

**Effects of Dust on Walnut Flower Organ and Fruit Growth after
Pollination in the Southern Xinjiang Basin**

**by
XIAO Zhen-zhen
(Ecology)**

**A Thesis Presented to Xinjiang Agricultural University
in Partial Fulfillment of the Requirement for the Degree of
Master of Science**

Supervisor: Professor PAN Cun-de

Xinjiang Agricultural University

May, 2015



Y2886642

独创性声明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得新疆农业大学或其他教育单位的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名：肖真真

时间：2015年6月23日

关于学位论文使用授权的说明

本人完全了解新疆农业大学有关保留、使用学位论文的规定，即：新疆农业大学有权保留并向国家有关部门或机构送交论文的复印件和电子文档，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文，允许论文被查阅和借阅。本人授权新疆农业大学将学位论文的全部或部分内容编入有关数据库进行检索，可以公布（包括刊登）论文的全部或部分内容。

(保密的学位论文在解密后应遵守此协议)

研究生签名：肖真真

时间：2015年6月23日

导师签名：



时间：2015年6月23日

本文是
国家自然科学基金项目
“新疆早实核桃主栽品种坚果种仁油脂亏缺成因及其机理研究”
(项目编号: 31460210)
新疆维吾尔自治区“十二五”重大科技专项课题
“核桃园土壤肥力提升与核桃产量、品质调控研究”
(课题编号: 201130102-2)
的部分研究成果

自然降尘对新疆南疆盆地早实核桃花器官和授粉后果实生长的影响

摘 要

新疆南疆盆地是我国沙尘天气危害最严重的地区，主要集中在春季和夏季。当南疆盆地春末频发的沙尘暴天气造成的自然降尘与核桃花期相遇，自然降尘是否会对核桃花器官和授粉后果实生长产生不利影响尚不清楚。基于“自然降尘对核桃花器官和授粉后果实生长产生不利影响假设”，本研究以新疆乌什县栽植的早实核桃为样本，采用对比试验方法，通过分析自然降尘对核桃雌雄花开花物候期、花器官和授粉后果实生长的影响，验证了“自然降尘对新疆早实核桃花器官和授粉后果实生长产生不利影响假设”，并初步揭示了产生不利影响的生化机制。主要研究结果如下：

新疆南疆盆地春末核桃花期与降尘天气相遇，自然降尘会延长早实核桃雄花伸长期的持续时间，缩短雄花盛花期、末花期和雌花盛花期、盛花末期、末花期的持续时间，从而使核桃雄花开花物候期的总持续时间缩短 2 d，雌花缩短 3 d，加速雄花、雌花干枯、衰老，甚至死亡。

自然降尘对南疆盆地早实核桃雄花花序定期平均生长量、单个花蕾散粉量、花粉活力和雌花柱头萌发率有显著抑制作用。自然降尘会导致核桃雄花花序定期生长量最大降低 2.01 mm、平均总生长量减小 19.34 mm，平均单个花蕾散粉量减少 2.08×10^4 个，有生活力花粉百分率降低 16.44%，还会堵塞花粉细胞的萌发孔，降低花粉在雌花柱头上的萌发率，并延长花粉管到达子房时间，同时还会导致雄花超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）活性和丙二醛（MDA）、脯氨酸（Pro）含量在每个开花阶段不同程度地增加。

自然降尘对南疆盆地早实核桃雌花柱头长度，柱头可授性有显著抑制作用。自然降尘会使雌花柱头最终平均长度减小 0.68 mm，减少柱头粘液分泌，使柱头细胞萎缩，面积减小，降低柱头上附着花粉的数量，进而减弱柱头可授性，加速雌花过早干枯、甚至死亡，同时还会使雌花 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量在每个开花阶段不同程度地增加。

自然降尘会影响核桃果实生长大小，果实速生长期若遇到自然降尘天气，会使果实纵径和横径的生长速率减慢，但对果实的最终大小无显著影响。

关键词：早实核桃；自然降尘；物候期；雄花；雌花；果实

Effects of Dust on Walnut Flower Organ and Fruit Growth after Pollination in the Southern Xinjiang Basin

Abstract

Southern Xinjiang basin is the most serious area of sand and dust storm mainly in the spring and summer. When walnut flowering period suffered dust weather, whether it had a negative impact on walnut flowering organs and fruit formation after pollination. Based on dust have a negative impact on walnut flowering organs and fruit formation after pollination, walnut cultivars in Wushi County were observed in this research. The results verified that dust have a negative impact on walnut flowering organs and fruit formation after pollination and revealed the adverse effect physiological mechanisms by analyzing the male and female phenology, flower organ and fruit formation after pollination under dust comparatively. The main results were as follows:

When walnut flowering period suffered dust weather, the dust would extend elongate flowering phase duration, shortened full flowering phase duration, the late flowering phase duration of male flowers and full flowering phase duration, late stage of flowering phase duration and the late flowering phase duration of female flowers, which shorten two days of male flower phenology and three days of female flower, and speed flowers dry, aging and even death.

The dust had a significant inhibitory effect on average two-day growth, the amount of a single bud shedding, and pollen viability of Xinjiang walnut male flowers. It would cause the male inflorescence two-day growth decreased 2.01 mm maximally, the average total growth 19.34 mm, the amount of a single bud shedding 2.08×10^4 and percentage of pollen grain viability 16.44%, clogged the hole of pollen germination, reduced pollen germination rate on stigma and extend pollen tube arrival time, it also lead to increase SOD, POD activity and MDA, Pro content of each male flowering stage in different degrees.

The dust had a significant inhibitory effect on stigma length and receptivity of Xinjiang walnut male flowers. It would cause the final average length of walnut stigma reduced 0.68 mm, and decreased stigma mucus making stigma atrophy to smaller size, the amount of pollen on the stigma attached, weaken the stigma receptivity, and accelerated female flowers dry, even death. it also lead to increase SOD, POD activity and MDA, Pro content of each female flowering stage in different degrees.

The dust would have adverse impact on fruit formation; it would decrease the rate of the walnut length and diameter in rapid growth, but have no significant effect on fruit size ultimately.

Key words: early walnut; dust; phenology; male flower; female flower; fruit

目 录

摘 要.....	i
Abstract	ii
第 1 章 引 言.....	1
1.1 研究目的与意义.....	1
1.2 国内外研究进展.....	2
1.3 研究目标、研究内容，以及拟解决的关键问题.....	5
1.4 技术路线.....	6
第 2 章 自然降尘对核桃花器官物候期的影响.....	8
2.1 材料与方法.....	8
2.2 结果与分析.....	9
2.3 讨论.....	11
2.4 小结.....	12
第 3 章 自然降尘对核桃雄花的影响.....	14
3.1 材料与方法.....	14
3.2 结果与分析.....	18
3.3 讨论.....	31
3.4 小结.....	33
第 4 章 自然降尘对核桃雌花的影响.....	34
4.1 材料与方法.....	34
4.2 结果与分析.....	35
4.3 讨论.....	45
4.4 小结.....	47
第 5 章 自然降尘对授粉后果实生长的影响.....	48
5.1 材料与方法.....	48
5.2 结果与分析.....	49
5.3 讨论.....	51
5.4 小结.....	52
第 6 章 结论与展望.....	54
6.1 结论.....	54
6.2 展望.....	54
参考文献.....	56
致 谢.....	63
作者简介.....	64

插图清单

图 1-1 技术路线图.....	7
图 3-1 核桃雄花序对照和自然降尘处理定期平均生长量差异.....	20
图 3-2 核桃花粉对照和自然降尘处理超微形态差异.....	22
图 3-3 核桃花粉对照和自然降尘处理生活力差异.....	23
图 3-4 核桃授粉后对照和自然降尘处理原位萌发差异.....	27
图 3-5 核桃雄花对照和自然降尘处理 SOD 活性差异.....	28
图 3-6 核桃雄花对照和自然降尘处理 POD 活性差异.....	29
图 3-7 核桃雄花对照和自然降尘处理 MDA 含量差异	30
图 3-8 核桃雄花对照和自然降尘处理 Pro 含量差异	31
图 4-1 核桃雌花外部形态变化.....	36
图 4-2 核桃雌花对照和自然降尘处理柱头活性差异.....	40
图 4-3 核桃雌花对照和自然降尘处理柱头超微形态差异.....	41
图 4-4 核桃雌花对照和自然降尘处理 SOD 活性差异.....	42
图 4-5 核桃雌花对照和自然降尘处理 POD 活性差异.....	43
图 4-6 核桃雌花对照和自然降尘处理 MDA 含量差异	44
图 4-7 核桃雄花对照和自然降尘处理 Pro 含量差异	45
图 5-1 核桃果实对照和自然降尘处理纵径生长差异.....	49
图 5-2 核桃果实对照和自然降尘处理横径生长差异.....	51

表格清单

表 2-1 核桃雄花对照和自然降尘处理开花物候期.....	10
表 2-2 核桃雌花对照和自然降尘处理开花物候期.....	11
表 3-1 核桃雄花的开花过程.....	18
表 3-2 核桃雄花对照和自然降尘处理散粉量差异.....	21
表 3-3 核桃花粉对照和自然降尘处理形态差异.....	23
表 3-4 核桃花粉对照和自然降尘处理活力差异.....	24
表 4-1 核桃雌花的开花过程.....	37
表 4-2 核桃雌花对照和自然降尘处理柱头长度差异.....	38
表 4-3 核桃雌花对照和自然降尘处理柱头活性差异.....	39
表 5-1 核桃果实对照和自然降尘处理纵径大小差异.....	50
表 5-2 核桃果实对照和自然降尘处理横径大小差异.....	51

主要符号目录

缩写	英文名	中文名
Abbreviation	English name	Chinese name
SOD	Superoxide dismutase	超氧化物歧化酶
POD	Peroxidase	过氧化物酶
MDA	Malondialdehyde	丙二醛
Pro	Proline	脯氨酸
CAT	Catalase	过氧化物酶
MTT	3-（4,5-dimethyl-2-thiazolyl）-2, 5-diphenyl-2-H-tetrazolium bromide	3-（4，5-二甲基噻唑-2）-2，5-二苯基四氮唑溴盐
FAA	Formalin-Aceto-Alcohol	福尔马林-乙酸-乙醇
LSD	Least significant difference	最小显著差异法

第1章 引言

1.1 研究目的与意义

沙尘天气是指强风携带大量沙尘,经空气搬运后,使大气浑浊,能见度下降的一种天气现象^[1-2]。中国是沙尘天气频发的国家^[3-4],广阔的陆地自然尘是自然降尘的主要来源^[5],每年被强风卷入大气中的沙尘约有 1.3×10^9 t 沙尘。新疆位于中国西北地区,广阔的沙漠和戈壁占了其土地面积的 1/4,气候以干旱为主,自然降水量小,植被覆盖率低,土壤有机质含量低,频繁的大风天气加剧了土壤沙化,生态环境较为简单、脆弱,属于典型的大陆性干旱荒漠气候。新疆又临近全球四大沙漠源区之一的中亚卡拉库姆中央沙漠^[6],加上境内有全球第二大流动沙漠塔克拉玛干沙漠,特殊的细沙下垫面为新疆频发沙尘暴天气提供了源源不断的沙源。因此,降水量稀少,植被覆盖率低,大风天气复杂多变,土地沙化,新疆沙尘暴天气频繁发生,并成为我国沙尘暴天气发生最严重的地区^[7]。与北疆相比,南疆盆地沙尘天气最为严重,沙尘天气不仅存在地域性差异,而且随季节变化显著,主要集中在春季和夏季,南疆沙尘天气主要发生在 3~9 月,月平均沙尘日数在 7.1~14.6 d,其中 3~5 月为沙尘天气的高发时段,峰值在 4 月^[7-9],年平均沙尘日数是北疆的 7 倍,有的地区甚至多达 218.2 d^[4],主要集中在塔克拉玛干沙漠周围地区^[6]。

生态学上,逆境胁迫是指生物被迫适应原本非适宜的生活环境。在众多的环境胁迫(如高温、低温、盐、强光等)中,每种环境胁迫都可能对生物造成不同程度的伤害,同时生物也为适应环境胁迫产生抗性,生物的抗性不仅受到遗传基因控制,也受到个体发育中生理生态因素的制约。在逆境环境下,生物的形态结构或生理生化特征发生明显的变化,以提高对逆境的抵抗性^[10]。有研究表明,近年来新疆生态环境持续恶化,在全球变暖的影响下,降水持续偏少,人口数量急剧增加,土地大面积开垦,生态草原遭到破坏,沙漠化日渐严重,大风天气与季节同步^[11],各地降尘量与沙尘天气密不可分^[12]。例如,北邻塔克拉玛干沙漠的和田地区,浮尘日数与当地的降尘量呈线性相关^[13]。在这

种环境趋势下,降尘天气给人们不仅带来了严重的环境问题^[14-15],同时也给人们的正常生产生活产生重大影响^[16-20]。对植物而言,由沙尘天气造成的自然降尘胁迫使空气能见度降低,光照减少,叶子等叶绿素的光合作用减弱,且自然降尘覆盖在植物叶子、花、果实表面,给植物的组织、器官造成一定的逆境胁迫,从而导致植物器官外部形态结构、生物细胞中酶、激素发生紊乱,影响植物的正常生长发育、代谢^[21],严重时可导致植物萎蔫死亡。

新疆被誉为“瓜果之乡”,果树品种繁多,主要集中在环塔里木盆地周围,成为当地农民主要的经济支柱。核桃(*Juglans regia*),为胡桃科(*Juglandaceae*)核桃属(*Juglans*),是新疆主要发展的果树树种之一,有2 000多年的栽培历史,而新疆的核桃又以阿克苏的核桃较为出名,阿克苏的核桃不但远销国内,而且大量远销国外。其中以阿克苏薄皮核桃为最佳,外形美观,营养价值极高,主要分布在阿克苏地区7个县中。目前,核桃产业已向规模化发展,种植面积达 $28.67 \times 10^4 \text{ hm}^2$,已成为当地农民增收的重要途径。但南疆盆地降尘天气频发的时节恰好与果树的生殖生长和胚胎发生季节重合,且南疆盆地自然降尘具有pH值高、盐分含量高的特点,再加上降水量少,降尘不易被淋湿,对暴露在自然降尘中的作物的生长发育带来直接影响^[11]。因此,在新疆南疆盆地自然降尘天气频发的背景下,深入了解自然降尘对早实核桃雌雄花和授粉后果实生长发育的影响及其机理,对防灾减灾和核桃的栽培管理有重要现实意义。

鉴于此,本研究通过分析自然降尘对核桃雌雄花开花物候期、花器官和授粉后果实生长的影响,旨在检验“自然降尘对核桃花器官和授粉后果实生长产生不利影响假设”,并揭示产生不利影响的的生化机制,以期加深自然降尘对新疆南疆盆地早实核桃花器官、果实生长影响的认识,为核桃的防灾减灾和科学栽培管理提供理论依据。

1.2 国内外研究进展

1.2.1 降尘对植物生理生化的影响

在自然环境中,植物的生长发育要经历种子的萌发、幼苗的形成、花的产生、授粉受精、结实、衰老等阶段,每一个阶段植物的组织、器官都要发生不同的代谢变化和生

化反应，同时周围环境条件对其过程会发生显著的影响^[22-26]，对于生产生活来说，植物良好的生长发育是保障作物品质和高产丰收的基础。因此，研究植物生长发育的生化机制、表观形态变化与降尘的关系，深入认识降尘对植物的影响，以便更好地调控植物生长发育，获得优质高产的植物。

国内外关于降尘的研究多集中在生产生活等人为降尘对植物的影响。随着经济的发展，人们生活质量的提升，工业废水、废气、废渣越来越多，影响的范围也越来越大，这不仅直接危害人类的健康和安全，也对植物的生长发育带来很大的影响。降尘可造成作物的严重减产，植物死亡，甚至大面积破坏生态系统^[27]。当植物在生存和生长发育中遇到对自己不利的环境时，植物的生化代谢特性就会发生明显的变化，例如自由水含量降低，蛋白质、碳水化合物等物质合成大于分解，植物通过 Pro、可溶性糖等物质的增加或减少调节细胞的渗透势从而提高植物抵抗逆境的能力^[28]，SOD、POD、过氧化氢酶（CAT）等膜保护酶活性通过清除活性氧作用，对生物膜系统起保护作用^[29]。在降尘条件下，通过植物多种生化指标的变化，有助于认识自然降尘对植物的影响及提高植物抗逆性。国外学者对降尘研究的综述表明，降尘会影响作物、草原、荒漠、森林、北极苔藓和地衣群落的光合作用、呼吸作用以及蒸腾作用，在降尘的影响下，植物还可能会出现明显的产量降低，品质下降，并且部分植物群落由于受到降尘的影响会使群落的机构发生变化^[30]。

植物叶片中叶绿素（包括叶绿素 a、b、c、d、f 以及原叶绿素和细菌叶绿素等）是光合作用有关的最重要的色素，在光合作用中起吸收和转化光能的作用。国外有研究表明烟尘会使植物叶片中的叶绿素 a、b 和总叶绿色含量降低，进而使植物叶片的光合作用受到影响^[31-32]。国内学者同样也证实了降尘对大白菜（*Brassica pekinensis*）叶片的光合作用有极显著抑制，从外观上看，对大白菜商品价值产生不利影响^[33]。呼吸作用为生物有机体提供生命所需的能量，是植物一项重要的生命活动。另有学者研究表明，过量煤烟降尘不仅能够显著降低植物叶片干物质的量和叶片的光合速率，同时也反映出烟尘影响下植物的呼吸强度同样减弱^[34-35]。另有研究表明，灰尘能够堵塞菜豆（*Phaseolus vulgaris*）叶片上的气孔，降低与气体交换气孔数，阻碍气体正常交换，佐证了灰尘可减弱植物的光合强度、呼吸强度这一观点^[36]。印度等含碳酸钙降尘地区，降尘沉积到植物

上对植物表皮角质层、气孔保卫细胞等产生显著影响,降低植物生化指标,并且证实工业污染降尘比自然降尘对植物的伤害更大^[37-39]。蒸腾作用与植物的光合作用、呼吸作用密不可分。在降尘对蒸腾作用上,一些学者研究表明降尘会导致小麦(*Triticum aestivum*)叶片蒸腾强度降低^[40-41],但另一些学者发现降尘也可以导致黄瓜(*Cucumis sativus*)和菜豆叶片等作物的蒸腾速率加快^[42]。

降尘不仅对植物叶片的光合作用、呼吸作用、蒸腾作用有影响,同时还对植物器官和组织组成成分、形态特征等方面有影响。有研究表明瑞士温特图尔地区的一些树木因吸附了降尘颗粒,导致叶片中铝(Al)、铬(Cr)、镧(La)等成分含量增加^[43]。在器官的形态发育特征方面一些学者研究了水泥降尘对菲律宾植物叶表皮特征影响,通过叶片气孔的密度、大小,毛状体的密度、长度等几个因素发现水泥粉尘对植物有影响且各有差异^[44]。大白菜在煤烟降尘影响下,其叶片变灰,向上卷缩或停止生长,严重时叶片出现坏死褐斑,叶脉干枯^[36]。Masarrat等^[45]得出盐生草本植物离水泥降尘污染源越近,则幼苗的死亡率越高。新疆库尔勒香梨(*Pyrus sinkiangensis*)叶片生长一直受到自然降尘的影响,库尔勒香梨叶片在降尘的影响下,叶片表面角质层会发生干裂、弯曲,甚至脱落^[46]。除此之外,降尘对于植物的其他器官例如根也有影响,杜梅等^[47]发现水泥粉尘降尘后对杉树(*Cunninghamia lanceolata*)等树种的高、胸径和材积的生长有抑制作用,且各有差异。

国内外关于降尘对保护酶活性影响的研究较少。有研究表明煤烟降尘可以使油菜(*Brassica campestris*)中可溶性糖、维生素C、粗蛋白质、氨基酸等指标的含量有不同程度的减少^[48]。此外,研究发现煤烟降尘对玉米(*Zea mays*)的生长有显著影响,随着玉米离污染源距离的增加,玉米中一些酶,如总抗氧化能力(T-AOC)、SOD、CAT等保护酶活性和膜脂过氧化产物MDA含量也逐渐减少^[49]。另外,自然降尘对小麦根中多种氨基酸、碳水化合物、全碳含量影响有显著影响^[7],同时降尘使冬小麦叶片中的细胞膜通透性增加,叶绿素含量减少,SOD、CAT、POD等保护酶系统活性降低,MDA含量显著增加^[50]。经降尘处理过的棉花(*Gossypium*)叶片SOD活性和MDA含量均高于对照植株,可溶性糖的含量和K⁺含量则较低^[51]。降尘不仅给植物带来直接影响,还可以通过土壤、空气、水等多种途径间接影响植物的生长发育。研究表明若降尘为碱性或

酸性会导致土壤酸碱化，会引起土壤的 pH 增加或降低，不利于植物的生长，对植物产生毒害作用^[52]。

1.2.2 降尘对植物果实生长发育和产量、品质的影响

果实的发育阶段从雌蕊的形成开始，经雌蕊的生长、受精后子房膨大、果实形成和成熟等过程，在果实生长发育到成熟过程中果实从外观到内部发生一系列的变化，因此，果实成熟是分化基因表达的结果^[53]，同时也受外部环境条件因素的制约^[54]。国内外关于降尘对果实的生长发育和品质影响的研究鲜有报道，Singh 等^[40-41]在研究水泥降尘对小麦影响的中发现，水泥降尘会减少小麦的生长量、分蘖数和穗数，降低氮（N）、钙（Ca）的含量，还会使小麦减产，品质降低。在模拟煤烟降尘对油菜的产量和品质影响时，同样发现降尘可使油菜粗蛋白质、氨基酸减少^[48]。在殷芙蓉^[50]的文章证实了降尘会使冬小麦减缓灌浆速度，缩短灌浆时间，使冬小麦灌浆不饱满，影响冬小麦的产量。在降尘对棉花的影响中也证实了这一点，降尘影响下棉花的籽棉和皮棉产量均较低^[51]。

