

通过快速荧光动力学曲线探测白黄瓜 光系统Ⅱ的热激胁迫效应

高 玉¹, 高志奎^{1,*}, 张晓慧¹, 高荣孚²

(1. 河北农业大学,河北保定 071001;2. 北京林业大学生物科学与技术学院,北京 100083)

摘要:以耐热性较强的短粗型白黄瓜和长棒型白黄瓜为试材,并以耐热性较差的‘新泰密刺’和耐热性较强的‘津春4号’为对照品种,经热激胁迫后采用植物效率仪PEA测试,进行光系统Ⅱ(PSⅡ)快速叶绿素荧光诱导动力学分析(JIP-test)及其热稳定性的热力学分析。随着热激胁迫温度的升高(在30~57℃下5 min),表现为PSⅡ的最大光化学效率 F_v/F_m 、单位面积的光合机构含有的反应中心数目 RC/CS_o 、放氧复合体活性 ρ_k 呈“S”型下降趋势;单位反应中心以热能形式耗散的能量 DI_o/RC 呈“S”型上升趋势。综合分析反映出热激胁迫下PSⅡ反应中心的可逆失活、放氧复合体(OEC)的钝化和热耗散的三重机制在保护PSⅡ防止光抑制中起到重要作用。热激胁迫温度超过30℃时 ρ_k 就开始下降;超过40℃时 RC/CS_o 开始下降;超过44℃以上,PSⅡ热耗散能力 DI_o/RC 才表现出增加;超过51℃时,会加重耐热性较差的新泰密刺品种PSⅡ热耗散机构对PSⅡ保护的负担。通过标准状态变性自由能变 ΔG_D 计算的变性中点温度 T_m 表明,PSⅡ蛋白复合体的热稳定性优于PSⅡ反应中心复合体热的稳定性和放氧复合体(OEC)的热稳定性。对于 F_v/F_m 、 RC/CS_o 和 ρ_k 的 T_m 均呈现出津春4号耐热性较强,新泰密刺耐热性较差,长棒型白黄瓜和短粗型白黄瓜耐热性居中。

关键词:黄瓜;光系统Ⅱ;叶绿素荧光参数;热激胁迫;耐热性;放氧复合体活性;吉布斯自由能

文章编号:1000-0933(2009)06-3335-07 中图分类号:Q142,Q945,Q948,S642 文献标识码:A

Heat shock stress on photosystem II in white cucumbers probed by the fast fluorescence rise OJIP

GAO Yu¹, GAO Zhi-Kui^{1,*}, ZHANG Xiao-Hui¹, GAO Rong-Fu²

1 Hebei Agriculture University, Baoding 071001, China

2 College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(6): 3335 ~ 3341.

Abstract: Fast chlorophyll fluorescence kinetics were measured by a PEA, Plant Efficiency Analyzer from Hansatech Instruments, in two strains of white cucumbers (*Cucumis sativus* L.) with short-fruit-type or long-fruit-type. The goal is to analyse the chlorophyll a fluorescence kinetics and the thermodynamics of photosystem II (PS II) heat shock stability of two contrast varieties of ‘XINTAIMICI’ with lower heat resistant temperature and ‘JINCHUN IV’ with a higher one. Along with increasing temperature (5 min at 30—57 °C), the structure and function of PS II shows to be more sensitive to heat shock as maximum quantum yield of primary photochemical of PS II ($F_v/F_m = 1 - F_o/F_m$). The density of reaction centers (RC/CS) and the activity of the oxygen-evolving-complex activity (ρ_k) show a sigmoid decay, while in contrary energy dissipation per RC (DI_o/RC) increases. The analysis of the data show that the determinant mechanism under the heat shock, i. e., the reversible deactivation of the PS II reaction centers and of oxygen-evolving-complex (OEC) as well as the energy dissipation, plays a vital role in protecting PS II to prevent photoinhibition. For heat shocks above 30 °C the ρ_k starts to decrease. Over 40 °C, RC/CS begins to decrease and over 44 °C, DI_o/RC increases. Over 51 °C, in ‘XINTAIMICI’

基金项目:国家科技攻关计划资助项目(2004BA525B14)

收稿日期:2008-03-05; 修订日期:2008-11-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gaozhikui2005@163.com

high temperature weakens the capacity of the dissipative protection mechanisms of PS II. The denaturising midpoint temperature (T_m) calculated from Gibbs free energy (ΔG_D) indicates that the heat stability of protein complexes is higher than that of reaction center or that of oxygen-evolving-complex (OEC). Each midpoint temperature T_m for F_v/F_m , RC/CS_o or ρ_k shows that the thermotolerance of 'JINCHUN IV' is the highest among the four cultivars. The white cucumbers with short or long fruits follow afterwards and 'XINTAIMICI' shows the lowest heat shock resistance.

