

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2021.40424

张小燕, Wee AKS, Kajita T, 朱俊杰, 曹坤芳. 两种红树植物不同种源幼苗对模拟高温热浪的光合生理响应差异 [J]. 植物科学学报, 2021, 39(4): 424~432

Zhang XY, Wee AKS, Kajita T, Zhu JJ, Cao KF. Differences in photosynthetic responses to simulated heat wave in seedlings of two mangrove species from different provenances [J]. Plant Science Journal, 2021, 39(4): 424~432

两种红树植物不同种源幼苗对 模拟高温热浪的光合生理响应差异

张小燕^{1,2}, Alison Kim Shan Wee¹, Tadashi Kajita³, 朱俊杰¹, 曹坤芳^{1,2*}

(1. 广西大学亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004;

2. 广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004;

3. 琉球大学热带生物研究中心, 西表研究站, 日本冲绳县 9071541)

摘要: 以来自中国广西(较低纬度)和日本冲绳(较高纬度)两个地理种群的耐冷秋茄(*Kandelia obovata* Sheue, H. Y. Liu & J. Yong)和耐热木榄(*Bruguiera gymnorhiza* (L.) Savigny)为材料, 测定其光系统I(PS I)和光系统II(PS II)活性参数、叶黄素循环组分和叶绿素a、b的含量, 并分析他们经高温处理后光合生理响应的差异。结果显示: 高温处理使植物PS II最大光化学潜能(F_v/F_m)显著降低, 降低幅度为较低纬度种群<较高纬度种群、木榄幼苗<秋茄幼苗; P700氧化还原状态(P_m)降低, 降低幅度为较低纬度种群<较高纬度种群; 叶片非光化学猝灭(NPQ)升高, 表现为较低纬度种群>较高纬度种群、木榄幼苗>秋茄幼苗。高温处理引起叶黄素库容量(V+A+Z)和脱环氧化状态(A+Z)/(V+A+Z)升高, 表现为较低纬度种群>较高纬度种群; (A+Z)/(V+A+Z)与 F_v/F_m 负相关, 而与NPQ正相关。常温恢复第2 d, 高纬度种源秋茄幼苗 F_v/F_m 仍为0.69, 表明其PS II受到不可逆的损伤, 而其余种源幼苗的 F_v/F_m 均恢复到正常水平, 且所有种源幼苗仍保持较高的NPQ以及叶黄素脱环氧化比率, 起光保护作用。与萨瓦纳和地中海型生境相比, 红树林有最大的叶黄素库。研究结果表明, 低纬度种群对高温胁迫具有较高的适应性, 部分原因是叶黄素循环具有较强的光保护作用, 物种及种源间存在耐冷和耐热性的权衡。

关键词: 红树植物; 光合系统; 高温胁迫; 叶黄素循环; 种源差异

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2021)04-0424-09

Differences in photosynthetic responses to simulated heat wave in seedlings of two mangrove species from different provenances

Zhang Xiao-Yan^{1,2}, Alison Kim Shan Wee¹, Tadashi Kajita³, Zhu Jun-Jie¹, Cao Kun-Fang^{1,2*}

(1. State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; 3. Iriomote Station, Tropical Biosphere Research Center, University of the Ryukyus, Okinawa, Japan 9071541)

Abstract: We analyzed the impact of two days of high-temperature treatment on the leaf photosystem properties of potted seedlings of two mangrove species, i.e., cold-tolerant *Kandelia obovata* Sheue, H. Y. Liu & J. Yong and heat-tolerant *Bruguiera gymnorhiza* (L.) Savigny, from two geographical populations in Guangxi, China (lower latitude) and Okinawa,

收稿日期: 2020-12-22, 修回日期: 2021-02-13。

基金项目: 国家自然科学基金(31670406); 八桂学者人才项目(33600992001)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31670406) and Bagui Scholar Talent Project (33600992001)。

作者简介: 张小燕(1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态(E-mail: 1834151176@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: kунfangcao@gxu.edu.cn)。

Japan (higher latitude). The xanthophyll cycle components and chlorophyll-*a* and -*b* contents were measured. The leaf photosystem I (PS I) and photosystem II (PS II) activities were measured using a Dual-PAM-100 system. Results showed that high temperature significantly reduced the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of PS II in both species. The F_v/F_m values showed less decrease in the lower latitude populations than in the higher latitude populations, and less decrease in *B. gymnorhiza* than in *K. obovata* seedlings. The P700 oxidation-reduction state (P_m) showed less decrease in the lower than higher latitude populations. The leaf non-photochemical quenching (*NPQ*) showed a greater increase in the lower latitude populations than in the higher latitude populations. The xanthophyll pool size ($V + A + Z$) and de-epoxidation ratio ($A + Z)/(V + A + Z)$ increased following heat treatment. A greater increase was observed in the lower latitude populations than in the higher latitude populations. In addition, the $(A + Z)/(V + A + Z)$ ratio was negatively correlated with F_v/F_m , but positively correlated with *NPQ*. Compared with other hardy habitats, such as savannas and Mediterranean woodlands, mangroves had the largest xanthophyll pool size. On the second day of recovery, F_v/F_m was still at 0.69 in the high-latitude *K. obovata* seedlings, indicating irreversible photoinhibition of PS II, while all seedlings maintained a higher de-epoxidation ratio and *NPQ* for photosystem protection. In conclusion, the lower latitude populations showed higher adaptability to heat stress, which was partly due to strong photoprotection through the xanthophyll cycle, and there was a tradeoff between cold- and heat-tolerance between species and populations. This study revealed a novel heat tolerance mechanism in mangrove species, which has implications for their physiological responses to future changing climate.

