

金露梅幼苗对高温胁迫的生理生化响应

郭盈添, 范 琨, 白 果, 石杰霞, 董开茂, 关雪莲, 郑 健*

(北京农学院 园林学院, 北京 102206)

摘 要: 通过测定金露梅 2 年生幼苗在连续 6 d 高温胁迫(每日 9:00~15:00 为 42 °C, 其余时间 30 °C)下及 1 d 恢复期间(对照, 每日 6:00~18:00 为 30 °C, 其余时间 20 °C)的叶片生理生化指标的变化, 探讨金露梅耐热的生理生化机制。结果显示: 随高温胁迫时间的延长, 细胞膜透性以及丙二醛(MDA)、可溶性糖和游离脯氨酸含量均呈上升的趋势, 超氧化物歧化酶(SOD)活性呈下降趋势, 过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性呈先上升后下降趋势, 且除细胞膜透性与对照无显著差异外, 其它指标均显著高于对照; 恢复 1 d 后, 各项指标水平均与对照持平。研究表明, 在高温胁迫条件下, 金露梅幼苗能通过提高渗透调节物质可溶性糖、脯氨酸含量来增强对高温逆境的适应性, 同时还通过增强 POD、CAT、APX 活性清除因胁迫积累的 H₂O₂ 以及活性氧, 以维持细胞内活性氧产生和清除的动态平衡, 保护细胞膜的稳定性, 进而提高其对高温逆境的抗性。

关键词: 金露梅; 高温胁迫; 渗透调节物质; 抗氧化酶

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Physiological-biochemical Response of *Potentilla fruticosa* to High Temperature Stress

GUO Yingtian, FAN Kun, BAI Guo, SHI Jiexia, DONG Kaimao, GUAN Xuelian, ZHENG Jian*

(College of Landscape, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206)

Abstract: The physiological biochemical mechanism of heat stress *Potentilla fruticosa* was investigated through measuring the changes of physiological and biochemical indicators in leaves of the 2-years old *P. fruticosa* under the conditions to 6 d high temperature stress (42 °C from 9:00 to 15:00 and 30 °C during the rest time of each day) and 1 d recovery (Control, 30 °C from 6:00 to 18:00 and 20 °C during the remainder time of each day). Results showed that the membrane permeability, the contents of MDA, soluble sugar content and free proline content increased gradually, while the activity of SOD decreased, the activities of POD, CAT and APX first rose and then declined with the high temperature stress. All the indicators under the heat stress were significantly higher than that of control. However, the membrane permeability had no significant difference with control. All the indicators following 1 d recovery were almost same with control. *P. fruticosa* could increase the adaptability to heat stress by increasing the contents of osmoregulation substances such as soluble sugar and proline. In addition, *P. fruticosa* would improve the resistance to heat stress by increasing the activities of antioxidases such as POD, CAT and APX to remove the excess H₂O₂ and active oxygen to maintain the dynamic balance of generation and removal of reactive oxygen of cells.

Key words: *Potentilla fruticosa*; high temperature stress; osmoregulation substance; antioxidase

收稿日期: 2014-03-07; 修改稿收到日期: 2014-07-13

基金项目: 北京市教委面上项目(KM201310020013)

作者简介: 郭盈添(1991—), 男, 在读硕士生, 主要从事林木种质资源评价研究。E-mail: gytxiaozi@163.com

* 通信作者: 郑 健, 硕士生导师, 副教授, 主要从事林木种质资源与利用工作。E-mail: zhengjian@bac.edu.cn

环境胁迫是影响和限制植物生产的主要因子,自然条件下植物并非总是生活在适宜条件下,常会遇到高温、低温、干旱、水涝、盐害、病虫害等不良环境因素影响。而植物抗逆性是指植物对逆境的适应性反应,随着全球气候变化,恶劣天气出现的频率也在日益增加,因此有关植物抗逆性潜能和特殊生境下植物的生态适应机制成为了植物生理生态研究的热点问题之一^[1]。温度特别是高温是影响植物生长发育的重要环境因素。研究表明,温度每升高 1℃,作物产量可减少高达 17%^[2]。随着全球气温升高,高温胁迫对植物的影响也日趋明显。高温常引起植物萎蔫甚至死亡,这与高温引起植物生理代谢紊乱和细胞组织结构的热损伤等有关,因此高温成为限制植物分布、生长以及生产力的主要环境因子^[3-4]。

