

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2018.10.006

典型耐淹植物主茎死亡特征对水压的响应^①

杨 熙, 曾 波, 杨 康, 俞幸池

三峡库区生态环境教育部重点实验室/西南大学 生命科学学院, 重庆 400715

摘要: 陆生植物遭受水淹胁迫, 特别是大型水库修建导致的长时间、大深度的水淹, 不仅导致光照、溶氧及 CO₂ 浓度等环境因子发生显著变化, 也导致植物所承受的压力发生明显变化, 但是目前关于水压对陆生植物影响的研究鲜见报道. 以长江三峡水库消落区典型陆生耐淹植物狗牙根、牛鞭草及瘦瘠野古草为研究对象, 进行变量控制实验设计, 探究了水压对典型耐淹植物主茎死亡特征的影响. 结果表明: 1) 水压对典型耐淹植株主茎的死亡过程有着显著的促进作用(即表现为正效应); 2) 不同种类(或耐淹能力不同)的植株在抵抗水压胁迫时, 其主茎死亡过程表现出显著差异, 并且随着水淹深度的增加继而水压亦增加, 这种差异表现得越来越明显. 通过本研究, 有助于了解陆生植物对水淹环境下水压胁迫的响应机制, 并且丰富和发展了关于陆生植物对水淹逆境的响应及适应机制研究的理论和方法.

关键词: 狗牙根; 牛鞭草; 野古草; 主茎死亡特征; 水压; 响应

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2018)10-0040-07

水淹作为陆生植物遭受的环境胁迫之一, 与干旱、盐碱等环境因子一样, 对陆生植物的生长、存活及地理分布等会产生重要影响^[1]. 在目前全球气候变化引发的降水异常、洪涝灾害频发^[2], 以及因能源短缺而筑坝开发水电日益盛行的背景下, 陆生植物是否能够耐受水淹胁迫已成为影响农、林生产的重要因素^[3]; 同时, 也特别成为影响水滨陆地生态系统或低洼地带陆地生态系统结构和功能的重要因素^[4-5]. 因此, 关于陆生植物对水淹逆境的响应及适应机制研究具有重要的理论及实际意义.

陆生植物遭受水淹胁迫, 特别是大型水库(例如三峡水库)修建导致的长时间、大深度的水淹时, 不仅光照、溶氧及 CO₂ 浓度等环境因子会发生显著变化^[6-7], 植物所承受的压力也会发生明显变化. 但是, 当前有关水压对陆生植物影响或是植物对水压变化适应的相关研究却鲜见报道. 水淹环境下水压如何影响陆生植物生长和存活, 或陆生植物会如何适应水压的变化, 目前对此还并不十分清楚. 为了探究水压对陆生耐淹植物存活能力的影响, 张小萍等提出植物在大深度、完全水淹时, 光照和 CO₂ 浓度严重不足, 植株无法通过光合作用生产碳水化合物^[8], 因此, 植株体内碳水化合物储备量的多少及其消耗速率的快慢对植株抵御水淹胁迫具有重要的作用^[9-10]. 本文提出如下科学假说, 植株体内储备的碳水化合物量越多, 代谢需求越低(也即消耗速率越低), 则植株可能死亡越慢, 抵抗水淹的能力也越强. 已有研究表明^[11-13], 当 O₂ 分压过低形成低氧胁迫时, 压力增加可能会促进植物的无氧呼吸代谢强度进而促进乙烯的产生和释放. 本文推测, 耐淹植物遭受水淹时, 随着水淹深度的增加, 水压亦增大, 植株可能增强其无氧呼吸代谢水平, 加大其贮备碳水化合物的消耗速率, 进而其主茎死亡速率也会增加.

为了验证上述科学假说, 本文以长江三峡水库消落区典型陆生耐淹植物狗牙根(*Cynodon dactylon*)、牛鞭草(*Hemarthria altissima*)及瘦瘠野古草(*Arundinella anomala* Steud.)为研究对象, 进行了变量控

① 收稿日期: 2018-05-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(31070474); 中央高校基本科研业务费专项(XDJK2013A003).

作者简介: 杨 熙(1990-), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生态学的研究.

