

DOI: 10.5846/stxb201903300614

叶旺敏,熊德成,杨智杰,张秋芳,刘小飞,高艳丽,胥超,杨玉盛.大气增温对杉木幼树叶片及细根生理特征的影响.生态学报,2020,40(21): 7681-7689.

Ye W M, Xiong D C, Yang Z J, Zhang Q F, Liu X F, Gao Y L, Xu C, Yang Y S. Effects of atmospheric warming on physiological characteristics of leaves and fine roots of *Cunninghamia lanceolata* saplings. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(21): 7681-7689.

大气增温对杉木幼树叶片及细根生理特征的影响

叶旺敏^{1,2}, 熊德成^{1,2,*}, 杨智杰^{1,2}, 张秋芳^{1,2}, 刘小飞^{1,2}, 高艳丽^{1,2}, 胥超^{1,2}, 杨玉盛^{1,2}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

摘要:为揭示亚热带森林对未来全球变暖的生理响应特征,本研究以杉木为研究对象,利用开顶式增温方式模拟气候变暖,研究其对叶片和细根丙二醛含量、活性氧代谢、渗透调节物质含量以及抗氧化酶活性的影响。研究结果显示:(1)增温显著增加杉木叶片和细根的丙二醛含量,且叶片丙二醛含量显著高于细根,说明增温加剧了杉木叶片和细根氧化损伤,且叶片氧化损伤程度高于细根;(2)增温后,杉木叶片脯氨酸和可溶性蛋白含量降低,细根脯氨酸和可溶性蛋白含量则增加;(3)增温显著提高了杉木叶片过氧化物酶活性,对杉木细根抗氧化酶活性无显著影响;(4)增温后,杉木叶片和细根活性氧含量未发生显著变化,杉木叶片活性氧含量显著高于细根。综合分析表明,尽管增温增加了杉木叶片和细根的氧化损伤,但杉木可以通过提高抗氧化保护酶活性(叶片)和积累较多的渗透调节物质(细根)来维持体内活性氧代谢平衡。可见,杉木地上和地下部分器官间的相互合作与协调使杉木能有效地适应高温环境。

关键词:大气增温;杉木;渗透调节物质;抗氧化酶活性;膜脂过氧化

Effects of atmospheric warming on physiological characteristics of leaves and fine roots of *Cunninghamia lanceolata* saplings

YE Wangmin^{1,2}, XIONG Decheng^{1,2,*}, YANG Zhijie^{1,2}, ZHANG Qiufang^{1,2}, LIU Xiaofei^{1,2}, GAO Yanli^{1,2}, XU Chao^{1,2}, YANG Yusheng^{1,2}

1 School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Cultivation Base of State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

Abstract: In order to reveal the response of physiological characteristics of subtropical forests to global warming in the future, the *Cunninghamia lanceolata* (*C. lanceolata*) was taken as the research object, the open-top heating method was used to simulate climate warming to study the contents of malondialdehyde (MDA), active oxygen metabolism, and penetration in leaves and fine roots. The results showed that (1) warming significantly increased the contents of MDA in the leaves and fine roots. Also the content of MDA in leaves was higher than that of fine roots, These indicated that oxidative stress enhanced the oxidative damage of leaves and fine roots, and the degree of oxidative damage of leaves was higher than fine roots; (2) warming increased the contents of proline and soluble protein in fine roots, but decreased the contents of proline and soluble protein in leaves; (3) warming increased the peroxidase activity of the leaves significantly, but had no significant effect on the antioxidant enzyme activity of the fine roots; (4) the active oxygen contents of leaves and fine roots had no significant change after warming, but the active oxygen content of leaves was obviously higher than that of fine roots.

基金项目:国家自然科学基金项目(31500408);国家重大基础研究计划课题(2014CB954003)

收稿日期:2019-03-30; **网络出版日期:**2020-09-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xdc104@163.com

Comprehensive analysis showed that although warming increased the oxidative damage of leaves and fine roots, *C. lanceolata* saplings could maintain their own active oxygen metabolism balance by increasing the antioxidant enzymes activity in leaves and accumulating more osmotic adjustment substances in fine roots. It can be seen that the cooperation and coordination between the aboveground and belowground organs were helpful for *C. lanceolata* saplings to adapt to the high temperature environment effectively.

Key Words: atmospheric warming; *Cunninghamia lanceolata*; osmotic adjustment substances; antioxidant enzyme activities; membrane ester peroxidation.

自工业革命以来,由于 CO₂ 等温室气体的大量排放,导致全球气候变暖日渐加剧。据 IPCC 第五次报告指出,预计到 21 世纪末,全球大气温度可能升高 0.3—4.8 °C^[1]。森林是地球陆地生态系统的重要组成部分,具有较高的生物生产力和生物多样性^[2],研究森林生态系统对全球气候变暖响应模式已成为当代生态学研究的热点问题之一。

以往研究结果显示,由于高纬度及高寒地区植物所处环境温度普遍低于最适生长温度值,适当增温可以增加其净光合速率,加快物候生长节律并延长生长季,以促进植物地上地下生物量的积累^[3-4]。而就亚热带地区而言,由于本身温度较高,该地区森林所处的环境温度可能已接近阈值,在未来全球变暖的趋势下,可能对亚热带植物的生长及生理学特性造成剧烈影响,进而影响森林生产力^[5-6],但有关亚热带森林对气候变暖的响应报道仍十分有限。