Key Words: cucumbers; photosystem II; chlorophyll fluorescence; JIP test; heat shock stress; heat resistant; oxygen-evolving-complex; Gibbs free energy

鉴于近年来全球性“温室效应”不断加剧,国内外采用高温胁迫(38~42℃下36~72 h^[1])或热锻炼(34~38℃下12~48 h^[2])手段,对植物从质膜和酶的热稳定性^[2~7]、抗氧化系统^[7,8]、多胺的代谢^[9]、光合机构^[10,11]、热激蛋白^[12~14]以及植物体内信号物质等方面推动了热胁迫生理机制^[15,16]和耐热性鉴定技术^[17,18]研究迅速进展,并在耐热性遗传分析^[19,20]和耐热新品种选育^[16,21,22]方面取得显著成效。尽管热锻炼可以通过诱导相关调解基因表达挖掘植物耐热潜力,进而通过细胞代谢变化而表现出相应的热胁迫机制^[23],但是通过植物对骤然高温的敏感性研究有助于了解热害机制或耐/抗热机制并用于耐热性鉴定。

在黄瓜的设施蔬菜或露地喜温蔬菜生产中,时常遭受中午高温、久阴乍晴天气、或采用高温闷杀黄瓜霜霉病菌等骤然高温胁迫现象。这种骤然高温,常表现为升温幅度较大而且持续时间较短,可称谓对植物组织的热激。关于热激处理后表现出的“热应激效应”已被一些研究所证实^[24~26]。杨寅桂等对黄瓜幼苗进行38℃热激处理2 h后克隆了黄瓜热激响应基因^[27]。张鹏等以50℃水浴热处理黄瓜叶片15 min后^[28]后以细胞质膜热稳定性为指标,对黄瓜进行了耐热性的遗传分析。

研究发现,高等植物细胞中光系统II(PS II)是高温处理时最敏感的部位^[26,29~31],热胁迫会导致PS II结构和功能的一系列变化甚至引起PS II的损害^[32~35,45]。然而,热激胁迫下的PS II变化及其基因型差异有待深入探索。

尽管北方白黄瓜在苗期具有耐热性强的特点,但是在露地或设施栽培中农家品种和新选育品种均出现耐热性差异问题。本研究北方白黄瓜中耐热性表现较强的2个高代自交系为试材,以耐热性不同的两个常见黄瓜品种为对照,通过热激胁迫剂量处理,以PS II快速叶绿素荧光诱导动力学分析(JIP test)及其热稳定性的热力学分析为手段,进行PS II的热激胁迫效应和伤害机理研究,了解热激胁迫下黄瓜PS II耐热性的基因型差异,探索可以用作种质资源耐热性快速鉴定的指标。

1 材料与方法

1.1 试验材料培养与热激胁迫处理

本试验以白黄瓜中耐热性较强的2个高代自交系为试材。其中,①号为短粗型瓜条,②号为长棒型瓜条。对照品种为生产中普遍表现耐热性较差的新泰密刺(③号)和耐热性较强的津春4号(④号)。在保定清苑县日光温室种植。2007年3月17日播种育苗,2007年4月11日定植,常规管理。5月下旬结瓜期进行测试研究。

于清晨选取植株顶数第3片叶用湿毛巾包裹带回室内黑暗保湿静置2 h备用。取直径10 mm的叶圆片,3片1组,置于铺有湿润滤纸的小塑料袋中,分别在30、40、44、48、51、54℃和57℃的恒温水浴中热胁迫5 min。之后,在室温(23 ± 1.6)℃水浴中黑暗恢复1 h后,在饱和激发光下测定叶绿素荧光动力学曲线及其参数。

1.2 叶绿素荧光诱导动力学参数的测定

用英国Hansatech公司生产的植物效率仪(Plant Efficiency Analyser, PEA, 即非调制式荧光仪)根据Strasser等^[36]的方法进行叶绿素荧光动力学曲线及其参数测定。叶片暗适应10 min后,用 $1950 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 饱和红闪光照射1 s下以10 μs(2 ms之前)和1 ms(2 ms之后)的间隔记录荧光信号,测得快速叶绿素荧光动力学曲线及其参数,包括:初始荧光(F_o ,即50 μs时的荧光 $F_{50\mu\text{s}}$)、最大荧光产量(F_m)、300 μs时的荧光

