

苗婷婷,曹志华,刘俊龙,等.淹水胁迫对2个薄壳山核桃品种苗期生长及叶绿素荧光特性的影响[J].江苏农业科学,2022,50(16):138-146.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.16.021

淹水胁迫对2个薄壳山核桃品种苗期生长及叶绿素荧光特性的影响

苗婷婷,曹志华,刘俊龙,孙 慧,吴中能

(安徽省林业科学研究院,安徽合肥 230088)

摘要:以二年生薄壳山核桃品种黄薄1号、黄薄2号的实生苗为研究对象,通过盆栽试验模拟研究淹水胁迫对其形态指标、生理指标及叶片叶绿素荧光特性指标的影响,结果表明:随着淹水胁迫时间的增加,不同处理下各薄壳山核桃品种的地径、苗高增长率均受到了不同程度的延缓;叶片叶绿素含量降低,且低于对照;MDA含量整体呈上升趋势,均整体高于对照;可溶性糖含量呈先下降后上升趋势,品种间各指标变化幅度有差异。叶绿素荧光参数中, F_v 与NPQ均整体高于对照, F_v/F_m 、ETR则低于对照,各叶绿素荧光参数差异程度因品种及淹水程度不同而有所区别。采用相关性分析及隶属函数法对2个薄壳山核桃品种不同淹水处理下的耐淹水性进行综合评价,发现黄薄2号耐淹水性高于黄薄1号。

关键词:薄壳山核桃;淹水胁迫;叶绿素荧光;综合评价;形态指标;生理指标

中图分类号:S664.101 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)16-0138-09

薄壳山核桃(*Carya illinoensis*)又称长山核桃,是胡桃科山核桃属植物,原产自美国和墨西哥北部,是优良的干果、用材、绿化兼用树种,具有广泛的用途和很高的经济、社会和生态效益。近年来,薄壳山核桃作为重要的经济林木,发展迅猛。安徽省是国内最早引种薄壳山核桃的省份之一,自2013年起开始规模化发展,截至目前全省薄壳山核桃种植总面积约4万 hm^2 。安徽省江淮地区湖泊滩地、湿地资源丰富,绿化潜力巨大,若筛选出耐淹水性

强的薄壳山核桃品种并推广应用,不仅能扩大其适种范围还能丰富滩地生物与景观多样性。

国内外学者对薄壳山核桃开展了引种繁殖、栽培管理、光合特性^[1-10]等基础研究,目前在薄壳山核桃抗旱性研究上已取得了一些进展,而关于耐淹水方面的研究报道不多。孙凡等通过人工模拟干旱、水淹、盐胁迫条件,分析了薄壳山核桃抗性生理和光合作用特征适应机制,结果显示间接性淹水处理下的薄壳山核桃生长良好,表明薄壳山核桃具有耐淹水的特性^[11-12]。范龙惠通过对美国东部黑核桃、四川乡土核桃、泡核桃、美国(薄壳)山核桃不同淹水处理下形态特性、光合作用等指标的测定,对其耐涝性进行综合评价,认为薄壳山核桃的耐涝性

收稿日期:2021-08-31

作者简介:苗婷婷(1983—),女,安徽六安人,硕士,副研究员,主要从事森林培育等研究。E-mail:cjsmtt@163.com。

(*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) plants[J]. Photosynthetica,2006,44(1):151-154.

[21]陈绍莉,郭修武.葡萄砧木的抗旱性鉴定与研究[J].中国果树,2009(1):38-42.

[22]叶子飘,于 强.光合作用光响应模型的比较[J].植物生态学报,2008,32(6):1356-1361.

[23]Awada T,Radoglou K,Fotelli M N,et al. Ecophysiology of seedlings of three Mediterranean pine species in contrasting light regimes[J]. Tree Physiology,2003,23(1):33-41.

[24]Cornic G, Massacci A. Leaf Photosynthesis Under Drought StressPhotosynthesis and the Environment,1996:347-366.

[25]陈祖民,校诺娅,张艳霞,等.水分胁迫对“玫瑰香”葡萄果实挥

发性化合物及相关基因表达的影响[J].园艺学报,2021,48(5):883-896.

[26]席 奔,柳巧祺,吕丹桂,等.水分胁迫对葡萄果实白藜芦醇合成相关基因表达的影响[J].核农学报,2019,33(8):1490-1500.

[27]严巧娣,苏培玺.不同土壤水分条件下葡萄叶片光合特性的比较[J].西北植物学报,2005,25(8):1601-1606.

[28]白云岗,刘洪波,张江辉,等.葡萄光合作用光响应曲线拟合模型比较研究[J].节水灌溉,2016(9):8-11.

[29]王生海,杨伟伟,容新民,等.整形和水分胁迫对紫香无核葡萄叶片光合特性的影响[J].石河子大学学报(自然科学版),2019,37(4):452-459.

最强^[13]。已有报道大多关注淹水胁迫对薄壳山核桃光合特性的影响,而对叶绿素荧光特性变化的研究较少。本研究根据长江中下游季节性淹水的特点,在夏季高温期(7—9月)人工模拟淹水胁迫环境,研究薄壳山核桃在水胁迫逆境下的生理响应机制,并综合评价其耐淹水能力,以期为长江中下游季节性淹水地区薄壳山核桃耐淹水品种的筛选和推广提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在安徽省林业科学研究院合肥园林花卉繁育中心苗圃(117°18'33"E,31°52'45"N)内,属于亚热带湿润性季风气候,年均气温为 15.5℃,年均降水量近 1 000 mm,无霜期达 227 d。

1.2 研究材料及试验设计

本试验选取的黄薄 1 号(皖 S-SC-CI-004-2013)、黄薄 2 号(皖 R-SF-CI-005-2013)是由黄山市林业科学研究所于 2013 年审(认)定的薄壳山核桃良种。选取生长健壮一致的二年生黄薄 1 号、黄薄 2 号实生苗,于 2018 年春天移栽至塑料盆中,正常水肥管理。试验开始后,将植株带盆一起放入长 10 m、宽 0.6 m、高 1 m 的人工水池中进行淹水处理。处理设 3 个水平:(1)对照(CK),保持正常水分管理;(2)低水淹(T_d),浅度积水,水面高于土面 5 cm 左右;(3)高水淹(T_g),深度积水,水面高于土面 20 cm 左右。试验苗木按不同处理水平随机分成 3 组,每个品种每组各 3 株。2018 年 7 月中旬开始将盆放入人工水池进行淹水试验,时间持续 60 d 左右,期间定时观察水位变化,及时补换水保持淹水深度,直至当年 9 月试验结束。

