

DOI:10.11937/bfyy.201613049

杜鹃耐热生理研究进展

庞新华, 罗 清, 池昭锦

(广西壮族自治区亚热带作物研究所, 广西 南宁 530001)

摘 要:综述杜鹃植物在高温胁迫下对细胞膜系统、保护酶系统、渗透调节物质及光合作用的不良影响,指出提高杜鹃耐热性的技术措施包括化学诱导、高温锻炼、合理施肥、接种菌根真菌及选育耐热品种,对当前研究提出了总结并展望我国杜鹃耐热性研究方向。

关键词:杜鹃;耐热性;生理生化

中图分类号:S 685.21 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2016)13-0192-04

杜鹃既是世界名花又是中国十大名花之一。杜鹃花属(*Rhododendron*)是杜鹃花科(Ericaceae)中一大属,植株为常绿、半常绿或落叶灌木、小乔木。杜鹃属植物大约有 960 种,分布于欧亚北美等三大洲^[1],起源于距今 6 700 万~13 700 万年中生代的白垩纪。我国杜鹃花种类繁多,占世界种类的 60%以上^[2],云南、四川以及西藏等地的多数种类为我国特有品种^[3]。中国杜鹃花的种类及多样性是我国乃至世界园林的宝贵财富,对杜鹃花种质资源引种及保育是世界共同关注的课题。

虽然我国杜鹃花种类非常的丰富,但是多数品种并

没有被广泛的应用于园林当中^[4]。大部分杜鹃花属植物的原始生境都是较阴凉湿润的地区,忌炎热和强光暴晒^[5]。制约杜鹃花应用于园林中的一个重要因素是高温热害,其可导致植物发育停滞甚至死亡^[6],因此,研究杜鹃花属植物高温胁迫下的各种生理生化变化及耐热性机理,有利于提前采取相应措施以减轻高温对杜鹃植株的伤害,以期抗高温杜鹃植株的筛选提供理论参考。

1 高温胁迫对杜鹃生理生化指标的影响

1.1 细胞膜系统与杜鹃的耐热性

细胞膜的双分子层类脂的物理状态与温度有关,细胞膜系统在各种逆境下会膨胀或破损,表明细胞膜与抗逆性有着密切的联系^[7]。EDWARDS 等^[8]认为,高温胁迫会引起膜脂过氧化产生丙二醛(MDA)等产物。当植物体内 MDA 累积到一定程度,膜结构发生变化,膜蛋白

第一作者简介:庞新华(1968-),男,硕士,高级农艺师,现主要从事热带亚热带作物栽培与育种等研究工作。E-mail: gpxh@126.com.

基金项目:广西壮族自治区直属公益性科研院所基本科研业务费专项资助项目(桂热研 201412)。

收稿日期:2016-02-14

The Quality Standard of Chinese Kiwifruit and Its Comparison With International Organizations

PANG Rongli, WANG Ruiping, GUO Linlin, LI Jun, FANG Jinbao, XIE Hanzhong

(Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou, Henan 450009)

Abstract: The objective of the study was to know the current situation of Chinese kiwifruit quality and safety standards, and to find out the level of integration the quality and safety standards of Chinese fruits and international standards. Proceed from the effect on fruit quality and safety of the major risk factors, the research to our country current effective kiwifruit quality and safety limits, in-depth analysis about kiwifruit quality and safety related to heavy metals and pesticide residue limits of pollutants indicators. And the maximum limit(MRLs) of pesticide residues in the European Union, CAC, which was closely related to the trade between China and the European Union, was analyzed. This thesis analyzed the structure of kiwi quality safety standard in China, and pointed out the main problems in the existing standards, put forward the further improvement of Chinese fruit quality and safety standards.

Keywords: kiwifruit; quality safety; pollutant limits; present situation

变性导致细胞膜的透性增加使得电解质渗漏^[9],因而测定叶片的相对电导率及 MDA 含量可以知道植物细胞膜的受损程度^[10]。王凯红等^[11]对 5 种杜鹃幼苗在高温条件下测定 MDA 含量,张乐华等^[12]对 2 种常绿杜鹃亚属(Subgen. *Hymenanthes*)植物幼苗模拟高温条件下测定 MDA 含量的变化,结果均是随胁迫温度的升高而增大。郑宇等^[13]研究西洋杜鹃在高温胁迫下其相对电导率变化,结果表明,随着胁迫温度的升高和胁迫时间的增加,细胞膜受到破坏的程度逐渐加深,西洋杜鹃的叶片相对电导率逐渐上升。高温胁迫后 MDA 含量和电导率的增加量与杜鹃的耐热性呈负相关(在一定极限温度内),因此,测定叶片中的 MDA 含量及电导率可以作为衡量杜鹃耐热性的生理指标。

