

外源水杨酸对 2 个绣球品种耐热性影响的研究

凌 瑞¹, 游 乐¹, 吴春梅¹, 郑泽新², 翟俊文¹, 吴沙沙^{1*}

(1. 福建农林大学 园林学院, 福建 福州 350002; 2. 福建省绣球花卉科技有限公司, 福建 永春 362600)

摘 要:选择 2 个绣球品种‘含羞叶’和‘银边’为试验材料,采用叶片喷施不同浓度水杨酸(SA)溶液(0.25、0.50、0.75 mmol·L⁻¹和 1.00 mmol·L⁻¹)并结合人工气候室模拟高温胁迫 43℃/33℃(昼/夜)的处理方法,从形态表现、光合色素、膜脂过氧化酶、抗氧化酶活性、渗透调节物质等方面研究外源 SA 在提升绣球耐热性过程中的生理功能及其作用机理。结果表明,施用 SA 浓度为 0.50 mmol·L⁻¹和 0.75 mmol·L⁻¹后,2 个绣球品种叶片受热害影响程度较轻,且施用适当浓度的 SA 能有效抑制高温胁迫下光合色素的分解,减缓细胞膜的氧化损伤,抑制丙二醛的积累,提升超氧化物歧化酶、过氧化物酶及过氧化氢酶的活性,增加细胞内的可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸等细胞渗透调节物质的含量,进而减轻高温胁迫对绣球造成的伤害,诱导绣球耐热性提升,以 0.75 mmol·L⁻¹浓度的 SA 处理对绣球耐热性提升效果最佳。

关键词:高温胁迫;水杨酸;耐热性;氧化损伤;光合色素;渗透调节物质;绣球

中图分类号:S718.3

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2021)06-0072-07

Effects of Exogenous Salicylic Acid on Heat-tolerance of Two *Hydrangea* Cultivars

LING Rui¹, YOU Le¹, WU Chun-mei¹, ZHENG Ze-xin², ZHAI Jun-wen¹, WU Sha-sha^{1*}

(1. College of Landscape Architecture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China;

2. Fujian Hydrangea Flower Technology Co., Ltd, Yongchun 362600, Fujian, China)

Abstract: In this study, *Hydrangea macrophylla* ‘Elbtal’ and *H. macrophylla* ‘Tricolor’ were used as test materials. Different concentrations of salicylic acid (SA) solution (0.25, 0.50, 0.75, and 1.00 mmol·L⁻¹) were sprayed on the leaves and combined with simulated high temperature stress 43℃/33℃ (day/night) in an artificial climate chamber. The physiological function and mechanism of exogenous SA in the process of improving heat resistance of *H. macrophylla* were studied on the aspects of morphology, photosynthetic pigment, membrane lipid peroxidation, antioxidant enzyme activity, and osmoregulation substances. The results showed that after applying different concentrations of SA solution, the leaves of two *Hydrangea* cultivars were less damaged by heat when SA concentration was 0.50 mmol·L⁻¹ and 0.75 mmol·L⁻¹. Application of appropriate concentration of SA could effectively inhibit the decomposition of photosynthetic pigment under high temperature stress, slow down the oxidative damage of cell membrane, prevent the accumulation of MDA, enhance the activity of SOD, POD and CAT, and increase the content of soluble sugar, soluble protein and free proline in cells. Therefore, SA could reduce damage caused by high temperature stress and improve the heat resistance of *Hydrangea*, especially 0.75 mmol·L⁻¹ SA had the best treatment effect.

Key words: high temperature; salicylic acid; heat tolerance; oxidative damage; photosynthetic pigment; osmoregulation substance; *Hydrangea*

收稿日期:2020-12-30 修回日期:2021-02-13

基金项目:福建农林大学科研创新基金(KFA17331A);2018 年福建农林大学花卉产业专家指导服务团队项目(11891008001)。

作者简介:凌 瑞。研究方向:观赏植物资源与应用。E-mail:Lingrui9655@163.com

* 通信作者:吴沙沙,博士,副教授,硕士生导师。研究方向:观赏植物资源与应用。E-mail:shashawu1984@126.com

绣球是虎耳草科(Saxifragaceae)绣球属(*Hydrangea*)植物的统称,不仅花色丰富、枝繁叶茂、观赏期长,具有极高的观赏及园林应用价值,而且其繁殖容易、抗性强等特点使其成为建设生态型、节约型园林十分理想的绿化材料,在国际市场上备受园艺爱好者的青睐^[1]。受遗传因素的影响,大多数绣球品种喜温暖湿润气候下的半荫环境,高温成为制约其园林推广与应用的首要限制因子,而全球气候变暖与城市热岛效应也为引种栽培工作带来更为严峻的挑战。若要在高温地区更好地引种栽培绣球品种,耐热性是亟需解决的关键问题之一。

