

文章编号: 1000-5862(2018)02-0171-08

河岸带植物羊蹄在2种去叶胁迫下的 生长及酶活性的响应特征

简敏菲^{1,2}, 王童童¹, 余厚平², 张乖乖¹

(1. 江西师范大学生命科学学院, 江西省亚热带植物资源保护与利用重点实验室, 江西 南昌 330022;

2. 江西师范大学鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室, 江西 南昌 330022)

摘要: 为探究乡土湿地植物羊蹄在采食胁迫下的形态学和生理变化规律及其响应特征, 并以此为修复湿地植被生态系统的可行性提供依据, 以鄱阳湖-乐安河河岸带优势物种羊蹄(*Rumex japonicus*)为材料, 采用盆栽实验, 测定在周期性连续去叶条件下, A、N 2种不同去叶模式、3种去叶强度下羊蹄的形态学以及酶活性指标变化及对比关系。结果表明: 在按照叶面积进行不同强度去叶处理的A去叶模式下, 羊蹄的叶片数目、植株高度比对照组和按照叶片数目进行不同强度去叶处理的N去叶模式组均有显著增加, 但增加幅度随强度和时间增加而减弱; 羊蹄叶片中SOD酶活性呈现逐渐升高的趋势, 在25%与50%去叶强度下, N去叶模式均大于A去叶模式; 在75%去叶强度下, 结果却相反。在所有强度的A去叶模式下, 羊蹄POD酶以及CAT酶活性均大于N去叶模式, 但两者的变化趋势不同。在75%去叶强度下羊蹄CAT酶活性均低于其他去叶强度, CAT酶活性呈现抛物线式变化趋势。羊蹄对由人工剪除部分叶面积造成的模拟采食胁迫具有更强的适应性; 羊蹄对采食胁迫的抗逆性随去叶强度的增强而减弱, 但是在75%去叶强度下羊蹄仍能进行代谢生长, 这表明羊蹄对模拟采食胁迫影响具有较好的耐受性。

关键词: 羊蹄; 去叶模式; 去叶; 株高; 保护酶

中图分类号: Q 945.78; S 511 **文献标志码:** A **DOI:** 10.16357/j.cnki.issn1000-5862.2018.02.10

0 引言

河岸带植被是湿地生态系统基础性的生态要素之一, 对维持河岸带生态平衡、应对生物入侵、保护生物多样性、防治水土流失、净化水质等方面具有十分重要的作用^[1]。在河岸带地区内的采砂、放牧等活动十分常见, 这些人类干扰活动的无序和过度行为会对河岸带植被造成破坏, 同时由于河岸带湿地植被覆盖率高, 昆虫采食现象也十分常见, 这些都会对植物的叶片造成损伤, 形成采食胁迫。目前国内外对鄱阳湖-乐安河河岸带植被的研究主要集中在淹胁迫和重金属富集等方面^[2-4], 但对因人类活动和动物、昆虫取食而造成植物的采食胁迫的研究却较少。

羊蹄(*Rumex japonicus* Houtt)是一种蓼科酸模叶属多年生草本植物, 喜凉爽、湿润的环境, 多分布于低洼地带田边路旁、河滩、沟边湿地, 能应对严寒、高温、干旱、水淹等多种危害植物生长胁迫的影响,

是南方一种常见的河岸带植被^[5]。目前, 对羊蹄的研究多集中于羊蹄的药用价值方面^[6], 对羊蹄在采食胁迫下形态学和理化指标的研究鲜见报道。本文通过去叶实验模拟人类活动和动物、昆虫采食等行为对羊蹄叶片的损伤所造成的采食胁迫, 探究在不同去叶(采食)模式和去叶(采食)强度下羊蹄叶片、株高及SOD、POD、CAT 3种抗逆性酶活性的变化, 旨在揭示周期性连续去叶条件下羊蹄形态学应对策略以及保护酶在羊蹄应对叶片损伤中的作用。为在处于自然与人为干扰的双重生态压力下, 由于采食胁迫导致的植被破坏而日益退化的鄱阳湖-乐安河河岸带湿地修复提供潜在乡土物种, 同时也为在种植羊蹄药材时应对昆虫取食提供一定的科学支持。

1 材料和方法

1.1 实验材料

实验以羊蹄为材料, 在2016年10月初于鄱阳

收稿日期: 2017-08-06

基金项目: 国家自然科学基金(41461042)和江西省重大生态安全问题监控协同创新中心(JXS-EW-00)资助项目。

作者简介: 简敏菲(1969-), 女, 江西高安人, 教授, 博士, 主要从事鄱阳湖湿地生态与环境污染生态修复研究。E-mail: jianminfei0914@163.com

湖-乐安河流域的河岸带 ($28^{\circ}55'963''N \sim 28^{\circ}56'800''N$ 、 $116^{\circ}41'445''E \sim 117^{\circ}41'806''E$) 带土采集羊蹄幼苗. 当天将采集的羊蹄幼苗种植于开口直径 22 cm、盆底直径 16 cm、高 16 cm 的花盆中, 花盆中的培养基质按泥土和细沙为 2:1 的比例充分混匀, 定期浇水, 恢复生长. 实验时间为 2016 年 10 月上旬~12 月上旬.