1.2 保护酶活性与杜鹃的耐热性

不同植物需要的生长温度不同,在植物正常生长情况下,植物细胞体内自由基的产生和清除存在着动态平衡,一旦遭受到高温胁迫就会打破平衡。自由基累积到某一临界极限就会伤害细胞,引发一系列复杂生理生化反应使植物遭受高温伤害。植物受到高温胁迫,自身防御系统会降低或消除活性氧对膜脂的攻击能力。过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)等之所以被统称为保护酶系统,是因为在 Halliwell-Asada 途径中,抗坏血酸过氧化氢酶、谷胱甘肽还原酶及脱氢抗坏血酸还原酶等共同作用把过氧化氢(H_2O_2)除去。

国内外许多学者在杜鹃的保护酶活性方面研究较多。周广^[14]在研究白花杜鹃(*R. mucronatum*)、红滩杜鹃(*R. chihsinianum*)、毛棉杜鹃(*R. moulmainense*)、羊躑躅(*R. molle*)和红棕杜鹃(*R. rubiginosum*)时,用 22℃(正常生长温度)为对照组,随着温度逐渐升高 SOD 活性也呈增大趋势,但是到了 38℃后 SOD 活性则逐渐降低,说明 38℃为这几种杜鹃的临界温度,耐热性强的杜鹃品种在临界温度内 SOD 活性强于耐热性弱的品种。张乐华等^[15]以 5 种杜鹃为试验对象,随着温度的升高,5 种杜鹃的 CAT 活性也逐渐增大以达到减少高温伤害的保护作用。WANG 等^[16]研究结果也表明了杜鹃 POD、CAT 在受到高温胁迫后活性增加用于清除活性氧。王凯红等^[17]试验结果中 POD、CAT 活性比对照组显著增幅,而 SOD 耐热性强的增幅大于热敏感种。高温胁迫下 SOD、CAT 活性与杜鹃的耐热性呈正相关,说明耐热性较强的品种在高温逆境下 SOD、CAT 活性相对耐热性差的品种高,这将有利于保护植株不受到高温伤害。

1.3 细胞渗透调节物质与杜鹃的耐热性

在不良环境下,植物细胞会主动形成糖、有机酸、无机离子等渗透调节物质来提高溶质浓度,适应逆境胁迫的这种现象称为渗透调节(osmoregulation)。植物体内

渗透调节物质主要有脯氨酸(Pro)、可溶性糖及可溶性蛋白质,正常情况下植株内的 Pro、可溶性糖及可溶性蛋白质含量都比较低,在高温胁迫下植株则会大量累积^[18]。

王丽娟等^[19]对不同温度下桃叶杜鹃(*R. annae*)的 Pro、可溶性蛋白质和可溶性糖进行测定,结果表明,Pro 和可溶性蛋白质含量随温度升高而增大,而可溶性糖含量在 30℃小幅增加(与对照组比较),38℃则呈现下降的趋势。罗琳等^[20]对美容杜鹃(*R. calophytum*)的愈伤组织进行 38℃热胁迫,可溶性糖和 Pro 含量变化不显著,而可溶性蛋白质含量随时间的延长而增加。周广等^[21]用井冈山杜鹃(*R. jinggangshanicum*)进行热胁迫试验,随着温度升高,Pro 和可溶性蛋白质含量显著上升。郑宇等^[13]研究的西洋杜鹃受到高温胁迫时 Pro 无显著差异。Pro 及可溶性蛋白质的增幅与杜鹃品种耐热性强弱有关^[17],轻度胁迫时耐热性强的品种 Pro 增幅不显著,可溶性蛋白质在重度胁迫时耐热性弱的增幅显著,说明 Pro 及可溶性蛋白质不适合作为杜鹃花耐热性品种筛选的指标。

1.4 光合作用与杜鹃的耐热性

温度补偿点(temperature compensation point)是呼吸速率与光合速率相等时的温度。植物在受到温度补偿点以上的温度时,呼吸作用增强且消耗的 O_2 大于光合作用产生的 O_2 ,光合速率降低,高温破坏叶绿体和细胞质的结构,使叶绿体的酶钝化。研究杜鹃花高温胁迫下的光合作用将有助于加深对植物的抗逆生理适应机制的了解。