1.3 测定内容及方法

在淹水胁迫试验开始前,用卷尺与游标卡尺测量各植株的地径与苗高,每个处理重复 3 次。定期观察、记录植株的外部形态特征,包括叶色、叶形、茎基部是否有皮孔及不定根出现等方面的变化。生理生化指标在试验初期间隔 5 d 采样 1 次,试验中期间隔 10 d 采样 1 次,共 4 次,试验后期间隔 15 d 采样 1 次,选取每株苗木中上部生长良好的 3 张成熟叶片混合后进行指标测定,重复 3 次。其中,丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法^[14]测定;可溶性糖含量采用蒽酮比色法^[15]测定;叶绿素含量采用丙酮浸提法^[14]测定。叶绿素荧光参数采用德

国 WALZ 超便携式调制叶绿素荧光仪 MINI-PAM-II 测定,测定前先进行 30 min 暗适应。主要参数包括:暗适应初始荧光(F_0)、光系统 II(PS II)最大光化学效率(F_v/F_m)、光合电子传递速率(ETR)、非光化学猝灭系数(NPQ)和光化学淬灭系数(q_p)等。

1.4 数据处理及分析

参考孙慧等的方法^[16-18],按照公式将测量数据转换得出各指标的耐淹水系数(耐淹水系数=处理测定值/对照测定值×100%)。采用隶属函数值法对 2 个薄壳山核桃品种的耐淹水性进行评价。分别计算每个薄壳山核桃品种在 2 种水胁迫处理下各指标耐淹水系数的隶属函数平均值。如测试指标与耐淹水性呈正相关,则其计算公式为:

$$U(X_i) = \frac{X_i - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \quad (1)$$

如测试指标与耐淹水性呈负相关,则计算公式为:

$$U(X_i) = 1 - \frac{X_i - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \quad (2)$$

式中: $U(X_i)$ 是*i*品种某个指标的隶属函数值; X_i 代表*i*品种某个指标测定的均值; X_{\max} 是试验材料中某个指标的最大值; X_{\min} 是试验材料中某个指标的最小值。将每个品种各指标的隶属函数值累加起来,求其平均值,均值越大则表明其耐淹水性越强^[19]。

运用 Excel 对试验数据进行处理,运用 DPS 软件对试验数据进行相关性分析及差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 淹水胁迫对薄壳山核桃形态的影响

试验期间,2 个薄壳山核桃品种的所有植株均未出现死亡现象,至试验结束(60 d)存活率均为 100%。外部形态特征观察发现,在淹水 25 d 左右薄壳山核桃叶片出现变色渍斑,到淹水 60 d 时个别叶片渍斑扩大形成小孔;茎基部在淹水 15 d 左右出现皮孔膨大现象,直到淹水结束也没有产生不定根,这与刘春风等观测的情况^[20]一致。皮孔增生是植物适应淹水的一种生理表现,比较大的表面积和疏松结构有利于溶于水中的氧分子及其他物质分子的交换^[11,20-21]。薄壳山核桃苗木在 60 d 淹水试验结束后依然存活,说明其有一定的耐淹水能力。

2.2 淹水胁迫对薄壳山核桃苗高及地径的影响

分别在淹水试验开始前后对地径、苗高进行测量,结果见表 1。各品种薄壳山核桃地径、苗高的生

长都随淹水胁迫程度的增加而减缓,特别是地径,在高水淹处理 60 d 后,地径均出现了不同程度的负增长。低水淹和高水淹处理下地径、苗高的增长率

均低于对照,同处理条件下黄薄 2 号地径、苗高的增长率均高于黄薄 1 号。

表 1 不同淹水处理对薄壳山核桃地径、苗高的影响

品种	胁迫处理	初始地径 (cm)	初始苗高 (cm)	地径增长率 (%)	苗高增长率 (%)
黄薄 1 号	CK	27.51 ± 6.96	128.33 ± 13.32	5.85	6.81
	T _d	25.48 ± 5.28	137.00 ± 23.07	1.88	5.71
	T _g	26.62 ± 2.05	135.00 ± 21.52	-0.43	2.47
黄薄 2 号	CK	25.54 ± 2.14	126.50 ± 7.21	7.18	8.30
	T _d	24.09 ± 1.59	141.00 ± 16.52	3.24	6.15
	T _g	23.28 ± 1.68	126.00 ± 15.62	-1.30	2.91

2.3 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片叶绿素含量的影响

由图 1 可知,随着淹水时间的延长,黄薄 1 号 2 种淹水处理叶绿素含量整体呈下降趋势:低水淹处理 25 d 达到最低水平,高水淹处理 45 d 达到最低水平。黄薄 2 号 2 种淹水处理下叶绿素含量整体呈下

降趋势:低水淹处理 15 d 达到最低水平,高水淹处理 45 d 达到最低水平。黄薄 1 号、黄薄 2 号 2 种淹水处理叶绿素含量都低于对照。经方差分析,黄薄 1 号高水淹处理叶绿素含量与对照有极显著差异,而黄薄 2 号 2 种淹水处理叶绿素含量与对照无显著差异。

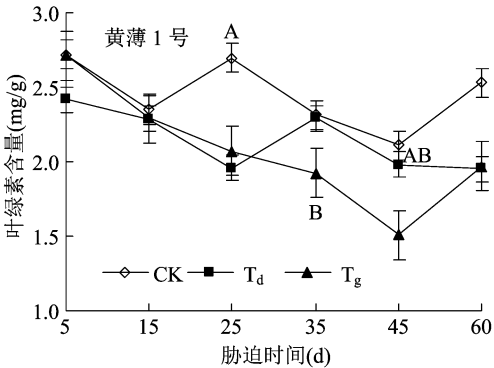
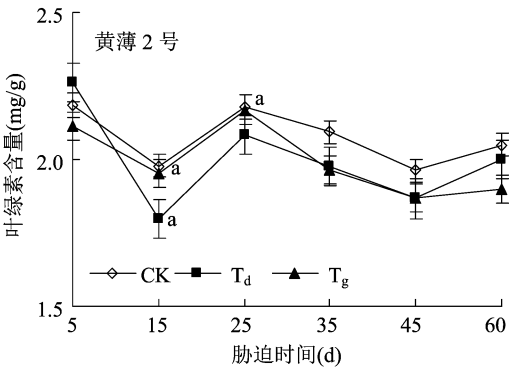