水杨酸(salicylic acid, SA)是广泛存在于高等植物体内的一种小分子酚类植物激素,在植物对非生物胁迫的响应过程中扮演着至关重要的角色^[2-3]。在胁迫条件下,SA处理能有效提高抗氧化酶活性以减少活性氧对细胞造成的氧化损伤,促进光合色素的合成,增加植物体内渗透调节物质的累积效率,维持较高的生长势与光合作用水平^[4-6]。多项研究表明,施用外源SA能有效缓解高温胁迫对植物造成的危害,改善胁迫环境下植物的生长状态并提升植物的整体性能^[7-8]。外源SA作为关键信号分子在诱导植物耐热性方面发挥重要作用^[9]。然而,外源SA对植物的耐热性诱导效果因植物种类、发育阶段、激素水平、施用方式以及处理浓度的不同而有差异^[3]。研究表明SA溶液能提升诸多植物如牡丹(*Paeonia suffruticosa*)^[10]、菊花(*Dendranthema morifolium*)^[11]、西洋杜鹃(*Rhododendron hybridum*)^[12]、铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)^[13]、一串红(*Salvia splendens*)^[14]、黄瓜(*Cucumis sativus*)^[15]等的耐热能力。同时,已有研究证明外源SA对强光胁迫下绣球抗性具有提升效果,但外源SA对绣球的耐热性诱导作用还鲜有报道^[16]。全面了解外源SA对绣球在高温胁迫下的缓解效应,对高效、经济地解决高温胁迫问题具有积极意义。因此本研究在前人研究的基础上,讨论外源SA溶液对绣球耐热性的影响。

以2个绣球品种为试验材料,采用叶片喷施不同浓度SA溶液并结合人工气候室模拟热胁迫的处理方法,从形态表现、光合色素、膜脂过氧化酶、抗氧化酶活性、渗透调节物质等方面研究外源SA预处理对绣球在减轻热应激损伤中的作用。本研究为提高绣球耐热性提供解决途径,对实践中采取绣球抗高温措施提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

在绣球品种耐热性综合评价的基础上,选择中

等耐热绣球品种‘含羞叶’(*Hydrangea macrophylla*)与不耐热绣球品种‘银边’(*H. macrophylla*)为研究对象。试验材料均为生长健壮、长势一致的2年生扦插苗,栽植于35 cm×35 cm×30 cm(底直径×上口直径×高)规格的种植袋中(1株/袋),栽培基质为泥炭土、珍珠岩和蛭石($V_{\text{泥炭土}}:V_{\text{珍珠岩}}:V_{\text{蛭石}}=2:1:1$),每袋盛土量基本一致。每个品种18株,共36株,栽培于福建农林大学(福建省福州市)森林兰苑遮阴棚内,常规水肥管理。

1.2 方法

1.2.1 试验设计与采样 试验开始前将试材统一放置于人工气候室中培养2周,光照强度控制在 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光周期13 h/11 h(明/暗),温度控制在25℃/18℃(昼/夜),相对湿度80%。设置1个常温对照组(CK,蒸馏水代替SA处理)、1个高温处理组(HS,蒸馏水代替SA处理)与4个不同浓度SA处理组,所设SA浓度梯度为0.25(S1)、0.50(S2)、0.75、1.00 mmol·L⁻¹(S4)。高温处理前用SA溶液喷施叶面和叶背,喷至叶片湿润而不滴水,于每日7:00、12:00及17:00各喷施1次,连续处理3 d;CK和HS组喷洒蒸馏水的方式相同。用于喷施的SA溶液与蒸馏水均用NaOH溶液将pH值调节至7。SA溶液预处理完成后统一浇水,保持各盆土壤湿度基本一致,然后将HS组与SA处理组的试材进行高温处理,气候室其他条件不变,将温度设置为43℃/33℃(昼/夜)。高温胁迫共3 d,于第4天8:00进行采样与形态观测,采样时选择同一叶位当年生成熟功能叶测定相关指标,每组各处理3株。试验过程中为减轻高温引发的干旱胁迫,每隔一段时间加一定量的水以补充基质水分。

1.2.2 形态指标观测 于高温胁迫结束后对绣球植株叶形态表现进行观察,根据每组处理3株植株的总体受热害程度进行等级确认和记录。参考申惠翥^[12]的分级标准将绣球植株热害程度由弱到强分为5个等级(表1)。

1.2.3 生理指标测定 参考李合生^[17]《植物生理生化实验原理和技术》进行生理指标的测定,所有指标的测定均重复3次。叶绿素a(chlorophyll a, Chla)含量、叶绿素b(chlorophyll b, Chlb)含量、叶绿素a/b值(chlorophyll a/b, Chla/b)、叶绿素总含量(chlorophyll content, Chla+b)、类胡萝卜素(carotenoids, Car)含量的测定采用酒精浸提法;细胞膜透性(cell membrane permeability, CMP)的测定采用电导率法;丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸TBA比色法;超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性的测定采

用氮蓝四唑 NBT 法;过氧化物酶(peroxidase, POD)活性的测定采用愈创木酚法;过氧化氢酶(catalase, CAT)活性的测定采用紫外吸收法;可溶性糖(soluble sugar, SS)含量的测定采用蒽酮比色法;可溶性蛋白(soluble protein, SP)含量的测定采用考马斯亮蓝 G-250 试剂染色法;游离脯氨酸(proline, Pro)含量的测定采用酸性茚三酮显色法。

