

DOI: 10.5846/stxb201303070370

李力, 刘玉民, 王敏, 吴念, 刘正艳, 翁敏. 3 种北美红枫对持续高温干旱胁迫的生理响应机制. 生态学报, 2014, 34(22): 6471-6480.

Li L, Liu Y M, Wang M, Wu N, Liu Z Y, Weng M. Physiological response mechanism of three kinds of *Acer rubrum* L. under continuous high temperature and drought stress. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(22): 6471-6480.

## 3 种北美红枫对持续高温干旱胁迫的生理响应机制

李 力, 刘玉民\*, 王 敏, 吴 念, 刘正艳, 翁 敏

(西南大学资源环境学院, 西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715)

**摘要:**对 3 种北美红枫幼苗进行持续高温干旱处理, 通过测定幼苗渗透调节物质含量、保护酶活性、细胞质膜差别透性、丙二醛含量及叶绿素相对含量等生理生化指标和形态特征的变化, 揭示了 3 种北美红枫幼苗对持续高温干旱胁迫的生理适应机制。研究发现, 持续高温干旱处理 2 d, 植物叶片中的叶绿素、可溶性蛋白含量及超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶活性均有显著下降, 十月光辉和秋火焰叶片开始受到热伤害, 而酒红仍然生长良好。处理 4—6 d 时, 叶片中仅可溶性蛋白含量变化不显著, 其余生理指标均有显著变化: 脯氨酸含量和电导率均持续显著上升, 丙二醛含量呈下降趋势, 此时植物体自身的生理调节机制开始发挥作用。处理 6 d 后, 秋火焰整株叶片枯黄, 十月光辉和酒红叶片的受害指数约为 70%。处理 10 d 时, 叶片中丙二醛、脯氨酸含量和电导率均达到最大值, 3 种北美红枫均整株枯死。3 种北美红枫对持续高温干旱环境的耐受性具有一定差异, 利用隶属函数的方法对试验测定的 9 个生理指标进行综合评价, 发现秋火焰的耐受性最差, 十月光辉次之, 酒红的耐受性最强, 这与其受害指数的变化情况是一致的。

**关键词:**北美红枫; 高温胁迫; 生理响应

## Physiological response mechanism of three kinds of *Acer rubrum* L. under continuous high temperature and drought stress

LI Li, LIU Yumin\*, WANG Min, WU Nian, LIU Zhengyan, WENG Min

College of Resources and Environment, Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Region (Ministry of Education), Southwest University, Chongqing 400715, China

**Abstract:** Red maple (*Acer rubrum* L.), originated in North America, is one of the Aceraceae cultivated species. Red maple has high ornamental value for its beautiful treelike and gorgeous leaf color. Recently, many scholars have done researches about it in order to make more widespread in China. However, those studies are limited to breeding cultivation technology and color change mechanisms of leaves, while the studies of red maple's physical response mechanisms to high temperature have not been reported. High temperature will affect the physiological growth of plants, and it may also influence colorful-leaf plants' leaf color expression. While most cities in southern China get high temperature in summer, the climate has largely limited the introduction of the red maple. In order to explore physiological adaptive mechanisms of the red maple to adverse environments, continuous high temperature and drought stress was applied to three kinds of red maple (*Acer rubrum* L.) seedlings, including October Glory, Jeffersred and Brandywine. Measurements included contents of osmoregulation substance, activity of protective enzyme, cell membrane permeability, and malonaldehyde (MDA) content and relative amount of chlorophyll in the plant leaves and seedlings morphological characters. The results showed that after

**基金项目:**国家自然科学基金面上项目(31170546); 重庆市应用开发计划项目(cstc2014yykfb80015); 国家农业科技成果转化项目(2011GB23600019); 西南大学生态学重点学科“211 工程”建设经费资助; 中央高校基本科研专项重点项目(XDJK2014B026)

**收稿日期:**2013-03-07; **网络出版日期:**2014-03-14

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuminliu@163.com

two days of the treatment, chlorophyll and soluble protein contents, and superoxide dismutase (SOD), peroxide enzyme (POD) and catalase enzyme (CAT) activities of plant leaves significantly decreased respectively, and the leaves of October Glory and Jeffersred began to be damaged, while those of Brandywine were still in good condition. After four to six days, there were significant changes in the physiological indices of the three species except for the contents of soluble protein. In the meantime, the contents of proline (Pro) and conductivity were keeping increasing while the contents of MDA showed a decline tendency, indicating that the plant biological controlling mechanisms began to function. Later, all the leaves of Jeffersred turned to yellow, and the injury index of the rest two species was approximate 70% respectively. The contents of MDA and Pro, and conductivity were at maximum and all the leaves in the three species died ten days after the treatment began. The results indicated that the resistances to continuous high temperature of the three species used in the experiment were different. According to a comprehensive evaluation based on subordinate function of fuzzy mathematics, Brandywine was the best among the three species in heat-resistance, compared with a lower heat-resistance in October Glory, and the lowest resistance in Jeffersred. This result is consistent with injury index.

**Key Words:** red maple; high temperature stress; physiological response

逆境对植物的正常生长及生理活动具有一定影响,严重时可能造成植株死亡,但植物也可通过调节自身的生理生化反应来应对环境胁迫对其造成的伤害。高温干旱胁迫首先影响植物体内的水分平衡,脯氨酸(Pro)具有较强的水合能力,有助于细胞维持相对稳定的水环境<sup>[1-3]</sup>,可溶性蛋白和可溶性糖也可以通过降低细胞原生质的渗透势<sup>[4]</sup>,使细胞保持一定的含水量和膨压,维持植物体内的渗透平衡;在高温等逆境胁迫下植物体内会产生具有伤害性的自由基,而超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)等抗氧化酶体系具有清除活性氧自由基的作用,可以维持植物体内自由基代谢的动态平衡,提高植物对逆境的耐受能力<sup>[5]</sup>;细胞膜对于维持植物的正常生命活动是至关重要的,而相对电导率是反映植物膜系统状况的一个重要指标,丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的产物<sup>[6]</sup>,其含量的增加可引起电导率的上升,通过测定电导率和MDA的变化可了解逆境条件对植物细胞膜的破坏程度及植物对逆境胁迫反应的强弱。

北美红枫(*Acer rubrum* L., 英文名为 Red maple)原产于北美洲,为槭树科槭树属植物,又称美国红枫、红花槭<sup>[7]</sup>。北美红枫树冠整洁、树形优美、花朵芳香、叶色多彩,具有较高的观赏价值,它还有易移栽、耐寒耐旱、生长迅速、少病虫害以及抗空气污染等诸多优良生态特性<sup>[8]</sup>。我国曾先后引入了许多优良的北美红枫栽培品种,受到了人们的广泛喜爱。已有相关研究表明,北美红枫种子繁殖易产生变异,

