

不同地理种源西南桦苗木的耐热性研究

陈志刚¹, 谢宗强^{1*}, 郑海水²

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093; 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520)

摘要:由于受全球气候变化的影响, 近年来我国一些地区出现了异常高温天气, 这越来越引起林业工作者的重视。以亚热带珍贵用材树种西南桦为研究对象, 以采集于我国广西和云南两省区 12 个种源的西南桦种子所育苗木为实验材料, 对不同种源苗木在 41℃ 高温处理下的生理指标(叶片电导率、净光合速率、蒸腾速率和根系活力)的变化进行了综合评价, 来选择耐热性优良的种源。结果表明, 各生理指标在高温处理后与处理前相比发生了较为明显的变化, 其中, 叶片电导率增高为对照温度(25℃)的 1.2 倍, 光合速率、蒸腾速率和根系活力则分别只有对照温度的 60%、21% 和 6%; 方差分析发现, 在对照温度下, 各生理指标在不同种源间的差别不明显, 而在 41℃ 高温处理后, 这种差异达到显著程度。用模糊数学的隶属度函数对参加试验的 12 个种源西南桦苗木的耐热性进行综合评价发现, 凌云种源的耐热性最强, 建议作为推荐优先发展的种源。

关键词:西南桦; 种源; 高温胁迫; 耐热性; 综合评价

The research of heat-tolerance of different provenances of *Betula alnoides* seedlings

CHEN Zhi-Gang¹, XIE Zong-Qiang¹, ZHENG Hai-Shui² (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. The Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry Sciences, Guangzhou 510520, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(11): 2327~2332.

Abstract: In accordance with the global climate changes, abnormal high-temperature has occurred in recent years in some regions in China and the influences of such high-temperature stress on tree growth have increasingly drawn attention of foresters. In this paper, provenance variation of heat-tolerance in a subtropical valuable tree species, *Betula alnoides*, was studied. A total of 12 provenances seedlings cultivated from seeds, which were collected from Guangxi and Yunnan Provinces in China, were employed. Four physiological indices (the leaf electrolyte conductivity, the net photosynthetic rate, the transpiration rate and the root activity) after the high-temperature (41℃) treatment were measured to synthetically evaluate the tolerance to high-temperature stress of seedlings of different provenances. The result showed that there were remarkable differences of the four physiological indices between the control

基金项目:国家重点基础发展计划资助项目(G2000046805); 中国科学院知识创新工程重要方向课题资助项目(KSCX2-SW-104-04)

收稿日期:2003-02-27; **修订日期:**2003-07-21

作者简介:陈志刚(1975~),男,山东东平人,博士生,主要从事植物生理生态研究. E-mail: czg75@ns. ibcas. ac. cn

* 通信作者 Author for correspondence

Foundation item: The State Basic Research and Development Plan(No. G2000046805); the important directional item of CAS' knowledge innovative project(KSCX2-SW-104-04)

Received date:2003-02-27; **Accepted date:**2002-07-21

Biography: CHEN Zhi-Gang, Ph. D. candidate, mainly engaged in the field of plant physiological ecology. E-mail: czg75@ns. ibcas. ac. cn

(25℃) and the high-temperature (41℃) treatments. After 41℃ treatment, the leaf electrolyte conductivity was 20% higher than the control and the net photosynthetic rate, the transpiration rate and the root activity were only 60%, 21% and 6% of the control respectively. From the analysis of variance, the four physiological indices did not show significant differences among the 12 provenances after the control treatment. But the differences were remarkable after high-temperature treatment. A fuzzy membership function was defined to synthetically evaluate the high-temperature resistance ability of the 12 provenances. And the result suggested that Lingyun provenance was the most heat-tolerant provenance and should be recommended.