测定所用主要仪器有多功能酶标仪(Infinite M200 pro, 瑞士)和数显电导率仪(STARTER 3100C, 中国)。

表 1 高温胁迫下绣球植株叶形态热害等级

Table 1 The degree of morphological damage to *Hydrangea* leaves induced by heat stress

等级	叶片形态表现
I 级	所有叶片生长良好,无明显热害症状
II 级	10%以下的叶片出现萎蔫、下垂、皱缩等热害现象
III 级	10~20%的叶片出现萎蔫、下垂、皱缩等热害现象
IV 级	20~30%的叶片出现萎蔫、下垂、皱缩等热害现象
V 级	40%以上的叶片出现萎蔫、下垂、皱缩等热害现象

1.2.4 数据处理 利用 Microsoft Office Excel 2016 软件进行数据整理,用 SPSS 20.0 统计学软件进行数据分析。采用 Duncan's 检验法分析在 0.05 及 0.01 水平上的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 水杨酸对高温胁迫下形态表现的影响

由表 2 可知,常温下 2 个绣球植株生长状态良好,均无明显热害症状。高温胁迫处理后 2 个绣球品种植株的叶片均有伤害,且‘银边’的受热害程度高于‘含羞叶’,经 SA 溶液处理后 2 个绣球品种的受害等级随着 SA 浓度的上升呈现先下降后上升的趋势,经 0.50 mmol · L⁻¹ 和 0.75 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后,2 个品种的受热害程度降至 III 级,0.25 mmol · L⁻¹ 和 1.00 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后为 IV 级。因此,就植株叶形态表现而言,施用中等浓度的 SA 溶液能在一定程度上提高绣球植株的耐热性。

表 2 水杨酸对高温胁迫下 2 个绣球品种形态表现的影响

Table 2 Effects of exogenous SA on morphological performance of two *Hydrangea* cultivars by high temperature stress

品种	受害等级					
	CK	HS	S1	S2	S3	S4
‘含羞叶’	I	IV	IV	III	III	IV
‘银边’	I	V	IV	III	III	IV

2.2 水杨酸对高温胁迫下生理生化指标的影响

2.2.1 水杨酸对高温胁迫下叶片光合色素的影响 叶绿素(Chla+b)与类胡萝卜素(Car)是植物在进

行光合作用时最重要的 2 大光合色素,它们的含量直接影响光合效率,而叶绿素又包含了叶绿素 a 与叶绿素 b,^[18]。由表 3 可知,常温下‘含羞叶’的光合色素含量高于‘银边’,高温胁迫后未经 SA 处理的 2 个绣球品种叶片的 Chla、Chlb、Chla/b、Chla+b 及 Car 的质量分数与对照处理相比均呈现不同程度的降低,且 SA 溶液处理后均能提升高温胁迫下 2 个绣球品种叶片 Chla+b 及 Car 的质量分数,但不同浓度的 SA 溶液对其色素质量分数的影响存在差异。

由表 3 可知,0.75 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后‘含羞叶’叶片的 Chla 质量分数显著大于高温处理组($P < 0.05$),提升了 165.26%;0.25、0.50、0.75 mmol · L⁻¹ 及 1.00 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后‘银边’叶片的 Chla 质量分数均显著大于高温处理组,分别上升了 77.19%、83.84%、100.15% 与 87.70%。此外,‘含羞叶’在 0.25、0.50、0.75 mmol · L⁻¹ 及 1.00 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后 Chlb 质量分数比高温处理组低,分别降低了 10.60%、4.42%、14.41% 与 32.84%;而‘银边’的 Chlb 质量分数相比高温处理组升高了 63.13%、51.88%、56.79% 与 69.29%。‘含羞叶’的 Chla/b 在 0.75、1.00 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后与高温处理组相比显著上升,分别提升了 205.68% 与 189.27%;‘银边’的 Chla/b 在 0.25、0.50、0.75 mmol · L⁻¹ 及 1.00 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后均显著高于高温处理组,分别上升了 8.62%、22.62%、33.03% 与 10.85%。‘含羞叶’的 Chla+b 质量分数在 0.75、1.00 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后与高温处理组相比显著上升,分别上升了 56.66% 与 21.13%;‘银边’的 Chla+b 质量分数在 0.25、0.50、0.75 mmol · L⁻¹ 及 1.00 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后均显著高于高温处理组,分别上升了 72.46%、73.09%、85.57% 与 81.51%。‘含羞叶’的 Car 质量分数在 0.75、1.00 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后与高温处理组相比显著上升,分别上升了 106.15% 与 62.06%;‘银边’的 Car 质量分数在 0.25、0.50、0.75 mmol · L⁻¹ 及 1.00 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理后均显著高于高温处理组,分别上升了 107.61%、98.61%、117.90% 与 120.84%。