制实验设计. 本研究主要回答如下科学问题:

1) 是否随着水淹深度的加深、水压的增加, 植株主茎死亡的速率会逐渐增加? 2) 是否不同种类或耐淹能力不同的植株在抵抗水压胁迫时, 其主茎死亡过程会表现出不同?

通过本研究, 有助于了解陆生植物对水淹环境下水压胁迫的响应机制, 进而丰富和发展关于陆生植物对水淹逆境的响应及适应机制研究的理论和方法.

1 材料与方法

1.1 实验材料及培养

本研究所选用的实验植物为三峡水库消落区的 3 种典型陆生耐淹植物: 狗牙根、牛鞭草及瘦瘠野古草, 其耐淹能力依次下降^[6].

狗牙根: 禾本科狗牙根属, 多年生低矮草本植物, 秆细而坚韧, 直立或下部匍匐, 节生不定根, 蔓延生长, 秆无毛, 叶鞘微具脊, 无毛或被疏柔毛, 鞘口常具柔毛, 叶舌有一轮纤毛, 叶线形, 长 1~12 cm, 宽 1~3 mm, 通常无毛; 牛鞭草: 禾本科牛鞭草属, 多年生草本植物, 有长而横走的根茎, 秆直立部分可高达 1 m, 直径约 3 mm, 一侧有槽, 叶鞘边缘膜质, 鞘口具纤毛; 叶舌膜质, 白色, 长约 0.5 mm, 上缘撕裂状, 叶片线形, 长 15~20 cm, 宽 4~6 cm, 两面无毛; 瘦瘠野古草: 禾本科野古草属, 多年生草本植物, 根茎较粗壮, 密生具多脉的鳞片, 须根直径约 1 mm, 秆直立, 疏丛生, 叶鞘无毛或被疣毛, 叶舌短, 上缘圆凸, 具纤毛.

2017 年 5 月初, 在重庆嘉陵江江岸采集狗牙根、牛鞭草及野古草当年生苗龄一致的幼苗, 移栽入实验盆(25 cm×15 cm)中, 栽培用土为 4:1(体积比)壤土与腐殖土的混合土. 所有幼苗植株均置于西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室实验基地进行培养. 培养期间, 植株进行正常供水、除草及虫害防治等常规管理. 另外, 为了简化实验操作, 培养期间, 随时去除植株主茎上的侧芽, 使植株不发生分枝或分蘖, 仅保留植株顶端少数叶片.

1.2 实验设计

2017 年 8 月 10 日, 选取长势基本一致的植株, 剪除植株主茎顶端, 进行生长阻断处理(因为本研究仅考虑对死亡特征的影响, 暂不考虑对生长过程的影响). 顶端剪除后用 70%酒精对切口消毒并涂抹无菌凡士林; 剪除主茎顶端后的植株继续培养 2 周, 在此期间剪除植株因顶端优势去除后长出的所有侧枝或分蘖, 同样用 70%酒精消毒切口并涂抹无菌凡士林.

2017 年 8 月 25 日, 对培养植株进行水淹处理实验, 实验包括 3 个处理因素: 物种、水淹深度、水淹时间; 物种包括 3 个水平: 狗牙根、牛鞭草、瘦瘠野古草. 水淹深度包括 3 个水平: 2 m, 5 m, 10 m; 水淹时间也包括 3 个水平: 0 d, 25 d, 50 d. 每种处理中植株重复数量为 18 株. 水淹处理实验在西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室研究基地水淹池中进行. 水淹过程中进行严密遮光及人工增氧处理, 并进行水温、pH 值、溶解氧监测, 保证以上指标基本一致. 实验总体设计见表 1.

表 1 水淹实验设计

物种名	水淹深度/m	水淹时间/d
狗牙根	2	0, 25, 50
	5	0, 25, 50
	10	0, 25, 50
牛鞭草	2	0, 25, 50
	5	0, 25, 50
	10	0, 25, 50
瘦瘠野古草	2	0, 25, 50
	5	0, 25, 50
	10	0, 25, 50

1.3 指标测定

水淹处理开始前, 分别测定植株的初始主茎长及干质量(另取 36 株植株, 通过建立形态指标与干质量的回归方程计算出). 水淹处理结束后, 测定植株存活主茎段长, 测定结束后用自来水洗净植株存活主茎段, 并在 60 °C 下烘 72 h 至恒质量后, 测定主茎干质量.

