

DOI: 10.5846/stxb201409201862

吴永波, 叶波. 高温干旱复合胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响. 生态学报, 2016, 36(2): - .

Wu Y B, Ye B. Effects of combined elevated temperature and drought stress on anti-oxidative enzyme activities and reactive oxygen species metabolism of *Broussonetia papyrifera* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(2): - .

高温干旱复合胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响

吴永波*, 叶 波

南京林业大学, 江苏省南方现代林业协同创新中心, 南京 210037

摘要:近年来, 全球气温不断升高, 亚热带部分地区夏季高温和临时性干旱现象日益显著, 高温与干旱严重威胁着植物的生存与生长。本文采用盆栽和人工气候室方式模拟不同的温度和土壤水分梯度, 研究了高温与干旱复合胁迫对构树幼苗超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)与过氧化氢酶(CAT)活性、活性氧代谢和丙二醛(MDA)含量的影响。结果表明:(1)高温或干旱单一胁迫下, 构树幼苗 SOD、POD、CAT 活性增加, 复合胁迫下, SOD 和 POD 酶活性高于单一胁迫, 且随着复合胁迫时间延长而升高。SOD 活性受温度和土壤双因素影响极其显著, 复合胁迫对 SOD 活性有一定程度的叠加效应;(2)复合胁迫下, 活性氧代谢物与 MDA 含量均显著高于单一胁迫, 表明复合胁迫加剧对植物的伤害。通过改变抗氧化酶活性改变以减轻膜脂过氧化的伤害作用是有限的。

关键词:高温; 干旱; 抗氧化酶活性; 活性氧代谢; 构树幼苗

Effects of combined elevated temperature and drought stress on anti-oxidative enzyme activities and reactive oxygen species metabolism of *Broussonetia papyrifera* seedlings

WU Yongbo*, YE Bo

Collaborative Innovation Center of Sustainable Forestry in Southern China of Jiangsu Province, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: In recent years, under the global climate change scenario, the occurrence of seasonal high temperature and temporal drought phenomena has increased in some subtropical regions. Consequently, the survival and growth of plants are restrained under the combined stress of elevated temperature and drought. In the present study, a pot experiment was performed at the Xiashu Forest Station of Nanjing Forestry University in 2013. One-year-old *Broussonetia papyrifera* seedlings were grown in 27-cm pots with brown loam soil, using a completely randomized design with four replicates. Seedlings were initially grown in the field environment and then transferred to a controlled greenhouse with three elevated-temperature and soil-moisture treatments, and the effects of combined elevated temperature and drought stress on anti-oxidative enzyme activities and reactive oxygen species (ROS) metabolism were measured in *B. papyrifera* seedling leaves. The results indicated that under either elevated temperature or drought stress, the superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) activities of seedlings increased with the increase of stress level. Under the combined elevated temperature and drought stress, the activities of SOD and POD were higher than those under single temperature or drought stress, and increased over stress exposure time. Significant variation was observed in SOD activity of the seedlings between

基金项目: 江苏省自然科学基金项目(BK2012819); 江苏省生物学优势学科建设项目

收稿日期: 2014-09-20; 修订日期: 2015-06-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yongbowu0920@163.com

combined stress treatments, revealing the synergistic effects of combined stress on SOD activities. Under the combined elevated temperature and drought stress, ROS, including O_2^- production rates and hydrogen peroxide (H_2O_2) and malondialdehyde (MDA) contents, were significantly higher than those under the single temperature or drought stress treatment, which suggests the limited role of antioxidant enzyme activities in alleviating the damage of the cell membrane of seedlings due to differences in ROS metabolite accumulation.

Key Words: elevated temperature; drought; anti-oxidative enzyme activities; ROS metabolism; *Broussonetia papyrifera* seedlings

由于温室气体排放量增加等原因,预计到 21 世纪末全球气温将上升 1.8—4.0℃^[1],部分区域出现明显旱化,发生旱灾频率和严重性增加^[2-3]。由于副热带高压的影响,我国亚热带江淮、江汉、江南、华南北部、四川盆地东部、重庆等地常出现持续夏季高温干旱天气,这些地区日最高气温超过 35℃ 的日数较多,部分地区极端最高气温甚至超过 40℃,对农林业生产带来严重的不利影响。作为全球气候变化的两个重要表征,高温和干旱是决定植物分布最为重要的非生物因子^[4]。必须同时考虑影响植物生长、发育和功能的温度和水分两个重要环境因子,才能正确推断未来气候条件下植物的生理生态过程。

活性氧(ROS)是植物代谢过程中的毒副产品,在稳定条件下,可以通过各种抗氧化防御机制清除。在干旱或高温等逆境胁迫下,活性氧的过多积累导致生物膜脂过氧化等有害的细胞学效应,对植物产生伤害^[5]。另一方面,植物体内存在抗氧化机制,可以在一定程度上减缓这种伤害。研究高温与干旱复合胁迫对植物活性氧代谢及其抗氧化酶活性的影响,有利于揭示植物活性氧代谢机制对高温与干旱的响应方式和程度。目前,干旱或高温单一因子对木本植物的胁迫研究有大量报道,但不同研究,酶活性表现出增加或减少完全相反的变化规律^[6-7],表明植物适应逆境胁迫的复杂性,而关于干旱高温复合胁迫对木本植物生理生态过程,尤其是抗氧化机制的影响研究较少^[8]。

