

DOI: 10.5846/stxb201912192740

周瑞莲, 逢金强, 宋玉. 海岸黑松和紫穗槐对间歇强净风和风沙流吹袭的生理响应机制. 生态学报, 2022, 42(1): 196-208.

Zhou R L, Pang J Q, Song Y. Physiological response mechanism of *Amorpha fruticosa* and *Pinus thunbergii* to treatment intervals of strong wind blowing and wind-drift blowing. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(1): 196-208.

海岸黑松和紫穗槐对间歇强净风和风沙流吹袭的生理响应机制

周瑞莲*, 逢金强, 宋 玉

鲁东大学生命科学学院, 烟台 264025

摘要: 以海岸防风固沙优势树种紫穗槐 (*Amorpha fruticosa* Linn) 和黑松 (*Pinus thunbergii* Parl) 为研究对象, 利用野外便携式沙风洞用间歇风吹模拟自然阵风, 通过分析间歇强净风 (18m/s) 和强风沙流 (172.93g cm⁻¹ min⁻¹) 吹袭过程中和灾后恢复中, 两树种叶片膜脂过氧化产物含量、抗氧化酶活力、渗透调节物含量的变化, 以探讨其对自然阵风吹袭响应机制及自愈修复生理机制。结果表明, 自然状况下, 紫穗槐和黑松叶片相对含水量 (RWC) 相近, 但抗氧化酶活力及种类和渗透调节物含量及种类上存在差异。紫穗槐叶片丙二醛含量 (MDA)、脯氨酸含量及过氧化氢酶 (CAT) 和过氧化物酶 (POD) 活力分别较黑松高 93.3%、78.6%、118.8%、6.5 倍。而黑松可溶性糖含量和超氧化物歧化酶 (SOD) 活力较紫穗槐高 111.5% 和 28.2%。在间歇净风和风沙流处理中, 随着风吹袭次数增多, 黑松叶片 RWC 趋于小幅降低, 可溶性糖含量及 POD、SOD、CAT 活力呈小幅波动式变化; 紫穗槐叶片 RWC 大幅下降, 伴随着脯氨酸含量、POD、CAT、SOD 活力大幅增高和 MDA 含量下降。在风吹袭中, 叶片抗氧化酶活力和渗透调节物含量的变化与叶片含水量变化密切相关。在风吹袭处理后的恢复期, 黑松叶片 MDA、可溶性糖、脯氨酸含量和 CAT 活力下降, 但叶片一直维持较高可溶性糖含量和 SOD 活力; 而紫穗槐伴随叶片 RWC 回升, 而 MDA、可溶性糖、脯氨酸含量下降和 POD、CAT、SOD 活力的增高。研究表明, 风吹袭引发叶片水分亏缺成为启动植物对缺水补偿机制的诱导因子 (自愈修复)。在风吹袭中增高的渗透调节物通过提高细胞吸水力为自愈修复提供物质基础, 而抗氧化酶通过抑制膜脂过氧化、维护膜的完整性和弹性为自愈修复提供生理保护。因此, 渗透调节和抗氧化酶通过维护水分平衡和氧自由基代谢平衡而在抗风生长和自愈修复中起重要生理保护作用。

关键词: 间歇风吹袭, 防风固沙, 生理机理, 黑松, 紫穗槐, 抗氧化酶系统

Physiological response mechanism of *Amorpha fruticosa* and *Pinus thunbergii* to treatment intervals of strong wind blowing and wind-drift blowing

ZHOU Ruilian*, PANG Jinqiang, SONG Yu

School of Life Science, Ludong University, Yantai 264025, China

Abstract: In this study, the coastal area wind and sand blowing resistant *Amorpha fruticosa* Linn and *Pinus thunbergii* Parl were used as materials to learn how they responded physiologically to intervals of strong wind and wind-drift blowing, and what mechanisms of physiological adaptation and self-repairing were involved in their resistance to wind-drift blowing and self-repairing after wind blowing. The plants were subjected to 18 m/s wind speed and wind-drift blowing (172.93g cm⁻¹ min⁻¹) for 20 min and allowed to repair for 24h after the blowing treatment (repair period); these treatments were repeated three times using an outdoor portable wind tunnel. Relative water content (RWC), malondialdehyde (MDA), proline, soluble sugar, and the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), and peroxidase (POD) were measured

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31770762)

收稿日期: 2019-12-19; 网络出版日期: 2021-08-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhourl726@163.com

in the leaves of the plants. The results showed that in the natural environment, there were no difference in RWC in the two species, but there were differences in the kinds of antioxidant enzyme and osmotic regulators between *A. fruticosa* and *P. thunbergii*, with the MDA content, proline content, and the activities of CAT and POD in leaves of *A. fruticosa* higher by 93.3%, 78.6%, 118.8%, and 650% than those in leaves of *P. thunbergii*. The soluble sugar content and SOD activity in leaves of *P. thunbergii* were higher by 111.5% and 28.2% than those in leaves of *A. fruticosa*. With increasing repetitions of blowing, RWC tended to decrease to a lower level, while the soluble sugar content and the activities of POD, SOD, CAT exhibited slight fluctuations in the leaves of *P. thunbergii*, but in *A. fruticosa* leaves, RWC dramatically dropped, and proline content and the activities of POD, CAT, and SOD significantly increased. Furthermore, during the repairing period, the contents of MDA, soluble sugar, and proline and CAT activity decreased in the leaves of *P. thunbergii* but the contents of MDA, soluble sugar, and proline decreased, and the activities of POD, CAT, and SOD increased, accompanied by an increase of RWC, in the leaves of *A. fruticosa*. These results indicate that water shortage induced by wind blowing was a direct factor causing physiological regulation and activating the compensation mechanism for water shortage (self-healing repair) in both trees. Although the two tree species belonged to different families and used different kinds of osmotic regulator and antioxidant enzymes in the physiological regulation of wind resistance, they both had the same strong ability to regulate physiological mechanisms during strong wind blows and post-wind repairing periods. It suggests that water shortage might activate the self-healing physiological mechanism. Under wind blowing, the increased content of soluble sugar and proline might provide materials for self-healing by improving cell water absorption, while antioxidases played an important physiological protective role in inhibition of membrane lipid peroxidation, thus maintaining membrane integrity and elasticity for self-healing. Therefore, self-healing is the key physiological adaptative mechanism for the two trees to adjust to the intervals of strong sea wind blowing on the coast.

Key Words: interval wind blowing and drift blowing; sand-fixing and wind-resistant; physiological mechanism; *Pinus thunbergii* Parl; *Amorpha fruticosa* Linn; antioxidant defense system

陆、海、风三种介质相互作用形成了海岸风沙环境,其大风及强海风常常使植株遭受机械损伤,尤其是携带高能沙粒的风沙流气流^[1],其对植物的损害程度要比净风强数倍到数十倍^[2]。风沙流吹袭在引发植物机械损伤和磨蚀危害外,还可引发组织脱水并迅速导致那些耐受力较弱植物的生长衰退直至死亡^[1-3]。因此,风沙环境与干旱、盐碱、高温环境一样,都属于极端环境,风沙流吹袭也是一种环境胁迫^[1]。然而在海岸风沙环境却生活着一些可抵御海风和风沙流胁迫的防风固沙树种。关于防风树种是如何忍受风沙流吹袭而生存、其生存对策及抗风生长生理机制、风沙流吹袭后恢复生长的自愈修复生理调节,目前尚不清楚。

