

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2026.07.004

李菊, 刘亚敏, 张钰林, 等. 香榧对高温的适应策略: 解剖结构与生理稳态协同提升耐热性 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2026, 48(7): 43-53.

香榧对高温的适应策略: 解剖结构与生理稳态协同提升耐热性

李菊¹, 刘亚敏¹, 张钰林², 李力³, 刘玉民¹

1. 西南大学 资源环境学院/三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715;

2. 缙云山国家级自然保护区管理局, 重庆 400700; 3. 重庆市江北区铁山坪林场, 重庆 400020

摘要: 香榧(*Torreya grandis*)是我国重要的多用途经济树种,但其产量易受夏季高温影响,因此探讨香榧对高温的响应机制非常重要。以重庆引种的 22 年生象牙榧为研究对象,通过分析高温胁迫期、常温对照期及胁迫恢复期叶片解剖结构与生理指标变化,结合相关性分析及正交偏最小二乘法模型的变量重要性投影(OPLS-VIP)筛选关键协同因子。结果表明:高温胁迫期,香榧通过增厚上、下表皮(分别增加 13.56%、19.04%)、扩大海绵组织间隙、积累渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸等)及提升抗氧化酶活性(超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶等活性增加 49.33%~259.81%)应对高温;胁迫恢复期,结构指标(栅海比、叶片厚度)及生理指标(丙二醛含量)趋近常温对照期水平。OPLS-VIP 分析表明:叶片解剖结构和叶片生理指标对高温胁迫响应具有协同作用;叶片相对含水量、超氧化物歧化酶和丙二醛是与叶片解剖结构密切相关的关键协同因子。

关键词: 香榧; 高温胁迫; 结构响应; 生理响应; 协同提升

中图分类号: S792

文献标识码: A

文章编号: 1673-9868(2026)07-0043-11

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



The adaptation strategy of *Torreya grandis* to high temperature: anatomical structure and physiological homeostasis synergistically improve heat resistance

Li Ju¹, Liu Yamin¹, Zhang Yulin², Li Li³, Liu Yumin¹

1. School of Resources and Environment, Southwest University/Key Laboratory of the Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment, Ministry of Education, Chongqing 400715, China;

2. Jinyun Mountain National Nature Reserve Administration, Chongqing 400700, China;

3. Tieshanping Forest Farm of Jiangbei District, Chongqing 400020, China

Abstract: *Torreya grandis* is an important multi-purpose economic tree species in China, but its yield is

收稿日期: 2025-06-02

基金项目: 国家林业与草原局中央财政林业科技推广示范项目(渝林科推 2025-07); 重庆市林业局科技兴林项目(渝林科研 2019-12)。

作者简介: 李菊, 硕士研究生, 主要从事林木抗逆性研究。

通信作者: 刘玉民, 博士, 副教授。

susceptible to high temperature in summer. It is very important to explore the response mechanism of *Torreya grandis* to high temperature. In this study, 22-year-old *Torreya grandis* introduced from Chongqing was used as the study object. By analyzing the changes of anatomical structure and physiological indexes of leaves during high temperature stress (HS) period, normal temperature control check (CK) period and stress recovery (RP) period, combined with correlation analysis and OPLS-VIP model, the key synergistic factors were identified. The results showed that under high temperature stress, *Torreya grandis* responded to high temperature by thickening the upper and lower epidermis (increased by 13.56% and 19.04%, respectively), expanding the intercellular spaces of the spongy mesophyll, accumulating osmotic adjustment substances (soluble sugar, soluble protein, proline content increased significantly) and increasing antioxidant enzyme activity (superoxide dismutase, catalase, peroxidase activity increased by 49.33% to 259.81%). After the stress recovery period, the structural index (ratio of the palisade to spongy mesophyll, leaf thickness) and physiological indexes (malondialdehyde content) approached the control level. OPLS-VIP analysis showed that leaf anatomical structure and leaf physiological indexes had a synergistic effect on the response to high temperature stress, with leaf relative water content, superoxide dismutase and malondialdehyde as key synergistic contributors to leaf anatomical adaptation.

Key words: *Torreya grandis*; high temperature stress; structural response; physiological response; synergistic enhancement

全球变暖导致高温事件频发,高温已成为制约农林业生产和生态安全的主要非生物胁迫因子^[1]。高温可通过破坏植物光合系统、诱导活性氧产生、引发膜脂过氧化等途径,显著抑制植物生长并降低产量^[2-3]。叶片作为植物响应环境胁迫的“前沿器官”,容易受高温的影响,其解剖结构对高温变化尤为敏感。高温胁迫会导致栅栏组织排列疏松甚至消失,叶片和叶片表皮厚度变薄^[4];高温还导致叶片产生过量活性氧^[5],使代谢酶失活、膜脂过氧化、核酸被破坏,从而扰乱细胞稳态^[6]。为了缓解高温对植物的伤害,植物会主动调整叶片解剖结构^[7]、增强抗氧化酶活性并提高渗透物质的含量来维持水分平衡、降低活性氧水平、稳定细胞膜和延缓叶片衰老^[8]。研究表明,叶片解剖结构与生理代谢是植物适应高温的关键基础^[9]。然而,目前对植物耐热性的研究多聚焦于单一结构或生理指标,对二者协同作用的机制仍缺乏系统性解析,这极大限制了高温适应性栽培技术的优化与推广。

香榧(*Torreya grandis*)是我国特有的多用途经济树种,是国家二级保护植物,兼具果用、油用、药用及生态价值。近年来,随着其经济价值的提升,香榧引种栽培范围逐步向高温地区扩展。然而,重庆等引种地夏季频发的极端高温会扰乱香榧的生理代谢,导致香榧落果、产量下降甚至植株死亡,严重制约其产业发展。以往研究多集中于香榧幼苗耐热生理响应或耐热品种筛选^[10-11],而对成年香榧叶片结构适应高温的机制鲜有报道。值得注意的是,叶片解剖特征与生理代谢的协同作用可能是植物抵御高温的核心因素,但这一假说在香榧的研究中尚未得到验证。因此,解析成年香榧叶片“结构—生理”协同耐热机制,既是解决高温地区香榧引种栽培技术瓶颈的关键科学问题,也为揭示植物多维度抗逆策略提供理论依据。

