

Ca²⁺ 对皖贝母高温胁迫下抗逆生理指标 及光合作用的影响

李同根, 王康才, 罗庆云, 李丹霞

(南京农业大学中药材研究所, 南京 210095)

摘要: 分析 Ca²⁺ 对高温胁迫下皖贝母抗逆生理指标及相关光合参数的影响, 探讨钙对皖贝母高温胁迫伤害调控的可行性。将室外同一环境条件下盆栽的皖贝母, 分别叶面喷施 5、10、20、30、50 mg/L 的 CaCl₂ 溶液, 然后置于 35℃/25℃ (昼/夜), 光强 3600 lx 的光照培养箱内, 进行高温胁迫处理, 以常温 25℃ 喷施蒸馏水和高温胁迫下喷施蒸馏水为对照, 处理 3 d 后, 测定皖贝母叶片相关光合参数、膜透性、脯氨酸含量、可溶性蛋白含量及 SOD、POD 活性。结果表明, 高温胁迫下叶面喷施 CaCl₂ 溶液, 可增强皖贝母叶片 SOD、POD 酶活性, 提高叶片游离脯氨酸及可溶性蛋白含量, 有效减少高温胁迫对细胞膜的破坏, 显著降低相对电导率。同时, Ca²⁺ 处理提高了叶片中叶绿素与类胡萝卜素含量, 提高了叶片光合效率。叶面喷施一定浓度 CaCl₂ 溶液可减轻高温胁迫对皖贝母叶片的伤害。

关键词: 皖贝母; Ca²⁺; 高温胁迫; 光合作用

中图分类号: Q945.78; S567.23⁺1

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2012)03-0765-06

Effects of exogenous Ca²⁺ on physiological and photosynthesis of *Fritillaria anhuiensis* under high temperature stress

LI Tong-gen, WANG Kang-cai*, LUO Qing-yun, LI Dan-xia

(Institute of Chinese Medicinal Materials, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: In order to reveal feasibility of the regulation of Ca²⁺ on *Fritillaria anhuiensis* under high temperature stress, the effects of Ca²⁺ on physiological index and related photosynthetic parameters were studied. Pot cultured *Fritillaria anhuiensis* leaves under the same outdoor conditions were sprayed with 5, 10, 20, 30 and 50 mg/L CaCl₂ separately, and then placed in the light incubator [35℃/25℃ (day/night), light intensity 3 600 lx], and sprayed with distilled water at 25℃ and under high temperature stress were set as the control. After treated for 3 days, related photosynthesis, relative conductivity, contents of proline and soluble protein, activities of SOD and POD were tested. The results show that the exogenous Ca²⁺ enhances the activities of SOD and POD, the contents of proline and soluble protein, and effectively reduces the damage of heat stress on cell membrane. At the same time, the exogenous Ca²⁺ increases the contents of chlorophyll and carotenoid, the efficiency of leaf photosynthesis. In conclusion, the foliage spraying CaCl₂ could reduce the damage of high temperature stress on *Fritillaria anhuiensis* leaves.

Key words: *Fritillaria anhuiensis*; Ca²⁺; high temperature stress; photosynthesis

皖贝母 (*Fritillaria anhuiensis* S. C. Chen et S. F. Yin) 为百合科贝母属药用植物, 以鳞茎入药, 具有清热、化痰、止咳镇喘等功效, 被誉为继茯苓、丹

皮、白芍、菊花之后的第五大皖药。目前, 安徽宣州、霍山等地有栽培。生产中发现, 夏季高温是决定皖贝母倒苗休眠的主要环境因子。如何减轻高温胁迫

收稿日期: 2011-09-18

接受日期: 2011-11-29

基金项目: 深圳市三九现代中药有限公司项目(2010126)资助。

作者简介: 李同根(1984—), 男, 江西广昌人, 在读硕士研究生, 主要从事药用植物栽培与生理研究。E-mail: 2009104151@njau.edu.cn