构树(*Broussonetia papyrifera*)属桑科(Moraceae)构树属(*Broussonetia*),为速生落叶乔木,抗盐碱,耐贫瘠,萌发能力强,广泛分布于我国大部分地区^[9]。其在高盐地区以及丘陵、河滩等土地上均可正常生长,在荒山、石灰岩等劣质生境恢复中具有重要作用^[10-11]。目前对构树的研究则多集中在盐分或水分等单一胁迫^[12-14]。本文利用人工气候室,研究高温与干旱单一或复合胁迫下,构树幼苗叶片抗氧化酶活性与活性氧含量变化的差异,以期探讨未来温度增加和干旱情景下,构树应对气候变化的适应机理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

2013 年 9 月 1 日将健康状况良好、长势基本一致的 1 年生构树幼苗(平均株高 95 cm)定植在规格 32 cm×27 cm×28 cm 的塑料盆中,每盆各 1 株幼苗。盆栽土为棕壤土,pH:6.5,硝态氮含量 7.9 mg/kg,铵态氮含量 12.6 mg/kg。在温室生长 2 周后,9 月开始在 FYS-8 智能人工气候室(空气相对湿度为 60%;最大光合有效辐射为 1800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)中进行胁迫处理。试验设 3 个水分梯度,分别为 100%田间持水量、70%田间持水量、40%田间持水量。根据设定的土壤含水率计算每盆重量,作为标准盆重。以亚热带极端高温 40℃ 为上限,同时设置 3 个温度处理,包括 25℃、33℃、40℃,共 9 个处理,每个处理设置 4 个重复,共 36 盆。每天 6:00 时,采用称重法对整盆植物进行称重补充水分,确保土壤含水率在控制条件下。同时模拟自然光照,调节光照量,于每天 6:00 时打开光照、18:00 时关闭光照。

1.2 测定指标与方法

自 2013 年 9 月 15 日起,每隔 1 周,选取 1d 在下午 5 时左右采取叶片进行抗氧化酶活性、活性氧含量及丙二醛含量测定,共采样 4 次。取 0.2g 叶片洗净后置于预冷的研钵中,加入 1.6ml 50mmol/L 预冷的磷酸缓冲

液(pH7.8)在冰浴上研磨成匀浆,转入离心管中在4℃、12000g下离心20min,取上清液测定酶活性和 O_2^- 含量,其中超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑法^[15],过氧化酶(POD)活性采用愈创木酚显色法^[16],过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法^[16], O_2^- 含量参照王爱国和罗广华方法^[17]。取0.2g构树叶片洗净后置于研钵中,加入10ml冰丙酮研磨成匀浆,转入离心管中在3000g下离心10min,取上清液测定 H_2O_2 含量, H_2O_2 含量参照Liu等方法^[18]。取0.2g构树叶片洗净后置于研钵中,加入1.6ml 10%TCA研磨成匀浆,转入离心管中在12000g下离心10min,取上清液测定丙二醛含量,丙二醛(MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸^[19]。

1.3 数据处理

用SPSS Stastics 20软件对数据进行方差分析。

2 结果分析

2.1 不同处理对构树幼苗抗氧化酶活性的影响

2.1.1 对超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响

干旱或高温单一胁迫,均使SOD活性明显增加($P<0.05$)。不同处理下,SOD活性最大值出现时间不同。受温度单一胁迫和温度与干旱复合胁迫时,SOD活性最大值出现在第21d,而受干旱单一胁迫时,SOD活性最大值出现在第14d。33℃和40%田间持水量处理下第21d的SOD活性增加幅度最大,达48.6%,33℃和100%田间持水量处理次之,达33.7%。

与33℃处理相比,40℃处理下的幼苗叶片SOD活性并未显著升高($P>0.05$)。高温和干旱复合胁迫下,构树幼苗SOD活性高于单一胁迫,且随着复合胁迫时间延续表现增加趋势(图1)。