叶片变色效果差<sup>[9]</sup>;扦插育苗成活率较低;嫁接育苗易受季节限制,且对操作技术要求较高<sup>[10]</sup>;生产上最适宜的繁殖方式是组织培养<sup>[11]</sup>。也有研究发现,北美红枫叶色与叶片中花色素苷和可溶性糖的含量相关<sup>[12]</sup>,高温可引起叶片中糖分消耗、减少花色素苷积累,不利于叶色的表达。由于夏季持续高温干旱的影响,北美红枫在重庆等南方地区的引种受到了限制,在栽培过程中发现,持续的高温干旱环境会对北美红枫的生长造成不利影响,但其伤害机制尚未不明确。本试验对3种北美红枫幼苗进行持续高温干旱胁迫,观测其在胁迫环境中的形态及主要生理生化指标的变化,掌握各品种对环境胁迫适应性的特点,拟揭示北美红枫对持续高温干旱环境的生理适应机制,并为重庆等夏季持续高温干旱区域进行北美红枫引种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验材料为2011年3月从美国引进的北美红枫(*Acer rubrum* L.)容器苗,分为*Acer rubrum* October Glory(十月光辉)、*Acer free×manii* Jeffersred(秋火焰)和*Acer rubrum* Brandywine(酒红)3个栽培品种,每个品种引种200株,引入后栽植于西南大学南校区试验田内。于2011年11月27日将幼苗从试验田移入高30 cm、内径约20 cm的白色塑料花盆,盆内基质为紫色土、腐殖质土和珍珠岩(1:2:1),每盆栽植1株,移入后进行浇水、施肥等常规管理,各品种管理

方法相同。

## 1.2 高温干旱处理

2012 年 11 月 4 日,每个栽培品种选取 3 株长势一致的植株,放于 RXZ-1000B 智能型人工气候箱(宁波江南仪器厂)中进行培养。前 5 d 进行适应性培养,人工气候箱温度设定为白天 25 ℃,晚上 18 ℃(13 h 光照,11 h 黑暗),每天浇 1 次水。培养 5 d 后测定 1 次生理指标,作为对照组试验数据。从培养第 6 天开始进行高温干旱胁迫,模拟重庆夏季持续高温干旱的实际情况,根据重庆的气象资料,胁迫温度设定为白天 43 ℃,晚上 25 ℃(13 h 光照,11 h 黑暗),控制空气湿度 60%,光照强度 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,不浇水。胁迫的第 2、4、6、10 天分别进行一次指标测定,所有指标测定均重复 3 次,但由于秋火焰在处理 6 d 后叶片完全干枯,第 10 天未进行测定。

## 1.3 试验方法

叶绿素的含量利用叶绿素测定仪(SPAD-502, KONICA MINOLTA)进行测定,每次每株取叶 12 片,各部位均匀取样,求得其平均值即为叶绿素相对含量;其它生理指标的测定参照植物生理学试验技术<sup>[13]</sup>,可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法;可溶性蛋白含量的测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法;脯氨酸含量的测定采用茚三酮显色法;丙二醛含量的测定采用硫代巴比妥酸法;细胞膜差别透性的测定采用电导率法(DDS-307,上海精密科学仪器有限公司);过氧化氢酶活性的测定采用高锰酸钾滴定法;超氧化物歧化酶活性的测定采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法,以抑制 NBT 光化还原的 50% 为一个酶活性单位 U;过氧化物酶活性的测定采用愈创木酚比色法<sup>[14]</sup>,但略作改动,去掉了在 34 ℃ 水浴中保温 3 min 的步骤,即加酶液后迅速稀释、比色。

## 1.4 统计方法与数据处理

受害指数的测定<sup>[15]</sup>

受害指数(%) =  $\sum(\text{各级叶片数} \times \text{级数}) / (\text{最高级数} \times \text{总叶片数}) \times 100\%$

受害程度分为 5 级。0 级:无受害症状;1 级:叶边缘枯黄;2 级:叶片 1/3 枯黄;3 级:叶片 1/2 枯黄;4 级:叶片枯黄面积大于 1/2。

相关性分析数据处理

分析时各指标均使用同一处理时间 3 种红枫的平均值,采用 SPSS17.0 进行分析。

耐受性评价方法采用隶属函数法<sup>[16-17]</sup>,评价时 3 个品种的各指标均使用胁迫第 4 天时的数据(因为秋火焰在胁迫第 6 天时死亡)。

(1) 各指标的隶属函数值

当指标与植物耐受性呈正相关时:

$$U(X_i) = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$$

当指标与植物耐受性呈负相关时:

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

(2) 平均隶属值

$$X = \sum X_i / n$$

式中, $U(X_i)$  为各指标的隶属值, $U(X_i)$  越大耐受性越强; $X_i$  为某一指标的测定值; $X_{\max}$  和  $X_{\min}$  分别为某一指标的最大值和最小值; $X$  为平均隶属值。

所有数据采用 SPSS17.0 进行统计、方差分析和相关分析,显著性运用最小极差法分析,各红枫品种的耐受性综合评价采用模糊数学中的隶属函数的方法,试验图表采用 Microsoft Office Excel 2003,根据 SPSS 分析结果制作。

## 2 结果与分析

### 2.1 持续高温干旱对 3 种北美红枫植株形态的影响

持续高温干旱胁迫下,3 种北美红枫的外部形态均发生了明显变化,首先受影响的是叶片,新叶所受影响比老叶更严重。观察发现,在进行高温胁迫之前,3 种红枫叶片均生长正常,叶色深绿。高温干旱胁迫 2 d 后,十月光辉、秋火焰有少量叶片边缘发黄,而酒红仍然生长良好。处理 4 d 后,秋火焰叶片边缘卷曲、部分叶片变黄、下垂,受害指数达到 11.11% (表 1),而十月光辉和酒红只有部分叶片边缘发黄。处理 6 d 后,秋火焰整株叶片枯黄,受害指数 100%,而十月光辉和酒红叶片受害指数分别仅为 76.42% 和 69.23%,胁迫 10 d 后,十月光辉、酒红叶片均完全干枯。十月光辉

表 1 3 种北美红枫在持续高温干旱条件下的受害指数/%

Table 1 Injury indexes of *Acer rubrum* L. under high temperature and drought resistant

胁迫时间/天 Treated Time	0	2	4	6	10
十月光辉 October Glory	0	4.03	8.05	76.42	100
秋火焰 Jeffersred	0	3.03	11.11	100	100
酒红 Brandywine	0	2.01	4.72	69.23	100