图 1 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片叶绿素含量的影响



2.4 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片丙二醛 (MDA) 含量的影响

由图 2 可知,随着淹水时间的延长,黄薄 1 号在对照和高水淹处理下的 MDA 含量均呈先上升后下降的趋势,在 35 d 时达到最高水平;在低水淹处理下,黄薄 1 号的 MDA 含量整体呈上升趋势。黄薄 2 号在对照和高水淹处理下的 MDA 含量整体均呈上升趋势;低水淹处理下,黄薄 2 号的 MDA 含量呈波动上升趋势,25 d 时急剧上升,35 d 时小幅回落后又继续上升,在 60 d 时达到最高水平。黄薄 1 号、黄薄 2 号在 2 种胁迫处理下的 MDA 含量整体都高于对照。经方差分析,2 个品种各处理间均无显著差异。

2.5 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片可溶性糖含量的影响

由图 3 可知,随着淹水时间的延长,黄薄 1 号各

处理下可溶性糖含量均在 15 d 下降到最低水平,低水淹处理在 15 d 后整体呈上升趋势;高水淹处理在 15 d 后呈先上升后下降趋势,在 35 d 达到最高水平。黄薄 2 号各处理的可溶性糖含量也在 15 d 略有下降,然后整体呈上升趋势。黄薄 1 号、黄薄 2 号在 2 种胁迫处理下的可溶性糖含量都整体高于对照。经方差分析,2 个品种高水淹处理下的可溶性糖含量与对照有显著差异。

2.6 淹水胁迫对薄壳山核桃叶绿素荧光参数的影响

植物的光合作用是所有物质代谢的基础。叶绿素荧光特性在叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有反映“内在性”的特点。对叶绿素荧光特性进行研究可以更好地了解植物生长状况和受胁迫时生理生态的变化^[22-23]。

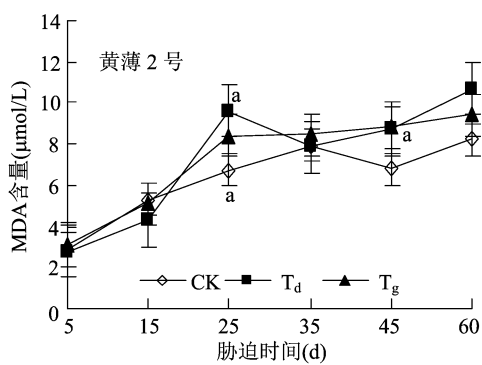
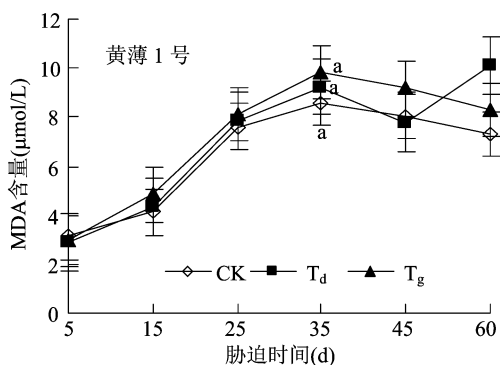


图2 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片 MDA 含量的影响

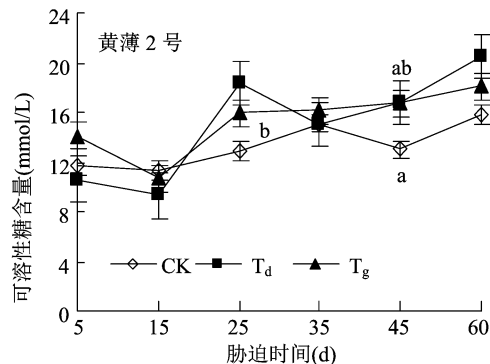
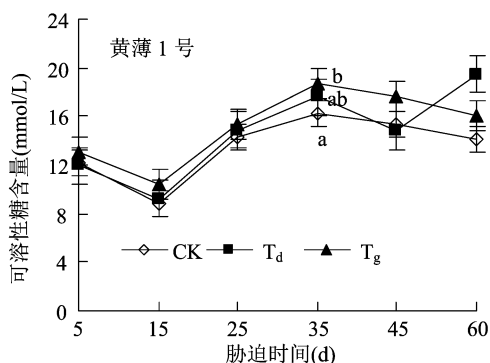
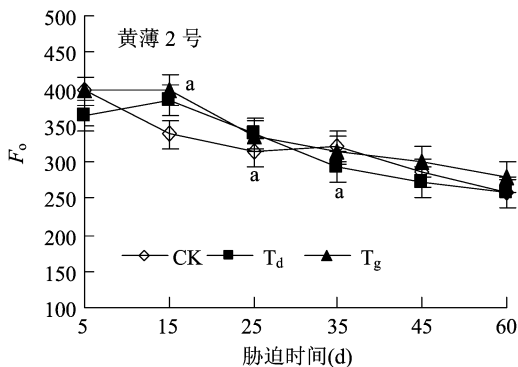
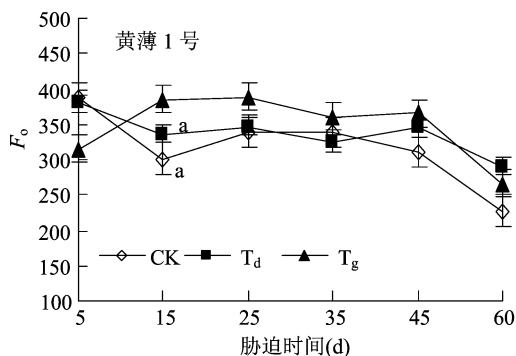