关于植物对逆境胁迫的生理适应机制研究发现,低温^[4]、干旱^[5-7]、盐碱^[8-9]、沙埋^[10-11]等环境胁迫均引发植物叶片细胞失水而导致渗透胁迫。一方面,渗透胁迫引发活性氧自由基积累并破坏氧自由基代谢平衡,引起细胞膜脂过氧化,但同时积累的活性氧自由基可激活体内抗氧化防御系统,增强抗氧化酶活力(SOD、CAT、POD等)、抑制氧自由基积累、防止膜脂过氧化并及时修复受损细胞^[4-5]。另一方面,渗透胁迫会使植物快速积累一些小分子渗透调节物质(可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱)降低水势,维护膨压,进行渗透调节^[12-14]。因此,低温、干旱、盐碱和沙埋胁迫下,植物渗透调节功能和抗氧化酶防御功能在植物抗逆生理中起重要作用。另外,植物不仅对逆境胁迫具有较强的生理适应调控作用,而且在胁迫解除后还具有较强的生理调控可塑性。研究发现,在反复干旱复水处理中,差巴嘎蒿^[14-15]、节节麦^[16]、小冠花^[17]叶片含水量在干旱胁迫时下降,恢复供水后上升,同时其叶片MDA和脯氨酸含量及SOD、POD、CAT活力在干旱胁迫中增加,在复水后下降并恢复到对照。研究认为,植物对缺水有很强的补偿性,对于干旱胁迫造成的损伤具有较高的自愈修复能力^[10,16]和抗逆生理可塑性。但目前尚不清楚防风固沙植物是如何面对自然强阵风吹袭,其抗氧化酶保护系统和渗透调节物是否参与其强风吹袭后细胞的自愈修复。

目前关于植物对风和风沙流吹袭的响应机制已有一些报道。人们研究发现,风沙吹袭不仅影响地上部枝系构型、枝叶形态与组织^[18-19],而且还通过影响大气温湿度和空气流动,影响植物气孔调节作用^[20-21],以及抗逆生理代谢^[22-23]。研究发现,强风沙流吹袭造成霸王^[22]、樟子松^[23]、玉米^[24]叶片 RWC 下降、膜脂过氧化加剧和细胞膜受损。同时风吹袭还引发植物 POD 活力和可溶性糖、脯氨酸含量的增加以减轻细胞膜伤害,维持细胞正常膨压^[22-24]。而目前就风和风沙流的研究内容,则主要集中在对植物的伤害结果及单次风和风沙流吹袭过程中引发的生理变化及适应机制,而对多次风沙流吹袭对植物抗逆生理的影响、及风后植物修复机制尚未研究。就研究方法,人们利用野外调查法获得风沙流吹袭对植物形态和植被物种丰富度、植被盖度影响的结果^[9,25];或通过风扇和鼓风机吹袭处理获得风伤害结果^[19,26];或通过风沙洞法定量研究风速大小与植物生理代谢变化的关系^[20-24]。由于风沙洞法能定量控制风速可真实模拟自然风环境而被应用^[20-24]。但目前用风沙洞法对植物的研究仅限于揭示不同风速风和风沙流吹袭过程中植物生理变化与其抗风力关系,而尚不了解风沙流处理后植物恢复生长的修复机制。

紫穗槐(*Amorpha fruticosa* Linn. 豆科落叶灌木)和黑松(*Pinus thunbergii* Parl. 常绿乔木)为两个不同科属树种。但均抗海风、耐干旱、抗风沙流是海岸防风林带建设的重要首选树种^[27]。对两防风树种抗逆生理机制研究发现,黑松幼苗在一定海水浓度范围和胁迫时间内 MDA 含量、SOD 和 POD 活力增高^[28-29]。紫穗槐在干旱胁迫下,随干旱胁迫强度的增加,其叶片脯氨酸、MDA 含量和相对电导率增大^[30-31]。可见渗透调节作用和抗氧化酶保护系统参与了两树种抗盐、抗旱生理调控作用。由于不同胁迫环境作用于植物时都会发生渗透胁迫^[32],而风沙流胁迫常引发叶片大量失水^[23-24,32],目前尚不清楚在风吹袭中抗氧化酶保护系统和渗透调节是否参与了防风固沙植物抗脱水和抗风生长的生理调节,以及风后恢复生长的自愈修复生理调节。

本研究以黑松和紫穗槐为材料,利用野外便携式沙风洞用间歇风吹模拟自然阵风,通过测定在强风(18m/s)净风吹袭和风沙流吹袭过程中及吹袭后 24h 恢复期两树种叶片 RWC、膜脂过氧化产物含量(MDA)、渗透调节物含量(脯氨酸、可溶性糖)、抗氧化保护酶(CAT、POD、SOD)活力等指标的变化,以探讨两树种对自然强阵风吹袭的生理响应规律,探讨生理可塑性在自愈修复和适应自然阵风吹袭中作用。通过对比两不同科属植物形态、生物学特性、抗逆生理指标变化的差异揭示植株形态与生理变化在抗风中作用。该研究不仅可以拓展极端环境植物逆境生理生态学研究领域,而且研究成果可极大地丰富沙漠生态学和沙漠化防治学的理论,而且对于抗风和耐风沙流植物的筛选和培育具有一定理论指导意义。

1 材料与方法

1.1 试验地概况:

烟台市地处山东半岛中部,位于东经 119°34'—121°57',北纬 36°16'—38°23'。该地区属于温带季风气候,空气湿润,气候温和。年平均降水量为 651.9mm,主要集中在 7—8 月;年平均气温 11.8℃,最热月为 8 月(24.6℃);年平均相对湿度 68%;年平均风速内陆地区 3—4m/s,沿海地区 4—6m/s。烟台沿海防护林自然保护区是我国第一个以沿海基干林带为主要森林生态系统,黑松和紫穗槐是烟台地区沙质海岸基干林带的主要造林树种。

1.2 材料培养:

黑松苗购置于山东乳山市桑行埠村黑松苗圃。紫穗槐苗购置于烟台苗圃。所需试验材料在试验前一年秋季(2017 年 11 月)从苗圃公司购买。购买的株高 40cm 黑松(主茎粗 2cm)和紫穗槐(主茎粗 1.5cm)幼苗用盆栽法培养在鲁东大学生命科学学院生物园中越冬以排除移栽带来的伤害并获得生长健壮的幼苗。

具体操作为,将幼苗分别移栽在 30cm×30cm×25cm(直径×直径×高)的花盆中。花盆中土取自生物园土壤表土和西泊子海岸沙地的沙子,并按 2:1 比例混匀成沙土装入各盆中,以保证各盆中土质一致和接近黑松和紫穗槐原生长地的沙质土壤。在生物园试验地平行挖四行宽 30cm 深度 25cm 的沟,将花盆摆放在深沟中,用周围的土填充盆间隙,并拍实盆周围的土。移栽后马上给花盆注满水,在冬季和春季定时给花盆浇水,并清

除盆内外杂草。

1.3 风吹试验设计

为了适应 70cm 高风沙洞风吹装置,在风吹处理前一晚,从试验地中挑选生长势,株高基本一致(约 50cm)的盆栽黑松和紫穗槐幼苗,将其从试验地各挖出 12 盆(对照、净风处理组、风沙流处理组各 4 盆)搬到实验室,各盆浇等量水。同时对花盆做标记,以利于同盆植物进行连续间歇风吹试验。另外,对植株做标记,在植株茎秆 4/5 和 2/5 处进行标记作为取样区域。

风吹处理分为净风吹袭和风沙流吹袭,净风吹即风吹袭中没有沙粒,风沙流吹袭即在风吹袭中加入了沙粒。风吹强度设为大风(18 m/s)相当于 8 级风,18m/s 风沙流强度为 $172.93\text{g cm}^{-1}\text{min}^{-1}$ 。风吹设备为野外便携式沙风洞(专利号:ZL 2008 10182207X)。间歇风吹袭处理,由于植物对胁迫的生理响应较快,同时日间不同时间植物生理代谢不同,故间歇风吹袭采用在每天同一时间进行以排除植物生理影响。风吹袭时将标记的花盆放入风沙洞中,在第一天早 8:00 用净风或风沙流(18m/s)吹袭 20min 后,将花盆从风沙洞中取出、浇水、置生物园自然环境下恢复 24h,在第二天、第三天早 8:00 重复该过程。每个处理 4 个重复,每个重复为一盆幼株,每盆含 2 株幼树。

