栎的生理生态过程的影响还未见报道。

本试验通过形态观察、气体交换测量、叶绿素荧光测量和水势测定等手段比较了 2 年生栓皮栎和枫杨幼苗在长期淹水胁迫下形态和生理响应的差异性,主要的研究目的有两个:1)研究淹水对枫杨和栓皮栎的生理生态过程的影响,为库塘消落区治理中的树种选择提供理论依据;2)在亚热带地区的河岸带和消落区,树种分布是否与其耐淹能力相关,很少经历淹水的种如栓皮栎是否同样具有很强的耐淹性?

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

两年生的枫杨树苗来自湖北省潜江县林业局,平均苗高 90 cm,两年生的栓皮栎树苗在实验地(湖北省三峡大学)播种培育,平均苗高 45 cm。每株树苗用三峡地区河岸带常见的黄棕壤栽种于 26 cm × 20 cm 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。对照每天浇水,处理放于 140 L 的塑料水箱内,每个水箱放 5 盆,保持水面离土壤 8 cm 左右,每天加水,隔天换水。淹水处理时间为 70 d,从 2005 年 7 月至 10 月,基本与该地区每年夏季多雨期持续时间相同。

### 1.2 形态特征的观察

每日都到试验地进行观察,若出现异常特征,包括叶的发黄、脱落、不定根形成、肥大皮孔的出现等现象,进行详细记录。

### 1.3 光合作用和气孔导度测定

选择晴天 9:00 ~ 11:00,自然光照在 1 000 ~ 1 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  时,在淹水第 1、2、3、5、7、9、15、27、53、70 d 对两种植物在淹水和对照下的光合作用和气孔导度用 LI-6400(LI, USA)光合仪的 2 cm × 3 cm 标准叶室进行测定。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 °C,叶室空气湿度控制在 40% ~ 60%。在测定光合作用和气孔导度时叶面积没有达到标准叶室的用 LI-3000A(LI,USA)叶面积仪进行测定,并对数据进行重算。

#### 1.4 叶绿素荧光测定

用便携式叶绿素荧光仪 PAM-2100(Walz,Germany)测定叶绿素荧光相关参数。在淹水第 1、2、3、5、7、9、15、27、53、70 d 清晨分别对要测定的叶片用 Walz 叶夹进行暗适应 20 ~ 40 min 后,测定荧光参数最大光化学效率  $F_v/F_m$ ,  $F_v/F_m = (F_o - F_m)/F_m$  (Maxwell & Johnson, 2000)。

#### 1.5 叶绿素含量测定

在 7、15、27、33、53、70 d 分别取与测定光合作用相同位置和相同成熟度的叶片,采用 Arnon 法的修正方法测定叶绿素含量(李合生,2000),取新鲜叶片(0.2 g)用 80% 的丙酮提取,并用日本日立紫外分光光度计(Hitachi,U-3010)进行测定,每种植物每个处理各测 3 个样品,每个样品重复 3 次,取平均值,最后计算出单位鲜重的各色素含量。

#### 1.6 水势测定

由于以往一些研究结果表明淹水后水势变化相对对照差异很大(Schmull & Thomas 2000),考虑到取样时间不一样可能对水势测定结果产生影响,我们在淹水初期第 10 d 和淹水第 70 d 时,用 Cavitation 水势仪(PMS,USA)在清晨测定栓皮栎小枝条和枫杨的复叶主叶脉的水势。重复 3 ~ 4 次,其中取材时尽量保持试验材料的一致性。

#### 1.7 统计分析

采用 SPSS10.0 进行方差分析,并用 LSD 进行多重比较。

## 2 实验结果

### 2.1 淹水后两种植物形态特征的观察

经过 70 d 的淹水处理后,栓皮栎和枫杨的存活率都为 100%,但两种植物的形态特征却有显著差异。栓皮栎经过 70 d 的淹水处理后,叶子失绿且有枯死斑点,一部分叶片已经脱落,侧根数量和根毛减少,颜色变黑,水面以下的茎上有白色的附着物。枫杨经过 70 d 的淹水处理后,从叶片的形态特征和长势来看跟对照基本一致,第 13 d 在淹水部位的茎上长出基部红色、根尖白色的不定根和颜色发白的肥大皮孔,现象普遍,而对照的则是灰黄色的皮孔,淹水处理的根的颜色也变黑(图 1)。



