



## 富营养化水体水淹和水淹后干旱对降香黄檀生理生态的影响

李大东, 王海波, 杨帆, 苗灵凤, 张娟, 郭璐瑶, 向丽珊

引用本文:

李大东,王海波,杨帆,苗灵凤,张娟,郭璐瑶,向丽珊. 富营养化水体水淹和水淹后干旱对降香黄檀生理生态的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(5): 651–659.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4816>

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### 水淹对消落带水生苔藓植物优势种生理生态特征的影响及耐水淹评价

Effects of Waterlogging on Eco-physiological Characteristics of Aquatic Bryophytes and Their Comprehensive Evaluation of Water Tolerance in Hydro-fluctuation Belt

热带亚热带植物学报. 2017, 25(1): 65–72 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3626>

#### 遮荫处理对秋枫幼苗生理生态特性的影响

Effects of Shading on Physio-ecology Characteristics of Bischofia javanica Seedlings

热带亚热带植物学报. 2017, 25(4): 323–330 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3705>

#### 遮阴对四季桂生理生态特性的影响

Effect of Shading on Physiological and Ecological Characteristics of Osmanthus fragrans

热带亚热带植物学报. 2017, 25(1): 57–64 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3634>

#### 遮荫对裸花紫珠苗期光合特性及总黄酮含量的影响

Effect of Shading on Photosynthetic Characteristics and Total Flavonoid Content of Callicarpa nudiflora Seedlings

热带亚热带植物学报. 2017, 25(6): 569–578 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3751>

#### 5-氨基乙酰丙酸对喜树幼苗盐害缓解的生理机制研究

Study on Physiological Mechanism of Alleviating Effect of 5-Aminolevulinic Acid on Camptotheca acuminata Seedlings under Salt Stress

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 164–170 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3916>

向下翻页, 浏览PDF全文

# 富营养化水体水淹和水淹后干旱对降香黄檀生理生态的影响

李大东<sup>1a,b</sup>, 王海波<sup>1a</sup>, 杨帆<sup>1a,2,3</sup>, 苗灵凤<sup>1a,c</sup>, 张娟<sup>1a</sup>, 郭璐瑶<sup>1a</sup>, 向丽珊<sup>1a,3\*</sup>

(1. 海南大学, a. 生态与环境学院; b. 生命健康学院; c. 植物保护学院, 海口 570228; 2. 海南省生态环境修复工程中心, 海口 570228; 3. 海南省农林环境过程与生态调控重点实验室, 海口 570228)

**摘要:** 为探究富营养化水体水淹及水淹后干旱对陆生木本植物耐淹和耐旱性的影响, 以 1 a 生降香黄檀(*Dalbergia odorifera*) 为对象, 第 1 阶段设置对照(CK)、养分(H)、水淹(W)和富营养化水淹(WH)处理, 第 2 阶段设置对照-干旱(CKD)、养分-干旱(HD)、水淹-干旱(WD)和富营养化水淹-干旱(WHD)处理, 研究不同水分和养分处理对降香黄檀幼苗生长和生理的影响。结果表明, 降香黄檀幼苗在所有处理下均有较高的存活率; W 和 WH 处理降低了幼苗的茎高增量、总生物量、净光合速率、气孔导度、总叶绿素含量和叶片水势, 但增加了幼苗的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性、可溶性蛋白和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量, 且这种变化在 W 组中更明显。与第 1 阶段相比, CKD 和 HD 组幼苗的生物量增长量显著降低, 而 WD 和 WHD 组呈现相反趋势。其次, 与 CKD 和 HD 处理相比, WD 和 WHD 处理增加了幼苗的净光合速率, 降低了幼苗的 SOD 活性和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量, 且 WHD 组幼苗具有比 WD 组更高的生物量增长量、总叶绿素含量、POD 活性以及更低的类胡萝卜素含量。这表明养分供给在一定程度上能缓解水淹对幼苗生长的消极影响, 前期水淹尤其是富营养化水淹有利于幼苗在后期干旱条件下的生物量积累。

**关键词:** 降香黄檀; 水淹; 水淹后干旱; 生理生态

doi: 10.11926/jtsb.4816

## Effects of Simulated Eutrophic Waterlogging and Post-waterlogging Drought on the Eco-physiological Characteristics of *Dalbergia odorifera*

LI Dadong<sup>1a,b</sup>, WANG Haibo<sup>1a</sup>, YANG Fan<sup>1a,2,3</sup>, MIAO Lingfeng<sup>1a,c</sup>, ZHANG Juan<sup>1a</sup>, GUO Luyao<sup>1a</sup>, XIANG Lishan<sup>1a,3\*</sup>

(1a. School of Ecological and Environment; 1b. School of Life and Health Sciences; 1c. School of Plant Protection, Hainan University, Haikou 570228, China; 2. Center for Eco-Environmental Restoration Engineering of Hainan Province, Haikou 570228, China; 3. Key Laboratory of Agro-Forestry Environmental Processes and Ecological Regulation of Hainan Province, Haikou 570228, China)

**Abstract:** In order to explore the effects of eutrophic waterlogging and post-waterlogging drought on the tolerance of terrestrial woody plants, the control (CK), nutrient (H), waterlogging (W) and eutrophication waterlogging (WH) treatments were set in the first stage. In the second stage, control-drought (CKD), nutrient-drought (HD), watering-drought (WD) and eutrophic watering-drought (WHD) treatments were set up to study the effects of different water and nutrient treatments on the growth and physiology of one-year-old *Dalbergia odorifera* seedlings. The results showed that *D. odorifera* had high survival under all treatments; the seedlings exhibited the highest biomass, net photosynthetic rate and total chlorophyll concentration under H treatment. In

收稿日期: 2023-06-09 接受日期: 2023-08-31

基金项目: 国家自然科学基金项目(32060240, 31660165); 海南省自然科学基金项目(421QN192, 421RC1033, 320RC507); 中国博士后科学基金项目(2023M730895)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32060240, 31660165), the Project for Natural Science in Hainan (Grant No. 421QN192, 421RC1033, 320RC507), and the Project for Postdoctoral Science of China (Grant No. 2023M730895).

