

文章编号:1001-7380(2020)03-0042-04

涝渍胁迫对林木生长及生理生化等影响的研究概述

唐凌凌^{1,2}, 姜开朋^{1,3}, 王明利⁴, 陈栓成⁴, 教忠意^{1,2*}

(1. 江苏省林业科学研究院, 江苏 南京 211153; 2. 江苏绿宝林业发展有限公司, 江苏 南京 211153;
3. 江苏省农业种质资源保护与利用平台, 江苏 南京 210014; 4. 徐州市铜山区沙塘果园, 江苏 徐州 210014)

摘要:土壤涝渍危害是威胁生态安全和人类生存的重要环境问题之一。林木作为自然生态系统的重要组成部分, 其在涝渍胁迫下的响应、耐涝机理研究, 以及林木耐涝性评价等日渐成为各国学者研究的热点。该文就近年来国内外学者对林木抗涝渍胁迫的相关研究进行了概述。

关键词:林木; 涝渍; 胁迫; 生长; 生理机理; 展望

中图分类号: Q945.78; S718.43

文献标志码: A

doi: 10.3969/j.issn.1001-7380.2020.03.009

近年来, 持续性暴雨等一些极端天气时有发生, 因排水不畅或地下水位过高而引起的涝渍灾害给人们的生产生活造成较大影响。同时, 涝渍土是一种广泛分布的土壤类型, 世界涝渍土总面积为 $7 \times 10^8 - 1 \times 10^9 \text{ hm}^2$, 约占地球陆地总面积的 5%—7%^[1]。我国涝渍土有 $6.3 \times 10^7 \text{ hm}^2$, 约占全国陆地总面积的 6.6%^[2]。在生态建设过程中, 了解涝渍胁迫对林木生长发育的影响, 探索林木在涝渍胁迫下相关指标的动态变化, 优化耐涝育种技术, 对加快耐涝林木良种选育, 发挥林木在涝渍土生态建设中的重要作用, 降低涝渍胁迫生态风险, 保证国土生态安全等均具有一定的现实意义。

1 涝渍胁迫对林木生长的影响

涝渍胁迫下过多的水分阻碍了林木与大气环境间的气体交换, 使得林木机体组织缺氧, 进而影响正常的生理代谢, 阻滞生长发育进程。即使是水翁这样的耐水湿树种, 其成熟种子也会在持续淹水环境下降低发芽率, 甚至腐烂失活^[3]。一些林木的根系在涝渍胁迫早期易产生不定根, 以增加吸收和运输氧气、水分、矿质元素的能力, 缓解植株缺氧等状况, 这是林木适应涝渍胁迫的反应之一。但随着胁迫时间的延长, 林木不定根数量呈减少趋势, 根系长度、根尖数、表面积、体积和干质量等下降^[4-7]。作为林木吸收各类物质的重要器官, 根系受到涝渍

胁迫后, 必然引起地上部分的协同反应。随胁迫时间的延长, 林木株高和地径净生长量, 以及地上各部分生物量显著降低, 并伴有叶片失绿和落叶等现象发生^[8-11]。一些具有一定耐水湿能力的树种, 在涝渍胁迫下有茎干基部显著增粗, 茎基部皮孔增大等现象^[12-13]。有研究显示, 库区消落带内高水位区域存活下来的成年落羽杉因光照充分, 单株径生长会明显增大^[14]。

2 涝渍胁迫对林木生理生化特性的影响

2.1 涝渍胁迫对细胞膜透性的影响

林木细胞膜结构和功能的完整性对离子在其植株内运转和分配具有重要意义, 膜系统是林木涝渍胁迫过程中的重要受害部位。细胞膜遭受伤害后, 膜透性增大, 电解质外渗, 外液电导率增大。因此, 用电导率法测定林木细胞中电解质的相对外渗率是衡量涝渍胁迫下林木细胞膜伤害程度的重要手段之一。涝渍胁迫能破坏众多林木的膜系统, 随胁迫时间延长, 叶片相对电导率总体呈上升趋势^[15]。但一些树种或者其不同种源、家系、无性系间在涝渍胁迫初期叶片相对电导率变化趋势有差异。胁迫初期某一时段内电导率的降低说明其对胁迫产生了一定的应激适应, 这为耐短期涝渍胁迫优良种质的筛选提供了条件。

收稿日期: 2020-01-28; 修回日期: 2020-02-18

基金项目: 江苏省林业科技创新与推广项目“抗逆速生灌木柳新品种区域性试验与示范”(LYKJ[2019]43); 江苏省林业科技创新与推广项目“乌桕新品种的引种繁育与推广利用”(LYKJ[2019]35)

