

茉莉酸和高温锻炼对葡萄幼苗耐热性及其抗氧化酶的影响

陈培琴, 郁松林, 詹妍妮

(石河子大学 农学院, 中国新疆 石河子 832003)

摘要: 用 50 $\mu\text{mol/L}$ 的茉莉酸(JA)和 38 $^{\circ}\text{C}$ 高温锻炼(HA)预处理 6 h 后, 葡萄幼苗与不经预处理的葡萄幼苗(CK)相比, 前者在常温下的 SOD、POD、CAT 和 APX 等酶的活性和可溶性蛋白质含量均升高, 在遭受 42 $^{\circ}\text{C}$ 高温胁迫(HS)过程中可溶性蛋白质含量、上述酶活性的降低趋势和电解质外渗的增加受到抑制, 在一定程度上提高了幼苗高温耐热性。通过一系列结果分析, 推测 JA 和 HA 处理在诱导葡萄抗热性能上具有相似的机理。

关键词: 茉莉酸; 高温锻炼; 葡萄; 耐热性; 抗氧化

中图分类号: Q945.4; S633.1

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2006)03-0238-06

Effects of Jasmonate Acid and Heat Acclimation on Thermotolerance and Antioxidant Enzymes of Young Grape Plants

CHEN Pei-qin, YU Song-ling, ZHAN Yan-ni

(Agricultural College, Shihezi University, Shihezi 832000, Xinjiang, China)

Abstract: The young grape plants treated with 50 $\mu\text{mol/L}$ JA (Jasmonate acid, JA) solution and at 38 $^{\circ}\text{C}$ HA (Heat acclimation, HA) were studied. The result showed that SOD, POD, CAT, APX activity and soluble protein content in young grape plants become higher than CK under normal temperature. That JA and SA pretreatment enabled young grape plants to maintain higher content of soluble protein and activity of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD), ascorbic peroxidase (APX) and decrease electrolyte leakage to weaken oxidative stress under heat shock. It was suggested that JA or HA enhances thermoprotection by similar mechanisms.

Key words: jasmonate acid; heat acclimation; young grape plants; thermotolerance; antioxidant enzymes

(*Life Science Research*, 2006, 10(3): 238 ~ 243)

近年来由于“温室效应”的加剧, 果树热害成了水果产业面临的一个新的课题。我国是葡萄生产大国, 夏季高温干旱, 葡萄的产量和品质受到高温的严重影响。研究有效的提高葡萄耐热性的机

理对葡萄生产具有重大理论意义和生产意义。

茉莉酸类物质 (Jasmonates JAs) 广泛存在于自然界, 是一种植物生长调节剂, 在植物界普遍存在。研究发现植物在遭受机械伤害或病虫害时,

收稿日期: 2006-01-08; 修回日期: 2006-04-08

基金项目: 国家“863”项目子课题(2003AA241170)

作者简介: 陈培琴(1979-), 女, 宁夏固原县人, 新疆石河子大学硕士研究生, 从事果树生理研究, E-mail: cpq1114@tom.com, 郁松林(1961-), 男, 新疆石河子人, 新疆石河子大学教授, 博士, 通讯作者, 从事果树生理生态研究, Tel: 0993-2058007, E-mail: songliny@263.net.

植物体内的内源茉莉酸(Jasmonic acid, JA)会迅速积累,引发一系列的生化变化。目前,有关外源JA能提高抗病^[1]、抗盐^[2]、抗渗透胁迫^[3]、抗旱^[4]、抗寒^[5]的有不少报道,潘瑞焱和李航海^[6]报告,经茉莉酸处理的水稻幼苗,过氧化氢酶活性的提高增强了其对低温的抵抗能力,茉莉酸处理花生^[3]幼苗,在干旱胁迫下其蒸腾减弱,幼苗的SOD和POD活性下降幅度比对照小,但有关茉莉酸在耐热性方面的报道还相对较少。本文通过测定对葡萄幼苗外施茉莉酸和高温锻炼预处理后,高温胁迫下的幼苗叶片内的电解质渗透率、可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性,探讨茉莉酸提高抗热性的机制。

高温锻炼(Heat acclimation, HA)不仅可以使作物品种之间的耐热性差异表达出来,而且还可以提高作物的耐热性,提高作物适应高温环境能力^[7],并且有关研究表明高温锻炼可以通过提高植物的抗氧化能力提高其耐热性^[8,9]。

