

淹水胁迫对枫香树幼苗生长和光合特性的影响

方贵荣¹, 陈友吾², 朱玲琴², 宋其岩², 杜国坚²

(1. 浙江省开化县林场, 浙江 开化 324300; 2. 浙江省林业科学研究院, 浙江 杭州 310023)

摘要: 以1年生枫香树 *Liquidatuba formosana* 容器苗为试验材料, 研究根淹和冠淹2种淹水胁迫对枫香树生长和光合特性的影响。结果表明, 根淹和冠淹胁迫下枫香树均生长旺盛, 高生长和生物量积累都显著高于常规水分条件 ($P < 0.05$), 产生了叶面积减小、皮孔增大和茎秆增粗等适应水淹环境的形态变化; 光合能力总体上呈现出先升高后减低的趋势, 胁迫初期, 枫香树的光合能力升高, 表现为净光合速率 (P_n) 增大、光补偿点 (LCP) 下降而光饱和点 (LSP) 升高, 光合日变化曲线在胁迫初期为双峰型, 后逐渐平缓, 胁迫使光抑制提前。胁迫45 d后, 光合能力显著下降 ($P < 0.05$), 胁迫解除后恢复, 枫香树能够60 d内耐深淹, 且长势良好, 表明枫香树幼苗具有较强的耐根淹和冠淹抗性。

关键词: 枫香树; 幼苗; 水淹胁迫; 生长; 光合作用

中图分类号: S792 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-3776 (2019) 03-0045-06

Effect of Water Logging Stress on Growth and Photosynthetic Characteristics of *Liquidambar formosana* Seedlings

FANG Gui-rong¹, CHEN You-wu², ZHU Ling-qin², SONG Qi-yan², DU Guo-jian²

(1. Kaihua Forestry Farm of Zhejiang, Kaihua 324300, China; 2. Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023, China)

Abstract: In March of 2015, 1-year container seedlings of *Liquidatuba formosana* were pot cultured at greenhouse in Hangzhou, Zhejiang province. Experiments were conducted on effect of root and crown flooding on growth and photosynthesis. The results indicated that height growth and biomass accumulation of flooding seedlings was evidently higher than that of CK. Morphological changes were observed on treated *L. formosana* seedlings, such as decrease of leaf area, larger stem and lenticels. The activity of photosynthesis of treated seedlings increased obviously at beginning, resulting larger net photosynthetic rate, decrease of light compensate point and increase of light saturation point, and then decreased with the duration of water logging. The diurnal change curve of P_n changed into single peak with earlier photosynthetic inhibition. Photosynthesis capacity of seedlings treated by water logging decreased significantly 45 days later. The experiment resulted that *L. formosana* seedlings could be resistant to 60 days of crown logging, indicating strong resistance against water logging.

Key words: water logging stress; *Liquidambar formosana*; photosynthesis characteristics

枫香树 *Liquidambar formosana* 为金缕梅科 Hamamelidaceae 枫香树属 *Liquidambar* 落叶乔木, 适应性广, 生长快, 是集观赏、药用和材用等多种价值的树种, 作为迹地更新、城乡绿化、速生用材的重要树种得到广泛应用^[1]。

浙江省雨季明显, 降水充沛, 季节性水淹成为浙江省平原绿化中常见的逆境胁迫因子之一^[2]。研究表明,

收稿日期: 2018-10-11; 修回日期: 2019-02-16

作者简介: 方贵荣, 工程师, 从事良种繁育研究; E-mail: 2485211780@qq.com。通信作者: 宋其岩, 助理研究员, 从事森林培育研究; E-mail: 155086605@qq.com。

淹水胁迫对植物的形态、光合和酶系统等方面可能会产生影响,因此通过植物生长和光合作用指数可以判断植物对淹水胁迫的耐受程度^[3-6]。针对枫香树的研究主要集中在混交林培育、叶色分析、木材材性、园林应用等方面^[7-10]。对枫香树在淹水等胁迫下不同种源的胁迫反应、种子萌发、矿质元素吸收、叶片生理特性等也进行了相关研究^[11-14],但对淹水胁迫下其光合特性的研究较少。本试验研究了盆栽条件下淹水胁迫对枫香树生长和光合特性的影响,探讨枫香树对淹水胁迫的反应机制,为枫香树在水网和湿地绿化中的应用提供理论参考。