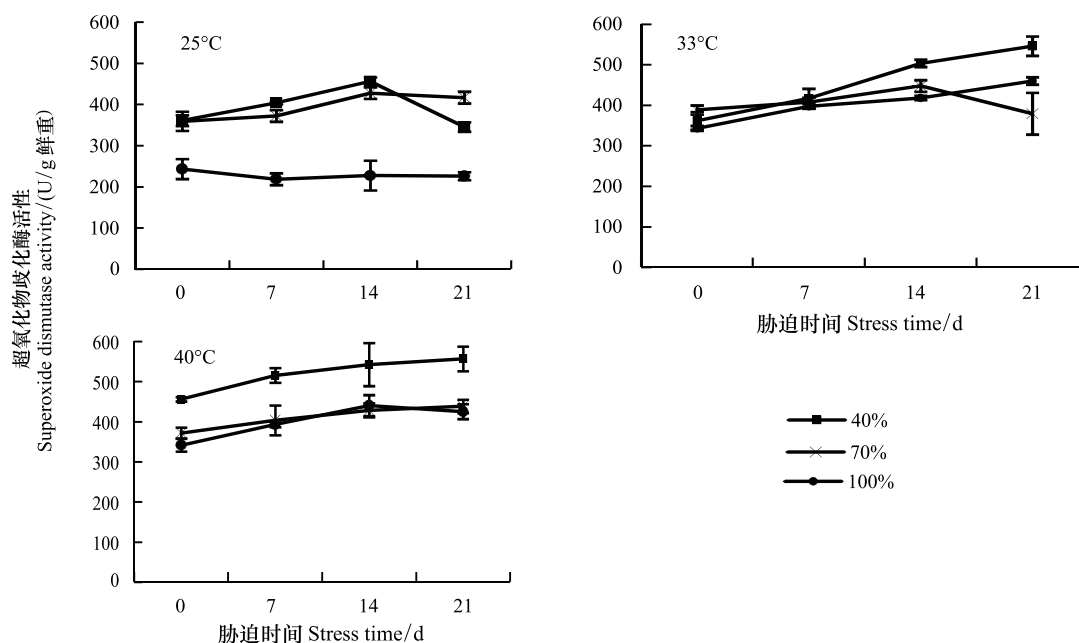


图1 不同处理下构树幼苗SOD活性的动态变化

Fig. 1 Variation of superoxide dismutase activity in *Broussonetia papyrifera* seedling leaves under different treatments

2.1.2 对过氧化物酶(POD)活性的影响

各处理间构树幼苗POD活性变化趋势不尽相同(图2)。25℃下,随着干旱胁迫时间持续,POD活性而增加;33℃处理下,40%田间持水量处理的POD活性在胁迫初期呈先上升后下降的趋势,100%和40%田间持水量处理的POD活性则呈现一直上升的趋势;40℃处理下,100%和70%田间持水量处理的POD活性呈先上升后下降的趋势,而40%田间持水量处理下则表现为持续上升的趋势。不同处理的POD活性在第14d或21d时达到最大,其中40℃和70%田间持水量处理的第21d POD活性最高,为 $81.39 U g^{-1} min^{-1}$ 。结果表明,无

论是单一胁迫还是复合胁迫, 构树幼苗受胁迫影响后 POD 活性均会显著增加, 且在复合胁迫下, POD 活性显著高于单一胁迫 ($P < 0.05$)。

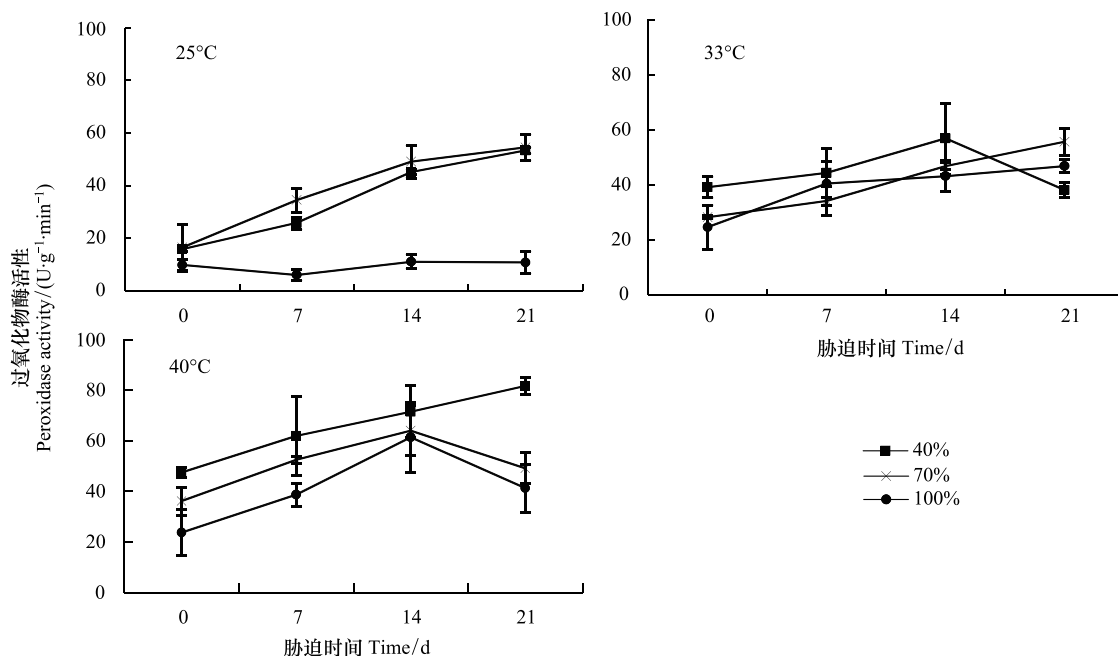


图2 不同处理下构树幼苗 POD 活性的动态变化

Fig. 2 Variation of peroxidase activity in *Broussonetia papyrifera* seedling leaves under different treatments