($F_{300\mu s}$)、2 ms 时的荧光(F_{2ms})。

叶绿素荧光动力学参数的计算参考 Strasser 等的计算方法^[36]。暗适应下 PS II 最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ 。单位反应中心复合体吸收的能量 $ABS/RC = M_o/V_J/(F_v/F_m)$; 单位反应中心复合体中被核心捕获的能量 $TR_o/RC = M_o/V_J$; 单位反应中心以热能形式耗散的能量 $DI_o/RC = ABS/RC - TR_o/RC$; 单位面积的光合机构含有的反应中心数目 $RC/CS_o = (F_v/F_m) \times (V_J/M_o) \times F_o$ 。其中荧光曲线的相对初始斜率 $M_o = 4 \times (F_{300\mu s} - F_{50\mu s})/(F_m - F_{50\mu s})$; 2 ms 时的可变荧光 $V_J = (F_{2ms} - F_{50\mu s})/(F_m - F_{50\mu s})$ 。

根据高温下快速叶绿素荧光诱导曲线出现与放氧复合体(OEC)失活有关的 k 相^[37], 提出放氧复合体活性的计算公式 $\rho_k = (F_{kh} - F_{oh})/(F_{kn} - F_{on})$ 。其中, n 代表常温 30 °C 的荧光动力学曲线, h 代表受高温胁迫后的荧光动力学曲线。

1.3 PS II 热稳定性的热力学参数计算

参照 Marangoni 的方法计算 PS II 热力学参数^[38]。对于 F_v/F_m , 其 PS II 蛋白复合体热稳定性的标准状态变性平衡常数 $K_{D(Fv/Fm)} = f_D/f_N$, 其标准状态变性自由能变 $\Delta G_{D(Fv/Fm)} = -RT\ln K_{D(Fv/Fm)}$ 。其中, 在各个温度下 $f_D(T) = \{[F_v/F_{m0}] - [F_v/F_{m\min}(T)]\}/\{[F_v/F_{m0}] - [F_v/F_{m\lim}]\}$, $f_N(T) = \{[F_v/F_{m\min}(T)] - [F_v/F_{m\lim}]\}/\{[F_v/F_{m0}] - [F_v/F_{m\lim}]\}$, R 为气体常数 $R = 8.3145 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$, T 为华氏温度(K)。对标准状态变性自由能变 $\Delta G_{D(Fv/Fm)}$ 值与温度(T)进行线性回归分析, 得到其斜率 $a_{(Fv/Fm)}$ 和截距 $b_{(Fv/Fm)}$ 。当 $\Delta G_D = 0$ 时所对应的温度即为变性中点温度(T_m), $T_{m(Fv/Fm)} = -b_{(Fv/Fm)}/a_{(Fv/Fm)}$ 。相应地, 对于 RC/CS_o 和 ρ_k , 可以计算出 PS II 反应中心复合体热稳定性的标准状态变性中点温度 $T_{m(RC/CS_o)}$ 和放氧复合体(OEC)热稳定性的标准状态变性中点温度 $T_{m(\rho_k)}$ 。

2 结果与分析

2.1 热激胁迫对 PS II 原初光化学效率的影响

黄瓜 PS II 最大光化学效率 F_v/F_m 随着热激胁迫温度升高呈现 S 型下降趋势(图 1)。其中, 在 44~48 °C 之间, 耐热性较差的③号 F_v/F_m 显著低于耐热性较强的④号, 而①号和②号与④号接近。这表明, 2 个白黄瓜品系①号和②号具有较强的耐热能力。

通过对图 1 中 F_v/F_m 的标准状态变性自由能变计算分析表明, $\Delta G_{D(Fv/Fm)}$ 随着热激胁迫温度的升高而下降趋势(图 2)。其 PS II 蛋白复合体热稳定性的标准状态变性中点温度 $T_{m(Fv/Fm)}$ 呈现④号(49.3 °C) > ①号(48.7 °C) ≈ ②号(48.3 °C) > ③号(46.8 °C)。

