

文章编号:1001-1498(2015)04-0582-06

杂交常绿卫矛与其父母本的抗寒生理特性比较

施 征, 任 军, 肖文发, 张维诚, 侯振宏, 曾立雄*

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态与环境重点实验室, 北京 100091)

关键词: 杂交卫矛; 北海道黄杨; 胶州卫矛; SOD; POD; MDA; 脯氨酸; 半致死温度

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

Physiological Characteristics of Cold Resistance in Hybrid Evergreen Euonymus and Their Parents

SHI Zheng, REN Jun, XIAO Wen-fa, ZHANG Wei-cheng, HOHG Zhen-hong, ZENG Li-xiong

(Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

Abstract: Euonymus evergreen hybrid (1#, 2#, 3#) and their parents (*Euonymus japonicus* 'Zhuzi', *E. kiautschovicus*) were studied to test whether their cold resistance were stronger than their parents in the winter. The result showed The semi-lethal temperatures (LT_{50}) were assessed separately by electrolyte leakage, the result showed that the LT_{50} of 1#, 2#, 3#, *E. japonicus* 'Zhuzi' and *E. kiautschovicus* were 36°C , 32.1°C , -28.5°C , -26.9°C , and -28°C respectively. The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) in 3# were higher than that of the others, but there was no significant difference among the other varieties. The contents of proline in leaves of *E. japonicus* 'Zhuzi' were higher than that of Euonymus evergreen hybrids and *E. kiautschovicus*. The present study indicates that the hybrid evergreen euonymus and their parents had different mechanisms of cold-resistance.

Key word: Euonymus evergreen hybrid; *Euonymus japonicus* 'Zhuzi'; *Euonymus kiautschovicus*; superoxide dismutase; peroxidase; malondialdehyde; Proline; semi-lethal temperatures

北京地处华北暖温带地区,其寒冷的冬季限制了常绿阔叶植物的正常生长,因而在漫长的冬季城市景观萧条,缺乏生机勃勃的绿色。目前,北京园林中已经引种的常绿阔叶植物有20多种,得到较普遍应用的则为数甚少。由于北京特殊的气候条件,限制植物越冬的环境因子比较复杂,导致引种工作的盲目性和较低的引种成功率^[1]。所以,在北京本地发掘和选育优良耐寒越冬常绿树种是非常有必要

的。本研究中所选的杂交常绿卫矛是由北海道黄杨和胶州卫矛杂交获得的,通过试种实验中观察发现该杂交子代共同特点是:比母本北海道黄杨具有更强耐寒性,能够在北京越冬期间保持常绿;并且分枝角度大,株型圆润,可以培育为丛生性单一干型。为了证明该杂交子代在生理上具有较强的抗寒性,选择了3个杂交子代与它们的父母本作比较,通过测定越冬期间叶片中抗氧化酶活性、脯氨酸含量、MDA

收稿日期: 2014-09-19

项目基金: 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:CAFYBB2011005-7);中国林科院森林生态环境与保护研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(CAFRIFEEP201004)

作者简介: 施 征(1976—),女,助理研究员,博士,从事森林生理生态研究。E-mail sz481@126.com

* 通讯作者。

含量以及枝条半致死温度等指标,从理论上证明杂交子代具有更强的抗寒性,为以后新品种的推广提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验材料全部由王木林先生提供。试验地位于北京市昌平区沙河镇,属于典型大陆性气候区。冬季最低温度一般在 -20°C 左右,出现在1月份或者2月份,昼夜温差 10°C 左右,多风。苗圃东西长300 m,南北长280 m,土壤为壤土,偏干旱。

北海道黄杨(*Euonymus japonicus* 'Zhuzi')。原产于日本北海道,1986年由中国林业科学研究院相关专家引种到北京,本苗圃内北海道黄杨引种于中国林科院内原生种。胶州卫矛(*Euonymus kiautschovicus*)本试验所用胶州卫矛是本土生树种。杂交常绿卫矛是北海道黄杨为母本和胶州卫矛父本杂交获得的杂交子代的。本试验从杂交得到众多子代中选择具有明显优势的三个子代进行研究,暂命名为1#、2#和3#。所有试材均为3年生苗,苗高1~2 m。