作者简介: 唐凌凌(1982-), 女, 上海嘉定人, 工程师, 硕士。主要从事园林植物栽培利用和景观生态学研究。

* 通信作者: 教忠意(1978-), 男, 辽宁凤城人, 高级工程师, 硕士。主要从事林木遗传育种和景观生态学研究。

2.2 涝渍胁迫对细胞渗透调节物质的影响

林木常通过对糖类和氨基酸等物质进行积累的办法来提高细胞液浓度,调节渗透势,维持细胞膨压,从而减轻涝渍胁迫对其机体的伤害。短期淹水能促使林木积累可溶性糖和氨基酸等物质来适应淹水环境,但长时间淹水会导致林木代谢紊乱。随淹水胁迫时间的延长,乐昌含笑和樟树实生幼苗叶片可溶性糖含量显著增加;白桦叶片和茎内可溶性糖含量均呈先升后降趋势;黄山栎树、银杏叶片可溶性糖含量和游离脯氨酸含量总体呈上升趋势^[16-19]。此外,淹水深度也会显著影响林木细胞渗透调节物质的积累。池杉叶片中可溶性糖含量随淹水深度的增加呈先降后升趋势,淹水过饱和状态能促进叶片可溶性糖的积累,虽为耐水湿树种,其应用时仍需注意淹水深度的影响^[20]。

2.3 涝渍胁迫对活性氧代谢的影响

林木在长期的进化过程中为抵御涝渍胁迫下活性氧自由基对机体的伤害,形成了复杂的抗氧化防御系统,而酶保护系统是其中的重要组成部分。作为活性氧清除酶,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)等能调节林木细胞内活性氧产生和清除的动态平衡,抵御机体伤害。北美鹅掌楸敏感型和耐淹型无性系在淹水胁迫下SOD、POD酶活性变化趋势不同,敏感型总体呈先升后降趋势,耐淹型则持续上升^[21]。作为较耐水淹树种的夹竹桃,其在淹水胁迫下SOD、POD、CAT酶活性整体呈上升趋势,能有效清除积累的活性氧自由基,胁迫解除后酶活性逐渐恢复正常^[22]。牡丹对水淹胁迫较为敏感,在水淹胁迫下其APX酶活性总体为先升后降趋势,但施加适量的外源钙能有效提高APX酶等酶活性,进而提升其抗涝能力^[23]。

2.4 涝渍胁迫对光合作用的影响

林木通过光合作用制造有机物为其生长发育提供必需的物质和能量。涝渍胁迫能抑制林木叶绿素的合成,降低林木光合能力,限制其光能吸收利用,影响光合产物的输送,进而影响其生长发育。任贵军^[24]研究发现,淹水会导致3年生银杏幼苗叶绿素含量降低,光化学活性显著降低。许容榕等^[25]发现持续性淹水会导致海南蒲桃、山杜英、荷木幼苗净光合速率、气孔导度和蒸腾速率的持续下降,并对3者光合速率下降原因进行了分析,得出耐水

淹能力海南蒲桃>荷木>山杜英的结论。而涝渍胁迫下的同一树种不同品种之间,其光能吸收调节机制也可能不同。章毅等^[26]认为绣球品种‘无尽夏新娘’为防止过剩光能积累,在涝渍胁迫下建立了通过热耗散调节吸收光能的光保护机制,但“银边”对涝渍胁迫的适应性机制与‘无尽夏新娘’不同。

3 涝渍胁迫对林木材性的影响

涝渍胁迫下,土壤缺氧等因素带来的连锁反应会直接影响该立地条件下林木木材的理化性质,进而影响其加工和利用。陶仁中等^[27-29]对间歇性淹水条件下的池杉木材特性进行了一系列研究,认为间歇性淹水对池杉木材管胞长度、直径、胞壁厚度径向变异没有影响,但会使木材纤维长度、长宽比、壁腔比下降,还能显著降低晚材率、气干缩率、基本密度,以及顺纹抗压强度、抗弯强度、抗弯弹性模量和冲击韧性等木材主要力学指标,以及多缩戊糖和木质素含量。同时,间歇性淹水还会引起池杉木材纤维素含量增加。汪佑宏等^[30-32]研究发现,淹水能导致枫杨木材木纤维比量下降,木射线比量、半纤维素含量和木质素含量上升,但淹水时长对枫杨木材纤维角无显著影响。汤玉喜等^[33]等认为淹水胁迫能显著抑制杨树当年形成层的细胞分裂,影响木材径向生长量,降低木材密度。

