

DOI: 10.5846/stxb201912202754

周瑞莲, 逢金强, 宋玉. 海岸抗风植物黑松对净风和风沙流的生理响应. 生态学报, 2021, 41(5): 2033-2044.

Zhou R L, Pang J Q, Song Y. Physiological response of *Pinus thunbergii* Parl in wind resistant to coastal wind blowing and win-drift blowing. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(5): 2033-2044.

海岸抗风植物黑松对净风和风沙流的生理响应

周瑞莲*, 逢金强, 宋 玉

鲁东大学生命科学学院, 烟台 264025

摘要:利用野外便携式风洞仪对盆栽黑松(*Pinus thunbergii* Parl)幼株在不同风速(6、9、12、15、18 m/s)、不同风沙流强度(0、1.00、28.30、63.28、111.82、172.93 g cm⁻¹ min⁻¹)、不同时间(10、20、30、40、50 min)进行了净风和风沙流吹袭,通过测定其叶片相对含水量(Relative water content, RWC)、丙二醛(Malondialdehyde, MDA)、可溶性糖、脯氨酸含量,及超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)活力等变化规律以揭示黑松抗风沙流生长的生理适应机制。结果表明,在净风吹袭下,随着风速提高至15 m/s,黑松叶片RWC相对稳定,MDA含量和细胞膜透性小幅增加且较低,而脯氨酸含量下降17.5%。同时叶片SOD、CAT、POD活力也小幅增加。在风沙流吹袭下,随着风沙流风速提高至15 m/s,黑松在短时低风速吹袭时叶片RWC就开始下降(4.4%),叶片平均MDA含量、细胞膜透性分别较对照增加61.3%、25.6%,脯氨酸含量增加8.9%,叶片SOD、CAT、POD活力分别较对照增加21.5%、30.4%、13.9%。同风速吹袭下,风沙流处理组叶片抗逆生理指标均高于净风处理。如15 m/s风速下,风沙流处理组叶片平均MDA、脯氨酸、可溶性糖含量分别较净风处理组高4.7%、36.6%、22.1%,SOD和CAT活力较净风处理组高21.5%、36.5%。在高速(18 m/s)净风和风沙流吹袭中,随着风吹时间延长(50 min),叶片MDA、脯氨酸、可溶性糖含量和SOD、CAT、POD活力均下降。研究表明,风吹袭中黑松叶片较高抗脱水力与其抗风性相关。风沙流引发的叶片失水可能是黑松抗逆生理变化的诱因。风吹袭下叶片失水能快速促使脯氨酸的积累和维持可溶性糖含量,以维护细胞中水分平衡。同时,叶片失水又快速激活抗氧化保护酶系统来防御和清除氧自由基、抑制膜脂过氧化维护细胞膜的完整性使黑松在风沙流吹袭中生存。黑松较强的渗透调节能力和抗氧化防御系统在其适应风沙流吹袭中起重要的生理调控作用。

关键词:防风固沙;黑松;抗氧化酶系统;渗透调节物;生理机理

Physiological response of *Pinus thunbergii* Parl in wind resistant to coastal wind blowing and win-drift blowing

ZHOU Ruilian*, PANG Jinqiang, SONG Yu

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

Abstract: The experiment was designed that there were different wind speed (6, 9, 12, 15 and 18m/s), different wind-drift blowing (0.00, 1.00, 28.30, 63.28, 111.82 and 172.93 g cm⁻¹ min⁻¹), and five wind blowing times (10, 20, 30, 40 and 50 min) in spring, 2018 in Yantai, Shandong Province by using outdoor portable wind tunnel to understand the how physiological responses of *Pinus thunbergii* Parl seedlings to wind blowing and wind-drift blowing. The relative water content (RWC), malondialdehyde (MDA) contents, membrane permeability, osmotic regulators (soluble sugar, proline), and antioxidant enzyme activities (superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD)) were tested in the leaves of seedlings of *Pinus thunbergii* Parl under the previous treatments. The results showed that under treatment of wind blowing, with increasing of wind speed to 15m/s, the RWC was not changed, MDA content and membrane permeability

基金项目:国家自然科学基金项目(31770762)

收稿日期:2019-12-20; 修订日期:2020-06-12

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

increased slightly, while the proline content decreased, and the activities of SOD, CAT, and POD were slightly enhanced in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl. . Under treatment of wind-drift blowing, with increasing of wind speed to 15 m/s, the RWC decrease, the membrane permeability and the contents of MDA and proline increased, and the activities of SOD, CAT, POD enhanced. At same wind speed, the value of each resistant physiological index under treatment of wind-drift blowing was higher than those under treatment of wind blowing in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl. However, under wind blowing and wind-drift blowing at 18 m/s, the contents of MDA, proline, soluble sugar, and the activities of SOD, CAT, POD decreased with time extension to 50 min in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl. It indicated that leaves of *Pinus thunbergii* Parl had stronger capacity of resistant dehydration, which was correlated with its ability of resistance to wind blowing. But cell dehydration induced by wind-drift blowing would be a main factor, which could not only promote the accumulation of proline and keeping on soluble sugar content to maintain water balance, but also activate antioxidant defense system to scavenge oxygen free radicals, and inhibit membrane lipid peroxidation to preserve the integrity of cell membranes. It suggested that *Pinus thunbergii* had stronger capacity of osmotic adjustment and antioxidant defense system could be an important physiological adaptation mechanism for it to resistance to wind-drift blowing.

Key Words: sand-fixing and wind-resistant; *Pinus thunbergii* Parl; antioxidant defense system; osmotic regulator; physiological mechanism

海岸地区年均风速高,大风或台风频发,风沙流活动和风沙危害更为严重。强风裹挟着大量沙尘,不仅污染大气环境、破坏滨海防风林,而且风沙流还侵袭农田、公路、铁路等生产设施,破坏海岸景观,严重危及当地社会经济发展和生态安全^[1-2]。国家对于海岸环境的治理和植被建设工作历来十分重视。

风沙流是一种气固两相流,它是起沙风通过风沙流对地面侵蚀,使不饱和气流挟带沙子而形成的混合物,其所含的大量高能沙粒使其土壤风蚀力要比净风强数倍到数十倍^[2-4]。而且,风沙环境与干旱、盐碱、高温环境一样,都属于极端环境。与之不同的是,风沙流对植物的危害不是源于水、盐和高温的胁迫,而是通过大风摇曳、沙砾击打磨蚀茎叶对植物造成机械损伤。虽然其危害时间短,但危害极大^[3-4]。一场大风或沙尘暴之后,就可导致大面积植物受损甚至死亡,因而风沙流的危害程度要远大于干旱、高温和盐碱。但在这种极端环境中,风沙流活动强烈的地区,除了少数耐风沙能力强的植物外,大多数植物难以生存和繁衍^[4-6]。但迄今为止,关于风沙流胁迫对植物究竟是如何产生危害的、耐风沙流吹袭的植物又会采取哪些适应对策,其生理调控是否参与其对风沙流吹袭的适应等科学问题,人们还知之甚少。