抗氧化特征和渗透调节是植物对外界环境适应的综合体现。正常环境下,植物细胞进行有氧代谢生成的活性氧类物质与抗氧化防御机制(酶促抗氧化剂和非酶促抗氧化剂)对其的清除能力处在氧化还原的动态平衡^[7]。但当外界环境胁迫程度超过植物抗氧化防御系统清除能力,便会引起活性氧的大量积累,导致植物细胞脂质、蛋白质、核酸、光合色素及酶的氧化损伤,影响植物正常代谢功能^[8-9]。目前,关于植物在温度升高下生理响应和适应策略的研究已有很多,但多数研究都局限于植物单个器官或组织上。植物不同器官组织结构不同,所处的微环境亦有所差异,因此,对逆境响应机制可能不同,甚至相反。例如:Roessner 等^[10]研究发现,大麦(*Hordeum vulgare*)同一品种不同器官间生理代谢差异大于品种间差异。Skliros 等^[11]认为,植物不同器官能够合成各种特异代谢化合物,它们之间相互协作,共同抵御外界环境胁迫。白羽扇豆(*Lupinus albus*)茎对其耐旱策略的贡献最大^[12],而细根则是杠柳(*Periploca sepium*)适应干旱环境的重要器官^[13]。由此可见,仅对植物单一器官进行研究,很难全面地揭示植物适应高温环境的策略,有必要对高温条件下植物体不同器官同时进行研究,以更好地理解植物适应增温的机制和策略。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)作为亚热带地区主要造林树种之一,广泛分布于我国南方 16 个省区,面积占世界人工林面积的 6%,我国人工林面积的 19%、蓄积量的 25%,在我国人工林生产中占有重要地位^[14]。为此,本文以杉木为研究对象,通过在福建三明森林生态系统与全球变化研究站——陈大观测点内开展开顶式(OTC)模拟增温实验,以探究增温对杉木地上部分(叶片)和地下部分(细根)的渗透调节物质、保护酶活性及丙二醛含量的影响,以深入认识亚热带经济树种生理代谢特征对未来全球变暖的响应。

1 材料与方法

1.1 样地基本概况

本试验地点位于福建三明森林生态系统与全球变化研究站——陈大观测点(26.19°N, 117.36°E),该地区平均海拔 300 m,年均气温 19.1 °C,年均降水量 1749 mm,年均蒸发量 1580 mm,相对湿度 81%,属中亚热带季风气候,土壤为黑云母花岗岩发育的红壤。

1.2 研究方法

实验设置增温(W)和对照(CT)两种处理,每种处理共 6 个重复,共计 12 个小区。每个小区面积 2.5 m×

2.5 m,深 0.5 m。小区内土壤均取自观测站附近杉木人工林(0—40 cm),填土过程主要是将取回的土壤去除根系和沙石,充分混合均匀后分别填入各小区内,以此尽可能的消除土壤的异质性。

增温处理采用开顶式(OTC)大气增温,于 2014 年 10 月份在各个实验小区周边建立增温室,增温室采用不锈钢管架设而成,顶部半敞开,底部面积 16 m²,顶部露天面积约 10 m²,高度 4.8 m,框架搭建完成后采用进口塑料薄膜覆盖,依次相连建立 6 个大气增温室。于各个实验小区地表下 10 cm 处布设一个土壤温、湿度传感器用以监测土壤温度及水分变化,大气温度监测主要采用大气温度记录仪(MicroLite5032P-RH),降雨量采用气象站监测数据。于 2015 年 1 月,将 5 棵一年生三代杉木幼苗种植于各小区,用号码牌标记各个树苗,并每半个月对杉木树高、地径、冠幅等指标进行观测。

于 2016 年 11 月,在对照(CT)和 OTC 增温(W),选取杉木幼树健康且向阳叶片进行随机采集,阳生叶片取样主要参照等 Huang 等^[15]的方法。细根取样采用土芯法,于每个实验小区各取 6 个土钻,土钻直径 3.5 cm,取样深度为 10 cm,尽量保证在小区中心和边缘均有取样点以做到随机取样,将所取叶片和细根用液氮保存并迅速带回实验室进行测定。

表 1 不同处理杉木初始生长特征参数

Table 1 Initial growth characteristic parameters of different treatments of *Cunninghamia lanceolata*

处理 Treatment	树高 Height/cm	地径 Ground diameter/mm	冠幅 Crown width/cm	根长 Root length/cm
对照 Control	52.70±2.2	4.78±0.34	24.89±1.45	32.54±0.89
增温 Warming	53.22±1.7	4.81±0.26	25.83±2.03	34.33±1.21

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片和细根活性氧类物质的测定

超氧阴离子自由基的测定采用羟氨氧化法,利用紫外分光光度计于 550 nm 下测定吸光度,具体操作参照柯德森等^[16]。过氧化氢含量的测定参照 Prochazkova 等^[17]方法,

1.3.2 叶片和细根抗氧化酶的测定

超氧化物歧化酶活性的测定采用黄嘌呤氧化酶法,每毫克蛋白抑制 1mL 反应液的 50%时对应的 SOD 量作为 1 个酶活性单位(U),具体操作参照 Giannopolitis 和 Ries^[18]方法。过氧化物酶活性采用愈创木酚法测定,于波长 420nm 处测定吸光值,具体操作参照 Kochhar 等^[19]方法。过氧化氢酶活性参照 Trevor 等^[20]方法进行测定。抗坏血酸含量和抗坏血酸过氧化物酶活性采用 2,4-二硝基苯肼法,具体操作参照 Nakano 和 Asada^[21]方法。