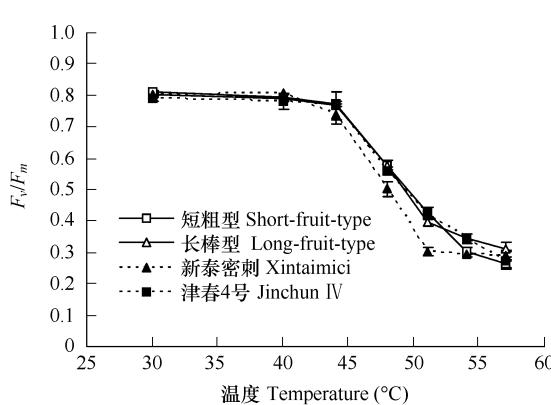


图 1 热激胁迫温度对黄瓜 F_v/F_m 的影响

Fig. 1 Effects of heat shock stress temperature on F_v/F_m in cucumber

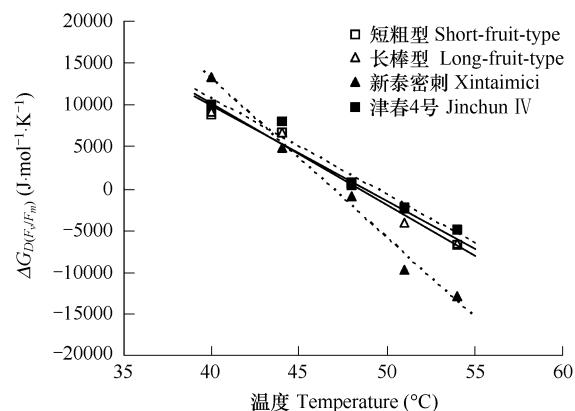


图 2 热激胁迫温度对黄瓜标准状态变性自由能变 ΔG_D 的影响

Fig. 2 Effects of heat shock stress temperature on ΔG_D in cucumber

2.2 热激胁迫对 PS II 热耗散的影响

与 F_v/F_m 相反, 黄瓜 DI_o/RC 随热激胁迫温度升高呈现 S 型上扬趋势(图 3)。但是, 当热激胁迫温度超过

48 ℃以上品种间的 DI_o/RC 才表现出明显差异。在51~57 ℃范围内,②号与耐热性较强的④号热耗散水平相近;而①号和耐热性较差的③号需要更强的热耗散水平来保护PS II。

2.3 热激胁迫对PS II活性中心的影响

与 F_v/F_m 类似,黄瓜 RC/CS_o 随热激胁迫温度升高呈现S型下降趋势(图4)。当热激胁迫温度超过40 ℃, RC/CS_o 开始下降,但是耐热性较差的③号的 RC/CS_o 显著低于①号、②号和耐热性较强的④号;但是,当热激胁迫温度超过48 ℃以上品种间的 RC/CS_o 趋同。从图4计算的PS II反应中心复合体热稳定性的标准状态变性中点温度 $T_{m(RC/CS_o)}$ 呈现④号(46.4 ℃)>②号(45.6 ℃)≈①号(45.2 ℃)>③号(44.2 ℃)。

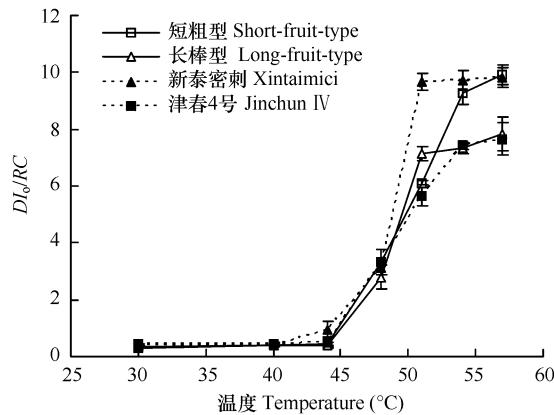


图3 热激胁迫温度对黄瓜 DI_o/RC 的影响

Fig.3 Effects of heat shock stress temperature on DI_o/RC in cucumber

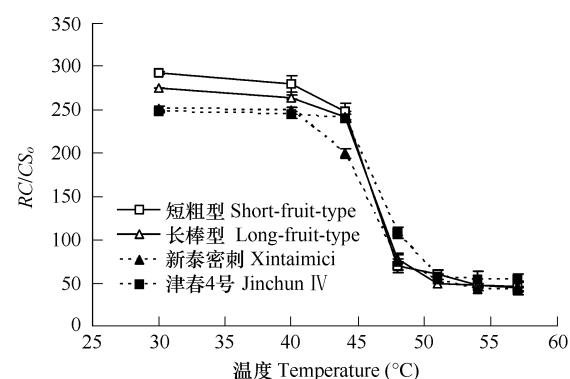


图4 热激胁迫温度对黄瓜 RC/CS_o 的影响

Fig.4 Effects of heat shock stress temperature on RC/CS_o in cucumber

2.4 热激胁迫对PS II放氧复合体活性的影响

热激胁迫下黄瓜(以①号为例)快速叶绿素荧光诱导曲线由O-J-I-P四相型转变成O-K-J-I-P五相型(图5)。当温度达到48 ℃时大约在720 μs处出现典型的K相,并伴随着J相、I相和P相的下降并逐渐消失现象。

