



不同品种葡萄对高温的生理响应及耐热性评价

吴久赟^{1,2},廉苇佳^{1,2},曾晓燕²,刘志刚¹,毛亮^{2,3},刘勇翔⁴,姜建福^{4*}

(1 新疆农业科学院 吐鲁番农业科学研究所,新疆吐鲁番 838000;2 石河子大学 农学院,新疆石河子 832000;3 新疆吐鲁番市农业技术推广中心,新疆吐鲁番 838000;4 中国农业科学院 郑州果树研究所,郑州 450009)

摘要:以新疆农业科学院吐鲁番农业科学研究所葡萄资源圃中选取的 19 个具有代表性葡萄品种作为试验材料,在当地自然高温期中段(7月份,日最高温>35℃),对葡萄叶片气体交换参数、叶绿素含量、抗氧化酶活性、脯氨酸含量等 12 个生理指标进行测定,采用模糊隶属函数分析法结合有序样本最优分割聚类法对不同品种耐热性进行评价,考察不同葡萄品种对高温的生理响应差异,为葡萄高温逆境栽培和耐热品种选育提供参考。结果表明:(1)在自然高温条件下,19 个品种葡萄的耐热性表现存在差异,‘红地球’、‘藤稔’、‘贝达’、‘和田黄’耐热性较强,而‘无核白’、‘红旗特早玫瑰’、‘水晶无核’、‘维多利亚’、‘矢富罗莎’、‘克瑞森无核’耐热性较弱。(2)不同品种叶片丙二醛含量和抗氧化酶活性变化对高温响应差异较大,耐热性较强的‘红地球’和‘藤稔’的丙二醛含量相对较低,而‘贝达’、‘和田黄’的丙二醛含量相对较高,但其抗氧化酶活性均较高。(3)模糊隶属函数法分析结果表明,各品种生理指标的隶属函数值(AR)大小与其耐热性直观表现基本一致,AR 可作为评价葡萄品种耐热性评价的综合指标;进一步聚类分析结果将参试品种划分为耐热性强、中、弱 3 个类型,并筛选出‘红地球’、‘藤稔’、‘贝达’、‘和田黄’等 4 个耐热性较强的品种。

关键词:葡萄;生理指标;高温响应;耐热性

中图分类号:Q945.78; S663.1 **文献标志码:**A

Physiological Response to High Temperature and Heat Tolerance Evaluation of Different Grape Cultivars

WU Jiuyun^{1,2}, LIAN Weijia^{1,2}, ZENG Xiaoyan², LIU Zhigang¹,
MAO Liang^{2,3}, LIU Yongxiang⁴, JIANG Jianfu^{4*}

(1 Turpan Research Institute of Agricultural Sciences, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Turpan, Xinjiang 838000, China; 2 College of Agronomy, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China; 3 Xinjiang Turpan Agricultural Technology Promotion Center, Turpan, Xinjiang 838000, China; 4 Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009, China)

Abstract: The 19 tested cultivars were selected from the grape germplasm resources pool of Turpan Research Institute of Xinjiang Academy of Agricultural Sciences. We determined 12 physiological indexes, such as gas exchange parameters, chlorophyll content, antioxidant enzyme activities and proline content, in grape leaves under field condition during the middle period of local natural high temperature (July, Daily maximum air temperature>35℃). We furtherly evaluated the heat tolerance of different varieties by fuzzy membership function analysis and optimal segmentation clustering of ordered samples. Investigated physio-

收稿日期:2019-02-21;修改稿收到日期:2019-05-20

基金项目:新疆维吾尔自治区自然科学基金(2019D01B33)

作者简介:吴久赟(1988—),男,硕士,助理研究员,主要从事葡萄种质的收集、保存、鉴定评价研究。E-mail:kobewjy@163.com

*通信作者:姜建福,博士,副研究员,主要从事葡萄种质的收集、保存、鉴定评价与创新利用研究。E-mail:jianfu501@163.com

logical response to high temperature and evaluated heat tolerance of different grape cultivars, which would provide a theoretical basis for taking appropriate cultivation managements to reduce the impact of high temperature and breeding of high temperature tolerance grape varieties. The results showed that: (1) in the natural high temperature condition, the 19 tested grape varieties responded differently to high temperature. ‘Red Globe’, ‘Fujiminori’, ‘Beta’ and ‘Hetianhuang’ had strong heat tolerance, while ‘Thompson Seedless’, ‘Hongqi Tezaomeigui’, ‘Shuijing Wuhe’, ‘Victoria’, ‘Yatomi Rosa’ and ‘Crimson Seedless’ had weak heat tolerance. (2) Among the 12 physiological indexes, malondialdehyde content and antioxidant enzyme activities were mostly different in various grape varieties. The strong heat tolerance grape cultivar ‘Red Globe’ and ‘Fujiminori’ had relatively lower malondialdehyde content, ‘Beta’ and ‘Hetianhuang’ had relatively higher malondialdehyde content, but they had higher activities of antioxidant enzymes. (3) The result of fuzzy membership function analysis showed that the cumulative membership value(AR) of each physiological index is consistent with the apparent heat resistance performance, which AR can be a potential index to evaluate the heat tolerance of grape varieties. Further cluster analysis classified the tested cultivars as strong, medium and weak. ‘Red Globe’, ‘Fujiminori’, Beta and ‘Hetianhuang’ had stronger heat tolerance.

Key words: grape; physiological index; high temperature response; heat tolerance

高温会导致葡萄叶片卷曲失水干枯,光合效率降低,进而影响生理生化反应及逆境诱导基因的表达和调控,严重损害自身逆境调控的能力,造成热害甚至萎靡死亡^[1-4]。随着全球平均气温的不断升高^[5],高温事件发生的频率和持续时间不断增加,对葡萄生产的影响日趋显著。新疆吐鲁番因其丰富的光热资源成为中国重要的葡萄产区,葡萄栽培面积达3.68万hm²,但特殊的地理环境导致吐鲁番长期受高温天气影响,35℃以上的天气年均超过100 d,其中40℃以上的天气年均超过35 d^[6-8],持续的高温胁迫严重影响葡萄的光合作用,导致葡萄的产量和品质降低。因此,亟需深入了解高温对葡萄生理特性的影响情况,为缓解高温胁迫、探索抗逆栽培途径和耐热葡萄品种的选育提供参考。

关于高温对葡萄生理特性的影响前人已做过一些研究,并发现光合作用是植物对高温胁迫最为敏感的生理过程^[9];高温胁迫将导致葡萄叶片光合机构受损,影响植物光合效率^[10],导致葡萄叶片的P_n显著下降^[11];高温胁迫还会破坏葡萄叶片的光化学反应和氧化还原平衡,引起葡萄叶片失水,叶绿素荧光参数值异常,植株出现显著性伤害症状^[12-14]。同时,高温会破坏植物体内活性氧产生和清除的平衡,从而产生大量活性氧及丙二醛等有害物质^[15-18],但植物会通过提高自身抗氧化酶活性,减少高温胁迫产生的自由基对细胞的伤害^[19-20]。

