

# 濒危植物疏花水柏枝对模拟夏季水淹的生理生化响应

陈芳清<sup>1,2</sup>, 谢宗强<sup>2</sup>

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

**摘要:** 模拟水淹实验, 分析濒危植物疏花水柏枝(*Myricaria laxiflora*)的一些重要生理生化指标对夏季水淹的响应。结果表明, 疏花水柏枝植株在夏季无论水淹与否均处于休眠状态。水淹时植株溶性总糖、蔗糖的含量以及过氧化物酶的活性都显著增加, 但与对照的差异不显著。水淹过后, 植株迅速恢复生长, 其可溶性总糖、蔗糖含量以及过氧化物酶和多酚氧化酶的活性逐渐下降, 恢复到正常水平, 但恢复阶段植株的生化指标与水淹和对照无显著差异。水淹植株的光合作用强度与蒸腾强度显著高于对照。疏花水柏枝在水淹期间的休眠以及相关的生理生化变化是对水淹的主动适应。

**关键词:** 疏花水柏枝; 光合作用; 蒸腾作用; 三峡库区; 水淹

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2009)03-0249-05

## The Physiological and Biochemical Responses of Endangered *Myricaria laxiflora* to Simulated Summer Flooding

CHEN Fang-qing<sup>1,2</sup>, XIE Zong-qiang<sup>2</sup>

(1. Center of Ecology and Environmental Science, China Three Gorges University, Yichang 443002, China; 2. Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract:** The responses of important physiological and biochemical parameters in *Myricaria laxiflora* were studied by simulated flooding. The results showed that *M. laxiflora* underwent dormancy during summer whether flooding or not. The contents of total soluble sugar and sucrose, and peroxidase (POD) activity increased under flooding, which had no significant difference with control. After summer flooding stress released, plants recovered growth quickly. The contents of total soluble sugar and sucrose, activities of POD and polyphenol oxidase (PPO) decreased to the normal level, which also had no significant difference between flooding and control. Transpiration rate and photosynthesis rate of submerged plants were higher markedly than those of control. It was concluded that the dormancy and the changes in physiological and biochemistry of *M. laxiflora* were an active adaptation to summer flooding.

**Key words:** *Myricaria laxiflora*; Photosynthesis; Transpiration; Three gorges reservoir; Flooding

水淹是水分胁迫的一种表现形式, 会导致土壤中氧气和光照的不足<sup>[1-2]</sup>, 氧气的不足主要是因为在水分饱和状态下气体扩散放慢<sup>[3]</sup>。植物对水淹引起的低氧和低光照条件的生理生态学响应是多方面的<sup>[4-5]</sup>。水淹会导致植物地上部枯死、生长发育停滞、生物量丧失以及光合作用下降等一些生理代谢过程的改变<sup>[6-8]</sup>。低氧还会引起根系的呼吸和

生长下降, 最后导致根系分裂组织的死亡<sup>[9-10]</sup>。一些潜在的有害气体在缺氧时富集起来<sup>[11]</sup>, 损害植物器官或限制其生长<sup>[12]</sup>, 缺氧还会使营养物质的利用受到限制, 进而导致植株生物量的减少<sup>[13]</sup>。植物体的丙二醛(MDA)含量、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化物酶等发生变化<sup>[14]</sup>。

疏花水柏枝(*Myricaria laxiflora*)是三峡地区特有

收稿日期: 2008-07-21 接受日期: 2008-10-03

基金项目: 国家科技部支撑计划项目(2006BAC10B01)资助

\* 通讯作者 Corresponding author

的物种,主要分布于长江干流海拔 70~155 m 的河滩地<sup>[15-16]</sup>。每年 6~11 月,疏花水柏枝都长时间被完全淹没,长达 4~6 个月,深度 1~10 m,但水淹过后仍能存活,显示出极强的适应能力。我们的初步研究表明,疏花水柏枝植株在夏季无论是否被淹没都进入休眠,说明该物种主要是通过休眠来躲避夏季洪水的影响<sup>[15-17]</sup>。但有关夏季水淹对疏花水柏枝生理生化的影响及其响应仍未见报道。三峡工程竣工后,三峡库区的水位在 145 m 以上,在 145~175 m 的范围内产生新的消落带。疏花水柏枝将因此丧失其库区所有生境,成为一种濒危植物<sup>[15-16]</sup>。该物种的保护是三峡工程生态环境保护的重要内容之一。本文从生理生化角度对疏花水柏枝的夏季响应机制进行研究,为该物种的保护提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

