

doi:10.3969/j.issn.1006-9690.2025.05.009

珍稀濒危植物小溪洞杜鹃对高温胁迫的生理响应

李丹丹, 刘杰, 李晓花, 张乐华*

(江西省、中国科学院庐山植物园,江西 九江 332900)

摘要 目的: 小溪洞杜鹃是我国区域性分布的珍稀濒危植物, 本研究通过高温胁迫试验, 探索其对高温胁迫的生理响应机制, 以期为小溪洞杜鹃多样性保护提供理论依据。方法: 以小溪洞杜鹃3年生实生苗为试验材料, 采用人工气候室模拟高温胁迫试验, 研究短期高温胁迫对其叶片渗透调节物质、光合特性和叶绿素荧光等指标的影响。结果: 高温处理3 d后, 小溪洞杜鹃叶片可溶性糖、淀粉含量下降, 可溶性蛋白含量增加; 净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i)等光合指标均低于对照处理, 光合速率日变化呈现明显的“光合午休”现象; 高温导致光系统II(PS II)反应中心非调节性能量耗散量子产量 [$Y(NO)$]、光化学耗散(P)、天线热耗散(D)显著上升, 有效光化学效率 (F_v'/F_m')降低。结论: 高温胁迫可诱导小溪洞杜鹃叶片渗透调节物质变化, 抑制光合作用, 而植物体内可通过将热能以非光化学能的方式耗散, 以减轻高温造成的生理伤害。

关键词 小溪洞杜鹃; 高温胁迫; 渗透调节物质; 光合特性; 叶绿素荧光参数

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1006-9690(2025)05-0066-08

Physiological Responses of Rare and Endangered Plant *Rhododendron xiaoxidongense* to High Temperature Stress

LI Dandan, LIU Jie, LI Xiaohua, ZHANG Lehua*

(Lushan Botanical Garden, Jiangxi Province and Chinese Academy of Sciences, Jiujiang 332900, China)

Abstract Objective: The physiological response mechanisms of *Rhododendron xiaoxidongense*, a regionally endemic and critically endangered Chinese plant, to high-temperature stress were investigated through high temperature stress experiments. The aim was to establish theoretical foundations for biodiversity conservation strategies of *R. xiaoxidongense*. Methods: A simulated high-temperature stress experiment was conducted in controlled climate chambers to examine the impacts of short-term high-temperature stress on leaf osmoregulatory metabolites, photosynthetic performance, and chlorophyll fluorescence parameters in three-year-old seedlings of *R. xiaoxidongense*. Results: After a 72-hour high-temperature treatment, leaf carbohydrate metabolism showed decreased soluble sugars and starch levels, accompanied by an increase in soluble proteins. Photosynthetic parameters including net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), and intercellular CO_2 concentration (C_i) exhibited significant suppression relative to the control, and the diurnal variation of photosynthetic rate showed an obvious “midday depression” phenomenon. Photosystem II (PS II) functionality was impaired as evidenced by increased non-regulated energy dissipation [$Y(NO)$], photochemical dissipation (P) and antenna heat dissipation (D), alongside reduced effective quantum yield (F_v'/F_m'). Conclusion: High temperature stress induces metabolic reprogramming of osmolytes and severely compromises photosynthetic apparatus of *R. xiaoxidongense*.

收稿日期: 2023-12-05, 录用日期: 2025-04-29

基金项目: 江西省自然科学基金项目(20212BAB215026); 江西省重点研发计划项目(20232BBF60005)。

作者简介: 李丹丹(1990-), 女, 吉林通化人, 硕士, 助理研究员, 研究方向为杜鹃花属植物生理生化。E-mail: lidd@lsgb.cn

*通讯作者: 张乐华(1966-), 男, 江西进贤人, 硕士, 研究员, 研究方向为杜鹃花属植物的引种驯化及保育技术。

E-mail: lehua07@163.com

leaves. However, the observed enhancement of non-photochemical quenching mechanisms suggests a thermal adaptation for mitigating photodamage through thermal energy dissipation.

Key words *Rhododendron xiaoxidongense*; High temperature stress; Osmotic adjustment substances; Photosynthetic characteristics; Chlorophyll fluorescence parameters

杜鹃花泛指杜鹃花科(Ericaceae)杜鹃花属(*Rhododendron* L.)植物,全球约有1 200种(含亚种、变种)。杜鹃花为国际著名的木本花卉,位列世界三大野生高山花卉之首,也是中国传统十大名花之一,有着“花中西施”之美誉,园林应用前景广阔^[1]。然而,受全球气候变暖、干旱频发、森林破碎化及人类干扰等因素的影响,其原产地保护现状堪忧。

据报道,该属植物易危以上等级的物种占比达27.48%,而无危种仅占41.75%,且濒危趋势逐年加剧^[1]。联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)评估报告指出,全球气候正在加速变暖,而全球水循环响应气候变暖的变化并不均匀,气温的小幅度升高可显著增加极端干旱气候事件的变化幅度和发生频率^[2]。杜鹃花主要分布于中、高海拔山地,性喜冷凉湿润的气候,全球变暖不仅提高了杜鹃花分布区的温度,也导致了其分布区干旱事件频发。Shen^[3]等研究发现,高温胁迫下,不同杜鹃品种叶绿素和类胡萝卜素含量下降,丙二醛(Malondialdehyde, MDA)和过氧化氢(H₂O₂)含量升高,且耐热品种变化幅度明显大于不耐热品种;持续高温胁迫下耐热品种气孔开放度较低,且叶绿体结构不会受到明显损伤。高温胁迫可导致金桂植株体内可溶性糖和淀粉含量降低^[4],使杜鹃花叶片的MDA及脯氨酸(Proline, Pro)含量升高,叶绿素a和总叶绿素的质量分数下降,同时诱导超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)和过氧化物酶(Peroxidase, POD)等抗氧化酶活性的增强,以清除高温产生的过量活性氧^[5]。高温还能诱导杜鹃花体内一系列应激反应基因的表达,通过基因调控来减轻高温造成的伤害^[6]。