但总体而言,关于自然高温环境条件对葡萄生理特性的影响研究报道较少,且前人研究均有一定局限性,比如或采用室内模拟高温胁迫条件,或葡萄品种数量较少,不能准确地反映出高温环境条件下

葡萄生理特性的变化特征。而且高温和强光能够协同抑制PSⅡ功能^[21-22],仅通过在室内测定叶片并不能完全真实地反映其在自然环境中的耐热性^[23]。因此,本试验在前人研究^[24-31]基础上,在吐鲁番独特的自然高温强光条件下,考察不同品种葡萄生理特性对高温胁迫响应表现,并对其耐热性进行综合评价,以期为葡萄耐热机理研究和吐鲁番产区耐热葡萄品种的选育提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

19份具有代表性的葡萄品种材料来源于新疆农业科学院吐鲁番农业科学研究所葡萄品种资源圃,资源圃位于89°18' E, 42°53' N, 海拔—50 m, 19份葡萄品种名称、种性及亲本来源详见表1。棚架采用龙干形,架高1.5 m,株行距1.0 m×4.5 m,东西行向,沟灌水,树龄8~14年,树势中庸,管理较粗放。当地年平均温度17.6℃,年降水量12.5 mm,年日照时数3 109.2 h,无霜期210 d左右。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 高温期间温、湿度监测 试验于2017~2018连续2年在吐鲁番高温期(6月~8月)利用MicroLabLite U 盘式温度计和L92 数显温湿度计,在新疆农业科学院吐鲁番农业科学研究所的葡萄资源圃内定点监测温度、湿度数据,每半小时测量记录1次,持续监测整个高温期(6~8月)。

1.2.2 叶片形态观察 试验于2017~2018连续两年在吐鲁番高温期中段(7月),采用田间观察植株生长状态结合摘取葡萄叶片拍照观察,每个品种选

表 1 供试葡萄品种及亲本来源
Table 1 Test grape cultivars and parental origins

编号 No.	品种 Cultivar	种性 Species	亲本 Parental origin (Female×Male)
1	无核白 Thompson Seedless	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	亲本不详 Unknown
2	无核白鸡心 Centennial Seedless	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	Gold × Q25-6
3	红旗特早玫瑰 Hongqi Tezaomeigui	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	玫瑰香单株芽变 Muscat Bud mutation
4	和田黄 Hetianhuang	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	亲本不详 Unknown
5	木纳格 Munage	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	亲本不详 Unknown
6	水晶无核 Shuijing Wuhe	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	葡萄园皇后×底来特 Queen of Vineyard × Delight
7	巨玫瑰 Jumeigui	欧美杂种 <i>V. vinifera</i> × <i>V. labrusca</i>	沈阳玫瑰×巨峰 Shenyang Meigui × Kyoho
8	巨峰 Kyoho	欧美杂种 <i>V. vinifera</i> × <i>V. labrusca</i>	石原早生×森田尼 Ishiharawase× Centennial
9	乍娜 Cardinal	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	粉红葡萄×瑞必尔 Flame Tokay × Ribier
10	红地球 Red Globe	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	C12-80 × S45-48
11	金田玫瑰 Jintian Meigui	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	玫瑰香×红地球 Muscat Hamburg×Red Globe
12	里扎马特 Rizamat	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	可口甘×帕尔肯特 KaTTa Kyprah × Наркет
13	美人指 Manicure finger	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	优尼坤×巴拉蒂 Younikun×Baladi
14	维多利亚 Victoria	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	绯红×保尔加尔 Cardinal × Bolgar
15	矢富罗莎 Yatomi Rosa	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	亲本不详 Unknown
16	藤稔 Fujiminori	欧美杂种 <i>V. vinifera</i> × <i>V. labrusca</i>	红蜜(井川 682)×先锋 Hongmi×Pione
17	克瑞森无核 Crimson Seedless	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	皇帝×C33-199 Emperor×C33-199
18	金田蜜 Jintianmi	欧亚种 <i>V. vinifera</i>	9603(里扎马特×红双味)×9411(凤凰 51×紫珍珠) 9603(Rizamat × Hongshuangwei) × 9411(Fenghuang No. 51 × Zizhenzhu)
19	贝达 Beta	美洲杂种 <i>V. riparia</i> × <i>V. labrusca</i>	河岸葡萄 Carver×康可 Carver×Concord

取长势基本一致的新梢第 5 片功能叶,迅速带回实验室拍照观察。

1.2.3 光合气体交换参数 试验于 2017~2018 连续两年在吐鲁番高温期中段(7月)进行光合特性测定,每个品种随机选取长势一致、阳光直射的新梢第 5 片功能叶,采用 LI-6400 型便携式光合仪(LI-COR,美国),测定光合速率(P_n),气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)等指标,每个品种测定 3 片叶,重复 3 次。光量子通量密度为 1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,参比室 CO_2 浓度为 $(360 \pm 20) \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$,叶室温度为 $(25 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ 。测定当天晴朗无风,测定时段为 13:00~16:00,期间平均温度为 41.20 ℃,相对湿度为 36.30%。

1.2.4 叶绿素含量 试验于 2017~2018 连续两年在吐鲁番高温期中段(7月)采用 TYS-B 叶绿素测定仪测定叶绿素相对含量,以 SPAD 值表示。每个品种选取长势一致、阳光直射的新梢第 5 片功能叶,测定并记录叶绿素仪显示的数据,每个品种测定 5 次,重复 3 次。测定时段 11:00~13:00,平均温度为 38.01 ℃,平均相对湿度为 35.31%。

1.2.5 抗逆生理指标 试验于 2017 年 7 月 14 日,11:00~13:00 进行采样,当时平均温度 35.66 ℃,相对湿度为 36.66%。摘取新梢第 5 片功能叶放于取样袋中,每个品种取 3 片叶。将样品放置于保温箱中,用冰块覆盖,迅速带回实验室。立刻准确称取葡萄叶片组织 1.0g,按照重量(g):体积(mL)=1:9 的比例,分次加入 9.0 mL 的生理盐水,置于研钵中,加入少许石英砂,冰水浴条件下机械研磨成匀浆,倒入 10 mL 离心管中,冰水浴中静置 15 min,3 500 r·min⁻¹,4 ℃ 离心 10 min,取上清液待测。其中,脯氨酸(Pro)含量采用脯氨酸测定试剂盒(比色法)测定;采用 BCA 蛋白定量试剂盒测定蛋白浓度,采用超氧化物歧化酶测定试剂盒(比色法)测定 SOD 活力,采用过氧化物酶测定试剂盒(比色法)测定 POD 活力,采用过氧化氢酶测定试剂盒(比色法)测定 CAT 活力,采用抗坏血酸过氧化物酶测定试剂盒(比色法)测定 APX 活力。采用 TBA 丙二醛测定试剂盒(比色法)测定 MDA 含量。