2.1.3 对过氧化氢酶(CAT)活性的影响

图3为不同温度和干旱胁迫处理下构树幼苗CAT活性随处理时间持续的动态变化。由图可知, 在正常温度和土壤水分条件下, 构树幼苗CAT活性无明显变化。在40%田间持水量干旱胁迫时, 25℃的CAT活性呈持续增加的趋势, 而33℃和40℃处理的CAT活性呈现先上升后下降的趋势。在70%田间持水量干旱胁迫下, 25℃和33℃处理的CAT活性先增加后下降, 而40℃处理的CAT活性表现为持续增加的趋势。总体而言, 40℃处理下的CAT活性显著高于25℃和33℃处理, 复合胁迫下的CAT活性与单一胁迫相比差异不显著 ($P > 0.05$)。

2.2 不同处理对构树幼苗活性氧代谢的影响

2.2.1 对H₂O₂含量的影响

各处理下, 构树H₂O₂含量变化总体上表现为随着胁迫时间的延长而增加, 在21d时其含量达到最大值(图4)。干旱单一胁迫下, 随着干旱胁迫程度增加, H₂O₂含量增加。而在高温单一胁迫下, H₂O₂含量大小表现为33℃ > 44℃ > 25℃, 但增加程度不明显。与33℃处理相比, 40℃下H₂O₂含量略有所减少。复合胁迫下H₂O₂含量上升幅度均显著高于单一胁迫 ($P < 0.05$)。

2.2.2 对O₂⁻产生速率的影响

图5为不同温度和土壤水分处理下构树幼苗O₂⁻产生速率。由图5可知, 高温单一胁迫下, O₂⁻产生速率高于正常温度的O₂⁻产生速率。以第0d为例, 33℃和40℃时O₂⁻产生速率分别高于25℃的21.3%和78.9%。干旱单一胁迫下, O₂⁻产生速率无明显变化规律。随着处理时间持续, 33℃处理下, 100%田间持水量处理的O₂⁻产生速率先降低后上升, 而40%和70%田间持水量处理的O₂⁻产生速率则呈现先上升后下降再上升的趋势。40℃处理下, 100%和70%田间持水量处理的O₂⁻产生速率变化趋势与33℃处理下一致, 而40%田间持水量处理的O₂⁻产生速率则呈先上升后下降的趋势。复合胁迫下O₂⁻含量增加幅度均显著高于单一胁迫 ($P < 0.05$)。

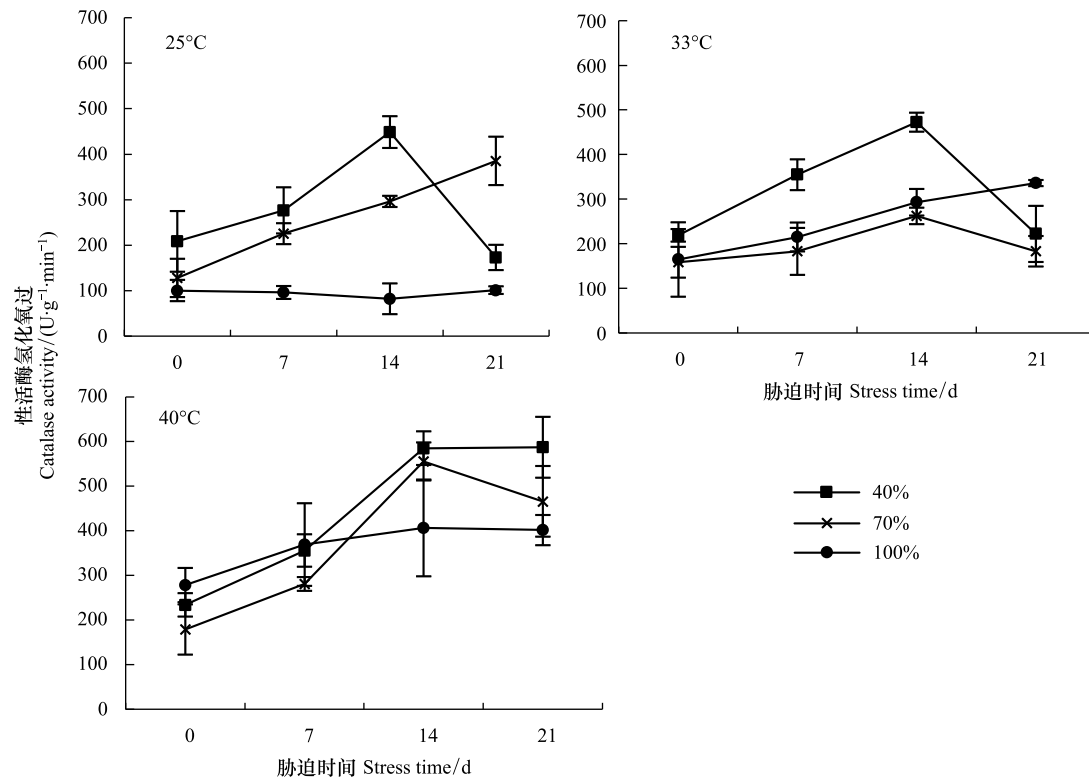
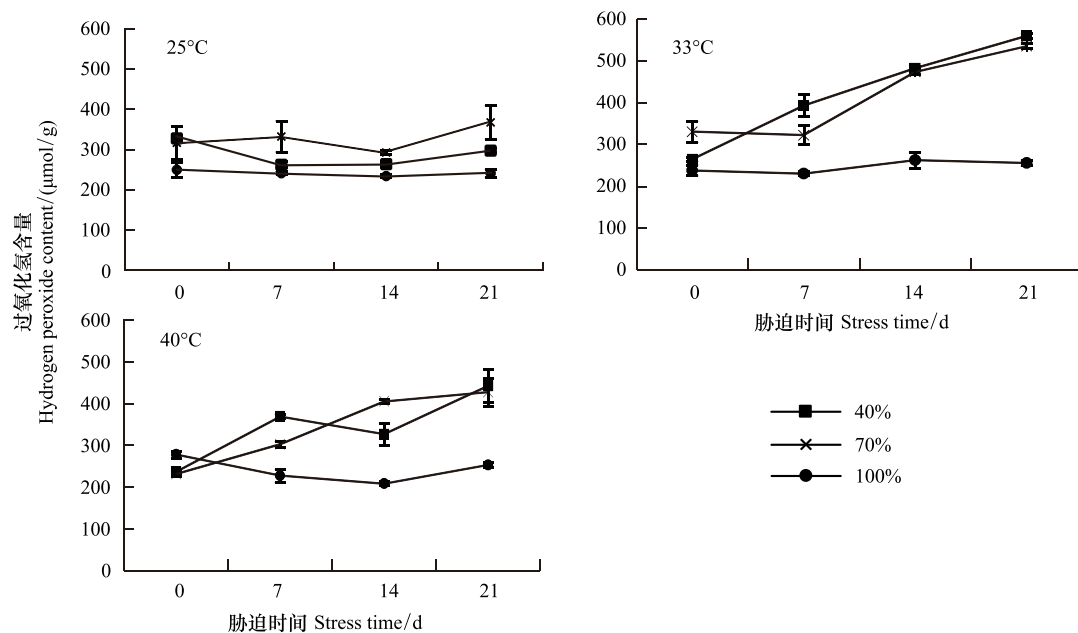