作者简介: 李大东(1989 年生), 男, 博士, 研究方向为植物生理生态。E-mail: Lee\_dadong@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lsxiang@hainanu.edu.cn

contrast, both W and WH treatments significantly reduced stem height increment, total biomass, net photosynthetic rate, stomatal conductance, total chlorophyll content and leaf water potential, but significantly increased the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and contents of  $H_2O_2$  and soluble protein. Notably, the impact of W stress was more pronounced than that of WH stress. Compared with the first stage, the biomass increment decreased significantly under both of CKD and HD treatments, but which showed the opposite trend under WD and WHD. Furthermore, compared with CKD and HD treatments, net photosynthetic rate significantly increased, while SOD activity and  $H_2O_2$  content decreased under WD and WHD. Moreover, compared with WD, biomass increment, total chlorophyll content and POD activity increased under WHD, but Car content decreased. Therefore, it was demonstrated that nutrient supply could alleviate the negative effects of waterlogging on seedling growth of *D. odorifera* to a certain extent, and early waterlogging, especially eutrophication waterlogging, was conducive to biomass accumulation of seedlings under later drought condition.

**Key words:** *Dalbergia odorifera*; Waterlogging; Post-waterlogging drought stress; Eco-physiolog

水淹是常见的非生物胁迫, 目前全球有超过 10% 的土地受到水淹影响, 尤其在热带和亚热带地区<sup>[1]</sup>。随着全球气候变化加剧, 未来极端降雨事件发生的频率和强度还将进一步增加<sup>[2]</sup>。水淹不仅会稀释土壤养分浓度导致养分可用性降低<sup>[3]</sup>, 而且水淹诱导的养分缺乏还会干扰植物多种生理过程, 如光合作用、呼吸和生长, 最终导致叶片过早衰老, 甚至死亡。一些研究发现, 增加养分供应有助于植物抵御水淹逆境<sup>[4]</sup>。增加水淹下土壤养分供应抑制了小麦(*Triticum aestivum*)光合作用、叶绿素含量以及茎生长速率的下降<sup>[5]</sup>, 促进了水芹(*Oenanthe javanica*)生物量积累<sup>[6]</sup>, 并增加了冬油菜(*Brassica napus*)和玉米(*Zea mays*)产量<sup>[7]</sup>。由此可见, 富营养化水体水淹能增加一些草本和作物的水淹耐受性。然而, 目前关于热带陆生乔木植物响应富营养化水体水淹的实验证据有限, 其机制尚不清楚。

干旱作为另一种常见的非生物胁迫, 被认为是最具破坏性的逆境因子, 随着全球气候变化和生态环境的不断恶化, 对植物抗旱性的研究也愈加重视, 被子植物对干旱胁迫的生理、生化和分子响应已有很多报道, 尤其是一些农作物和经济林木的抗旱机制研究已经深入到基因工程水平。然而, 单一干旱胁迫对植物的影响不同于水淹后的干旱胁迫。水淹后的干旱降低了白柳(*Salix alba*)根系对输水能力的调整<sup>[8]</sup>; 增强了小叶榆(*Ulmus minor*)根系对干旱的敏感性, 尤其是对水淹更敏感的 MDV2.3、MMJI 和 RET 基因型植物<sup>[9]</sup>。同时也有研究表明, 前期水淹不会增加植株对后期干旱胁迫的敏感性。水淹并未改变牛鞭草(*Hemarthria altissima*)光合特性对后期干旱的响应<sup>[10]</sup>; 与对照-干旱相比, 水淹并

未影响后期干旱下落羽杉(*Taxodium distichum*)和水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)的生理生态适应能力<sup>[11]</sup>; 此外, 水淹-干旱处理下, 香根草的各项生长和生理指标差异均能随着处理周期的增加逐渐减小, 并最终恢复或趋于稳定状态<sup>[12]</sup>。这表明植物对水淹-干旱胁迫的响应存在显著的种间差异。

海南岛属典型的热带季风气候, 年内降水分为明显的干湿两季, 旱涝急转发生频率高<sup>[13]</sup>。降香黄檀(*Dalbergia odorifera*)为豆科(Leguminosae)黄檀属半落叶乔木, 海南特有的国家二级保护植物, 具有重要的经济和生态价值。先前研究表明, 降香黄檀具备一定的水淹耐受性, 可作为热带地区水库消落区和河岸带植被修复的适宜树种<sup>[14]</sup>。然而, 关于富营养水体对降香黄檀幼苗水淹耐受性的影响, 以及前期水淹是否会影响到后期降香黄檀幼苗耐旱性的影响仍不清楚。鉴于此, 本研究以降香黄檀幼苗为研究对象, 通过模拟富营养化水淹及“水淹-干旱”交替胁迫, 旨在探究降香黄檀幼苗对富营养化水体的响应; 并揭示前期水淹对后期降香黄檀幼苗耐旱能力的影响。其预期结果可为降香黄檀在消落区、河岸带、污染水体等特殊区域的合理应用提供一定的科学指导。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

2019 年 12 月将育苗袋中萌发并生长 2 个月的降香黄檀幼苗移栽到塑料盆中(口径 21 cm、高 19 cm), 置于海南大学(20°03'33.2" N, 110°20'16.9" E)试验大棚内(阻挡降水, 但保持外部相同的温度和光照)

进行培养。待长势稳定后,修剪幼苗至离土面 10 cm 处,使其均匀生长。培养基质为沙土(红壤土:河沙:椰糠=4:2:1)。待发芽生长 5 个月后,选取长势相似且健康、平均株高为 49.4 cm 幼苗开展试验。试验期间平均温度为 25.43 °C,光照强度为 200.83  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  (<https://www.meteoblue.com/>)。

### 1.2 试验设计

试验采用完全随机设计,共分为 2 个阶段。第 1 阶段为水淹阶段:将幼苗随机分为对照(CK)、养分(H)、水淹(W)和模拟富营养化水淹(WH) 4 个处理组。其中 CK 组:每天正常浇水 1 次(水分从盆底自由流出为止);H 组:每 7 d 浇 1/2 浓度的 Hoagland 营养液 1 次,其余时间与 CK 组保持一致;W 和 WH 组:将幼苗浸没在 1 个大的塑料桶中并每天补充水分维持离土面 15 cm 的水淹深度,且 WH 组每 7 d 添加 1/2 浓度的 Hoagland 营养液 1 次。Hoagland 浓度依据富营养化水体中氮和磷含量选择(总氮和总磷含量分别大于 0.3 和 0.02 mg/L 时为富营养化水体)<sup>[15]</sup>。整个水淹阶段持续时间为 100 d。第 2 阶段为干旱阶段,在第 1 阶段基础上将每个处理组直接转为干旱处理,即对照-干旱(CKD),养分-干旱(HD),水淹-干旱(WD)和模拟富营养化水淹-干旱(WHD)。每天傍晚(18:00)通过人工称重的方法补充水分,以确保土壤含水量维持在 40%田间持水量。每处理组 4 个重复,每个重复 6 株幼苗,整个干旱阶段持续时间为 80 d。