1.3 耐热性评价

利用模糊隶属函数法^[31-35]对不同品种葡萄的生理

指标进行分析,分别对每项指标求隶属值,公式如下:

$$R(X_i) = \frac{X_i - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \quad (1)$$

$$R(X_i) = 1 - \frac{X_i - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \quad (2)$$

$$AR = \sum_{i=1}^n R(X_i) \quad (3)$$

式中: X_i 为各指标测定值, X_{\max} 和 X_{\min} 分别为某项指标的最大值和最小值。如果某一指标性状与耐热性呈正相关,则选用公式(1),若呈负相关则用公式(2);将各个指标隶属值进行累加用公式(3),结合聚类分析进行耐热性评价^[31]。

1.4 数据处理

对试验数据进行方差分析,以LSD法进行多重比较并检测差异显著性;用DPS 7.05和SPSS 19.0进行相关分析和聚类分析。

2 结果与分析

2.1 实验地高温期间温度变化动态

2017~2018年连续两年监测实验地区高温期(6~8月)温度,生理指标测定于高温中段(7月)。其中,2017年7月平均温度为33.15℃,平均日高温为40.60℃,最高温度为45.20℃;2017年7月吐鲁番每日最高温度35℃以上天气长达30 d,持续35℃以上天气长达29 d,其中40℃以上天气有18 d,持续40℃以上天气15 d(图1)。2018年7月平均温度为34.23℃,平均日高温为41.19℃,最高温度为45.61℃;2018年7月吐鲁番每日最高温度均高于35℃,其中40℃以上天气有20 d(图1)。

2.2 高温下不同品种葡萄叶片的表型变化

由表2可知,在吐鲁番自然高温条件下,仅‘红地球’、‘无核白鸡心’、‘木纳格’、‘里扎马特’等叶片

无明显热害症状,其他品种叶片均出现不同程度的热害症状。其中,‘无核白’、‘巨玫瑰’、‘贝达’叶片呈黄绿色,‘和田黄’、‘水晶无核’、‘金田玫瑰’叶片为墨绿色;‘无核白’和‘红旗特早玫瑰’叶片呈卷曲状;‘无核白’、‘红旗特早玫瑰’、‘和田黄’、‘水晶无核’、‘乍娜’、‘美人指’、‘藤稔’、‘克瑞森无核’、‘金田蜜’、‘维多利亚’等品种叶缘均有不同程度干枯状,且‘和田黄’、‘乍娜’、‘克瑞森无核’、‘金田蜜’叶缘严重干枯,‘红旗特早玫瑰’、‘水晶无核’、‘美人指’、‘藤稔’、‘维多利亚’轻微干枯;‘乍娜’和‘矢富罗莎’叶片出现斑点状。形态观察结果表明,‘无核白’、‘水晶无核’、‘红旗特早玫瑰’等热害症状较明显,初步判断其为高温敏感型品种,‘红地球’、‘里扎马特’、‘无核白鸡心’等为高温耐受型品种。

2.3 高温下不同品种葡萄光合气体交换参数的比较

光合作用是葡萄产量形成的基础,与净光合速率、气孔导度、胞间CO₂浓度、蒸腾速率等因子密切相关。由表3可知,吐鲁番自然高温条件下,19个葡萄品种的净光合速率(P_n)以‘红地球’最高(18.53 μmol·m⁻²·s⁻¹),‘矢富罗莎’最低(11.13 μmol·m⁻²·s⁻¹),其中除‘矢富罗莎’极显著低于‘藤稔’、‘红地球’等品种外($P<0.01$),其他品种间 P_n 差异不显著($P>0.05$)。各葡萄品种的气孔导度(G_s)以‘金田蜜’最高(0.42 mol·m⁻²·s⁻¹),‘水晶无核’最低(0.19 mol·m⁻²·s⁻¹),且除‘金田蜜’ G_s 极显著高于‘水晶无核’、‘红旗特早玫瑰’等品种外($P<0.01$),其他品种间 G_s 差异不显著。各葡萄品种的胞间CO₂浓度(C_i)以‘无核白鸡心’最高(229.00 μmol·mol⁻¹),‘无核白’最低(125.60 μmol·mol⁻¹)并显著低于其他18个品种($P<0.05$),‘金田蜜’、‘美人指’显著低于‘无核白鸡心’($P<$

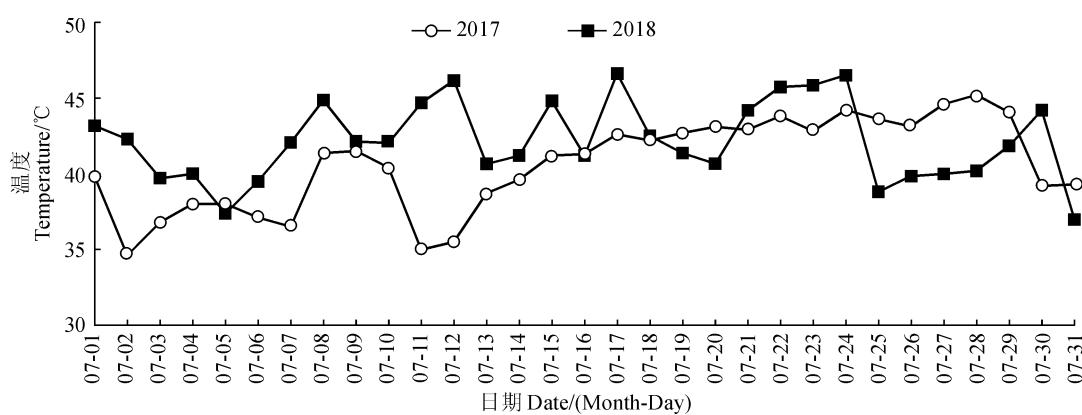


图1 2017和2018年7月份吐鲁番每日最高气温的变化情况

Fig. 1 Daily maximum air temperature in July of 2017 and 2018 in Turpan

表 2 高温下不同品种葡萄的叶片形态

Table 2 The leaf morphology of different grape cultivars under high temperature condition