1.3.3 叶片和细根丙二醛、渗透调节物质含量的测定

丙二醛含量采用硫代巴比妥酸(TBA)法测定,根据 532 nm 下的吸光值减去 600 nm 下最小吸光值从而计算丙二醛含量^[22]。可溶性蛋白浓度采用考马斯亮蓝法进行测定^[23]。脯氨酸(Pro)含量的测定:采用酸性茚三酮显色法,具体操作参照 Walter 和 Lindsley^[24]方法。

1.4 数据分析

利用 Excel 2013 对所有数据进行处理计算,使用统计软件 SPSS 20.0 中单因素方差分析,对增温和对照处理中杉木叶片和细根活性氧类物质、抗氧化酶活性以及渗透调节物质进行显著性分析,并比较同种处理叶片和细根生理的特征差异,显著性水平设定为 $P=0.05$ 。采用 Origin 9.0 完成制图。

2 结果与方法

2.1 空气温度及土壤温湿度

由图 1 可以看出,OTC 处理使大气温度(4—11 月)平均增加 1.12℃,土壤温度平均增加 0.26℃,土壤含水量相对比例降低为 12.10%。

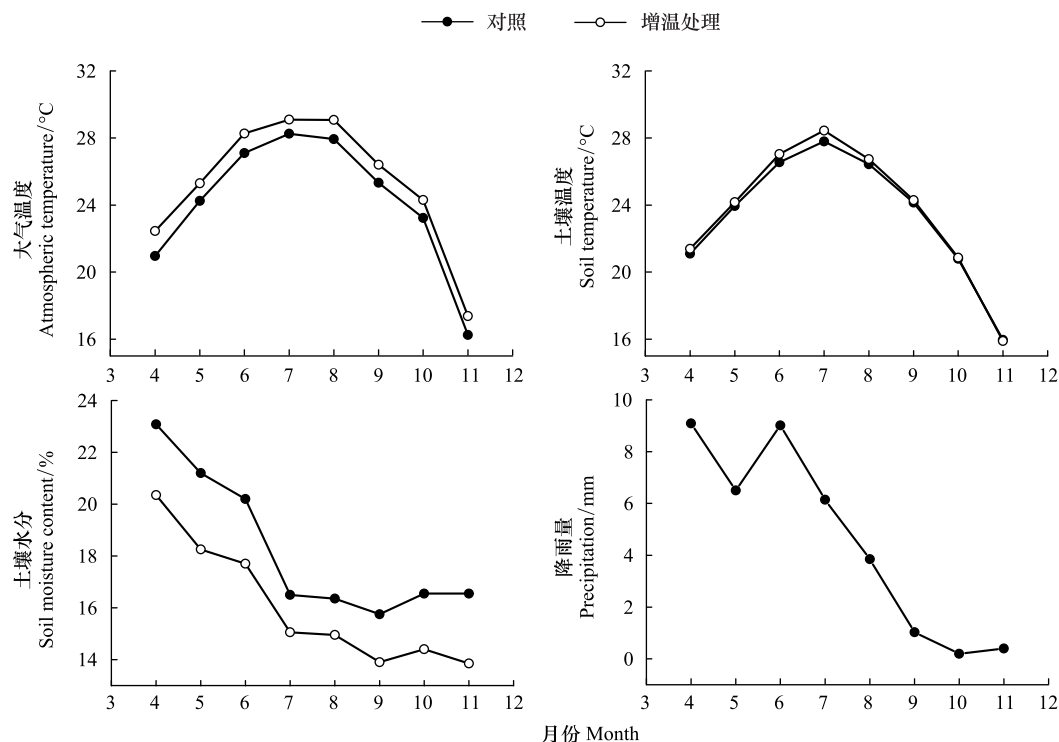


图1 大气温度,土壤温度及土壤水分变化

Fig.1 Air temperature, soil temperature and moisture

CT:对照 Control; W:增温处理 Warming treatment

2.2 增温对杉木幼树生长特征的影响

增温对杉木生长特征均无显著影响(图2)。对照处理中杉木幼树树高和地径分别为297.3 cm、54.7 mm; 增温处理中杉木幼树树高和地径分别为处理分别为310.9 cm、51 mm。

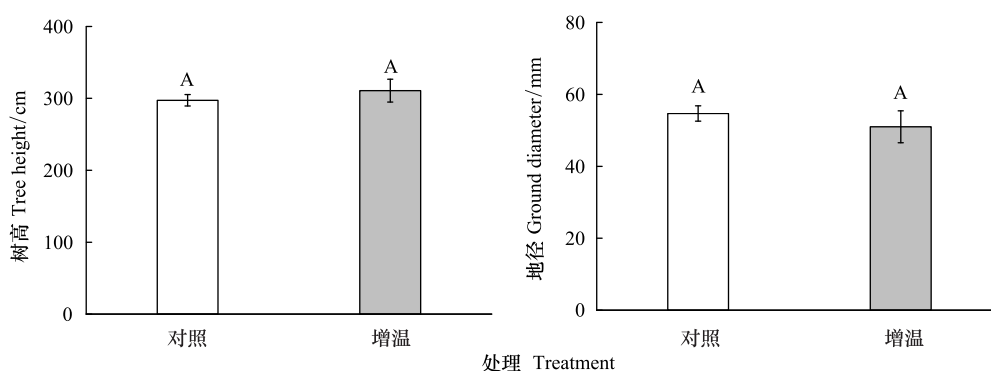


图2 增温和对照处理杉木生长特征

Fig.2 The growth characteristic of *Cunninghamia lanceolata*误差线上的不同大写字母表示两种处理杉木树高和地径差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 增温对杉木幼树叶片和细根活性氧类物质的影响