目前,关于植物对逆境环境生理响应机制的研究报道已有很多。大量研究表明,高温^[7]、干旱^[8]、盐碱^[9-10]等环境胁迫会引发叶片失水,但植物可通过积累一些小分子渗透调节物质(可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱)等进行渗透调节,维护细胞水分平衡^[9-11]。同时研究还发现,在干旱^[12-13]、高温^[14]、盐^[15]、沙埋^[16-17]等胁迫下,植物细胞中会大量积累活性氧自由基,引发膜脂过氧化、破坏膜的完整性、造成细胞死亡;但同时植物细胞中积累的活性氧自由基会激活体内抗氧化防御体系,提高抗氧化酶活力(SOD、CAT、POD等)、清除氧自由基、抑制氧自由基积累、防止膜脂过氧化以维护膜的完整性和细胞氧自由基代谢的平衡。因此,逆境胁迫下,植物渗透调节功能和抗氧化酶防御功能在植物抗逆中起重要生理作用。

关于大风和风沙流对植物危害的研究,国内外学者发现,不同风沙环境中植物解剖结构^[18-21]、渗透调节物质、抗氧化酶活性、细胞膜透性的变化与其抗风性有关^[22-23]。研究发现,抗风植物霸王和本猪毛菜在自然大风下生长 90 天,其株高、叶片长度、单叶面积明显减少,它们通过减少地上各器官体积,增加叶片厚度以减小大风吹袭的伤害^[20-21]。樟子松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,在高强度风沙流吹袭下,叶片净光合速率和日均蒸腾速率下降^[24]。在强风沙流吹袭下,樟子松^[22]、玉米^[23]叶片相对含水量下降,可溶性糖和脯氨酸含量增加,细胞膜透性和抗氧化酶活力提高。可见,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,从而引发抗逆生

理变化^[24]。目前风沙流与植物生长关系的研究内容多集中于风沙流对植物生长特性^[4,22]和光合蒸腾特性^[24]的影响,及植物抗风生理响应^[22-23]。且研究材料主要集中于内陆植物。尽管内陆沙漠区和滨海地区均存在大面积流动和半流动沙地,但由于内陆环境干旱,滨海环境湿润,而导致两沙地生长不同种类的防风固沙树种,但目前对海滨防风优势树种抗风机理研究较少。而且目前植物抗风机制研究方法较多,但各有侧重。野外调查法可对风害结果进行研究,不能确定其与风吹强度和时间的定量关系^[25];人工晃动法,不能真实反映风吹环境变化对植物的影响;鼓风机(或风扇)吹风法可用于低风速持续风吹试验,但风剖面风速不均匀^[20-21];而风洞法进行风吹试验,其优点是风剖面均匀,能够定量控制风速大小和风吹时间^[22-24]。目前利用风沙洞已对内陆沙生植物抗风沙机理进行了研究^[4,22-24],但对滨海沙地防风树种抗风沙生理生态适应机制的定量研究还未见有报道。

黑松(*Pinus thunbergii* Parl.)别名白芽松,常绿乔木,是山东海岸防风林带建设的重要树种,其在海岸防风固沙、公路维护、海岸经济发展中起到重要的防护和保护作用^[26]。然而关于黑松抗风沙流的生理机制尚不清楚。以山东省烟台市滨海海岸防护林主要树种黑松为对象,通过开展野外便携式风洞的风吹试验,研究黑松对不同时间和强度净风和风沙流胁迫的生态适应对策和生理响应规律,探讨其耐风沙能力与抗性生理指标变化的关系,阐明其对风沙环境的生理生态适应机制,以期为我国北方海岸沙地防风固沙树种的筛选和培育提供理论指导。

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 651.9 mm,主要集中在 7—8 月;年平均气温 11.8℃,最热月为 8 月(24.6℃),土壤 pH 为 4.22—6.79。年平均相对湿度 68%,年平均风速内陆地区 3—4 m/s,沿海地区 4—6 m/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,而黑松是烟台地区沙质海岸基干林带的主要造林树种。

1.2 材料来源

黑松苗购置于山东乳山市桑行埠村黑松苗圃。

1.3 材料培养

为了能排除移栽带来的伤害得到生长健壮的黑松苗用于试验,材料培养提前一年开始。在 2017 年 11 月从山东乳山市桑行埠村黑松苗圃购置了株高 40 cm 黑松苗移栽在 30 cm × 30 cm × 25 cm 的花盆中。花盆中土取自鲁东大学生命科学学院生物园土壤表土和西泊子海岸沙地的沙子,并按 1:2 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原生长地的土质。在生物园试验地平行挖四行宽 30 cm、深度 25 cm 的沟,将花盆依依安放在深沟中,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。

1.4 风吹试验设计

风吹试验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沙粒。风吹强度试验设计分为 0(CK)、和风(6 m/s)、清风(9 m/s)、强风(12 m/s)、疾风(15 m/s)、大风(18 m/s)6 个梯度风速处理,分别相当于 0、4、5、6、7、8 级风,其中 6 m/s 风速略高于当地起沙风。每个处理 3 个重复,每个重复含 3 株黑松幼树。每个风吹强度下,风吹时间为 0、10、20、30、40、50 min。0(CK)、6、9、12、15、18 m/s 风沙流强度分别为 0、1.00、28.30、63.28、111.82、172.93 g cm⁻¹ min⁻¹。

1.5 标记植物

为适应 70 cm 高风洞装置,在风吹处理前一晚,从试验地中挑选生长势、生长高度一致(约 50 cm)的盆栽黑松苗,挖出后搬到实验室,将各盆浇等量水备用。同时标记试验植株,并在枝干上部、中部、下部作标记,以

利于试验取样。

1.6 试验取材

风吹试验于 2018 年 6 月中旬进行,风吹设备为野外便携式风洞(专利号:ZL 2008 10182207X)。在风吹处理前将黑松放置于风洞仪中,并分别在风吹处理的 0、20、40、60 min 时停机,从处理黑松迎风面处剪取针叶立刻测定 RWC 和细胞膜透性;而在风吹处理的 0、10、20、30、40、50 min 时停机,同样从黑松迎风面剪取针叶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。风吹处理后将处理的盆栽黑松浇水放回到生物园。各风吹处理重复两次,各生理指标的测定重复 5 次以上。