图3 不同处理下构树幼苗 CAT 活性的动态变化

Fig. 3 Variation of catalase activity in *Broussonetia papyrifera* seedling leaves under different treatments图4 不同处理下构树幼苗 H_2O_2 含量的动态变化Fig. 4 Variation of hydrogen peroxide content in *Broussonetia papyrifera* seedling leaves under different treatments

2.3 不同处理对构树幼苗膜脂过氧化程度的影响

MDA 含量是反映膜伤害和细胞膜脂过氧化的重要指标^[20]。图 5 为不同温度和土壤水分处理下构树幼苗 MDA 含量动态变化。由图可知,随着干旱单一胁迫程度的增加和时间延续,构树幼苗 MDA 含量呈现持续

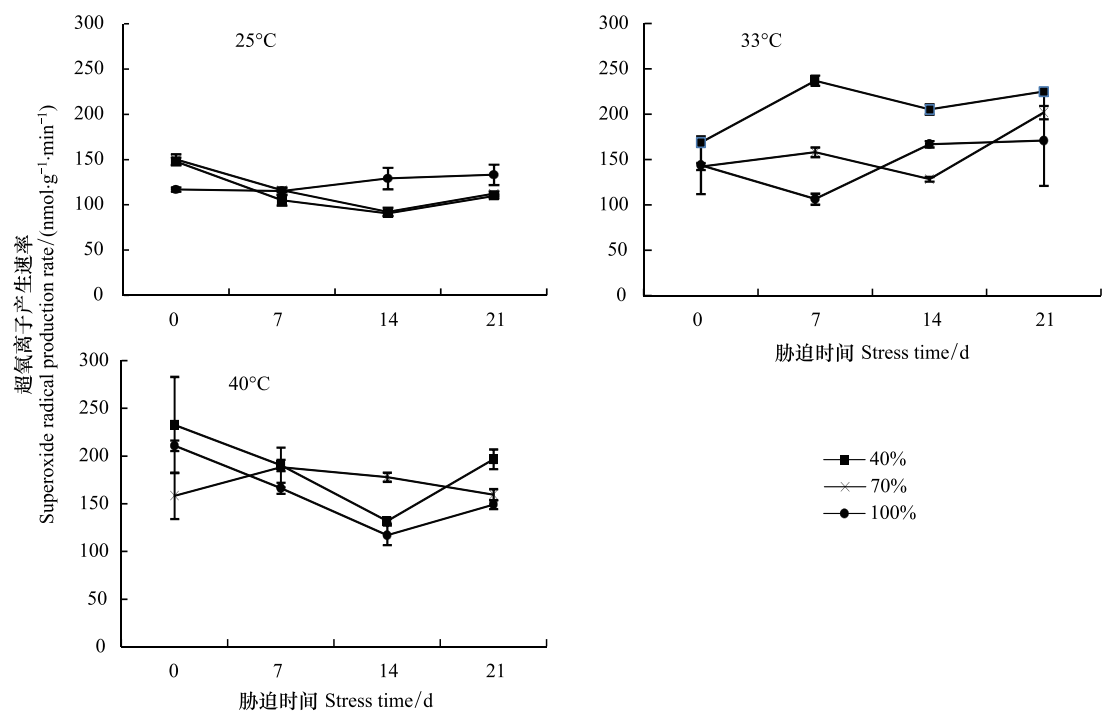


图 5 不同处理下构树幼苗 O_2^- 产生速率的动态变化

Fig. 5 Variation of superoxide radical production rate in *Broussonetia papyrifera* seedling leaves under different treatments

