

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2021.02.015

# 水淹持续胁迫对湿地松光合特性及生理生化的影响

郭 燕<sup>1</sup>, 沈雅飞<sup>1,2</sup>, 程瑞梅<sup>1,2\*</sup>, 肖文发<sup>1,2</sup>, 杨 邵<sup>1</sup>, 王丽君<sup>1</sup>

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091;

2. 南京林业大学, 南方现代林业协同创新中心, 江苏 南京 210037)

**摘要:** [目的] 分析三峡库区消落带经历冬季水淹持续胁迫后对幼苗针叶光合特性以及生理生化的影响, 揭示其变化规律, 为消落带分区段监测和治理及植被恢复提供重要的科学依据。[方法] 本研究以 2 年生湿地松幼苗为试验材料, 研究了经历夏季干旱后, 通过人为设置对照组、根淹组 and 全淹组等来模拟长达 5 个月的冬季水淹持续胁迫对幼苗针叶光合特性以及生理生化的影响。[结果] 表明: 经历夏季干旱胁迫 45 d 后, 随着水淹时间增加, 根淹组 1 和全淹组 2 植物的净光合速率 ( $P_n$ ) 呈现出“下降-平缓”的趋势, 但根淹组 3 和全淹组 4 植株的  $P_n$  处于一直下降趋势, 且 60 d 后的  $P_n$  低于前者, 水淹 150 d 后, 湿地松的  $P_n$  分别比初始值下降 30.9%、33.0%、51.9% 和 62.3%; 同时, 水淹显著降低了针叶气孔导度 ( $G_s$ ) 和蒸腾速率 ( $Tr$ )。通过比较  $C_i$  和  $L_s$  (气孔限制值) 的关系得出: 湿地松  $P_n$  下降前期主要由气孔因素决定, 而后期则大多由非气孔因素决定。根淹组植株可溶性蛋白含量在淹水阶段大多与对照组植株差异不明显; 全淹组的湿地松针叶内可溶性蛋白含量在淹水初期 (水淹前 60 d) 出现了显著的增加, 而在水淹后期逐渐下降。水淹 45~60 d 时, 湿地松针叶内的超氧化物歧化酶 (SOD) 活性显著高于对照。不同淹水处理下, 湿地松在水淹前 30 d 内丙二醛 (MDA) 含量均与对照组相比差异不显著, 但水淹 60 d 后, 湿地松针叶中的 MDA 含量显著增加并逐渐稳定在一定水平。[结论] 这些研究结果对未来消落带适生物种选择以及植被恢复与重建具有重要的参考价值。

**关键词:** 水淹胁迫; 湿地松幼苗; 光合特征; 生理生化特征; 三峡库区

**中图分类号:** S718.43; S791.246

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-1498(2021)02-0141-08

三峡大坝于 2009 年竣工, 旨在控制洪水、方便航行、供水和发电<sup>[1-2]</sup>。根据大坝“蓄水清排浊”方案, 其 6-9 月为低水位运行期 (坝前 145 m 高程低水位为下限); 9 月至来年 5 月为高水位运行期, 期间整个消落带被全部淹没 (坝前 175 m 高程征地为上限)。因此, 与我国自然河岸带的“夏季淹没、冬季干旱”特征不同, 三峡水库消落带具有“夏季干旱、冬季淹没”的特点<sup>[3]</sup>。目前, 在三峡水位正常运行下, 三峡库区消落带已经历了很长时间的反季节性的“水淹-干旱-水淹”的影响, 这是干扰河岸带植物生长的主要因素。消落带植被所面临

的水文状况复杂, 其夏季受干旱胁迫时长超过 1 个月, 同时, 植物在经历夏季很长时间的干旱胁迫后, 就会面对接踵而至的长达 5 个月的水淹胁迫, 这在一定程度上为植被恢复筛选适生物种带来了更加严峻的挑战。自蓄水以后, 由于植物对非季节性水淹逆境的不适应性, 目前已导致三峡库区消落带植被出现严重退化现象, 这直接干扰了河岸生境的结构和功能; 同时, 三峡库区消落带属于“自然-经济-社会”的复合系统, 对外界干扰非常敏感, 目前除面临严峻的生态环境问题外, 还面临流行性疫情多发等经济社会问题。有研究指出, 三峡库区秭归

收稿日期: 2020-06-03 修回日期: 2021-01-06

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2017YFC050530402) 资助; 中国林业科学研究院基本科研业务费专项资助 (CAFBB2017ZA002)

\* 通讯作者: 程瑞梅, 博士, 研究员. 主要研究方向: 生态环境监测与生态恢复研究. Email: chengrm@caf.ac.cn

段消落带受反季节运行模式影响,其冬季淹水、夏季干旱的特殊干湿交替生境使不同土层土壤的酸碱度、淋溶程度、可挥发硫化物等理化性质和环境参数产生变异,从而影响了土壤中各类型重金属的迁移转化规律,通过污染评价可得其所在消落带土壤大多受重金属铁、锰复合型污染<sup>[4]</sup>。

