

海三棱藨草对极端高温的生长与生理响应

刘晓彤^{1,2} 李秀珍^{1,2*} 闫中正^{1,2} 谢作轮^{1,2} 林世伟^{1,2}

(¹华东师范大学河口海岸学国家重点实验室, 上海 200241; ²华东师范大学崇明生态研究院, 上海 200241)

摘要 在全球气候变化大背景下, 极端气候事件频发, 但目前关于盐沼植物对极端天气响应方面的研究极少。本研究以典型的河口盐沼植物海三棱藨草 (*Scirpus mariqueter*) 为对象, 在温室内对其进行一周的不同高温 (40、45、50 °C) 胁迫处理, 研究其生长、生理及光合等参数的响应。结果表明: 在受到 45、50 °C 高温胁迫时, 海三棱藨草的根冠比显著增高, 生物量趋于向地下转移; 叶绿素 a、叶绿素 b 以及总叶绿素的含量随着温度的升高有下降的趋势, 说明极端高温在一定程度上抑制了海三棱藨草体内叶绿素的合成; 高温胁迫也对海三棱藨草生理上产生显著影响, 其叶片和根中丙二醛含量均在受到 45 °C 以上高温胁迫时显著降低, 可能昭示着海三棱藨草有一定的耐热性; 而脯氨酸含量在高温处理组 (40~50 °C) 显著高于对照组 (室温), 可溶性糖含量表现为高温处理时 (40~50 °C) 在叶中显著下降, 在根中升高, 表明海三棱藨草在高温胁迫时产生渗透调节物质积极抵抗逆境; 海三棱藨草净光合速率在 40 °C 处理时较对照组有所上升, 而在 45 °C 以上高温处理时显著下降, 且伴随着气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率、羧化效率的下降, 水分利用效率的升高, 说明极端高温在一定范围内可促进光合作用, 但超过一定程度会对海三棱藨草的光合作用产生抑制作用, 也表明海三棱藨草高温胁迫下净光合速率的下降以气孔限制因素为主。本研究结果可为理解气候变化背景下盐沼植物对极端高温的适应机制提供参考依据。

关键词 盐沼植物; 高温胁迫; 生理生态; 光合作用

Growth and physiological responses of *Scirpus mariqueter* to extremely high temperatures.

LIU Xiao-tong^{1,2}, LI Xiu-zhen^{1,2*}, YAN Zhong-zheng^{1,2}, XIE Zuo-lun^{1,2}, LIN Shi-wei^{1,2}
(¹State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200241, China; ²Institute of Eco-Chongming, East China Normal University, Shanghai 200241, China).

Abstract: Extreme weather events are becoming more and more frequent in the context of global climate change, but we know little about the responses of salt marsh plants to extreme weather conditions. In this study, a 7-day controlled greenhouse experiment was conducted to investigate the response of growth, physiology and photosynthetic parameters of *Scirpus mariqueter*, a typical estuary salt marsh plant species, to extremely high temperatures (40, 45, 50 °C). Results showed that high temperature (45–50 °C) significantly enhanced the root to shoot ratio of *S. mariqueter* and that more biomass was allocated to underground to cope with the damage induced by the high temperature. The content of chlorophyll a, chlorophyll b and total chlorophyll decreased with the increases of temperature, indicating that high temperature inhibited the synthesis of chlorophylls. High temperature stress affected the physiology of *S. mariqueter*, malondialdehyde content in leaves and roots decreased significantly when exposed to high temperature (45–50 °C), which indicates that *S. mariqueter* has a certain heat tolerance. The content of proline was significantly higher in high temperature treatment (40–50 °C) than in control, soluble sugar content decreased significantly in leaves and increased in roots, suggesting that the osmotic adjustment substances produced by *S. mariqueter* were active in resisting stress. Compared with that in

国家重点研发项目 (2017YFC0506000 和 2016YFE0133700) 和上海市自然科学基金项目 (16ZR1410300) 资助。

收稿日期: 2019-04-15 接受日期: 2019-10-16

* 通讯作者 E-mail: xzli@sklec.ecnu.edu.cn

control, net photosynthesis rate of *S. mariqueter* increased at 40 °C, but decreased significantly at 45 and 50 °C, accompanied by the decreases of stomatal conductivity, intercellular CO₂ concentration, transpiration rate, and water use efficiency, suggesting that photosynthesis rate of *S. mariqueter* can be promoted under a certain range of high temperature but be inhibited under extremely high temperature. Stomatal restriction was found to be the major limiting factor. Our results can provide a reference for understanding the adaptation mechanism of salt marsh plants to extremely high temperature in the context of climate change.

Key words: salt marsh plant; high temperature stress; physiological and ecological response; photosynthesis.

据预测 在持续的全球气候变化中 极端天气事件发生的频率或强度将会增加 (Meehl *et al.* 2000), 且其对植被和生态系统功能的影响可能比平均气温和降水量的变化要大得多 (Kreyling *et al.* 2008)。极端天气事件是时间尺度较短 (一般在一周以内) 的罕见的或高影响的气象事件 (翟盘茂等 2012), 主要包括: 极端温度、极端降水、热带气旋等 (杜予罡 2013)。国内外的一些观测报告表明 极端高温事件的频率呈上升趋势, 为了获得对于气候变化影响更现实的评估, 需要考虑这些可能性的变化 (Marchand *et al.* 2005)。

大多数气候变化科学关注的是长期趋势、平均态和渐进的变化。虽然已经有一些研究评估了气候变化趋势对某些生态系统的影响, 但对气候变化引起的极端天气事件尚缺乏深入的了解 (Brotherton *et al.* 2015)。目前对于极端高温的研究多集中在其时空特征、成因分析 (王体健等 2008; 崔林丽等 2009), 也有部分研究关注极端高温对社会、经济和人民生活带来的严重影响和损失 (胡宜昌等 2007; 郑景云等 2014)。在植物响应方面 研究陆地生态系统植物 (尤其是高寒地带) 及重要经济作物对高温的响应较多 (徐厚满等 2016; 姜炎彬等 2017; 白炜等 2019; 王德福等 2019) 对湿地植物却鲜有报道。

海三棱藨草 (*Scirpus mariqueter*) 是中国特有种, 生长最佳地段北起长江口南岸的浏河, 南至杭州湾北岸的金丝娘桥 (郎惠卿 1999), 是滩涂潮间带原生裸地上的先锋植物, 具有防浪、促淤和控制海岸侵蚀的作用, 每年产生大量小坚果和地下球茎, 其群落内栖息的底栖动物丰富, 是涉禽和水禽的重要觅食地 (黄正一等 1993)。因此, 海三棱藨草在维持长江口盐沼生态系统结构和功能方面具有极其重要的生态作用 (陈中义等 2005)。从 1990 年开始, 海三棱藨草的面积一直处于增加的趋势, 从 1990 年的 3781.51 hm² 增加到 2003 年的 7602.24 hm² (黄华梅,

