

DOI: 10.5846/stxb201804180882

张海娜, 鲁向晖, 金志农, 李阳, 王瑞峰, 李宗勋, 刘利昆. 高温条件下稀土尾砂干旱对 4 种植物生理特性的影响. 生态学报, 2019, 39(7): - .
Zhang H N, Lu X H, Jin Z N, Li Y, Wang R F, Li Z X, Liu L K. Effects of drought on physiological characteristics of seedlings of four species grown on rare earth mill tailings at high temperatures. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(7): - .

高温条件下稀土尾砂干旱对 4 种植物生理特性的影响

张海娜, 鲁向晖*, 金志农, 李 阳, 王瑞峰, 李宗勋, 刘利昆

南昌工程学院 水利与生态工程学院, 南昌 330099

摘要: 稀土矿尾砂区地表大面积裸露, 土壤结构遭到破坏, 保水性能差, 植物生长受到严重的干旱胁迫, 季节性高温干旱期甚至威胁植物的生存。以稀土矿区周边广泛分布的枫香、木荷、樟树和桉树 4 种植物为研究对象, 对比分析高温干旱条件下 4 种植物幼苗的光合特征、水分利用效率(WUE)、渗透调节物质和抗氧化酶活性等生理特征及适应性, 为稀土尾砂矿区生态修复中植物的筛选提供理论依据。结果显示, 高温干旱(空气温度 40℃, 土壤含水量 2%左右)条件下, 4 种植物的光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)和叶绿素(Chl)含量显著低于高温丰水条件(空气温度 40℃, 土壤含水量 15%左右), 光合作用受到抑制, WUE 升高; 不管高温丰水还是干旱条件下, 樟树 WUE 最高; 干旱条件下枫香和桉树的丙二醛(MDA), 木荷和桉树的可溶性糖、脯氨酸(Pro)和可溶性蛋白, 以及所有植物的过氧化物酶活性(超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT))均显著高于丰水条件。隶属函数评价得出 4 种植物幼苗抗高温干旱的等级为樟树>桉树>木荷>枫香; 灰色关联分析发现 WUE 和可溶性糖与抗旱性关联最大, 其次为 CAT、Pro 和 MDA, 可溶性蛋白与抗旱性关联最小。其中, 樟树通过提高 WUE、可溶性糖和 CAT 来应对干旱, 桉树通过可溶性糖和 MDA 响应干旱胁迫, 木荷在 Pro 调节下体现抗干旱性, 枫香则通过可溶性蛋白来抗旱。因此, 在稀土尾砂植被恢复中关于乔木树种的选择可优先考虑樟树。

关键词: 稀土尾砂; 干旱胁迫; 水分利用效率; 渗透调节; 抗氧化酶活性

Effects of drought on physiological characteristics of seedlings of four species grown on rare earth mill tailings at high temperatures

ZHANG Haina, LU Xianghui*, JIN Zhinong, LI Yang, WANG Ruifeng, LI Zongxun, LIU Likun

College of Water and Ecology Engineering, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, China

Abstract: Mining rare earth minerals by heap leaching processes imposes substantial threats to the soil in rare earth ore areas, including the destruction of soil structures and the exposure of the ground surface over large areas, which together leads to poor soil water retention and severe soil erosion. Consequently, the growth and survival of plants in these areas are likely to be threatened by soil water deficit, especially during the drought season when air temperatures are frequently very high. To improve the ecological environments of rare earth mill tailings, effective restoration strategies are urgently needed, of which screening for suitable plants is a critical step for ecological recovery. In this study, four woody plant species (*Liquidambar formosana*, *Schima superba*, *Eucalyptus grandis*, and *Cinnamomum camphora*) that are widely distributed around rare earth mine tailings were selected and tested for their physiological responses to drought stress at high temperatures, and the photosynthetic traits, water use efficiency (WUE), osmotic regulation substances, and antioxidant enzymes activities of seedlings were measured. All four species grown under the drought treatment (with soil water content at 2% and air temperature at 40℃) had significantly lower photosynthetic rates (Pn), stomatal conductance (Gs), and

基金项目: 国家自然科学基金项目(51669015); 江西省水利厅科技项目(KT201540); 水利部鄱阳湖水资源水生态环境研究开放基金(ZXKT201510)

收稿日期: 2018-04-18; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xianghuilu@nit.edu.cn

transpiration rates (Tr) than those in the wet treatment (with soil water content at 15% and air temperature at 40°C), but there was a higher WUE for seedlings under the drought condition compared to seedlings in the wet treatment. *C. camphora* had the highest WUE regardless of soil water status. Malondialdehyde (MDA) in *L. formosana* and *E. grandis*, the soluble sugar, proline (Pro), the soluble protein in *S. superba* and *E. grandis*, and the peroxidase activity of all species under the drought condition were significantly higher than those in wet. The comprehensive evaluation on physiological indexes based on the subordinate function value method indicated that the sequence for drought resistance of the four plants at high temperatures was *C. camphora*, *E. grandis*, *S. superba*, and *L. formosana*. The gray correlation analysis showed that WUE and soluble sugar had the largest correlation with drought resistance, followed by CAT, Pro and MDA. On the other hand, soluble protein was least correlated with drought resistance. Overall, *C. camphora* coped with drought stress at high temperatures by improving WUE and accumulating soluble sugar and CAT jointly, while *E. grandis* coped with drought stress by accumulating soluble sugar and MDA. For the other two species, *S. superba* responded to drought through the proline regulation, while *L. formosana* regulated their soluble proteins in resistance to drought. Therefore, *C. camphora* could be a priority for vegetation restoration in rare earth mill tailings.