高温使杜鹃的叶绿素含量下降,尤其是叶绿素 a、b,类胡萝卜素含量增加,导致叶片失绿变黄^[22-23]。郑宇等^[24]对西洋杜鹃的 4 个品种分别在 38℃与 43℃条件下进行试验,结果表明杜鹃随着温度的升高,光合作用光抑制加重,净光合速率(Pn)及气孔导度下降,胞间 CO_2 浓度增加,蒸腾速率先升后降。说明高温引起西洋杜鹃光合速率下降是非气孔限制为主。在 2 种温度处理下,4 种杜鹃叶片叶绿素荧光动力学参数原初光能转化效率(Higher PS II Photochemical Maximum Efficiency, Fv/Fm)均大幅下降,表明 PSII 结构已经损伤,发生 PSII 反馈氧化还原作用,光能过剩引起 Fv/Fm 下降。非光化学猝灭系数(NPQ)下降,可能是试验设置的温度过高,超过杜鹃能承受的临界温度,PSII 反应中心失活,导致不可逆失活的程度。周媛等^[25]对 7 种杜鹃分别以 30、35、38℃处理,光抑制发生时 Fv/Fm 下降,热敏感杜鹃品种下降的更为剧烈。NPQ 既有降低也有上升,不耐热品种降幅显著,表明热耗散保护机制随着温度的升高进而丧失,加速叶片死亡,耐热品种降幅较小,甚至部分品种胁迫后期上升,说明耐热保护机制较强。

2 提高杜鹃耐热性的技术措施

2.1 化学诱导

施用化学物质如脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)和抗热剂对氨基水杨酸(PAS)、海藻酸(AA)、氯化钙(CaCl_2)等能提高植物的抗热性^[26]。ABA可使生物膜稳定,延缓SOD和CAT活性的下降,增加植物体内Pro、可溶性蛋白质和可溶性糖含量,从而使杜鹃提高耐热性。外源 Ca^{2+} 能够提高杜鹃SOD、CAT、APX活性及钙调蛋白水平。赵冰等^[27]用 Ca^{2+} 喷施高山杜鹃(*R. lapponicum*)叶面,研究表明 Ca^{2+} 处理 $20\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 有效降低杜鹃的热害指数、抑制MDA上升、促进Pro积累及延缓叶绿素含量的降低,提高杜鹃的耐热性。郑宇等^[28]通过不同浓度的 CaCl_2 处理,在高温胁迫下2种西洋杜鹃的耐热生化指标均发生不同程度的变化,其耐热性有所提高。汪蓉^[29]对马缨杜鹃(*R. delavayi*)用抗热剂(PAS、AA和 CaCl_2)等处理后各项指标均有不同程度提高,对抗热性有显著的影响,使植物维持正常的生理活动。隋立军^[30]对长白山野生毛毡杜鹃(*R. confertissimum*)进行组培繁殖,并对组培苗进行EMS(5%甲基磺酸乙酯溶液)处理后比对照组耐热性强。

2.2 高温锻炼

在播种前对杜鹃种子或幼苗进行适当高温锻炼,可提高杜鹃的耐热性。田婧等^[31]研究表明,对黄瓜幼苗进行高温预处理能有效提高植株的耐热性。周黎等^[32]对白芨种子苗在 $33\text{ }^\circ\text{C}$ 下高温锻炼3 d,结果表明白芨种子苗比对照组耐热性显著增强。

2.3 合理施肥

在高温逆境下,合理施肥可以缓解高温对杜鹃植株带来的伤害。控制土壤水分,多施P、K肥,少施N肥,使植株生长缓慢,提高杜鹃的耐热性。

2.4 接种菌根真菌

植物能与一定种类真菌建立互惠共生关系,形成互惠共生体。地球上97%的植物都能形成菌根,它对增强植物抗逆性有一定作用^[33]。钟林芳等^[34]研究杜鹃花类菌根真菌对杜鹃耐热性的影响,接种ERM真菌的杜鹃能长时间抵抗高温胁迫,对杜鹃生长及提高耐热性都有良好的促进作用。施用杜鹃菌根真菌对华南地区引种成功具有非常重要的意义。

2.5 选育耐热品种

寻找耐热种质资源、选育耐热杜鹃品种是提高杜鹃的耐热性根本途径。近年来,随着分子生物技术的快速发展,植物耐热性基因工程研究取得明显进展^[35-36]。KATIIYAR等^[37]发现拟南芥的[38]从水稻中提取出OsHsfA2e转录因子,超表达转化拟南芥,得到的转基因拟南芥通过测定各项指标显示耐热性明显提高。