图 1 淹水 50 d 时栓皮栎和枫杨的形态特征  
Fig. 1 Morphological characteristics of waterlogged seedlings of *Quercus variabilis* and *Pterocarya stenoptera* on 50 days

### 2.2 淹水对两种植物光合速率和气孔导度的影响

经过 7 d 的淹水处理后,栓皮栎的最大净光合速率处理的比对照的降低了 61% ( $p < 0.0001$ ),枫杨减少了 58% ( $p < 0.0001$ )。第 7 d 以后栓皮栎的最大净光合速率继续下降,而枫杨的则开始恢复,到第 33 d 时基本恢复到对照水平。试验结束时栓皮栎的最大净光合速率处理的与对照相比下降了 94.1% ( $p < 0.0001$ ),而枫杨淹水和对照基本没有差别 ( $p = 0.857$ ) (图 2)。

在淹水胁迫下,栓皮栎的气孔导度从第 3 d 开始就持续下降,而枫杨则是在第 15 d 就基本与对照持平(图 2)。

### 2.3 淹水胁迫对两种植物叶绿素荧光的影响

受淹水胁迫的栓皮栎和枫杨的最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 刚开始的变化趋势是一样的,都是先下降再恢复,从第 9 d 起枫杨的  $F_v/F_m$  则基本稳定,而栓皮栎的持续下降。经过 70 d 的淹水处理后,枫杨的  $F_v/F_m$  平均值为 0.766,而栓皮栎的平均值为 0.537 (表 1,图 3)。

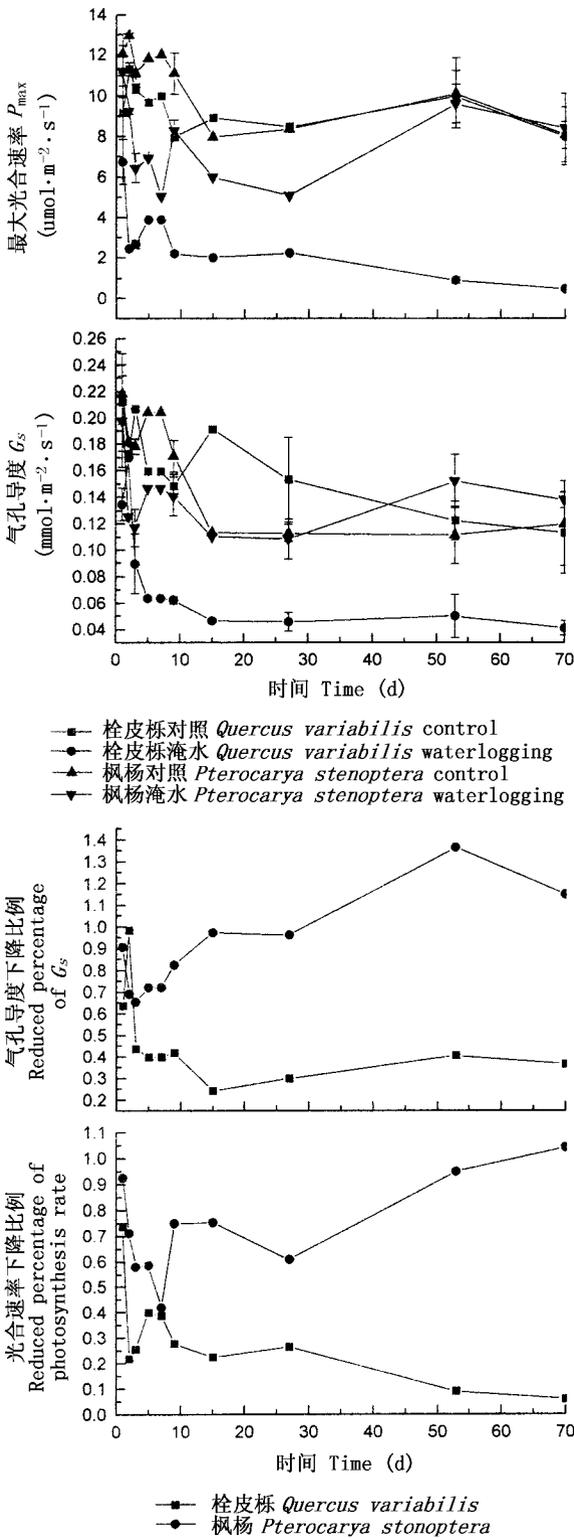


图2 淹水对栓皮栎和枫杨光合速率和气孔导度的影响(平均值±标准误差)