1.2 实验方法

采用 2 种去叶模式: N 去叶模式(按叶片数目去叶)和 A 去叶模式(按叶片面积去叶). 2 种去叶模式均设置相同的 3 个去叶强度, 分别为 25%、50%、75% 去叶. 2 种去叶模式所有进行剪除的叶片均为羊蹄植株上的完全展开叶, 在去叶处理时先剪除植株上部的叶片, 再剪除植株下部的叶片. N 去叶模式为: 当每次去叶时, 准确统计在 1 盆中每株羊蹄叶片数目, 将单株叶片数目乘以该盆羊蹄对应的去叶强度, 得出的数值统一按去尾法取整数, 此整数即为在每个花盆中该株羊蹄需要随机剪除的叶片数目, 用剪刀将叶柄中间剪断, 剪除整个叶片. A 去叶模式参照李越强的方法^[7-8], 剪除对应强度的叶片面积, 只在 75% 强度去叶略有区别: 先沿中脉剪除整个右半叶, 然后沿中脉平行方向剪除左半叶面积的 1/2, 即剪除叶片左半叶面远离中脉的部分, 所有强度去叶均不伤及叶片中脉. 2 种去叶模式均可以模拟采食胁迫, 不同之处在于自然界中既存在昆虫对整个叶片的采食, 也存在牲畜或人类刈割对部分叶片面积的采食或损伤. 为更好地体现自然界中的 2 种采食胁迫, 采用 2 种去叶模式模拟在野外条件下羊蹄生长过程中可能面对的采食胁迫^[9-11]. 待采集的羊蹄幼苗恢复生长 1 周后, 将大小接近、长势相近且健康的羊蹄幼苗 63 株分为 1 个对照组、3 个 N 去叶模式组、3 个 A 去叶模式组, 共 7 组, 每组设置 3 个重复, 实验开始前在花盆边缘处黏贴标明该盆的去叶强度和去叶模式的大号标签纸. 每 2 周去叶 1 次, 每 2 d 浇水 1 次. 除此以外, 不对花盆中的土壤进行其他处理. 每 2 周进行羊蹄酶活性测定, 取样叶为剪除的完全展开叶. 由于羊蹄生长迅速且叶片面积大, 故所有取样均未出现取样量的情况.

CK 为未进行去叶处理的对照组, 25% N、50% N、75% N 为在 N 去叶模式处理下对应强度的处理组, 25% A、50% A、75% A 为在 A 去叶模式处理下对应强度的处理组.

1.3 各指标测定方法

1.3.1 形态学生长指标的定量测量与定性描述
形态学指标主要观测叶片数目、株高, 在每次去叶周

期时, 用卷尺测量每个花盆中所有羊蹄植株高度, 分别统计其完全叶片数^[12].

1.3.2 酶的提取及酶活性的测定
准确称取新鲜的羊蹄叶片 0.02 g, 用 $0.2 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的磷酸缓冲液 (pH 值 7.8, 内含 1.0% 的 PVP 和 0.1% 的 DDT), 冰浴上研钵研磨成匀浆, 在 4°C 、7 000 rpm 下离心 20 min, 上清液为粗酶提取液, 用于 SOD、POD、CAT 的活性测定. SOD 活性的测定采用 NBT 光化还原法^[13], POD 酶活性的测定采用愈创木酚法^[14], CAT 酶活性的测定采用紫外吸收法^[15].

1.4 数据处理及统计分析

采用统计软件 SPSS 20.0 软件进行单因素方差分析 (One-way ANOVA)、Duncan 新复极差法^[16] 和最小显著性差异法 (LSD)^[17] 进行显著性检验, 对不同去叶强度下的测定数据进行差异性比较, 用 Origin 9.0 进行数据制图.

2 结果与分析

2.1 不同去叶模式对羊蹄形态学等生长指标的影响

2.1.1 不同去叶模式对羊蹄叶片数目的影响
植物叶片是肉眼能够最直观观测到的植物在胁迫环境中形态学变化的指标之一, 所有胁迫最终都会在叶片性状上有所体现^[18]. 从表 1 可知, 对照组叶片数目是一直处于上升状态的, N 处理显著降低了羊蹄叶片数目. 从第 4 周开始, 在 N 去叶模式下叶片数目显著低于对照组 ($P < 0.05$) 的组数开始增加, 可以看出在 N 去叶模式下去叶强度越大对羊蹄叶片数目抑制作用越大, 但是羊蹄有一定的恢复再生能力.

A 去叶模式增加了羊蹄叶片数目, 25% A 始终高于对照组, 从第 6 周开始 50% A、75% A 低于对照组.

从不同去叶模式对比来看, 第 2 周, 大部分 A 去叶模式下叶片数目都大于 N 去叶模式的和对照组的; 从第 4 周开始, A 去叶模式下所有组的叶片数目都超过 N 去叶模式下各组. 到第 8 周时, A 去叶模式下各组均显著高于 N 去叶模式下各组 ($P < 0.05$). 这表明随着实验的进行, 2 种处理之间的差别越来越大. N 去叶模式显著降低了羊蹄叶片数目, 植株叶片恢复再生能力随时间进行呈下降趋势, 可以看出 N 去叶模式对羊蹄叶片数目影响远比 A 去叶模式大.

表 1 不同去叶模式下羊蹄叶片数目随时间变化的差异分析

去叶模式	实验处理后历时				
	处理当日	第 2 周	第 4 周	第 6 周	第 8 周
对照组 CK	3.69 ± 0.30 abA	4.13 + 0.78 abcAB	4.75 + 0.43 bB	5.78 + 0.64 abC	5.90 + 0.36 abC
25% N	3.92 + 0.80 abA	4.53 + 0.41 abA	4.53 + 0.71 bcA	3.92 + 0.14 cdA	4.08 + 0.14 cA
50% N	3.60 + 0.17 aAB	3.94 + 0.42 bcB	2.94 + 0.42 cdA	2.81 + 0.83 deA	2.83 + 0.29 dA
75% N	4.38 + 0.38 bA	3.08 + 0.38 cB	1.81 + 0.17 dC	2.33 + 0.58 eBC	3.28 + 0.95 cdB
25% A	4.18 + 0.35 abA	5.48 + 0.28 aAB	6.63 + 1.10 aB	6.67 + 1.15 aB	6.65 + 0.41 aB
50% A	4.17 + 0.14 abA	4.50 + 0.75 abAB	5.42 + 0.80 abB	5.00 + 0.75 bcAB	5.50 + 0.66 bB
75% A	3.97 + 0.44 abA	4.40 + 1.63 abcA	6.95 + 2.15 aB	4.56 + 0.42 bcA	5.47 + 0.29 bAB

CK: 对照; 25% N、50% N、75% N: N 去叶模式下 25%、50%、75% 强度的去叶处理; 25% A、50% A、75% A: A 去叶模式下 25%、50%、75% 强度的去叶处理. 小写字母表示列数据显著性差异 ($P < 0.05$), 大写字母表示行数据显著性差异 ($P < 0.05$). 表 2 均同.