湿地松 (*Pinus elliottii* Engelman) 是松科松属的一种常绿乔木,原产地树高达 30 m,胸径 90 cm;树皮灰褐色或暗红褐色;枝条生长 3~4 轮·a<sup>-1</sup>;针叶深绿色,2~3 针一束并存,有气孔线;球果窄卵圆形或圆锥形;种子卵圆形,种翅易脱落;常适生于低山丘陵地带,耐水湿,生长势常比同地区的马尾松 (*P. massoniana* Lambert) 或黑松 (*P. thunbergii* Parlatores) 好,很少受松毛虫危害;对气温适应性较强,能忍耐 40℃ 的绝对高温和 -20℃ 的绝对低温;在中性以至强酸性红壤丘陵地以及表土 50~60 cm 以下铁结核层和沙黏土地均生长良好,而在低洼沼泽地边缘尤佳,但也较耐旱,在干旱贫瘠低山丘陵能旺盛生长;抗风力强,其根系可耐海水灌溉,但针叶不能抗盐分的侵染,为最喜光树种,极不耐阴,分布极广泛;在中国北纬 32° 以南的平原,向阳低山均可栽培,可作为经济树种,也可作为风景园林和水土保持林<sup>[5]</sup>。目前,国内外对湿地松展开了包括生物学特征、光合特性、施肥状态下的生长反应等相关研究<sup>[6-11]</sup>。三峡水库水位运营特性使消落带周期性处于“干旱-水淹交替”的生境,为探索三峡水库消落带实际“干旱-水淹交替”生境下湿地松的耐受性能,揭示其变化规律,本研究以 2 年生适生植物湿地松为研究对象,通过模拟消落带“夏季干旱-冬季淹水”的实际生境环境,研究在特定生境条件下湿地松的光合性能及生理生化特性的变化规律,探索前期干旱胁迫是否会增加植物对后期水淹胁迫的敏感性等科学问题,为三峡水库消落带植被恢复奠定基础。

## 1 研究区域自然概况

本研究区域位于湖北省秭归县茅坪镇,紧邻三峡库区 (30°38'14"~31°11'31" N, 110°00'04"~110°18'41" E),属亚热带大陆性季风气候区,气候温暖湿润,四季分明;地质岩层以花岗岩为主,研究区域土壤类型以黄壤土和黄棕壤为主,土壤厚度约 40 cm。≥ 10℃ 积温 5 723.6℃,年均气温 19.0℃。年均降水量 1 100.0 mm,年均相对湿度 78%。

## 2 研究方法

### 2.1 试验材料及试验设计

试验在湖北秭归长江三峡库区森林生态系统国家定位观测研究站进行 (30°53' N, 110°54' E, 海拔 296 m, 图 1)。2017 年 6 月初,将从湖北荆门彭场林场购买的生长基本一致的湿地松幼苗统一栽入塑料花盆中 (直径 32 cm, 高 22 cm), 每盆 1 株 (栽种土壤为 5.0 kg 当地沙壤土), 将 2 年生湿地松盆栽植株放入搭建好的遮阳棚中缓苗, 恢复生长后将其放置在选定空地上进行相同光照和水分管理, 并提前半个月使各处理组达到所设定干旱状态。2017 年 8 月初进行前期干旱模拟, 采取单因素随机区组设计。试验模拟三峡水库当年 8 月至次年 5 月消落带水位波动的消涨规律。前期 45 d 模拟干旱胁迫组设置为: (1) 对照组 (CK), 正常水分灌溉 (一般保持田间持水量的 60%~63%, 质量法); (2) 轻度干旱组 (T1), 每 5 d 浇水 1 次; (3) 中度干旱组 (T2), 每 10 d 浇水 1 次。待干旱胁迫试验结束后, 供试湿地松幼苗恢复正常生长后, 进行 5 个月的冬季淹水胁迫试验。具体操作如下: 将供试幼苗统一放置在一个水池中 (分 3 个小方形, 一侧长 2.5 m, 深度分别为 1.8、0.8、0.5 m)。冬季淹水胁迫试验设置为: (1) 对照组 (CK), 非淹水处理, 同上; (2) 根淹组 1 (原轻度干旱组)、根淹组 3 (原中度干旱组), 淹水至土壤表面以上约 5 cm 处; (3) 全淹组 2 (原轻度干旱组)、全淹组 4 (原中度干旱组), 淹水至植物上方 5 cm 处。冬季淹水胁迫试验期间, 水池每隔 1 周换 1 次水, 气温为 5~27℃, 相对湿度为 54%~82%。从试验处理之日

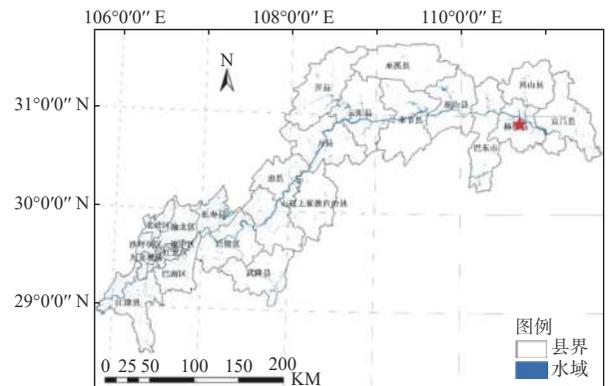


图 1 三峡库区消落带位置示意图

Fig. 1 Diagram of the location of the Hydro-Fluctuation Belt in the TGRA

起,选取中上部枝条顶端向下3~4 cm以下生长健壮的成熟功能针叶,分别于第0、7、15、30、45、60、120、150 d进行光合及生理生化指标测定,其中,在测定全淹组植株叶片前,均将植株提前移出水面并用纸巾或者棉布擦干,选取原则与其他组保持一致。