Key words: *Betula alnoides*; provenances; high-temperature stress; heat-tolerance; synthetical evaluation

文章编号:1000-0933(2003)11-2327-06 中图分类号:Q948 文献标识码:A

温度是制约植物地理分布和光合生产力的重要环境因子,近年来由于受全球气候变化的影响,我国一些地区夏季经常出现异常高温天气,这在一定程度上影响了植物的正常生长,甚至造成死亡。因此,高温胁迫对植物的影响越来越被人们所重视。

西南桦(*Betula alnoides*)是北半球桦木科、桦木属中分布最南的一个种,主要集中于我国广西、云南和贵州南部,是著名的速生珍贵用材林和生态公益林建设的优良树种,也是常绿阔叶次生林天然更新的先锋树种^[1]。但实地调查发现一些地区夏季的高温天气给西南桦的自然生长和人工林经营造成很大损失,因此,研究高温胁迫对西南桦苗木的影响并进行耐热优良种源的选择具有重要的经济价值和生态意义。

高温胁迫对植物体的影响是多方面的,其中对细胞的膜系统功能的影响是一个重要方面,细胞膜被认为是植物受热害的主要部位,热胁迫会破坏细胞膜结构的完整性,从而导致细胞膜选择性吸收的丧失和细胞内电解质的渗漏^[2,3]。细胞膜的这种改变又会影响到植物其它的生理活动,如会降低植物的光合作用和线粒体活力等^[4]。因此,常用电导率来检验细胞膜受害的程度^[5,6]。

高温对光合作用的影响很大,定位于类囊体膜上的光系统Ⅰ复合体在光合作用中对温度极为敏感,高温胁迫可诱导PSⅠ的有活性中心向无活性中心的转化^[7],引起叶绿素的降解,造成CO₂溶解度、Rubisco对CO₂的亲和力以及光合系统中关键组分热稳定性的降低,这些都会影响到植物的光合速率^[8]。

蒸腾作用是植物吸收水分和无机盐等物质的动力,是植物体重要的生理活动。在一定温度范围内,随温度的增加,植物叶片的气孔导度会变大,蒸发能力会增强,从而加速植物对水分、矿物质的吸收和气体交换,还可以起到降温的作用,防止叶片被高温灼伤^[9]。但当达到胁迫温度时,气孔开度要变小,蒸腾能力随之下降,叶温上升,植物正常的生理代谢活动都会被扰乱。

根系温度的变化不仅影响植物对水分和无机盐的吸收,还会诱发植物自身的调节作用,从而对外界环境作出适应性反应^[10]。对苗期甜椒(*Capsicum annuum* var. *Grossum*)进行的研究发现,幼苗生长的最适根温为25~30℃,根温不适宜时,叶片生长明显减慢,光合速率减低,积累的干物质下降^[11]。对玉米和向日葵的试验表明,在一定土壤温度范围内,根系水分传导随温度的增加而增加,增加幅度与其自身的生育阶段有关^[12]。

不同地区由于生态条件(气候特点、地理环境、土壤条件和生物因素等)不同,在长期的进化过程中形成了适应性不同的地理类型,对外界不良环境也就形成不同的抵御能力。基于此,本文尝试用以上这些指标来综合评价西南桦不同种源苗木对高温胁迫的耐受性,并进行优良种源的选择。

1 材料与方法

1.1 材料

本实验利用采集于广西、云南两省(区)天然分布的12个种源西南桦种子,在温室内条件一致的情况下育苗(土壤基质由砂、泥炭土和蛭石以4:4:2比例组成),3个月后,移苗到塑料营养袋中(黄芯土与火烧土以20:1比例组成),待苗龄10个月时进行各项苗木生理指标的测定。各种源的地理位置见表1。

1.2 方法

利用LRH-250-GS型人工气候箱进行高温处理,升温速度为3°C/h,当达到实验设计的41°C高温时,在此温度下保持4h,然后取出测定有关生理指标。对照处理的温度设为25°C。温度处理时空气相对湿度为60%~70%,在温度处理前通过控制施水,使西南桦苗木营养袋中土壤湿度基本保持一致。

1.2.1 叶片相对电导率的测定 用电导率仪测定法^[13],取高温处理后的一组西南桦苗木(12株)上,取植株中部生理状态正常的两片叶片,用蒸馏水洗净,然后用直径为0.8cm的打孔器在叶片主脉两侧的中央部分切取小圆片,每个叶片切取2个小圆片。