金露梅(*Potentilla fruticosa* L.)为蔷薇科(Rosaceae)委陵菜属(*Potentilla*)落叶小灌木,又名金老梅、金蜡梅,花期 5~9 月,广泛分布于北温带地区。金露梅在亚洲、欧洲、北美均产,在中国主要分布于东北、华北、西北、西南各地;生于海拔 2 000 m 以上草地、草原及高山灌丛中^[5]。金露梅枝叶繁茂,花为金黄色且花期长达半年,是良好的晚春、夏季观花灌木,可配植于高山园或岩石园,亦可片植于公园、花园等处,还可盆栽观赏^[6]。

目前,金露梅在华北平原地区的引种驯化工作已经初步成功,关于金露梅的研究主要集中在有性繁殖和无性繁殖以及栽培技术等方面。2004 年,郑健等^[7]在实验室条件下探索了金露梅种子的最适萌发条件,芦维忠等^[8]以金露梅嫩茎为外植体进行簇生芽诱导并得到了最佳培养基配方;2007 年,郑健等^[9]报道药剂巴比安(BBA)能够促进金露梅硬枝扦插和嫩枝扦插生根。迄今刘行等^[10]研究了 NaCl 胁迫下金露梅叶片的质膜透性、MDA 含量、SOD 活性等生理指标的变化状况,而有关高温逆境下金露梅的生理生化响应机制的研究还未见报道。本试验模拟中国夏季北方高温气象条件,对金露梅进行 6 d 昼/夜 42℃/30℃的高温处理,然后在昼/夜 30℃/20℃条件下进行 1 d 的恢复。通过测定其生理生化指标的变化评价其耐热性能,为金露梅的园林绿化应用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养

供试材料为 2 年生金露梅幼苗,种子来源于河北雾灵山,于 2013 年 3 月 21 日将上一年繁育的 1

年生实生苗定植于盆口直径为 30 cm、盆底直径为 20 cm 的塑料花盆中,每盆 1 株,营养土由田园土、草炭土、蛭石按 1:1:1 混合而成。然后将盆栽金露梅幼苗置于北京农学院园林学院可控温的温室内(白天最高温度不超过 30℃,自然光照)进行培养,其它按温室常规管理。

1.2 试验设计

材料处理参照罗海波^[11]的方法。待幼苗功能叶成熟后,于 2013 年 6 月 19 日挑选长势一致的试材,转入能够控制环境条件的人工气候箱中,人工气候箱的条件为:光照周期 14 h/10 h(昼/夜),昼/夜温度为 30℃/20℃,空气相对湿度为 70%左右,每日 6:00~20:00 照光,光照强度为 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。待金露梅苗在此人工气候箱中适应生长 3 d 后,第 4 天将金露梅苗分成两组,一组作高温处理,另一组作对照(CK),并把这一天作为试验的第 1 天。对照金露梅苗依然在这个人工气候箱中,依照前面适应时的生长条件进行管理。高温处理苗移入另外一个人工气候箱中,处理过程如下:试验第 1 天 9:00 开始进行 42℃高温处理,15:00 结束,温度迅速降到 30℃并保持到第 2 天 9:00;第 2 天 9:00 再重复第 1 天的高温处理过程,连续循环处理 6 d,其它生长条件与对照一致。待第 6 天高温处理结束后,恢复为 30℃,之后的生长条件与对照完全一样。在试验第 1 天(即 6 月 22 日)42℃高温处理前、高温处理的第 4 天(即 6 月 25 日)和第 6 天(即 6 月 27 日)以及高温处理结束后恢复 1 d(即 6 月 28 日)时,从每株幼苗根基向上 1/4 处取功能叶片进行各项生理生化指标测定。处理和对照均为 8 株,以每 2 株的混合样为 1 次重复,即 4 次重复。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 细胞质膜相对透性和丙二醛含量 参照陈建勋^[12]和郝建军等^[13]的方法并略加改进。细胞质膜相对透性测定采用电导率法,丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸法。