综上所述,SA 溶液可以在一定程度上提高绣球叶片中光合色素的含量,缓解由高温胁迫引起的光合抑制。对于‘含羞叶’而言,0.75 mmol · L⁻¹ 与 1.00 mmol · L⁻¹ SA 溶液预处理能有效抑制其在高温环境下光合色素的降低,对于‘银边’而言,各浓度的 SA 溶液均能有效抑制其在高温环境下光合

色素的分解,施用 0.75 mmol · L⁻¹SA 溶液对 2 个绣球品种的抑制效果最好。

2.2.2 水杨酸对高温胁迫下叶片活性氧代谢的影响 相对电导率(REC)测定细胞膜透性的高效方法,被作为反映高温对植物造成伤害的重要指标^[19]。由表 4 可知,高温胁迫显著提升了 2 个品种的 REC($P<0.05$),‘银边’的 REC 增幅高于‘含羞

叶’。在高温胁迫下,施用 0.25、0.50、0.75 mmol · L⁻¹SA 溶液的 2 个绣球品种的 REC 与高温处理组相比均有不同程度的显著下降,‘银边’的 REC 分别下降了 15.62%、31.95%和 42.43%;‘含羞叶’的 REC 分别下降了 16.54%、19.90%和 40.22%,施用 1.00 mmol · L⁻¹SA 溶液的 2 个绣球品种的 REC 与高温处理组相比差异不显著($P>0.05$)。

表 3 水杨酸对高温胁迫下 2 个绣球品种叶片光合色素含量的影响

Table 3 Effects of exogenous SA on photosynthetic pigment contents in *Hydrangea* leaves under high temperature stress

品种	处理	Chla	Chlb	Chla/Chlb	Chla+b	Car
		/(mg · g ⁻¹)	/(mg · g ⁻¹)		/(mg · g ⁻¹)	/(mg · g ⁻¹)
‘含羞叶’	CK	0.55±0.01Bb	0.78±0.04Aa	0.71±0.04Bb	1.33±0.03Aa	0.39±0.01Aa
	HS	0.23±0.03Cc	0.35±0.05Bb	0.70±0.17Bb	0.58±0.03Dd	0.12±0.01Dd
	S1	0.26±0.01Cc	0.31±0.01BCb	0.84±0.02Bb	0.57±0.02Dd	0.13±0.01Dd
	S2	0.27±0.03Cc	0.33±0.05Bb	0.85±0.19Bb	0.60±0.03Dd	0.12±0.01Dd
	S3	0.62±0.02Aa	0.29±0.01BCb	2.13±0.01Aa	0.91±0.03Bb	0.25±0.01Bb
	S4	0.47±0.01Cc	0.23±0.01Cb	2.02±0.09 Aa	0.70±0.01Cc	0.19±0.01Cc
‘银边’	CK	0.76±0.05ABa	0.31±0.03Aa	2.51±0.38Aa	1.07±0.03Aa	0.32±0.02Aa
	HS	0.40±0.00Cb	0.20±0.00Bb	1.97±0.02Ca	0.60±0.01Bb	0.14±0.01Bb
	S1	0.71±0.04Ba	0.33±0.02Aa	2.14±0.01Ba	1.04±0.05Aa	0.30±0.02Aa
	S2	0.73±0.01Ba	0.31±0.03Aa	2.42±0.28Aa	1.04±0.04Aa	0.29±0.02Aa
	S3	0.80±0.02Aa	0.32±0.06Aa	2.62±0.60Aa	1.12±0.04Aa	0.32±0.02Aa
	S4	0.75±0.03ABa	0.34±0.01Aa	2.19±0.03Ba	1.09±0.03Aa	0.32±0.01Aa

注:大写字母表示同一品种不同处理在 0.05 水平上的差异显著性;小写字母表示同一品种不同处理在 0.01 水平上的差异显著性。下表同。

丙二醇(MDA)是植物膜质受高温逆境后过氧化作用下的产物,能与蛋白质结合引起膜蛋白变性,最终对细胞膜的功能产生不利影响,因此 MDA 含量常被作为反映高温胁迫下植物膜质受活性氧伤害程度的重要指标^[20]。由表 4 可知,高温胁迫显著增加了 2 个品种的 MDA 含量,‘银边’的 MDA 含量高于‘含羞叶’。在高温胁迫下,施用 0.50、0.75 mmol · L⁻¹SA 溶液的 2 个绣球品种的 MDA 含量与高温处理组相比显著下降,但二者效果差异不显著。与高温处理组相比,0.50、0.75 mmol · L⁻¹SA 溶液处理后‘银边’的 MDA 含量分别下降了 42.51%和 53.85%;‘含羞叶’的 MDA 含量分别下降了 21.79%和 21.08%,而施用 0.25 mmol · L⁻¹与 1.00 mmol · L⁻¹SA 溶液的 2 个绣球品种的 MDA 含量与高温处理组相比差异不显著。