Key words: Mangrove; Photosystems; High temperature stress; Xanthophyll cycle; Provenance

全球气候变化加剧了极端气候事件的发生,其中极端高温事件(指温度超过35℃~38℃的天气)的频率、强度和持续时间都在增加^[1, 2]。极端高温事件可能会对物种的生存、生态系统的功能和多样性造成负面影响,因此确定植物应对高温的生理响应和适应机制十分必要^[3]。

植物的光合作用是对高温胁迫最敏感的生理反应之一^[4]。超过光合作用的最适温度会造成Rubisco等相关酶活性的失活^[5],当叶片温度超过42℃会增加类囊体膜的流动性和导致蛋白质变性,从而造成光合机构直接损伤^[6]。在植物光合作用的光反应和暗反应都受到影响的情况下,植物光合系统遭受过剩光能胁迫,导致过量产生活性氧分子,破坏生物膜。胁迫条件下增加以叶黄素循环为主的非光化学猝灭,可以耗散过剩的光能,避免造成光合机构的损伤^[7]。叶黄素循环是指通过去环氧化紫黄质(Violaxanthin, V)转化成环氧玉米黄质(Antheraxanthin, A)和玉米黄质(Zeaxanthin, Z)的过程,伴随着非辐射性能量耗散^[8, 9]。玉米黄质

在调节太阳能转化为光合作用产物的效率以及抗氧化过程也起非常重要的作用^[10]。尽管关于高温胁迫条件下叶黄素循环的光保护作用已有一些报道^[11-13],但叶黄素循环对不同生境植物在高温胁迫条件下的光保护作用尚需要进一步研究。

红树植物生长在热带、亚热带海岸地区的潮间带,常年受周期性含盐的海水浸淹,长期遭受生理干旱,并且伴随高温、强光的胁迫。目前,高温是造成红树植物死亡的一个重要原因^[14]。红树林在全球覆盖总面积虽小,但纬向范围大,其分布范围从北纬32.28°(百慕大)延伸至南纬38.45°(东澳大利亚)^[15]。纬度代表了一个复杂的环境梯度,沿着纬度梯度分布的同一物种的植物性状存在种内差异^[16]。已有研究表明,红树植物南北种群的耐寒性存在显著差异,Cook-Patton^[17]通过比较美国佛罗里达东海岸3种不同红树植物冷冻事件后的光合生理指标,发现北部地区的种群耐寒性高于南部地区种群。然而关于红树植物耐热性差异的研究未见过详细报道。

根据红树植物对气温的适应范围, 秋茄(*Kandelia obovata* Sheue, H. Y. Liu & J. Yong)被划分为抗低温广布种, 而木榄(*Bruguiera gymnorhiza* (L.) Savigny)被视为嗜热广布种^[18], 关于这两种红树植物耐热性的种间差异鲜有报道。因此, 本研究以红树植物秋茄和木榄为研究对象, 通过测定不同纬度种源地两种植物的幼苗对模拟高温热浪胁迫的光合生理反应, 包括重要的光保护机制叶黄素循环, 阐明以下3个问题: (1)与高纬度种群相比, 同种红树植物低纬度种群是否表现出较高的耐热性; (2)与木榄幼苗相比, 耐寒性较高的秋茄幼苗是否表现出较低的耐热性; (3)叶黄素循环对高温下的红树植物是否有重要的光保护作用。研究结果旨在为热带、亚热带植物适应气候变化机制的探索提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

于2016年6—9月, 从中国广西山口(21°29'52.5"N, 109°45'40.0"E)、日本冲绳屋我地(26°39'19.3"N, 128°00'39.0"E)采集木榄成熟果实; 从中国广西北海(21°25'12.4"N, 109°12'44.9"E)、日本冲绳新福花桥(26°27'27.7"N, 127°56'22.8"E)采集秋茄成熟果实, 消毒后播种在高30 cm、直径20 cm的聚乙烯塑料盆内(表1)。盆内装有3 kg自然风干的滩涂淤泥, 每个盆内种植1株, 在广西大学林学院实验教学基地的(22°50'44"N, 108°17'20"E)温室进行培养, 期间用0.5 mol/L Hoagland's营养液和0.2 mol/L的NaCl溶液每周1次浇灌幼苗, 其它时间用淡水浇灌, 以保持恒定的水分。

1.2 实验设计

于2019年, 选取生长健壮、长势均匀一致的红树苗各5株为材料, 放置步入式人工气候室(CMP 6050, 加拿大)。根据红树植物的生长特性

以及热带地区夏季极端高温天气条件, 将温度处理为: 高温(45°C/35°C, 昼/夜)、常温(35°C/25°C, 昼/夜, 也为预处理和恢复处理期间生长温度); 白天光强均1000 μmol·m⁻²·s⁻¹, 处理周期为12 h/12 h(昼/夜), 白天起止时间为8:00—18:00, 晚上起止时间为18:00—8:00。室内相对湿度维持在70%左右。分别进行预处理, 高温和恢复处理各2 d, 在高温处理前1 d、高温处理的第2 d、恢复处理的第2 d, 进行叶绿素荧光参数测定和叶片的采集。