在 255 mm × 175 mm (开口面积 0.024 m<sup>2</sup>) 塑料花钵中种植长势相近的 2 a 生疏花水柏枝 (*Myricaria laxiflora*) 实生幼苗 (苗高约 10 cm 左右), 每钵 2 株。基质取自长江宜昌段河滩细沙土, 主要由冲积的河沙及少量的土壤颗粒组成。用于水淹处理的塑料盆规格为 70 cm × 50 cm × 40 cm, 每盆放入 6 钵实验材料, 根据实验内容设置水淹时间和水淹深度。水淹实验过程中每天补换水 (对照浇水) 1 次, 其它时间每 3 d 浇水 1 次, 没有进行肥力的补充。

### 1.2 水淹对植物生理生化的影响

按水淹深度和水淹进程两个因子设置实验。水淹深度包括全淹 (整个植株都被水淹没, 顶部距水面 5 cm 左右)、半淹 (水面刚好覆盖土壤表面) 和对照 (不淹水) 3 个处理。水淹进程分水淹胁迫前、水淹胁迫 1 个月、水淹胁迫 2 个月和恢复生长 (3 个月) 4 个处理, 每个处理 6 个重复 (钵)。实验从 2004 年 6 月 24 日开始, 8 月 24 日淹水实验结束, 取出花钵进行生长恢复实验, 11 月 24 日恢复实验结束。取相同位置成熟度相近的材料用于测定与植物抗性相关的生化指标<sup>[18]</sup>, 其中过氧化物酶的测定用愈创木酚氧化法; 根系活力的测定用幼根, 参照  $\alpha$ -萘胺氧化法进行; 多酚氧化酶活性的测定用茶酚氧化比色法; 丙二醛的测定用硫代巴比妥酸比色法; 可溶性糖的测定用蒽酮法。生化特征值以根茎叶的平均值表示, 每个处理各取 3 株植物进行生化分析。

### 1.3 水淹对植物光合与蒸腾作用的影响

以全淹处理, 分别淹水 10 d、40 d, 以不淹水为对照, 每个处理 12 个重复 (钵)。淹水结束时把实验材料取出, 进入恢复实验, 恢复时间持续 45 d。实验从 2004 年 7 月 24 日开始, 10 月 17 日结束。

在恢复生长实验结束时, 用 ADC 光合仪 (LCA4) 测定各处理植株的光合作用和蒸腾作用日动态。从 7:00 到 19:00 每隔 2 h 测一次, 每个处理分别测定 5 株。由于疏花水柏枝的叶片极小, 难以准确测定其叶面积, 同时幼枝都为绿色, 具有光合能力, 因此取植株分枝顶部相同位置具有相近成熟度的枝条和叶片一起测定, 并用所测枝条的生物量代替叶面积作基本单位表示光合作用和蒸腾作用的大小。

### 1.4 数据处理和分析

将蒸腾速率、光合速率等光合生理指标以及过氧化物酶活性、多酚氧化酶活性、丙二醛含量等生化指标为因变量, 将水淹时间和水淹深度作为独立因素, 进行方差分析, 检验每个指标在处理间的差异显著性。另外还分别比较了植株水淹前后、恢复前后的生化差异。所有的数据处理与分析都通过 SPSS (10.0) 进行。

## 2 结果和分析

### 2.1 水淹过程植株体的生化变化

疏花水柏枝幼苗在夏季被水淹后, 体内糖分的变化比较显著 (图 1)。其中以蔗糖含量的变化较为敏感, 淹水前为 0.86%, 淹水 1 个月为 1.31%, 淹水 2 个月增加到 3.36%, 而总糖的含量是淹水 2 个月才开始显著增加, 由 2.38% 左右上升到 4.67%。丙二醛含量、根系活力以及过氧化物酶活性水淹后比水淹前有下降, 多酚氧化酶活性则有增加, 但这些变化都没有达到显著水平。