1.7 试验方法

酶液提取是在 4℃ 条件下进行的,准确称取 1 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 活力^[27];采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定 SOD 活力^[28];采用过氧化氢-碘量法测定 CAT 活力^[29]。采用茚三酮比色法测定游离脯氨酸含量、采用蒽酮法测定可溶性糖含量、采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白质含量、采用硫代巴比妥酸法测定 MDA 含量^[27]、采用电导率法测定细胞膜透性^[29]。

1.8 数据处理

实验数据采用 3 个以上重复的平均值±标准差(Mean±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 黑松叶片相对含水量对不同风速净风和风沙流吹袭的响应

随着净风风吹强度增加和风吹时间延长,黑松叶片 RWC 波动变化,虽略有下降但不明显,但在大风(18 m/s)吹袭下 RWC 下降明显(图 1)。例如,在风速 6—15 m/s 净风吹袭 60 min 时,叶片 RWC 较对照下降仅有 0.6%—1.4%,且不同风速间叶片平均 RWC 差异不显著。在风速 18 m/s 净风吹袭下,叶片 RWC 下降幅度达 6.3%,与其他风速叶片平均 RWC 差异显著($P<0.05$)。

随着风沙流风吹强度增加叶片 RWC 趋于下降,并随吹袭时间的延长下降幅度增大,其下降幅度明显高于净风吹袭(图 1)。例如,在风速 6、9、12、15 m/s 风沙流吹袭 60 min,叶片 RWC 分别较对照下降 1.2%、2.1%、3.3%、4.4%,而风速 18 m/s 风沙流吹袭下,叶片 RWC 下降幅度达 7.5%,与其他风速叶片平均 RWC 差异显著($P<0.05$)。同风速处理下,风沙流处理的叶片 RWC 均低于净风吹袭。

2.2 黑松叶片细胞膜透性对不同风速净风和风沙流吹袭的响应

随着净风风吹强度增加,黑松叶片平均细胞膜透性变化不同(图 2)。与对照相比,叶片细胞膜透性在低风速(6、9 m/s)稳定、在中风速(12、15 m/s)增高(11.1%、20.9%)、在高速(18 m/s)大风吹袭下下降(17.4%)。不同风速处理间,叶片平均细胞膜透性差异显著($P<0.05$)。另外,随不同风速吹袭时间延长,叶片细胞膜透性增大,在 40 min 达到最大,然后下降。例如,净风吹袭 40 min,细胞膜透性在低风速下增幅较小(4.9%、6.6%)、中风速下增幅较高(41.5%、43.3%)、而在高速大风吹袭下则下降(24.4%)。

随着风沙流风吹强度的增加和吹袭时间的延长,叶片细胞膜透性变化趋势与净风吹袭相同(图 2)。只是随风沙流吹袭风速增强和处理时间延长,细胞膜透性的增幅较净风吹袭的大。而且不同风速处理间,叶片平均细胞膜透性差异显著($P<0.05$)。但同风速下,风沙流处理叶片平均膜透性与净风吹袭差异不显著。

2.3 黑松叶片丙二醛含量对不同风速净风和风沙流吹袭的响应

随着净风风吹强度增加,不同时间叶片平均 MDA 含量略增加,在 15 m/s 达到最大,叶片 MDA 含量较对

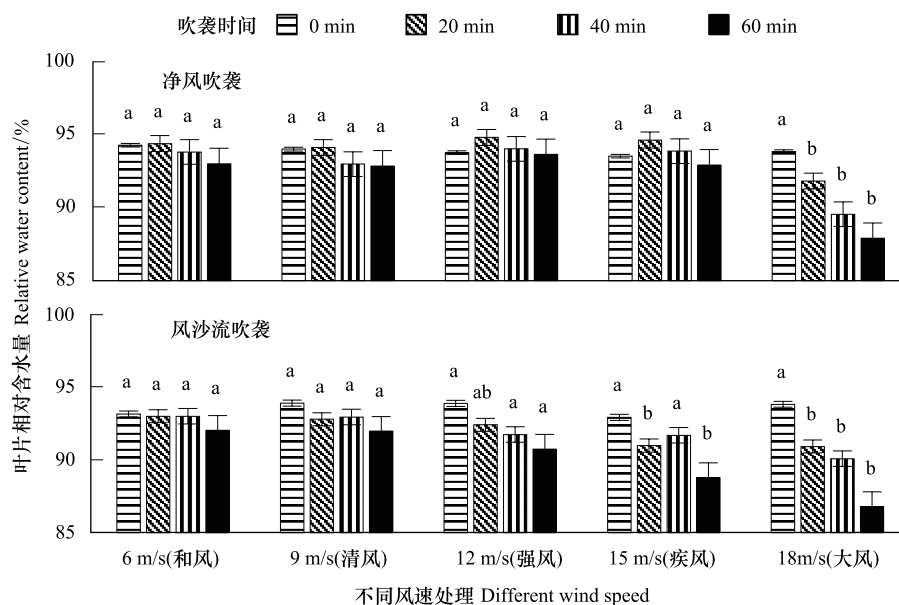


图 1 不同风速净风和风沙流吹袭对黑松叶片相对含水量的影响

Fig. 1 Effect of wind blowing and wind-drift blowing at different wind speed on relative water content (RWC) in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl.

不同小写字母表示同一时间不同风速之间差异显著 ($P < 0.05$)

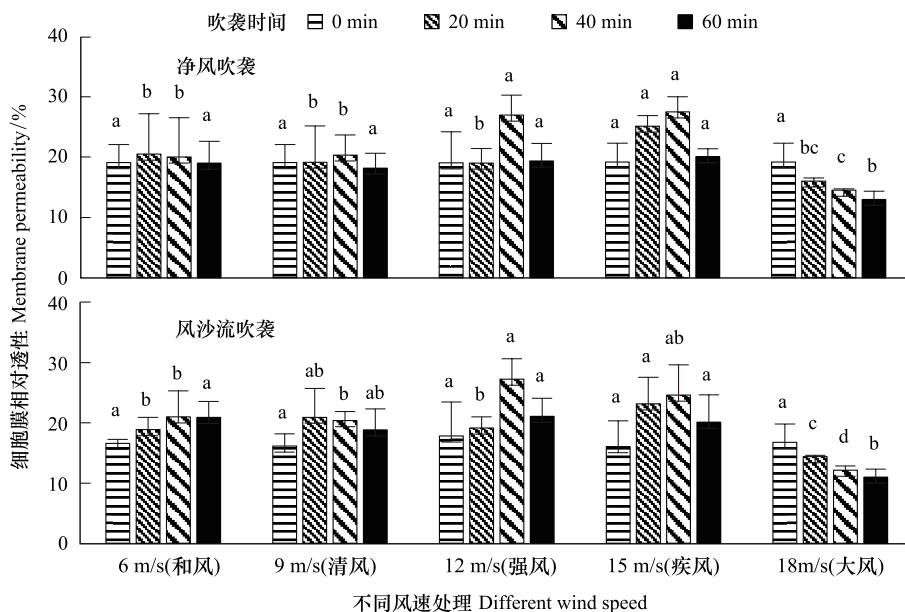


图 2 不同风速净风和风沙流吹袭对黑松叶片细胞膜相对透性的影响

Fig. 2 Effect of wind blowing and wind-drift blowing at different wind speed on membrane permeability in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl.