* 通讯作者 E-mail: wangkc@njau.edu.cn

对生长的影响,相对延长生长期,对提高皖贝母产量具有重要意义。

目前,对 Ca^{2+} 缓解植物高温伤害的研究已逐步深入。有研究表明, Ca^{2+} 作为偶联胞外信号与胞内生理反应的第二信使,参与植物对外界的反应与适应,调节植物对逆境胁迫(包括高温、低温、干旱等)的信号转导过程^[1]。外源 Ca^{2+} 处理提高和保护了高温胁迫下花生 Ca^{2+} -ATPase、 Mg^{2+} -ATPase 的活性^[2];喷施 CaCl_2 可以提高柑橘、葡萄在高温胁迫下的净光合速率和光系统 II (PS II) 最大光化学效率^[3-4]。据此,本文根据皖贝母生长发育特性以及生产中存在的实际问题,研究叶面喷施 CaCl_2 溶液,对皖贝母高温胁迫条件下叶片相关光合参数、膜透性、脯氨酸含量、可溶性蛋白含量、SOD、POD 活性的影响,以期生产技术的改进提供依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

皖贝母种茎采自安徽省宣城市,经南京农业大学中药材研究所王康才教授鉴定为皖贝母 (*Fritillaria anhuiensis* S. C. Chen et S. F. Yin)。

1.2 试验设计

试验于 2010 年 10 月~2011 年 4 月在南京农业大学温室内进行。2010 年 10 月 5 日,选择形态一致、大小相近的鳞茎为繁殖材料,进行盆栽,盆高 20 cm × 直径 20 cm,基质为均匀一致的园土(轻粘壤土,呈微酸性, pH 6.5 ~ 6.7),每盆播种 7 个鳞茎,播种深度 5 ~ 6 cm,置于遮阳棚内,管理措施一致。采用 CaCl_2 溶液,设计 5、10、20、30、50 mg/L 5 个浓度(前期预实验采用 100 mg/L CaCl_2 溶液叶面喷施 3 d 后发现少数叶片出现斑点状灼伤,另有少数叶片萎蔫),于 4 月 13 日~4 月 16 日 8:00 对皖贝母进行叶面喷施,以叶片的正反面滴水为度,每个处理 5 盆。连续喷洒 3 d 后,于第 4 d 将处理植株转入光照培养箱中(GXZ 智能型光照培养箱,宁波江南仪器厂)进行高温胁迫处理,温度为 35℃/25℃(昼/夜),光照 3600 lx,并设置两组对照,CK1 为常温 25℃ + 蒸馏水;CK2 为高温胁迫 + 蒸馏水。高温处理 3 d 后,于 4 月 19 日进行相关生理指标测定。

1.3 测定项目及方法

可溶性蛋白含量测定采用 Bradford 考马斯亮蓝 G-250 染色法^[5],用牛血清蛋白作标准曲线;游离

脯氨酸含量测定采用茚三酮法^[6];细胞膜透性测定采用电导法(DDS-11A)^[7];超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑法(NBT)^[6],酶活性以 U/mg 蛋白表示;过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法^[6],以 470 nm 波长吸光值每分钟增加 1 为一个酶活性单位,酶活性以 U/mg 蛋白表示;叶片光合参数采用 LI-COR 6400 便携式光合仪测定;光合色素含量的测定采用分光光度计法^[6]。各测定项目均重复 3 次。

1.4 数据处理与分析

采用 Excel 2003 进行数据处理,结果以平均值 ± 标准差(mean ± SE)表示,结合 SPSS16.0 版软件进行方差分析,新复极差法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 CaCl_2 对高温胁迫下皖贝母光合特性的影响

