

文章编号:1001-7380(2018)05-0001-09

高温胁迫下杜鹃不同品种的生理响应及其 耐热性综合评价

李 辉^{1,2}, 苏家乐¹, 李 畅¹, 肖 政¹, 何丽斯^{2*}

(1. 江苏省农业科学院休闲农业研究所/江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室, 江苏 南京 210014;

2. 扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏 扬州 225009)

摘要:高温是制约杜鹃园林绿化应用的重要因子。为探讨杜鹃花属植物的高温致伤机理,该试验以杜鹃 19 个品种 2 年生扦插苗为材料,通过人工气候箱的盆栽试验,在 40 ℃ 高温胁迫下测定 8 项生理指标。结果发现: 40 ℃ 高温胁迫条件下,19 个品种杜鹃的 MDA 含量、H₂O₂ 含量、Pro 含量、可溶性糖含量以及 CAT 活性增加,而可溶性蛋白含量、SOD 和 POD 活性的变化因品种而异,故不能依靠单一的指标评价品种的耐热性。通过模糊隶属函数与聚类分析对 19 个品种杜鹃耐热能力的综合评价,认为可将其划分为 5 种类型,即高度耐热型、中度耐热型、弱耐热类型、热敏感类型和高度热敏感类型。

关键词:杜鹃;耐热性;生理指标;隶属函数;聚类分析

中图分类号:Q945.78;S685.21

文献标志码:A

doi:10.3969/j.issn.1001-7380.2018.05.001

Physiological response and heat tolerance of different *Rhododendron* cultivars under high temperature stress

Li Hui^{1,2}, Su Jiale¹, Li Chang¹, Xiao Zheng¹, He Lisi^{2*}

(1. Jiangsu Key Laboratory for Horticultural Crop Genetic Improvement, Institute of Leisure Agriculture, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 2. College of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract: High temperature is an important factor that restricts the application of *Rhododendron* sp. in landscaping. In order to explore the high temperature injury mechanism of *R.* sp., 19 kinds of biennial cuttings were studied through pot trial in artificial climate chamber. Eight physiological indexes were determined under 40 ℃ high temperature stress. The results showed that the MDA content, H₂O₂ content, Pro content, soluble sugar content and CAT activity of these cultivars increased under 40 ℃ high temperature stress while the changes of soluble protein content, SOD and POD activities varied differently. The heat resistance of the cultivars could not be evaluated by a single index. According to comprehensive evaluation of heat resistance by the fuzzy membership function and cluster analysis, 19 cultivars were divided into 5 types, i.e., highly heat tolerant type, moderately heat tolerant type, mildly heat tolerant type, heat sensitive type and highly heat sensitive type.

Key words: *Rhododendron* sp.; Heat tolerance; Physiological index; Membership function; Cluster analysis

收稿日期:2018-09-11;修回日期:2018-09-18

基金项目:江苏省林业科技创新与推广项目“杜鹃花新品种‘蝶舞’‘蝶恋’工厂化育苗技术及应用推广”[LYKJ(2017)48];江苏省农业科技自主创新资金项目“优新树种选育与高效栽培技术方案”[CX(16)1005]

作者简介:李 辉(1992-),男,江苏兴化人,硕士生。主要从事观赏植物栽培研究。E-mail:644712850@qq.com。

*** 通信作者:**何丽斯(1981-),女,广东中山人,副研究员,博士。主要从事观赏植物生物工程及生理方面的研究。Tel:025-84390223;E-mail:helisi@jaas.ac.cn。

杜鹃 (*Rhododendron* sp.) 是中国传统的十大名花之一, 具有极高的观赏价值。目前, 虽然杜鹃已经作为十多个城市的市花, 但主要以盆景盆花应用, 且在园林绿化应用中的杜鹃品种十分单一, 以毛鹃和部分夏鹃为主。主要原因在于, 杜鹃对生态环境要求较高, 喜湿润、阴凉气候, 高温热害是制约其园林绿化应用的主要因子^[1-2]。高温胁迫会造成植物体内生理生化反应异常, 生长受到影响, 严重时甚至导致植物枯萎死亡^[3]。目前, 越来越多的科研工作者开展了植物耐热性机理以及提高植物耐热能力的研究^[4], 开展杜鹃的高温胁迫机制研究, 有利于鉴定其耐热性及筛选耐热种质。本文以 19 个品种的杜鹃为试验材料, 研究 40 ℃ 高温胁迫下植物形态以及叶片生理生化指标的变化, 并在此基础上利用模糊隶属函数法及聚类分析法对 19 种杜鹃进行耐热性的综合评价, 为杜鹃耐热品种的选育及其栽培管理提供参考。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验材料取自江苏省农业科学院基地中的 2 年生扦插苗, 有粉红泡泡、春樱、元春 8 号、晓霞、小莺、胭脂蜜、江南春早、紫秀、玉堂春、石岩杜鹃、瑶妃、青莲、西子妆、丰美 1 号、秦娥、瑞紫、卧龙 1 号、若姪子、花仙等 19 个品种。盆土基质选用园土、草炭土和珍珠岩=2:2:1 (容积比) 的混合土。栽培容器为塑料盆, 每盆装入 14 kg 基质。放置温室中进行缓苗养护管理, 2 个月后进行试验处理。

根据 2016—2018 年 6—9 月的天气预报, 南京地区极端高温是 40 ℃, 故选择胁迫温度为 40 ℃, 对照温度为 25 ℃。将试验材料置于人工气候箱 (BIC-400) 25 ℃/20 ℃ (12 h/12 h, 昼/夜) 的条件下预处理 1 周, 第 8 天进行为期 1 周的 40 ℃/25 ℃ (12 h/12 h, 昼/夜) 的高温胁迫处理。每组处理设置 3 次重复, 6 株苗为 1 次重复。除温度不同外, 试验组与对照组的光照和水分状况一致。气候箱光量子通量密度为 120 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$, 相对湿度设定为 80%。为防止高温引起的水分胁迫伤害, 在处理期间每天进行补水保湿。高温胁迫处理 1 周后, 取植株中上部成熟叶测定生理生化指标。

