

河竹鞭根对长期淹水环境的生理响应

刘玉芳, 陈双林*, 李迎春, 陈珊, 郭子武

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

摘要:为揭示河竹鞭根对淹水环境的生理响应机制,以在淹水环境中能长期生存的河竹为材料,测定了人工喷灌供水(对照)、淹水6个月的河竹1年生竹鞭上的一级根、二级根根系活力、抗氧化酶活性和膜脂过氧化、渗透调节物质含量。研究表明:河竹根系活力、抗氧化酶活性、MDA含量、相对电导率和可溶性蛋白含量总体上一级根明显高于二级根。长期淹水环境下,河竹一级根、二级根根系活力、抗氧化酶活性较对照均有显著降低,相对电导率、MDA含量显著升高,水中生长根根系活力、CAT活性显著高于土中生长根,SOD、POD活性则相反,并能通过维持总体上较高水平的根系活力、抗氧化酶活性、可溶性蛋白含量来适应长期淹水环境的胁迫,尤其是一级根和水中生长根。河竹鞭根通过抗氧化系统的平衡调节作用来适应长期淹水环境,维持生存,其中一级根对淹水环境的响应明显强于二级根,水中生长根在适应淹水环境上起到重要作用。

关键词:河竹;淹水;根系活力;膜脂过氧化;抗氧化酶;渗透调节

中图分类号:S795

文献标识码:A

Physiological Response of *Phyllostachys rivalis* Rhizome Roots to Long-term Water Stress

LIU Yu-fang, CHEN Shuang-lin, LI Ying-chun, CHEN Shan, GUO Zi-wu

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

Abstract: The purpose of this paper is to reveal the physiological response mechanism of rhizome roots of *Phyllostachys rivalis* to long-term water stress. The physiological response of primary and secondary rhizome roots of 1-year-old *Ph. rivalis* to long-term flooded conditions was studied in a pot experiment with treatments of artificial irrigation water supply (CK) and flooding six months (TR). The root activity, antioxidant enzyme activity, membrane lipid peroxidation and osmotic adjustment substance contents in bamboo rhizome roots were investigated. The results are as follows. In general, the root activity, antioxidant enzyme activity, MDA content, relative electron conduction and soluble protein content of primary roots were significantly higher than that of the secondary roots. Under long-term flooded conditions, the root activity, antioxidant enzyme activity of primary and secondary roots were significantly lower than that of the CK. The relative electron conductivity and MDA content increased significantly. The root activity and CAT activity of bamboo rhizome roots growing in water were significantly higher than those growing in soil, on the contrary were SOD and POD activity. And *Ph. rivalis* can adapt to stress of long-term flooded conditions by maintaining the overall higher levels of root activity, antioxidant enzyme activity, soluble protein content, especially primary roots and bamboo rhizome roots growing in water. The results indicated that the rhizome roots of *Ph. rivalis* could adapt to long-term flooded conditions and survived through the balance adjustment of antioxidant

收稿日期:2014-02-17

基金项目:浙江省中国林业科学研究院省院合作项目(2012SY05);浙江省自然科学基金项目(LY13C160001);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(RISF61258)

作者简介:刘玉芳(1989—),女,河南郑州人,在读硕士研究生,从事竹林生态与培育研究。

* 通讯作者:研究员,博士,从事竹林生态与培育研究. E-mail:cslbamboo@126.com

system. Response of primary roots to waterlogging was much stronger than the secondary roots, and the bamboo rhizome root growing in water played an important role in adapting the flooded conditions.

Key words: *Phyllostachys rivalis*; waterlogging; root activity; membrane lipid peroxidation; antioxidant enzyme; osmotic adjustment

