野外模拟增温对亚热带杉木叶片膜脂过氧化及保护酶活性的影响

张秋芳^{1,2} 吕春平^{1,2} 贝昭贤^{1,2} 谢锦升^{1,2} 吕茂奎^{1,2} 林伟盛^{1,2} 陈岳民^{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(福建师范大学), 福州 350007

摘要 温度通常被认为是植物生长和生产的重要限制因子, 全球变暖严重影响生态系统, 但全球变暖对亚热带杉木(*Cunninghamia lanceolata*)叶片膜脂过氧化及保护酶活性的影响并不清楚。该研究在野外利用电缆对土壤增温, 设置对照和增温2种处理, 每个处理5个重复。通过测定渗透调节物质、内在水分利用效率、保护酶活性及丙二醛等指标, 探究增温对杉木生理生化特征的影响。研究表明: 1) 增温提高渗透调节能力, 但对杉木叶片膜脂过氧化作用不明显; 2) 增温显著提高杉木的水分利用效率和固碳效益, 即降低了固碳耗水成本; 3) 增温降低超氧化物歧化酶活性和过氧化物酶活性, 却显著提高过氧化氢酶活性和抗坏血酸过氧化酶活性。由此可见, 杉木主要通过提高保护酶(特别是过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化酶)活性以减轻高温胁迫伤害, 这有助于维持杉木细胞代谢稳定。因此, 该区域在未来全球变化背景下的温度升高效应值得长期而深入的探讨。

关键词 电缆增温; 渗透调节; 保护酶活性; 膜脂过氧化; 杉木

引用格式: 张秋芳, 吕春平, 贝昭贤, 谢锦升, 吕茂奎, 林伟盛, 陈岳民, 杨玉盛 (2016). 野外模拟增温对亚热带杉木叶片膜脂过氧化及保护酶活性的影响. 植物生态学报, 40, 1230–1237. doi: 10.17521/cjpe.2016.0205

Effects of simulated warming outdoor on lipid peroxidation and protective enzyme activities in the subtropical species *Cunninghamia lanceolata*

ZHANG Qiu-Fang^{1,2}, LÜ Chun-Ping^{1,2}, BEI Zhao-Xian^{1,2}, XIE Jin-Sheng^{1,2}, LÜ Mao-Kui^{1,2}, LIN Wei-Sheng^{1,2}, CHEN Yue-Min^{1,2*}, and YANG Yu-Sheng^{1,2}

¹College of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; and ²State Key Laboratory of Subtropical Mountain Ecology (Funded by Ministry of Science and Technology and Fujian Province), Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract

Aims Temperature is often considered as an important limiting factor for plant growth and production. Ecosystems are often affected by the global warming. However, there is little known about the effects of the global climate change to the lipid peroxidation and protective enzyme activities of *Cunninghamia lanceolata* in subtropical zones.

Methods Heating cables were used to generate a warmed environment in the wild. Two treatments—control and warming (with five replicates each), were used in the study. We sampled fresh leaves of the *C. lanceolata* to examine the osmotic adjustment substances, inter water use efficiency, protective enzyme activities, and malondialdehyde content.

Important findings 1) Warming improved osmotic ability, whereas its effect on lipid peroxidation of *C. lanceolata* was not obvious; 2) Warming significantly improved inter water use efficiency and carbon sequestration benefits, which indicated that warming decreased the water consumption costs of carbon sequestration; 3) Warming decreased the activity of superoxide dismutase and peroxidase, but significantly increased the activity of catalase and ascorbate peroxidase. These results suggest that warming could protect itself from high temperature through protective enzyme activities (especially catalase and ascorbate peroxidase) of *C. lanceolata*, which is beneficial to stable cell metabolism. Therefore, more studies are needed about how temperature affects the *C. lanceolata* under global change in this region.

Key words cable warming; osmotic adjustment; protective enzyme activity; lipid peroxidation; *Cunninghamia lanceolata*

Citation: Zhang QF, LÜ CP, Bei ZX, Xie JS, LÜ MK, Lin WS, Chen YM, Yang YS (2016). Effects of simulated warming outdoor on lipid peroxidation and protective enzyme activities in the subtropical species *Cunninghamia lanceolata*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1230–1237. doi: 10.17521/cjpe.2016.0205

据联合国气候变化专门委员会第五次气候变化评估报告, 在高排放情景(RCP 8.5气候预估)下, 到21世纪末大气温度将升高0.3–4.8 °C (IPCC, 2013), 全球气候变暖已是不争的事实。森林作为全球陆地生态系统的一个重要组分, 对全球气候变化的响应较为敏感。森林生产力是森林与环境之间本质联系的重要标志, 是森林生态系统植物群落结构与功能的综合体现, 因此, 森林生产力格局的变化能够反映气候变化的影响程度(方精云, 2000)。