1.3 叶绿素荧光参数的测定

参考Kramer等^[19]的方法, 在人工气候室内, 使用Dual-PAM-100测量系统(Walz, 德国)进行叶绿素荧光参数和P700吸收变化测定。植株叶片经30 min暗处理后, 测定初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m)。随后打开内源光化光(400 μmol·m⁻²·s⁻¹)10 min后获得光适应后的叶绿素最小荧光(F'_0)、光适应后的最大荧光(F'_m)和叶绿素稳态荧光(F_s)。PS II最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F'_0)/F_m$, 非光化学猝灭系数 $NPQ = (F_m - F'_m)/F_m$ 。

参考Huang等^[20]的方法对PS I的光吸收进行测定, 使Dual-PAM-100测量系统(Walz, 德国)的双通道波长单元(830 nm/875 nm)进行P700的氧化还原状态的测定。在使用远红光预照明后, 施加一个600 ms的10 000 μmol·m⁻²·s⁻¹饱和脉冲光, 测定P700全部处于氧化态时的最大信号 P_m , P'_m 与 P_m 测定相似, 但使用光化光代替远红光, P700⁺信号(P)在最小信号(P700完全还原)和最大信号(P700完全氧化)之间的变化。

1.4 光合色素的测定

于中午12:00采集叶片, 采集后的叶片迅速放置液氮中带回实验室用冷丙醇在黑暗中反复提取至提取液无色。提取液经低温冷冻离心后用0.22 um

表1 4个红树植物种源的地理位置及其气候特点
Table 1 Geographic locations and climatic characteristics of four mangrove provenances

物种 Species	地理位置 Geographic location	经纬度 Latitude and longitude	年平均气温(℃) Annual average temperature	最热季平均温度(℃) Average temperature in the hottest season
木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i>	中国广西	21°29'52.5"N, 109°45'40.0"E	23.2	28.6
	日本冲绳	26°39'19.3"N, 128°00'39.0"E	21.9	27.3
秋茄 <i>Kandelia obovata</i>	中国广西	21°25'12.4"N, 109°12'44.9"E	22.9	28.7
	日本冲绳	26°27'27.7"N, 127°56'22.8"E	22.3	27.7

滤膜过滤后上高效液相色谱仪 (Waters2695, USA)。色谱柱为 Waters Symmetry RP18 (5 μ, 4.6 mm, 250 mm)。洗脱温度为 30°C, 流速为 1 mL/min。流动相 A 液组分为乙腈: 甲醇: 水 = 84: 9: 7, B 液为甲醇。采用梯度洗脱法, 0 ~ 8 min 100%A 液; 8 ~ 10 min 降为 0%A 液; 10 ~ 20 min 0%A 液; 20 ~ 21 min 上升为 100%A 液; 20 ~ 38 min 100%A 液。用 Waters2478 双波长检测器检测, 检测波长为 435 nm, 测定叶绿素 a 和叶绿素 b 以及叶黄素循环中紫黄质(V)、脱氧玉米黄质(A)、玉米黄质(Z)的含量, 检测过程中反复使用色素标准品 (Carote Nature) 检查校准漂移。叶黄素循环的脱环氧化状态以 $(A + Z)/(V + A + Z)$ 表示。

1.5 数据处理

采用 Excel 2007 软件对数据进行统计, 用 SPSS19.0 软件对数据进行单因素方差分析 (One-way ANOVA), 运用 Duncan 检验法进行显著性差异 ($P < 0.05$) 多重比较。采用 SigmaPlot12.5 软件作图。

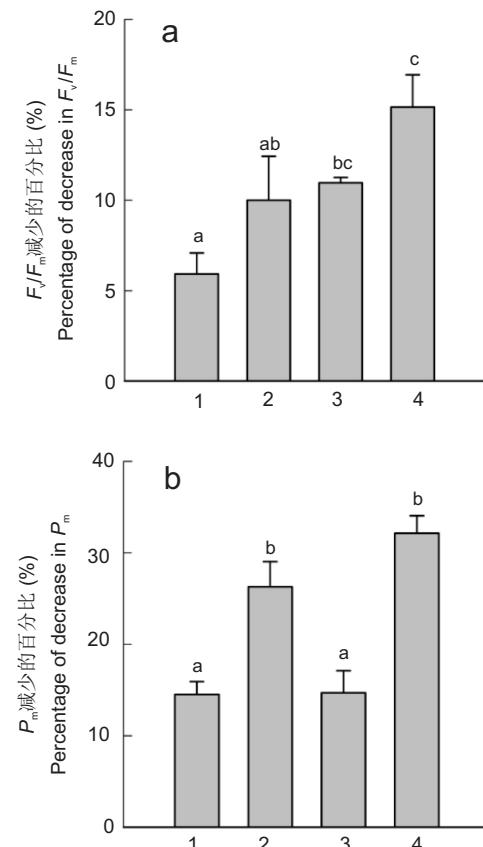
2 结果与分析

2.1 高温胁迫对红树植物光系统活性的影响

本研究发现, 高温处理使各个种源红树幼苗 PS II 的最大光化学效率 (F_v/F_m) 和 P700 的最大氧化程度 (P_m) 均有所下降(表 2)。低纬度种源红树幼苗 F_v/F_m 降低的百分比显著低于高纬度种源(图 1: a), 同样的差异在 P_m 中也有发现(图 1: b)。低纬度种群的秋茄幼苗 F_v/F_m 降低百分比显著高于低纬度种源的木榄幼苗(图 1: a)。