通过K相计算的黄瓜放氧复合体活性 ρ_k 随热激胁迫温度升高呈现S型下降趋势(图6)。一方面,在40~57 ℃范围内,②号与耐热性较差的③号 ρ_k 始终明显低于耐热性较强的④号;另一方面,在30~44 ℃之间 ρ_k 缓慢下降,在44~51 ℃之间 ρ_k 急剧下降,超过51 ℃ ρ_k 降至最低。从图6计算的放氧复合体(OEC)热稳定性的

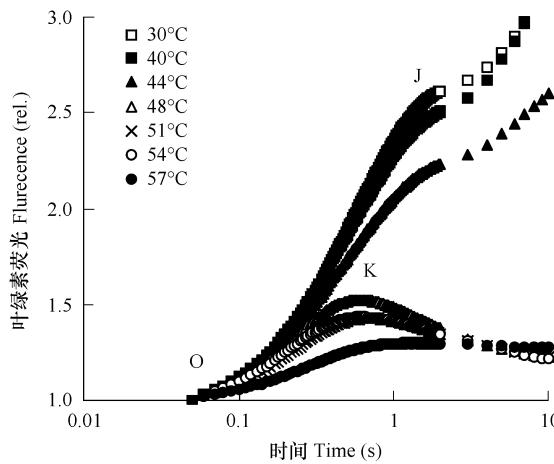


图5 热激胁迫温度对黄瓜(①号品系)快速叶绿素荧光诱导曲线K相的影响

Fig.5 Effects of heat shock stress temperature on K phase in cucumber(①)

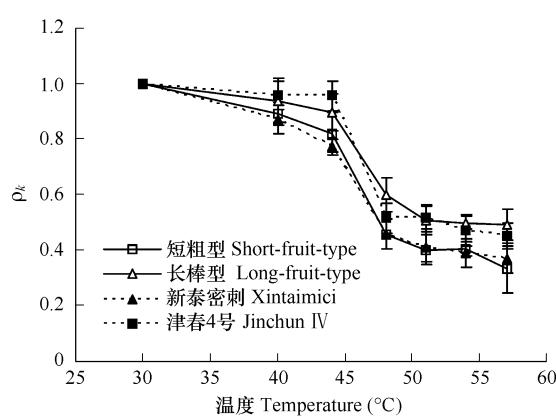


图6 热激胁迫温度对黄瓜放氧复合体活性 ρ_k 的影响

Fig.6 Effects of heat shock stress temperature on ρ_k in cucumber

标准状态变性中点温度 $T_{m(\rho_k)}$ 呈现④号(46.4 °C) > ①号(45.3 °C) ≈ ②号(45.0 °C) > ③号(44.2 °C)。

3 讨论

众多学者在热胁迫会导致 PS II 结构和功能的一系列变化甚至损害的研究中表明,热伤害敏感部位不尽相同^[26,32,39~41]。温晓刚等通过高温热激下小麦的 F_v/F_v 测试发现,50 °C 高温处理 1 min 无活性中心含量明显增加,而 40 ~ 45 °C 处理 1 ~ 10 min 的较低剂量下 F_v/F_v 无显著变化^[26]。通过热激胁迫温度和时间处理茄子叶片发现最敏感的位点在较低的热胁迫温度下就开始受到伤害;而在较高的热胁迫温度下,还有次级敏感的位点相继受到伤害^[35]。在本研究中也呈现类似结果,即随着热激胁迫温度的升高,PS II 的结构和功能首先会发生轻微热抑制、接续发生显著热抑制、直至发生严重热伤害。

在 F_v/F_m 缓慢下降的轻微热抑制阶段,热激胁迫温度超过 30 °C,PS II 放氧复合体活性 ρ_k 就开始下降;热激胁迫温度超过 40 °C,RC/CS_o 开始下降;热激胁迫温度超过 44 °C 以上,PS II 热耗散能力 DI_o/RC 才表现出增加。

在 44 ~ 48 °C 的热激胁迫下发生显著热抑制,PS II 最大光化学效率 F_v/F_m 急剧下降的同时,活性中心 RC/CS_o 和 PS II 放氧复合体活性 ρ_k 均急剧下降、PS II 热耗散能力 DI_o/RC 急剧增加。

在热激胁迫超过 51 °C, F_v/F_m 下降趋于最低,发生严重热伤害的同时,活性中心 RC/CS_o 和 PS II 放氧复合体活性 ρ_k 均趋于最低, DI_o/RC 趋于最高。但是,热激胁迫 48 °C 时黄瓜快速叶绿素荧光诱导曲线出现典型的 K 相(图 5),PS II 放氧复合体活性 ρ_k 就开始趋于最低(图 6),表明 PS II 放氧复合体受热激胁迫较为敏感。另外,从热物理学角度来说,热激胁迫下会使得叶片体温升高,会加重 PS II 热耗散机构对 PS II 保护的负担。当热激胁迫超过 51 °C 时,这种保护负担需求加重,耐热能力较差的③号黄瓜品种 DI_o/RC 比其它品种/品系更高(图 3)。

