

周余华,梁宇翔. 高温胁迫对多花桉木幼苗叶片生理因子的影响[J]. 江苏农业科学,2021,49(11):85-92.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.11.015

高温胁迫对多花桉木幼苗叶片生理因子的影响

周余华,梁宇翔

(江苏农林职业技术学院,江苏镇江 212400)

摘要:以一年生多花桉木(*Cornus florida* L.)幼苗为试验材料,在 35~44 ℃ 人工模拟高温环境下,研究不同梯度高温对多花桉木叶片色差、叶绿素含量、叶片含水量、荧光动力学参数、超氧化物歧化酶(SOD)活性等形态特征和叶片生理指标的影响。结果表明,(1)与对照组(35 ℃ 恒温)相比,随着高温胁迫温度的提高,多花桉木茎叶逐渐褪色萎缩脆化,具体表现为叶片色差不断增大、叶片相对含水量(LRWC)与叶绿素含量均下降、叶片荧光能力随温度上升而降低;(2)高温影响多花桉木叶片酶活性,具体表现为超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性不断升高,丙二醛(MDA)含量呈上升趋势并在 43 ℃ 达到最大值,且多花桉木形态变化的临界点较其内部生理变化临界点出现略迟。综上,高温对多花桉木幼苗生长的影响较大,多花桉木具有一定的耐热性,但不可忍受超过 40 ℃ 以上的长期高温。

关键词:高温胁迫;多花桉木;形态特征;生理特征;荧光动力学参数

中图分类号:S685.990.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2021)11-0085-07

随着人口的不断增加,城市化和工业化进程不断加快,大气中 CO₂ 浓度也随之持续增加,温室效应问题日益突出。环境因子(如温度升高、雨水增多等)的改变给植物增加了生长乃至存活挑战^[1]。高温胁迫作为植物在生存环境中的主要逆境因子,通过改变植物的生理作用,对许多植物产生伤害,不可逆转地影响植物体生长和发育过程^[2-4]。国内外学者对不同的园林植物进行高温胁迫研究,目前已取得较大成果。多花桉木(*Cornus florida* L.)作为世界著名的园林观赏植物,原产于加拿大南部与美国东南部地区^[5-7],种植于长江中下游地区无疑会受到夏季高温的影响。

多花桉木具有较强的耐寒性,华东地区冬季无防护措施的条件下,一年生幼苗未遭冻害且无明显病虫害。在适宜的气候环境条件下,多花桉木幼苗生长较慢,2 年后幼苗成长速率加快^[8-10]。常州、苏州、上海、杭州等地引种后也能顺利度夏。

对多花桉木来说,高温是造成多花桉木生长受限、长枝亏欠的主要因素。本研究以生长状况良好的一年生多花桉木植株为试验材料,探索不同高温梯度下多花桉木的形态变化和生理生化反应,以期

在短期高温条件下,通过人为措施缓解或消除高温带来的不利影响,从而探索多花桉木耐高温生理机制,选育耐高温多花桉木品种,并了解多花桉木在高温伤害下的紧急救治措施。多花桉木的应用潜力尚未完全开发,其景观和生态价值尚未得到充分的展示。因此,研究多花桉木的耐高温性能对挖掘多花桉木潜在价值,推广绿化种植具有较大意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料与地点

试验地点在江苏农林职业技术学院研发楼内。选用植株健壮、生长状况良好的一年生多花桉木盆栽苗,生长高度基本一致,每盆质量 6 kg(含沙壤土,有机质含量为 15.827 g/kg)左右、叶片数超过 80 张(不含嫩叶),每盆 1 株。每个处理计 30 盆,3 次重复。

主要试验仪器:多功能全自动人工气候箱、CM-700d/600d 分光测色仪、SPAD 叶绿素含量测定仪、Handy PEA 高速连续激发式荧光仪、超低温冰箱、离心机、梅特勒 ML204 型万分之一天平等。盆栽苗胁迫试验在全自动智能人工气候箱内进行。

1.2 试验设计

1.2.1 预试验 2019 年 7—9 月对多花桉木进行盆栽苗的初步胁迫试验,拟定 2 组,各选 10 盆。根据全国各地引种情况及日本各地栽植情况,拟设定温度为 35、40 ℃,观察人工气候箱内植株叶片随胁

收稿日期:2020-09-22

基金项目:江苏省林业科技创新与推广项目(编号:LYKJ[2018]07);

江苏农林职业技术学院项目(编号:2017kj10)。

作者简介:周余华(1964—),男,江苏泰兴人,博士,副教授,主要从事园林植物的教学、生产及研究工作。E-mail:uua16hot@126.com。

迫进行的反应变化^[11],得出相应的平均存活天数分别约 34.1、24.7 d。

1.2.2 胁迫试验 随后根据预试验植株的存活天数,确定胁迫起始温度为 35 ℃,最终温度为 45 ℃,于 2019 年 10 月 14 日进行高温胁迫试验。试验设置 2 组,同时进行,T 为试验组(35~45 ℃的高温胁迫)30 盆,3 次重复,CK 为对照组(35 ℃保持不变);试验设计采用单因子完全随机变量(表 1)。试验前用与盆栽苗冠幅大小一致的软质透水无纺袋将多花棘木植株土球包裹,并在盆栽苗底部垫有半径一致的托盘,及时浇水保持托盘内水分,利用土壤对水分的虹吸能力保持植株水分平衡。