照增大 54.2%,而在 18 m/s 时下降(图 3)。另外,随不同风速处理时间延长,叶片 MDA 含量增大,并在 40—50 min 达到最大。例如 12、15 m/s 处理 40 min,叶片 MDA 含量分别较对照增高 70.5% 和 70.3%。

随着风沙流风吹强度增加,叶片平均 MDA 含量快速增高,在 12 m/s 时达到最高,在高风速下下降(图 3)。例如 9、12 m/s 处理下,叶片平均 MDA 含量较对照增加了 114.1%、92.5%。随不同风速风沙流处理时

间延长, 叶片 MDA 含量增大, 在 40—50 min 达到最大。而且, 同风速吹袭下, 风沙流处理的叶片 MDA 含量增幅均明显高于净风处理。例如, 6、9、12、15、18 m/s 风沙流处理下叶片平均 MDA 含量分别较净风处理高 63.4%、91.8%、51.8%、4.7%、20.7%。结果显示, 不仅不同风速风沙流处理间叶片平均 MDA 含量差异显著, 而且同风速下叶片平均 MDA 含量也与净风吹袭差异显著 ($P < 0.05$)。

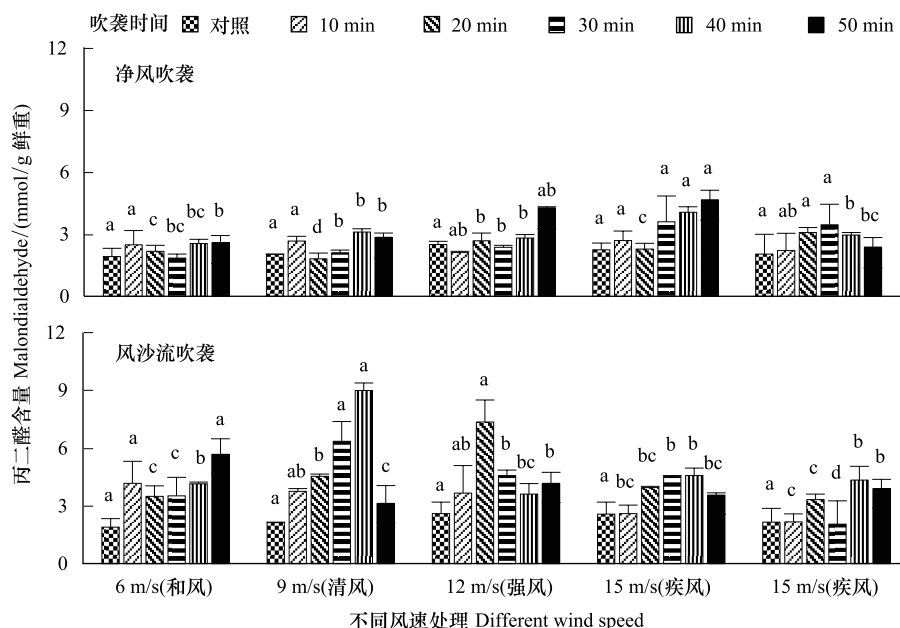


图3 不同风速净风和风沙流吹袭对黑松叶片 MDA 含量的影响

Fig. 3 Effect of wind blowing and wind-drift blowing at different wind speed on MDA content in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl.

2.4 黑松叶片渗透调节物含量对不同风速净风和风沙流吹袭的响应

随着净风吹袭强度的增加, 叶片平均脯氨酸含量趋于增高, 并在 12 m/s 达到最高, 随着风速进一步增大而下降 (图 4)。如, 叶片平均脯氨酸含量在 12 m/s 风吹袭时较对照增高 28.7%, 在 15、18 m/s 风吹袭时较对照降低了 20.3%、15.3%。在不同风速吹袭的初期, 叶片脯氨酸含量出现暂短增加 (10 min), 然后缓慢下降, 50 min 时降为最低。不同风速净风处理间叶片平均脯氨酸含量差异显著 ($P < 0.05$)。

随着风沙流风吹强度的增加, 叶片平均脯氨酸含量无明显增加, 且不同风速间叶片平均脯氨酸含量差异不明显 (图 4)。但就绝对值而言, 风沙流处理组黑松叶片平均脯氨酸含量高于同风速净风处理组, 如, 在 15、18 m/s 吹袭下, 风沙流处理组叶片平均脯氨酸含量较净风吹袭高 36.6% 和 20.5%, 并与净风吹袭差异显著 ($P < 0.05$)。

随着净风吹袭强度的增加和时间的延长, 叶片可溶性糖含量呈波动式下降, 但幅度较小, 且不同风速处理间叶片平均可溶性糖含量差异不明显 (图 5)。与净风吹袭有所不同, 随风沙流风吹强度增加叶片平均可溶性糖含量略增加且高于对照, 但幅度较小, 而且不同风速处理间差异不明显 (图 5)。但就绝对值而言, 风沙流处理组黑松叶片平均可溶性糖含量高于同风速净风处理组, 如, 在 6、9、12、15、18 m/s 吹袭下, 风沙流处理的叶片平均脯氨酸含量较净风处理高 26.2%、17.8%、23.9%、22.1%、7.5%, 并与净风吹袭差异显著 ($P < 0.05$)。

2.5 黑松叶片抗氧化酶活力对不同风速净风和风沙流吹袭的响应

随着净风风速增加, 黑松在低风速下 (9 m/s) 叶片 SOD 活力增加, 较对照增高 12.2%, 随着风速进一步增高而活力下降 (图 6)。9 m/s 风速吹袭下, 叶片平均 SOD 活力与其他风速叶片 SOD 活力差异显著 ($P < 0.05$)。随着风吹时间延长, 叶片 SOD 活力趋于增高, 并在风吹 30—40 min 达到最高, 然后下降。

不同风速风沙流吹袭下, 叶片 SOD 活力变化与净风吹袭不同 (图 6)。随着风沙流风吹强度的提高, 叶片平均 SOD 活力增高, 在 18 m/s 达到最高, 其叶片 SOD 活力较对照高 14.7%。随着不同风速风沙流处理时间

