

淹水胁迫对青杨雌雄幼苗生理特性和生长的影响

杨 鹏^{1,2} 胥 晓^{2,3*}

¹西华师范大学生命科学学院, 四川南充 637009; ²西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川南充 637009; ³西华师范大学珍稀动植物研究所, 四川南充 637009

摘 要 为揭示青杨(*Populus cathayana*)雌雄幼苗对淹水胁迫的适应性, 在实验地内通过土盆栽淹水方式从植株生理生态和生长发育方面探讨淹水胁迫对青杨扦插苗的影响。试验分为对照和淹水2个处理, 处理时间为40天。结果显示: (1)淹水胁迫导致青杨幼苗叶片中的丙二醛(MDA)含量和茎部淹水区的不定根数显著升高, 植株的净光合速率(P_n)、叶绿素含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、株高、基径、总叶面积、比叶面积(SLA)、根生物量、叶生物量、茎生物量、总生物量干重和根冠比(R/S)显著降低。(2)与雄株相比, 淹水胁迫显著增加了雌株幼苗的MDA含量, 降低了SOD活性、 P_n 、类胡萝卜素(Caro)含量、叶绿素a/b、SLA、根生物量和R/S, 并导致雄株在淹水胁迫下具有比雌株更高的气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)、不定根数和株高。可见, 淹水胁迫对青杨雌雄幼苗的形态生长和生理过程均有严重的抑制作用, 但表现出显著的性别间差异。雄株可以通过维持更高的光合作用能力和增加不定根数量来维持植株的生长, 从而表现出比雌株更强的抗逆性。

关键词 雌雄异株, 生理特性, 植物生长, 青杨, 淹水胁迫

Effects of waterlogging stress on the growth and physiological characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings

YANG Peng^{1,2} and XU Xiao^{2,3*}

¹College of Life Science, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China; ²Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, Ministry of Education, Nanchong, Sichuan 637009, China; and ³Institute of Rare Animals and Plants, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China

Abstract

Aims Although the influences of waterlogging disturbance on the physiology and growth characteristics of plants have been reported for many angiosperms, few studies were carried out in dioecious plants. Our objective was to explore the differences between the sexes of a dioecious species, *Populus cathayana*, in sex-related growth and physiological responses to waterlogging.

Methods One-year-old male and female *P. cathayana* seedlings were grown in plastic pots in Nanchong, Sichuan Province, China and were subjected to two water regimes: control (common soil water content) and waterlogging (water level 4 cm above soil surface) for 40 days of growth. We investigated sexual differences in malondialdehyde (MDA) content, photosynthetic pigments, gas exchange characteristics, antioxidant enzyme and morphological indices at the end of the experiment.

Important findings The waterlogging treatment significantly increased MDA content and number of stems with adventitious roots under water, as well as decreased net photosynthetic rate (P_n), chlorophyll content, super-oxide dismutase (SOD) activity, plant height, basal diameter, total leaf area, specific leaf area (SLA), root biomass, leaf biomass, stem biomass, total biomass and root/shoot ratio (R/S). Moreover, the waterlogging treatment significantly increased MDA content but decreased SOD activity, P_n , carotenoids (Caro) content, chlorophyll a/b ratio, SLA, root biomass and R/S in female plants, and males had higher stomatal conductance (G_s), intercellular CO₂ concentration (C_i), transpiration rate (T_r), more adventitious roots and greater plant height than females. The results indicated that morphological growth and physiological progress of the *P. cathayana* seedlings were seriously inhibited by the waterlogging treatment. Males may possess greater waterlogging resistance than females with higher photosynthetic capacity and number of adventitious roots maintaining plant growth under waterlogging stress.

Key words dioecious, physiological characteristic, plant growth, *Populus cathayana*, waterlogging stress