植物作为生态系统的一份子,时刻与周边的环境进行着物质、信息和能量的交换,植物的地理分布、生长发育以及产量形成等均受到环境的制约,其中水分是对植物生长影响最大的环境因子之一^[1-2]。水分胁迫包括干旱胁迫和水涝胁迫,它严重影响植物的生长发育,造成树木和作物减产,延缓甚至停止植物的正常生长^[3-4]。淹水对植物的伤害在生理上主要表现为气体扩散受限,净光合速率降低,气孔开度减小,生物量降低^[5-6],限制有氧呼吸,促进无氧呼吸,产生乙醇等有毒中间产物,造成植物体内抗氧化酶活性、激素水平和可溶性物质含量的改变,使植物发生适应性变化,甚至死亡^[7-9]。在水分胁迫条件下,植物不同级根发挥着不同的功能,高级根寿命长(周转慢),皮层组织消失,是典型的储藏和运输根,低级根寿命短(周转快),皮层组织发达,是典型的吸收根^[10-11]。因此,从植物的不同级根来研究植物对淹水环境的生理响应机制更具有针对性。在全球气候变化的大背景下,降水格局发生明显变化,研究植物对水分胁迫的适应性,对农林业生产和生态建设具有重要的理论和现实意义。

竹子是我国森林资源的重要组成部分,在区域社会经济发展和生态环境保护中发挥着重要作用。我国有竹类植物39属500多种,已有研究表明竹子耐受水分胁迫的能力存在种间差异,四季竹(*Oligostachyum lubricum* (Wen) Keng f.)在淹水环境中能存活20d以上^[12],长叶苦竹(*Pleiblastus chino* var. *hisauchii* Makino)和菲白竹(*Sasa fortunei* (Van Houtte) Fiori)淹水条件下仅能存活10d^[13]等。发掘耐受水分胁迫能力强的竹种应用于特殊生境,对区域生态环境改善和农民经济收入提高均有着重要的现实意义。2009年作者研究组在野生环境中发现隶属籼竹超族(Bambusatae)倭竹族(Shibataeae)刚竹亚族(Subtrib. Phyllostachydinae)刚竹属(*Phyllostachys* Sieb. et Zucc.)水竹组(Sect. Heterocladae Z. P. Wang)的河竹(*Phyllostachys rivalis* H. R. Zhao)在淹水环境中能自然生长更新,通过引种栽培和淹水处理预试验,也能在淹水环境中长期生存,反映出河竹极强的耐水涝能力。为揭示河竹对淹水环

境的生理适应机制,探讨河竹在水湿地和江河湖库消落带植被恢复中的应用技术,本研究以河竹盆栽苗为试材,通过人工长期淹水处理,测定分析了河竹鞭根的根系活力、抗氧化酶活性、相对电导率和丙二醛含量、可溶性蛋白含量等的变化规律。

1 材料与方法

1.1 试验材料与处理

试验地位于浙江省临安市(29°56'N ~ 30°23'N, 118°51'E ~ 119°72'E)太湖源观赏竹种园。2012年2月在试验地河竹种苗林中挖取生长状况基本一致(2年生立竹,地径 1.0 ± 0.2 cm,保留5~6盘枝)的小丛状河竹苗,去除竹蔸部土壤后进行盆栽,每盆栽植10株立竹,共栽植试验盆栽苗80盆。盆栽容器下端直径23 cm,上端直径32 cm,高度27 cm,由黑色塑料制成。容器苗栽植基质为红壤与细沙体积比3:1均匀混合而成,pH值5.8,水解氮 $198.47 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷 $67.25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾 $74.16 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。试验盆栽苗通过定期人工喷水保持水分供应,及时清除杂草和竹笋,保持试验容器苗立竹数量和立竹年龄一致。

2013年4月进行河竹试验盆栽苗淹水处理。试验设2个处理,分别为将盆栽河竹苗连盆(土)放入水中,淹水至超过容器苗表土5 cm的淹水处理(TR)和实行定期人工喷灌供水,保持基质相对含水率85%左右的对照(CK)。试验盆栽苗置于长度4.3 m、宽度3.3 m、深度0.5 m的方形水泥池中进行淹水处理,试验期间视试验池中水量情况开水控制阀门补充水至要求水平。对照盆栽苗仍人工喷灌供水。每个处理试验盆栽苗各40盆。

1.2 鞭根取样

淹水处理后3个月,河竹部分竹鞭会窜出栽植容器的土壤而在水中延伸生长,鞭节处生长大量的根系。在水中生长的鞭根称为水中生长根,在容器土壤中生长的鞭根称为土中生长根,两者生长空间和养分、氧气吸收介质不同。

