

涝渍胁迫对杨树苗期叶片生长 及其生理性状的影响

唐罗忠 程淑婉 徐锡增 李跃青

(南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘要 以3种典型的美洲黑杨苗木(I-69、NL-80105和NL-80351)在不同的涝渍胁迫条件下,苗木叶面积生长明显减慢;叶片气孔开度显著减小;叶片水势和丙二醛(MDA)含量有所增加;超氧化物歧化酶(SOD)活性无明显变化;叶片中的全N、全P和全K含量发生变化。综合分析认为,I-69杨在强涝渍胁迫下抗耐能力较高。NL-80351杨在弱涝渍胁迫下适应性较强,短期涝渍对杨树无性系苗木无明显影响,30 d以上的涝渍对其影响显著。

关键词 杨树;无性系;涝渍胁迫;叶片;养分含量

Effects of waterlogging stress on leaf growth and physiological properties of poplar clone seedlings Tang Luozhong, Cheng Shuwan, Xu Xizeng, Li Yueqing (College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037), *J. Plant Resour. & Environ.* 1999, 8(1): 15~21

Based on the research of the poplar seedlings (I-69, NL-80105, NL-80351) under the waterlogging stress with pool planting experiments, the results indicated that waterlogging stresses seriously inhibited the growth in leaves of all three poplar clones, the growth rate of the leaf area was decrease. Stress led to a reduction in the stomatal opening intensity. Compared with the control the water potential and the MDA content of leaves were increased in some degrees, but the SOD activity of leaves had no great changes. There were some differences in the contents of total N, total P and total K among three poplar clones under the various treatments. According to the research, it was considered that clone I-69 had the highest resistance under the strong waterlogging stress, however, under weak waterlogging stress, the resistance of clone NL-80351 was the highest. Short time (15 days) stress had no remarkable influence on the growth of poplar clones, but great effect was present under the stress of long time (30 days or more) treatment.

Key words poplar; clone; waterlogging stress; leaf; nutrient content

随着杨树木材加工工业的发展和杨树木材产品的大量需求,我国从本世纪70年代引种美洲黑杨,并已在广阔的南方地区(湖南、湖北、江西、安徽、江苏、浙江等省)大面积推广,特别在一些地势较低的立地,美洲黑杨已成为最主要的栽培无性系。近20年来,国内外学者对植物在逆境下的形态、生长和生理变化进行了深入研究,但主要集中在农作物上,有关土壤涝渍

• 国家自然科学基金资助项目(39470578)

唐罗忠:男,1967年生,硕士研究生,讲师,现为日本在读博士生。

收稿日期 1998-09-27

逆境对林木生长和生理作用的研究报道甚少。从80年代以来,美国、加拿大和澳大利亚一些学者对部分树种在涝渍逆境下形态适应性和生长等进行了较系统的研究。美国 Kozlowski 等进行了水涝模拟试验^[1],分析北美树种的耐涝渍能力。Smith 等也对澳大利亚一些针叶树种和桉树的耐涝能力进行了研究,现已初步筛选出一些抗性较强的树种。国内在这方面的研究尚处于起步阶段。本文对3种典型的杨树无性系在涝渍条件下的叶片生长及生理性状进行了研究,以期了解杨树的抗涝能力及抗涝机理,为充分利用我国南方地区广阔的低湿地资源提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

(1) I-69 杨(*Populus deltoides* Bartr. cv 'Lux')

(2) NL-80105 杨:I-69 杨×小叶杨(*Populus simonii* Carr.)杂交 F₁代,简称 105 杨;

(3) NL-80351 杨:I-69 杨×I-63 杨(*Populus deltoides* Bartr. cv. 'Harvard')杂交 F₁代,简称 351 杨。

1.2 试验方法

在预备试验基础上,于1996年4月10日将3种杨树无性系的插穗(长20 cm,粗度一致)按随机区组试验设计要求扦插于一定规格的水泥池中,包括3个大池,3个小池。每处理50株,每次采样3株,重复3次。试验分3种主处理和3种副处理,主处理布置于3个大池中,包括:A处理——土壤水分过饱和,池中积水深度达6 cm;B处理——土壤水分完全饱和;C处理(对照)——土壤含水量相当于田间持水量的75%左右。3种副处理采用间隙性淹水方法,试验材料只用105杨,布置于3个小池中,包括:a处理——淹水(水深6 cm)15 d后排除多余水分,恢复到对照状态;b处理——淹水30 d后排除多余水分;c处理——淹水45 d后排除多余水分。