1 材料与方 法

1.1 试验材料和方法

试验材料来自浙江省开化县林场的1年生枫香树实生容器苗。2015年3月塑料盆栽于浙江省林业科学研究院苗圃大棚内,容器底面半径6 cm、高29 cm,容积3 875 cm³,盆栽基质采用黄土:河沙:泥炭:蛭石=4.5:2.5:2:1的体积比混合,其饱和持水量为51.7%。选取生长一致的幼苗进行胁迫处理,参考以往研究者的研究方法将试验材料随机分成3个处理^[15-18]:W1(根淹):控制淹水深度在根颈处上部2~5 cm;W2(冠淹):控制淹水深度50~60 cm,苗冠淹没一半。CK(对照):控制土壤相对含水量在70%~80%;每个处理4个重复,每个重复5株。处理方法:把盆栽苗放入带有盆孔架的水泥槽中,每隔3 d换水1次以保证水中氧气供给。胁迫处理自2015年7月13日至9月13日,之后恢复正常管理继续观测10 d。试验过程中为消除夏季高温和强光对幼苗的影响,在大棚内搭透光率60%的遮荫网。

1.2 试验指标测定

试验期间每日7:00观测苗木的生长情况及形态变化,记录植株受胁迫症状、伤害程度。分别在胁迫处理开始的第0天、第15天、第30天、第45天、第60天用钢卷尺测量其苗高。测量胁迫前后干径和叶面积的变化。胁迫处理结束后,分别称其根、茎、叶的鲜质量和恒质量,并计算含水率、根冠比等指标。

采用美国基因公司生产的Li-6400光合测定仪在胁迫状态下测定苗木光合特性,分别在胁迫处理开始的第0天、第15天、第30天、第45天、第60天,选择待测苗顶芽下第5至第7片功能叶。6:00-18:00每2 h测定苗木的净光合速率(P_n)及叶室内光照辐射强度(PAR)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等指标。光响应曲线于8:30-11:30植物光合能力最强的时段测定,样本室内气流速率设定为 $500 \mu mol \cdot s^{-1}$,叶室内温度和 CO_2 浓度与外界环境保持一致,由高到低人工设定光照强度(PAR_i)2 000, 1 800, 1 500, 1 200, 1 000, 800, 500, 200, 100, 50, 20, $0 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,连续测定相应盆栽苗的 P_n ,绘制光响应曲线图,经过拟合和计算,得到光响应曲线的光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)和最大净光合速率(A_{max})。

1.3 数据处理

试验数据采用SPSS16.0对光合响应数值进行非线性回归分析和曲线拟合。

2 结果与分析

2.1 水淹胁迫对枫香树生长的影响

由图1可见,水淹处理下,枫香树的生长势较强,30 d, 45 d, 60 d时,W1处理的高生长量分别为CK的218.1%, 199.7%, 181.9%, W2处理的高生长量分别为CK的262.7%, 101.1%, 139.9%,水淹胁迫对枫香树的高生长起到了显著促进作用($P < 0.05$)。随着胁迫时间的延长,高生长持续增加,增加幅度在30 d后逐渐减小,但仍然高于CK。

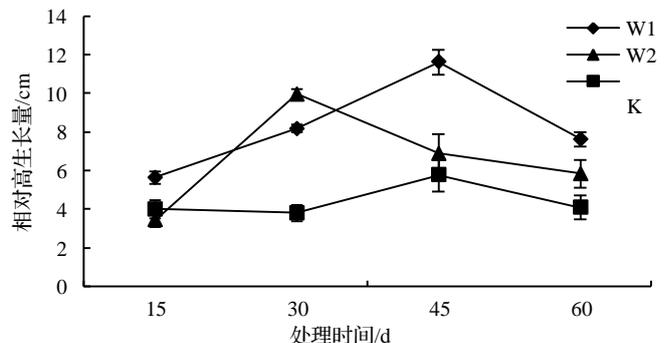


图1 淹水胁迫处理对枫香树苗高相对生长量的影响
Figure 1 Effect of water stress on relative height growth of *L. formosana*