1.3.2 渗透调节物质含量 参照李玲^[14]和郝建军^[13]的方法,可溶性糖测定采取蒽酮比色法,蔗糖标准曲线回归方程为 $y=0.064\ 5x-0.063\ 7$, $R^2=0.999\ 7$;游离脯氨酸量测定采用酸性茚三酮法,脯氨酸标准曲线回归方程为 $y=0.021\ 3x-0.024\ 7$, $R^2=0.977\ 3$ 。

1.3.3 抗氧化酶活性 测定参照陈建勋^[12]和李合生^[15]的方法。超氧化物歧化酶(SOD)测定以抑制 NBT 光还原的 50% 为一个酶活性单位,测定 SOD

总活性。过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚氧化法,酶活性以 1 g 鲜样 1 min 内 OD₄₇₀ 升高的数值表示。抗坏血酸过氧化物酶(APX)与过氧化氢酶(CAT)活性均采用紫外分光光度计法。其中,APX 活性以 1 g 鲜样 1 min 内 OD₂₉₀ 变化 0.01 为一个酶活力单位,试验结果以 U · g⁻¹ 表示;CAT 活性以 1 g 鲜样 1 min 内 OD₂₄₀ 变化 0.1 为一个酶活力单位,试验结果以 U · g⁻¹ 表示。

1.4 数据整理及分析

分别采用 Excel 软件、SPSS 13.0 统计软件进行数据整理和统计分析。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对金露梅叶片膜质过氧化的影响

图 1,A 显示,金露梅幼苗叶片细胞的膜透性经过 6 h 的高温(42 °C)胁迫后与对照差异不显著;此后再经连续 3 d 和 5 d 的 42 °C/30 °C 的胁迫处理后,叶片细胞的膜透性呈先升高后降低的趋势,但在 42 °C 高温胁迫处理过程中没有发生显著变化;经过 1 d 恢复后,处理组的膜透性与对照持平。同时,在高温胁迫后,金露梅幼苗叶片细胞的丙二醛含量急剧升高,在胁迫第 4 天达到最大值,且与同期对照差异显著;而在胁迫第 6 天以及恢复 1 d 后,叶片丙二醛含量迅速降低并与对照持平(图 1,B)。以上结果表明金露梅能够忍耐 42 °C/30 °C 的高温胁迫。

2.2 高温胁迫下金露梅叶片中渗透调节物质含量的变化

从图 2,A 中可以看出,在高温(42 °C)胁迫 6 h

的过程中,金露梅幼苗叶片细胞的可溶性糖含量迅速上升,明显高于同期对照;但从开始高温胁迫的第 1 天到第 6 天,叶片细胞中的可溶性糖含量没有发生显著变化,一直稳定在较高水平,且全部处理组的可溶性糖含量均显著高于对照;经过 1 d 恢复,处理组的可溶性糖含量较胁迫时显著下降,但仍然比对照组高。同时,与对照相比,在高温(42 °C)胁迫 6 h 的过程中,金露梅幼苗叶片细胞游离脯氨酸量明显升高,并在高温胁迫(42 °C/30 °C)过程中持续升高,并在高温胁迫第 6 天时达到最大值,达到对照的 1.3 倍;恢复 1 d 后,叶片细胞脯氨酸量快速下降到几乎与对照相同的水平(图 2,B)。以上结果说明金露梅可能通过增加细胞中可溶性糖和游离脯氨酸等渗透调节物质来抵御高温胁迫。

