

间歇淹水和氨氮胁迫对 3 种园林植物形态与生理的影响特征

蓝苹予¹, 荣航¹, 姚作芳², 杨钙仁^{1*}, 刘莲¹, 何铁光³

1. 广西大学林学院, 广西南宁 530004; 2. 中国科学院科技创新发展中心, 北京 100190; 3. 广西壮族自治区农业科学院农业资源与环境研究所, 广西南宁 530007

摘要: 为加深对红背桂 (*Excoecaria cochinchinensis*)、夹竹桃 (*Nerium oleander*)、灰莉 (*Fagraea ceilanica*) 3 种园林植物在间歇性淹水和高浓度氨氮环境下耐受性的了解, 设置 6 种氨氮浓度 (0、0.5、7.5、14.5、21.5、28.5 mg/L) 水溶液的间歇淹水栽培试验, 连续试验 90 d, 测定红背桂、夹竹桃、灰莉的形态和生理指标, 以期 3 种植物在雨水花园、潜流湿地、间歇淹水绿地等环境中的应用提供理论参考。结果表明: (1) 与土培对照相比, 间歇淹水下, 3 种植物均出现茎基皮孔肥大和根部不定根生成等强化向根系输送氧气的适应性变化, 且显著促进夹竹桃株高生长, 而红背桂和灰莉受到淹水的影响生长速率减慢; (2) 间歇淹水与氨氮互作下, 夹竹桃株高随氨氮浓度增大而增加, 而红背桂和灰莉在氨氮达 14.5 mg/L 后, 株高生长显著受抑, 当氨氮达 21.5 mg/L 时, 前者叶片出现失绿等受害症状; (3) 间歇淹水对 3 种植物抗氧化酶活性以及叶绿素、丙二醛 (MDA)、游离脯氨酸 (Pro)、可溶性蛋白 (SP) 等含量影响不显著, 在前 60 d 时 3 种植物抗氧化酶活性、游离脯氨酸、可溶性蛋白含量均出现一定波动, 但 90 d 时各项指标与土培相比差异不大; (4) 间歇淹水与氨氮互作下, 在 90 d 时, 夹竹桃即使在氨氮达 28.5 mg/L 时, 各项指标依然能够恢复到正常水平, 红背桂和灰莉在氨氮达 14.5 mg/L 后, 均倾向于产生更多的抗氧化酶、MDA 和 Pro, 且 SP 下降, 生理失调特征明显。由此可见, 夹竹桃在 0~28.5 mg/L 的氨氮浓度水溶液中均表现出积极的形态适应及较强的抗性, 能在一定的时长及间歇淹水环境下生长。红背桂、灰莉虽然也表现出较强的适应性, 但对于氨氮的耐受性弱于夹竹桃, 仅在 0~14.5 mg/L 的氨氮浓度水溶液范围内生长良好。因此, 3 种植物均可应用于间歇淹水绿地中, 夹竹桃对高浓度氨氮水环境有较强适应性。

关键词: 园林植物; 氨氮胁迫; 淹水胁迫; 抗氧化酶

中图分类号: S688 文献标识码: A

Effects of Intermittent Flooding and Ammonia Nitrogen Stress on Morphology and Physiology of *Excoecaria cochinchinensis*, *Nerium oleander*, *Fagraea ceilanica*

LAN Pingyu¹, RONG Hang¹, YAO Zuofang², YANG Gairen^{1*}, LIU Lian¹, HE Tiegung³

1. College of Forestry, Guangxi University, Nanning, Guangxi 530004, China; 2. Science and Technology Innovation and Development Center, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China; 3. Agricultural Resources and Environment Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530007, China

Abstract: In order to deepen the understanding of the tolerance of *Excoecaria cochinchinensis*, *Nerium oleander* and *Fagraea ceilanica* to intermittent flooding and high concentration of ammonia nitrogen, an intermittent flooding cultivation experiment was conducted with six aqueous solutions of ammonia nitrogen concentration (0, 0.5, 7.5, 14.5, 21.5, 28.5 mg/L). After 90 days of continuous test, the morphological and physiological indexes of the three plants were determined, aimed to provide theoretical references for the application of the three plants in rain garden, subsurface flow wetland, intermittent flooded green space and other environments. The results showed that: (1) Compared with the soil

收稿日期 2022-09-21; 修回日期 2022-11-10

基金项目 广西重点研发计划项目“城市公园水体污染原位与异位生态防治关键技术研究与应用示范”(桂科 AB22080103)。

作者简介 蓝苹予(1997—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 园林植物生理。*通信作者 (Corresponding author): 杨钙仁 (YANG Gairen), E-mail: yanggr@gxu.edu.cn。

culture control, under intermittent flooding, all three plants showed adaptive changes in enhancing oxygen delivery to the roots, such as enlarged stem base lenticels and adventitious root formation, and significantly promoted the height growth of *N. oleander*. However, the growth rate of *E. cochinchinensis* and *F. ceilanica* was slowed down due to the influence of flooding; (2) Under the interaction of intermittent flooding and ammonia nitrogen, the plant height of *N. oleander* increased with the increase of ammonia nitrogen concentration, while the plant height growth of *E. cochinchinensis* and *F. ceilanica* was significantly inhibited after the ammonia nitrogen reaching 14.5 mg/L, and when the ammonia nitrogen was 21.5 mg/L, the leaves of *E. cochinchinensis* appeared symptoms such as reduced leaf area and green loss; (3) Intermittent flooding had no significant effect on the activities of antioxidant enzymes and the contents of chlorophyll, malondialdehyde (MDA), free proline (Pro) and soluble protein (SP) of the three plants. On the 60th days, the activities of antioxidant enzymes, free proline and soluble protein of the three plants fluctuated to some extent, but on the 90th day, each index had little difference compared with soil culture; (4) Under the interaction of intermittent flooding and ammonia nitrogen, on the 90th day, *N. oleander* could recover to the normal level even when the ammonia nitrogen was 28.5 mg/L. After the ammonia nitrogen was 14.5 mg/L, *E. cochinchinensis* and *F. ceilanica* tended to produce more antioxidant enzymes, MDA and free proline, less soluble protein, with obvious physiological disorders. It could be seen that *N. oleander* showed active morphological adaptation and strong resistance in the aqueous solution with ammonia nitrogen concentration of 0–28.5 mg/L, and could grow in a certain length of time and intermittent flooding environment. Although *E. cochinchinensis* and *F. ceilanica* also showed strong adaptability, the tolerance to ammonia nitrogen was weaker than that of *N. oleander*, and they only grew well in the range of 0–14.5 mg/L ammonia nitrogen concentration aqueous solution. Therefore, the three plants could be used in the intermittent flooded green space, and *N. oleander* has strong adaptability to high concentration ammonia nitrogen water environment.