可见，降尘对植物的危害广泛而深刻，既可以是直接的也可以是间接的，既可以是宏观的也可以是微观的。不同植物对降尘危害的反应各有差异，因此，研究自然降尘对新疆南疆盆地早实核桃花器官和授粉后果实生长的影响可为自然降尘对果树的科学化管理提供依据。

1.3 研究目标、研究内容，以及拟解决的关键问题

1.3.1 研究目标与内容

本研究以新疆南疆盆地早实核桃为研究对象，在自然降尘背景下通过分析降尘对核桃雌雄花开花物候期、花器官和授粉后果实生长的影响，旨在检验“自然降尘对核桃花器官和授粉后果实生长产生不利影响假设”，并揭示产生不利影响的的生化机制，以期加深自然降尘对新疆南疆盆地早实核桃花器官、果实生长影响的认识，为核桃的防灾减灾和科学栽培管理提供理论依据。研究内容如下：

（1）自然降尘对核桃花器官物候期的影响

通过物候观察记录处理植株和对照植株雄花、雌花的每个开花阶段的具体时间和持

续时间，分析自然降尘对处理植株雄花、雌花开花物候期的影响。

(2) 自然降尘对核桃雄花的影响

观察核桃雄花开花进程的外部形态变化，通过对比试验，测定处理植株和对照植株花序定期平均生长量、单个花蕾散粉量、花粉活力以及雄花的生化指标（SOD、POD、MDA、Pro），观察花粉的超微形态和在雌花柱头上的萌发情况，分析自然降尘对核桃雄花的影响。

(3) 自然降尘对核桃雌花的影响

观察核桃雌花开花进程的外部形态变化，通过对比试验，测定处理植株和对照植株雌花柱头的长度、雌花柱头活性、雌花的生化指标（SOD、POD、MDA、Pro），观察雌花柱头的超微形态，分析自然降尘对核桃雌花的影响。

(4) 自然降尘对授粉后核桃果实生长的影响

通过对比试验，测定处理植株和对照植株授粉受精后果实纵径和横径的随时间推移大小变化，分析自然降尘对核桃授粉后果实生长的影响。

1.3.2 拟解决的关键问题

(1) 在自然降尘条件下如何设置对照样株？

在南疆盆地大范围自然降尘的条件下，以自然降尘为处理，如何在不改变光照、温度、湿度等环境因子的前提下设置局部范围内不受降尘影响的对照样株，是本项研究需要解决的一个关键问题。

(2) 如何准确测定雄花、雌花生化？

在自然降尘的条件下，如何在短时间内保存采集好的样品，使样品不受外界环境影响而流失水分，以及清洗样品表面降尘防止杂质干扰，是准确测定自然降尘对雄花、雌花的生化的关键问题。

1.4 技术路线

针对研究目标和研究内容，在自然降尘背景下以套袋为对照，采用对比分析的方法，运用现代仪器分析测定手段，从核桃雄花、雌花、授粉受精后果实生长的生物学形态特

征和雌雄花生化（SOD、POD、MDA、Pro）指标等方面进行研究，分析自然降尘对核桃花器官和果实生长的影响。拟采用的技术路线如下：

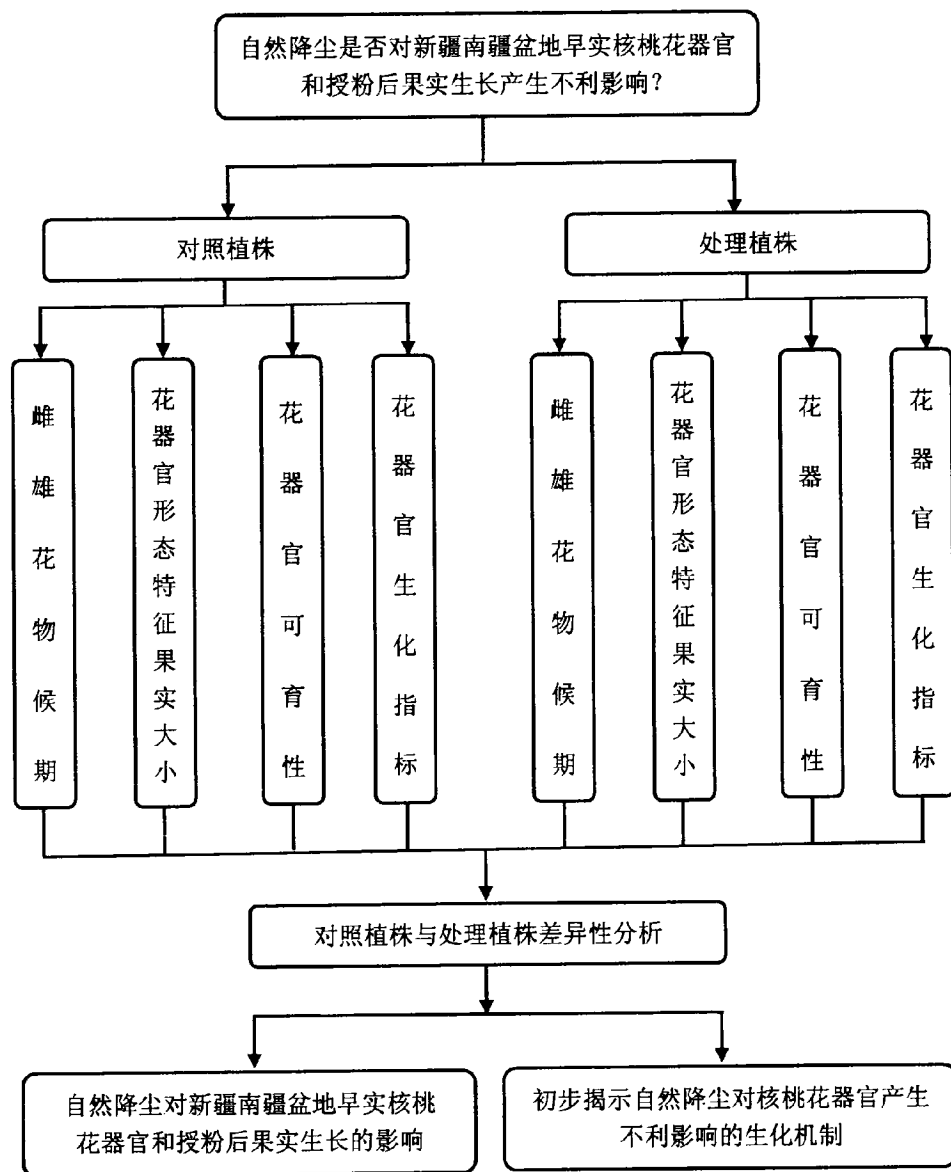


图 1-1 技术路线图

Fig.1-1 Technology route plot

第2章 自然降尘对核桃花器官物候期的影响

在新疆南疆盆地早实核桃的个体发育过程中,花器官的分化标志着植物由营养生殖转入生长生殖。雄、雌花器官的开花物候例如始花期、盛花期、末花期及每个不同花期持续的时间等因素,对新疆南疆盆地早实核桃的成功授粉受精都有重要影响。花器官的开花物候不仅与遗传物质、内源激素和自身营养有关^[55-56],周围的环境条件(如光照、湿度、温度等)对其的影响也不可忽视^[57]。核桃的一次花属于雌雄同株异花且异熟异形,部分品种具有开二次花特性,不同核桃品种间,雄花、雌花开花物候期不同,雌雄花期不相遇,很难进行自花受粉。当南疆盆地春末频发的沙尘暴天气造成的自然降尘与核桃花期相遇,会对核桃花器官产生怎样的影响尚不清楚。

鉴于此,通过对无降尘和自然降尘胁迫核桃开花的物候观察,本章旨在分析自然降尘对早实核桃花器官开花物候的影响,以期“自然降尘对核桃花器官产生不利影响假设”提供佐证。

2.1 材料与方法

2.1.1 试验材料

物候观察试验点设在新疆阿克苏乌什县阿克托海乡乡镇府内的核桃园,地理位置 N 41°11'06.31"~41°12'47.74", E 79°12'12.76"~79°13'12.76"; 海拔 1 394 m。阿克托海乡地处天山南麓的塔里木盆地西北缘,位于乌什县城以东 3 km,属暖温带大陆性干旱气候,年平均气温 9.4 ℃, ≥10 ℃的积温 3 200~3 600 ℃,多年平均降水量 91.5 mm,年均蒸发量 2 003.8 mm,年日照时数 2 750~2 850 h,无霜期 250~286 d。以阿克托海乡乡镇府核桃园内 10 a 生的核桃为对象,核桃品种为新新 2 号和新温 185 号,分别选择长势一致,水肥管理措施相同的样株各 10 株。

2.1.2 研究方法

2.1.2.1 试验处理

试验主要采用对比试验法,处理样株为暴露在自然降尘条件下的植株,对照样株为

通过人工防尘并对雌雄花采用人工套袋的植株，同时确保套袋后袋内良好的通风、透气和透光性。试验于 2014 年 3 月中旬~4 月下旬进行。

2.1.2.2 物候观察

分别对处理植株和对照植株进行挂牌标记，根据张琴^[58]等的核桃雄花开花物候期观察项目及标准，观察处理植株和对照植株雄花、雌花开花进程，并记录雄花、雌花每个开花阶段的具体开花时间和持续时间。

2.2 结果与分析

2.2.1 自然降尘对核桃雄花的物候影响

新疆南疆盆地早实核桃雄花的开始萌动通常在一年中的 3 中下旬至 4 月初。由表 2-1 的观察结果得到，与对照植株相比，自然降尘对核桃雄花开花物候期有影响。表进一步说明，处理植株和对照植株核桃雄花于 3 月 20 日同时进入雄花萌动期，处理植株和对照植株雄花萌动期持续时间都较长，为 15 d。从雄花萌动期的持续时间上看，处理植株没有表现出受到自然降尘的影响。当雄花进入伸长期，雄花有生长速度快，生长量大的特点，处理植株和对照植株雄花进入伸长期的时间一致，但伸长期持续的时间不同，对照植株雄花伸长期只有 5 d，处理植株持续 6 d，处理植株比对照植株雄花伸长期增加了 1 d。当雄花增加到一定长度，雄花花蕾开始由浅绿色变为淡黄色即进入初花期，对照植株进入初花期的时间在 4 月 9 日，处理植株则比对照植株晚 1 d，处理植株和对照植株初花期持续时间均为 2 d 左右。4 月 11 日开始，雄花进入开放盛花期，对照植株雄花首先进入盛花期，盛花期散粉时间持续 5 d 左右，处理植株 4 月 12 日进入盛花期，持续仅 3 d，与对照植株盛花期持续时间相比少 2 d。随后花序开始变黑脱落，进入雄花末花期，处理植株雄花晚 2 d 进入末花期，末花期持续时间与对照植株相比较短 1 d。对照植株雄花从萌动期开始至末花期，整个雄花开花时期总持续 30 d，处理植株总体持续时间为 28 d，比对照植株短 2 d。由此可见，自然降尘对核桃雄花进入萌动的时间没有影响，不会提早或延迟雄花的萌动期，但是会对雄花的生长期、盛花期和末花期持续时间造成影响，延长雄花的伸长期，缩短雄花的盛花期和末花期，最终缩短雄花开花持续时

间的总天数。

表 2-1 核桃雄花对照和自然降尘处理开花物候期
Table.2-1 Walnut male flower phenophase of control plants and test plants

时期 Phenophase	对照植株雄花 Control		处理植株雄花 Test	
	日期	持续天数	日期	持续天数
	Date	Last days (d)	Date	Last days (d)
萌动期 Beginning flowering phase	20/3	15	20/4	15
伸长期 Elongate flowering phase	4/4	5	4/4	6
初花期 Initial flowering phase	9/4	2	10/4	2
盛花期 Full flowering phase	11/4	5	12/4	3
末花期 The late flowering phase	16/4	3	15/4	2
总天数 Last days	/	30	/	28

2.2.2 自然降尘对核桃雌花的物候影响

新疆南疆盆地早实核桃雌花的初花期通常在一年中的 4 月中下旬。通过观察发现，与对照植株相比，自然降尘对核桃雌花开花物候期有影响。表 2-2 进一步表明，处理植株和对照植株在 4 月 19 日同时进入雌花初花期，并持续 2 d 时间，自然降尘对核桃雌花初花期的时间没有明显影响。一天之后，4 月 21 日进入雌花盛花始期，盛花始期持续时间较短，通过雌花物候观察，自然降尘对核桃雌花盛花始期影响无明显差异。处理植株和对照植株雌花同时进入盛花期时，由于受到自然降尘影响，处理植株和对照植株雌花在开花物候期上表现出不同，处理植株盛花期持续时间仅为 2 d，对照植株为 3 d，比对照植株少 1 d，自然降尘加速了处理植株的盛花期进程，缩短了雌花盛花期的持续时间，也同样使处理植株盛花末期和末花期时间缩短，两个开花时期都比对照植株短 1 d。在雌花开放的整个过程中，对照植株没有受到自然降尘影响，花期持续时间较长，为 10 d，处理植株暴露在降尘天气条件下，受自然降尘影响，使处理植株的盛花期、盛花末期和

末花期比对照植株都减少 1 d，处理植株整个花期仅持续 7 d，比对照植株缩短了 3 d。由此可见，自然降尘对核桃雌花进入开花期的时间没有影响，对核桃雌花的初花期和盛花始期影响不明显，但会对雌花的盛花期、盛花末期和末花期造成影响，缩短雌花的开花总天数。

表 2-2 核桃雌花对照和自然降尘处理开花物候期
Table.2-2 Walnut female flower Phenophase of control plants and test plants

时期 Phenophase	对照植株雌花 Control		处理植株雌花 Test	
	日期	持续天数	日期	持续天数
	Date	Last days (d)	Date	Last days (d)
初花期 Initial flowering phase	19/4	2	19/4	2
盛花始期 Early of full flowering phase	21/4	1	21/4	1
盛花期 Full flowering phase	22/4	3	22/4	2
盛花末期 Late stage of flowering phase	25/4	2	24/4	1
末花期 The late flowering phase	27/4	2	25/4	1
总天数 Last days	/	10	/	7

2.3 讨论

通过对新疆南疆盆地早实核桃的物候观察发现，核桃雄花、雌花异形异体，雄花、雌花并非同一时间开放，雄花开花时期一般在一年中的 3 月底至 4 月初开始，雌花的开花时期一般在一年中 4 月上中旬，因此同一品种核桃雌雄花花期不同，存在雌雄花期不遇的状况。核桃雄花、雌花花期在开花时间除了受到遗传物质、内源激素、营养物质的影响外，还会受到外界环境条件的综合影响。依据核桃花器官开花物候观察，新疆早实核桃雄花开花物候期持续天数为 13~15 d，其中处理植株雄花的开花物候期为 13 d，对照植株雄花开花物候期为 15 d；雌花的开花物候期持续天数为 7~10 d，其中处理植株雌花的开花持续时间为 7 d，对照植株则为 10 d，对照植株雄花、雌花的开花物候期与

张智英^[59]等研究得出的不同早实核桃品种雄花花期约 12~16 d, 雌花花期一般为 8~11 d 相同, 处理植株的雌雄花物候期则存在差异, 表明自然降尘对花器官的发育产生了不利影响, 加速雄花、雌花的衰老和死亡的缘故。

有研究表明, 高温逆境胁迫会造成玉米花穗枯萎甚至死亡, 缩短花穗寿命^[60], 高温也会使甜樱桃 (*Prunus avium*) 花期花器官造成影响, 使雄蕊和雌蕊的发育受到不同程度抑制, 雌蕊柱头枯萎, 花冠卷曲, 雄蕊变褐, 雌雄花花期明显变短^[61]。在对单性木兰 (*Magnolia liliflora*) 开花物候研究中发现, 降雨量和相对湿度两个气象因子对单性木兰花花期物候具有延缓作用^[62]。本试验中, 核桃雄花、雌花花期恰好与当地自然降尘相遇, 通过对处理植株和对照植株雄花、雌花开花时间和持续时间列表分析得到, 自然降尘对雄花、雌花进入花期的时间没有影响, 雄花、雌花进入花期后, 自然降尘会对雄花生长期、盛花期和末花期的持续时间造成影响, 延长雄花的伸长期, 缩短雄花的盛花期和末花期, 最终缩短雄花的整个花期时间, 对雌花的盛花期、盛花末期和末花期造成影响, 缩短雌花开花天数, 这与以上环境胁迫下不同胁迫因子对植物雄花或雌花物候期的影响类似, 并与陈虹等^[63]研究的自然降尘缩短核桃雌花花期, 加速雌花萎蔫结果一致。

新疆南疆盆地早实核桃通常每年雌雄花各开花一次, 部分雄先型核桃品种具有开二次花的特性。通常在一次花后 20~30 d 时开放, 着生于当年生枝的顶部, 花序通常较长, 一般为 15~40 cm, 是雌雄混合花序, 即上半部为雄花, 下半部为雌花, 在雌花子房的基部还着生了部分雄蕊, 为雌雄同体两性花, 这种花能够自行传粉受精, 克服因二次雄花数量较少, 散粉量低, 对传粉受精带来的不利影响。由于二次花花期与自然降尘天气不同步, 因此能坐上果的雌花都可以发育成成熟的果实。

2.4 小结

(1) 通过对新疆早实核桃雄花、雌花物候观察得出, 核桃雄花的开花物候期一般在一年中的 3 月底到 4 月初, 雌花的开花物候期一般在一年中的 4 月上中旬, 部分雄先型核桃品种存在二次花的现象。

(2) 通过对比处理植株和对照植株雄花、雌花物候期表明, 自然降尘会对核桃雄花、雌花物候期的时间产生不利影响, 会延长雄花伸长期的持续时间, 缩短雄花盛

花期、末花期和雌花盛花期、盛花末期、末花期的持续时间，从而使核桃雄花开花物候期的总持续时间缩短 2 d，雌花缩短 3 d，加速雄花、雌花的干枯、衰老，甚至死亡。

zkq 20160323

第3章 自然降尘对核桃雄花的影响

核桃雄花的良好生长发育状况是核桃成功授粉受精的前提，是稳定核桃散粉量的重要保障，成熟雄花的数量和花粉活力的质量与早期雄花花芽、花序、孢子等发育有关，并受到外界环境因素与遗传物质等多方面因素的共同影响^[64]。新疆南疆盆地早实核桃雄花的开花物候期恰与沙尘暴季节相遇，自然降尘具有pH值高，盐分含量大的特点，这势必会影响核桃雄花的生长发育。有关自然降尘对芒果（*Mangifera indica*）^[65]、小麦^[66]、梨^[46]、接骨木（*Sambucus williamsii*）^[67]、棉花^[51]等植物的影响已有报道，且自然降尘对这些作物造成了不同程度的伤害，并导致作物减产。关于自然降尘对新疆南疆盆地早实核桃雄花的影响鲜有报道，自然降尘对核桃雄花影响的生化机制尚不清楚。

鉴于此，本章旨在通过测定分析自然降尘对核桃雄花生长、散粉量、花粉超微形态、花粉活力、花粉萌发率以及雄花 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量的影响，以期“自然降尘对核桃花器官产生不利影响假设”提供佐证，并初步揭示产生不利影响的生化机制。

3.1 材料与方法

3.1.1 试验材料

试验材料同 2.1.1。

3.1.2 研究方法

3.1.2.1 试验处理

试验处理同 2.1.2.1。

3.1.2.2 雄花表观形态特征观察

根据张琴^[58]等的核桃雄花物候期观察项目及标准划分雄花的不同开花阶段，并观察雄花每个开花阶段花蕾的颜色变化，记录花序的长度变化，以及持续的时间。

3.1.2.3 雄花花序长度测量

自雄花始花期每隔 2 d 测定自然降尘处理植株和对照植株雄花花序长度。

3.1.2.4 花粉散粉量测定

参照王苏珂^[68]等方法,并略有改动。当雄花花序开始由绿变黄时,从对照和自然降尘处理的花序随机取饱满、未开裂的花蕾各 5 粒放入 2 mL 的离心管中,于 28 ℃条件下干燥散粉,待花粉完全散出后,加入 20%六偏磷酸钠溶液 2 mL,用离心机解离 5 min,并充分振荡成悬浮液,取 400 μL 悬浮液于 2 mL 离心管中,再加入 20%六偏磷酸钠溶液 1600 μL,充分振荡后,用微量进液器吸取 5 μL 滴在载玻片上,用显微镜观察统计花粉的数量,每个视野的花粉粒不少于 30 粒,每个处理重复 3 次。每枚花药的花粉量计算公式如下:

$$\text{每枚花蕾的花粉量} = \frac{\text{每个载玻片上总花粉粒数} \times 2 \times 2}{0.4 \times 0.005 \times 5}$$

3.1.2.5 花粉超微形态观察

采集对照和自然降尘处理即将开放的雄花花序,均匀平铺在报纸上,经 28~48 h,充分散粉后,轻轻抖动雄花花序,去除杂质,将花粉收集于棕色小瓶中,存放在低温干燥处备用。超微形态观察时,将花粉均匀散落在粘有双面胶的铜片上,用日本日立公司 E-1045 型镀膜仪镀金后,在德国莱丝公司 LEO1430VP 型扫描电镜下观察花粉微形态结构。