2.3 高温胁迫下金露梅叶片中保护酶活性的影响

图 3,A 显示,在高温胁迫的 6 d 中,金露梅叶片细胞 SOD 活性随胁迫时间的延长呈现下降趋势,但均高于同期对照组;其中,叶片细胞 SOD 活性在高温(42 °C/30 °C)胁迫处理的第 1 天和第 4 天显著高于对照,而在高温胁迫的第 6 天及恢复 1 d 时与对照无显著差异。同时,POD、CAT、APX 也是植物体内抗氧化保护酶系统的重要组成部分,其活性也能作为判断植物耐热性的指标,它们在高温胁迫过程中表现出相似变化趋势(图 3,B~D)。其中,高温胁迫处理 1 d 后,POD、CAT、APX 活性开始上升;在胁迫第 4 天时均达到最大值,此时分别是同期对照的 1.22、1.26、2.65 倍,这说明高温处理能诱导金露梅叶片细胞 POD、CAT、APX 活性显著增强;在

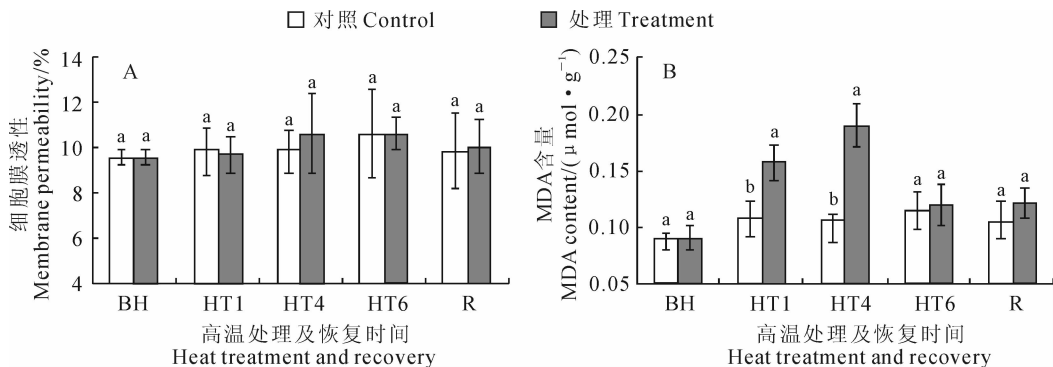


图 1 高温胁迫及恢复对金露梅叶片膜透性、MDA 含量的影响
BH. 高温处理前;HT1、HT4、HT6 分别表示高温处理的第 1、4 和 6 天;R. 恢复 1 d;
同期不同字母表示处理与对照间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

Fig. 1 Effect of high temperature and recovery on membrane permeability and MDA content in *P. fruticosa* leaves

BH. Before high temperature; HT1, HT4, HT6. Stand for treated under high temperature for 1, 4 and 6 d, respectively; R. Recovery for 1 d;
The differnt normal letters in the same time indicate significant difference between treatment and control at 0.05 level; The same as below

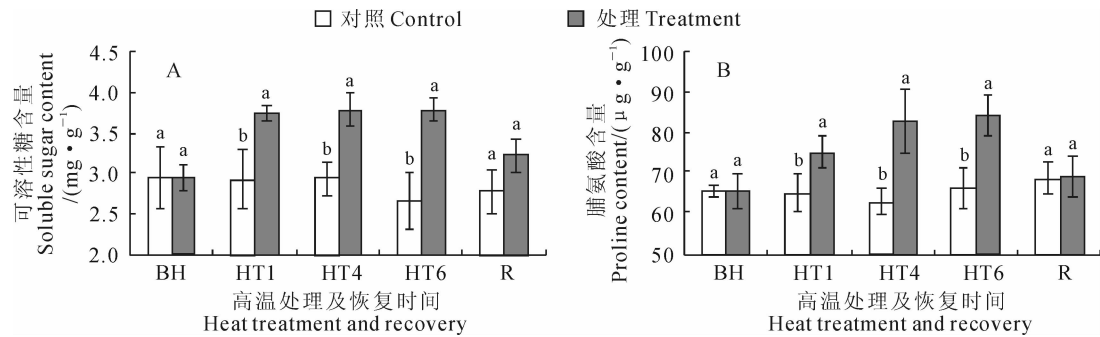


图 2 高温胁迫及恢复对金露梅叶片可溶性糖、脯氨酸含量的影响

Fig. 2 Effect of high temperature and recovery on soluble sugar and proline contents in *P. fruticosa* leaves