本研究以重庆引种的 22 年生香榧为对象,基于以下科学假设:香榧通过动态调整叶片解剖结构(如增厚表皮、扩大海绵组织细胞间隙)与激活生理防御系统(如积累渗透调节物质、提升抗氧化酶活性)的协同作用,实现对夏季高温的适应性响应。通过设置高温胁迫期、常温对照期及胁迫恢复期 3 阶段试验,系统探究:① 不同阶段香榧叶片解剖结构与生理代谢的变化规律;② 关键结构参数与生理指标的协同网络;③ 利用变量重要性投影(OPLS-VIP)模型筛选调控耐热性的核心协同因子。研究成果将深化对木本植物“结构—生理”协同抗逆机制的理解,为高温环境香榧适应性栽培提供靶向调控指标。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于重庆市万州区云阳县宝坪镇,属亚热带季风气候,年平均气温 15~24℃,夏季高温可超

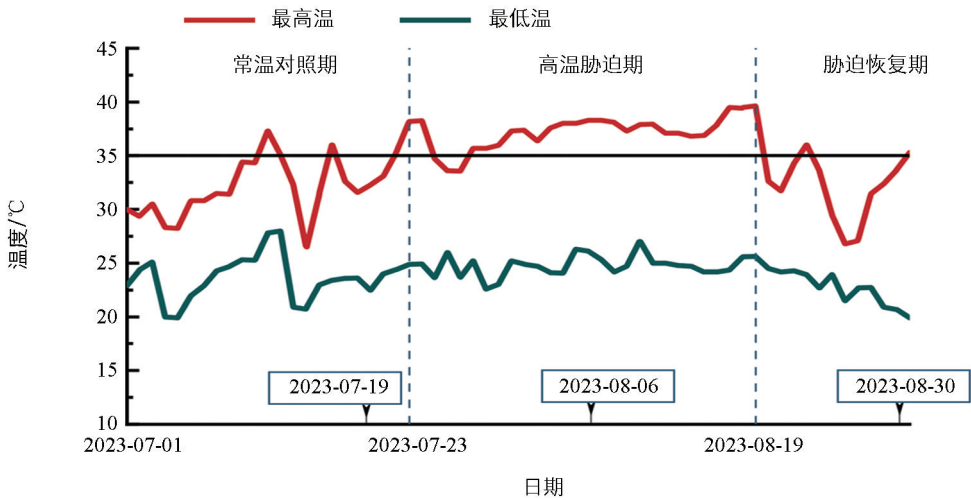
40 ℃。年均降水 1 047 mm, 年均无霜日 298 d。海拔 630~690 m, 土壤类型为黄壤。

1.2 试验材料

本试验选用引种自浙江省诸暨市的 16 年生嫁接象牙榧为研究对象, 进行测定时已引种至云阳 6 年, 树体长势良好, 均已进入结果期。为防止人为因素的干扰, 越夏期间均未对各供试树采取管护措施。

1.3 取样时间与方法

在立地条件大致相同的地块, 选择 9 株长势相近的香榧树, 试验设置 3 个重复, 每重复 3 株。相关研究表明, 同一叶龄的香榧叶片不同月份光合速率的差异无统计学意义^[12], 而 6—9 月的香榧叶片生理性差异变化主要由高温引起^[13]。因此取样时, 从每株样本树树冠中部(即 1/3 至 2/3 树冠处)选取 2 年生香榧叶片(萌芽后 14~15 个月), 以确保试验材料叶龄大致相同。2023 年 7—8 月试验地气温如图 1 所示, 试验地气温多日持续低于 35 ℃, 记为常温对照期, 取样时间为 7 月 19 日(萌芽后 14 个月); 气温多日持续高于 35 ℃, 记为高温胁迫期, 取样时间为 8 月 6 日; 高温后气温多日持续低于 35 ℃, 记为胁迫恢复期, 取样时间为 8 月 30 日(萌芽后 15 个月)。取样时间均控制在 13:00—15:00。



虚线划分 3 个阶段; 箭头指示各个阶段的取样时间。

图 1 2023 年试验地 7—8 月气温变化图

1.4 试验方法

1.4.1 叶片解剖特征

叶片解剖结构采取石蜡切片法制片^[14-15], 用 Leica DM 1000 生物显微镜观察并拍摄, 利用 Image Pro Plus 6.0 软件系统测量香榧叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度, 并计算栅海比、组织结构紧密度和组织结构疏松度。试验设置 3 个重复, 每个重复 3 株树, 每株样本树在标记的枝条中随机选取 3 片叶片, 每片榧叶片制作 5 个样片, 每个样片观测 2 个视野, 所有测量数据为 10 个视野的平均值^[16]。

1.4.2 叶片生理指标

叶片相对含水量采用烘干称重法测定; 叶片相对电导率采用 DDSJ-318 电导率仪测定; 脯氨酸含量采用茚三酮显色法测定; 可溶性糖含量采用蒽酮乙酸乙酯-浓硫酸法测定; 可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝法测定; 丙二醛含量采用硫代巴比妥酸法测定; 超氧化物歧化酶活性采用氮蓝四唑光化还原法测定; 过氧化物酶活性采用愈创木酚氧化法测定; 过氧化氢酶活性采用过氧化氢消耗法测定。以上生理指标参照相关文献方法进行测定^[17-19]。

1.4.3 叶片解剖结构综合指数的建立

对所有的解剖结构指标开展 0~1 标准化无量纲化处理, 其中与植物耐热性呈正相关的指标(数值越大, 越耐热, 植物受高温伤害越小)采用正向标准化; 与植物耐热性呈负相关的指标(数值越大, 越不耐热,

受高温伤害越大)采用负向标准化。基于因子分析计算各个结构指标的权重(W_i),将所测指标进行线性结合,建立叶片解剖结构指数(LASI)^[20],该指数越小表明叶片受高温的影响越大:

$$LASI = \sum_{i=1}^n W_i A_i$$

(1)

式中: W_i 为指标 i 的权重; A_i 表示第 i 指标值。

1.5 数据分析

利用 SPSS 26.0 软件对数据进行单因素方差分析、邓肯多重比较和皮尔逊相关性分析。然后使用 R 4.4.2 的“ropls”包中正交偏最小二乘法模型分析每个生理指标的重要性(OPLS-VIP)。所有结果使用 Origin 2021 完成可视化。