高温可导致不同杜鹃品种叶片含水量(RWC)、组织结构疏松度(SR)、组织细胞结构紧密度(CTR)、净光合速率(Net photosynthetic rate, P_n)、气孔导度(Stomatal conductance, G_s)和蒸腾速率(Transpiration rate, T_r)下降,相对电导率(REC)增加^[7]。光合作用是植物生长和生存的关键过程,而光系统Ⅱ(PSⅡ)是光合作用过程中对高温最敏感的环节。高温胁迫导致细胞膜结构遭到破坏,叶绿体、线粒体等光合结构受损,PSⅡ反应中心活性下降,且随着胁迫程

度增加,对植株造成不可逆的伤害^[8-10]。

小溪洞杜鹃(*Rhododendron xiaoxidongense* W. K. Hu)为常绿大灌木至小乔木,6月下旬至7月中下旬开花,总状伞形花序有7~12朵花,花冠白色,具芳香,观赏价值极高;然而,其分布地域狭窄、种群数量稀少,野外难以发现,先后被《中国生物多样性红色名录—高等植物卷》^[11]和《中国被子植物濒危等级的评估》^[12]列为灭绝种(EX)。庐山植物园杜鹃花研究团队历经多年的野外考察,于2019年在江西井冈山重新发现该物种的野生分布,并在后续的调查中在罗霄山脉发现了5个小居群。除模式产地分布海拔相对较低(约1 390 m)外,多自然分布于海拔1 628~1 770 m的林缘、路旁、沟谷林下或山坡灌丛中。原产地及栽培地观测发现,小溪洞杜鹃叶片较大(长达33 cm)、质地薄,对高温、干旱及强光极为敏感,但目前除新种发表的形态描述^[13]外,仅见1篇种子萌发特性的研究报道^[14]。为探讨高温逆境对小溪洞杜鹃的生理影响,本研究以3年生实生苗为试验材料,利用人工气候箱模拟高温胁迫试验,研究了其叶片渗透调节物质、光合特性及叶绿素荧光参数对高温胁迫的响应,以期从逆境生理方面探讨其濒危机制,为生物多样性保护及园林应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2019年10~12月,从江西井冈山自然分布地采集小溪洞杜鹃种子,并于2020年4月在庐山植物园杜鹃花繁殖温室内进行种子育苗。2023年5月,选取大小一致、生长健壮的3年生实生苗移栽到直径12 cm、高10 cm的花盆内,恢复生长一个月后开展试验。盆栽基质为腐殖土+蛭石(3:1,V/V)。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计与方法

试验在人工智能气候箱内进行,培养条件设置为空气相对湿度80%、光照度5 500 lx。采用2种温度处理,对照组(CK):白天25 °C培养12 h,夜间20 °C培养12 h;高温胁迫组(HT):白天40 °C培养12 h,夜间30 °C培养12 h。每组4盆,期间按时为花盆添加适量蒸馏水,以保持土壤湿润。处理72 h

后,分别测定光合响应参数和叶绿素荧光参数等指标。同时,取对照和高温胁迫组的成熟叶片样本保存于-80 °C冰箱内,用于生理指标测定。

1.2.2 渗透调节物质含量的测定

采用蒽酮法^[15]测定其可溶性糖含量,于波长620 nm处测定其吸光度;采用蒽酮硫酸法^[16]测定可溶性淀粉含量,利用80%乙醇将叶片中的可溶性糖与淀粉分离后,通过酸水解的方法将淀粉分解为葡萄糖,于620 nm处测定其吸光度;采用BCA法^[16]测定可溶性蛋白质含量,在562 nm波长处测定吸光度值。所有指标均重复测定3次,取平均值。

1.2.3 气体交换参数

使用LI-6800型便携式光合仪(LI-COR, USA)于8:00~18:00每隔2 h测定一次,共6次。测量时,选取植株中上部3个方向的生长健康且大小相似的叶片。叶片气体交换参数包括净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)。

1.2.4 叶绿素荧光参数测定

叶绿素荧光参数测定前,先用铝箔纸完全包裹叶片,暗适应30 min以上。避开主脉夹住叶片,测定PS II反应中心有效光化学效率(F_v'/F_m'),分别计算PS II非调节性能量耗散量子产量: $Y(NO) = F_v'/F_m'$ 、吸收光能用于天线热耗散: $D = (1 - F_v'/F_m') \times 100$ 、光化学耗散: $P = qP F_v'/F_m' \times 100$,式中: F_v' 为光适应可变荧光产量; F_m' 为光适应最大荧光产量; F_s 为稳态荧光产量; F_m 为暗适应下最大荧光产量; qP 为光化学淬灭系数。测定时,叶室温度25 °C,流速500 μmol·s⁻¹,空气相对湿度控制在50%~75%。叶绿素荧光参数的光响应曲线分别在0、50、100、150、300、500、700、1 000、1 200、1 500 μmol·m⁻²·s⁻¹光强下进行自动观测,每个光强下持续120~180 s。每个指标观测4个叶片,求平均值。