### 1.3 方法

**形态生物量测定** 每阶段试验结束后收获所有植株,参照蒲玉瑾等<sup>[16]</sup>的方法利用米尺(精确到 0.01 cm)测量降香黄檀幼苗的茎高并计算茎高增量,并按照根、茎、叶分开,记录地上和地下生物量鲜重。

**光合参数、水势和叶绿素含量测定** 光合参数参考 Li 等<sup>[1]</sup>的方法测定,利用便携式光合测定系统 LI-6400XT (LI-COR, Lincoln, NE, USA)于每阶段试验结束前一周内,选择晴朗的上午(08:30—11:30)测定植株的光合参数。选择每棵植株第 3~5 片(从顶芽往下数)完全展开的成熟叶片进行测量。为保证测量的科学性和准确性,测定时将叶面温度设置为 28 °C,光量子通量密度设置为 1 500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ,相对湿度控制在 65%~70%。为得到准确的叶片水势,依据我们先前的研究结果<sup>[17]</sup>,在试验结束时选取降香黄檀幼苗叶片水势相对稳定的时间段(上午 09:00—

10:00)使用 WP4C 露点水势仪(WP4C, Gene Company Limited, USA)在每棵植株上随机选择 3 片成熟的功能叶进行测定。叶绿素含量参考程贵文等<sup>[18]</sup>的方法测定。

**可溶性蛋白、抗氧化酶活性和活性氧物质测定** 每阶段试验结束后,参考 Bradford<sup>[19]</sup>的方法用考马斯亮蓝 G-250 测定可溶性蛋白含量,然后以牛血清白蛋白为标准,在分光光度计下测量 595 nm 处的吸光度。超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性分别采用氮蓝四唑光还原法和愈创木酚法测定<sup>[20]</sup>。 $\text{H}_2\text{O}_2$  含量参考 Li 等<sup>[1]</sup>方法测定,取 0.3 g 样品在 3 mL 预冷的丙酮中研磨成匀浆,然后将匀浆在 4 °C 下 15 285 $\times$ g 离心 5 min,留上清液,取 1 mL 上清液,加入 0.1 mL 20%  $\text{TiCl}_4$ , 0.2 mL 氨水混匀,经 15 285 $\times$ g 离心 5 min 后,丢弃上清液,丙酮洗涤沉淀 3 次,再用 2 mol/L  $\text{H}_2\text{SO}_4$  定容到 5 mL。在分光光度计上读取 410 nm 处的吸光度值,用  $\text{H}_2\text{O}_2$  标准曲线计算  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量,以  $\mu\text{mol}/\text{g}$  FW 表示。

### 1.4 数据分析

采用 SPSS 23 (SPSS, Chicago, IL, USA)进行数据分析。分析前对数据进行方差齐性检验,不符合方差齐性时对数据进行对数转换。平均值间的比较采用单因素方差分析,各阶段中不同处理间的差异采用 Duncan 多重比较检验。双因素方差分析用来评估养分、水淹,以及养分和水淹的交互效应。利用 Pearson's 相关系数分析形态、生物量和生理参数间的相关性。显著性水平设定为  $P<0.05$ 。主成分分析采用 Canoco 5 (Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA)进行。

## 2 结果和分析

### 2.1 对幼苗存活、生长和生物量的影响

从表 1 可见,第 1 阶段后 CK 和 H 组的植株存活率均为 100%,而 W 和 WH 组的植株存活率略有下降,分别为 87.87%和 88.57%。与 CK 相比,H 处理显著提高了降香黄檀幼苗的茎高增长量、地上、地下和总生物量积累,但 W 和 WH 处理显著降低了这些参数。与 W 相比,WH 处理下的茎高增长量、地上、地下和总生物量积累无显著变化。第 2 阶段处理结束后,各处理的植株存活率均为 100%。与 CKD 处理相比,HD 和 WHD 处理下的幼苗茎高增长量分别提高了 20%和 220%,而 WD 处理的降

表 1 不同处理对降香黄檀幼苗存活率、茎高增长量、生物量和生物量增长量的影响

Table 1 Effects of different treatments on survival rate, stem height increment, biomass, and biomass increment of *Dalbergia odorifera* seedlings

阶段 Stage	处理 Treatment	SR /%	SHI (cm)	AB (g FW)	BB (g FW)	TB (g FW)	TBI (g FW)
1	CK	100	30.75±1.31b	107.33±8.40b	88.20±4.50b	195.53±11.59b	
	H	100	65.00±2.35a	169.85±8.41a	109.65±3.62a	279.50±6.16a	
	W	87.87	4.13±1.16c	50.61±3.91c	23.93±2.13c	74.55±5.81c	
	WH	88.57	7.25±0.63c	55.41±3.73c	21.47±3.35c	76.94±6.47c	
	$F_H$		0.000***	0.000***	0.019**	0.000***	
	$F_W$		0.000***	0.000***	0.000***	0.000***	
	$F_{HW}$		0.000***	0.001***	0.005**	0.000***	
2	CKD	100	0.25±0.14B	60.52±7.11B	81.88±1.15B	142.40±7.11B	-53.13±7.11D
	HD	100	0.30±0.125AB	127.25±2.44A	121.15±3.58A	248.41±2.91A	-31.10±2.91C
	WD	100	0.13±0.13B	51.57±2.65B	32.46±1.68D	84.03±1.27D	9.48±1.27B
	WHD	100	0.80±0.24A	64.75±9.06B	42.02±1.52C	106.77±9.75C	29.83±9.75A
	$F_H$		0.008**	0.000***	0.000***	0.000***	0.005**
	$F_W$		0.882ns	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***
	$F_{HW}$		0.381ns	0.001***	0.000***	0.000***	0.895ns

CK: 对照; H: 养分; W: 水淹; WH: 富营养化水淹; CKD: 对照-干旱; HD: 养分-干旱; WD: 水淹-干旱; WHD: 富营养化水淹-干旱; SR: 存活率; SHI: 茎高增量; AB: 地上生物量; BB: 地下生物量; TB: 总生物量; TBI: 总生物量增长量。同列数据后不同字母表示差异显著( $P<0.05$ ); ns:  $P>0.05$ ; \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; \*\*\*:  $P\leq 0.001$ 。下同