Fig.2 Effect of waterlogging of net assimilation rate ( $P_{max}$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) in seedlings of *Quercus variabilis* and *Pterocarya stanoptera* (mean ± SE)

## 2.4 两种植物受淹水胁迫后叶绿素含量的变化

淹水胁迫对 Chla、Chlb 的影响在不同时期、对不

同的物种有一定的差异,对 Chla、Chlb 的影响基本接近。对枫杨来说在整个淹水过程中 Chla ( $p = 0.917$ )、Chl(a + b) ( $p = 0.275$ ) 含量差异性不大,而对栓皮栎来说 Chla、Chlb、Chl(a + b) ( $p < 0.0001$ ) 的差异极显著。而且对两种植物来说 Chla、Chlb、Chl(a + b) 随淹水胁迫时间的增长,其变化趋势都是相同的,栓皮栎的叶绿素含量从淹水 33 d 开始则呈直线型下降。到试验结束时,淹水处理的栓皮栎的 Chla、Chlb 和 Chl(a + b) 的平均值分别为 0.241、0.104、0.346 mg·g<sup>-1</sup> FW,枫杨的平均值分别为 1.298、0.419、1.717 mg·g<sup>-1</sup> FW,两者差异显著 ( $p < 0.0001$ ) (图 4)。

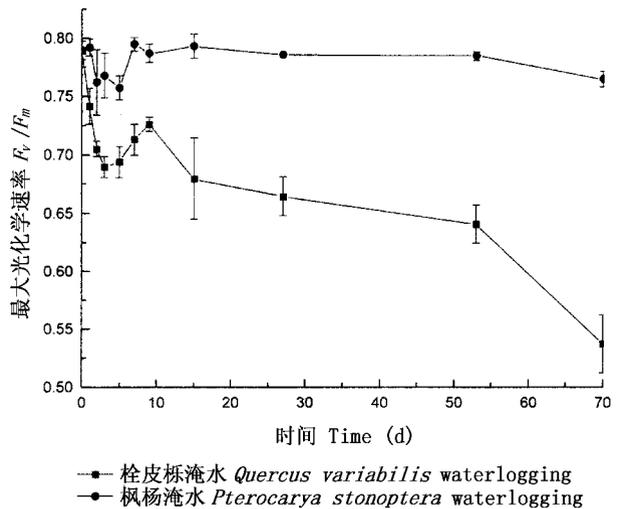


图3 淹水对栓皮栎和枫杨最大光化学效率( $F_v/F_m$ )的影响(平均值±标准误差)

Fig.3 Effect of waterlogging of Chla fluorescence maximum quantum efficiency ( $F_v/F_m$ ) in seedlings of *Quercus variabilis* and *Pterocarya stanoptera* (mean ± SE)

## 2.5 淹水对两种植物水势的影响

经过 10 d 的淹水处理后,栓皮栎的淹水和对照的水势平均值分别为 -0.25 和 -0.37 MPa,枫杨的分别为 -0.41 和 -0.31 MPa;试验结束时测定的水势结果为:栓皮栎的淹水和对照的水势平均值分别为 -0.19 和 -0.27 MPa,枫杨的分别为 -0.26 和 -0.17 MPa(表 1,图 5)。

## 3 讨论

### 3.1 淹水对两种植物形态的影响

在整个试验中淹水胁迫的枫杨在第 13 d 开始产生了不定根和肥大的皮孔,这是耐淹木本植物对淹水的标志性形态反应之一(Gomes & Kozłowski, 1980; Yamamoto *et al.*, 1995; 靖元孝等, 2001a; Close & Davidson, 2003)。耐淹植物通过形成肥大的皮孔、通

表 1 受淹的两种植物在第 7~10 和 70 d 时各生理指标的数值(平均值 ± 标准误差)  
Table 1 Values of indexes of physiology on 7–10 and 70 days in two waterlogged seedlings (mean ± SE)