抗氧化酶是活性氧自由基清除系统中的重要物质,通过在胁迫环境下发挥作用来缓解氧化伤害,SOD、CAT 和 POD 是植物体内最重要的 3 个保护酶。结果表明,高温胁迫后绣球叶片的 SOD 与 POD 活性降低、CAT 活性升高,各浓度 SA 溶液处理后‘含羞叶’与‘银边’叶片 SOD、POD 和 CAT 活性均显著高于高温胁迫处理组,随着 SA 浓度的增加,各品种叶片抗氧化酶活性呈先增加后下降的一致趋势。其中,0.75 mmol · L⁻¹ 浓度的 SA 溶液处理

对 2 个绣球品种的 SOD、POD 和 CAT 活性提升最大,与高温处理组相比,‘含羞叶’的 SOD 活性上升了 29.41%,‘银边’的 SOD 活性上升了 69.26%;‘含羞叶’的 POD 活性上升了 79.37%,‘银边’的 SOD 活性上升了 104.03%;‘含羞叶’的 CAT 活性上升了 50.22%,‘银边’的 CAT 活性上升了 151.88%。

综上,预施 SA 能够有效提升高温胁迫下绣球叶片的活性氧代谢能力,当 SA 浓度为 0.75 mmol · L⁻¹ 时对绣球叶片膜系统氧化损伤的缓解效果及抗氧化酶活性提升效果最好。此外,SA 溶液对品种‘银边’活性氧代谢能力的提升效果优于品种‘含羞叶’。

2.2.3 水杨酸对高温胁迫下叶片渗透调节物质的影响 高温胁迫下,植物通过在体内积累可溶性糖、可溶性蛋白及游离脯氨酸以加强自身保水及渗透调节能力,三者均是反映植物耐热能力的关键指标^[21]。由表 5 可知,高温胁迫导致 2 个品种叶片中可溶性糖、可溶性蛋白及游离脯氨酸的质量分数升高,但‘银边’叶片的可溶性蛋白与游离脯氨酸的质量分数与高温处理组相比提升不显著($P>0.05$)。不论施用何种浓度的 SA 溶液,2 个品种叶片中可溶性糖、可溶性蛋白及游离脯氨酸的质量分数相较于高温胁迫组均有提升。试验结果表明,经 0.25、0.50、0.75 mmol · L⁻¹SA 溶液处理后,‘含羞叶’与‘银边’叶片可溶性糖与游离脯氨酸的质量分数均显

著升高($P<0.05$),但‘含羞叶’的提升效果在各浓度处理间的差异不显著。‘银边’在 0.50、0.75 mmol·L⁻¹ SA 溶液处理后对可溶性糖的质量分数提升效果较好,在 0.50 mmol·L⁻¹ SA 溶液处理后对游离脯氨酸的质量分数提升效果较好。而 1.00 mmol·L⁻¹ SA 溶液预处理后 2 个品种叶片可溶性糖与游离脯氨酸的质量分数与高温处理组间的差异不显著。此外,经 0.50、0.75 mmol·L⁻¹ 及 1.00 mmol·L⁻¹ SA 溶液预处理对‘含羞叶’叶片可溶性

蛋白的质量分数有显著提升,其中 0.50、0.75 mmol·L⁻¹ SA 溶液处理对‘含羞叶’叶片可溶性蛋白的质量分数提升效果最好,而 0.25 mmol·L⁻¹ SA 溶液处理对‘含羞叶’叶片可溶性蛋白的质量分数与高温处理组间差异不显著。4 种浓度 SA 预处理均能对‘银边’叶片可溶性蛋白质的量分数有显著的提

表 4 水杨酸对高温胁迫下 2 个绣球品种叶片活性氧代谢的影响

Table 4 Effects of exogenous SA on active oxygen metabolism in leaves of two *Hydrangea* cultivars by high temperature stress

品种	处理	REC/%	MDA /($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$)	SOD /($\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$)	POD /($\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$)	CAT /($\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$)
‘含羞叶’	CK	16.60±2.55Dc	0.019±0.003Cb	83.30±0.84Aa	105.00±26.47Dbc	50.58±8.16Dc
	HS	34.94±3.00Aa	0.035±0.001Aa	60.02±0.57Ee	102.00±13.81Dc	55.91±3.14CDc
	S1	29.16±1.79Bab	0.033±0.003ABa	69.68±0.42Dd	130.83±22.50Cbc	61.66±2.63Cbc
	S2	27.99±2.36Bb	0.028±0.002Bab	74.10±0.91Cc	177.00±8.35ABa	63.25±7.12Cbc
	S3	20.89±1.89Cc	0.027±0.002Bab	77.68±1.47Bb	188.33±12.45Aa	84.00±4.26Aa
	S4	33.77±2.46Aa	0.031±0.006ABa	71.05±0.17Dd	148.33±10.79BCab	73.08±5.15Bab
‘银边’	CK	12.13±1.99Dd	0.023±0.000Db	86.16±0.55Cc	245.16±21.46Dc	40.33±4.25De
	HS	32.97±2.91Aa	0.095±0.028ABa	70.15±0.09Ee	177.67±27.80Ed	48.83±9.25Dde
	S1	27.82±2.85Bab	0.083±0.006ABCa	76.98±1.38Cc	285.17±26.96CDbc	62.83±10.79Ccd
	S2	22.43±3.35Cbc	0.054±0.029BCDab	85.81±1.09Dd	339.50±14.91ABab	73.33±3.51BCbc
	S3	18.98±2.43Cc	0.044±0.018CDab	118.74±0.05Aa	362.50±33.34Aa	123.00±7.76Aa
	S4	34.74±2.37Aa	0.098±0.002Aa	99.03±0.47Bb	312.50±10.44BCab	85.17±8.62Bb

