

高温胁迫下花楸树幼苗的生理响应

彭松^{1,2}, 郑勇奇², 马森¹, 张川红^{2*}, 杜小娟³, 李涛³, 倪延生⁴

(1. 石河子大学生命科学学院, 新疆 石河子 832000; 2. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;
3. 北京市园林绿化局西山林场, 北京 100093; 4. 吉林省汪清林业局设计大队, 吉林 汪清 133200)

摘要:在 40 °C 下对 1 年生花楸树幼苗进行 0、2、4、6、8、10 h 的高温胁迫, 测定不同胁迫时间的叶绿素含量、相对电导率、丙二醛(MDA)含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性、叶绿素荧光参数以及叶绿体超微结构等生理生化和形态指标。结果表明:高温胁迫下叶绿素含量下降, MDA 含量增加, 相对电导率增大, 超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)含量先增加后降低;随着胁迫时间的延长, 最大光量子产量(Fv/Fm)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(qP)都呈下降趋势, 非光化学淬灭系数(NPQ)呈上升趋势。高温胁迫 0、6 h 叶绿体超微结构基本没有发生变化, 但是高温胁迫 8 h, 叶绿体超微结构发生了较大变化, 质膜受到严重破坏, 基粒片层变得模糊并且受到破坏, 基质片层出现紊乱、排列错位等现象。

关键词:高温胁迫; 花楸树幼苗; 叶绿素; 叶绿素荧光; 抗氧化系统; 叶绿体超微结构

中图分类号: S792.25

文献标识码: A

Physiological Adaptation of *Sorbus pohuashanensis* Seedlings to Heat Stress

PENG Song^{1,2}, ZHENG Yong-qi², MA Miao¹, ZHANG Chuan-hong², DU Xiao-juan³, LI Tao³, NI Yan-sheng⁴

(1. College of Life Science, Shihezi University, Shihezi 832000, Xinjiang, China; 2. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China;
3. Xishan Forest Farm of Beijing Landscaping Services, Beijing 100093, China;
4. The Design Team of Wangqing Forestry Bureau, Wangqing 133200, Jilin, China)

Abstract: The chlorophyll fluorescence parameters, the contents of total chlorophyll and malondialdehyde (MDA), superoxide dismutase (SOD) activity, ascorbate peroxidase (APX) activity and chloroplast ultrastructure of one-year-old *Sorbus pohuashanensis* seedlings stressed by high temperature (40 °C) in growth chamber were determined to elucidate its physiological response to heat stress. The results indicated that the contents of total chlorophyll decreased, electrolytic leakage and MDA increased, the activity of SOD and APX increased at first and then decreased with the increasing time of heat stress. The parameters of the largest quantum yield (Fv/Fm), actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}), and photochemical quenching coefficient (qP) decreased except for an increase of non-photochemical quenching coefficient (NPQ). Chloroplast ultra-structure was serious damaged by 8 h heat stress, displaying collapsed chloroplast envelopes, blurred grana lamellae and disordered stroma lamellar. It is concluded that the seedlings of *Sorbus pohuashanensis* are sensitive to high temperature. It is proposed that the seedlings should be cultivated under partial shading at lower altitudes.

Key words: high temperature stress; *Sorbus pohuashanensis* (Hance) Hedl; chlorophyll content; chlorophyll fluorescence; antioxidation system; chloroplast ultrastructure

收稿日期: 2010-06-22

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(编号:200707)和国家科技支撑计划课题(2006BAD13B07)