2 结果与分析

2.1 香榧叶片解剖结构对夏季高温的响应

高温胁迫下,香榧叶片气孔关闭,栅栏组织结构发生改变,细胞间隙增大,层数减少且排列变松散,同时游离状态的海绵组织增多(图 2b)。进入胁迫恢复期,栅栏细胞排列紧密整齐,细胞间隙缩小,游离的海绵组织也明显减少(图 2c)。

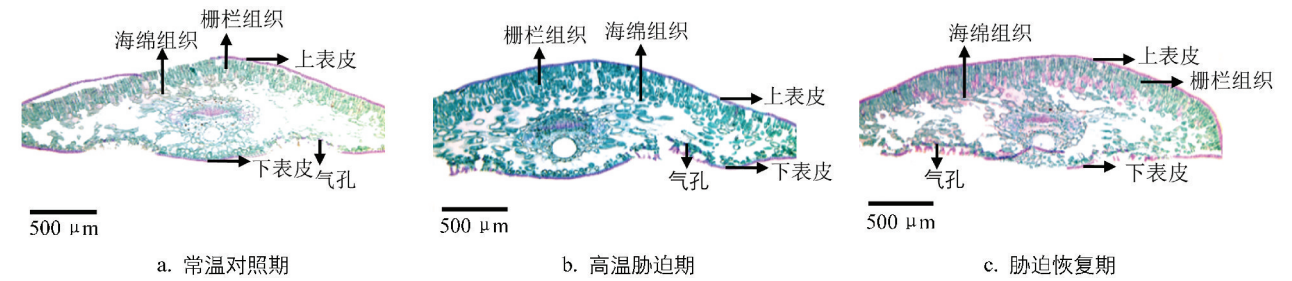


图 2 香榧叶片解剖结构

叶片解剖结构特征参数变化如表 1 所示。高温胁迫期,香榧叶片解剖结构受损,叶片厚度、栅栏组织厚度、栅海比、叶片结构紧密度比常温对照期分别显著降低了 11.34%、18.11%、16.36%、7.41%;叶片上、下表皮厚度分别显著增加了 13.56%、19.04%,表皮厚度越大表明香榧对高温的适应性越强。胁迫恢复期,叶片厚度、栅海比、叶片结构紧密度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度与高温胁迫期相比,分别显著增加了 17.42%、13.04%、16.00%、34.32%、18.56%;叶片上、下表皮厚度分别减少了 13.99% 和 17.18%。胁迫恢复期与常温对照期相比,叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度分别显著增加了 4.11%、10.00%、16.15%,栅海比显著降低了 5.45%。叶片结构疏松度在高温胁迫期和胁迫恢复期与常温对照期相比都显著增加,表明该指标对高温的变化比较敏感。

表 1 高温胁迫下叶片解剖结构特征参数

叶片解剖结构特征参数	常温对照期	高温胁迫期	胁迫恢复期
叶片厚度/ μm	734.30 $\pm$ 22.06b	651.04 $\pm$ 27.90c	764.48 $\pm$ 20.35a
上表皮厚度/ μm	18.51 $\pm$ 1.16b	21.02 $\pm$ 1.24a	18.08 $\pm$ 0.71b
下表皮厚度/ μm	19.07 $\pm$ 0.83b	22.70 $\pm$ 1.31a	18.80 $\pm$ 0.79b
栅栏组织厚度/ μm	199.24 $\pm$ 13.98b	163.16 $\pm$ 19.33c	219.16 $\pm$ 9.37a
海绵组织厚度/ μm	362.45 $\pm$ 20.98b	355.05 $\pm$ 24.26b	420.97 $\pm$ 21.28a
栅海比	0.55 $\pm$ 0.02a	0.46 $\pm$ 0.03c	0.52 $\pm$ 0.01b
叶片结构紧密度	0.27 $\pm$ 0.01a	0.25 $\pm$ 0.02b	0.29 $\pm$ 0.01a
叶片结构疏松度	0.49 $\pm$ 0.01b	0.54 $\pm$ 0.02a	0.55 $\pm$ 0.02a

注:不同小写字母表示相同指标不同阶段之间的差异有统计学意义($p<0.05$)。下同。

为进一步明确叶片解剖结构对夏季高温变化的综合响应, 构建了叶片解剖结构指数(LASI)。高温胁迫期的叶片解剖结构指数显著低于常温对照期, 在胁迫恢复期显著上升(图 3)。因子分析结果显示(表 2), 各指标的公因子方差均大于 0.50, 且各指标权重均不小于 0.10, 说明叶片解剖结构对每个指标具有较强的解释力, 能有效说明叶片解剖结构对夏季高温的综合响应。

表 2 叶片解剖结构综合指数的公因子方差和权重

指标	公因子方差	权重	指标	公因子方差	权重
上表皮厚度/ μm	0.63	0.12	叶片厚度/ μm	0.93	0.14
栅栏组织厚度/ μm	0.98	0.14	栅海比	0.85	0.12
海绵组织厚度/ μm	0.98	0.11	叶片结构紧密度	0.88	0.13
下表皮厚度/ μm	0.76	0.10	叶片结构疏松度	0.95	0.14

2.2 香榧叶片渗透调节系统对夏季高温的响应

如图 4 所示, 香榧叶片的可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸的含量, 在高温胁迫期较常温对照期分别显著上升了 72.47%、64.11%、13.28%, 而相对含水量显著降低了 18.02%, 表明尽管高温环境下叶片会失水, 但叶片自身也可主动进行适应性调节, 通过积累渗透调节物质维持叶片水分平衡, 缓解高温伤害。胁迫恢复期, 香榧叶片相对含水量较高温胁迫期显著上升, 各渗透调节物质含量均显著降低, 叶片持水能力恢复。