编号 No.	品种 Cultivar	颜色 Color	状态 Status	叶缘 Leaf margin	斑点 Spot
1	无核白 Thompson Seedless	黄绿 Yellow-green	卷曲 Curl	干枯 Withered	无 None
2	无核白鸡心 Centennial Seedless	绿色 Green	平整 Smooth	正常 Normal	无 None
3	红旗特早玫瑰 Hongqi Tezaomeigui	黄绿 Yellow-green	卷曲 Curl	干枯 Withered	无 None
4	和田黄 Hetianhuang	墨绿 Bottle-green	平整 Smooth	干枯 Withered	无 None
5	木纳格 Munage	绿色 Green	平整 Smooth	正常 Normal	无 None
6	水晶无核 Shuijing Wuhe	墨绿 Bottle-green	平整 Smooth	干枯 Withered	无 None
7	巨玫瑰 Jumeigui	黄绿 Yellow-green	平整 Smooth	正常 Normal	无 None
8	巨峰 Kyoho	绿色 Green	平整 Smooth	正常 Normal	无 None
9	乍娜 Cardinal	绿色 Green	平整 Smooth	干枯 Withered	有 Had
10	红地球 Red Globe	绿色 Green	平整 Smooth	正常 Normal	无 None
11	金田玫瑰 Jintian Meigui	墨绿 Bottle-green	平整 Smooth	正常 Normal	无 None
12	里扎马特 Rizamat	绿色 Green	平整 Smooth	正常 Normal	无 None
13	美人指 Manicure finger	绿色 Green	平整 Smooth	干枯 Withered	无 None
14	维多利亚 Victoria	绿色 Green	平整 Smooth	干枯 Withered	无 None
15	矢富罗莎 Yatomi Rosa	绿色 Green	平整 Smooth	正常 Normal	有 Had
16	藤稔 Fujiminori	绿色 Green	平整 Smooth	干枯 Withered	无 None
17	克瑞森无核 Crimson Seedless	绿色 Green	平整 Smooth	干枯 Withered	无 None
18	金田蜜 Jintianmi	绿色 Green	平整 Smooth	干枯 Withered	无 None
19	贝达 Beta	黄绿 Yellow-green	平整 Smooth	正常 Normal	无 None

表 3 高温环境下不同品种葡萄叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r Table 3 The P_n , G_s , C_i , and T_r in leaves of different grape cultivars under high temperature condition

编号 No.	品种 Cultivar	P_n	G_s	C_i	T_r
1	无核白 Thompson Seedless	12.83±1.10bcAB	0.32±0.17abcAB	125.60±53.10cB	12.01±2.87abcdABCD
2	无核白鸡心 Centennial Seedless	16.27±4.65abAB	0.30±0.10abcAB	229.00±34.77aA	10.60±2.56bcdeABCD
3	红旗特早玫瑰 Hongqi Tezaomeigui	14.70±3.42abcAB	0.20±0.04cB	200.67±12.66abA	9.31±1.73cdBCD
4	和田黄 Hetianhuang	17.33±0.06abAB	0.29±0.07abcAB	211.33±26.35abA	12.78±2.68abcABC
5	木纳格 Munage	15.77±1.36abcAB	0.22±0.09bcAB	186.67±36.30abAB	9.31±2.94cdBCD
6	水晶无核 Shuijing Wuhe	13.67±2.90abcAB	0.19±0.09cB	192.33±28.38abA	6.39±2.67eD
7	巨玫瑰 Jumeigui	13.90±3.68abcAB	0.25±0.13bcAB	221.67±14.84abA	10.23±3.62bcdeABCD
8	巨峰 Kyoho	15.13±2.70abcAB	0.25±0.06bcAB	193.33±16.44abA	12.00±2.09abcdABCD
9	乍娜 Cardinal	15.47±1.75abcAB	0.22±0.08bcAB	204.67±18.72abA	8.26±2.37deBCD
10	红地球 Red Globe	18.53±0.95aA	0.37±0.05abAB	202.67±15.50abA	15.97±1.15aA
11	金田玫瑰 Jintian Meigui	16.43±1.12abAB	0.29±0.05abcAB	200.33±10.97abA	13.87±1.92abAB
12	里扎马特 Rizamat	15.73±1.53abcAB	0.28±0.11abcAB	217.00±34.70abA	9.36±2.99cdBCD
13	美人指 Manicure finger	17.60±0.87abAB	0.27±0.07abcAB	177.33±17.21bAB	13.00±2.70abcABC
14	维多利亚 Victoria	13.40±1.40bcAB	0.26±0.14bcAB	220.33±67.09abA	8.95±4.20cdBCD
15	矢富罗莎 Yatomi Rosa	11.13±7.44cB	0.24±0.10bcAB	216.67±11.59abA	7.07±2.12eCD
16	藤稔 Fujiminori	17.73±0.57abA	0.29±0.09abcAB	192.67±22.94abA	13.17±2.76abcAB
17	克瑞森无核 Crimson Seedless	16.70±2.43abAB	0.23±0.09bcAB	184.33±26.10abAB	10.60±3.42bcdeABCD
18	金田蜜 Jintianmi	14.17±3.12abcAB	0.42±0.10aA	178.33±11.68bAB	14.23±0.15abAB
19	贝达 Beta	17.27±4.05abAB	0.30±0.12abcAB	205.67±14.57abA	12.83±3.77abcABC

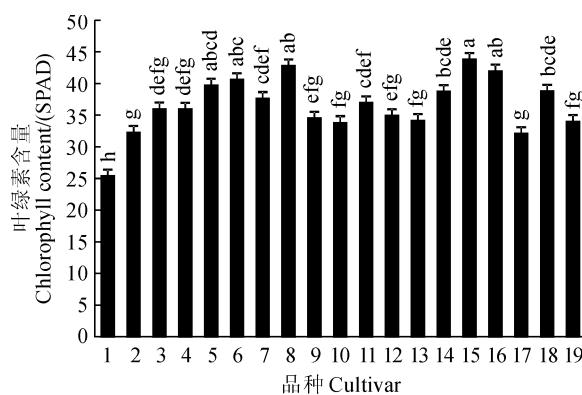
注:同一列数字后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$),大写字母表示差异极显著($P<0.01$),下同

Note: Different normal letters in each column indicate significant difference ($P<0.05$), capital letters indicate extremely significant difference ($P<0.01$). The same as below

0.05), 其他各品种间 C_i 差异不显著。另外, 各葡萄品种的蒸腾速率(T_r)以‘红地球’最高($15.97 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), ‘水晶无核’最低($6.39 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 其中‘水晶无核’、‘矢富罗莎’极显著低于‘红地球’、‘金田蜜’、‘金田玫瑰’等品种($P < 0.01$)。说明在吐鲁番自然高温条件下, 19个品种中‘红地球’、‘和田黄’、‘藤稔’、‘贝达’等仍保持相对较高的光合效率, 而‘水晶无核’、‘无核白’、‘矢富罗莎’则光合效率较低。

2.4 高温下不同品种葡萄叶片叶绿素和丙二醛含量比较

叶绿素含量直接反映植物的光合效率, 是其光合生理活性变化的重要指标之一。图2表明, 吐鲁番自然高温条件下19个品种葡萄的叶绿素含量以‘矢富罗莎’、‘巨峰’、‘藤稔’较高, 显著高于除‘维多利亚’、‘乍娜’、‘无核白鸡心’、‘巨玫瑰’外的其他品种($P < 0.05$)。其中‘矢富罗莎’最高, 叶绿素含量为43.85 SPAD, ‘无核白’最低, 仅为25.44 SPAD,



品种编号同表1。下同

图2 高温下不同葡萄品种叶绿素和丙二醛含量

The cultivar codes are same as Table 1. The same as below

Fig. 2 Chlorophyll content and MDA content in leaves of different grape varieties under high temperature