1.4 数据分析

采用多因素方差分析、Duncan 多重比较及单因素方差分析等统计分析方法检测不同物种、不同水淹深度和不同水淹时间下植株主茎长及生物量差异. 方差分析时, 若数据方差不齐则进行数据变换以保证方差齐性. 所有统计分析及数据处理均在统计软件 SPSS 19.0 中进行.

2 结 果

2.1 植株主茎死亡特征对水压的响应

多因素方差分析结果表明, 物种、水淹深度及水淹时间均对植株主茎长度及生物量产生统计学意义 ($p < 0.01$), 并且各影响因素之间还存在明显的交互效应(表 2 和表 3).

表 2 物种、水淹时间及水淹深度对植株主茎长度的影响

类 别	自由度	均方	F	P
物种	2, 371	47 759.517	9 290.685	<0.001
水淹深度	2, 371	432.714	84.176	<0.001
水淹时间	2, 371	498.679	97.008	<0.001
物种 * 水淹深度	4, 371	52.666	10.245	<0.001
物种 * 水淹时间	4, 371	60.843	11.836	<0.001
水淹深度 * 水淹时间	4, 371	169.662	33.004	<0.001
物种 * 水淹深度 * 水淹时间	8, 371	26.898	5.232	<0.001

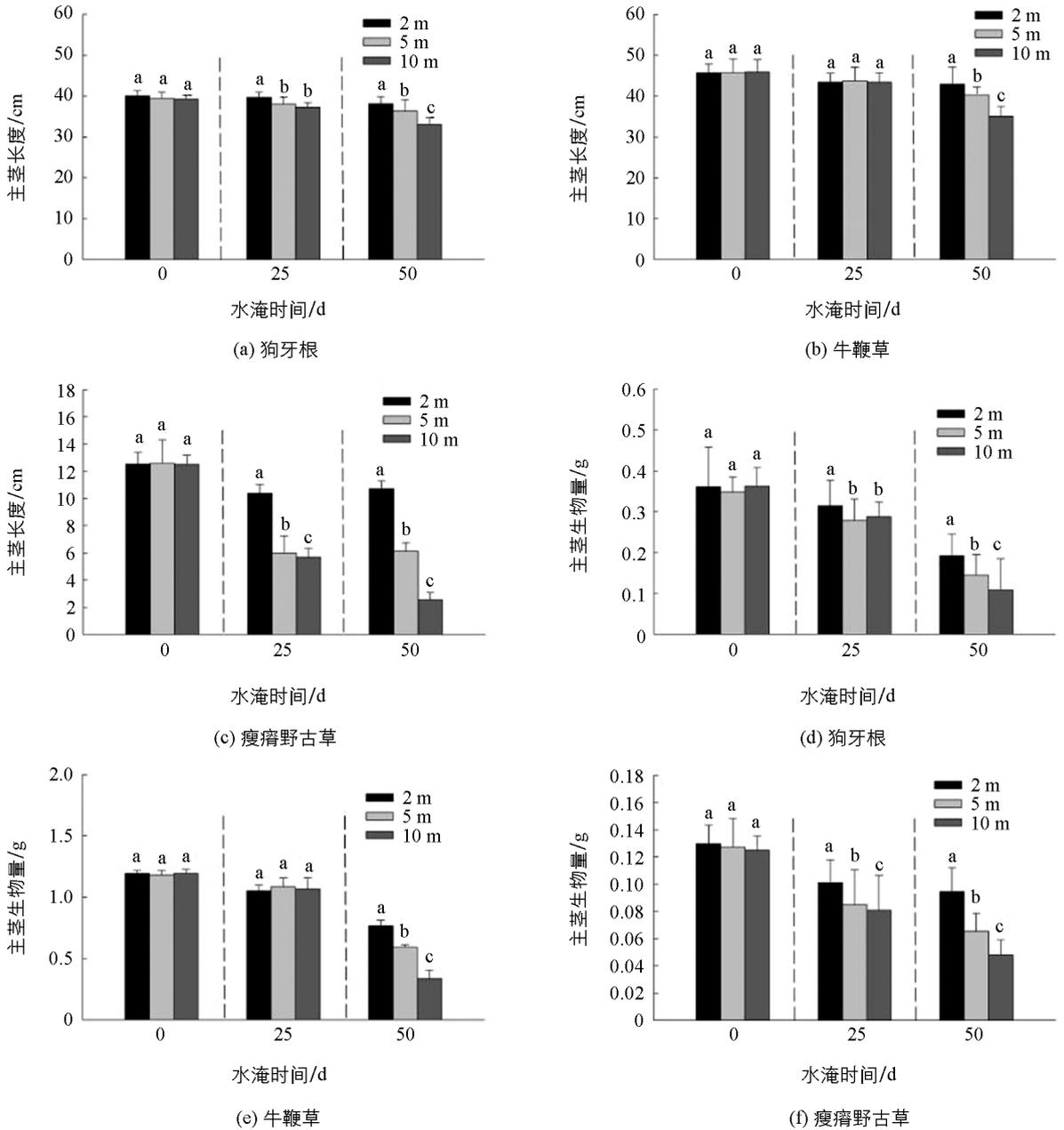
注: $p < 0.05$ 表示差异有统计学意义.