淹水能够直接改变土壤的物理、化学和生物学特性(Parolin *et al.*, 2006; Kramer *et al.*, 2008), 造成土壤中氧气和光照不足(Vartapetian & Jackson, 1997; Jackson & Armstrong, 1999), 还原性物质(包括 NO^{2-} 、 Mn^{2+} 、 Fe^{2+} 、 H_2S 及乙酸、丁酸等)积累等现象(Drew & Lynch, 1980), 从而直接或间接影响植物的生理代谢过程和生长发育。多数研究表明, 淹水会导致植株由于缺氧而进行无氧呼吸, 进而产生乙醇、乙酸等有害代谢物质(赵可夫, 2003), 同时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(Else *et al.*, 1995; Grichko & Grick, 2001), 以及细胞膜渗透性增加、叶绿素降解、光合速率降低和气孔关闭(Link *et al.*, 2004), 最终导致植物生长发育停滞、生物量降低。汪贵斌等(2009)对喜树(*Camptotheca acuminata*)幼苗的研究表明, 淹水胁迫造成其活性氧和丙二醛(MDA)含量升高、过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)活性降低, 根系逐渐腐烂死亡。衣英华等(2006)对枫杨(*Pterocarya stenoptera*)和栓皮栎(*Quercus variabilis*)的研究发现, 淹水胁迫快速降低其最大净光合速率、气孔导度等气体交换指标, 且不同树种对淹水的敏感程度具有较大差异, 并随淹水时间呈现出不同的形态和生理变化趋势。此外, Visser等(2003)还发现植物也会通过形态和代谢功能的改变适应淹水环境, 如形成不定根和通气组织、增加组织孔隙度和渗漏氧、启动无氧呼吸和抗氧化机制等方式去维持植物的生理平衡。

然而从已有的文献来看, 针对淹水胁迫展开的相关研究多集中在雌雄同株植物中, 而极少涉及雌雄异株植物。雌雄异株植物在全世界约有14 620种, 隶属于被子植物的959个属, 是陆地生态系统的重要组成部分(Renner & Ricklefs, 1995)。由于繁殖成本的不同, 该类植物的雌雄个体在形态特征、生理生化特征、环境适应性等方面表现出明显的性别差异。雌株由于具有比雄株更高的生殖成本和更多的资源需求而更易受到干旱、UV-B辐射、盐碱等环境胁迫的影响(Correia & Barradas, 2000; Xu *et al.*, 2008a, 2008b, 2010; 蒋雪梅等, 2009)。本研究以西南地区常见的雌雄异株植物青杨(*Populus cathayana*)为代表, 调查淹水胁迫下雌雄幼苗在膜脂过氧化、抗氧化酶活性、气体交换、光合色素含量、形态生长和生物量积累等指标间的性别差异, 以揭

示: 雌雄植株对淹水胁迫的响应是否一致? 哪种性别具有更强的适应性? 为进一步探究该类植物对环境的适应机制提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验地位于西华师范大学试验基地, 地处四川省南充市顺庆区($30^{\circ}14' - 31^{\circ}16' \text{ N}$, $106^{\circ} - 107^{\circ}1' \text{ E}$), 海拔276 m。属亚热带湿润型季风气候, 年降水量980–1 150 mm, 年日照时数1 215–1 530 h, 年平均气温15.6–17.4 $^{\circ}\text{C}$ (蒋雪梅等, 2009)。

试验采用双因素(性别和处理)完全随机设计。2010年3月下旬将青杨雌雄枝条按性别分别扦插在容积为200 mL的小花盆内, 待萌发生长约2个月后, 选择长势一致的扦插苗移栽至装有同质苗圃熟土、容积为5 L塑料盆中, 每盆土壤重量为8 kg。雌雄幼苗各选20株, 共计40株。每种性别中的10株用于淹水处理(淹水深度为4 cm), 另10株作为对照, 均置于自然条件下。6月上旬开始处理, 持续40天。为避免自然降水的影响, 整个试验处理过程中在降水天气用透明塑料薄膜遮挡。

1.2 气体交换指标的测定

7月中旬采用LI-6400便携式光合仪(LI-COR, Lincoln, USA), 选择晴朗无风的日子, 于10:00–11:00测定植株的气体交换指标(人为设定光照强度 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 温度 25°C , 空气湿度57%–61%)。随机选择两种处理下的雌雄植株各5株, 并选取各植株上部第3–4片完全展开的向阳叶片用于测定。测定指标为净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)。瞬时水分利用效率(WUE_i)用 P_n 与 T_r 之比计算。

1.3 植物生理指标的测定

淹水处理40天后, 分别从处理和对照中选取雌雄幼苗各5株, 分别取其叶片用于MDA含量、叶绿体色素含量以及SOD活性的测定。取叶时保持取叶部位和叶龄基本一致。

酶提取方法: 取0.3 g叶片于预冷的研钵中, 加入6 mL预冷的提取缓冲液($0.05 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液(pH 7.8), 含有 $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 乙二胺四乙酸(EDTA)和1%聚乙烯吡咯烷酮(PVP))研磨成匀浆, 于 4°C 下离心30 min ($12\ 000 \times g$)并取上清液(酶液)用于实验。