和秋火焰对高温干旱胁迫反应较为迅速,胁迫 2 d 后就出现明显的受害症状,而酒红在胁迫 4 d 后才表现出受害症状。受持续高温干旱胁迫时,秋火焰叶片的存活时间较短,更容易受到高温伤害,而酒红和十月光辉叶片的存活时间较长。所有受害植株经高温、复水处理后,均能恢复正常生长。

## 2.2 持续高温干旱胁迫对 3 种北美红枫渗透调节物质含量的影响

可溶性糖是植物生长发育的重要调节物质,是植物胁迫诱导的小分子溶质之一,具有保持植物细胞渗透势、为细胞提供能量的作用,能减缓由胁迫造成的植物生理代谢不平衡问题。研究发现,随着高温干旱胁迫时间的增加,3 种北美红枫的可溶性糖含量总体呈先下降后上升的趋势(图 1)。胁迫 2 d 时,十月光辉和秋火焰含量有微增,酒红有微降。胁迫 4 d 时各品种可溶性糖含量均达到最小值,其中秋火焰的含量最低,为 0.443 mg/g,而酒红的含量最高,为 1.151 mg/g。胁迫 6 d 后,3 种红枫叶片中可溶性糖含量均持续升高。整个胁迫过程,3 种北美红枫叶片中可溶性糖含量的变化趋势一致,但秋火焰的变化幅度最大,且酒红叶片中的可溶性糖含量始终高于十月光辉和秋火焰,3 个品种之间差异显著

( $P < 0.01$ )。

在高温干旱胁迫过程中,3 种红枫叶片中可溶性蛋白含量的变化趋势基本相同,均为先降低后升高(图 1),酒红和秋火焰的变化趋势明显,而十月光辉在处理 2 d 时与对照间差异不显著。酒红和十月光辉叶片中蛋白质含量均在胁迫 6 d 后降至最低值,分别为 4.56 mg/g 和 7.06 mg/g,而秋火焰则在处理 2 d 后就下降至最低值,为 7.18 mg/g。

Pro 是反应植物抗逆性的重要生化指标,植物在受高温干旱等逆境胁迫时,会在体内积累大量 Pro,植物体内 Pro 的含量可在一定程度上反映植物受逆境伤害的程度。3 种北美红枫在受高温干旱胁迫时,随着胁迫处理时间的增加,体内 Pro 含量均持续升高(图 2)。胁迫 2 d 时,十月光辉和酒红的 Pro 含量与对照(0 d)相比无显著变化,秋火焰与对照差异显著( $P < 0.01$ ),增加了 102.30%。处理 4 d 时,秋火焰和酒红变化显著,增幅分别为 66.36% 和 51.84%,而十月光辉变化仍不显著。胁迫 6 d 时,3 种北美红枫的 Pro 含量均有显著的增加,此时秋火焰已全株枯黄,Pro 含量达到最大值 112.45  $\mu\text{g/g}$ 。胁迫 10 d 时,十月光辉和酒红变化显著,酒红的总变化幅度达到了 2531.73%,远大于十月光辉和秋火焰。

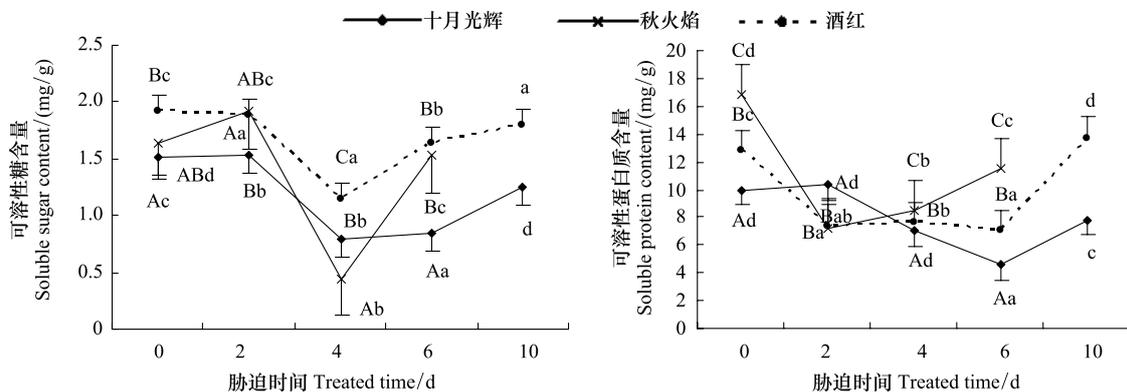


图 1 高温干旱对可溶性糖和可溶性蛋白质含量的影响(平均值 $\pm$ 标准误)

Fig. 1 Effects of high temperature on contents of soluble sugar and soluble protein (mean  $\pm$  SE)

大写字母表示同一处理时间内不同品种之间差异显著性( $P < 0.05$ ),小写字母表示同一品种不同处理时间内差异显著性( $P < 0.05$ )

## 2.3 持续高温干旱胁迫对 3 种北美红枫抗氧化酶活性的影响

由图 2 可以看出,在高温干旱胁迫过程中,3 种北美红枫叶片中 POD 活性的变化趋势和变化幅度有较大差异,其中秋火焰的变化趋势最明显且变幅最大,而十月光辉和酒红的变幅相对较小,在整个胁迫

过程中,3 种红枫的 POD 活性差异显著( $P < 0.01$ )。胁迫 2 d 时,十月光辉和秋火焰的 POD 活性出现了显著的下降,酒红则无显著变化。胁迫 4 d 时,秋火焰中 POD 活性出现显著上升,表明秋火焰自身的生理机能开始发挥作用,来应对逆境的胁迫。此时,酒红活性有了第 1 次显著下降,十月光辉无显

显著变化。处理 6 d 时,3 个品种的 POD 活性均有显著变化,但是十月光辉是继续降低,秋火焰和酒红分别有 154.43% 和 97.97% 的升高。处理 10 d 时,十月光辉 POD 活性显著上升,酒红则是显著下降。胁迫致死时,十月光辉和秋火焰的 POD 活性接近对照活性,酒红则显著低于对照。

在整个胁迫过程中,十月光辉和秋火焰叶片中

CAT 活性的变化趋势相同(图 2),均呈下降趋势,且整个胁迫过程中的活性值均显著低于对照( $P < 0.01$ )。酒红叶片中 CAT 活性呈降-升-降的趋势,在胁迫 4 d 时出现一个小的峰值,之后又开始下降,但在整个胁迫中酒红的 CAT 活性均低于对照且差异显著( $P < 0.01$ )。在 3 种红枫中,秋火焰具有较高的 CAT 活性,而十月光辉中 CAT 活性最低。