活性氧类物质是植物进行有氧代谢的必然产物,包括超氧阴离子自由基、羟自由基和过氧化氢等,具有超强的氧化能力。由图3可以看出,增温处理均未对杉木叶片、细根超氧阴离子自由基和过氧化氢浓度产生显著影响 ($P > 0.05$)。另外,无论增温还是对照处理下,杉木幼树叶片超氧阴离子自由基和过氧化氢浓度均显著

高于细根($P<0.05$)。

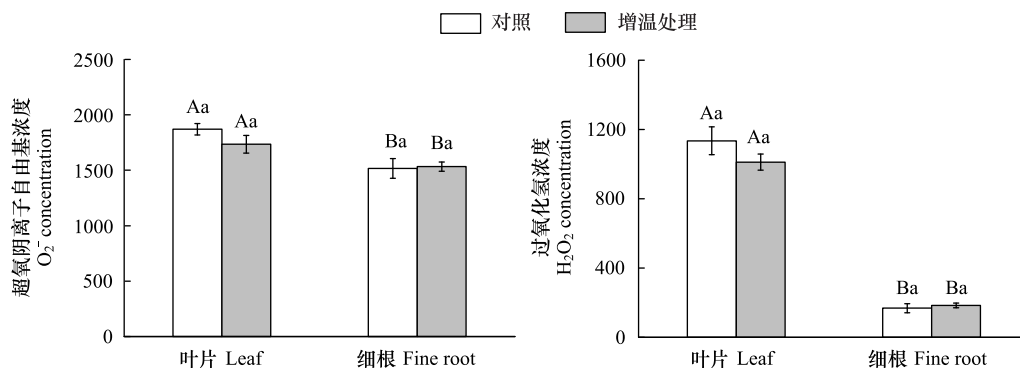


图3 增温对杉木幼树叶片、细根活性氧类物质的影响

Fig.3 Effects of warming on leaves and fine root active oxygenic species of *Cunninghamia lanceolata* saplings

误差线上的不同大写字母表示同种处理杉木叶片和细根差异显著($P<0.05$);误差线上不同小写字母表示杉木叶片和细根在不同处理差异显著($P<0.05$)

2.4 增温对杉木幼树叶片和细根抗氧化酶活性的影响

超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶、抗坏血酸过氧化物酶是植物体内重要的4种保护酶,抗坏血酸则能直接清除植物体内活性氧。由图4可知,增温较对照相比,杉木叶片过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶活性和抗坏血酸含量分别提高了13.9%($P>0.05$)、9.2%($P>0.05$)和4.2%($P>0.05$),过氧化物酶显著提高42.4%($P<0.05$),但超氧化物歧化酶活性相比于对照则降低9.2%($P>0.05$);细根超氧化物歧化酶和抗坏血酸过氧化物酶活性较对照均有增加的趋势,分别增加9.2%($P>0.05$)和8.9%($P>0.05$),增温后杉木细根过氧化氢酶和过氧化物酶活性分别降低了20.7%($P>0.05$)和15.3%($P>0.05$),细根抗坏血酸含量无显著差异($P>0.05$)。同种处理下,杉木细根抗坏血酸过氧化物酶活性和抗坏血酸含量均高于叶片($P>0.05$),过氧化氢酶显著高于叶片($P<0.05$),细根过氧化物酶活性则显著低于叶片($P<0.05$),另外,对照处理中,杉木叶片和细根超氧化物歧化酶活性无显著差异。增温后,细根超氧化物歧化酶活性显著大于叶片($P<0.05$)。

2.5 增温对杉木幼树叶片、细根渗透调节物质及丙二醛含量的影响

可溶性蛋白和脯氨酸含量是植物体内重要的两种渗透调节物质,由图5看出,增温后杉木叶片可溶性蛋白和脯氨酸含量均降低,分别降低5.5%($P>0.05$)和10.3%($P>0.05$),细根可溶性蛋白和脯氨酸含量则分别增加了9.2%($P>0.05$)和9.2%($P>0.05$);增温和对照处理下杉木叶片可溶性蛋白和脯氨酸均显著高于叶片;本研究中,增温显著增加杉木叶片和细根丙二醛含量($P<0.05$),其中叶片提高了19.7%,细根提高25.5%($P<0.05$);增温和对照处理下杉木叶片丙二醛含量显著高于细根($P<0.05$),说明杉木叶片氧化损伤程度高于细根。