1 材料与方法

1.1 实验材料

供试材料为一年生葡萄酿酒品种“赤霞珠”(Vitis vinifera L. CV. Cabernet Sauvignon)扦插苗,2005年1月上旬,在温室中置于(最高27℃,最低18℃)把通过休眠的葡萄幼苗栽植到塑料钵(18 cm × 18 cm)中,栽植用土为:园土:草炭土:珍珠岩=3:2:1,其它按常规管理。

实验前,从温室中选择生长一致且健壮的葡萄幼苗(具有10片功能叶)作为供试材料,先用清水冲洗干净,再用蒸馏水冲洗2遍。将其分为3组,对其中两组葡萄幼苗分别喷施50 μmol/L茉莉酸(JA)溶液和蒸馏水(作为对照CK),使其植株完全湿润为止,置于27℃的人工气候箱6 h,另一组置于38℃的人工气候箱6 h,然后再将上3组处理的材料同时置于42℃进行HS处理。以上3种处理均在RXZ型人工气候箱(宁波江南仪器厂)中进行,光照强度为300 μmol/(m²·s),相对湿度为70%~80%。最后在不同(0、1、6、12、18 h)时间段对HS处理材料取样。一部分立即测定电解质渗透率,一部分先在液氮中速冻,然后在-40℃冰箱中保存,用于测定可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性。本实验完全随机设计,每处理重复3次,每重复5株幼苗。

1.2 电解质渗透率测定

参照吴国胜^[10]的方法,用打孔器将在42℃

高温胁迫下的不同时间段处理的葡萄幼苗叶片取10个直径为10 mm的叶圆片,用无离子水冲洗干净,装入含有20 mL无离子水的试管中,将装有叶片的各管置于50℃的恒温水浴锅中进行热处理,每隔30 min测一次电导值C₁,待测到其值不变时,取出试管置于沸水中10 min,测定其总电导值C₂,计算出电解质渗透率和0℃的热致死时间。

1.3 可溶性蛋白含量的测定

参照Bradford^[11]的考马斯亮蓝法测定。

1.4 3种抗氧化酶活性分析

SOD活性分析:称取0.5 g葡萄叶片,加入2 mL 50 mmol/L磷酸缓冲液(pH 7.8,内含4% PVP)在冰浴上研磨成匀浆后,加缓冲溶液使终体积为5 mL在10 000 r/min(4℃)下离心15 min,上清液用于酶活性测定。酶活性测定参照邹琦^[12]的方法稍加改进,以抑制NBT光化还原50%为一个酶活单位(U),酶活性以U/g(鲜重)表示。

POD活性分析:参照张志良^[13]的方法,称取葡萄叶片1 g,加入20 mmol/L KH₂PO₄ 5 mL,于冰浴上研磨成匀浆后,在10 000 r/min(4℃)下离心20 min,上清液用于酶活性测定。3 mL反应液中分别含有0.1 mmol/L(pH 6.0)磷酸缓冲液,0.056%(V/V)愈创木酚,0.038%(V/V)H₂O₂及1 mL酶液,测定ΔOD₄₇₀值的变化,以每分钟内OD₄₇₀变化0.01为一个过氧化物酶活性单位(U),酶活性以U/(g·min)(鲜重)表示。

CAT活性分析:参照邹琦^[12]的方法稍加改进,称取0.2 g葡萄叶片,加入10 mL 50 mmol/L(pH 7.8,内含1% PVP,5 mmol/L DTT)的磷酸缓冲液在冰浴上研磨成匀浆后,在10 000 r/min(4℃)下离心15 min,上清液用于酶活性测定。3 mL反应液中含有1.5 mL 50 mmol/L(pH 7.8)磷酸缓冲液,1 mL蒸馏水,0.3 mL 0.01 mol/L H₂O₂和0.2 mL酶液,测定ΔOD₂₄₀每分钟下降为一个酶活单位(U),酶活性以U/(g·min)(鲜重)表示。

抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidases, APX)活性:按照李忠光^[14]的方法。