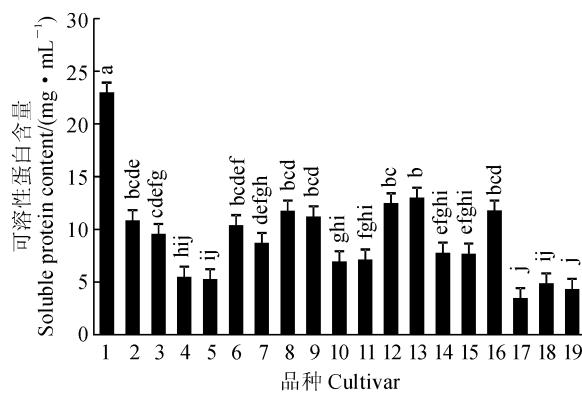


图3 高温下不同品种葡萄可溶性蛋白质和脯氨酸含量

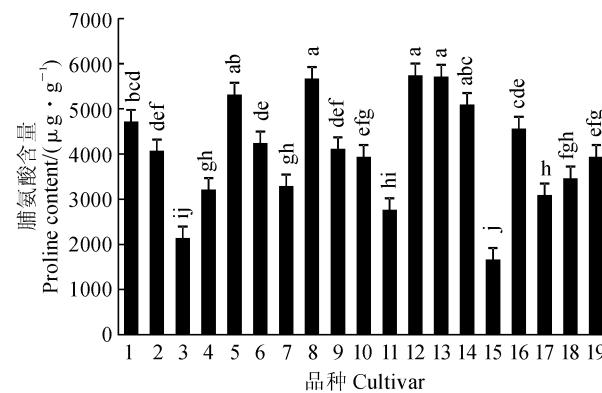
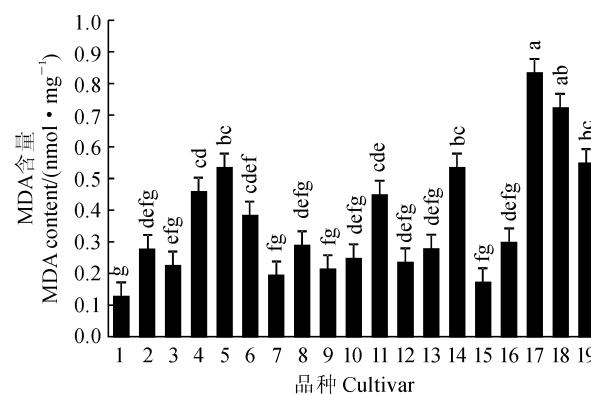
Fig. 3 Soluble protein content and proline content in leaves of different grape varieties under high temperature

极显著低于其他18个品种($P < 0.01$), 反映其在高温条件下光合效率显著低于其他品种。

由图2还可知, 吐鲁番自然高温条件下不同品种葡萄叶片丙二醛(MDA)含量以‘克瑞森无核’、‘金田蜜’、‘贝达’较高, 极显著高于除‘维多利亚’和‘木纳格’外的其他品种($P < 0.01$)。其中, ‘克瑞森无核’MDA含量最高($0.833 \text{ nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$), ‘无核白’最低($0.127 \text{ nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$), 极显著低于‘克瑞森无核’、‘金田蜜’、‘贝达’、‘维多利亚’、‘木纳格’、‘和田黄’、‘金田玫瑰’等品种($P < 0.01$), 说明高温条件下不同品种膜脂过氧化作用程度不同, 其中‘无核白’膜脂过氧化作用程度显著低于上述7个品种。

2.5 高温下不同品种葡萄可溶性蛋白质和脯氨酸含量比较

从图3可知, 吐鲁番高温条件下不同品种葡萄叶片可溶性蛋白质含量以‘无核白’、‘美人指’、‘里扎马特’等品种较高, 极显著高于‘克瑞森无核’、‘贝达’、‘金田蜜’等品种($P < 0.01$)。其中, ‘无核白’



蛋白质含量最高($22.903 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$),极显著高于其他品种($P<0.01$),‘克瑞森无核’可溶性蛋白质含量最低($3.418 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$),极显著低于其他品种。同时,各品种葡萄叶片脯氨酸含量以‘里扎马特’、‘美人指’、‘巨峰’较高,显著高于除‘木纳格’和‘维多利亚’外的其他品种($P<0.05$),其中‘里扎马特’脯氨酸含量最高($5725.0 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$),‘矢富罗莎’含量最低($1650.0 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$),极显著低于其他品种($P<0.01$)。说明高温条件下‘无核白’、‘美人指’、‘里扎马特’等品种渗透调节能力相对较强,而‘矢富罗莎’、‘克瑞森无核’、‘红旗特早玫瑰’等品种渗透调节能力较弱。

2.6 高温下不同品种葡萄叶片抗氧化酶活性比较

图4显示,吐鲁番自然高温条件下不同品种葡萄叶片POD活性以‘克瑞森无核’、‘贝达’较高,显著高于除‘红地球’和‘乍娜’外的其他品种($P<0.05$)。其中,‘克瑞森无核’活性最高($15.635 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$),极显著高于其他品种($P<0.01$),‘金田玫瑰’、‘美人指’、‘维多利亚’、‘矢富罗莎’等品种POD活性较低,显著低于除‘和田黄’、‘木纳格’、‘巨峰’、‘无核白鸡心’外的其他品种($P<0.05$),并以‘金田玫瑰’活性最低($0.110 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$)。同时,葡萄叶片SOD活性以‘贝达’、‘和田黄’、‘矢富罗

莎’较高,显著高于除‘红地球’、‘金田蜜’、‘红旗特早玫瑰’外的其他品种($P<0.05$),并以‘贝达’SOD活性最高($0.505 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$),‘美人指’最低($0.008 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$),显著低于大部分品种。另外,葡萄叶片CAT活性以‘红地球’和‘金田玫瑰’较高,且以‘红地球’CAT活性最高($53.527 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$),极显著高于其他品种($P<0.01$),‘乍娜’最低($3.082 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$),极显著低于大多数品种($P<0.01$)。此外,葡萄叶片APX活性以‘和田黄’、‘金田玫瑰’、‘木纳格’较高,极显著高于除‘藤稔’外的所有品种,并以‘和田黄’APX活性最高($0.021 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$),‘无核白鸡心’最低($0.001 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$),极显著低于‘和田黄’、‘金田玫瑰’、‘木纳格’、‘藤稔’、‘乍娜’等品种。以上结果说明在吐鲁番自然高温条件下‘红地球’、‘贝达’、‘克瑞森无核’、‘和田黄’等葡萄品种叶片抗氧化酶活性较高,抵御高温胁迫的能力更强。