由表 1 可见, 叶生物量和枝生物量大小顺序表现为 $W1 > W2 > CK$, 根生物量则表现为 $CK > W2 > W1$, 根冠比 $CK > W2 > W1$ 。胁迫使枫香树的生物量分配发生了变化, 地上部分生物量增加, 地下部分生物量相对减小。胁迫 60 d 时, $W1$ 和 $W2$ 处理的叶生物量分别比 CK 增加了 46.1%, 32.6%, 枝生物量分别比对照增加了 41.9% 和 8.3%, 根生物量分别比 CK 下降 28.8%, 18.5%, 根冠比 CK 下降 50.5%, 33.3%; 水淹胁迫下枫香树的叶和枝生物量积累比 CK 增加, 说明水淹促进了枫香树的地上部分生长, 而根生物量减小, 根冠比显著减小 ($P < 0.05$), 是植物在水淹下根际缺氧的应激反应。

淹水胁迫下枫香树表现出形态适应: 新枝新叶多发、冠幅增大、叶面积减小、干径增粗、绒毛明显、水下皮孔增大等。60 d 时测得 $W1$, $W2$ 新发叶的叶面积平均分别为 68.25, 66.5 cm^2 , 比 CK 平均叶面积分别减少了 23.7%, 25.7%。60 d 时测得各处理的干径, $W1$, $W2$ 干径分别达到了 6.58, 7.03 cm, 相对 CK 的干径分别增加 17.4%, 25.4%。

表 1 水分胁迫 60 d 后对枫香树生物量的影响
Table 1 Effect of different treatments on biomass of *L. formosana* 60 days later

处理	叶生物量/g	枝生物量/g	根生物量/g	叶含水率/%	根冠比/%	总鲜质量/g	总生物量/g
W1	59.04±1.19a	73.01±0.88a	37.91±0.96d	45.30±2.12a	29.0±1.25e	304.50±22.31a	169.96±14.20a
W2	53.56±0.88a	55.72±1.22b	43.42±1.30cd	43.65±1.53ab	39.2±1.47d	268.76±20.05b	152.70±11.12b
CK	40.40±1.23b	51.44±2.29c	53.29±2.16a	46.40±1.41a	58.3±1.65b	262.34±21.32b	145.13±14.20bc

注: 同一列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

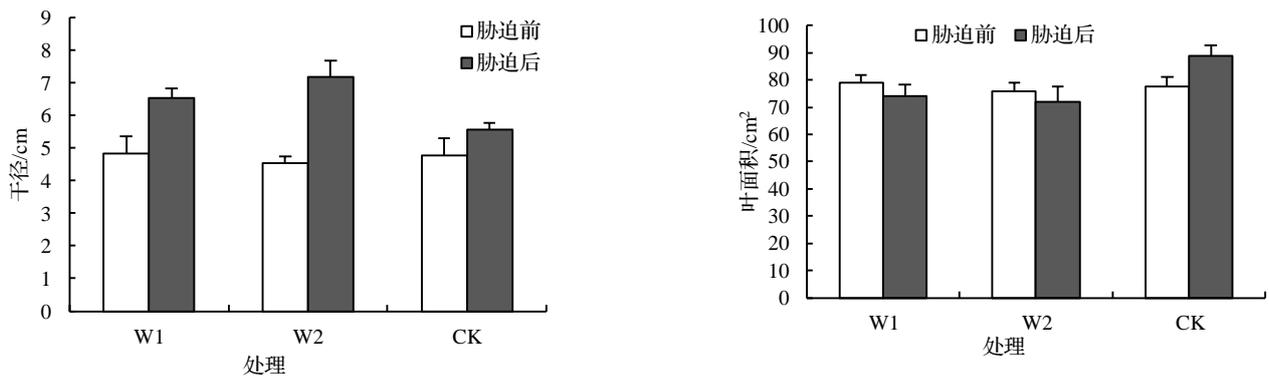


图 2 各处理 60 d 干径和叶面积变化

Figure 2 Changes of diameter and leaf area of *L. formosana* treated 60 days later