3 讨论

3.1 增温对杉木叶片、细根活性氧代谢和丙二醛含量的影响

植物进行有氧代谢时体内通常会积累大量活性氧类物质,该类物质会引起植物细胞膜酯和蛋白的氧化损伤,破坏植物细胞膜的结构及功能的稳定性^[25-26]。丙二醛是植物细胞膜脂过氧化作用的最终产物,用以表征细胞膜受损程度以及植物抗逆性强弱^[27]。本研究发现,增温处理并未导致杉木叶片和细根超氧阴离子自由基和过氧化氢浓度发生显著变化(图3),但杉木叶片和细根丙二醛含量均显著增加(图5)。可能原因在于夏季高温胁迫降低了杉木叶片光合能力,使蛋白质合成受限及抗氧化酶活性降低,加剧叶片氧化损伤,进而影响光合碳向地下部分输送过程,导致可供杉木细根代谢生长的能源物质降低,亦使细根膜脂过氧化加剧。而至11月份,高温胁迫程度降低,杉木可以通过自身物质合成以及诱导激活抗氧化防御系统,使体内活性氧类物

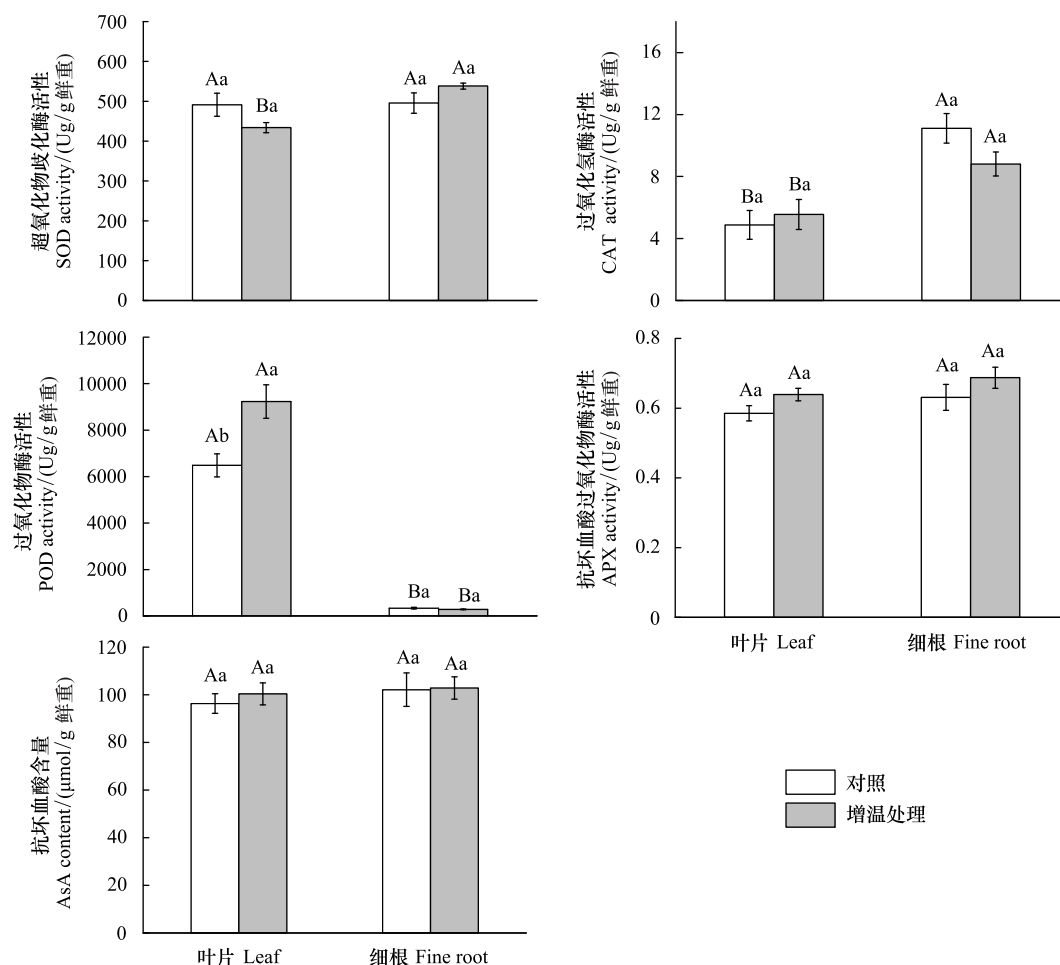


图4 增温对杉木幼树叶片、细根抗氧化酶活性的影响

Fig.4 Effects of warming on antioxidant enzyme activities in leaves and fine roots of *Cunninghamia lanceolata* saplings

质维持在原有水平。本研究还发现无论增温还是对照处理下,杉木叶片超氧阴离子自由基和过氧化氢浓度均显著高于细根(图3),且叶片丙二醛含量亦显著高于细根(图5),这与肖群英等^[28]和周瑞莲等^[29]研究结果相似。可见,杉木叶片氧化损伤程度高于细根。在光照辐射下,杉木叶片光合和呼吸强度较高产生的活性氧类物质较多是导致其丙二醛含量显著高于细根的主要原因。同时也表明细根是杉木适应高温环境的重要器官,器官间的生理整合作用与协调使其能有效地适应的高温环境。