涝渍处理于7月2日开始,8月31日结束。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 叶面积测定 从6月30日起,每隔20 d测1次叶片数和叶片长、宽。叶片数为每木检测,叶长、宽为每一无性系每种处理测定6株样苗,试验结束时,每种无性系随机选择100张叶片,用坐标纸法测定叶片长、宽、面积,然后建立叶面积与叶长、叶宽之间的最优二元回归方程(表1),根据方程推算苗木早期的叶面积。

1.3.2 气孔测定 分别于涝渍处理后的第15 d,第30 d和第50 d(晴朗天气)的上午9:00左右,用火棉胶均匀涂抹于序号为5~7的叶片背面相同部位,待火棉胶凝固后,立即取下固定于载玻片上,然后在OLMPUS万用显微镜微分干涉条件下,用测微尺测定气孔长度和宽度。每样叶取样3个,各测气孔30个,重复4次。

表1 杨树无性系叶面积(A)与叶长(L)、叶宽(W)回归方程

Tab 1 Regression equation among leaf area (A) and leaf length (L), leaf width (W) of poplar clone seedlings

无性系 Clones	回归方程 Regression equation	相关比 Correlation coefficient
105	$A = 0.512 2L^{0.618 8} \cdot W^{1.491 8}$	0.989 2
I-69	$A = 0.699 3L^{0.514 0} \cdot W^{1.599 8}$	0.992 6
351	$A = 0.625 1L^{0.558 5} \cdot W^{1.527 0}$	0.993 1

1.3.3 水势测定 在不同的处理时期采用压力室法测定各处理各无性系的叶片水势。

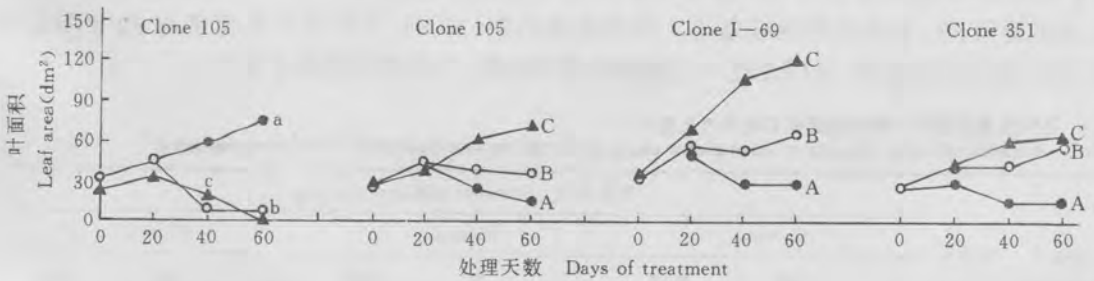
1.3.4 丙二醛(MDA)和超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定 在处理的不同时期,采集相同部位的叶片测定 MDA 含量和 SOD 活性,测定方法参照参考文献[2]。

1.3.5 叶片中全氮(N)、全磷(P)、全钾(K)含量测定 于试验结束时,采集不同部位的叶片,混合,烘干,然后按照参考文献[3]测定 N、P 和 K 的含量。

2 结果与分析

2.1 涝渍胁迫对 3 种杨树无性系叶面积生长的影响

在 3 种主处理中,叶面积呈现出明显的 C 处理 > B 处理 > A 处理(图 1),但是无性系不同,3 种处理之间的叶面积变化幅度有一定差异,其中 351 杨经 B 处理后最终的叶面积远远大于 A 处理,而接近于对照 C,105 杨和 351 杨的 B 处理叶面积却接近于 A 处理,这一结果与苗木高生长状况比较一致。



A. 土壤水分过饱和 water oversaturated in soil; B. 土壤水分完全饱和 water entirely saturated in soil; C. 对照 control;
a. 淹水处理 15 d waterlogging 15 days; b. 淹水处理 30 d waterlogging 30 days; c. 淹水处理 45 d waterlogging 45 days

图 1 涝渍胁迫下杨树无性系单株叶面积变化

Fig 1 Change of leaf area of three poplar clones under the various treatments of waterlogging stress