上升趋势。高温单一胁迫下 MDA 含量高于正常温度下 MDA 含量。与单一胁迫相比,高温和干旱复合胁迫下 MDA 含量的上升幅度小,复合胁迫对构树幼苗 MDA 含量的影响不显著 ($P>0.05$)。

2.4 不同处理下构树幼苗抗氧化酶活性与活性氧代谢的方差分析

方差分析结果表明(表 1),SOD、POD、CAT 活性、 O_2^- 产生速率和 MDA 受温度影响极显著, H_2O_2 受温度影响显著, H_2O_2 和 MDA 含量受土壤水分影响极显著,SOD、POD 和 O_2^- 产生速率受土壤水分影响显著,SOD 活性受温度和土壤水分双因素影响极显著。

表 1 不同处理下抗氧化酶活性与活性氧代谢的方差分析

Table 1 Variance analysis on anti-oxidative enzymes activities and ROS metabolism under different treatments

因子 Factor	d.f.	SOD		POD		CAT		H_2O_2		O_2^-		MDA	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
T	2	13.60	0.000***	6.10	0.005**	13.43	0.000***	5.94	0.005**	20.21	0.000***	7.62	0.001***
W	2	5.80	0.006**	5.93	0.005**	2.63	0.084	31.94	0.000***	3.55	0.037**	19.68	0.000***
T×W	4	7.57	0.000***	1.86	0.134	1.26	0.299	0.85	0.499	1.96	0.117	0.69	0.605

T:温度处理;W:土壤水分处理;T×W:温度与土壤水分复合作用;*表示 $0.01<P<0.05$; **表示 $0.001<P<0.01$; ***表示 $P<0.001$;ns 表示无显著性。

3 讨论和结论

3.1 高温干旱复合胁迫对抗氧化酶活性的影响

SOD 是植物活性氧代谢的关键酶,可能在保护系统中处于核心地位;而 POD 和 CAT 两种酶反映了植物生理生化代谢及生长发育情况,也可作为植物抗性大小的标志之一^[21]。逆境胁迫下,植物的 SOD、POD 和 CAT 活性均有一定的提高^[22-23]。本文研究结果发现,尽管变化规律不同,但在高温或干旱胁迫下,构树幼苗 SOD、POD、CAT 活性均增加,这与时忠杰等^[23]和周广等^[24]的研究结果一致。与 25℃ 相比,33℃ 下构树幼苗叶片的 SOD、POD 和 CAT 活性显著提高,而在 40℃ 下, SOD 活性则增加不明显,与周广等^[24]和彭辉^[6]的研究