1.2 试验材料采集

每个品种选取5株无病虫害的成熟健壮植株,取当年生,长约40 cm枝条10枝左右,用剪枝剪剪成5 cm左右若干段,混合后装入密封袋中,然后放入保温冰盒中带回实验室。回到实验室中用自来水冲洗干净,再用去离子水润洗3遍。分离枝条和叶片,用纱布擦拭干净叶片表面水分,装入干净密封袋中,用做测定SOD、POD、MDA、脯氨酸等生理指标,每个指标设3次重复。

采样时间选择秋末直到翌年初春,整个越冬期间露地温度自然下降然后回升的过程。具体采样次数为5次,分别是2011年12月、2012年1、2、3、4月。采样期间的月均温及月最低温见表1。

表1 采样期间的月均温及月最低温

采样时间	2011-12	2012-01	2012-02	2012-03	2012-04
月均温($^{\circ}\text{C}$)	-1.66	-4.17	-1.15	5.11	5.15
月最低温($^{\circ}\text{C}$)	-10	-13	-13	-7	3

1.3 指标测定方法

1.3.1 酶活性的测定方法 过氧化物酶(POD)活

性测定采用愈创木酚染色法,超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑染色法^[2]。

酶提取方法:用pH7.0的缓冲液为提取液,浓度为 $50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,制备1 L备用,常温储存。每个品种称取0.1 g新鲜叶片,取样时置于保温瓶中,放在冰块之上,每个处理做3个重复。磨碎后用冷冻离心机离心, $13\ 000\text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$,在 4°C 的条件下离心30 min。提取上清液,之后使用试剂盒指导方法测定。

POD活性测定采用愈创木酚法,SOD活性测定采用氮蓝四唑染色法,均用南京建成公司出产的试剂盒试剂测定,利用TU1221型紫外可见分光光度计测定SOD酶在550 nm处测定其吸光度;测定POD在420 nm处测定其吸光度。

1.3.2 脯氨酸的测定方法 脯氨酸的测定用酸性茚三酮法,称取植物叶片0.5 g,分别置试管中,然后加入3%的磺基水杨酸5 mL,在沸水浴中提取10 min,冷却为提取液,吸取2 mL提取液于另一个干净试管中,加入2 mL冰醋酸及2 mL酸性茚三酮试剂,在沸水浴中加热30 min,溶液即呈红色,然后加入4 mL甲苯萃取,静置片刻,取上层液至10 mL离心管中, $3\ 000\text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$ 离心5分钟。用吸管轻轻吸取上层脯氨酸红色甲苯溶液于比色皿中,以甲苯为空白对照,在分光光度计上520 nm波长处测出吸光度值,并通过标准曲线计算出脯氨酸含量^[2]。

1.3.3 丙二酮的测定方法 丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸法,利用南京建成公司出产的试剂盒试剂测定,过氧化脂质降解产物中的MDA可与硫代巴比妥酸结合,形成红色产物,利用TU1221型紫外可见分光光度计测定532 nm处有最大吸收峰。

1.3.4 电导率的测定方法 2012年1月份,每个品种从样地取一年生健壮枝条10枝左右,装入密封塑料袋,放入冰盒中带回,用自来水冲洗表面污物,再用去离子水冲洗3次,擦干用洁净纱布包裹,处理温度为 -15 、 -20 、 -25 、 -30 、 -35 、 -40°C ,6个温度梯度。温度梯度利用程序降温仪获得(型号CryoMed 7451 美国)。每个品种分为6份, 0°C 处理为对照。以 $4^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$ 速率降温,维持12 h,然后相同速率升温至 0°C ,取出室温下恢复12 h后测定。将枝条剪成2 mm厚的小段,避开芽眼,每组混匀后称取2 g装入刻度试管,加入15 mL去离子水,静置20 min,做3次重复。利用电导仪(型号EC215 意大