作者简介: 彭松(1983—), 男, 重庆人, 硕士研究生。

* 通讯作者: 张川红, 副研究员, 硕士生导师。E-mail: Zhangch@caf.ac.cn

花楸树(*Sorbus pohuashanensis* (Hance) Hedl), 又名百花花楸、百华花楸, 蔷薇科(Rosaceae)苹果亚科(Maloideae)花楸属(*Sorbus*)落叶小乔木, 主要分布于黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、甘肃中南部、陕西中西部、山西北部、河北、山东中西部及安徽东南部, 生于海拔900~2500 m坡地或山谷林中^[1]。花楸树是北京山区观赏价值很高的景观树种, 目前国内没有成功引种到平原地区应用于城市绿化。花楸树在北京周边地区海拔1200~2500 m山地有自然分布, 如北京门头沟区百花山、怀柔县喇叭沟门, 河北雾灵山; 而北京、天津等多数华北地区的城市海拔小于100 m, 与花楸树山区原生境的海拔差异大于500 m, 这导致花楸树的驯化栽培难度较大。由于海拔的差异, 环境因子如日照、温度、湿度、土壤均发生变化。各种生态因子综合地作用于林木, 或某一因子在树木生长发育某一阶段起主导作用决定着引种驯化的成败。国内花楸树的引种栽培研究开展较少。姜雁等^[2]将花楸树从1800 m引到600 m山地, 育苗栽培获得初步成功。引种到低海拔的花楸树幼苗在夏季会产生卷叶、焦、黄等现象^[3]。造成此种现象的主要原因, 目前的研究还没有结论。本研究对花楸树一年生盆栽苗进行高温胁迫, 研究了花楸树幼苗在高温逆境下细胞膜系统、叶绿体超微结构、保护酶系统以及光合系统的生理响应机制和变化情况, 为花楸树的引种栽培、新品种选育和遗传改良提供科学理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养

2008年3月20日, 将来源于山东泰山的花楸树1年生苗植于直径为30 cm的花盆, 以75%草炭混合25%蛭石为基质。在中国林业科学研究院温室内进行培养。温室顶部有天窗, 可随时关闭, 保证空气畅通; 温室由玻璃制成, 透光良好; 6—9月8:00时平均气温为26℃, 平均相对湿度为75%; 13:00平均气温为33℃, 平均相对湿度为55%。

待幼苗功能叶成熟后, 2008年6月12日挑选长势一致的5株盆栽幼苗放入湿度70%、光照强度为 $1\ 100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 气温为40℃的人工气候箱PERCIVAL(E-36H)中分别进行2、4、6、8、10 h高温胁迫。从每株根基向上1/3处取功能叶样品, 进行生理生化、荧光参数等指标测定, 各项指标的测定均重复5次。高温胁迫前的幼苗为对照(CK)。

1.2 方法

1.2.1 细胞质膜相对透性和丙二醛含量测定 细胞质膜相对透性、丙二醛(MDA)含量的测定参照陈建勋等^[4]的方法。

1.2.2 酶活性测定 超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定参照陈建勋等^[4]的方法, 重复5次。抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性的测定参照李合生等^[5]的方法。以1 min内OD₂₉₀变化0.01定义为1个酶活力单位。试验结果按鲜样($\mu\cdot\text{g}^{-1}$)表示。

1.2.3 色素含量测定 叶绿素含量的测定参照章家恩^[6]方法。

1.2.4 叶绿素荧光参数测定 用PAM-2100叶绿素荧光仪测定不同胁迫时间的实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(qP)、最大光量子产量(Fv/Fm)、非光化学淬灭系数(NPQ)等叶绿素荧光参数, 各参数数值均在选定模式下系统自动计算生成, 测定前叶片暗适应30 min。

1.2.5 叶绿体超微结构观测 取不同胁迫时间的成熟叶片, 用快刀迅速切成1.0 mm×1.0 mm的小块数十块, 放入新鲜配制的1%的戊二醛溶液中固定, 经锇酸固定, 按常规, 经各级乙醇脱水, 然后用环氧树脂EPon-812包埋, LKB型超薄切片, 醋酸双氧铀和柠檬酸双重染色, 在JEM-1400型电镜下观察叶绿体超微结构^[7]。

1.2.6 数据处理 利用SPSS软件进行方差分析和LSD多重比较。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对花楸树幼苗叶质膜相对透性、MDA含量的影响

花楸树幼苗叶质膜对高温胁迫比较敏感, 由图1可见: 随胁迫时间的延长, 质膜透性逐渐增大。胁迫0、4 h后质膜的平均相对透性分别为14.89%、17%; 胁迫4、8、10 h分别比胁迫0 h增加了35.1%、50%、96%。