图3 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片可溶性糖含量的影响

2.6.1 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片 F_o 的影响 F_o 是反映 PS II 反应中心的电子传递情况的良好指标^[24]。由图 4 可知,随着淹水时间的延长,黄薄 1 号低水淹处理下的 F_o 高低起伏,总体呈下降趋势,高水淹处理则呈先上升后下降趋势;黄薄 2 号 2 种淹水处理下的 F_o 都呈先升高后下降的趋势。2 个品种各淹水处理下 F_o 变化幅度不同,但平均值都高

于对照;经方差分析,均与对照无显著差异。有研究认为,PS II 天线色素的非光化学能量耗散易造成 F_o 降低,而光合机构被破坏或可逆失活又使其增加, F_o 增加越多,PS II 反应中心受损越严重^[25-28]。说明淹水胁迫对 2 个品种的 PS II 反应中心造成了不同程度的伤害。

图4 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片 F_o 的影响

2.6.2 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片 F_v/F_m 的影响 F_v/F_m 反映植物叶片 PS II 原初光能转换效率,正常状态下植物的 F_v/F_m 值在 0.75~0.85 之间,比较稳定,逆境条件下该参数会发生变化^[28-29]。 F_v/F_m 值越大,PS II 最大光化学量子产量越大,植物对环境适应性越好,植物生长状态越好;反之则越小^[30]。

由图 5 可知,随着淹水时间的延长,黄薄 1 号低水淹处理下的 F_v/F_m 总体呈上升趋势,而高水淹处理下的 F_v/F_m 呈先下降后上升的趋势;黄薄 2 号低水淹处理下的 F_v/F_m 呈先下降后上升的趋势,高淹水处理下的 F_v/F_m 总体呈上升趋势。2 个品种各淹水胁迫处理下 F_v/F_m 都低于对照,且低水淹处理高于高

水淹处理。经方差分析,2 个品种高水淹处理下的 F_v/F_m 都与对照和低水淹处理有极显著差异。说明淹水胁迫使薄壳山核桃的光合作用原初反应过程

受到部分破坏,而且随着胁迫程度的增加,光合功能受到的破坏程度也相应增加。

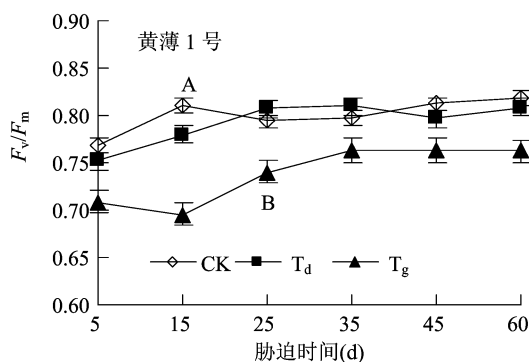
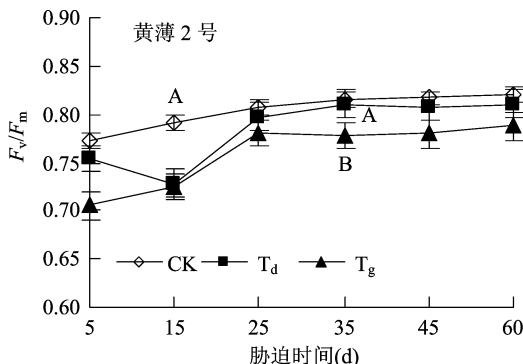


图5 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片 F_v/F_m 的影响



2.6.3 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片 ETR 的影响

ETR 是植物光合作用 PS II 的表观光合电子传递效率,与植物净光合速率呈显著正相关^[25]。由图 6 可知,随着淹水时间的延长,黄薄 1 号低水淹处理 ETR 呈先上升后下降的趋势,高水淹处理则呈起伏式缓慢上升趋势,幅度都不大;黄薄 2 号低水淹和高水淹

处理下的 ETR 高低起伏,总体呈下降趋势。2 个品种各淹水胁迫处理下 ETR 都低于对照,且低水淹处理下 ETR 高于高水淹处理。这与 F_v/F_m 参数表现一致。经方差分析,黄薄 1 号高水淹处理下的 ETR 与对照有极显著差异,黄薄 2 号 2 种淹水胁迫处理下的 ETR 都与对照有极显著差异。

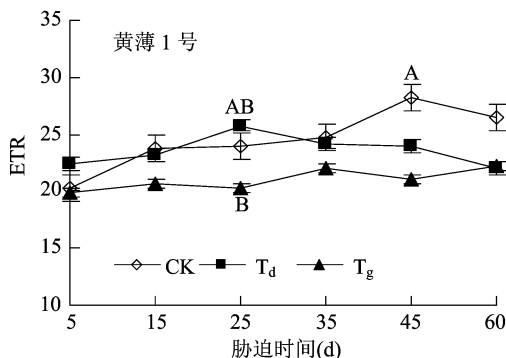
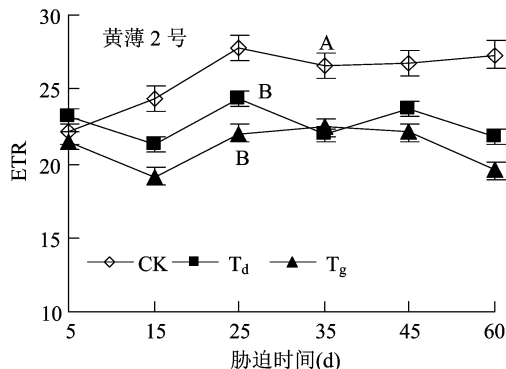


图6 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片ETR的影响



2.6.4 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片 q_p 的影响

q_p 是反映 PS II 反应中心的开放程度和光合活性变化的指标,其数值越大,说明传递活性越高^[31-32]。由图 7 可知,随着淹水时间的延长,黄薄 1 号、黄薄 2 号在低水淹和高水淹处理下的 q_p 均总体呈下降趋势。黄薄 1 号在高水淹处理下的 q_p 高于对照,经方差分析,高水淹与对照及低水淹处理有极显著差异。黄薄 2 号 2 种胁迫处理下的 q_p 都低于对照,且无显著差异。