Key Words: rare earth mill tailings; drought stress; osmotic regulation; antioxidant enzyme activity

离子型稀土矿是我国重要的战略资源,南方红壤区是主要产区。随着稀土研究的深入和需求量的增加,稀土矿山的开采迅速发展,但离子型稀土矿早期多采用堆浸工艺开采,遗留大面积尾砂地,造成严重的水土流失^[1-2]。采取有效的矿山植被修复措施来改善稀土尾砂生态环境是亟待解决的问题。然而,稀土尾砂地表裸露、干热化强烈,保水能力差^[3],植物生长受到严重的水分胁迫,尤其季节性高温干早期,甚至影响到植物幼苗的存活。因此,筛选抗高温干旱性强的乡土植物,是实现稀土尾砂地生态恢复的首要措施。目前关于稀土尾砂植被恢复的研究报道大多集中在草灌层,如百喜草(*Paspalum notatum*)^[4],紫珠草(*Callicarpa macrophylla*)、梔子(*Gardenia jasminoides*)、果桑(*Morus alba*)、金银花(*Lonicera japonica*)^[5],宽叶雀稗(*Paspalum wettsteinii*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)^[6]等;乔木层植物的筛选在福建长汀稀土尾砂植被恢复中有所报道,主要有木荷(*Schima superba*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、火力楠(*Michelia macclurei*)、山杜英(*Elaeocarpus sylvestris*)^[6]等。虽然这些乔木是参考稀土矿区周边未破坏地土壤和植物的特点筛选的,但是尾砂地土壤的理化性质发生了很大变化,这些被筛选植物对废弃矿尾砂的适应性如何,缺少足够评价。根据课题组前期对江西寻乌稀土尾砂植被恢复情况的调查,发现稀土矿尾砂区地表植被覆盖度较高(甚至达到100%),但是乔木层主要是桉树,种类单一,在植物筛选方面存在一定的盲目性,缺乏适生植物筛选的有效指标。

光合作用是植物对环境变化很敏感的生理过程^[7],高的净光合速率和水分利用效率(WUE)常常被作为植物生存和分布能力强的表征^[8],而且WUE是植物抗旱特性的客观评价指标^[9],在相同条件下WUE高的植物抗旱能力强^[10],它能够揭示植物的潜在生存能力,有助于找出植物抵御极端干旱和水分胁迫的内在机理^[11-12]。不仅如此,为适应复杂多变的环境,植物在生理上发生与之相应的改变来适应环境^[13],如渗透调节物质、抗氧化酶等。研究发现,逆境胁迫下植物叶片会积累渗透调节物质(可溶性糖、脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白等),通过提高细胞渗透压来维持细胞的持水力和水分代谢平衡^[14-15],通过抗氧化酶活性抑制细胞的膜脂过氧化、维护氧自由基的代谢平衡和细胞膜的完整性^[14];而且,植物抗逆性与抗氧化酶和渗透调节物质含量正相关^[16]。基于此,本文以稀土矿区周边的植物枫香、木荷、桉树以及江西广泛分布的乡土植物樟树为研究对象,对比分析植物幼苗在高温干旱和高温丰水条件下的光合作用、WUE,以及植物叶片的渗透调节物质含量和抗氧化酶活性,探讨4种植物对稀土尾砂高温干旱胁迫的响应机理与抗旱性,为稀土尾砂生态修复中抗逆植物的筛选提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

供试土壤取自江西省寻乌县某废弃稀土矿尾砂地,采集表层 0—20 cm 的尾砂,分析其理化性状。根据国际制土壤质地分类,土壤粒径在 2—0.02 mm 范围的含量约占 65%左右,属于沙质壤土,田间持水量 15.02%,土壤容重 2.25 g/cm³;土壤 pH 为 5.08,属于强酸性,电导率高达 79.12 dS/m,是未破坏地红壤(6.9 dS/m)的 10 倍多,尾砂中土壤有机碳、有机质、全氮、全磷含量分别为 6.29 g/kg、10.85 g/kg、0.20 mg/kg 和 1.21 g/kg,速效磷和速效钾含量分别为 13.78 mg/kg 和 225.97 mg/kg(表 1)。

供试植物种类为稀土矿区周边生长良好的枫香、木荷、桉树,和江西广泛分布的樟树,其中枫香、木荷和樟树为两年生幼苗,桉树为当年生盆栽苗。

表 1 稀土尾砂 0—20 cm 深度土壤理化性状

Table 1 Soil physical and chemical property in soil 0—20 cm depth of rare earth backfillings

物理性状 Physical character	粒径大小 Particle size	>2 mm	1—2 mm	0.5—1 mm	0.25—0.5 mm	<0.25 mm
	含量 Content/%		33.47	20.66	25.92	17.48
田间持水量 Field capacity/%			15.02±0.15		土壤容重 Soil bulk density/(g/cm ³)	2.25±0.06
	土壤 pH		5.08±0.02		有机碳/(g/kg)	6.29±0.11
化学性状 Chemical character	电导率/(dS/m)		79.12±7.09		有机质/(g/kg)	10.85±0.19
	全磷/(g/kg)		1.21±0.17		速效磷/(mg/kg)	13.78±1.84
	全氮/(mg/kg)		0.20±0.10		速效钾/(mg/kg)	225.97±2.35

1.2 试验方法

试验于南昌工程学院生物技术试验基地进行。该基地位于南昌市,属于亚热带湿润季风气候,年平均气温 17—17.7℃,极端最高气温 40.6℃,极端最低气温 -9.7℃,年降雨量 1600—1700 mm,降水日为 147—157 天,年平均暴雨日 5.6 天,年平均相对湿度为 78.5%。年日照时间 1723—1820 h,日照率为 40%。年平均风速 2.3 m/s。年无霜期 251—272 天。夏季高温期,降雨较少,植物常会遭受高温干旱胁迫。