表 5 水杨酸对高温胁迫下 2 个绣球品种叶片渗透调节物质的影响

Table 5 Effects of exogenous SA on osmotic adjustment substances in leaves of two *Hydrangea* cultivars by high temperature stress

品种	处理	SS/($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	SP/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	Pro/($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)
‘含羞叶’	CK	2.11±0.05Cc	7.01±0.74Dc	0.23±0.05Cc
	HS	3.09±0.26Bb	10.02±0.78Cb	0.37±0.03Bb
	S1	3.87±0.25Aa	10.57±1.11Cb	0.44±0.02Aab
	S2	3.92±0.34Aa	18.23±0.86Aa	0.49±0.03Aa
	S3	3.79±0.27Aab	17.74±1.38Aa	0.50±0.03Aa
	S4	3.39±0.40ABab	12.76±1.52Bb	0.35±0.04Bb
‘银边’	CK	1.84±0.19Ed	9.16±1.13Cc	0.08±0.04Dc
	HS	2.39±0.20Dcd	9.21±0.41Cc	0.12±0.01CDbc
	S1	2.94±0.24BCbc	13.73±0.35Bb	0.19±0.04Bab
	S2	3.64±0.17Aa	18.53±2.20Aa	0.22±0.05Aa
	S3	3.26±0.25ABab	15.61±1.03Bb	0.15±0.01BCabc
	S4	2.70±0.30CDbc	14.55±0.40Bb	0.11±0.02CDbc

3 结论与讨论

植物外部形态的改变是热环境下植物最直观的表现。高温胁迫处理后,2 个绣球品种形态与对照组相比均发生了较为明显的变化,各品种叶片均表现出不同程度的叶缘卷曲、褐变失绿、萎蔫脱落等热害症状,严重影响其观赏价值。结果表明,高温胁迫后‘含羞叶’的受热害程度低于‘银边’,表现出较强的耐热性。施用适当浓度的 SA 溶液(如 0.50 mmol·L⁻¹ 和 0.75 mmol·L⁻¹)能有效缓解高温胁迫对 2 个绣球品种叶片的伤害。

植物的光合作用是一个对温度极其敏感的能量转化与物质代谢过程^[22]。光合色素是植物进行光合作用的基础,在一定程度上其含量的多少与植物光合能力成正相关,其含量的变化也可作为植物生理活性变化的重要依据^[23]。高温胁迫下,叶绿体结构受损,2 个绣球品种叶片的 Chla、Chlb、Chla+b 及 Car 含量均呈现不同程度的减少,而施用适当浓度的 SA 溶液能有效抑制高温下绣球光合色素的分解,这与吴莎^[10]对牡丹和申惠碧等^[12]对西洋杜鹃的研究结果一致,这可能是由于 SA 作为信号分子参与了光合色素的合成与分解过程,但具体调控过

程仍需进一步研究。植物在遭到胁迫时为了保证光合作用的有效运作,能通过调节 Chla 与 Chlb 的比值进行光能耗散与分配,Chla/b 反映植株的光合能力^[18]。试验结果表明,2个绣球品种在不同浓度梯度下的 Chla/b 均比高温处理组高,说明 SA 溶液能增强高温胁迫下绣球植株的光合能力,促进光合色素的合成。

细胞膜是植物细胞质与外部环境的界面结构,当遭遇高温逆境时作为抗热与热损伤中心与植物的生长及耐热息息相关^[24]。高温胁迫对植物细胞膜的结构与功能造成破坏,膜的透性随之增加,大量电解质渗出并累积过量的活性氧(ROS),植物体内 ROS 的生成与清除间动态平衡被打破,最终导致细胞膜的氧化损伤,MDA 作为膜质过氧化的主要降解产物对细胞具有一定毒性,加剧对细胞膜完整性的损害^[24]。植物通过酶促与非酶促两大保护体系以减轻 ROS 对细胞膜造成的伤害,SOD 作为酶促保护系统的第一道防线能通过自身歧化作用将超氧化物(O_2^-)转化为过氧化氢(H_2O_2),而 H_2O_2 又被 POD 与 CAT 进一步催化成无害的 H_2O 与其他产物^[25-26]。本研究表明,绣球在遭受高温胁迫后表现出细胞膜透性增加、MDA 累积的热害症状,‘含羞叶’在热胁迫下电解质外渗率低、MDA 累积少,反映出其比‘银边’更好的耐热性。施用适当浓度的 SA 溶液与不施加相比,其叶片细胞膜的透性与 MDA 含量显著下降,说明 SA 能有效降低细胞膜氧化受损程度,这与毕云飞等^[27]对甘蓝(*Brassica oleracea*)的研究结果一致,而施用 $1.00\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的高浓度 SA 溶液则会引起叶片细胞膜透性与 MDA 含量升高,高晓宁等^[28]在外源 SA 对杜鹃(*Rhododendron simsii*)抗性诱导研究中也得到类似的结果。研究发现,SA 溶液处理下2个绣球品种叶片 SOD、POD 及 CAT 活性均显著高于高温处理组,这与 Gunce 等^[29]对毛地黄(*Digitalis purpurea*)的研究结果一致,说明 SA 能有效促进由抗氧化酶组成的活性氧代谢系统,提升绣球体内活性氧自由基的清除能力。此外,SOD、POD 及 CAT 活性随 SA 处理浓度的增加呈先升后降的趋势,这与范丽霞等^[30]在外源 SA 对结缕草(*Zoysia japonica*)抗性诱导研究得到的结果相似,说明若 SA 浓度过高,其活性氧清除能力会降低。