3.1.2.6 花粉活力、萌发率测定

分别采用噻唑蓝 (MTT) 染色法、原位萌发法对对照植株和处理植株花粉的活力、萌发率进行测定,每种方法做 3 个处理,每个处理随机取 4 个视野。

MTT 染色法:将采集来的花粉均匀散落于载玻片上,滴 1~2 滴 MTT 溶液 (100 mgMTT 溶解在 5 mL 的 5%的蔗糖溶液中) 与花粉混匀,盖上盖玻片,常温放置 15~20 min 后,在显微镜下观察花粉粒的着色情况。花粉生活力公式如下:

$$\text{有生活力花粉百分数} = \frac{\text{变红色花粉数目}}{\text{花粉总数}} \times 100\%$$

原位萌发法:在核桃柱头的“大八字”时期进行人工授粉,授粉后的 4、8、12、16、20、24、48、72、96、120 h 分别采摘核桃雌花 10 朵,放入福尔马林—酒精—醋酸混合固定液 (FAA) 内固定后进行花粉管萌发观察^[69-70]。具体流程为:雌花在 FAA 固定液中固定 4 h 以上,用蒸馏水冲洗干净,除去青皮,在 45 ℃水浴中用 1 mol·L⁻¹ 氢氧化钠 (NaOH) 软化 8 h,蒸馏水冲洗干净,然后用 0.1%水溶性苯胺蓝染色 12 h 25 ℃染色,

染色液用 0.1% 的磷酸钾 (K_3PO_4) 溶液配制), 纵向切开雌花 (包括子房) 置载玻片上, 加盖玻片轻轻压平, 用 Olympus BX51 型显微镜在 WU (宽带紫外光激发) 下观察。镜检时每张切片至少取 3 个视野, 同时每个视野内观察花粉数量不低于 30 个。在原位萌发法测定花粉活力的同时测量花粉管的长度。

3.1.2.7 雄花 SOD 活性测定

SOD 活性测定采用氮蓝四唑法^[71]。分别取对照植株和自然降尘处理植株不同开花时期的核桃雄花样品, 将样品放入冰盒中迅速带回实验室, 用蒸馏水冲洗干净并用吸水纸吸干水分, 称取 0.2 g 样品置于预冷研钵中, 加入 1 mL 预冷的磷酸缓冲液冰浴研磨成匀浆, 再加入磷酸缓冲液使总液体终体积为 5 mL, 取 2 mL 于 4 °C 下 10000 r/min 离心 20 min, 上清液为 SOD 粗酶待测液。向 2 支对照管中加入 6 mL 反应液 (3.5 mL 0.5 mol/L 磷酸缓冲液, 0.5 mL 130 mmol/L 甲硫氨酸, 0.5 mL 750 μ mol/L 氯化硝基四氮唑蓝 (NBT), 0.5 mL 100 μ mol/L 乙二胺四乙酸二钠 (EDTA- Na_2), 0.5 mL 20 μ mol/L 核黄素, 0.5 mL 蒸馏水), 一支不照光, 一支照光。向测定管中依次加入以上反应液, 加蒸馏水 0.4 mL, 酶液 0.1 mL, 混匀后将一支对照管避光, 其他管置于 4000 lx 日光下反应 20 min, 以不照光的作为空白, 通过测定 560 nm 处被抑制的吸光值计算酶活性。SOD 酶活性计算公式如下:

$$A_{SOD} = \frac{(A_{CK} - A_E) \cdot V_T}{0.5 \cdot A_{CK} \cdot W \cdot V_S}$$

其中: A_{CK} : 用缓冲液代替酶液对照管的吸光度

A_E : 样品的吸光度; V_T : 提取的酶液总体积

W : 植物组织鲜重; V_S : 反应的酶液体积

3.1.2.8 雄花 POD 活性测定

POD 活性测定采用愈创木酚法^[72]。称取 0.5 g 样品放入预冷研钵中, 加入 1 mL 磷酸缓冲液, 待充分研磨后再加入 9 mL, 将匀浆转入离心管中于 4000 r/min 4 °C 离心 10 min, 上清液为 POD 待测酶液。向 4 mL 反应混合液 (2 mL pH=6.0 磷酸缓冲液, 1 mL 待测酶液, 1 mL 0.05 mol/L 愈创木酚) 中加入 1 mL 2% 双氧水立即摇匀并迅速倒入比色皿中, 于 470 nm 测定吸光度值, 每隔 15 s 记录共计 2 min, 对照组以磷酸缓冲液取代酶液。POD 酶活性测定公式如下:

$$A_{POD} = \frac{\Delta A_{470} \cdot V}{0.01 \cdot T \cdot W \cdot V_T}$$

其中: ΔA_{470} : 反应时间内吸光值的变化

V : 提取酶液总体积; V_T : 测定所用酶液体积

T : 反应时间 (min); W : 植物组织鲜重

3.1.2.9 雄花 MDA 含量测定

MDA 含量测定采用硫代巴比妥酸法^[73]。称取 0.5 g 样品置于研钵中, 加入 2 mL 10% 三氯乙酸 (TCA) 溶液, 研磨成匀浆后再加入 8 mL 进一步研磨, 于 4 000 r/min 离心 10 min, 上清液为 MDA 待测液。取 2 mL 待测液加入 2mL 0.6% 硫代巴比妥酸 (TBA), 对照管中酶液以蒸馏水代替, 混匀后沸水浴 15 min, 迅速冷却后再离心, 取上清液分别测定 532 nm、600 nm 和 450 nm 波长下的吸光度值。MDA 含量测定公式如下:

$$C_{MDA} = 6.45 \cdot (A_{532} - A_{600}) - 0.56 \cdot A_{450}$$

其中: A_{532} : 在 532nm 波长下测得的吸光度值

A_{600} : 在 600nm 波长下测得的吸光度值

A_{450} : 在 450nm 波长下测得的吸光度值

3.1.2.10 雄花 Pro 含量测定

Pro 含量测定采用酸性茚三酮法^[74]。称取样品 0.5 g 置于试管中, 加入 5 mL 3% 磺基水杨酸溶液, 沸水浴 10 min 冷却后过滤即为 Pro 提取液。取 2 mL 提取液, 加入 4 mL 反应液 (2 mL 冰醋酸, 2 mL 25% 茚三酮) 后沸水浴 30 min, 待溶液冷却后加入甲苯, 充分振荡、静置后, 取上层红色液体于比色皿中, 对照组以甲苯溶液代替, 在 520 nm 波长下测定吸光度值。Pro 含量测定公式如下:

$$C_{\text{脯氨酸}} = \frac{X \cdot V}{W \cdot V_T}$$

其中: X : 标曲中查得的 Pro 含量; W : 植物组织鲜重

V : 提取酶液总体积; V_T : 测定所用酶液体积

3.1.2.11 数据分析

核桃雄花花序的长度、单个花蕾的散粉量、花粉活力的差异性分析采用单因素方差分析 (one-way ANOVA), 多重比较采用最小显著差异法 (least significant difference,

LSD 法)。数据分析应用 DPS 2006 统计软件;绘图应用 Origin 8.0 软件。

3.2 结果与分析

3.2.1 早实核桃雄花开花进程的外部形态变化

由表 3-1 可知,雄花的每个开花阶段都伴随着花序的伸长,直至雄花花序干枯、脱落。进一步观察发现,雄花花萼开裂期,花药为浅绿色且含有较多水分,花萼从花序基部开始开裂,依次向下,花萼开裂期通常持续 2~3 d,花序平均长度为(40.60±4.26) mm。花药由绿变黄期,花药从基部开始由浅绿色变黄,此时期持续 3 d,花序平均长度为(63.02±8.58) mm,比花萼开裂期平均增长了 22.42 mm。待整个花序花药都变成黄色,花药水分含量减少,雄花进入散粉期,散粉通常从基部开始逐渐向顶端开放,花药为黄色,花粉随风飘散,散粉期持续约 4 d,散粉期花序平均长度为(90.96±9.39) mm,从花药变黄期至散粉期花序的平均长度增加了 27.94 mm,雄花开花物候期中,花药变黄期至散粉期雄花花序增长量最大。散粉结束后,花药开始逐渐变褐变黑,少数花序顶部仍在散粉,持续 2 d 左右,此时花序长度达到最大,平均长度为(95.75±6.83) mm,与散粉期相比增加了 4.79 mm。小花脱落期,花序只剩下萼片和黑色的花药,渐渐从基部脱落,时间持续 2 d。核桃从雄花花萼开裂期至小花脱落期持续时间为 13~14 d。

表 3-1 核桃雄花的开花过程
Table.3-1 The blooming feature of walnut male flowering

时期 Phenophase	花蕾颜色 Bud color	持续天数 Last days (d)	花序长度 Inflorescence length(mm)
花萼开裂期 Cracking period	浅绿色 Light green	2~3	40.6±4.26
花药由绿变黄期 Green to yellow	淡黄色 Light yellow	3	63.02±8.58
散粉期 Shedding period	黄色 yellow	4	90.96±9.39
花药变黑期 Turn into black	褐色 Brown	2	95.75±6.83
小花脱落期 Blossom falling	黑色 Black	2	/

注:表中值=平均数±标准差(n=12);
Note:Each point is the mean of three replicates±SD (n=12) .

3.2.2 自然降尘对雄花定期平均生长量的影响

通过对自然降尘处理和对照处理核桃雄花花序定期 2 d 日平均生长量的测量得到, 核桃雄花花序长度定期 2 d 日平均生长量总体趋势为先增高后降低, 并且对照植株雄花花序定期 2 d 日平均生长量在整个雄花物候期中始终高于处理植株。图 3-1 进一步说明, 对照植株和处理植株雄花花序进入花期后开始快速增长, 并在第 10 天生长量达到顶峰, 然后生长量有所下降, 处理植株与对照植株雄花花序定期 2 d 日平均生长量从雄花花萼开裂期第 4 天至第 10 天差异显著 ($P<0.05$)。

从雄花花萼开裂期开始测量雄花花序长度开始, 至雄花花期第 10 天, 对照植株和自然降尘处理植株的雄花花序定期 2 d 日平均生长量都有所增加, 但增加的程度有所不同。雄花花期第 2 天, 对照植株雄花花序定期 2 d 日平均生长量为 (2.25 ± 0.76) mm, 处理植株定期 2 d 日平均生长量为 (1.77 ± 0.47) mm, 比对照植株定期 2 d 日平均生长量减少了 0.48 mm, 处理植株和对照植株雄花定期 2 d 日平均生长量差异不明显。随着花期时间的延续, 对照植株和处理植株雄花花序定期 2 d 日平均生长量都在不断增加, 对照植株花期第 4 天、6 天、8 天定期 2 d 日平均生长量分别为 (4.56 ± 1.33) mm、 (5.88 ± 1.88) mm、 (9.43 ± 1.89) mm, 处理植株第 4 天、6 天、8 天的定期 2 d 日平均生长量为 (2.55 ± 0.69) mm、 (4.98 ± 1.88) mm、 (8.00 ± 2.31) mm, 对照植株第 4 天、6 天、8 天的定期 2 d 日平均生长量分别比处理植株增加了 2.01 mm、0.9 mm、1.43 mm, 且对照植株定期 2 d 日平均生长量分别是处理植株增加了 78.82%、18.07%、17.86%, 第 4 天、8 天处理植株和对照植株雄花定期 2 d 日平均生长量达到极显著差异 ($P<0.01$), 第 6 天则差异显著 ($P<0.05$)。花期第 10 天, 对照植株和处理植株雄花花序定期 2 d 日平均生长量达到最大值, 对照植株花序定期 2 d 日平均生长量为 (10.94 ± 1.64) mm, 处理植株为 (9.68 ± 1.84) mm, 对照植株定期 2 d 日平均平均生长量比处理植株增加了 1.26 mm, 二者差异极显著 ($P<0.01$)。花期第 12 天, 对照植株的雄花花序定期 2 d 日平均生长量有所下降, 为 (8.08 ± 1.14) mm, 比花期 10 天时定期 2 d 日平均生长量减少了 35.40%, 由于自然降尘对雄花的花期长生不利影响, 使核桃雄花加速枯萎、死亡, 自然降尘缩短了雄花的物候花期, 雄花提前脱落。由以上对比试验结果得到, 自然降尘在雄花整个花期能够影响雄花花序的生长量, 抑制雄花花序长度增加, 对雄花花序正常

生长带来不利影响。

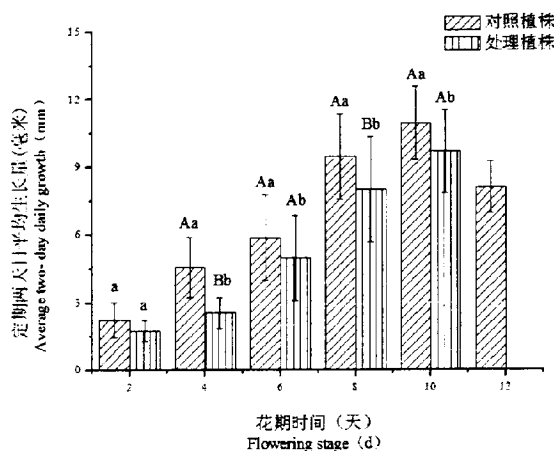


图 3-1 核桃雄花序对照和自然降尘处理定期 2 d 日平均生长量差异 (平均值±标准差, $n=6$)。小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 ($P<0.05$)；大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著 ($P<0.01$)。

Fig.3-1 Difference of walnut male flower average periodic growth between control plants and test plants (mean±SD, $n=6$). Different lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences ($P<0.05$) and extreme significant differences ($P<0.01$).

3.2.3 自然降尘对雄花单个花蕾散粉量的影响

通过试验发现, 对照植株和处理植株不仅核桃雄花花序表现出长短不同, 单个花蕾花粉量也有所差异, 自然降尘不仅缩短雄花花序, 而且对雄花的散粉量产生不利影响。由表 3-2 进一步分析表明, 处理植株雄花花序平均长度为 (96.14 ± 6.85) mm, 对照植株雄花花序平均长度为 (115.48 ± 9.00) mm, 对照植株和处理植株雄花花序平均长度为 (105.82 ± 13.67) mm, 且对照植株比处理植株长 19.34 mm, 二者平均花序长度表现出显著差异性 ($P<0.05$)。

每个花蕾中花粉数与散粉量的多少密切相关, 对照植株和处理植株平均单个花蕾花粉数为 ($4\times10^4\pm1.47$) 个, 对照植株单个花蕾花粉数多达 ($5.04\times10^4\pm0.23$) 个, 而处理植株的只有 ($2.96\times10^4\pm0.54$) 个, 比对照植株和处理植株单个花蕾花粉平均值低了 1.04×10^4 个, 且对照植株的单个花蕾的花粉量与处理植株的差异达到了极显著水平 ($P<0.01$)。以上分析表明, 自然降尘不仅会抑制雄花花序生长量, 而且还会对雄花散粉量造成不利影响, 使单个花蕾的散粉量显著降低。

表 3-2 核桃雄花对照和自然降尘处理散粉量差异

Table.3-2 Difference of walnut inflorescence morphological between control plants and test plants

处理	花序长度	单个花蕾花粉量
Treatment	The length of florescence (mm)	The pollen amount of bud($\times 10^4$)
对照植株	115.48 $\pm$ 9.00aA	5.04 $\pm$ 0.23aA
Control		
处理植株	96.14 $\pm$ 6.85bA	2.96 $\pm$ 0.54bB
Test		
平均值	105.81 $\pm$ 13.67	4 $\pm$ 1.47
Average		

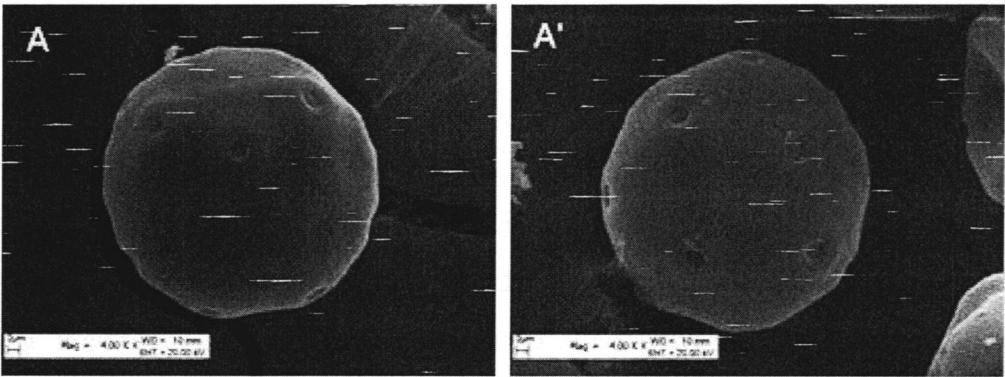
注：表中值=平均数 $\pm$ 标准差 (n=3)；小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 (P<0.05)；大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著 (P<0.01)。

Note:Each point is the mean of three replicates $\pm$ SD (n=3) ;Different lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences (P<0.05) and extreme significant differences (P<0.01) .

3.2.4 自然降尘对花粉超微形态的影响

通过电镜扫描结果显示（图 3-2），处理植株和对照植株花粉的极轴长度均短于赤道轴长度，形状都为扁球形。从花粉的极面和赤道面观花粉轮廓，均呈圆形，花粉粒表面纹饰为颗粒状，萌发孔均匀散布在花粉球面，群体的整齐度都较好。因此，对照植株和自然降尘处理植株花粉在微观形态上没有明显不同。

从花粉表面的附着物看，对照植株花粉的表面干净，萌发孔清晰，而处理植株花粉受自然降尘影响，自然降尘微颗粒物附着在花粉粒表面，部分细小尘埃颗粒覆盖住了花粉的萌发孔，堵塞花粉的萌发孔。



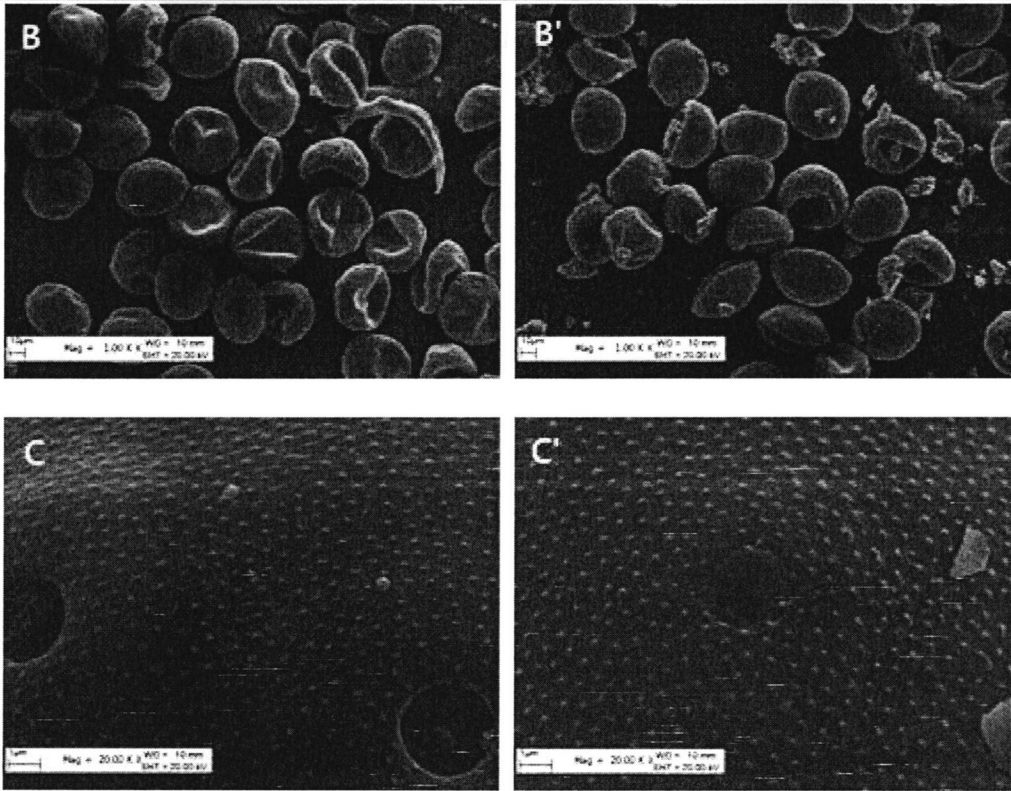


图 3-2 核桃花粉对照和自然降尘处理超微形态差异 (A、B、C：对照植株；A'、B'、C'：处理植株。)
Fig.3-2 Difference of pollen micromorphological characters between control plants and test plants (A, B and C indicate control plants , A ' , B' and C indicate test plant)

表 3-3 数据显示，对照植株和处理植株花粉粒的极轴长度为 $(42.13 \pm 1.31) \sim (42.32 \pm 0.89) \mu\text{m}$ ，平均值为 $(42.23 \pm 1.14) \mu\text{m}$ ，对比对照植株和处理植株花粉的极轴长度差异不大，对照植株与处理植株无显著性差异。两组的赤道轴范围在 $(45.30 \pm 1.58) \sim (45.03 \pm 0.77) \mu\text{m}$ ，平均值为 $(45.17 \pm 1.35) \mu\text{m}$ ，表明处理植株和对照植株花粉的赤道轴长度相近，且不存在差异显著性。极轴长度和赤道轴长度之比的范围均为为 0.94，对照植株和处理植株 P/E 平均值也为 (0.94 ± 0.05) 。花粉粒萌发孔的短轴长度范围是 $(2.86 \pm 0.14) \sim (2.85 \pm 0.17) \mu\text{m}$ ，变化范围较小，平均值则为 $(2.86 \pm 0.17) \mu\text{m}$ ，因此两组短轴的差异不明显。萌发孔长轴变化范围在 $(3.34 \pm 0.14) \sim (3.39 \pm 0.13) \mu\text{m}$ 之间，平均值为 $(3.37 \pm 0.14) \mu\text{m}$ ，两组变化不大，差异不显著。对照植株和处理植株萌发孔与网脊宽的数值变化不大，萌发孔间距范围为 $(16.04 \pm 1.55) \sim (16.06 \pm 0.31) \mu\text{m}$ ，平均值为 $(16.05 \pm 0.99) \mu\text{m}$ ，网脊宽 $(0.81 \pm 0.03) \sim (0.82 \pm 0.05)$

μm，平均值为 (0.82±0.05) μm，因此，花粉粒的萌发孔和网脊宽在对照植株和处理植株间没有明显差异。由以上数据得到，对照植株和处理植株花粉粒的在极轴长度、赤道轴长度、P/E、萌发孔短轴、萌发孔长轴、孔间距和网脊宽等因子之间无显著性差异，表明处理植株和对照植株花粉在大小、形态上没有差异，进一步说明自然降尘对花粉的大小和形态没有显著性影响。

表 3-3 核桃花粉对照和自然降尘处理形态差异
Table.3-3 Difference of walnut pollen morphology between control plants and test plants

处理	极轴长度（P）	赤道轴长度（E）	P/E	萌发孔		孔间距	网脊宽
				The hole of germination			
				短轴	长轴		
Treatment	Length of polar axis（μm）	Length of equatorial axis（μm）		Short axis（μm）	Long axis（μm）	Distance of hole（μm）	Mesh ridge width（μm）
对照植株 Control	42.32±1.31a	45.30±1.58a	0.94±0.06a	2.86±0.14a	3.34±0.14a	16.04±1.55a	0.81±0.03a
处理植株 Test	42.13±0.89a	45.03±0.77a	0.94±0.03a	2.85±0.17a	3.39±0.13a	16.06±0.31a	0.82±0.05a
平均值 Average	42.23±1.14	45.17±1.35	0.94±0.05	2.86±0.17	3.37±0.14	16.05±0.99	0.82±0.05

注：表中值=平均数±标准差 (n=9)；小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 (P<0.05)。
Note: Each point is the mean of three replicates±SD (n=9); Different lower-case letters indicate significant differences (P<0.05) .