CK: Control; H: Hoagland; W: Waterlogging; WH: Waterlogging+Hoagland; CKD: Control-drought; HD: Hoagland-drought; WD: Waterlogging-drought; WHD: Waterlogging+Hoagland-drought; SR: Survival rate; SHI: Stem height increment; AB: Aboveground biomass; BB: Belowground biomass; TB: Total biomass; TBI: Total biomass increment. Data followed different letters within column indicate significant differences at 0.05 level. ns:  $P>0.05$ ; \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; \*\*\*:  $P\leq 0.001$ . The same below

低了 48%。此外,同第 1 阶段相比,第 2 阶段 WHD 和 WD 组的生物量分别增加了 32.48%和 11.96%,但是 CKD 和 HD 组的生物量分别降低了 31.44%和 11.78%。

## 2.2 对幼苗生理特性的影响

从表 2 可见,第 1 阶段后, H 组的降香黄檀幼苗的净光合速率、气孔导度、叶绿素和类胡萝卜素含量最高。与 CK 相比, W 和 WH 处理显著降低了幼苗的净光合速率、气孔导度、叶绿素及类胡萝卜素含量。与 W 处理相比, WH 处理显著提高了幼苗的叶绿素 a 和总叶绿素含量,但是降低了幼苗的气孔导度。第 2 阶段后,与 CKD 相比, HD 处理显著降低了幼苗的叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量,但增加了类胡萝卜素的含量; WD 处理对色素含量无显著影响,而显著提高了幼苗的净光合速率和气孔导度; WHD 处理显著提高了幼苗的净光合速率、叶绿素 b 和总叶绿素含量,而降低了幼苗的叶绿素 a 和类胡萝卜素含量。与 WD 相比, WHD 提高了幼苗的叶绿素 b 和总叶绿素含量,降低了幼苗的气孔导度、叶绿素 a 和类胡萝卜素含量。

## 2.3 对叶片抗氧化能力、 $H_2O_2$ 含量和水势的影响

在第 1 阶段中,与 CK 处理相比, H 处理显著增加了叶片的 POD 活性,降低了叶片水势,而对叶片的 SOD 活性、可溶性蛋白和  $H_2O_2$  含量无显著影响(图 1); W 和 WH 处理增加了叶片的 SOD 和 POD 活性、可溶性蛋白和  $H_2O_2$  含量,但降低了叶片的水势。与 W 相比, WH 处理具有更低的 SOD 和 POD 活性以及更高的可溶性蛋白含量。此外,在第 2 阶段,与 CKD 相比, HD、WD 和 WHD 处理均显著降低了叶片的 SOD 活性,可溶性蛋白和  $H_2O_2$  含量,并且 WHD 组中具有最低的 SOD 活性和  $H_2O_2$  含量。

## 2.4 主成分分析

第 1 阶段和第 2 阶段处理下 SPSS 均提取了 2 个主成分。第一主成分(PC1)和第二主成分(PC2)方差贡献率分别为 94.02%、4.58%和 67.87%、29.33%,累计方差贡献率分别为 98.6%和 97.2%。从图 2 可见,分布于第一、第二象限的 W 处理组和 WH 处理组下幼苗的所有形态和生理指标与分布于第三、第四象限的 CK 和 H 处理组沿第 1 主成分(PC1)彼此分离。在第 2 阶段,分布于第三、第四象限的 WD

表 2 不同处理对降香黄檀幼苗净光合速率、气孔导度和叶绿素含量的影响

Table 2 Effect of different treatments on net photosynthesis rate, stomatal conductance and chlorophyll content of *Dalbergia odorifera* seedlings

阶段 Stage	处理 Treatment	A [( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ )]	$g_s$ [ $\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ]	Chl a ( $\mu\text{g}/\text{g}$ FW)	Chl b ( $\mu\text{g}/\text{g}$ FW)	TChl ( $\mu\text{g}/\text{g}$ FW)	Car ( $\mu\text{g}/\text{g}$ FW)
1	CK	2.79 $\pm$ 0.05b	0.13 $\pm$ 0.00b	713.43 $\pm$ 24.17b	250.47 $\pm$ 8.24a	963.90 $\pm$ 31.74b	161.79 $\pm$ 13.62a
	H	4.20 $\pm$ 0.15a	0.16 $\pm$ 0.00a	817.67 $\pm$ 21.29a	270.19 $\pm$ 9.27a	1087.85 $\pm$ 30.49a	187.08 $\pm$ 3.83a
	W	1.35 $\pm$ 0.13c	0.10 $\pm$ 0.00c	460.24 $\pm$ 21.17d	145.19 $\pm$ 5.85b	605.43 $\pm$ 25.67d	146.57 $\pm$ 14.41a
	WH	1.08 $\pm$ 0.14c	0.03 $\pm$ 0.00d	573.87 $\pm$ 42.81c	167.85 $\pm$ 15.86b	741.72 $\pm$ 56.70c	178.94 $\pm$ 20.70a
	$F_H$	0.001***	0.000***	0.003**	0.066ns	0.005**	0.069ns
	$F_W$	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***	0.435ns
	$F_{HW}$	0.000***	0.000***	0.873ns	0.891ns	0.874ns	0.811ns
2	CKD	1.88 $\pm$ 0.64B	0.07 $\pm$ 0.01B	1 077.12 $\pm$ 0.54A	937.94 $\pm$ 27.97B	2 015.06 $\pm$ 27.56B	94.48 $\pm$ 8.40B
	HD	1.99 $\pm$ 0.30B	0.06 $\pm$ 0.01B	823.85 $\pm$ 6.62C	309.56 $\pm$ 5.05C	1 123.81 $\pm$ 10.98C	196.26 $\pm$ 2.39A
	WD	3.29 $\pm$ 0.13A	0.11 $\pm$ 0.01A	1 077.16 $\pm$ 0.41A	964.31 $\pm$ 10.20B	2 041.47 $\pm$ 9.96B	92.84 $\pm$ 3.84B
	WHD	3.22 $\pm$ 0.27A	0.06 $\pm$ 0.00B	1 063.97 $\pm$ 0.48B	1 124.25 $\pm$ 15.35A	2 188.22 $\pm$ 14.88A	27.18 $\pm$ 5.41C
	$F_H$	0.953ns	0.009**	0.000***	0.000***	0.000***	0.006**
	$F_W$	0.005**	0.026*	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***
	$F_{HW}$	0.819ns	0.042*	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***