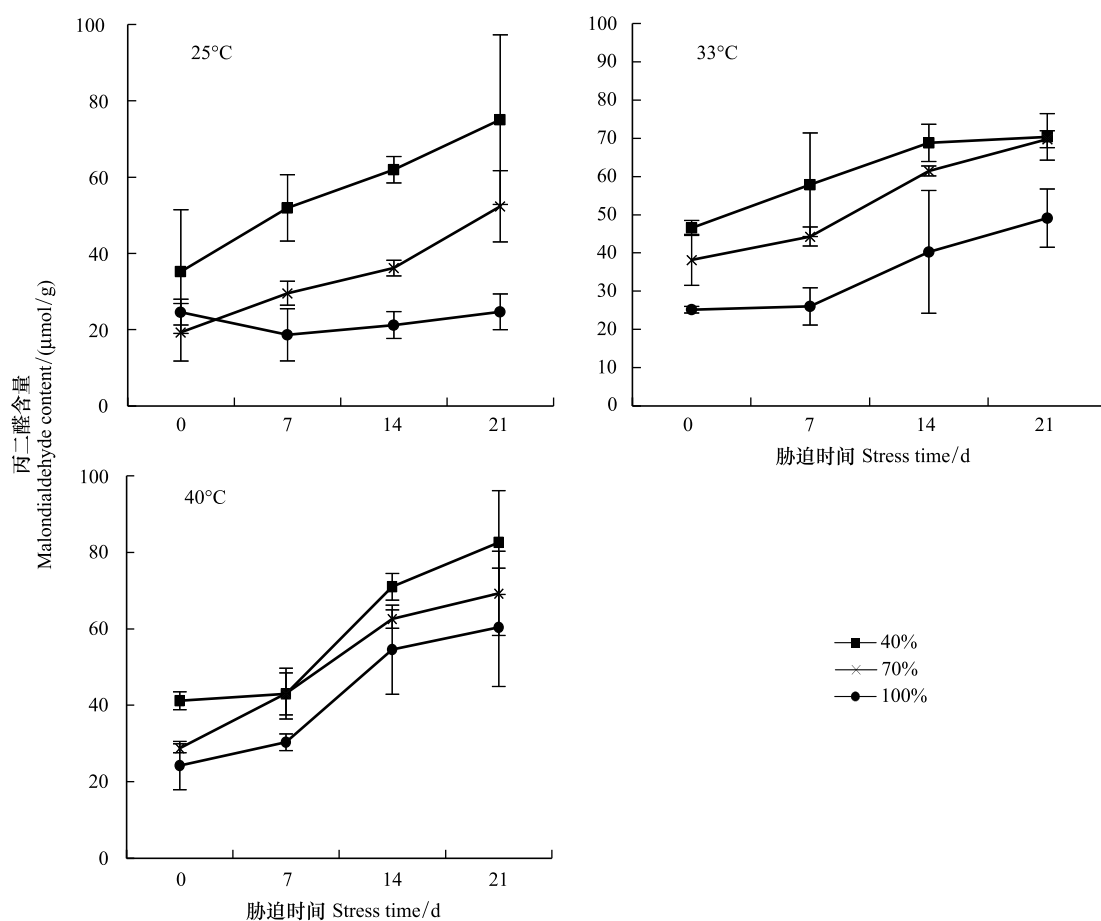


图6 不同处理下构树幼苗MDA含量的动态变化

Fig. 6 Variation of Malondialdehyde content in *Broussonetia papyrifera* seedling leaves under different treatments

结果一致,表明高温影响植物抗氧化系统清除活性氧的能力,这可能是由于过度高温胁迫下引发膜脂过氧化作用,破坏酶的活性中心、改变酶的结构或抑制酶的表达^[25]。复合胁迫下,三种抗氧化酶活性均有不同程度的增加,且随着胁迫时间持续和胁迫程度增加而升高。复合胁迫下,SOD活性高于单一胁迫,且受温度和土壤水分双因素影响极显著,表现出复合胁迫对SOD活性具有一定程度的叠加效应,意味着在复合胁迫下,植物抗氧化系统受影响程度加剧。

3.2 高温干旱复合胁迫对活性氧代谢的影响

O_2^- 、 H_2O_2 是植物代谢过程中产生的两种活性氧,对细胞膜脂质具有较强的氧化伤害作用,进而产生MDA,且其含量能反映细胞膜脂质过氧化作用强弱和植物受伤害程度。本文研究结果发现,高温单一胁迫下, O_2^- 产生速率与MDA含量显著增加,干旱单一胁迫下, H_2O_2 含量与MDA含量显著增加,表明在受到温度或土壤水分等不同因子胁迫时,植物体内产生不同的活性氧代谢物对植物细胞膜产生伤害。在高温与干旱复合胁迫时, H_2O_2 含量、 O_2^- 产生速率及MDA含量显著提高,且复合胁迫下3个指标均显著高于单一胁迫,说明复合胁迫加剧对植物的伤害,这与鲁萍等^[26]的研究结果一致。相比33℃,40℃下 H_2O_2 含量总体有所下降,这是由于 H_2O_2 的清除酶POD和CAT活性增加导致。SOD作为 O_2^- 的主要清除酶, O_2^- 产生速率的变化规律受SOD活性的影响^[22]。复合胁迫下,活性氧代谢物与MDA含量均显著高于单一胁迫,表明复合胁迫加剧对植物的伤害,通过抗氧化酶活性改变以减轻膜脂过氧化的伤害作用是有限的。

本研究结果表明了高温和干旱复合胁迫对植物的伤害高于单一胁迫,笔者研究发现,构树幼苗在复合胁迫下,净光合作用速率下降^[27]亦佐证了这一事实。但不同抗氧化酶活性呈现不同的变化趋势,这是因为不同

植物抗氧化防御机制不同^[28],需要增加不同种类抗氧化酶活性的分析,以更加准确揭示干旱和高温等逆境胁迫对植物抗氧化系统的影响。

参考文献(References):