利)测其电导率^[2]。

1.4 数据处理

数据统计分析在 SPSS13.0 和 EXCEL2007 统计软件下完成,采用多因素方差分析,并用 LSD 法对各参数平均数进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 相对电导率

如图1为人工低温条件下5个卫矛品种枝条相对电导率变化。由图中可以看出各品种的相对电导率急速上升的温度在-15~-35℃之间,曲线的拐点也在这个温度范围内出现,胶州卫矛的相对电导率要高于其它品种,拐点出现的也是最早的。以后随温度的降低,各品种枝条相对电导率上升的幅度减小。

2.2 半致死温度 LT50

如表2所示,根据 logistic 方程算出5个品卫矛品种的-15、-20、-25、-30、-35、-40℃温度梯度

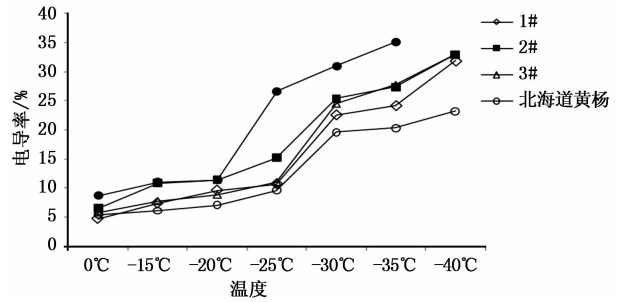


图1 不同低温下5个黄杨品种枝条的相对电导率

处理下,半致死温度在-26~-36℃范围内。根据刘世红等^[5]对橡胶树品种和夏莹莹等^[6]对油茶品种半致死温度研究结论,半致死温度越低,植物抗寒性越强。1#的半致死温度最低,为-36℃,北海道黄杨半致死温度最高,为-26.9℃,两者相差10℃,1#、2#、3#的半致死温度低于父母本。根据半致死温度高低,抗寒性强弱排序为1#、2#、3#、胶州卫矛、北海道黄杨。

表2 5个卫矛品种的 logistic 方程参数及 LT50

品种	k	a	b	回归方程	LT50℃	相关系数 R
1#	0.534	30.443	-0.095	$y = 0.534 / (1 + 30.443e^{-0.095x})$	-36	0.951
2#	0.501	16.4	-0.087	$y = 0.501 / (1 + 16.4e^{-0.087x})$	-32.1	0.958
3#	0.387	78.055	-0.153	$y = 0.387 / (1 + 78.055e^{-0.153x})$	-28.5	0.966
北海道黄杨	0.273	44.343	-0.141	$y = 0.273 / (1 + 44.343e^{-0.141x})$	-26.9	0.91
胶州卫矛	0.417	72.946	-0.153	$y = 0.417 / (1 + 72.946e^{-0.153x})$	-28	0.954

注:方程中 x 表示处理温度, y 表示对应的相对电导值。

2.3 自然低温过程中超氧化物歧化酶(SOD)活性变化

如图2A,自然越冬过程中各品种叶片中超氧化物歧化酶(SOD)活性变化。杂交3#叶片中SOD活性在1月份达到高峰,其活性显著高于其它几个品种,尔后逐渐下降,3月份出现最低值,4月份其活性又有所提高;各月方差分析表明1月份和12月份SOD活性与其它月份之间差异显著($P < 0.05$);2、3、4月之间差异不显著($P > 0.05$)。

北海道黄杨和杂交1#叶片中SOD活性变化趋势与杂交3#相同,只是SOD活性显著低于3#,且最高值在4月份出现。

杂交2#SOD活性呈先降低在升高的变化趋势,最低值出现在1月份,随后SOD活性持续升高,在4月份SOD活性比1月份升高了755.21%。胶州卫矛叶片中SOD活性先降低在升高,2月份出现最低值,尔后,其活性呈上升趋势,4月份SOD活性与2月份相比升高了163.76%。