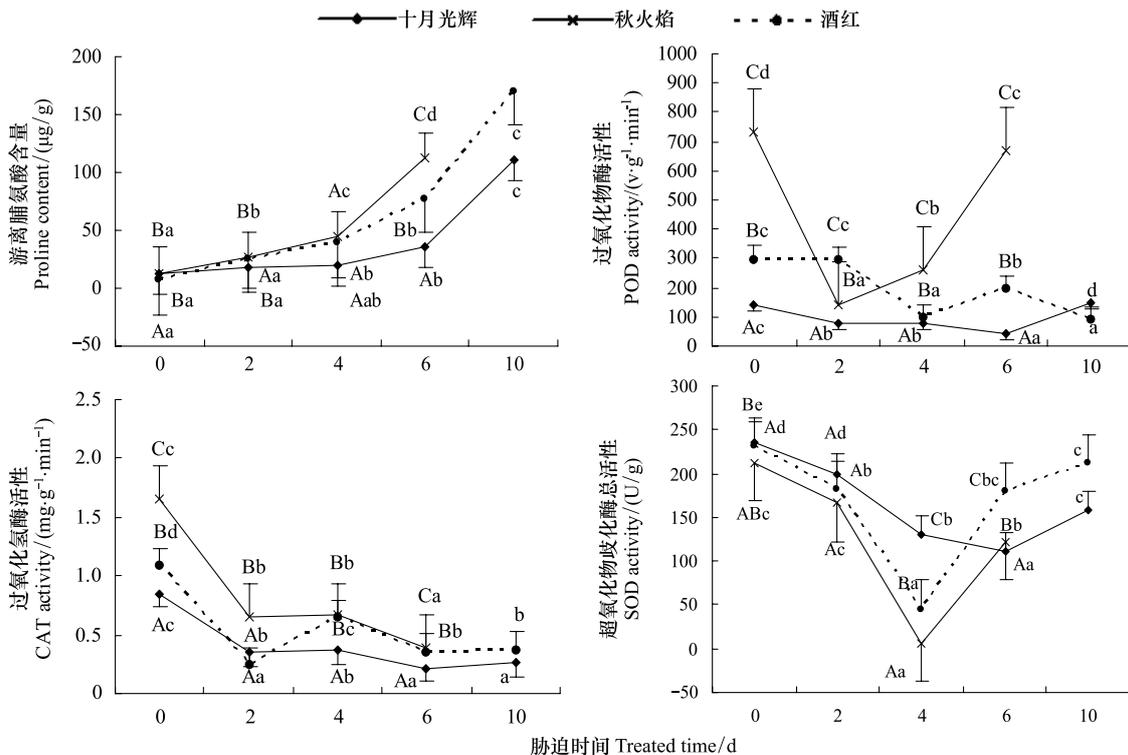


图 2 高温干旱对脯氨酸含量和过氧化物酶、过氧化氢酶、超氧化物歧化酶活性的影响(平均值±标准误)

Fig.2 Effects of high temperature on contents of proline (Pro) and activities of peroxide enzyme (POD) and catalase enzyme (CAT) and superoxide dismutase (SOD) (mean ± SE)

3 种红枫的 SOD 活性随胁迫时间的延长均呈现出先降低后升高的趋势(图 2-IV),但 3 种红枫的 SOD 活性降至最小值的时间不同,秋火焰和酒红在胁迫 4 d 后 SOD 活性就降至最低值,分别降为对照的 3.2% 和 19.7%。而十月光辉在胁迫 6 d 后才出现最低值。胁迫前期(0—4 d),十月光辉的 SOD 活性高于秋火焰和酒红,而在胁迫后期(6d 以后),酒红的 SOD 活性增长迅速,高于秋火焰和十月光辉。在整个过程中,秋火焰的 SOD 活性最低。

#### 2.4 持续高温干旱胁迫对 3 种北美红枫细胞质膜透性和丙二醛(MDA)含量的影响

相对电导率是反映植物膜系统状况的一个重要的生理生化指标,植物在受到逆境胁迫时膜蛋白

受损伤,细胞膜容易破裂,导致胞质的胞液外渗而使相对电导率增大。持续高温干旱胁迫下 3 种北美红枫的相对电导率的变化趋势基本相同(图 3),都是在胁迫初期无显著变化,4—6 d 时有显著上升,达到最大值之后又有小幅下降。整个处理过程中,十月光辉的变化幅度最小,秋火焰的变化幅度最大,3 种北美红枫的相对电导率最大值分别为对照的 1.4 倍、2.2 倍和 1.4 倍。

MDA 是膜脂氧化的终产物之一,其含量高低可以作为考察细胞受到胁迫的严重程度的依据。持续高温干旱胁迫下,3 种北美红枫中 MDA 含量的变化趋势基本相同(图 3),在胁迫初期(2 d 以前)它们的 MDA 含量大致相同;胁迫 4 d 后,3 种红枫中

MDA 含量均有显著上升,且十月光辉的 MDA 含量达到最大值  $0.0178 \mu\text{mol/g}$ ;之后秋火焰无显著变化,十月光辉和酒红的 MDA 含量均在 6 d 时显著下

降,10 d 时显著上升,酒红在 10 d 达到最大值  $0.0339 \mu\text{mol/g}$ 。在整个胁迫过程中,十月光辉的 MDA 含量始终低于秋火焰和酒红。

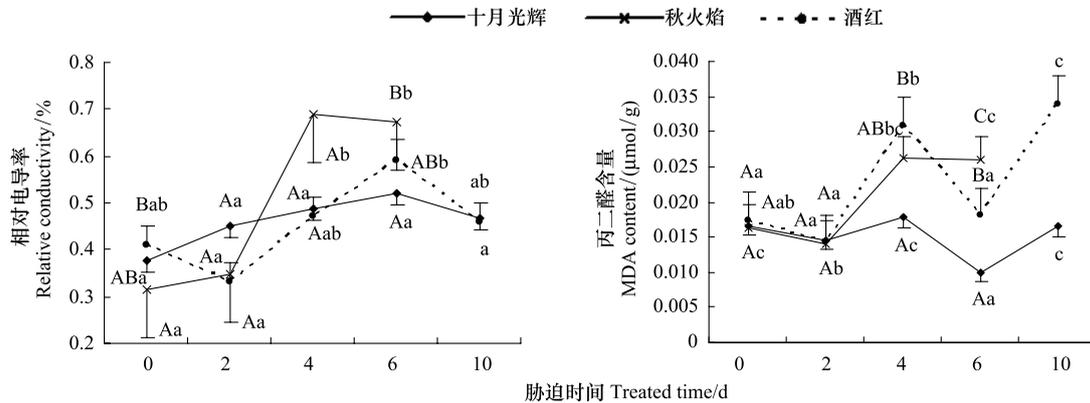


图 3 高温干旱对相对电导率和丙二醛含量的影响(平均值±标准误)