2016 年 3 月底将枫香、木荷、樟树幼苗(高约 50 cm,冠幅 15 cm)和桉树幼苗(高约 15 cm,冠幅 10 cm)种植于花盆(直径 29 cm,高 26 cm)中,每种植物 10 盆,盆与盆之间的距离为 15 cm,完全随机摆放。试验初期是南昌雨季,将植物处于自然状态。在季节性高温干旱期,连续 15 天温度高于 35℃,天气晴朗未降雨。在此期间将一半植株仍处于自然状态(高温干旱条件),另一半植株则每隔 5 天充分浇水,直到花盆底部有水流出(高温丰水条件)。光合参数和生理指标测定于充分浇水后第 3 天进行。同时,用烘干法测定盆中稀土尾砂的土壤含水量。

选择高温干旱和高温丰水条件下生长健壮均一的植株,用美国 LI-Cor 公司制造的 LI-6400 便携式光合仪,于 9:00—11:00 测定植株中上部叶片的光合指标,包括净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr),每种处理重复 3—5 次。试验期间,光合有效辐射 1022.90 μmol photons m⁻² s⁻¹,叶片饱和水汽压差 3.55 kPa,空气温度和相对湿度分别为 40℃和 50%左右。

光合测定的同时,采集植株中上部健康叶片,迅速放入液氮罐带回实验室低温 -80℃保存,用于植物渗透调节物质和抗氧化酶活性测定,指标测定参考李合生^[17]的实验方法。叶绿素(Chl)含量采用分光光度法,丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法;可溶性糖含量采用蒽酮硫酸法,游离脯氨酸(Pro)采用磺基水杨酸法,可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 法;超氧化物歧化酶(SOD)活性采用 NBT(氮蓝四唑)光还原法;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法,过氧化氢酶(CAT)活性采用碘量滴定法。

1.3 数据处理

采用 SPSS16.0 软件对数据进行不同处理的单因素方差分析(ANOVA),Duncan 新复极差法检验生理指

标在树种之间的差异显著性,显著性水平设定为 $\alpha=0.05$;模糊隶属函数^[18]评价 4 种植物抗高温干旱的能力,隶属函数值越高则表示抗旱性越强;灰色关联法^[19]分析各指标与抗旱隶属函数均值的关联度,关联度越大则表示该指标与抗旱性关系越紧密。

采用 Origin 8.0 软件进行数据处理和绘图。

2 结果与分析

2.1 土壤水分状况

高温干旱条件下土壤含水量为 1.13—2.13%,高温丰水条件下为 13.57—19.61%,其土壤含水量显著高于高温干旱条件。对不同植物来说,干旱条件下樟树的土壤含水量显著高于木荷,丰水条件下土壤含水量在 4 种植物之间无显著差异(表 2)。

表 2 4 种植物土壤含水量情况
Table 2 Soil water content of four plants

土壤水分条件 Soil water condition	枫香 <i>L. formosana</i>	木荷 <i>S. superba</i>	樟树 <i>C. camphora</i>	桉树 <i>E. grandis</i>
高温干旱 HT drought/%	2.04±0.43ab	1.13±0.07b	2.13±0.32a	1.99±0.16ab
高温丰水 HT wet/%	15.89±2.06a	18.82±2.22a	13.57±2.56a	19.61±2.12a

同一处理下植物种间差异显著用不同字母表示, $P<0.05$; HT; High temperatures

2.2 植物幼苗光合特征

高温干旱条件下,植物的 P_n 、 G_s 和 T_r 在 4 种植物之间差异不显著,樟树 WUE 显著高于枫香和木荷;高温丰水条件下, P_n 在 4 种植物之间无显著差异,而樟树的 G_s 和 T_r 显著低于其他 3 种植物,WUE 最高;不管是干旱还是丰水条件下,枫香、木荷和桉树的 WUE 无显著差异(图 1)。

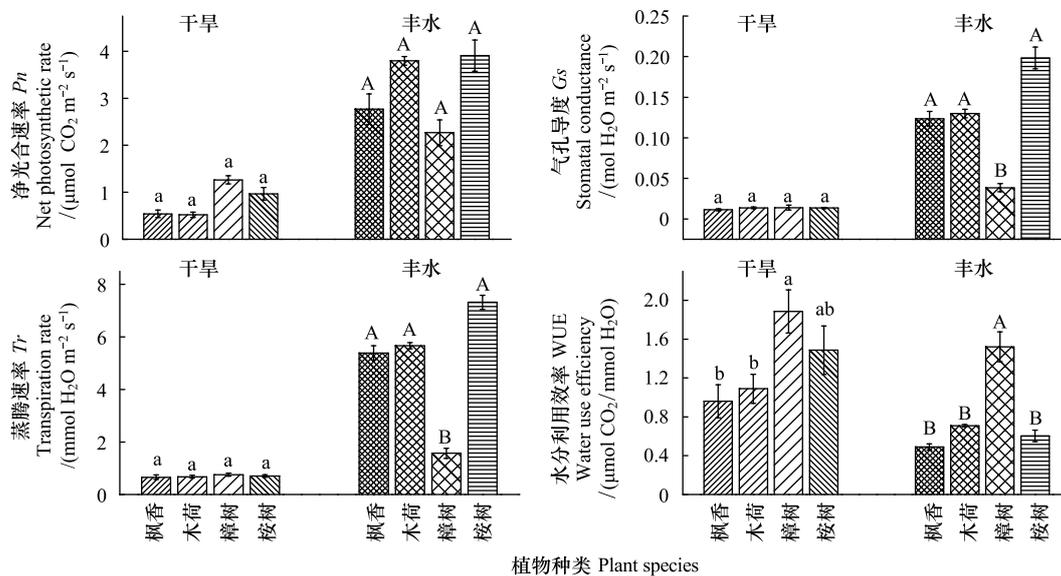


图 1 高温干旱和高温丰水条件下 4 种植物幼苗的光合特征

Fig.1 Photosynthetic characteristics of four plants under drought and wet conditions at high temperatures