2009)。然而 近十几年来, 由于受长江口的高强度围垦、外来物种互花米草的挤占、长江流域来沙减少及全球变暖引起的海平面上升等叠加效应影响, 海三棱藨草的面积呈加速缩减态势 (陈秀芝等 2011)。

高温胁迫对植物的影响表现在不同方面, 高温胁迫会影响植物的生长, 改变植物生物量的分配模式。在生理上, 高温胁迫还会造成植物体内膜脂过氧化, 导致有害产物丙二醛的积累。渗透调节是植物抵御高温逆境的重要生理机制之一 (欧祖兰等 2008), 当植物受到高温胁迫时, 体内主要的渗透调节物质脯氨酸及可溶性糖的含量一般会进行积累, 以利于植物体对逆境胁迫的抵抗 (郭洪雪等 2007)。同时, 高温胁迫对光合作用也有很大的影响, 它会引起叶绿素的降解等一系列反应, 进而影响到植物的光合速率 (陈志刚等 2003)。

海三棱藨草作为一种典型的盐沼植物, 其对气候条件的改变必然会产生一定的响应。为了了解海三棱藨草在短时间极端高温条件下的生存状况, 本研究以海三棱藨草为研究对象, 通过室内控制不同短时间极端高温, 模拟短时间极端高温对海三棱藨草生长、生理和光合指标的影响, 了解海三棱藨草对短时间极端高温的响应策略, 可以为未来极端高温下的海三棱藨草群落保护提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

上海 (30°40'N—31°53'N, 120°52'E—122°12'E) 地处长江三角洲东端, 属亚热带季风气候。全年平均气温 16.2 °C, 1 月最冷, 平均值为 3.6 °C, 7 月最热, 平均值为 27.8 °C (崔林丽等 2009)。据统计, 1873—2007 年这 135 年间, 上海年极端最高气温 1934 年最高 (40.2 °C), 1882 年最低 (34.4 °C) (温克刚等 2006)。而 2017 年 7 月 21 日在徐家汇观测站

实测所得日最高温达到 40.9 °C, 打破了上海 145 年气象史上的最高温纪录(数据来自上海中心气象台)。南汇位于上海市东南, 滩涂资源丰富, 根据对气象站历史天气数据的统计分析, 上海南汇的极端最高气温也达到 40 °C, 而且本次还在气温较高的 7、8 月对南汇潮滩的地温数据进行实地测定, 统计发现滩涂泥沙浅层(5~15 cm)地温可达 29 °C 以上。

1.2 实验设计

本次研究对象为海三棱藨草, 隶属莎草科藨草属, 是一种多年生草本植物, 兼具有性及无性两种繁殖策略。

2017 年 5 月, 于上海南汇边滩挖取海三棱藨草幼苗及原位土壤, 一同带回实验室。将幼苗分植于 12 个底部带孔的花盆(上口内径 32 cm; 下口内径 26 cm; 高度 35 cm)内, 据研究统计, 海三棱藨草 4—5 月平均密度通常为 1200 株·m⁻², 所以此次实验将各盆初始株数设为 100 棵, 然后将幼苗置于遮荫处进行短时间的复壮。复壮期间每日早晚浇水养护, 待各盆中有海三棱藨草的新分蘖小苗冒出时, 表示苗情已稳定, 之后进行正常养护一段时间, 待盛夏高温时节统计各盆内海三棱藨草的总株数后开始移入玻璃温室内(玻璃温室与外界环境相通, 只相对室外减少了突发天气的干扰, 同时温湿度随天气变化较大。温室顶以透明玻璃为材料铺设, 不影响外界光照进入)进行实验处理。

处理设置室温对照组以及 40、45、50 °C 3 个极端高温处理组, 主要依据是 40 °C 是长江口较常见的高温天气, 长江口潮滩湿地在极端高温和干旱叠加的条件下, 近地表气温和地温可以达到 45 °C 甚至 50 °C, 因此需要通过实验了解本地特有种海三棱藨草在更高极端温度下的生理生态响应。实验每组设 3 个重复, 考虑到日夜温度差异, 于每日 9:00—15:00 进行实验加温处理, 其余时间温度与室温保持一致, 将各组花盆置于水箱中, 水箱中含有盐度为 4‰ 的人工海水素稀释液, 以保持土壤湿润、盐度和一定的营养, 连续进行实验处理 1 周。实验中加温装置采用温控器加暖风机的组合, 并在植物周边围塑料薄膜以减少温度散失, 在温度低于设定温度时, 温控器通电, 接在其上的暖风机进行加热, 若超过设定温度, 温控器自动断电, 暖风机停止加热(李宁等, 2013)。加温处理期间每隔 1 h 观察记录温度一次, 保证升温平缓无异常状况。极端高温处理 7 天后统计海三棱藨草的株数, 株高, 计算其存活率,

并采集部分植物鲜样在液氮中速冻后置于 -40 °C 冰箱中保存, 用于之后各种生理指标的测定。海三棱藨草的相关光合作用参数在实验处理结束后选天气晴好时用 Li-6400 便携式光合作用仪进行测量。在处理结束后第 60 天测量海三棱藨草的结实率, 球茎密度, 称量地上地下生物量, 计算根冠比等生长指标。

1.3 主要生理指标及其测定方法

1.3.1 叶绿素含量测定

采用丙酮乙醇混合液法(陈福明等, 1984), 取约 0.05 g 成熟叶片, 用剪刀剪碎后放入试管并加入 10 mL 丙酮、乙醇混合液(丙酮: 无水乙醇: 水 = 4.5: 4.5: 1), 保证叶片与提取液充分接触, 密封后置于避光处 3 天, 每日震荡摇匀几次, 待叶片完全变白时将提取液用分光光度计于 OD₆₄₅, OD₆₆₃ 处检测吸光度, 根据 Arnon 公式计算样品的叶绿素含量。

$$\text{叶绿素 a 浓度} = (12.7 \times \text{OD}_{663} - 2.69 \times \text{OD}_{645}) \times (V/1000W)$$

$$\text{叶绿素 b 浓度} = (22.9 \times \text{OD}_{645} - 4.68 \times \text{OD}_{663}) \times (V/1000W)$$

$$\text{总叶绿素浓度} = (20.2 \times \text{OD}_{645} + 8.02 \times \text{OD}_{663}) \times (V/1000W)$$