把上述处理过的材料放入40ml洁净的小烧杯中,添加去离子水至20ml。将小烧杯放入25°C恒温箱内处理2小时,在室温下用DDS-11A型电导率仪测定溶液的电导率A,然后把这些小烧杯置于铺有石棉网的电炉上煮沸1min,冷却到室温后进行电导率的测定,记为A₀。利用下列公式来计算相对电导率(REC)。

$$\text{相对电导率}(REC) = A/A_0 \times 100\%$$

本实验处理做3次重复。

1.2.2 净光合速率、蒸腾速率的测定 经高温处理

的西南桦幼苗在室温下恢复1h后,放在固定光源(碘钨灯,100w)下,用CI-301型光合测定仪测量叶片的净光合速率和蒸腾速率。通过调节距离使光合有效辐射保持在200μmol/(m²·s),在光源与受试苗木之间隔置装有自来水的长方体塑料容器以防止叶片由于受辐射而温度过高。每个种源选择3株苗木,选择颜色正常的完全展开叶片进行测定。本实验处理做6次重复。

1.2.3 根系活力的测定 根系活力依照α-萘胺法氧化法^[14]测定,它是通过测定溶液中未被氧化的α-萘胺含量来反推被根系氧化的α-萘胺含量,以此来表示根系活力。具体的做法是:每组取5株苗木,把营养袋中西南桦幼苗的根系与土壤分离,剪下根系后充分混合,再用自来水反复冲洗净附在根系上的土壤;接着用蒸馏水漂洗两次,称取1~2g放入50ml三角瓶中,加50μg/ml的α-萘胺溶液与磷酸缓冲液(pH=7.0)

等量混合液30ml,放25°C恒温箱1h(另外在一只三角瓶放同样数量的溶液,不放根,作为α-萘胺自动氧化的空白对照);吸取其中2ml溶液,加入10ml蒸馏水,然后在其中加入1%对氨基苯磺酸溶液1ml和亚硝酸钠溶液1ml,在室温中放置5min;待混合液变成红色,用蒸馏水定容到25ml;在20~60min内进行比色,选用波长510nm,读取吸光度,查对标准曲线得相应的α-萘胺浓度。

根系活力用被氧化的α-萘胺量以mg/(gDW·h)表示为:

被氧化的α-萘胺量=(开始α-萘胺量-自动氧化α-萘胺量-剩余α-萘胺量)/根干重

本实验处理做3次重复。

1.2.4 不同种源的耐热性评价 对受试12个种源西南桦苗木的生理指标进行综合评价时,采用模糊数学中隶属函数法^[15],对各种源的每一指标求其隶属值,公式如下:

$$X(\mu) = \frac{X - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}}$$

式中,X为某种源某一指标的测定值,X_{max}为某一测定指标的最大值,X_{min}为该指标中的最小值。若某一指标与耐热性呈负相关,可通过反隶属函数计算其耐热性隶属函数值,如下所示:

$$X(\mu) = 1 - \frac{X - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}}$$

表1 各参试种源的地理位置

Table 1 The geographical sites of the selected provenances of *Betula alnoides*

种源代号	种源地	东经	北纬	海拔(m)	气温(C) 极端最高
Code	Provenances	Eastern longitude	Northern latitude	Altitude	temperature
A	平果 Pingguo	23°42'	107°23'	725	40.9
B	百色 Baise	23°47'	106°30'	700	42.5
C	田林 Tianlin	24°25'	105°43'	830	41.3
D	那坡 Napo	23°11'	105°51'	725	39.0
E	田阳 Tianyang	23°52'	107°08'	675	39.0
F	凌云 Lingyun	24°00'	106°35'	800	41.3
G	靖西 Jingxi	23°01'	106°20'	900	36.6
H	德保 Debao	23°20'	106°38'	850	37.1
I	凭祥 Pingxiang	22°25'	106°40'	700	38.7
J	东兰 Donglan	24°29'	107°34'	590	39.2
K	天峨 Tiane	25°11'	107°13'	700	38.9
L	镇源 Zhenyuan	24°16'	100°47'	1840	36.9