Keywords: garden plants; ammonia nitrogen stress; flooding stress; antioxidant enzymes

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.11.023

根据农业农村部统计数据,到 2020 年,我国观赏园林苗木种植面积已达 86.25 万 hm^2 ,是城市绿化的主要植物,随着人工湿地、雨水花园、海绵城市的发展,园林植物用于水污染治理生态空间前景广阔。植物生长环境中氮素的浓度与植物的形态和生理特征变化息息相关。ZHANG 等^[1]对氨氮胁迫下的植物进行研究,发现植物为了应对高氮和低光胁迫,通过大量合成游离氨基酸来降低胞内游离铵离子的毒害,同时植物倾向于降低组织的可溶性蛋白含量,促进超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性的提高。YUAN 等^[2]对氨氮处理下 10 种植物的研究发现,植物会通过提高氮同化相关酶类的活性,促进游离氨基酸和可溶性蛋白等含氮化合物的积累,以应对氨氮胁迫。高奇英等^[3]发现当水体中的氨氮浓度 $>4 \text{ mg/L}$ 时,狐尾藻 (*Myriophyllum verticillatum*)、小茨藻 (*Najas minor*) 的可溶性蛋白生成受到抑制,MDA 含量增加且均在短时间内死亡。颜昌宙等^[4]发现当水体中的氨氮浓度 $\geq 16 \text{ mg/L}$ 时,黑藻 (*Hydrilla verticillata*) 的可溶性蛋白增加,SOD、POD 则呈现先上升后下降的趋势,且在短时间内死亡。另外,不同的逆境条件下,植物外部形态结构的变化、生理生化指标的动态变化不同。VOESENEK 等^[5]研究发现,缺氧环境下,植物会通过激素的分泌和

相互作用来快速调节茎的生长,通过增加植株的高度来适应缺氧状态。DIXON 等^[6]研究发现缺氧胁迫下篦齿眼子菜 (*Stuckenia pectinata*) 茎节长度变为正常条件下的 4 倍左右,植物可能通过茎节内部生成大量通气组织来应对缺氧胁迫。除了水生植物,也有研究指出^[7],园林植物在间歇式淹水模式下,茎基会形成肥大皮孔和不定根,通气组织数量不断增加,植株地上部分生长均受到明显促进,抗氧化酶活性显著升高,能够长期适应低水位间歇淹水环境。但氨氮胁迫和淹水胁迫的共同作用对陆生园林植物的生理生态响应特征尚不明确。目前,大多数氨氮胁迫和淹水胁迫的研究都集中在水生植物的黑藻属 (*Hydrilla*)、狐尾藻属 (*Myriophyllum*)^[4, 8],单一物种研究对于理解各种适应性调节很有价值,但从生态学的角度来看意义不大,园林植物对氨氮和间歇淹水的耐受范围研究还处于空白状态。

鉴于此,在前人的基础上,本研究主要探讨氨氮胁迫和淹水胁迫的共同作用对园林植物形态和生理的影响特征。红背桂、夹竹桃、灰莉都是南亚热带常见的观赏植物,常在公园、风景区、道路旁或河旁、湖旁周围栽培,以这 3 种园林植物为研究对象,模拟间歇淹水绿地采用间歇淹水模式,即淹水 3 d,排空 1 d,设置 6 种氨氮浓度水溶液的间歇

淹水栽培试验, 研究间歇淹水和氨氮胁迫的共同作用对植物各指标的变化规律, 对合理地选育耐氨氮耐水淹的植物品种、发挥其景观生态价值、治理城市富营养化水体具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 材料

供试植物材料购自广西造福园林绿化工程有限公司。2020 年 8 月, 选取无病虫害、生长发育良好、生长较为一致的两年生红背桂、夹竹桃、灰莉扦插苗各 200 株转至广西大学林学院苗圃温室备用(表 1)。

表 1 供试植物
Tab. 1 The selected plants

植物 Plant	拉丁学名 Latin name	株高 Plant height/cm
红背桂	<i>Excoecaria cochinchinensis</i>	21.6±1.1
夹竹桃	<i>Nerium oleander</i>	47.1±1.7
灰莉	<i>Fagraea ceilanica</i>	28.1±1.2

1.2 方法

1.2.1 试验设计 间歇淹水模式的满床与空床时长比为 3:1, 满床水深为 25 cm, 空床水深为 1 cm, 空床情况下注水至满床用时为 3~4 min, 排空用时为 6 min 左右。间歇淹水下设置 6 组氨氮浓度 (AN₀~AN₅), 对应的氨氮浓度分别为 0、0.5、7.5、14.5、21.5、28.5 mg/L, 所用的培养液为自配无氮霍格兰 10 倍稀释液(表 2)。通过向培养液添加相应量硫酸铵来设置氨氮浓度。同时设置土培为对照处理 (CK), 所用土壤为壤土, 通过人工补水使土壤含水量为田间持水量的 75% 左右, 各处理 3 个重复。

表 2 稀释前霍格兰营养液配方
Tab. 2 Hoagland nutrient solution formula before dilution

营养盐 Nutrient salts	浓度 Concentration/(mg·L ⁻¹)
K ₂ SO ₄	607.00
NaH ₂ PO ₄	115.00
MgSO ₄ ·7H ₂ O	493.00
Fe-EDTA	20.00
FeSO ₄ ·7H ₂ O	2.86
H ₃ BO ₂	4.50
MnSO ₄	2.13
CuSO ₄ ·5H ₂ O	0.05
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	0.22
H ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	0.02

1.2.2 试验过程 本研究在广西大学林学院苗圃的透明塑料大棚内进行, 用于栽培植物的盆栽器口径、底径和高度分别为 25.5、22.7、27.0 cm 的聚乙烯树脂桶, 在距桶底 2 cm 处设置水龙头用于排空。2020 年 8 月 1 日, 挑选供试的红背桂、夹竹桃、灰莉各 50 株移栽到广西大学林学院苗圃, 移栽完毕后放置苗圃缓苗, 期间进行正常养护管理。2020 年 9 月 1 日, 缓苗结束, 再各选取 21 株长势一致、生长旺盛、无病虫害的植株进行正式试验。试验前为提高植物成活率, 用稀释 500 倍后的生根液(河南省指南针生物科技有限公司)浸泡植物 5 min, 再将植物裸根定植于各盆栽器 20 cm 左右, 每盆栽植 1 株。间歇淹水处理的盆栽器填充 23 cm 粒径为 2~3 cm 的砾石(堆积空隙率为 37%), 栽植 54 盆; 对照处理的盆栽器填充 23 cm 壤土, 栽植 9 盆, 共栽植 63 盆。

1.2.3 测定项目与方法 (1) 生长指标测定。每 15 d 在 7:00—8:00 测定株高, 用卷尺测量(精度 0.1 cm) 植株顶芽的叶尖到盆栽器中基质表面的垂直距离。株高增长量为各阶段株高与初始株高的差值。

(2) 形态观察。每日 7:00—8:00 观察试验植株叶片形态变化、不定根形成以及肥大皮孔出现等现象, 进行详细记录。

(3) 生理指标测定。每 30 d 在 7:00—8:00 采用完全随机取样选取在各植株中上部东西南北 4 个方向上选取成熟功能叶各 1 片, 放置于冰盒中保存带回实验室进行生理指标测定。叶绿素含量采用丙酮浸取法测定; 丙二醛 (MDA) 含量测定采用硫代巴比妥酸法; 超氧化物歧化酶 (SOD) 活性采用氮蓝四唑 (NBT) 光还原法; 过氧化物酶 (POD) 活性测定采用愈创木酚法; 抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 参照沈文飏等^[9]的方法; 可溶性蛋白 (SP) 含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法; 游离脯氨酸 (Pro) 含量测定采用酸性茚三酮显色法。具体操作均参考李合生^[10]的实验方法。