2 结果与分析

2.1 JA和HA预处理对高温胁迫下葡萄幼苗电解质渗透率的影响

相对电导率可以作为耐热性的一个筛选指标。用材料在50℃下电解质渗透率为50%时的热致死时间长短,所表达的细胞膜的热稳定性能

准确的反映出植物耐热性的大小。JA 和 HA 预处理葡萄幼苗 6 h (HS 0 h 时) 与 CK 相比, 前者显著延缓了其在 50 °C 下的热致死时间 (图 1)。在 HS 1 h 时, JA 与 HA 处理的葡萄幼苗在 50 °C 的耐受时间分别为 310 min、247 min, 而葡萄幼苗 (CK) 的耐受时间为 240 min。JA 处理与 CK 相比葡萄叶片的热致死时间延长了 70 min, HA 处理表现的不是很明显, 但在 HS 的后期, HA 处理与 CK 相比葡萄幼苗叶片在 50 °C 的耐受时间长一些。这一现象在 HS 的整个过程中, 不同时间段里均表现出, JA 和 HA 两种预处理明显延缓了葡萄幼苗致死时间。同时图 1 还表明各处理在 HS 1 h 时其耐

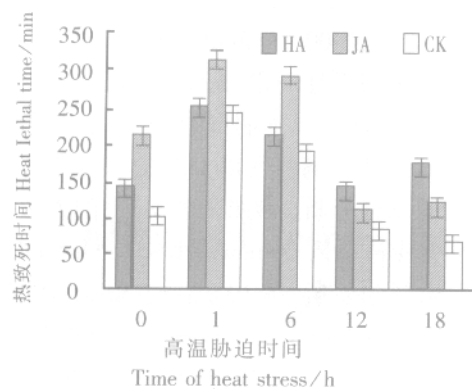


图 1 高温锻炼和喷施水杨酸、茉莉酸和对葡萄叶片抗热性影响

Fig. 1 Effects of heat acclimation or spraying JA solution on thermotolerance of grape leaves

2.2 JA 和 HA 预处理对高温胁迫下葡萄幼苗可溶性蛋白含量的影响

与未经预处理的 CK 相比, JA 和 HA 预处理葡萄幼苗 6 h (HS 0 h) 时, 显著提高了葡萄幼苗叶片在常温下的可溶性蛋白含量。HS 12 h 内, JA 和 HA 预处理与 CK 3 者葡萄叶片内可溶性蛋白含量变化趋势一致, 呈现出“先上升后下降”的趋势 (图 3a)。随着 HS 时间的延长, HA 和 CK 的葡萄叶片内可溶性蛋白含量呈持续下降趋势, 而 JA 预处理葡萄叶片的可溶性蛋白含量在 HS 后期出现反弹。各处理葡萄的可溶性蛋白含量在 HS 1 h 时出现高峰, 并在整个热胁迫过程中, JA 和 HA 预处理与 CK 相比葡萄叶片内可溶性蛋白含量维持在较高水平。HS 初期, 可溶性蛋白升高的原因可能是植物应急反应, 急剧合成热激蛋白的缘故, 尔后下降可能是因为胁迫的加重使正常蛋白合成受阻, 植物体内可溶性蛋白结构遭到破坏降解。

热性最强。

电解质外渗率是测定细胞膜透性的一种有效方法。JA 和 HA 预处理 6 h (HS 0 h 时) 与 CK 相比, 经预处理的葡萄幼苗叶片内电解质渗透率相对低一些。在 HS 12 h 内, 各处理电解质渗透率的变化趋势一致, “先下降后上升”。随着 HS 时间延长至 12 h 以后, JA 和 HA 预处理葡萄的电解质渗透率增强受到抑制, 而葡萄幼苗 (CK) 的电解质渗透率增强显著。在整个热胁迫过程中, JA 和 HA 预处理与 CK 相比都有效的减弱了葡萄叶片的电解质外渗。