表 1 单因子完全随机变量试验设计

日期	温度(℃)		备注
	CK	T	
10 月 14 日	35	35	胁迫试验开始
10 月 16 日	35	35	第 2 天
10 月 18 日	35	37	第 4 天
10 月 20 日	35	39	第 6 天
10 月 22 日	35	40	第 8 天
10 月 24 日	35	41	第 10 天
10 月 26 日	35	42	第 12 天
10 月 28 日	35	43	第 14 天
10 月 30 日	35	44	胁迫试验结束

试验伊始,将盆栽苗置于人工气候箱内,并保持相邻 2 株 5 cm 左右间隔,尽量减少植株间的相互影响。调节气候箱内初始环境参数,光照度为 3 000 lx,光处理 14 h,暗处理 10 h(模拟北半球夏季昼夜长短变化),其他环境因子保持不变。胁迫初始温度为 35 ℃,之后每隔 2 d 上升 2 ℃,当温度达到 39 ℃时每隔 2 d 上升 1 ℃(表 1)。根据长江中下游气候特点,39 ℃已处于高温状态,为缓解高温对植物带来的生理影响,使植物更易适应高温,并利于试验进一步进行,将温度的调整放缓。调整温度达 44 ℃时,试验结束。试验期间,每隔 2 d 进行指标测定和叶片采样工作,指标测定和叶片采样时间为 20:00。测定时,叶片样本均选自每株盆栽苗的中间部位,含水量测定样本来自植株基部。采样工作则选择不同植株同样部位的叶片 1~3 张,共 20 张,采样完毕后叶片样品立即放入密封袋中,标好序号,用冰袋包裹放置于-180 ℃超低温冰箱密封保存,以供后期测样。

1.3 试验测定指标与方法

1.3.1 叶片生长形态与形色指标测定 植株的外

部生长形态通过观察记录叶片的形态变化表示,根据叶片的生长状况和外观质量,将叶片外观形态分为 5 个等级:Ⅰ级为饱满正常,Ⅱ级为比较饱满正常,Ⅲ级为失水皱缩,Ⅳ级为严重失水皱缩,Ⅴ级为完全失水焦枯(表 2)。

表 2 叶片外观形态等级

等级	叶片饱满程度	叶色	叶片其他外部现象
Ⅰ	饱满	正常	无萎蔫焦枯或灼伤现象
Ⅱ	比较饱满	基本正常	小面积出现萎蔫焦枯或灼伤现象
Ⅲ	部分皱缩	失绿变淡	大面积出现萎蔫焦枯或灼伤现象
Ⅳ	大面积皱缩	严重褪色	严重失水枯黄
Ⅴ	完全皱缩	完全褪色	全部焦枯

叶片的形色指标(色度)采用分光测色仪 CM-700d/600d 进行色差测定。选取植株中上部固定位置较大的叶片,使用校正后的分光测色仪测量固定叶片的上部位置,将第 1 次测定的叶片数据记为初始标准色,其 L (照度/亮度)、 a (红绿值)、 b (黄蓝值)即为初始标准色三参数,此后每次测量所得数据为对比色(对比参数),以 ΔL 、 Δa 、 Δb 作为相应色差指标。 ΔE 为总色差变化。其中 ΔE 在(0,0.5]之间表示变化微小;在(0.5,2.0]之间表示变化一般;在(2.0,4.0]之间表示变化较大;>4.0 则表示变化非常大。

计算公式:

$$\Delta E(NBS) = \sqrt{(\Delta L)^2 + (\Delta a)^2 + (\Delta b)^2} \quad (1)$$

1.3.2 叶片含水量测定 叶片含水量通过烘干称质量法测定。在植株底部选取大小适中的叶片取样,每株取 3 片,首先称量叶片采下后的质量,记为叶片鲜质量 m_1 ;随即将所有称质量后的叶片放入蒸馏水中充分浸泡 5 h 后,取出并擦干叶片表面水分,此时测量叶片饱和质量,记为 m_2 ;最后将叶片放置 105 ℃的烘干箱中杀青 30 min 后,再用 80 ℃烘干箱烘烤 12 h 至叶片恒质量,此时测量叶片干物质的质量,记为叶片干质量 m_3 。通过公式计算叶片含水量(LWC)、叶片相对含水量(LRWC)。

计算公式为

$$LWC = \frac{m_1 - m_3}{m_1} \times 100\% \quad (2)$$

$$LRWC = \frac{m_1 - m_3}{m_2 - m_3} \times 100\% \quad (3)$$

1.3.3 叶片叶绿素含量测定 选择相同植株中上部同一叶片,每隔 2 d 使用 SPAD 叶绿素仪器进行

叶绿素相对含量测量,同一叶片测量 5 次,取平均值作为叶绿素含量,记录数据并比较叶绿素相对含量随试验温度升高的变化。

1.3.4 荧光动力学参数测定 使用 Handy PEA 高速连续激发式荧光仪测定叶绿素荧光参数,测量前首先选择固定健康叶片部位进行 30 min 金属片闭光暗反应,随后每次测定工作重复 3 次,测定的叶绿素荧光参数指标包括初始荧光产量(F_o)、最大荧光产量(F_m)、PS II 系统的最大量子效率(F_v/F_m)和 PS II 潜在活性(F_v/F_o)。