2.1.2 不同去叶模式对羊蹄植株高度的影响 对照组和 2 种去叶模式下羊蹄植株高度变化规律各异, 如表 2. 对照组羊蹄株高呈持续上升的趋势, 25% N、50% N 羊蹄株高呈现先上升后下降的抛物线变化趋势, 75% N 在波动中下降, 第 6 周 75% N 株高低于处理日株高, 是实验中最低株高. 从第 4 周开始, N 去叶模式下的羊蹄植株高度均低于对照组, N 去叶模式对羊蹄植株高度有明显的抑制作用. A 去

叶模式下各处理组羊蹄株高呈波动上升的趋势, 25% A、50% A、75% A 显著高于其处理日株高 ($P < 0.05$), 增长迅速, A 去叶模式下羊蹄叶片数目直到第 4 周均高于对照组, 第 6 周、第 8 周 50% A、75% A 处理组的叶片数目均低于对照组. N 去叶模式比 A 去叶模式对羊蹄株高有更消极的抑制作用, 且随着处理强度的增加, 抑制作用更加明显.

表 2 不同去叶模式下羊蹄株高随时间变化的差异分析

去叶模式	处理后历时				
	处理当日	第 2 周	第 4 周	第 6 周	第 8 周
对照组 CK	11.28 + 1.81 aB	16.47 + 1.39 abA	18.40 + 3.15 aA	18.63 + 1.01 aA	20.08 + 3.29 aA
25% N	11.38 + 1.02 aB	16.85 + 2.19 abA	18.28 + 2.00 aA	17.65 + 1.30 aA	17.26 + 1.38 abcA
50% N	11.97 + 0.45 aB	17.65 + 1.72 abA	17.61 + 1.51 abA	16.69 + 2.88 abA	14.31 + 1.94 bcAB
75% N	12.28 + 0.35 aBC	14.77 + 1.01 bA	13.02 + 0.84 bAB	10.66 + 2.00 bC	12.03 + 0.21 cBC
25% A	12.02 + 1.08 aB	21.04 + 4.44 bA	20.70 + 3.55 aA	21.44 + 4.48 aA	22.72 + 4.30 aA
50% A	12.43 + 1.40 aB	18.68 + 2.78 abA	21.27 + 3.47 aA	19.55 + 3.84 aA	20.31 + 4.01 aA
75% A	11.65 + 1.28 aB	16.74 + 4.09 abA	18.99 + 4.63 aA	18.04 + 6.33 aA	18.90 + 4.68 abA

CK: 对照; 25% N、50% N、75% N: N 去叶模式下 25%、50%、75% 强度的去叶处理; 25% A、50% A、75% A: A 去叶模式下 25%、50%、75% 强度的去叶处理.

2.2 不同去叶模式对羊蹄保护酶活性指标的影响
2.2.1 不同去叶方式对羊蹄 SOD 酶活性的影响 去叶可以增加羊蹄叶片中的 SOD 活性(见图 1). 除对照组和 50% N 在第 4 周时 SOD 活性较第 2 周轻微下降外, 对照组和 N 处理各组 SOD 酶活性在实验期内一直呈上升的趋势, 如图 1(a) 所示. 第 2 周 50% N 酶活性比对照组高 16.32%, 比 25% N 高 13.96%, 比 75% N 高 10.97%, 50% N 的 SOD 活性在前 6 周一直最高. 第 4 周 25% N 第 1 次高于 75% N. 第 6 周各组与对照组之间的差异最大, 25% N 比对照组高 15.24%, 50% N 比对照组高 23.88%, 75% N 比对照组高 17.33%. 第 8 周对照组和 N 处理各组 SOD 活性均达到整个实验期内的最高值, 25% N 超越 50% N, 其 SOD 活性在各组中最高, 但各组之间及与对照组之间的差异是除处理日外最小

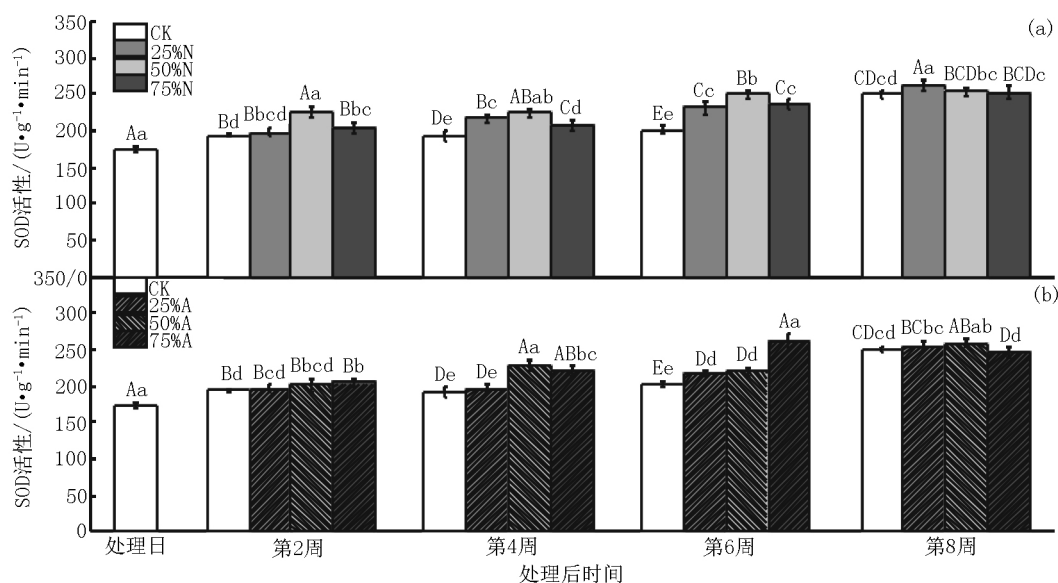
水平, 25% N 比对照组高 5.15%, 50% N 比对照组高 1.82%, 75% N 比对照组高 1.27%. 25% N 在整个实验期间一直极显著上升 ($P < 0.01$).