3.2.5 自然降尘对花粉活力、原位萌发的影响

用 MTT 染色法对核桃花粉活力染色后，在显微镜观察的视野中，可以明显分辨出核桃花粉被染成深红色和淡红色，以此来辨别花粉有无生活力。花粉染成深红色视为有活力，淡红色视为无活力。

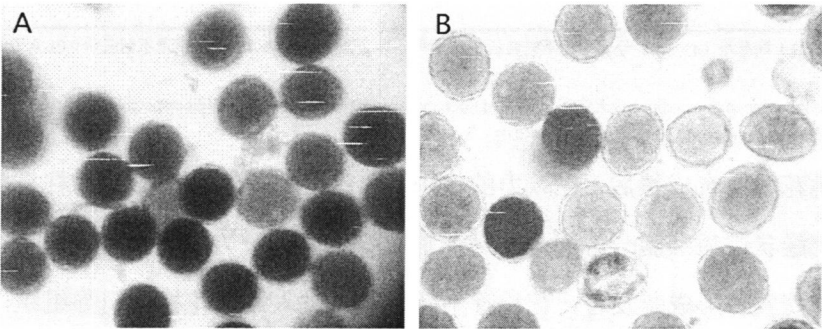


图 3-3 核桃花粉对照与自然降尘处理生活力差异 (A：对照植株；B：处理植株。)
Fig 3-3 Difference of walnut pollen viability between control plants and test plants (A indicate control plants . B indicate test plants .)

如图 3-3 所示，从花粉的染色程度上表明，对照植株核桃花粉染色较深，多数为深红色。由从染色后花粉的表现形态显示，对照植株花粉颗粒饱满、圆润，整齐度较高，而自然降尘处理植株核桃花粉普遍染色较浅，多数为浅红色，且有些花粉壁边缘模糊不清，花粉皱缩，碎裂，成为无活力的花粉。

通过统计计算分析得到（表 3-4），对照植株有生活力花粉平均数为（36.12±6.76）个，无生活力花粉平均数为（4.47±1.70）个，平均有生活力花粉百分率为（88.84%±0.05），处理植株有生活力花粉平均数为（30.36±7.98）个，无生活力花粉平均数为（11.76±4.16）个，平均有生活力花粉百分率为（72.40%±0.08），处理植株和对照植株平均有生活力花粉百分率为（80.62%±0.10），对照植株比处理植株平均有生活力花粉百分率高出 16.44%，且二者之间有生活力花粉百分率达到了差异极显著性水平（ $P<0.01$ ）。

表 3-4 核桃花粉对照和自然降尘处理活力差异
Table.3-4 Difference of walnut pollen viability between control plants and test plants

处理 Treatment	有生活力花粉平均数 No. of pollen grain having viability (ind)	无生活力花粉平均数 No. of pollen grain no viability (ind)	有生活力花粉粒百分率 Percentage of pollen grain viability (%)
对照植株 Control	36.12±6.76	4.47±1.70	88.84%±0.05aA
处理植株 Test	30.36±7.98	11.76±4.16	72.40%±0.08bB
平均 Average	33.24±7.79	8.12±4.85	80.62%±0.10

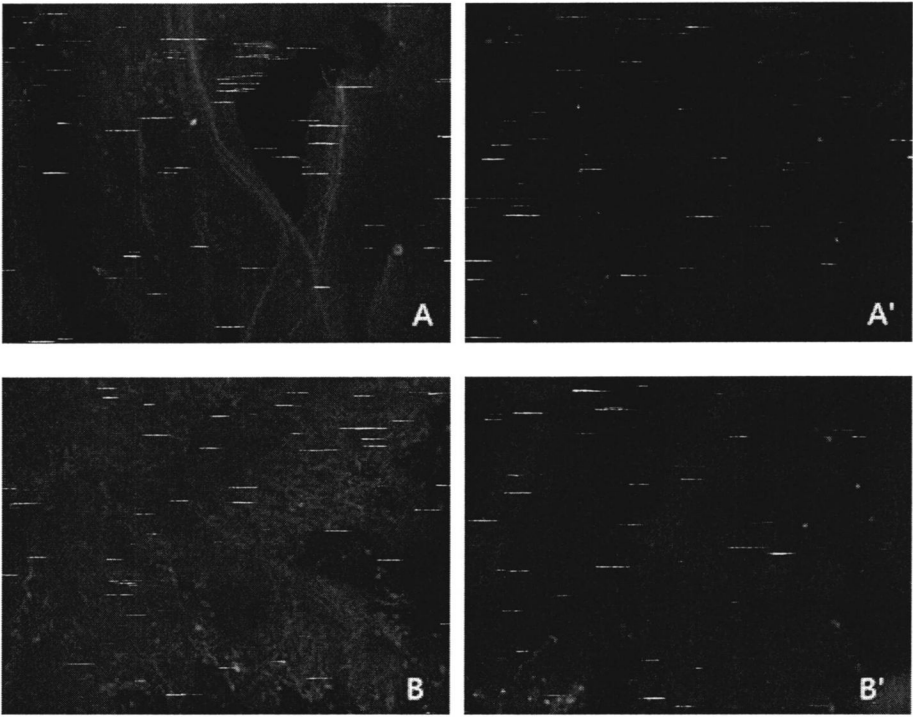
注：表中值=平均数±标准差（n=9）；小写字母不同表示 0.05 水平差异显著（ $P<0.05$ ）；大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著（ $P<0.01$ ）；

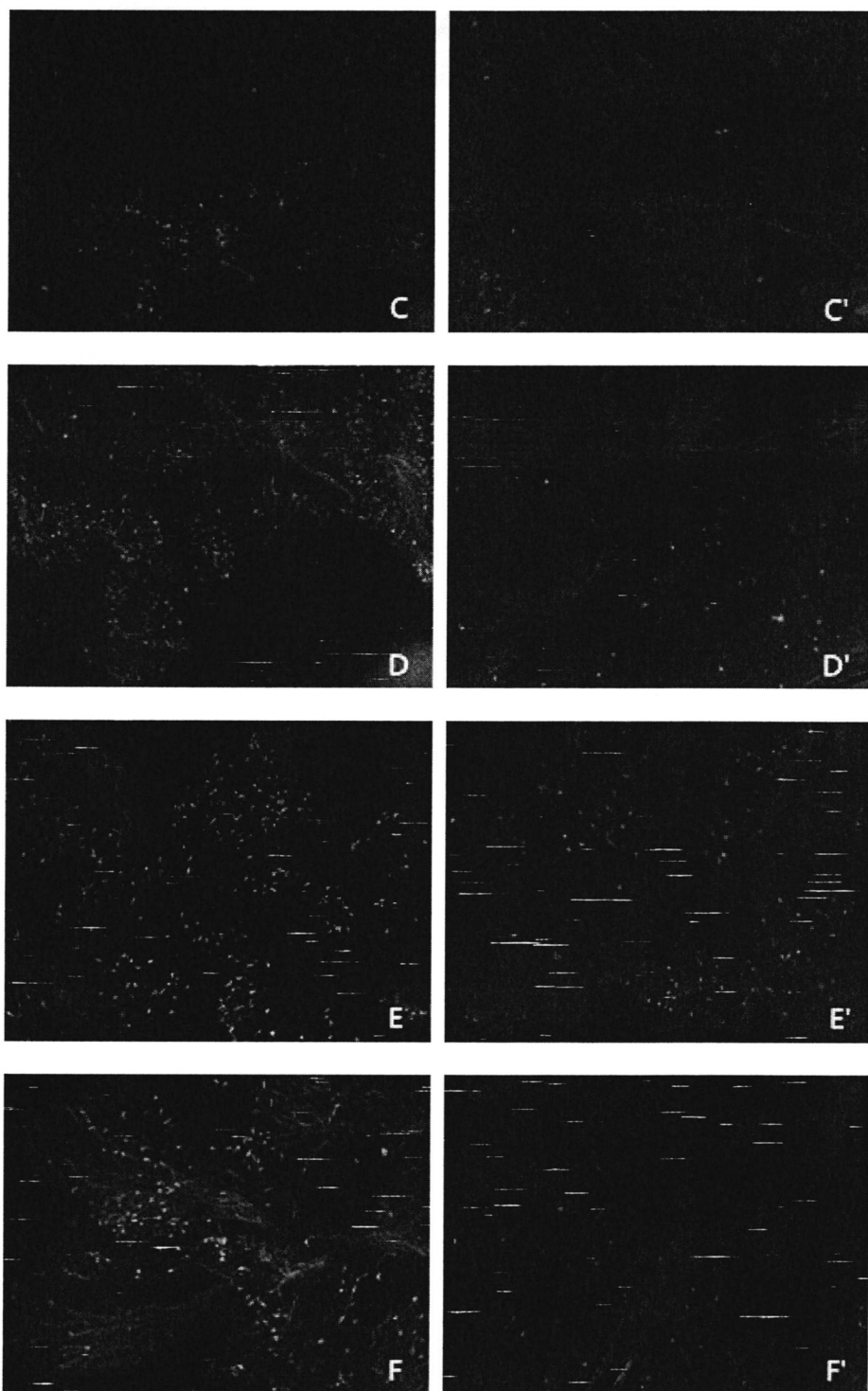
Note: Each point is the mean of three replicates±SD（n=9）;Different lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences（ $P<0.05$ ） and extreme significant differences（ $P<0.01$ ）.

当核桃花粉发育成熟后，在风力的作用下，核桃花粉散落在雌花的柱头上，雌花的柱头上的突触状腺质细胞一方面分泌粘液捕捉花粉粒，一方面调节花粉对水分的吸收，促进花粉的萌发，形成萌发管，花粉管不断伸长，进入雌花花柱的引导组织，花粉管通过花柱进入子房后，最后到达胚珠进入胚囊。

通过不同授粉时间雌花压片的显微观察分析得到（图 3-4），在授粉 4 h 后，对照

植株和处理植株的花粉颗粒在柱头开始准备萌发，授粉 8 h 后，对照植株柱头上的花粉几乎全部开始萌发，且此时的萌发率可达到 98%以上，花粉管的平均长度为 0.003 mm，而处理植株的花粉大部分开始萌发，经测定此时的花粉的萌发率为 74.07%，花粉管的平均长度为 0.002 mm。授粉 16 h，处理植株花粉萌发率达 89.04%，花粉管的平均长度为 0.006 mm，对照植株花粉管的平均长度为 0.004 mm。授粉 20 h 后，对照植株萌发的花粉管伸长至羽状柱头底部，而处理植株花粉管正在向柱头底部延伸，荧光较为微弱，大部分没有达到羽状柱头底部。授粉 24 h 后，对照植株大部分花粉管外壁的荧光减弱，花粉管伸长至花柱的位置，处理植株部分花粉管较长，已延伸至花柱，部分仍在萌发伸长中。授粉 48 h 至 96 h 后，对照植株花粉管伸长至引导组织，而处理植株引导组织处荧光微弱，未见到花粉管。授粉 120 h 后，对照植株花粉管伸长接近子房，处理植株花粉管伸长至花柱底部引导组织，通过以上分析得知，自然降尘不仅降低花粉粒在柱头的萌发率，同时还延长了花粉管到达子房的时间。





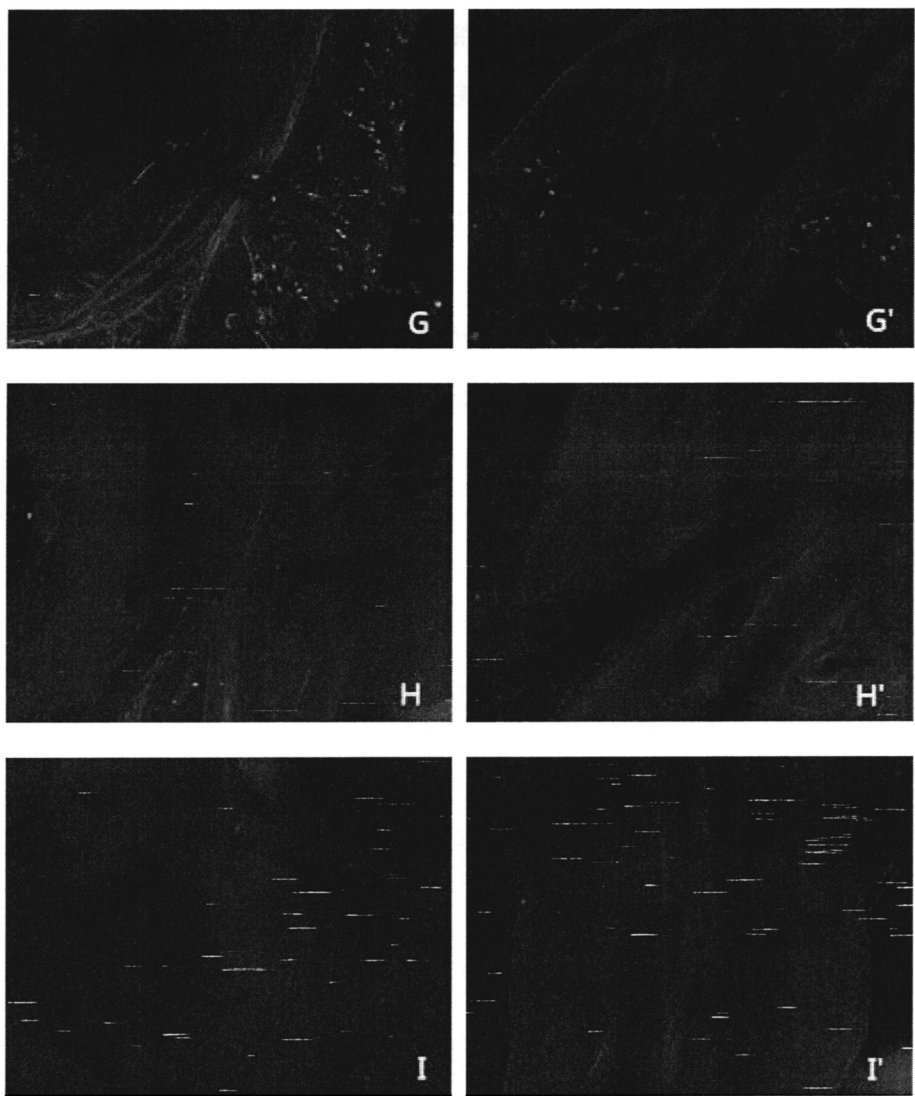


图 3-4 核桃授粉后花粉对照和自然降尘处理原位萌发差异（A、B、C、D、E、F、G、H、I：对照植株；A'、B'、C'、D'、E'、F'、G'、H'、I'：处理植株。）

Fig.3-4 Difference of walnut pollen germination situation after allogamy between control plants and test plants. (A,B,C,D,E,F,G,H,I indicate control plants ,A',B',C',D',E',F',G',H',I' indicate test plants .)

3.2.6 自然降尘对雄花 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量的影响

3.2.6.1 自然降尘对雄花 SOD 活性的影响

由图 3-5 可知，核桃雌花 SOD 活性在整个雄花花期呈先增加后降低的趋势，处理植株的雄花在整个花期，其雄花 SOD 活性高于对照植株，自然降尘导致处理植株雄花 SOD 活性增强。雄花初花期，对照植株雄花 SOD 活性为 $(159.86 \pm 5.44) \mu\text{g}$ ，处理植

株为 $(212.64 \pm 23.27) \mu\text{g}$ ，处理植株比对照植株雄花多 $52.78 \mu\text{g}$ 。雄花盛花期，对照植株和处理植株雄花 SOD 活性都保持增长趋势，并在整个雄花花期达到最大值，此时，处理植株雄花 SOD 活性比雄花初花期增加了 $33.71 \mu\text{g}$ ，对照植株增加了 $22.74 \mu\text{g}$ ，同时，处理植株比对照植株雄花增加了 $63.75 \mu\text{g}$ ，增长量大于雄花初花期，处理植株与对照植株雄花 SOD 活性差异显著 ($P < 0.05$)。雄花末花期，处理植株和对照植株雄花 SOD 活性较雄花盛花期明显有所下降，但处理植株雄花 SOD 活性仍旧比对照植株增加了 $35.25 \mu\text{g}$ 。自然降尘导致雄花 SOD 活性在整个花期不同程度地增加。

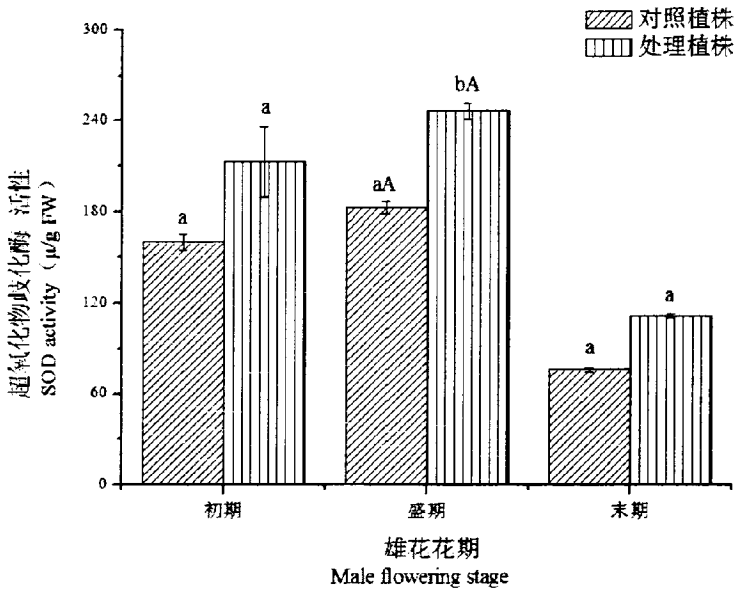


图 3-5 核桃雄花对照和自然降尘处理 SOD 活性差异 (平均值 $\pm$ 标准差, $n=3$)。小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 ($P < 0.05$)；大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著 ($P < 0.01$)。

Fig.3-5 Difference of SOD activity in walnut male flowers between control plants and test plants (mean $\pm$ SD, $n=3$). lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences ($P < 0.05$) and extreme significant differences ($P < 0.01$).

3.2.6.2 自然降尘对雄花 POD 活性的影响

雄花 POD 活性在整个雄花花期呈先增加后降低的趋势。在雄花整个花期，处理植株雄花 POD 活性在雄花花期的每个阶段均高于对照植株，自然降尘导致雄花 POD 活性增加。雄花初花期，处理植株和对照植株雄花 POD 活性较低，且二者 POD 活性差异不

明显,到了雄花盛花期,雄花 POD 活性迅速升高,不论是处理植株还是对照植株都达到花期中的最大值,且二者达到差异极显著 ($P<0.01$),处理植株雄花 POD 活性比对照植株增加了 56.65%。雄花末花期,POD 活性均有所下降,但对照植株雄花 POD 活性则下降幅度较大,处理植株与对照植株雄花 POD 活性差异达到极显著水平 ($P<0.01$),末花期处理植株雄花 POD 活性是对照植株的 8 倍,并维持在较高水平(图 3-6)。

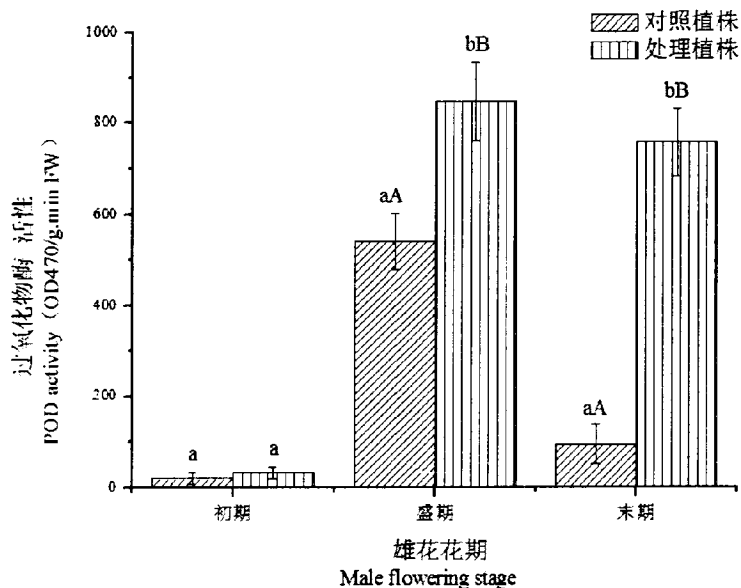


图 3-6 核桃雄花对照和自然降尘处理 POD 活性差异(平均值±标准偏差, $n=3$)。小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 ($P<0.05$); 大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著 ($P<0.01$)。

Fig.3-6 Difference of POD activity in walnut male flowers between control plants and test plants (mean $\pm$ SD, $n=3$). lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences ($P<0.05$) and extreme significant differences ($P<0.01$).