2.4 自然低温过程中过氧化物酶(POD)活性变化

POD活性在越冬过程中的变化趋势如图2B。杂交1#叶片中POD活性先升高再降低,尔后又持续升高;最低值在1月份,最高值在4月份,相比POD活性升高了291.37%。4月份和12月份POD活性与其它月份之间差异显著($P < 0.05$),其它各月之间无显著差异($P > 0.05$)。

杂交2#POD活性呈降低-升高-降低的波浪式变化,同样是1月份POD活性最低,而最高值在3月份,相比POD活性增加了371.89%。方差分析表明,各月份之间POD活性均差异显著($P < 0.05$)。

杂交3#POD活性从12月份开始一直呈降低形式,2月份是最低值,尔后又小幅升高,4月份有小幅下降。方差分析表明,在12、1、2月份杂交3#的POD活性显著高于其它品种;杂交3#各月之间比较发现,12月份和1月份差异显著($P < 0.05$)且和其它各月间也有显著差异($P < 0.05$),但2、3、4月间POD活性没显著差异($P > 0.05$)。

北海道黄杨 POD 活性呈升高 - 降低 - 升高的变化趋势,最高值在 4 月份,最低值在 12 月份,与其它品种相比,北海道黄杨叶片中 POD 活性在越冬期间是最低的。方差分析表明,除 4 月份 POD 活性与其它各月有显著差异外($P < 0.05$),其它各月间均

无显著差异($P > 0.05$)。

胶州卫矛 POD 活性变化趋势是先降低后升高,最高值出现在 4 月份,最低值在 2 月份。方差分析表明 4 月份的 POD 活性与其它各月份之间有显著差异($P < 0.05$)。

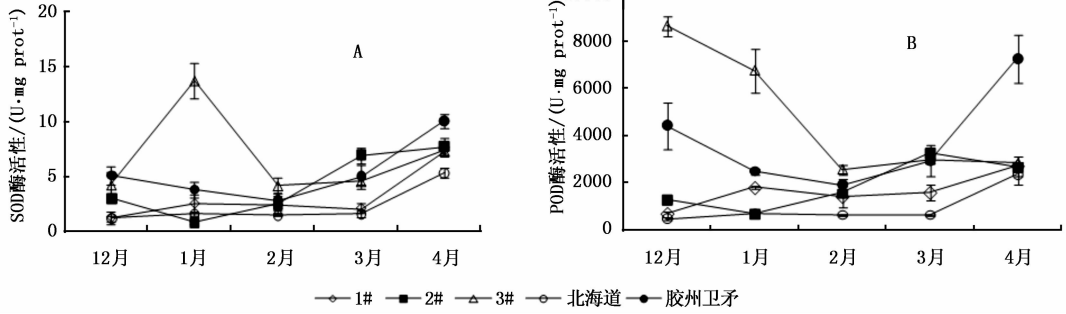


图2 低温胁迫对不同品种叶片中SOD(A)、POD(B)活性的影响

2.5 自然低温过程中丙二醛(MDA)含量变化

如图3A,为自然越冬过程中各黄杨品种叶片中MDA含量变化。杂交1#叶片中MDA含量在越冬期间呈降低 - 升高 - 降低 - 升高的变化趋势,最高值在4月份出现。方差分析表明,分月份的MDA含量与其它月份差异显著($P < 0.05$),其它各月之间无显著差异($P > 0.05$)。

2#品种MDA的变化趋势是先降低在升高,最后又降低。最高值出现在3月份。方差分析表明,3、4月份间无显著差异($P > 0.05$),但是它们和其它各月份间差异显著($P < 0.05$)。

3#品种MDA含量呈升高 - 降低 - 升高 - 降低的波浪式变化,最高值在3月份,最低值在12月份,且与其它品种相比,3#在越冬期间的MDA含量高于其它品种。各月间方差分析表明,1月份和3月份MAD含量与其它各月间差异显著($P < 0.05$)。