1.4 试验取材及试验方法

取样时间和顺序,第一天早 7:00 从不同处理组植株上取样记为处理前,在 8:00 进行净风和风沙流吹袭 20min 后取样记为第一次风吹;在随后的第二天、第三天、第四天早 7:00 点取样分别记为恢复期 1、恢复期 2、恢复期 3;在早 8:00 进行净风和风沙流吹袭 20min 后取样分别记为第二次风吹和第三次风吹。试验取材均在风吹袭处理前(7:00)、处理后(8:20),在植株采集样品区域用剪刀剪取叶片。一部分叶片快速包裹放到液氮中固定,带回实验室保存在超低温冰箱中,用于抗氧化酶活力、渗透调节物含量、丙二醛含量的测定;另一部分立刻测定叶片 RWC。各生理指标的测定重复 5 次以上。

酶液提取是在 4℃ 条件下进行的,准确称取 1.5 g 液氮固定的叶片于预冷研钵中,加入酶提取液(pH 值=7.8 磷酸缓冲液),冰浴上研磨成匀浆,在 15000 r/min 4℃ 条件下离心 15 min,上清液用于抗氧化酶活力和脯氨酸、可溶性糖和 MDA 含量的测定。

采用愈创木酚法测定 POD 活性^[33];采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定 SOD 活性^[34];采用过氧化氢-碘量法测定 CAT 活力^[35]。采用茚三酮比色法测定游离脯氨酸含量^[33]、采用蒽酮法测定可溶性糖含量^[33]、采用硫代巴比妥酸法测定 MDA 含量^[33]、采用称重法测定相对含水量^[33]。

1.5 数据处理

实验数据采用 3 个以上重复的平均值 \pm 标准差(mean \pm SD)。应用 SPSS 20 软件进行数据的统计分析。采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同处理间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 间歇风吹对黑松和紫穗槐叶片 RWC 的影响

自然状态下,紫穗槐和黑松叶片 RWC 差异不显著,但在间歇风吹袭处理中,叶片 RWC 差异显著($P<0.05$),尤其在第三次风沙流吹袭后,黑松叶片 RWC 较紫穗槐高 63.8%。

两树种在间歇风吹袭处理中叶片 RWC 变化不同(图 1)。黑松叶片 RWC 随着净风吹袭次数的增多变化较小,随风沙流吹袭次数增多呈小幅下降趋势,并且风吹袭和恢复期叶片 RWC 差异不明显,但风沙流吹袭组叶片 RWC 与对照差异显著($P<0.05$)(图 1)。随着净风和风沙流吹袭次数的增多,紫穗槐叶片 RWC 显著下降,并均与对照差异显著($P<0.05$),其中风沙流吹袭叶片 RWC 下降幅度显著大于净风吹袭,而且叶片 RWC 在风吹袭时下降,在恢复期上升,且两者叶片 RWC 差异显著($P<0.05$)(图 1)。如,在第二、第三次净风吹袭中叶片 RWC 较之前处理分别降低 9.1%和 16.5%、恢复期增加 9.6%和 15.3%;在第二、第三次风沙流吹袭中叶片 RWC 较之前处理降低 30.5%和 38.2%、恢复期增加 41.6%和 57.2%。

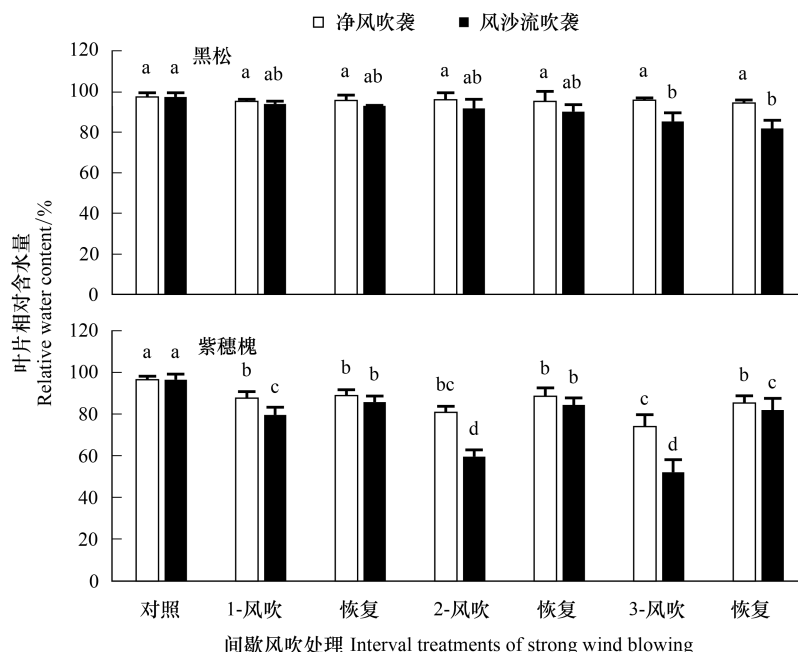


图1 间歇风吹处理中黑松和紫穗槐叶片 RWC 变化

Fig.1 Changes of the relative water content in the leaves of *A. fruticosa* and *P. thunbergii* under interval treatments of strong wind blowing or wind-drift blowing

不同小写字母表示同一种风吹袭下,间歇风吹处理间之间差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 间歇风吹对黑松和紫穗槐叶片膜脂过氧化的影响

自然状态和间歇风吹袭后,紫穗槐叶片 MDA 含量均高于黑松,且两者差异显著 ($P < 0.05$) (图 2)。自然状况下,紫穗槐叶片 MDA 含量较黑松高 93.3%,在间歇风吹袭后紫穗槐叶片 MDA 含量较黑松高 78.43%。

两树种在间歇风吹袭中叶片 MDA 含量变化趋势相同,均表现为在第一次风吹袭时增高,并与对照差异显著 ($P < 0.05$),在随后风吹袭中趋于下降。在间歇净风和风沙流吹袭中,叶片 MDA 含量在风吹袭时上升,在恢复期下降 (图 2)。如,在第二、第三次间歇风沙流处理时,黑松叶片 MDA 含量在风吹袭中分别增加 15.1%、36.1%,在恢复期分别下降 37.7%、26.9%;紫穗槐叶片 MDA 含量在风吹袭中分别增加 16.7%、13.9%,在恢复期分别下降 28.2%、22.4%。而且,风吹袭和恢复期叶片 MDA 差异显著 ($P < 0.05$)。所不同的是,黑松风沙流吹袭组叶片 MDA 含量高于净风吹袭,而紫穗槐风沙流吹袭组叶片 MDA 含量低于净风吹袭组。该结果与对玉米^[24]和霸王^[22]的研究一致,研究发现,随着风沙流吹袭强度的增大,叶片 MDA 含量趋于下降^[12,15]。

2.3 间歇风吹对黑松和紫穗槐叶片渗透调节物含量的影响

自然状态和间歇风吹袭后,黑松叶片可溶性糖含量均高于紫穗槐,且两者差异显著 ($P < 0.05$)。自然状态下黑松叶片可溶性糖含量较紫穗槐高 111.5%,净风吹袭下黑松叶片平均可溶性糖含量较紫穗槐高 76.1%,风沙流吹袭下高 94.8% (图 3)。