1.2 生理指标的测定

处理结束后, 选取植株中上部成熟叶进行各项生理参数的测定。采用硫代巴比妥酸显色法测定

丙二醛 (MDA) 含量, 蒽酮比色法测定可溶性糖含量, 氮蓝四唑光化还原法测定超氧化物歧化酶 (SOD) 活性, 愈创木酚法测定过氧化物酶 (POD) 活性, 可溶性蛋白含量的测定采用考马斯亮蓝 G-250 比色法^[5]。利用过氧化氢 (H_2O_2) 测试盒 (上海索桥生物科技有限公司, QS1400) 测定过氧化氢含量, 采用过氧化氢酶 (CAT) 测定试剂盒 (南京建成生物工程研究所, A007-1) 测定氧化氢酶 (CAT) 活性。

1.3 数据处理

采用 Excel 2010 对试验数据进行计算整理, 用 SPSS 22 软件进行方差分析、相关性分析和隶属函数计算, 图表中数据为 3 次重复的平均值 \pm 标准误。

耐热性综合评价: 采用模糊隶属函数法以及系统聚类分析法^[6-8]对测定的各项指标进行转换和综合分析评价。各指标隶属函数计算公式为: 指标与耐热性呈正相关, $U(X_j) = (X_j - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$; 指标与耐热性呈负相关, $U(X_j) = 1 - (X_j - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$, $j = 1, 2, \dots, n$ 。 $U(X_j)$ 为测定指标的耐热隶属函数值, X_j 为各材料的指标测定值, X_{\min} 为各材料中测定指标的最小值, X_{\max} 为各材料中测定指标的最大值。根据 19 个品种的杜鹃生理生化指标相关性分析结果, 并结合模糊隶属函数法计算不同杜鹃品种在 40 ℃ 高温胁迫下各生理指标测定值的模糊隶属函数值, 然后将各指标的耐热隶属函数值进行累加求平均值, 平均值越大, 耐热性越强。

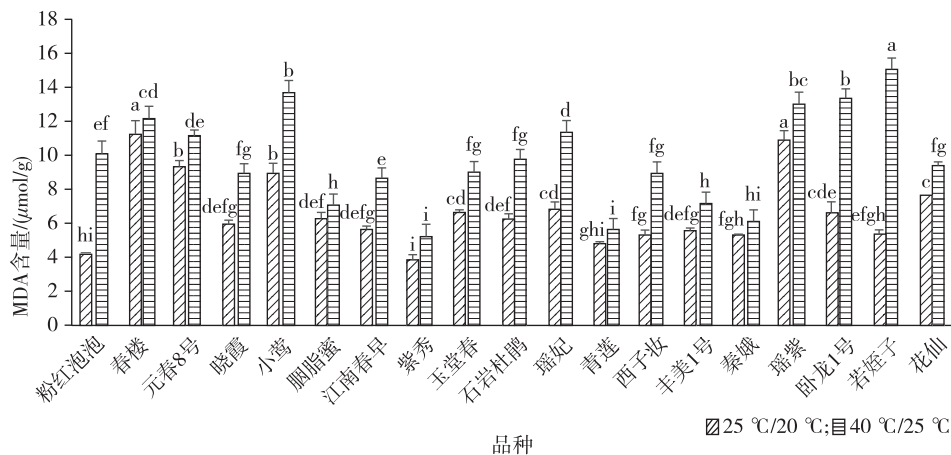
2 结果与分析

2.1 高温胁迫对叶内 MDA 含量影响

膜脂过氧化作用的产物 MDA, 会毒害细胞膜, 其含量高低被作为活性氧伤害的重要指标。从图 1 可以看出, 在对照 (25 ℃) 处理时, 仅春樱、元春 8 号、小莺、瑞紫叶片中 MDA 含量较高, 其余杜鹃品种叶片中 MDA 含量较低; 在 40 ℃ 处理时, 小莺、春樱、瑞紫、卧龙 1 号、若姪子含量最高, 紫秀、青莲、秦娥含量最低。高温胁迫下 19 个品种的杜鹃叶片中 MDA 含量均随着温度的升高而逐渐增大。由表 1 可知, 在 40 ℃ 胁迫下, 粉红泡泡、卧龙 1 号、若姪子叶片中 MDA 含量增幅最大, 比对照分别增加了 145.69%, 105.68%, 185.19%; 春樱、元春 8 号、胭脂蜜、青莲、丰美 1 号、秦娥、瑞紫、花仙叶片中 MDA 含量增幅较小, 分别比对照增加了 8.83%, 18.57%, 13.34%, 17.94%, 28.56%, 16.62%, 20.00%,

24.01%,其中春樱、元春8号、瑞紫虽然增幅低,但是绝对含量较高(分别为12.118,11.138,12.964

$\mu\text{mol/g}$)。可见,高温会诱发杜鹃的膜脂过氧化作用,并随着胁迫温度的升高而加重。



不同小写字母表示同一温度处理下不同品种间 MDA 含量差异性显著 ($P < 0.05$)

图1 不同温度下19个品种杜鹃叶内MDA含量

2.2 高温胁迫对 H_2O_2 含量的影响

逆境条件下,植物体内活性氧代谢不断加强,使得 H_2O_2 不断积累。由图2及表1可以看出,19个品种杜鹃叶片中 H_2O_2 含量均随着胁迫温度的升高而增加。对照处理中,仅春樱、晓霞、江南春早、石岩杜鹃、丰美1号叶片中 H_2O_2 含量较高,粉红泡泡、青莲、西子妆、若姪子叶片中 H_2O_2 含量较低;在40 °C处理时,春樱、晓霞、江南春早、石岩杜鹃叶片中 H_2O_2 含量较高,青莲、西子妆、瑞紫叶片中 H_2O_2 含量较低。40 °C高温胁迫下,粉红泡泡、小莺、瑶妃、青莲、若姪子、花仙叶片中 H_2O_2 含量增幅较大,比对照分别增加95.68%,80.17%,89.70%,103.58%,94.02%,86.12%;春樱、元春8号、晓霞、石岩杜鹃、丰美1号、秦娥叶片中 H_2O_2 含量增幅较小,比对照(25 °C)分别增加9.34%,19.98%,13.13%,2.26%,21.04%,其中春樱、晓霞、石岩杜鹃虽然增幅低,但绝对含量较高(745.744,718.320,708.650 $\mu\text{mol/gFW}$)。可见,高温会诱导活性氧的产生,使得 H_2O_2 大量积累,植物受害加重。