温度常被认为是植物生长和生产的重要限制因子(Liu *et al.*, 2014; Fu *et al.*, 2015)。近10年来, 由于全球气候变暖, 热带森林净初级生产力显著下降(Cox *et al.*, 2013); 全球气候变化愈演愈烈, 探究森林生产力的影响机制, 便成了研究的热点问题(Han *et al.*, 2012; Xin *et al.*, 2013)。一些研究表明, 增温有助于提高植物光合作用能力, 但是当吸收的光能不能被光合作用利用时, 植物体内常合成活性氧类物质, 活性氧类物质的积累会破坏脂肪膜, 膜脂过氧化形成丙二醛, 破坏正常的新陈代谢(Zhao & Liu, 2012)。为控制活性氧类物质, 抗氧化系统常形成酶促(如超氧化物歧化酶)或非酶促(如抗坏血酸)清除剂(Martinez *et al.*, 2014)。但活性氧类物质和抗氧化防御系统易受气温和水分等环境要素的影响, 很可能反作用于植物生长(Yang *et al.*, 2012)。宋海凤等(2015)研究发现, 逆境胁迫(如高温、高盐)会促使植物积累渗透调节物质, 增强细胞的渗透调节能力, 缓解植物受到的逆境伤害。另外, 稳定同位素能反映植物自身对生长环境的响应及其生理生态机制, 具有示踪、整合和指示等多项功能, 在生态学研究中日益显示出广阔的应用前景(林光辉, 2010)。Walker等(2015)在气候变暖背景下, 利用碳稳定同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)对*Picea mariana*研究发现, $\delta^{13}\text{C}$ 能较好地表征干旱胁迫。研究还发现, 叶片中碳同位素自然丰度可以用来反映树木新陈代谢和水分利用效率(Vallano & Sparks, 2013)。例如, 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 主要取决于大气 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 和周围大气 CO_2 的摩尔分数及发生羧化作用的细胞器中的 CO_2 浓度(Huang *et al.*,

2015)。反过来, 这些值也决定了光合作用速率和电导率。因此, 当叶片蒸汽压和大气蒸汽压平衡时, 植物水分利用效率能用内部水分利用效率(iWUE)进行估算(Lambers *et al.*, 2008; Yu *et al.*, 2008)。总体而言, 为提高植物生产力, 有必要从生理生化调节方面反映植物对增温的响应。目前, 关于全球气候变暖影响的研究大多是在人工气候培养箱中进行极端的室内高温或低温胁迫实验(吴永波和叶波, 2016), 然而野外模拟增温实验可能更能反映气候变暖对植物膜脂过氧化及保护酶活性的影响。

湿润亚热带是我国最重要的人工林基地, 杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林分布于我国南方16省区, 是世界上最大的单树种人工林, 占世界人工林面积的6%, 占全国人工林面积的19%、蓄积量的25%。目前, 我国湿润亚热带正面临着快速的气候变化, 我国《气候变化国家评估报告》亦预测21世纪末湿润亚热带区域平均气温将升高2.1–3.4 °C。虽然亚热带变暖幅度可能小于高纬地区, 但越来越多的证据表明, 亚热带森林对全球变暖的响应十分敏感, 可能比人们想象的更为脆弱(Feeley *et al.*, 2007)。因而, 研究杉木人工林对全球变暖的响应, 对于提高我国人工林应对气候变化能力、保障我国林业可持续发展具有重要意义。模拟增温已成为当前生态学家研究全球气候变暖对植物影响的主要手段(McDaniel *et al.*, 2014)。本研究以杉木为研究对象, 通过电缆增温, 测定不同处理下杉木渗透调节物质、保护酶活性、丙二醛和内在水分利用效率的变化, 解释杉木在增温后的耐受能力, 了解生理代谢能为杉木在全球变暖下的代谢机制提供有价值的信息。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

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——三明陈大林业国有林场观测点(26.32° N, 117.60° E)。该地区属中亚热带季风气候, 平均海拔300 m, 年平均气温19.1 °C, 年降水量

doi: 10.17521/cjpe.2016.0205

1 670 mm (主要集中在3–8月), 年蒸发量1 585 mm, 相对湿度81%。土壤为黑云母花岗岩发育的红壤。图1为三明2013年11月至2016年6月月平均气温变化, 从网站 http://qq.ip138.com/weather/fujian/SanMing_history.htm可查阅到, 其中, 2016年1月底出现罕见大寒潮, 最低气温达 -5°C 。

图1 福建三明月平均气温变化(2013年11月至2016年6月)。
Fig. 1 Change of monthly average values of air temperature (2013-11 to 2016-6) in Sanming, Fujian.