## 2.2 试验指标测定

2.2.1 光合指标的测定 在晴朗天气的上午9:00-11:30进行测定<sup>[5]</sup>。选取植株完好的健康成熟功能叶,利用光合仪(Li-6400 XT便携式光合测定仪2×3红蓝光源叶室),在饱和光强下完成光诱导,稳定后测定针叶内气体交换参数,包括光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ ),每组测定3株,每株测定3次,取平均值<sup>[12]</sup>。测定时设定光合有效辐射为 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,相对湿度为60%~70%,叶室温度为 $20\text{ }^\circ\text{C}$ , $CO_2$ 用提前制作好的大塑料瓶吸收3 m高空稳定的 $CO_2$ 浓度,浓度为 $400\sim 410\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ <sup>[12]</sup>。

2.2.2 生理生化指标的测定 试验中,样品膜质过氧化物及超氧化物歧化酶(SOD)等粗酶液的提取参照Grace等的方法,稍作修改后测定<sup>[13-14]</sup>。可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝G-250染色法测定<sup>[13]</sup>。SOD活性采用NBT法(氮蓝四唑比色法),稍作修改后测定<sup>[13]</sup>;过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外分光光度计法测定<sup>[13]</sup>;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定<sup>[13]</sup>;丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸法测定<sup>[13]</sup>。

## 2.3 数据处理与分析

采用Microsoft Excel 2016和SPSS17.0软件进行数据统计分析。使用one-way ANOVA来揭示持续水淹程度对湿地松幼苗光合及生理生化影响,并运用Turkey检验法进行多重比较。运用绘图软件Origin 8.6制图。

# 3 结果与分析

## 3.1 湿地松幼苗光合指标的变化

图2表明:水淹胁迫能显著影响湿地松幼苗的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ )。经方差分析发现,随着水淹程度的增加,湿地松光合气体交换的生理响应特性在不同水淹处理组之间的表现各异(图2A~D)。随水淹时间的增加,根淹组1、全淹组2和根淹组3、全淹组4处理组 $P_n$ 逐渐下降;至水淹

结束,根淹组1、全淹组2、根淹组3和全淹组4的 $P_n$ 与初始值相比,分别下降30.9%、33.0%、51.9%、62.3%(图2A)。

不同水淹胁迫组的 $G_s$ 随时间的变化与 $P_n$ 基本一致,全淹组(2、4组)植株的 $G_s$ 自水淹15 d后明显低于对照植株,且随着水淹时间的增加, $G_s$ 逐渐降低;而根淹组(1、3组)植株的 $G_s$ 直到胁迫时间达到30 d后才明显低于对照组。至水淹胁迫结束,全淹组4、根淹组3、全淹组2、根淹组1的 $G_s$ 分别比对照植株降低了55.7%、44.2%和64.3%、44.4%(图2B)。

由图2C可知:水淹胁迫严重影响了湿地松针叶的 $C_i$ ,从水淹胁迫开始,湿地松针叶的 $C_i$ 随着水淹时间的增加逐渐降低;在水淹胁迫达到45 d前,不同淹水组 $C_i$ 变化不大;但水淹45 d后,不同淹水组的 $C_i$ 表现为根淹组1>全淹组2>根淹组3>全淹组4。

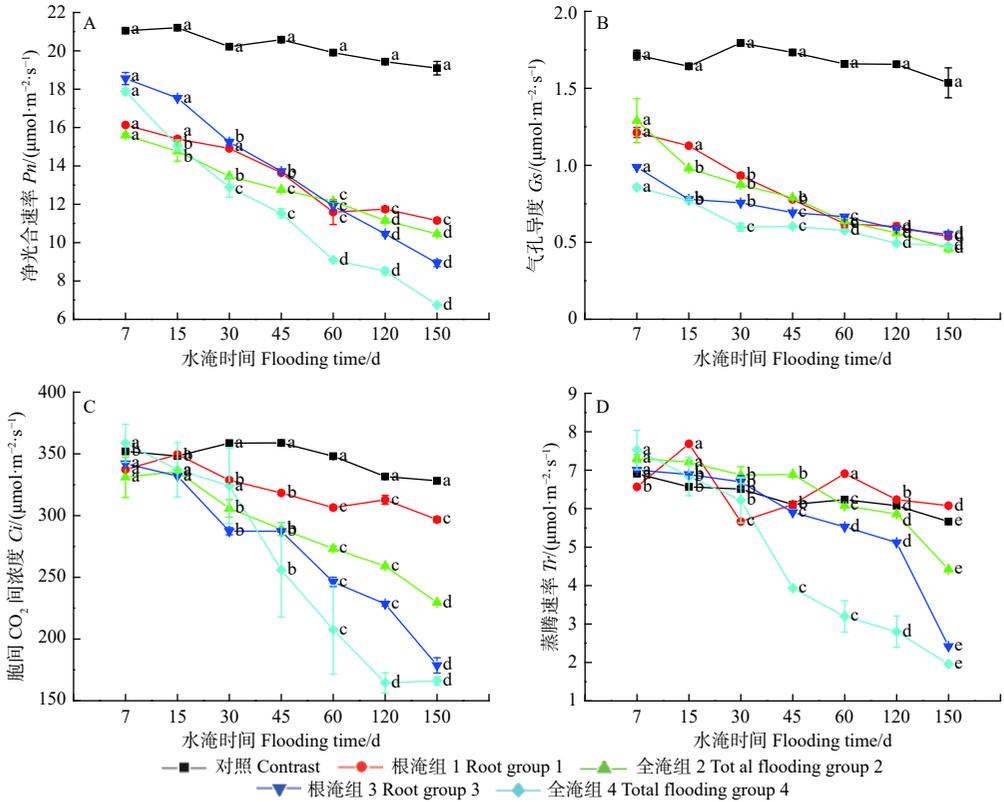
在水淹胁迫45 d时,根淹组1、全淹组2和根淹组3幼苗的 $T_r$ 均受水淹胁迫影响差异不大,但随水淹胁迫时间的延长,根淹组3和全淹组4植株的 $T_r$ 出现了大幅下降,至水淹150 d时,根淹组3和全淹组4植株的 $T_r$ 比对照植株分别降低了65.5%和74.0%,而根淹组1在整个水淹胁迫过程中 $T_r$ 均维持在正常水平;全淹组2植株的 $T_r$ 比对照植株的降低了39.5%(图2D)。