1.3 数据处理与分析

使用Excel 2010软件整理数据,采用SPSS 19.0软件进行单因素方差分析,运用Origin 8.5软件作图。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对小溪洞杜鹃叶片渗透调节物质的影响

不同处理下渗透调节物质含量的变化见图1。与对照组相比,高温胁迫72 h后,小溪洞杜鹃叶片可溶性糖含量减少9.60%(图1A),淀粉含量降低

2.52%(图1B),而可溶性蛋白含量则比对照组增加12.05%(图1C)。由此可见,高温胁迫对小溪洞杜鹃叶片的渗透调节物质产生了一定的影响,但各指标的变化未达到显著水平($P > 0.05$)。

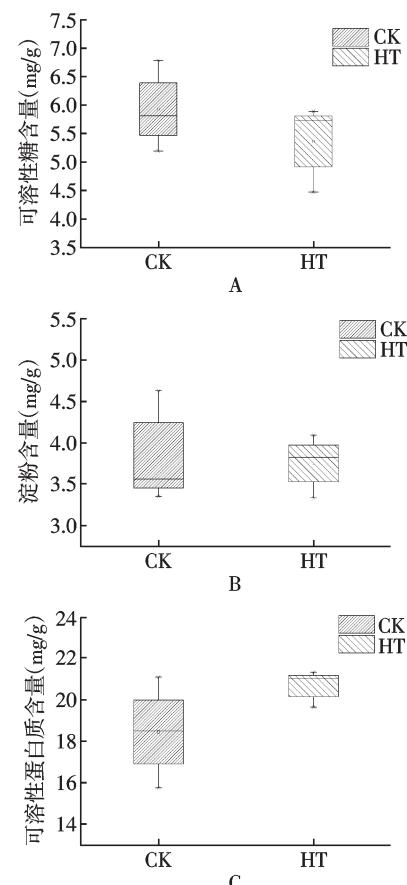


图1 高温胁迫对小溪洞杜鹃叶片渗透调节物质的影响

Fig. 1 Effect of high temperature stress on osmotic

adjustment substances of *R. xiaoxidongense* leaves

注:CK:对照组,HT:高温组。下同。

2.2 高温胁迫对小溪洞杜鹃叶片光响应曲线的影响

由图2A可知,当光合有效辐射(PAR)低于150 μmol·m⁻²·s⁻¹时,2种处理下小溪洞杜鹃叶片的净光合速率(P_n)均随着PAR的增强而急剧上升,且高温胁迫时 P_n 的增幅高于对照;当PAR为150~1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹时,CK组 P_n 随着PAR的增强,其增幅大于HT组;当PAR为1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹时,CK组 P_n 出现小幅下降,而HT组 P_n 在PAR ≥ 700 μmol·m⁻²·s⁻¹时趋于平稳,但在PAR ≥ 500 μmol·m⁻²·s⁻¹时CK组的 P_n 均大于HT组。CK组小溪洞杜鹃叶片气孔导度(G_s)在PAR较低(<100 μmol·m⁻²·s⁻¹)时呈现下降趋势,当PAR为100~

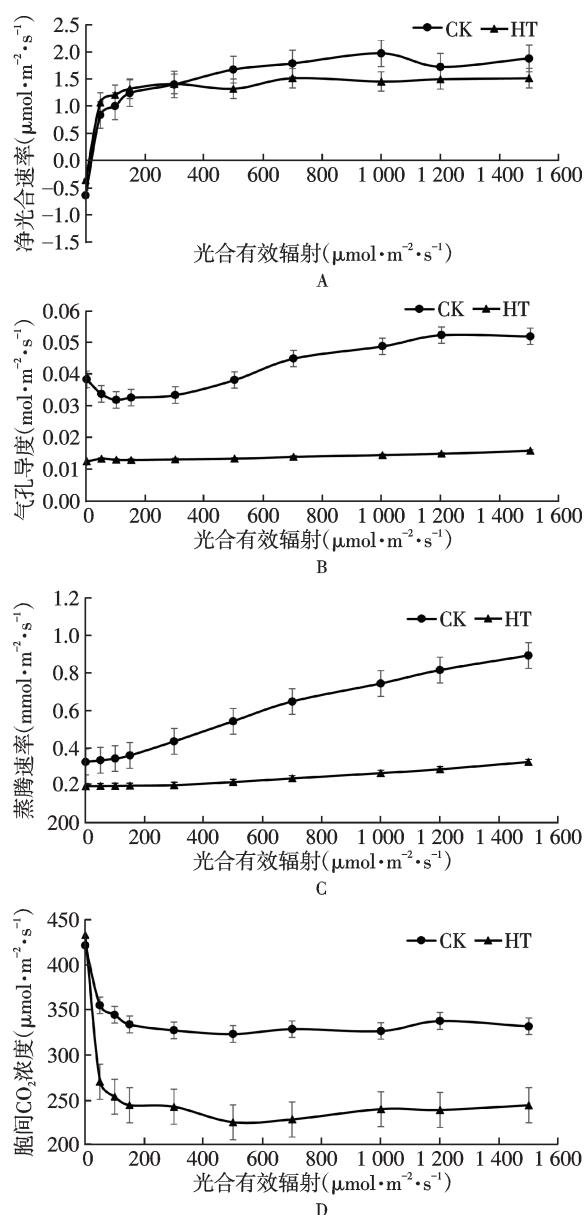


图2 高温胁迫对小溪洞杜鹃叶片光响应曲线的影响
Fig. 2 Effect of high temperature stress on light response curve of *R. xiaoxidongense* leaves