MDA含量的测定采用硫代巴比妥酸(TBA)比

色法(Kramer *et al.*, 1991)。

SOD活性的测定采用氮蓝四唑(NBT)比色法,以抑制NBT光氧化还原50%的酶量为一个酶活性单位(Stewart & Bewley, 1980)。

叶绿体色素含量测定采用Arnon法(提取液为80%丙酮),并用修正后的Arnon法计算叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素的含量(Arnon, 1949)。

1.4 生长和生物量指标的测定

水淹处理结束后分别从处理和对照中随机选取雌雄幼苗各5株,测定其总叶面积,并将根部泥土冲洗干净后,按根、茎、叶3部分置于80 °C烘箱内烘干至恒重,并测定其生物量。比叶面积用叶面积与叶干重之比计算;根茎比用根干重与茎干重之比计算。

1.5 数据分析

所有数据经Excel整理后制表作图。数据的统计分析采用SPSS 13.0软件,平均值间的比较采用单因素方差分析(one-way ANOVA),多重比较采用LSD (least-significant difference)法。处理与性别间的交互作用检验采用双因素方差分析(two-way ANOVA)。显著性检验水平均设置为0.05。

2 结果和分析

2.1 淹水胁迫对青杨幼苗MDA含量和SOD活性的影响

与对照相比,淹水胁迫显著增加了青杨幼苗叶

片中的MDA含量($p < 0.001$),却降低了SOD活性($p = 0.022$) (图1)。同时,雌雄幼苗叶片的MDA含量和SOD活性变化出现明显的差异。与雄株相比,淹水胁迫下的雌株具有显著高的MDA含量和SOD活性,而在对照条件下雌雄植株的MDA含量无显著差异。此外,青杨幼苗的MDA含量和SOD活性受到性别和处理交互作用的显著影响($p = 0.031$ 和 $p < 0.001$)。

2.2 淹水胁迫对青杨幼苗气体交换特征及叶片光合色素含量的影响

从表1可看出,青杨幼苗的 P_n 、 G_s 和 WUE_i 受到淹水胁迫的显著影响($p < 0.001$, $p = 0.004$ 和 $p = 0.001$),而且雌雄幼苗在上述指标上的变化明显不同。与对照相比,雌株的 P_n 和 G_s 比雄株降低更多,雄株的 WUE_i 降低幅度却显著高于雌株。雄株在水淹胁迫下具有比雌株更高的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r ,以及更低的 WUE_i 。此外,淹水处理和性别间的交互作用显著影响青杨幼苗的气体交换特征(表1)。

与对照相比,淹水胁迫显著降低青杨幼苗的叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素及类胡萝卜素含量($p < 0.001$, $p < 0.001$ 和 $p < 0.001$) (表2)。同时,雌雄幼苗在色素含量方面具有显著差异。在淹水处理条件下,雄株的叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素、类胡萝卜素含量和叶绿素a/b值均显著高于雌株,而在对照条件下雌雄植株的类胡萝卜素含量和叶绿素a/b值均无显著差异。此外,处理和性别的交互作用对类胡萝卜素含量和叶绿素a/b值有显著影响($p = 0.023$ 和

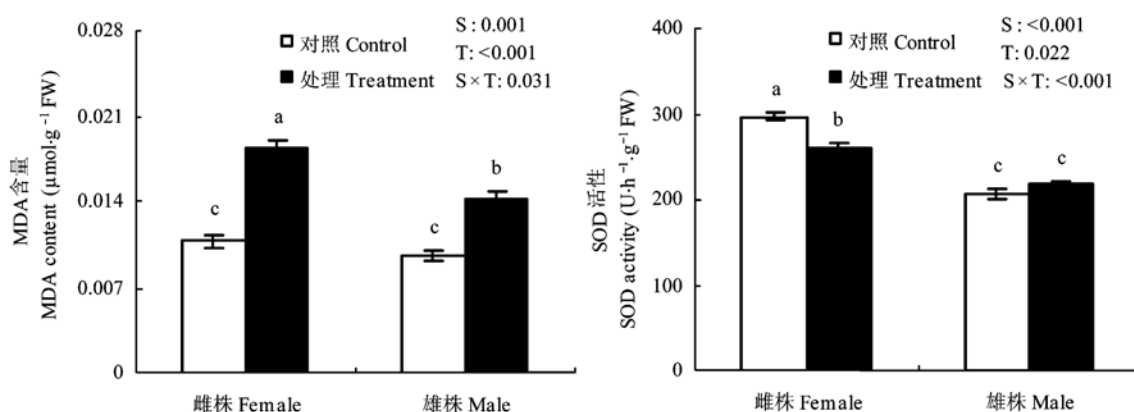


图1 淹水胁迫对青杨雌雄幼苗的丙二醛(MDA)含量及超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响(平均值 \pm 标准误差)。S, 性别效应; T, 处理效应; S \times T, 性别、处理交互效应。相同字母表示各处理间无显著差异(LSD法, $p > 0.05$)。