2.2 水淹胁迫对枫香树光合参数的影响

水分胁迫对枫香树幼苗光合响应参数的影响见表 2。

表 2 水分胁迫对枫香树幼苗光合响应参数的影响
Table 2 Effects of water stress on photosynthesis response parameters of *L. formosana*

时间/d	处理	LCP	LSP	R_d	AQY	A_{max}
		/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	/ $(\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	/ $(\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
15	W1	26.34	262.31	0.262	0.016	4.72
	W2	19.47	149.38	0.808	0.051	3.58
	CK	27.45	171.69	0.903	0.065	3.16
30	W1	15.03	341.21	0.356	0.022	3.96
	W2	14.43	320.25	0.527	0.043	4.29
	CK	47.53	270.50	0.581	0.065	3.81
45	W1	37.24	289.27	0.727	0.030	3.15
	W2	61.66	143.38	1.221	0.069	2.08
	CK	24.72	181.09	0.526	0.048	4.31
60	W1	11.96	117.16	0.215	0.040	3.14
	W2	12.39	278.60	0.586	0.057	4.18
	CK	15.06	162.52	0.245	0.061	3.56

胁迫 15 d 时, $W1$ 和 $W2$ 处理的 LCP 下降、 LSP 上升, 光能利用范围扩大, A_{max} 上升、 R_d 下降, 光合能力增强。胁迫 30 d 时, LCP , LSP 出现显著的下降、升高, LSP 分别升高至 CK 的 126.1%, 118.4%, 光能利用范围为 CK 的 146.3%, 137.1%, 与胁迫初期相比光合能力开始回升, AQY 继续降低。胁迫 45 d, 使枫香树的光合

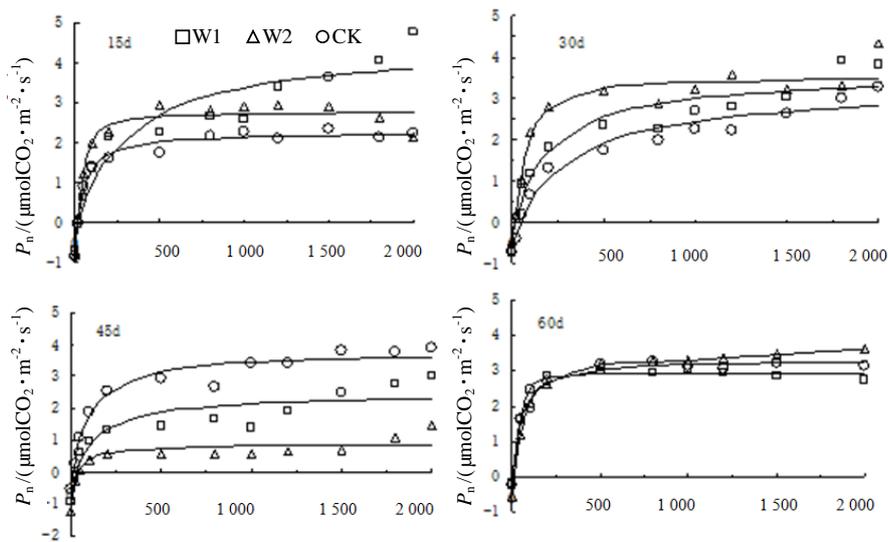
能力显著下降 ($P < 0.05$), W1, W2 表现均低与 CK, 与 30 d 相比, LCP 显著提高, LSP 显著下降 ($P < 0.05$), 光能利用范围分别减小了 22.7%, 73.3%, 光能利用能力大小顺序为 CK>W1>W2。胁迫解除恢复 10 d 后, W1, W2 在胁迫 60 d 后, 光合能力依然较强, P_n 水平与 CK 表现相当, 无显著差异。