高温干旱条件下植物种间差异用小写字母表示,高温丰水条件下用大写字母表示。不同字母表示差异显著($P<0.05$)

2.3 植物幼苗的 Chl 和 MDA 含量

不管是高温干旱还是丰水条件,枫香 Chl 含量最高,丰水条件下木荷和樟树次之,桉树最低;干旱处理下枫香、木荷和樟树的 Chl 含量较丰水条件显著降低,其中木荷的 Chl 含量降低幅度高达 66.82%,远高于其他三种植物(表 3),使其 Chl 含量显著低于樟树与桉树,说明木荷的 Chl 含量受干旱胁迫影响最大。对 MDA 来

说,高温丰水条件下樟树含量最高,木荷和桉树次之,枫香最低;高温干旱胁迫下枫香和桉树的 MDA 含量显著高于丰水条件,分别高出 49.14%和 22.07%,木荷和樟树的 MDA 含量在两种水分处理之间的变化幅度分别为 3.47%和 2.68%,无显著差异(图 2,表 3)。

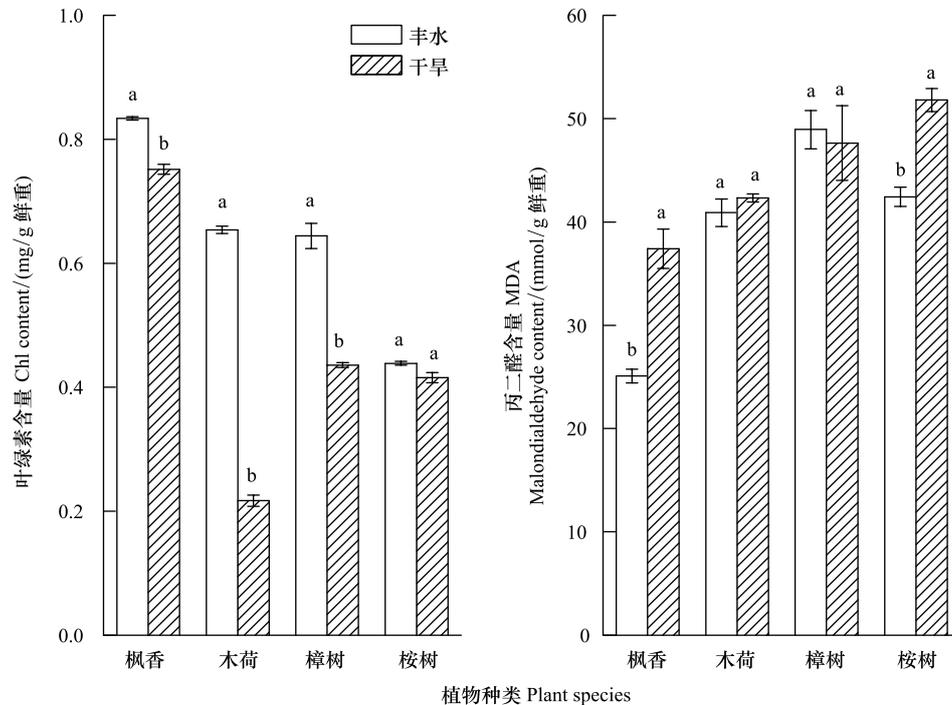


图 2 高温干旱和高温丰水条件下 4 种植物的叶绿素和丙二醛含量

Fig.2 Chl and MDA of four plants under drought and wet conditions at high temperatures

同种植物不同水分之间差异显著用不同字母表示 ($P < 0.05$)

表 3 高温干旱条件下 4 种植物各生理指标较高温丰水条件的变化幅度

Table 3 Variation range of each index of four plants under drought and wet conditions at high temperatures

植物种类 Plant species	各指标变化幅度 Variation range of each index/%							
	叶绿素 Chl	丙二醛 MDA	可溶性糖 Solute sugar	脯氨酸 Proline	可溶性蛋白 Solute protein	超氧化物歧化酶 SOD	过氧化物酶 POD	过氧化氢酶 CAT
枫香 <i>L. formosana</i>	9.87	49.14	4.71	10.23	32.76	1.29	256.98	52.74
木荷 <i>S. superba</i>	66.82	3.47	26.45	97.09	158.93	1113.44	241.34	840.75
樟树 <i>C. camphora</i>	32.36	2.68	4.93	28.91	18.83	31.52	580.20	117.59
桉树 <i>E. gaudis</i>	5.28	22.07	44.67	179.21	25.10	18.95	216.95	59.61

Chl; chlorophyll; MDA; Malondialdehyde; SOD; Superoxide diamutase; POD; Peroxidase; CAT; Catalase

2.4 植物幼苗叶片的渗透调节物质含量

高温干旱条件下 4 种植物的渗透调节物质含量较丰水条件均有不同程度的升高,其中木荷和桉树的可溶性糖、Pro 和可溶性蛋白含量显著高于丰水条件,枫香和樟树的 3 种物质含量在丰水与干旱条件之间无显著差异。高温干旱条件下,木荷的 Pro 和可溶性蛋白含量较丰水条件下的变化幅度分别为 97.09%和 158.93%;桉树的 Pro 含量变化幅度最大,为 179.21%,可溶性糖次之,为 44.67%,可溶性蛋白最低,为 25.10%(表 3);枫香和樟树在干旱和丰水条件下渗透调节物质含量的变化幅度分别为 4.71—32.76%和 4.93—28.91%。可见,高温干旱胁迫下木荷和桉树的渗透调节能力高于枫香和樟树(图 3)。