表 3 物种、水淹时间及水淹深度对植株主茎生物量的影响

类 别	自由度	均方	F	P
物种	2, 375	16.363	617.998	<0.001
水淹深度	2, 375	0.130	4.914	0.008
水淹时间	2, 375	1.589	60.029	<0.001
物种 * 水淹深度	4, 375	0.071	2.681	0.031
物种 * 水淹时间	4, 375	0.582	21.971	<0.001
水淹深度 * 水淹时间	4, 375	0.144	5.430	<0.001
物种 * 水淹深度 * 水淹时间	8, 375	0.153	5.782	<0.001

注: $p < 0.05$ 表示差异有统计学意义.

由于各因素间存在明显的交互作用, 多重比较结果则没有了意义. 因此, 本研究继续采用单因素方差分析方法探究在其他因素固定情况下, 单个因素对水淹后植株主茎长及主茎生物量的影响. 由图 1 可以看出, 随着水淹深度的加深继而水压增加, 植株主茎死亡速率显著增加, 主茎生物量也越小, 即水压对植株主茎的死亡过程有着显著的促进作用(表现为正效应).



小写字母不同表示差异有统计学意义($p < 0.05$).

图 1 水压对植株主茎长度和生物量的影响

2.2 不同物种植株主茎死亡特征对水压的响应差异

研究结果表明(图 2): 2 m 水淹条件下(图 2a, 2d), 随着水淹时间的增加(0~50 d), 3 种植株主茎长度均未发生明显变化, 生物量上, 除牛鞭草显著降低外, 另外两种植物未见显著降低; 5 m 水淹条件下(图 2b, 2e), 0~25 d, 狗牙根和牛鞭草主茎长度未显著减小, 而瘦瘠野古草则显著减小, 生物量变化趋势和主茎长度变化相似. 26~50 d, 狗牙根和牛鞭草主茎长度均减少, 但牛鞭草死亡更为明显, 瘦瘠野古草则无显著变化, 生物量变化趋势和主茎长度变化趋势相似; 10 m 水淹条件下(图 2c, 2f), 主茎和生物量变化情况与 5 m 水淹时相似, 但是主茎长的死亡速率和生物量的降低速率均显著要比 5 m 水淹时高. 综合以上研究结果, 可以总结为: 不同种类或耐淹能力不同的植株在抵抗水压胁迫时, 其主茎死亡过程表现出统计学意义, 并且这种差异随着水淹深度的增加表现越来越明显. 耐淹能力较低的瘦瘠野古草在水淹早期时(0~25 d)主茎死亡速率较快, 生物量降低速率也较大, 耐淹能力较高的狗牙根和牛鞭草则在水淹后期(26~50 d)主茎长度和生物量才显著降低.