渗透调节是抵御高温胁迫的一项重要生理机制。高温逆境下,植物通过在体内主动积累渗透调节物质防止细胞过度失水,通过提高细胞液浓度保持细胞膨压,降低渗透势,保证细胞各项生理代谢正常进行^[21]。可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸是植物体

内3种重要的渗透调节物质,具有清除 ROS、提高细胞渗透势和防止细胞质脱水的作用^[21]。本研究结果表明,高温处理下施用 SA 溶液植株的可溶性蛋白含量显著高于未经 SA 处理的植株,这与何亚丽等^[31]的研究结果相似,这可能与 SA 促进了植物体内热激蛋白的大量合成有关,热激蛋白富集在膜组分中对细胞膜的功能与结构起到保护作用^[32]。而本试验中对 SA 溶液处理后细胞膜透性的测定结果也验证了此观点的可能性。此外,施用适宜浓度的 SA 溶液显著提升了绣球叶片中可溶性糖与游离脯氨酸的质量分数,说明其能够促进高温胁迫下绣球叶片中可溶性糖与游离脯氨酸的主动积累,对降低细胞渗透势,提升植株耐热能力有着积极作用。但是,研究发现施用 $0.25\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $1.00\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 SA 溶液有时对绣球叶片内渗透调节物质的提升并不显著,说明过高或过低浓度的 SA 浓度对绣球渗透调节物质的调控效果可能并不理想,这与蒋明敏等^[33]对石蒜(*Lycoris Radiata*)的研究结果相似,预施适宜浓度的 SA 溶液才能够有效促进高温胁迫下绣球叶片中渗透调节物质的积累。

综上所述,适宜浓度的 SA 溶液能在高温环境下调控植物细胞内的生理生化过程,如抑制光合色素的分解、降低细胞膜透性、提升活性氧代谢能力及渗透调节物质含量以缓解高温对绣球植株造成的伤害,进而诱导绣球的耐热性。不同浓度的 SA 溶液对不同绣球品种的耐热性诱导效果存在差异。喷施 $0.75\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 SA 溶液对绣球耐热性诱导效果最好,但浓度过低或过高也会使耐热诱导效果下降甚至产生不利影响。在2个绣球品种之间,外源 SA 溶液对‘银边’的耐热性诱导效果要优于‘含羞叶’。由于本试验在人工气候室内进行存在一定的局限性,今后还需开展与之相关的田间试验,深入探索大田条件下外源 SA 对绣球植株耐热性提升效果及相应的施用量、施用周期等,从栽培生产角度为绣球产量与品质的提高提供科学依据。此外,外源 SA 预处理对绣球耐热性的诱导机理阐明还有待于从光合作用、显微结构以及分子信号转导等方面展开进一步的研究。

参考文献:

- [1] 乔谦,王江勇,陶吉寒. 绣球属植物研究进展[J]. 农学学报, 2020,10(4):60-64.
QIAO Q, WANG J Y, TAO J H. Research progress of *Hydrangea*[J]. Journal of Agriculture, 2020, 10(4): 60-64. (in Chinese)
- [2] HAO L, AHAMMED G J, GUONA Z, et al. Unraveling main limiting sites of photosynthesis under below- and above-ground