Fig. 1 Malondialdehyde (MDA) content and super-oxide dismutase (SOD) activity of male and female *Populus cathayana* seedlings affected by waterlogging stress (mean \pm SE). S, sex effect; T, treat effect; S \times T, sex and treat effect. Means with the same letter are not significant difference at the $p > 0.05$ level according to LSD test.

表1 淹水胁迫对青杨雌雄幼苗气体交换特征的影响(平均值±标准误差)

Table 1 Gas exchange characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings affected by waterlogging stress (mean ± SE)

组别 Group	性别 Sex	净光合速率 Net photosynthetic rate ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 Stomatal conductance ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间CO ₂ 浓度 Intercellular CO ₂ concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	蒸腾速率 Transpiration rate ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	瞬时水分利用效率 Instantaneous water use efficiency ($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$)
对照 Control	雌性 Female	16.94 ± 0.20 ^a	0.21 ± 0.01 ^a	218.03 ± 8.67 ^b	1.13 ± 0.09 ^b	16.22 ± 1.15 ^b
	雄性 Male	17.36 ± 0.35 ^a	0.16 ± 0.01 ^b	170.92 ± 7.65 ^c	0.91 ± 0.02 ^c	19.57 ± 0.54 ^a
处理 Treatment	雌性 Female	9.06 ± 0.23 ^c	0.07 ± 0.01 ^c	155.46 ± 16.97 ^c	0.51 ± 0.02 ^d	18.55 ± 1.12 ^{ab}
	雄性 Male	13.35 ± 0.30 ^b	0.22 ± 0.02 ^a	256.56 ± 4.93 ^a	1.45 ± 0.11 ^a	9.25 ± 0.43 ^c
	$p > F_S$	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	0.015 [*]	<0.001 ^{***}	0.005 ^{**}
	$p > F_T$	<0.001 ^{***}	0.004 ^{**}	0.250	0.542	0.001 ^{***}
	$p > F_{S \times T}$	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{**}	<0.001 ^{**}

$p > F_S$, 雌、雄性间差异的显著性概率; $p > F_T$, 处理条件下各指标差异的显著性概率; $p > F_{S \times T}$, 性别和处理交互作用对差异的显著性概率。同一列测定值后有相同字母表明相互间无显著差异(LSD法, $p > 0.05$)。*, $p \leq 0.05$; **, $p \leq 0.01$; ***, $p \leq 0.001$; ns, 无显著差异。

$p > F_S$, the probability of significant difference between sexes; $p > F_T$, the probability of significant difference between treatment; $p > F_{S \times T}$, the probability about significant interaction effect of sex and salt treatment. Values followed by the same letter in the same column are not significantly different at the $p > 0.05$ level according to LSD test. *, $p \leq 0.05$; **, $p \leq 0.01$; ***, $p \leq 0.001$.

表2 淹水胁迫对青杨雌雄幼苗叶片光合色素含量及叶绿素a/b值的影响(平均值±标准误差)

Table 2 Photosynthetic pigments content and chlorophyll a/b ratio of male and female *Populus cathayana* seedlings affected by waterlogging stress (mean ± SE)

组别 Group	性别 Sex	叶绿素a Chlorophyll a ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)	叶绿素b Chlorophyll b ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)	总叶绿素 Total chlorophyll ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)	类胡萝卜素 Carotenoid ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)	叶绿素a/b Chlorophyll a/b
对照 Control	雌性 Female	0.93 ± 0.02 ^b	0.36 ± 0.01 ^b	1.30 ± 0.02 ^b	0.42 ± 0.01 ^{ab}	2.58 ± 0.01 ^b
	雄性 Male	1.10 ± 0.06 ^a	0.41 ± 0.02 ^a	1.51 ± 0.07 ^a	0.46 ± 0.02 ^a	2.69 ± 0.04 ^{ab}
处理 Treatment	雌性 Female	0.55 ± 0.01 ^d	0.23 ± 0.01 ^d	0.78 ± 0.02 ^d	0.28 ± 0.01 ^c	2.37 ± 0.03 ^c
	雄性 Male	0.83 ± 0.03 ^c	0.30 ± 0.01 ^c	1.13 ± 0.04 ^c	0.39 ± 0.01 ^b	2.77 ± 0.06 ^a
	$p > F_S$	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}
	$p > F_T$	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	0.130
	$p > F_{S \times T}$	0.125	0.389	0.162	0.023 [*]	0.002 ^{**}

表注同表1。

Notes see Table 1.