计算公式:

$$F_v/F_m = \frac{F_m - F_o}{F_m}; \quad (4)$$

$$F_v/F_o = \frac{F_m - F_o}{F_o}. \quad (5)$$

1.3.5 生理生化指标测定 试验测定的生理生化指标包括超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、丙二醛(MDA)含量,均为植物细胞内存在的化学物质,这些指标活性或含量的高低与植物氧化代谢活动和植物体衰老及抗逆性有着密切的关系。测定方法如下:

SOD 活性采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定,以抑制 NBT 光化学还原作用从而确定酶活性大小,其中 SOD 活性单位以抑制 NBT 光化学还原的 50% 为 1 个酶活性单位表示。

计算公式为

$$\text{SOD 活性(U/g)} = \frac{(D_0 - D_s) \times V_t}{D_0 \times 0.5 \times F_w \times V_s}. \quad (6)$$

其中, D_0 为光下对照管吸光度; D_s 为样品测定管吸光度; V_t 为样品提取液总体积(mL); V_s 为测定时取粗酶液量(mL); F_w 为样品鲜质量(g)。

POD 活性采用愈创木酚比色法测定,以过氧化氢(H_2O_2)将愈创木酚氧化后的产物在 470 nm 处的吸光度变化测定,每分钟 $D_{470 \text{ nm}}$ 增加 0.01 记为 1 个酶活力单位(U)。

计算公式为

$$\text{POD 活性(U/g)} = \frac{\Delta D_{470 \text{ nm}} \times V_t}{V_s \times 0.01 \times F_w}. \quad (7)$$

其中, $\Delta D_{470 \text{ nm}}$ 为 470 nm 波长下吸光度变化; V_t 为提取酶液总体积(mL); V_s 为测定时取用酶液体积(mL); F_w 为样品鲜质量(g)。

MDA 含量采用硫代巴比妥酸(TBA)法测定,离心后的多花楸木样片上清液于分光光度计上 450、

532、600 nm 处的吸光度 $D_{450 \text{ nm}}$ 、 $D_{532 \text{ nm}}$ 、 $D_{600 \text{ nm}}$ 根据公式计算得出。

计算公式为

$$\text{MDA 含量}(\mu\text{mol/g}) = \frac{[6.45 \times (D_{532 \text{ nm}} - D_{600 \text{ nm}}) - 0.56 \times D_{450 \text{ nm}}] \times V_t}{F_w}. \quad (8)$$

1.3.6 数据统计与处理 原始数据统计记录在试验前设计的各指标对应表格内,数据处理和分析使用 Excel 2010 软件,图表和图像编辑使用 PS 软件修调完成。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对多花楸木叶片生长形态的影响

高温胁迫下,多花楸木叶片的外部生长形态发生了十分显著的改变。由图 1、图 2、图 3 可知,第 2 天在初始温度为 35 °C 的胁迫下,叶片外观为 I 级:叶色正常,叶片饱满完整,无萎蔫焦枯或灼伤现象;第 4 至第 8 天,胁迫温度在 37 ~ 40 °C 之间,叶片叶色基本正常,叶片比较饱满,仅小面积或叶边缘出现萎蔫焦枯或灼伤现象,叶片外观为 II 级;第 10 天,胁迫温度达到 41 °C,此时,叶片的外部生长形态发生了较大的变化,叶色失绿变淡,叶片皱缩,大面积出现萎蔫焦枯或灼伤现象,尚有生命体征,叶片外观为 III 级;胁迫试验进行的第 12 天至第 14 天,叶片外观为 IV 级:叶片严重失水枯黄;第 16 天,此时在 44 °C 高温下,叶片外观为 V 级:叶片完全失水,全部焦枯,叶片完全失去生命体征。与胁迫试验组(T)相比,对照组的多花楸木叶片症状变化不大(表 3),经过 16 d 仅在叶边缘出现少许干枯反卷现象。

第 10 天胁迫温度达到 41 °C 时为胁迫试验叶片变化的分水岭,此时叶片尚有生命体征,在此之前,叶片叶色基本正常,整体饱满;此后多花楸木叶片变化巨大,迅速失水皱缩变淡,直至叶片完全失水死亡。

分光测色仪测定的叶片色差指标包括 a (红绿值)、 b (黄蓝值)、 L (照度/亮度) 3 个参数,对比参数 Δa 、 Δb 、 ΔL 。当 a 、 b 、 L 均为正值时,其中 Δa 若为正值,则说明叶色较初始温度胁迫时的标准 a 色红,反之则表示偏绿; Δb 若为正值,则说明叶色较初始温度胁迫时的标准 b 色黄,反之则表示偏蓝; ΔL 若为正值,则说明叶色较初始温度胁迫时的标准 L 色度明亮,反之则表示偏暗。

色差指标变化结果如图 4 所示,图中 Δa 、 ΔL 均呈上升趋势, Δa 上升幅度最大,较初始 a (红绿值)