1.2 研究方法

于2013年设置 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 的实验小区, 小区四周采用4块PVC板($200\text{ cm} \times 70\text{ cm}$ 深)焊接而成, 与周围土壤隔开, 防止小区之间相互干扰。将黑云母花岗岩发育的红壤分层取回, 剔除粗根、石块和其他杂物后, 土壤分层混合均匀重填回 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 实验小区内最大程度地消除样地间的异质性(刘小飞等, 2014)。实验设对照(CT)和增温(W) 2种处理, 每个处理5个重复。

增温处理: 本实验采用电缆增温(van Cleve *et al.*, 1990; Melillo & Tang, 2011)。于2013年10月安装加热电缆(增温和对照小区都布设相同电缆), 平行布设, 深度为10 cm, 间距20 cm, 并在最外围环绕一圈, 保证样地增温的均匀性。2013年11月, 每个 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 小区种植4株长势相近的杉木, 杉木位置均处于两条电缆线之间。2014年3月开始通电增温, 24 h不间断增温, 增温 5°C , 电缆布置方式如图2所示。

1.3 生理生化指标的测定

种植时, CT和W处理的杉木平均地径和树高分别为0.5 cm、0.2 m和0.5 cm、0.2 m, 截至2016年1月, CT和W处理的杉木平均地径和树高分别为5.3 cm、3.1 m和4.9 cm、2.9 m, 此时增温满20个月, 长势如图3所示。

取各个处理的杉木新鲜叶片, 液氮保存带回实

图2 样地(2014年3月)。
Fig. 2 Study site (March 2014).

图3 样地(2016年1月)。
Fig. 3 Study site (January 2016).

验室。参照张志良等(2008)的方法检测相关生理生化指标。各指标检测方法如下。可溶性糖含量的测定: 采用苯酚浓硫酸法(Buyse & Merckx, 1993)。脯氨酸(Pro)含量的测定: 采用酸性茚三酮显色法(Walter & John, 1955)。可溶性蛋白浓度的测定: 采用考马斯亮蓝法。抗坏血酸(AsA)含量的测定和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性的测定: 采用2,4-二硝基苯肼法(Nakano & Asada, 1981)。过氧化物酶活性的测定: 采用愈创木酚法(Kochhar *et al.*, 1979)。超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定: 采用黄嘌呤氧化酶法测定(Giannopolitis & Ries, 1977); SOD活性定义: 每毫克组织蛋白在1 mL反应液中SOD抑制率达50%时所对应的SOD量为1个SOD活力单位(U)。过氧化氢酶活性的测定: 采用紫外吸收法测定(Trevor *et al.*, 1994)。丙二醛含量的测定: 采用硫代巴比妥酸(TBA)法测定, 过氧化脂质降解产物中的丙二醛可与TBA缩合, 形成红色产物, 在532 nm有最大吸收峰, 从而计算丙二醛含量(Dhindsa *et al.*, 1981)。

1.4 碳稳定同位素的测定

将取回的鲜叶在105℃杀青15 min, 再将其置于65℃烘箱中烘干至恒质量, 然后利用全自动球磨机 and 玛瑙研钵将植物样品进行粉碎, 过0.149 mm筛网, 作为待测样。利用同位素质谱仪(MAT253, Thermo Scientific, Madison, USA)测定 $\delta^{13}\text{C}$, 其中:

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = (R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}} \times 1000 \quad (1)$$

式中, R 表示 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 的比值, R_{sample} 为测定样品的 R 值, R_{standard} 为标准物质的 R 值(Vallano & Sparks, 2013)。

iWUE是叶片水平上的水分利用效率(Huang *et al.*, 2015):

$$\text{iWUE} = C_a / 1.6 \times (\delta^{13}\text{C}_p - \delta^{13}\text{C}_a + b) / (b - a) \quad (2)$$

式中, $\delta^{13}\text{C}_p$ 表示植物组织中稳定碳同位素丰度值, a 表示扩散作用所产生的稳定碳同位素分馏值(约为4.4‰), b 表示羧化反应所产生的稳定碳同位素分馏值(约为27‰), C_a 表示大气 CO_2 浓度, 从网站<http://www.esrl.noaa.gov>可查阅得到, $\delta^{13}\text{C}_a$ 表示大气中稳定碳同位素丰度值, 根据Feng (1999)方法计算:

$$\delta^{13}\text{C}_a = -6.429 - 0.0060 \exp[0.0217(t - 1740)] \quad (3)$$

式中, t 表示公元年份。

1.5 数据处理

采用SPSS 20.0统计软件对增温下杉木各个生理生化指标进行数据处理和分析。用单因素方差分析比较分析不同处理水平之间各个参数的差异显著性。采用Origin 9.0画图软件作图。