1.3 数据处理

采用 SPSS 22.0 统计软件对所有数据进行单因素方差分析, 利用 Duncan's 法进行差异显著性检验 ($\alpha=0.05$), 所有图表用 Excel 2016 软件制作。

2 结果与分析

2.1 淹水及氨氮对植物株高和形态的影响

试验期间, 间歇淹水对 3 种植物的株高生长

影响较小, 3 种植物的 AN₀ 组与 CK 组的株高生长均差异不大, 受氨氮的影响 AN₁~AN₅ 组株高生长存在显著差异 (表 3)。试验 60 d, 红背桂和灰莉 AN₁~AN₅ 组的株高增长量均随氨氮浓度增加而呈单峰型变化。其中红背桂 AN₂ 组株高增长量最大, 平均每天增长 0.32 cm, 灰莉 AN₁ 组株高增长量最大, 平均每天增长 0.12 cm。而夹竹桃株高增长量随着氨氮浓度的增加而增加, 在 AN₅ 组达到最大值, 为 CK 组的 1.26 倍; 平均每天增长 0.69 cm, AN₁~AN₅ 组的株高增长速率均大于 CK 组。3 种植物的 AN₀~AN₅ 组的茎基均形成肥大皮孔, 根部也均出现了不定根。红背桂的叶片从 AN₄ 组开始出现失绿现象, 夹竹桃和灰莉 AN₀~AN₅ 组叶片均正常。

2.2 淹水及氨氮对植物叶绿素的影响

试验期间, 3 种植物 AN₀ 组叶绿素含量均略大于 CK 组, AN₁~AN₅ 组受氨氮的影响叶绿素含量积累速率存在显著差异 (图 1)。60 d 时, 红背桂和灰莉 AN₁~AN₅ 组叶绿素增长速率均随着

氨氮浓度的增加呈先升后降的趋势。二者都在 AN₂ 组达到峰值, 分别为 CK 组的 1.17 倍、1.28 倍。但红背桂从 AN₄ 组开始叶绿素增长速率开始减小, 而灰莉则是从 AN₃ 组开始的。夹竹桃 AN₁~AN₅ 组的叶绿素增长速率则随着氨氮浓度的增加而上升, 在 AN₅ 组达到最大值, 增幅为 109%, 为 CK 的 1.72 倍, AN₁~AN₅ 组的增幅均大于 CK。

2.3 淹水及氨氮对植物 MDA 的影响

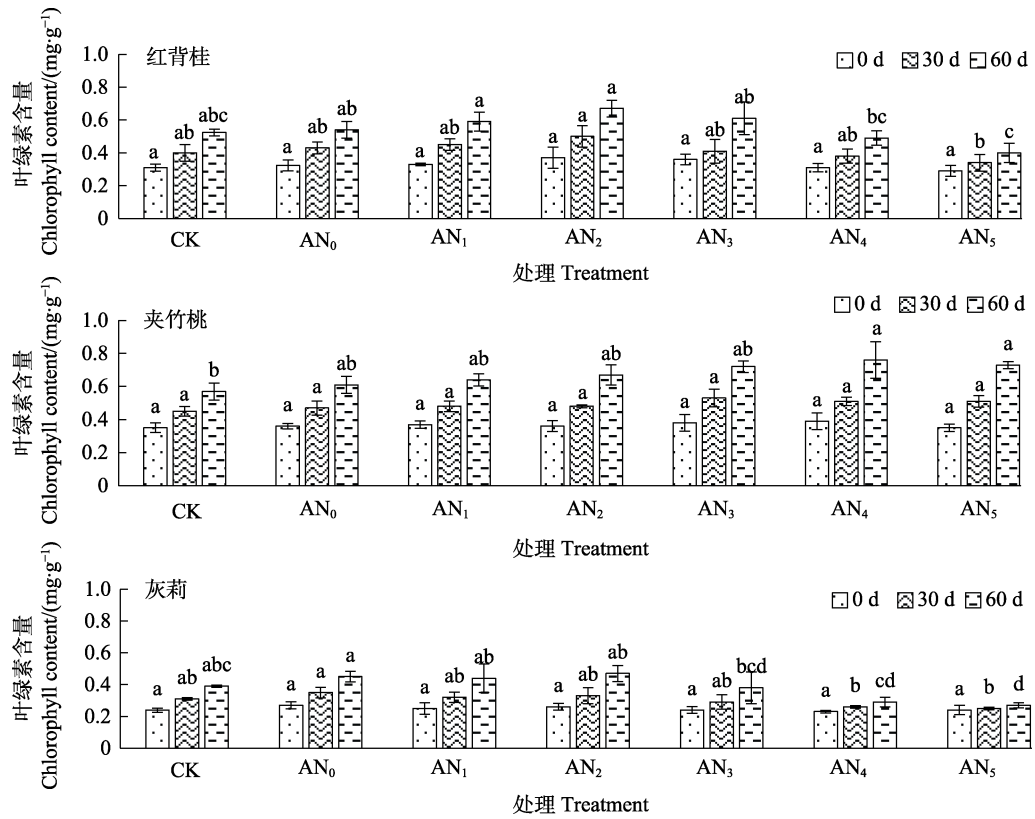
试验期间, 3 种植物 AN₀ 组的 MDA 含量随时间的增加呈先升后降的趋势, 最终均略小于 CK 组, AN₁~AN₅ 组受氨氮的影响 MDA 含量存在显著差异 (图 2)。30 d 时, 3 种植物 AN₁~AN₅ 组的 MDA 含量随氨氮浓度的增加均显著上升, 且均在 AN₅ 组达到最大值, 其中灰莉的增幅最大为 62%。60 d 时, 红背桂 AN₁~AN₃ 组、夹竹桃 AN₁~AN₅ 组、灰莉 AN₁~AN₂ 组的 MDA 含量开始下降, 其中夹竹桃 AN₅ 组的下降幅度最大为 24%; 而红背桂 AN₄~AN₅ 组、灰莉 AN₃~AN₅ 组的 MDA 含量依然上升, 且均在 AN₅ 组达到最大值, 分别

表 3 试验 60 d 植物株高与形态变化
Tab. 3 Plant height and morphological changes after 60 days of experiment