4 林木耐涝性评价研究

林木在涝渍胁迫下,其表观形态特征的变化是最易被发现的胁迫响应特征。林木存活率、净生长量、生物量、叶片受害指数,以及茎和根系的胁迫响应情况常被用于耐涝性的评价^[34-36]。在生理生化指标方面,罗祺等^[37]采用叶片相对电导率、丙二醛和游离脯氨酸含量等作为评价指标来评价黄连木等10个树种的耐水淹能力。张晓燕^[38]以白蜡、枫杨和黄连木3个树种在涝渍胁迫下还原性谷胱甘肽、超氧化物歧化酶、抗坏血酸和抗坏血酸过氧化物酶活性的变化情况为依据,对其耐涝能力进行了排序。由于林木在涝渍胁迫下的反应包含生长、生理、生化等众多指标的变化,单一或少量指标难以准确评判其耐涝性,因此,很多学者在研究林木耐涝能力时将多个指标加以综合分析。齐琳等^[39]将12个无花果品种叶片涝害指数与叶绿素、类胡萝卜素、丙二醛、脯氨酸、可溶性蛋白含量,过氧化物酶和过氧化氢酶活性等指标进行相关分析,并通过聚

类分析区分出耐涝性强弱不同的品种。黄利斌等^[40]将耐涝指数分成生长和生理 2 个指数组,对纳塔栎、南方红栎和落羽杉涝渍胁迫下的存活率、苗高生长、生物量、净光合速率、气孔导度、根系活力和乙醇脱氢酶活性等指标进行综合评定,得出纳塔栎耐水能力较强的结论。白丹凤等^[41]通过隶属函数法将叶片涝害指数、根系活力、净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、超氧阴离子值、过氧化氢和丙二醛含量等指标进行综合分析,对 4 种基因型猕猴桃品种进行了耐涝性排序。评价林木的耐涝性需要综合考虑多个适宜指标,同时,又需考虑这些指标的增减幅度和变化趋势,这样才能增加结果的准确性。

5 展 望

涝渍胁迫对林木的影响涉及形态、生理、生化等多个方面,是一个极其复杂的过程。不同林木及其品种之间的耐涝机制也存在一定差异。近年来,国内外学者对林木在涝渍胁迫下的形态结构、能量代谢以及酶系统的适应等诸多方面均开展了大量研究,但由于林木生长周期长,较之草本植物研究难度大,大多数研究仍停留于林木幼苗期,其全生长期的耐涝性研究仍需进一步探索。同时,随着现代生物技术的快速发展,国内一些学者已开展杨树、中山杉等一些树种耐涝功能基因的克隆和亚细胞定位,以及表达分析等相关研究工作,但此类研究仍局限于少量树种或品种,大量具有优异耐涝性且适宜用于生态建设的林木仍需深入开展相关研究^[42-43]。林木是自然生态系统的重要组成部分,随着我国生态文明建设的持续推进,以及海绵城市、湿地生态修复等工作的深入开展,越来越多的耐水湿树种或品种将应用于生态建设,其在涝渍胁迫下的响应以及耐涝新品种选育等相关工作也将进一步深入。

参考文献:

- [1] SARKAR A, SAHA M, SAHA J K. Management strategies for waterlogged soils in agriculture[J]. Harit Dhara, 2019, 2(1): 23-25.
- [2] 雷加富. 中国林业资源报告[M]. 北京: 中国林业出版社, 1996.
- [3] 董 森, 罗 倩, 翁殊斐. 自然贮藏与淹水胁迫对水翁种子萌发的影响[J]. 种子, 2016, 35(9): 88-90.
- [4] 朱玉菲, 孟 昱, 马璐萍, 等. 涝渍胁迫对白桦根系生长和生理的影响[J]. 河北农业大学学报, 2016, 39(1): 75-79.
- [5] 聂玉霞, 董亚茹, 孙景诗, 等. 渍水胁迫对桑树幼苗根系生长的影响[J]. 山西农业科学, 2019, 47(3): 348-350, 356.
- [6] WANG A F, ROITTO M, SUTINEN S, et al. Waterlogging in late dormancy and the early growth phase affected root and leaf morphology in *Betula pendula* and *Betula pubescens* seedlings[J]. Tree Physiology, 2016, 36(1): 86-98.
- [7] REPO T, HEISKANEN J, SUTINEN M L, et al. The responses of Scots pine seedlings to waterlogging in a fine-textured till soil [J]. New Forests, 2017, 48(1): 51-65.
- [8] 赵东晓, 董亚茹, 孙景诗, 等. 淹水胁迫对桑树幼苗生长和生理特性的影响[J]. 山东农业科学, 2018, 50(11): 55-57, 65.
- [9] 樊菲菲, 袁位高, 李婷婷, 等. 水淹胁迫及排涝对榉树幼苗生长和生理特性的影响[J]. 浙江林业科技, 2018, 38(1): 62-68.
- [10] 童丽丽, 陈志骏, 王哲宇. 淹水胁迫对枇杷、木瓜幼苗的生长及光合作用的影响[J]. 金陵科技学院学报, 2015, 31(4): 57-60.
- [11] 周 鑫, 胡红玲, 胡庭兴, 等. 涝渍胁迫对桢楠幼树生长及光合生理的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2018, 46(9): 67-74, 80.
- [12] 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.
- [13] PROVOST G L, LESUR I, LALANNE C, et al. Implication of the suberin pathway in adaptation to waterlogging and hypertrophied lenticels formation in pedunculate oak (*Quercus robur* L) [J]. Tree Physiology, 2016, 36(11): 1330-1342.
- [14] 丁昌地, 周书永, 徐新快, 等. 淹水胁迫对库区落羽杉生长的影响[J]. 绿色科技, 2019, (11): 152-153, 166.
- [15] 吴 江, 吴家胜. 淹水胁迫对杨桐幼苗生理生化性质的影响[J]. 东北林业大学学报, 2015, 43(4): 34-36.
- [16] 许容榕, 王卓敏, 薛 立. 水淹胁迫对乐昌含笑和樟树苗木生理特征的影响[J]. 热带林业, 2017, 45(2): 14-18.
- [17] 孟 昱, 路 斌, 张 钢. 涝渍胁迫下白桦叶和茎中可溶性糖和淀粉含量相关性研究[J]. 林业与生态科学, 2018, 33(1): 50-55.
- [18] 楼侃洋, 王小德, 李清泉, 等. 淹水胁迫对黄山栎树幼苗渗透物质与荧光特性的影响[J]. 中国园艺文摘, 2015, 30(7): 16-19.
- [19] 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): 78-80, 85.
- [20] 方惠芸, 于一苏, 吴中能, 等. 不同淹水程度对淮南煤矿塌陷区池杉生理生化特性的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2014, 41(1): 122-125.
- [21] 孙小艳, 陈 铭, 李彦强, 等. 淹水胁迫下北美鹅掌楸无性系生理生化响应差异[J]. 植物生理学报, 2018, 54(3): 473-482.
- [22] 庞宏东, 付达夫, 胡兴宜, 等. 淹水胁迫对夹竹桃主要生理生化特性的影响[J]. 湖北林业科技, 2015, 44(4): 1-4, 8.
- [23] 潘兵青, 朱向涛, 潘星桦, 等. 外源钙对淹水胁迫下牡丹生理生化特性的影响[J]. 西北林学院学报, 2018, 33(1): 84-89.
- [24] 任贵军. 淹水胁迫对银杏叶绿素含量及荧光特性的影响[J]. 辽宁林业科技, 2018(4): 38-40.
- [25] 许容榕, 王卓敏, 薛 立. 淹水胁迫对 3 种园林植物幼苗光合特性的影响[J]. 亚热带植物科学, 2017, 46(1): 15-19.
- [26] 章 毅, 蔡建国, 孙欧文, 等. 水淹胁迫下绣球光合响应机制的研究[J]. 核农学报, 2019, 33(4): 808-815.