$p = 0.002$ 。

2.3 淹水胁迫对青杨幼苗生长和生物量的影响

由表3可知, 淹水胁迫显著抑制了青杨幼苗的生长。与对照相比, 淹水处理显著降低了青杨雌雄幼苗的株高、基径、叶面积和SLA, 并增加了其不定根数目($p = 0.003$)。同时, 淹水胁迫导致雌雄幼苗在形态生长方面出现了明显的性别差异。在处理前后, 雄株的基径减小幅度和不定根数量增加幅度均大于雌株, 而SLA减少幅度低于雌株。雄株在淹水胁迫下具有比雌株更高的株高和不定根数。此外, 幼苗的株高、SLA和不定根数目还受到淹水处理和性别间交互作用的显著影响($p < 0.001$, $p = 0.015$ 和 $p = 0.014$) (表3)。

由表4可知, 淹水处理显著降低了青杨幼苗的叶生物量、茎生物量、根生物量、总生物量及R/S。

同时, 也造成雌雄幼苗间在生物量积累方面出现了明显差异。在对照条件下, 青杨幼苗雄株的茎生物量显著高于雌株($p < 0.001$), 但其根生物量和根冠比显著低于雌株($p = 0.047$ 和 $p = 0.001$); 而在淹水处理下, 雌雄幼苗在生物量各个方面差异均不显著。此外, 青杨幼苗的茎生物量、根生物量、R/S还受到淹水处理和性别间交互作用的显著影响($p = 0.011$, $p = 0.019$ 和 $p < 0.001$)。

3 讨论

研究表明, 淹水胁迫造成的缺氧环境会在电子传递水平上干扰植物正常的呼吸作用(Panda *et al.*, 2008), 破坏植物根系内活性氧代谢平衡, 并能将植物体内分子态氧还原成有毒的活性氧自由基并在细胞内积聚(Blokhina *et al.*, 2003), 最终引发和加剧

表3 淹水胁迫对青杨雌雄幼苗生长指标的影响(平均值±标准误差)

Table 3 Growth index of male and female *Populus cathayana* seedlings affected by waterlogging stress (mean ± SE)

组别 Group	性别 Sex	株高 Height (cm)	基径 Basal diameter (cm)	总叶面积 Total leaf area (cm ²)	比叶面积 Specific leaf area (cm ² ·g ⁻¹)	不定根数目 Number of adventitious root
对照 Control	雌性 Female	79.05 ± 2.71 ^b	5.25 ± 0.14 ^{ab}	792.46 ± 26.29 ^a	129.15 ± 3.03 ^a	0.00 ^b
	雄性 Male	107.4 ± 2.40 ^a	5.57 ± 0.08 ^a	735.64 ± 44.68 ^a	114.30 ± 2.42 ^b	0.00 ^b
处理 Treatment	雌性 Female	58.61 ± 1.58 ^d	4.95 ± 0.11 ^b	452.90 ± 35.96 ^b	92.76 ± 1.79 ^c	1.00 ± 0.77 ^b
	雄性 Male	67.50 ± 1.68 ^c	5.16 ± 0.14 ^b	375.81 ± 23.21 ^b	89.94 ± 1.39 ^c	8.20 ± 2.48 ^a
	$p > F_s$	0.001 ^{**}	0.249	0.064	0.001 ^{**}	0.014 [*]
	$p > F_T$	<0.001 ^{***}	0.032 [*]	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	0.003 ^{**}
	$p > F_{S \times T}$	<0.001 ^{***}	0.655	0.767	0.015 [*]	0.014 ^{**}

表注同表1。

Notes see Table 1.