由表 1 可以看出,与常温对照 CK1 相比,高温胁迫处理,降低了叶片中叶绿素和类胡萝卜素的含量;与高温胁迫对照 CK2 相比,喷施不同浓度 CaCl_2 均提高了叶绿素与类胡萝卜素含量,随着 CaCl_2 浓度的增加,叶绿素和类胡萝卜素含量增加幅度均呈现先增加后减少的趋势,其中浓度为 20 mg/L CaCl_2 喷施处理效果最好,增幅分别为 56.56% 和 54.08%。

表 2 显示,高温胁迫下喷施不同浓度 CaCl_2 均提高了皖贝母叶片光合效率。与高温胁迫对照 CK2 相比,叶面喷施不同浓度 CaCl_2 显著提高了叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)与叶片蒸腾速率(Tr);同时,叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)显著低于高温胁迫对照。

2.2 CaCl_2 对高温胁迫下皖贝母叶片中可溶性蛋白、脯氨酸含量的影响

可溶性蛋白作为一种渗透调节剂,高温胁迫下其含量与植物的耐热性密切相关。由表 3 可知,高温胁迫下,叶片可溶性蛋白含量显著提高($P < 0.05$)。喷施一定浓度的 CaCl_2 溶液,能提高高温胁迫下皖贝母叶片可溶性蛋白的含量,其中 5、10、20、30 mg/L 4 种处理分别比 CK2 依次增加了 2.57%、21.99%、26.01%、11.31%,以 20 mg/L 处理可溶性蛋白的增加率最大,效果最显著($P < 0.05$),当处理浓度为 50 mg/L 时,可溶性蛋白含量比 CK2 降低了 34.53%。

表 1 CaCl₂ 对高温胁迫下皖贝母光合色素含量的影响
Table 1 Effects of exogenous CaCl₂ on the contents of chlorophyll in leaves under high temperature stress

CaCl ₂ (mg/L)	叶绿素 Chlorophyll (mg/g, FW)				类胡萝卜素 Carotenoid (mg/g, FW)
	叶绿素 a Chl a	叶绿素 b Chl b	叶绿素(a + b) Chl a + Chl b	叶绿素(a/b) Chl a/Chl b	
CK1	1.230 ± 0.051 c	0.558 ± 0.031 bc	1.788 ± 0.046 c	2.208 ± 0.181 ab	0.196 ± 0.067 c
0	1.036 ± 0.013 d	0.489 ± 0.044 c	1.524 ± 0.049 d	2.130 ± 0.187 b	0.189 ± 0.006 c
5	1.269 ± 0.093 c	0.570 ± 0.033 b	1.840 ± 0.063 c	2.237 ± 0.294 ab	0.243 ± 0.003 bc
10	1.497 ± 0.093 b	0.593 ± 0.030 b	2.090 ± 0.108 b	2.525 ± 0.161 ab	0.268 ± 0.003 ab
20	1.718 ± 0.015 a	0.668 ± 0.051 a	2.386 ± 0.045 a	2.584 ± 0.214 a	0.302 ± 0.015 a
30	1.521 ± 0.013 b	0.617 ± 0.032 ab	2.138 ± 0.045 b	2.467 ± 0.107 ab	0.281 ± 0.006 ab
50	1.234 ± 0.014 c	0.569 ± 0.035 b	1.803 ± 0.045 c	2.173 ± 0.118 b	0.236 ± 0.004 bc

注 (Note): 同列数据后不同字母表示处理间差异达到 5% 显著水平 Values followed by different letters are significant between the treatments at the 5% level.

表 2 CaCl₂ 对高温胁迫下皖贝母相关光合参数的影响
Table 2 Effects of exogenous CaCl₂ on photosynthetic parameters under high temperature stress