图 1(b) 显示: 除 50% A 第 6 周轻微下降和 75% A 第 8 周显著下降以外, 其余时间各组一直呈上升趋势. 第 2 周各组之间无显著差异. 第 4 周 50% A 和 75% A 极显著上升 ($P < 0.01$), 分别比对照组高 18.50% 和 14.95%, 25% A 比对照组高 2.35%. 第 6 周 75% A 的 SOD 活性极显著上升, 比对照组高 29.70%, 50% A 的 SOD 活性轻微下降. 第 8 周 75% A 则显著下降 ($P < 0.05$), 比对照组低 1.14%, 其余各组 SOD 活性均极显著上升.

从不同去叶模式对比来看, 25% N 一直大于 25% A, 且从第 4 周开始 25% N 的 SOD 活性一直极显著大于 25% A, 50% N 与 50% A 交替大于对方, 75% A 的 SOD 活性除在第 8 周低于 75% N 外, 75%

A 一直大于 75% N. 总体 SOD 活性对比关系为 50% N > 75% A > 25% N > 50% A > 75% N > 25% A > CK, 这说明 25% 和 50% 去叶强度下 N 去叶模式对羊蹄造成更强的胁迫, 羊蹄需要产生更多的 SOD 酶

来清除植株体内产生的过多活性氧, 而在 75% 去叶强度下, 75% 叶片数目的缺失比 75% 叶面积的缺失对羊蹄的危害性更大, 羊蹄植株的 SOD 活性明显受到抑制.



CK: 对照; 25% N、50% N、75% N: N 去叶模式下 25%、50%、75% 强度的去叶处理; 25% A、50% A、75% A: A 去叶模式下 25%、50%、75% 强度的去叶处理. 小写字母表示数据在 $P < 0.05$ 的显著差异, 大写字母表示数据在 $P < 0.01$ 的极显著差异. 图 2、图 3 均同.

图 1 去叶后不同去叶模式下羊蹄叶片中 SOD 酶活性随时间变化的差异分析

2.2.2 不同去叶方式对羊蹄 POD 酶活性的影响

对照组、50% N、75% N 的 POD 活性呈现出上升下降交替的波动变化趋势, 25% N 则持续下降. 如图 2 (a). 第 2 周对照组和 N 处理组极显著高于处理日和第 4 周 ($P < 0.01$), 各处理组和对照组在实验中最高值均在第 2 周出现. 25% N、50% N、75% N 分别比对照组高 13.02%、40.95%、30.77%. 第 4 周各组极显著下降, 50% N 下降幅度最大, 降幅达 41.23%. 第 6 周 25% N 显著下降 ($P < 0.05$), 50% N、75% N 极显著上升, 75% N 比对照组高 53.03%、比 25% N 高 50.77%、比 50% N 高 12.02%. 第 8 周 50% N、75% N 显著下降, 25% N 与对照组变化不大, 75% N 比对照组高 16.24%、比 25% N 高 15.81%、比 50% N 高 12.92%. 实验中 POD 活性最高值在 50% N 出现.

图 2 (b) 显示, A 处理下各组变化趋势均不一致. 第 2 周 A 处理组的 POD 活性与 N 处理组类似, 均极显著高于处理日和第 4 周 ($P < 0.01$). 对照组、A 处理各组的 POD 活性最高数值都出现在第 2 周, 25% A 比对照组高 24.37%, 50% A 比对照组高 27.34%, 75% A 比对照组高 37.28%. 第 4 周各组彼此差异比较小, 75% A 活性最高. 第 6 周 50% A 比对照组高 29.53%, 75% A 比对照组高 21.75%, 25% A 比对照组高 5.89%. 第 8 周 25% A、50% A 下降, 75% A 极显著上升, 25% A 比对照组高 4.53%, 50% A

比对照组高 18.53%, 75% A 比对照组高 55.13%.

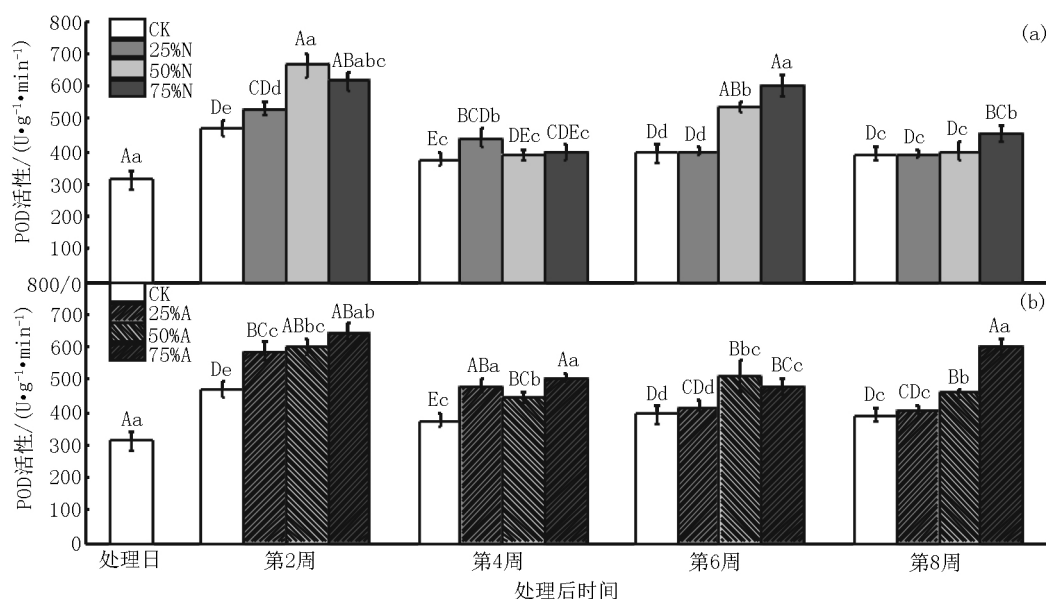
从 N 去叶模式和 A 去叶模式叶片 POD 酶活性对比来看, 25% A 皆大于 25% N, 其中第 2 周、第 4 周 25% A 显著大于 25% N. 第 2 周、第 6 周 50% N 大于 50% A, 其中第 2 周显著大于 50% A, 第 4 周、第 8 周 50% A 大于 50% N, 其中第 4 周极显著大于 50% A. 第 2 周、第 4 周、第 8 周 75% A 显著大于 75% N, 第 4 周、第 8 周极显著大于 75% N. POD 酶活性总体对比关系为 75% A > 75% N > 50% A > 50% N > 25% A > 25% N > CK, A 去叶模式下 POD 酶活性均大于对应去叶强度下 N 去叶模式下各处理组.