表4 淹水胁迫对青杨雌雄幼苗生物量干重和根冠比的影响(平均值±标准误差)

Table 4 Dry biomass and root/shoot ratio (R/S) of male and female *Populus cathayana* seedlings affected by waterlogging stress (mean ± SE)

组别 Group	性别 Sex	叶生物量 Leaf biomass (g)	茎生物量 Stem biomass (g)	根生物量 Root biomass (g)	总生物量 Total biomass (g)	根冠比 Root/shoot ratio
对照 Control	雌性 Female	6.14 ± 0.22 ^a	4.46 ± 0.21 ^b	3.46 ± 0.12 ^a	14.07 ± 0.48 ^a	0.33 ± 0.01 ^a
	雄性 Male	6.46 ± 0.40 ^a	6.27 ± 0.24 ^a	2.82 ± 0.21 ^b	15.55 ± 0.74 ^a	0.22 ± 0.01 ^b
处理 Treatment	雌性 Female	4.87 ± 0.33 ^b	4.33 ± 0.18 ^b	0.63 ± 0.06 ^c	9.83 ± 0.48 ^b	0.07 ± 0.01 ^c
	雄性 Male	4.17 ± 0.21 ^b	4.88 ± 0.23 ^b	0.69 ± 0.10 ^c	9.74 ± 0.44 ^b	0.08 ± 0.01 ^c
	$p > F_s$	0.535	<0.001 ^{***}	0.047 [*]	0.221	0.001 ^{**}
	$p > F_T$	<0.001 ^{***}	0.003 ^{**}	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}	<0.001 ^{***}
	$p > F_{S \times T}$	0.112	0.011 [*]	0.019 [*]	0.171	<0.001 ^{***}

表注同表1。

Notes see Table 1.

膜脂过氧化反应。由于MDA是膜脂过氧化的最终产物, 因而其含量的高低常常被用作反映植物耐淹水能力强弱的指标。同时, 作为植物体内清除自由基的一种重要抗氧化酶, SOD活性的高低也可以反映植物的抗氧化能力。本研究发现, 淹水胁迫造成青杨幼苗MDA含量显著升高, 反映其增加了青杨幼苗的膜脂过氧化程度, 这与多数的前人研究结果相吻合(罗祺等, 2007; 汤玉喜等, 2008)。同时本研究还发现雌株幼苗的MDA含量在淹水胁迫下显著高于雄株, 而在对照条件下无显著差异; 雌株幼苗的SOD活性在淹水胁迫下显著降低, 但雄株却有所升高。根据叶勇等(2001)和汤玉喜等(2008)的研究结果, 耐淹性强的植物比耐淹性差的植物能够增加或维持较高的SOD活性, 其膜脂过氧化程度更低。因而我们认为青杨雄株幼苗可能具有比雌株更高的耐淹水能力。

多数研究表明, 短期淹水的光合速率降低与 G_s 的迅速下降紧密相关, 但是长期淹水导致植物光合

速率下降的原因则包括 G_s 、羧化效率、表观量子效率下降, 以及叶绿素的降解和光合产物在叶片中的积累引起对光合速率的负反馈机制等多种光合生理生态过程(Kozloski, 1997; 衣英华等, 2008)。本研究中, 淹水胁迫显著降低了青杨幼苗的 P_n 、光合色素含量, 同时青杨幼苗在形态生长和生物量积累方面也普遍降低。其中R/S的显著降低则间接反映淹水胁迫抑制了青杨幼苗根系的生长, 进而影响了植株对水分和矿质营养的吸收。该结果与多数学者的研究结论相似(Vartapetian & Jackson, 1997; 唐罗忠等, 1998; 衣英华等, 2008)。此外, 淹水处理导致青杨雌雄幼苗间的光合生理响应出现很大差异: 雌株幼苗的 P_n 降低幅度达46.52%, 远高于雄株的23.1%; 雄株的 G_s 显著升高了37.5%, 而雌株则大幅降低(达66.67%); 雄株的 WUE_i 显著降低了52.73%, 而雌株则无明显变化, 这反映出淹水胁迫对雄株光合生理的影响程度小于雌株, 雄株 P_n 的降低并不受 G_s 的影响, 而与其他非气孔因素有关。根据衣英华等(2008)

对栓皮栎和枫杨树苗的研究,耐淹与不耐淹植物在淹水条件下常常表现出不同的光合生理变化过程,耐淹植物具有更大的 P_n 、 G_s 、最大光化学量子效率以及叶绿素含量。因此,我们认为青杨雄株幼苗的气体交换过程具有比雌株更能适应淹水胁迫的环境。该推论与前人的推论“青杨雄株幼苗在胁迫环境下具有高于雌株的抗逆性”(Xu *et al.*, 2008a, 2008b, 2010; Chen *et al.*, 2010)相一致。