2.7 葡萄品种耐热性分析及综合评价

将12个指标进行模糊隶属函数法分析,并对综合AR值进行排序(表4),结果表现为:‘红地球’>‘藤稔’>‘贝达’>‘和田黄’>‘里扎马特’>‘美人指’>‘金田玫瑰’>‘巨峰’>‘无核白鸡心’>‘巨玫瑰’>‘木纳格’>‘金田蜜’>‘乍娜’>‘克瑞森无核’>‘矢富罗莎’>‘红旗特早玫瑰’>‘无核白’>

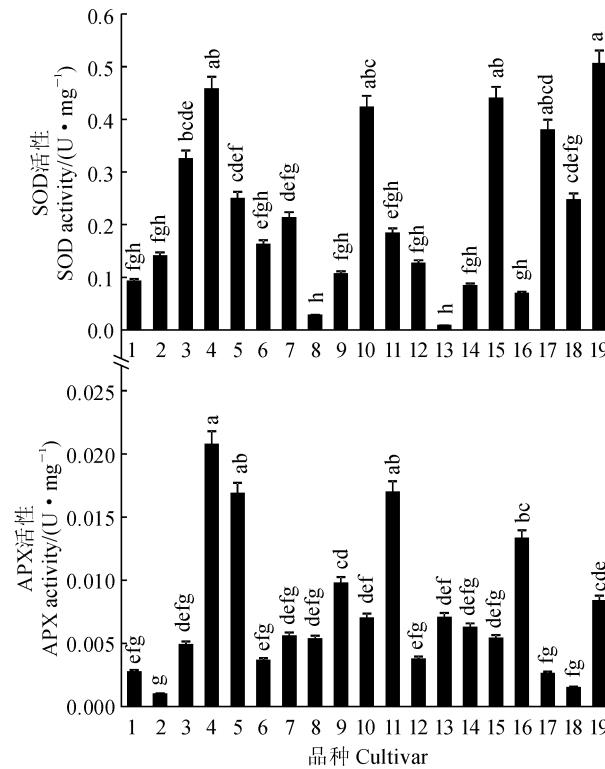
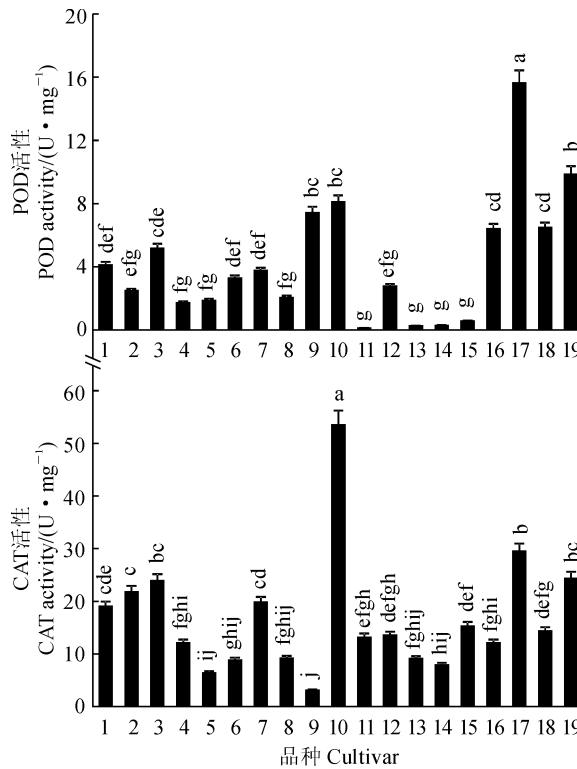


图4 高温下不同品种葡萄叶片抗氧化酶活性

Fig. 4 The antioxidant enzyme activities in leaves of different grape varieties under high temperature

‘维多利亚’>‘水晶无核’。

另外,进一步采用有序样本最优分割聚类法,对AR值进行分类,从而得到所有品种耐热性的最优分割误差函数及分类结果;随着分类数增加,误差函数趋于稳定,初步将其分为3级,并进行F检验(表5)。结果表明,各分级差异极显著($P<0.01$),因此确定为最优3级分割,并将其耐热性级别分为弱、

表4 不同葡萄品种耐热性分析

Table 4 Analysis of heat tolerance in different grape cultivars

品种 Cultivar	综合值 AR	排名 Rank	耐热性 Heat tolerance
无核白 Thompson Seedless	4.722	17	弱 Weak
无核白鸡心 Centennial Seedless	5.424	9	中 Medium
红旗特早玫瑰 Hongqi Tezaomeigui	4.849	16	弱 Weak
和田黄 Hetianhuang	6.507	4	强 Strong
木纳格 Munage	5.192	11	中 Medium
水晶无核 Shuijing Wuhe	4.004	19	弱 Weak
巨玫瑰 Jumeigui	5.252	10	中 Medium
巨峰 Kyoho	5.544	8	中 Medium
乍娜 Cardinal	5.045	13	中 Medium
红地球 Red Globe	8.179	1	强 Strong
金田玫瑰 Jintian Meigui	5.556	7	中 Medium
里扎马特 Rizamat	5.680	5	中 Medium
美人指 Manicure finger	5.563	6	中 Medium
维多利亚 Victoria	4.317	18	弱 Weak
矢富罗莎 Yatomi Rosa	4.889	15	弱 Weak
藤稔 Fujiminori	6.848	2	强 Strong
克瑞森无核 Crimson Seedless	4.956	14	弱 Weak
金田蜜 Jintianmi	5.108	12	中 Medium
贝达 Beta	6.565	3	强 Strong

表5 不同分类数下的AR的分类结果

Table 5 Classification results of AR under different cluster numbers

分类数 Cluster number	误差函数 Error function	最优分割结果 Optimal segmentation result
2	0.287 6	1-4,5-19
3	0.171 2	1-4,5-13,14-19
4	0.069 2	1,2-4,5-13,14-19
5	0.021 6	1,2-4,5-9,10-17,18-19
6	0.011 6	1,2-4,5-9,10-13,14-17,18-19
7	0.007 9	1,2,3-4,5-9,10-13,14-17,18-19

注:“最优分割结果”列中数字代表19个品种的排名顺序,与表4同

Note: The column number of “Optimal segmentation result” indicates the rank of 19 cultivars; the same as in Table 4

中、强3种类型,AR阈值对应 <4.0 、 $4.0\sim6.0$ 、 >6.0 。根据该标准,对19个品种进行筛选评价,最终耐热性强的品种有4个,中等耐热品种有9个,耐热性弱品种有6个。其中,‘红地球’、‘藤稔’、‘贝达’、‘和田黄’等为耐热性强的品种,可为葡萄耐热品种的选育提供理论参考。