- heat stress in cucumber and the alleviatory role of luffa root-stock[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 746.
- [3] HAYAT Q, HAYAT S, IRFAN M, *et al.* Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: a review[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2010, 68(1): 14-25.
- [4] NAZAR R, UMAR S, KHAN N A, *et al.* Salicylic acid supplementation improves photosynthesis and growth in mustard through changes in proline accumulation and ethylene formation under drought stress[J]. *South African Journal of Botany*, 2015, 98: 84-94.
- [5] RADWAN D E M. Salicylic acid induced alleviation of oxidative stress caused by clethodim in maize (*Zea mays* L.) leaves[J]. *Pesticide Biochemistry & Physiology*, 2012, 102(2): 182-188.
- [6] ARFAN M, ATHAR H R, ASHRAF M. Does exogenous application of salicylic acid through the rooting medium modulate growth and photosynthetic capacity in differently adapted spring wheat cultivated under salt stress? [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(6): 685-694.
- [7] KHAN M I R, MEHAR F, PER T S, *et al.* Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 462.
- [8] WANG L J, FAN L, LOESCHER W, *et al.* Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under heat stress and accelerates recovery in grapevine leaves[J]. *Bmc Plant Biology*, 2010, 10(1): 34.
- [9] KOUSAR R, QURESHI R, JALAL-UD-DIN, *et al.* Salicylic acid mediated heat stress tolerance in selected bread wheat genotypes of Pakistan[J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2018, 50(6): 2141-2146.
- [10] 吴莎. 外源物质对牡丹幼苗耐热性的诱导[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2018.
- [11] 贾思振, 杨恒伟, 颜志明, 等. 高温胁迫下水杨酸对菊花幼苗生理生化指标的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2016, 33(3): 449-454.
- [12] 申惠翥, 赵冰, 徐静静, 等. 外源水杨酸对西洋杜鹃耐热性的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2016, 44(7): 40-45.
- [13] 杨岚, 师帅, 王红娟, 等. 水杨酸对高温胁迫下铁皮石斛幼苗耐热性的影响[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(3): 534-540.
- [14] 龚仲幸, 何勇, 朱祝军. 水杨酸对高温胁迫下一串红耐热性的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2015, 32(5): 701-707.
- [15] SHI Q, BAO Z, ZHU Z. Effects of different treatments of salicylic acid on heat tolerance, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzyme activity in seedlings of *Cucumis sativa* L [J]. *Plant Growth Regulation*, 2006, 48(2): 127-135.
- [16] 周星宇. 水杨酸处理对强光胁迫下草绣球生理特性的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2018.
- [17] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [18] 杨晓棠, 张沼其, 徐兰英. 植物叶绿素的降解[J]. *植物生理学通讯*, 2008, 44(1): 7-14.
- [19] 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.
- [20] BHATTACHARJEES. Reactive oxygen species and oxidative burst: roles in stress, senescence and signal transduction in plants[J]. *Current Science*, 2005, 89(7): 1113-1121.
- [21] 杨华庚, 颜速亮, 陈慧娟, 等. 高温胁迫下外源茉莉酸甲酯、钙和水杨酸对蝴蝶兰幼苗耐热性的影响[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(28): 150-157.
- [22] YAMAMOTO Y, AMINAKA R, YOSHIOKA M, *et al.* Quality control of photosystem II: impact of light and heat stresses[J]. *Photosynthesis Research*, 2008, 98(1-3): 589-608.
- [23] BERRY J, BJORKMAN O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, 31(1): 491-543.
- [24] GOMBOS Z, WADA H, HIDEGE, *et al.* The unsaturation of membrane lipids stabilizes photosynthesis against heat stress [J]. *Plant Physiology*, 1994, 104(2): 563-567.
- [25] DIEGO A, MELONI. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2003, 49(1): 69-76.
- [26] YOU-SHENG W, JIN W, ZHI-MIN Y, *et al.* Salicylic acid modulates aluminum-induced oxidative stress in roots of *Cassia tora* [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(7): 819-828.
- [27] 毕云飞, 苏小俊, 蒋芳玲, 等. 外源水杨酸对高温胁迫下甘蓝幼苗生长及生理特性的影响[J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(8): 133-138.
- [28] 高晓宁, 梁雯, 赵冰. 外源水杨酸对 2 个杜鹃花品种抗旱性的影响[J]. *西北林学院学报*, 2018, 33(3): 131-136.
- GAO X N, LIANG W, ZHAO B. Effects of exogenous salicylic acid on drought-resistance of two *Rhododendron* cultivars [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2018, 33(3): 131-136. (in Chinese)
- [29] CINGOZ G S, GUREL E. Effects of salicylic acid on thermotolerance and cardenolide accumulation under high temperature stress in *Digitalis trojana* Ivanina [J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2016, 105: 145-149.
- [30] 范丽霞. 外源水杨酸对干旱胁迫下结缕草生长及生理影响[D]. 沈阳: 辽宁大学, 2013.
- [31] 何亚丽, 刘友良, 陈权, 等. 水杨酸和热锻炼诱导的高羊茅幼苗的耐热性与抗氧化的关系[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2002, 28(2): 89-95.
- HE Y L, LIU Y L, CHEN Q, *et al.* Thermotolerance related to antioxidation induced by salicylic acid and heat hardening in tall *Fescue* seedlings [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2002, 28(2): 89-95. (in Chinese)
- [32] ASTHIR, B. Mechanisms of heat tolerance in crop plants [J]. *Biologia Plantarum*, 2015, 59(4): 620-628.
- [33] 蒋明敏, 徐晟, 夏冰, 等. 干旱胁迫下外源氯化钙、水杨酸和一氧化氮对大蒜抗旱性的影响[J]. *植物生理学报*, 2012, 48(9): 909-916.
- JIANG M M, XU S, XIA B, *et al.* Effects of exogenous calcium chloride, salicylic acid and nitric oxide on drought resistance of *Lycoris radiata* under drought stress [J]. *Plant Physiology Journal*, 2012, 48(9): 909-916. (in Chinese)