## 3.2 湿地松幼苗生理生化指标的变化

由图3A可知:水淹处理初期,湿地松针叶内的蛋白质含量呈波动上升趋势,但随水淹时间的增加而下降;至水淹处理60 d时,除根淹组1外,其他处理组的蛋白质含量均达到最大值,与初始值相比分别增加了14.7%、66.2%、32.5%、18.9%;至水淹结束,不同淹水处理组中蛋白质含量下降,大小表现为:全淹组4>全淹组2>根淹组3>根淹组1。

不同水淹处理7~15 d时,根淹组1、根淹组3和全淹组2湿地松幼苗针叶中的SOD活性变化较大,全淹组4的SOD活性变化较稳定;水淹30 d时,根淹组1、3的SOD活性达到最高,分别为 $915.21$ 、 $924.73\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ ,而全淹组4的SOD活性最低,为 $592.53\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ (图3B)。

水淹前,对照组的POD活性明显高于其他处理组,但随着水淹时间的增加,各处理组针叶中的POD活性变化差异不大;在水淹胁迫30 d



注：图中不同小写字母表示同一处理组在不同水淹时间间差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

Note: the lowercase letters indicate the significant difference of the same treatment group in different flooding time ( $P < 0.05$ ). The same below.

图2 不同淹水条件下湿地松的净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 和蒸腾速率 ( $T_r$ ) 随时间的变化

Fig. 2 Time-dependent changes of  $P_n$ ,  $G_s$ ,  $C_i$  and  $T_r$  of *Pinus elliottii* under different flooding conditions