从叶面积变化过程看,3 种杨树无性系对涝渍胁迫的反应也不尽相同。105 杨经 A、B 处理 20 d 时,单株叶面积仍与对照 C 相当,而后 B 处理叶面积缓慢下降,而 A 处理则下降较快,至试验结束时,A 处理叶面积是处理前的 49.3%,B 处理为 128.2%,对照 C 为 270.8%;I-69 杨处理 20 d 时,A 和 B 处理的叶面积就已与对照 C 有了较大的差别,说明 I-69 杨对涝渍胁迫反应较快,试验结束时,叶面积与处理前相比,A 处理为 77.6%,B 处理为 179.2%,对照 C 为 328.6%;351 杨在 B 处理的早期阶段叶面积生长与同期对照 C 相似,而后有一停滞阶段,B 处理 40 d 后,又有明显的生长现象,其生长的速度比同期对照 C 还要大,与处理前相比,351 杨在试验结束时的叶面积分别是 A 处理 63.5%,B 处理 200.1%,对照 C 255.8%。

在 3 种副处理中,a 处理苗木叶面积生长始终呈上升趋势,而且表现出前期生长相对较慢,后期生长较快的规律,说明短期涝渍处理(15 d 左右)对叶面积生长仍有一定影响,但解除胁迫之后,105 杨叶面积生长有一快速阶段,最终的叶面积还略大于对照 C 处理;b 和 c 处理在

涝渍胁迫解除之后,叶面积明显下降,其中c处理叶面积降为0,因为排水后b处理中的一部分苗木死亡,不死的苗木也大量落叶,而c处理苗木排水之后,几乎全部死亡。

单株苗木叶面积大小决定于单株叶片数量和单叶面积。试验得知,涝渍胁迫对不同无性系叶片数量和单叶面积的影响程度是不完全相同的,导致105杨单株叶面积明显下降的原因主要是叶片数量;A处理单株叶片为20片,B为25片,C为61片;I-69杨叶片数量和单叶面积均有所下降;351杨在B处理中的单叶面积反而比对照C较大,但叶片数量的下降起了主要作用,致使总的叶面积B处理略低于对照C,在A处理中,351杨无论是叶片数量还是单叶面积均明显小于B和对照C。引起105杨在3种副处理中叶面积变化的主要原因是叶片数,而单叶面积也起一定作用。

2.2 涝渍胁迫对3种杨树无性系叶片生理性状的影响

2.2.1 叶片气孔

在不同的处理阶段和处理强度中,气孔形态的变化随着无性系、涝渍胁迫强度和處理时间长短的不同而有差异。3种无性系的叶片气孔长度均无明显变化,但气孔宽度变化显著(表2)。3种主处理的气孔宽度总趋势明显,呈现为A处理<B处理<对照C,但I-69杨叶片气孔对涝渍胁迫反映较105杨和351杨敏感,即涝渍处理15d时,其宽度就明显小于对照,比相同处理下的105杨和351杨的气孔宽度小,但30d之后,气孔宽度能明显恢复,105杨和351杨却仍然继续缩小。涝渍处理后期(50d),A处理气孔宽度与30d测定相比,没有发生明显变化,说明经过一定时间的涝渍处理,气孔开度已趋于稳定。

表2 不同涝渍处理下3种杨树无性系叶片气孔变化¹⁾
Tab 2 Stomatal opening intensity of three poplar clones under the various treatments of waterlogging stress¹⁾

处理 ²⁾ Treatment	无性系 Clones	气孔变化 Stomatal opening intensity								
		15 days			30 days			50 days		
		长 Length (μm)	宽 Width (μm)	密度 Density (No./mm ²)	长 Length (μm)	宽 Width (μm)	密度 Density (No./mm ²)	长 Length (μm)	宽 Width (μm)	密度 Density (No./mm ²)
A	105	14.33	3.63(91.0)	212	14.16	1.12(22.4)	209	13.13	0.83(21.3)	186
A	I-69	13.43	0.85(31.8)	231	14.39	1.66(33.9)	225	13.01	1.13(58.9)	218
A	351	13.69	2.13(87.7)	297	13.97	0.95(37.5)	272	13.99	0.83(24.8)	231
B	105	15.18	4.27(107.0)	212	15.48	2.54(50.7)	187	13.06	1.53(39.2)	174
B	I-69	13.52	1.48(55.4)	242	14.78	2.81(57.5)	204	13.47	1.43(74.5)	220
B	351	13.87	2.23(91.8)	286	14.23	1.42(56.1)	254	13.52	1.25(37.3)	244
C	105	14.84	3.99(100.0)	231	17.23	5.01(100.0)	198	12.17	3.90(100.0)	207
C	I-69	13.28	2.67(100.0)	225	15.03	4.89(100.0)	192	11.94	1.94(100.0)	198
C	351	13.45	2.43(100.0)	264	15.77	2.53(100.0)	243	13.60	2.35(100.0)	226
a	105	14.95	3.64(91.2)	209	14.45	0.83(16.6)	220	14.23	5.80(148.7)	215
b	105	14.63	3.82(95.7)	226	14.21	1.17(23.4)	211	11.24	4.50(115.4)	199
c	105	14.98	3.81(95.5)	223	14.70	1.29(25.9)	217	-	-	-