CaCl ₂ (mg/L)	净光合速率 Pn [μmol/(m ² · s)]	气孔导度 Gs [mol/(m ² · s)]	胞间 CO ₂ 浓度 Ci [μmol/(m ² · s)]	蒸腾速率 Tr [mmol/(m ² · s)]
CK1	5.256 ± 0.209 c	0.072 ± 0.008 cd	316.751 ± 9.657 a	1.953 ± 0.163 c
0	4.578 ± 0.405 d	0.064 ± 0.012 d	322.528 ± 4.366 a	1.897 ± 0.164 c
5	5.550 ± 0.370 c	0.085 ± 0.014 bc	293.962 ± 6.606 b	2.367 ± 0.268 b
10	6.387 ± 0.200 b	0.093 ± 0.010 b	284.794 ± 7.226 bc	2.545 ± 0.253 ab
20	7.372 ± 0.483 a	0.127 ± 0.009 a	263.588 ± 7.806 d	2.851 ± 0.151 a
30	7.026 ± 0.389 a	0.115 ± 0.010 a	275.081 ± 9.968 c	2.752 ± 0.163 a
50	5.535 ± 0.148 c	0.076 ± 0.003 c	295.260 ± 7.087 b	2.286 ± 0.209 b

注 (Note): Pn—Net Photosynthetic rate; Gs—Stomatal conductance; Ci—Intercellular CO₂; Tr—Transpiration rate. 同列数据后不同字母表示处理间差异达到 5% 显著水平 Values followed by different letters are significant between the treatments at the 5% level.

植物在受到逆境胁迫的情况下,体内的脯氨酸含量会显著增加,以适应环境,降低胁迫环境造成的伤害,植物体内脯氨酸含量在一定程度上反映了植物的抗逆性。由表 3 可以看出,脯氨酸含量的变化趋势与可溶性蛋白含量的变化基本一致,高温胁迫下皖贝母叶片脯氨酸含量较之常温对照 CK1 都有所增加;与高温胁迫对照 CK2 相比,喷施 CaCl₂ 显著提高了叶片中脯氨酸的含量($P < 0.05$),增幅分别为 57.33%、89.45%、111.70%、75.12% 和 41.68%,其中,浓度为 20 mg/L 的 CaCl₂ 溶液喷施处理效果最好,差异极显著($P < 0.05$)。

2.3 CaCl₂ 对高温胁迫下皖贝母叶片相对电导率的影响

由图 1 可知,与常温对照 CK1 相比,高温胁迫下,叶片电导率均有所提高,说明细胞膜受到不同程度的破坏。而与高温胁迫对照 CK2 相比,喷施 CaCl₂ 溶液显著降低了叶片相对电导率,分别降低 19.37%、32.74%、51.15%、33.54% 和 26.21%。其中,浓度为 20 mg/L 的 CaCl₂ 喷施处理效果最好,差异极显著($P < 0.05$)。

表3 CaCl_2 对高温胁迫下皖贝母叶片可溶性蛋白、脯氨酸含量的影响

Table 3 Effects of CaCl_2 on contents of soluble protein and proline in leaves under high temperature stress

CaCl_2 (mg/L)	可溶性蛋白含量 Soluble protein cont. (mg/g)	脯氨酸含量 Content of proline ($\mu\text{g/g}$)
CK1	0.554 $\pm$ 0.030 d	16.667 $\pm$ 0.702 e
0	0.973 $\pm$ 0.041 c	20.233 $\pm$ 1.626 e
5	0.998 $\pm$ 0.040 c	31.833 $\pm$ 3.372 cd
10	1.187 $\pm$ 0.083 ab	38.333 $\pm$ 0.306 b
20	1.226 $\pm$ 0.074 a	42.833 $\pm$ 4.002 a
30	1.083 $\pm$ 0.072 bc	35.433 $\pm$ 0.321 bc
50	0.637 $\pm$ 0.039 d	28.667 $\pm$ 3.691 d

注 (Note): 同列数据后不同字母表示处理间差异达到 5% 显著水平 Values followed by different letters are significant between the treatments at the 5% level.