物种 Species	生理指标 Index of physiology	第 7~10 d On 7–10 d		第 70 d On 70 day	
		对照 Control	处理 Treatment	对照 Control	处理 Treatment
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	最大净光合速率 $P_{max}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	8.64 ± 0.684	2.78 ± 0.563 **	8.00 ± 1.430	0.473 ± 0.061 **
	气孔导度 $G_s$ ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	0.152 ± 0.006	0.063 ± 0.002 **	0.113 ± 0.031	0.041 ± 0.006 *
	叶绿素荧光 Chlorophyll fluorescence	0.813 ± 0.004	0.720 ± 0.007 **	0.807 ± 0.005	0.537 ± 0.025 **
	Chla/Chlb	3.298 ± 0.012	3.270 ± 0.021	3.511 ± 0.040	2.302 ± 0.170 *
	清晨水势 Predraw water potential (MPa)	-0.37 ± 0.06	-0.25 ± 0.04 *	-0.27 ± 0.05	-0.19 ± 0.03 *
枫杨 <i>Pterocarya stenoptera</i>	最大净光合速率 $P_{max}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	11.27 ± 0.795	7.64 ± 0.762 *	8.07 ± 0.649	8.42 ± 1.700
	气孔导度 $G_s$ ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	0.178 ± 0.011	0.142 ± 0.011	0.120 ± 0.032	0.138 ± 0.006
	叶绿素荧光 Chlorophyll fluorescence	0.821 ± 0.011	0.791 ± 0.005 *	0.811 ± 0.018	0.766 ± 0.007 *
	Chla/Chlb	2.760 ± 0.20	2.610 ± 0.14	2.938 ± 0.18	3.101 ± 0.34
	清晨水势 Predraw water potential (MPa)	-0.31 ± 0.02	-0.41 ± 0.06 *	-0.17 ± 0.03	-0.26 ± 0.07 *

\*\* :  $p < 0.01$  \* :  $p < 0.05$

气组织和不定根,可以提高露于空气中吸收  $\text{O}_2$  组织的总面积(Kozłowski,1997),而且不定根根系的活力比正常根系的活力高(靖元孝等,2001b)。乙烯和生长素对受淹植物的不定根的形成起到重要的调节作用(Kozłowski,1997)。枫杨的这种形态上的适应性是其最大净光合速率和气孔导度逐渐恢复的主要原因之一。相反,栓皮栎却在整个试验过程中没有出现不定根(图 1),这可能是其对淹水敏感的原因之一。

### 3.2 淹水对两种植物光合的影响

淹水后枫杨和栓皮栎的最大净光合速率和气孔导度均出现急剧下降,如淹水后 7 d 栓皮栎最大净光合速率处理的比对照的降低了 61%,枫杨减少了 58%。其后枫杨的最大净光合速率和气孔导度均上升,从第 13 d 开始就基本恢复到对照值(图 2)。水翁(*Cleistocalyx operculatus*)幼苗淹水 5 d 后,净光合速率、气孔导度和蒸腾速率慢慢下降。但从淹水第 35 d 开始,部分水翁幼苗在淹水的茎部产生不定根,有不定根的水翁幼苗的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率逐渐提高,到第 80 d 后维持在较高水平(靖元孝等,2001a)。Pezeshki(1993)认为,耐淹种在淹水初期光合和气孔导度会下降,后期可以恢复,淹水下枫杨的光合动态与其所定义的耐淹水植物的光合动

态特征一致。到淹水第 70 d,栓皮栎的最大净光合速率处理的跟对照相比下降了 94.1%,并且与对照相比气孔导度也非常低(图 2)。在已经报道的栎类淹水实验结果中,栓皮栎的耐淹性与 *Quercus alba* (Gravatt & Kirby,1998)、*Quercus falcata* (Hook,1984) 和 *Quercus michauxii* (McLeod et al.,1999) 的耐淹性类似,比如在 4 d 的淹水处理后,*Quercus alba* 的光合速率下降到对照的 25%。而 16 d 后下降到对照的 5%(Gravatt & Kirby,1998)。

淹水植物早期光合速率的降低跟气孔的关闭有关,从而导致了叶的  $\text{CO}_2$  的吸收降低(Pezeshki et al.,1996;Malik et al.,2001)。气孔导度降低会导致胞间  $\text{CO}_2$  浓度的降低,光合酶的底物变少从而导致净光合速率的降低(Farquhar & Sharkey,1982)。气孔导度的降低可能是由于土壤和植物间的水力导度的降低或者根系氧气匮乏所引起的(Vartapetian & Jackson,1997),也可能是水分胁迫下的生理干旱导致的叶片水势下降(Lopez & Kusar,1999)。但栓皮栎气孔导度下降的原因可能不是水分胁迫导致的生理干旱,这是因为在淹水的第 10 d 和第 70 d 水势均高于对照(图 5)。因此栓皮栎气孔导度下降可能有其它原因,如根水力导度的下降(Pezeshki,2001),枝叶的淀粉含量上升导致脱落酸(ABA)含量的上升