2.2 高温胁迫对红树植物光合色素的影响

高温处理条件下, 不同种源幼苗叶片叶绿素含量降低, 叶黄素库容量增加(图 2: a、c)。低纬度种群叶黄素库容量增加的百分比高于高纬度种群, 其中低纬度木榄幼苗库容量增加最高为 46.9%, 高纬度木榄幼苗库容量增加最少, 为 23.3%(图 2: c)。此外, 高温处理过后, 低纬度种群叶绿素 a/b 表现为适当的升高, 高纬度种群叶绿素 a/b 降低(图 2: b)。高温处理期间, 叶黄素循环转化率最高。低纬度木榄、秋茄幼苗叶黄素循环转化率分别为 74%、68%, 高纬度木榄、秋茄幼苗叶黄素循环转化率分别为 79%、73%。



数据为平均值 ± 标准误 ($n = 5$)；不同小写字母表示不同种源木榄和秋茄幼苗间差异显著 ($P < 0.05$)。1: 低纬度木榄; 2: 高纬度木榄; 3: 低纬度秋茄; 4: 高纬度秋茄。下同。

Data are mean ± SD ($n = 5$); Different lowercase letters indicate significant differences in *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia obovata* seedlings from different provenances ($P < 0.05$). 1: Low-latitude seedlings of *B. gymnorhiza*; 2: High-latitude seedlings of *B. gymnorhiza*; 3: Low-latitude seedlings of *K. obovata*; 4: High-latitude seedlings of *K. obovata*. Same below.

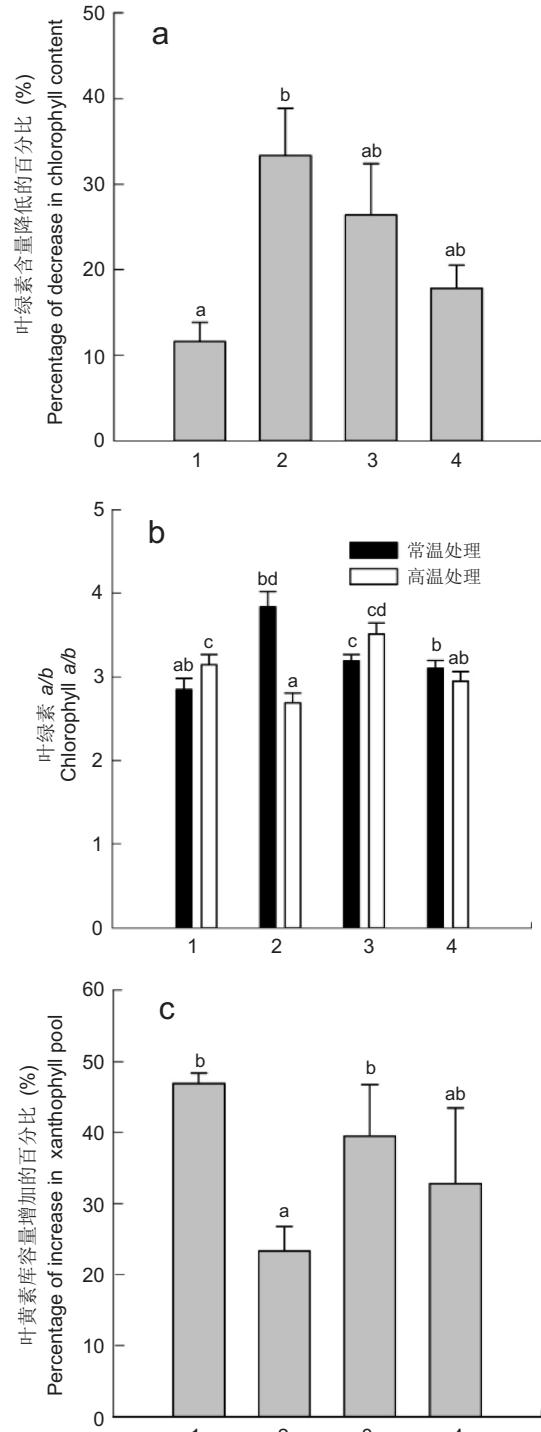
图 1 高温处理期间木榄和秋茄 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 和 P700 最大氧化程度 (P_m) 降低的百分比

Fig. 1 Maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of PS II and maximum oxidation degree (P_m) of P700 under high-temperature treatment

2.3 常温恢复期红树植物光合系统以及光合色素分析

研究结果显示, 常温恢复的第 2 d, 高纬度秋茄 F_v/F_m 为 0.69, 其余种源红树植物 F_v/F_m 均恢复到正常水平; 并且各个种源红树植物的 NPQ、叶黄素循环转换效率仍保持在较高水平。