其中, V 表示提取液最终体积 (mL), W 表示样品鲜重 (g), 叶绿素浓度单位为 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 。

1.3.2 丙二醛 (MDA) 浓度测定

丙二醛 (MDA) 作为膜质氧化的最终产物, 其浓度可用来表征植物的受胁迫程度和衰老程度。采用硫代巴比妥酸法 (Du *et al.*, 1992) 测定植物中的 MDA 含量。具体方法如下:

取约 0.1 g 植物组织鲜样剪碎放入研钵中, 加入 2.5 mL 10% 的三氯乙酸溶液 (TCA) 在冰浴环境下充分研磨, 移至试管中, 在高速温控离心机内于 9000 $\text{r} \cdot \text{min}^{-1}$ 4 °C 条件下离心 5 min。取 1.5 mL 上清液加入 1.5 mL 0.6% 硫代巴比妥酸溶液 (TBA) (溶解于 10% TCA 溶液中), 于沸水浴中反应 15 min 后迅速转移到冰浴中冷却, 并于 6000 $\text{r} \cdot \text{min}^{-1}$ 25 °C 条件下离心 5 min, 取上清液用分光光度计于 OD₅₃₂、OD₆₀₀、OD₄₅₀ 下测定吸光度, 并按照经验公式计算样品 MDA 浓度, 并进一步计算 MDA 含量 ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$)。

$$C_{\text{MDA}} = 6.45 \times (\text{OD}_{532} - \text{OD}_{600}) - 0.56 \times \text{OD}_{450}$$

1.3.3 可溶性糖含量测定

采用蒽酮法(刘海英等, 2013)测定植物中可溶性糖的含量, 具体方法如下:

取约 0.1 g 植物组织鲜样剪碎加 1.5 mL 蒸馏水研磨至匀浆, 转移并定容至 10 mL, 沸水浴 30 min,

冷却后 $6000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 10 min, 取上清液定容至 100 mL, 摇匀即成样品待测液。取样品待测液 1 mL 加 5 mL 蒽酮试剂, 快速摇匀后沸水浴 10 min, 取出冷却, 吸取 2 mL 液体用分光光度计于 OD_{620} 下测定吸光度, 以蔗糖作标准液测定标准曲线, 最后根据经验公式计算可溶性糖含量。

$$\text{可溶性糖含量}(\%) = \frac{C \times V_1}{W \times V_2 \times 10^6} \times 100\%$$

式中: C 为提取液中蔗糖浓度 (PS), 由标准曲线求得; V_1 为样品提取液总体积 (mL); V_2 为显色时取样量 (mL); W 为样品鲜重 (g)。

1.3.4 脯氨酸含量测定 取植物组织鲜样 0.1 g, 加 3% 磺基水杨酸 1 mL 研磨提取, 之后再加 0.5 mL 3% 磺基水杨酸将匀浆转移至离心管中, 在沸水浴中提取 10 min, 冷却后 $3000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 10 min, 取上清液待测。取 1 mL 上清液, 加入 1 mL 蒸馏水, 1 mL 冰醋酸和 2 mL 2.5% 酸性茚三酮试剂, 沸水浴中显色 0.5~1 h, 冷却后加入 2 mL 甲苯盖好盖子于旋涡混合仪上振荡 0.5 min, 静置分层, 吸取红色甲苯相, 于波长 520 nm 测定 OD 值。以脯氨酸作标准液测定标准曲线, 并根据公式计算脯氨酸含量 (张志良等 2003)。

脯氨酸含量计算:

$$\text{脯氨酸含量}(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}) = C \times V / A \times W$$

式中: C 为提取液中脯氨酸浓度 (PS), 由标准曲线求得; V 为提取液总体积 (mL); A 为测定时所吸取得体积 (mL); W 为样品重 (g)。

1.4 数据分析

本次实验采用 SPSS 23 进行数据分析, 并用 Origin 8.5 制图。以单因素方差分析 (one-way ANOVA) 检验海三棱藨草生长、生理及光合参数在不同高温处理下的差异显著性, 用最小显著性差异法 (least significant difference, LSD) 进行多重比较, $P < 0.05$ 时表明有显著性差异。分析前对数据进行正态分布、方差齐性检验, 并对不符合方差齐性的数据进行对数转换, 作图数据为平均数 \pm 标准差。

2 结果与分析

2.1 高温处理对海三棱藨草生长指标的影响

随着温度升高, 海三棱藨草的株高增长率在高温处理 1 周后显著降低, 并在 50°C 时达到最低 (图 1)。同时高温处理 1 周后存活率在 40°C 处理时升高, 在更高温 45°C 、 50°C 处理组存活率又降低 (图 1), 但各处理组之间无显著性差异 ($P > 0.05$)。随着高温的施加, 海三棱藨草的结实率显著降低, 对照组的结实率最高, 而在 45°C 和 50°C 处理下的结实率较对照组分别下降了约 76% 和 51% (图 1)。海三棱藨草的球茎密度随着温度的升高而增大, 当温度升高到

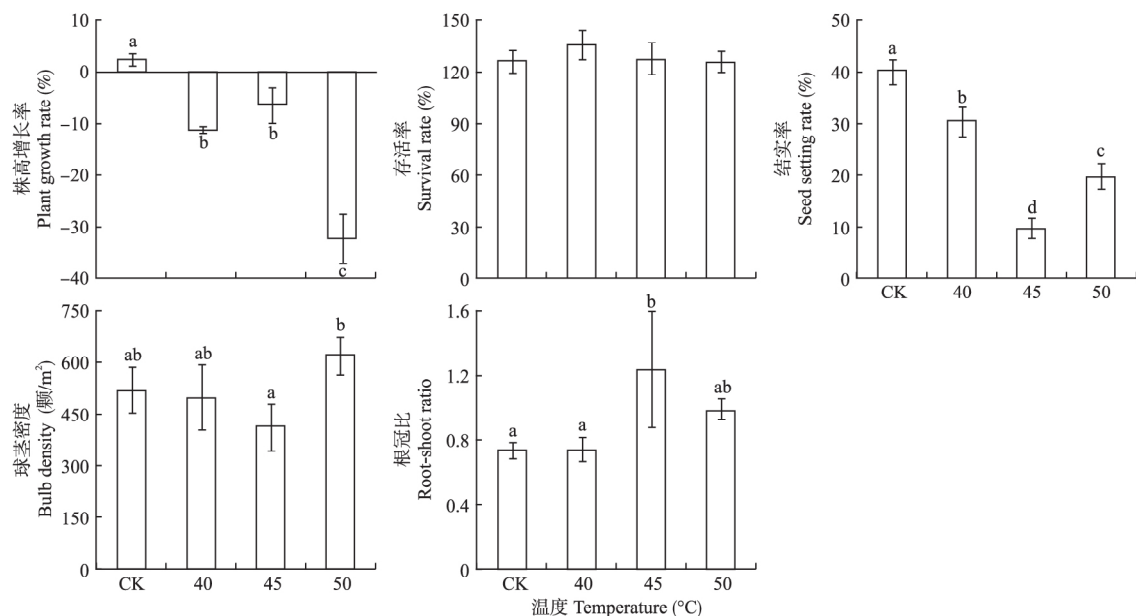


图 1 不同极端高温处理对海三棱藨草生长指标的影响

Fig.1 Effects of different extremely high temperature treatments on growth index of *Scirpus mariqueter*