此外,青杨雄株幼苗在淹水处理后期产生的不定根数目远远多于雌株。根据前人研究,不定根的产生是由于淹水胁迫下近地表具有较高氧分压,同时植物根系的厌氧环境刺激乙烯的生物合成而阻断生长素的下输,并使之局部积累于接近水面的茎部,最终导致不定根的形成和皮孔组织的增生(魏和平和利容千, 2000; 王文泉和张福锁, 2001; Chen *et al.*, 2002)。并且,不定根的形成能够取代受淹水缺氧影响而窒息死亡的初生根,保持根系的活力和功能(Kawase & Whitmoger, 1980);降低氧气在植物体内的运输扩散阻力,提高露于空气中吸收氧气组织的总面积(Kozłowski, 1997),促进根部氧气供应,增强有氧呼吸;保持较高的活性氧清除能力,避免叶片碳水化合物的过量积累(Yamamoto *et al.*, 1995)。不定根和肥大皮孔的产生可能是植株最大净光合速率和 G_s 逐渐恢复的主要原因之一(衣英华等, 2006)。由此,我们推断在淹水条件下青杨雌雄幼苗产生不定根数目的差异可能是造成二者具有不同生理生化状态及耐淹性的主要原因。雄株幼苗可以通过产生更多的不定根来恢复和维持自身的气体交换,从而表现出比雌株更高的耐淹能力。但是,本研究还看出,具有较高 P_n 和 G_s 的青杨幼苗雄株在许多生长、生物量指标方面并没有显著高于雌株,这可能是由于雄株具有相对较低的总叶面积,同时不定根的产生和功能的维持需要消耗大量能量的原因引起的,具体的原因还需要进一步深入探索。

综上所述,淹水胁迫导致青杨幼苗体内膜脂过氧化程度升高,叶绿素含量、 P_n 降低,生长发育受到很大抑制,但雌雄株幼苗对淹水胁迫的响应存在显著的性别差异。与雌株相比,雄株在淹水胁迫下具有更高的抗氧化能力、气体交换能力和不定根数量,从而具有更强的适应性。

致谢 国家自然科学基金(30771721)和西华师范大学博士科研启动基金(08B074)资助。

参考文献

- Arnon DI (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 24, 1–15.
- Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV (2003). Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*, 91, 179–194.
- Chen FG, Chen LH, Zhao HX, Korpelainen H, Li CY (2010). Sex-specific responses and tolerances of *Populus cathayana* to salinity. *Physiologia Plantarum*, 140, 163–173.
- Chen HJ, Qualls RG, Miller GC (2002). Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. *Environmental and Experimental Botany*, 48, 119–128.
- Correia O, Barradas MCD (2000). Ecophysiological differences between male and female plants of *Pistacia lentiscus* L. *Plant Ecology*, 149, 131–142.
- Drew MC, Lynch JM (1980). Soil anaerobiosis, microorganisms, and root function. *Annual Review of Phytopathology*, 18, 37–66.
- Else MA, Hall KC, Arnold GM, Davies WJ, Jackson MB (1995). Export of abscisic acid, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, phosphate, and nitrate from roots to shoots of flooded tomato plants. *Plant Physiology*, 107, 377–384.
- Grichko VP, Glick BR (2001). Ethylene and flooding stress in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 39, 1–9.
- Jackson MB, Armstrong W (1999). Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1, 274–287.
- Jiang XM (蒋雪梅), Hu JY (胡进耀), Qi WH (戚文华), Chen GD (陈光登), Xu X (胥晓) (2009). Different physiological responses of male and female *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae) seedlings to salt stress. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 31, 447–453. (in Chinese with English abstract)
- Kawase M, Whitmoger RE (1980). Aerenchyma development in waterlogged plants. *American Journal of Botany*, 67, 18–28.
- Kozłowski TT (1997). Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology*, (Monograph No. 1), 1–29.
- Kramer GF, Norman HA, Krizek DT, Mirecki RM (1991). Influence of UV-B radiation on polyamines, lipid peroxidation and membrane lipids in cucumber. *Phytochemistry*, 30, 2101–2108.
- Kramer K, Vreugdenhil SJ, van der Werf DC (2008). Effects of flooding on the recruitment, damage and mortality of riparian tree species: a field and simulation study on the Rhine floodplain. *Forest Ecology and Management*, 255, 3893–3903.