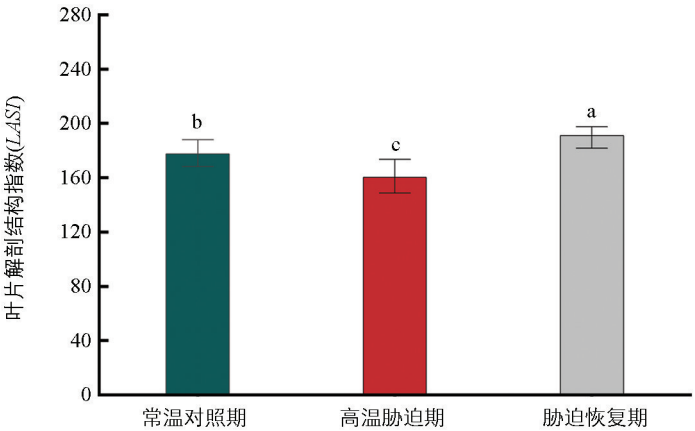


图 3 不同阶段的叶片解剖结构指数(LASI)比较

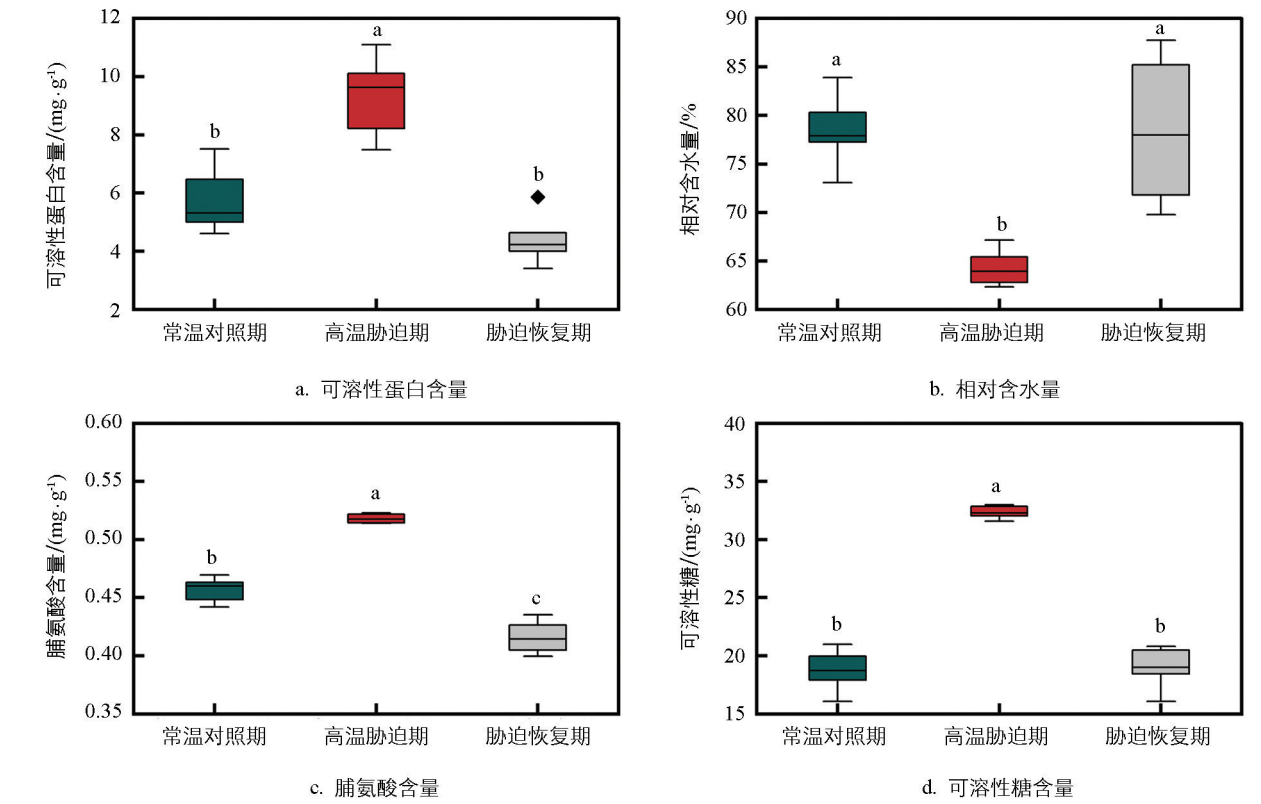


图 4 叶片渗透调节对夏季高温的响应

2.3 香榧叶片的抗氧化系统对夏季高温的响应

香榧叶片的相对电导率、丙二醛含量和超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶的活性如图 5 所示，在高温胁迫期各指标较常温对照期均显著升高，增幅分别为 198.36%、32.80%、49.33%、259.81%、218.48%，并在胁迫恢复期较高温胁迫期分别显著下降了 34.03%、51.52%、72.13%、33.22%、34.08%。这表明夏季高温时，叶片通过提高抗氧化酶活性来缓解膜脂过氧化，避免细胞膜过度损伤。