2.3 高温胁迫对叶内渗透调节物质的影响

2.3.1 Pro含量变化

Pro是植物体内重要的渗透调节物质,通过调节细胞的膨压和含水量,使植物的正常生理功能不受影响。从表1及表2可见,随着胁迫温度的升高,19个品种杜鹃叶片Pro含量均逐渐升高。对照处理中,仅春樱、胭脂蜜、丰美1号、石岩杜鹃叶片中Pro含量较高,晓霞、小莺、青莲叶片中Pro含量较低;在40 °C处理时,春樱、胭脂蜜、

丰美1号叶片中 H_2O_2 含量较高,晓霞、小莺、紫秀、玉堂春、青莲叶片中Pro含量较低。在40 °C高温胁迫下,青莲、丰美1号叶片中Pro含量大幅增加,分别比对照增加93.06%,76.36%;瑶妃、秦娥、瑞紫、花仙小幅增加,分别比对照增加5.93%,5.81%,6.08%,4.62%。可见,高温胁迫下,19个品种杜鹃叶片能主动积累Pro,以减轻高温对细胞膜的伤害。

2.3.2 可溶性蛋白含量的变化

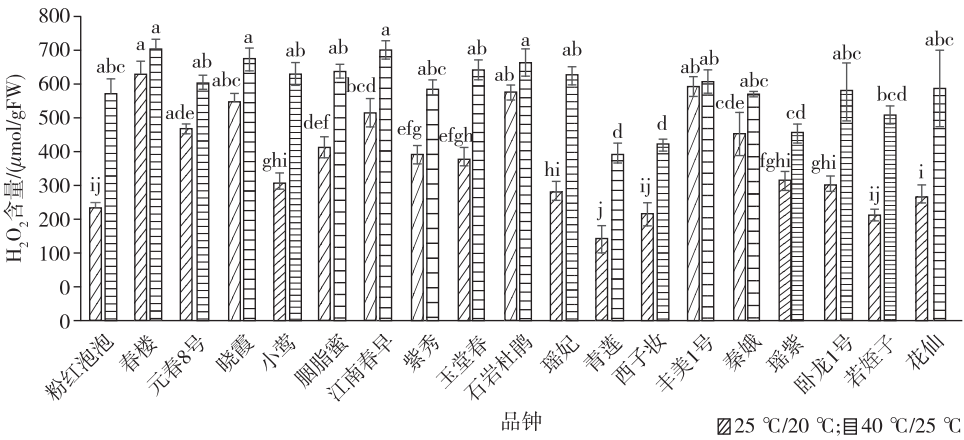
可溶性蛋白作为重要的渗透调节物质,可溶性蛋白的积累有利于提高细胞的保水能力,起到保护细胞的生命物质以及生物膜。从表1及表2可见,随着胁迫温度的升高,除晓霞、胭脂蜜、紫秀、石岩杜鹃叶片可溶性蛋白含量逐渐升高,其余品种随温度升高而降低。对照处理中,江南春早、丰美1号、瑞紫叶片中可溶性蛋白含量较高,春樱、小莺、胭脂蜜、紫秀、石岩杜鹃叶片中可溶性蛋白含量较低;40 °C处理下,晓霞、石岩杜鹃、丰美1号叶片中可溶性蛋白含量较高,小莺叶片中可溶性蛋白含量最低。40 °C高温胁迫下,晓霞、胭脂蜜、紫秀、石岩杜鹃叶片中可溶性蛋白含量增加,比对照分别增加了52.02%,41.44%,33.85%,66.36%。虽然丰美1号、瑞紫叶片中可溶性蛋白含量比对照分别降低了26.85%,28.25%,但其含量较高(分别为5.335,4.048 $\mu\text{g/g}$)。

2.3.3 可溶性糖含量变化

可溶性糖也是一类非常重要的渗透调节物质。逆境胁迫下,植物体可溶性糖便会迅速积累,也会迅速增加含量,可溶性糖可以抵抗逆境作用产生的渗透胁迫。从表1及表2

表 1 19 个品种杜鹃在 40 ℃胁迫下叶片生理指标变化率 %

编号	品种	丙二醛	过氧化氢	脯氨酸	可溶性蛋白	可溶性糖	SOD 活性	CAT 活性	DOD 活性
1	粉红泡泡	145.69	95.68	22.74	-12.43	41.64	-47.99	22.36	94.17
2	春樱	8.83	9.34	10.08	-10.12	5.87	-33.71	30.92	100.36
3	元春 8 号	18.57	23.75	45.55	-40.63	8.43	-59.49	44.74	22.86
4	晓霞	51.77	19.98	41.17	52.02	61.03	148.32	35.37	130.30
5	小莺	53.80	80.17	40.00	-23.88	14.86	-24.77	26.49	135.71
6	胭脂蜜	13.34	43.25	31.16	41.44	23.42	108.51	1.86	70.00
7	江南春早	55.73	30.42	25.42	-51.91	16.47	135.21	21.04	41.67
8	紫秀	40.88	40.05	26.85	33.85	15.47	72.42	45.16	12.64
9	玉堂春	36.53	56.12	11.86	-29.37	15.28	-40.02	12.56	110.79
10	石岩杜鹃	53.23	13.13	22.07	66.36	104.76	118.61	70.65	19.71
11	瑶妃	69.31	89.70	5.93	-7.61	18.63	-25.15	24.17	518.18
12	青莲	17.94	103.58	93.06	-8.03	73.57	-55.08	141.60	544.44
13	西子妆	72.63	64.29	42.37	-18.45	20.38	-16.91	53.98	350.00
14	丰美 1 号	28.56	2.26	76.36	-26.85	33.96	87.31	48.13	105.56
15	秦娥	16.62	21.04	5.81	-12.06	38.50	72.38	26.71	-37.04
16	瑞紫	20.00	34.24	6.08	-28.25	41.57	99.49	8.24	-43.59
17	卧龙 1 号	105.68	70.55	20.58	-43.26	34.97	-59.05	10.93	-68.29
18	若姪子	185.19	94.02	21.62	-34.90	12.56	192.42	38.79	-74.70
19	花仙	24.01	86.12	4.62	-21.97	7.96	31.33	16.56	172.73



不同小写字母表示同一温度处理下不同品种间 H₂O₂ 含量存在显著性差异 (P<0.05)