综合不同处理时期的数据, 本研究发现叶黄素循环转化率与 F_v/F_m 呈显著负相关, 而与 P_m 未表现出相关性(图 3, 表 2)。叶黄素循环转化率(脱环氧化率)与 NPQ 表现为显著正相关; 与高纬度种群相比, 低纬度种群的木榄、秋茄幼苗在高温处理期间表现出更高的 NPQ 值。



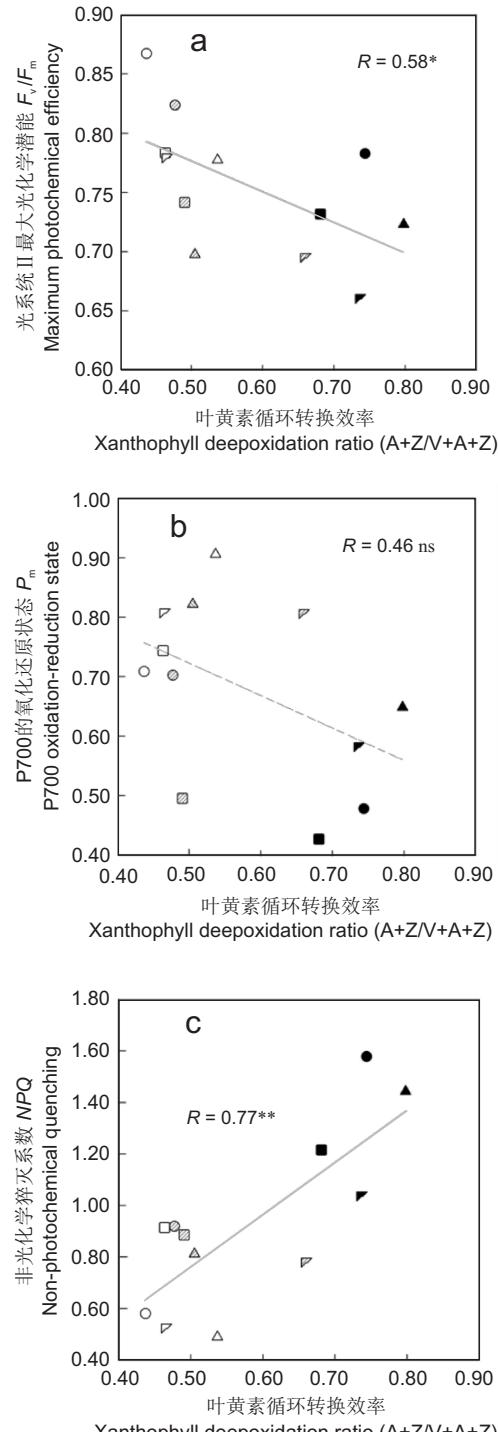
a: 高温处理期间 2 种植物叶绿素含量降低的百分比; b: 不同处理期间 2 种植物叶绿素 *a/b* 的变化; c: 高温处理期间 2 种植物叶黄素库容量增加的百分比。

a: Percentage of decrease in chlorophyll content under high temperature treatment; b: Changes in chlorophyll-*a* and -*b* under different treatments; c: Percentage of increase in xanthophyll pool under high temperature treatment.

图 2 不同温度处理对 2 种植物叶绿素含量(a)、叶绿素 *a/b*(b)以及叶黄素库容量(c)的影响

Fig. 2 Chlorophyll content (a), chlorophyll *a/b* content (b), and xanthophyll pool capacity (c) under different temperature treatments

©Plant Science Journal



* , $P < 0.05$; ** , $P < 0.01$; ns, $P > 0.05$ 。白色符号表示常温处理时期，黑色符号表示高温处理时期，斜线填充符号表示恢复期。

White symbols indicate normal temperature treatment period, black symbols indicate high-temperature treatment period, and diagonal filled symbols indicate recovery period.

图 3 不同处理时期木榄和秋茄幼苗叶黄素循环转化率与 F_v/F_m 、 P_m 、NPQ 的相关性

Fig. 3 Correlation between xanthophyll de-epoxidation ratio and F_v/F_m , P_m , and NPQ in *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia obovata* seedlings at different treatment stages