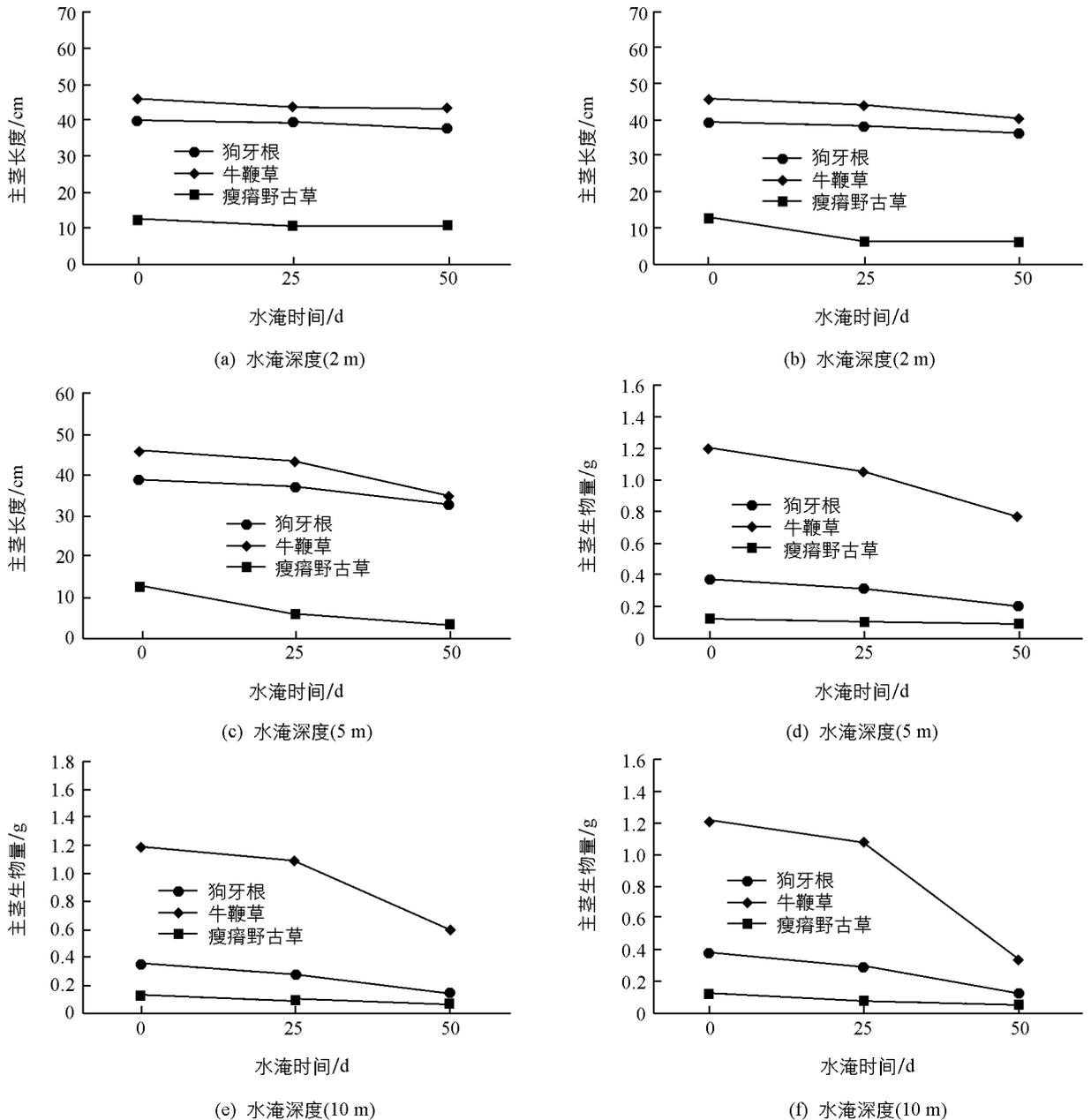


图 2 不同物种主茎长度对水压的响应差异

3 讨论

陆生植物遭受水淹胁迫,特别是如三峡水库等大型水库的修建导致的长时间、大深度的水淹胁迫时,不仅是光照、溶氧及 CO_2 浓度等环境因子会发生显著变化^[6-7],植物所承受的压力也会发生明显变化.长时间、大深度的水淹导致陆生植物 O_2 、光照及 CO_2 严重不足,植株无法进行光合作用而进行碳水化合物生产,因此植株便会遭受“饥饿”,故而此时植株体内碳水化合物储备量的多少及其消耗速率的快慢对植株抵御水淹胁迫有着至关重要的作用^[9-10]:植株体内储备的碳水化合物量越多,代谢需求越低,则植株可能死亡越慢,抵抗水淹胁迫的能力也越强.本研究结果表明,在其他环境条件一致下,水压对植株主茎的死亡过程表现为正效应,即水压增加会加速耐淹植物狗牙根、牛鞭草和瘦瘠野古草在遭受水淹胁迫时主茎的死亡速率.已有研究表明^[11-13],当 O_2 分压过低形成低氧胁迫时,压力增加可能会促进植物的无氧呼吸代谢强度,加速碳水化合物的消耗.因此,本文推测水压可能是通过影响植株体内储备碳水化合物的消耗速率进而影响了植株的死亡过程.但是,对于上述推测,后续研究还需要对植株体内碳水化合物的消耗情况

进行实验测定加以明确。