2.5 植物幼苗叶片的抗氧化酶活性

高温干旱胁迫下木荷、樟树和桉树的 SOD 活性较丰水条件显著升高,变化幅度依次为 1113.44%、31.52%和 18.95%,枫香的 SOD 活性在丰水和干旱处理之间无显著差异;4 种植物在干旱条件下的 POD 活性显著高

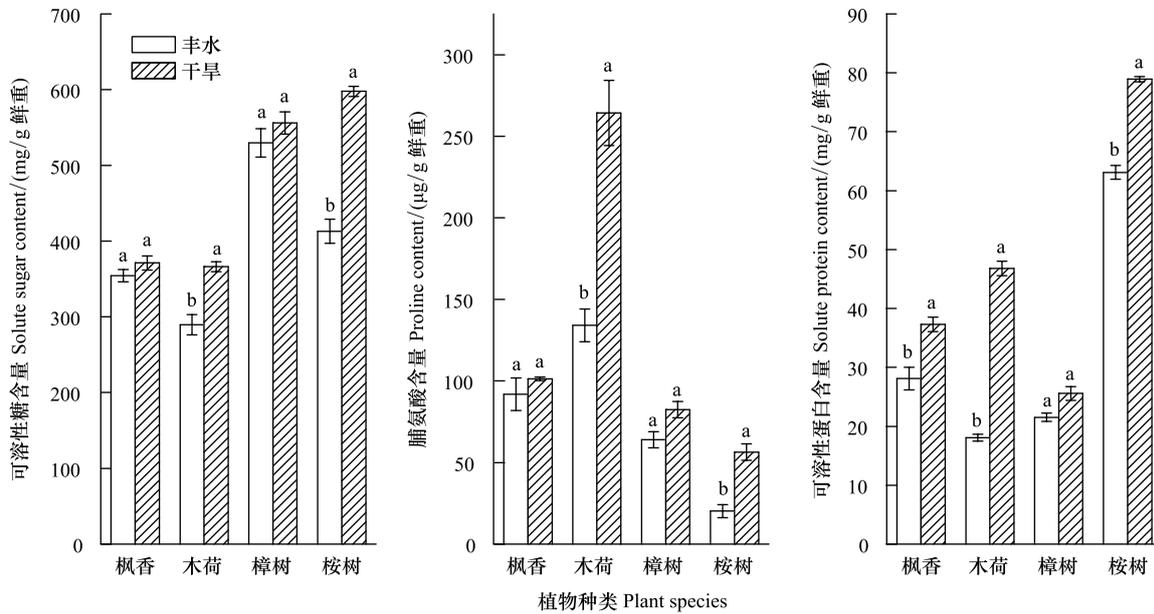


图3 高温干旱和高温丰水条件下4种植物的渗透调节物质

Fig.3 Osmotic adjustment solutes of four plants under drought and wet conditions at high temperatures

不同条件下同种植物差异显著用不同字母表示 ($P < 0.05$)

于丰水条件,其中樟树升高幅度最大,为 580.20%,枫香和木荷次之,分别为 256.98%和 241.34%,桉树变化幅度最小,为 216.95%;干旱胁迫下 4 种植物的 CAT 活性较丰水条件均显著升高,其中木荷升高 840.75%,幅度最大,樟树次之,为 117.59%,枫香和桉树 CAT 变化幅度无显著差异,分别为 52.74%和 59.61%。可见,枫香主要通过 POD 和 CAT 来应对干旱胁迫,其他 3 种植物则通过 3 种抗氧化酶活性的共同作用来应对高温干旱胁迫(图 4)。

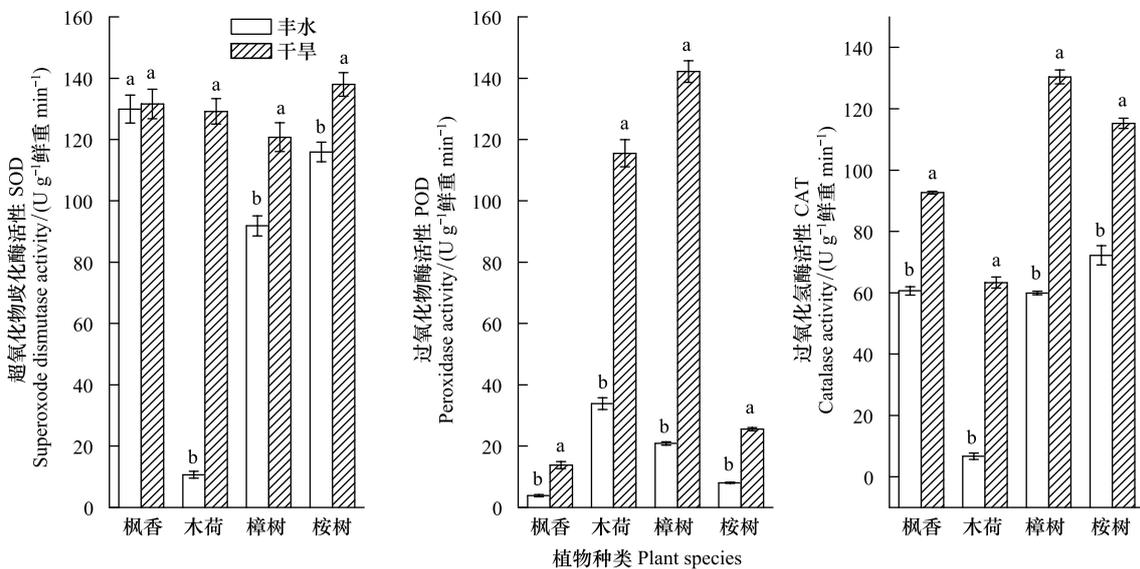


图4 高温干旱和丰水条件下4种植物的抗氧化酶活性

Fig.4 Antioxidant enzyme activity of four plants under drought and wet conditions at high temperatures