表4 CaCl_2 对高温胁迫下皖贝母叶片 SOD、POD 活性的影响

Table 4 Effects of exogenous CaCl_2 on activities of SOD and POD in leaves under high temperature stress

CaCl_2 (mg/L)	SOD 活性 SOD activity (U/mg)	POD 活性 POD activity (U/mg)
CK1	119.06 $\pm$ 4.54 d	23.95 $\pm$ 1.33 c
CK2	111.07 $\pm$ 3.94 e	19.09 $\pm$ 2.51 d
5	120.05 $\pm$ 2.96 d	25.08 $\pm$ 1.63 c
10	132.32 $\pm$ 3.62 bc	28.40 $\pm$ 1.18 b
20	155.55 $\pm$ 4.28 a	32.96 $\pm$ 2.13 a
30	137.97 $\pm$ 5.28 b	28.08 $\pm$ 2.04 b
50	129.44 $\pm$ 3.42 c	25.89 $\pm$ 0.62 c

注 (Note): 同列数据后不同字母表示处理间差异达到 5% 显著水平 Values followed by different letters are significant between the treatments at the 5% level.

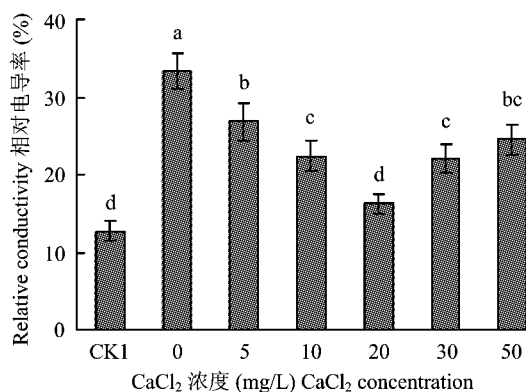


图1 CaCl_2 对高温胁迫下皖贝母叶片相对电导率的影响

Fig. 1 Effects of exogenous CaCl_2 on relative conductivity of leaves under high temperature stress

[注 (Note): 柱上不同字母分别表示处理间差异达 5% 显著水平 Different letters above the bars mean significant at the 5% levels.]

2.4 高温胁迫条件下喷施 CaCl_2 对叶片 SOD、POD 活性的影响

由表 4 可以看出,与常温对照 CK1 相比,高温胁迫显著降低了皖贝母叶片超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 的活性,下降幅度分别为 6.70% 和 20.26%;与高温胁迫对照 CK2 相比,喷施一定浓度 CaCl_2 溶液均显著提高了皖贝母叶片 SOD 与 POD 活性,其中 20 mg/L 处理效果最显著 ($P < 0.05$),分别增加 40.05% 和 72.60%。

3 讨论

3.1 高温胁迫对皖贝母叶片伤害及 Ca^{2+} 的调节作用

正常情况下,植物体内的活性氧代谢处于平衡状态,高温、干旱等逆境环境因子都能直接或间接地破坏植物体内活性氧代谢的平衡,不能被及时清除的活性氧使细胞内生物大分子氧化,生物膜的完整性遭受破坏,细胞膜系统的半透性逐步丧失,依赖于膜系统的代谢系统和信号传递系统发生紊乱^[8]。SOD、POD 酶作为主要的抗氧化保护酶,能有效清除超氧阴离子对细胞膜的攻击,防御活性氧对细胞膜系统的伤害。本文研究发现,高温胁迫显著降低了皖贝母叶片 SOD、POD 活性,而与高温胁迫对照 CK2 相比,喷施一定浓度 CaCl_2 溶液显著提高了 SOD、POD 酶活性。这与前人的研究结果一致^[9-11]。本研究还发现,喷施一定浓度的 CaCl_2 溶液能显著降低高温胁迫条件下叶片细胞相对电导率,说明外源 Ca^{2+} 可能通过激活抗氧化系统保护酶 SOD、POD 酶活性,及时清除高温胁迫条件下过多的超氧阴离子,维持植物体内活性氧代谢的平衡,从而维持和保护细胞膜结构的稳定,在一定程度上减少了高温胁迫对皖贝母叶片的伤害,提高了皖贝母对高温胁迫的抵抗能力。