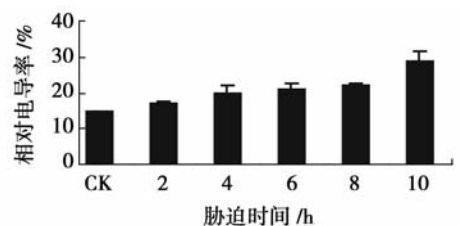


图1 高温胁迫对花楸树幼苗叶膜透性的影响

由图2可见:随胁迫时间的延长,花楸树幼苗叶丙二醛(MDA)含量逐渐增加,胁迫0、4 h的MDA平均含量分别为 4.93 、 $8.5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$;胁迫4、8、10 h比胁迫0 h分别增加了72.4%、100.8%、165.7%。

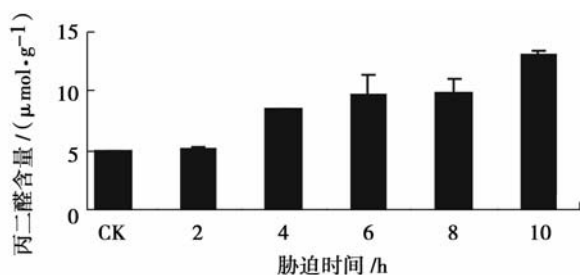


图2 高温胁迫对花楸树幼苗丙二醛(MDA)含量的影响

2.2 高温胁迫对花楸树幼苗酶活性的影响

在高温胁迫下,花楸树幼苗SOD活性表现为先上升后下降的趋势(图3)。在高温胁迫前2 h,SOD活性呈上升趋势,高温胁迫2 h,SOD活性达到最高值 $374.63 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$,是胁迫0 h的1.26倍。SOD活性的增强有效地清除了植物体内的活性氧,阻止了自由基对植物机体的损伤;但是随胁迫时间的延长,SOD活性逐渐降低。胁迫4 h,SOD活性降低到 $263 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$,为0 h胁迫的88.5%。胁迫6~10 h,SOD活性维持在 $240 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ 附近。这说明SOD作为活性氧清除系统中的抗氧化酶,在花楸树幼苗高温胁迫初期发挥了一定的抗氧化作用。

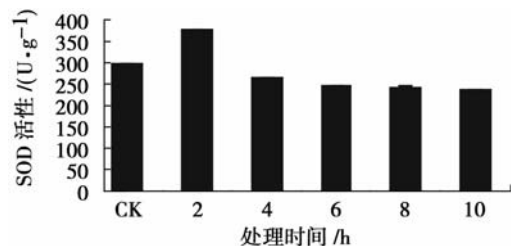


图3 高温胁迫对花楸树幼苗SOD含量的影响

APX为清除 H_2O_2 系统,抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-GSH)循环的关键酶^[8]。由图4可见:胁迫0 h,APX活性为 $6.75 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$;高温胁迫6 h,APX活性出现最大值,为 $12.25 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$,是胁迫0 h的1.81倍;6~10 h持续下降;胁迫10 h APX活性为 $3.83 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$,是胁迫0 h的57%。随时间的延长APX活性逐渐降低,甚至低于0 h胁迫。

2.3 高温胁迫对花楸树幼苗叶绿素含量的影响

方差分析结果(表1)表明:叶绿素a、叶绿素b、叶绿素a+b和叶绿素a/b均随胁迫时间的延长而

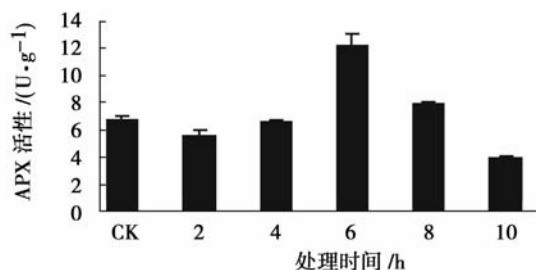


图4 高温胁迫对花楸树幼苗APX含量的影响

下降;除了叶绿素b,其余参数在不同胁迫时间的差异均显著。表2表明:在高温胁迫下花楸树幼苗功能叶叶绿素含量下降,胁迫时间越长,叶绿素含量越低。高温胁迫8、10 h的叶绿素a+b含量显著($P < 0.05$)比胁迫0 h的降低。与0 h胁迫相比,6 h胁迫后叶绿素a出现显著下降($P < 0.05$),下降了25%。在高温胁迫下,叶绿素b虽呈下降趋势,但是差异并不显著($P > 0.05$)。与叶绿素b相比,高温胁迫下花楸树叶叶绿素a下降较为明显,所以导致叶绿素a/b值降低。由此可见,高温胁迫对花楸树叶叶绿素a影响较大。