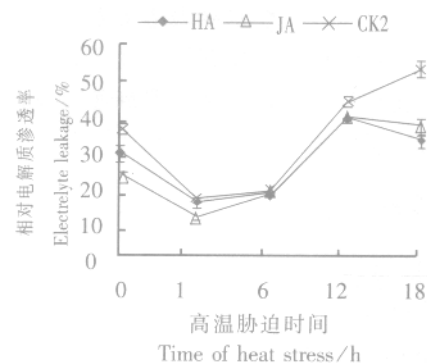


图 2 不同预处理葡萄幼苗在 HS 下电解质渗透率变化

Fig. 2 Changes of electrolyte leakage with time different pretreatments under HS

2.3 JA 和 HA 预处理对高温胁迫下葡萄幼苗 SOD 活性的影响

SOD 是植物体内抵御活性氧伤害的重要酶类之一, 在清除超氧化物阴离子自由基方面起重要作用。有证据表明, 高温能促进活性氧物质形成, 钝化 SOD 等抗氧化酶活性。与未经预处理的 CK 相比, JA 和 HA 预处理 6 h (HS 0 h) 时, 葡萄幼苗叶片内 SOD 活性显著提高 (图 3b)。HS 开始后, JA、HA 预处理和 CK 的葡萄幼苗叶片内 SOD 变化与可溶性蛋白含量变化相似“先上升后下降”。随着胁迫时间的延长至 12 h 后, CK 的葡萄幼苗叶片内 SOD 活性急剧下降, 而 JA 和 HA 预处理抑制了葡萄幼苗叶片内 SOD 活性在后期的降低。在 HS 过程中, 各处理葡萄叶片内 SOD 活性在 HS 1 h 时最高, 茉莉酸和高温锻炼处理葡萄叶片内 SOD 活性与对照相比较, 且保持相对稳定。

2.4 JA 和 HA 预处理对高温胁迫下葡萄幼苗 POD 活性的影响

JA 预处理 6 h (HS 0 h) 时, 与 CK 相比, 葡萄叶片内 POD 活性没有明显区别, 但 HA 预处理 6 h (HS 0 h) 时, 葡萄幼苗叶片内 POD 活性明显提高(图 3c)。HS 开始后, JA 和 HA 预处理与 CK 的葡萄幼苗叶片内 POD 活性变化一致“先增后减”。在 HS 1 h 时, 各处理的 POD 活性达到最高。在整个 HS 过程中, HA 处理的 POD 活性在 HS 1 h 时迅速提高, 随着 HS 时间延长, 剧烈下降到与 CK 在 HS 18 h 时水平接近, 而 JA 处理和 CK 葡萄叶片内 POD 活性在 HS 不同时间段变化不是很明显, 且 JA 处理葡萄的 POD 活性在整个 HS 过程中总保持相对较高的活性。由上述结果可以看出, HS 过程中 POD 活性保持较高是茉莉酸提高耐热性的原因之一, 但却不是高温锻炼诱导产生耐热性主要原因。

2.5 JA 和 HA 预处理对高温胁迫下葡萄幼苗 CAT 活性的影响

与未经预处理的 CK 相比, JA 预处理 6 h (HS 0 h 时), 葡萄幼苗叶片内 CAT 活性没有明显变化, 而 HA 处理提高了葡萄的 CAT 活性(图 3d)。HS 开始后, JA 和 HA 两种预处理与 CK 的葡萄幼苗叶片内 CAT 活性变化与 POD 活性变化趋势相似, “先升后降”。在 HS 1 h 时, 酶活性出现高峰。在整个胁迫过程中, JA 和 HA 两种预处理与 CK 相比, 在高温下维持了葡萄较高的 CAT 活性。

2.6 JA 和 HA 预处理对高温胁迫下葡萄幼苗 APX 活性的影响

与未经处理的 CK 相比, JA 和 HA 预处理 6 h (HS 0 h) 时, 葡萄叶片内 APX 活性显著提高(图 3e)。HS 开始后, JA 和 HA 两种预处理与 CK 葡萄幼苗叶片内 APX 活性变化与 POD 活性变化相似“先上升后下降”。在 HS 1 h 时, 各处理 APX 酶活