注: 同组中标注不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$), 无字母标注则表示差异不显著。

Note: Different letters in the same group showed significant difference ($P < 0.05$), and no letter marks indicated that the difference was not significant.

50 °C时球茎密度较对照组升高了近19%(图1)在45和50 °C处理时海三棱藨草植株的根冠比较对照组显著升高(图1)。

2.2 高温处理对海三棱藨草生理指标的影响

随极端高温的升高,海三棱藨草叶片中的丙二醛含量呈现显著下降的趋势($P<0.05$),在40 °C处理时丙二醛含量最高,且在40、45 °C增温处理组丙二醛含量高于对照组(图2)。根中的丙二醛含量也是在40 °C达到最高,而在更高温处理时显著下降($P<0.05$)(图2)。

海三棱藨草叶片中的脯氨酸含量随增温呈现升高的趋势,3个高温处理组的脯氨酸含量均显著高于对照组($P<0.05$),且在50 °C时叶片中脯氨酸含量最高(图2),表明海三棱藨草叶片在50 °C时受到较高的外界胁迫。同时在海三棱藨草的根中,随温度升高,脯氨酸含量表现出先升后降的趋势,在45 °C处理时达到最高水平,且增温处理时海三棱藨草根部的脯氨酸含量均显著高于对照组($P<0.05$)(图2),说明海三棱藨草根部分在增温处理时均受到较强的高温胁迫,所以在体内积累较多的脯氨酸以抵抗逆境的伤害。

海三棱藨草叶片中的可溶性糖含量随极端高温的增加先升高后降低,在45 °C时含量最高,且3个

处理组的可溶性糖含量均低于对照组($P<0.05$)(图2)。而根中可溶性糖的含量则随升温先增高后降低,也是在45 °C时达到最高,但3个极端高温处理组的可溶性糖含量均高于对照组(图2),说明海三棱藨草根部分在受高温胁迫时积累更多的可溶性糖以积极应对高温逆境。各处理组间叶片和根中可溶性糖含量无显著性差异($P>0.05$)。

2.3 高温处理对海三棱藨草叶绿素含量及光合作用的影响

高温处理7天后,随温度增高,海三棱藨草的叶绿素a含量显著下降,并在50 °C处于最低水平。叶绿素b含量与叶绿素a一样,随温度的升高呈现显著降低的趋势,同时海三棱藨草的总叶绿素含量在50 °C时也显著降低($P<0.05$)(图3)。

海三棱藨草的净光合速率随处理温度的升高显著下降,在40 °C处理时净光合速率较对照组略有升高,且显著高于其他增温处理组($P<0.05$)(图4),海三棱藨草的气孔导度、胞间CO₂含量、蒸腾速率以及羧化效率与净光合速率的变化趋势一致,均是在40 °C处理时较对照组略有升高,而后随胁迫温度的升高显著下降($P<0.05$)。而海三棱藨草的水分利用效率的变化趋势则与以上指标相反,随增温逐渐升高,在50 °C达到最大(图4)。

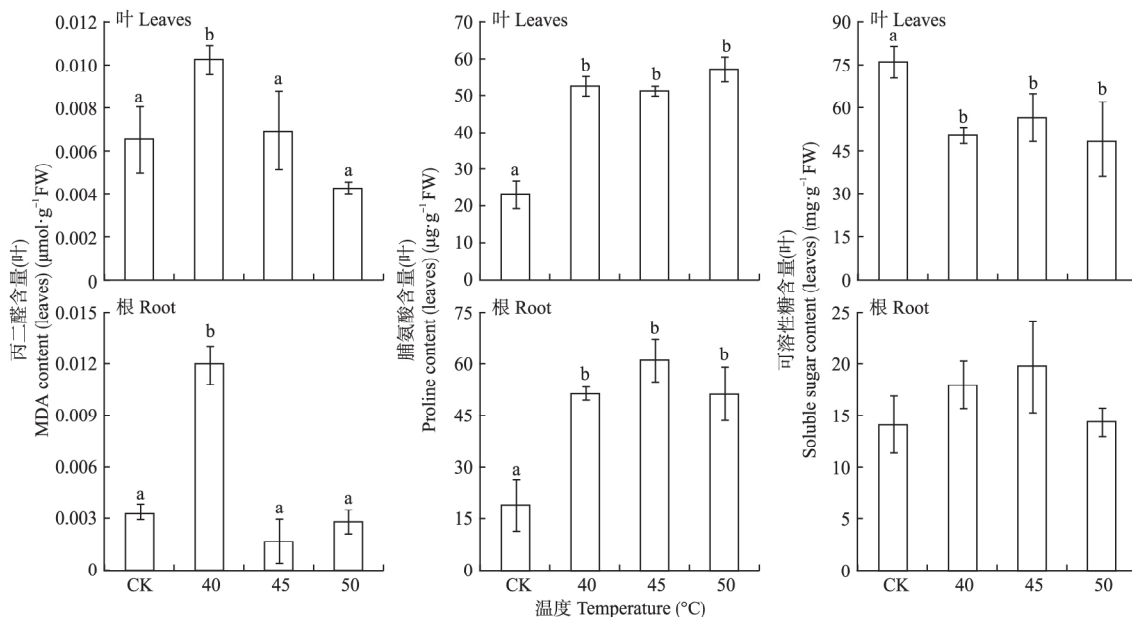


图2 不同极端高温处理对海三棱藨草生理指标的影响

Fig.2 Effects of different extremely high temperature treatments on physiological indices of *Scirpus mariqueter*

注: 同组中标注不同字母表示差异显著($P<0.05$),无字母标注则表示差异不显著。

Note: Different letters in the same group showed significant difference ($P<0.05$), and no letter marks indicated that the difference was not significant.