表1 高温胁迫下花楸树幼苗叶绿素含量的方差分析

指标	差异源	离差平方和	自由度	均方	F值
叶绿素b	组间	0.025	5	0.005	
	组内	0.050	12	0.004	1.187
	总计	0.075	17		
叶绿素a	组间	0.611	5	0.15	
	组内	0.563	12	0.042	3.142*
	总计	1.174	17		
叶绿素a+b	组间	0.599	5	0.12	
	组内	0.463	12	0.039	3.106*
	总计	1.061	17		
叶绿素a/b	组间	0.449	5	0.09	
	组内	0.342	12	0.029	3.152*
	总计	0.791	17		

注: $F_{0.05}(5,17) = 2.81$

表2 高温胁迫对花楸树幼苗鲜叶叶绿素含量的影响

胁迫时间/h	平均叶绿素含量/(mg·g⁻¹)			
	叶绿素a	叶绿素b	叶绿素a+b	叶绿素a/b
0(对照)	1.34a(100.0)	0.48a(100.0)	1.82a(100.0)	2.79a
2	1.33a(99.2)	0.47a(97.9)	1.81a(99.5)	2.83a
4	1.11ab(82.8)	0.44a(91.7)	1.53ab(84.1)	2.52c
6	1.01bc(75.4)	0.44a(91.7)	1.51ab(83.0)	2.30e
8	0.98c(73.1)	0.38a(79.2)	1.37b(75.3)	2.58b
10	0.91c(67.9)	0.38a(79.2)	1.36b(74.7)	2.39d

注:表中同列不同字母间表示差异显著($P < 0.05$),括号内数字为与对照的百分比。

2.4 高温胁迫对花楸树幼苗叶绿素荧光参数的影响

非胁迫条件下最大光量子产量(F_v/F_m)的变化极小,不受物种和生长条件的影响,胁迫条件下该参数明显下降^[9]。如图5所示: F_v/F_m 在胁迫4 h后开始有所下降,胁迫0 h F_v/F_m 为0.811,胁迫4 h为0.771,比前者降低了4.9%。说明高温胁迫4 h后花楸树幼苗光系统II(PS II)开始出现不同程度的伤害。

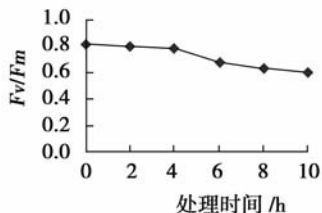


图5 高温胁迫对花楸树光系统II最大光量子产量(F_v/F_m)的影响

实际光化学效率(Φ_{PSII})变化情况如图6所示:在高温胁迫条件下 Φ_{PSII} 急剧降低,不同胁迫时间与不胁迫的差异显著($P < 0.05$),分别是胁迫0 h的75%、74%、62%、46%、43%。说明实际用于光化学反应的光电子量在减少,从而影响植物的光合作用。

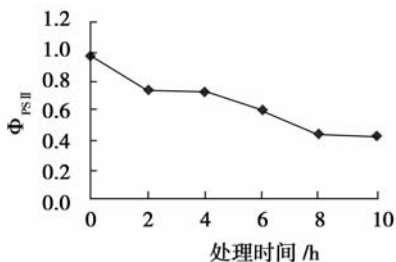


图6 高温胁迫对花楸树光系统II光化学效率(Φ_{PSII})的影响

叶绿素荧光光化学淬灭系数(qP)是表现PS II反应中心开放程度的重要值^[10]。如图7所示:在高温下, qP 也呈下降趋势,说明光反应中心开放程度降低,但是不同胁迫时间与胁迫0 h的差异不显著($P > 0.05$)。