图 2 不同温度下 19 个品种杜鹃叶内 H₂O₂ 含量

中可以看出,对照处理中,元春 8 号、江南春早叶片中可溶性糖含量较高,石岩杜鹃叶片中可溶性糖含量较低;40 ℃处理下,元春 8 号、晓霞、江南春早叶片中可溶性糖含量较高,若姪子叶片中可溶性糖含量较低。受到高温胁迫时,19 个品种杜鹃叶片中可溶性糖含量均随温度升高而增加。40 ℃胁迫下,晓霞、石岩杜鹃叶片中可溶性糖含量增幅较大,比对照分别增加了 61.03%、104.76%;春樱、元春 8 号、花仙叶片中可溶性糖含量增幅较小,比对照分别增

加了 5.87%、8.43%、7.96%,尽管元春 8 号叶片中可溶性糖含量增幅小,但其含量较高(98.871 mmol/g)。

2.4 高温胁迫对叶内保护酶活性的影响

逆境胁迫会导致植物体内活性氧的积累,从而伤害细胞。SOD 作为植物抗氧化保护系统的第一道防线,其活性大小可反映植物对逆境的适应能力。从表 1 及表 3 可以看出,对照处理中,元春 8 号、玉堂春叶片中 SOD 活性较高,晓霞、胭脂蜜、江

表 2 不同温度处理下 19 个品种杜鹃叶内脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖含量

品种	温度	脯氨酸/(mg/g)	可溶性蛋白/(μg/g)	可溶性糖/(mmol/g)
粉红泡泡	对照	22.47±4.93 defg	3.23 ±0.28 efg	56.95±0.26 cdef
	处理	27.58±4.88 cdef	2.83 ±0.10 efgh	80.53 ±1.76 cde
春樱	对照	38.39±3.22 a	2.69 ±0.19 gh	69.17±1.05 b
	处理	42.26±8.74 b	2.42 ±0.27 ghi	73.23 ±3.36 def
元春 8 号	对照	22.86±2.40 defg	4.36 ±0.14 cd	91.18±0.95 a
	处理	33.28 ±5.30 bcd	2.59 ±0.29 fgh	98.87 ±3.05 a
晓霞	对照	10.81±1.78 hi	2.96 ±0.26 fgh	58.90±7.15 bcde
	处理	15.26 ±3.12 fg	4.49 ±0.30 b	94.85 ±2.73 ab
小莺	对照	9.17±1.50 i	2.23 ±0.02 h	60.42 ±1.59 bcde
	处理	12.84 ±3.12 g	1.70 ±0.12 i	69.40 ±1.76 efg
胭脂蜜	对照	32.17±2.62 abcd	2.71 ±0.05 gh	60.35 ±1.95 bcde
	处理	42.19 ±3.88 b	3.83 ±0.16 bcd	74.48 ±3.08 def
江南春早	对照	19.33±1.83 efghi	6.84 ±0.15 a	82.71 ±6.03 a
	处理	24.24 ±1.94 cdefg	3.29 ±0.40 cdefg	96.33 ±2.36 ab
紫秀	对照	14.15±2.77 ghi	2.82 ±0.39 gh	68.11 ±1.32 bc
	处理	17.95 ±2.85 efg	3.77 ±0.31 bcd	78.65 ±2.41 cde
玉堂春	对照	16.58±0.77 fghi	4.21 ±0.71 cde	64.87 ±2.77 bcd
	处理	18.54 ±5.10 efg	2.97 ±0.05 defgh	80.56 ±2.60 cde
石岩杜鹃	对照	26.99±7.13 cdef	2.74 ±0.07 gh	39.35 ±3.79 g
	处理	32.95 ±6.17 bcd	4.56 ±0.33 b	77.48 ±5.75 cdef
瑶妃	对照	22.08±1.89 defg	3.63 ±0.11 defg	60.54 ±1.94 bcde
	处理	23.39 ±2.34 cdefg	3.35 ±0.04 cdef	71.82 ±0.56 def
青莲	对照	9.43±1.34 i	3.60 ±0.15 defg	50.51 ±2.15 ef
	处理	18.21 ±2.39 efg	3.31 ±0.10 cdef	87.67 ±1.00 bc
西子妆	对照	21.03±3.55 efgh	3.23 ±0.24 efg	58.04 ±5.79 bedef
	处理	29.94 ±3.11 bcde	2.64 ±0.11 fgh	69.87 ±1.76 defg
丰美 1 号	对照	37.41±3.24 ab	7.29 ±0.32 a	60.58 ±2.47 bcde
	处理	65.97 ±5.12 a	5.34 ±0.47 a	81.15 ±2.58 cd
秦娥	对照	28.17±1.95 bcde	4.06 ±0.32 cde	47.85 ±2.40 fg
	处理	29.81 ±1.98 bcde	3.57 ±0.22 cde	66.28 ±6.58 fg
瑞紫	对照	25.88±2.04 cdef	5.64 ±0.42 b	52.58 ±2.78 ef
	处理	27.45 ±0.68 cdef	4.05 ±0.45 bc	74.44 ±4.38 def
卧龙 1 号	对照	18.15±4.67 efghi	4.70 ±0.37 c	58.04 ±1.01 bedef
	处理	21.88 ±4.10 cdefg	2.67 ±0.10 fgh	78.34 ±4.10 cde
若姪子	对照	16.97±3.22 fghi	3.62 ±0.30 defg	54.06 ±3.84 def
	处理	20.64 ±3.54 defg	2.35 ±0.18 hi	60.85 ±1.81 g
花仙	对照	34.07±1.54 abc	3.89 ±0.32 cde	66.16 ±3.66 bc
	处理	35.64 ±3.32 bc	3.03 ±0.39 defgh	71.43 ±5.13 defg

同列数据后不同小写字母表示各处理下不同品种间各测定的生理指标含量的差异显著(P<0.05)

南春早、瑞紫叶片中 SOD 活性较低。40 ℃ 处理下，秦娥、若姪子、花仙叶片中 SOD 活性较高，粉红泡泡、小莺、卧龙 1 号叶片中 SOD 活性较低。高温胁迫下，晓霞、胭脂蜜、江南春早、紫秀、石岩杜鹃、丰美 1 号、秦娥、瑞紫、若姪子、花仙叶片中 SOD 活性随温度升高而增加，而粉红泡泡、春樱、元春 8 号、小莺、玉堂春、瑶妃、青莲、西子妆、卧龙 1 号叶片中 SOD 活性随温度升高而降低。40 ℃ 胁迫下，晓霞、胭脂蜜、江南春早、石岩杜鹃、瑞紫、若姪子叶片中 SOD 活性大幅增加，比对照分别增加了 148.32%，