A: 净光合速率;  $g_s$ : 气孔导度; Chl a: 叶绿素; Chl b: 叶绿素 b; TChl: 总叶绿素; Car: 类胡萝卜素。下同

A: Net photosynthesis rate;  $g_s$ : Stomatal conductance; Chl a: Chlorophyll a; Chl b: Chlorophyll b; TChl: Total chlorophyll; Car: Carotenoid. The same below

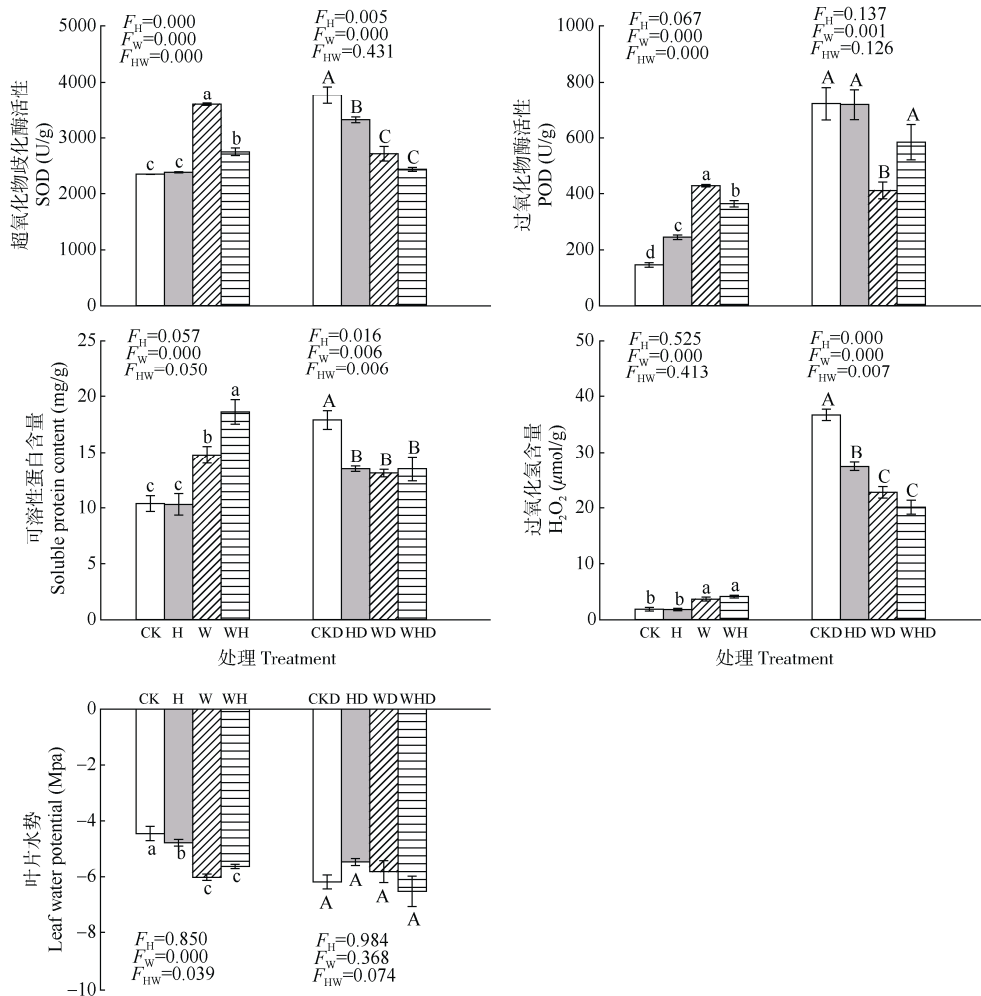


图 1 降香黄檀幼苗叶片 SOD、POD 活性、可溶性蛋白、过氧化氢含量和水势的变化

Fig. 1 Changes in activities of SOD, POD, contents of soluble protein, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, and leaf water potential of *Dalbergia odorifera* seedlings

和 WHD 组处理的降香黄檀也可沿第 1 主成分与分布于第一、第二象限的 CKD 和 HD 组彼此分离。此外, PCA 表明第 1 阶段叶片水势( $\Psi_{leaf}$ )、POD、SOD 与过氧化氢( $H_2O_2$ )等是影响 PC1 的主要因素, PC2

主要受到气孔导度( $g_s$ )的影响。第 2 阶段气孔导度、POD、净光合速率( $A$ )、SOD 和总生物量增长量(TBI)是影响 PC1 的主要因素, PC2 主要受到茎高增量(SHI)和可溶性蛋白(SP)的影响。

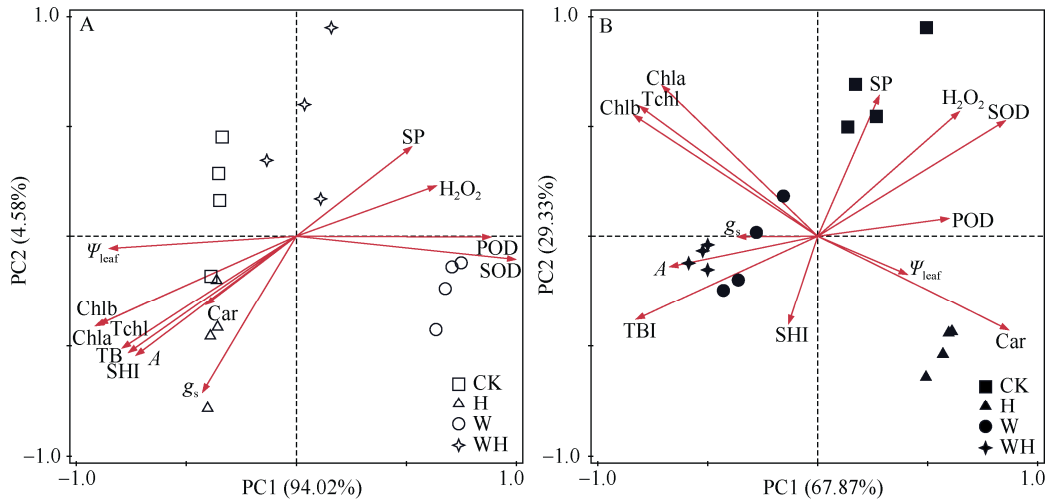


图 2 降香黄檀幼苗生理生态特征的主成分分析。A: 第 1 阶段; B: 第 2 阶段; SOD: 超氧化物歧化酶; POD: 过氧化物酶; SP: 可溶性蛋白;  $H_2O_2$ : 过氧化氢;  $\Psi_{leaf}$ : 叶片水势。下同