将各指标的具体耐热隶属值进行累加来得到各种源的耐热性综合值,综合值越大,其耐热性越强。

2 结果与分析

2.1 高温处理对各生理指标的影响

经 41℃ 高温处理后,西南桦各种源的生理指标较对照温度处理都发生了明显变化,平均叶片电导率增高为对照温度(25℃)的 1.2 倍,光合速率、蒸腾速率和根系活力的均值则分别只有对照温度的 60%、21% 和 6%(图 1)。对每一生理指标进行种源间的单因素方差分析,结果表明,所测 4 项指标在常温下种源间的差异都没有达到显著水平,在 41℃ 时,种源间差异都达到显著水平,其中叶片电导率、净光合速率和蒸腾速率这 3 项指标种源差异达到极显著水平(见表 2)。

2.2 耐热性综合评价

用模糊数学中隶属函数方法,对以上受试 12 个种源的 4 个生理指标进行隶属函数值计算,与植物耐

热性成正相关的净光合速率、蒸腾速率和根系活力用公式 $\left(\frac{X - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \right)$ 进行计算,与植物耐热性成负相关的叶片的电导率用公式 $\left(1 - \frac{X - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \right)$ 进行计算。将耐热隶属值进行累加得出不同种源西南桦苗木耐热性的综合值。结果表明种源 F 的耐热性综合值最高,达 3.068,是种源 A 的 4 倍多,可见种源间耐热性差别是很大的(见表 3)。