两树种在间歇风吹袭中叶片可溶性糖含量变化趋势略相似。随净风和风沙流吹袭次数增多,黑松叶片可溶性糖含量呈波动式变化,并在风吹袭时上升,在恢复期下降,但可溶性糖含量一直维持较高 (图 3)。而紫穗槐叶片可溶性糖含量随净风和风沙流吹袭次数增多呈小幅增加,并在风吹袭时上升,在恢复期下降,但可溶性糖含量一直较低。如,第二、第三次间歇净风吹袭中,黑松叶片可溶性糖在风吹袭中分别增加 3.9%、8.2%,在恢复期分别下降 3.2%、14.2%;紫穗槐叶片可溶性糖在风吹袭中分别增加 28.9%、32.2%,在恢复期分别下降 20.3%、24.6%。而且净风处理组和风沙流处理组叶片可溶性糖含量差异明显 ($P < 0.05$)。

在自然状态和间歇吹袭后,紫穗槐和黑松叶片脯氨酸含量差异显著 ($P < 0.05$)。自然状况下,紫穗槐叶片

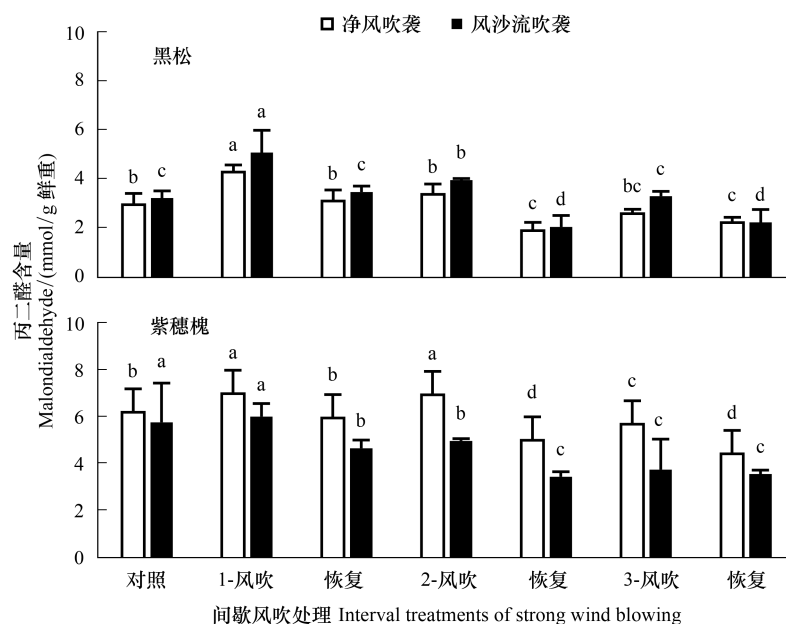


图2 间歇风吹处理中黑松和紫穗槐叶片MDA含量的变化

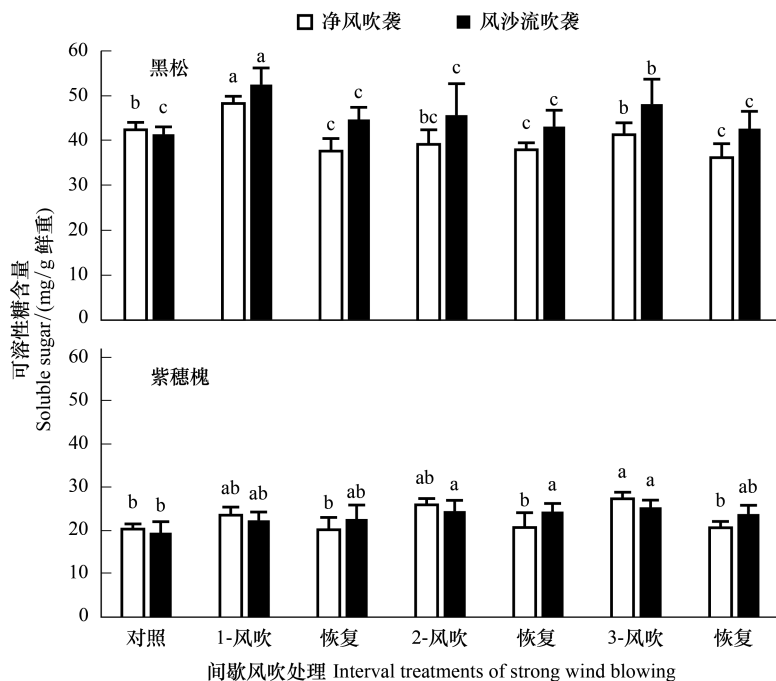
Fig. 2 Changes of the MDA content in the leaves of *A. fruticosa* and *P. thunbergii* under interval treatments of strong wind blowing or wind-drift blowing

图3 间歇风吹处理中黑松和紫穗槐叶片可溶性糖含量的变化

Fig. 3 Changes of soluble sugar content in the leaves of *A. fruticosa* and *P. thunbergii* under interval treatments of strong wind blowing or wind-drift blowing

脯氨酸含量较黑松高 78.6%, 在间歇风吹袭中, 紫穗槐叶片平均脯氨酸含量在净风吹袭后较黑松高 249.3%, 在风沙流吹袭后较黑松高 189.5% (图 4)。

两树种在间歇风吹袭中叶片脯氨酸含量变化趋势明显不同。随净风和风沙流吹袭次数增多,黑松叶片脯氨酸含量先小幅降低而后平稳,其中净风和风沙流吹袭导致叶片平均脯氨酸含量较对照分别下降 40.5%、28.6%,并与对照差异显著($P<0.05$),其叶片脯氨酸含量仅在净风吹袭时上升,在恢复期略下降(图 4)。而紫穗槐叶片脯氨酸含量随净风和风沙流吹袭次数增多呈增加趋势,并与对照差异显著($P<0.05$),叶片脯氨酸含量在风吹袭中增加,在恢复期下降,且两者间差异显著($P<0.05$)。如,在第二次间隙净风吹袭中,黑松叶片脯氨酸在风吹袭中增加 16.0%,在恢复期下降 33.6%;紫穗槐叶片脯氨酸在风吹袭中增加 49.9%,在恢复期下降 28.5%。但值得注意,在第三次净风和风沙流处理后的恢复期黑松和紫穗槐叶片脯氨酸均增高。

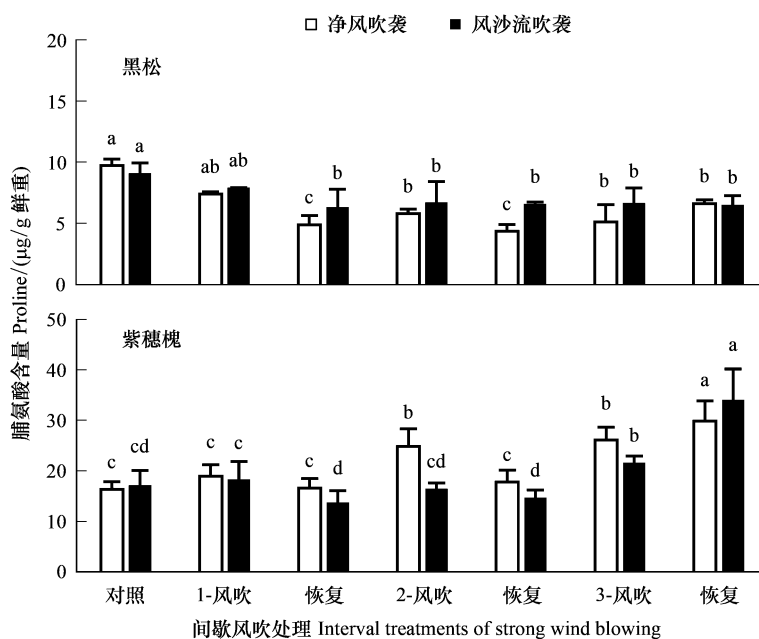


图 4 间歇风吹下黑松和紫穗槐叶片脯氨酸含量的变化

Fig. 4 Changes of proline content in the leaves of *A. fruticosa* and *P. thunbergii* under interval treatments of strong wind blowing or wind-drift blowing