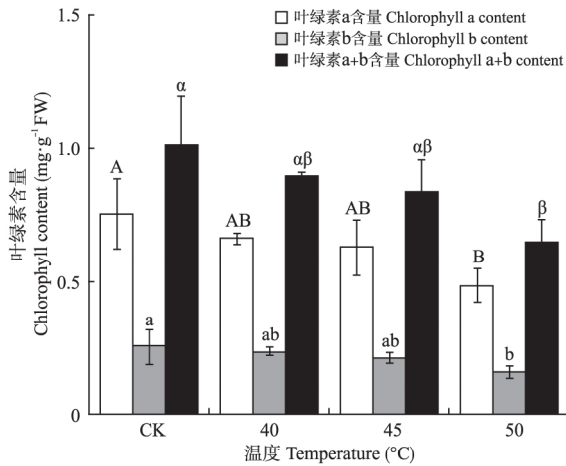


图3 不同极端高温处理对海三棱藨草叶绿素含量的影响
Fig.3 Effects of different extremely high temperature treatments on chlorophyll content of *Scirpus mariqueter*

注: 同组中标注不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$), 无字母标注则表示差异不显著。

Note: Different letters in the same group showed significant difference ($P < 0.05$), and no letter marks indicated that the difference was not significant.

3 讨论

3.1 海三棱藨草应对极端高温的生长响应

植物通过调整生长策略和分配方式来适应环境的变化, 从而能够最大限度地利用有效资源和减少单因素对生长的限制, 同时, 营养物在各器官之间的

分配对以后的生长是有影响的, 也一定程度上反映了植物对环境变化的响应(郭佳伟 2015)。湿地植物在湿地生态环境长期的自然选择下产生了特性多样的适应对策。温度作为影响植物生长的主要因子之一, 可以影响植物的生长及生物量, 还会改变物质和能量在植物各器官之间的分配关系, 进而改变植物生物量的分配模式 (Detwiler *et al.*, 1988)。本研究中, 海三棱藨草地上部分受高温抑制, 总体来看是通过降低地上部分结实率, 转而在地下部分生成球茎的方式以适应逆境。李娜等(2011)研究发现, 模拟增温使得沼泽草甸生物量明显的趋向深层土壤中转移。郭佳伟等(2015)发现, 狭叶甜茅群落的地下生物量随着温度的增加而极显著增加。石福孙等(2010)的研究表明, 增温显著增加了尼泊尔酸模和鹅绒委陵菜的 R/S(地下/地上生物量), 从而促使两种植物将更多的生物量转移到地下部分。在本研究中, 海三棱藨草的株高增长率在高温处理组显著下降, 结实率也随温度升高较对照组显著降低, 虽然在 50 °C 时略有升高, 可能是此温度处理时土壤温度升至有利于其地下根茎萌发的条件, 而新萌发的植株地上部分在后续培养中没有再受到高温胁迫, 正常开花结实, 导致了在海三棱藨草结实期测量所得 50 °C 处理组结实率略高于 45 °C。海三棱藨草球茎密度在 50 °C 处理时显著增高, 并且其根冠比在 45

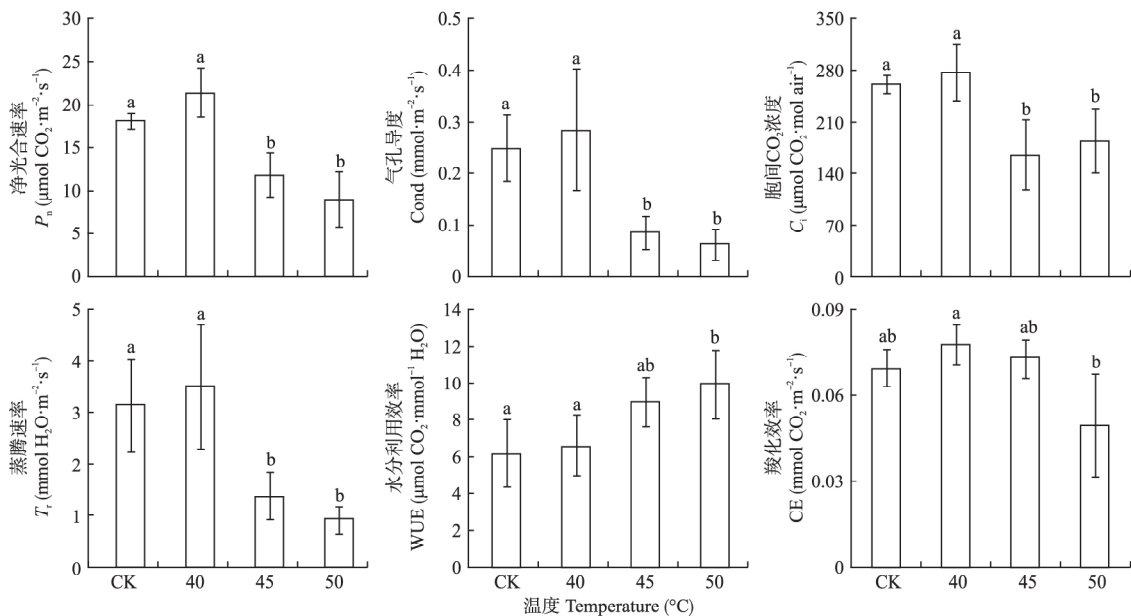


图4 不同极端高温处理对海三棱藨草光合指标的影响

Fig.4 Effects of different extremely high temperature treatments on photosynthetic index of *Scirpus mariqueter*

注: 同组中标注不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$), 无字母标注则表示差异不显著。

Note: Different letters in the same group showed significant difference ($P < 0.05$), and no letter marks indicated that the difference was not significant.

和 50 °C 处理时较对照组分别上升了 68.4% 和 34.4% ,说明在受到高温胁迫时 ,海三棱藨草的生物量趋于向地下转移 ,以应对地上部分高温对植物造成的伤害。

3.2 海三棱藨草应对极端高温的生理响应

徐胜等(2007)研究表明 ,高温逆境导致高羊茅植株体内丙二醛含量明显增加 ,但在耐热性强的植物中丙二醛含量变化不大;而孙玉芳等(2006)研究发现 ,高温胁迫下黄连体内丙二醛含量显著下降 ,并认为这可能是黄连能够忍耐一定的高温环境所致。在本研究中 ,海三棱藨草叶中和根中的丙二醛含量在 40 °C 时最高 ,而在 45、50 °C 时显著降低 ,可能表明海三棱藨草具有一定的耐热性 ,在高温下可以通过启动某些调节机制降低了丙二醛的含量 ,这个还有待今后进行深入研究。