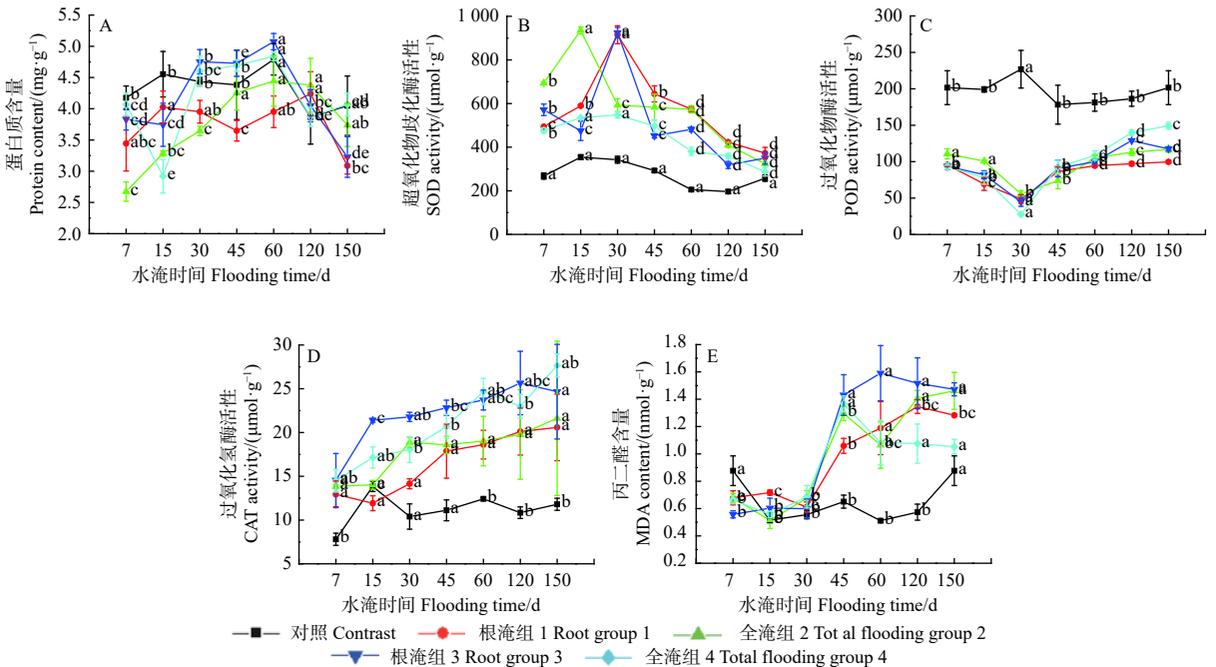


图3 不同淹水条件下湿地松的蛋白质含量、SOD、POD、CAT 和 MDA 随时间的变化

Fig. 3 Changes of protein content, SOD, POD, CAT and MDA with time under different flooding conditions in *Pinus elliottii*

时,根淹组1、全淹组2、根淹组3和全淹组4的POD活性均达到最低,分别为58.679、55.606、64.681、27.784  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ 。除对照组外,对于同一处理,随水淹时间的增加,POD活性呈先降低后增加的趋势(图3C)。

不同水淹下,在经历不同胁迫时间后,湿地松针叶中的CAT活性差异不明显;在水淹胁迫45d后,根淹组3和全淹组4的CAT活性与对照组相比差异显著;随着水淹时间的增加,水淹组的CAT活性均呈现出增加后逐渐稳定的趋势。试验结束后,根淹组1、全淹组2、根淹组3、全淹组4的CAT活性相比初始值分别增大了59.1%、56.1%、69.4%、90.1%(图3D)。

不同水淹处理组湿地松幼苗在7、15、30d时的MDA含量变化均差异不明显;随着水淹时间的增加,至水淹45d时,MDA含量变化规律为根淹组3>全淹组4>全淹组2>根淹组1>对照组。在前期轻度干旱下,根淹组1和全淹组2植株在水淹45d前并没有明显变化,但在水淹45d后,全淹组2与根淹组1的MDA含量差异显著( $P<0.05$ );在前期中度干旱下,根淹组3和全淹组4植株在水淹45d前变化不明显,但在水淹45d后,根淹组的MDA含量明显高于全淹组含量。随着水淹时间的增加,对照组湿地松针叶中的MDA含量呈先降低后逐渐增大至最初水平;根淹组1、全淹组2、根淹组3和全淹组4针叶中的MDA含量分别在水淹120、150、60、45d达到最大值,分别为1.346、1.461、1.591、1.366  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ (图3E)。

## 4 讨论

### 4.1 冬季水淹胁迫对湿地松光合指标的影响

不同水淹胁迫下,植物的净光合速率可作为检验应试树种对于水淹胁迫下光合生理生态响应能力的核心表征因子<sup>[15-17]</sup>。Pezeshki等<sup>[18]</sup>曾提出“耐淹能力较强的树种在水淹初期净光合速率会有所下降,后期将逐步趋于稳定状态”;即对于一部分树种而言,植物会在遭受水淹后的几小时到几天时间内由于氧气的缺乏而明显降低其净光合作用<sup>[19-20]</sup>,但随着水淹时间的延长,耐淹树种通常通过发酵作用来保持其能量需求,一般其 $G_s$ 、 $P_n$ 的变化规律保持一致,即:在水淹初期,植物气孔缩小,吸收 $\text{CO}_2$ 能力减弱,植物由于光合相关酶底物减少而降低光合作用<sup>[21-22]</sup>,但随胁迫时间增加,其自身

产生适应,使得光合作用逐渐恢复或稳定<sup>[23]</sup>,从而使植物净光合作用逐渐恢复至正常水平或达到相对稳定状态;而非耐淹性物种则由于不适应这种水淹胁迫环境使自身光合作用下降,最终导致其死亡。因此,植物的恢复能力因物种类别、水淹胁迫强弱及水淹持续时间的不同而呈现出不同的响应变化。在本研究中,经过150d的水淹胁迫后,根淹组1、全淹组2、根淹组3和全淹组4湿地松的 $P_n$ 分别比初始值下降30.9%、33.0%、51.9%、62.3%;根淹组1和全淹组2植物的净光合速率随着时间增加逐渐呈现出“下降-平缓”的趋势,但根淹组3和全淹组4植株的净光合速率处于一直下降的趋势。出现上述现象的原因主要是由于湿地松对不同程度水淹胁迫环境的适应策略及耐受性不同。在水淹过程中,根淹组1和全淹组2植物试图通过茎的伸长“逃离”水淹环境,由于茎的伸长生长过程中细胞的分裂及新细胞壁的生成需要大量的能量和碳水化合物供给,因此,植株需要提高或维持稳定的光合速率<sup>[24]</sup>,这与衣英华等<sup>[25]</sup>对杨桐(*Pterocarya stenoptera*)进行的水淹胁迫研究结果类似。而根淹组3和全淹组4的植物由于前期干旱胁迫所造成的植物各方面的损伤,使其对全淹环境的耐受力下降,可能无法长期适应全淹及根淹环境。