另外,本研究还发现,耐淹能力不同的植株在抵抗水压胁迫时,其主茎死亡过程表现出显著差异,耐淹能力最低的瘦瘠野古草在水淹早期时(0~25 d)主茎即快速死亡,耐淹能力次之的牛鞭草则在早期死亡较慢,而后期死亡较快,耐淹能力最高的狗牙根在整个水淹期间均死亡速率较慢。上述差异可能与不同植物本身通过改变激素、酶或基因的表达,进而调控体内碳水化合物的代谢能力差异有关。因为已有研究表明^[10, 14-19],植物细胞已经进化出一套基因表达和调控酶活化的机制来应对水淹胁迫。例如, Fuko 和 Bailey-Serrres 研究认为, ROPGTP 酶阻碍物的激活和抑制能分别促进和抑制植物体内碳水化合物的消耗^[20]。因此,对于耐淹能力最强的狗牙根,虽然其体内储备的碳水化合物较少,但其可能通过相关基因和酶的调控来降低水压对碳水化合物代谢增加的效应,进而提高自己的耐淹能力。当然,具体是调控了哪些酶或基因,也还需要后续研究进行探索和证明。

4 结 论

本文以长江三峡水库消落区典型陆生耐淹植物狗牙根、牛鞭草及瘦瘠野古草为研究对象,探究了水压对典型耐淹植物主茎死亡特征的影响。研究结果表明:1)水压对典型耐淹植株主茎的死亡过程有着显著的促进作用,即表现为正效应;2)不同耐淹能力的植株在抵抗水压胁迫时,其主茎死亡过程表现出显著差异,并且随着水淹深度的增加继而水压亦增加,这种差异表现得越来越明显。耐淹能力最低的瘦瘠野古草在水淹早期时(0~25 d)主茎即快速死亡;耐淹能力次之的牛鞭草则在早期死亡较慢,而后期死亡较快;耐淹能力最高的狗牙根在整个水淹期间死亡速率均较慢。

参考文献:

- [1] VOESENEK L A C J, RIJNDERS J H G M, PEETERS A J M, et al. Plant Hormones Regulate Fast Shoot Elongation Under Water: From Genes to Communities [J]. *Ecology*, 2004, 85(1): 16-27.
- [2] KUSANGAYA S, WARBURTON M L, GARDEREN E A V, et al. Impacts of Climate Change on Water Resources in Southern Africa: A Review [J]. *Physics & Chemistry of the Earth*, 2014, 67-69(2): 47-54.
- [3] SUDHANSHU S, DAVIDJ M, ABDELBAIGIM I. Responses of SUB1 Rice Introgression Lines to Submergence in the Field: Yield and Grain Quality [J]. *Field Crops Research*, 2009, 113(1): 12-23.
- [4] VOESENEK L A, COLMERT R, MILLENAAR F F, et al. How Plants Cope with Complete Submergence [J]. *New Phytologist*, 2006, 170(2): 213-226.
- [5] BAILEY-SERRES J, VOESENEK L A C J. Flooding Stress: Acclimations and Genetic Diversity [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59(59): 313.
- [6] 黄 祺, 何丙辉, 赵秀兰, 等. 三峡库区汉丰湖水质的时空变化特征分析 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2016, 38(3): 136-142.
- [7] SAND-JENSEN K, FROST-CHRISTENSEN H. Photosynthesis of Amphibious and Obligately Submerged Plants, in CO₂-Rich Lowland Streams [J]. *Oecologia*, 1998, 117(1/2): 31-39.
- [8] 张小萍, 曾 波, 陈 婷, 等. 三峡库区河岸植物野古草茎通气组织发生对水淹的响应 [J]. *生态学报*, 2008, 28(4): 1864-1871.
- [9] YE X Q, ZENG B. Survival and Carbohydrate Storage in Two Tolerant Plant Species Exposed to Prolonged Flooding in the Three Gorges Reservoir Region [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(3): 450-457.
- [10] 施美芬, 曾 波, 申建红, 等. 植物水淹适应与碳水化合物的相关性 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(7): 855-866.
- [11] RAJAPAKSE N C, HE C J, CISNEROSZEVALLOS L, et al. Hypobaric and Hypoxic Affects Growth and Phytochemical Contents of Lettuce [J]. *Scientia Horticulturae*, 2009, 122(2): 171-178.
- [12] 唐永康, 郭双生, 林 杉, 等. 低压环境中植物的生长特性及适应机理研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(8): 872-881.
- [13] 潘瑞炽. *植物生理学* [M]. 7 版. 北京: 高等教育出版社, 2012.
- [14] 李 凤, 魏 明, 吴照民, 等. 高压对蛋白质结构和酶解及功能性质的影响研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2015(10):

292–294.

- [15] 李桂双, 白成科, 段 俊, 等. 静水高压处理对水稻植株生理特性的影响 [J]. 高压物理学报, 2003, 17(2): 122–128.
- [16] 白成科, 李桂双, 段 俊, 等. 高压处理后水稻抗氧化酶活性及对逆境胁迫的响应 [J]. 高压物理学报, 2005, 19(3): 235–240.
- [17] ZHANG T, LV C, YUN S, et al. Effect of High Hydrostatic Pressure (HHP) on Structure and Activity of Phytoferritin [J]. Food Chemistry, 2012, 130(2): 273–278.
- [18] LIU P L, HU X S, SHEN Q. Effect of High Hydrostatic Pressure on Starches: A Review [J]. Starch-Strärke, 2010, 62(12): 615–628.
- [19] KATSAROS G I, KATAPODIS P, TAOUKIS P S. High Hydrostatic Pressure Inactivation Kinetics of the Plant Proteases Ficin and Papain [J]. Journal of Food Engineering, 2009, 91(1): 42–48.
- [20] FUKAO T, BAILEY-SERRES J. Plant Responses to Hypoxia-is Survival a Balancing Act [J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(9): 449–56.

Effect of High Hydrostatic Pressure on Main Stem Death of Three Typical Flooding-Tolerant Species

YANG Xi, ZENG Bo, YANG Kang, YU Xing-chi

Key Laboratory of Eco-Environments of Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education)/
School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: The construction of large reservoirs often results in long-time and deep flooding of terrestrial plants in the riparian zones, and illumination, dissolved oxygen (DO) and CO₂ concentration undergo great changes. But the effects of such environmental stress on terrestrial plants are now poorly documented. In order to have a better understanding of the response and adaptation mechanism of flooding-tolerant terrestrial plants to flooding stress, a variable-controlling experiment was made with three typical riparian plant species (*Cynodon dactylon*, *Hemarthria altissima* and *Arundinella anomala* Steud.) to study the effects of flooding on the death of their main stem. Three submergence level treatments (2m, 5m and 10m water depth), and three flooding duration treatments (0, 25 and 50 days) were set. We measured total stem length and total stem biomass of the three plants before and after they were submerged. It was found in the experiment that high hydrostatic pressure significantly accelerated the death rate of the main stem of the three plant species, and that different plant species performed differently in main stem death process under submergence. At the early stage of submergence (0–25 d), main stem death rate of *A. anomala* was higher than that of *C. dactylon* and *H. altissima* and the reverse was true at the late stage of submergence (26–50 d).

Key words: *Cynodon dactylon*; *Hemarthria altissima*; *Arundinella anomala* Steud.; main stem death; hydrostatic pressure; response