表2 不同处理时期木榄和秋茄叶片的 F_v/F_m 、 P_m 、 NPQ 和光合色素含量分析

Table 2 F_v/F_m , P_m , NPQ , and photosynthetic pigment content in <i>Bruguiera gymnorhiza</i> and <i>Kandelia obovata</i> leaves following different treatments											
处理 Treatment	物种 Species	种源 Provenance	F_v/F_m	PS II 最大 光化学效率	P_{700} 最大 氧化程度	非光化学 猝灭系数 NPQ	Chla (mg/cm ²)	Chlb (mg/cm ²)	紫黄质 (mmol/mol chl a + b)	脱氮玉米黄质 Antheraxanthin (mmol/mol chl a + b)	玉米黄质 Zeaxanthin (mmol/mol chl a + b)
常温 处理	木榄	低纬度	0.78 ± 0.04bc	0.74 ± 0.02d	0.58 ± 0.06a	0.038 ± 0.001a	0.013 ± 0.001abc	59.35 ± 8.48d	21.66 ± 1.97a	24.13 ± 3.99ab	
		高纬度	0.86 ± 0.03abc	0.74 ± 0.03d	0.91 ± 0.11abc	0.063 ± 0.007b	0.016 ± 0.001c	62.93 ± 7.11d	24.04 ± 3.41a	30.56 ± 5.87b	
		低纬度	0.79 ± 0.03c	0.88 ± 0.02d	0.50 ± 0.08a	0.043 ± 0.007ab	0.014 ± 0.002abc	55.42 ± 9.66cd	42.29 ± 5.81cd	21.53 ± 2.98ab	
		高纬度	0.78 ± 0.04bc	0.90 ± 0.04d	0.52 ± 0.03ac	0.048 ± 0.005ab	0.015 ± 0.001bc	61.44 ± 7.62d	34.62 ± 3.96bc	18.83 ± 1.29a	
	秋茄	低纬度	0.73 ± 0.04b	0.62 ± 0.03ab	1.58 ± 0.12abd	0.034 ± 0.001a	0.011 ± 0.001ab	39.47 ± 2.35ab	54.10 ± 5.28e	60.92 ± 7.69d	
		高纬度	0.77 ± 0.01abc	0.54 ± 0.04a	1.22 ± 0.10abcd	0.038 ± 0.002a	0.014 ± 0.001abc	46.55 ± 9.38bc	50.40 ± 4.82de	48.29 ± 7.45c	
		低纬度	0.73 ± 0.01b	0.73 ± 0.05d	1.46 ± 0.18acd	0.034 ± 0.002a	0.010 ± 0.001a	32.28 ± 3.53a	51.78 ± 7.42e	75.61 ± 4.91e	
		高纬度	0.66 ± 0.01ab	0.70 ± 0.04abc	1.03 ± 0.11ab	0.040 ± 0.002a	0.014 ± 0.001abc	40.03 ± 5.51ab	52.35 ± 7.95e	60.24 ± 8.92d	
高温 处理	木榄	低纬度	0.74 ± 0.02a	0.74 ± 0.01abd	0.92 ± 0.16c	0.043 ± 0.003a	0.016 ± 0.002c	52.87 ± 1.73cd	25.53 ± 2.88a	22.78 ± 1.62ab	
		高纬度	0.78 ± 0.04bc	0.55 ± 0.05a	0.89 ± 0.17b	0.042 ± 0.004a	0.014 ± 0.002abc	53.70 ± 7.89cd	27.60 ± 0.64ab	23.85 ± 4.04ab	
	秋茄	低纬度	0.73 ± 0.06b	0.80 ± 0.03d	0.82 ± 0.14ab	0.035 ± 0.001a	0.012 ± 0.001abc	59.54 ± 4.98d	36.02 ± 2.31bc	24.73 ± 2.56ab	
		高纬度	0.69 ± 0.04ab	0.73 ± 0.02bcd	0.77 ± 0.19abd	0.044 ± 0.006a	0.013 ± 0.001abc	40.99 ± 2.32ab	39.91 ± 3.23c	39.83 ± 6.13c	

注: 数据均为平均值 ± 标准误 ($n = 5$), 同列不同小写字母表示处理间在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。

Notes: All data in table are means ± standard deviation (SD) ($n = 5$). Values of different case letters indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

3 讨论

本研究发现，在高温处理期间，与高纬度种群相比，低纬度种群的PSⅡ和PSⅠ效率的降低幅度较低，且均保持较高水平叶黄素脱环氧化率和NPQ，说明较低纬度的种群光合机构更加能够适应高温，并且能够通过叶黄素循环耗散多余光能，缓解热胁迫。在热胁迫条件下，光合机构光化学效率的降低首先归因于叶绿体蛋白质D1和D2的结构改变、酶活性降低、类囊体膜和产氧复合体受损而导致的PSⅡ活性降低；其次，与光合作用有关色素的降解也可能是导致光合作用下降的原因之一^[21, 22]。在本研究中，高温胁迫使叶绿素含量降低，但低纬度种源的叶绿素a/b比率表现为适当的升高，表明在低纬度种群中叶绿素含量的下降主要是补光色素分子叶绿素b含量减少，而光合反应中心色素叶绿素a分子减少较小，说明红树低纬度种群通过减少捕光复合体，减少对光的捕获，保护光合机构。相较于高纬度种群，低纬度种群光系统较高的耐热性可能是其母树对生长地点较高的气温长期适应的结果。Cunningham等^[23]在同质园中通过对分布在热带和温带的8种植物叶片叶绿素荧光值的测定和视觉观测叶片的损伤程度估测其对温度的生理响应能力，发现物种耐热性与其原生栖息地年平均温度呈正相关关系，与本研究结果一致。然而，在以往的研究中，植物沿海拔垂直分布却表现出与纬向分布截然不同的适应机制。在一些对植物垂直分布的耐热性研究中，认为低海拔生长的种群对热胁迫有更敏感的反应，而源于高海拔地区的种群由于对山区条件的长期适应，表现出更强的光保护反应^[24]。这可能是由于高海拔地区植物处于低温、且温度变化剧烈、高辐射、高紫外线的极端环境，因此在高温胁迫下能表现出快速灵敏地光保护机理。