气孔的开放与关闭影响着植物蒸腾作用的强弱。植物气孔关闭,植物对 $\text{CO}_2$ 的获取量减少,植物进行光合作用所需光合酶底物减少, $P_n$ 降低<sup>[26]</sup>。Farquhar等<sup>[26]</sup>提出衡量植物 $P_n$ 下降的2个指标: $C_i$ 和气孔限制值( $L_s$ )( $L_s=1-(C_i/C_a)$ )。如果 $P_n$ 和 $C_i$ 同时下降, $L_s$ 上升,说明 $P_n$ 降低主要是由于气孔限制引起的;如果 $P_n$ 下降,而 $C_i$ 上升,则表明 $P_n$ 降低主要是由于非气孔限制所致<sup>[27]</sup>。本研究中,湿地松随着水淹时间的增加,各水淹胁迫组湿地松的 $P_n$ 和 $C_i$ 下降,而 $L_s$ 随着水淹时间的增加先增加后降低再增加,这可以说明湿地松 $P_n$ 下降的主要决定因素前期是由气孔因素决定的;而后期则大多由非气孔因素所决定。这与前期学者对消落带适生植物中华蚊母树<sup>[28]</sup>等研究结果一致。这也表明气孔关闭是植物最早对水淹作出的响应之一;随水淹胁迫程度加深,植物开始受非气孔因素的限制。另外,还有研究表明,植物与土壤之间的水力导度下降将会与根系缺氧一样,也会引起植物 $P_n$ 和 $G_s$ 降低<sup>[29]</sup>,但在本研究中,湿地松受到水淹胁迫后的植物根系和土壤之间的水力导度

是否下降有待于进一步的验证。

#### 4.2 冬季水淹胁迫对湿地松生理生化指标的影响

可溶性蛋白一定程度上可保护酶活性同时维持植物组织细胞膜的正常结构和功能。有研究指出,受水淹影响,植株内蛋白质的合成过程会受阻<sup>[30]</sup>。本研究显示,根淹组植株可溶性蛋白在淹水阶段大多与对照组差异不显著,表明植株在部分水淹环境下蛋白质的合成基本不受抑制;而全淹组的湿地松针叶内可溶性蛋白含量在淹水初期(水淹 60 d)出现了显著的增加,而在水淹后期逐渐下降,可能是由于全淹植物受胁迫程度更大,积累的高浓度可溶性蛋白可一定条件下维持细胞较低的渗透势,提高植株耐淹性,进而减轻植物受损害程度,这可能是湿地松为适应水淹胁迫环境而产生的一种自身适应性。

植株为抵御淹水胁迫下过多活性氧自由基对自身正常生命活动造成的伤害,形成了一整套复杂的抗氧化酶系统,可以清除体内多余的活性氧自由基(ROS),使其产生与清除达到动态平衡,从而维持植物正常呼吸作用<sup>[31]</sup>。Fadzilla 等<sup>[32]</sup>、Yang 等<sup>[33]</sup>以及吴寒<sup>[34]</sup>研究指出,“SOD 是植物体内防御自由基毒害的一种关键酶”。因此,植物体内的过氧化氢酶、过氧化物酶以及超氧化物歧化酶等协同作用可以减轻这些过量自由基的存在对植物细胞膜的伤害<sup>[35]</sup>。国内很多学者对消落带适生植物等研究表明:耐淹植物均可通过提高体内抗氧化酶活性减轻过多自由基对自身产生的伤害<sup>[22,29,36-39]</sup>。本次对不同淹水胁迫处理下湿地松的抗氧化酶活性进行研究得出:在水淹 7 d,湿地松体内 SOD 活性并没有显著改变,而在水淹 7~15 d 变化较大,这可能是由于前期湿地松体内的非酶促抗氧化系统发挥了重要作用,而随胁迫程度加剧,植物开始通过提高植物体内 SOD、CAT 和 POD 活性减轻对植株的伤害。

自由基伤害学说已成为学者用于研究植物在逆境条件下细胞毒害机理的有效途径<sup>[40]</sup>。MDA 可与细胞内的蛋白质、核酸等大分子发生反应,使蛋白质和核酸变性,影响细胞的结构和功能,最终导致细胞死亡<sup>[41]</sup>。本试验中对湿地松针叶中的 MDA 含量测定得出:不同淹水处理下,湿地松在水淹 30 d 内 MDA 含量均与对照组相比差异不显著,体现了湿地松对于短期淹水具有较强的适应性,但随水淹时间的延长,湿地松针叶中的 MDA 含量显著增加并逐渐稳定在一定水平,包括本试验在内的多个对消落带适生植物的研究中均发现这种现象<sup>[36,40-41]</sup>。

总之,湿地松在面对双重胁迫下,不同胁迫因子之间发生了或协同或拮抗作用。

## 5 结 论

本研究中,湿地松幼苗在模拟夏季干旱-冬季淹水的交替生境变化条件下具有一定的适应性,但模拟试验在水体温度与成分、水体流动性(溶解氧含量等)、浑浊度(光线可透性)、土壤结构与养分条件以及光照等环境条件方面很难与消落带实际生境变化完全匹配,因此,植物的生理代谢活动等模拟试验结果是否与实际生境植物的表现一致,还需要后续实地调查进行验证。因此,本课题组会在后期通过建立消落带长期监测固定样地或者示范区,以求探究植物在原始生境环境下的适应机制以及抗逆性。