3.2 增温对杉木叶片、细根渗透调节物质的影响

渗透调节被认为是植物对逆境胁迫的一种重要生理适应策略^[30],可溶性蛋白和脯氨酸是植物体内主要渗透调节物质。在遭受高温胁迫时,植物体内通常积累较多的脯氨酸和可溶性蛋白,以平衡细胞渗透势,维持细胞正常膨压,从而适应外界条件的变化^[31-32]。本研究中,增温较对照相比,杉木细根脯氨酸和可溶性蛋白均有所提高(图5),这可能是由于增温引起土壤含水量降低,杉木细根通过合成较多的脯氨酸和可溶性蛋白,来维持正常的渗透调节功能^[33]。另外,增温对杉木叶片脯氨酸和可溶性蛋白的积累却存在一定的抑制作用(图5),一方面可能因为叶片直接与空气接触,大气增温引起的叶温增幅较大,使其蛋白水解酶活性增加。另一方面则可能是由于杉木叶片在经历过夏季高温胁迫后,叶片体内碳水化合物的供应受阻,影响了谷氨酸的合成,进一步抑制脯氨酸的积累^[34]。另外,本研究发现,无论增温还是对照下,杉木叶片可溶性蛋白和脯氨酸含量均显著高于细根(图5),可见杉木叶片渗透调节能力高于细根。

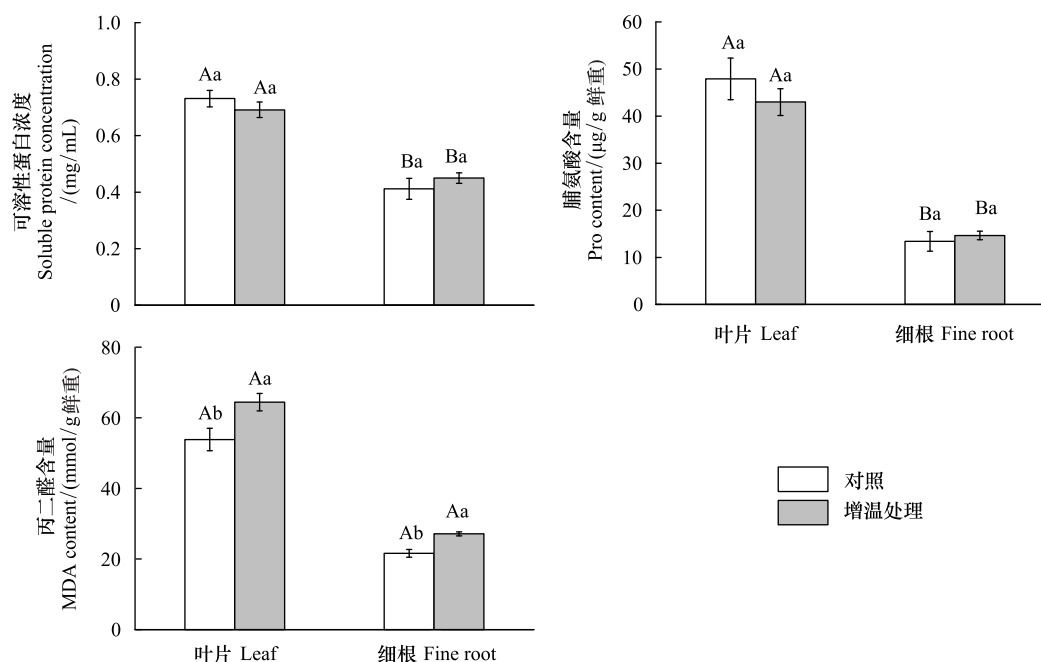


图5 增温对杉木幼树叶片、细根渗透调节物质和丙二醛含量的影响

Fig.5 Effects of warming on leaf and fine roots osmotic adjustment substance substances and malondialdehyde content in *Cunninghamia lanceolata* saplings

3.3 增温对杉木叶片、细根抗氧化酶活性的影响

植物体内抗氧化系统由酶促和非酶促抗氧化剂共同组成^[35]。超氧化物歧化酶通常被认为是植物抗氧化系统的第一道防线,超氧阴离子先由超氧化物歧化酶歧化为过氧化氢和氧气,再由过氧化氢酶、过氧化物酶及抗坏血酸过氧化物酶等联合作用将过氧化氢转化为水和氧气,另外抗坏血酸则能直接清除植物体内活性氧^[36]。吴永波和叶波^[37]发现构树幼苗在高温胁迫下,叶片超氧化物歧化酶、过氧化物酶及过氧化氢酶活性均显著提高,但过度高温胁迫则破坏抗氧化酶活性,抑制酶表达。郭盈添^[38]等亦发现金露梅幼苗叶片能通过增强过氧化物酶、过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶活性以清除因高温胁迫积累的活性氧类物质,但随高温胁迫时间延长,各项抗氧化酶活性呈下降趋势。本研究中,增温后杉木叶片过氧化物酶活性显著提高(图4),叶片过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶活性和抗坏血酸含量(图4)也均有不同程度的增加趋势,超氧化物歧化酶活性则略微降低(图4),表明植物叶片不同种类抗氧化酶活性对温度的敏感性存在差异。增温后杉木叶片过氧化物酶活性显著提高是导致叶片活性氧类物质无显著变化的主导因素。细根是植物吸收养分和水分的主要器官,也是植物根系中最敏感的部分^[39]。本研究中,增温后杉木细根超氧化物歧化酶和抗坏血酸过氧化物酶活性和抗坏血酸含量均有增加趋势(图4),过氧化氢酶和过氧化物酶活性则降低(图4),但总体而言变化并不显著。这可能是由于地上增温方式并未对根区环境造成明显影响,这与李伟成等^[40]模拟高温对髯毛箬竹根系保护酶系统的研究结果一致。增温后杉木细根超氧化物歧化酶和抗坏血酸过氧化物酶活性提高,与较高的脯氨酸含量共同作用,增加了细根抗氧化能力,使细根活性氧物质维持在原有水平。由此可见,杉木叶片和细根清除活性氧自由基的方式存在一定差异,这可能是由于叶片和细根功能和代谢不同所致。另外,本研究中,无论增温还是对照处理,杉木细根过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶活性和抗坏血酸含量均高于叶片,其中过氧化氢酶达显著水平(图4),仅过氧化物酶显著低于叶片(图4)。由此可推断,杉木细根活性氧和丙二醛含量显著低于叶片的原因可能在于较叶片相比细根超氧化物歧化酶和过氧化氢酶显著高于叶片,亦说明了细根在抗氧化能力可能更优于叶片。