- [1] Terry L Root, Jeff T Price, Kimberly R Hall, Stephen H Schneider, Cynthia Rosenzweig, J Alan Pounds. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 2003, 421(6918): 57-60.
- [2] Craig D Allen, Alison K Macalady, Haroun Chenchouni, Dominique Bachelet, Nate McDowell, Michel Vennetier, Thomas Kitzberger, Andreas Rigling, David D Breshears, EH (Ted) Hogg, Patrick Gonzalez, Rod Fensham, Zhen Zhang, Jorge Castro, Natalia Demidova, Jong-Hwan Lim, Gillian Allard, Steven W Running, Akkin Semerci, Neil Cobb. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(4): 660-684.
- [3] Richard Seager, Ting M F, Isaac Held, Yochanan Kushnir, Lu J, Gabriel Vecchi, Huei-Ping Huang, Nili Harnik, Ants Leetmaa, Ngar-Cheung Lau, Li C H, Jennifer Velez, Naomi Naik. Model projections of an imminent transition to a more arid climate in southwestern North America. *Science*, 2007, 316(5828): 1181-1184.
- [4] Bradford A Hawkins, Richard Field, Howard V Cornell, David J Currie, Jean-François Guégan, Dawn M Kaufman, Jeremy T Kerr, Gary G Mittelbach, Thierry Oberdorff, Eileen M O'Brien, Eric E Porter, John R G Turner. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 2003, 84(12): 3105-3117.
- [5] Low P S, Merida J R. The oxidative burst in plant defense: Function and signal transduction. *Physiologia Plantarum*, 1996, 96(3): 533-542.
- [6] 彭辉. 不同树种对干热环境胁迫的抗逆机制研究[D]. 昆明: 中国林业科学研究院, 2009.
- [7] 胡哲森, 许长钦, 傅瑞树. 锥栗幼苗对水分胁迫的生理响应及 6-BA 的作用. *福建林学院学报*, 2000, 20(3): 199-202.
- [8] Evandro Nascimento Silva, Sérgio Luiz Ferreira-Silva, Adilton de Vasconcelos Fontenele, Rafael Vasconcelos Ribeiro, Ricardo Almeida Viégas, Joaquim Albensio Gomes Silveira. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(14): 1157-1164.
- [9] 李党法. 构树的培育与开发利用. *中国林副特产*, 2007, (1): 49, 76.
- [10] 熊佑清. 构树在绿化中的应用研究. *中国园林*, 2004, (8): 72-74.
- [11] 何跃军, 钟章成, 刘济明, 刘锦春, 金静, 李宗峰. VA 真菌对构树 (*Broussonetia papyrifera*) 幼苗物质代谢的影响. *生态学报*, 2007, 27(12): 5455-5462.
- [12] 丁菲, 杨帆, 杜天真. 干旱胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性变化的影响. *江西农业大学学报*, 2008, 30(4): 680-683.
- [13] 魏媛, 喻理飞. 一年生构树幼苗对水分胁迫的生理响应. *西北林学院学报*, 2010, 25(4): 40-44.
- [14] 张敏, 黄利斌, 季永华, 方炎明. NaCl 胁迫对构树质膜 H⁺-ATPase 活性和表达的影响. *北京林业大学学报*, 2011, 33(6): 21-26.
- [15] 郑炳松. 现代植物生理生化研究技术. 北京: 气象出版社, 2006: 91-92.
- [16] 孙群, 胡景江. 植物生理学研究技术. 杨凌: 西北农林科技大学出版社, 2006: 167-170.
- [17] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系. *植物生理学通讯*, 1990, (6): 55-57.
- [18] Liu Y, Pan Q H, Yang H R, Liu Y Y, Huang W D. Relationship between H₂O₂ and jasmonic acid in pea leaf wounding response. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2008, 55(6): 765-775.
- [19] 王爱国, 邵从来, 罗广华. 丙二醛作为植物脂质过氧化指标的探讨. *植物生理学通讯*, 1986, 22(3): 55-57.
- [20] 蒋明义, 杨文英, 徐江, 陈巧云. 渗透胁迫诱导水稻幼苗的氧化伤害. *作物学报*, 1994, 20(6): 733-738.
- [21] 谢亚军, 王兵, 梁新华, 韩招迪. 干旱胁迫对甘草幼苗活性氧代谢及保护酶活性的影响. *农业科学研究*, 2008, 29(4): 19-22.
- [22] 谢安德, 唐春红, 潘启龙, 李远发, 王凌晖. 干旱胁迫对不同种源麻疯树幼苗生理特性的影响. *江西农业大学学报*, 2011, 33(2): 306-311.
- [23] 时忠杰, 杜阿朋, 胡哲森, 徐大平. 水分胁迫对板栗幼苗叶片活性氧代谢的影响. *林业科学研究*, 2007, 20(5): 683-687.
- [24] 周广, 孙宝腾, 张乐华, 熊英杰, 王书胜. 井冈山杜鹃叶片抗氧化系统对高温胁迫的响应. *西北植物学报*, 2010, 30(6): 1149-1156.
- [25] Wang X, Peng Y H, Jeremy W Singer, Anania Fessehaie, Stephen L Krebs, Rajeev Arora. Seasonal changes in photosynthesis, antioxidant systems and *ELIP* expression in a thermonastic and non-thermonastic *Rhododendron* species: A comparison of photoprotective strategies in over-wintering plants. *Plant Science*, 2009, 177(6): 607-617.
- [26] 鲁萍, 桑卫国, 马克平. 外来入侵种飞机草在不同环境胁迫下抗氧化酶系统的变化. *生态学报*, 2006, 26(11): 3578-3585.
- [27] 叶波, 吴永波, 邵维, 杨静. 高温干旱复合胁迫及复水对构树 (*Broussonetia papyrifera*) 幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响. *生态学杂志*, 2014, 33(9): 2343-2349.
- [28] 王国骄, 唐亮, 范淑秀, 王嘉宇. 抗氧化机制在作物对非生物胁迫耐性中的作用. *沈阳农业大学学报*, 2012, 43(6): 719-724.