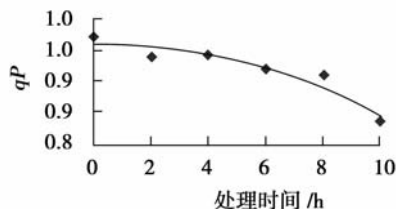


图7 高温胁迫对花楸树光系统II光化学淬灭系数(qP)的影响

叶绿素荧光非光化学淬灭系数(NPQ),反映PS II反应中心非辐射能量耗散能力的大小^[11]。如图8所示,在高温胁迫条件下,随着胁迫时间的延长, NPQ 逐渐升高。各不同胁迫时间与胁迫0 h的差异显著,而且不同胁迫时间的差异显著($P < 0.05$)(表3)。说明在高温胁迫下花楸树PS II加大了热耗散形式。

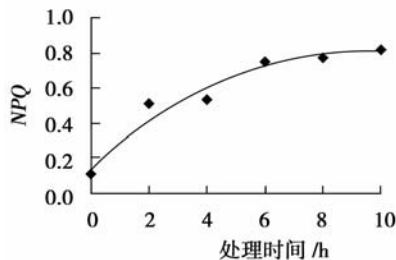


图8 高温胁迫对花楸树光系统II非光化学淬灭系数(NPQ)的影响

表3 高温胁迫下花楸树幼苗 Φ_{PSII} 、 NPQ 、 qP 的方差分析

指标	差异源	离差平方和	自由度	均方	F值
Φ_{PSII}	组间	0.596	5	0.119	
	组内	0.024	24	0.001	117.192 **
	总计	0.620	29		
NPQ	组间	2.577	5	0.515	
	组内	0.032	19	0.002	305.560 **
	总计	2.609	24		
qP	组间	2.840	5	0.709	
	组内	0.089	27	0.003	215.7 **
	总计	2.930	31		

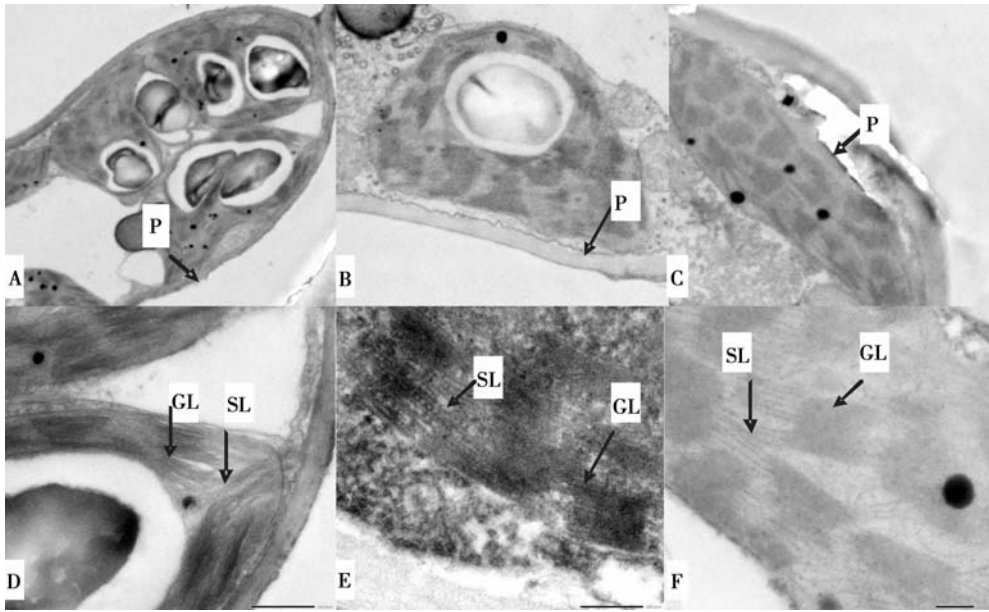
注: **在0.01水平上差异显著。

2.5 叶绿体超微结构

本文分别在1 μm 和200 nm尺度下,用电镜观察40 $^{\circ}\text{C}$ 高温胁迫不同时间的花楸树幼苗叶绿体超微结构。图9所示:高温胁迫0、6 h的叶绿体超微结构基本没有发生变化,其表现为:类囊体结构丰富,片层结构清晰、排列整齐。高温胁迫8 h,叶绿体超微结构发生了较大变化,质膜受到严重破坏,基粒片层变得模糊并且受到破坏,基质片层出现紊乱、排列错位等现象。