2.6.5 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片 NPQ 的影响

NPQ 反映 PS II 天线色素吸收的不能用于光合电子传递而以热耗散的形式释放的光能,是植物自我保护的一种途径^[32]。由图 8 可知,随着淹水时间的延长,黄薄 1 号低水淹处理下的 NPQ 呈先下降后上升

的趋势,而高水淹处理下的 NPQ 则呈大幅度上升趋势;黄薄 2 号低水淹处理下的 NPQ 与黄薄 1 号低水淹处理变化一致,高水淹处理下的 NPQ 总体呈缓慢上升趋势。2 个品种各淹水胁迫处理下的 NPQ 整体都高于对照,且低水淹处理整体低于高水淹处理。这与 F_v/F_m 、ETR 参数表现正好相反。经方差分析,黄薄 1 号高水淹处理下的 NPQ 与对照有显著差异,黄薄 2 号 2 种淹水胁迫处理下的 NPQ 都与对照有极显著差异。

2.7 2 个薄壳山核桃品种耐淹水性综合评价

研究表明植物在逆境条件下的生理变化过程很复杂,无法采用单一的生理生化指标评价其对逆境的适应能力^[33-34]。本研究对不同薄壳山核桃品种的生长、生理指标进行相关性分析(表 2),通过计

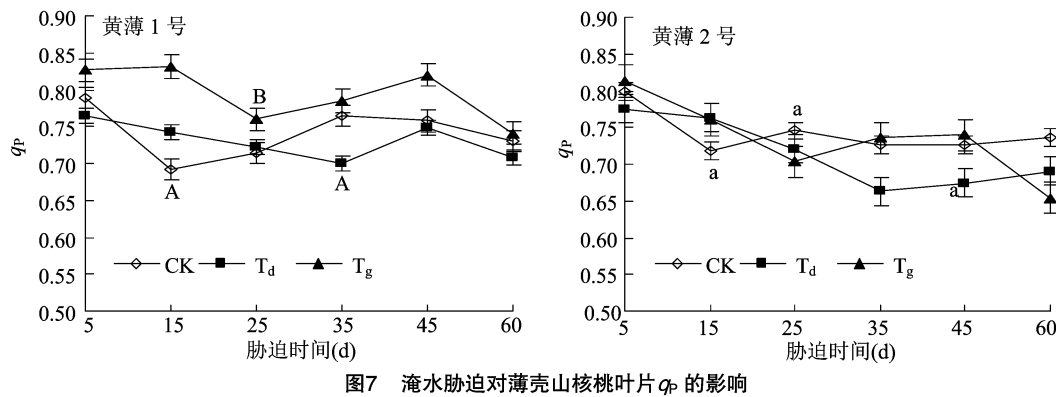


图7 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片 q_P 的影响

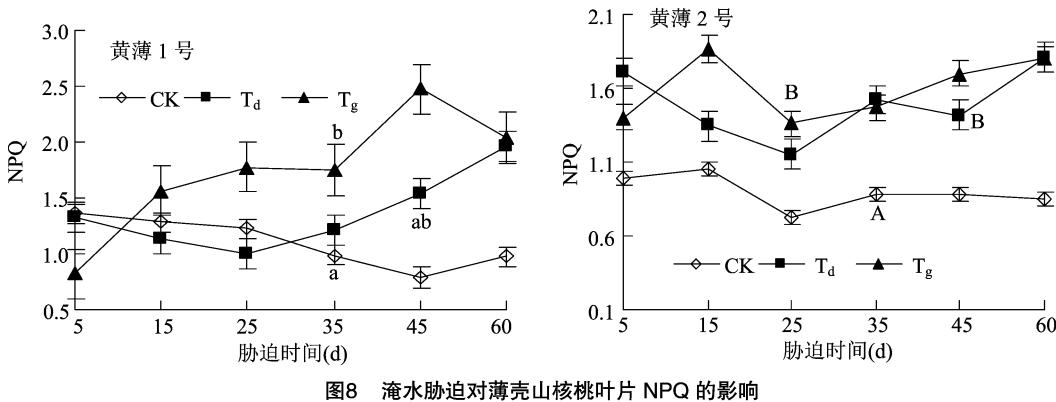


图8 淹水胁迫对薄壳山核桃叶片 NPQ 的影响

表 2 各生长生理指标相关系数矩阵

指标	相关系数									
	地径 增长率	苗高 增长率	可溶性糖 含量	丙二醛 含量	叶绿素 含量	F_v/F_m	F_o	ETR	q_P	NPQ
地径增长率	1.00									
苗高增长率	0.96 **	1.00								
可溶性糖含量	-0.87 *	-0.82 *	1.00							
丙二醛含量	-0.79 *	-0.70	0.98 **	1.00						
叶绿素含量	0.43	0.29	-0.52	-0.55	1.00					
F_v/F_m	0.88 **	0.95 **	-0.80 *	-0.68	0.36	1.00				
F_o	-0.76 *	-0.86 *	0.53	0.39	-0.15	-0.92 **	1.00			
ETR	0.94 **	0.96 **	-0.94 **	-0.85 *	0.34	0.92 **	-0.74	1.00		
q_P	-0.22	-0.43	0.07	-0.08	0.08	-0.62	0.79 *	-0.30	1.00	
NPQ	-0.91 **	-0.93 **	0.95 **	0.89 **	-0.33	-0.91 **	0.72	-0.99 **	0.29	1.00

注：* 表示在 0.05 水平上相关性显著 ($P \leq 0.05$)，** 表示 0.01 水平上相关性显著 ($P \leq 0.01$)。

算各指标耐淹水系数可知,各指标的变化幅度存在差异(表3)。各项指标之间存在一定的相关性,有的指标间达显著相关水平,有的达极显著相关水平。如地径增长率与苗高增长率、 F_v/F_m 、ETR、NPQ 呈极显著相关,与可溶性糖含量、丙二醛含量、 F_o 呈显著相关等。而且各单项指标对不同薄壳山核桃品种耐淹水能力发挥的作用也各不相同,为此采用隶属函数法进行综合性评价(表4)。由表4可知,2个薄壳山核桃品种不同淹水处理下的耐淹水性排