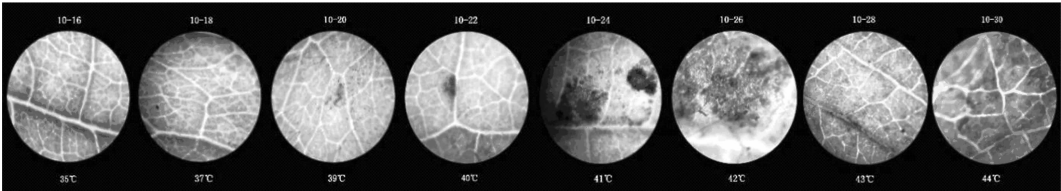
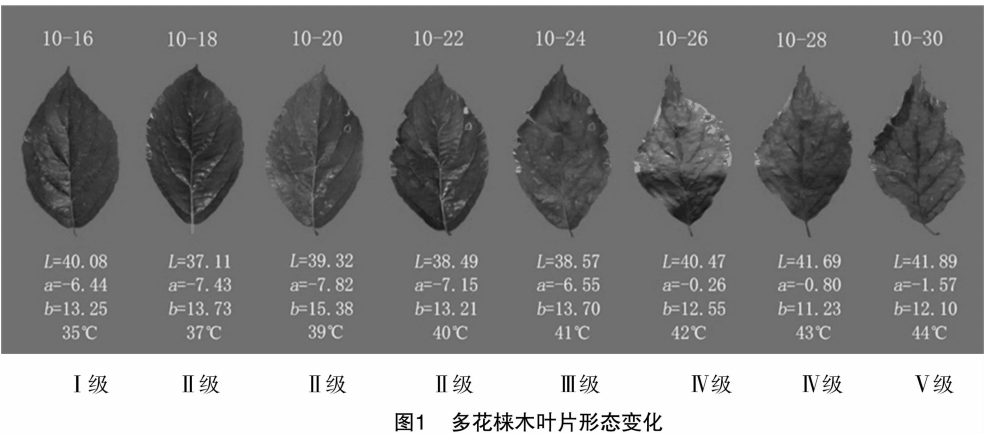


图2 多花楸木叶片细部形态变化(显微镜, 20 倍)

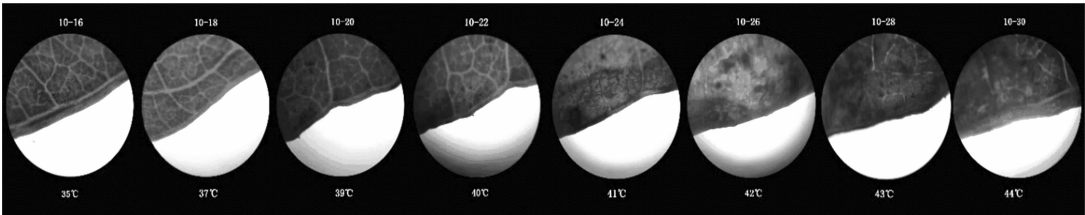


图3 多花楸木叶片边缘形态变化(显微镜, 20 倍)

表 3 高温胁迫后多花楸木叶片的症状变化

组别	叶片症状							
	第 2 天	第 4 天	第 6 天	第 8 天	第 10 天	第 12 天	第 14 天	第 16 天
对照组 (CK)	正常	+	+	+	+	a	+	+
试验组 (T)	正常	+	a	ab	abc	+	abcd	+

注: + 表示症状同前。a 表示叶片上出现渍斑;b 表示叶变色;c 表示叶脱落或枯萎;d 表示植株死亡。

最大峰值上升了 6.18 NBS; ΔL 上升幅度较小,在胁迫试验的 16 d 中仅上升了 4.78 NBS;而 Δb 呈缓慢下降趋势,其最小值较初始 b (黄蓝值) 仅下降 2.02 NBS。由此可知,在胁迫试验中,多花楸木叶片变红变蓝,即由绿色度逐渐变浅,叶片明暗度趋于稳定。总色差变化 ΔE 在试验前 10 d (37 ~ 41 ℃) 基本介于变化一般与变化较大间,后 6 d (42 ~ 44 ℃) 变化非常大。

Δa 、 Δb 、 ΔL 这 3 个指标在 37 ~ 41 ℃ 时总体变化不大,在一定小范围内略有波动,整体趋势比较稳定。除 ΔL 外, Δa 、 Δb 的值在持续高温胁迫试验过程中,变化幅度分别为 -1.71%、3.40%, ΔE 在 37 ~ 41 ℃ 间数值变化为 -50.13%;在 41 ~ 44 ℃ 间,

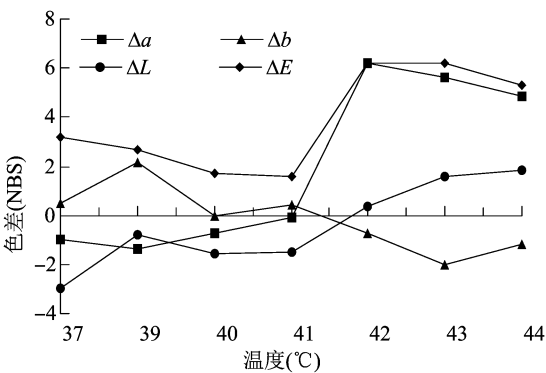


图4 高温胁迫下 Δa 、 Δb 、 ΔL 、 ΔE 的变化

Δa 、 Δb 大幅变化,其中 Δa 在此期间上升了 76.03%; Δb 变化幅度则为 -11.68%。

综上,叶片色差 Δa 、 Δb 、 ΔL 、 ΔE 这 4 个指标的

变化趋势和叶片的外部生长形态变化基本一致,以第 10 天时 41 ℃ 为界,分为 2 个阶段,第 1 阶段(胁迫的前 10 d)叶片外部变化不明显,仅边缘有少量焦枯褐斑,叶色仅有少量变化,绿色略有变淡,叶肉饱满,富有一定弹性,总体生命特征明显;第 2 阶段(胁迫的后 6 d),多花桉木叶片出现大量焦枯褐斑,叶色有较大变化,绿色迅速变黄变褐,叶边缘反卷失水萎缩,叶片变脆变硬,直至完全死亡。