3.2.6.3 自然降尘对雄花 MDA 含量的影响

雄花 MDA 含量在整个花期呈逐渐增高的趋势。在雄花末花期达到峰值,自然降尘胁迫使雄花 MDA 含量增加。雄花初花期,雄花 MDA 含量较少,处理植株雄花为 (0.32 ± 0.03) $\mu\text{mol/g}$,对照植株雄花仅为 (0.23 ± 0.07) $\mu\text{mol/g}$,处理植株雄花 MDA 含量大于对照植株。雄花盛花期,处理植株和对照植株雄花 MDA 含量都增加,处理植株雄花增加了 0.41 $\mu\text{mol/g}$,对照植株雄花增加了 0.3 $\mu\text{mol/g}$,处理植株雄花的增幅比对照植株

大。雄花末花期，植株雄花 MDA 含量持续增高并达到顶峰，处理和对照植株雄花 MDA 含量较高，但处理植株雄花 MDA 含量仍高于对照植株（图 3-7）。

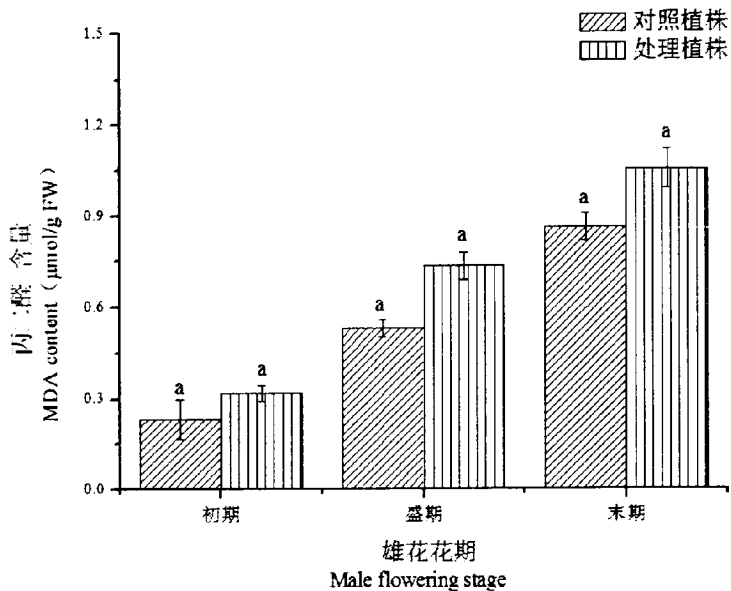


图 3-7 核桃雄花对照和自然降尘处理 MDA 活性差异（平均值±标准差，n=3）。小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 ($P<0.05$)。

Fig.3-7 Difference of MDA content in walnut male flowers between control plants and test plants (mean ± SD, n=3). lower-case letters respectively indicate significant differences ($P<0.05$).

3.2.6.4 自然降尘对雄花 Pro 含量的影响

核桃雄花 Pro 的含量总体平稳，处理植株和对照植株雄花 Pro 含量在整个花期差异不明显，但自然降尘导致核桃雄花 Pro 的含量在雄花每个开花阶段都不同程度增加，使处理植株雄花 Pro 的含量在整个花期都较高于对照植株。雄花初花期，处理植株雄花 Pro 含量差异明显高于对照植株，处理植株雄花 Pro 含量为 (0.16 ± 0.02) mg/g，对照植株为 (0.14 ± 0.01) mg/g，比对照植株高 0.02 mg/g。处于雄花盛花期的两组植株中 Pro 含量都略有增高，并达到最大值，其中处理植株中 Pro 含量为 (0.17 ± 0.01) mg/g，对照植株的为 (0.15 ± 0.02) mg/g。雄花末花期，对照植株和处理植株雄花 Pro 含量均有所下降，对照植株和处理植株雄花 Pro 含量则无明显差异，但处理植株雄花 Pro 含量比对照植株稍高（图 3-8）。

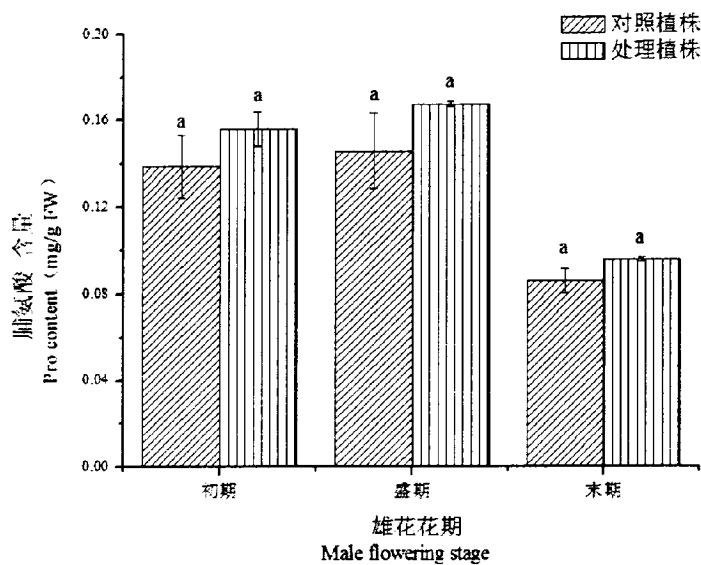


图 3-8 核桃雄花对照和自然降尘处理 Pro 活性差异 (平均值 $\pm$ 标准差, $n=3$)。小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 ($P<0.05$)。

Fig.3-8 Difference of Pro content in walnut male flowers between control plants and test plants (mean $\pm$ SD, $n=3$). lower-case letters indicate significant differences ($P<0.05$).

3.3 讨论

试验结果表明, 自然降尘对核桃雄花的生长量有影响, 与对照植株相比, 自然降尘会降低核桃雄花的生长量。有研究表明, 在不良外界环境因素影响情况下, 可能会导致植物花期能量不足、花朵数量减少、花型变小、花器官发育不完全或者畸形^[75-76]。例如, 高温会使甜樱桃的花朵显著减小, 并可能导花器官败育^[61]; 在干旱胁迫下, 葎草雄花的花序轴长、花序轴直径都显著减小^[77]。自然降尘下处理植株雄花较小的研究结果与以上逆境胁迫结果相类似。

自然降尘会使核桃花粉散粉量、花粉的活力降低, 这与高温胁迫会使花药开裂、花粉活力以及花粉的萌发率呈显著下降趋势^[78-80]的结果相类似。不同植物或不同种间的花粉粒在形状、大小和萌发孔的数目、位置、形态以及花粉表面的雕纹上都存在着很大的差别, 带有大量的演化信息, 具有较强的种属特性^[81-84]。本研究中花粉的大小和形态未受到自然降尘的影响, 这与花粉的形态特征受到遗传因素的控制, 是基因型的外部表现,

不易受到环境因子的影响，具有很强的遗传保守性、稳定性^[85]结果一致。

核桃依靠风力作用传粉，当花粉粒落到雌花柱头后，先与柱头进行识别，花粉粒和柱头组织间所产生的蛋白质是识别作用的主要物质基础^[86]，如果二者亲和，花粉粒就可以得到雌花柱头的滋养并吸取柱头上的水分等其他营养物质，加快新陈代谢，增大花粉粒体积，花粉内壁的萌发孔突出伸长花粉管，使花粉萌发，花粉管穿过柱头，在引导组织中延伸向花柱，在花粉管伸长的过程中，花粉管还不断从花柱中吸收营养，用于花粉管的伸长和外壁的形成，最后花粉管通过花柱进入子房，到达胚珠。植物的授粉受精除了受到遗传物质的调控作用同时也受到温度、湿度等外界环境因素的影响^[87-88]，可能导致花粉发育不良、花粉的活力萌发率明显降低^[89-91]，花药开裂受阻，甚至导致雄性完全败育^[75]。有研究发现低温不适于杏花粉^[92]和梨花粉^[91]在柱头的萌发，低温会影响花粉管的生长和导致柱头的受害，进而影响授粉受精过程。另有研究表明，花粉的萌发和花粉管的生长表现出集体效应，在一定面积的柱头上，花粉的数量越多，花粉的萌发和花粉管生长越好^[93]，在自然降尘逆境胁迫下，柱头的大部分面积被降尘所覆盖，授粉时花粉的粘附捕捉能力降低，减少了花粉的附着量，同时使柱头上花粉的萌发孔被自然降尘堵塞阻碍了处理植株花粉粒表面的蛋白质和柱头细胞上蛋白质的识别，直接减慢或降低了花粉的萌发，因此不利于花粉萌发集体效应的发挥，影响花粉的萌发和花粉管的生长，并最终导致延长花粉到达子房时间。自然降尘对核桃授粉受精有不利影响，延缓了花粉在雌花柱头上的萌发和花粉管的生长，延长花粉管到达子房时间，与低温等逆境胁迫对核桃授粉受精影响结果类似。

逆境条件下，植物体内活性氧的代谢平衡会受到影响，其含量的增加会导致膜脂的过氧化^[94-96]，从而破坏膜结构，导致植物组织细胞受损。SOD 作为植物体内重要的抗氧化物酶^[97]，能够清除超氧自由基 $O_2^{\cdot -}$ ，同时产生歧化性产物过氧化氢 (H_2O_2)，POD 可将 H_2O_2 水解，因此，植物体内的活性氧清除剂（如 SOD、POD、CAT）的含量或水平的高低可反映出植物受到逆境胁迫的程度。在核桃雄花的整个花期，自然降尘不同程度地造成核桃雄花 SOD、POD 活性增加，表明核桃雄花已受到自然降尘的胁迫和伤害，这与花期高温胁迫下水稻 (*Oryza sativa*) 花药生化^[98]特性的变化、杏 (*Armeniaca vulgaris*) 花器官^[99]霜遭受低温后的生化机制一致。MDA 是膜脂过氧化作用的最终分解产物，它

的积累对膜和细胞会造成一定的伤害,其含量的大小可以反映出植物遭受逆境伤害的程度^[100]。雄花 MDA 活性增加,表明活性氧对膜脂产生了伤害,从而加剧 MDA 累积。Pro 作为植物蛋白质组分之一,可以游离状态广泛存在于植物体中。在逆境胁迫^[101-102]条件下,植物体内 Pro 会大量积累。自然降尘下,与对照植株相比,处理植株 Pro 含量不同程度增加,雄花通过 Pro 含量的积累,缓解因逆境胁迫对植物细胞膜的伤害,维持其稳定性,增强植物对胁迫的适应能力。

核桃雄花花期若遇到自然降尘能导致雄花花器官 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量不同程度的增加,但是,处理植株的 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量与对照植株相比在整个雄花花期极少表现显著差异性,这可能是由于在核桃雄花花序分化期首先分化出了苞片组织,随后又分化出花萼组织^[103],在雄花散粉前,外侧的花萼和苞片组织将花粉囊包裹住,对雄花花粉囊、花粉粒等起保护作用,免受因自然降尘带来的伤害,使处理植株和对照植株在雄花花期 MDA、Pro 含量差异不显著。因此,在以后的试验中,还有待进一步研究。

3.4 小结

(1)自然降尘对雄花花序的生长带来不利影响,导致雄花生长定期平均生长量降低、总生长量减小,使定期生长量最大减少 2.01 mm、平均总生长量减小 19.34 mm。

(2)自然降尘对单个花蕾散粉量带来负面影响,使平均单个花蕾散粉量减少 2.08×10^4 个,对雄花花蕾散粉量产生显著抑制作用。

(3)自然降尘对花粉粒的形态大小无明显影响,但细小降尘颗粒会附着在花粉粒上,堵塞花粉萌发孔,影响花粉萌发。

(4)自然降尘会对花粉生活力造成不利影响,不但使花粉生活力明显降低,有生活力花粉百分率降低了 16.44%,还会给花粉萌发带来负面效应,影响花粉原位萌发,使花粉管在柱头的生长减小、伸长减慢,降低花粉在柱头的萌发率,延长到达子房的时间。

(5)雄花 SOD、POD 活性和 Pro 含量在整个花期呈先增加后降低的增长趋势。在自然降尘条件下,自然降尘会对雄花产生不同程度的伤害,导致雄花 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量不同程度的增加,对雌花产生不利影响。

第 4 章 自然降尘对核桃雌花的影响

为保证早实核桃成功授粉受精，除了雄花的良好生长发育外，还与雌花本身有关。雌花在成功授粉受精的同时，也承担了生物繁殖、遗传、进化的任务。虽然核桃雌花在遭受逆境胁迫时，自身也会出现抵抗逆境、适应逆境的生化机制^[104-105]，但是在早春时节发生的自然降尘逆境胁迫对核桃雌花还是会有一定的损害，对其生长发育，授粉受精产生不利影响，严重时导致减产。目前关于自然降尘对核桃雌花的影响鲜有报道，自然降尘对核桃雄花影响的生化机制尚不清楚。

鉴于此，本章旨在通过测定分析自然降尘对雌花生长、柱头可授性、柱头超微形态以及和雌花SOD、POD活性和MDA、Pro含量的影响，以期“自然降尘对核桃花器官产生不利影响假设”提供佐证，并初步揭示产生不利影响的生化机制。

4.1 材料与方法

4.1.1 试验材料

试验材料同 2.1.1。

4.1.2 研究方法

4.1.2.1 试验处理

试验处理同 2.1.2.1。

4.1.2.2 雌花表观形态特征观察

依据刘昊等^[106]对雌花外观形态的划分方法划分雌花的不同开花阶段，并观察雌花每个开花阶段柱头颜色变化、柱头夹角、柱头粘液分泌情况以及每个开花阶段持续的时间。

4.1.2.3 雌花柱头长度测量

用游标卡尺测定处理植株和对照植株雌花每个开花阶段柱头长度变化

4.1.2.4 雌花柱头活性测定

采用联苯胺-过氧化氢（质量分数为 1%的联苯胺：质量分数为 3%的过氧化氢：水=

4:11:22, 体积比) 法^[107-108]对处理植株和对照植株不同开花阶段的雌花柱头的可授性进行测定。

4.1.2.5 雌花柱头超微形态观察

取不同开花阶段的雌花柱头放置于 65% 的酒精或 65% 的丙酮中固定, 常温存放备用。经 75%、85%、95%、100% 的酒精逐级脱水, 每级脱水时间控制在 15~20 min。用镊子将雌花柱头粘在铜片上, 用日本日立公司 E-1045 型镀膜仪镀金后, 在德国莱丝公司 LEO 1430VP 型扫描电镜下观察雌花柱头微形态结构。

4.1.2.6 雌花 SOD 活性测定

雌花 SOD 活性测定同 3.1.2.7。

4.1.2.7 雌花 POD 活性测定

雌花 POD 活性测定同 3.1.2.8。

4.1.2.8 雌花 MDA 含量测定

雌花 MDA 含量测定同 3.1.2.9。

4.1.2.9 雌花 Pro 含量测定

雌花 MDA 含量测定同 3.1.2.10。

4.1.2.10 数据分析

数据分析同 3.1.2.11。

4.2 结果与分析

4.2.1 早实核桃雌花开花进程的外部形态变化

依据早实核桃雌花开花进程的外部形态变化及开花过程, 不同开花阶段持续天数、柱头夹角以及柱头分泌粘液情况, 将核桃雌花开放时期分为 6 个时期, 即显花期、初开期、V 字期、小八字期、大八字期和翻卷期^[106]。如表 4-1 和图 4-1 所示, 核桃雌花的第一个时期是显花期, 这时核桃雌花刚从叶芽的包裹中露出, 子房体积较小, 柱头微微显露, 二裂柱头间几乎没有夹角, 大部分被花被紧紧抱合, 整个柱头颜色呈浅绿色, 显花期持续天数 4~6 d。随后雌花进入初开期, 这时雌花柱头开始显露出来, 柱头上可见逐

渐伸展的突触状腺质细胞，体积较小，颜色为浅绿色或外侧稍带粉红色，二裂柱头微微有夹角，柱头夹角在 $5^{\circ}\sim 15^{\circ}$ 之间，此时柱头上无分泌粘液状况。雌花 V 字期时，子房的体积和柱头的面积都有所增加，柱头上可见突触状腺质细胞，雌花柱头颜色由浅绿色转变为浅黄色或外侧稍带粉红色，柱头夹角较初开期有所增大，柱头夹角在 $15^{\circ}\sim 45^{\circ}$ ，且柱头上开始有少量粘液分泌，此时期持续 1~2 d。之后柱头角度继续增大，当二裂柱头角度为 $45^{\circ}\sim 90^{\circ}$ 时，雌花进入小八字期，此时柱头颜色由浅黄色转变为黄色且外侧粉红色开始渐渐褪去，突触状腺质细胞向外伸展伸长，面积较大，整个柱头面积同时增大，柱头上可见较多粘液分泌，小八字期维持 1~2 d。在此之后的大八字时期是雌花授粉受精的最佳时期，此时柱头颜色呈黄色，二裂柱头夹角 $90^{\circ}\sim 120^{\circ}$ ，是接受花粉的最佳角度，大八字期持续时间 2~4 d，此时突触状的腺质细胞伸展最长，面积最大，柱头与空气接触的面积也达到最大，柱头有大量粘液分泌，为授粉受精创造了良好条件。经过小八字期、大八字期，已经完成授粉的柱头开始逐渐失水萎蔫、干枯，柱头夹角在原来的基础上不再变化，柱头顶部分向下翻卷，即雌花进入翻卷期。经过授粉后的柱头颜色由黄色变为黄褐色，柱头上突触状的腺质细胞萎缩、干枯，未见粘液存在，翻卷期大约持续 4~7 d。

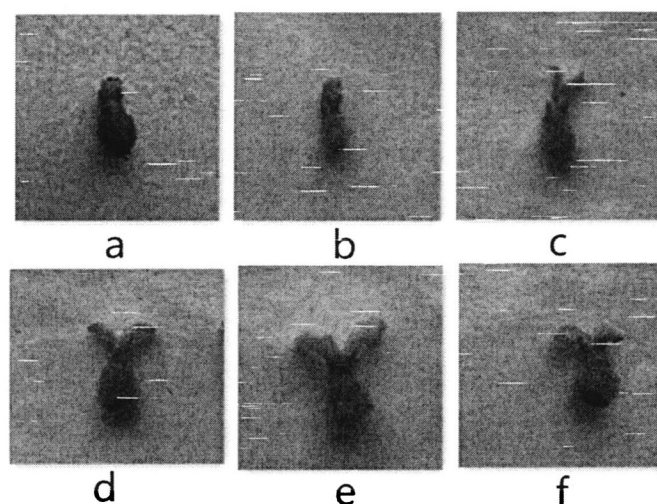


图 4-1 核桃雌花外部形态变化(a.显花期; b.初开期; c.V 字期; d.小八字期; e.大八字期; f.翻卷期)
Fig.4-1 The morphological changes of walnut female flower. (a to f indicate the name of female flowering stage)

表 4-1 核桃雌花的开花过程
Table 4-1 Flowering process of walnut female flowers

开花过程 Flowering process	持续天数 Total days (d)	柱头颜色 Stigma color	柱头夹角 Stigma angle (°)	柱头粘液分泌情况 Stigma mucus
显花期 Period before the stigma have expanded	4~6	浅绿色 Light green or pink	0°	无粘液 No mucus
初开期 Period of stigma lobes begin to separate	1~2	浅绿色或粉红色 Light green or pink	5°~15°	无粘液 No mucus
V 字期 Period of stigma lobes have expanded to an angle of 15°	1~2	浅黄色或粉红色 Pale yellow or pink	15°~45°	少量粘液 Small amount of mucus
小八字期 Period of stigma lobes have expanded to an angle of 30°	1~2	黄色 Yellow	45°~90°	较多粘液 More mucus
大八字期 Period of stigma lobes have expanded to an angle of 45°	2~4	黄色 Yellow	90°~120°	大量粘液 A lot of mucus
翻卷期 Period of stigma lobes begin to withered	4~7	黄褐色 Tan	90°~120°	粘液干涸 Dry mucus

4.2.2 自然降尘对桃雌花柱头生长的影响

由表 4-2 可知，雌花柱头长度从雌花初开期至大八字期一直处于生长阶段，并在大八字时期柱头长度达到最大，花期降尘会对雌花柱头的生长带来不利影响。进一步分析显示，雌花初开期，对照植株和处理植株的长度无显著性差异，V 字期对照植株雌花柱头的平均长度为 (3.83±0.18) mm，对照植株雌花柱头平均长度为 (4.37±0.26) mm，二者柱头长度的差异达到极显著水平 ($P<0.01$)，小八字期对照植株比处理植株雌花柱头长度减小 0.27 mm，二者平均柱头长度差异显著 ($P<0.05$)。大八字期，雌花柱头长度在雌花整个花期达到最大，处理植株为 (5.57±0.19) mm，对照植株为 (6.25±0.09) mm，对照植株雌花柱头长度仍高于处理植株，且二者差异极显著 ($P<0.01$)。雌花翻卷期，处理植株雌花柱头表现出过早干枯、甚至脱落死亡。雌花整个花期，处理植株雌花柱头的长度始终小于对照植株，自然降尘会影响雌花柱头长度，导致雌花长度减小，

并加速雌花柱头失水，过早干枯，脱落死亡。

表 4-2 核桃雌花对照和自然降尘处理柱头长度差异

Table.4-2 Difference of walnut stigma length between control plants and test plants

开花时期 Flowering stage	对照植株雌花 Control	处理植株雌花 Test
	柱头长度	柱头长度
	Stigma length (mm)	Stigma length (mm)
初开期 Period of stigma lobes begin to separate	3.51±0.21a	3.31±0.20a
V 字期 Period of stigma lobes have expanded to an angle of 15°	4.37±0.26aA	3.83±0.18bB
小八字期 Period of stigma lobes have expanded to an angle of 30°	5.40±0.19aA	5.13±0.18bA
大八字期 Period of stigma lobes have expanded to an angle of 45°	6.25±0.09aA	5.57±0.19bB
翻卷期 Period of stigma lobes begin to withered	□	□