植物 Plant	处理 Treatment	株高 Plant height/cm			茎基 Stem base	茎基是否产生不定根 With or without stem base adventitious roots	叶片 Blade
		0 d	30 d	60 d			
红背桂	CK	25.45±2.76 ^a	30.52±1.45 ^b	38.45±1.81 ^{bc}	正常	否	正常
	AN ₀	23.52±1.87 ^a	30.81±0.75 ^b	39.66±1.58 ^{bc}	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₁	28.87±1.28 ^a	31.24±0.88 ^b	41.30±1.02 ^{ab}	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₂	24.32±1.42 ^a	34.34±0.63 ^a	43.86±0.96 ^a	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₃	25.63±1.17 ^a	29.57±1.10 ^b	38.84±1.49 ^{bc}	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₄	25.12±1.27 ^a	30.90±0.82 ^b	37.17±1.50 ^c	形成肥大皮孔	是	失绿
夹竹桃	CK	49.56±1.61 ^a	59.60±1.41 ^b	71.33±1.57 ^f	正常	否	正常
	AN ₀	49.35±1.62 ^a	60.10±1.52 ^b	73.77±1.62 ^{ef}	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₁	50.25±1.38 ^a	64.45±0.96 ^a	77.78±1.25 ^{de}	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₂	49.57±2.36 ^a	63.52±1.04 ^a	79.69±2.80 ^{cd}	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₃	49.96±0.65 ^a	64.19±1.92 ^a	83.67±1.49 ^{bc}	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₄	50.11±1.50 ^a	64.42±0.57 ^a	86.45±1.61 ^{ab}	形成肥大皮孔	是	正常
灰莉	CK	29.37±1.02 ^a	31.59±1.76 ^{abc}	35.41±1.18 ^{abc}	正常	否	正常
	AN ₀	30.14±0.57 ^a	32.73±0.32 ^{abc}	36.47±1.42 ^{ab}	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₁	30.57±0.76 ^a	33.66±0.47 ^a	38.06±1.97 ^a	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₂	30.82±1.46 ^a	32.67±0.97 ^{ab}	37.33±1.19 ^{ab}	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₃	29.27±1.54 ^a	30.71±1.86 ^{abc}	34.23±1.56 ^{bc}	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₄	28.37±0.56 ^a	29.21±1.47 ^c	32.07±0.81 ^c	形成肥大皮孔	是	正常
	AN ₅	28.93±1.16 ^a	29.88±1.09 ^{bc}	31.84±2.22 ^c	形成肥大皮孔	是	正常

注: 同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters after the same column of data indicate significant difference ($P<0.05$).

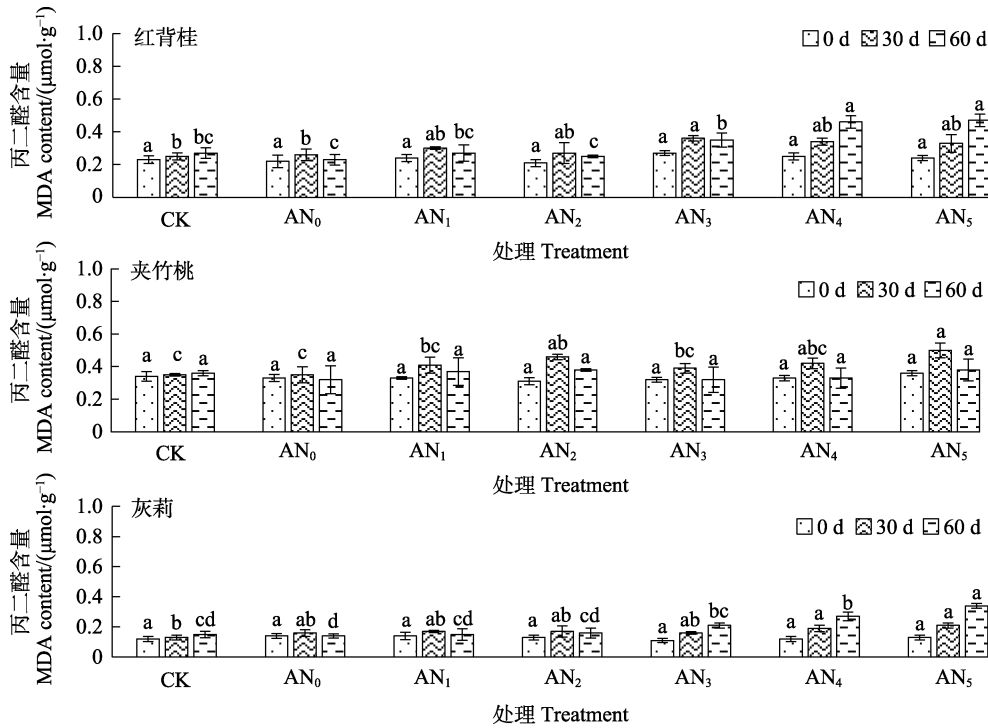


不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 1 淹水及氨氮胁迫对 3 种植物叶绿素含量的影响

Fig. 1 Effects of flooding and ammonia nitrogen stress on three plant chlorophyll content



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 2 淹水及氨氮胁迫对 3 种植物丙二醛含量的影响

Fig. 2 Effects of flooding and ammonia nitrogen stress on three plant malondialdehyde content in plants

为各自同期 CK 的 1.74 倍、2.27 倍。

2.4 淹水及氨氮对植物抗氧化酶活性的影响

2.4.1 淹水及氨氮对植物 SOD 活性的影响

试验期间, 3 种植物 AN₀ 组的 SOD 活性随时间的增加先升高后下降随后逐渐趋于 CK 组, 最终与 CK 组差异不大, AN₁~AN₅ 组受氨氮的影响 SOD 活性存在显著差异 (表 4)。30 d 时, 3 种植物 AN₁~AN₅ 组的 SOD 活性随氨氮浓度的增加均显

著上升, 且均在 AN₅ 组达到最大值, 其中夹竹桃的增幅最大为 73%。第 60 天时, 红背桂 AN₁~AN₃ 组、夹竹桃 AN₁~AN₅ 组、灰莉 AN₁~AN₂ 组的 SOD 活性开始下降, 其中夹竹桃 AN₅ 组的下降幅度最大为 28%; 而红背桂 AN₄~AN₅ 组、灰莉 AN₃~AN₅ 组的 SOD 活性依然上升, 且均在 AN₅ 组达到最大值, 分别为各自同期 CK 的 2.38 倍、1.66 倍。

表 4 试验期间各组植物 SOD 活性变化

Tab. 4 Changes of SOD activity of plants in each group during the test

植物 Plant	处理 Treatment	0 d	30 d	60 d
红背桂	CK	653.53±15.99 ^a	684.36±11.23 ^c	668.52±14.35 ^d
	AN ₀	651.33±10.08 ^a	698.79±27.16 ^{de}	652.92±41.51 ^e
	AN ₁	650.18±27.77 ^a	776.44±36.87 ^{cde}	718.17±75.45 ^{de}
	AN ₂	652.34±15.89 ^a	868.47±94.51 ^{bcd}	804.48±44.56 ^{cd}
	AN ₃	654.19±15.45 ^a	931.96±70.07 ^{abc}	902.14±26.99 ^e
	AN ₄	658.86±19.24 ^a	1016.91±92.97 ^{ab}	1447.54±78.47 ^b
夹竹桃	CK	410.72±1.79 ^a	454.43±17.86 ^d	427.60±2.52 ^b
	AN ₀	416.38±17.77 ^a	455.72±42.94 ^d	428.36±6.41 ^b
	AN ₁	413.37±5.81 ^a	481.16±20.78 ^d	451.74±16.62 ^{ab}
	AN ₂	411.14±6.22 ^a	559.86±32.52 ^c	509.69±11.49 ^{ab}
	AN ₃	410.82±5.10 ^a	598.68±33.06 ^{bc}	501.42±62.81 ^{ab}
	AN ₄	418.90±11.53 ^a	658.11±36.93 ^{ab}	516.03±11.95 ^{ab}
灰莉	CK	536.18±9.02 ^a	608.28±8.19 ^d	566.18±24.85 ^e
	AN ₀	530.22±11.96 ^a	611.22±21.23 ^{cd}	567.81±42.79 ^e
	AN ₁	535.83±9.93 ^a	630.34±9.71 ^{bcd}	567.33±50.24 ^e
	AN ₂	532.58±7.15 ^a	674.20±13.88 ^{abcd}	630.63±37.35 ^e
	AN ₃	533.73±1.57 ^a	722.63±15.89 ^{abc}	838.70±22.35 ^b
	AN ₄	538.19±5.11 ^a	754.70±59.59 ^{ab}	942.41±84.12 ^{ab}
AN ₅	538.55±3.32 ^a	743.81±99.93 ^a	980.61±31.31 ^a	

注: 同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters after the same column of data indicate significant difference ($P < 0.05$).