在高温逆境下 ,脯氨酸和可溶性糖含量升高有利于植物抵御高温胁迫(孙玉芳等,2006)。杨雨华等(2015)研究发现 ,高温胁迫使杜仲幼苗叶片中的脯氨酸质量分数提高;宋娅丽等(2018)发现 ,高温胁迫使三种冷季型草坪草的脯氨酸和可溶性糖含量均有不同程度的上升。本研究中 ,海三棱藨草叶片和根中的脯氨酸含量在 3 个增温处理组时均显著高于对照组 ,说明其在受到较高的温度胁迫时 ,能及时产生大量的脯氨酸以维持海三棱藨草叶片细胞内的渗透平衡 ,从而抵抗高温胁迫。海三棱藨草根中 ,增温处理组的可溶性糖含量均高于对照组 ,说明海三棱藨草根在受到高温胁迫时通过累积可溶性糖 ,积极抵抗逆境。而海三棱藨草叶片的可溶性糖含量在增温处理组显著降低 ,可能是植物处在较高的温度胁迫下 ,呼吸作用大于光合作用 ,消耗了叶片中贮存的糖类所致 ,这与刘飞等(2010)对高温胁迫下几个灌木树种的研究结果一致。

根据以上结果 ,在海三棱藨草体内多数生理指标在面对高温逆境时出现受胁迫的表征 ,并产生调节物质以对抗逆境 ,少部分调节机制还可能会在过高温度下受到一定的损伤 ,这在一定程度上说明高温胁迫对海三棱藨草的生理过程会造成一定伤害。

3.3 海三棱藨草应对极端高温的光合响应

植物的叶绿素是吸收太阳能进行光合作用的重要物质 ,其含量的高低在一定程度上可以反映植物利用光能及制造有机物的能力(王日明等,2016)。郭洪雪等(2007)研究表明 ,随着高温胁迫时间的延长 ,小麦叶片内叶绿素含量呈下降趋势 ,且随处理温

度的升高下降的幅度增大;本研究中 ,海三棱藨草的叶绿素 a、叶绿素 b 以及总叶绿素的含量随着温度的升高表现为下降的趋势 ,说明极端高温在一定程度上抑制了海三棱藨草体内叶绿素的合成 ,且温度越高抑制作用越强 ,这与郭洪雪的研究结果是一致的。

光合作用是植物物质转换和能量代谢的关键 ,其对温度变化非常敏感 ,特别是高温可造成植物叶绿体和生物膜的损伤 ,影响光合电子传递 ,植物的净光合速率随着温度的升高会有较大幅度的降低(王日明等,2016)。不同物种的光合生理对温度升高响应不同 ,表现出一定程度上的复杂性和不确定性(祁秋艳,2012)。周洪华等(2009)研究表明 ,高温导致了光合作用的光抑制的发生 ,从而降低了胡杨光合速率。本研究中 ,海三棱藨草净光合速率在 40 °C 处理时较对照组有所上升 ,而在 45、50 °C 处理时显著下降 ,说明极端高温在一定范围内可促进海三棱藨草的光合作用 ,但达到一定程度会产生抑制作用。

导致光合速率下降的因素包括气孔限制和非气孔限制(杜国栋等,2011)。气孔限制是指气孔关闭限制了外界 CO₂ 进入叶肉细胞 ,从而降低光合作用强度 ,所以一般表现为净光合速率、气孔导度及胞间 CO₂ 浓度的同时下降 ,非气孔限制是叶肉细胞自身活性下降从而导致净光合速率下降(杨波等,2016)。杨波(2016)研究发现 ,高温胁迫显著降低了水稻幼苗的净光合速率、气孔导度及胞间 CO₂ 浓度 ,表明水稻幼苗叶片净光合速率下降的原因以气孔限制因素为主。本研究中海三棱藨草的气孔导度在 40 °C 时比对照组有所升高 ,是因为温度在适度范围内的增加会使植物叶片的气孔导度变大 ,蒸发能力增强 ,从而加速植物对水分、气体交换(陈志刚等,2003) ,这也与相关光合参数变换趋势相符。而在 45 °C 以上高温处理时气孔导度显著下降 ,同时伴随着胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率以及羧化效率的显著下降 ,表明此时施加的温度已达到令海三棱藨草受胁迫的水平 ,海三棱藨草通过关闭气孔限制蒸腾速率 ,保证体内的水分利用率。这也与水分利用效率在 45 °C 以上高温处理时升高的趋势相对应 ,同时也表明海三棱藨草在受高温胁迫时净光合速率下降的原因以气孔限制因素为主。

4 结 论

海三棱藨草通过地上生物量向地下转移 ,同时改变繁殖策略 ,增加植株向无性繁殖部分分配资源

的比例以适应极端高温的影响,但随着气温的升高,海三棱藨草地上生物量的减少,会降低海三棱藨草对泥沙的拦截能力,从而影响海三棱藨草应对海平面上升的能力。而且短时间极端高温胁迫会使海三棱藨草在生理上产生一定响应,加之其光合作用机制受高温影响显著,所以在未来应对极端高温条件与海平面上升共同作用下,光合机制的受损加上水盐胁迫,其生理调节机制仍可能会受到更大的破坏,这对海三棱藨草的生存是非常不利的。而海三棱藨草作为盐沼湿地潮滩的先锋物种,其对于维持长江口生态系统健康发展的生态作用不可忽视。需要指出的是,上述结论是基于室内控制实验得出的,模拟增温过程中可能会夸大增温对海三棱藨草生理生态指标的影响。

本研究仅探讨了高温胁迫对海三棱藨草生理生长以及光合指标的影响,初步探明单一因子对该物种的影响程度,未来还需结合淹水胁迫、盐度胁迫以及原位现场实验等,探讨这一中国特有物种在多因素共同胁迫下的响应机制。