- Link KHR, Weng CC, Lo HF, Chen JT (2004). Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions. *Plant Science*, 167, 355–365.
- Luo Q (罗祺), Zhang JL (张纪林), Hao RM (郝日明), Xu WG (许万根), Pan WM (潘伟明), Jiao ZY (教忠意) (2007). Change of some physiological indexes of ten tree species under waterlogging stress and comparison of their waterlogging tolerance. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境学报), 16(1), 69–73. (in Chinese with English abstract)
- Panda D, Sharma SG, Sarkar RK (2008). Chlorophyll fluorescence parameters, CO₂ photosynthetic rate and regeneration capacity as a result of complete submergence and subsequent re-emergence in rice (*Oryza sativa* L.). *Aquatic Botany*, 88, 127–133.
- Parolin P, Armbrüster N, Junk WJ (2006). Two Amazonian floodplain trees react differently to periodical flooding. *Tropical Ecology*, 47, 243–250.
- Renner SS, Ricklefs RE (1995). Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*, 82, 596–606.
- Stewart RRC, Bewley JD (1980). Lipid peroxidation associated with aging of soybean axes. *Plant Physiology*, 65, 245–248.
- Tang LZ (唐罗忠), Xu XZ (徐锡增), Fang SZ (方升佐) (1998). Influence of soil waterlogging on growth and physiological properties of poplar and willow seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 9, 471–474. (in Chinese with English abstract)
- Tang YX (汤玉喜), Zhou JX (周金星), Wu M (吴敏), Tang J (唐洁), Li YJ (李永进) (2008). Study on the photosynthetic characteristics of *Populus deltoides* clones under flooding stress. *China Forestry Science and Technology* (林业科技开发), (6), 20–24. (in Chinese with English abstract)
- Vartapetian BB, Jackson MB (1997). Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany*, 79, 3–20.
- Visser EJW, Voeselek LACJ, Vartapetian BB, Jackson MB (2003). Flooding and plant growth. *Annals of Botany*, 91, 107–109.
- Wang GB (汪贵斌), Cai JF (蔡金峰), He XH (何肖华) (2009). Effects of waterlogging stress on morphology and physiology of *Camptotheca acuminata*. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 33, 134–140. (in Chinese with English abstract)
- Wang WQ (王文泉), Zhang FS (张福锁) (2001). The physiological and molecular mechanism of adaptation to anaerobiosis in higher plants. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 37, 63–70. (in Chinese with English abstract)
- Wei HP (魏和平), Li RQ (利容千) (2000). Effect of flooding on morphology, structure and ATPase activity in adventitious root apical cells of maize seedlings. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 293–297. (in Chinese with English abstract)
- Xu X, Peng GQ, Wu CC, Korpelainen H, Li CY (2008a). Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology*, 28, 1751–1759.
- Xu X, Yang F, Xiao XW, Zhang S, Korpelainen H, Li CY (2008b). Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures. *Plant, Cell & Environment*, 31, 850–860.
- Xu X, Zhao HX, Zhang XL, Hänninen H, Korpelainen H, Li CY, Tognetti R (2010). Different growth sensitivity to enhanced UV-B radiation between male and female *Populus cathayana*. *Tree Physiology*, 30, 1489–1498.
- Yamamoto F, Sakata T, Terazawa K (1995). Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. *Tree Physiology*, 15, 713–719.
- Ye Y (叶勇), Lu CY (卢昌义), Tan FY (谭凤仪) (2001). Studies on differences in growth and physiological responses to waterlogging between *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia candel*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 1654–1661. (in Chinese with English abstract)
- Yi YH (衣英华), Fan DY (樊大勇), Xie ZQ (谢宗强), Chen FQ (陈芳清) (2006). Effects of waterlogging on the gas exchange, chlorophyll fluorescence and water potential of *Quercus variabilis* and *Pterocarya stenoptera*. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 30, 960–968. (in Chinese with English abstract)
- Yi YH (衣英华), Fan DY (樊大勇), Xie ZQ (谢宗强), Chen FQ (陈芳清) (2008). The effects of waterlogging on photosynthesis-related eco-physiological processes in the seedlings of *Quercus variabilis* and *Taxodium ascendens*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 28, 6025–6033. (in Chinese with English abstract)
- Zhao KF (赵可夫) (2003). Adaptation to waterlogging stress in plants. *Bulletin of Biology* (生物学通报), 38(12), 11–14. (in Chinese with English abstract)

特邀编委: 赵长明 责任编辑: 李 敏