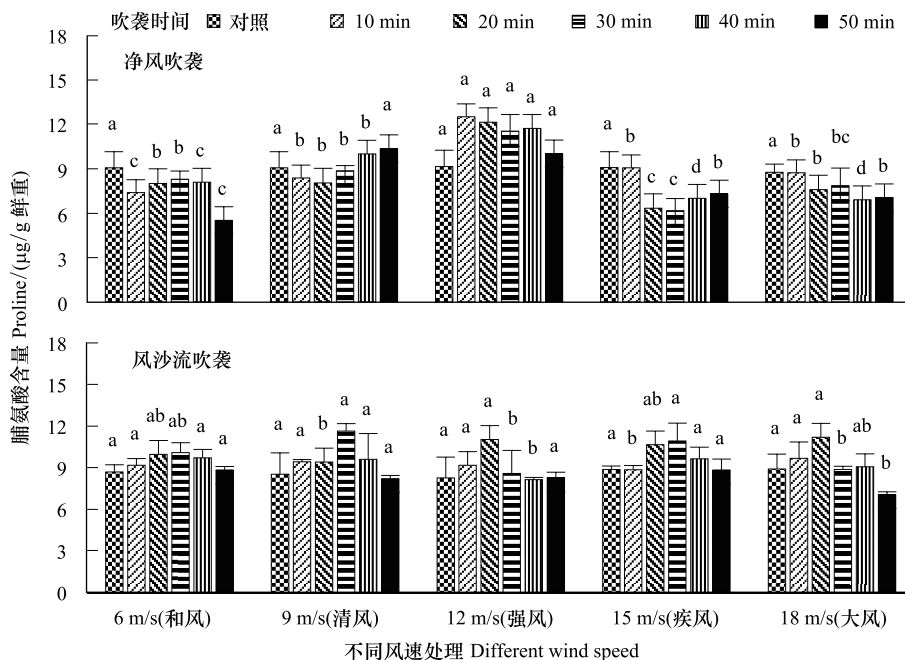


图4 不同风速净风和风沙流吹袭对黑松叶片脯氨酸含量的影响

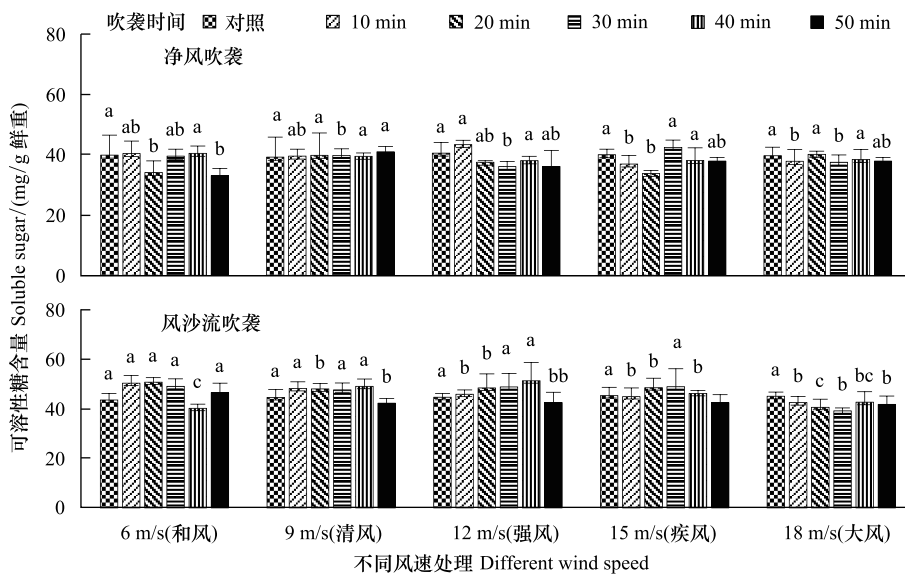
Fig. 4 Effect of wind blowing and wind-drift blowing at different wind speed on proline content in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl.

图5 不同风速净风和风沙流吹袭对黑松叶片可溶性糖含量的影响

Fig. 5 Effect of wind blowing and wind-drift blowing at different wind speed on soluble sugar content in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl.

延长,叶片 SOD 活力增高,且在风吹 40 min 达到最高。如在 12、15、18 m/s 风吹袭 40 min, 叶片 SOD 活力分别较对照增加 15.3%、21.5% 和 21.6%。不同风速间叶片平均 SOD 活力差异显著 ($P < 0.05$)。就绝对值而言,风沙流处理组叶片平均 SOD 活力高于同风速净风处理组,如,在 12、15、18 m/s 吹袭下,风沙流处理的叶片平均 SOD 活力较同风速净风吹高 15.3%、21.5%、21.1%,并与净风吹袭差异显著 ($P < 0.05$)。

黑松叶片 CAT 对净风和风沙流吹袭响应不同(图 7)。随着净风风速提高,叶片平均 CAT 活力没有显著

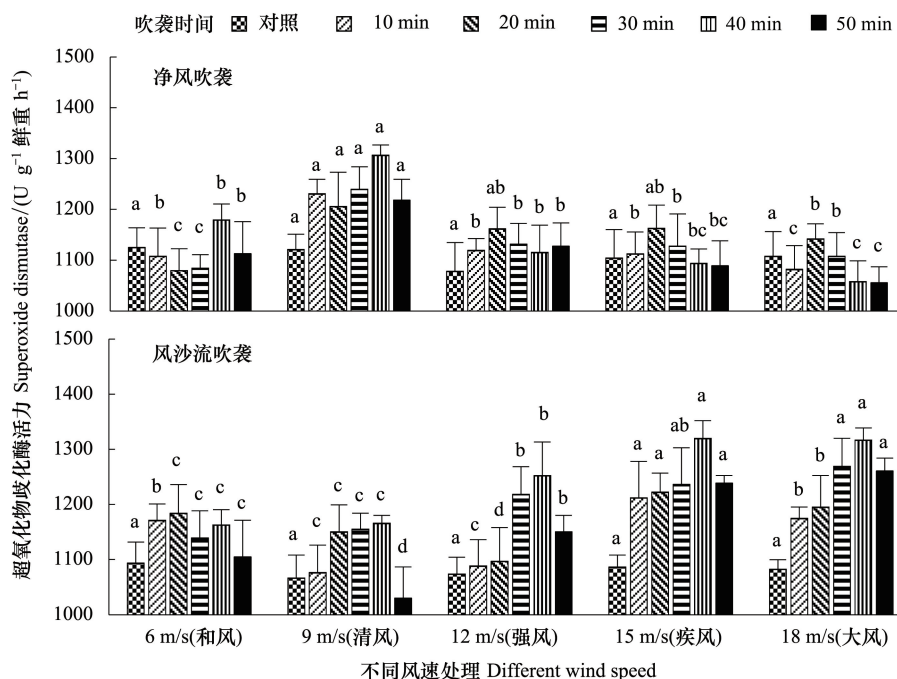


图6 不同风速净风和风沙流吹袭对黑松叶片超氧化物歧化酶活力的影响

Fig. 6 Effect of wind blowing and wind-drift blowing at different wind speed on activity of superoxide dismutase (SOD) in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl.