(Castonguay *et al.*, 1993 等。

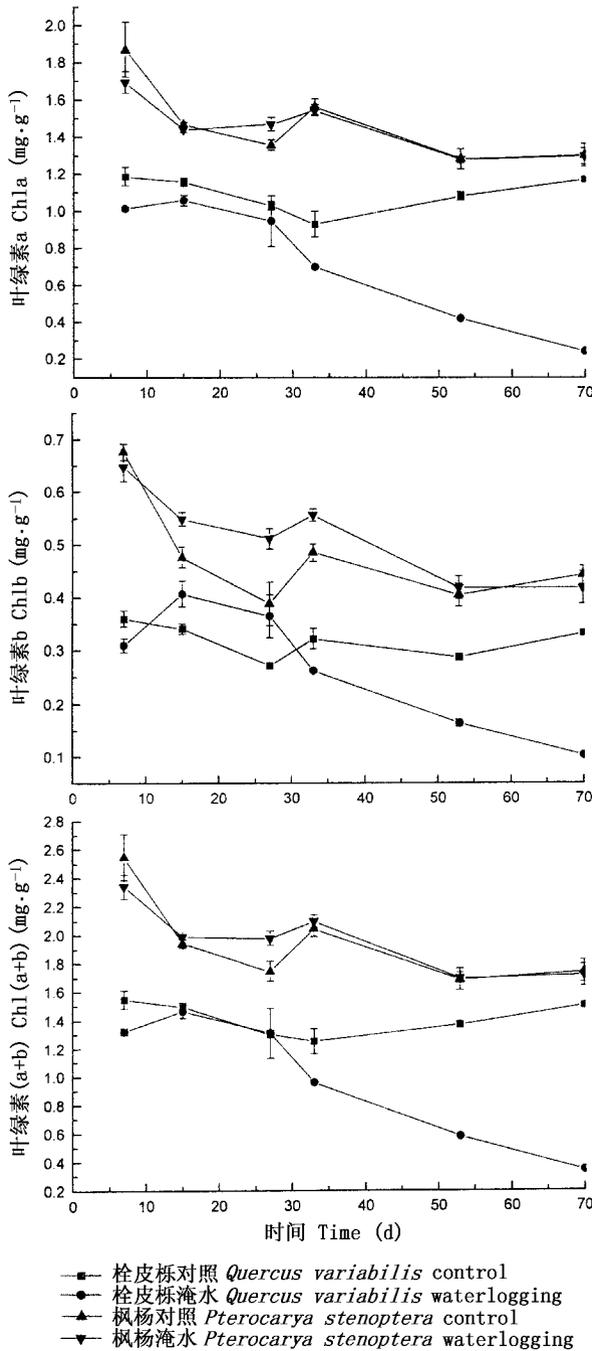


图4 淹水对栓皮栎和枫杨叶绿素含量的影响(平均值±标准误差)  
Fig. 4 Effect of waterlogging of leaf pigment composition in seedlings of *Quercus variabilis* and *Pterocarya stenoptera* (mean ± SE)

淹水胁迫导致植物光合速率降低的原因可能还包括了羧化效率的下降(Vu & Yelenosky, 1991),乙炔的产生,库的需求降低(光合运输受阻,叶中可溶性糖和淀粉含量的增加)引起的(Chen *et al.*, 2005)光化学活性的下降。Mielke 等(2003)研究一种热带耐淹树种 *Genipa americana* 受淹水后的光合速率和

叶绿素荧光发现,63 d 淹水后光合下降到对照的 52.9%,而气孔导度下降到对照的 31.7%,与此同时,最大光化学量子效率却没有下降,因此他们认为淹水下导致该植物光合下降的主要原因是气孔导度降低所致。然而,从我们的实验结果来看,在淹水初期(1~5 d)不仅是淹水敏感的栓皮栎(降低幅度为 12%)而且具有很高忍耐能力的枫杨(降低幅度为 4.2%)都出现了  $F_v/F_m$  的降低。在淹水 7 d 后,枫杨的  $F_v/F_m$  开始回升,并最终回升到对照水平。而栓皮栎的  $F_v/F_m$  一直下降,到淹水 70 d 时,栓皮栎的  $F_v/F_m$  的平均值降到 0.537。我们的实验说明,无论耐淹种还是非耐淹种在淹水过程中都出现了光化学活性的调整,这与 Close 和 Davidsor(2003)的工作结果类似。Mielke 等(2003)的结果与我们不同的可能原因之一是其  $F_v/F_m$  测定是每 5 d 测定 1 次,对于淹水初期出现的  $F_v/F_m$  动态可能没有监测到。