叶绿素荧光测定技术作为一种无损伤的快速探针用于植物的抗逆生理研究已有大量报道^[42]。若能用于耐热性检测将对植物种质资源研究与利用具有重要意义。一些研究曾经提出几个可用于检测热耐热性的叶绿素荧光参数,如 F_o ^[10,43~45]、 F_v/F_m ^[41,44]、 F_v/F_o ^[41]、ETR^[41] 等。但是,从上述分析可知,PS II 的热胁迫发生在多位点且呈现剂量效应。因此,采用单一热胁迫温度的叶绿素荧光参数作为耐热性检测指标,存在选择的热胁迫温度是否合理的问题。在茄子热激胁迫下 PS II 行为特性的研究中亦发现 F_v/F_m 的半衰温度 T_{50} 、PS II 实际光化学效率 $\Delta F/F_m$ 的半衰温度 t_{50} 、叶绿素快速荧光诱导动力学曲线中与放氧复合体失活有关的 K 峰等指标与生产中耐热性表现相一致^[35]。

本研究借鉴酶稳定性的热力学参数分析方法^[38],通过标准状态变性自由能变 ΔG_D 计算的变性中点温度 T_m 与 4 个黄瓜品种或品系在连续几年生产中耐热性表现相一致,可以作为植物种质资源耐热性检测的参考指标。另外还发现,同一品种/品系的 $T_{m(Fv/Fm)} > T_{m(RC/CSo)} \approx T_{m(\rho_k)}$ 。这表明 PS II 蛋白复合体的热稳定性优于 PS II 反应中心复合体热的稳定性和放氧复合体(OEC)的热稳定性。而后二者的热稳定性相近,与二者的热激胁迫温度剂量效应有所差异。

References:

- [1] Meng L B, Qin Z W, Li S M. Effect of high temperature stress on the root of cucumber seedling. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, 31(5):694.
- [2] Ma D H, Pang J A, Li Sh J, et al. Effects of temperature stress acclimation on some physiological characters in leaves of cucumber seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 1998, 25(4):350~355.
- [3] Raison J K, Berry J A, Armond P A, et al. Membrane properties in relation to the adaptation of plants to temperature stress. In: Turner N C and Kramer P J, eds. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. New York: John Wiley&Sons, 1980, 261~273.
- [4] Lin C Y, Chen Y M, Key J L. Solute leakage in soybean seedlings under various heat shock regimes. *Plant Cell Physiology*, 1985, 26:1493~1498.
- [5] Ma X D, Wang L, Wang M, et al. Difference in relative conductivity and ultrastructure of leaf between two wheat cultivars with different thermotolerance under heat acclimation and heat stress. *Journal of China Agricultural University*, 2003, 8(3):4~8.
- [6] Wang G Y, Liu J M, Zhang Y, et al. Studies on ultrastructure in common bean leaves during heat acclimation and heat stress. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 1999, 7(2):151~156.