3 讨论

植物对高温胁迫的响应受很多因素影响,不同种类植物的耐热机制也不尽相同^[32]。研究表明葡萄的最适生长温度为 $25\sim30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[12,36],也有学者认为日间 $30\sim35\text{ }^{\circ}\text{C}$ 温度对葡萄光合作用没有显著影响,超过 $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ 才对葡萄光合作用产生显著影响^[36]。因此,本研究在吐鲁番自然高温($>40\text{ }^{\circ}\text{C}$)条件下,开展不同品种葡萄生理指标的高温响应和耐热性评价,对葡萄耐热生理防御机制研究和耐热性品种选育具有参考价值。结果表明,‘红地球’、‘和田黄’、‘藤稔’、‘贝达’等4个品种光合效率和叶绿素含量均相对较高,综合评价耐热性较强,适应较强的品种,可为吐鲁番耐热葡萄品种选育提供参考。

植物的形态特征变化能直接反映高温伤害程度和抗高温胁迫能力^[14],光合作用是植物对高温最敏感的生理变化过程^[23-24],而叶绿素是植物进行光合作用的主要色素,其含量直接反映植物的营养状况和光合能力。本研究发现,在吐鲁番自然高温条件下,光合效率和叶绿素含量与叶片表观形态基本吻合,与本人前期研究结果类似^[8]。本研究还发现高温条件下‘无核白’葡萄叶片的净光合速率和叶绿素含量均显著低于其他品种,但仍能长期在吐鲁番正常种植并推广,笔者分析可能与‘无核白’在高温条件下电子传递速率高、渗透调节能力和自我保护性较强有关^[8,30],值得进一步的探索研究。

可溶性蛋白质和脯氨酸具有渗透调节和防止细胞质脱水的作用,能反映植物的抗胁迫能力^[23,28]。MDA含量代表膜脂过氧化程度,间接反映植物组织抗氧化能力^[23]。高温逆境会导致植物过氧化加剧,引起MDA含量上升,植物通过增强抗氧化酶活性和提高可溶性蛋白质、脯氨酸含量来维持膜系统的稳定性^[14,23]。本研究结果表明,在吐鲁番独特的自然高温条件下,19个葡萄品种叶片的抗氧化酶活性与其光合效率表现基本一致,但与MDA含量表现不一致,笔者认为这可能与蛋白质浓度和酶蛋白失活有关,与查倩等^[14]研究结果一致。

不同生理指标对高温胁迫的响应差别很大,反

映出的信息对耐热性评价又有一定的相关性,李辉^[34]、姜建福^[31]等利用模糊隶属函数与聚类分析评价了不同品种植物的耐热性,均得到了满意结果。因此,本研究利用模糊隶属函数结合最优分割聚类法,综合评价不同品种葡萄的耐热性^[31-36],其结果与植株田间形态表现基本一致。另有研究表

明^[21-22],强光和高温能够协同抑制植物PSⅡ的功能,仅通过在室内测定叶片并不能完全真实反映其在自然环境中的耐热性^[27],而本研究数据是在自然高温、强光照环境条件下获得的,因此所采用的方法和所得结果对葡萄的耐热性评价、鉴定和品种选育均具有一定参考意义。

参考文献:

- [1] LIU J Z, FENG L L, GU X T, et al. An H3K27me3 demethylase-HSFA2 regulatory loop orchestrates transgenerational thermomemory in *Arabidopsis* [J]. *Cell Research*, 2019, 29: 379-390.
- [2] 张淑芳,陵军成.高温胁迫对日光温室葡萄叶片生理特性的影响[J].青海农林科技,2017,(2): 18-20.
- ZHANG S F, LING J C. Effects of high temperature stress on physiological property of grape leaf in greenhouse[J]. *Qinghai Agricultural and Forestry Technology*, 2017, (2): 18-20.
- [3] 查倩,奚晓军,蒋爱丽,等.高温胁迫对葡萄高温相关基因和蛋白表达的影响[J].中国农业科学,2017,50(9): 1 674-1 683.
- ZHA Q, XI X J, JIANG A L, et al. Influence of heat stress on the expression of related genes and proteins in grapevines [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(9): 1 674-1 683.
- [4] 张睿佳,李瑛,虞秀明,等.高温胁迫与外源油菜素内酯对‘巨峰’葡萄叶片光合生理和果实品质的影响[J].果树学报,2015,32(4): 590-596.
- ZHANG R J, LI Y, YU X M, et al. Effects of heat stress and exogenous brassinolide on photosynthesis of leaves and berry quality of ‘Kyoho’ grapevine[J]. *Journal of Fruit Science*, 2015, 32(4): 590-596.
- [5] IPCC. Climate change 2014: The physical science basis//contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [6] 陈虹.新疆统计年鉴[M].北京:中国统计出版社,2018.
- [7] 吐鲁番政府网.走进吐鲁番-气候特征[EB/OL].2017-09-14 [2018-04-15]. <http://www.tlf.gov.cn/info/375/171173.htm>.
- [8] 吴久赟,廉苇佳,刘志刚,等.不同葡萄品种叶绿素荧光参数的高温响应及其耐热性评价[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2019,47(6): 80-88.
- WU J Y, LIAN W J, LIU Z G, et al. High temperature response of chlorophyll fluorescence parameter and heat tolerance evaluation of different grape cultivars[J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2019, 47(6): 80-88.
- [9] WALBOT V. How plants cope with temperature stress[J]. *BMC Biol*, 2011, 9(1): 79.
- [10] WANG L J, FAN L, LOESCHER W, et al. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under heat stress and accelerates recovery in grapevine leaves[J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10(1): 34.
- [11] 罗海波,马苓,段伟.高温胁迫对‘赤霞珠’葡萄光合作用的影响[J].中国农业科学,2010,43(13): 2 744-2 750.
- LUO H B, MA L, DUAN W, et al. Influence of heat stress on photosynthesis in *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(13): 2 744-2 750.
- [12] 查倩,奚晓军,蒋爱丽,等.高温胁迫对葡萄幼树叶绿素荧光特性和抗氧化酶活性的影响[J].植物生理学报,2016,52(4): 525-532.
- ZHA Q, XI X J, JIANG A L, et al. Effects of heat stress on chlorophyll fluorescence characteristics and antioxidant activity in grapevines[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(4): 525-532.
- [13] ZHA Q, XI X J, JIANG A L, et al. Changes in the protective mechanism of photosystem II and molecular regulation in response to high temperature stress in grapevines[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2016, 101: 43-53.
- [14] 查倩,奚晓军,蒋爱丽,等.不同鲜食葡萄品种的高温逆境应答反应研究[J].上海农业学报,2018,34(5): 77-83.
- ZHA Q, XI X J, JIANG A L, et al. Research on high temperature stress response of different table grape cultivars[J]. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2018, 34(5): 77-83.
- [15] 杨小飞,郭房庆.高温逆境下植物叶片衰老机理研究进展[J].植物生理学报,2014,50(9): 1 285-1 292.
- YANG X F, GUO F Q. Research advances in mechanisms of plant leaf senescence under heat stress[J]. *Plant Physiol J*, 2014, 50(9): 1 285-1 292.
- [16] 吴韩英,寿森炎,朱祝军,等.高温胁迫对甜椒的光合作用和叶绿素荧光的影响[J].园艺学报,2001,28(6): 517-521.
- WU H Y, SHOU S Y, ZHU Z J, et al. Effect of high temperature stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in sweet pepper (*Capsicum frutescens* L.) [J]. *Acta Horiculturae Sinica*, 2001, 28(6): 517-521.
- [17] 孙军利,赵宝龙,郁松林.外源水杨酸对高温胁迫下葡萄幼苗膜脂过氧化及抗氧化酶活性的影响[J].石河子大学学报(自然科学版),2015,33(3): 275-280.
- SUN J L, ZHAO B L, YU S L. Effects of exogenous salicylic acid (SA) on membrane lipid peroxidation and the activity of antioxidant in grape seedlings under high temperature stress[J]. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 2015, 33(3): 275-280.
- [18] 李小红,李辉信,任俊鹏,等.Cd胁迫对不同砧穗组合葡萄植株光合作用、膜脂过氧化和抗氧化酶活性的影响[J].河南农