根据植物光合作用模型理论公式:

$$P_n = \frac{(PAR \times AQY + A_{max} - \sqrt{(PAR \times AQY + A_{max})^2 - 4 \times PAR \times A_{max} \times K \times AQY})}{2 \times K} - R_d$$

在 SPSS 中进行非线性曲线回归分析, 分别设置 K (曲角)、 A_{max} , AQY (表观量子效率) 和 R_d 的限制范围: $0 < K < 1$, $A_{max} < 20$, $0 < AQY < 0.125$ 。非线性回归分析得到各参数估测值, 代入理论模型, 得到相应的光合响应曲线方程^[16-17]。枫香树各处理的光合响应拟合曲线见图 3。从图中可以看出不同程度水分胁迫对枫香树光合响应影响的总体趋势: 枫香树的 P_n 随着 PAR 的增强而逐渐升高, 直至达到光饱和点后趋于稳定, 枫香树对于 $0 \sim 300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内的光强利用能力较高。

不同水分胁迫条件下, 枫香树的 P_n 对 PAR 的响应影响程度不同, 随着胁迫时间的延长, 各处理的光合能力表现为先上升后下降再回升的趋势: 胁迫 15~30 d 时, W1, W2 光合能力显著高于 CK ($P < 0.05$), 保持较好的状态, 随着胁迫的加重 (45~60 d), W1, W2 光响应能力下降, W1 的 P_n 值低于 $2300 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, W2 的 P_n 值低于 $1 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表现为 CK > W1 > W2。60 d 后, 光合响应能力回升, 总体表现与 CK 基本一致。



图中散点图代表实测数据, 线性图代表拟合曲线。

图3 胁迫处理下枫香树各处理光响应曲线变化

Figure 3 Changes of photo response curve of *L. formosana* treated 0-60 days later

2.3 水淹胁迫下对枫香树光合速率日进程变化的影响

由图 4 可见, 胁迫 15 d 后枫香树的光合能力显著下降 ($P < 0.05$), W1, W2 总体上表现为双峰曲线, 与 CK 相似, W1, W2 的净光合速率在上午 10:00 出现低谷, 在 14:00 出现最高峰, 而 CK 出现在 12:00, 说明胁迫使枫香树光抑制提前出现。其中 W2 的反应最敏感, 谷峰幅度较其他处理大。胁迫 30 d 后 W1, W2 的光合能力表现高于 CK, 净光合速率随时间推移逐渐上升, 在 12:00 达到最大值, 并在 14:00 出现低谷, 光合日变化曲线表现为双峰型。胁迫 45 d 后, W1, W2 光合能力下降, 比 CK 显著降低 ($P < 0.05$), W1 和 CK 趋势一致, 表现为最高值出现在 12:00 的单峰曲线, W2 趋于平缓, P_n 值在 $0 \sim 0.7 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 仅在 12:00 峰值时 P_n 大于 $1 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。60 d 试验处理结束后, 各处理光合能力回升, W1, W2 恢复, 与 CK 水平相当。