2 结果和分析

2.1 增温对杉木叶片渗透调节物质的影响

增温与对照相比, 杉木叶片可溶性糖含量和脯氨酸含量分别提高了10.0% ($p > 0.05$)(图4A)和20.9% ($p > 0.05$)(图4B), 抗坏血酸作为重要的非酶

促清除剂, 增温后抗坏血酸含量显著提高132.5% ($p < 0.05$)(图4C), 但增温后可溶性蛋白浓度相比对照降低了21.9% ($p > 0.05$)(图4D)。总体上, 可溶性糖、脯氨酸和抗坏血酸3种渗透调节物质含量相比对照有提高的趋势。

2.2 增温对杉木内在水分利用效率和丙二醛的影响

叶片中碳同位素自然丰度可以用来反映树木新陈代谢和水分利用效率。经计算知, 增温后杉木叶片内在水分利用效率显著高于对照处理($p < 0.05$)(图5A)。植物叶片在遭受逆境条件时, 会发生膜脂过氧化作用, 丙二醛是其产物之一, 常将丙二醛作为脂质过氧化指标, 用于表示细胞膜脂过氧化程度和植物对逆境条件反应的强弱。本研究中, 增温与对照相比, 杉木叶片的丙二醛含量无显著差异($p > 0.05$)(图5B)。

2.3 增温后杉木叶片保护酶活性的变化

增温与对照相比, 杉木叶片超氧化物歧化酶活性和过氧化物酶活性分别降低了14.2% ($p > 0.05$)(图6A)和13.3% ($p < 0.05$)(图6B); 增温后杉木叶片的过氧化氢酶活性和抗坏血酸过氧化酶活性相比对照分别提高了0.54倍($p < 0.05$)(图6C)和0.45倍($p < 0.05$)(图6D)。总体上, 增温对杉木叶片保护酶活性影响显著。

3 讨论

3.1 渗透调节物质和内在水分利用效率对增温的响应

植物在遭受不良环境时, 原生质结构受到影响, 原生质膜的半透性丧失, 对物质的透性就会发生变化, 造成盐类或是有机物从细胞中渗出, 进入周围环境。可溶性蛋白和可溶性糖作为植物重要的渗透

图4 增温对杉木渗透调节物质的影响(平均值±标准偏差)。CT和W分别表示对照和增温处理; 不同小写字母表示不同处理间在95%置信水平下差异显著。

Fig. 4 Effect of warming on osmotic adjustment substance of *Cunninghamia lanceolata* (mean ± SD). CT, control; W, warming treatment. Different small letters represent significant difference between treatments at the 95% confidence level. AsA, ascorbic acid; Pro, proline.

doi: 10.17521/cjpe.2016.0205

图5 增温对杉木内在水分利用效率和丙二醛含量的影响(平均值±标准偏差)。CT和W分别表示对照和增温处理;不同小写字母表示不同处理间在95%置信水平下差异显著。

Fig. 5 Effect of warming on intrinsic water use efficiency (iWUE) and malondialdehyde (MDA) content of *Cunninghamia lanceolata* (mean ± SD). CT, control; W, warming treatment. Different small letters represent significant difference between treatments at the 95% confidence level.

调节物质,可以使植物细胞维持正常的膨压,以缓和逆境伤害和维持细胞正常功能(Hui *et al.*, 2014; 宋海凤等, 2015)。一般认为,可溶性糖含量越高,则植物抗性越强。Can等(2016)认为脯氨酸是一种活性氧清除剂,在植物细胞中具有调节渗透压和保护细胞膜结构稳定的作用(李胜利等, 2014),在高温胁迫下抗逆强的植物脯氨酸含量比抗逆弱的植物多。本研究中,尽管增温对可溶性糖含量和脯氨酸含量基本无显著影响,但与对照相比提高,一方面因为2016年1月超级寒潮天气(图1),植物在外界环境影响下产生自我保护,另一方面则是电缆增温有利于光合作用,提高了碳水化合物的生成,植物中淀粉等大分子物质易被降解,因此可溶性糖含量上升。另外,冷空气及增温均会造成植物生理性缺水,导致脯氨酸含量提高。 $\delta^{13}\text{C}$ 是衡量叶片内部 CO_2 浓度