2.4 间歇风吹对黑松和紫穗槐叶片抗氧化酶活力的影响

自然状态下,紫穗槐和黑松叶片 POD 活力差异显著,紫穗槐叶片 POD 活力较黑松高 6.5 倍($P<0.05$) (图 5)。间歇风吹后两树种叶片平均 POD 活力差异加大,如,在净风和风沙流吹袭后紫穗槐叶片平均 POD 活力较黑松高 20 倍、11 倍(图 5)。

两树种在间歇风吹袭中叶片 POD 活力变化趋势明显不同。随净风和风沙流吹袭次数增多,黑松叶片 POD 活力呈现出波动式变化,且低于对照(净风吹袭),其 POD 活力在风吹袭中下降,在恢复期升高。而紫穗槐随净风和风沙流吹袭次数增多,其叶片 POD 活力呈增加趋势(尤其是净风吹袭),高于对照,且与对照差异显著($P<0.05$),叶片 POD 活力在风吹袭和恢复期均增高(图 5)。如,在第二、第三次间隙净风吹袭中,黑松叶片 POD 活力在风吹袭中下降 4.5%和 20.3%,在恢复期增加 11.1%和 6.9%;紫穗槐叶片 POD 活力在风吹袭中增加 3.9%和 23.9%,在恢复期增加 13.1%和 22.2%。

自然状态下,紫穗槐叶片 CAT 活力较黑松高 118.8%,间歇风吹袭中,两树种叶片 CAT 活力差异加大,两者差异显著($P<0.05$) (图 6)。经间歇净风和风沙流吹袭的紫穗槐叶片平均 CAT 活力较黑松高 580.7% 和 346.4%。

两树种在间歇风吹袭中叶片 CAT 活力变化趋势明显不同。随净风和风沙流吹袭次数增多,黑松叶片 CAT 活力呈现先大幅增高(107.7%, 193.76%),随后趋于下降,且在第一、第二风吹袭中叶片 CAT 活力与对

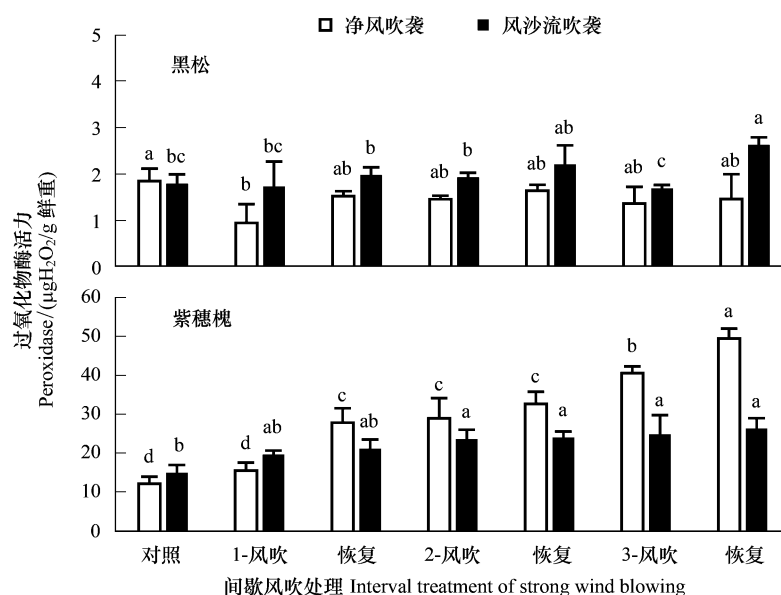


图5 间歇风吹处理中黑松和紫穗槐叶片过氧化物酶活力的变化

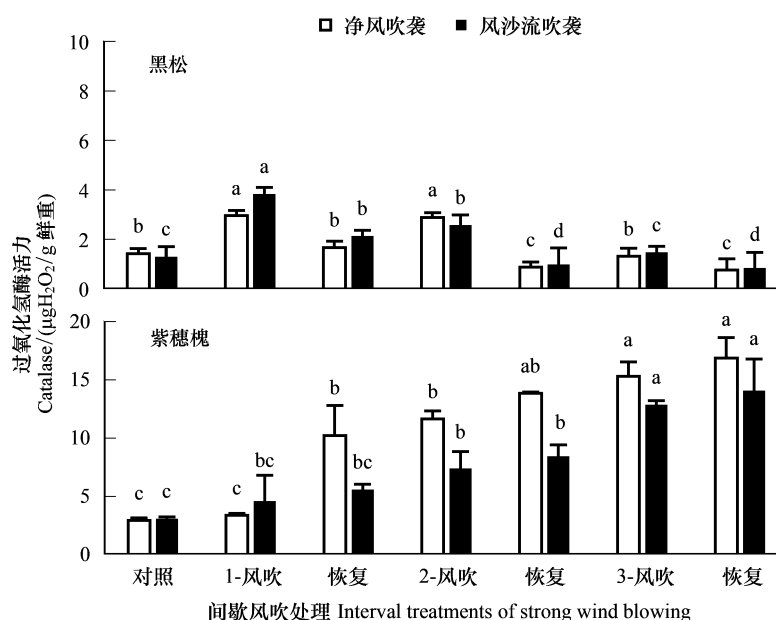
Fig.5 Changes of peroxidase activity in the leaves of *A. fruticosa* and *P. thunbergii* under interval treatments of strong wind blowing or wind-drift blowing

图6 间歇风吹处理中黑松和紫穗槐叶片过氧化氢酶活力的变化

Fig.6 Changes of catalase activity in the leaves of *A. fruticosa* and *P. thunbergii* under interval treatments of strong wind blowing or wind-drift blowing

照差异显著 ($P < 0.05$), 而且黑松叶片 CAT 活力在风吹袭时增加, 在恢复期下降, 风处理与恢复期叶片 CAT 活力差异显著 ($P < 0.05$) (图 6)。随净风和风沙流吹袭次数增多, 紫穗槐叶片 CAT 活力呈持续大幅增高趋势, 且高于对照, 并与对照差异显著 ($P < 0.05$) (图 6), 并且, 叶片 CAT 活力在风吹袭和恢复期均增高。如, 在第二、第三次净风吹袭中, 黑松叶片 CAT 活力在风吹袭中增高 42.2% 和 33.8%, 在恢复期下降 230.9% 和 74.1%; 紫穗槐叶片 CAT 活力在风吹袭中增加 13.8% 和 10.6%, 在恢复期增加 18.9% 和 10.3%。紫穗槐在间歇净风吹袭

处理中叶片 CAT 活力较风沙流处理高。

自然状态下,紫穗槐和黑松叶片 SOD 活力差异显著 ($P<0.05$) (图 7),黑松叶片 SOD 活力较紫穗槐高 28.2%,差异显著,但在间歇净风和风沙流处理后两者差异减小,SOD 活力差异不显著。

两树种在间歇风吹袭中叶片 SOD 活力变化趋势明显不同。随净风和风沙流吹袭次数增多,黑松叶片 SOD 活力虽有波动,但风吹袭和恢复期叶片 SOD 活力(除第三次风吹袭)变化不明显,而且在净风和风沙流吹袭下的黑松叶片 SOD 活力差异不显著(图 7)。随净风和风沙流吹袭次数增多,紫穗槐叶片 SOD 活力呈先下降后大幅增高趋势,并与对照差异显著 ($P<0.05$),并 SOD 活力在风吹袭中下降,在恢复期增加(图 7)。如,在第二、第三次间歇净风吹袭中,紫穗槐叶片 SOD 活力在风吹袭中下降 7.5%、14.6%,在恢复期增高 16.6%、9.3%,且两者间叶片 SOD 活力差异显著 ($P<0.05$)。另外,间歇净风吹袭的叶片 SOD 活力高于间歇风沙流吹袭的。