淹水处理6个月时(2013年10月24日),分别取每个处理的河竹盆栽苗各3盆进行取样,取每个

处理每盆的1年生竹鞭的土中生长根和淹水处理的水中生长根样品各20g左右,放入冰盒带回实验室。先将冰冻的根系样品在低温下解冻,然后小心清除粘在根上的土壤等杂物,分一级根(根径<0.5mm)、二级根(根径0.5~2.0mm)。测定一级根、二级根的根系活力、抗氧化酶活性、丙二醛含量、可溶性蛋白含量和相对电导率。每个处理每级鞭根重复3次。

1.3 测定指标与方法

酶液的提取:采用混合取样法,先取0.2g新鲜根系置于预冷的研钵中,然后加入5mL预冷的50mmol·L⁻¹磷酸缓冲液(pH值7.8)冰浴研磨,再用相同磷酸缓冲液定容至10mL,4℃、10500r·min⁻¹离心15min,取上清液(粗酶液)在4℃下保存备用。

相对电导率用初始电导率与煮沸后电导率的比值表示,用DDSJ-308A型电导仪测定^[14]。丙二醛(MDA)含量用硫代巴比妥酸法测定;超氧化物歧化酶(SOD)活性用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定,以每单位时间内抑制NBT光化还原50%为一个酶活性单位U;过氧化物酶(POD)活性用愈创木酚氧化法测定,以每分钟OD470升高0.01为一个酶活性单位U;过氧化氢酶(CAT)活性用紫外吸收法测定,以每分钟OD240减少0.01为一个酶活性单位U;可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝法测定;根活力采用a-萘胺法测定^[15]。每个指标重复测定3次。

表1 不同水分处理条件下河竹鞭根根系活力、MDA含量和相对电导率

处理	根系活力/($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)		MDA含量/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)		相对电导率/%	
	一级根	二级根	一级根	二级根	一级根	二级根
CK	46.26 ± 4.94 aa	24.24 ± 2.03 bb	0.026 8 ± 0.002 0 ba	0.014 3 ± 0.001 4 bb	24.07 ± 0.94 ca	17.43 ± 1.03 cb
TR (土中生长根)	18.75 ± 2.19 ba	1.21 ± 0.16 cb	0.031 9 ± 0.002 3 aa	0.019 6 ± 0.001 2 ab	64.06 ± 1.70 aa	60.84 ± 1.20 aa
TR (水中生长根)	50.79 ± 1.97 aa	49.06 ± 1.03 aa	0.025 6 ± 0.001 3 ba	0.018 1 ± 0.000 4 ab	46.42 ± 1.09 ba	43.03 ± 0.66 bb

注:不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$),相同小写字母表示差异不显著($p > 0.05$)。前面字母表示同列比较,后面字母表示相同指标同行比较。下同。

2.2 淹水对河竹鞭根抗氧化酶活性的影响

由表2可见,淹水处理6个月时,河竹土中生长的一级根和二级根的CAT、POD、SOD活性均显著低于CK,一级根降幅分别为72.30%、66.50%、27.39%,二级根降幅分别为72.14%、13.38%、24.07%。相同处理条件下,河竹土中和水中生长的一级根SOD活性显著高于二级根,而CAT活性差异并不显著,水中生长的一级根、二级根抗氧化酶活性间总体上无显著差异。对照处理下的土中生长的一

1.4 数据处理与分析

试验数据在Excel 2003统计软件中进行整理和作图表,在SPSS 17.0统计软件中进行单因素方差分析,在0.05水平上进行LSD多重比较。试验数据均为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 淹水对河竹鞭根根系活力、MDA含量和相对电导率的影响

由表1可见,淹水处理6个月时,河竹土中生长的一级根和二级根的根系活力较CK均有显著下降,降幅分别达59.48%、95.02%。相同处理条件下河竹根系活力均为一级根高于二级根,除水中生长的一级根、二级根根系活力无显著差异外,其它均有显著差异。淹水处理下,河竹水中生长的一级根和二级根根系活力均显著地高于土中生长根,分别提高2.7倍和40.7倍。淹水处理的河竹土中生长的一级根和二级根MDA含量和相对电导率均显著高于CK,MDA含量升幅分别为19.03%、37.06%,相对电导率升幅分别为166.19%、249.10%。相同处理条件下河竹土中和水中生长的一级根MDA含量显著高于二级根,淹水处理下的土中生长的一级根、二级根相对电导率变化并不明显,但水中生长根和对照均有显著差异。淹水处理下,水中生长根MDA含量和相对电导率总体上显著低于土中生长根。