和外部 CO_2 浓度比例的重要指标,能用于表示气孔导度或是羧化能力(米娜等, 2014; Huang *et al.*, 2015)。近年来有研究表明气候变暖有利于提高光合速率,对植物水分利用效率有积极影响,这主要是通过提高羧化作用改变了叶片 $\delta^{13}\text{C}$ (Vallano & Sparks, 2013)。水分利用效率的倒数即固碳耗水成本,即固定一定数量的碳所要消耗的水分(Yu *et al.*, 2008)。当叶片和大气蒸汽压平衡时,植物水分利用效率能用内在水分利用效率进行估算(Lambers *et al.*, 2008)。本研究中,短期增温显著提高了杉木内在水分利用效率,说明增温在一定程度上提高了杉木固碳效益,即固碳耗水成本降低(van der Sleen *et al.*, 2014);这与脯氨酸含量的变化一致。然而在增温下蛋白浓度降低,但无显著影响,这与王晓燕等(2016)的结果相反,这可能是由于温度影响蛋白酶活性,使其水解加快,脯氨酸增加(崔豫川等, 2014; Hayat *et al.*, 2012),以提高植物抗渗透胁迫能力。Gallie (2013)的研究表明,植物中的抗坏血酸含量与抗逆性正相关,抗坏血酸含量的提高和促进氧化态抗坏血酸还原都能够提高植物的抗逆性。本试验结果表明杉木在增温下的抗坏血酸含量与对照相比显著提高,对环境变化非常敏感,说明增温能导致植物中过氧化氢积累,从而提高抗坏血酸含量或促进氧化态抗坏血酸还原,使细胞内的抗坏血酸含量维持在较高的水平,这可能是杉木提高抗逆性的重要原因之一。总体上,尽管在短期增温下各渗透调节物质含量有提高的潜势,但基本无显著影响,一方面可能与2016年1月的极端天气有关,另一方面表明杉木抗逆性较强,增温对杉木代谢能力的影响较小。

图6 增温对杉木保护酶活性的影响(平均值±标准偏差)。CT和W分别表示对照和增温处理;不同小写字母表示不同处理间在95%置信水平下差异显著。

Fig. 6 Effect of warming on protective enzyme activities of *Cunninghamia lanceolata* (mean ± SD). CT, control; W, warming treatment. Different small letters represent significant difference between treatments at the 95% confidence level. APX, ascorbate peroxidase; CAT, catalase; POD, peroxidase; SOD, superoxide dismutase.

3.2 丙二醛含量对增温的响应

丙二醛是膜脂氧化的最终产物, 其含量的高低可以用于表示细胞膜损伤程度以及植物抗逆性的大小(袁远爽等, 2014; Zhou *et al.*, 2016)。一般认为抗氧化物质含量的增加有利于保持细胞与环境渗透平衡, 防止植物体内水分散失。李孟洋等(2015)也发现高温胁迫会导致植物体内积累大量的氧自由基, 引起植物膜质过氧化。本研究中, 不同处理下杉木叶片丙二醛含量无显著差异, Martinez等(2014)在热带对 *Stylosanthes capitata* 模拟大气CO₂增加的实验也得到类似的结果, 说明短期增温对杉木叶片膜脂过氧化作用的影响不明显, 细胞膜损伤程度较轻, 这与渗透物质在增温下无显著变化的结果一致, 这可能是受到保护酶活性的影响。

3.3 保护酶活性对增温的响应

抗氧化酶是植物重要的防御系统, 尤其超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶等被认为是清除活性氧的最主要抗氧化酶类(Zhao & Liu, 2012)。大多研究表明, 超氧化物歧化酶是植物抗氧化系统的第一道防线(Wang *et al.*, 2012), 超氧化物歧化酶能通过歧化反应使活性氧转化成O₂和H₂O₂, 再通过过氧化物酶和过氧化氢酶等将H₂O₂转化为H₂O和O₂, 进而有效地阻止一价氧离子和H₂O₂相互作用对细胞膜产生更大的伤害(Velikova *et al.*, 2000)。抗坏血酸过氧化物酶则能直接清除H₂O₂, 抑制一价氧离子形成, 从而减少自由基积累。Zheng等(2013)发现低温会使秋茄树(*Kandelia obovata*)幼苗叶片过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性降低, 膜质过氧化产物丙二醛含量增加, 光合色素合成受到抑制, 进而造成光合能力受阻。孙啸震等(2012)研究高温对棉花(*Gossypium hirsutum*)叶片酶活性的影响发现, 增温造成过氧化物酶和过氧化氢酶活性大幅度下降, 丙二醛含量显著增加, 并且限制棉花生长。而吴永波和叶波(2016)则发现植物在高温胁迫下, 构树(*Broussonetia papyrifera*)超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性均增加。但是当过度高温时, 则会引发膜脂过氧化作用, 破坏酶活性中心、改变酶结构或抑制酶的表达(Wang *et al.*, 2009)。本研究发现, 与对照相比, 增温降低过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性, 却显著提高过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶活性。一方面说明不同抗氧化酶活性对温度的敏感性存在差异(Zhou *et al.*,