3.2 Ca^{2+} 与高温胁迫下皖贝母叶片细胞渗透调节的关系

渗透调节是植物在逆境下降低渗透势,抵抗逆境胁迫的一种重要方式。高温胁迫下,植物细胞可通过代谢活动来增加细胞内的溶质浓度,降低渗透势,使细胞保持一定的膨压以维持正常的生命活动^[12]。植物细胞内游离脯氨酸与可溶性蛋白作为重要的渗透调节剂,其在植物体内含量的多少一方面反映了植物高温胁迫下细胞受伤害的程度,另一方面也说明植物通过积累这些渗透调节物质抵抗高温胁迫、缓解逆境胁迫造成伤害的能力。本研究结果表明,在高温胁迫下, Ca^{2+} 有利于皖贝母主动积累游离脯氨酸与可溶性蛋白等渗透调节物质,对叶片膜结构和功能的稳定性起到了积极的保护作用。

3.3 Ca^{2+} 对高温胁迫下皖贝母光合特性的影响

高温胁迫导致叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的下降,其原因,一方面可能是高温胁迫降低了叶绿素的合成速率^[13],另一方面高温胁迫可以引起活性氧的积累,加速了叶绿素的降解^[14]。而类胡萝卜素既是光合色素,又是细胞内源抗氧化剂,一方面吸收光能并传递给反应中心,补偿由于叶绿素减少而引起光合作用的下降;另一方面可以吸收剩余能量,猝灭活性氧,防止膜脂过氧化^[15]。因此,类胡萝卜素的减少,也是叶绿素含量降低的原因之一。本研究中,高温胁迫下喷施一定浓度的 CaCl_2 溶液显著提高了皖贝母叶片叶绿素及类胡萝卜素的含量。

高温条件下,导致光合作用下降既有气孔因素也有非气孔因素, Ci 与 Gs 同时降低,气孔因素是主要的;反之 Gs 升高而 Ci 下降则非气孔因素是主要的^[16]。本实验中,高温胁迫下喷施一定浓度的 CaCl_2 溶液后,皖贝母叶片 Gs 升高而 Ci 下降,说明 Pn 的变化是由于非气孔因素影响了 CO_2 的利用。

综上,喷施一定浓度的 CaCl_2 溶液能够激活抗氧化系统保护酶 SOD、POD 酶活性,促进植株叶片细胞累积游离脯氨酸、可溶性蛋白等渗透调节物质,在一定程度上减少了高温胁迫对皖贝母叶片的伤害,提高了皖贝母高温胁迫的抵抗能力。本研究还发现, CaCl_2 溶液在 0~20 mg/L 浓度范围内随着浓度的增大其提高皖贝母高温胁迫抵抗能力增强,且在 20 mg/L 时表现最佳,当浓度达到 30 mg/L 时,效果开始下降,推测其可能是由于连续叶面喷施 3 d 后出现过量情况,其具体机理有待进一步研究。

参考文献:

[1] 孙大业,郭艳林,马力耕. 细胞信号传导(第三版)[M]. 北京:科学出版社,2001.

Sun D Y, Guo Y L, Ma L G. Cell signal conducting(3rd Edn.) [M]. Beijing: Science Press, 2001.

[2] 宰学明,钦佩,吴国荣,等. 外源钙对高温胁迫下花生幼苗叶绿体 Ca^{2+} -ATPase、 Mg^{2+} -ATPase 活性及 Ca^{2+} 分布的影响[J]. 中国油料作物学报, 2005, 27(4): 41-44.

Zai X M, Qin P, Wu G Y *et al.* Effects of Ca^{2+} on the activities of Ca^{2+} -ATPase, Mg^{2+} -ATPase chloroplast and Ca^{2+} distribution in peanut seedlings[J]. Chin. J. Oil Crop Sci., 2005, 27(04): 41-44.

[3] 王利军,李家承,刘允芬,等. 高温干旱胁迫下水杨酸和钙对柑橘光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 中国农学通报, 2003, 19(6): 185-189.