2.4.2 淹水及氨氮对植物 POD 活性的影响

试验期间, 3 种植物 AN₀ 组的 POD 活性随时间的增加先升高后下降随后逐渐趋于 CK 组, 最终与 CK 组差异不大。AN₁~AN₅ 组受氨氮的影响 POD 活性存在显著差异 (表 5)。30 时, 3 种植物 AN₁~AN₅ 组的 POD 活性随氨氮浓度的增加均显著上升, 且均在 AN₅ 组达到最大值, 其中夹竹桃的增幅最大为 65%。60 d 时, 红背桂 AN₁~AN₃ 组、夹竹桃 AN₁~AN₅ 组、灰莉 AN₁~AN₂ 组的 POD 活性开始下降, 其中夹竹桃 AN₅ 组的下降幅度最大为 29%;

而红背桂 AN₄~AN₅ 组、灰莉 AN₃~AN₅ 组的 SOD 活性依然上升, 且均在 AN₅ 组达到最大值, 分别为各自同期 CK 的 2.78 倍、1.90 倍。

2.4.3 淹水及氨氮对植物 APX 活性的影响

试验期间, 3 种植物 AN₀ 组的 APX 活性随时间的增加先升高后下降随后逐渐趋于 CK 组, 最终与 CK 组差异不大, AN₁~AN₅ 组受氨氮的影响 APX 活性存在显著差异 (表 6)。30 d 时, 3 种植物 AN₁~AN₅ 组的 APX 活性随氨氮浓度的增加均显著上升, 且均在 AN₅ 组达到最大值, 其中夹竹桃

表 5 试验期间各组植物 POD 活性变化
Tab. 5 Changes of POD activity of plants in each group during test

植物 Plant	处理 Treatment	0 d	30 d	60 d
红背桂	CK	142.83±3.09 ^a	153.99±24.10 ^c	141.49±11.40 ^c
	AN ₀	146.16±1.94 ^a	163.91±1.42 ^c	147.68±6.44 ^{de}
	AN ₁	147.33±0.71 ^a	182.91±6.59 ^{ab}	166.97±7.68 ^{cde}
	AN ₂	146.16±2.34 ^a	195.55±20.28 ^{abc}	185.77±16.27 ^{cd}
	AN ₃	143.50±1.45 ^a	209.34±25.92 ^{ab}	202.84±31.99 ^c
	AN ₄	146.58±1.75 ^a	227.68±18.80 ^a	321.16±12.87 ^b
夹竹桃	CK	206.46±3.15 ^a	222.24±7.63 ^{de}	228.33±10.18 ^a
	AN ₀	203.62±3.50 ^a	213.86±17.55 ^c	207.41±16.49 ^a
	AN ₁	209.45±1.62 ^a	237.61±10.75 ^{de}	219.62±1.31 ^a
	AN ₂	203.15±4.03 ^a	254.16±12.82 ^{cd}	228.25±24.00 ^a
	AN ₃	209.07±4.23 ^a	273.32±15.21 ^{bc}	230.49±6.47 ^a
	AN ₄	201.39±6.54 ^a	292.13±6.35 ^b	231.16±18.41 ^a
灰莉	CK	157.00±1.97 ^a	162.86±4.94 ^d	161.26±8.75 ^c
	AN ₀	156.88±3.38 ^a	169.14±22.79 ^{cd}	162.31±10.27 ^c
	AN ₁	153.89±1.69 ^a	172.71±3.08 ^{cd}	155.16±9.21 ^c
	AN ₂	158.15±5.19 ^a	194.85±8.38 ^{bc}	177.87±18.48 ^c
	AN ₃	155.08±2.42 ^a	208.63±4.41 ^{ab}	232.06±21.62 ^b
	AN ₄	156.76±1.52 ^a	221.99±15.82 ^{ab}	264.51±22.39 ^{ab}
	AN ₅	156.94±3.73 ^a	236.54±14.08 ^a	305.62±22.17 ^a

注：同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters after the same column of data indicate significant difference ($P<0.05$).

表 6 试验期间各组 APX 活性变化
Tab. 6 Changes of APX activity in each group during test

植物 Plant	处理 Treatment	0 d	30 d	60 d
红背桂	CK	65.36±2.95 ^a	73.96±3.84 ^c	62.07±3.25 ^d
	AN ₀	61.41±1.17 ^a	79.48±2.99 ^{bc}	63.13±4.87 ^d
	AN ₁	62.35±1.09 ^a	91.47±4.64 ^{ab}	78.84±7.20 ^{cd}
	AN ₂	64.74±2.43 ^a	99.45±7.53 ^a	89.34±11.15 ^{cd}
	AN ₃	65.32±1.62 ^a	101.25±5.45 ^a	97.68±8.75 ^{bc}
	AN ₄	62.54±1.18 ^a	102.38±7.71 ^a	125.66±14.63 ^{ab}
夹竹桃	CK	42.24±2.23 ^a	58.36±1.93 ^d	45.66±2.35 ^b
	AN ₀	43.32±2.25 ^a	61.26±9.09 ^d	47.32±5.36 ^b
	AN ₁	41.47±1.68 ^a	63.19±2.79 ^{cd}	53.37±4.62 ^{ab}
	AN ₂	42.68±2.14 ^a	69.21±6.47 ^{bcd}	54.42±5.27 ^{ab}
	AN ₃	43.72±1.76 ^a	75.36±6.57 ^{bc}	55.20±3.70 ^{ab}
	AN ₄	44.26±2.18 ^a	81.43±1.62 ^{ab}	58.22±5.22 ^{ab}
灰莉	CK	31.15±1.68 ^a	32.13±1.43 ^c	33.66±2.28 ^c
	AN ₀	31.32±1.37 ^a	38.97±6.70 ^{bc}	35.01±8.63 ^c
	AN ₁	32.12±0.73 ^a	39.41±3.50 ^{bc}	34.88±3.97 ^c
	AN ₂	34.83±2.18 ^a	46.61±2.46 ^{ab}	44.32±5.54 ^c
	AN ₃	33.94±3.36 ^a	50.32±4.43 ^{ab}	64.34±6.35 ^b
	AN ₄	32.02±0.96 ^a	51.03±8.10 ^{ab}	69.22±3.34 ^{ab}
	AN ₅	33.62±2.84 ^a	54.51±6.44 ^a	78.47±3.98 ^a

注：同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters after the same column of data indicate significant difference ($P<0.05$).