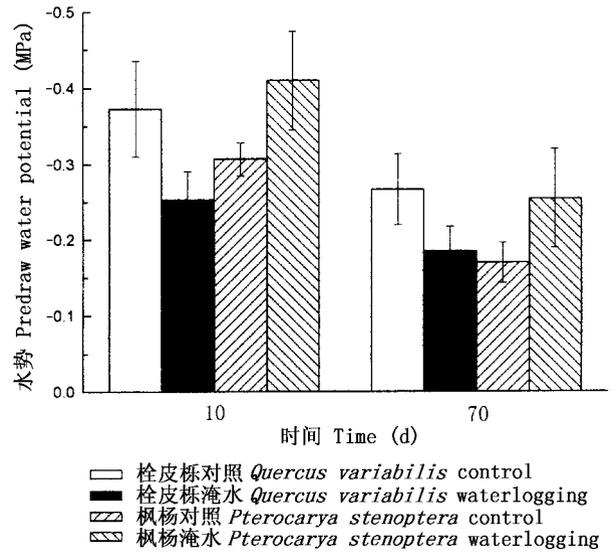


图5 淹水对栓皮栎和枫杨水势的影响(平均值±标准误差)  
Fig. 5 Effect of waterlogging of predraw water potential in seedlings of *Quercus variabilis* and *Pterocarya stenoptera* (mean ± SE)

在淹水胁迫下,不耐淹水的植物表现出叶的失绿、发黄和凋落(Kozlowski, 1997; Christiane & Shabala, 2003),这种叶片失绿的现象与膜受损电介质外渗相关(Islam & Macdonald, 2004)。但也有报道不耐淹植物在淹水胁迫下(淹水时间为 22 d)叶绿素含量没有变化(Pezeshki *et al.*, 1993, 1996)。此外淹水胁迫下 Chl a/Chl b 的比值变化在有的文献中认为是上升(Christiane & Shabala, 2003),而有的文献认为是下降(Ashraf & Arfan, 2005)。我们的试验在淹水过程的前期,无论是耐淹的枫杨还是对淹水敏感的栓

皮栋在总叶绿素、Chla、Chlb 含量上均与对照无差异。而到淹水第 27 d 以后,对淹水敏感的栓皮栋总叶绿素、Chla、Chlb 的含量均开始下降,叶片开始出现失绿现象。栓皮栋在淹水第 70 d 时总叶绿素含量是对照的 23%,Chla/Chlb 的比值是对照的 65.5% (表 1,图 4) 很明显 Pezeshki 等 (1996) 的淹水时间过短,因此没有观察到 22 d 后可能出现的叶绿素含量降低的现象。Chla/Chlb 比值的下降暗示淹水胁迫导致对淹水敏感的植物叶片光合反应中心的降解程度要高于捕光蛋白色素复合物的降解,这是因为 Chla 更多地结合在光系统反应中心上而 Chlb 主要结合在捕光蛋白复合物上 (Larcher, 2003)。我们的试验结果支持 Ashraf 和 Arfar (2005) 的试验结果,产生这种差异的原因还需要进一步的研究。

### 3.3 淹水对两种植物水势的影响

植物在淹水状态下会不会受到水分胁迫?水势是反映其水分状态的最好指标。在淹水胁迫下,植物的水势变化是由气孔所调节 (Liao & Lin, 1996)。Liao 和 Lin (1994) 研究苦瓜 (*Momordica charantia*) 时发现淹水使其气孔导度降低,叶水势升高。在淹水处理 10 和 70 d 时,栓皮栋的气孔导度降低而清晨水势淹水的都比对照的高,枫杨的基本达到对照水平,水势则是淹水的都比对照的低 (图 5)。因此,气孔在水势的调节方面可能跟物种有关的。Lopez 和 Kusa (1999) 在研究 4 种热带植物的抗淹能力时,发现淹水 5 d 后受淹的水势比对照的要低,其中 *Gustavia* 幼苗的清晨水势分别为  $-0.90$  和  $-0.63$  MPa。淹水导致“Bayles”基因型的小麦叶的水势有一个显著的降低,而“Savannah”的没有显著变化 (Huang *et al.*, 1994)。