注：表中值=平均数±标准差（n=4）；小写字母不同表示 0.05 水平差异显著（ $P<0.05$ ）；大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著（ $P<0.01$ ）；

Note: Each point is the mean of three replicates±SD（n=4）;Different lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences（ $P<0.05$ ） and extreme significant differences（ $P<0.01$ ）

4.2.3 自然降尘对桃雌花柱头活性的影响

采用联苯胺-过氧化氢法测定核桃雌花柱头可授性，以柱头染色的深浅、面积，产生气泡的多少、快慢等因素来确定雌花柱头的可授性。结果如表 4-3 和图 4-2 所示，结合雌花开花的形态特征分析，处理植株和对照植株在雌花初开期，二裂柱头抱合且被包裹住，柱头均无粘液分泌，经测定雌花初开期的柱头没有产生气泡，测定后柱头的颜色没有发生变化，因此初开期雌花柱头不具可授性。随着二裂柱头角度的增大、粘液的分泌量增多和柱头上突触状腺质细胞向外伸展的面积扩大，柱头的可授性也在不断的增加。经测定，雌花 V 字期柱头产生气泡较少、快，反应后柱头开始着色，对照植株雌花比处理植株气泡产生较快，柱头着色面积稍大，对照植株柱头有较少粘液分泌，柱头部

分具有可授性，而处理植株柱头几乎不产生气泡，柱头着色时间长，颜色浅，雌花柱头上有较少粘液分泌，有较弱可授性。雌花小八字期，对照植株和处理植株均气泡产生多且快，柱头着色快，颜色深，但对照植株产生气泡更多，更快，相同时间内柱头的着色更深，处理植株柱头分泌较少粘液，有较弱可授性，对照植株则柱头分泌粘液，具有可授性。雌花大八字期，气泡的产生快且多，短时间内，柱头就被染成较深颜色，对照植株柱头面积更大、更深。对比发现处理植株柱头有粘液分泌，具有可授性，对照植株柱头分泌大量粘液，可授性更强。在雌花翻卷期，明显可见雌花柱头大量水分流失干枯变为褐色，柱头基本无粘液分泌，检测时气泡少且慢，染色时间长且染色不明显，对照植株和处理植株的柱头可授性趋于一致，均为部分具有可授性。通过观察雌花柱头粘液分泌情况，推断柱头可授性，并结合联苯胺-过氧化氢测定雌花柱头可授性分析，自然降尘会对雌花柱头可授性带来不利影响，减少雌花柱头的粘液，减弱雌花柱头的可授性。

表 4-3 核桃雌花对照和自然降尘处理柱头活性差异

Table.4-3 Difference of walnut stigma activity between control plants and test plants

开花时期 Flowering stage	对照植株雌花 Control		处理植株雌花 Test	
	柱头粘液分泌 Stigma mucus	柱头可授性 Stigma receptivity	柱头粘液分泌 Stigma mucus	柱头可授性 Stigma receptivity
初开期 Period of stigma lobes begin to separate	—	—	—	—
V 字期 Period of stigma lobes have expanded to an angle of 15°	+/-	+	+/-	+/-
小八字期 Period of stigma lobes have expanded to an angle of 30°	+	++	+/-	+
大八字期 Period of stigma lobes have expanded to an angle of 45°	++	+++	+	++
翻卷期 Period of stigma lobes begin to withered	+/-	+/-	—	+/-

注：(1) —柱头无黏液分泌；+/-柱头有很少黏液分泌；+柱头分泌黏液；++柱头有大量黏液分泌；2) —不具可授性；+/-部分具有可授性；+较弱可授性；++具有可授性；+++强可授性；

Note:(1)-stigma not secrete mucus,+/-stigma secrete a little mucus,+stigma secrete many mucus; ++stigma secrete much mucus;(2)-stigma had no receptivity; +/-stigma had some receptivity; +stigma had strong receptivity; ++stigma had stronger receptivity; +++ stigma had strongest receptivity

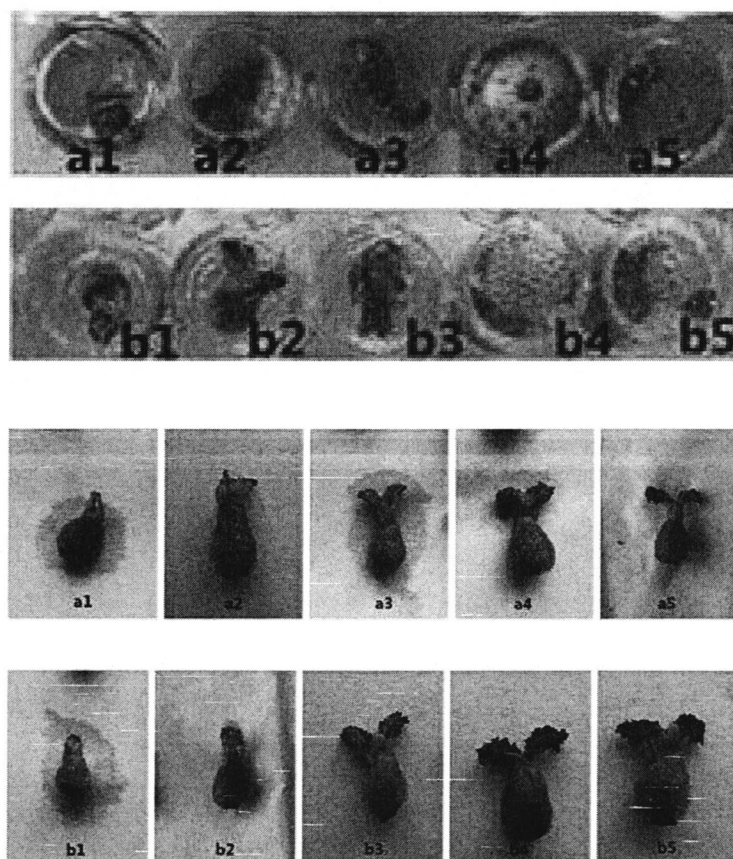


图 4-2 核桃雌花对照和自然降尘处理柱头活性差异 (a1~a5: 处理植株; b1~b5: 对照植株)

Fig.4-2 Difference of walnut stigma activity between control plants and test plants (a1 to a5 indicate test plants.b1 to b5 indicate control plants.)

4.2.4 自然降尘对雌花柱头超微形态的影响

通过图 4-3 的对比分析, 对照植株雌花柱头超微形态表明对照植株表面细胞轮廓清晰, 柱头上突出状腺质细胞清晰可见, 且细胞结构完整、平展, 面积大而饱满, 与空气的接触大, 柱头有较强的附着力, 通过人工授粉后, 柱头上附着的花粉粒较多, 为花粉的萌发提供良好的基础。通过处理植株雌花柱头超微形态显示, 处理植株雌花柱头表面的突出状腺质细胞则被大量的自然降尘所覆盖, 表面无法清晰分辨出来, 细胞表面皱缩, 体积减小, 部分柱头细胞龟裂, 甚至失水死亡, 整体的区域化被打破, 使柱头暴露在空气中的表面积减小, 同时也降低了雌花柱头对花粉粒的附着力, 花粉粒难以附着在柱头上且花粉附着量少。

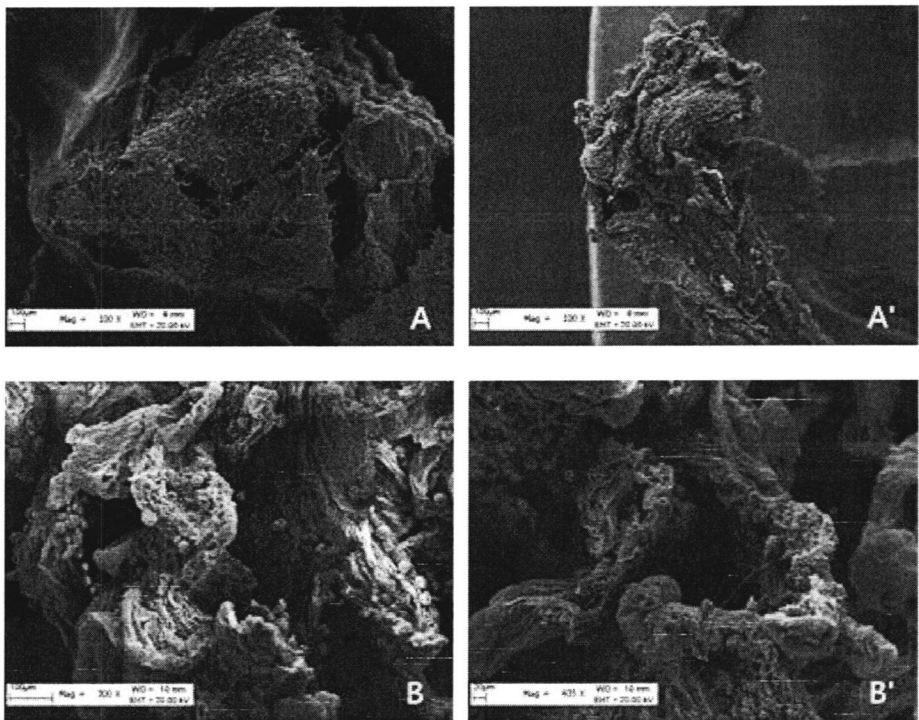


图 4-3 核桃雌花对照和自然降尘处理柱头超微形态差异

Fig.4-3 Difference of walnut Stigma micromorphological characters between control plants and test plants

4.2.5 自然降尘对雌花 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量的影响

4.2.5.1 自然降尘对雌花 SOD 活性的影响

如图 4-4 所示，通过对雌花 SOD 活性测定发现，雌花 SOD 活性的变化趋势和雄花 SOD 活性先增加后降低的趋势保持一致，且自然降尘导致核桃雌花 SOD 活性增加。雌花初花期，处理植株和对照植株雌花 SOD 活性均较高，处理植株雌花 SOD 活性是 $(147.34 \pm 30.48) \mu\text{g}$ ，处理植株为 $(113.46 \pm 9.85) \mu\text{g}$ ，处理植株比对照植株平均增加了 33.88 μg 。雌花盛花期，对照植株和处理植株雌花 SOD 活性持续增长至达到雌花期峰值，处理植株雌花 SOD 活性花期达到最大值，是 $(198.43 \pm 23.60) \mu\text{g}$ ，同时，对照植株雌花 SOD 活性也达到峰值为 $(154.80 \pm 3.95) \mu\text{g}$ ，处理植株雌花 SOD 活性比对照植株平均高约 28.18%，处理植株和对照植株雌花 SOD 活性差异显著 ($P < 0.05$)，进入雌花末花期，与雌花盛花期相比，对照植株和处理植株雌花 SOD 活性都呈现下降趋势，此时，处理植株雌花 SOD 活性仍稍高于对照植株，比对照植株高出 6.23 μg 。自然降尘导致雌

花 SOD 活性在整个花期不同程度地增加。

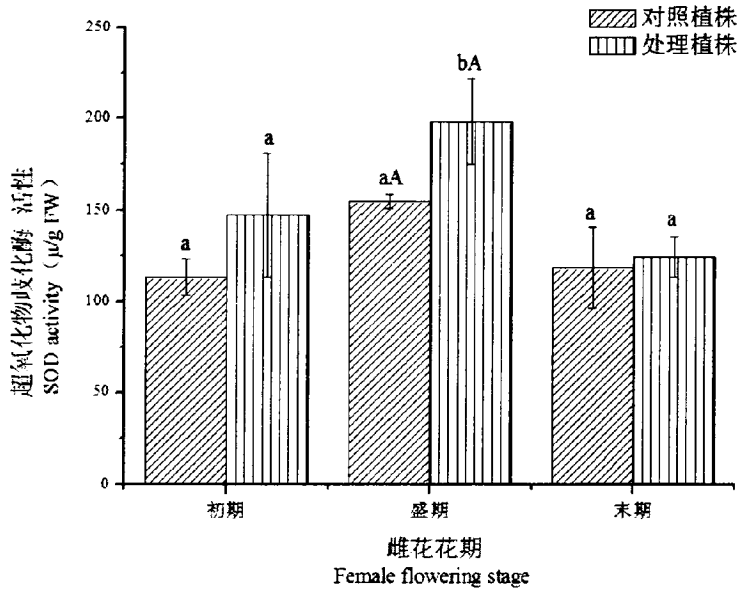


图 4-4 核桃雌花对照和自然降尘处理 SOD 活性差异 (平均值 $\pm$ 标准差, $n=3$)。小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 ($P<0.05$)；大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著 ($P<0.01$)。

Fig.4-4 Difference of SOD activity in walnut female flowers between control plants and test plants (mean $\pm$ SD, $n=3$). lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences ($P<0.05$) and extreme significant differences ($P<0.01$).

4.2.5.2 自然降尘对雌花 POD 活性的影响

图 4-5 所示, 雌花 POD 活性呈先增加后降低的变化趋势, 且处理植株雌花 POD 活性在雌花的每个开花阶段均大于对照植株, 自然降尘导致雌花 POD 活性在每个开花阶段不同程度地增加。雌花初花期, 对照植株和处理植株雌花 POD 活性都较低, 且处理植株和对照植株雌花 POD 活性无显著性差异, 处理植株高于对照植株 POD 活性, 比对照植株雌花盛花期, POD 活性增高并对照植株和处理植株同时达到最大值, 对照植株雌花 POD 活性为 (12.5 ± 1.73) OD470/g $\cdot$ min, 处理植株为 (7.5 ± 0.58) OD470/g $\cdot$ min, 此时期处理植株雌花 POD 活性是对照植株的 153.33%, 处理植株远远高于对照植株, 与对照植株雌花 POD 活性差异极显著 ($P<0.01$)。雌花末花期, 植株雌花的 POD 活性又低至雌花初花期水平, 二者间差异不明显, 降低的同时, 处理植株的 POD 活性比

对照植株保持较高水平。

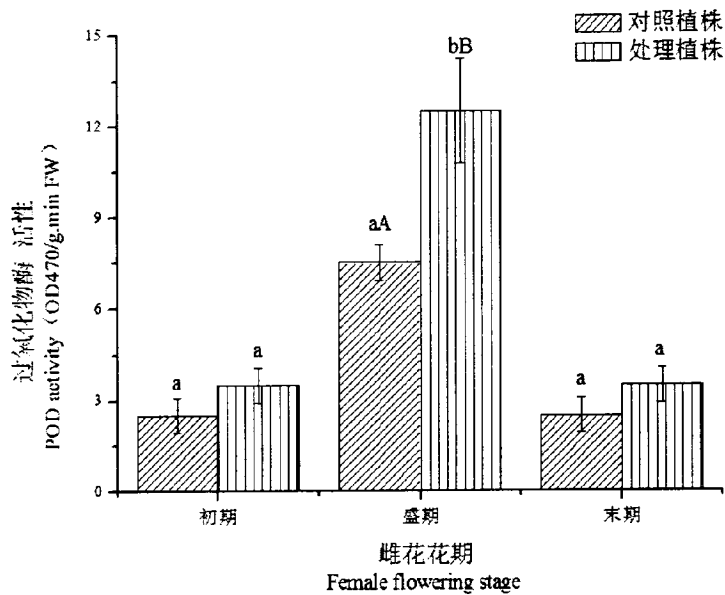


图 4-5 核桃雌花对照和自然降尘处理 POD 活性差异 (平均值±标准差, n=3)。小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 ($P<0.05$)；大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著 ($P<0.01$)。

Fig.4-5 Difference of POD activity in walnut female flowers between control plants and test plants (mean $\pm$ SD, n=3). lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences ($P<0.05$) and extreme significant differences ($P<0.01$).

4.2.5.3 自然降尘对雌花 MDA 含量的影响

雌花 MDA 含量在整个花期呈先增加后减少的增长趋势，处理植株 MDA 含量大于对照植株，自然降尘使雌花 MDA 含量在雌花每个开花阶段都不同程度增加。图 5-6 所示，雌花初花期，处理植株和对照植株中 MDA 含量无明显差异，且处理植株和对照植株 MDA 含量都处于较低水平，到了雌花盛花期，对照植株和处理植株 MDA 含量比初花期明显增加，处理植株 MDA 含量是初花期的 4.86 倍，对照植株是初花期的 5.06 倍，处理植株雌花 MDA 含量比对照植株增加了 7.90%，但对照植株和处理植株 MDA 含量差异不显著。雌花末花期，对照植株和处理植株雌花 MDA 含量均下降，处理植株比盛花期下降了 $0.29 \mu\text{mol/g}$ ，对照植株下降了 $0.57 \mu\text{mol/g}$ ，处理植株的下降幅度小于对照植株，处理植株雌花 MDA 含量高于对照植株，处理植株和对照植株 MDA 含量在雌花末

花期差异显著 ($P<0.05$)。

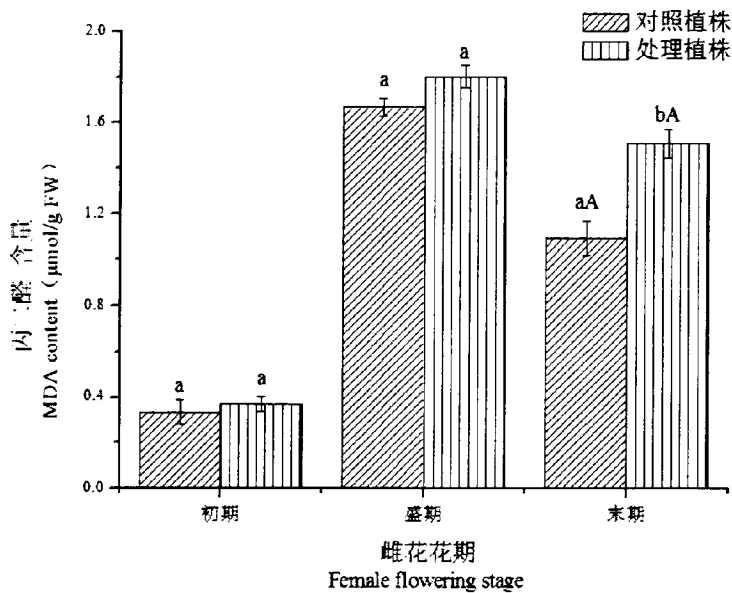


图 4-6 核桃雌花对照和自然降尘处理 MDA 含量差异 (平均值±标准差, $n=3$)。小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 ($P<0.05$)；大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著 ($P<0.01$)。

Fig.4-6 Difference of MDA content in walnut female flowers between control plants and test plants (mean $\pm$ SD, $n=3$). lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences ($P<0.05$) and extreme significant differences ($P<0.01$).

4.2.5.4 自然降尘对雌花 Pro 含量的影响

由图 4-7 可知，雌花 Pro 含量总体趋于平稳状态，但其增长方式仍是先增加后降低的趋势，且自然降尘导致核桃雌花 Pro 含量在雌花的每个开花阶段不同程度增加。雌花整个花期，处理植株和对照植株 Pro 含量无显著性差异，但处理植株雌花 Pro 含量始终高于对照植株。雌花初花期，处理植株和对照植株雌花 Pro 含量差异不大，含量都维持在较高水平，处理植株雌花 Pro 含量比对照植株略高。雌花盛花期，对照植株和处理植株雌花 Pro 含量略微有所增加，并达到花期的峰值，对照植株的增加 12.5%，处理植株增加了 6.67%，自然降尘作用下对处理植株雌花 Pro 含量比对照植株多增加了 5.83%。雌花末花期，对照植株和处理植株 Pro 含量稍有下降，与对照植株相比，处理植株雌花 Pro 含量较高。

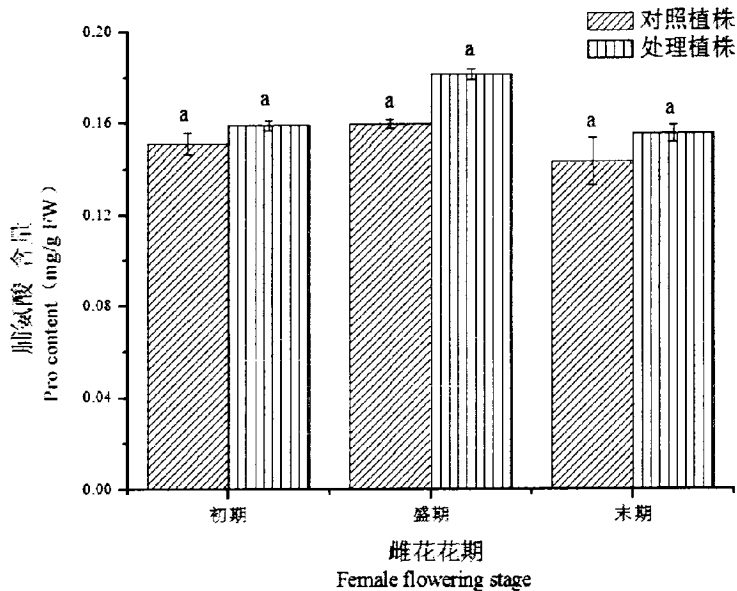


图 4-7 核桃雌花对照和自然降尘处理 MDA 含量差异 (平均值±标准差, $n=3$)。小写字母不同表示 0.05 水平差异显著 ($P<0.05$)。

Fig.4-7 Difference of Pro content in walnut female flowers between control plants and test plants (mean $\pm$ SD, $n=3$). lower-case letters indicate significant differences ($P<0.05$).