北海道黄杨MDA含量呈升高再降低的变化趋势。在越冬期间北海道黄杨叶片中MDA含量一直

呈上升趋势,各月间方差分析表明12、1、2月间的MDA含量无显著差异($P > 0.05$),但是与3月份和4月份之间差异显著($P < 0.05$)。

胶州卫矛越冬期间MDA含量呈升高 - 降低 - 升高的变化趋势,最低值在12月份,最高值在4月份,相比其含量增高了339.99%。各月含量间方差分析表明,月份和4月份MDA含量与其它各月份间均有显著差异($P < 0.05$),而12、2、3月间没有显著差异($P > 0.05$)。

2.6 自然低温过程中脯氨酸含量变化

如图3B为各品种脯氨酸含量在越冬期间的变化趋势。1#品种在越冬12月到3月份之间叶片中的脯氨酸含量一直呈上升趋势,到4月份脯氨酸含量急剧下降,与3月份的最高值相比降低了79.91%。各月间方差分析表明,2月份和3月份脯氨酸含量没有显著差异($P > 0.05$),但是和其它月份间差异显著($P < 0.05$),而12、1、4月间没有显著差异($P > 0.05$)。

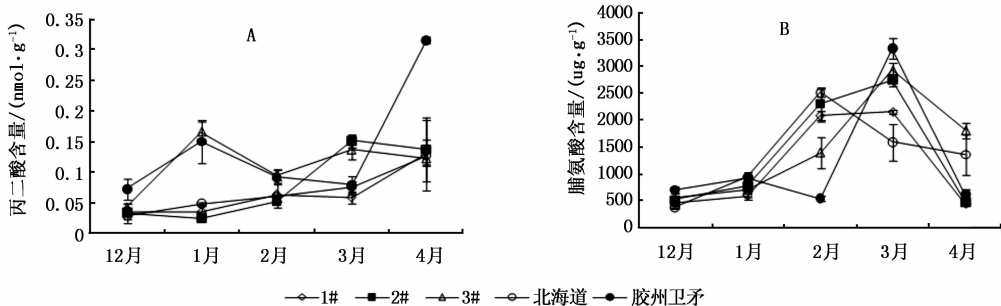


图3 低温胁迫对不同品种叶片中丙二醛(A)、脯氨酸(B)含量的影响

2#品种脯氨酸含量变化趋势与1#相同。最高值出现在3月份,与4月份的最低值相比,降低了83.0%。各月份的方差分析表明,2月份和3月份的脯氨酸含量均与其它各月间差异显著($P < 0.05$),而12、1、4月份间无显著差异($P > 0.05$)。

3#品种越冬期间脯氨酸含量变化趋势仍然是先升高再降低,最高值在3月份,但最低值却在12月份,3月份脯氨酸含量与之相比升高了426.69%。各月的脯氨酸含量相比,12月份和1月份间无显著差异($P > 0.05$),但与其它各月份差异显著($P < 0.05$)。

北海道黄杨叶片中脯氨酸含量变化趋势仍然是先升高后降低,但最高值在2月份出现,最低值在12月份,相比脯氨酸含量增加了577.19%。各月间方差分析表明,2月份脯氨酸含量,除了与3月份无显著差异外,与其它各月份均有显著差异($P < 0.05$)。

胶州卫矛叶片中脯氨酸含量随越冬时间的延长呈升高-降低-升高-降低的波浪式变化。最高值在3月份出现,而最低值出现在2月份。各月间方差分析表明,3月份脯氨酸含量与其它各月份间均有显著差异($P < 0.05$),1月份脯氨酸含量除与12月份没有显著差异外,与其它各月均有显著差异($P < 0.05$)。