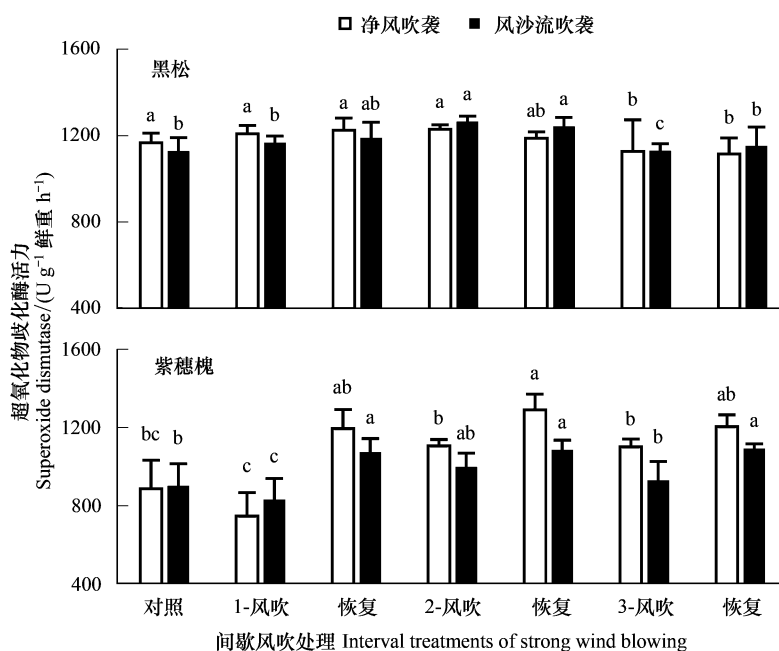


图 7 间歇风吹处理中黑松和紫穗槐叶片过氧化物歧化酶活力的变化

Fig.7 Changes of superoxide dismutase activity in the leaves of *A. fruticosa* and *P. thunbergii* under interval treatments of strong wind blowing or wind-drift blowing

3 讨论与结论

自然状况下,海岸带植物常受季节性强海风及风沙流吹袭的影响,忍受间断性和季节性强海风及风沙流吹袭,以及风吹袭后快速恢复生长可能是其在海岸带生存的关键。然而关于它们如何抵御强海风吹袭及风后恢复生长的生理调控机理目前尚不清晰。

3.1 持水力在植物抗风生长中作用

Levitt 曾指出,不同胁迫环境作用于植物时都会发生水胁迫(渗透胁迫),渗透胁迫导致细胞失水、膨压丧失,最终造成细胞死亡^[32]。本研究结果表明,两科属不同的树种在自然状况下叶片 RWC 差异不显著,但在间歇净风和风沙流处理中,两树种叶片 RWC 不仅在风吹袭时差异较大,而且在恢复期变化也不同(图 1)。在风吹袭中,黑松叶片 RWC 下降幅度较小而 RWC 较高,紫穗槐叶片 RWC 下降幅度大而 RWC 较低;在恢复期,黑松叶片 RWC 无明显回升,而紫穗槐叶片 RWC 回升明显。一些研究也发现,风不仅对植物外部直接造成机械损伤,还间接通过改变植物周围的空气环境,导致植物内部叶片失水形成生理干旱^[24]。沙生植物在中强度

风沙流吹袭下,叶片净光合速率和日均蒸腾速率增加,并指出风吹袭引发蒸腾速率加大是叶片水分丢失和水分胁迫产生的原因^[20-21, 26]。本研究一方面说明,强风吹袭引发空气流动加大和空气蒸气压增加,而使叶内外蒸气压差增大导致叶片蒸腾速率增高而引发叶片失水,同时风沙流吹袭对叶片的磨蚀造成叶片表皮受损引发角质层蒸腾更加剧了叶片水分丢失^[36]。而风沙流吹袭引发的植株剧烈摇摆阻碍水分运输,这可能是造成叶片失水和水分亏缺的另一原因。另一方面说明,两树种叶片持水力和维护水分平衡策略不同,这可能与叶特性差异相关。黑松披针形叶,不仅叶面积小,日间叶片受光辐射少,叶片升温慢,而且疏风也会降低叶温,从而降低叶片蒸腾速率,减少叶片水分丢失。加之黑松针叶表面附有油脂层可防蒸发,使其持水力较强。相比之下,紫穗槐叶片大而薄,但由于植株枝叶茂密且层层叠加交互遮阴,降低了叶片水分丢失而使其叶片持水力较高,但在风吹袭时,较大的叶片不仅易形成空气阻力加大风对植物的机械损害,而且较大的叶面积也易引发叶片蒸腾速率增高和水分流失,而降低其持水力^[20-21, 26]。有研究发现,差巴嘎蒿在反复干旱复水处理中叶片含水量会在干旱胁迫中下降,在复水时上升^[14-15]。紫穗槐在干旱胁迫下叶片水分下降,在复水时上升^[31]。并认为植物对干旱胁迫造成的损伤具有较高的修复能力,植物对缺水有很强的补偿性^[14-16]。因此,尽管紫穗槐叶片较大,易受风吹影响而导致蒸腾失水和细胞生理干旱,但较大的叶片生理代谢活动也强,在风后恢复供水时细胞能快速启动对缺水的补偿作用,使其叶片 RWC 增高。可见,紫穗槐风后对缺水的补偿性可能是一种自我修复机制,它在维护叶片水分平衡上起重要生理调控作用,也是紫穗槐能成为防风固沙植物的关键。研究表明,黑松叶片较强的持水力和紫穗槐叶片对缺水的补偿力可能是其适应强海风吹袭而生存的关键。尽管不同科属树种维护叶片水分平衡策略不同,但防止细胞水分亏缺在植物抗风生长和生存中起重要作用。

3.2 渗透调节物在植物缺水补偿中作用及与抗风生长关系

本研究结果表明,在自然状况下,黑松叶片中可溶性糖含量较紫穗槐高 111.5% (图 3),而紫穗槐脯氨酸含量则较黑松高 78.6% (图 4)。在间歇净风和风沙流处理中,黑松在风吹袭中伴随叶片 RWC 下降,可溶性糖含量的上升,在恢复期伴随叶片 RWC 稳定而可溶性糖的下降;而紫穗槐在风吹袭中伴随叶片 RWC 大幅度下降,脯氨酸和可溶性糖含量上升,在恢复期伴随着叶片 RWC 回升,而脯氨酸和可溶性糖含量下降。大量研究发现,植物对于环境水分状况的敏感性很高,在生理和细胞及分子水平上都有很快的响应变化^[7-8]。差巴嘎蒿^[14]、节节麦^[16]在干旱胁迫中,不仅叶片水分下降,而且脯氨酸含量呈持续增加;在复水后,叶片含水量上升、脯氨酸下降回到正常水平。植物可通过渗透调节可塑性变化适应干旱生境^[16]。本研究结果表明,(1)自然状况下和间歇风吹袭处理中参与维护两树种水分平衡的渗透调节物种类是不同的,黑松依赖可溶性糖,而紫穗槐依赖脯氨酸。对沙生植物的研究发现,自然状况下,扁蓿豆叶片日均脯氨酸含量最高,较黄柳、差巴嘎蒿、猪毛菜高 1—7 倍。黄柳叶片日均可溶性糖含量最高,较差巴嘎蒿、猪毛菜、扁蓿豆高 2—5 倍。差巴嘎蒿和猪毛菜叶片脯氨酸和可溶性糖含量均最低^[37-38]。并指出不同科属沙生植物渗透调节物种类的差异可能与其科属间植物基础代谢不同有关。豆科植物主要将光合产物用于蛋白质合成,日间光照和气温变化引发叶片蛋白质代谢受阻导致脯氨酸氧化受抑而积累^[37]。相反,黄柳和冰草主要将光合产物用于淀粉合成,日间光照和气温增高引发叶片缺水导致代谢受阻使可溶性糖积累^[37-38]。因此,尽管基础代谢的差异导致两树种具有不同的渗透调节物种类维护细胞水分平衡,但这也表明维护细胞水分平衡在植物适应风吹袭和抗风生长中是至关重要的。(2)间歇风吹处理中,两树种叶片渗透调节物含量的变化与其水分变化相关。如,在间歇风沙流处理中,黑松叶片平均 RWC 下降 14.5%,可溶糖含量增加 15.9%;而紫穗槐叶片平均 RWC 下降 45.9%,可溶性糖含量增加 25.9%,脯氨酸含量增加 32.4%。可见,风吹袭引发叶片失水促进了叶片渗透调节物的积累,而叶中积累的可溶性糖和脯氨酸在维护黑松和紫穗槐叶片水分平衡中起重要作用。(3)在恢复期,紫穗槐叶片水分对亏缺的补偿作用与风吹袭中脯氨酸和可溶性糖的积累密切相关。如,在第三次间歇净风和风沙流吹袭中,黑松可溶性糖提高 8.9% 和 11.7%,在恢复期叶片 RWC 稳定。在第二和三次间歇净风吹袭中,紫穗槐可溶性糖含量提高了 28.9%、32.3%;脯氨酸含量提高 49.8%、47.0%;风后相应恢复期叶片 RWC 分别较风吹袭增加 9.6% 和 15.3%。由于这些有机渗透调节物可通过提高细胞液浓度、降低渗透势而增加细胞吸水力,使其