¹⁾括号内数据为处理组气孔宽与对照C气孔宽的百分比 The data in bracket is the percentage of the width of stoma of treatment group with that of control. ²⁾A. 土壤水分过饱和 water oversaturated in soil; B. 土壤水分完全饱和 water entirely saturated in soil; C. 对照 control; a. 淹水处理15天 waterlogging 15 days; b. 淹水处理30天 waterlogging 30 days; c. 淹水处理45天 waterlogging 45 days.

单位面积气孔数量在各处理间并无明显差异,但不同无性系之间气孔密度却存在明显差

异,主要表现在 351 杨气孔密度较大,105 杨和 I-69 杨近似。副处理试验结果表明,105 杨在 a 处理排水后第 15 d,气孔宽度反而比相应的连续淹水的 A 处理小,但是,排水 35 d 之后,气孔宽度比相应对照 C 大。由此可能说明短期淹水后使土壤水分恢复到对照状态时,植物叶片气孔有一个滞后关闭阶段,然后又重新开放。

2.2.2 叶片水势 3 个杨树无性系苗木在涝渍胁迫下,叶片水势与对照相比反而有一定程度的提高(表 3),但提高的程度没有达到显著水平。比较特殊的是,在 A 处理中,351 杨叶片水势比对照略低。

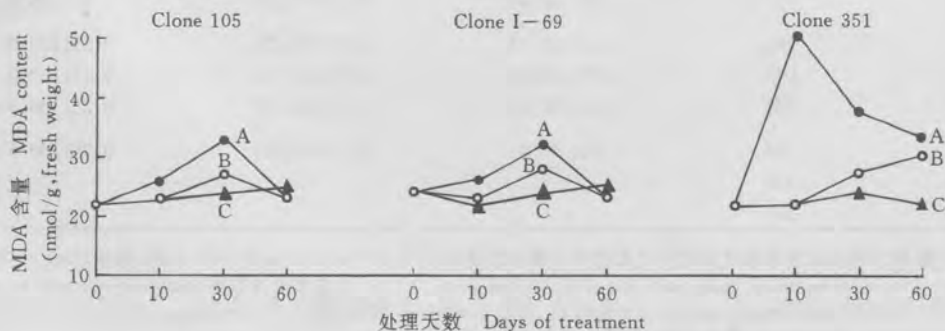
2.2.3 叶片 MDA 含量 图 2 表明,3 种处理水平中 105 杨和 I-69 杨的 MDA 含量变化非常相似,即随着时间的延长,与对照 C 相比,A、B 处理下的 MDA 含量逐渐升高,且 A>B,至 30 d 时,达到高峰,然后逐渐下降至对照 C。351 杨在 A 处理下,MDA 含量很快即能达到高峰,且明显高于 B 处理和对照 C,处理 10 d 之后,MDA 含量缓慢下降,而 B、C 处理间的 MDA 含量差异始终不明显。对照杨树无性系在 3 种涝渍主处理中的叶面积变化情况可以看出,单株苗木叶面积大小与叶片中 MDA 含量高低存在一定的反相关关系,由此说明,当植物处于涝渍逆境中,叶片 MDA 含量升高,促使组织衰老脱落,从而导致叶面积下降。

表 3 不同涝渍胁迫处理下 3 种杨树无性系苗木叶片平均水势(MPa)¹⁾

Tab 3 Average water potential in leaves of three poplar clones under the various treatments of waterlogging stress¹⁾

处理 Treatment	平均水势 Average water potential (MPa)			副处理 Subtreatment	平均水势 Average water potential (MPa)
	105	I-69	351		105
C	-0.910(0.0)	-0.962(0.0)	-0.913(0.0)	a	-0.920(-1.1)
B	-0.829(8.9)	-0.859(10.7)	-0.826(9.5)	b	-0.771(15.3)
A	-0.833(8.4)	-0.868(9.8)	-0.928(-1.6)	c	-0.795(12.6)