级根POD活性显著高于二级根,但淹水处理下的土中生长的一级根POD活性显著低于二级根。淹水处理下的水中生长的一级根、二级根CAT活性均显著高于土中生长根,升幅达2.8倍左右;水中生长的一级根、二级根POD活性显著低于土中生长根,降幅分别为28.29%、40.42%;水中生长的一级根SOD活性显著低于土中生长的一级根,降幅37.17%,而水中生长的二级根显著高于土中生长的二级根,升幅47.05%。

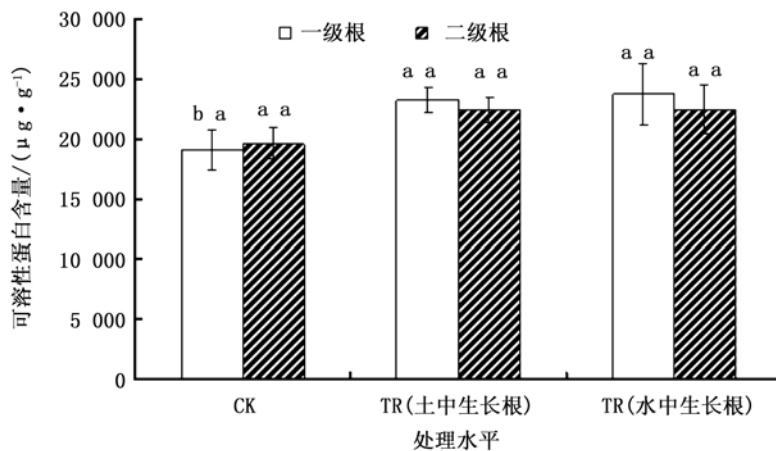
表2 不同水分处理条件下河竹鞭根抗氧化酶活性

处理	CAT/(U·g ⁻¹)		POD/(U·g ⁻¹)		SOD/(U·g ⁻¹)	
	一级根	二级根	一级根	二级根	一级根	二级根
CK	354.96 ± 12.69 ^{aa}	336.71 ± 13.48 ^{aa}	37 883.94 ± 1 290.36 ^{aa}	18 950.22 ± 1 232.97 ^{ab}	963.65 ± 86.37 ^{aa}	336.56 ± 23.90 ^{ab}
TR (土中生长根)	98.33 ± 7.72 ^{ca}	93.81 ± 3.81 ^{ca}	12 690.69 ± 624.80 ^{ba}	16 413.82 ± 1 903.73 ^{bb}	699.75 ± 23.75 ^{ba}	255.53 ± 15.17 ^{bb}
TR (水中生长根)	275.21 ± 5.12 ^{ba}	266.28 ± 10.59 ^{ba}	9 100.82 ± 128.87 ^{ca}	9 779.88 ± 608.29 ^{ca}	439.66 ± 19.55 ^{ca}	375.76 ± 20.31 ^{ab}

2.3 淹水对河竹鞭根可溶性蛋白含量的影响

从图1可看出,淹水处理6个月时,河竹土中生长的一级根、二级根的可溶性蛋白含量均高于CK,一级根差异显著,升幅为21.79%,二级根则无显著差异。淹水处理下,土中和水中生长的一级根可溶

性蛋白含量均高于二级根,且差异均不显著。淹水处理下,水中生长的一级根、二级根可溶性蛋白含量均略高于土中生长根,但无显著差异。研究表明,淹水环境下河竹鞭根可溶性蛋白含量能维持在较高水平上,并保持相对的稳定。



注:不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$),相同小写字母表示差异不显著($p > 0.05$)。前面字母表示同级根不同处理间比较,后面字母表示相同处理不同级根间比较。