本研究发现，在热胁迫条件下，相同种源木榄幼苗 F_v/F_m 降低百分比低于秋茄幼苗，而NPQ高于秋茄幼苗。秋茄具有较强的耐寒性，却表现出较低的耐热性，这可能是植物本身对耐寒性与耐热性的权衡^[25]。Offord^[26]测定了7种澳大利亚南洋冷杉(*Abies fabri* (Mast.) Craib)的高温半致死

温度发现，耐寒性最高的*Wollemia nobilis* W. G. Jones, K. D. Hill & J. M. Allen, 却表现出了最低的耐热性，与本研究结果一致。植物本身存在的耐热性与耐寒性权衡，可能与其对高温、低温适应的不同组织结构、蛋白质活性、投资策略有关。不同种群的秋茄和木榄幼苗的叶片解剖结构观察结果显示，秋茄幼苗表现出较高的叶片疏松度(秋茄低、高纬度种群分别为0.59、0.58；木榄低、高纬度种群分别为0.47、0.50)和栅栏组织/海绵组织比值(秋茄低、高纬度种群分别为0.51、0.52；木榄低、高纬度种群分别为0.36、0.40)，而木榄幼苗具有较高的气孔密度(木榄低、高纬度种群分别为150.72、153.52个/mm²；秋茄低、高纬度种群分别为111.33、123.74个/mm²)和较小的气孔长度(木榄低、高纬度种群分别为29.54、32.96μm；秋茄低、高纬度种群分别为46.92、43.49μm)。陈燕等^[27]在研究5种红树植物的叶片结构及其抗逆性时发现，叶片的紧密度和栅栏组织/海绵组织比值较高者，抗寒力相对较强；此外，也有研究表明，耐热性较强的植物气孔往往表现为小而密，与本研究结果一致^[28]。

在本研究中，叶黄素脱环氧化状态与 F_v/F_m 呈显著负相关，与NPQ呈极显著正相关。高温处理使红树叶 F_v/F_m 降低，NPQ升高，叶黄素库容量增加，叶黄素脱环氧化状态升高。研究表明，在光照下进行热处理可显著提高多种植物的叶黄素循环活性^[11-13]，与本研究结果一致。叶黄素库容量往往与植物的生长条件相关，以往的报道指出生长在北极严酷环境中的两种植物叶黄素库容量显著高于其他高等植物^[29]；在本研究中，与其他多种生境的热带、亚热带常绿木本植物相比，红树植物叶黄素库容量处于在最高水平(附图1¹⁾)，这可能与红树植物长期生活在高温、高盐的胁迫生境有关，通过强烈的叶黄素循环耗散掉过剩光能，保护光合机构。

常温恢复第2d高纬度种源秋茄苗 F_v/F_m 低于正常水平，表明高温处理对其光合系统造成了不可逆的损伤；其余种源红树苗的 F_v/F_m 均恢复到正常水平，这可能是由于本研究高温处理时间不长，且在恢复初期红树植物仍保持较高的NPQ以及叶黄

1) 如需查阅附图内容请登录《植物科学学报》网站(<http://www.plantscience.cn>)查看本期文章。

素循环转换效率，因此对红树植物光合系统起到了保护作用。

综上所述，高温导致红树植物叶片叶绿素含量降低，叶黄素库容量升高，PS I 和 PS II 活性下降。与此同时，红树植物通过提高叶黄素脱环氧化率提高 NPQ，对光合系统起到保护作用。与高纬度种群相比，低纬度种群对高温环境较高的适应性是植物长期对生长环境适应的结果。同时，耐寒性较高的秋茄幼苗表现出较低的耐热性，表明植物耐热和耐寒性存在权衡关系。红树植物通过强烈的叶黄素循环达到光保护，他们的耐热性的种间及种源差异，对热带亚热带植物适应气候变化机制的研究具有参考意义。