Fig. 2 PCA based on eco-physiological traits of *Dalbergia odorifera* seedlings. A: 1<sup>st</sup> stage; B: 2<sup>nd</sup> stage; SOD: Superoxide dismutase; POD: Peroxidase; SP: Soluble protein;  $H_2O_2$ : Hydrogen peroxide;  $\Psi_{leaf}$ : Leaf water potential. The same below

2.5 相关性分析

第 1 阶段, 幼苗的生物量(TB)与茎高增量(SHI)、叶片水势( $\Psi_{leaf}$ )、叶绿素含量、净光合速率( $A$ )和气孔导度( $g_s$ )呈显著的正相关关系, 而与  $H_2O_2$  和可溶

性蛋白(SP)含量、SOD 和 POD 活性呈显著的负相关关系(表 3)。第 2 阶段, 生物量增长量(TBI)与  $A$  呈显著的正相关关系, 但是与  $H_2O_2$  和 SP 含量、SOD 和 POD 活性呈显著的负相关关系。

表 3 水淹(下三角)和干旱(上三角)对降香黄檀幼苗形态、生物量和生理参数间的相关系数

Table 3 Correlation coefficients among morphological, biomass, and physiological traits of *Dalbergia odorifera* seedlings under waterlogging (lower triangle) and drought (upper triangle)

	TB	SHI	$\Psi_{leaf}$	Tchl	Car	$A$	$g_s$	$H_2O_2$	SP	SOD	POD
TBI		0.322	-0.065	0.437	-0.567*	0.560*	0.236	-0.852**	-0.585*	-0.896**	-0.586*
SHI	0.970**		-0.014	-0.130	-0.099	0.026	-0.364	-0.237	-0.172	-0.331	0.229
$\Psi_{leaf}$	0.715**	0.692**		-0.432	0.462	-0.029	0.123	0.097	0.015	0.261	0.021
Tchl	0.910**	0.896**	0.793**		-0.948**	0.449	0.290	-0.177	0.161	-0.376	-0.421
Car	0.352	0.327	0.141	0.510*		-0.528*	-0.154	0.339	-0.031	0.514*	0.385
$A$	0.971**	0.973**	0.720**	0.867**	0.264		0.475	-0.640**	-0.458	-0.630**	-0.756**
$g_s$	0.841**	0.801**	0.584*	0.656**	0.057	0.877**		-0.214	-0.238	-0.296	-0.620*
$H_2O_2$	-0.815**	-0.747**	-0.756**	-0.642**	-0.015	-0.789**	-0.804**		0.841**	0.836**	0.593*
SP	-0.782**	-0.721**	-0.650**	-0.624**	0.184	-0.810**	-0.891**	0.817**		0.559*	0.561*
SOD	-0.731**	-0.702**	-0.830**	-0.863**	-0.380	-0.665**	-0.343	0.600*	0.470		0.524*
POD	-0.730**	-0.644**	-0.928**	-0.797**	-0.132	-0.681**	-0.561*	0.776**	0.696**	0.869**	

3 讨论和结论

水淹是常见的非生物胁迫之一, 严重限制着许

多陆生植物的生长和存活。大量研究表明, 水淹下土壤氧气的迅速枯竭, 将导致植物根系由有氧呼吸向低能量的 ATP 发酵转变, 土壤  $Mn^{2+}$ 和  $Fe^{2+}$ 含量

增加、 $\text{NO}_3^-$ 和 $\text{SO}_4^{2-}$ 缺乏以及有毒代谢产物积累<sup>[21-22]</sup>,从而导致许多陆生植物的死亡。本研究中降香黄檀在100 d水淹胁迫下的存活率仍高达87.87%,表明降香黄檀具有一定的水淹耐受性。尽管如此,长时间水淹胁迫仍然抑制了降香黄檀的生长和生物量积累。推测这可能与叶片水势下降有关,前期研究表明降香黄檀叶片水势在日变化上呈V字形,9:00—13:00具有相对稳定的叶片水势<sup>[17]</sup>。而根据稳态条件下可以良好估计叶片水势的研究结论<sup>[23-25]</sup>,W处理下叶片水势的显著降低表明降香黄檀幼苗受到了严重的水分胁迫。另一方面这也可能与W处理下降香黄檀叶片中活性氧物质的过量累积密切相关,过量的活性氧物质累积会严重损伤降香黄檀光合器官、加速叶绿素降解,进而抑制叶片的光合能力<sup>[25]</sup>。此外,养分是植物生长发育的重要保证,不足或过剩将影响植株正常生长。增加养分供应有利于淹水植物生长和生物量积累<sup>[5,26-27]</sup>,本研究也得到类似结果,WH处理提高了降香黄檀茎高增量和生物量。相关研究表明,养分处理可显著降低降香黄檀幼苗叶片的相对电导率和丙二醛含量<sup>[28]</sup>。本研究中,WH处理降低了SOD和POD等抗氧化酶活性,因此推测富营养化水体缓解了水淹胁迫对降香黄檀的伤害(如质膜透性),从而能更好保护细胞膜。一方面,完整的细胞膜系统能使降香黄檀具有较高的光系统活性。另一方面,水体富营养化可能导致植物氮素富集,以Rubisco和氨基酸的形式留存在体内,增加降香黄檀叶片叶绿素含量,进而直接或间接影响了植物的光合作用,而光合能力又进一步影响了植物的生长和生物量的积累。可见,富营养化在一定程度上可缓解水淹对降香黄檀生长的消极影响。

干旱作为另一种常见的非生物胁迫,被认为是最具破坏性的环境因子。植物对干旱的生理、生化和分子响应的研究较多<sup>[29-31]</sup>。有研究表明<sup>[8-9]</sup>,因前期水淹对根系的损伤可增加后期干旱对植株的伤害,所以单一干旱对植物的生长影响不同于水淹后的干旱。但也有研究表明,水淹并不会增加植株对后期干旱的敏感性<sup>[11]</sup>。本研究中,CKD和HD处理的生物量比W处理的显著降低,但WD处理的却显著增加,这说明前期水淹有利于降香黄檀幼苗在后期干旱条件下的生长,可能与降香黄檀幼苗在WD处理下具有比CKD和HD处理更低的 $\text{H}_2\text{O}_2$ 、可溶性蛋白含量和SOD、POD活性密切相关,因为较低的活性氧和抗氧化物质(酶)表明植物遭受的氧化