温度几乎影响植物所有的代谢过程,植物对增温的响应是植物各器官之间通过代谢和信号事件进行复杂

的互动交流的结果^[41]。若只考虑叶片在增温后的表现,显然无法深入解释杉木整体生理代谢过程对未来全球变暖的响应机制。对杉木地上(叶片)和地下部分(细根)同时进行研究,可以更好的揭示杉木适应增温的机制和策略。在增温条件下,杉木细根灵活高效地调节保护酶系统的能力,是杉木适应高温环境的重要的生理生态机制,这与 Dichio 等^[42]研究结果类似。

4 结论

综上所述,研究发现增温后杉木叶片和细根丙二醛含量显著升高,但二者活性氧物质均无显著变化,这可能是由于夏季高温胁迫加剧杉木叶片和细根的氧化损伤,而随着高温胁迫程度降低,杉木叶片和细根可以通过诱导激活自身的抗氧化系统以及增强其渗透调节能力使其活性氧物质维持在稳定水平。另外,本研究还发现,无论增温还是对照处理下,杉木叶片活性氧类物质均显著高于细根,即叶片氧化损伤高于细根,可能归因于细根超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性显著高于叶片。虽然在本文中,增温后杉木可以通过自身物质合成和诱导较高的抗氧化酶活性来平衡体内活性氧含量,但夏季增温引起的极端高温环境可能对杉木产生氧化损伤。因此,今后的研究还应重点关注增温对不同季节杉木活性氧代谢及抗氧化系统的影响。

参考文献(References):

- [1] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: University Press, 2013.
- [2] 刘国华, 傅伯杰. 全球气候变化对森林生态系统的影响. 自然资源学报, 2001, 1(1): 71-78.
- [3] Fu G, Shen Z X, Sun W, Zhong Z M, Zhang X Z, Zhou Y T. A meta-analysis of the effects of experimental warming on plant physiology and growth on the Tibetan Plateau. Journal of Plant Growth Regulation, 2015, 34(1): 57-65.
- [4] Xu M H, Xue X. Analysis on the effects of climate warming on growth and phenology of alpine plants. Journal of Arid Land Resources & Environment, 2013, 27: 137-141.
- [5] Dusenge M E, Way D A. Warming puts the squeeze on photosynthesis-lessons from tropical trees. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(9): 2073-2077.
- [6] Cavaleri M A, Reed S C, Smith W K, Wood T E. Urgent need for warming experiments in tropical forests. Global Change Biology, 2015, 21(6): 2111-2121.
- [7] Dandapat J, Chainy G B N, Rao K J. Lipid peroxidation and antioxidant defence status during larval development and metamorphosis of giant prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. Comparative Biochemistry and Physiology Part C Toxicology & Pharmacology, 2003, 135(3): 0-233.
- [8] Gossett D R, Millhollon E P, Lucas M C, Banks S W, Marney M M. The effects of NaCl on antioxidant enzyme activities in callus tissue of salt-tolerant and salt-sensitive cotton cultivars (*Gossypium hirsutum*, L.). Plant Cell Reports, 1994, 13(9): 498-503.
- [9] Zhao C, Liu Q. Effects of soil warming and nitrogen fertilization on leaf physiology of *Pinus tabulaeformis* seedlings. Acta Physiologiae Plantarum, 2012, 34(5): 1837-1846.
- [10] Roessner U, Patterson J H, Forbes M G, Fincher G B, Langridge P, Basic A. An Investigation of Boron Toxicity in Barley Using Metabolomics. Plant Physiology, 2006, 142(3): 1087-1101.
- [11] Skliros D, Kalloniati C, Karalias G, Skaracis GN, Rennenberg H, Flemetakis E. Global metabolomics analysis reveals distinctive tolerance mechanisms in different plant organs of lentil (*Lens culinaris*) upon salinity stress. Plant & Soil, 2018, 429(1-2): 451-468.
- [12] Pinheiro C, Passarinho J A, Ricardo C P. Effect of drought and rewatering on the metabolism of *Lupinus albus* organs. Journal of Plant Physiology, 2004, 161(11): 1203-1210.
- [13] 安玉艳, 郝文芳, 龚春梅, 韩蕊莲, 梁宗锁. 干旱-复水处理对杠柳幼苗光合作用及活性氧代谢的影响. 应用生态学报, 2010, 21(12): 3047-3055.
- [14] Chen G S, Yang Z J, Gao R, Xie J S, Guo J F, Huang Z Q, Yang Y S. Carbon storage in a chronosequence of Chinese fir plantations in southern China. Forest Ecology and Management, 2013, 300(4): 68-76.
- [15] Huang W, Zhang S B, Hu H. Sun leaves up-regulate the photorespiratory pathway to maintain a high rate of CO₂ assimilation in tobacco. Frontiers in Plant Science, 2014, 5(688): 688.
- [16] 柯德森, 王爱国, 孙谷畴, 董良峰. 活性氧对外源 IAA 诱导的 ACC 合酶活性的影响. 植物学报, 2002, 44(5): 551-556.
- [17] Prochazkova D, Sairam R K, Srivastava G C, Singh D V. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves. Plant