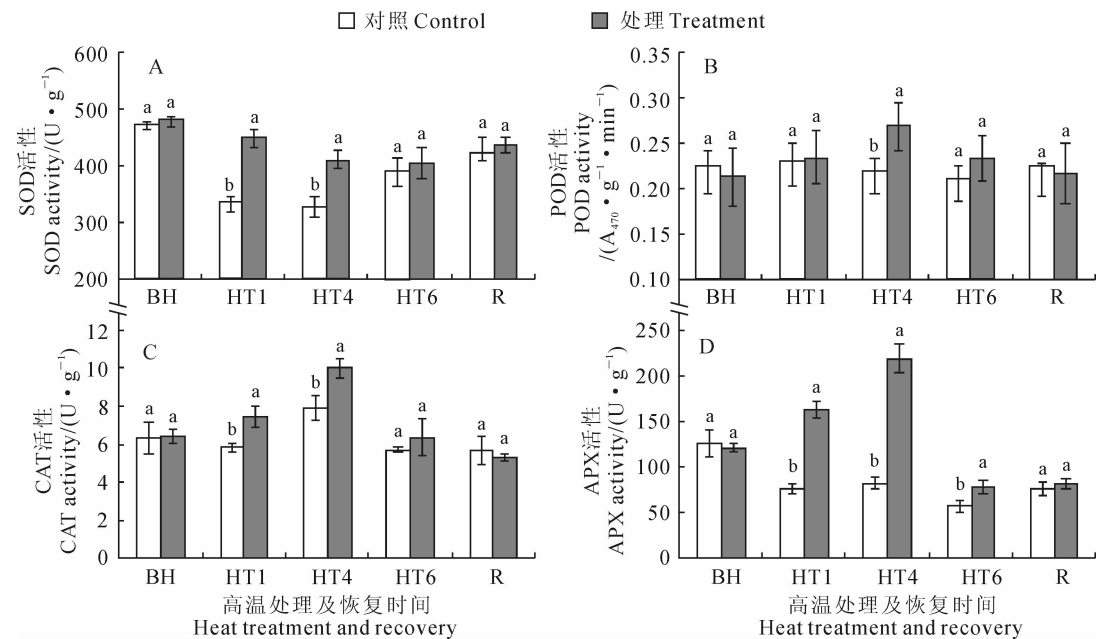


图 3 高温胁迫及恢复对金露梅叶片 SOD、POD、CAT、APX 活性的影响

Fig. 3 Effect of high temperature and recovery on the activities of SOD, POD, CAT, APX in *P. fruticosa* leaves

高温胁迫第 6 天,APX 活性仍显著高于对照,POD、CAT 活性与对照无显著差异,但仍高于对照;在恢复 1 天后,上述各保护酶的活性均基本与对照持平。研究说明金露梅叶片通过诱导 SOD、POD、CAT、APX 等保护酶活性升高,抵御高温胁迫的伤害。

2.4 高温胁迫下金露梅细胞膜透性与其他各项生理生化指标间的相关性分析

高温胁迫对植物的危害最直接的表现是膜透性的变化上,通过对膜透性的变化与其它指标间的相关性分析可知,金露梅叶片的膜透性与 MDA、可溶性糖、脯氨酸含量、POD、CAT、APX 活性均呈正相关,但相关性不显著,而与 SOD 活性呈显著负相关(表 1)。在高温处理下细胞质膜透性增大的同时,MDA、可溶性糖、脯氨酸含量亦增加,POD、CAT、APX 活性亦升高,而 SOD 活性显著降低。

表 1 高温(42℃/30℃)胁迫时金露梅叶片细胞膜透性与其他各指标的相关性分析

Table 1 Correlation analysis between the membrane permeability and other indices in *P. fruticosa* leaves under 42℃/30℃ high temperature stress

指标 Index	膜透性 Membrane permeability
MDA	0.406
可溶性糖 Soluble sugar	0.347
脯氨酸 Proline	0.295
SOD	-0.591*
POD	0.184
CAT	0.562
APX	0.378

注:*. 在 0.05 水平相关性显著(双尾)。
Note:*. Correlation is significant at 0.05 level(2-tailed).