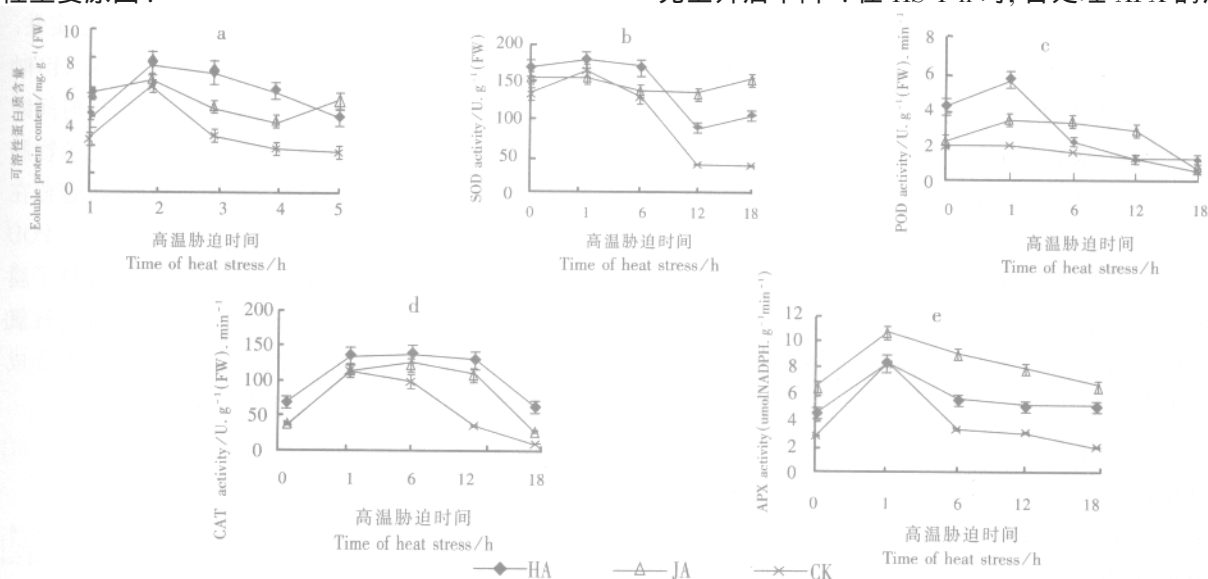


图3 不同预处理葡萄幼苗在 HS 下可溶性蛋白含量、SOD、POD、CAT、APX 活性变化

Fig. 3 Changes of soluble protein, SOD, POD, CAT, APX with time different pretreatments under HS

性出现最高峰。在整个高温胁迫过程中, JA 和 HA 两种预处理与 CK 相比保持较高的 APX 活性。

3 讨论

细胞膜是细胞与环境发生物质交换的重要通道, 是细胞感受环境胁迫的最敏感的部位。植物对逆境的适应主要在细胞膜系统。温度逆境不可逆转的伤害的原初反应发生在生物膜系统的类脂的分子热相变上。在高温逆境下, 构成生物膜的蛋白质变性、分解和凝聚脂类脱离膜, 从而破坏了膜的结构, 导致膜丧失选择性与主动性, 细胞内部的

原生质外渗。细胞内电解质外渗被认为是膜损伤的重要标志^[15]。热胁迫下, 测定电解质渗透率是公认的比较理想的耐热性鉴定生理指标之一^[16-20]。高温胁迫下, 吴国胜^[10]用大白菜在 50 °C 下热致死时间来反映其耐热性; 大量研究表明高温下细胞膜的稳定性同抗热性呈正相关^[21]。本实验中 50 μmol/L JA 和 38 °C HA 预处理葡萄幼苗和 CK 的葡萄幼苗一起放入 42 °C 下进行不同时间段的高温胁迫, 然后测定其在 50 °C 下的耐受性。结果表明各处理的材料在 HS 1 h 时其耐热性最好, 并且在整个 HS 过程 JA 和 HA 预处理明显延长了

葡萄幼苗叶片在50℃下的热致死时间,提高了叶片的抗热性(图1)。这一现象从图2的电解质外渗情况也可以看出,各种处在HS下电解质渗透率的变化呈现“先减后增”,在HS 1 h时,其电解质渗透率最低,随着HS时间的延长,电解质外渗迅速增强。JA处理与CK相比,明显抑制了葡萄叶片电解质渗透率的增加(图2)。这与图1的结果相一致。可见在高温胁迫下电解质渗透率升高,这是膜透性增大的缘故。JA和HA预处理葡萄幼苗在一定程度上缓解了膜损伤程度,提高了葡萄幼苗的耐热性能。