参考文献

- 白 炜,奚晶阳,王根绪. 2019. 短期增温与施氮对青藏高原高寒沼泽草甸生态系统 CO₂ 排放的影响. 生态学杂志, **38**(4): 927-936. [Bai W, Xi JY, Wang GX. 2019. Effects of short-term warming and nitrogen addition on CO₂ emission during growing season in an alpine swamp meadow ecosystem of Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Ecology*, **38**(4): 927-936.]
- 陈福明,陈顺伟. 1984. 混合液法测定叶绿素含量的研究. 林业科技通讯, (2): 4-8. [Chen FM, Chen SW. 1984. Study on determination of chlorophyll content by mixed solution method. *Forest Science and Technology*, (2): 4-8.]
- 陈秀芝,孙 瑛. 2011. 中国特有盐沼植物——海三棱藨草的现状 & 保护利用. 湿地科学与管理, **7**(1): 60-63. [Chen XZ, Sun Y. 2011. Chinese endemic salt marsh plant—Bulrush (*Scirpus mariqueter*), current status of its conservation and utilization. *Wetland Science and Management*, **7**(1): 60-63.]
- 陈志刚,谢宗强,郑海水. 2003. 不同地理种源西南桦苗木的耐热性研究. 生态学报, **23**(11): 2327-2332. [Chen ZG, Xie ZQ, Zheng HS. 2003. The research of heat-tolerance of different provenances of *Betula alnoides* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, **23**(11): 2327-2332.]
- 陈中义,高 慧,吴 涵,等. 2005. 模拟遮荫对互花米草和海三棱藨草种子萌发及幼苗生长的影响. 湖北农业科学, (2): 82-84. [Chen ZY, Gao H, Wu H, et al. 2005. Effects of simulated canopy shade on seed germination and seedlings growth of *Spartina alterniflora* and *Scirpus mariqueter*. *Hubei Agricultural Sciences*, (2): 82-84.]
- 崔林丽,史 军,周伟东. 2009. 上海极端气温变化特征及其对城市化的响应. 地理科学, **29**(1): 93-97. [Cui LL, Shi J, Zhou WD. 2009. Characteristics of extreme temperature variations and their response to urbanization in Shanghai. *Scientia Geographica Sinica*, **29**(1): 93-97.]
- 杜国栋,吕德国,赵 玲,等. 2011. 高温对仁用杏光合特性及 PS II 光化学活性的影响. 应用生态学报, **22**(3): 701-706. [Du GD, LYU DG, Zhao L, et al. 2011. Effects of high temperature on leaf photosynthetic characteristics and photosystem II photochemical activity of kernel-used apricot. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **22**(3): 701-706.]
- 杜予罡. 2013. 影响中国极端天气气候事件变化的初探(博士学位论文). 南京: 南京大学. [Du YG. 2013. Preliminary Investigation of Extreme Weather and Climate Events in China (Ph.D. thesis). Nanjing: Nanjing University.]
- 郭洪雪,宋希云,燕增文,等. 2007. 高温胁迫对小麦幼苗几个生理生化指标的影响. 华北农学报, **22**(S1): 71-74. [Guo HX, Song XY, Yan ZW, et al. 2007. Effects of heat stress on several physiological and biochemical indexes of wheat. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, **22**(S1): 71-74.]
- 郭佳伟. 2015. 狭叶甜茅群落对增温和氮输入及其交互作用的响应研究(硕士学位论文). 北京: 中国科学院研究生院(东北地理与农业生态研究所). [Guo JW. 2015. Response of *Glyceria spiculosa* Community to Warming and Nitrogen Addition in the Xingkai Lake wetland (Master thesis). Beijing: Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, Chinese Academy of Sciences.]
- 胡宜昌,董文杰,何 勇. 2007. 21 世纪初极端天气气候事件研究进展. 地球科学进展, **22**(10): 1066-1075. [Hu YC, Dong WJ, He Y. 2007. Progress of the study of extreme weather and climate events at the beginning of the twenty first century. *Advances in Earth Science*, **22**(10): 1066-1075.]
- 黄华梅. 2009. 上海滩涂盐沼植被的分布格局和时空动态研究(博士学位论文). 上海: 华东师范大学. [Huang HM. 2009. A Research on Spatial-temporal Dynamics of Salt Marsh Vegetation at the Intertidal Zone in Shanghai (Ph.D. thesis). Shanghai: East China Normal University.]
- 黄正一,孙振华,虞 快,等. 1993. 上海鸟类资源及其生境. 上海: 复旦大学出版社. [Huang ZY, Sun ZH, Yu K, et al. 1993. Bird Resources and Habitats in Shanghai. Shanghai: Fudan University Press.]
- 姜炎彬,范 苗,张扬建. 2017. 短期增温对藏北高寒草甸植物群落特征的影响. 生态学杂志, **36**(3): 616-622. [Jiang YB, Fan M, Zhang YJ. 2017. Effect of short-term warming on plant community features of alpine meadow in Northern Tibet. *Chinese Journal of Ecology*, **36**(3): 616-622.]
- 郎惠卿. 1999. 中国湿地植被. 北京: 科学出版社. [Lang HQ. 1999. Wetland Vegetation in China. Beijing: Science Press.]
- 李 娜,王根绪,杨 燕,等. 2011. 短期增温对青藏高原高