3 结论与讨论

高温环境通常会导致植物叶色发黄、变褐乃至灼伤,破坏质膜、叶绿体、高尔基体、线粒体等内膜系统,表现为电解质外渗、膜透性增强^[12-13],从而导致植物体内积累大量的活性氧,使细胞内出现氧化胁迫,进而引起生物大分子的损伤^[14]。



A、B、C 分别为 40 °C 胁迫 0、6、8 h, 1 μm 尺度下花楸树叶叶绿体超微结构; D、E、F 分别为 40 °C 胁迫 0、6、8 h, 200 nm 尺度下花楸树叶叶绿体超微结构; GL 为基粒片层; P 为细胞膜; SL 为基质片层。

图9 花楸树幼苗叶绿体超微结构

细胞膜系统是热损伤的敏感部位,细胞膜的热稳定性反映了植物的耐热能力。高温胁迫能导致细胞膜完整性的丢失,从而导致细胞渗透性增加和电解质的泄露^[15]。本研究发现,随高温胁迫时间的延长,花楸树幼苗叶相对电导率显著升高。作为膜脂过氧化产物之一的丙二醛,其浓度表示膜脂过氧化强度和膜系统受伤害程度^[6],本研究发现丙二醛的含量随高温胁迫时间的延长而显著升高,这表明其细胞膜受到伤害。结合透射电镜观察发现,高温胁迫 8 h 的花楸树叶膜系统确实受到极大破坏。3 种指标都说明高温胁迫能破坏花楸树幼苗细胞膜系统,这与大多数农作物的热胁迫研究结果一致^[16-17]。

SOD 在植物体内对活性氧的清除以及机体的保护等方面起着重要的作用。本研究发现:SOD 活性在 40 °C 胁迫 2 h 达到最大值,之后逐渐下降,但是胁迫 4 h 到 10 h, SOD 活性变化并不大。APX 在 0~6 h 活性增大,清除了细胞内多余的 H₂O₂ 以及活性氧,很好地起到了酶防御系统的作用^[18]。这与在高温胁迫下,桃、柚和猕猴桃以及其他不同植物和不同胁迫的结果相类似^[19-20]。也有研究报道,在高温胁迫下 SOD、APX 的响应为直接下降的现象^[21-22]。这可能主要是因为试验材料遭受胁迫的高温程度和胁迫时间不同以及植物本身对胁迫的忍

耐能力不同而异。

植物叶绿素的含量是反映植物光合能力的一个重要指标^[23],在高温胁迫下,植株体内的叶绿素降解酶的活性增强,促使叶绿素降解^[24],从而减少了对光量子的接收数量,以避免体内温度过高或产生多余的自由基对植物的伤害^[25]。虽然高温促使叶绿素降解,但一般植物叶片的叶绿素含量大大超出了光合速率的需求。本研究发现,花楸树幼苗在 40 °C 胁迫条件下,随胁迫时间的延长叶绿素总含量逐渐降低。值得关注的是,叶绿素总含量下降的同时,叶绿素 a/b 值也呈下降趋势,说明高温对花楸树幼苗叶绿素 a 的影响比对叶绿素 b 的影响大,与陈立松等^[26]的研究相反,与谢寅峰^[27]的研究一致,可能是由不同的胁迫条件导致的。

在大多数情况下,高温胁迫主要影响 PS II 功能的发挥^[28]。叶绿素荧光动力学及其参数能快速、敏捷、无损伤地探测到逆境对光合作用和生理状态的影响,也是评价植物光合器官是否受到损伤的良好指标^[29]。热胁迫首先破坏光系统暗反应的催化酶,其次才破坏 PS II^[30],因此花楸树幼苗的 F_v/F_m 在高温胁迫 2 h 前并没有出现明显下降的现象。从电镜中可以看到,随着胁迫时间的延长,类囊体受破坏的程度加重,与此同时,破坏了位于类囊体膜上的 PS II,使得 Φ_{PSII} 、 qP 下降,PS II 反应中心开放程度