高温下正常蛋白合成受阻,蛋白分解加剧造成膜完整性的破坏,导致了电解质渗漏是植物伤害的一个主要原因。研究表明,高温胁迫下可溶性蛋白含量与植物的抗热性密切相关^[17,22]。我们的实验结果显示,HS初期,葡萄叶片内可溶性蛋白含量剧增,随着HS时间的延长,可溶性蛋白含量持续下降(图3a)。这与前人的结论一致^[8,23,24]。本研究中JA和HA预处理相对CK能使植株在HS后期维持较高的可溶性蛋白含量(图3a)。由于40℃以上时,基本上只有热激蛋白(HSP)表达^[25]。推测JA和HA预处理能保持HS较高的可溶性蛋白含量这有可能是诱导了HSP合成,但也不排除是不溶性蛋白变成可溶的可能。而大量的热激蛋白富集膜组分中,有可能担当了阻止膜组分变性,防止生物膜破碎的功能,因而降低了HS细胞电解质的大量外渗^[25]。

高温胁迫能够在植物体内产生过氧化物和超氧化物造成氧化胁迫^[26]。保护细胞在逆境下不被氧化胁迫伤害被认为是抗逆机制之一,且保护能力的大小取决于抗氧化酶活性的大小^[25]。SOD、POD、CAT、APX、GR和GSH、ASA等是植物对膜脂过氧化的酶促防御体系中重要的保护酶和抗氧化剂。对减少活性氧积累,抵御膜脂氧化和维持膜的稳定性有重要作用^[27]。本实验结果显示,在高温胁迫下,SOD、POD、CAT和APX酶活性呈现“先升后降”的变化趋势(图3b、c、d、e)。这说明HS初期,葡萄幼苗可通过自身调节机制,提高SOD、POD和CAT等酶活性和可溶性蛋白的含量,保持膜的稳定性,以适应环境胁迫。随着HS时间延长,SOD、POD和CAT等酶活性有较大幅度下降,这意味着葡萄幼苗自身调节能力已经减弱,内源抗氧化酶系统清除活性氧能力下降,体内活性氧代谢失调,植物膜受到严重损伤。同时本

实验结果还显示,在HS胁迫后期JA、SA和HA预处理电解质渗透率的增加被抑制,这也可能与在HS后期JA和HA预处理的幼苗与CK相比保持较高的SOD、POD、CAT和APX活性有关,因为SOD是抗氧化酶系的核心酶,能有效清除超氧阴离子对膜质的攻击,APX也是清除H₂O₂的主要酶类。在这个系统中,APX能催化ASA清除H₂O₂,把ASA氧化成单脱氢抗坏血酸(MDHA),单脱氢抗坏血酸(MDHA)还原酶的作用下重新被还原为ASA。抗氧化酶对细胞起到保护作用,这些有可能是茉莉酸和高温锻炼提高葡萄幼苗抗热性的重要原因。

从本实验的结果分析,各处理材料在HS 1 h时的耐热性最强(图1),其电解质外渗率最小(图2),可溶性蛋白含量(图3a)和抗氧化酶活性最高(图3b、c、d、e)。可见短期的高温胁迫并没对葡萄幼苗造成伤害,植物迅速做出了应急反应,急剧合成热激蛋白,提高酶的活性,保持膜的稳定性,延长了葡萄幼苗在50℃耐受时间,但随着HS时间的延续,电解质渗透率急剧增加,耐热性时间缩短,可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性降低,植物膜遭到伤害。JA和HA处理可以有效的维持葡萄在高温下可溶性蛋白含量,保持较高的SOD、POD等酶的活性,减轻高温造成的氧化伤害,维持了膜的稳定性。这暗示JA和HA预处理后,细胞抗氧化酶活性提高是JA和HA处理诱导抗热性形成的生理基础,从而提高了葡萄的抗热性。

参考文献(References)