- Science, 2001, 161(4): 765-771.
- [18] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide Dismutases; I. Occurrence in Higher Plants. *Plant Physiology*, 1977, 59(2): 309-14.
- [19] Kochhar S, Kochhar V K, Khanduja S D. Changes in the pattern of isoperoxidases in the dormant canes of Thompson Seedless grapes. *American Journal of Enology & Viticulture*, 1979, 30(4): 275-277.
- [20] Trevor E, Kraus R, Austin F. Paclobutrazol protects wheat seedlings from heat and paraquat injury. is detoxification of active oxygen involved. *Plant & Cell Physiology*, 1994, 35(1): 45-52.
- [21] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant & Cell Physiology*, 1981, 22(5): 867-880.
- [22] Dhindsa R S, Plumb-Dhindsa P, Thorpe T A. Leaf Senescence; Correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *Journal of Experimental Botany*, 1981, 32(126): 93-101.
- [23] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72(S1-2): 248-254.
- [24] Troll W, Lindsley J. A photometric method for the determination of proline. *Journal of Biological Chemistry*, 1955, 215(2): 655.
- [25] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species; metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55(1): 373-399.
- [26] Møller I, Jensen P E, Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2007, 58(1): 459-481.
- [27] Zhou X B, Zhang Y M, Yin B F. Divergence in physiological responses between cyanobacterial and lichen crusts to a gradient of simulated nitrogen deposition. *Plant & Soil*, 2016, 399(1-2): 121-134.
- [28] 肖群英, 尹春英, 濮晓珍, 乔敏峰, 刘庆. 川西亚高山季节性冻土期针叶林主要树种叶片和细根的生态生理特征. *植物生态学报*, 2014, 38(4): 343-354.
- [29] 周瑞莲, 王相文, 左进城, 杨润亚, 黄清荣, 刘怡. 海岸不同生态断带植物根叶抗逆生理变化与其 Na^+ 含量的关系. *生态学报*, 2015, 35(13): 4518-4526.
- [30] Yang Y, Yao Y, Xu G, Li C. Growth and physiological responses to drought and elevated ultraviolet-B in two contrasting populations of *Hippophae rhamnoides*. *Physiologia Plantarum*, 2005, 124(4): 431-440.
- [31] 杨岚, 师帅, 王红娟, 向增旭. 水杨酸对高温胁迫下铁皮石斛幼苗耐热性的影响. *西北植物学报*, 2013, 33(3): 534-540.
- [32] 宋海凤, 李绍才, 孙海龙, 刘雅静, 陈艳华. 根施不同浓度多效唑对紫穗槐生长特性和相关生理指标的影响. *植物生理学报*, 2015(9): 1495-1501.
- [33] 崔豫川, 张文辉, 李志萍. 干旱和复水对栓皮栎幼苗生长和生理特性的影响. *林业科学*, 2014, 50(7): 66-73.
- [34] 曹仪植, 吕忠恕. 水分胁迫下植物体内游离脯氨酸的累积及 ABA 在其中的作用. *植物生理学报*, 1985(1): 11-18.
- [35] Ahmad P, Sarwat M, Sharma S. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants. *Journal of Plant Biology*, 2008, 51(3): 167-173.
- [36] Wang K, Zhang X, Ervin E. Antioxidative responses in roots and shoots of creeping bentgrass under high temperature; Effects of nitrogen and cytokinin. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(5): 0-500.
- [37] 吴永波, 叶波. 高温干旱复合胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响. *生态学报*, 2016, 36(2): 403-410.
- [38] 郭盈添, 范琨, 白果, 石杰霞, 董开茂, 关雪莲, 郑健. 金露梅幼苗对高温胁迫的生理生化响应. *西北植物学报*, 2014, 34(9): 1815-1820.
- [39] 许辰森, 熊德成, 邓飞, 史顺增, 钟波元, 冯建新, 陈云玉, 陈光水, 杨玉盛. 杉木幼苗和伴生植物细根对土壤增温的生理生态响应. *生态学报*, 2017, 37(4): 1232-1243.
- [40] 李伟成, 盛海燕, 高贵宾, 温星, 田新立. 高温干旱对髯毛箬竹的叶和细根的生理生态影响. *环境科学研究*, 2017, 30(12): 1908-1918.
- [41] Baghour M, Chekroun K B, Sáez J M R, Romero L. Root-zone temperature affects the phytoextraction of iron in contaminated soil. *Journal of Plant Nutrition*, 2016, 39(1): 51-58.
- [42] Dichio M, Xiloyannis C, Sofo A, Motanaro G. Osmotic regulation in leaves and roots of olive trees during a water deficit and rewatering. *Tree Physiology*, 2006, 26(2): 179-185.