1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 其 G_s 随着 PAR 的增强而逐渐增加, 在 PAR > 1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时变化趋于平稳; HT 组 G_s 随着 PAR 增强而缓慢增加, 且其 G_s 大小及增幅均明显小于 CK(图 2B), 表明高温胁迫对小溪洞杜鹃 G_s 有明显的影响。随着 PAR 增强, 2 种处理下小溪洞杜鹃的蒸腾速率(T_r)均呈现上升的趋势, 但 HT 组 T_r 上升趋势较为平稳, 其 T_r 大小及增幅均明显小于 CK 组, 该变化趋势与 G_s 相似(图 2C)。在 2 种处理中, 小溪洞杜鹃叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)在 0 < PAR < 150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时均随 PAR 增大而急剧下降, PAR 为 150 ~ 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时缓慢下降,

PAR > 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, CK 组 C_i 趋于稳定, 而 HT 组则呈缓慢上升趋势, 但其 C_i 大小始终低于 CK 组(图 2D)。

2.3 高温胁迫对小溪洞杜鹃叶片光合特性日变化的影响

由图 3A 可以看出, CK 组的蒸腾速率(T_r)日变化呈现出下降、上升再下降、上升的趋势, 即 T_r 在 10 : 00 时出现波谷(0.330 4 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 后快速上升至 14 : 00 时达到峰值(0.638 7 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 之后略有下降; HT 组的 T_r 日变化则呈现先下降再上升的变化趋

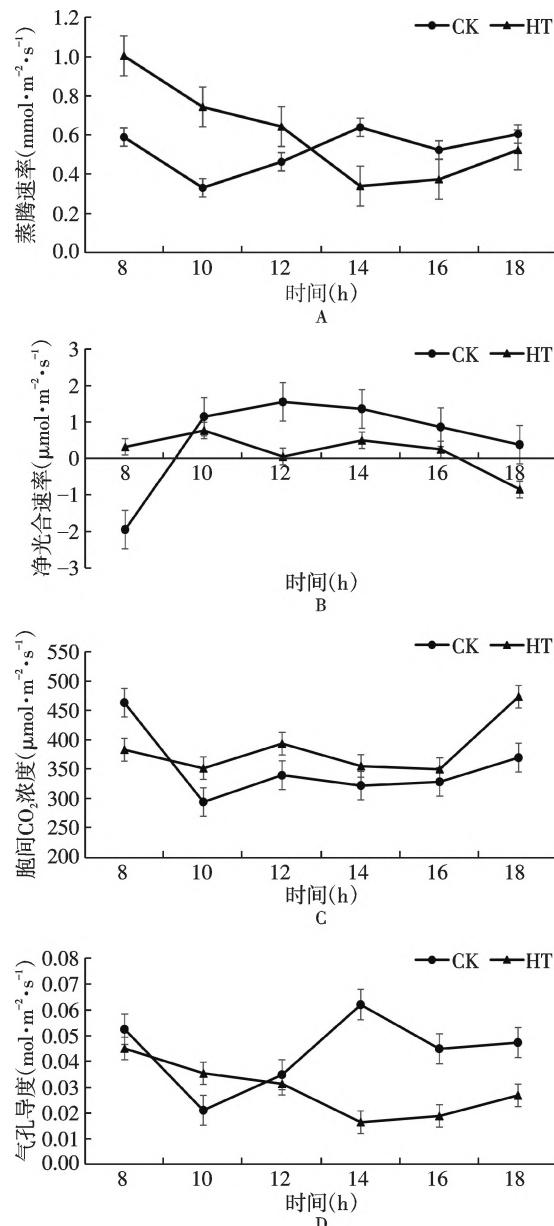


图3 高温胁迫对小溪洞杜鹃叶片光合特性日变化的影响

Fig. 3 Effects of high temperature stress on the diurnal variation of photosynthetic characteristics in *R. xiaoxidongense* leaves

势,即峰值出现在8:00时($1.0028 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),之后快速下降,至14:00时出现波谷($0.3385 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),随后逐渐上升,14:00、16:00时 T_r 值明显低于8:00时。在2种处理中,HT组的 T_r 在上午(8:00~12:00)高于CK组,下午(14:00~18:00)两者相反,但仅10:00时达到显著水平。

净光合速率(P_n)日变化见图3B,CK组 P_n 呈现单峰曲线,8:00时最低,为负值且显著低于其它时段,表明此时 P_n 小于呼吸速率,之后快速增大,至12:00时达到峰值($1.5488 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),之后呈缓慢下降趋势;HT组 P_n 日变化呈不明显的双峰曲线,8:00~10:00时小幅增加,至10:00时达到第一个峰值($0.7653 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),12:00时快速下降($0.0556 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),14:00时又出现第二个峰值($0.4996 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),之后逐渐下降。在2种处理中,除8:00例外HT组 P_n 均低于CK组,但仅在12:00和14:00时达到显著水平。

在2种处理下,胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化均呈不明显的“W型”变化趋势,即8:00时 C_i 较高,随着时间推移和光合作用增强, C_i 下降;至12:00时光合作用受到一定抑制, C_i 又小幅积累,之后随着光合作用再次增强, C_i 呈下降趋势;至18:00时光合作用较弱, C_i 再次积累。其中,CK在10:00时出现波谷($292.7604 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$),而HT组则在16:00时出现波谷($348.8657 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。在2种处理中,除8:00例外,高温胁迫组 C_i 均高于CK组,但仅在10:00时达到显著水平(图3C)。