4.3 讨论

花器官在不同环境胁迫中有不同的伤害表现。在有不良外界环境因素影响的情况下,不良环境因子可能导致植物开花数量减少、花型变小、花器官发育不完全、花可授性降低或者畸形。例如,甜樱桃花期受高温逆境胁迫影响导致雌蕊枯萎率显著增加,即将枯萎的雌蕊柱头分泌物比正常雌蕊少,并且使甜樱桃的花朵显著减小,甚至导致成性器官败育^[61]。Sarah L.等^[109]发现汽车尾气排放会给植物的花的发育带来影响,使花花器官生长发育缓慢,延迟开花。自然降尘会导致同一开花阶段的核桃雌花柱头长度显著减小,这一结果与以上逆境胁迫影响植物花器官生长发育的结果类似。本试验结果还表明,自然降尘可导致雌花柱头的粘液分泌量减少,柱头的可授性降低。有研究表明,大风、阴雨、高温等逆境天气会影响雌花柱头粘液的分泌量,影响柱头的可授性^[61]。在本研究中,自然降尘落在雌花柱头上时,覆盖在柱头表面,一方面减少柱头水分和柱头粘液分

泌量,加速了柱头的枯萎甚至死亡,另一方面减小了柱头与花粉接触的面积,减小对花粉的附着力,阻碍了花粉与柱头的相互识别能力,减弱柱头的可授性,这与其他逆境环境下对雌花粘液分泌和可授性的影响结果相类似。因此,花期自然降尘会对核桃雌花产生不利影响,导致核桃雌花柱头长度减小,甚至柱头过早干枯或死亡,减少柱头粘液分泌量,降低柱头可授性。

当植物遇到环境逆境胁迫(盐、干旱、低温、重金属等胁迫)时均会对植物细胞的结构有影响,导致植物组织器官受伤害^[110-113]。有研究表明,干旱条件下,植物的叶片厚度会增加,上表皮细胞体积增大,角质层加厚,栅栏组织排列会更密集,直接对植物体的形态结构造成影响^[114]。早实核桃雌花的生长发育也会受到外界环境因子的影响,通过试验结果表明,自然降尘对核桃雌花柱头的生长量有不利影响,与对照植株相比,处理植株雌花柱头长度在雌花 V 字期至大八字期差异极显著($P<0.01$)。通过显微镜观察,自然降尘导致处理植株雌花柱头上的细胞皱缩,体积减小,部分细胞龟裂,甚至失水死亡。

降尘对植物的影响是复杂的、多方面的,可以使直接的,也可以是间接的。逆境条件下,植物体内活性氧的代谢平衡会受到影响,其含量的增加会导致膜脂的过氧化,从而破坏膜结构,导致植物组织细胞受损。SOD 作为植物体内重要的抗氧化物酶,能够清除超氧自由基 $O_2^{\cdot-}$,同时产生歧化性产物过氧化氢(H_2O_2),POD 可将 H_2O_2 水解^[97],因此,植物体内的活性氧清除剂(如 SOD、POD、CAT)的含量或水平的高低可反映出植物受到逆境胁迫的程度。在核桃雌花的整个花期,自然降尘不同程度的造成了核桃雌花 SOD、POD 活性增加,表明核桃雌花已受到自然降尘的胁迫和伤害,这与花期高温胁迫下水稻花药生化特性的变化、杏花器官霜遭受低温后的生化机制一致。MDA 是膜脂过氧化作用的最终分解产物,它的积累对膜和细胞会造成一定的伤害,其含量的大小可以反映出植物遭受逆境伤害的程度^[100]。雄花 MDA 活性增加,表明活性氧对膜脂产生了伤害,从而加剧 MDA 累积。Pro 作为植物蛋白质组分之一,可以游离状态广泛存在于植物体中,Pro 的积累是植物应对环境胁迫而采取的一种保护措施^[115],在逆境胁迫条件下,植物体内 Pro 会大量积累。自然降尘下,与对照植株相比,处理植株雌花 Pro 含量不同程度增加,雌花通过 Pro 含量的积累,缓解因逆境胁迫对植物细胞膜的伤害,维持其稳

定性，增强植物对逆境胁迫的适应能力。

核桃雌花花期若遇到自然降尘能导致雌花花器官 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量不同程度的增加，但是，处理植株 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量与对照植株相比在整个雌花花期极少表现显著差异性，这可能是由于自然降尘对核桃雌花柱头的影响较大，对整个雌花子房的影响则不明显，而试验中用的是整个雌花组织测定生化代谢，无法客观表现自然降尘对核桃雌花的影响，不具有准确性和代表性，因此，在以后的试验中，还有待进一步研究。

4.4 小结

(1) 新疆南疆盆地早实核桃雌花花期遇自然降尘天气，自然降尘会对雌花柱头产生负面影响，自然降尘对核桃雌花柱头长度存在显著抑制作用，使雌花柱头最终平均长度减小 0.68 mm，在雌花花期翻卷期自然降尘则会导致雌花柱头过早干枯甚至死亡。

(2) 新疆南疆盆地早实核桃雌花花期遇自然降尘天气，自然降尘对 V 字期至大八字期的核桃雌花粘液分泌量和柱头的可授性存在显著抑制作用，会减少核桃雌花柱头粘液分泌量，降低柱头可授性。

(3) 新疆南疆盆地早实核桃雌花花期遇自然降尘天气，自然降尘会使雌花柱头细胞皱缩，减小与空气的接触面积，降低花粉的附着能力，减少柱头上花粉粒的数量。

(4) 雌花 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量在整个花期呈先增加后降低的增长趋势。在自然降尘条件下，自然降尘会对雌花产生不同程度的伤害，导致雌花 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量不同程度的增加，对雌花产生不利影响。

第5章 自然降尘对授粉后果实生长的影响

植物的生长发育大致分为胚胎发生、营养生长和生殖生长三个阶段。植物吸取养分，在温度、光等环境综合因子的作用下，盛开的核桃雄花将花粉散落出去，借助风力作用成功将花粉散落在成熟雌花柱头上，花粉经识别后在适宜的条件下萌发，花粉细胞伸长花粉管进入胚囊，在胚囊中进行受精作用。受精后，合子发育成胚，胚珠发育成种子，子房发育成果实。核桃雌雄花在完成传粉受精后，果实开始迅速膨大增长，通常果实开始时生长较为缓慢，以后逐渐加快，增长量达到顶峰时又逐渐减缓，甚至停止生长，果实的生长发育主要受到遗传基因的控制，其次外界的环境因素对果实的发育也会有一定的影响^[116-117]。例如干旱缺水、温度、光照等对果实纵横径的生长有影响^[118]。研究表明自然降尘对冬小麦的产量和品质有影响^[50]，但自然降尘对核桃果实生长发育的研究未见报道。

鉴于此，本章旨在通过测定分析自然降尘对雌花受精后果实纵径、横径生长的影响，以期“自然降尘对授粉后核桃果实发育产生不利影响假设”提供佐证。

5.1 材料与方法

5.1.1 试验材料

试验材料同 2.1.1。

5.1.2 研究方法

5.1.2.1 试验处理

试验处理同 2.1.2.1。

5.1.2.2 核桃果实纵横径测定

自授粉成功后，用游标卡尺每周测定核桃果实纵径、横径的变化。

5.1.2.2 数据分析

数据分析同 3.1.2.11。

5.2 结果与分析

5.2.1 自然降尘对授粉后果实纵径生长的影响

如图 5-1 所示，果实纵径在整个生长期果实呈单“S”型，即：果实纵径生长呈现慢—快—慢的生长节奏。4 月 23 日至 4 月 30 日（即果实生长第 1 周），雌花经历了授粉受精后处于坐果期，果实纵径生长缓慢。4 月 30 日至 6 月 18 日（第 2 周至第 9 周），果实纵径生长速度加快，并达到果实净增长量最大值，为果实纵径的快速生长期，果实坐果期和快速生长期与南疆盆地沙尘暴的发生时间重合；6 月 25 日至 7 月 9 日（第 10 周至第 12 周），果实纵径生长再次减慢，以致果实纵径大小稳定。核桃纵径在 4 月 23 日（第 1 周）开始生长，速度较慢，这时果实纵径大小不明显，处理植株和对照植株之间的差异也不显著。随着细胞的增多，细胞体积、细胞间隙的增大，在核桃的快速生长期，核桃纵径生长速度逐渐加快，果实发育大小显著，这时核桃纵径的净增长量达到最大，对照植株在此期间每 7 d 的平均纵径增长量可达到 8.00 mm，处理植株为 7.91 mm，处于快速生长期的处理植株和对照植株的纵径值的大小差异呈现出显著性 ($P<0.05$)，其中，4 月 23 至 5 月 14 日期间（第 2 周至第 4 周）、6 月 4（第 7 周）和 6 月 18（第 9 周），二者果实纵径核大小差异极显著 ($P<0.01$)，5 月 21 至 5 月 28 日（第 5 周至第 6 周）和 6 月 11 日（第 8 周）这周果实纵径大小差异显著 ($P<0.05$)，核桃增长后期，核桃的纵径增长量减小，生长速度逐渐减慢，最后至纵径大小稳定，在此期间，处理植株和对照植株纵径大小无显著差异，果实成熟后，二者纵径大小无显著差异。

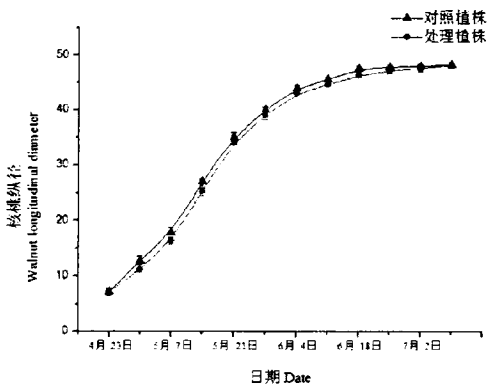


图 5-1 核桃果实对照和自然降尘处理纵径生长差异

Fig.5-1 Difference of walnut longitudinal diameter growth between control plants and test plants

表 5-1 核桃果实对照和自然降尘处理纵径大小差异

Fig.5-1 Difference of walnut longitudinal diameter growth between control plants and test plants

日期	周次	对照植株	处理植株	平均值
Date	The number of weeks	Control (mm)	Test (mm)	Average (mm)
23/4	1	7.25±0.59a	7.19±0.64a	7.22±0.59
30/4	2	12.79±0.77aA	11.14±0.45bB	11.97±1.05
7/5	3	17.82±0.88aA	16.36±0.64bB	17.09±1.05
14/5	4	27.05±0.34aA	25.34±0.89bB	26.2±1.08
21/5	5	35.09±0.73aA	34.21±0.56bA	34.65±0.76
28/5	6	40.07±0.45aA	39.04±0.83bA	39.56±0.75
4/6	7	43.88±0.58aA	43.00±0.34bB	43.44±0.60
11/6	8	45.55±0.37aA	44.59±0.38bA	45.07±0.61
18/6	9	47.33±0.45aA	46.27±0.37bB	46.8±0.67
25/6	10	47.76±0.53a	47.13±0.57a	47.45±0.57
2/7	11	47.94±0.38a	47.52±0.58a	47.73±0.75
9/7	12	48.20±0.36a	48.13±0.49a	48.08±0.41

注：表中值=平均数±标准差（n=9）；小写字母不同表示 0.05 水平差异显著（ $P<0.05$ ）；大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著（ $P<0.01$ ）；

Note: Each point is the mean of three replicates±SD（n=9）; Different lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences（ $P<0.05$ ） and extreme significant differences（ $P<0.01$ ）.

5.2.2 自然降尘对授粉后果实横径生长的影响

核桃果实横径的生长如图 5-2 所示，整个核桃横径生长期果实同样呈现慢—快—慢的单“S”型生长，且果实纵径生长。4 月 23 日至 4 月 30 日（第 1 周），果实授粉受精后，处于坐果期，这段时间果实生长缓慢；4 月 30 日至 6 月 18 日（第 2 周至 9 周），果实生长速度加快，为果实横径的快速增长期，此期间也是自然降尘集中发生的时间段。6 月 25 日至 7 月 9 日（第 10 周至第 12 周），果实生长再次减慢，最终果实横径大小稳定。核桃横径从 4 月 23 日开始生长时，速度较慢，在 4 月 30 至 6 月 18 日核桃横径生长速度逐渐加快，这时核桃横径的净增长量达到最大，对照植株在此期间平均横径增长量可达到 6.80 mm，处理植株为 6.53 mm，处于快速生长期的处理植株和对照植株的果实横径表现出差异性，在 4 月 30 日至 5 月 28 日（第 2 周至第 6 周）期间，对照植株和处理植株果实横径的大小差异显著（ $P<0.05$ ），6 月 4 日至 6 月 18 日（第 7 周至第 9 周），二者果实横径差异则不明显。6 月 25 日（第 10 周）后核桃横径生长速度逐渐减慢，最后纵径大小稳定，停止生长，处理植株和对照植株最终果实横径大小差异不明显。

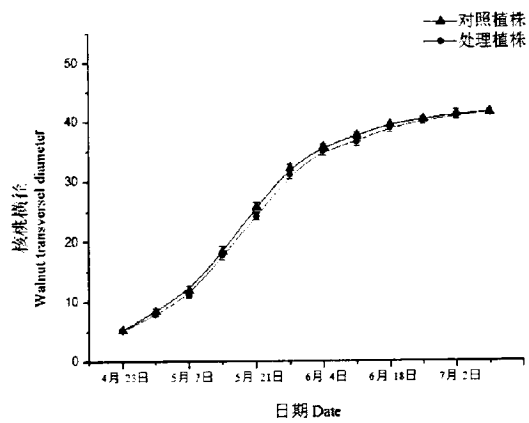


图 5-2 核桃果实对照和自然降尘处理横径生长差异

Fig.5-2 Difference of walnut transversal diameter growth between control plants and test plants

表 5-2 核桃果实对照和自然降尘处理横径大小差异

Fig.5-2 Difference of walnut transversal diameter growth between control plants and test plants

日期	周次	对照植株	处理植株	平均值
Date	The number of weeks	Control (mm)	Test (mm)	Average (mm)
23/4	1	5.32±0.30a	5.22±0.37a	5.27±0.33
30/4	2	8.53±0.40aA	7.92±0.40bA	8.23±0.48
7/5	3	12.01±0.69aA	11.16±0.56bB	11.59±0.76
14/5	4	18.45±0.80SaA	17.58±0.42bA	18.02±0.79
21/5	5	25.74±0.78aA	24.19±0.60bB	24.97±1.05
28/5	6	32.16±0.58aA	31.05±0.70bB	31.61±0.83
4/6	7	35.65±0.47a	34.99±0.79a	35.32±0.72
11/6	8	37.58±0.54a	36.58±0.87a	37.08±0.84
18/6	9	39.46±0.27a	38.87±0.84a	39.17±0.67
25/6	10	40.30±0.34a	39.94±0.40a	40.12±0.40
2/7	11	41.16±0.80a	40.85±0.60a	41.01±0.67
9/7	12	41.46±0.33a	41.48±0.46a	41.47±0.40

注：表中值=平均数±标准差（n=9）；小写字母不同表示 0.05 水平差异显著（ $P<0.05$ ）；大写字母不同表示 0.01 水平差异极显著（ $P<0.01$ ）；

Note: Each point is the mean of three replicates±SD（n=9）,Different lower-case and uppercase letters respectively indicate significant differences（ $P<0.05$ ）and extreme significant differences（ $P<0.01$ ）.

5.3 讨论

果实的大小主要取决于薄壁细胞的数目、细胞体积和细胞间隙的大小^[119]。通过试验分析结果得到，果实纵径和横径的生长方式为单“S”型生长，与钟振昌等^[120]果实发

育呈“S”型曲线结果相类似,第1周缓慢生长,第2周至第9周为果实的快速生长期,第10周至第12周果实生长速度再次减慢,这与宁万军^[121]等核桃果实第2周至第7周为快速生长期,第8周至第13周果实生长减慢得到的结论有差异,这可能是由于不同年份不同的物候条件和微气候导致的。在坐果后的果实缓慢生长期中,自然降尘对核桃果实授粉受精后,果实细胞开始迅速分裂,由于处理植株和对照植株的子房细胞基数大致相同,细胞分裂增加的数目也大致相同,因此,自然降尘对授粉受精后果实初期的纵径、横径增长无明显差异。果实进入快速增长期,果实中的细胞一边进行细胞分裂增加细胞基数,一边依靠细胞体积增大二者共同作用增加果实的大小。另外,影响细胞大小的因素除了细胞自身的调节和控制,还与细胞的外界环境因素密切相关,细胞的分裂同样受到多种因素的诱导,是一系列分子的综合结果^[122]。有研究表明,在高盐胁迫下,植物叶片细胞的数目会减少,细胞伸长的速率降低,直接导致植物叶片面积扩展的速率降低^[123]。水泥降尘条件下,小麦植株细胞的生长会受到影响,从而直接影响影响小麦的生长量。通过对茄子和辣椒株高的测定,确定煤烟降尘可使果类蔬菜的根、茎、叶片的生物量下降,并随着煤烟降尘的增加,果实的生物量也在减少^[124-125]。本研究中,细胞的分裂和体积的增大需要细胞多种营养元素和合适的细胞外界微环境,自然降尘附着在果实和叶片的表面,可能影响细胞正常的呼吸速率,使细胞对水分、营养物质、渗透调节物质的吸收速率降低,使细胞分裂速度减慢、细胞体积增大减慢,最终导致处理植株果实纵径、横径大小减小,与对照植株差异呈显著性($P<0.05$)。果实生长后期,果实纵径、横径的生长速率减慢,主要是细胞体积的增大,而后期果实的生长没有和自然降尘频发的时间重合,因而自然降尘对果实后期生长纵径、横径大小与对照植株的相比差异不显著。

5.4 小结

(1) 早实核桃果实纵径呈单“S”型生长,且果实纵径生长呈现慢—快—慢的生长节奏。授粉后,核桃果实生长遇自然降尘天气,自然降尘对核桃果实速生生长期的纵径大小存在显著抑制作用($P<0.05$),但果实生长后期,自然降尘对核桃果实纵径大小生长无显著作用。

(2) 早实核桃果实横径呈单“S”型生长，且果实横径生长呈现慢—快—慢的生长节奏。授粉后，核桃果实生长遇自然降尘天气，自然降尘对核桃果实速生生长期的横径大小存在显著抑制作用 ($P < 0.05$)，但果实生长后期，自然降尘对核桃果实横径大小生长无显著影响。

第6章 结论与展望

6.1 结论

针对新疆南疆盆地春末频发的沙尘暴天气造成的自然降尘与核桃花期相遇的客观事实,基于“自然降尘对核桃花器官和授粉后果实生长产生不利影响假设”,本研究以新疆乌什县栽植的早实核桃为样本,采用对比试验方法,通过分析自然降尘对核桃雌雄花物候期、花器官和授粉后果实生长的影响,证实了“自然降尘对核桃花器官和授粉后果实生长产生不利影响假设”,并初步揭示了产生不利影响的生化机制,加深了自然降尘对新疆南疆盆地早实核桃花器官和果实生长影响的认识。研究得到以下主要结论:

(1)自然降尘与核桃花期相遇,会缩短南疆盆地核桃花器官开花物候期总持续时间,并加速雄花、雌花的干枯、衰老,甚至死亡。

(2)自然降尘会导致核桃雄花定期平均生长量降低、总生长量减小,使单个花蕾散粉量减小,花粉生活力降低,并堵塞花粉的萌发孔,降低柱头萌发率,延长花粉管到达子房时间。在生化机制上表现为自然降尘会导致核桃雄花 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量在不同开花阶段不同程度地增加,给核桃雄花带来不利影响。

(3)自然降尘会导致雌花柱头长度减小,可授性减弱,过早干枯、甚至死亡,降低柱头细胞的活力,使柱头细胞萎缩,面积减小,降低柱头上附着花粉的数量和附着力。在生化机制上表现为自然降尘会导致核桃雌花 SOD、POD 活性和 MDA、Pro 含量在不同开花阶段不同程度地增加,给核桃雌花带来不利影响。

(4)自然降尘会对核桃果实纵径、横径的生长过程产生显著影响,但对果实的最终大小无显著影响。

6.2 展望

新疆是自然降尘天气发生最严重和最频繁的区域,自然降尘对作物的生长发育有影响,阻碍了农业生产的发展和提高。本文通过研究发现自然降尘对花期雌、雄花和授粉果实生长发育带来不利影响,但是否对核桃授粉受精和核桃果实的品质产生影响还有待

继续研究。

参考文献

- [1] 张霞,张中伟. 1960-2008 年新疆沙雅沙尘天气变化特征及分析原因[J]. 沙漠与绿洲气象, 2011, 5 (4): 20-25.
- [2] 何清. 浮尘天气及其评价[J]. 新疆气象, 1997, 20 (3): 23-25.
- [3] 刘新春. 关于荒漠化研究几个问题的探讨[J]. 沙漠与绿洲气象, 2007, 1 (1): 27-31.
- [4] 杨兴华, 何清, 艾力买买提明, 等. 1996-2008 年塔中地区的风沙环境特征[J]. 沙漠与绿洲气象, 2010, 4 (2): 21-25.
- [5] Erhard M W. Natural dust and acid rain[J]. *Water, Air, and Soil Pollution*, 1976, 6 (3): 295-302.
- [6] 苏松. 浮尘的发生规律及其对小麦植株化学成分积累的影响[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2009.
- [7] Katsuhiko I, Zhang Y F, Toshiro N. Influence of tropospheric aeolian dust on chemical components of rainwater in the midlatitude region of East Asia[J]. *Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition*, 1994, 65 (6): 619-628.
- [8] 何芳. 沙尘覆盖对库尔勒香梨光合生理的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2013.
- [9] 马禹, 王旭, 黄镇, 等. 新疆沙尘天气的演化特征及影响因子[J]. 干旱区地理, 2006, 2 (29): 178-185.
- [10] 崔璇. 高温胁迫对蓝百合幼苗生理特征的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
- [11] 徐斌, 侯向阳, 王道龙. 沙尘暴的危害及农业防治措施[J]. 生态科学, 2004, 23 (1): 60-63.
- [12] 王式功, 董光荣, 陈惠忠, 等. 沙尘暴研究的进展[J]. 中国沙漠, 2000, 4 (20): 349-356.
- [13] 赵丹丹, 关欣, 李巧云, 等. 新疆和田降尘的时空分布及影响因子[J]. 新疆农业大学学报, 2005, 28 (2): 14-17.
- [14] 马禹, 肖开提, 王旭. 塔里木盆地沙尘天气的气候特征[J]. 北京大学学报, 2006, 6 (42): 784-790.
- [15] 史培军, 严平, 高尚玉, 等. 我国沙尘暴灾害及其研究进展与展望[J]. 自然灾害学报, 2000, 3 (9): 71-77.
- [16] Tegen I, Fung I. Modeling of mineral dust in the atmosphere: sources, transport, and optical thickness[J]. *Journal of Geophysical Research*, 1994, 11 (992): 22897-22914.
- [17] Xuan J, Sokolik I N. Characterization of sources and emission rates of mineral dust in Northern China[J]. *Atmospheric Environment*, 2002, 36 (31): 4863-4867.
- [18] Griffin D W, Kellogg C A. Dust storm and their impact on ocean and health: dust in earth's atmosphere[J]. *EcoHealth*, 2004, 3 (1): 284-295.
- [19] Tegen I, Lacis A A, Fung I. The influence on climate forcing of mineral aerosols from disturbed soils[J]. *Nature*, 1996 (380): 419-422.
- [20] Bennion P, Hubbard R, Hara S, *et al.* The impact of airborne dust on respiratory health in children