的增幅最大为 109%。60 d 时, 红背桂 AN₁~AN₃ 组、夹竹桃 AN₁~AN₅ 组、灰莉 AN₁~AN₂ 组的 APX 活性开始下降, 其中夹竹桃 AN₅ 组的下降幅度最大为 54%; 而红背桂 AN₄~AN₅ 组、灰莉 AN₃~AN₅ 组的 APX 活性依然上升, 且均在 AN₅ 组达到最大值, 分别为各自同期 CK 的 2.02 倍、2.33 倍。

2.5 淹水及氨氮对植物渗透调节物质的影响

2.5.1 淹水及氨氮对植物 SP 含量的影响 试验期间, 3 种植物 AN₀ 组 SP 含量随时间的增加而上升且均大于 CK 组, 但 AN₀ 组的 SP 含量积累速率均明显小于 AN₁~AN₅ 组, AN₁~AN₅ 组受氨氮的影响 SP 含量存在显著差异 (表 7)。30 d 时, 红背桂和灰莉 AN₁~AN₅ 组的 SP 含量均随着氨氮浓度的增加而上升, 均在 AN₅ 组达到最大值, 增幅分别为 56%、66%。60 d 时, 红背桂 AN₄~AN₅ 组、灰莉 AN₃~AN₅ 组的 SP 含量开始下降, 其中灰莉 AN₅ 组的下降幅度最大为 51%; 而红背桂 AN₁~AN₃、灰莉 AN₁~AN₂ 的 SP 含量依然上升, 但上升速度明显减缓, 灰莉 AN₁ 组上升幅度最大, 增幅为 17%。夹竹桃在整个试验期间 AN₁~AN₅ 组的 SP 含量均随氨氮浓度的增加均显著上升, 但

30~60 d 上升幅度明显减小。60 d 时其 SP 含量在 AN₅ 组达到最大值, 为同期 CK 的 1.51 倍。

2.5.2 淹水及氨氮对 Pro 含量的影响 试验期间, 3 种植物 AN₀ 组的 Pro 含量随时间的增加先升后降随后逐渐趋于 CK 组, 最终与 CK 组差异不大, AN₁~AN₅ 组受氨氮的影响 Pro 含量存在显著差异 (表 8)。30 d 时, 3 种植物 AN₁~AN₅ 组的 Pro 含量随氨氮浓度的增加均显著上升, 且均在 AN₅ 组达到最大值, 其中夹竹桃的增幅最大为 60%。60 d 时, 红背桂 AN₁~AN₃ 组、夹竹桃 AN₁~AN₅ 组、灰莉 AN₁~AN₂ 组的 Pro 含量开始下降, 其中夹竹桃 AN₅ 组的下降幅度最大为 40%; 而红背桂 AN₄~AN₅ 组、灰莉 AN₃~AN₅ 组的 APX 活性依然上升, 且均在 AN₅ 组达到最大值, 分别为各自同期 CK 的 1.78 倍、2.19 倍。

3 讨论

植物在淹水和氨氮等胁迫逆境中, 植物形态及生理会受到一定影响^[11]。本研究中, 间歇淹水使 3 种植物形态发生改变, 根系的肥大皮孔, 不定根等通气组织能有效缓解根系缺氧。同时植物体

表 7 试验期间各组植物可溶性蛋白含量的变化

Tab. 7 Changes in SP content of plants in each group during test

植物 Plant	处理 Treatment	0 d	30 d	60 d
红背桂	CK	153.27±5.59 ^a	158.48±1.96 ^c	160.17±4.14 ^d
	AN ₀	142.08±13.52 ^a	164.02±9.71 ^c	174.56±13.13 ^{cd}
	AN ₁	141.13±6.79 ^a	163.77±3.15 ^c	176.41±7.43 ^{bcd}
	AN ₂	144.42±14.59 ^a	181.35±6.91 ^{bc}	198.39±5.85 ^{abc}
	AN ₃	148.13±3.15 ^a	198.83±14.34 ^{ab}	212.29±13.44 ^{ab}
	AN ₄	153.69±8.82 ^a	222.32±19.21 ^a	206.50±6.62 ^a
夹竹桃	AN ₅	144.24±12.94 ^a	224.82±9.12 ^a	201.70±16.18 ^a
	CK	115.57±1.41 ^a	121.68±6.96 ^d	129.76±7.46 ^b
	AN ₀	116.20±1.58 ^a	129.35±6.81 ^{cd}	133.11±8.50 ^b
	AN ₁	111.18±8.91 ^a	138.74±5.32 ^{bcd}	148.68±23.56 ^{ab}
	AN ₂	114.29±2.80 ^a	146.39±7.65 ^{abc}	162.54±16.21 ^{ab}
	AN ₃	117.32±8.95 ^a	156.53±9.10 ^{ab}	177.72±36.41 ^{ab}
灰莉	AN ₄	110.42±8.52 ^a	161.58±18.28 ^{ab}	182.09±23.16 ^{ab}
	AN ₅	110.94±14.60 ^a	167.86±5.93 ^a	196.09±19.33 ^a
	CK	109.49±1.81 ^a	121.14±4.95 ^c	128.58±5.89 ^{bc}
	AN ₀	107.51±1.21 ^a	128.17±18.11 ^{de}	131.05±13.24 ^b
	AN ₁	109.99±10.39 ^a	132.84±4.46 ^{cde}	155.62±9.74 ^a
	AN ₂	106.74±10.14 ^a	143.34±6.07 ^{cd}	158.45±5.67 ^a
灰莉	AN ₃	104.18±4.81 ^a	153.44±6.61 ^{bc}	109.45±3.27 ^{cd}
	AN ₄	108.29±1.50 ^a	165.56±1.68 ^{ab}	94.00±2.45 ^{de}
	AN ₅	105.66±1.17 ^a	175.69±8.39 ^a	85.98±10.55 ^c

注: 同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters after the same column of data indicate significant difference ($P < 0.05$).

表 8 试验期间各组植物游离脯氨酸含量的变化
Tab. 8 Changes in Pro content of plants in each group during the test