2.2 高温胁迫对多花桉木叶片含水量的影响

试验期间,为了减少多花桉木在人工气候箱中除温度外其他因子的影响,每隔一定时间为盆栽苗补水,利用土壤的虹吸效应,保持植株的水分基本平衡。后期温度上升,水分蒸发加快,为继续保持根际微环境和植株的水分供给,补水的间隔时间进一步缩短。由图 5 可知,对照组在 35 ℃ 条件下无论是 LWC(叶片含水量)还是 LRWC(叶片相对含水量)均无较大变化,试验结束时基本在初始含水量数值上下降了约 10%;而在高温胁迫的试验组,LWC 和 LRWC 随着试验的进行,整体呈下降趋势。以第 8 天(40 ℃)为界,之前(含第 8 天)试验组 LWC、LRWC 变化幅度分别为 2.97%、-27.82%;第 8 天之后,LWC、LRWC 大幅下降了约 45.02%、33.08%。尤其是第 8 天至第 10 天(40~41 ℃),LWC 由 73.01% 直线下降到 46.25%,下降了 26.76%;同时 LRWC 下降了 16.66 百分点;2 个指标均在第 14 天(43 ℃)达到最小值,均约为 20%;此后第 16 天(44 ℃)有小范围的回升。

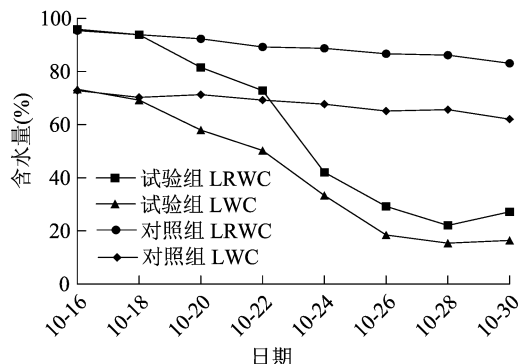


图5 高温胁迫下多花桉木叶片含水量的变化

2.3 高温胁迫对多花桉木叶片叶绿素含量的影响

叶绿素含量测定结果见图 6。在 16 d 的试验中,试验组和对照组的叶绿素相对含量均随试验进行有不同程度的降低。T 由 59.59 曲折下降至 23.52,CK 由 63.52 稳步下降至 53.41,分别下降了 36.07、10.11。多花桉木试验组以第 8 天(40 ℃)为

界,第 1 阶段(第 2 天至第 8 天)小幅度下降 8.85,仅占总下降范围的 24.5%;第 2 阶段(第 8 天至第 16 天)大幅度下降 27.2,占总下降范围的 75.5%;尤其是第 10 天(41 ℃),叶绿素相对含量(SPAD 值)下降了 10.75,此后每日约下降 5,直至第 16 天达到最低值 23.52,叶片叶绿素含量偏低,植株光合作用能力几乎为 0。

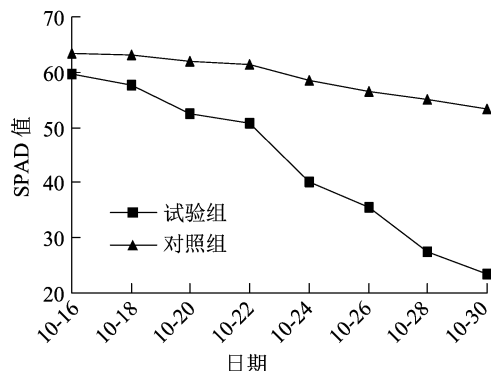


图6 高温胁迫下多花桉木叶片叶绿素含量的变化

2.4 高温胁迫对多花桉木叶片荧光动力学参数的影响

植物的荧光参数是三大消耗叶绿素吸收光能的途径之一,与光合电子转移途径和热耗散途径三者此消彼长,叶绿素荧光参数变化可以反映植物光合作用的基本情况。固定荧光产量(初始荧光产量, F_0)作为光系统 II (PS II) 反应中心处于完全开放时的荧光产量,可以反映经过系统的电子传递;最大荧光产量 (F_m),是 PS II 反应中心处于完全关闭时的荧光产量,可以反映 PS II 系统电子传递情况^[12]。

由图 7 可知,16 d 的胁迫试验中, F_0 除第 12 天稍微下降外,总体基本呈平稳上升趋势; F_m 随着高温胁迫时间的延长持续下降,共下降了 1 408,以第 8 天(40 ℃)和第 12 天(42 ℃)为分界点, F_m 在第 2 至第 8 天第 1 阶段下降了 525,第 8 天至第 12 天的第 2 阶段下降了 641,第 12 天至第 16 天的第 3 阶段下降了 242,3 个阶段下降范围分别占总下降范围的 37%、46%、17%,第 1、3 阶段变化较为平缓,第 2 阶段下降幅度最大。通常情况下,初始荧光和最大荧光的大小一般不存在较大的波动, F_0 的持续上升和 F_m 的持续下降反映了 PS II 系统的净光合速率 (P_n) 持续下降;进一步说明多花桉木叶片的荧光能力也随着下降,光化学量子产量显著下降,光合系统中热耗散途径耗能显著减弱,高温胁迫对叶片光合作用反应机制产生了一定的不可逆伤害。