同种植物在不同处理间差异显著用不同字母表示 ($P < 0.05$)

2.6 植物幼苗抗旱性综合评价

2.6.1 模糊隶属函数分析

通过隶属函数法对高温干旱条件下 4 种植物幼苗的 9 个抗旱性指标进行综合评价,可知 4 种植物枫香、木荷、樟树和桉树的隶属函数值分别为 0.221、0.529、0.696 和 0.563,其抗旱性为樟树>桉树>木荷>枫香(表 4)。

表 4 稀土尾砂高温干旱条件下 4 种木本植物的抗旱性综合评价

Table 4 Comprehensive evaluation on drought resistance of four plants under high temperature and drought condition in rare earth mine tailings

抗旱性指标 Drought resistance index	植物种类 Plant species			
	枫香 <i>L. formosana</i>	木荷 <i>S. superba</i>	樟树 <i>C. Camphora</i>	桉树 <i>E. grandis</i>
水分利用效率 WUE	0.000	0.138	1.000	0.568
叶绿素 Chl	0.000	1.000	0.591	0.629
可溶性糖 Soluble sugar	0.021	0.000	0.819	1.000
脯氨酸 Pro	0.216	1.000	0.126	0.000
可溶性蛋白质 Soluble protein	0.778	1.000	0.924	0.000
丙二醛 MDA	0.000	0.341	0.801	1.000
超氧化物歧化酶 SOD	0.533	0.489	0.000	1.000
过氧化物酶 POD	0.000	0.792	1.000	0.091
过氧化氢酶 CAT	0.438	0.000	1.000	0.775
隶属函数均值 Membership function mean	0.221	0.529	0.696	0.563
抗旱性排序 Drought resistance sort	4	3	1	2

WUE: Water use efficiency; Chl: Chlorophyll; Pro: Proline; MDA: Malondialdehyde; SOD: Superoxide dismutase; POD: Peroxidase; CAT: Catalase

2.6.2 灰色关联分析

对各抗旱指标均值与抗旱系数进行灰色关联分析,关联度越大表明该指标与抗旱性的关系越密切。表 5 显示,关联度大小为 WUE>可溶性糖>CAT>Pro>MDA>SOD>Chl>POD>可溶性蛋白,表明 WUE 与抗旱性关联最大,其次为可溶性糖和 CAT 等指标,而 SOD、POD、Chl 以及可溶性蛋白对这 4 种植物幼苗的抗旱性影响较小。

表 5 抗旱指标的灰色关联分析

Table 5 Grey relation analyses on drought resistance indexes

指标 Index	关联系数 Correlation coefficient				关联度 Correlation degree	关联序 Correlation order
	枫香 <i>L. ormosana</i>	木荷 <i>S. superba</i>	樟树 <i>C. Camphora</i>	桉树 <i>E. grandis</i>		
水分利用效率 WUE	0.756	0.646	0.826	1	0.807	1
叶绿素 Chl	0.336	0.536	0.572	0.748	0.548	7
可溶性糖 Soluble sugar	0.867	0.729	0.736	0.632	0.741	2
脯氨酸 Pro	0.715	0.581	0.839	0.659	0.699	4
可溶性蛋白 Protein	0.552	0.511	0.495	0.573	0.533	9
丙二醛 MDA	0.591	0.911	0.423	0.563	0.622	5
超氧化物歧化酶 SOD	0.459	0.863	0.383	0.627	0.583	6
过氧化物酶 POD	0.373	0.645	0.408	0.756	0.545	8
过氧化氢酶 CAT	0.552	0.499	0.964	0.875	0.723	3

WUE: Water use efficiency; Chl: Chlorophyll; Pro: Proline; MDA: Malondialdehyde; SOD: Superoxide dismutase; POD: Peroxidase; CAT: Catalase

通过隶属函数和灰色关联分析可知,枫香通过可溶性蛋白调节表现出最弱抗旱性,木荷在 Pro 渗透调节作用下体现抗旱性,樟树通过 WUE、可溶性糖和 CAT 的共同作用来应对高温干旱,桉树则通过可溶性糖和 MDA 来响应干旱胁迫。

3 讨论与结论

矿山废弃地的植被恢复一般不具备灌溉条件,再加上稀土尾砂地土壤保水能力差,因此所选植物应具有尽可能强的抗旱性,尤其在研究区的季节性高温干旱期,对抗旱力强植物的筛选更具必要性,抗旱指标的作用在植物筛选也中有着重要的现实意义。本文比较了高温干旱条件下 4 种植物的光合生理和 WUE,发现干旱胁迫下植物的 P_n 、 G_s 和 Tr 显著低于丰水条件,而 WUE 显著高于丰水条件,说明高温干旱抑制了 4 种植物的光合作用,主要通过提高 WUE 来应对稀土尾砂的高温干旱胁迫,其中樟树在干旱胁迫下具有最高 WUE;而且丰水条件下樟树的 P_n 、 G_s 和 Tr 比其余 3 种植物都低,WUE 也最高,说明高温丰水条件下,樟树采用“保守方式”适应环境,这使得樟树在干旱胁迫时依然能够保持较高 WUE 和生存能力,这可能与樟树叶片结构中较高的粘液细胞含量有关^[20],有助于增强植物的抗性,这与王倩等^[21]发现低温胁迫后 3 种景天的粘液细胞数量增多的研究结果基本一致。