伤害较低<sup>[32]</sup>。本研究结果表明,WD处理降香黄檀幼苗的净光合速率和气孔导度显著高于CKD和HD。此外,WHD处理的生物量增长量显著高于WD,可能与WHD具有比WD更低的 $\text{H}_2\text{O}_2$ 含量和SOD活性有关;其次,可能还与降香黄檀幼苗地下生物量的显著增加有关,较高根系生物量通常有利于植株从土壤中吸收更多养分以满足其生长需求。另外,WHD的土壤养分含量高于WD也可能是形成此结果的内因,养分含量尤其是氮素含量较高通常有利于植物叶绿素的合成<sup>[33]</sup>,这也与WHD幼苗比WD具有更高的总叶绿素和更低的类胡萝卜素含量一致。因此,前期水淹,尤其是富营养化水体水淹不仅能降低降香黄檀幼苗对后期干旱胁迫的敏感性,而且有利于其生物量积累。

综上所述,降香黄檀幼苗具有较好的耐淹和耐旱(或水淹-干旱)能力。富营养化水体水淹可在一定程度上缓解水淹对降香黄檀幼苗造成的伤害,从而提高其水淹耐受性。前期水淹尤其是富营养化水体水淹不仅不会增加幼苗对后期干旱胁迫的敏感性,而且有利于幼苗生物量的积累。本研究结果为养分供应如何减轻水淹和水淹后干旱对植物的消极影响提供了新的见解。同时,降香黄檀可考虑作为热带及亚热带地区水库消落带、河岸带和富营养化水体水陆过渡带的适宜木本植物之一,本研究为这些区域在植被恢复和重建过程中的植被筛选提供了一定的参考和科学依据。

## 参考文献

- [1] LI D D, CISSE E H M, GUO L Y, et al. Comparable and adaptable strategies to waterlogging stress regulated by adventitious roots between two contrasting species [J]. *Tree Physiol*, 2022, 42(5): 971–988. doi: 10.1093/treephys/tpab165.
- [2] KREUZWIESER J, RENNENBERG H. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37(10): 2245–2259. doi: 10.1111/pce.12310.
- [3] PANG J Y, ROSS J, ZHOU M X, et al. Amelioration of detrimental effects of waterlogging by foliar nutrient sprays in barley [J]. *Funct Plant Biol*, 2007, 34(3): 221–227. doi: 10.1071/FP06158.
- [4] XIE Y H, REN B, LI F. Increased nutrient supply facilitates acclimation to high-water level in the marsh plant *Deyeuxia angustifolia*: The response of root morphology [J]. *Aquat Bot*, 2009, 91(1): 1–5. doi: 10.1016/j.aquabot.2008.12.004.
- [5] HUANG B R, JOHNSON J W, NESMITH S, et al. Growth, physio-



- logical and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply [J]. *J Exp Bot*, 1994, 45(2): 193–202. doi: 10.1093/jxb/45.2.193.
- [6] ZHANG S, LEI D D, WANG C, et al. Effect of eutrophic water body on antioxidant system and nutritional quality of *Oenanthe javanica* DC. [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2018, 38(3): 510–516. [张帅, 雷代东, 王晨, 等. 富营养化水体对水芹抗氧化系统和营养品质的影响 [J]. *西北植物学报*, 2018, 38(3): 510–516. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2018.03.0510.]
- [7] TIAN G L, QI D L, ZHU J Q, et al. Effects of nitrogen fertilizer rates and waterlogging on leaf physiological characteristics and grain yield of maize [J]. *Arch Agron Soil Sci*, 2021, 67(7): 863–875. doi: 10.1080/03650340.2020.1791830.
- [8] DOFFO G N, MONTEOLIVA S E, RODRÍGUEZ M E, et al. Physiological responses to alternative flooding and drought stress episodes in two willow (*Salix* spp.) clones [J]. *Can J For Res*, 2017, 47(2): 174–182. doi: 10.1139/cjfr-2016-0202.
- [9] MARTÍNEZ-ARIAS C, SOBRINO-PLATA J, MACAYA-SANZ D, et al. Changes in plant function and root mycobiome caused by flood and drought in a riparian tree [J]. *Tree Physiol*, 2020, 40(7): 886–903. doi: 10.1093/treephys/tpaa031.
- [10] HAN W J, BAI L L, LI C X, et al. Effects of flooding on the photosynthetic response of *Hemarthria altissima* to drought [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(18): 5712–5724. [韩文娇, 白林利, 李昌晓, 等. 前期水淹对牛鞭草后期干旱胁迫光合生理响应的影响 [J]. *生态学报*, 2016, 36(18): 5712–5724. doi: 10.5846/stxb201507181513.]
- [11] BAI L L, HAN W J, LI C X. Effects of simulated waterlogging on growth, physiological and biochemical characteristics of *Metasequoia glyptostroboides* seedlings [J]. *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 2015, 41(5): 505–515. [白林利, 韩文娇, 李昌晓. 模拟水淹对水杉苗木生长与生理生化特性的影响 [J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2015, 41(5): 505–515. doi: 10.3785/j.issn.1008-9209.2014.09.292.]
- [12] LI M Y, LIU G, XIAO H, et al. Responses of physiological adaptability of *Vetiveria zizanioides* on alternating flooding-drought stress [J]. *Bull Soil Water Conserv*, 2014, 34(2): 48–52. [李铭怡, 刘刚, 肖海, 等. 香根草光合特性对水淹-干旱交替胁迫的响应 [J]. *水土保持通报*, 2014, 34(2): 48–52. doi: 10.13961/j.cnki.stbctb.2014.02.011.]
- [13] ZHANG Y Q, LI D L. Drought-flood abrupt alternation and its atmospheric circulation characteristics during flood season in southern China [J]. *Clim Environ Res*, 2019, 24(4): 430–444. [张玉琴, 李栋梁. 华南汛期旱涝急转及其大气环流特征 [J]. *气候与环境研究*, 2019, 24(4): 430–444. doi: 10.3878/j.issn.1006-9585.2018.18024.]
- [14] JIANG B H, DING Y, MIAO L F, et al. Effects of waterlogging and salt stresses on the physiological and ecological characteristics of *Dalbergia odorifera* seedling [J]. *Nat Sci J Hainan Univ*, 2020, 38(2): 132–140. [姜百惠, 丁扬, 苗灵凤, 等. 淹水和盐胁迫对降香黄檀植株生理生态特性的影响 [J]. *海南大学学报(自然科学版)*, 2020, 38(2): 132–140. doi: 10.15886/j.cnki.hdxzbk.2020.0019.]
- [15] TANG S B, WANG H C, GE B Z, et al. *Environmental Organic Pollution Chemistry* [M]. Beijing: Metallurgical Industry Press, 1996: 228–229. [唐森本, 王欢畅, 葛碧洲, 等. *环境有机污染化学* [M]. 北京: 冶金工业出版社, 1996: 228–229.]
- [16] PU Y J, ZHANG L J, MIAO L F, et al. Effects of different calcium concentrations on the growth and physiological characteristics of *Dalbergia odorifera* under low temperatures [J]. *Plant Sci J*, 2019, 37(2): 251–259. [蒲玉瑾, 张丽佳, 苗灵凤, 等. 不同钙离子浓度对低温下降香黄檀幼苗生长及生理特性的影响 [J]. *植物科学学报*, 2019, 37(2): 251–259. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.20251.]
- [17] MIAO L F, ZHANG L J, PU Y J, et al. Factors that affect measurement using the WP4C dewpoint potential meter to determine water potential: Illustrated by the case of *Dalbergia odorifera* [J]. *Plant Sci J*, 2017, 35(1): 93–98. [苗灵凤, 张丽佳, 蒲玉瑾, 等. WP4C 露点水势仪测定植物叶片水势时的影响因素——以降香黄檀为例 [J]. *植物科学学报*, 2017, 35(1): 93–98. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.10093.]
- [18] CHENG G W, GONG H E, YAN S B, et al. Comparison of chlorophyll extraction methods in *Camellia oleifera* [J]. *Hubei For Sci Technol*, 2017, 46(6): 11–13. [程贵文, 龚洪恩, 颜送宝, 等. 油茶叶绿素提取方法的比较研究 [J]. *湖北林业科技*, 2017, 46(6): 11–13.]
- [19] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding [J]. *Anal Biochem*, 1976, 72(1/2): 248–254. doi: 10.1016/0003-2697(76)90527-3.
- [20] XIE J H, CHAI T T, XU R, et al. Induction of defense-related enzymes in patchouli inoculated with virulent *Ralstonia solanacearum* [J]. *Electron J Biotechnol*, 2017, 27: 63–69. doi: 10.1016/j.ejbt.2017.03.007.
- [21] MALIK A I, COLMER T D, LAMBERS H, et al. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat [J]. *New Phytol*, 2002, 153(2): 225–236. doi: 10.1046/j.0028-646X.2001.00318.x.
- [22] XIE R J, ZHENG L, JIAO Y, et al. Understanding physiological and molecular mechanisms of citrus rootstock seedlings in response to root zone hypoxia by RNA-Seq [J]. *Environ Exp Bot*, 2021, 192: 104647. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104647.
- [23] HERPPICH W B, VON WILLERT D J. Dynamic changes in leaf bulk water relations during stomatal oscillations in mangrove species: Continuous analysis using a dewpoint hygrometer [J]. *Physiol Plant*,