Fig.3 Effects of high temperature on relative conductivity and contents of malonaldehyde (MDA) (mean±SE)

## 2.5 持续高温干旱胁迫对 3 种北美红枫叶绿素相对含量的影响

叶绿素是与光合作用有关的最重要的一类色素,在活体绿色植物中,叶绿素既可发生光合作用,又不会发生光分解,而当植物受胁迫或衰老时,就会引起叶绿素的分解破坏。在本试验的整个胁迫过程中,3 种北美红枫的叶绿素相对含量均缓慢降低(图 4),十月光辉和秋火焰在降低的过程中出现了微量升高的折点。酒红在整个过程中都呈下降趋势,但是下降的幅度呈现出先快后慢再快的变化趋势,即仅在 2 d 和 10 d 时变化显著,最大降幅达到 21.31%。3 种北美红枫中,酒红胁迫前的叶绿素相对含量最高,胁迫之后则降至最低,变化幅度达到了 38.14%,而十月光辉的变化幅度最小,仅为 7.98%。

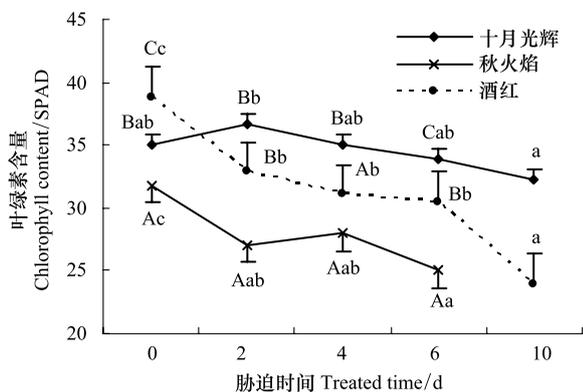


图 4 高温干旱对叶绿素相对含量的影响(平均值±标准误)

Fig.4 Effects of high temperature on relative contents of Chlorophyll (mean ± SE)

## 2.6 持续高温干旱胁迫条件下 3 种北美红枫各生理生化指标的相关性分析

对高温干旱条件下 3 种北美红枫各指标进行相关性分析(表 2),以求反应北美红枫这一树种在高温干旱环境下的生理指标变化情况。结果表明,可溶性蛋白与可溶性糖、POD、SOD、CAT 呈极显著正相关,细胞质膜差别透性与可溶性糖、SOD 极显著负相关,MDA 与可溶性蛋白、细胞质膜差别透性呈显著正相关。叶绿素与 Pro、MDA 极显著负相关,这表明持续高温干旱胁迫使叶片失绿的同时对 Pro 和 MDA 含量的增加有一定的诱导作用。

## 2.7 持续高温干旱胁迫条件下 3 种北美红枫的耐受性评价

利用模糊数学的隶属函数法对 3 种北美红枫的 9 项生理指标进行耐受性的综合评价(表 3),用每种北美红枫各项指标隶属度的平均值作为树种耐热能力综合鉴定标准,该值越大耐热性越强。结果显示:十月光辉、秋火焰、和酒红的隶属函数平均值分别为 0.490、0.4433、0.579,表明 3 种北美红枫抗旱能力顺序为酒红>十月光辉>秋火焰。

## 3 讨论

植物易于受到非生物因素胁迫,持续的高温干旱胁迫可通过影响植物的生理过程而抑制其正常生长发育<sup>[18]</sup>,这种抑制作用最初体现在植株叶片的形态变化上。观察发现,本研究中秋火焰受持续高温

表 2 高温胁迫下北美红枫叶片各生理生化指标相关性分析

Table 2 Correlations between physiological and biochemical indices in *Acer rubrum* L. leaves under high temperature stresses

指标 Parameters	可溶性 糖含量 Soluble sugar content	可溶性 蛋白含量 Soluble Protein content	Pro 含量 Proline content	POD 活性 POD activity	CAT 活性 CAT activity	SOD 活性 SOD activity	相对电导率 Relative conductivity	MDA 含量 MDA content	叶绿素 相对含量 Relative Chlorophyll content
可溶性糖含量	1.000	0.434 **	0.050	0.228	0.212	0.731 **	-0.480 **	0.002	-0.002
可溶性蛋白含量		1.000	0.105	0.627 **	0.692 **	0.491 **	-0.234	0.387 *	-0.094
Pro 含量			1.000	-0.023	-0.406 **	-0.101	0.279	0.620 **	-0.651 **
POD 活性				1.000	0.560 **	0.082	0.044	0.098	-0.233
CAT 活性					1.000	0.284	-0.345 *	0.009	0.139
SOD 活性						1.000	-0.459 **	-0.161	0.281
细胞质膜差别透性							1.000	0.336 *	-0.299
MDA 含量								1.000	-0.528 **
叶绿素含量									1.000

POD: 过氧化物酶 peroxide enzyme; CAT: 过氧化氢酶 catalase enzyme; SOD: 超氧化物歧化酶 superoxide dismutase; MDA: 丙二醛 malonaldehyde; \* 表示在  $\alpha = 0.05$  水平下相关性达到显著; \*\* 表示在  $\alpha = 0.01$  水平下相关性达到显著

表 3 3 种北美红枫对高温干旱的耐受性综合评价

Table 3 Comprehensive evaluation on high temperature and drought resistant capacity of three kinds of *Acer rubrum* L.

指标 Parameters	十月光辉 October Glory	秋火焰 Jeffersred	酒红 Brandywine
可溶性糖 Soluble sugar	0.489	0.000	1.000
可溶性蛋白 Soluble protein	0.000	1.000	0.382
脯氨酸 Proline	0.000	0.449	1.000
过氧化物酶 POD	0.000	1.000	0.126
过氧化氢酶 CAT	0.000	1.000	0.950
超氧化物歧化酶 SOD	1.000	0.000	0.310
相对电导率 Relative conductivity	0.917	0.000	1.000
丙二醛 MDA	1.000	0.450	0.000
叶绿素 Chlorophyll	1.000	0.000	0.437
平均值 Average	0.490	0.433	0.579
耐受性顺序 order of resistant	2	3	1

干旱胁迫的伤害最大,在处理 6 d 时整株叶片枯黄,比十月光辉和酒红早 4 d,它对高温干旱的耐受性最差。十月光辉叶片在胁迫过程中受伤害程度较轻,且对逆境的响应比较迅速,但它的自我调节作用持续时间较短,因此对持续高温干旱的耐受性一般。而高温干旱对酒红叶片的伤害较轻,同时它也通过调节自身的生理机制迅速作出了积极且持久的抗逆反应,耐受性最强。

脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖是植物体内的主要渗透调节物质,三者均能通过降低细胞原生质的渗透势,促使细胞从外界吸收水分,使植物保持一

定的含水量和膨压<sup>[19]</sup>,减轻胁迫脱水对植物体的伤害。在受到逆境胁迫时,脯氨酸可作为溶质来调节细胞水分环境的变化<sup>[20]</sup>,从而减轻高温干旱胁迫对植物体内水分亏缺的影响,逆境中积累的脯氨酸还可作为能量和氮源的储存库,在解除胁迫后直接参与植物的代谢<sup>[21]</sup>。可溶性蛋白会给细胞内的束缚水提供一个结合衬质,以增加植物组织束缚水含量,提高细胞的保水力,起到了脱水保护剂的作用<sup>[22]</sup>。而可溶性糖不仅可以提高细胞的保水力,还能增强原生质弹性,从而减轻细胞的机械损伤,有效的保护细胞的膜结构<sup>[23]</sup>。本试验中,各品种北美红枫叶片中的脯氨酸含量均随胁迫时间的增加而持续增加,这与赵昕等<sup>[24]</sup>的研究结果一致。整个试验过程,3 个品种的变化趋势完全一致,均为先慢后快的上升,且含量和增幅在叶片完全枯死之前达到最大。有学者<sup>[25]</sup>认为植物体内脯氨酸的积累速度与植物的抗逆性强弱有一定关联,本试验中 Pro 的积累速度为秋火焰>酒红>十月光辉,结果与红枫的形态变化大致相同,表明脯氨酸是红枫应对高温胁迫的主导性渗透调节物质,这与史燕山等<sup>[26]</sup>的研究结果一致。持续高温干旱胁迫可诱导北美红枫体内大量形成可溶性糖和可溶性蛋白,以提高植物的抗逆性。随着胁迫处理时间的延长,3 种北美红枫叶片中的可溶性蛋白和可溶性糖含量均呈先下降后上升的趋势。在整个试验过程中,秋火焰的可溶性糖和可溶性蛋白含量的变化幅度均比另外两种红枫显著,且对高温

干旱处理表现得更为敏感,而十月光辉和酒红的敏感程度差异较小,因此秋火焰的对高温干旱的响应速度最快。

逆境胁迫下,SOD 可将植物体内产生的伤害性物质  $\cdot O_2^-$  歧化为  $H_2O_2$  和  $O_2$ ,减轻植物体的受伤害程度<sup>[27]</sup>。但是歧化作用产生的  $H_2O_2$  在植物体内积累之后会形成引起膜脂过氧化的  $\cdot OH$ ,而且由于植物细胞内没有专一清除  $\cdot OH$  的酶,所以积累的  $H_2O_2$  必须马上清除掉。CAT 和 POD 均有清除  $H_2O_2$  的能力,CAT 酶活性效率高,但对  $H_2O_2$  的亲合力较弱,POD 对  $H_2O_2$  有较高的亲合力,但是可参与叶绿素的降解并引发膜脂过氧化,具有双重作用<sup>[28]</sup>。在高温胁迫初期,3 种北美红枫的 SOD 和 POD 活性无明显变化,表明植物未受到明显伤害,或者并未大量产生  $\cdot O_2^-$ 。在胁迫处理 4 d 时,SOD 和 POD 活性才出现显著升高,此时植物开始受到热伤害。之后 SOD 活性持续升高,CAT 和 POD 活性均出现波动变化,表现出了极显著正相关性。整个试验过程中,秋火焰叶片中 3 种酶活性变化幅度均大于另外 2 种北美红枫,同时,它的 POD 和 CAT 活性始终最大,SOD 活性始终最小,而酒红中的 SOD 活性最大,POD 和 CAT 活性始终高于十月光辉,结合 3 个品种的受害指数进行分析,进一步证明 SOD 是主导性调节酶,POD 和 CAT 是在 SOD 将  $\cdot O_2^-$  歧化为  $H_2O_2$  和  $O_2$  后才发挥其清除作用。试验表明 CAT 活性对高温干旱胁迫的反应较为敏感,POD 在胁迫后期活性变化较显著,推测二者可能分别在高温干旱的前期和后期的清除  $H_2O_2$  中起主导作用,关于这两种酶作用的关联性有待于进一步深入研究。比较 3 种红枫的保护酶活性变化情况发现,十月光辉中 SOD 活性的变幅最小,且 POD 活性最低,秋火焰和酒红的 SOD 活性的变幅相近,但秋火焰的 POD 活性变幅远大于另外两种红枫,表明秋火焰的受伤害程度最大,这与 3 种红枫在持续高温胁迫时的受害指数变化情况是一致的。

细胞膜是防止细胞外物质自由进入细胞的屏障,它能保证细胞内环境的相对稳定,使各种生化反应能够有序运行。MDA 是膜脂过氧化产物,它可以与膜上的蛋白质、酶等结合,导致膜完整性的破坏和选择透性的丧失,引起电导率的上升<sup>[29]</sup>,是细胞膜被破坏的标志物质<sup>[30]</sup>。本研究中 MDA 含量与电导率的变化呈显著相关(表 3),与他人<sup>[31]</sup>的研究结

果一致。在胁迫过程中 3 种北美红枫的相对电导率均呈持续升高的趋势,表明随着胁迫时间的延长细胞膜受损伤的程度不断加大。MDA 含量总体呈上升的趋势,但在胁迫过程中出现了小幅波动,可能是因为植物组织本身通过保护酶等的调节作用对植物体生理机能的暂时性修复。细胞质膜透性和 MDA 含量变化与植物的抗逆性强弱有关,3 个北美红枫品种中,十月光辉的 MDA 含量最低,电导率变化也相对较小,而秋火焰的电导率变化最为剧烈,表明十月光辉的受伤害程度较小,秋火焰较大。这一生理差异与 3 种红枫在持续高温干旱胁迫时的植株形态变化是一致的。

叶绿素是植物进行光合作用的主要色素,光合作用是对高温反应最敏感的生理过程之一<sup>[32]</sup>。高温胁迫促使叶绿素降解<sup>[33]</sup>,从而减少了对光量子的接受,避免产生过多的自由基而对植物造成伤害<sup>[34]</sup>。本试验结果表明,随着高温胁迫的加剧,3 种北美红枫叶片的叶绿素相对含量均有减少。其中,十月光辉和秋火焰在整个处理过程中的变化幅度很小,酒红变化幅度较大。酒红的叶绿素相对含量在 2 d 和 10 d 分别有一次较大幅度的降低,可能是高温胁迫首先促使酒红的叶绿素降解酶大量合成,引起叶绿素相对含量在 0—2 d 迅速减少,之后的 4—6 d 植物体通过自身一系列的调节作用使降解酶合成量维持在相对稳定水平,叶绿素相对含量变化幅度也减小,持续高温干旱到 6—10 d 时,再次大量合成叶绿素降解酶引起叶绿素相对含量的第二次显著降低。