2016), 另一方面表明过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶受增温影响较强, 但过氧化物酶和超氧化物歧化酶在活性氧清除中起关键作用。总体而言, 短期增温处理下, 自由基含量的累积还未超过其阈值, 因此未引起膜脂过氧化, 一些高等植物中也发现类似的结果(Zhou *et al.*, 2016)。

4 结论

高温胁迫常被定义为当植物所处环境温度过高引起的生理性伤害。本研究发现, 短期增温对杉木叶片膜脂过氧化作用不明显, 并且对杉木细胞渗透调节基本无显著影响, 即细胞膜损伤程度较轻, 这主要可能是因为杉木自身能够受到保护酶活性的保护。因此在未来气候变暖下, 杉木在短时间内可能透过这些调控机制缓和逆境伤害和维持细胞正常功能。增温显著提高杉木水分利用效率和固碳效益, 即增温降低了杉木固碳耗水成本。此外, 不同保护酶活性对温度的敏感性存在差异, 而结果也表明植物抗氧化系统是植物应对高温胁迫的重要组成和应对损害的重要机制。然而, 研究长期高温胁迫对杉木膜保护酶活性的影响, 能为杉木在未来气候变暖下的代谢机制提供有价值的信息, 这有利于杉木的森林经营管理。因此, 该区域在未来全球变化背景下的温度升高效应值得长期深入的探讨。

基金项目 国家重点基础研究发展计划(973计划)(2014CB954003)、国家自然科学基金(31130013)和福建省科技厅项目(2016R1032-2)。

参考文献

- Buysse J, Merckx R (1993). An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 44, 1627–1629.
- Can VT, Luo C, He XH, Dong L, Do MP (2016). Effect of high temperature stress on physiology indices of mango seedlings. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 37, 53–58. (in Chinese with English abstract) [Can VT, 罗聪, 何新华, 董龙, Do Minh-Phu (2016). 高温胁迫对芒果幼苗生理生化指标的影响. *热带作物学报*, 37, 53–58.]
- Cox PM, Pearson D, Booth BB, Friedlingstein P, Huntingford C, Jones CD, Luke CM (2013). Sensitivity of tropical carbon to climate change constrained by carbon dioxide variability. *Nature*, 494, 341–344.
- Cui YC, Zhang WH, Li ZP (2014). Effects of drought stress and rewetting on growth and physiological characteristics of *Quercus variabilis* seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*,