序为:黄薄2号(T_d) > 黄薄1号(T_d) > 黄薄2号(T_g) > 黄薄1号(T_g)。黄薄2号平均隶属函数值(0.514 5)高于黄薄1号(0.494 7),因此黄薄2号耐淹水性高于黄薄1号。

3 结论与讨论

淹水胁迫会使土壤缺氧而产生大量有毒有害物质,植物呼吸受抑制并引起能量供应紊乱,导致植物根系大量死亡,生物量持续减少^[35]。淹水胁迫

表3 不同薄壳山核桃品种及处理各指标耐淹水系数

品种/处理	耐淹水系数									
	地径 增长率	苗高 增长率	可溶性糖 含量	丙二醛 含量	叶绿素 含量	F_v/F_m	F_o	ETR	q_P	NPQ
黄薄1号/ T_d	32.14	83.85	104.80	107.51	89.04	98.47	101.65	97.10	98.45	113.75
黄薄1号/ T_g	-7.35	36.27	110.93	110.91	87.52	92.77	106.60	87.07	106.02	147.36
黄薄2号/ T_d	45.13	74.10	113.38	115.71	98.59	97.91	99.35	88.86	96.27	157.07
黄薄2号/ T_g	-18.11	35.06	113.13	112.55	97.22	95.25	103.23	83.91	98.17	166.84

表4 不同薄壳山核桃品种及处理各指标的隶属函数值

品种/处理	隶属函数值										
	地径 增长率	苗高 增长率	可溶性糖 含量	丙二醛 含量	叶绿素 含量	F_v/F_m	F_o	ETR	q_P	NPQ	平均
黄薄1号/ T_d	0.794 6	1.000 0	0.000 0	1.000 0	0.137 3	1.000 0	0.316 5	1.000 0	0.278 2	0.000 0	0.552 7
黄薄1号/ T_g	0.170 1	0.024 8	0.714 1	0.585 4	0.000 0	0.000 0	1.000 0	0.239 4	1.000 0	0.633 0	0.436 7
黄薄2号/ T_d	1.000 0	0.800 1	1.000 0	0.000 0	1.000 0	0.900 8	0.000 0	0.375 1	0.000 0	0.815 9	0.589 2
黄薄2号/ T_g	0.000 0	0.000 0	0.970 5	0.386 2	0.876 3	0.434 4	0.534 5	0.000 0	0.195 7	1.000 0	0.439 8

注:表中除地径增长率、苗高增长率外,其余指标的隶属函数值均为淹水0~60 d的平均值。

对植物的形态、营养代谢、激素平衡、光合作用等多个方面产生显著影响^[36-38]。

形态结构能直接反映植物受逆境胁迫的损伤程度,淹水胁迫下植物会产生叶片黄化、干枯,根系褐变或腐烂,皮孔膨大,形成不定根等现象^[19,29,39]。皮孔膨大和不定根的产生可以帮助植物从水体中获取氧气与营养元素,释放乙炔、乙醇等有害物质,减轻其毒害从而适应长期的淹水胁迫环境^[19,40]。本试验中,薄壳山核桃叶片出现变色渍斑现象(25 d左右)和皮孔膨大的现象(15 d左右),直到淹水结束(60 d)也没有产生不定根,但试验植株成活率为100%,说明薄壳山核桃具有一定的耐淹水能力。

生长量和叶片叶绿素含量可以间接反映植物受逆境胁迫的损伤程度。本试验中,各品种薄壳山核桃的地径、苗高生长都随淹水胁迫程度的增加而降低,特别是地径,在深水淹处理60 d后,地径均出现了不同程度的负增长。2种淹水处理下的地径、苗高增长率均低于对照,黄薄2号地径、苗高的增长率均高于黄薄1号。

2种淹水处理下,黄薄1号、黄薄2号的叶片叶绿素含量总体都随着淹水胁迫时间的增加而降低,且整体低于对照。这与梓树、北美枫香、丁香等对淹水胁迫的响应^[29,41-42]一致。淹水胁迫可能导致薄壳山核桃呼吸作用减弱,细胞内积累了较多的氧自由基,破坏了叶绿体膜结构,加快了叶绿素的降解。叶绿素是植物进行光合作用的关键因子^[43-46],叶绿素含量降低会造成光合作用强度下降,进而影响

植株的正常生长发育^[47-48]。在淹水处理下黄薄1号的叶绿素含量与对照有极显著差异,而在2种淹水处理下黄薄2号叶绿素含量与对照无显著差异,说明黄薄1号在淹水处理下叶绿素受损程度较大。

淹水条件下细胞内自由基过度积累,导致自由基平衡被破坏,引发和加剧膜的过氧化作用,产生丙二醛(MDA)这一代谢产物。通常利用它作为脂质过氧指标,表示细胞膜脂过氧化程度和膜系统损害程度^[49-52]。有研究表明,淹水胁迫会导致植物叶片MDA含量升高^[53-54],本试验结果与已有报道结果基本一致。黄薄1号、黄薄2号各处理随着淹水时间的延长,其MDA含量变化虽有起伏但整体均呈上升趋势,2种胁迫处理下的MDA含量整体都高于对照,但与对照均无显著差异。2个品种的MDA含量变化起伏和上升幅度略有不同,一方面说明其对淹水胁迫的敏感性不同,另一方面也表明其受到淹水胁迫的伤害有差异。

可溶性糖是一种重要的渗透调节物质,揭示了逆境胁迫对植物代谢过程的影响^[13]。本试验中,随着淹水时间的延长,黄薄1号、黄薄2号各处理下可溶性糖含量均在15 d下降到最低水平,然后整体呈上升趋势或趋于稳定,且都高于对照。2个品种深水淹处理下可溶性糖含量与对照有显著差异。一般而言,植物在应对环境的变化时会自主积累一部分可溶性糖,作为能量基础和调节代谢的重要物质,可以在一定程度上减轻水分胁迫带来的危害^[55-57]。试验初期可溶性糖含量降低可能是植物

体在面对逆境胁迫下的“自救”反应,分解体内现有可溶性糖以提高自身渗透压,促进各项生化反应正常进行,后期可溶性糖含量升高可能是随着胁迫时间的延长,植物体自主进行渗透调节以适应外部环境的表现。