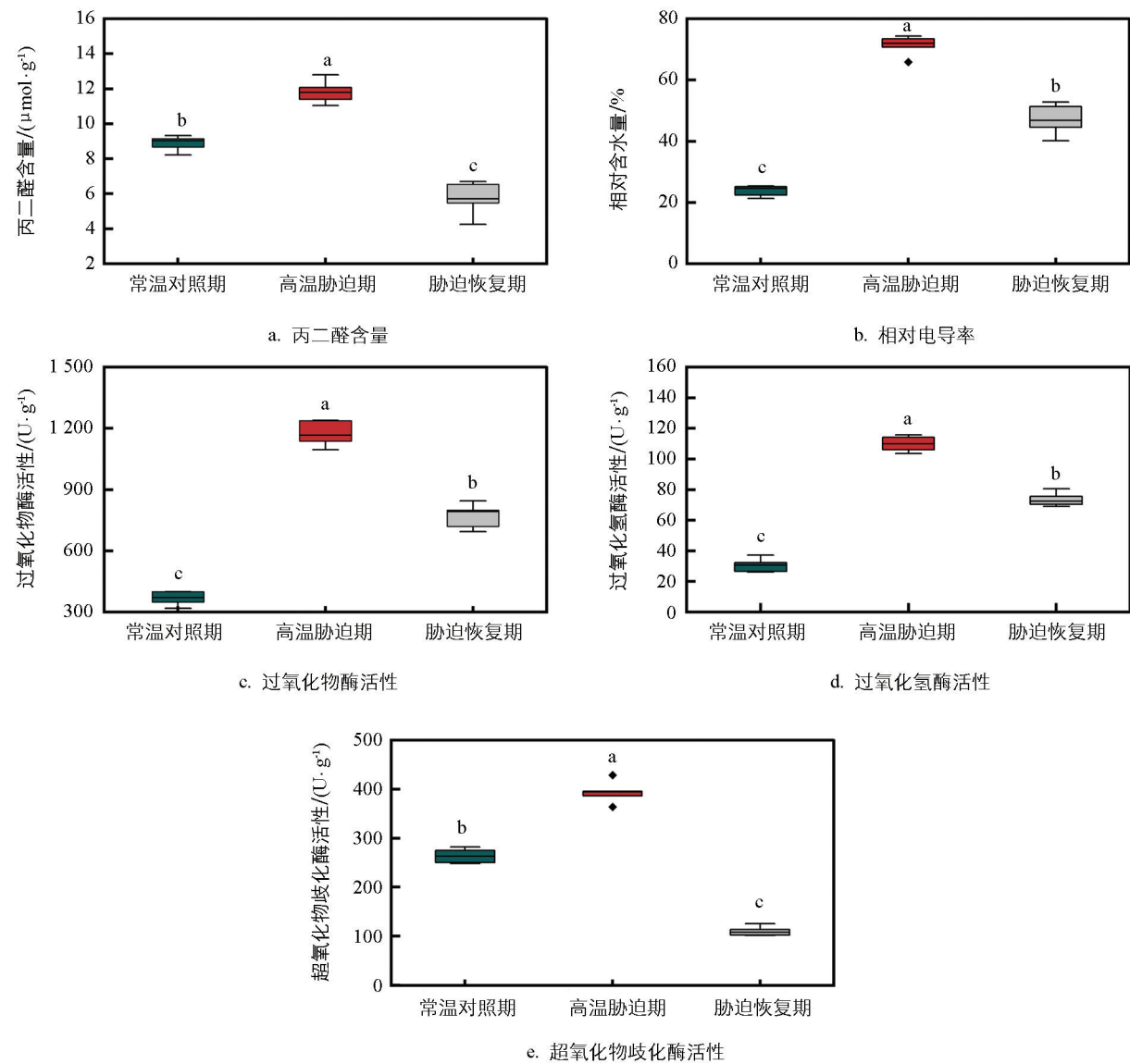
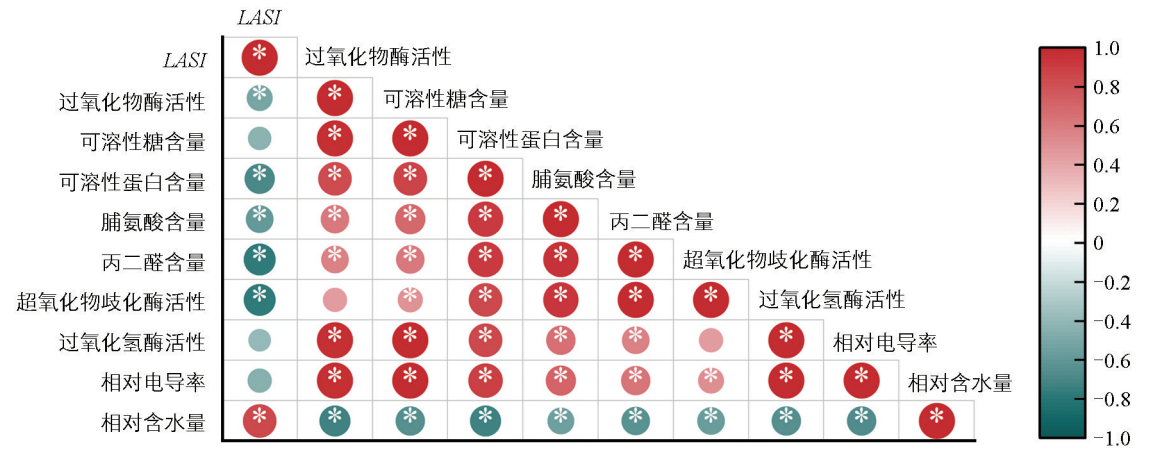


图 5 香榧叶片抗氧化系统对夏季高温的响应

2.4 叶片解剖结构和生理指标的协同作用对夏季高温的响应

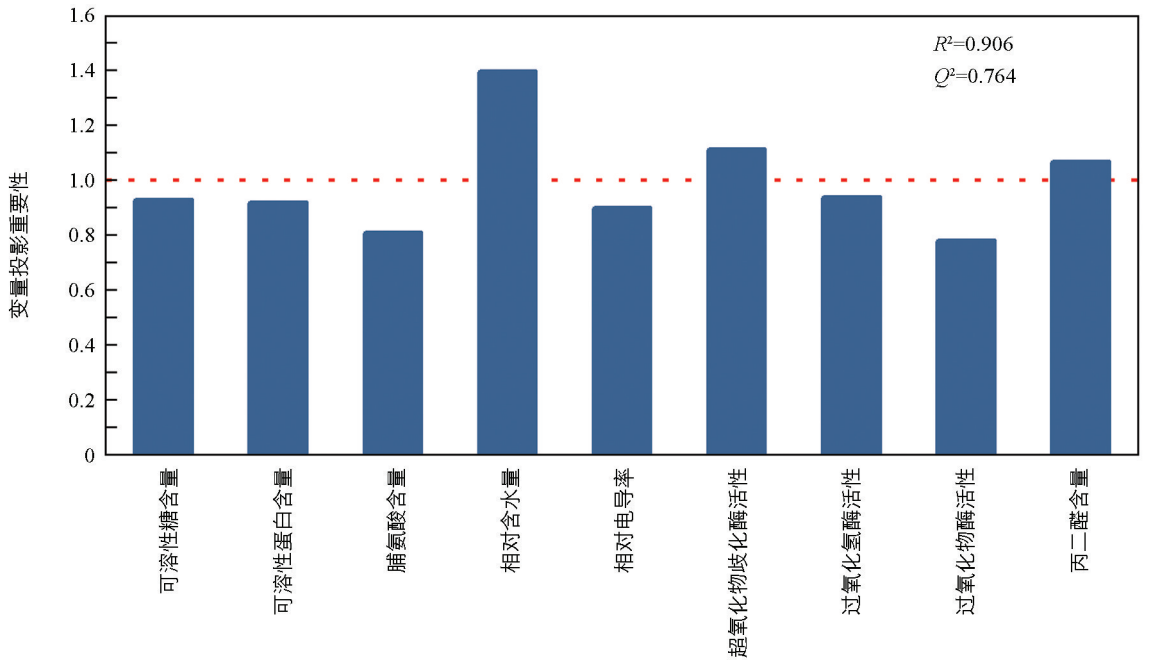
为进一步探明香榧对高温的适应机制，我们对叶片解剖结构与生理指标进行相关性分析(图 6)。结果显示：叶片解剖结构指数(LASI)与超氧化物歧化酶活性、过氧化物酶活性、可溶性蛋白含量、脯氨酸含量、丙二醛含量之间均呈显著负相关，与相对含水量之间显著正相关。说明夏季高温影响下，香榧通过调节叶片解剖结构、增强抗氧化酶活性和积累渗透调节物质，来缓解高温造成的膜脂过氧化和水分失衡。