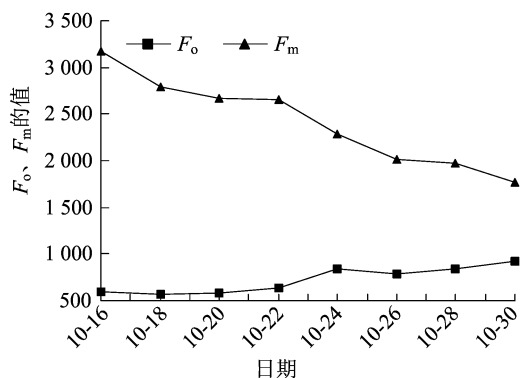


图7 高温胁迫下多花楸木叶绿素荧光 F_0 、 F_m 的变化

可变荧光(F_v)是 F_m 与 F_0 的差值,可变荧光 F_v 与最大荧光 F_m 的比值(F_v/F_m)则是 PS II 最大光化学量子产量,可变荧光 F_v 与初始荧光 F_0 的比值(F_v/F_0)为叶绿素光合潜在活性,这 2 个指标在植物非胁迫条件下生长变化幅度很小,而在胁迫条件下明显降低,尤其是 F_v/F_m 的降低常被用来判断是否发生光抑制。由图 8 可知, F_v/F_m 随着试验天数的延长不断下降,由试验初始的 0.81 降低至 0.57,其中第 8 天至第 10 天下降幅度最大,下降了约 0.13,约占整个下降范围的 54%;光合潜在活性(F_v/F_0)在试验期间下降了 3.40,以第 8 天(40 ℃)和第 10 天(42 ℃)为界, F_v/F_0 在第 2 至第 8 天的第 1 阶段下降了 1.16,约占整个下降范围的 34%;第 8 天至第 10 天的第 2 阶段下降幅度最大,下降了 1.44,约占整个下降范围的 43%;最后的第 3 阶段下降幅度有所减缓,仅降低 0.79,约占整体的 23%。2 个参数不同幅度的下降进一步表示 PS II 系统损伤,PS II 捕获光能能力和 PS II 潜在活性的持续下降,反应中心在高温胁迫下受到了严重的损坏。

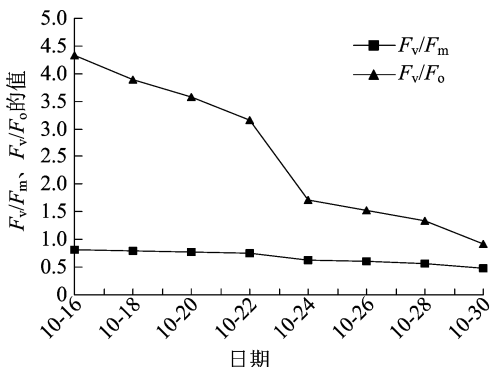


图8 高温胁迫下多花楸木叶绿素荧光 F_v/F_m 、 F_v/F_0 的变化

2.5 高温胁迫对多花楸木内部生理生化指标的影响

对多花楸木在高温胁迫下的 SOD 活性、POD 活性、MDA 含量的测定结果见图 9。为期 16 d 的高温

胁迫试验中,SOD 活性总体趋势先降后升,以第 6 天(39 ℃)为界,第 2 天至第 6 天的第 1 阶段,SOD 酶含量下降了约 35%,并在第 6 天达到整个试验 SOD 酶含量的最小值;此后在试验第 2 阶段接下来的 10 d 中,稳步上升,但含量在第 10~16 天变化幅度不大,无明显差异,由此可知 SOD 在反应前期未过多参与抗氧化机制,后期植物反应中心为确保植株体正常代谢,导致 SOD 活性上升。

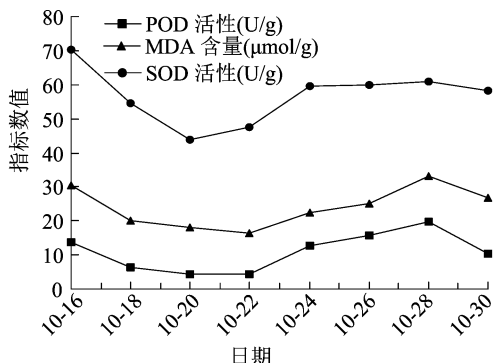


图9 高温胁迫下多花楸木各内部生理生化指标的变化

高温胁迫下 POD 活性结果表明,经过 16 d 的高温试验,随着试验处理时间的延长,POD 活性呈现先减后增再减的趋势,以第 8 天(40 ℃)为界,前 8 d 的 POD 酶含量以每日约 30% 的下降率下降到第 8 天的最低值,此后含量不断上升,并且达到最高值,比初始水平下的 POD 活性增加了 43.9%,第 16 天进一步下降。