- [7] Shi J X,Zhao F Y,liu Y D,*et al.* Activity of POD,SOD and content of MDA of epimedium sagittatum maxim under temperature stress. *Life Science Research*,2002,6(2) :160 – 163.
- [8] Wang L J,Huang W D,Zhan J C. Thermotolerance related to antioxidation induced by SA and heat acclimation in grape seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*,2003,30(4) :452 – 454.
- [9] Kuo C G,chen H M,Ma L H. Effect of high temperature on proline Content in tomato floral buds and leaves. *J Amer SocHort Sci*,1986,111(5) :746 – 750.
- [10] Schreiber U,Berry J A. Heat induced changes in chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Plant*,1977,136:233 – 238.
- [11] Fu Z S,Zhao S J,Meng Q W,*et al.* Effect of heat hardening on allocation of excitation energy in Brassica oleracea seedling leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*,2004,15(8) :1353 – 1357.
- [12] Vierling R L. The roles of heat shock proteins in plants. *Annu. Rev Plant Physiology*,1991,42:257 – 260.
- [13] Schrimmer E C,Lindquist S,Vierling E. An *Arabidopsis* heat shock protein complements a thermotolerance defect in yeast. *Plant Cell*,1994,(6) :1899 – 1909.
- [14] Vierling R A,Nhuyen H T. Heat shock protein gene expression in diploid wheat genotypes differing in thermal tolerance. *Crop Sci*,1992,(32) :370 – 377.
- [15] Chen P Q,Yu S L,Zhan Y N,*et al.* A review on plant heat stress physiology. *Chinese Agricultural Science Bulletin*,2006,22(5) :223 – 227.
- [16] Liang Z J,Lin Y E,Huang H X. Advances in high temperature injury and heat tolerance of cucumbers. *Guangdong Agricultural Sciences*,2006,(6) :21 – 23.
- [17] Ma X D,Peng H R,Wang M,*et al.* Evaluation of Heat Tolerance in Crop. *Chinese Bulletin of Botany*,2004,21(4) :411 – 418
- [18] Meng H W,Zhang Y F,Cheng Z H,*et al.* The Physiological reaction to hot stress and screening of hot tolerance index in cucumber. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*,2000,9(1) :96 – 99.
- [19] Yu S C,Wang Y J. Inheritance of heat tolerance in cucumber. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*,2003,18(3) :87 – 89.
- [20] Yi J X,Hou X L. Inheritance of High Temperature Tolerance in Eggplant(*Solanum melongena* L.). *Acta Horticulturae Sinica*,2002,29 (6) :529 – 53.
- [21] Mao S L,Du Y C,Wang X X. The advance in Tomato breeding of heat-tolerance. *Acta Horticulturae Sinica*,2001,25(S1) :655 – 660
- [22] Wang F J,Huang Y J. High-temperature stress and heat-tolerance breeding in rice. *Chinese Agricultural Science Bulletin*,2004,20(3) :87 – 90.
- [23] Bob B B,Wilhelm G,Russell L J. Biochemistry & molecular biology of plants. *The American Society of Plant Physiologists*,2000,952 – 987.
- [24] Li Y,Yang J S,Zhang G. Thermotolerance of chrysanthemum morifolium induced by heat acclimation. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia*,2007,27 (10) :2041 – 2045.
- [25] Ye X Y,Fan H W,Tong S L,*et al.* Study on thermo-tolerance induction of kiwifruit by heat shock exercise. *Journal of Fruit Science*,2005,22(6) :630 – 633.
- [26] Wen X G,Lin S Q,Kuang Y Y. Effects of high temperature stress on the heterogeneity of photosystem II. *Acta Biophysica Sinica*,1996,12(4) :714 – 718.
- [27] Yang Y G,Lou Q F,Zhuang Y,*et al.* Isolation of heat response-related gene in cucumber seedlings. *Chinese Journal of Ecology*,2007,26(7) :1034 – 1037.
- [28] Zhang P,Qin Z W. Genetic analysis of heat tolerance in cucumber. *Journal of Northeast Agricultural University*,2007,38(4) :486 – 490.
- [29] Bker N R. Possible role of photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol Plant*,1991,81:563 – 5702.
- [30] Yoshihiro Y,Yasuhiro K,Hiroyuki K,*et al.* Effects of high temperatures on the photosynthetic systems in spinach: Oxygen-evolving activities, fluorescence characteristics and the denaturation process. *Photosynthesis Research*,1998,57:51 – 59.
- [31] Li Z J. Changes in thermo tolerance of photosynthetic apparatus in cucumber leaves in response to water stress and exogenous ABA treatment. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*,1996,65(3) :587 – 594.
- [32] Yamane Y,Kashino Y,Koike H,*et al.* Increases in the fluorescence level and Fo level and reversible inhibition of photosystem II reaction center by high-temperature treatment in higher plants. *Photosynthesis Research*,1997,52:57 – 64.
- [33] Srivastava A,Guisse B,Greppe H,*et al.* Regulation of antenna structure and electron transport in Photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1997, 1320: 95 – 106.
- [34] Song C Y,Liu X B,Jin C X. Mechanisms of damage and acclimation of photosynthetic apparatus due to heat stress. *MSSCSA*,2002,18(4) :252 – 256.
- [35] Wang M,Gao Z K,Wang H Y,*et al.* Heat stress characteristics of photosystem II in eggplant. *Chinese Journal of Applied Ecology*,2007,1,18(1) :

63—68.