- 业科学,2018,47(3): 100-104.
- [18] LI X H, LI H X, REN J P, et al. Effect of cadmium stress on photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant enzymes activities of grapevine with different scion-rootstock combinations[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2018,47(3): 100-104.
- [19] 孙利鑫,谢艳玲,张亚红.设施内环境温度变化对葡萄促早与延后栽培叶片抗氧化特性的影响[J].北方园艺,2014,(1): 38-43.
- SUN L X, XIE Y L, ZHANG Y H. Effect of temperature variation within the facilities on antioxidant properties grape leaves under early and delayed cultivation[J]. *Northern Horticulture*, 2014,(1): 38-43.
- [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): 1 245-1 250.
- WANG B L, XU M, SHI Q H, et al. Effects of high temperature stress on antioxidant systems, chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in early cauliflower leaves [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004,37(8): 1 245-1 250.
- [21] 孙永江,付艳东,杜远鹏,等.不同温度/光照组合对‘赤霞珠’葡萄叶片光系统Ⅱ功能的影响[J].中国农业科学,2013,46(6): 1 191-1 200.
- SUN Y J, FU Y D, DU Y P, et al. Effects of different temperature and light treatments on photosynthetic system Ⅱ in *Vitis vinifera* L. cv. cabernet sauvignon[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013,46(6): 1 191-1 200.
- [22] 孙永江,杜远鹏,翟衡.高温胁迫下不同光强对‘赤霞珠’葡萄PSⅡ活性及恢复的影响[J].植物生理学报,2014,50(8): 1 209-1 215.
- SUN Y J, DU Y P, ZHAI H. Effects of different light intensity on PSIIactivity and recovery of *Vitis vinifera* cv. cabernet sauvignon leaves under high temperature stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2014,50(8): 1 209-1 215.
- [23] 王涛,田雪瑶,谢寅峰,等.植物耐热性研究进展[J].云南农业大学学报,2013,28(5): 719-726.
- WANG T, TIAN X Y, XIE Y F, et al. Research advance on heat-stress tolerance in plants[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 2013,28(5): 719-726.
- [24] 靳娟,杨磊,樊丁宇,等.果树耐高温研究进展[J].分子植物育种,1-12. [2018-10-12]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20180817.1643.008.html>.
- JIN J, YANG L, FAN D Y, et al. Advances in the studies on high temperature tolerance of fruit trees[J]. *Molecular Plant Breeding*, 1-12. [2018-10-12]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20180817.1643.008.html>.
- [25] 查倩,奚晓军,蒋爱丽,等.高温条件下‘巨玫瑰’葡萄品种叶片表型、可溶性糖和叶绿素荧光特性的研究[J].中国农学通报,2015,31(25): 118-123.
- ZHA Q, XI X J, JIANG A L, et al. Study on leaf phenotype, soluble sugar and chlorophyll fluorescence characteristics response to heat stress in ‘Jumeigui’ grapes[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015,31(25): 118-123.
- [26] STEFANOV D, PETKOVA V, DENEV I D. Screening for heat tolerance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines and cultivars using JIP-test [J]. *Scientia Horticulturae*, 2011,128(1): 1-6.
- [27] 孙军利,赵宝龙,郁松林.外源水杨酸(SA)对高温胁迫下葡萄幼苗耐热性诱导研究[J].水土保持学报,2014,28(3): 290-294.
- SUN J L, ZHAO B L, YU S L. Study of exogenous salicylic acid (SA) on the heat tolerance in grape seedlings under high temperature stress [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2014,28(3): 290-294.
- [28] 徐洪国.葡萄耐热性评价及不同耐热性葡萄转录组研究[D].北京:中国农业大学,2014.
- [29] 贾杨.吐鲁番葡萄叶幕微气候差异及若干葡萄品种光合特性研究[D].乌鲁木齐:新疆农业大学,2015.
- [30] 贾杨,廖康,牛莹莹,等.不同葡萄品种在吐鲁番的光合特性及荧光参数差异分析[J].新疆农业大学学报,2015,38(1): 12-17.
- JIA Y, LIAO K, NIU Y Y, et al. Analysis on difference of photosynthetic characteristics and fluorescence parameters of different grape varieties in Turpan area [J]. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 2015,38(1): 12-17.
- [31] 姜建福,马寅峰,樊秀彩,等.196份葡萄属(*Vitis* L.)种质资源耐热性评价[J].植物遗传资源学报,2017,18(1): 70-79.
- JIANG J F, MA Y F, FAN X C, et al. Evaluation of 196 *Vitis* germplasm resources to heat tolerance [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017,18(1): 70-79.
- [32] ZHA Q, XI X J, HE Y N, et al. Comprehensive evaluation of heat resistance in 68 *Vitis* germplasm resources[J]. *Vitis*, 2018,57: 75-81.
- [33] 张会丽,袁闯,朱林,等.利用隶属函数值法对玉米成熟期耐盐性的综合评价[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2018,46(2): 47-55.
- ZHANG H L, YUAN C, ZHU L, et al. Comprehensive evaluation of salt-tolerance of maize at mature period using subordinate function value analysis[J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2018,46(2): 47-55.
- [34] 李辉,苏家乐,李畅,等.高温胁迫下杜鹃不同品种的生理响应及其耐热性综合评价[J].江苏林业科技,2018,45(5): 1-9.
- LI H, SU J L, LI C, et al. Physiological response and heat tolerance of different *Rhododendron* cultivars under high temperature stress[J]. *Journal of Jiangsu Forestry & Technology*, 2018,45(5): 1-9.
- [35] 吴久赞.吐鲁番不同品种葡萄的耐热性评价[D].新疆石河子:石河子大学,2018.
- [36] 李晨,李秀杰,韩真,等.非生物胁迫对葡萄光合作用的影响研究进展[J].山东农业科学,2017,49(12): 144-148.
- LI C, LI X J, HAN Z, et al. Research advances on effects of abiotic stress on photosynthesis of grape[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2017,49(12): 144-148.