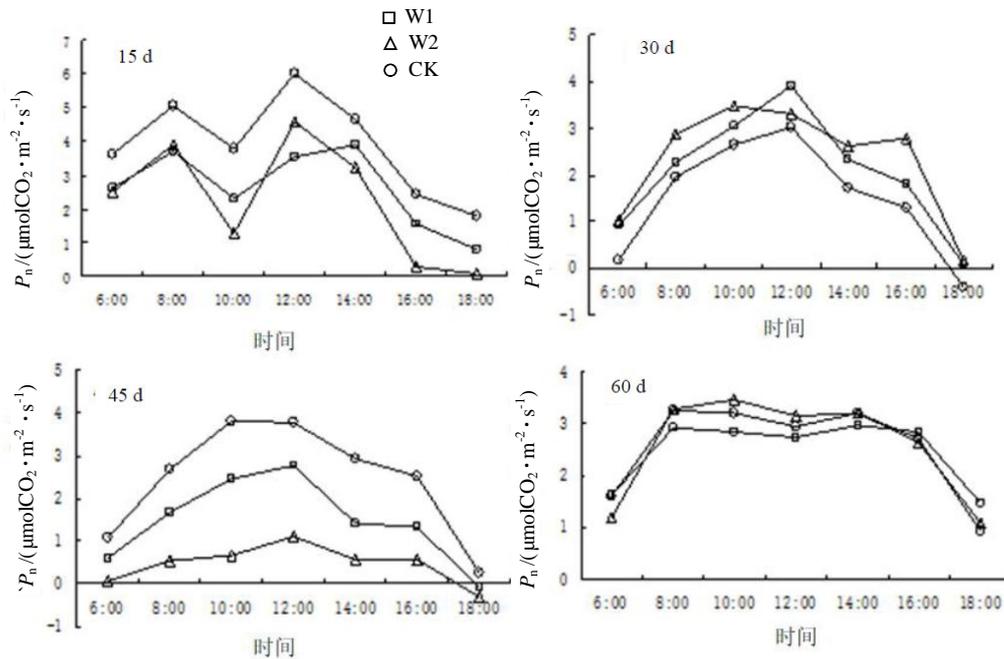


图4 胁迫处理下枫香树各处理光合日进程的变化
Figure 4 Effect of water stress on diurnal variation of P_n of *L. formosana*

3 讨论与结论

水分胁迫会影响植物的生长发育,使植株的高生长和生物量积累受到抑制,根系生长缓慢,地上部分枝梢生长速率下降。水淹处理出现对胁迫的形态适应:多发新枝新叶、冠幅增大、叶面积减小、茎干增粗、绒毛明显、水下皮孔增大等,与其他林木淹水胁迫的研究一致^[19,21-23]。本研究结果表明,W1新枝发生于基部,W2新枝发生于中上部位,均集中于水面附近。水淹胁迫促进了枫香树的高生长和地上部分生物量积累,水淹处理生长强健,优于CK,但在长时间厌氧环境下,根系生长受阻,根冠比下降明显。

水淹胁迫下,枫香树光合能力表现为先上升后下降再回升的趋势,胁迫初、中期, P_n 大于对照,光合日进程曲线表现为“双峰型”, LCP 下降而 LSP 上升,利用光能的范围增大,可能胁迫刺激植物自身的防御系统发挥作用^[22,24],未对光合作用造成伤害,反而增强了光合能力。随着胁迫程度的加深,光合能力逐渐下降,胁迫解除后光合能力恢复到对照水平。说明枫香树可以耐较长时间的水淹,且有很好的恢复能力,适应南方旱涝交替的季节性环境变化,可以作为优良的落叶阔叶树种,丰富滨水景观树种种类。

一般情况下,轻度、中度胁迫可以刺激植物自身的保护拮抗系统^[18],随着胁迫程度的加重,伤害超过了植物的承受能力,出现显著的症状;随胁迫时间的延长,抗性弱的植物相继出现受害症状,甚至死亡,抗性强的植物则可以维持正常生长。在水淹胁迫研究中,树木幼苗水淹深度一般为2~5 cm^[15-17,24],冠淹的胁迫程度较深,淹水时间由12 h到数月不等。杨静^[18]对城市景观树种耐淹性的研究中水深20 cm,衣英华等对枫杨 *Pterocarya stenoptera*、山本福寿等对日本桤木 *Alnus japonica* 耐淹性的研究^[22-23]时间分别达到了76 d,70 d,68 d,但是淹水深度未达到50 cm。本研究枫香树幼苗在胁迫60 d的情况下仍生长良好,长势显著优于对照,表现出很强的耐涝性,表明枫香树可以作为耐水湿树种应用。

参考文献:

- [1] 翁琳琳, 蒋家淡, 张鼎华, 等. 乡土树种枫香的研究现状与发展前景[J]. 福建林业科技, 2007, 34(2): 184-189.
- [2] 王守荣, 苗长明. 浙江气候资源环境及其变化[M]. 北京: 气象出版社, 2008, 46.