### 3.4 河岸带和消落区树种分布与树种耐淹能力是否相关

从我们的结果来看,70 d 的淹水导致栓皮栋的最大净光合速率、气孔导度、最大光化学量子效率、叶绿素含量的大幅度下降,并且在形态上没有出现不定根,这些结果均说明栓皮栋属于对淹水敏感的树种 (Kozłowski, 1997)。令人意外的是 70 d 的淹水过程并没有导致栓皮栋的死亡,这说明该树种对淹水具有一定的忍耐能力。因此,栓皮栋分布于河岸带和消落区较高海拔处并很少受到季节性淹水影响的生理生态原因可能还包括其它方面。

在河岸带和消落区,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 (Crawford & Braendle, 1996)。

土壤透气性的恢复将导致氧气的重新进入,氧气对原本在无氧条件下适应的根系组织产生氧化胁迫方面的伤害并进一步影响某些植物的生长 (Crawford *et al.*, 1994)。很可能季节性洪水过后出现的土壤透气性大幅度上升对栓皮栋生理活动产生了影响并成为限制其向低海拔地区分布的另一个生理生态原因。因此模拟季节性洪水过后的干旱胁迫对栓皮栋和枫杨的生理生态过程的影响是我们下一步的研究计划,这对于深刻理解河岸带和消落区树种分布的生理生态原因具有重要的理论意义。

### 参 考 文 献

- Ashraf M, Arfan M (2005). Gas exchange characteristics and water relations in two cultivars of *Hibiscus esculentus* under waterlogging. *Biologia Plantarum*, 49, 459–462.
- Castonguay Y, Nadeau P, Simard RR (1993). Effects of flooding on carbohydrate and ABA levels in roots and shoots of alfalfa. *Plant, Cell and Environment*, 16, 695–701.
- Carvalho LC, Amancio S (2002). Antioxidant defence system in plantlets transferred from *in vitro* to *ex vitro*: effects of increasing light intensity and CO<sub>2</sub> concentration. *Plant Science*, 162, 33–40.
- Chen HJ, Robert GQ, Robert RB (2005). Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. *Aquatic Botany*, 82, 250–268.
- Christiane FS, Shabala S (2003). Screening methods for waterlogging tolerance in lucerne: comparative analysis of waterlogging effects on chlorophyll fluorescence, photosynthesis, biomass and chlorophyll content. *Functional Plant Biology*, 30, 335–343.
- Close DC, Davidson NJ (2003). Long-term waterlogging: nutrient, gas exchange photochemical and pigment characteristics of *Eucalyptus nitens* saplings. *Russian Journal of Plant Physiology*, 50, 843–847.
- Crawford RMM, Braendle R (1996). Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany*, 47, 145–159.
- Crawford RMM, Walton JC, Wollenweber-Ratzer B (1994). Similarities between post-ischaemic injury to animal tissues and post-anoxic injury in plants. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 102B, 325–332.
- Farquhar G, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 33, 317–345.
- Frye J, Grosse W (1992). Growth responses to flooding and recovery of deciduous trees. *Leitschrift für Naturforsch Section C: Bio-*