采用正交偏最小二乘法分析各指标的重要性($R^2=0.906$ ， $Q^2=0.764$)，定量分析高温胁迫下 9 项生理指标与叶片解剖结构指数的关系(图 7)。结果表明：叶片含水量、超氧化物歧化酶活性、丙二醛含量的重要性值均高于 1.0，表明在响应高温胁迫时，这 3 个指标是叶片解剖结构的关键协同因子。



* 表示在 $p < 0.05$ 水平有统计学意义。

图 6 叶片生理指标与叶片解剖结构指数的相关性分析



R^2 为模型的拟合优度; Q^2 为模型的预测精度。 R^2 、 Q^2 高于 0.400 为可接受, 高于 0.500 为较好。

图 7 每个生理指标的变量投影重要性

3 讨论与结论

3.1 讨论

3.1.1 香榧叶片的解剖结构对夏季高温的响应

温度是影响植物正常生长发育的重要环境因素, 植物叶片是响应环境温度变化最敏感的器官^[21], 其解剖结构能快速响应环境温度变化, 常作为植物适应温度胁迫的指标^[22-23]。本试验中, 高温胁迫使香榧叶片海绵组织排列疏松, 游离态的海绵组织增多(图 2)。海绵组织具有高渗透性, 其在叶片中充当液压传感器, 高温胁迫下海绵组织失水, 迅速收缩, 结构松散, 导致细胞壁和质膜的相互作用减弱, 从而诱导脱落酸的产生, 通过调控气孔行为缓解叶片水分蒸腾^[24], 并且游离态海绵组织的增多可以加强植物细胞的持水能力。叶片表皮是其抵御外界不利环境的重要屏障, 表皮厚度可以反映叶片水分调节能力^[25], 叶片的上、下表皮越厚越有利于缓解水分蒸腾^[26]。在本试验中, 为适应高温, 香榧叶片通过增加上、下表皮厚度来缓解水分蒸腾(表 1)。研究表明叶片表皮厚度增加常伴随细胞壁的加厚, 导致细胞间

隙减少,细胞排列紧密,能够有效阻碍水分的运输^[27]。以上结果说明,香榧主要通过调节叶片海绵组织和上、下表皮厚度来适应高温变化。

香榧叶片表现出结构的可塑性,是其适应高温胁迫的关键^[28]。本研究发现,在经历持续高温之后,胁迫恢复期香榧的叶片解剖结构指数较高温胁迫期显著增大(图 3),这一现象表明香榧可通过结构的可塑性调节,来适应重庆夏季的持续高温。此外,胁迫恢复期栅栏组织厚度($219.16\ \mu\text{m}$)较高温胁迫期得到恢复,且高于常温对照期的水平($199.24\ \mu\text{m}$)(表 1),可视为一种适应性超补偿反应,在经历高温损伤后,生物会增强对逆境胁迫的防御功能^[29]。在本研究中,栅栏组织的增厚增强了表皮物理屏障,为应对未来潜在的同或类似压力作好准备。

3.1.2 香榧叶片渗透调节系统对夏季高温的响应

在高温的影响下,植物蒸腾作用增强,大量活性氧产生,加剧植物细胞膜脂过氧化,使细胞膜渗透性增加,促使细胞失水^[30-32]。在本研究中,高温胁迫下香榧叶片的丙二醛含量和相对电导率较常温对照期显著上升(图 5),且相对含水量与丙二醛含量呈显著负相关(图 6)。渗透调节对植物维持叶片细胞水分具有重要作用,脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖是参与植物渗透调节的小分子物质,在高温胁迫下维持细胞的结构与功能^[33]。本研究中,高温胁迫期香榧可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量较常温对照期显著上升(图 4),表明高温胁迫下香榧通过积累渗透物质来增加植物对高温的适应性^[34]。其中可溶性糖和可溶性蛋白是主要渗透调节物质^[35],可溶性蛋白可以通过提高细胞亲水性和保水能力,保持细胞膜的完整性,维持渗透调节的作用^[36];可溶性糖通过降低细胞的渗透势,提高细胞保水能力,减少高温伤害^[37]。据相关性分析结果(图 6)显示,丙二醛含量与脯氨酸含量之间呈显著相关,这是由于脯氨酸不仅参与渗透调节还具有抗氧化的作用,能够保护细胞膜和关键酶,及时清除自由基^[38],提高叶片的抗氧化能力^[39]。叶片相对含水量与叶片解剖结构指数密切相关,协同响应高温胁迫。Madural 油橄榄的叶片相对含水量越高,叶片表皮和栅栏组织越厚,对于干旱胁迫的适应性就越强^[40]。此外,甘草通过叶面施硅提高了叶片相对含水量,改变了叶片结构特征(如增厚栅栏组织、叶片厚度),有效促进了盐胁迫下甘草的生长发育^[41]。以上研究进一步证实,叶片相对含水量与叶片解剖结构的协同作用是植物响应逆境胁迫的关键机制。

3.1.3 香榧叶片抗氧化系统对夏季高温的响应

适宜条件下,酶促抗氧化系统和非酶促抗氧化系统调控植物体内活性氧代谢处于平衡状态^[42],但高温导致叶片光合作用的能量失衡、叶片水分蒸腾加剧,以致活性氧的大量积累,使细胞膜膜脂过氧化^[43-44]。在本研究中,高温胁迫期香榧的过氧化氢酶、过氧化物酶、超氧化物歧化酶活性显著增加(图 5),与紫花苜蓿^[45]、番茄幼苗^[46]叶片受到逆境胁迫时的变化一致。这是由于植物的超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶等抗氧化酶可以清除植物体内的活性氧,以缓解高温对植物造成的伤害^[47],超氧化物歧化酶能够减少超氧化物阴离子的产生,而过氧化物酶和过氧化氢酶可将过量的过氧化氢催化分解为 H_2O 和 O_2 ,这 3 种酶能够维持植物体内活性氧动态平衡,维持细胞结构和功能的完整性^[48]。图 7 结果显示,超氧化物歧化酶和丙二醛与叶片解剖结构具有协同作用,是影响香榧耐热性的主要因子,这与高温胁迫下呼红牡丹的适应机制一致^[49]。此外,欧洲桦树的叶片超氧化物歧化酶活性与栅栏组织厚度、叶片厚度等解剖结构特征显著相关,协同抵御高温胁迫^[50]。以上研究进一步说明,超氧化物歧化酶和丙二醛与解剖结构的协同作用是香榧响应高温胁迫的核心机制。