高温胁迫对植物的影响是多方面的,植物也通过自身营养物质、渗透调节物质和保护酶活性等多种生理机制的共同作用来减轻或延缓伤害的发生。本试验中,MDA、Pro、可溶性蛋白、可溶性糖含量和 SOD 活性对高温胁迫处理比较敏感,故可将其作为北美红枫的耐热性生理鉴定指标。3 种北美红枫在高温干旱胁迫下各生理指标的变化情况比较复杂,但是根据整个胁迫过程中植株的生长状态表现,并利用隶属函数的方法对各生理指标进行综合分析,秋火焰的耐热性最差,十月光辉次之,酒红较为耐热,但十月光辉与酒红在外观形态上表现出的耐热差异并不非常明显。

## References:

- [ 1 ] Duo L A, Wang J J, Zhao S L. Effects of municipal compost extracted complex microbial communities on physio ecological characteristics of turf grass under drought stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(16): 4717-4724.
- [ 2 ] Arakawa T, Timasheff S N. The stabilization of proteins by osmolytes. *Biophysical Journal*, 1985, 47(3): 411-414.
- [ 3 ] Zhao R X, Zhu H S, Cheng Y H, Dong K H. Research progress on proline and its biosynthesis enzymes in plant. *Pratacultural Science*, 2008, 25(2): 90-97.
- [ 4 ] Sun T G, Sha W, Liu Y. The effects of compound heavy metal stress on some physiological characteristics of two moss species. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(9): 2332-2339.
- [ 5 ] Wang J G, Chen G C, Zhang C L. The effects of water stress on soluble protein content, the activity of SOD, POD and CAT of two ecotypes of reeds (*Phragmites communis*). *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2002, 22(3): 561-565.
- [ 6 ] Dong Y C, Liu Y Q. Soil water influences on protective enzymes and osmolytes of *Urtica dioica* and their correlations with leaf photosynthesis and biomass. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(6): 2845-2851.
- [ 7 ] Zhang J, Li Y J, Li M, Cong X L, Zhai L F, Zhou X M. The overview of technique research on *Acer rubrum* of American colorful-leaf trees. *Journal of Guangxi Agriculture*, 2009, 24(2): 55-57.
- [ 8 ] Zhao S. Cultivation research of colored tree species in Beijing. *Journal of Beijing Agricultural Vocation College*, 2010, 24(3): 35-38.
- [ 9 ] Xu J P, Xu Z H, Du K J. Comparison of heat resistance of eight kinds of roof greening woody olant. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(6): 1-5.
- [ 10 ] Yuan J Y, Zhu W C, Zhu W D, Zhang D A, Zhang S J, Wang G H. Cultivation and breeding research of red maple. *Shandong Forestry Science and Technology*, 2009, 39(2): 40-42.
- [ 11 ] Dong Z N, Fang L J, Zhang R, Li C J. Comparative study on different breeding methods of *Acer palmatum atropurpureum*. *Hunan Agricultural Sciences*, 2011, (5): 114-115.
- [ 12 ] Chen J W, Shen C D, Jia Y F, Chen S, Chai M L. Physiological changes of maple (*Acer palmatum* 'Atropurpureum') leaves during the color-changing period in autumn and winter. *Journal of Zhejiang University: Agriculture & Life Sciences*, 2010, 36(2): 181-186.
- [ 13 ] Kong X S, Yi X F. *Plant physiology experiment technology*. China Agriculture Press, 2008.
- [ 14 ] Wang W L, Wang Z, Wang J Y. Optimization of determination method of peroxidase activity in plant. *Research and Exploration in Laboratory*, 2010, 29(4): 21-23.
- [ 15 ] Yin X G, Luo Q X, Wang W Q, Zhang Y, Pan G H, Yang Q F, Yin S L. Studies on methodology for identification of heat tolerance of tomato. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2001, 14(2): 62-66
- [ 16 ] Zhuang L, Chen Y N, Chen M, Yu F, Zhao H Y. Evaluation on the drought-resistant capability of the riparian desert vegetation along the Tarim River, Xinjiang. *Arid Land Geography*, 2005, 28(3): 368-372.
- [ 17 ] Zhang Y G, Wu L F, Liu P H, Kuang C Y, Xue S M. Membership functions analysis of four kinds of *Medicago cativa* Linn seedling drought resistance. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2010, (6): 349-352.
- [ 18 ] Pallardy S G. *Physiology of Woody Plants*. 3rd ed. New York: Elsevier Inc., 2008.
- [ 19 ] Shi X L, Xue L, Ren X R, Feng H F, Zheng W G, Fu J D. Preliminary study on drought resistance of four broadleaved seedlings under water stress in south China. *Forest Research*, 2011, 24(6): 760-767.
- [ 20 ] Aspinnall D, Paleg L G. *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plant*. Sydney: Academic Press, 1981: 205-241.
- [ 21 ] Tang Z C, Wang Y Q, Wu Y H, Wang H C. The difference in praline accumulation between the seedlings of two varieties of sorghum with different drought resistance. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1986, 12(2): 154-162.
- [ 22 ] Zhang M S, Xie B, Tan F, Zhang Q T. Relationship among soluble protein, chlorophyll and ATP in sweet potato under water stress with drought resistance. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(1): 13-16.
- [ 23 ] Su H M, He B Y, Cai X H, Liu Y M. Effects of water stress on the morphological and physiological characteristics of *Scaevola aemula* cutting seedlings. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(10): 2185-2190.
- [ 24 ] Zhao X, Li Y L. Variation of several physiological indices of five cool season turf grasses under high temperature stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2001, 10(4): 85-91.
- [ 25 ] Blum A, Ebercon A. Genotypic responses in sorghum to drought stress 3 proline accumulation and drought resistance. *Crop Science*, 1976, 16(3): 428-431.
- [ 26 ] Shi Y S, Luo J X, Wang X, Zhao K P, Liu Y D, Huang J X. Study on draught resistance of five herb ground cover plants. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry: Natural Science Edition*, 2005, 33(5): 130-134.
- [ 27 ] Xia Q, He B Y, Liu Y M, Xu J. Effects of high temperature stress on the morphological and physiological characteristics in *Scaevola albida* cutting seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(19): 5217-5224.
- [ 28 ] Jiang C M, Yin Y P, Liu X, Wang Z L. Response of flag leaf lipid peroxidation and protective enzyme activity of wheat cultivars with different heat tolerance to high temperature stress after anthesis. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(1): 143-148.
- [ 29 ] Zhang L T, Wu J, Mei L, Wu J S. Saline tolerance of *Campotheca acuminata* provenances and the index selection for saline tolerance. *Scientia Silvae Sinicae*, 2011, 47(11): 66-72.
- [ 30 ] Amdt S K, Clifford S C, Wanek W, Jones H G, Popp M. Physiological and morphological adaptations of the fruit tree