图1 不同水分处理条件下河竹鞭根可溶性蛋白含量

3 结论与讨论

淹水胁迫通过影响植物生理生化代谢活动来影响植物的生长发育,造成的缺氧环境能在电子传递水平上干扰植物的正常呼吸,产生大量有毒活性氧自由基,并在细胞内积聚对植物造成毒害,表现为过氧化产物丙二醛的积累和相对电导率的上升^[16-18]。本研究中,长期淹水环境下,河竹鞭根MDA含量、相对电导率显著升高,说明淹水对河竹产生了胁迫效应,这与苹果(*Malus domestica* Borkh.)^[19]、银杏(*Ginkgo biloba* L.)^[20]和桂花(*Osmanthus fragrans* (Thunb.) Lour.)^[21]等在水涝环境下的研究结果一致,是植物对淹水胁迫环境的正常生理响应。而且长期淹水环境下河竹一级根MDA含量和相对电导率的变化幅度明显高于二级根,说明一级根对淹水胁迫的响应更为敏感。

植物在长期胁迫环境下主要通过SOD、POD和

CAT等途径使活性氧的产生与清除保持平衡。长期淹水环境对河竹鞭根的抗氧化酶活性也会产生明显的影响,一级根、二级根SOD、POD、CAT活性均显著低于对照,这与淹水胁迫导致H₂O₂积累,高浓度的H₂O₂直接抑制了SOD活性,活性氧增生破坏了ROS产生与清除平衡系统,引起抗氧化酶合成下降或降解等有关^[22-24],其中,POD活性降幅明显高于SOD活性,这与POD除有清除H₂O₂的作用,但也有参与活性氧产生及引发膜脂过氧化等作用有关^[25]。但淹水条件下河竹鞭根的抗氧化酶活性仍能维持在较高水平上,酶活性降幅明显小于短期淹水环境下的四季竹^[12]、狗牙根(*Cynodon dactylon* (Linn.) Pers.)^[26]、太阳扇(*Scaevola aemula* R. Br.)^[23]等。一般而言,耐淹性强的植物较耐淹性差的植物能够增加或者维持较高的抗氧化酶活性^[27],说明河竹能通过维持相对较高的抗氧化酶活性来适应淹水环境,维持生存。而且河竹抗氧化酶活性总体上一级根明显高于二级根,

这可能与一级根更新快,生命力强有关^[28],也说明一级根在应对淹水胁迫时发挥着更为重要的作用。

本研究也表明,淹水处理6个月时,河竹一级根、二级根根系活力均显著低于对照,与淹水对栓皮栎(*Quercus variabilis* Bl.)^[29]、红树科(Rhizophoraceae)植物^[30]和苹果^[19]等的研究结果一致,这是由胁迫条件下根系有氧呼吸受到抑制所致。但淹水处理下河竹水中生长根的根系活力显著高于土中生长根,而且SOD、POD活性显著低于土中生长根,这又反映出河竹一部分竹鞭窜出土壤、生长于供氧相对充分的水中是适应长期淹水环境的重要机制。淹水环境下,河竹鞭根可溶性蛋白含量升高并保持在一个较高水平上,说明河竹鞭根可以通过渗透调节物质来有效地调节细胞渗透势以应对和缓解淹水胁迫,这也是河竹适应长期淹水环境的生理机制。

综上所述,河竹鞭根在长期淹水环境下会产生明显的生理响应,表现在虽然发生明显的膜脂过氧化现象,对河竹生长产生不利影响,但河竹可以通过保持较高水平的根系活力、抗氧化酶活性和渗透调节物质含量来适应胁迫环境,维持生存,尤其是一级根和水中生长根,这是河竹淹水胁迫条件下的重要环境适应机制。而且长期淹水条件下,河竹部分竹鞭窜出土壤而生长在水中,并生长出大量的根系,尤其是一级根,这是河竹适应长期淹水环境的重要根构形特征和生存策略。

参考文献:

[1] 韦莉莉,张小全,侯振宏,等.杉木苗木光合作用及其产物分配对水分胁迫的响应[J].植物生态学报,2005,29(3):394-402.

[2] 朱万泽,王金锡,薛建辉.台湾桫椤和四川桫椤种源苗木对水分胁迫的生理响应[J].西北植物学报,2005,25(10):1969-1975.

[3] Rodiyati A, Arisoeslaningsih E, Isagi Y, et al. Responses of *Cyperus brevifolius* (Rottb.) Hassk. and *Cyperus kyllingia* Endl. to varying soil water availability[J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 53(3): 259-269.