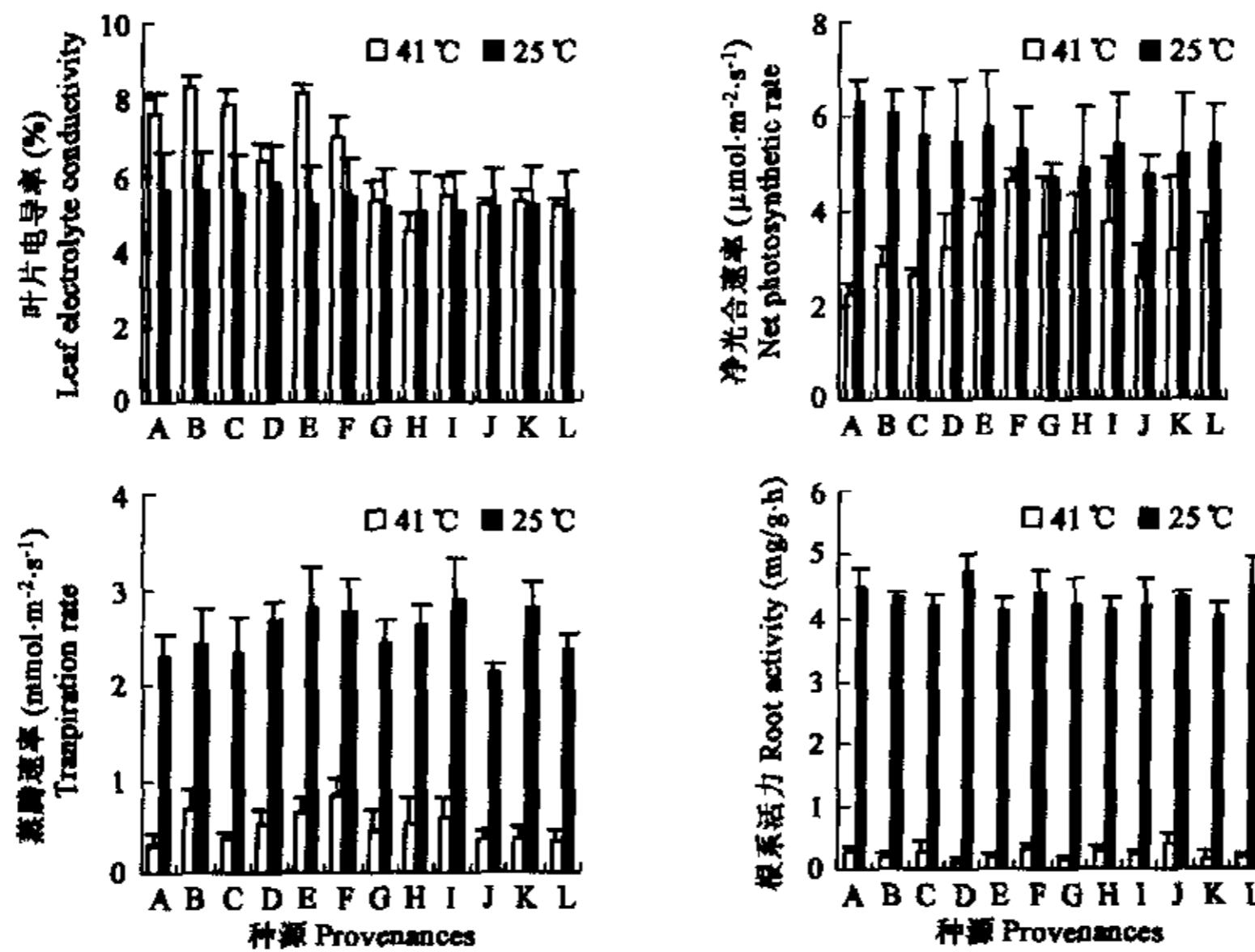


图 1 西南桦苗木在 41℃ 与 25℃ 处理后各种源生理指标比较

Fig. 1 The physiological indices difference after 41℃ and 25℃ temperature treatments

3 讨论

本实验选择 41℃ 这一典型温度是因为对植物开始产生明显高温胁迫的温度点大都发生在这一温度附

表 2 西南桦种源间耐热性的单因素差分析结果
Table 2 Results of a one-way ANOVA of heat-tolerance of the selected provenances of *Betula alnoides*

	叶片电导率 Relative electrolyte conductivity	净光合速率 Net photosynthetic rate	蒸腾速率 Transpiration rate	根系活力 Root activity
F 值	25℃	1.55	1.64	1.29
F value	41℃	35.44 **	3.43 **	5.51 **
				2.24 *

* * 在 0.01 水平上差异显著 Significant at the 0.01 level; * 在 0.05 水平上差异显著 Significant at 0.05 level
种源间每一指标的测定至少重复 3 次 Each index repeated at least 3 times for every provenance

近^[16,17],本文所涉及的这12个种源地的极端最高气温值也在这一温度点附近(见表1)。对受试的4项生理指标结果进行分析表明,它们都受到高温的显著影响,并且种源之间差异显著,因此,用这些指标进行耐热性评价其结果是可靠的。

表3 西南桦苗木受试种源的耐热性综合评估值

Table 3 The synthetical values of heat-tolerance of the selected provenances of *Betula alnoides*

项目 Items	种源代号 Code name											
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
叶片电导率 ^①	0.181	0.000	0.117	0.502	0.032	0.343	0.804	1.000	0.752	0.81	0.797	0.824
净光合速率 ^②	0.001	0.243	0.156	0.407	0.511	0.999	0.512	0.542	0.647	0.137	0.395	0.466
蒸腾速率 ^③	0.000	0.718	0.116	0.430	0.632	1.000	0.300	0.412	0.538	0.128	0.106	0.027
根系活力 ^④	0.573	0.360	0.523	0.000	0.314	0.726	0.224	0.524	0.481	1.000	0.172	0.279
耐热综合值 ^⑤	0.755	1.321	0.912	1.339	1.489	3.068	1.840	2.478	2.418	2.075	1.470	1.596

①Leaf electrolyte conductivity; ②Net photosynthetic rate; ③Transpiration rate; ④Root activity; ⑤The comprehensive value of heat tolerance