SUZUKI等^[39-40]研究发现拟南芥转录因子MBFLc(Multiprotein Bridging Factor 1c)在热激反应中可以控制36种不同转录本的表达来介导植物的耐热性。通过对杜鹃进行耐热性鉴定从中筛选出耐热品种,借鉴与利用已经成功的转基因技术,筛选耐热性相关基因,通过基因工程改良植株的耐热性。

3 结论与展望

该研究详细介绍了目前在杜鹃高温胁迫生理生化反应及耐热性等方面获得的研究成果,并提出增强杜鹃耐热性的技术措施,为杜鹃耐热性品种的引种选育提供了理论基础。杜鹃在高温胁迫时,细胞膜系统、保护酶系统、渗透调节和光合作用都为抵御逆境而作出适当的生理响应。细胞膜受到逆境影响改变膜质结构使脂质透性增加。保护酶系统通过改变酶的活性以达到清除活性氧的目的,减少膜脂氧化对植物的伤害。渗透调节物质Pro在耐热性较强的植株内含量较同类植物多,受到胁迫时含量增幅上升较快。高温会加重光合作用光抑制,净光合速率下降。此外,通过转基因工程选育耐热杜鹃品种,在种子及幼苗期适当进行高温锻炼并喷洒ABA、SA、JA、PAS和 CaCl_2 等化学抗热药剂,施用P、K肥及杜鹃菌根真菌的方法来提高耐热性。

杜鹃作为我国重要的花卉资源,如果能够进行耐热驯化并向华南地区引种,将会对增加当地城市园林景观具有重大意义。虽然杜鹃耐热性研究已经取得较大的进展,但是对于杜鹃耐热性指标的筛选标准尚不统一,在生化分子和转基因方面的研究甚少,对杜鹃抗热性的研究没有形成一个完整的系统。因此亟需深入研究耐热遗传机制,结合植物生理学与育种学,统一耐热性指标,建立科学合理的耐热性评价体系,对引种植物进行耐热评判以达到缩短引种时间提高引种效率的目的。目前,对杜鹃花种子及幼苗期高温锻炼等方面的研究尚鲜见相关报道,相关学者高温锻炼白芨、黄瓜等取得较好的效果,因此高温锻炼也可以用于杜鹃耐热性研究。随着科学的日益发展,试验设备仪器的更新及分子生物技术的成熟发展,通过相关基因的克隆、耐热转基因工程获得杜鹃的转基因耐热新品种,在日后推广种植及应用是一个重要的研究方向。

参考文献

- [1] 李光照. 中国广西杜鹃花[M]. 上海:上海科学技术出版社,2008:1-6.
- [2] 张长芹. 杜鹃花[M]. 北京:中国建筑工业出版社,2003:1-3.
- [3] 耿玉英. 中国杜鹃花解读[M]. 北京:中国林业出版社,2008:1-20.
- [4] 韩久同,陶涛,江朝宝,等. 安徽高山杜鹃的引种繁育技术[J]. 经济林研究,2008,26(4):76-79.
- [5] 申仕康,吴富勤,张新军,等. 杜鹃属植物人工繁殖与引种栽培研究进展[J]. 广东农业科学,2014,41(20):37-40.
- [6] WAHID A, GELANI S, ASHRAF M, et al. Heat tolerance in plants; an