植物遭受干旱胁迫时,其生理生化过程可以反映植物的应对机制,通过产生脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白等渗透调节物质而维持细胞内外的渗透平衡^[22-23],减轻干旱胁迫对植物的伤害效应。已有研究表明,干旱处理下刺槐幼苗的叶、枝、树干以及根系的可溶性糖均高于正常水分条件^[24]。赵雪等对干旱胁迫下不同种源文冠果幼苗渗透调节物质的测定表明,随着干旱胁迫加剧,文冠果幼苗叶片的可溶性糖和可溶性蛋白含量增加^[25];马剑等关于文冠果的生理特性对水分胁迫响应的研究也得到一致结论^[26]。本研究中,稀土尾砂高温干旱胁迫下 4 种植物的可溶性糖、脯氨酸和可溶性蛋白含量均有不同程度的提高,与前人研究结果^[24-26]一致。木荷和桉树的 3 种渗透调节物质(可溶性糖、Pro 和可溶性蛋白)含量显著高于丰水条件,枫香和樟树的渗透调节物质含量在两种处理之间无显著差异,说明木荷和桉树受干旱胁迫的影响较大,分别通过 Pro 和可溶性糖的渗透调节作用来维持叶片细胞膨压,减少高温干旱对植物叶片的破坏,而樟树在高温干旱胁迫下依然能够维持正常的渗透调节能力,枫香的主要渗透调节物质可溶性蛋白与植物抗旱性的关联性最小,抗旱性最弱。

干旱胁迫还会引起植物体内活性氧的积累,导致脂质过氧化反应和质膜透性增强,进而引起严重的生理伤害,那么植物清除活性氧的能力与其抗旱性紧密相关。干旱时叶片可以通过 SOD、POD、CAT 来清除树木体内的自由基,防止细胞膜受到伤害^[23]。MDA 作为膜脂过氧化产物之一,它可以与细胞膜上的蛋白质、酶等结合,导致膜完整性的破坏和选择透性的丧失,是细胞膜被破坏的标志性物质^[27]。本研究中高温干旱胁迫下枫香和桉树 MDA 含量显著高于丰水条件,樟树和木荷的 MDA 无显著差异,说明枫香和桉树的细胞膜受损程度加剧,樟树和木荷细胞膜受损程度小,主要是由于木荷和樟树受到高温干旱胁迫时,其 SOD、POD 和 SOD 的活性急剧升高,及时清除植物体内自由基,使细胞膜免受伤害;而枫香和桉树在干旱条件下的 SOD、POD 和 SOD 活性升高幅度较小,致使植物体内的膜脂过氧化反应增强,MDA 含量升高。这与王卓敏等^[28]、宋爱琴等^[29]对轻度干旱胁迫下樟树和木荷的抗氧化酶活性响应一致,重度干旱胁迫下的生理响应相反,说明本试验中稀土尾砂高温干旱对樟树和木荷幼苗的胁迫尚处于轻度,在水分条件改善后可以恢复正常生长。从上述 4 种植物的过氧化物酶活性可知,干旱胁迫下樟树和木荷的酶活性较高,枫香和桉树较低,说明樟树和木荷可通过抗氧化酶活性的调节来保护膜结构,维持正常生理代谢。

上述研究显示,稀土尾砂高温干旱胁迫下 4 种植物在 WUE、渗透调节和抗氧化酶活性等方面表现出明显响应。灰色关联分析得出,各指标抗旱关联度大小为 WUE>可溶性糖>CAT>Pro>MDA>SOD>Chl>POD>可溶性蛋白,可见 WUE 和可溶性糖是衡量植物抗旱性的主要指标。这与段洪浪等^[30]的研究结果一致,季节性高温干旱会对植物的碳水过程产生重要影响,而“水力失衡”和“碳饥饿”可分别从水分关系和碳同化两方面解释树木干旱死亡的生理机制。植物通过提高 WUE 来提高抗旱性和生产力;非结构性碳水化合物(NSC)参与乔木的生命过程,在很大程度上影响着乔木对干旱胁迫的响应^[31],可溶性糖作为 NSC 的主要组成物质,通过渗透调节以维持膨压,促进细胞吸水,维持导管的水分传导功能,提高树木存活率。对抗氧化酶活性来说,系统中 SOD、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、CAT 酶活性之间的平衡是确定活性氧(超氧自由基和 H_2O_2)稳态水

平的关键^[32],SOD 作为防御第一线,能特异性地将超氧阴离子歧化为 H₂O₂和 O₂,然后由 APX 和 CAT 清除 H₂O₂,由于 CAT 与 H₂O₂具有较高的亲和力^[18],CAT 在清除过量的 H₂O₂方面起了重要作用,因此 CAT 与树木抗旱性的关联度高于 SOD 和 POD。基于隶属函数法对 4 种植物的抗旱性进行综合评价,结果显示:樟树>桉树>木荷>枫香,其中樟树是通过 WUE、可溶性糖和 CAT 的共同作用体现抗旱性,桉树通过可溶性糖和 MDA 来响应干旱胁迫,木荷在 Pro 的调节作用下体现抗旱性,枫香则通过可溶性蛋白的调节表现了最弱抗旱性。因此,在稀土尾砂植被恢复中关于阔叶乔木的选择可优先考虑樟树。

参考文献(References):