增加。随着风吹时间延长,叶片 CAT 活力增高,在风吹 30 min 达到最高,随后降低。如在 9、12、15 m/s 风吹 30 min,叶片 CAT 活力分别较对照高 34.8%、23.6%、28.6%。不同风速处理间叶片平均 CAT 活力差异显著 ($P < 0.05$)。

随风沙流吹袭风速提高,叶片平均 CAT 活力趋于增高,在 15 m/s 达到最大,较对照增高 30.4%,在 18 m/s 叶片 CAT 活力下降(图 7)。随着不同风速风沙流吹袭时间延长,叶片 CAT 活力增高,在风吹 30—40 min 达到最高。从绝对值而言,风沙流处理组叶片 CAT 活力明显高于同风速净风处理组,例如,在 6、9、12、15 m/s 吹袭下,风沙流处理组叶片平均 CAT 活力较同风速净风吹分别高 57.0%、15.9%、26.6%、36.5%,并与净风吹袭组差异显著 ($P < 0.05$)。

黑松叶片 POD 对净风和风沙流吹袭处理响应基本相同(图 8)。随着净风和风沙流风吹强度的增加和风吹时间延长,叶片 POD 活力增加,其中在 15 m/s 风强度和不同风速下吹袭 30 min,叶片 POD 活力达到最高(图 8)。如在 15 m/s 净风和风沙流吹袭下,叶片平均 POD 活力较对照增高 8.4%、13.9%。在 12、15 m/s 净风和风沙流吹袭 30 min,叶片 POD 活力较对照分别增加 23.5% 和 13.3%、18.3% 和 34.3%。所不同的是,黑松在 18 m/s 净风和风沙流处理下叶片 POD 活力差异增大,净风吹袭使 POD 活力下降,风沙流吹袭使叶片 POD 活力略有增加。从绝对值而言,净风处理组叶片 POD 活力较同风速风沙流组高,例如,在 9、12、15 m/s 吹袭下,净风处理组叶片平均 POD 活力较同风速风沙流处理组分别高 20.8%、14.9%、7.9%,并与风沙流吹袭差异显著 ($P < 0.05$)。

3 讨论与结论

关于大风和风沙流对植物危害的研究发现,长期在自然大风环境下生长的抗风植物霸王^[20]、樟子松^[24]叶片净光合速率和日均蒸腾速率下降,并在强风沙流吹袭下,霸王^[20]、樟子松^[22]叶片相对含水量下降。本研究结果表明,黑松在 6—15 m/s 净风吹袭下,叶片 RWC 相对稳定,只在高风速吹袭(18 m/s)下下降,而在风沙

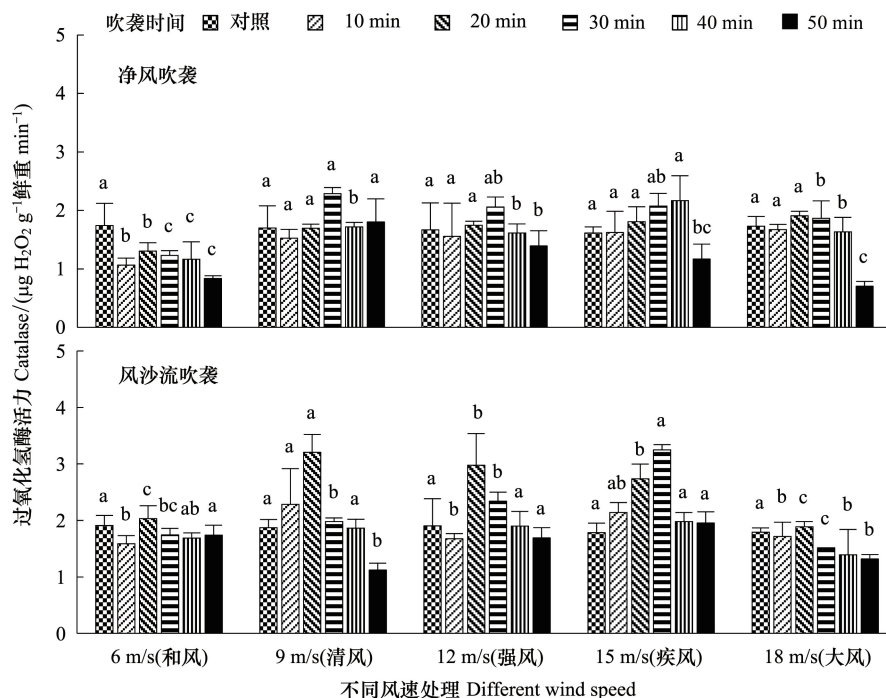


图7 不同风速净风和风沙流吹袭对黑松叶片过氧化氢酶活力的影响

Fig. 7 Effect of wind blowing and wind-drift blowing at different wind speed on activity of catalase (CAT) in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl.

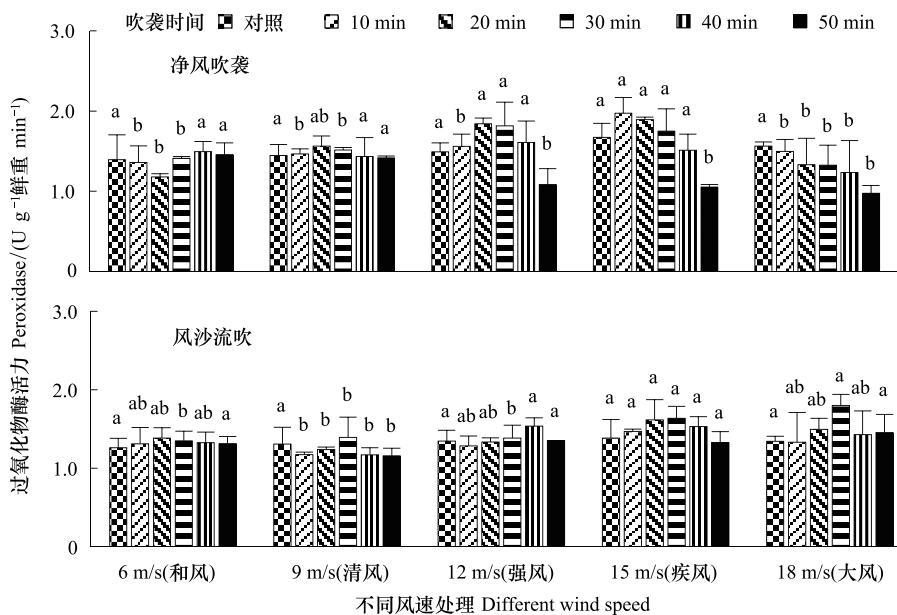


图8 不同风速净风和风沙流吹袭对黑松叶片过氧化物酶活力的影响

Fig. 8 Effect of wind blowing and wind-drift blowing at different wind speed on activity of peroxidase (POD) in the leaves of *Pinus thunbergii* Parl.