降低,用于 QA 还原氧化的电子减少。根据 Strasser^[31]的能量流动模型,植物叶片的总能量(ABS),一部分以荧光的形式释放,大部分被反应中心捕获。被反应中心捕获的能量中有一部分通过 QA 的还原氧化实现电子传递,另一部分以热耗散的形式释放。高温胁迫下集光叶绿素复合蛋白(LHC II)大量的集聚,紫黄素(V)含量增加,叶黄素循环功能加强,导致 NPQ 的升高^[32]加大了热耗散形式,有效地保护了光合系统的完整性。本研究发现,花椒树幼苗 NPQ 出现显著升高,与高温胁迫下黄瓜幼苗光合特性研究结果一致^[33]。高温胁迫条件下,花椒树幼苗主要以热耗散的形式来避免光合系统遭受高温的破坏。

一般而言,引种地区与原产地的气候条件相近似引种容易成功^[34],同纬度的高海拔地区与平原地区之间的相互引种不易成功^[35]。平原地区的高温容易引起植物皮烧,例如北京解放初期栽种的黄金树(*Catalpa speciosa* Ward.)行道树遭受严重皮烧^[34]。天女花(*Magnolia sieboldii* K. Koch)的野生资源大多分布在海拔 1 000 m 以上,现在许多植物园都进行了引种。在低海拔地区种植时,如无隐蔽物,会生长不良,但在树荫下种植,则生长良好,年增长可达 30 ~ 50 cm^[36]。本研究表明,在高温逆境下,花椒树幼苗的细胞膜系统、叶绿体超微结构、保护酶系统以及光合系统都受到不同程度的破坏,说明花椒树幼苗对高温逆境是比较敏感的。因此,在低海拔引种花椒树应该为其选择小地形,建议选择荫庇处或大树侧方遮荫,避免夏季高温对叶的伤害,而使其秋季呈现美丽的叶色。花椒树幼苗引种至低海拔出现的不良表现是由多因素环境因子共同造成的,对其主要影响因素的筛选还有待于进一步的研究。

参考文献:

[1] 傅立国,陈潭清,郎楷永,等. 中国高等植物[M]. 青岛:青岛出版社,2003:537-548

[2] 姜雁,李近雨. 花椒育苗及引种试验初报[J]. 河北林业科技,1998(4):1-4

[3] 姜雁,杨靖宇. 花椒引种试验的阶段总结[M]. 河北林业科技,2001(6):17-19

[4] 陈建勋,王晓峰. 植物生理学实验指导[J]. 广州:华南理工大学出版社,2002

[5] 李合生,孙辉,赵世杰. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000

[6] 章家恩. 生态学常用实验研究方法与技术[M]. 北京:化学工

业出版社,2007:1-78

[7] 张振贤,郭延奎,艾希珍,等. 日光温室光温因子对黄瓜叶绿体超微结构及其功能的影响[J]. 应用生态学报,2003,14(8):1287-1290

[8] Asada K. Ascorbate peroxidase-a hydrogen peroxide scavenging enzyme in plants[J]. *Physiol Plant*, 1992, 85: 235-241

[9] 许大全,张玉忠,张荣铤. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯,1992,28(4):237-243

[10] Kate M, Giles N J. Chlorophyll fluorescence-a practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 659-668

[11] Ruban A V, Horton P. Regulation of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in plants[J]. *Australian Journal of plant Physiology*, 1995, 22: 221-230

[12] Ciamporova M, Mistrik I. The ultrastructural response of root cells to stressful conditions[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1993, 33: 11-26

[13] Collins G G, Nie X L, Sahveit M E. Heat shock proteins and chilling sensitivity of mung bean hypocotyls[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46: 795-802

[14] Chia L S, McRae D G, Thompson J E. Light-dependence of paraquat-initiated membrane deterioration in bean plants. Evidence for the involvement of superoxide [J]. *Physiol Plant*, 1982, 56: 492-499

[15] Lin C Y, Chen Y M, Key J L. Solute leakage in soybean seedlings under various heat shock regimes[J]. *Plant Cell Physiology*, 1985, 26(8): 1493-1498