### 参考文献:

- [1] New T, Xie Z. Impacts of large dams on riparian vegetation: applying global experience to the case of China's Three Gorges Dam[J]. *Biodiversity Conservation*, 2008, 17(13): 3149-3163.
- [2] Yang F, Liu W, Wang J, et al. Riparian vegetation's responses to the new hydrological regimes from the Three Gorges Project: Clues to revegetation in reservoir water-level-fluctuation zone[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(2): 89-98.
- [3] Pan X, Wan C, Zhang Z, et al. Protection and ecological restoration of water level fluctuation zone in the Three Gorges Reservoir[J]. *Journal of Landscape Research*, 2017, 9(1): 47-53.
- [4] 郭 燕,程瑞梅,杨 邵,等.三峡库区不同植被类型消落带土壤重金属含量的时空变异[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(8): 2497-2504.
- [5] 叶功富.滨海沙地湿地松与木麻黄混交林构建和调控技术研究[J]. *林业科学研究*, 2002, 15(4): 463-468.
- [6] 张太平,任 海,彭少麟,等.湿地松(*Pinus elliottii* Engelm.)的生态生物学特征[J]. *生态科学*, 1999, 18(2): 8-12.
- [7] 周 珺,魏 虹,吕 茜,等.土壤水分对湿地松幼苗光合特征的影响[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(1): 32-39.
- [8] 王振夏,魏 虹,李昌晓,等.土壤水分交替变化对湿地松幼苗光合特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(5): 980-987.
- [9] Ye Z. Effects of Submergence and Drought Alternation on Photosynthesis and Growth of *Pinus elliottii* Seedlings[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2011, 47(12): 158-164.
- [10] 苏梦云,刘昭息,周国璋.火炬松和湿地松幼苗蔗糖含量与生长势关系的研究初报[J]. *林业科学研究*, 1997, 10(1): 94-96.
- [11] 洪顺山,胡炳堂.湿地松幼林施肥五年生长反应[J]. *林业科学研究*, 1997, 10(6): 624-628.
- [12] Berry J A. Environmental Regulation of Photosynthesis[J]. *Photosynthesis*, 1982, 2: 263-343.
- [13] 李合生.植物生理生化试验原理与技术[M].北京:高等教育出版社,2000.
- [14] Grace S C, Logan B A. Acclimation of foliar antioxidant systems to

- growth irradiance in three broad-leaved evergreen species[J]. *Plant Physiol*, 1996, 112(4): 1631-1640.
- [15] 张晔,李昌晓.水淹与干旱交替胁迫对湿地松幼苗光合与生长的影响[J].*林业科学*, 2011, 47(12): 158-164.
- [16] 李昌晓,钟章成,刘芸.模拟三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉幼苗光合特性的影响[J].*生态学报*, 2005a, 25(8): 1953-1959.
- [17] 李昌晓,钟章成.模拟三峡库区消落带土壤水分变化条件下落羽杉与池杉幼苗的光合特性比较[J].*林业科学*, 2005b, 41(6): 28-34.
- [18] Pezeshki S R, Li S, Jr F D S, *et al.* Factors governing survival of black willow (*Salix nigra*) cuttings in a streambank restoration project[J]. *Ecological Engineering*, 2007, 29(1): 56-65.
- [19] Kozłowski T T. Responses of woody plants to flooding and salinity[J]. *Flooding & Plant Growth*, 1984, 1(7): 129-163.
- [20] Beckman T, Perry R, Flore J. Short-term flooding affects gas exchange characteristics of containerized sour cherry trees[J]. *Hortscience A Publication of the American Society for Horticultural Science*, 1992, 27(12): 1297-1301.
- [21] Yordanova R Y, Uzunova A N, Popova L P. Effects of short-term soil flooding on stomata behaviour and leaf gas exchange in barley plants[J]. *Biologia Plantarum*, 2005, 49(2): 317-319.
- [22] 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,等.中华蚊母树(*Distylium chinense*)幼苗对秋、冬季淹水的生长及生理响应[J].*湖泊科学*, 2016, 28(2): 405-413.
- [23] Iwanaga F, Yamamoto F. Effects of flooding depth on growth, morphology and photosynthesis in *Alnus japonica* species[J]. *New Forests*, 2008, 35(1): 1-14.
- [24] Ridge I. Ethylene and growth control in amphibious plants[J]. *Plant Life in Aquatic & Amphibious Habitats*, 1987(5): 53-76.
- [25] 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.
- [26] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal Conductance and Photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.
- [27] Regehr D L, Bazzaz F A, Boggess W R. Photosynthesis, transpiration and leaf conductance of *Populus deltoides* in relation to flooding and drought[J]. *Photosynthetica*, 1975, 9(10): 52-61.
- [28] Liu Z, Cheng R, Xiao W, *et al.* Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence, non-structural carbohydrate content and growth responses of *Distylium chinense*, during complete submergence and subaerial re-emergence[J]. *Aquatic Botany*, 2015, 124: 70-77.
- [29] 陈静,秦景,贺康宁,等.水分胁迫对银水牛果生长及光合气体参数的影响[J].*西北植物学报*, 2009, 29(8): 1649-1655.
- [30] 王朝英,李昌晓,张晔.水淹-干旱胁迫对南川柳苗木生长及生理特性的影响[J].*林业科学*, 2013, 49(12): 164-170.
- [31] Suleman P, Afzal M, Al-Hasan R. Temperature-induced changes of malondialdehyde, heat-shock proteins in relation to chlorophyll fluorescence and photosynthesis in *Conocarpus lancifolius* (English.)[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(4): 1223-1231.
- [32] Fadzilla N M, Finch R P, Burdon R H. Salinity, oxidative stress and antioxidant responses in shoot cultures of rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48(2): 325-331.
- [33] Yang Y, Han C, Liu Q, *et al.* Effect of drought and low light on growth and enzymatic antioxidant system of *Picea asperata* seedlings[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2008, 30(4): 433-440.
- [34] 吴寒.活性氧在植物体内的作用及其清除体制[J].*广东蚕业*, 2018, 52(3): 18.
- [35] Alexander H, Jörg L, Ivano B, *et al.* Effects of aluminium treatment on Norway spruce roots: Aluminium binding forms, element distribution, and release of organic substances[J]. *Plant and soil*, 2000, 216(1): 103-116.
- [36] 贺燕燕,王朝英,袁中勋,等.三峡库区消落带不同水淹强度下池杉与落羽杉的光合生理特性[J].*生态学报*, 2018, 38(8): 121-130.
- [37] 陈海生,金连根.淹水胁迫对水库消落带狗牙根保护酶活性的影响[J].*内蒙古农业大学学报:自然科学版*, 2014, 35(1): 46-48.
- [38] 李川,周倩,王大铭,等.模拟三峡库区淹水对植物生长及生理生化方面的影响[J].*西南大学学报:自然科学版*, 2011, 33(10): 46-50.
- [39] 莫荣利,李勇,于翠,等.水分胁迫对桑树生理生化特性的影响[J].*湖北农业科学*, 2017, 56(24): 4820.
- [40] 张东向,赫延龄,郑蔚虹,等.植物对SO<sub>2</sub>反应的研究及其在环境保护中的应用[J].*高师理科学刊*, 1996, 16(2): 78-80.
- [41] 阎秀峰,李晶,祖元刚.干旱胁迫对红松幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响[J].*生态学报*, 1999, 19(6): 850-854.