流吹袭中,黑松叶片 RWC 在短时低风速吹袭下就开始下降,但下降幅度不高(图 1)。在不同强度净风和风沙流吹袭中,黑松表现出较高的抗脱水性和持水力,这可能与其较强抗风和抗风沙流吹袭能力相关。而黑松较

强的抗脱水力,一方面可能与其植株构型有关。有研究发现,长期生长在风环境中的黑松冠幅减小,主侧枝与主干的夹角减小^[30],可减小叶片在风中的受力面积并有效减少水分散失。另一方面可能与黑松小而粗硬的针叶有关。针叶不仅叶面积小可降低蒸腾失水,而且其表面附有油脂层可防蒸发,因而在低、中风速净风吹袭中叶片 RWC 相对稳定^[31]。但在高风速(18 m/s)吹袭下,强风沙流吹袭引发植株枝叶的剧烈摆动,干扰茎干水分输导,植株不能及时补充蒸腾失水而引发叶片缺水和 RWC 降低^[32-33]。同时,风沙流吹袭使叶表皮和枝干受到沙粒击打和磨蚀导致角质层蒸腾加剧可能是导致叶片失水的另一重要原因。

其次,结果发现,随着净风吹袭风速提高至 15 m/s 时,黑松叶片 RWC 下降 1.4% (图 1),而脯氨酸含量下降 17.5% (图 4)。而随着风沙流吹袭风速提高至 15 m/s 时,叶片 RWC 下降 4.4%,而脯氨酸含量增加 8.9%。同风速下(15 m/s)吹袭下,风沙流吹袭叶片平均脯氨酸含量较净风吹袭高 21.3%。尽管不同风速净风和风沙流处理下叶片可溶性糖尚未发生明显增加(图 5),但风沙流处理组叶片可溶性糖含量均高于同风速净风处理。对风的生态作用研究发现,风一方面对植物产生机械刺激,直接对植物造成机械损伤;另一方面改变植物周围的空气环境,如降低了大气湿度、温度等,间接导致植物叶片生理干旱^[23]。大量研究也表明,植物在受到干旱、高温、盐胁迫时,会通过增加小分子有机渗透调节物质(可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱等)含量^[7,9-12],维持细胞膨压、防止细胞脱水、增强细胞持水力等,并对细胞生物膜起到保护作用^[10-11]。对樟子松研究发现,在 18 m/s 风沙流吹袭 30 min,叶片 RWC 下降的同时可溶性糖和脯氨酸增加^[22]。结果表明,风吹袭引发的叶片缺水导致的渗透胁迫是叶内渗透调节物脯氨酸积累的诱因。低、中风速净风吹袭使黑松叶片失水量较少导致脯氨酸积累较少和可溶性糖含量较低。而风沙流吹袭使叶片失水量增多,脯氨酸积累量增多。可见,风沙流吹袭下,叶片脯氨酸的积累多少与叶片水分含量的多寡呈负相关。而叶片水分亏缺引发脯氨酸合成和氧化降解过程受抑制可能是导致脯氨酸大量积累的原因^[11]。因此,风沙流吹袭中,黑松叶片积累的脯氨酸和维持较高的可溶性糖含量即是叶内水分亏缺的产物,但它们在防止细胞脱水、增强细胞持水力、维护细胞膨压和细胞水分平衡上起重要生理保护作用。可见,黑松较强的渗透调节作用可能是其持水力强、抗风性强的生理原因。

此外,研究结果还显示,随着净风吹袭风速提高至 15 m/s,黑松叶片平均 MDA 含量和细胞膜透性小幅增加且绝对值较低(图 3),同时叶片 SOD、CAT、POD 活力波动增加且增幅较小(图 6—8)。与之相比,随着风沙流吹袭风速提高至 15 m/s,叶片平均 MDA 含量、细胞膜透性、SOD、CAT、POD 活力分别较对照增加 61.3%、25.6%、21.5%、30.4%、13.9%。同风速(15 m/s)下,风沙流处理的黑松叶片平均 MDA 含量、SOD 和 CAT 活力分别较净风处理的高 4.7%、11.5%、36.2%。该研究表明,不同风速净风和风沙流吹袭下,黑松叶片的失水不仅与细胞膜透性变化和膜脂过氧化作用程度成负相关,而且与抗氧化酶活力变化也成负相关。黑松叶片 MDA 含量的增高与抗氧化酶活力的提高成正相关。大量研究表明,植物在受到水分、高温、盐等环境胁迫时,自身的活性氧清除平衡机制被打破,在体内会积累大量的氧自由基。氧自由基的大量积累会引发细胞膜脂过氧化作用,造成 MDA 的大量积累和细胞膜受损^[7-10]。人们对樟子松研究也发现,在风沙胁迫下,樟子松幼树 MDA 含量、细胞膜透性、POD 活力、可溶性糖和脯氨酸含量趋于增加^[22]。研究表明,其一,净风和风沙流吹袭引发叶片水分亏缺而导致的细胞生理干旱可能是细胞氧自由基积累的诱因。因为植物细胞在水分亏缺时,细胞代谢就会发生紊乱而引发氧自由基代谢平衡失衡,即氧自由基积累速率大于清除速率而导致细胞氧自由基的积累^[7,13]。一方面,积累的氧自由基通过诱发膜脂过氧化而使细胞膜受损和细胞膜透性加大。由于风沙流吹袭中沙粒的击打磨蚀导致叶片失水加剧和水分亏缺程度加大,使细胞中积累的氧自由基增多、细胞脂过氧化作用加重、膜脂过氧化产物(MDA)增多、细胞膜受损加大、细胞膜透性增大。风沙流吹袭下叶片水分亏缺引发氧自由基积累是膜脂过氧化加剧的直接诱因。另一方面,积累的氧自由基可激活抗氧化保护酶系统,如 SOD、CAT,它们能及时清除氧自由基、抑制膜脂过氧化而维持氧自由基代谢平衡^[12-14]。可见,在风沙流吹袭中,黑松叶片 SOD 和 CAT 即是叶内氧自由基积累的激活产物,但它们又通过清除氧自由基、抑制膜脂过氧化而在维护氧自由基代谢平衡、维护细胞膜的完整性,而在黑松适应风沙流环境中起重要生理保护作用。其二,