表 3 不同温度处理下 19 个品种杜鹃叶片的保护酶活性

品种	温度	SOD 活性/(U/g)	CAT 活性/[U/(g·min)]	POD 活性/[U/(g·min)]
粉红泡泡	对照	46.85±0.65 fg	79.23±2.22 cd	1.20±0.31 efg
	处理	24.37±0.82 gh	96.95±2.23 cdefg	2.33±0.37 fg
春樱	对照	84.54±0.84 e	65.49±7.74 de	0.93±0.07 fg
	处理	56.04±8.18 def	85.74±7.17 fgh	1.87±0.29 g
元春 8 号	对照	132.12±3.98 b	81.70±4.83 bcd	2.33±0.29 d
	处理	53.52±3.79 defg	118.26±11.79 ab	2.87±0.44 cdefg
晓霞	对照	35.36±0.55 hi	91.11±6.78 abc	2.20±0.12 de
	处理	87.81±11.63 c	123.31±5.77 a	5.07±0.58 a
小莺	对照	42.75±0.37 fg	34.30±6.27 g	0.93±0.13 fg
	处理	32.16±4.36 fgh	43.39±4.69 j	2.20±0.58 fg
胭脂蜜	对照	33.54±0.83 i	104.61±0.49 a	2.00±0.23 def
	处理	69.93±7.76 cde	106.56±3.11 abcdef	3.40±0.46 bcde
江南春早	对照	22.92±4.51 j	92.11±9.62 abc	1.60±0.31 defg
	处理	53.91±4.19 defg	111.49±4.71 abcd	2.27±0.29 fg
紫秀	对照	40.92±1.31 gh	48.53±1.67 efg	3.67±0.41 b
	处理	70.55±6.00 cde	70.45±3.00 hi	4.13±0.82 abc
玉堂春	对照	148.78±1.36 a	84.11±9.90 bcd	1.27±0.07 efg
	处理	89.23±4.59 c	94.67±4.49 defg	2.67±0.52 defg
石岩杜鹃	对照	41.07±2.09 gh	48.14±4.98 efg	3.40±0.46 bc
	处理	89.78±8.06 c	82.09±5.14 gh	4.07±0.52 abcd
瑶妃	对照	93.38±0.42 d	50.72±5.71 efg	0.73±0.07 g
	处理	69.55±19.49 cde	62.98±1.03 i	4.53±0.58 ab
青莲	对照	99.49±0.54 cd	47.66±3.19 efg	0.60±0.12 g
	处理	44.59±14.75 efgh	115.14±6.59 abc	3.87±0.27 abcde
西子妆	对照	49.24±0.87 f	56.92±6.15 ef	0.53±0.07 g
	处理	40.88±17.09 efgh	87.65±4.54 efgh	2.40±0.61 fg
丰美 1 号	对照	43.73±3.32 fg	75.27±1.46 cd	1.20±0.31 efg
	处理	82.37±5.68 cd	116.86±6.69 abc	2.47±0.47 efg
秦娥	对照	98.30±1.08 cd	81.01±1.41 bcd	3.60±0.23 bc
	处理	169.31±3.24 a	102.64±8.65 bedef	2.27±0.35 fg
瑞紫	对照	31.64±0.77 i	99.12±2.61 ab	2.60±0.31 cd
	处理	63.02±4.20 cde	107.28±12.42 abcde	1.47±0.07 g
卧龙 1 号	对照	46.55±0.63 fg	84.33±10.04 bcd	5.47±0.96 a
	处理	19.08±0.69 h	93.54±6.84 defg	1.73±0.13 g
若姪子	对照	42.62±1.55 fg	45.06±2.14 fg	5.53±0.44 a
	处理	124.49±11.41 b	62.54±3.85 i	1.40±0.20 g
花仙	对照	103.22±4.77 c	49.68±6.84 efg	0.73±0.13 g
	处理	135.76±9.61 b	57.91±0.46 ij	2.00±0.31 fg

同列数据后不同小写字母表示各处理下不同品种各测定的生理指标的含量间存在显著性差异 ($P<0.05$)

108.51%, 135.21%, 118.61%, 99.49%, 192.42%; 尽管玉堂春叶片中 SOD 活性比对照降低了 40.02%,但其 SOD 活性较高(89.232 U/g)。

CAT 是植物体内清除 H₂O₂ 的重要活性酶。从表 1 及表 3 可见,对照处理中,晓霞、胭脂蜜、江南春

早、瑞紫叶片中 CAT 活性均较高,小莺叶片中 CAT 活性最低;40 ℃处理下,元春 8 号、晓霞、青莲、丰美 1 号叶片中 CAT 活性较高,小莺、瑶妃、若姪子、花仙叶片中 CAT 活性较低。受到高温胁迫时,19 个品种杜鹃叶片中 CAT 活性均随着温度的升高而逐渐

增大。青莲叶片中 CAT 活性大幅增加,比对照增加了 141.60%;胭脂蜜、瑞紫叶片中 CAT 活性仅比对照增加了 1.86%,8.24%,但其 CAT 活性较高[分别是 106.557,107.281 U/(g·min)]。

POD 也是植物体内清除 H_2O_2 的重要活性酶之一。从表 1 及表 3 可见,对照处理中,卧龙 1 号、若姪子叶片中 POD 活性较高,瑶妃、青莲、西子妆、花仙叶片中 POD 活性较低;40℃处理下,晓霞、紫秀、石岩杜鹃、瑶妃叶片中 POD 活性较高,瑞紫、卧龙 1 号、若姪子叶片中 POD 活性较低。在受到高温胁迫时,除秦娥、瑞紫、卧龙 1 号、若姪子叶片中 POD 活性有所降低,其余品种 POD 活性均随温度升高而增加。高温胁迫下,瑶妃、青莲、西子妆叶片中 POD 活性大幅增加,比对照分别增加了 518.18%,544.44%,350.00%;秦娥、瑞紫、卧龙 1 号、若姪子叶片中 POD 活性分别比对照降低了 37.04%,43.59%,68.29%,74.70%。

2.5 19 种杜鹃耐热性综合评价

植物在逆境胁迫下,多种因素影响其生理变化,用单一的指标来反应这一复杂生理过程,不能真实准确地反映植物对逆境的抗性,而运用相关性分析结合模糊隶属函数法,综合评价植物对逆境的抗性相对客观和科学^[6]。从 40℃高温胁迫条件下