在风后恢复期叶片 RWC 增高和水分平衡得以修复。可见,渗透调节物是植物对缺水补偿性作用的物质基础。尽管科属不同的两树种具有不同的渗透调节物种类,但它们在间歇风吹袭中随水分多寡的变化显示了两树种具有较强的渗透调节可塑性。渗透调节可塑性通过维护水分平衡而在两树种抗风生长中起重要生理保护作用。

3.3 抗氧化酶在植物缺水补偿中作用及与抗风生长关系

对黑松和紫穗槐在自然状况下和间歇净风和风沙流处理中叶片膜脂过氧化程度和抗氧化酶活力变化对比研究发现,首先,自然状况下紫穗槐叶片 MDA 含量, CAT、POD 活力分别较黑松高 93.3%、118.8%、6.5 倍,而黑松叶片 SOD 活力较紫穗槐高 28.2%。MDA 是膜脂过氧化作用的最终产物,它的水平表征了膜脂过氧化的程度^[4-5]。逆境条件下,细胞内 MDA 含量与植物存活和抗逆性成负相关^[4-7]。该结果表明,在自然风沙环境中,黑松依赖 SOD 抑制膜脂过氧化作用,维护较低膜脂过氧化水平而适应风沙环境,而紫穗槐主要依赖 CAT 和 POD 清除氧自由基、抑制膜脂过氧化、维护氧自由基代谢平衡而适应风沙环境。有研究发现,生活在呼伦贝尔沙漠的 7 种不同科属沙生植物日间膜脂过氧化程度和抗氧化酶活力差异显著,其中日间 MDA 含量最高的豆科植物(扁蓿豆、小叶锦鸡儿),叶片 POD 和 CAT 活力也最高;日间 MDA 含量较低的差巴嘎蒿和猪毛菜,其 POD、CAT、和 SOD 活力也较低。可见,尽管不同科属树种参与抗风的抗氧化酶种类不同,但抑制膜脂过氧化、维护氧自由基代谢平衡和维护膜的完整性可能在黑松和紫穗槐适应风沙环境起重要生理保护作用。而同一环境下不同科属植物参与抗逆的抗氧化酶种类不同,可能与其控制膜脂过氧化机理发生分异有关^[37-38]。

其次,风吹袭中,两树种叶片 RWC 与抗氧化酶活力变化与呈负相关,与膜脂过氧化程度呈正相关。紫穗槐随净风吹袭次数增多叶片 RWC 下降(23.3%), POD 和 CAT 活力大幅增高(图 5、6、7),而 MDA 含量下降;随风沙流吹袭次数增多, RWC 下降幅度增大(45.5%), POD、CAT、SOD 活力小幅增高,而 MDA 含量下降。而黑松在间歇净风处理中,叶片 RWC 稳定, MDA 含量、POD、CAT、SOD 活力无明显变化,在间歇风沙流处理中, RWC 下降, MDA 含量、POD、CAT、SOD 活力略有增高。研究表明,风吹袭引发叶片失水导致的细胞水分亏缺是细胞抗氧化防御系统激活的诱因。因为植物细胞在水分亏缺时会产生活性氧自由基^[8-9]。积累的活性氧自由基会破坏活性氧自由代谢平衡,引起细胞膜脂过氧化。但同时积累的氧自由基又激活抗氧化保护酶系统,提高抗氧化酶活力、清除氧自由基、抑制膜脂过氧化、保护细胞膜。因此,在风吹袭过程中,抗氧化酶通过抑制膜脂过氧化、维护氧自由基代谢平衡而在黑松和紫穗槐适应风和风沙流吹袭中起重要生理保护作用。另外,强风沙流吹袭引发沙粒对叶片击打磨蚀使叶组织结构破坏,导致叶片过度失水和细胞代谢紊乱而破坏了抗氧化酶保护系统,这可能是紫穗槐在风沙流处理中叶片抗氧化酶活增幅下降的诱因。

此外,在恢复期,两树种叶片 MDA 含量降低和叶片 RWC 的恢复均与叶片维护较高抗氧化酶活力相关。在第二和第三次净风吹袭后的恢复期,伴随着紫穗槐叶片 RWC 增高 9.6%和 15.3%(图 1),叶片 MDA 含量下降 28.2% 和 22.4%(图 2),而 POD 活力增高 13.1%和 22.2%(图 5)、CAT 活力增高 18.9%和 10.3%(图 6)、SOD 活力增高 16.6% 和 9.3%(图 7)。黑松在恢复期中,伴随着叶片 RWC 增加,POD 和 SOD 活力增高。研究表明,恢复期细胞抗氧化酶活力的增高和膜脂过氧化产物的降低成负相关。尽管恢复期叶片 RWC 增加,细胞水分亏缺度下降,但恢复期叶片维持较高的抗氧化酶活力可抑制氧自由基积累、防止膜脂过氧化、维护膜的弹性和完整性,这不仅在维护细胞吸水和体积增大上起生理保护作用,而且在缺水补偿和自愈修复过程中起重要生理保护作用。

综上所述,在漫长的风沙环境中,黑松依赖疏风的针叶及叶片油脂物质维持持水力,而且通过维护较高可溶性糖和 SOD 活力维持水分平衡和较低的膜脂过氧化水平,而紫穗槐大而薄的叶片持水力差,但叶片通过维护较高脯氨酸和 CAT、POD 活力抑制膜脂过氧化适应风吹袭。在间歇净风和风沙流处理中,风吹袭引发叶片水分亏缺而激活植物对缺水的补偿机制(自愈修复),通过提高渗透调节物含量增高细胞吸水力为风后的自愈修复提供物质基础,同时通过提高抗氧化酶活力抑制膜脂过氧化、维护膜的完整性和弹性为自愈修复提供

生理保护。因此,自愈修复是两树种适应海岸强海风吹袭的关键和生理适应机制,而渗透调节和抗氧化酶通过维护水分平衡和氧自由基代谢平衡而在自愈修复和抗风生长中起重要生理保护作用。

参考文献(References):