黑松在低、中风速净风吹袭条件下的生存与其体内维护较低的膜脂过氧化水平和氧自由基代谢平衡相关。在低、中风速净风吹袭下,黑松叶片较强的持水力及控制膜脂过氧化和维护细胞膜完整性能力可能是其适应风吹环境的关键。

然而,在高风速(18 m/s)净风和风沙流吹袭中,随着风吹时间延长(50 min),叶片MDA、脯氨酸、可溶性糖含量,SOD、CAT、POD活力均下降。一些研究发现,植物在轻度和中度水分胁迫下,叶片SOD、CAT、POD活力增高,而在重度和长时间水分胁迫下,其活力大幅度下降^[7-8]。因此,在高风速净风和风沙流长时间吹袭下,叶片过度失水会导致水分代谢异常、水分平衡失衡、光合速率下降^[22,24]。而光合速率下降会引发植物能量储存不足而使植物产生碳饥饿导致可溶性糖和脯氨酸可能作为能量消耗而降低。同时在叶片严重水分亏缺时,叶内氧自由基代谢紊乱导致氧自由基积累过量而抑制了抗氧化酶活力^[34]。可见,高风速风沙流引发黑松叶片细胞膜膜脂过氧化加剧、抗氧化防御能力下降导致细胞膜完整性丧失可能是其抗风力降低的生理原因。

综上所述,黑松抗风沙流能力与其形态和生理抗逆机理密切相关。黑松硬而小的针叶疏风保水、抗脱水力强,其较强的抗脱水力在其适应风沙流吹袭和抗风生长中起关键作用。其次,黑松具有较强的渗透调控作用并与其抗风生长相关。在遭遇风沙流胁迫引发叶片失水时,黑松叶片能快速积累脯氨酸和维持较高可溶性糖含量以维护水分代谢平衡,因此渗透调节作用在黑松抗风生长中起重要生理保护作用。其三,黑松具有较强的抗氧化防御系统与其抗风生长相关。在遭遇风沙流胁迫引发叶片失水时,黑松叶片可快速启动细胞抗氧化防御体系,提高SOD和CAT酶活力及时清除氧自由基、抑制膜脂过氧化在维护膜的完整性和稳定性上起重要生理保护作用。可见,黑松自身叶片形态所具有较强的保水能力使其具有较强的保水性和抗风性,而其较强的渗透调节力和抗氧化防御系统是其适应风沙流吹袭的重要生理调控机理。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] 董玉祥. 中国的海岸风沙研究: 进展与展望. 地理科学进展, 2006, 25(2): 26-35.
- [3] 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.
- [4] 于云江, 史培军, 贺丽萍, 刘家琼. 风沙流对植物生长影响的研究. 地球科学进展, 2002, 17(2): 262-267.
- [5] Matthew S. Allen, Vaskar Thapa, José Ramón Arévalo, Michael W Palmer. Windstorm damage and forest recovery: accelerated succession, stand structure, and spatial pattern over 25 years in two Minnesota forests. Plant Ecology, 2012, 213:1833-1842.
- [6] 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.
- [7] Chen Z X, Lan Q Y, Zhang L, Bao Y X, Luo Y L. Effects of dehydration and temperature on seed viability and antioxidative enzymes activities on three kinds of cultivars of *Camella sinensis*. Brazilian Journal of Botany. 2015, 38(3): 497-50.
- [8] Dammae S V, Naik R M, Dalvi U S, Munjal S V. Effect of PEG induced osmotic stress on osmolytes and antioxidative enzymes in sorghum seedlings. Indian Journal of Plant Physiology, 2014, 19:165-173.
- [9] Rout N P, Shaw B P. Salt tolerance in aquatic macrophytes: possible involvement of the antioxidative enzymes. Plant Science, 2001, 160(3): 415-423.
- [10] 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.
- [11] 许祥明, 叶和春, 李国风. 脯氨酸代谢与植物抗渗透胁迫的研究进展. 植物学通报, 2000, 17(6): 536-542.
- [12] 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.
- [13] Zhang J X, Kirkham M B. Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. Plant and Cell Physiology, 1994, 35(5): 785-791.
- [14] Sairam R K, Srivastava G C, Saxena D C. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. Biologia Plantarum, 2000, 43(2): 245-251.
- [15] Bor M, Özdemir F, Türkan I. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet

- Beta maritima* L. Plant Science, 2003, 164(1): 77-84.
- [16] 王进, 周瑞莲, 赵哈林, 赵彦宏, 侯玉萍. 海滨沙地砂引草对沙埋的生长和生理适应对策. 生态学报, 2012, 32(14): 4291-4299.
- [17] 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.
- [18] Gardiner B, Berry P, Moulia B. Review: wind impacts on plant growth, mechanics and damage. Plant Science, 2016, 245: 94-118.
- [19] 张鹏, 孙阳, 虞木奎, 吴统贵. 海岸梯度上黑松针叶形态与解剖结构性状的变化规律. 植物研究, 2018, 38(3): 343-348.
- [20] 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.
- [21] 古力米热·热孜, 赵晓英, 原慧. 模拟长期大风胁迫对霸王叶解剖结构特征的影响. 西北植物学报, 2012, 32(10): 2047-2052.
- [22] 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.
- [23] 赵哈林, 李瑾, 周瑞莲, 云建英, 潘成臣. 风吹时间和强度对玉米幼苗膜透性影响及其膜保护系统响应. 干旱区研究, 2016, 33(3): 519-524.
- [24] 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.
- [25] 李得禄, 满多清, 刘有军, 严子株, 汪媛艳. 不同年限退耕地植被与风沙流的关系研究. 西北林学院学报, 2018, (1): 56-61.
- [26] 许景伟, 李传荣, 王卫东, 乔勇进, 程鸿雁, 王月海. 沿海沙质岸黑松防护林的生物量及生产力. 东北林业大学学报, 2005, 33(6): 29-32.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] Drązkiewicz M, Skórzyńska-Polit E, Krupa Z. Copper-induced oxidative stress and antioxidant defence in *Arabidopsis thaliana*. Biometals, 2004, 17(4): 379-387.
- [30] 张丹, 李传荣, 许景伟, 刘立川, 周振, 王晓磊, 黄超. 沙质海岸黑松分枝格局特征及其抗风折能力分析. 植物生态学报, 2011, 35(9): 926-936.
- [31] Van Gardingen P R, Grace J, Jeffree C E. Abrasive damage by wind to the needle surfaces of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and *Pinus sylvestris* L. Plant, Cell & Environment, 1991, 14(2): 185-193.
- [32] Tyree M T, Sperry J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40: 19-36.
- [33] Ryan M G, Yoder B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. Bioscience, 1997, 47(4): 235-242.
- [34] 王群, 尹飞, 李潮海. 水分胁迫下植物体内活性氧自由基代谢研究进展. 河南农业科学, 2004, (10): 25-29.