- [1] Li X F, Chen Z B, Chen Z Q, Zhang Y H. A human health risk assessment of rare earth elements in soil and vegetables from a mining area in Fujian Province, Southeast China. *Chemosphere*, 2013, 93(6): 1240-1246.
- [2] Liang T, Li K X, Wang L Q. State of rare earth elements in different environmental components in mining areas of China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2014, 186(3): 1499-1513.
- [3] 刘文深, 刘畅, 王志威, 滕文凯, 汤叶涛, 仇荣亮. 离子型稀土矿尾砂地植被恢复障碍因子研究. *土壤学报*, 2015, 52(4): 879-887.
- [4] 李小青, 陈昌春, 池明茹. 几种植物在稀土尾砂基质上的抗旱力比较. *中国科技信息*, 2012(7): 96-97.
- [5] 钟敏, 郭礼荣, 贺强, 何世林, 曾庆远, 徐祥, 蓝军, 朱钦娟. 中草药在赣南稀土尾砂治理中的适应性研究. *中国水土保持*, 2017(11): 57-60.
- [6] 王友生, 吴鹏飞, 侯晓龙, 岳辉, 彭绍云, 马祥庆. 稀土矿废弃地不同植被恢复模式对土壤肥力的影响. *生态环境学报*, 2015, 24(11): 1831-1836.
- [7] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. *生态学报*, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [8] Schierenbeck K A, Marshall J D. Seasonal and diurnal patterns of photosynthetic gas exchange for *Lonicera sempervirens* and *L. Japonica* (Caprifoliaceae). *American Journal of Botany*, 1993, 80(11): 1292-1299.
- [9] Yang Y T, Guan H D, Batelaan O, McVicar T R, Long D, Piao S L, Liang W, Liu B, Jin Z, Simmons C T. Contrasting responses of water use efficiency to drought across global terrestrial ecosystems. *Scientific Reports*, 2016, 6: 23284.
- [10] Sobrado M A. Relation of water transport to leaf gas exchange properties in three mangrove species. *Trees*, 2000, 14(5): 258-262.
- [11] Gao Y, Markkanen T, Aurela M, Mammarella I, Thum T, Tsuruta A, Yang H Y, Aalto T. Response of water use efficiency to summer drought in boreal Scots pine forests in Finland. *Biogeosciences Discussions*, 2016, doi: 10.5194/bg-2016-198.
- [12] 白灵娜, 王占林, 贺康宁, 樊光辉, 张得芳, 谢守忠. 青海 4 种抗旱树种水分利用效率对水分和光照的响应. *中国农学通报*, 2016, 32(16): 12-17.
- [13] Chazdon R L, Pearcy R W, Lee D W, Fetcher N. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments//Mulkey S S, Chazdon R L, Smith A P, eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Boston, MA: Springer, 1996: 5-55.
- [14] 李子英, 丛日春, 杨庆山, 周健. 盐碱胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响. *生态学报*, 2017, 37(24): 8511-8517.
- [15] 周瑞莲, 解卫海, 侯玉平, 王艳芳, 黄清荣. 东北沙地 7 种植物高温时段的生理适应对策. *林业科学*, 2014, 50(6): 74-81.
- [16] 郭安琪, 周瑞莲, 宋玉, 马会雷. 刈割后黑麦草生理保护作用对其补偿性生长的影响. *生态学报*, 2018, 38(10): 3495-3503.
- [17] 李合生. *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [18] Liu Y B, Xiao J F, Ju W M, Zhou Y L, Wang S Q, Wu X C. Water use efficiency of China's terrestrial ecosystems and responses to drought. *Scientific Reports*, 2015, 5: 13799.
- [19] 杜明凤, 丁贵杰, 赵熙州. 不同家系马尾松对持续干旱的响应及抗旱性. *林业科学*, 2017, 53(6): 21-29.
- [20] 初庆刚, 胡正海. 中国樟科植物叶中油细胞和粘液细胞的比较解剖研究. *植物分类学报*, 1999, 37(6): 529-540.
- [21] 王倩, 关雪莲, 胡增辉, 卢存福, 冷平生. 3 种景天植物叶片结构特征与抗寒性的关系. *应用与环境生物学报*, 2013, 19(2): 280-285.
- [22] 周钰佩, 刘慧霞, 于成, 林丽果, 林选栋. 硅对不同盐生境下高羊茅生物量及渗透调节物质含量的影响. *生态学报*, 2017, 37(16): 5514-5521.
- [23] 叶龙华, 黄香兰, 薛立. 干旱对树木叶片性状及抗旱生理的影响. *世界林业研究*, 2014, 27(1): 29-34.
- [24] 张婷, 曹扬, 陈云明, 刘国彬. 生长季末期干旱胁迫对刺槐幼苗非结构性碳水化合物含量的影响. *水土保持学报*, 2016, 30(5): 297-304.
- [25] 赵雪, 张秀珍, 牟洪香, 孙晓, 贺红月, 杨可伟, 单媛媛, 李春友. 干旱胁迫对不同种源文冠果幼苗水分生理特性及渗透调节物质的影响. *东北林业大学学报*, 2017, 45(6): 17-21.
- [26] 马剑, 刘贤德, 孟好军, 赵维俊, 王荣新, 王艺林, 任小凤. 水分胁迫对文冠果幼苗生长及生理特性的影响. *干旱区资源与环境*, 2018, 32(1): 128-132.
- [27] 张露婷, 吴江, 梅丽, 吴家胜. 喜树种源耐盐能力评价及耐盐指标筛选. *林业科学*, 2011, 47(11): 66-72.
- [28] 王卓敏, 郑欣颖, 薛立. 樟树幼苗对干旱胁迫和种植密度的生理响应. *生态学杂志*, 2017, 36(6): 1495-1502.
- [29] 宋爱琴, 陈圣宾, 李振基, 汪秀芳. 水分胁迫对生态恢复重要树种木荷与白栎幼苗的影响. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2006, 45(S1): 109-113.
- [30] 段洪浪, 吴建平, 刘文飞, 廖迎春, 张海娜, 樊后保. 干旱胁迫下树木的碳水过程以及干旱死亡机理. *林业科学*, 2015, 51(11): 113-120.
- [31] Fonti P, Tabakova M A, Kiryanov A V, Bryukhanova M V, von Arx G. Variability of ray anatomy of *Larix gmelinii* along a forest productivity gradient in Siberia. *Trees*, 2015, 29(4): 1165-1175.
- [32] Imahori Y, Takemura M, Bai J H. Chilling-induced oxidative stress and antioxidant responses in mume (*Prunus mume*) fruit during low temperature storage. *Postharvest Biology and Technology*, 2008, 49(1): 54-60.