- [27] 陶仁中,张杰.间歇性淹水对池杉木材管胞形态径向变异影响的研究[J].安徽农业大学学报,1998,25(3):300-303.
- [28] 陶仁中,江泽慧,费本华,等.间歇性淹水对池杉木材物理力学性质影响的研究[J].林业科学,1998,34(3):110-114.
- [29] 陶仁中,费本华,廖应福,等.间歇性淹水对池杉木材制浆造纸性能影响的研究[J].安徽农业大学学报,1998,25(2):109-111.
- [30] 汪佑宏,洪安东,徐斌,等.不同淹水程度对长江滩地枫杨组织比量的影响及变异[J].安徽农业大学学报,2000,27(4):380-383.
- [31] 汪佑宏,徐斌,刘杏娥.淹水程度对滩地枫杨木材化学性质的影响[J].中南林学院学报,2003,23(1):37-39,99.
- [32] 汪佑宏,李杰,刘杏娥,等.淹水程度对长江滩地枫杨导管及微纤丝角的影响[J].安徽农业大学学报,2004,31(2):164-168.
- [33] 汤玉喜,刘友全,吴立勋,等.滩地淹水胁迫对杨树生长与木材显微结构的影响[J].中南林学院学报,2005,25(6):29-33.
- [34] 教忠意,罗祺,张纪林,等.10个树种耐水淹能力的比较[J].江苏林业科技,2007,34(1):15-18.
- [35] 王晶,严丹峰,王亚玲.5种木兰科 Magnoliaceae 植物的耐涝性研究[J].广东园林,2019,41(1):19-22.
- [36] 张学星,周筑,陈强,等.17种云南乡土树种对不同程度水涝胁迫的忍耐性调查[J].西北林学院学报,2012,27(1):15-21.
- [37] 罗祺,张纪林,郝日明,等.水淹胁迫下10个树种某些生理指标的变化及其耐水淹能力的比较[J].植物资源与环境学报,2007,16(1):69-73.
- [38] 张晓燕.涝渍胁迫对白蜡、枫杨和黄连木生长与生理的影响[J].西北林学院学报,2017,32(6):96-100.
- [39] 齐琳,马娜,吴雯雯,等.无花果品种幼苗淹水胁迫的生理响应与耐涝性评估[J].园艺学报,2015,42(7):1273-1284.
- [40] 黄利斌,杨静,何开跃,等.纳塔栎和南方红栎2年生苗耐水湿性试验[J].东北林业大学学报,2009,37(5):7-9,35.
- [41] 白丹凤,李志,齐秀娟,等.4种基因型猕猴桃对淹水胁迫的生理响应及耐涝性评价[J].果树学报,2019,36(2):163-173.
- [42] 李义良,苏晓华,张冰玉,等.转 vgb 基因银腺杂种杨的耐涝性[J].林业科学,2009,45(7):26-31.
- [43] 范文才,宣磊,王芝权,等.淹水胁迫下‘中山杉406’*ThRAP2.1*基因的克隆、亚细胞定位与表达分析[J].分子植物育种,2018,16(9):2818-2826.

(上接第21页)

- [23] 张立华,林益明,叶功富,等.不同林分类型叶片氮磷含量、氮磷比及其内吸收率[J].北京林业大学学报,2009,31(5):67-72.
- [24] 郑绍伟,李隽,黎燕琼,等.利用形态因子建立城市森林主要乔木树种三维绿量预测模型[J].四川林业科技,2017,38(1):6-10.
- [25] 郑泽烂,张灵,千怀遂.海拔梯度上森林植物群落自然稀疏规律[J].热带地理,2017,37(3):392-399.
- [26] 刘斌.江苏省2003—2012年植树造林结构与成效浅析[J].江苏林业科技,2013,40(1):10-12.
- [27] 范云.马鞍山市森林生态系统服务功能价值评估与分析[J].江苏林业科技,2019,46(6):1-6.
- [28] 李思刚,蒋婷婷,曹国华,等.基于江苏省森林资源普查成果的生态效益评价与分析[J].江苏林业科技,2019,46(1):29-33.
- [29] 沈沉沉.上海市环城绿带生态系统服务功能评价及其价值评估[D].上海:华东师范大学,2011.
- [30] 薛冰,肖晓,李春花,等.基于空间分析的贵州省森林生态系统服务功能的价值评估[J].贵州师范大学学报(自然科学版),2019,37(5):37-44.
- [31] 张谷,岳金平,王奕,等.江苏省重点公益林生态服务功能及价值评估[J].南京林业大学学报(自然科学版),2017,41(6):205-210.
- [32] 黄龙生,王兵,牛香,等.济南市森林生态系统服务功能的维持机制[J].生态学报,2018,38(23):8544-8554.
- [33] 关蓓蓓,郑思俊,崔心红,等.崇明岛不同生态用地空气负离子分布规律研究[J].西北林学院学报,2016,31(1):280-285.
- [34] 郭益力,张静,鲁小珍,等.南京不同绿地类型空气负离子浓度[J].安徽农业科学,2013,41(7):3077-3078,3083.
- [35] 文璐.绿化植物对二氧化硫吸收能力及其生理特性分析[J].江苏农业科学,2018,46(18):141-146,152.
- [36] 魏爱丽,郝爱娟,张珊珊,等.不同园林地被植物对SO₂的反应和抗性研究[J].太原师范学院学报(自然科学版),2016,15(1):93-96.