3 讨论

植物细胞膜对维持细胞的微环境和正常的代谢起着重要作用。在正常情况下,细胞膜对物质具有选择透性能力。细胞透性的大小反映了细胞膜的稳定性和植物组织的受损伤程度。因此,电导率是衡量植物抗寒性的可靠指标,常常用作判断质膜的稳定性及完整性,常用于植物的抗寒性鉴定中^[7,8,9]。本研究在人工连续降温的条件下,发现几个卫矛品种相对电导率持续增加,但是胶州卫矛的相对电导率高于其它品种并且曲线的拐点出现的也相对较早。说明在同样低温条件下,胶州卫矛抗寒能力低于其它几个品种。通过logistic方程计算5个品种的半致死温度,并对其进行抗寒性比较发现,3个杂交卫矛子代的半致死温度均低于它们的父母本。说明这个实验结果与冬季观察到的结果一致。从半致死温度的角度看杂交品种的抗寒性要强于父母本。

为了进一步比较几个黄杨品种的抗寒特性,研究了在自然低温越冬过程中几个抗寒生理指标的变化。SOD广泛存在于一切生物中,是一种防御超氧

离子自由基对细胞伤害的抗性酶,在低温下它与活性氧和自由基发生超氧化物歧化反应而保护膜稳定性,因此其含量的多少与变化与植物的抗逆性有密切的关系^[10]。POD活性的主要作用是促进 H_2O_2 的分解,从而降低植物在逆境胁迫下所产生的有害物质对膜的伤害^[11]。本研究的结果发现,在越冬期间,杂交卫矛3#和胶州卫矛的SOD和POD含量在越冬前期高于其它品种,说明杂交3#和胶州卫矛的保护酶活性比较强,能够更好地保护叶片细胞膜免受伤害,使其再越冬期间一直保持绿色。与12月份相比,各个品种在2月份的SOD和POD活性都较低,2月份在北京冬季较冷的月份,植物进入休眠期,各项生命活动都降低,所以酶活性要比刚进入休眠期时低。除了杂交3#外,其它品种间SOD、POD活性差异不明显。

另外,抵抗低温胁迫过程中POD、SOD活性变化有协同作用。在低温胁迫下SOD活性比较高的品种则POD活性不一定敏感;而POD活性较高的品种SOD的活性则表现比较弱或者没有明显变化,本研究中这种协同作用在越冬后期(2月份以后)变更为明显。证明了植物抵御低温过程中保护酶系统的各种酶是相互协调配合起作用的,而不是仅仅依靠某种酶的活性变化起到抵抗低温达的效果,这和高福元等人对几种彩叶植物的研究也得到相似的结果^[12]。

脯氨酸作为渗透调节物质,可以提高渗透压,增强保水力,提高植物抗冷性^[13]。研究表明,植物游离脯氨酸的含量与植物的抗冷性呈正相关。本研究的结果表明在越冬初期(12月份-1月份)各品种的脯氨酸含量均呈上升趋势,在2月份胶州卫矛的脯氨酸含量呈下降趋势。另外,在最高值出现的时间上各品种间也有差异,北海道黄杨较其它品种最高值出现的时间早,在温度最低的2月份;而其它品种最高值在3月份出现,且胶州卫矛的脯氨酸含量高于其它品种。说明,北海道黄杨在低温条件下渗透调节物质的保护作用要强于其它品种。

丙二醛(MDA)是自由基引导的膜脂过氧化产物,其含量与SOD酶活性的高低密切相关。MDA的产生多少能够代表膜脂过氧化的程度,也能间接反映植物组织的抗氧化能力^[14]。同时,MDA能够反过来抑制抗氧化酶的活性,从而加剧膜脂过氧化程度^[11],本研究的结果发现,各品种MDA含量的最低点出现在2月份,这与POD、SOD活性最低点出现的