Wang L J, Li J C, Liu Y F *et al.* Effects of salicylic acid and CaCl_2 on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of citrus under heat and drought stress [J]. Chin. Agric. Sci. Bull., 2003, 19(06): 185-189.

[4] 郑秋玲,谭伟,马宁,等. 钙对高温下巨峰葡萄叶片光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 中国农业科学, 2010, 43(9): 1963-1968.

Zheng Q L, Tan W, Ma N *et al.* Effects of calcium on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of 'Kyoho' grape under high temperature stress [J]. Sci. Agric. Sin., 2010, 43(9): 1963-1968.

[5] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. Anal. Biochem., 1976, 72: 248-254.

[6] 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,2000. 136-261.

Li H S. Experiments of plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000. 136-261.

[7] 高俊凤. 植物生理学实验技术[M]. 西安:世界图书出版公司,2000. 196-201.

Gao J F. Experiments of plant physiology [M]. Xi'an: World Publishing Corporation, 2000. 196-201.

[8] 骆俊,韩金蓉,王艳,等. 高温胁迫下牡丹的抗逆生理响应[J]. 长江大学学报(自然科学版), 2011, (2): 223-226, 287-288.

Luo J, Han J R, Wang Y *et al.* Response of heat stress on the physiological biochemistry of paeonia suffruticosa [J]. J. Yangtze Univ. (Nat. Sci. Edn.), 2011, (2): 223-226, 287-288.

[9] 孙宪芝,郭先锋,郑成淑,等. 高温胁迫下外源钙对菊花叶片光合机构与活性氧清除酶系统的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(9): 1983-1988.

Sun X Z, Guo X F, Zheng C S *et al.* Effects of exogenous Ca^{2+} on leaf photosynthetic apparatus and active oxygen scavenging enzyme system of chrysanthemum under high temperature stress [J]. Chin. J. Appl. Ecol., 2008, 19(9): 1983-1988.

[10] 陈贵林,贾开志. 钙和钙调素拮抗剂对高温胁迫下茄子幼苗抗氧化系统的影响[J]. 中国农业科学, 2005, (1): 197-202.

Chen G L, Jia K Z. Effects of calcium and calmodulin antagonist on antioxidant systems of eggplant seedlings under high

- temperature stress [J]. *Sci. Agric. Sin.*, 2005, (1): 197–202.
- [11] 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*, 2002, (4): 356–361.
- Zhang Y, Li T F, Fang L *et al.* Effect of calcium on the heat tolerance and antioxidant metabolism of tobacco seedlings [J]. *Life Sci. Res.*, 2002, (4): 356–361.
- [12] 李美如, 刘鸿先, 王以柔. 植物细胞中的抗寒物质及其与植物抗冷性的关系[J]. *植物生理学通讯*, 1995, (5): 328–334.
- Li M R, Liu H X, Wang Y R. Antifreezing substances in plant cell and relation to cold resistance [J]. *Plant Physiol. Commun.*, 1995, (5): 328–334.
- [13] Tewari A K, Tripathy B C. Temperature-stress-induced impaired of chlorophyll biosynthetic reactions in cucumber and wheat[J]. *Plant Physiol.*, 1998, 117: 851–858.
- [14] 郭培国, 李荣华. 夜间高温胁迫对水稻叶片光合机构的影响[J]. *植物学报*, 2000, 42(7): 673–678.
- Guo P G, Li R H. Effects of high nocturnal temperature on photosynthetic organization in rice leaves[J]. *Acta Bot. Sin.*, 2000, (7): 673–678.
- [15] Willekens H, Camp W V, Montagu M V, Inzé D. Sulfur dioxide and ultraviolet-B have similar effects on mRNA accumulation of antioxidant genes in *Nicotiana glauca* L [J]. *Plant Physiol.*, 1994, 106: 1007–1014.
- [16] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1982, 33: 317–345.