- science, 47, 683 – 689.
- Gomes ARS, Kozłowski TT (1980). Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant Physiology*, 66, 267 – 271.
- Gravatt DA, Kirby CJ (1998). Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiology*, 18, 411 – 417.
- Hook DD (1984). Waterlogging tolerance of lowland tree species of the south. *Southern Journal of Applied Forestry*, 8, 136 – 149.
- Huang BR, Johnson JW, Nesmith S, Bridges DC (1994). Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *Journal of Experimental Botany*, 45, 193 – 202.
- Islam MA, Macdonald SE (2004). Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. *Trees*, 18, 35 – 42.
- Jing YX (靖元孝), Cheng HQ (程惠青), Peng JZ (彭建宗), Chen ZP (陈兆平), Mo XM (莫熙穆), Zheng ZH (郑中华), Xu DB (许大彬) (2001a). Preliminary studies on responses of the seedlings of *Cleistocalyx operculatus* to flooding. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 810 – 813. (in Chinese with English abstract)
- Jing YX (靖元孝), Chen ZP (陈兆平), Yang DJ (杨丹菁) (2001b). Preliminary studies on responses and adaptations of *Vetiveria zizanioides* to flooding. *Journal of South China Normal University* (Natural Science Edition) (华南师范大学学报(自然科学版)), 4, 40 – 43. (in Chinese with English abstract)
- Joly CA, Crawford RMM (1982). Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *Journal of Experimental Botany*, 33, 799 – 809.
- Keeley JE (1979). Population differentiation along a flood frequency gradient: physiological adaptations to flooding in *Nyssa sylvatica*. *Ecological Monographs*, 49, 89 – 108.
- Kozłowski TT (1997). Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, 1, 1 – 29.
- Larcher W (2003). *Physiological Plant Ecology* 4th edn. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Li HS (李合生) (2000). *Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment* (植物生理生化试验原理和技术). Higher Education Press, Beijing, 134 – 137. (in Chinese)
- Liao CT, Lin CH (1994). Effect of flooding stress on photosynthetic activities of *Momordica charantia*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 32, 1 – 5.
- Liao CT, Lin CH (1996). Photosynthetic responses of grafted bitter melon seedlings to flooding stress. *Environmental and Experimental Botany*, 36, 167 – 172.
- Lopez OR, Kusar TA (1999). Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology*, 19, 925 – 932.
- Malik AI, Colmer TD, Lambers H, Schortemeyer M (2001). Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. *Australian Journal of Plant Physiology*, 28, 1121 – 1131.
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659 – 668.
- McLeod KW, McCarron JK, Conner WH (1999). Photosynthesis and water relations of four oak species: impact of flooding and salinity. *Trees*, 13, 178 – 187.
- Mielke MS, Almeida AF, Gomes FP, Aguilar MAG, Mangabeira PAO (2003). Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 50, 221 – 231.
- Pezeshki SR (2001). Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 46, 299 – 312.
- Pezeshki SR, Pardue JH, DeLaune RD (1993). The influence of soil oxygen deficiency on alcohol dehydrogenase activity, root porosity, ethylene production, and photosynthesis in *Spartina patens*. *Environmental and Experimental Botany*, 33, 565 – 573.
- Pezeshki SR, Pardue JH, DeLaune RD (1996). Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. *Tree Physiology*, 16, 453 – 458.
- Pezeshki SR (1993). Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood-tolerant and flood-sensitive tree species. *Photosynthetica*, 28, 423 – 430.
- Schmull M, Thomas FM (2000). Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* [Matt.] Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging. *Plant and Soil*, 225, 227 – 242.
- Schwanz P, Picon C, Vivin P, Dryer E, Guehl JM, Polle A (1996). Responses of antioxidative systems to drought stress in pendunculate oak and maritime pine as modulated by elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Physiology*, 110, 393 – 402.
- Sun OJ, Sweet GB, Whitehead D, Buchan GD (1995). Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. *Tree Physiology*, 15, 629 – 638.
- Vartapetian BB, Jackson MB (1997). Plant adaptation to anaerobic stress. *Annals of Botany*, 79(Suppl. A), 3 – 20.
- Vu JCV, Yelenosky G (1991). Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. *Physiologia Plantarum*, 81, 7 – 14.
- Wang YH (汪佑宏), Xiao CB (肖成宝), Liu XE (刘杏娥), Xu B (徐斌) (2002). Effect of flooding degree on the relation between the mechanic properties and air-dry density, anatomy features of *Pterocarya stanptera*. *Journal of Northwest Forestry Uni-*

- iversity (西北林学院学报), 18(2), 80 – 83. (in Chinese with English abstract)
- Wang YH(汪佑宏), Xiao CB(肖成宝), Liu XE(刘杏娥), Xu B(徐斌) (2003a). Effect of different flooding degrees on the wood rays of *Pterocarya stanptera* C. DC. grown in the beaches of Changjiang river. *Journal of Anhui Agricultural University* (安徽农业大学学报), 29, 293 – 296. (in Chinese with English abstract)
- Wang YH(汪佑宏), Xu B(徐斌), Liu XE(刘杏娥) (2003b). Effects of flooding degree on the chemical properties of *Pterocarya stanptera* C. DC. wood grown in the beaches. *Journal of Central South Forestry University*(中南林学院学报), 23, 37 – 39. (in Chinese with English abstract)
- Xie HC(谢会成), Zhu XC(朱西存) (2004). The effect of water stress on the photosynthetic characteristics and growth yield of oriental oak seedlings. *Journal of Shandong Forestry Science and Technology*(山东林业科技), (2), 6 – 7. (in Chinese with English abstract)
- Yamamoto F, Sakata T, Terazawa K (1995). Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. *Tree Physiology*, 15, 713 – 719.

责任编辑:曹坤芳 责任编辑:姜联合