19 个品种杜鹃生理生化指标相关性分析结果(见表 4)可以看出,除了 H_2O_2 与 MDA 呈正相关以为,其他指标均有 MDA 呈负相关。由于前人有研究发现 MDA 与植物耐热性呈负相关^[7,9],因此 MDA、 H_2O_2 用反隶属函数计算耐热隶属函数值,而 Pro、可溶性蛋白、可溶性糖、SOD、CAT、POD 用正隶属函数计算耐热隶属函数值。

根据以上生理指标及其相关性分析结果,采用模糊隶属函数对 19 个杜鹃品种的耐热性镜像综合评价,结果见表 5。结果显示,在 40℃高温胁迫下其耐热能力由强到弱分别为丰美 1 号>青莲>晓霞>秦娥>胭脂蜜>石岩杜鹃>紫秀>元春 8 号>江南春早>瑞紫>西子妆>花仙>玉堂春>瑶妃>粉红泡泡>春樱>卧龙 1 号>若姪子>小莺。

参照张朋等^[8]的聚类分析法,对 40℃胁迫下各生理指标的测定值进行的欧氏距离系统聚类分析结果见图 3,分类为 5 大类型:丰美 1 号、青莲、晓霞为高度耐热类型,秦娥、胭脂蜜、石岩杜鹃、紫秀、元春 8 号为中度耐热类型,江南春早、瑞紫、西子妆、花仙、玉堂春、瑶妃、粉红泡泡为弱耐热类型,春樱、卧龙 1 号、若姪子为热敏感类型,小莺为高度热敏感类型。可见,同一温度下的模糊隶属函数评价结果与系统聚类分析结果互相吻合。

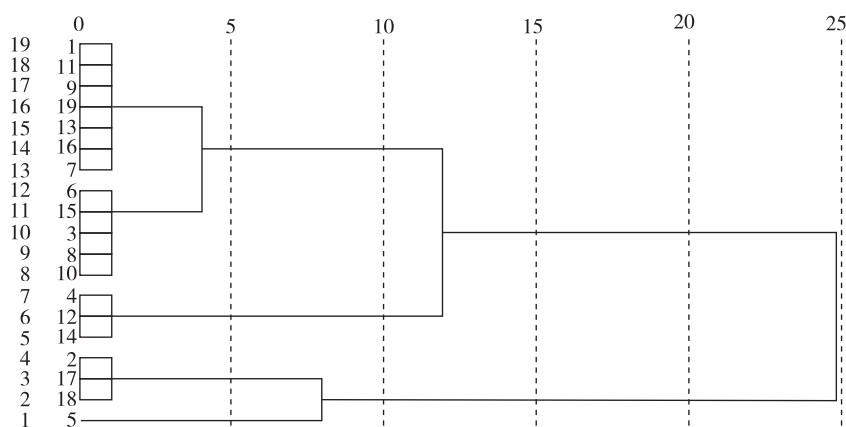


图 3 40℃温度处理下 19 个品种杜鹃耐热性的系统聚类分析

3 讨论

温室效应下,全球气候不断变暖,高温不断限制植物的生长发育。大量研究表明,高温胁迫初期,植物的生理代谢会有一定程度的紊乱,膜系统通过信号传递将胁迫信号传至细胞内,从而使得植物体做出相应的生理生化响应和基因的调控和表

达,而植物体通过自身产生渗透调节物质、酶和蛋白来保持细胞稳定。

MDA 是膜脂过氧化作用的主要产物之一,通过与蛋白和酶发生交联,增大膜透性以及损害酶功能,进而破坏了细胞膜的结构。一般认为,MDA 和 H_2O_2 含量与植物的耐热性呈负相关^[7-9]。本研究中,19 个品种杜鹃叶片中 MDA 和 H_2O_2 含量均随温

表 4 40 ℃ 高温胁迫条件下 19 个品种杜鹃生理指标的相关性分析

指标	丙二醛	过氧化氢	脯氨酸	可溶性蛋白	可溶性糖	SOD 活性	CAT 活性	DOC 活性
丙二醛	1							
过氧化氢	0.053	1						
脯氨酸	-0.203	0.147	1					
可溶性蛋白	-0.536 *	0.116	0.451	1				
可溶性糖	-0.283	0.255	-0.015	0.293	1			
SOD 活性	-0.224	0.078	0.15	0.284	-0.363	1		
CAT 活性	-0.408	-0.032	0.24	0.472 *	0.691 **	-0.118	1	
DOD 活性	-0.496 *	0.212	-0.204	0.465 *	0.416	-0.012	0.156	1

* 表示显著相关, ** 表示极显著相关

表 5 40 ℃ 高温胁迫下 19 个品种杜鹃各指标的隶属函数值 $U_{(x)}$

品种	各指标的隶属函数值 $U_{(x)}$								$U_{(x)}$ 平均值	排序
	丙二醛	过氧化氢	脯氨酸	可溶性蛋白	可溶性糖	SOD 活性	CAT 活性	POD 活性		
粉红泡泡	0.501	0.434	0.277	0.311	0.517	0.277	0.035	0.254	0.375	15
春樱	0.294	0	0.554	0.198	0.325	0.554	0.246	0.128	0.284	16
元春 8 号	0.393	0.325	0.385	0.245	1	0.385	0.229	0.400	0.489	8
晓霞	0.624	0.096	0.046	0.769	0.894	0.046	0.457	1	0.611	3
小萼	0.135	0.241	0	0	0.225	0	0.087	0.218	0.113	19
胭脂蜜	0.817	0.222	0.552	0.587	0.358	0.552	0.338	0.545	0.526	5
江南春早	0.652	0.012	0.215	0.437	0.933	0.215	0.232	0.236	0.455	9
紫秀	1	0.371	0.096	0.570	0.468	0.096	0.342	0.745	0.491	7
玉堂春	0.611	0.199	0.107	0.349	0.367	0.107	0.467	0.346	0.386	13
石岩杜鹃	0.540	0.129	0.378	0.788	0.518	0.378	0.470	0.728	0.505	6
瑶妃	0.375	0.253	0.199	0.454	0.289	0.199	0.338	0.855	0.376	14
青莲	0.963	1	0.101	0.442	0.705	0.101	0.170	0.673	0.619	2
西子妆	0.620	0.919	0.322	0.257	0.237	0.322	0.145	0.273	0.416	11
丰美 1 号	0.804	0.312	1	1	0.534	1	0.421	0.291	0.652	1
秦娥	0.911	0.438	0.319	0.515	0.143	0.319	1	0.236	0.538	4
瑞紫	0.208	0.800	0.275	0.646	0.357	0.275	0.293	0.018	0.425	10
卧龙 1 号	0.176	0.407	0.170	0.266	0.46	0.170	0	0.091	0.275	17
若姪子	0	0.624	0.147	0.180	0	0.147	0.703	0	0.237	18
花仙	0.572	0.388	0.429	0.366	0.278	0.429	0.774	0.164	0.394	12