植物 Plant	处理 Treatment	0 d	30 d	60 d
红背桂	CK	153.38±4.21 ^a	168.32±4.95 ^b	157.6±4.68 ^d
	AN ₀	158.27±21.72 ^a	172.82±7.34 ^b	155.94±9.03 ^d
	AN ₁	153.27±18.82 ^a	176.94±4.98 ^{ab}	164.12±9.87 ^{cd}
	AN ₂	155.11±18.82 ^a	186.78±4.98 ^{ab}	174.63±9.87 ^{cd}
	AN ₃	149.88±3.58 ^a	197.44±21.56 ^{ab}	188.77±14.28 ^c
	AN ₄	148.49±5.10 ^a	208.14±21.01 ^{ab}	233.65±1.45 ^b
夹竹桃	CK	218.83±7.49 ^a	232.38±6.75 ^c	219.78±7.34 ^a
	AN ₀	216.77±1.57 ^a	256.61±2.30 ^{de}	213.24±7.38 ^a
	AN ₁	218.11±9.95 ^a	282.57±15.84 ^{cd}	251.76±19.53 ^a
	AN ₂	218.50±6.33 ^a	295.59±15.07 ^c	242.25±14.83 ^a
	AN ₃	215.55±2.57 ^a	310.27±16.01 ^{bc}	237.83±9.44 ^a
	AN ₄	217.22±11.30 ^a	338.47±21.55 ^{ab}	222.44±27.49 ^a
灰莉	CK	48.32±1.39 ^a	53.75±11.92 ^a	45.50±1.77 ^{cd}
	AN ₀	48.18±2.60 ^a	55.62±8.86 ^a	42.76±2.01 ^d
	AN ₁	48.49±1.44 ^a	59.68±5.96 ^a	53.49±8.31 ^{cd}
	AN ₂	49.20±1.61 ^a	63.79±0.70 ^a	58.81±7.49 ^c
	AN ₃	48.15±0.37 ^a	64.50±1.78 ^a	82.02±6.27 ^b
	AN ₄	48.18±1.43 ^a	68.62±2.74 ^a	91.22±2.70 ^{ab}
	AN ₅	48.05±1.16 ^a	71.29±14.56 ^a	99.87±5.93 ^a

注：同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters after the same column of data indicate significant difference ($P<0.05$).

内非酶促系统也刺激叶绿素体内的抗坏血酸^[12]、类胡萝卜素^[13]等将 ROS 清除,在一定程度上有助于维持 ROS 平衡,进而又促进叶绿素的积累。但在间歇淹水和氨氮胁迫的互作下,试验初期,氨氮可能是作为一种营养素促进植物的生长^[14],3 种植物株高生长量和叶绿素积累量增加。试验后期,随着氨氮浓度的增加,夹竹桃的形态无任何受害症状。叶绿素含量的积累和株高生长显著大于对照,说明其对氨氮的耐受性较强,生态幅较广。而红背桂和灰莉在较高的氨氮浓度下则会出现株高增长减缓、叶片失绿、叶绿素含量积累速率减小等现象。这可能是由于高浓度氨氮导致植物体内活性氧增加,进而促进三线态叶绿素 (³Chl) 的形成^[15]。³Chl 容易与 O₂ 反应而生成 ¹O₂^[16],¹O₂ 又进一步对植物产生损害,形成恶性循环,因此导致植物生长及叶绿素积累速率减缓。可溶性蛋白和游离脯氨酸都是植物体内重要的渗透调节物质^[17]。逆境下植物通过合成脯氨酸、可溶性糖类和可溶性蛋白等渗透调节物质来应对渗透胁迫^[18]。本研究中,3 种植物在间歇淹水的情况下都能在短时间内提升自身的可溶性蛋白、游离脯氨酸来应对

间歇淹水胁迫,随后逐渐恢复到正常状态,这与潘兵青等^[19]的结论一致。但在间歇淹水和氨氮胁迫的互作下,试验初期,植物为了抵御环境的变化,3 种植物的可溶性蛋白和游离脯氨酸均随氨氮浓度的增加而增加。试验后期,红背桂和灰莉可溶性蛋白含量下降,游离脯氨酸含量依然上升,无法回到正常水平。说明逆境中植物体内游离脯氨酸含量升高可能是植物适应性的表现,也可能是植物细胞受损的表征^[20]。较高浓度的氨氮导致植物产生的 ROS 没有得到及时清除,蛋白经过一定程度的氧化损伤而导致大面积的交联和聚合物生成后,不但不易被水解,而且还能抑制蛋白酶降解其他被氧化的蛋白^[21]。逆境环境下,植物细胞内自由基代谢平衡被破坏,导致膜脂过氧化,使膜系统受到伤害^[22]。丙二醛的高低可以反映植物的脂质过氧化水平,目前已被广泛用作胁迫条件下生物膜受 ROS 氧化损伤的标志物^[23]。植物体内抗氧化酶活性大小可以反映植物的抗性^[24]。从本研究结果来看,间歇淹水短期内会导致 3 种植物 ROS 增加从而导致 MDA 含量上升。植物为了抵御 ROS 的毒害作用,会启动自身的酶促系统来

维持 ROS 代谢平衡^[25]。从而导致 SOD、POD、APX 活性上升,缓解了间歇淹水对植物的伤害,使得 3 种园林植物能适应间歇淹水环境,这与刘莲等^[7]的结论一致。但在间歇淹水和氨氮胁迫的交互下,夹竹桃即使在氨氮达 28.5 mg/L 时,也依然可以维持自身抗氧化酶系统平衡。MDA 含量也能逐渐降低,但无法降低到正常水平,通常 MDA 含量随胁迫程度和处理时间的增加而增加^[26]。而红背桂和灰莉在氨氮达 21.5 mg/L 后,植物体内 ROS 失衡,活性氧过量积累,SOD、POD、APX 活性持续上升。但由于抗氧化酶清除 ROS 的速度赶不上 ROS 的增长速度,因此 MDA 含量也持续上升。所以在较高的氨氮浓度下,红背桂和灰莉体内会产生过量 ROS,ROS 累积会直接损伤植物细胞,导致 MDA 含量持续升高、植物体内抗氧化酶系统短期内无法达到平衡。

4 结论

间歇淹水下,缺氧-复氧的模式能促进这 3 种园林植物茎基形成肥大皮孔,不定根等通气组织加强植物的代谢速率和株高生长速率,但生理指标变化不明显。间歇淹水和氨氮胁迫的交互下,红背桂和灰莉受高浓度氨氮的影响导致生长减缓,叶片失绿,生理失调特征明显;而夹竹桃形态无受害症状,各项生理指标也能恢复到正常水平。因此,在对这 3 种园林植物进行应用时,应考虑在热带亚热带地区的人工湿地、间歇淹水绿地等中高氨氮浓度的区域进行应用管理。同时植物的耐氨氮、耐水性还会受诸多因素的影响,如气候因子、土壤因子等,因此在间歇淹水条件下园林植物的抗逆性及应用技术等还需进一步验证与研究。