- Ziziphus rotundifoliam* response to progressive high-temperature stress. *Tree Physiology*, 2001, 21(11): 705-715.
- [31] Song H P, Liu J, Li X L, Zhao H M, Yang Z M. Effect of drought stress on physiological indexes of 5 *Sedum* species. *Pratacultural Science*, 2010, 27(1): 11-15.
- [32] Berry J A, Bjorman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, 31(1): 491-543.
- [33] Qiu L Z, Huang Y J, Huang J Q, Xia G H, Gong N. Comparative Study on vegetal and physiological characteristics of different salt-tolerant plants under salt stress. *Journal of Zhejiang University: Agriculture & Life Sciences*, 2006, 32(4): 420-427.
- [34] Michel H, Florence T. 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(6): 569-578.
- 参考文献:**
- [1] 多立安, 王晶晶, 赵树兰. 垃圾堆肥复合菌剂对干旱胁迫下草坪植物生理生态特性的影响. *生态学报*, 2011, 31(16): 4717-4724.
- [2] 赵瑞雪, 朱慧森, 程钰宏, 董宽虎. 植物脯氨酸及其合成酶系研究进展. *草业科学*, 2008, 25(2): 90-97.
- [3] 孙天国, 沙伟, 刘岩. 复合重金属胁迫对两种藓类植物生理特性的影响. *生态学报*, 2010, 30(9): 2332-2339.
- [4] 王俊刚, 陈国仓, 张承烈. 水分胁迫对2种生态型芦苇 (*Phragmites communis*) 的可溶性蛋白含量、SOD、POD、CAT活性的影响. *西北植物学报*, 2002, 22(3): 561-565.
- [5] 董伊晨, 刘悦秋. 土壤水分对异株荨麻 (*Urtica dioica*) 保护酶和渗透调节物质的影响及其与叶片光合和生物量的相关性. *生态学报*, 2009, 29(6): 2845-2851.
- [6] 张健, 李玉娟, 李敏, 丛小丽, 翟炉芳, 周学梅. 典型彩叶树种美国红枫研究技术综述. *广西农学报*, 2009, 24(2): 55-57.
- [7] 赵爽. 北京地区彩叶树种引种栽培研究. *北京农业职业学院学报*, 2010, 24(3): 35-38.
- [8] 徐静平, 徐振华, 杜克久. 8种屋顶绿化木本植物的耐热性比较. *中国农学通报*, 2011, 27(6): 1-5.
- [9] 袁俊云, 朱为才, 朱为德, 张德安, 张善菊, 王光慧. 加拿大红枫的引种栽培及繁殖试验. *山东林业科技*, 2009, 39(2): 40-42.
- [10] 董转年, 方乐金, 张睿, 李成俊. 红枫的不同繁殖方法比较. *湖南农业科学*, 2011, (5): 114-115.
- [11] 陈继卫, 沈朝栋, 贾玉芳, 陈曙, 柴明良. 红枫秋冬转色期叶色变化的生理特性. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2010, 36(2): 181-186.
- [12] 孔祥生, 易现锋. 植物生理学实验技术. 北京: 中国农业出版社, 2008: 248-260.
- [13] 王伟玲, 王展, 王晶英. 植物过氧化物酶活性测定方法优化. *实验室研究与探索*, 2010, 29(4): 21-23.
- [14] 尹贤贵, 罗庆熙, 王文强, 张云, 潘光辉, 杨琦凤, 尹诗麟. 番茄耐热性鉴定方法研究. *西南农业学报*, 2001, 14(2): 62-66.
- [15] 庄丽, 陈亚宁, 陈明, 余芳, 赵红艳. 模糊隶属法在塔里木河荒漠植物抗旱性评价中的应用. *干旱区地理*, 2005, 28(3): 368-372.
- [16] 张鸭关, 吴丽芳, 刘品华, 匡崇义, 薛世明. 4个紫花苜蓿品种幼苗抗旱性的模糊隶属函数分析. *江苏农业科学*, 2010, (6): 349-352.
- [17] 史小玲, 薛立, 任向荣, 冯慧芳, 郑卫国, 傅静丹. 华南地区4种阔叶幼苗水分胁迫条件下的抗旱性初探. *林业科学研究*, 2011, 24(6): 760-767.
- [18] 汤章城, 王育启, 吴亚华, 王洪春. 不同抗旱品种高粱苗中脯氨酸积累的差异. *植物生理学报*, 1986, 12(2): 154-162.
- [19] 张明生, 谢波, 谈锋, 张启堂. 甘薯可溶性蛋白、叶绿素及ATP含量变化与品种抗旱性关系的研究. *中国农业科学*, 2003, 36(1): 13-16.
- [20] 苏慧敏, 何丙辉, 蔡兴华, 刘玉民. 水分胁迫对太阳扇扦插苗形态和生理特征的影响. *生态学杂志*, 2011, 30(10): 2185-2190.
- [21] 赵昕, 李玉霖. 高温胁迫下冷地型草坪草几项生理指标的变化特征. *草业学报*, 2001, 10(4): 85-91.
- [22] 史燕山, 骆建霞, 王熙, 赵坤平, 刘玉冬, 黄俊轩. 5种草本地被植物抗旱性研究. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2005, 33(5): 130-134.
- [23] 夏钦, 何丙辉, 刘玉民, 徐健. 高温胁迫对粉带扦插苗形态和生理特征的影响. *生态学报*, 2010, 30(19): 5217-5224.
- [24] 姜春明, 尹燕枰, 刘霞, 王振林. 不同耐热性小麦品种旗叶膜脂过氧化和保护酶活性对花后高温胁迫的响应. *作物学报*, 2007, 33(1): 143-148.
- [25] 张露婷, 吴江, 梅丽, 吴家胜. 喜树种源耐盐能力评价及耐盐指标筛选. *林业科学*, 2011, 47(11): 66-72.
- [26] 宋海鹏, 刘君, 李秀玲, 赵海明, 杨志民. 干旱胁迫对5种景天属植物生理指标的影响. *草业科学*, 2010, 27(1): 11-15.
- [27] 裘丽珍, 黄有军, 黄坚钦, 夏国华, 龚宁. 不同耐盐性植物在盐胁迫下的生长与生理特性比较研究. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2006, 32(4): 420-427.