- 寒草甸植物群落结构和生物量的影响. 生态学报, **31**(4): 895-905. [Li N, Wang GX, Yang Y, et al. 2011. Short-term effects of temperature enhancement on community structure and biomass of alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, **31**(4): 895-905.]
- 李 宁, 黎贞发, 申双和, 等. 2013. 日光温室电暖风机加温效果评估及其经济投入分析. 气象与环境学报, **29**(4): 100-105. [Li N, Li ZF, Shen SH, et al. 2013. Assessment of the heating effect of electric warm-air machine in solar greenhouse and its economic investment. *Journal of Meteorology and Environment*, **29**(4): 100-105.]
- 刘 飞, 刘世英, 刘艳萍, 等. 2010. 高温胁迫下几个灌木树种的生理生化特性. 河南林业科技, **30**(4): 12-13. [Liu F, Liu SY, Liu YP, et al. 2010. Physiological and biochemical characteristics of several shrub species under high temperature stress. *Journal of Henan Forestry Science and Technology*, **30**(4): 12-13.]
- 刘海英, 王华华, 崔长海, 等. 2013. 可溶性糖含量测定(蒽酮法)实验的改进. 实验室科学, **16**(2): 19-20. [Liu HY, Wang HH, Cui CH, et al. 2013. Experiment improvement of the soluble sugar content determination by anthrone colorimetric method. *Laboratory Science*, **16**(2): 19-20.]
- 欧祖兰, 曹福亮. 2008. 植物耐热性研究进展. 林业科技开发, **22**(1): 1-5. [Ou ZL, Cao FL. 2008. Research advance on heat-stress tolerance in plants. *China Forestry Science and Technology*, **22**(1): 1-5.]
- 祁秋艳. 2012. 长期模拟升温对滩涂湿地芦苇生长和光合的影响(硕士学位论文). 上海: 华东师范大学. [Qi QY. 2012. Effect of Long-term Simulated Temperature Enhancement on the growth and photosynthesis of *Phragmites australis* in Tidal Wetland (Master thesis). Shanghai: East China Normal University.]
- 石福孙, 吴 宁, 吴 彦. 2010. 川西北高寒草地 3 种主要植物的生长及物质分配对温度升高的响应. 植物生态学报, **34**(5): 488-497. [Shi FS, Wu N, Wu Y. 2010. Responses of plant growth and substance allocation of three dominant plant species to experimental warming in an alpine grassland, Northwestern Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **34**(5): 488-497.]
- 宋娅丽, 王克勤, 王 莎, 等. 2018. 3 种冷季型草坪草对持续干旱、高温及其互作的生理生态响应. 草地学报, **26**(3): 705-717. [Song YL, Wang KQ, Wang S, et al. 2018. Physiological responses of three kinds of cool season turfgrasses under continuous drought stress, heat stress and their interaction. *Acta Agrestia Sinica*, **26**(3): 705-717.]
- 孙玉芳, 王三根, 尹 丽, 等. 2006. 高温胁迫对黄连生理特性的影响研究. 中国农学通报, **22**(4): 236-238. [Sun YF, Wang SG, Yin L, et al. 2006. Study on effect of high temperature stress on physiological characteristics of *Coptis chinensis* Franch. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, **22**(4): 236-238.]
- 王德福, 段洪浪, 黄国敏, 等. 2019. 高温和干旱胁迫对西红柿幼苗生长、养分含量及元素利用效率的影响. 生态学报, **39**(9): 3199-3209. [Wang DF, Duan HL, Huang GM, et al. 2019. Effects of high temperature and drought stress on growth, nutrient concentration, and nutrient use efficiency of tomato seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, **39**(9): 3199-3209.]
- 王日明, 熊兴耀. 2016. 高温胁迫对黑麦草生长及生理代谢的影响. 草业学报, **25**(8): 81-90. [Wang RM, Xiong XY. 2016. Effect of temperature stress on growth and metabolism in perennial ryegrass. *Acta Prataculturae Sinica*, **25**(8): 81-90.]
- 王体健, 万 静. 2008. 长江三角洲地区近 50 a 的气温变化特征分析. 暴雨灾害, **27**(2): 109-113. [Wang TJ, Wan J. 2008. Air temperature variation in recent 50 years over Yangtze River Delta Region. *Torrential Rain and Disasters*, **27**(2): 109-113.]
- 温克刚, 徐一鸣, 徐惠文, 等. 2006. 中国气象灾害大典(上海卷). 北京: 气象出版社. [Wen KQ, Xu YM, Xu HW, et al. 2006. China Meteorological Disaster Code (Shanghai Volume). Beijing: China Meteorological Press.]
- 徐 胜, 何兴元, 陈 玮, 等. 2007. 高羊茅对高温的生理生态响应. 应用生态学报, **18**(10): 2219-2226. [Xu S, He XY, Chen W, et al. 2007. Ecophysiological responses of *Festuca arundinacea* to high temperature stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **18**(10): 2219-2226.]
- 徐厚满, 刘 敏, 翟大彤, 等. 2016. 青藏高原高寒草甸生物量动态变化及与环境因子的关系——基于模拟增温实验. 生态学报, **36**(18): 5759-5767. [Xu MH, Liu M, Zhai DT, et al. 2016. Dynamic changes in biomass and its relationship with environmental factors in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau, based on simulated warming experiments. *Acta Ecologica Sinica*, **36**(18): 5759-5767.]
- 杨 波. 2016. 水稻幼苗对水分和高温胁迫的生理响应研究(硕士学位论文). 沈阳: 沈阳师范大学. [Yang B. 2016. Physiological responses of rice seedlings to water and/or high temperature stresses (Master thesis). Shenyang: Shenyang Normal University.]
- 杨雨华, 宗建伟, 王健胜, 等. 2015. 高温胁迫对杜仲幼苗部分生理指标的影响. 东北林业大学学报, **43**(3): 14-17. [Yang YH, Zong JW, Wang JS, et al. 2015. Effects of high temperature stress on physiological indexes of *Eucommia ulmoides* seedlings. *Journal of Northeast Forestry University*, **43**(3): 14-17.]
- 翟盘茂, 刘 静. 2012. 气候变暖背景下的极端天气气候事件与防灾减灾. 中国工程科学, **14**(9): 55-63. [Zhai PM, Liu J. 2012. Extreme weather/climate events and disaster prevention and mitigation under global warming background. *Engineering Sciences*, **14**(9): 55-63.]
- 张志良, 翟伟菁. 2003. 植物生理学实验指导(第三版). 北京: 高等教育出版社. [Zhang ZL, Qu WJ. 2003. Guidance for Plant Physiology Experiments (3rd Edition). Beijing: Higher Education Press.]
- 郑景云, 郝志新, 方修琦, 等. 2014. 中国过去 2000 年极端气候事件变化的若干特征. 地理科学进展, **33**(1): 3-

12. [Zheng JY, Hao ZX, Fang XQ, *et al.* 2014. Changing characteristics of extreme climate events during past 2000 years in China. *Progress in Geography*, **33**(1): 3-12.]
- 周洪华, 陈亚宁, 李卫红, 等. 2009. 干旱区胡杨光合作用对高温和 CO₂ 浓度的响应. *生态学报*, **29**(6): 2797-2810.
- [Zhou HH, Chen YN, Li WH, *et al.* 2009. Photosynthesis of *Populus euphratica* Olive and its response to CO₂ concentration and high temperature in arid environment. *Acta Ecologica Sinica*, **29**(6): 2797-2810.]
- Brotherton SJ, Joyce CB. 2015. Extreme climate events and wet grasslands: Plant traits for ecological resilience. *Hydrobiologia*, **750**: 229-243.
- Detwiler RP, Hall CA. 1988. Tropical forests and the global carbon cycle. *Science*, **239**: 42-47.
- Du Z, Bramlage WJ. 1992. Modified thiobarbituric acid assay for measuring lipid oxidation in sugar-rich plant tissue extracts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **40**: 1566-1570.
- Kreyling J, Wenigmann M, Beierkuhnlein C, *et al.* 2008. Effects of extreme weather events on plant productivity and tissue die-back are modified by community composition. *Ecosystems*, **11**: 752-763.
- Marchand FL, Mertens S, Kockelbergh F, *et al.* 2005. Performance of High Arctic tundra plants improved during but deteriorated after exposure to a simulated extreme temperature event. *Global Change Biology*, **11**: 2078-2089.
- Meehl GA, Karl T, Easterling DR, *et al.* 2000. An introduction to trends in extreme weather and climate events: Observations, socioeconomic impacts, terrestrial ecological impacts, and model projections. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **81**: 413-416.
-
- 作者简介 刘晓彤,女,1994年生,硕士研究生,主要从事湿地生态学研究。E-mail: 51163904029@stu.ecnu.edu.cn
责任编辑 魏中青
-