- [3] 李纪元. 涝渍胁迫对枫杨幼苗保护酶活性及膜脂过氧化物的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2006, 33(4): 450-453.
- [4] 李纪元, 饶龙兵, 潘德寿, 等. 人工淹水胁迫下枫杨种源MDA含量的地理变异[J]. 浙江林业科技, 1999, 19(4): 22-27.
- [5] 孙海菁, 王树凤, 陈益泰. 不同枫香种源对淹水胁迫的响应[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2012, 36(3): 43-48.
- [6] 苏守香, 彭镇华, 孙启祥, 等. 淹水胁迫下枫香光合生理特性对CO₂浓度倍增的响应[J]. 河北农业大学学报, 2013, 36(4): 42-48.
- [7] 徐小牛, 李宏开. 马尾松枫香混交林生长及其效应研究[J]. 林业科学, 1997, 33(4): 385-479.
- [8] 胡敬志, 田旗, 鲁心安. 枫香叶片色素含量变化及其叶色变化的关系[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2007, 35(10): 219-223.
- [9] 周侃侃, 徐漫平, 郭飞燕, 等. 枫香木材性质及其加工性能研究[J]. 林业科技开发, 2009, 23(5): 51-54.
- [10] 赵宪桃, 金钱荣. 银杏、枫香等6种彩叶树木在园林绿化中应用[J]. 林业调查规划, 2011, 36(1): 144-146.
- [11] 孙海菁, 王树凤, 陈益泰. 不同枫香种源对淹水胁迫的响应[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2012(3): 43-48.
- [12] 陈顺钰, 韩航, 薛凌云, 等. Pb、Cd和酸胁迫对枫香种子萌发、幼苗生长及体内抗氧化酶活性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2019(3): 510-520.
- [13] 冷华妮, 陈益泰, 段红平, 等. 磷胁迫对不同种源枫香生长及氮、磷吸收利用率的影响[J]. 应用生态学报, 2009(4): 754-760.
- [14] 苏守香, 彭镇华, 孙启祥, 等. 淹水胁迫下枫香叶片对富氮水平的光合响应[J]. 安徽农业大学学报, 2013, 40(3): 357-365.
- [15] 曹福亮. 水分(水淹)胁迫与林木适应性[M]. 北京: 中国林业出版社, 2003, 227-242.
- [16] 曹晶. 不同水分逆境对红叶石楠幼苗光合作用及相关生理特性影响的研究[D]. 南京农业大学, 2006.
- [17] 侯嫦英. 水分胁迫对青檀等树种的生长及生理生化研究[D]. 南京林业大学, 2006.
- [18] 杨静. 几种城市森林优良景观生态树种的抗涝性研究[D]. 南京林业大学, 2006.
- [19] 张晓平, 王沁峰, 方炎明, 等. 淹水胁迫对浙江种源鹅掌楸光合特征的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2007, 31(3): 136-138.
- [20] 刘余锋, 萧浪涛, 童建华. 非直线双曲线模型在光合响应曲线数据分析中的应用[J]. 农业基础科学, 2005, 21(8): 76-79.
- [21] 卓仁英, 陈益泰. 木本植物耐涝性研究进展[J]. 林业科学研究, 2001, 14(2): 215-222.
- [22] 衣英华, 樊大勇, 谢宗强, 等. 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[J]. 植物生态学报, 2006(06): 960-968.
- [23] IWANAGA F K, YAMAMOTO F J. Effects of Flooding Depth on Growth, Morphology and Photosynthesis in *Alnus japonica* species[J]. New For, 2008(35): 1-14.
- [24] 喻晓丽. 土壤水分胁迫对火炬树幼苗生长和生理生态特征的影响[D]. 东北林业大学, 2007.