3 讨 论

植物受到高温胁迫后,在形态上可能会引起叶色发黄、变褐乃至灼伤;在内部生理机制方面会导致细胞膜透性增大、电解质外渗,进而导致活性氧含量增加,使细胞内出现氧化胁迫,引起生物大分子的损伤^[16-19]。细胞膜系统对逆境比较敏感,是逆境的攻击目标。高温胁迫能导致细胞膜完整性的丧失,从而导致细胞渗透性增加和电解质的泄露。细胞膜的热稳定性反映了植物的耐热能力。本试验发现,随高温胁迫处理时间的延长,金露梅叶片细胞膜透性有上升趋势,但与对照差异不显著;经过 1 d 恢复,高温处理的膜透性与对照持平,表明金露梅能够忍耐 42 °C/30 °C 的高温胁迫。这一结果与花楸树 (*Sorbus pohuashanensis*)、黄金树 (*Catalpa speciosa*)^[20] 等在高温环境下的反应相反。MDA 作为膜脂过氧化产物之一,其含量在一定程度上能够反映膜脂过氧化的强度和膜系统受伤害程度,本试验发现丙二醛的含量随高温胁迫时间的延长而显著升高,但在胁迫第 6 d 以及恢复 1 d 后与对照持平。这表明在高温胁迫初期金露梅叶片细胞膜受到伤害,但随后其可能启动了自我修复机制以达到忍耐高温的环境。至于其是否启动了自我修复机制,又是如何启动的,尚需进一步试验研究。

渗透调节是植物在逆境胁迫下降低渗透势、抵抗胁迫的一种重要方式,可溶性糖和游离脯氨酸都是重要的渗透调节物质。在植物体遭受高温胁迫时,其体内可溶性糖含量通常会升高。植物体内脯氨酸合成酶类有反馈抑制作用,因此正常情况下植物体内脯氨酸量不高,然而遭受逆境胁迫时,反馈抑制作用减弱,导致体内游离脯氨酸量上升^[21];同时,脯氨酸具有较强的水合能力,逆境下积累的游离脯氨酸可以作为溶质来调节细胞内水环境的变化^[22]。本试验结果表明,高温(42 °C)胁迫 1 d 后,金露梅叶片可溶性糖、游离脯氨酸含量显著高于对照,经过 4 d 以及 6 d 的(42 °C/30 °C)胁迫后,金露梅叶片中可溶性糖含量没有发生显著变化,而游离脯氨酸量持续升高,在胁迫第 6 天时达到最大值,是对照的 1.3 倍。这说明在高温胁迫下,金露梅通过积累体内的可溶性糖和游离脯氨酸来稳定细胞膜结构^[22-24],从而减少高温对细胞膜的迫害,进而适应高温环境。经过 1 d 恢复后,高温处理的金露梅叶片可溶性糖、游离脯氨酸含量较胁迫时显著下降,但是均显著高于同期对照,这表明金露梅叶片经过逆境

胁迫后,可以逐渐恢复到正常的生理活性状态。

植物在正常生长环境中,其体内的活性氧的产生和清除处于动态平衡状态,当受到各种逆境胁迫时,细胞产生大量的活性氧进而使细胞受到活性氧胁迫^[25]。为了适应逆境环境,植物体在长期进化过程中形成了完善和复杂的酶类和非酶类抗氧化保护系统来清除活性氧^[26],SOD、POD、CAT 和 APX 等均是主要的抗氧化保护酶类。本试验结果表明随着胁迫(42/30 °C)时间的延长,金露梅体叶片 SOD 活性有下降趋势,但是显著高于对照,而 POD、CAT 和 APX 活性均是呈现先升高后下降的趋势,均在胁迫第 4 天时达到最大,且显著高于对照;胁迫 6 d 后,APX 活性仍显著高于对照,POD、CAT 活性与对照无显著差异,但高于对照;恢复 1 d 后,各保护酶活性水平均与对照持平。这说明高温胁迫引起金露梅叶片内超氧阴离子的产生,从而诱导清除活性氧的酶 SOD、POD、CAT、APX 活性的升高,维持细胞体内活性氧产生和清除的动态平衡,很好地发挥了酶防御系统的作用^[27]。本试验还发现,在高温胁迫条件下,金露梅物叶片 POD 活性相对于 CAT、APX 活性水平低很多,这可能是金露梅物种特有属性,说明在高温逆境胁迫条件下 CAT 和 APX 是金露梅主要的清除 H₂O₂ 的抗氧化酶。