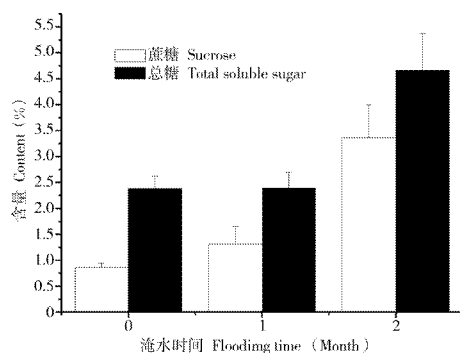


图 1 疏花水柏枝植株糖分在水淹过程中的变化

Fig. 1 The changes in sugar content of *M. laxiflora* during flooding

表 1 疏花水柏枝植株对模拟夏季水淹的响应

Table 1 The response of *M. laxiflora* to simulated summer flooding

处理 Treatment	MDA ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ )	POD ( $\text{D}_{470} \text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$ )	TS (%)	PPO ( $0.01 \Delta \text{OD min}^{-1}$ )	RA ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )
全淹 Submersion	0.012 ± 0.006	0.132 ± 0.029	5.203 ± 1.852	0.810 ± 0.963	2.194 ± 0.642
半淹 Half flooding	0.010 ± 0.005	0.068 ± 0.023	6.069 ± 2.568	0.790 ± 0.700	2.495 ± 0.308
对照 Control	0.011 ± 0.005	0.072 ± 0.032	4.047 ± 1.884	0.910 ± 1.011	2.645 ± 0.352
	F = 2.019; df = 2; Sig. = 0.149	F = 41.69; df = 2; Sig. = 0.000	F = 0.613; df = 2; Sig. = 0.573	F = 0.062; df = 2; Sig. = 0.94	F = 1.505; df = 2; Sig. = 0.254

POD: 过氧化物酶 Peroxidase; MDA: 丙二醛 Malondialdehyde; PPO: 多酚氧化酶 Polyphenol oxidase; TS: 可溶性总糖 Total soluble sugar; RA: 根系活力 Root activity.

水淹深度对植株体的过氧化物酶含量有极显著差异( $P < 0.01$ ),其中全淹处理的过氧化物酶活性明显高于其它处理。但其它指标在不同水淹程度处理之间的变化不显著(表 1)。

## 2.2 生长恢复阶段植株体的生化变化

夏季水淹过后,疏花水柏枝幼苗迅速恢复生长。植物体发生相应的生理生化变化。恢复后的植物体的多酚氧化酶活性、过氧化物酶活性、可溶性总糖与蔗糖含量与恢复前相比有极显著下降( $P < 0.01$ ) (表 2),丙二醛含量、根系活力在生长恢复阶段则分别有所增加,但差异性未达到显著水平。

生长恢复阶段疏花水柏枝幼苗的多酚氧化酶活性、过氧化物酶活性、根系活力、蔗糖和可溶性总糖含量和丙二醛含量在各处理之间都没有显著差异(表 2),表明在经历夏季逆境后各处理的幼苗都能恢复正常的生理活动,夏季的水淹对恢复期植株的生理活动没有显著作用。

## 2.3 水淹对生长恢复阶段植株光合作用和蒸腾作用的影响

表 3 为疏花水柏枝解除淹水胁迫恢复生长

45 d后,水淹处理植株的光合与蒸腾作用的方差分析。日平均光合与蒸腾强度在各处理间有显著差异,且水淹时间越长,植株恢复阶段的日平均光合与蒸腾强度越强。说明水淹对恢复阶段幼苗的蒸腾与光合作用都有显著促进作用( $P < 0.01$ ),水淹有利于植物生长的恢复。疏花水柏枝光合与蒸腾强度的日动态变化较大( $P < 0.01$ )。水淹处理对光合作用日动态影响不显著,但对蒸腾作用日动态的影响达到显著水平( $P = 0.036$ )。