- [1] McCONN, GREELMAN R A, BELLE, *et al.* Jasmonate is essential for insect defense in *Arabidopsis* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1997, 94(10): 5473-5477.
- [2] PARTHIER B, BRAEKNRERE D W. Jasmonate: Metabolism biological activities and modes of action in senescence and stress responses in *Karsen clavanlonle, vrengdenhil Deceds, progress in plant Greeth Regalation* [M]. Dordrecht: Klaner Academic Publishers, 1992. 276.
- [3] 潘瑞焱, 豆志杰, 叶庆生. 茉莉酸甲酯对水分胁迫下花生幼苗SOD活性和膜脂过氧化作用的影响[J]. 植物生理学报(PAN Rui-chi, DOU Zhi-jie, YE Qin-sheng. Effect of peanut seeding on superoxide dismutase and membrane by Jasmonic acid under water stress[J]. Acta Phytophysiological Sinica), 1995, 21(3): 221-228.
- [4] 潘瑞焱, 古焕庆. 茉莉酸甲酯对花生幼苗和抗旱性的影响[J]. 植物生理学报(PAN Rui-chi, GU Huan-qing. Effect of peanut seedings on anti drought by Jasmonic acid under water stress[J]. Acta Phytophysiological Sinica), 1995, 21(3): 215-210.