2.2.3 不同去叶方式对羊蹄 CAT 酶活性的影响

对照组和 25% N、75% N 的 CAT 活性大体上呈先上升后下降的抛物线型变化趋势, 50% N 的 CAT 活性除第 3 周到第 4 周增加不显著以外, 其余时间 CAT 活性均极显著增加. 如图 3 (a). 第 2 周 25% N、75% N 的 CAT 活性极显著高于对照组和 50% N ($P < 0.01$), 25% N 比对照组高 20.88%, 50% N 比对照组高 12.19%, 75% N 比对照组高 34.51%. 第 4 周对照组和 25% N 处理组极显著上升, 上升幅度分别为 89.33% 和 50.06%, 对照组和 75% N 达到实验中的最高值. 第 6 周 25% N 达到实验中的最大值, 比对照组高 62.02%. 随实验进行, 不同去叶组之间的 CAT 活性差异逐渐走向极显著差异. 第 8 周 50% N 的 CAT 酶活性达到最大值, 比对照组高 74.86%,

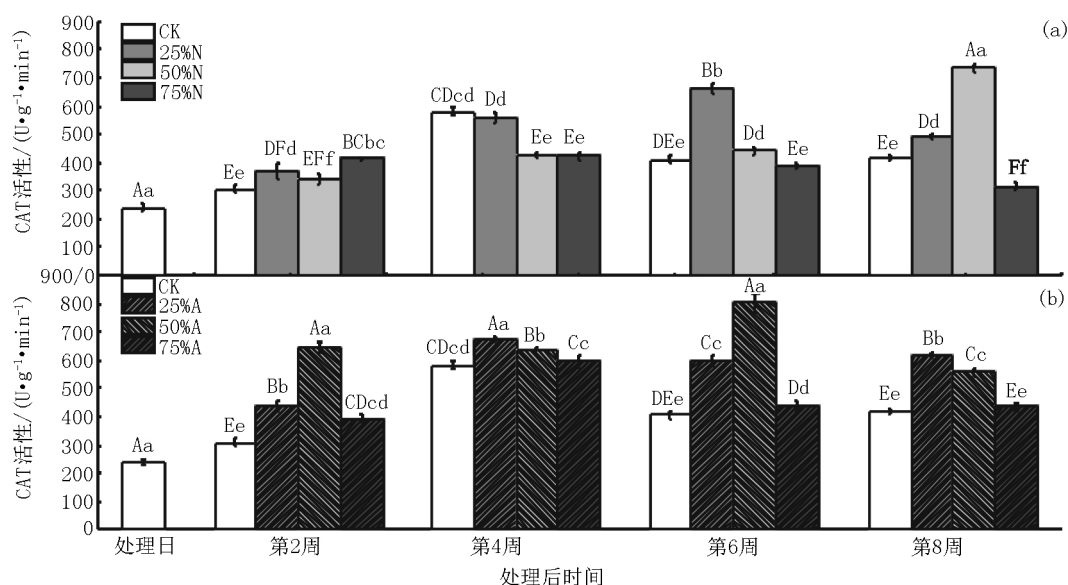
比最低的 75% N 高 86.2%, 75% N 比对照低 32.78%。各处理组 CAT 峰值出现顺序分别是 75% N、对照组、25% N、50% N、75% N 的 CAT 酶活性除

在第 2 周时高于对照组和 N 处理其余组以外,此后一直处于较低水平,且均低于对照组。



CK: 对照组; 25% N、50% N 和 75% N 分别为: N 去叶模式下 25%、50% 和 75% 强度的去叶处理; 25% A、50% A 和 75% A 分别为: A 去叶模式下 25%、50% 和 75% 强度的去叶处理。

图 2 去叶后不同去叶模式下羊蹄叶片中 POD 酶活性随时间变化的差异分析



CK: 对照组; 25% N、50% N 和 75% N 分别为: N 去叶模式下 25%、50%、75% 强度的去叶处理; 25% A、50% A 和 75% A 分别为: A 去叶模式下 25%、50%、75% 强度的去叶处理。

图 3 去叶后不同去叶模式下羊蹄叶片中 CAT 酶活性随时间变化的差异分析

图 3(b) 显示 25% A、75% A 变化趋势与对照组一致, 50% A 在波动中变化。第 2 周 50% A 比对照组高 110.5%, 25% A 比对照组高 41.42%, 75% A 比对照组高 27.22%。第 4 周对照组和 25% A、75% A 处理组均大幅上升, 25% A 达到实验中自身的最高值, 比对照组高 15.69%, 50% A 比对照组高 8.96%, 75% A 比对照组高 2.47%。第 6 周 50% A 比对照组高 97.77%, 达到自身最大值。第 8 周 25%

A 比对照组高 46.19%, 50% A 大幅度下降, 比对照组高 32.55%, 75% A 比对照组高 3.64%。25% A 与 50% A 的 CAT 酶活性在实验中交替处于最高值, 75% A 处于较低水平, 变化趋势相对比较缓和, 除第 2 周 75% A 极显著高于对照组外, 其余时间 75% A 比较接近对照组。

对比来看, 除 75% A 第 2 周低于 75% N, 第 6 周 25% A 极显著低于 25% N, 第 8 周 50% A 极显著低

于 50% N 外,其余时间,A 去叶模式皆极显著高于对应强度 N 去叶模式,在 75% 去叶强度下 2 种去叶模式的 CAT 活性均低于其余强度处理.各处理组实验期间 CAT 酶活性总体数值大小顺序是 50% A > 25% A > 25% N > 50% N > 75% A > CK > 75% N.