CK组的气孔导度(G_s)日变化表现出下降—上升再下降—上升的趋势,即8:00~10:00间 G_s 快速下降,至10:00时出现谷值($0.0210 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),之后快速增加,至14:00时达到峰值($0.0621 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),16:00时再次下降,之后趋于平稳;HT组的 G_s 则呈现先下降再上升的变化趋势,即8:00~14:00时 G_s 逐渐下降,至14:00出现谷值($0.0164 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),之后缓慢上升。2种处理中,除10:00例外HT组 G_s 均低于CK,并在14:00时达到显著水平(图3D)。

2.4 高温胁迫对小溪洞杜鹃叶片叶绿素荧光参数日变化的影响

PS II 非调节性能量耗散量子产量 [$Y(NO)$] 的日变化呈现先升高再降低、之后缓慢上升的趋势(图4A)。其中,CK组 $Y(NO)$ 在8:00时最低(接近0),且显著低于其他时段,8:00~10:00时快速增加,至10:00时达到峰值(15.3042),10:00~12:00时小幅降低,之后趋于平稳;HT组 $Y(NO)$

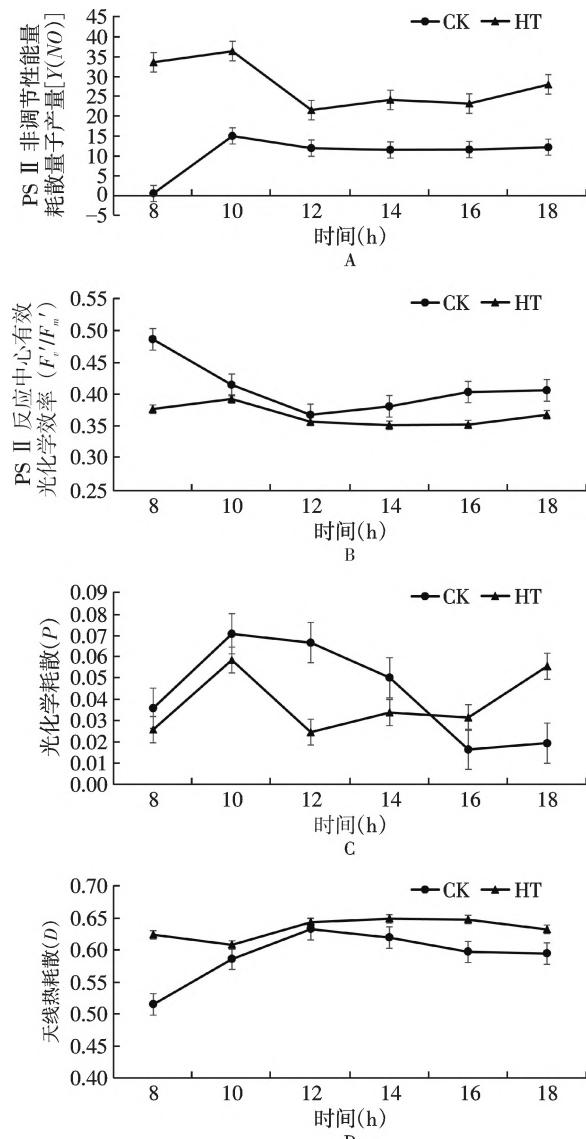


图4 高温胁迫对小溪洞杜鹃叶片叶绿素荧光参数日变化的影响

Fig. 4 Effects of high temperature stress on diurnal variation of chlorophyll fluorescence parameters of *R. xiaoxidongense* leaves

在8:00时较高,8:00~10:00时进一步增加,至10:00时达到峰值(37.0547),随后快速下降,至12:00时出现谷值(21.9300),之后略有上升。2种处理中,HT组 $Y(NO)$ 值在所有时段均高于CK组,并在8:00时和10:00时达到显著水平。

CK组PS II 反应中心有效光化学效率(F_v'/F_m')日变化呈现先下降后上升的趋势(图4B),即在8:00~12:00时快速下降,至12:00出现波谷(0.3673),之后逐渐小幅上升;HT组 F_v'/F_m' 在8:00~10:00时呈现小幅上升,10:00~12:00时大幅下降,12:00时之后趋于平稳。2种处理中,高温胁迫 F_v'/F_m' 值始终低于CK,但仅8:00时达到显著水平。

CK组和高温组的光化学耗散(P)日变化均呈现先升高后下降、再上升的趋势(图4C),且均于10:00时出现峰值(分别为0.070 8、0.058 5)。CK组在10:00~16:00时逐渐下降,至16:00时出现波谷(0.016 4),之后小幅回升;而高温胁迫组在10:00~12:00时大幅下降,并于12:00时出现波谷(0.024 5),在14:00~16:00时趋于平缓,18:00时又快速上升。2种处理中,高温胁迫组 P 值在8:00~14:00时小于CK组,并于12:00时达到显著水平,但在16:00和18:00时则高于CK。

天线热耗散(D)的日变化趋势如图4D所示,CK组8:00~12:00时大幅上升,在12:00时达到峰值(0.632 7),之后逐渐下降;而高温胁迫组则表现为8:00~10:00时下降,后逐渐上升,至14:00时达到峰值(0.649 0),之后再缓慢下降。2种处理中,高温胁迫组所有时段的 D 值均高于CK,但仅在8:00时达到显著水平。