进一步分析发现,在高温胁迫处理下,金露梅叶片的细胞膜透性、MDA 含量与其可溶性糖、脯氨酸含量以及 CAT、APX 活性呈显著或极显著正相关,而与其 SOD 活性呈极显著或显著负相关,也就是说在高温胁迫致使细胞质膜透性、MDA 含量增大的同时,金露梅细胞通过增大渗透调节物质如可溶性糖、脯氨酸含量来提高对高温逆境的适应性,此外还通过增强 POD、CAT、APX 活性清除因胁迫积累的 H₂O₂ 以及活性氧,使金露梅维持细胞体内活性氧产生和清除的动态平衡,进而提高其对高温逆境的抗性。有研究表明 SOD 活性在逆境条件下降低的同时,MDA 含量、细胞质膜透性有显著增大的趋势,本实验也证明了这一观点^[28]。事实上植物耐热机理是一个非常复杂的过程,是由多基因控制和各生理生化指标协同作用的结果^[29]。因而要综合分析高温胁迫对金露梅叶片各生理指标的影响,才能较为准确地了解金露梅的耐热机理。综上所述,质膜透性、MDA、游离脯氨酸含量和 SOD、CAT、APX 活性均可作为金露梅耐热性的鉴定指标;可溶性糖含量变化幅度较小,POD 活性较低,可作为参考指标。

致谢:本试验中所用的金露梅材料均由国家林木(含竹藤花卉)种质资源平台(2013 年度)提供,特此感谢!

参考文献:

- [1] JIANG G M(蒋高明). Review on some hot topics towards the research in the field of plant physiology[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报),2001,**25**(5):514—519(in Chinese).
- [2] LOBELL D B, ASNER G P. Climate and management contributions to recent trends in U. S. agricultural yields[J]. *Science*,2003,**299**(5 609):1 032.
- [3] YU M(喻 梅),GAO Q(高 琼),GAO S H(高素华). An ecophysiological model for individual plant under global change[J]. *Acta Botanica Sinica*(植物学报),1997,**39**(9):811—820(in Chinese).
- [4] LIU X, HUANG B. Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bent grass[J]. *Crop Science*,2000,**40**(2):503—513.
- [5] 中国科学院“中国植物志”编辑委员会. 中国植物志(第 37 卷)[M]. 北京:科学出版社,2004:244—247.
- [6] 张彦广. 河北省野生花卉调查及部分种的引种栽培研究[D]. 北京:北京林业大学,2006.
- [7] ZHENG J(郑 健),ZHANG Y G(张彦广). Study on the germination of seeds of wild flower *Potentilla fruticosa* L.[J]. *Journal of Hebei Normal University of Science & Technology*(河北科技师范学院学报),2004,**18**(2):62—64(in Chinese).
- [8] LU W ZH(芦维忠),LEI Y(雷 颖),SUN J B(孙建波). A study on rebuilding the *Potentilla fruticosa* plants by tissue culture[J]. *Journal of Northwest Forestry University*(西北林学院学报),2004,**19**(2):73—74(in Chinese).
- [9] ZHENG J(郑 健),ZHENG Y Q(郑勇奇),YUAN L(苑 林),et al. Studies on cutting propagation of *Potentilla fruticosa*[J]. *Forest Research*(林业科学研究),2007,**20**(5):736—738(in Chinese).
- [10] LIU H(刘 行),ZHANG Y G(张彦广),AN J CH(安军超),et al. NaCl stress on the physiological characteristics in *Potentilla fruticosa* L.[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*(河北农业大学学报),2009,**32**(2):34—37(in Chinese).
- [11] LUO H B(罗海波),MA L(马 零),DUAN W(段 伟),et al. Influence of heat stress on photosynthesis in *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon[J]. *Scientia Agricultura Sinica*(中国农业科学),2010,**43**(13):2 744—2 750(in Chinese).
- [12] 陈建勋,王晓峰. 植物生理学实验指导(第二版)[M]. 广州:华南理工大学出版社,2006.
- [13] 郝建军,康宗利,于 洋. 植物生理学实验技术[M]. 北京:化学工业出版社,2007:141—142,169—172.
- [14] 李 玲. 植物生理学模块实验指导[M]. 北京:科学出版社,2009:86—88.
- [15] 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,2007:164—167.
- [16] SCHOFF F, PRANDL R, REINDL A. Regulation of the heat shock response[J]. *Plant Physiology*,1998,117:1 135—1 141.
- [17] ČIAMPOROVÁ M, MISTRIK I. The ultrastructural response of root cells to stressful conditions[J]. *Environmental and Experimental Botany*,1993,33:11—26.
- [18] COLLINS G G, NIE X L, SALTVEIT M E. Heat shock proteins and chilling sensitivity of mung bean hypocotyls[J]. *Journal of Experimental Botany*,1995,46:795—802.
- [19] 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]. *Plant Physiology*,1982,56:492—499.
- [20] PENG S(彭 松),ZHENG Y Q(郑勇奇),MA M(马 森),et al. Physiological adaptation of *Sorbus pohuashanensis* seedlings to heat stress[J]. *Forest Research*(林业科学研究),2011,**25**(6):602—608(in Chinese).
- [21] OU Z L(欧祖兰),CAO F L(曹福亮),ZHENG J(郑 军). The changes of physio-biochemistry and morphological characteristics of *Ginkgo biloba* L. subjected to high temperature stress[J]. *Journal of Nanjing Forestry University*(Nat. Sci. Edi.)(南京林业大学学报·自然科学版),2008,**32**(3):31—34(in Chinese).
- [22] MA Y Z(马英姿),ZHANG H(张 慧),SONG R(宋 荣),et al. Effects of high temperature stress on physiological characteristics of *Huperzia serrata*[J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*(中草药),2013,**44**(2):224—228(in Chinese).
- [23] JIANG M Y(蒋明义),GUO SH CH(郭沼川),ZHANG X M(张学明). Proline accumulation in rice seedlings exposed to oxidative stress in relation to antioxidation[J]. *Acta Phytophysiological Sinica*(植物生理学报),1997,**23**(4):347—352(in Chinese).
- [24] LIU Y D(刘应迪),LI H P(李和平). The accumulation of free proline in mosses under high temperature stress[J]. *Journal of Jishou University*(Nat. Sci. Edi.)(吉首大学学报·自然科学版),2001,**22**(1):1—3(in Chinese).
- [25] YE X Y(耶兴元),MA F W(马锋旺),WANG SH C(王顺才),et al. Physiological effects of kiwifruit lamina under high temperature stress[J]. *Journal of Northwest Science-Technology University of Agriculture and Forestry*(Nat. Sci. Edi.)(西北农林科技大学学报·自然科学版),2004,**32**(1):33—37(in Chinese).
- [26] ZHOU G(周 广),SUN B T(孙宝腾),ZHANG L H(张乐华),et al. Responses of antioxidant system in leaves of *Rhododendron jinggangshanicum* to high temperature stress[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报),2010,**30**(6):1 149—1 156(in Chinese).
- [27] 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.
- [28] LIAO X R(廖祥儒),ZHU X CH(朱新产). Active oxygen metabolism and salt resistance of plant[J]. *Chemistry of Life*(生命的化学),1996,**16**(6):19—22(in Chinese).
- [29] LI B(李 冰),ZHOU R G(周人纲). Involvement of Ca^{2+} -CaM signal system in heat shock signal transduction[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报),2004,**24**(7):1 322—1 328(in Chinese).