参考文献：

- [1] Coumou D, Robinson A. Historic and future increase in the global land area affected by monthly heat extremes [J]. *Environ Res Lett*, 2013, 8(3) : 6–13.
- [2] Seneviratne SI, Donat MG, Mueller B, Alexander LV. No pause in the increase of hot temperature extremes [J]. *Nat Clim Change*, 2014, 4: 161–163.
- [3] Buckley LB, Huey RB. Temperature extremes: geographic patterns, recent changes, and implications for organismal vulnerabilities [J]. *Global Change Biol*, 2016, 22(12) : 3829–3842.
- [4] Allakhverdiev SI, Kreslavski VD, Klimov VV, Los DA, Carpentier R, Mohanty P. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis [J]. *Photosynth Res*, 2008, 98(1–3) : 541–550.
- [5] Long SP, Humphries S, Falkowski PG. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1994, 45: 633–662.
- [6] Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1980, 31: 491–543.
- [7] Buchner O, Stoll M, Karadar M, Kranner I, Neuner G. Application of heat stress *in situ* demonstrates a protective role of irradiation on photosynthetic performance in alpine plants [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, 38(4) : 812–826.
- [8] Demmig B, Winter K, Kruger A, Czygan FC. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves: a possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy [J]. *Plant Physiol*, 1987, 84(2) : 218–224.
- [9] Demmig-Adams B, Adams WW 3rd. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation [J]. *New Phytol*, 2006, 172(1) : 11–21.
- [10] Demmig-Adams B, Cohu CM, Muller O, Adams WW 3rd. Modulation of photosynthetic energy conversion efficiency in nature: from seconds to seasons [J]. *Photosynth Res*, 2012, 113(1–3) : 75–88.
- [11] Yin Y, Li SM, Liao WQ, Lu QT, Wen XG, Lu CM. Photosystem II photochemistry, photoinhibition, and the xanthophyll cycle in heat-stressed rice leaves [J]. *J Plant Physiol*, 2010, 167(12) : 959–966.
- [12] Streb R, Aubert S, Bligny R. High temperature effects on light sensitivity in the two high mountain plant species *Soldanella alpina* (L.) and *Rannunculus glacialis* (L.) [J]. *Plant Biology*, 2003, 5(4) : 432–440.
- [13] Dongsansuk A, Lütz C, Neuner G. Effects of temperature and irradiance on quantum yield of PS II photochemistry and xanthophyll cycle in a tropical and a temperate species [J]. *Photosynthetica*, 2013, 51(1) : 13–21.
- [14] Duke NC, Kovacs JM, Griffiths AD, Preece L, Hill DJE, et al. Large-scale dieback of mangroves in Australia's Gulf of Carpentaria: a severe ecosystem response, coincidental with an unusually extreme weather event [J]. *Mar Freshwater Res*, 2017, 68(10) : 1816–1829.
- [15] Quisthoudt K, Schmitz N, Randin CF, Dahdouh-Guebas F, Robert EMR, Koedam N. Temperature variation among mangrove latitudinal range limits worldwide [J]. *Trees*, 2012, 26: 1919–1931.
- [16] Méndez-Alonso R, López-Portillo J, Rivera-Monroy VH. Latitudinal variation in leaf and tree traits of the mangrove *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) in the central region of the Gulf of Mexico [J]. *Biotropica*, 2008, 40(4) : 449–456.
- [17] Cook-Patton SC, Lehmann M, Parker JD. Convergence of three mangrove species towards freeze-tolerant phenotypes at an expanding range edge [J]. *Funct Ecol*, 2015, 29(10) : 1332–1340.
- [18] 廖宝文, 张乔民. 中国红树林的分布、面积和树种组成 [J]. *湿地科学*, 2014, 12(4) : 435–440.
- [19] Liao BW, Zhang QM. Area, distribution and species composition of mangroves in China [J]. *Wetland Science*, 2014, 12(4) : 435–440.
- [20] Kramer DM, Johnson G, Kiirats O, Edwards GE. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes [J]. *Photosynth Res*, 2004, 79(2) : 209–218.
- [21] Huang W, Yang SJ, Zhang SB, Zhang JL, Cao KF. Cyclic electron flow plays an important role in photoprotection for the resurrection plant *Paraboea rufescens* under drought stress [J]. *Planta*, 2012, 235: 819–828.

- heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase[J]. *Plant Cell Environ*, 2004, 27(9): 1169–1183.
- [22] Zhang JH, Huang WD, Liu YP, Pan QH. Effects of temperature acclimation pretreatment on the ultrastructure of mesophyll cells in young grape plants (*Vitis vinifera* L. cv. Jingxiu) under cross-temperature stresses [J]. *J Integr Plant Biol*, 2005, 47(8): 959–970.
- [23] Cunningham SC, Read J. Foliar temperature tolerance of temperate and tropical evergreen rain forest trees of Australia[J]. *Tree Physiol*, 2006, 26(11): 1435–1443.
- [24] Pšidová E, Živčák M, Stojnić S, Orlović S, Gömöry D, et al. Altitude of origin influences the responses of PS II photochemistry to heat waves in European beech (*Fagus sylvatica* L.)[J]. *Environ Exp Bot*, 2018, 152: 97–106.
- [25] 陈鹭真, 郑文教, 杨盛昌, 王文卿, 张宜辉. 红树林耐寒性和向海性生态系列对气候变化响应的研究进展[J]. 厦门大学学报, 2017, 56(3): 305–313.
Chen LZ, Zheng WJ, Yang SC, Wang WQ, Zhang YH. Research progresses of mangrove cold-tolerant classes and seral classes, and their responses to climate change [J]. *Journal of Xiamen University*, 2017, 56(3): 305–313.
- [26] Offord CA. Pushed to the limit: consequences of climate change for the Araucariaceae: a relictual rain forest family [J]. *Ann Bot*, 2011, 108(2): 347–357.
- [27] 陈燕, 刘锴栋, 黎海利, 许方宏, 钟军弟, 成夏岚, 袁长春. 5种红树植物的叶片结构及其抗逆性比较[J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(7): 27–31.
Chen Y, Liu KD, Li HL, Xu FH, Zhong JD, Cheng XL, Yuan CC. Leaf structures and stress resistance in five mangrove species[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2014, 42(7): 27–31.
- [28] 李爱国, 屈霞, 李小科, 余筱南. 植物耐热性的研究进展 [J]. 作物研究, 2007, 21(5): 493–497.
- [29] Magney TS, Logan BA, Reblin JS, Boelman NT, Eitel JUH, et al. Xanthophyll cycle activity in two prominent arctic shrub species[J]. *Arct Antarct Alp Res*, 2018, 49(2): 277–289.

(责任编辑: 周媛)