## 3 讨论

植物对水淹的适应机制是极为复杂的,耐淹植物一般显示出正面的响应,或者生长发育在短时间内受到影响后,可马上恢复正常的生长<sup>[19]</sup>。Sultan 等<sup>[20]</sup>认为适应性强的物种在各种湿度和营养环境中能维持高的光合能力。Glaz 等<sup>[21]</sup>报道短期的水淹或长期高水位的水淹对于甘蔗(*Saccharum spp.*)的光合速率、蒸腾强度、气孔导度具有中性或正面作用,能促进产量的提高。水淹能引起植物体内各种抗性物质和酶活力的变化,植物根系的丙二醛(MDA)含量、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化

表 2 疏花水柏枝植株恢复阶段的生化变化

Table 2 The changes of *M. laxiflora* at recovery stage after flooding

处理 Treatment	MDA ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ )	POD ( $\text{OD}_{470} \text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$ )	PPO ( $0.01 \Delta \text{OD min}^{-1}$ )	Sucrose (%)	TS (%)	RA ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )
全淹 Submersion	0.011 ± 0.005	0.068 ± 0.059	0.456 ± 0.646	2.407 ± 1.160	3.657 ± 1.739	3.162 ± 1.277
半淹 Half flooding	0.011 ± 0.008	0.054 ± 0.026	0.500 ± 0.487	2.182 ± 1.376	4.064 ± 2.640	3.184 ± 1.185
对照 Control	0.013 ± 0.008	0.054 ± 0.036	0.492 ± 0.688	2.310 ± 1.332	3.764 ± 1.561	2.584 ± 0.446
	df = 2; F = 0.139; Sig. = 0.871	df = 2; F = 0.038; Sig. = 0.963	df = 2; F = 0.021; Sig. = 0.979	df = 2; F = 0.04; Sig. = 0.961	df = 2; F = 0.192; Sig. = 0.827	df = 2; F = 0.429; Sig. = 0.664
恢复后 After recovery	0.013 ± 0.002	0.0343 ± 0.005	0.247 ± 0.031	1.685 ± 0.105	2.849 ± 0.263	3.456 ± 0.464
水淹后 Post-flooding	0.011 ± 0.002	0.087 ± 0.011	0.837 ± 0.236	3.083 ± 0.408	5.100 ± 0.580	2.527 ± 0.242
	df = 1; F = 2.042; Sig. = 0.156	df = 1; F = 20.141; Sig. = 0.000	df = 1; F = 23.263; Sig. = 0.000	df = 1; F = 12.124; Sig. = 0.002	df = 1; F = 12.069; Sig. = 0.002	df = 1; F = 2.950; Sig. = 0.612

表 3 水淹对恢复阶段的疏花水柏枝植株光合作用与蒸腾作用的影响

处理 Treatment	光合速率 Photosynthetic rate (mmol g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	蒸腾速率 Transpiration rate (μmol g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )
水淹时间 Flooding time (d)		
10	0.048 ± 0.062	0.025 ± 0.009
40	0.066 ± 0.091	0.032 ± 0.018
Control	0.011 ± 0.081	0.015 ± 0.005
	df = 2; F = 5.108; Sig. = 0.008	df = 2; F = 26.497; Sig. < 0.000
时刻 Time		
7: 00	0.0139 ± 0.038	0.023 ± 0.009
9: 00	0.050 ± 0.092	0.032 ± 0.016
11: 00	0.109 ± 0.046	0.031 ± 0.013
13: 00	0.100 ± 0.097	0.028 ± 0.013
15: 00	0.024 ± 0.041	0.017 ± 0.007
17: 00	0.008 ± 0.043	0.009 ± 0.005
	df = 5; F = 12.0335; Sig. = 0.000	df = 5; F = 17.035; Sig. = 0.000
水淹 × 时刻 Flooding × Time	F = 1.005; Sig. = 0.448	F = 2.092; Sig. = 0.036