¹⁾括号内数据为各无性系相对于对照 C 处理叶片水势的增长百分率。The data in bracket is the increased percentage of water potential in leaves of treatment group with that of control group. ²⁾A. 土壤水分过饱和 water oversaturated in soil; B. 土壤水分完全饱和 water entirely saturated in soil; C. 对照 control; a. 淹水处理 15 天 waterlogging 15 days; b. 淹水处理 30 天 waterlogging 30 days; c. 淹水处理 45 天 waterlogging 45 days.



A. 土壤水分过饱和 water oversaturated in soil; B. 土壤水分完全饱和 water entirely saturated in soil; C. 对照 control

图 2 涝渍胁迫下杨树无性系叶片 MDA 含量变化

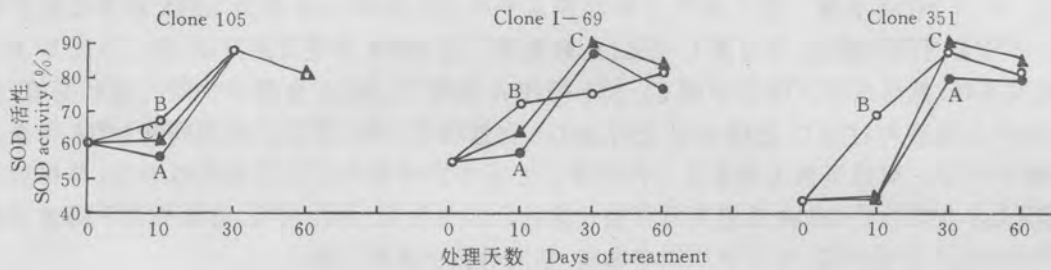
Fig 2 Change of MDA content in leaves of three poplar clones under the various treatments of waterlogging stress

2.2.4 叶片 SOD 活性 除了 351 杨在 B 处理的早期(30 d 以内)SOD 活性高于 A、C 处理以

外,其余无性系在不同的处理之间 SOD 活性并无明显差异(见图 3)。

2.3 涝渍胁迫对 3 种杨树无性系叶片养分浓度的影响

在不同处理间,3 种杨树无性系叶片全 N、全 P 和全 K 浓度变化不完全一致(表 4),全 N 含量呈现为 C 处理>A 处理>B 处理;全 P 浓度变化的总趋势是 C 处理>B 处理>A 处理,无性系之间存在一定差异;除了 I-69 杨在 B 处理中的叶片全 K 浓度明显低于 A、C 处理以外,其他无性系在不同处理之间的全 K 浓度基本相似。



A. 土壤水分过饱和 water oversaturated in soil; B. 土壤水分完全饱和 water entirely saturated in soil; C. 对照 control

图 3 涝渍胁迫下杨树无性系叶片 SOD 活性

Fig 3 SOD activity in leaves of three poplar clones under the various treatments of waterlogging stress

表 4 涝渍胁迫后杨树无性系叶片养分浓度¹⁾

Tab 4 Nutrient content in leaves of three poplar clones after various treatments of waterlogging stress¹⁾

处理 Treatments ²⁾	无性系 Clones	全氮 Total N (%)	全磷 Total P (%)	全钾 Total K (%)
A	105	3.65(88.8)	0.24(82.8)	0.60(105.3)
A	I-69	3.19(80.4)	0.23(63.9)	0.46(97.9)
A	351	2.94(85.7)	0.24(75.0)	0.64(116.4)
B	105	2.60(63.3)	0.29(100.0)	0.54(94.7)
B	I-69	2.61(65.7)	0.30(83.3)	0.32(68.1)
B	351	2.82(81.6)	0.35(109.4)	0.57(103.6)
C	105	4.11(100.0)	0.29(100.0)	0.57(100.0)
C	I-69	3.97(100.0)	0.36(100.0)	0.47(100.0)
C	351	3.43(100.0)	0.32(100.0)	0.55(100.0)
a	105	3.96(96.4)	0.42(144.8)	0.79(138.6)
b	105	-	-	-
c	105	-	-	-

¹⁾括号内数据为相应无性系相对于对照 C 处理叶片养分浓度的百分比 The data in bracket is the percentage of the nutrient content in leaves of treatment group with that of the control group. ²⁾A. 土壤水分过饱和 water oversaturated in soil; B. 土壤水分完全饱和 water entirely saturated in soil; C. 对照 control; a. 淹水处理 15 天 waterlogging 15 days; b. 淹水处理 30 天 waterlogging 30 days; c. 淹水处理 45 天 waterlogging 45 days.