3 讨论与结论

本实验是每 2 周剪叶 1 次,相比于只在实验开始时剪叶,随后不再对植株进行去叶处理的实验^[19],本次实验使羊蹄始终处在相对连续的采食胁迫下,而且这更符合自然条件下动物、昆虫在一个区域采食植物后,在该区域植物恢复生长后再次回到该区域采食该植物的实际情况.N 去叶模式直接剪除羊蹄叶片,所以羊蹄叶片数目随着实验的进行显著低于对照组,这与去叶处理下菊芋叶片数目减少是相同的^[20].A 去叶模式下羊蹄的超补偿机制在第 6 周被打破,羊蹄叶片数目减少.超补偿机制是指植物在受到外部胁迫,主要是采食胁迫时,胁迫导致植株进行光合作用器官:叶片以及生长组织茎的丢失,植物启动自身调节机制,产生补偿生长^[21-22].A 处理下叶片数目的变化规律,与棉花在模拟棉铃虫去叶条件下和芦竹在叶面积受损下变化规律基本一致^[23-24].

株高由于受到植物体内的生物化学过程所控制^[7],所以是植物营养生长的一种重要的体现^[25],是当植物受到外界胁迫时其所有反应中最为敏感的因子之一.羊蹄植株在 N 去叶模式下羊蹄株高低于对照组,这与菊芋在相同去叶模式下株高低于对照组的规律吻合^[20].羊蹄株高随胁迫强度的增加而降低的变化趋势,与非洲俯仰臂形草在采食胁迫下的变化规律相吻合^[26],但与非洲蝶翅树在面对采食胁迫时株高的变化完全不同^[27],这可能与羊蹄是草本植物有关,其株高相较于木本植物可塑性更强.叶片和株高的变化表明,适当地去除叶面积可以促进羊蹄的生长,整个叶片的去除对羊蹄生长有明显的抑制作用.

植物在遭受各种胁迫(高温、水淹、采食等)时,体内会产生超出正常代谢水平的大量活性氧(ROS)^[28],ROS 如果不及时被清除掉,则会引起植物体内有害的生化变化.SOD 是广泛存在于植物体内的一种重要的抗氧化酶,可以通过催化超氧化物的歧化反应,从而有效清除超氧阴离子自由基,是 ROS 清除系统中第一个产生作用的保护酶,在抗氧化酶中处于核心地位^[29].去叶使羊蹄体内产生了大量的 ROS,SOD 酶活性的高低能很好地反映植物体内过氧化物活性强弱^[30].N 去叶模式下,75% N 去

叶强度下羊蹄产生过多的超氧自由基对植物多种细胞功能膜造成了破坏,打破了羊蹄体内的酶系统,使酶活性低于其他处理组^[5],这与葡萄^[31]和玉米^[17]在去叶条件下最大强度去叶组 SOD 活性低于对照组是一致的.A 去叶模式下 SOD 活性随去叶强度的增加而增加.不同去叶模式 SOD 酶活性的对比表明,N 去叶模式对羊蹄植株的胁迫更强,羊蹄需要产生更多的 SOD 酶来清除羊蹄体内由于采食胁迫产生的超氧自由基^[32].

POD 酶能催化 H_2O_2 参与的多种物质的氧化还原过程,能参与植物在干旱、抗病等多种胁迫下的抗性并消除 ROS,是植物保护酶之一^[33-34].羊蹄各种去叶模式 POD 活性的对比关系和 SOD 活性不同,N 去叶模式下各组 POD 酶活性皆小于 A 去叶模式下各组.羊蹄第 2 周 POD 活性的极显著增加,这与玉米在 N 去叶模式下第 13 天 POD 活性显著上升相同^[17],但随后 N 处理下羊蹄 POD 活性变化与玉米变化趋势不同,与苏格兰松针在连续去叶下 POD 活性减弱相似^[35],这与羊蹄是草本植物以及本次实验采用每 2 周去叶 1 次的去叶方式有关.A 去叶模式下,羊蹄 POD 酶活性波动变化趋势与棉花在剪除叶面积下的变化趋势基本一致^[7,8].POD 酶是植株衰老产生的一种抗逆酶,而羊蹄表现出对 A 去叶模式的胁迫有更好的抗逆性,POD 酶可以使在逆境中植物的生长产生作用来保护植物组织^[35],A 去叶模式下 POD 活性高于 N 去叶模式与羊蹄株高的变化规律是一致的.

CAT 酶是一类酶类清除剂,又称触酶,可以解除 SOD 酶歧化超氧自由基产生的 H_2O_2 ,使其分解为水和分子氧^[30],是过氧化物酶体氧化还原的守护者^[36],是植物应对环境变化造成的胁迫中的重要部分^[37].羊蹄 CAT 酶活性的变化大致呈现抛物线式的变化,这与棉花在施加脱叶剂时的变化规律是相同的^[38].N 去叶处理下羊蹄 CAT 酶活性全部小于 A 处理下对应强度的 CAT 活性.CAT 和 POD 这 2 种酶活性高低有一定的负相关,这可能是 2 种酶在不同强度和去叶模式中所起到的作用不同导致的,这与 Pb 胁迫条件下 3 种叶菜的酶活性变化相类似^[39].就 CAT 活性来看,A 去叶模式下羊蹄植株有更强的抗逆性.