[16] 苗琛,利容千,王建波. 甘蓝热胁迫叶片细胞的超微结构研究[J]. 植物学报,1994,36(9):730-732

[17] 尹贤贵,罗庆熙,王文强. 番茄耐热性鉴定方法研究[J]. 西南农业学报,2001,14(2):62-65

[18] Ann C, Jaco V, Herman C. The redox status of plant cells (AsA and GSH) is sensitive to zinc imposed oxidative stress in roots and primary leaves of *Phaseolus vulgaris* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2001, 39: 657-664

[19] 耶兴元,马锋旺,王顺才,等. 高温胁迫对猕猴桃幼苗叶片某些生理效应的影响[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2004,32(12):33-37

[20] 汪炳良,徐敏,史庆华,等. 高温胁迫对早熟花椰菜叶片抗氧化系统和叶绿素及其荧光参数的影响[J]. 中国农业科学,2004,37(8):1245-1250

[21] 汤日圣,张大栋,童红玉. 高温胁迫对稻苗某些生理指标的影响及 ABA 和 6-BA 对其的调节[J]. 江苏农业学报,2005,21(3):145-149

[22] 曲复宁,王云山,张敏,等. 高温胁迫对仙客来根系活力和叶片生化指标的影响[J]. 华北农学报,2002,17(1):127-131

[23] Willekens H, Camp W V, Montagu M V, et al. Sulfur dioxide, and ultraviolet-B have similar effect on mRNA accumulation of antioxidant genes in *Nicotiana plumbaginifolia* L [J]. *Plant Physiology*, 1994, 106: 1007-1014

[24] 裘丽珍,黄有军,黄坚钦,等. 不同耐盐性植物在盐胁迫下的生长与生理特性比较研究[J]. 浙江大学学报:农业与生命科学

- 学版, 2006, 32(4): 420 - 427
- [25] Michel H, Florence T. Loss of chlorophyll with limited reduction of photosynthesis as an adaptive response of Syrian barley landraces to high-light and heat stress[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1999, 26: 569 - 578
- [26] 陈立松, 刘星辉. 高温胁迫对桃和柚细胞膜透性和光合色素的影响[J]. *武汉植物学研究*, 1997, 15(3): 233 - 237
- [27] 谢寅峰, 黄 晗, 汤玉香. 镉对汞胁迫下矢竹叶片生理反应的调节[J]. *林业科学*, 2007, 43(12): 39 - 44
- [28] Santarius K A. Sites of heat sensitivity in chloroplasts and differential inactivation of cyclic and noncyclic photophosphorylation by heating[J]. *Journal of Thermal Biology*, 1975, 1: 101 - 107
- [29] Kocheva K, Lambrev p, Georgiev G, *et al.* Evaluation of chlorophyll fluorescence and membrane injury in the leaves of barley cultivars under osmotic stress[J]. *Bioelectrochemistry*, 2004, 63: 121 - 124
- [30] 王 梅, 高志奎, 黄瑞虹, 等. 茄子光系统 II 的热胁迫特性[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(1): 63 - 68
- [31] Strasser R J, Tsimill-Michael M, Srivastava A. The fluorescence transient as a tool to characterise and screen photosynthetic samples [M]// Yunus M, Pathre U and Mohanty P. *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation*. London: Taylor and Francis, 2000
- [32] Unlai Tng, Xiaogang Wen, Qingtao Lu, *et al.* Heat Stress Induces an Aggregation of the Light - Harvesting Complex of Photosystem II in Spinach Plants[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143: 629 - 638
- [33] 李健建, 常雅君, 郁继华. 高温胁迫下黄瓜幼苗的某些光合特性和 PS II 光化学活性的变化[J]. *植物生理学通讯*, 2007, 43(6): 1085 - 1088
- [34] 吴中伦. *国外树种引种概论*[M]. 北京: 科学出版社, 1983
- [35] 王明麻. *林木遗传育种*[M]. 北京: 中国林业出版社, 2001
- [36] 叶桂艳. *中国木兰科树种*[M] 北京: 中国农业出版社, 1996: 75 - 78