- [5] LEE T M, LUR H S, LIN Y H, *et al.* Physiological and biochemical changes related to methyl jasmonate-induced chilling to tolerance of rice seedlings[J]. *Plant Lea and Enviroment*, 1996, 19: 65-74.
- [6] 潘瑞炽, 李海航. 茉莉酸天然生长抑制剂[J]. *植物生理学通讯* (PAN Rui-chi, LI Hai-hang. Janmonite acid is antigrow [J]. *Jaurnal of Plant Physiology*), 1989, 6(2): 78-80.
- [7] 周人纲, 樊志和, 李晓芝, 等. 热锻炼对小麦叶片细胞膜及有关酶活性的影响[J]. *作物学报* (ZHOU Ren-gang, FAN Zhi-he, LI Xiao-zhi, *et al.* The effect of heat axclimation on membrane thermastability and relative enzyme activity[J]. *Acta Agronomica Sinica*), 1995, 21: 568-572.
- [8] 何亚丽, 刘友良, 陈权, 等. 水杨酸和热锻炼诱导的高羊茅幼苗的耐热性与抗氧化关系 [J]. *植物生理与分子生物学学报* (HE Ya-li, LIU You-liang, CHEN Quan, *et al.* Thermotolerance related to antioxidation induced bysalicylic acid and heat acclimation in young grape plants[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*), 2002, 28(2): 89-95.
- [9] 王利军, 黄卫东, 战吉成. 水杨酸和高温胁迫与葡萄抗性及抗氧化关系 [J]. *园艺学报* (WANG Li-jun, HUANG Wei-dong, ZHAN Ji-cheng. Themotolerance related antioxidation induced by SA and heat acclimation in grape seedings[J]. *Acta Horticulture Sinica*), 2003, 30(4): 452-454.
- [10] 吴国胜, 曾婉红. 细胞膜热稳定性及保护酶和大白菜耐热性的关系 [J]. *园艺学报* (WU Guo-sheng, ZENG Wan-hong. Cell membrane thermostability protective emymes and heat tolerance in Chinese cabbage[J]. *Acta Horticulture Sinica*), 1995, 22(4): 353-358.
- [11] BRADFORD M W. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities protein using the principle of protein-dye binding[J]. *Anal Biochem*, 1976, 72: 248-259.
- [12] 邹琦, 赵世杰, 王忠, 等. *植物生理学实验指导* [M]. 北京: 中国农业出版社 (ZOU Qi, ZHAO Shi-jie, WANG Zhong, *et al.* *Guide of Experiments on Plant Physiology* [M]. Beijing: China Agricultural Press), 2000. 164-165. 168.
- [13] 张志良. *植物生理学实验指导* [M]. 北京: 高等教育出版社 (ZHANG Zhi-Liang. *Guide of Experiments on Plant Physiology* [M]. Beijing: High Education Press), 1990. 154-155.
- [14] 李忠光, 李江鸿, 杜朝昆, 等. 在单一提取系统中同时测定五种植物抗氧化酶 [J]. *云南师范大学学报* (LI Zhong-guang, LI Jiang-hong, DU Chao-kun, *et al.* Simultaneous measurement of five antioxidant enzyme activities using a single extraction system[J]. *Journal of Yunnan Normal University*), 2002, v(6): 44-48.
- [15] 马德华, 庞金安, 霍振荣, 等. 高温对黄瓜幼苗膜脂过氧化作用的影响 [J]. *西北植物学报* (MA De-hua, PANG Jin-an, HANG Zhen-rong, *et al.* Effect of high temperature on membrane lipid peroxidation in leaf of cucumber seedlings[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*), 2000, 20(1): 141-144.
- [16] 何冰, 许鸿源, 何若天. 氯化胆碱对干旱胁迫下玉米幼苗膜结构保护机制的研究 [J]. *广西农业科学* (HE Bing, XU Hong-yuan, HE Ruo-tian. The role of choline chloride on decrement of deleteriousradical through maize seeding[J]. *Journal of Guangxi Agui and Biol*), 1999, 18(4): 35-38.
- [17] 马晓娣, 王丽, 汪矛, 等. 不同耐热性小麦品种在热锻炼和热胁迫下叶片相对电导率及超微结构的差异 [J]. *中国农业大学学报* (MA Xiao-di, WANG Li, WANG Mao, *et al.* Difference in relative conductivity and untrustcture of leaf between two wheat cultivars with difference the to molerance under hest acclintion and heat stress[J]. *Journal of China Agricultural University*), 2003, 8(3): 4-8.
- [18] 王光耀, 刘俊梅, 张仪, 等. 热锻炼和热胁迫过程中菜豆叶肉细胞超微结构的变化 [J]. *农业生物技术学报* (WANG Guang-yao, LIU Jun-hai, ZHANG Yi, *et al.* Studies on ultrastraxture in common Boun leaves during heat acclimation and heat stress[J]. *Journal of Agricultural Biochnology*), 1999, 7(2): 151-156.
- [19] 尹贤贵, 罗庆熙, 王文强, 等. 蔬菜耐热性鉴定方法研究 [J]. *西南农业学报* (YIN Xian-gui, LUO Qing-xi, WANG Wen-qiang, *et al.* Recent oclvancer of heat resistance indentification in vegetable in crops science[J]. *Southwest China Journal of Agricultural*), 2001, 14(2): 62-65.
- [20] 徐如强, 孙其信, 张树榛. 小麦耐热性研究现状与展望 [J]. *中国农业大学学报* (XU Ru-qiang, SUN Qi-xin, ZHANG Shu-zhen, *et al.* Studies on the response of winter wheat genotypes to high temperature stress[J]. *Journal of China Agricultural University*), 1998, 3(3): 33-40.
- [21] 马旭俊, 朱大海. 植物超氧化(SOD)的研究进展 [J]. *遗传* (MA Xu-jun, ZHU Da-hai. Functional roles of the plant superoxide dismutase[J]. *Hereditas*), 2003, 25(2): 225-231.
- [22] 孟焕文, 张彦峰, 程智慧, 等. 黄瓜幼苗对热胁迫的生理反应及耐热鉴定指标筛选 [J]. *西北农业学报* (MENG Huan-wen, ZHANG Yan-feng, CHEN Zhi-hui, *et al.* The physiological reaction to heat stress and screening of Hot Tolerance index in cucumber[J]. *Acta Agricure Borenli-Ocidentais Sinica*), 2000, 9(1): 96-99.
- [23] KRATSCH H A, WISE R R. The ultrastructure of chilling stress [J]. *Plant Cell and Environ*, 2000, 23: 337-350.
- [24] 张燕, 李天飞, 方力, 等. 钙对高温胁迫下烟草幼苗抗氧化代谢的影响 [J]. *生命科学研究* (ZHANG Yan, LI Tian-fei, FANG Li, *et al.* Effect of Calcium on the heat tolerance and antioxidant metabolism of tobacco seedings[J]. *Life Science Research*), 2002, 6(4): 356-361.
- [25] LIU J, YANG X H, WU X R, *et al.* Localization of heat shock protein on cell mbulgaris[J]. *Acta Bot Sin*, 1995, 37(2): 87-90.
- [26] DAT J F, LOPEZ-DELGADI H, FOYER C H, *et al.* Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermitolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings[J]. *Plant Physiol*, 1998, 116: 1351-1357.
- [27] 孟令波, 李淑敏. 高温胁迫对黄瓜生理生化过程的影响 [J]. *哈尔滨大学学报* (MEN Ling-bo, LI Shu-ming. On the infuence of high temperature on cumber physical and chemical development[J]. *Journal of Harbin University*), 2003, 24(10): 121-125.