研究表明,超氧化物歧化酶活性、丙二醛含量与叶片相对含水量是植物响应逆境胁迫的重要生理指标,三者之间具有显著相关性^[51-53],与叶片解剖结构协同响应非生物胁迫^[54]。这是由于叶片相对含水量的下降,导致叶片细胞结构受损,引发膜脂过氧化并积累丙二醛,而超氧化物歧化酶能有效清除超氧阴离子,缓解膜脂过氧化,从而减轻细胞结构损伤。上述研究说明,香榧通过优化叶片解剖结构、激活生理防御系

统缓解高温引起的膜脂过氧化与水分失衡, 其中相对含水量、超氧化物歧化酶、丙二醛与解剖结构间的协同网络是其抵御高温胁迫的核心。

3.2 结论

研究表明, 香榧对夏季持续高温表现出较强的适应性, 主要体现在结构可塑性与生理调控的协同响应。具体而言, 香榧通过增厚叶片上、下表皮、扩大海绵组织间隙等结构重构, 增强水分保持能力与光热缓冲能力; 同时通过积累渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸), 提升抗氧化酶(超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶)活性等生理反应, 有效缓解高温引发的膜脂过氧化和水分失衡。在胁迫恢复期, 关键结构指标(如栅海比、叶片厚度)与生理指标(如丙二醛含量)均趋近常温对照期, 反映出香榧具备良好的恢复能力。叶片解剖结构与生理指标之间存在高度协同性, 其中叶片相对含水量、超氧化物歧化酶活性和丙二醛含量被鉴定为协同调控的关键因子, 构成“结构—生理”协同网络的核心节点。该网络通过结构优化与防御激活的双重路径, 提升了香榧对高温胁迫的整体适应能力。本研究从“结构—生理”协同视角出发, 深化了对木本植物耐热调控机制的理解, 丰富了植物逆境生理学的理论体系, 同时也为香榧高温适应性栽培技术的研发提供了明确的科学依据。

参考文献:

[1] Cohen S P, Leach J E. High temperature-induced plant disease susceptibility: more than the sum of its parts [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2020, 56: 235-241.

[2] Chatterjee P, Kanagendran A, Samaddar S, et al. Influence of *brevibacterium linens* RS16 on foliage photosynthetic and volatile emission characteristics upon heat stress in *eucalyptus grandis* [J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 700: 134453.

[3] 霍俊伟, 张壮飞, 秦栋, 等. 高温胁迫对黑穗醋栗幼苗光合特性的影响 [J]. *东北农业大学学报*, 2012, 43(10): 79-84.

[4] Liu Y C, Wang S J, Feng S X, et al. Combined whole transcriptome analysis and physical-chemical reveals the leaf color change mechanism of *ulmus pumila* under heat stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 210: 105347.

[5] Bhardwaj A, Devi P, Chaudhary S, et al. ‘Omics’ approaches in developing combined drought and heat tolerance in food crops [J]. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(3): 699-739.

[6] Shekhawat K, Veluchamy A, Fatima A, et al. Microbe-induced coordination of plant iron-sulfur metabolism enhances high-light-stress tolerance of *arabidopsis* [J]. *Plant Communications*, 2024, 5(11): 101012.

[7] 李艳艳, 王俊青, 李植良, 等. 短期高温胁迫对茄子主要生理指标及叶片解剖结构的影响 [J]. *热带作物学报*, 2016, 37(9): 1774-1780.

[8] Hanif S, Saleem M F, Sarwar M, et al. Biochemically triggered heat and drought stress tolerance in rice by proline application [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 40(1): 305-312.

[9] Barbosa M A M, Chitwood D H, Azevedo A A, et al. Bundle sheath extensions affect leaf structural and physiological plasticity in response to irradiance [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(5): 1575-1589.

[10] 季永亮, 陈文婧, 潘向东, 等. 高温胁迫对香榧和榧树幼苗抗氧化系统的影响 [J]. *分子植物育种*, 2020, 18(24): 8280-8287.

[11] 张钰林, 刘亚敏, 刘玉民, 等. 不同品种香榧对高温的生理响应及其耐热性评价 [J]. *森林与环境学报*, 2025, 45(2): 192-202.

[12] 黄增冠, 喻卫武, 罗宏海, 等. 香榧不同叶龄叶片光合能力与氮含量及其分配关系的比较 [J]. *林业科学*, 2015, 51(2): 44-51.

[13] 赵晓龙, 沈家怡, 刘涛, 等. 当年和越年生香榧叶片的光合效率及抗氧化特性的季节性变化 [J]. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, 2024, 48(2): 45-50.

[14] 李和平. 植物显微技术 [M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2009.