高温胁迫下 MDA 含量结果表明,经过 16 d 的高温试验,MDA 酶含量随时间延长同样呈先减后增再减的趋势,含量前后上升了 15%,第 8 天最低值和第 14 天最高值之前相差了约 10 $\mu\text{mol/g}$;第 2 天至第 8 天(35~40 ℃)第 1 阶段 MDA 含量持续下降,第 8 天后稳步上升,试验前后 MDA 含量先减后增,反映多花楸木在面对高温时响应抵抗机制有一定的滞后性,尤其是在生理反应方面。试验期正值盛夏,多花楸木在试验前期并未过多受到外界不良环境的影响,生理代谢活动仍能进行,故 MDA 含量持平甚至有下降趋势;后期启动抗氧化抵御措施的同时,MDA 分泌也被进一步激发,含量明显升高,细胞体内大量活性氧被高温破坏。

3 结论与讨论

3.1 结论

由试验过程中多花楸木各方面指标变化表现来看,在高温胁迫下,多花楸木的外部形态尤其是

叶片发生了巨大的变化。叶片的外部形态在试验开始的前 6 d 未发生明显变化,以第 10 天为界,这之前植物叶色基本正常,叶片外观保持在 I ~ II 级内,仅部分叶边缘有泛黄现象,整体仍富有生命力,第 10 天植物尚有生命活力,第 10 天(41 ℃)后叶片外部形态不断恶化,褪色现象加剧,叶片萎缩;而体内含水量和叶绿素含量在第 8 天大幅下降,试验表明高温破坏多花桉木 PS II 反应中心,使得叶片荧光能力下降,生长过剩光能进一步破坏叶绿素光合机构,伤害植株体;内部相关生理的变化临界日期比植株外部形态变化临界日期稍有提前。

从整个高温胁迫期多花桉木的生长性状表现综合来看,高温对多花桉木生长的主要影响表现在 2 个方面。一方面,高温影响植株内的水分代谢平衡和光合作用反应机制,改变多花桉木体内含水量、叶绿素含量、叶片荧光参数水平,进而使叶片水分代谢紊乱和光合能力合成有机物质能力下降,最终在外部形态上表现出叶片失绿枯黄、叶片萎缩脆化、茎秆失水蔫软,不能保持挺立形态;另一方面,高温同时影响多花桉木叶片组织内部生理生化参数含量,包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性及丙二醛(MDA)含量等,由于内部生理反应变化而影响的植物外部形态变化具有一定的滞后性,SOD、POD、MDA 等相关植物内部生理生化因子不断地参与植物自身抵抗机制中以抵抗高温氧化反应,但高温胁迫的强度和时间进一步加强并超出多花桉木自身可承受能力后,植株体解毒和抵抗应激反应机制逐渐失效,细胞膜破裂,体内高温有毒物质积累,进一步对植物细胞和组织造成不可逆的伤害^[13]。

因此,多花桉木在持续面对 35 ℃ 以上高温胁迫时,有一定的适应阶段。此阶段,植株内生理生化反应指数比较平稳,叶片外部形态正常,内部活性因子变化不大。随着高温胁迫强度加强,植物开始启动抵抗胁迫应激反应机制,此时叶绿素含量下降,叶色变淡,荧光能力有所下降,POD、MDA、SOD 等内部活性因子开始增加以抵抗高温胁迫。当温度达到 40 ℃ 后,随着时间延长和高温胁迫强度进一步加强,超出植物自身承受范围,叶片急剧黄化、失水、萎蔫,叶绿素相对含量和叶片荧光能力迅速下降,内部活性因子的活性不断提高,但仍然不能减缓高温胁迫导致的氧化进程,最终在经历长时间的自身耐高温活动中逐渐丧失生命活力^[14]。

3.2 讨论与建议

胁迫是所有植物生长和生存所面临的不利环境因素的总称,高温也是植物所面临的常见不利因素之一,对植物的伤害愈发严重,并且常常是不可逆和致命性的。损伤表现在植物细胞和组织的方方面面,一旦损伤,难以恢复,因此提前预防工作显得尤为重要。研究植物因环境胁迫影响而导致的种种生理反应变化,不仅可以探索不同植物对温度的适应范围与了解植物抵御逆境条件下的生理变化机制,还可以指导生产,极大程度地提升植物的存活率,及时采取可行的防护和补救措施,提高植物的抗逆性和成活率。

植物的耐高温特性和抗高温伤害机制作为一个复合的总体性状,常常受多重因素的影响。相关因素间的关系均有所区别,单一的指标判定往往比较片面,不同指标的判定结果都会存在差异。高温胁迫对多花桉木的生长性状影响包括形态特征(形态指标、解剖结构)和生理特征(分子表达、活性因子含量)等多方面。本试验鉴于条件所限,样本数量还有待增加;试验过程中的每天叶片脱落数量也未统计完全,后期研究时也可作为一项指标纳入统计范围中;试验全程虽在人工气候箱中进行,样本采集和测量工作也十分小心,但也不能完全排除外界环境和不当操作对试验的影响;对于生理活性指标 POD 活性和 MDA 含量在第 16 天的不明下降,还有待进一步的研究和验证。从试验结果来看,在多花桉木形色与生理生化指标变化的临界期解除高温胁迫,并置于正常环境条件下,多花桉木对高温的应激反应机制有可能会恢复到试验前正常水平,同时植株在经历 40 ℃ 以上高温胁迫后,其自身耐热能力较原来是否有一定提升也值得研究。由于外部形态变化的滞后性,内部相关生理因子指标能否在解除胁迫后重新回归胁迫前的水平,也值得验证,以便日后根据多花桉木叶片萎蔫程度采取必要的措施来保护植株。

参考文献:

- [1] 李瑞丽. 园艺植物低温与高温危害的防治[J]. 现代农村科技, 2011(20):31.
- [2] 崔波,周一冉,王喜蒙,等. 不同光照强度下白及光合生理特性的研究[J]. 河南农业大学学报, 2020, 54(2):1-9.
- [3] Wahid A, Gelani S, Ashraf M, et al. Heat tolerance in plants: an overview[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61(3):199-233.