- 1995, 94(3): 479–485. doi: 10.1111/j.1399-3054.1995.tb00957.x.
- [24] SCOFFONI C, MCKOWN A D, RAWLS M, et al. Dynamics of leaf hydraulic conductance with water status: Quantification and analysis of species differences under steady state [J]. *J Exp Bot*, 2012, 63(2): 643–658. doi: 10.1093/jxb/err270.
- [25] MARTINS S C V, SANGLARD M L, MORAIS L E, et al. How do coffee trees deal with severe natural droughts? An analysis of hydraulic, diffusive and biochemical components at the leaf level [J]. *Trees*, 2019, 33(6): 1679–1693. doi: 10.1007/s00468-019-01889-4.
- [26] LI D D, MIAO L F, CISSE E H M, et al. Dissecting the below- and aboveground specific responses of two waterlogging tolerant arbor species to nutrient supply under waterlogging conditions [J]. *Tree Physiol*, 2023, 43(3): 390–403.
- [27] ZHANG J. Study on *Pterocarya stenoptera* & *Salix babylonica*'s removal effect on nitrogen & phosphorus in eutrophic water [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2011. [张娟. 枫杨、垂柳对水体中氮磷污染的净化效果研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2011.]
- [28] GUO L Y, MIAO L F, LI D D, et al. Effects of nitrogen addition and warming on growth, development, and physiological characteristics of *Dalbergia odorifera* T. Chen seedlings [J]. *Plant Sci J*, 2022, 40(2): 259–268. [郭璐瑶, 苗灵凤, 李大东, 等. 施氮和增温对降香黄檀幼苗生长发育和生理特征的影响 [J]. *植物科学学报*, 2022, 40(2): 259–268. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2022.20259.]
- [29] KIM J M, TO T K, ISHIDA J, et al. Transition of chromatin status during the process of recovery from drought stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53(5): 847–856. doi: 10.1093/pcp/pcs053.
- [30] HARB A, KRISHNAN A, AMBAVARAM M M R, et al. Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis reveals* early responses leading to acclimation in plant growth [J]. *Plant Physiol*, 2010, 154(3): 1254–1271. doi: 10.1104/pp.110.161752.
- [31] BLUM A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, 40(1): 4–10. doi: 10.1111/pce.12800.
- [32] QIU S, HUANG S Z, WANG H Y. Effect of Cd stress on the activity of four antioxidases in *Iris pseudacorus* seedlings [J]. *J Plant Resour Environ*, 2008, 17(1): 28–32. [仇硕, 黄苏珍, 王鸿燕. Cd胁迫对黄菖蒲幼苗4种抗氧化酶活性的影响 [J]. *植物资源与环境学报*, 2008, 17(1): 28–32. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2008.01.005.]
- [33] DENG J X, WEI J G, YU H, et al. Effects of different fertilization treatments on growth and physiological indexes of seedling of *Vaccinium corymbosum* and physicochemical properties of soil [J]. *J Plant Resour Environ*, 2021, 30(2): 28–34. [邓家欣, 韦继光, 於虹, 等. 不同施肥处理对高丛越橘幼苗生长和生理指标及土壤理化性质的影响 [J]. *植物资源与环境学报*, 2021, 30(2): 28–34. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2021.02.04.]