A 去叶模式下的羊蹄维持着 3 种酶较高的酶活性,N 去叶模式处理下,其 SOD 酶能保持较高的活性,但是 POD 酶、CAT 酶未能产生相应的变化趋势,SOD 酶歧化超氧自由基形成的 H_2O_2 未能被羊蹄植物安全分解,羊蹄对于整个叶片的剪除具有相对较弱的抗性,尤其是在 75% N 处理下羊蹄 CAT 保护酶以及形态学数据低于对照组,这说明该去叶强度下

羊蹄保护机制被完全破坏。但是在25% N处理下羊蹄也未能表现出较高的抗逆性,令人疑惑。这有可能是羊蹄启用了体内非酶保护机制来消除N去叶模式产生的ROS,抵消对羊蹄的消极影响^[40]。另外,A去叶模式下受损的叶片能否进行光合作用,也需要进一步探索研究。

综上所述,2种去叶模式下羊蹄形态学与叶片保护酶活性数据变化规律表现为:在周期性连续去叶条件下,N去叶模式剪除整个叶片对羊蹄的生长有明显的抑制作用,而A去叶模式下由于叶脉的保留,虽然每个叶片面积缺失使叶片部分功能受损,但是高达75%叶面积的剪除仍能使羊蹄产生补偿作用,对羊蹄生长具有促进作用,羊蹄的超补偿机制会随时间延长而衰退,去叶强度越大衰退越早出现。这表明,在野外条件下,如果湿地植被面临的是叶面积缺失造成的采食胁迫,羊蹄具有很好的修复能力,但如果是整个叶片去除型的采食胁迫,羊蹄不能很好地修复受损的湿地植被生态系统。

4 参考文献

- [1] 胡彬,翟文静,赵警卫. 河岸带植被对河流生态功能影响研究进展 [J]. 福建林业科技, 2015, 42(3): 233-237.
- [2] 简敏菲,韩乃鹏,余厚平,等. 不同水淹条件下河岸带优势植物类群的生理与生态响应特征 [J]. 环境科学研究, 2017, 30(4): 559-569.
- [3] 简敏菲,史雅甜,陈涛,等. 重金属镉、铅胁迫下湿地植物丁香蓼的生理生化特征研究 [J]. 江西师范大学学报:自然科学版, 2017, 41(1): 93-98.
- [4] 尚小龙,余厚平,陈朴青,等. 乐安河-鄱阳湖段水环境因子对重金属Cu、Pb、Cd迁移转化的影响 [J]. 江西师范大学学报:自然科学版, 2014, 38(6): 650-655.
- [5] Elzaawely A A, Xuan T D, Tawata S. Antioxidant and anti-bacterial activities of *Rumex japonicus* Houtt Aerial parts [J]. Biological and Pharmaceutical Bulletin, 2005, 28(12): 2225-2230.
- [6] Huh J Y, Cho H J, Park K J, et al. Anti-inflammatory effect of *Rumex japonicus* Houtt in RAW 264.7 cells [J]. Korea Journal of Herbology, 2012, 27(4): 99-107.
- [7] 李跃强,盛承发. 叶型超补偿下棉花叶中保护酶活性的变化 [J]. 昆虫学报, 2004, 47(6): 780-786.
- [8] 李跃强,宣维健,盛承发. 大强度去叶对棉花叶绿素和保护酶系的影响 [J]. 生态学报, 2006, 26(3): 830-836.
- [9] Moulinier J, Lorenzetti F, Bergeron Y. Growth and mortality of trembling aspen (*Populus tremuloides*) in response to artificial defoliation [J]. Acta Oecologica, 2014, 55(6): 104-112.
- [10] Willocquet L, Aubertot J N, Lebard S, et al. Simulating multiple pest damage in varying winter wheat production situations [J]. Field Crops Research, 2008, 107(1): 12-28.
- [11] Schooler S, Baron Z, Julien M. Effect of simulated and actual herbivory on alligator weed, *Alternanthera philoxeroides* growth and reproduction [J]. Biological Control, 2006, 36(1): 74-79.
- [12] 王春萍,雷开荣,李正国,等. 低温胁迫对水稻幼苗不同叶龄叶片叶绿素荧光特性的影响 [J]. 植物资源与环境学报, 2012, 21(3): 38-43.
- [13] 刘家尧. 植物生理学实验教程 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2010: 77-78.
- [14] 王伟玲,王展,王晶英. 植物过氧化物酶活性测定方法优化 [J]. 实验室研究与探索, 2010, 29(4): 26-28.
- [15] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2007: 164-165.
- [16] 杨贤均,刘可慧,刘华,等. 锰污染对酸模叶蓼生长、锰吸收及抗氧化物活性的影响 [J]. 植物科学学报, 2016, 34(6): 926-933.
- [17] 刘铁宁,徐彩龙,谷利敏,等. 高密度种植条件下去叶对不同株型夏玉米群体及单叶光合性能的调控 [J]. 作物学报, 2014, 40(1): 143-153.
- [18] Günthardt-Goerg M S, Vollenweider P. Linking stress with macroscopic and microscopic leaf response in trees: New diagnostic perspectives [J]. Environmental Pollution, 2007, 147(3): 467-488.
- [19] 孙慧珍,李辉,于伯康,等. 人为去叶对紫椴幼树叶片净光合速率的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(11): 33-35.
- [20] 刘辉,滕爱娣,王琳,等. 去叶对不同时期菊芋生物量、株高和生长速率的影响 [J]. 草地学报, 2016, 24(4): 915-918.
- [21] 赵威,王征宏. 植物的补偿性生长 [J]. 生物学通报, 2008, 43(3): 12-13.
- [22] 赵威,李亚鸽,王艳杰. 植物补偿性光合作用的发生模式及生理机制分析 [J]. 植物生理学报, 2016, 52(12): 1811-1818.
- [23] 李跃强,宣维健,王红托,等. 棉花对棉铃虫为害超补偿作用的生理机制 [J]. 昆虫学报, 2003, 46(3): 267-271.
- [24] Spencer D F. Response of *Arundo donax* L (giant reed) to leaf damage and partial defoliation [J]. Journal of Freshwater Ecology, 2012, 27(1): 77-87.
- [25] 宋富强,赵俊斌,张一平,等. 西双版纳区域气候变化对植物生长趋势的影响 [J]. 植物分类与资源学报, 2010, 32(6): 547-553.
- [26] Santos M E R, Fonseca D M D, Silva G P, et al. Defoliation patterns in signal grass tillers with varying heights in the same pasture [J]. Acta Scientiarum Animal Sciences, 2013, 35(3): 259-265.
- [27] Hartnett D C, Ott J P, Sebes K, et al. Coping with herbivory at the juvenile stage: Responses to defoliation and stem browsing in the African savanna tree *Colophospermum mopane* [J]. Journal of Tropical Ecology, 2012, 28(2): 161-169.
- [28] Andréia C, Gisele P, Barcellos R S, et al. Plant responses to stresses: Role of ascorbate peroxidase in the antioxidant protection [J]. Genetics and Molecular Biology, 2012, 35