[4] 哈申格日乐,宋云民,李吉跃,等.水分胁迫对毛乌素地区4树种幼苗生理特性的影响[J].林业科学研究,2006,19(3):358-363.

[5] Lin K H R, Weng C C, Lo H F, et al. Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions[J]. Plant Science, 2004, 167(2): 355-365.

[6] 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,2006,30(6):960-968.

[7] 谭淑端,朱明勇,张克荣,等.植物对水淹胁迫的响应与适应[J].生态学报,2009,28(9):1871-1877.

[8] 杨鹏,胥晓.淹水胁迫对青杨雌雄幼苗生理特性和生长的

影响[J].植物生态学报,2012,36(1):81-87.

[9] 张往祥,张晓燕,曹福亮,等.涝渍胁迫下3个树种幼苗生理特性的响应[J].南京林业大学学报:自然科学版,2011,35(5):11-15.

[10] Guo D L, Xia M X, Wei X, et al. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species[J]. New Phytologist, 2008, 180(3): 673-683.

[11] 许畅,谷加存,董雪云,等.海南岛4个热带阔叶树种前5级细根的形态、解剖结构和组织碳氮含量[J].植物生态学报,2011,35(9):955-964.

[12] 顾大形,陈双林.四季竹对土壤水分胁迫的生理适应[J].西北植物学报,2012,32(4):751-758.

[13] 张艳华,刘国华,王福升.淹水胁迫下5种竹子生理生化指标的变化[J].林业科技开发,2009,23(5):71-74.

[14] 李合生.植物生理生化试验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000:261-263.

[15] 陈建勋,王晓峰.植物生理学实验指导[M].广州:华南理工大学出版社,2006:54-124.

[16] Pezeshki S R. Wetland plant responses to soil flooding[J]. Environmental and Experimental Botany, 2001, 46(3): 299-312.

[17] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review[J]. Annals of Botany, 2003, 91(2): 179-194.

[18] Panda D, Sharma S G, Sarkar R K. Chlorophyll fluorescence parameters, CO₂ photosynthetic rate and regeneration capacity as a result of complete submergence and subsequent re-emergence in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Aquatic Botany, 2008, 88(2): 127-133.

[19] 杨宝铭,吕德国,秦嗣军,等.淹水对‘寒富’苹果保护酶系和根系活力的影响[J].沈阳农业大学学报,2007,38(3):291-294.

[20] 王义强,谷文众,姚水攀,等.淹水胁迫下银杏主要生化指标的变化[J].中南林学院学报,2005,25(4):78-85.

[21] 陈洪国.桂花幼苗对不同程度水分胁迫的生理响应[J].华中农业大学学报,2006,25(2):190-193.

[22] 李兆佳,喻杰,樊大勇,等.克隆整合提高淹水胁迫下狗牙根根部的活性氧清除能力[J].生态学报,2011,31(17):4992-4999.

[23] 苏慧敏,何丙辉,蔡兴华,等.水分胁迫对太阳扇扦插苗形态和生理特征的影响[J].生态学报,2011,30(10):2185-2190.

[24] 时忠杰,杜阿朋,胡哲森,等.水分胁迫对板栗幼苗叶片活性氧代谢的影响[J].林业科学研究,2007,20(5):683-687.

[25] 刘文革,阎志红,王川,等.西瓜幼苗抗氧化系统对淹水胁迫的响应[J].果树学报,2006,23(6):860-864.

[26] 谭淑端,朱明勇,党海山,等.三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应[J].生态学报,2009,29(7):3685-3691.

[27] 叶勇,卢昌义,谭凤仪.木槿和秋茄对水渍的生长与生理反应的比较研究[J].生态学报,2001,21(10):1655-1663.

[28] 银森录,孔德良,郭大立.鼎湖山9种常见树木细根组织N浓度的季节变化[J].植物生态学报,2011,35(11):1106-1116.

[29] 衣英华,樊大勇,谢宗强,等.模拟淹水对池杉和栓皮栎光合生理生态过程的影响[J].生态学报,2008,28(13):6025-6033.

[30] 陈鹭真,林鹏,王文卿.红树植物淹水胁迫响应研究进展[J].生态学报,2006,26(2):586-593.