# Effects of Continuous Flooding Stress on Photosynthetic Characteristics and Physiological and Biochemical Characteristics of *Pinus elliottii*

GUO Yan<sup>1</sup>, SHEN Ya-fei<sup>1,2</sup>, CHENG Rui-mei<sup>1,2</sup>, XIAO Wen-fa<sup>1,2</sup>, YANG Shao<sup>1</sup>, WANG Li-jun<sup>1</sup>

(1. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China; 2. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

**Abstract:** [Objective] To study the effects of continuous flooding on leaf photosynthetic characteristics and physiological and biochemical characteristics of young plant. [Method] The Zigui section of the Three Gorges Reservoir riparian zone is affected by the water level operation of winter storage and summer discharge, forming a "drought-flooding-drought" water level fluctuation model, which makes the ecological environment of the riparian zone facing severe challenges. In this study, two-year-old *Pinus elliottii* seedlings were divided into six groups (including two control groups) with different initial drought and then flooding treatments and to study the effects of a simulated five-month winter flooding stress on photosynthetic characteristics and physiological and biochemical characteristics of seedling leaves after 45 days of drought stress. [Result] The results showed that with the increase of flooding time, the net photosynthetic rate of Group 1 (initially under mild drought stress and then root-flooded) and Group 2 (initially under mild drought stress and then full-flooded) showed a "decline-gentle" trend, but the net photosynthetic rate of Group 3 (initially under moderate drought stress and then root-flooded) and Group 4 (initially under moderate drought stress and then full-flooded) showed a downward trend. After 60 days, the net photosynthetic rate was lower than that of the former. After 150 days of flooding, the net photosynthetic rate of *P. elliottii* decreased by 30.9%, 33.0%, 51.9% and 62.3% respectively compared with the original values. Meanwhile, water flooding significantly reduced the stomatal conductance and transpiration rate. By comparing the relationship between  $C_i$  and  $L_s$ , it is concluded that the decrease of net photosynthetic rate of *P. elliottii* was mainly determined by stomatal factors in the early stage, and non-stomatal factors in the later stage. The content of soluble protein in root-flooded groups was mostly not significantly different from that in the control group during the flooding stage, while the content of soluble protein in leaves of *P. elliottii* in full-flooded group increased significantly at the early stage (60 days before flooding), but decreased gradually at the later stage. At 45 to 60 days of flooding, the activity of SOD in *P. elliottii* needles were significantly higher than those in the control group. The MDA content of *P. elliottii* leaves in different flooding conditions was not significantly different from that of the control groups within 30 days before flooding, but after 60 days of flooding, the MDA content of *P. elliottii* leaves increased significantly and gradually stabilized to a certain level. [Conclusion] These results can provide reference for the selection of suitable species and vegetation restoration and reconstruction in Three Gorges Reservoir riparian zone.

**Keywords:** flooding stress; *Pinus elliottii*; photosynthetic characteristics; physiological and biochemical characteristics; Three Gorges Reservoir zone

(责任编辑: 徐玉秀)