- 50(7), 66–73. (in Chinese with English abstract) [崔豫川, 张文辉, 李志萍 (2014). 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*, 50(7), 66–73.]
- Dhindsa RS, Plumb-Dhindsa P, Thorpe TA (1981). Leaf senescence: Correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *Journal of Experimental Botany*, 32, 93–101.
- Fang JY (2000). Forest productivity in China and its response to global climate change. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 513–517. (in Chinese with English abstract) [方精云 (2000). 中国森林生产力及其对全球气候变化的响应. *植物生态学报*, 24, 513–517.]
- Feeley KJ, Davies SJ, Ashton PS, Bunyavejchewin S, Nur Supardi MN, Kassim AR, Tan S, Chave J (2007). The role of gap phase processes in the biomass dynamics of tropical forests. *Proceedings Biological Sciences*, 274, 2857–2864.
- Feng X (1999). Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100–200 years: A response to atmospheric CO₂ concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 63, 1891–1903.
- Fu G, Shen ZX, Sun W, Zhong ZM, Zhang XZ, Zhou YT (2015). A meta-analysis of the effects of experimental warming on plant physiology and growth on the Tibetan Plateau. *Journal of Plant Growth Regulation*, 34, 57–65.
- Gallie DR (2013). The role of L-ascorbic acid recycling in responding to environmental stress and in promoting plant growth. *Journal of Experimental Botany*, 64, 433–443.
- Giannopolitis CN, Ries SK (1977). Superoxide dismutases. I: Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, 59, 309–314.
- Han Y, Wang YH, Jiang H, Wang ML, Korpelainen H, Li CY (2012). Reciprocal grafting separates the roles of the root and shoot in sex-related drought responses in *Populus cathayana* males and females. *Plant, Cell & Environment*, 36, 356–364.
- Huang ZQ, Liu B, Davis M, Sardans J, Peñuelas J, Billings S (2015). Long-term nitrogen deposition linked to reduced water use efficiency in forests with low phosphorus availability. *New Phytologist*, 210, 431–442.
- Hui R, Li XR, Jia RL, Liu LC, Zhao RM, Zhao X, Wei YP (2014). Photosynthesis of two moss crusts from the Tengger Desert with contrasting sensitivity to supplementary UV-B radiation. *Photosynthetica*, 52, 36–49.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I: Contribution to the Intergovernmental Panel on Climate Change Fifth Assessment Report*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kochhar S, Kochhar VK, Khanduja SD (1979). Changes in the pattern of isoperoxidases during maturation of grape berries cv gulabi as affected by ethephon (2-chloroethyl) phosphoric acid. *American Journal of Enology and Viticulture*, 30, 275–277.
- Lambers H, Chapin FS III, Pons TL (2008). *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York. 299–351.
- Li MY, Chao JG, Gu W, Hou HR (2015). Effects of high temperature stress on chlorophyll fluorescence characteristics of *Atractylodes lances* from different habitats. *Plant Physiology Journal*, 51, 1861–1866. (in Chinese with English abstract) [李孟洋, 巢建国, 谷魏, 侯皓然 (2015). 高温胁迫对不同产地茅苍术开花前叶片叶绿素荧光特征的影响. *植物生理学报*, 51, 1861–1866.]
- Li SL, Xia YZ, Liu J, Shi XD, Sun ZQ (2014). Effects of cold-shock on tomato seedlings under high temperature stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 2927–2934. (in Chinese with English abstract) [李胜利, 夏亚真, 刘金, 师晓丹, 孙志强 (2014). 高温胁迫下番茄幼苗对冷激的响应. *应用生态学报*, 25, 2927–2934.]
- Lin GH (2010). Stable isotope ecology: A new branch of ecology resulted from technology advances. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 119–122. (in Chinese with English abstract) [林光辉 (2010). 稳定同位素生态学: 先进技术推动的生态学新分支. *植物生态学报*, 34, 119–122.]
- Liu SL, Luo YQ, Li DJ, Cao SH, Xia JY, Li JW, Smith MD (2014). Plant growth and mortality under climatic extremes: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 98, 13–19.
- Liu XF, Lin TW, Xiong DC, Lin WS, Lin CF, Yang YS (2014). Interactive responses of undergrowth vegetation biomass in Chinese fir to soil warming and precipitation separation. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 9(3), 92–95. (in Chinese with English abstract) [刘小飞, 林廷武, 熊德成, 林伟盛, 林成芳, 杨玉盛 (2014). 土壤增温及降雨隔离对杉木幼林林下植被生物量的影响. *亚热带资源与环境学报*, 9(3), 92–95.]
- Martinez CA, Bianconi M, Silva L, Approbato A, Lemos M, Santos L, Curtarelli L, Rodrigues A, Mello T, Manchon F (2014). Moderate warming increases PSII performance, antioxidant scavenging systems and biomass production in *Stylosanthes capitata* Vogel. *Environmental and Experimental Botany*, 102, 58–67.
- McDaniel MD, Kaye JP, Kaye MW, Bruns MA (2014). Climate change interactions affect soil carbon dioxide efflux and microbial functioning in a post-harvest forest. *Oecologia*, 174, 1437–1448.
- Melillo JM, Tang J (2011). Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 9508–9512.
- Mi N, Wen XF, Cai F, Wang Y, Zhang YS (2014). Effects of seasonal drought on the water use efficiency of Qianyanzhou plantation. *Scientia Silvae Sinicae*, 50(12), 24–31. (in Chinese with English abstract) [米娜, 温学发, 蔡福, 王阳, 张玉书 (2014). 季节性干旱对千烟洲人工林水分利