叶片电导率大小是常用的衡量植物在遭受温度胁迫时受害程度的生理指标,方法简便且结果准确。高温胁迫引起的植物体细胞的受害症状反映在多个方面,包括膜脂组成的改变、蛋白质的变性以及内质网、高尔基体、线粒体等内膜系统的损伤^[18,19],其中细胞膜完整性丢失是受到的主要伤害之一,这种伤害直接导致细胞渗透性增加和电解质的泄漏^[20],表现在可直接测量的相对电导率的增加上。

高温处理下,净光合速率变化明显,有较大幅度的降低,一般来说,对温度胁迫耐受性强的植物在高温条件下可以保持相对正常的生理状态,维持较高的光合速率来保证植物的生长或生存需要。但有时光合作用一定程度的降低有时也会是植物的一种保护措施,如植物在高温下通过叶绿素的降解来减少接收太阳辐射的光量子数量,以防止体内温度过高或产生多余的自由基对植物造成伤害^[21,22]。本实验中,在所设高温处理下各种源蒸腾速率都有明显的降低,这表明高温导致了植物气孔的部分关闭,在这种情况下保持相对高的蒸腾作用的种源,受到的影响较小,其生命活动处于较为旺盛的状态,适应高温的能力显然较强。但如果是生长在干旱地区的研究材料,高温下蒸腾速率的降低未尝不是一件好事,这样可以使植物保持体内的水分来渡过干旱炎热的夏季而不至于死亡。

根系是植物体重要的组成部分,虽然不直接与外界空气接触,但对温度变化非常敏感^[23]。这种变化能够通过根系活力明显地反映出来,根系活力的变化会直接影响到植物的吸收转化功能,也会间接影响到其它生理活动,如根系温度与植物激素如ABA的产生和运输也有一定关系^[11]。

以上各生理指标都是从一个侧面来反映苗木对于温度胁迫的耐受性,很难给其重要性进行排序,因此进行综合评价时没有考虑给予不同指标以不同的权重。但应当指出的是,本实验结果选择的只是耐热的种源,对于生产上进行推广的种源,还应结合种源的生长速度以及对其他环境因子的适应能力等具体情况,进行优良种源的选择。

References:

- [1] Zeng J, Zheng H S. The distribution and appropriate conditions of *Betula alnoides* in China. *Forest Research*, 1999, 12(5): 479~484.
- [2] Ashwani Pareek, Sneha Lata Singla, Anil grover. Short-term salinity and high temperature stress-associated ultrastructural alteration in young leaf cells of *Oryza sativa* L. *Annals of Botany*, 1997, 80:629~639.
- [3] Maheswari M, Joshi D K, Saha R. Transverse relaxation time of leaf water protons and membrane injury in wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to high temperature. *Annals of Botany*, 1999, 84:741~745.
- [4] Lin C Y, Chen Y M, Key J L. Solute leakage in soybean seedlings under various heat shock regimes. *Plant Cell Physiology*, 1985, 26:1493~1498.
- [5] Shanahan J F, Edwards IB, Quick JS. Membrane thermostability and heat tolerance of spring wheat. *Crop Science*, 1990, 30:247~251.