申益春,任明迅,黎伟,等. 羊山湿地景观植物群落与景观应用模式[J]. 江苏农业科学,2021,49(11):92-97.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.11.016

羊山湿地景观植物群落与景观应用模式

申益春^{1,2},任明迅¹,黎伟²,雷金睿^{3,4},王奎凤²,梁惠婷²

(1. 海南大学热带特色林木花卉遗传与种质创新教育部重点实验室,海南海口 570228; 2. 海南大学林学院,海南海口 570228;
3. 海南省林业科学研究院,海南海口 571100; 4. 海口市湿地保护工程技术研究开发中心,海南海口 571100)

摘要:近自然植物设计是近自然园林的核心,被称之为我国热带地区天然“湿地博物馆”的羊山湿地,蕴含着不少景观与生态效果俱佳的自然植物配置模式,能为近自然植物设计提供优秀蓝本。通过对羊山湿地植物景观样方调查,共记录到 193 种植物,其中 86 种可列为景观植物,占调研植物的 44.6%,景观植物资源丰富。用群落多样性指数(Margalef、Simpson、Shannon-Wiener、Pielou 指数)、群落优势种、景观结构等来描述景观植物群落特征,以景观群落为配置蓝本,运用层次分析法(AHP)从植物的景观观赏性、生态适应性、可推广程度等多方面综合评价,优化提炼出 5 种景观植物配置的应用模式,以期对湿地保护与修复提供一定的借鉴作用,并对近自然园林设计及美丽乡村建设起到抛砖引玉的作用。

关键词:近自然园林;湿地景观植物;群落;景观应用

中图分类号:S181 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2021)11-0092-06

人类经济快速发展的同时加剧了对自然的攫夺,而各种自然灾害的发生使人类逐渐意识到自然不应是被征服的对象,而是人类和谐共存的共同体^[1-2],这一价值取向也反映在园林景观中。祁新华等提出的近自然园林(nature-approximating landscape architecture)概念,以遵循自然规律、模拟自然以及用最少的投入获得最大的多重效益为指导思想^[2],不仅适用于绿地建设,也适用于湿地修

复、美丽乡村建设等多个领域。而近自然园林中最主要的构成要素(园林植物)的近自然营造,应以当地潜在自然植物群落为蓝图,模拟自然进行配置^[3],从而真正实现景观与生态的和谐统一。位于海南琼北地区的羊山湿地,水系萦绕,涌泉资源丰富,加上当地充沛的降雨,形成了景色各异、类型丰富的多种类型湿地,被称为我国热带地区天然“湿地博物馆”^[4],丰富的湿地资源蕴含着众多的景观植物,其中不少集景观与生态于一体的自然景观植物配置模式,能为近自然植物设计提供优秀蓝本。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

羊山泛指海口南部火山熔岩地区

收稿日期:2020-09-06

基金项目:海南省自然科学基金(编号:318MS010)。

作者简介:申益春(1974—),女,湖南邵东人,博士研究生,副教授,研究方向为湿地景观与湿地植物。E-mail:1279412884@qq.com。
通信作者:雷金睿,硕士,助理研究员,研究方向为湿地生态与湿地植物。E-mail:raykingre@163.com。

[4] Uddling J, Gelang-Alfredsson J, Piikki K, et al. Evaluating the relationship between leaf chlorophyll concentration and SPAD-502 chlorophyll meter readings[J]. Photosynthesis Research, 2007, 91(1):37-46.

[5] 钱又宇,薛隽. 世界著名观赏树木·多花楸木·欧洲山茱萸[J]. 园林,2009(8):76-77.

[6] 何梅,王华,胡玉安,等. 彩叶树种研究与开发利用现状[J]. 江西农业大学学报,2018,40(6):1134-1144.

[7] 王济成,吕晓雪,张志成,等. 4 种国外彩叶树种引种育苗试验[J]. 江苏林业科技,2005,32(3):6-8.

[8] 李冬林. 高档木本花卉多花楸木的引种育苗与应用[J]. 特种经济动植物,2014,17(6):32-33.

[9] 张荫,林静峰. 持续高温天气对城市绿化树木的影响[J]. 江苏林业科技,2013,40(6):31-34.

[10] 张哲,闵红梅,夏关均,等. 高温胁迫对植物生理影响研究进展[J]. 安徽农业科学,2010,38(16):8338-8339,8342.

[11] 刘建栋,王吉顺,于强,等. 作物夜间呼吸作用与温度、二氧化碳浓度的关系[J]. 中国农业气象,2002,23(1):2-4,9.

[12] 李小玲,雒玲玲,华智锐. 高温胁迫下高山杜鹃的生理生化响应[J]. 西北农业学报,2018,27(2):253-259.

[13] 马晓娜,彭惠茹,汪矛,等. 作物耐热性的评价[J]. 植物学通报,2004,21(4):411-418.

[14] 张秀梅,许建新,何新杰,等. 高温胁迫对洋竹草生长及部分生理指标的影响[J]. 江西农业学报,2019,31(6):40-44.