物酶(POD)活性能显著增加,而超氧化物歧化酶(SOD)减少<sup>[22-23]</sup>。但是不同植物的生理生化响应不同, Yordanova 等<sup>[24]</sup>的研究表明大麦 (*Hordeum vulgare*)水淹后,过氧化氢酶(CAT)活性显著增加,超氧化物歧化酶(SOD)活性减少;而 Lin 等<sup>[25]</sup>对番茄 (*Solanum lycopersicum*)与茄子 (*S. melongena*)水淹的研究表明,过氧化氢酶(CAT),超氧化物歧化酶(SOD)和谷胱甘肽还原酶(GR)等活性不受水淹的影响。

疏花水柏枝生长在沙滩上,洪水季节要经受长时间的全部淹没。在夏季水淹期间,疏花水柏枝植株均处于休眠状态,此时体内的蔗糖和总糖的含量明显上升,可溶性糖含量的增加可能是为了维持植株在生长停滞(休眠)期内的营养消耗和细胞的渗透势。但可溶性糖含量、过氧化物酶活性、丙二醛含量、多酚氧化酶活性和根系活力在水淹处理与对照之间并无显著差异,表明疏花水柏枝生理活动没有受到水淹的直接影响,而是受其本身的生长节律控制的。秋季洪水退却之后,疏花水柏枝开始恢复生长,植株的多酚氧化酶活性、过氧化物酶活性、蔗糖与总糖含量逐渐下降,而根系活力则有所增加,但这些变化与对照的差异不显著。在水分与光合生理上,夏季水淹过的植株经恢复后其光合与蒸腾作用强度高于没有经过水淹的植株,其植株的生长状况也好于没有水淹的植株。

与目前报道的大多数植物对水淹的生理生化响应机制不同,疏花水柏枝在夏季无论是否被水淹都会进入休眠,并发生相应的生理生化变化,这是

长期进化所产生的对夏季水淹的主动适应。夏季水淹不仅没有影响到疏花水柏枝的生长发育,如果考虑到夏季河滩上的高温与干旱对植物存活的影响,水淹反而有利于该物种躲避夏季沙滩上不良环境的影响。对于因生境丧失或遭破坏而致濒的物种来说,种群的迁移与重建是拯救该物种极为有效的方法<sup>[26-27]</sup>。种群的迁移与重建有两种方式:迁地保护和回归引种<sup>[28-29]</sup>。生境地选择和重建种群的管理是疏花水柏枝种群的迁移与重建中的核心问题。如果水淹对于某物种的生存是一种环境胁迫,迁地保护是有效方式;而对于那些已经对水淹形成主动生理适应的物种而言,则应选择回归引种的方式进行物种保护。疏花水柏枝保护应选择夏季能水淹的生境地进行回归引种和种群重建。

### 参考文献

- [1] Vartapetian B B, Jackson M B. Plant adaptations to anaerobic stress [J]. *Ann Bot*, 1997, 79(Suppl. A): 3-20.
- [2] Jackson M B, Armstrong W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence [J]. *Plant Biol*, 1999(1): 274-287.
- [3] Jackson M B. Ethylene and responses of plants to soil water logging and submergence [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1985, 36:145-174.
- [4] Maricle B R, Lee R W. Aerenchyma development and oxygen transport in the estuarine cordgrasses *Spartina alterniflora* and *S. anglica* [J]. *Aquat Bot*, 2002, 74: 109-120.
- [5] Kaelke C M, Dawson J O. Seasonal flooding regimes influence survival, nitrogen fixation, and the partitioning of nitrogen and biomass in *Alnus incana* ssp. *rugosa* [J]. *Plant Soil*, 2003, 254: 167-177.
- [6] Clevering O A, Van Viersen W, Blom C W P M. Growth,