参考文献

- [1] ZHANG X F, LIU Z W. Interspecific competition effects on phosphorus accumulation by *Hydrilla verticillata* and *Valisneria natans*[J]. Journal of Environmental Sciences, 2011, 23(8): 1274-1278.
- [2] YUAN G X, CAO T, FU H, NI L Y, ZHANG X L, LI W, SONG X, XIE P, ERIL J. Linking carbon and nitrogen metabolism to depth distribution of submersed macrophytes using high ammonium dosing tests and a lake survey[J]. Freshwater Biology, 2013, 58(12): 2532-2540.
- [3] 高奇英,朱文君,刘晓波,蓝于倩,莫俊宁,沈文刚. 不同浓度氨氮对 5 种沉水植物生长的影响[J]. 水生态学杂志, 2019, 40(6): 67-72.
- [4] GAO Q Y, ZHU W J, LIU X B, LAN Y Q, MO J N, SHEN W G. Effects of ammonia nitrogen concentration on the growth of five submerged vegetation species[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 40(6): 67-72. (in Chinese)
- [4] 颜昌宙,曾阿妍,金相灿,赵景柱,许秋瑾,王兴民. 不同浓度氨氮对轮叶黑藻的生理影响[J]. 生态学报, 2007(03): 1050-1055.
- [5] YAN C Z, ZENG A Y, JING X C, ZHAO J Z, XU Q J, WANG X M. Physiological effects of ammonia-nitrogen concentrations on *Hydrilla verticillata*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007(3): 1050-1055. (in Chinese)
- [5] VOESENEK L A C J, RIJNDERS J H G M, PEETERS A J M, VAN DE STEEG H M, DE KROON H. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities[J]. Ecology, 2004, 85(1):78-95.
- [6] DIXON M H, HILL S A, JACKSON M B, RATCLIFFE R G, SWEETLOVE L J. Physiological and metabolic adaptations of *Potamogeton pectinatus* L. tubers support rapid elongation of stem tissue in the absence of oxygen[J]. Plant & Cell Physiology, 2006, 47(1): 128-140.
- [7] 刘莲,荣航,杨钙仁,何铁光,蓝萃予. 不同淹水方式对花叶假连翘生长和生理的响应[J]. 热带作物学报, 2022, 43(10): 2091-2098.
- [7] LIU L, RONG H, YANG G R, HE T G, LAN P Y. Responses of different flooding methods to the growth and physiology of *Forsythia suspensa*[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2022, 43(10): 2091-2098. (in Chinese)
- [8] 金相灿,郭俊秀,许秋瑾,扈学文,张瑞玖. 不同质量浓度氨氮对轮叶黑藻和穗花狐尾藻抗氧化酶系统的影响[J]. 生态环境学报, 2008(1): 1-5.
- [8] JIN X C, GUO J X, XU Q J, HU X W, ZHANG R J. Effects of different mass concentrations of NH_4^+ on antioxidant system of *Hydrilla verticillata* and *Myriophyllum spicatum*[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2008(1): 1-5. (in Chinese)
- [9] 沈文飏,徐朗莱,叶茂炳,张荣铎. 抗坏血酸过氧化物酶活性测定的探讨[J]. 植物生理学通讯, 1996(3): 203-205.
- [9] SHEN W B, XU L L, YE M B, ZHANG R X. Discussion on the determination of ascorbic acid peroxidase activity[J]. Plant Physiology Journal, 1996(3): 203-205. (in Chinese)
- [10] 李合生. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001: 201-296.
- [10] LI H S. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2001: 201-296. (in Chinese)
- [11] 梁芳,檀小辉,邓旭,吴玉霜,吴敏,杨香春,李金玲. 半红树植物玉蕊对淹水-盐度胁迫的生长及生理响应[J]. 广

- 西植物, 2021, 41(6): 872-882.
- LIANG F, TAN X H, DENG X, WU Y S, WU M, YANG X C, LI J L. Growth and physiological responses of semi-mangrove plant *Barringtonia racemosa* to waterlogging and salinity stress[J]. Guihaia, 2021, 41(6): 872-882. (in Chinese)
- [12] GRENE A R, NEVAL E, HEATH LENWOOD S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants[J]. Journal of experimental botany, 2002, 53(372): 1331-1341.
- [13] ZHAO Y T, LI D F, XU J W, ZHAO P, LI T, MA H X, YU X Y. Melatonin enhances lipid production in *Monoraphidium* sp. QLY-1 under nitrogen deficiency conditions via a multi-level mechanism[J]. Bioresource Technology, 2018 (259): 46-53.
- [14] 李海霞, 李正华, 邢亚娟, 白卉. 不同供氮水平对蒙古栎幼苗生物量与光合特性的影响[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(6): 116-120.
- LI H X, LI Z H, XING Y J, BAI H. Effects of different levels of nitrogen supply on biomass and photosynthetic characteristics of *Quercus mongolica* seedlings[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(6): 116-120. (in Chinese)
- [15] BENNETT D, AMARNATH K, FLEMING G R. A structure-based model of energy transfer reveals the principles of light harvesting in photosystem II supercomplexes[J]. Journal of the American Chemical Society, 2013, 135(24): 9164-9173.
- [16] FARIA T D, SILVERIO D, BREIA E, CABRAL R, ABADIA A, ABADIA J, PEREIRA J S, CHAVES M M. Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four mediterranean tree species[J]. Physiologia Plantarum, 1998, 102(3): 87-93.
- [17] 蔡昆争, 吴学祝, 骆世明. 不同生育期水分胁迫对水稻根叶渗透调节物质变化的影响[J]. 植物生态学报, 2008, 32(2): 491-500.
- CAI K Z, WU X Z, LUO S M. Effects of water stress on osmolytes at different growth stages in rice leaves and roots[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2008, 32(2): 491-500. (in Chinese)
- [18] PARVAIZ A, SATYAWATI S. Salt stress and phyto-biochemical responses of plants—a review[J]. Plant Soil and Environment, 2008, 54(3): 1-7.
- [19] 潘兵青, 朱向涛, 潘星桦, 戴馨好, 傅洁, 林城好. 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.
- PAN B Q, ZHU X T, PAN X Y, DAI X Y, FU J, LIN C Y. Effects of exogenous calcium on physiological and biochemical characteristics of peony under waterlogging stress[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2018, 33(1): 84-89. (in Chinese)
- [20] 宋珂, 徐嘉宝, 史锋厚, 张于卉, 尹中明, 沈永宝. 淹水处理对培忠杉苗木形态和生理生化特性的影响[J/OL]. 分子植物育种, 2022: 1-8 [2022-08-17]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220318.1210.008.html>.
- SONG K, XU J B, SHI F H, ZHANG Y H, YIN Z M, SHEN Y B. Effects of waterlogging stress on physiology and biochemistry of *Taxodiomera peizhongii*[J/OL]. Molecular Plant Breeding, 2022: 1-8 [2022-08-17]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220318.1210.008.html>. (in Chinese)
- [21] TUO X Q, LI S, WU Q S, ZOU Y N. Alleviation of waterlogged stress in peach seedlings inoculated with *Funneliformis mosseae*: changes in chlorophyll and proline metabolism[J]. Scientia Horticulturae, 2015: 130-134.
- [22] ABIDI W, TARCHOUNE I, ZAGHDOUDI M, OUERGHIZ, AYACHI M B N. Effect of NaCl on growth, lipid peroxidation and antioxidant activities in two cultivars of *Linum usitatissimum*[J]. Agrochimica, 2016, 60(1): 15-28.
- [23] JANERO D R. Malondialdehyde and thiobarbituric acid-reactivity as diagnostic indices of lipid peroxidation and peroxidative tissue injury[J]. Free Radical Biology & Medicine, 1990, 9(6): 515-540.
- [24] CHENG X X, YU M I, ZHANG N, ZHOU Z Q, XU Q T, MEI F Z, QU L H. Reactive oxygen species regulate programmed cell death progress of endosperm in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under waterlogging[J]. Protoplasma, 2016, 253(2): 311-327.
- [25] MARVIN L S. Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast[J]. Physiologia Plantarum, 1988, 72(3): 681-689.
- [26] SRIRAM D, ALEXANDER E, RODOLFO P T, JOACHIM K, CHRISTOPHER A M. *Arabidopsis thaliana* glyoxalase 2-1 is required during abiotic stress but is not essential under normal plant growth[J]. PLoS One, 2017, 9(4): 124-132.