度升高而升高,与植物的耐热性呈负相关,高温胁迫下叶片中 MDA 含量的增加说明膜脂过氧化作用增强^[10],这与前人的研究结果一致^[11]。

渗透调节作为植物在逆境胁迫下降低渗透势、抵抗逆境的重要方式,Pro、可溶性蛋白质和可溶性糖都是重要的渗透调节物质。近年来有研究指出,在 38 ℃ 高温胁迫下,植物体内 Pro 含量与其耐热性呈正相关^[12]。也有研究表明,高温胁迫可以诱导 Pro 含量的累积^[13],但其含量的高低与耐热性强弱未呈现出对应关系^[14]。本研究中,19 个品种杜鹃叶片 Pro 含量均随温度升高而升高,大致与植物的

耐热性呈正相关,但同样发现,Pro 含量的高低不能作为杜鹃花品种耐热性强弱的指标。有结果表明,在高温胁迫下,植物体内的可溶性蛋白含量可能增加^[15-16],也可能下降^[17-18]。本研究中,除元春 8 号可溶性蛋白含量较低外,其余品种基本与在高温下耐热品种具有较高的蛋白质合成速率与较低的蛋白质降解速率^[19]相一致。有结果表明,高温胁迫时,随着温度的升高,植物体内可溶性糖含量会增加^[20]。在本研究中,19 个品种杜鹃可溶性糖含量均随着温度的升高而增加,大致与植物的耐热性一致,个别品种如胭脂蜜、紫秀、秦娥在高温胁迫后可

溶性糖含量升高不显著,但耐热性综合排序靠前。这可能是因为高温提高了淀粉分解成可溶性糖的速率,同时呼吸作用加强,消耗了细胞内原本贮藏的糖类,2者同时作用使得不同品种叶内的可溶性糖含量产生差异性的变化^[21]。

由于逆境胁迫,打破了植物体活性氧的产生与清除之间的平衡,继而使得活性氧不断积累。SOD, CAT 和 POD 具有清除活性氧的作用,是植物体重要的保护酶。大量研究表明,高温胁迫下保护酶活性会增强,植物的耐热性与酶活性大小紧密相关^[22-24]。王凯红等^[25]发现,高温胁迫下,POD, CAT 活性比对照组显著增加,而 SOD 活性下降。高温胁迫下,19 个品种杜鹃 CAT 酶活性均随着温度的升高而增强,有利于清除活性氧、缓解高温致使的活性氧伤害,这一结果也与在其他逆境下的杜鹃生理研究相类似^[26-27]。本研究发现,在高温胁迫后不同杜鹃品种的抗氧化酶活性变化不尽相同。这充分说明了不能单靠 1 个指标来判断植物的耐热性强弱,必须充分考虑各种因素进行综合性评价,甚至还需结合田间生长状况等。

王改萍等和张朋等^[6,8]运用模糊隶属函数及聚类分析法分别对不同楸树品种耐旱性和不同杭白菊的耐盐性进行了综合评价,都得到了满意的结果。本试验运用相同的方法,对 19 个品种杜鹃耐热性进行综合分析,结果发现模糊隶属函数法与聚类分析法的评判结果相吻合。综合模糊隶属函数与聚类分析结果可以将 19 个品种杜鹃划分为 5 个耐热等级,即 5 大类型:丰美 1 号、青莲、晓霞为高度耐热类型,秦娥、胭脂蜜、石岩杜鹃、紫秀、元春 8 号为中度耐热类型,江南春早、瑞紫、西子妆、花仙、玉堂春、瑶妃、粉红泡泡为弱耐热类型,春樱、卧龙 1 号、若姪子为热敏感类型,小莺为高度热敏感类型。该结果与 19 个品种杜鹃的田间耐热性表现基本一致,说明该方法可以较为客观地鉴定与评价杜鹃品种间的耐热性。

参考文献:

- [1] 张乐华.庐山植物园杜鹃属植物的引种适应性研究[J].南京林业大学学报(自然科学版),2004,28(4):92-96.
- [2] 郑宇,何天友,陈凌艳,等.高温胁迫对西洋杜鹃光合作用和叶绿素荧光动力学参数的影响[J].福建农林大学学报(自然科学版),2012,41(6):608-615.
- [3] 潘瑞炽,董恩德.植物生理学[M].北京:高等教育出版社,1995:322-328.
- [4] LAVANIA D, DHINGRA A, SIDDIQUI M H, et al. Current status of the production of high temperature tolerant transgenic crops for cultivation in warmer climates. [J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2015, 86(11):100-108.
- [5] 余前媛.植物生理学实验教程[M].北京:中国农业出版社,2014.
- [6] 王改萍,岑显超,彭方仁,等.不同楸树品种的抗旱性鉴定[J].浙江农林大学学报,2009,26(6):815-821.
- [7] 王涛,田雪瑶,谢寅峰,等.植物耐热性研究进展[J].云南农业大学学报,2013,28(5):719-726.
- [8] 张朋,王康才,朱光明,等.7份杭白菊种质的耐盐性评价[J].江苏农业科学,2015,43(8):234-238.
- [9] SONG X, WANG Y, LYU X. Responses of plant biomass, photosynthesis and lipid peroxidation to warming and precipitation change in two dominant species (*Stipa grandis* and *Leymus chinensis*) from North China Grasslands[J]. Ecology & Evolution, 2016, 6(6):1871.
- [10] ALI M B, HAHN E J, PAEK K Y. Effects of temperature on oxidative stress defense systems, lipid peroxidation and lipoxygenase activity in *Phalaenopsis* [J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2005, 43(3):213-223.
- [11] 陈庆生,王伟伟,窦全琴.高温胁迫对鸡爪槭品种生理特性的影响[J].江苏林业科技,2013,40(5):1-5.
- [12] 张乐华,孙宝腾,周广,等.高温胁迫下五种杜鹃花属植物的生理变化及其耐热性比较[J].广西植物,2011,31(5):651-658.
- [13] 谷建田,范双喜,张喜春,等.结球莴苣耐热性鉴定方法的研究[J].华北农学报,2006,21(b10):99-103.
- [14] 李荣华,郭培国,张华,等.高温胁迫对不同耐热性菜心材料生理特性的差异研究[J].北方园艺,2012(1):1-6.
- [15] 欧祖兰,曹福亮,郑军.高温胁迫下银杏形态及生理生化指标的变化[J].南京林业大学学报(自然科学版),2008,32(3):31-34.
- [16] 李云,张钢,杨际双.热激锻炼对高温胁迫下菊花生理代谢的影响[J].植物科学学报,2008,26(2):175-178.
- [17] 汤日圣,郑建初,陈留根,等.高温对杂交水稻籽粒灌浆和剑叶某些生理特性的影响[J].植物生理与分子生物学报,2005,31(6):657-662.
- [18] GULEN H, ERIS A. Effect of heat stress on peroxidase activity and total protein content in strawberry plants. [J]. Plant Science, 2004, 166(3):739-744.
- [19] 周瑞莲,王仲礼,侯月利,等.温度对大豆(*Glycine max*)种子发育过程中蛋白质、脂肪和淀粉积累过程的影响[J].生态学报,2008,28(10):4635-4644.