- 用效率的影响. 林业科学, 50(12), 24–31.]
- Nakano Y, Asada K (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiology*, 22, 867–880.
- Song HF, Li SC, Sun HL, Liu JY, Chen YH (2015). Effects of soil-applied paclobutrazol on growth and physiological characteristics of *Amorpha frutucosa*. *Plant Physiology Journal*, 51, 1495–1501. (in Chinese with English abstract) [宋海凤, 李绍才, 孙海龙, 刘静雅, 陈艳华 (2015). 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, 51, 1495–1501.]
- Sun XZ, Zhang LN, Dai YJ, He XY, Zhou ZG, Wang YH (2012). Effect of increased canopy temperature on cotton plant dry matter accumulation and its physiological mechanism. *Acta Agronomica Sinica*, 38, 683–690. (in Chinese with English abstract) [孙啸震, 张黎妮, 戴艳娇, 贺新颖, 周治国, 王友华 (2012). 花铃期增温对棉花干物重累积的影响及其生理机制. 作物学报, 38, 683–690.]
- Trevor E, Kraus R, Austin F (1994). Paclobutrazol protects wheat seedlings from heat and paraquat injury is detoxification of active oxygen involved. *Plant Cell Physiology*, 35, 45–52.
- Vallano DM, Sparks JP (2013). Foliar $\delta^{15}\text{N}$ is affected by foliar nitrogen uptake, soil nitrogen, and mycorrhizae along a nitrogen deposition gradient. *Oecologia*, 172, 47–58.
- van Cleve K, Oechel WC, Hom JL (1990). Response of black spruce (*Picea mariana*) ecosystems to soil temperature modification in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 20, 1530–1535.
- van der Sleen P, Groenendijk P, Vlam M, Anten NPR, Boom A, Bongers F, Pons TL, Terburg G, Zuidema PA (2014). No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO_2 fertilization but water-use efficiency increased. *Nature Geoscience*, 8, 24–28.
- Velikova V, Yordanova I, Edrevab A (2000). Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: Protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*, 151, 59–66.
- Walker XJ, Mack MC, Johnstone JF (2015). Stable carbon isotope analysis reveals widespread drought stress in boreal black spruce forests. *Global Change Biology*, 21, 3102–3113.
- Walter T, John L (1955). A photometric methods for the determination of proline. *Journal of Biological Chemistry*, 215, 655–660.
- Wang KH, Zhang XZ, Ervin E (2012). Antioxidative responses in roots and shoots of creeping bentgrass under high temperature: Effects of nitrogen and cytokinin. *Journal of Plant Physiology*, 169, 492–500.
- Wang X, Peng YH, Singer JW, Fessehaie A, Krebs SL, Arora R (2009). Seasonal changes in photosynthesis, antioxidant systems and ELIP expression in a thermonastic and non-thermonastic *Rhododendron* species: A comparison of photoprotective strategies in over-wintering plants. *Plant Science*, 177, 607–617.
- Wang XY, Peng LQ, Jin ZX (2016). Effects of AMF inoculation on growth and photosynthetic physiological characteristics of *Sinocalycanthus chinensis* under conditions of simulated warming. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 5204–5214. (in Chinese with English abstract) [王晓燕, 彭礼琼, 金则新 (2016). 模拟增温条件下接种AMF对夏蜡梅幼苗生长与光合生理特性的影响. 生态学报, 36, 5204–5214.]
- Wu YB, Ye B (2016). Effects of combined elevated temperature and drought stress on anti-oxidative enzyme activities and reactive oxygen species metabolism of *Broussonetia papyrifera* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 403–410. (in Chinese with English abstract) [吴永波, 叶波 (2016). 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, 36, 403–410.]
- Xin JL, Huang BF, Yang JZ, Yang ZY, Yuan JG, Mu YX (2013). Role of roots in cadmium accumulation of two water spinach cultivars: Reciprocal grafting and histochemical experiments. *Plant and Soil*, 366, 425–432.
- Yang Y, Guo JY, Wang GX, Yang LD, Yang Y (2012). Effects of drought and nitrogen addition on photosynthetic characteristics and resource allocation of *Abies fabri* seedlings in eastern Tibetan Plateau. *New Forests*, 43, 505–518.
- Yu GR, Song X, Wang QF, Liu YF, Guan DX, Yan JH, Sun XM, Zhang LM, Wen XF (2008). Water-use efficiency of forest ecosystems in eastern China and its relations to climatic variables. *New Phytologist*, 177, 927–937.
- Yuan YS, Xiao J, Hu Y (2014). Effects of simulated acid rain on antioxidant enzyme activities and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Acanthopanax trifoliatum*. *Plant Physiology Journal*, 50, 758–764. (in Chinese with English abstract) [袁远爽, 肖娟, 胡艳 (2014). 模拟酸雨对白簕叶片抗氧化酶活性及叶绿素荧光参数的影响. 植物生理学报, 50, 758–764.]
- Zhang ZL, Qu WJ, Li XF (2009). *Experimental Guide of Plant Physiology*. Higher Education Press, Beijing. 103–104. (in Chinese) [张志良, 翟伟菁, 李小方 (2009). 植物生理学指导书. 高等教育出版社, 北京. 103–104.]
- Zhao CZ, Liu Q (2012). Effects of soil warming and nitrogen fertilization on leaf physiology of *Pinus tabulaeformis* seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34, 1837–1846.
- Zheng CF, Liu WC, Qiu JB, Huang L, Huang XL, Chen SB (2013). Comparison of physiological characteristic of *Kandelia obovata* at different ages in winter in the northernmost mangrove transplanted area of China. *Acta Ecologica Sinica*, 33(3), 132–138.
- Zhou XB, Zhang YM, Yin BF (2016). Divergence in physiological responses between cyanobacterial and lichen crusts to a gradient of simulated nitrogen deposition. *Plant and Soil*, 399, 121–134.

责任编辑: 赵平 责任编辑: 李敏

doi: 10.17521/cjpe.2016.0205

植物生态学报官网

微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布

微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览