- (4): 1011-1019.
- [29] Holley A K ,Miao L ,Clair D K S ,et al. Redox-modulated phenomena and radiation therapy: The central role of superoxide dismutases [J]. *Antioxidants and Redox Signaling* 2014 20(10) : 1567-1589.
- [30] 刘国锋,韩士群,刘学芝,等. 藻华聚集的环境效应: 对漂浮植物水葫芦(*Eichharnia crassipes*) 抗氧化酶活性的影响 [J]. *湖泊科学* 2016 28(1) : 31-39.
- [31] Carballo I G ,Llerena J L ,Sánchez M E V ,et al. Effects of defoliation and water restriction on total phenols and antioxidant activities in grapes during ripening [J]. *Journal International Des Sciences De La Vigne Et Du Vin* ,2014 , 48(1) : 31-42.
- [32] 李欣,江君,徐君,等. 经低温锻炼后荷花不同品种对低温胁迫的生理响应差异分析 [J]. *植物资源与环境学报* 2015 24(4) : 76-82.
- [33] Almagro L ,Gómez Ros L V ,Belchi-Navarro S ,et al. Class III peroxidases in plant defence reactions [J]. *Journal of Experimental Botany* 2009 60(2) : 377-390.
- [34] Kobayashi A ,Koguchi Y ,Kanzaki H ,et al. A new type of antimicrobial phenolics produced by plant peroxidase and its possible role in the chemical defense systems against plant pathogens [J]. *Zeitschrift Für Naturforschung C Journal of Biosciences* ,1994 49(7/8) : 411.
- [35] Andersone U ,Samsone I ,Levinsh G. Neodiprion sertifer , defoliation causes long-term systemic changes of oxidative enzyme activities in Scots pine needles [J]. *Arthropod-Plant Interactions* 2009 3(4) : 209-214.
- [36] Mhamdi A ,Queval G ,Chaouch S ,et al. Catalase function in plants: a focus on *Arabidopsis mutants* as stress-mimic models [J]. *Journal of Experimental Botany* ,2010 ,61 (15) : 4197-4220.
- [37] Mhamdi A ,Noctor G ,Baker A. Plant catalases: peroxisomal redox guardians [J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 2012 525(2) : 181.
- [38] 高丽丽,李淦,康正华,等. 脱叶剂对棉花抗氧化酶及内源激素的影响 [J]. *农药学学报* ,2016 ,18(4) : 439-446.
- [39] 陈丽娜,唐明灯,艾绍英,等. Pb 胁迫条件下 3 种叶菜的生长和生理响应及其抗性差异 [J]. *植物资源与环境学报* 2010 ,19(4) : 78-83.
- [40] Hassinen V H ,Tervahauta A I ,Schat H ,et al. Plant metallothioneins: Metal chelators with ROS scavenging activity? [J]. *Plant Biology* 2011 ,13(2) : 225-232.

The Responses of Morphology and Antioxidant Enzyme Activity of the Riparian Dominant Plant *Rumex japonicus* Hoult Under the Stress of Two Different Defoliation Patterns

JIAN Minfei^{1,2} ,WANG Tongtong¹ ,YU Houping² ,ZHANG Guaiguai¹

(1. College of Life Science ,Jiangxi Provincial Key Lab of Protection and Utilization of Subtropical Plant Resources ,Jiangxi Normal University ,Nanchang Jiangxi 330022 ,China; 2. Key Laboratory of Poyang Lake Wetland and Watershed Research ,Ministry of Education , Jiangxi Normal University ,Nanchang Jiangxi 330022 ,China)

Abstract: The aim of the the study was to explore the morphological and physiological change rules and characteristics response of the *Rumex japonicus* under the stress of defoliation and provide basis for the remediation of wetland vegetation ecosystem. The dominant plant *Rumex japonicus* were collected from the riparian zone of the Poyang Lake and Le'an River as the materials ,soil pot experiment was conducted to explore the variation and comparison of morphology and enzyme activity index of *Rumex japonicus* under periodic continuous defoliation of two different defoliation patterns of 3 defoliation intensity. The results show that the number of leaves and plant height of *Rumex japonicus* for different intensity of defoliation of a defoliation pattern defoliated by the leaf area has an great increasement by contrast with the CK and defoliation pattern defoliated by the number of leaf defoliation ,but increasement decreased with change of intensity and time. The activity of the SOD enzyme activity increased gradually over time ,and the activity of the SOD enzyme activity under the N defoliation pattern was greater than that of A defoliation pattern under 25% and 50% defoliation intensity ,however the SOD enzyme activity of 75% defoliation intensity was contrary. The POD and CAT enzyme activity of all defoliation intensity of pattern A is greater than the pattern N ,but the change trend is different. CAT activity of two defoliation patterns of the 75% defoliation intensity were lower than other defoliation intensity ,CAT enzyme activity showed a parabolic trend. In contrast ,the pattern A has a stronger resistance over pattern N ,while the 75% defoliation intensity had negative influence on *Rumex japonicus*.

Key words: *Rumex japonicus*; defoliation pattern; leaf removal; plant height; protective enzyme

(责任编辑: 刘显亮)