3 讨论

3.1 高温胁迫对叶片渗透调节物质的影响

植物在遭受高温等非生物胁迫时,细胞内的正常代谢平衡被打破,此时脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等渗透调节物质的协同作用,能增强植物对逆境的耐受性^[17]。可溶性糖是能量代谢的中间产物,在植物生长发育和基因表达调控中发挥着重要作用,也是逆境胁迫下植物维持自身水分平衡、提高细胞渗透压以及保护细胞膜的重要物质。本试验中短期高温胁迫后,可溶性糖含量大幅下降,这可能是由于高温导致了细胞呼吸速率加快,增加了小溪洞杜鹃叶片可溶性糖等有机物质的消耗,从而缓解由胁迫造成的代谢不平衡。Geng等^[18]研究发现,耐热性较弱的云锦杜鹃(*Rhododendron fortunei* Lindl.)幼苗在高温胁迫后可溶性糖含量显著下降,而耐热性较强的杜鹃(*Rhododendron simsii* Planch.)、马银花[*Rhododendron ovatum* (Lindl.) Planch. ex Maxim.]等可溶性糖含量呈上升的趋势。小溪洞杜鹃与云锦杜鹃同属常绿杜鹃亚属,且其分布的海拔更高、区域更小。该结果进一步表明,小溪洞杜鹃属于耐热性较弱、对高温较为敏感的物种。

可溶性蛋白是植物重要的渗透调节物质和营养物质,其增加和积累能提高细胞的保水能力,防止细胞质脱水,对细胞内的生命物质及生物膜起到保护作用。当植物遭遇高温逆境时,正常蛋白合成

受阻,此时会诱导热激蛋白(Hsps)产生。Hsps可以维持蛋白质和细胞的稳定性,进而提高植物的耐热能力,维持植物的正常生长^[19~20]。在本试验中,高温胁迫后叶片可溶性蛋白含量升高,可能是由于高温诱导热激蛋白的大量合成,或使膜蛋白转化为可溶性蛋白。张乐华等^[21]也发现,随着高温胁迫程度的增加,猴头杜鹃(*Rhododendron simiarum* Hance)、井冈山杜鹃(*Rhododendron jingangshanicum* Tam)叶片可溶性蛋白质含量显著增加,且耐热性弱的井冈山杜鹃增幅大于耐热性较强的猴头杜鹃,并推测高温胁迫下可溶性蛋白质的积累是对高温伤害的被动响应,反映了植物受环境胁迫的程度和细胞受损伤的大小,即高温使质膜遭受伤害、膜蛋白转变为可溶性蛋白,这一结果与本研究结果相似。张映婵等^[22]则发现高温胁迫后不同大丽花(*Dahlia pinnata* Car.)品种叶片和茎中可溶性糖和可溶性蛋白均下降,这可能是由于不同类群的物种对环境胁迫的敏感性不同,其响应高温胁迫的机制也存在差异。

高温胁迫会导致植物叶绿体结构改变和相关调控基因降解,进而降低叶片对光的利用和营养物质的合成能力^[23~24]。淀粉是植物体内储存养分的主要物质,在植物生长期,多余的多糖以淀粉粒形式贮存于细胞内。本试验中,高温胁迫后淀粉含量下降,这可能是由于高温导致叶绿体结构发生变化,使光合色素吸收光能的效率降低,光合作用受到抑制,无法产生植株正常生长所需的可溶性糖。为了维持植物体正常的代谢平衡,体内淀粉等大分子物质会加速分解代谢,转化为可溶性糖,从而导致淀粉含量小幅下降。

3.2 高温胁迫对叶片光响应曲线的影响

高温胁迫会抑制植物光合作用,气孔和/或非气孔限制是主要因素^[25]。本研究结果显示,小溪洞杜鹃叶片 P_n 随着PAR强度的增加,在前期大幅上升,当PAR达到饱和光强时不再增加,因此当 $\text{PAR} \geq 700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 P_n 趋于平稳。 G_s 、 T_r 随着光照强度的增加总体呈现逐渐上升的趋势,可能是随着光照强度的增加,叶片气孔开张程度(G_s)增大,进而加快了叶片的蒸腾速率。 C_i 随着PAR强度的增加在前期急剧下降,后期呈相对平稳的趋势,可能是由于 $\text{PAR} = 0$ 植物的呼吸作用导致胞间 CO_2 大量积累,随着PAR增强,叶片光合同化作用将 CO_2 转化为有机物,因此 C_i 急剧下降。而随着PAR强度的进一步增强,胞间 CO_2 吸收与转化趋于平衡,故 C_i 维持在

相对较低的水平。在高温胁迫下, P_n 、 G_s 、 T_r 和 C_i 均低于对照组(CK), 表明高温可导致气孔开张度减小或关闭, 光合器官受损, 故 G_s 低于对照组, 而气孔导度降低会抑制植物的蒸腾作用和胞间 CO_2 吸收, 故 T_r 和 C_i 低于对照组, 进而抑制植物的光合作用, 使 P_n 低于对照组, 而 T_r 随着 PAR 增强而增大, 有利于降低叶片表面温度, 从而缓解高温造成的伤害, 这与黄磊等^[26]对北高丛蓝莓(*Vaccinium corymbosum* L.)的研究结果一致。随着 PAR 增强, G_s 与 T_r 变化趋势相似, 表明叶片气孔导度直接影响着蒸腾作用; 而 C_i 与 P_n 变化趋势相反, 说明叶片光合作用可有效减少胞间 CO_2 的积累, 这也表明非气孔因素同样是影响小溪洞杜鹃叶片光合速率的主要限制因素。