- photosynthesis and carbohydrate utilization in submerged *Scirpus maritimus* L. during spring growth [J]. *New Phytol*, 1995, 130: 105–116.
- [7] Blom C W P M. Adaptations to flooding stress: From plant community to molecule [J]. *Plant Biol*, 1999(1): 261–273.
- [8] Yordanova R Y, Alexieva V S, Popova L P. Influence of root oxygen deficiency on photosynthesis and antioxidant status in barley plants [J]. *Russ J Plant Physiol*, 2003, 50: 163–167.
- [9] Laan P, Tosserams M, Blom C W P M, et al. Internal oxygen transport in *Rumex* species and its significance for loss and ethanol metabolism in roots of submerged and non-submerged rice seedlings [J]. *New Phytol*, 1990, 113: 439–451.
- [10] Laan P, Clement J M A M, Blom C W P M. Growth and development of *Rumex* roots as affected by hypoxic and anoxic conditions [J]. *Plant Soil*, 1991, 136: 145–151.
- [11] Visser E J W, Blom C W P M, Voeseek L A C J. Flooding-induced adventitious rooting in *Rumex*: Morphology and development in an ecological perspective [J]. *Acta Bot Neerl*, 1996, 45: 17–28.
- [12] Moog P R, Janiesch P. Root growth and morphology of *Carex* species as influenced by oxygen deficiency [J]. *Funct Ecol*, 1990, 4: 201–208.
- [13] Sena G A R, Kozłowski T T. Growth response and adaptation of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding [J]. *Plant Physiol*, 1980, 66: 267–271.
- [14] Kozłowski T T. Plant responses to flooding of soil [J]. *BioScience*, 1984, 34: 162–167.
- [15] Chen F Q, Xie Z Q. Reproductive allocation, seed dispersal and germination of *Myricaria laxiflora*, an endangered species in the Three Gorges Reservoir area [J]. *Plant Ecol*, 2007, 191: 67–75.
- [16] Wu J Q(吴金清), Zhao Z E(赵子恩), Jin Y X(金义兴), et al. Investigation and study on the endemic plant *Myricaria laxiflora* in the Three Gorges Reservoir area [J]. *J Wuhan Bot Res(武汉植物学研究)*, 1998, 16: 111–116.(in Chinese).
- [17] Chen F Q(陈芳清), Xie Z Q(谢宗强), Xiong G M(熊高明). Reintroduction and population reconstruction of an endangered plant *Myricaria laxiflora* in the Three Gorges Reservoir area, China [J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 2005, 25: 1811–1817.(in Chinese)
- [18] Zou Q(邹琦). Guide Book for Plant Physiology and Biochemistry Experiments [M]. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1995: 36–39. (in Chinese)
- [19] Xue Y H(薛艳红), Chen F Q(陈芳清), Fan D Y(樊大勇), et al. Ecophysiological responses of *Buxus ichangensis* to summer waterlogging [J]. *Biodiv Sci(生物多样性)*, 2007, 15: 542–547.(in Chinese)
- [20] Sultan S E, Wilczek A M, Bell D L, et al. Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth [J]. *Oecologia*, 1998, 115: 564–578.
- [21] Glaz B, Morris D R, Daroub S H. Sugarcane photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance due to flooding and water table [J]. *Crop Sci*, 2004, 44: 1633–1672.
- [22] Liang Y, Hu F, Yang M, et al. Antioxidative defenses and water deficit-induced oxidative damage in rice (*Oryza sativa* L.) growing on non-flooded paddy soils with ground mulching [J]. *Plant Soil*, 2003, 257: 407–416.
- [23] Yan B, Dai Q, Liu X, et al. Flooding induced membrane damage, lipid oxidation and activated oxygen generation in corn leaves [J]. *Plant Soil*, 1996, 179: 261–268.
- [24] Lin K H R, Weng C H, Lo H F, et al. Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions [J]. *Plant Sci*, 2004, 167: 355–366.
- [25] Yordanova R Y, Christov K N, Popova L P. Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding [J]. *Environ Exp Bot*, 2004, 51: 93–102.
- [26] Conant S. Saving endangered species by translocation [J]. *Biol Sci*, 1998, 38: 254–257.
- [27] Griffith B, Scott J M, Carpenter J W, et al. Translocation as a species conservation tool: Status and strategy [J]. *Science*, 1989, 245: 477–480.
- [28] Pavlik B M, Nickrent D L, Howald A M. The recovery of endangered plant I. Creating a new population of *Amsinckia grandiflora* [J]. *Conser Biol*, 1993, 7: 510–526.
- [29] Chen L Z, Ma K P. Biodiversity Science: Theory and Application [M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2001: 249–290.