- [15] 何桥, 向海洋, 向芳, 等. 野生李用于巫山脆李砧木的适宜性研究 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2023, 45(3): 74-87.
- [16] 马静, 贺熙勇, 陶亮, 等. 基于叶片解剖结构的澳洲坚果种质资源抗旱性评价 [J]. 热带作物学报, 2023, 44(7): 1392-1399.
- [17] 谢雪曼, 王凯渊, 余兰, 等. 接种 AM 真菌改善龙眼幼苗抗寒生理的研究 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2023, 45(2): 76-85.
- [18] 朱娅婷, 刘亚敏, 刘玉民, 等. 褪黑素缓解红椿干旱损伤及主导调控因子筛选 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2025, 47(8): 165-176.
- [19] 苍晶, 赵会杰. 植物生理学实验教程 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2013.
- [20] 孙鲁云, 王力. 基于层次分析法-熵权法的中国棉花质量综合评价与分析 [J]. 江苏农业学报, 2022, 38(3): 642-649.
- [21] Zandalinas S I, Mittler R, Balfagón D, et al. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures [J]. *Physiologia Plantarum*, 2018, 162(1): 2-12.
- [22] Shen H F, Zhao B, Xu J 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.
- [23] Fan Y F, Chen J X, Wang Z L, et al. Soybean (*Glycine max* L. Merr.) seedlings response to shading: leaf structure, photosynthesis and proteomic analysis [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 34.
- [24] Bacete L, Schulz J, Engelsdorf T, et al. THESEUS1 modulates cell wall stiffness and abscisic acid production in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119: e2119258119.
- [25] Liu X R, Chen H X, Sun T Y, et al. Variation in woody leaf anatomical traits along the altitudinal gradient in taibai mountain, China [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 26: e01523.
- [26] 郭素娟, 武燕奇. 板栗叶片解剖结构特征及其与抗旱性的关系 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2018, 46(9): 51-59.
- [27] 康萨如拉, 牛建明, 张庆, 等. 短花针茅叶片解剖结构及与气候因子的关系 [J]. 草业学报, 2013, 22(1): 77-86.
- [28] Hu Y, Yang L, Gao C, et al. A comparative study on the leaf anatomical structure of camellia oleifera in a low-hot valley area in Guizhou Province, China [J]. *PLoS One*, 2022, 17(1): e0262509.
- [29] Gil K E, Park C M. Thermal adaptation and plasticity of the plant circadian clock [J]. *New Phytologist*, 2019, 221(3): 1215-1229.
- [30] Mishra D, Shekhar S, Agrawal L, et al. Cultivar-specific high temperature stress responses in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) associated with physicochemical traits and defense pathways [J]. *Food Chemistry*, 2017, 221: 1077-1087.
- [31] 王震, 朱磊, 宋金亮, 等. 高温胁迫下 2,4-表油菜素内酯对西葫芦幼苗生理及光合特性的影响 [J]. 河南农业大学学报, 2016, 50(2): 198-202.
- [32] 陈睿, 鲜小林. 褪黑素和海藻酸对高温胁迫下高山杜鹃抗氧化酶系统的影响 [J]. 南方农业学报, 2024, 55(10): 2875-2885.
- [33] 陈瑶瑶, 严良文, 刘智成, 等. 高温胁迫下喷施外源一氧化氮对恢复生长期菜豆幼苗相关生理特性的影响 [J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2023(2): 290-297.
- [34] 胡俊鹏, 王稳江, 李婷婷. 高温胁迫对作物生长的影响及耐高温技术研究进展 [J]. 西北农业学报, 2025, 34(6): 973-979.
- [35] 于晓松, 王晓红, 李林, 等. 石漠化生境对三叶木通生长及生理特性的影响 [J]. 生态学报, 2022, 42(6): 2382-2393.
- [36] 周瑞莲, 逢金强, 宋玉. 海岸抗风植物黑松对净风和风沙流的生理响应 [J]. 生态学报, 2021, 41(5): 2033-2044.
- [37] 陈静, 何玮, 徐远东, 等. 36 份马棘种质资源抗旱性评价 [J]. 西南农业学报, 2024, 37(3): 542-551.
- [38] Zulfiqar F, Ashraf M. Proline alleviates abiotic stress induced oxidative stress in plants [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(8): 4629-4651.
- [39] Li H Z, Liu Y, Zhen B, et al. Proline spray relieves the adverse effects of drought on wheat flag leaf function [J].

Plants, 2024, 13(7): 957.

[40] Brito C, Dinis L T, Moutinho-Pereira J, et al. Drought stress effects and olive tree acclimation under a changing climate [J]. Plants, 2019, 8(7): 232.

[41] Shen Z H, Cheng X J, Li X, et al. Effects of silicon application on leaf structure and physiological characteristics of glycyrrhiza uralensis fisch, and glycyrrhiza inflata bat. under salt treatment [J]. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 390.

[42] Altaf M M, Awan Z A, Ashraf S, et al. Melatonin induced reversibility of vanadium toxicity in muskmelon by regulating antioxidant defense and glyoxalase systems [J]. Journal of Hazardous Materials, 2024, 473: 134452.

[43] 秦舒浩, 李玲玲, 陈娜娜. 外源 Ca^{2+} 对高温强光下西葫芦幼苗形态特征、光合特性及荧光参数的影响 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(11): 2830-2835.

[44] 刘辉, 张国平, 沈国正, 等. 一串红品种‘神州红’和‘帝王’对高温胁迫的响应 [J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2011, 37(2): 155-161.

[45] 王文娟, 师尚礼, 康文娟, 等. 干旱胁迫下陇中紫花苜蓿对外源精胺的生理响应 [J]. 中国农业科学, 2025, 58(4): 676-691.

[46] 苏应威, 刘海娇, 范云霞, 等. 高温对番茄幼苗叶片的损伤及外源氨基酸缓解高温下叶片伤害的效应评价 [J]. 中国农业大学学报, 2025, 30(3): 120-130.

[47] Roach T, Neuner G, Kranner I, et al. Heat acclimation under drought stress induces antioxidant enzyme activity in the alpine plant primulaminima [J]. Antioxidants, 2023, 12(5): 1093.

[48] Rao M J, Wu S G, Duan M Z, et al. Antioxidant metabolites in primitive, wild, and cultivated citrus and their role in stress tolerance [J]. Molecules, 2021, 26(19): 5801.

[49] 卜文轩, 姚奕平, 黄宇, 等. ‘呼红’牡丹高温胁迫响应生理与转录组分析 [J]. 园艺学报, 2024, 51(12): 2800-2816.

[50] Kou J, Yan D H, Qin B T, et al. Physiological response mechanism of european birch (*Betula pendula* Roth) to PEG-induced drought stress and hydration [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1226456.

[51] 田治国, 王飞, 张文娥, 等. 多元统计分析方法在万寿菊品种抗旱性评价中的应用 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(12): 3315-3320.

[52] 郝瑜, 张茜, 马赵群, 等. 干旱胁迫对胡杨、沙枣幼苗的生理影响 [J]. 东北林业大学学报, 2025, 53(2): 43-51.

[53] 程明圣, 邹欢欢, 黄孝风, 等. 干旱与盐胁迫对毛竹幼苗生长及生理的影响 [J]. 江西农业大学学报, 2021, 43(4): 842-852.

[54] 杨小英, 黄艳竹, 郝春磊, 等. 渗透胁迫对切花菊幼苗生理指标和叶片结构的影响 [J]. 核农学报, 2025, 39(7): 1566-1580.

责任编辑 廖坤