叶绿素荧光效应是植物对环境变化的生理响应,它与光合作用中各个反应过程紧密相关,能灵敏迅速地反映出逆境胁迫对植物光合作用产生的影响^[26]。有研究表明,淹水后植株叶片初始荧光(F_0)呈上升趋势^[58-59],最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学淬灭系数(q_p)以及光合电子传递速率(ETR)将显著降低,非光化学淬灭系数(NPQ)将显著增加^[60-61]。本试验中,2个薄壳山核桃品种各淹水处理下的 F_0 平均值均高于对照,但无显著差异; F_v/F_m 与ETR参数表现一致,均整体低于对照,2个品种高水淹处理的 F_v/F_m 、ETR均与对照有极显著差异;除黄薄1号高水淹处理的 q_p 高于对照外,其他处理的 q_p 都低于对照,其中黄薄1号高淹水处理与对照有极显著差异,黄薄2号各淹水处理与对照差异不显著;NPQ整体高于对照,黄薄1号高淹水处理与对照差异显著,黄薄2号2个淹水处理均与对照有极显著差异。试验结果与已有研究有相似规律,各叶绿素荧光参数差异程度因薄壳山核桃品种及淹水程度不同而有所区别。淹水胁迫后, F_0 升高说明PSⅡ原初光能转化效率及其潜在活力降低, F_v/F_m 、ETR参数降低说明光合电子传递与光合原初反应受到抑制,PSⅡ受损,光合作用受到影响。 q_p 的降低和NPQ升高则说明保护机制启动,通过增加热耗散来减少淹水对PSⅡ系统的影响。

研究证明,植物耐淹水性受多种因素综合影响,同一指标在不同材料上的表现有差别,应该集中多个指标运用科学方法来进行综合评价^[37-38,62]。本研究采用10个生长和生理生化指标通过隶属函数法对2个薄壳山核桃品种的耐淹水能力进行综合评价,结果表明,黄薄2号耐淹水性高于黄薄1号。本研究结果可为薄壳山核桃耐淹水性品种筛选提供参考。由于试验是人工控制试验,不能全面展现其在自然环境条件下对淹水胁迫的响应,所以还需进行田间试验进一步加以验证。

参考文献:

- [1] 魏海林,蒋瑶,吕芳德,等.薄壳山核桃良种金华在湖南的引种、繁育及栽培技术[J].湖南农业科学,2020(5):10-12,16.
- [2] 何小艳.薄壳山核桃安农系列品种选育研究[D].合肥:安徽农业大学,2013.
- [3] 李晓锐,周樊,冯刚,等.砧木对薄壳山核桃嫁接苗光合及荧光特性的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2020,44(2):84-90.
- [4] 郑小琴,陈文静,曹凡,等.配方施肥对薄壳山核桃苗期养分含量及光合作用的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2019,43(5):169-174.
- [5] 李晓锐,刘壮壮,孔德仪,等.薄壳山核桃不同品种光响应过程及模型拟合[J].中南林业科技大学学报,2019,39(5):42-48.
- [6] 徐春永,徐永杰,杜洋文,等.湖北省薄壳山核桃引种栽培及发展对策分析[J].湖北林业科技,2016,45(2):5-8,28.
- [7] 张瑞,李永荣,彭方仁.薄壳山核桃品种马汉的栽培适应性及其评价[J].经济林研究,2013,31(2):176-180.
- [8] 陈军,蔡金峰.高光合速率与高叶绿素含量薄壳山核桃种质筛选[J].江苏农业科学,2021,49(19):164-167.
- [9] 汤文华,窦全琴,潘平平,等.不同薄壳山核桃品种光合特性研究[J].南京林业大学学报(自然科学版),2020,44(3):81-88.
- [10] 刘壮壮,骆敏,彭方仁,等.不同品种薄壳山核桃光合及快速叶绿素荧光诱导动力学特性[J].东北林业大学学报,2017,45(4):36-42.
- [11] 孙凡,赵靖明,姚小华,等.水分胁迫逆境处理对水土保持经济树种长山核桃的生理特性的影响[J].西南大学学报(自然科学版),2014,36(4):1-7.
- [12] 赵靖明.水土保持经济树种薄壳山核桃的耐盐性及耐水性评价研究[D].重庆:西南大学,2013.
- [13] 范龙惠.淹水胁迫对四个核桃品种幼苗生理生化特性的影响[D].合肥:安徽农业大学,2018.
- [14] 高俊凤.植物生理学试验指导[M].北京:高等教育出版社,2006.
- [15] 李合生.植物生理生化试验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000.
- [16] 孙慧,吴中能,刘俊龙,等.淹水胁迫对4个杨树品种幼苗生长及生理特性的影响[J].西部林业科学,2020,49(2):62-67.
- [17] 刘冰,曹莎,周泓,等.杜鹃花品种耐寒性比较及其机制研究[J].园艺学报,2016,43(2):295-306.
- [18] 李高志,朱亚军,周生财,等.2种叶型桢楠对低温胁迫的生理响应及耐寒性分析[J].浙江农林大学学报,2017,34(2):310-318.
- [19] 杜克兵,彭婵,赵天宇,等.滇楸优良无性系对水淹胁迫的生理响应及综合评价[J].中南林业科技大学学报,2021,41(6):1-10.
- [20] 刘春风,汪贵斌,曹福亮.淹水胁迫对落羽杉等4个树种苗木生长的影响[J].林业科技开发,2011,25(1):48-51.
- [21] 罗祺.10个园林树种耐涝性比较研究[D].南京:南京农业大学,2008.
- [22] 李曼,王丽红,周青.双酚A对番茄和生菜幼苗叶绿素荧光参数的影响[J].农业环境科学学报,2014,33(6):1089-1094.
- [23] 王菲,曹翠玲.磷水平对不同磷效率小麦叶绿素荧光参数的影响[J].植物营养与肥料学报,2010,16(3):758-762.