(下转第13页)

0.41, 0.16, 0.36, 0.16, 单株遗传力分别为 0.78, 0.60, 0.76, 0.33; 各性状期望遗传增益分别为 6.75%, 0.47%, 11.79%, 0.52%, 现实增益分别为 16.47%, 2.92%, 32.76%, 3.27%, 27 个家系生长表现优异。

本研究中柳杉一代种子园 5 年生家系材积现实增益为 32.76%, 其达到了我国 1.5 代种子园树高增益水平(20%—32%)^[10], 说明柳杉一代种子园总体改良效果达到了预期, 具有显著的改良效果。以此为基础进行下一步遗传改良是可行的, 也具有良好的基础。从变异层次及水平上看, 柳杉一代种子园自由授粉子代家系内变异占很大比例, 与 Stoehr 等对不列颠哥伦比亚内地云杉(*Picea glauca*)种子园子代研究结果^[11]和白天道对马尾松实生种子园自由授粉子代研究结果^[10]类似。因此下一步选育可从家系内入手, 选出优良单株, 来构建丰富柳杉下一轮育种群体。在遗传力方面, 与黄信金^[8]、黄勇^[7]对柳杉初级种子园子代林所估算的遗传力相比偏低。由于遗传力的估算受供试材料的性质、群体的大小、取样方法、估算方法、环境条件、子代年龄等影响, 它不是一个固定量, 因此遗传力估算存在一定差异。但是遗传力可作为本文供试群体和所处环境的一种估算指标^[12], 反映出遗传因素和环境因素作用效果的强烈程度。考虑到本文所用子代林仅为 5 年生, 生长性状表现易受环境影响, 还不够稳定, 因此, 遗传力估算也可能会偏低, 未来还需

要对此进行持续观测和研究。

参考文献:

- [1] 中国树木志编委会. 中国主要造林树种(上册)[M]. 北京: 中国农业出版社, 1978: 29-34.
- [2] 谢巧银. 柳杉优良种源选择试验[J]. 科技信息(科学教研), 2008(4): 315-316.
- [3] 黄信金. 柳杉种源变异与联合选择[J]. 浙江林学院学报, 2010, 27(6): 884-889.
- [4] 欧阳磊. 柳杉种子园亲本遗传变异规律与选择[J]. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(3): 90-94.
- [5] 陈怀秋. 柳杉种子园营建及管理技术[J]. 林业勘察设计, 2001(2): 81-84.
- [6] 黄信金. 22 年生柳杉双列杂交子代生长量遗传分析及选择[J]. 福建林业科技, 2012, 39(1): 5-8, 16.
- [7] 黄勇. 柳杉全同胞子代测定林及优良家系选择[J]. 亚热带农业研究, 2013, 9(2): 98-101.
- [8] 黄信金. 柳杉半同胞子代遗传变异与优良遗传型选择[J]. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(7): 50-54.
- [9] 徐进, 刘子梁, 欧阳磊, 等. 柳杉初级种子园遗传多样性[J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(4): 1-5.
- [10] 白天道. 马尾松实生种子园家系特征分析及遗传评价[D]. 南京: 南京林业大学, 2013.
- [11] STOEHR M, O'NEILL G, HOLLEFREUND C, YANCHUK A. Within and among family variation of orchard and wild-stand progeny of interior spruce in British Columbia[J]. Tree Genetics & Genomes, 2005, 1(2): 64-68.
- [12] 吴煜章. 遗传力与遗传力的估算[J]. 内蒙古林业, 1986(12): 31-33.
- [20] 马英姿, 张慧, 宋荣, 等. 高温胁迫对蛇足石杉生理特性的影响[J]. 中草药, 2013, 44(2): 224-228.
- [21] 蹇光耀, 孔祥生, 张淑玲. 3 个牡丹品种对高温胁迫的生理响应[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(12): 103-105.
- [22] 姬承东, 张德罡, 朱钧, 等. 高温对匍匐剪股颖果岭草坪草生理特性及再生性的影响[J]. 中国农学通报, 2007, 23(1): 221-224.
- [23] 许桂芳, 张朝阳. 高温胁迫对 4 种珍珠菜属植物抗性生理生化指标的影响[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(3): 565-569.
- [24] 李敏, 马均, 王贺正, 等. 水稻开花期高温胁迫条件下生理生化特性的变化及其与品种耐热性的关系[J]. 杂交水稻, 2007, 22(6): 62-66.
- [25] 王凯红, 刘向平, 张乐华, 等. 5 种杜鹃幼苗对高温胁迫的生理生化响应及耐热性综合评价[J]. 植物资源与环境学报, 2011, 20(3): 29-35.
- [26] XIANG W A, PENG Y H, SINGER J W, et al. Seasonal changes in photosynthesis, antioxidant systems and ELIP expression in a thermonastic and non-thermonastic *Rhododendron* species: A comparison of photoprotective strategies in overwintering plants[J]. Plant Science, 2009, 177(6): 607-617.
- [27] 鲍思伟. 云锦杜鹃低温半致死温度对自然降温的适应[J]. 西南民族大学学报(自然科学版), 2005, 31(1): 99-102.

(上接第 9 页)