- [36] Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Srivastava A. The fluorescence transient as a tool to characterise and screen photosynthetic samples. Yunus M, Pathre U, Mohanty E Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation London: Taylor & Francis, 2000, 25: 445—483.
- [37] Strasser R J, Tsimilli-Michael M, Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou G, Govindjee eds. Series: Advance in Photosynthesis and Respiration Vol. 19. Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis. Chapter 12. Spring, P. O. Box17, 3300AA Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004. 321—362.
- [38] Marangoni A G. Enzyme kinetics: a modern approach-method and application. United States: Wiley-Interscience, 2003, 125—137.
- [39] Srivastava A, Strasser R. J. Stress and stress management of land plants during a regular day. Journal of Plant Physiology, 1996, 148: 445—455.
- [40] Strasser B. J. Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transients. Photosynthesis Res, 1997, 52: 147—155.
- [41] Yamane Y, Kashino Y, Koike H. Effects of high temperatures on the photosynthetic systems in spinach: Oxygen evolving activities, fluorescence characteristics and the denaturation process. Photosynth Res, 1998, 57: 51—59.
- [42] Feng J C, HU X L, Mao X J, et al. Application of chlorophyll fluorescence dynamics to plant physiology in adverse circumstance. Economic Forest Research, 2002, 20(4): 14—18.
- [43] Bilger H W. Determination of leaf heat resistance comparative investigation of chlorophyll a fluorescence changes and tissue necrosis method. Oecologia, 1984, 63: 156—262.
- [44] Guo Y P, Zhou H F, Zeng G H, et al. Effects of high temperature stress on net photosynthetic rate and photosystem activity in Citrus. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(6): 867—870.
- [45] Seemann J R. Temperature and leaf osmotic potential to high temperature in desert plants. PL Physiol, 1986, 80: 926—930.

参考文献:

- [1] 孟令波,秦智伟,李淑敏.高温胁迫对黄瓜幼苗根系生长的影响.园艺学报,2003,31(6):694.
- [2] 马德华,庞金安,李淑菊,等.温度逆境锻炼对高温下黄瓜幼苗生理的影响.园艺学报,1998,25(4):350~355.
- [5] 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.中国农业大学学报,2003,8(3):4~8.
- [6] 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.农业生物技术学报,1999,7(2):151~156.
- [7] 石井校,赵福永,刘应迪,等.温度胁迫下淫羊藿的膜脂过氧化和保护酶活性.生命科学研究,2002,6(2):160~163.
- [8] 王利军,黄卫东,战吉成.水杨酸和高温胁迫与葡萄抗热性及抗氧化关系.园艺学报,2003,30(4):452~454.
- [11] 付振书,赵世杰,孟庆伟,等.热锻炼对甘蓝幼苗叶片激发能分配的影响.应用生态学报,2004,15(8):1353~1357.
- [15] 陈培琴,郁松林,詹妍妮,等.植物在高温胁迫下的生理研究进展.中国农学通报,2006,22(5):223~227.
- [16] 梁肇均,林毓娥,黄河勋.黄瓜的高温伤害及耐热性研究进展.广东农业科学,2006,(6):21~23.
- [17] 马晓娣,彭惠茹,汪矛,等.作物耐热性的评价.植物学通报,2004,21(4):411~418.
- [18] 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.西北农业学报,2000,9(1):96~99.
- [19] 于拴仓,王永健.黄瓜耐热性遗传规律的研究.华北农学报,2003,18(3):87~89.
- [20] 易金鑫,侯喜林.茄子耐热性遗传表现.园艺学报,2002,29(6):529~53.
- [21] 毛胜利,杜永臣,王孝宣.番茄耐热育种研究进展.园艺学报,2001,25(增刊):655~660.
- [22] 王锋尖,黄英金.水稻高温胁迫及耐热性育种.中国农学通报,2004,20(3):87~90.
- [24] 李云,杨际双,张钢.热激锻炼诱导菊花耐热性研究.西北植物学报,2007,27(10):2041~2045.
- [25] 耶兴元,范宏伟,全胜利,等.热激锻炼诱导猕猴桃耐热性研究.果树学报,2005,22(6):630~633.
- [26] 温晓刚,林世青,匡廷云.高温胁迫对光系统异质性的影响.生物物理学报,1996,12(4):714~718.
- [27] 杨寅桂,娄群峰,庄勇,等.黄瓜幼苗热胁迫响应基因的分离.生态学杂志,2007,26(7):1034~1037.
- [28] 张鹏,秦智伟.黄瓜耐热性遗传分析.东北农业大学学报,2007,38(4):486~490.
- [34] 宋春雨,刘晓冰,金彩霞.高温胁迫下光合器官受损及其适应机理.农业系统科学与综合研究,2002,18(4):252~256.
- [35] 王梅,高志奎,王惠英,等.茄子光系统Ⅱ的热胁迫特性.应用生态学报,2007,18(1):63~68.
- [42] 冯建灿,胡秀丽,毛训甲,等.叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用.经济林研究,2002,20(4):14~18.
- [44] 郭延平,周慧芬,曾光辉,等.高温胁迫对柑橘光合速率和光系统Ⅱ活性的影响.应用生态学报,2003,14(6):867~870.