3 结论与讨论

土壤涝渍胁迫对杨树生长的抑制作用主要是由于根系缺氧而引起的^[4-6],在一定程度上,涝渍胁迫会导致杨树生理干旱,进而导致叶片气孔开度缩小,甚至关闭,膜脂过氧化产物

MDA 含量提高,促使叶片衰老脱落^[7],最终导致苗木叶面积显著减小、光合产物减少。与正常土壤含水量情况相比,杨树在涝渍胁迫下叶片水势会有所提高,这可能与其渗透势升高有关,在涝渍处理中,气孔关闭,根系活力下降,苗木通过根系吸收的无机物质明显减少,光合作用和呼吸作用受到抑制^[8],光合产物减少,同时,原本通过呼吸作用将大分子物质氧化为小分子可溶性物质的速率也可能降低,使叶片内水溶性物质的总量下降,从而导致渗透势提高。

SOD 作为生物体内最重要的活性氧“清除剂”之一,20 年来受到了人们普遍重视,并不断有人证明植物抗衰老能力的强弱在很大程度上与 SOD 活性大小有关^[9]。本实验表明,3 种杨树无性系在涝渍胁迫下 SOD 活性与对照苗木相比并没有明显区别,这与代表植物衰老程度的 MDA 含量变化似乎并无关系,由此说明抑制杨树无性系在涝渍胁迫下叶片发生衰老的直接原因可能并不是 SOD 的作用,而是由于其他自由基“清除剂”的作用。关于这一问题,还有待进一步研究。

涝渍胁迫能导致杨树无性系叶片中养分浓度发生变化,这种变化除了与苗木根系对无机养分吸收的能力不同有关外,与养分在苗木体内的运输和在叶片中的贮存状况可能也有一定关系。

与对照苗木相比,3 种杨树无性系在 A 处理中的生物量百分比分别是:I-69 杨 31.1%、105 杨 24.0%、351 杨 13.2%;在 B 处理下的生物量百分比分别是:I-69 杨 40.2%、105 杨 40.4%、351 杨 88.8%。所以可以认为,被我国广大地区引种栽培的 I-69 杨、105 杨和 351 杨均有一定的耐涝能力,但相比而言,I-69 杨对强涝渍胁迫有较高的抗性,351 杨对弱涝渍胁迫则比较适应。

短期淹水(15 d 以内)不会对杨树生长产生明显影响,如能及时排除土壤中多余水分,苗木生长可以恢复。长期淹水,杨树生长受到明显抑制,特别是在苗木阶段,如果长期淹水后(30 d 以上),又排除了土壤中多余水分,则杨树苗期更易受害,甚至会导致苗木死亡。

参 考 文 献

- 1 Kozłowski T T. Soil aeration, flooding and tree growth. *J Arboric*, 1986, 11(3):85~96.
- 2 李柏林,梅慧生. 燕麦叶片衰老与活性氧代谢的关系. *植物生理学报*, 1989, 15(1):6~12.
- 3 国家标准局颁发. 中华人民共和国国家标准. 森林植物与森林枯落叶层全氮、全磷、全钾的测定, BG-7888-87, 1987.
- 4 汪宗立,刘晓忠. 玉米的涝渍伤害与膜脂过氧化作用和保护酶活性的关系. *江苏农业学报*, 1988, 4(3):1~7.
- 5 汤章城. 植物对水分胁迫的反应和适应性 I. 抗逆性的一般概念和植物的抗涝性. *植物生理学通讯*, 1983, (3):24~29.
- 6 Philipson J J, Coutts P P. The tolerance of tree roots to waterlogging. *New Physiologists*, 1980, 85: 489~531.
- 7 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害. *植物生理学通讯*, 1991, 27(2):84~90.
- 8 许大全. 气孔运动与光合作用. *植物生理学通讯*, 1984, (6):6~12.
- 9 王建华,刘鸿先,徐 同. 超氧化物歧化酶(SOD)在植物逆境和衰老生理中的作用. *植物生理学通讯*, 1989, (1):1~7.