- [24] 耿东梅, 单立山, 李 毅, 等. 土壤水分胁迫对红砂幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响[J]. 植物学报, 2014, 49(3): 282–291.
- [25] 杜尧东, 李键陵, 王 华, 等. 高温胁迫对水稻剑叶光合和叶绿素荧光特征的影响[J]. 生态学杂志, 2012, 31(10): 2541–2548.
- [26] 种培芳, 李 毅, 苏世平. 荒漠植物红砂叶绿素荧光参数日变化及其与环境因子的关系[J]. 中国沙漠, 2010, 30(3): 539–545.
- [27] 任保兰, 耿建建, 吕 亚, 等. 辣木幼苗对淹水胁迫的生理响应及耐涝性综合评价[J]. 南方农业学报, 2021, 52(3): 789–796.
- [28] 吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 等. 干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(14): 3941–3946.
- [29] 倪天虹, 赵天宇, 张新叶, 等. 梓树对淹水胁迫的适应性研究[J]. 江西农业大学学报, 2021, 43(3): 610–620.
- [30] 凡莉莉, Muhammad W K T, 张洋洋, 等. 不同生物炭处理对福建柏光合荧光特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(3): 37–44.
- [31] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学报, 1999, 34(4): 444–448.
- [32] Müller P, Li X P, Niyogi K K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy[J]. Plant Physiology, 2001, 125(4): 1558–1566.
- [33] 李晓宇, 杨成超, 彭建东, 等. 杨树苗期抗寒性综合评价体系的构建[J]. 林业科学, 2014, 50(7): 44–51.
- [34] 刘杜玲, 张博勇, 孙红梅, 等. 早实核桃不同品种抗寒性综合评价[J]. 园艺学报, 2015, 42(3): 545–553.
- [35] Voesenek L, Bailey – Serres J. Flooding tolerance; O₂ sensing and survival strategies[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2013, 16(5): 647–653.
- [36] Loreti E, van Veen H, Perata P. Plant responses to flooding stress[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2016, 33: 64–71.
- [37] 陈雪妮, 李建挥, 吴 毅, 等. 水分胁迫对 2 个蓝莓品种叶绿素荧光特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(8): 109–114, 138.
- [38] 利容千, 王建波. 植物逆境细胞及生理学[M]. 武汉: 武汉大学出版社, 2002.
- [39] Bailey – Serres J, Voesenek L A C J. Flooding stress; acclimations and genetic diversity[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 313–339.
- [40] Sauter M. Root responses to flooding[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2013, 16(3): 282–286.
- [41] 仲 磊, 张焕朝, 范俊俊, 等. 夏季淹水胁迫对北美枫香苗木叶色及光合荧光特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(2): 69–76.
- [42] 李娟娟, 许晓妍, 朱文旭, 等. 淹水胁迫对丁香叶绿素含量及荧光特性的影响[J]. 经济林研究, 2012, 30(2): 43–47.
- [43] 衣 宁, 赵文倩, 刘 倩, 等. 油松新生叶与老叶光合功能的比较[J]. 林业科技, 2014, 39(6): 10–14.
- [44] 杨小鑫, 吕运舟, 董俊昀, 等. 金焰彩栎与黄山栎树光合特性比较[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2016, 40(4): 74–80.
- [45] 董贞芬, 门宇恒, 邹秋莹, 等. 叶绿素荧光成像在植物生长环境胁迫中的应用[J]. 沈阳农业大学学报, 2019, 50(2): 250–256.
- [46] 曹 帅, 杜仲阳, 刘 鹏, 等. 碱胁迫对大豆光合特性及内源激素含量的影响[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(2): 284–291.
- [47] Malik A I, Colmer T D, Lambers H, et al. Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging[J]. Functional Plant Biology, 2001, 28(11): 1121–1131.
- [48] 王紫阳, 杨 颖, 华建峰, 等. 碱处理对‘中山杉 406’幼苗叶片光合特性和生理的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2020, 29(4): 72–74.
- [49] 邵世光, 阎斌伦, 许云华, 等. Cd²⁺ 对条斑紫菜的胁迫作用[J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 2006, 34(2): 113–116.
- [50] 晏 斌, 戴秋杰, 刘晓忠, 等. 玉米叶片涝渍伤害过程中超氧自由基的积累[J]. 植物学报, 1995, 37(9): 738–744.
- [51] 魏和平, 利容千, 王建波. 淹水对玉米叶片细胞超微结构的影响[J]. 植物学报, 2000, 42(8): 811–817.
- [52] Xu L P, Pan Y L, Yu F Y. Effects of water – stress on growth and physiological changes in *Pterocarya stenoptera* seedlings[J]. Scientia Horticulturae, 2015, 190: 11–23.
- [53] Peng Y J, Dong Y M, Tu B K, et al. Roots play a vital role in flood – tolerance of poplar demonstrated by reciprocal grafting[J]. Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2013, 208(8/9): 479–487.
- [54] Du K B, Xu L, Wu H, et al. Ecophysiological and morphological adaption to soil flooding of two poplar clones differing in flood – tolerance[J]. Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2012, 207(2): 96–106.
- [55] 赵可夫, 范 海. 盐生植物及其对盐渍生境的适应生理[M]. 北京: 科学出版社, 2005.
- [56] 朱 政, 蒋家月, 江昌俊, 等. 低温胁迫对茶树叶片 SOD、可溶性蛋白和可溶性糖含量的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2011, 38(1): 24–26.
- [57] 杨 静. 几种城市森林优良景观生态树的抗涝性研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2006.
- [58] Peterson R B, Sivak M N, Walker D A. Relationship between steady – state fluorescence yield and photosynthetic efficiency in spinach leaf tissue[J]. Plant Physiology, 1988, 88(1): 158–163.
- [59] 杨 桦, 张忠学, 郑恩楠, 等. 水分亏缺对寒区水稻荧光参数、产量及水分利用效率的影响[J]. 灌溉排水学报, 2018, 37(10): 35–41.
- [60] 郭欣欣, 朱玉英, 侯瑞贤, 等. 淹水胁迫对不结球白菜幼苗光合特性的影响[J]. 植物科学学报, 2015, 33(2): 210–217.
- [61] Smethurst C F, Shabala S. Screening methods for waterlogging tolerance in lucerne; comparative analysis of waterlogging effects on chlorophyll fluorescence, photosynthesis, biomass and chlorophyll content[J]. Functional Plant Biology, 2003, 30(3): 335–343.
- [62] 朱向涛, 金松恒, 袁建国, 等. 牡丹不同品种耐涝性综合评价[J]. 核农学报, 2017, 31(3): 607–613.