- overview[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61: 199-223.
- [7] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 282-295.
- [8] EDWARDS G E, BAKER N K. Can CO₂ assimilation in maize leaves be predicted accurately from chlorophyll fluorescence analysis[J]. Photosynthesis Research, 1993, 37(2): 89-102.
- [9] 刘祖祺, 张石城. 植物抗性生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 1-20.
- [10] MARTINEAN J R, SPECHT J E. Temperature tolerance in soybean[J]. Crop Science, 1979(19): 75-81.
- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] 郑宇, 何天友, 陈凌艳, 等. 高温胁迫下西洋杜鹃的生理响应及耐热性[J]. 福建林学院学报, 2012, 32(4): 326-335.
- [14] 周广. 高温胁迫对 7 种杜鹃生理生化特性的影响[D]. 南昌: 南昌大学, 2010.
- [15] 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.
- [16] WANG X, 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 compare is on of photoprotective strategies in overwintering plants[J]. Plant Sci, 2009, 177(6): 607-617.
- [17] 王凯红, 凌家慧, 张乐华, 等. 两种常绿杜鹃亚属幼苗耐热性的主成分及隶属函数分析[J]. 热带亚热带植物学报, 2011, 19(5): 412-418.
- [18] 张哲, 闵红梅, 夏关均, 等. 高温胁迫对植物生理影响研究进展[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(16): 8338-8339, 8342.
- [19] 王丽娟, 欧静, 钟登慧, 等. 高温胁迫对桃叶杜鹃幼苗生理生化指标的响应[J]. 湖北农业科学, 2014, 53(20): 4882-4891.
- [20] 罗琳, 白洁, 陈超, 等. 美容杜鹃叶片再生及愈伤组织耐热生理研究[J]. 西北植物学报, 2014, 34(7): 1377-1382.
- [21] 周广, 孙宝腾, 张乐华, 等. 井冈山杜鹃叶片抗氧化系统对高温胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2010, 30(6): 1149-1156.
- [22] 廖金, 周泓, 刘冰, 等. 夏季城市绿地中不同遮阳条件下杜鹃叶温变化及其生理响应[J]. 北方园艺, 2013(7): 74-77.
- [23] 丘媛. 杜鹃花属植物种子育苗技术及耐热性研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2013.
- [24] 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.
- [25] 周媛, 童俊, 徐冬云, 等. 高温胁迫下不同杜鹃品种 PSII 活性变化及其耐热性比较[J]. 中国农学通报, 2015, 31(31): 150-159.
- [26] 王利军, 黄卫东. 高温胁迫及其信号转导[J]. 植物学通报, 2000, 17(2): 114-120.
- [27] 赵冰, 付玉梅, 丁惠惠, 等. Ca²⁺ 处理对秦岭高山杜鹃耐热性的影响[J]. 西北林学院学报, 2010, 25(6): 29-32.
- [28] 郑宇, 何天友, 陈凌艳, 等. 不同浓度 CaCl₂ 对“普红”和“梅红”西洋杜鹃耐热性影响研究[J]. 福建林业, 2015, 3(1): 32-36.
- [29] 汪蓉. 抗热剂对马缨杜鹃抗热性的影响研究[D]. 广州: 仲恺农业工程学院, 2014.
- [30] 隋立军. 长白山毛毡杜鹃的组织培养及提高耐热性的研究[D]. 吉林: 延边大学, 2014.
- [31] 田婧, 郭世荣. 黄瓜的高温胁迫伤害及其耐热性研究进展[J]. 中国蔬菜, 2012(18): 43-52.
- [32] 周黎, 万新屏, 何宪江, 等. SPSS 分析高温锻炼对白芨种子苗耐热性的影响[J]. 广东农业科学, 2013, 40(22): 59-62.
- [33] 张春英. 杜鹃花菌根研究及其应用[M]. 北京: 中国林业出版社, 2013: 1-5.
- [34] 钟林芳, 钟群峰, 郁书君, 等. 菌根真菌对提高杜鹃花耐热性的影响[C]. 中国观赏园艺研究进展, 2012: 477-482.
- [35] 刘克禄, 陈卫国. 植物耐热相关基因研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(1): 127-132.
- [36] 鞠冠华, 崔丽洁, 张书, 等. 植物耐热性的分子机制研究进展[J]. 长江蔬菜(学术版), 2012(24): 5-11.
- [37] KATTIYAR A S, AGARWAL M, GROVER A. Heat-tolerant basmati rice engineered by over-expression of *hsp101*[J]. Plant Molecular Biology, 2003, 51(5): 677-686.
- [38] YOKOTANI N, ICHIKAWA T, KONDOU Y, et al. Expression of rice heat stress transcription factor OsHsfA2e enhances tolerance to environmental stresses in transgenic *Arabidopsis*[J]. Planta, 2008, 227(5): 957-967.
- [39] SUZUKI N, BAJAD S J, SHULAVE V, et al. The transcriptional co-activator MBF1c is a key regulator of thermotolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Biological Chemistry, 2008, 283(14): 9269-9275.
- [40] SUZUKI N, SEJIMA H, TAM R, et al. Identification of the MBF1 heat-response regulon of *Arabidopsis thaliana*[J]. The Plant Journal, 2011, 66: 844-851.

Research Progress of Heat Tolerance on *Rhododendron*

PANG Xinhua, LUO Qing, CHI Zhaojin

(Guangxi Subtropical Crops Research Institute, Nanning, Guangxi 530001)

Abstract: This paper expounded the negative effects of high-temperature stress on cell membrane system, protective enzyme system, osmotic regulation substances and photosynthesis. It also introduced the improvement measures including chemical induction, high temperature exercise, fertilization, vaccinate with *Rhododendron* mycorrhizal fungi and breeding heat tolerance varieties. Summary of current research was put forward and the research orientation of *Rhododendrons* heat tolerance in the future.

Keywords: *Rhododendron*; heat tolerance; physiological and biochemical