- [1] 赵哈林. 沙漠化防治学. 北京: 现代教育出版社, 2016.
- [2] 张振克, 杨运恒. 胶东半岛北部沿海现代风沙灾害特点、成因及减灾对策. 中国沙漠, 1992, 12(4): 34-40.
- [3] 赵艳云, 陆兆华, 刘京涛, 夏江宝. 海岸沙丘植物群落分布、适应性和演替研究进展. 湿地科学, 2014, 12(3): 401-408.
- [4] 赵梅, 周瑞莲, 刘建芳, 钟旭生. 冬季融冻过程中白三叶叶片抗氧化酶活力和渗透调节物含量变化与抗冻性. 生态学报, 2011, 31(2): 306-315.
- [5] Guo Y Y, Yu H Y, Yang M M, Kong D S, Zhang Y J. Effect of drought stress on lipid peroxidation, osmotic adjustment and antioxidant enzyme activity of leaves and roots of *Lycium ruthenicum* Murr. Seedling. Russian Journal of Plant Physiology, 2018, 65(2): 244-250.
- [6] Frank W, Ratnadewi D, Reski R. *Physcomitrella patens* is highly tolerant against drought, salt and osmotic stress. Planta, 2005, 220(3): 384-394.
- [7] Lascano H R, Antonicelli G E, Luna C M, Melchiorre M N, Gomez L D, Racca R W, Trippi V S, Casano L M. Antioxidant system response of different wheat cultivars under drought: field and in vitro studies. Australian Journal of Plant Physiology, 2001, 28(11): 1095-1102.
- [8] Taïbi K, Taïbi F, Abderrahim L A, Ennajah A, Belkhodja M, Mulet J M. Effect of salt stress on growth, chlorophyll content, lipid peroxidation and antioxidant defence systems in *Phaseolus vulgaris* L. South African Journal of Botany, 2016, 105: 306-312.
- [9] Jellouli N, Ben Jouira H, Skouri H, Ghorbel A, Gourgouri A, Mliki A. Proteomic analysis of Tunisian grapevine cultivar razegui under salt stress. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(5): 471-481.
- [10] Li J, Qu H, Zhao H L, Zhou R L, Yun J Y, Pan C C. Growth and physiological responses of *Agriophyllum squarrosum* to sand burial stress. Journal of Arid Land, 2015, 7(1): 94-100.
- [11] 周瑞莲, 王进, 杨淑琴, 杨树德. 海滨沙滩单叶蔓荆对沙埋的生理响应特征. 生态学报, 2013, 33(6): 1973-1981.
- [12] Beis A, Patakas A. Relative contribution of photoprotection and anti-oxidative mechanisms to differential drought adaptation ability in grapevines. Environmental and Experimental Botany, 2012, 78: 173-183.
- [13] Singh M, Singh V P, Prasad S M. Responses of photosynthesis, nitrogen and proline metabolism to salinity stress in *Solanum lycopersicum* under different levels of nitrogen supplementation. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 109: 72-83.
- [14] Luo Y Y, Zhao X Y, Zhou R L, Zuo X A, Zhang J H, Li Y Q. Physiological acclimation of two psammophytes to repeated soil drought and rewetting. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33(1): 79-91.
- [15] Chen J L, Zhao X Y, Zhang Y Q, Li Y Q, Luo Y Q, Ning Z Y, Wang R X, Wang P Y, Cong A Q. Effects of drought and rehydration on the physiological responses of *Artemisia halodendron*. Water, 2019, 11(4): 793.
- [16] 王宁, 袁美丽, 陈浩, 李真真, 张铭鑫. 干旱胁迫及复水对入侵植物节节麦幼苗生长及生理特性的影响. 草业学报, 2019, 28(1): 70-78.
- [17] 杨文权, 寇建村, 雷忠萍, 顾沐宇, 程积民. 小冠花抗氧化保护系统对干旱胁迫及复水的动态响应. 草地学报, 2013, 21(2): 316-321.
- [18] Allen M S, Thapa V, Arévalo J R, Palmer M W. Windstorm damage and forest recovery: accelerated succession, stand structure, and spatial pattern over 25 years in two Minnesota forests. Plant Ecology, 2012, 213(11): 1833-1842.
- [19] 南江, 赵晓英, 原慧, 张琳琳. 霸王和木本猪毛菜在遮风和不遮风环境下的表型特征差异. 生态学报, 2014, 34(20): 5758-5765.
- [20] 赵哈林, 李瑾, 周瑞莲, 曲浩, 云建英, 潘成臣. 风沙流持续吹袭对樟子松幼树光合蒸腾作用的影响. 生态学报, 2015, 35(20): 6678-6685.
- [21] 管阳, 纪永福, 张莹花, 李道明, 魏林源, 王旺田, 王立, 马瑞. 风沙流对梭梭幼苗光合作用的影响. 甘肃农业大学学报, 2018, 53(2): 108-112.
- [22] 李道明, 纪永福, 张莹花, 魏林源, 王飞, 马瑞, 蒋志荣. 风沙流胁迫对霸王幼苗生理特征的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2019, 47(3): 103-110.
- [23] 赵哈林, 李瑾, 周瑞莲, 云建英, 曲浩, 潘成臣. 强风沙流吹袭对樟子松幼苗生长特性及其逆境生理特征的影响. 生态学杂志, 2015, 34(4): 901-906.
- [24] 赵哈林, 李瑾, 周瑞莲, 云建英, 曲浩, 潘成臣. 风和风沙流对玉米幼苗叶片膜透性和膜保护系统的影响. 中国生态农业学报, 2014, 22(12): 1440-1445.
- [25] 李得禄, 满多清, 刘有军, 严子柱, 汪媛艳. 不同年限退耕地植被与风沙流之间的关系研究. 西北林学院学报, 2018, 33(1): 56-61.
- [26] 马会雷, 张婷风, 周瑞莲, 张玥. 海岸不同坡向滨麦光合特性与风速异质环境的关系. 生态学报, 2018, 38(10): 3504-3513.
- [27] 周继磊. 胶东沙质海岸防护林树种抗风评价及选择[D]. 泰安: 山东农业大学, 2010.

- [28] 姜海明. 黑松抗氧化酶系统对海水胁迫的响应. 北方园艺, 2010, (14): 103-105.
- [29] 余诺, 张萍, 李哲, 姜海明, 杨晓. 海水胁迫对黑松幼苗抗性的影响. 安徽农业科学, 2009, 37(25): 12265-12266, 12269-12269.
- [30] 王竞红, 张秀梅, 陈艾, 周蕴薇, 陈鹏, 江远芳. 紫穗槐幼苗根系生理特性和解剖结构对 PEG-6000 模拟干旱的响应. 生态学报, 2018, 38(2): 511-517.
- [31] 颜淑云, 周志宇, 邹丽娜, 秦彧. 干旱胁迫对紫穗槐幼苗生理生化特性的影响. 干旱区研究, 2011, 28(1): 139-145.
- [32] Levitt J. Responses of Plants to Environmental Stresses. Vol. I: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses. 2nd ed. New York: Academic Press, 1980.
- [33] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导(第三版). 北京: 高等教育出版社, 2003: 123-276.
- [34] Sundar D, Perianayaguy B, Ramachandra Reddy A. Localization of antioxidant enzymes in the cellular compartments of sorghum leaves. Plant Growth Regulation, 2004, 44(2): 157-163.
- [35] Drązkiewicz M, Skórzyńska-Polit E, Krupa Z. Copper-induced oxidative stress and antioxidant defence in *Arabidopsis thaliana*. Biometals, 2004, 17(4): 379-387.
- [36] Sellier D, Fourcaud T. Crown structure and wood properties: influence on tree sway and response to high winds. American Journal of Botany, 2009, 96(5): 885-896.
- [37] Cavalcanti F R, Oliveira J T A, Martins-Miranda A S, Viégas R A, Silveira J A G. Superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities do not confer protection against oxidative damage in salt-stressed cowpea leaves. New Phytologist, 2004, 163(3): 563-571.
- [38] 周瑞莲, 解卫海, 侯玉平, 王艳芳, 黄清荣. 东北沙地 7 种植物高温时段的生理适应对策. 林业科学, 2014, 50(6): 74-81.