3.3 高温胁迫对叶片光合特性日变化的影响

有研究表明, 在夏季高温期间泰顺杜鹃(*Rhododendron taishunense* B. Y. Ding & Y. Y. Fang)、鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae* Franch.)的 P_n 和 T_r 在全光照条件时高于遮荫条件^[27]; 高温胁迫下, 不同杜鹃花品种 P_n 、 G_s 、 T_r 和最大荧光产量(F_m)、PS II 最大光化学效率(F/F_0)和潜在的光化学活性(F_v/F_m)都呈下降趋势, 且耐热品种各指标的下降幅度小于不耐热品种^[28]; 此外, 增加环境相对湿度可以调节渗透调节物质、增加光合色素并改善叶片光合结构, 进而缓解由高温造成的损害^[10]。本研究发现, CK 处理 P_n 随着时间推移(光照增强)而大幅增加, 至 12:00 时达到峰值, 之后随着光强减弱而逐渐下降, 说明适宜的温度(25 °C)条件下, 小溪洞杜鹃无光合“午休”现象; 但高温胁迫下 P_n 在 12:00 时呈现明显下降(P_n 接近于 0), 即出现光合“午休”现象, 表明杜鹃花属植物是否光合“午休”受外界环境(如温度)因素的影响。除 8:00 时外, 高温组 P_n 明显低于 CK 组, 表明高温抑制了光合作用。两种处理间 G_s 与 T_r 的日变化趋势相似, 例如在 14:00 时, CK 组的 G_s 达到最高值, 对应的 T_r 也最大; 而高温组的 G_s 最低, 对应的 T_r 也最小, 表明气孔导度越大, 其蒸腾作用越强。上午 CK 组的 G_s 与 T_r 小于高温组, 而午后相反, 且午后 CK 组的 P_n 大于高温组, 可能是在中午前, 气孔因素是限制净光合速率的主要因素, 而中午“午休”后, 叶片蒸腾速度逐渐加快, 其 C_i 、 T_r 也逐渐恢复至光合作用所需的正常水平, 此时非气孔因素在调节净光合速率上发挥主要作用。这与刘春风等^[29]对观赏海棠(*Malus* spp.)的研究结果一致, 即高温胁迫降低了气孔导度和蒸腾速率, 增加了 C_i 的积累, 加剧了光抑制的发生, 使光合速率降低。

3.4 高温胁迫对叶片叶绿素荧光参数的影响

植物叶片吸收的光能可分为天线色素热耗散(D)、光化学耗散(P)和反应中心的过剩激发能(E)三个部分^[30]。本研究发现, 作为光损伤的重要指标, 在高温胁迫时小溪洞杜鹃叶片 $Y(NO)$ 在 8:00 ~ 10:00 时维持在较高的水平, 随后大幅下降, 12:00 ~ 18:00 时又缓慢上升, 且所有观测时段均大于 CK 组, 表明高温胁迫可能会对小溪洞杜鹃光合结构造成损伤, 而植物可通过热耗散的方式消耗过剩的光能来减轻高温损伤。有效光化学效率(F_v'/F_m')日变化呈现先下降后上升的趋势, 且高温组始终低于 CK 组, 可能是由于 PS II 保护机制, 正午前后的强光促使有效光化学效率降低、 F_v'/F_m' 下降, 而高温加剧了下降趋势, 表明 F_v'/F_m' 受光照强度影响, 且高温胁迫影响有效光化学效率。光化学耗散(P)总体表现为 CK 组大于高温组, 但在 16:00、18:00 相反, 表明高温组光合功能被抑制, 用于光化学耗散的能量较低。天线热耗散(D)日变化与 F_v'/F_m' 相反, 且高温组始终高于 CK 组, 表明高温胁迫会抑制光能向化学能的转变和分配, 导致叶片光能过剩, 促使叶片吸收的光能用于天线色素及其他能量耗散过程, 从而降低了用于 PS II 反应中心的光化学活性, 进而减弱因光能过剩造成的光抑制和光合器官受损。

4 结论

小溪洞杜鹃对环境变化较为敏感, 短期的高温胁迫会诱导其幼苗叶片可溶性糖、淀粉含量减少及可溶性蛋白的积累, 以增加细胞内的渗透调节能力; 导致叶片光响应曲线的气孔导度、蒸腾速率及胞间 CO_2 浓度降低, 使叶片净光合速率下降; 同时, 高温导致气孔导度降低, 胞间 CO_2 浓度增加, 净光合速率下降并出现光合“午休”现象。此外, 高温胁迫导致 PS II 的 $Y(NO)$ 和 D 显著上升, F_v'/F_m' 下降。说明高温胁迫时气孔和/或非气孔限制是影响小溪洞杜鹃叶片光合速率的重要因素, 而小溪洞杜鹃可通过热耗散来减轻高温造成的生理损伤。

在全球气候变暖的大环境下, 干旱、洪涝和极端温度等非生物胁迫事件频发, 正在严重威胁着植物的生存与分布范围^[31]。小溪洞杜鹃作为我国狭域分布的特有濒危物种, 其种群的生存、维续与更新正面临着诸多的生物和环境因素影响。本研究初步明确了其生理指标对高温胁迫的响应机制, 下一步有必要从分子水平揭示其对环境胁迫的适应

及响应机制,深入探讨其生理响应与相关耐热基因表达调控间的互作机制,为小溪洞杜鹃多样性保护、种群复壮以及园林应用提供科技支撑。

参考文献:

- [1] 张乐华,邵慧敏,马永鹏.《中国迁地栽培植物志·杜鹃花科》[M].北京:中国林业出版社,2022: 15-16.
- [2] Field C B, Barros V R, Mach K, et al. Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability: Working Group II contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [M]. United Kingdom: Cambridge University Press, 2014: 1-1101.
- [3] Shen H, Zhao B, Xu J, et al. Effects of heat stress on changes in physiology and anatomy in two cultivars of *Rhododendron* [J]. South African Journal of Botany, 2017, 112: 338-345.
- [4] 汪俊宇,王小东,马元丹,等.‘波叶金桂’对干旱和高温胁迫的生理生态响应[J].植物生态学报,2018,42(6): 681-691.
- [5] 李小玲,雒玲玲,华智锐.高温胁迫下高山杜鹃的生理生化响应[J].西北农业学报,2018,27(2): 253-259.
- [6] Zhao Y, Yu W, Hu X, et al. Physiological and transcriptomic analysis revealed the involvement of crucial factors in heat stress response of *Rhododendron hainanense* [J]. Gene, 2018, 660: 109-119.
- [7] Li Y, Liang W, Zhao B. Physiological and microstructural responses of two *Rhododendron* cultivars to high temperature and low light [J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology. 2020, 61(3): 445-458.
- [8] 刘婉迪,王威,谢倩,等.9个杜鹃品种的高温半致死温度与耐热性评价[J].西北林学院学报,2018,33(5): 105-110, 136.
- [9] 郝召君,周春华,刘定,等.高温胁迫对芍药光合作用、叶绿素荧光特性及超微结构的影响[J].分子植物育种,2017,15(6): 2359-2367.
- [10] Ma W, Liang W, Zhao B. Effect of relative air humidity and high temperature on the physiological and anatomical responses of two *Rhododendron* cultivars [J]. HortScience, 2019, 54(7): 1115-1123.
- [11] 环境保护部,中国科学院.中国生物多样性红色名录——高等植物卷[EB/OL].(2013-09-02)[2023-12-05].https://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm.
- [12] 覃海宁,赵莉娜,于胜祥,等.中国被子植物濒危等级的评估[J].生物多样性,2017,25(7): 745-757.
- [13] 胡文光.江西杜鹃花属一新种[J].四川大学学报(自然科学版),1990,27(4): 492-494.
- [14] 李丹丹,李晓花,刘杰,等.赤霉素和干旱胁迫单一处理对珍稀濒危植物小溪洞杜鹃种子萌发的影响[J].植物资源与环境学报,2022,31(4): 57-64.
- [15] 王学奎.植物生理生化实验原理和技术(第2版)[M].北京:高等教育出版社,2006: 202-204.
- [16] 李小方,张志良.植物生理学实验指导(第5版)[M].北京:高等教育出版社,2016: 112-113.
- [17] Wahid A, Gelani S, Ashraf M, et al. Heat tolerance in plants: An overview [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61(3): 199-223.
- [18] Geng X, Yang Q, Yuan Y, et al. Effects of high temperature on photosynthesis, membrane lipid peroxidation and osmotic adjustment in four *Rhododendron* species [J]. Kyushu University Institutional Repository, 2019, 64 (1): 33-38.
- [19] 陈忠,苏维埃,汤章城.植物热激蛋白[J].植物生理学通讯,2000,36(4): 289-296.
- [20] 李广隆,刘思言,鲁中爽,等.植物热激蛋白响应非生物胁迫研究进展[J].广东农业科学,2019,46(3): 24-30.
- [21] 张乐华,周广,孙宝腾,等.高温胁迫对两种常绿杜鹃亚属植物幼苗生理生化特性的影响[J].植物科学学报,2011,29(3): 362-369.
- [22] 张映婵,韩胜男,王璐,等.六个大丽花品种对高温胁迫的生理响应及耐热性综合评价[J].植物科学学报,2023,41(2): 245-255.
- [23] Zhang R, Wise R R, Struck K R, et al. Moderate heat stress of *Arabidopsis thaliana* leaves causes chloroplast swelling and plastoglobule formation [J]. Photosynthesis Research, 2010, 105(2): 123-134.
- [24] Zhang H, Zhou J, Kan Y, et al. A genetic module at one locus in rice protects chloroplasts to enhance thermotolerance [J]. Science, 2022, 376: 1293-1300.
- [25] Perdomo J A, Camo-Silva E, Hermida Carrera C, et al. Acclimation of biochemical and diffusive components of photosynthesis in rice, wheat, and maize to heat and water deficit: Implications for modeling photosynthesis [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1719.
- [26] 黄磊,姜国斌,朱玉,等.高温对北高丛蓝莓叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响[J].生态学杂志,2016,35(4): 871-879.
- [27] 宋绪忠,杨华,余海珍.两种光环境下泰顺杜鹃和鹿角杜鹃光合特性的日变化[J].浙江林业科技,2023,43(2): 17-21.
- [28] 王露露,耿兴敏,宦智群,等.1-MCP预处理对杜鹃花高温胁迫下光合特性及相关基因表达的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2023,47(4): 103-113.
- [29] 刘春风,张往祥,孙垒,等.高温对观赏海棠生长和光合作用的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2013,37(4): 17-22.
- [30] Depuydt S, Trenkamp S, Fernie A. An integrated genomics approach to define niche establishment by *Rhodococcus fascians* [J]. Plant Physiology, 2009, 149(3): 1366-1386.
- [31] Fedoroff N V, Battisti D S, Beachy R N, et al. Radically rethinking agriculture for the 21st century [J]. Science, 2010, 327(5967): 833-834.