时间一致,与其它研究中报道SOD、POD活性升高时MDA含量下降而活性降低时MDA含量会相应上升的研究结果不一致^[15,16]。分析认为MDA含量除了和SOD、POD活性密切相关外,其它的渗透调节物质也会影响到MDA的含量,如脯氨酸含量,2月份各品种脯氨酸含量均达到高值,所以渗透调节物质的升高使细胞提高了对低温的抵抗能力,细胞膜受到的伤害降低,所以MDA含量降低,这样的结果在其他一些研究中也有报道^[17]。

通过半致死温度和膜透性对杂交子代以及父母本抗寒性比较发现,杂交子代抗寒性高于父母本,但是在抗寒生理指标的测定中,杂交子代各指标并不比父母本高。一方面因为半致死温度是在人工低温条件下测定的,外界影响因素比较小,主要目的是比较几个品种能忍耐的最低温度。而几个抗寒生理指标是在自然低温条件下测定的,除了受低温的影响之外,其他的外界因素(湿度、风等)也会对其造成影响。另一方面植物抗寒性是一个综合能力的体现,决定其抗寒性的并不是一两个生理指标,很可能是多个抗寒指标综合协同作用的结果。同时也说明几个品种的抗寒机制是不同的。

参考文献:

[1] 董 丽,黄亦工,贾麦娥,等. 北京园林主要常绿阔叶植物抗冻性及其测定方法. 北京林业大学学报,2002,24(3):70-73.

[2] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术(第2版). 北京:高等教育出版社,2006.

[3] Zhang G, Rypp A, Repo T. The electrical impedance spectroscopy of Scots pine needles during cold acclimation. *Physiology Plant*, 2002,115:385-392.

[4] 马瑞娟,张斌斌,蔡志翔,等. 不同桃砧木品种对淹水的光合响应及其耐涝性评价. 园艺学报,2013,40(3):409-416.

[5] 刘世红,田耀华,魏丽萍,等. 西双版纳30个橡胶树品种的低温半致死温度及低温对抗氧化系统的影响[J]. 植物生理学报,2011,47(5):505-511.

[6] 夏莹莹,叶 航,马锦林,等. 4个油茶品种的半致死温度与耐热性研究. 中国农学通报,2012,28(4):58-61.

[7] 项延军,李新芝,王小德. 5种藤本植物的抗寒性研究初探. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2011,37(4):421-424.

[8] 田景花,王红霞,高 仪,等. 核桃属植物休眠期的抗寒性鉴定. 园艺学报,2013,40(6):1051-1060.

[9] 王 琪,于晓南. 3种彩叶树对低温的生理响应及抗寒性评价. 北京林业大学学报,2013,35(5):104-109.

[10] Keininen L, Palonen P, Lindn L. Flower bud cold hardiness of Muskokaredrasp berryas related to water content in late winter. *International Journal of Fruit Science*, 2006, 6(1):63-76.

[11] 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害[J]. 植物生理学通讯,1991,27(2):84-90.

[12] 高福元,张吉立,刘振平. 冬季低温对4种彩叶植物SOD、POD活性影响的研究. 中国农学通报,2010,26(5):169-173.

[13] Wang Yan-ling, Liao Kang, Liu Jun, *et al.* Changes of contents of osmosis substances and antioxidant enzyme activity in grape vines during cold exercise period before over-wintering. *Journal of Fruit Science*, 2006,23(3):375-378.

[14] 徐海成,尹燕桦,蔡 铁,等. 冬小麦拔节期不同茎孽对低温胁迫的反应及抗冻性评价. 应用生态学报,2013,24(8):2197-2204.

[15] 李远发,王凌晖,唐春红,等. 不同种源麻风树幼苗对低温胁迫的生理响应. 西北林学院学报,2011,26(5):35-40.

[16] 武 辉,张巨松,石俊毅,等. 棉花幼苗对不同程度低温逆境的生理响应. 西北植物学报,2013,33(1):0074-008.

[17] 彭 燕,黄炳茹,许立新,等. 高温胁迫对草地早熟禾渗透势、膜脂肪酸成分及膜脂过氧化产物的影响. 园艺学报,2013,40(5):971-980.