- living in the Aral Sea Region[J]. *International Journal of Epidemiology*, 2007, 36(5): 1103-1110.
- [21] 李巧云, 关振寰, 殷芙蓉, 等. 浮尘对冬小麦叶片光合作用及细胞通透性的影响[J]. *生态环境学报*, 2012, 21(8): 1387-1391.
- [22] Davies T J, Savolainen V, Chase M W, *et al.* Environmental energy and evolutionary rates in flowering plants[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, 271(1553): 2195-2200.
- [23] Hedhly A, Hormaza J I, Herrero M. Effect of temperature on pollen tube kinetics and dynamics in sweet cherry, *Prunus avium* (Rosaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2004, 91(4): 558-564.
- [24] Nava G A, Dalmago G A, Bergamsschi H, *et al.* Effect of high temperatures in the pre-blooming and blooming periods on ovule formation, pollen grains and yield of 'Granada' peach[J]. *Scientia Horticulturae*, 2009, 122(1): 37-44.
- [25] Munzuroglu O, Obek E, Geckil H. Effects of simulated acid rain on the pollen germination and pollen tube growth of apple (*malus sylvestris* miller cv. Golden) [J]. *Acta Biologica Hungica*, 2003, 54(1): 95-103.
- [26] Ou S J, Zhu J H, Chen S, *et al.* Relationship between the pistillate flower number, fructifying rate of longan and the temperature and rainfall[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, 26(1): 149-153.
- [27] 潘莎, 张朝辉. 废气汞矿山苔藓植物群落生态研究[J]. *植物研究*, 2011, 31(2): 241-248.
- [28] 肖强, 郑海雷, 陈瑶, 等. 盐度对互花米草生长及脯氨酸、可溶性糖和蛋白质含量的影响[J]. *生态学杂志*, 2005, 24(4): 373-376.
- [29] 邓苙明, 熊格生, 袁小玲, 等. 棉花不同耐高温品系的 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量差异及其对盛花期高温胁迫的响应[J]. *棉花学报*, 2010, 22(3): 242-247.
- [30] Farmer A M. The effects of dust on vegetation-a review[J]. *Environmental pollution*, 1993, 79(1): 63-75.
- [31] Nanos G D, Ilias I F. Effects of inset dust on olive (*Olea europaea* L.) leaf physiological parameters[J]. *Environmental science and pollution research*, 2007, 14(3): 212-214.
- [32] Zaharopoulou A, Lanaras T, Arianoutsoul M. Influence of dust from a limestone quarry on chlorophyll degradation of the lichen *Physcia adscendens* (Fr.) Oliv[J]. *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 1993, 50(6): 852-855.
- [33] 王庆, 王颖, 赫崇岩, 等. 炭黑粉尘对大白菜生育及品质影响的研究[J]. *农业环境保护*, 1992, 11(6): 267-271.
- [34] 冯武焕, 郑泽群. 模拟煤烟降尘对大白菜生长的影响[J]. *农业环境保护*, 1993, 12(1): 7-10.
- [35] Darley E F. Studies on the effect of cement-kiln dust on vegetation[J]. *Journal of the Air Pollution Control Association*, 1966, 16(3): 50-145.
- [36] 丁启夏, 雷虎兰. 煤烟降尘对果类蔬菜作物光 and 强度的影响[J]. *农业环境保护*, 1991, 10(5):

208-211.

- [37] Gupta G P, Singh S, Kumar B, *et al.* Industrial dust sulphate and its effects on biochemical and morphological characteristics of Morus (Morus alba) plant in NCR Delhi[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2015, 187 (3) : 1573-2959.
- [38] Sarala D, Thambavani J, Maheswari. Response of native tree species to ambient air quality. *Chemical Science Transactions*[J], 2014, 3 (1) : 438-444.
- [39] Liblik V, Pensa M, Ratsep A. Air pollution zones and harmful pollution levels of alkaline dust for palnts[J]. *Water, Air, Soil Pollution*, 2003, 3 (5) : 199-209.
- [40] Singh S N, Rao D N. Certain response of wheat plants to cement dust pollution[J]. *Environmental Pollution*, 1981, (1) : 75-81.
- [41] Singh S N, Rao D N. Growth of wheat plants exposed to cement dust pollution[J]. *Water, Air, and Soil Pollution*, 1980, 14 (1) : 241-249.
- [42] Hirano T, Kiyota M, Aiga I. Physical effects of dust on leaf physiology of cucumber and kidney bean plants[J]. *Environmental Pollution*, 1995, 89 (3) : 61-255.
- [43] Wyttenbach A, Tobler L, Bajo S. Major and trace elements in the twig axes of Norway spruce and the relationship between twig axis and needles[J]. *Trees*, 1988, 4 (2) : 204-212.
- [44] Panes V A, Zamora P M. Leaf cuticular features of four Philippine plants as indicators of cement dust pollution[J]. *Philippine Journal of Science*, 2014, 120 (3) : 249-267.
- [45] Masarrat M, Migahid, Salama M. Effect of cement dust on three halophytic species of the Mediterranean salt marshes Egypt[J]. *Journal of Arid Enviroments*, 1995, 30 (3) : 361-366.
- [46] 赵海珍. 沙尘对香梨叶片的物理伤害和化学成分的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2013.
- [47] 杜梅, 张克云. 水泥粉尘降尘对杉木等树种生长的影响[J]. 植物资源与环境, 1998, 7 (1) : 54-58.
- [48] 沈明珠, 孔再德. 煤烟降尘污染对油菜质量的影响[J]. 中国环境科学, 1990, 1 (10) : 24-28.
- [49] 刘平, 张强, 杜文波, 等. 焦化厂煤粉尘的沉降规律及其对玉米抗氧化系统的影响[J]. 中国农通学报, 2011, 27 (7) : 249-252.
- [50] 殷芙蓉. 浮尘对冬小麦生理及产量和品质的影响[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2006.
- [51] 李蓁. 降尘对棉花生长发育的影响[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2005.
- [52] 孟范平, 傅柳松. 灰尘理化性质及其对土壤和植被的影响[J]. 环境科学进展, 1996, 4 (4) : 21-27.
- [53] 沈元月. 葡萄果实成熟过程中 ABA 信号传导研究进展[J]. 果树学报, 2010, 27 (5) : 778-783.
- [54] 安翠香, 冯建明, 王锐, 等. 光照强度对不同品种甜瓜果实大小发育的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2008, 43 (6) 63-67.
- [55] Kochmer J P, Handel S N. Constrains and competition in the evolution of flowering phenology[J]. *Ecological Monographs*, 1986, 56: 303-325.

- [56] Ollerton J, Diaz A. Evidence for stabilizing selection acting on flowering time in *Arum maculatum* (Araceae): the influence of phylogeny on adaptation[J]. *Oecologia*, 1999, 119: 340-348.
- [57] Rathcke B, Lacey E P. Phenological patterns of terrestrial plants[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16: 179-214.
- [58] 张琴, 刘德良. 三台核桃的开花习性观察[J]. 经济林研究, 2001, 2 (19): 7-11.
- [59] 张智英, 李保国, 张旺林, 等. 不同早实核桃品种的生殖特性研究[J]. 安徽农业科学, 2009, 37 (8): 3481-3482.
- [60] 马杰, 彭婷婷, 陈若礼, 等. 花期高温对玉米结实的影响[J]. 安徽农学通报, 2012, 20 (1-2): 39-40.
- [61] 李燕, 李玲, 李少旋, 等. 高温对设施甜樱桃花器官发育的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(10): 2101-2108.
- [62] 覃文更, 覃国乐, 覃文渊, 等. 单性木兰开花物候与气象因子的相关性分析[J]. 西部林业科学, 2012, 41 (5): 100-103.
- [63] 陈虹, 肖真真, 潘存德, 等. 花期降尘对南疆盆地早实核桃花器官性能的影响[J]. 果树科学, 2014, 31 (6): 1086-1090.
- [64] 金越. 干旱对水稻花发育的影响: 形态学, 转录组学及相关基因的功能研究[D]. 上海: 复旦大学, 2013.
- [65] Prajapati S K, Tripathi B D. Seasonal variation of leaf dust accumulation and pigment content in plant species exposed to urban particulates pollution[J]. *Journal of Environmental Quality*, 2008, 37 (3): 865-870.
- [66] Barnabas B, Jager K, Feher A. The effect of drought and heat stress on reproductive process in cereals[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2008, 31 (1): 11-38.
- [67] Talley T S, Holyoak M, Piechnik D A. The effects of dust on the federally threatened valley elderberry longhorn beetle[J]. *Environmental Management*, 2006, 37 (5): 647-58.
- [68] 王苏珂, 杨健, 王龙, 等. 255 个梨品种花粉量的测定与分析[C]. 中国园艺学会 2011 年学术年会论文摘要集, 2011: 2463.
- [69] Hiratsuka S, TaKehashi E, Hirata N, *et al.* Pollen tube growth in detached styles of Japanese pear[J]. *Palynology*, 1982, 18 (2): 113-119.
- [70] Kho Y O, Baer J. Observing pollen tubes by means of fluorescence[J]. *Euphytica*, 1968, 17 (2): 298-302.
- [71] 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, 2003: 119-261.
- [72] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003: 123-124.
- [73] 汤章城. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 305-306.
- [74] 张殿忠, 汪沛洪, 赵会贤. 测定小麦叶片游离脯氨酸含量的方法. 植物生理学通讯, 1990, (4): 62-65.

- [75] 赵德英, 刘国成, 吕德国, 等. 日光温室条件下甜樱桃授粉受精期间环境因子对花粉行为的影响[J]. 果树学报, 2008, 25 (4): 506-509.
- [76] 夏广亮, 张权, 马志红. 高温胁迫对植物花器官发育和生殖过程的影响[J]. 资源与环境科学, 2012 (6): 284-286.
- [77] 杨帅, 王碧霞, 胥晓, 等. 葎草雌雄植株开花物候和花器官对干旱的响应差异[J]. 植物分类与资源学报, 2014, 36 (5): 653-660.
- [78] 张桂莲, 陈立云, 张顺堂, 等. 高温胁迫对水稻花粉粒性状及花药显微结构的影响[J]. 生态学报, 2008, 3 (28): 1089-1097.
- [79] 谢晓金, 申双和, 李秉柏, 等. 抽穗期高温胁迫对水稻开花结实的影响[J]. 中国农业气象, 2009, 30 (2): 252-256.
- [80] 黄福灯, 李春寿, 刘鑫, 等. 高温胁迫对水稻花粉活力的影响[J]. 浙江农业科学, 2010, 6: 1272-1274.
- [81] 袁涛, 王莲英. 根据花粉形态探讨中国栽培牡丹的起源[J]. 北京林业大学学报, 2002, 1 (24): 5-11.
- [82] 周英兰, 王永清, 张丽. 26 种杜鹃属植物花粉形态及分类学研究[J]. 林业科学, 2008, 2 (44): 55-63.
- [83] 杨向晖, 吴颖欣, 林顺权. 6 种枇杷属植物花粉形态扫描电镜观察[J]. 果树学报, 2009, 26 (4): 572-576.
- [84] 宛涛, 蔡萍, 伊卫东, 等. 贺兰山 5 种国家级保护植物的花粉形态研究[J]. 2006, 4 (27): 354-356.
- [85] 束际林, 陈亮, 虞富莲, 等. 茶树优质资源花粉的遗传稳定性[J]. 茶树科学, 2000, 20 (1): 12-18.
- [86] 张英华, 曹宗巽. 高等植物受精过程中花粉-柱头相互识别研究进展[J]. 植物生理学通讯, 1983 (6): 3-8.
- [87] 刘建福, 倪书邦, 蒋建国, 等. 空气湿度对澳洲坚果授粉受精能力和生理特性的影响[J]. 热带作物学报, 2002, 2 (23): 48-53.
- [88] Hedhly A, Hormaza J I, Herrero M. Effect of temperature on pollen tube kinetics and dynamics in sweet cherry, *Prunus avium* (Rosaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2004, 91 (4): 558-564.
- [89] Sawidis T, Reiss H D. Effects of heavy metals on pollen tube growth and ultrastructure[J]. *Protoplasma*, 1995, 185: 113-122.
- [90] Me Q N, Liang Y Q, Wang W F, *et al.* Study on super-cooling point and freezing point in floral organs of apricot[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2007, 6 (11): 1330-1335.
- [91] 马翠云, 封雷, 陶书田, 等. 低温胁迫对梨花器官及授粉受精的影响[J]. 南京农业大学, 2014, 37 (1): 53-59.
- [92] 孟庆瑞, 王文凤, 梁隐泉, 等. 杏品种花器官过冷却点及结冰点的研究[J]. 中国农业科学, 2014, 47 (1): 1-8.

- 2008, 41 (4): 1128-1133.
- [93] 王忠. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 397-398.
- [94] Zhao T H, Shi Y, Huang G H, *et al.* Respective and interactive effects of doubled CO₂ and O₃ concentration on membrane lipid peroxidation and antioxidative ability of soybean[J]. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2005, 48 (1), 136-141.
- [95] Gu J, Liu G S, Guo J, *et al.* Effects of Vitamin E on the activities of protective enzymes and membrane lipid peroxidation in leymus chinensis under drought stress[J]. *Chemical Research in Chinese Universities*, 2008, 24 (1), 80-83.
- [96] Wang X Y, Shen W B, Xu L L, *et al.* Exogenous nitric oxide alleviates osmotic stress-induced membrane lipid peroxidation in wheat seedling leaves[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30 (2), 195-200.
- [97] 窦俊辉, 喻树迅, 范术丽, 等. SOD 与植物胁迫抗性[J]. 分子植物育种, 2010, 2 (8): 359-364.
- [98] 张桂莲, 张顺堂, 肖浪涛, 等. 花期高温胁迫对水稻花药生理特性及花粉性状的影响[J]. 作物学报, 2013, 39 (1): 177-183.
- [99] 孟庆瑞. 杏花器官霜冻害生理机制研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2009.
- [100] 李巧云. 浮尘的发生规律及塔里木盆地浮尘对冬小麦影响的研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2012.
- [101] 邢少辰. 环境胁迫与植物体内 Pro 的关系[J]. 生态农业研究, 1998, 2 (6): 30-33.
- [102] 朱虹, 祖元刚, 王文杰, 等. 逆境胁迫条件下 Pro 对植物生长的影响[J]. 东北林业大学学报, 2009, 4 (37): 86-89.
- [103] 李永涛, 赵勇刚, 杨克强, 等. 早实核桃花器官发育的解剖学研究[J]. 园艺学报, 2011, 38 (3): 434-440.
- [104] 陈秀晨, 熊冬金. 植物抗逆性研究进展[J]. 湖北农业科学, 2010, 9 (49): 2253-2256.
- [105] 罗玉鸿. 植物抗逆性研究进展[J]. 资源与环境科学, 2013, 7: 226-227.
- [106] 刘昊, 高英, 董宁光, 等. 核桃优良品种雌雄花授粉活力的研究[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33 (6): 119-123.
- [107] 黄修梅, 郝丽珍, 胡宁宝, 等. 沙芥花粉萌发特性和柱头可授性的研究[J]. 园艺学报, 2008, 35 (10): 1473-1478.
- [108] 王其刚, 张颢, 蹇洪英, 等. 月季‘云粉’、‘云玫’的花粉活力和柱头可授性研究[J]. 江西农业大学学报, 2010, 32 (3): 458-461.
- [109] Honour S L, Bell J N, Ashenden T W, *et al.* Responses of herbaceous plants to urban air pollution: Effects on growth, phenology and leaf surface characteristics[J]. *Environment Pollution*, 2009, 154 (4): 1279-1286.
- [110] 吴凯, 周晓阳. 环境胁迫对植物超微结构的影响[J]. 山东林业科技, 2007 (3): 80-83.
- [111] 孟凡娟, 庞洪影, 王建中, 等. NaCl 和 Na₂SO₄ 胁迫下两种刺槐叶肉细胞叶绿体超微结构[J]. 生

- 态学报, 2011, 31 (3): 734-741.
- [112] 郑丽梅, 司龙亭, 韩贵超. 低温处理对不同耐寒性黄瓜幼苗叶片超微结构的影响[J]. 西北农业学报, 2009, 18 (4): 276-279.
- [113] Skórzyńska-Polit E, kiewicz M D, Wianowska D, *et al.* The influence of heavy metal stress on the level of some flavonols in the primary leaves of *Phaseolus coccineus*[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2004, 26 (3): 247-254.
- [114] 魏健. 五种藜科植物在干旱环境胁迫下的结构适应性变化机制研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2010.
- [115] Yeo A. Molecular biology of salt tolerance in the context of whole plant physiology[J]. *Experimental Botany*, 1998, 49: 915-929.
- [116] 涂美艳, 江国良, 杜晋城, 等. 大棚内外温湿度对枇杷春梢和果实生长发育的影响[J]. 西南农业学报, 2011, 6 (24): 2336-2341.
- [117] 李艳玮, 刘富中, 陈钰辉, 等. 温度对茄子单性结实子房(果实)发育过程中内源激素含量的影响[J]. 中国蔬菜, 2013 (22): 32-38.
- [118] 李启明. 果实生理[M]. 北京: 科学出版社, 1989: 170-204.
- [119] 李建国, 黄旭明, 黄辉白, 等. 大果型和小果型荔枝品种果实发育细胞学和生理学比较[J]. 果树学报, 2002, 19 (3): 158-162.
- [120] 钟政昌, 方江平, 普穷等. 西藏林芝地区光核桃果实生长规律与产量调查分析[J]. 安徽农业科学, 2010, 38 (22): 12047-12049.
- [121] 宁万军, 廖康, 王国安, 等. 阿克苏地区三个核桃品种生长发育动态研究[J]. 新疆农业科学, 2012, 49 (1): 58-63.
- [122] Ahringer J. Control of cell polarity and mitosis spindle positioning in animal cell[J]. *Current Opinion in Cell Biology*, 2003, 1 (15): 73-81.
- [123] 侯蕾, 陈龙俊. 盐胁迫对拟南芥叶片和下表皮细胞大小的影响[J]. 安徽农业科学, 2011, 39 (13): 7615-7616.
- [124] 丁启夏, 雷虎兰. 煤烟降尘对果类蔬菜作物生物量的影响[J]. 甘肃环境研究与监测, 1991, 4 (10): 5-14.
- [125] 丁启夏, 雷虎兰, 酆桂芬. 煤烟降尘对蔬菜作物生长发育的影响[J]. 农业环境保护, 1988, 7 (5): 6-9.

致 谢

时间一晃而逝，转眼间我要结束三年的研究生学习生活，感慨良多。

首先我要感谢的导师，潘存德老师，一路走来，从论文的命题、开题到论文的完成一直是在他的悉心指导下完成的，他对待事情一丝不苟，对学术精益求精，这种工作作风一直激励着我，以自己的言行告诉我们生活的道理，细节决定成败。在思想上，给予我前进的动力。同时，感谢我的师母师瑞峰，她的关怀和幽默让我们成为一个团结的大家庭，在此，向潘老师和师母师老师致以真诚的感谢。

另外，我还要感谢我的师姐兼老师，陈虹老师，两年多来，正是由于她的帮助和支持鼓励，我才能顺利完成我的实验、论文，实验的成功、论文的完成离不开她的细心指导。

感谢新疆农业大学林学与园艺学院中的王振锡、梁凤丽、王魏霞等老师对我论文的意见和建议。

感谢我的几位师兄师姐，常志帅、叶静、肖冰、努斯热提·托合提、周琳、马晓谕、马军、陈志颖等对我论文上的指导、帮助，和野外实习生活中的帮助和鼓励，感谢同窗胡渊、王蓓、何苗、赵善超、胡国俊、潘鑫、张玲、刘温泉等在试验中的配合和帮助，你们的点滴之恩，我谨记于心。

我还要感谢培养育、养我父母，感谢他们尊重我的决定，并一路支持我，我的每一份成功是和他们息息相关的。

作者简介

肖真真，女，汉族，1989年5月出生，重庆合川人，本科学历，毕业于新疆师范大学，获得理学学士学位。

主要学习经历：

2008年9月～2012年7月 新疆师范大学，资源环境与城乡规划管理，获理学学士学位。

2012年9月～2014年7月 新疆农业大学林学与园艺学院，攻读生态学硕士学位，研究方向：植物生态学。

参加的研究和实践工作：

参加新疆维吾尔自治区“十二五”重大科技专项课题“核桃园土壤肥力提升与核桃产量、品质调控研究”（课题编号：201130102-2）

硕士期间论文发表情况：

肖真真，陈虹，潘存德，王蓓，胡渊，何苗. 核桃花粉活力测定方法的比较. 新疆农业科学，2014，51（10）：1777-1781.

陈虹，肖真真，潘存德，王蓓，胡渊，何苗. 花期降尘对南疆盆地早实核桃花器官性能的影响. 果树学报，2014，31（6）：1086-1090.