- [6] Srinivasan A, Takeda H, Senboku T. Heat tolerance in food legumes as evaluated by cell membrane thermostability and chlorophyll fluorescence techniques. *Euphytica*, 1996, **88**: 35~45.
- [7] Wen X G, Lin S Q, Kuang T Y. Effects of high temperature stress on the heterogeneity of photosystem I. *Acta Biophysica Sinica*, 1996, **12**(4): 714~718.
- [8] Mehdiladjal, Daniel Epron & Michel Ducrey. Effects of drought preconditioning on thermotolerance of photosystem I and susceptibility of photosynthesis to heat stress in cedar seedlings. *Tree Physiology*, 2000, **20**: 1235~1241.
- [9] Pan R Z, Dong Y D. Plant Physiology. Beijing: Chinese Higher Education Press, Edition II, 1995. 16~17.
- [10] Atkin R K. Effect of root growing temperature on growth substances in xylem exudation of Zea mays. *Journal of Experimental Botany*, 1973, **24**: 475~487.
- [11] Feng Y L, Jiang S M. Effects of root temperature on physiological characteristics in *Capsicum annuum* var. *grossum*. *Plant Physiology Communications*, 2000, **36**(4): 308~311.
- [12] Kang S Z, Zhang J H, Liang J S. Combined effects of soil water content and temperature on plant root hydraulic conductivity. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, **23**(3): 211~219.
- [13] Zou Q. Heat injury and heat acclimation in wheat plants. *Acta Botanica Sinica*, 1988, **30**(4): 388~395.
- [14] Shen Z Y. The measure of root activity. In: Zhang Z L. *The guidance of plant physiology*. Beijing: Higher Education Press, 1990. 59~64.
- [15] Song H Y, Lei J J, Li C Q. The responses of plant to heat-stress and evaluation of heat-resistance. *China Vegetables*, 1998, **1**: 48~50.
- [16] Guo P G, Li R H. Effects of High Nocturnal Temperature on Photosynthetic Organization in Rice Leaves. *Acta Botanica Sinica*, 2000, **42**(7): 673~678.
- [17] Jirong Jiao, Bernard Grodzinski. Environmental influences on Photosynthesis and Carbon Export in Greenhouse Roses during Development of the Flowering Shoot. *Journal of American Society Horticultural Science*, 1998, **123**(6): 1081~1088.
- [18] Ciamporova M, Mistrik I. The ultrastructural response of root cells to stressful conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 1993, **33**: 11~26.
- [19] Collins GG, Nie XL, Saltveit ME. Heat shock proteins and chilling sensitivity of mung bean hypocotyls. *Journal of Experimental Botany*, 1995, **46**: 795~802.
- [20] Lin C Y, Chen Y M, Key J L. Solute leakage in soybean seedlings under various heat shock regimes. *Plant Cell Physiology*, 1985, **26**: 1493~1498.
- [21] Michel Havaux & Florence Tardy. Loss of chlorophyll with limited reduction of photosynthesis as an adaptive response of Syrian barley landraces to high-light and heat stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1999, **26**: 569~578.
- [22] Shainfer Tzeng, Ban-Dar Hsu. Chlorophyll degradation in heat-treated Chlorella pyrenoidosa. A flow cytometric study. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2001, **28**: 79~83.
- [23] Liang J S, Zhang J H, Cao X Z. Effect of changes of temperature around roots in relation to water uptake by roots and leaf transpiration. *Acta Botanica Sinica*, 1998, **40**(12): 1152~1158.

参考文献:

- [1] 曾杰, 郑海水. 我国西南桦的地理分布和适生条件. 林业科学, 1999, **12**(5): 479~484.
- [7] 温晓刚, 林世青, 匡廷云. 高温胁迫对光系统 I. 异质性的影响. 生物物理学报, 1996, **12**(4): 714~718.
- [9] 潘瑞炽, 董愚得主编. 植物生理学. 第3版. 北京: 高等教育出版社, 1995. 16~17.
- [11] 冯玉龙, 姜淑梅. 根系温度对甜椒生理特性的影响. 植物生理学通, 2000, **36**(4): 308~311.
- [12] 康绍忠, 张建华, 梁建生. 土壤水分与温度共同作用对植物根系水分传导的效应. 植物生态学报, 1999, **23**(3): 211~219.
- [13] 邹琦. 小麦的高温伤害与高温适应. 植物学报, 1988, **30**(4): 388~395.
- [14] 沈曾佑. 根系活力的测定. 见: 张志良主编. 植物生理实验指导. 北京: 高等教育出版社, 1990. 59~64.
- [15] 宋洪元, 雷建军, 李成琼. 植物热胁迫反应及抗热性鉴定与评价. 中国蔬菜, 1998(1): 48~50.
- [16] 郭培国, 李荣华. 夜间高温胁迫对水稻叶片光合机构的影响. 植物学报, 2000, **42**(7): 673~678.
- [23] 梁建生, 张建华, 曹显祖. 根系环境温度变化对根系吸水和叶片蒸腾的影响. 植物学报, 1998, **40**(12): 1152~1158.